

NEDERLANDSE FAUNA 10

**DE NEDERLANDSE  
BIODIVERSITEIT**

de auteurs zijn verbonden aan de volgende organisaties  
Der2Landschappen, Alterra, ANEMOON, BIWG-KNNV,  
Centraal Bureau voor de Statistiek, Centraal Bureau voor Schimmelcultures, Ecosub,  
FLORON, Werkgroep Vlinderfaunistiek, EIS-Nederland, GiMaRIS,  
Grontmij | team Ecologie, IMARES, IBED, Koeman & Bijkerk,  
Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Ministerie van LNV, MINA,  
Nationaal Herbarium Nederland, Natuurmonumenten, Natuurmuseum Fryslân,  
NCB Naturalis, Nederlandse Entomologische Vereniging,  
Nederlandse Malacologische Vereniging, Nederlandse Mycologische Vereniging,  
Nieuwe Voedsel- en Warenautoriteit, Radboud Universiteit Nijmegen, RAVON, SOVON,  
Stichting Bargerveen, Universiteit van Amsterdam, Universiteit Leiden, De Vlinderstichting,  
Vrije Universiteit Amsterdam, Wageningen University and Research Centre,  
Water & Natuur, Waterdienst, Zoogdiervereniging,  
Zoölogisch Museum Amsterdam.

N E D E R L A N D S E F A U N A 1 0

# DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT

onder redactie van

JINZE NOORDIJK

ROY M.J.C. KLEUKERS

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

ANDRÉ J. VAN LOON

auteurs

Kees van Achterberg, André Aptroot, Jan van Arkel, Eef Arnolds, Berend Aukema, Aat Barendregt, Ron Beenen, Matty Berg, Ruud Beringen, Kees den Bieman, Peter Boer, Tom Bongers, Rykel de Bruyne, Ping-ping Chen, Arthur de Cock, Raymond Creemers, Herman Cremers, Jan Cuppen, Niels Daan, Herman van Dam, Jasja Dekker, Jeroen van Delft, Leni Duistermaat, Heinjo During, Lodewijk van Duuren, Willem Ellis, Marco Faasse, Ruud Foppen, Charles Franssen, Cees Gielis, Arjan Gittenberger, Edi Gittenberger, Adriaan Gmelig-Meyling, Jeroen Goud, Dick Groenendijk, Ton van Haaren, Tom Hakbijl, Henk Heessen, Theodoor Heijerman, Wijnand Heitmans, Peter van Helsdingen, Bianca van den Heuvel, Bert Higler (†), Paul Hoetjes, Jeroen Hoffer, Willem Hogenes, Hans Huijbregts, Fred Hustings, Maurice Jansen, Herman de Jong, Vincent Kalkman, Gerrit Karssen, Roy Kleukers, Mario de Kluijver, Edo Knegtering, Reinoud Koeman, Bram Koese, Peter Koomen, Thom Kuyper, Jaap van der Land, André van Loon, Berry Lucas, Ad Mol, Henk Moller Pillot, Godfried van Moorsel, Erik van Nieukerken, Jinze Noordijk, Baudewijn Odé, Pjotr Oosterbroek, Theo Peeters, Dirk Platvoet, Menno Reemer, Willem Renema, Marco Roos, Hendrik Segers, Henk Siebel, Henk Sipel, Jan Simons, John Smit, Harry Smit, Jan Smit, Martin Soesbergen, Laurens Sparrius, Frank Spikmans, Joost Stalpers, Herre Stegenga, Wouter van Steenis, Chris van Swaay, David Tempelman, Aad Termorshuizen, Johan Thissen, Bart van Tooren, Chris van Turnhout, Ton de Winter, Gerard van der Velde, Kars Veling, Wim Vervoort (†), Bert Vierbergen, Nicole de Voogd, Oscar Vorst, Rob de Vos, Hay Wijnhoven, Jaap Winkelman, Karel Wouters, Erik van Zadelhoff, André van der Zande, Jan Willem van Zuijlen, Kees Zwakhals.

NEDERLANDS CENTRUM VOOR BIODIVERSITEIT NATURALIS

EUROPEAN INVERTEBRATE SURVEY - NEDERLAND

2 0 1 0

**Nederlandse Fauna, deel 10**  
De serie Nederlandse Fauna wordt uitgegeven door:  
Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis, Leiden  
en European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden

**Eindredactie**  
André. J. van Loon (NCB Naturalis / EIS-Nederland)

**Grafische vormgeving**  
F.J.A. Driessen (basisontwerp serie)  
N. Korenhof (stofomslag, schutblad, opmaak/DTP)  
(NCB Naturalis)

Deze uitgave werd financieel ondersteund door  
Natuurmonumenten.

ISSN 1386-3762 (serie Nederlandse Fauna)  
ISBN 978-90-5011-351-9  
NUGI 823

Adres redactie:  
p/a EIS-Nederland  
Postbus 9517  
2300 RA Leiden  
www.naturalis.nl/eis

Zie bijlage 1 voor de e-mailadressen van de auteurs.

Gelieve het boek als volgt te citeren: / *Please cite this book as follows:*

Noordijk, J., R.M.J.C. Kleukers, E.J. van Nieukerken & A.J. van Loon (redactie) 2010. De Nederlandse biodiversiteit. – Nederlandse Fauna 10, Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden.

Hoofdstuk / *Chapter*  
Van Tooren, B.F. & B. Lucas 2010. Biodiversiteit en de terreinbeherende organisaties. – In: Noordijk, J., R.M.J.C. Kleukers, E.J. van Nieukerken & A.J. van Loon (redactie). De Nederlandse biodiversiteit. Nederlandse Fauna 10. Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden: 367-378.

Groepsbespreking / *Group account*  
Higler, L.W.G. 2010. Trichoptera - kokerjuffers. – In: Noordijk, J., R.M.J.C. Kleukers, E.J. van Nieukerken & A.J. van Loon (redactie). De Nederlandse biodiversiteit. Nederlandse Fauna 10. Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden: 241-242.

© Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis,  
European Invertebrate Survey - Nederland, 2010

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van microfilm, fotokopie of op welke andere wijze ook, noch is het toegestaan om gegevens uit verspreidingskaarten, tabellen en grafieken uit het boek te gebruiken ten behoeve van expertsystemen of databases, anders dan voor intern en niet-commercieel gebruik, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

*No part of this book may be reproduced in any form, by print, photoprint, microfilm, or any other means, nor is it permitted to use data taken from maps, tables or graphs in the book for use in commercial databases or expertise software, without prior written permission from the publisher.*

**Distributie**  
KNNV Uitgeverij  
Postbus 310  
3700 AH Zeist  
www.knnvuitgeverij.nl

Papier binnenwerk: Hello Silk 115 g/m<sup>2</sup>  
Druk: Veenman Drukkers, Rotterdam

## VOORWOORD

NCB Naturalis is trots op dit tiende deel in de serie Nederlandse Fauna. Het is een bijzonder deel, want anders dan de serienaam doet vermoeden, gaat het dit keer niet alleen over dieren, maar over biodiversiteit in de volle breedte. En dit past bij ons nieuwe instituut, waar met de recente fusie collecties en expertise over planten en dieren samenkomen. De unieke taxonomische expertise van NCB Naturalis toont zich onder meer in de stambomen die bij de groepen gepresenteerd worden. Dit deel is ook bijzonder omdat ruim 100 deskundigen een bijdrage hebben geleverd, afkomstig van onder meer de Particuliere Gegevensbeherende Organisaties. We vinden dan ook dat we als collectief een passende bijdrage leveren aan het biodiversiteitsjaar 2010. Nederland is met recht een kennisland en met dit boek lopen we op het gebied van biodiversiteitsonderzoek voorop in Europa en de wereld. En daar mogen we best trots op zijn.

**Bert Geerken**

Directeur NCB Naturalis

Wie door dit boek bladert wordt getroffen door de prachtige en wonderlijke variatie van de Nederlandse soorten. Van bacteriën tot waaiervleugeligen en van kiezelwieren tot lancetvisjes, je komt ogen te kort. De stichting European Invertebrate Survey-Nederland (EIS-Nederland) is verheugd dat juist ook de minder bekende groepen in de schijnwerpers komen te staan. Meer dan de helft van de ruim 47.000 Nederlandse soorten bestaat uit ongewervelde dieren, het werkerterrein van EIS-Nederland. Het is dan ook niet verwonderlijk dat de deskundigen van EIS-Nederland een substantiële bijdrage hebben geleverd. In dit boek wordt de stand van de kennis van de Nederlandse biodiversiteit gegeven, maar wat ook opvalt is hoeveel we nog niet weten. We hopen dan ook dat dit boek het onderzoek aan onbekende groepen zoals mijten, cicaden en wormen zal stimuleren.

**Geert de Snoo**

Voorzitter bestuur stichting EIS-Nederland

De achteruitgang van de biodiversiteit in ons land is schrikbarend en gaat nog steeds door. Dit fraaie boek demonstreert dat er ondanks deze kaalslag gelukkig nog veel over is om ons maximaal voor in te zetten. Wereldwijd groeit het besef dat biodiversiteit van levensbelang is voor de mensheid. Daarom zal het begrip biodiversiteit, naast klimaatverandering en duurzaamheid een belangrijke rol spelen in het natuur- en milieubeleid van de komende decennia. We zullen tot nieuwe concepten voor inrichting en beheer van landbouw en natuur in ons land moeten komen. De landbouw zal daarbij een overgang door moeten maken naar duurzaamheid. Klimaatverandering noopt ons tot ingrijpende wijzigingen in de waterhuishouding, waarbij onder meer klimaatbuffers een rol spelen. Tevens zal de economische betekenis van biodiversiteit veel meer aandacht moeten krijgen. Dit boek stelt niet al deze aspecten aan de orde, maar maakt wel op indrukwekkende wijze duidelijk waarom biodiversiteit zo belangrijk is. Daarom is het zo goed dat het er is!

**Teo Wams**

Directeur Natuurbeheer Vereniging Natuurmonumenten



# INHOUDSOPGAVE

HOOFDSTUK 1 INLEIDING .....	9	Anthozoa - bloemdieren (zeeanemonen & koralen) .....	114
HOOFDSTUK 2 DE NATUURLIJKE HISTORIE VAN BIODIVERSITEIT .....	11	Hydrozoa - hydroïdpoliepen & staatkwallen .....	115
HOOFDSTUK 3 BIODIVERSITEIT ONDERZOEKEN .....	17	Scyphozoa - kwallen .....	116
HOOFDSTUK 4 EVOLUTIE EN CLASSIFICATIE - DE BOOM VAN HET LEVEN SCHUDT ZIJN TAKKEN .....	41	Myxozoa .....	117
HOOFDSTUK 5 OVERZICHT VAN DE NEDER- LANDSE BIODIVERSITEIT .....	53	Mesozoa - middendiertjes .....	118
Biota - Leven .....	57	Acoelomorpha .....	118
Eubacteria & Archaea - bacteriën .....	58	Protostomia .....	119
Cyanobacteria - cyanobacteriën .....	58	Chaetognatha - pijlwormen .....	119
Eukarya - eukaryoten .....	60	Lophotrochozoa .....	120
Plantae - planten .....	60	Platyhelminthes - platwormen .....	120
Glucophyta .....	61	Catenulida & Rhabditophora ('Turbellaria') - trilhaarwormen .....	121
Rhodophyta - roodwieren .....	61	Trematoda - zuigwormen .....	122
Viridiplantae - groene planten .....	62	Cestoda - lintwormen .....	123
Chlorophyta - groenwieren .....	63	Monogenea .....	125
Streptophyta .....	65	Gastrotricha - buikharigen .....	125
Zygnematales .....	65	Gnathostomulida - kaakmondjes .....	126
Charales - kranswieren .....	67	Syndermata (Rotifera s.l.) - raderdieren & stekelsnuitwormen .....	126
Embryophyta - landplanten .....	68	'Rotifera' - raderdieren .....	126
Marchantiophyta, Anthocerotophyta & Bryophyta - mossen .....	68	Acanthocephala - stekelsnuitwormen .....	128
Tracheophyta - vaatplanten .....	70	Cycliophora - kransdiertjes .....	129
Chromalveolata .....	78	Entoprocta - kelkdiertjes, kelkwormen .....	129
Hacrobia .....	78	Ectoprocta - mosdiertjes .....	130
Haptophyta (Prymnesiophyta) .....	79	Phoronida - hoefijzerwormen .....	132
Cryptophyta .....	80	Nemertea - snoerwormen .....	132
Stramenopila .....	80	Annelida - ringwormen .....	133
Oomycota - waterschimmels .....	82	Polychaeta - borstelwormen .....	133
Heterokontophyta .....	83	Aphanoneura .....	135
Chrysophyceae & Synurophyceae - goudwieren .....	83	Echiura - zandwormen .....	136
Tribophyceae - geelgroene algen .....	84	Sipuncula - pindawormen .....	136
Phaeothamniophyceae .....	85	Oligochaeta - oligochaeten .....	137
Phaeophyceae - bruinwieren .....	85	Hirudinea - bloedzuigers .....	138
Bacillariophyceae - kiezelwieren .....	87	Branchiobdellida - branchiobdelle wormen .....	139
Alveolata .....	89	Mollusca - weekdieren .....	140
Ciliophora - trilhaardiertjes (ciliaten) .....	90	Caudofoveata - schildvoetigen .....	141
Dinozoa .....	90	Polyplacophora - keverslakken .....	142
Dinoflagellata - pantserwieren .....	91	Bivalvia - tweekleppigen .....	142
Apicomplexa (Sporozoa) - sporendiertjes .....	92	Gastropoda - slakken .....	144
Rhizaria .....	93	Patellogastropoda - schaalhorens .....	144
Radiolaria - radiolariën .....	93	Vetigastropoda - oerslakken .....	145
Cercozoa .....	94	Neritimorpha - nerieten .....	146
Haplosporidia .....	95	Caenogastropoda - nieuwe slakken .....	146
Foraminifera - foraminiferen .....	95	Heterobranchia .....	147
Excavata .....	96	Scaphopoda - stoottanden .....	150
Euglenophyceae - oogwieren .....	97	Cephalopoda - inktvissen .....	150
Unikonta .....	98	Ecdysozoa .....	152
Amoebozoa .....	98	Kinorhyncha (Echinoderida) - stekelwormen .....	152
Eumycetozoa - slijmzwammen .....	98	Priapulida - priapuliden .....	153
Lobosea (lobose Amoebae, Gymnamoebae) - amoeben .....	100	Nematoda - nematoden .....	153
Opisthokonta .....	101	Nematomorpha - paardenhaarwormen .....	156
Fungi - schimmels .....	102	Tardigrada - beerdiertjes .....	156
Lichenes - korstmossen .....	108	Arthropoda - geledpotigen .....	158
Animalia - dieren .....	111	Pycnogonida - zeespinnen .....	158
Porifera - sponzen .....	112	Arachnida - spinachtigen .....	159
Ctenophora - ribkwallen .....	113	Acari - mijten .....	159
Cnidaria - holtedieren, neteldieren .....	114	Phytoseiidae .....	166
		Hydrachnidia - watermijten .....	167
		Oribatida - mosmijten .....	168
		Araneae - spinnen .....	169
		Opiliones - hooiwagens .....	171

Pseudoscorpiones - pseudoschorpioenen .....	172	Curculionoidea - snuitkevers s.l. ....	236
Myriapoda - veelpotigen .....	173	Megaloptera - elzenvliegen (slijkvliegen) .....	238
Chilopoda - duizendpoten .....	173	Raphidioptera - kameelhalsvliegen .....	238
Diplopoda - miljoenpoten .....	174	Neuroptera - netvleugeligen .....	239
Paupoda - weinigpoten .....	176	Trichoptera - kokerjuffers, schietmotten .....	241
Symphyla - wortelduizendpoten .....	176	Lepidoptera - vlinders .....	242
Pancrustacea - kreeftachtigen & insecten .....	177	Nepticulidae - dwergmineermotten .....	248
Branchiopoda - watervlooiën & kieuwpootkreeften .....	178	Pterophoridae - veder-motten .....	249
Acrothoracica .....	180	Papilionoidea & Hesperioidea - dagvlinders .....	251
Rhizocephala - krabbenzakjes .....	181	Noctuidae - uilen, beer- & donsvlinders .....	253
Thoracica - eendenmossels & zeepokken .....	181	Siphonaptera - vlooiën .....	255
Branchiura - visluizen .....	183	Mecoptera - schorpioenvliegen & sneeuwspringers .....	256
Pentastomida - tongwormen .....	183	Diptera - muggen & vliegen .....	257
Copepoda - roeipootkreeftjes .....	184	Tipulidae - langpootmuggen .....	263
Ostracoda - mosselkreeftjes .....	185	Chironomidae - dansmuggen .....	264
Malacostraca - echte kreeftachtigen .....	186	Syrphidae - zweefvliegen .....	266
Leptostraca .....	186	Calliphoridae - bromvliegen .....	267
Stomatopoda - bidsprinkhaankreeften .....	187	Hymenoptera - vliesvleugeligen .....	269
Bathynellacea .....	188	Tenthredinidae - gewone bladwespen .....	273
Mysida - aasgarnalen .....	188	Ichneumonidae - ichneumoniden .....	275
Amphipoda - vlokreeften .....	189	Formicidae - mieren .....	276
Isopoda - pissebedden .....	190	Apidae - bijen .....	278
Tanaidacea - naaldkreeftjes .....	192	Deuterostomia .....	280
Cumacea - zeekomma's .....	193	Echinodermata - stekelhuidigen .....	280
Euphausiacea - krill .....	193	Hemichordata .....	281
Decapoda - tienpotigen .....	194	Enteropneusta - eikelwormen .....	281
Hexapoda - zespotigen .....	196	Chordata - chordadieren .....	282
Collembola - springstaarten .....	196	Tunicata (Urochordata) - manteldieren .....	282
Protura - beentasters .....	198	Cephalochordata - lancetvisjes .....	283
Diplura - tweestaarten .....	198	Vertebrata - gewervelde dieren .....	284
Insecta - insecten .....	199	Cyclostomata - rondbekken .....	284
Archaeognatha (Microcoryphia) - rotsspringers .....	200	Chondrichthyes - kraakbeenvissen .....	285
Zygentoma (Thysanura) - zilvervisjes .....	201	Actinopterygii - straalvinnigen .....	286
Ephemeroptera - haften .....	202	Lissamphibia - amfibieën .....	288
Odonata - libellen .....	203	Mammalia - zoogdieren .....	290
Orthoptera - sprinkhanen & krekels .....	205	Reptilia (Sauropsida) - reptielen, dinosauriërs & vogels .....	293
Embioptera - webspinners .....	206	Squamata - hagedissen & slangen .....	293
Blattodea - kakkerlakken .....	207	Testudines - schildpadden .....	295
Plecoptera - steenvliegen .....	208	Aves - vogels .....	296
Dermaptera - oorwormen .....	209	<b>HOOFDSTUK 6 SAMENGEVAT:</b>	
Psocodea - stofluizen & echte luizen .....	210	DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT	
'Psocoptera' - stofluizen .....	210	BESTAAT UIT WORMEN EN INSECTEN .....	303
Phthiraptera - luizen .....	211	<b>HOOFDSTUK 7 PATRONEN IN</b>	
Thysanoptera - tripsen .....	212	DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT .....	319
Hemiptera - snavelinsecten .....	213	<b>HOOFDSTUK 8 VERANDERINGEN IN</b>	
Sternorrhyncha - plantenluizen .....	213	DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT .....	339
Psylloidea - bladvlooiën .....	214	<b>HOOFDSTUK 9 BIODIVERSITEIT IN</b>	
Aleyrodoidea - wittevliegen .....	214	DE OVERZEESE GEBIEDSDELEN .....	355
Aphidoidea - gewone bladluizen .....	215	<b>HOOFDSTUK 10 HET NEDERLANDSE</b>	
Adelgoidea - dennenuizen & dwergluizen .....	217	BIODIVERSITEITSBELEID .....	359
Coccoidea - wol-, dop- & schildluizen .....	218	<b>HOOFDSTUK 11 BIODIVERSITEIT EN</b>	
Auchenorrhyncha - cicaden .....	219	DE TERREINBEHERENDE ORGANISATIES ..	367
Heteroptera - wantsen .....	220	<b>HOOFDSTUK 12 VERKLARENDE</b>	
Endopterygota (Holometabola) -		WOORDENLIJST .....	379
holometabole insecten .....	222	<b>HOOFDSTUK 13 LITERATUUR .....</b>	391
Strepsiptera - waaivleugeligen .....	223	<b>HOOFDSTUK 14 SUMMARY - THE</b>	
Coleoptera - kevers .....	225	BIODIVERSITY OF THE NETHERLANDS .....	463
Dytiscidae - waterroofkevers .....	230	BIJLAGEN .....	465
Carabidae - loopkevers .....	231	1 Auteurs en organisaties .....	465
Staphylinidae - kortschildkevers .....	233	2 Verantwoording illustraties .....	467
Chrysomelidae - bladkevers .....	234	INDEX .....	473



## HOOFDSTUK 1 INLEIDING

Het begrip biodiversiteit speelt tegenwoordig een zeer prominente rol in de natuurbescherming. In vele beleidsstukken en beheerprogramma's komt het terug. In een belangrijke beleidsdoelstelling wordt dit concreet vertaald als: 'In 2020 zijn voor alle in 1982 in Nederland van nature voorkomende soorten en populaties de condities voor instandhouding duurzaam aanwezig' (MINISTERIE VAN LNV 2000). Dit roept natuurlijk meteen de vraag op: hoeveel en welke soorten komen er eigenlijk in ons land voor? Tot voor kort kon daar slechts naar gegist worden. In dit boek geven Nederlandse specialisten het antwoord op deze vraag.

De voor u liggende uitgave is gedeeltelijk gebaseerd op het boek *Biodiversiteit in Nederland* (fig. 1) (VAN NIEUKERKEN & VAN LOON 1995). Indertijd gaf deze publicatie het meest volledige beeld van de in Nederland voorkomende soorten. De informatie was gebaseerd op door specialisten ingevulde enquêtes. De genoemde soortenaantallen waren afkomstig van gepubliceerde naamlijsten en overzichtswerken, maar vaak ook van schattingen van de deskundigen.

Voor dit boek konden we – anders dan 15 jaar geleden – gebruik maken van het Nederlands Soortenregister (www.nederlandsesoorten.nl) (fig. 2). In deze online databank wordt een actueel overzicht van de in Nederland aangetroffen soorten gegeven aan de hand van lijsten die gedurende vele jaren door de specialisten samengesteld zijn. De lijsten worden nationaal en internationaal gebruikt als standaard op het gebied van naamgeving en voorkomen van de Nederlandse soorten. In de komende jaren zal de website samen met de Particuliere Gegevensbeherende Organisaties worden uitgebouwd tot een encyclopedie van de Nederlandse biodiversiteit. Zo zal ook de informatie uit dit boek worden toegevoegd.

Het maken van een dergelijk overzicht is onmogelijk zonder taxonomische expertise. Soms wordt er gemopperd als er weer een naam van een bekende soort verandert of als de omgrenzing van een familie wijzigt. Het is echter belangrijk zich te realiseren dat deze kleine ongemakken in het niet vallen bij de voordelen van de taxonomische wetenschap. Het is essentieel om te weten wat een soort precies is en hoe groepen aan elkaar verwant zijn om te komen tot een logische indeling van de overweldigende hoeveelheid organismen op aarde. Voor het eerst toont dit boek ook de evolutionaire relaties van de hele Nederlandse biodiversiteit door een complete stamboom van alle groepen, die de nieuwste inzichten van de wetenschap volgt. Taxonomie is de basis van onze kennis over biodiversiteit en dus essentieel voor een adequate natuurbescherming, maar ook noodzakelijk wanneer er een nieuwe plaag in onze landbouwgewassen opduikt of er een potentieel invasieve exoot gevonden wordt.

De redactie wil alle personen bedanken die een bijdrage hebben geleverd aan dit boek. Allereerst natuurlijk de hoofdstukauteurs en specialisten en organisaties die de



JINZE NOORDIJK  
ROY M.J.C. KLEUKERS  
ERIK J. VAN NIEUKERKEN  
ANDRÉ J. VAN LOON

Figuur 1  
Het vorige biodiversiteitsboek  
(VAN NIEUKERKEN & VAN LOON 1995).

groepsbesprekingen hebben verzorgd. Twee van de auteurs, Bert Higler en Wim Vervoort, zijn kort geleden overleden en hebben helaas hun bijdrage niet meer in druk kunnen zien. Edo Knegtering (Ministerie van LNV) en Lodewijk van Duuren (Centraal Bureau voor de Statistiek) dachten mee over de opzet, als vertegenwoordigers van de begeleidingscommissie. Diverse personen hebben een bijdrage geleverd aan de groepsbesprekingen en/of hoofdstukken: Arnold van den Berg (vogels), Arthur van Dulmen (algen en planten, Grontmij | Team Ecologie), Charles Fransens (mariene fauna, NCB Naturalis), Hans Kruijer (NHN/NCB Naturalis),

Figuur 2  
Het Nederlands Soortenregister  
(www.nederlandsesoorten.nl)  
bevat de volledige soortenlijsten.

Koen Lock (basale geleedpotigen, onderzoek, Universiteit van Gent), André van Loon (vogels), Menno Reemer (hoofdstuk 7), Marco Roos (eencelligen en planten, NHN/NCB Naturalis), Menno Schilthuizen (hoofdstuk 3, NCB Naturalis), David Tempelman (zoetwaterfauna, Grontmij | Team Ecologie) en Dirk Zoetebier (vogels, sovoN). Diverse collega's van de auteurs van hoofdstuk 10 (Beleid) becommentarieerden tekstdelen of leverden informatie: Dick Bal, Joop van Bodegraven, Monique Brobbel, Robert-Jan Croonen, Jasper Dalhuisen, Mark Hoevenaars, Henk de Jong, Peter Paul Mertens, Machtelt Meijer, Marten Meijers, Miranda Meijster, Erik Mulleneers, Bas Roels, Pieter Roos, Frank Roozen, Wilbert van Vliet, Rogier Vogelijn en Willem van Wingerden. Vincent Kalkman (EIS-Nederland) bereidde de diversiteitskaarten voor. Hij kon daarbij gebruik maken van de databestanden van de PGO's en Waarneming.nl. Tientallen

fotografen stelden belangeloos hun materiaal beschikbaar waardoor we de Nederlandse biodiversiteit prachtig in beeld konden brengen. Een speciaal woord van dank aan enkele van hen die bijzondere bijdragen hebben geleverd: Wim van Egmond, Tim Faasen, Marco Faasse, Theodoor Heijerman en Albert de Wilde. Een complete lijst van auteurs, fotografen en organisaties vindt u in bijlage 1 en 2. Jan Krieken heeft in zijn vorige functie, adjunct-directeur onderzoek & collectie bij NCB Naturalis, dit project steeds gestimuleerd. Fred Mooij (NCB Naturalis) hield de planning van het boek nauwgezet in de gaten. Niko Korenhof (NCB Naturalis) heeft zich bijzonder ingezet om er een verzorgde uitgave van te maken en Maria Schilder hielp mee met de laatste vormgevingsklussen. Guido Keijl was behulpzaam bij het samenstellen van de index. Steve Donovan (NCB Naturalis) corrigeerde de summary.

## HOOFDSTUK 2 DE NATUURLIJKE HISTORIE VAN BIODIVERSITEIT

EDI GITTENBERGER

Met de populaire term ‘biodiversiteit’ wordt verwezen naar de enorme vormenrijkdom die het leven kenmerkt, van genen en eiwitmoleculen tot soorten van organismen en ecosystemen. De huidige biodiversiteit is het resultaat van een zeer onregelmatig, principieel onvoorspelbaar evolutionair proces, gekarakteriseerd door tal van extreem asymmetrisch verloopende ontwikkelingen. Het toeval speelt bij de evolutie een belangrijker rol dan regels en wetmatigheden. Naast het ontstaan van nieuwe vormen, is ook het verdwijnen – uitsterven door geleidelijke verandering of strikt, dat wil zeggen zonder veranderende nakomelingen – steeds een wezenlijke factor geweest. Het echte uitsterven kan min of meer incidenteel of catastrofaal gebeuren. Dit alles kan en mag evenwel geen argument zijn om het huidige massale uitsterven onder menselijke invloed als een ‘natuurlijk gebeuren’ te bagatelliseren. Een regeneratie van de biodiversiteit, volgend op een dramatische verarming, is ongetwijfeld ook dit keer mogelijk, maar zal naar menselijke maatstaven heel lang duren; te lang om op te wachten.

Nu de term biodiversiteit in brede kring gebruikt wordt, zeker niet uitsluitend door biologen, is het noodzakelijk zich af te vragen en te definiëren wat er gewoonlijk mee bedoeld wordt. Op deze vraag is echter geen eenvoudig, voor alle gebruikers bevredigend, antwoord mogelijk. Bij biodiversiteit gaat het in elk geval om een heel complexe zaak. De bioloog zal, als nauwst betrokken wetenschapper, bij voorgestelde definities al gauw op vakinhoudelijke problemen gaan wijzen en meer of minder sterk subjectief gekleurde nuancerings willen aanbrengen. Een meer pragmatisch ingestelde politicus daarentegen, die de term in het kader van het eigen partijprogramma wil benutten, heeft behoefte aan een ‘hapklare brok’ die kiezers overtuigt en waarbij wetenschappelijk ‘gezeur’ uiteraard geen rol mag spelen. De term dreigt zodoende aan het eigen succes ten onder te gaan. Dat is jammer, want zeker buiten het wetenschappelijk terrein is het woord goed bruikbaar.

Wie het over biodiversiteit heeft, bedoelt daarmee *‘de vormenrijkdom die zich in de levende natuur in de loop der evolutie heeft ontwikkeld’*. Deze omschrijving heeft de vaagheid die de term ‘leven’ kenmerkt in zich. Daarop wordt hier niet nader ingegaan. Het tweede sleutelwoord, vormenrijkdom, in feite ‘vorm’, zorgt voor de grootste verschillen in opvatting. Vorm kan betrekking hebben op concrete vormen, zoals onderdelen van de achterpoot van een sprinkhaan die bij uiteenlopende sprinkhaansoorten verschillend gevormd zijn, of de vorm van radulae bij slakken, of de diverse vormen van meeldraden bij een groep van bloemplanten, etc. Men kan ook, abstracter, de vorm (structuur) van een eiwitmolecuul of een gen in gedachten hebben. ‘Vormen’ kan ook verwijzen naar de uiteenlopende gedragingen van soorten of de organisatievorm van een levensgemeenschap en dus de structuur van een ecosysteem betreffen. Steeds gaat het om variabele aspecten van de levende natuur. Bij de term biodiversiteit wordt echter gewoonlijk

(maar dus lang niet altijd) in de eerste plaats gedacht aan de meer of minder grote aantallen soorten van organismen die ergens voorkomen. Een ‘grote biodiversiteit’ betekent in dat geval eenvoudig ‘veel soorten’, elk met hun eigen karakteristieke, meer of minder sterk variërende kenmerken. We zullen ons vooral met dit laatste aspect van de biodiversiteit bezig houden, de soortenrijkdom, zonder ons daarbij zorgen te maken over de vraag wat we nu precies onder een soort dienen te verstaan. Taxonomen zullen in het algemeen deze benadering kiezen, dit in tegenstelling tot ecologen en genetici, die respectievelijk een hoger organisatie-niveau dan wel een meer basaal genen-niveau zullen prefereren.

### VROEG-EVOLUTIONAIRE ONTWIKKELING

De huidige biodiversiteit is het resultaat van een zeer lange evolutionaire geschiedenis, waarin naast een zekere mate van wetmatigheid vooral ook het toeval een grote rol heeft gespeeld (RAUP 1991). De geschiedenis van het leven is een verhaal van vallen en opstaan, van massaal uitsterven gevolgd door snelle veranderingen en opbloei van nieuwe levensvormen. Daarnaast zijn er perioden met betrekkelijke rust en stabiliteit geweest. Dat alles kent geen duidelijk patroon. Er is geen regelmatige opeenvolging van evolutionaire fasen. Bovendien, wat voor één bepaalde groep van organismen geldt, hoeft niet voor alle levensvormen, voor het leven als geheel, op te gaan. Kortom, de ontwikkeling van het leven voor te stellen met de metafoor van een zich regelmatig vertakkende, evenwichtige boomkruin, is uiterst misleidend. Reductionisme is hier uit den boze. Het zoeken naar de allesverklarende toverformule, in de fysica wellicht realistisch, lijkt bij evolutiebiologische verschijnselen bij voorbaat tot mislukken gedoemd. Er zijn uiteraard ook binnen de biologie vele regels en wetmatigheden te herkennen, maar daarnaast ook vele unieke gebeurtenissen, die soms zeer belangrijke consequenties hebben gehad voor de uiteenlopende aspecten van de biodiversiteit op aarde. Op de biologische evolutie is de term contingentie van toepassing; enerzijds, terugkijkend, is het verloop ervan als een logisch samenhangend geheel te beschrijven, terwijl het proces anderzijds, een in hoge mate onvoorspelbaar karakter heeft, zeker op wat langere termijn bezien.

Er is al minstens 3,5 miljard jaar lang naast chemodiversiteit ook biodiversiteit op aarde. Opmerkelijk snel nadat de fysische omstandigheden het in theorie toelieten, ontwikkelde zich eencellig leven op aarde. Deze prokaryoten (bacteriën) waren alleen op aarde gedurende tweederde van de geschiedenis van het leven en tot op de dag van vandaag zijn ze in enorme aantallen aanwezig. Ze vormen echter verreweg het slechtst bekende gedeelte van de biodiversiteit. Hoe groot de soortenrijkdom bij deze zeer kleine organismen is, valt vooralsnog niet te zeggen. Overigens is vooral bij deze groep organismen het begrip soort niet eenvoudig te hanteren. Pas zo’n 1,6-2,1 miljard jaar geleden (KNOLL 1992) evolueerde er op basis van symbiose tussen in origine onafhankelijke

prokaryoten (MARGULIS 1981) een aanzienlijk complexere, maar nog steeds kleine levensvorm: de eencellige eukaryoten. Hoewel we inmiddels weten dat eencellige organismen soms kolonies vormen, die doen denken aan meercellig leven, kan worden gesteld dat het opnieuw heel lang duurde voordat er iets wezenlijk anders ontstond. Pas in afzettingen die iets meer dan een miljard jaar oud zijn, vinden we overblijfselen van de eerste duidelijk meercellige eukaryoten, maar het gaat daarbij om slechts een handjevol soorten.

#### DE EDIACARA-FAUNA EN DE CAMBRISCHE EXPLOSIE

Grote hoeveelheden fossielen zijn pas voor de zogenaamde Ediacara-fauna (0,60-0,54 miljard jaar geleden) gevonden. Inmiddels wordt vrij algemeen aangenomen dat het bij deze organismen, die tot tientallen genera en honderden soorten worden gerekend, niet om planten, fungi, of 'Vendobionta' (een verondersteld apart fylum) gaat, maar toch 'gewoon' om dieren. De opvatting dat de diverse vormen allemaal tot één fylum (of stam) gerekend moeten worden is inmiddels verlaten, terwijl men tegenwoordig bovendien aanneemt dat lang niet alle Ediacara-soorten zijn uitgestorven zonder nakomelingen. Toch wordt er nog steeds een groot verschil erkend tussen de diversiteit van deze fauna en wat na een kennelijk massale golf van uitsterven volgt, in het begin van het Cambrium, 542 miljoen jaar geleden. De zogenaamde Cambrische explosie (fig. 1) – de explosieve ontwikkeling van meercellig leven in tal van bouwplantypen, veel meer dan tijdens de Ediacara-periode – heeft iets van zijn grandeur verloren, maar het is nog steeds een opmerkelijk en raadselachtig fenomeen. Het is niet waarschijnlijk dat de explosie een 'lange lont' heeft gehad, die niet door fossielen gedocumenteerd wordt, terwijl ook de moleculaire benadering op basis van het 'moleculaire klokmodel', door het gebruik van uiterst stabiele stukken DNA disputabel is en eveneens uitgaat van onbekende fossielen. Geruime tijd kenden we deze in diverse opzichten unieke, Cambrische versnelling in de evolutie voornamelijk door fossielen uit de zogenaamde 'Burgess Shale' in Canada (fig. 2) (BOWRING ET AL.

1993, GOULD 1991), maar inmiddels is het aantal vindplaatsen uitgebreid en heeft bijvoorbeeld ook Chengjiang in China een grote bekendheid gekregen (HOU ET AL. 2004). Een herinterpretatie van de desbetreffende fossielen leidde tot het inzicht dat er destijds in het vroege Cambrium in een onwaarschijnlijk korte periode van vijf à tien miljoen jaar niet alleen vrijwel alle huidige fyla (een groep dieren met dezelfde basaal bouwplantype, dus een zeer hoge fylogenetische rangorde) maar ook nog tal van additionele, later weer verdwenen fyla ontstonden; een opvatting die vervolgens weer werd genuanceerd (BRIGGS & FORTEY 2005).

#### VOORTGANG NAAR RECENTE SOORTEN

Na het Cambrium zien we een afname in bouwplantypen, zonder een compensatie door weer nieuwe vormen van een gelijke, hoge rangorde. Men zou de evolutionaire geschiedenis na het Cambrium dan ook kunnen aanduiden als een ontwikkeling met steeds meer variaties op steeds minder thema's. Miljoenen keren kop, borststuk, achterlijf en zes pootjes (fig. 3). Bij de talloze soorten insecten zien we steeds maar weer variaties op dat ene thema. Op een lager hiërarchisch niveau zien we een vergelijkbare morfologische verarming. Zo hebben de gewervelde dieren tegenwoordig allemaal vijf vingers en/of vijf tenen aan de extremiteiten, óf een gereduceerd aantal waarbij het getal vijf alleen nog maar in de embryonale ontwikkeling te zien is. Dat was heel vroeger anders, toen waren er ook andere bouwplantypen, waarvan evenwel alleen het bouwplan op basis van het getal vijf is overgebleven. Er werd al gerefereerd aan de miljoenen aantallen soorten insecten, die systematisch een onderdeel van het fylum Arthropoda (geleedpotigen) vormen. Sommige auteurs denken daarbij aan tientallen miljoenen (ERWIN 1982, WILSON 1992). Zoals gezegd, hoeveel soorten prokaryoten er op aarde bestaan is totaal onbekend, maar dat het er veel zijn lijkt wel zeker, zelfs als niet elke soort een aantal soortspecifieke bacteriële ziekten zou hebben. Bij deze enorme aantallen steken de ons het best bekende, gewervelde dieren, zoals vissen, reptielen, vogels en zoogdieren, met in totaal slechts enkele tienduizenden soorten, pover af. Maar het kan



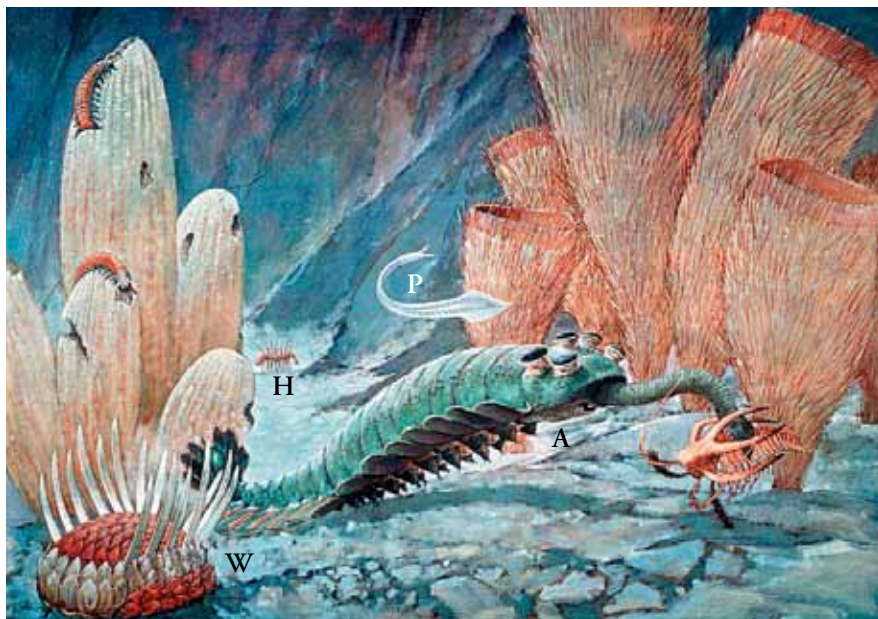
#### Figuur 1

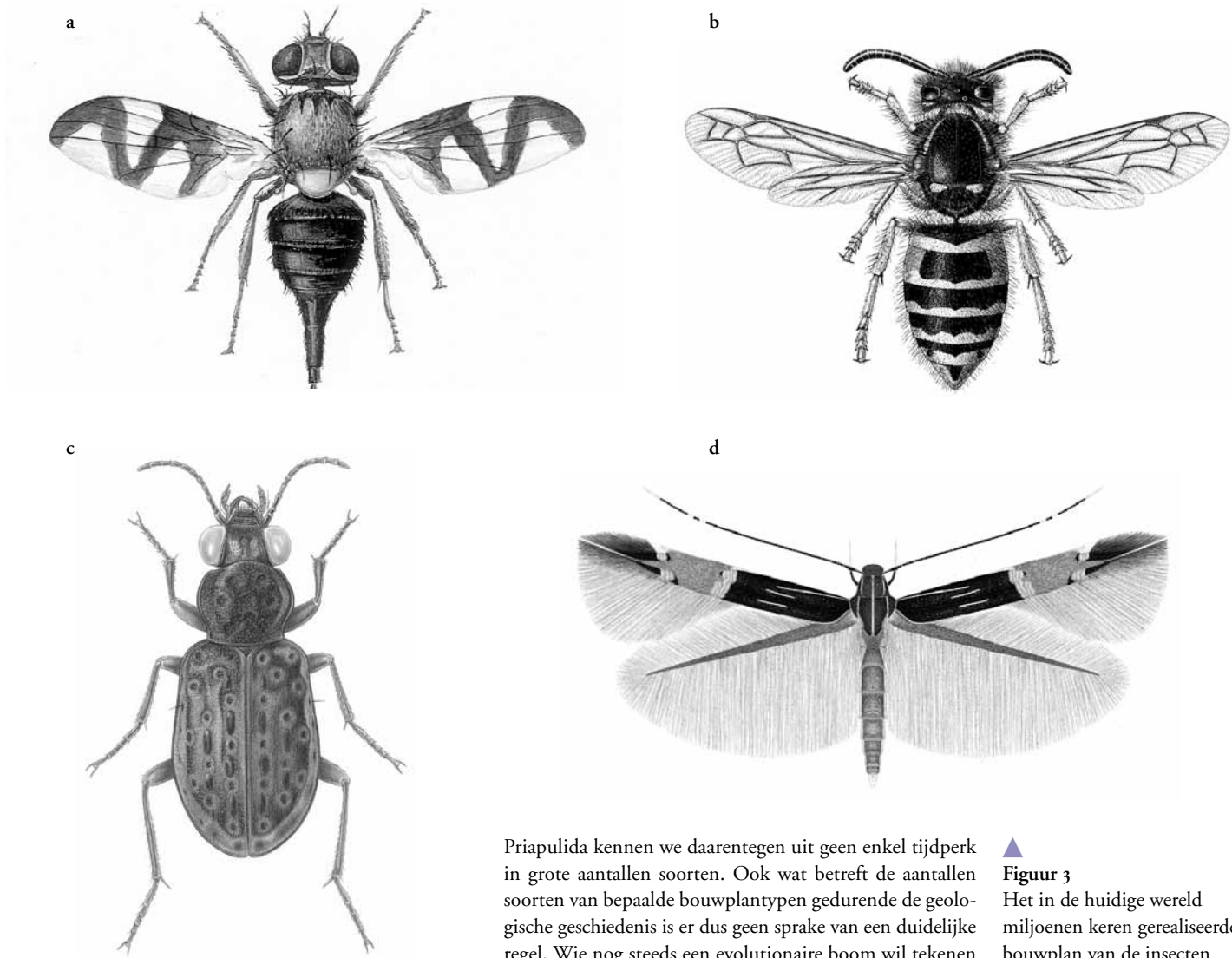
Reconstructie van het mariene milieu tijdens de Cambrische explosie, met enkele soorten uit de Burgess Shale. (P) *Pikaia* is de vroegste vertegenwoordiger van de Chordata. (A) *Anomalocaris*, waarvan de classificatie nog steeds een probleem is; mogelijk moet voor dit geslacht een nieuw fylum worden ingevoerd. (H) *Hallucigenia* bleek tot het weinig bekende fylum Onychophora te behoren. (W) Ook de indeling van *Wiwaxia* is problematisch. Mogelijk gaat het hierbij om een aparte klasse van weekdieren zonder schelp.



#### Figuur 2

De beroemde opgravingslocatie Burgess Shale in de Canadese Rocky Mountains.





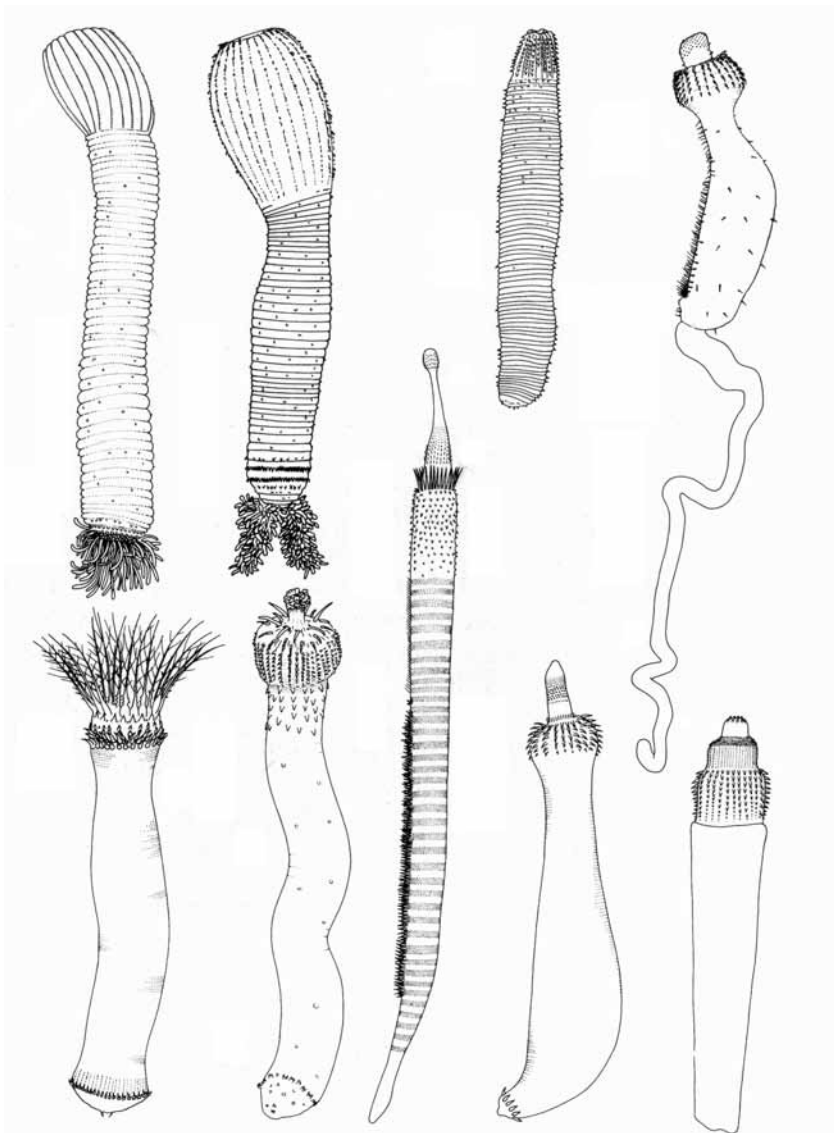
nog extremer. Het fylum Priapulida, wormachtige zeebeestjes, is enerzijds uiterst succesvol gebleken, gelet op het al bijna 0,6 miljard jaar lang vrijwel ongewijzigd gebleven bouwplan (fig. 4). Anderzijds, afgemeten aan soortenaantallen, is het een zielig groepje, met wereldwijd nog geen 20 bekende soorten. In het fylum Placozoa wordt zelfs maar één soort geplaatst. Wie dus een systematisch verantwoorde boom van het leven wil tekenen, met hoofdtakken voor de fylna in de kruin, zal de dikte van die takken sterk verschillend moeten maken als die dikte de desbetreffende aantallen soorten enigszins zou moeten aanduiden. Er zijn fylna met miljoenen soorten, maar er zijn er ook met één of een handjevol. Ook op dit punt is de evolutie uiterst asymmetrisch.

Een ander opmerkelijk verschijnsel dat aan het licht komt wanneer de biodiversiteit in uiteenlopende geologische tijdperken wordt vergeleken, betreft de soortenaantallen binnen diverse groepen van organismen. Die aantallen kunnen in de loop van de tijd zeer sterk wisselen. Er kan bijvoorbeeld een echte bloeiperiode geweest zijn. Zo leefden er ooit talrijke soorten inktvissen met stevige schelpen. Momenteel zijn er van die groep alleen nog maar een handjevol *Nautilus*-soorten over. De al eerder genoemde

Priapulida kennen we daarentegen uit geen enkel tijdperk in grote aantallen soorten. Ook wat betreft de aantallen soorten van bepaalde bouwplantypen gedurende de geologische geschiedenis is er dus geen sprake van een duidelijke regel. Wie nog steeds een evolutionaire boom wil tekenen en daarin soortenaantallen wil visualiseren, moet de takken niet alleen zeer sterk in dikte laten verschillen, maar bovendien een voor echte bomen hoogst onnatuurlijke vorm geven: na een zeer dik gedeelte kunnen ze soms nog ver doorlopen als heel dun takje.

Er werd al op gewezen dat de Priapulida vrijwel niet in bouwplan zijn veranderd sinds hun ontstaan. Men bedenke daarbij dat gedurende dezelfde periode een sterk op een lancetvisje lijkend beestje, *Pikaia*, de aanzet was tot een evolutie die later onder andere *Homo sapiens* zou voortbrengen. Uiteenlopende evolutielijnen vervolgend, kan men dus sterk verschillende evolutiesnelheden, tot vrijwel stilstaand, aantreffen. Behalve de genoemde verschillen tussen evolutielijnen, kunnen er ook binnen eenzelfde lijn perioden met snelle veranderingen worden waargenomen, afgewisseld door relatief langdurige stabiliteit. Dit soort waarnemingen is uiteraard steeds indirect; het gaat daarbij om vondsten van fossielen, die onderling met elkaar in verband worden gebracht. Daarom zijn er soms uiteenlopende interpretaties mogelijk. Nadat aanvankelijk de gemoederen binnen de wereld der paleontologen enigszins verhit waren geraakt met betrekking tot de vraag naar het waarheidsgehalte van enerzijds een beeld van kortstondige verandering en langdurige stabiliteit en anderzijds een model met langzame,

▲ **Figuur 3**  
 Het in de huidige wereld miljoenen keren gerealiseerde bouwplan van de insecten bestaat uit kop, borststuk met zes pootjes, en achterlijf. Het wordt hier geïllustreerd met vertegenwoordigers van de vier grootste insectenordes:  
 a. een vlieg (Diptera)  
 b. een vliesvleugelige (Hymenoptera)  
 c. een kever (Coleoptera)  
 d. een vlinder (Lepidoptera)



▲ **Figuur 4**  
Het fylum Priapulida is gedurende zo'n 0,6 miljard jaar niet of nauwelijks van het aanvankelijke bouwplan gaan verschillen; er lijken vrijwel geen evolutionaire veranderingen te zijn opgetreden.

▶▶ **Figuur 5**  
Huisjes van slakken uit het bijzonder soortenrijke genus *Achatinella* (afgebeeld zijn vormen van *A. fulgens* uit de collectie van NCB Naturalis) waren vroeger zeer algemeen op het eiland Oahu (Hawaii), maar deze dieren zijn gedurende de laatste eeuw grotendeels uitgestorven.

geleidelijke veranderingen, zijn velen er inmiddels van overtuigd dat het bij deze contrasterende evolutiemodellen in feite om extremen gaat. Deze extremen kunnen inderdaad voorkomen, naast meer intermediaire situaties (VON VAUPEL KLEIN 1994). Ook hier past geen reductionistisch wereldbeeld en is er geen simpele regel op te stellen.

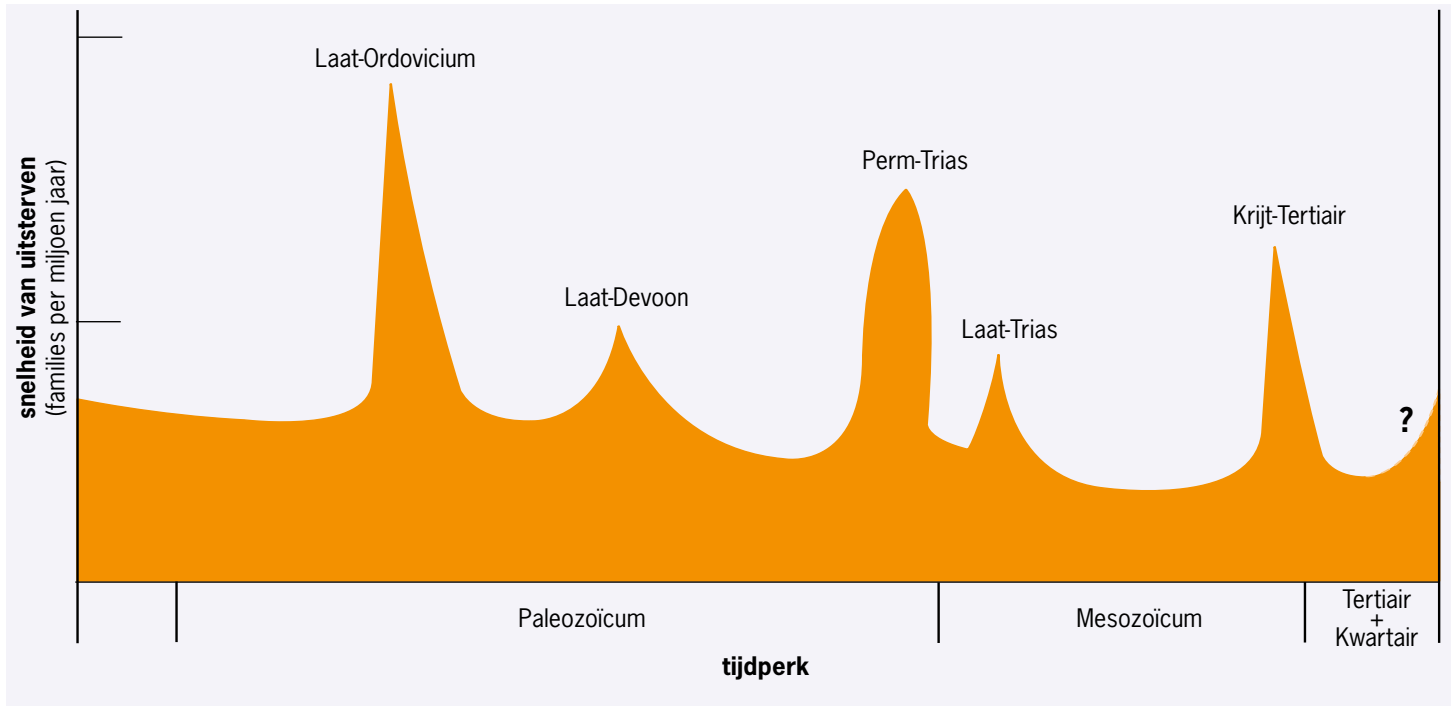
#### DE HUIDIGE UITSTERVINGSGOLF

De evolutie van de biodiversiteit blijkt een uiterst heteroog beeld op te leveren, in meer dan één opzicht. Het is een vallen en opstaan, met extreme asymmetrieën. Meer of minder omvangrijke golven van uitsterven, op basis van endo- en/of exogene invloeden hebben zich in de loop van de geologische geschiedenis op aarde herhaaldelijk voorgedaan. Het massale uitsterven op basis van de gevolgen van de botsing met een meteoriet, aan het einde van het Krijt, 65 miljoen jaar geleden, spreekt daarbij zeer tot de verbeelding. Het zou bijzonder triest en misplaatst zijn, wanneer ons inzicht met betrekking tot het verloop van de evolutie – in letterlijke zin de natuurlijke historie van de biodiversiteit dus – werd misbruikt om het huidige catastrofale uitsterven onder menselijke invloed te bagatelliseren. Het is

beslist een feit dat er al vijf keer in de evolutionaire geschiedenis sprake is geweest van een massaal uitsterven (fig. 6). Daarmee is het leven op aarde nooit helemaal verdwenen. Die constatering mag evenwel niet tot de conclusie leiden dat het door de mens veroorzaakte uitsterven van soorten in feite onbelangrijk is, dat het om een natuurlijk verschijnsel gaat en dat het leven zich wel weer zal herstellen. Men dient egocentrisch, in positieve zin hier, te beseffen dat de herstelfase naar menselijke maatstaven heel lang, veel te lang, zou gaan duren, zo het er al van komt. Al die tijd zou het leven voor de mens in een biologisch sterk verarmde en daardoor (o.a.) slecht gebufferde wereld, wel eens weinig aangenaam kunnen zijn, waarbij men hoogstens het 'wat niet weet, dat niet deert' kan aanvoeren. De paleontoloog en de evolutiebioloog denken in vele duizenden, zo niet miljoenen jaren, naar analogie van het evolutionaire verleden, waarbij een miljoentje meer of minder er ook niet zo veel toe doet. Dat zijn heel wat op betere tijden wachtende menselijke generaties te veel.

Soms wordt gesteld dat het met de huidige achteruitgang in biodiversiteit, het uitsterven onder menselijke invloed, nog wel meevalt. Dat is een gevaarlijke vergissing. Men zou nog kunnen stellen dat er van de ruim 4000 soorten recente zoogdieren, of de ruim 9000 soorten vogels de laatste jaren geen grote aantallen meer uitsterven. Dan kijken we evenwel uitsluitend naar de meest populaire gewervelden, die bij beschouwingen over biodiversiteit en natuurbescherming altijd veel aandacht krijgen en relatief 'goed af' zijn. Eén bedreigde vogelsoort kan de gemoederen sterker in beweging zetten dan honderd uitgestorven soorten vissen, om van slakkensoorten maar helemaal te zwijgen. Het uitsterven van enkele honderden soorten vissen (Cichlidae) uit het Victoriameer (GOLDSCHMIDT 1994) en het vrijwel





geruisloos voor altijd verdwijnen van zo'n 600 soorten endemische landslakken van Hawaïi, gedurende respectievelijk de laatste tien en 100 jaar, maken dit duidelijk (fig. 5) (GITTEBERGER 1989).

De natuurhistorische musea in de wereld hebben grote aantallen feitelijk recente, maar inmiddels uitgestorven, diersoorten in hun collecties. Laat daar geen twijfel over bestaan. Ongetwijfeld zijn tal van relatief onopvallende diersoorten onder invloed van de mens uitgestorven zonder dat ze ergens in een natuurhistorische collectie terecht kwamen. Dit aantal groeit nog steeds, want er zijn veel te veel soorten op

aarde om door het relatief kleine en nog slinkende aantal systematici in de wereld allemaal binnen afzienbare termijn beschreven te worden. Dat betekent dat ons beeld van de biodiversiteit fragmentarisch is en altijd zal blijven. We kunnen slechts hopen dat de huidige meer algemeen maatschappelijke bewustwording van de problematiek zal resulteren in een beter gecoördineerde aanpak van het systematische en biogeografische onderzoek, met als resultaat een completere momentopname van het product van miljarden jaren evolutie, de actuele biodiversiteit, en bovenal een betere bescherming daarvan.



#### Figuur 6

De vijf meest opvallende, massale golven van uitsterven, zoals die door de paleontologen op basis van vondsten van fossielen worden gereconstrueerd. Het moet nog blijken hoe heftig de huidige door de mens veroorzaakte uitstervingsgolf zal zijn.





## HOOFDSTUK 3 BIODIVERSITEIT ONDERZOEKEN

MATTY P. BERG  
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De natuur om ons heen is constant aan veranderingen onderhevig. Door menselijk handelen nemen soorten toe of af, verschijnen of verdwijnen. Moeten we ons zorgen maken over het functioneren van de natuur wanneer soorten verdwijnen? Deze vraag heeft de laatste decennia geleid tot veel onderzoek naar het ontstaan en het behoud van biodiversiteit en de betekenis die biodiversiteit heeft voor het functioneren van levensgemeenschappen. In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de resultaten die uit zulk onderzoek zijn gekomen.

Je hoeft maar een willekeurig natuurhistorisch tijdschrift open te slaan om te lezen over de achteruitgang en het lokaal verdwijnen van soorten door negatieve invloeden van de mens op zijn omgeving. Het gaat al jaren slecht met de bijen en dagvlinders, de akker- en weidevogels hebben het moeilijk en de diversiteit van planten die gebonden zijn aan voedselarme milieus holt achteruit (PLANBUREAU VOOR DE LEEF-OMGEVING 2009). In een dichtbevolkt land als Nederland vormt de kwaliteit van de natuur een probleem. Habitatvernietiging en -versnippering, verdroging, vermesting en verzuring zijn bedreigingen voor planten en dieren in veel levensgemeenschappen. De druk op populaties en levensgemeenschappen door deze bedreigingen wordt nog eens verhoogd door veranderingen in het klimaat. Met andere groepen gaat het juist wel beter in Nederland. Libellen en eencellige algen doen het steeds beter door een verbetering van de waterkwaliteit (KALKMAN ET AL. 2002, J. Simons pers. med.) en de diversiteit van sprinkhanen en warmteminnende planten neemt toe door opwarming van ons klimaat (KLEUKERS 2002, TAMIS ET AL. 2005). Deze voorbeelden geven aan dat de samenstelling van levensgemeenschappen niet constant is, maar voortdurend aan veranderingen onderhevig is. Er wordt dan ook veel onderzoek gedaan naar het in kaart brengen van het voorkomen van soorten en de veranderingen daarin. Met deze kennis zouden we beter in staat moeten zijn om onze biodiversiteit te beschermen.

Met het ondertekenen van 'Het verdrag inzake biologische diversiteit' in 1992, beter bekend als het Biodiversiteitsverdrag van Rio de Janeiro, heeft Nederland zich verplicht de biodiversiteit in eigen land te beschermen en ook de bescherming van de biodiversiteit in ontwikkelingslanden te ondersteunen (UNITED NATIONS 1992 – zie hoofdstuk 10). Sinds de ondertekening van dat verdrag is het denken over biodiversiteit, soortbescherming en natuurbeheer veranderd. Zo is er een toenemende belangstelling voor natuur en natuurbehoud, hetgeen zich vertaalt in onderzoek naar hoe we de biodiversiteit in Nederland het beste kunnen behouden en waar mogelijk versterken.

### VEEL NIEUW ONDERZOEK

Door de achteruitgang in diversiteit en de toegenomen belangstelling hiervoor is in de afgelopen decennia het onderzoek naar biodiversiteit exponentieel toegenomen. Drie soorten vragen liggen aan de basis van dit onderzoek. De eerste vraag is: hoe meten we biodiversiteit (MAGURRAN 2004, PURVIS & HECTOR 2000)? Dit lijkt een makkelijk te beantwoorden

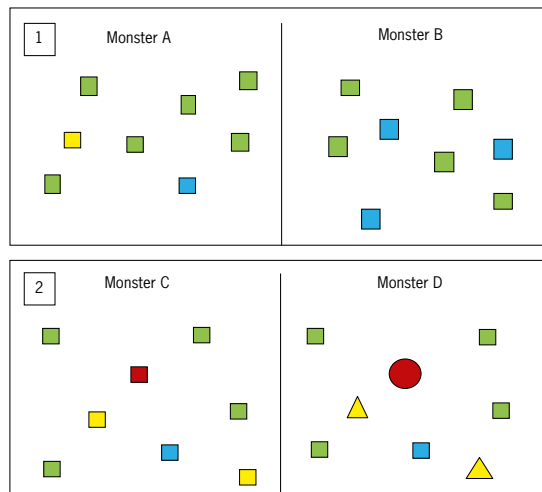
vraag, maar dat valt tegen. Soortenrijkdom kan worden uitgedrukt als het aantal soorten per gebied, maar deze definitie houdt geen rekening met het feit dat sommige soorten algemener zijn dan andere soorten (fig. 1, zie ook uitleg op p. 25). Of neem het volgende hypothetische voorbeeld van een gebied met twee soorten. De ene soort is kruipende boterbloem *Ranunculus repens*, de andere soort is scherpe boterbloem *Ranunculus acris* (zelfde genus), dan wel bosanemoon *Anemone nemorosa* (zelfde familie), grote klaproos *Papaver rhoeas* (zelfde orde), gevlekte rietorchis *Dactylorhiza majalis praetermissa* (zelfde klasse), lidrus *Equisetum palustre* (zelfde fylum), haas *Lepus europaeus* of bunzing *Mustela putorius* (ander rijk). De planten zijn concurrenten van elkaar, de haas eet planten (herbivoor) en de bunzing eet hazen maar geen planten (carnivoor). Zijn deze soortcombinaties met een gelijk aantal soorten maar met een toename in fylogenetische afstand en verschil in voedselkeuze even divers?

De tweede vraag is: hoe komt biodiversiteit tot stand en welke factoren bepalen de diversiteit van een gebied (ROSEN-ZWEIG 1995)? De evolutie heeft de diversiteit van het leven veroorzaakt (zie hoofdstuk 2). Door selectie en aanpassing aan milieuvariatie gaan soorten onderling van elkaar verschillen en neemt het aantal soorten op aarde toe. Maar de vraag welke factoren bepalend zijn voor bijvoorbeeld de samenstelling van de fauna op de kwelder van Schiermonnikoog is niet makkelijk te beantwoorden. Allereerst moet een soort het eiland weten te bereiken. Een vlieg of mug heeft hier een duidelijk voordeel boven een kwelderspringer of een pissebed die niet kan vliegen en op een andere manier op het eiland moet zien te komen. Eenmaal aangekomen moet een soort tegen overstromingen en sterke fluctuaties in het zoutgehalte bestand zijn. Kwelderspringers zijn hier uitstekend aan aangepast, maar de meeste vliegen en muggen veel minder. Heeft de soort het eiland bereikt en heeft het de juiste fysiologische aanpassingen om te kunnen overleven dan moet een soort om zich te kunnen handhaven ook nog concurreren met de reeds aanwezige soorten. Dit vraagt weer andere eigenschappen. De factoren die deze drie processen beïnvloeden werken op verschillende

Figuur 1  
Illustratie van de verschillende metingen van diversiteit.

1. De relatie tussen het soorten-aantal en de gelijkvormigheid in de verdeling van de individuen over de soorten. Monster A heeft drie soorten en monster B heeft twee soorten. In monster B zijn de soorten veel meer gelijk in aanwezigheid. De diversiteit van monster B is dan ook groter dan die van monster A.

2. De relatie tussen het soorten-aantal en de mate van verschil tussen soorten. Monsters C en D zijn gelijkvormig in soorten-aantal (vier) en de verdeling van de individuen over de soorten (de kleuren). In monster C zijn de soorten aan elkaar verwant (zelfde vorm), in monster D zijn ze niet aan elkaar verwant (verschillende vormen). Monster D heeft dan ook een hogere functionele diversiteit. Voor verdere uitleg zie tekst.



ruimte- en tijdschalen en moeten geïntegreerd worden om te kunnen begrijpen hoe de samenstelling van de fauna op een kwelder tot stand komt en verandert in de tijd.

En de derde vraag is: hoe beïnvloedt biodiversiteit het functioneren en de stabiliteit van levensgemeenschappen in het algemeen en de leefomgeving van de mens in het bijzonder? Deze vraag komt voort uit de zorg die men heeft over de achteruitgang in diversiteit en de mogelijke consequenties die dit heeft voor de natuur om ons heen. Soms zijn er verschillende soorten die dezelfde functie in een ecosysteem hebben. Zo kent Nederland 52 soorten miljoenpoten die allemaal dood bladmateriaal eten en dus dezelfde functie in het ecosysteem hebben: die van afvaleter of detritivoor (BERG ET AL. 2008). Deze soorten zouden dus functioneel inwisselbaar kunnen zijn. Met andere woorden, de snelheid van de strooiselafbraak neemt wellicht niet af als we in een bepaald gebied een paar soorten miljoenpoten minder hebben. Recent onderzoek laat zien dat enige nuancering op zijn plaats is en dat de relatie tussen diversiteit en functie veel gecompliceerder is dan men op het eerste gezicht zou denken.

Het onderzoek dat op deze drie vragen een antwoord probeert te geven staat in dit hoofdstuk centraal. Biodiversiteit in brede zin wordt gedefinieerd als de verscheidenheid in genen in populaties en soorten, verscheidenheid van planten en dieren in levensgemeenschappen en verscheidenheid van ecosystemen in landschappen en biomen (biogeografische regio's), zowel op het land als in het water (HAWKSWORTH 1995). In dit hoofdstuk beperken we ons in eerste instantie tot soortenrijkdom. Maar de resultaten van veel onderzoek hebben ook betrekking op genetische diversiteit of de diversiteit van ecosystemen. In de volgende paragrafen gaan we wat dieper in op de drie bovengenoemde vragen en laten we zien wie er in Nederland onderzoek doen aan biodiversiteit.

### HET METEN VAN SOORTENRIJKDOM

Om te kunnen bestuderen hoe bijvoorbeeld de biodiversiteit is verdeeld over het landschap of hoe snel deze verandert of afneemt, moeten we een eenheid van biodiversiteit hebben. In dit hoofdstuk is de soort de basale eenheid die we meten. Er zijn op dit moment wereldwijd ongeveer twee miljoen soorten beschreven, maar dat is maar een fractie van het aantal soorten dat op aarde voorkomt (zie onder). Zeer veel soorten wachten nog op een beschrijving. Het beschrijven van soorten is tijdrovend, maar nieuwe technieken maken het mogelijk een inhaalslag te maken.

Als soorten zijn beschreven en herkend kunnen worden kan men gebieden gaan inventariseren. Doel van een inventarisatie is om een beeld te krijgen welke soorten waar voorkomen. Het resultaat van inventarisaties is vaak een lijst met soorten per gebied of ecosysteem. Meestal beperkt een inventarisatie zich tot een of enkele groepen van organismen, vaak planten of vogels. Maar steeds vaker worden terreinen op zo veel mogelijk plant- en diergroepen onderzocht, de zogenaamde ATBI-benadering (Alle Taxa Biodiversiteit Inventarisaties – zie kader 1). Hoe meer groepen van organismen bij een inventarisatie worden betrokken, hoe hoger het aantal inventarisatiemethoden dat nodig is om tot een volledige beschrijving van de lokale biodiversiteit te komen.

Is eenmaal duidelijk welke soorten in een gebied voorko-

men dan zijn mogelijke patronen in lokale of globale diversiteit te beschrijven. Een probleem hierbij is dat het concept biodiversiteit vele gezichten kent. Soorten zijn ongelijk in aantal, in functie, in hun eigenschappen en in hun evolutionaire geschiedenis. Dit zijn allemaal aspecten waar men rekening mee dient te houden bij het beschrijven van de soortenrijkdom. Maar soortenlijsten zijn ook te gebruiken om veranderingen in de biodiversiteit, bijvoorbeeld onder invloed van het klimaat of beheersingrepen, te monitoren.

### Wat is een soort?

We hebben al vele malen het woord 'soort' gebruikt. De soort is de basale eenheid in veel studies die levende wezens beschrijven, indelen, of hun relaties onderzoeken. Voor het kernbegrip soort zijn uiteenlopende definities in omloop. Het is dan ook helemaal niet zo makkelijk om een algemene omschrijving van een soort te geven. Er zijn altijd weer organismen te vinden die zich aan de definitie onttrekken. Een belangrijk kenmerk van individuen die tot dezelfde soort behoren is dat ze zich onderling kunnen voortplanten (kruisen), waarbij het ene individu het andere individu bevrucht en waarbij de nakomelingen vruchtbaar zijn. Individuen die tot twee verschillende soorten behoren kunnen soms wel kruisen, maar krijgen dan meestal geen of geen vruchtbare nakomelingen (het biologische soortbegrip). Veel soorten houden zich hier echter niet aan en hebben geen geslachtelijke voortplanting, maar bijvoorbeeld knopvorming, deling, of hebben zelfbevruchting. Bij veel soorten leggen de vrouwtjes onbevuchte eieren of produceren de vrouwelijke bloemen onbevuchte zaden waar toch een nakomeling uit komt (parthenogenese). Mannetjes of mannelijke delen van een bloem komen er niet aan te pas en zijn zelfs vaak afwezig. Omdat er geen recombinatie van genen optreedt, lijken alle nakomelingen als twee druppels water op hun moeder ('klonen'). Wanneer zijn er dan toch voldoende verschillen ontstaan door mutaties om over twee soorten te spreken?

Een tweede kenmerk van soorten is dat individuen van dezelfde soort meer eigenschappen met elkaar gemeen hebben dan met individuen van een andere soort. De individuen van een soort zijn, tenminste in hetzelfde levensstadium, min of meer gelijk in hun voorkeur voor voedsel, temperatuur en vochtigheid van hun leefomgeving en in de predatoren en parasieten die van ze leven (het ecologische soortbegrip). Deze eigenschappen zorgen ervoor dat de individuen van een soort een gemeenschappelijke niche bezetten. Een niche is de verzameling van omgevingsfactoren waarbij deze individuen voorkomen. Met andere woorden de woonruimte van de soort.

### Het herkennen en beschrijven van soorten

Als de soort de basale eenheid is die we meten in biodiversiteitsstudies, zullen we de soorten moeten kunnen herkennen. Dat is makkelijker gezegd dan gedaan. In Nederland lukt dat goed met hogere planten en gewervelde dieren, hoewel daar ook al traditionele struikelblokken bij zijn zoals de grassen en cypergrassen, het herkennen van sommige zangvogels als ze niet zingen of bepaalde vissoorten waarvan je de wervels moet tellen. Van de ruim 42.000 in Nederland waargenomen soorten meercellige organismen, bestaat de

grote meerderheid uit kleine ongewervelde dieren: insecten, wormen, kreeftachtigen, bij de planten vele lastig te herkennen mossen, wieren en daarnaast duizenden schimmels. Die zijn veel moeilijker op naam te brengen. Om al die organismen te determineren heeft men tal van boeken en artikelen nodig. Veel soorten zullen alleen herkenbaar zijn voor echte specialisten. Het herkennen en classificeren van alle soorten van de wereld is een van de grootste, volgens sommigen vrijwel onmogelijke, opgaven van de biologie. Dit is natuurlijk in tropische gebieden een veel lastiger probleem dan in Nederland. Wie ooit heeft meegewerkt aan

een ATBI (zie kader 1) weet dat ook in gematigde streken het grootste probleem is om elke groep organismen te bemonsteren en op naam te brengen. Taxonomen zijn de specialisten die de organismen beschrijven en indelen, en zorgen voor de noodzakelijke determinatieliteratuur. Het geschatte aantal soorten dat nu beschreven is bedraagt al zo'n 1.900.000 (CHAPMAN 2009, INTERNATIONAL INSTITUTE FOR SPECIES EXPLORATION 2010, zie ook de getallen in dit boek). Het werkelijke aantal soorten ligt volgens recente berekeningen ergens tussen de vier en acht miljoen (HAMILTON ET AL. 2010, NOVOTNY ET AL. 2002). De veel hogere schattingen van tientallen miljoenen

### ATBI - ALLE TAXA BIODIVERSITEIT INVENTARISATIES

KADER 1

Menig land wordt geïnventariseerd op de aanwezigheid van planten, gewervelde dieren en een flink aantal insectengroepen. Voor veel landen zijn naamlijsten voor een scala aan organismen beschikbaar. Samen bieden deze naamlijsten een goed inzicht van de soortenrijkdom van een land, of kan aan de hand van een combinatie van lijsten uit omliggende landen een schatting van de diversiteit worden gemaakt. De biodiversiteit van Nederland is ten opzichte van andere landen zeer goed onderzocht.

De verspreiding van veel soorten in Nederland is, vaak op een zeer fijne schaal, in kaart gebracht. Van veel soorten weten we waar ze voorkomen, of kunnen we op basis van onze kennis voorspellen waar we ze kunnen verwachten. Het inventariseren van de soortenrijkdom van een gebied op zo veel mogelijk groepen organismen is daarentegen nog relatief weinig uitgevoerd. Deze zogenaamde Alle Taxa Biodiversiteit Inventarisaties (ATBI) hebben tot doel zo veel mogelijk soorten te vinden in een bepaald gebied en zo uitspraken te doen over de diversiteit ervan. Veel van deze ATBI's worden uitgevoerd in natuurgebieden, bijvoorbeeld in The Great Smokey Mountains National Park (vs) ([www.dlia.org/atbi](http://www.dlia.org/atbi)) of de Alpi Marittime/Mercantour Natural Parks in Zuid-Europa (<http://atbi.eu/mercantour-maritime>).

In Nederland is het aantal ATBI's op een hand te tellen. Maar ze zijn daarom niet minder interessant. Sinds 1995 wordt de Kaaistoep, een natuurgebied dat wordt beheerd door de Tilburgse Waterleiding-Maatschappij bij Tilburg, door de plaatselijke KNNV-afdeling geïnventariseerd op zo veel mogelijk groepen (<http://www2.knnv.nl/tilburg>). Het is een halfnatuurlijk beekdallandschap en heide-boslandschap en is waarschijnlijk het best onderzochte stukje Nederland op het voorkomen van planten en dieren. Aan het begin van het biodiversiteitjaar 2010 stond de teller op 6850 soorten paddenstoelen, planten, insecten en overige dieren. Ongeveer 75% van de soorten zijn dieren, de overige 25% bestaan uit planten, mossen, korstmossen, algen en paddenstoelen. Van de on-

geveer 5000 soorten dieren nemen de insecten het grootste aantal soorten voor hun rekening, ongeveer 90%. Van de ongeveer 4500 insecten behoort driekwart tot de kevers, vliegen en muggen, vliesvleugeligen en vlinders. Er zijn ongeveer 250 soorten spinnen waargenomen. Tijdens het onderzoek zijn 50 nieuwe soorten voor Nederland verzameld, vooral planten, paddenstoelen, kevers, vliegen, en wespen en mieren. Bovendien had de Kaaistoep een aantal primeurs voor de wereld zoals de bochelvlieg *Diplonevra zuijleni*. De verdeling van de soorten wordt wel beïnvloed door de beschikbare taxonomische kennis om de soorten op naam te brengen. Wat deze ATBI aantoont is dat bij gericht en langdurig inventariseren, met veel specialisten, veel nieuwe soorten zijn te ontdekken. De teller van de Nederlandse biodiversiteit telt dus door, niet af.

Een tweede voorbeeld is de inventarisatie van het Naturalis-terrein te Leiden in 2008. Deze ATBI is interessant omdat het hier 7 ha stedelijk gebied betreft. Het terrein bestaat uit gebouwen omgeven door parkeerterreinen, wegen en fiets-

paden, berm, tuinen en sloten. Op voorhand zou men hier niet zo veel soorten verwachten. Groot was echter de verbazing van de vele vrijwilligers die het terrein hebben geïnventariseerd dat in een relatief korte tijd 1573 meercellige soorten zijn waargenomen (SMIT ET AL. 2009, SMIT & REEMER 2009; voor de complete soortenlijst zie ook <http://science.naturalis.nl/atbi>). Van schimmels en paddenstoelen (79 soorten), tot planten (296) en ongewervelde en gewervelde dieren (1194 soorten). Bovendien werden 13 soorten waargenomen die voorheen niet voor Nederland bekend waren, en zelfs een nieuwe soort voor de wetenschap, een nog te beschrijven schildwesp van het genus *Rhysipolis*. Dat zo veel soorten op een klein stukje stedelijk gebied voorkomen geeft aan dat het stedelijk milieu niet per definitie een soortenarme steenwoestijn hoeft te zijn. Deze ATBI is gestopt in 2008 en daarmee nog niet compleet: het betrof nog geen kalenderjaar. Uit zulke inventarisaties blijkt dat we ook de Nederlandse biodiversiteit maar erg beperkt kennen.



Naturalis-terrein



Kaaistoep

(o.a. ERWIN 1982, MAY 1988) worden nu als onwaarschijnlijk gezien. Momenteel worden er jaarlijks zo'n 18.000 nieuwe soorten beschreven (INTERNATIONAL INSTITUTE FOR SPECIES EXPLORATION 2010). En zeker niet alleen in de tropen, ook in Europa worden jaarlijks nog zo'n 700 soorten land- en zoetwaterdieren beschreven (FONTAINE ET AL. 2010). Als we in dit tempo doorgaan, komen we er met een paar honderd jaar wellicht nog niet. Er wordt dan ook wel gesproken van de biodiversiteitscrisis: soorten sterven sneller uit dan we ze kunnen benoemen. Het probleem is echter nog ernstiger. Van veel beschreven soorten bestaan helemaal geen goede recente beschrijvingen en afbeeldingen, laat staan determinatiesleutels. Dus ook die soorten kunnen we niet herkennen, tenzij we de originele exemplaren in de collecties opzoeken. Maar een taxonoom doet meer dan soorten beschrijven. Het belangrijkste deel van zijn werk is het bepalen van de verwantschappen tussen soorten en daarmee het bouwen aan de boom van het leven (zie ook hoofdstuk 4). Daarbij worden steeds meer moderne gereedschappen zoals moleculair onderzoek gebruikt. Helaas zit het de taxonomen niet mee. Hun onderzoek wordt nogal eens – ten onrechte – als stoffig gezien, de publicaties kunnen door hun omvang vaak niet terecht in hoog scorende tijdschriften en het aantal (betaalde) taxonomen neemt sterk af. Taxonomen zoeken al enige tijd oplossingen om op een handige manier door de rijstebrijberg van onbeschreven soorten te komen. Oplossingen worden zowel gezocht in webtechnologie, als in moleculaire methoden, met name DNA-barcoding. Dit zijn veelbelovende ontwikkelingen waar ecologen en biodiversiteitsonderzoekers voor hun onderzoek in belangrijke mate van afhankelijk zijn.

#### *Webtechnologie*

Een omvangrijk probleem voor taxonomen bij het benoemen van nieuwe soorten is dat ze rekening moeten houden met een enorme hoeveelheid oude literatuur. Voor de regels van naamgeving geldt het principe van prioriteit, met andere woorden, de oudste naam telt, en wel vanaf Linnaeus (1753 voor planten en 1758 voor dieren). In de meeste taxonomische revisies worden al die oude publicaties weer opgerakeld, en bij veel groepen gebeurt dat telkens weer. Er is dus een enorme redundantie in publicaties, deels ook veroorzaakt door de eisen die aan soortbeschrijvingen in publicaties worden gesteld. Als er nu per organismegroep één website zou zijn die al die kennis samenvat, hoeft niet al die ballast telkens weer herhaald te worden. Specialist kunnen zich dan beperken tot die ene webpublicatie en deze telkens weer verbeteren (de zogenaamde 'web-revision'). Dit idee werd als eerste fanatiek gepromoot door de Engelse ecoloog Charles Godfray (GODFRAY 2002). Mede als reactie op zijn ideeën volgde een scala aan webprojecten (kader 2). Een deel van deze projecten is bedoeld om taxonomen meer te laten samenwerken. Deze webpagina's bieden methoden aan waarmee zij gezamenlijk aan taxonomische soortpagina's (in de zogenaamde 'scratchpads' van de Encyclopedia Of Life; [www.eol.org](http://www.eol.org)) kunnen schrijven. Veel specialisten zijn al begonnen taxonomische webpagina's maken die Godfrays ideaal dichterbij brengen. Andere interessante ontwikkelingen zijn webpagina's met als doel biodiversiteitsgegevens overal in de wereld toegankelijk te maken.

Voor de gebruiker die dieren of planten wil determineren komen er ook steeds meer webpagina's beschikbaar (kader 2). Het internet biedt goede mogelijkheden om moderne determinatiemethoden te gebruiken. Deze zijn veel gebruiksvriendelijker dan de vaak lastige traditionele dichotome sleutels, waar de gebruiker een keuze moet maken tussen twee alternatieve beschrijvingen. De gebruiker kan nu simpelweg kiezen welke kenmerken hij wil gebruiken. Hoewel er heel wat software beschikbaar is om deze sleutels te maken (DALLWITZ 2009, WALTER & WINTERTON 2007), wordt er op het web nog maar beperkt gebruik van gemaakt. Interactieve sleutels worden wel op cd-rom of dvd-rom aangeboden (o.a. de Heukels' Flora: VAN DER MEIJDEN 2007). De nieuwe generatie palmtops, intelligente telefoons en webtechnologie zouden in combinatie met interactieve sleutels fantastische hulpmiddelen voor het veld kunnen opleveren. Softwareontwikkeling vindt al plaats ([www.phylodiversity.net/palmkey](http://www.phylodiversity.net/palmkey)), en inmiddels komen er producten op de markt voor iPhone, iPad e.d., waaronder een versie van de Heukels' Flora (VAN DER MEIJDEN 2010) en een gids voor vogels van Noord-Europa (BIRGUIDES 2010). Veldwerk zal er over tien jaar heel anders uitzien.

#### *Morfospecies en DNA-barcoding*

Bovengenoemde webinitiatieven maken veel informatie toegankelijker en leiden wellicht tot een afname van redundante publicaties, maar lossen nog niet het probleem op van het herkennen en beschrijven van de rijstebrijberg onbeschreven soorten. Met name de ecoloog en de taxonoom die de diversiteit in de tropen willen beschrijven komen grote aantallen soorten tegen die ze met geen mogelijkheid op naam kunnen brengen of allemaal als nieuw beschrijven. Om toch te kunnen rekenen met het soortenaantal gebruikt men het concept 'morfospecies', ook wel RTU ('recognizable taxonomic unit') genoemd. De gevangen organismen worden bekeken, niet op naam gebracht, maar gesorteerd aan de hand van de zichtbare kenmerken. Naderhand worden ze in groepen samengebracht van op elkaar lijkende individuen die wellicht één soort representeren: de morfospecies. Ook hiervoor moet iemand over een tamelijk goede kennis van een groep beschikken, anders worden de relevante kenmerken niet gezien. Bij de ene groep gaat dat makkelijker dan bij de andere, waar men bijvoorbeeld eerst preparaten van genitaliën moet maken om soorten te herkennen (zoals bij veel insecten). Hoewel een surrogaat, helpt het wel om de grote diversiteit die bijvoorbeeld is gevonden bij het zogenaamde 'foggen' van tropische bossen (ERWIN 1983, STORK 1991) in te delen. Bij 'foggen' wordt een hele boom in een mist van insecticide gezet en alle gedode of verdoofde exemplaren worden onder de boom opgevangen. Hieruit is een schatting te maken van de lokale diversiteit, maar deze resultaten worden ook weer gebruikt om schattingen te maken hoeveel soorten er in de tropen en zelfs op de hele wereld potentieel voorkomen (ERWIN 1982, STORK 1993). Het is duidelijk dat de kwaliteit en kennis van degene die de monsters sorteert van grote invloed is op het resultaat, en juist daarom is er ook kritiek op het concept (KRELL 2004). Bovendien is deze methode zeer milieuvriendelijk. Een mooie nieuwe methode is de DNA-barcode. Deze barcode is geen streepjescode uit de supermarkt, maar de analogie

## WEBTECHNOLOGIE

Webtechnologie wordt steeds belangrijker voor zowel taxonomen als ook voor ecologen en natuurhistorisch geïnteresseerde amateurs. Het aantal websites met belangrijke informatie over soortenlijsten en soortdeterminaties neemt explosief toe. Hieronder geven we een aantal belangrijke ontwikkelingen weer, in min of meer chronologische volgorde.

Uit de in de tekst beschreven ideeën van Godfray volgde het proefproject CATE waar een online-behandeling van de pijlstaartvlinders ([www.cate-sphingidae.org](http://www.cate-sphingidae.org)) en de aronskelkfamilie ([www.cate-araceae.org](http://www.cate-araceae.org)) werden gemaakt (GODFRAY ET AL. 2007). Bij een groot project dat de Europese taxonomische instituten meer moest laten samenwerken (EDIT: 'towards an European Distributed Institute of Taxonomy', [www.e-taxonomy.net](http://www.e-taxonomy.net)) werd een nieuw stuk gereedschap voor taxonomen ontwikkeld: de zogenaamde 'scratchpads' (SMITH ET AL. 2009). Dit is een soort webpagina met bijbehorende taxonomische werktuigen. Taxonomen kunnen deze webpagina gebruiken om in samenwerking hun favoriete dier- of plantengroep te beschrijven, en alle mogelijke illustraties te plaatsen. Op <http://scratchpads.eu> kan men vele voorbeelden zien, zoals die van de vliegengroep (<http://diptera.myspecies.info>), of een familie van vliegen, de Milichiidae (<http://milichiidae.info>), kwekers van kakkerlakken (<http://blattodea-culture-group.org>), eetbare champignons van het geslacht *Agaricus*. (<http://agaricus.myspecies.info>) of zoiets als 'The Global Plants Initiative' (<http://gpi.myspecies.info>).

Hiermee blijkt dat dit initiatief aanslaat. Veel specialisten weten deze scratchpads te vinden, en van onderop taxonomische webpagina's te maken die Godfrays ideaal dichterbij brengen. Nadeel van dit initiatief is dat inhoudelijke sturing ontbreekt en de scratchpads niet met elkaar in verbinding staan. Om dit op te vangen bedacht de bekende mieren-specialist en schrijver Ed Wilson al eerder het project 'Encyclopedia of Life' (WILSON 2003), met de bedoeling om van elke soort op aarde een pagina te maken ([www.eol.org](http://www.eol.org)). Deze projecten hoeven elkaar niet te bijten. Momenteel wordt al samengewerkt om resultaten uit scratchpads naar de 'Encyclopedia of Life' om te zetten. Andere interessante ontwikkelingen, geïnitieerd door het

online-tijdschrift ZooKeys, maken het mogelijk informatie van een scratchpad onmiddellijk te publiceren in een tijdschrift, dan wel om in het tijdschrift gepubliceerde beschrijvingen direct te publiceren op de webpagina van genoemde Encyclopaedia. De nieuwe soortnamen (van dieren) worden dan meteen toegevoegd aan de databank van de zoölogische nomenclatuurcommissie Zoo-

site bevat de naamlijst van alle soorten planten en dieren die tot nu toe in ons land zijn gevonden. Steeds meer naamlijsten staan online, maar men moet wel opletten dat er naast de officiële door taxonomen gemaakte lijsten ook tal van privé-websites zijn met soms mindere betrouwbare, vaak overgetypte en niet bijgehouden lijsten. Belangrijke en betrouwbare naamlijsten voor de

Europese land- en zoetwaterdieren zijn te vinden op de website van Fauna Europaea ([www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org)). Hier zijn ook verspreidingskaartjes van de soorten te vinden. Voor Europese (en andere) zeeorganismen is de website van MARBEF ([www.marbef.org/data/erms.php](http://www.marbef.org/data/erms.php)) te raadplegen. Algaebase is een website voor alle algen en wieren ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)) en Index Fungorum ([www.indexfungorum.org/names/names.asp](http://www.indexfungorum.org/names/names.asp)) en Mycobank ([www.mycobank.org](http://www.mycobank.org)) voor de schimmels. Voor de hogere planten is er de nog niet complete Euro+Med PlantBase ([ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/results.asp](http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/results.asp)) en de wereldwijde International Plant Names Index ([www.ipni.org](http://www.ipni.org)). Veel wereldnaamlijsten worden gezamenlijk ontsloten via de 'Catalogue of Life' van het Species-2000-project ([www.sp2000.org](http://www.sp2000.org)). De Europese lijsten worden binnenkort samengebracht onder het PEST project ([www.eu-nomen.eu/pesti](http://www.eu-nomen.eu/pesti)).

Ook de omvangrijke berg van oude literatuur wordt momenteel via het web toegankelijk gemaakt in de Biodiversity Heritage Library (BHL) ([www.biodiversitylibrary.org](http://www.biodiversitylibrary.org)). In dit project wordt alle oude taxonomische literatuur gescand,

en daar is men momenteel al heel ver mee. Op 25 augustus 2010 was de stand 42.984 titels, in totaal 31.218.165 bladzijden, inclusief Nederlandse tijdschriften als Tijdschrift voor Entomologie, Het Nederlandsch Kruidkundig Archief en al heel wat oude Nederlandse boeken, zoals een oude editie van de Flora van Heukels of de bekende Coleoptera Neerlandica van Everts (1898-1922). Momenteel is men ook in Nederland bezig met vergelijkbare projecten, en heeft NCB Naturalis al zijn zoölogische en geologische tijdschriften al online gezet ([www.repository.naturalis.nl](http://www.repository.naturalis.nl)). De taxonoom hoeft steeds minder vaak zelf naar de bibliotheek om fotokopietjes te maken van artikelen en boekhoofdstukken.



## VASTSTELLEN VAN BIODIVERSITEIT (VANGSTMETHODEN)

Organismen verschillen sterk in afmeting en in levensstrategieën (o.a. op basis van GIBB & OSETO 2006, SOUTHWOOD & HENDERSSEN 2000). Voor veel organismen zijn specifieke inventarisatiemethoden en -technieken ontwikkeld. Algen, wieren, mossen en vaatplanten verschillen in het milieu waarin ze voorkomen (land of water) en in afmeting (microscopisch tot macroscopisch). Deze factoren zijn mede bepalend voor de keuze van de techniek die nodig is om hun diversiteit vast te stellen.

### Mariene milieu

#### *Vastzittend of bodembewonend*

- Transecttelling hard substraat (wieren, algen, zeeanemonen)
- Steekboommonster (wormen, schelpdieren, kreeftachtigen)
- PVC-platen of drijvende vlotjes (vestiging vastzittende dieren)

#### *Vrijbewegend*

- Handvangsten (omdraaien stenen e.d.: pissebedden, krabben, schelpdieren)
- Kornet (garnalen, krabben, vissen)
- Transecttellingen (aangespoelde dieren en wieren, vogels)
- Permanente kwadraten (wieren, poliepen en anemonen)
- Planktonnet (algen, zoöplankton)
- Fuiken (kreeften, vissen)
- Verrekijker en/of telescoop (zeevogels)

### Terrestrisch milieu

#### *Vastzittend (schimmels, mossen, korstmossen, vaatplanten)*

- Handverzamenen (eventueel per oppervlakte-eenheid)
- Permanente kwadraten (proefvlak op vaste positie)

#### *Vliegende dieren*

- Transecttelling (dagvlinders, libellen, sprinkhanen, vogels)
- Malaiseval (vliegen, muggen, wespen)
- Gele bakken met water en zeep (kevers, vliegen, wespen)
- Raamval (mieren, wantsen, schorskevers)
- Vlindernet/sleepnet (alle groepen; diverse uitvoeringen)
- Autonet (muggen, kevers)
- Pyramideval (vliegen, kevers)
- Lichtval (nachtvlinders, kokkerjuffers, muggen)
- Manitobaval (dazen)
- Feromoonval (nachtvlinders, specifieke soorten)
- Kooldioxideval (muggen, sluipvliegen)
- Batdetector en/of geluidsopname (vleermuizen, zingende sprinkhanen en krekels, zingende vogels)
- Nestkasttelling (broedvogels)
- Territoriumkartering (broedvogels)
- Radar (trekvogels)
- Mistnetten (trekvogels)

#### *Lopende en kruipende dieren*

- Handvangsten (omdraaien stenen en dood hout: pissebedden, miljoenpoten, kevers, slakken, wormen, amfibieën, reptielen)



Handvangsten (o.a. slakken, pissebedden, insecten)



Verrekijker en telescoop (vogels)



Vegetatieopname



Malaiseval (insecten)

Dieren verschillen daarnaast in hun bewegelijkheid (vastzittend tot lopend of vliegend) en afmeting, hetgeen van belang is voor de juiste keuze van de inventarisatiemethode. Bij een ATBI is een indrukwekkend arsenaal aan methoden en technieken nodig om de lokale biodiversiteit in kaart te brengen. Hieronder staan enkele methoden om soorten te inventariseren, met tussen haakjes erachter enkele voorbeeldgroepen.

- Potval/buisval (al dan niet met lokmiddelen of op speciale plaatsen: kevers, mieren, pissebedden, duizendpoten, miljoenpoten, spinnen)
- Tullgren/McFayden/Berlese-bodemextractie (mijten, springstaarten)
- Oostenbrink-bodemextractie (aaltjes, potwormen, beerdiertjes, vliegen- en muggenlarven)
- Flotatie (kleine bodembewoners)
- Bodemschudmonster (amoeben, trilhaardiertjes, zweephaardiertjes)
- Kleefval (schorsbewoners)
- Cryptozoa-plaat (grotere bodemfauna, reptielen, loopkevers, pissebedden, miljoenpoten)
- Zuigbuisen
- Klopscherm (boombewonende insecten en spinachtigen)
- Kooldioxideval (teken)
- Elektrische bodemextractie (wormen)
- Inloopval (muizen)
- Vogelbraakballen (schedels muizen, schilden grote kevers)
- Sporen (knaag, keutels, nesten, pootafdrukken, wissels)
- Afzoeken voedselplanten (bladmineerders, galvormers, rupsen)
- 'fogging' met insecticide (boomkruifnafauna)
- Afzoeken en zeven van dode grotere dieren (aaskevers, vliegen)
- Afzoeken en zeven van mest (mestkevers, andere kevers, vliegen)

### Aquatisch milieu

#### *Vastzittend*

- Handvangst (kokerjuffers, muggenlarven, poliepen, aangroei)
- Aangroei-glasjes of PVC-platen (algen, poliepen)
- Hark (waterplanten, kranzwieren)
- Afzoeken waterplanten (plantenetende insecten, poliepen, sponzen, mosdiertjes, weekdieren, wormen, eencelligen)
- Afzoeken stenen (weekdieren, bloedzuigers, platwormen, mosdiertjes, sponzen, poliepen, larven steenvliegen, haften, muggen)

#### *Vrijbewegend*

- Planktonnet (algen, zoöplankton)
- Handnet (kevers, wantsen, muggenlarven, kreeftachtigen, kokkerjuffers, vissen, amfibieën)
- Kleine zeven (kevers, wantsen, vooral uit oevervegetatie)
- Fuiken (vissen, amfibieën, rivierkreeften, wolhandkrabben, grote waterkevers)
- Zegen en kruisnet (vissen)
- Hengelregistratie (vissen)
- Elektrisch net (vissen)
- Towval (ongewervelden)
- Birdge-Ekman-dreg (ongewervelden)



Piramideval (insecten)



Sleepnet (o.a. kevers en wantsen)



Loklicht (insecten, vooral vlinders)



Geluidsopname (sprinkhanen)



Tullgren-extractie (o.a. springstaarten en mijten)



Flesval (insecten)



Potval (bodembewonende ongewervelden)



Klopscherm (o.a. kevers, wantsen, rupsen)



Raamval (insecten)



Autonet (insecten)



Zuigbuis (allerlei ongewervelden)



Fuik (zoetwaterkreeften)



Inloopvallen (kleine zoogdieren)



Grondmonster (o.a. springstaarten en mijten)



Aangroeiplaatjes (mariene organismen)



Elektrisch net (zoetwatervissen)



Visnet (zoetwatervissen, macro-evertbraten)



Schepnet (macro-evertbraten)



Bodemextractor



Insectenstofzuiger



Cryptozoa-plaat (o.a. amfibieën en reptielen, loopkevers, pissebedden)



Buisval met wijn (o.a. mieren, kevers)

is opvallend: een bepaald stukje DNA wordt gebruikt om alle organismen te proberen te herkennen (SAVOLAINEN ET AL. 2005), en misschien ooit ook te bepalen met een lezer die je in de hand kunt houden. Inmiddels is wel duidelijk dat zo'n universeel stukje DNA niet bestaat, maar bij de meeste dieren lukt het wel met een stuk van ongeveer 650 basen van het mitochondriaal gen Cytochroom-Oxidase 1 (kortweg COI of COXI) (HEBERT ET AL. 2003, HOGG & HEBERT 2004, JANZEN ET AL. 2005, RATNASINGHAM & HEBERT 2007). Bij planten moet altijd een combinatie van ten minste twee genen van de chloroplast gebruikt worden (rbcL en matK) (CHASE ET AL. 2005, FORD ET AL. 2009). Bij schimmels en eencelligen weer andere genen, bijvoorbeeld ribosomale genen (18S, 28S) of de ertussen liggende 'internal transcribed spacer' (ITS) (SEIFERT 2009). Er zijn nogal wat toepassingen te bedenken, maar twee doelen zijn nu voor ons van belang: ten eerste determinatie van bekende soorten en ten tweede herkennen van nieuwe soorten. De databank groeit en is voor bijvoorbeeld vlinders al flink van omvang (augustus 2010: 48.676 soorten). Met een snelle DNA-bepaling van bijvoorbeeld een pootje kan men de meeste soorten grotere vlinders uit Noord-Amerika en Europa al met hulp van de databank determineren (DEWAARD ET AL. 2009). Hiermee is het dus ook mogelijk om rupsen, eieren of poppen te determineren. Men moet zich wel blijven realiseren dat ook DNA binnen een soort varieert en er dus geen absolute barcode is die bij alle individuen honderd procent identiek is! Zeker als de geografische afstand tussen populaties toeneemt zal het verschil in DNA-barcode groter worden.

Daarnaast geeft de DNA-barcode de mogelijkheid om in een groot monster ongedetermineerde organismen, zonder ze op naam te brengen, toch een schatting te maken van het aantal soorten. Hoewel een absoluut verschil tussen soorten niet bestaat, zijn er wel wat vuistregels en kan men bijvoorbeeld samen met het morfospeciesconcept een betere schatting krijgen van het aantal aanwezige soorten. Met het groeien van de barcodedatabases zal de determinatie geleidelijk betrouwbaarder worden en kan men bijvoorbeeld in de toekomst eerder bepaalde sequenties opnieuw proberen te determineren. Met name in analyses van tropische fauna's, maar ook bij Europese en Noord-Amerikaanse fauna's worden vaak nieuwe cryptische soorten ontdekt (HEBERT ET AL. 2004, JANZEN ET AL. 2009, MONAGHAN ET AL. 2005). Dit zijn soorten die sterk lijken op reeds beschreven soorten, maar die op basis van morfologische kenmerken nog niet waren herkend.

De DNA-barcode methode is niet geheel zonder kritiek. Naast de enigszins ongefundeerde angst dat het DNA de traditionele taxonomie zou beconcurreren of zelfs laten verdwijnen (WHEELER 2005), zijn er terechte kritieken op de aard van het voor de dieren gekozen mitochondriaal gen of de gebruikte statistische analyses (DASMAHAPATRA ET AL. 2009, RUBINOFF ET AL. 2006, SONG ET AL. 2008, STEINKE ET AL. 2005). Feitelijk heeft DNA-barcoding de taxonomie veel meer opgeleverd in extra financiële ondersteuning dan menig ander initiatief. De DNA-barcode heeft ook geleid tot een hoge mate van organisatie van onderzoekers die zich er mee bezig houden. Zo is er een wereldorganisatie (CBOL) met instituten als leden ([www.barcodeoflife.org/what-is-cbol](http://www.barcodeoflife.org/what-is-cbol)), een Europese afdeling (ECBOL: <http://www.ecbol.org/>) en specialistische groepen voor bepaalde diergroepen, zoals alle vissen of alle vlinders

([www.fishbol.org](http://www.fishbol.org), [www.lepbarcoding.org](http://www.lepbarcoding.org)). Zeker is echter dat barcoding voor de komende generaties biologen en allerlei gebruikers die soorten moeten herkennen onmisbaar zal worden. Het wachten is op het zakformaatapparaatje dat iedereen als een mobiele telefoon of GPS in het veld kan meenemen om soorten te determineren.

### Het beschrijven van lokale soortenrijkdom

Veel van onze natuurgebieden zijn in kwaliteit achteruitgaan. Verdroging, verzuring, vermessing en versnippering eisen hun tol en veel zeldzame en gevoelige soorten zijn in aantal verminderd of zelfs verdwenen. Maar hoe is de kwaliteit van natuurgebieden te meten? En als men deze achteruitgang in biodiversiteit wil stoppen of met beheermaatregelen wil herstellen, hoe weet men dan dat ingrijpen in het landschap ook resultaat heeft? Daarvoor moet je het gebied gaan inventariseren en monitoren. Een inventarisatie is het vaststellen van het aantal soorten in een lokaal omschreven gebied en het maken van een soortenlijst, soms aangevuld met het aantal individuen van een soort. Is eenmaal vastgesteld hoeveel en welke soorten in een natuurgebied voorkomen dan is de kwaliteit van de plaatselijke natuur te beoordelen. Dit kan helpen bij het nemen van beslissingen over het al dan niet aankopen van natuur, bijvoorbeeld ten behoeve van het realiseren van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS). Het kan ook gebruikt worden bij het vaststellen van de status van een natuurgebied. Waardevolle gebieden, met een aantal zeldzame soorten en habitattypen, krijgen bijvoorbeeld een door de Europese Unie toegekende Natura 2000-kwalificatie, die een betere bescherming zou moeten bieden. Komen er bedreigde soorten voor dan is het wellicht mogelijk om via specifiek beheer deze soorten extra te ondersteunen. Door middel van monitoren, de inventarisatie van een gebied over langere tijd, zijn voor- of achteruitgang van natuurwaarden te signaleren. Een nadere bestudering van de veranderingen in de samenstelling van de levensgemeenschap is nodig om vast te stellen welke factoren ten grondslag liggen aan de waargenomen verandering en wat daar aan te doen is.

Hoe een inventarisatie eruit ziet is sterk afhankelijk van het doel en de organismen die men wil inventariseren. Voor het maken van een soortenlijstje van planten of paddenstoelen zijn enkele bezoeken in de juiste tijd van het jaar meestal wel voldoende. Maar om een indruk te krijgen van de aanwezige zweefvliegen of kortschildkevers moet het terrein meermalen worden bezocht om een goed beeld te krijgen. Sommige diergroepen, zoals de meeste bodeminsecten, onttrekken zich bovendien aan het zicht. Deze groepen zijn soms met veel moeite te vangen, met zeer specialistische en inventieve methoden (kader 3). En dan zijn die soorten in het veld dikwijls ook niet op naam te brengen en moet thuis de binoculaire of microscoop eraan te pas komen. Inventariseren kan dus zeer tijdrovend zijn en de vraag die zich dan snel opdringt is 'wanneer is het genoeg'? Het is haast ondoenlijk om alle soorten zweefvliegen te vangen, vooral de zeldzame soorten. Gelukkig is te schatten, als althans het gebied voldoende is bezocht, en bij voorkeur op een standaardwijze is bemonsterd, hoeveel soorten er maximaal voorkomen. Dit is uit te rekenen met een zogenaamde verzadigingscurve, waarin voor elk nieuw bezoek (x-as) het



aantal nieuw gevonden soorten (*y*-as) cumulatief wordt uitzet. Bij een toename van het aantal bezoeken wordt het aantal nieuw gevangen soorten steeds kleiner en zal de curve afvlakken. Met een wiskundige formule is aan de hand van de punten in de grafiek te schatten hoeveel soorten er maximaal leven in het inventarisatiegebied en hoeveel bezoeken je potentieel zou moeten afleggen om al die soorten te vangen (zie voor meer informatie Magurran 2004).

Voor het beoordelen van effecten van beheermaatregelen moet het gebied over langere tijd worden gevolgd en met een vaste methode geïnventariseerd om veranderingen in de soortensamenstelling te kunnen meten. Bij planten gebeurt dit vaak met permanente kwadraten (pqs), vakken van een bepaalde afmeting die op een vaste plek in het veld liggen en eens in de zoveel tijd bezocht worden. Bij libellen, vlin-ders, broedvogels en amfibieën lopen de onderzoekers een aantal keer per jaar een vast traject, vaak gedurende vele jaren, en noteren de waargenomen soorten. Hoe langer dit wordt volgehouden, hoe waardevoller de gegevens worden. Voor een goed beeld van de natuurwaarden van een gebied en om beter in staat te zijn om het succes van een beheer-maatregel te beoordelen zouden zo veel mogelijk groepen in een inventarisatie- of monitoringsproject moeten worden betrokken.

#### Het vergelijken van soortenrijkdom

Zoals we in de inleiding en in figuur 1 al aangaven is het nog niet zo makkelijk om de soortenrijkdom in een getal te vangen. Een voor de hand liggende maat is het tellen van het aantal aanwezige soorten. Op eenvoudige wijze zijn natuurgebieden dan op basis van het aantal gevonden soorten met elkaar te vergelijken. Deze meest simpele biodiversiteitsmaat gaat echter voorbij aan het feit dat niet alle soorten in gelijk aantal aanwezig zijn. Er zijn zeer algemene en zeldzame soorten. Figuur 1.1 illustreert de relatie tussen het soortenaantal en de gelijkvormigheid in de verdeling van de individuen over de soorten. De monsters A en B zijn afkomstig uit twee verschillende natuurreservaten. Beide monsters hebben evenveel individuen. Op het eerste gezicht lijkt monster A diverser dan monster B, want monster A heeft drie soorten en monster B heeft twee soorten. Maar de kans is groter dat je met het willekeurig verzamelen van twee individuen uit elk monster twee verschillende soorten hebt gevangen in monster B dan in monster A. In monster B zijn de soorten veel meer gelijk in aanwezigheid. Een gebied met 100 soorten is niet bijster divers als 99,9% van de individuen die je tegenkomt tot één soort behoort. Om deze reden is een grote verscheidenheid aan diversiteits-indexen ontwikkeld (MAGURRAN 2004). Een diversiteitsindex is een maat voor de variatie in soortenrijkdom. Elke index heeft zijn eigen sterke en zwakke punten. Bij veel van de indexen heeft de frequentie waarin soorten voorkomen een grote invloed op de berekende soortenrijkdom. Een gebied met tien soorten, waarbij elke soort ongeveer even talrijk is, is volgens sommige indexen soortenrijker dan een gebied met 100 soorten waarin de grote meerderheid van alle individuen tot dezelfde soort behoren. Met andere woorden: een gelijkmatige verdeling van de individuen over de soorten geeft een hoge biodiversiteit. In het natuurbeheer ligt de nadruk vaak op de aanwezigheid van zeldzame soorten. In

onderzoek naar de voor- of achteruitgang van natuurwaarden wordt dan vaak een index gekozen die juist wel gevoelig is voor aanwezigheid van veel en zeldzame soorten.

Voor belangrijke processen in de natuur, bijvoorbeeld bestuiving of bladafbraak, maakt het aantal soorten vaak niet zo veel uit. Hier ligt de nadruk meer op hoe verschillend de eigenschappen van de soorten zijn. Figuur 1.2 geeft een voorbeeld van de relatie tussen het soortenaantal en de mate van verschil tussen soorten. De monsters C en D zijn afkomstig uit twee verschillende natuurreservaten. Op het eerste gezicht zijn monsters C en D gelijk in het aantal soorten en gelijk in de verdeling van de individuen over de soorten. Maar in monster C zijn de soorten aan elkaar verwant (bv. vier grassoorten) en in monster D zijn ze niet aan elkaar verwant (bv. twee grassoorten, een kruid en een struik). In monster D zijn de soorten meer verschillend in uiterlijk, zoals vorm, afmeting, chemische samenstelling van het blad, bloeiwijze, worteldiepte, overwinterstrategie, enzovoorts. Deze eigenschappen zijn belangrijk voor het functioneren van planten in relatie tot hun groei, overleving en voortplanting. Monster D heeft dan ook een hoge functionele diversiteit. Ecologen willen weten of soortenrijkdom een rol van betekenis speelt in het functioneren van de natuur. Zij selecteren meestal een index waarin naast het aantal soorten vooral het verschil tussen soorten tot uitdrukking komt. Deze indexen zijn ook gevoelig voor de frequentie waarin soorten voorkomen maar zijn ongevoelig voor aanwezigheid van zeldzame soorten. Onderzoekers gebruiken vaak verschillende indexen bij het beschrijven van een levensgemeenschap om gebruik te maken van de sterke punten van elke index.

#### Patronen in soortenrijkdom

Reeds lang zijn biologen geïnteresseerd in waargenomen patronen in het voorkomen van planten en dieren. Zowel op lokaal niveau, bijvoorbeeld een kalkgrasland, als op globaal niveau, bijvoorbeeld alle kalkgraslanden in Noordwest- en Midden-Europa, is veel onderzoek uitgevoerd naar het in kaart brengen van patronen in soortenrijkdom. Doel van dit onderzoek is om te begrijpen wat de sleutelfactoren zijn die de verspreiding van groepen planten en dieren bepalen. Dit onderzoek wordt gedaan vanuit twee invalshoeken, de habitat en het organisme. In het onderzoek waarin de nadruk meer op de habitat ligt bestuderen we hoe diversiteit in een habitat verandert over het landschap. In dit type onderzoek ligt het accent op het aantal soorten en het patroon zelf. Het is meer beschrijvend. Ligt de nadruk op het organisme dan richt het onderzoek zich meer op de veranderingen in soortensamenstelling en op patronen in de eigenschappen van de soorten. Hier staat de soort centraal en mogelijke mechanistische verklaringen voor de gevonden patronen. Het moge duidelijk zijn dat beide benaderingen nodig zijn om patronen in diversiteit te begrijpen en dat de scheidslijn tussen beide typen onderzoek niet altijd even duidelijk is. Hieronder bespreken we beide typen onderzoek.

#### *Vanuit de habitat*

Tijdens een excursie naar het Robbenoordbos bij Den Oever, in de kop van Noord-Holland, zijn op een windstille, warme dag zo'n tien soorten libellen en juffers waar te nemen.



▲ **Figuur 2**  
Vogels uit het Amsterdamse Bos: (a) ransuil *Asio otus*, (b) boomkruiper *Certhia brachydactyla* en (c) vink *Fringilla coelebs*.

De wateren van dit bos zijn rijk aan voedingsstoffen en liggen een deel van de dag in de schaduw. De libellengemeenschap bestaat dan ook voornamelijk uit soorten die minder kritisch zijn in hun biotoopkeuze, zoals bijvoorbeeld gewone oeverlibel *Orthetrum cancellatum* en lantaarntje *Ischnura elegans*. In zijn meest simpele vorm is de soortenrijkdom het aantal soorten dat in een bepaald biotoop in een omschreven gebied leeft. Dit noemen we ook wel alfa( $\alpha$ )-diversiteit. Met andere woorden, de diversiteit van een lokale levensgemeenschap, vaak gemeten op een bepaald tijdstip, in dit geval van enkele voedselrijke slootjes met een zandbodem omgeven door bos. Dit is de meeste gebruikte maat voor soortenrijkdom.

Libellen zijn goede vliegers en het is niet uitgesloten dat sommige individuen ook langs slootkanten zijn te vinden die niet in de schaduw liggen, aan de rand van het bos en de daar omheen gelegen polders. Hier is de waterkwaliteit en het microklimaat anders en zijn naast enkele algemene soorten ook wat meer kritische soorten te vinden, bijvoorbeeld de watersnuffel *Enallagma cyathigerum*. De typische eigenschappen van meer open gelegen wateren maakt dit biotoop geschikt voor een aantal andere soorten. Zij zouden makkelijk naar het Robbenoordbos kunnen vliegen, maar de omstandigheden zijn daar voor hen ongeschikt. Wat dus opvalt is dat bij een grotere actieradius, wanneer verschillende biotopen die met elkaar in verbinding staan worden bezocht, de diversiteit aan juffers en libellen toeneemt. Dit noemen we bèta( $\beta$ )-diversiteit, of de verandering in diversiteit met een verandering in biotopen. Het is de diversiteit in een ecosysteem, in dit voorbeeld het bos

met het daaromheen liggende land. In en rondom het Robbenoordbos komen zo'n 20 soorten libellen en juffers voor (BOUWMAN ET AL. 2008) en door het grotere oppervlak en de verscheidenheid aan biotopen is de  $\beta$ -diversiteit dus hoger dan de  $\alpha$ -diversiteit. Naarmate er meer verschillende biotopen in een ecosysteem aanwezig zijn of de biotopen meer van elkaar verschillen neemt de  $\beta$ -diversiteit ten opzichte van de  $\alpha$ -diversiteit sneller toe.

Ongeveer 20 km ten westen van het Robbenoordbos liggen de duinen. Hier is het water vooral voedselarm en licht zuur, duidelijk anders van samenstelling dan in het bos. Deze biotopen liggen niet alleen meer geïsoleerd van de wateren in en rond het Robbenoordbos, maar hier leven ook de echte specialisten, zoals gevlekte witsnuitlibel *Leucorhina pectoralis* en zwarte heidelibel *Sympetrum danae*. Zij zijn veel kritischer in hun biotoopkeuze. Hydrologisch en ecologisch gezien vormen de duinen met het daarachter gelegen land op zand een eenheid. Het aantal libellensoorten in de kop van Noord-Holland ligt rond de 30 (BOUWMAN ET AL. 2008), hoger dan het aantal rond het bos. Met een vergroting van de schaal van het ecosysteem naar de schaal van het landschap neemt de diversiteit dus verder toe. Dit noemt men de gamma( $\gamma$ )-diversiteit of de diversiteit in het landschap. Bij een verdere schaalvergroting, heel Nederland, zal het aantal soorten libellen en juffers verder toenemen. In het oosten van het land leven veel soorten die in hun voorkomen zijn beperkt tot de hogere zandgronden, bijvoorbeeld de rombouten *Gomphus*. In Nederland komen 53 soorten libellen en juffers voor, veel meer dan in het Robbenoordbos of de kop van Noord-Holland vallen waar te nemen (NEDERLANDSE VERENIGING VOOR LIBELLENSTUDIE 2002).

Het libellenvoorbeeld laat zien dat soortenrijkdom sterk afhankelijk is van de ruimtelijke schaal waarop men kijkt. Van een lokale naar een globale schaal neemt het aantal soorten toe. Dit principe gaat op voor het merendeel van de planten- en diergroepen. De bekende Britse ecooloog Whittaker (1972) was een van de eersten die een onderscheid maakte tussen de verschillende ruimtelijke schalen van diversiteit. Hij gaf aan dat het belangrijk is om een onderscheid te maken tussen de diversiteit binnen een biotoop, de diversiteit binnen een ecosysteem waartoe diverse biotopen behoren en de diversiteit aan ecosystemen in het landschap. De reden is dat de verklaring voor de waargenomen diversiteit afhankelijk is van de schaal waarop je kijkt. Op de kleinste schaaleenheid, de schaal van je monster is diversiteit vooral afhankelijk van lokale milieuomstandigheden en de aanpassing van de aanwezige soorten aan dat milieu. Op een gemiddelde ruimtelijke schaal is vooral de aanwezigheid van verschillende biotopen bepalend voor de soortenrijkdom en de mate van verschil in milieuomstandigheden tussen biotopen. En op de schaal van het landschap spelen naast de genoemde factoren ook geologische processen en de verbinding tussen biotopen en ecosystemen en het gemak waarmee soorten via dispersie tussen ecosystemen kunnen bewegen een grote rol (ETTEMA & WARDLE 2002). Recent onderzoek laat zien dat voor het vinden van een verklaring voor veranderingen in de samenstelling van een lokale levensgemeenschap over de tijd alle drie de schalen van belang zijn (ETTEMA & WARDLE 2002, HOLYOAK ET AL. 2005). Dit komt doordat levensgemeenschappen in een versnipperd land-

schap met elkaar in verbinding staan. Lokale verschuivingen in de samenstelling van een levensgemeenschap zijn dus niet alleen te verklaren door veranderingen in de milieuomstandigheden, bijvoorbeeld in temperatuur of vochtigheid, in voedselaanbod of aanwezige concurrenten en predatoren. De mate waarin, en de wijze waarop biotopen met elkaar in verbinding staan en het verschil in dispersievermogen van de aanwezige soorten zijn mede bepalend voor lokale veranderingen in de samenstelling van de levensgemeenschap. Een voorbeeld: twee soorten waterkevers concurreren om een schaarse hulpbron in een duinpoeltje. Waterkever A kan deze hulpbron beter benutten dan waterkever B, en zal op den duur soort B uit het poeltje verdringen. Maar als waterkever B een groot dispersievermogen heeft dan komt er een constante stroom vrouwtjes naar het poeltje om eieren af te zetten. Hierdoor wordt lokaal uiterst van soort B in het poeltje voorkomen, ondanks het feit dat de concurrentiekracht van waterkever B eigenlijk te laag is voor overleving. Zonder deze grotere ruimtelijke schaal erbij te betrekken is niet te begrijpen waarom soort B nog steeds voorkomt in het duinpoeltje. Dit netwerk van met elkaar verbonden levensgemeenschappen kan dus zorgen voor stabiele populaties van soorten in een biotoop (BERG 2010). Het belang van deze hiërarchie van ruimtelijke schalen en de integratie van deze schalen in onderzoek naar biodiversiteit geldt niet alleen voor het land, maar net zo goed voor het zoete en zoute water. Alleen zijn in het geval van het mariene milieu de schaal-eenheden een stuk groter.

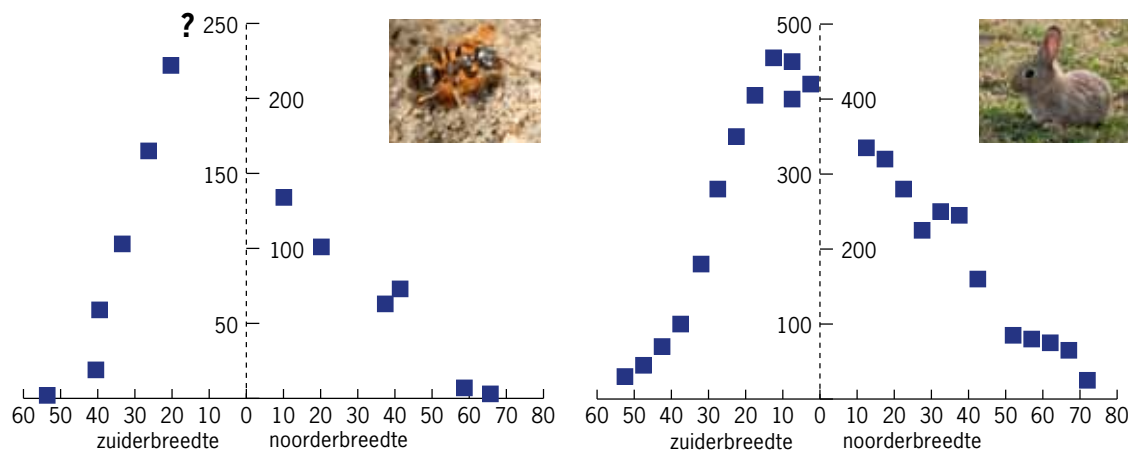
#### Vanuit het taxon

Wanneer men op een gemiddelde zomerse dag het Amsterdamse Bos bezoekt en een aantal uren kijkt en luistert naar vogels dan valt een aantal zaken op. De eerste waarneming is dat er waarschijnlijk heel veel merels *Turdus merula*, vinken *Fringilla coelebs*, en koolmezen *Parus major* worden gezien of gehoord. Maar een veel groter aantal soorten is men waarschijnlijk maar een enkele keer tegengekomen, bijvoorbeeld sperwer *Accipiter nisus*, tuinfluiter *Sylvia borin* of boomkruiper *Certhia brachydactyla*. En sommige vogels die in het bos tot broeden komen, bijvoorbeeld zomertortel *Streptopelia turtur* en ransuil *Asio otus*, zijn wellicht gemist. Met andere woorden; algemeenheid is een uitzondering, zeldzaamheid is de regel. De tweede waarneming is dat meeste soorten die in het Amsterdamse Bos leven in Neder-

land algemeen tot zeer algemeen zijn (fig. 2). Merels, koolmezen en tuinfluiters komen bijna overal voor. Een derde waarneming is dat de meest voorkomende vogels klein van stuk zijn. De studie van de vogelbevolking van het Amsterdamse Bos leert dat de vogelbevolking bestaat uit een relatief gering aantal, over het algemeen kleine soorten, die meestal in lage aantallen in het bos aanwezig zijn, maar wijd verspreid in Nederland voorkomen. Deze observatie gaat niet alleen op voor de vogels van het Amsterdamse Bos maar geldt ook voor andere biotopen en andere soortgroepen, in andere landen en continenten. Het is een algemeen waar te nemen patroon in de biodiversiteit (GASTON & BLACKBURN 2000). De verklaring voor dit patroon is niet zo makkelijk te geven. Dit komt deels omdat het onderzoek zich voornamelijk heeft gericht op de invloed van lokale omstandigheden, zoals het voedselaanbod en nestgelegenheid en de invloed van concurrentie en predatie op schommelingen in populatieomvang van vogels. Deze studies blijken niet in staat te zijn een sluitende verklaring te geven voor patronen in soortenrijkdom, aantallen individuen en lichaamsgrootte in een gebied. Factoren en processen die de rijkdom van vogels op de schaal van landen en jaren beïnvloeden moeten in het onderzoek worden betrokken en niet van één locatie maar van meer locaties, over een aantal jaren (GOSS-CUSTARD 1993). Om een voorbeeld te geven, de populatiegrootte van de boomklever *Sitta europaea* in het Amsterdamse Bos wordt ook beïnvloed door de populatieomvang van deze soort in de duinen en op de Utrechtse Heuvelrug. Deze populaties staan onderling in verbinding en maken deel uit van een grotere 'metapopulatie'. Studies op een grotere biogeografische schaal zijn dus noodzakelijk om de vogelsamenstelling van het Amsterdamse Bos te begrijpen.

#### Wat bepaalt regionale soortenrijkdom?

De onderzoeksgebieden macro-ecologie en biogeografie houden zich bezig met het verklaren van patronen in biodiversiteit van taxa die optreden op de schaal van landen en continenten. Typische vragen in dit vakgebied zijn bijvoorbeeld: (i) waarom zijn sommige taxa zo soortenrijk, (ii) waarom zijn er zo veel zeldzame soorten, (iii) waarom zijn er veel meer kleine soorten, (iv) waarom kennen sommige soorten geen grotere verspreiding en (v) waarom komen er zo veel soorten in de tropen voor (BLACKBURN & GASTON 2003)?

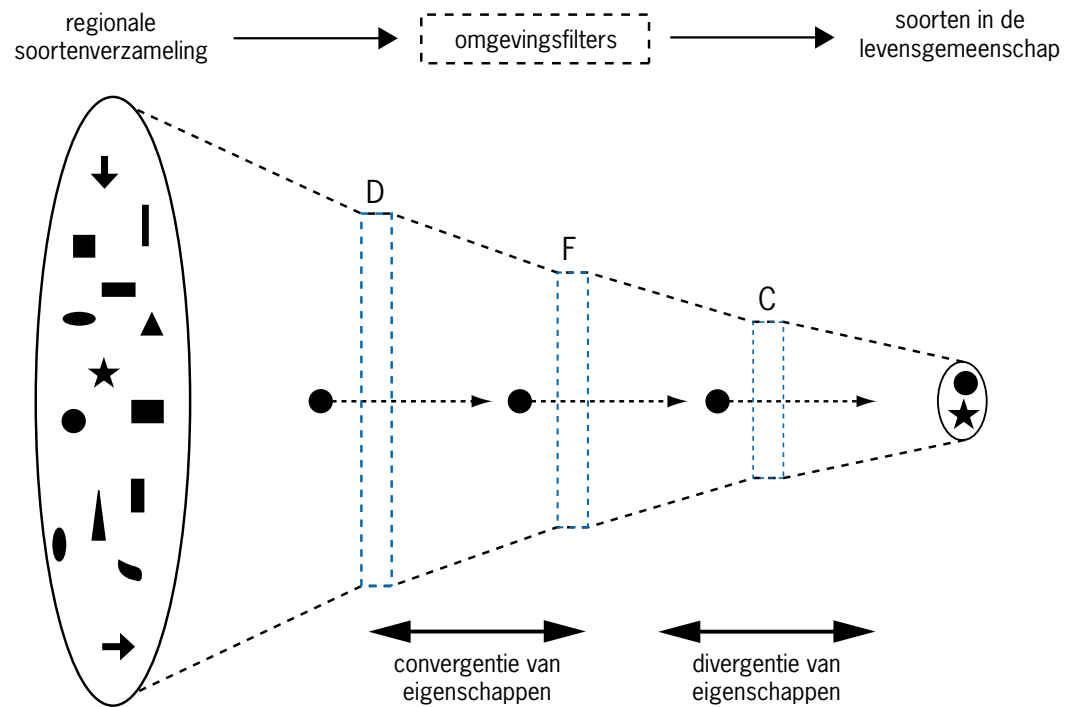


Figuur 3

Verandering in de soortenrijkdom van mieren in de Neotropische en Nearctische regio's en Europa (gebaseerd op KUSNEZOV 1957) en zoogdieren in Noord- en Zuid-Amerika (KAUFMAN & WILLIG 1998). Zowel op het zuidelijk als noordelijk halfrond neemt het aantal soorten mieren en zoogdieren af van de tropen naar de polen.

► **Figuur 4**

De opbouw van een nieuwe levensgemeenschap is niet willekeurig, maar lijkt aan regels gebonden. Welke soorten een plek bereiken wordt mede bepaald door drie zogenaamde 'omgevingsfilters'. De drie filters werken op basis van het feit dat soorten verschillen in eigenschappen, zoals in dispersievermogen (D, filter 1), fysiologische aanpassingen (F, filter 2) en concurrentievermogen (C, filter 3). Soorten komen alleen in een levensgemeenschap voor als zij de drie filters weten te passeren. De eerste twee filters laten soorten door met gelijkwaardige eigenschappen (goed dispersievermogen, juiste fysiologische aanpassing). Om het derde filter te passeren moeten soorten verschillen in eigenschappen. Merk op dat na elk filter minder soorten overblijven en dat een flink deel van de regionaal voorkomende soorten eruit wordt gefilterd.



Een van de oudste en meest onderzochte patronen in dit vakgebied is de afname in soortenrijkdom van de tropen naar de polen, de zogenaamde breedtegraad-diversiteitsgradiënt (WILLIG ET AL. 2003, fig. 3). Het was Alexander von Humboldt die na zijn reizen naar Zuid-Amerika als een van de eersten dit patroon onder woorden bracht, aan het begin van de negentiende eeuw. Later werd ook door Darwin en Wallace deze gradiënt in diversiteit opgemerkt. De afname van soortenrijkdom van de tropen naar de polen geldt overal op aarde (op het noordelijk en zuidelijk halfrond) en is vastgesteld voor verschillende soortenrijke groepen planten en dieren (onder andere mossen, vaatplanten, koralen, slakken, insecten, reptielen, vissen, vogels, zoogdieren) en tijdschalen (zowel recent als in het geologische verleden). De breedtegraad-diversiteitsgradiënt is wel omschreven als het 'krachtige stempel van het leven op aarde' (LEWIN 1989). Een diversiteitsgradiënt die hier veel op lijkt is de afname van soortenrijkdom met de toename van de hoogte langs een berg, de hoogtelijn-soortenrijkdomgradiënt (GASTON & BLACKBURN 2000, RAHBEK 1995).

Hoe dit patroon tot stand komt is echter nog steeds onderwerp van een levendige discussie en controverse. Er zijn meer dan 30 hypothesen naar voren gebracht die deze soortenrijkdomgradiënt zouden kunnen verklaren. Voor een zestal hypothesen is relatief veel bewijs gevonden (WILLIG ET AL. 2003). De 'geometrische beperkinghypothese' gaat niet uit van een biologische verklaring, maar suggereert dat de gradiënt toevallig tot stand komt. De verspreiding van land- en zoetwaterorganismen wordt beperkt door oceanen en bergketens. De ligging en het aantal van dergelijke geologische barrières bepaalt het voorkomen van soorten en daarmee het bestaan van de gradiënt. De andere hypothesen gaan wel uit van een biologische verklaring. Zo veronderstelt de 'geografisch oppervlaktehypothese' dat er meer soorten in de tropen leven omdat hier het oppervlak groter is. Van de tropen naar de polen wordt de omtrek van de

aarde kleiner en het oppervlakte dus geringer. Er is veel bewijs voor de stelling dat grote gebieden meer soorten kunnen bevatten, bijvoorbeeld door een toename in de variatie aan verschillende type leefgebieden (MACARTHUR & WILSON 1967). De 'productiviteitshypothese' stelt dat de jaarlijkse instraling van zonne-energie bepalend is voor de energiebeschikbaarheid van plant en dier. De lage energiebeschikbaarheid rond de polen zorgt voor een kort groeiseizoen, minder plantbiomassa en dus minder voedsel voor herbivoren, wat weer gevolgen heeft voor het aantal carnivoren. Hun populatieomvang wordt zo klein dat soorten verdwijnen. De productiviteit is in de tropen het hoogst en dus ook de soortenrijkdom. De 'energiehypothese' gaat ook uit van een verschil in instraling van zonne-energie, maar legt de nadruk op temperatuurverschillen die daar het gevolg van zijn. De temperatuur rond de polen ligt verder weg van de optimale temperatuur die organismen voor hun ontwikkeling nodig hebben dan in de tropen. De extreme koude op de polen vraagt bovendien om speciale en kostbare aanpassingen om te kunnen overleven. Koude speelt ook een rol in de historische verklaring, waar de nadruk ligt op de naweën van de negatieve gevolgen van landijs dat grote delen van de aarde in de laatste ijstijd heeft bedekt. Nadelige effecten waren geringer naar de tropen toe en zijn nog steeds zichtbaar. Volgens de 'evolutionaire snelheidshypothese' zijn er meer soorten in de tropen omdat door de hoge temperatuur soortvorming daar sneller verloopt dan in koude streken. De korte generatietijden, hogere mutatiesnelheid en toenemende selectiedruk in de tropen dragen bij aan een snelle soortvorming. De laatste hypothese, de 'Rapoport-reddingshypothese', stelt dat de grootte van het verspreidingsgebied van een soort toeneemt naar de polen. De lage soortenrijkdom met toenemende breedtegraad wordt verklaard door de hoge mate van tolerantie die soorten hebben voor het sterk wisselende klimaat rond de polen. Dit brengt met zich mee dat een soort op veel meer locaties kan overleven,

resultierend in een groter leefgebied. Tropische soorten zijn minder tolerant en hebben kleinere arealen.

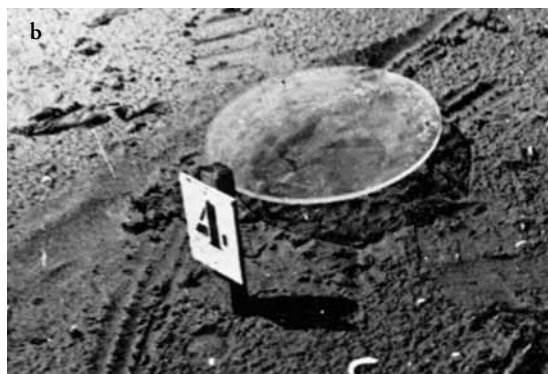
Al sinds de jaren 1960 wordt er veel onderzoek verricht aan de breedtegraad-diversiteitsgradiënt. Toch is er nog steeds geen antwoord op de vraag welke hypothese dit patroon het beste verklaart. Ten eerste heeft dit te maken met de idee dat wanneer er een duidelijk en algemeen patroon in de natuur is te herkennen, zoals de breedtegraad-diversiteitsgradiënt, er ook een algemene verklaring voor te vinden moet zijn (MACARTHUR & CONNELL 1966), die opgaat voor alle taxa, van alg tot zoogdier. Maar recent onderzoek aan ondergronds levende organismen leert dat een aantal taxa zich niet houdt aan de diversiteitsgradiënt. Zo hebben bodembacteriën, nematoden, mijten en springstaarten hun piek in soortenrijkdom in het gematigde gebied en niet in de tropen (DE DEYN & VAN DER PUTTEN 2005). Dit afwijkende patroon hangt waarschijnlijk samen met de dikte van de strooisellaag, de habitat en het voedsel van deze organismen, die het grootst is in onze omgeving. In de tropen breekt strooisel heel snel af. Bovendien is de kwaliteit van het strooisel, oftewel het gemak waarmee afgestorven bladmateriaal kan worden gegeten en verteerd, gemiddeld hoger rond onze breedtegraad. Dit komt doordat bladverliezende bomen bij ons minder investeren in afweer. Andere tot nu toe bekende uitzonderingen lijken soorten met een parasitaire levenswijze, (zee) wieren en sommige zoetwaterorganismen (WILLIG ET AL. 2003). Ten tweede kunnen sommige hypothesen wel de diversiteitsgradiënt op het noordelijk halfrond verklaren, maar niet op het zuidelijk halfrond. Bovendien is het testen van de verschillende hypothesen lastig omdat de uitspraken niet kwantitatief maar kwalitatief zijn en zijn mechanistische verklaringen die achter een hypothese schuilgaan aan elkaar gerelateerd of soms zelfs identiek zijn. En het is nu eenmaal moeilijk om een experiment uit te voeren over ruimtelijke schalen die landen en zelfs continenten overstijgen.

#### Wat bepaalt lokale soortenrijkdom?

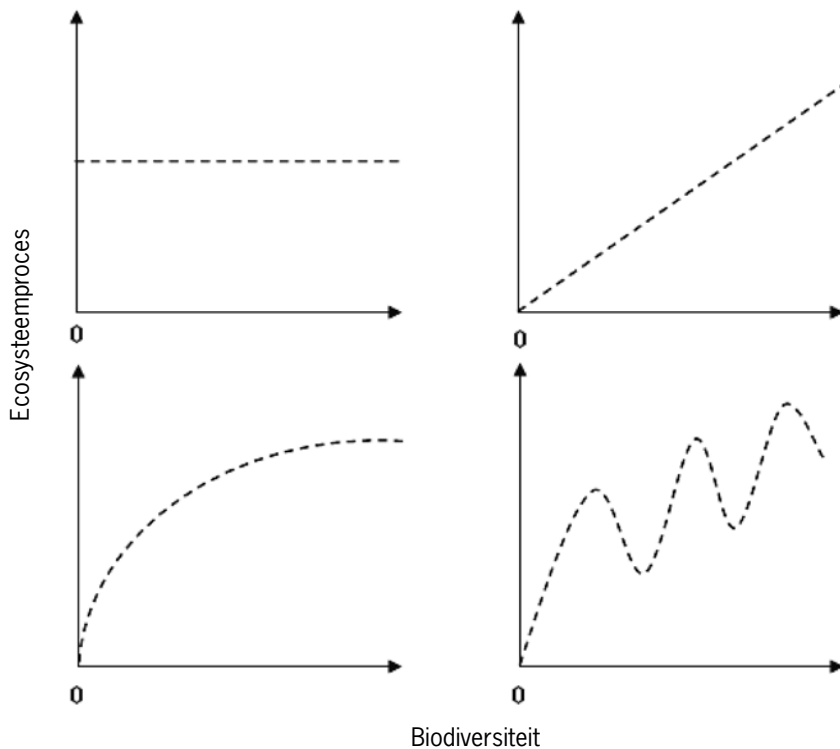
De meeste onderzoekers, floristen, faunisten en terreinbeheerders zijn met name geïnteresseerd in de diversiteit van een specifiek terrein of natuurgebied. Wat bepaalt nu de diversiteit in deze gebieden? Het aantal soorten in een levensgemeenschap en de soortensamenstelling worden bepaald door veel factoren, elk met hun eigen ruimtelijke schaal. Dit is het beste uit te leggen aan de hand van een voorbeeld. Bij het tot stand komen van een levensgemeenschap, bijvoorbeeld in recent drooggelegd land, komen soorten vanuit de omgeving naar de nieuwe beschikbare

locatie. De nieuwe levensgemeenschap is echter geen willekeurige afspiegeling van de soorten die in de omgeving voorkomen. De opbouw van de levensgemeenschap lijkt aan regels te zijn gebonden. Nederland kent ongeveer 380 soorten loopkevers (TURIN 2000). In de Oostvaardersplassen komen niet alle loopkeversoorten van Nederland voor maar een deelverzameling; de soorten van moerassen. Typische bossoorten of loopkevers die aan de duinen zijn gebonden komen er niet voor. Hoe komt zo'n deelverzameling tot stand? Kunnen we voorspellen hoe de levensgemeenschap er uitziet op basis van het toepassen van regels waaraan de opbouw moet voldoen? Bij de opbouw van een levensgemeenschap gaan de soorten uit de regionale soortenverzameling, de loopkevers van Nederland, als het ware door een set 'omgevingsfilters' die bepalen welke soorten door kunnen naar de Oostvaardersplassen. Onderzoekers onderscheiden een drietal filters, te weten het dispersiefilter, het fysiologische filter en het concurrentiefilter (OZINGA ET AL. 2005, WEIHER & KEDDY 1999, fig. 4). Aan de hand van het voorbeeld van loopkevers in Flevoland zullen we de werking van de filters illustreren.

In oktober 1967 werd een groot deel van het IJsselmeer afgesloten door een dijk, en daarna drooggepompt. Bij het droogvallen is uitgebreid onderzoek verricht naar het koloniseren van deze IJsselmeerpolders door loopkevers (fig. 5). In 1968 werden op een aantal plaatsen potvallen (voor het vangen van lopende loopkevers) en raamvallen (voor vliegende loopkevers) neergezet om de kolonisatie te volgen. Na een jaar vangen werden 54 soorten geteld (HAECK 1971), ongeveer 15% van het totaal aantal soorten loopkevers dat Nederland rijk is. Om de IJsselmeerpolders vanuit het omringende land te kunnen koloniseren moet een soort voldoende dispersievermogen bezitten om de polder te kunnen bereiken. Een nadere analyse van de gevangen



Figuur 5  
Vanaf 1968 werden de drooggelegde IJsselmeerpolders enkele jaren onderzocht op loopkevers: (a) *Poecilus cupreus*, (b) potval, (c) raamval.



▲ **Figuur 6**  
Diversiteit-functierelaties.  
Weergegeven zijn vier van de meer dan 50 veronderstelde relaties tussen veranderingen in het aantal soorten (diversiteit; x-as) en de gevolgen voor een ecosysteemproces (functie; y-as). Van linksboven naar rechtsonder de 'nulhypothese' of 'geen-effect-hypothese', de 'alle-soorten-doen-ertoe-hypothese', de 'verzadiging-hypothese', en de 'onvoorspelbaarheidshypothese'. Voor uitleg zie tekst.

loopkevers liet een interessant fenomeen zien. Driekwart van de met een potval gevangen loopkevers bleken langvleugelig te zijn. De overige gevangen loopkevers waren soorten met vleugeldimorfie, waarbij zowel langvleugelige als kortvleugelige individuen in een populatie kunnen voorkomen. Wat bleek? Gemiddeld meer dan 50% van de gevangen individuen van de dimorfe soorten was langvleugelig, terwijl dit maar 5% was in oude Drentse heidevelden (TURIN 2000). Bovendien werden 31 van de 54 soorten in de raamvallen gevangen, waaronder veel soorten met vleugeldimorfie; die kunnen dus echt vliegen. Soorten waarvan bekend is, of verwacht wordt, dat ze niet kunnen vliegen zijn in de eerste jaren van het onderzoek niet aangetroffen (HAECK 1971). Het aandeel vliegende loopkeversoorten in 1968 was veel hoger dan op basis van het aandeel in de totale Nederlandse loopkeverfauna (63%) verwacht kan worden. Het dispersiefilter laat dus in eerste instantie alleen die soorten door die een goed verbreidingsvermogen bezitten.

Als een loopkever de IJsselmeerpolders kan bereiken dan houdt dit nog niet in dat de soort er kan overleven. De drooggevallen delen van Zuidelijk Flevoland waren in het begin zeer nat en schaars begroeid met riet *Phragmites australis*, blaartrekkende boterbloem *Ranunculus sceleratus* en moerasandijvie *Tephrosia palustris*. Overstroming kwam op sommige delen geregeld voor, met name in de winter. Alleen loopkevers die fysiologisch bestand zijn tegen een hoge bodemvochtigheid kunnen onder dergelijke omstandigheden overleven. Van de gevonden loopkevers die leven in heiden (zeven soorten), bossen (zes soorten), of landbouwgronden (11 soorten) werden meestal maar één of een paar individuen gevangen. Zij kregen geen vaste voet aan de grond, waarschijnlijk omdat het te nat was. De overige loopkevers waren soorten van oevers en natte gebieden. Zij kwamen meestal in hoge dichtheden voor. Deze groep van soorten is naast het dispersiefilter ook het fysiologisch filter gepasseerd.

Is de polder eenmaal bereikt en kan de soort er overleven dan moet de soort ook nog concurreren met de al aanwezige loopkeversoorten. Dit vraagt om andere eigenschappen dan een goed dispersievermogen of de juiste fysiologische eigenschappen. Nieuw binnengekomen kevers moet afwijken om concurrentie met andere soorten te vermijden. In eerste instantie kwamen de vliegende soorten binnen. Zij vonden een overschot aan voedsel en afwezigheid van belangrijke predatoren als mollen, spitsmuizen en grotere ongevleugelde loopkeversoorten. Veel van deze vliegende soorten overwinteren als volwassen kever en zijn weinig specifiek in hun habitatkeuze (eurytoop) (TURIN 2000). Het bezitten van een goed dispersievermogen gaat echter vaak gepaard met een slecht concurrentievermogen. Een plant of dier kan zijn energie maar één keer uitgeven en moet een keuze maken tussen óf een goed vliegvermogen óf een goed concurrentievermogen (KNEITTEL & CHASE 2004). Zwakke concurrenten vliegen weg naar een plek zonder of met minder concurrenten, slechte vliegers moeten concurreren met de aanwezige soorten. Met de jaren begon de vegetatie in de IJsselmeerpolders te veranderen en er treedt successie op. De bodem werd droger en het aantal habitats nam toe. Veel van de loopkevers uit heiden, bossen en agrarische gebieden die in 1968 wel binnenkwamen maar zich niet konden vestigen zijn nu zeer algemeen (TURIN 2000). Daarnaast zijn vanuit het oude land, via aangelegde wegen en dijken, een groot aantal lopende loopkeversoorten de polders binnengekomen. Hieronder bevinden zich ook de eerste echte bossoorten en andere specialisten. Zij moeten het hebben van hun concurrentiekracht. Volgens het laatste overzicht komen er nu 133 soorten loopkevers in Flevoland voor (MULLWIJK & FELIX 2010). Het algemene belang van de drie filters bij de opbouw van levensgemeenschappen, en de rol die eigenschappen van soorten spelen, met name tolerantie en dispersie, wordt momenteel verder onderzocht. Het lijkt erop dat ook bij planten dezelfde omgevingsfilters een goede verklaring geven voor gevonden verschillen in soortensamenstelling van vegetaties (OZINGA ET AL. 2005).

#### WAT IS HET BELANG VAN SOORTENRIJKDOM?

De afgelopen decennia is veel ecologisch onderzoek verricht naar het belang van biodiversiteit voor de instandhouding van de natuur. In dit onderzoek staan twee integratieniveaus centraal, dat van de levensgemeenschap en dat van het ecosysteem. Op het niveau van de levensgemeenschap wordt vooral de vraag gesteld hoe veranderingen in biodiversiteit enerzijds sturend kunnen zijn voor de productiviteit of biomassaopbrengst van de levensgemeenschap en anderzijds de stabiliteit van de levensgemeenschap bepalen. Stabiliteit wordt hier gedefinieerd als fluctuaties in populatiedichtheden, de weerstand die populaties kunnen bieden tegen verstoringen uit de omgeving en het herstel van de levensgemeenschap na een verstoring. Stabiliteit beïnvloedt het voortbestaan van populaties en levensgemeenschappen en is dus medebepalend voor de diversiteit en productiviteit. Op het niveau van het ecosysteem wordt vooral de vraag gesteld hoe veranderingen in biodiversiteit belangrijke processen zoals bestuiving van planten, de afbraak van organische stof en nutriëntkringlopen beïnvloeden.

In de literatuur zijn meer dan 50 hypothesen te vinden die

de relatie tussen diversiteit en een functie – bijvoorbeeld bestuiving, productie of stabiliteit – beschrijven (LOREAU ET AL. 2002). Deze veelheid van hypothesen is in een aantal grote groepen onder te verdelen (fig. 6). De eerste hypothese, ook wel nulhypothese genoemd, veronderstelt dat van een verband tussen soorten-aantal en het functioneren van het ecosysteem geen sprake is. Veranderingen in biodiversiteit hebben geen gevolgen voor het ecosysteem. De tweede groep hypothesen veronderstelt dat elke soort van belang is en dat iedere soort een omschreven functie vervult. Achteruitgang in biodiversiteit heeft dus altijd negatieve consequenties voor de natuur, en die consequenties zijn min of meer voorspelbaar. Volgens de derde groep hypothesen oefenen soorten wel een invloed op het systeem uit, maar die invloed neemt af naarmate er meer soorten aanwezig zijn. Er treedt als het ware een soort verzadiging op. In een ecosysteem met een hoge diversiteit zal een geringe verandering in het aantal soorten niet merkbaar zijn. Maar neemt de diversiteit af dan komt er een moment dat verlies van soorten wel gevolgen heeft voor het functioneren van het ecosysteem. De gevolgen voor de natuur zullen groter zijn naarmate er minder soorten overblijven. Volgens de vierde en laatste categorie van hypothesen kun je niet voorspellen wat er gebeurt bij een verandering in het soorten-aantal. De consequenties van soortverlies zijn namelijk afhankelijk van de lokale omstandigheden. Soms wordt verlies gevolgd door een vermindering van ecosysteemfuncties, maar soms ook door een toename in het functioneren. Er treedt dus wel een verandering op in de natuur, maar je kunt de gevolgen van veranderingen in biodiversiteit niet voorspellen. In het vervolg van het hoofdstuk zullen we laten zien dat het niet zo makkelijk is om vast te stellen welke van deze vier categorieën van hypothesen de werkelijkheid het beste benadert.

#### Populaties en levensgemeenschap

Een levensgemeenschap is een verzameling planten en dieren die bij elkaar voorkomen en een relatie met elkaar hebben, bijvoorbeeld als prooi-predator, gastheer-parasiet, plant-mycorrhizaschimmel, of die elkaar beconcurreren om hulpbronnen. Binnen een levensgemeenschap zijn twee vormen van diversiteit te onderscheiden: diversiteit binnen een trofieniveau of groep, bijvoorbeeld het aantal plantensoorten in de vegetatie, en diversiteit over trofieniveaus of groepen, bijvoorbeeld het aantal soorten planten en hun bestuivers en herbivoren. Het aantal trofieniveaus is uit te breiden met bijvoorbeeld de predatoren van de bestuivers aan de bovenkant van het voedselweb en met mycorrhizaschimmels op plantenwortels aan de onderkant van het web. Een vraag die veel wordt gesteld is hoe belangrijk de soortenrijkdom nu is voor het functioneren van de levensgemeenschap. Een tweede veelgestelde vraag is hoe de stabiliteit van de levensgemeenschap, het voortbestaan onder stress, afhangt van diversiteit. Hieronder zullen we beide vragen behandelen.

#### De relatie tussen diversiteit en biomassa-productie

Veel onderzoek is uitgevoerd aan biodiversiteitrelaties binnen een trofieniveau, met name naar het verband tussen het aantal plantensoorten en de totale biomassa-productie door de vegetatie. Deze diversiteit-productierelatie is over het algemeen positief (fig. 6). Hoe meer soorten er aanwezig zijn

hoe hoger de opbrengst. Darwin (1859) was een van de eersten die opmerkte dat soortenrijke plantengemeenschappen productiever lijken dan soortenarme vegetaties. Het heeft echter een lange tijd geduurd voordat het belang van diversiteit voor biomassa-productie experimenteel werd getoetst. Een klassiek en veel geciteerd veldexperiment naar de diversiteit-productierelatie is het experiment van Tilman et al. (1996) in het Cedar Creek natuurreservaat. In dit experiment zijn kleine proefveldjes ingezaaid met een toenemend aantal soorten Noord-Amerikaanse prairieplanten (fig. 7). Met een toename van de soortenrijkdom in de proefveldjes nam de plantbiomassa toe. Andere, nog grootschaligere experimenten komen tot eenzelfde conclusie: soortenrijke graslanden in Europa zijn productiever (HECTOR ET AL. 1999). Een overzicht van de vele experimenten waarin de rijkdom aan plantensoorten werd gemanipuleerd laat zien dat de gemiddelde opbrengst van een plant wanneer deze alleen opgroeit 1,7 keer lager ligt dan de opbrengst van soortenrijke mengsels (CARDINALE ET AL. 2007). De hoge productie in plantenmengsels wordt verklaard door enerzijds de complementariteit van planten in het gebruik van de beschikbare voedingsstoffen en anderzijds door facilitatie tussen plantensoorten. Complementariteit houdt in dat elke nieuwe plantensoort in de vegetatie het overgebleven deel van de nog beschikbare voedingsstoffen weet te benutten. In soortenrijke vegetaties gebruiken de aanwezige planten gezamenlijk dus een groter deel van de beschikbare voedingsstoffen, met een hogere totale biomassa-productie tot gevolg. Facilitatie houdt in dat in aanwezigheid van plant A plant B beter gaat groeien en/of omgekeerd, in vergelijking tot de groei van beide planten als ze alleen opgroeien. In het experiment van Hector et al. (1999) blijkt bijvoorbeeld dat als rode klaver *Trifolium pratense*, een stikstofbinder, samen met een ander kruid voorkomt de totale plantbiomassa in het plantenmengsel stijgt en hoger is dan wanneer rode klaver en het andere kruid afzonderlijk opgroeien.

De resultaten uit deze plantenstudies worden veel gebruikt als argument in discussies over het behoud van biodiversiteit. Biodiversiteit is goed, alle soorten zijn van belang en verlies aan soorten moet dus worden voorkomen. Op deze conclusie valt echter nogal wat af te dingen. Er zijn kritische kanttekeningen te plaatsen bij de opzet van sommige diversiteitexperimenten. Zo kan de aanwezigheid van 'verborgen



**Figuur 7**

Het Cedar Creek proefveld-complex in Minnesota (vs). Het experiment is in 1994 opgezet om te bestuderen hoe het aantal plantensoorten ecologische processen beïnvloedt. Experimenteel wordt in veldjes van 9×9 m het aantal plantensoorten gemanipuleerd, van 1 tot 16 soorten. Elk jaar wordt in elk veldje de samenstelling van de vegetatie gecontroleerd en de opbrengst in biomassa per plantensoort vastgesteld.

behandelingen' in de proefopzet mede de uitkomst van diversiteitsexperimenten beïnvloeden (HUSTON 1997). Een van deze verborgen behandelingen is bijvoorbeeld een gelijktijdige toename van de voedselbeschikbaarheid (bijvoorbeeld door bemesting) met een toename van het aantal soorten. Wat bepaalt dan de biomassaopbrengst, het aantal soorten of de voedselrijkdom? Een tweede voorbeeld is de verhoogde kans om voor soortenrijke combinaties een soort te selecteren met een hoge biomassa, het zogenaamde selectie-effect. Wat bepaalt dan de productie, het aantal soorten of de aanwezigheid van deze specifieke soort? Een derde voorbeeld is dat in het overgrote deel van de gepubliceerde biodiversiteitsexperimenten de levensgemeenschap uit een kunstmatige samenstelling van planten bestaat die onder natuurlijke omstandigheden soms niet naast elkaar zouden groeien, een korte geschiedenis delen, of in andere dan de ingezaaide verhoudingen voorkomen. De keuze van de soorten, het aantal soorten en hun locatie in het experiment worden bepaald door de onderzoeker. Dit is meestal een willekeurig proces. De soortensamenstelling van natuurlijke gemeenschappen daarentegen wordt gestuurd door de drie filters (dispersie, fysiologie en concurrentie) die bepaalde soorten selecteren boven anderen. Dit is een onwillekeurig proces. Hun gezamenlijke voorkomen is de uitkomst van allerlei processen die over een lange tijdschaal hebben geresulteerd in de huidige samenstelling.

#### *Functionele diversiteit*

Wat opvalt in recente biodiversiteitstudies is dat er een belangrijke rol is weggelegd voor zogenaamde functionele diversiteit. De nadruk ligt hier op de aanwezigheid van planten met bepaalde kenmerken en functies en minder op het aantal soorten in de levensgemeenschap (HOOPER ET AL. 2005). Levensvormen van planten, zoals grassen, kruiden, struiken of stikstofbinders, verschillen in bijvoorbeeld hoogte, opname van stikstof en fosfor, de chemische samenstelling van het blad en gevoeligheid voor klimaatverandering, verandering in voedselaanbod en begrazing door herbivoren. De diversiteit aan aanwezige levensvormen en de interacties tussen levensvormen overschaduwen het effect van soortenrijkdom. De combinatie van een stikstofbinder, bijvoorbeeld een klaver, en een gras doet het beter dan twee stikstofbinders of twee grassen. Met andere woorden, de getalmatige diversiteit is gelijk, de samenstelling verschilt, evenals het effect op de biomassa-productie. Maar ook binnen een levensvorm is de identiteit van de plant van belang. Rode klaver *Trifolium pratense* en witte klaver *T. repens* zijn beide in staat om stikstof uit de lucht vast te leggen in hun wortelknolletjes. Door deze eigenschap, afwezig bij de andere plantlevensvormen, verrijken zij de bodem met stikstof en verhogen zo de productie. Echter, witte klaver is veel minder gevoelig voor vraat door de aanwezigheid van blauwzuurverbindingen in het blad, een eigenschap die afwezig is bij rode klaver. Voor het stikstofgehalte van de bodem maakt het dus uit welke klaversoort aanwezig is als de vegetatie onder een hoge begrazingsdruk staat. Planten spelen een grote rol in het onderzoek naar het belang van soortenrijkdom en soortensamenstelling voor het functioneren van de levensgemeenschap. Hetzelfde gaat ook op voor ecosysteemprocessen. Dit neemt niet weg dat

de gevonden verbanden tussen soortenrijkdom en -samenstelling en eigenschappen van de levensgemeenschap ook opgaan voor dieren en de functies die zij in de levensgemeenschap vervullen.

#### *De relatie tussen diversiteit en stabiliteit van de levensgemeenschap*

De Engelse en gezaghebbende ecooloog Elton was een van de eersten die een verband tussen het aantal soorten in een levensgemeenschap (complexiteit) en de constantheid in de samenstelling van die gemeenschap (stabiliteit) veronderstelde, de zogenaamde diversiteit-stabiliteitrelatie. Hij schreef een zeer invloedrijk boek over de kwalijke gevolgen van invasies van niet-inheemse soorten voor het ecosysteem. Elton (1958) geeft in dit boek zes hoofdrekenen aan, gebaseerd op veldwaarnemingen, waarom complexere systemen stabielier zijn dan simpele systemen (tabel 1). Zijn 'complexiteit-bevordert-stabiliteitstelling' heeft de afgelopen 50 jaar tot veel controverses geleid, die vooral voortkwam uit het gebruik van verschillende definities van stabiliteit door verschillende onderzoekers (kader 4). Wat deze definities met elkaar gemeen hebben is dat een hoge diversiteit een soort 'verzekering' biedt tegen instabiliteit van levensgemeenschappen in variabele milieus. Dit verband is neergelegd in de verzekeringshypothese. Deze verzekeringshypothese is getoetst met het hierboven genoemde onderzoek van Tilman en collega's (1996). In hun proefveldjes schommelt de biomassa van graslandvegetaties minder in de tijd (is stabielier) als de plantenrijkdom hoger is, maar de stabiliteit van de populatie van de afzonderlijke plantensoorten neemt juist af (TILMAN ET AL. 2006). Dit lijkt tegenstrijdig, maar is makkelijk te verklaren. Als het aantal plantensoorten toeneemt wordt het aandeel aanwezige voedingsstoffen voor elke soort kleiner en neemt bovendien de concurrentie om licht toe.

#### **Tabel 1**

Observaties die ten grondslag liggen aan de stelling dat complexe of soortenrijke levensgemeenschappen stabielier zijn dan eenvoudige of soortenarme levensgemeenschappen (ELTON 1958).

1. In een simpel, soortenarm modelsysteem fluctueert het aantal individuen in een populatie veel sterker dan in een meer complex, soortenrijk modelsysteem.
2. Hoe meer energiestromen beschikbaar zijn om energie naar een consument te leiden, des te lager zijn de consequenties voor de levensgemeenschap als er een energiestroom wegvalt.
3. Monoculturen in de landbouw zijn veel gevoeliger voor de uitbraak van plagen dan gemengde culturen.
4. Er breken minder plagen uit in levensgemeenschappen in de tropen (hoge soortenrijkdom) dan in levensgemeenschappen met een gematigd klimaat (gemiddelde soortenrijkdom).
5. Populatiecycli tussen soorten treden voornamelijk op in soortenarme levensgemeenschappen, zoals de cycli tussen poolhaas en poolvos in het arctische gebied.
6. Invasie van nieuwe soorten op oceanische eilanden is het makkelijkst op eilanden die soortenarm zijn.



### DE DIVERSITEIT-STABILITEITRELATIE

Er zijn vier definities van stabiliteit, die gebaseerd zijn op verschillende achterliggende principes (Pimm 1986). Het onzorgvuldige en door elkaar gebruiken van deze definities heeft in het verleden sterk bijgedragen aan de onduidelijke discussie over het belang van soortenrijkdom voor de overleving van populaties en levensgemeenschappen. In de hieronder gegeven definities van stabiliteit is de stabiele levensgemeenschap met een ononderbroken en de minder stabiele levensgemeenschap met een gestippelde lijn weergegeven. Als voorbeeld nemen we het voorkomen van algen in zoetwater, maar de definities hebben een universele geldigheid voor alle type levensgemeenschappen.

**A – Variabiliteit** De populatieomvang van algensoorten is niet constant. Hun aantal kan sterk fluctueren in de tijd, door voortplanting en sterfte. Soorten die sterk fluctueren komen af en toe met een gering aantal individuen voor (komen in de buurt van het nulpunt van de y-as), en dat maakt deze soort kwetsbaar voor uitsterven. Er hoeft maar iets te gebeuren en ze zijn er niet meer. Een geringe fluctuatie in het aantal individuen daarentegen (een lage variabiliteit) draagt bij aan de overlevingskans van die algensoort. Er zijn genoeg individuen aanwezig om negatieve effecten van toevallige gebeurtenissen op te vangen. In een soortenrijke levensgemeenschap zijn

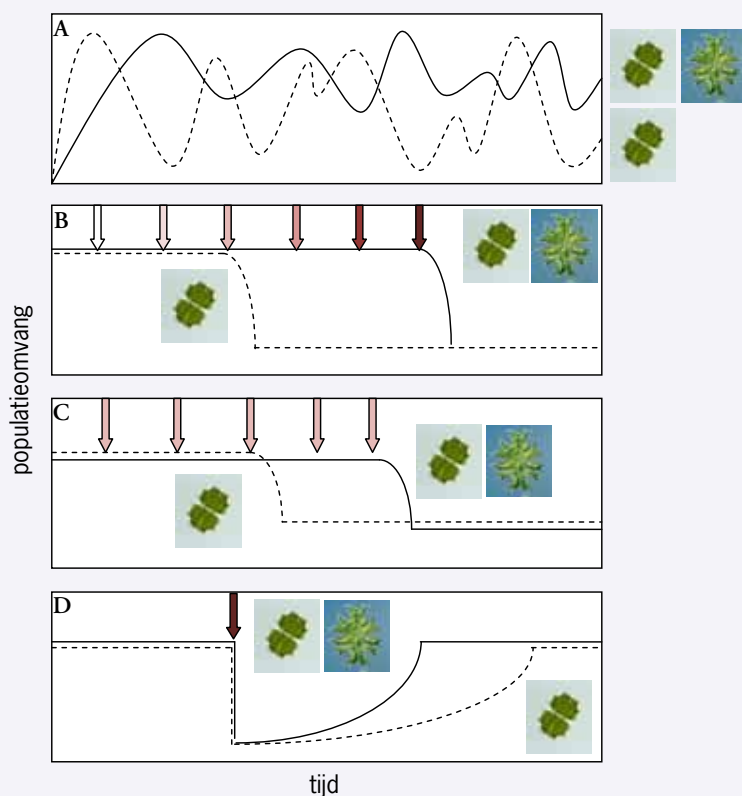
er altijd wel een of meer algensoorten aanwezig met een relatief grote populatieomvang en een geringe populatiefluctuatie. Bovendien hebben niet alle algensoorten op hetzelfde moment hun populatiepiek; hoe meer algensoorten hoe gelijkmatiger de populatiepieken over een jaar zijn verdeeld. Door dit mechanisme van uitmiddelen zijn deze levensgemeenschappen meer gelijkmatig in de totale dichtheid aan algen (stabiel) – evenals de chlorofylconcentratie en dus de zuurstofproductie in het water – dan levensgemeenschappen met een lager aantal algensoorten, met sterke fluctuaties in algen, en water met fluctuerende chlorofyl- en zuurstofgehalten.

**B – Weerstand** Milieuveranderingen oefenen continu druk uit op algen in het zoete water. Niet alle algensoorten kunnen even goed overweg met bijvoorbeeld een toename in het fosfaatgehalte. Sommige soorten verdwijnen al bij een geringe toename van fosfaat in het water. De populaties van deze gevoelige soorten zijn minder stabiel. In zoet water met veel algensoorten zijn er altijd wel een of meer soorten die aan een relatief hoge fosfaatbelasting weerstand kunnen bieden. Dit zijn niet altijd per definitie de meest algemene algen. Deze ongevoelige soorten vullen de opgevallen plaatsen op van de algen die reeds bij een geringe fosfaatbelasting al zijn uitgestorven. Door dit compensatiemechanisme is

de totale dichtheid aan algen in deze soortenrijke levensgemeenschappen bij een hoog fosfaatgehalte (rode pijl) gelijk aan de dichtheid bij een lage belasting (roze pijl), en is er evenveel chlorofyl en zuurstof aanwezig in het water. Deze levensgemeenschappen zijn dus stabiel in vergelijking tot de situatie waarbij een lage fosfaatconcentratie al leidt tot een afname van het aantal algen, chlorofyl en zuurstof. Dit proces is onafhankelijk van de tijdsduur waarin deze milieudruk wordt uitgeoefend, maar alleen afhankelijk van de mate van druk.

**C – Persistentie** Deze definitie lijkt op de definitie van weerstand, alleen is de mate van fosfaatbelasting constant en is de tijdsduur waarin een milieudruk invloed uitoefent op de levensgemeenschap wel van belang. Sommige algen verdwijnen al vrij snel uit de levensgemeenschap bij een bepaalde concentratie fosfaat in het water. Water dat rijk is aan soorten zal altijd wel een of meer algen bevatten die het lang onder een constante fosfaatbelasting uithouden. Deze soorten kunnen de opgevallen plaatsen van minder persistente soorten overnemen. Het gevolg is weer dat door het compensatiemechanisme persistente levensgemeenschappen met een hoge diversiteit een gelijke dichtheid aan algen hebben, en het water een gelijke concentratie chlorofyl en zuurstof als toen ze nog maar kort werden blootgesteld. De minder persistente levensgemeenschap is al bij korte blootstellingsduur aan een gelijke hoeveelheid fosfaat in het water in totaal aantal algen afgenomen.

**D – Herstel** Als de algengemeenschap door invoer van water met een hoog fosfaatgehalte (de pijl) uit balans raakt (de dichtheid aan algen neemt af) dan kan na het inlaten van schoon water herstel optreden. Het totaal aantal algen groeit weer aan tot het oude niveau. Sommige algen groeien snel en reproduceren daarom eerder dan traag groeiende soorten. Weer andere soorten produceren meer cellen per reproductiegebeurtenis. Dit is het verzekeringsprincipe. In soortenrijke algengemeenschappen komen altijd wel een of meer soorten voor die snel reproduceren of die proportioneel veel bijdrage aan het herstel in de algendichtheid. Deze levensgemeenschappen keren sneller terug naar hun oude evenwichtssituatie en zijn dus stabiel dan soortenarme levensgemeenschappen die daar veel langer over doen of die zelfs helemaal niet meer terugkeren in hun oude toestand, maar in een nieuw, alternatief evenwicht terechtkomen, met een lagere totale dichtheid aan algen dan in de oude situatie.



Het aantal individuele planten per soort neemt als gevolg daarvan af. Kleine populaties fluctueren veel meer in de tijd, en hebben een grotere kans om lokaal uit te sterven. Dat dit geen effect heeft op de totale biomassa van de vegetatie zit hem in het feit dat de aantalsschommelingen van alle aanwezige plantensoorten worden gemiddeld (DOAK ET AL. 1998, TILMAN ET AL. 2006). Hoe hoger het aantal soorten, hoe stabiel de gemiddelde biomassa, als de soorten tenminste van elkaar verschillen in het moment waarop ze hun hoogste dichtheid bereiken. Maar de werkelijkheid is toch altijd weer complexer. In niet-ingezaaide proefveldjes, waarin zaden vanuit de omgeving tot een soortenrijkere vegetatie hebben geleid dan in ingezaaide veldjes, waren de schommelingen in vegetatiebiomassa het grootst, dus juist een negatief verband tussen diversiteit en stabiliteit (BEZEMER & VAN DER PUTTEN 2007). Dit experiment toont aan dat de omstandigheden waaronder een experiment wordt uitgevoerd bepalend kunnen zijn voor de uitkomst. Dit maakt het moeilijk om met algemeen geldige principes te komen.

In een eerder experiment liet Tilman (1996) ook zien dat soortenrijke vegetaties beter weerstand kunnen bieden aan ernstige droogte; de vegetatiebiomassa nam minder af. Herstel na de droogte bleek echter niet gerelateerd te zijn aan de diversiteit van de vegetatie. In Zwitsers onderzoek vonden echter dat soortenarme vegetaties, na het uitsluiten van regenval, veel beter weerstand bieden aan droogte en ook sneller herstellen na een periode van droogte (PFISTERER & SCHMID 2002). Dit is het tegenovergestelde van wat men verwacht onder de verzekeringshypothese. De verklaring is de afwezigheid van droogtegevoelige soorten in veldjes met een laag aantal plantensoorten. Met andere woorden, met een toename in het aantal soorten neemt de kans toe dat er planten in de vegetatie voorkomen die gevoelig zijn voor droogte. Dit maakt soortenrijke vegetaties gevoeliger voor perioden van droogte.

Uit het resultaat van het Zwitserse onderzoek zou men kunnen concluderen dat er best een aantal plantensoorten kan worden gemist zonder dat dit ten koste gaat van de weerstand van de levensgemeenschap. Het is echter goed om zich te realiseren dat deze experimenten zijn uitgevoerd bij één enkele verstoring, namelijk droogte. Onder natuurlijke omstandigheden treden meer verstoringen, al dan niet tegelijkertijd, op. Sommige planten kunnen droogte goed verdragen, bijvoorbeeld door het vasthouden van water in het blad, maar kunnen zich slecht wapenen tegen vraat. Andere planten zijn gevoelig voor droogte, maar kunnen vraat door een sprinkhaan of andere bladeters beperken door het aanmaken van specifieke stoffen die het blad minder eetbaar maken. Bij droogte zijn de droogtetolerante planten in het voordeel. Zij bepalen dan de weerstand en het herstel van de vegetatie. Maar als de droogtegevoelige planten na een droogte zijn verdwenen dan is de vegetatie niet alleen soortenarmer maar ook minder goed bestand tegen insectenvraat, dus minder stabiel geworden. Levensgemeenschappen zouden dus, uit voorzorg, uit een groot aantal soorten moeten bestaan om de verschillende typen van verstoringen het hoofd te kunnen bieden. Dit noemt men ook wel het voorzorgsprincipe.

Wat zijn de laatste inzichten in het diversiteit-stabiliteitsdebat? De controverse is nog lang niet over. Allereerst tonen

biodiversiteitexperimenten aan dat de verschillende vormen van stabiliteit (kader 4) niet noodzakelijkerwijs eenduidig reageren op veranderingen in soortenrijkdom. Daarnaast blijkt dat diversiteit over het algemeen stabiliteit verhoogt, maar dat het aantal soorten niet de drijvende kracht is. De oorzaak lijkt te liggen in een toename in soortenrijke levensgemeenschappen om op verschillende manieren op veranderingen in de omgeving te reageren. Dat komt door de vele zwakke interacties tussen soorten in soortenrijke systemen, zoals in een plant-bestuivernetwerk. Dit netwerk beschrijft de onderlinge relaties tussen planten en hun bestuivers. De meeste soorten hebben met maar een beperkt aantal andere soorten een relatie en een gering aantal soorten is met veel andere soorten in het netwerk verbonden (BASCOMPTE & JORDANO 2007). Om een voorbeeld te geven, een paardenbloem *Taraxacum officinale* in een grasland wordt door een scala aan insecten bestoven, wat resulteert in veel, maar zwakke relaties tussen plant en bestuiver. Valt een zweefvlieg weg dan nemen de overgebleven bestuivers de rol over. Er is nauwelijks een invloed op het bestuivingssucces waarneembaar; het aantal paardenbloemen zal niet sterk fluctueren. Echter, als het aantal bestuivers verder afneemt, nemen de overgebleven interacties tussen soorten in sterkte toe. Dit verhoogt de kans op instabiliteit in de levensgemeenschap als in de toekomst meer bestuivers lokaal uitsterven (BASCOMPTE & STOUFFER 2009). Ook blijkt dat het verlies van een generalist, de paardenbloem die veel bestuivers van nectar voorziet (meer interacties aangaat), negatiever uitpakt voor de stabiliteit van de levensgemeenschap dan het verlies van een specialist, bijvoorbeeld een rolklaver *Lotus corniculatus* die vooral door bijen en hommels wordt bezocht (DUNNE ET AL. 2002). Hetzelfde zou gelden voor generalistische bestuivers die verschillende plantensoorten bezoekt. Hun verlies zal het voortbestaan van de levensgemeenschap meer onder druk zetten dan het verlies van een specialistische bestuiver. Soorten die met veel andere soorten in de levensgemeenschap zijn verbonden zijn dus belangrijk voor het behoud van biodiversiteit. Bij het beschermen van soorten in natuurgebieden zou met deze informatie rekening moeten worden gehouden.

#### *Levensgemeenschap uit balans: alternatief evenwicht*

Bij een voortschrijdend verlies van soorten, ook die met zwakke interacties, breekt een moment aan waarop de levensgemeenschap plotseling, van het ene op het andere moment, verandert. Het systeem raakt uit balans, herstelt niet meer naar de oude situatie maar er stelt zich een nieuw evenwicht in. Je zou veronderstellen dat dit alleen gebeurt onder invloed van een plotseling optredende, flinke milieudruk, zoals een lozing van gifstoffen, een extreem warme zomer, of een sterke toename van de versnippering van leefgebieden. Echter, een voortdurende maar geringe achteruitgang in het aantal soorten, kan het ecosysteem op den duur zo uithollen dat een ogenschijnlijk kleine verstoring catastrofale gevolgen heeft. Een mooi voorbeeld is de verschuiving van helder naar troebel water in meren en plassen door eutrofiëring (SCHEFFER & CARPENTER 2003). Helder water is rijk aan algen, planten, ongewervelden en vissen. Door fosfaatverrijking van het oppervlaktewater neemt de groei van waterplanten en algen sterk toe. De samenstelling van de algen

verschuift naar soorten die algenbloei vertonen in de zomer. Dit maakt het water minder geschikt voor ander leven, door giftigheid en oneetbaarheid van de algen. Door algenbloei dringt het licht minder diep door in het water, het aantal waterplanten neemt sterk af, met zuurstofloosheid en vissterfte tot gevolg (CARPENTER ET AL. 1999). Dit nieuwe stadium is stabiel. Terugdringen van het fosfaatgehalte na eutrofiëring, bijvoorbeeld door het inlaten van fosfaatarm water, leidt niet direct tot herstel. Door wind en bodemwoelende vissen zoals brasem *Abramis brama* en karper *Cyprinus carpio* komt aan het sediment gebonden fosfaat weer in het water terecht. Dit maakt het moeilijk om uit het ongewenste, maar stabiele alternatieve stadium te komen. Flinkere en soms kostbare ingrepen, zoals het inlaten van fosfaatarm water, baggeren van fosfaatrijk slib en wegvangen van brasem zijn nodig om weer helder water te krijgen. Bovendien is succes niet verzekerd. Dergelijke herstelwerkzaamheden na een ineenstorting van het systeem lijken niet altijd vruchten af te werpen (SCHEFFER & CARPENTER 2003), hoewel de gevolgen soms wel spectaculair zijn (SCHEFFER & CUPPEN 2005). Een vergelijkbare situatie is te vinden in de duinen. Door overmatige stikstofdepositie zijn de duinen sterk aan het vergassen en zijn duindoornstruwelen uitgebreid. Konijnen *Oryctolagus cuniculus* kunnen door begrazing het woekerende gras weg eten. Maar het konijn is door allerlei ziekten sterk in aantal afgenomen. In het door gras overgroeide duin is weinig ruimte voor andere planten, met een sterke achteruitgang in plantendiversiteit tot gevolg. Het is nog maar de vraag of bij herstel na deze ziekten de konijnen in staat zijn de oude situatie te herstellen. Concluderend, zowel in het verband tussen diversiteit en functie als tussen diversiteit en stabiliteit spelen *eigenschappen* van soorten een grote rol. De aanwezigheid van specifieke soorten met bepaalde kenmerken en hun relaties met andere soorten lijkt een groter effect op het functioneren en de stabiliteit van levensgemeenschappen uit te oefenen dan puur het *aantal* aanwezige soorten. Het gewicht van soortspecifiteit in deze relaties maakt het doen van voorspellingen over de gevolgen van een milieuverstoring op het functioneren en de stabiliteit van een levensgemeenschap bijna onmogelijk. Het maakt nogal uit welke soort (en dus eigenschap) verdwijnt. De consequentie van het verlies van deze soort is ook nog eens afhankelijk van de omstandigheden (interactie met andere soorten en aanwezigheid van andere stressfactoren) (DIAZ ET AL. 2003). Bovendien is het moeilijk te voorspellen welke soort zal verdwijnen (niet willekeurig, ook afhankelijk van de omstandigheden). Alleen als van alle soorten in de levensgemeenschap hun eigenschappen en gevoeligheid voor stress zouden worden gemeten, en de verbanden tussen de soorten in kaart zouden worden gebracht, zou men theoretisch in staat moeten zijn dergelijke voorspellingen te doen. Maar dit is een onuitvoerbaar taak. Dat we toch in staat zijn een voorzichtige verwachting van de invloed van milieustress op een groep planten en dieren en hun functioneren te formuleren laten we zien aan de hand van onderzoek aan het bodemecosysteem.

#### Ecosysteemprocessen

Een belangrijk ecosysteemproces waar veel organismen bij zijn betrokken is de afbraak van afgestorven plantendelen,

zowel op het land als in het water. Vroeg of laat gaan alle organismen dood en komen als organisch materiaal in het afvalvoedselweb terecht. In het decompositieproces worden de organisch gebonden elementen in afgestorven blad en dode dieren door de organismen uit het voedselweb omgezet naar anorganische verbindingen. Decompositie speelt zich grotendeels in de bodem af. Dit afbraakproces wordt verzorgd door een grote verscheidenheid aan schimmels, bacteriën, nematoden, amoeben, raderdieren, beerdertjes, potwormen, springstaarten, mijten, vliegenlarven, pissebedden, miljoenpoten, regenwormen en aaskevers. Het rijke bodemleven en het belang van decompositie voor de beschikbaarheid van elementen voor plant en dier maakt het afbraakproces zeer geschikt voor het bestuderen van het verband tussen soortenrijkdom en ecosysteemprocessen. De afgelopen decennia is dan ook veel onderzoek uitgevoerd naar de rol van soortenrijkdom in het proces van bladafbraak, met vaak opvallende resultaten.

#### *De relatie tussen diversiteit en functioneren van het ecosysteem*

Onderzoek in de bodem laat keer op keer zien dat bodems met veel soorten schimmels of bladafbrekende ongewervelden, zoals pissebedden en miljoenpoten, net zo goed functioneren als een bodem met maar enkele soorten (MIKOLA ET AL. 2002). Zo wordt de snelheid van humusafbraak verhoogd bij een toename van geen naar zes soorten schimmels, maar een verdere toename van het aantal schimmels tot 43 soorten heeft geen enkele toegevoegde waarde (SETÄLÄ & MCLEAN 2004). In de meeste onderzoeken resulteert een kleine verhoging van het aantal soorten alleen in een positief effect op het ecosysteem bij een heel lage diversiteit van maar enkele soorten. Een verdere stijging van de diversiteit naar meer natuurlijke waarden is nauwelijks van invloed op het ecosysteemproces. Het effect van diversiteitverhoging 'verzaagt' al zeer snel nadat een aantal soorten aanwezig is (fig. 6), veel sneller dan bij proeven met planten is waargenomen. Vergelijkbare resultaten zijn ook gevonden onder natuurlijke omstandigheden. Zo is op een 50-tal eilandjes in de Oostzee, in het noorden van Zweden, de invloed van planten op het afbraakproces bestudeerd (WARDLE ET AL. 1997). De diversiteit en samenstelling van de vegetatie op de eilandjes bleek sterk te verschillen en was gerelateerd aan de afmeting van het eiland. Een groot eiland wordt vaker door de bliksem getroffen dan een klein eiland, en heeft vaker last van bosbranden. Bosbrand resulteert niet alleen in een lagere plantendiversiteit op grote eilanden dan op kleine eilanden, maar heeft ook een effect op de soortensamenstelling van de vegetatie. Grote eilanden worden gedomineerd door planten uit het begin van de successie, met name grove den *Pinus sylvestris* en blauwe bosbes *Vaccinium myrtillus*. Op kleine eilanden, die minder vaak door brand worden verstoord, komen vooral laatsuccessie-soorten voor, zoals fijnspar *Picea abies* en kraaiheide *Empetrum nigrum*. In tegenstelling tot vroegsuccessie-planten, zijn de bladeren van laatsuccessie-planten relatief rijk aan plantenstoffen. Deze stoffen remmen de groei van schimmels en bacteriën, waardoor de afbraak van dood plantenmateriaal sterk wordt geremd. Kleine eilanden hebben een hoge plantendiversiteit maar een lagere decompositiesnelheid dan grote eilanden

**Figuur 8**  
Bodemdieren – hier een regenworm, een pissebed en een miljoenpoot – zijn verantwoordelijk voor bladafbraak en bodemrespiratie.



met een lage diversiteit. De relatie tussen diversiteit en het functioneren van het ecosysteem is dus negatief. Een hoge soortenrijkdom hoeft dus niet altijd voordelig te zijn.

Wat het onderzoek op de Zweedse eilanden ook laat zien is dat de eigenschappen van soorten, in dit geval de vorming van groeiremmende stoffen in het blad, de uitkomst van diversiteitsexperimenten sterk beïnvloeden. Soortspecifieke eigenschappen kunnen de invloed van soortenrijkdom tenietdoen of zelfs omvormen naar een negatief verband. Dit suggereert dat het aantal soorten wellicht minder belangrijk is dan welke soorten aanwezig zijn, hoe die soorten er uitzien en hoe zij elkaar beïnvloeden. Dit blijkt ook uit onderzoek naar het belang van bladafbrekende bodemdieren. Een geringe toename van geen naar drie soorten pissebedden, miljoenpotten en/of regenwormen deed de snelheid van twee bodemprocessen, namelijk bladafbraak en bodemrespiratie, toenemen (HEEMSBERGEN ET AL. 2004, fig. 8). Maar deze processen verliepen even snel bij een verdere toename in diversiteit naar vier en acht soorten. Er deed zich bovendien een interessant verschijnsel voor. In combinaties van een regenworm met een miljoenpoot of een pissebed brak het blad veel sneller af dan verwacht, omdat de soorten elkaar in hun activiteit beïnvloeden. Pissebedden en miljoenpotten fragmenteren het blad tot kleine stukjes. Een regenworm kan

dat niet, maar heeft wel een voorkeur voor deze kleinere bladfragmenten. In aanwezigheid van een pissebed of een miljoenpoot, at een regenworm veel meer van het blad en was de totale bladafbraak groter dan wanneer regenwormen alleen voorkwamen. De bladknabbelaars faciliteren de eetactiviteit van de regenworm. Pissebedden en miljoenpotten tezamen gaf juist een veel lagere afbraaksnelheid dan beide apart. De soorten zaten elkaar in de weg. Het optreden van facilitatie en inhibitie wordt bepaald door de functionele verschillen tussen de aanwezige soorten, niet hun aantal. Hoe sterker de soorten van elkaar verschillen in hun functie, hoe groter hun gezamenlijke effect, door facilitatie, op een ecosysteemproces. Een tweede opvallend resultaat was dat in aanwezigheid van de regenworm *Lumbricus rubellus* bladafbraak groter was dan verwacht. Nadere bestudering van zijn rol in de bodem gaf aan dat deze worm van alle soorten de grootste invloed had op bodemprocessen. Deze regenworm vervulde een sleutelrol in het decompositieproces.

Wat leren we uit deze experimenten over de mogelijke gevolgen van soortenverlies voor het functioneren van de bodem? Kun je soorten kwijtraken uit een bodem met een hoge diversiteit zonder dat de bodem aan functionaliteit inboet? Ja en nee. De voorspelling is dat als een soort verdwijnt met eigenschappen die ook aanwezig zijn in de overgebleven soorten in de levensgemeenschap, dit verlies een bodemproces niet beïnvloedt, omdat het gemiddelde functionele verschil van de soorten in de gemeenschap gelijk blijft. Verlies je met een soort ook functionele eigenschappen uit de levensgemeenschap dan is een negatief effect op een proces te verwachten. Een sleutelsoort mag echter nooit verdwijnen. Dit verlies zal altijd gepaard gaan met een vermindering van de bodemfunctionaliteit. Niet het aantal soorten dat verdwijnt lijkt van belang, maar welke soorten verdwijnen. Daar moet wel aan worden toegevoegd dat een soort voor een specifiek bodemproces wellicht niet belangrijk is, maar dat wel voor een ander proces wel kan zijn. Voor de multifunctionaliteit van de bodem moet je dus meer soorten behouden dan voor een enkel bodemproces. In de toekomst zal moeten worden uitgezocht of deze voorspellingen ook uitkomen.

#### WIE ONDERZOEKEN BIODIVERSITEIT?

Er wordt heel veel onderzoek verricht aan biodiversiteit in Nederland. Het is ondoenlijk om een overzicht te geven wie er precies onderzoek doen aan welk aspect van biodiversiteit. Wel is een aantal grote lijnen te schetsen. Hieronder bespreken we een aantal onderzoekthema's en de belangrijkste onderzoeksinstellingen die zich met deze thema's bezig houden. Het moge duidelijk zijn dat deze onderzoekthema's niet strikt zijn gescheiden, er is veel overlap. Natuurhistorische musea en herbaria zijn de instituten die de belangrijke collecties van planten, dieren en gesteenten beheren en daar onderzoek aan doen. Hoewel Nederland een vrij groot aantal kleinere natuurhistorische musea kent, is er maar één instituut over waar veel capaciteit is voor onderzoek: het Nederlands Centrum voor Biodiversiteit Naturalis (kortweg NCB Naturalis). Dit instituut is ontstaan in 2010 uit een bundeling van de vroegere musea in Leiden (Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis), Amster-

dam (Zoölogisch Museum van de Universiteit van Amsterdam) en de herbaria in Leiden, Wageningen en Utrecht (samen het Nationaal Herbarium vormend). De ruim 50 onderzoekers zijn taxonomen en evolutiebiologen die werken aan de taxonomie en evolutie van veel groepen dieren en planten, inclusief fossielen. De taxonomen doen basaal taxonomisch onderzoek zoals het beschrijven van nieuwe soorten en het maken van determinatiesleutels. Daarnaast bestuderen zij ook de onderlinge verwantschappen (fylogenie) tussen soorten en processen als soortvorming en macro-evolutie. Hoewel de inrichting van het nieuwe instituut nog niet klaar is, lijkt het erop dat de volgende thema's de komende jaren leidend voor het onderzoek zullen zijn: (i) morfologie, evolutie en ontwikkelingsgenetica, (ii) fylogenetica en DNA-barcoding, (iii) biogeografie, en (iv) klimaatverandering.

Naast het NCB Naturalis, doet het Centraal Bureau voor de Schimmelcultures (Utrecht), een instituut van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW), taxonomisch onderzoek aan schimmels.

Zelfs in een dichtbevolkt gebied als Nederland weten we na ruim anderhalve eeuw van onderzoek van veel groepen van organismen nog steeds niet welke soorten er voorkomen, waar we ze kunnen vinden en hoe algemeen of zeldzaam ze zijn. Met name voor kleine en meer verborgen organismen is onze kennis ontoereikend. Gemiddeld hebben we voor elke vogelsoort wel een paar goede vogelaars, maar moeten hele orden van insecten en ander ongewervelden het soms maar met een of enkele onderzoekers doen (KOOMEN ET AL. 1995).

Het in kaart brengen van onze biodiversiteit en het beschrijven van lokale soortenrijkdom wordt vooral door vrijwilligers gedaan. Dit is het terrein van de PGO's, de Particuliere Gegevensbeherende Organisaties, die tezamen de VOFF (Stichting Veldonderzoek Flora en Fauna) vormen (kader 5). In de bij de VOFF aangesloten stichtingen en verenigingen houden ruim 20.000 'amateurs' zich in hun vrije tijd bezig met het inventariseren, fotograferen en in kaart brengen van plant- en diergroepen. Zij struinen in het weekend vooral de mooiste gebieden van Nederland af op zoek naar leuke soorten of ze nemen deel aan gestructureerde onderzoeksprogramma's, zoals de Punt Transect Telling (PTT) van SOVON. Via websites als Telmee.nl en Waarneming.nl komen hun waarnemingen van mossen, paddenstoelen, planten en dieren bij elkaar. Deze waarnemingen worden gecontroleerd ('gevalideerd') door specialisten, die zijn ingewerkt in een groep van soorten. Zo ontstaat er een schat aan betrouwbare informatie die wordt ingezet voor het maken van regionale en lokale soortenlijsten en van rode lijsten van bedreigde soorten. Het Nederlands Soortenregister, een soort burgerlijke stand van de flora en fauna van Nederland ([www.nederlandsesoorten.nl](http://www.nederlandsesoorten.nl)), is de centrale digitale plaats waar dit soort informatie bij elkaar komt. Op deze website staan alle schimmels, algen, planten en dieren waarvan we weten dat ze in ons land voorkomen. Naast naam informatie en een foto voor veel soorten bevat de website veel informatie over talrijkheid, verspreiding en andere zaken.

Behalve dat de PGO's vaststellen welke soorten ons land rijk is doen ze ook veel onderzoek naar veranderingen in soortenrijkdom, bijvoorbeeld via het Netwerk Ecologische Moni-

toring (NEM). Bij het monitoren van met name planten, vogels, vlinders en libellen wordt door PGO's nauw samengewerkt met een aantal grote terreinbeheerders, zoals Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten en de provinciale Landschappen. Deze laatste zijn grotendeels verantwoordelijk voor de instandhouding van onze biodiversiteit (zie hoofdstuk 11). Planten en mossen worden vaak geteld in permanente kwadraten, hokken met een bekend oppervlak en ligging. Amfibieën en libellen worden geteld tijdens het regelmatig lopen van vaste routes langs poeltjes en andere wateren, en vlinders worden geteld langs routes door weiden, heiden en langs bosranden. Door dit jaarlijks uit te voeren, vaak weer door vrijwilligers, worden trends zichtbaar in voor- en achteruitgang van populaties van soorten. Soorten die sterk in aantal achteruitgaan komen op een rode lijst. In het beheer wordt geprobeerd iets voor deze soorten te doen. Gericht onderzoek naar de eisen die een soort stelt aan zijn leefmilieu is daarbij van groot belang om op een gefundeerde manier met een beschermingsplan te komen. De PGO's en de terreinbeheerder trekken vaak samen op in het maken van beschermingsplannen, bijvoorbeeld voor karakteristieke insectensoorten, zoals grote vuurvlinder *Lycaena dispar* en groene glazenmaker *Aeshna viridis*, of voor wilde bijen. De balans van de kwaliteit van onze natuur wordt jaarlijks opgemaakt in het Natuurcompendium. Het Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS) bewerkt en analyseert veel gegevens. Het Natuurcompendium is een ijkpunt voor de kwaliteit van het milieu en de natuur in Nederland.

Pas als we een goed inzicht hebben in hoe soorten zich verspreiden, hun gevoeligheden voor milieustress en andere relevante eigenschappen kunnen we proberen te voorspellen hoe ingrijpen in de leefomgeving zal uitpakken voor de natuur. Dit vraagt meer om toegepast onderzoek, naar onder meer de effecten van begrazing, overbevisning, maaien, grondwaterstandverhoging, plaggen, waterzuivering, omvorming van landbouwgronden naar nieuwe natuur en soortspecifieke beschermingsplannen. Dit is vooral het domein van overheidsinstellingen, zoals Rijkswaterstaat, de Waterschappen, de Plantenziektenkundige Dienst, het RIVM, aan universiteiten gelieerde kennisinstellingen, zoals Alterra, Imares, NIOZ, en van adviesbureaus. Hier doen professionele ecologen, vaak met een adviserende taak, onderzoek naar hoe ingrepen in het landschap, al dan niet noodzakelijk, het beste uitgevoerd kunnen worden om schade aan het milieu te beperken of het milieu te versterken. Adviesbureaus doen daarnaast ook veel milieueffectrapportages (MER) en natuurtoetsen. Voordat ergens gebouwd of verbouwd kan worden is het zaak om de kwaliteit van de plaatselijke natuur te kennen. Zitten er geen bedreigde en kwetsbare soorten? Is de natuurwaarde niet zo hoog dat men naar alternatieven moet uitzien? De kennis die de PGO's en de hiergenoemde onderzoeksinstituten bijbrengen ligt vaak ten grondslag aan deze MER's. Momenteel wordt er door de PGO's samen met de Gegevensautoriteit Natuur (GaN, [www.gegevensautoriteitnatuur.nl](http://www.gegevensautoriteitnatuur.nl)) gewerkt aan het maken van één grote database van alle gegevens van Nederlandse organismen, de Nationale Databank Flora en Fauna (NDFB). De website Telmee.nl is het portaal voor de medewerkers van de NDFB ([www.telmee.nl](http://www.telmee.nl)). Het natuurloket is het portaal



### STICHTING VELDONDERZOEK FLORA EN FAUNA

De Stichting VeldOnderzoek Flora en Fauna (VOFF) is een samenwerkingsverband van tien Particuliere Gegevensbeherende Organisaties (PGO's). De ruim 20.000 vrijwilligers van de PGO's verzamelen verspreidingsgegevens van de in Nederland voorkomende paddenstoelen, planten en dieren. De landelijke databanken van de PGO's komen samen in de NDFP (Nationale Databank Flora en Fauna). De NDFP wordt georganiseerd door de Gegevens autoriteit en de PGO's en bevat vrijwel alle digitaal beschikbare natuurgegevens in Nederland. Verspreidingsgegevens, taxonomische en ecologische kennis en de expertise van de PGO's worden ingezet ten behoeve van onderzoek en natuurbescherming.

#### Stichting ANEMOON ([www.anemoon.org](http://www.anemoon.org))



ANEMOON is de afkorting van Analyse, Educatie en Marien Oecologisch Onderzoek. Het is de organisatie voor vrijwilligersonderzoek in het mariene milieu. Zij registreert trends, seizoens- en verspreidingspatronen van zeeorganismen die leven in de getijdzone, de nabije kustzone (monitoring van aangespoelde organismen) en onder water (monitoring door biologisch onderlegde sportduikers). Waargenomen veranderingen worden bekend gemaakt aan de overheid en milieuorganisaties. Naast louter mariene projecten ondersteunt de stichting twee grote projecten, waarbij ook land- en zoetwaterweekdieren betrokken zijn: het Atlasproject Nederlandse Mollusken (ANM) en het Hab-Slak-project waarbij onderzoek naar de verspreiding en ecologie van de weekdieren van de Europese Habitat Richtlijn centraal staat. 630 leden/waarnemers.

#### Bryologische en Lichenologische Werkgroep

([www.blwg.nl](http://www.blwg.nl))



De Bryologische en Lichenologische Werkgroep (BLWG) is in 1946 opgericht als werkgroep van de KNNV, de vereniging voor veldbiologie. De BLWG vormt het bindend element voor alle mensen in Nederland met interesse voor mossen en korstmossen, van beginnende amateurs tot vakmensen. De vereniging stelt zich ten doel om de kennis van de Nederlandse mossen en korstmossen te vergroten. Ook zet de werkgroep zich in om de belangstelling voor mossen en

korstmossen in natuurbeheer en natuurbescherming aan te wakkeren. De werkgroep voert ook onderzoek uit en geeft advies. Ze geeft de tijdschriften Buxbaumia en Lindbergia uit. Ruim 420 leden.

#### Stichting European Invertebrate Survey – Nederland

([www.naturalis.nl/eis](http://www.naturalis.nl/eis))



EIS-Nederland zet zich in voor een toename van de kennis over en betere bescherming van insecten en andere ongewervelden. EIS bestaat uit een vijftigtal werkgroepen, ieder gericht op een bepaalde groep ongewervelden. Bij sommige werkgroepen wordt samengewerkt met andere organisaties, zoals libellen (Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie en Vlinderstichting), mollusken (Stichting Anemoon), nachtvlinders, inclusief kleine vlinders (Werkgroep Vlinderfaunistiek van EIS en Vlinderstichting) en loopkevers (Loopkeverstichting). EIS werkt nauw samen met NCB Naturalis op het gebied van publicaties (Nederlandse Fauna, Nederlandse Faunistische Mededelingen, Entomologische Tabellen) en websites (Nederlands Soortenregister, Orthoptera of Europe). 1323 leden/waarnemers.

#### Stichting Floristisch Onderzoek Nederland

([www.floron.nl](http://www.floron.nl))



Stichting FLORON is een vrijwilligersorganisatie die zich inzet voor de inventarisatie en bescherming van de Nederlandse wilde flora. FLORON organiseert excursies, coördineert landelijke telprojecten voor planten, geeft lezingen, geeft voorlichting en advies, voert onderzoek uit en beschermt plantensoorten en hun leefgebieden. De stichting voert verspreidingsonderzoek uit naar bedreigde en invasieve soorten. Regelmatig worden verspreidingskaarten gepubliceerd. In samenwerking met het NCB Naturalis (voormalig Nationaal Herbarium) wordt het tijdschrift Gorteria uitgegeven. 1380 leden/waarnemers.

#### Nederlandse Mycologische Vereniging

([www.mycologen.nl](http://www.mycologen.nl))

In de Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV) vinden beginners of gevorderden, als 'amateur' of professioneel, die zich met schimmels bezig houden een onderkomen. De

voor instanties en bedrijven die gegevens willen gebruiken ([www.natuurloket.nl](http://www.natuurloket.nl)). ECOGRID ([www.ecogrid.nl](http://www.ecogrid.nl)) is een derde manier om toegang te krijgen, meer gericht op wetenschappelijk gebruik van de gegevens. Men kan zich voorstellen dat het bijeenbrengen van zo veel verschillende verspreidingsgegevens interessante onderzoeksmogelijkheden naar allerlei combinaties opent.

Onderzoek naar hoe veranderingen in het aantal soorten, bijvoorbeeld door klimaatsverandering, doorwerkt in de stabiliteit en het functioneren van levensgemeenschappen en ecosystemen wordt vooral uitgevoerd aan universiteiten en onderzoeksinstituten, zoals die van de Koninklijke Ne-

derlandse Akademie van Wetenschappen (KNAW). In dit onderzoek ligt de nadruk vooral op meer fundamentele en abstracte vragen zoals hoe levensgemeenschappen worden opgebouwd en hoe deze zich handhaven in een omgeving die continu aan veranderingen onderhevig is. Of de vraag hoe soorten elkaar in een levensgemeenschap beïnvloeden en wat het belang is van hun soortspecifieke eigenschappen, zoals lichaamsgrootte, dieet, tolerantie voor milieustress, manier van voortplanten en verspreidingsvermogen voor het begrijpen van hun interacties. Of op een wat hoger ruimtelijk niveau, de vraag hoe de diversiteit van levensgemeenschappen belangrijke processen als primaire productie of



NMV is opgericht met als doel de bevordering van de kennis van de mycologie te verbreden en onder de aandacht te brengen. De vereniging organiseert en/of coördineert onder andere landelijke bijeenkomsten, excursies, werkweken en cursussen. Een landelijk paddenstoelenmeetnet en de werkgroep paddenstoelenkartering vallen onder de verantwoording van de vereniging. De NMV geeft het tijdschrift *Coolia* uit. 934 leden/waarnemers.

#### Reptielen Amfibieën Vissen Onderzoek Nederland (www.ravon.nl)



Stichting RAVON zet zich in voor de bescherming van reptielen, amfibieën en vissen. RAVON geeft voorlichting, adviseert, voert onderzoek uit, verzamelt verspreidingsgegevens en heeft twee landelijke meetnetten en doet aan het monitoren van rijkswateren op aanwezigheid van vissen. Regelmatig worden determinatie- en inventarisatiecursussen gegeven en worden inventarisaties georganiseerd. RAVON geeft het tijdschrift *RAVON* en de nieuwsbrief *Schubben en Slijm* uit. 1755 leden/waarnemers.

#### SOVON Vogelonderzoek Nederland (www.sovon.nl)



De vereniging SOVON Vogelonderzoek Nederland is een verzameling vogeltellers en onderzoekers. SOVON organiseert landelijke vogeltellingen en voert onderzoek uit ten behoeve van natuurbeheer, beleid en wetenschap. Naast de monitoring van de vogelstand voert SOVON ook verklarend onderzoek uit dat de gesignaleerde voor- of achteruitgang van vogels kan verklaren, vaak in samenwerking met andere instituten en instellingen. In totaal werken er een 60-tal beroepskrachten. SOVON geeft *SOVON Nieuws* uit en samen met de Nederlandse Ornithologische Unie het tijdschrift *Limosa*. 7167 leden/waarnemers.

#### Stichting Tinea (www.kleinevlinders.nl)

De Stichting Tinea heeft tot doel het bevorderen van kennis met name over aantallen en verspreiding van de in Nederland gevonden soorten kleine vlinders. Daarbij werken



vrijwilligers met interesse in deze insectengroep samen, van beginnende amateurs tot vakmensen. Tinea beheert een databank met verspreidingsgegevens en op de website staan tabellen waarmee de Nederlandse soorten kleine vlinders zijn te determineren. 150 leden/waarnemers.

#### De Vlinderstichting (www.vlinderstichting.nl)



De Vlinderstichting is een natuurbeschermingsorganisatie die zich sterk maakt voor het behoud en herstel van vlinders en libellen in Nederland en Europa. De stichting geeft cursussen, doet opdrachten en organiseert de jaarlijkse nachtvlinder-nacht. Onderzoek aan nachtvlinders en de presentatie in *Vlindernet* (www.vlindernet.nl) wordt gedaan in samenwerking met Werkgroep Vlinderfaunistiek van EIS-Nederland. De Vlinderstichting geeft het tijdschrift *Vlinders* uit. 5761 leden/waarnemers.

#### Zoogdierversameniging (www.zoogdierversameniging.nl)



De Zoogdierversameniging zet zich in voor de studie en de bescherming van alle in het wild levende zoogdieren en hun leefgebieden. De vele vrijwilligers verzamelen kennis over de biologie en aantalsontwikkeling en over oorzaken van achter- of vooruitgang van een soort. Die kennis is nodig voor effectieve bescherming, waarbij de vereniging samenwerkt met andere organisaties, beheerders en (lokale) overheden. De vereniging organiseert cursussen, symposia, lezingen, inventarisaties en monitoring, beheert een zoogdierendatabank en geeft de tijdschriften *Lutra* en *Zoogdier* uit. 3002 leden/waarnemers.

Dit is slechts een zeer korte en verre van volledige schets van de vele activiteiten die de RGO's jaarlijks organiseren. Het is zeer de moeite waard om eens een kijkje te nemen op hun websites en kennis te nemen van al hun activiteiten. Bovendien is daar te lezen hoe men zelf kan bijdragen aan het onderzoek aan een van de vele groepen van organismen.

strooiselafbraak stuurt. Dit is het werkterrein van de fundamentele ecologen. De nadruk die de laatste jaren ligt op de relatie tussen soortenrijkdom, of veranderingen daarin, en ecosysteemprocessen die voor de mens van belang zijn, veronderstelt dat we genoeg weten over hoe diversiteit tot stand komt en wordt gehandhaafd. Niets is echter minder waar. Er wordt relatief weinig onderzoek uitgevoerd naar het ontstaan van biodiversiteit. Wat bepaalt het aantal soorten in een gebied? Waarom zijn het deze soorten en niet juist andere soorten? Het is goed hierbij te bedenken dat ondanks het feit dat deze vragen en dit type onderzoek wellicht wat abstract overkomen, de kennis die hiermee

vergaard wordt vaak van essentieel belang is voor het oplossen van de meer toegepaste vragen die we hierboven behandelden.

Nederland heeft een internationaal verdrag ondertekend waarin staat dat in 2010 ons verlies aan biodiversiteit moet zijn gestopt. Maar het biodiversiteitsverlies gaat door. Mede daarom spraken wereldleiders tijdens een topconferentie over duurzame ontwikkeling in Johannesburg (2002) af dat in 2010 een belangrijke *reductie* in de snelheid van achteruitgang van biodiversiteit moest worden bereikt. Om dit te kunnen doen is het noodzakelijk exact te weten welke soorten in Nederland voorkomen, wat hun status is,

welke rol zij vervullen in de natuur, welke soorten worden bedreigd en wat daar tegen is te doen. De levendige discussie over het belang van biodiversiteit voor het functioneren van levensgemeenschappen en ecosystemen doet vermoeden dat we een goed beeld hebben van wat de soortenrijkdom van lokale gebieden bepaalt en handhaaft. In de praktijk valt dat nogal tegen. Het is interessant om te zien dat in het onderzoek naar de rol van soortenrijkdom in de stabiliteit en het functioneren van het ecosysteem steeds meer de nadruk komt te liggen op de identiteit van de soort, met andere woorden de eigenschappen van de soort. Duidelijk is dat veel processen in de natuur maar deels afhankelijk zijn van de soortenrijkdom. De aanwezigheid van specifieke soorten, ook wel sleutelsoorten genoemd blijkt vaak de rol van diversiteit per se te overstijgen. Daarnaast is het voor het slagen van beschermings-

plannen noodzakelijk dat we de ecologie en biologie van zeldzame soorten die bedreigd worden goed kennen. Soorten-kennis wordt dus steeds belangrijker in het diversiteitonderzoek. Echter, deze kennis is aan universiteiten in een hoog tempo aan het verdwijnen of is reeds verdwenen. De natuurhistorische musea hebben weliswaar deze kennis, maar met de beperkte middelen slechts voor een beperkte groep soorten. Dit maakt met name de rol van PGO's steeds belangrijker. Hier zit veel specialistische soortenkennis bij de vaak zeer deskundige vrijwilligers die de PGO's rijk zijn (die ten dele overigens ook weer aan natuurhistorische musea of universiteiten verbonden zijn). Samenwerking tussen natuurhistorische musea, universitaire onderzoekers en PGO's biedt dan ook veel kansen voor de toekomst. Gelukkig weten professionele onderzoekers en de PGO's elkaar steeds beter te vinden.



## HOOFDSTUK 4 EVOLUTIE EN CLASSIFICATIE - DE BOOM VAN HET LEVEN SCHUDT ZIJN TAKKEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN  
MARCO ROOS

De organismen die met elkaar de Nederlandse biodiversiteit vormen hebben allemaal evolutionaire relaties met elkaar die in het volgende hoofdstuk weergegeven worden door stambomen. Classificaties volgen de evolutionaire verwantschappen die nog steeds het onderwerp van wetenschappelijke studies zijn en daarom vaak veranderen. De laatste decennia gaan die veranderingen snel en zijn soms veelomvattend, maar de grote lijnen lijken met name door DNA-onderzoek nu grotendeels bekend. De recente veranderingen in 'de boom van het leven' zijn soms lastig te volgen en begrijpen. In dit hoofdstuk proberen we de achtergronden daarvan nader te belichten en illustreren we de verwantschap van alle groepen door middel van een volledige stamboom.

### EENHEID IN VERSCHIEDENHEID

Het bijzondere van de biodiversiteit is niet alleen de enorme variatie en aantallen verschillende levensvormen, maar vooral ook dat al die levensvormen door de evolutie samenhangen en afstammen van slechts één oerorganisme (de 'Laatste Gemeenschappelijke Voorouder'). Dit weten of vermoeden we al sinds de publicaties van Charles Darwin, maar de ontdekking van de structuur van het DNA in de twintigste eeuw, en vooral de grote éénvormigheid van de genetische code bij alle levensvormen, is een onmiskenbare en zeer sterke aanwijzing dat inderdaad alle leven met elkaar verwant is. Sinds Charles Darwin zien de evolutionisten en systematici de verwantschappen van het leven als een grote boom, een stamboom des levens, of 'the Tree of Life'. Voor Darwin was het al duidelijk dat deze boom de echte 'genealogische verhoudingen' zou moeten weergeven (DARWIN 1859), tegenwoordig zouden we fylogenetische verwantschappen zeggen. Een volgende logische stap is dat de classificatie van het leven de organismen rangschikt volgens die boom. Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (1834-1919) was de eerste die een complete fylogenie ook letterlijk als een boom weergaf, zoals in de bekendste van zijn acht stambomen met een driedeling tussen dieren, planten en protisten (fig. 1, uit HAECKEL 1866).

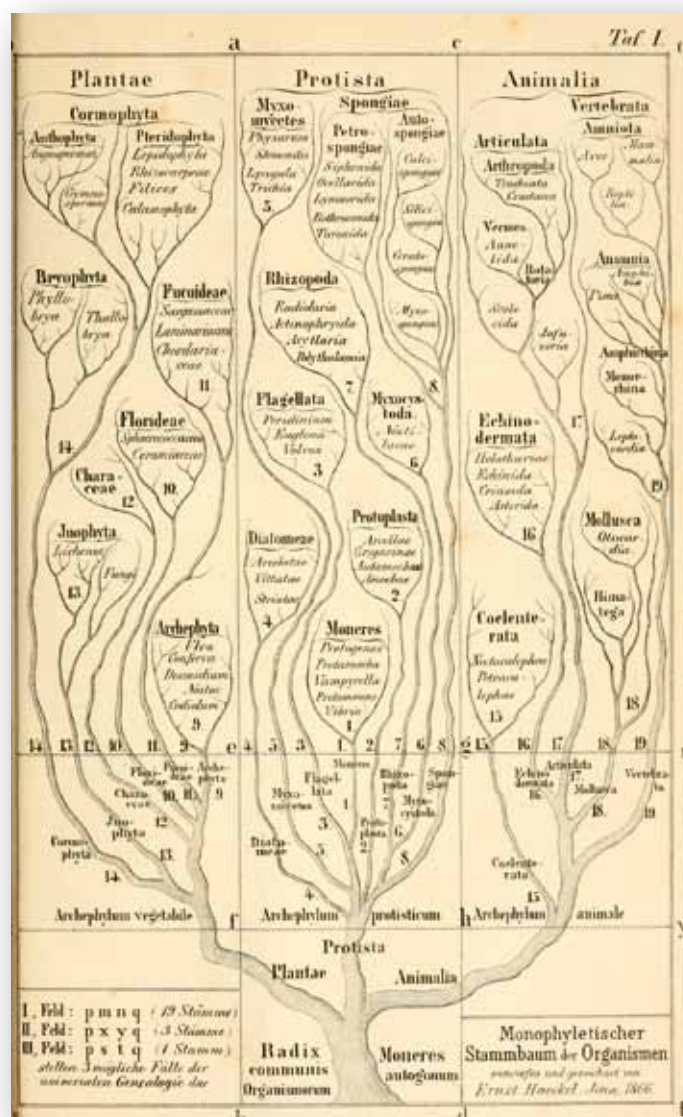
### GROTE VERANDERINGEN

Het zal bijna niemand ontgaan zijn dat er de laatste 20 jaar heel veel gebeurd is met die boom van het leven, en dus de classificatie daarvan. Takken worden afgebroken en elders weer aangeplakt en door elkaar geschud alsof het niets is. Vele wetenschappelijke publicaties geven nieuw inzicht in de verwantschap en evolutie van grote groepen organismen. In Nederland zijn die grote veranderingen onder andere bijzonder duidelijk geworden in de laatste editie van de Heukels' Flora (VAN DER MEIJDEN 2005), waar voor het eerst de nieuwste fylogenetische classificatie integraal in een flora en vooral ook in de determinatiesleutels voor families en genera is verwerkt. Families als de bremraapachtigen (Orobanchaceae), weegbreeachtigen (Plantaginaceae) en helmkruidachtigen (Scrophulariaceae) hebben een totale andere

samenstelling gekregen, en moeten op een andere manier gedetermineerd worden. Dit soort grootschalige veranderingen vindt momenteel plaats op alle niveaus in bijna alle groepen, zowel bij eencelligen, planten en schimmels als bij dieren. Vertrouwde classificaties uit de bekende handboeken, maar ook de schoolboeken, kloppen op vele punten niet meer. Bekende groepen als protozoën, algen, tweezaadlobbigen, amoeben of reptielen, om er maar een paar te noemen, bestaan feitelijk niet meer of hebben een andere betekenis gekregen. De grote vlucht die het moleculaire onderzoek heeft genomen is natuurlijk een belangrijke motor hiervan. Niet minder belangrijk is de enorme vergroting van computergeheugen en rekensnelheid, waardoor datasets die tien jaar geleden niet te bewerken waren nu met computeralgoritmes geanalyseerd kunnen worden, mede mogelijk gemaakt door een fundamentele vernieuwing van

### Figuur 1

De eerste stamboom van het leven, zoals gepubliceerd door Ernst Haeckel (1866).



de biologische systematiek in de laatste decennia. Wij zijn van mening dat ook de Nederlandse biodiversiteit alleen goed bestudeerd kan worden als die geplaatst wordt in de juiste evolutionaire context. We proberen daarom in hoofdstuk 5 de besproken groepen in die context te plaatsen en waar nodig dit toe te lichten. Dit is niet altijd makkelijk: niet alle ontwikkelingen lijken meteen voldoende robuust te zijn, niet alle specialisten van de soortgroepen volgen ook onmiddellijk dergelijke ontwikkelingen, en voor de redactie is het niet altijd makkelijk de namen van de Nederlandse taxa in de juiste evolutionaire context te plaatsen. De klassieke scheiding van de naamgeving in botanisch en zoölogisch onderzoek, elk met eigen regels, maakt dit ook lastig. In dit hoofdstuk proberen we de achtergronden van de grote veranderingen uit te leggen en de huidige kennis in een paar stambomen samen te vatten. Omdat het onderzoek niet stilstaat, is dit niet het laatste woord. Voortschrijdend inzicht zal hypothesen van fylogenetische verwantschappen voortdurend toetsen en eventueel bijstellen, met als gevolg dat classificaties zullen blijven veranderen, en in een volgend boek over onze biodiversiteit zullen ze er zeker weer anders uitzien. Wel verwachten we dat het onderzoek langzamerhand naar een in de kern stabielere classificatie zal leiden, maar een echt laatste woord zal er nooit zijn.

#### WAAROM VERANDEREN CLASSIFICATIES?

##### Wetenschapsfilosofische redenen

Het verdwijnen van groepen heeft niet altijd alleen nieuwe inzichten in de kenmerken als oorzaak. In feite begonnen de belangrijke veranderingen al vanaf de jaren 1970, voordat het moleculaire onderzoek een grote vlucht nam. In die periode was er een ware revolutie in het biologisch-systematisch onderzoek, die ontstond met name na de Engelse editie van het baanbrekende boek van Willy Hennig (HENNIG 1966A), een Duitse entomoloog, die voor het eerst heel expliciet maakte hoe stambomen gemaakt moesten worden. Voor die periode werden vaak groepen met primitieve kenmerken tegenover groepen met moderne (afgeleide) kenmerken gezet. Hennig betoogde echter dat alleen het gezamenlijk bezit van een afgeleid kenmerk een aanwijzing is voor verwantschap. Soorten die dat kenmerk bezitten, hebben immers allemaal dezelfde evolutionaire gebeurtenis doorgemaakt, aangenomen dat het kenmerk in al die soorten homolog is (d.w.z. op dezelfde manier gevormd). Een simpel voorbeeld: voorheen werden de insecten verdeeld in een groep zonder vleugels (de Apterygota) en een groep met vleugels (de Pterygota). De insectenvleugel is een ingewikkeld en uniek orgaan en het bezit ervan is een prachtige aanwijzing voor verwantschap. Zo'n kenmerk heet een apomorfie of afgeleid kenmerk. De zogenaamde primitieve insecten zonder vleugels vormen echter geen evolutionaire eenheid, voordat de vleugel ontstond was er al heel wat evolutie geweest, en slechts één orde van de vijf zonder vleugels is de zogenaamde zustergroep van de gevleugelde insecten (nl. de zilvervisjes, Zygentoma). In dit geval heet de kenmerkstoestand 'afwezigheid vleugels' een plesiomorfie, of oorspronkelijk kenmerk. Natuurlijk is één kenmerk niet voldoende: er zijn immers insecten zonder vleugels, waarvan we weten dat ze toch tot de Pterygota behoren, omdat ze op grond van andere kenmerken nauwer verwant zijn

aan andere gevleugelde insecten. Dit is bijvoorbeeld het geval met de vleugelloze vlooien (Siphonaptera), die verwant zijn aan de meestal gevleugelde schorpioenvliegen (Mecoptera). Hier is dus sprake van secundair verdwijnen van vleugels. Het voordeel van Hennig's methode is dat het de algemene wetenschappelijke methode van testbare hypothesen volgt, de methode volgens Karl Popper (de hypothetisch-deductieve methode). Eerdere taxonomen werkten vaak vanuit hun gezag en intuïtief, en hun indelingen waren dus niet controleerbaar. Hoewel de wetenschappelijke methode van Hennig in de fylogenetische systematiek in de jaren 1970 en 1980 snel school maakte en al leidde tot de veranderingen van classificaties, kon men aanvankelijk niet met grote hoeveelheden kenmerken en soorten (taxa) werken omdat de methodieken allemaal met de hand moesten worden uitgevoerd.

De stambomen die Hennig en zijn navolgers maakten bestaan in principe uit dichotome vertakkingen: telkens splitsen de takken in twee. Elke tak of clade heeft weer een zustergroep. In het voorbeeld hierboven zijn de zilvervisjes of Zygentoma de zustergroep van de Pterygota.

In de fylogenetische systematiek dient elk taxon (d.w.z. een formeel benoemde groep) in de classificatie tegelijk een tak (clade) van de stamboom te zijn. De daaruit ontstane groepen zijn monofyletisch, hetgeen betekent dat ze afstammen van één voorouder en ook alle nakomelingen van die ene voorouder omvatten. Groepen of 'taxa' die hier niet aan voldoen, en dus niet gelijk zijn aan een clade worden respectievelijk parafyletische of polyfyletische groepen genoemd. Zulke groepen mogen in een fylogenetische classificatie dus niet voorkomen. Een parafyletische groep stamt wel van één voorouder af, maar omvat niet alle nakomelingen. Een veel genoemd voorbeeld zijn de reptielen of 'Reptilia' zoals vroeger meestal gedefinieerd: deze groep omvat niet een deel van de nakomelingen van hun voorouder, namelijk de vogels (Aves). Om de groep monofyletisch te maken moeten de vogels alsnog worden ondergebracht onder Reptilia. Een polyfyletische groep omvat nakomelingen van verschillende voorouders en is dus eigenlijk een samenraapsel, gekenmerkt door een (ogenschijnlijk gelijkend of homolog) kenmerk dat kennelijk vaker ontwikkeld is of juist heel vaak secundair verdwenen. Voorbeelden zijn groepen als 'algen' (vertegenwoordigers komen voor in drie van de supergroepen), flagellaten (eencelligen met één of meer flagellen, zweepstaarten), wormen of het oude fylum 'Aschelminthes' (ronde wormen).

##### Methodologische redenen

Moleculair onderzoek speelde aanvankelijk maar een bescheiden rol in oplossingen van classificaties: als moleculaire kenmerken gebruikt werden, dan was dat op laag taxonomisch niveau, bijvoorbeeld tussen soorten, en gebruikte men bijvoorbeeld allozymen. Een belangrijker revolutie in de jaren 1980 was wellicht de ontwikkeling van de personal computer: het werd nu mogelijk computeralgoritmes te ontwikkelen die de methodologie van de fylogenetische systematiek toepasten, toen inmiddels door de meeste onderzoekers cladistisch genoemd. Bekende programma's die in de jaren 1980 voor computers werden ontwikkeld waren Hennig86, Phylip en Paup, en door toenemende snelheid en

capaciteit van de chips, konden onderzoekers steeds grotere datasets onderzoeken, dus meer soorten met meer kenmerken (zie handboeken als FOREY ET AL. 1993, KITCHING ET AL. 1998, WILEY ET AL. 1991).

Een volgende revolutie werd mogelijk gemaakt doordat in 1983 door de Amerikaanse biochemicus Kary Banks Mullis de PCR (Polymerase Chain Reaction, polymerase-ketting-reactie) werd uitgevonden. Hiermee werd het mogelijk om stukjes DNA in principe onbeperkt te vermenigvuldigen, waardoor het makkelijker werd om van kleine hoeveelheden DNA de sequenties (volgorde van de baseparen, zie onder) te bepalen. Spoedig werd ook ontdekt dat de ribosomale genen, die coderen voor het RNA dat aan de ribosomen (een celorganel) bindt tijdens de eiwitsynthese, tijdens de evolutie weinig veranderd zijn en bij alle organismen aanwezig en vergelijkbaar. Met name de zogenaamde 'korte subunit' (ssu), oftewel het 18S-gen (16S bij bacteriën) bleek perfect te zijn om heel oude verwantschappen te ontdekken (de S in de naam van ribosomale genen staat voor Svedberg-eenheid, de eenheid voor de sedimentatiesnelheid van moleculen; hoe groter het getal, hoe meer massa). In de jaren 1990 nam het aantal stambomen gebaseerd op dit gen exponentieel toe en leidde tot grote veranderingen van inzichten in evolutionaire verwantschap van vooral de organismen die weinig goede morfologische kenmerken hebben, zoals eencelligen, schimmels, wormen etc. Bij planten werden juist genen gebruikt van de chloroplast, in het bijzonder het *rbcl* gen ('ribulose 1-5 bifosfaat carboxylase Large subunit-gen'). Juist door de algoritmes die ontwikkeld waren voor de cladistiek was het mogelijk geworden de datasets van het DNA te analyseren: hierbij wordt elke aparte base als een kenmerk beschouwd, een kenmerk dat dus vier toestanden kent, namelijk één voor elke base: A (adenine), T (thymine), C (cytosine) of G (guanine) (of A, U (uracil), C en G bij RNA). De oorspronkelijke cladistische methodes gingen uit van het parsimonieprincipe: zoek de stamboom die het zuinigst is, dat wil zeggen die met het kleinste aantal evolutionaire veranderingen te maken is. Bij toename van de grootte van de datasets wordt de parsimoniemethode vaak onuitvoerbaar. Nieuwe (meer statistisch georiënteerde) methodes zoals 'maximum likelihood' en 'Bayesian analyse' gaan uit van een bepaald evolutionair model (te bepalen aan de hand van de data), en komen met grote datasets sneller tot resultaten (HALL 2008).

In de jaren 1990 en 2000 werden ook de beperkingen van onderzoek met slechts één gen steeds duidelijker, bij de meeste stambomen bleven bepaalde groepen maar moeilijk te plaatsen. Dit werd ten dele veroorzaakt door een artefact dat te maken had met de analysemethode en de sterke verschillen die deze genen bij bepaalde organismen hebben. In deze methodiek bestaat de neiging dat zulke sterk afwijkende sequenties, zonder dat ze zelf erg verwant zijn, toch naast elkaar uitkomen in de stamboom: dit noemt met de 'long branch attraction' (aantrekking van lange takken, d.w.z. takken waarop een groot aantal evolutionaire veranderingen wordt geprojecteerd). Om dit op te lossen, en mogelijk gemaakt door de almaar toenemende mogelijkheden van de computer, werden vooral na 2000 steeds meer andere genen, vooral uit de kern (nucleaire genen) onderzocht. Deze bleken in veel gevallen eerdere vondsten met

het 18S-gen te bevestigen of te verfijnen, vooral ook omdat het aantal bestudeerde taxa ook steeds toeneemt. 'Long branch attraction' kon ook met enkele andere genen niet altijd direct opgelost worden. In de nieuwste onderzoeken worden vaak enorme aantallen genen gebruikt die gevonden zijn met de zogenaamde 'EST libraries', de zogenaamde 'expressed sequence tags'. Deze 'libraries' zijn geen echte bibliotheken, ze bestaan eerder uit een berg onbekende sequenties van EST's in de vorm van cDNA (complement-DNA), verkregen uit transcriptie van het 'messenger RNA' (mRNA). De aanwezigheid van een EST in een weefsel geeft aan dat het betreffende gen daar actief is. Deze 'libraries' worden vaak bepaald om vast te stellen welke genen een bepaalde functie hebben, omdat ze in een specifiek weefsel actief waren. Omdat de verkregen sequenties vervolgens via Genbank beschikbaar zijn, kunnen ze hergebruikt worden voor fylogenetisch onderzoek. Hoewel geen enkele 'EST library' dezelfde genen bevat, ze worden immers vaak in verschillende weefsels bepaald, is er vaak voldoende overlap om toch gigantische datasets te krijgen. De volgende stap, steeds makkelijker gemaakt met nieuwe generaties van sequentiemachines, is om hele genomen te bepalen, en ongetwijfeld gaan die de komende decennia onze kennis over de evolutie nog meer verfijnen en verbeteren. In de laatste jaren wordt steeds meer de term 'phylogenomics' gebruikt voor fylogenetische analyses met heel veel genen. De laatste 'phylogenomics-studies' laten zien dat een aantal opmerkelijke vondsten met de losse genen toch niet ondersteund kon worden, en werden traditionele opvattingen weer ondersteund. Voorbeelden hiervan zijn de monofyletische sponzen, die enkele jaren geleden als parafyletisch verklaard werden (PHILIPPE ET AL. 2009), en de verwantschap van de waaiervleugelingen aan de kevers, nadat ze jarenlang bij de vliegen waren geplaatst (WIEGMANN ET AL. 2009).

Behalve al die ontwikkelingen in het DNA-onderzoek, heeft ook het morfologisch onderzoek een enorme ontwikkeling doorgemaakt door sterke verbetering van microscopen, met ontwikkeling van onder meer de confocale microscopie en een veel betere elektronenmicroscopie. Met deze methoden werd daarom regelmatig ondersteuning gevonden van nieuwe inzichten vanuit het DNA-onderzoek, maar soms spreken die resultaten de moleculaire juist weer tegen. Meer en meer worden moleculaire en morfologische kenmerken gecombineerd om zo betrouwbare en betekenisvolle hypothesen van de stamboom te krijgen.

#### WELKE CLASSIFICATIE?

In een boek als dit zou het mooi zijn als we simpel kunnen verwijzen naar één ander boek of artikel waarin de 'geldige' classificatie staat. Zo eenvoudig is het echter niet, het moge duidelijk zijn dat de ontwikkelingen snel gaan en elke publicatie is al verouderd als ze uitkomt. Er zijn bovendien maar bijzonder weinig boeken die zich strak aan de regels van de fylogenetische systematiek houden en parafyletische groepen vermijden. Eén boek geeft zo'n classificatie voor al het leven (LECOINTRE & LE GUYADER 2006), maar omdat het al weer een beetje verouderd is, en bovendien geen bronnen geeft voor de gevolgde keuzes, hebben we dat slechts in beperkte gevallen gevolgd. De website van het 'Tree of Life project' (Tolweb: <http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>) is vaak

redelijk up-to-date, hoewel ook die afhankelijk is van de welwillendheid van onderzoekers om het bij te werken, met als gevolg dat sommige groepen soms sterk achterlopen. Enkele andere goede bronnen zijn de boeken van Cracraft & Donoghue (2004) en Hedges & Kumar (2009). Voor enkele grote groepen zijn er recent nieuwe classificaties gepubliceerd die we als basis gebruiken maar aanpassen aan de hand van gegevens bij Tolweb en nieuwe overtuigende publicaties. Deze classificaties zijn voor 'protisten' Adl et al. (2010), voor Fungi Hibbett et al. (2007), voor varenachtigen Smith et al. (2006) en voor angiospermen APG III (2009; zie voor updates en details [www.mobot.org/mobot/research/apweb](http://www.mobot.org/mobot/research/apweb)). Voor de dieren is zo'n samenvatting in voorbereiding bij het tijdschrift *Zootaxa* (te publiceren eind 2010). De lezer moet zich dus voortdurend realiseren dat er niet zo iets is als de 'ware' classificatie of de 'ware' stamboom, maar dat wel geprobeerd wordt die uiteindelijk te bereiken. Hier geven we een keuze uit de classificaties en stambomen, die gebaseerd is op de huidige beschikbare literatuur (tot voorjaar-zomer 2010) en onze interpretatie daarvan.

#### DARWIN BOTST MET LINNAEUS: VAN STAMBOOM NAAR CLASSIFICATIE

De ideale classificatie volgt de bijbehorende stamboom, zoals Darwin (1859: p. 420) al schreef: 'all true classification is genealogical'. Idealiter worden dan beide takken telkens op hetzelfde niveau geclassificeerd, bijvoorbeeld voor een familie of genus. Hennig (1966) stelde dit ook zo voor, maar bij het ontstaan van uitgebreide stambomen bleek dat al snel onhaalbaar. De classificatie die we sinds Linnaeus gebruiken kent een aantal vaste rangen, met name soort (species), genus, familie, orde, klasse, fylum (bij planten meestal divisie) en rijk. Door de vele splitsingen van de stambomen, en de eis dat elke tak een naam krijgt, ontstond er een behoefte aan tussenrang in de Linnaeaanse naamgeving, zoals superfamilie, infraorde, suborde, superorde ... telkens meer. Omdat in de natuur de meeste stambomen sterk asymmetrisch zijn, er takt telkens één klein takje van de grote groep af, leidt dat al gauw tot inflatie van rangen. Eén zo'n klein takje moet dan net als zijn zustergroep ook geclassificeerd worden in orde, familie, genus, soort, zelfs als het maar om één soort gaat. Voorbeeld: de zustergroep van het 'dierenrijk' (Animalia) met circa één miljoen soorten is het fylum Choanoflagellata met circa 120 soorten. Zouden de Choanoflagellata dan ook als rijk geclassificeerd moeten worden? Maar wat dan te doen met de zustergroep van de Animalia + Choanoflagellata, namelijk de Filasteria met maar twee soorten? Het is duidelijk dat dit zou leiden tot een inflatie van rangen en groepsnamen. De eisen van de Linnaeaanse naamgeving botsen hier met de nieuwe Darwinistische of fylogenetische inzichten. De strikte hiërarchische classificatie is natuurlijk ook niet ontwikkeld met evolutionaire gedachten, Linnaeus wilde Gods schepping ordenen in groepen met gelijke kenmerken. Er zijn tal van oplossingen bediscussieerd door taxonomen en andere biologen, variërend van een systeem compleet zonder rangen (de zogenaamde 'phylocode') tot allerlei tussenvormen. Er is op zich niets tegen het gebruik van traditionele rangen als orde en familie, zolang men zich realiseert dat de keuze of iets een familie is en waar de grens gelegd wordt in feite

volledig arbitrair en subjectief is. Zolang men het principe van monofyletische groepen maar handhaaft, zijn de grenzen van groepen vrij willekeurig te leggen. Meestal wordt gestreefd naar eenheden die ook herkenbaar zijn door bepaalde morfologische overeenkomsten, en wordt gestreefd naar enige consensus tussen onderzoekers. Helaas leiden verschillen van inzicht soms tot zinloze (en vaak zeer heftige!) discussies over rangen, die biologisch geen enkele betekenis hebben. Een praktisch voorbeeld hoe je daarmee om kunt gaan vormt de vlinderfamilie Noctuidae of uilen. Deze al lang bekende familie bleek bij onderzoek met DNA-methoden in de jaren 1990 niet monofyletisch, omdat de ook al lang bekende families Arctiidae (beervlinders) en Lymantriidae (donsvlinders) in de stamboom ergens midden in de Noctuidae terechtkomen. Nadat deze verwantschap in tal van studies was bevestigd, werd aanvankelijk gekozen voor het opsplitsen van de familie in diverse kleinere eenheden, waardoor de Arctiidae en Lymantriidae als families gehandhaafd konden worden (FIBIGER & LAFONTAINE 2005, MITCHELL ET AL. 2006). Al snel bleek dat in deze grote groep zoveel tropische eenheden moeilijk plaatsbaar waren dat een enorme groei van het aantal families nodig was. Tijdens een internationaal congres werd daarom al heel snel besloten om dan toch maar te kiezen voor één grote familie Noctuidae (LAFONTAINE & FIBIGER 2006). Consequentie daarvan was dat de families Arctiidae en Lymantriidae hun familiestatus verloren en voortaan onderfamilie zijn. Dit voorbeeld leert ons dat er geen biologische betekenis gegeven kan worden aan de formele benoeming in de rang van familie, alleen de praktische overwegingen hebben geleid tot deze keuze, de onderliggende stambomen waren hetzelfde. De andere les is dat we nu een groep hebben, Noctuidae, die wel biologische betekenis heeft omdat alle soorten die ontstaan zijn uit één voorouder bij elkaar staan. We kunnen nu de Arctiidae en de Lymantriidae niet meer tegenover de Noctuidae zetten als we naar het veranderen van kenmerken in de evolutie kijken, maar we zullen deze vlinders moeten vergelijken met hun zustergroep, een deel van de Noctuidae, en de Noctuidae met hun zustergroep, in dit geval de Notodontidae of tandspinners.

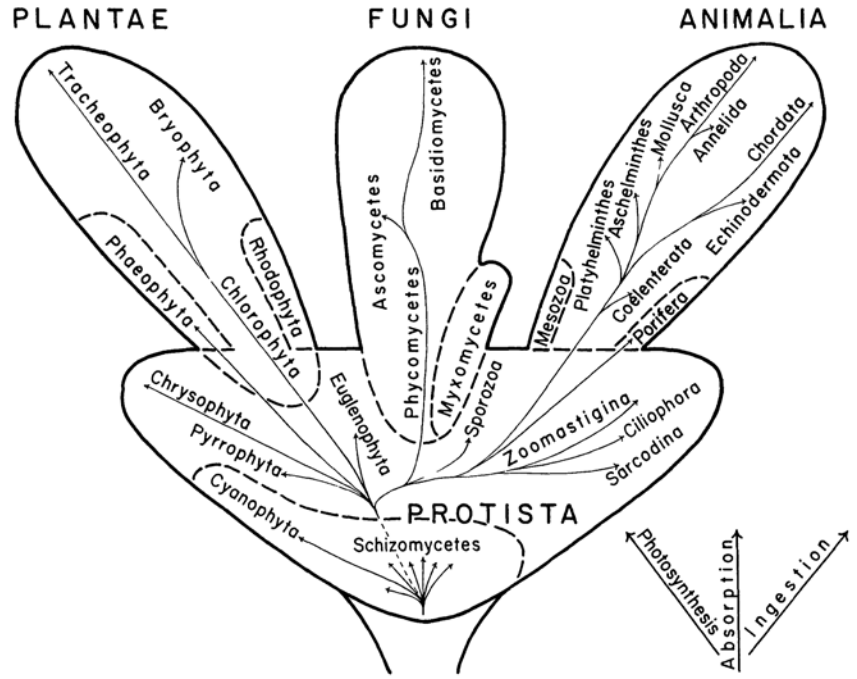
Een tweedimensionale stamboom heeft als eigenschap dat elke tak kan draaien. Dat betekent dat de classificatie altijd op twee manieren kan worden afgelezen. Met andere woorden: de volgorde van de groepen in een lineaire classificatie is minder relevant dan soms wel eens gedacht wordt. Vaak wordt er bijvoorbeeld naar toegewerkt dat de als 'hoog ontwikkeld' beschouwde groepen aan het eind komen te staan (bv. de zoogdieren). Men kan echter evengoed eerst de zoogdieren plaatsen en daarna de reptielachtigen, zoals in dit boek gedaan is.

#### GROTE GROEPEN, RIJKEN, DOMEINEN EN ENDOSYMBIOSE

Vroeger was het eenvoudig: je had het plantenrijk en het dierenrijk, elk duidelijk gekarakteriseerd en met zijn eigen groep onderzoekers (botanie en zoölogie; dit is nog steeds terug te vinden in de structuur van instituten: paddenstoelen en algen worden traditioneel bij de botanie ondergebracht) en eigen nomenclatuurregels. Natuurlijk waren de schimmels eigenzinnige planten, maar planten bleven ze

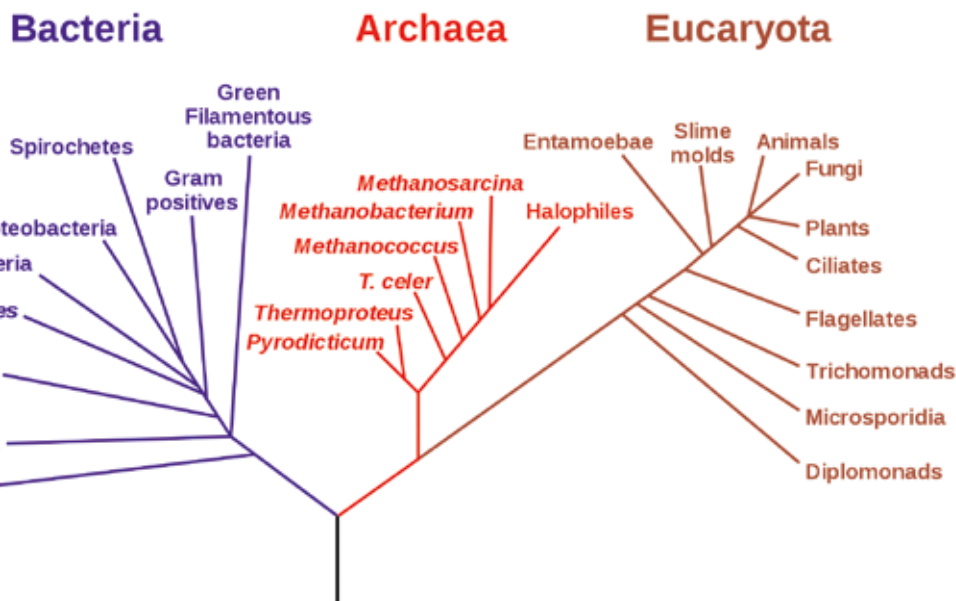
toch wel, want ze stonden stil in de bodem. Lastig waren sommige eencelligen die erg op elkaar leken en veelal beweeglijk waren, maar waarvan de ene bladgroen (chlorofyl) had en dus plant was, terwijl de andere dat niet had en dan bij de dieren werd geplaatst. Bacteriën hadden een stevige celwand en waren dus planten. Het bleef echter wringen. Haeckel (1866) introduceerde al met vooruitziende blik een indeling in drie rijken: planten, dieren en 'protisten' (fig. 1). Weinigen volgden hem totdat Copeland (1938) in de jaren 1930 een vierrijksysteem introduceerde, later gevolgd door een iets ander vierrijksysteem van Whittaker (1957, 1959), later omgezet naar het vijfrijksysteem (Whittaker 1969) (fig. 2). De vertrouwde indeling in dieren en planten werd niettemin nog steeds het meest gebruikt. Met name door Lynn Margulis (MARGULIS & CHAPMAN 2009, MARGULIS & SCHWARTZ 1982) deed het vijfrijksysteem van Whittaker intrede in de moderne handboeken. Ondanks de populariteit van de vijfrijkenclassificatie, voldeed deze niet aan de eisen van een fylogenetische classificatie. Het systeem was opgezet onder een andere wetenschapsfilosofische benadering, want Whittaker (1969) schreef zelf al: 'de drie hogere rijken zijn polyfyletisch'.

Carl Woese bewandelde in de jaren 1970 een geheel andere weg, mogelijk geworden door de ontdekking van de structuur van het DNA door Watson & Crick. Hij gebruikte het ribosomale RNA en ontdekte dat de bacteriën in feite uit twee totaal verschillende groepen bestaan, die onderling net zo sterk verschillen als elk van hen van de eukaryoten (WOESE & FOX 1977, WOESE ET AL. 1990). Hij noemde deze meest basale splitsingen van de stamboom domeinen, namelijk de Bacteria (of Eubacteria), de Archaea (het tweede prokaryote domein) en de Eukarya (fig. 3). Ook werd duidelijk dat het geen simpele splitsingsmomenten zijn geweest, maar dat in het bijzonder in die vroege evolutie horizontale uitwisseling van genen, mogelijk ook opname van hele cellen, veelvuldig heeft plaats gevonden. Dit idee dat de eukaryote cel in feite is ontstaan door symbiose van verschillende prokaryoten is vooral uitgewerkt door Lynn Margulis (Lynn Sagan) (SAGAN 1967). De eerste bacteriën die ontstonden leefden in een zuurstofloze omgeving en onttrokken hun energie aan chemische



bronnen. In de loop van de tijd ontstonden organismen die de energie van de zon konden gebruiken om voedsel aan te maken (cyanobacteriën d.m.v. fotosynthese) en als bijproduct nam het zuurstofgehalte van de atmosfeer sterk toe. Dit versnelde de evolutie van organismen die bestaand waren tegen het reactieve zuurstof en bracht de evolutie op gang van bacteriën die het zuurstof gebruikten om in hun energiebehoefte te voorzien. Verondersteld wordt dat bepaalde heterotrofe anaërobe bacteriën een bacteriesoort opnamen om energieopname uit zuurstof mogelijk te maken (nl. een  $\alpha$ -proteobacterie), zodat ze konden leven in een zuurstofrijke omgeving. Dit was de eerste endosymbiose, waarbij de  $\alpha$ -proteobacterie het mitochondrion werd (samen met de kern het kenmerk van een eukaryote cel). Heterotrofe organismen moeten andere organismen (levend of dood) opeten om aan hun organische voeding te komen, in tegenstelling tot de cyanobacteriën die genoeg hebben aan

▲ **Figuur 2**  
Het vierrijksysteem van Whittaker (1959), later uitgebreid naar het vijfrijksysteem door de Monera (prokaryoten) af te scheiden van de Protista.



◀ **Figuur 3**  
De drie domeinen Bacteria, Archaea en Eucaryota van Carl Woese (WOESE & FOX 1977, WOESE ET AL. 1990).

water, kooldioxide en zonlicht. De volgende endosymbiose lag dan ook voor de hand: een eencellige die een cyanobacterie opnam, die werd tot de chloroplast en daarbij de basis leggend voor het ontstaan van alle planten en andere fotosynthetiserende eukaryoten ('algen'). Deze endosymbioses worden primaire endosymbioses genoemd. Er bestaan echter ook secundaire endosymbioses, waarbij een eencellig organisme een heel eencellig roodwier (Rhodophyta) of groenwier (Chlorophyta) opneemt, en zelfs tertiaire endosymbioses waarbij zo'n organisme weer opgenomen wordt (KEELING 2010). De rood- en groenwieren ontstonden uit de primaire endosymbiose met een cyanobacterie, de bruinwieren (Phaeophyceae), oogwieren (Euglenophyceae) en andere groepen binnen de Chromalveolata ontstonden uit secundaire endosymbiose. Dit kan men zien aan het aantal membranen dat de chloroplast omhult: het eerste membraan is de oude celwand van de cyanobacterie, de tweede van de opnemende gastheercel, een derde membraan is de celwand van de eukaryote alg. Bij tertiaire endosymbiose is er dus sprake van een eencellige die het type alg met secundaire endosymbiose opneemt, er zijn dan dus vier omhullende membranen. dit laatste komt voor bij sommige pantserswieren (Dinoflagellata). Naast die extra membranen zijn er meestal ook resten te vinden van de kern (en het DNA) van de opgenomen eukaryote alg. Een eukaryote cel heeft dus altijd meer dan één genoom: het DNA van de kern, dat van het mitochondrion, van de plastide en dus eventueel van de opgenomen eukaryote alg. De verwantschap van het mitochondriaal DNA met dat van de  $\alpha$ -proteobacteria en van het chloroplast-DNA met dat van de cyanobacteriën zijn verdere aanwijzingen die de theorie van de endosymbiose ondersteunen. Op dit niveau heeft de fylogenie van het leven meer het karakter van een netwerk en wordt soms gesproken van een 'Web of Life' of 'Ring of Life' in plaats van een 'Tree of Life'.

#### RIJKEN VERDWIJNEN, SUPERGROEPEN VERSCHIJNEN

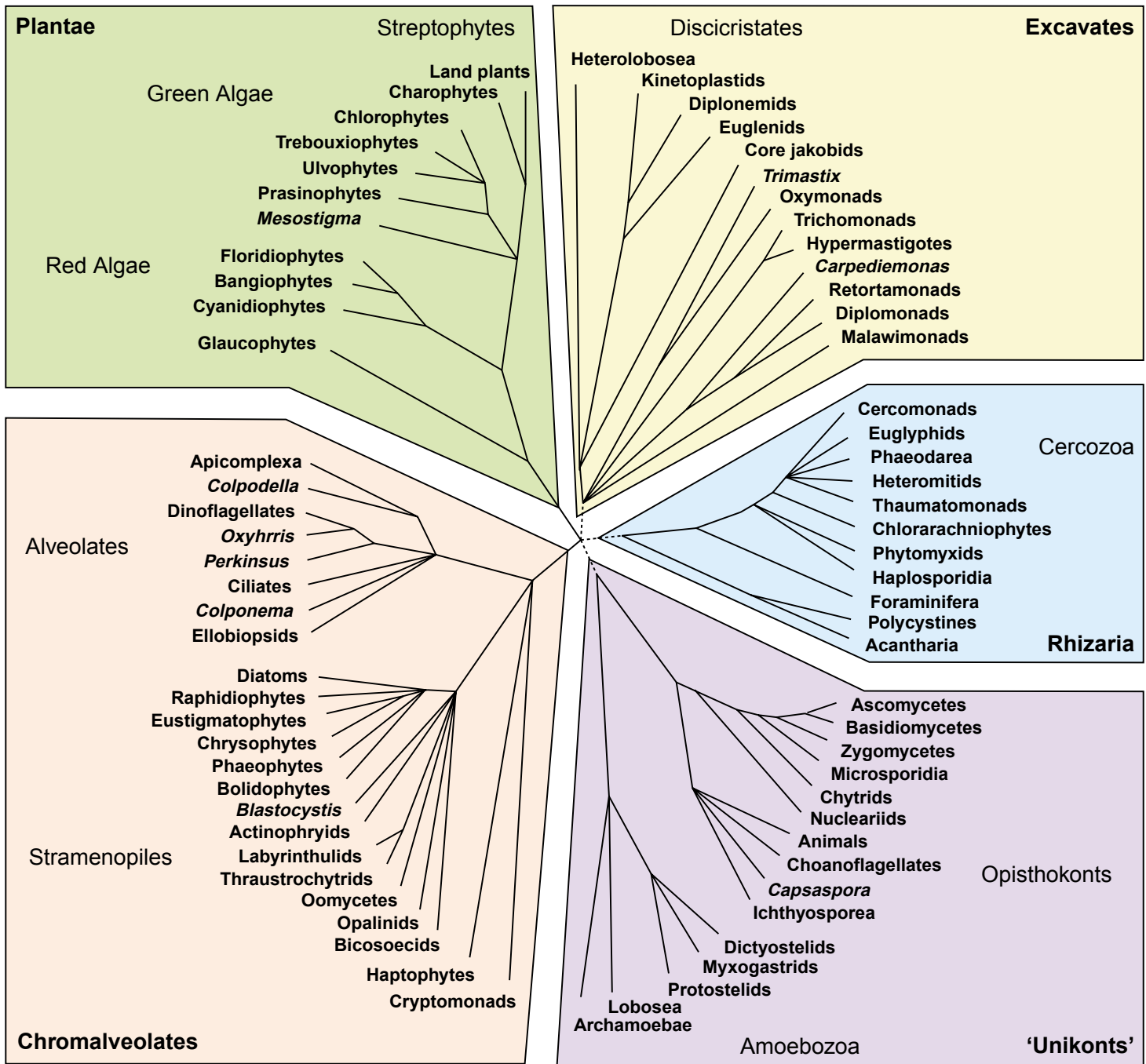
We zagen al dat de vijf rijken niet voldeden aan de cladistische of fylogenetische school, we moeten dus naar een andere manier zoeken om die grote groepen te classificeren. Lipscomb (1985) deed een eerste poging tot een cladistische analyse van de eukaryoten, geheel nog op morfologische kenmerken, en toonde overtuigend aan dat twee- of vijfrijkenclassificaties geen correcte fylogenetische weergave zijn. Met morfologische kenmerken lukte het echter niet een bevredigende classificatie te vinden voor de vele eencellige groepen, die vaak maar zo weinig bruikbare morfologische kenmerken hebben. De opkomst van de moleculaire methodiek maakte het mogelijk op een andere manier naar de verwantschappen tussen de grote groepen te kijken. De resultaten waren in het begin vaak verwarrend, maar soms ook weer heel duidelijk. Zeker is dat de diversiteit binnen de protisten veel groter is dan ooit op grond van morfologische kenmerken voor mogelijk werd gehouden. Dat de protisten zoals verwacht een parafyletisch complex vormen van principieel verschillende groepen organismen eencelligen is definitief duidelijk geworden. Meercelligheid is verschillende malen ontstaan, in elk geval een keer bij de planten (groenwieren), bruinwieren,

schimmels en dieren. Er zijn dus eencelligen die het meest verwant zijn aan de planten, andere die meer bij de schimmels staan en een groep die het meest verwant is aan de dieren. Veel verrassender was nog het resultaat van deze moleculaire analyses dat groepen eencelligen die ogenschijnlijk niks met elkaar te maken hadden, moleculair nauw verwant bleken te zijn. Langzamerhand ontstonden nieuwe grote groepen, vaak aangeduid als supergroepen, zoals bijvoorbeeld de groep Stramenopila, die groepen verenigt die vroeger respectievelijk als algen, schimmels en eencellige dieren werden gezien. Veelgebruikte kenmerken bij eencelligen als de amoëboïde vorm of de aanwezigheid van flagellen bleken geen directe aanwijzing voor verwantschap, wel het aantal, de vorm en de plaats van de flagellen. Hier volgen we de recentere inzichten die een systeem van vier supergroepen binnen de eukaryoten postulieren (BURKI ET AL. 2007, BURKI ET AL. 2008, HAMPL ET AL. 2009, KEELING ET AL. 2005, LANE & ARCHIBALD 2008, ROGOZIN ET AL. 2009, SIMPSON ET AL. 2006): Plantae (Archaeplastida), Chromalveolata, Excavata en Unikonta. Sommige auteurs splitsen echter de Unikonta in de supergroepen Amoebozoa en Opisthokonta, en houden de Rhizaria apart van de Chromalveolata. De definitieve samenstelling van deze vier supergroepen staat dus nog niet vast, er zijn groepen die bijvoorbeeld heen en weer verhuizen tussen de planten en Chromalveolata, en er is nog een aantal protisten waarvan de plek nog niet bepaald is, omdat niemand ze moleculair heeft kunnen onderzoeken. Figuur 4 geeft een van de gepubliceerde bomen van de supergroepen volgens Keeling et al. (2005). Ons systeem wijkt daar weer wat van af, zie figuur 5 voor een samenvatting van al onze stambomen, die in meer detail (tot lagere taxa) in hoofdstuk 5 worden gegeven.

#### Planten

Al voordat het moleculaire onderzoek populair werd was het oude plantenrijk uitgekleed: schimmels waren naar een apart rijk verhuisd en de bruinwieren en enkele andere bruingekleurde eencellige wieren toegekend aan de Chromista die vaak in het rijk Protista werden opgenomen. De monofylie van alle groene planten was allang duidelijk, en de notie dat de landplanten hun voorouders onder de groenwieren hadden was op grond van de overeenkomst in het chlorophyl en de chloroplasten ook algemeen aanvaard. De verwantschappen tussen verschillende groepen algen was echter lang onduidelijk. Het interessante van de resultaten van het moleculair fylogenetisch onderzoek is dat roodwieren, groenwieren en landplanten (plus de Glaucophyta) een monofyletische groep vormen (BHATTACHARYA & MEDLIN 1998, BURKI ET AL. 2008, KEELING 2010, KEELING ET AL. 2005). We kunnen nu vaststellen dat deze supergroep ontstaan is na de eenmalige primaire endosymbiose met een cyanobacterie. Ook de morfologie van de plastiden met twee membranen, beter bekend geworden door elektronenmicroscopisch onderzoek, is een extra aanwijzing voor de monofylie van deze groepen. Plantensystematici wezen vroeger al op de gelijkheid van de kleurstoffen van rood- en blauwwieren (nu bekend als cyanobacteriën), hetgeen zoals we nu weten een primitief of plesiomorf kenmerk betrof, dus geen reden om ze bij elkaar te classificeren.

Welke groep groenwieren de zustergroep is van de land-

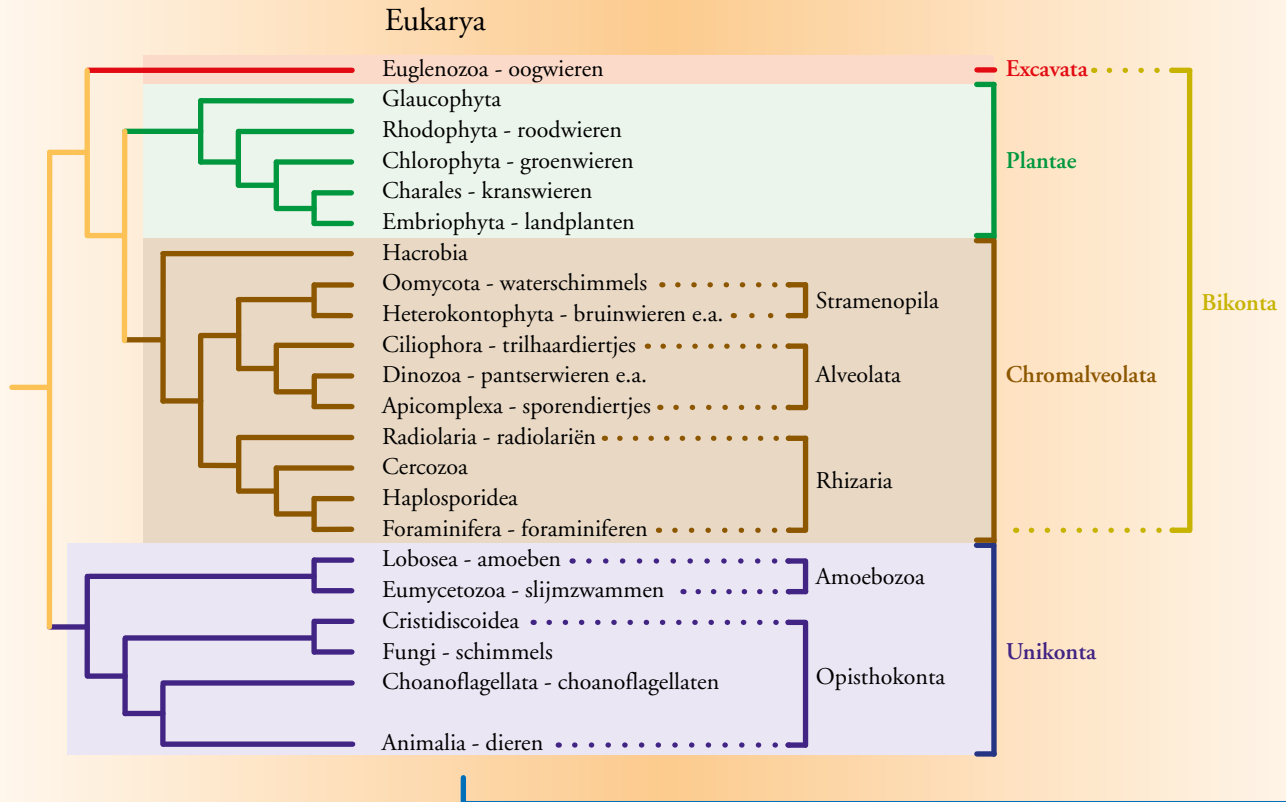


planten, is een vraag waar eerst veel microscopisch onderzoek aan gedaan is. Nu gesteund door moleculaire gegevens, maar al langer bekend is dat die bij een groep van de kranswieren en hun verwanten (Charophyta) gezocht moet worden. Deze hebben detailkenmerken met elkaar gemeen zoals hierna beschreven bij de Streptophyta. De groenwieren in de traditionele zin en ook de soms herkende kranwierachtigen zijn daarmee parafyletisch geworden. De discussie gaat nu nog verder of de Coleochaetales of de echte kranswieren (Charales) de zustergroep van de landplanten zijn. De discussie lijkt in het voordeel van de laatste beslecht te worden (BHATTACHARYA & MEDLIN 1998, LEWIS & McCOURT 2004). De kranswieren zijn ingewikkeld gebouwde planten, die in de sterk vertakte vorm ook al erg op landplanten lijken.

*Zaadplanten*

Traditioneel werd gedacht dat de gymnospermen (de coniferen, cycaspalmen en veel fossiele groepen) parafyletisch zijn, waarbij de kleine en afwijkende groep Gnetaceae de nauwste verwant van de bloemplanten zou zijn (CRANE 1985). De resultaten van moleculaire onderzoek (BOWE ET AL. 2000, CHAW ET AL. 2000, DONOGHUE & DOYLE 2000) wijzen er echter op dat de recent levende gymnospermen monofyletisch zijn (voor de fossiele plus recente gaat dat zeker niet op!). Hoewel het moderne evo-devo-onderzoek naar bloem- en sporofylontogenie veel nieuwe inzichten heeft opgeleverd (CRONK 2009), is het antwoord op de oorsprong van bloemen nog niet gevonden. Darwin's 'Abominable mystery' bestaat dus nog steeds (FRIEDMAN 2009). Het grote morfologisch gat tussen de voortplantingsorganen van de angiospermen en gymnospermen

▲ **Figuur 4**  
De vijf supergroepen volgens Keeling et al. (2005).



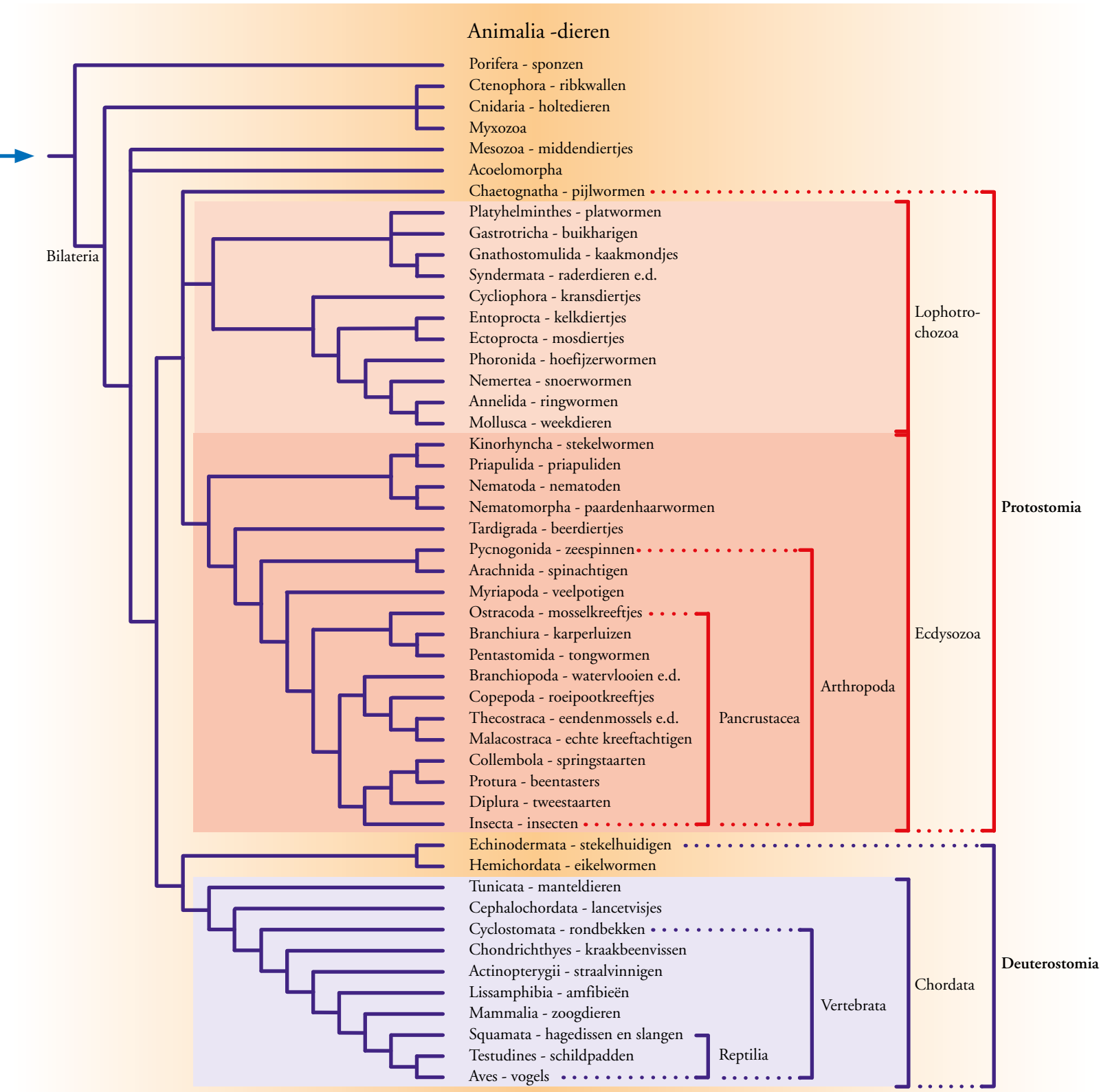
**Figuur 5**  
Stamboom van de hoofdgroepen van de Nederlandse diversiteit van eukaryoten. Enkele kleine eencellige groepen en niet in Nederland voorkomende groepen zijn weggelaten. Voor details: zie hoofdstuk 5.

is nog steeds niet gedicht: het blijft lastig vast te stellen welke onderdelen van de bloem homolog zijn aan de onderdelen van de kegelvormige bloeiwijzen van de gymnospermen. Ook is de fylogenetische positie van veel fossiele groepen nog onzeker. Momenteel is er een groot aantal hypothesen die de oorsprong van bloemen (deels) tracht te verklaren (SPECHT & BARTLETT 2009), maar er zijn onvoldoende aanknopingspunten voor toetsing.

De Angiospermen vormen ongetwijfeld de best bekende en ook meest diverse groep planten. We leven er tussen en eten ze elke dag. Dat de evolutie van deze groep zo lang zo onduidelijk was ligt dus niet voor de hand. Toch kon na een paar grote moleculaire analyses het hele systeem van deze groep op de schop. Enerzijds kwam dat wellicht omdat cladistische analyses van de hele groep pas laat op gang kwamen: bekende en veel gebruikte classificaties van auteurs als Cronquist (1981) en Takhtajan (1997) waren in principe niet cladistisch. Deze classificaties hebben vele decennia de indeling van flora's bepaald. Daarnaast zijn plantenkenmerken vaak veel veranderlijker dan kenmerken bij dieren en moeilijker te coderen voor een analyse. In elk geval kwam het moleculaire onderzoek juist bij de bloemplanten al vroeg op gang en was men in staat met grote groepen onderzoekers samen te werken. Men had bovendien het geluk dat de genen van de chloroplasten, zoals *rbcL*, die relatief eenvoudig te bepalen zijn, een zeer hoog fylogenetisch signaal hebben. Dit resulteerde in enkele grote moleculaire studies (CHASE ET AL. 1993, SOLTIS ET AL. 1999, 2000, 2004), waarop grotendeels dezelfde botanici meteen een nieuwe classificatie baseerden die ook al weer twee maal werd gemoderniseerd (APG 1998, APG II 2003, APG III 2009, JUDD ET AL. 1999, SOLTIS ET AL. 2005).

Zoals in de inleiding van dit hoofdstuk al werd gememoreerd heeft deze nieuwe classificatie verstrekkende gevolgen: hele families werden omgebouwd, relaties tussen families bleken totaal anders dan meestal gedacht en wat vroeger primitief leek bleek soms behoorlijk geavanceerd en omgekeerd. Zo zijn windbestuivers zoals eiken en berken niet bepaald primitief, maar eerder bomen waarbij de bloemen gereduceerd zijn en aangepast aan deze vorm van bestuiving (een reden te meer om terughoudend te zijn met de term 'primitief'). Het belang van zo'n classificatie die gebaseerd is op een benadering van de echte evolutie kan niet genoeg benadrukt worden: hiermee kan men de evolutie van kenmerken bestuderen, zoals bloemen, maar ook chemische kenmerken. Men kan het zoeken naar medicijnen en andere interessante stoffen vereenvoudigen door op de verwantschappen te letten, en ecologen en evolutiebiologen kunnen makkelijker begrijpen waarom bepaalde insecten gespecialiseerd zijn op bepaalde planten. Biologisch is de nieuwe classificatie soms ineens beter te begrijpen: zo zijn alle halfparasieten uit de voormalige helmkruidachtigen (Scrophulariaceae) overgebracht naar de bremraapachtigen (Orobanchaceae), die nu bijna alle (half)parasieten omvat. Ook zijn heel wat kleinere families en ordes in de nieuwe classificatie verdwenen, waardoor die in feite overzichtelijker is geworden. Voor de Angiospermen zijn ook diverse informele namen die aan clades werden gegeven ingeburgerd en vaak beter bekend dan de meer formele namen die daarvoor in de plaats zijn gekomen. Namen als 'monocots', 'eudicots', 'rosids' of 'asterids' kom je nu veel in de literatuur tegen.





**Chromalveolata**

De supergroep Chromalveolata zoals in dit boek gebruikt, is alleen nog maar herkend met moleculaire kenmerken. De subgroepen worden soms zelf ook als supergroep aangeduid: Hacrobia, Stramenopila, Alveolata en Rhizaria. In sommige studies vormen ze de ene supergroep die we hier erkennen, maar soms groeperen onderdelen ervan weer met

de planten (BURKI ET AL. 2007, 2008, HACKETT ET AL. 2007, HAMPL ET AL. 2009). De laatste drie groepen worden soms samengenomen als de SAR-groep. Veel Chromalveolata kunnen fotosynthese uitvoeren, maar in vrijwel alle gevallen hebben deze chloroplasten die afkomstig zijn uit een secundaire endosymbiose van een roodwier (en bij één groep een groenwier). Heel veel subgroepen zoals de trilhaardiertjes (Ciliophora in de

Alveolata) en waterschimmels (Oomycota in de Stramenopila) hebben geen chloroplasten, hoewel bijvoorbeeld de Apicomplexa (in de Alveolata) die geen chloroplast hebben, wel een structuur tonen die een restant van de chloroplast lijkt te zijn (het apicale complex). De ontdekking van een verwant met fotosynthese, *Chromera* (MOORE ET AL. 2008), versterkt het vermoeden dat de Apicomplexa oorspronkelijk wel een chloroplast hadden, maar die secundair verloren hebben. De discussie wanneer de secundaire endosymbiose heeft plaatsgevonden vormt momenteel een belangrijk onderwerp in het onderzoek (KEELING 2010). De pantserwieren (Dinoflagellata in Alveolata) laten helemaal een complex patroon zien: daar is zelfs sprake van een aantal tertiaire endosymbioses, waarbij de oorspronkelijke endosymbiotische roodwier is vervangen door een secundair endosymbiotische chromalveolate cel, ten minste driemaal onafhankelijk, uit (drie) verschillende chromalveolate groepen (KEELING 2010). Heel veel van de diversiteit van deze groep bestaat uit nog verborgen en onbekende eencelligen, die vaak alleen met 'environmental sampling' gevonden worden, zoals veel Cercozoa (met 'environmental sampling' wordt de methode bedoeld waarbij uit monsters bodem of water alle aanwezige organismen met behulp van DNA-analyse worden gedetermineerd). Onderzoek aan dit complex zal de komende jaren nog erg veel nieuwe inzichten kunnen opleveren. Ook in Nederland zijn de meeste van deze eencellige vormen – op de bruinwieren, kiezelwieren, zonnediertjes en foraminiferen na – nog vrijwel niet onderzocht.

#### Excavata

Een opmerkelijk resultaat van het recente moleculaire onderzoek heeft betrekking op het onderscheiden van deze groep, waarin een aantal eencelligen zonder mitochondria is geplaatst. Traditioneel werden deze taxa door het ontbreken van mitochondria als basale afsplitsingen van de Eukarya gezien. Nu zijn ze dus opgenomen in deze groep, en blijkt bovendien dat deze taxa toch restanten van mitochondriaal DNA vertonen. Ze lijken de mitochondria dus grotendeels verloren te hebben. Dit heeft duidelijke consequenties voor ons inzicht in de evolutie van de eukaryote cel, met name over de relatieve timing van de vorming van de kern ten opzichte van de endosymbiose met het mitochondrion. Fotosynthese komt alleen voor bij de oogwieren en is hier ontstaan door secundaire endosymbiose met een groenwier. De Excavata en hun onderlinge verwantschap zijn nog maar matig bekend (HAMPL ET AL. 2009, SIMPSON 2003, SIMPSON & ROGER 2004, SIMPSON ET AL. 2006) en ook hier draagt 'environmental sampling' bij aan de ontdekking van een grotendeels onbekende diversiteit. Daarnaast kunnen veel soorten ontdekt worden als parasieten van bijvoorbeeld ongewervelde dieren. In Nederland is deze groep nagenoeg niet bestudeerd.

#### Unikonta en Opisthokonta

In de nieuwe supergroepenindeling behoren zowel het oude dierenrijk als het schimmelrijk nu tot één supergroep, de Opisthokonta (cellen met flagel aan de achterzijde) of de Unikonta (cellen met één flagel). De Unikonta omvatten tevens de Amoebozoa, een groep van amoëboïde een-

celligen, waarvan de positie nog niet altijd geheel duidelijk is. Wij volgen de nieuwere inzichten dat de Unikonta inderdaad een monofyletische groep vormen (BURKI ET AL. 2007, HAMPL ET AL. 2009, KEELING ET AL. 2005, STEENKAMP ET AL. 2006), waarvan de Opisthokonta een deel zijn.

Zoals ook al boven gemeld, is een belangrijk nieuw inzicht dat de eigenschap 'amoëboïde cellen' fylogenetisch niet informatief is. Dergelijke cellen komen voor bij in ieder geval de Rhizaria (veelal met een exoskelet), groepen Excavata en de Amoebozoa, groepen die, hoewel er nog veel onduidelijk is, naar de huidige inzichten niet direct verwant zijn (PAWLOWSKI & BURKI 2009). De Unikonta zijn de enige supergroep waarbij fotosynthese ontbreekt, alle soorten zijn primair heterotroof (ze moeten organisch materiaal als voedsel opnemen). Alleen de korstmossen (een groep van schimmels) hebben daar wat opgevonden door met een alg samen te leven.

Binnen de Unikonta is meercelligheid onafhankelijk ontstaan vanuit amoëboïde voorouders bij de schimmels en de dieren, en een schijnbare meercelligheid (eigenlijk alleen meerkernigheid) bij de slijmzwammen. Het onderzoek naar het ontstaan van de meercelligheid is een van de interessante richtingen van onderzoek, en recent is gebleken dat sommige van de eencellige verwanten van dieren en schimmels ten dele al over de genen beschikken die bij dieren van belang zijn bij communicatie tussen de cellen (RUIZ-TRILLO 2007, 2008, SHALCHIAN TABRIZI ET AL. 2008, STEENKAMP ET AL. 2006).

#### Fungi

De taxonomische positie van de fungi heeft een opvallende verandering ondergaan de afgelopen eeuw. Ze werden eerst gezien als planten, om vervolgens te worden erkend als apart rijk, en zijn nu gestaafd door moleculaire gegevens – bijna – de zustergroep van de dieren. Enkele groepen die mycologen weliswaar bestuderen blijken helemaal geen Fungi, maar zijn nu ondergebracht bij de Stramenopila (zoals de waterschimmels Oomycota) of de Amoebozoa (de slijmzwammen Eumycetozoa). Omdat veel schimmels praktisch geen morfologische kenmerken hebben als ze geen vruchtlichamen vormen, waren ze altijd heel moeilijk te classificeren en determineren. Juist voor mycologen was het DNA-onderzoek dan ook een zeer welkome aanvulling op het traditionele onderzoek, en mycologen hebben het al lang geleden opgepakt. Toch is pas recent een volledige fylogenie van de Fungi op grond van een studie aan zes genen gepubliceerd (JAMES ET AL. 2006). Traditioneel werd gedacht dat een primitieve groep van Fungi, de Chytridiomycota, gekarakteriseerd kon worden door de aanwezigheid van een stadium met flagel. Omdat dit echter een primitief kenmerk is, is het geen grond voor verwantschap. Het was dan ook geen verrassing dat deze groep niet monofyletisch blijkt te zijn, evenals de Zygomycota. De flagel blijkt minstens viermaal in de evolutie van de Fungi verloren te zijn gegaan. De parasitaire Microsporidia, vroeger gerekend tot de eencellige dieren (samen met de Apicomplexa!) blijken heel basaal van de overige schimmels af te takken, samen met het eveneens parasitaire genus *Rosella*. Een van de andere opvallende resultaten van deze indeling is de erkenning van een nieuw fylum, de Glomeromycota, waarin de endomycorrhiza's worden geïnclassificeerd als een monofyletische groep.

**Dieren**

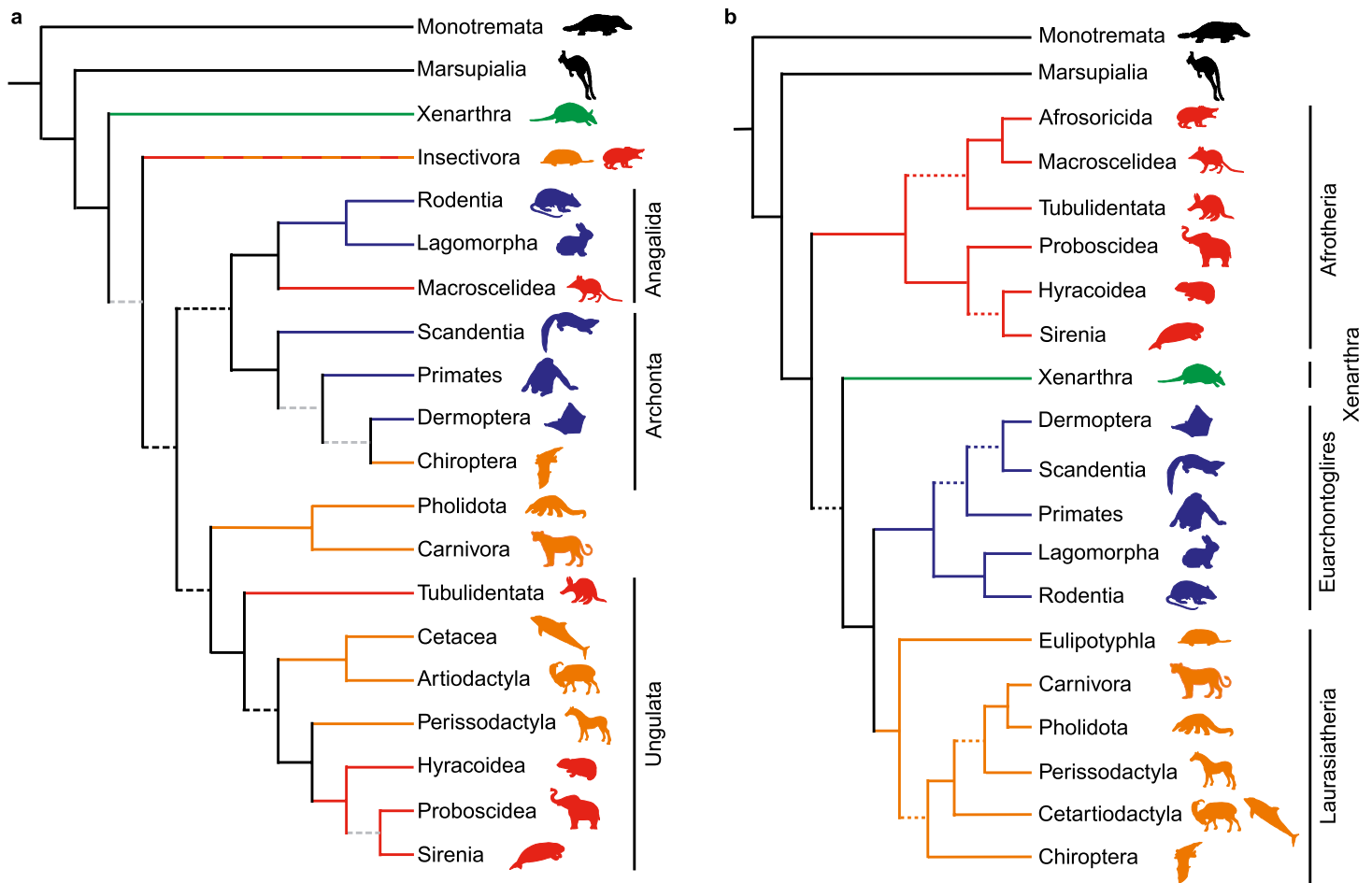
Traditioneel werd het dierenrijk opgedeeld aan de hand van de symmetrie van de organismen (radiaal of bilateraal) en de ontwikkeling van de embryonale stadia, met name de blastula: waar de uiteindelijke mond wordt gevormd bepaalt of het dier tot de Protostomia of Deuterostomia behoort. Deze indeling is in grote lijnen bevestigd door diverse moleculaire studies, al zwakten de resultaten soms wat heen en weer tussen wel of niet monofylie van de sponzen (Porifera) en wel of niet monofylie van de holtedieren (Coelenterata) (o.a. PHILIPPE ET AL. 2009). Enkele groepen zijn na deze analyses verhuisd van de Deuterostomia naar de Protostomia, zoals de pijlwormen (Chaetognatha).

Doordat fylogenie lastig te vergelijken zijn door vaak totale andere bouwplannen, was de gedetailleerde verwantschap binnen die hoofdgroepen vroeger niet altijd duidelijk en ontstonden diverse theorieën. Een belangrijke theorie, die bijna overal werd onderzocht, was die van de metamerisatie: het ontstaan van segmenten. Vanuit de gelede wormen (Annelida) zouden dan de geleedpotigen (Arthropoda) ontstaan zijn en waarschijnlijk ook de weekdieren (Mollusca), waar de segmentering later weer verdwenen was. Een van de meest verrassende vondsten, die telkens weer bevestigd wordt, is

de splitsing van de Protostomia in de Lophotrochozoa en de Ecdysozoa (BOURLAT ET AL. 2008, HALANYCH 2004, MALLATT ET AL. 2009, PAPS ET AL. 2009, PHILIPPE ET AL. 2005, ZRZAVÝ ET AL. 1998). Hierbij werden de gelede wormen, nu in Lophotrochozoa, gescheiden van de geleedpotigen in de Ecdysozoa. De segmentering blijkt daarmee op convergentie te berusten, maar ook de nieuwe groeperingen blijken gemeenschappelijke morfologische kenmerken te hebben. Zo zijn de Ecdysozoa gekenmerkt door het bezit van chitine in de huid, dat vervellingen noodzakelijk maakt (ecdysis = vervelling). Andere interessante inzichten zijn dat platwormen geen monofyletische eenheid vormen; pas nadat het kleine fylum Acoelomorpha is afgescheiden worden ze monofyletisch (BAGUÑA & RIUTORT 2004). Ook hebben ze niet meer de traditioneel basale plaats van heel primitieve Bilateria. Diverse parasitaire groepen blijken door DNA-onderzoek sterk gespecialiseerde vormen van andere vrijlevende groepen te zijn. Zo zijn de stekelsnuitwormen (Acanthocephala) in feite parasitaire raderdieren (nu Syndermata) (SØRENSEN & GIRIBET 2006, WITEK ET AL. 2008), en zijn lintwormen en andere parasitaire platwormen slechts een subgroep van de vrijlevende platwormen.

Wellicht een van de meest verrassende ontdekkingen in het dierenrijk is het feit dat de insecten geen zustergroep zijn

**Figuur 6**  
De stamboom van de zoogdieren (Mammalia): (a) een vergelijking tussen de bekende boom gebaseerd op morfologie en (b) de boom gebaseerd op nieuw moleculair onderzoek. Overgenomen uit Springer et al. (2004). De verschillende kleuren geven de hoofdgroepen in stamboom b aan, en laten zien hoeveel groepen verplaatst zijn ten opzichte van boom a.



Nederlandse namen van de ordes: Afrosoricida - tenreks en goudmollen; Carnivora - roofdieren; Cetartiodactyla - evenhoevigen en walvissen; Chiroptera - vleermuizen; Dermoptera - huidvliegers; Eulipotyphla - insecteneters; Hyracoidea - klipdassen; Lagomorpha - haasachtigen; Macroscelidea - olifantspitsmuizen; Marsupialia - buideldieren; Monotremata - cloacadieren; Perissodactyla - onevenhoevigen; Pholidota - schubdieren; Primates - primaten; Proboscidea - slurfdieren; Rodentia - knaagdieren; Scandentia - toepaja's; Sirenia - zeezoen; Tubulidentata - aardvark; Xenarthra - luiaarden, miereneters en gordeldieren.

van de eveneens op het land levende duizendpootachtigen, maar van een groep kreeftachtigen (GIRIBET ET AL. 2005, KOENEMANN ET AL. 2010, REGIER ET AL. 2010). Daarmee worden de kreeftachtigen in een klap parafyletisch en zijn insecten dus in feite een groep van landbewonende kreeftachtigen. Het betekent ook dat de aanpassingen aan het landleven bij duizendpootachtigen en insecten, die vaak als argument golden voor verwantschap, onafhankelijk ontstaan zijn. Binnen de gewervelde dieren (Vertebrata) was de fylogenie op grond van het skelet al redelijk goed uitgewerkt, hoewel ook hier de moleculaire resultaten vaak tot nieuwe of aanvullende inzichten leiden. Lastig daarbij is het om de kennis van de vele fossielen te integreren met de moleculaire data. Nieuwe analysemethoden maken dat echter steeds beter mogelijk. Het moleculaire onderzoek heeft geleid tot belangrijke veranderingen in de classificaties van de zoogdieren en vogels, waarvan het voorbeeld van de zoogdieren hieronder wordt uitgewerkt. Interessant is het fenomeen dat deze nieuwe indelingen tamelijk makkelijk worden geaccepteerd, terwijl de notie dat de vogels bij de reptielen horen, iets dat al tientallen jaren duidelijk is, maar moeilijk geaccepteerd wordt in nieuwe classificaties en handboeken.

#### *Zoogdieren (Mammalia)*

Als mens zijn we vooral geïnteresseerd in de evolutie van onze eigen groep, de zoogdieren. Je zou denken dat zo'n bekende groep, met de vele fossielen, en met zoveel kenmerken, fylogenetisch ook voor het moleculaire tijdperk behoorlijk geanalyseerd was. Groot was de verrassing toen bleek dat juist de boom van de zoogdieren door het moleculair onderzoek behoorlijk ondersteboven werd gehaald. Aanvankelijk was er veel verwarring en was het aantal moleculaire kenmerken klein (NOVACEK 1992), maar bij later onderzoek aan veel meer genen, waar de Nijmeegse onderzoekers

Wilfried de Jong en Ole Madsen een belangrijk aandeel in hadden (MADSEN ET AL. 2001, MURPHY ET AL. 2001A, 2001B, SPRINGER ET AL. 1997, 2004), bleken oude vertrouwde groeperingen van ordes niet aangetoond te kunnen worden, terwijl geheel onverwachte combinaties ontstonden, zoals weergegeven in figuur 6. Blijkbaar was de morfologische methode hier niet zo goed. Toch is bij nadere analyses gebleken dat de morfologische kenmerken wel degelijk van belang zijn, ze versterken de stambomen die verkregen zijn met de moleculaire methoden (LEE & CAMENS 2009). Voorbeeld van de onverwachte combinaties vormen de Afrotheria, een ogenschijnlijk samenraapsel van in Afrika ontstane groepen: aardvark, olifantspitsmuizen, tenrekachtigen, klipdassen, olifanten en zeekoeien. De oude insectenetters zijn nu opgedeeld over ten minste vier ordes, en de walvissen vormen geen eigen orde meer maar zijn onderdeel geworden van de evenhoevige hoefdieren en zustergroep van de nijlpaarden. De hele orde wordt dan Cetartiodactyla genoemd, een samentrekking van Cetacea (walvisachtigen) en Artiodactyla (evenhoevigen). Als men walvissen per se als orde zou willen handhaven, zullen de evenhoevigen moeten worden opgesplitst in ten minste drie orden: de kameelachtigen (Tylopoda), zwijnen (Suina), herkauwers (Ruminantia) en nijlpaarden (familie Hippopotamidae, nog geen ordenaam).

#### CONCLUDEREND

Classificaties blijven veranderen, onderzoekers blijven zoeken naar nieuwe kenmerken en nieuwe methoden om ze te bestuderen. Nieuwe sequentietechnologieën zullen de komende jaren nog meer data opleveren en de inzichten verfijnen, en sommige overhoop gooien. De natuur zal ons blijven verbazen, maar zeker ook boeien. Voor de eerste keer in Nederland laten we in dit boek zien hoe de Nederlandse biodiversiteit evolutionair samenhangt.

## HOOFDSTUK 5 OVERZICHT VAN DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT

JINZE NOORDIJK  
ERIK J. VAN NIEUKERKEN  
ROY M.J.C. KLEUKERS

Het bijeenbrengen van kennis over de hele Nederlandse biodiversiteit is alleen mogelijk met de hulp van een groot aantal specialisten. In totaal hebben ongeveer 100 experts een enquête over 'hun' soortgroep ingevuld of zelf een tekst geschreven. De namen van de experts staan vermeld bij de groepsteksten. De enquête was gebaseerd op de vragenlijst die ontwikkeld was voor de voorloper van dit boek: *Biodiversiteit in Nederland* (zie KOOMEN ET AL. 1995). Voor sommige groepen was geen specialist beschikbaar. In die gevallen heeft de redactie de teksten samengesteld uit de literatuur. De beschikbare informatie over de Nederlandse biodiversiteit is sterk versnipperd over talloze publicaties. Binnen het Nederlands Soortenregister ([www.nederlandsesoorten.nl](http://www.nederlandsesoorten.nl)) is deze informatie grotendeels al bijeengebracht en gestandaardiseerd en voor dit boek is hier dan ook ruim gebruik van gemaakt. De website werd ontwikkeld door NCB Naturalis en EIS-Nederland, in samenwerking met specialisten uit de PGO's en andere instituten. Het Ministerie van LNV ondersteunt dit initiatief. De informatie die voor dit boek verzameld is zal ook weer via het Soortenregister digitaal toegankelijk gemaakt worden. In het hierna volgende hoofdstuk wordt een samenvatting gegeven van de groepsteksten. Daarbij is een tabel opgenomen met de soortenaantallen van alle hoofdgroepen.

### DE NEDERLANDSE SOORTEN

Voor het bepalen van de soortenaantallen hebben we enkele uitgangspunten gehanteerd. Deze sluiten aan bij het Nederlands Soortenregister.

#### Geografie

We gaan uit van het Nederlands grondgebied. Voor de soorten van land en zoet water vormt de Nederlandse grens een duidelijke afbakening. Voor de mariene soorten ligt het wat ingewikkelder. Het Nederlands deel van het Continentaal Plat is de officiële landsgrens, maar voor verscheidene groepen is (zeer) weinig bekend over de soorten die in de diepere gedeeltes van de Noordzee voorkomen, laat staan of ze daar ook daadwerkelijk voortplanten of alleen maar langs zwemmen of drijven. Voor verscheidene groepen kon om deze reden alleen betrouwbare informatie vergaard worden over het voorkomen binnen de twaalf-mijlszone.

#### Periode

Alle soorten die levend in Nederland zijn aangetroffen sinds 1758 doen mee. Dit is het jaar van de publicatie van de tiende editie van *Systema Naturae* van Carl Linnaeus, het startpunt van de biologische nomenclatuur en daarmee van de serieuze natuurstudie in ons land. Door dit uitgangspunt vallen fossiele en subfossiele soorten af.

#### Tuinen en dierentuinen

Er worden alleen soorten opgenomen die zich op eigen kracht handhaven in Nederland. Daarmee worden soorten

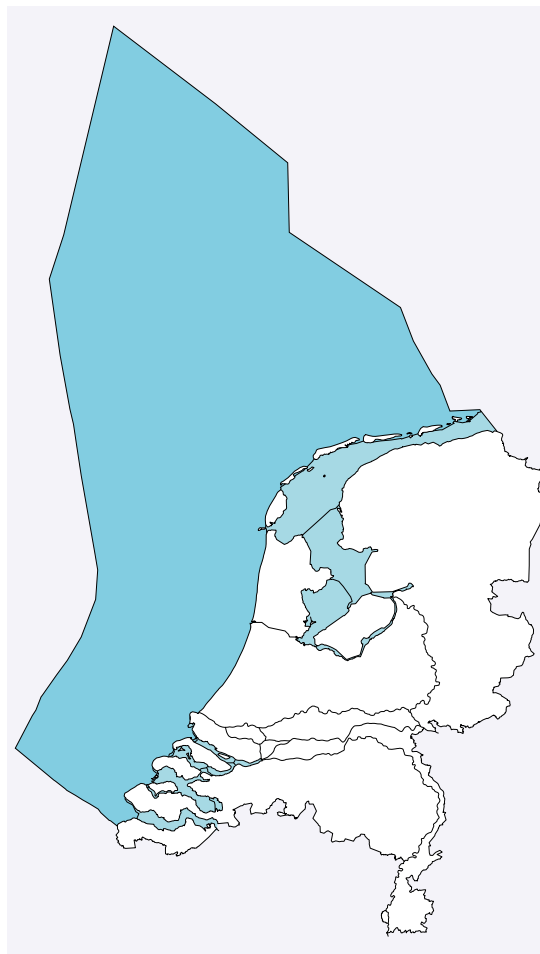
uitgesloten die onder directe supervisie van de mens staan, denk aan huisdieren, dierentuindieren, kamer-, tuin- en kasplanten. Dit lijkt een duidelijk criterium, maar er ontstaat toch een grijs gebied. Zo nemen we insecten die specifiek gebonden zijn aan tuinplanten in het algemeen wel op, maar parasieten van dierentuindieren niet.

#### Status voorkomen

De soorten die voldoen aan bovenstaande criteria zijn opgenomen in de tellingen. Van alle soorten is de status van het voorkomen bepaald, om onderscheid te kunnen maken tussen bijvoorbeeld de merel *Turdus merula* die al eeuwenlang in ons land voorkomt en boktorren die af en toe geïmporteerd worden en zich niet vestigen. Hiertoe werden de soorten op twee criteria beoordeeld.

##### 1. De duur van voorkomen in ons land

Indien een soort zich minstens tien jaar achter elkaar heeft voortgeplant, dan wordt deze **Gevestigd** genoemd. De overige soorten zijn **Niet-gevestigd**. Ook soorten die in het verleden meer dan tien jaar in ons land voorkwamen, maar inmiddels weer verdwenen zijn, vallen in de categorie gevestigd. De inschatting of een soort gevestigd is, is



◀ Het Nederlandse grondgebied.

gebaseerd op waarnemingen of het oordeel van de expert. Omdat de niet-gevestigde soorten hier komen als toevallige dwaalgasten of door incidentele import, wordt aan deze groep relatief weinig aandacht besteed. In enkele gevallen vormen de niet-gevestigde soorten echter een belangrijk deel van onze biodiversiteit, bijvoorbeeld de wintergasten onder de vogels en zeedieren die een significant gedeelte van hun leven in het Nederlands deel van de Noordzee doorbrengen, maar zich elders voortplanten. Deze soorten worden wel uitgebreid behandeld in de verschillende groeps-teksten.

In het Nederlands Soortenregister werden gevestigde soorten overigens ook wel 'inheems' genoemd, maar hier zijn we van afgestapt omdat deze term teveel verwarring oproep.

### 2. De wijze van binnenkomst in ons land

Op eigen kracht (**Oorspronkelijk**) of door de mens binnengebracht (**Exoot**). Onder de gevestigde soorten vallen dus ook exoten, namelijk diegene die zich minstens tien jaar achter elkaar hebben voortgeplant.

### Veronderstelde soorten

In sommige gevallen is wél aangetoond dat er verscheidene soorten in Nederland voorkomen, maar zijn deze nog niet op naam gebracht omdat bijvoorbeeld niemand serieus onderzoek doet aan de betreffende groep. Soms gaat het om soorten die wel op naam gebracht zijn, maar nog niet gemeld zijn in een publicatie. Dit noemen we veronderstelde soorten en deze worden wel genoemd in de overzichtstabel in het volgende hoofdstuk.

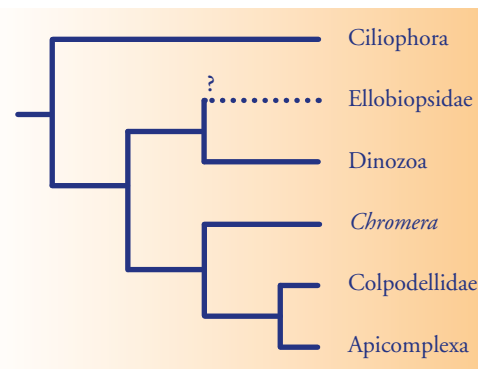
### Verwachte soorten

Soorten die nog niet zijn aangetoond in ons land, maar waarvan de specialist verwacht dat deze in ons land (kunnen) voorkomen of in de nabije toekomst hier terecht zou kunnen komen. Dit oordeel is vaak gebaseerd op literatuur uit onze buurlanden België, Duitsland en het Verenigd Koninkrijk. De verwachte soorten worden niet opgeteld bij het overzicht van onze biodiversiteit.

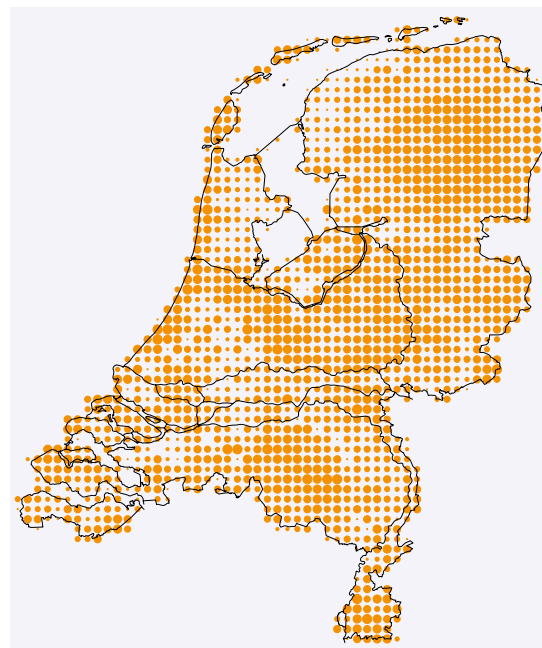
### OPBOUW GROEPSBESPREKING

Voor elke groep heeft de tekst een vaste opbouw. Indien er bij bepaalde informatie geen bronnen genoemd worden, dan is de informatie afkomstig van de auteur van de groepstekst. De teksten zijn in het algemeen gericht op de Nederlandse situatie, als dat niet het geval is dan wordt dat expliciet genoemd. Als de teksten namelijk ook rekening zouden moeten houden met de situatie in bijvoorbeeld de tropen, dan zou dat een wezenlijke uitbreiding van de beschrijvingen betekenen. Hier kunnen de vertegenwoordigers van de verschillende groepen namelijk nogal afwijkend zijn in uiterlijk, gedrag en voorkomen, denk aan bloedzuigende vlinders, 20 cm lange miljoenpoten, terrestrische bloedzuigers, etc. De bespreking begint met een balkje met een samenvatting van de taxonomische indeling. Dan volgen de wetenschappelijke en Nederlandse groepsnaam en daaronder de

auteur(s) van de bespreking. Rechts staat het aantal gevestigde soorten in Nederland, met tussen haakjes het aantal exoten, en het totaal aantal beschreven soorten in de wereld. De tekst begint met een beschrijving van het uiterlijk en eventueel een verdere taxonomische indeling van de groep. In sommige gevallen wordt een **stamboom** getoond. Een nadere toelichting over de stambomen is te vinden in hoofdstuk 4. Het uiterlijk wordt geïllustreerd met kleurenfoto's of soms met tekeningen.



De algemene levenscyclus wordt besproken onder **Cyclus** en het voedsel van de vertegenwoordigers van deze groep, de schadelijkheid en het nut voor mensen onder **Ecologie**. Onder **Diversiteit** worden de soortenaantallen voor Nederland en de wereld toegelicht. De wereldaantallen zijn vaak afgeleid uit literatuuroverzichten; de recente publicatie van Chapman (2009) was hierbij een zeer bruikbare bron. In enkele gevallen is de Nederlandse specialist tevens de wereldspecialist die ook voor dit getal een schatting maakt. Ook het aantal verwachte soorten voor de wereld (dus het aantal soorten dat nog niet beschreven is) is vaak afkomstig



Voorbeeld stamboom.

Voorbeeld diversiteitskaartje.

Voorbeeld titelbalkje.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Copepoda (subklasse)

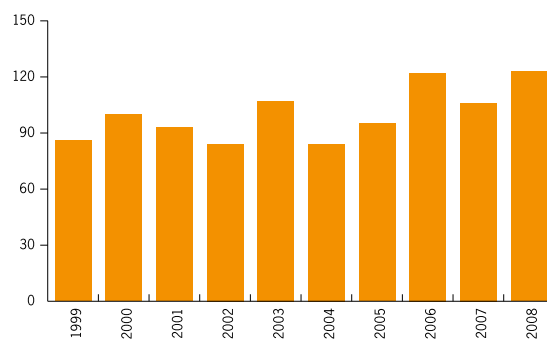
COPEPODA - ROEIPOOTKREEFTJES

WIM VERVOORT

NEDERLAND 280 gevestigd (waarvan enkele exoten), nog 25 verwacht  
WERELD ca. 11.500 beschreven

uit literatuurbronnen of soms een schatting door de auteurs zelf. Endemische soorten of soorten die op grond van Nederlandse exemplaren beschreven zijn krijgen soms speciale aandacht. Onder **Voorkomen** worden vervolgens patronen in soortenrijkdom en talrijkheid voor Nederland besproken. Indien er iets over bekend is, worden de gebieden met de hoogste soortenrijkdom genoemd en worden situaties aangehaald waarin vertegenwoordigers van de groep zeer talrijk kunnen voorkomen. Ook veranderingen in de soortensamenstelling worden geïllustreerd aan de hand van verdwenen soorten en soorten die nieuw zijn voor Nederland (vaak sinds 1980). Onder **Determinatie** worden de belangrijkste determinatiewerken weergegeven.

Voor enkele groepen is er een waarnemingendatabase beschikbaar van een werkgroep of expert. In die gevallen wordt het aantal waargenomen soorten per 5x5km-hok getoond in een **diversiteitskaartje**. Voor sommige goed onderzochte groepen, zoals broedvogels en dagvlinders geven de kaarten daadwerkelijk een goede indruk van de soortenrijkdom.



◀ Voorbeeld trenddiagram.

Voor minder goed onderzochte groepen geven de kaartjes eerder aan waar gebieden liggen die goed onderzocht zijn. Bij soortgroepen die in het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM) zijn opgenomen wordt een samenvattend **trenddiagram** getoond. Hierin wordt een gemiddelde trend voor de soortgroep aangegeven.





## BIOTA - LEVEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

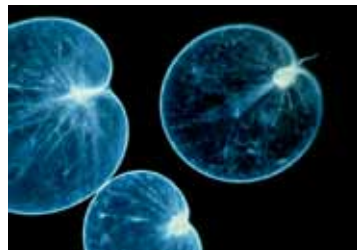
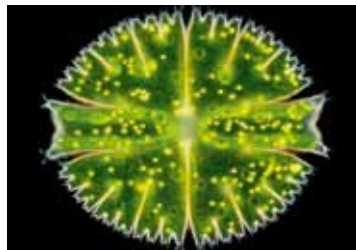
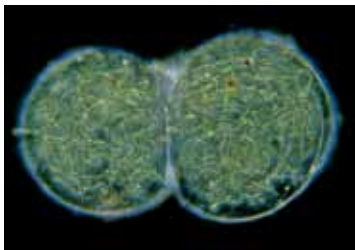
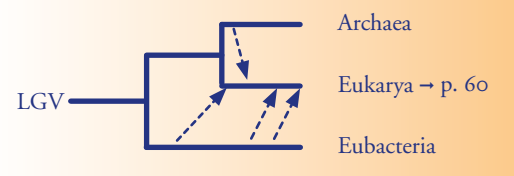
NEDERLAND ca. 47.800 gevestigd (waarvan ca. 1100 exoten)  
 WERELD ca. 1.950.970 beschreven

Levende organismen worden gekenmerkt door cellulaire organisatie. De basale kenmerken van al het leven zijn de mogelijkheid om kopieën te maken van het eigen DNA en zich zo voort te planten, en daarnaast om de informatie uit het DNA te vertalen via RNA naar eiwitten en enzymen. Met deze definitie worden virussen uitgesloten: die zijn niet in staat zelf hun DNA of RNA te kopiëren, maar hebben daar hun gastheercellen voor nodig. Ook is het vrijwel zeker dat virussen niet monofyletisch zijn: ze zijn vermoedelijk verschillende keren ontstaan uit 'ontsnapte' stukken DNA of RNA van levende organismen. Over het ontstaan van het leven heerst nog veel onzekerheid. Een bruikbare theorie is dat er een evolutie was vanuit een RNA-organisme, via RNA plus eiwitten, naar DNA en RNA plus eiwitten. De 'Laatste Gemeenschappelijke Voorouder' (LGV in stamboom) van de groepen bacteriën was vrijwel zeker al een prokaryotisch cellulair organisme met DNA, RNA en eiwitten (BECERRA ET AL. 2007).

De drie hoofdgroepen van het leven, ook wel domeinen genoemd, zijn de echte bacteriën (Eubacteria), archaeobacteriën

(Archaea) en eukaryoten (Eukarya). De onderlinge relaties zijn moeilijk te bepalen, maar vaak wordt aangenomen dat de archaeobacteriën zustergroep van de eukaryoten zijn. Volgens recent onderzoek aan grote aantallen genen

zit het nog wat ingewikkelder en bestaat het genoom van eukaryoten uit ten minste twee sets conservatieve eiwitcoderende genen, namelijk een set die meer verwant is aan genen van archaeobacteriën (genen die informatieprocessen regelen) en een set die meer verwant is aan genen van echte bacteriën (genen die operationele processen regelen). De laatste zijn mogelijk afkomstig van endosymbiose (YUTIN ET AL. 2008). Daarnaast hebben eukaryoten mitochondriën (celorganellen die de respiratie verzorgen en ATP als energiedrager leveren) met een eigen set DNA. Het DNA hiervan is verwant aan dat van de  $\alpha$ -proteobacteria en daarom vrijwel zeker afkomstig uit een endosymbiotische relatie tussen de voorouder zonder mitochondriën en een  $\alpha$ -proteobacterium.

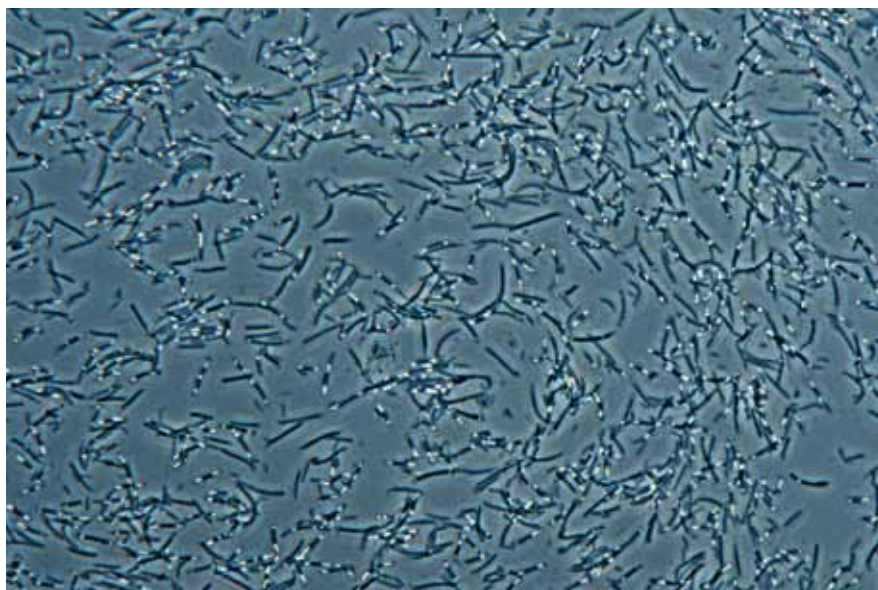


## EUBACTERIA &amp; ARCHAEA - BACTERIËN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN &amp; MARCO ROOS

Microscopisch kleine eencellige organismen, soms kolonievormend, zonder celkern of organellen. Bacteriën vormen morfologisch de eenvoudigste levensvormen en worden vaak prokaryoten genoemd omdat ze geen kern of andere celorganellen bezitten. Hoewel ze in organisatie op elkaar lijken, zijn de Eubacteria en Archaea wezenlijk verschillende organismen. Het belangrijkste verschil wordt gevormd door de bouw van het celmembraan: bij Eubacteria en alle eukaryoten bestaat dit uit vetten (lipiden) die door middel van zogenaamde esterverbindingen aan een alcohol gebonden zijn. De membraan vormt een dubbele laag. Bij de Archaea zijn de (andersoortige) vetten gebonden aan de alcoholen door een zogenaamde etherverbinding, een totaal andere chemische verbinding. De membraan vormt meestal een stevige enkele laag. Ook de vorm van de ribosomen (de eiwitfabriekjes van de cel) is wezenlijk anders in beide groepen. De pas in de jaren 1970 afgescheiden Archaea omvatten vooral groepen met extreme levenswijze, meestal anaëroob levend. Ze werden ontdekt in de hete zwavelbronnen van Yellowstone National Park (vs), in de zeer hete hydrothermale bronnen in de diep-

▼  
Bacteriën onbepaald



NEDERLAND ten minste 1000 Eubacteria en 100 Archaea gevestigd, nog duizenden verondersteld

WERELD ca. 10.000 Eubacteria en 400 Archaea beschreven

zee, en ook in de magen van herkauwers. Inmiddels weten we dat ze ook op gewonere plaatsen leven. De Eubacteria hebben een zeer uiteenlopende levenswijze, meestal minder extreem, maar bijna overal.

Het ecologische en economische belang van bacteriën is groter is dan van enige andere groep organismen, en de aantallen individuen en soorten nemen astronomische waarden aan. Door middel van DNA-onderzoek met de nieuwste technologie is het tegenwoordig wel mogelijk geworden monsters van de omgeving (bijv. grond) op bacteriediversiteit te onderzoeken en dat is onder andere gedaan voor bacteriën in landbodems en in zeewater, maar ook voor de bacteriegemeenschappen van de meest uiteenlopende andere milieus, zoals de menselijke darm, olievaten, hete bronnen, diepzeebodems, etc. Uit zulke studies bleek dat het aantal verschillende typen in een klein beetje grond al gigantisch kan zijn (bv. 5000 'soorten' in een gram bosgrond, of 5000 andere soorten in een gram zeebodem) (zie SCHILTHUIZEN 2010: hoofdstuk 3.3. en referenties daarin). Bacteriën leven echt overal.

Het aantal soorten is zowel voor Nederland als wereldwijd moeilijk te schatten, met name omdat het soortsbegrip voor bacteriën lastig is, omdat ze geen geslachtelijke voortplanting kennen en omdat ze een zeer snelle evolutie en laterale genuitwisseling tussen 'soorten' kennen. Alleen bacteriën die op een medium gekweekt kunnen worden en die morfologisch beschreven kunnen worden hebben een officiële naam gekregen. Volgens schattingen gaat dat maar om circa 1% van de diversiteit. De hier gegeven aantallen zijn relatief laag; er worden verwachtingen uitgesproken dat er wel een miljoen of zelfs miljoenen bacteriesoorten zijn (CHAPMAN 2009). Het hierboven genoemde getal van ten minste 1000 in Nederland gevestigde soorten betreft een zeer ruwe schatting van bacteriën die een naam hebben, daarnaast kunnen we dus nog duizenden soorten veronderstellen. Omdat er geen goede Nederlandse overzichten bestaan, zullen we in dit boek verder geen aandacht aan deze groep besteden. We maken hieronder een uitzondering voor de cyanobacteriën (vroeger blauwwieren of blauwalgen genoemd), waarvan de kolonies soms macroscopisch herkenbaar zijn, en die vaak door algologen worden bestudeerd.

Eubacteria ► Cyanobacteria

## CYANOBACTERIA - CYANOBACTERIËN

JAN SIMONS

Prokaryotische organismen met een eenvoudige morfologie en kleine cellen (<10 µm). Er komen twee thallostypen voor: coccaal (de orde Chroococcales) en trichaal (Oscillatoriales, Nostocales, Stigonematales). De pigmentcomplexen bevinden zich op los in de cel liggende membranen. De soorten leven in zoet, brak en zout water.

## Cyclus

Cyanobacteriën vertonen ongeslachtelijke voortplanting door middel van eencellige sporen of korte draadstukjes

NEDERLAND ca. 200 (waarvan 1 exoot), nog 100 verondersteld

WERELD ca. 2000

(hormogonia). Geslachtelijke voortplanting is niet bekend. De celdeling gebeurt door middel van een simpele vorm van wandinsnoering en tweedeling. De celwanden worden aan de buitenkant meestal omgeven door slijmerige of gelatineuze omhullingen. Een aantal soorten vormt nog andere, gespecialiseerde cellen, namelijk akineten als rustsporen om een ongunstige periode (droogte, koude) te doorstaan. Beweging die mogelijk is bij veel filamenteuze Oscillatoriales geschiedt niet door flagellen, maar door gespiraliseerde rijen van poriën in de celwanden waardoor

slijmsubstantie naar buiten afgescheiden kan worden. Het drijfvermogen en op en neer bewegen in het water van veel planktonische soorten wordt geregeld door gasvacuolen in de cel die, afhankelijk van de lichtintensiteit, worden opgebouwd of afgebroken.

### Ecologie

Cyanobacteriën hebben het vermogen tot zuurstof producerende fotosynthese. Hiervoor gebruiken ze verschillende pigmenten: chlorofyl-a en de accessoire rode en blauwe phycobilineen. Door variabele verhoudingen tussen deze groene, rode en blauwe pigmenten is de kleur van de algen meestal niet zuiver blauw, maar blauwgroen of zelfs rood en allerlei gradaties daartussen (violet, roze, gelig of olijfgroen). Veel soorten hebben het vermogen tot stikstoffixatie: omzetting van het gasvormige stikstof in het voor het metabolisme bruikbare ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ). Dit gebeurt in speciale cellen, de heterocysten. In deze heterocysten is het milieu zuurstofloos, hetgeen vereist is voor activiteit van het enzym nitrogenase. Heterocysten komen voor bij de Nostocales en Stigonematales. Soorten zonder heterocysten kunnen ook stikstof fixeren, maar alleen onder zuurstofarme condities. Van het vermogen van cyanobacteriën tot stikstoffixatie maken andere organismen graag gebruik. Bijvoorbeeld de kroosvaren *Azolla*, waar in een bladlob draadjes (met heterocysten) van *Anabaena* huizen. Ook sommige korstmossen zoals leermossen *Peltigera* herbergen cyanobacteriën. In eutrofe plassen en meren kunnen, vooral in de zomer en najaar, cyanobacteriën tot bloei komen. Bepaalde massaal voorkomende soorten, zoals *Microcystis aeruginosa* en *Cylindrospermopsis raciborskii*, scheiden dan zoveel toxische stoffen uit dat een zwembod is ingesteld. Blauwgroene dichte drijfvlagen van *Microcystis*-soorten kunnen bovendien zuurstofarmoede en vissterfte in het water veroorzaken.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 2000 soorten beschreven. Recent zijn in Nederland 95 planktonische en niet-filamenteuze soorten beschreven (JOOSTEN 2006), waarvan 15 soorten nieuw voor de wetenschap zijn. Een vervolgdeel over de planktonische filamenteuze cyanobacteriën is in voorbereiding (A.M.T. Joosten pers. med.) en dit zal zeker een even groot aantal soorten opleveren. Daar komen dan nog de niet-planktonische soorten bij, en als we het soortenaantal daarvan op 100 veronderstellen, komen we in totaal op circa 300 in Nederland voorkomende soorten. Een soort die als een recente exoot uit warmere klimaatgebieden beschouwd kan worden, is de planktonische filamenteuze soort *Cylindrospermopsis raciborskii* (A.M.T. Joosten pers. med.).

### Voorkomen

Aquatisch en overwegend planktonisch komen cyanobacteriën voor in velerlei habitats. Ze zijn algemeen in alkaliene voedselrijke wateren van zee, meren, plassen en sloten, maar ook in zure en voedselarme veenmilieus. Aërofytisch (aan

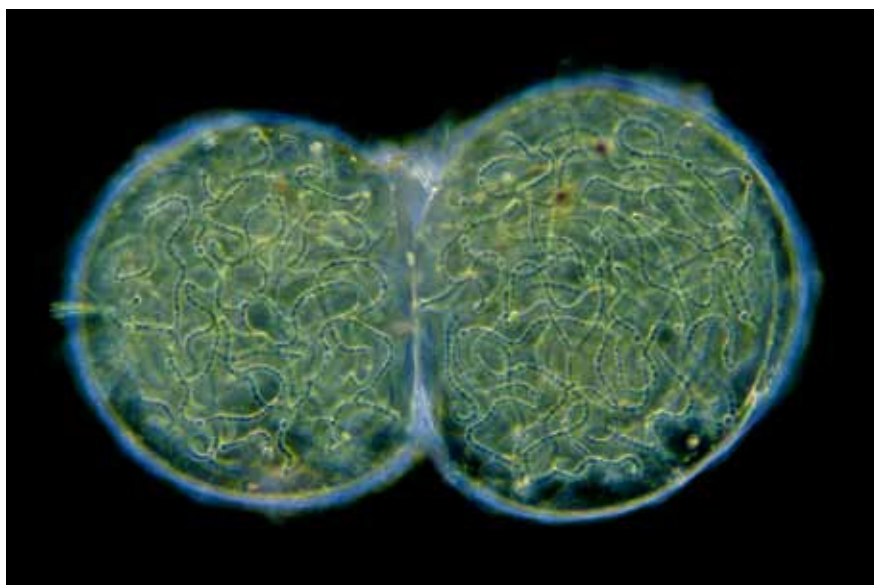
de lucht blootgesteld) en bentisch komen ze voor op vochtige bodems of stenen van oevers. Op vochtige bodems van bijvoorbeeld duinvalleien ziet men vaak blauwzwarte bolvormige *Nostoc*-kolonies. Op wad- en kwelderbodems zijn vaak donkerblauwe matjes van draadvormige soorten te vinden. Bolvormige *Nostoc*-kolonies van ruim een decimeter grootte komen ook voor op onderwaterbodems, bijvoorbeeld in het Naardermeer (NH). Onder zeer eutrofe omstandigheden kan een water het hele jaar door overheerst worden door cyanobacteriën. Gelukkig is dit, met de verbeterende waterkwaliteit, op veel minder plaatsen het geval dan een aantal jaren geleden.

### Determinatie

KOMÁREK & ANAGNOSTIDES 1999, 2005. Fotoatlas: HINDAK 2008. Coccale Chroococcales: JOOSTEN 2006.

▼  
*Nostoc*

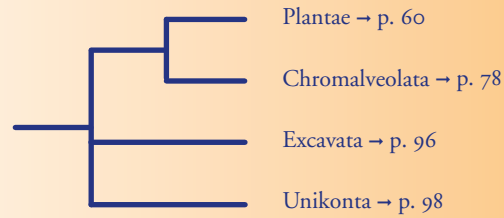
▼▼  
*Anabaena*



## EUKARYA - EUKARYOTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

NEDERLAND ca. 46.700 gevestigd (waarvan ca. 1100 exoten)  
WERELD ca. 1.940.570 beschreven



Planten - Plantae



Chromalveolata



Excavata



Unikonta

Het grootste deel van de biodiversiteit wordt gevormd door eukaryoten: alle planten, dieren, fungi en de meeste eencellige behoren daartoe. Eukaryoten zijn ontstaan als eencellige organismen, meercelligheid is een aantal malen onafhankelijk ontstaan uit eencellige organismen (namelijk bij planten, bruinwieren, fungi, dieren). De eukaryotische cel heeft niet alleen een kern (nucleus) ('Eu-karya' betekent 'met een echte kern'), met het DNA tijdens de delingen georganiseerd in chromosomen, de cel heeft via endosymbiose ook organellen verkregen die voor de energiehuishouding zorgen: de mitochondriën (zie onder 'Biota - Leven'). De chloroplast van de planten (het celorganel waarin zich de fotosynthesepigmenten bevinden) is vrijwel zeker ontstaan uit een vrijlevende eencellige cyanobacterie die door endosymbiose is opgenomen in een heterotrofe eukaryote eencellige en daar nu de fotosynthese verzorgt. Ook de chloroplast heeft eigen DNA, dat verwant blijkt aan dat van de cyanobacteriën. Een plantencel heeft dus drie genomen: dat van de kern, van de chloroplast en van de mitochondriën. Dat DNA kan apart bestuurd worden en in de notatie van DNA-onderzoek ziet men dan ook vaak de afkortingen mtDNA en ctDNA voor respectievelijk mitochondriaal DNA en chloroplast-DNA.

Eencellige eukaryoten en bepaalde eencellige stadia van meercellige organismen (bv. spermatozoïden bij dieren, zoösporen bij algen) bezitten vaak een of twee flagellen (zweepstaarten) aan één kant van de cel waarmee ze zich kunnen voortbewegen. Vorm en aantal van de flagellen zijn belangrijke kenmerken voor de indeling. Andere eencelli-

gen, of stadia daarvan, bezitten schijnvoetjes (pseudopodiën of actinopidiën), uitstulpingen van het celplasma; zulke eencelligen worden vaak amoëboïd genoemd, tegenover flagellaat voor vormen met flagellen. Flagellate en amoëboïde stadia kunnen elkaar binnen één eencellige soort soms afwisselen, en binnen één taxonomische groep kun je vaak zowel 'amoeben' als flagellaten aantreffen. De aan- of afwezigheid van flagellen of pseudopodiën zegt dus weinig over verwantschap, in tegenstelling tot de vorm. Eukaryoten kennen veel vormen van geslachtelijke voortplanting, met afwisselend haploïde (één set chromosomen per cel) en diploïde (twee sets chromosomen per cel) stadia.

De Eukarya bestaan uit vier supergroepen: planten (Plantae), Chromalveolata, Excavata en Unikonta (KEELING 2005). Recent onderzoek geeft aanwijzingen dat de Plantae en Chromalveolata wellicht een monofyletische megagroep 'Bikonta' vormen (in principe met twee flagellen), al dan niet samen met de Excavata die ook meestal twee flagellen bezitten (BURKI 2008, HAMPL 2009). Deze groep staat dan tegenover de Unikonta met slechts één flagel per cel in flagellate cellen (o.a. dieren en fungi). Een andere studie geeft echter een mogelijke splitsing tussen de planten en alle overige groepen samen (ROGOZIN 2009).

De vroegere protozoën of eencellige dieren (ook wel protisten genoemd) vindt men in de huidige indeling van het leven niet meer terug; ze vormen geen natuurlijke groep, maar vertegenwoordigen in feite een ontwikkelingsstap in de evolutie van de groepen van eencellig naar meercellig en dan bovendien alleen die vormen die geen fotosynthese kennen (heterotrofe organismen). Hoewel enkele vroeger herkende groepen protozoën nog steeds herkend worden als monofyletische groepen (bv. de ciliaten of sporendiertjes), zijn met name groepen als amoeben, flagellaten en zonnediertjes geheel uit elkaar gevallen en komen vertegenwoordigers van die oude groepen voor in drie van de vier supergroepen. De vier supergroepen worden hierna verder behandeld met hun belangrijkste deelgroepen.

Eukarya (domein) ► Plantae (supergroep)

### PLANTAE - PLANTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS

NEDERLAND 3894 gevestigd (waarvan ca. 265 exoten)  
WERELD ca. 310.900 beschreven



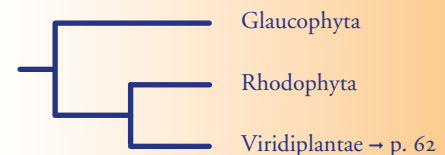
Glaucophyta



Roodwieren - Rhodophyta



Groene planten - Viridiplantae



Een- en meercellige organismen die door twee membranen omhulde chloroplasten bezitten, met chlorofyl-a, voor de fotosynthese. Deze groep wordt ook aangeduid als Archaeplastida. Behalve de Glaucophyta kennen alle planten een levenscyclus met een afwisseling tussen de haploïde gametofyt en de de diploïde sporofyt; de lengte van deze stadia

kan onderling per groep sterk verschillen. Deze groep omvat de eencellige Glaucophyta, de roodwieren (Rhodophyta) en groene planten (Viridiplantae). De verwantschappen zoals hier gegeven volgen diverse recente DNA-studies (BURKI 2008, KEELING 2005, PALMER 2004).

In de voorouder van de Plantae is door een proces van

primaire endosymbiose de chloroplast ontstaan, dat wil zeggen door een eenmalige opname van een cyanobacterieel door een fagotrofe (voeding door opname van orga-

nische deeltjes) eukaryote cel. Alle chloroplasttypen van alle algengroepen worden hieruit afgeleid (KEELING 2010).

Plantae (supergroep) ► Glaucophyta (fylum)

## GLAUCOPHYTA

JAN SIMONS

Eukaryotische algen bestaande uit één cel of uit kolonies van twee tot vier cellen. De grootte van een cel bedraagt 20-30 µm. Er komen in principe twee flagellen per cel voor, maar deze zijn sterk gereduceerd en niet meer uitwendig zichtbaar of ze zijn omgevormd tot stijve borstels (setae). Glaucophyta leven in zoet water.

### Cyclus

Ongeslachtelijke voortplanting door middel van cellen van dezelfde vorm als de moeder cel (autosporen) die in groepjes van 2-16 binnen de moeder cel gevormd worden.

### Ecologie

De cellen hebben meerdere stervormig gerangschikte blauw-groene 'cyanellen' die gebruikt worden voor de fotosynthese. Deze cyanellen zijn chloroplasten die rechtstreeks te herleiden zijn van coccale cyanobacteriën en nog helemaal daarop lijken (evolutionaire endosymbiose). Ook de pigmentatie is gelijk aan die van cyanobacteriën, namelijk chlorofyl-a en phycobilinen.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn slechts drie soorten bekend, elk in een ander genus: *Glaucocystis nostochinearum*, *Gloeochara wittrockiana* en *Cyanophora paradoxa* (LINNE VON BERG & MELKONIAN

NEDERLAND 2 gevestigd  
WERELD 3 beschreven

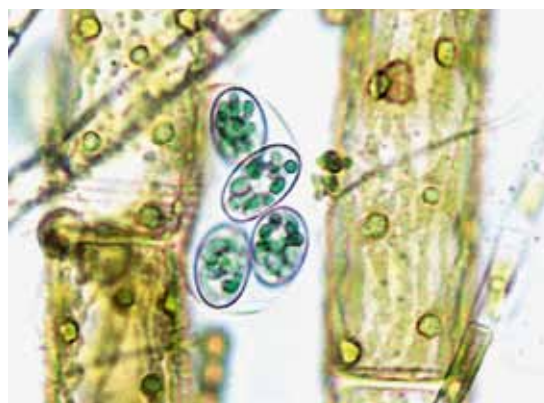
2003). De eerste twee zijn ook bekend uit Nederland (A.J. Dop pers. med.).

### Voorkomen

*Glaucocystis nostochinearum* en *Gloeochara wittrockiana* komen incidenteel voor in kleine binnenwateren in Nederland. Ze leven bentisch op waterplanten en draadalg, in zacht- en hardwaterhabitats.

### Determinatie

LINNE VON BERG & MELKONIAN 2003.



◀ *Glaucocystis nostochinearum* op een groenwier.

Plantae (supergroep) ► Rhodophyta (fylum)

## RHODOPHYTA - ROODWIJEREN

HERRE STEGENGA

Planten met een grote variatie in uiterlijk: van eencellig tot struik- of bladvormig. De grootste exemplaren kunnen tot 2 m in doorsnede zijn. Bij de overgrote meerderheid van de soorten blijven de cellen na deling verbonden met een stippelverbinding. De indeling van de roodwieren heeft de laatste jaren een grondige verandering ondergaan. Werden in het verleden binnen de 'hogere roodwieren' (klasse Florideophycidae) zes ordes erkend, tegenwoordig zijn er al meer dan 25. Ongeveer de helft van de soorten komt uit de vormenrijke orde Ceramiales (zie SAUNDERS & HOMMERSAND 2004 voor een overzicht en indeling). Roodwieren komen in zoet, zout en brak water voor. Vrijwel alle zoetwaterroodwieren komen uit ordes die ook in het zoute water voorkomen.

### Cyclus

De levenscyclus is bij de meerderheid van de soorten tamelijk ingewikkeld en omvat een gametofyt (haploïd) en sporofyt (diploïd) én een diploïde carposporofyt die ontwikkelt uit de bevruchte eicel en vast blijft zitten op de gametofyt.

NEDERLAND ca. 105 gevestigd (waarvan ca. 15 exoten)  
WERELD ca. 6600 beschreven

Deze carposporofyt produceert diploïde sporen waaruit dan weer een sporofyt kan groeien. In vrijwel alle roodwieren is er een vorm van oögamie, die zich kenmerkt doordat de eicel op de ouderplant blijft zitten en een uitsteeksel (trichogyn) vormt dat de passief beweeglijke mannelijke cel (spermatium) opvangt. Geflagelleerde cellen komen bij de



◀ *Griffithsia corallinoides*



▲  
*Pterothamnion plumula*

roodwieren niet voor. De voortplanting van de sporofyt is vaak door middel van tetrasporen, die onder reductiedeling gevormd worden. Ongeslachtelijke vermeerdering komt in diverse groepen roodwieren voor. Bij het onderscheiden van soorten is het een grote uitdaging de verschillende generaties van één levenscyclus bij elkaar te ordenen.

### Ecologie

Vrijwel alle soorten zijn foto-autotroof. De pigmentatie bestaat uit chlorofyl-a en rode en blauwe phycobinen. Opvallend is dat veel zoetwaterroodwieren een groene of blauw-groene kleur hebben (bv. sommige *Batrachospermum*-soorten), terwijl de mariene soorten bijna altijd een variatie van rood zijn. Mineralen en sporenelementen worden uit het water opgenomen. Een klein deel van de roodwieren ontbeert chlorofyl en leeft daarom parasitair op andere roodwieren, meestal een verwante soort. In Nederland is dat alleen *Choreocolax polysiphoniae*, die een enkele keer op *Polysiphonia lanosa* voorkomt; de laatste is weer een verplichte epifyt op het bruinwier *Ascophyllum nodosum*. De consumptie van (rood)wieren is in Nederland niet populair, hoewel van tijd tot tijd pogingen worden ondernomen om die status te verbeteren. Heel anders is de situatie in Oost-Azië, waar veel roodwieren geregeld op het menu staan. Bepaalde mariene roodwieren leveren stoffen als agar en medicinale stoffen als carrageen.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 6600 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010, OTT 2009). Naar verwachting zijn er nog honderden onbeschreven soorten. In Nederland zijn ongeveer 105 soorten bekend, waaronder 15 exoten. Soorten die zich hier vestigen met als oorsprong andere West-Europese landen worden hier niet als exoten beschouwd.

### Voorkomen

Wereldwijd leven de meeste roodwieren in zee (6000) en een minderheid in het zoete water (600) (OTT 2009). Ze komen langs alle kusten voor, tot een diepte van ongeveer 200 m, maar in gematigde gebieden aanmerkelijk minder diep. De meeste soorten leven op rotsachtige ondergrond, slechts enkele kunnen op een zandige ondergrond gedijen. De di-

versiteit in Zeeland is groter dan in de Waddenzee, al ligt dat deels aan de geringere aandacht die aan het laatste gebied geschonken is. Door een recente inventarisatie in de Waddenzee konden verschillende nieuwe soorten gemeld worden, waaronder een nog ongedetermineerde soort (GITTEMBERGER ET AL. 2009). Een minderheid van de soorten leeft in het zoete water; slechts een tiental soorten is voor Nederland vermeld (SIMONS ET AL. 1999), waarvan één recent beschreven van het Naardermeer: *Erythrocladia setifera*.

De rijkdom van de Nederlandse zeewierflora is beperkt in vergelijking tot die van de ons omringende landen. Bretagne (Frankrijk) en Zuidwest-Engeland hebben minstens drietot viermaal zoveel roodwieren. Behalve het ontbreken van voldoende rotsachtig milieu is de ruime temperatuurvariatie van het water (0-22°C) aan de Nederlandse kust hiervoor waarschijnlijk verantwoordelijk. Deze temperatuurvariatie geeft mogelijk ook aan waarom onze kust juist een 'hotspot' voor de introductie van Oost-Aziatische exoten is geworden; deze regio heeft een vergelijkbare grote variatie in temperaturen. De laatste decennia konden ongeveer 25 soorten aan onze flora toegevoegd worden. Hieronder bevinden zich diverse op de voorgrond tredende exoten: *Agardhiella subulata*, *Chondria coerulescens*, *Dasya 'baillouwiana'*, *Heterosiphonia japonica*, *Gracilaria vermiculophylla*, *Grateloupia turuturu* en *Polysiphonia senticulosa* zijn talrijk te noemen, vooral in de Oosterschelde. Op enkele uitzonderingen na zijn al deze exoten afkomstig van het Verre Oosten, en zijn hier waarschijnlijk gearriveerd met de import van schelpdieren. De kort geleden gevestigde *Caulacanthus ustulatus* blijkt niet dezelfde te zijn als de soort die in Zuid-Europa voorkomt, maar identiek aan een Zuid-Amerikaanse soort en zal nog een nieuwe naam moeten krijgen. Daarnaast zijn er ook verscheidene zuidelijke soorten die door de stijging van de gemiddelde temperatuur ons land konden bereiken (STEGENGA 1994). Als de gemiddelde (winter)temperatuur blijft stijgen kunnen er nog meer verwacht worden. Bij een stijging van bijvoorbeeld 3°C kan het water geschikt worden voor nog eens 60 soorten (STEGENGA 1994).

### Determinatie

DIXON & IRVINE 1977, IRVINE 1983, MAGGS & HOMMERSAND 1993, IRVINE & CHAMBERLAIN 1994, BRODIE & IRVINE 2003, HARDY & GUIRY 2003.

Plantae (supergroep) » Viridiplantae

## VIRIDIPLANTAE - GROENE PLANTEN

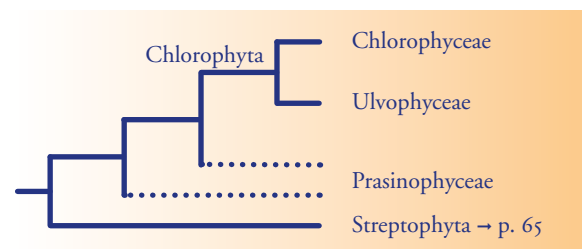
JAN SIMONS, ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MARCO ROOS



Groenwieren - Chlorophyta



Streptophyta



NEDERLAND ca. 3785 gevestigd (waarvan 250 exoten)

WERELD ca. 304.300 beschreven

Een grote groep van eukaryotische, een- of meercellige algen en landplanten, ook wel Chlorobionta genoemd. Per cel nul, twee, vier of vele flagellen. In elke levenscyclus komt op enig

moment een stadium voor van flagellate cellen, met uitzondering van de bloemplanten. De flagellen zijn apicaal (aan de celtop) of subapicaal ingeplant en hebben dezelfde lengte

en structuur. De fotosynthesepigmenten zijn chlorofyl-a en -b en enkele carotenoïden. De reservestof is zetmeel. Als thallusorganisatie komen alle vijf hoofdtypen die binnen algen of wieren onderscheiden worden voor: flagellaat (eencellig of kolonies), coccaal (a-flagellaat, eencellig of kolonies), trichaal (draadvormig, onvertakt of vertakt), parenchymatisch (cellen in een tweedimensionaal weefsel), sifonaal (cellichaam meerkernig en niet in cellen opgedeeld) en daarnaast de ingewikkeldere organisatie van mossen en vaatplanten. De oude groenwieren (Chlorophyta) zijn geen monofyletische groep, omdat de landplanten het nauwst verwant zijn aan één van de deelgroepen ervan. Er worden vier klassen van groenwieren onderscheiden, voornamelijk op grond van details van de flagelverankering in de cel en het type cel- en kerndeling: Chlorophyceae, Ulvophyceae en de niet monofyletische 'Prasinophyceae' en 'Charophyceae'.

Op grond van de fylogenetische verwantschappen (LEWIS & MCCOURT 2004, zie stamboom) kunnen de Chlorophyceae en Ulvophyceae worden samengenomen als het fylum Chlorophyta sensu stricto, de Charophyceae vormen samen met de landplanten (Embryophyta) de Streptophyta. In andere systemen worden meer klassen onderscheiden, maar hier is gekozen voor het systeem van klassen en ordes zoals gepresenteerd in het recente handboek van Lee (2008). De Prasinophyceae vormen slechts een klein, heterogeen en waarschijnlijk polyfyletisch groepje eencellige flagellaten. Hiervan zijn wereldwijd circa 138 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010). Op basis van John et al. (2002) is het aantal soorten dat voor Nederland wordt verwacht ruim 40. Ze worden hier niet verder besproken. De groenwieren (Chlorophyta) in de huidige omgrenzing worden eerst besproken, gevolgd door een bespreking van de Streptophyta.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Chlorophyta (fylum)

## CHLOROPHYTA - GROENWIJEREN

JAN SIMONS

NEDERLAND ca. 970 gevestigd

WERELD ca. 4060 beschreven

De algen van de klassen Chlorophyceae en Ulvophyceae zijn micro- of macroscopisch en planktonisch of bentisch. Geflagelleerde cellen hebben twee of vier flagellen, en deze zijn apicaal ingeplant. Bij de Oedogoniales van de Chlorophyceae hebben de zoösporen vele flagellen die een eindje onder de top in een krans staan ingeplant. De morfologische verschillen tussen Chlorophyceae en Ulvophyceae zijn voornamelijk van cytologische aard en betreffen details van het flagelapparaat en cel- en kerndeling. De soorten van de Chlorophyceae leven voornamelijk in zoet water, en de klasse omvat negen in Nederland vertegenwoordigde ordes: Volvocales, Tetrasporales, Prasiolales, Chlorellales (Chlorococcales), Chlorosarcinales, Trebouxiales, Sphaeropleales, Chaetophorales en Oedogoniales. Vertegenwoordigers van de eerstgenoemde zes ordes zijn meestal éencellig of kolonievormend en coccaal of flagellaat, planktonisch of bodembewonend en microscopisch klein. Een uitzondering op het laatste is de macroscopische coccale alg *Hydrodictyon reticulatum* (waternetje) die massaal in drijvend flab kan voorkomen. Er zijn systemen waarbij de Trebouxiales opgevat worden als aparte klasse: de Trebouxiophyceae. De soorten van de laatstgenoemde drie ordes zijn meestal van draadvormige of parenchymatische organisatie. De Ulvophyceae zijn in Nederland vertegenwoordigd met de vier ordes Ulotrichales, Ulvales, Cladophorales en Caulerpales waarvan de meeste soorten marien zijn en van het trichale en sifonale thallustype.

### Cyclus

Bij de Chlorophyceae komt het levenscyclustype haplobiontisch-haplont bij de planktonische microalgen het meeste voor. Dit houdt in dat er één vegetatieve haploïde fase is en dat alleen de zygote (cel ontstaan uit de fusie van twee gameten) diploïd is. Uit de bevruchte eicel (zygote) worden vaak bruin gekleurde en gestructureerde en dikwandige (zygo)sporen gevormd, waaruit na reductiedeling weer een nieuw haploïd individu groeit. Groeidelingen (snelle ongeslachtelijke vermenigvuldiging) vinden plaats

in de haploïde fase en kunnen tot algenbloei leiden. Bij de draadvormige vertegenwoordigers van de Chlorophyceae is het type diplobiontisch-isomorf gebruikelijk. Dit houdt in dat er twee zelfstandig levende fasen zijn van gelijk uiterlijk, en dat één daarvan haploïd is (de gametofyt) en de andere diploïd (de sporofyt). Ongeslachtelijke voortplanting is algemeen en geschiedt meestal door geflagelleerde zoösporen. Bij de Ulvophyceae komen zowel de diplobiontische cyclus voor (bij de Ulotrichales en Cladophorales) als de haplobiontische-diplontcyclus (als de haplobiontische haplont, alleen is hier de ene vegetatieve fase diploïd), deze laatste vooral bij de macroscopische zeealgen van de Caulerpales, zoals *Bryopsis* en *Codium*.

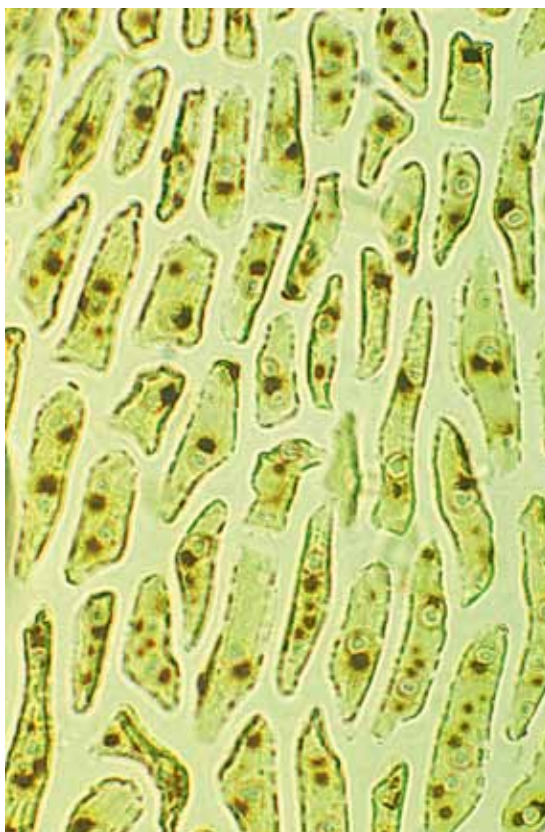


◀ *Bryopsis plumosa*

▶ *Monostroma grevillei*

▶▶ *Codium fragile*

▶▶ *Volvox globator*



#### Ecologie

Alle soorten zijn foto-autotroof; voor de fotosynthese wordt gebruik gemaakt van de pigmenten chlorofyl-a, -b en vier carotenoiden. De zoetwatersoorten van de Chlorophyceae en Ulvophyceae spelen, samen met soorten van de Charophyceae een grote rol in het ecologisch waterbeheer. Ze zijn sterk indicatief voor de voedselrijkdom (trofietoestand) van het water. Chlorophyceae en Ulvophyceae vormen zo, samen met andere algen of wieren, belangrijke indicatoren voor de kwaliteit en voedingsstofgehalten van de zoete wateren.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er 3091 beschreven soorten Chlorophyceae en 969 Ulvophyceae (GUIRY & GUIRY 2010). Met name het plankton van de Volvocales en Chlorococcales is zeer soortenrijk, met in totaal 1265 bekende soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland is het aantal soorten van de Chlorophyceae grotendeels niet goed gedocumenteerd, maar de schatting is dat er minstens 900 soorten voorkomen (A.M.T. Joosten pers. med.). Hieronder bevinden zich circa 200 bentische groenwiersoorten (SIMONS ET AL. 1999). Met name voor de vele planktonische soorten bestaan helaas geen dekkende Nederlandse determinatiewerken. En dit terwijl de planktonalgen veel gebruikt worden in de biologische waterbeoordeling (Kaderrichtlijn Water). Ook met de internationale flora's zijn veel vormen, met name de kleine soorten (<5 mm), moeilijk of niet op naam te brengen. De grote soortenrijkdom die hier aanwezig is, en die nog toeneemt met de verbeterende waterkwaliteit, is voor een groot deel een verborgen biodiversiteit (A.M.T. Joosten pers. med.). Van de overwegend mariene Ulvophyceae zijn in Nederland 65-70 soorten bekend (H. Stegenga pers. med.).

#### Voorkomen

Zoals al opgemerkt komen in meren en plassen heel veel planktonische soorten voor van de Chlorococcales en Volvocales. Deze planktongemeenschap is optimaal aanwezig in voorjaar en zomer. Op oever- en waterplanten van binnenwateren zijn de bentische soorten van de ordes Chaetophorales en Oedogoniales rijk vertegenwoordigd met bijvoorbeeld soorten uit de genera *Aphanochaete*, *Chaetophora*, *Bulbochaete*, *Oedogonium*, *Stigeoclonium* en *Ulothrix*. Deze algen vormen, tezamen met niet-plantaardige micro-organismen, de zogenaamde periphytongemeenschap: het aangroei op water- en oeverplanten en op houten of stenen beschoeiingen (SIMONS ET AL. 1999). Tot het soortenrijke en epifytische draadalgen-geslacht *Oedogonium* behoren ook soorten die na sterke groei losraken van het substraat en dan deel uitmaken van drijvend algenflab dat in het late voorjaar en zomer massaal kan voorkomen op voedselrijke plaatsen in kleine wateren als sloten en poelen. *Oedogonium* is ook een belangrijke component van de zogenaamde algenbaarden: lange algenslierten vooral op de bloem- en bladstengels van waterlelie *Nymphaea* en gele plomp *Nuphar lutea*. Een belangrijke zoet- en brakwatersoort is *Cladophora glomerata* die zeer algemeen voorkomt op aan golfslag blootgestelde oevers van meren, plassen, rivieren en kanalen. Op dergelijke plaatsen komen ook *Ulothrix*-soorten voor, vooral in de koudere seizoenen.

Naast de aquatische soorten komen vrij veel eencellige of kolonievormende coccale soorten (met name van de Chlorophyceae) voor in en op vochtige bodems en op boomschors. Voorbeelden zijn *Trebouxia*- en *Coccomyxa*-soorten die in korstmossen leven en vrijlevende soorten als *Apatococcus lobatus*, de belangrijkste soort van de bekende



groene aangroei op organische en anorganische substraten. De laatste jaren is op loofbomen steeds meer een oranje aangroei te zien van de carotenoïdenrijke draadalg *Trentepohlia aurea* (Ulvophyceae). Dit is mogelijk een exoot afkomstig uit (sub)tropische gebieden.

De zeewierien van de Ulvophyceae zijn algemeen langs de kust, met name in het zuidwesten van Nederland zoals in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer. Het betreffen vaak draadvormige soorten van genera als *Chaetomorpha*, *Ulothrix*, *Urospora* en *Cladophora*. Ook zijn er parenchyma-

tische algen (*Ulva* en *Enteromorpha*) en sifonale algen als vederwier *Bryopsis* en viltwier *Codium*. Al deze soorten zijn op vast substraat gehecht of komen 'los' voor en kunnen forse afmetingen bereiken (bv. zeesla *Ulva*).

#### Determinatie

Planktonische soorten: Ettl 1983, Ettl & Gärtner 1988. Benthische zoetwatersoorten: Simons et al. 1999. Benthische en planktonische soorten: John et al. 2002. Mariene soorten: Brodie et al. (2007).

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta

### STREPTOPHYTA

JAN SIMONS & ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 2817 gevestigd (waarvan 250 exoten)  
WERELD ca. 300.125 beschreven

De Streptophyta omvatten de landplanten en hun naaste verwanten: enkele groepen groenwieren, die er op het eerste gezicht nogal verschillend uitzien. Het onderscheid met de andere drie groenwierklassen zit deels in het type cel- en kerndeling en de tussenwandvorming. Daarnaast zijn de flagellen anders: ze zijn subapicaal in plaats van apicaal ingeplant en de wortel is asymmetrisch in plaats van symmetrisch, en op de plaats van waar de twee flagellen in de cel ontspringen bevindt zich een zogenaamde 'multi-layered structure' (MLS). Het unilaterale flagelapparaat en de MLS komen ook voor bij geflagelleerde voortplantingscellen (antherozoiden of spermatozoiden) van mossen, varenachtigen en enkele naaktzadige zaadplanten (bv. *Ginkgo* en *Cycas*). Bovendien zijn er sterke overeenkomsten in het patroon van kern- en celdeling. Naast de landplanten (Embryophyta) horen hier de volgende groepen van groenwieren bij: de eencellige (coccale kolonies) bodemalg *Chlorokybus atmophyticus* (wereldwijd één soort, niet van Nederland bekend, Chlorokybales), en draadvormige en parenchymatische soorten in vier ordes: Klebsormidiales (wereldwijd 48 soorten, acht soorten in Nederland), Zygnematales, Coleochaetales en Charales. De Coleochaetales (wereldwijd 18 soorten, vijf soorten in Nederland) zijn zeer bekend vanwege de vele biochemische en morfologische 'landplantadaptaties' die bij deze groep ontdekt zijn (Graham 1993). Lang



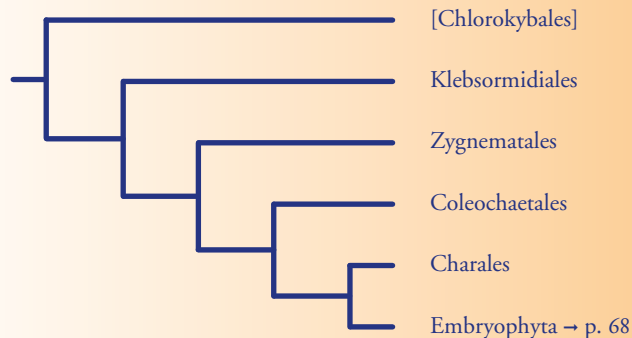
Zygnematales



Kranswieren - Charales



Landplanten - Embryophyta



werd deze groep gezien als de zustergroep van de landplanten, maar recente onderzoeken ondersteunen meer en meer de hypothese dat de echte kranswieren de zustergroep van de landplanten (Embryophyta) zijn (Lewis & McCourt 2004, Bhattacharya et al. 1998). De Zygnematales en Charales worden hierna apart besproken.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta ► Zygnematales (orde)

### ZYGNEMATALES

JAN SIMONS

NEDERLAND 576 gevestigd  
WERELD ca. 1830 beschreven

De Zygnematales omvatten de families Zygnemataceae, Mesotaeniaceae en Desmidiaceae. De Zygnemataceae zijn onvertakte draadalg met als bekendste genera *Spirogyra* (spiraalwier), *Zygnema* en *Mougeotia*. Tot de Mesotaeniaceae en Desmidiaceae behoren de eencellige coccale desmidiaceën of sialgen. De Mesotaeniaceae zijn de zogenaamde saccoderme desmidiaceën (cel niet gesegmenteerd en celwand zonder poriën), en de Desmidiaceae de placoderme desmidiaceën (cel met twee duidelijke helften van ongelijke ouderdom, gescheiden door een celinsnoering, en celwand met poriën en allerlei grote en kleine uitsteeksels). Deze placoderme desmidiaceën zijn

daardoor rijk gestructureerd en zeer fraai van vorm, vandaar de Nederlandse naam sialgen. Zygnematales leven in zoet water.

#### Cyclus

Het overheersende type levenscyclus is haplobiontisch-haplont. De meeste soorten vertonen geslachtelijke voortplanting waarbij vrouwelijke gameten niet beweeglijk zijn en de mannelijke gameten wel (oögamie). Het geslachtelijk proces dat specifiek is voor de Zygnematales is conjugatie: de inhoud van de ene partnercel rondt zich af tot een amoëboïd beweeglijke gameet die door een verbindingsbuis



▲  
*Micrasterias americana*

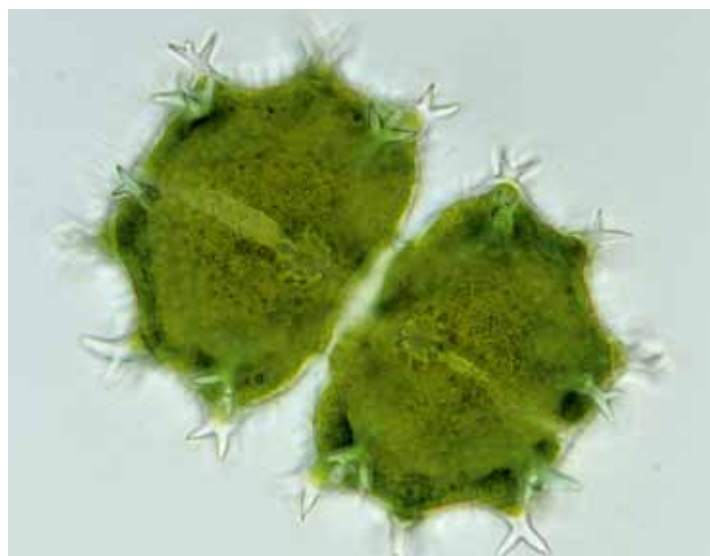
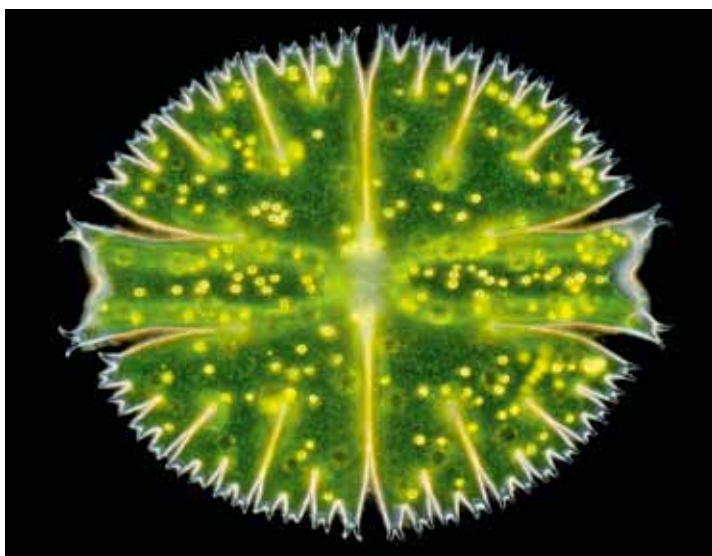
(conjugatiekanaal) naar de eveneens tot gameet afgeronde inhoud van de andere partnercel kruipt en daarmee fuseert. Bij de draadalggen van de Zygnemataceae wordt zo'n conjugatiebuis gevormd en bij de Desmidiaceae ontstaat er een rechtstreeks contact tussen de twee partnercellen na mediaan openbreken van de celwand. Uit de bevruchte eicel (zygote) worden vaak (zygo)sporen gevormd. Deze sporen zijn resistent tegen koude en droge omstandigheden. Ongeslachtelijke voortplanting komt bij de Zygnemataceae weinig voor.

#### Ecologie

Alle soorten zijn foto-autotroof; de fotosynthese gebeurt met verschillende pigmenten: chlorofyl-a en -b en vier carotenoïden. Opvallend veel soorten zijn eutrofiëring-gevoelig en komen dus vooral in matig tot licht eutrofe wateren voor. Vooral sialgalgen (families Desmidiaceae en Mesotaeniaceae) zijn zeer gevoelige milieu-indicatoren. Op basis van gegevens betreffende oecologie (trofie, zuur-

▼  
*Micrasterias fimbriata*

▶▶  
*Xanthidium armatum*



graad, levensvorm) en voorkomen (zeldzaamheid, diversiteit) van de soorten van een bepaalde standplaats, kan de natuurwaarde van die plaats bepaald worden (COESEL & MEESTERS 2007).

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 1830 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland zijn 576 soorten vastgesteld. Daaronder bevinden zich onder andere 76 soorten draadalggen binnen de familie Zygnemataceae (SIMONS 1990) en 500 sialgalgen of desmidiaceeën (COESEL & MEESTERS 2007). Onder de sialgalgen zijn ook vele variëteiten bekend die bij nader onderzoek best aparte soorten kunnen zijn. Dankzij een actieve desmidiaceeënwerkgroep (zie [www.desmids.nl](http://www.desmids.nl)) worden nog steeds nieuwe sialgalsoorten en variëteiten voor Nederland en soms ook voor de wetenschap ontdekt (P.F.M. Coesel pers. med.).

#### Voorkomen

De draadalggen van de familie Zygnemataceae (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*) komen in velerlei biotopen voor: vennen (vooral *Zygnema* en *Mougeotia*), duinpoelen, sloten, plassen en meren. Onder zomerse en matig voedselrijke omstandigheden kunnen ze 'flabwolven' vormen waarin meestal meerdere soorten (tot 20 of meer) tezamen voorkomen. 'Hot spots' voor desmidiaceeën zijn veenpoelen en vennen met mesotroof en kalkarm/zwakzuur water, maar daarnaast komen ook tientallen soorten voor in kalkrijke/alkalische mesotrofe wateren als duinpoelen en plassen. De meeste soorten leven bentisch of aërofytisch op en tussen waterplanten en mossen (vooral veenmos *Sphagnum*) en ze kunnen vaak 'scharrelen' door uitstoting van een gelatineuze substantie uit de celporiën. Slechts enkele soorten leven planktonisch in groot open water. Door verbeterende natuurkwaliteit, met name van vennen en natte heideterreinen waar natuurherstel is uitgevoerd, worden nog steeds nieuwe soorten en variëteiten voor Nederland gevonden (VAN WESTEN & COESEL 2010).

#### Determinatie

Sialgalgen: COESEL & MEESTERS 2007.

Plantae (supergroep) ► Viridiplantae ► Streptophyta ► Charales (orde)

## CHARALES - KRANSWIJEREN

JAN SIMONS

NEDERLAND 24 gevestigd  
WERELD 371 beschreven

Macroscopische sterk vertakte groenwieren. Alle kranswieren behoren tot de familie Characeae. Kranswieren leven in zoet water, soms ook in brak water.

## Cyclus

Het overheersende type levenscyclus is haplobiontisch-haplont. De meeste soorten vertonen geslachtelijke voortplanting waarbij vrouwelijke gameten niet beweeglijk zijn en de mannelijke gameten wel (oögamie).

## Ecologie

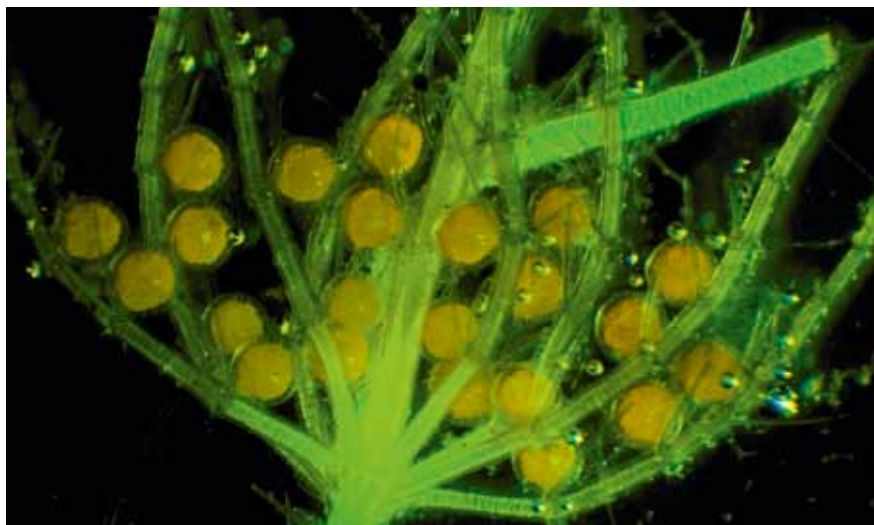
Alle soorten zijn foto-autotroof; de fotosynthese gebeurt met verschillende pigmenten: chlorofyl-a en -b en vier carotenoiden. Opvallend veel soorten zijn eutrofiëringsgevoelig en komen dus vooral in matig tot licht eutrofe wateren voor, vaak op plaatsen die beïnvloed worden door schoon kwelwater. Kranswieren zijn belangrijke indicatoren voor helder en mesotroof water en scoren hoog bij de bepaling van de ecologische kwaliteit van een water. Een eenmaal gevestigde kranswiervegetatie bevordert en stabiliseert mesotrofe en heldere watercondities, doordat een dichte vegetatie de opwerveling van bodemdeeltjes tegengaat en er in de grote biomassa veel nutriënten zijn opgeslagen die dan niet de groei van planktonalgae kunnen bevorderen (VAN DEN BERG 1999). De op de kranswieren vastgehecht levende macrofauna wordt begraaasd door vissen en duikende watervogels, waardoor kranswiervegetaties de aquatische biodiversiteit bevorderen. Bepaalde watervogels zoals meerkoet *Fulica atra* en duikeenden *Aythya* eten ook kranswieren en de krooneend *Netta rufina* zelfs bij voorkeur.

## Diversiteit

Wereldwijd zijn er 371 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland zijn 24 soorten kranswieren vastgesteld (NAT ET AL. 2006). Het voorkomen van kranswieren in Nederland wordt door het Landelijk Informatiecentrum Kranswieren (zie [www.kranswieren.nl](http://www.kranswieren.nl)) nauwkeurig bijgehouden en vastgelegd in een databestand.

## Voorkomen

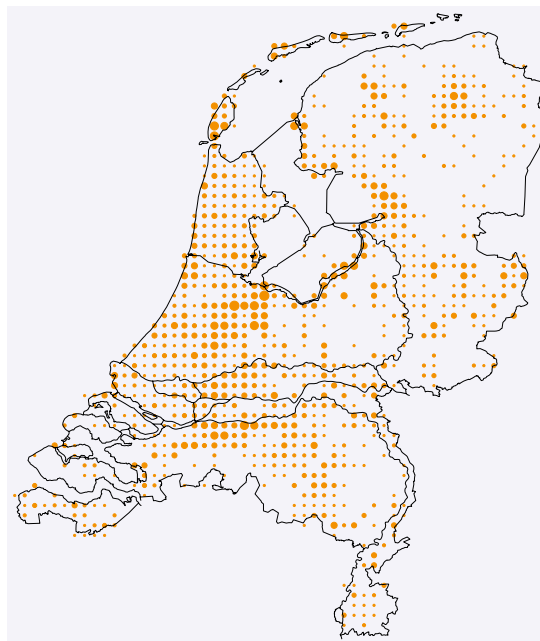
Kranswieren (Characeae) leven bij voorkeur in heldere, mesotrofe en kalkrijke/alkalische wateren van sloten, (duin) poelen, plassen en meren. Slechts enkele soorten komen in kalkarm/zwakzuur water van bijvoorbeeld vennen voor. Enkele kranswiersoorten komen in (zwak) brak water voor, zoals *Chara connivens*, *C. baltica* en *C. canescens*. Bepaalde kranswiersoorten kunnen omvangrijke vegetaties vormen (kranswierweides) en dit komt vanaf medio jaren 1990 vrij veel voor in onder meer het Veluwemeer, Markermeer, Duinigermeer, Naardermeer en vennen en duinpoelen waar natuurherstel is uitgevoerd. Bijzonder rijk aan soorten zijn de Vechtplassen, het Naardermeer, de Botshol en de Vinke-



veense Noordplas met 8-12 soorten per plas (J. Simons pers. obs.). Het totaal aantal kranswieren in Nederland, 24 soorten, is hoog voor een klein land als men bedenkt dat het totaal aantal Europese soorten 52 bedraagt (KRAUSE 1997). Vele van onze soorten zijn ook internationaal zeldzaam. Vanwege de verbeterende waterkwaliteit zien we ook hier een positieve invloed op het voorkomen. Zo is er een recente nieuwkomer (*Chara braunii*) en zeldzame soorten worden minder zeldzaam, zoals *Nitella hyalina* en *N. translucens*.

## Determinatie

KRAUSE 1997, VAN RAAM ET AL. 1998, BRUINSMA ET AL. 2001.

▲ *Chara connivens*

▲ Aantal waargenomen soorten kranswieren (onderdeel van de Charales) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 13-15 soorten. Bron: Landelijk Informatiecentrum voor Kranswieren (LIK).

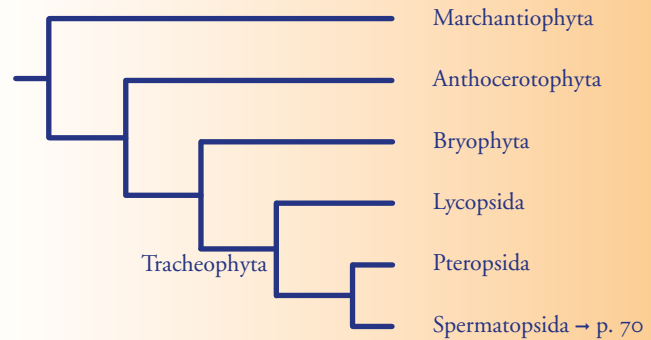
Plantae (supergroep) ▶ Viridiplantae ▶ Streptophyta ▶ Embryophyta

**EMBRYOPHYTA - LANDPLANTEN**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN &amp; MARCO ROOS

NEDERLAND 2204 gevestigd (waarvan 250 exoten)  
WERELD ca. 297.850 beschrevenMossen - Marchantiophyta,  
Anthocerotophyta & Bryophyta

Vaatplanten - Tracheophyta



In principe op het land levende planten met meestal een differentiatie in stengels en bladeren en meestal wortels. Behalve bij de levermossen hebben landplanten huidmondjes voor de ademhaling. Deze groep is dominant op het land aanwezig en vormt een belangrijk deel van ons landschap.

Alle landplanten hebben in principe een afwisseling van een haploïd stadium (gametofyt) en een diploïd stadium (sporofyt). De geslachtsorganen van de gametofyt worden archegonium (vrouwelijk) en antheridium (mannelijk) genoemd. Uit de bevruchting ontstaat de sporofyt, die in het begin afhankelijk is van de gametofyt. De sporofyt maakt door middel van reductiedeling (meiose) sporen aan waaruit de gametofyt groeit. Er is groot verschil in de levensduur van de gametofyt en sporofyt. Bij de eerste drie mosachtige fylya is de haploïde gametofyt het dominante vegetatieve stadium, met de sporofyt daarop groeiend ('sporenkapsel'), terwijl bij de vaatplanten de diploïde sporofyt het dominante stadium is; de gametofyt is hierbij sterk gereduceerd, bij de varens nog een apart levend prothallium, bij zaadplanten alleen nog aanwezig in de zaadknop (ovulum)

en het pollen. Chase & Reveal (2009) geven een nieuwe fylogenetische classificatie van alle landplanten, die alleen van de hier gehanteerde afwijkt door de lagere rangen van alle groepen en daarbij aangepaste namen. Zij hanteren de naam Equisetopsida voor de Embryophyta, en classificeren die dus in de rang van klasse; wij volgen dat hier niet. De hier gepresenteerde stamboom wordt in de meeste studies ondersteund; de mossen vormen geen monofyletische groep (DUFF & NICKRENT 1999, SOLTIS ET AL. 1999).

Tot de landplanten behoren de levermossen (Marchantiophyta), hawwmossen (Anthocerotophyta), bladmossen (Bryophyta) en de vaatplanten (Tracheophyta). De vaatplanten worden weer onderverdeeld in de klassen wolfsklauwen en biesvarens (Lycopsida), varenachtigen (Pteropsida) en zaadplanten (Spermatopsida). De drie mosfylya, die geen natuurlijke groep vormen, worden eerst behandeld, daarna de vaatplanten.

Plantae (supergroep) ▶ Viridiplantae ▶ Streptophyta ▶ Embryophyta ▶ Marchantiophyta, Anthocerotophyta &amp; Bryophyta (fylya)

**MARCHANTIOPHYTA, ANTHOCEROTOPHYTA & BRYOPHYTA - MOSSEN**

HENK N. SIEBEL, H.J. (HEINJO) DURING &amp; LAURENS B. SPARRIUS

NEDERLAND 623 gevestigd (waarvan 3 exoten)  
WERELD ca. 16.235 beschreven▼  
Geel hawwmoss*Phaeoceros carolinianus*▶▶  
Gesteelde haarmuts*Orthotrichum anomalum*

Sporenvormende en relatief kleine planten zonder vaatstelsel. Tot de mossen worden drie fylya gerekend: levermossen (Marchantiophyta), hawwmossen (Anthocerotophyta) en bladmossen (Bryophyta). Het grootste deel van

de mossoorten groeit op de grond, een klein aantal leeft op bomen (epifyt) of op steen (epiliet), en enkele soorten komen in zoet water voor (BLWG 2007).



### Cyclus

Mossen hebben een zogenaamde diplohaplonte levenscyclus: uit de haploïde (één set chromosomen per cel) sporen groeien via een meestal draadvormig protonema haploïde groene mosplanten, waarop zich vrouwelijke (archegonia) en/of mannelijke organen (antheridia) kunnen ontwikkelen. Na bevruchting ontstaat uit de zygote het diploïde (twee sets chromosomen per cel) sporenkapsel, dat tot en met de sporenrijping grotendeels door de groene moederplant van voedingsstoffen wordt voorzien. Ongeachtelijke voortplanting door fragmentatie komt bij vrijwel alle soorten voor; hiervoor worden vaak speciaal gevormde vegetatieve diasporen gemaakt (broedkorrels en tubers). Sommige mossen leven minder dan één jaar. Deze planten leven dan één groeiseizoen en produceren vele sporen. De meeste soorten kunnen echter verscheidene jaren oud worden. Planten van kussentjesmos kunnen tientallen jaren oud zijn. Extreme voorbeelden zijn etagemos *Hylocomium splendens* dat 80 jaar en fraai haarmos *Polytrichum formosum* dat 100 jaar kan worden. De oudst bekende nog levende mosplant, een kalktufvormende mossoort *Hymenostylium recurvirostrum* in Duitsland, is 1860 jaar oud.

### Ecologie

Mossen zijn foto-autotroof. Ze hebben geen echte wortels en kunnen water en voedingsstoffen – mineralen en stikstof – direct via stengels en bladen opnemen. Verschillende mossen zijn nuttig voor de mens. Slibmos *Physcomitrella patens* is het eerste mos waarvan het geoom geheel

onttrafeld is; genetisch gemodificeerde mutanten ervan worden nu op commerciële schaal gekweekt als bron van medicijnen en andere werkzame stoffen. Veenmossen *Sphagnum* zijn veenvormers en hebben hierdoor in eeuwen een belangrijk energiebron opgebouwd (turf). Veenmossen, kussentjesmos en klauwtjesmos worden gebruikt als decoratiemateriaal. In Nederland komen twee mossoorten voor waarvoor op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld dienen te worden: geel schorpioenmos *Hamatocaulis vernicosus* en tonghaarants *Orthotrichum rogeri* (SPARRIUS ET AL. 2004, JANSSEN & SCHAMINÉE 2008).

### Diversiteit

Er zijn in de wereld ruim 16.200 mossoorten beschreven, terwijl er in totaal zo'n 23.000 soorten verwacht worden (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 623 soorten bekend (SIEBEL ET AL. 2008): 126 levermossen (Marchantiophyta), vier hauwmossen (Anthocerotophyta) en 493 bladmossen (Bryophyta). Hieronder bevinden zich drie ingeburgerde exoten: grijs kronkelsteeltje *Campylopus introflexus*, geelsteeltje *Orthodontium lineare* en gaaf kantmos *Lophocolea semiteres* (SIEBEL ET AL. 2008). Eén soort is beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren: vloedvedermos *Fissidens gymnandrus*.

### Voorkomen

De duinen, het laagveengebied en de hogere zandgronden zijn het rijkst aan mossoorten (BLWG 2007). Er zijn meldingen van 125 soorten per 1000 m<sup>2</sup> en op 1 m<sup>2</sup> kan het aantal



Gewoon dikkopmos  
*Brachythecium rutabulum*



Kronkelsteeltje  
*Campylopus spec.*



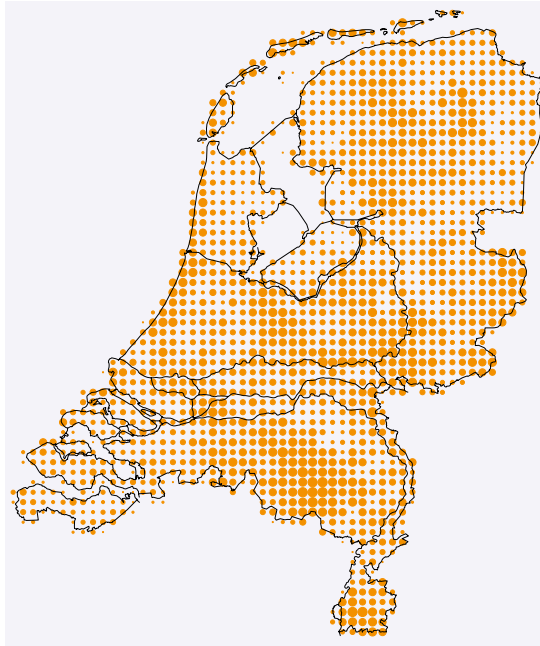
Kussentjesmos  
*Leucobryum glaucum*



Parapluutjesmos  
*Marchantia polymorpha* en  
halvemaantjesmos  
*Lunularia cruciata*



▶ Aantal waargenomen soorten mossen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 220-277 soorten. Bron: BLWG.



▼ Waterveenmos  
*Sphagnum cuspidatum*

▶▶ Gerand haarmos  
*Polytrichum longisetum*



soorten tot 50 ophopen (DIAZ BARRADAS ET AL. 1992, HYLANDER & DYNESIUS 2006). Van de ingeburgerde exoot *Campylopus introflexus* kan de biomassa ophopen tot 2 kg (drooggewicht) per m<sup>2</sup>. De mosflora van Nederland is dynamisch. Door biotoopvernietiging, vermessing en verdroging zijn er zeer waarschijnlijk 37 soorten verdwenen uit Nederland (SIEBEL ET AL. 2000, 2005). Sinds 1980 zijn er echter ook 52 mossorten verschenen. Het gevarieerder worden van bossen en klimaatveranderingen zijn hier onder andere verantwoordelijk voor. Daarnaast wordt deze groep recent beter bestudeerd, waardoor extra soorten zijn ontdekt die waarschijnlijk al langer in Nederland voorkwamen (SIEBEL & BIJLSMA 2007). De epifytische soorten zijn door afname van de zure regen spectaculair toegenomen en er komen nu per km<sup>2</sup> tien keer zoveel soorten op bomen voor als rond 1980 (SPARRIUS ET AL. 2006).

**Determinatie**

SIEBEL & DURING 2006, VAN DORT ET AL. 2010.

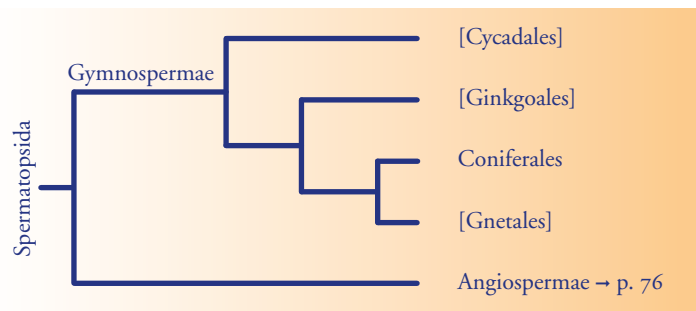
Plantae (supergroep) ▶ Viridiplantae ▶ Streptophyta ▶ Embryophyta ▶ Tracheophyta (fyllum)

**TRACHEOPHYTA - VAATPLANTEN**

BAUDEWIJN ODÉ, RUUD BERINGEN & H. (LENI) DUISTERMAAT

NEDERLAND 1581 gevestigd (waarvan 247 exoten)  
WERELD ca. 281.600 beschreven

Vaatplanten zijn planten met transportvaten voor vloeistoffen. Het xyleem dient voor het transport van water met mineralen van de wortels naar de bladeren en groeitoppen en het floëem voert water met de door de bladeren gemaakte bouwstoffen naar de boven- en ondergrondse groeiende delen van de plant. Meestal is er een wortelstelsel in de bodem en zijn de groene plantendelen boven de grond of in het water. De soorten kunnen in grootte variëren van enkele millimeters tot enkele tientallen meters. Vaatplanten kunnen onderverdeeld worden in wolfsklauwen en biesvarens (Lycopsida), varenachtigen (Pteropsida) en zaadplanten (Spermatopsida) (zie tabel en de stamboom hiervoor onder Embryophyta). De zaadplanten vormen de grootste groep en kunnen worden onderverdeeld in naaktzadigen (Gymnospermae) en bedekt-



zadigen (Angiospermae). We volgen de nieuwste classificatie en fylogenie (stamboom) van de varenachtigen (PRYER ET AL. 2004, SMITH ET AL. 2006) en Angiospermae (APG III 2009), met als enig verschil dat Smith et al. (2006) de Pteropsida in drie klassen onderverdelen, hier gegeven als subcategorie. Deze classificatie wijkt maar op een paar punten af van die in de laatste Heukels' flora (VAN DER MEIJDEN 2005). Zie ook Chase &



Avondkokoeksbloem - *Silene latifolia*



Kamvaren - *Dryopteris cristata*



Blauwe knoop - *Succisa pratensis*



Brem - *Cytisus scoparius*



Eenbes - *Paris quadrifolia*



Moeraswolfsklauw - *Lycopodiella inundata*



Parnassia - *Parnassia palustris*



Gewone vogelmelk - *Ornithogalum umbellatum*



Eenstijlige meidoorn - *Crataegus monogyna*



Grote engelwortel - *Angelica archangelica*



Gelderse roos - *Viburnum opulus*



Bleke klaproos - *Papaver dubium*



Ratelpopulier - *Populus tremula*



Koningsvaren - *Osmunda regalis*



Grote lisdodde - *Typha latifolia*



Slanke sleutelbloem - *Primula elatior*



Maarts viooltje - *Viola odorata*



Lange creprijs - *Veronica longifolia*



Gewone brunel - *Prunella vulgaris*



Wilgenroosje - *Chamerion angustifolium*



Muskuskaasjeskruid - *Malva moschata*



Sint Janskruid - *Hypericum perforatum*



Knikkende distel - *Carduus nutans*



Ridderzuring - *Rumex obtusifolius*



Witte paardenkastanje - *Aesculus hippocastanum*



Rode klaver - *Trifolium pratense*



Klein warkruid - *Cuscuta epithymum*



Wilde reseda - *Reseda lutea*



Witte waterlelie - *Nymphaea alba*



Pilvaren - *Pilularia globulifera*



Zeewolfsmelk - *Euphorbia paralias*



Zomprus - *Juncus articulatus*



Witte waterranonkel - *Ranunculus ololeucos*



Reveal (2009) voor een iets in rangen afwijkende classificatie. Vaatplanten komen in het terrestrische en aquatische milieu algemeen voor en zijn minder talrijk in het mariene milieu. In Nederland worden ze in het mariene milieu eigenlijk alleen vertegenwoordigd door de in ondiepe kustwateren levende zeegrassen *Zostera*.

### Cyclus

Er zijn twee hoofdgroepen te onderscheiden: sporenplanten en zaadplanten. Tot de sporenplanten horen de wolfsklauwen, biesvarens en varenachtigen (inclusief paardenstaarten), en zij verspreiden zich door middel van sporen. Deze sporen zijn uiterst klein en worden door de wind meegevoerd. De sporen worden langs ongeslachtelijke weg geproduceerd door de volwassen plant. De geslachtelijke voortplanting vindt plaats in een uit de spore gegroeid voortstadium (prothallium, de gametofyt). De flagellate geslachtscellen uit dit prothallium verplaatsen zich in water (vaak een natte bodem). Na bevruchting van de onbeweeglijke eicel in het prothallium groeit daaruit weer een nieuwe plant. Zaadplanten verspreiden zich door middel van zaden. De geslachtelijke voortplanting vindt niet plaats in een apart vrijlevend stadium maar in de zaadknoppen aan de plant zelf. Zaadplanten kunnen zowel een- als tweehuizig zijn. Bij eenhuizige planten komen op één plant zowel mannelijke als vrouwelijke (of tweeslachtige) voortplantingsorganen (bloemen) voor. Bij tweehuizige planten zitten er op één plant of mannelijke of vrouwelijke voortplantingsorganen. Het door de mannelijke voortplantingsorganen geproduceerde stuifmeel wordt meestal getransporteerd door wind of water, maar bij veel soorten vinden stuifmeeltransport en bestuiving plaats door tussenkomst van dieren. Meestal zijn dit insecten, maar ook bestuiving door vogels (met name op het zuidelijk halfrond) en vleermuizen (met name in de tropen) komt voor. Veel langlevende planten hebben ook strategieën om zich ongeslachtelijk (vegetatief) uit te breiden of te verspreiden. Vegetatieve uitbreiding vindt onder andere plaats door kruipende stengeldelen. Bovengronds kruipende stengels worden wel afleggers (stolonen) genoemd; ondergrondse stengels worden aangeduid met wortelstokken (rhizomen). Vegetatieve verspreiding vindt bij sommige soorten plaats door middel van broedknoppen of stengelfragmenten die zich los kunnen maken van de 'moederplant' en op nieuwe groeiplaatsen weer 'wortel kunnen schieten'. Er zijn grote verschillen in levensduur binnen de vaatplanten. Veel eenjarige soorten leven niet veel langer dan enkele maanden. Sommige bomen (bv. zomereik *Quercus robur*) worden echter honderden jaren oud. Bijzonder is dat zaad van sommige (veelal eenjarige) soorten in de bodem zeer lang kiemkrachtig kan blijven. Bij sommige van deze zogenaamde zaadbankvormers blijven de zaden tot enige tientallen jaren, of soms nog langer, kiemkrachtig.

### Ecologie

De meeste vaatplanten hebben bladgroenkorrels waardoor ze met behulp van zonlicht van kooldioxide en water bouwstoffen kunnen maken (fotosynthese). Het voedsel – naast kooldioxide (uit de lucht) en water ook mineralen en sporenelementen – wordt in het algemeen via de wor-

tels uit de bodem opgenomen, maar bij water- en oeverplanten ook of overwegend uit het oppervlaktewater (ook via de bladeren). Enkele soorten vullen hun nutriëntenbehoefte aan doordat ze met behulp van bepaalde structuren kleine ongewervelden kunnen vangen en verteren, zoals zonnedaauw *Drosera*, blaasjeskruid *Utricularia* en vetblad *Pinguicula vulgaris*. Vrijwel alle landplanten kennen een samenlevingsvorm met bodemschimmels (ecto- en endomycorrhizaschimmels), die heel specifiek is ontwikkeld bij met name orchideeën en langlevende soorten, zoals bomen en soorten uit de heifamilie (Ericaceae). Hierdoor kan de plant zijn 'wortelstelsel' vergroten en meer voedingsstoffen uit de bodem halen. De bodemschimmels ontvangen bouwstoffen van de plant. Sommige planten zijn parasieten en onttrekken water, voedingsstoffen en bouwstoffen aan andere planten. Parasieten bezitten zelf geen bladgroen en zijn geheel afhankelijk van hun gastheer; voorbeelden zijn onder andere bremrapen *Orobancha*. Halfparasieten beschikken wel over bladgroen en kunnen hun eigen bouwstoffen maken. Voorbeelden zijn ogentroost *Euphrasia*, ratelaar *Rhinanthus* en maretak *Viscum album*. Er zijn vele planten vervelend voor de mens. Voorbeelden zijn soorten die pollenallergie veroorzaken, giftig zijn voor de mens of landbouwhuisdieren, of woekeeren op plekken waar dat niet gewenst is, zoals op akkers of in waterafvoerende sloten. Op dit moment zijn slechts voor één soort beperkende maatregelen in de vorm van wetgeving getroffen. Bij het besluit aanwijzing van dier- en plantensoorten Flora- en faunawet van 28 november 2000 is in art. 14 vastgesteld dat het verboden is grote waternavel *Hydrocotyle ranunculoides* uit te planten, in bezit te hebben of te verhandelen.

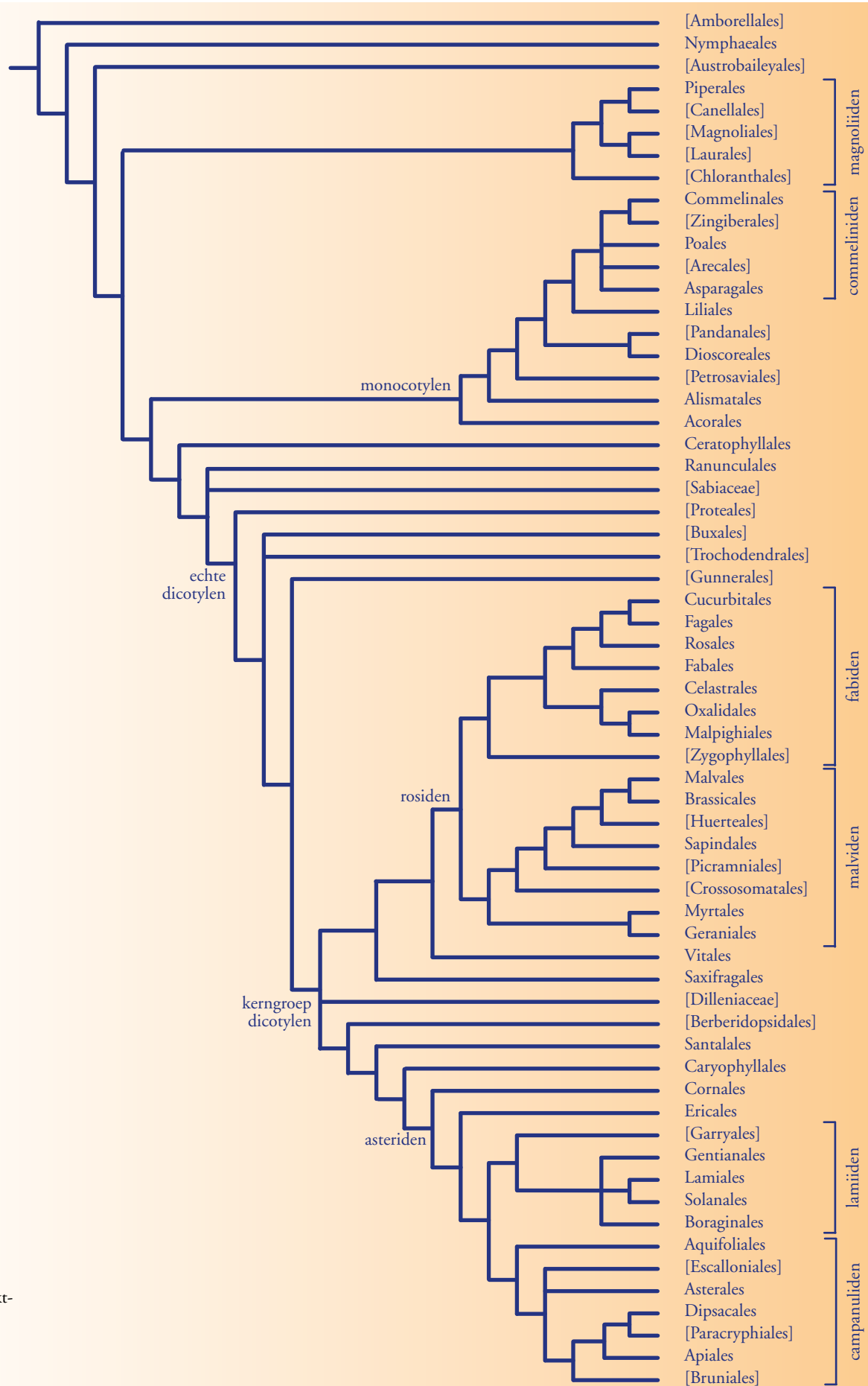
Vanzelfsprekend zijn planten (niet alleen vaatplanten, maar planten in brede zin) essentieel voor al het leven op aarde omdat zij aan de basis staan van de voedselketen (primaire producenten). Ook leveren ze allerlei producten, zoals voedsel (bv. graan, groenten, kruiden, vruchten, knollen, honing) en bouwmaterialen (bv. hout en riet). Plantenbegroeiing in bredere zin levert ook allerlei nuttige diensten: er wordt voortdurend zuurstof aangemaakt en kooldioxide opgenomen, fijnstof uit de lucht wordt weggevangen en de wortels zorgen ervoor dat bodemerose wordt ingeperkt. Planten in de natuur, het stedelijke gebied en de tuin bepalen in hoge mate het karakter van een plek. Met name bomen hebben een grote invloed op het microklimaat en kunnen in steden voor verkoeling zorgen. Planten en combinaties van plantensoorten (vegetatietypen) spelen een zeer belangrijke rol in het natuurbeleid en -beheer, mede vanwege hun functie als leefmilieu voor andere organismen. In Nederland komen drie vaatplanten voor waarvoor op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld dienen te worden: kruipend moerasscherm *Apium repens*, groenknolorchis *Liparis loeselii* en drijvende waterweegbree *Luronium natans*. Een vierde Habitatrichtlijnsoort, de zomerschroeforchis *Spiranthes aestivalis*, is inmiddels verdwenen uit ons land. Recent is er op een paar plaatsen klaverbladvaren *Marsilea quadrifolia* waargenomen. Mocht deze soort zich blijvend vestigen dan is Nederland een Habitatrichtlijnsoort rijker.

Tabel

Overzicht van de Nederlandse vaatplanten; de classificatie volgt Smith et al. (2006) en APG III (2009).

Klasse	Subcategorie	Orde	Familie	Nederlandse familienaam	Aantal soorten
Lycopsidea		Lycopodiales	Lycopodiaceae	Wolfsklauwfamilie	5
		Isoetales	Isoetaceae	Biesvarenfamilie	2
Pteropsida	Psilotidae	Ophioglossales	Ophioglossaceae	Addertongfamilie	3
		Equisetales	Equisetaceae	Paardenstaartenfamilie	10
	Polypodiidae	Osmundales	Osmundaceae	Koningsvarenfamilie	1
		Salviniales	Salviniaceae	Vlotvarenfamilie	3
			Marsileaceae	Pilvarenfamilie	1
	Polypodiales	Dennstaedtiaceae	Adelaarsvarenfamilie	1	
		Polypodiaceae	Eikvarenfamilie	3	
		Dryopteridaceae	Niervarenfamilie	13	
		Blechnaceae	Dubbellooffamilie	1	
		Onocleaceae	Bolletjesvarenfamilie	1	
		Aspleniaceae	Streepvarenfamilie	6	
		Thelypteridaceae	Moerasvarenfamilie	3	
	Woodsiaceae	Wijfjesvarenfamilie	4		
Spermatopsida	Gymnospermae	Coniferales	Pinaceae	Dennenfamilie	2
			Cupressaceae	Cipresfamilie	1
			Taxaceae	Taxusfamilie	1
Angiospermae	Nymphaeales	Nymphaeales	Cabombaceae	Cabombafamilie	1
			Nymphaeaceae	Waterleliefamilie	2
	Piperales	Aristolochiaceae	Pijpbloemfamilie	1	
	Acorales	Acoraceae	Kalmoesfamilie	1	
	Alismatales	Alismatales	Araceae	Aronskelkfamilie	10
			Butomaceae	Zwanenbloemfamilie	1
			Hydrocharitaceae	Waterkaardfamilie	7
			Alismataceae	Waterweegbreefamilie	6
			Scheuchzeriaceae	Scheuchzeriafamilie	1
			Juncaginaceae	Zoutgrasfamilie	2
			Ruppiaaceae	Ruppiafamilie	2
			Potamogetonaceae	Fonteinkruidfamilie	25
			Zosteraceae	Zeegrasfamilie	2
			Dioscoreales	Nartheciaceae	Beenbreekfamilie
	Liliales	Liliales	Melanthiaceae	Eenbesfamilie	1
			Liliaceae	Liefamilie	8
			Colchicaceae	Herfsttijloosfamilie	1
	Asparagales	Asparagales	Orchidaceae	Orchideeënfamilie	38
			Iridaceae	Lissenfamilie	3
			Asparagaceae	Aspergefamilie	17
			Amaryllidaceae (incl. Alliaceae)	Narcisfamilie	16
	Poales	Poales	Typhaceae (incl. Sparganiaceae)	Lisdoddefamilie	7
			Juncaceae	Russenfamilie	29
			Cyperaceae	Cypergrassenfamilie	94
			Poaceae	Grassenfamilie	139
	Commelinales	Pontederiaceae	Pontederiafamilie	1	
	Ceratophyllales	Ceratophyllaceae	Hoornbladfamilie	2	
	Ranunculales	Ranunculales	Berberidaceae	Berberisfamilie	3
			Ranunculaceae	Ranonkelfamilie	40
			Papaveraceae	Papaverfamilie	14
	Saxifragales	Saxifragales	Grossulariaceae	Ribesfamilie	4
			Crassulaceae	Vetplantenfamilie	9
Saxifragaceae			Steenbreekfamilie	5	
Haloragaceae			Vederkruidfamilie	3	
Vitales	Vitaceae	Wijnstokfamilie	1		
Celastrales	Celastrales	Celastraceae (incl. Parnassiaceae)	Kardinaalsmutsfamilie	2	
		Oxalidales	Oxalidaceae	Klaverzuringfamilie	2
Malpighiales	Salicaceae	Wilgenfamilie	17		

Klasse	Subcategorie	Orde	Familie	Nederlandse familienaam	Aantal soorten
			Violaceae	Viooltjesfamilie	16
			Euphorbiaceae	Wolfsmelkfamilie	14
			Hypericaceae	Hertshooifamilie	10
			Linaceae	Vlasfamilie	2
			Elatinaceae	Glaskroosfamilie	3
	Cucurbitales		Cucurbitaceae	Komkommerfamilie	1
	Fabales		Fabaceae	Vlinderbloemenfamilie	63
			Polygalaceae	Vleugeltjesbloemfamilie	3
	Fagales		Fagaceae	Napjesdragersfamilie	6
			Myricaceae	Gagelfamilie	1
			Betulaceae	Berkenfamilie	6
			Juglandaceae	Okkernootfamilie	1
	Rosales		Rosaceae	Rozenfamilie	67
			Eleagnaceae	Duindoornfamilie	1
			Rhamnaceae	Wegedoornfamilie	2
			Ulmaceae	Iepenfamilie	4
			Cannabaceae	Hennepfamilie	1
			Moraceae	Moerbeifamilie	1
			Urticaceae	Brandnetelfamilie	4
	Geraniales		Geraniaceae	Ooievaarsbekfamilie	13
	Myrtales		Lythraceae	Kattenstaartfamilie	4
			Onagraceae	Teunisbloemfamilie	20
	Brassicales		Resedaceae	Resedafamilie	2
			Brassicaceae	Kruisbloemenfamilie	75
	Malvales		Malvaceae	Kaasjeskruidfamilie	10
			Cistaceae	Zonneroosjesfamilie	2
			Thymelaceae	Peperboompjesfamilie	1
	Sapindales		Sapindaceae	Zeepeboomfamilie	5
	Santalales		Santalaceae	Sandelhoutfamilie	2
	Caryophyllales		Droseraceae	Zonnedauwfamilie	4
			Plumbaginaceae	Strandkruidfamilie	3
			Polygonaceae	Duizendknoopfamilie	28
			Caryophyllaceae	Anjerfamilie	62
			Amaranthaceae	Amarantenfamilie	39
			Portulacaceae	Posteleinfamilie	5
			Phytolaccaceae	Karmozijsbesfamilie	2
	Cornales		Cornaceae	Kornoeljefamilie	3
	Ericales		Balsaminaceae	Balsemienfamilie	4
			Primulaceae	Sleutelbloemfamilie	14
			Ericaceae	Heifamilie	20
	Boraginales		Boraginaceae	Ruwbladigenfamilie	22
	Gentianales		Rubiaceae	Sterbladigenfamilie	17
			Gentianaceae	Gentiaanfamilie	13
			Apocynaceae	Maagdenpalmfamilie	4
	Lamiales		Oleaceae	Olijffamilie	3
			Scrophulariaceae	Helmkruidfamilie	11
			Verbenaceae	IJzerhardfamilie	1
			Lamiaceae	Lipbloemenfamilie	60
			Phrymaceae	Maskerbloemfamilie	1
			Orobanchaceae	Bremraapfamilie	22
			Plantaginaceae	Weegbreefamilie	50
			Lentibulariaceae	Blaasjeskruidfamilie	6
	Solanales		Solanaceae	Nachtschadefamilie	9
			Convolvulaceae	Windefamilie	10
	Aquifoliales		Aquifoliaceae	Hulstfamilie	1
	Asterales		Campanulaceae	Klokjesfamilie	16
			Menyanthaceae	Watergentiaanfamilie	2
			Asteraceae	Compositiefamilie	152
	Dipsacales		Adoxaceae	Muskuskruidfamilie	6
			Caprifoliaceae	Kamperfoeliefamilie	15
	Apiales		Araliaceae	Klimopfamilie	3
			Apiaceae	Schermbloemenfamilie	54



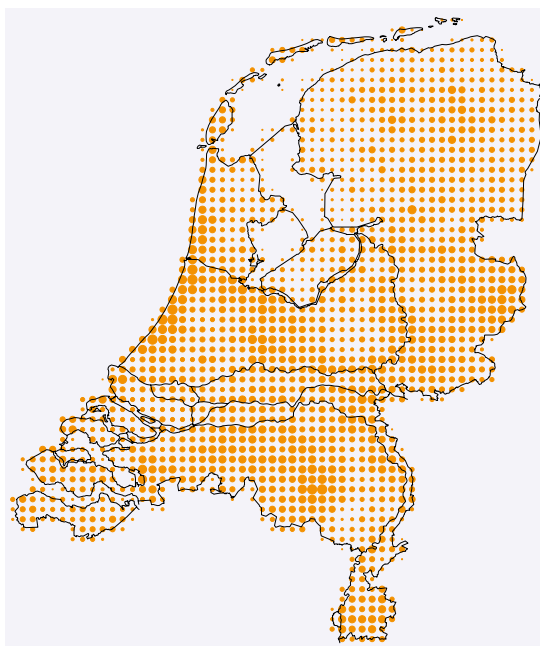
▶ Stamboom van de bedektzadigen (Angiospermae) volgens APG III (2009).

### Diversiteit

In totaal zijn er zo'n 281.600 soorten beschreven in de wereld (1000 wolfsklauwen, 11.000 varenachtigen en 269.600 zaadplanten), terwijl er naar verwachting nog zo'n 80.000 soorten ontdekt kunnen worden (CHAPMAN 2009). In Nederland komen 1581 gevestigde vaatplantsoorten voor: zeven wolfsklauwen, 50 varenachtigen en 1524 zaadplanten. Hiervan zijn er 247 exoot (VAN DER MEIJDEN 2005). Daarnaast komen er in de groene ruimte minstens 527 niet-gevestigde soorten voor. Hierbij moet de aantekening geplaatst worden dat het onmogelijk is om een volledige lijst van alle geïntroduceerde (tuin)planten te krijgen. Het gaat om enkele duizenden soorten, dus het aantal niet-gevestigde soorten is zeker te laag. Het is onmogelijk om te voorspellen welke tuinplanten als potentieel verwilderend zijn aan te merken en dus kunnen schattingen voor nog te verwachten soorten niet gemaakt worden. Binnen Nederland komen geen echte endemen voor. Van een beperkt aantal soorten ligt wel een aanzienlijk deel (>10%) van het Europese areaal binnen onze landsgrenzen. Het betreft hier onder andere heidemelkvioltje *Viola persicifolia* var. *lactaeoides*, spindotterbloem *Caltha palustris araneosa*, driernervige zegge *Carex trinervis* en zinkvioltje *Viola lutea calaminaria* (JANSEN ET AL. 2007). Diverse ondersoorten, variëteiten en microsoorten zijn van Nederlands materiaal beschreven, zoals de spindotterbloem *Caltha palustris araneosa*. Daarnaast zijn door Linnaeus planten beschreven op basis van Nederlands materiaal; het gaat hier waarschijnlijk om tientallen soorten, waarvan de type-exemplaren zijn opgeslagen in buitenlandse herbaria.

### Voorkomen

Standplaatsen met niet te voedselrijke en niet te zure bodems zijn over het algemeen het soortenrijkst. Soortenrijke gebieden zijn onder andere de duinen, Zuid-Limburg en het rivierengebied (gegevens FLORON). Niet alleen binnen natuurgebieden maar ook binnen de restanten van het oude kleinschalige agrarische cultuurlandschap, met zijn vele half-natuurlijke vegetaties (bv. blauwgraslanden en kalkgraslanden), kunnen hoge aantallen soorten worden gescoord. Ook binnen het stedelijk gebied, waar relatief veel soorten inburgeren, worden tegenwoordig hoge soortenaantallen gehaald. Per km<sup>2</sup> ligt het maximaal aantal gevonden soorten in Nederland ruim boven de 500 (gegevens FLORON). Dergelijke aantallen worden in het algemeen gevonden in gebie-



▲ Aantal waargenomen soorten vaatplanten per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 790-998 soorten. Bron: FLORON.

den met een grote variatie aan biotopen en bodemeigenschappen. In sommige biotopen worden hoge aantallen per m<sup>2</sup> vegetatie gevonden. In de Zuid-Limburgse kalkgraslanden en in sommige schrale duingraslanden kunnen wel 40 soorten op één vierkante meter gevonden worden. Vanaf 1900 zijn door biotoopvernietiging, verzuring, vermessing en verdroging ongeveer 42 soorten verdwenen (TAMIS ET AL. 2009A), vanaf 1758 zijn dat er weinig méér. Er zijn in de laatste decennia diverse eerder als verdwenen gekwalificeerde soorten (VAN DER MEIJDEN & GILLIS 1995) teruggevonden. Er zijn daarnaast 43 soorten aangemerkt als soorten die in de laatste 25 jaar van de twintigste eeuw zijn ingeburgerd (TAMIS ET AL. 2004); sinds deze publicatie is er zeker nog een tiental nieuwe soorten ingeburgerd geraakt (TAMIS ET AL. 2009A, B. Odé pers. obs.). Klimaatverandering, een toename van het oppervlakte stedelijk gebied en introducties door mensen zijn hier de oorzaken van. Daarnaast heeft een toename in inventarisatie-activiteiten geleid tot de ontdekking van enkele 'nieuwe' soorten voor Nederland.

### Determinatie

LAMBINON & DE LANGHE 1998, VAN DER MEIJDEN 2005, EGGELTE 2007, BLAMEY ET AL. 2010.

Eukarya (domein) ► Chromalveolata (supergroep)

**CHROMALVEOLATA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

**NEDERLAND** ca. 3000 gevestigd (waarvan ruim 25 exoten),  
nog ca. 1100 verondersteld  
**WERELD** ca. 37.835 beschreven



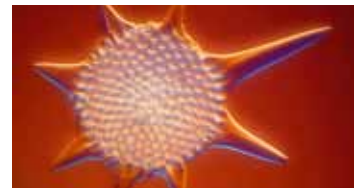
Hacrobia



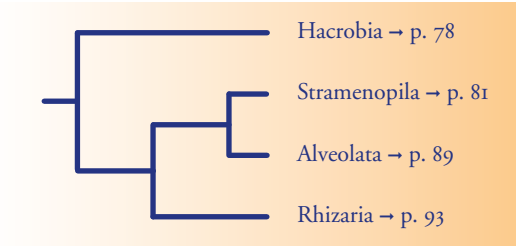
Stramenopila



Alveolata



Rhizaria



Deze supergroep omvat vooral veel eencellige vormen, zowel autotrofe (met fotosynthese) als heterotrofe ('protozoën'), maar ook meercellige wieren zoals de bruinwieren. Er zijn geen morfologische kenmerken die deze groep als

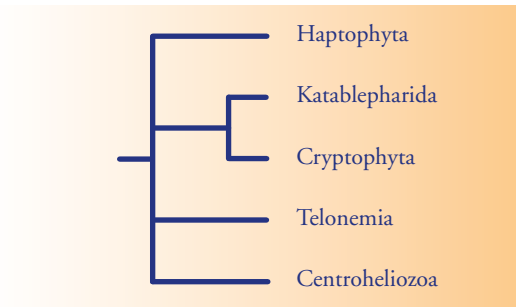
geheel karakteriseren, de verwantschappen zijn geheel gebaseerd op onderzoek aan de ribosomale en nucleaire genen (BURKI ET AL. 2007, 2008, HACKETT ET AL. 2007). Niet uit alle studies komt naar voren dat de Rhizaria ook in deze groep thuishoren, en in sommige studies zijn de Hacrobia zustergroep van de planten (BURKI ET AL. 2008, HAMPL ET AL. 2009). In alle groepen, behalve de Rhizaria, komen chloroplasten voor die zijn verkregen door secundaire endosymbiose, namelijk door de opname van een eencellig roodwier (KEELING 2009). In sommige gevallen is die chloroplast sterk gereduceerd of alleen nog te vinden als resten van het genoom. Vier grote groepen worden onderscheiden: Hacrobia, Stramenopila, Alveolata en Rhizaria.

Chromalveolata (supergroep) ► Hacrobia

**HACROBIA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

**NEDERLAND** ca. 185 gevestigd, nog ca. 20 verondersteld  
**WERELD** ca. 800 beschreven



Een grote groep van eencellige organismen: flagellaten, amoëboiden en eencellige algen. Er zijn zowel soorten met een autotrofe als met een heterotrofe levenswijze. De samenhang van de groepen Haptophyta, Katablepharidae, Cryptophyta (of Cryptomonadida), Telonemia en Centroheliozoa is pas recent onderkend op grond van DNA-analyses (KEELING 2009, OKAMOTO ET AL. 2009, SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2006). De naam Hacrobia voor deze groep dateert van 2009 (OKAMOTO ET AL. 2009). De Haptophyta en Cryptophyta worden hieronder apart besproken, de andere groepen zijn veel minder bekend en volgen hier kort.

zijn verschillende soorten voor Nederland te verwachten (OKAMOTO 2009).

**TELONEMIA**

Wereldwijd twee beschreven soorten. Heterotrofe flagellaten. Pas kort geleden is gebleken dat het genus *Telonema* een aparte groep binnen de Hacrobia vormt. Deze soorten werden daarom in een eigen fyllum geplaatst (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2006). Uit analyses van 'environmental sampling' blijkt dat de groep in een groot aantal soorten (gerepresenteerd door verschillende DNA-sequenties) over de hele wereld voorkomt in zee en in zoet water, en onder andere is waargenomen bij Helgoland (Duitsland), in Denemarken en in het Kanaal (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2007). Het voorkomen in Nederland, of in elk geval de aangrenzende Noordzee, is dus te verwachten.

►► *Actinosphaerium eichborni*  
(Centroheliozoa)



## CENTROHELIOZOA - ZONNEDIERTJES

Wereldwijd 76 beschreven soorten. Eencelligen met in-trekbare axopodia: filamenteuze pseudopodiën die gesteund worden door 'microtubuli', gerangschikt in zes- of driehoeken. Zonnediertjes leven in zoet water. Deze groep omvat drie families van de vroegere 'Heliozoa' of zonnediertjes: Acanthocystidae, Heterophryidae en Raphidio-

phryidae. Andere voormalige zonnediertjes behoren nu tot de Cercozoa en verschillende andere groepen (NIKOLAEV ET AL. 2004). Er zijn 35 soorten Centroheliozoa uit Nederland gemeld (PAGE & SIEMENSMA 1991, SIEMENSMA 1981). *Acanthocystis dresscheri*, *Pterocystis pteracantha*, *P. anapoda*, *P. raineri* en *Raphidiophrys capitata* zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

Chromalveolata (supergroep) ► Hacrobia ► Haptophyta (fylum)

## HAPTOPHYTA (PRYMNESIOPHYTA)

REINOUW P.T. KOEMAN & JAN SIMONS

NEDERLAND ca. 150 gevestigd, nog 20 verwacht  
WERELD ca. 500 beschreven

Eencellige en soms kolonievormende flagellaten. De twee gladde flagellen zijn apicaal ingeplant. Tussen de twee flagellen bevindt zich een derde flagelachtige draad (haptonema) die korter of langer is dan de flagellen. De celwand is meestal bezet met organische schubjes in één tot drie lagen. Bij de orde van de Coccolithophoridae zijn deze schubjes verkalkt en voorzien van velerlei structuren. De chloroplasten bevatten pigmenten die erg lijken op die van de Heterokontophyta, maar de structuur van de cellen is verschillend, zodat de groep als apart fylum wordt beschouwd (ANDERSEN 2004). De Haptophyta worden in het algemeen onderverdeeld in twee klassen: de Pavlovophyceae en de Prymnesiophyceae. Het overgrote deel van de soorten is marien, enkele soorten leven in brak of zoet water.

## Cyclus

Voor zover bekend hebben de soorten een diplobiontische cyclus, waarbij een zelfstandige diploïde geflagelleerde fase (sporofyt) afwisselt met een haploïde fase (gametofyt) die vaak bentisch is en draadvormig of coccaal. Er zijn ook soorten waarbij beide fasen geflagelleerd zijn.

## Ecologie

Heel veel soorten zijn mixotroof, dat wil zeggen dat ze autotroof en heterotroof-fagotroof (voeding door opname van organische deeltjes) zijn. De pigmentatie voor de fotosynthese bestaat uit chlorofyl-a, -c1, -c2 en fucoxanthine dat de bruin(gele) kleur geeft. Met het haptonema worden organische deeltjes opgevangen en vervolgens naar een voedingsvacuole achter in de cel geleid. De belangrijkste reservestof is chrysolaminarine. Haptophyta kunnen soms een giftige algenbloei veroorzaken door de uitstoot van toxische stoffen. *Prymnesium parvum*, die in zwak brakke plassen (bv. de Botshol, UT) voorkomt, kan bij massaal voorkomen vissterfte veroorzaken. Het massaal voorkomen van *Phaeocystis*-soorten aan de kust – en met name *P. globosa*, onder bepaalde nutriëntencondities in windrijke omstandigheden in het voorjaar – kan tot onaangename schuimvorming op het strand leiden. Dit wordt veroorzaakt doordat de kolonies met polysaccharidematrix uiteengeslagen worden en 'opgeklapt' tot schuimige massa's. Deze negatieve zaken vallen in het niet bij het nut van Haptophyta. Deze algen vormen een aanzienlijk bestanddeel van het nanoplankton (celgrootte 2-20 µm) in de zeeën en oceanen en spelen dus een zeer grote rol als basis van mariene voedselketens. Ook zijn ze van groot belang voor de wereldwijde stoffencyclus van met



◀ *Rhipidodendron splendidum*

name koolzuur en kalk en zijn dus betrokken bij groot-schalige klimaatprocessen en geologische formaties. Dit is vooral het geval bij de soortenrijke orde der coccolieten (Coccolithophoridae) die kalk(CaCO<sub>3</sub>)-schaaltjes vormen en enorme witte bloeien kunnen vormen (bv. *Emiliana huxleyi*) en op sommige plekken verantwoordelijk zijn (en waren) voor een groot gedeelte van de zeebodenvorming. De afzettingen uit het Krijt (zoals de krijtrotsen bij Dover) bestaan voor een groot deel uit de skeletten van coccolieten. Soorten als *Pavlova lutheri* en *Isochrysis*-soorten worden gebruikt als efficiënte voedselbron in de aquacultuur.

## Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 500 beschreven soorten (SPEER 1995). In Nederland komen ongeveer 150 soorten voor, maar hiervan is slechts een beperkt deel op naam gebracht (KOEMAN ET AL. 2009). Naast de al waargenomen nog te determineren soorten, gaat een voorzichtige schatting uit van nog 20 onontdekte soorten voor Nederland.

## Voorkomen

Het overgrote deel van de soorten is marien. In de Noordzee komen de meeste soorten wat verder uit de kust voor dan bijvoorbeeld kiezelwieren. In het Nederlandse deel wordt even ten noorden van de Waddeneilanden de hoogste diversiteit aangetroffen. Voor de Zeeuwse kust is de diversiteit veel lager. Wel dicht bij de kust komt de geflagelleerde en kolonievormende soort *Phaeocystis globosa* voor. Deze soort (of in elk geval de schuimvorming) lijkt de laatste jaren minder voor te komen, mogelijk door vermindering van de nutriëntenbelasting van het kustwater doordat de grote rivieren Rijn en Maas voor een verminderende

aanvoer van nutriënten zorgen. Over de zoetwatersoorten is vrijwel niets bekend; er zijn ongeveer vijf soorten te verwachten (JOHN ET AL. 2002).

### Determinatie

GREEN & LEADBEATER 1994, TOMAS 1997, CROS & FORTUÑO 2002, HOPPENRATH ET AL. 2009, KRABERG ET AL 2010.

Chromalveolata (supergroep) ► Hacrobia ► Cryptophyta (fylum)

## CRYPTOPHYTA

JAN SIMONS

Een kleine groep van eencellige flagellaten (7-80 µm). Er zijn twee ongeveer even lange flagellen, elk of één met zijhaartjes, apicaal of lateraal ingeplant aan de basis van een depressie (gullet). Op de flagellen, en soms ook op de celmembraan, bevinden zich organische schubjes. Vlak onder de celmembraan bevinden zich de zogenaamde ejectisomen: microharpoentjes die uitgeschoten worden bij irritatie van de cel. Er is een nieuwe taxonomie in ontwikkeling die gebruik maakt van DNA-sequenties en ultrastructuurkenmerken. Cryptophyta leven zowel in zoete als in zoute wateren.

### Cyclus

Er is alleen ongeslachtelijke voortplanting bekend door simpele deling van een cel.



*Cryptomonas*

te midden van kiezelwieren

NEDERLAND ca. 20 verondersteld

WERELD ca. 200 beschreven

### Ecologie

Cryptophyten zijn mixotroof; ze zijn dus zowel heterotroof en 'eten' bacteriën op, als foto-autotroof waarbij de fotosynthese gebeurt met verschillende pigmenten: chlorofyl-a en -c2 en rode en blauwe fycobilinen.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn er 200 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland is het aantal soorten onbekend maar wordt verondersteld op ongeveer 20 (op basis van JOHN ET AL. 2002).

### Voorkomen

De meeste soorten leven in zoete binnenwateren, zowel in voedselarme als voedselrijke situaties. Er zijn slechts enkele mariene soorten. Bepaalde (niet-Nederlandse) soorten kunnen onder zeer extreme omstandigheden leven, zoals in Antarctische zoetwatermeren en bergmeren en bij lage lichtintensiteiten (LEE 2008). Er is zeer weinig bekend over Nederlandse Cryptophyta. Dit komt onder andere omdat de soorten lastig te determineren zijn. Met een lichtmicroscop zijn de soorten moeilijk te onderscheiden en bovendien schieten levende exemplaren in een preparaat snel door het beeld.

### Determinatie

JOHN ET AL. 2002, LINNE VON BERG & MELKONIAN 2003.

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila

## STRAMENOPILA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN, JAN SIMONS, ARTHUR DE COCK & HERRE STEGENGA

NEDERLAND ca. 2000 gevestigd (waarvan enkele exoten),

nog ca. 1050 verondersteld

WERELD ruim 19.350 beschreven



Waterschimmels - Oomycota



Heterokontophyta

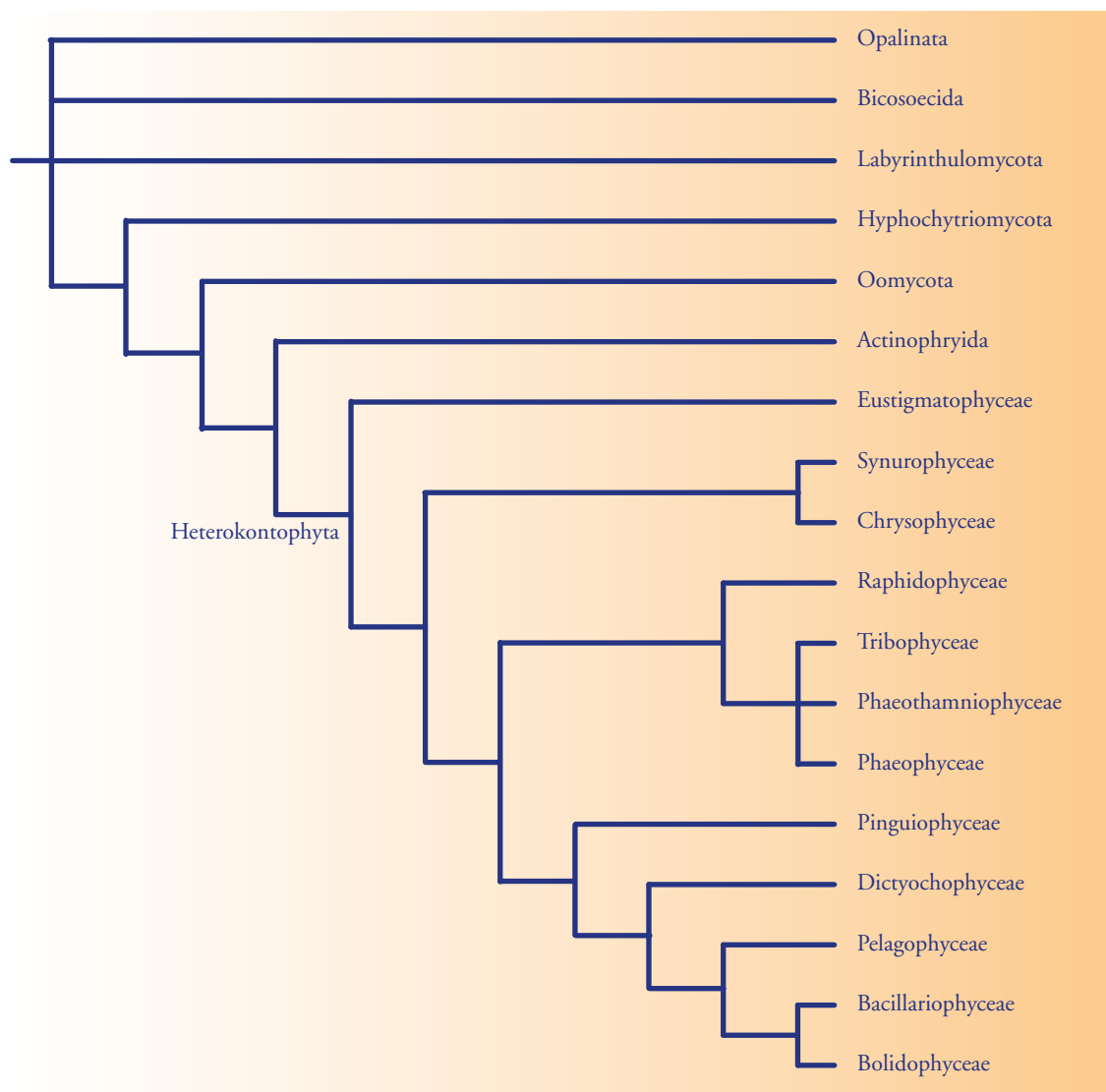
De Stramenopila (of Straminipila, Stramenopiles) omvatten zowel eencellige als meercellige organismen, waarbij zelfs reuzenvormen voorkomen, zoals het bruinwier 'giant kelp' (*Macrocystis*) van de Pacifische kusten, dat tientallen meters lang kan worden. De Stramenopila hebben twee flagellen die ongelijk van lengte en structuur zijn (heterokont): er is een langere en, min of meer loodrecht daarop, een kortere. Meestal heeft de langere flagel aan twee zijden ingeplante gelede haren, bij de waterschimmels is dat de kortere flagel. De inplanting van de flagellen is subapicaal tot lateraal. De ultrastructuur en vorm van de flagellen is het beste morfologische kenmerk dat de groep karakteriseert, naast DNA-overeenkomsten. Zie voor de classificatie en stamboom de publicatie van Bailey (2010). De Stramenopila bestaan uit een grote monofyletische groep bruin gekleurde wieren, de Heterokontophyta (o.a. bruinwieren en kiezelwieren) en een aantal eencellige groepen zonder

bladgroen of andere pigmenten (heterotrofe organismen). Deze kleine groepen werden vroeger ten dele ondergebracht bij de Protozoa (Opalinata, Bicosoecida en Actinophryida) of bij de schimmels (Labyrinthulomycota, Hyphochytriomycota en Oomycota). De Oomycota en Heterokontophyta worden hierna apart behandeld, terwijl de andere groepen hier kort worden besproken.

### OPALINATA

Wereldwijd circa 200 beschreven soorten. Endocommensale flagellaten waarbij de cel bedekt is met een rij korte flagellen. Deze flagellen lijken op cilia, waardoor deze organismen eerst werden aangezien voor ciliaten (Ciliophora). Ze missen echter de kenmerkende dubbele celkern (nucleus) en de structuur van de flagellen is wezenlijk anders dan van cilia. Opalinata leven vooral in kikkers en padden maar ook in sommige vissen en reptielen. Op





grond van het voorkomen van de gastheren zijn in Nederland ten minste circa tien soorten te veronderstellen. Een andere naam voor het fyllum is Slopalinida. Voor meer informatie wordt verwezen naar Delvinquer & Patterson (2000).

#### BICOSOECIDA

Wereldwijd 72 beschreven soorten. Heterotrofe heterokonten flagellaten die in zee en zoet water leven. Deze flagellaten bezitten meestal een lorica (soort huisje) en zijn vastgehecht aan het substraat met een van de flagellen. Circa tien soorten van het genus *Bicosoeca* zijn uit zoete wateren in Nederland gemeld (DRESSCHER 1976). De twee mariene genera *Cafeteria* en *Pseudobodo* zijn kosmopoliet en in Nederland te verwachten.

#### LABYRINTHULOMYCOTA - SLIJMNETTEN

Wereldwijd 56 beschreven soorten. In zee levende heterotrofe eencelligen die zoösporen produceren. Het zijn saprofyten of parasieten op vaatplanten, algen en schimmels. *Labyrinthula zosterae* is de beruchte parasiet van zeegras *Zostera* die verantwoordelijk was voor het afsterven van de zeegrasvelden in de Waddenzee in de jaren 1930.

#### HYPHOCHYTRIOMYCOTA -

##### BOLLETJESSLIJMSCHIMMELS

Wereldwijd 24 beschreven soorten. Deze kleine groep van organismen, ook wel aangeduid als Hyphochytriomycota, is verwant aan de waterschimmels (Oomycota). De vegetatieve voortplanting vindt plaats door middel van zoösporen met één naar voren gerichte flagel met twee rijen haartjes; de tweede flagel is afwezig. Het thallus is meestal simpel en *Chytridium*-achtig, compleet met rhizoïden; soms wordt een soort mycelium gevormd. Bolletjesslijmschimmels zijn parasitair op schimmels, zoetwater- en zee-wieren of saprofytisch op planten- en insectenresten. Vroeger werden de bolletjesslijmschimmels tot de basale schimmels gerekend. De in Nederland voorkomende soorten zijn niet goed bekend.

#### ACTINOPHRYIDA

Wereldwijd vier beschreven soorten. Eencelligen die vroeger tot de zonnediertjes ('Heliozoa') gerekend werden. Het zijn vrijlevende predatoren in zoet en brak water. Van de vier beschreven soorten zijn er uit Nederland drie gemeld in de genera *Actinophrys* en *Actinosphaerium* (PAGE & SIEMENSMA 1991, SIEMENSMA 1981).

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Oomycota (fylum)

**OOMYCOTA - WATERSCHIMMELS**

ARTHUR DE COCK

De Oomycota is een groep van saprofytisch en parasitair levende organismen waarvan de meeste een netwerk van kleurloze hyfen vormen zoals schimmels. Ze werden daarom vroeger (en om praktische redenen nu vaak nog) tot de schimmels gerekend. Fylogenetisch zijn ze echter helemaal niet aan de echte schimmels verwant. Ze onderscheiden zich van schimmels in hun vegetatieve en geslachtelijke voortplanting. De waterschimmels onderscheiden zich verder van de echte schimmels door hun celwandsamenstelling (cellulose en glucanen) en het feit dat het thallus diploïd is en coenocytisch (geen dwarswanden in de hyfen). Een systematiek van de Oomycota die gebaseerd is op moleculair onderzoek is op dit moment nog niet voorhanden. Wel is duidelijk dat er twee grote groepen zijn: de Saprolegniomycetidae en de Peronosporomycetidae. Daarnaast is er nog een groep van waterschimmels die meestal geen uitgebreid mycelium vormen, maar een beperkt thallus dat bestaat uit een of enkele (coenocytische) segmenten: de orde van de Lagenidiales. Sommige soorten van deze orde sporuleren zoals *Pythium* en worden daarom verondersteld verwant te zijn aan dit genus. Waterschimmels leven in zoet water, zee en op land.

**Cyclus**

De vegetatieve voortplanting geschiedt door middel van zoösporen die twee flagellen bezitten conform de synapomorfie van de Stramenopila: een lange, gladde, naar achter gerichte flagel die zorgt voor de voortbeweging en een korte naar voren gerichte flagel die voorzien is van twee rijen haartjes en die dient als roer. De zoösporen kunnen actief naar een substraat of waard toezwemmen (chemotaxis). De geslachtelijke voortplanting vindt plaats door oögamie: een vorm van gametangiogamie waarbij het vrouwelijke gametangium (oögonium) een of meer oöferen ('eieren') bevat die door kernen uit het mannelijk

NEDERLAND ca. 130 gevestigd (waarvan 7 exoten)  
WERELD ca. 1000 beschreven

gametangium (antheridium) worden bevrucht. De bevruchte oöferen ontwikkelen een dikke wand en vormen ruststadia (oösporen).

**Ecologie**

De Saprolegniomycetidae omvat voornamelijk saprofyten en parasieten die in water leven. Bekende voorbeelden zijn *Saprolegnia*-soorten zoals *S. ferax*, die vissen kunnen aantasten en *Aphanomyces astaci*, de veroorzaker van de kreeftenpest. Andere *Aphanomyces*-soorten zijn veroorzakers van plantenziekten (*A. euteiches* op erwten en *A. cochlioides* op suikerbiet).

De Peronosporomycetidae omvat de meer terrestrische waterschimmels waaronder vele economisch zeer belangrijke plantpathogenen. De bekendste is wel *Phytophthora infestans*, de veroorzaker van de aardappelziekte, die in 1845 in Europa geïntroduceerd werd. Het gevolg was vooral in Ierland dramatisch: 90% van de oogst mislukte waardoor ruim een miljoen mensen stierven en miljoenen anderen noodgedwongen emigreerden. Nog altijd is deze ziekteverwekker niet onder controle. Maar er zijn vele andere *Phytophthora*-soorten die enorme schade veroorzaken als plantpathogenen, schade die jaarlijks wereldwijd in de miljarden loopt. In Nederland komt een aantal *Phytophthora*-soorten voor dat waarschijnlijk meegekomen is met geïmporteerde planten en die vanwege hun (sub)tropische herkomst alleen in kassen kunnen overleven. Andere genera in de Peronosporomycetidae die vele plantpathogenen omvatten zijn *Pythium* en *Peronospora*. De laatste behoort tot de valse meeldauw, een groep obligate parasieten die zodanig aan het terrestrische leven zijn aangepast dat sommige genera geen zoösporen meer vormen. Lagenidiales zijn meestal parasieten van lagere dieren en planten.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn ongeveer 1000 soorten beschreven (KIRK ET AL. 2008). In Nederland zijn momenteel ongeveer 130 gevestigde soorten bekend, waarvan zeven exoten (A. de Cock pers. obs.).

**Voorkomen**

Waterschimmels leven op de waardplant of gastheer zowel in zoet, brak en zout water als terrestrisch, maar ook vrijlevend. Er zijn verder te weinig gegevens beschikbaar over patronen in geografische soortenrijkdom of voor- of achteruitgang.

**Determinatie**

VAN DER PLAATS-NITERINK 1981, DICK 1990, 2001, STAMPS ET AL. 1990, JOHNSON ET AL. 2002, GALLEGHLY & HONG 2008.

►  
*Phytophthora cactorum*



Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fylum)

## HETEROKONTOPHYTA

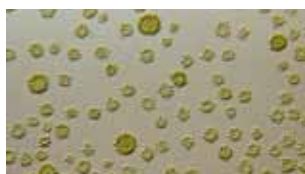
JAN SIMONS &amp; HERRE STEGENGA

NEDERLAND ca. 1850 gevestigd (waarvan enkele exoten),  
nog ca. 1040 verondersteld

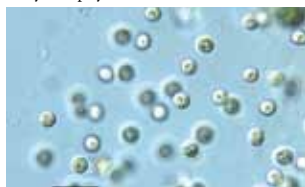
WERELD ca. 18.000 beschreven

Een- of meercellige bruin gekleurde wieren. De chloroplasten van de Heterokontophyta lijken te zijn ontstaan uit roodwieren (secundaire endosymbiose), in plaats van uit een prokaryotische cyanobacterie (primaire endosymbiose) zoals wel het geval is bij de Plantae. De pigmenten zijn chlorofyl-a, -c1 en -c2 (en soms ook -c3 en -e), en van de accessoire pigmenten is het carotenoïd fucoxanthine het belangrijkste. Dit fucoxanthine maskeert het groene chlorofyl waardoor de heterokonte algen meestal een bruine of geelbruine kleur hebben. De belangrijkste reservestof is het olieachtige chrysolaminarine. In totaal worden momenteel 12 klassen onderscheiden (ANDERSEN 2004, LEE 2008), die alle in Nederland vertegenwoordigd zijn.

Zes van deze 12 klassen (de Eustigmatophyceae met wereldwijd 35 beschreven soorten, Raphidophyceae met 23 beschreven soorten, Pinguiphyceae met zes beschreven soorten, Dictyochophyceae met 44 beschreven soorten, Pelagophyceae met tien beschreven soorten, Bolidophyceae met twee beschreven soorten) omvatten soortenarme groepjes eencellige flagellaten, en omdat de Nederlandse situatie



Goudwieren - Chrysophyceae &amp; Synurophyceae



Phaeothamniophyceae



Geelgroene algen - Tribophyceae



Kiezelwieren - Bacillariophyceae



Bruinwieren - Phaeophyceae

hiervan niet goed bekend is, worden deze hier niet verder behandeld. De zes klassen waarvoor de Nederlandse situatie wel bekend is worden wel nader besproken: goudwieren (Chrysophyceae & Synurophyceae), geelgroene algen (Tribophyceae), Phaeothamniophyceae, bruinwieren (Phaeophyceae) en de diatomeeën of kiezelwieren (Bacillariophyceae).

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fylum) ► Chrysophyceae &amp; Synurophyceae (klassen)

## CHRYSOPHYCEAE &amp; SYNUROPHYCEAE - GOUDWIJEREN

JAN SIMONS

NEDERLAND 18 gevestigd, nog ca. 100 verondersteld

WERELD ca. 660 beschreven

Deze 'microalgen' zijn eencellige of kolonievormende flagellaten en leven planktonisch. Er zijn kolonievormende soorten (bv. *Dinobryon*) waarbij de cellen in een stevig omhulsel (lorica) leven. Er zijn ook bentische soorten, waarbij de flagellen ontbreken of omgevormd zijn tot borstels (setae). Veel soorten, vooral binnen de Synurophyceae, hebben uitsteeksels en/of kiezelplaatjes op de buitenkant van de celmembraan. Chrysophyceae en Synurophyceae zijn nauw verwant en werden voorheen ook in één klasse geplaatst: de Chrysophyceae. De belangrijkste verschillen tussen deze twee klassen betreffen de inplanting van de twee flagellen: loodrecht op elkaar bij de Chrysophyceae en evenwijdig aan elkaar bij de Synurophyceae. Bij de Synurophyceae bevinden zich op de celwand ook altijd kiezelplaatjes. Er zijn ook systemen waarbij deze twee klassen in één fylum zitten: de Chrysophyta. Goudwieren zijn met name in zoet water te vinden, minder soorten zijn bekend uit het mariene en brakke milieu.

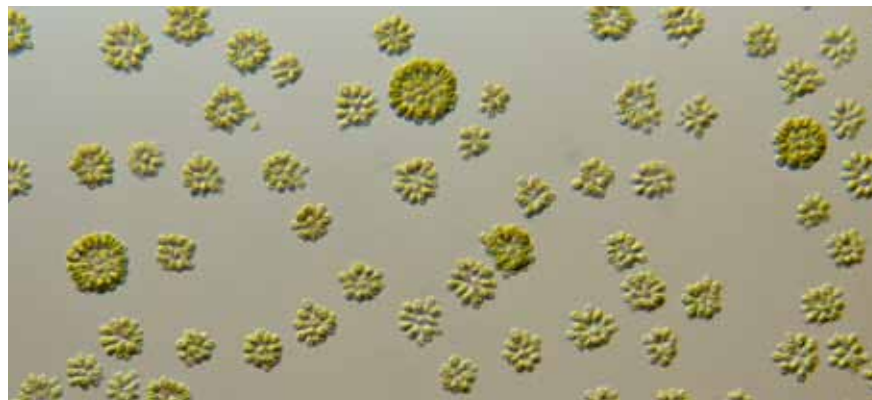
## Cyclus

De levenscyclus is haplont, dat wil zeggen dat de ene vegetatieve fase haploïd is. Van veel soorten zijn cysten (statorsporen) bekend, een ruststadium dat zeer lang kiemkracht kan behouden. Cysten hebben een bolvormige structuur met een kiezelwand en één porie met stop en vaak met wratjes of andersoortige uitsteeksels. Deze cysten kunnen

bij geslachtelijke voortplanting gevormd worden uit de zygote (fusiecel van de gameten, dan veelal zygospore genoemd) of ongeslachtelijk binnen een vegetatieve cel.

## Ecologie

De goudwieren zijn foto-autotroof, fagotroof of mixotroof (zowel auto- als heterotroof). De foto-autotrofe soorten gebruiken voor de fotosynthese chlorofyl-a, -c of -e en verscheidene carotenoïden, zoals fucoxanthine, als accessoire pigmenten. Fucoxanthine zorgt voor een goudgele of -bruine kleur. Fagotrofie is een vorm van heterotrofie, waarbij hele dierlijke of plantaardige micro-organismen opgenomen en

▼  
*Synura uvella*

verteerd kunnen worden. Bij *Dinobryon* kan de opgenomen 'prooi' zelfs aanzienlijk groter zijn dan de opnemende cel.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 660 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010), terwijl er waarschijnlijk meer dan 1000 soorten zijn (WAGGONER 1995). Het aantal Nederlandse soorten is niet goed gedocumenteerd, met name betreffende de planktonische soorten. De bentische soorten zijn wel goed gedocumenteerd. Zo zijn acht bentische soorten van de Chrysophyceae gepresenteerd in het boek van Simons et al. (1999, gebaseerd op DOP 1980), en daarnaast worden nog tien zeldzame en semibentische soorten van veenpoeltjes genoemd die ontdekt zijn door Ellis-Adam (1983). Op basis van John et al. (2000) worden hiernaast nog circa 100 planktonische soorten voor Nederland verondersteld (85 Chrysophyceae en 15 Synurophyceae).

Chromalveolata (supergroep) ▶ Stramenopila ▶ Heterokontophyta (fyllum) ▶ Tribophyceae (klasse)

### TRIBOPHYCEAE - GEELGROENE ALGEN

JAN SIMONS

#### Voorkomen

Veel soorten zijn koudebestendig en zijn vooral in de winter en het vroege voorjaar aanwezig. De meeste soorten zijn eutrofiëringsgevoelig en leven bij voorkeur in (matig) voedselarme wateren, waardoor ze belangrijke indicatoren zijn voor de waterkwaliteit. In Nederland zijn goudwieren te vinden in allerlei grote en kleine binnenwateren, in kalkrijke maar vooral ook in kalkarme watertypen. De bentische soorten leven epifytisch op water- of moerasplanten. Slechts enkele soorten komen marien of in brak water voor, maar dit zijn er hooguit een tiental (J. Simons pers. obs.).

#### Determinatie

STARMACH 1985, JOHN ET AL. 2002. Bentische soorten: SIMONS ET AL. 1999.

NEDERLAND 48 gevestigd, nog ca. 140 verondersteld  
WERELD ca. 430 beschreven

Geelgroene algen (voorheen Xanthophyceae) vertonen een breed scala aan vormen: coccale eencellige of kolonievormers en eencellige of kolonievormende flagellaten. Ook zijn er al of niet vertakt draadvormige soorten en er is ook een groep soorten (*Vaucheria*) die een sifonale organisatie hebben met brede coenocytische (meerkernige) filamenten. Geelgroene algen leven in zoet, brak en zout water. Er zijn ook soorten die in of op vochtige bodems leven.

#### Cyclus

De levenscyclus is haplont, waarbij de vegetatieve delende fase haploïd is. Bij veelcellige soorten komt ongeslachtelijke voortplanting voor door fragmentatie in groepjes cellen. Geslachtelijke voortplanting is vrij zeldzaam, een uitzondering vormen de nopjeswieren *Vaucheria* die geslachtelijk gevormde zygosporen hebben. Met kiezel geïmpregneerde ruststadia (cysten) die zeer lang kiemkrachtig zijn komen ook voor.

#### Ecologie

Alle soorten zijn foto-autotroof. De fotosynthesepigmenten zijn chlorofyl-a, -c, fucoxanthine en andere carotenoiden. Omdat het groene chlorofyl niet helemaal gemaskeerd wordt

door het bruine fucoxanthine, hebben de meeste soorten een geelgroene kleur. *Vaucheria*-soorten zien er zelfs donker fluweelgroen uit.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 430 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010). In Simons et al. (1999) worden 24 bentische zoetwatersoorten genoemd, waaronder vier draadalgen van het genus *Tribonema*, de naamgever van de klasse. Verder zijn voor Nederland 33 *Vaucheria*-soorten genoemd (SIMONS 1977), waarvan er 24 alleen in brak of marien milieu leven. Hiermee komt het totaal op 48 gevestigde microsoorten. Daarnaast zijn er zonder twijfel nog meer bodembewonende soorten (naar schatting 40), maar daarover is voor Nederland niets gedocumenteerd. In de Britse flora van John et al. (2002) worden 120 merendeels planktonische soorten genoemd, en dit aantal zal in Nederland niet heel anders zijn. Na aftrek van de 24 brak-mariene *Vaucheria*-soorten en bijtelling van circa 40 bodembewonende soorten, kunnen we het totaal in Nederland veronderstelde aantal soorten op ruim 140 stellen.

#### Voorkomen

De meeste soorten leven in zoet water, enkele in brak water of zijn marien, zoals *Vaucheria*-soorten. Naast de aquatische soorten zijn er ook vele die aan de lucht blootgesteld leven (aërofytisch) in of op vochtige bodems. *Vaucheria*-soorten komen voor op vochtige en niet-zilte bodems en in het kustgebied op brakke bodems van kwelders, waar ze donker fluweelgroene matjes kunnen vormen (SIMONS 1975). Op vochtige klei- of slibbodems, met name in uiterwaarden op stikstofrijke plaatsen, komen kolonies voor van een eencellige bolvormige soort: *Botrydium granulatum*. Recent is de mariene soort *Vaucheria longicaulis* ontdekt (STEGENGA ET AL. 2006/2007). Evenals de goudwieren komen geelgroene algen vooral in de koudere seizoenen voor.

#### Determinatie

ETTL 1978, RIETH 1980.

▼  
*Vaucheria compacta*



Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fylum) ► Phaeothamniophyceae (klasse)

## PHAEOTHAMNIOPHYCEAE

JAN SIMONS

Dit is een kleine groep van heterokonte algen die vroeger bij de goudwieren (Chrysophyceae) ondergebracht was, maar tegenwoordig als aparte klasse wordt beschouwd. Er is een nauwe verwantschap met de geelgroene algen (Triphophyceae) en bruinwieren (Phaeophyceae), maar de pigmentatie verschilt hiervan. Verder hebben deze algen de normale morfologische en biochemische heterokonte eigenschappen. De thallosorganisatie varieert van eencellig of kolonievormend, coccaal tot vertakt of onvertakt draadvormig. Kolonies kunnen verslijmen waardoor de cellen een onregelmatig en los verband vormen ('palmelloïd' stadium). Binnen de Phaeothamniophyceae wordt één orde onderscheiden, Phaeothamniales, met 13 genera (GRAHAM & WILCOX 2000). Phaeothamniophyceae komen in zoet water voor.

## Cyclus

Er is alleen ongeslachtelijke voortplanting bekend, waarbij zoösporen of autosporen (niet-geflagelleerd en van dezelfde vorm als de moedercel) gevormd worden binnen de moedercel. Deze sporen komen vrij door verslijming en oplossing van de celwand van de moedercel.

## Ecologie

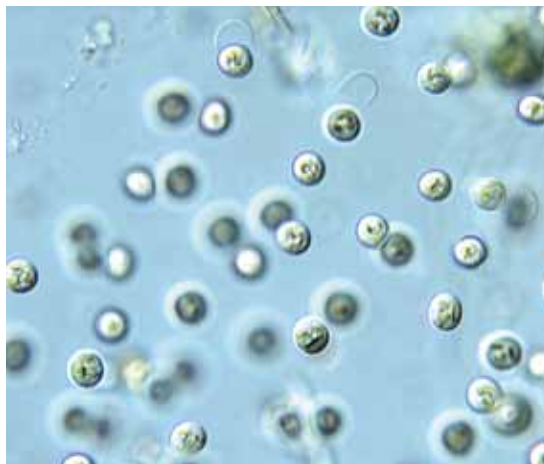
Alle soorten zijn foto-autotroof en een specifiek biochemisch kenmerk is het gezamenlijk voorkomen van de pigmenten fucoxanthine en het daarmee verwante heteroxanthine.

## Diversiteit

Wereldwijd zijn slechts 27 soorten bekend (GUIRY & GUIRY 2010), waarvan er zes in Nederland voorkomen: *Phaeobotrys solitaria*, *Phaeoschizochlamys mucosa*, *Sphaeridlothrix compressa*, *Phaeothamnion borzianum*, *Tetrachrysis minor* en *T. dendroides* (DOP 1980). Waarschijnlijk komen nog drie soorten (uit de genera *Stichogloea* en *Tetrasporopsis*) voor in Nederland (JOHN ET AL. 2002). *Tetrachrysis* is door Dop (1980) als nieuw genus beschreven op basis van Nederlands materiaal.

NEDERLAND 6 gevestigd, nog 3 verwacht

WERELD 27 beschreven

◀ *Phaeoschizochlamys*

## Voorkomen

Phaeothamniophyceae leven in zwak tot matig voedselrijk zoet water in allerlei, meestal kleine en ondiepe, binnenwateren zoals plassen, vennen, poelen, greppels en sloten. Ze komen meestal bentisch voor op draadalgen of waterplanten, of zijn losjes vastgehecht (semibentisch) tussen waterplanten. De opbouw van de kolonies verschilt per soort. *Phaeobotrys solitaria* is eencellig of meercellig met onregelmatige kolonies. *Phaeoschizochlamys mucosa* is eencellig of heeft kolonies van twee tot vier cellen in een gelatineuze omhulling. *Sphaeridlothrix compressa* komt voor als kolonie van een onvertakte celrij in een stevige omhulling en vastgehecht met de basale cel. *Phaeothamnion borzianum* komt voor als kolonie van langwerpige cellen die aan de top vertakt zijn. *Tetrachrysis minor* en *T. dendroides* komen voor als gelatineuze kolonies van celrijen – van vier cellen in een rij – in een zigzagverband.

## Determinatie

SIMONS ET AL. 1999 (hierin staan de Phaeothamniophyceae nog bij de Chrysophyceae), JOHN ET AL. 2002.

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fylum) ► Phaeophyceae (klasse)

## PHAEOPHYCEAE - BRUINWIEREN

HERRE STEGENGA

Meercellige planten, van eenvoudig draadvormig tot blad-vormig en gedifferentieerd in een 'wortel' (rhizoïd), 'steel' (cauloïd) en 'bladeren' (fylloïd). De planten kunnen formidabele afmetingen bereiken, de 'kelps' aan de Noord-Amerikaanse westkust tot 40 m lang; in Nederland worden de geïntroduceerde soorten wakame *Undaria pinnatifida* en Japans bessenwier *Sargassum muticum* tot respectievelijk meer dan 2 m en 5 m lang. Bruinwieren worden wereldwijd onderverdeeld in 18 ordes, de grootste zijn de Ectocarpales en de Fucales, elk met meer dan 500 soorten. De planten zijn voornamelijk marien en komen langs alle kusten in de getijdzone en daar beneden voor. Een klein aantal genera komt in het zoete water voor.

NEDERLAND ca. 80 gevestigd (waarvan 7 exoten)

WERELD 1785 beschreven

## Cyclus

Voor veel soorten geldt een cyclus met gescheiden gametofyt en sporofyt (diplobiontische levenscyclus); deze kan twee ongeveer gelijke fases hebben (isomorfe generatiewisseling; bv. *Dictyota*), of twee verschillende generaties, waarvan er één dominant (veel sterker uitgedooid) is (heteromorfe generatiewisseling). Dit kan op twee manieren: een macroscopische sporofyt en microscopisch kleine (maar wel meercellige) gametofyt (bv. de Laminariales) óf een cyclus waarbij de gametofyt overheerst (bv. *Petalonia*). De soortenrijke orde Fucales is echter diplont; de (diploïde) plant produceert hier direct (onder reductiedeling) gameten die na bevruchting weer de diploïde fase opleveren. De

▶ *Hincksia granulosa*

▶▶ Wakame *Undaria pinnatifida*



voortplanting geschiedt in principe door (pluriloculaire) gametangia die de gameten vormen en uniloculaire sporangia die (onder reductiedeling) sporen vormen. In een aantal families van de Ectocarpales kunnen op de sporofyt ook pluriloculaire sporangia gevormd worden die diploïde sporen geven, die weer tot een sporofytische generatie uitgroeien. De geslachtelijke voortplanting varieert van isogaam (met twee gelijkwaardige – zwemmende – gameten) tot oögaam (met een immobiele vrouwelijke gameet en een mobiele mannelijke gameet). De zwemmende gameten hebben twee flagellen van verschillende lengte, waarvan één gewimperde.

#### Ecologie

Voor de fotosynthese wordt gebruik gemaakt van chlorofylla en -c en fucoxanthine als accessoir pigment. Mineralen en

sporenelementen worden uit het water opgenomen. Hoewel sommige soorten bruinwieren eetbaar zijn wordt hier in Nederland nog weinig gebruik van gemaakt. Vooral de in Nederland geïntroduceerde wakame *Undaria pinnatifida* wordt in het Verre Oosten in grote hoeveelheden gekweekt voor de consumptie. Verder leveren bruinwieren (met name soorten uit de ordes Laminariales en Fucales) 'alginaten'. Deze worden gebruikt in voedsel, zoals diepvroren desserts, saladedressings, zuivelproducten, bakkerijproducten, etc. Ook hebben alginaten een variatie aan industriële toepassingen, speciaal in papierfabricage, het klaren van bier en in farmaceutica waar ze gebruikt worden voor beschermende coating en als oplosmiddelen (BOROWITZKA & HALLEGRAEF 2007).

#### Diversiteit

Momenteel zijn er wereldwijd 1785 beschreven soorten (GUIRY & GUIRY 2010), maar er zijn er zeker nog tientallen tot mogelijk zelfs honderden soorten te beschrijven (zie bv. KRAFT 2009). In Nederland zijn ongeveer 80 soorten vastgesteld, waarvan zeven exoten (H. Stegenga pers. obs.).

#### Voorkomen

Bruinwieren komen op alle kusten voor, met name in de getijdzone en iets dieper. Vooral het genus *Sargassum* is zeer soortenrijk, met de grootste diversiteit in de tropen en (warm)gematigde gebieden. Grote 'kelps' (orde Laminariales – meer dan 30 genera) worden vooral in (koud)gematigde gebieden op het noordelijk en zuidelijk halfrond aangetroffen, met de grootste diversiteit in de noordelijke Stille Oceaan. De rijkdom van de Nederlandse kust is minder dan die van de ons omringende landen. Frequent voorkomende soorten zijn verder het eveneens geïntroduceerde Japans bessenwier *Sargassum muticum* (op laagwaterniveau en daar beneden, ook zeer talrijk in het getijdeloze Grevelingenmeer) en de vijf niet-exotische Fucales (zee-eik

▼  
Kleine zee-eik  
*Fucus spiralis*



*Fucus*, knotswier *Ascophyllum nodosum*, groefwier *Pelvetia canaliculata*) die in de getijdzone aspectbepalend zijn. Voor het zoete water worden slechts twee soorten genoemd (SIMONS ET AL. 1999). Het aantal bekende bruinwieren is in Nederland in enkele decennia flink toegenomen, mede door de vestiging van acht exoten. Er bestaat een kans dat bij een temperatuurstijging het aantal soorten verder zal toenemen; bij een stijging van 3°C van de gemiddelde (winter)temperatuur werden in 1994 14 soorten verwacht (STEGENGA 1994). Vier daarvan zijn na deze prognose al gearriveerd. Suikerwier *Saccharina latissima* (vroeger *Laminaria saccharina*)

komt nog maar met enkele exemplaren voor rond de mond van de Oosterschelde – waarschijnlijk is de hoge zomertemperatuur beperkend voor deze soort. Tevens bestaat de mogelijkheid dat de ‘gewone’ Fucales – die nu nog het aspect op een groot deel van de dijken bepalen – achteruit zullen gaan door temperatuurstijging. Een vermoedelijk verdwenen soort is hauwwier *Halidrys siliquosa* die jarenlang op één plek bij Strijenham (ZE) werd gevonden.

#### Determinatie

NEWTON 1931, FLETCHER 1987, COPPEJANS 1998.

Chromalveolata (supergroep) ► Stramenopila ► Heterokontophyta (fyllum) ► Bacillariophyceae (klasse)

#### BACILLARIOPHYCEAE - KIEZELWIENEN

HERMAN VAN DAM

NEDERLAND ca. 1700 gevestigd (waarvan een paar exoten),  
nog ca. 800 verondersteld  
WERELD ca. 15.000 beschreven

Kiezelwieren – ook kiezelalgen, kristalwieren of diatomeeën genoemd – zijn eencellige, microscopisch kleine wieren. De meeste soorten zijn 10-30 µm lang, maar sommige zijn minder dan 5 µm of meer dan 1 mm lang. De inhoud van de cel is meestal bruin(geel) van kleur, wat vooral in voor- en najaar goed zichtbaar is. Het meest opvallende kenmerk is de bouw van de celwand, die verkiezeld is. Dit kiezelwandje wordt in de cel gevormd en komt uiteindelijk buiten de plasmamembraan te liggen, als een extern skelet van kiezelzuur. Het skeletje bestaat uit twee delen (schaaltjes) die als doos en deksel op elkaar passen en waartussen één of enkele gordels aanwezig zijn. Een externe coating van organisch materiaal houdt de afzonderlijke delen bij elkaar. De aanmaak en het onderhoud van een dergelijke celwand kost minder energie dan voor celwanden van organisch materiaal. De schaaltes kunnen allerlei vormen hebben en op heel verschillende wijze versierd zijn met patronen van lijnen en stippels. Er zijn twee basisvormen van schaaltes, waardoor er twee klassieke hoofdgroepen onderscheiden worden: de centrale kiezelwieren (‘Centrales’) met een ronde (radiaire) basisvorm en de pennate kiezelwieren (‘Pennaes’) met een langwerpige (bipolaire) basisvorm. Veel pennate kiezelwieren hebben op beide schaaltes in de lengterichting een lange sleuf (raphe). Hierdoor kan gelatienus materiaal (bestaand uit polysacchariden) uitgestoten worden zodat de vaak bentische pennate kiezelwieren zich

over het substraat kunnen verplaatsen met een soort rupsbandsysteem. Veel soorten worden steeds als losse cellen aangetroffen, maar andere zijn georganiseerd in kolonies, die (taxon-specifiek) draad-, lint-, zigzag-, waaier-, ster- of boomvormig kunnen zijn. Zulke kolonies worden bijgehouden door gelei (polysacchariden), dat door de cellen wordt uitgescheiden. Kiezelwieren komen algemeen voor in zout, brak en zoet water en daarnaast zijn er verscheidene terrestrische soorten (VAN DAM & MERTENS 2010, VAN DEN HOEK ET AL. 1995).

#### Cyclus

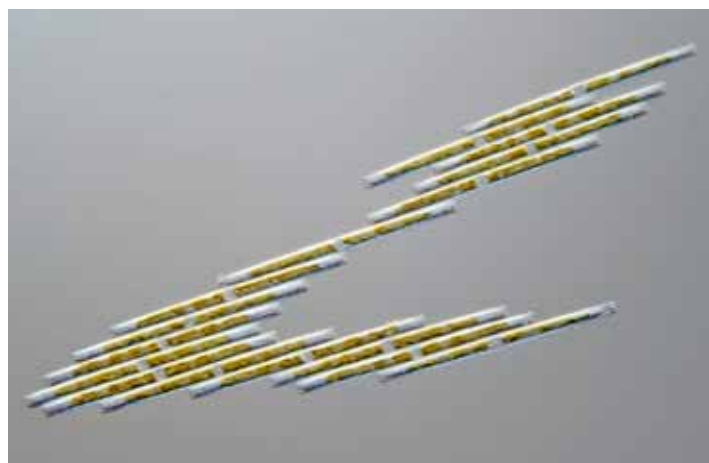
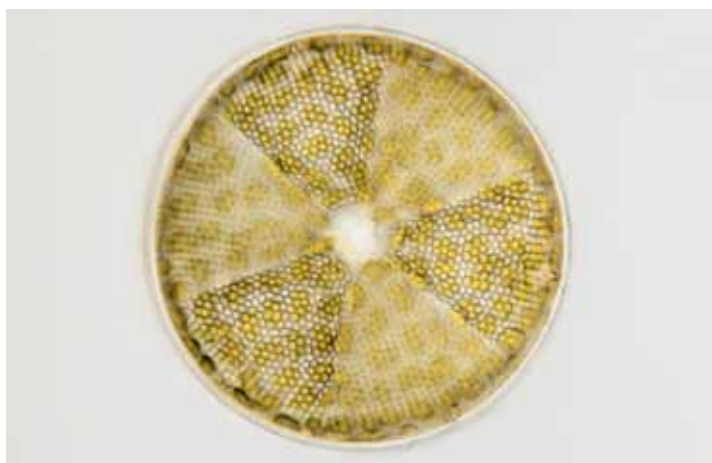
Kiezelwieren kennen een diplonte levenscyclus en vermenigvuldigen zich in hoofdzaak door vegetatieve celdeling. Hierbij deelt de cel in twee dochtercellen. In de meeste gevallen worden de twee schaaltes van de moedercel het ‘dekseltje’ van de dochtercellen en maakt elk dochtercel zelf een nieuw ‘doosje’. Hierdoor blijft de ene dochtercel even groot als de moedercel, maar is de andere wat kleiner. Het gevolg hiervan is dat er in de populatie meer en meer kleinere cellen komen. Dit gaat echter niet onbeperkt door; er is een minimale grootte die soorten kunnen hebben. Cellen die deze kritische grens bereiken delen niet langer en stappen over op geslachtelijke voortplanting. Bij de pennate kiezelwieren ontstaan uit de diploïde cellen door meiose haploïde gameten van gelijke vorm, die samen



*Actinopterychus senarius*



*Bacillaria paxillifer*





▲ Aangroei van kieselwieren op onder de waterspiegel gelegen delen van rietstengels.

een zygote produceren, die overgaat in een auxospore. Bij de centrale kieselwieren ontstaan uit de vegetatieve cellen haploïde eicellen of haploïde spermatozoïden. Door versmelting van een eicel en een spermatozoïde ontstaat een zygote, waaruit de auxospore voortkomt. De auxospore is een ruststadium, waait na verloop van tijd door mitose gewone kieselwiercellen ontstaan. Veel soorten kunnen zich verschillende keren per dag delen. Daardoor is hun groeisnelheid hoog en kan de soortensamenstelling zich snel aanpassen aan veranderende milieuomstandigheden (VAN DEN HOEK ET AL. 1995, WERNER 1977).

### Ecologie

De meeste kieselwieren zijn autotroof en gebruiken voor de fotosynthese de chloroplasten chlorofyl-a en -c en fucoxanthine als accessoir pigment. Mineralen en voedingsstoffen, waarvan stikstof-, fosfor- en siliciumverbindingen het belangrijkste zijn, worden uit het water opgenomen. Veel soorten zijn niet strikt autotroof, maar geheel of gedeeltelijk heterotroof, waarbij organisch materiaal wordt afgebroken en als bouwstof worden gebruikt. Deze soorten komen bij voorkeur voor in sterk organisch belaste wateren, zoals rioolwaterzuiveringen of door kroos *Lemna* gedomineerde sloten (CHOLNOKY 1968). Enkele planktonische soorten kunnen de filters van drinkwaterproductiebedrijven verstoppen en kunnen ook voor reuk- en smaakoverlast zorgen (VAN DER WERFF 1951). Gevaarlijker zijn sommige soorten uit geëutrofiëerde kustwateren die neurotoxinen afscheiden. Er zijn daardoor al dodelijke slachtoffers gevallen onder garnalen, krabben, schelpdieren, vissen, vogels en mensen (VILLAC ET AL. 1993). Tegenover de enkele schadelijke effecten staan zeer veel nuttige eigenschappen. Kieselwieren verzorgen bijna de helft van de primaire productie van de wereldzeeën en staan zo aan de basis van de voedselketen (VAN DEN HOEK ET AL. 1995). Restanten van de celinhoud zijn belangrijke componenten van aardolie, waarvan de meeste economieën voor een groot deel afhankelijk zijn (RAMACHANDRA ET AL. 2009). De kieselrestanten van afgestorven kieselwieren hebben zich op sommige plaatsen in zee, maar ook in zoet water, tijdens duizenden jaren opgehoopt tot tientallen meters dikke pakketten. Als deze

lagen door geologische processen boven water zijn gekomen is daaruit door ontwatering en compactie diatomeeënnaarde, diatomiet of kiezelgoer ontstaan, zoals bij Renkum (GE). Klassiek is het gebruik van kiezelgoer als thermische isolator, filtermateriaal in de voedingsindustrie en zwembaden, polijstmiddel (onder andere tandpasta en sommige verfsoorten), vulstof voor dynamiet en kattenbakken, insectenverdelgingsmiddel en substraat voor de hydrocultuur van planten (www.wikipedia.org). Bij kweek van kieselwieren in afvalwater zijn per hectare drogestofopbrengsten bereikt die tienmaal hoger zijn dan voor snijmaïs en driemaal hoger dan voor aardappelen en suikerbieten. De olie uit de kieselwieren kan worden gebruikt als biobrandstof, maar ook in voedingsmiddelen (omega-3-vetzuren) (RAMACHANDRA ET AL. 2009). Een andere recente ontwikkeling is het gebruik in nanotechnologie: er zijn ontwikkelingen op het gebied van het gebruik in optische systemen, computerchips, zonnecellen, analytische chemie en farmacologie (GORDON ET AL. 2008).

Omdat de ecologie van veel kieselwieren relatief goed bekend is worden ze veel gebruikt als indicatoren, zowel in de geologie, palaeoecologie en waterkwaliteitsonderzoek (VAN DAM ET AL. 1994, SMOL & STOERMER 2010). Met kieselwieren in sedimenten en uit herbariumcollecties zijn reconstructies gemaakt van de geschiedenis van waterverzuring en eutrofiëring (VAN DAM ET AL. 1988, KIRILOVA ET AL. 2010). Veel van de milieu-reconstructies van holocene en laat-pleistocene afzettingen die gebruikt zijn voor het maken van de geologische kaart van Nederland, zijn gebaseerd op kieselwierenonderzoek (VOS & DE WOLF 1993). In de archeologie worden kieselwieren in het papier van antieke boeken en meegebakken diatomeeën in potscherven gebruikt voor het bepalen van de herkomst van het materiaal (JANSMA 1977). In forensisch onderzoek geven kieselwieren soms aanwijzingen over verdrinking als doodsoorzaak en over de plaats en de wijze waarop delicten zich hebben afgespeeld (HÜRLIMANN ET AL. 2007). De bijzondere bouw en vormenrijkdom zijn een bron van inspiratie voor kunstenaars en architecten (BACH & BURKHARDT 1984, HAECKEL 1899-1904).

### Diversiteit

Wereldwijd zijn er naar schatting 10.000-20.000 beschreven soorten, maar wellicht zijn er in totaal zo'n 80.000-200.000 soorten (CHAPMAN 2009). De laatste decennia wordt steeds duidelijker dat morfologisch (vrijwel) identieke soorten toch genetische verschillen vertonen. Als daarmee rekening wordt gehouden kunnen de aantallen soorten nog wel een factor vijf tot tien hoger zijn (MANN & DROOP 1996, VANORMELINGEN ET AL. 2008). Uit Nederland zijn nu ongeveer 1700 soorten en 350 variëteiten bekend, waaronder enkele exoten (H. van Dam & F.A.C. Kouwets pers. obs.). Er worden echter voortdurend nieuwe taxa aangetroffen en volgens conservatieve schattingen komen hier waarschijnlijk ongeveer 2.500 soorten en 500 variëteiten voor (H. van Dam & F.A.C. Kouwets pers. obs.). Ongeveer vijf taxa zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal, waaronder *Thalassiosira levanderi* en *Navicula vandamii* var. *mertensiae*.

### Voorkomen

Temperatuur en licht hebben grote invloed op de soortensamenstelling en de hoeveelheden kieselwieren. Zoutgehalte, zuurgraad/alkaliniteit en nutriënten (fosfor, silicium,



stikstof) hebben ongeveer in afnemende volgorde van belangrijkheid ook een grote invloed. Vooral in het zoute water komen veel planktonische soorten voor. In het zoete water is het aantal planktonsoorten minder, maar ze kunnen wel massaal aanwezig zijn (planktonbloei). Na het uitputten van het kiezelzuur, dat nodig is voor de opbouw van de celwand, stort de bloei vaak in en komen er bijvoorbeeld groenwieren of cyanobacteriën voor in de plaats (VAN DAM & MERTENS 2010, SOININEN 2007). Langs de kust komen de soorten bentisch voor op allerlei substraten; bijvoorbeeld op stenen, maar ook op macroscopische algen en zandkorrels. Op wadplaten vormen de kiezelwieren vaak een bruin gekleurde dunne film. Via de raphe kunnen ze op en neer bewegen, met snelheden tot 25 µm/s. Hierdoor kunnen ze steeds de juiste combinatie van hoeveelheid beschikbaar licht en vochtgehalte opzoeken. De polysacchariden stabiliseren het wad, doordat ze de zand- en kleideeltjes bij elkaar houden (KROMPKAMP ET AL. 2006). In het zoete en brakke water is het benthos veel soortenrijker dan het plankton. Een aantal soorten leeft op of in de bovenste laag van de modderbodem. Veel soorten leven ook aangehecht op bladeren en stengels van waterplanten, bijvoorbeeld riet *Phragmites australis*, dat vaak bruin ziet van de kiezelwieren. Een kale stengel wordt in het voorjaar eerst gekoloniseerd door plat aangehechte soorten. In een paar weken tot maanden ontwikkelt zich een steeds complexere en soortenrijkere structuur. In de loop van de zomer wordt deze vaak weer tenietgedaan door vraat van macrofauna, waaraan slechts enkele zeer vast aangehechte soorten weten te ontsnappen. Een aantal kiezelwiersoorten is niet aan water gebonden; ze leven in moerassen (bijvoorbeeld in veenmoskussens), in natte of droge bodems en zelfs op muren (VAN DEN HOEK ET AL. 1995). In Nederland komen enkele exoten voor, waarvan sommige met ballastwater of schelpdieren uit de Stille Oceaan



hier gekomen zijn, zoals *Biddulphia sinensis* een eeuw geleden en *Coscinodiscus wailesii* 30 jaar geleden (CADÉE & HEGEMAN 1991). De schijnbare vooruitgang van de meeste soorten is een direct gevolg van betere inventarisatie. Een aantal soorten uit (matig) voedselarme wateren is de afgelopen eeuw door verzuring en vermessing sterk achteruitgegaan, maar het is nog niet zeker of hierdoor ook soorten uit ons land zijn verdwenen (VAN DAM & MERTENS 2008).

▲ *Licmophora flabellata*

**Determinatie**

HENDEY 1964, KRAMMER & LANGE-BERTALOT 1986-1991, LANGE-BERTALOT 1993, HASLE & SYVERTSEN 1997, WITKOWSKI ET AL. 2000, KRABERG ET AL. 2010. VAN DAM & MERTENS 2010 geven een vollediger lijst van noodzakelijke determinatieliteratuur.

Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata

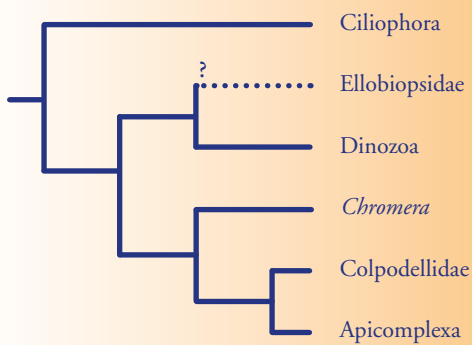
**ALVEOLATA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Alveolata omvatten autotrofe en heterotrofe eencelligen, met een grote variatie aan vorm en levenswijze. De fyta Ciliophora, Dinozoa en Apicomplexa hebben vooral kenmerken van het ribosomale gen r8S gemeen (o.a. MOORE ET AL. 2008), en verder de zogenaamde submembraneuze blaasjes, alveoli (vandaar de groepsnaam), die waarschijnlijk wor-

den gebruikt voor de opslag van calcium. Tot voor kort werden de Dinoflagellata nog tot de planten gerekend en beide andere fyta tot de dierlijke Protozoa.

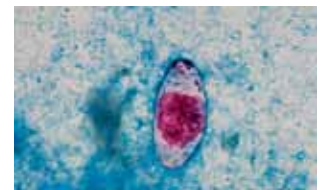
Tot de Alveolata behoort nog een aantal kleine groepen waarvan niets bekend is over het voorkomen in Nederland: Ellobiopsidae (wereldwijd 17 beschreven soorten, parasieten en symbionten van kreeftachtigen), *Chromera* (één beschreven soort) en Colpodellidae (wereldwijd zeven beschreven soorten). We behandelen hieronder de Ciliophora, Dinozoa en Apicomplexa apart.



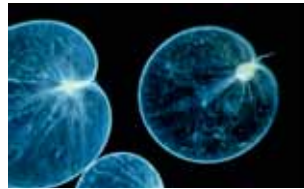
NEDERLAND ca. 670 gevestigd, 33 verondersteld, nog vele verwacht  
WERELD ca. 12.130 beschreven



Trilhardiertjes - Ciliophora



Apicomplexa



Dinozoa

Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata ► Ciliophora (fyllum)

**CILIOPHORA - TRILHAARDIERTJES (CILIATEN)**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Trilhaardiertjes (of wimperdiertjes) zijn eencellige organismen van 30-300 µm, bedekt met cilia (talrijke kleine haartjes), waarmee ze zich kunnen voortbewegen. Er zijn twee kernen: een macro- en een micronucleus, hiermee onderscheiden de ciliaten zich van alle andere eencelligen. De diploïde micronucleus bevat de chromosomen en dient voor de voortplanting, de polyploïde macronucleus is verantwoordelijk voor alle andere celfuncties. Omdat deze organismen zich bewegen en geen fotosynthese kennen werden ze vroeger als dieren beschouwd. Moleculair onderzoek heeft aangetoond dat ze tot de Alveolata behoren en verwant zijn aan organismen die vroeger tot de planten werden gerekend. Deze groep is beter bekend en omschreven dan de meeste andere groepen voormalige protozoën. Trilhaardiertjes leven in zee, in zoet water en op vochtige plekken op het land, evenals parasitair.

**Cyclus**

De voortplanting kan zowel geslachtelijk zijn door uitwisseling via een conjugatiebrug van een haploïde kern ontstaan na reductiedeling, als ongeslachtelijk door deling en knopvorming. Er zijn geen echte gameten, iedere cel kan een gameet zijn.

**Ecologie**

Trilhaardiertjes zijn heterotrofe, fagotrofe organismen die bacteriën, algen of detritus opnemen. Sommige soorten zijn vastzittend (bv. de orde Suctorina), terwijl er ook veel parasitaire soorten zijn, de meeste op vissen, zoals de veroorzaker van het bij alle aquariumhouders bekende 'witte stip' *Ichthyophthirius multifiliis*, maar ook als commensalen

**NEDERLAND** ca. 400 gevestigd, nog vele verwacht  
**WERELD** ca. 5000 beschreven

in de darm van ringwormen (Annelida), of levend op de cuticula van kreeftachtigen. Zelden parasiteren ze ook zoogdieren en de mens (SLUITER ET AL. 1921). Heel bekend is het pantoffeldiertje *Paramecium* dat veel gebruikt is voor allerlei onderzoek, variërend van hun genetica tot zelfs het gedrag.

**Diversiteit**

Schattingen van het wereldtotaal lopen uiteen van 3500 tot 10.000 beschreven soorten, wij houden het op een schatting van 5000 (CORLISS 2000, ADL ET AL. 2005). Uit Nederland zijn ongeveer 400 soorten bekend (BAKKER & PHAFF 1976, DRESSCHER 1976, ELGERSHUIZEN ET AL. 1979, FRANZ 1981). Omdat veel trilhaardiertjes kosmopoliet zijn, zijn nog vele extra soorten bij ons te verwachten.

**Voorkomen**

Trilhaardiertjes komen in allerlei wateren voor, zowel planktonisch als bentisch. De meeste trilhaardiertjes zijn vrijlevende organismen in zoet water en zeewater, vaak interstitieel levend tussen zandkorrels. Er zijn te weinig Nederlandse studies om zinnige uitspraken over verschil in diversiteit te doen.

**Determinatie**

CORLISS 1979, FOISSNER 1993, LYNN & SMALL 2000. **Mariene soorten:** JÖRGENSEN 1927, JÖRGENSEN & KAHL 1932, KAHL 1933, 1934A, 1934B, MARS-HALL 1969, BAKKER & PHAFF 1976, CAREY 1992. **Zoetwatersoorten:** KAHL 1930, 1931, 1932, 1935, OPPENHEIM & VORSTMAN 1976, CURDS 1982, CURDS ET AL. 1983, MATTHES ET AL. 1988, PATTERSON & HEDLEY 1992. **Parasitaire soorten:** KAHL 1934A.

▼  
*Paramecium bursaria*

▶▶  
*Spirostomum*



Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata ► Dinozoa (fyllum)

**DINOZOA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Dinozoa omvatten de pantserwieren (Dinoflagellata, hierna apart behandeld) en de Perkinsozoa (of Perkinsida). De wereldwijd zeven beschreven soorten Perkinsozoa zijn parasieten van ongewervelden en eencellige algen. Hoewel

**NEDERLAND** ca. 250 gevestigd, nog ca. 35 verondersteld  
**WERELD** ca. 2100 beschreven

nog niet uit Nederland bekend, zijn ze hier wel te veronderstellen. *Perkinsus* parasiteert mariene mollusken (o.a. oesters *Ostrea edulis*) (PERKINS ET AL. 2000), *Rastrimonas* parasiteert eencellige Cryptophyta in zoet water en *Parvilucifera* parasiteert

teert pantserwieren. *Parvilucifera* is bekend uit een groot deel van Europa (FIGUEROA ET AL. 2008) en hier te verwachten, *Rastrimonas* is beschreven uit Frankrijk en komt wellicht

ook in Nederland voor. Perkinsozoa werden eerst tot de Apicomplexa of Sporozoa gerekend, maar blijken nauwer verwant aan de Dinoflagellata.

Chromalveolata (supergroep) ▶ Alveolata ▶ Dinozoa (fyllum) ▶ Dinoflagellata (subfyllum)

## DINOFLAGELLATA - PANTSERWIJREN

REINOUW P.T. KOEMAN & JAN SIMONS

NEDERLAND ca. 250 gevestigd, nog ca. 30 verondersteld  
WERELD ca. 2100 beschreven

Eencellige of kolonievormende (waarbij de cellen tot draden zijn gerangschikt) wieren die meestal twee flagellen bezitten. Ongeveer de helft van het aantal soorten heeft een met celluloseplaten verstevigde celwand, vandaar de naam pantserwieren. Een andere Nederlandse naam is dinoflagellaten. De cellen van veel gepantserde soorten hebben een mediane groeve (cingulum) en loodrecht daarop een kortere en bredere longitudinale groeve (sulcus). In het cingulum bevindt zich een golvende en brede transversale flagel en in de sulcus loopt een kortere 'gewone' flagel die ventraal een stukje uit de cel steekt. Dit maakt een snelle en roterende beweging mogelijk. De cellen kunnen verschillende lange uitsteeksels hebben (bv. *Ceratium*-soorten). De celinhoud van autotrofe soorten is meestal geelbruin gekleurd, maar enkele soorten hebben afwijkende kleuren (bv. blauw-groen), veroorzaakt door anders gekleurde endosymbiotische algen. De pantserwieren worden onderverdeeld in drie klassen: Dinophyceae, Noctiluiphyceae en Syndiniophyceae. Het evolutionaire ontstaan van pantserwieren is ingewikkeld. Er zijn soorten waarbij zelfs sprake is van tertiaire endosymbiose: de opname van een heterokonte cel (die al ontstaan is door secundaire symbiose) door een autotrofe eukaryote cel, daarbij de plaats innemend van de oorspronkelijke secundaire endosymbiont. Pantserwieren komen in zout, brak en zoet water voor.

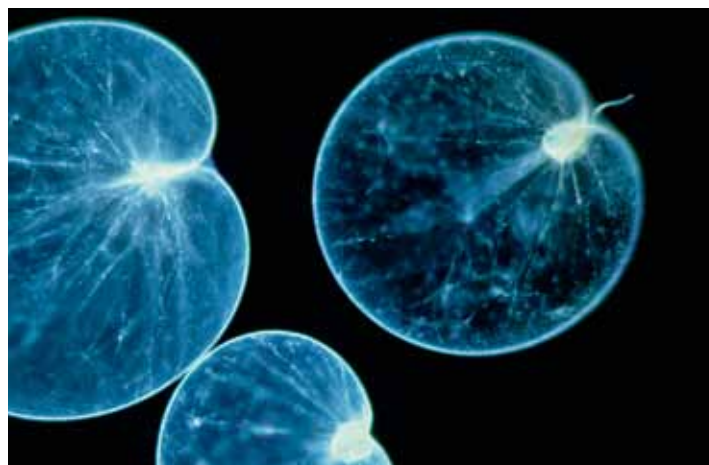
### Cyclus

Voor zover onderzocht, is het levenscyclustype haplobiontisch-haplont, wat betekent dat deze algen alleen een haploïde vegetatieve fase kennen. Bij geslachtelijke voortplanting kunnen vegetatieve cellen kleinere gameten produceren die dezelfde vorm hebben als de oudercel. De zygote kan zich omvormen tot een dikwandige rustcel (cyste of hypnozygote). Zulke cysten kunnen ook rechtstreeks uit vegetatieve cellen gevormd worden.

### Ecologie

Ongeveer de helft van de soorten is foto-autotroof waarbij gebruikt wordt gemaakt van een pigmentatie bestaande uit chlorofyl-a, -c2 en naast fucoxanthine enkele speciale carotenoïden (bv. peridinine). De andere helft is mixotroof, dat wil zeggen dat ze tegelijkertijd autotroof en heterotroof-fagotroof (organische deeltjes zoals bacteriën en andere organismen opnemend) zijn. Verscheidene soorten zijn ook volledig heterotroof en dan door het ontbreken van pigmenten kleurloos. In het mariene milieu komen enkele kleurloze soorten voor die parasitair leven op kiezelwieren of zoöplankton (bv. raderdieren), maar ook op vissen. Er zijn mariene mixotrofe soorten die andere organismen, zoals kiezelwieren, kunnen vangen, opnemen en verteren. Zij doen dit op twee verschillende manieren: door het uitsteken van een lange slijmerige tentakel waarlangs de 'prooi' door een celopening naar binnen geleid wordt of door het insluiten van de prooi met een cytoplasmatische uitstulping (pallium). In het laatste geval is eerst contact gemaakt met de prooi door het uitsturen van een lang en dun filament, een soort vangdraad. In zomerse omstandigheden en bij bepaalde nutriëntencondities kunnen bepaalde soorten rode bloei veroorzaken, waarbij toxische stoffen worden uitgescheiden die vooral bij schelpdieren of bij vissen spier- en zenuwverlammingen kunnen veroorzaken. Toxische soorten uit de Noordzee zijn onder andere *Alexandrium tamarense*, *A. minutum*, *Dinophysis acuminata* en *Azadinium spinosum*. De fotosynthetiserende soorten vormen op de kiezelwieren (Bacillariophyceae) na de grootste groep van primaire producenten in zee. Ze vormen dus een onmisbare schakel in aquatische voedselketens. Er zijn mariene soorten die lichtflitsen uitzenden (bioluminescentie) door de werking van een luciferine-luciferase-systeem bij irritatie van de cel. Zo wordt het lichten van de zee – wat als een sprookjesachtig verschijnsel ervaren kan

◀◀ *Ceratium hirundinella*  
▼ Zeevonk  
*Noctiluca scintillans*



worden – veelal veroorzaakt door het 's zomers massaal voorkomen van de kleurloze zeevonk *Noctiluca scintillans*.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 2100 beschreven soorten (WAGGONER & SPEER 1998). In Nederland zijn ongeveer 250 soorten bekend, hiervan zijn er ongeveer 50 nog niet (voldoende) beschreven (KOEMAN ET AL. 2009, R.P.T. Koeman pers. obs.). Het gaat hierbij om 195 mariene soorten uit het kustgebied (KOEMAN ET AL. 2009) en circa 55 zoetwatersoorten (R.P.T. Koeman pers. obs., mede gebaseerd op JOHN ET AL. 2002). Daarnaast worden ongeveer 30 soorten (nog) niet herkend (JOHN ET AL. 2002).

### Voorkomen

Pantserwieren komen met name in de relatief ondiepe kuststreken voor en minder in de diepe open zee. Vlak langs de kust wordt de diversiteit vooral bepaald door kiezel-

wieren, maar iets verder uit de kust zijn de pantserwieren talrijker (samen met de Haptophyta). Sommige soorten kunnen over grote afstanden in de waterkolom op en neer bewegen; ze bevinden zich overdag meestal op grotere dieptes dan 's nachts. Dit is een fototaxische respons gestuurd door de lichtintensiteit die waargenomen wordt met een rode oogvlek of stigma. Ondanks intensieve monitoringsprojecten, waarbij regelmatig monsters geanalyseerd worden van het Nederlandse kustgebied en Noordzee tot 235 km ten noordwesten van Terschelling, zijn er geen duidelijke patronen in diversiteit aan te wijzen. Wel zijn er enkele zuidelijke soorten als *Coolia monotis* en *Peridinium quinquecorne* die in Zuidwest-Nederland toenemen, mogelijk als gevolg van klimaatverandering.

### Determinatie

Mariene soorten: TOMAS 1997, HOPPENRATH ET AL. 2009, KRABERG 2010.

Zoetwatersoorten: ETTL ET AL. 1990, JOHN ET AL. 2002.

Chromalveolata (supergroep) ► Alveolata ► Apicomplexa (fyllum)

## APICOMPLEXA (SPOROZOA) - SPORENDIERTJES

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ruim 20 gevestigd, honderden verwacht  
WERELD ca. 5000 beschreven

Eencellige parasieten met eenvoudige bouw, maar ingewikkelde levenscycli. De naam Apicomplexa is afgeleid van het apicale complex aan het celuiteinde, een ingewikkeld complex van celorganellen. Alle soorten zijn parasieten; gastheren zijn zowel gewervelden als ongewervelden en sommige hebben gastheerwisseling met ingewikkelde levenscycli (bv. tussen mug en zoogdier: *Plasmodium*). De naam coccidiën wordt voor veel sporendiertjes gebruikt. Sporendiertjes leven in hun gastheren in zee, zoet water en op land.

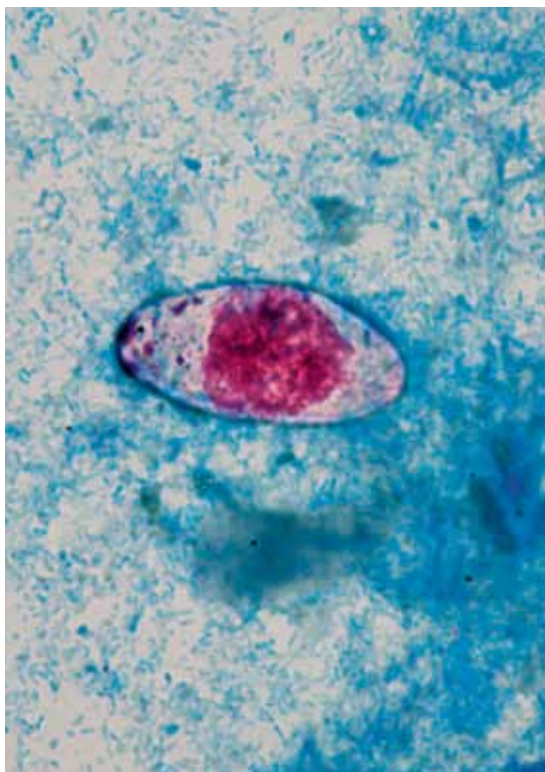
### Cyclus

Sporendiertjes hebben een haplodiplonte levenscyclus. Zowel de haploïde als de diploïde fase kan zich ongeslachtelijk vermeerderen door snelle deling (schizogonie), waarbij de kern zich door mitose in veel kernen splitst, zonder dat de cel groeit. Deze veelkernige cel deelt zich vervolgens op in veel infectueuze cellen, de sporen (waarvoor verschillende termen bestaan), waarmee de soort zich kan verspreiden. Geslachtelijke voortplanting treedt op door versmelting van een mannelijke en vrouwelijke gametocyt. De levenscyclus kent een afwisseling van verschillende stadia, vaak met gastheerwisseling tussen een gewerveld en een ongewerveld dier. De cyclus van de malariaparasiet *Plasmodium* is een van de bekendste voorbeelden: de mens wordt geïnfecteerd door haploïde sporozoïeten die de mug *Anopheles* injecteert. De sporozoïeten verdwijnen in de lever, waar ze zich door schizogonie vermenigvuldigen. De hier uit komende sporozoïeten besmetten rode bloedcellen, waar weer schizogonie optreedt: de hier uit komende 'sporen' heten merozoïeten, die wederom bloedcellen besmetten, waarna de cyclus weer voortduurt. Dit gebeurt in erupties om de circa 48 uur, die overeenkomen met koortsaanvallen. Na enkele cycli differentiëren merozoïeten in mannelijke en vrouwelijke gametocyt, die weer door een vrouwelijke mug worden opgezogen. In het spijsverteringstelsel van de mug versmelten de gametocyt tot de zygote, die daarna transformeert in een oöcyst, een dikwandig resistent stadium. Deze leidt via meiose en schizogonie weer tot de vele sporozoïeten die via het speeksel van de mug de mens (of een ander zoogdier) infecteert.

### Ecologie

De groep is economisch van zeer groot belang, met name vanwege de verschillende soorten malariaparasieten *Plasmodium*, maar ook *Toxoplasma* (toxoplasmose) en *Babesia*

► Oöcyst van *Isospora belli*, de veroorzaker van isosporiasis in menselijke ontlasting



(babesiosis, een veeziekte overgebracht door teken, nu ook bij de mens). Coccidiose, veroorzaakt door *Eimeria*-soorten, is een lastige ziekte die bij veel zoogdieren en vogels voorkomt (o.a. kippen, duiven, konijnen, runderen) en darmklachten en sufheid veroorzaakt.

### Diversiteit

Er zijn naar schatting circa 5000 soorten beschreven (PERKINS ET AL. 2000, CHAPMAN 2009), er worden wel schattingen gedaan dat er meer dan een miljoen soorten zouden zijn (CHAPMAN 2009). Van de 5000 beschreven soorten behoren 1000 alleen al tot het genus *Eimeria*. In Nederland is de situatie niet goed bekend, op de mens en huisdieren worden ten minste 20 soorten gemeld (SLUTTER ET AL. 1921), al zullen het er verspreid in de literatuur wel meer zijn. Op

grond van de gastheren zijn nog honderden soorten in Nederland te verwachten.

### Voorkomen

Sporendiertjes komen overal voor waar de gastheren leven. Door het toenemende reizen naar de tropen neemt de mens steeds vaker tropische soorten mee, maar die hebben nog niet tot blijvende vestiging geleid. Door ziektebestrijding en door achteruitgang van sommige gastheren zullen er zeker soorten uit Nederland verdwenen zijn. Zo kwam de malariaparasiet *Plasmodium vivax* rond 1920 nog algemeen in Nederland voor, maar is inmiddels uitgeroeid.

### Determinatie

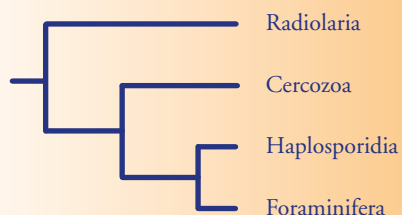
REICHENOW 1932, PERKINS ET AL. 2000.

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria

### RHIZARIA

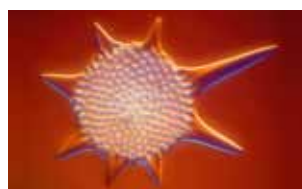
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Rhizaria worden pas kort herkend als monofyletische groep (KEELING ET AL. 2005, PAWLOWSKI & BURKI 2009), eerst als aparte 'supergroep', en pas door recent onderzoek als deel van de Chromalveolata, of de SAR-groep (= Stramenopila+Alveolata+Rhizaria) (BURKI ET AL. 2007). De groep Rhizaria is geheel gebaseerd op moleculaire kenmerken, en niet met morfologische kenmerken te karakteriseren. De groep omvat zeer diverse heterotrofe eencelligen (ook enkele autotrofe), vrij-

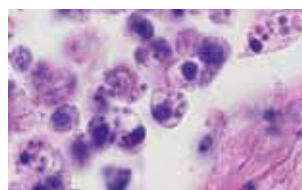


NEDERLAND ten minste 165 gevestigd  
WERELD ca. 5500 beschreven

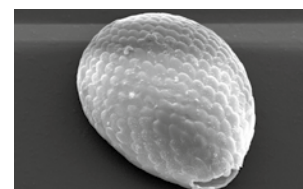
levende groepen met een skelet zoals de Radiolaria en Foraminifera, een groep met amoëboïde en flagellate vormen (Cercozoa) en de parasitaire Haplosporidia. Daarnaast worden nog enkele kleinere, moeilijk plaatsbare groepen onderscheiden die hier buiten beschouwing worden gelaten. De naam Rhizaria moet niet verward worden met de oude 'Rhizopoda', een polyfyletisch samenraapsel van amoëboïde groepen en de foraminiferen.



Radiolaria



Haplosporidia



Cercozoa



Foraminifera

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Radiolaria (fyllum)

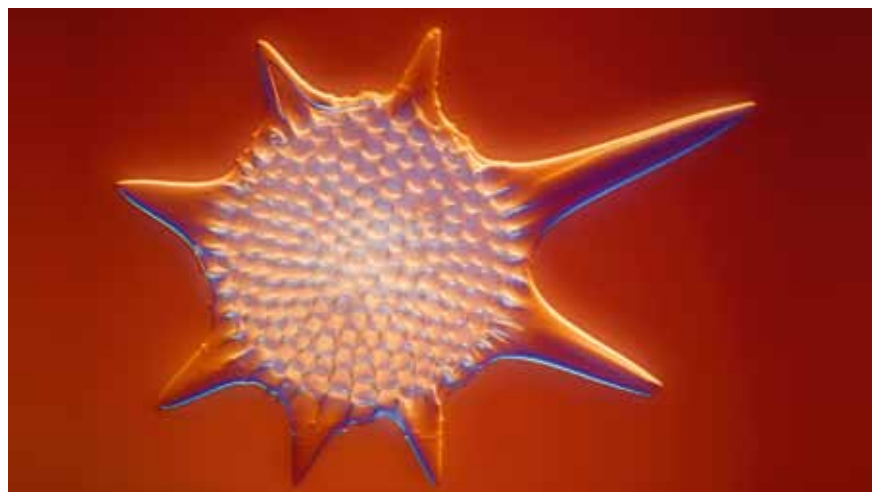
### RADIOLARIA - RADIOLARIËN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Radiolaria vormen een belangrijke groep van mariene planktonische eencelligen, gekenmerkt door het stevige skelet, van kiezel bij de Polycystinea (de 'klassieke' radiolariëen) of van strontiumsulfaat bij de Acantharia. De skeletten zijn zeer fijn gebouwd, hebben allerlei bizarre en fraaie vormen en hebben daarmee kunstenaars en architecten (o.a. Antoni Gaudi) geïnspireerd. De bekende negentiende-eeuwse bioloog Ernst Haeckel (de 'Duitse Darwin') schreef naast de klassieke monografie over de radiolariëen ook een boek *Kunstformen aus der Natur*. Het protoplasma heeft naaldvormige uitstulpingen, de axopodia. Vroeger werden ook de Phaeodaria tot de radiolariëen gerekend, maar die blijken nu tot de Cercozoa te horen. Er zijn ook soorten zonder skelet. Sommige soorten zijn koloniaal. Radiolariëen leven in zee.

NEDERLAND ten minste 5 gevestigd, nog vele verwacht  
WERELD ca. 1000 beschreven

▼  
*Heliodiscus*



### Cyclus

De voortplanting van radiolariën is onvoldoende bekend. Bij de Polycistinea worden biflagellate zwermers losgelaten, waarvan niet duidelijk is of het gameten zijn of ongeslachtelijke sporen. De vegetatieve vorm van de Acantharia wordt trofont genoemd, de gamont is de vorm die zich geslachtelijk voortplant. Binnen de gamont worden duizenden biflagellate isogameten gevormd, die binnen enkele minuten losgelaten worden. Gamonten vormen soms cysten.

### Ecologie

Radiolariën eten een grote variatie aan voedsel, zoals bacteriën, algen, andere eencelligen en zoöplankton. Er zijn zowel omnivore als algivore soorten. Verschillende soorten leven in symbiose met endosymbiotische algen (zoöxanthellen), die voor fotosynthese zorgen. De Polycistinea zijn ook van groot belang in de paleontologie doordat de skeletten goed fossili-

seren en ze vaak talrijk voorkomen. Skeletten van Acantharia lossen daarentegen na de dood op in het zeewater.

### Diversiteit

Hoewel er bijna 10.000 soorten zijn beschreven, geven moderne schattingen aan dat er wellicht maar 1000 goede soorten zijn (ANDERSON ET AL. 2000, FEBVRE ET AL. 2000). Uit Nederland zijn ten minste vijf soorten gemeld (DRESSCHER 1976, ELGERSHUIZEN ET AL. 1979, FRANZ 1981).

### Voorkomen

Acantharia leven vooral in de bovenste 100 m van de oceanen, vaak wat verder uit de kust. Polycistinea komen op alle diepten van de zee voor.

### Determinatie

ANDERSON 1983, ANDERSON ET AL. 2000, FEBVRE ET AL. 2000.

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Cercozoa (fylum)

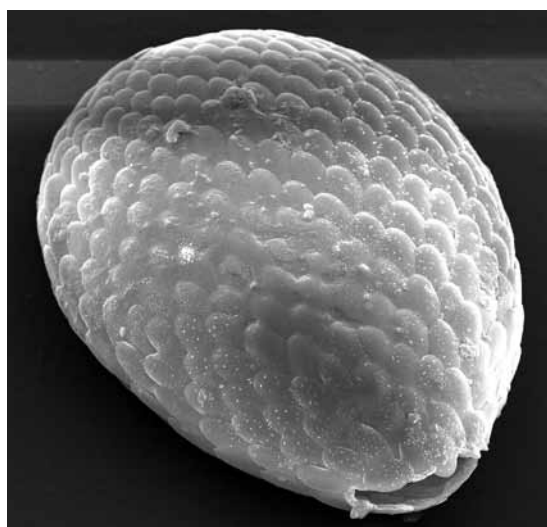
## CERCOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Cercozoa vormen een morfologisch zeer diverse groep, die pas recent is herkend als monofyletisch, en omvatten zowel flagellate als amoëboïde protozoën. Ook de mariene planktonische Phaeodaria, tot voor kort beschouwd als radiolariën met een organisch skelet, en de meer schimmelachtige Plasmodiophoraceae behoren hier. De naam Cercozoa is afgeleid van de cercomonaden, een groep van amoëboflagellaten. Veel soorten werden vroeger gerekend tot respectievelijk de Zoomastigina (dierlijke flagellaten) en Sarcodina (amoëben). Cercozoa zijn terrestrisch, of leven in zoet water of zee.

### Cyclus

Geslachtelijke voortplanting is alleen bij Chlorarachniaceae bekend. Cystevorming komt bij veel Cercozoa voor.



► *Assulina muscorum*

NEDERLAND ten minste 58 gevestigd  
WERELD ca. 500 beschreven

### Ecologie

Cercozoa omvatten vooral heterotrofe eencelligen, die zeer talrijk in de bodem kunnen zijn, en ook voorkomen in zee en zoet water. Daarnaast zijn er de autotrofe Chlorarachniaceae die ontstaan zijn door een groenwier als 'slaaf' op te nemen. Er zijn ook parasieten van planten (galvormers), ongewervelden en andere eencelligen. De vrijlevende soorten eten algen, andere protozoën en bacteriën. *Plasmodiophora brassicae* (Plasmodiophoraceae) veroorzaakt de ziekte knolvoet bij kolen.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn er 500 beschreven soorten. Uit een vergelijking van de moderne classificaties (ADL ET AL. 2005, BASS & CAVALIER-SMITH 2009) met onder andere de lijst van DRESSCHER (1976), kennen we ten minste 58 soorten in Nederland. Enkele voorbeelden: *Dimorpha* met zes soorten die voorheen bij de zonnediertjes (Heliozoa) hoorden (SIEMENSMA 1981), de amoëboïde Vampyrellidae met drie soorten die algen leegzuigen (SIEMENSMA 1987), en de meer schimmelachtige Plasmodiophoraceae met onder andere *Plasmodiophora brassicae*. *Hedriocystis minor* en *Frenzelina minima* zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

### Voorkomen

Cercozoa leven in zee, zoet water en de bodem. Ze leven doorgaans niet planktonisch, maar bewegen zich 'glijdend' voort over het substraat.

### Determinatie

HOOGENRAAD & DE GROOT 1940, VAN ESSEN 1968, RAINER 1968, PAGE 1976, 1988, SIEMENSMA 1981, 1987, PAGE & SIEMENSMA 1991, PATTERSON & HEDLEY 1992, MEISTERFELD 2000B, PATTERSON ET AL. 2000B, TAKAHASHI & ANDERSON 2000.

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Haplosporidia (fyllum)

**HAPLOSPORIDIA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Parasitaire eencelligen, die leven in zee en zoet water (één soort) en ongewervelden parasiteren, met name mollusken en kreeftachtigen.

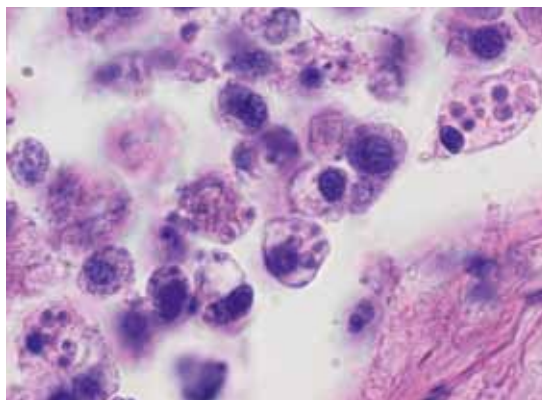
**Diversiteit**

Wereldwijd zijn er 36 soorten beschreven (PERKINS 2000). *Haplosporidium armoricatum* is beschreven van in Nederland geïmporteerde oesters, onder de naam *Minchinia armoricana* (HINE AT AL. 2007). Ook *Bonamia ostreae* is een in Nederland voorkomende parasiet van oesters.

**Voorkomen**

De twee in Nederland voorkomende soorten zijn waarschijnlijk vanuit Frankrijk met oesters geïntroduceerde exoten en economisch belangrijk vanwege schade aan de oesterteelt (O. Haenen pers. med.).

NEDERLAND 2 gevestigd (waarvan 2 exoten)  
WERELD 36 beschreven

◀ *Bonamia ostreae***Determinatie**

PERKINS 2000.

Chromalveolata (supergroep) ► Rhizaria ► Foraminifera (fyllum)

**FORAMINIFERA - FORAMINIFEREN**

WILLEM RENEMA

Foraminiferen vormen een soortenrijke groep van voor het merendeel bentische mariene eencelligen. Met name in diep mariene habitats maken ze een belangrijk deel uit van het sediment. De meeste foraminiferen maken een skelet van kalk, organisch materiaal of zandkorrels. Dit skeletje bestaat uit één of meer kamers die worden verbonden met een opening, die in de laatste kamer ook dient om te eten. Nagenoeg alle vertegenwoordigers komen alleen in zout tot brak water voor.

**Cyclus**

Foraminiferen ondergaan een levenscyclus waarin geslachtelijke en ongeslachtelijke voortplanting elkaar afwisselen. Deze generaties zijn te herkennen aan de eerste kamer van het skeletje, dat groot is bij de ongeslachtelijke generatie en klein bij de geslachtelijke generatie. Echter, recent onderzoek toont aan dat er een veelheid aan variatie op dit basisprincipe is.

**Ecologie**

Alle Nederlandse foraminiferen zijn heterotroof en voeden zich met zowel dode als levende bacteriën en kiezelwieren, en soms halen ze hun bouwstoffen zelfs direct uit opgelost organisch materiaal. Verscheidene (sub)tropische soorten hebben een fotosynthetiserende eencellige als endosymbiont; dit kan zowel een groenwier (Chlorophyta), roodwier (Rhodophyta), goudwier (Chrysophyceae), kiezelwier (Bacillariophyceae) of pantserwier (Dinoflagellata) zijn. Enkele (sub)tropische soorten zijn kleptoparasitair en ze behouden de chloroplasten van opgenomen algen. Vanwege de skeletjes en hun algemene voorkomen hebben foraminiferen altijd in de belangstelling van paleontologen gestaan, die ze gebruiken voor zowel omgevingsreconstructies als stratigrafie. Ook voor de oceanchemie zijn ze van belang,

NEDERLAND ca. 100 gevestigd  
WERELD ca. 4000 beschreven

geschat wordt dat 2,5% van de kalkproductie in de oceaan op rekening van de foraminiferen komt (LANGER 2007).

**Diversiteit**

Er is nog veel onduidelijk over het aantal soorten foraminiferen, zowel wereldwijd als in Nederland. Tot voor kort werden soorten vooral aan de hand van vorm herkend, en bestond er veel onduidelijkheid over de grenzen van inter- en intraspecifieke variatie. Met de opkomst van moleculaire technieken is hier enige verduidelijking in gekomen. Zo zijn in een genus dat op grond van morfologie als variabel werd beschouwd, minstens 30 genotypen herkend. De meeste van deze genotypen konden achteraf ook morfologisch herkend worden (HAYWARD ET AL. 2004). Murray (2007) schatte dat er wereldwijd zo'n 4000 soorten zijn. Studies met een vrij conservatief soortsbegrip in enkele kleine rifgebieden in Australië en Papoea-Nieuw Guinea komen tot schattingen van 400-700 per gebied, en waarschijnlijk dus veel hogere totalen, eerder in de buurt van de 10.000 (SEN GUPTA 1999). In Nederland komen ongeveer 100 soorten voor (HOFKER 1922, 1977).



◀ Foraminifeer

### Voorkomen

Verreweg de meeste soorten hebben een voorkeur voor vol mariene omstandigheden, maar enkele soorten komen zelfs voor in getijdexpoelen hoog op kwelders. In het getijdgebied komen 5-10 soorten voor, maar rond de Doggersbank en het Friese Front kunnen tot 35 soorten op één plek waargenomen worden. De twee belangrijkste ecologische groepen zijn planktonische foraminiferen die

in de waterkolom voorkomen en bentische foraminiferen die op of in de zeebodem leven. Alle gedocumenteerde Nederlandse soorten hebben een bentische levenswijze. Planktonische foraminiferen zijn zeer zeldzaam in de Noordzee.

### Determinatie

MURRAY 1971, 1979, LEE 2000.

Eukarya (domein) ▶ Excavata (supergroep)

### EXCAVATA

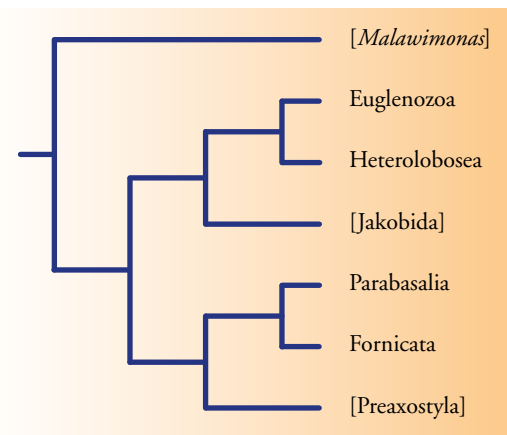
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De supergroep Excavata (of Excavobionta) werd pas in 2002 formeel opgericht (CAVALIER-SMITH 2002), in tegenstelling tot de meeste nieuwe groepen juist meer op morfologie gebaseerd dan op grond van moleculaire analyses. Moleculaire studies hebben wel samenhang binnen de subgroepen van de Excavata aangetoond. Een belangrijk morfologisch kenmerk is de voedingsgroeve waar de flagel ontspringt; deze vormt een soort uitholling (invaginatie), hetgeen 'excavate' genoemd kan worden. Deze groeve is bij veel soorten weer secundair verdwenen. Voor 2002 werden zulke flagellaten al excavate flagellaten genoemd. De groep omvat uitsluitend eencellige flagellate en amoëboïde vormen, zowel autotrofe met fotosynthese als heterotrofe. Autotrofie komt alleen voor bij de Euglenophyceae, en is ontstaan door secundaire endosymbiose met een eencellig groenwier.

Er zijn groepen Excavata die geen mitochondriën bezitten en daarom aanvankelijk als zeer primitieve Eukaryota werden beschouwd. Inmiddels lijkt het waarschijnlijker dat deze endoparasitaire vormen de mitochondriën secundair hebben verloren. Fylogenie en indeling worden bediscussieerd door Hampl et al. (2009), Simpson (2003), Simpson & Roger (2004) en Simpson et al. (2006).

De Excavata omvat de fyla Euglenozoa, Heterolobosea, Jakobida, Parabasalia, Fornicata en Preaxostyla, De Euglenozoa worden onderverdeeld in de groepen Kinetoplastida,

NEDERLAND 52 gevestigd, nog ca. 145 verondersteld  
WERELD 2160 beschreven



Diplonemida en Euglenophyceae. Behalve de Euglenophyceae (hieronder apart behandeld) en een aantal bekende parasieten, is deze groep in Nederland nauwelijks onderzocht. Het niet in Nederland voorkomende genus *Malawimonas* (wereldwijd twee soorten beschreven) lijkt de zustergroep van de overige Excavata te zijn (HAMPL ET AL. 2009).

### EUGLENOZOA

Voor de Euglenophyceae, zie hieronder. De Kinetoplastida (wereldwijd 350 beschreven soorten) omvat veel obligate parasieten, onder andere *Trypanosoma*, waaronder de parasiet die slaapziekte veroorzaakt (niet in Nederland), maar ook veel soorten die andere gewervelden parasiteren, *Leishmania* die onder andere de tropische ziekte leishmaniasis veroorzaken, maar ook plantparasitaire soorten en vrijlevende soorten (Bodonidae), waarvan in Nederland circa 20 soorten worden verondersteld. De Diplonemida (wereldwijd tien soorten) zijn nog niet uit Nederland bekend.

### HETEROLOBOSEA

Wereldwijd 80 beschreven soorten. Deze groep omvat vooral amoëben die ook een tijdelijk flagellaat stadium hebben, maar ook slijmzwamachtige amoëboïden met een vruchtlichaam (Acrasida). De circa 20 Nederlandse amoëboïde soorten werden behandeld door Siemensma (1987) in de families Vahlkampfiidae en Gruberellidae.

### JAKOBIDA

Wereldwijd 10 beschreven soorten. Deze groep is nog niet uit Nederland bekend.

▼  
*Trichonympha* (Parabasalia),  
symbiont in de darmen van  
termieten





**PARABASALIA**

Wereldwijd 466 beschreven soorten. Dit is een groep van anaërobe parasitaire flagellaten die geen mitochondriën hebben. Hierbij hoort onder andere de parasiet *Trichomonas vaginalis*, veroorzaker van de geslachtsziekte trichomoniasis (het 'geel'), die ook in Nederland voorkomt.

**FORNICATA**

Wereldwijd 146 beschreven soorten. Dit is een pas recent herkende clade (SIMPSON 2003) van heterotrofe flagellaten. Fornicata hebben geen mitochondriën. De groep omvat onder meer de Diplomonadida, Retortamonadida en *Giardia lamblia*, een darmparasiet van de mens en huis-

dieren. Er zijn ten minste zes soorten uit Nederland bekend.

**PREAXOSTYLA**

Wereldwijd 96 beschreven soorten. Deze groep omvat vooral de anaërobe Oxymonada die als commensaal of symbiont met name in insecten (o.a. termieten) leven. Het voorkomen in Nederland is te verwachten maar nog niet aangetoond.

**Determinatie**

SLUITER ET AL. 1921, REICHENOW 1934, ADAM ET AL. 1971, LEVINE 1972, KREIER 1977-1978, BAKER 1982, SIEMENSMA 1987, PATTERSON & HEDLEY 1992, BRUGEROLLE & LEE 2000A, 2000B, 2000C, 2000D, PATTERSON ET AL. 2000A, VICKERMANN 2000A, 2000B.

Excavata (supergroep) ► Euglenozoa (fylum) ► **Euglenophyceae (klasse)**

**EUGLENOPHYCEAE - OOGWIEREN**

JAN SIMONS

De oogwieren zijn microscopisch klein (cellengte 10-400 µm), eencellig en geflagelleerd. Vaak zijn er twee flagellen die staan ingeplant in een invaginatie aan de top van de cel en waarvan de één langer is dan de andere. De celvorm is ovaal tot spoel- of lancetvormig. Een stevige celwand ontbreekt en in plaats daarvan is er een membraan (pellicula) waarin vaak een gespiraliseerde lijnvormige structuur is te zien. Deze pellicula is vaak dun en flexibel (bv. bij *Euglena*-soorten) en daardoor is de celvorm plastisch. Bij andere genera (bv. *Trachelomonas*) is de pellicula omgeven door een stevige matrix (lorica) die geïmpregneerd is met ijzer en mangaan en daardoor bruinrood van kleur is. Boven in de cel zit een rode oogvlek (stigma) tegen de chloroplast aan, waarmee de cel zich op het licht oriënteert. Oogwieren leven in zoet water, enkele soorten in zee.

**Cyclus**

Er is alleen ongeslachtelijke voortplanting bekend door tweedeling van de cel.

**Ecologie**

De meeste soorten zijn foto-autotroof en de fotosynthese gebeurt met de pigmenten chlorofyl-a en -b en enkele carotenoiden en xanthophyllen. Daarnaast zijn er enkele heterotrofe soorten, die dus organische substanties opnemen. Oogwieren slaan het extra aan organische bouwstoffen op in een speciale vorm van zetmeel: paramylum. Dit is te zien als staafvormige deeltjes in de cel.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn er ongeveer 1000 soorten beschreven (GUIRY & GUIRY 2010). In Nederland zijn ten minste 25 soorten bekend (REDEKE 1948) en op basis van de Britse zoetwateralgenflora (JOHN ET AL. 2002) worden nog ongeveer 125 soorten verondersteld.

**Voorkomen**

De meeste soorten komen planktonisch voor in zoet water van kleine binnenwateren die zuur of alkalisch en aëroob of anaëroob zijn, in het laatste geval op standplaatsen met veel organisch materiaal. Onder zeer voedselrijke en zuur-

**NEDERLAND** minstens 25 gevestigd, nog ca. 125 verondersteld  
**WERELD** ca. 1000 beschreven

stofarme condities kunnen bepaalde soorten gaan overheersen en het wateroppervlak met een gekleurd vlies bedekken. Dit vlies is groen in het geval van *Euglena viridis*, rood bij *Euglena sanguinea* en bruin bij *Trachelomonas*-soorten. Een uitzondering op de planktonische levenswijze zijn de *Colacium*-soorten, die vastgehecht leven op zoöplankton, zoals bijvoorbeeld op watervlooien (Branchiopoda).

**Determinatie**

JOHN ET AL. 2002, WOTOWSKI & HINDAK 2005, CIUGULEA & TRIEMER 2010.



*Euglena spirogyra*



Eukarya (domein) ► Unikonta (supergroep)

**UNIKONTA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN



Amoebozoa

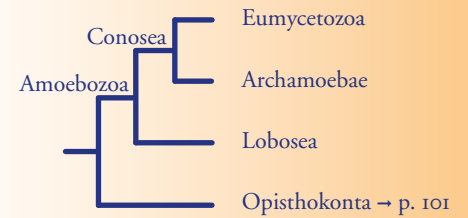


Opisthokonta

Dit is verreweg de soortenrijkste supergroep van de eukaryoten en omvat naast enkele groepen van amoebachtige eencelligen (o.a. Amoebozoa), de Opisthokonta, die onder andere de schimmels (Fungi) en de meercellige dieren (Animalia of Metazoa) omvatten. De Unikonta worden met name door DNA-kenmerken gekarakteriseerd, maar Unikonta genoemd omdat de meeste in het flagellate stadium – indien aanwezig – slechts één flagel (zweepstaart) hebben. Bij dieren is

NEDERLAND ca. 38.490 gevestigd (waarvan ca. 805 exoten)  
WERELD ca. 1.589.655 beschreven

dat de spermatozoïde, die overigens secundair weer meer flagellen kunnen hebben. De Unikonta bestaan uit de hoofdgroepen Amoebozoa en Opisthokonta.



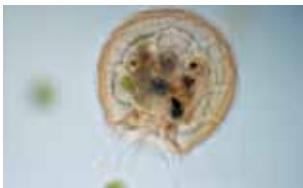
Unikonta (supergroep) ► Amoebozoa (fylum)

**AMOEOBOZOA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN &amp; MARCO ROOS



Slijmzwammen - Eumycetozoa



Arcellinida

Eencelligen zonder celwand (behalve bij sporen), met brede schijnvoetjes of pseudopodiën. De voeding gebeurt door middel van fagotrofie: de cel stulpt zich om de prooi, die vervolgens wordt verteerd. Soms vormen de eencelligen een plasmodium (zie bij slijmzwammen). Vroeger werden alle eencelligen met pseudopodiën ondergebracht bij de Sarcodina, maar die groep blijkt nu geheel polyfyletisch te zijn. Veel amoeben zijn recent overgebracht naar andere supergroepen, vooral de Heterolobosea (Excavata) en Cercozoa (Rhizaria), andere Sarcodina met axopodiën (smalle schijnvoetjes), zoals radiolariën en sommige zonnediertjes behoren nu ook tot de Rhizaria en Stramenopila (PAWLOWSKI & BURKI 2009). Behalve amoeben behoren toch ook enkele flagellate eencelligen tot de Amoebozoa (MINGE ET AL. 2009). De classificatie en fylogenie van de Amoebozoa is nog volop in beweging. Hier wordt een

NEDERLAND ruim 410 gevestigd  
WERELD ca. 2370 beschreven

voorlopige eenvoudige indeling gevolgd (ADL ET AL. 2005, MINGE ET AL. 2009, PAWLOWSKI & BURKI 2009, SHADWICK ET AL. 2009).

De Amoebozoa worden verdeeld in de echte amoeben (Lobosea), de Archamoebae, en de slijmzwammen (Eumycetozoa). De laatste twee lijken het nauwst verwant te zijn, en vormen samen de Conosea (zie stamboom). De Archamoebae zijn amoeben zonder mitochondriën. De meeste soorten leven in de darm van zoogdieren (Mammalia), veel bij de mens, zoals de onschadelijke *Entamoeba coli*. De schadelijke *E. histolytica* veroorzaakt amoebendysenterie. Andere soorten zijn vrijlevend. Wereldwijd zijn er circa 30 soorten beschreven (www.biolib.cz). In Nederland komen ongeveer zes soorten voor in de genera *Entamoeba* en *Endolimax*. De echte amoeben en slijmzwammen worden hieronder apart besproken.

Unikonta (supergroep) ► Amoebozoa (fylum) ► Eumycetozoa (klasse)

**EUMYCETOZOA - SLIJMZWAMMEN**

BLANCA VAN DEN HEUVEL &amp; MARCO ROOS

NEDERLAND ruim 255 gevestigd, nog 14 verwacht  
WERELD 1035 beschreven

De Eumycetozoa vormen een groep van merkwaardige organismen waarvan de taxonomische positie altijd onderwerp van wetenschappelijk dispuut is geweest. Ze werden in het verleden veelal ingedeeld bij de Fungi op basis van morfologische kenmerken. Toen er DNA-gegevens beschikbaar kwamen, bleek al snel dat slijmzwammen en Fungi geen directe gemeenschappelijke voorouder hebben. Het grootste verschil tussen slijmzwammen en Fungi is de celwand: celwanden van Fungi bestaan uit chitine, slijmzwammen kennen gedurende het overgrote deel van hun levenscyclus geen celwand, en wanneer een celwand wordt gevormd (met name bij de sporen) bestaat die niet uit chitine. Tegenwoordig worden slijmzwammen als onderdeel van het grote parafyletische geheel van protisten gezien. Sommige auteurs beschouwen ze daarbinnen als een apart eukaryoot rijk, maar de huidige consensus is een plaats binnen een van

de grote eukaryote clades, namelijk de Amoebozoa. Dit wordt mede gebaseerd op een aantal morfo-biologische kenmerken, zoals de fagotrofe voedingswijze, amoëboïde voortbeweging en afwezigheid van een stevige celwand (behalve bij de sporen).

Slijmzwammen bezitten een vegetatief stadium in de vorm van een plasmodium. Deze plasmodia kunnen op verschillende wijze ontstaan: door aggregatie van individuele amoëboïde cellen, door versmelting van amoëboïde cellen of flagellaten of door deling van celkernen zonder deling van cytoplasma.

Slijmzwammen zijn binnen de Amoebozoa gekarakteriseerd door gesteelde sporendragende vruchtlichamen. Tot de slijmzwammen behoren drie groepen: Dictyostela, Myxomycota (of Myxogastria) en Protostelia (ten minste één soort in Nederland, wereldwijd met 45 beschreven soor-

ten, ca. 150 geschat; ADL ET AL. 2007, STEPHENSON 2010). De eerste twee kennen veelsporige vruchtlichamen en zijn ieder monofyletisch. Deze twee worden daarom hieronder ook verder beschreven. De status van de derde groep wordt recent ondergraven (FIORE-DONNO ET AL. 2010, SHADWICK ET AL. 2009); de vertegenwoordigers worden alle gekenmerkt door eensporige vruchtlichamen, wat wordt gezien als een evolutionair tussenstadium naar meersporigheid. Ook wordt momenteel betwijfeld of de eerste twee samen en ook al deze drie groepen tezamen een monofyletische groep vormen binnen de Amoebozoa. Enkele groepen die vroeger tot de slijmzwammen werden gerekend blijken te behoren tot de Rhizaria - Cercozoa (nl. de Plamodiophoraceae) en de Excavata – Heterolobosea (nl. de Acrasida, een groep lijkend op de cellulaire slijmzwammen).

#### DICTYOSTELA - CELLULAIRE SLIJMZWAMMEN

Cellulaire slijmzwammen worden gekenmerkt door een aggregatieplasmodium of pseudoplasmodium gevormd uit haploïde, amoëboïde cellen; deze slijmzwammen zijn dan ook nauw verwant aan de echte amoëben. De celwand van de sporen is gevormd uit cellulose. Er zijn geen flagellate stadia gekend. Cellulaire slijmzwammen zijn terrestrisch.

#### Cyclus

De levenscyclus van cellulaire slijmzwammen is haplontisch met een zygotische meiose. Uit de sporen kiemen haploïde amoëben die na een voedingsperiode met snelle vegetatieve vermenigvuldiging elkaar aantrekken en op die manier een aggregatieplasmodium vormen. In dit plasmodium zullen op een gegeven moment twee amoëben versmelten tot een zygote, waaromheen een macrocyst gevormd worden. Hierbij trekt de zygote andere amoëben aan. De amoëben rond de zygote vormen een beschermende wand van cellulose. Binnen deze wand vindt meiose plaats. Daarop vindt een aantal mitosen plaats waarbij talrijke haploïde sporen gevormd worden. De mitose is 'normaal', dus met centriolen en een kernwand die desintegreert. Ongeslachtelijke voortplanting gebeurt door encytering van individuele amoëben tot microcysten tijdens ongunstige periodes. Ook groepen van amoëben kunnen encyteren tot een sorocarp en zo overleven.

#### Ecologie

Cellulaire slijmzwammen voeden zich met bacteriën door fagocytose, waarbij de celwand de bacteriën dus omsluiten en opnemen.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er 89 soorten beschreven (STEPHENSON 2010). Uit Nederland zijn vertegenwoordigers van deze groep nog niet gemeld, maar er worden ongeveer 14 soorten verwacht (SWANSON ET AL. 1999).

#### Voorkomen

Dictyostela komen algemeen voor in bodems en strooisel in bossen, vooral in de tropen.

#### Determinatie

STEPHENSON 2010.



#### MYXOMYCOTA (MYXOGASTRIA) - ECHTE SLIJMZWAMMEN

Echte slijmzwammen bezitten een diploïd, meerkernig fusieplasmodium. De celwand van de sporen bevat cellulose en galactosamine. De reservestof in de sporen is glycogeen. De flagellate stadia zijn gekenmerkt door twee zweepflagellen waarbij één flagel vaak sterk gereduceerd of soms zelfs afwezig is. De plasmodia van de Myxomycota bezitten geen celwand maar zijn omgeven door een dunne slijmschede. Het plasmodium is vaak een waaiervormig met protoplasmatische buizen gevormd uit licht verdikt protoplasma. De plasmodia zijn ook vaak felgekleurd; de pigmenten zijn echter totaal verschillend van de pigmenten in de Fungi. De systematiek van de Myxomycota is gebaseerd op de complexiteit van de vruchtlichamen. De volgende orden bezitten vaak bleek gekleurde vruchtlichamen: Liceales zonder capillitium en columella (*Lycogala*, *Cribraria*); Echinosteliales met columella; Trichiales zonder columella, met capillitium (*Trichia*). De volgende orden hebben vruchtlichamen die vaak feller gekleurd of opvallend gevormd zijn: Physarales met zwarte tot violet of roze sporen, peridium bevat vaak kalk (*Didymium*, *Fuligo*, *Badhamia*); Stemonitales met vaak grote vruchtlichamen die aan het substraat vastzitten met een hypothallus (*Stemonites*, *Comatrachia*, *Lamproderma*). Echte slijmzwammen zijn terrestrisch.

#### Cyclus

De Myxomycota zijn diplo-haplonten met een heteromorfe generatiewissel. De haploïde fase wordt gekenmerkt door vrijlevende amoëben of flagellaten; de diploïde fase wordt gekenmerkt door een fusieplasmodium. Uit de sporen kiemen haploïde flagellaten of amoëben die een tijdlang vrij leven; flagellaten kunnen overgaan in amoëben en omgekeerd (haploïde fase). De individuele vrijlevende amoëben of flagellaten afkomstig uit de sporen kunnen encyteren tot microcysten. Afhankelijk van de ouderdom van de cellen of onder invloed van welbepaalde milieuomstandigheden versmelten twee amoëben/flagellaten tot een

▲ Gewone boomwrat  
*Lycogala epidendrum*

diploïde amoebozygote. Door opeenvolgende kerndelingen in de zygoten ontstaat een plasmodium; verschillende plasmodia kunnen met elkaar versmelten. Dit plasmodiale stadium is de diploïde fase. Het plasmodium of de individuele amoeben/flagellaten voeden zich fagotroof met bacteriën, gistcellen, schimmelsporen of detrituspartikels. Het plasmodium kan ook rechtstreeks voedingsstoffen uit het omringende medium opnemen via diffusie. Het plasmodium groeit aan door assimilatie van opgenomen voedsel in het cytoplasma; er vinden dus geen celdelingen plaats.

Onder bepaalde omstandigheden vormt het plasmodium vruchtlichamen. In deze vruchtlichamen worden weer cellen gevormd waarvan bepaalde differentiëren tot sporen. In de sporen ondergaan de diploïde kernen een meiose (reductiedeling). De mitose is normaal, dus met centriolen en een celwand die desintegreert; de chromosomen zijn uitzonderlijk klein. Drie van de vier haploïde kernen verdwijnen zodat uit elke spore één haploïde flagellaat/amoebe kiemt. De vruchtlichamen worden óf door een deel van het plasmodium gevormd (dit vruchtlichaam wordt dan het sporangium genoemd), óf door het gehele plasmodium.

#### Ecologie

Echte slijmzwammen zijn heterotrofe organismen die detritus, bacteriën, gisten en fungi(sporen) opnemen. Slijmzwammen kunnen zich langzaam voortbewegen en laten vaak een slijmspoor achter.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er circa 900 beschreven soorten (ADL 2007). In Nederland zijn 254 soorten gemeld (VAN HOOFF 2006). Er zijn

verschillende soorten beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren door N.E. Nannenga-Bremekamp.

#### Voorkomen

Er worden vier habitats met een verschillende soortensamenstelling onderscheiden. (i) Rottend hout, waar 30-70% van alle soorten leeft, vooral in gematigde en boreale klimaatzones. De meeste van deze soorten vormen grote, macroscopische plasmodia. Ze hebben meestal een duidelijke seizoensvoorkeur in de vorming van sporen. (ii) De bast van levende bomen en struiken, waar bijna alle soorten slechts zeer kleine plasmodia vormen. (iii) De bovenste bodemlaag, waar ze leven op afgevallen blad en andere afgevallen plantendelen. Ze vormen veelal grote plasmodia, maar zijn moeilijk te vinden. Ook deze soorten hebben meestal een duidelijk seizoensgebonden piek in sporenvorming. (iv) Op uitwerpselen van herbivore zoogdieren en vogels; dit zijn gespecialiseerde organismen en er zijn relatief weinig soorten. Daarnaast is er een aantal specifieke habitats, zoals in mossen, waarschijnlijk gerelateerd aan cyanobacteriën, en hoog in de bergen op plantenresten in de buurt van smeltwater (NOVOZHILOV ET AL. 2000). Algemeen werd aangenomen dat de soorten wijde verspreidingen kennen en een aantal zelfs (bijna) kosmopolitisch zijn. Recent is echter aangetoond dat de verspreiding van echte slijmzwammen bepaald wordt door verschillen in klimaat en vegetaties op wereldschaal en ecologische variatie in bepaalde habitats op lokale schaal (STEPHENSON ET AL. 2008).

#### Determinatie

NANNENGA-BREMEKAMP 1979, 1983, ING 1999, STEPHENSON 2010.

Unikonta (supergroep) ► Amoebozoa (fylum) ► Lobosea (klasse)

#### LOBOSEA (LOBOSE AMOEBAE, GYMNAMEBAE) - AMOEBEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND ruim 150 gevestigd  
WERELD ruim 1300 beschreven

▼  
*Amoeba proteus*

▶▶  
*Arcella gibbosa*

De klasse Lobosea omvat de 'echte' amoeben, eencelligen met lobvormige pseudopodiën (ook lobopodia genoemd), vaak naakt ('Gymnamebae'), maar veel soorten, zoals de Arcellinida, ook met een huisje (testa) van organisch materiaal, of soms ook voorzien van minerale deeltjes (kiezel,

kalk). De testa heeft één opening. Lobosea hebben geen flagellaat stadium. De lengte van de soorten varieert van enkele micrometers tot wel 5 mm. Er zijn één, twee of meer celkernen. De indeling en verwantschappen van de amoeben is nog sterk in beweging. Onder andere worden de



volgende groepen onderscheiden: Tubilinea (waaronder de echte amoeben in Tubilinida en de Arcellinida), Flabellinea en Variosea (PAWLOWSKI & BURKI 2009), maar het is onzeker of de groep in zijn geheel monofyletisch is. Amoeben omvatten zowel vrijlevende soorten in zee, zoet water, of in de bodem op het land, als parasitaire vormen.

### Cyclus

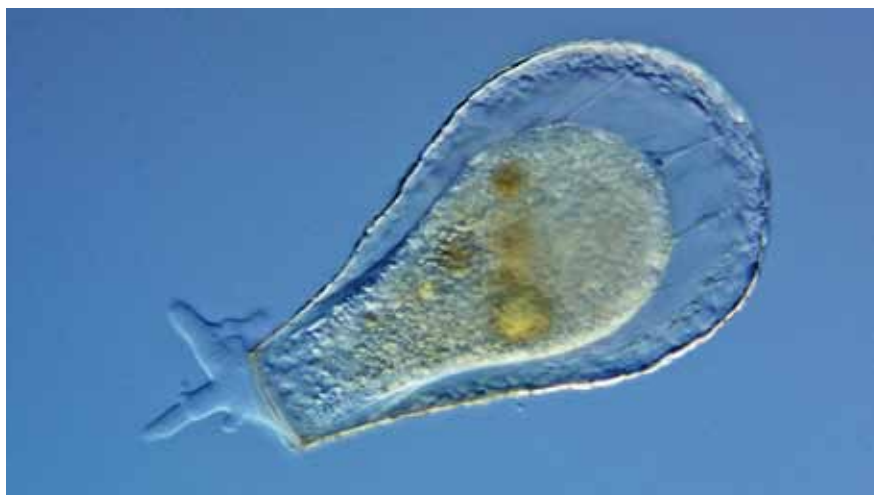
De voortplanting is doorgaans ongeslachtelijk door deling. Onder ongunstige omstandigheden vormen veel soorten cysten, die langdurige droogte kunnen doorstaan. Bij Arcellinida is aangetoond dat in de cysten meiose kan plaatsvinden, waardoor wellicht toch geslachtelijke voortplanting voorkomt (MEISTERFELD 2000A).

### Ecologie

Amoeben leven van allerlei dood of levend organisch materiaal dat door de cel door middel van fagocytose kan worden opgenomen, zoals bacteriën, fungi (waarvan de hyfen geperforeerd worden), kleine algen en andere eencelligen.

### Diversiteit

De omvang van deze groep is wat lastig vast te stellen omdat veel soorten die vroeger onder de amoeben werden gerangschikt, verhuisd zijn naar andere groepen zoals de Heterolobosea (Excavata), Cercozoa (Chromalveolata) of de kleine unikonta fyla hierna (o.a. PAWLOWSKI & BURKI 2009). Wereldwijd zijn ten minste 1300 soorten beschreven (ADL ET AL. 2007). In Nederland zijn ten minste 150 soorten gemeld: Siemensma (1987) meldt 54 vrijlevende soorten die hiertoe behoren, Dresscher (1976) meldt circa 100 soorten Arcellinida. *Trichamoeba sinuosa* is beschreven op grond van Nederlands materiaal.



### Voorkomen

Amoeben komen overal voor waar het vochtig is, van vochtig mos tot in de open oceaan, en er zijn ook heel wat parasieten bij dier en mens. Arcellinida leven uitsluitend in zoet water en vooral veel in mos, zoals *Sphagnum* (in Nederland onderzocht door HOOGENRAAD 1934). De testa blijft na de dood intact, en daarmee kan de aanwezigheid van soorten vaak later nog vastgesteld worden, ook fossiel. In de bodem kunnen wel 1 tot 100 miljoen Arcellinida per m<sup>2</sup> voorkomen en jaarlijks een biomassa van 1 tot 200 gram produceren (MEISTERFELD 2000A).

### Determinatie

HOOGENRAAD & DE GROOT 1940, HARNISCH 1968, VAN ESSEN 1968, RAINER 1968, GROSPIETSCH 1972, PAGE 1976, 1988, SIEMENSMA 1987, PAGE & SIEMENSMA 1991, MEISTERFELD 2000A.

▲  
*Nebela*

Unikonta (supergroep) ► Opisthokonta

## OPISTHOKONTA

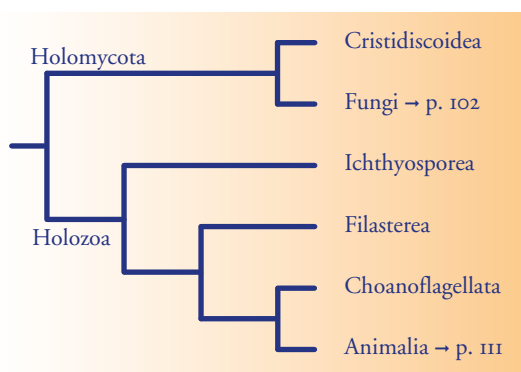
ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Opisthokonta worden gekenmerkt doordat de ene flagel aan de achterkant van de cel is ingeplant; bovendien hebben ze de vorm van de mitochondriën gemeen. Er vindt momenteel veel grootschalig moleculair onderzoek plaats naar de verwantschapsrelaties tussen de schimmels en dieren, waarbij vooral de vraag is welke groepjes eencelligen als zustergroep van de hoofdgroepen beschouwd kunnen worden en de biologisch relevante vraag hoe dan de meercelligheid is ontstaan (MINGE ET AL. 2009, RUIZ-TRILLO 2007, 2008, SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008, STEENKAMP ET AL. 2006). De Opisthokonta bestaan uit de Holomycota met de Nucleariidae (Cristidiscoidea) en de schimmels (Fungi), en de Holozoa met de Ichthyosporea, Filasterea, Choanoflagellata en de dieren (Animalia). De eencellige groepen worden hier kort besproken, waarna de schimmels (Fungi) en dieren (Animalia) volgen.

### CRISTIDISCOIDEA (NUCLEARIIDAE)

Een kleine groep amoeben (wereldwijd acht beschreven soorten) met draadvormige pseudopodiën, die in zoet water of in de bodem leven. Bij moleculair onderzoek blijken ze de zustergroep van de Fungi te vormen (STEENKAMP ET AL. 2006).

NEDERLAND ruim 38.000 gevestigd (waarvan ca. 805 exoten)  
WERELD ca. 1.570.000 beschreven



In Nederland komen drie soorten uit het genus *Nuclearia* voor (SIEMENSMA 1981, 1987). Voor determinatie zie ook Page & Siemensma (1991).

### ICHTHYOSPOREA

Een kleine groep (wereldwijd 24 beschreven soorten) van eencellige parasieten van gewervelde dieren (Vertebrata), geleedpotigen (Arthropoda) en weekdieren (Mollusca).

Sommige soorten zijn echter vrijlevend, amoëboïd, soms met een flagel. De levenscyclus is nog grotendeels onbekend. Deze groep is pas recent ontdekt als aparte clade, verwant aan dieren en schimmels. Hij wordt ook wel Mesomycetozoa genoemd. De eerder bekende soorten werden beschouwd als schimmels, algen of protozoën (MENDOZA ET AL. 2002). De ontdekking van deze groep en het volgende fylum is van belang om het ontstaan van de dieren te verklaren (RUIZ-TRILLO ET AL. 2008, SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Enkele voorbeelden van Ichthyosporia zijn: *Amphibocystidium ranae*, een parasiet van kikkers die mogelijk in ons land voorkomt; *Ichthyophonus hoferi*, een wijdverspreide visparasiet (in zee en zoet water); *Pseudoperkinsus tapetis*, een commensaal in tweekleppigen; en *Psorospermium haeckeli* in zoetwaterkreeften. *Rhinosporidium seeberi* veroorzaakt rhinosporidiosis bij de mens. Dit is een ziekte die vooral endemisch is in India en omstreken, maar ook in Nederland is waargenomen op mensen die daarvandaan kwamen.

#### FILASTEREA

Dit is een pas in 2008 opgericht fylum voor twee of drie soorten eencelligen, *Ministeria vibrans* en *Capsaspora owczarzaki*, die gezamenlijk de zustergroep vormen van de choanoflagellaten plus dieren (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Tussen deze groepen bestaan grote overeenkomsten in een groot aantal eiwitten die onder andere te maken hebben met cel-

aanhechting en communicatie tussen de cellen. Juist deze eigenschappen hebben de ontwikkeling van meercellige dieren mogelijk gemaakt (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008, RUIZ-TRILLO ET AL. 2007, 2008). *Ministeria vibrans* is een vrijlevende soort in zee, beschreven van Zuid-Engeland, en zou in de Noordzee voor kunnen komen. *Capsaspora* is een symbiont van tropische zoetwaterlongslakken (*Biomphalaria*).

#### CHOANOFLAGELLATA - CHOANOFLAGELLATEN

De choanoflagellaten vormen een groep van eencelligen met één flagel die wordt omgeven door een trechtervormige kraag van tentakeltjes (microvilli). Er zijn zowel vastzittende soorten als planktonische, soms met een lorica ('huisje') van kiezel; sommige soorten vormen kolonies. Choanoflagellaten komen in zee en zoet water voor. Er is een opvallende gelijkheid tussen deze eencellige organismen en de trilhaarcellen (choanocyten) van de sponzen (Porifera), waardoor al lang gediscussieerd werd over de mogelijkheid dat choanoflagellaten 'voorouders' van sponzen zouden zijn. Op grond van de moleculaire analyses kan nu gesteld worden dat de choanoflagellaten de zustergroep van de meercellige dieren zijn (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Wereldwijd zijn ongeveer 120 soorten beschreven (ADL ET AL. 2007). In Nederland zijn circa 16 soorten vastgesteld (DRESSCHER 1976). Ze kunnen onder andere gedetermineerd worden met Leadbeater & Thomsen (2000).

Unikonta (supergroep) ► Opisthokonta ► Fungi

#### FUNGI - SCHIMMELS

EEF ARNOLDS, THOM KUYPER, JOOST J.A. STALPERS & AAD J. TERMORSHUIZEN

NEDERLAND ruim 10.300 gevestigd (waarvan ca. 150 exoten)  
WERELD ca. 100.000 beschreven

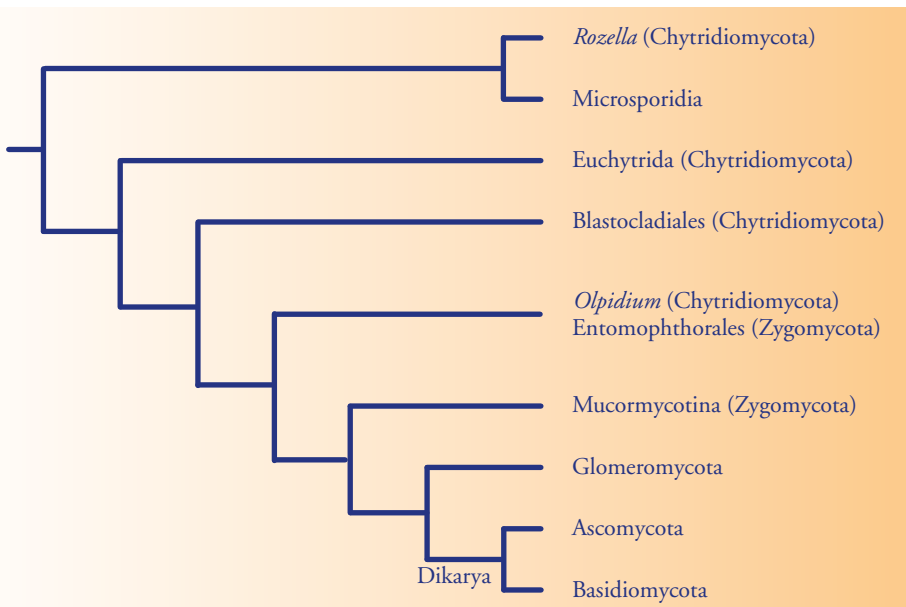
De echte schimmels behoren tot het rijk van de Fungi of Eumycota. Vaak worden ook vertegenwoordigers van de supergroep Chromalveolata (zie boven, o.a. Oomycota) en de hierboven behandelde Eumycetozoa tot het werkveld van de mycologie gerekend.

De schimmels worden verdeeld in zes fyln, onderscheiden op grond van de sporenvormende structuren (KIRK ET AL. 2008):

Microsporidia, chytridiomyceten (Chytridiomycota), zygomyceten (Zygomycota), glomeromyceten (Glomeromycota), ascomyceten (Ascomycota) en basidiomyceten (Basidiomycota). Over de eerste vier groepen is in Nederland relatief weinig bekend. De glomeromyceten vormen een betrekkelijk soortenarme groep (ca. 160 beschreven soorten wereldwijd), maar zijn ecologisch van groot belang omdat deze schimmels endomycorrhiza vormen met het overgrote deel van de landplanten. Ze zijn fossiel gevonden in de wortels van de meest oorspronkelijke groep van vaatplanten, de Rhyniophyta (ca. 400 miljoen BP; BONFANTE & GENRE 2008).

Het grootste fylum wordt gevormd door de ascomyceten of zakjeszwammen (Ascomycota), waarbij de sporen worden gevormd binnenin 'zakjes' (asci). Tot deze groep behoren bekende paddenstoelen als bekerzwammen *Peziza*, morieljes *Morchella* en truffels *Tuber*, maar ook tal van microscopisch kleine plantenparasieten en bakkersgist *Saccharomyces cerevisiae*. Een grote groep ascomyceten, namelijk de korstmossen (Lichenes), leeft obligaat of een groot deel van hun levenscyclus in symbiose met algen of cyanobacteriën. Deze groep schimmels wordt hier bij de soortaantallen wel meegenomen, maar verder in dit boek in een afzonderlijke tekst behandeld.

De basidiomyceten of steeltjeszwammen (Basidiomycota) zijn de tweede zeer omvangrijke groep binnen de schimmels. Hier worden sporen gevormd op uitsteeksels (sterigmen) aan de buitenzijde van meestal knotsvormige cellen. Slechts een paar basidiomyceten zijn geassocieerd met algen en wor-



den ook als korstmossen beschouwd. De basidiomyceten worden onderverdeeld in drie subfyla: Agaricomycotina, Ustilagomycotina en Pucciniomycotina. Het merendeel van de paddenstoelen hoort tot de eerste groep, waaronder plaatjeszwammen (Agaricales), boleten (Boletales) en buisjeszwammen (Polyporales). Tot de Ustilagomycotina behoren de brandzwammen (Ustilaginales), tot de Pucciniomycotina de roestzwammen (Pucciniales, tot voor kort Uredinales). Beide groepen bevatten hoofdzakelijk plantenparasieten.

Daarnaast is van een grote groep schimmels – aangeduid als deuteromyceten (Deuteromycota), Fungi Imperfecti of conidienschimmels – (nog) geen geslachtelijk stadium bekend, hoewel ze fylogenetisch wel tot één van de bovengenoemde fyla behoren. Deze groep is dus geen taxonomische eenheid maar een kunstmatige groep. Voorbeelden van deuteromyceten zijn penseelschimmels *Penicillium* en insectenschimmels *Paeclomyces*.

Het systeem van de schimmels heeft door de moleculaire revolutie ingrijpende veranderingen ondergaan en die veranderingen gaan in hoog tempo door. Twee van de bovengenoemde fyla (Chytridiomycota en Zygomycota) blijken polyfyletisch te zijn in een recente analyse (JAMES ET AL. 2006), zoals ook te zien is in de stamboom hier die gebaseerd is op dat artikel. Te verwachten is dat op grond van moleculaire kenmerken de meeste deuteromyceten tot Ascomycota kunnen worden herleid. Moleculair onderzoek heeft aangetoond dat sommige traditionele groepen paddenstoelen kunstmatige eenheden zijn, zoals de buikzwammen ('gasteromyceten'), plaatjesloze vlieszwammen ('aphyllophorales') en trilzwammen ('phragmobasidiomyceten'). In veel populaire literatuur zijn deze categorieën echter nog steeds in gebruik. Van bijna 100 soorten schimmels is het volledige genoom inmiddels bekend.

Naast de hierboven gegeven formele taxonomische indeling bestaat er een veel gebruikte informele indeling van schimmels in macrofungi (paddenstoelen) en microfungi (schimmels in strikte zin). Deze tweedeling is wel pragmatisch maar niet consequent en valt niet samen met een taxonomische classificatie. De macrofungi omvatten in principe schimmels met macroscopisch goed zichtbare vruchtlichamen, groter dan circa 1 mm. Binnen de basidiomyceten is de scheiding tussen macro- en microfungi eenvoudig. Alle plaatjeszwammen (Agaricales), plaatjesloze vlieszwammen ('aphyllophorales'), buikzwammen ('gasteromyceten') en trilzwammen ('phragmobasidiomyceten') horen tot de macrofungi, hoewel de vruchtlichamen van sommige soorten microscopisch klein zijn. Roestzwammen (Pucciniales) en brandzwammen (Ustilaginales) hebben dikwijls duidelijk waarneembare sporenvormende structuren, maar worden gewoonlijk toch tot de microfungi gerekend. De microfungi omvatten schimmels met vruchtlichamen die kleiner zijn dan 1 mm en gewoonlijk alleen onder de microscoop zichtbaar zijn, alsmede alle schimmels die geen vruchtlichamen vormen (deuteromyceten), hoewel sommige ongeslachtelijke voortplantingsstructuren van deuteromyceten meerdere centimeters groot en met het blote oog goed herkenbaar zijn, zoals insectenschimmels *Paeclomyces*. In de ascomyceten is de scheiding arbitrair. Een wisselend deel wordt tot macrofungi of microfungi gerekend en de scheiding loopt dwars door alle taxonomische groepen.

Het onderscheid tussen micro- en macrofungi wordt vooral gemaakt vanwege de consequenties die hun herkenbaarheid heeft voor de methodologie van onderzoek (MUELLER ET AL. 2004). Onderzoek aan microfungi wordt meestal uitgevoerd in gespecialiseerde laboratoria en is veelal gebaseerd op isolatie van de schimmels zelf of hun DNA uit allerlei substraten (GAMS 1992, LEIJ ET AL. 1995). Macrofungi worden doorgaans geïdentificeerd aan de hand van in het veld verzamelde vruchtlichamen. De vele vrijwilligers in Nederland leveren vrijwel alleen bijdragen aan onderzoek van deze groep. In Nederland worden echter wel steeds meer kleine ascomyceten door amateurs bestudeerd en herkend. Daarmee worden ze geleidelijk ingelijfd bij de macrofungi en verschuift de grens tussen beide groepen. Alleen over macrofungi worden in Nederland systematisch veldgegevens verzameld binnen het karteringsproject van de Nederlandse Mycologische Vereniging en het meetnet bospaddenstoelen als onderdeel van het Netwerk Ecologische Monitoring. Daarom wordt in dit hoofdstuk vooral deze groep belicht, hoewel ze wat diversiteit en ecologische rol betreft zeker niet belangrijker zijn dan microfungi.

### Cyclus

De wijze van voortplanting varieert binnen de schimmels sterk en is soms zeer gecompliceerd (ALEXOPOULOS ET AL. 1996). Hier kunnen slechts de belangrijkste processen schematisch worden besproken. Vruchtlichamen van ascomyceten en basidiomyceten (paddenstoelen) produceren vaak enorme aantallen sporen. Deze worden meestal met luchtstromingen verspreid, maar soms spelen bij de verspreiding dieren een belangrijke rol, bijvoorbeeld insecten bij stinkzwammen (Phallales) en zoogdieren bij de ondergrondse vruchtlichamen van truffels (onder andere *Tuber*).

De levenscyclus van de basidiomyceten begint met een eekernige, haploïde spore. Op een geschikt substraat groeit deze spore gewoonlijk uit tot een schimmeldraad met eekernige cellen, het primaire mycelium, dat in het algemeen een korte levensduur heeft. Een primair mycelium kan fuseren met een ander eekernig mycelium en zo een tweekernig (maar nog niet diploïd) mycelium vormen. De secundaire mycelia zijn in principe langlevend en kunnen jaarlijks opnieuw vruchtlichamen vormen. Ze kunnen zeer omvangrijk worden, maar vallen doorgaans op den duur in stukken uit elkaar. Een individuele schimmel kan onder de grond een enorme biomassa hebben. Het grootste levende organisme ter wereld zou een mycelium van een sombere honingzwam *Armillaria ostoyae* (Agaricales) zijn in Noord-Amerika met een oppervlakte van 8,9 km<sup>2</sup>, een geschat gewicht van 605 ton en een leeftijd van 2200 jaar. Een bekend fenomeen is de heksenkring die ontstaat als een mycelium zich in een geschikt milieu ongestoord naar alle zijden kan uitbreiden. In ongestoorde gebieden zijn heksenkringen bekend met een doorsnede van honderden meters en een geschatte ouderdom tot 650 jaar (MICHAEL ET AL. 1985).

Veel schimmels kennen naast een geslachtelijke ook een ongeslachtelijke voortplanting, waarbij het erfelijke materiaal ongewijzigd wordt doorgegeven. Zo vormen zich klonen met identiek genetisch materiaal. Ze kunnen zich verspreiden door ongeslachtelijke sporen, bijvoorbeeld conidiën. Sommige soorten planten zich uitsluitend ongeslachtelijk

voort: men gaat ervan uit dat de arbusculaire mycorrhiza-schimmels (Glomeromycota) het al 460 miljoen jaar zonder seks stellen. Er bestaan ook schimmels met zeer gecompliceerde cycli, waarbij verschillende typen sporen worden gevormd op verschillende gastheren. Deze 'waardwisselende' fungi komen vooral voor bij de plantenparasitaire roestzwammen (Pucciniales).

**Ecologie**

Fungi hebben geen bladgroen, waardoor ze niet kunnen fotosynthetiseren. Ze zijn voor hun koolstofvoorziening dus altijd afhankelijk van andere organismen (DIGHTON 2003). Op grond van de strategie om koolstof te verwerven kunnen drie functionele hoofdgroepen worden onderscheiden: saprotrofie, mycorrhizavorming en parasitisme.

Saprotrofe schimmels leven van de afbraak van dood organisch materiaal. Deuteromyceten en ascomyceten benutten overwegend eenvoudige organische verbindingen afkomstig van de inhoud van plantencellen en dierlijk weefsel. Veel

basidiomyceten zijn gespecialiseerd in de enzymatische afbraak van complexe polymeren, in het bijzonder lignine (GAMAU ET AL. 2007, RAYNER & BODDY, 1988). Dit zijn de belangrijkste bouwstenen van plantaardige celwanden, zoals aanwezig in bijvoorbeeld hout, bladeren en mest van planteneters. Sommige schimmels zijn generalisten, andere zijn gespecialiseerd op de afbraak van specifieke substraten. Zo groeit de sparrenkegelzwam *Strobilurus esculentus* uitsluitend op afgevallen kegels van de fijnspar *Picea abies*, de zeedenmycena *Mycena seynii* alleen op kegels van de zeeden *Pinus pinaster*. Andere fungi, meest ascomyceten, zijn gespecialiseerd in de afbraak van keratine, een belangrijk eiwit in haren, veren, horens en dergelijke. De vogelveerzwam *Onygena corvina* is de enige soort uit deze groep die tot de macrofungi wordt gerekend. Van de 2624 macrofungi die geanalyseerd zijn in het kader van de Rode Lijst (ARNOLDS & VEERKAMP 2008) leven er 1714 (65%) overwegend saprotroof. Daarvan groeien er 1006 (58%) voornamelijk op strooisel en grond, 565 (33%) op hout, 80 (5%) op kruidachtige planten en 63 (4%) op mest.



Basterdwederikroest - *Puccinia pulverulenta*



Seifertia azaleae



Torrubiella op spin



Grote parasolzwam - *Macrolepiota procera*



Gekraagde aardster - *Gastrum triplex*



Gele aardappelbovist - *Scloderma citrinum*



Gele kussentjeszwam - *Hypocrea aureoviridis*



Grote sponszwam - *Sparassis crispa*



Hulstdekselbekertje - *Trochila ilicina*



Rozetkussentjeszwam - *Hypocreopsis lichenoides*



Echte tonderzwam - *Fomes fomentarius*



Paarse eikenkorstzwam - *Peniophora quercina*



Kostgangersboleet - *Pseudoboletus parasiticus* op *Scloderma citrinum*



Kussenvormige jeneverbesroest - *Gymnosporangium tremelloides*



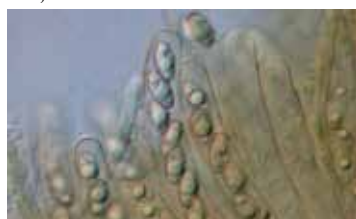
*Tinea nigra*



Mycorrhizavormende schimmels leven in mutualistische (tot wederzijds voordel strekkende) symbiose met wortels van levende planten. Zij ontvangen suikers van hun waardplanten in ruil voor een efficiënte toevoer van water en nutriënten, in het bijzonder stikstof en fosfor (GIRLANDA ET AL. 2007, SMITH & READ 2008). De taxonomische positie en morfologie van mycorrhizaschimmels zijn divers, evenals de functies voor planten. De twee belangrijkste typen zijn ectomycorrhiza en arbusculaire mycorrhiza. Ectomycorrhiza's worden vrijwel alleen gevormd door macrofungi, vooral basidiomyceten, waaronder bekende paddenstoelen als de vliegenzwam *Amanita muscaria*, eekhoornstjesbrood *Boletus edulis* en hanenkam *Cantharellus cibarius*. Een kleine groep ascomyceten vormt ook ectomycorrhiza, bijvoorbeeld de truffels (onder andere *Tuber*). Van de 2624 geanalyseerde soorten macrofungi in Nederland vormen er ten minste 726 (28%) ectomycorrhiza. Dit type komt vrijwel alleen voor bij bomen en struiken, waarbij de wortels geheel door een schimmelmantel worden omgeven. Arbusculaire mycorrhiza's

worden gevormd door in de bodem levende glomeromyceten. Over de taxonomie en diversiteit van deze schimmels is in Nederland veel minder bekend. Ten opzichte van ectomycorrhiza lijkt het om weinig soorten te gaan, naar schatting enkele tientallen. Het mycelium van deze fungi vormt geen mantel, maar dringt slechts hier en daar de wortels van de gastheer binnen en vormt in de cellen uitwisselingsstructuren (arbuskels), vaak ook opslagorganen voor koolhydraten (vesikels). Deze vorm van symbiose treedt op bij ongeveer 85% van de landplanten, vooral bij kruiden alsmede bij sommige houtige planten. Naast deze twee hoofdtypen zijn er specifieke mycorrhizatypen die voorkomen bij orchideeën en heideachtige planten (VAN DER HEIJDEN & SANDERS 2002).

Parasitaire schimmels onttrekken hun koolstof aan levende organismen. De belangrijkste parasieten horen tot de microfungi. Biotrofe parasieten zijn volledig afhankelijk van levende waardplanten, zoals alle roestzwammen (Pucciniales). Necrotrofe parasieten tasten vooral verzwakte

Vliegenzwam - *Amanita muscaria*Elzenvlag - *Taphrina alni*Inktviszwam - *Clathrus archeri*Krulhaarkelkzwam - *Sarcoscypha austriaca**Microsphaera alphitoides**Phragmidium rubi-idaei*Zeedenmycena - *Mycena seynii*Judasoor - *Auricularia auricula-judae*Kapjesmorielje - *Morchella semilibera*Vossenbesbladgast - *Exobasidium vaccinii*Kaasjeskruidroest - *Puccinia malvacearum**Penicillium chrysogenum*Brede aardtong - *Geoglossum cookeianum*Bruine bekerzwam - *Peziza badia*Kernzwamknopje - *Polydesmia pruinosa*

planten aan en kunnen ook saprotroof leven, bijvoorbeeld een buisjeszwam als de dennenmoorder *Heterobasidion annosum* en een plaatjeszwam als de echte honingzwam *Armillaria mellea*. Veel microfungi en enkele macrofungi zijn biotrofe parasieten op dieren, bijvoorbeeld de ascomyceet rupsendoder *Cordyceps militaris*, of op andere schimmels, bijvoorbeeld de kostgangersboleet *Pseudoboletus parasiticus*. Ook zijn er ziekteverwekkende schimmels op mensen, bijvoorbeeld *Candida albicans*. Van de 2624 geanalyseerde macrofungi staan er 84 (4%) bekend als necrotrofe en 29 (1%) als biotrofe parasieten.

De ecologische en economische betekenis van schimmels kan niet worden overschat. Een deel van de soorten wordt als schadelijk ervaren, namelijk indien mensen in het gedrag zijn dan wel voor mensen waardevolle organismen of goederen. De vruchtlichamen van een klein aantal macrofungi, in Nederland een tiental soorten, zijn dodelijk giftig, zoals de groene knolamaniet *Amanita phalloides*. Sommige microschemmels zijn pathogeen voor mensen (bv. *Aspergillus fumigatus* en *Coccidioides*-soorten), andere zijn opportunisten die alleen personen met een verzwakt afweersysteem kunnen infecteren (*Fusarium oxysporum*, *Rhizopus stolonifer*), weer andere produceren gevaarlijke toxines, zoals *Aspergillus flavus* (aflatoxine) en *Fusarium sporotrichoides* (trichothecenen). Houtafbrekende schimmels veroorzaken schade aan houten constructies en gebruiksvoorwerpen. Daarom moet hout in contact met de buitenlucht worden verduurzaamd door verf of andere middelen. De meest beruchte schimmel in gebruikshout is de echte huiszwam *Serpula lacrymans* die in staat is om in enkele jaren vloeren en funderingen te ondermijnen. Parasitaire schimmels kunnen grote economische schade veroorzaken in de land- en bosbouw (ZADOKS 2008). Een voorbeeld is de in Nederland algemene gele roest, die veroorzaakt wordt door *Puccinia striiformis*. Deze wereldwijd verspreide roestzwam tast de bladen aan van granen met op de bovenzijde van het blad lichtgele tot oranje sporenhooptjes. De ziekte kan alleen bestreden worden door gebruik van de modernste rassen of de inzet van bestrijdingsmiddelen. Problematisch is dat de roestschimmel resistentie van de granen snel weet te doorbreken, zodat er steeds weer nieuwe rassen ontwikkeld moeten worden.

De positieve aspecten van schimmels overheersen echter. Ze zijn alomtegenwoordig en terrestrische ecosystemen zijn vanaf het begin van de kolonisatie van het land zonder deze organismen ondenkbaar. Zonder de afbraak van houtbestanddelen en andere complexe organische stoffen door schimmels zouden stofkringlopen spoedig tot stilstand komen (DIGHTON 2007). De wijde verbreiding van mycorrhiza indiceert het belang van deze vorm van symbiose voor de plantengroei. Algemeen wordt aangenomen dat de verovering van het land door de voorlopers van de huidige planten slechts mogelijk was dankzij de symbiose met arbusculaire mycorrhizaschimmels. Parasitaire schimmels spelen een belangrijke rol bij de regulering van populaties van planten en in mindere mate dieren. Daarnaast zijn er specifieke producten die uit schimmels worden geoogst. De bekendste voorbeelden zijn eetbare paddenstoelen die zowel uit natuurlijke ecosystemen als in cultuur kunnen worden verkregen, zoals de gekweekte champignon *Agaricus bisporus*

(gecultiveerd, maar ook gevestigd), oesterzwam *Pleurotus ostreatus* (gecultiveerd, maar ook gevestigd) en hanenkam *Cantharellus cibarius* (nog niet in cultuur). Enkele inheemse plaatjeszwammen ('paddo's') bevatten psychoactieve stoffen en worden als geestverruimend middel gebruikt, bijvoorbeeld het puntig kaalkopje *Psilocybe semilanceata*. Zeer belangrijk is de productie van antibiotica, bijvoorbeeld penicilline uit het deuteromycetengenus *Penicillium*. Voor de bereiding van brood en alcoholische dranken zijn gisten *Saccharomyces* essentieel.

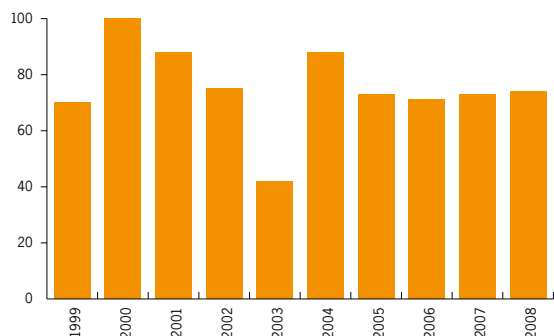
### Diversiteit

Wereldwijd zijn er bijna 100.000 soorten beschreven (HAWKSWORTH 2001). Schattingen van het werkelijke aantal soorten kennen een grote onzekerheidsmarge. Vaak wordt het getal genoemd van 1,5 miljoen soorten wereldwijd en de hoogste schatting geeft aan dat er mogelijk tien miljoen soorten bestaan (HAWKSWORTH 2001). In Nederland zijn momenteel ruim 10.300 gevestigde soorten bekend, waarvan ruim 4000 macrofungi, ruim 5350 microfungi en 950 soorten korstmossen, maar dit aantal zal bij intensiever onderzoek nog sterk stijgen, vooral bij de microfungi. Formeel zijn hiervan circa 1200 soorten macrofungi in Nederland nog niet-gevestigd omdat ze pas de laatste tien jaar zijn geregistreerd. Aangenomen mag worden dat meer dan 95% van deze soorten reeds langer aanwezig is, maar dat ze niet eerder zijn opgemerkt. Daarom worden ze in deze bijdrage wel tot de gevestigde soorten gerekend. Onder de gevestigde soorten bevinden zich circa 150 exoten. Op grond van Nederlands materiaal zijn tientallen micro- en macrofungi beschreven. De meeste nieuwe soorten macrofungi zijn beschreven tussen 1970 en 2000 in de plaatjeszwammen (Agaricales), vooral in de genera satijnzwam *Entoloma*, vezelkop *Inocybe*, franjehoed *Psathyrella* en inktzwam *Coprinus*. Een actueel overzicht van deze soorten is niet voorhanden. Er is nooit speciale aandacht besteed aan het behoud van typelocaties. Een deel van de in Nederland beschreven soorten is (nog) niet elders gevonden en dus potentieel endemisch.

### Voorkomen

Schimmels zijn alomtegenwoordig in alle ecosystemen, maar schaars in aquatische systemen; daar komen uitsluitend microfungi voor. Over aquatische fungi is in Nederland zeer weinig bekend. De kennis over de verspreiding en diversiteit van terrestrische saprotrofe microfungi is fragmentarisch omdat deze berust op een beperkt aantal isolaten uit vooral landbouwgronden (DOMSCH ET AL. 2007, GAMS 1992). Naar schatting 1000-2000 soorten microfungi zijn plantenpathogenen, waarvan zo'n 100 soorten bodemgebonden zijn en de rest bovengrondse plantendelen aantast. Slechts een klein aantal van deze pathogenen is landbouwkundig van groot belang.

We beperken ons verder tot de macrofungi, die alleen aanwezig zijn in terrestrische ecosystemen. De soortenrijkste gebieden zijn te vinden in het rivierengebied, het Zuid-Limburgse heuvelland en op de hogere zandgronden. Uit sommige kilometerhokken in deze streken zijn meer dan 700 soorten bekend (JALINK 1999). Het soortenaantal wordt echter niet zozeer bepaald door bodemomstandigheden als wel door de aanwezigheid van oude, ongestoorde bossen.

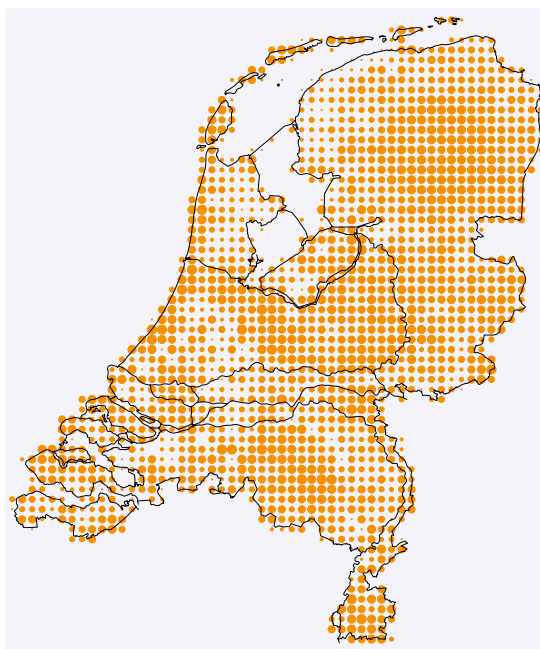


De diversiteit van macrofungi wordt gewoonlijk bepaald op een oppervlakte van 1000 m<sup>2</sup> omdat individuele mycelia vaak vele vierkante meters groot zijn. Op voedselarme zandgronden worden in naaldbossen gemiddeld 72 soorten macrofungi gevonden op een oppervlakte van 1000 m<sup>2</sup> en in loofbossen 110 soorten (VEERKAMP 2005). Het rijkst aan soorten zijn oude loofbossen op basenrijke leem met gemiddeld 154 soorten (maximaal 198) per 1000 m<sup>2</sup>. Gemiddeld groeit ongeveer de helft van de soorten op houtige substraten. Ook schrale graslanden kunnen met 50-65 soorten per 500 m<sup>2</sup> rijk zijn aan soorten macrofungi, voornamelijk saprotrofe soorten op strooisel, humus en op mest van grazers (ARNOLDS 1981). Het aantal soorten macrofungi is gering op voedselrijke, gestoorde bodems, bijvoorbeeld in akkers.

Voor- en achteruitgang van soorten is alleen gedocumenteerd voor macrofungi. Voor de meest recente Rode Lijst zijn 2624 soorten in beschouwing genomen. Daarvan staan er 1619 (62%) op de Rode Lijst, waaronder 171 soorten die sinds 1988 niet meer in Nederland zijn waargenomen en als verdwenen worden beschouwd (ARNOLDS & VEERKAMP 2008). De belangrijkste oorzaak voor de achteruitgang van paddenstoelen is tegenwoordig vermeting, terwijl ook verzuring en verdroging hun tol eisen. Daarnaast hebben veel soorten baat bij specifieke beheersmaatregelen (KEIZER 2003).

Voor de macrofungi is het aantal bekende soorten sinds de standaardlijst uit 1995 (ARNOLDS ET AL. 1995) gestegen van 3488 tot 4745 medio 2008 (digitale standaardlijst Nederlandse Mycologische Vereniging, [www.mycologen.nl](http://www.mycologen.nl)). De veranderingen voor de belangrijkste taxonomische groepen zijn in de tabel weergegeven. Hierbij zijn de kunstmatige groepen binnen de basidiomyceten nog wel onderscheiden. De toename van het aantal basidiomyceten met 13% wordt veroorzaakt door diverse factoren: intensiever veldonderzoek, opsplitsing van soorten op grond van taxonomische studies en nieuwe vestigingen in Nederland. Waarschijnlijk is de laatste factor het minst van belang. De grote toename van het aantal phragmobasidiomyceten is vooral te danken aan de sterk toegenomen aandacht van veldmycologen voor kleine en onopvallende fungi. Dit verklaart ook de enorme toename van het aantal geregistreerde ascomyceten, waarbij tevens een verschuiving heeft plaatsgehad van de begrenzing van macrofungi naar steeds minder opvallende soorten. Het einde hiervan is nog niet in zicht. Uiteindelijk valt te verwachten dat het aantal ascomyceten het aantal basidiomyceten in Nederland zal overtreffen.

Recente vestigingen door areaaluitbreiding of aanvoer vanuit andere streken zijn slechts voor weinig macrofungi



◀◀ Trenddiagram bospaddenstoelen (macrofungi). Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: Nederlandse Mycologische Vereniging & CBS.

▶ Aantal waargenomen soorten paddenstoelen per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 833-1663 soorten. Bron: Nederlandse Mycologische Vereniging.

goed gedocumenteerd, bijvoorbeeld voor de spectaculaire inktviszwam *Clathrus archeri* die bij toeval in 1914 vanuit Australië in de Vogezen is ingevoerd, in 1973 ons land heeft bereikt en thans volledig is gevestigd. Ook onder de plantenpathogene microfungi zijn enkele bekende voorbeelden. De veroorzaker van de iepenziekte ('Dutch elm disease'), *Ophiostoma novo-ulmi*, die in Europa tot een massaal afsterven van iepen *Ulmus* heeft geleid, is een bastaard tussen de Aziatische soort *O. himal-ulmi* (ingevoerd omstreeks 1915) en de in Europa en Noord-Amerika voorkomende *O. ulmi*.

#### Determinatie

Macrofungi: BREITENBACH & KRÄNZLIN 1984-2005. Plaatjeszwammen in wijde zin: BAS ET AL. 1988-2005, KNUDSEN & VESTERHOLT 2008. Microfungi: ELLIS & ELLIS 1997, 1998. Plaatjesloze vlieszwammen, buikzwammen, trilzwammen: JÜLICH 1984, HANSEN & KNUDSEN 1997. Ascomyceten gerekend tot de macrofungi: HANSEN & KNUDSEN 2000.

#### Tabel

Veranderingen in bekende aantallen soorten van enkele groepen macrofungi in Nederland tussen 1995 en 2008 (naar ARNOLDS ET AL. 1995 en de interactieve soortenlijst van de Nederlandse Mycologische Vereniging ([www.mycologen.nl](http://www.mycologen.nl))).

Taxonomische groep	Aantal soorten Standaardlijst 1995	Aantal soorten met aanvullingen tot 2008	Toename aantal soorten in %
<b>Macrofungi totaal</b>	3488	4745	36
Basidiomycota	2709	3063	13
<i>Agaricales</i>	1985	2207	11
<i>Aphylliphorales</i>	547	638	16
<i>Gasteromyceten</i>	95	96	1
<i>Phragmobasidiomyceten</i>	82	122	49
Ascomycota	779	1682	116

## LICHENES - KORSTMOSSEN

LAURENS B. SPARRIUS &amp; ANDRÉ APTROOT

NEDERLAND 947 gevestigd (waarvan 4 exoten)  
WERELD ca. 17.500 beschreven

Korstmossen of lichenen zijn een symbiose van twee organismen: een schimmel en een alg of cyanobacterie. De schimmel betreft een deel van zijn voedingsstoffen uit levende algen. Een korstmos krijgt de naam van de schimmel, die meestal een ascomyceet is. Binnen de korstmossen zijn er veel minder algen- dan schimmelsoorten; veel soorten delen dus dezelfde algensoort. De algensoorten behoren tot verschillende groepen groenwieren, o.a. de Trebouxiaceae in de Chlorophyceae en *Trentepohlia* in de Ulvophyceae. Een eenduidige afgrenzing tussen korstmossen en andere schimmels is niet te maken, al is het maar omdat in sommige genera zowel saprofytische schimmels als korstmossen voorkomen. Ook zijn er soorten waarvan sommige exemplaren een deel van hun levenscyclus als korstmos leven en een ander deel als saprofyt. Een bijzondere groep schimmels, zowel ascomyceten als basidiomyceten, parasiteert op echte korstmossen. Deze soorten worden vaak bestudeerd door lichenologen. Bijna alle soorten komen op het land voor. Ongeveer een derde van de Nederlandse soorten leeft als epifyt op bomen. De andere soorten leven op de grond, hout of steen. Sommige soorten groeien rond de vloedlijn op zeedijken of op stenen in beekjes.

## Cyclus

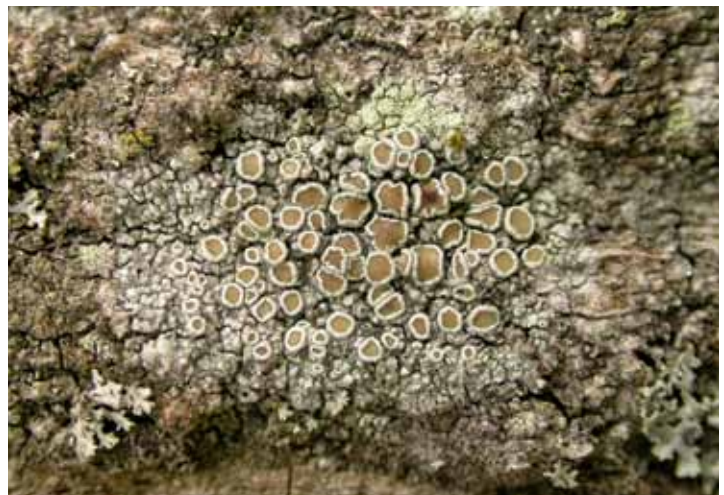
Binnen de korstmossen zijn er twee duidelijke vormen van verspreiding: vegetatief en met schimmelsporen. Omdat een korstmos uit twee organismen bestaat, zijn in de loop van de evolutie steeds meer soorten ontstaan die zich hoofdzakelijk verspreiden met fragmenten waarin schimmel en algen samen aanwezig zijn. Dat gebeurt bij veel soorten met fijn poeder (sorediën). De meeste lokale populaties van deze soorten zijn dus klonaal ontstaan. Korstmossen die zich generatief vermenigvuldigen, kunnen dat alleen met schimmelsporen doen. Ze hebben in hun levenscyclus één moeilijk moment: het punt dat een gekiemde schimmelspore een geschikte alg moet vinden. Het voornaamste probleem is dat een van de algemeenste algengenera in korstmossen (*Trebouxia*) niet vrijlevend voorkomen. Een korstmos kan daarom gewoonlijk alleen ontstaan uit een schimmelspore als de alg afgepakt wordt van een ander korstmos, bijvoorbeeld van een exemplaar in slechte conditie of de sorediën van een andere soort. Als dat gelukt is, wordt de alg ingekapseld en voorzien van zuigdraden (haustoriën) die suikers uit het cytoplasma opnemen. De alg blijft in leven en de cellen kunnen zich delen terwijl het korstmos groeit. Er zijn korstmossoorten waarbij

▼  
Eikenmos  
*Evernia prunastri*

▶▶  
Gelobde geelkorst  
*Candelariella medians*

▼▼  
Sierlijk rendiermos  
*Cladonia ciliata*

▶▶  
Witte schotelkorst  
*Lecanora chlorotera*



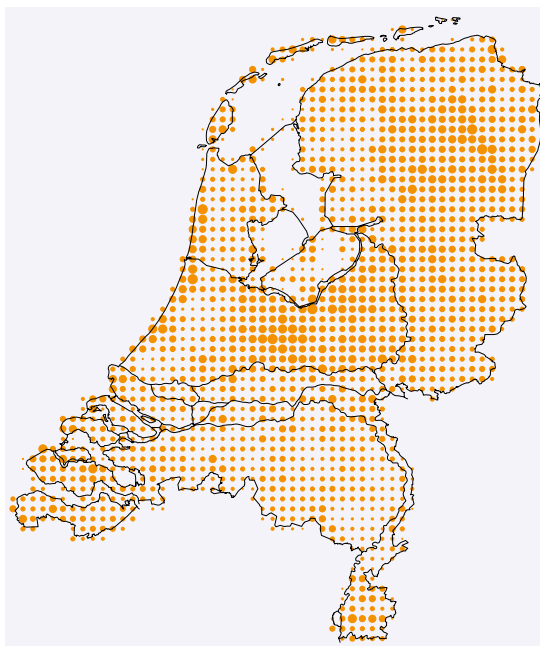
nog nooit een vruchtlichaam is gevonden en deze verspreiden zich dus uitsluitend vegetatief. Een voorbeeld is gewone poederkorst *Lepraria incana*, een soort die op bijna elke wat oudere boom in West-Europa voorkomt. Enkele korstmossen zijn snelle groeiers; dit zijn vaak grotere soorten en die kunnen in Nederland tot zo'n 2 cm per jaar groeien waarbij ze een levensduur van 20 tot 30 jaar hebben. Er zijn ook kortlevende soorten die hun hele levenscyclus in één seizoen volbrengen en die veel sporen produceren. De meeste korstmossen groeien echter zeer langzaam, met name de soorten op steen. Landkaartmossen *Rhizocarpon* groeien bijvoorbeeld een fractie van een mm per jaar en kunnen soms meer dan 100 jaar oud worden.

### Ecologie

Korstmossen nemen hun voedsel op via het gehele oppervlak. Er zijn geen speciale wortels of een vaatstelsel dat voor transport van voedingsstoffen zorgt. De meeste korstmossen leven van stoffen die in regenwater opgelost zitten en daarbij is fosfaat meestal beperkend voor de groei. Op bomen wordt een deel van het voedsel gevormd door afbraakproducten van de schors. Op steen komt voedsel vrij door vertering van het steenoppervlak onder invloed van licheenzuren. In tegenstelling tot wat mensen soms denken, zijn korstmossen onschadelijk voor de bomen waarop ze groeien. Wel kunnen korstmossen steenoppervlakken ontzien, bijvoorbeeld kalkstenen ornamenten op gebouwen, doordat ze zich gedeeltelijk in het steen hechten. Bij het schoonmaken raakt het steenoppervlak daardoor beschadigd. Korstmossen worden gebruikt als milieu-indicator voor zure regen en ammoniak. In Nederland worden door een aantal provincies de effecten van ammoniak op natuur met korstmossen gemeten.

### Diversiteit

In totaal zijn 17.500 korstmossoorten beschreven, maar er worden er nog wel 10.000 extra verwacht (LÜCKING ET AL. 2009). Voor Nederland zijn 947 gevestigde en vier niet-gevestigde soorten bekend (APTROOT ET AL. 2008). Deze groep is onder te verdelen in Basidiomycota (*Agaricomycotina*) met drie korstmossoorten en negen korstmosparasieten en Ascomycota met 787 korstmossoorten en 148 korstmosparasieten. Er zijn 11 korstmossoorten van Nederlandse exemplaren beschreven: *Bacidia adastrata*, *Bacidia brandii*, *Bacidia neosquamulosa*, *Catillaria nigroisidiata*, *Cladonia monomorpha*, *Collembosidium chlorococcum*, *Fellhenara viridisorediata*, *Lecanora compallens*, *Lecanora barkmaniana*, *Lecanora sinuosa* en *Protoparmelia hypotremella*.



▲ Aantal waargenomen soorten korstmossen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 204-257 soorten.  
Bron: Bryologische en Lichenologische Werkgroep.

### Voorkomen

De duinen, hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan korstmossoorten (VAN HERK ET AL. 2005). Korstmossen komen vooral op steen in een mozaïekpatroon voor en omdat de soorten langzaam groeien is er weinig concurrentie. Er kunnen tot wel 25 soorten per m<sup>2</sup> groeien. Dit is bijvoorbeeld het geval op granietblokken langs zeedijken en op hunebedden. Een individueel thallus (korstmosplant) neemt meestal 5-10 cm<sup>2</sup> in beslag; per m<sup>2</sup> kan het dan om enkele honderden exemplaren gaan. Door klimaatverandering en vermesting zijn 122 korstmossoorten verdwenen uit Nederland. De landelijke verspreiding van een groot aantal op bomen groeiende soorten wordt voor een belangrijk deel bepaald door patronen in stikstofdepositie. Verder zijn warmteminnende soorten de afgelopen 20 jaar steeds algemener geworden, met name in binnensteden. In gebieden waar door zure regen tot in de jaren 1980 nauwelijks korstmossen voorkwamen, zijn ze teruggekomen. Zo is in de provincie Utrecht het aantal soorten op bomen bijna verdubbeld over de periode 1981-2001 (VAN HERK 2001). Daarnaast zijn 197 soorten nieuw in Nederland gevonden sinds 1980. Dit heeft alles te maken met toegenomen aandacht van onderzoekers voor korstmossen (APTROOT & SPARRIUS 2008).

### Determinatie

WIRTH 1995, DOBSON 2005, VAN HERK & APTROOT 2005, SMITH ET AL. 2009.



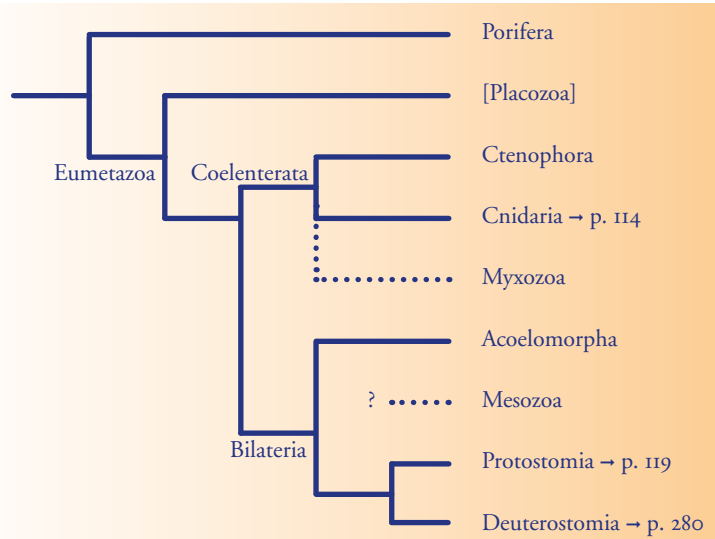
Unikonta (supergroep) ► Opisthokonta ► Animalia

**ANIMALIA - DIEREN**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 27.758 gevestigd (waarvan ca. 655 exoten)  
 WERELD ca. 1.487.135 beschreven

Deze meercellige dieren, ook bekend onder de naam Metazoa, zijn meercellige organismen zonder chloroplasten, die leven van organisch voedsel. Ze zijn opgebouwd uit ten minste twee cellagen: ectoderm en entoderm. De voortplanting is in principe geslachtelijk. Uit de diploïde cellen ontstaan tijdens de meiose (reductiedeling) haploïde gameten: sperma- of eicellen. Samensmelting daarvan (bevruchting) leidt tot de diploïde zygote, die uitgroeit tot de zogenaamde blastula, een bolletje cellen. Dit bolletje stulpt bij het verder uitgroeien in tot een zakje, de gastrula. Hieruit groeit het jonge dier. De basale fyta zijn de sponzen (Porifera), Placozoa (één of twee soorten in de tropen), ribkwallen (Ctenophora), holtedieren (Cnidaria) en Myxozoa. Alle overige dieren horen tot de Bilateria, de tweezijdig symmetrische dieren. De stamboom schetst de verwantschappen zoals die onder andere recent zijn bevestigd door fylogenetisch onderzoek met grote DNA-datasets (PHILIPPE ET AL. 2009). Deze methode bevestigt traditionele opvattingen, nadat eerdere moleculaire studies de monofylie van de sponzen en de Coelenterata onderuit hadden gehaald. De positie van de Myxozoa is nog onduidelijk; sommige auteurs beschouwen ze als gereduceerde holtedieren (Cnidaria). De grote groep Bilateria wordt verdeeld in twee grote groepen, de Protostomia en Deuterostomia, gebaseerd op het lot van de embryonale mond (de blastopore): bij Protostomia wordt daaruit



later de echte mond gevormd, bij de Deuterostomia ontstaat daaruit de anus en wordt een nieuwe mond gevormd. Het fylum Acoelomorpha, recent afgescheiden van de Platyhelminthes, staat buiten deze twee hoofdgroepen (maar binnen de Bilateria), en de positie van de sterk gereduceerde Mesozoa is onduidelijk.



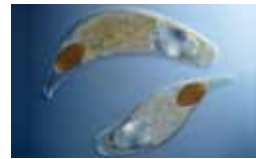
Sponzen - Porifera



Holtedieren - Cnidaria



Myxozoa



Platwormen - Platyhelminthes



Raderdieren - Syndermata



Kelkdierjes - Entoprocta



Mosdierjes - Ectoprocta



Hoefijzerwormen - Phoronida



Snoerwormen - Nemertea



Ringwormen - Annelida



Weekdieren - Mollusca



Nematoden - Nematoda



Beerdierjes - Tardigrada



Geleedpotigen - Arthropoda



Stekelhuidigen - Echinodermata



Chordadieren - Chordata

Animalia ► Porifera (fylum)

## PORIFERA - SPONZEN

NICOLE J. DE VOOGD

NEDERLAND 22 gevestigd (waarvan 7 exoten)

WERELD ca. 8370 beschreven

Eenvoudig gebouwde dieren met weinig differentiatie van de cellen en zonder organen. Sponzen bestaan uit een verzameling gespecialiseerde cellen die liggen in een gelatineuze massa. De cellen zijn gerangschikt rond één of meer centrale holten met in- en uitstroomopeningen. Trilhaarcellen (choanocyten) zorgen voor watertransport. Deze massa cellen wordt ondersteund door een skelet van collageen-fibrillen, sponsvezels en een inorganisch skelet bestaande uit kleine deeltjes van kalk of kiezel (spicula). De lichaamsbouw is zeer variabel – dunne korstjes, buisvormig, massief of globulair – en het lichaam wordt altijd vastgezet aan een hard substraat. Het fylum sponzen omvat drie recente klassen: kalksponzen (Calcarea), glassponzen (Hexactinellida) en hoornsponzen of kiezelsponzen (Demospongia). Alle soorten zijn sessiele aquatische bodemdieren en komen in zoet, brak en zout water voor.

waterkolom uitgestoten, maar bij andere soorten alleen de spermacellen die vervolgens de eicellen bereiken doordat ze met de waterstroom door de instroomopeningen van de spons worden opgenomen. De eieren ontwikkelen zich tot larven, die meestal vrij in het water zweven, maar soms blijft de larve enige tijd in de moederspons. Uiteindelijk vestigen de larven zich op de bodem. Naast de geslachtelijke voortplanting kunnen sponzen zich op drie manieren ongeslachtelijk vermeerderen. Ten eerste kan elke afzonderlijke cel uitgroeien tot een nieuw individu (regeneratie). Daarnaast vindt er aan de buitenkant van de spons knopvorming plaats, waarbij de knoppen loslaten of afbreken en vervolgens uitgroeien tot een nieuw individu. Ten derde kan er binnen in de spons een gemmula ontwikkelen. Deze gemmulae zijn zeer goed bestand tegen uitdroging en bevriezing en met name zoetwatersoorten produceren ze om tijdelijke droogvallen van hun habitat en de winter te overleven. Sponzen worden in Nederland hoogstens twee jaar oud, maar in gebieden waar de watertemperatuur niet drastisch fluctueert, zoals in koraalriffen en in de diepzee, kunnen ze honderden jaren oud worden.

► Zoetwaterspons  
*Spongilla lacustris*



## Cyclus

Sponzen vertonen geslachtelijke voortplanting, waarbij soms sprake is van gescheiden geslachten, maar meestal van hermafrodieten. De individuen hebben in het laatste geval gelijktijdig beide geslachten of ze zijn afwisselend mannelijk en vrouwelijk. De ei- en spermacellen kunnen uit alle cellen ontstaan, maar spermacellen ontstaan meestal uit kraagcellen en eicellen uit gespecialiseerde voortplantingscellen. Bij sommige soorten worden beide celtypen in de

## Ecologie

Sponzen komen aan hun voedsel door grote hoeveelheden water door hun lichaam te transporteren en er voedseldeeltjes uit te filteren. Door minuscule openingen in de lichaamswand wordt water naar binnen gezogen, dat via de uitstroomopeningen (oscula) de spons weer verlaat. Bacteriën, virussen, opgelost organisch materiaal en zuurstof worden door speciale cellen als voedsel opgenomen. De zoetwaterspons *Spongilla lacustris* heeft algen in het lichaam die voedingsstoffen produceren met behulp van zonlicht. Zoutwatersoorten kunnen dergelijke samenlevingsverbanden aangaan met cyanobacteriën, bacteriën, macroalgen en soms dinoflagellaten. Sponzen produceren een grote verscheidenheid aan secundaire metabolieten of biologisch actieve stoffen om zich onder andere te beschermen tegen predatoren en ziekten. Veel van deze stoffen hebben potentie als farmaceutische producten of als biochemische hulpmiddelen met een groot aantal praktische toepassingen. In de jaren 1950 was het eerste medicijn uit zee afkomstig uit een spons en wordt nog steeds op de markt gebruikt als antiviraal medicijn en tegen een bepaalde vorm van leukemie. Sindsdien zijn meer dan 4000 verschillende stoffen uit meer dan 500 soorten sponzen geïsoleerd. Veel van deze stoffen worden momenteel onderzocht voor hun potentie als medicijn. Van de hoornige vezels van sommige sponsensoorten (uit de genera *Hippospongia* en *Spongia* die niet in Nederland voorkomen) worden badsponzen gemaakt, deze sponzen hebben geen skeletdelen van glas of kalk.

▼ Geweispons  
*Haliclona oculata*



## Diversiteit

Wereldwijd zijn bijna 8500 soorten beschreven, maar het dubbele aantal, 18.000, wordt verwacht (HOOPER & VAN SOEST 2002; VAN SOEST ET AL. 2010). In Nederland komen 22 gevestigde soorten voor, waarvan zeven exoten (VAN SOEST ET AL. 2007).



### Voorkomen

De meeste sponzen worden aangetroffen in de kustwateren en grote brakke inlandse wateren. Met name de Oosterschelde en de Waddenzee zijn rijk aan soorten. Eén soort, *Spongilla lacustris*, is algemeen in zoet water. Sinds 1980 zijn er zes soorten nieuw voor Nederland gemeld (waarvan vier niet-gevestigde soorten). Het betreft hier soorten die

ons land hebben kunnen bereiken door een toename in de gemiddelde wintertemperatuur en door mee te liften met geïmporteerd oesterbroed.

### Determinatie

Zoetwatersoorten: EGGERS & EISELER 2007. Mariene soorten: VAN SOEST ET AL. 2008.

Animalia ▶ Ctenophora (fylum)

## CTENOPHORA - RIBKWALLEN

ARJAN GITTENBERGER

Kleine doorzichtige, kwalachtige organismen, die voorzien zijn van acht rijen plaatjes (ribben), die bestaan uit samengegroeide trilharen die voor de voortbeweging zorgen. Netelcellen ontbreken. Er is een darmholte met één opening, die zowel de mond als de anus is. Ribkwallen komen voor in het mariene (ook brakke) milieu en bevinden zich hun hele leven in de waterkolom en hebben dus geen poliepstadium zoals bijvoorbeeld veel kwalen (Scyphozoa) dat wel hebben.

### Cyclus

De meeste ribkwallen zijn tweeslachtig en planten zich uitsluitend geslachtelijk voort. De bevruchting vindt extern plaats nadat alle geslachtscellen via de mondopening in het water worden vrijgelaten (HARRIS 1996). Hierbij ontstaan kleine larven die meteen al sterk op volwassen dieren lijken.

### Ecologie

Alle ribkwallen zijn predatoren, hoewel sommige soorten naast het voornamelijk dierlijke voedsel ook nog kleine hoeveelheden algen eten (HARRIS 1996). Bij één Nederlandse soort, de zeedruif *Pleurobrachia pileus*, zijn twee lange tentakels aanwezig met gespecialiseerde kleefcellen voor het vangen van plankton dat daarna via trilharen naar de mond wordt verplaatst. De overige soorten in Nederland gebruiken geen tentakels om hun prooi te vangen. Zij gebruiken hun relatief grote mondopening waarmee ze veel grotere organismen kunnen vangen dan de zeedruif. Ook andere ribkwallen behoren tot hun prooi. Zo jaagt het komkommerkwalletje *Beroë gracilis* actief op zeedruiven. De in Nederland geïntroduceerde Amerikaanse langlobribkwal *Mnemiopsis leidyi* kan zich, in vergelijking met de andere Nederlandse ribkwallen, veel sneller uitbreiden en daarbij relatief erg veel plankton, waaronder visseneieren, opeten. Vooral in gebieden waar het ecosysteem al onstabiel is, bijvoorbeeld door overbevissing, kan deze soort zeer grote ecologische schade veroorzaken waarbij totale visstanden instorten en daardoor zelfs dolfinnen en zeehonden in aantal dalen. Dit is al op verschillende plekken waar de soort is geïntroduceerd gebeurd, bijvoorbeeld in de Zwarte Zee (BILIO & NIERMANN 2004, KIDEYS 2002). De impact van deze exoot in Nederlandse wateren (FAASSE & BAYHA 2006) is onbekend aangezien de ecologische schade die deze soort veroorzaakt hier nog onvoldoende is onderzocht.

### Diversiteit

In totaal zijn er wereldwijd ongeveer 200 soorten bekend, waarvan er 166 zijn beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland

NEDERLAND 3 gevestigd (waarvan 1 exoot)  
WERELD 166 beschreven

komen drie gevestigde soorten voor. De zeedruif *Pleurobrachia pileus* en het komkommerkwalletje *Beroë gracilis* komen hier van nature voor. De derde soort betreft een invasieve exoot, de Amerikaanse langlobribkwal *Mnemiopsis leidyi*, die afkomstig is van de Atlantische kust van het continent Amerika. Deze soort is hier nog maar sinds 2006 bekend (FAASSE & BAYHA 2006), maar wordt door zijn zeer brede verspreiding en talrijkheid al wel tot de gevestigde fauna gerekend. Daarnaast zijn er drie niet-gevestigde soorten gemeld, waarvan twee inheems voor Noordwest-Europa zijn en incidenteel langs onze kust voorkomen.

### Voorkomen

Ribkwallen komen wereldwijd voor in zout tot brak water. De meeste soorten drijven hierbij in grote groepen in open zee mee met de stroming en hebben daardoor zeer grote verspreidingsgebieden. In Nederland komen ribkwallen, afhankelijk van het seizoen, in alle kustwateren in zeer grote dichtheden voor. In 2009 werd de geïntroduceerde Amerikaanse langlobribkwal *Mnemiopsis leidyi* langs de volledige Nederlandse kust vanaf de jachthaven van Breskens in Zeeuws-Vlaanderen tot en met de Eemshaven in Groningen, in hoge dichtheden van enkele tientallen tot honderden per m<sup>3</sup> waargenomen (gegevens Stichting Anemoon).

### Determinatie

GREVE 1975, HAYWARD & RYLAND 1995, FAASSE & BAYHA 2006.

▼ Amerikaanse langlobribkwal  
*Mnemiopsis leidyi*



Animalia ► Cnidaria (fylum)

CNIDARIA - HOLTEDIEREN, NETELDIEREN

WIM VERVOORT & ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 132 gevestigd (waarvan ruim 10 exoten)  
WERELD ca. 8500 beschreven

Holtedieren zijn te herkennen aan het bezit van netelcellen, die gebruikt worden om voedsel te vangen en ter verdediging. De dieren zijn radiaal symmetrisch en hebben een vastzittend poliepstadium (in alle groepen) en een vrijzwemmend meduse- of kwalstadium (niet bij de Anthozoa). Het medusestadium is waarschijnlijk ontstaan bij de voorouder van de Medusozoa (zie stamboom). Het poliepstadium kan secundair verloren zijn, zoals bij de kwallen. Alle soorten zijn carnivoor. Holtedieren worden verdeeld in vier klassen:

bloemdiere (Anthozoa), hydroïdpoliepen en staatkwallen (Hydrozoa), zeewespen (Cubozoa; niet in Nederland, wereldwijd 36 beschreven soorten), en kwallen (Scyphozoa). Deze worden, met uitzondering van de niet in Nederland voorkomende Cubozoa, hieronder apart behandeld.



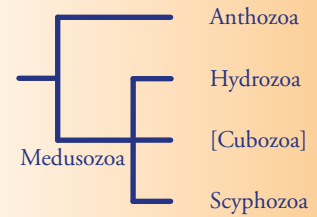
Bloemdiere - Anthozoa



Hydroïdpoliepen - Hydrozoa



Kwallen - Scyphozoa



Animalia ► Cnidaria (fylum) ► Anthozoa (klasse)

ANTHOZOA - BLOEMDIEREN (ZEEANEMONEN & KORALEN)

ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 13 gevestigd (waarvan 2 exoten)  
WERELD ca. 5000 beschreven

Solitaire of kolonievormende dieren die zich onderscheiden van de meeste andere holtedieren (Cnidaria) door het feit dat ze geen kwalstadium hebben (HARRIS 1996). Netelcellen zijn zowel in het ento- als het ectoderm aanwezig. De darmholte wordt door septen in compartimenten verdeeld. Een in- en/of uitwendig skelet van kalk of chitineuze of hoornachtige stoffen kan aanwezig zijn. Tot de bloemdiere behoren de zeeanemonen en de koralen, inclusief zeeveren en dodemansduimen. Behalve één zachte koraalsoort, de dodemansduim *Alcyonium digitatum*, zijn alle bloemdiere in Nederland zeeanemonen (Actiniaria). Alle soorten leven in het mariene milieu.

voort door het afsnoeren van delen van hun lichaam. Zo kan de in Nederland algemeen voorkomende zeeanemonen *Metridium senile* delen van zijn voet afsnoeren, of zich zelfs dwars doormidden splitsen, waarna uit de verschillende delen zich weer volledige zeeanemonen vormen (bv. KAPLAN 1983). Daarnaast is uitwendige bevruchting, waarbij ei- en spermacellen aan het water worden afgegeven, algemeen. Verder bestaan er bij bloemdiere ook voortplantingsmethoden waarbij spermacellen in wolkjes in het water vrijkomen, op andere anemonen landen en daar intern de eicellen bevruchten. De kleine zeeanemonen komen via de mondholte van het volwassen individu naar buiten. Afhankelijk van de soort kunnen zeeanemonen eenslachtig en/of tweeslachtig (hermafrodiet) zijn.

▼  
Zeeanemonen  
*Metridium senile*

▶▶  
Slibanemonen  
*Sagartia troglodytes*

Cyclus  
Veel zeeanemonen planten zich voornamelijk ongeslachtelijk



### Ecologie

Bloemdieren zijn voornamelijk predatoren die met hun tentakels vol gifpijltjes (netelcellen) zoöplankton vangen waaronder bijvoorbeeld kleine visjes, kreeftachtigen en de larvale stadia van andere mariene dieren. Hoewel zeeanemonen de meeste tijd op één locatie vastzitten en dus sedentair zijn, kunnen ze zich zeer goed verplaatsen, kruipend over het oppervlak of zelfs zwemmend.

### Diversiteit

In totaal komen wereldwijd ongeveer 5000 soorten voor (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 13 gevestigde soorten vastgesteld, waaronder twee invasieve exoten: *Diadumene lineata* en *Diadumene cincta*. Daarnaast zijn er negen niet-gevestigde soorten die inheems zijn voor Noordwest-Europa, maar in Nederland slechts incidenteel voorkomen en met name bekend zijn door aanspoelingen op het strand.

### Voorkomen

Zeeanemonen komen zowel op hard substraat als in het zand voor. Sommige soorten hebben hierbij de voorkeur voor het litoraal terwijl anderen zich liever in het sublitoraal vestigen. Soorten als *Cerianthus lloydii*, *Edwardsia*-soorten en *Peachia*-soorten leven ingegraven in zacht substraat. Op hard substraat is de grootste soortdiversiteit aanwezig. Aangezien in Nederland de grootste variatie aan hard substraat zich onder water in het Deltagebied bevindt, zijn daar de hoogste dichtheden en diversiteit aan zeeanemonen te vinden. In Nederland bestaan geen zoetwatersoorten, in incidentele gevallen komen enkele soorten (vooral de slibanemoon *Sagartia troglodytes*) in binnendijkse, brakke tot zilte wateren voor.

### Determinatie

MANUEL 1988, CORNELIUS ET AL. 1990, ATES 1997.

Animalia ► Cnidaria (fylum) ► Hydrozoa (klasse)

## HYDROZOA - HYDROÏDPOLIEPEN & STAATKWALLEN

WIM VERVOORT †

NEDERLAND 114 gevestigd (waarvan ca. 10 exoten), nog ca. 25 verwacht  
WERELD ca. 3250 beschreven



Hydrozoa zijn holtedieren met in principe een afwisselend poliep- en medusestadium. De poliepen zijn vaak omgeven door een chitineus uitwendig skelet, de medusen zijn vrijlevend en solitair. Deze groep is onder te verdelen in hydroïdpoliepen (Leptolida) en staatkwallen (Siphonophora). Hydroïdpoliepen vormen vaak vastzittende, vertakte kolonies.

De staatkwallen vormen drijvende kolonies van vaak grote aantallen op een kwal gelijkende individuen. Netelcellen zijn alleen in het ectoderm aanwezig. De soorten leven in zoet, brak en zout water.



Pennenschafte  
*Tubularia indivisa*

### Cyclus

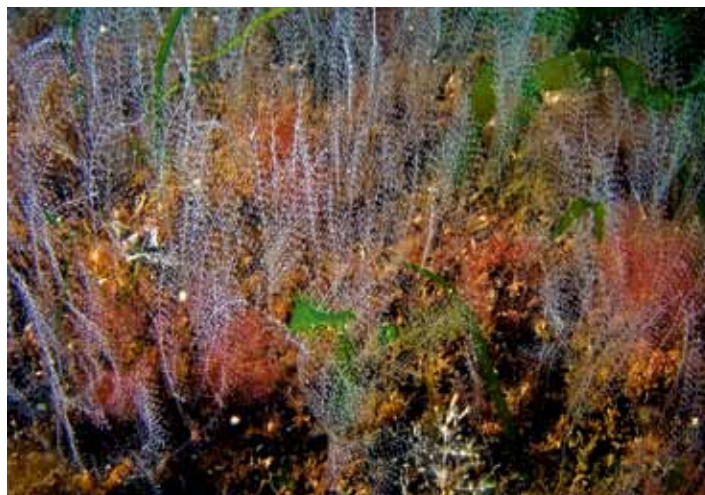
Hydroïdpoliepen hebben vaak twee levensfasen (generatiewisseling tussen poliep- en medusefase). De verschillen in levenscycli zijn enorm en van een groot aantal soorten is deze cyclus nog maar net bekend (dat wil zeggen, men weet welke kwal bij welke poliep hoort), maar voor een aantal soorten is dit nog een raadsel. Sommige soorten kunnen enkele generaties per jaar hebben. Andere soorten verliezen alleen hun hydranthen onder slechte omstandigheden (bijvoorbeeld in de winter), maar de rest van de kolonie blijft in leven en vormt onder gunstige omstandigheden nieuwe hydranthen. In vergelijking met de drijvende staatkwallen zijn de soms pelagische voorkomende poliepenkolonies van *Leuckartiara octona* en *Clytia gracilis* merkwaardig. Enkele



Lampenkapje  
*Aequorea vitrina*



*Ventromma halecioides*



hydroïdpoliepen zijn solitair, bijvoorbeeld de zoetwaterpoliepen *Hydra*. Ook het interstitiële leven, dat wil zeggen het leven in het sediment, van *Halamohydra*-soorten is afwijkend. De ontwikkelingsstadia van Narcomedusen leven parasitair bij andere (hydro)medusen. Van deze groep behoort maar één enkele soort (met enige twijfel) tot de Nederlandse fauna.

### Ecologie

Hydroïdpoliepen zijn carnivoren die met behulp van netelcellen hun prooi vangen. De meduse van *Gonionemus vertens* is door het gif in zijn netelcellen onprettig en in sommige gevallen zelfs gevaarlijk voor de mens. Netelcellen van andere (hydro)medusen zouden de huid van personen die daar gevoelig voor zijn kunnen irriteren. Veel soorten, en dan in het bijzonder de medusen (kwalletjes), hebben stellig een esthetische waarde. *Hydra*-soorten eten onder andere muggenlarven en verminderen dus de overlast door deze insecten. *Craspedacusta sowerbyi* is waarschijnlijk oorspronkelijk met aquariumplanten uit China (in Engeland) ingevoerd en heeft zich later met dergelijke planten ook in Nederland verspreid. De poliepfase heeft zich via het waterleidingstelsel over het gehele land verspreid; de meduse ontwikkelt zich alleen onder gunstige omstandigheden (hoge watertemperatuur en voldoende licht).

### Diversiteit

In totaal zijn naar schatting 3250 soorten beschreven, waarvan 200 staatkwallen en 3050 hydroïdpoliepen (SCHUCHERT 1998). In totaal zijn er circa 3500 te verwachten. In Nederland

zijn 114 gevestigde en zeven niet-gevestigde soorten bekend (MOL 1984, WOLFF 2005, VERVOORT & FAASSE 2009). Onder de gevestigde soorten bevinden zich ongeveer 10 exoten. De niet-gevestigde soorten betreffen vooral op het strand angespoelde dieren. Er kunnen nog zo'n 25 soorten verwacht worden in ons land (CORNELIUS 1995A, 1995B).

### Voorkomen

In het zoete water en de brakke en zoute wateren van de Noordzee en het getijdegebied zijn de meeste soorten hydroïdpoliepen te vinden. Het is mogelijk dat de hydroïdpoliep *Laomedea angulata* uit Nederland verdwenen is in verband met de achteruitgang van velden met groot zee gras *Zostera marina* in het mariene milieu, waaraan deze soort gebonden schijnt te zijn. Dit zee gras schijnt zich hier en daar te herstellen en alleen hernieuwd onderzoek kan duidelijk maken of *L. angulata* werkelijk helemaal verdwenen is of dat dit alleen maar verondersteld wordt. De 'Kermin Beroë', beschreven door SLABBER (1760-1778) en gevonden in de Zeeuwse wateren, werd door MAITLAND (1851) geïdentificeerd als *Protiaira tetranema*, maar is nooit in Nederland teruggevonden. Sinds 1980 zijn er zo'n 20 soorten nieuw voor Nederland gemeld. Dit komt met name door een toename van de belangstelling voor de mariene fauna, mede veroorzaakt de ontwikkeling van het scuba-duiken en de vestiging van exotische soorten (WOLFF 2005).

### Determinatie

VERVOORT 1946, RUSSELL 1953, 1970, KIRKPATRICK & PUGH 1984, OOSTERBAAN 1985, CORNELIUS ET AL. 1990, CORNELIUS 1995A & 1995B.

Animalia ► Cnidaria (fyllum) ► Scyphozoa (klasse)

## SCYPHOZOA - KWALLEN

ARJAN GITTEBERGER

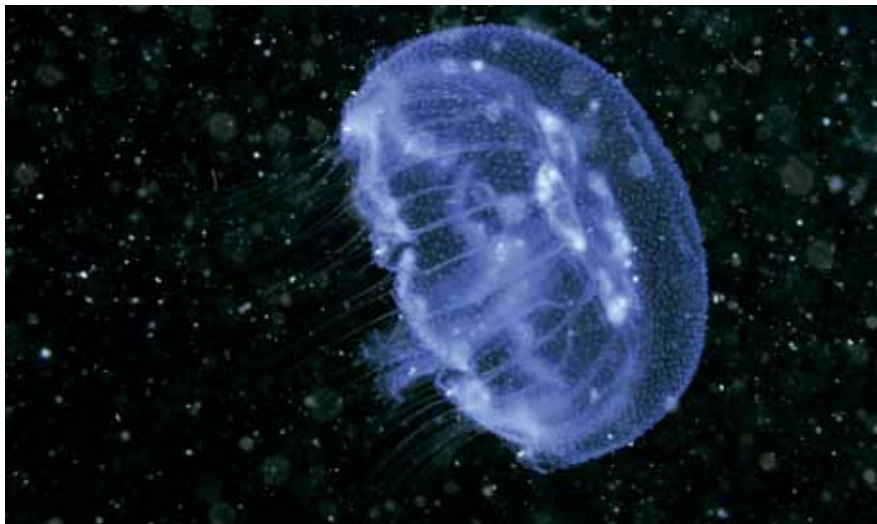
Holtedieren met een opvallend kwalstadium (medusestadium) en meestal een klein en onopvallend poliepstadium dat jonge kwalletjes afsnoert. Vaak is het poliepstadium sterk gereduceerd of zelfs afwezig. De volwassen kwalen zijn meestal relatief groot en duidelijk zichtbaar. Zo heeft de grootste kwal een diameter van wel 2 m en

tentakels tot 70 m (HARRIS 1976); deze komt echter niet in Nederland voor. De netelcellen zijn zowel in ecto- als in entoderm aanwezig. Alle Nederlandse soorten zijn te vinden in het mariene milieu.

### Cyclus

Bij de meeste kwalen worden mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen in het water vrijgelaten, alwaar de bevruchting plaatsvindt (HARRIS 1996). De in Nederland meest algemene soort, de gewone oorkwal *Aurelia aurita*, heeft een andere cyclus, want deze soort heeft een poliepstadium en kent inwendige bevruchting. De mannelijke kwalen laten de spermacellen vanuit hun mondholte vrij in het water waarna deze bij de vrouwelijke exemplaren weer via de mondopening naar binnen gaan waar de bevruchting intern plaatsvindt. Binnen de mondtentakels van de vrouwelijke kwalen ontstaan hierna de planularlarven die uiteindelijk van de tentakels afvallen en met trilharen naar de bodem zwemmen, waar ze deze trilharen verliezen en zich vestigen. Daar vormt zich dan een poliepstadium. Van elke gevormde poliep snoeren zich hierna meerdere genetisch identieke, enkele millimeters grote kwalletjes af, die binnen enkele weken uitgroeien tot volwassen individuen met een diameter van ten minste 20 cm (HARRIS 1996).

▼  
Gewone oorkwal  
*Aurelia aurita*



### Ecologie

Kwallen zijn voornamelijk predatoren die met hun tentakels vol gifpijltjes (netelcellen) zoöplankton vangen, waaronder bijvoorbeeld kleine visjes, kreeftachtigen en de larvale stadia van andere zeedieren. Sommige soorten, zoals bijvoorbeeld de in Nederland incidenteel voorkomende *Pelagia noctiluca*, kunnen bij mensen bloedende wonden en blaren veroorzaken.

### Diversiteit

In totaal zijn er wereldwijd ongeveer 200 soorten kwallen beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn vijf gevestigde soorten vastgesteld. Daarnaast zijn er drie soorten uit Noord-

west-Europa, die incidenteel in Nederland voorkomen, maar zich hier niet elk jaar voortplanten (niet-gevestigde soorten).

### Voorkomen

Kwallen komen wereldwijd in zowel zoet als zout water algemeen voor. De meeste soorten drijven in grote groepen in open zee mee met de stroming en hebben zo relatief zeer grote verspreidingsgebieden. Sommige soorten komen zelfs rondom de hele wereld voor.

### Determinatie

RUSSELL 1970, DEKKER & DEKKER 1981, CORNELIUS ET AL. 1990, HAYWARD & RYLAND 1995.

Animalia ► Myxozoa (fylum)

## MYXOZOA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Meestal microscopische parasieten met een extreem gereduceerd lichaam en twee stadia: myxospore en actinospore. De myxospore is het parasitaire stadium in gewervelden en is maar een paar honderdste van een millimeter groot, maar wel meercellig. De polaire capsules lijken enigszins op netelcellen van holtedieren. Het andere stadium is plasmodiaal en leeft in ongewervelden. De sporen van dit stadium worden actinosporen genoemd. Vroeger werden de actinosporen vaak apart beschreven en nog is van veel soorten niet bekend bij welke myxospore ze horen. Tot in de jaren 1990 werden Myxozoa beschouwd als Protozoa, maar moleculair onderzoek aan de ribosomale genen heeft aangetoond dat het meercellige dieren zijn. Onlangs werd ontdekt dat de enigmatische worm *Buddenbrockia plumatellae*, een parasiet van zoetwatermosdierdijtjes die uit België is beschreven, ook tot de Myxozoa behoort (MONTEIRO ET AL. 2002, JIMENEZ-GURI ET AL. 2007). Er is zelfs gesuggereerd dat *Buddenbrockia* tot de Bilateria behoort (de tweezijdig symmetrische dieren), maar de huidige consensus is dat de groep nauw verwant is aan de holtedieren (Cnidaria), of daar misschien zelfs toe behoort. Er zijn twee klassen: de Myxosporidia met de meerderheid van soorten en de Malacosporea met *Buddenbrockia* en nog twee soorten. Voor verdere informatie zie Lom & Dykova (2006) en Fiala (2008). Myxozoa komen in zoet, brak en zout water voor.

### Cyclus

De levenscyclus is vaak ingewikkeld met gastheerwisseling tussen een gewerveld dier en een ongewervelde als definitieve gastheer. De myxosporen die uit bijvoorbeeld de vissen vrijkomen infecteren alleen de ongewervelde, hoewel bij enkele soorten ook directe infectie van vis op vis mogelijk is. *Buddenbrockia* schijnt geen sporenstadium te hebben, maar van deze en veel andere soorten is de cyclus nog onbekend.

### Ecologie

Myxozoa zijn obligate parasieten van ringwormen (Annelida) en mosdierdijtjes (Ectoprocta) (en vermoedelijk in zee ook andere groepen), met een gewerveld dier als tussengastheer. Dat betreft vooral vissen, zowel in zee als in zoet water,

NEDERLAND ca. 10 gevestigd, nog ca. 110 verondersteld  
WERELD 2184 beschreven

maar Myxozoa zijn ook gemeld van amfibieën, vogels en zoogdieren. In vissen en amfibieën leven ze vaak in gonaden (SITJÀ-BOBADILLA 2009) en vormen potentieel dan een ernstige bedreiging omdat ze leiden tot onvruchtbaarheid. *Myxobolus cerebralis* is de veroorzaker van 'whirling disease' bij zalmachtigen; een ernstige ziekte die het kraakbeen aantast en enorme economische schade in viskwekerijen kan veroorzaken. De andere gastheer van deze soort is de gewone zoetwaterworm *Tubifex tubifex*. Andere parasieten zijn schadelijk bij paling *Anguilla anguilla*, haring *Clupea harengus* en kabeljauwachtigen.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn 2184 soorten beschreven (LOM & DYKOVA 2006). In Nederland komt een onbekend aantal soorten voor, maar ten minste drie: *Myxidium* spec., *Kudoa* spec. (O. Haenen pers. med.) en *Myxobolus cerebralis* (BOOTSMA ET AL. 1971), en Dresscher (1976) meldt ten minste drie typen actinosporen, die wellicht andere soorten betreffen. In België worden circa 120 soorten verwacht (PEETERS & VAN GOETHEM 2003), dus voor Nederland kunnen we een vergelijkbaar aantal veronderstellen. Zeker ook *Buddenbrockia* zal in Nederland gevonden worden. Het is een kosmopolitische soort, ook bekend

▼  
Myxozoa



uit België (typelocaliteit), Duitsland, Engeland en Frankrijk.

#### Voorkomen

Myxozoa komen voor in zoet water en zee, waar de gastheren leven. *Myxidium* spec. leeft op huid en kieuwen van

wilde paling *Anguilla anguilla* en *Kudoa* spec. in visvlees van zeevis. Verder is er weinig bekend van de Nederlandse situatie.

#### Determinatie

KENT ET AL. 2000, LOM & DYKOVA 2006.

Animalia ► Mesozoa (fyllum)

### MESOOZA - MIDDENDIERTJES

JAAP VAN DER LAND

Tot enkele millimeters grote, wormvormige organismen, die uit slechts enkele tientallen, met trilharen bedekte cellen bestaan. Orgaansystemen zijn geheel afwezig. Binnen de Mesozoa worden vaak twee groepen onderscheiden: Rhombozoa en Orthonectida (PAWLOWSKI ET AL. 1996). Volgens veel auteurs zijn deze niet direct verwant, maar recent moleculair onderzoek bevestigt juist dat de groep wel monofyletisch is (MINELLI 2007). Ook is niet duidelijk wat de plaats van de Mesozoa in de stamboom is, maar uit recent moleculair onderzoek blijkt wel dat het vrijwel zeker (sterk gereduceerde) Bilateria zijn. Alle soorten zijn in zee te vinden (GRASSÉ & CAULLERY 1961).

#### Cyclus

Bij de Rhombozoa kunnen moedercellen ongeslachtelijk uitgroeien tot nieuwe individuen maar er kunnen ook ei-

eren en zaadcellen geproduceerd worden die door zelf-bevruchting een larve gaan vormen. Ook Orthonectida kunnen zich ongeslachtelijk voortplanten, maar jongen kunnen zich ook in een geslachtelijke vorm ontwikkelen. De mannetjes bevruchten dan de vrouwtjes. De ontwikkeling van de embryo's vindt in de vrouwtjes plaats en als ze volledig ontwikkeld zijn barst het vrouwtje open, waarna de larven in het water terechtkomen.

#### Ecologie

Deze wormpjes leven parasitair in het lichaam van allerlei mariene ongewervelden, zoals inktvissen en zeesterren.

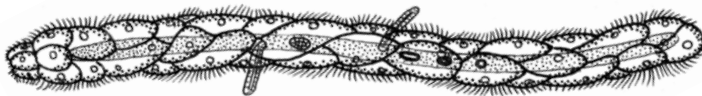
#### Diversiteit

Er zijn 115 soorten bekend (J. van der Land pers. obs.). Voor Nederland worden ongeveer 10 soorten verwacht (NERESHEIMER 1933), maar er is er nog nooit een gevonden.

#### Determinatie

NERESHEIMER (1933).

▼  
Middendiertje



Animalia ► Acoelomorpha (fyllum)

### ACOELOMORPHA

GERARD VAN DER VELDE

Kleine (vaak kleiner dan 2 mm, maar soms tot 15 mm) wormen met een primitieve bouw zonder epitheelcellen voor voedselopname. De Acoelomorpha bestaan uit twee klassen: de Nemertodermatida en Acoela. Deze groep werd aanvankelijk tot de platwormen (Platyhelminthes, Turbellaria) gerekend maar blijkt op grond van moleculair onderzoek daar niet mee verwant te zijn. Vrijwel alle soorten zijn marien, een enkele soort leeft in zoet water.

#### Cyclus

Acoelomorpha reproduceren geslachtelijk ofschoon er ook

soorten zijn die zich voortplanten door verschillende vormen van deling van het lichaam gevolgd door regeneratie van de ontbrekende delen (ongeslachtelijk). Ze hebben geen duidelijke gonaden; de gameten worden direct in de middelste weefsellaag (het mesenchym) gevormd. Ze zijn tweeslachtig (hermafrodit). Er zijn gewoonlijk geen vrouwelijke eileiders of begeleidende structuren.

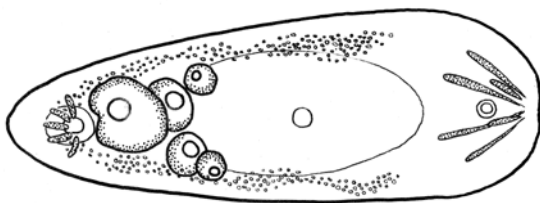
#### Ecologie

Acoelomorpha leven van algen, micro-organismen en detritus die door de mond worden opgenomen en worden geabsorbeerd en verteerd door individuele cellen (fagocytose). Acoela hebben geen darm, maar Nemertodermatida wel. Sommige soorten leven in symbiose met eencellige algen die in hun epidermis voorkomen (endosymbionten) en komen op het licht af, waar de algen door fotosynthese bouwstoffen kunnen maken. De wormen voeden zich vervolgens met deze algen.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ruim 200 soorten bekend, waarvan circa 200 Acoela (TYLER ET AL. 2006-2009) en negen Nemertodermatida

▼  
Acoelomorpha



(STERRER 1998). Hoewel Acoela vaak in hoge aantallen worden gevonden in Nederland, worden ze zelden op naam gebracht. Tot nu toe zijn slechts zes soorten gemeld uit ons land (WOLFF & DANKERS 1981, G. van der Velde pers. obs.).

### Voorkomen

Acoela komen wereldwijd voor in vooral de ondiepe wateren van de oceaan, van de tropen tot in de poolgebieden. Nemertodermatida vinden we alleen in zee en zijn ook wereldwijd verspreid en onder meer bekend van de Noordzee, alwaar ze in grof zand op de bodem worden aangetroffen. Ze

worden ook als commensaal in onder andere zeekomkommers aangetroffen. In Nederland zijn vertegenwoordigers van de Acoela aangetroffen in zee, brak water en een enkele soort in zoet water (*Oligochoerus limnophilus*). Ze leven planktonisch (vrijzwemmend of laten zich met de stroom meevoeren), interstitieel tussen zandkorrels op de bodem en als commensaal op grotere ongewervelde dieren.

### Determinatie

Families en genera: CANNON 1986. Alle soorten: BUSH 1981, STERRER 1998. Alleen Acoela: LUTHER 1960, DÖRJES 1968.

Animalia ► Protostomia

## PROTOSTOMIA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN



NEDERLAND 27.019 gevestigd (waarvan ca. 590 exoten)

WERELD ca. 1.395.750 beschreven



Chaetognatha



Lophotrochozoa



Ecdysozoa

De Protostomia zijn de dieren waar tijdens de embryonale ontwikkeling uit de embryonale mond van het blastulastadium (de blastopore) ook de definitieve mond gevormd wordt. Het zenuwstelsel ligt in principe ventraal in het lichaam. Deze groep omvat het grootste deel van de onge-

wervelde dieren, te verdelen in twee hoofdgroepen: de Lophotrochozoa en de Ecdysozoa. De positie van het fylum Chaetognatha binnen de Protostomia is nog onduidelijk, hoewel Paps et al. (2009) duidelijke aanwijzingen hebben voor een positie binnen de Ecdysozoa.

Animalia ► Chaetognatha (fylum)

## CHAETOGNATHA - PIJLWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 1-2 verwacht

WERELD ca. 180 beschreven

Doorzichtige, langgerekte wormen, voorzien van twee paar zijvinnen en een staartvin. Het lichaam is eenvoudig ('embryonaal'), met een herkenbare kop, romp en staartregio. De dieren worden 1-9 cm lang. De mondopening is omgeven door sikkelvormige haren, waarmee prooien worden gegrepen. Alle soorten leven in het mariene milieu.

twee soorten vastgesteld: *Parasagitta setosa* en *P. elegans* (J. van der Land pers. obs.). Hiernaast worden nog een of twee soorten verwacht, met name de bodembewonende *Spadella cephaloptera* (PIERROT-BULTS & CHIDGEY 1988).

### Cyclus

Alle pijlwormen zijn hermafrodit, de sperma- en eicellen rijpen na elkaar waardoor in principe zelfbevruchting niet mogelijk is. Toch komt dit soms wel voor. De bevruchting vindt intern plaats en de dieren paren door kop-staart tegen elkaar aan te liggen.

### Voorkomen

Veel pijlwormsoorten behoren tot het plankton en kunnen daarbij enorme dichtheden behalen; buitenlands onderzoek toonde aan dat per 1000 m<sup>3</sup> tot negen soorten en 10.000 individuen gevonden kunnen worden (PIERROT-BULTS & NAIR 1991). In Nederland leeft *Parasagitta setosa* op of vlak boven de zeebodem langs de hele Nederlandse kust (bv. VAN DER LAND ET AL. 2005). *Parasagitta elegans* komt juist in de diepere delen van de Noordzee algemeen voor.

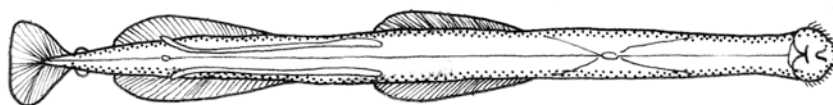
### Ecologie

Pijlwormen eten allerlei kleine planktondieren. De sikkelvormige stekels rondom de kop worden gebruikt om prooien te pakken en vast te houden tijdens het eten. Pijlwormen scheiden verteringssappen uit via de mond, waarna de prooien worden opgenomen. Een simpele darm loopt door het hele lichaam en zorgt voor de opname van voedingsstoffen.

### Determinatie

PIERROT-BULTS & CHIDGEY 1988.

▼  
Pijlworm



### Diversiteit

Wereldwijd zijn 180 soorten beschreven. In Nederland zijn

Animalia ▶ Protostomia ▶ Lophotrochozoa

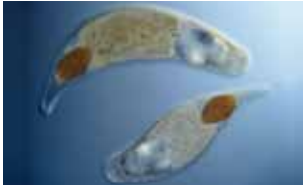
**LOPHOTROCHOZOA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 1828 gevestigd (waarvan 126 exoten)  
WERELD ruim 165.080 beschreven

De Lophotrochozoa werden als nieuwe groep ontdekt door het moleculair onderzoek van de laatste 20 jaar en blijven ook ondersteund in de nieuwste analyses (DUNN ET AL. 2008, MINELLI 2009, PAPS ET AL. 2009, PHILIPPE ET AL. 2005). De naam is samengetrokken uit 'Lophophorata', dieren met een lofofoor (een krans van tentakels) (bv. Brachiopoda en Ectoprocta) en Trochozoa, dieren met een larvaal trochophorastadium (Annelida en Mollusca). De naam 'Lophotrochozoa' wordt hier in ruime zin gebruikt; sommige auteurs beperken die groep tot de tak Phoronozoa tot en met Annelida (MINELLI

2009). De volgende fyla worden hieronder behandeld: platwormen (Platyhelminthes), buikharigen (Gastrotricha), kaakmondjes (Gnathostomulida), raderdieren en stekelsnuitwormen (Syndermata), kransdiertjes (Cycliophora), kelkdiertjes (Entoprocta), mosdiertjes (Ectoprocta), hoefijzerwormen (Phoronida), snoerwormen (Nemertea), ringwormen (Annelida) en weekdieren (Mollusca). De onderlinge verwantschappen zijn nog minder duidelijk en de getoonde stamboom is een compromis, grotendeels naar Minelli (2009).



Platwormen - Platyhelminthes



Buikharigen - Gastrotricha



Kaakmondjes - Gnathostomulida



Syndermata



Kelkdiertjes - Entoprocta



Mosdiertjes - Ectoprocta



Hoefijzerwormen - Phoronida



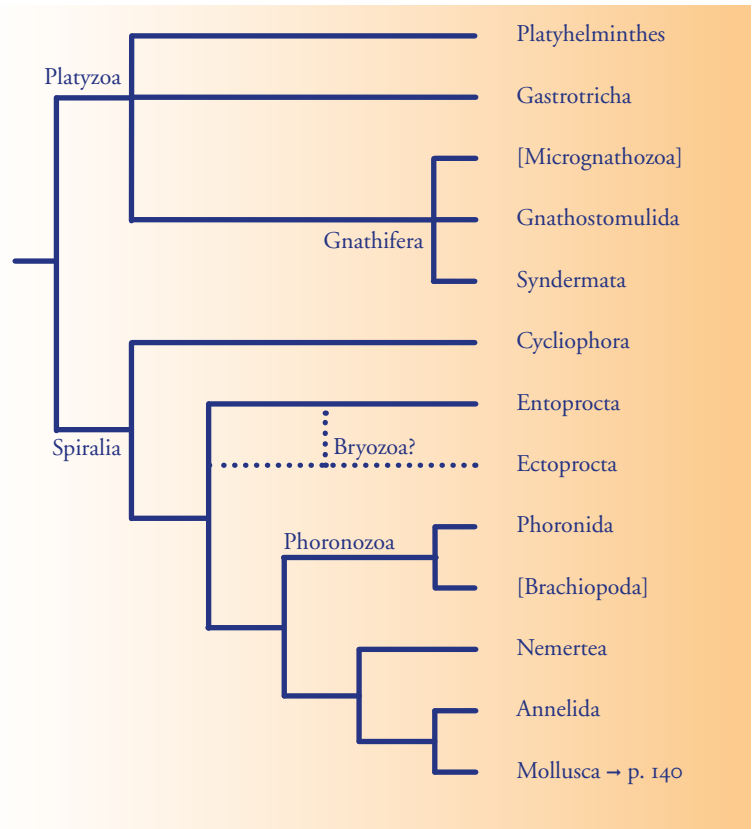
Snoerwormen - Nemertea



Ringwormen - Annelida



Weekdieren - Mollusca



Animalia ▶ Platyhelminthes (fyllum)

**PLATYHELMINTHES - PLATWORMEN**

HERMAN J.W.M. CREMERS, GERARD VAN DER VELDE & JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 428 gevestigd (waarvan 5 exoten),  
nog tientallen verondersteld  
WERELD ca. 24.000 beschreven

Afgeplatte, ongesegmenteerde wormen zonder lichaamsholte en anus. Uit met name moleculair onderzoek is gebleken dat de Acoelomorpha niet meer gerekend kunnen worden tot de

echte platwormen (DAWKINS 2004, TYLER ET AL. 2006-2009). Platwormen worden in twee groepen verdeeld: de Catenulida en de Rhabditophora, waartoe alle overige vrijlevende en parasiti-



Trilhaarwormen - Turbellaria



Zuigwormen - Trematoda



Lintwormen - Cestoda



Monogenea



taire platwormen behoren. De parasitaire platwormen horen tot de Neodermata, een subgroep van de Rhabdocoela, en hebben alleen in een larvestadium nog trilharen. Hier behandelen we de vrijlevende platwormen (trilhaarwormen) apart,

deze parafyletische groep wordt uit praktische overwegingen nog vaak ‘Turbellaria’ genoemd. De parasitaire groepen zuigwormen (Trematoda), lintwormen (Cestoda) en Monogenea worden daarna apart behandeld.

Animalia ► Platyhelminthes (fyllum) ► ‘Turbellaria’ (klasse)

### CATENULIDA & RHABDITOPHORA (‘TURBELLARIA’) - TRILHAARWORMEN

GERARD VAN DER VELDE & JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 150 gevestigd (waarvan 5 exoten), nog ca. 350 verwacht  
WERELD ca. 6600 beschreven

Vrijlevende, meestal kleine – vaak minder dan 1 mm, soms enkele centimeters, maar soms zelfs tientallen centimeters – platwormen zonder lichaamsholte (acoelomaat), ademhalings- en transportsystemen en anus. Ze bewegen zich over zelf uitgescheiden mucus voort met behulp van trilharen die de epidermis bedekken. Trilhaarwormen ontwikkelen zich, in tegenstelling tot de parasitaire platwormen, zonder larvestadium. Een praktische indeling van de trilhaarwormen is de indeling in macro- en microturbellariën. Onder de eerste groep worden de planariën of triclade platwormen en de polyclade platwormen gerekend; de rest zijn dan de microturbellariën. De meeste Nederlandse soorten leven vrijlevend in de zee en in brak en zoet water. Er zijn in ons land twee tot drie soorten op het land aangetroffen die leven in vochtige aarde.

#### Cyclus

Trilhaarwormen zijn gelijktijdig hermafrodit dus de volwassen individuen bezitten zowel mannelijke als vrouwelijk geslachtsorganen. Alle soorten planten zich geslachtelijk voort door middel van inwendige bevruchting. De eieren worden vaak in cocons afgezet. De diertjes komen als juveniel uit het ei en verlaten de cocon. Bij andere trilhaarwormen zoals uit het genus *Mesostomum* komen zogenaamde rusteieren voor en sommige soorten binnen deze groep zijn levendbarend. Bij sommige groepen en soorten vindt er ook ongeslachtelijk reproductie plaats door deling van het lichaam gevolgd door regeneratie van de ontbrekende delen. Sommige trilhaarwormen staan bekend om hun regeneratievermogen.

#### Ecologie

De meeste trilhaarwormen zijn predator van allerlei kleine ongewervelden. Andere soorten zijn aaseters of herbivoren van met name de algenfilm, waarbij vooral kiezelwieren gegeten worden. Verscheidene soorten leven in symbiose met eencellige algen. Ook zijn er veel commensalen en ectoparasieten op met name kreeftachtigen, bijvoorbeeld alle soorten binnen de orde Temnocephalida. Commensalen leven op de gastheer, maar brengen die geen schade toe, terwijl de ectoparasieten van het bloed van de gastheer leven. Tussenvormen van deze twee samenlevingsvormen komen ook voor. Het verteringskanaal van trilhaarwormen bestaat alleen maar uit een ruimte net achter de gespierde mond (farynx), die meestal uitgestulpt kan worden om voedsel te omsluiten en op te nemen. De voedingsdeeltjes verspreiden zich in het vaak uitgebreide darmstelsel en worden door middel van fagocytose door de lichaamscellen opgenomen. De laatste fase van vertering vindt plaats in de cellen. Onverteerbare voedseldelen

verlaten het lichaam door de mond, terwijl restproducten na de vertering door zogenaamde protonephridia worden uitgescheiden door de huid (epidermis). Trilhaarwormen worden relatief vaak gebruikt voor wetenschappelijk onderzoek naar fysiologie, regeneratievermogen en evolutie (bv. JOFFE ET AL. 1998). Enkele van de mooi gekleurde polycladen worden verkocht om in zee-aquaria uit te zetten. De grotere macro-turbellariën worden bij biodiversiteitsstudies en beoordeling van waterkwaliteit gebruikt, omdat ze relatief makkelijk te herkennen zijn.

#### Diversiteit

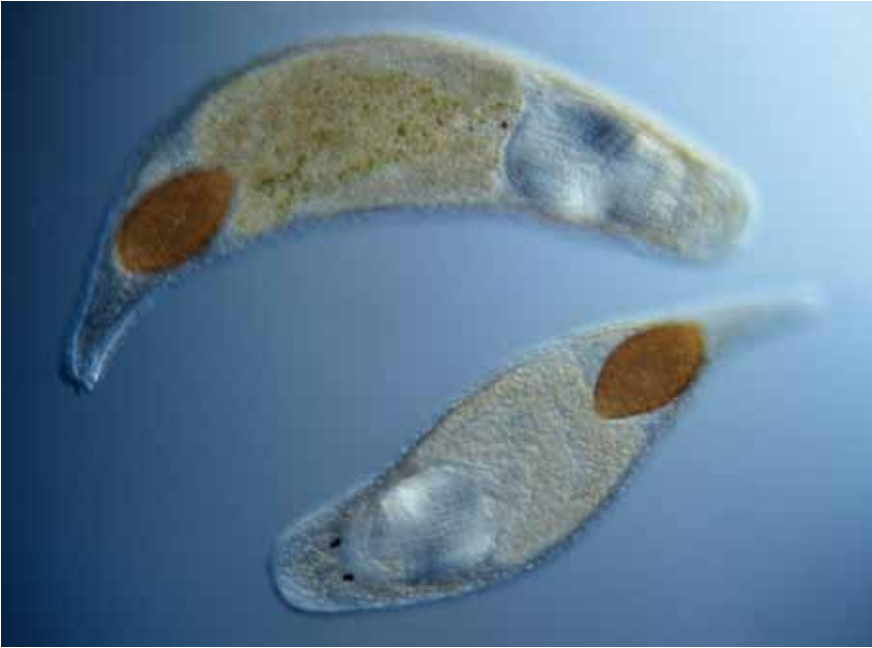
Wereldwijd zijn er circa 6600 soorten beschreven, waarvan zo'n 1400 in zoetwater, ongeveer 830 soorten op het land en de meeste soorten in zee (TYLER ET AL. 2006-2009, SCHOCKAERT ET AL. 2008). In Nederland zijn 150 soorten vastgesteld, waaronder vijf exoten (MOL 1984, WOLFF & DANKERS 1981, G. van der Velde & J. van der Land pers. obs.). Zes van deze soorten behoren tot de Catenuclida, de overige tot de Rhabditophora. De macro-turbellariën zijn het best bekend met zes soorten Polycladida (marien en brak water) en 18 soorten Tricladida (VAN DER VELDE & DE VRIES 1985, BIJ DE VAATE & SWARTE 2001, FAASSE 2003A, 2003B, FAASSE & ATEs 2003, TULP 2004, SLUYS ET AL. 2005). Hiernaast worden nog ongeveer 350 soorten verwacht (KARLING 1962, LUTHER 1960-1963, ILLIES 1978, DÖRJES 1968).

#### Voorkomen

Trilhaarwormen leven in Nederland met name in zee (ca. 100 soorten) en in zoet water (ca. 50 soorten). Enkele soorten (twee of drie) leven onder vochtige omstandigheden op het land. Twee soorten tricladen zijn exotisch, namelijk de

▼ Melkwitte platworm  
*Dendrocoelum lacteum*





▲  
*Gieysztoria cuspidata*

van oorsprong Noord-Amerikaanse *Dugesia tigrina* (DEN HARTOG 1962A) en de ponto-kaspische *Dendrocoelum romano-*

*danubiale* (BIJ DE VAATE & SWARTE 2001). Drie polyclade platwormen zijn ook exoten: *Stylochus flevensis* (HOFKER 1930) en *Imogine necopinata* (SLUYS ET AL. 2005), beide van onbekende, maar mogelijk subtropische oorsprong, en de Noord-Amerikaanse *Euplana gracilis* (FAASSE & ATEES 2003). De microturbellariën worden zelden bestudeerd ofschoon het aantal soorten groot kan zijn en ze in zeer hoge dichtheden kunnen voorkomen in allerlei biotopen zoals grondwater, tussen sedimentdeeltjes, op waterplanten, zwemmend in het water, etc. Er wordt te weinig onderzoek aan deze groep als geheel gedaan om iets te zeggen over patronen in diversiteit en abundantie, slechts voor een zeer beperkt aantal soorten tricliden is iets bekend over de verspreiding (CUPPEN & VAN DER VELDE 1981, DEN HARTOG 1962A, 1963A, VAN DER VELDE & CUPPEN 1981). Het is aannemelijk dat er (lokaal) soorten verdwijnen door vervuiling of vermessing van aquatische habitats en verdroging (NEW 1995).

#### Determinatie

**Algemeen:** LUTHER 1955, 1960, 1961, 1962 & 1963, KARLING 1962 & 1974, CANON 1968. **Microturbellaria (zoet water):** YOUNG 2001. **Tricladida (vooral zoet water):** DEN HARTOG 1962B, BALL & REYNOLDSOON 1981, VAN DER VELDE & DE VRIES 1985, REYNOLDSOON & YOUNG 2000. **Mariën:** SLUYS 1994. **Alleen Polycladida:** PRUDHOE 1982 & 1985.

Animalia ► Platyhelminthes (fylum) ► Trematoda (klasse)

### TREMATODA - ZUIGWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 154 gevestigd

WERELD ca. 9000 beschreven

Parasitaire platwormen zonder trilharen. Ze hebben vaak een mondzuignap en een buikzuignap, waarmee ze zich vasthechten in de organen van de gastheer. Ze hebben één of meer tussengastheren, de eerste tussengastheer is altijd een slak. Zuigwormen leven zowel in terrestrische, aquatische en mariene gastheren.

#### Cyclus

Volwassen zuigwormen leven in bepaalde organen van de eindgastheer (vrijwel altijd een vertebraat) en leggen daar

eieren die de gastheer in de regel met de uitwerpselen verlaten. In het ei ontwikkelt zich het zogenaamde miracidium. Deze komt actief of passief in de slak terecht, waarin zich vervolgens langs ongeslachtelijke weg verschillende larvestadia ontwikkelen: achtereenvolgens sporocysten, soms ook nog dochtersporocysten, rediën, eventueel dochterrediën en ten slotte cercariën. De cercariën verlaten de slak actief of passief door opeten van de slak door de volgende gastheer en encystreren tot metacercariën, hetzij vrij op de vegetatie, hetzij in een tweede tussengastheer. In de regel zijn de metacercariën infectieus voor de eindgastheer, maar soms zijn dit de cercariën zoals bij de Schistosomatidae. Bij diverse zuigwormen zijn afwijkingen van bovenstaand schema bekend; bijvoorbeeld minder larvestadia of het volwassen worden in de tussengastheerslak zelf. Alle zuigwormen zijn hermafrodiet, met uitzondering van de Schistosomatidae, waarbij wel vrouwelijke en mannelijke individuen voorkomen. Een totale cyclus van ei tot volwassen worm in een nieuwe gastheer duurt in de regel vele maanden. De leeftijd van de zuigwormen wordt daarnaast onder meer bepaald door de levensduur van de gastheer, maar hierover is verder weinig bekend.

#### Ecologie

Volwassen zuigwormen leven als parasiet in vertebraten; de larvale stadia leven in één of meer tussengastheren. Als eerste tussengastheer fungeert altijd een slak, als tweede tussengastheer kunnen bijvoorbeeld weekdieren, geleedpotigen en vissen dienen. Zuigwormen zijn in de regel vrij specifiek in de keuze van de eerste tussengastheer (slak) en

▼  
*Dicrocoelium dendriticum*  
uit galgang van schaap



minder specifiek in hun keuze van de eindgastheer. Zo heeft de voor herkauwers in ons land gevestigde leverbot *Fasciola hepatica* bijna uitsluitend de zoetwaterslak *Galba truncatula* als tussengastheer, terwijl de volwassen wormen gevonden kunnen worden bij allerlei runderen, schapen, herten, hazen, paarden en zelfs bij de mens. Volwassen zuigwormen kunnen afhankelijk van de soort in diverse organen van de gastheer gevonden worden, zoals maag-darmkanaal, lever, longen, nieren of zelfs bloedvaten, waar ze zich voeden met weefselcellen. De larvale stadia voeden zich met de weefsels van de tussengastheerslak. Metacercariën zijn ingekapseld en voeden zich verder niet. In ons land komen voor de mens pathogene zuigwormen alleen voor bij mensen die de infectie in de tropen hebben opgedaan (bv. schistosomiasis of bilharziose). Een enkele keer wordt hier een klinisch geval gediagnosticeerd van een infectie bij de mens met de leverbot na het rauw eten van met metacercariën besmet gewas zoals waterkers. Verder is het een bekend fenomeen dat zwemmers in water waarin zich veel cercariën bevinden van bepaalde zuigwormen van watervogels een heftige jeuk kunnen ontwikkelen. Verschillende bij huisdieren, met name landbouwdieren, voorkomende soorten kunnen veel schade veroorzaken. Het bekendste voorbeeld is de leverbot bij runderen en schapen. In sommige jaren met regenrijke zomers kan er grote economische schade optreden door ziekte, sterfte, productieverlies en kosten van behandeling.

#### Diversiteit

In de wereld zijn naar schatting zo'n 9000 zuigwormen bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 154 soorten vastgesteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.), waarbij parasieten van dierentuindieren niet zijn meegeteld. Eén soort is aan de hand van Nederlandse exemplaren beschreven: *Phagicola septentrionalis* van de gewone zeehond *Phoca vitulina*.

#### Voorkomen

Het is moeilijk om geografische patronen in soortdiversiteit te noemen. Zeer waarschijnlijk is de Noordzee zeer rijk aan soorten die in vissen leven en zijn kustgebieden zeer rijk aan soorten die in vogels leven. Naar verwachting zullen soorten bij huisdieren door een steeds betere bestrijding met anthelmintica (medicijnen tegen wormen) uitgedund worden of (tijdelijk) verdwijnen. Ook wijzigingen in de manier van veehouderij hebben een grote invloed op het voorkomen van zuigwormen, aangezien deze allemaal slakken als (eerste) tussengastheer hebben. Terwijl



een aantal soorten bij huisdieren nog slechts zelden gezien wordt, zijn er de laatste decennia relatief veel soorten voor de Nederlandse fauna bijgekomen door inventariserend onderzoek bij veterinaire instituten. Een opvallende verschijning is de voor de bever *Castor fiber* specifieke zuigworm, *Stichorchis subtriquetrus*, die pas na de herintroductie van de bever in Nederland voor het eerst in 1994 gedetermineerd werd uit een in het wild levend dier.

#### Determinatie

SKRJABIN 1947-1978. Genusniveau: GIBSON ET AL. 2001-2008.



▲ *Leucochloridium paradoxum*  
in oogsteel van barnsteenslak

◀ Metacercariën in oog  
van kabeljauw

Animalia ► Platyhelminthes (fyllum) ► Cestoda (klasse)

### CESTODA - LINTWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 121 gevestigd, nog tientallen verondersteld  
WERELD ca. 5000 beschreven

Deze parasitaire platwormen bestaan uit een kop (scolex), vaak voorzien van zuignappen en haken, en een langgerekt lichaam (strobila), dat bestaat uit een aantal segmenten (geleding of proglottiden), die ieder een compleet geslachtsapparaat bevatten en vaak zelfs per geleding een dubbel stel. Lintwormen hebben geen darmkanaal. Ze kunnen afhankelijk van de soort tot 10 m lang worden, hoewel er ook

soorten zijn van slechts enkele millimeters. De klasse der lintwormen is verdeeld in verschillende ordes. De belangrijkste zijn de Cyclophyllidea en de Pseudophyllidea. Alle cestoden hebben één of meer tussengastheren en de eindgastheer is altijd een vertebraat. Door de verscheidenheid aan gastheren zijn lintwormen dan ook zowel in het terrestrische, aquatische als in het mariene milieu te vinden.



▲  
Moniezia uit darm van schaap

### Cyclus

Volwassen lintwormen leven in het darmkanaal van de eindgastheer. In de laatste proglottiden bevinden zich de rijpe eieren. Deze proglottiden laten los en verlaten via de anus het lichaam. Bij de Cyclophyllidea worden de eieren, waarin zich een zogenaamd hexacanth embryo bevindt, opgenomen door een tussengastheer. Hierin ontwikkelt zich een larve waarin de latere scolex al in aanleg aanwezig is en die zich in de tussengastheer nestelt tot deze weer door een eindgastheer wordt opgegeten. Hierin groeit de larve vervolgens weer uit tot een complete lintworm. Bij de Cyclophyllidea, met uitzondering van de familie Taeniidae, fungeren ongewervelden (bijvoorbeeld slakken en insecten) als tussengastheer; de larven worden cysticercoïden genoemd. Bij *Rodentilepis nana*, die bij de muis maar ook bij de mens bekend is, kan de hele cyclus voltooid worden in een en dezelfde gastheer. Bij de familie der Taeniidae zijn zoogdieren de tussengastheer en is de larve blaasvormig (blaasworm of afhankelijk van de soort cysticercus, coenurus of hydatide genoemd). Een bekend voorbeeld is de ongewapende

▼  
Scolex van *Taenia pisiformis*



(scolex zonder haken) lintworm van de mens *Taenia saginata*, waarvan de blaasworm (cysticercus bovis) in het spierweefsel voorkomt van runderen. Door het eten van onvoldoende verhit rundvlees kan de mens (weer) besmet worden. Bij de Pseudophyllidea komen meerdere larvestadia voor in verschillende tussengastheren. Uit het ei komt een trilhaarlarve, het coracidium, dat vervolgens via een zogenaamd procercoïdstadium in bijvoorbeeld kreeftachtigen en een plerocercoidstadium in bijvoorbeeld vissen ten slotte terecht komt in de darmen van de eindgastheer, vaak visetende zoogdieren en vogels. De levensduur van zowel larvale als volwassen lintwormen wordt sterk bepaald door die van de gastheer en kan vele jaren bedragen.

### Ecologie

Volwassen lintwormen houden zich stevig vast aan de darmwand van de gastheer met behulp van hun kop met zuignappen en eventueel aanwezige haken. Ze voeden zich met darminhoud van de gastheer via absorptie door hun cuticula. Als parasieten zijn ze min of meer schadelijk te noemen: hoewel een lintworminfectie vaak onopgemerkt blijft kunnen er soms klinische symptomen optreden. Bij de mens komen de gewapende en de ongewapende lintworm voor (respectievelijk *Taenia solium* en *T. saginata* waarbij opgemerkt moet worden dat eerstgenoemde een niet-gevestigde soort is). Van de lintworm *Echinococcus granulosus* van de hond is de blaasworm in diverse organen zoals lever en longen te vinden bij slachtdieren en soms bij de mens. De laatste jaren wordt de vossenlintworm *Echinococcus multilocularis* ook in Nederland waargenomen (VAN DER GIESSEN ET AL. 1999). De hydatiden van deze worm zijn te vinden in diverse knaagdieren, maar kunnen ook bij de mens voorkomen, vaak met fatale afloop.

### Diversiteit

In totaal zijn naar schatting circa 5000 soorten bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 121 soorten vastgesteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.), waarbij soorten van exoten en diertuindieren niet zijn meegeteld. Er komen echter in ons land met name bij vogels nog vele tientallen soorten voor, die nog nooit verder dan familie- of genusniveau zijn gedetermineerd. Nadere determinatie is vaak niet mogelijk aangezien bij het verzamelen van de wormen uit de darmen van de gastheer de kop achterblijft in de darmwand.

### Voorkomen

Aangezien lintwormen een parasitaire levenswijze hebben is er weinig te zeggen over het geografisch voorkomen in ons land. Dit hangt uiteraard sterk samen met de leefgebieden van de gastheer. Zo wordt de reeds genoemde *Echinococcus multilocularis* tot nu toe vooral gevonden bij vossen in de grensstreken van Groningen en Limburg (VAN DER GIESSEN ET AL. 1999). De aantallen lintwormen die in één gastheer gevonden kunnen worden variëren sterk en zijn onder meer afhankelijk van zowel de lengte van de darm als van de lintwormsoort.

### Determinatie

JOYEUX & BAER 1936, SKRJABIN 1951-2003, DELYAMURE 1955. Genusniveau: SCHMIDT 1986, JONES & BRAY 1994, KHALIL ET AL. 1994.

Animalia ► Platyhelminthes (fyllum) ► Monogenea (klasse)

**MONOGENEA**

HERMAN J.W.M. CREMERS

Monogenea zijn kleine platwormen die vooral parasiteren op vissen, maar sommige op amfibieën of visparasieten. De lengte van de wormpjes varieert als ze bewegen. Een lichaamsholte (coeloom of pseudocoeloom) is aanwezig. Hun monddelen zijn slecht ontwikkeld, maar ze gebruiken haakjes om zich aan de gastheer vast te zetten. Alle soorten leven in zoet of zout water.

**Cyclus**

Deze wormen zijn hermafrodiet, maar de mannelijke geslachtsdelen komen eerder tot ontwikkeling dan de vrouwelijke. De meeste soorten zetten hun eieren af, maar enkele soorten zijn levendbarend (de eieren komen dan dus in het lichaam uit). Uit het ei komt een larve (oncomiracidium), waarvan het lichaam bedekt is met trilhaartjes en die zich kan verplaatsen naar een ander gastheerindividu. De hele levenscyclus wordt voltooid op één gastheersoort.

**Ecologie**

Monogenea zijn ectoparasieten bij vissen, zowel zoet- als zoutwatersoorten. Ze leven op de huid en de kieuwen van hun slachtoffer en hier voeden ze zich met epitheel, slijm en soms bloed.

**Diversiteit**

De schattingen voor het totaal aantal soorten in de wereld liggen tussen de 3000 en 4000 (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn slechts drie soorten bekend bij inheemse vissoorten,

**NEDERLAND** 3 gevestigd, nog tientallen verwacht  
**WERELD** ca. 3000-4000 beschreven

onder andere bij de paling *Anguilla anguilla* (BORGSTEEDE 1999). Vrijwel zeker zijn er nog vele tientallen soorten op vissen aan te treffen.

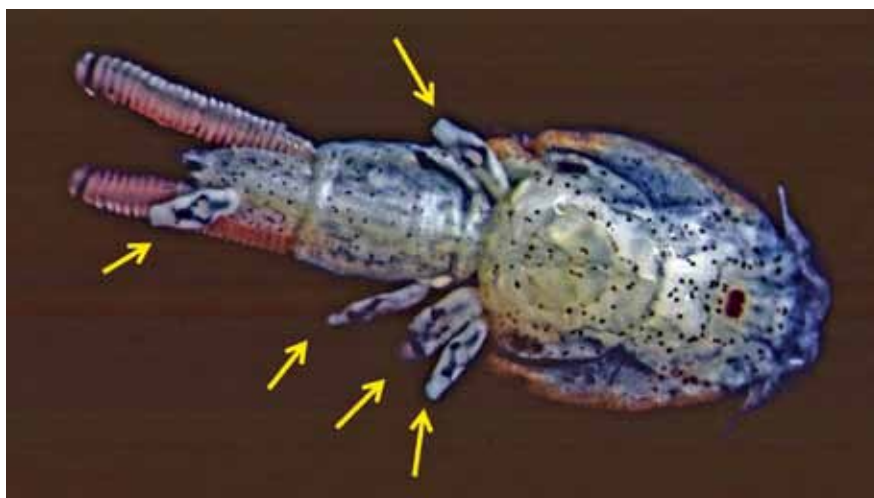
**Voorkomen**

Er wordt bijna geen onderzoek gedaan aan Monogenea, dus het is moeilijk om iets te zeggen over patronen in diversiteit, talrijkheid en veranderingen.

**Determinatie**

Genusniveau: YAMAGUTI 1963A.

▼  
*Udonella caligorum* op het roei-  
pootkreeftje *Caligus elongatus*  
(visparasiet)



Animalia ► Gastrotricha (fyllum)

**GASTROTRICHA - BUIKHARIGEN**

JAAP VAN DER LAND

Microscopisch kleine (0,06-3 mm), ongesegmenteerde, afgeplatte wormpjes met een volledig darmkanaal. Een lichaamsholte (coeloom) is afwezig. De mondopening is omgeven door tastharen. Aan de achterzijde van die diertjes bevinden zich twee klieren. Eén daarvan scheidt een soort lijm uit, zodat het zich aan substraat kan vastzetten. De andere scheidt juist een oplosmiddel uit, zodat het ook weer los kan komen. Deze dieren leven op de bodem van zoet water en de zee.

**Cyclus**

Zoetwatersoorten planten zich uitsluitend door middel van parthenogenese voort. Mariene soorten zijn hermafrodiet, maar niet gelijktijdig, hetgeen wil zeggen dat in een individu óf de mannelijke óf de vrouwelijke geslachtsorganen functioneren. In dit geval worden spermatofoeren gebruikt voor de bevruchting. Uit de eieren komen kleine wormpjes en buikharigen kennen dus geen larvaal stadium. Binnen twee dagen kunnen de jonge beesten al geslachtsrijp zijn. Buikharigen hebben de kortste levensduur van alle dieren: tussen de drie dagen en enkele tientallen dagen.

**NEDERLAND** 27 gevestigd, nog ca. 125 verwacht  
**WERELD** ca. 510 beschreven

**Ecologie**

Het voedsel van buikharigen bestaat uit bacteriën en kiezelwieren. Deze worden door de tastharen rondom de mond naar binnen gewerkt.

▼  
*Chaetonotus*



**Diversiteit**

In totaal zijn ongeveer 510 soorten beschreven (SCHWANK & BARTSCH 1990). In Nederland zijn 27 soorten vastgesteld, waarvan zeven in zoet water (MOL 1984) en 20 in zee leven (BOADEN 1976, ZANEVELD 1938). Er kunnen op het Nederlandse

grondgebied echter nog wel 125 soorten extra verwacht worden (JOUK ET AL. 1992, SCHWANK & BARTSCH 1990).

**Determinatie**

Zoet water: VOIGT 1958, SCHWANK & BARTSCH 1990. Zout en brak water: REMANE 1928A, FORNERIS 1961, D'HONDT 1971, 1974.

Animalia ► Gnathostomulida (fylum)

**GNATHOSTOMULIDA - KAAKMONDJES**

JAAP VAN DER LAND

Tot één mm grote wormpjes zonder lichaamsholte en zonder anus. De mondopening is voorzien van verharde plaatjes met tanden en een paar kaken. Het hele lichaam is bedekt met trilharen. Kaakmondjes worden onderverdeeld in twee ordes: de Filospemoidea en de Bursovaginoidea (BARNES ET AL. 2001). Deze wormen zijn verwant met de raderdieren (Syndermata) en de niet in Nederland voorkomende Micrognathozoa. Alle soorten leven in zee.

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 10 verwacht  
WERELD ca. 100 beschreven

**Cyclus**

Kaakmondjes zijn hermafrodiet en twee individuen kunnen elkaar dus bevruchten.

**Ecologie**

Deze wormen eten allerlei zeer kleine organismen, die ze met hun gespecialiseerde spierkaak afschrapen van zandkorreltjes.

**Diversiteit**

In totaal zijn ongeveer 100 soorten bekend (BOUCHET 2006). In Nederland is één soort vastgesteld: *Gnathostomula paradoxa* (BOADEN 1976), maar er kunnen nog wel tien soorten verwacht worden.

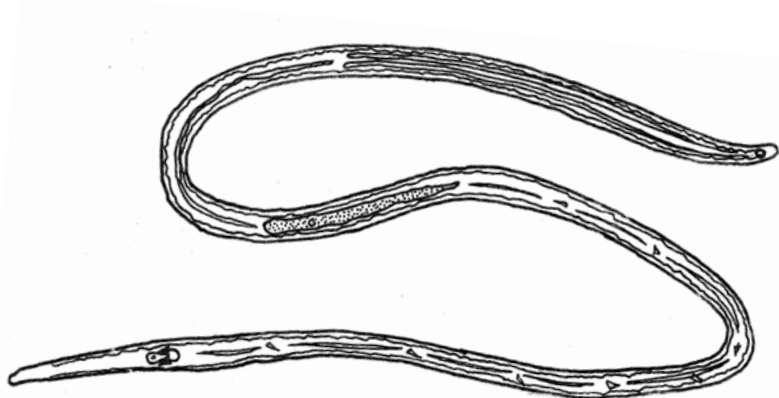
**Voorkomen**

Alle kaakmondjes leven in zuurstofloze modder op de zeebodem. Er kunnen ongeveer maximaal 25 individuen per dm<sup>3</sup> aangetroffen worden (BOADEN 1976).

**Determinatie**

STERRER 1982.

▼  
Kaakmondje



Animalia ► Syndermata (fylum)

**SYNDERMATA (ROTIFERA S.L.) - RADERDIEREN & STEKELSNIUTWORMEN**

HENDRIK SEGERS & HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 406 gevestigd (waarvan enkele exoten)  
WERELD ca. 3180 beschreven

Dit nieuwe fylum is opgericht toen uit moleculair onderzoek bleek dat de parasitaire Acanthocephala nauwer verwant zijn met een deel van de raderdieren, waarschijnlijk de Bdelloidea, en niet de zustergroep van alle raderdieren zijn (SØRENSEN & GIRIBET 2006, WITEK ET AL. 2008). Raderdierspecialisten prefereren de naam Rotifera voor het hele fylum (o.a. SEGERS 2002). Om praktische redenen behandelen we Rotifera en Acanthocephala hieronder als aparte groepen.



Raderdieren - Rotifera



Stekelsnuitwormen - Acanthocephala

Animalia ► Syndermata (fylum) ► 'Rotifera' (subfylum)

**'ROTIFERA' - RADERDIEREN**

HENDRIK SEGERS

NEDERLAND 380 gevestigd (waarvan enkele exoten), nog 100 verwacht  
WERELD ca. 2030 beschreven

Vrijlevende of vastzittende, meestal microscopisch kleine (0,04-3 mm), ongesegmenteerde wormen die gekenmerkt worden door de aanwezigheid van een ciliënkrans (corona ciliata) en een gespecialiseerd kauwapparaat (mastax) met daarin complexe tandstructuren (trophi). Een lichaams-

holte (pseudocoeloom) is aanwezig. De huid is voorzien van een skeletvormende laag die de dieren een gesegmenteerd uiterlijk geeft of verharde platen en stekels vormt (lorica). Er zijn drie grote groepen: de mariene Seisonida, en de hoofdzakelijk zoetwaterbewonende Bdelloidea en

Monogononta (zie voor een uitgebreide inleiding Wallace et al. 2006). Raderdieren leven overal waar water aanwezig is, zowel in zoet, brak als zout water.

### Cyclus

De verschillende groepen raderdieren hebben zeer verschillende levenscycli. De Seisonida planten zich enkel geslachtelijk voort, terwijl de Bdelloidea de meest succesvolle zich uitsluitend ongeslachtelijk voortplantende diergroep zijn. De Monogononta hebben afwisselend ongeslachtelijke en geslachtelijke cycli, waarbij de mannetjes sterk gereduceerd en nauwelijks als raderdieren te herkennen zijn. Bdelloiden zijn in staat tot anhydrobiose, een verschijnsel waarbij individuen bij uitdroging van het milieu in een staat van sterk verminderd metabolisme overgaan. Hierbij stoten ze water uit en vormen zich om tot een tonnetje. In deze toestand zijn ze in staat langdurige perioden van ongunstige omstandigheden te overleven. Monogononta daarentegen produceren vergelijkbare duurstadia alleen als resultaat van geslachtelijke voortplanting. Het betreft duureieren die bestaan uit een dikke schaal met daarin een zich in een vroeg ontwikkelingsstadium bevindend embryo. De ontwikkeling van het embryo gaat slechts verder wanneer het duurei zich weer in voor de soort gunstige omstandigheden bevindt. Bij de drie groepen is sprake van een 'directe' ontwikkeling; een echt larvestadium is afwezig. Alleen bij vastzittende soorten is er een mobiele larve waarin wel alle organen reeds ontwikkeld zijn. Bij alle raderdieren is het aantal celkernen na de embryonale ontwikkeling constant (eutelie) en zijn er geen celdelingen meer. Regeneratie na beschadiging is dus niet mogelijk. Afhankelijk van de soort bedraagt de levensduur van actieve exemplaren enkele dagen tot weken.

### Ecologie

Raderdieren voeden zich voornamelijk met bacteriën en algen die ze ofwel uit het water filteren door middel van hun ciliënkrans, ofwel van het substraat grazen. Een groot aantal betreft echter predatoren die leven van eencelligen, andere raderdieren of zelfs kleine watervlooien. Zelf vormen ze een belangrijke prooigroep voor allerhande kreeftachtigen en insectenlarven. Door hun grote aantal en snelle en efficiënte (parthenogenetische) voortplanting vormen raderdieren een belangrijke schakel in het voedselweb van zoetwater-ecosystemen. Voor veel vislarven vormen ze een noodzakelijke voedselbron en als zodanig worden gekweekte raderdieren dan ook massaal in de aquacultuur gebruikt. Ter bescherming tegen predatie zijn veel raderdiersoorten in staat stekels te ontwikkelen als reactie op de aanwezigheid van predatoren in hun milieu; deze laatste geven stoffen af (kairomonen) die parthenogenetische vrouwtjes aanzetten tot het produceren van nakomelingen met stekels. In de afwezigheid van predatoren worden dergelijke stekels niet ontwikkeld. Dit is een vorm van fenotypische plasticiteit en resulteert in een optimale allocatie van energie en bouwstoffen in verdediging of voortplanting.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn momenteel circa 2030 soorten raderdiertjes bekend, waarvan drie Seisonida, 461 Bdelloidea en 1570 Monogononta (SEGERS 2007). Deze aantallen zijn zeer waarschijnlijk

grove onderschattingen gezien aanwijzingen dat cryptische diversiteit binnen de groep bijzonder groot zou zijn (bijvoorbeeld SUATONI ET AL. 2006, WALSH ET AL. 2009) en aangezien zelfs uit goed onderzochte gebieden nog nieuwe soorten en zelfs families beschreven worden (DE SMET 2006, 2007). In Nederland zijn ongeveer 380 soorten vastgesteld (MOL 1984), maar deze informatie is dringend aan revisie toe. Er worden nog zeker 100 soorten verwacht. Recent werden nog twee nieuwe *Encentrum*-soorten beschreven uit de Westerschelde (DE SMET 2000). Door onze gebrekkige kennis over raderdiertjes is het moeilijk te bepalen welke soorten er eventueel een exoot zouden zijn. Slechts van *Kelicottia bostoniensis* is met zekerheid bekend dat het een van oorsprong Amerikaanse soort is (BALVAY 1994). Te verwachten exotische warmwatersoorten zijn *Brachionus variabilis* en *Lecane decipiens*, terwijl *Keratella tropica* reeds geregistreerd werd in Nederland (AZEMAR ET AL. 2007).



Brachionus quadridentatus



Filinia terminalis

### Voorkomen

Ook wat hun voorkomen betreft zijn de drie groepen raderdieren zeer verschillend. De Seisonida leven uitsluitend vastgehecht op mariene kreeftachtigen van het genus *Nebalia*. Bdelloïden zijn een bijzonder succesvolle diergroep en komen overal voor waar water voorhanden is. Ze zijn bijzonder algemeen in zogenaamde limnoterrestrische milieus, dit zijn habitats die bestaan uit substraten (zoals mossen en korstmossen) waarin de dieren overleven in de minuscule hoeveelheden water die tijdelijk voorhanden zijn na regen. Uiteraard speelt hun vermogen tot anhydrobiose een belangrijke rol in hun overleven in dergelijke onstabiele habitats. In relatief grotere watervolumes zijn Monogononta alge-

meen. Zij vormen daar één van de klassieke zoöplankton-groepen (naast roeipootkreeftjes Copepoda en watervlooien Cladocera) die algemeen bestudeerd worden in ecologische studies. Tot 150 verschillende soorten Monogononta kunnen in gematigde streken in eenzelfde meer aangetroffen worden (DUMONT & SEGERS 1996). Veel soorten leven in open water maar de meest diverse gemeenschappen worden tussen waterplanten aangetroffen.

### Determinatie

Seisonida: SØRENSEN ET AL. 2005. Bdelloidea: DONNER 1965. Monogononta: KOSTE 1978, SEGERS 1995, DE SMET 1996, DE SMET & POURRIOT 1997, NOGRADY & SEGERS 2002.

Animalia ► Syndermata (fyllum) ► Acanthocephala (subfyllum)

## ACANTHOCEPHALA - STEKELSNUITWORMEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 26 gevestigd, nog meerdere soorten verwacht  
WERELD ca. 1150 beschreven

Enkele milimeters tot enkele tientallen centimeters lange wormen met een simpele lichaamsholte en een in trekbare snuit (proboscis) waarop vele kromgebogen stekels of haakjes staan. Er is geen darmkanaal en de wormen zijn van gescheiden geslacht. De stekelsnuitwormen zijn het nauwst verwant met een deel van de raderdieren. De volwassen wormen leven als parasiet in vertebraten terwijl het larvale stadium in een ongewervelde tussengastheer leeft. Stekelsnuitwormen leven in het mariene, aquatische en terrestrische milieu.

### Cyclus

De vrouwelijke wormen produceren na bevruchting door de mannetjes eieren, die de gastheer met de ontlasting verlaten. Deze eieren worden vervolgens opgenomen door een ongewervelde tussengastheer (een insect of kreeftachtige). Hier ontwikkelt de larve, die reeds in het ei aanwezig is, zich verder tot een zogenaamde cystacanth. Dit larvestadium blijft vervolgens in de tussengastheer wachten totdat deze door een eindgastheer wordt opgegeten, waarna de worm volwassen wordt.

### Ecologie

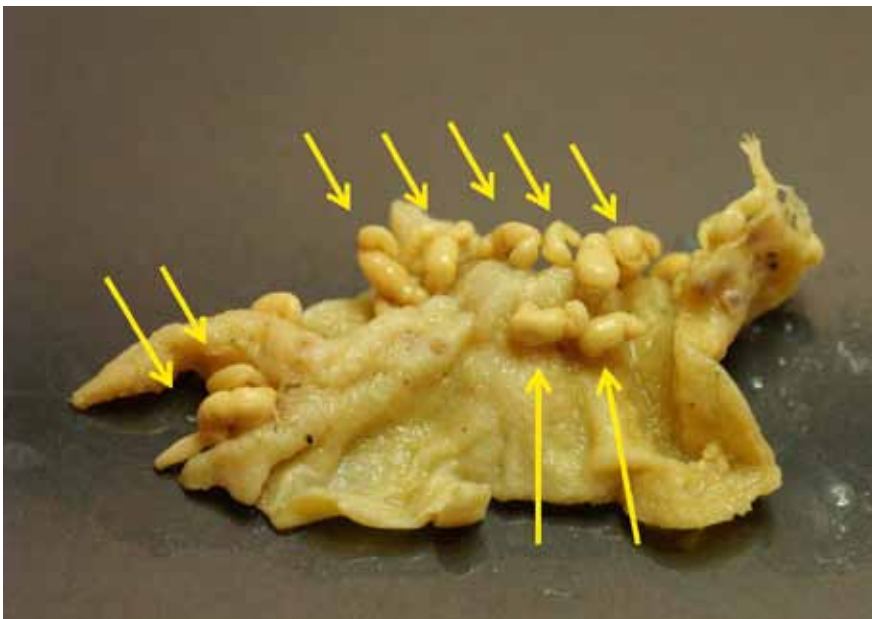
De volwassen wormen leven in het darmkanaal van gewervelde dieren. Met hun proboscis klampen ze zich stevig vast aan de darmwand, die ze soms zelfs volledig kunnen doorboren. Ze voeden zich met de darminhoud van de gastheer. In Nederland worden vrijwel geen stekelsnuitwormen aangetroffen bij huisdieren of bij de mens. In het verre verleden werd bij varkens nog wel eens *Macracanthorhynchus hirudinaceus* gevonden (BENNET & VAN OLIVIER 1826).

### Diversiteit

In de wereld zijn ongeveer 1150 soorten beschreven (CHAPMAN 2009), maar er zijn veel meer soorten te verwachten. In Nederland zijn 26 soorten vastgesteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.) en er zijn bij uitgebreid onderzoek en nadere determinatie nog meer soorten te verwachten.

▼  
*Profilicollis botulus* in darm van eider

►►  
Proboscis van *Prosthorhynchus*





### Voorkomen

Er is niet veel bekend over patronen in diversiteit en talrijkheid van stekelsnuitwormen. Er kunnen verschillende soorten in één gastheer worden aangetroffen; bijvoorbeeld drie soorten bij de grijze zeehond *Halichoerus grypus* (NICKOL ET AL. 2002). Soms vindt men zeer grote aantallen wormen in één

gastheerindividu. Zo werden in eiders *Somateria mollissima* in de Waddenzee soms meer dan 1000 (maximum 1933!) exemplaren gevonden van *Profilicollis botulus* (CAMPHUYSEN ET AL. 2002).

### Determinatie

PETROCHENKO 1956-1958. Genusniveau: YAMAGUTI 1963B.

Animalia ► **Cycliophora (fylum)**

## CYCLIOPHORA - KRANSDIERTJES

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

Kransdiertjes werden pas in 1995 ontdekt door Deense biologen (FUNCH & KRISTENSEN 1995). De soort *Symbion pandora* is ongeveer 350 µm lang en zit met een hechtschijf op de monddelen van een kreeft. De mannetjes zijn maar 85 µm en zetten zich vast op het volwassen vrouwtje. Waarschijnlijk leven alle kransdiertjes commensaal op kreeften in het mariene milieu.

### Cyclus

De levenscyclus is complex met een aantal vastzittende en vrijlevende stadia met verschillende morfologie. Het sessiele voedingsstadium is het grootst. Vrijzwemmende stadia duren kort en eten niet. In het 'pandoralarvestadium' zit een klein compleet voedingsstadium opgesloten, vandaar dat de beschreven Europese soort genoemd is naar de 'doos van Pandora'. Er bestaat zowel geslachtelijke als ongeslachtelijke voortplanting.

### Ecologie

De bekende soorten zijn commensalen die leven op de monddelen van kreeften. Naar alle waarschijnlijkheid eten ze hier de kleine voedseldeeltjes die vrijkomen tijdens het eten van de kreeften.

### Diversiteit

In Europa is naast *Symbion pandora* een nog onbenoemd soort gevonden. De uit Noord-Amerika beschreven soort vormt waarschijnlijk een complex van vier soorten (BAKER & GIRIBET 2007). Wereldwijd zijn er dus minstens zes soorten. Tijdens de voorbereiding van dit boek werden in 2010 exemplaren van *Symbion pandora* gevonden op de monddelen van een Noorse kreeft, gevangen in 1936 ten westen van Texel, uit de collectie van Naturalis. Hoewel de exacte

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 1 verwacht

WERELD 2 beschreven, nog ca. 4 onbeschreven soorten bekend

vindplaats onbekend is, gaan we ervan uit dat dit het Nederlandse deel van het Continentaal Plat betreft. Het voorkomen van deze soort en de soort die op zeekeeft *Homarus gammarus* leeft was te verwachten (OBST ET AL. 2005). Over deze vondst zal nog worden gepubliceerd (FRANSEN ET AL. in voorbereiding).

### Voorkomen

Cycliophora zijn gevonden op gastheren in zee. *Symbion pandora* leeft op de monddelen van de Noorse kreeft *Nephrops norvegicus*. De nog onbekende Europese soort leeft op de zeekeeft *Homarus gammarus*.



◀ *Symbion pandora*

Animalia ► **Entoprocta (fylum)**

## ENTOPROCTA - KELKDIERTJES, KELKWORMEN

MARCO A. FAASSE

Kleine (<5 mm), aquatische, sessiele diertjes. Er zijn solitaire soorten en soorten die kolonies vormen door middel van een stolon (kruipstengel) of een basale plaat. Het lichaam bestaat uit een steel en een urnvormig (kolonievormende soorten) of kelkvormig (solitaire soorten) deel met een tentakelkrans. Typerend zijn de periodieke krommingen van de steel, die mogelijk een aangroeiwerende functie hebben. Zowel de mond als de anus bevinden zich binnen de tentakelkrans. De lichaamsholte (pseudocoeloom)

NEDERLAND 4 gevestigd (waarvan 1 exoot), nog 10 verwacht

WERELD ca. 150 beschreven

is gevuld met een gelatineuze massa. De Nederlandse soorten komen alle in zout water voor.

### Cyclus

Solitaire soorten vermeerderen zich ongeslachtelijk door 'knopvorming' aan de buitenzijde van het lichaam van adulten en soms larven. Ongeslachtelijke voortplanting bij kolonievormende soorten vindt plaats door vorming van nieuwe individuen aan de stolon of basale plaat. Nieuwe



▲  
*Pedicellina cernua*

stolons kunnen bij de familie Barentsiidae ook ontstaan aan de gespierde segmenten van de steel. Bij dezelfde familie kunnen toppen van stolons tot ruststadia (hibernacula) worden, die later weer knoppen vormen. Een kelk kan degenereren en van de top van de steel afvallen, waarna uit de top van de steel een nieuwe kelk kan ontstaan. Bij geslachtelijke voortplanting worden eieren in het lichaam bevrucht, waar ze blijven tot de larven zich zwemmend of kruipend kunnen verspreiden. Uit een larve kunnen door knopvorming nieuwe larven ontstaan (solitaire soorten) of er kan een vastzittend volwassen individu gevormd worden.

#### Ecologie

Entoprocta zijn suspensievoeders, die met de trilharen op de tentakels een waterstroom naar de mondopening opwekken

waar klein plankton wordt opgenomen. De kolonievormende Entoprocta leven op een grote variatie aan substraten: stenen, schelpen, wieren, Hydrozoa, Ectoprocta, enz. De solitaire soorten zijn gewoonlijk geassocieerd met grotere ongewervelde gastheren die waterstromen opwekken voor ademhaling of voedselvergaring. Daar vinden ze veelal een beschermde positie in leefbuizen of tussen lichaamsaanhangsels. De meeste soorten zijn zeer gastheerspecifiek. In Noordwest-Europa zijn de meeste solitaire Entoprocta geassocieerd met borstelwormen (Polychaeta), maar ook onder andere sponzen (Porifera) en mosdierjes (Ectoprocta) zijn gastheren. Buiten Europa is de diversiteit aan gastheren nog groter.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 150 soorten beschreven (NIELSEN 1989), maar er zijn zeker 500 soorten te verwachten. Ze zijn klein en onopvallend en steeds worden nieuwe soorten van het solitaire epizoïsche type gevonden. In Nederland zijn vier kolonievormende soorten gevestigd, waarvan één exoot: *Barentsia matsushimana* (FAASSE 2006, JEBRAM 1968), maar naar solitaire soorten (die meestal op specifieke gastheren leven) is niet serieus gezocht. *Barentsia ramosa* is een exoot die enkele malen is waargenomen, maar wordt voorlopig als niet-gevestigd beschouwd. Waarschijnlijk zijn er nog ongeveer tien extra soorten te verwachten (NIELSEN 1989), waaronder één zoetwatersoort: *Urnatella gracilis*.

#### Voorkomen

Alle Nederlandse soorten zijn gevonden op harde substraten in brakke binnenwateren en in kustwateren, in de lage getijdenzone en onder de laagwaterlijn. Meestal zijn ze vastgehecht aan andere vastzittende ongewervelden als Hydrozoa en Ectoprocta. *Barentsia matsushimana* en *B. ramosa* zijn pas na 1980 waargenomen; waarschijnlijk heeft dit te maken met introductie door de mens.

#### Determinatie

NIELSEN 1989.

Animalia » Ectoprocta (fylum)

### ECTOPROCTA - MOSDIERTJES

MARCO A. FAASSE

Vastzittende kolonievormende diertjes met een hoefijzervormige (meeste zoetwatersoorten) of ronde tentakelkrans (lofofoor), meestal omgeven door een kalkachtig of chitineus uitwendig skelet. De anus bevindt zich buiten de tentakelkrans. De individuen in een kolonie (zoïden) zijn onderling verbonden door middel van poriën in het skelet. Kolonies kunnen tot meer dan 10 cm groot worden. Enkele decennia geleden werden de kelkdierjes (Entoprocta) ook tot de mosdierjes gerekend en interessant genoeg wijst recent moleculair onderzoek weer op die verwantschap, die lang verworpen werd. Mosdierjes leven zowel in zout en brak water (klassen Gymnolaemata en Stenolaemata) als in zoet water (klasse Phylactolaemata).

#### Cyclus

Zee- en brakwatersoorten: Uit een mosdierlarve ontstaat

NEDERLAND 61 gevestigd (waarvan 8 exoten), nog ca. 20 verwacht  
WERELD ca. 5000 beschreven

een enkele zoïde, de zogenaamde (meestal afwijkend gevormde) ancestrula, waaraan door knopvorming meer zoïden kunnen ontstaan. Op deze wijze kan een korstvormige of opgerichte, eventueel vertakte kolonie gevormd worden. Larven ontwikkelen zich bij de overgrote meerderheid van soorten na bevruchting in het lichaam van de zoïden, soms in een apart broedkamerje (ovicel) aan de top van de zoïden. De min of meer bolvormige larven voeden zich niet en vertonen een vrijlevend stadium dat slechts enkele uren duurt, waarna ze zich op een vaste ondergrond zetten en binnen een dag een ancestrula vormen. Bij enkele genera (onder andere *Electra*, *Conopeum*) vindt de bevruchting buiten het lichaam plaats en ontstaat een zogenaamde cyphonauteslarve, die zich voedt met fytoplankton en enkele weken als planktonorganisme leeft.



Zoetwatersoorten: Een larve zet zich na een kortdurend vrijzwemmend bestaan vast en na het terugrollen van de mantel is al een zoïde ontstaan, die door knopvorming een kolonie kan vormen. Larven ontstaan na bevruchting in de zoïden. In zoïden kunnen eveneens, door knopvorming, platte schijfjes met een hard omhulsel (statoblasten) ontstaan, die soms in de zomer het zoïdenlichaam verlaten, maar doorgaans pas vrijkomen tijdens het uiteenvallen van de zoïden in het najaar. Deze meestal drijvende statoblasten gaan gewoonlijk in het voorjaar open en vormen dan weer een kolonie.

#### Ecologie

Behalve de typische zoet- en zeewatersoorten is er een aantal gespecialiseerde brakwatersoorten, alle behorend tot de grotendeels mariene klasse Gymnolaemata. Mosdiertjes zijn voor het overgrote deel gebonden aan harde ondergronden en komen op zuiver zand en slib haast niet voor. Veel sedimentatie wordt eveneens slecht verdragen. Mosdiertjes zijn suspensievoeders die door middel van de trilharen op de tentakels een waterstroom opwekken die naar de mondopening leidt. Uit dit water voeden ze zich met onder andere fytoplankton. Mosdiertjes worden met name gegeten door zeenaaktslakken (Nudibranchia), die veelal specifiek van een enkele voedselsoort leven. Ook zee-egels eten mosdiertjes.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 5000 soorten bekend, waarvan een honderdtal in zoet water (MASSARD & GEIMER 2008). In Nederland komen negen zoetwatersoorten (klasse Phylactolaemata en *Paludicella articulata*) voor en 52 zee- en brakwatersoorten (klassen Gymnolaemata en Stenolaemata) (DE BLAUWE 2009, LACOURT 1949). Deze verschillende ecologische groepen vallen bijna exact samen met de onderscheiden taxonomische groepen. Onder deze 61 soorten bevinden



zich acht exoten. Hiernaast worden nog zo'n 20 Noordzeesoorten en exoten verwacht. *Arachnidium lacourti*, waarschijnlijk een exoot, is beschreven van Nederlandse exemplaren.

#### Voorkomen

In Nederland zijn mosdiertjes voor zover bekend grotendeels gebonden aan de kust. Mariene mosdiertjes komen met name voor op stenige ondergronden, maar ook bodems met losse schelpen kunnen veel soorten herbergen. Stenen, oesters, mossels en wieren zijn hier de meest voorkomende substraten. De hoogste diversiteit aan soorten wordt gevonden in de zoute delen van het Deltagebied. Het Nederlandse deel van de Noordzee is echter niet goed onderzocht op mosdiertjes en is mogelijk nog veel rijker aan soorten. Hier zijn nog heel wat nieuwe soorten voor de Nederlandse fauna te verwachten op stenen en schelpen. De in zoet water voorkomende soorten behoren vrijwel alle tot de klasse Phylactolaemata – die een relatief laag aantal soorten bevat – en groeien op stenen, hout en waterplanten. De Nederlandse soorten die pas na 1980 gevonden zijn betreffen grotendeels zeer cryptische soorten (*Arachnidium fibrosum*, *Panolicella nutans*) en exoten. Hoe de exotische zoetwatersoort *Pectinatella magnifica* Nederland bereikte is niet bekend. Zeven exotische mosdiertjes van zout en brak water bereikten ons via schelpdierimporten en scheepvaart. Nieuwe exotische soorten kunnen vooral verwacht worden in de Oosterschelde door import met schelpdieren en aanvoer met zeiljachten. De toename van het aantal autochtoon Noordwest-Europese soorten in Nederland is dus zeer beperkt.

#### Determinatie

Zoetwatersoorten: WOOD & OKAMURA 2005. Statoblasten: LACOURT 1982. Mariene soorten: HAYWARD 1985, HAYWARD & RYLAND 1985, 1998, 1999, DE BLAUWE 2009.



Kruipend geleimosdiertje  
*Cristatella mucedo*



*Cryptosula pallasiana*

Animalia » Phoronida (fylum)

## PHORONIDA - HOEFIJZERWORMEN

JAAP VAN DER LAND

Dunne wormvormige organismen, vaak met een dubbele, hoefijzervormige tentakelkrans (lofofoot) (EMIG 1982). De mondopening ligt binnen de tentakelkrans, het verteringskanaal maakt een lus in het lichaam en de anus ligt net buiten de tentakelkrans. Deze tentakelkrans kan na beschadiging door regeneratie hersteld of opnieuw gemaakt worden. De bloedvaten en het zenuwstelsel zijn simpel. Hoefijzerwormen zijn zeer nauw verwant aan de schelpdragende brachiopoden (Brachiopoda), die in Nederland alleen bekend zijn van de fossiele schelpen die op de Zeeuwse stranden gevonden kunnen worden. Soms worden deze twee groepen in één fylum, de Phoronozoa, geplaatst. Hoefijzerwormen maken een chitineuze buis, waarin ze leven op of verticaal ingegraven in de zeebodem of in hard substraat, waarbij de tentakelkrans in het langsstromende water wordt gehouden.

▼  
Kleine hoefijzerworm  
*Phoronis hippocrepia*



NEDERLAND 2 gevestigd, nog 1 verwacht  
WERELD ca. 10 beschreven

**Cyclus**

Hoefijzerwormen zijn hermafrodiet of de seksen zijn gescheiden. Waarschijnlijk vindt de bevruchting van de eicel in het lichaam plaats. Bij enkele soorten worden weinig eieren geproduceerd die in het lichaam uitkomen. Bij andere soorten worden juist zeer veel eieren geproduceerd die op het moment van bevruchting worden vrijgelaten en dus als plankton leven. Na enkele weken vindt de metamorfose naar volwassen individu plaats.

**Ecologie**

De tentakelkrans wordt zo gehouden dat er veel water langsstroomt, waaruit micro-organismen en organisch afval gehaald kunnen worden. Hoefijzerwormen hebben een belangrijke ecologische rol op de zeebodem omdat ze in kalkgesteente en schelpen kunnen boren en zo leefgebiedjes voor andere organismen maken.

**Diversiteit**

In totaal zijn er 10 soorten bekend (EMIG 1979). In Nederland zijn twee soorten vastgesteld: *Phoronis hippocrepia* (ADEMA 1993, FAASSE 1994, WOLFF & POST 1979) en een andere soort die (nog) niet op naam is gebracht (M.A. Faasse pers. obs.). Er kan nog minstens één extra soort verwacht worden (EMIG 1979, HAYWARD & RYLAND 1990).

**Voorkomen**

*Phoronis hippocrepia* is een kosmopolitische soort. Uit Nederland is deze soort alleen uit de zee bij Zeeland bekend (FAASSE 1994). Dichtheden aan hoefijzerwormen op de zeebodem kunnen oplopen tot wel 20.000 individuen per m<sup>2</sup> (EMIG 1979).

**Determinatie**

EMIG 1979.

Animalia » Nemertea (fylum)

## NEMERTEA - SNOERWORMEN

JAAP VAN DER LAND

Ongesegmenteerde roofwormen met een darm, anus en bloedvaten (MCCLINTOCK TURBEVILLE ET AL. 1992). Het kopgedeelte heeft een uitstulpbare tentakel en hierop kan zich een tandje bevinden, waarmee prooien aan de haak worden geslagen. Wanneer het tandje afbreekt, kan het vervangen worden door één van de reservetandjes die zich in zakjes in de mondholte vormen. Het lichaam is samentrekbaar. Het lichaam van *Lineus longissimus* kan in uitgerekte toestand wel 30 m zijn, maar de meest soorten zijn (veel) kleiner. De vroegere indelingen van deze wormen bij de platwormen lijkt, gezien de aanwezigheid van een lichaamsholte en bloedvaten, niet correct; ze lijken nauwer verwant aan ringwormen en weekdieren, hetgeen ook bevestigd wordt in moderne moleculaire studies (MCCLINTOCK TURBEVILLE ET AL. 1992, MINELLI 2009). Buiten de tropen leven alle soorten in zoet of zout water.

NEDERLAND 20 gevestigd, nog 30 verwacht  
WERELD ca. 1200 beschreven

**Cyclus**

De geslachten van de meeste soorten zijn gescheiden, maar alle zoetwaterdieren zijn hermafrodiet. Het bevruchte ei ontwikkelt zich tot een larve, voordat het metamorfoseert. De bevruchting vindt vaak buiten het lichaam plaats, waardoor de larve gedurende enkele weken vrij in het water zweeft (plankton). Soms vindt de bevruchting in het lichaam plaats en bij enkele soorten vindt de ontwikkeling van het ei ook in het lichaam plaats zodat de larve 'geboren' wordt.

**Ecologie**

Snoerwormen zijn in het algemeen roofdieren op kleine ongewervelden, zoals kreeftachtigen en ringwormen of de eieren van ongewervelden. Om hun prooi te vangen wordt

de tentakel naar buiten geschoten in of om de prooi. Uit de tentakel komt soms gif vrij, zodat de prooi verdoofd wordt (RUPPERT & BARNES 1994). Het slachtoffer wordt vervolgens in zijn geheel opgeslokt. Enkele soorten, bijvoorbeeld *Malacobdella grossa*, leven in de mantelholte van weekdieren en eten daar de microben die de gastheer heeft opgenomen. *Carcinonemertes carcinophila* leeft parasitair in de kieuwen en op de eimassa van krabben.

#### Diversiteit

Er zijn ongeveer 1200 snoerwormen beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 20 soorten vastgesteld (FAASSE 2003C, MOL 1984), terwijl er nog circa 30 soorten verwacht worden (FRIEDRICH 1936).

#### Voorkomen

In Nederland zijn er vier zoetwatersoorten en de andere soorten leven in de zee. Hier zijn enkele microscopisch kleine soorten en de *Emplectonema*-soorten vrij algemeen. Er wordt relatief weinig onderzoek gedaan aan snoerwormen,



◀ *Lineus longissimus*

zodat er vrijwel geen gegevens zijn over patronen in voorkomen en dynamiek in de soorten aantallen.

#### Determinatie

FRIEDRICH 1936, STIASNY-WIJNHOF 1938, SCHWANK & BARTSCH 1990, GIBSON 1994, 1995, HAYWARD & RYLAND 1995. Voor naamgeving taxonomische groepen zie SUNDBERG 1991.

Animalia ► Annelida (fylum)

### ANNELIDA - RINGWORMEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 458 gevestigd (waarvan 24 exoten)

WERELD ruim 15.150 beschreven

Gesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (coeloom). Verwantschap binnen dit fylum is ondanks gedetailleerde studies nog steeds vrij onduidelijk; diverse analyses spreken elkaar op veel punten tegen (JENNINGS & HALANICH 2005, ROUSSET ET AL. 2007, STRUCK ET AL. 2007). Wel staat vast dat de vroeger als aparte fyła beschouwde zandwormen (Echiura) en pindawormen (Sipuncula) onder de ringwormen vallen en dat de Clitellata een monofyletische groep zijn. Zowel de Polychaeta als de Oligochaeta zijn vrijwel zeker parafyletische groepen. Hier behandelen we

de volgende groepen: borstelwormen (Polychaeta), Aphanoneura, zandwormen (Echiura), pindawormen (Sipuncula) en Clitellata waartoe de volgende groepen behoren: oligochaeten (Oligochaeta), bloedzuigers (Hirudinea) en branchiobdelle wormen (Branchiobdellida).



Borstelwormen - Polychaeta



Aphanoneura



Zandwormen - Echiura



Pindawormen - Sipuncula



Oligochaeten - Oligochaeta



Bloedzuigers - Hirudinea



Branchiobdelle wormen - Branchiobdellida

Animalia ► Annelida (fylum) ► Polychaeta (klasse)

### POLYCHAETA - BORSTELWORMEN

DAVID TEMPELMAN, GODFRIED W.N.M. VAN MOORSEL & MARIO DE KLUIJVER

NEDERLAND ca. 250 gevestigd (waarvan 11 exoten), nog ca. 50 verwacht

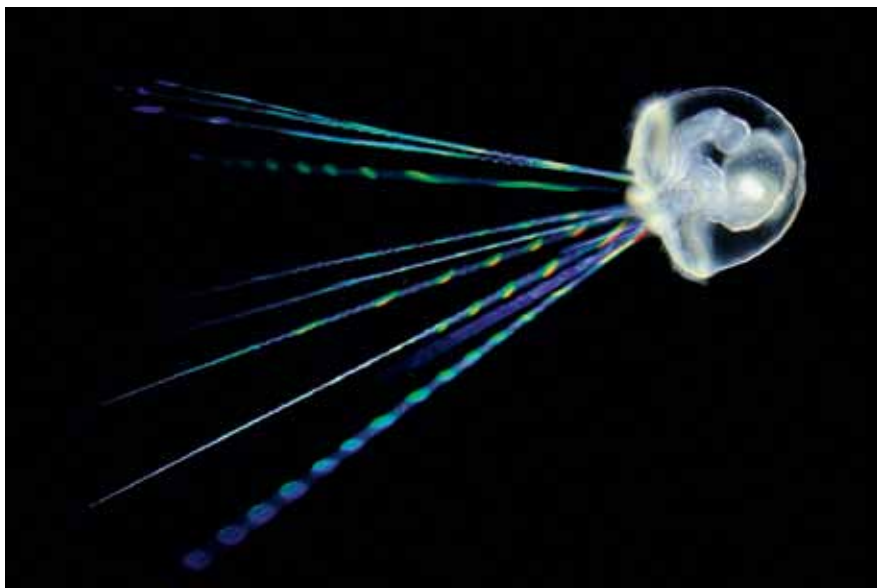
WERELD ca. 9000 beschreven

In- en uitwendig gesegmenteerde ringwormen, vaak met tentakels op het kopgedeelte. De dieren bewegen zich voort met behulp van borstels, die geplaatst zijn in bewegelijke uitstulpingen (parapodia) langs de zijkant van het lichaam. Deze parapodia hebben ook vaak een kieuwfunctie. De lengte van de wormen varieert tussen 1 mm bij verschillende interstitieel levende soorten en 50 cm bij de zager *Alitta virens*. Borstelwormen vormen de soorten- en vormenrijkste klasse binnen de ringwormen. Ze komen

voor in het mariene en brakke milieu, een enkele soort ook in zoet water.

#### Cyclus

Het merendeel van de borstelwormen kent gescheiden seksen en vertoont geslachtelijke voortplanting. Sommige soorten zijn hermafrodit. Primitieve soorten hebben geslachtsorganen in elk lichaamssegment, maar bij andere soorten zijn deze organen meer geconcentreerd. De ei- en



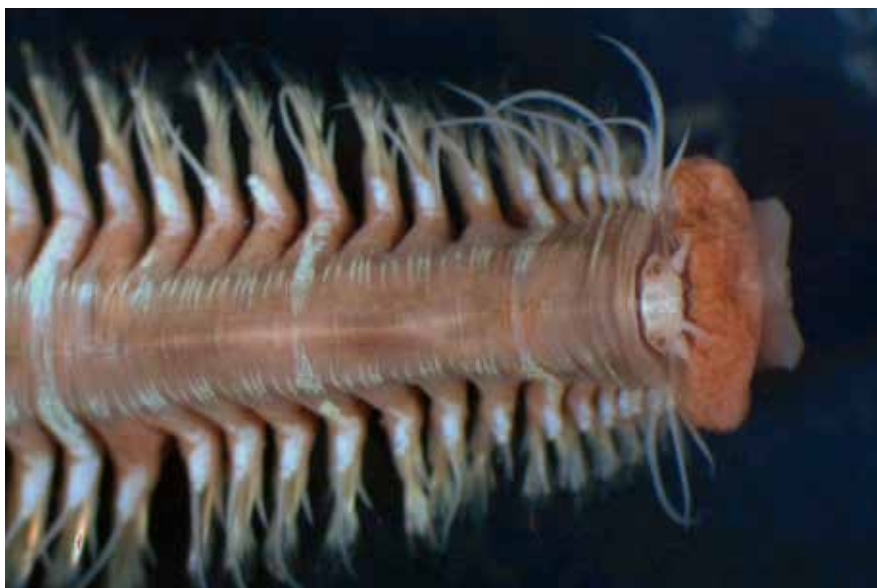
▲ Larve van de dakpankokerworm  
*Owenia fusiformis*

spermacellen worden in het algemeen in het water vrijgelaten, waardoor de bevruchting extern plaatsvindt. Enkele soorten copuleren echter. Uit het bevruchte ei komt een larve, die vaak planktonisch leeft. Door het aangroeien van lichaamssegmenten wordt de larve uiteindelijk volwassen. In een enkel geval komt er uit het ei gelijk al een organisme

▶ Gladschubige zeerups  
*Harmothoe imbricata*



▼ *Ophiodromus flexuosus*



met kenmerken van het volwassen dier. Allerlei variaties in levenscyclus komen voor. Zo kent de familie Syllidae het fenomeen waarbij nieuwe individuen zich afsnoeren van het 'moederdier'; deze 'nieuwgeborenen' zijn dan al zowat even groot als het ouderdier. Bij de zeeduizendpoten (familie Nereididae) komt soms een kortdurend planktonisch stadium voor dat aan het wateroppervlak gaat zwermen.

#### Ecologie

Borstelwormen vertonen een grote variatie in dieet; zo zijn er predatoren, aaseters, herbivoren, depositievoeders en filteraars. Daarnaast zijn er commensalen en parasieten. Zo leven zeerupsen commensaal in de kokers van de schelpkokerworm en leeft de heremietworm *Neanthes fucata* in de schelp van heremietkreeften. Veel soorten hebben kaken en een ruimte bij de mond (proboscis) die ze uit kunnen stulpen om hun voedsel te grijpen en het verteringskanaal in te trekken. De exotische trompetkalkkokerworm *Ficopomatus enigmaticus* kan een plaag vormen omdat ze grote kolonies ('rifjes') kunnen vormen op schepen en allerlei structuren in havens, bijvoorbeeld in het Noordzeekanaal (ENO ET AL. 1997, VAN DER VELDE ET AL. 1993). De wadpier *Arenicola marina*, de zager *Alitta virens* en zandzagers *Nephtys* worden vaak gebruikt als aas door vissers. Sommige genusnamen zijn afgeleid van mythologische godinnen, zoals *Aphrodite*, *Nereis* en *Nephtys*.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn zo'n 9000 soorten beschreven (ROUSE & PLEIJEL 2001), maar er zijn zeker nog vele onbeschreven soorten. In Nederland (inclusief het Nederlandse deel van het Continentaal Plat) zijn ruim 250 soorten vastgesteld, waarvan 11 exoten (MOL 1984, WOLFF 1968, 2005, en rapporten in opdracht van Rijkswaterstaat). Er worden nog zo'n 50 soorten verwacht. Indien we ons beperken tot de kustzone (twaalfmijlszone), dan ligt het aantal soorten rond de 125 en kunnen er nog ruim 25 extra soorten worden verwacht. De soort *Alkmaria romijni* is beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren.

#### Voorkomen

Veruit de meeste soorten leven in de zeebodem. Enkele soorten leven interstitieel. Polychaeten komen ook veel in de estuaria van de Schelde en de Waddenzee voor. Hier leven circa 25-50 soorten, die deels van belang zijn voor foeragerende steltlopers. Sommige van de estuariene soorten zijn ook te vinden in binnendijkse brakke wateren, zoals karrevelden, inlagen, brakke slootjes en kanalen. Eén van de opvallendste soorten is de exotische groenworm *Marenzelleria viridis*, die plaatselijk met meer dan 10.000 exemplaren per m<sup>2</sup> kan voorkomen en een drooggewicht tot 40 g per m<sup>2</sup> bereikt. Op harde substraten, zoals de dijken langs de Oosterschelde, leeft een tiental soorten. Er bestaan ook planktonische soorten en diepzeesoorten en enkele soorten zijn bekend uit grotten, maar hiervan zijn geen Nederlandse vertegenwoordigers bekend. Eén soort, de exotische *Hypania invalida*, komt alleen in zoet water voor. Tot de talrijkste wormen behoren soorten uit de geslachten *Nephtys*, *Magelona* en *Phyllodoce*. De meeste soorten Polychaeta leven buiten onze directe waarneming. Op wadden en slikken



vinden we echter de bekende wad- of zeeper *Arenicola marina*, die als uitwerpsel de bekende ‘tandpastasliertjes’ maakt. Een andere bekende soort van het wad is de veelkleurige zeeduizendpoot *Nereis diversicolor*. De laatste jaren valt op dat de noordelijke kustzone aanzienlijk soortenrijker is dan de zuidelijke. Bovendien kunnen de aantallen soorten en individuen sterk fluctueren. De recente hoge aantallen wormen in de kustzone en Waddenzee in vergelijking met bijvoorbeeld schelpdieren heeft onderzoekers wel verleid tot het gebruik van de term ‘verworming’. Een relatie met invloed van de mens, vooral door visserij en zandwinning, ligt hierbij voor de hand. Er zijn sinds circa 1980 verschillende nieuwkomers te melden. Het gaat hierbij om zo’n tien soorten exoten die via ballastwater of door vasthechting op de romp van schepen in Nederland zijn gearriveerd (WOLFF 2005). Sinds de jaren 1990 komt in rivieren, kanalen, de Biesbosch en zelfs in de Am-



sterdamse grachten *Hypania invalida* voor, van oorsprong afkomstig uit de Zwarte Zee. Deze soort heeft Nederland bereikt door de aanleg van het Rijn-Main-Donaukanaal (KLINK & BIJ DE VAATE 1996). De groenworm *Marenzelleria viridis* is van Noord-Amerikaanse komaf (o.a. WOLFF 2005). Het leeuwendeel van de nieuwe soorten sinds 1980 is echter het gevolg van een toename in inventarisatie-inspanning (vooral in het kader van opdrachten voor Rijkswaterstaat). Over polychaeten die nieuw in ons land zijn verschenen door klimaatverandering is nog niets gepubliceerd. Over een eventuele achteruitgang van borstelwormen is weinig bekend.

#### Determinatie

FAUCHALD 1977, WESTHEIDE 1990, HARTMANN-SCHRÖDER 1996, FIEGE ET AL. 2000, DE KLUIJVER ET AL. 2000, ROUSE & PLEIJEL 2001, GARWOOD 2007, BARNICH & FIEGE 2009, WORSFOLD 2009.

◀◀  
*Pseudopolydora pulchra*

▲  
Waaierkokerworm  
*Sabella pavonina*

Animalia ▶ Annelida (fyllum) ▶ Aphanoneura (klasse)

#### APHANONEURA

A. (TON) VAN HAAREN

Tot ongeveer 1 cm lange wormen met een lichaam dat in maximaal 17 segmenten is onderverdeeld. Vroeger werden deze wormen onder Oligochaeta geschaard, maar hiervan verschillen ze door het ontbreken van een clitellum en door de zeer fijne beharing van de kop, waarmee ze over het substraat kunnen glijden. Tegenwoordig worden ze in een aparte klasse geplaatst (ROTA 2010), hoewel niet iedereen het daarmee eens is (bv. TIMM 2009). In Nederland behoren alle Aphanoneura tot de orde Aeolosomatida en de familie Aeolosomatidae. De Nederlandse soorten leven in zoet en licht brak water.

#### Cyclus

Aphanoneura zijn hermafrodit en twee wormen kunnen elkaar dus bevruchten. De reproductie vindt echter vaker ongeschlachtelijk plaats door het afsnoeren van een deel van het lichaam, waaruit een nieuw individu kan groeien.

NEDERLAND 9 gevestigd, nog 12 verwacht  
WERELD ruim 30 beschreven



◀  
*Aeolosoma*

#### Ecologie

Aphanoneura zijn over het algemeen bentische dieren die van levend of dood plantaardig materiaal leven. Maar ook glijden ze over waterplanten en hun wortels, draadalgen, mossen, bryozoënkolonies of door het zand. Ten minste één niet-inlandse soort leeft commensaal op kreeften.

### Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd ruim 30 soorten beschreven (TIMM 2009), maar er zijn zeker nog veel extra soorten te verwachten. Voor Nederland zijn negen soorten gemeld: acht *Aeolosoma*-soorten en *Rheomorpha neisvestnovae* (MOL 1984, A. van Haaren pers. obs.). Naar verwachtingen kunnen er nog zo'n 12 soorten in ons land worden aangetroffen.

### Voorkomen

Vrijwel alle Nederlandse Aphanoneura leven in zoet water, zowel in stilstaande als stromende wateren. *Aeolosoma hemprichi* is bekend uit de voormalige Zuiderzee dus uit licht brak

water (zoutgehalte van 7‰) (UDE 1929). Sommige soorten leven in het sediment (interstitieel). Verder is deze groep in Nederland te beperkt onderzocht om uitspraken te doen over patronen in diversiteit en talrijkheid. Waarschijnlijk zijn Aphanoneura uiterst algemeen in Nederland, maar ze worden niet bij routinematig onderzoek (van bijvoorbeeld waterschappen) betrokken. De dieren kunnen alleen levend goed bestudeerd worden, ze zijn namelijk slecht te conserveren waardoor de mogelijkheden om een collectie aan te leggen gering zijn.

### Determinatie

TIMM 2009.

Animalia ► Annelida (fylum) ► Echiura (klasse)

### ECHIURA - ZANDWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 1 verwacht

WERELD 176 beschreven

Ongesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (coeloom) en een 'slurf' die niet intrekbaar is. De wormen leven in zee ingegraven in de bodem, in schelpen of in allerlei holten.

### Ecologie

Zandwormen eten over het algemeen dood organisch materiaal, maar ook wel kleine diertjes. De 'slurf' met een mond die boven de zeebodem of buiten de leefholte uitsteekt wordt gebruikt om zand en slib te verzamelen waaruit voedseldeeltjes gefilterd worden. Aan het andere uiteinde van het lichaam is de anus.

### Diversiteit

Er zijn wereldwijd 176 soorten bekend (BOUCHET 2006). In Nederland is één soort vastgesteld: *Echiurus echiurus* (WOLFF 1973), en is er nog één extra te verwachten (STEPHEN & EDMONDS 1972).

### Voorkomen

*Echiurus echiurus* komt langs de gehele Nederlandse kust voor van de Oosterschelde tot de Waddenzee (VAN DER LAND ET AL. 2005). Hier zit het lichaam in een U-vorm in de zandbodem ingegraven. Verder is deze soort in arctische tot tropische wateren aangetroffen.

### Determinatie

STEPHEN & EDMONDS 1972.

▼  
*Echiurus echiurus*



### Cyclus

De geslachtscellen van zandwormen worden meestal in het zeewater vrijgelaten waar de bevruchting plaatsvindt. Uit een ei komt een larve (trochophora).

Animalia ► Annelida (fylum) ► Sipuncula (klasse)

### SIPUNCULA - PINDAWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 8 gevestigd, nog 4 verwacht

WERELD 145 beschreven

▼  
*Nephasoma minutum*



Ongesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (coeloom) en een lengte van 1-30 cm. Het lichaam bestaat uit twee delen: een romp en een introvert. De introvert is een slurfachtig lichaamsdeel met een mond en kan met kracht naar binnen getrokken worden (CUTLER 1994). De wormen leven ingegraven in de zeebodem.

### Cyclus

De meeste pindawormen, zo ook de Nederlandse soorten, hebben mannetjes en vrouwtjes die hun geslachtscellen in het zeewater loslaten voor de bevruchting. Na enkele larvale stadia wordt het dier volwassen. Bij een enkele soort komt facultatieve parthenogenese (*Nephasoma minutum*) of



ongeslachtelijke reproductie voor door het afsplitsen van een deel van het lichaam.

### Ecologie

Het grootste gedeelte van het lichaam is verscholen in sediment of in holten. De introvert en de tentakeltjes rondom de mond worden gebruikt om in de directe omgeving allerlei voedseldeeltjes (met name dood organisch materiaal) van de naburige zeebodem te verzamelen. De darm is U-vormig en mondt uit in een anus aan de basis van de introvert; een aanpassing aan het leven in een holletje.

### Diversiteit

Er zijn ongeveer 145 soorten beschreven (STEPHEN & EDMONDS 1972). In de zuidelijke Noordzee zijn acht soorten vastgesteld

(VINKESTIJN 1982) en kunnen nog vier soorten verwacht worden (VAN DER LAND ET AL. 2005).

### Voorkomen

De meeste soorten leven in ondiep zeewater in het sediment, holten of lege schelpen. *Sipunculus nudus*, *Golfingia elongata*, *G. vulgaris* en *Phascolion strombi* zijn relatief algemeen in de kustwateren (VAN DER LAND ET AL. 2005). Deze laatste soort leeft uitsluitend in lege slakkenhuizen en heeft daarvoor een spiraalvormig lichaam. *Nephasoma minutum* is ook aangetroffen in het brakke water van de Ooster- en Westerschelde (VAN DER LAND ET AL. 2005).

### Determinatie

STEPHEN & EDMONDS 1972, GIBBS 2001.

Animalia ► Annelida (fylum) ► Oligochaeta (klasse)

## OLIGOCHAETA - OLIGOCHAETEN

A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 158 gevestigd (waarvan 10 exoten), nog ca. 100 verwacht  
WERELD 5000 beschreven

In- en uitwendig gesegmenteerde ringwormen zonder kop-tentakels, maar met een klierrijk 'zadel' (clitellum). De langs de zijkant van het lichaam aanwezige borstels zijn niet op huiduitstulpingen geplaatst. De klasse Oligochaeta wordt in vijf ordes onderverdeeld: potwormen (Enchytraeida), roofwormen (Haplotaxida), bloedwormen (Lumbriculida), regenwormen (Opisthopora) en slibwormen (Tubificida). Oligochaeten zijn algemeen in het zoete water en het terrestrische milieu en enkele soorten zijn marien of leven in grondwater.

### Cyclus

Oligochaeten kunnen zich op meerdere manieren voortplanten, zowel geslachtelijk als ongeslachtelijk. Alle soorten zijn hermafrodit, met mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen. Bij sommige soorten wordt ongeslachtelijke voortplanting geprefereerd, met name wanneer omstandigheden een snelle groei vereisen. Binnen ongeslachtelijke voortplanting worden drie typen onderscheiden: archytomie, waarbij een individu in een of meerdere stukken uiteenvalt en elk deel tot een nieuw individu ontwikkelt; paratomie, waarbij een individu aan de staart een nieuw individu ontwikkelt; en parthenogenese, waarbij de eieren zonder bevruchting ontwikkelen tot een nieuw individu. Onder bepaalde omstandigheden kunnen soorten zelfs hun voortplantingsstrategie wijzigen, bijvoorbeeld onder invloed van verontreiniging. Bij geslachtelijke voortplanting en parthenogenese worden cocons met een of meerdere eieren in aquatische of terrestrische substraten afgezet. De cocons worden iets onder het oppervlak van de (water)bodem gelegd om predatie te voorkomen. Uit de cocons komen de jongen die zonder enige ouderzorg verder groeien. Ze groeien over het algemeen door het vormen van meerdere segmenten aan de staartkant (zie ook TIMM 1987). Oligochaeten kunnen een of enkele keren per jaar cocons afzetten, waarbij de meeste soorten zich vanaf het vroege voorjaar tot het begin van de zomer voortplanten. Van enkele soorten zijn vrijwel het gehele jaar seksueel volwassen individuen te vinden. Oligochaeten kunnen één tot 17 jaar oud worden.

### Ecologie

Oligochaeten eten over het algemeen dood organisch materiaal van of uit de (water)bodem. Sommige aquatische soorten leven van fytoplankton. Slechts een enkele soort is predator van zoöplankton (*Chaetogaster*) of valt andere wormen aan (*Haplotaxis*). Enkele lintwormen (Cestoda) zijn



▲ *Dendrobaena veneta*

◀ *Pristina longiseta*

algemene visparasieten van karperachtigen en gebruiken sommige soorten oligochaeten als intermediaire gastheer. In het buitenland zijn ook parasieten bekend die oligochaeten als tussengastheer hebben (met name *Tubifex tubifex*) en die de zogenaamde 'whirling disease' veroorzaken bij zalmachtigen. Er is een aantal (semi)aquatische oligochaeten dat gebruikt wordt in afvalwaterzuiveringsinstallaties voor het reinigen van de filterbedden (enkele regenwormen en *Aulophorus furcatus*). Pot- en regenwormen zorgen door hun gegraaf in de bodem voor menging en beluchting van de grond. Op deze wijze spelen ze een zeer belangrijke rol in het vruchtbaar houden en maken van de bodem, waaronder ook landbouwgronden.

#### Diversiteit

Er zijn in totaal ongeveer 5000 soorten beschreven (MARTIN ET AL. 2008). In Nederland zijn 158 gevestigde soorten aangetoond, waaronder tien exoten (A. van Haaren & J. Soors pers. obs.). Er worden nog ongeveer 100 extra soorten verwacht.

#### Voorkomen

Het riviereengebied is duidelijk de soortenrijkste regio van Nederland. Een onderzoek in bijvoorbeeld de riviertak Hollandse IJssel leverde in vijf jaar 31 soorten op (A. van

Haaren pers. obs.). In de Belgische Zeeschelde kunnen door de hoge voedselrijkdom van het water tot vier miljoen oligochaeten per m<sup>2</sup> worden aangetroffen (J. Soors pers. med.). Oligochaeten behoren tot een zeer intensief onderzochte groep dieren; gegevens over de verspreiding van deze wormen zijn echter alleen nog te vinden in rapporten. Het onderzoek naar grondwatersoorten is nog nauwelijks verricht en het is goed mogelijk dat het aantal soorten in Nederland vele malen hoger is dan nu bekend is. Ditzelfde geldt ook voor mariene soorten, die weinig aandacht krijgen. Door een toename in onderzoeksactiviteiten konden de laatste twee decennia wel aardig wat (zoetwater)soorten aan de Nederlandse lijst worden toegevoegd die hier waarschijnlijk al lang aanwezig waren (zie bijvoorbeeld VAN HAAREN 2002, VAN HAAREN ET AL. 2005, SIMS & GERARD 1999). Daarnaast kunnen nieuwe soorten Nederland bereiken via de import van land- en waterplanten, afvoer van bovenstrooms Rijnwater vanuit het Donaustroomgebied en mogelijk ook via import van ballastwater.

#### Determinatie

**Zoetwatersoorten:** TIMM & VELDHUIJZEN VAN ZANTEN 2002, TIMM 2009. **Mariene soorten:** BRINKHURST & JAMIESON 1971, BRINKHURST & BAKER 1979, BRINKHURST 1982, 1985, 1986. **Regenwormen:** VAN RHEE 1970, BOUCHE 1972, SIMS & GERARD 1999. **Potwormen:** SCHMELZ & COLLADO 2010.

Animalia ► Annelida (fylum) ► Hirudinea (klasse)

### HIRUDINEA - BLOEDZUIGERS

A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 31 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 2 verwacht  
WERELD 650 beschreven

Ringwormen met een (gereduceerde) lichaamsholte (coeloom), waarbij de (schijnbare) uitwendige segmentatie niet overeenkomt met de inwendige. Borstels en tentakels zijn afwezig. Zowel rond de mond als rond de anus is een zuignap aanwezig. Bloedzuigers zijn predatoren of ectoparasieten. In Nederland leven bloedzuigers voornamelijk in zoet water en enkele soorten in zout water. Eén soort is een ectoparasiet van zoogdieren en is op deze wijze incidenteel ter-restrisch.

▼  
Medicinale bloedzuiger  
*Hirudo medicinalis*



#### Cyclus

Bloedzuigers zijn tweeslachtig (hermafrodit) en hebben zowel een mannelijk als een vrouwelijk geslachtsorgaan. Ze leggen net als alle andere ringwormen vlak na de copulatie cocons op allerlei substraten met daarin één of enkele embryo's. Er zijn soorten die zich na het afzetten van de cocon niet verder meer bekommeren over de verdere ontwikkeling van de eieren. Van andere soorten is bekend dat ze aan broedzorg doen. Deze soorten hechten de cocon aan hun buikzijde vast waarna de eieren zich ontwikkelen tot jonge bloedzuigers. Na het uitsluipen dragen ze de jongen onder hun buik met zich mee en helpen hen ook aan voedsel. Soms worden de cocons op nog levende slakken gelegd (bijvoorbeeld *Viviparus*- en *Lithoglyphus*-soorten). Populaties bloedzuigers kunnen sterk uitgedund worden of geheel verdwijnen onder grote predatiedruk van platwormen, die op cocons en jonge bloedzuigers prederen. Bepaalde soorten leven enkele maanden tot twee jaar, de grotere soorten (uit de genera *Haemopsis* en *Hirudo medicinalis*) kunnen vele jaren leven.

#### Ecologie

De vers uitgeslopen jongen eten eerst de cocon leeg waarna ze als predator verder leven. Veel soorten bloedzuigers hebben een gespecialiseerd dieet bestaande uit een bepaalde diergroep, zoals slakken (Glossiphoniidae), regenwormen en landslakken (*Haemopsis*) of borstelwormen, dansmuggenlarven, kokerjuffers en zelfs erwtenmossels (Erpobdellidae). Visbloedzuigers en de medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* hebben een ander voedselpatroon: zij zuigen zich

vast aan een gastheer om zo hun bloed op te nemen. Visbloedzuigers zijn parasitair op diverse vissoorten en zijn vaak te vinden rondom de kieuwopeningen en de staart. De medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* leeft op zoogdieren en amfibieën. Zo nu en dan zuigt deze soort zich aan de mens vast. Deze bloedzuiger werd 2500 jaar geleden al gebruikt voor aderlatingen. Tegenwoordig wordt dit dier gebruikt in ziekenhuizen bij de verzorging van grote open wonden; de aanwezigheid van bloedzuigers rondom de wond zorgt voor een betere doorbloeding.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 650 soorten beschreven (BORDA & SIDDALL 2004). In Nederland zijn 31 gevestigde soorten bekend, waaronder drie exoten (HAAREN ET AL. 2004, TEMPELMAN 2008). Ook zijn er vijf niet-gevestigde soorten; het gaat hierbij om soorten die af en toe in Nederland opduiken door introducties door de mens of minder dan tien jaar in ons land zijn (geveest). Er worden nog twee soorten in Nederland verwacht: *Dina pseudotrocheta* en *Haemopsis elegans* (GROSSER 2004, GROSSER & EISELER 2008).

### Voorkomen

In Nederland zijn de kleigebieden en het laagveen- en rivierengebied het rijkst aan soorten (HIGLER & VAN DER VELDE

1988, A. van Haaren pers. obs.). De dichtheden kunnen flink oplopen; onder vuile omstandigheden kan één soort, *Helobdella stagnalis*, in enorme aantallen voorkomen. Mogelijk dat een enkele visbloedzuiger is verdwenen die op een specifieke en (vrijwel) uitgestorven vissoort voorkomt (zoals steur *Acipenser sturio* en zalm *Salmo salar*), maar omdat er geen oude geverifieerde waarnemingen van zijn, is dat onbekend. De medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* is erg zeldzaam geworden; er zijn nog slechts enkele populaties bekend (FELIX & VAN DER VELDE 2000). De achteruitgang is te wijten aan de vernietiging van de biotoop (stilstaande wateren op zandgronden) en het verzamelen van de dieren uit de natuur. Sinds de publicatie van Dresscher & Higler (1982) zijn er 15 soorten nieuw gemeld voor Nederland (zie tabel) (VAN HAAREN ET AL. 2004, TEMPELMAN 2008). De opening van het Rijn-Main-Donaukanaal is de oorzaak geweest dat *Caspiobdella fadejewi* Nederland kon bereiken. De overige 'nieuwe' soorten waren waarschijnlijk al lang in Nederland, maar worden door een toegenomen inventarisatieactiviteit aangetoond (zie bijvoorbeeld CUPPEN 1994, SOES 2004, SOES & CUPPEN 2004).

### Determinatie

BIELECKI 1997, NESEMANN & NEUBERT 1999, GROSSER 2004.

### Tabel

Bloedzuigers die na 1982 nieuw voor Nederland zijn gemeld.

*Alboglossiphonia hyalina*  
*Alboglossiphonia striata*  
*Glossiphonia concolor*  
*Glossiphonia nebulosa*  
*Glossiphonia verrucata*  
*Helobdella europaea*  
*Caspiobdella fadejewi*  
*Piscicola brylinskai*  
*Piscicola borowieci*  
*Piscicola margaritae*  
*Piscicola pojmanskae*  
*Dina punctata*  
*Erpobdella monostriata*  
*Erpobdella vilnensis*  
*Barbronia weberi*

Animalia ► Annelida (fyllum) ► Branchiobdellida (klasse)

## BRANCHIOBDELLIDA - BRANCHIOBDELLE WORMEN

A. (TON) VAN HAAREN

NEDERLAND 1 gevestigd, nog ca. 5 verwacht  
 WERELD ca. 150 beschreven

In- en uitwendig gesegmenteerde ringwormen zonder kop-tentakels met een zuignap aan het einde van het lichaam. In bouw zijn deze dieren enigszins vergelijkbaar met bloedzuigers, waar ze vroeger toe gerekend werden. Bij bloedzuigers is er echter geen inwendige segmentering in het volwassen stadium. Branchiobdelle wormen hebben geen borstels en bestaan altijd uit 15 segmenten, onderverdeeld in een kop-deel (vier segmenten), middenlijf (tien) en achterzuignap (één). Het zadell (clitellum), met het merendeel van de voortplantingsorganen, bevindt zich in segment 9-10. De lengte bedraagt 3-10 mm. Branchiobdelle wormen leven in het zoete water als ectosymbiont, en in Nederland strikt commensaal, op zoetwaterkreeften.

### Cyclus

Branchiobdelle wormen planten zich uitsluitend geslachtelijk voort. Alle soorten zijn hermafrodiet, met mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen. Bij de paring bewegen beide dieren zich kruisgewijs tegen elkaars buikzijde aan. Het sperma van het ene dier wordt via een penis in de vrouwelijke spermatheca ingebracht. Het bevruchte ei wordt vervolgens door het clitellum middels een cocon op het pantser van een kreeft afgezet. Bij de subfamilie Branchiobdellinae bevindt zich slechts één ei in de cocon, bij de niet-inlandse Cambarincolinae twee eieren. De samenleving met kreeften is essentieel: als de cocon afgezet wordt op het lege exoskelet van de kreeft, dan sterven de embryo's. In normale gevallen komen de eieren na 10-12 dagen uit bij 20-22°C.

### Ecologie

Branchiobdelle wormen leven niet van de kreeft (of andere Crustacea als garnalen en krabben) zelf, maar bevinden zich op het exoskelet. Het voordeel voor de gastheer is dat de wormen hun lichaam goed schoon houden door allerlei aangroei (algen, protozoa), detritus, insectenlarven, roeipootkreeften, etc. te verwijderen. De gastheer garandeert de wormen bescherming tegen predatoren, maar ook een constante voedselbron. De wormen zijn aan te treffen op verschillende

▼ Branchiobdelle worm



plekken van het exoskelet, maar meestal aan de onderzijde van het achterlijf, rond de kieuwen, aan de zijkant van het borststuk of op de scharen. De plaats waar ze zitten is niet soortspecifiek; als er meerdere soorten op één en dezelfde kreeft leven, vertonen ze wel enige differentiatie.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn in totaal ongeveer 148 soorten Branchiobdellida beschreven (GELDER 2006, NESEMANN 1997). In Nederland zijn twee soorten gemeld (MOL 1984): *Branchiobdella parasita* en *B. astaci*. Het voorkomen van ten minste de tweede soort verdient nader onderzoek. Naar schatting kunnen nog ongeveer vijf exotische soorten aan de lijst worden toegevoegd.

#### Voorkomen

Over het voorkomen van branchiobdelle wormen in Nederland is nog niets bekend. In Noord-Amerika zijn populaties aangetroffen op één kreeft variërend van 1800 individuen van één soort tot 100 individuen van acht soorten. De verschillende soorten vertonen geen echte voorkeur voor een bepaalde soort kreeft. De twee soorten die uit Nederland gemeld zijn, leven op Astacidae (*Astacus astacus* en *A. leptodactylus*). Beide kreeften zijn echter tegenwoordig vrijwel uitgestorven respectievelijk vrij zeldzaam. Het is dan ook goed voor te stellen dat daarmee ook de branchiobdelle wormen in Nederland zijn uitgestorven. In een groot deel

van Midden-Europa is er een duidelijke afname van de kreeft *Astacus astacus* en wordt *Branchiobdella astaci* daarmee ook met uitsterven bedreigd (NESEMANN 1997). Uit het buitenland zijn branchiobdelle wormen ook bekend van de kreeftenfamilie Cambaridae (onder andere *Procambarus clarkii* en *Orconectes virilis*). In Europa komen ongeveer negen soorten branchiobdelle wormen voor, waarvan de meeste beperkt zijn tot Centraal- en Zuid-Europa. Het merendeel van de Europese kreeftensoorten komt echter niet of nauwelijks in Nederland voor. Met de introductie van nieuwe kreeftensoorten kunnen mogelijk ook branchiobdelle wormen meekomen. Dit is onder meer het geval met de Noord-Amerikaanse soort *Xironogiton instabilis* (die leeft op *Pacifastacus leniusculus*) die is waargenomen in Oostenrijk en Zweden en *Cambarincola mesochoreus* (op *Procambarus clarkii*) die in Italië is gesignaleerd. De kans is dus groter dat er in Nederland Noord-Amerikaanse soorten zullen worden ontdekt dan dat andere Europese soorten Nederland bereiken. Het onderzoek naar deze cryptische diergroep kan dus pas echt op gang komen door de exotische kreeftensoorten eens nader te bestuderen.

#### Determinatie

Europese soorten: NESEMANN 1994, NESEMANN 1997, NESEMANN & NEUBERT 1999, TIMM 2009. Nearctische soorten: HOLT & OPELL 1993, GELDER 1996, GELDER 2006; GELDER ET AL. 2002.

Animalia ► Mollusca (ylum)

### MOLLUSCA - WEEKDIEREN

A.J. (TON) DE WINTER, JEROEN GOUD & RYKEL H. DE BRUYNE

NEDERLAND 390 gevestigd (waarvan ruim 80 exoten)  
WERELD ruim 115.230 beschreven



Schildvoetigen - Caudofoveata



Keverslakken - Polyplacophora



Tweekleppigen - Bivalvia



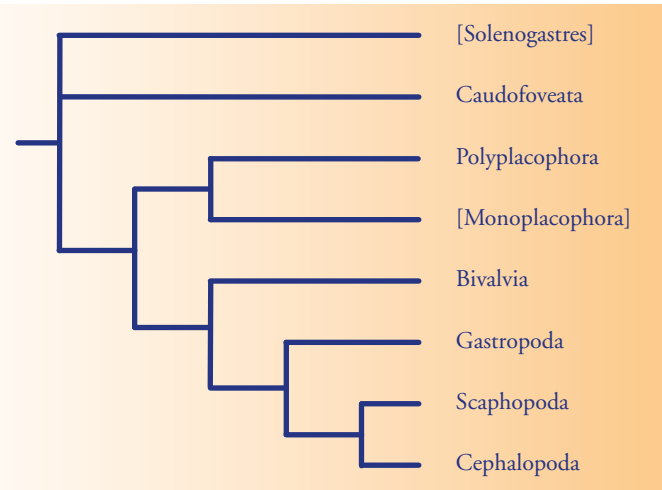
Slakken - Gastropoda



Stoottanden - Scaphopoda



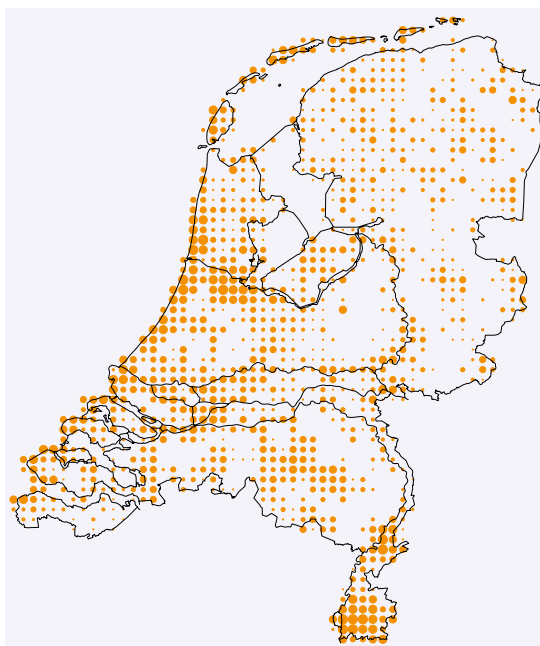
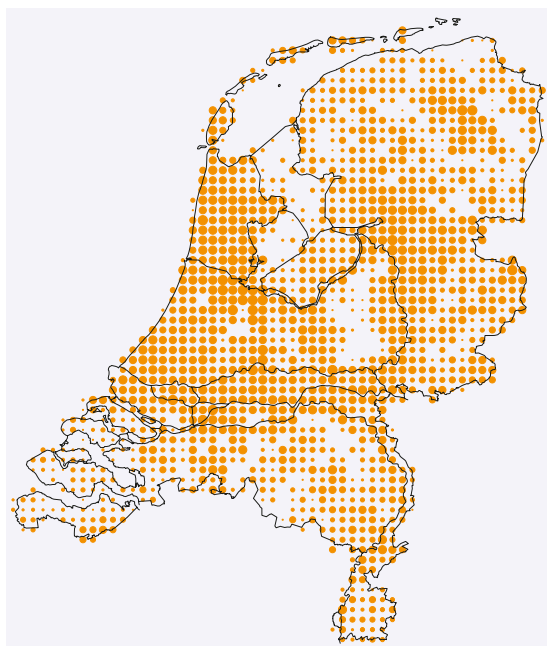
Inktvissen - Cephalopoda



vormt (soms secundair gereduceerd tot inwendige, soms rudimentaire schelp, of schelp zelfs verdwenen). De mond is meestal (behalve bij tweekleppigen) voorzien van een rasptong (radula) waarmee voedsel wordt verzameld en verkleind. De radulakenmerken geven vaak aanwijzingen over de voedselspecialisatie van een soort. Zenuwstelsel en bloedvatstelsel zijn goed ontwikkeld. De onderlinge ver-

Ongelede dieren, die omgeven zijn door een mantel die een uitwendige schelp van kalk

wantschappen van de duidelijk herkenbare klassen zijn nog steeds niet goed duidelijk (LINDBERG ET AL. 2004, WILSON ET AL. 2009), de stamboom hier geeft de mogelijke verwantschappen weer. Er zijn zeven klassen: de schildvoetigen (Caudofoveata), wormslakken (Solenogastres), keverslakken (Polyplacophora), Monoplacophora, tweekleppigen (Bivalvia), slakken (Gastropoda), stoottanden (Scaphopoda) en inktvissen (Cephalopoda). De wormslakken (wereldwijd 240 beschreven soorten) en Monoplacophora (wereldwijd ca. 30 beschreven soorten) komen niet in Nederland voor, de andere klassen worden hieronder apart behandeld.



◀◀  
Aantal waargenomen soorten tweekleppigen en slakken van zoet en brak water per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 45-55 soorten.  
Bron: Stichting ANEMOON & EIS-Nederland.

◀  
Aantal waargenomen soorten terrestrische slakken per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 53-65 soorten.  
Bron: Stichting ANEMOON & EIS-Nederland.

Animalia ► Mollusca (fyllum) ► Caudofoveata (klasse)

## CAUDOFOVEATA - SCHILDVOETIGEN

RYKEL H. DE BRUYNE

NEDERLAND 1 gevestigd  
WERELD ca. 120 beschreven

Schildvoetigen hebben een wormachtig uiterlijk, de meeste met afmetingen van 1-30 mm. Ze hebben geen schelp, maar in plaats daarvan schubben die bij de voortbeweging gebruikt worden en kalkstekels (sclerites) die aan de achterzijde onder andere de geveerde kieuwen beschermen. Aan de mondzijde zit een schild dat als primitieve voet wordt gebruikt. De klasse heeft drie families: Chaetodermatidae, Limifossoridae en Prochaetodermatidae. Alle soorten leven in zee.

### Voorkomen

Verreweg de meeste soorten leven in dieper water. *Chaetoderma nitidulum*, met gemiddeld 30-40 mm (tot maximaal 80 mm) één van de grotere soorten, komt waarschijnlijk zowel binnen als buiten de twaalfmijlszone voor (gegevens ANM & STICHTING ANEMOON).

### Determinatie

SALVINI-PLAWEN 1975, JONES & BAXTER 1987.

### Cyclus

Over de ontwikkeling is weinig bekend. De meeste schildvoetigen hebben gescheiden geslachten. De eieren en zaadcellen worden vrij in het water geloosd en de eieren worden aldaar bevrucht, waarna een vrijzwemmend larvestadium (veliger) volgt.

### Ecologie

Schildvoetigen leven ingegraven in zacht sediment. Ze voeden zich in verticale stand, waarbij alleen de kop met rasp tong (radula) en monddelen boven de bodem uitsteken. Het voedsel bestaat uit dood organisch materiaal, foraminiferen en kiezelwieren (Bacillariophyceae). Voor de zuurstofopname wordt het andere einde met de kieuwen boven het zand uitgestoken.

### Diversiteit

Wereldwijd waren in 1997 circa 60 soorten bekend (KILIAS 1997). De laatste jaren zijn echter diverse soorten nieuw beschreven, en inmiddels ligt dat aantal op circa 120. Uit de Europese wateren zijn 33 soorten bekend (CLEMAM 2010, GOFAS ET AL. 2001). In het Nederlandse kustgebied leeft slechts één soort, *Chaetoderma nitidulum*.

▼  
*Chaetoderma nitidulum*



Animalia ► Mollusca (fylum) ► Polyplacophora (klasse)

## POLYPLACOPHORA - KEVERSLAKKEN

RYKEL H. DE BRUYNE

Keverslakken zijn tweezijdig symmetrische, ovale weekdieren die een beetje op een pissebed lijken. De schelp bestaat uit acht schelpplaatjes die dakpansgewijs over elkaar liggen. Keverslakken komen voor sinds het Ordovicium (ca. 500-440 miljoen jaar geleden) en vormen daarmee een van de oudste nu nog levende groepen weekdieren. De schelpplaatjes worden omgeven door de zoom, gordel of mantelrok (perinotum). De bewapening van het perinotum is een belangrijk determinatiekenmerk: het kan bestaan uit schubjes, stekeltjes of andere organen, die vermoedelijk deels dienst doen als tastorganen. De afmetingen variëren (4-300 mm), maar de meeste soorten zijn kleiner dan 20 mm. Alle soorten leven in het mariene milieu.

## Cycilus

Keverslakken hebben gescheiden seksen en vertonen externe bevruchting. De spermacellen en eitjes worden aan het water vrijgegeven. De eieren liggen niet vastgehecht aan de bodem of in een snoer. In enkele gevallen vertonen de vrouwtjes broedzorg, waarbij de eitjes onder het perinotum worden bevrucht en zich ontwikkelen. Uit het ei komt een vrijzwemmende larve (trochophora). Anders dan bij overige



Asgrouwe keverslak  
*Lepidochitona cinereus*

NEDERLAND 2 gevestigd  
WERELD ca. 920 beschreven

weekdieren is er geen overgangsvorm (veliger) tussen de trochophoralarve en de adult. De meest algemene Europese soort, de asgrouwe keverslak *Lepidochitona cinereus*, wordt één à twee jaar oud en plant zich voort in de maanden juli-oktober.

## Ecologie

De meeste keverslakken zijn algeneters, maar ook bacteriën en ander materiaal, mogelijk ook mosdiertjes, worden van de rotsen geschraapt met de rasptong (radula). Er zijn wereldwijd ook (enkele) aas- en vleesetende soorten. Vooral in het begin van de schemering gaan de dieren op zoek naar voedsel.

## Diversiteit

Wereldwijd zijn ca. 920 soorten keverslakken bekend (DE BRUYNE 2004, PONDER & LINDBERG 2008, SLIEKER 2000). In Nederland zijn twee gevestigde soorten gemeld: de asgrouwe keverslak *Lepidochitona cinereus* en de gewone pissebedkeverslak *Leptochiton asellus* (VAN BENTHEM JUTTING 1936A). Daarnaast zijn drie niet-gevestigde soorten geregistreerd; het gaat hierbij om een soort die wel eens op het strand aanspoelt met wieren (witte pantserkeverslak *Ischmochiton albus*) en twee incidenteel geïmporteerde soorten (grote borstelkeverslak *Acanthochitona fascicularis* en kleine borstelkeverslak *Acanthochitona crinita*) (STRACK 1982).

## Voorkomen

De twee gevestigde soorten leven in zee op hard substraat. Aan de buikzijde zit een voet met brede kruipzool, waarmee de soorten zich stevig aan de (meestal harde) ondergrond vasthechten. Bij het losmaken rollen ze zich als een pissebed op. De asgrouwe keverslak *Lepidochitona cinereus* leeft vooral in de slikgebieden van Zeeland en het Waddengebied in het getijdengebied en iets beneden de laagwaterlijn, onder stenen. De gewone pissebedkeverslak *Leptochiton asellus* leeft alleen (zeldzaam) sublitoraal op stenen en is mede daarvoor slechts zelden gemeld. De niet-gevestigde soorten worden incidenteel aangevoerd met drijvende voorwerpen of ingevoerd met oestermateriaal.

## Determinatie

VAN BELLE 1983-1987, KAAS & VAN BELLE 1997, SLIEKER 2000.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Bivalvia (klasse)

## BIVALVIA - TWECKLEPPIGEN

RYKEL H. DE BRUYNE

Tweckleppigen zijn tweezijdig symmetrische, zijdelings samengedrukte weekdieren zonder duidelijk te onderscheiden kop. De schelp die het lichaam omgeeft is verdeeld in twee helften of schelpkleppen die elkaars spiegelbeeld zijn. Beide kleppen, hebben vaak in elkaar grijpende slottanden en worden bijeen gehouden door sluitspijeren en een elastische slotband. Verreweg de meeste soorten

hebben een grote en sterke voet, waarmee ze zich in de bodem ingraven en in de woongang omhoog of omlaag bewegen. De voet zwelt dan op en zet zich als anker in de bodem vast. Weer andere soorten gebruiken de voet om te kruipen. De afmetingen variëren van circa 1 mm tot meer dan 1,2 m bij de tropische reuzendoopvontschelp *Tridacna gigas*. Tweeckleppigen leven in het water. De meeste soorten

NEDERLAND ca. 115 gevestigd (waarvan 18 exoten)  
WERELD ca. 20.000 beschreven

leven in zee, maar er zijn ook diverse brak- en zoetwater-soorten. Slechts enkele soorten komen ook buiten het water voor, waaronder enkele erwtenmossels *Pisidium*.

### Cyclus

De meeste tweekleppigen zijn van gescheiden geslacht, maar ook hermafroditisme komt voor, evenals protandrisch hermafroditische dieren die tijdens hun leven van geslacht veranderen (onder andere bij oesters *Ostrea edulis*). De bevruchting en ontwikkeling van eieren en larven vindt gewoonlijk in het open water plaats, maar soms ook in de mantelholte van het moederdier. Na het uitkomen van het ei is er eerst een trochophoralarve gevolgd door een veligerlarve. Vanuit de veligers ontwikkelen zich jonge tweekleppigen. Deze zakken naar de bodem en graven of boren zich in, of hechten zich vast. Vooral zoetwatersoorten hebben soms ingewikkelde leefwijzen en/of voortplantingsmethoden. De larven van verscheidene soorten zijn voorzien van haken, waarmee ze zich aan de huid, vinnen of buitenste kieuwbladen van vissen kunnen vasthechten en zich zo over grote afstanden laten verplaatsen. Sommige Unionidae lossen hun glochidiënlarven alleen als een specifieke vissoort langszwemt, bij onze gevestigde soorten onder andere de bittervoorn *Rhodeus amarus*. De aan kieuwbladen vastgehechte larven worden de kieuwen ingezogen en brengen daar een tijdelijk parasitair stadium door. Soorten van de familie Sphaeriidae zijn tweeslachtig, eierlevendbarend (ovovivipaar) en in staat tot zelfbevruchting. Tweekleppigen verschillen sterk in leeftijd; van soorten die enkele maanden leven, tot soorten die enkele honderden jaren worden. Er is een ruim 400 jaar oude noordkromp *Arctica islandica* bekend.

### Ecologie

In tegenstelling tot andere weekdieren hebben tweekleppigen geen rasp tong (radula) waarmee ze zich voeden, maar zijn de meeste soorten volledig ingesteld op het filteren van water (filter- of suspensievoeders). Het lichaam wordt omgeven door twee mantellappen, die met spiertjes nabij de onderzijde van de schelp zijn bevestigd. De mantellappen sluiten de mantelholte in, waarin plaatvormige kieuwen liggen, die zowel voor ademhaling als voedselopname dienen. Vaak komen in de mantelholte ook adembuizen of siphonen uit, twee al dan niet met elkaar vergroeide buizen, die bij diep ingegraven levende soorten lang kunnen zijn. De ene buis zuigt water met zuurstof en voedseldeeltjes aan, de andere scheidt water en afvalstoffen uit. Het voedsel bestaat bij de meeste soorten uit fytoplankton en andere kleine voedseldeeltjes die, eenmaal aangezogen, via de kieuwen uitgefilterd en naar de mond gevoerd worden. Er zijn enkele carnivore groepen, zoals het genus *Poromya* die onder andere wormen en kleine kreeftachtigen eten. Andere soorten schrapen detritus van de bodem, terwijl enkele gespecialiseerde soorten (bijvoorbeeld zeeklitschelpjes *Montacuta*) als commensaal leven op stekelhuidigen. Diverse soorten worden voor de menselijke consumptie gekweekt (mossels *Mytilus edulis*, oesters *Ostrea edulis*) of opgevist (o.a. kokkels *Cerastoderma edule*). Ook voor veel dieren (onder meer vogels) vormen tweekleppigen een belangrijke voedselbron.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 20.000 soorten tweekleppigen bekend (KILLAS 1997). Uit Nederland zijn bijna 150 soorten soorten bekend, waarvan naar schatting 115 gevestigde soorten. Van de autochtone mariene soorten komen er circa 70 binnen de twaalfmijlszone voor (gegevens ANM & STICHTING ANEMOON). Van het verdere Nederlandse deel van het Conti-

▼  
Gewone driehoeksmossel  
*Dreissena polymorpha*

▼▼  
Mossel  
*Mytilus edulis*



nentaal Plat zijn nog 40-50 andere soorten bekend. Onder alle gevestigde soorten (dus inclusief die uit zoet en brak binnenwater) zijn een kleine 20 exoten bekend. Daarnaast zijn er nog minimaal 30 mariene soorten die in aangrenzende zeegebieden leven en incidenteel onze kust bereiken met drijvende voorwerpen als wierbossen, hout, kurk en plastic (niet-gevestigde soorten).

### Voorkomen

Van de gevestigde soorten zijn er 30 zoet- en brakwatersoorten (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004) en de rest betreft mariene tweekleppigen (DE BRUYNE 2004). Hiervan leeft een aanzienlijk

deel in relatief ondiep water in het kustgebied. Binnendijks kunnen met name de grotere plassengebieden, meren en het rivierengebied met de uiterwaarden en Biesbosch soortenrijk zijn, maar ook schonere boerensloten kunnen soms een rijke tweekleppigenfauna herbergen. De meeste tweekleppigen leven permanent ingegraven in het substraat; de Nederlandse soorten voornamelijk in zachte tot harde modder-, slik- of zandbodems, maar ook in holten en spleten of in zelfgemaakte gangen in hout, veen of steen. Ge-regeld worden er nieuwe soorten voor Nederland gemeld. Invoer met oestermateriaal komt regelmatig voor, terwijl van meerdere soorten aanvoer via larven met ballastwater in schepen vermoed wordt. Dit laatste geldt ook voor brakken zoetwatersoorten, waarbij bovendien ook invoer met zoetwaterplanten voor aquaria en vijvers een rol kan spelen. Sommige soorten die tot de exoten worden gerekend, zijn al zeer lang ingeburgerd: de strandgaper *Mya arenaria* en de paalwormen *Teredo navalis* en *Psiloteredo megotara* zelfs al honderden jaren (WOLFF 2005). Andere tweekleppigen

hebben pas in recentere tijden ons land bereikt. Vooral de laatste decennia hebben diverse exoten zich in onze wateren gevestigd en soms ontwikkeld tot een plaag. Voorbeelden in het kustgebied zijn de Japanse oester *Crassostrea gigas* (aanvoer via oesterkweek) en de Amerikaanse zwaardschede *Ensis americanus* (via ballastwater). In zoet en brak water is hetzelfde het geval bij de twee korfmossels *Corbicula fluminalis* en *C. fluminea* en de driehoeksmossels *Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis cochleata* en *Dreissena rostriformis bugensis*. De laatstgenoemde, recent gearriveerde, soort is momenteel bezig zich snel uit te breiden, evenals in mindere mate de brakwaterstrandschelp *Rangia cuneata*. Vooral de totale openstelling in 1992 van het Rijn-Main-Donaukanaal, zorgt voor een zorgwekkende uitwisseling van watersoorten van Oost- naar West-Europa (en vice versa; WOLFF 2005).

#### Determinatie

GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, DE BRUYNE 2003, DE BRUYNE & DE BOER 2008.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse)

#### GASTROPODA - SLAKKEN

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

Weekdieren met één, vaak spiraalvormig gewonden schelp en een gespierde kop-voet. Volwassen slakken variëren in grootte van minder dan 1 mm tot bijna 1 m. De kop draagt een of twee paar tentakels. Karakteristiek voor Gastropoda is het verschijnsel van draaiing of torsie: vroeg in de ontwikkeling (veligerstadium) draaien mantelholte en uitscheidingsorganen over 180°, meestal tegen de klok in. Hierdoor komt de mantelholte met uitscheidingsopeningen naar voren gericht te liggen, waardoor veel inwendige organen inwendig verdraaien. Slakken zijn zeer asymmetrische dieren, ook al lijken sommige groepen, met name allerlei groepen 'napslakken' uitwendig tweezijdig symmetrisch. Alle Gastropoda hebben op enig moment een afsluitplaatje (operculum) al verdwijnt dat bij veel groepen in de loop van hun larvale ontwikkeling weer. Gastropoden werden traditioneel in drie subklassen verdeeld: Prosobranchia, Opisthobranchia en

NEDERLAND ca. 265 gevestigd (waarvan ca. 65 exoten)

WERELD ca. 92.700 beschreven

Pulmonata, maar deze indeling is de afgelopen jaren ingrijpend veranderd en verfijnd. Dit komt door ontdekkingen van nieuwe groepen, nieuwe anatomische kennis en door de enorme toename van kennis van DNA-sequenties. Over de nieuwe hogere indeling bestaat nog de nodige discussie, met name over de rangorde van de onderscheiden hoofdgroepen (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). De Nederlandse slakken worden thans ondergebracht in de hoofdgroepen ('clades') Patellogastropoda (schaalhorens), Vetigastropoda (oerslakken), Neritimorpha (nerieten), Caenogastropoda (nieuwe slakken) en Heterobranchia. Deze groepen worden hieronder afzonderlijk behandeld. In totaal zijn ongeveer 92.700 soorten beschreven, maar er worden circa 150.000 soorten verwacht (LINDBERG ET AL. 2004, PONDER & LINDBERG 2008). Gastropoda leven in zoet, brak en/of zout water, en zijn de enige weekdieren die het land hebben weten te koloniseren.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Patellogastropoda (subklasse)

#### PATELLOGASTROPODA - SCHAALHORENS

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

Patellogastropoda zijn een betrekkelijk soortenarme groep. Alle nog levende soorten hebben een typisch napvormige schelp, maar ze zijn vermoedelijk wel ontstaan uit voorouders met een gewonden slakkenhuis. Er worden twee groepen onderscheiden; tot de eerste worden de families Patel-lidae en Nacellidae gerekend en tot de tweede groep de Lotiidae, Acmaeidae en Lepetidae (LINDBERG 1988, 2008). Schaalhorens leven in zout water.

#### Cyclus

Alle schaalhorens hebben een geslachtelijke voortplanting waarbij de individuen van gescheiden geslacht zijn. De dieren leggen eieren kleiner dan 0,1 mm. De grotere soorten

NEDERLAND 1 gevestigd

WERELD ca. 500 beschreven

produceren in het voortplantingsseizoen miljoenen eieren terwijl kleinere soorten gedurende het gehele jaar een veel geringer aantal eieren leggen. De larven ontwikkelen zich via een trochophora- en een veligerstadium alvorens zich te vestigen voor het volwassen stadium. Sommige soorten kennen broedzorg waarbij de eieren na de bevruchting in de mantelholte worden geborgen en daar opgroeien.

#### Ecologie

Schaalhoorns zijn vegetarische grazers. De in Nederland voorkomende gewone schaalhoren *Patella vulgata* graast vooral kiezelwieren en algen op dijken en golfbrekers. Een enkele soort, zoals *Ansates pellucida*, leeft op grote wieren



en eet daar ook van. Tot hun predatoren rekenen we krabben, zeesterren en vogels zoals de scholekster *Haematopus ostralegus*.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 500 soorten bekend (LINDBERG 1988). In Nederland is één soort gevestigd: *Patella vulgata*. Een tweede soort, *Ansates pellucida*, spoelt regelmatig levend aan; de soort plant zich langs Engelse en Franse kusten voort. Twee andere *Patella*-soorten worden soms vanuit Het Kanaal op drijvende wieren aangevoerd.

#### Voorkomen

De afgelopen tien jaar is de populatie gewone schaalhorens *Patella vulgata* aanzienlijk in omvang toegenomen (TITSELAAR 2004). Zij leven op onze kunstmatige rotskusten, met een voorkeur voor geëxponeerde locaties. Andere *Patella*-soorten leven op zuidelijkere kusten vaak lager in het litoraal en meer tussen wieren.

#### Determinatie

ENTROP 1972, DE BRUYNE & DE BOER 2008.



▲  
Schaalhoorn  
*Patella vulgata*

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Vetigastropoda (subklasse)

### VETIGASTROPODA - OERSLAKKEN

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

NEDERLAND 5 gevestigd (waarvan 4 exoten)  
WERELD ca. 3700 beschreven

De Vetigastropoda omvatten ruim tien families, waaronder sleutelgathorens (Fissurellidae), zeeoren (Haliotidae), slitschelpen (Pleurotomariidae) en de tolhorens (Trochidae). Ze hebben gewonden of napvormige schelpen, welke veelal aan de binnenzijde met parelmoer bedekt zijn. De radula of rasptong bezit vele tanden per rij (rhipidoglos) (LINDBERG ET AL. 2004). Oerslakken komen uitsluitend marien voor.

#### Cyclus

De dieren zijn van gescheiden geslacht. De bevruchting vindt doorgaans uitwendig plaats. Sommige soorten leggen individuele eieren, maar bijvoorbeeld *Calliostoma* zet gelatineuze strengen eieren af. De larven zijn pelagisch en voeden zich niet (FRETTER ET AL. 1998).

#### Ecologie

Oerslakken zijn overwegend detrituseters, sommige leven echter als grazers van zowel plantaardige als (sessiele) dierlijke organismen. Hiernaast zijn er binnen deze groep ook filteraars zoals *Skenea* en *Umboonium*. Uit analyse van de maaginhoud is enerzijds bekend dat *Calliostoma* vooral detrituseters zijn, maar herhaaldelijk is ook waargenomen dat zij poliepen van hydroïden, zachte koralen of anemonen eten (FRETTER & GRAHAM 1977). Ook is een priktolhoren (*Calliostoma zizyphinum*) waargenomen in de Oosterschelde die vraatsporen achterliet op een geweispons (*Haliclona oculata*) (gegevens STICHTING ANEMOON).

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er ongeveer 3700 soorten beschreven (GEIGER ET AL. 2008). In Nederland beschouwen we vijf soorten als gevestigd: *Gibbula tumida*, *Calliostoma zizyphinum*, *Gibbula umbilicalis*, *Gibbula cineraria* en *Osilinus lineatus*. De laatste vier soorten zijn vrijwel zeker exoten.

#### Voorkomen

De talrijke soorten van deze succesvolle groep van mariene Gastropoda hebben zich aan allerlei omstandigheden aangepast. De meeste leven in het litoraal of net daaronder, maar ook veel van de diep in de oceanen levende slakkenfauna van heetwaterbronnen ('hydrothermal vents') behoren tot de oerslakken. Van de Nederlandse soorten leeft *Gibbula tumida* in wat dieper water op het Nederlandse deel van het Continentaal Plat. De overige soorten werden meerdere keren levend in de Oosterschelde waargenomen; of er langere tijd populaties hebben geleefd of dat steeds opnieuw sprake is van nieuwe aanvoer is onduidelijk, maar de soorten worden wel als gevestigd beschouwd. Het vermoeden bestaat dat deze soorten met geïmporteerde weekdieren (o.a. mossels *Mytilus edulis* en oesters *Ostrea edulis*) voor consumptie zijn meegekomen.

#### Determinatie

ENTROP 1972, DE BRUYNE & DE BOER 2008.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Neritimorpha (subklasse)

**NERITIMORPHA - NERIETEN**

JEROEN GOUD &amp; A.J. (TON) DE WINTER

Nerieten hebben een stevige, meestal gewonden schelp en een opvallend verkalkt operculum, veelal met een of meer uitsteeksels (apophyzen). Soms is de schelp echter napvormig (bij *Septaria*) en er is zelfs een 'naaktslak' bekend. De schelp varieert in grootte van minder dan 1 mm (*Georissa*) tot enkele centimeters. Nerieten leven in zout, brak en zoet water en ook op het land.

**Cyclus**

De zoetwaterneriet *Theodoxus fluviatilis* zet eikapsels gedurende het zomerhalfjaar af op harde substraten. De vroeg in het jaar geboren dieren kunnen zich hetzelfde jaar weer voortplanten. De dieren worden doorgaans twee jaar oud (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004).

**Ecologie**

Nerieten zijn over het algemeen grazers van algen, kiezelwieren en detritus (LINDBERG 2008).

NEDERLAND 1 gevestigd

WERELD ca. 1500 beschreven

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn er ongeveer 1500 soorten beschreven (T. Eichhorst pers. med.). In Nederland komt slechts één soort voor: de zoetwaterneriet *Theodoxus fluviatilis*.

**Voorkomen**

Nerieten leven vooral in zee, maar ook in zoet water en sommige soorten pendelen zelfs heen en weer tussen de verschillende watertypen. Enkele groepen leven op het land (*Hydrocena*, *Georissa* en de tropische familie Helicinidae). *Theodoxus fluviatilis* komt in de westelijke helft van Nederland voor, in zoet water en soms in brak water. Deze soort lijkt achteruit te gaan en staat als kwetsbaar op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003).

**Determinatie**

GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Gastropoda (klasse) ► Caenogastropoda (subklasse)

**CAENOCASTROPODA - NIEUWE SLAKKEN**

JEROEN GOUD &amp; A.J. (TON) DE WINTER

De Caenogastropoda bestaan uit een groot aantal, morfologisch en ecologisch zeer uiteenlopende soorten. Momenteel wordt de groep opgesplitst in de clades Architaenioglossa (Ampullarioidea, Cyclophoroidea en Viviparoida), de Sorbeconcha (Cerithioidea en Campaniloidea) en Hypsogastropoda (Littorinimorpha, Ptenoglossa en Neogastropoda) (BOUCHET & ROCROI 2005). Specifiek voor Caenogastropoda is het bezit van een enkele hartkamer en een enkelvoudige kieuw. De adulte schelp van verreweg de meeste soorten kan afgesloten worden met een plaatje dat aan de voet vastzit (operculum). Caenogastropoda leven hoofdzakelijk in zee, maar er zijn duizenden vertegenwoordigers op het land en in het zoete water.

▼  
Witte wenteltrapje  
*Epitonium clathratulum*



NEDERLAND 47 gevestigd (waarvan 6 exoten)

WERELD ca. 50.000 beschreven

**Cyclus**

De dieren zijn van gescheiden geslacht. De bevruchting is inwendig; eieren zijn verpakt in eikapsels. De vroege ontwikkeling vindt plaats in het ei, waarna het larvestadium, althans van de mariene soorten, als planktonische veliger wordt doorgemaakt.

**Ecologie**

Caenogastropoda zijn, al naar gelang de subgroep, eters van plantaardig voedsel of vleeseters. Veel 'hogere' mariene soorten (Neogastropoda) zijn uitgesproken predatoren.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn er ongeveer 50.000 soorten beschreven. In Nederland zijn er 47 gevestigde soorten, waaronder ten minste zes exoten.

**Voorkomen**

Van de in Nederland gevestigde soorten leven er slechts drie op het land: *Pomatias elegans*, *Acicula fusca* en *Platyla polita*. Deze soorten zijn beperkt tot Zuid-Limburg. In zoet water komen 14 soorten voor en in zee leven 30 soorten. Twee soorten (vliezige drijfhoren *Rissoa membranacea* en scheefhoren *Lacuna vincta*) zijn met zekerheid uitgestorven door het verdwijnen van de zeegrasvelden in de Waddenzee. De laatste populatie van de vliezige drijfhoren in het brakke binnenwater De Bol op Texel (NH), is met het zeegras *Zostera* ook daar verdwenen (CADÉE & REYDON 1998). Andere zeelakken als purperslak *Nucella lapillus* en wulk *Buccinum undatum* zijn sterk achteruitgegaan door giftige organotin-verbindingen (zoals tributyltin) in verf voor schepen, maar nemen thans weer toe. Dit middel leidt tot

het mannelijk worden van vrouwelijke exemplaren (KAAG & JOL 2007, MENSINK ET AL. 1996, DE VOOYS ET AL. 1993). Ook de kleine alikruik *Melarhaphe neritoides* is veel algemener dan enkele decennia geleden. Na het afsluiten van een aantal Zuid-Hollandse zeeverbindingen was het voorkomen van de getijdeslak *Mercuria confusa* in Nederland onzeker, maar recent is de soort weer op een aantal plekken in de Biesbosch vastgesteld (BOESVELD 2003). Door toedoen van de mens hebben diverse soorten van buiten ons faunagebied zich met succes weten te vestigen, met name in het mariene milieu. Het muiltje *Crepidula fornicata*, waarschijnlijk geïmporteerd met oesters *Ostrea edulis*, is al sinds 1924 bekend (WOLFF 2005). Inmiddels leven in de Zeeuwse wateren ook kauries (*Trivia monacha* en *T. arctica*) en purperslakken (Muricidae) zoals *Ocenebrellus inornata* (GOUD ET AL. 2008) en *Urosalpinx cinerea* (FAASSE & LIGTHART 2009). Deze soorten zijn daar terechtgekomen met de import van oesters en mossels.

Het Jenkins' waterhorentje *Potamopyrgus antipodarum* leeft in zoet en brak water. Deze soort is in de vorige eeuw vanuit Nieuw-Zeeland in Engeland ingevoerd en vandaar begonnen aan zijn opmars in Europa, geholpen door zijn snelle ongeslachtelijke manier van voortplanting. Twee recent in het Nederlandse zoet water aangetroffen soorten, slank knobbelhorentje *Melanoides tuberculata* en de recent ontdekte moerasslak *Viviparus acerosus*, zijn waarschijnlijk afkomstig uit aquaria en tuincentra (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, SOES ET AL. 2009).

#### Determinatie

Algemeen: VAN BENTHEM JUTTING 1933. Mariene soorten: ENTROP 1972, GRAHAM 1988, DE BRUYNE & DE BOER 2008. Zoetwatersoorten: JANSEN & DE VOGEL 1965, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004. Terrestrische soorten: GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding.

Animalia ► Mollusca (fyllum) ► Gastropoda (klasse) ► Heterobranchia (subklasse)

### HETEROBRANCHIA

JEROEN GOUD & A.J. (TON) DE WINTER

NEDERLAND ca. 210 gevestigd (waarvan ten minste 50 exoten)  
WERELD ca. 37.000 beschreven

De Heterobranchia omvatten twee hoofdgroepen, de achterkieuwige slakken (Opisthobranchia) en de longslakken (Pulmonata); daarnaast wordt een aantal kleinere groepen als 'lagere Heterobranchia' aangeduid (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). Deze drie hoofdgroepen worden hieronder afzonderlijk besproken.

#### 'LAGERE HETEROBRANCHIA'

De 'lagere Heterobranchia' zijn kleine dieren die zich volledig in de schelp kunnen terugtrekken en de mondopening met een operculum afsluiten. De schelp van de mariene vertegenwoordigers bezitten een linksgewonden top (de larvale schelp) op een rechtsgewonden post-larvale schelp. Ook de pluimdragers uit het zoete water (Valvatidae) met drie Nederlandse soorten worden tot de 'lagere Heterobranchia' gerekend; in schelpkenmerken wijken deze sterk af van de mariene vertegenwoordigers.

#### Cyclus

'Lagere Heterobranchia' zijn hermafrodit. De biologie van de meeste soorten is onvoldoende bekend. Valvatidae zetten eikapsels af met tientallen eieren en worden een tot twee jaar oud (GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004).

#### Ecologie

Sommige soorten (zoals uit de Pyramidellidae) hebben een parasitaire levenswijze. Een voorbeeld daarvan is de mosselslurper *Odostomia scalaris* die op tweekleppige weekdieren parasiteert. De spoelhoren *Acteon tornatilis* eet polychaete wormen. Valvatidae eten (plantaardige) detritus, algen en kiezelwieren.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er duizenden beschreven soorten (BOUCHET & ROCROI 2005); vijf hiervan worden als in Nederland gevestigde soorten beschouwd.

#### Voorkomen

De verspreiding van de twee mariene vertegenwoordigers, mosselslurper *Odostomia scalaris* en spoelhoren *Acteon tornatilis*, is slecht bekend, maar ze zijn niet algemeen. Van de drie soorten pluimdragers (Valvatidae) in het zoete water zijn er twee algemeen. De grootmondpluimdrager *Valvata macrostoma* staat als ernstig bedreigd op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003).

#### OPISTHOBANCHIA - ACHTERKIEUWIGE SLAKKEN

De achterkieuwige slakken zijn enorm divers en worden in een tiental groepen opgedeeld. Er zijn zowel schelpdragende als niet-schelpdragende soorten. Binnen de zee-



▶ Slanke rolsprietslak  
*Hermaea bifida*



▶ Blauwtipje  
*Janolus cristatus*

naaktslakken maken we onderscheid tussen kieuwloze zeenaaktslakken (Sacoglossa), naaktkieuwige zeenaaktslakken (Nudibranchia) en schepjes en oubliehorens (Cephalaspidea). Achterkieuwige slakken zijn vrijwel uitsluitend marien, een enkele soort leeft in brak water.

### Cyclus

Opisthobranchia zijn hermafrodit. Achter de kop liggen aan de rechterzijde de penis en direct daarachter de vrouwelijke geslachtsopening. De paring is wederkerig. Opisthobranchia zijn doorgaans eileggend. Sommige Cephalaspidea blijken echter levendbarend te zijn (RUDMAN & WILLAN 1998). De eieren worden vaak in karakteristieke kapsels (spiraalsgewijs gewonden linten of geleachtige capsules) afgezet. Na een kort vrijzwemmend stadium ontwikkelt de larve zich, binnen enkele dagen tot hooguit een maand, tot een kleine kruipende slak.

### Ecologie

Opisthobranchia vertonen een grote variatie in voedingswijze. Cephalaspidea zoals *Philina* en *Retusa*, die in zand of modderbodems leven, zijn carnivoor en prederen op tweekleppigen, borstelwormen en foraminiferen. Sacoglossa zoals de groene wierslak *Elysia*, rolspietslakken en schorrenslakken zijn algen- en wiereneters. Zij bezitten daarvoor een speciaal type rasptong (radula). Nudibranchia zijn uitsluitend carnivoor. Zij voeden zich met manteldieren (Tunicata), mosdiertjes (Ectoprocta), zeepokken, sponzen en Hydrozoa. Soms prederen ze specifiek op één soort zoals de grote tritonia *Tritonia hombergi* en de kleine tritonia *T. plebeia* die dodemansduim *Alcyonium digitatum* eten.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 6000 soorten beschreven, waarvan 3000 zeenaaktslakken (BOUCHET & ROCROI 2005, PONDER & LINDBERG 2008). In Nederland zijn er iets meer dan 50 gevestigde soorten, waaronder enkele exoten. Het gaat hierbij om drie Cephalaspidea (oubliehoren *Retusa obtusa*, het schepje *Philina aperta* en valse oubliehoren *Cylichna cylindracea*); de rest betreft zeenaaktslakken.

### Voorkomen

Het overgrote deel van de Nederlandse soorten leeft in de Zeeuwse delta en de Waddenzee. Met name in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer is een grote diversiteit. Veel waarnemingen van zeenaaktslakken danken we aan sportduikers. De afgelopen 15 jaar hebben zich acht soorten in Nederlandse wateren gevestigd (of opnieuw gevestigd): *Facelina auriculata* (1992), *Limacia clavigera* (1995), *Doto fragilis* (1998), *Flabellina pedata* (1999), *Geitodoris planata* (1999), *Cuthona rubescens* (2002), *Eubranchius farrani* (2003) en *Doto hydrallmaniae* (2007) (VAN BRAGT 2004, gegevens STICHTING ANEMOON). Deze toename kent een aantal mogelijke oorzaken. Naast zachte winters en opwarming van het water valt te denken aan veranderd beheer van de Oosterschelde en het Grevelingenmeer, afname van kustvervuiling en aanvoer van soorten met ballastwater of met oester- en mosselimport.

### PULMONATA - LONGSLAKKEN

Bij longslakken heeft de mantelholte een dunne wand die als 'long' functioneert. Kieuwen ontbreken, dus waterbewonende soorten moeten boven water komen om te ademen. Afmetingen van Pulmonata variëren sterk: de kleinste Nederlandse soort is het dwergpuntje *Punctum pygmaeum* dat nauwelijks groter is dan 1,5 mm en de grootste is de wijngaardslak *Helix pomatia* met een huisje tot 5 cm. Er zijn ook naaktslakken die kruipend meer dan 15 cm lang kunnen zijn. Er worden drie hoofdgroepen onderscheiden: de waterlongslakken (Basommatophora), de landlongslakken (Stylommatophora) en de Systellommatophora. Waterlongslakken zijn schelpdragend en hun ogen bevinden zich aan de basis van de niet-intrekbare tentakels. De ogen van landlongslakken staan aan de uiteinden van de bovenste tentakels die in- en uitgestulpt kunnen worden. Bij veel groepen landlongslakken heeft zich de evolutie van huisjesslak naar naaktslak voltrokken, met halfnaaktslakken als tussenstadium. De Nederlandse naaktslakken behoren tot verschillende families: wegslakken (Arionidae), aardslakken (Limacidae), akkerslakken (Agriolimacidae), kielnaaktslakken (Milacidae) en wormnaaktslakken (Boettgerillidae). Ze lijken uitwendig vaak sterk op elkaar, maar zijn meestal nauwer verwant aan een bepaalde groep huisjesslakken dan aan elkaar. Glasslakken (Vitrinidae) zijn halfnaaktslakken, de dieren kunnen zich (bijna) niet meer volledig in de schelp terugtrekken. Basommatophora (waterlongslakken) leven in brak en zoet water én op het land. Landlongslakken zijn terrestrisch, hoewel sommige barnsteenslakken (Succineidae) een bijna amfibische levenswijze hebben.

### Cyclus

Longslakken zijn tweeslachtig (hermafrodit). Veel soorten kunnen zich zonder partner door zelfbevruchting voortplanten, bij anderen is een partner nodig. De paring is vaak, maar niet altijd, wederzijds. Veel soorten van de landslakkenfamilies Helicidae en Hygromiidae bezitten aan het vrouwelijke deel van het geslachtsapparaat een of meer pijlzakken met scherpe pijlen van kalk die tijdens de paring in het lichaam van de partner worden geschoten. De meeste soorten zetten eieren af, maar een aantal landslakken zoals *Balea perversa* en *Lauria cylindracea* zijn eierlevendbarend: de eieren ontwikkelen zich in de eileider ('uterus') en de jongen komen 'levend' ter wereld. De ontwikkelingsduur tot volwassen dier varieert van enkele maanden tot drie jaar. De levensduur van longslakken varieert van minder dan een jaar tot meer dan tien jaar in uitzonderlijke gevallen (wijngaardslak *Helix pomatia*) (zie verder GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding).

### Ecologie

Basommatophora eten uitsluitend (dode) planten en algen. Een deel van de Nederlandse landslakken leeft van levende groene planten; andere soorten eten dode plantenresten, algen en schimmels. Veel naaktslakken zijn min of meer 'alleseters'. Sommige Nederlandse glansslakken (Zonitidae in wijde zin) eten andere slakken, naast plantaardige kost. In het Verenigd Koninkrijk, Duitsland en Frankrijk leven diverse (half)naaktslakken die gespecialiseerd zijn in het



◀◀  
Gekielde loofslak  
*Hygromia cincinella*

◀  
Gewone poelslak  
*Lymnaea stagnalis*



◀◀  
Zeggekorfslak  
*Vertigo moulinsiana*

◀  
Egelwegslak  
*Arion intermedius*

vangen van regenwormen (Testacellidae, Trigonochlamidae, Daudebardiidae). Verteegenwoordigers van deze families zijn ook in Nederland te verwachten. Sommige landslakken zijn belangrijke plagen in landbouw en tuinen, zoals de gelekte akkerslak *Deroceras reticulatum*, sommige wegslakken *Arion* en de segrijnslak *Cornu aspersum*. Soorten van de familie Helicidae worden door de mens gegeten, maar de wijngaardslak *Helix pomatia* is in Nederland beschermd. Longslakken spelen een rol in het natuurbeheer; twee in Nederland 'kwetsbare' soorten – zeggekorfslak *Vertigo moulinsiana* en nauwe korfslak *V. angustior* – staan op de lijst van de Europese Habitatrictlijn en voor deze soorten dienen speciale beschermingszones ingericht te worden. Onlangs is de platte schijfhoorn *Anisus vorticulus* ook op deze lijst geplaatst.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 25.000 soorten beschreven (BOUCHET & ROCROI 2005). Er leven in Nederland ongeveer 154 soorten Pulmonata (116 landlongslakken en 38 waterlongslakken), hiervan zijn er ten minste 41 exoot. Over afgrenzing van sommige soorten binnen bepaalde genera (*Anisus*, *Gyraulus* (Planorbidae); *Radix*, *Stagnicola* (Lymnaeidae); *Physella* (Physidae); *Vallonia* (Valloniidae); *Cochlicopa* (Cochlicopidae); *Arion* (Arionidae); *Euconulus* (Euconulidae); *Trochulus*, *Ceriuella* (Hygromiidae)) bestaat nog discussie (zie GITTENBERGER ET AL. 1984, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding).

#### Voorkomen

De meeste Nederlandse waterlongslakken leven in het zoete water, zoals de bekende posthoornslakken (Planorbidae) en poelslakken (Lymnaeidae). Eén soort is echter marien (witte muizenootje *Leucophytia bidentata*), en vier

soorten zijn terrestrisch: twee *Ovatella*-soorten (muizenootjes, vaak als mariene of zoetwaterslakken beschouwd) en twee soorten dwergslakken *Carychium* die niet afhankelijk zijn van de zee. Een verteegenwoordiger van de Systellomatophora is meer dan 100 jaar geleden eenmaal gevonden: *Onchidella celtica*. Deze soort leeft in Frankrijk en Engeland op rotsen in de getijdzone en zou zich in principe in Nederland kunnen vestigen. Veel waterlongslakken hebben een wijde verspreiding, maar andere zijn zeer lokaal of zijn sterk afgenomen en meer of minder bedreigd, zoals getande muizenoor *Ovatella denticulata*, twee schijfhoorns (*Gyraulus laevis*, *G. riparius*), kleverige poelslak *Myxas glutinosa* en slanke poelslak *Omphiscola glabra* (DE BRUYNE ET AL. 2003). De rijkste gebieden voor landslakken zijn Zuid-Limburg en de duinen, hetgeen samenhangt met het kalkgehalte in de bodem, en een aantal soorten komt alleen maar voor in Zuid-Limburg. Nogal wat landslakken hebben een beperkte verspreiding en staan als actueel of potentieel bedreigd op de Rode Lijst (DE BRUYNE ET AL. 2003). Twee soorten zijn verdwenen: rode barnsteenslak *Quickella arenaria* en bijenkorfje *Spermodea lamellata*. Sommige die als 'ernstig bedreigd' of 'bedreigd' te boek staan, blijken toch algemener dan gedacht. Van de zeggekorfslak *Vertigo moulinsiana* en de nauwe korfslak *V. angustior* is door gerichte zoekacties het aantal vindplaatsen recent sterk toegenomen (gegevens STICHTING ANEMOON). Het aantal Nederlandse landslakken neemt gestaag toe. Voor 1900 waren er 63 soorten bekend, in 2009 ongeveer 120. Hiervan zijn 116 landlongslakken en vier waterlongslakken. Sinds het verschijnen van de tweede druk van het boek *De Nederlandse landslakken* (GITTENBERGER ET AL. 1984) zijn 18 nieuwe soorten ontdekt. Een deel van de toename is het gevolg van opsplitsen van soorten (*Arion*, *Balea*). Zeker 20% van de huidige Nederlandse land- en zoetwaterlongslakken

is door de mens ingevoerd met grond, planten, aquaria en andere goederen vanuit het buitenland. Ook door het huidige warmere klimaat zijn nog meer nieuwkomers te verwachten.

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Scaphopoda (klasse)

## SCAPHOPODA - STOOTTANDEN

RYKEL H. DE BRUYNE

De stoottanden vormen een kleine klasse van weekdieren. Soms worden ze ook olifantstandjes genoemd, maar deze naam is voor de familie Dentaliidae gereserveerd (DE BRUYNE ET AL. 1994). De schelp bestaat uit één stuk en heeft bij veel groepen de vorm van een olifantenslagtand. In afmetingen variëren de soorten van kleiner dan 25 mm tot 150 mm. De gebogen holle buis met twee open uiteinden is aan de top smaller dan aan het andere einde. Aan de kant met de grootste opening zit de voet, waarmee de dieren zich ingraven. Deze graafvoet is omgeven door een aantal kleine tentakels (captacula). Stoottanden komen voor sinds het Midden-Ordovicium en zijn qua uiterlijk nauwelijks veranderd. Stoottanden leven in de zee, verreweg de meeste soorten in diep tot zeer diep water.

### Cyclus

De dieren zijn van gescheiden geslacht. De eieren en zaadcellen verlaten het lichaam samen met de uitscheidingsproducten. De bevruchting vindt vrij in het water plaats. Eenmaal bevrucht komen de eieren uit en ontstaat eerst een vrijzwemmend larvestadium (trochophora), gevolgd door een veligerstadium. De veligerlarven lijken op volwassen dieren, maar zijn nog niet zo uitgerekte. Na hun tijd als planktotrofische larven zakken de veligers af naar de bodem, graven zich in en groeien uit tot adulte dieren. Deze worden één tot enkele jaren oud.

### Ecologie

De rond de graafvoet aanwezige tentakels (captacula) zeven het sediment uit en vervoeren voedseldeeltjes naar de mond. Het voedsel bestaat uit foraminiferen en andere



*Dentalium vulgare*

Animalia ► Mollusca (fylum) ► Cephalopoda (klasse)

## CEPHALOPODA - INKTVISSEN

JEROEN GOUD

Inktvissen zijn zeer ontwikkelde weekdieren, in bezit van beeldvormende ogen en relatief grote hersenen. Van octopussen is het bekend dat zij een leervermogen hebben vergelijkbaar met dat van sommige gewervelde dieren. Karakteristiek voor inktvissen zijn de ogen, de siphobuis, de chitineuze kaken, de armenkrans rond de mond en een doorgaans inwendige schelp. De diversiteit binnen de groep is uiterst groot, met soorten van enkele centimeters tot wel

### Determinatie

VAN BENTHEM JUTTING & ENGEL 1936, GITTENBERGER ET AL. 1984, SWENNEN & DEKKER 1987, PICTON & MORROW 1994, VAN BRAGT 2004, GITTENBERGER ET AL. 1998, 2004, GITTENBERGER & DE WINTER in voorbereiding.

NEDERLAND 2 gevestigd  
WERELD ca. 520 beschreven

micro-organismen. In de mond zit een rasp tong (radula) die de voedseldeeltjes verder vermaalt, waarna ze via een slokdarm naar de maag worden getransporteerd. Water met zuurstof bereikt de mantelholte via de apicale zijde en wordt door fijne trilhaartjes (cilia) rondgevoerd en naar de mantelholte gebracht. Er zijn geen kieuwen; de mantelholte absorbeert de zuurstof direct. Anders dan bij de meeste waterbewonende mollusken, is er geen continue water in- en uitstroom. Zuurstofarm water en uitscheidingsproducten worden elke 10-12 minuten door het snel samentrekken van het weke lichaam via de apicale opening uitgescheiden.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn ruim 520 soorten beschreven (KILLIAS 1997). Uit het Noordzeegebied worden slechts enkele soorten gemeld (SEAWARD 1990), waarvan twee uit Nederland. Deze behoren tot dezelfde familie (Dentaliidae), te weten: de gladde olifantstand *Antalis entalis* en de zwakgeribde olifantstand *A. vulgare* (BLOKLANDER 1953).

### Voorkomen

De dieren leven ingegraven in de zeebodem, scheef liggend, met de nauwe (apicale) topzijde uitstekend boven de oppervlakte van het sediment, of vlak daar onder in het zuurstofrijke deel van de bodem. De twee voor de Noordzee en Nederland als 'gevestigd' geregistreerde soorten worden feitelijk alleen als lege schelp op stranden aangetroffen. Met name van *Antalis vulgare* worden veel oude en grotendeels fossiele schelpen gevonden. Recente exemplaren komen echter ook (zelden) op onze kust terecht. *Antalis vulgare* leeft relatief ondiep in het sublitoraal en komt tegenwoordig mogelijk niet veel noordelijker voor dan Het Kanaal. *Antalis entalis* leeft daarentegen in diep water in veel noordelijkere regionen, mogelijk alleen buiten het Nederlandse deel van het Continentaal Plat. De soort bereikt onze kust vooral via drijvende voorwerpen en vissersschepen. Of en in welke categorie één of beide soorten als 'gevestigd' of 'niet-gevestigd' kunnen worden bestempeld, is derhalve enigszins problematisch.

### Determinatie

VAN BENTHEM JUTTING 1936B, HAYWARD ET AL. 1990.

NEDERLAND 5 gevestigd, nog 2 verwacht  
WERELD ca. 700 beschreven

20 m lang. Een vrij klein mannetje (ca. 2 m + 2 m tentakels) van de reuzenpijlinktvis *Architeuthis* werd al eens in de Noordzee aangetroffen. Inktvissen leven in alle oceanen en zeeën met uitzondering van de Zwarte Zee, van de Noordpool tot de Zuidpool, van het oppervlak tot in de diepzee.

### Cyclus

Inktvissen zijn van gescheiden geslacht. Er vindt doorgaans een inwendige paring plaats waarbij mannetjes hun sperma verpakt in een spermatofoor bij het wijfje inbrengen. De bevruchting vindt plaats doordat de spermatofoor binnenste-buiten keert en als spermatangium in een speciale bursa geplant of soms zelfs in de huid geschoten wordt. Bij pijlinktvis is de paring vaak een groepsgebeuren en gaat het er doorgaans niet zachtzinnig aan toe. Ook bij de in koppels parende zeekatten en dwerginktvis wordt de paring vaak als een soort aanval beschreven. Eieren worden door het wijfje in groepjes, trossen of bundels afgezet. In enkele weken tot enkele maanden ontwikkelen zich uit de grote eieren jongen welke er al snel als miniatuur volwassenen uitzien. De meeste jonge dieren leven enige tijd in het plankton.

### Ecologie

Alle inktvissen zijn opportunistische, gulzige vleeseters en eten van diverse groepen, waaronder vissen, kreeftachtigen, weekdieren (waarbij ook inktvissen) en in mindere mate bijvoorbeeld borstelwormen. Centraal in de armenkrans ligt de bek, bestaande uit twee delen, die functioneert als een omgekeerde papegaaienbek. Achter de bek ligt in de mond een rasptong (radula) zoals die ook voorkomt bij de meeste andere weekdieren. Met uitzondering van sommige soorten uit de diepzee worden veel inktvissen door de mens gegeten; de afgelopen decennia is de visserij op inktvissen sterk toegenomen, wereldwijd van één miljoen ton in 1970 tot drie miljoen ton in 2001 (JEREB ET AL. 2005).

### Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd ongeveer 700 soorten inktvissen beschreven (NESIS 1987). In Nederland (inclusief het Nederlandse deel van het Continentaal Plat) zijn vijf gevestigde soorten vastgesteld. Tot deze autochtone groep rekenen we de gewone achtarm *Octopus vulgaris*, gewone zeekat *Sepia officinalis*, dwerginktvis *Sepioloidea atlantica*, dwergpijlinktvis *Loligo subulata* en gewone pijlinktvis *L. vulgaris*. Daarnaast zijn er zes soorten uit Noordwest-Europa, die regelmatig of incidenteel in het Nederlandse deel van de Noordzee voorkomen, maar zich hier niet voortplanten (niet-gevestigde soorten) (zie tabel). Als derde groep zijn er drie soorten waarvan op natuurlijk wijze de schelpen met een zekere regelmaat naar onze stranden worden aangevoerd.

### Voorkomen

Inktvissen leven in het mariene milieu, de meeste bij zoutgehaltes van 34-37‰. Sommige zijn bodembewoners, anderen leven in open zee of midden op de oceaan. *Octopus*-soorten zijn bodembewoners die een hol maken om in te leven en eieren af te zetten. *Sepia*- en *Sepioloidea*-soorten zijn bodembewoners die zich overdag vaak geheel of gedeeltelijk in de zandbodem ingraven. *Loligo*-soorten zijn jagers van het open water en komen slechts naar de bodem voor het

afzetten van eieren. In onze estuariene kustwateren worden vier soorten regelmatig waargenomen waarvan ook voortplanting, eiafzetting en jonge dieren zijn vastgesteld: *Sepia officinalis*, *Sepioloidea atlantica*, *Loligo subulata* en *L. vulgaris* (GITTENBERGER & SCHRIEKEN 2004). Van *Octopus vulgaris* is het onduidelijk of er nog een populatie aanwezig is; vondsten van levende dieren ten noorden van Texel (NH) zijn zeer schaars (BOER 1971). *Eledone cirrhosa* wordt regelmatig in de iets diepere delen van de zuidelijke Noordzee aangetroffen (80-100 m) (DE HEIJ & BAAYEN 2005). Net buiten het Nederlandse deel van het Continentaal Plat zijn de afgelopen jaren twee dwerginktvissoorten waargenomen: *Sepioloidea pfefferi* (GROENENBERG ET AL. 2009) en de onlangs beschreven rode dwerginktvis *S. tri-dens* (DE HEIJ & GOUD 2010). Beide soorten zijn wel op het Nederlandse deel van het Continentaal Plat te verwachten, maar gezien de levenswijze niet direct onder de Nederlandse kust. Nadat inktvissen zijn gestorven komt de schelp vrij en blijft deze aan de oppervlakte drijven. Door dit drijfvermogen worden deze schelpen vaak over grote afstanden door zee- en stromingen verplaatst. De schelpen van de in Het Kanaal levende sierlijke zeekat *Sepia elegans* en gedoornde zeekat *Sepia orbignyana* spoelen geregeld en invasiegevoel aan op onze stranden, ook al behoren deze niet tot onze gevestigde soorten. De posthoreninktvis *Spirula spirula* spoelt slechts zeer incidenteel aan.

### Determinatie

GRIMPE 1925, JAECKEL 1958, LACOURT & HUWAE 1981, HAYWARD & RYLAND 1995, DE BRUYNE & DE BOER 2008.

▼  
Gewone zeekat  
*Sepia officinalis*



### Tabel

Niet-gevestigde, maar wel in de Noordzee voorkomende inktvissen.

kleine achtarm	<i>Eledone cirrhosa</i>
langwerpige dwerginktvis	<i>Sepietta oweniana</i>
noordse pijlinktvis	<i>Loligo forbesii</i>
grote pijlinktvis	<i>Todarodes sagittatus</i>
kromme pijlinktvis	<i>Todaropsis eblanae</i>
gehaakte pijlinktvis	<i>Onychoteuthis banksii</i>

Animalia ▶ Protostomia ▶ Ecdysozoa

**ECDYSOZOA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

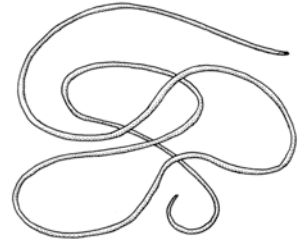
NEDERLAND 25.189 gevestigd (waarvan ca. 460 exoten)  
WERELD ca. 1.230.400 beschreven



Stekelwormen



Priapulida



Paardenhaarwormen - Nematomorpha



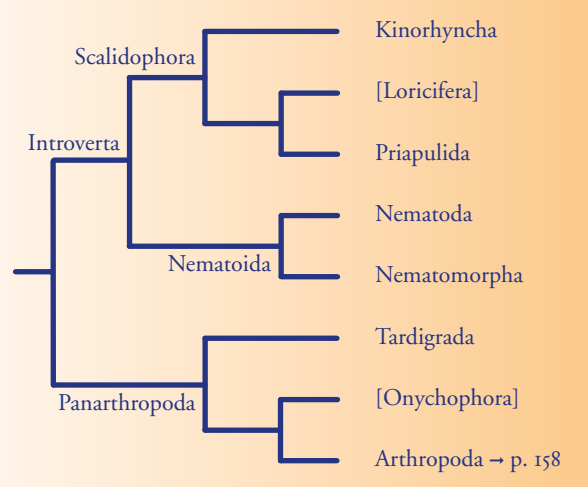
Nematoden - Nematoda



Beerdertjes - Tardigrada



Geleedpotigen - Arthropoda



Dieren met een drielaagige cuticula die uit  $\alpha$ -chitine bestaat. De stevige cuticula maakt het noodzakelijk te vervellen om te kunnen groeien. Het vervellen wordt gecontroleerd door ecdysteroiden hormonen. Hoewel de groep dus morfologisch goed gekarakteriseerd is, werd de eenheid toch pas duidelijk door moleculair onderzoek, omdat de meeste morfologen vroeger de nadruk legden op de verwantschap tussen de gesegmenteerde ringwormen (Annelida) en geleedpotigen (Arthropoda). Deze verwantschap blijkt nu dus onjuist te zijn. Tot de Ecdysozoa (zie stamboom) behoren twee grote groepen: de Introverta, een groep van wormen met een uit-

stulpbare slurf (het introvert) en de Panarthropoda, gesegmenteerde dieren met meestal een stevig exoskelet en gepaarde aanhangsels met klauwtjes aan het eind. De Ecdysozoa bestaan uit de volgende fyln: stekelwormen (Kinorhyncha), Loricifera (niet in Nederland, wereldwijd 22 soorten), priapuliden (Priapulida), nematoden (Nematoda), paardehaarwormen (Nematomorpha), beerdertjes (Tardigrada), Onychophora (niet in Nederland, wereldwijd 165 soorten) en de geleedpotigen (Arthropoda). Met de soortenrijke fyln Nematoda en vooral de Arthropoda is dit verreweg de meest biodiverse groep op aarde.

Animalia ▶ Kinorhyncha (fyln)

**KINORHYNCHA (ECHINODERIDA) - STEKELWORMEN**

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 20 verwacht  
WERELD 130 beschreven

Microscopisch kleine diertjes (vaak kleiner dan 1 mm) bestaande uit 14 segmenten. Een lichaamsholte (pseudocoeloom) is aanwezig. De huid is chitineus en bezet met stekels. De mondopening is geplaatst op een eveneens met stekels bezet, uitstulpbaar slurfje (introvert). Stekelwormen leven in de zeebodem, variërend van op het strand tot in de diepzee.

**Cyclus**

Er is weinig bekend over de levenscyclus van stekelwormen. Er zijn mannetjes en vrouwtjes die zich geslachtelijk voortplanten. De larven zwemmen vrij rond en vervellen verscheidene keren voordat de dieren volwassen zijn.



Stekelworm

**Ecologie**

Stekelwormen hebben een volledig darmkanaal, dus een mond en een anus en een tussenliggend verteringskanaal. Deze wormpjes eten bacteriën en kiezelwieren uit de zeebodem.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn er 130 beschreven soorten (PARDOS ET AL. 1998). In Nederland zijn twee gevestigde soorten vastgesteld: *Echinoderes dujardini* en *Pycnophyes dentatus* (ZANEVELD 1938), maar er kunnen nog ongeveer 20 soorten worden verwacht (REMANE 1928B).

**Voorkomen**

Stekelwormen leven in sediment op de zeebodem en kunnen op allerlei dieptes voorkomen. Alleen de bovenste, zuurstofrijke 10 cm van het sediment wordt bewoond (THISTLE ET AL. 1985). Verder is er weinig bekend over patronen in diversiteit of talrijkheid in Nederland.

**Determinatie**

REMANE 1928B, MCINTYRE 1962, ADRIANOV & MALAKHOV 1994.



Animalia ► Priapulida (fylum)

## PRIAPULIDA - PRIAPULIDEN

JAAP VAN DER LAND

Ongesegmenteerde wormen bestaande uit een intrekbaar gedeelte rondom de mond (introvert), een kraag, een langwerpig, soms geringd lichaam en vaak nog een aantal vertakte staartaanhangsels. Een lichaamsholte (coeloom of pseudocoeloom) is aanwezig. De wormen leven in of op de zeebodem.

## Cyclis

Mannetjes en vrouwtjes deponeren de eieren en het sperma in het water, waar de bevruchting plaatsvindt. Hierna ontwikkelt het dier via enkele larvale stadia naar een volwassen worm.

## Ecologie

Priapulida hebben een uitstulpbare 'mond', vaak met rijen stekels en papillen, die ze gebruiken om te eten. De meeste soorten zijn predator die door het sediment bewegen en hier allerlei ongewervelden opzoeken.

## Diversiteit

In totaal zijn 19 soorten bekend. In Nederland is één soort vastgesteld: *Priapulus caudatus*. Er worden ook niet meer soorten verwacht omdat de andere soorten of in tropische wateren of in diepe oceanen voorkomen (VAN DER LAND 1970).

NEDERLAND 1 gevestigd  
WERELD 19 beschreven

## Voorkomen

Er is vrijwel niets bekend over patronen in talrijkheid van Priapulida. *Priapulus caudatus* komt in de diepzee voor en niet binnen de twaalfmijlszone.

## Determinatie

VAN DER LAND 1970.



Priapuliden - Priapulida



Animalia ► Nematoda (fylum)

## NEMATODA - NEMATODEN

GERRIT KARSSSEN, HERMAN J.W.M. CREMERS &amp; A.M.T. (TOM) BONGERS

Ongelede wormen, ook wel aaltjes genoemd, met een volledig darmkanaal en een uitwendige cuticula zonder trilharen (ciliën). De mondopening heeft geen proboscis, maar wel soms goed ontwikkelde tanden, een mondstekel of haken. Sommige nematoden hebben fraaie kopversierselen. Een lichaamsholte (pseudocoeloom) is aanwezig. De meeste bodembewonende soorten zijn klein tot zeer klein (0,5-10 mm), mariene nematoden kunnen enkele centimeters lang worden, maar veel van de parasitaire in dier of mens levende

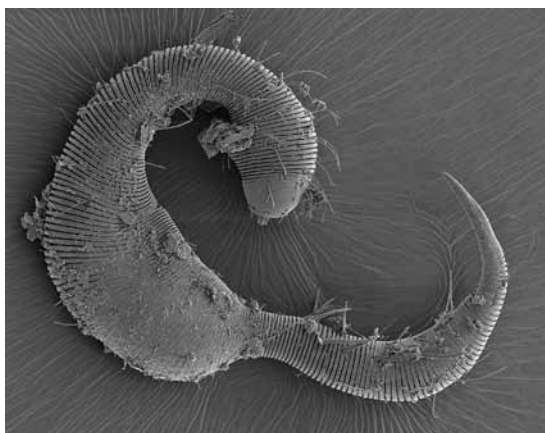
NEDERLAND ruim 2000 gevestigd (waarvan ca. 50 exoten),  
nog honderden verwacht  
WERELD ca. 30.000 beschreven

soorten zijn in de regel nog groter. Bepaalde soorten in walvissen worden zelfs vele meters lang (DELYAMURE 1955). De klasse Nematoda is opgebouwd uit verscheidene ordes: Tylenchida, Rhabditida, Monhysterida, Mononchida, Plectida, Triplonchida, Araeolaimida, Chromadorida, Mermithida, Enoplida, Ascaridida, Oxyurida, Spirurida, Strongylida en Dorylaimida (zie DE LEY & BLAXTER 2004, VAN MEGEN ET AL. 2009). Nematoden leven in de bodem, in zoet en zout water en parasitaire in dieren en planten.

De spoelworm *Anisakis simplex*  
in maag van bruinvis*Dispharynx nasuta*

▶ *Dracognomus simplex*

▶▶  
Mond van  
*Haliplectus bickneri*



▶ *Hirschmanniella*

▶▶  
*Rotylenchus robustus*



▶ Hondenspoelworm  
*Toxocara canis*

▶▶  
Mondstekel van valse  
wortelknobbelnematode  
*Nacobbus aberrans*



### Cyclus

Gewoonlijk zijn nematoden van gescheiden geslacht. Onder bepaalde omstandigheden, zoals bij een hoge populatiedichtheid, is het mogelijk dat geslachtsverandering optreedt. Voor verscheidene soorten is bevruchting van de eieren niet nodig; zij planten zich parthenogenetisch voort. Van deze soorten zijn er dus geen mannetjes, van andere soorten worden mannetjes alleen in bepaalde seizoenen aangetroffen, en mannetjes kunnen ook constant aanwezig zijn, maar niet functioneel.

De eerste juveniele stadia ontwikkelen zich binnen het ei, vrij buiten het ei of in een tussengastheer (meestal een ongewerveld dier). Bij dierparasitaire soorten wordt tot en met de vierde vervelling in het algemeen niet gesproken van juvenielen, maar van larven. De larve van het derde stadium is infec-

tieus voor de eindgastheer. De gastheer wordt besmet door opname van de infectieuze stadia (vrijlevend dan wel nog in de eieren of in een tussengastheer). In de gastheer ontwikkelen ze zich verder tot volwassen wormen. Er zijn veel afwijkingen van dit schema. Van sommige nematoden infecteren de juveniele stadia de gastheer door de huid te penetreren en vervolgens een trektocht door de weefsels te maken om uiteindelijk in de darm volwassen te worden (bijvoorbeeld de mijnworm *Ancylostoma*). Bij bepaalde nematoden is bekend dat de overdracht van infectieuze stadia van moederdier naar jong kan verlopen via de melk of via de placenta (bijvoorbeeld de hondenspoelworm *Toxocara canis*). Filariën (een groep van parasitaire nematoden die bij dieren en mensen diverse ernstige ziektebeelden kunnen veroorzaken) zijn larvenbarend. De larven, microfilarieën genaamd, komen in de bloedbaan

terecht, waaruit ze door bepaalde bloedzuigende insecten zoals muggen worden opgenomen, waarin ze zich tot het infectieuze stadium ontwikkelen. Bij het steken van een nieuwe gastheer worden deze vervolgens weer met het speeksel van het insect in de bloedbaan van het slachtoffer gebracht.

De plantenparasitaire wortelknobbelnematoden *Meloidogyne* leven merendeels in de wortels van planten. Ze vervellen éénmaal in een ei om als infectieuze tweedestadium-juvenielen uit het ei te kruipen. Dit enige vrijlevende stadium gaat op zoek naar een geschikte waardplant, die ze net achter de worteltop binnendringen. De derde en vierde juveniele stadia voeden zich niet. Na de laatste vervelling ontstaat meestal een vrouwtje, dat zich weer zal gaan voeden en opzwellen. Het volwassen vrouwtje legt haar vele eieren (200-800) in een eizak meestal net buiten het wortelweefsel. De meeste wortelknobbelnematoden zijn parthenogenetisch en weinig specifiek in hun waardplantkeuze. Er zijn ook plantenparasitaire nematoden die een belangrijk deel van hun bestaan in bovengrondse plantendelen doorbrengen, bijvoorbeeld bladnematoden *Aphelenchoides*, stengelnematoden *Ditylenchus* en zaadgalmematoden *Anguina*. De dennenhoutnematoden *Bursaphelenchus*, die voor hun verspreiding volledig afhankelijk zijn van kevers (met name boktorren van het genus *Monochamus*), voedt zich normaal met schimmels. Nadat een jonge kever, met juveniele nematoden onder de dekschilden en/of in de ademhalingsbuisjes, zich gaat voeden aan dennenhoutwijgjes kruipen de juvenielen uit de kever in de twijgwondjes. Onder de juiste omstandigheden gaan de nematoden over van schimmelvoeding naar plantenvoeding en gaan zich explosief vermeerderen, waarbij zij een volwassen dennenboom kunnen doden.

De gehele levenscyclus kan enkele dagen in beslag nemen (bijvoorbeeld bij bacterie-etende soorten) of enkele jaren bij grote vrijlevende mariene nematoden. De levensduur van de dierparasitaire soorten hangt in de regel sterk af van allerlei weefselreacties en immunologische processen van de gastheer ten opzichte van de parasiet. Sommige nematoden kunnen zeer goed tegen uitdroging. Zo is van de stengelnematode *Ditylenchus dipsaci* en de zaadgalmematode *Anguina tritici* bekend dat zij makkelijk tientallen jaren cryptobiotisch kunnen overleven in respectievelijk ingedroogde stengels/bladen en zaden. Ook van de dennenhoutnematode *Bursaphelenchus* is bekend dat zij makkelijk jaren kan overleven in volledig droog dennenhout, zoals bijvoorbeeld pallethout.

### Ecologie

Het voedsel van nematoden varieert enorm. Er zijn soorten die leven van bacteriën, kiezelwieren, algen, schimmels, mossen, hogere planten, andere nematoden, slakken en vrijwel alle gewervelde dieren en zelfs bepaalde groepen van insecten kunnen besmet zijn met verschillende parasitaire nematoden. Het dieet is vaak af te leiden uit de bouw van de mondholte. Zo bezitten plantenetende nematoden een mondstekel om door de celwand van hun voedselplant te steken; bij deze soorten is de mondstekel hol om een enzymmengsel te kunnen injecteren en vervolgens de plantensappen op te zuigen. Bij predatoire nematoden bevat de mondholte een speer om prooien mee te spietsen of is er een mondholte met tanden aanwezig. Dierparasitaire soorten hebben vaak lippen of een mondkapsel, soms van haken of tanden voorzien, waarmee

ze zich voeden met allerlei weefsels en lichaamsvloeistoffen van de gastheer. Ze zijn vrij soortspecifiek, dat wil zeggen dat ze slechts bij één of bij enkele nauw verwante diersoorten voorkomen. Een dergelijke specialisatie komt ook bij plantenparasieten voor en maakt vruchtwisseling mogelijk. De aardappelvormende nematoden *Globodera* voeden zich bijvoorbeeld alleen op nachtschadesoorten (Solanaceae), vooral op de aardappel. Enkele soorten zijn minder specifiek, bijvoorbeeld *Trichostrongylus axei* die in de maag leeft bij diverse herkauwers, maar ook bij het paard. Veel soorten zitten in het maagdarmkanaal (afhankelijk van de soort van de mondholte tot in de endeldarm), andere parasiteren in de longen, de nieren, het hart en de bloedvaten, op het oog of in de huid. Nematoden zijn een economisch belangrijke groep. Ze kunnen cultuurgewassen aantasten, zoals *Globodera rostochiensis* en *G. pallida* die aardappelmoeheid veroorzaken, wortelknobbelnematoden *Meloidogyne* (*M. hapla*, *M. chitwoodi*, *M. fallax*, etc.) die in plantenwortels leven en zo onder andere ook gewassen aantasten. Ook kunnen de parasieten van mens en huisdieren ernstige ziekten veroorzaken. Hoewel de voor de mens meest schadelijke nematoden niet in Nederland voorkomen – maar vooral in de tropen, zoals diverse soorten filariën – kunnen enkele soorten toch ziekten veroorzaken (bijvoorbeeld spoelworminfecties, trichinellose), terwijl andere soorten zoals de aarsmade *Enterobius vermicularis* niet of nauwelijks ziekteverschijnselen laten zien. Bij allerlei dieren kunnen hevige infecties met nematoden tot ziekte en sterfte leiden. Nematoden worden ook toegepast als natuurlijke vijanden van plaaginsecten als emelten, taxuskevers *Otiorhynchus* of naaktslakken. Daarnaast vormen nematoden ook belangrijke indicatoren en bieden perspectieven voor de biologische beoordeling van bodems en sediment (WILSON & KAKOULI DUARTE 2009). Door hun enorme dichtheden en variaties aan levenswijzen zijn nematoden betrokken bij vrijwel alle ecologische processen in de natuur.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 30.000 soorten beschreven, maar wordt het gigantische aantal van 500.000 soorten verwacht (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn ruim 2000 soorten vastgesteld: 335 parasitaire nematoden, waarbij parasieten van dieren diertuindieren niet zijn meegeteld (H.J.W.M. Cremers pers. obs.), ruim 1000 soorten uit het terrestrische milieu en zoete water (BONGERS 1994, G. Karssen pers. obs.) en ongeveer 600 soorten uit het mariene milieu (G. Karssen pers. obs.). Daarnaast leven er waarschijnlijk nog honderden onontdekte soorten in Nederland. Onder de bekende gevestigde soorten bevinden zich waarschijnlijk circa 50 exoten. Zeer veel soorten, in de tientallen, zijn aan de hand van exemplaren uit ons land nieuw beschreven. J.G. de Man (1850-1930) heeft aan de hand van Nederlands materiaal 56 genera en 240 soorten nieuw beschreven (KARSSSEN 2006). P.A.A. Loof heeft 43 nieuwe Nederlandse soorten beschreven. Voorbeelden van nematoden, beschreven uit Nederland zijn *Meloidogyne minor*, *Acrobeloides nanus*, *Tylencholaimus crassus*, *Paratrichodorus pachydermus*, en de parasitaire soorten *Cylicocyclus brevicapsulatus*, *C. ultrajectinus*, *Cylicostephanus bidentatus* en *Strongyloides westeri* beschreven door J.E.W. Ihle bij het paard, *Nematodirus europaeus* bij het ree *Capreolus capreolus*, *Metastrongylus confusus* bij het wilde zwijn *Sus scrofa* en *Daubaylia elegans* in

een zoetwaterslak. Vele van de bodem- en zoetwatersoorten zijn (voorlopig) ook nog maar alleen uit Nederland bekend, naar schatting enkele tientallen soorten.

#### Voorkomen

Vier van de vijf meercellige dieren op aarde zijn nematoden. Ze komen werkelijk overal voor waar organisch materiaal wordt afgebroken of voedselplanten en prooidieren aanwezig zijn; zowel in de grond, in en op de bodem van zoet en zout water, in planten en dieren, op boomstammen, in mos,

in mest, in compost, etc. Ze kunnen zeer hoge dichtheden bereiken: in de bodem kunnen tot 50 miljoen individuen per m<sup>2</sup> worden aangetroffen (BONGERS 1988).

#### Determinatie

Parasitaire nematoden: SKRJABIN 1949-1979, DELYAMURE 1955, BARUS ET AL. 1978, ANDERSON ET AL. 2009, GIBSON 2010 (genusniveau). Terrestrische nematoden en zoetwaternematoden: BONGERS 1994, ANDRÁSSY 2005, 2007, 2009. Mariene nematoden: PLATT & WARWICK 1983, 1988, WARWICK ET AL. 1998.

Animalia ► Nematomorpha (fylum)

### NEMATOMORPHA - PAARDENHAARWORMEN

JAAP VAN DER LAND

NEDERLAND 8 gevestigd, nog 14 verwacht  
WERELD 331 beschreven

Zeer dunne, ongesegmenteerde wormen met een lichaamsholte (pseudocoeloom) die opgevuld kan zijn met cellen (mesenchym). De lichaamslengte varieert van 1 cm tot 1 m. Deze wormen hebben geen bloedsomloop en ademhalings- en uitscheidingsorganen, en het darmkanaal is gereduceerd. Adulten leven zowel in zoet water als in de zee, larven zijn parasieten.

#### Cyclus

Paardenhaarwormen hebben een geslachtelijke voortplanting. De mannetjes en vrouwtjes komen samen in groepen om te paren en de eitjes worden inwendig bevrucht (THOMAS ET AL. 2002). Hierna worden de eieren in een streng, omgeven door een geleïchtige substantie, afgezet. Uit de eieren komen larven, waarvan het lichaam haakjes en het voorste gedeelte een grote haak heeft, waarmee mogelijk de gastheer wordt binnengedrongen. Eenmaal volwassen verlaten de wormen de gastheer en leven vrij in het water.

#### Ecologie

De larven zijn parasieten in insecten en kreeftachtigen. Nadat ze een gastheer zijn binnengedrongen, boren ze een gat in het verteringskanaal zodat ze zich met de haemolymfe ('bloed') kunnen voeden. De gastheer wordt aangezet om veel te lopen en te springen, waardoor de kans groot is dat het dier in het water terecht komt (THOMAS ET AL. 2002). Als een gastheer wordt opgegeten door een predator, dan is de worm soms in staat om uit de gastheer en de predator te ontsnappen door zich door de monden heen naar buiten te wringen (PONTON ET AL. 2002). Als de larve in het lichaam van de gastheer metamorfoseert naar adult, worden de mond (farynx) en het darmkanaal onbruikbaar. De volwassen wormen verlaten de gastheer en zijn dan dus vrijlevend. In dit stadium eten de wormen niet meer.

#### Diversiteit

In totaal zijn er 331 beschreven soorten, terwijl er ongeveer 2000 worden verwacht (POINAR 2008). In Nederland zijn acht soorten vastgesteld in zoet water, maar de nomenclatuur is oud en onbetrouwbaar (MOL 1984, SCHUURMANS STEKHOVEN 1934). Er kunnen nog 14 soorten verwacht worden, waaronder één mariene soort (HEINZE 1941, SCHUURMANS STEKHOVEN 1934).

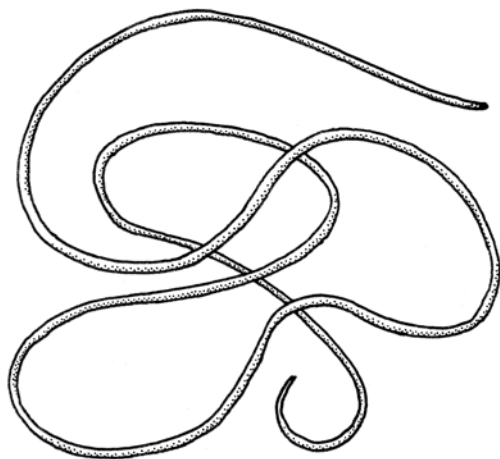
#### Voorkomen

Paardenhaarwormen leven in vochtige gebieden. Er wordt te weinig onderzoek aan deze dieren gedaan om iets te zeggen over patronen in voorkomen, talrijkheid en veranderingen in de soortensamenstelling.

#### Determinatie

Zout water: SCHUURMANS STEKHOVEN 1934. Zoet water: SCHMIDT-RHAESA 1997.

► Paardenhaarworm



Animalia ► Tardigrada (fylum)

### TARDIGRADA - BEERDIERTJES

JAN VAN ARKEL

NEDERLAND 27 gevestigd, nog ca. 100 verwacht  
WERELD 1045 beschreven

Tot 1 mm grote cilindrische organismen met vier paar ongelede pootjes met klauwtjes. Beerdiertjes komen in het mariene (inclusief litorale), aquatische en terrestrische milieu voor. Terrestrische beerdiertjes staan bekend om hun

vermogen om in vrijwel uitgedroogde staat lange perioden zonder water te overleven. Beerdiertjes zijn opgebouwd uit vijf segmenten. Een kopsegment met de monddelen en eventuele oogvlekken, drie lichaamssegmenten met elk

een pootpaar en een caudaal segment met een pootpaar. Zij hebben dus acht poten met elk een klauwpaar (Eutardigrada) of klauwen (Heterotardigrada). Inwendig liggen de organen in een hemolymf waarin rond de 200 coelomocyten rondzweven. Deze cellen spelen een belangrijke rol in de energiehuishouding en de anhydrobiotische overleving.

De geslachtsorganen zijn enkel, maar bij de mannetjes met een gepaarde spermaduct. Bij Eutardigrada eindigen de openingen van de geslachtsorganen in de anus, bij Heterotardigrada in een aparte gonopore.

### Cyclus

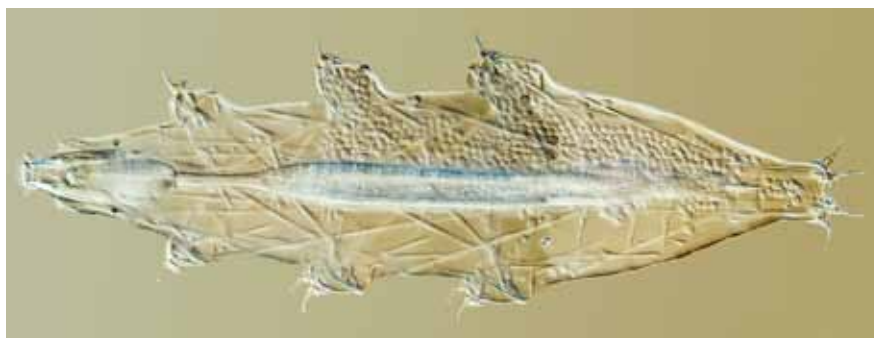
Zowel geslachtelijke als parthenogenetische voortplanting als hermafroditisme is bekend. Beerdiertjes ontwikkelen zich van ei (1-30 per individu) via een aantal vervellingen tot volwassen dier. Elke stadium tussen de vervellingen duurt 5-40 dagen. Bij de vervellingen wordt niet alleen de huid afgeworpen, maar ook de monddelen, zodat zij tijdelijk niet kunnen eten. Volwassen dieren vervellen ook. Sommige soorten leggen hun eieren in de afgeworpen huid. Van sommige (mariene) soorten is bekend dat ze pas in het laatste stadium een anus hebben en kunnen defaeceren. De levensduur van Tardigrada wordt geschat op 3-30 maanden, gerekend buiten cryptobiotische overlevingsstrategieën als het tonnetje (anhydrobiosis) bij terrestrische soorten of de cyste bij aquatische soorten. Mariene beerdiertjes leven in een veel stabielere milieu en vertonen geen cryptobiotische overlevingsstrategieën.

### Ecologie

De monddelen bestaan uit twee stiletten die aan weerszijden van de mondbuis uitgestulpt kunnen worden om een voedselbron aan te kunnen prikken. Deze mondbuis is verbonden met een in dwarsdoorsnede driezijdig symmetrische farynx (een meestal door verhardingen versterkte spier) waarmee voedsel aangezogen kan worden. Het voedsel kan zowel plantaardig als dierlijk zijn. Sommige grote beerdiertjes zijn rovers en eten complete prooien zoals raderdieren, nematoden en andere beerdiertjes. Sommige zuigen plantencellen leeg en sommige soorten dieren zijn omnivoor. In het algemeen leven beerdiertjes vrij in interstitiële ruimtes, maar er zijn ook parasitaire soorten, voornamelijk marien.

### Diversiteit

Er zijn op het moment in totaal 1045 soorten beerdiertjes beschreven en naar verwachting zijn er nog vele onbekende



soorten (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 27 soorten bekend (J. van Arkel pers. obs.), terwijl er nog circa 100 soorten verwacht worden (DASTYCH 1988). In Nederland is als enige plek ter wereld een mannelijk exemplaar van *Echiniscoides hoepneri* gevonden.

### Voorkomen

Beerdiertjes leven in microhabitats die overal gevonden kunnen worden en er is dus geen duidelijk patroon van de diversiteit. Wel is er onderscheid tussen mariene (inclusief litorale), aquatische en terrestrische soorten. In bepaalde plukjes mos kunnen zes soorten tegelijk voorkomen (J. van Arkel pers. obs.). De populatiedichtheid kan 228 per cm<sup>2</sup> mos zijn (KINCHIN 1994). Het is niet bekend of er soorten uit Nederland zijn verdwenen, wel zijn er sinds 1980 18 soorten voor Nederland ontdekt, omdat er meer aandacht aan deze dieren is besteed (J. van Arkel pers. obs.).

### Determinatie

MORGAN & KING 1976, RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983, DASTYCH 1988.



*Milnesium tardigradum*



*Ramazzottius oberhaeuseri*

Animalia ► Arthropoda (fylum)

## ARTHROPODA - GELEEDPOTIGEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN



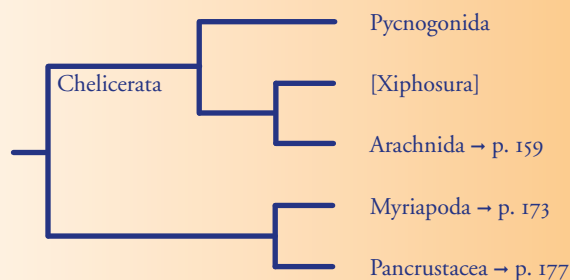
Spinachtigen - Arachnida



Duizendpootachtigen - Myriapoda



Kreeftachtigen en insecten - Pancrustacea



NEDERLAND ca. 23.150 gevestigd (waarvan ca. 410 exoten)  
 WERELD ruim 1.198.650 beschreven

Gesegmenteerde dieren die voorzien zijn van een chitinepantser. De segmenten kunnen beweeglijk zijn ten opzichte van elkaar door scharnieren en gewrichten, of met elkaar zijn vergroeid. Wanneer een aantal segmenten in het kopborstgedeelte vergroeid is tot een beschermend schild, spreekt men van een carapax. Elk segment draagt in principe een paar gelede aanhangsels die eveneens gechitiniseerd zijn. Door de harde bepantsering is groei alleen via vervellingen mogelijk. De stamboom geeft de verwantschappen weer die op recent moleculair onderzoek gebaseerd zijn (REGIER ET AL. 2010). Dit onderzoek bevestigt de resultaten van onderzoek van de laatste 15 jaar, dat de insecten een onderdeel van de grote groep Pancrustacea zijn en de oude kreeftachtigen ('Crustacea') niet langer monofyletisch zijn. De grote groepen zeespinnen (Pycnogonida), spinachtigen (Arachnida), duizendpootachtigen (Myriapoda) en Pancrustacea worden apart behandeld. Xiphosura (met wereldwijd vier beschreven soorten) komen niet in Nederland voor. Zeespinnen en spinachtigen vormen samen de gifkaakdragers (Chelicerata).

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pycnogonida (klasse)

## PYCNOGONIDA - ZEESPINNEN

ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 8 gevestigd  
 WERELD ca. 1340 beschreven

Zeespinnen zijn geen echte spinnen, maar vormen een aparte klasse, die wel verwant is met de spinachtigen (Arachnida). Deze in Nederland tot ongeveer 1 cm grote, op spinnen lijkende geleedpotigen hebben een lichaam dat in principe in tweeën is gedeeld: een kopborststuk en een zeer klein achterlijf. Het kopborststuk draagt één of twee paar monddelen, vier paar poten (maar soms ook meer), vier ogen en een naar voren gerichte zuignut. De inwendige

organen, bijvoorbeeld de darmen en de eierstokken, bevinden zich voornamelijk in de poten.

**Cyclus**

Zeespinnen planten zich geslachtelijk voort. De bevruchting vindt buiten het lichaam plaats. De mannetjes van sommige soorten hebben een extra paar poten, waarmee ze de eieren die ze hebben bevrucht verzamelen en bij zich dragen totdat ze uitkomen. Na het uitkomen van de eieren, vervellen de kleine zeespinnetjes meerdere malen voordat ze adult zijn. Sommige larvale stadia leven als ectoparasiet op hydroïdpoliepen.

**Ecologie**

Zeespinnen zijn predatoren (ectoparasiet) van vooral holte-dieren (Cnidaria), maar eten soms ook aas. Zo zijn ze in Nederland het makkelijkste op hydroïdpoliepen (Hydrozoa) te vinden.

**Diversiteit**

In totaal zijn wereldwijd circa 1340 soorten zeespinnen bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn acht gevestigde soorten geregistreerd.

**Voorkomen**

Zeespinnen komen in alle zeeën voor, maar zijn vooral in de koudere zeeën algemeen. In Nederland komen zeespinnen langs de volledige kust voor in het sublitoraal en vlak daarboven (STOCK 1949).

**Determinatie**

BOUVIER 1923, STOCK 1949, KING 1974, HAYWARD & RYLAND 1995, HARRIS 1996.

► *Phoxichilidium femoratum*



Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Arachnida (klasse)

## ARACHNIDA - SPINACHTIGEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 2250 gevestigd (waarvan tientallen exoten)

WERELD ruim 102.200 beschreven



Mijten - Acari



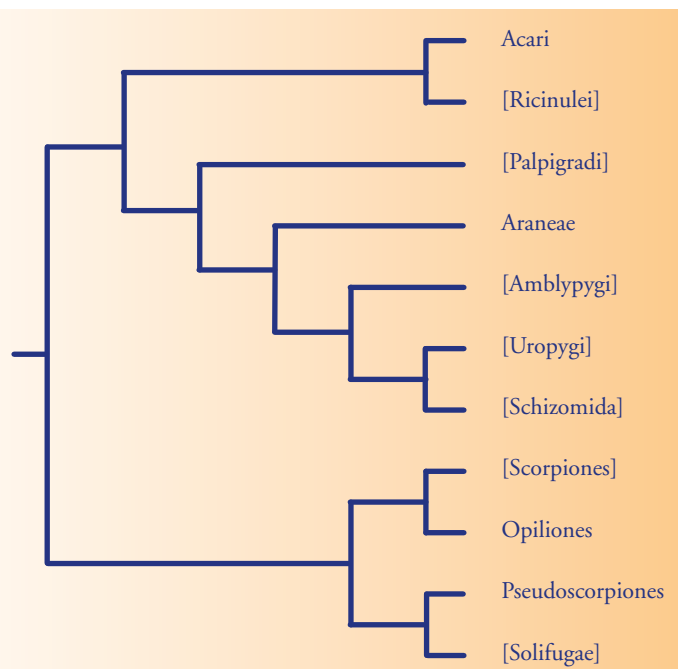
Spinnen - Araneae



Hooiwagens - Opiliones



Pseudoscorpionen - Pseudoscorpiones



Geleedpotigen waarvan het lichaam in principe in tweeën is gedeeld: een kopborststuk en een achterlijf. Er is geen aparte kop te onderscheiden. Het kopborststuk draagt twee paar monddelen en vier paar poten, maar geen voelsprieten of vleugels. Hieronder vallen, voor zover het Nederland betreft, de ordes mijten (Acari), spinnen (Araneae), hooiwagens (Opiliones) en bastaardschorpioenen (Pseudoscorpiones). Daarnaast behoren nog zes kleine ordes – kapucijnsinnen (Ricinulei) (wereldwijd 58 soorten), Palpigradi (wereldwijd 82 soorten), zweepspinnen (Amblypygi) (wereldwijd 158 soorten), zweepstaartschorpioenen (Uropygi) (wereldwijd 108 soorten), Schizomida

(wereldwijd 258 soorten) en rolspinnen (Solifugae) (wereldwijd 1100 soorten) – en de schorpioenen (Scorpiones, wereldwijd 1764 soorten) tot de spinachtigen. De stamboom geeft de verwantschappen van alle ordes gebaseerd op onder andere Coddington et al. (2004) en Shultz (2007).

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Arachnida (klasse) ▶ Acari (subklasse)

## ACARI - MIJTEN

HENK SIEPEL

NEDERLAND 1557 gevestigd (waarvan tientallen exoten),

nog honderden verwacht

WERELD ca. 48.200 beschreven

Kleine spinachtigen zonder spintepels aan het achterlijf en zonder primaire segmentatie. Mijten worden onderverdeeld in twee grote superordes: de Parasitiformes en de Acariformes. Tot de Parasitiformes behoren vier ordes, waaronder de roofmijten (Mesostigmata) en de teken (Ixodida), de andere ordes zijn Opilioacarida (vooral tropisch) en Holothyrida (op de eilanden van de Stille Oceaan). Tot de Aca-

riformes behoren de ordes Sarcoptiformes (mosmijten en weekhuidmijten) en een grote verzamelgroep zonder eenduidige Nederlandse naam, de Trombidiformes (KRANTZ & WALTER 2009). Zie de tabel voor een overzicht van het aantal soorten per familie. Mosmijten (suborde Oribatida van de Sarcoptiformes), watermijten (subcohort Hydrachnidia in de suborde Prostigmata van de Trombidiformes) en de

*Allotrombium**Cheyletiella parasitivorax*  
uit vacht van konijn

▶ Gal van *Aculus tetanothrix*

▶▶ Gal van essenbloesemijdt  
*Aceria fraxinivora*



familie Phytoseiidae (Mesostigmata: Gamasina) worden hieronder uitgebreider behandeld. Mijten vormen een bijzonder diverse diergroep met leefgebieden van de diepzee tot in dieren als parasiet en met voedingswijzen die vrijwel alle mogelijkheden omvatten.

#### Cyclus

De levenscyclus van mijten is zeer uiteenlopend; de meest uitgebreide vorm vinden we bij onder andere de mosmijten en de watermijten, met een larve, een proto-, deuto- en tritonimf en uiteindelijk de volwassen mijt. Parasitiformes kennen ook nog een prelarve, een stadium dat niet uit het ei komt en waarschijnlijk dient als ruststadium. De larve heeft zes poten, de volgende stadia allemaal acht. Een uitzondering vormen de galmijten Eriophyoidea, waarbij poten III en IV in alle stadia ontbreken (VAN DER HAMMEN 1972). De ontwikkelingsnelheid en daarmee vaak ook het aantal generaties per jaar varieert sterk: van drie dagen bij *Macrocheles muscadomesticae* (WADE & RODRIGUEZ 1961) tot enkele jaren bij sommige teken (VAN BRONSWIJK ET AL. 1979). In diverse groepen kunnen bepaalde ontwikkelingsstadia ontbreken. Bij de Parasitiformes ontbreekt de tritonimf. Extreme gevallen zijn in het cohort Heterostigmatina bij de Podapolipodidae te vinden, waarbij volwassen mijten direct uit het ei komen, en in enkele soorten binnen de Acarophenacidae, Pyemotidae en Dolichocybidae waar volwassen mijten direct uit het vrouwtje worden geboren (LINDQUIST 1986). Ruststadia in de vorm van een echte diapauze komen voor bij onder andere Penthaleidae, waar bij *Halotydeus destructor* de eieren in het dode lichaam van het vrouwtje in zomerdiapauze gaan en hiermee dus een extra bescherming hebben (RIDS DILL-SMITH 1997). Galmijten hebben een echte diapauze in het volwassen

stadium, evenals een aantal soorten spintmijten (Tetranychidae); van de laatste groep zijn er echter ook die een eidiapauze hebben (JEPSON ET AL. 1975). Bij verreweg de meeste mijtensorten komen gewone ruststadia voor zonder fysiologische schakels: een eenvoudig vertragen, stoppen en weer op gang komen van de basisstofwisseling. Normalerwijs komen bij mijten mannetjes en vrouwtjes voor en is er sprake van een geslachtelijke voortplanting. Andere reproductievormen komen evenwel ook voor. Thelytokie (ongeslachtelijke voortplanting met alleen vrouwtjes) komt voor bij bodembewonende Mesostigmata, Oribatida en Endeostigmata. Arrhenotokie (uit onbevuchte eieren komen mannetjes, uit bevruchte eieren vrouwtjes) komt voor bij onder andere spintmijten, Tetranychidae (HELLE & SABELIS 1985), maar ook bij Astigmatina (Histiosomatidae) en Mesostigmata (onder andere Ascidae en Macrochelidae). Pseudoarrhenotokie (waarbij na de paring een groot deel van het mannelijk genoom verloren gaat) komt voor bij de familie Phytoseiidae (Mesostigmata). Amfitokie (zowel mannetjes als vrouwtjes komen uit onbevuchte eieren) is zeldzaam, maar komt voor onder thelytoke soorten van de Mesostigmata en Astigmatina (NORTON ET AL. 1983, WALTER & KAPLAN 1990). De schijnspintmijt *Brevipalpus phoenicis* (Prostigmata: Tenuipalpidae) heeft een thelytoke reproductie met alleen haploïde (één set chromosomen) vrouwtjes (WEEKS ET AL. 2001). De sperma-overdracht bij zich geslachtelijk voortplantende soorten is ook zeer divers; van indirecte overdracht via afgezette spermatofoeren tot overdracht via de cheliceren naar de genitaalopening van de vrouwtjes (bij Mesostigmata), vergelijkbaar met de pedipalpen bij spinnen, of via een penis of aedeagus direct in de vrouwelijke genitaalopening (bij diverse Prostigmata) of in een speciale bursa copulatrix (bij Astigmatina

▶ Mijten op achterlijf van langpootmug

▶▶ Gewone schapenteek  
*Ixodes ricinus*



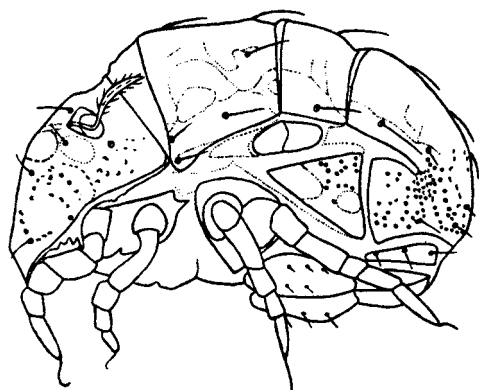


en sommige Prostigmata). Afgezette spermatofoeren kunnen vele specifieke vormen hebben: druppeltjes op een stokje, bladachtige structuren of langgerekt met ingewikkelde sculpturen en kunnen soms tot de soort worden gedetermineerd (FERNANDEZ ET AL. 1991). Dispersie bij mijten is doorgaans beperkt tot het eigen loop- of zwemvermogen. Binnen een aantal groepen zijn echter aanpassingen ontwikkeld om verder te komen: foresie (het meeliften met andere dieren, meestal insecten) en anemochorie (het zich mee laten waaien met de wind). Foresie zien we vooral bij de Astigmatina, waar de deutonimfen zijn omgevormd (hypopi) met duidelijke zuignappen op het achterlijf, waarmee ze zich vastzetten op de drager. Een vergelijkbare aanpassing zien we bij Uropodina, waar de deutonimf een lijmstokje vormt aan het achterlijf om zich op de drager vast te zetten. In veel andere gevallen grijpen de volwassen mijten zich vast met de cheliceren (onder andere Macrochelidae), met hun klauwtjes (Scheloribatidae) of klem tussen voor- en achterlijf (Mesoplophoridae). De meeste soorten hechten zich aan een willekeurige voorbijganger, maar er zijn ook veel soorten die heel dragerspecifiek zijn, waarbij soms zelfs de hele levenscyclus is afgestemd op die van hun drager (SIEPEL 1994). Anemochorie zien we vooral bij spintmijten (Tetranychidae: Prostigmata, cohort Raphignathina), die aan spindraden worden meegevoerd met de wind en bij galmijten (Eriophyoidea: Prostigmata, supercohort Eupodides) die elkaar vasthouden en zo lange ketens vormen (JEPPSON ET AL. 1975).

### Ecologie

Mijten vinden we in vrijwel alle biotopen en levend van zo goed als alles wat maar eetbaar is. Er is vrijwel geen organische stof op aarde die niet door mijten wordt benut: dierparasieten, inclusief parasieten op vis en op ongewervelden boven en onder water, plantparasieten (mineerders en galvormers), herbivoren, fungivoren, predatoren (van onder andere protozoën, nematoden, insecten en hun eieren), eters van allerlei opgeslagen organische stof (van kaas tot katoen), detritivoren, etc. Herbivorie is zeer wijd verbreid en vele soorten vormen een plaag voor de landbouwproductie, vooral galmijten en spintmijten zijn daarom goed onderzocht. In Nederland zijn vooral de bonenspintmijt *Tetranychus urticae* en fruitspintmijt *Panonychus ulmi* van economisch belang. In de Astigmatina vinden we voorts stromijten *Tyrophagus* en bollenmijten *Rhizoglyphus* als schadeveroorzakers (LOOMANS & SCHOLTE 2007). Ook Tarsonemidae zijn plaagvormend in plant-aardige gewassen, zoals de narcismijt *Steneotarsonemus lati-*

*ceps* in de bollenteelt, terwijl de Pygmephoridae plagen vormen in de champignonteelt (beiden in de suborde Prostigmata, cohort Heterostigmata). Detritivoren en schimmeleters vinden we vooral onder de Oribatida (zie tekst hieronder), terwijl de Astigmatina voor een deel zich te goed doen aan opgeslagen voedsel en textiel (HUGHES 1976). Voorbeelden uit de laatste groep zijn de meelmijt *Acarus siro* (Acaridae) en de huismijt *Glycyphagus domesticus* (Glycyphagidae). Huisstofmijten *Dermatophagoides pteronyssinus*, *D. farinae* en *D. microceras* (Pyroglyphidae) die leven van huidschilfers en sterk allergene uitwerpselen hebben, leiden tot huisstofallergie. In de Astigmatina vinden we ook een grote groep parasitaire mijten waaronder schurftmijt *Sarcoptes scabiei* (Sarcoptidae) bij de mens, welke mineert in de bovenste laag van de huid. Uit een verwante familie (Psoroptidae) komen de oormijten, die leven in oorsmeer, met *Otodectes cynotis* als meest algemene soort. Andere families van de parasitaire Astigmatina vinden we onder andere in de vacht van zoogdieren (Listrophoridae en Myocoptidae), in de neusholten van dieren (Gastronyssidae) en tussen de veren van vogels (Analoidea). Parasieten vinden we niet alleen in de Astigmatina, maar ook in de Prostigmata, bijvoorbeeld de haarfollikelmijten *Demodex folliculorum* (Demodicidae, Raphignathina), die leven in onze haarzakjes van onder andere wenkbrauwen en oogharen. Harpirhynchidae parasiteren vooral op vogels en Cheyletidae leven op vogels en zoogdieren; vachtmijten *Cheyletiella* uit deze laatste familie kunnen bij honden (dan *Cheyletiella yasguri*) het bekende parvovirus overbrengen. Parasieten bij Prostigmata vinden we vervolgens nog onder het supercohort Hydrachnidia (watermijten, zie daar) en het supercohort Trombidia. In deze laatste groep zit de voor de mens vervelende oogstmijt *Neotrombicula autumnalis* (Trombiculidae), waarvan de onvolwassen stadia in de nazomer voor jeukende pukkeltjes kunnen zorgen tot ongeveer het middel. Oogstmijten brengen geen ziekten over in Nederland (een soort in Azië overigens wel). Andere parasitaire Acari doen dat wel: bekend hierom zijn de teken, die een hele reeks ziekten kunnen overbrengen met als bekendste wel de ziekte van Lyme (veroorzaakt door de bacterie *Borrelia burgdorferi*), die wordt overgebracht door de gewone schapenteek *Ixodes ricinus* (Ixodidae). *Dermacentor reticulatus* (Ixodidae) is sinds een aantal jaren ook in Nederland en kan babesiose bij honden overdragen. Onder de Mesostigmata vinden we ten slotte de laatste groep parasitaire mijten. Bloedluis *Dermanyssus gallinae* (Dermanyssidae) komt veel voor bij kippen, maar ook andere soorten in



De mosmijt

*Synchthonius crenulatus*



Varroamijt *Varroa destructor*

de familie en verwante families zijn parasitair bij vogels en zoogdieren; overbrengen van ziekteverwekkende bacteriën en virussen is hier mogelijk, maar nog weinig onderzocht. Het grootste deel van de Mesostigmata is evenwel niet parasiet, maar predator (alle Gamasina met uitzondering van een groot deel van de Dermanysoidea), zowel in de bodem (alle niet-parasitaire Gamasina, met uitzondering van de Phytoseoidea) als in de vegetatie (Phytoseoidea, zie tekst hieronder). Parasitidae zijn niet parasitair, maar predator; ze kregen hun naam vanwege de foretische deutoniemen op onder andere mestkevers, die dus niet leven van de kevers, maar alleen worden vervoerd. Uropodina ten slotte zijn grotendeels predator, maar sommige soorten voeden zich ook wel met detritus.

#### Diversiteit

In de wereld zijn circa 48.200 soorten beschreven, terwijl het totaal aantal verwachte soorten tussen de 100.000 tot 500.000 zal liggen (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn inmiddels 1557 soorten vastgesteld; ook hier is bij enkele groepen sprake van grote onderbemonstering. Naar verwachting kunnen dan ook nog enkele honderden extra soorten in Nederland worden aangetroffen. Onder de vastgestelde soorten bevinden zich tientallen exoten. Een groot aantal soorten is op basis van Nederlands typemateriaal beschreven; het gaat hier om meer dan 100 soorten. Dit is met name het werk geweest van A.C. Oudemans (alle Acari),

L. van der Hammen (voornamelijk Oribatida), F.S. Lukoschus en A. Fain (België) (beiden werkten aan parasitaire mijten), maar daarnaast hebben nog vele andere acarologen hun sporen nagelaten.

#### Voorkomen

Mijten komen zoals eerder gesteld overal voor. Rationalisatie van de landbouw (bodem mijten), betere conservering van voedsel (mijten van opgeslagen voedsel), betere hygiëne (schurft en andere huidparasieten, bij zowel mens als huisdieren) en vervuiling van water en bodem hebben wel een negatief effect op aantallen en voorkomen van mijten, maar de kennis van deze enorme groep is nog te fragmentarisch om hier duidelijke patronen weer te kunnen geven.

#### Determinatie

Hier wordt slechts een kleine selectie uit een grote hoeveelheid determinatieliteratuur gepresenteerd. Inleidingen: VAN DER HAMMEN 1972, KRANTZ & WALTER 2009. Ixodida (teken): VAN BRONSWIJK ET AL. 1979. Roofmijten (Mesostigmata): MIEDEMA 1987, KARG 1989, 1993. Prostigmata, zeemijten (Halacaridae): BARTSCH & SMIT 2006. Prostigmata, galmijten (Eriophyoidea) en spintmijten (Tetranychidae): DOCTERS VAN LEEUWEN ET AL. 1982, HELLE & SABELIS 1985, LINDQUIST 1986, VIERBERGEN 1990. Prostigmata, diversen: STAMMER 1957-1963, BOLLAND 1986, 1991, SMILEY 1992. Parasieten: BAKER ET AL. 1956, FAIN 1968, FAIN ET AL. 1970, FAIN & LUKOSCHUS 1977. Astigmata, voorraadmijten: HUGHES 1961. Zie ook groepsteksten hieronder.

#### Tabel

Samenstelling van de Nederlandse mijtenfauna (subklasse Acari).

Classificatie volgens KRANTZ & WALTER 2009. Bronnen: B45: BUITENDIJK (1945), B&S06: BARTSCH & SMIT (2006), B091: BOLLAND (1991), Bo&Li: BOCHKOV & LITERÁK (2006), Br: J.E.H.M. van Bronswijk pers. med., Br79: VAN BRONSWIJK ET AL. (1979), Cr: H.J.W.M. Cremers pers. med., F68: FAIN (1968), Fea70: FAIN ET AL. (1970), FL: FAIN & LUKOSCHUS 1977, H&T09: VAN HAAREN & TEMPELMAN (2009), Li86: LINDQUIST (1986), Lo: H. Lombert pers. med., Mi87: MIEDEMA (1987), Si: H. Siepel pers. obs., Si09: SIEPEL ET AL. (2009), SiD10: SIEPEL & DIMMERS (2010), SmH00: SMIT & VAN DER HAMMEN (2000), SmHW06: SMIT ET AL. (2006), SmHMo8: SMIT ET AL. (2008), SmDW07: SMIT ET AL. (2007), vdH72: VAN DER HAMMEN (1972), Vi: G. Vierbergen pers. med., ViL009: VIERBERGEN & LOOMANS (2009).

#### SUPERORDE PARASITIFORMES

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron		
<b>orde Ixodida - Teken (totaal: 14 soorten)</b>							
		Argasoidea	Argasidae - lederteken	2	Br79		
		Ixodoidea	Ixodidae - schildteken	12	Br79		
<b>orde Mesostigmata - roofmijten (totaal: 315 soorten)</b>							
Trigynaspida	Cercomegistina	Cercomegistoidea	Cercomegistidae				
	Antennophorina	Celaenopsoidea	Celaenopsidae	1	B45		
	Fedrizzioidea	Fedrizzidae					
Monogynaspida	Uropodina	Uropodoidea	Uropodidae - schildpadmijten	6	B45		
			Trematuridae	6	Si		
			Urodinichidae	12	Si		
			Thinozerconoidea	1	Si		
			Polyaspidioidea	2	Si		
			Trachytidae	3	Si		
			Trachyuropodoidea	2	Si		
			Gamasina				
			Epicriidae	Epicriidoidea	Epicriidae	2	Si
				Zerconoidea	Zerconidae	9	Si
Parasitiae	Parasitoidea	Parasitidae	56	Si			
Dermanyssidae	Veigaiioidea	Veigaiidae	7	Si			

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
		Rhodacaroidea	Rhodacaridae	24	Si
		Eviphidoidea	Pachylaelapidae	13	Si
			Pseudolaelapidae	1	Si
			Macrochelidae	19	Si
			Eviphididae	5	Si
	Phytoseioidea	Phytoseiidae		45	ViLoo9
		Ameroseiidae		6	Si
		Podocinidae		7	Si
	Ascoidea	Ascidae		20	Si
		Halolaelapidae		3	Si
	Dermanyssoidea	Laelapidae		16	Cr
		Dermanyssidae - vogelmijten		10	Cr
		Hypoaspidae		21	Si
		Macronyssidae		11	B45
		Spinturnicidae		7	Cr
<b>SUPERORDE ACARIFORMES (= ACTINOTRICHIDA)</b>					
<b>orde Trombidiformes (totaal: 685 soorten)</b>					
Prostigmata	Labidostomatides	Labidostomatoidea	Labidostomatidae	1	vdH72
	Eupodides	Bdelloidea	Bdellidae - snuitmijten	5	B45
			Cunaxidae	3	B45
		Halacaroidea	Halacaridae - zeemijten	25	B&So6
		Eupodoidea	Eupodidae	11	B45
			Penthalodidae	1	B45
			Penthaleidae - grasmijten	2	B45
			Rhagidiidae	1	B45
		Tydeoidea	Ereynetidae (incl. Speleognathidae)	2	B45
			Tydeidae	16	B45
		Eriophyoidea - galmijten		170	Vi
	Anystides				
	Anystina	Anystoidea	Anystidae	9	B45
	Parasitengonina				
	Erythraiae	Calyptostomatoidea	Calyptostomatidae	2	B45
		Erythraeoidea	Erythraeidae	20	B45
			Smarididae	1	B45
	Trombidiae	Trombidoidea	Trombidiidae - fluweelmijten	21	B45
		Trombiculoidea	Trombiculidae	5	Br
Watermijten:	Hydrachnidia	Hydryphantoidea	Hydrodromidae	3	Sm&Hoo
			Hydryphantidae	24	Sm&HWo6
		Eylaoidea	Eylidae	10	Sm&HWo6
			Limnocharidae	1	Sm&Hoo
			Piersigiidae	2	Sm&Hoo
		Hydrachnoidea	Hydrachnidae	11	Sm&HMo8
		Lebertioidea	Anisitsiellidae	3	Sm&HWo6
			Lebertiidae	14	Sm&Hoo
			Oxidae	7	Sm&Hoo
			Sperchontidae	10	Sm&Hoo
			Teutoniidae	1	Sm&Hoo
			Torrenticolidae	2	Sm&Hoo
		Hygrobatoidea	Aturidae	13	Sm&Hoo
			Feltriidae	3	Sm&Hoo
			Hygrobatidae	14	Sm&Hoo
			Limnesiidae	9	H&To9
			Pionidae	38	Sm&Hoo
			Unionicolidae	18	Sm&HMo8
			Wettinidae	1	Sm&Hoo
	Arrenuroidea	Arrenuridae		57	Sm&DWWo7
		Athienemanniidae		2	Sm&Hoo
		Mideidae		1	Sm&Hoo

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
			Mideopsidae	3	Sm&Hoo
	Eleutherengonides				
	Raphignathina	Myobioidea	Myobiidae	20	Cr
		Raphignathoidea	Caligonellidae	1	vdH72
			Camerobiidae	3	Bo91
			Cryptognathidae	1	B45
			Raphignathidae	2	B45
			Stigmaeidae	5	B45
		Tetranychidea	Tenuipalpidae - valse spintmijten	11	Vi
			Tetranychidae - spintmijten	33	Vi
		Cheyletoidea	Cheyletidae	12	B45
			Demodicidae	>10	Br
			Harpirhynchidae	3	Bo&Li
			Psorergatidae	14	Cr
	Heterostigmatina	Pyemotoidea	Pyemotidae	2	B45
		Pygmephoridea	Pygmephoridae	6	B45
			Siteroptidae	1	Si
		Scutacaridea	Scutacaridae	9	Si
		Tarsonemoidea	Tarsonemidae - loopmijten	10	Li86
<b>orde Sarcoptiformes (totaal: 543 soorten) (incl. subcohors Astigmatina weekhuidmijten)</b>					
Endeostigmata	Alycina	Alycoidea	Alycidae	5	Si
			Nanorchestidae	2	Si
		Alicorhagoidea	Alicorhagiidae	1	Si
Oribatida	Palaeosomatides	Palaeacaridea	Palaeacaridae	1	Sio9
		Ctenacaridea	Aphelacaridae	1	Sio9
	Enarthronotides	Hypochthonioidea	Hypochthoniidae	2	Sio9
			Eniochthoniidae	1	Sio9
		Protoplophoroidea	Cosmochthoniidae	1	Sio9
			Haplochthoniidae	1	Sio9
		Brachychthonioidea	Brachychthoniidae	34	Sio9
		Atopochthonioidea	Atopochthoniidae	1	Sio9
	Parhyposomatides	Parhypochthonioidea	Gehypochthoniidae	1	SiD10
	Mixonomatides	Phthiracaridea	Phthiracaridae	15	Sio9
		Euphthiracaridea	Euphthiracaridae	5	Sio9
		Eulohmannioidea	Eulohmanniidae	1	Sio9
		Epilohmannioidea	Epilohmanniidae	1	Sio9
	Desmonomatides				
	Nothrina	Crotonioidea	Nothridae	4	Sio9
			Camisiidae	9	Sio9
			Trhypochthoniidae	3	Sio9
			Malaconothridae	9	Sio9
			Nanhermanniidae	6	Sio9
			Hermanniidae	3	Sio9
	Brachypylyna	Hermannielloidea	Hermanniellidae	4	Sio9
			Neoliodidae	1	Sio9
			Gymnodamaeidae	1	Sio9
			Licnodamaeidae	1	Sio9
		Damaeidea	Damaeidae	16	Sio9
		Cepheidea	Cepheidae	4	Sio9
		Amerobelboidea	Amerobelbidae	1	Sio9
			Damaeolidae	1	Sio9
			Ameridae	1	Sio9
			Ctenobelbidae	1	Sio9
		Eremaeidea	Eremaeidae	2	Sio9
		Zetorchestoidea	Zetorchestidae	1	Sio9
			Microzetidae	1	Sio9
		Gustavioidea	Tenuialidae	1	Sio9
			Liacaridae	8	Sio9

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
			Astegistidae	3	Si09
			Metrioppiidae	1	Si09
			Gustaviidae	2	Si09
		Carabodoidea	Carabodidae	9	Si09
		Tectocephoidea	Tectocephidae	5	Si09
		Oppioidea	Oppiidae	24	SiD10
			Quadropiidae	7	SiD10
			Machuelidae	1	Si09
			Suctobelbidae	21	SiD10
			Autognetidae	2	Si09
			Caleremaeidae	1	Si09
			Thyrisomidae	5	Si09
		Hydrozetoidea	Hydrozetidae	4	Si09
			Limnozetidae	3	Si09
		Ameronothroidea	Ameronothridae	4	Si09
		Cymbaeremaeoidea	Cymbaeremaeidae	2	Si09
			Micreremidae	1	Si09
		Licneremaeoidea	Licneremaeidae	1	Si09
			Passalozetidae	2	Si09
			Scutoverticidae	3	Si09
		Oripodoidea	Schelorbitidae	9	Si09
			Oribatulidae	8	SiD10
			Haplozetidae	2	Si09
			Parakalummidae	1	Si09
		Ceratozetoidea	Chamobatidae	7	Si09
			Euzetidae	1	Si09
			Zetomimidae	2	Si09
			Ceratozetidae	11	Si09
			Humerobatidae	1	Si09
			Mycobatidae	8	SiD10
		Phenopeloidea	Pelopsidae	11	SiD10
		Oribatelloidea	Oribatellidae	7	Si09
		Achipterioidea	Achipteriidae	5	Si09
		Galumnoidea	Galumnidae	9	Si09
	Astigmatina	Histiostomatoidea	Histiostomatidae (= Anoetidae)	19	Si
		Canestrinioidea	Canestriniidae	3	Si
		Hemisarcoptoidea	Hyadesiidae	1	vdH72
			Carpoglyphidae	2	Si
			Winterschmidtidae	1	Si
		Acaroidea	Chortoglyphidae	1	Br
			Glycyphagidae	13	Si
			Suidasiidae	>2	Br
			Lardoglyphidae	1	Br
			Acaridae (= Tyroglyphidae e.a.)	26	Si
		Pterolichoidea	Pterolichidae	8	Si
			Ptiloxenidae	2	Si
			Falculiferidae	2	Si
			Eustathiidae	2	Si
			Kramerellidae	3	Si
			Gabuciniidae	4	Si
			Syringobiidae	5	Si
		Freyanoidea	Freyanidae	3	Si
		Analgoidea (vedermijten)	Analgidae	14	Cr
			Xolalgidae	6	Cr
			Trouessartidae	3	Cr
			Cytoditidae	1	Si
			Dermationidae	3	Si
			Pteronyssidae	3	Si

(Sub)orde	(Super)cohors	Superfamilie	Familie	NL	Bron
			Avenzoariidae	6	Si
			Proctophyllodidae	12	Cr
			Dermoglyphidae	1	Si
			Alloptidae	2	Si
			Psoroptoididae	2	Cr
			Epidermoptidae	1	Si
			Knemidokoptidae	4	Cr
			Laminosioptidae	5	Lo
		Hypoderatoidea	Hypoderatidae	3	Cr
		Psoroptoidea	Atopomelidae	1	Cr
			Listrophoridae	8	Cr
			Chirodiscidae	1	Br
			Myocoptidae	12	Cr
			Gastronyssidae	1	Br
			Psoroptidae	6	Cr
			Sarcoptidae	7	Cr
		Pyroglyphoidea	Pyroglyphidae	8	Br
<b>totaal Nederlandse mijten:</b>				<b>1557</b>	

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Arachnida (klasse) ► Acari (subklasse) ► Prostigmata (orde) ► **Phytoseiidae (familie)**

## PHYTOSEIIDAE

G. (BERT) VIERBERGEN

NEDERLAND 45 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 90 verwacht  
WERELD ca. 2250 beschreven

Vertegenwoordigers van de familie Phytoseiidae zijn zeer algemeen te vinden in de vegetatie. Ze kunnen snel rennen en de meeste soorten zijn lichtbruin van kleur en 0,3-0,4 mm lang. Ze onderscheiden zich van andere mijten door het bezit van een paar cheliceren met ieder een tangvormig uiteinde, een ongedeelde rugschild, minder dan 23 paren rugharen en de ademhalingsopeningen tussen de aanhechtingsplaats van het derde en vierde pootpaar. Bovendien hebben de vrouwelijke dieren een vrij, drie- of vijfhoekig anaalschild aan de buikzijde. Alle bekende soorten zijn ter-restrisch.

### Cyclus

Alle stadia – ei, larf, protonimf, deutonomf, adult – van een soort zijn te vinden op hetzelfde substraat, meestal delen van planten. Dit kan laag bij de grond (ook tussen mossen) tot hoog in bomen zijn. Geslachtelijke voortplanting vindt algemeen plaats binnen de Phytoseiidae, maar van een klein aantal soorten is parthenogenese bekend. In een populatie zijn door het seizoen vrouwelijke dieren altijd in de meerderheid. Naar verwachting voltooien de meeste soorten twee of drie generaties per jaar. Vermoedelijk overwinteren alle soorten als volwassen dier.

### Ecologie

De belangrijkste prooidieren van Phytoseiidae zijn andere mijten (met name prostigmaten mijten, zoals spintmijten), maar ook kleine insecten (bijvoorbeeld tripsen) dienen tot voedsel. Veel soorten kunnen zich zonder prooi gedurende langere of kortere tijd in leven houden met stuifmeelpollen, door planten afgescheiden sappen etc. Sommige soorten

leven in symbiose met planten, zoals *Euseius finlandicus*, die door de plant gevoed wordt met afgescheiden sappen en dus permanent aanwezig is om de eerste belagers van een plant te lijf te gaan. Phytoseiidae vervullen dus een belangrijke rol in het onderdrukken van populaties van kleine plantbelagende geleedpotigen. Veel soorten zijn goed te kweken en worden massaal uitgezet als biologische bestrijder van met name spintmijten, andere mijten en tripsen (GERSON ET AL. 2003). Hierdoor is deze mijtenfamilie goed bekend geworden (LINDQUIST ET AL. 2009). Vroeger vond deze biologische bestrijding vooral plaats in kassen, maar de laatste jaren ook in de open lucht.

### Diversiteit

In totaal zijn er 2250 soorten bekend, maar er worden continu nieuwe soorten beschreven (MORAES ET AL. 2004). In Nederland zijn er 45 gevestigde soorten, waarvan twee exoten. Daarnaast zijn er nog 13 niet-gevestigde exoten die geregeld worden aangetroffen en worden nog ongeveer 90 soorten verwacht (KARG 1993, VIERBERGEN & LOOMANS 2009, G. Vierbergen pers. obs.).

### Voorkomen

De duinen en de hogere zandgronden zijn het rijkst aan soorten, hier zijn locaties met 13 soorten te vinden (VIERBERGEN ET AL. 2009). Sinds 1980 zijn 26 soorten nieuw voor Nederland gemeld (=58%), een deel hiervan betreft soorten die in de plantenteelt werden ingezet voor plaagonderdrukking.

### Determinatie

MIEDEMA 1987, KARG 1993.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Arachnida (klasse) ▶ Acari (subklasse) ▶ Hydrachnidia

## HYDRACHNIDIA - WATERMIJTEN

HARRY SMIT

Een soortenrijk supercohors bestaande uit 23 mijtenfamilies. Watermijten zijn 0,3-8 mm groot en het lichaam is vaak opvallend gekleurd. Van andere mijten onderscheiden ze zich door het bezit van klieren (glandularia), de rond het lichaam gerangschikte poten (of beperkt tot het voorste deel van het lichaam) en een palp met vijf segmenten (hoewel op de laatste twee kenmerken enkele uitzonderingen zijn). Alle soorten zijn aquatisch of leven in semiaquatische biotopen, zoals trilvenen en verlandingsvegetaties (SMIT & VAN DER HAMMEN 1996). Twee genera zijn bekend uit zee, maar deze leven hoofdzakelijk in de (sub)tropen en zijn niet uit Nederland bekend.

## Cyclis

Watermijten maken een ingewikkelde levenscyclus door die uniek is binnen de mijten. Alle soorten planten zich geslachtelijk voort. Er zijn drie actieve stadia – de larve, de nimf en het volwassen dier – en een aantal ruststadia te onderscheiden. De larven van veel soorten zijn parasitair op volwassen waterinsecten, hoewel er enkele gevallen van parasitisme op onvolwassen insecten zijn gemeld. Sommige soorten slaan het parasitaire stadium over; uit het ei komt dan direct een nimf. De gehele levenscyclus duurt in het algemeen één jaar of minder, maar beslaat bij enkele soorten twee tot drie jaren.

## Ecologie

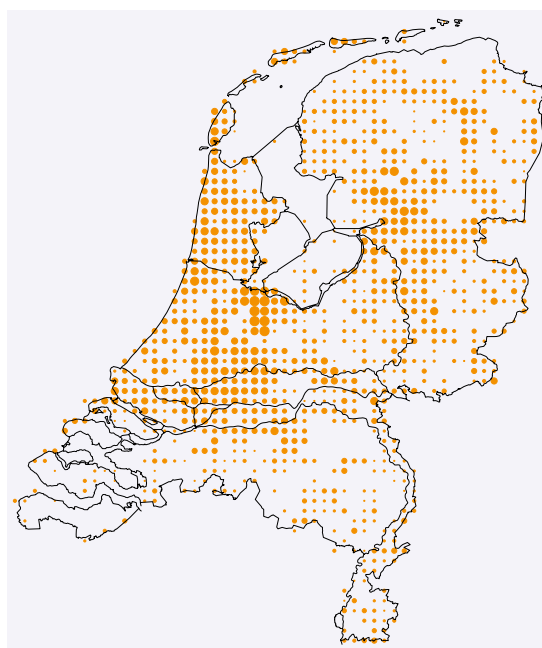
De larven zijn parasitair op insecten; ze steken hun cheliceren in het lichaam en voeden zich met lichaamsvocht. De larve vormt daartoe een buisvormige structuur die vertakt kan zijn (stylostoom). De gastheren zijn met name (larven van) vedermuggen, waterwantsen, waterkevers en libellen. Naar schatting heeft 90% van de parasiet-gastheerrelaties bij watermijten betrekking op Diptera, en met name op dansmuggen (Chironomidae) (MARTIN & GERECKE 2009). Deze parasitaire relatie helpt de mijten ook om zich te verspreiden, omdat ze soms aan vliegende insecten vastzitten. Mijten uit het genus *Unionicola* gebruiken zoetwatermossels en zoetwatersponzen voor (een deel van) hun levenscyclus. Uit het buitenland is ook parasitisme op kikkers en salamanders beschreven. Deutonimfen en adulten zijn vraatzuchtige predatoren die zich vooral voeden met insecteneieren, insectenlarven en microcrustaceën. Water-

NEDERLAND 247 gevestigd, nog ca. 15 verwacht  
WERELD 6000 beschreven

mijten kunnen zeer nuttig zijn als indicatoren van de waterkwaliteit.

## Diversiteit

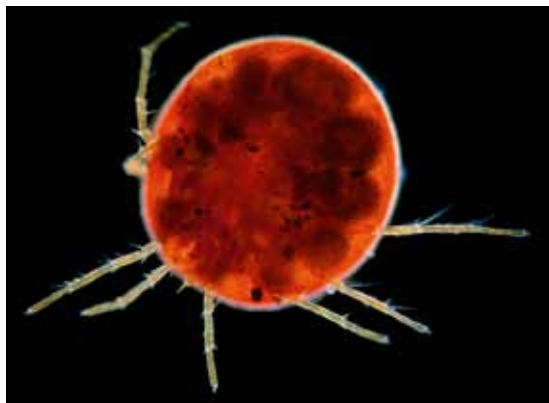
Er zijn wereldwijd ongeveer 6000 soorten beschreven, maar er worden 10.000 soorten verwacht (DI SABATINO ET AL. 2008). In Nederland zijn 247 gevestigde soorten gemeld (SMIT & VAN DER HAMMEN 2000 en enkele losse publicaties) en worden nog zo'n 15 soorten verwacht (H. Smit pers. obs.). *Arrenurus duursemai*, *Arrenurus clavatus*, *Aturus oudemansi* en *Albia davidsi* zijn alleen uit Nederland bekend. Daarnaast zijn *Limnesia undulatoïdes*, *Aturus scaber rotundus*, *Hydrodroma pilosa*, *Hygrobatas setosus* en *Chelomideopsis annemiae* aan de hand van Nederlands materiaal beschreven.



◀ Aantal waargenomen soorten watermijten per 5x5 km tot en met 1998. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 77-98 soorten.  
Bron: EIS-werkgroep watermijten, Smit & van der Hammen (2000).

## Voorkomen

De wateren in het Hollands-Utrechtse plassengebied en in Noordwest-Overijssel zijn het rijkst aan soorten. Hier zijn enkele 5x5km-hokken waar tussen de 79 en 98 soorten zijn waargenomen (SMIT & VAN DER HAMMEN 2000). De dichtheden aan



◀◀ *Hydromra despiciens*

◀ *Unionicola crassipes*

*Hygrobat*-soorten kunnen oplopen tot 1000 individuen per m<sup>2</sup> (TEN WINKEL 1985, TEN WINKEL ET AL. 1989). Door vermesting, verdroging en kanalisatie van beken zijn er waarschijnlijk 24 soorten en één ondersoort verdwenen uit Nederland. Door waterkwaliteitsverbetering en door een toename in inventarisatie-inspanning konden sinds 1980 50 soorten en

twee ondersoorten aan de Nederlandse lijst worden toegevoegd (bijvoorbeeld VAN DER HAMMEN & SMIT 1996, SMIT & VAN DER HAMMEN 2000, SMIT ET AL. 2006, 2007, 2008).

#### Determinatie

BESSELING 1964, DAVIDS ET AL. 2006, DI SABATINO ET AL. 2010.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Arachnida (klasse) ► Acari (subklasse) ► Oribatida (orde)

### ORIBATIDA - MOSMIJTEN

HENK SIEPEL

NEDERLAND 327 gevestigd

WERELD 9000 beschreven (met uitzondering van cohort Astigmatina)

Mijten van circa 140 µm tot 1800 µm. De mosmijten werden vroeger als aparte orde onderscheiden, maar zijn nu als suborde opgenomen in de Sarcoptiformes. In de andere suborde Endeostigmata vinden we enkele basale families. Bovendien zijn de Astigmatina tegenwoordig in de Oribatida opgenomen als cohort, waardoor de 'Oribatida' parafyletisch zijn geworden. De mosmijten vormen met maar liefst 106 families de hoofdmoot binnen de Sarcoptiformes. Mosmijten zijn in hoofdzaak te vinden in de bodem, maar ook in zoet water en aan de kust komen enkele soorten voor. Een aantal soorten uit de bodem klimt ook hoger de vegetatie in, waarbij enkele soorten een volledig boom-bewonende levenswijze kennen.

#### Cyclus

Mosmijten hebben de meest complete reeks levensstadia van alle mijten: larve, protonimf, deutonymf, tritonymf en adult. De larven hebben zes poten, alle volgende stadia acht. Doorgaans zijn de juveniele stadia vrijlevend, maar binnen de superfamilies Phthiracaroida, Carabodoidea en de familie Hermanniidae leven de onvolwassen stadia in het plantenmateriaal. Dit kan zijn in naalden van coniferen, in bladstelen of hoofdnerven van loofboombladeren of in twijgjes, katjes of andere houtige onderdelen, zoals Hermanniidae in de lenticellen (WALLWORK 1976). Van veel soorten zijn deze onvolwassen stadia nog niet beschreven. De levenscyclus van de meeste mosmijten is ongeveer één jaar, sommige soorten hebben twee of zelfs drie generaties per jaar (Oppiidae en Suctobelbidae), maar vooral naar het noorden van Europa doen soorten tot meerdere jaren over één generatie. Een snellere ontwikkeling zien we bij de Astigmatina, die een cyclus binnen enkele weken kunnen volbrengen. Een echte diapauze komt bij mosmijten niet voor; als het koud wordt verlopen de fysiologische processen trager of stoppen zelfs geheel beneden een bepaalde drempelwaarde. Er zijn soorten die nog actief kunnen zijn bij zeer lage temperaturen (rond het vriespunt) en in rust kunnen ze nog veel lagere temperaturen overleven door de aanmaak van een soort antivries en het uitbannen van vrij water uit hun lichaam (SOMME 1981). Geslachtelijke voortplanting is de regel, echter bij een groot aantal families komen ongeslachtelijke vormen voor, altijd in de vorm van thelytokie (ongeslachtelijke voortplanting met alleen vrouwtjes). Deze thelytokie kan automictisch zijn: er vindt wel een meiotische deling plaats, maar de gameten versmelten daarna weer, zoals we kennen binnen onder andere het cohort Nothrina (met uitzondering van Crotoniidae en Hermanniidae) (TABERLY 1987, 1988). In deze gevallen

komen soms atavistische mannetjes voor, die dus geen rol spelen bij de voortplanting. Mogelijk wordt deze vorm van thelytokie veroorzaakt door een besmetting met bacteriën uit het genus *Wolbachia*. Daarnaast komt ook apomictische thelytokie voor met alleen mitotische delingen, zoals in de families Oppiidae, Suctobelbidae en Tectocephidae. In deze gevallen kan polyploidie (het hebben van meer dan twee sets chromosomen) voorkomen. Mogelijk zijn binnen deze families verwante soorten triploïde of tetraploïde vormen van de diploïde basissoort. Ecologisch is het verschil tussen beide vormen van thelytokie gelegen in de mate van variatie die kan ontstaan bij de voortplanting: bij automictische thelytokie is dat nog aanzienlijk, maar bij apomictische thelytokie nauwelijks (SIEPEL 1994). De dispersie van mosmijten is beperkt. Slechts enkele soorten zijn foretisch (meeliftend met andere dieren), waarmee grotere afstanden worden overbrugd. Voorbeelden hiervan zijn soorten van de genera *Mesoplophora* en *Siculobata*, die in bomen leven. Alle overige soorten kunnen alleen passief worden verspreid door stromend water of grondtransport. Dispersie door de lucht is alleen voorbehouden aan soorten die én droogtetolerant én licht zijn. Kolonisatie van nieuwe of verstoorde plekken is dan ook problematisch (SIEPEL 1996A).

#### Ecologie

Siepel & De Ruiter-Dijkman (1993) hebben op basis van de activiteit van enzymen in het maagdkanaal van mijten een classificatie gemaakt van diverse voedingsgildes. Herbivorie (inclusief strooisel) en fungivorie komen het meest voor, soms ook gecombineerd. Bij de fungivoren kan onderscheid worden gemaakt tussen soorten die met puntige cheliceren schimmeldraden aanprikken en leegzuigen (of met stompe cheliceren kapotkauwen) en leven van de schimmelcelinhoud; deze soorten kunnen geen celwanden van schimmels verteren. Soorten die dat wel kunnen zijn ook in staat te overleven op dood schimmelmateriaal. De laatste categorie is overigens het meest gevoelig voor verontreiniging met zware metalen (schimmels zetten die af in de celwand) en leggen dus letterlijk het loodje (SIEPEL 1995), terwijl juist deze groep de belangrijkste stimulering vormt voor de afbraak van organisch materiaal (SIEPEL & MAASKAMP 1994). Het verdwijnen van juist deze gildes uit de bodem door intensief landbouwkundig gebruik leidt tot grote problemen bij natuurontwikkeling op verlaten landbouwgronden en ophoping van organische stof (SIEPEL 1993, 1996B). Boombewonende soorten (zie onder andere NOORDIJK & BERG 2001) leven vaak van algen en/of korstmossen, zoals *Dometorina plantivaga* (TRAVÉ



1963). *Humerobates rostromellatus* heeft een seizoensgebonden verticale migratie in de bomen: in het voorjaar omhoog en in het najaar weer naar de stam en basis (MURPHY & BALLA 1973). *Liebstadia humerata* en *Schelorbates latipes* kunnen mogelijk kastanjekanker (*Cryphonectria parasitica*) overbrengen (NANELLI ET AL. 1998). De schorsbewonende fauna is in Nederland nog weinig onderzocht en met name in rijke epifytengroei zijn nieuwe soorten voor Nederland te verwachten. Enkele mosmijten die in (veen)water leven, zoals *Limnozetes*- en *Hydrozetes*-soorten, voeden zich met onder andere blauwwieren (SIEPEL & DE RUITER-DIJKMAN 1993). Soorten uit de familie Scheloribatidae zijn bekende tussengastheren van lintwormen en hebben een slechte reputatie in de diergeneskunde; van *Schelorbates laevigatus* is bekend dat deze tussengastheer is van maar liefst acht verschillende lintwormsoorten (ALLRED 1954). Bij onder andere *Liebstadia similis* komt de konijnenlintworm *Cittotaenia ctenoides* voor. Zie DENEGRİ (1993) voor een compleet overzicht van mosmijten die als tussengastheer optreden voor lintwormen.

### Diversiteit

In de wereld zijn ongeveer 9000 soorten beschreven (SUBIAS 2004). In Nederland zijn inmiddels 327 soorten vastgesteld (SIEPEL ET AL. 2009, SIEPEL & DIMMERS 2010). Er zijn met intensievere bemonsteringschema's nog wel enkele tientallen nieuwe soorten voor de fauna te verwachten. 25 soorten zijn be-

schreven aan de hand van Nederlandse typen: *Eobrachyethonius mooseri*, *E. oudemansi*, *Malacothonus gracilis*, *M. processus*, *M. punctulatus*, *Trimalacothonus grandis*, *Metabelba lanceolata*, *Dissorhina ornata*, *Moritzoppia neerlandica*, *Oppiella nova*, *Rhinoppia subpectinata*, *Suctobelba granulata*, *Suctobelbella subtrigona*, *Banksinoma oudemansi*, *Panthelozetes paolii*, *Ameronothrus schneideri*, *Scutovertex pilosetosus*, *Eupelops oudemansi*, *Parachipteria willmanni*, *Allogalumna neerlandica*, *Galumna lanceata*, *Chamobates schützi*, *C. subglobulus*, *Zygoribatula cognata* en *Zygoribatula frisiae*.

### Voorkomen

De grootste diversiteit aan soorten is te vinden in de oudere bodems op zand en silt (de hogere zandgronden en Zuid-Limburg), daarnaast is de rijkdom in veengronden typisch voor Nederland. Het overgrote deel van de mosmijten leeft in de bodem en dan nog in de bovenste paar centimeters. Dichtheden kunnen daar oplopen tot vele tienduizenden per m<sup>2</sup> en ook de diversiteit kan groot zijn: tot 50 soorten per monster van 100 cc kan voorkomen. Het is onwaarschijnlijk dat in Nederland mosmijten zijn uitgestorven, hoewel intensief landbouwkundig gebruik desastreus is voor de bodemfauna (SIEPEL 1996B).

### Determinatie

BALOGH 1972, BALOGH & MAHUNKA 1983, WEIGMANN 2006.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Arachnida (klasse) ► Araneae (orde)

## ARANEAE - SPINNEN

PETER J. VAN HELSDINGEN

NEDERLAND 640 gevestigd (waarvan 7 exoten)  
WERELD 41.253 beschreven

Spinachtigen met meestal acht (soms zes) ogen op het kopborststuk en spintepels aan het achterlijf, dat via een dunne steel met het kopborststuk is verbonden. Het eerste paar monddelen is omgevormd tot gifkaken (cheliceren). Het tweede paar monddelen, de kaken (maxillae) met als ahangsel de pedipalpen, doet bij het mannetje dienst als spermaoverdrachtorgaan. Spinnen worden in twee subordes onderverdeeld. De suborde Mygalomorphae (vogelspinnen), die grotendeels beperkt is tot de tropen en subtropen, komt met twee soorten mijnsplinnen *Atypus* in Nederland voor. De andere suborde Araneomorphae ('echte' spinnen) omvat twee morfologisch onderscheidbare groepen die echter geen fylogenetische betekenis hebben, maar eerder een biologische: de cribellate spinnen (kaardespinnen) maken webben met uitgekamde, wollige textuur, terwijl de acribellate spinnen kleefdraden kunnen vervaardigen. Vrijwel alle soorten zijn terrestrisch, maar er is één soort die in zoet water leeft en enkele die op of onder het wateroppervlak jagen.

### Cyclus

Het mannetje brengt uitwendig de spermatozoa van het achterlichaam naar de palporganen over. Deze palpen gebruikt hij voor de bevruchting van het vrouwtje die een geslachtsopening heeft aan de onderkant van het achterlichaam. Het komt voor dat de mannetjes de geslachtsopening van de vrouwtjes na de paring afsluiten door een hard wordende uitscheiding of met een deel van de palp. Eitjes

worden afgezet in een eicoon van spinsel. Vaak vertonen de vrouwtjes broedzorg en blijven ze bij de eieren tot die uitgekomen zijn, soms dragen ze de eieren en zeer jonge spinnetjes aan hun achterlijf of voeden ze de jonge spinnetjes. De spinnetjes worden in ongeveer 6-10 vervellingen volwassen. Veel soorten in Nederland worden één jaar, maar enkele soorten hebben een twee- of driejarige cyclus.

### Ecologie

Alle spinnen zijn predatoren. Sommige soorten eten andere spinnen (araneofagie) en ook treedt soms kannibalisme op, bijvoorbeeld onder jonge spinnen. Er zijn spinnen die actief opzoek gaan naar prooi en op de tast of op het zicht hun prooi vangen, en spinnen die een web maken en afwachten welke prooien gevangen worden. Er bestaan vele uiteenlopende vormen van webben. Het wielweb is de meest bekende, maar horizontale matwebben en trechterwebben komen ook algemeen voor. De webvorm is meestal kenmerkend voor een familie. Spinnen zijn niet schadelijk voor mensen, maar (de webben) worden soms wel als hinderlijk ervaren. Eén soort kan met de kaken wel door de menselijke huid heen komen: de kerkzesoog *Segestria florentina*. De waterspin *Argyroneta aquatica* jaagt onder water en maakt daar ook een web waar zuurstof wordt opgeslagen en de prooien worden opgegeten. Spinnen zijn nuttig omdat ze door hun variatie in jachttechnieken en hun talrijke voorkomen een regulerende functie hebben op de populatiegroottes van allerlei invertebraten. Dit geldt niet alleen in



Bodemjachtspinnen - Gnaphosidae



Kraamwebspinnen - Pisauridae



Lijmspuiters - Scytotidae



Zakspinnen - Clubionidae



Trechterspinnen - Agelenidae



Krabspinnen - Thomisidae



Trilspinnen - Pholcidae



Strekspinnen - Tetragnathidae



Mijnspinnen - Atypidae



Nachtkardespinnen - Amaurobiidae



Renspinnen - Philodromidae



Zesoogspinnen - Segestriidae



Lynxspinnen - Oxyopidae



Hangmatspinnen - Linyphiidae



Hangmatspinnen - Linyphiidae



Springspinnen - Salticidae



Kogelspinnen - Theridiidae



Spinneneters - Mimetidae



Wolfspinnen - Lycosidae



Wielwebspinnen - Araneidae



Vuurspinnen - Eresidae

natuurlijke situaties, maar bijvoorbeeld ook voor akkerhabitats waar ze een belangrijke rol kunnen spelen in plaagonderdrukking (NOORDIJK & VAN HELSDINGEN 2007).

#### Diversiteit

Er zijn in totaal 41.253 spinnensoorten beschreven (PLATNICK 2009), maar het verwachte aantal soorten bedraagt 170.000 (CODDINGTON & LEVI 1991). In Nederland zijn er 640 gevestigde en 14 niet-gevestigde soorten bekend (VAN HELSDINGEN 2009). Onder de gevestigde soorten bevinden zich zeven exoten, die zich hier na aanvoer met goederen hebben kunnen handhaven; vier in gebouwen en drie buiten. Omdat er relatief weinig onderzoek naar spinnen wordt uitgevoerd, zijn er zeker nog extra soorten te verwachten.

#### Voorkomen

Spinnen komen in alle terrestrische milieus voor. Doordat veel soorten zich door een spinseldraad door de lucht kunnen laten verplaatsen ('ballooning'), kunnen jonge spinnen van grotere soorten en kleine volwassen hangmatspinnen (Linyphiidae) overal terecht komen. Met name het laag-

veengebied, de hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn rijk aan spinnensoorten. Aantallen individuen zijn vanzelfsprekend sterk afhankelijk van de aard van het terrein en het jaargetijde. Nyffeler bracht eerdere onwaarschijnlijk hoge schattingen van dichtheden terug tot een meer waarschijnlijk getal van 20.000 individuen per 100 m<sup>2</sup> (NYFFELLER 1982). Door het relatief lage aantal waarnemingen aan spinnen is het moeilijk om te bepalen of soorten uit Nederland verdwenen zijn. Er zijn wel maar liefst 103 soorten nieuw voor Nederland gemeld na 1980. Het merendeel is ontdekt doordat er meer inventarisaties zijn gehouden, omdat er andere vangmethoden zijn gebruikt en omdat door taxonomisch onderzoek meer soorten worden onderscheiden. Daarnaast zijn er enkele soorten die door import van goederen in Nederland terecht zijn gekomen en zijn er verscheidene zuidelijke soorten die door de opwarming van het klimaat ons land hebben bereikt, zoals de welbekende wespenspin *Argiope bruennichi*.

#### Determinatie

ROBERTS 1985-1987, 1998, NENTWIG ET AL. 2003.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Arachnida (klasse) ► Opiliones (orde)

### OPILIONES - HOOIWAGENS

HAY WIJNHOFEN

NEDERLAND 30 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 1 verwacht  
WERELD ca. 6000 beschreven

Spinachtigen met twee ogen op een oogheuvel. Het kopborststuk en achterlijf vormen één geheel. De aan het kopborststuk bevestigde extremiteiten zijn een paar kaken, een paar pootachtige palpen en vier paar looppoten, waarvan het tweede paar, dat als tastorgaan fungeert, het langst is. Alle soorten zijn terrestrisch, waarbij een deel strikt bodembewoner is en een ander deel in struiken, bomen en in de kruidlaag leeft.

#### Cyclus

Hooiwagens planten zich voornamelijk geslachtelijk voort. Ze hebben inwendige geslachtsorganen en de spermatooverdracht vindt plaats met behulp van een penis. Door middel van een legbuis zetten de vrouwtjes eieren af in de grond, in mos of in schors- of muurspleten. Na het uitkomen ondergaan de jonge dieren over het algemeen zeven nimfstadia alvorens ze volwassen zijn. Van enkele

soorten komen naast geslachtelijk ook ongeslachtelijk voorplantende populaties voor. Deze ongeslachtelijke populaties bestaan dan uit alleen vrouwtjes. De gehele levenscyclus wordt over het algemeen in 12 maanden voltooid. Sommige soorten kunnen tot ongeveer twee jaar oud worden.

#### Ecologie

Hooiwagens zijn predatoren van ongewervelde dieren. Daarnaast eten veel soorten aas, uitwerpselen en plantaardig materiaal. Soorten uit de genera *Trogulus*, *Ischyropsalis* en *Anelasmoccephalus* zijn gespecialiseerd in het eten van huisjesslakken.

#### Diversiteit

Er zijn circa 6000 hooiwagensoorten beschreven, terwijl er in totaal 10.000 soorten worden verwacht (PINTO-DA-ROCHA ET AL. 2007). In Nederland zijn 30 gevestigde soorten vastgesteld,



*Paranemastoma quadripunctatum*



*Phalangium opilio*



waaronder twee exoten. Hiernaast valt nog één soort te verwachten: *Trogulus closanicus* (WIJNHOVEN 2009).

#### Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland en het rivierengebied zijn het rijkst aan hooiwagensoorten. De meeste soorten zijn vochtminnend en dit geldt in het bijzonder voor de juveniele stadia. De hoogste dichtheden en grootste diversiteit worden bereikt op plekken met een gevarieerde (verticale) structuur. Het kilometerhok waar de meeste soorten zijn waargenomen ligt op de Nijmeegse stuwwal bij Ubbergen (GE), met 15 soorten. Sinds 1980 konden negen soorten als nieuw voor Nederland worden gemeld. Twee soorten, *Nemastoma bimaculatum* en *Trogulus nepaeformis*, zijn geen echte nieuwkomers, maar konden door een toe-

name in kennis over de taxonomie van hooiwagens aan de lijst worden toegevoegd. Vijf soorten konden door klimaatveranderingen ons land bereiken: *Opilio canestrinii*, *Platybunus pinetorum*, *Dicranopalpus ramosus*, *Astrobonus laevipes* en *Nelima sempronii*. Twee soorten zijn door de mens in Nederland geïntroduceerd: een nog onbekende *Leiobunum*-soort en *Nelima doriae* (WIJNHOVEN 2009, WIJNHOVEN ET AL. 2007). Er lijkt zeer recent één hooiwagensoort te zijn verdwenen: *Opilio parietinus* is in 2006 voor het laatst gezien en is waarschijnlijk door concurrentie met de recent ingeburgerde hooiwagen *Opilio canestrinii* uit Nederland verdwenen.

#### Determinatie

SPOEK 1975, MARTENS 1978, WIJNHOVEN 2009.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Arachnida (klasse) ► Pseudoscorpiones (orde)

### PSEUDOSCORPIOENES - PSEUDOSCHORPIOENEN

JEROEN N.A. HOFFER

NEDERLAND 23 gevestigd

WERELD ca. 3300 beschreven

Spinachtigen met vier, twee of geen ogen. Het kopborststuk en achterlijf zijn breed en met elkaar verbonden. Het eerste paar monddelen is klein en voorzien van een spinorgaan, het tweede paar is groot en voorzien van scharen, net als bij schorpioenen. Alle soorten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

Mannetjes zetten spermatoforen af en de vrouwtjes lopen daar 'per ongeluk' tegenaan, of ze worden door mannetjes actief over het spermatofoor geleid na een paringsritueel (WEYGOLD 1969). Embryo's ontwikkelen in een broedzak die de vrouwtjes bij zich dragen. Veel soorten maken ook een zijden broedkamer, waarin het vrouwtje verblijft. Bij *Neobisium muscorum* kunnen twee vrouwtjes samenwerken om een broedkamer te construeren waarin ze ook beiden plaats-

nemen, een vorm van coöperatief gedrag (WEYGOLD 1969). Pseudoschorpioenen ontwikkelen van ei tot adult via drie juveniele stadia. De levensduur is voor de meeste soorten onbekend, maar enkele soorten kunnen, in kweek, een aantal jaren (2-4) oud worden.

#### Ecologie

Pseudoschorpioenen prederen op een verscheidenheid aan kleine insecten en spinachtigen in hun habitat, inclusief soortgenoten. De scharen zijn voorzien van gifklieren, waarvan het gif in prooien wordt ingespoten. Ze zijn in staat om prooien te vangen van een aantal maal hun eigen lichaamsgrootte. Een aantal soorten kan worden gevonden in associatie met vertebraten, bijvoorbeeld in nestkasten voor vogels of molshopen, waar ze op aanwezige ongewervelden prederen (onder andere parasieten). Ze kunnen dus gezien worden als mutualist of commensaal. Pseudoschorpioenen zijn tevens foretisch op insecten, wat wil zeggen dat ze zich vastgrijpen aan dieren met een grotere mobiliteit en zich zo laten meevoeren naar andere plekken. Hoewel de meeste soorten solitair leven worden sommige soorten, waaronder *Lasiochernes pilosus*, altijd in groepen gevonden.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 3300 pseudoschorpioensoorten bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 23 soorten gemeld (BEIER 1963, LEGG & JONES 1988, VAN DEN TOOREN 2005).

#### Tabel

Pseudoschorpioenen die sinds 1980 nieuw voor Nederland zijn gemeld (VAN DEN TOOREN 2005).

*Chthonius orthodactylus*  
*Chthonius dacnodes*  
*Chthonius kewi*  
*Neobisium carpenteri*  
*Roncus lubricus*  
*Chernes cimicoides*

► *Chernes bahni*



► *Neobisium*



**Voorkomen**

Over de verspreiding van soorten in Nederland is weinig bekend, en dichtheden kunnen sterk fluctueren per jaar. Over het algemeen worden pseudoscorpionen gevonden in de strooisellaag of onder boombast waar ze beschermd zijn tegen uitdroging. *Chthonius tetrachelatus* weerstaat uitdroging beter en wordt gevonden in helmgras *Ammophila arenaria* op de eerste duinenrij. Eén soort, de boekenpseudoscorpionen *Chelifer cancroides*, wordt bin-

nenshuis aangetroffen. Drie soorten zijn na 1970 niet meer waargenomen in Nederland en zijn mogelijk verdwenen: *Neobisium simoni simoni*, *Lasiochernes pilosus* en *Allochernes powelli*. Daarentegen zijn er vijf nieuwe soorten sinds 1980 voor het eerst waargenomen (zie tabel; VAN DEN TOOREN 2005).

**Determinatie**

VAN DEN TOOREN 2005.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Myriapoda (subfylum)

**MYRIAPODA - VEELPOTIGEN**

MATTY P. BERG

NEDERLAND 94 gevestigd (waarvan 9 exoten)

WERELD ca. 16.140 beschreven

Landbewonende geleedpotigen met een langwerpig lichaam, verdeeld in een kop en een lijf met veel gelijke segmenten, met elk één of twee paar poten. Ademhaling met behulp van een tracheëenstelsel, een convergentie met de Hexapoda. Tot de Myriapoda behoren de duizendpo-

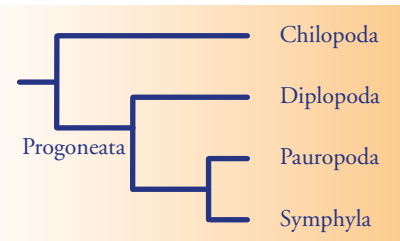
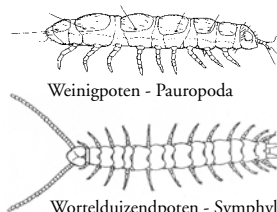
ten (Chilopoda), miljoenpoten (Diplopoda), weinigpoten (Pauropoda) en wortelduizendpoten (Symphyla), die hier na apart behandeld worden. De laatste drie worden wel samengevat als de Progoneata, omdat de geslachtsopening vooraan in het lichaam is geplaatst.



Duizendpoten - Chilopoda



Miljoenpoten - Diplopoda



Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Myriapoda (subfylum) ▶ Chilopoda (klasse)

**CHILOPODA - DUIZENDPOTEN**

MATTY P. BERG

NEDERLAND 37 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 2 verwacht

WERELD 3149 beschreven

Doorgaans afgeplatte duizendpootachtigen (5-50 mm) met minstens 15 paar poten en één paar poten per lichaamsseg-

ment. Het eerste pootpaar (de maxillipede) is omgevormd tot gifklauwen waarmee de prooi wordt verdoofd of gedood.



◀◀  
Bruine aardkruiper  
*Geophilus carpophagus*

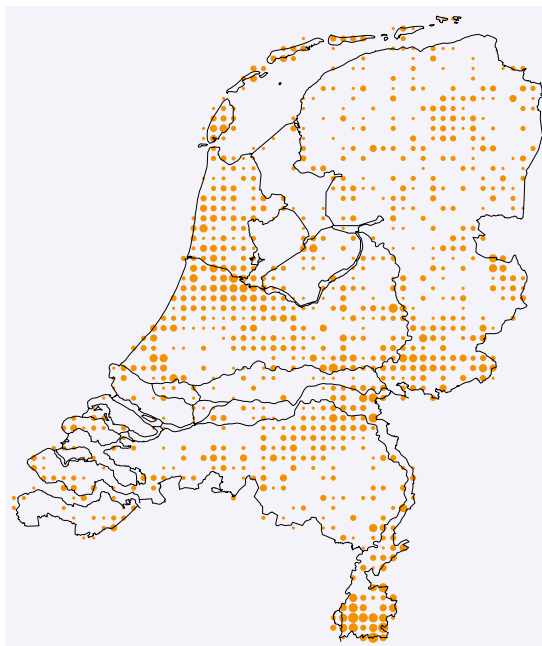
◀  
Gewone steenloper  
*Lithobius forficatus*



◀◀  
Spinduidenzpoot  
*Scutigera coleoptrata*

◀  
Tuinbladkruiper  
*Cryptops hortensis*

▶ Aantal waargenomen soorten duizendpoten per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 19-22 soorten. Bij inventarisaties heeft vooral Noord-Holland veel aandacht gekregen waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.



Het laatste pootpaar is meestal verlengd en heeft dezelfde functie als de antennen. Duizendpoten hebben altijd een oneven aantal paar poten. De ogen bestaan in het algemeen uit een groepje ocelli, alleen *Scutigera* heeft een samengesteld oog en sommige soorten zijn blind. Alle soorten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

De meeste soorten planten zich geslachtelijk voort. De spermaoverdracht is extern; de mannetjes zetten spermatoforen af (webje met een spermapakketje), die door de vrouwtjes worden opgenomen. Bij de meeste soorten wordt het vinden van de spermatofoor overgelaten aan het vrouwtje. Bij enkele soorten probeert het mannetje via een aantal gedragingen het vrouwtje de spermatofoor op te laten nemen. Een aantal soorten is echter parthenogenetisch, waarbij de vrouwtjes onbevuchte eieren afzetten waaruit alleen dochters voortkomen. Eieren worden in hoopjes (van 10-50) afgezet in de bodem. De ontwikkeling duurt één tot enkele maanden. In een groot aantal families komt broedzorg voor, waarbij de vrouwtjes de eieren afzet in een soort nest in de bodem of in hout en het lichaam

rond de eieren krult. De vrouwtjes bewaken de eieren en houden ze schoon van schimmels. Bij verstoring worden de eieren aan hun lot overgelaten en meestal beschimmelen ze dan. Na vijf tot tien vervellingen, afhankelijk van de subgroep binnen zo'n 1,5-3 jaar, zijn de dieren volwassen. De dieren worden vier tot zes jaar oud.

#### Ecologie

Duizendpoten zijn nachtactief. De soorten die in de bodem leven komen vooral voor in wormgangen en oude wortelgangen. Alle soorten zijn polyfage predatoren en niet gespecialiseerd in een bepaald prooitype (LEWIS 1981), zolang de prooi maar voldoet aan een bepaalde grootte en zacht van structuur is. De prooien worden gevonden met behulp van de antennen. Soorten die in de bodem leven eten vooral potwormen, regenwormen en insectenlarven. Ze eten ook spinnen en worden zelf ook door spinnen gegeten. Kannibalisme komt voor. Nederlandse soorten zijn niet giftig voor de mens. Vermoedelijk zijn sommige kassoorten belangrijk voor het onderdrukken van plagen.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd 3149 soorten beschreven (CHILOBASE 2010), terwijl er zo'n 5000 worden verwacht (CHAPMAN 2009). In Nederland kennen we 37 gevestigde soorten, waarvan drie exoten (BERG 1999). De Nederlandse duizendpoten zijn relatief goed onderzocht; toch wordt van nog twee soorten verwacht dat ze in ons land voorkomen.

#### Voorkomen

Kleigebieden, de hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (BERG ET AL. 2008). De hoogste diversiteit wordt gevonden in relatief oude en ongestoorde bossen in het oosten van het land. Er kunnen tot zeven soorten per 100 m<sup>2</sup> of 25 soorten per 5×5km-hok aangetroffen worden (BERG ET AL. 2008, LOCK ET AL. 2005). De dichtheid kan zo'n 130 individuen per m<sup>2</sup> zijn (PETERSEN 1982). Er zijn voor Nederland geen veranderingen in de duizendpotenfauna vastgesteld (M.P. Berg pers. obs.).

#### Determinatie

BERG & EVENHUIS 2001, BARBER 2008, 2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Myriapoda (subfylum) ▶ Diplopoda (klasse)

### DIPLOPODA - MILJOENPOTEN

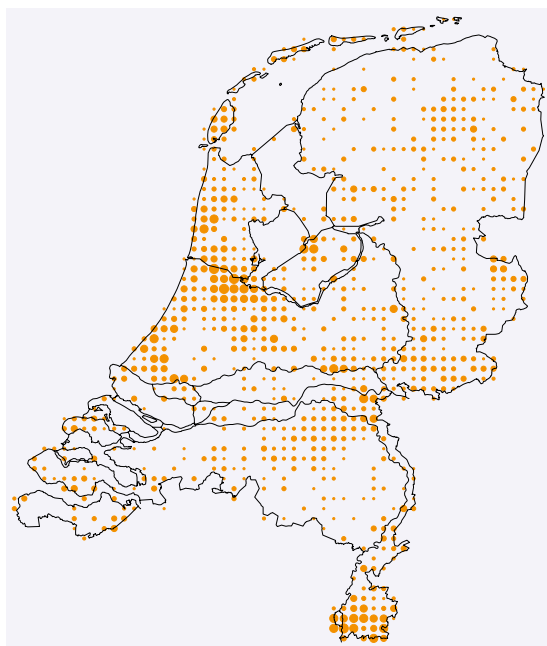
MATTY P. BERG

Doorgaans rolronde tot iets afgeplatte duizendpootachtigen (4-30 mm) met minstens 13 paar korte poten. In de familie Glomeridae kunnen de soorten zich tot een fraai gesloten balletje oprollen, in Nederland vertegenwoordigd door het genus *Glomeris*. De ogen bestaan uit een groepje ocellen, een samengesteld oog ontbreekt. Enkele soorten zijn blind. Het lichaam bestaat uit een serie zogenaamde dubbelsegmenten, die zijn versmolten tot één lichaamssegment. Het lichaam is zeer stevig, met uitzondering van *Polyxenus lagurus*. Elk lichaamssegment draagt twee paar

poten, met uitzondering van het eerste segment na de kop en het laatste segment. Elk lichaamssegment heeft aan weerszijden een opening van een klier die een giftige, verdovende, irriterende of onwelriekende stof produceert. Alle soorten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

Miljoenpoten planten zich over het algemeen geslachtelijk voort. De mannetjes hebben gewoonlijk op het zevende lichaamssegment een paar tot voortplantingsorganen gemo-



dificeerde poten (gonopoden). Bij de vrouwtjes ligt de genitaalopening op het derde segment. Bij de meeste soorten vindt paring plaats na vrij uitvoerig paargedrag. De mannetjes brengen met hun gonopoden spermapakketjes over naar de genitaalopening van de vrouwtjes. Sommige soorten zijn altijd parthenogenetisch, waarbij de vrouwtjes onbevuchte eieren leggen waaruit alleen dochters voortkomen. Enkele soorten zijn alleen in bepaalde delen van hun areaal parthenogenetisch, bijvoorbeeld *Polyxenus lagurus*. Bij dezelfde soort vindt spermaoverdracht extern plaats, via spermatofooren, aangebracht op een gesponnen draad. De eieren (10-300) worden in klompjes afgezet in de bodem, soms in een nestkamertje. Afhankelijk van de soort zijn vijf tot 11 vervellingsstadia te onderscheiden en zijn de dieren na twee tot vier jaar volwassen. De vervelling vindt vaak plaats in een vervellingskamertje. Miljoenpoten leven twee tot 11 jaar.

#### Ecologie

Miljoenpoten zijn overwegend vochtminnend en leven in strooisel en in de bodem tot een diepte van 50 cm. De meeste soorten zijn goede gravers. Alle soorten zijn detritivoor en eten dode bladeren, schimmels, bacteriën en aas (HOPKIN & READ 1992). Een enkele soort leeft ook van plantaardig materiaal, met name haarwortels en knollen. Ze beschermen zich tegen predatoren door zich op te krullen tot een schijfje. De kop wordt dan omgeven door segmenten, waaruit een bijtende stof kan worden afgescheiden. Het lichaam van *Polyxenus lagurus* is sterk bezet met gehaakte haren die makkelijk loslaten en in elkaar grijpen en zo de monddelen van predatoren kunnen fixeren als ze worden aangevallen. Sommige soorten zijn schadelijk in kassen of in de landbouw. Miljoenpoten breken dood organisch materiaal af en door hun hoge abundantie zijn ze daarmee essentieel voor het op gang houden van nutriëntstromen in het ecosysteem.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 12.000 miljoenpootsoorten bekend en er worden zo'n 80.000-90.000 soorten verwacht



(CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 48 gevestigde soorten bekend, waarvan vijf exoten (BERG 2005, BERG ET AL. 2008). Hiernaast zijn nog vier soorten te verwachten, die net over de grens in België en Duitsland bekend zijn en hoogstwaarschijnlijk ook in Nederland voorkomen.

#### Voorkomen

De duinen, de hogere zandgronden, loofbossen op rijke, kleiige grond en oude hellingbossen in het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (BERG ET AL. 2008). Er zijn maximaal 22 soorten per 5x5 km of tien soorten per 50x50 m aangetroffen (VOIGTLÄNDER 2007, BERG ET AL. 2008). Dichtheden kunnen oplopen tot 110 individuen per m<sup>2</sup> (PETERSEN 1982). Er lijken geen soorten uit Nederland te zijn verdwenen, wel konden vier nieuwe soorten gemeld worden door een toename van de aandacht voor deze groep (BERG ET AL. 2008).

#### Determinatie

SCHUBART 1934, BLOWER 1985.



▶ Grote platrug  
*Polydesmus angustus*

▶▶ Aantal waargenomen soorten miljoenpoten per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 24-28 soorten. Bij inventarisaties heeft vooral Noord-Holland veel aandacht gekregen waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.

▶ Witpootkronkel  
*Tachypodoiulus niger*

▶ Zwarte kogel  
*Glomeris marginata*

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Myriapoda (subfylum) ► Pauropoda (klasse)

## PAUROPODA - WEINIGPOTEN

MATTY P. BERG

Weinigpoten zijn piepkleine (0,5-2 mm), witachtige of lichtbruine, blinde duizendpootachtigen met opvallend vertakte antennen. De antennen zijn complex van bouw en bestaan uit vier segmenten met drie flagella en toegevoegde zintuigorganen. Het lichaam bestaat uit 12 segmenten en draagt 8-10 paar poten en is opvallend flexibel. De kop is relatief klein en naar beneden gebogen. Aan het laatste lichaamssegment is het anaalsegment (pygidium) vastgehecht, dat horizontaal in tweeën is gedeeld, met een opvallend structuur, de anaalplaat. Op deze plaat staan allerlei structuren ingeplant, die variëren in aantal, lengte, dikte, richting, oppervlak en positie van inplanting. Hierdoor is het voor elke soort uniek van vorm, afmeting en structuur en daardoor een belangrijk determinatiekenmerk. Alle soorten leven terrestrisch.

## Cyclus

Weinigpoten hebben gescheiden geslachten, maar parthenogenese komt voor, met name in een minder geschikte omgeving. Bij parthenogenese leggen de vrouwtjes onbevuchte eieren, waaruit alleen dochters tevoorschijn komen. Mannetjes zetten spermatofoeren af in een webje, dus de spermaoverdracht is indirect. De vrouwtjes schijnen de bevruchte eieren te beschermen totdat ze uitkomen. De eieren ontwikkelen eerst in een korte pupoïde fase, voordat het eerste larvale stadium tevoorschijn komt. Het eerste larvale stadium heeft drie paar poten. De daaropvolgende larvale stadia hebben vijf, zes en acht paar poten. Imago's hebben acht tot tien paar poten. Het is niet bekend hoe oud deze diertjes kunnen worden.

## Ecologie

Weinigpoten zijn zeer gevoelig voor uitdrogen en komen alleen onder vochtige omstandigheden voor, zowel in natuurlijke habitat als in akkers, soms 10-20 cm diep of tot op het grondwatervniveau, hoewel het slechte gravers zijn. Ze volgen kleine scheurtjes en oude wortel- en wormengangen om dieper in de bodem door te dringen. Ze zijn

NEDERLAND 7 gevestigd (waarvan 1 exoot), nog 14 verwacht  
WERELD ca. 780 beschreven

niet gewend aan licht en kruipen weg in donkere hoekjes bij verstoring. Ze bewegen snel, muisachtig, waarbij ze hun lichaam in een hoek van 90° kunnen draaien. Van veel soorten is het voedsel onbekend. Sommige soorten zuigen aan schimmels en wortelharen, ook zijn er soorten die gisten en detritus eten. *Allopauropus tenuis* is schadelijk in de kasbouw, waar de soort aan wortels van kiemplantjes vreet.

## Diversiteit

Er zijn wereldwijd ongeveer 780 soorten beschreven (SCHELLER 2008). In Nederland zijn zeven gevestigde soorten bekend, daarnaast is er één niet-gevestigde soort gemeld en worden nog 14 soorten verwacht (SCHELLER ET AL. 2004, SCHELLER 2005A). *Decapauropus montidiabolus* is alleen uit Nederland bekend en het holotype is afkomstig van de Duivelsberg bij Nijmegen. De exoot *Decapauropus tenuis* is binnen Europa alleen in een Nederlandse kas gevangen. De weinigpotenfauna is in Nederland zeer slecht onderzocht. Er worden nog heel wat extra soorten verwacht voor Nederland.

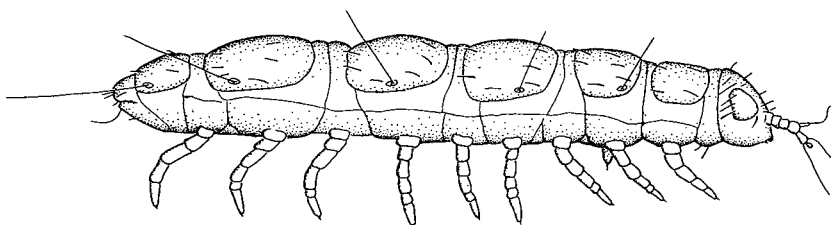
## Voorkomen

Weinigpoten zijn vooral te vinden in heuvelachtig gebied, met goed drainerende bodems van een losse structuur. Hier zijn ze met name te vinden onder stenen en glad, ontschorst hout in de bodem, mits er goed contact is met de bodem. Ze bewegen langs dit gladde oppervlak op zoek naar de juiste bodemvochtigheid. Hun keuze voor microhabitat maakt dat ze verspreid voorkomen, soms zelf geklusterd onder een enkele steen. Loofbossen in kleigebieden, op de hogere zandgronden en in het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (M.P. Berg pers. obs.). Op één locatie zijn vier soorten in een vak van 50x50 m aangetroffen (SCHELLER ET AL. 2004). De gemiddelde dichtheid ligt rond de 150-1500 individuen per m<sup>2</sup>, met een maximum van 4260 individuen per m<sup>2</sup>, maar dit is mogelijk een overschatting, omdat deze waarde gebaseerd is op een monster van 18 cm<sup>2</sup>. Wel zijn er veel locaties bekend met een dichtheid van 1100-1900 individuen per m<sup>2</sup> (LÄGERLOF & SCHELLER 1989, MEYER & SCHELLER 1992). Alle acht in Nederland voorkomende soorten zijn in 2004 voor het eerst gemeld (SCHELLER ET AL. 2004), daarvoor had niemand deze dieren bestudeerd.

## Determinatie

SCHELLER 2005A, HANSEN 1902, SCHUBART 1964.

▼  
Weinigpoot



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Myriapoda (subfylum) ► Symphyla (klasse)

## SYMPHYLA - WORTELDUIZENDPOTEN

MATTY P. BERG

Kleine (2-10 mm), witte, blinde duizendpootachtigen met lange antennen. Het zachte lichaam bestaat uit 14 segmenten en draagt 12 paar poten. Het voorlaatste segment is in het bezit van aanhangsels met spinklieren. Aan de basis van

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 14 verwacht  
WERELD ca. 210 beschreven

de antennen ligt het orgaan van Tömösvary waarmee trillingen worden waargenomen. Het laatste segment draagt geen poten, maar een paar cerci. Alle soorten leven terrestrisch.



**Cyclus**

De bevruchting is uitwendig; mannetjes zetten spermatofoeren af (spermadruppeltje op een steeltje; 15-450 gedurende zijn leven) en de vrouwtjes nemen deze op in de bek, waar speciale holten aanwezig zijn voor spermaopslag. Eieren worden afgezet in groepjes van 8-12 op de zijden van holten in de bodem of in mossen en korstmossen. Met de bek worden de eieren vastgedrukt en het sperma wordt eroverheen gesmeerd. Bij sommige soorten komt parthenogenese voor, waarbij de vrouwtjes onbevuchte eieren afzetten waaruit dochters voortkomen. Het eerste larvale stadium heeft zes paar poten. Er zijn tien juveniele stadia, een subadult stadium (11 paar poten) en een adult stadium. Adulten bezitten 12 paar poten. Wortelduizendpoten vervellen hun gehele leven en worden zo'n vier tot zeven jaar oud.

**Ecologie**

Wortelduizendpoten leven voornamelijk in de bodem, in scheuren en gangen tot een diepte van 50 cm. Ze zitten onder stenen, hout, wortelmatten, plastic, strooisel en andere vochtige plaatsen. Wortelduizendpoten lopen snel maar zijn geen rovers. Het zijn omnivoren die voornamelijk de haarwortels van planten eten en daarnaast leven van schimmeldraden, bacteriën, algen, plantenmateriaal, zaden, detritus en aas. Alle soorten uit de groep kunnen zeer schadelijk zijn in de land- en tuinbouw. Dit geldt vooral voor de meest algemene soort, *Scutigerebella immaculata*, die schade kan veroorzaken bij zaailingen in kassen (DE BROUWER 1974, MICHELbacher 1938).

**Diversiteit**

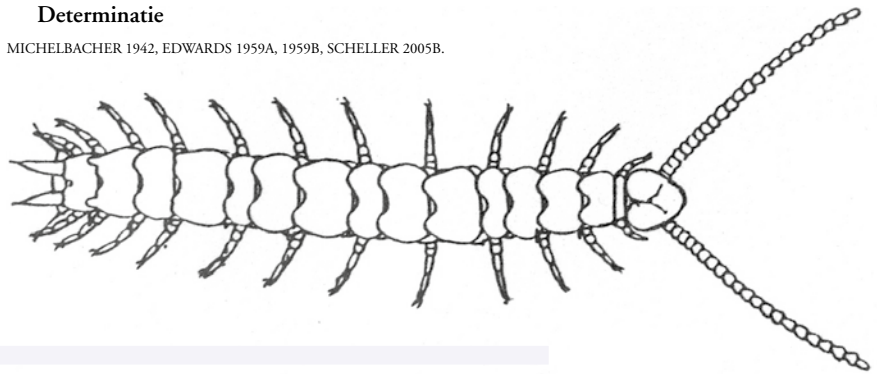
Wereldwijd zijn 208 soorten bekend (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn slechts twee gevestigde soorten gemeld: *Symphylella vulgaris* en *Scutigerebella immaculata* (DE BROUWER 1974, M.P. Berg pers. obs.). Deze tweede soort is hoogstwaarschijnlijk verkeerd gedetermineerd en komt wellicht in Nederland niet voor; waarschijnlijk betreft het hier *S. causeae*. Er zijn nog 14 soorten te verwachten voor Nederland; deze zijn alle wel gemeld voor de ons omringende landen (LOCK 2010).

**Voorkomen**

Wortelduizendpoten zijn voornamelijk te vinden in vochtige, liefst 'zware' bodems met een open structuur, met de hoogste dichtheden in landbouwbodems en onder wortelmatten op steen en beton (EDWARDS 1958, M.P. Berg pers. obs.). In andere landen zijn tot drie soorten per m<sup>2</sup> aangetroffen (EDWARDS 1958). De dichtheid is gemiddeld zo'n 175 individuen per m<sup>2</sup>, terwijl in landbouwgronden maximaal een dichtheid van 1000 individuen per m<sup>2</sup> te vinden kan zijn (EDWARDS 1958).

**Determinatie**

MICHELbacher 1942, EDWARDS 1959A, 1959B, SCHELLER 2005B.



▼ Wortelduizendpoot

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum)

**PANCRUSTACEA - KREEFTACHTIGEN & INSECTEN**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 20.799 gevestigd (waarvan ruim 350 exoten)  
WERELD ca. 1.078.900 beschreven

Geleedpotigen met een exoskelet van chitine, waarin kalk verwerkt kan zijn. De kop draagt één of twee paar antennen, drie paar monddelen en samengestelde ogen. Het aantal poten is variabel. De poten kunnen allerlei vormen hebben en in diverse functies zijn gespecialiseerd: eten, lopen,



Watervlooien en kieuwpootkreeften - Branchiopoda



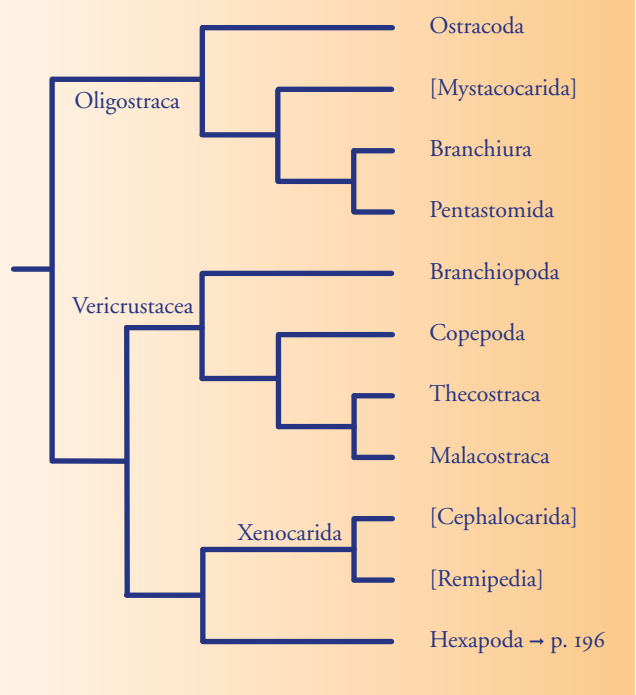
Mosselkreeftjes - Ostracoda



Echte kreeftachtigen - Malacostraca



Zespotigen - Hexapoda



zwemmen, grijpen, eieren dragen, etc. Alle aanhangsels zijn oorspronkelijk gebouwd als tweetakkige splijtpoot, maar bij alle Hexapoda alleen nog maar ééntakkig. De vroeger als kreeftachtigen ('Crustacea') aangeduide groepen leven voornamelijk in het water (meestal zee) en ademen meestal met behulp van kieuwen, en de ontwikkeling gaat vaak gepaard met (veel) larvale stadia. Van de groepen die onder 'Crustacea' vallen zijn wereldwijd ongeveer 60.750 beschreven soorten en in Nederland zijn er 878 gevestigde soorten, waarvan 49 exoten. De Hexapoda zijn daarentegen grotendeels terrestrisch. De laatste 15 jaar is duidelijk geworden dat de oude Crustacea geen monofyletische eenheid vormen, omdat de Hexapoda zustergroep zijn van één van de deelgroepen. De groep die beide omvat wordt Pancrustacea (of Tetraconata) genoemd. Twee recente analyses brengen dit mooi in beeld (KOENEMANN ET AL. 2010, REGIER ET AL. 2010); de stamboom hier volgt

REGIER ET AL. (2010). De classificatie van de 'Crustacea' volgt nog MARTIN & DAVIS (2001) met de klassen watervlooien en kieuwpootkreeften (Branchiopoda), Maxillopoda (met de Thecostraca, Branchiura, Pentastomida, Mystacocarida en Copepoda), mosselkreeftjes (Ostracoda) en echte kreeftachtigen (Malacostraca). De twee kleine uitheemse klassen Remipedia en Cephalocarida worden door Regier et al. (2010) samengenomen als de Xenocarida, zustergroep van de Hexapoda. In zijn fylogenie zijn de Maxillopoda polyfyletisch, zie de stamboom waarbij de verschillende groepen niet bij elkaar staan. De Thecostraca omvatten drie infraklassen, waarvan in Nederland alleen de rankpotigen (Cirripedia) voorkomen. Deze valt uiteen in drie uiterlijk nogal sterk verschillende superordes namelijk de Acrothoracica, Rhizocephala en de Thoracica (MARTIN & DAVIS 2001). Deze drie superordes worden afzonderlijk besproken.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Branchiopoda (klasse)

### BRANCHIOPODA - WATERVLOOIEEN & KIEUWPOOTKREEFTEN

MARTIN SOESBERGEN

NEDERLAND 116 gevestigd (waarvan 6 exoten), nog 20 verwacht  
WERELD 1112 beschreven

Kleine kreeftachtigen (0,2-70,0 mm) met bladvormig verbrede poten, vaak grotendeels omgeven door een carapax. Het tweede paar voelsprieten is vergroot en wordt gebruikt om te zwemmen. Tot de klasse Branchiopoda behoren de orde Anostraca (in Nederland met de familie Chirocephalidae), Notostraca (Triopsidae) en Diplostraca (Limnadiidae) in de onderorde Spinicaudata en de watervlooien, onderorde Cladocera: families Daphniidae, Bosminidae, Macrotrichidae, Iliocryptidae, Chydoridae, Polyphemidae, Podonidae, Cercopagidae, Leptodoridae en Sididae). De drie niet direct verwante families die niet tot de watervlooien behoren worden gemakshalve 'grote kieuwpootkreeften' genoemd. De soorten leven in zout en zoet water en incidenteel ook in grondwater.

#### Cyclus

Uit de zogenaamde 'rusteieren' komt onder geschikte omstandigheden een naupliuslarve (*Triops cancriformis*), een metanaupliuslarve (*Lepidurus apus*, *Chirocephalus diaphanus*, *Eubranchipus grubei*, *Limnadia lenticularis* en *Leptodora kindtii*) of een jonge watervlo. Het aantal vervellingen dat een jong dier doormaakt kan nogal verschillen. Zo vervelt *Triops* 40 maal, *Lepidurus* 17 maal, *Diaphanosoma* 13 maal en de watervlooien (Daphniidae) twee tot zeven maal voor het volwassen stadium is bereikt. De vrouwtjes kunnen zonder te paren nieuwe eieren leggen (parthenogenese) en uit deze eieren komen alleen vrouwtjes. Dit gaat verschillende generaties door tot in het najaar of onder slechtere omstandigheden ook weer mannetjes worden gevormd. Uit bevruchte eieren ontwikkelen zich weer dikwandige rusteieren, waarvan die van de grote kieuwpootkreeften tientallen jaren levenskrachtig blijven. In verschillende groepen watervlooien komen kruisingen voor; door de parthenogenetische voortplanting worden deze ook wel als aparte 'soorten' beschouwd. De levensduur van watervlooien is afhankelijk van de temperatuur en het voedselaanbod. *Daphnia magna* wordt bij 8°C gemiddeld 108 dagen oud en bij 28°C maar 29 dagen. *Polyphemus pediculus* leeft bij 15°C maximaal 15 dagen en bij 18°C slechts drie dagen. Van de grote kieuwpootkreeften wordt *Triops cancriformis* het oudst, namelijk maximaal 90 dagen. De mannetjes leven altijd korter dan de vrouwtjes.

#### Ecologie

De meeste watervlooien zijn filtervoeders die algen, bacteriën en organisch materiaal uit het water of van het substraat filteren. De Chydoridae verzamelen hun voedsel (detritus en bacteriën) actief. Een klein aantal soorten is predator en jaagt op kleinere watervlooien. *Pseudochydorus globosus* is een buitenbeentje omdat het een aaseter is die van de lijken van grote en kleine kreeftachtigen leeft. *Anchistropus emarginatus* is een hooggespecialiseerde ectoparasiet van het poliepen-genus *Hydra*. Hij eet van het ectoderm van de poliep. Op-

►  
*Daphnia ambigua*





merkelijk is dat bij het vastpakken van een tentakel van *Hydra* er geen reactie wordt opgewekt van de netelcellen, terwijl normaliter *Hydra* wel andere watervlooien eet. Van de grote kieuwpootkreeften eten *Triops*- en *Lepidurus*-soorten kleine dieren, waaronder andere grote kieuwpootkreeften. *Eubbranchipus*- en *Chirocephalus*-soorten zijn filtervoeders. In het zogenaamde 'Actief Biologisch Beheer' van meren en plassen spelen watervlooien een grote rol en ze worden hierbij ook wel uitgezet (HOSPER ET AL. 1992). Bij het hoogveenherstel spelen watervlooien een belangrijke indicatorrol (VAN DUINEN ET AL. 2006) en de grote kieuwpootkreeften worden gebruikt als indicatoren voor de kwaliteit van tijdelijke wateren en moerassen (BRENDONCK ET AL. 2008). Watervlooien worden ook veel gebruikt als testorganismen in toxiciteitstoetsen. Grote watervlooien en pekelkreeftjes *Artemia* worden als visvoer gekweekt en verkocht. *Triops*-soorten worden als huisdier verkocht.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd 1112 soorten beschreven, waarvan bijna 500 grote kieuwpootkreeften (BRENDONCK ET AL. 2008) en ongeveer 640 watervlooien (FORRÓ ET AL. 2008, RIVIER 1998), maar er kunnen nog zeker 1200 soorten worden verwacht (FORRÓ ET

AL. 2008). In Nederland komen 116 gevestigde soorten voor, waaronder zes exoten (SOESBERGEN 2002, SOESBERGEN & VAN DE SANDE 2009). Hiernaast zijn er nog tot ongeveer 20 soorten te verwachten. *Iliocryptus sylvaeducensis* is beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

#### Voorkomen

Het laagveengebied is duidelijk het rijkst aan soorten. In de goed onderzochte Grote Maarsseveense Plas (UT) leven bijvoorbeeld 31 soorten in het litoraal en het pelagiaal voegt daar negen soorten aan toe (DAVIDS ET AL. 1987). Daarnaast zijn er nog enkele andere goed onderzochte wateren: de Oude Venen (FR) met 35 soorten, het Tjeukemeer (FR) met 29 soorten, De Deelen (FR) met 29 soorten en het IJsselmeer met 18 soorten (M. Soesbergen pers. obs.). In zee kunnen maximaal vijf soorten worden aangetroffen. In tijdelijke wateren zijn maximaal twee soorten grote kieuwpootkreeften samen aangetroffen. Opvallend is het voorkomen van enkele soorten in het grondwater (TRAIAN 2002). In het open water van meren bedraagt de grootste dichtheid 2000 individuen per liter (RINGELBERG 1976). In rioolwater, visvijvers en andere hypertrofe wateren kunnen de dichtheden oplopen tot 18.000 individuen per liter (FLOSSNER 2000). In het benthos



Humuskieuwpootkreeft  
*Lepidurus apus*



*Macrothrix laticornis*



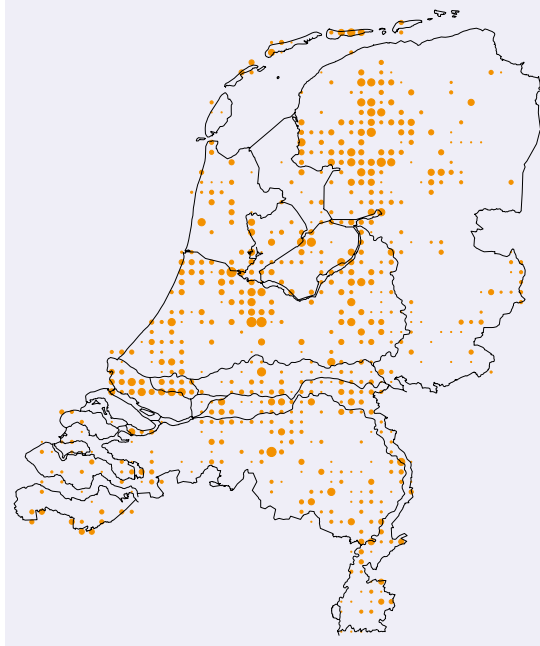
Oranje-blauw  
zwemmend geraamte  
*Eubbranchipus grubei*



*Polyphemus pediculus*



▶ Aantal waargenomen soorten watervlooiën en kieuwpootkreeften van zoet en brak water per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 39-47 soorten. Van grote delen van Nederland zijn weinig gegevens beschikbaar waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep kieuwpootkreeften.



en litoraal worden dichtheden van Chydoridae waargenomen tot 406.000 exemplaren per m<sup>2</sup> (DAVIDS ET AL. 1987). Door biotoopvernietiging, vermesting en verzuring zijn twee soorten waarschijnlijk uitgestorven. *Triops cancriformis* is het laatst gevonden op 30 augustus 1947 te Wijster (DR) en *Limnadia lenticularis* is het laatst gevonden in 1960 bij Valkenswaard (NB). *Lepidurus apus* en *Eubranchipus grubii* leken ook uitgestorven, maar zijn in de afgelopen decennia weer enkele

#### Tabel

Sinds 1980 nieuw gemelde soorten watervlooiën en kieuwpootkreeften.

<i>Acroperus angustatus</i>	<i>Daphnia x obscura</i>
<i>Alona elegans</i>	<i>Daphnia x rostrata</i>
<i>Alona weltneri</i>	<i>Daphnia x tecta</i>
<i>Bosmina cornuta</i>	<i>Diaphanosoma mongolianum</i>
<i>Bosmina pellucida</i>	<i>Holopedium gibberum</i>
<i>Bythotrepes longimanus</i>	<i>Ilyocryptus cuneatus</i>
<i>Chirocephalus diaphanus</i>	<i>Ilyocryptus silvaeducensis</i>
<i>Daphnia atkinsoni</i>	<i>Ilyocryptus spinosus</i>
<i>Daphnia galeata</i>	<i>Penilia avirostris</i>
<i>Daphnia rosea</i>	<i>Pleopis polyphemoides</i>
<i>Daphnia x krausii</i>	<i>Pleuroxus striatus</i>

malen aangetroffen. Sinds 1980 zijn 22 soorten nieuw gemeld voor Nederland (zie tabel). Hiervan kon *Penilia avirostris* Nederland bereiken door klimaatverandering (JOHNS ET AL. 2005) en is *Bythotrepes longimanus* hier gearriveerd met ballastwater van schepen (KETELAARS ET AL. 1993). Alle andere soorten zijn echter aangetoond door een toename in inventarisatie-inspanning, maar waren waarschijnlijk al in Nederland aanwezig.

#### Determinatie

HERBST 1962, LEENTVAAR 1978, NOTENBOOM-RAM 1981. Afzonderlijke groepen: SCOURFIELD & HARDING 1966, CROCE 1974, BREDONCK 1989, KOROVCHINSKY 1992, SMIRNOV 1992, 1996, LIEDER 1996, RIVIER 1998, FLÖßNER 2000, KOTOV & ŠTIFTER 2006, SINEV 2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Thecostraca (subklasse) ▶ Acrothoracica (orde)

#### ACROTHORACICA

CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 1 gevestigd  
WERELD ruim 40 beschreven

▶ Holte van *Trypetesa* in schelp van wulk



Acrothoracica zijn slechts enkele mm groot en leven op de zeebodem in holletjes. Door deze beschermde leefomgeving maken ze zelf geen hard schild en is hun zakvormig lichaam vastgehecht aan het oppervlak met een chitineuze schijf aan de hoofdzijde. Alle soorten leven in het mariene milieu.

#### Cyclus

Acrothoracica zijn tweeslachtig. De vrouwtjes zijn relatief groot. De mannetjes (ook wel dwergmannetjes genoemd) zijn erg klein en hechten zich, soms in aanzienlijke aantallen, op het vrouwtje. Er zijn vrijzwemmende larvale nauplius- en cyprisstadia.

#### Ecologie

Acrothoracica vangen met hun thoracale ledematen (cirri) plankton en detritus uit het water.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn minstens 40 soorten bekend, ondergebracht in drie families en acht genera (TOMLINSON 1987). In Nederland komt één soort voor: *Trypetesa lampas* (CADÉE & WESSELINGH 2005).

### Voorkomen

Vertegenwoordigers van deze groep worden over de gehele wereld aangetroffen. Ze boren in kalkhoudende voorwerpen zoals schelpen, koraal en zeelelies of in kalkbodems waarin ze een komvormige holte maken. *Trypetesa lam-pas* boort in door heremietkreeften bewoonde slakkenhuizen, vooral van wulken. Hierbij ontstaan typische komvormige, slechts enkele millimeters diepe, openingen in de

schelpen. Het zijn solitaire dieren die soms met een aantal bij elkaar voorkomen. In Nederland is de soort vooral bekend uit aangespoelde schelpen. Verwacht wordt dat de soort vrij algemeen is maar slechts zelden wordt herkend (CADÉE & WESSELINGH 2005).

### Determinatie

NILSON-CANTELL 1978, HUWAE 1985.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Thecostraca (subklasse) ► Rhizocephala (orde)

## RHIZOCEPHALA - KRABBENZAKJES

CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 3 gevestigd  
WERELD ca. 260 beschreven

Rhizocephala zijn parasieten op andere kreeftachtigen, voornamelijk tienpotigen (Decapoda), maar ook sommige zeepokken (Balanomorpha), bidsprinkhaankreeften (Stomatopoda) en een enkele pissebed (Isopoda) dienen als gastheer. Het lichaam is opgebouwd uit een sterk vertakt 'wortelstelsel' dat in de gastheer groeit en een uitwendige zak waarin zich voornamelijk de geslachtsorganen bevinden. Vrijwel alle soorten leven in het mariene milieu.

### Cyclus

Krabbenzakjes zijn tweeslachtig. Alleen de vrouwtjes ontwikkelen zich als parasiet. De mannetjes ontwikkelen zich niet verder dan tot cyprislarve. Zij bevruchten de reeds als parasiet groeiende vrouwtjes en sterven dan. Het vrouwtje produceert enkele honderden tot honderdduizenden eieren. In een uitwendige zak bevindt zich de broedholte waarin eieren zich tot nauplius- en zelden direct tot cyprislarve ontwikkelen. Er zijn meestal vier naupliusstadia waarna een cyprisstadium volgt. Er is een opening waardoor de larven naar buiten kunnen. De vrouwelijke larve is erg klein en nestelt zich in de gastheer.

### Ecologie

Krabbenzakjes zijn doorgaans soortspecifiek in de keuze van hun gastheer. Het lichaam van de parasieten is opgebouwd uit een sterk vertakt 'wortelstelsel' dat in de gastheer groeit om voedsel op te nemen. De infectie veroorzaakt vaak een verandering bij de gastheer waaronder verandering van de secundaire geslachtskenmerken en vaak ook sterilisatie.

### Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd circa 260 soorten beschreven (CHAN ET AL. 2005). In Nederland zijn er drie gevestigd: *Sacculina carcini*, *Parthenopea subterranea* en *Peltogaster paguri* (HUWAE 2001; C.H.J.M. Fransen pers. obs.).



### Voorkomen

Krabbenzakjes komen over de hele wereld voor, vrijwel uitsluitend op mariene Crustacea. Er zijn enkele gevallen bekend van soorten die zich in het zoete water begeven. De twee Nederlandse soorten zijn marien: *Sacculina carcini* wordt vaak aangetroffen op de strandkrab *Carcinus maenas* en *Peltogaster paguri* op de heremietkreeft *Pagurus bernhardus*.

### Determinatie

HØEG & LÜTZEN 1985, HUWAE 1985.

▲ *Sacculina carcini*

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Thecostraca (subklasse) ► Thoracica (orde)

## THORACICA - EENDENMOSSELS & ZEEPOKKEN

CHARLES H.J.M. FRANSEN & WIM VERVOORT

NEDERLAND 6 gevestigd (waarvan 1 exoot)  
WERELD ca. 800 beschreven

Thoracica zijn permanent vastzittende (sessiele) Crustacea, die in drie ordes worden opgedeeld: eendenmossels (Lepadomorpha) en zeepokken (Verrucomorpha en Balanomorpha). De carapax (mantel) omgeeft een groot gedeelte van het lichaam, maar laat ruimte voor het uitstulpen van zes paar thoracale ledematen (cirri) van het slijtpoottype (dus

met een endo- en een exopode) bezet met lange borstels. De ontwikkeling van het deel van het lichaam vóór de mondelen is verschillend; bij de eendenmossels is dit deel (soms sterk) verlengd; bij de zeepokken is dit deel een platte schijf waarop het lichaam stevig bevestigd is. Vrijwel alle soorten leven in het mariene milieu.

### Cyclus

De meeste Thoracica zijn hermafrodiet, in tegenstelling tot de krabbenzakjes (Rhizocephala) en de Acrothoracica, maar er vindt geen zelfbevruchting plaats. De dieren zijn in het bezit van een lange en beweeglijke penis waarmee sperma in een ander individu gebracht kan worden zodat de daar aanwezige eieren kunnen worden bevrucht. Uit het bevruchte ei ontwikkelt zich de vrijlevende naupliuslarve, die een vijftal vervellingen ondergaat en bij de zesde vervelling de tweekleppige cyprislarve oplevert. De cyprislarve hecht zich met het eerste paar antennen ('antennulae') vast aan een

▼  
Zeepokken



▲  
Zeepokken

▶  
Larve van een zeepok



substraat, waarna de larve metamorfoseert en zich permanent vestigt met het kopgedeelte van het lichaam. De kalkplaten ontstaan in de mantel tussen epidermis (opperhuid) en hypodermis, zij groeien door afzetting van kalk. Thoracica blijven echter hun leven lang vervellen, hierbij worden de binnenzijde van de mantel en de epidermis van monddelen en cirri afgestoten.

### Ecologie

De dieren voeden zich met plankton dat ze met hun cirri uit het water vangen. Hiertoe zijn de cirri bezet met lange borstels die voedsel uit het water filteren dat door de overige monddelen naar de monddoering wordt getransporteerd.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 800 soorten beschreven (FOSTER & BUCKERIDGE 1987). Het gaat hierbij om circa 420 soorten eendenmossels, waarvan er zes in ons faunagebied zijn aangetroffen, maar geen als gevestigd wordt beschouwd. De Verrucomorpha tellen in totaal ongeveer 32 *Verruca*-soorten en binnen onze faunagrenzen wordt één gevestigde soort, *Verruca stroemia*, aangetroffen. De Balanomorpha omvatten circa 350 soorten, waarvan er 16 binnen onze grenzen zijn aangetroffen; hiervan worden er vijf als gevestigd beschouwd: *Balanus balanus*, *B. crenatus*, *B. improvisus*, *Semibalanus balanoides* en de exoot *Elminius modestus* (C.H.J.M. Franssen & W. Vervoort pers. obs.).

### Voorkomen

Thoracica ontwikkelen zich op alle substraten die een vaste ondergrond bieden, dus ook op drijvende voorwerpen zoals de carapax van schildpadden of de huid van walvisachtigen. Veel soorten van vooral Verrucomorpha en Balanomorpha verkiezen een vast substraat dat soms maar gedurende een korte tijdsperiode (bijvoorbeeld enkele uren) door (zee)water bedekt is of alleen door spatwater bereikt kan worden. In sommige gevallen is de vestigingsgraad zo hoog dat het alleen door verlenging van het preorale gedeelte mogelijk blijft contact te onderhouden met de buitenwereld, van belang voor de aanvoer van voedsel. In Nederland worden zes soorten zeepokken regelmatig aangetroffen en worden hier als gevestigd beschouwd. Deze soorten leven alle op hard substraat zoals kunstmatige zeeeringen en golfbrekers, enkele soorten in dieper water. Deze worden soms aangespoeld gevonden (zoals *Balanus balanus* en *B. crenatus*) op schelpen en krabbenschilden. De overige 17 uit ons land bekende soorten zijn (incidenteel) bekend van aangespoeld materiaal. Zo zijn er drie soorten (*Platylepas hexastylus*, *Chelonibia caretta* en *Stomatolepas dermochelys*) bekend van aangespoelde zeeschildpadden en drie (*Cetopirus complanatus*, *Coronula diadema* en *Coronula reginae*) van aangespoelde walvissen (HOLTHUIS & FRANSEN 2004). De van Nederland bekende eendenmossels zijn alleen gemeld van aangespoeld materiaal. Enkele soorten zijn bekend van aangespoelde walvissen (*Conchoderma auritum*) en maanvissen (*Conchoderma virgatum*). De algemeenste Nederlandse soort is de gewone eendenmossel *Lepas anatifera*.

### Determinatie

NILSON-CANTELL 1978, HUWAE 1985, HAYWARD & RYLAND 1990.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Branchiura (subklasse)

**BRANCHIURA - VISLUIZEN**

WIM VERVOORT &amp; CHARLES H.J.M. FRANSEN

Relatief kleine (enkele millimeters tot 3 cm), in omtrek ovaalronde, sterk dorsoventraal afgeplatte Crustacea, parasitair levend op vissen en amfibieënlarven. Bij de enige Nederlandse vertegenwoordiger, *Argulus foliaceus*, wordt de bovenzijde van het lichaam vrijwel geheel gevormd door de sterk distaal uitgebreide chitineuze carapax met aan de voorzijde een paar samengestelde ogen en mediaan een naupliusoog; aan de achterzijde is het diep ingesneden telson zichtbaar; de furca is zeer klein. Er zijn vijf thoracale segmenten, waarvan de eerste met de kop vergroeid is tot cephalothorax, de eerste vier segmenten dragen één paar splijtpoten (per poot vertakt in een endopode en een exopode). Het achterlijf draagt geen poten. Visluizen leven in zoet, brak en zout water.

**Cyclus**

Visluizen zijn van gescheiden geslacht; de mannetjes zwemmen actief rond op zoek naar een wijfje. Bij de copulatie wordt het sperma direct in het wijfje gebracht, slechts bij een enkel (niet-Nederlands) genus (*Dolops*) wordt gebruik gemaakt van spermatoforen. De eieren worden afgezet op waterplanten en hebben een stevige omhulling. Het wijfje verlaat haar gastheer om de eieren op waterplanten af te zetten. Het aantal afgezette eieren kan zeer groot zijn (enkele honderden); deze worden in verschillende sésances afgezet. In het ei ontwikkelen zich twee stadia (nauplius en metanauplius) en het uit het ei vrijkomende larvale stadium vestigt zich direct op een gastheer en doorloopt nog tien vervellingen voordat het volwassen stadium bereikt wordt.

**Ecologie**

Aan de onderzijde van visluizen is zichtbaar dat de antennen en monddelen zijn aangepast aan een parasitaire leefwijze; de antennen zijn haakvormig, bepaalde monddelen (maxillen) zijn aanwezig in de vorm van een paar zuignappen waartussen een distaal gerichte 'snuut' (proboscis) zichtbaar is. Voor deze proboscis is een naar voren gerichte gifstekel geplaatst. Visluizen zijn geen permanente visparasieten; zij kunnen hun gastheer voor kortere of langere tijd verlaten en zwemmen dan actief rond voor zij zich vestigen op een nieuwe gastheer, die tot een andere soort kan beho-

NEDERLAND 1 gevestigd, nog 1 verwacht  
WERELD ca. 200 beschreven

ren dan hun aanvankelijke gastheer. Bij hun gastheer voeden ze zich met vislijm en/of bloed. Vastgehecht aan hun gastheer zorgen de thoracale aanhangsels (de splijtpoten) voor aanvoer van het voor de zuurstofopname noodzakelijke verse water. In een besloten ecosysteem (aquarium of kweekvijver) kan hun aantal snel toenemen en kunnen zij schadelijk zijn.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn 200 soorten beschreven, waarvan zo'n 145 tot het genus *Argulus* behoren (BOXSHALL 2009). In Nederland is slechts één soort gevestigd: *Argulus foliaceus* (REDEKE 1984) en wordt nog één soort verwacht.

**Voorkomen**

Visluizen komen in zoete, brakke en zoute wateren verspreid over de gehele wereld voor. *Argulus foliaceus* komt algemeen voor in alle Nederlandse zoete wateren. Het veelvuldig voorkomen op de karper *Cyprinus carpio* verklaart de Nederlandse benaming 'karperluis'. De verwante exoot *Argulus japonicus* heeft zich inmiddels gevestigd in West-Europa en zal zeker in Nederland verschijnen. Deze soort is naar Europa gekomen via de handel in goudvissen en koikarpers (RUSHTON-MELLOR 1992).

**Determinatie**

FLÖSSNER 1972, FREYER 1982.



◀  
Karperluis  
*Argulus foliaceus*

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Pentastomida (subklasse)

**PENTASTOMIDA - TONGWORMEN**

HERMAN J.W.M. CREMERS

Wormvormige diertjes (van enkele millimeters tot enkele centimeters) met een chitineuze cuticula. Aan de voorzijde vindt men vlak onder de mondopening twee paar haakvormige klauwtjes. Tongwormen leven als parasieten in de neusholte, longen en luchtzakken van diverse, meest vleesetende, gewervelde dieren. De bouw van de larvestadia en spermacellen suggereren al langer een nauwe verwantschap met de Crustacea (RILEY ET AL. 1978). In alle moderne moleculaire analyses worden ze duidelijk binnen de Crustacea

NEDERLAND 2 gevestigd  
WERELD ca. 100 beschreven

geplaatst als naaste verwant van de visluizen (Branchiura) (REGIER ET AL. 2010).

**Cyclus**

Tongwormen leven in de neusholte, longen en luchtzakken van allerlei zoogdieren, vogels en reptielen. Hier worden ook de eieren gelegd, die uitgehoest worden of met de ontlasting worden uitgescheiden. De eieren, waarin zich reeds een larve bevindt, worden dan door een als tussengastheer

fungerend gewerveld dier opgenomen. De uit het ei gekomen larve trekt via de darmwand naar de buikholte, waar het zich in diverse organen en vliezen verder ontwikkelt tot een nimfstadium, dat in de regel wordt ingekapseld. Als de tussengastheer wordt opgegeten door de primaire gastheer ontwikkelt de nimf zich weer tot een volwassen tongworm.

#### Ecologie

De volwassen tongwormen leven in de luchtwegen van hun gastheer van epitheelcellen, celafval en bloed. Doordat ze zich met de kleine haakjes vasthouden veroorzaken ze bloedingen en ontstekingen. De mens kan in de tropen besmet raken met eieren van diverse vooral bij slangen voorkomende tongwormen, waardoor zich ook ingekapselde larven in diverse organen kunnen ontwikkelen. Meestal veroorzaken deze geen schade en worden ze bij toeval bij operaties of bij obductie gevonden.

#### Diversiteit

In totaal zijn er ongeveer 100 soorten beschreven (SELF 1969). In Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend: *Linguatula serrata* en *Reighardia sterna* (SCHORNAGEL 1921, SLUITER ET AL. 1921).



*Reighardia sterna*  
in luchtzakken van zeekoet



*Linguatula serrata*  
uit neus van hond

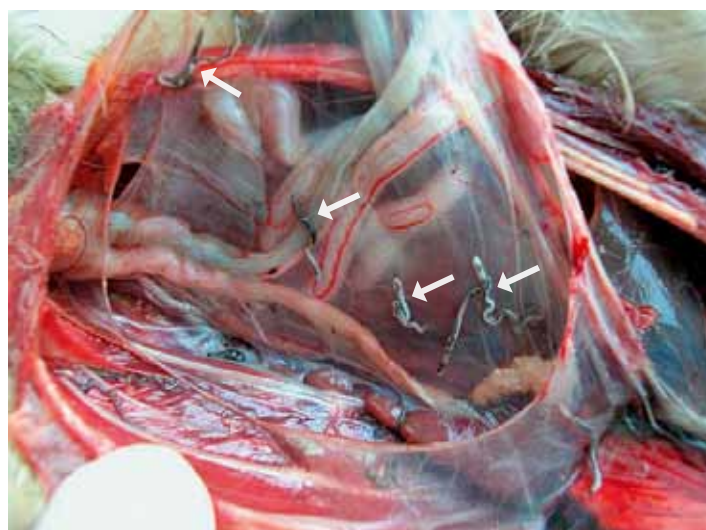


#### Voorkomen

*Linguatula serrata* kwam vroeger regelmatig voor bij honden, terwijl de larvale stadia werden gevonden in vooral de darmlymfeklieren van herkauwers zoals runderen. Tegenwoordig wordt deze tongworm nog maar uiterst zelden gezien (H.J.W.M. Cremers pers. obs.). Bij enkele vogelsoorten, met name meeuwen en zeekoeten, komt in de luchtzakken *Reighardia sterna* voor. In reptielen uit de tropen, bijvoorbeeld in dierentuinen, komen in de longen nog diverse andere soorten voor, maar deze worden hier niet besproken.

#### Determinatie

SAMBON 1922, OSCHÉ 1963.



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Copepoda (subklasse)

#### COPEPODA - ROEIPOOTKREEFTJES

WIM VERVOORT †

NEDERLAND 280 gevestigd (waarvan enkele exoten), nog 25 verwacht  
WERELD ca. 11.500 beschreven

Kreeftachtigen waarvan het lichaam in principe verdeeld is in een kopborststuk en een achterlijf. Samengestelde ogen ontbreken, maar soms is een mediaan oog aanwezig. Er zijn vrijlevende, commensale en parasitaire roeipootkreeftjes. De lichaamslengte varieert daardoor van 0,35 mm tot enkele decimeters. Bij de vrijzwemmende soorten worden de (roei)pootjes gebruikt om te zwemmen. Het eerste paar antennen (voelsprieten) is vaak zeer lang en wordt gebruikt om te blijven drijven en om bij gevaar snel weg te schieten. Voor de commensaal en parasitair levende soorten zijn de gastheren alle in het water levende gewervelde of ongewervelde dieren. De lichaamsvorm van deze soorten is vaak sterk veranderd en zelfs nauwelijks meer als kreeftachtig te herkennen. Roeipootkreeftjes leven in zoet, brak en zout water alsmede in waterrijke moskussens.

#### Cyclus

In alle gevallen voltrekt de levenscyclus zich volgens het volgende schema: ei, tot tien larvale ontwikkelingsstadia (waarvan de eerste stadia nauplius heten en de daaropvolgende stadia copepodiet), volwassen dier. De cyclus kan een enkele keer geheel parasitair zijn, maar vaker geheel niet-parasitair

of gedeeltelijk parasitair. Bij de laatste mogelijkheid is het volwassen stadium parasitair en de jongere stadia vrijlevend. Bij een enkele groep (Monstrilloida) zijn juist de larven parasitair en zijn de volwassen dieren vrijlevend. Bij zoetwaterroeipootkreeftjes kunnen er verschillende generaties per jaar zijn. Bij veel mariene soorten brengen de laatste larvale stadia (copepodiet) de winter in dieper water door. Er zijn dan twee generaties, namelijk één die in voorjaar en zomer aanwezig is en één die bij het aanbreken van de winter 'onderduikt' om bij het volgende voorjaar op te duiken en zich voort te planten. Binnen de verschillende roeipootkreeftjes zijn er nog veel variaties op deze levenscycli. Bij een aantal parasieten verraadt alleen de aanwezigheid van nauplius- en/of copepodietstadia in hun ontwikkeling dat het copepoden zijn.

#### Ecologie

Vrijlevende roeipootkreeftjes zijn filtervoeders of carnivooren. Parasitaire roeipootkreeftjes en commensalen zijn gevonden bij praktisch alle gewervelde en ongewervelde dieren die in het water leven of daar een deel van hun levenscyclus in doorbrengen. De parasitaire soorten leven van het



weefsel, het bloed of het slijm van hun gastheren. Parasitaire roeipootkreeftjes kunnen veel schade veroorzaken bij de in het water levende gastheren, met name vissen. Bij het kweken van vissen kan infectie met parasitaire roeipootkreeftjes catastrofaal zijn. De zalmkweek heeft bijvoorbeeld te lijden van massale infecties met soorten van de genera *Caligus* en *Lepocephtheirus*. Daarentegen zijn *Cyclops*-soorten juist nuttig; ze spelen een rol bij de bestrijding van de larven van malariamuggen in warmere landen. Andere soorten kunnen schadelijke bacteriën opruimen.

#### Diversiteit

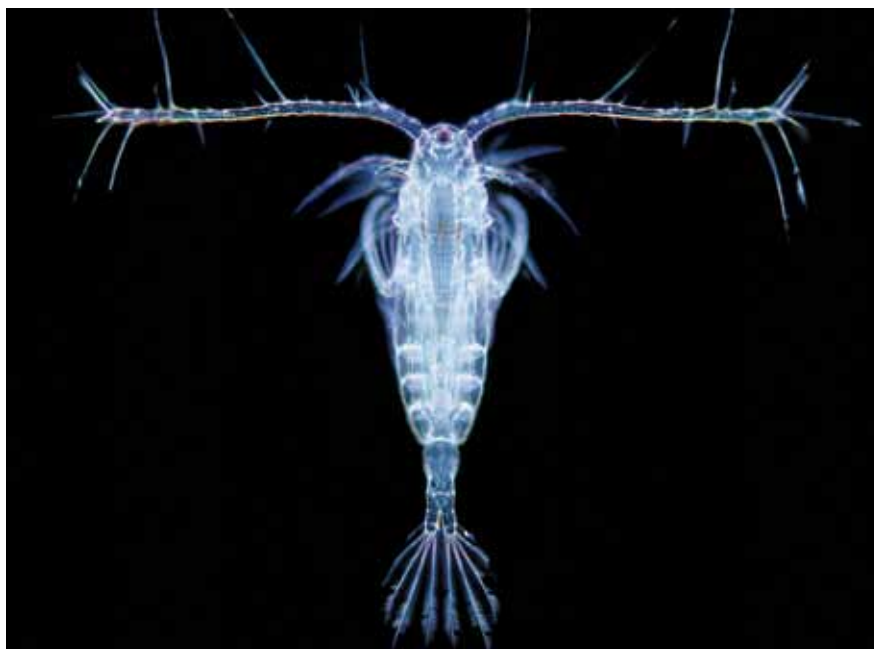
Er zijn ongeveer 11.500 soorten roeipootkreeftjes beschreven (BOXSHALL & HALSEY 2004). Mogelijk zijn er zo'n 15.000 soorten in totaal. In Nederland zijn 280 gevestigde soorten bekend, waaronder enkele exoten, en worden nog ongeveer 25 soorten verwacht (W. Vervoort pers. obs.). Vier soorten zijn alleen maar uit Nederland bekend: *Darcythompsonia neglecta*, *Schizopera (Schizopera) compacta*, *Sphaeronella devosae* en *Sphaeronella ecaudata*.

#### Voorkomen

Vele aquatische milieus – de Noordzee, het getijdegebied, het IJsselmeer, de Zeeuwse wateren en de rivieren en meren – zijn zeer rijk aan soorten. Roeipootkreeftjes scoren qua individuenrijkdom, en mogelijk ook biomassa, waarschijnlijk het hoogst op aarde. De dichtheid per (water)volumeeenheid kan zo hoog zijn dat de waterkolom door de aanwezigheid van de diertjes gekleurd kan zijn. Er is in ieder geval één nieuwe soort verschenen sinds 1980: *Eurytemora americana*, waarschijnlijk aangevoerd met ballastwater (BAKKER 1972).

#### Determinatie

VAN BREEMEN 1908, GURNEY 1931, 1932, 1933, KABATA 1979, 2003, HUYS ET AL. 1996, GOTTO 2004, BOXSHALL & HALSEY 2004.



▲ *Acartia tonsa*

◀ *Sabelliphilus elongatus*

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Ostracoda (klasse)

### OSTRACODA - MOSSELKREEFTJES

KAREL WOUTERS

NEDERLAND 110 gevestigd, nog 60 verwacht  
WERELD ca. 9000 beschreven

Kleine kreeftachtigen waarvan het lichaam geheel omgeven wordt door een kalkachtige, tweekleppige schaal waardoor ze aan een mosseltje doen denken. De grootte is meestal 0,5-1,5 mm. De voortbeweging gebeurt voornamelijk met beide voelsprietparen en met pootjes. Mosselkreeftjes leven op de bodem in zowel zoet, brak als zout water.

#### Cyclus

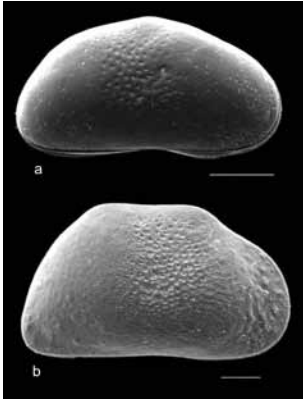
Uit het ei sluipt een larve (nauplius) die reeds een schaal heeft. Tijdens de groei vervelt het dier achtmaal, waarbij de oude schaal volledig wordt afgeworpen en een nieuwe schaal wordt gevormd. Het negende stadium is het volwassen stadium. De levensduur van mosselkreeftjes schommelt van enkele maanden tot ongeveer vier jaar. De meeste soorten hebben een seizoensgebonden levenscyclus, één per jaar dus. Andere hebben meerdere generaties per jaar, zodat het hele jaar door juvenielen kunnen worden aangetroffen. De meeste in zee levende mosselkreeftjes planten zich ge-

slachtelijk voort; toch zijn er soorten waarbij mannetjes zeldzaam zijn. Van de in Nederland levende zoetwatermosselkreeftjes zijn er zeer veel die zich parthenogenetisch voortplanten. Van sommige wordt af en toe een mannelijk exemplaar aangetroffen, van andere zijn in onze contreien nog nooit mannetjes waargenomen. Het meest tot de verbeelding sprekende voorbeeld van een soort zonder mannetjes is *Darwinula stevensoni* (superfamilie Darwinuloidea), een kosmopolitische zoetwatersoort die ook in Nederland voorkomt. Fossiele gegevens suggereren dat binnen deze superfamilie mannetjes afwezig zijn sinds ten minste 200 miljoen jaar.

#### Ecologie

Het voedsel van mosselkreeftjes bestaat uit algen, kiezelwieren, bacteriën, organisch afval, dood of levend plantaardig materiaal en soms resten van andere dieren. Door de aanwezigheid van een sterk verkalkte schaal zijn mosselkreeftjes zeer belangrijk in paleontologisch onderzoek.

▼  
*Cavernocypris subterranea* en  
*Pseudocandona zschokkei*  
 ▶▶  
*Cypria ophthalmica*



**Diversiteit**  
 In totaal zijn wereldwijd ongeveer 9000 soorten bekend (MARTENS ET AL. 2008, K. Wouters pers. obs.). In Nederland zijn 110 gevestigde soorten bekend, terwijl er nog zo'n 60, met name mariene, verwacht worden (ATHERSUCH ET AL. 1989, WOU-

TERS 1989, MEISCH ET AL. 1990, MEISCH 2000). Er zijn drie mosselkreeftjes van Nederlandse exemplaren beschreven: *Cypria ophthalmica* var. *subsalsa* (heden: *Cypria subsalsa*), *Aspidoncha limnorae* en *Redekea perpusilla*.

#### Voorkomen

Het getijdgebied en andere kustgebieden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan soorten. Mosselkreeftjes kunnen in grote aantallen voorkomen: in een brakwaterplas werden zo'n 1,8 miljoen individuen per m<sup>2</sup> aangetroffen (HEIP 1976). Door het verzamelen van mosselkreeftjes in beekbronnen van Zuid-Limburg werden in de jaren 1980 vier nieuwe soorten voor Nederland ontdekt: *Pseudocandona zschokkei*, *Cavernocypris subterranea*, *Potamocypris zschokkei* en *Psychrodromus olivaceus* (WOUTERS & BLESS 1986).

#### Determinatie

Zoet water: MEISCH 2000. Zout en brak water: ATHERSUCH ET AL. 1989, ANGEL 1993.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Malacostraca (klasse)

### MALACOSTRACA - ECHTE KREEFTACHTIGEN

CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 360 gevestigd (waarvan ca. 45 exoten)  
 WERELD ruim 37.690 beschreven



Leptostraca

Kreeftachtigen met een lichaam dat bestaat uit 20 segmenten met aanhangsels, namelijk een kop van zes segmenten, een borststuk van acht segmenten en een achterlijf van meestal zes segmenten, de telson niet meegerekend. Tot de Malacostraca behoren de groepen die we de typische kreeftachtigen zouden kunnen

noemen. In Nederland komen Leptostraca, bidsprinkhaankreeften (Stomatopoda), Bathynellacea, aasgarnalen (Mysida), vlokreeften (Amphipoda), pissebedden (Isopoda), naaldkreeftjes (Tanaidacea), zeekomma's (Cumacea), krill (Euphausiacea) en tienpotigen (Decapoda) voor, die hieronder worden besproken.



Bidsprinkhaankreeften - Stomatopoda



Aasgarnalen - Mysida



Vlokreeften - Amphipoda



Pissebedden - Isopoda



Naaldkreeftjes - Tanaidacea



Zeekomma's - Cumacea



Krill - Euphausiacea



Tienpotigen - Decapoda

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Malacostraca (klasse) ▶ Phyllocarida (subklasse) ▶ Leptostraca (orde)

### LEPTOSTRACA

ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 1 gevestigd  
 WERELD ca. 40 beschreven

Leptostraca worden tot ongeveer 12 mm groot en onderscheiden zich vooral van andere kreeftachtigen door de aanwezigheid van een beweegbaar rostrum, zeven achterlichaamsegmenten en een relatief grote tweekleppige carapax (schild) dat het borststuk en een deel van het achterlijf be-

dekt. De poten van het borststuk zijn bladvormig (KLUIJVER & INGALSUO 2004, MAUCLINE 1984). De in Nederland voorkomende soort *Nebalia bipes* is verder herkenbaar aan de volledig ontwikkelde ogen die rood zijn bij levende individuen (KLUIJVER & INGALSUO 2004, MAUCLINE 1984). Alle soorten zijn marien.

### Cyclus

Leptostraca zijn tweeslachtig, waarbij het vrouwtje de eieren draagt totdat ze uitkomen. Hoewel de larven sprekend op de volwassen stadia lijken is de typische carapax nog niet volledig volgroeid als ze uit de eieren komen. Bij *Nebalia bipes* onderscheiden de mannetjes zich vooral van de vrouwtjes door het tweede paar van antennen die bij mannetjes aanzienlijk langer zijn, dat wil zeggen zo lang als hun lichaam, dan bij vrouwtjes (KLUIJVER & INGALSUO 2004).

### Ecologie

De in Nederland voorkomende *Nebalia bipes* warrelt detritus op van de bodem en filtert deze met zijn monddelen. Ook worden grotere stukken detritus en aas gegeten, zelfs van de eigen soort.

### Diversiteit

Wereldwijd komen ongeveer 40 soorten Leptostraca voor (HANLEY & MARTIN 2005), verdeeld over drie families. Verwacht wordt dat de werkelijke diversiteit vele malen groter is (HANLEY & MARTIN 2005). In Nederland komt alleen de soort *Nebalia bipes* voor (DAAN & MULDER 2005). Deze behoort tot de familie Nebaliidae waarin tot nu toe 28 soorten beschreven zijn.

### Voorkomen

Leptostraca komen voor in uiteenlopende mariene habitats van de getijdzone tot op dieptes van 6000 m. De meeste soorten hebben een voorkeur voor modderige, zuurstofarme bodems. *Nebalia bipes* heeft in Nederland een voorkeur voor de kustgebieden waar hij op de bodem leeft op dieptes van 5-60 m (KLUIJVER & INGALSUO 2004).

### Determinatie

MAUCHLINE 1984, KLUIJVER & INGALSUO 2004.



◀ *Nebalia bipes*

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Malacostraca (klasse) ▶ Hoplocarida (subklasse) ▶ Stomatopoda (orde)

**STOMATOPODA - BIDSPRINKHAANKREEFTEN**  
ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

**NEDERLAND** 1 gevestigd  
**WERELD** ca. 450 beschreven

Bidsprinkhaankreeften zijn langwerpige, afgeplatte kreeftachtigen met gesteelde, vaak T-vormige ogen en een carapax (schild) dat de eerste twee segmenten van het borststuk omvat. Het voorste paar poten is uitgegroeid tot grote klauwen die lijken op die van bidsprinkhanen. Er zijn drie paar looppoten aanwezig. Alle soorten leven in het mariene milieu.

### Cyclus

Bidsprinkhaankreeften kunnen zich wel 20-30 keer in hun leven voortplanten. Bij het hierbij behorende paringsritueel kunnen de individuen van de meeste soorten zich actief laten oplichten. Lichtsignalen worden bij veel bidsprinkhaankreeften dan ook veelvuldig gebruikt in de communicatie met soortgenoten. Hoewel de meeste soorten solitair leven en alleen bij de paring hun soortgenoten opzoeken, leven de mannetjes en vrouwtjes van sommige soorten hun hele leven monogaam bij elkaar.

### Ecologie

Bidsprinkhaankreeften zijn relatief agressieve jagers die met hun klauwen vanuit holletjes actief kleine prooien neerslaan of spietsen en openen.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn er circa 450 soorten beschreven (SCHRAM & MÜLLER 2004), in Nederland is slechts één soort geregistreerd (HOLTHUIS 1950): *Rissoides desmaresti*.

### Voorkomen

Bidsprinkhaankreeften zijn uitsluitend in zout water te vinden en leven daar meestal in holletjes en gaten in de bodem (HOLTHUIS 1950). De meeste soorten leven in tropische en subtropische wateren van de de Indische en Pacificse Oceaan. In gematigde gebieden komen relatief veel minder soorten voor. *Rissoides desmaresti* is slechts enkele malen waargenomen in de Nederlandse wateren, ver uit de kust, zoals op de Bruine Bank (HOLTHUIS 1950).

### Determinatie

HOLTHUIS 1950.



▼ Bidsprinkhaankreeft  
*Rissoides desmaresti*

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Bathynellacea (orde)

## BATHYNELLACEA

ARJAN GITTEMBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 1 gevestigd  
WERELD ca. 200 beschreven

Bathynellacea zijn zeer kleine (0,5-3 mm) blinde, wormachtige kreeftachtigen met een enigszins cilindrisch lichaam (CAMACHO ET AL. 2002). In tegenstelling tot de meeste andere kreeftachtigen missen ze een carapax (schild). Ze leven over het algemeen ondergronds in het grondwater (CAMACHO ET AL. 2002), wat volgens Coineau (2000) mogelijk gerelateerd is aan het feit dat de volwassen dieren sterk op het larvale stadium lijken.

### Cyclus

De vrouwtjes en mannetjes moeten blijven vervellen om zich voort te kunnen planten. Vrouwtjes leggen hierbij één ei per keer. De embryonale ontwikkeling duurt bij de in Nederland voorkomende soort *Antrobathynella stammeri* negen maanden. De larve die uit het ei komt lijkt sprekend op het volwassen stadium met als enige verschil dat het nog niet hetzelfde aantal poten heeft. De poten ontwikkelen zich bij de hierop volgende vervellingen (CAMACHO ET AL. 2002). Bathynellacea worden over het algemeen ongeveer twee jaar oud.

### Ecologie

Bathynellacea voeden zich met detritus, bacteriën en schimmels welke aanwezig zijn in het grondwater tussen de zand-

korrels. Enkele soorten zijn ook eencelligen de baas met hun scherp getande kaken.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 200 soorten beschreven (CAMACHO ET AL. 2002, FIERS 2007). In Nederland is slechts één soort bekend (NOTENBOOM & BOOM 1990); *Antrobathynella stammeri*.

### Voorkomen

Bathynellacea leven meestal in zoet grondwater, hoewel sommige soorten ook licht brak water tolereren. Alle soorten prefereren een donkere omgeving, waarbij de meeste ondergronds in grotten en tussen het zand in het grondwater leven, maar sommige ook diep op de bodem van meren te vinden zijn (CAMACHO ET AL. 2002). Hoewel van Bathynellacea vaak wordt verondersteld dat ze zeldzaam zijn, hebben ze een wereldwijde verspreiding (FIERS 2007). Ze zijn ondergronds in alle continenten gevonden, de polen uitgezonderd (CAMACHO ET AL. 2002). *Antrobathynella stammeri* is in Montferland (GE) en Noord-Brabant gevonden (NOTENBOOM & BOOM 1990).

### Determinatie

HUSMANN 1964, NOTENBOOM & BOOM 1990, FIERS 2007.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Mysida (orde)

## MYSIDA - AASGARNALEN

ARJAN GITTEMBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 16 gevestigd (waarvan 2 exoten)  
WERELD ruim 1100 beschreven

Mysida zijn kreeftachtigen die erg op garnalen lijken. In tegenstelling tot garnalen, zijn de meeste aasgarnalen een stukje kleiner en ligt het achterste gedeelte van het rug-schild vrij en is dit dus niet vergroeid met de borstsegmenten. Verder hebben ze plaatvormige uitsteeksels aan de

basis van hun poten en hebben de volwassen vrouwtjes een broedbuidel. De verschillende soorten leven in zout, brak en/of zoet water.

### Cyclus

Aasgarnalen doen aan geslachtelijke voortplanting en vertonen broedzorg. Na de bevruchting houdt het wijfje de eieren bij zich in een broedbuidel (marsupium). Na enkele vervellingen worden ze los in het water gelaten, waarna ze het volwassen stadium bereiken. Een van de meest algemene soorten in Nederland, de brakwataasgarnaal *Neomysis integer*, plant zich in twee generaties per jaar voor. De overwinterende generatie broedt hierbij in april en mei en de voorjaarsgeneratie begint te broeden in juni-juli (BORGHOUTS 1978). De meeste soorten worden één of twee jaar oud.

### Ecologie

Het merendeel van de aasgarnalen zijn omnivore filtervoeders op algen, detritus en allerlei plankton (MELAND 2002). Er bestaan ook enkele aaseters en predatoren, waarbij ze als dierlijk voedsel vooral kleine kreeftachtigen zoals roeipootkreeftjes (Copepoda) nuttigen (BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983). Zelf vormen aasgarnalen belangrijk voedsel voor veel soorten vissen (BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983). De exoot *Hemimysis anomala*, de Kaspische aasgarnaal, kan in zeer grote aan-

▼  
Roodbuikaasgarnaal  
*Hemimysis lamornae*



tallen voorkomen en zo een flinke achteruitgang veroorzaken van bijvoorbeeld watervlooien, mosselkreeftjes, raderdieren en ongewervelde predatoren (KETELAARS ET AL. 1999).

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er meer dan 1100 soorten beschreven (ANDERSON 2010A). In Nederland zijn 16 gevestigde soorten vastgesteld (BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983). Hieronder bevinden zich twee exoten, de geïntroduceerde Kaspische aasgarnaal *Hemimysis anomala* (FAASSE 1998) en *Limnomysis benedeni*, die Nederland op eigen kracht door de aanleg van het Rijn-Main-Donaukanaal heeft kunnen bereiken (KELLEHER ET AL. 1999).

#### Voorkomen

Van de aasgarnalen in Nederland leven de meeste vooral in zee langs onze kusten, hoewel veel soorten iets minder zout water ook tolereren. Een van de door duikers meest

geziene soorten is de roodbuikaasgarnaal *Hemimysis la-mornae* die zich in groepjes in gaten schuil houden. Verscheidene soorten leven als plankton, soms in uitgebreide groepen. De brakwataasgarnaal *Neomysis integer* komt zowel in zoet, als brak en zout water algemeen voor. *Limnomysis benedeni* is een zoetwatersoort. De exotische Kaspische aasgarnaal *Hemimysis anomala* leeft vooral in zoet water en soms in brak water (WOLFF 2005), waar hij vaak tussen het wier of in gaten tussen de stenen van een dijk te vinden is. Deze soort, die oorspronkelijk uit de Kaspische en Zwarte Zee komt, werd als visvoedsel uitgezet in een aantal wateren in de voormalige Sovjet-Unie. Van hieruit hebben de populaties zich flink uitgebreid via rivieren en de Oostzee, maar waarschijnlijk ook met ballastwater (VLIZ ALIEN SPECIES CONSORTIUM 2008).

#### Determinatie

BACESCU 1954, BORGHOUTS-BIERSTEKER 1983, TATTERSALL & TATTERSALL 1951.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Amphipoda (orde)

### AMPHIPODA - VLOKREEFTEN

DIRK PLATVOET

NEDERLAND ca. 180 gevestigd (waarvan 12 exoten), nog 16 verwacht  
WERELD ca. 6000 beschreven

Vlokreeften zijn Malacostraca die over het algemeen zijdelings zijn afgeplat. Het lichaam bestaat uit 19 segmenten waarvan er zes versmolten zijn tot de kop (cephalon). Bij de meeste vlokreeften zijn de eerste twee pootparen voorzien van klauwtjes, naar achteren gevolgd door vijf paar looppoten (pereopoden), drie paar zwempoten (pleopoden) en drie paar uropoden. De aan het eind van het lichaam gelegen anus wordt van boven afgedekt door het telson. De eerste twee pootparen met de klauwtjes (gnathopoden) kunnen variëren van sterk vergroot tot sterk gereduceerd. De zwempoten verzorgen, naast hun zwemfunctie, ook een waterstroom langs de kieuwen waardoor voldoende zuurstof opgenomen kan worden. Vlokreeften leven in zoet, brak en zout water, en kunnen ook sub- of semiterrestrisch zijn.

#### Cyclus

Vlokreeften zijn van gescheiden geslacht en de mannetjes bevruchten de eieren door hun sperma bij de vrouwtjes los

te laten. Bij de vrouwtjes bevinden zich aan de looppoten de broedplaten die samen de broedbuidel vormen waarin de eieren worden 'uitgebroed' tot volledig ontwikkelde juvenielen. De levensduur van vlokreeften is sterk afhankelijk van de omgevingstemperatuur. In stabiele, koude systemen, zoals de diepzee en ondergrondse watersystemen met een constante temperatuur, kan de levensduur meerdere jaren zijn en de dieren kunnen dan enorm groot worden (tot 25 cm lang). In minder stabiele situaties kunnen de generaties elkaar snel opvolgen en kan de levensduur veel minder dan een jaar kan zijn.

#### Ecologie

Verskillende soorten kunnen een zeer verschillend dieet hebben. Het merendeel zoekt actief naar voedsel en is omnivoor, terwijl andere soorten filtervoeders, roofdieren of ectoparasieten bij vissen zijn. Bij sommige soorten zijn aanpassingen aan een bepaalde voedingswijze goed te herkennen, maar veel soorten kunnen zich juist aan veel ver-

◀◀  
*Dexamine thea*

▼  
*Ischyrocerus anguipes*





▲  
Spookkreeftje  
*Caprella mutica*

schillende situaties aanpassen. Dit maakt dat ze tot de meest succesvolle invasieve diergroepen behoren. Vlokkreeftjes kunnen enorme dichtheden behalen, waardoor ze een zeer belangrijk voedselbron vormen voor veel, vooral jonge, vis.

#### Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd zo'n 6000 soorten beschreven (BARNARD & KARAMAN 1991), maar er worden met hoge snelheid nieuwe soorten beschreven – met name in Azië – dus dit aantal zal de komende jaren sterk toenemen. In Nederland zijn 180 gevestigde soorten bekend (DEN HARTOG 1963, 1964, FAASSE & VAN MOORSEL 2000, FAASSE & STIKVOORT 2002, FRANSEN & SMEENK 1991, HOLTHUIS 1983, PINKSTER 1993, PLATVOET & PINKSTER 1995,

STOCK 1966, D. Platvoet pers. obs.), waaronder 12 exoten. Er worden nog 16 exoten verwacht.

#### Voorkomen

Vlokkreeften komen in vrijwel alle biotopen voor en kunnen worden gevonden van de diepzee tot op zo'n 5000 m hoogte. Van de 180 Nederlandse soorten zijn er 140 marien, 15 leven in brak water, 11 in zoet water en 14 zijn sub- of semiterrestrisch (bij zoet of zout water). De meeste soorten zijn bodembewoners, maar er zijn ook pelagische soorten. Naast de vrijlevende soorten, zijn er ook die commensaal leven in sponzen en andere vastzittende of vrijlevende organismen. Andere, zoals de slijkgarnalen (Corophiidae), spinnen kokertjes om in te leven. Vlokkreeften kunnen in enorme dichtheden voorkomen. De slijkgarnalen kunnen oppervlakten van stenen bedekken in een dichtheid van meer dan 100.000 individuen per m<sup>2</sup>. Bij gammariden (Gammaridae) kan dit aantal oplopen tot 60.000, waarbij ze tot 95% van de macrofaunabiomassa kunnen uitmaken. In zee is sprake van de komst van zuidelijke soorten, met name uit het Mediterrane gebied, maar ook van Oost-Aziatische en Amerikaanse oorsprong. Na opening van het Rijn-Main-Donaukanaal hebben zich vijf Pontokaspische soorten in Nederlandse zoete tot licht brakke binnenwateren gevestigd. Door de komst van exoten is een aantal gevestigde soorten naar refugia verdreven. Voor de uit zijn voorkeursbiotoop verdreven soort *Gammarus duebeni* geldt bijvoorbeeld dat deze alleen nog voorkomt in gebieden met een sterk verhoogd zoutgehalte, een situatie die de nieuwe invasieve soorten niet tolereren. Mogelijk dat enkele soorten zullen verdwijnen door de invasieve nieuwkomers.

#### Determinatie

SHELLENBERG 1942, LINCOLN 1979, BARNARD & BARNARD 1983, PINKSTER & PLATVOET 1986, BARNARD & KARAMAN 1991, BOUSFIELD & HOOVER 1997, EGGERS & MARTINS 2001.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Isopoda (orde)

#### ISOPODA - PISSEBEDDEN

MATTY P. BERG

NEDERLAND 86 gevestigd (waarvan 18 exoten), nog 11 verwacht  
WERELD 11.437 beschreven

Afgeplatte Malacostraca (1-45 mm) waarbij de eerste twee segmenten van het borststuk met de kop zijn vergroeid. Pissebedden zijn relatief klein, met zeven paar poten van gelijke vorm en grootte. Ze missen een kopborststuk, een soort schild dat de kop bedekt, dat bij andere Crustacea wel aanwezig is. Gasuitwisseling vindt plaats via gespecialiseerde, kieuwachtige pleopoden, aan de achterkant van het lichaam. Bij landpissebedden zijn deze pleopoden omgevormd tot een soort 'long', zichtbaar aan de onderkant van het lichaam. De ogen staan nooit op steeltjes, maar liggen op het lichaam. Het laatste abdominale segment is versmolten met het telson, tot een pleotelson. De onderorde Gnathiidea wordt soms als aparte orde onderscheiden. Pissebedden komen voor in zee, in zoet water én op het land.

#### Cyclus

De meeste pissebedden planten zich geslachtelijk voort. Sommige soorten zijn echter parthenogenetisch, waarbij de

vrouwjes alleen dochters voortbrengen via onbevuchte eieren. Bij de soorten met een geslachtelijke voortplanting vindt de spermaoverdracht direct plaats via paring (WARBURG 1994). Bij de meeste soorten worden bevruchte eieren overgebracht naar de broedbuidel, die gevormd wordt door plaatvormige uitsteeksels tussen de poten. Uit het ei komt een manca, die al sterk lijkt op een volwassen pissebed. In de broedbuidel ontwikkelen de manca's tot jonge pissebedden. Als de jongen groot genoeg zijn om voor zichzelf te zorgen, scheurt de broedbuidel open, de jonge pissebedjes vrijlatend. Die zijn geheel zelfstandig. Buiten de buidel vervellen de jonge dieren nog een aantal maal totdat ze volwassen zijn. Bij sommige soorten waterpissebedden worden de eieren binnen het lichaam gedragen. Pissebedden worden zo'n 1,5-2,5 jaar oud en maximaal zo'n negen jaar.

#### Ecologie

De land- en zoetwaterdieren zijn zonder uitzondering detrivoor. Ze leven van afgestorven blad, schimmels en bacteriën,



◀◀ *Eluma caelatum*

◀ Havenpissebed  
*Ligia oceanica*



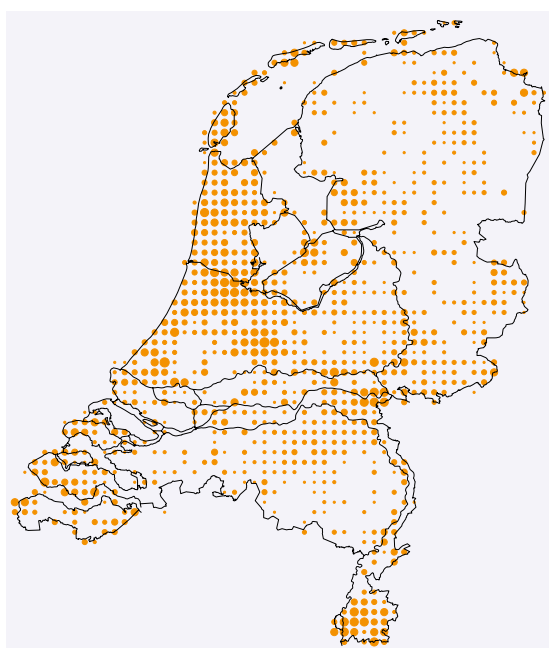
◀◀ *Idotea pelagica*

◀ Kleipissebed  
*Trachelipus rathkii*



*hoffmannseggii*, leeft alleen in mierennesten, waar ze allerlei afvalproducten eten; ze zijn dus niet parasitair. Sommige zeewatersoorten zijn zeer specialistisch en leven parasitair op vissen of in de bek van vissen of op en in andere kreeftachtigen. Andere zeewatersoorten leven van hout of detritus. Van sommige landpissebedden wordt vermoed dat ze schadelijk zijn in de kasteelt. Sommige zeepissebedden worden als schadelijk ervaren voor zeeweringen met hout als belangrijke component. Het ontbreken van een zwemmende fase in de levenscyclus van waterpissebedden is een beperkende factor in hun verspreiding. Landpissebedden zijn zonder uitzondering slechte verspreiders. Land- en zoetwatersoorten zijn door hun hoge aantallen essentieel voor het op gang houden van de voedselkringloop in de bodem en het water.

◀◀ Mierenpissebed  
*Platyarthrus hoffmannseggii*



◀◀ Aantal soorten pissebedden per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 21-25 soorten. Bij inventarisaties heeft vooral Noord-Holland veel aandacht gekregen waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.

**Diversiteit**

Er zijn 11.437 pissebedsoorten beschreven (SCHOTTE ET AL. 2008). Hiervan zijn 86 soorten voor Nederland gemeld, waarvan 18 exoten (BERG ET AL. 2008, HUWAE & RAPPÉ 2003). Er worden nog 11 soorten voor Nederland verwacht (BERG 1997). De Nederlandse landpissebeddenfauna is relatief goed onderzocht. De kans dat nog nieuwe soorten die wel in het nabije buitenland voorkomen in Nederland worden gevonden is niet zo heel groot.

**Voorkomen**

Soortenrijke gebieden zijn de Noordzee, grote zoetwaterlichamen, loofbossen in kleigebieden, het rivierengebied en hellingbossen in het Zuid-Limburgse heuvelland (BERG ET AL. 2008, HUWAE & RAPPÉ 2003). Er kunnen tot tien soorten landpissebedden per 100 m<sup>2</sup> of 25 soorten per 5x5km-hok aangetroffen worden (BERG ET AL. 2008, PAOLETTI & HASSALL 1999). Dichtheden kunnen oplopen tot gemiddeld tien landpissebedden per m<sup>2</sup>, waarbij er wel een duidelijke clustering kan optreden, met honderden individuen bij elkaar op een

aas en in minder mate van levende plantenwortels en zaailingen. Eén landpissebed, de mierenpissebed *Platyarthrus*

plek (PAOLETTI & HASSALL 1999). Bij zoetwaterpissebedden is een dichtheid van 586 exemplaren per m<sup>2</sup> vastgesteld (ADCOCK 2006). Van zeewaterpissebedden kunnen vijf soorten per 2000 g wier (versgewicht) en twaalf individuen per 10 g wier (drooggewicht) voorkomen (INGOLFSSON 1995, VIEJO & ÅBERG 2003). Er zijn sinds 1758 waarschijnlijk geen soorten uit Nederland verdwenen. Wel konden sinds 1980 zes nieuwe land- en negen nieuwe waterpissebedsoorten aan de lijst worden toegevoegd (BERG ET AL. 2008, HUWAE & RAPPÉ 2003). Deze

nieuwe soorten konden vastgesteld worden door een toegenomen aandacht voor deze groep en waren waarschijnlijk al aanwezig.

#### Determinatie

Bijna alle soorten: HOLTHUIS 1956. Landpissebedden: OLIVER & MEECHAN 1993, BERG & WIJNHOFEN 1997. Waterpissebedden: GLEDHILL ET AL. 1993, HUWAE & RAPPÉ 2003. Zeepissebedden: NAYLOR 1972, HOLDICH & JONES 1983.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Tanaidacea (orde)

### TANAIDACEA - NAALDKREEFTJES

A. (TON) VAN HAAREN, ARJAN GITTENBERGER & CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 2 gevestigd

WERELD 1100 beschreven

Tanaidacea zijn pissebedachtige kreeftachtigen van meestal slechts enkele millimeters groot. De carapax (schild) bedekt de eerste twee segmenten van het borststuk. Het tweede paar aanhangsels van het borststuk is vergroot en voorzien van een schaar. Vrouwjes zijn in het bezit van een broedbuidel, gevormd door plaatvormige uitsteeksels aan de pootbases (HOLDICH & JONES 1983, HOLTHUIS 1956). De meeste soorten leven in zout water, enkele soorten in brak of zoet water.

#### Cyclus

Naaldkreeftjes planten zich geslachtelijk voort en enkele soorten zijn tweeslachtig (HOLDICH & JONES 1983). Bij hermafrodieten is meestal sprake van protogynie (SIEG 1980), dat wil zeggen dat het individu van vrouw in man verandert, terwijl bij de meeste andere hermafrodiete 'Crustacea' het mannelijke stadium voorafgaat aan het vrouwelijke stadium, ook wel protandrie genoemd. Ze maken kokertjes van (meestal) slib waarin de paring plaatsvindt en die tevens als broedkamer dient. In *Heterotanaeis oerstedii* ontwikkelt het eerste larvale stadium (manca I) zich in de broedzak van het vrouwje. Na vervelling in het tweede larvale stadium (manca II) verlaat de larve de broedzak en de broedkamer en vestigt zich in de bodem om zelfstandig een nieuwe slibkoker te maken. De vrouwjes van *Tanaeis dulongii* voeren de manca extra dooier juist voordat de jongen uit de broed-

zak komen (JOHNSON & ATTRAMADAL 1982). Hierna volgen nog twee vervellingen tot juveniel mannetje of vrouwje. Naaldkreeftjes missen in tegenstelling tot de meeste andere kreeftachtigen een planktonisch stadium. Ze kunnen voor zover bekend één tot enkele jaren oud worden.

#### Ecologie

Hoewel de meeste soorten kleine planktonische voedseldeeltjes uit het water filteren met hun monddelen, jagen sommige ook actief op hun voedsel, waaronder kiezelwieren en nematoden (BARNES 1982).

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 1100 soorten bekend (ANDERSON 2010A). In Nederland zijn twee gevestigde soorten vastgesteld: *Heterotanaeis oerstedii* en *Tanaissus liljeborgi*. Sinds 2006 wordt de exoot *Sinelobus stanfordi* in Nederland aangetroffen. Het lijkt erop dat deze soort zich in Nederland zal gaan vestigen (GITTENBERGER ET AL. 2010, VAN HAAREN & SOORS 2009). Daarnaast zijn er drie soorten die wel eens op het strand aanspoelen maar zich niet in Nederland voortplanten: *Apeudes talpa*, *Leptocheilia dubia* en *Tanaeis dulongii* (niet-gevestigde soorten).

#### Voorkomen

De meeste soorten Tanaidacea zijn marien, maar er zijn wereldwijd ook enkele soorten die in brak en zoet water kunnen leven, zoals de exoot *Sinelobus stanfordi* die voorkomt in enkele Nederlandse estuaria en *Heterotanaeis oerstedii* welke typisch is voor brakke wateren. Deze laatste soort werd voor de afsluiting van de Zuiderzee nog in de brakke Noord-Hollandse binnenwateren gevonden, maar recentere vondsten zijn niet bekend. Verder leven ze meestal op een zandige tot modderige bodem. Daarvoor hebben ze een paar poten dat is aangepast aan het graven in de modder (BARNES 1982). De bekende Nederlandse soorten leven vooral in de ondiepere delen, meestal de eerste paar meters, maar in de volle Noordzee tot zo'n 50 m diep. Het voorkomen van *Tanaopsis graciloides* op de Oestergronden is in 2010 bevestigd. De status van deze soort is nog onduidelijk en hij wordt voorlopig nog niet tot de gevestigde soorten gerekend. Uit het buitenland zijn vele diepzeesoorten bekend tot een diepte van meer dan 9000 m.

#### Determinatie

HOLTHUIS 1956, SIEG 1980, HOLDICH & JONES 1983.

▼  
*Sinelobus stanfordi*





Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Cumacea (orde)

**CUMACEA - ZEEKOMMA'S**

ARJAN GITTENBERGER &amp; CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 11 gevestigd, nog enkele verwacht  
WERELD ca. 1600 beschreven

Zeekomma's zijn kleine, doorzichtige tot witgelige kreeftachtigen van 2,5-22 mm groot. Het lichaam bestaat uit een voorste tonvormig gedeelte en een veel dunnere, iets langere, staart, die aan het einde gevorkt is (LAVALEYE 1984). De eerste drie segmenten van het lichaam worden omgeven door de carapax (schild). Achter de carapax volgen nog vijf segmenten die met de carapax de romp (pereion) vormen. Het pereion draagt vijf paar poten waarvan het laatste paar vaak naar achteren wijst en gebruikt wordt om te graven. De staart (pleon) bestaat uit zes segmenten. Bij de meeste Nederlandse soorten hebben de vrouwtjes geen poten aan de staart, de mannetjes echter kunnen er nul tot drie, of vijf paar hebben. Alle soorten zijn marien.

**Cyclus**

Alle soorten planten zich geslachtelijk voort. Zeekomma's leven ongeveer een jaar, waarbinnen ze twee maal jongen voortbrengen. Bij de paring omklemt het mannetje het vrouwtje met zijn tweede paar antennen. Na de bevruchting slaat het vrouwtje de eieren op in haar broedkamer (marsupium). Nadat de eieren zijn uitgekomen blijven de larven nog enige tijd in deze broedkamer totdat ze enkele keren verveld zijn en hun moeder verlaten in een stadium waarbij ze al sprekend op de volwassen dieren lijken. Hierna bereiken ze het volwassen stadium binnen enkele vervellingen (LAVALEYE 1984).

**Ecologie**

Zeekomma's voeden zich vooral met de in de bovenste laag van de zeebodem aanwezige micro-organismen en ander organisch materiaal. Hierbij filteren of grazen ze deze bovenste laag af (LAVALEYE 1984). Zeekomma's vormen, samen met bijvoorbeeld vlokreeftjes en aasgarnalen, een zeer belangrijke voedselbron voor allerlei vissoorten, maar met name platvissen die op de bodem naar prooiën zoeken.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn bijna 1600 soorten beschreven (ANDERSON 2010B). In Nederland zijn 11 gevestigde soorten geregistreerd (LAVALEYE 1984), maar door de geringe grootte en de cryptische levenswijze zijn er nog wel enkele extra soorten te verwachten.

▲  
*Cumopsis goodsirii***Voorkomen**

Van de gevestigde soorten komen er inmiddels twee niet meer in Nederland voor: *Diastylis rathkei* en *Lamprops fasciata*. Zij leefden in het brakke water van de Zuiderzee en zijn verdwenen nadat de Afsluitdijk was aangelegd (LAVALEYE 1984). De negen soorten die nu nog in Nederland voorkomen leven in de zee, meestal een klein stukje ingegraven in de zeebodem.

**Determinatie**

JONES 1976, LAVALEYE 1984.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► Euphausiacea (orde)

**EUPHAUSIACEA - KRILL**

ARJAN GITTENBERGER &amp; CHARLES H.J.M. FRANSEN

NEDERLAND 2 gevestigd  
WERELD ruim 91 beschreven

Euphausiacea zijn garnaalachtige kreeftachtigen die ook wel krill worden genoemd. Ze hebben een carapax (schild) die alle segmenten van het borststuk omvat maar de kieuwen niet bedekt. Alle soorten zijn pelagisch en leven in het mariene milieu.

**Cyclus**

Krill plant zich uitsluitend geslachtelijk voort. Afhankelijk van de soort, houden de vrouwtjes de bevruchte eieren bij zich totdat deze uitkomen of worden de bevruchte eieren in het water losgelaten (GÓMEZ-GUTIÉRREZ 2002). Bij de in Nederland voorkomende soort *Nyctiphanes couchi* houdt het vrouwtje de eieren bij zich in een speciale broedzak totdat ze uitkomen.

▼  
*Nyctiphanes couchi*

**Ecologie**

Krill filteren hun voedsel uit het water. Hoewel het over het algemeen alleseters (omnivoren) zijn, eten ze vooral plantaardig plankton. Zelf vormen ze de belangrijkste voedselbron voor baleinwalvissen.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn ten minste 91 soorten bekend (APPELLTANS ET AL. 2009). In Nederland zijn slechts twee soorten gevonden: *Nyctiphanes couchi* en *Meganyctiphanus norvegica* (BAAN & HOLTHUIS 1969, MEES ET AL. 1993).

**Voorkomen**

Krill komt in alle oceanen voor. De meeste soorten leven

pelagisch. In koude zeeën (niet in Nederland) kunnen ze voorkomen in dichtheden van 63.000 individuen per m<sup>3</sup>. Overdag zitten de meeste individuen van de in Nederland voorkomende soort *Nyctiphanes couchi* vlak boven de zeebodem, terwijl ze 's nachts meer aan de oppervlakte te vinden zijn (HICKLING 1925). *Nyctiphanes couchi* is in de Voordelta gevonden (MEES ET AL. 1993) en ver uit de kust (BAAN & HOLTHUIS 1969). Deze soort is inheems in de oostelijke Atlantische Oceaan (BODEN ET AL. 1955). *Meganyctiphanus norvegica* is zeldzaam en alleen ver uit de kust gevonden (BAAN & HOLTHUIS 1969).

**Determinatie**

MAUCLINE 1984, BAKER ET AL. 1990.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Malacostraca (klasse) ► Eumalacostraca (subklasse) ► **Decapoda (orde)**

**DECAPODA - TIENPOTIGEN**

CHARLES H.J.M. FRANSEN, ARJAN GITTEBERGER & BRAM KOESE

NEDERLAND 60 gevestigd (waarvan 12 exoten)

WERELD ca. 15.500 beschreven

Vaak grote Malacostraca (van 1 cm tot meer dan 3 m van schaar tot schaar bij de niet in Nederland voorkomende Japanse reuzenkrab *Macrocheira kaempferi*) waarbij de carapax (schild) alle segmenten van het borststuk omvat en ook de kieuwen bedekt. De ogen zijn gesteeld. De eerste drie paar aanhangsels van het borststuk dienen als extra monddelen (maxillipeden), de overige vijf paar als loop- of zwempoten. Het eerste paar (soms ook het tweede en derde) hiervan is voorzien van scharen. Bij krabben is het achterlijf sterk gereduceerd en onder het borststuk geklapt. In Nederland komen vertegenwoordigers van 18 families voor. Tot de orde behoren onder andere krabben, kreeften, garnalen, heremietkreeften en porcelijnkrabbetjes. Tienpotigen leven in zout, brak en zoet water en verscheidene soorten kunnen ook op het land geruime tijd in leven blijven.

**Cyclus**

Decapoda planten zich normaliter geslachtelijk voort met een inwendige bevruchting. In een enkel geval is ook parthenogenetische voortplanting waargenomen bij zoetwaterkreeften. In bepaalde groepen van garnalen kunnen de individuen tweeslachtig zijn. Dit hermafrodisme is meest pro-

drandisch, dat wil zeggen dat het individu gedurende zijn leven van sekse kan veranderen waarbij het eerst man is en daarna vrouw wordt. Bij veel krabbensoorten vangen de mannetjes een vrouwtje en houden deze onder hun lichaam vast totdat zij begint te vervellen. Op het moment dat dit is gebeurd draait het mannetje het vrouwtje snel om en vindt de bevruchting plaats. Na de vervelling blijft het lichaam van het vrouwtje voor enkele dagen relatief zacht. Het mannetje houdt daarom het vrouwtje ook na de bevruchting nog een tijd vast waarbij hij haar beschermt tegen predatoren totdat haar externe skelet weer is uitgehard. Uit de dui-zenden bevruchte eieren die het vrouwtje onder haar achterlichaam vasthoudt, ontwikkelen zich zwemmende krabbenlarven die meer op een kleine garnaal lijken dan op jonge krabbetjes. Deze larven doorlopen als zoöplankton enkele verschillende ontwikkelingsstadia totdat zich uiteindelijk een kleine krab vormt die zich op de bodem en tussen de stenen vestigt. In tegenstelling tot deze indirecte ontwikkeling zijn er ook soorten waarbij de ontwikkeling 'direct' plaatsvindt: uit de eieren ontwikkelt direct een miniatuur van het volwassen stadium. Tienpotigen worden tussen enkele maanden en zo'n 50 jaar oud.

▼  
Gestreepte Amerikaanse rivierkreeft

*Procambarus acutus*

►►  
Gewone hooiwagenkrab  
*Macropodia rostrata*





### Ecologie

De meeste Decapoda zijn aaseters en/of predatoren die de bodem afzoeken naar prooi. Ze zorgen er vaak voor dat vissen en andere organismen zodra ze doodgaan snel worden opgegeten, nog voordat ze gaan rotten. Zo vormen deze kreeftachtigen een belangrijk onderdeel van de voedselketen. Veel rivierkreeften zijn opportunistische omnivoren die in de praktijk vooral op waterplanten foerageren. Een hoge talrijkheid van exotische rivierkreeften (met name de rode Amerikaanse rivierkreeft *Procambarus clarkii*) kan leiden tot ecologische veranderingen in het water, zoals een degradatie van de plantengroei en vertroebeling van het water, met als gevolg een vermindering van de visstand. Ook graven deze soorten soms gangetjes in de oevers, met een zwakke waterwering als gevolg. Vele soorten worden door de mens geconsumeerd. In Nederland zijn dit met name de Noordzeekrab *Cancer pagurus*, de zeekreeft *Homarus gammarus* en de gewone of Hollandse garnaal *Crangon crangon*. De exoot Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* staat in zijn oorspronkelijke leefgebied (China) veelvuldig op het menu, maar in Nederland (nog) niet.

### Diversiteit

In totaal zijn wereldwijd bijna 15.500 soorten beschreven waaronder zo'n 6600 soorten krabben, bijna 4000 soorten garnalen en meer dan 600 soorten zoetwaterkreeften (DE GRAVE ET AL. 2009). Binnen Nederland zijn in totaal 83 soorten gemeld waarvan er 60 gevestigd zijn. Onder de gevestigde soorten bevinden zich 12 exoten: vijf krabben (*Eriocheir sinensis*, *Rhithropanopeus harrisi*, *Hemigrapsus sanguineus*, *H. takanoi* en *Callinectes sapidus*), zes rivierkreeften (*Astacus leptodactylus*, *Orconectes limosus*, *Orconectes virilis*, *Pacifastacus leniusculus*, *Procambarus acutus* en *Procambarus clarkii*) en één garnaal (*Palaemon macrodactylus*). Er zijn 23 soorten niet of nog niet gevestigd. Hieronder zijn veel op het strand aangespoelde exemplaren van krabben en een nog onvolledig gedetermineerde exotische rivierkreeft *Procambarus* (marmerkreeft) waarvan nog niet duidelijk is of deze in Nederland stand kan houden.

### Voorkomen

Decapoda zijn in zo goed als alle Nederlandse wateren te vinden. Hoewel de meeste soorten kreeften zoet water pre-

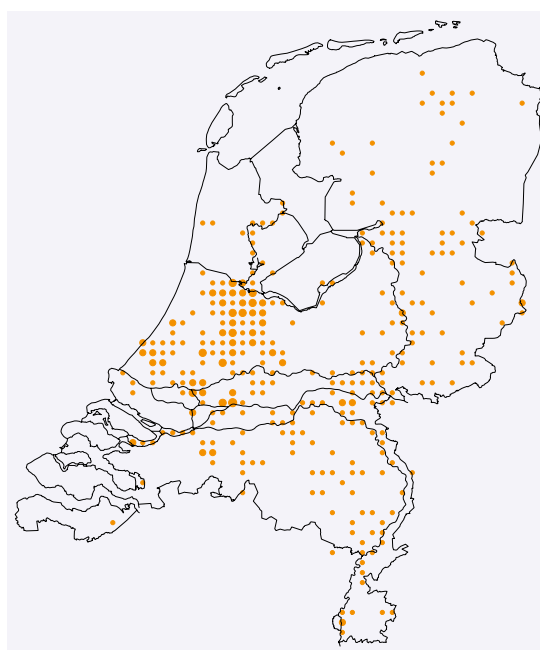
fereren, komen de meeste soorten krabben en garnalen in zout water voor. Er leeft echter ook een kreeft in zout water en één garnaal is in Nederlands zoet water te vinden. De Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* is een katadrome soort die als volwassen krab naar zee trekt voor de paring en eieren afzet. De jonge krabben keren terug naar het zoete water waar ze vier tot vijf jaar verblijven alvorens naar zee terug te keren (SOES ET AL. 2007). Veel soorten leven in kustgebieden, zoals de Waddenzee en langs dijken. Een groot aantal krabben komt verder uit de kust voor. Hieronder is een aantal soorten die in of op het zand leven zoals kiezelkrabben uit het genus *Ebalia*, zwemkrabben uit het genus *Liocarcinus* en modderkreeftjes uit de genera *Callinassa*, *Pestarella* en *Upogebia*. Opvallend is het grote aandeel exoten; veel (mariene) soorten zijn waarschijnlijk in Nederland gearriveerd via ballastwater. De eerste meldingen van soorten zoals de blaasjeskrab *Hemigrapsus sanguineus*, rugstreepgarnaal *Palaemon macrodactylus* en Chinese wolhandkrab *Eriocheir sinensis* kwamen uit Europese havens. Van hieruit hebben de soorten zich verder weten te verspreiden langs de Europese kusten. De exotische rivierkreeften zijn afkomstig



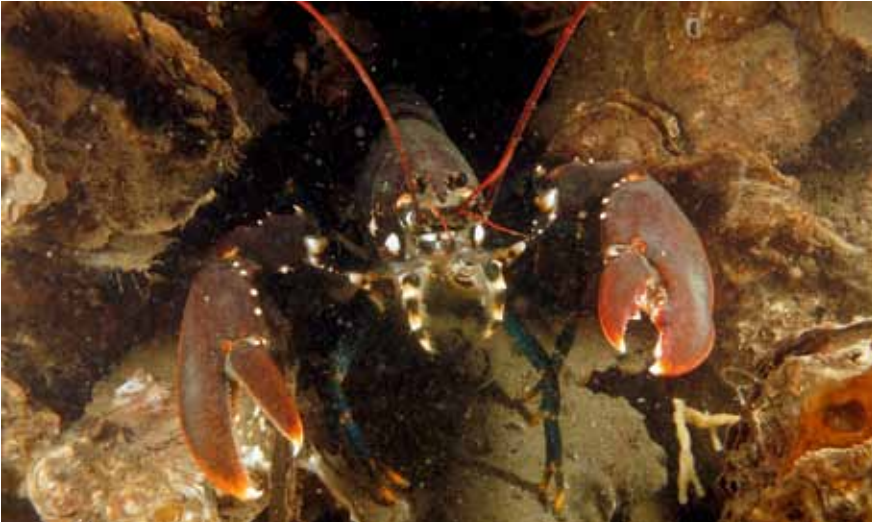
Gewone steurgarnaal  
*Palaemon elegans*



Strandkrab  
*Carcinus maenas*



Aantal waargenomen soorten zoetwaterkreeften per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: vier soorten. De gegevens hebben betrekking op zeven exoten en de inheemse Europese rivierkreeft *Astacus astacus*. Deze laatste komt nog maar op één plek bij Arnhem voor. Bron: eis-Nederland.



▲  
Zeekreeft  
*Homarus gammarus*

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse)

### HEXAPODA - ZESPOTIGEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN & MATTY P. BERG

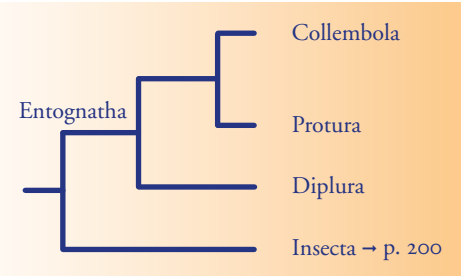
Geledpotigen waarvan het lichaam in principe in drieën is gedeeld: een kop, een borststuk (drie segmenten) en een achterlijf (maximaal 12 segmenten). De kop draagt doorgaans een paar samengestelde ogen, één paar voelsprietten, een bovenlip (labrum), een paar bovenkaken (mandibels), een paar onderkaken (maxillen) en een onderlip (labium). Het borststuk draagt drie paar poten, die voornamelijk gebruikt worden om te lopen, soms om te springen of graven, of zich vast te grijpen aan een plant of gastheer. Hexapoda komen nauwelijks voor in het mariene milieu. De Hexapoda omvatten naast de echte insecten (Insecta) drie ordes van kleine ongevleugelde bodemdieren met verzonken monddelen, vaak samengevat als Entognatha: springstaarten (Collembola), beentasters (Protura), tweestaarten (Diplura). In het laatste decennium was soms

uit de consumptie- of aquariumhandel. Verschillende soorten, zoals de rode Amerikaanse rivierkreeft *Procambarus clarkii*, gevlekte Amerikaanse rivierkreeft *Orconectes limosus* en geknobbelde Amerikaanse rivierkreeft *Orconectes virilis* kunnen zeer talrijk zijn in stilstaande of langzaam stromende wateren (SOES & VAN EEKELN 2006, SOES & KOESE 2010). De inheemse Europese rivierkreeft *Astacus astacus* is een zeer bedreigde soort geworden, die alleen nog maar in één gebied bij Arnhem (GE) voorkomt. Dit komt door biotoopvernietiging, maar ook doordat waarschijnlijk vele exotische kreeften een schimmel ('kreeftenpest', *Aphanomyces astaci*, zie Oomycota) hebben geïntroduceerd die fataal is voor deze soort.

#### Determinatie

Mariene soorten: HOLTHUIS ET AL. 1986, ADEMA 1991, SMALDON ET AL. 1993, HAYWARD & RYLAND 1995, LEEWIS 2002, INGLE & CHRISTIANSEN 2004.  
Zoetwatersoorten: SOUTY-GROSSET ET AL. 2006, KOESE 2008A.

NEDERLAND 19.920 gevestigd (waarvan ca. 300 exoten)  
WERELD ruim 1.018.000 beschreven



twijfel ontstaan over de monofylie van de Hexapoda, maar modern moleculair onderzoek naar nucleaire genen, onder andere in Nederland, heeft aangetoond dat Hexapoda wel degelijk monofyletisch zijn (TIMMERMANS ET AL. 2008, REGIER ET AL. 2010).



Springstaarten - Collembola



Beentasters - Protura



Tweestaarten - Diplura



Insecten - Insecta

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Collembola (subklasse)

### COLLEMBOLA - SPRINGSTAARTEN

MATTY P. BERG

Kleine (0,5-6,5 mm) Hexapoda met voelsprietten en enkelvoudige ogen, met één tot acht ocellen. Enkele soorten die diep in de bodem leven zijn blind. De monddelen liggen verzonken in de kop. Het lichaam is langgerekt tot bolvormig. Het achterlijf draagt aan het uiteinde een springvork ('springstaart') die in rust onder het lichaam naar voren is geklapt, maar plotseling naar achter kan veren waardoor het insect zichzelf de lucht in schiet. Bij soorten die diep in de bodem leven is de springvork gereduceerd of afwezig. Het

NEDERLAND 232 gevestigd, nog ruim 100 verwacht  
WERELD 8038 beschreven

achterlijf draagt aan de onderkant van het eerste lichaamssegment een ventrale tubus met daarin uitstulpbare zakken. Ademhaling vindt plaats via diffusie of een via een tracheëensysteem. De meeste springstaarten leven terrestrisch en enkele soorten leven in het zout- en zoetwatermilieu.

#### Cyclus

Bij de paring is geen sprake van directe spermaoverdracht, maar het mannetje zet een spermatofoor (een sperma-



◀◀  
*Allacma fusca*



◀  
*Isotomurus maculatus*



◀◀  
*Orchesella villosa*



◀  
*Tomocerus vulgaris*

pakketje op een steeltje) op de bodem af, waarna het vrouwtje deze opneemt. Spermatofoorproductie staat onder invloed van geurstoffen uitgescheiden door het vrouwtje (VERHOEF 1984). Sommige soorten vertonen baltsgedrag, waarbij het mannetje het vrouwtje naar de spermatofoor leidt. Bij soorten uit de familie Sminthuridae dragen de vrouwtjes de veel kleinere mannetje met hun antennes. De eieren worden in hoopjes afgezet in de bodem. Na het uitkomen vervellen de dieren continu, ook in het volwassen stadium. Na elke vervelling wisselt een reproductieve fase af met een eefase, althans in het adulte stadium. Sommige soorten zijn altijd parthenogenetisch, waarbij uit onbevuchte eieren alleen dochters voortkomen. Bij enkele soorten komt parthenogenese slechts onder bepaalde omstandigheden voor. Parthenogenese wordt bij veel soorten veroorzaakt door een *Wolbachia*-bacterie. Springstaarten leven gemiddeld iets minder dan een jaar, maar ze kunnen in het laboratorium wel tot 5,5 jaar oud worden (ERNSTING ET AL. 1993).

### Ecologie

Springstaarten hebben over het algemeen een verborgen levenswijze. Opvallende uitzonderingen zijn soorten uit de familie Hypogastruridae, die in enorme clusters op de kwelder kunnen worden waargenomen. Ze leven tussen strooisel, in de bodem, onder schors, stenen en dood hout en in de vegetatie op bladeren en in bloemhoofdjes. Ze zijn over het algemeen gevoelig voor uitdroging. Twee soorten leven op het wateroppervlak, *Podura aquatica* en *Sminthurides aquaticus*. Springstaarten eten schimmels, bacteriën, detritus, haarwortels, algen, pollen, aas, nematoden, Enchytraeidae, raderdieren en insecteneieren. Eén soort, *Cyphoderus albinus*, leeft in mierennesten waar afval wordt gegeten. Enkele soorten, met name *Sminthurus viridis*, kunnen schade-

lijk zijn in de landbouw en in de kasteelt (HOPKIN 1997). Door het eten van schimmels bevorderen springstaarten significant de afbraak van plantenafval en door het verspreiden van schimmelsporen bevorderen ze plant-schimmelsymbioses. Ze eten tevens de sporen en schimmeldraden van pathogene schimmels en reduceren zo de uitbraak van plantenziekten. Hun dispersievermogen is beperkt en passieve dispersie via de lucht is waarschijnlijk belangrijker dan actieve dispersie door lopen.

### Diversiteit

Er zijn wereldwijd 8038 soorten beschreven, terwijl er 50.000 soorten verwacht worden (BELLINGER ET AL. 1996-2009, HOPKIN 1997). Uit Nederland zijn 232 gevestigde soorten en één niet-gevestigde soort bekend, en er worden nog maar liefst ruim 100 soorten verwacht. De springstaart *Protaphorura vanderdrifti* is op basis van een Nederlands type beschreven.

### Voorkomen

Springstaarten zijn het meest soortenrijk in bossen, waar wel 21 soorten per 40×40 m kunnen voorkomen (BERG ET AL. 1998). De dichtheden kunnen in Nederland 10.000-15.000 individuen per m<sup>2</sup> zijn (BERG ET AL. 1998). In een taigabos in Noorwegen is een dichtheid van 50.000 individuen per m<sup>2</sup> aangetoond (PETERSEN 1982). Maar ook in landbouwbodems kunnen de aantallen flink oplopen. Er zijn recentelijk veel nieuwe springstaarten in Nederland gevonden, hetgeen het gevolg is van een toenemende aandacht voor deze groep. Waarschijnlijk zijn er geen soorten verdwenen uit Nederland (M.P. Berg pers. obs.).

### Determinatie

GISIN 1960, PALISSA 1964, ZIMDARS & DUNGER 1994, BRETTFELD 1999, FJELLBERG 1998, 2007, POTAPOV 2001, THIBAUD ET AL. 2004, HOPKIN 2007.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Protura (subklasse)

**PROTURA - BEENTASTERS**

MATTY P. BERG

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 31 verwacht  
WERELD 748 beschreven

Microscopisch kleine (0,5-1,5 mm), witte tot lichtgele Hexapoda zonder ogen en voelsprietten. Het lichaam is lang en cilindrisch met aan het uiteinde een telson. De eerste drie lichaamssegmenten dragen pootachtige, korte uitsteeksels (styli). De voorpoten worden vaak in een karakteristieke houding naar voren uitgestoken. Op de voorpoten staan lange haren die dienst doen als zintuigorganen en de antennen als het ware vervangen. Het achterlijf heeft geen aanhangsels. De monddelen zijn dun en worden omgeven door de kopcapsule. Beentasters zijn uniek binnen de Hexapoda doordat tijdens de vervelling nieuwe segmenten aan het lichaam worden toegevoegd. Alle soorten zijn terrestrisch.

**Cyclus**

De bevruchting vindt uitwendig plaats: de mannetjes zetten spermatoforen (een spermapakketje op een steeltje) af, waarna de vrouwtjes die opnemen. Paargedrag komt hier niet bij te pas. Hiernaast zijn er enkele parthenogenetische soorten, waarbij uit de onbevruchte eitjes alleen dochters voortkomen. De genitaalopening ligt tussen het elfde lichaamssegment en het telson. Na het eistadium zijn er zeven stadia te onderscheiden; prelarve (negen abdominale segmenten), eerste larve (negen abdominale segmenten), tweede larve (tien abdominale segmenten), derde larve of junior adult (12 abdominale segmenten), subadult (deels ontwikkelde voortplantingsorganen) en imago. Deze imago's vervellen niet meer. Oppervlakkig levende soorten laten een seizoenspiek zien in voortplanting, bij dieplevende soorten is een dergelijke seizoensdynamiek meestal afwezig. Het is niet bekend hoe oud beentasters kunnen worden. Er is één generatie per jaar en overwintering als imago schijnt voor te komen bij dieplevende soorten.



Beentaster

**Ecologie**

Beentasters hebben zuigende monddelen, wat doet vermoeden dat ze hun voedsel opzuigen, maar er is veel onduidelijk aan hun voedselvoorkeur. Ze zuigen waarschijnlijk aan mycorrhiza-schimmels, vrijlevende schimmelhyfen, vochtig afbrekend strooisel en dode mijten. Mogelijk zuigen ze ook aan haarwortels en zuigen ze schimmelsporen op.

**Diversiteit**

Er zijn in totaal 748 beentastersoorten beschreven (SZEPTYCKI 2007). Voor Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend, *Acerentomon doderoi* en *Eosentomon transitorium*, en worden daarnaast nog 31 soorten verwacht (SZEPTYCKI 2007). De beentasterfauna in Nederland is zeer slecht onderzocht. Veel van de verwachte soorten zullen in ons land voorkomen.

**Voorkomen**

De meeste soorten zijn bosbewoners, met een voorkeur voor vochtige bossen met een dikke strooisellaag en een niet te zure bodem. Beentasters zijn gevoelig voor uitdroging en komen alleen voor onder vochtige omstandigheden. Ze leven in mos, strooisel en een vochtige bodem met een open structuur en in mindere mate onder stenen, schors en in wormgangen. Ze komen met name voor tussen de 10 en 25 cm diep in de bodem. De duin- en hogere zandregio's en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (M.P. Berg pers. obs.). Er kunnen tot vier soorten per ha worden aangetroffen (COPELAND & IMADATÉ 1990, HÅGVAR 1984, LANGERLÖF & ADREN 1991) en de gemiddelde dichtheid is zo'n 6000 per m<sup>2</sup>, terwijl dichtheden van 914.000 per m<sup>2</sup> gehaald kunnen worden in Duitse sparrenbossen (KRAUSS & FUNKE 1999, PETERSEN 1982). Er zijn voor Nederland geen veranderingen in de beentasterfauna vastgesteld (M.P. Berg pers. obs.).

**Determinatie**

NOSEK 1973A.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Diplura (subklasse)

**DIPLURA - TWEESTAARTEN**

MATTY P. BERG

NEDERLAND 2 gevestigd, nog 8 verwacht  
WERELD ca. 800 beschreven

Tweestaarten zijn kleine (2-5 mm), witte, langwerpige Hexapoda zonder ogen. De kop draagt lange, slanke, parelsoerachtige antennen. Het achterlijf is duidelijk gesegmenteerd, met 11 segmenten, en heeft twee lange aanhangsels (cerci) die draad- of tangvormig kunnen zijn. Bij verstoring kunnen ze de aanhangsels loslaten. De aanhangsels kunnen regenereren via een aantal vervellingen. Soorten met donkere, tangvormige aanhangsels lijken op een miniatuur oorworm. Alle soorten zijn terrestrisch.

**Cyclus**

De voortplanting is geslachtelijk met een externe bevruchting. Er zijn drie levensstadia: ei, juveniel en imago. Ze vervellen een 30-tal keer tijdens hun leven. De mannetjes

zetten maximaal 200 spermatoforen (een spermadruppeltje op een steeltje) per week af, die de vrouwtjes opnemen. De levensduur van deze spermatoforen is een aantal dagen. Paargedrag is meestal afwezig. De vrouwtjes vinden de spermatoforen waarschijnlijk door het volgen van een geurspoor en verzamelen ze met hun genitale opening. De eieren worden later in de grond in een holte afgezet of tussen klompjes bladstrooisel. Bij enkele soorten worden de eieren door het vrouwtje beschermd. Uitgekomen juvenielen ondergaan geen metamorfose en lijken op de imago's; ze verschillen daarvan door afwezigheid van voortplantingsorganen, minder haren en geringere grootte. Tweestaarten worden gemiddeld een jaar, maximaal twee jaar oud.

**Ecologie**

Diplura zijn omnivoor en hebben een zeer breed dieet. Ze hebben bijtende monddelen en leven van bodemschimmels, haarwortels en dood plant- en diermateriaal. Daarnaast prederen ze op kleine ongewervelden zoals mijten en springstaarten (CARPENTER 1988). Er is schade gemeld door tweestaarten in de kas- en tuinbouw, maar of dit ook daadwerkelijk is toe te schrijven aan deze diertjes valt te bezien.

**Diversiteit**

Er zijn wereldwijd ongeveer 800 soorten tweestaarten beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend: *Campodea staphylinus* en *C. fragilis* (zie onder andere SMIT & REEMER 2009, SMIT ET AL. 2009). De Nederlandse tweestaartenfauna is zeer slecht onderzocht en er worden dan ook nog acht soorten verwacht (LOCK 2009).

**Voorkomen**

Tweestaarten zijn gevoelig voor uitdrogen en leven dan ook in vochtige bodem, onder strooisel en in humus. Ze zijn te vinden onder stenen en stronken en vooral onder wortelmatten op steen of beton. Het zijn geen goede gravers; ze

volgen het oppervlak van glad substraat om zo diep in de bodem door te dringen. Laag Nederland – het klei- en laagveengebied – en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten (LOCK ET AL. 2009, M.P. Berg pers. obs.). Er kunnen vijf soorten per tien m<sup>2</sup> voorkomen (LOCK ET AL. 2010) en de dichtheden kunnen oplopen tot wel 1000 individuen per m<sup>2</sup> (PETERSEN 1982). De tweede gevestigde soort, *Campodea fragilis*, is zeer recent aangetroffen in Nederland (SMIT & REEMER 2009).

**Determinatie**

DELANY 1954, LOCK 2009.



◀ Tweestaart

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse)

**INSECTA - INSECTEN**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 19.684 gevestigd (waarvan ca. 300 exoten)  
WERELD 1.008.400 beschreven

Ongewervelde dieren met drie paar poten en meestal twee paar vleugels, bevestigd aan het tweede en derde segment van het borststuk. De ontwikkeling van ongevleugelde larve tot gevleugeld volwassen insect (imago) verloopt via een aantal vervellingen. Bij de baselere groepen lijkt de larve op het imago en zijn bij de Pterygota de vleugels al in aanleg bij de

larven aanwezig; in deze groepen worden larven ook vaak nimf genoemd (hemimetabole ontwikkeling of onvolledige gedaanteverwisseling); deze groepen werden vroeger samengevat als 'Hemimetabola' of 'Exopterygota', een parafyletische groep. Bij de Endopterygota of Holometabola ziet de larve er wezenlijk anders uit dan het imago en verandert de



Rotsspringers - Archaeognatha



Zilvervisjes - Zygentoma



Haften - Ephemeroptera



Libellen - Odonata



Sprinkhanen en krekels - Orthoptera



Kakkerlakken - Blattodea



Steenvliegen - Plecoptera



Oorwormen - Dermoptera



Stofluizen en echte luizen - Psocodea



Tripsen - Thysanoptera



Snavelinsecten - Hemiptera



Waaivleugeligen - Strepsiptera



Kevers - Coleoptera



Elzenvliegen - Megaloptera



Kameelhalsvliegen - Raphidioptera



Gaasvliegen - Neuroptera



Kokerjuffers - Trichoptera



Vlinders - Lepidoptera



Vlooiën - Siphonaptera



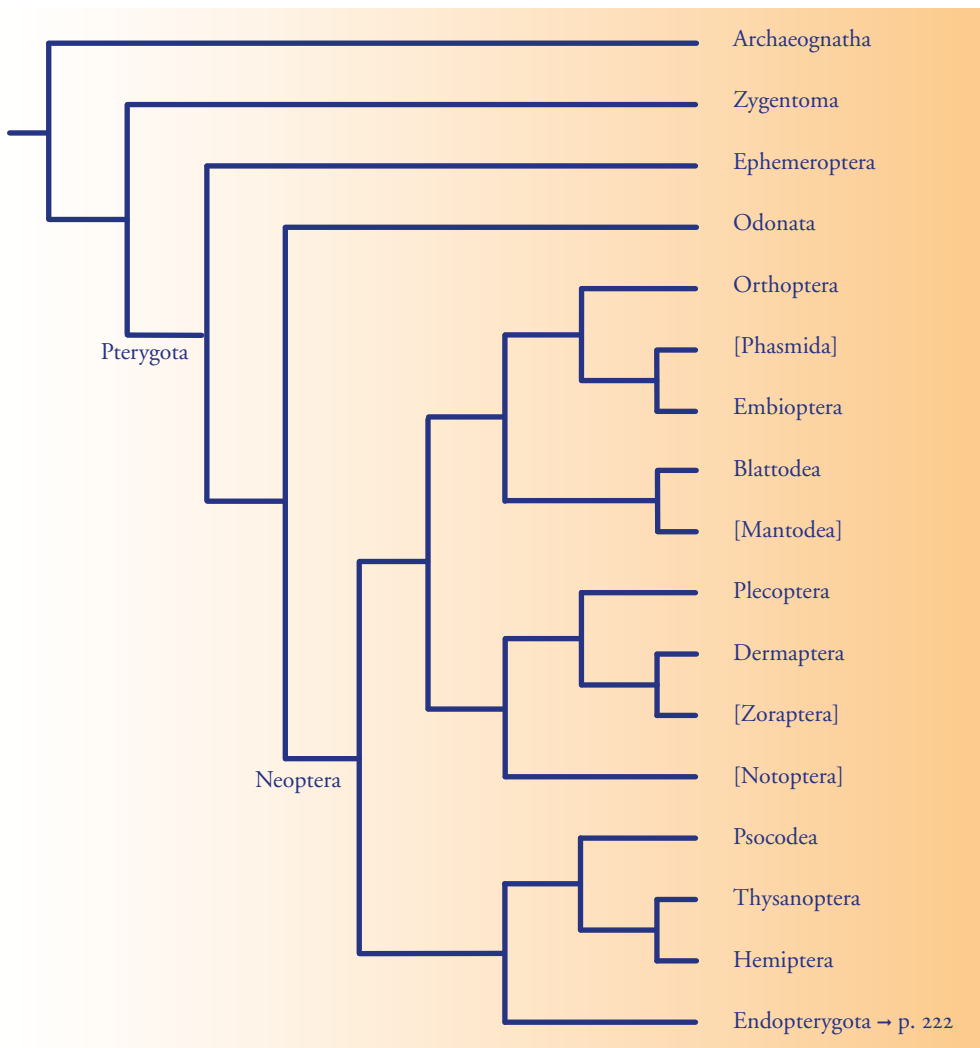
Schorpioenvliegen - Mecoptera



Muggen en vliegen - Diptera



Vliesvleugeligen - Hymenoptera



norrhyncha) worden de laatste inactieve larvale stadia ook wel pop of prepop genoemd. Insecten vormen met ruim een miljoen beschreven soorten evolutionair gezien de meest succesvolle diergroep. We volgen hier grotendeels de classificatie van Grimaldi & Engel (2005); de stamboom is mede op dat boek gebaseerd en op Terry & Whiting (2005). De Insecta worden verdeeld in twee kleine ordes van ongevleugelde insecten, rotspringers (Archaeognatha) en zilversjies (Zygentoma), en een aantal ordes van gevleugelde insecten (Pterygota). De Pterygota vallen uiteen in twee ordes waarbij de imago's de vleugels niet kunnen opvouwen, namelijk haften (Ephemeroptera) en libellen (Odonata), en de overige groepen (Neoptera), waarbij de imago's de vleugels over het achterlijf kunnen terug- of opvouwen. Tot de Neoptera behoort een groot aantal ordes (zie onder en stamboom), en als laatste groep de Endopterygota die verderop behandeld worden. Er zijn vier ordes die niet in Nederland voorkomen: wandelende takken (Phasmida) (met wereldwijd 2583 soorten), bidsprinkhanen (Mantodea) (met wereldwijd 2400 soorten), Zoraptera (met wereldwijd 34 soorten) en Notoptera (met wereldwijd 39 soorten). Ruim tien jaar geleden werd nog een compleet nieuwe groep insecten ontdekt in Zuid-Afrika, de hiellopers (Mantophasmatodea), die inmiddels met de Noord-Amerikaanse Grylloblattodea zijn samengevoegd tot de orde Notoptera (ARILLO & ENGEL 2006). De Neoptera-orde die hier eerst behandeld worden zijn: sprinkhanen en krekels (Orthoptera), webspinners (Embioptera), kakkerlakachtigen (Blattodea), steenvliegen (Plecoptera), oorwormen (Dermaptera), stofluizen en echte luizen (Psocodea), tripsen (Thysanoptera) en snavelinsecten (Hemiptera).

larve via een popstadium in een imago (holometabole ontwikkeling of volledige gedaanteverwisseling). Bij de tripsen (Thysanoptera) en sommige plantenluizen (Hemiptera: Ster-

ptera), oorwormen (Dermaptera), stofluizen en echte luizen (Psocodea), tripsen (Thysanoptera) en snavelinsecten (Hemiptera).

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Archaeognatha (orde)

### ARCHAEOGNATHA (MICROCORYPHIA) - ROTSSPRINGERS

MATTY P. BERG

NEDERLAND 5 gevestigd  
WERELD 504 beschreven

Ongevleugelde insecten (10-20 mm) met in de kop gelegen, bijtende monddelen en lange voelsprieten. Het achterlijf is lang en slank en draagt aan het uiteinde drie draadvormige aanhangsels, waarvan de middelste even lang als of langer dan de voelsprieten kan zijn. Aan de zijkant van enkele lichaamssegmenten ligt een rij kleine styli, een soort rudimentaire, korte pootachtige aanhangsels. Naast de styli ligt ook een uitstulpbaar zakje waarmee ze water kunnen absorberen. De kop is relatief klein, met twee grote samengestelde ogen en drie ocellen. De voorste monddelen (mandibels) hebben slechts één gewrichtspunt. Het lichaam is dicht bezet met schubben. Ze kunnen hun lichaam krommen en flinke afstanden springen, tot wel 30 cm ver. Alle soorten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

Rotsspringers vertonen paargedrag. De mannetjes spinnen

een draad vanuit hun abdomen, maken dit vast aan substraat en zetten er spermatofoeren (spermapakketjes) op af. Na een serie 'dansjes' neemt het vrouwtje de spermatofoeren op en plaatst deze op haar ovipositor. Sommige soorten zijn echter parthenogenetisch, waarbij uit de onbevuchte eieren alleen dochters voortkomen. Het vrouwtje legt een klompje van circa 30 eieren in een holte. De juvenielen lijken op de imago's en na twee jaar zijn ze volwassen. Ook als imago blijven ze vervellen en per vervelling paren ze eenmaal. Rotsspringers worden maximaal vier jaar oud.

#### Ecologie

Rotsspringers zijn redelijk goed bestand tegen droge omstandigheden. Veel soorten lijken droge condities te prefereren, al kom je ze in vochtig strooisel af en toe wel tegen. Ze zijn te vinden onder losliggende stenen in hellingbossen en





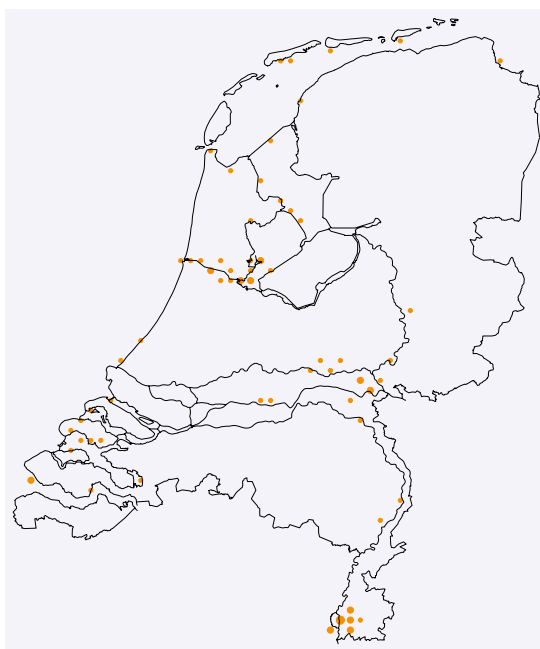
in grotten en groeven en in mindere mate onder hout en in strooisel. Daarnaast treden ze veelvuldig op onder gestorte basaltblokken langs dijken en dammen van rivieren en kustverdedigingswerken, vooral op de wat drogere plaatsen buiten de spatzone. Rotsspringers leven van algen, korstmossen, mossen en dood plantaardig en dierlijk organisch materiaal.

#### Diversiteit

Er zijn in totaal 504 soorten rotsspringers beschreven (FOOTITT & ADLER 2009, MENDES 2002). In Nederland zijn vijf gevestigde soorten bekend (M.P. Berg pers. obs.).

#### Voorkomen

Het getijde- en riviereengebied en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten. Er kunnen twee soorten per ha worden aangetroffen en de dichtheden kunnen oplopen tot 100 individuen per m<sup>2</sup> (M.P. Berg pers. obs.). *Petrobius brevistylis* is verreweg de meest algemene soort, die met name onder basaltblokken langs de kust is te vinden (BERG 2009). Er zijn voor Nederland geen veranderingen in de rotsspringerfauna vastgesteld. Deze bodemfaunagroep is in Nederland relatief goed onderzocht en er worden dan ook geen nieuwe soorten verwacht.



#### Determinatie

WYGODZINSKY 1954, LOCK 2006.



*Dilta hibernica*



*Petrobius brevistylis*



Aantal waargenomen soorten rotsspringers per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: drie soorten. Bron: EIS-werkgroep bodemfauna.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Zygentoma (orde)

#### ZYGENTOMA (THYSANURA) - ZILVERVISJES

TOM HAKBIJL

NEDERLAND 3 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 1 verwacht  
WERELD 527 beschreven

Primair vleugellose insecten die tot ongeveer 1,5 cm groot kunnen worden. De diertjes zijn afgeplat en de Nederlandse soorten zijn met schubben bedekt. Van bovenaf gezien is het lichaam torpedovormig en het achterlijf heeft drie



staartdraden. Ze lijken wat op rotsspringers, maar de mandibels hebben twee gewrichtspunten en ze kunnen niet springen. Wel kunnen ze snel en bijzonder soepel lopen. De vaak gebruikte naam Thysanura voor zilvervisjes is niet eenduidig en kan ook op de vorige orde slaan of de combinatie van beide. De meeste moderne systemen gebruiken nu Zygentoma. Alle soorten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

Zilvervisjes planten zich geslachtelijk voort en hebben voorafgaand aan de paring een uitgebreid paringsspel. De mannetjes en de vrouwtjes betasten elkaar met de voelsprietten. Het mannetje bevestigt spinseldraden en zet daaronder spermatoforen af, die door het vrouwtje worden opgenomen. De eitjes worden met een vrij lange legbuis in allerlei



Papiervisje

*Ctenolepisma longicaudatum*

holletjes of spleten afgezet. Uit het ei kruipen de nimfen die na vele vervellingen volwassen worden. Anders dan bij gevleugelde insecten blijven de dieren na seksuele volwassenheid regelmatig vervellen. De levensduur is soms wel zeven tot acht jaar.

#### Ecologie

In ons land komen zilversjies bijna uitsluitend in of bij gebouwen voor. Het zijn echte alleseters en ze leven voornamelijk van voedsel dat bestaat uit koolhydraten en cellulose. Binnenshuis wordt bijvoorbeeld gegeten van puur papier en viscositeit, maar lijm kan het papier extra aantrekkelijk maken, zoals bij behang. Echte schade is vooral mogelijk in verzamelingen, bijvoorbeeld van postzegels, oude foto's, kunst of insecten.

#### Diversiteit

Er zijn in de wereld 527 soorten beschreven, maar er zijn er nog veel meer te verwachten (FOOTITT & ADLER 2009, MENDES

2002). Uit Nederland zijn drie gevestigde soorten gemeld: het zilversjiesje *Lepisma saccharina*, het ovenvisje *Thermobia domestica* en het papiervisje *Ctenolepisma longicaudatum*; alle drie exoten. Drie andere soorten zijn bekend van incidentele introducties, maar hebben zich niet kunnen vestigen. Er wordt nog minstens één soort als meer dan incidentele introductie verwacht (BEIJNE NIEROP & HAKBIJL 2009, WYGODZINSKY 1954).

#### Voorkomen

In Nederland komen zilversjies bijna alleen binnenshuis voor. Hier zullen de dichtheden, maximaal twee soorten bij elkaar, zelden boven de tien individuen per m<sup>2</sup> uitkomen (T. Hakbijl pers. obs.).

#### Determinatie

PALISSA 1964, BEIJNE NIEROP & HAKBIJL 2002. Exotische genera: PACLET 1963, 1967.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Ephemeroptera (orde)

### EPHEMEROPTERA - HAFTEN

AD W.M. MOL

NEDERLAND 57 gevestigd  
WERELD 3046 beschreven

Gevleugelde insecten met netvormige vleugeladering. De vleugels kunnen niet opgevouwen worden en worden in rust verticaal boven het lichaam gehouden. Het achterlijf is voorzien van twee of drie staartdraden. De larven zijn aquatisch en hebben bijtende monddelen. De levenscyclus is uniek binnen de insecten door het voorkomen van een subimago: een gevleugeld stadium dat nóg een keer vervelt tot een volwassen haft (imago).

#### Cyclus

De cyclus van haften begint met de eiafzetting in het water. Hieruit kruipt een larve, die een wisselend aantal vervellingen ondergaat alvorens een subimago en imago te worden. Naast de geslachtelijke soorten zijn sommige soorten facultatief parthenogenetisch. De levensduur van larven varieert van één maand tot drie jaar. De levensduur van de imago's is zeer kort en varieert van twee uur tot maximaal twee à drie weken. Het gemiddelde ligt op enkele dagen

en de imago's worden dan ook wel eendagsvliegen genoemd.

#### Ecologie

Alleen de larven foerageren, de imago's met hun korte levensduur houden zich vrijwel uitsluitend bezig met de voortplanting. De soorten houden er verschillende voedselstrategieën op na. Vele zijn schrapers van microaangroei op harde substraten. Daarnaast zijn er filteraars, 'shredders' en enkele predatoren.

#### Diversiteit

In totaal zijn er 3046 soorten beschreven (BARBER-JAMES ET AL. 2008). In Nederland zijn 57 gevestigde soorten vastgesteld (MOL 1984, A.W.M. Mol pers. obs.). Van deze soorten zijn *Ametropus fragilis*, *Raptobaetopus tenellus*, *Electrogena affinis* en *Caenis robusta* beschreven van Nederlands materiaal.

▼  
*Ecdyonurus*-larve

▶▶  
*Ephemera danica*



### Voorkomen

Het rivierengebied, de hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan soorten. Grote, schone, natuurlijke stromende wateren bieden leefgebied aan de meeste soorten. In geschikte wateren kunnen honderden larven per m<sup>2</sup> aangetroffen worden. Door biotoopverniëting en verslechtering van de waterkwaliteit zijn

naar schatting 22 soorten verdwenen uit Nederland (MOL 1986). Door gerichte inventarisaties konden sinds 1980 12 nieuwe soorten vastgesteld worden (MOL 1985A).

### Determinatie

Larven: EISELER 2005. Imago's en larven: BAUERNFEIND & HUM-PESCH 2001.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Odonata (orde)

## ODONATA – LIBELLEN

VINCENT J. KALKMAN

NEDERLAND 65 gevestigd  
WERELD 5680 beschreven soorten

Middelgrote tot grote insecten waarvan de imago's gemakkelijk herkend kunnen worden aan hun lange achterlijf, ogen die een groot deel van de kop innemen, korte antennen en twee paar lange, niet-opvouwbare vleugels. De groep wordt verdeeld in twee subordes: Zygoptera (juffers) en Anisoptera ('echte' libellen). Alle soorten hebben aquatische larven en de imago's vliegen.

landse soorten doen iets minder dan een jaar tot enkele jaren over de ontwikkeling van ei tot imago. Bij een deel van de soorten gaat de ontwikkeling sneller en kan binnen enkele maanden voltooid worden waardoor er meerdere generaties per jaar optreden. Volwassen libellen leven gemiddeld enkele weken; bijna alle soorten hebben de piek van de vliegtijd in de periode mei tot augustus.

### Cyclus

Mannetjes verblijven als ze geslachtsrijp zijn bij water om daar te wachten op vrouwtjes waarbij ze, afhankelijk van de soort, een territorium verdedigen. Vóór de paring brengt het mannetje het sperma over van de geslachtsorganen aan het eind van het achterlijf naar de secundaire geslachtsorganen op de onderkant van het tweede achterlijfssegment. Bij de paring grijpt het mannetje het vrouwtje bij de kop of het borststuk en brengt het vrouwtje het achterlijfsuiteinde naar het tweede segment van het mannetje waarbij de dieren een 'hartje' vormen ('paringswiël'). Na de paring zet het vrouwtje de eitjes af, waarbij de mannetjes van sommige soorten het vrouwtje vasthouden of begeleiden, met name bij de juffers en de heidelibellen *Sympetrum*. De eieren worden in water- of oeverplanten of los in water en vochtige bodem gelegd. Afhankelijk van de soort komen de eieren dezelfde zomer nog uit of vindt een overwintering plaats. Voor het uitsluipen kruipt de larve uit het water waarna het imago zijn terrestrische levenswijze begint. De winterjuffers *Sympetma* hebben een afwijkende cyclus. Bij deze soorten vindt de overwintering plaats in het adulte stadium; de eieren worden in het voorjaar gelegd en na een snelle ontwikkeling sluipen de larven in augustus uit. De meeste Neder-

### Ecologie

Zowel de larven als de imago's zijn predatoren. De larven vangen met hun vangmasker, de zeer snel uitklapbare onderlip, allerlei kleine ongewervelden en soms visjes. Imago's zijn zeer behendige vliegers die in vlucht insecten vangen. Libellen worden veel gebruikt als biologische indicatoren voor de kwaliteit van zoetwaterbiotopen. Ze hebben als voordeel dat de imago's goed te herkennen zijn, waardoor monitoring door vrijwilligers kan worden uitgevoerd. In Nederland is er sinds 1998 een Landelijk Meetnet Libellen dat wordt georganiseerd door De Vlinderstichting en het Centraal Bureau voor de Statistiek. Door hun zichtbaarheid in het veld, gedrag, grootte en vaak mooie kleuren zijn libellen belangrijk in het enthousiasmeren van mensen voor insecten. Ook spelen libellen in natuurgebieden een rol bij het gevoerde beheer. Het gebied De Wylde-merk (FR) heeft zelfs de status van libellenreservaat. Van Nederland zijn drie gevestigde libellen bekend waarvoor op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld dienen te worden: gaffellibel *Ophiogomphus cecilia*, gevlekte witsnuitlibel *Leucorrhinia pectoralis* en de in Nederland uitgestorven mercurwaterjuffer *Coenagrion mercuriale*.



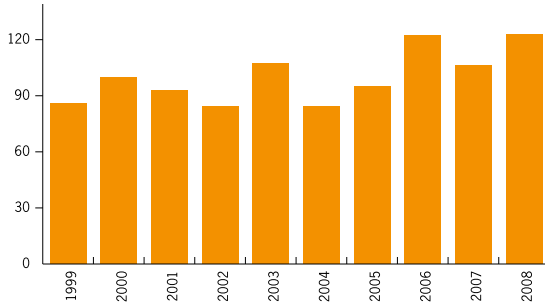
Larve van bruine winterjuffer  
*Sympetma fusca*



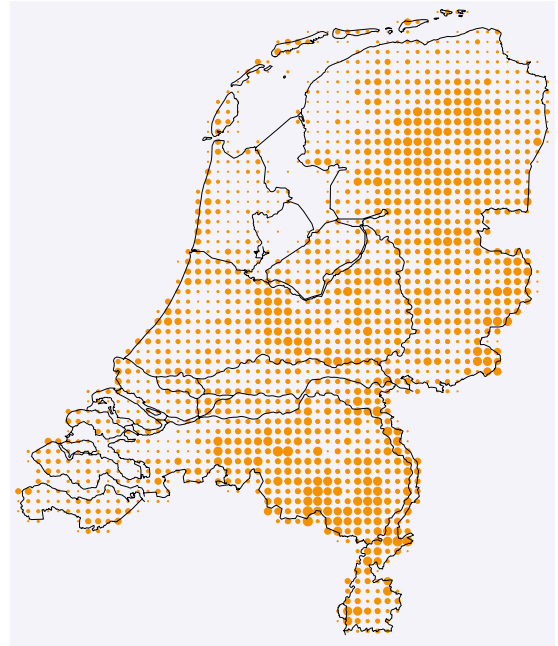
Paringswiël van lantaarntje  
*Ischnura elegans*



▶ Trenddiagram libellen.  
Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet.  
Bron: De Vlinderstichting & CBS.



▶▶ Aantal waargenomen soorten libellen per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 49-54 soorten.  
Bron: Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie, De Vlinderstichting & EIS-Nederland.



**Diversiteit**

Er zijn 5680 libellen beschreven, terwijl er in totaal zo'n 6800-7100 soorten verwacht worden (KALKMAN ET AL. 2008). Met 65 gevestigde soorten is Nederland in Europees perspectief een rijk libellenland. Daarnaast zijn van zes soorten in Nederland alleen tijdelijke populaties of dwaalgasten bekend. Een aantal soorten is ingevoerd met aquariumplanten maar nergens in Europa heeft dit geleid tot vestiging van deze exoten (BOS ET AL. 2007).

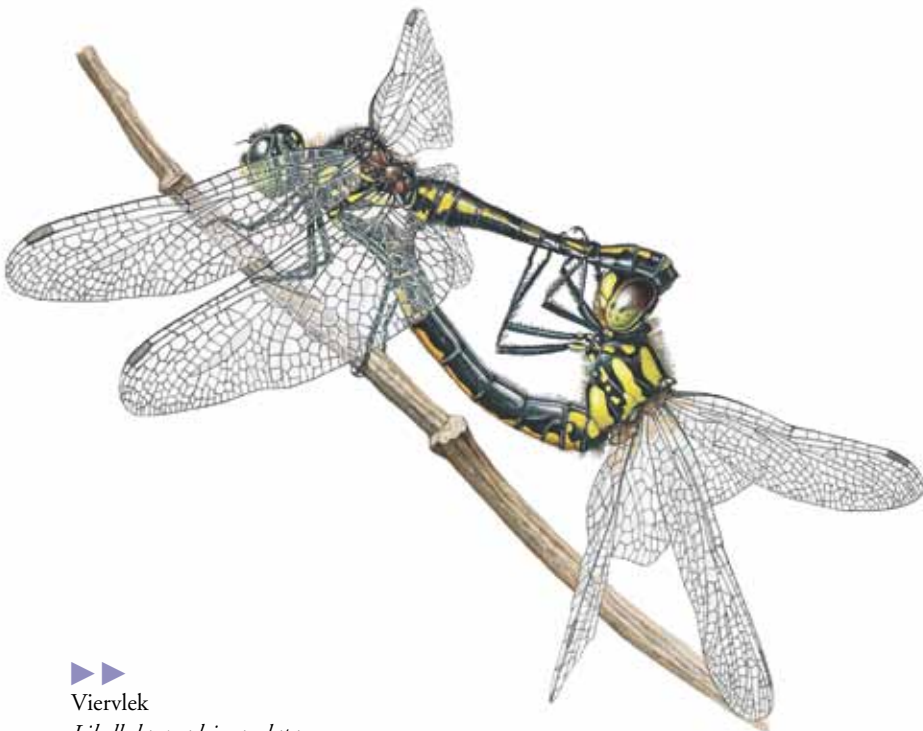
**Voorkomen**

De grootste diversiteit aan libellen is te vinden op de hoge zandgronden van Zuidoost-Nederland (BOUWMAN ET AL. 2008). Hier zijn in enkele zeer rijke 5x5km-hokken in het afgelopen decennium meer dan 40 soorten libellen waargenomen. De soortenrijkste biotopen betreffen matig voedselarme plassen en vennen. Zeekleigebieden en in mindere mate ook laagveengebieden buiten de grote moerassen behoren tot de soortenarmste regio's. De hoogste dichtheden aan individuen worden aangetroffen bij vennen en laagveengebieden (binnen de grote moerassen) waar niet zelden honderden dieren per 100 m oever worden gezien. In de

twintigste eeuw zijn veel libellensoorten sterk achteruitgegaan of zelfs uit Nederland verdwenen. Het gaat daarbij vooral om soorten van stromend water en matig voedselarme vennen en plassen. Sinds eind jaren 1980 is de waterkwaliteit en het beheer van stromende wateren sterk verbeterd. Hierdoor hebben verschillende soorten zich weer hersteld. Afgelopen jaren lijken ook soorten die te lijden hadden onder eutrofiëring het weer beter te doen. Twee soorten, dwergjuffer *Nehalennia speciosa* en mercurwaterjuffer *Coenagrion mercuriale*, zijn al een halve eeuw niet in Nederland aangetroffen. De sierlijke witsnuitlibel *Leucorhinia caudalis*, die enkele decennia niet in Nederland was

▼ Paringswiel van zwarte heidelibbel *Sympetrum danae*

▶▶ Larve van plasrombout *Gomphus pulchellus*



▶▶ Viervlek *Libellula quadrimaculata*



aangetroffen, is afgelopen jaren op twee plekken waargenomen, en zal zich mogelijk weer vestigen. De libellenfauna wordt sterk beïnvloed door de warmere zomers en in het afgelopen decennium zijn zuidelijke soorten sterk toegenomen of nieuw voor Nederland gemeld en is de vliegtijd van veel soorten vervroegd (DINGEMANSE & KALKMAN 2008). Er zijn

nog geen aanwijzingen dat noordelijke soorten sterk te lijden hebben van klimaatverandering.

#### Determinatie

Larven en 'huidjes': NORLING & SAHLEN 1997, HEIDEMANN & SEIDENBUSCH 2002. Imago's: BOS ET AL. 2007, DIJKSTRA & LEWINGTON 2008.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Orthoptera (orde)

### ORTHOPTERA - SPRINKHANEN & KREKELS

ROY M.J.C. KLEUKERS

NEDERLAND 46 gevestigd (waarvan 4 exoten)

WERELD 25.150 beschreven

Vrij grote tot grote insecten (in Nederland tot ca. 5 cm met vleugels) met enigszins verharde voorvleugels die in rust over de achtervleugels liggen en krachtige, bijtende monddelen. Er zijn twee grote groepen te onderscheiden, de Ensifera (langsprietten, met krekels en sabelsprinkhanen) en Caelifera (kortsprietten, met veldsprinkhanen en doornsprinkhanen). Bij de krekels en sabelsprinkhanen maken de mannetjes geluid door met een verhard stuk van de ene voorvleugel over een rij met tandjes (vijl of rasp) op de andere voorvleugel te wrijven. De vrouwtjes vangen het geluid op met het gehoororgaan in de voorpoten en ze bezitten een lange legboor (sabel). Bij de kortsprietten maken de mannetjes geluid door een rij met tandjes op de binnenkant van de achterpoten langs een verdikte ader op de voorvleugel op en neer te bewegen. Het gehoororgaan zit bij deze groep in de zijkant van het achterlijf. Sprinkhanen zijn terrestrisch.

#### Cyclus

De eieren worden apart of in pakketten afgezet, in of op de bodem of in planten. Bij de meeste soorten overwinteren de eieren. Na één of meer winters komen de nimfen uit het ei. Bij de grote sabelsprinkhanen kunnen de eieren tot meer dan vier maal overwinteren. Na vier tot acht nimfstadia worden de dieren volwassen. Bij de veldkrekkel *Gryllus campestris*, veenmol *Gryllotalpa gryllotalpa* en de doornsprinkhanen *Tetrix* is de eifase juist kort en overwinteren de nimfen en/of imago's (KLEUKERS ET AL. 1997).

#### Ecologie

Krekels voeden zich met dood organisch materiaal, veldsprinkhanen eten overwegend gras en doornsprinkhanen algen, humus en mossen. Onder de sabelsprinkhanen zitten zowel echte vegetariërs, carnivoren als omnivoren. Sprinkhanen kunnen in hoge dichtheden voorkomen. Ze zijn dan ook een belangrijk bulkvoedsel voor insectenetende vogels en reptielen in open gebieden. Via de Rode Lijst (ODÉ 1999) zijn sprinkhanen de laatste jaren steeds meer bij beleid en beheer betrokken. Diverse bedreigde soorten, zoals de wrattenbijter *Decticus verrucivorus*, worden actief beschermd (zie bijvoorbeeld KREKELS ET AL. 2002).

#### Diversiteit

Er zijn 25.150 soorten beschreven (EADES & OTTE 2010). Hiervan komen in Nederland 46 gevestigde soorten voor, waaronder vier exoten die in kassen en gebouwen voorkomen. Daarnaast zijn er nog vier niet-gevestigde soorten bekend. Het betreft sprinkhanen die incidenteel worden geïmporteerd en dwaalgasten (KLEUKERS ET AL. 1997).



#### Voorkomen

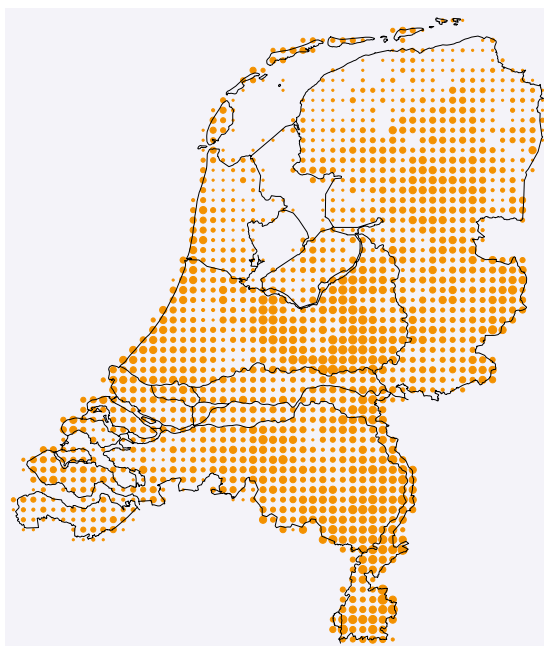
Sprinkhanen bereiken de grootste diversiteit op de hogere zandgronden. Op bijvoorbeeld de Veluwe en in het oostelijk Maasgebied kan het soortenaantal oplopen tot 20. In vrijwel alle biotopen komen sprinkhanen voor, zoals in de stad, in intensief landbouwgebied, gesloten bos en in allerlei vochtige gebieden. De dichtheden kunnen oplopen tot 40 individuen per m<sup>2</sup>, zoals voor de krasser *Chorthippus parallelus* is aangetoond (INGRISCH & KÖHLER 1998). In de afgelopen eeuw zijn in Nederland drie soorten uitgestorven (bosdoortje *Tetrix*

▲ Blauwvleugelsprinkhaan  
*Oedipoda caerulea*

▼ Veldkrekkel  
*Gryllus campestris*



▶ Aantal waargenomen soorten sprinkhanen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 27-32 soorten.  
Bron: EIS-Nederland.



▼ Zadelsprinkhaan  
*Ephippiger ephippiger*



*bipunctata*, Europese treksprinkhaan *Locusta migratoria* en klappersprinkhaan *Psophus stridulus*) en enkele zijn sterk bedreigd (zoals wrattenbijter *Decticus verrucivorus*, kleine wrattenbijter *Gampsocleis glabra* en zadelsprinkhaan *Ephippiger ephippiger*). Daar staat tegenover dat gedurende de laatste decennia diverse soorten vanuit het zuiden Nederland hebben bereikt (zie tabel). Naar verwachting zullen in de komende decennia nog meer soorten ons land kunnen bereiken, vooral als de gemiddelde temperatuur blijft stijgen.

#### Determinatie

KLEUKERS ET AL. 1997, KLEUKERS 2004, KLEUKERS & KREKELS 2004.

#### Tabel

Veranderingen in de Nederlandse sprinkhanenfauna

##### Uitgestorven

bosdoortje *Tetrix bipunctata* 1975  
klappersprinkhaan *Psophus stridulus* 1942  
Europese treksprinkhaan *Locusta migratoria* 1942

##### Bijna uitgestorven

wrattenbijter *Decticus verrucivorus*  
kleine wrattenbijter *Gampsocleis glabra*  
zadelsprinkhaan *Ephippiger ephippiger*

##### Ontdekt sinds 1960

sikkelsprinkhaan *Phaneroptera falcata* 1968  
zuidelijke boomsprinkhaan *Meconema meridionale* 1992  
zuidelijk spitskopje *Conocephalus discolor* 1990  
kleine groene sabelsprinkhaan *Tettigonia cantans* 1992  
boomkrekel *Oecanthus pellucens* 2004  
lichtgroene sabelsprinkhaan *Metrioptera bicolor* 2004  
kiezelsprinkhaan *Sphingonotus caeruleus* 2010  
spoorkrekel *Eumodicogryllus bordigalensis* 2010

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Embioptera (orde)

### EMBIOPTERA - WEBSPINNERS

ROY M.J.C. KLEUKERS

NEDERLAND 1 gevestigd (waarvan 1 exoot)

WERELD ca. 460 beschreven

Vrij kleine, tere insecten met een langgerekt lichaam en bijtende monddelen. In de verdikte uiteinden van de voorpoten bevinden zich spinklieren. De vrouwtjes zijn meestal

ongevleugeld en de mannetjes gevleugeld. Webspinners leven in zelf gegraven gangen die ze met zijde bedekken. De spinklier bevindt zich in het verdikte eerste tarslid. Webspinners zijn terrestrisch.

▶ Een webspinner uit Turkije



#### Cyclus

De eieren worden in het gangenstelsel gelegd. Het vrouwtje vertoont een lichte vorm van broedzorg. De nimfen lijken al sterk op de imago's. De ontwikkeling duurt bij Europese soorten circa tien maanden (BEIER 1959).

#### Ecologie

Webspinners eten allerlei dode en levende plantendelen en schimmels. Mogelijk veroorzaken de dieren in kassen enige schade aan plantenwortels (bijvoorbeeld bij orchideeën) (BEIER 1959, ROSS 2000).

### Diversiteit

Er zijn 458 soorten beschreven en er worden zo'n 2000 soorten verwacht (FOOTTIT & ADLER 2009, CHAPMAN 2009). De groep komt van nature niet in Noordwest-Europa voor. Uit Nederland is slechts één, exotische, soort bekend: *Di-radius intricatus*. Er zijn 13 soorten Embioptera die zich uitbreiden via transport door de mens en mogelijk in ons land terecht kunnen komen (ROSS 2000).

### Voorkomen

De enige Nederlandse vondsten stammen uit een kas in Ede (GE) waar een populatie heeft standgehouden van 1966 tot 1978. De dieren waren zeer waarschijnlijk geïmporteerd uit Suriname (COBBEN 1978, ROSS 2000).

### Determinatie

ROSS 1966, 2000, FONTANA ET AL. 2002

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Blattodea (orde)

## BLATTODEA - KAKKERLAKKEN

WIJNAND R.B. HEITMANS

NEDERLAND 10 gevestigd (waarvan 6 exoten)

WERELD ca. 7430 beschreven

Afgeplatte insecten (3-90 mm) met min of meer verharde voorvleugels met onderstandige kop en lange, draadvormige voelspriet en een paar korte, gesegmenteerde aanhangsels (cerci) aan het achterlijf. Een enkele of een paar styli is vaak zichtbaar bij nimfen en volwassen mannetjes. Termieten (Isoptera) worden tegenwoordig beschouwd als een sterk gespecialiseerde familie van sociaal levende kakkerlakken (INWARD ET AL. 2007). De kakkerlakken zonder de termieten vormen een parafyletische groep, ook wel aangeduid als Blattaria. Alle Europese kakkerlakken zijn terrestrisch.

### Cyclus

De meeste kakkerlakken planten zich geslachtelijk voort. Na de paring produceert het vrouwtje een aantal legsels in eipakketten. Een aantal soorten bevestigt de pakketten aan een substraat of begraaft ze in een ondiepe kuil in de bodem. Bij kakkerlakken heeft een evolutie plaatsgevonden in een richting van ovoviviparie waarbij de eipakketten aan het lichaam verankerd blijven of worden opgenomen in een inwendige broedzak totdat de jongen uitkomen. Viviparie zonder de vorming van een eipakket komt slechts voor bij één soort. Fecunditeit is laag bij alle inheemse kakkerlakken (twee eipakketten met ca. 32 nakomelingen) tot matig hoog (ca. 25 eipakketten met ongeveer 300 nakomelingen) bij bijvoorbeeld *Periplaneta*-soorten. In gematigde zones zijn kakkerlakken semivoltien of univoltien. In Europa overwinteren de semivoltiene soorten het eerste jaar als ei (binnen een pakket) en het tweede jaar als oudere nimf (*Ectobius*). Univoltiene soorten overwinteren vaak als nimf, maar in Europa zijn er ook die, bij uitzondering, altijd als ei overwinteren, zoals de heidekakkerlak *Capraiellus panzeri*. Veel soorten hebben 5-6 nimfale ontwikkelingsstadia, maar vooral bij grotere, tropische soorten (bijvoorbeeld de Amerikaanse kakkerlak *Periplaneta americana*) kunnen er 11 tot soms wel 13 nimfstadia zijn (zie verder BELL ET AL. 2007).

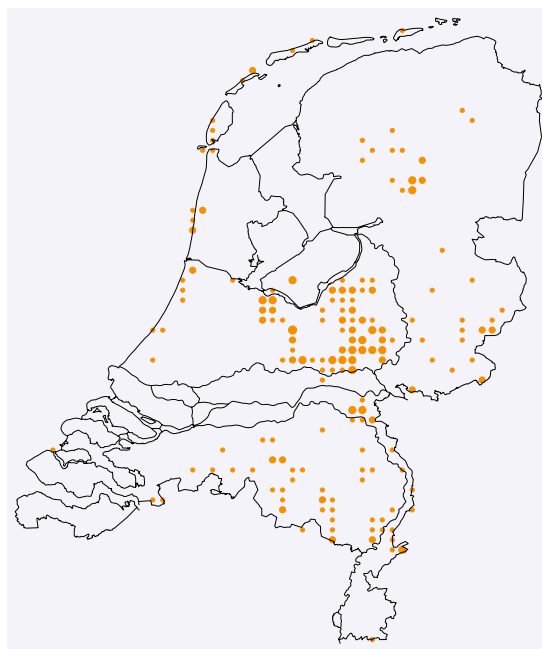
### Ecologie

De meeste kakkerlakken zijn nachtactief. Het zijn over het algemeen geen voedselspecialisten en ze eten van divers organisch materiaal van plantaardige oorsprong, mits het niet is aangetast door schimmels. Daarnaast is de behoefte aan suikers (bijvoorbeeld luizenhoning) vrij groot. Sommige soorten eten (exclusief) houtstof (cellulose) dat met behulp van micro-organismen, protisten en/of bacteriën wordt verteerd. De ingeburgerde exotische kakkerlakken leven van vers afval (etensresten), soms eten ze geheel vegetarisch.



Sommige exoten kunnen een onaangename geur verspreiden, en bij grote dichtheden voor een besmettingsgevaar in voedingswaren zorgen (*Blattella germanica*) en vraat- en materiaalschade toebrengen aan planten, wortels, bloemen,

▲ Boskakkerlak  
*Ectobius sylvestris*



▲ Aantal waargenomen soorten kakkerlakken per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: vier soorten.  
Bron: EIS-Nederland.

stoffen, behang, papier, etc. (*Periplaneta* en *Pycnoscelus*). De plek waar kakkerlakken zich overdag verborgen houden kan worden bevuild met uitwerpselen en exuvia. Dergelijke plekken vormen allergenenbronnen waarvoor de mens een allergie kan ontwikkelen. Kakkerlakken worden (in afnemende mate) gebruikt als modelproefdier in onderzoekslaboratoria. Daarnaast worden sommige soorten als voedseldieren gekweekt voor terrariumdieren en kooi- en volièrevogels.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 7430 soorten beschreven, waarvan 4560 kakkerlakken ('Blattaria') (BECCALONI 2009) en 2873 soorten termieten (CONSTANTINO 2010) terwijl er circa 8000 soorten kakkerlakken te verwachten zijn (Ph. Grandcolas pers. med.). In Nederland komen tien gevestigde soorten voor, waaronder zes exoten (W.R.B. Heitmans pers. obs.). Bovendien worden nieuwe exoten met enige regelmaat ingevoerd met containers of andersoortige transporten. Deze hebben zich echter nergens in Nederland gevestigd. Daarnaast worden soms onbekende, zeer lastig te identificeren, tropische soorten gevonden in plantenkassen, die zijn meegekomen met plantmateriaal. Meestal verdwijnen deze spontaan na verloop van tijd.

#### Voorkomen

De niet-exotische kakkerlakken komen uitsluitend voor op de hoger gelegen zandgronden, doorgaans boven 5 m +NAP

(CILIBERTI ET AL. 2009, HEITMANS 2000, 2009, HEITMANS & BOER 2005). Afhankelijk van de geo(morfo)logische ontstaansgeschiedenis van de ondergrond sluiten een of twee soorten vaak het voorkomen van de andere twee of drie uit. Op slechts twee plaatsen zijn alle vier soorten binnen één kilometerhok aangetroffen: in de Kennemerduinen (NH) en in het Rijk van Nijmegen (GE). De boskakkerlak *Ectobius sylvestris* is verreweg de algemeenste kakkerlak; er kunnen soms tegen de 100 exemplaren op 20 m<sup>2</sup> worden aangetroffen. De drie andere niet-exotische soorten komen gewoonlijk in veel lagere dichtheden voor. De niet-exotische kakkerlakken zijn extreem gevoelig voor urbanisatie, stikstofdepositie en andere agro-industriële aantasting van hun leefmilieu. De exotische soorten komen voor in verwarmde gebouwen. De sterk aggregerende Duitse kakkerlak *Blattella germanica* (afkomstig uit tropisch Azië) kan in zeer hoge dichtheden van honderden individuen in één appartement worden aangetroffen, mits er voortdurend een groot voedselaanbod is. Een bij voorkeur niet-aggregerende soort, zoals de bruinbandkakkerlak *Supella longipalpa*, streeft juist naar een relatief lage dichtheid door de voortplantingssnelheid af te remmen en zich zo veel mogelijk te verspreiden.

#### Determinatie

RAMME 1923, HARZ & KALTENBACH 1976, KRUSEMAN 1979.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Plecoptera (orde)

#### PLECOPTERA - STEENVLIEGEN

BRAM KOESE

NEDERLAND 27 gevestigd  
WERELD 3497 beschreven

Insecten met vliezige vleugels die plat over het achterlijf gevouwen worden. De orde kan onderverdeeld worden in twee subgroepen: de carnivore roofsteenvliegen (Systemognatha) en de herbivore algsteenvliegen (Euholognatha). Het achterlijf is vaak voorzien van twee staartdraden. De larven zijn aquatisch. De imago's vliegen, maar blijven vaak in de buurt van water.

ring plaatsvindt. De eieren worden in het water afgezet. De larven hebben een variabele hoeveelheid vervellingen binnen een tijdbestek van één tot meerdere jaren. Onder koude omstandigheden kunnen eieren in diapauze gaan, waardoor de levensduur aanzienlijk (met jaren) verlengd kan worden. Volwassen steenvliegen leven gewoonlijk minder dan twee maanden.

▼  
*Nemoura marginata*

▶▶  
Larve van *Perlodes microcephalus*

#### Cyclus

Mannetjes gebruiken soortspecifieke kloppsignalen (roffels met achterpoot) voor contact met vrouwtjes, waarna de pa-

#### Ecologie

Roofsteenvliegen voeden zich als larve met allerlei ongewervelden, terwijl de volwassen dieren geen voedsel tot zich





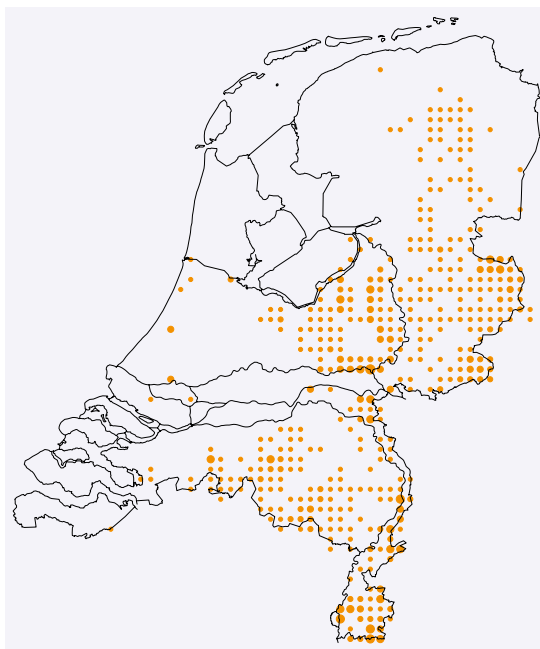
kunnen nemen. Algemeenvliegen voeden zich als larve met biofilm, afgefallen blad en detritus en de volwassen dieren nuttigen onder andere korstmossen.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd in totaal 3497 soorten beschreven (FOCHETTI & FIGUEROA 2009). In Nederland zijn 27 soorten bekend, waarvan er momenteel nog maar tien in Nederland voorkomen (KOESE 2008B).

#### Voorkomen

De hogere zandgronden en het Zuid-Limburgs heuvelslandschap zijn het rijkst aan soorten. Zo herbergen de Springendaalse Beek (ov) en enkele Zuid-Limburgse beken elk drie soorten. Momenteel komt op de meeste plaatsen met stromend water nog maar één soort voor: *Nemoura cinerea* (KOESE 2008B). Met de verdwijning van 17 soorten in de afgelopen 150 jaar (ruim 60% van het aantal soorten) is de achteruitgang van steenvliegen een van de meest dramatische binnen de Nederlandse fauna. De meeste van deze soorten verdwenen als gevolg van vervuiling en normalisering van beken en rivieren. Voor 1940 verdwenen 12 soorten uit de grote rivieren, waarvan er negen al niet meer na 1900 in Nederland voorkwamen. Ten minste één en mogelijk twee van deze soorten, respectievelijk *Oemopteryx loewii* en *Marthamea selysii*, zijn thans wereldwijd uitgestorven. Tussen 1950 en 1960 verdwenen er nog eens vijf uit de kleinere rivieren en grote laaglandbeken. Van de tien resterende soorten komen vier soorten slechts zeer lokaal voor. Een lichtpuntje is dat dankzij het herstel van de Roer één soort, *Perlodes microcephalus*, weer in Nederland



▲ Aantal waargenomen soorten steenvliegen per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 6-15 soorten. Bron: eis-Nederland.

is teruggekeerd na ruim 25 jaar van afwezigheid. Begin 2010 werd in de Roer bij Sint Odiliënberg (LI) een winteractieve steenvlieg, *Taeniopteryx schoenemundi*, nieuw voor de Nederlandse fauna aangetroffen (B. Koese & L. Boumans pers. obs.); deze soort wordt in dit overzicht nog niet als gevestigde soort beschouwd.

#### Determinatie

LILLEHAMMER 1988, ZWICK 2004, KOESE 2008B.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Dermaptera (orde)

#### DERMAPTERA - OORWORMEN

ROY M.J.C. KLEUKERS

NEDERLAND 6 gevestigd (waarvan 1 exoot), nog 3 verwacht  
WERELD 1967 beschreven

Oorwormen zijn langwerpige insecten met bijtende monddelen. De vleugels zijn vaak verkort. Bij de vliegende soorten zijn de achtervleugels op een ingewikkelde manier opgevouwen onder de verkorte en verharde voorvleugels. Het achterlijf draagt een paar tangen aan het uiteinde. Oorwormen zijn terrestrisch.

#### Cyclus

Het vrouwtje legt de eieren in de bodem of ander substraat en veel soorten vertonen broedzorg over de eieren en jonge nimfen. Het vrouwtje houdt de eieren vochtig door ze te belikken en ze te verplaatsen als het te droog wordt. De nimfen doorlopen vijf tot zes stadia. Er zijn één tot drie generaties per jaar. De imago's en mogelijk ook de nimfen overwinteren.

#### Ecologie

Oorwormen voeden zich met allerlei plantaardig materiaal en dode en levende dieren. De grotere soorten vangen levende prooien door de tangen over de kop heen te buigen en bijeen te knijpen. De tangen helpen ook bij het ontvouwen van de achtervleugels als de dieren gaan vliegen. De naam oorworm is afkomstig van het volksgeloof dat de

dieren bij slapende mensen in het oor zouden kruipen. Dit lijkt hooguit incidenteel wel eens te gebeuren en komt voort uit de gewoonte van oorwormen om allerlei kleine gaatjes te inspecteren op voedsel en mogelijke rustplaatsen. De gewone oorworm *Forficula auricularia* wordt wel als schadelijk ervaren in de land- en tuinbouw, omdat de

▼ Parkoorworm  
*Apterygida media*



dieren aan gewassen (bijvoorbeeld aan bloemen en bladeren in fruitboomgaarden) zouden knagen (BEIER 1959). In Amerika lijkt de gewone oorworm aanmerkelijk schadelijker dan in Europa (WEEMS & SKELLEY 2007). Ook *Euborellia annulipes* kan in Amerika lastig zijn in vleesverwerkingsbedrijven, graanschuren en aardappelopslag (KLOSTERMEYER 1942). Anderzijds zijn oorwormen ook belangrijke bestrijders van dierplagen in bijvoorbeeld boomgaarden (HELSEN & WINKLER 2007).

### Diversiteit

Er zijn wereldwijd 1967 soorten beschreven (FOOTITT & ADLER 2009). In Nederland komen zes soorten voor, waarvan één exoot: *Euborellia annulipes*, die alleen van kassen in Diergaarde Blijdorp (Rotterdam) bekend is. De status van de uit België gemelde *Euborellia moesta* en *Forficula decipiens* is onduidelijk (LOCK 2007). Vooralsnog beschouwen we deze als

te verwachten voor Nederland. In het zuiden van Groot-Brittannië komt *Forficula lesnei* voor (MARSHALL & HAES 1990). Verder zijn er nog allerlei exotische soorten te verwachten, die incidenteel ingevoerd kunnen worden.

### Voorkomen

Oorwormen komen in Nederland in heel verschillende (terrestrische) biotopen voor, vooral op de hogere zandgronden. *Chelidurella guentheri* is beperkt tot oude bossen, *Labidura riparia* tot stuifzand en *Labia minor* heeft een relatie met paardenmest. *Apterygida media* en vooral *Forficula auricularia* zijn minder kieskeurig. De laatste kan zelfs als een van de wijdst verbreide diersoorten van Nederland beschouwd worden.

### Determinatie

WILLEMSE & KRUSEMAN 1971, ALBOUY & CAUSSANEL 1990.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Psocodea (orde)

## PSOCODEA - STOFUIZEN & ECHTE LUIZEN

JAN WILLEM A. VAN ZUIJLEN, HERMAN J.W.M. CREMERS & ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 330 gevestigd (waarvan 15 exoten), nog 30 verwacht  
WERELD ca. 10.600 beschreven



Echte luizen - Phthiraptera



Stofluizen - Psocoptera

Kleine tot zeer kleine insecten (0,5-5 mm) met bijtende of zuigende monddelen, met of zonder vliezige vleugels. Psocodea zijn in staat als imago zeer effectief waterdamp uit

de lucht op te nemen, en kunnen dan flink opzwellen. Dankzij dit vermogen zijn Psocodea vaak erg goed aangepast aan

droge omstandigheden. Deze orde omvat traditioneel de stofluizen ('Psocoptera') en echte luizen (Phthiraptera), maar recent moleculair en morfologisch onderzoek heeft aangetoond dat de 'Psocoptera' parafyletisch zijn en de Phthiraptera vermoedelijk polyfyletisch; binnen de Psocodea is de parasitaire levenswijze mogelijk tweemaal ontstaan (JOHNSON ET AL. 2004, YOSHIKAWA & JOHNSON 2006, 2010). Omdat de onderzoekers en literatuur nog langs de oude lijnen verdeeld zijn, en de nieuwe classificatie nog niet duidelijk is, behandelen we hier nog de traditionele groepen apart.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Psocodea (orde) ► 'Psocoptera' (suborde)

## 'PSOCOPTERA' - STOFUIZEN

JAN WILLEM A. VAN ZUIJLEN

NEDERLAND 59 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog ca. 30 verwacht  
WERELD ca. 5575 beschreven

Kleine tot zeer kleine insecten (0,5-5 mm) met bijtende monddelen. De soorten kunnen vleugelloos zijn of twee paar vliezige vleugels bezitten. In rust worden de vleugels soms vlak, maar vaker tentvormig over het lichaam gehouden. Alle soorten zijn terrestrisch.

### Cyclus

Baltsgedrag voorafgaand aan de paring kan uitgebreide bewegingen met antennen en vleugels omvatten. Er zijn ook aanwijzingen dat tikkende geluiden gemaakt door gestamp met de poten een rol kunnen spelen bij het baltsgedrag en het lokken van soortgenoten. Er zijn soorten waarbij geen eieren worden gelegd voor er een paring heeft plaatsgevonden. Bij soorten waar de mannetjes heel schaars zijn komt parthenogenese, waarbij de vrouwtjes eieren leggen die niet bevrucht zijn, algemeen voor. Bij soorten waarbij mannetjes afwezig zijn is dit de enige vorm van voortplanting. Stofluizen leggen hun eieren in kleine gaatjes of scheuren in hout of op bladeren. De eieren worden afzonderlijk of in groepen gelegd en vaak afgedekt met uitwerpselen. Bij sommige soorten die veel op boom-

stammen voorkomen worden ook via de monddelen uitgescheiden zijden draden verwerkt in de bedekking van de eieren. Soorten die hun eieren in groepen op bladeren leggen dekken deze vaak af met een spinsel van zijden draden. Na het uitkomen van de eieren vervellen de nimfen bij de meeste soorten zes keer voordat het volwassen stadium bereikt wordt. Bij soorten waarbij de ene sekse kortvleugelig of vleugelloos is, kunnen de nimfen van deze sekse minder vaak vervellen. Zo kunnen er ook minder vervellingen voorkomen bij de vleugelloze of kortvleugelige vormen van sommige soorten. Bij andere soorten vervellen de nimfen van de kleinere mannetjes minder vaak dan die van de grotere vrouwtjes. De overwintering kan zowel als imago, nimf of als ei worden volbracht. De levenscyclus wordt binnen een jaar afgerond, en vaak zijn er meerdere generaties per jaar. De volwassen dieren worden niet ouder dan enkele weken of maanden.

### Ecologie

Stofluizen voeden zich met microflora, zoals algen, korstmossen en sporen van schimmels, of met organisch afval.



Er zijn ook soorten die binnenshuis voorkomen. Gisten, bloem en andere graanproducten vormen de voedselbron van deze soorten. De soorten van het genus *Liposcelis* kunnen schade aanbrengen aan boeken die opgeslagen zijn in een vochtige omgeving. Ook insectencollecties van entomologen zijn voor deze beestjes niet geheel veilig.

#### Diversiteit

In totaal komen er wereldwijd ongeveer 5574 soorten voor (NEW & LIENHARD 2007, update door FOOTTIT & ADLER 2009). In Nederland zijn 59 gevestigde soorten bekend, waaronder drie exoten (KRUSEMAN 1944 en losse publicaties). Er worden nog circa 30 soorten verwacht (gebaseerd op KRUSEMAN 1944, LIENHARD 2004).

#### Voorkomen

Stofluizen kunnen worden aangetroffen in diverse microbiotopen. Veel soorten zijn te vinden op boomstammen of in boomkronen, terwijl andere soorten gewoonlijk op grassen, andere lage vegetatie, of bladafval worden aangetroffen. Stofluizen worden vrijwel niet bestudeerd: het is daarom ondoenlijk om iets te zeggen over patronen in diversiteit, talrijkheid en achteruit- of vooruitgang. Bij de weinige bekende recente onderzoeken werden in het natuurgebied De Brand (NB) 13, op plataanstammen vijf en binnenshuis vier soorten aangetroffen (NOORDIJK & BERG 2002, PEETERS & HOGENES 1996, DE WILDE 2009).

#### Determinatie

LIENHARD 1998, NEW 2005.



*Dorypteryx longipennis*



*Lepinotus patruelis*

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Psocodea (orde) ► Pthiraptera (suborde)

#### PHTHIRAPTERA - LUIZEN

HERMAN J.W.M. CREMERS

NEDERLAND 271 gevestigd (waarvan 12 exoten)  
WERELD ca. 5025 beschreven

Afgeplatte, vleugellose insecten met bijtende of zuigende monddelen. De meeste soorten zijn klein (1-4 mm), maar *Laemobothrion*-soorten bij roofvogels kunnen wel 10 mm worden. De ogen zijn gereduceerd of afwezig. De soorten leven op het land en in de lucht bij zoogdieren en vogels. De luizen werden meestal onderverdeeld in zuigende luizen (Anoplura) en bijtende luizen (Mallophaga) en de laatste weer in Amblycera en Ischnocera, die beide bij zowel zoogdieren als vogels voorkomen. Zoals onder Psocodea al is vermeld, zijn de luizen echter mogelijk polyfyletisch en de Mallophaga zeker: de Ischnocera zijn nauwer verwant aan de Anoplura, en de Amblycera zijn zustergroep van de Liopscelidae (groep van stofluizen) (JOHNSON ET AL. 2004, YOSHIZAWA & JOHNSON 2006, 2010). Luizen zijn doorgaans terrestrisch, maar verscheidene soorten zijn als aquatisch te bestempelen, door dat ze op watervogels leven.

#### Cyclus

Luizen planten zich voornamelijk geslachtelijk, maar ook wel parthenogenetisch, voort. Ze leggen eieren, neten genoemd, die meestal aan de haren of veren van hun gastheer vastgekleefd zitten. Uit het ei komt een larve die via enkele nimfstadia ten slotte volwassen wordt. Alle stadia bevinden zich

op de gastheer en lijken geheel op de volwassen luis. De ontwikkeling van ei tot imago bedraagt enkele weken. Een bepaalde kippenluis, *Cuclotogaster heterographus*, bleek 85 dagen te blijven leven (ANSARI 1944). De leeftijd zal echter in het algemeen bij soorten zeer sterk variëren en is van veel factoren afhankelijk. Door een constante aanwas van nieuwe luizen kan de gastheer continu besmet blijven.

#### Ecologie

Anoplura zuigen bloed bij hun gastheer en parasiteren uitsluitend bij zoogdieren. Mallophaga hebben bijtende monddelen en voeden zich met haar-, veer- of huidmateriaal. Alle soorten zijn zeer gastheerspecifiek: iedere zoogdier- of vogelsoort heeft zijn eigen luizensoorten (of eventueel ondersoorten), die normaliter niet op andere gastheren voorkomen, behalve zo nu en dan tijdelijk door bepaalde omstandigheden. Een voorbeeld van dit laatste zijn luizen die door het in handen hebben van vogels tijdelijk overlopen op de mens. Luizen zijn door hun parasitaire levenswijze min of meer schadelijk voor hun gastheer. Ze kunnen symptomen als jeuk, haaruitval, veerschade en huidlaesies veroorzaken mede als gevolg van het krabben door de gastheer. De mens is gastheer van drie luizensoorten, waarvan de hoofdluis *Pediculus*



Hoofdluis

*Pediculus capitis*



▶ *Pectinopygus bassani*



*capitis* het bekendst is en het meest voorkomt. De kleepluis *Pediculus humanus* zien we nog maar zeer zelden. De kleepluis was in het verleden berucht als overbrenger van de bacteriën (*Rickettsia prowazekii*) die vlektyfus veroorzaken. De schaamluis *Phthirus pubis* wordt bij de mens ook nog maar zelden vastgesteld mede door 'cultuurveranderingen' in de haarverzorging. Geringe infecties met luizen worden in het algemeen zonder problemen door hun gastheren verdragen. Hierbij veroorzaken de bloedzuigende luizen in de regel meer last dan de bijtende luizen. Ook bij dieren kunnen luizen bepaalde ziekteverwekkers overbrengen (virussen, bacteriën, maar ook parasitaire wormen). In het algemeen zullen infecties met luizen bij huisdieren en de mens bestreden worden met insecticiden.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd 5024 soorten beschreven (FOOTITT & ADLER 2009). Aangezien er meer dan 9000 vogelsoorten bestaan, zou alleen al voor vogels het aantal werkelijk bestaande luizensoorten minstens het dubbele kunnen zijn. In Nederland zijn

271 soorten gevestigd, waaronder 12 exotische soorten die op huisdieren als cavia, parelhoen, pauw en kanarie zitten. De soort *Philoaterus linariae* is aan de hand van Nederlandse exemplaren beschreven bij barmsijs *Carduelis flammea/cabaret*.

#### Voorkomen

Er zijn geen duidelijke regio's waar veel luizensoorten te vinden zijn; overal waar zoogdieren en vogels voorkomen zijn ook luizen te verwachten. Het mariene milieu is wel arm aan soorten, maar ook hier komt een soort voor: de zeehondenluis *Echinophthirius horridus*. Eén gastheersoort kan een aantal verschillende luizensoorten herbergen, zo kunnen er bij kippen wel acht verschillende luizen gevonden worden. Een gastheer kan soms vele honderden luizen herbergen. Onder bepaalde omstandigheden is het aantal luizen hoger, bijvoorbeeld bij verminderde afweer en bij een door ziekte verstoord krab- en poetsgedrag van de gastheer. Waarschijnlijk zijn er verschillende luizensoorten verdwenen uit Nederland. Dit gaat dan om gevallen waarbij tevens de gastheer uit Nederland verdwenen is. Een bekend voorbeeld is *Lutridia exilis*, de luis van de otter *Lutra lutra*. Door inventarisatiewerkzaamheden van vooral E. van den Broek zijn met name vanaf 1955 vele nieuwe soorten voor Nederland gemeld. De lijst lijkt nog lang niet compleet en er zullen nog veel luizensoorten van inheemse gastheren gevonden worden.

#### Determinatie

WEGNER 1972, ZLOTORZYCKA 1972-1980, VAN DEN BROEK 1977.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Thysanoptera (orde)

#### THYSANOPTERA - TRIPSEN

G. (BERT) VIERBERGEN

NEDERLAND 151 gevestigd (waarvan 14 exoten)

WERELD ca. 6000 beschreven

Zeer kleine tot kleine (maximaal 14 mm) insecten met een langwerpig lichaam en stekend-zuigende monddelen, die een unieke asymmetrische bouw hebben. Vleugels zijn, indien aanwezig, smal en in de regel voorzien van lange franje. Tripsen hebben bijnamen als onweers- of donderbeestjes als gevolg van het massaal opvliegen net voor onweersbuien in de zomermaanden. Bij enkele uitheemse tripsen komt sociaal gedrag voor. Alle Europese tripsen zijn terrestrisch.

#### Cyclus

De meeste tripsen kennen geslachtelijke voortplanting van het haplodiploïde type, waarbij onbevuchte (haploïde)

eieren mannetjes opleveren, en bevruchte eieren vrouwtjes. Van enkele soorten zijn echter nooit mannetjes waargenomen. Van veel soorten is bekend dat ze naast de geslachtelijke voortplanting zich ook geregeld ongeslachtelijk vermeerderen. De cyclus is ingewikkeld, er zijn vier tot vijf stadia. De eerste twee nimfstadia zijn actief, en daarna, afhankelijk van de familie, worden twee of drie inactieve nimfstadia doorlopen, meestal popstadia genoemd, voordat het volwassen stadium wordt bereikt. Bij de families Aeolothripidae en Thripidae worden eieren in plantenweefsel afgezet en zijn er twee popstadia. Bij de Phlaeothripidae worden de eieren op het substraat (bijvoorbeeld blad en boomschors) afgezet en zijn er drie popstadia. Sommige soorten hebben één generatie per jaar, maar de meeste soorten kennen meer generaties. De levenscyclus beslaat ongeveer een week tot enkele maanden, afhankelijk van de soort en temperatuur.

#### Ecologie

Tripsen voeden zich hoofdzakelijk met plantaardig materiaal, zoals celsappen en stuifmeel, maar ook veel soorten voeden zich met schimmels en hun sporen. Een kleiner deel eet andere tripsen of kleine insecten en mijten. Enkele soorten vertonen een combinatie van deze voedingspatronen (FRANSEN & MANTEL 1964). Een beperkt aantal soorten veroor-

▶ *Parthenothrips dracaenae*



zaakt aanzienlijke schade in de land- en tuinbouw, door het aanpakken van plantencellen en de overdracht van voor het gewas schadelijke virussen. Een kleine groep kan ingezet worden voor de biologische bestrijding van andere tripsen (met name van het geslacht *Frankliniopsis*).

#### Diversiteit

Er zijn ongeveer 6000 soorten beschreven (MOUND & MORRIS 2007). In Nederland zijn 151 gevestigde soorten bekend, waaronder 14 exoten (G. Vierbergen pers. obs.). Daarnaast zijn er 149 niet-gevestigde soorten, die bij onderscheppingen tijdens importcontroles zijn aangetroffen. Zes soorten zijn beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren: *Aeolothrips manteli*, *Haplothrips minisetosus*, *Iridothrips iridis*, *Liothrips vaneckei*, *Thrips latiareus* en *Thrips roepkei*.

#### Voorkomen

De duinen, het Zuid-Limburgs heuvellandschap en het rivierengebied zijn het rijkst aan soorten. Er wordt weinig onderzoek gedaan naar deze kleine insecten. Gericht onderzoek kunnen dan ook snel leiden tot 'nieuwe' soorten voor Nederland en sinds 1980 konden zo 21 soorten worden aangetoond (zie tabel).

#### Determinatie

MOUND ET AL. 1976, SCHLIEPHAKE & KLIMT 1979, ZUR STRASSEN 2003.

#### Tabel

Tripssoorten sinds 1980 nieuw voor Nederland gemeld.

Soort	eerste jaar van waarneming
<i>Bolothrips icarus</i>	2001
<i>Dendrothrips degeeri</i>	2000
<i>Dendrothrips eastopi</i>	2008
<i>Echinothrips americanus</i>	1993
<i>Frankliniella nigriiventris</i>	1992
<i>Frankliniella occidentalis</i>	1983
<i>Haplothrips juncorum</i>	1988
<i>Haplothrips kurdjumovi</i>	1996
<i>Haplothrips senecionis</i>	1981
<i>Haplothrips setiger</i>	2001
<i>Mycterothrips annulicornis</i>	2000
<i>Mycterothrips salicis</i>	1995
<i>Neohydatothrips gracilicornis</i>	2001
<i>Odontothrips ignobilis</i>	2002
<i>Oxythrips ulmifoliorum</i>	2002
<i>Stenchaetothrips bififormis</i>	2002
<i>Taeniothrips eucharis</i>	1989
<i>Thrips albopilosus</i>	1996
<i>Thrips brevicornis</i>	1981
<i>Thrips latiareus</i>	2001
<i>Thrips origani</i>	1998

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde)

### HEMIPTERA - SNAVELINSECTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 1576 gevestigd (waarvan 61 exoten), nog ruim 200 verwacht  
WERELD ca. 100.500 beschreven

Insecten met stekend-zuigende monddelen. De voorvleugels zijn vaak enigszins verhard. Hiertoe behoren de plantenluizen (Sternorrhyncha), cicaden (Auchenorrhyncha), Coleorrhyncha (niet inheems, wereldwijd 25 beschreven soorten) en de wantsen (Heteroptera). De vroegere 'Homoptera' vormen een parafyletische groep, en worden nu verdeeld in de eerste drie genoemde groepen. De Coleorrhyncha zijn de zustergroep van de wantsen, maar de Auchenorrhyncha zijn wellicht ook parafyletisch (XIE ET AL. 2008). Het totale aantal soorten hier is iets hoger dan de optelling van aparte groepen en volgt Footitt & Adler (2009) die



Plantenluizen - Sternorrhyncha



Cicaden - Auchenorrhyncha



Wantsen - Heteroptera

geen getallen voor de onderordes geven. Onderzoekers houden zich meestal met slechts één van deze groepen bezig; daarom worden ze hieronder apart behandeld.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde)

### STERNORRHYNCHA - PLANTENLUIZEN

PING-PING CHEN, MAURICE G.M. JANSEN & C.F.M. (KEES) DEN BIEMAN

NEDERLAND 573 gevestigd (waarvan 41 exoten), nog ca. 120 verwacht  
WERELD ca. 10.000 beschreven

De plantenluizen vormen een zeer diverse groep van snavelinsecten, meestal zeer kleine insecten, vaak met vliezige vleugels, maar er zijn ook veel ongevleugelde vormen. Alle soorten zuigen plantensap en vele kunnen daardoor economische schade toebrengen. De plantenluizen omvatten de volgende superfamilies: bladvlooiën (Psylloidea), wittevliegen (Aleyrodoidea), echte blad-



Bladvlooiën - Psylloidea



Wittevliegen - Aleyrodoidea



Gewone bladluizen - Aphidoidea



Schildluizen - Coccoidea



Adelgoidea

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde) ► Psylloidea (superfamilie)

## PSYLOIDEA - BLADVLOOIEN

C.F.M. (KEES) DEN BIEMAN

Zeer kleine (1,5-5 mm) snavelinsecten met min of meer vliegende vleugels. Ze kunnen springen met hun goed ontwikkelde poten. Ze zuigen plantensap (floëem) en hebben vaak een sterke waardplantbinding. Alle soorten leven terrestrisch.

## Cyclus

Bladvlooien hebben een geslachtelijke voortplanting, waarbij de eieren in plantenweefsel worden afgezet. Een enkele soort heeft deels een parthenogenetische levenswijze (NOKKALA ET AL. 2007). Er zijn vijf onvolwassen stadia; de nimfen zijn meestal vrijlevend, maar bevinden zich soms in gallen. Het merendeel van de soorten heeft één generatie per jaar. De overwintering vindt bij enkele soorten plaats in het eistadium (bijvoorbeeld *Psylla*-soorten, *Cacopsylla mali* en *C. peregrina*), of in een larvaal stadium (*Strophingia*). Bij de meeste soorten overwintert juist het volwassen dier, meestal is de winterwaard een andere plant dan die waar de eieren in worden afgezet. Enkele soorten blijven in de winter op hun waardplant (bijvoorbeeld *Cacopsylla pyricola*).

## Ecologie

Bladvlooien zijn strikt fytofage plantensapzuigers die vaak gespecialiseerd zijn op één of enkele plantensoorten. Het merendeel leeft als nimf bovengronds, maar enkele soorten zuigen juist aan wortels. Uit Nederland wordt van 17 soor-

NEDERLAND 61 gevestigd (waarvan 3 exoten), nog 20 verwacht  
WERELD ca. 2600 beschreven

ten gerapporteerd dat ze plantengallen veroorzaken. Voorbeelden hiervan zijn de russenbladvlo *Livia junci* op veel *Juncus*-soorten, de gewone essenbladvlo *Psyllopsis fraxini* op es, de buxusbladvlo *Psylla buxi* op buxus en de laurierbladvlo *Trioza alacris* op laurierstruiken in tuinen. Een aantal soorten is schadelijk in de landbouw door het zuigen aan bladeren van onder andere appel (*Cacopsylla mali*), peer (*Cacopsylla pyri*, *C. pyrisuga* en *C. pyricola*) en olijfwilg (*Cacopsylla fulguralis*) of door het veroorzaken van plantengallen op bijvoorbeeld buxus en laurier.

## Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 2600 soorten beschreven (LABINA ET AL. 2007). In Nederland zijn 61 gevestigde soorten bekend, waaronder drie exoten (BLÖTE 1926, C.F.M. den Bieman pers. obs.).

## Voorkomen

Bladvlooien worden in Nederland vrijwel niet bestudeerd. Het is daarom niet mogelijk om iets te zeggen over patronen in diversiteit, talrijkheid, en over veranderingen. Gezien de toename van transporten van plantenmateriaal, mag verwacht worden dat meer schadelijke soorten ons land weten te bereiken (C.F.M. den Bieman pers. obs.).

## Determinatie

OSSIANNILSSON 1992, DOCTERS VAN LEEUWEN 2009.

▼  
*Psylla alni*▶▶  
Gal van russenbladvlo  
*Livia juncorum*

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde) ► Aleyrodoidea (superfamilie)

## ALEYRODOIDEA - WITTEVLIEGEN

MAURICE G.M. JANSEN

NEDERLAND 11 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 3 verwacht  
WERELD 1556 beschreven

Kleine motachtige snavelinsecten met een spanwijdte tot 3 mm. Deze diertjes zijn bedekt met een witte, wasachtige afscheiding. Nimfen hebben, behalve het eerste stadium, geen poten en voelsprieten. De nimfen leven vastgehecht op de voedselplant. In tegenstelling tot de meeste andere

groepen is de taxonomie van wittevliegen vrijwel geheel gebaseerd op beschrijvingen van het laatste nimfstadium, dat ook wel popstadium wordt genoemd. Tijdens een deel van dit popstadium wordt geen sap gezogen. Alle soorten leven terrestrisch.

### Cyclus

De volwassen insecten leggen eieren op planten. Hieruit kruipen nimfen die mobiel zijn en over de plant rondkruipen. Zodra ze de eerste keer verveld zijn hechten ze zich vast aan de plant (ze worden dus 'sessiel') en gedurende de volgende drie stadia blijven ze dat. Uit het laatste nimfstadium (ook wel 'popstadium' genoemd) ontwikkelt zich het imago. Veruit de meeste soorten planten zich geslachtelijk voort, maar er zijn ook parthenogenetische soorten bekend. Bij *Trialeurodes vaporariorum* kunnen bevruchte vrouwtjes zowel haploïde (mannelijke) als diploïde (vrouwelijke) eieren leggen, terwijl onbevruchte vrouwtjes alleen haploïde eieren kunnen leggen. Sommige wittevliesgen hebben één generatie en andere twee generaties per jaar en de meeste soorten overwinteren in het popstadium. De imago's van de meeste soorten leven enkele dagen tot een week, behalve van de *Aleyrodes*-soorten die verschillende generaties per jaar hebben en waarvan de imago's overwinteren.

### Ecologie

De meeste wittevliesgen leven op de bovengrondse delen van houtige gewassen, waarvan ze de sappen opzuigen. *Trialeurodes vaporariorum*, *Aleyrodes proletella* en *A. loniceriae* zijn in Nederland geregeld schadelijk in landbouwgewassen terwijl dat voor *Siphoninus phillyreae*, die hier zijn noordgrens heeft, alleen in Zuid-Europa het geval is. Twee soorten, *Aleurochiton aceris* en *A. pseudoplatani*, zijn zo mooi dat hun aanwezigheid juist als een verrijking gezien kan worden.

### Diversiteit

Er zijn 1556 soorten beschreven (MARTIN & MOUND 2007), maar er kunnen nog vele soorten verwacht worden (BINK-MOENEN & MOUND 1990). In Nederland zijn 11 gevestigde soorten bekend,

waarvan drie exoten (BINK ET AL. 1980, JANSEN & STIGTER 1996). Er zijn nog drie extra soorten te verwachten (EVANS 2007, MARTIN ET AL. 2000). In kassen komen meerdere soorten voor die daar al lange tijd aanwezig zijn; deze zijn hier niet meegeteld. Er is één soort beschreven van Nederlandse exemplaren: *Trialeurodes ericae*.

### Voorkomen

Het stedelijke gebied, het Zuid-Limburgse heuvelland en de hoogvenen zijn het rijkst aan soorten. Er treden weinig veranderingen op in de fauna van Nederland. Eén soort is recentelijk ontdekt, maar naar alle waarschijnlijkheid was deze eerder over het hoofd gezien (JANSEN & STIGTER 1996). De dichtheden van enkele soorten kunnen oplopen tot honderden poppen per plantenblad (M.G.M. Jansen pers. obs.).

### Determinatie

MARTIN ET AL. 2000.



◀ Kaswittevlies  
*Trialeurodes vaporariorum*

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hemiptera (orde) ▶ Sternorrhyncha (suborde) ▶ Aphidoidea (superfamilie)

## APHIDOIDEA - GEWONE BLADLUIZEN

PING-PING CHEN

NEDERLAND 410 gevestigd (waarvan 24 exoten), nog ca. 100 verwacht  
WERELD ca. 4700 beschreven

Zeer kleine snavelinsecten met of zonder vliezige vleugels. Het achterlijf is voorzien van twee buisjes (siphunculi) en er zijn aanwijzingen dat die zowel was als een alarmferomoon afscheiden. De lichaamsvorm en kleur van bladluizen kunnen flink variëren. Op een enkele semiaquatische soort na, zijn bladluizen terrestrisch en alle soorten leven op planten.

### Cyclus

Veel bladluizen hebben een ingewikkelde eenjarige levenscyclus (zie bijvoorbeeld DIXON 1987, DOLLING 1991) die geïllustreerd kan worden aan de levenscyclus van de zwarte bonenluis *Aphis fabae*. Eieren worden op de primaire voedselplant gelegd. De dieren overwinteren als ei, in het voorjaar komen daar ongevlugelde, zich parthenogenetisch voortplantende levendbarende wijfjes (fundatrices of stammoevers) uit. In volgende generaties komen, naast de ongevlugelde, ook gevlugelde parthenogenetische wijfjes in wisselende, soms grote aantallen voor. De gevlugelde wijfjes (migrantes) vliegen uit en vestigen zich op andere voedselplanten waar ze gedurende de zomer een wisselend aantal

parthenogenetisch levendbarende generaties voortbrengen. Hun nakomelingen, al dan niet gevlugelde wijfjes die zich parthenogenetisch op de secundaire waardplanten voortplanten, worden alienicolae genoemd. Op het eind van de zomer verschijnen de parthenogenetisch voortplantende wijfjes die de mannetjes en wijfjes (de sexuparae) zullen produceren. In de herfst verschijnen dan mannetjes en wijfjes (sexuales) die paren. De vrouwelijke sexuales zijn ongevlugeld, de mannetjes al dan niet gevlugeld. De bevruchte wijfjes leggen weer eieren die overwinteren. De verschillende typen wijfjes (fundatrix, alienicolae, sexuales) vertonen diverse morfologische verschillen. Ook zijn er allerlei variaties op de levenscyclus mogelijk. Zo zijn er soorten die geen waardplantwisseling vertonen en bij sommige soorten overwinteren behalve eieren op primaire waardplanten ook parthenogenetische levendbarende wijfjes op secundaire waardplanten.

### Ecologie

Alle bladluizen zijn fytofaag en voeden zich met floëmsap door hun steeksnuut in de plant te steken. De voedselplanten



▲ *Macrosiphoniella tanacetaria*

▶▶ *Metopeurum fuscoviride*



worden onderverdeeld in primaire en secundaire waardplanten. De meeste bladluizen zijn autoec en monofaag en leven op één of enkele soorten van een bepaald plantengeslacht. Ongeveer 10% is heteroec; deze verblijven gedurende herfst, winter en voorjaar op een primaire waardplant en gedurende de zomer op één of meerdere secundaire waardplant(en) die zelden nauw verwant zijn aan de primaire waardplant. Hoewel de heteroecische soorten als polyfaag geïnclassificeerd worden, leven de meeste soorten maar op één soort plant per seizoen. De meeste bladluizen vertonen dus een hoge mate van waardplant-specificiteit. Er zijn maar weinig soorten (onder andere zwarte bonenluis *Aphis fabae* en groene perzikluis *Myzus persicae*) met een zeer grote verscheidenheid van secundaire waardplanten.

Bladluizen kunnen schadelijk zijn voor gewassen in kassen of op akkers, evenals voor planten in het openbaar groen. De schade aan planten wordt veroorzaakt door vier processen (naar AUKEMA 1999). Ten eerste vindt er altijd onttrekking van voedingsstoffen plaats. De schade is afhankelijk van de aantallen bladluizen en van de conditie en de gevoeligheid van de aangetaste planten. Ten tweede kan er schade optreden door giftig speeksel, de mate hiervan is sterk afhankelijk van de soort. De vergiftiging van plantenweefsel geeft vaak typische beschadigingsbeelden (reactie van de plant).

▼ Gal van perenbloedluis  
*Eriosoma lanuginosum*



Ten derde kunnen planten geheel of gedeeltelijk bedekt worden met kleverige afscheidingsproducten (honingdauw) van de bladluizen. Op de honingdauw kunnen zich op hun beurt donker gekleurde roetdauwschimmels ontwikkelen, die de planten bedekken met een zwarte laag. Zowel honingdauw als roetdauw kunnen schadelijk zijn voor de plant doordat zij de normale functies van de plant, zoals bijvoorbeeld de fotosynthese, belemmeren. Ten vierde vormen bladluizen de belangrijkste vectoren van plantenvirussen, waarvan er meer dan 160 kunnen worden overgedragen. De virussen worden door het aanpakken van plant met de zuignuit overgedragen en kunnen zeer ernstige gevolgen hebben voor de plant.

Hoewel de schade aan planten natuurlijk vervelend kan zijn (met name in de landbouw), vervullen bladluizen in meer natuurlijke systemen een belangrijke ecologische rol. Door hun talrijkheid kunnen ze woekering van bepaalde plantensoorten tegengaan, spelen ze een belangrijke rol in het versneld laten afsterven van reeds verzwakke planten en zijn ze een onmisbare voedselbron voor veel andere dieren. Bladluizen produceren honingdauw, een afscheiding via de anus (van bladluizen en andere sapzuigende insecten) dat een mengsel is van allerlei stoffen, maar vooral suikers. De reden voor honingdauwaf scheiding is dat bladluizen veel floëmsap moeten opzuigen om hun eiwitbehoefte te dekken, maar hierbij nemen ze te veel koolhydraten op en die scheiden ze weer uit. Er zijn minstens 246 soorten insecten bekend die door honingdauw worden aangetrokken als voedselbron (MINKS & HARREWIJN 1987). Met name mieren bezoeken vaak bladluizen.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 4700 soorten bladluizen bekend (REMAUDIÈRE & REMAUDIÈRE 1997). In Nederland zijn 410 soorten waargenomen, waarvan (ongeveer) 24 exoten die met plantenmateriaal Nederland hebben bereikt en zich hier (al dan niet in kassen) hebben gevestigd (REMAUDIÈRE & REMAUDIÈRE 1997, PIRON 2009, P.-p. Chen pers. obs.). Naar verwachting zijn er nog ongeveer 100 andere soorten die mogelijk in Nederland voorkomen (P.-p. Chen pers. obs.).



### Voorkomen

Bladluizen kunnen op veel verschillende planten worden aangetroffen. Ze leven meestal in individuenrijke kolonies; de dichtheden lopen op tot maximaal 250.000 individuen per m<sup>2</sup> (J.D. Prinsen pers. med.). Bladluizen komen vrijwel uitsluitend op landplanten en emergente moerasplanten voor. Een uitzondering is *Rhopalosiphum nymphaeae*, een vrijwel kosmopolitische soort die op allerlei waterplanten leeft – bijvoorbeeld waterlelie *Nymphaea*, gele plomp *Nuphar lutea*, waterweegbree *Alisma*, pijlkruid *Sagittaria* en egelskop *Sparganium* – en enig vermogen heeft om onder water te overleven. De geslachtelijke fase (primaire waardplant) van deze soort vindt plaats op *Prunus*-soorten (HEIE 1986). In kassen zijn ook veel soorten te vinden; van alle gevestigde soorten zijn er ongeveer

70 die hier voorkomen (P.-p. Chen pers. obs.). Een voorbeeld is de uit Azië afkomstige katoenluis *Aphis gossypii* die zich met succes op de meeste continenten heeft gevestigd en in Nederland een belangrijke plaag is op komkommer en aardbei. Daarnaast vestigen zich af en toe soorten in de groene ruimte op al lang geleden geïntroduceerde planten (bijvoorbeeld *Appendiseta robiniae* op robinia *Robinia pseudoacacia*) of op gecultiveerde inheemse planten (*Neotoxoptera formosana* op bieslook *Allium schoenoprasum*, zie PIRON 2010).

### Determinatie

STROYAN 1977, 1984, HEIE 1980, 1982, 1986, 1991, 1994, TAYLOR & ROBERT 1980, BLACKMAN & EASTOP 1984, 1994, 2000, 2006A, 2006B, VAN FRANKENHUYZEN 1988, 1996, LAMPEL & MEIER 2003, DOCTERS VAN LEEUWEN 2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hemiptera (orde) ▶ Sternorrhyncha (suborde) ▶ Adelgoidea (superfamilie)

## ADELGOIDEA - DENNENLUIZEN & DWERGLUIZEN

PING-PING CHEN

NEDERLAND 20 gevestigd (waarvan 3 exoten)  
WERELD 166 beschreven

Bladluisachtige snavelinsecten die worden ingedeeld in twee families: dennenuizen (Adelgidae) en dwergluizen (Phylloxeridae). Bij de Adelgidae heeft de gevleugelde vorm (alatae) vijfledige antennen, terwijl de ongevleugelde vorm er drie heeft. Alle soorten van de familie Phylloxeridae hebben driedelige antennen. Het verschil met de gewone bladluizen (Aphididae) bestaat uit het ontbreken van buisjes (siphunculi) aan het achterlichaam en het feit dat er geen levendbarende soorten of vormen zijn. Alle dennen- en dwergbladluizen zijn terrestrisch en leven op planten.

### Cyclus

Bij de dennenuizen en de dwergluizen bestaat de levenscyclus uit vijf fasen (pentatomorfe holoencyclus). Op de primaire waardplant begint 's zomers de cyclus met de zich geslachtelijk voortplantende kleine ongevleugelde mannetjes en wijfjes die kort leven (sexuales). Na bevruchting legt ieder wijfje één ei waaruit fundatrices komen. Deze overwinteren als larve en leggen in het voorjaar een flink aantal eieren waaruit de gallicolae komen. Deze vormen gallen op de jonge scheuten en groeien uit tot gevleugelde wijfjes die migreren naar de secundaire waardplant waar ze eieren leggen. Uit de eieren van de gemigreerde gallicolae komen de zogenaamde sistens die weer als larve overwinteren. In het voorjaar leggen ze eieren waaruit de progrediënten komen. Uit de eieren van de progrediënten komen óf ongevleugelde nieuwe progrediënten óf gevleugelde sexuparae die weer naar de primaire waardplant migreren. Uit de eieren van de sexuparae komen weer de mannelijke en vrouwelijke sexuales. De cyclus is dus tweejarig (in plaats van eenjarig bij de gewone bladluizen). In Europa is de levenscyclus van de druifluis *Viteus vitifolii* (een dwergluis) ogenschijnlijk vereenvoudigd en bestaat voornamelijk uit zich parthenogenetisch voortplantende radicolae, dat wil zeggen de vorm die op de wortels leeft. Fundatrices worden zelden aangetroffen en schijnen meestal te gronde te gaan voor ze zich kunnen voortplanten.

### Ecologie

Alle dennenuizen leven uitsluitend van het sap van coniferen (Pinaceae) (CARTER 1971). Ze veroorzaken daar vaak opvallende gallen. Verder wisselt elke soort van voedselplant. De primaire voedselplant van dennenuizen zijn, afhankelijk van de soort, een zilverspar *Abies*, lariks *Larix*, den *Pinus*, douglasspar *Pseudotsuga* of hemlockspar *Tsuga*, terwijl de secundaire voedselplant een conifeer van een ander genus is dan de primaire voedselplant. Migratie tussen de primaire en secundaire waardplanten vindt plaats door gevleugelde vormen (CARTER 1971, RICHARD & DAVIDS 1982). De dwergluizen voeden zich uitsluitend op tweezaadlobbige planten, zoals peren *Pyrus* en druiven *Vitis* (CARTER 1971). Van de dwerg-



◀ *Gilletteella cooleyi*



▼ Gal van sparappelgalluis *Adelges abietis*

luizen zijn *Viteus*-soorten belangrijke plagen van druivenplanten *Vitis*. Het belangrijkste kenmerk zijn de gallen die op wortels worden gevormd, waardoor de planten aangetast worden en minder druiven produceren.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn 50 soorten dennenluizen en 116 soorten dwergluizen beschreven (CARTER 1971). Waarschijnlijk zijn er nog enkele tientallen onbeschreven soorten. In Nederland zijn 15 soorten dennenluizen en vijf soorten dwergluizen vastgesteld (P.-p. Chen pers. obs.). Hieronder bevinden zich drie exoten, die door de mens met plantenmateriaal zijn ingevoerd.

#### Voorkomen

Door de voedselplantbinding zijn de meeste dennenluizen met name te vinden op plekken waar veel naaldbomen staan. De druifluizen *Viteus vitifoliae* is een van de wijdst verspreide plaaginsecten in de wijnbouw. In Nederland is deze soort gevonden op druivenplanten die als sierplant gebruikt worden. Door de toename van internationale handel en de opwarming van de aarde is het een wereldwijde quarantainesoort geworden.

#### Determinatie

CARTER 1971, BLACKMAN & EASTOP 1994, DOCTERS VAN LEEUWEN 2009.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Sternorrhyncha (suborde) ► Coccoidea (superfamilie)

### COCCOIDEA - WOL-, DOP- & SCHILDLUIZEN

MAURICE G.M. JANSEN

NEDERLAND 71 gevestigd (waarvan 9 exoten),  
nog enkele tientallen verwacht  
WERELD 7901 beschreven

Tot de Coccoidea behoren wereldwijd ongeveer 35 families waarvan er acht in Nederland voorkomen. De meeste soorten in ons land behoren echter tot drie families: wolluizen (Pseudococcidae, 15 soorten), dopluizen (Coccidae, 19 soorten) en schildluizen (Diaspididae, 15 soorten). De overige soorten horen tot de volgende families: Asterolecaniidae, Eriococcidae, Kermesidae, Margarodidae en Ortheziidae. Alle zijn snavelinsecten met een sterk gewijzigde lichaamsvorm, aangepast aan een plantensapzuigende levenswijze: het eerste larvestadium heeft nog functionele poten, latere larvestadia en vrouwtjes hebben gereduceerde of helemaal geen poten. Alleen bij wolluizen is het vrouwtje in staat te lopen. Mannetjes zijn klein, hebben één paar vleugels of zijn ongeveugeld, en hun monddelen zijn vergroeid. Meestal blijven deze insecten op één plek zitten, met hun steeksnuut permanent in plantenweefsel gestoken. Ze beschermen zich met een schild of wollige afscheiding. Alle Nederlandse wol-, dop- en schildluizen zijn terrestrisch.

#### Cyclus

Er zijn grote verschillen in de levenscyclus van deze families en de verschillende soorten. Coccoidea kennen negen verschillende seksuele chromosoomsystemen. Daarnaast komt parthenogenese veel voor en sommige soorten reproduceren zowel geslachtelijk als parthenogenetisch (NUR 1980). Hermafroditisme is onder andere bekend van vijf soorten van de familie Margarodidae. Bij verschillende families komen

ovovivipare soorten voor waarbij eieren al voor hun geboorte in het lichaam van het wijfje uitkomen en dus als nimf ter wereld komen. Bij wol- en dopluizen hebben de vrouwtjes drie nimfstadia en de mannetjes vier waarvan het derde prepop wordt genoemd en het vierde een pop. Bij schildluizen (Diaspididae) hebben vrouwtjes twee nimfstadia en de mannetjes hebben twee stadia meer dan de vrouwtjes en hebben eveneens een prepop- en een popstadium. Nederlandse soorten hebben doorgaans één generatie per jaar. Het overwinterende stadium is bij elke soort weer anders. Volwassen dieren leven enkele dagen in het seizoen tot een half jaar als het overwinterende exemplaren betreft.

#### Ecologie

Coccoidea zijn exclusief plantensapzuigers, maar de soorten uit de familie Ortheziidae zuigen zowel aan levende planten als aan dode plantendelen in de bodem. Veel soorten zijn schadelijk of kunnen overlast veroorzaken in het openbaar groen, omdat ze door hun massale aanwezigheid planten verzwakken, vroege bladval veroorzaken of honingdauw produceren waar weer een roetdauwschimmel in komt die planten helemaal kan bedekken. In een enkel geval leidt dit tot sterfte van planten. In tegenstelling tot dop- en wolluizen die floëemzuigers zijn en daarbij honingdauw produceren, zijn schildluizen (Diaspididae) xyleemzuigers en produceren daarom geen honingdauw. Elders in Europa veroorzaken *Diaspidiotus perniciosus* en *Pseudaulacaspis pentagona* grote problemen op allerlei bomen en struiken in het openbaar groen en in teelten. Binnen de Coccoidea zijn ook nuttige soorten bekend. Uit *Kerria lacca* wordt 'shellac' gewonnen, dat gebruikt wordt als glimmende coating van fruit, groente en snoepjes. Op eenzelfde wijze worden uit *Dactylopius coccus* de kleurstoffen karmijnzuur en 'scarlet-red' gewonnen voor kleuring van snoep, dranken, lipstick, textiel en lotions. Uit *Kermes vermilio* wordt een kleurstof voor leer, wol en zijde gewonnen. *Ericerus pela* scheidt een was uit waarvan kaarsen en medicijnen worden gemaakt. Deze vier soorten komen niet in Nederland voor, maar de producten worden hier wel veel gebruikt. *Porphyrophora polonica* is een zeldzame gevestigde soort waarvan voorheen een rode kleurstof voor textiel werd gemaakt.

► *Pulvinaria regalis*



### Diversiteit

In totaal zijn 7901 soorten beschreven (BEN-DOV 2008), maar het werkelijke aantal zal tussen de 10.000 en 15.000 soorten liggen (M.G.M. Jansen pers. obs.). In Nederland zijn er 71 gevestigde soorten, waaronder 9 exoten, terwijl het werkelijke aantal soorten waarschijnlijk tussen de 100-150 ligt (REYNE 1957, KOSZTABAR & KOZÁR 1998, JANSEN 1999, 2009, FOLDI 2004). In kassen komen veel soorten voor die daar al lange tijd aanwezig zijn, deze zijn bij deze behandeling niet meegeteld (JANSEN 2005).

### Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland is het rijkst aan soorten en dit heeft te maken met een toename in diversiteit naar Mid-

den-Europa toe. Vaak komen deze dieren in grote kolonies voor en dan kunnen er tientallen tot honderden individuen op een paar cm<sup>2</sup> leven. Daarnaast valt op dat populaties zich vaak lang, soms tientallen jaren op dezelfde plaats handhaven zonder zich te verspreiden. Door een toename in de handel van planten zijn er sinds 1980 tien Coccoidea-soorten nieuw voor Nederland gemeld, waaronder *Diaspidiotus perniciosus*, *Pseudaulacaspis pentagona*, *Coccus hesperidum* en *Trionymus bambusae* (JANSEN 1995, 1999, 2009).

### Determinatie

HAMON & WILLIAMS 1984, KOSZTABAR & KOZÁR 1998, JANSEN 2000, FOLDI 2004, WILLIAMS 2004, GAVRILOV 2007.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► Auchenorrhyncha (suborde)

## AUCHENORRHYNCHA - CICADEN

C.F.M. (KEES) DEN BIEMAN

NEDERLAND 374 gevestigd (waaronder 4 exoten), nog 75 verwacht  
WERELD ca. 41.000 beschreven

Snavelinsecten waarbij de voorvleugels vaak verhard zijn maar soms vliezig. De vleugels worden in rust meestal dakvormig boven het lichaam gehouden. De meeste soorten hebben een goed springvermogen. De nimfen leven soms in een 'schuimbel' en worden dan wel schuim- of spuugbeestjes genoemd. Sommige nimfen leven ondergronds. In Zuid-Europa komen de grote zangcicaden voor, maar de Nederlandse soorten zijn meestal klein en onopvallend. Wel maken alle cicaden geluid, ook de hele kleine, al zijn die geluiden voor de mens onhoorbaar. Alle cicaden zijn terrestrisch.

### Cyclus

Normaliter planten cicaden zich geslachtelijk voort. Er komen naast normale seksuele vormen ook parthenogenetische en pseudogame vormen voor. In beide gevallen worden de eitjes niet bevrucht, maar bij pseudogame vormen is er wel een zaadcel nodig om het eitje te stimuleren om zich te ontwikkelen. Mannetjes trekken de vrouwtjes aan door middel van een specifiek geluid, vaak verspreid via het sub-

straat, waar de vrouwtjes op reageren. De vrouwtjes zetten de eieren in een plant of onder de grond af. Na het uitkomen van het ei zijn er vijf nimfstadia voordat het dier volwassen is. Binnen een jaar zijn er een of twee generaties. Cicaden overwinteren als ei, nimf of imago.

### Ecologie

Alle cicaden zijn fytofaag, ze zuigen aan plantensappen, zowel in het xyleem-, floëem en parenchym. Veel soorten zijn (zeer) specifiek in hun voedingsgedrag en plantkeuze. Enkele groepen (bijvoorbeeld soorten uit de familie Cixiidae) leven als nimf van het zuigen aan plantenwortels. De nimfen van soorten uit de families Cercopidae en Aphrophoridae leven in een klodder schuim ter bescherming tegen parasitering, uitdroging en mogelijk ook predatie. Een aantal soorten – bijvoorbeeld *Graphocephala fennahi* op rhododendron, *Eupteryx decemnotata* en *E. melissae* op diverse tuinkruiden, *Edwardsiana rosae* op rozen, *Haematoloma dorsatum* op naaldbomen – is schadelijk in de bloemen- en



◀◀  
*Eupteryx*

◀  
*Issus*



◀◀  
Rhododendroncicade  
*Graphocephala fennahi*

◀  
Oorcicade  
*Ledra aurita*

plantenteelt door hun zuiggedrag aan bladeren of bloemknoppen. Sommige soorten kunnen op deze wijze ook plantenziekten over brengen. Anderzijds zijn cicaden mooie en vaak fotogenieke insecten.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn circa 41.000 soorten beschreven (BIEDERMAN & NIEDRINGHAUS 2004, FOOTITT & ADLER 2009). In Nederland zijn 374 gevestigde soorten bekend, waaronder vier exoten, en kunnen er nog ongeveer 75 worden verwacht (C.F.M. den Bieman pers. obs.). *Ribautodelphax vinealis*, *Macropsis gravesteini* en *M. brabantia* zijn aan de hand van Nederlandse dieren beschreven.

#### Voorkomen

Het laagveengebied, hoogvenen, het Zuid-Limburgse heuvel-

landschap en het rivierengebied zijn het rijkst aan soorten. De dichtheden aan cicaden kunnen soms flink oplopen: in een Engels kalkgrasland werden 45 soorten en 1860 individuen per m<sup>2</sup> waargenomen (MORRIS 1971). Door het geringe aantal waarnemingen aan cicaden zijn gegevens te schaars om zinvolle uitspraken over een achteruitgang van soorten te doen. Wel is opvallend dat diverse moerasoorten, zoals *Nothodelphax distinta*, de laatste 40 jaar niet meer verzameld zijn. Na 1980 zijn er 20 soorten nieuw voor Nederland te melden (C.F.M. den Bieman pers. obs.). Enkele soorten zijn mogelijk nieuw door klimaatverandering, terwijl de meeste nieuwe waarnemingen het gevolg zijn van toegenomen verzamelactiviteiten.

#### Determinatie

OSSIANNILSSON 1978, 1981, 1983, BIEDERMAN & NIEDRINGHAUS 2004. Foto-overzicht: REMANE & WACHMANN 1993.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hemiptera (orde) ► **Heteroptera (suborde)**

### HETEROPTERA - WANTSEN

BEREND AUKEMA

NEDERLAND 629 gevestigd (waarvan 16 exoten), nog 9 verwacht  
WERELD 42.400 beschreven

Stevige, meestal afgeplatte snavelinsecten met een breed halsschild. De voorvleugels zijn gedeeltelijk verhard, gedeeltelijk vliezig. Een aantal soorten vertoont vleugel- of vliegspeerreductie, waardoor er zowel vliegende als niet-vliegende soorten zijn. De vleugelreductie kan seks- of seizoensgebonden zijn. Veel wantsen hebben stinkklieren, die stoffen produceren waarmee onder andere roofdieren op afstand worden gehouden. Wantsen leven terrestrisch, aquatisch of op het wateroppervlak. In ons land worden alleen zoete en brakke wateren bewoond, maar met name in de tropen komen ook schaatsenrijders op zee voor.

#### Cyclus

Na de paring worden de eieren afgezet in of op planten, in de bodem of in het water. Er zijn vier of vijf juveniele (nimfale) stadia, voordat de dieren volwassen zijn. De overwin-

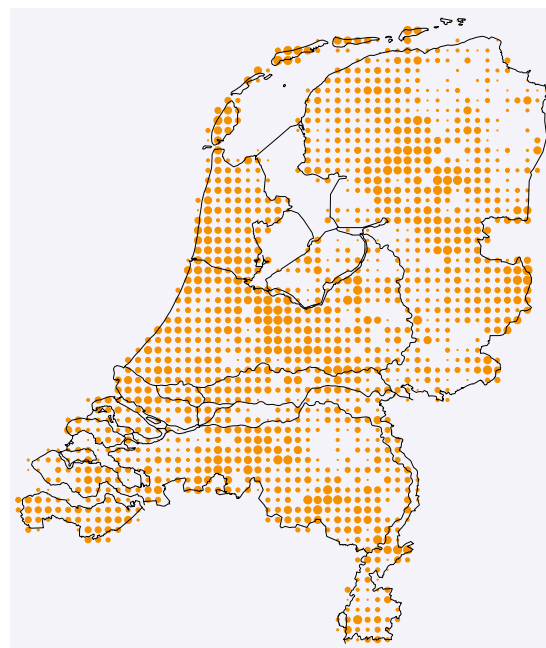
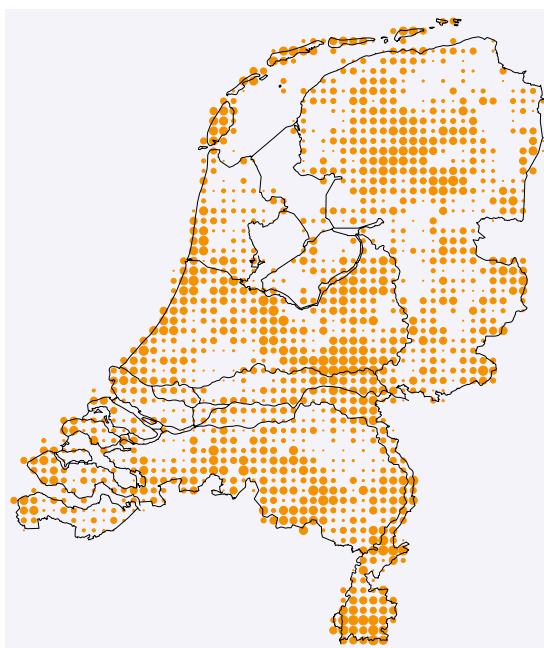
tering vind plaats als ei, nimf en/of imago. Enkele soorten die onder schors leven zijn acyclisch, waarbij alle stadia tegelijkertijd aanwezig kunnen zijn. *Campyloneura virgula* plant zich parthenogenetisch voort en er zijn dus alleen vrouwtjes. De levenscyclus wordt binnen een jaar voltooid en soms zijn er meerdere generaties per jaar. Volwassen dieren leven enkele weken, bij soorten die als imago overwinteren enkele maanden of langer. Meerjarige soorten zijn uit ons land niet bekend.

#### Ecologie

Wantsen hebben een relatief dunne steeksnuut waarmee ze sappen uit schimmels, planten en prooidieren zuigen. De meeste soorten zijn fytofaag, maar predatoren komen in diverse families voor. Enkele soorten zijn in de keuze van hun dieet zeer specifiek (monofaag), maar er zijn bijvoorbeeld

▶ Aantal waargenomen soorten landwantsen per 5×5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 161-320 soorten. Bron: EIS-werkgroep wantsen.

▶▶ Aantal waargenomen soorten waterwantsen per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 42-51 soorten. Bron: EIS-werkgroep wantsen.





Sikkelwantsen - Nabidae



Bedwantsen - Cimicidae



Randwantsen - Coreidae



Bodemwantsen - Lygaeidae



Bodemwantsen - Lygaeidae



Beeklopers - Veliidae



Weekwantsen - Miridae



Glasvleugelwantsen - Rhopalidae



Glasvleugelwantsen - Rhopalidae



Duikerwantsen - Corixidae



Netwantsen - Tingidae



Oeverwantsen - Saldidae



Platte zwemwantsen - Naucoridae



Aardwantsen - Cydnidae



Schildwantsen - Scutelleridae



Schorswantsen - Aradidae



Vijverlopers - Hydrometridae



Stelwantsen - Berytidae



Moslopertjes - Hebridae



Waterschorpioenen en staafwantsen - Nepidae



Boomwantsen - Pentatomidae

ook veel soorten die zowel van plantaardige als dierlijke sappen leven. *Cimex lectularius* leeft van mensenbloed en veroorzaakt vervelende wondjes en verwante soorten zuigen bloed bij vleermuizen, zwaluwen of duiven. Een aantal soorten kan schade toebrengen in de land- en tuinbouw. Voorbeelden zijn *Liocoris tripustulatus* en *Palomena prasina* in de paprikateelt onder glas en *Campylomma verbasci* en *Lygocoris pabulinus* in appelboomgaarden. Verschillende soorten worden ingezet als biologische bestrijder in de teelt onder glas, met name *Orius*-soorten voor de bestrijding van tripsen en *Macrolophus melanotoma* voor de bestrijding van wittevlieg. *Anthocoris nemoralis* wordt in boomgaarden gebruikt voor de bestrijding van bladvllooien.

### Diversiteit

In totaal zijn meer dan 42.400 soorten beschreven (HENRY 2009), terwijl er maar liefst 62.000 soorten verwacht worden (SCHAEFER 1992). In Nederland zijn 629 gevestigde soorten van 35 families, waaronder 16 exoten, bekend (AUKEMA ET AL. 2005A, AUKEMA & HERMES 2009) en negen soorten worden nog verwacht (B. Aukema pers. obs.). *Stephanitis rhododendri* en *Heterotoma planicornis* zijn aan de hand van Nederlandse dieren beschreven.

### Voorkomen

Van de gevestigde soorten zijn er 45 aquatisch, leven er 19 op het wateroppervlak en zijn er 565 terrestrisch. De duinen, de hogere zandgronden, het Limburgse heuvelland en het rivierengebied zijn het soortenrijkst (bijvoorbeeld AUKEMA ET AL. 2002, AUKEMA & HERMES 2006). Meer dan 300 soorten zijn waargenomen in een kilometerhok bij Hilversum (NH)

(307 soorten) en twee kilometerhokken bij Wageningen (GE) (respectievelijk 334 en 349 soorten). De dichtheden aan wantsen kunnen lokaal hoog oplopen: een populatie van de bodembewonende en uit Nieuw-Zeeland geïntroduceerde *Nysius huttoni* werd op Tholen (ZE) bemonsterd en per m<sup>2</sup> werden 165 exemplaren aangetroffen (SMIT ET AL. 2007). AUKEMA (2003) meldt dat 39 soorten sinds 1960 niet meer in Nederland zijn waargenomen. Van die soorten werden er inmiddels echter weer vijf gevonden. Een aantal van de niet meer waargenomen soorten bevond zich aan de noordwest- of westrand van hun areaal en zijn waarschijnlijk door inkrimping van het areaal al dan niet tijdelijk uit ons land verdwenen. Voor andere soorten is er een specifieke oorzaak te geven: het afgraven van hoogveen (voor *Salda morio*) en van de Sint Pietersberg (voor *Copium clavicornis*), ontgrindingen langs de Maas (voor *Brachycoleus pilicornis* en *Cydnus aterrimus*) en het toepassen van bestrijdingsmiddelen in duivenhokken (voor *Cimex columbarius*). Sinds 1980 zijn 71 soorten nieuw gemeld voor Nederland, 22 daarvan waren echter al voor 1980 verzameld. Klimaatverandering en toevallige introducties zijn oorzaken voor de komst van enkele soorten, maar veel andere soorten werden door gerichte wantseninventarisaties aangetroffen en waren waarschijnlijk al aanwezig.

### Determinatie

WAGNER 1952, 1966, 1967, MOULET 1995, STICHEL 1955-1962, SOUTHWOOD & LESTON 1959, PÉRICART 1972, 1983, 1984, 1987, 1990, 1999A-C, DERJANSKI & PÉRICART 2005, HEISS & PÉRICART 2007, TEMPELMAN & VAN HAAREN 2009. Foto-overzicht: WACHMANN ET AL. 2004-2008.

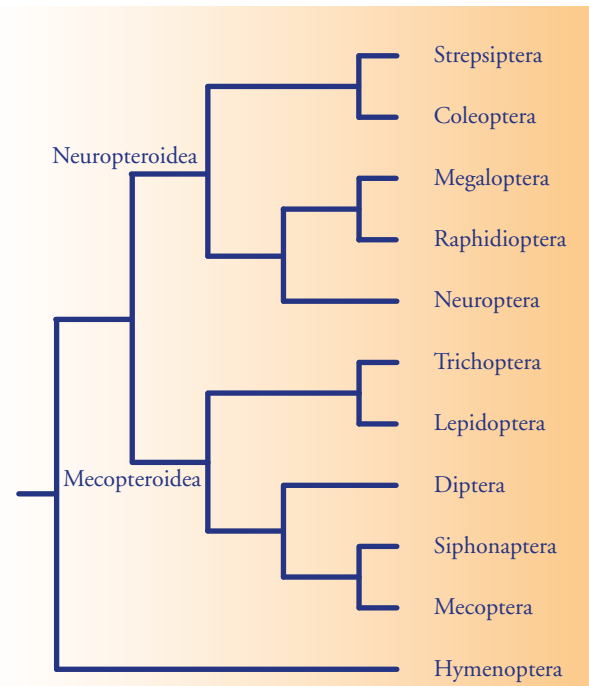
Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Endopterygota

## ENDOPTERYGOTA (HOLOMETABOLA) - HOLOMETABOLE INSECTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 17.407 gevestigd (waarvan ruim 190 exoten)  
WERELD ruim 838.000 beschreven

Insecten met een volledige gedaanteverwisseling; de larve verschilt wezenlijk van het imago en er zijn geen vleugelaanleggen aanwezig. In het popstadium wordt het dier compleet omgevormd: uit enkele imaginaalschijven groeit het imago. Door het grote verschil tussen larve en imago kunnen beide verschillende biotopen bewonen. Het grote succes van deze meest biodiverse groep wordt wel verklaard vanuit deze evolutionaire vernieuwing. De larve kan zich geheel aan het voedsel aanpassen, terwijl het imago zich bijvoorbeeld kan specialiseren om de soort optimaal te verspreiden. In de laatste tien jaar is veel vooruitgang gemaakt in het onderzoek naar de fylogenie van de Endopterygota, en nadat er lang veel discussiepunten waren, lijkt de studie van Wiegman et al. (2009), gebaseerd op veel stukken DNA, een robuuste stamboom te hebben opgeleverd, die we hier afbeelden. Nadat de positie van met name de waaivleugeligen (Strepsiptera) erg lang onduidelijk was, en ze vaak bij de muggen en vliegen (Diptera) waren geplaatst (WHEELER ET AL. 2001, WHITING 2002), komt de studie van Wiegman et al. (2009) weer uit op de plaats waar ze vroeger stonden: als zuster-





Waaivleugeligen - Strepsiptera



Kevers - Coleoptera



Elzenvliegen - Megaloptera



Kameelhalsvliegen - Raphidioptera



Gaasvliegen - Neuroptera



Kokerjuffers - Trichoptera



Vlinders - Lepidoptera



Vlooiën - Siphonaptera



Schorpioenvliegen - Mecoptera



Muggen en vliegen - Diptera



Vliesvleugeligen - Hymenoptera

groep van de kevers (Coleoptera). Tot de Endopterygota behoren de volgende orden die hierna apart behandeld worden: waaivleugeligen (Strepsiptera), kevers (Coleoptera), elzenvliegen (Megaloptera), kameelhalsvliegen (Raphidio-

ptera), gaasvliegen e.a. (Neuroptera), kokerjuffers (Trichoptera), vlinders (Lepidoptera), muggen en vliegen (Diptera), vlooiën (Siphonaptera), schorpioenvliegen (Mecoptera) en vliesvleugeligen (Hymenoptera).

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Strepsiptera (orde)

### STREPSIPTERA - WAAIERVLEUGELIGEN

JOHN T. SMIT & JAN SMIT

NEDERLAND 6 gevestigd, nog 3 verwacht  
WERELD 603 beschreven soorten

Kleine (mannetjes tot 3 mm, vrouwtjes tot 10 mm), zeer sterk seksueel dimorfe insecten met een endoparasitaire levenswijze. Alleen het actieve eerste larvestadium (triunguline) en de volwassen mannetjes zijn vrijlevend. De vrouwtjes hebben het uiterlijk van een larve (neoteen) en blijven hun hele leven in het lichaam van de gastheer. De mannetjes zien er uit als een volwassen insect. Hun naam danken ze aan de waaier-vormige achtervleugels van de mannetjes, de voorvleugels zijn gereduceerd tot een soort lobben. Waaivleugeligen zijn terrestrisch.

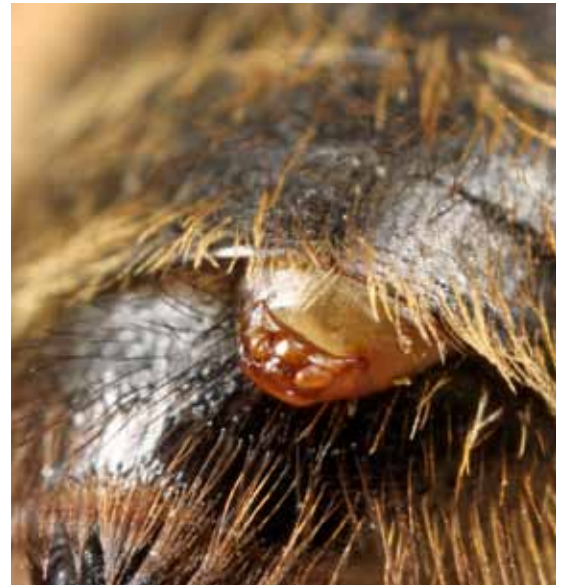
#### Cyclus

De vrouwtjes bevinden zich in het lichaam van hun gastheer en na de laatste vervelling steekt een deel van het verharde kopborststuk door een membraan tussen de tergieten of sternieten van de gastheer naar buiten. Op dit kopborststuk bevindt zich de opening van het broedkanaal, afgesloten met een membraan van de laatste larvenhuid. Bij de paring doorbreekt het mannetje het membraan van het vrouwtje. De zaadcellen dringen via een paar genitale kanalen het lichaam van het vrouwtje binnen, waarin de eicellen vrij ronddrijven. Na bevruchting zwemmen de triunguline larven eveneens vrij rond in het lichaam van het vrouwtje en verlaten het lichaam via hetzelfde broedkanaal. Triungulinen zien er min of meer uit als een volwassen insect, met

een kop, borststuk en achterlijf, poten en een springstaart. Deze gaan actief op zoek naar een geschikte gastheer. Bij de soorten die parasiteren op Hymenoptera liften ze met de gastheer mee naar de kolonie of het nest en dringen een larve van de gastheer binnen waarna ze vervellen in een normale madeachtige larve. Bij de soorten die parasiteren op

▼ Mannetjes van *Stylops melittae* op achterlijf van *Andrena vaga*





▲ Vrouwje van *Stylops melittae* in achterlijf van zandbij

▶▶ Vrouwje van *Stylops melittae* in achterlijf van zandbij

▶▶ Aantal waargenomen soorten waaiervleugeligen per 5x5 km tot en met 2009. Stippen, van klein naar groot: een, twee of drie soorten.  
Bron: EIS-werkgroep waaier-vleugeligen.

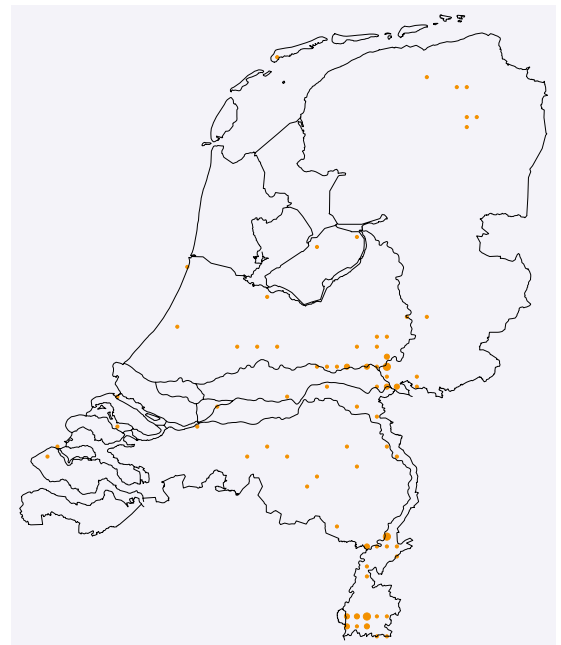
cicaden (Auchenorrhyncha) penetreren de triungulinen zowel nimfen als volwassen gastheren, waarna ze vervellen. Na voltooiing van de verschillende larvestadia breken de dieren door een membraan tussen de tergieten of sternieten waarna de verpopping plaatsvindt. Bij mannetjes vormt dit een echte pop die deels buiten de gastheer steekt. Na uitsluipen zijn de mannetjes vrijlevend en gebruiken waarschijnlijk hun sterk vergrote en vertakte antennen met chemoreceptoren om de vrouwtjes op te sporen. De cyclus van penetratie tot verpopping duurt bij de meeste soorten ongeveer een jaar. De vrijlevende mannetjes leven slechts enkele uren. De soorten die parasiteren op cicaden kunnen een facultatieve tweede generatie hebben, afhankelijk van het weer in de nazomer; hierdoor kan de cyclus aanzienlijk korter zijn voor een mannetje: april-oktober(november). De vrouwtjes blijven echter vermoedelijk overwinteren in de gastheer.

#### Ecologie

Waaiervleugeligen leven endoparasitair in verschillende insecten. Gastheren zijn bekend uit meer dan 33 families verdeeld over zeven ordes (KATHIRITHAMBY 2009). De meeste soorten hebben een beperkt gastheerspectrum. In Nederland zijn het vooral bijen, wespen en cicaden (zie tabel) (SMIT 2007, SMIT & SMIT 2005). De larven en vrouwtjes nemen via diffusie rechtstreeks door de huid hun voedsel op uit de gastheer.

#### Diversiteit

Momenteel zijn er wereldwijd 603 soorten beschreven (FOOT-



TIT & ADLER 2009). In Nederland zijn zes soorten vastgesteld (zie tabel; SMIT 2007, SMIT & SMIT 2005). Er zijn nog minimaal drie soorten te verwachten: *Halictophagus agalliae*, *H. curtisi* en *Malayaxenos trapezonoti* (HAGHEBAERT 1993, POHL & MELBER 1996). Daarnaast is het mogelijk dat onder *Halictophagus tumulorum* verschillende soorten schuil gaan (SMIT 2007).

Tabel

Gastheerrelaties van de Nederlandse waaiervleugeligen.

Waaiervleugelige	Gastheer	
Elenchidae	<i>Elenchus tenuicornis</i>	spoorcicaden (Auchenorrhyncha: Delphacidae)
Halictophagidae	<i>Halictophagus silwoodensis</i>	heidecicade <i>Ulopa reticulata</i> (Auchenorrhyncha: Ulopidae)
Stylopididae	<i>Halictoxenos tumulorum</i>	groefbijen <i>Halictus</i> & <i>Lasioglossum</i> (Hymenoptera: Apidae)
	<i>Pseudoxenos heydeni</i>	wespen <i>Ancistrocerus</i> & <i>Stenodynerus</i> (Hymenoptera: Eumenidae)
	<i>Stylops melittae</i>	zandbijen <i>Andrena</i> (Hymenoptera: Apidae)
	<i>Xenos vesparum</i>	veldwespen <i>Polistes</i> (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae)



### Voorkomen

De meeste soorten waaivleugeligen komen voor in Zuid-Limburg en op de zandgronden. Dit wordt veroorzaakt door het verspreidingspatroon van de gastheren of door hun gebondenheid aan zandige bodem (heidecicade *Ulopa reticulata* en zandbijen *Andrena*). Sinds 1980 zijn er twee soorten bijgekomen in Nederland: *Halictophagus silwoodensis* en *Xenos vesparum*. De eerste soort is aangetroffen na gericht zoeken (SMIT 2007). *Xenos vesparum* heeft zich

vermoedelijk vrij recent pas in Nederland gevestigd. Zijn gastheren breiden zich de laatste jaren uit in Nederland (SMIT 2003), waarmee vermoedelijk ook *X. vesparum* zich heeft kunnen uitbreiden (SMIT & SMIT 2005, 2008); dit is ook vastgesteld in het buitenland (DREES 2002, HENDERICKX 2006, SCHNEIDER 2002).

### Determinatie

KINZELBACH 1978, KATHIRITHAMBY 1989.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde)

## COLEOPTERA - KEVERS

OSCAR VORST

NEDERLAND 4163 gevestigd (waarvan minstens 60 exoten)

WERELD ca. 360.000 beschreven

Kevers of torren vormen de soortenrijkste diergroep ter wereld. Ook in Nederland is het aantal soorten groot. Kenmerkend voor deze groep van insecten is het bezit van dekschilden en bijtende monddelen. De dekschilden zijn de verharde voorvleugels die de vliezige achtervleugels doorgaans geheel bedekken. In de regel sluiten de dekschilden nauw aan en bedekken het gehele achterlijf, zodat van boven slechts kop, halsschild en dekschilden zichtbaar zijn. In sommige groepen echter laten de dekschilden het laatste achterlijfssegment, enkele segmenten of zelfs het grootste deel van het achterlijf onbedekt. Hoewel de sprieten zeer divers van vorm zijn, bestaan deze doorgaans uit 11 sprietleedjes. De lichaamsgrootte varieert van 0,55 tot 50 mm. De meeste soorten zijn zwart of donkerbruin tot strogeel. Verscheidene soorten bezitten daarnaast een opvallend rode, oranje, gele en/of witte tekening, die soms als waarschuwingskleur dient. Een aantal vaak dagactieve soorten is metallisch gekleurd. Sommige fytofage soorten zijn groen als gevolg van het opgenomen bladgroen. Het lichaam is doorgaans min of meer kaal, maar kan ook (sterk) behaard of geschubd zijn.

Vrijwel alle kevers kunnen vliegen, maar veel soorten doen dit zelden. Op warme zwoele avonden kunnen zwermdende kevers echter massaal optreden. Bombardeerkevers *Brachinus* kunnen ter afwerping uit het achterlijfsuiteinde met een explosief puffje een kwalijke damp verspreiden als gevolg van een chemische reactie. Glimwormen (Lampyridae) geven 's avonds licht met behulp van speciale organen op het achterlijf. Verschillende groepen maken geluid (door stridulatie), hetgeen vooral bij grotere soorten duidelijk hoorbaar is (onder andere *Hygrobia*, Geotrupidae, Cerambycidae).

Door hun relatief stevige lichaamsbouw en doordat de kwetsbare achtervleugels beschermd worden door de dekschilden zijn volwassen kevers uitstekend aangepast aan het leven in allerlei substraten als ook in het water. Veel soorten leiden hierdoor een min of meer verborgen bestaan. De meeste kevers zijn terrestrisch, enkele families aquatisch (waarbij de verpopping in de regel wel op het land plaatsvindt); volwassen moerasweeschilden (Scirtidae) zijn terrestrisch maar de larven leven aquatisch. Enkele soorten kevers bewonen de mariene getijdzone en worden dagelijks overstroomd.

Hieronder worden de loopkevers (Carabidae), waterroofkevers (Dytiscidae), haantjes of bladkevers (Chrysomelidae), kortschildkevers (Staphylinidae) en snuitkevers (superfamilie Curculionoidea) nog afzonderlijk besproken.

### Cyclus

Kevers hebben een volkomen gedaanteverwisseling, waarbij uit het ei een larve komt (voor details zie ook CROWSON 1981). De eieren worden elk apart, maar soms ook in groepjes, afgezet. Hoewel de bemoeienis van de meeste keverouders niet verder reikt dan de keuze van een geschikte plek om de eieren af te zetten, kennen sommige een vorm van broedvoorzorg waarbij de ouder(s) de omgeving voor de overleving van de larven voorbereiden. Zo graven sommige mestbewoners (Geotrupidae, *Onthophagus*) een broedgang die ze met een mestbal bevoorraden en spinnen spinnende waterkevers (Hydrophilidae) een cocon voor de eieren. Van enkele soorten is bekend dat ze de eieren bewaken (*Abax*, *Platystethus*) of met zich meedragen (*Helochares*, *Spercheus*). Bij sommige houtbewoners (o.a. *Hylecoetus*, *Xyleborus*, *Platypus*) knagen de vrouwtjes gangen in vers hout om daarin speciale ambrosiaschimmels te enten en vervolgens de eieren te leggen. Doodgravers *Nicrophorus* vertonen echte broedzorg waarbij de ouders de larven verzorgen en voeden. De groei vindt plaats in het larvale stadium, waarbij de zich ontwikkelende larve van tijd tot tijd vervelt. Het aantal larvale stadia ligt doorgaans tussen de drie en vijf, maar varieert van één tot meer dan 14. Keverlarven zijn in de regel weinig gesclerotiseerd, vrijlevend en voorzien van poten, maar bij een aantal in hun voedselsubstraat levende groepen zijn de larven pootloos. Ook zijn er larven die zich camoufleren met uitwerpselen en andere die in een zelfgebouwd draagbaar huisje leven. De larve vervelt ten slotte in een ruststadium: de pop. Uit de pop sluipt uiteindelijk de volwassen kever.

Een eenjarige cyclus (univoltien) is de regel. Een aantal, doorgaans grotere, soorten kent een langere cyclus waarbij de larvale ontwikkeling meerdere jaren beslaat. Sommige soorten hebben meerdere generaties per jaar (multivoltien). Bij veel soorten leven de volwassen kevers relatief lang en kunnen dan ook gedurende een groot deel van het jaar worden waargenomen. Overwintering vindt doorgaans plaats als imago, minder vaak als larve en zelden in het ei- of popstadium. De grootste aantallen volwassen kevers zijn te vinden in het voorjaar; in het najaar is er een tweede piek. In de zomermaanden vindt voor een relatief groot aantal soorten de ontwikkeling van de larven plaats, maar er zijn ook soorten waarbij dit juist in het koude jaargetijde plaatsvindt. Sommige 'wintersoorten' zijn zelfs alleen gedurende het winterhalfjaar actief. De parasitaire oliekevers (Meloidae) en



Kniptorren - Elateridae



Haantjes (bladkevers) - Chrysomelidae



Bladsprietkevers - Scarabaeidae



Lieveheersbeestjes - Coccinellidae



Aaskevers - Silphidae



Dwerghoutkevers - Cerylonidae



Glanskevers - Nitidulidae



Glimwormen - Lampyridae



Kortschildkevers - Staphylinidae



Loopkevers - Carabidae



Diksprietwaterkevers - Noteridae



Boomzwamkevers - Mycetophagidae



Kerkhofkevers - Monotomidae



Harige schimmelkevers - Cryptophagidae



Mierkevers - Cleridae

waaikevers (Ripiphoridae) kennen een complexe levenscyclus (hypermetamorfose) met een aantal zeer verschillende larvale stadia.

### Ecologie

De voedselbronnen die door larven en imago's worden benut zijn zeer divers. Wellicht de meeste soorten zijn predatoren van insecten en andere ongewervelden; grote aantallen soorten voeden zich ook met levende planten, zwammen en schimmels (zowel met bovengrondse als ondergrondse delen) of met dood organisch materiaal zoals aas, mest, hout en ander dood plantaardig materiaal. Enkele soorten leven als parasitoiden op vliesvleugeligen (*Metoecus*), kakkerlakken (*Ripidius*), vliegenpoppen (*Aleochara*) en haantjes (*Lebia*). De beverluis *Platypyllus castoris* leeft als ectoparasiet op de bever *Castor fiber*. Van veel soorten is de precieze levenswijze echter nog onbekend. Nogal wat kevers zijn aangepast aan het benutten van een specifieke voedselbron of speciale milieuomstandigheden en daardoor in hun voorkomen be-

perkt tot een bepaald (micro)habitat. Zo zijn er specifieke bewoners van allerlei soorten min of meer dynamische oevers (wadplaten, zeestranden, rivierstranden, vlakke kale klei-, zand- en kiezeloevers, steile oevers, oevers van stromende wateren), kaal zand (kustduinen, rivierduinen, zandverstuivingen), veenmosvegetaties, nesten van dieren (diverse soorten mieren, bijen, wespen, hoornaars, vogels, muizen, mollen, hamsters, dassen), stallen, kelders, menselijke voorraden, dood hout (in allerlei stadia van ontbinding, van halfdood tot volkomen vermolmd, al dan niet geïnfecteerd met schimmels, ook aangespoeld wrakhout en hout van zeeeringen), zwammen (polyfaag tot monofaag, onder andere op bodembewonende plaatjeszwammen, bovisen, truffels, houtzwammen, slijmzwammen, schimmelig organisch materiaal, op hout gekweekte ambrosiaschimmels), aas (gewervelden in diverse stadia van ontbinding, van vrij vers tot restanten van verdroogde haren en botten, ook aangespoelde vissen, maar ook dode insecten in spinnenwebben), levende zaadplanten (polyfaag tot monofaag, op alle delen



Veervleugelkevers - Ptiliidae



Spektorren - Dermestidae



Truffelkevers - Leiodidae



Schimmelkevers - Latridiidae



Werfkevers - Lymexylidae



Spartelkevers - Mordellidae



Zwartlijven - Tenebrionidae



Oliekevers - Meloidae



Spiegelkevers - Histeridae



Valse knotskevers - Scydmaenidae



Spitshalskevers - Silvanidae



Vliegende herten - Lucanidae



Vuurkevers - Pyrochroidae



Soldaatjes - Cantharidae



Prachtzwamkevers - Erotylidae

van de plant: bladeren, stengels, bloemknoppen, wortels, vruchten, zaden, gallen, ook onder water) en sporenplanten (kranswier, kroosvaren, bladmossen, korstmossen), allerlei ophopingen van plantaardig organisch materiaal (van vers tot zeer rot, zoals aanspoelselgordels, rottend hooi, composthopen, aangespoeld zeewier) en meer. Volwassen kevers benutten deels geheel andere voedselbronnen dan als larve. Diverse fytofage soorten kunnen schade aanrichten aan gewassen. Behalve bladkevers en snuitkevers (zie onder) betreft dit ook sommige aaskevers, bladsprietkevers (engerlingen), kniptorren (ritnaalden) en de koolzaadglanskever *Meligethes aeneus*. Prachtkevers en schorskevers kunnen schade aanrichten aan houtige gewassen (BLUNCK 1954). Zelfs gevelde en verwerkte in constructies of meubelen wordt hout nog beïnvloed door onder andere huisboktor *Hylotrupes bajulus*, *Xestobium rufovillosum* en doodskloppertje *Anobium punctatum*. De typische 'wormgaatjes' in boeken zijn meestal het werk van de broodkever *Stegobium paniceum* (WEISS & CARRUTHERS 1937), vraat in insectenverzamelingen van de spektorren

*Anthrenus* of *Trogoderma angustum*. Nogal wat soorten zijn ook schadelijk aan handelswaar van plantaardige of dierlijke oorsprong (DELOBEL & TRAN 1993). Dergelijke 'warenkevers' kennen vaak een kosmopolitische verspreiding. Enkele soorten (exotische) lieveheersbeestjes en kortschildkevers worden ingezet als predatoren in de biologische bestrijding, voornamelijk in kassen. De imago's van de Spaanse vlieg *Lytta vesicatoria* worden als sinds de klassieke oudheid toegepast als medicijn tegen diverse kwalen. Vier gevestigde soorten zijn wettelijk beschermd waardoor er speciale beschermingszones voor ingericht dienen te worden (op grond van vermelding in de Europese Habitatrictlijn): vliegend hert *Lucanus cervus*, juchtleerkever *Osmoderma eremita*, gestreepte waterroofkever *Graphoderus bilineatus* en brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus* (HUIJBREGTS 2003).

#### Diversiteit

Er zijn circa 360.000 soorten beschreven, maar het werkelijk aantal keversoorten bedraagt vermoedelijk meer dan één

miljoen (BOUCHARD ET AL. 2009). Voor de Nederlandse fauna zijn 4163 soorten gemeld (VORST 2010A), waaronder minstens 60 exoten. De verdeling over de 96 families is te vinden in de tabel. Vermoedelijk telt de Nederlandse fauna momenteel nog enkele tientallen onopgemerkte soorten. Daarnaast zijn 174 soorten in ons land aangetroffen die geen deel uitmaken van de Nederlandse fauna maar te beschouwen zijn als niet-ingeburgerde introducties en incidentele dwaalgasten (VORST 2010A). Omdat over dergelijke vondsten vaak niet gepubliceerd wordt zal het aantal soorten in deze categorie in werkelijkheid veel groter zijn. Aan de hand van Nederlands materiaal werden 19 soorten beschreven, waarvan er momenteel negen als geaccepteerd worden beschouwd: de spinnende waterkevers *Cercyon castaneipennis*, *Chaetarthria simillima* en *Hydrochus megaphallus*, de kortschildkever *Tomoglossa brakmani*, de spartelkevers *Mordellistena ferruginipes*, *M. hollandica* en *M. nanuloides*, en de snuitkevers *Oriorhynchus veterator* en *Parascythopus exsulans* (VORST 2010A). Hoewel van *Mordellistena ferruginipes*, *M. hollandica* en *Parascythopus exsulans* geen vondsten buiten Nederland bekend zijn is geen van de soorten effectief als endem te beschouwen. Vier soorten werden aan de hand van in Nederland geïmporteerd materiaal beschreven (VORST 2010A).

#### Voorkomen

Kevers zijn aangepast aan het leven in zeer veel verschillende habitats en zijn in ons land vrijwel overal te vinden, van bij eb droogvallende wadplaten tot zure hoogveenplassen, van kale zandverstuivingen tot dichtbegroeide hellingbossen op krijt. Alleen grotere dynamische wateren bieden buiten de oeverzone geen geschikt keverbiotoop. Als regel kan gesteld worden dat de keverdiversiteit toeneemt van natte naar droge milieus, van zure naar basische bodems en van open naar meer beboste situaties. De Zuid-Limburgse hellingbossen behoren dan ook tot de keverrijkste biotopen in ons land, hoogvenen tot de armste. Op landelijke schaal neemt de soortenrijkdom grofweg van west naar oost en van noord naar zuid toe. Dit hangt deels samen met het grotere aandeel van bossen en andere natuurterreinen in deze delen van het land. In de relatief soortenarme kuststrook vormen de duinen een gunstige uitzondering. Hier leven ook veel soorten die nergens anders (meer) voorkomen. Uit Limburg zijn 3569 soorten bekend, waarvan er 340 slechts uit deze provincie bekend zijn. Het geringste aantal soorten is bekend uit de provincies Groningen (1891 soorten) en Flevoland (1005). Typische keverrijke microhabitats worden gevormd door dynamische oevers, dood hout en ophopingen van rottend organisch materiaal van dierlijke of plantaardige oorsprong. Zo werden langs de Ruenbergerbeek nabij Overdinkel (OV) over enkele honderden meters oever op één moment 164 soorten kevers verzameld, in een hoop hooi in de Brabantse Biesbosch 118 soorten, van de kruidlaag van enkele hectaren rivierduingrasland in de Biesbosch 117 soorten, op en onder het kadaver van een Schotse hooglander in de Imbosch (GE) 86 soorten, in een hoop stalmeest te Urmond (LI) 65, op paardevijgen in een weide in de Meinweg (LI) 53 soorten, en in een enkele zwavelzwam te Hezingen (OV) 48 soorten. De grootste tijdelijke concentraties kevers zijn echter te vinden in overstromingsaanspoelsel (bv. 173 soorten uit enkele vierkante meters

aanspoelsel van de Maas nabij Illikhoven (LI); O. Vorst pers. obs.). Langlopend intensief onderzoek aan een enkel terrein levert de volgende soortenaantallen: de Kaaistoep nabij Tilburg (NB) (ca. 1400 soorten, 380 ha; P.S. van Wierlink pers. med.), het Amsterdamse Bos (NH) (960 soorten, 900 ha; NONNEKENS 1961, 1965), de Duursche Waarden (OV) (711 soorten, 120 ha; O. Vorst pers. obs.) en De Doort bij Echt (LI) (580 soorten, ca. 70 ha, VAN MAANEN 2008). Van de Nederlandse soorten zijn er 475 (11%) als 'verdwenen' te beschouwen; zij werden sinds 1966 niet meer waargenomen. Sindsdien zijn er 464 soorten nieuw gemeld en bleken 131 soorten ten onrechte als inlands beschouwd (VORST 2010A). Het merendeel van de nieuwe meldingen had betrekking op soorten die tot dan toe over het hoofd gezien werden of zelfs onbeschreven waren. Soms betreft het daadwerkelijk nieuwkomers, meestal afkomstig uit het aangrenzende gebied; een klein deel komt van verder en is als exoot te beschouwen.

#### Determinatie

Alle groepen: FREUDE ET AL. 1964-1983, LOHSE & LUCHT 1989-1994, LUCHT & KLAUSNITZER 1998, HANSEN ET AL. 1908-1969. **Plaatwerken:** REITTER 1908-1916, HÚRKA 2005, HARDE & SEVERA 1982. **Larven:** HANSEN ET AL. 1908-1969, KLAUSNITZER 1978, 1991-2001. **Sphaeriusidae:** FREUDE 1971C, HÁJEK 2007. **Gyrinidae:** HOLMEN 1987, HÁJEK 2007. **Halipilidae:** VAN VONDEL 1997, HÁJEK 2007. **Noteridae:** DETTNER 1997A, HÁJEK 2007. **Paelobiidae:** DETTNER 1997B, HÁJEK 2007. **Hydrophilidae:** STEFFAN 1979B, HUIJBREGTS 1982, HANSEN 1987, DROST 1992A, VAN BERGE HENEGOUWEN 1989, 1992, VAN BERGE HENEGOUWEN ET AL. 1992, CUPPEN & VAN MAANEN 1998, HEBAUER & SCHÖDL 1998, VORST & CUPPEN 2003, VORST 2009A. **Sphaeritidae:** WITZGALL 1971B. **Histeridae:** WITZGALL 1971A, VIENNA 1980, LOHSE 1989A. **Hydraenidae:** HANSEN 1987, DROST ET AL. 1992, JÁCH 1998. **Ptiliidae:** BESUCHET & SUNDT 1971, BESUCHET 1976, SÖRENSON 1988, LOHSE 1989C, VORST & SÖRENSON 2005, VORST 2007, SÖRENSON 2007. **Agyrtidae:** FREUDE 1971A, RŮŽIČKA 2005. **Leiodidae:** KEVAN 1947, FREUDE 1971B, SZYMCAKOWSKI 1971, VON PEEZ 1971A, 1971B, DAFNER 1983, ZWICK 1989, LOHSE 1989B, SCHILTHUIZEN 1989, COOTER 1996. **Scydmaenidae:** BESUCHET & FRANZ 1971, KÖHLER 1998. **Silphidae:** FREUDE 1971A, RŮŽIČKA 2005. **Scarabaeoidea:** JANSSENS 1960, MACHATSCHKE 1969, KRELL & FERY 1992, BUNALSKI 1999, DELLACASA & DELLACASA 2006, PITTINO 2006. **Eucinetidae:** LOHSE 1979I. **Clambidae:** ENDRÖDY-YOUNGA 1971, CUPPEN & VORST 2001. **Scirtidae:** WIEBES & WIEBES-RIJKS 1964, NYHOLM 1972, KLAUSNITZER 1992, 2009. **Dascillidae:** LOHSE 1979H. **Buprestidae:** HARDE & LOMPE 1979, VORST 2009B. **Byrrhidae:** PAULUS 1979B, VORST 2008. **Elmidae:** STEFFAN 1979A, DROST 1992B. **Dryopidae:** OLMI 1978, STEFFAN 1979A, DROST 1992C. **Limnichidae:** PAULUS 1979B. **Heteroceridae:** CLARKE 1973, DRECHSEL 1979, VAN STRIEN 1980. **Psephenidae:** LOHSE 1979H. **Cerophytidae:** LOHSE 1979F. **Eucnemidae:** LESEIGNEUR 1978, LOHSE 1979G. **Throscidae:** LESEIGNEUR 1998, MUONA 2002. **Elateridae:** LESEIGNEUR 1972, LOHSE 1979E, LAIBNER 2000. **Drilidae:** GEISTHARDT 1979C, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Omalisidae:** GEISTHARDT 1979A, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Lycidae:** GEISTHARDT 1979A, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Lampyridae:** GEISTHARDT 1979B, BOCÁK & BOCÁKOVÁ 2006. **Cantharidae:** DAHLGREN & WITTMER 1979, RUŠKA 1995. **Derodontidae:** LOHSE 1979C, PEACOCK 1993. **Nosodendridae:** PAULUS 1979A. **Dermestidae:** LOHSE 1979J, KALIK 1992, PEACOCK 1993. **Bostrichidae:** CYMOREK 1969A, 1969B. **Anobiidae:** LOHSE 1969, FREUDE 1969, BARANOWSKI 1985, ZAHRADNÍK 1993. **Lymexylidae:** LOHSE 1979D. **Phloiophilidae:** LOHSE 1979A, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Trogossitidae:** VOGT 1967A, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Cleridae:** LOHSE 1979B, GERSTMEIER 1998, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Melyridae:** LOHSE 1979A, EVERS

1979, KOLIBÁČ ET AL. 2005. **Sphindidae**: VOGT 1967J-K. **Kateretidae** & **Nitidulidae**: SPORNAFT 1967, 1992A-B, ENDRÓDY-YOUNGA 1967, AUDISIO 1993, KIRK-SPRIGGS 1996, RENNER 2000. **Monotomidae**: VOGT 1967C, 1967D, PEACOCK 1977, VORST 1999. **Silvanidae**: VOGT 1967D, PRŮDEK 2009. **Cucujidae**: VOGT 1967D, PRŮDEK 2009. **Laemophloeidae**: LEFKOVITCH 1959, VOGT 1967D, LOHSE 1992A, PRŮDEK 2009. **Phalacridae**: THOMPSON 1958, VOGT 1967E, LOHSE & LUCHT 1992A. **Cryptophagidae**: LOHSE 1967A, JOHNSON 1992, REŠKA 1994. **Erotylidae**: VOGT 1967E, FRANZEN 1998. **Byturidae**: VOGT 1967B. **Biphyllidae**: VOGT 1967E. **Bothrideridae**: VOGT 1967H, DAJOZ 1977. **Cerylonidae**: VOGT 1967H. **Alexiidae**: VOGT 1967I. **Endomychidae**: VOGT 1967I, VON PEEZ 1967. **Coccinellidae**: FÜRSCH 1967, 1992, DE GUNST 1978, IABLOKOFF-KHNZORIAN 1982. **Corylophidae**: BOWESTEAD 1999. **Latridiidae**: VON PEEZ 1967, RÜCKER 1992, 2003. **Mycetophagidae**: VOGT 1967G, LOHSE & LUCHT 1992B, PRŮDEK 2005. **Ciidae**: LOHSE 1967B. **Tetratomidae**: KASZAB 1969I. **Melandryidae**: KASZAB 1969I. **Mordellidae**: ERMISCH 1969, BATTEN 1976, BOROWIEC 1996. **Ripiphoridae**: KASZAB 1969H, BATELKA 2007. **Zopheridae**: VOGT 1967H, DAJOZ 1977. **Tenebrionidae**: KASZAB 1969J-L, NOVÁK 2007. **Oedemeridae**: KASZAB 1969A, VÁZQUEZ 2002. **Meloidae**: KASZAB 1969G, BOLOGNA 1991, DVORÁK & VRABEC 2007. **Pythidae**: KASZAB 1969B. **Pyrochroidae**: KASZAB 1969C. **Salpingidae**: VOGT 1967H, KASZAB 1969B. **Anthicidae**: KASZAB 1969F, BUCCIARELLI 1980. **Aderidae**: KASZAB 1969E, LOHSE 1992B. **Scraptiidae**: ERMISCH 1969, KASZAB 1969D, BATTEN 1976, LEVEY 2009. **Cerambycidae**: FRIESER 1976, BENSE 1995, SLÁMA 2006, ZEEGERS & HEIJERMAN 2008. Zie ook de familieteksten hieronder.

**Tabel**

Samenstelling van de Nederlandse keverfauna.

De volgorde van en de indeling in families is gebaseerd op het overzicht in Beutel & Leschen (2005), een bijgewerkte versie van de classificatie van Lawrence & Newton (1995). Aantallen soorten binnen Nederland en de Nederlandse namen zijn gebaseerd op Vorst (2010a).

SUBORDE superfamilie familie	Aantal soorten	Byrrhoidea		Cryptophagidae - harige schimmelkevers	87
MYXOPHAGA		Byrrhidae - pilkevers	13	Erotylidae - prachtzwamkevers	8
Sphaeriusidae - oeverkogeltjes	1	Elmidae - beekkevers	20	Byturidae - frambozenkevers	2
ADEPHAGA		Dryopidae - ruighaarkevers	10	Biphyllidae - houtskoolzwamkevers	1
Gyrinidae - schrijvertjes	12	Limnichidae - dwergpilkevers	4	Bothrideridae - knotshoutkevers	3
Haliplidae - watertreders	20	Heteroceridae - oevergraafkevers	10	Cerylonidae - dwerghoutkevers	5
Noteridae - diksprietwaterkevers	2	Psephenidae - keikevers	1	Alexiidae - haarkogeltjes	1
Paelobiidae - pieptorren	1	<b>Elateroidea</b>		Endomychidae - zwamkevers	9
Dytiscidae - waterroofkevers	109	Cerophytidae - spinthoutkevers	1	Coccinellidae - lieveheersbeestjes	62
Carabidae - loopkevers	372	Eucnemidae - schijnkniporren	7	Corylophidae - molmkogeltjes	11
POLYPHAGA		Throscidae - dwergkniporren	6	Latridiidae - schimmelkevers	47
<b>Hydrophiloidea</b>		Elateridae - kniporren	76	<b>Tenebrionoidea</b>	
Hydrophilidae - spinnende waterkevers	106	Drilidae - slakkenkevers	2	Mycetophagidae - boomzwamkevers	11
Sphaeritidae - schijnspiegelkevers	1	Omalisidae - kasteelkevers	1	Ciidae - houtzwamkevers	23
Histeridae - spiegelkevers	64	Lycidae - netschildkevers	2	Tetratomidae - winterkevers	3
<b>Staphylinoidea</b>		Lampyridae - glimwormen	3	Melandryidae - zwamspartelkevers	14
Hydraenidae - waterkruipers	32	Cantharidae - soldaatjes	50	Mordellidae - spartelkevers	26
Ptiliidae - veervleugelkevers	59	<b>Derodontoidea</b>		Ripiphoridae - waaierkevers	2
Agyrtidae - dwergaaskevers	2	Hydrodromidae - tandhalskevers	1	Zopheridae - somberkevers	8
Leiodidae - truffelkevers	104	<b>Bostrichoidea</b>		Tenebrionidae - zwartlijven	47
Scydmaenidae - valse knotskevers	33	Nosodendridae - boomsapkevers	1	Oedemeridae - schijnboktorren	11
Silphidae - aaskevers	21	Dermestidae - spektorren	22	Meloidae - oliekevers	9
Staphylinidae - kortschildkevers	1057	Bostrichidae - boorkevers	5	Pythidae - blauwe schorskevers	1
<b>Scarabaeoidea</b>		Anobiidae - klopkevers	54	Pyrochroidae - vuurkevers	3
Lucanidae - vliegende herten	4	<b>Lymexyloidea</b>		Salpingidae - platsnuitkevers	10
Trogidae - beenderknagers	4	Lymexylidae - werfkevers	2	Anthicidae - snoerhalskevers	11
Geotrupidae - mesttorren	7	<b>Cleroidea</b>		Aderidae - schijnsnoerhalskevers	4
Bolboceratidae - cognackevers	1	Phloiophilidae - winterweeckschilden	1	Scraptiidae - bloemspartelkevers	15
Scarabaeidae - bladsprietkevers	93	Trogossitidae - schorsknaagkevers	3	<b>Chrysomeloidea</b>	
<b>Scirtoidea</b>		Cleridae - mierkevers	12	Cerambycidae - boktorren	88
Eucinetidae - buitkevers	2	Melyridae - bloemweeckschilden	28	Megalopodidae - halstandhaantjes	3
Clambidae - oprolkogeltjes	9	<b>Cucujoidea</b>		Orsodacnidae - schijnhaantjes	1
Scirtidae - moerasweeckschilden	19	Sphindidae - slijmzwamkevers	2	Chrysomelidae - haantjes	315
<b>Dascilloidea</b>		Kateretidae - bastaardglanskevers	11	<b>Curculionoidea</b>	
Dascillidae - withaarkevers	1	Nitidulidae - glanskevers	87	Nemonychidae - bastaardsnuitkevers	2
<b>Buprestoidea</b>		Monotomidae - kerkhofkevers	21	Anthribidae - boksnuitskevers	14
Buprestidae - prachtkevers	28	Silvanidae - spitshalskevers	7	Attelabidae - bladrolkevers	22
		Cucujidae - platte schorskevers	2	Brentidae - spitsmuisjes	87
		Laemophloeidae - dwergschorskevers	11	Curculionidae - snuitkevers	539
		Phalacridae - glanzende bloemkevers	18	<b>Totaal Coleoptera</b>	<b>4163</b>

## DYTISCIDAE - WATERROOFKEVERS

JAN G.M. CUPPEN &amp; BRAM KOESE

NEDERLAND 109 gevestigd

WERELD 3959 beschreven



▲ Brede geelgerande waterroofkever  
*Dytiscus latissimus*

▶▶ Larve van geelgerande waterroofkever *Dytiscus*

▼ *Ilybius fenestratus*

▶▶ Gevlekte beekroofkever  
*Platambus maculatus*

De waterroofkevers vormen een groep van kleine tot zeer grote kevers (1,65-45 mm). De lichaamsbouw verradt de aquatische levenswijze van de dieren: bij de meeste soorten zijn de imago's opvallend breed en afgeplat, maar bolle soorten komen ook voor. Met de relatief forse en lange achterpoten, bedekt met zwemharen, maken ze zwembewegingen. Bij veel kleine soorten zijn de karakteristieke 'zwemkenmerken' minder uitgesproken dan bij de grotere soorten. Onder de verharde voorvleugels (dekschilden) bevinden zich de grote vliezige, opgevouwen achtervleugels. Veel waterroofkevers kunnen behalve zwemmen ook vliegen waardoor ze in staat zijn soms zeer kleine en afgelegen waterpartijen (bijvoorbeeld drinkbakken) te koloniseren. Alle soorten leven in zoet (of brak) water, maar het popstadium is terrestrisch.

**Cyclus**

Alle waterroofkevers planten zich geslachtelijk voort. Binnen een aantal genera hebben de mannetjes opvallende zuignappen aan de voorpoten waarmee ze zich tijdens de paring aan de (tegenstribbelende) vrouwtjes kunnen hechten. De cyclus van een waterkever kent de volgende stadia:

ei, drie larvale stadia, pop, imago. Alleen het popstadium is terrestrisch. Bij de meeste soorten is de levenscyclus eenjarig (vooral bij de kleinere soorten), bij een aantal soorten is de cyclus tweejarig (onder andere *Ilybius* en een aantal *Agabus*-soorten) en bij de grotere soorten kunnen individuen soms langer leven, zeker in gevangenschap.

**Ecologie**

Waterroofkevers zijn generalistische predatoren met een dieet uiteenlopend van insectenlarven tot kikkervisjes. Volwassen kevers van grotere soorten komen daarnaast ook op aas af. De larven bezitten holle kaken waarmee ze spijsverteringsenzymen in de prooi injecteren. Met dezelfde holle kaken wordt de prooi vervolgens 'leeggezogen'. Een aantal soorten predeert op steekmuglarven en houdt daardoor de populatiegrootte van deze voor de mens lastige dieren in toom. Op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) dienen voor twee waterroofkeversoorten, brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus* en gestreepte waterroofkever *Graphoderus bilineatus*, speciale beschermingszones ingesteld te worden.



### Diversiteit

Wereldwijd zijn ten minste 3959 soorten waterroofkevers beschreven (NILSSON 2001, 2003, 2004; NILSSON & FERY 2006). Een voorzichtige schatting van het werkelijke aantal gaat uit van 4500 soorten. Uit Nederland zijn 109 soorten bekend (BRAKMAN 1966, LAEIJENDECKER & NIESER 1971, VAN NIEUKERKEN 1979, BURMEISTER 1982, CUPPEN 1982, 1985, 1988, 2010).

### Voorkomen

Verreweg de meeste waterroofkevers zijn te vinden tussen dichte (oever)begroeiing in stilstaand (ondiep) water in de duinen, het rivierengebied, de laagveen- en hoogveengebieden en de hogere zandgronden. Slechts enkele soorten gedijen ook in open water of snelstromende beken. Vaak kunnen vele soorten bij elkaar gevonden worden. Circa 25 soorten en 100 individuen op enkele m<sup>2</sup> is ongeveer het maximum wat in Nederland is aangetroffen. Vijf soorten kunnen thans als verdwenen worden beschouwd, dit betreft soorten die of slechts van één vindplaats bekend waren

(*Deronectes platynotus*, *Hydroporus marginatus*) of van een beperkt aantal vindplaatsen met relatief veel waarnemingen (*Graptodytes flavipes*, *Yola bicarinata*, *Rhantus latitans*). Van de eerste twee hierboven genoemde soorten is het niet zeker of dit echte gevestigde soorten waren, de laatste drie hebben zeker tijdelijk populaties in Nederland gekend. *Hydroporus marginatus* en *Deronectes platynotus* werden weliswaar pas na 1980 uit Nederland gemeld, maar beide soorten werden voor het eerst (en laatst) in de jaren 1970 in ons land aangetroffen. Sinds 1980 zijn er twee soorten nieuw gemeld *Hydroporus morio* en *Agabus melanarius* (CUPPEN 1982, 1985); het betreft hier zeer zeldzame soorten in voor ons land zeldzame biotopen; beide soorten zijn bekend van twee vindplaatsen. De zeer zeldzame brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus*, de grootste waterroofkever van Europa, werd in 2005 na 40 jaar herontdekt in Drenthe (VAN DIJK 2006).

### Determinatie

DROST ET AL. 1992.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► Carabidae (familie)

### CARABIDAE - LOOPKEVERS

JINZE NOORDIJK

NEDERLAND 372 gevestigd  
WERELD 34.275 beschreven

Een groep van kleine tot vrij grote kevers (2-40 mm). Ze behoren, naast onder andere dagvlinders, sprinkhanen en libellen tot de best onderzochte insectengroepen (zie TURIN ET AL. 1991, TURIN 2000). Loopkevers vallen – net als enkele waterkeverfamilies – onder de orde Adepthaga. De Adepthaga verschillen van de Polyphaga doordat bij eerstgenoemde de achterheupen onbeweeglijk aan het metasternum zijn bevestigd, bij de Polyphaga is de bevestiging scharnierend. Het eerste zichtbare abdominale segment wordt bij de Adepthaga in tweeën gedeeld. De tarsen van alle poten bestaan uit vijf leden en de antennen hebben altijd 11 leden. Daarnaast zijn de verharde voorvleugels (dekschilden) meestal gegroefd. Alle soorten zijn terrestrisch, een enkele soort zoekt onder water naar prooi.

### Cyclus

Mannetjes en vrouwtjes zoeken elkaar op om te paren. Na de paring blijven de zaadcellen in het lichaam van het vrouwtje en pas bij het afzetten worden de eieren bevrucht.

De eieren worden op de bodem, onder een stuk hout of een steen, of in een zelf gemaakt holletje afgezet. Na het uitkomen van het ei doorlopen de larven in het algemeen drie stadia. Na een popstadium in de bodem of in dood hout verschijnt het imago. Veel soorten voltooien hun gehele levenscyclus in één jaar, maar verscheidene soorten kunnen ook twee of meer jaar leven.

### Ecologie

Loopkevers zijn vaak generalistische predatoren op allerlei ongewervelden en eten daarnaast ook plantaardig voedsel, zoals rottend fruit. Enkele soorten hebben zich gespecialiseerd op bepaalde prooidieren, zoals slakken (bv. *Cychrus caraboides*, *Carabus coriaceus*), springstaarten (bv. *Loricera pilicornis* en *Notiophilus*-soorten) of kortschildkeverlarven (*Dyschirius*-soorten). Soorten uit het genus *Ophonus* zijn strikt vegetarisch en eten met name zaden van schermbloemigen en ook bij soorten uit de genera *Amara* en *Harpalus* bestaat een aanzienlijk deel van het voedsel uit zaden. De



Larve van *Anisodactylus*-soort



*Carabus nitens*





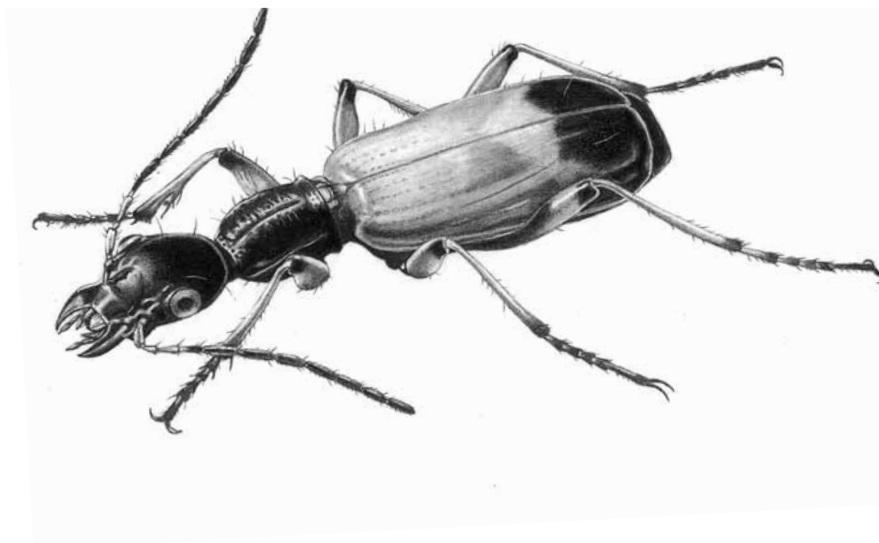
▲  
*Harpalus tardus*

▶▶  
*Lebia cruxminor*



▶▶  
Aantal waargenomen soorten  
loopkevers per 5x5 km  
tot en met 2009.  
Kwadratisch geschaald;  
grootste stip: 108-214 soorten.  
Bron: Loopkeverstichting.

▼  
*Odacantha melanura*



larven vertonen soms kannibalisme. Enkele loopkevers kunnen schade aan de oogst toebrengen door het eten van vruchten of zaden, maar dit zijn uitzonderingen. Daarentegen kunnen carnivore loopkevers juist het aantal schadelijke dieren op akkers dermate in toom houden dat ze zeer nuttig zijn in de biologische bestrijding (KROMP 1999).

#### Diversiteit

In totaal zijn 34.275 loopkeversoorten beschreven (LORENZ 2005), maar schattingen gaan uit van zo'n 40.000 bestaande soorten. In Nederland zijn 372 gevestigde soorten vastgesteld (TURIN 2000, MUILWIJK & FELIX 2004, 2010). Hiernaast zijn nog twee niet-gevestigde soorten gemeld; het gaat om incidenteel geïmporteerde dieren. Omdat loopkevers intensief bestudeerd worden zijn er op het moment nauwelijks extra soorten te verwachten voor Nederland.

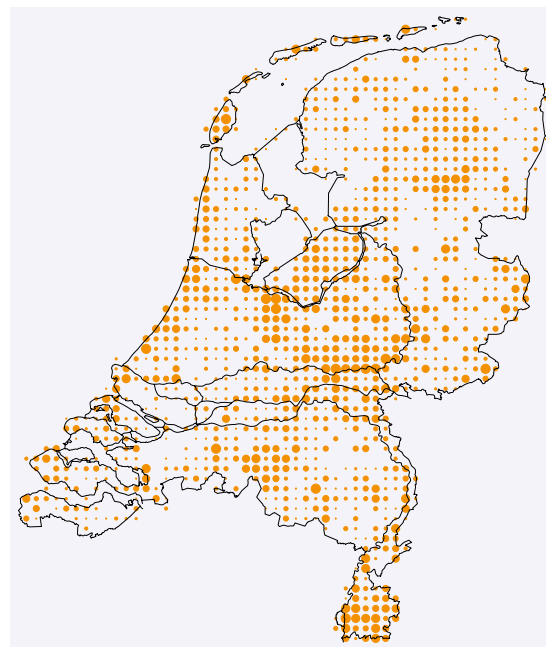
#### Voorkomen

Met name open lage vegetaties – bijvoorbeeld duingraslanden, open heides en kalkgraslanden – kunnen zeer rijk zijn aan soorten. Ook kunnen allerlei ruderaal warme plekken, bijvoorbeeld akkerhabitats, erg soortenrijk zijn. In een 'standaard jaarserie' bodemvallen (vijf vallen die 10 m uit elkaar staan en een heel jaar gebruikt worden) kunnen wel

60 soorten en meer dan 5000 individuen worden aangetroffen (gegevens LOOPKEVERSTICHTING). Er vinden veranderingen plaats in de Nederlandse loopkeverfauna. Er zijn soorten (waarschijnlijk) verdwenen, en voor de hand liggende oorzaken zijn vermeting, biotoopvernietiging en -versnippering en klimatologische schommelingen. Met name de soorten van oude uitgestrekte bossen, droge en arme graslanden en heides staan sterk onder druk (DESENDER & TURIN 1989, TURIN 2000). Er zijn ook enkele soorten sinds 1980 nieuw voor Nederland ontdekt; het gaat hierbij om kleine of onopvallende soorten (dus waarschijnlijk geen echte nieuwe soorten, maar het resultaat van gericht onderzoek) en de komst van enkele zuidelijke soorten.

#### Determinatie

BOEKEN ET AL. 2002, FREUDE ET AL. 2004.





Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► Staphylinidae (familie)

## STAPHYLINIDAE - KORTSCHILDKEVERS

OSCAR VORST

NEDERLAND 1057 gevestigd, nog ruim 10 verwacht  
WERELD ca. 48.000 beschreven

Zeer omvangrijke familie van zeer kleine tot grote kevers (0,7-30 mm). Kortschildkevers zijn in de regel opvallend langwerpige, in het bezit van sterk verkorte dekschilden, die ten minste 4-5 segmenten van het achterlijf onbedekt laten, en draad- of snoervormige antennen. Sommige subfamilies zijn nogal afwijkend en werden vroeger tot andere families gerekend, bijvoorbeeld Micropeplinae, Dasycerinae, Pselaphinae en Scaphidiinae. Ze zijn doorgaans weinig kleurrijk, geel-bruin tot zwart gekleurd. Kortschildkevers zijn terrestrisch.

## Cyclus

De levenscyclus van kortschildkevers verloopt in grote lijnen zoals beschreven voor de orde Coleoptera (zie ook THAYER 2005). Omaliinae en Proteininae zijn vooral in het winterhalfjaar actief, dit in tegenstelling tot de vertegenwoordigers van de andere subfamilies.

## Ecologie

Veel kortschildkevers zijn bodembewoners, maar een groot aantal is aan specifieke microhabitats gebonden waar ze hun voedsel vinden, met name aan allerlei vormen van rottende organisch materiaal (compost, dood hout, aas, aanspoelselgordels, mest), maar ook aan paddenstoelen, lekkend boom-sap en nesten (zowel van vliesvleugeligen als van zoogdieren en vogels). Het aantal nestbewonende kortschildkevers is aanzienlijk, sommige soorten zijn zeer gastheerspecifiek, zo leeft *Velleius dilatatus* slechts in de nesten van de hoornaar *Vespa crabro*. Soorten van het genus *Bledius* leven in zelfgegraven gangen in de bodem. Veruit de meeste soorten zijn predatoren van insecten en andere ongewervelden. Ook de meeste bewoners van rottende materialen zijn predatoren. Echte saprofagen zijn de meeste Oxytelinae, maar ook sommige Omaliinae en Proteininae; daarnaast leven sommige soorten van schimmels en paddenstoelen (o.a. Scaphidiinae, *Gyrophana*, *Oxyporus*), mest (*Platystethus*), of ze grazen algen (*Bledius*) of eten bloemdelen (*Eusphalerum*). Soorten van het genus *Aleochara* zijn parasitoiden van vliegpoppen. Doordat het merendeel van de soorten

predator is, zijn er geen voor de mens schadelijke soorten. In (sub)tropische streken kan het zwermen van *Paederus*-soorten aanleiding geven tot het ontstaan van blaren wanneer deze kevers in contact met de huid komen. Ook de Nederlandse *Paederus*-soorten bevatten het blaartrekkende gif pederine en kunnen irritatie van huid en ogen veroorzaken. *Aleochara bilineata* wordt gebruikt als biologische bestrijder van de uienvlieg *Hylemya antiqua* en de koolvlieg *Delia radicum*. *Atheta coriaria* en *Cypha*-soorten worden eveneens als predator ingezet (voor meer informatie over de ecologie zie THAYER 2005).

## Diversiteit

Er zijn circa 48.000 soorten beschreven (THAYER 2005). Het werkelijke aantal is vermoedelijk vele malen groter. Uit Nederland zijn 1057 soorten kortschildkevers gemeld (VORST 2010B). De verdeling over de 19 inheemse subfamilies is te vinden in de tabel. Vermoedelijk telt de Nederlandse fauna momenteel nog diverse onopgemerkte soorten. Er is één soort beschreven van geïmporteerde waren: *Stichoglossa wytttenboogaarti*. *Tomoglossa brakmani* is de enige gevestigde soort die aan de hand van Nederlands materiaal werd beschreven (VORST 2010B).

## Voorkomen

In grote lijnen is het patroon in soortenrijkdom over Nederland zoals beschreven voor de orde Coleoptera, maar kortschildkevers hebben een voorkeur voor natte en vochtige milieumomstandigheden. Uit de soortenrijkste provincie Limburg zijn 890 soorten bekend. Het geringste aantal soorten is bekend uit Groningen (445 soorten) en Flevoland (241); het laatste getal is zeker een onderschatting van het werkelijke aantal. Kortschildkevers zijn aangepast aan zeer veel verschillende (micro)habitats. Relatief veel soorten zijn gebonden aan vochtige terreinen als oevers, moerassen en broekbossen en een aantal soorten is ook aangepast aan kwelders. In droge habitats daarentegen is het aantal soorten gering. Dit hangt vermoedelijk samen met de grote gevoeligheid voor uitdroging van de meeste soorten. Typische

◀◀  
*Philonthus cognatus*▼  
*Proteinus ovalis*



▲ *Scaphidium quadrimaculatum*

▶ Pop van *Velleius*-soort



(micro)habitats rijk aan kortschildkevers worden gevormd door moerassige terreinen en ophopingen van rottend organisch materiaal van dierlijke of plantaardige oorsprong. Zo werden op één moment langs de oevers van de Rünenbergerbeek nabij Overdinkel (ov) 77 soorten kortschildkevers, op en onder het kadaver van een Schotse hooglander in de Imbosch (GE) 56 soorten, in een hoop hooi/riet in de Brabantse Biesbosch 55 soorten, in een hoop maaisel in Overschild (GR) 51 soorten, aan de oever van een bosven te Leuvenheim (GE) 51 soorten en in een elzenbroek bij Renkum (GE) 48 soorten verzameld (O. Vorst pers. obs.). Van de voor Nederland gemelde soorten worden er 110 als 'verdwenen' beschouwd; zij werden sinds 1966 niet meer waargenomen.

### Determinatie

Alle groepen: LOHSE 1964, 1989D, ASSING ET AL. 1998, ASSING & SCHÜLKE 1999, 2001, 2007. **Plaatwerken:** TRONQUET 2006, LÖBL 2009. **Omalinae:** PALM 1948, LOHSE 1964, ZANETTI 1987. **Proteininae:** PALM 1948, LOHSE 1964. **Micropeplinae:** PALM 1948, LOHSE 1964. **Dasycerinae:** VON PEEZ 1967. **Pselaphinae:** BESUCHET 1974, 1989. **Phloeocharinae:** PALM 1948, LOHSE 1964. **Tachyporinae:** LOHSE 1964, PALM 1966, SCHÜLKE 2007. **Trichophyinae:** LOHSE 1964, PALM 1966. **Habrocerinae:** LOHSE 1964, PALM 1966. **Aleocharinae:** BRUNDIN 1944, PALM 1968, 1970, 1972, BENICK & LOHSE 1974, LIKOVSKÝ 1974, LOHSE 1974A, 1974B, 1974C, VOGEL 2003, GUSAROV 2004. **Scaphidiinae:** FREUDE 1971D. **Piestinae:** LOHSE 1964. **Oxytelinae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Oxyporinae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Steninae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Euaesthetinae:** PALM 1961, LOHSE 1964. **Pseudopsinae:** LOHSE 1964. **Paederinae:** PALM 1963, LOHSE 1964. **Staphylininae:** PALM 1963, LOHSE 1964, BORDONI 1982.

### Tabel

Samenstelling van de Nederlandse kortschildkeverfauna. De volgorde van en de indeling in subfamilies is gebaseerd op het overzicht in Beutel & Leschen (2005), een bijgewerkte versie van de classificatie van Lawrence & Newton (1995). Aantallen soorten binnen Nederland zijn gebaseerd op Vorst (2010b).

Subfamilie	Aantal soorten
Omalinae	71
Proteininae	12
Micropeplinae	6
Dasycerinae	1
Pselaphinae	51
Phloeocharinae	1
Tachyporinae	73
Trichophyinae	1
Habrocerinae	1
Aleocharinae	417
Scaphidiinae	6
Piestinae	1
Oxytelinae	85
Oxyporinae	1
Steninae	78
Euaesthetinae	3
Pseudopsinae	1
Paederinae	63
Staphylininae	185

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► **Chrysomelidae (familie)**

### CHRYSOMELIDAE - BLADKEVERS

RON BEENEN & JAAP K. WINKELMAN

NEDERLAND 315 gevestigd (waarvan 5 exoten)  
WERELD ruim 38.000 beschreven

Bladkevers (of haantjes) maken samen met de Cerambycidae, Megalopodidae en Orsodacnidae onderdeel uit van de superfamilie Chrysomeloidea. Op basis van fylogenetisch onderzoek worden de zaadkevers beschouwd als een subfamilie (Bruchinae) van de bladkevers (REID 1995). De tarsen van bladkevers hebben vijf leden waarvan het vierde klein is en verborgen ligt tussen de lobben van het derde lid. De bladkevers hebben korte antennen en meestal ronde of ovale ogen. Bladkevers zijn relatief kleine kevers (1-20 mm).

De meeste soorten zijn terrestriësch, maar enkele leven in zoet en zelfs brak water.

### Cyclus

Bladkevers planten zich geslachtelijk voort. Twee soorten, *Adoxus obscurus* en *Gastrophysa viridula*, kunnen zich parthenogenetisch voortplanten, maar het is niet bekend of dat bij de laatste ook in Nederland gebeurt. In de meeste gevallen worden eieren gelegd, enkele soorten baren larven, maar er

zijn ook soorten waarbij sommige populaties eieren leggen en andere larven baren. De eieren worden op de waardplant gekleefd of in de bodem gelegd. *Timarcha tenebricosa* kent een embryonale diapauze waarbij de eieren die in het voorjaar gelegd zijn pas na 12 maanden uitkomen. Nadat de larven volgroeid zijn vindt in de vegetatie of in de bodem de verpopping plaats, vrij of verborgen in een cocon. De meeste soorten hebben één generatie per jaar, maar er zijn ook soorten waarbij meer generaties voorkomen. Overwintering vindt, afhankelijk van de soort, plaats als imago, pop, larve of ei.

### Ecologie

Bladkevers zijn fytofage kevers die zich voeden met de groene delen van de waardplanten of van de wortels. In Nederland worden vertegenwoordigers van alle families van de zaadplanten, met uitzondering van de orchideeën, door bladkevers gegeten. Varens en wolfsklauwen worden ook



▲ *Cassida murraea*

◀◀ Larve van *Chrysomela*-soort

▲ *Hispa atra*

niet benut en op paardenstaarten ontwikkelt zich slechts één soort: *Hippuriphila modeeri*. Daarnaast leeft er in ons land één soort van mossen: *Mniophila muscorum*. Larven van enkele soorten mineren de bladeren van de waardplant, maar de meeste soorten bevinden zich op of onder het blad waarvan ze vreten. Larven van steilkopjes *Cryptocephalus* leven van gevallen bladeren en de larven van mierenzakkevers *Clytra* voeden zich met plantaardig en dierlijk afval in mierennesten. De zaadkevers (Bruchinae) ontwikkelen zich in de peulen van vlinderbloemigen. Sommige soorten ontwikkelen zich in zaden die niet meer in de peulen zitten en kunnen daardoor ook in opgeslagen bonen en erwten voorkomen en dus economische schade veroorzaken. Bladkevers kunnen zeer schadelijk zijn als ze leven van gewassen. In ons land is de gevestigde exoot Coloradokever *Leptinotarsa decemlineata* daarvan het meest beruchte voorbeeld. Andere soorten kunnen door de onderdrukking van lastige kruiden voor de akkerbouw juist gunstig zijn. Zo zijn op diverse plaatsen in de wereld bladkevers ingezet om invasieve plantensoorten te onderdrukken.

### Diversiteit

In totaal zijn ruim 38.000 bladkeversoorten beschreven, waarvan 1346 soorten zaadkevers; daarnaast is er waarschijnlijk eenzelfde aantal nog niet beschreven soorten (JOLIVET & VERMA 2002). In Nederland zijn 315 gevestigde soorten blad- en zaadkevers aangetroffen, waarvan vijf exoten, waaronder de welbekende Coloradokever *Leptinotarsa decemlineata* en enkele soorten die met plantenproducten zijn meegekomen

(WINKELMAN & BEENEN 2010). Daarnaast zijn er 22 niet-gevestigde exoten gemeld, het betreft hier vrijwel steeds incidenteel geïmporteerde dieren.

### Voorkomen

Vanwege de fytofage levenswijze komen bladkevers vrijwel overal voor waar vaatplanten te vinden zijn. De meeste bladkevers zijn landdieren, maar ook in zoet en brak water leven soorten die al of niet hun gehele leven in het water doorbrengen. Een veertigtal bladkeversoorten is al ruim 50

▼ *Timarcha goettingensis*



jaar niet meer in Nederland waargenomen. Voor een deel is dat veroorzaakt door de achteruitgang van de waardplanten. Een niet te onderschatten oorzaak is gelegen in het vegetatiebeheer waarbij soorten die als ei op en tussen de planten overwinteren door het beheer van maaien en afvoeren vrijwel verdwenen zijn, zelfs uit natuurgebieden. Sinds er bij het beheer meer naar ongewervelde dieren gekeken wordt, is er wel enig herstel, maar populaties van soorten met een gering verspreidingsvermogen of strikte milieueisen staan nog steeds onder druk. Sinds 1980 zijn, met uitzondering van exoten, 15 soorten voor het eerst uit Nederland gemeld. De oorzaak hiervan is niet eenduidig.

Eenzijdig komt dit door de toegenomen kennis waardoor soorten die reeds lang in ons land voorkomen nu pas herkend worden, anderzijds vindt bij sommige soorten uitbreiding van het areaal plaats. Het is de verwachting dat er ook in de komende jaren nog nieuwe soorten voor de Nederlandse fauna gevonden zullen worden. Enkele gevestigde soorten nemen spectaculair toe, maar de totale biodiversiteit neemt af.

#### Determinatie

WARCHALOWSKI 2003, MOHR 1966 in combinatie met KIPPENBERG & DÖBERL 1994, BRANDL 1981 in combinatie met ANTON 1994.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Coleoptera (orde) ► Curculionoidea (superfamilie)

#### CURCULIONOIDEA - SNUITKEVERS s.l.

THEODOOR HEIJERMAN

NEDERLAND 664 gevestigd (waarvan minstens 10 exoten),  
nog ca. 20 verwacht  
WERELD 59.340 beschreven

Een grote groep van kleine tot vrij grote (1,2-7,0 mm) kevers. De meeste soorten vallen op door hun verlengde kop, oftewel snuit. De meeste vertegenwoordigers zijn verder gekenmerkt door het bezit van geknikte antennen met een knotsvormig uiteinde en de aanwezigheid van schubben.

De superfamilie Curculionoidea is onder te verdelen in vijf families: Nemonychidae, Anthribidae, Attelabidae, Brentidae en Curculionidae. Vrijwel alle soorten zijn terrestrisch, enkele soorten aquatisch.

#### Cyclus

De ontwikkelingscyclus van de vertegenwoordigers van de verschillende families van de Curculionoidea volgt een vergelijkbaar algemeen patroon. Bij de meeste soorten is er één generatie per jaar en overwintert het imago. De overwinterde kever zoekt de voedselplant waarop ook de paring plaatsvindt. Enkele soorten paren in de herfst voor de overwintering, waarbij het sperma in een spermatheca wordt opgeslagen, en sommige soorten paren zowel in de herfst als in het voorjaar. In de vroege zomer worden de eieren afgezet in de voedselplant. De verpopping vindt plaats ofwel in het weefsel van de voedselplant zelf of, na het verlaten daarvan, in de grond. De jonge imago's verschijnen in de late zomer of de herfst. In het algemeen duurt de gehele ontwikkeling vanaf het afzetten van de eieren tot aan het uitkomen van het jonge imago 4-12 weken, waarvan het eistadium 6-14 dagen voor zijn rekening neemt, het larvestadium 3-7 weken en het popstadium 1-3 weken. Er zijn vele uitzonderingen op dit schema, waardoor de levenscyclus anders verloopt. Zo kan bijvoorbeeld de overwintering ook als larve of als pop dicht bij de voedselplant plaatsvinden en is de ontwikkelingsduur bij Scolytinae en Platypodinae zeer afhankelijk van de temperatuur, zodat in sommige jaren drie generaties gehaald worden. Daarnaast zijn er soorten die zich parthenogenetisch voortplanten, bijvoorbeeld binnen de genera *Otiorrhynchus* en *Trachyploeus*.

#### Ecologie

Snuitkevers eten voornamelijk plantaardig materiaal. Het merendeel van de soorten eet van levende plantendelen, waarbij zowel monofagie (Attelabidae, Curculionidae), oligofagie (Brentidae, Curculionidae) en polyfagie (Curculionidae) voorkomt. Soms is aan het vraatpatroon in bladeren te zien door welke groep snuitkevers deze is aangetast. *Sitona*-soorten maken bijvoorbeeld een zeer karakteristiek vraatpatroon aan de randen van bladeren en worden daar-

Bladmijn van *Anoplus plantaris*



*Cryptorrhynchus lapathi*



om ook wel bladrandkevers genoemd. Soorten van twee subfamilies van de Curculionidae, Scolytinae en Platypodinae, vertonen een zeer interessante en afwijkende levenswijze en biologie. De larven leven in houtige delen van afstervende twijgen, takken en stammen van bomen en struiken. Er is een groep van soorten waarvan de larven niet zo zeer van het hout zelf leven, maar van de schimmels die in de larvengangen groeien. Daarnaast zijn er binnen de Curculionidea polleneters (Nemonychidae), doodhouteters (genera *Magdalis* en *Cossonus* uit de familie Curculionidae), soorten die schimmels en hout dat met schimmels is geïnfecteerd eten (Anthribidae) en soorten die dopluizen eten (het genus *Anthribus* uit de familie Anthribidae). De meeste imago's leven op dezelfde voedselplanten als hun larven. De larven van veel zogenaamde kortsnuitsnuitkevers (Curculionidae Adelognatha, ofwel de Entiminae) leven aan de wortels van planten en zijn over het algemeen minder selectief wat de plantensoort betreft. Een aantal soorten leeft als larve in de stengels van houtachtige en kruidachtige gewassen, in knoppen, bloemen, katjes van wilgen en populieren of zaden. Er zijn soorten (*Rhynchaenus*, *Rhamphus* en *Comasius*) die zich hebben gespecialiseerd als bladmineerder waarbij de larve zich in het blad van de plant ontwikkelt. Een aantal soorten (*Gymnetron*) produceert gallen op de wortels, stengels of vruchten van hun voedselplanten. Daarnaast zijn er soorten die leven in de gallen die geproduceerd zijn door andere insecten, bijvoorbeeld *Curculio salicivorus* in de gallen van bladwespen van het genus *Pontania*. Enkele (semi)aquatische snuitkeversoorten leven mono- of oligofaag op planten als blaasjeskruid *Utricularia*, liesgras *Glyceria maxima*, krabbenscheer *Stratiotes aloides*.

#### Diversiteit

Er zijn wereldwijd 59.340 soorten beschreven (HUNT ET AL. 2007), maar er kunnen tussen de 160.000 en 180.000 soorten in deze superfamilie worden verwacht. In Nederland zijn 664 gevestigde soorten aangetroffen, als volgt verdeeld over de families: Nemonychidae (twee soorten, HEIJERMAN 2010A), Anthribidae (14 soorten, TEUNISSEN & HEIJERMAN 2010), Attelabidae (22 soorten, HEIJERMAN 2010B), Brentidae (87 soorten, HEIJERMAN & ALDERS 2010) en Curculionidae (539 soorten, HEIJERMAN & VORST 2010). Hieronder bevinden zich minstens tien door de mens ingevoerde soorten. Waarschijnlijk zijn er nog verscheidene onontdekte soorten in Nederland. Twee soorten zijn aan de hand van Nederlands materiaal beschreven: *Parascythopus exsulans* en *Otiorhynchus veterator*. De eerste soort is ook alleen maar bekend uit Nederland.

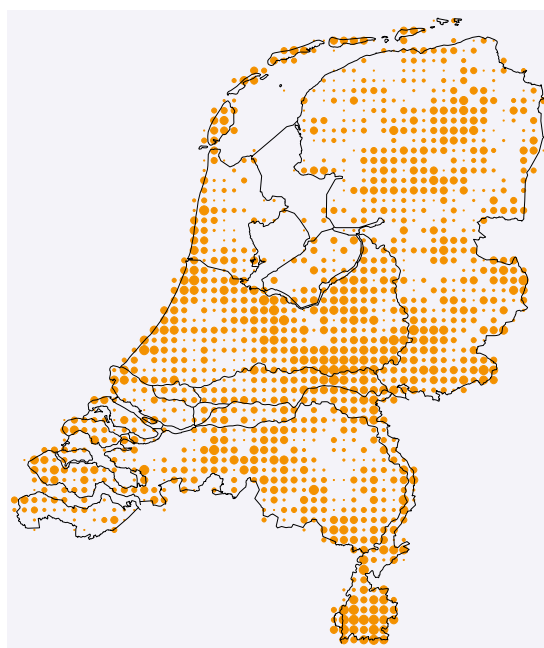


▲ *Otiorhynchus armadillo*

▲ *Platystomus albinus*

#### Voorkomen

De duinen, het riviereengebied en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan soorten. Zo zijn er in natuurgebied de Blauwe Kamer (GE) 171 soorten vastgesteld, op Vlieland (FR) 121 soorten, in het arboretum De Dreijen te Wageningen (GE) 118 soorten en op de Wrakelberg (LI) 106 soorten (Th. Heijerman pers. obs.). Een mooie illustratie



▲ Aantal waargenomen soorten snuitkevers per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 164-325 soorten. Onder de snuitkevers vallen de families Nemonychidae, Anthribidae, Attelabidae, Brentidae en Curculionidae. Bron: EIS-werkgroep snuittorren.

▲▲ Larve van *Otiorhynchus sulcatus*

van de talrijkheid die snuitkevers kunnen behalen is het feit dat één vrouwtje van *Otiorhynchus sulcatus* soms wel 500 eieren legt onder één of enkele planten. In totaal zijn sinds 1980 55 soorten als nieuw voor onze fauna gepubliceerd. Voor veel soorten is dit waarschijnlijk het gevolg van een

toegenomen verzamelintensiteit. Enkele soorten, met name van het genus *Otiorhynchus*, zijn vanuit Zuid-Europa hier-naartoe gekomen, daarbij een handje geholpen door de mens via transport van plantmateriaal. *Stenoplemus rufinatus* is waarschijnlijk onze oudste bekende importsort. Deze soort, die vanaf 1921 in Nederland verblijft, is afkomstig uit Amerika. De soort was al eerder met grote kroosvaren *Azolla filiculoides* in Frankrijk aanbeland en is via Frankrijk of rechtstreeks uit Amerika, in Nederland terechtgekomen. Overigens is de voedselplant hier sinds 1880 gevestigd en zelf ook afkomstig uit Amerika. Mogelijk is de toename van het aantal bastkevers het gevolg van de toename van de hoeveelheid dood hout in bossen.

►  
*Xyloborus domesticus*



#### Determinatie

DIECKMANN 1972, 1974, 1977, 1989, 1983, 1986, 1988, FREUDE ET AL. 1981, 1983, LOHSE & LUCHT 1994, GØNGET 1997, HEIJERMAN 2004.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Megaloptera (orde)

#### MEGALOPTERA - ELZENVLIEGEN

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 3 gevestigd  
WERELD 337 beschreven

Insecten met vliezige vleugels met dikke vleugeladeren, een donker uiterlijk en een lengte van 2-3 cm. Elzenvliegen (of slijkvliegen) zijn verwant aan de kameelhalsvliegen, maar verschillen hiervan in algemene bouw en in de vleugeladering. De larven leven in zoet water, de volwassen dieren vliegen.

#### Cyclus

Alle elzenvliegen planten zich geslachtelijk voort. Na de paring leggen de vrouwtjes grote aantallen eieren op vegetatie die over water hangt of in ieder geval dicht langs de oever staat. De uitkomende larven laten zich in het water vallen. De larven hebben zeven paar uitwendige kieuwdraden aan het achterlijf om in het water te kunnen ademen. In totaal zijn er tien larvestadia en de larven overwinteren tweemaal

voor zij zich verpoppen. Als de larve volgroeid is, kruipt hij op de oever om in losse, vochtige bodem een geschikte verpopplingsplaats te zoeken, die dikwijls meters van de waterkant pas wordt gevonden. Volwassen dieren leven slechts enkele dagen.

#### Ecologie

De larven hebben sterke kaken en leven van allerlei kleine diertjes in het water, maar vooral van muggenlarven. Volwassen dieren eten waarschijnlijk in het geheel niet meer.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn 337 soorten beschreven (FOOTTIT & ADLER 2009). In Nederland zijn drie gevestigde soorten vastgesteld: *Sialis fuliginosa*, *S. lutaria* en *S. nigriceps* (ALBARDA 1889, MOL 1982).

#### Voorkomen

*Sialis lutaria* is wijd verbreid en algemeen voorkomend in geheel Nederland. De beide andere soorten zijn zeldzaam in het oosten en zuiden van het land. *Sialis fuliginosa* heeft een voorkeur voor langzaam stromende wateren, de andere twee soorten komen ook voor in stilstaande wateren. Omdat de volwassen dieren geen sterke vliegers zijn, blijven ze meestal dicht in buurt van het water waarin ze opgegroeid zijn.

#### Determinatie

ELLIOTT 1977, 1996, ASPÖCK ET AL. 1980.

►  
Elzenvlieg  
*Sialis lutaria*



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Raphidioptera (orde)

#### RAPHIDIOPTERA - KAMEELHALSVLIEGEN

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 6 gevestigd  
WERELD 225 beschreven

Elegante, glanzend zwarte insecten met een sterk verlengd pronotum, waardoor ze een giraffen- of kamelennek lijken te hebben. Volwassen dieren zijn over het algemeen zelden

langer dan 2 cm. De vrouwtjes hebben een lange, soepele, legbuis aan het eind van het achterlijf. De larven leven als rovers op en onder schors van bomen en struiken.

### Cyclus

Mannetjes en vrouwtjes vertoeven langere tijd in elkaars nabijheid voordat ze elkaar accepteren als soortgenoten en tot paring overgaan. Na de paring leggen de vrouwtjes de eieren apart in groeven van boomschors. Uit het ei komen larven, die langzaam groeien en tien of meer vervellingen en twee overwinteringen nodig hebben voor ze volgroeid zijn. Na de tweede overwintering verpoppen ze zich in het voorjaar tot een zeer beweeglijke pop die, afgezien van de nog niet ontwikkelde vleugels en legboor, erg veel op het volwassen insect lijkt. Na één tot vier weken, afhankelijk van de weersomstandigheden, komen de volwassen insecten uit. Die leven nog maar enkele weken.

### Ecologie

Zowel de larven als de volwassen dieren eten veel kleine ongewervelde dieren. De larven speuren actief op de stammen van bomen naar vooral larven van allerlei insecten, maar ook volwassen bladluizen, schildluizen, stofluizen en mijten. Ook de volwassen dieren jagen actief op allerlei kleine ongewervelden. Als de populatiedichtheid groot genoeg is, kunnen kameelhalsvliegen belangrijk zijn als bestrijder van plaaginsecten.

### Diversiteit

Er zijn 225 soorten beschreven (ASPÖCK ET AL. 2001, FOOTITT & ADLER 2009), waarvan er in Nederland zes zijn vastgesteld: *Phaenostigma notata*, *Subilla confinis*, *Xanthostigma xanthostigma*, *Raphidia ophiopsis*, *Atlantoraphidia maculicollis* en *Inocellia crassicornis*.

### Voorkomen

*Inocellia crassicornis* is slechts bekend van enkele exemplaren uit Zuid-Limburg. Deze soort houdt zich echter vooral buiten het zicht op in boomkruinen en het is goed mogelijk dat zij minder zeldzaam is dan ze lijkt. De vijf andere soorten zijn het meest algemeen in het oosten en zuiden van het land. Slechts *Xanthostigma xanthostigma* en *Atlan-*



◀ Larve van kameelhalsvlieg

▼ *Raphidia ophiopsis*



*toraphidia maculicollis* zijn ook bekend uit het westen en dan vooral uit de duinen. Hoewel ze bij warm weer erg actief kunnen zijn, worden kameelhalsvliegen maar weinig waargenomen, mogelijk ook door hun korte levensduur als volwassen insect.

### Determinatie

METZGER 1960, ASPÖCK ET AL. 1980, ASPÖCK ET AL. 1991.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Neuroptera (orde)

## NEUROPTERA - NETVLEUGELIGEN

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 64 gevestigd  
WERELD ca. 6000 beschreven

Fragiele insecten met relatief grote vleugels. Deze orde kent in Nederland zes families. De meeste soorten hebben een ingewikkeld aderpatroon. De grootte en het uiterlijk van de soorten verschilt sterk per familie: de mierenleeuwen (Myrmeleontidae) kunnen als volwassen dier een spanwijdte van 7,5 cm halen, en de kleinste Neuroptera, de dwerggaasvliegen (Coniopterygidae), hebben een spanwijdte die altijd minder is dan 1 cm. De larven van de meeste soorten leven vrij in de vegetatie of op de bodem. De larven van sponsvliegen (Sisyridae) leven in het water en de larve van de watergaasvlieg leeft op de grens van water en land. Volwassen dieren vliegen.

### Cyclus

Volwassen Neuroptera zijn vooral actief in de schemering en de nacht. Van enkele gaasvliegsoorten (Chrysopidae)

kunnen ook overdag volwassen dieren worden waargenomen (*Hypochrysa elegans*, *Chrysopa perla*, *C. dorsalis*). Eiafzetting is per familie verschillend. Coniopterygidae en Hemerobiidae leggen hun eieren op bladeren of in schorsgroeven van bomen en struiken. Chrysopidae leggen de eieren in kleine groepen op bladeren of takken; deze eieren worden altijd op een 'steeltje' van eiwit geplaatst, waardoor ze moeilijker bereikbaar zijn voor predatoren. Het vrouwtje van de watergaasvlieg *Osmylus fulvicephalus* (Osmylidae) legt haar eieren op planten en stenen langs stromend water. Sponsvliegen leggen de eieren in groepen op boven het water hangende vegetatie, zodat de uitkomende larven zich direct in het water kunnen laten vallen. Mierenleeuwen leggen hun eieren apart van elkaar op zandige bodem waar de larven makkelijk trechters kunnen bouwen. De larven doorlopen drie stadia voor ze zich verpoppen. Alle soorten voltooiën hun

▶ *Conwentzia psociformis*

▶▶ *Chrysopa abbreviata*



cyclus in normale omstandigheden binnen een jaar, alleen de twee Nederlandse mierenleeuwsoorten, die als larven niet actief op prooi jagen, kunnen wel eens zo weinig te eten krijgen dat het twee jaar duurt voor ze volgroeid zijn. Overwintering kan, afhankelijk van de soort, in alle stadia plaatsvinden, maar gebeurt meestal als ei, jonge larve, prepop of pop. Sommige Hemerobiidae en Chrysopidae overwinteren in het volwassen stadium. Omdat ook de volwassen dieren nog eten en drinken, kunnen de meeste soorten in dat stadium nog weken of zelfs maanden oud worden.

#### Ecologie

Van alle families zijn zowel de larven als de volwassen dieren carnivoor. Bij enkele soorten in het genus *Dichochrysa* 'vermommen' de larven zich voor hun prooi door zich te bedekken met prooiresten en stukjes blad, waardoor ze niet meer als vijand herkend worden. Omdat bij een aantal soorten een duidelijke voorkeur heerst voor bepaalde plantensoorten, zijn ze secundair gebonden aan bepaalde prooidieren, zijn ze secundair gebonden aan bepaalde plantensoorten. Zo leeft één van de Nederlandse *Conwentzia*-soorten op loofbomen (*C. psociformis*) en de andere (*C. pineticola*) uitsluitend op naaldbomen. De jonge larven van sponsvliegen zwemmen door allerlei lichaamsbewegingen naar zoetwatersponzen en hechten zich daar

▼ Pop van de watergaasvlieg  
*Osmylus fulvicephalus*



aan vast en zuigen zich vol met de sappen van de spons. De larven van de watergaasvlieg *Osmylus fulvicephalus* leven op de oevers van bosbeekjes en jagen daar op hun prooi, zowel water- als landarthropoden. De larven van de twee mierenleeuwsoorten jagen niet actief op prooi, maar bouwen een trechter in het zand door die al achteruitlopend uit te graven. In de bodem van de trechter graven ze zich zo in, dat nog slechts hun grote vangkaken naar buiten steken. Ongewervelden die zo ongelukkig zijn om in de trechter te vallen, glijden rechtstreeks in de kaken van de larve en worden uitgezogen. Coniopterygidae, Hemerobiidae en Chrysopidae leven als larve vrij op en tussen planten en verorberen grote hoeveelheden 'zachte' arthropoden; allerlei larven, bladluizen, schildluizen, mijten, etc. worden actief nagejaagd en gevangen. Sommige soorten kunnen hierdoor economisch van groot belang zijn vanwege de bestrijding van voor de tuin-, land- of bosbouw schadelijke soorten. Sommige soorten worden daarvoor al gekweekt om als bestrijders te kunnen worden uitgezet in kassen (*Chrysoperla*-soorten).

#### Diversiteit

Er zijn momenteel circa 6000 soorten Neuroptera beschreven, maar het verwachte aantal is 10.000 (ASPÖCK ET AL. 2001). In Nederland zijn 64 gevestigde soorten vastgesteld (ALBARDA 1889, W. Hogenes pers. obs.). Daarnaast zijn zes dwaalgasten (adventief) bekend. Er zijn nog enkele soorten te verwachten voor Nederland, met name onder de slecht onderzochte Coniopterygidae.

#### Voorkomen

De meeste Nederlandse soorten kunnen bijna overal worden aangetroffen. *Osmylus fulvicephalus* is gebonden aan schoon, stromend water en komt dus voornamelijk in het oosten en zuiden van het land voor. Van de sponsvliegen is alleen *Sisyra nigra* algemeen, en die kan bij alle wateren worden aangetroffen waar zoetwatersponzen voorkomen. De andere *Sisyra*-soorten kunnen daar ook voorkomen, maar zijn veel zeldzamer. Andere soorten die als zeldzaam bekend staan (*Psectra diptera*, *Symphorobius*-soorten), vallen door hun geringe grootte niet erg op en zijn eigenlijk alleen bekend van plaatsen waar veel verzameld werd. Veel soorten Coniopterygidae en bruine en groene gaasvliegen (Hemerobiidae en Chrysopidae) zijn gespecialiseerde predatoren van bepaalde bladluizen en kunnen dus meestal slechts gevonden worden op de plaatsen waar hun





nen, maar zelfs daar is de soort overal zeldzaam. De mierenleeuwen zijn gebonden aan plaatsen waar de larven hun trechters kunnen bouwen, dus die vinden we voornamelijk in de duinen en op andere zandgronden. Er is in de twintigste eeuw geregeld gespeculeerd op het zeldzamer worden van onze mierenleeuwen, maar tot nu toe is daar eigenlijk nooit bewijs voor gevonden. Enkele nieuwkomers hebben zich pas de laatste decennia in Nederland gevestigd (*Sympherobius pellucidus*, *S. klapaleki* en *Wesmaelius mortoni*). Enkele soorten die nu nog als adventief worden beschouwd, kunnen zich in de nabije toekomst nog vestigen (*Hemerobius contumax* en *Drepanepteryx alvida*).



Larve van de mierenleeuw  
*Myrmeleon formicarius*

voedsel zit. Zo is *Wesmaelius balticus* gebonden aan bladluizen van helm en komt dus uitsluitend voor in de dui-

#### Determinatie

MEINANDER 1972, ELLIOT 1977, 1996, ASPÖCK ET AL. 1980, SAN MARTIN 2005.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Trichoptera (orde)

### TRICHOPTERA - KOKERJUFFERS, SCHIETMOTTEN

L.W.G. (BERT) HIGLER †

NEDERLAND 180 gevestigd, nog ca. 5 verwacht  
WERELD 13,574 beschreven

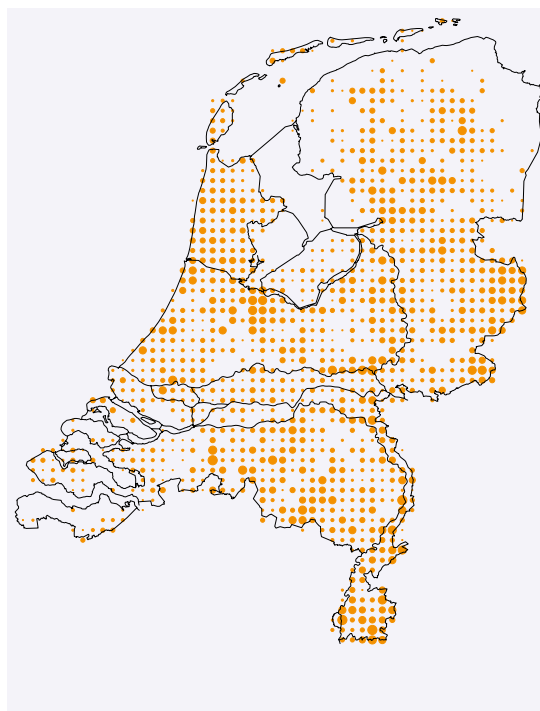
Insecten met behaarde vleugels die enigszins op motten lijken. De monddelen zijn bij het volwassen dier weinig ontwikkeld, behalve een paar opvallende (maxillaire) palpen. De meeste larven zijn aquatisch en maken vaak een huisje (kokertje) van plantaardig materiaal, slakkenhuisjes of bodemmateriaal, zoals zand en/of kleine steentjes. Sommige soorten spinnen onder water netjes om prooien te vangen. De larven leven (semi)aquatisch en de imago's terrestrisch.

#### Cyclus

Na de paring worden de eieren in of vlak boven water afgezet. Vrijwel alle kokerjuffers hebben vijf aquatische of semi-aquatische larvestadia, maar enkele hebben er zeven. De pop is aquatisch en bij een enkele soort (semi)terrestrisch. De imago sluipt in één of twee generaties per jaar uit het water. Opvallend is dat de soort *Apatania muliebris* alleen vrouwtjes heeft en zich dus ongeslachtelijk voortplant. De meeste soorten voltooien hun hele levenscyclus in één jaar, enkele soorten doen hier langer over.

#### Ecologie

De larven zijn herbivoor, omnivoor of carnivoor, en een enkele soort kauwt hout. De soorten met een netje filteren



Aantal waargenomen soorten kokerjuffers per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 61-75 soorten. Bron: EIS-werkgroep kokerjuffers.



Larve van landkokerjuffer  
*Enoicyla pusilla*



Copula van *Agrypna varia*



hun voedsel uit het langsstromende water. De volwassen dieren drinken af en toe, maar eten niet.

#### Diversiteit

In de wereld zijn 13.574 soorten beschreven (MORSE 2009). In Nederland zijn 180 gevestigde soorten bekend en worden

nog ongeveer vijf soorten verwacht (HIGLER 2008). De soort *Ceraclea riparia* is van Nederlandse exemplaren beschreven.

#### Voorkomen

Het laagveengebied en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan kokerjuffersoorten (HIGLER 2008). Maar liefst 19 soorten zijn sinds 1758 uit Nederland verdwenen (zie tabel), waarschijnlijk door biotoopvernietiging en vermessing. Enkele soorten die uit Nederland waren verdwenen, bijvoorbeeld uit de grote rivieren, zijn recentelijk weer in Nederland verschenen door verbetering van de waterkwaliteit. *Tinodes rostocki* is in 2007 gevangen bij Elsloo (LI) (B. van Maanen pers. med.); het moet nog blijken of deze soort de status 'gevestigd' zal krijgen.

#### Determinatie

Larven: EDINGTON & HILDREW 1995, WARINGER & GRAF 1996, WALLACE ET AL. 2003, HIGLER 2005, LECHTHALER & STOCKINGER 2005. Imago's: MOSELY 1939, MACAN 1973, TOBIAS & TOBIAS 1981, MALICKY 2004.

#### Tabel

Uit Nederland verdwenen kokerjuffers sinds 1758.

Soort	Laatste waarneming		
<i>Ceraclea riparia</i>	1889	<i>Setodes argentipunctellus</i>	1937
<i>Chimarra marginata</i>	1889	<i>Agapetus ochripes</i>	1943
<i>Cheumatopsyche lepida</i>	19 <sup>e</sup> eeuw	<i>Holocentropus insignis</i>	1944 [1971?]
<i>Oecetis tripunctata</i>	19 <sup>e</sup> eeuw	<i>Setodes punctatus</i>	1948
<i>Setodes viridis</i>	1900	<i>Brachycentrus maculatus</i>	1948
<i>Molannodes tinctus</i>	1926	<i>Oligostomis reticulata</i>	1952
<i>Grammotaulius submaculatus</i>	1929	<i>Parachiona picicornis</i>	1964
<i>Ithytrichia lamellaris</i>	1934	<i>Halesus tessellatus</i>	1967
<i>Leptocerus interruptus</i>	1937	<i>Ylodes reuteri</i>	1969
		<i>Ylodes simulans</i>	1969

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde)

#### LEPIDOPTERA - VLINDERS

ERIK J. VAN NIEUKERKEN, WILLEM N. ELLIS, ROB DE VOS & DICK GROENENDIJK

NEDERLAND 2206 gevestigd (waarvan 16 exoten), 23 trekvlinders

WERELD ca. 156.000 beschreven

Insecten, variërend in grootte van enkele millimeters tot circa 10 cm spanwijdte (de grote nachtpauwoog *Saturnia pyri*, in Nederland een zeer zeldzame zwerver, kan 15 cm bereiken). Vlinders hebben twee paar relatief grote vleugels, die bedekt zijn met schubben (lepis = schub, Lepidoptera = vleugels met schubben). De schubben spelen een belangrijke rol in de vorming van de kleuren van de vlinder. Veel overdag vliegende vlinders zijn kleurig, soms met een metaalachtige glans in vlekken of op de hele vleugels. Vlinders die

's nachts vliegen zijn vaker onopvallend gekleurd, hoewel ook daarbij vaak fel gekleurde achtervleugels voorkomen. Kleinere vlinders hebben vaak een franje van haarvormige schubben langs de rand van de vleugels. Er zijn ook verscheidene ongevleugelde vlinders, meestal betreft dat alleen de vrouwtjes, zoals bij de meeste zakjesdragers (Psychidae) en in voor- of najaar actieve spanners (Geometridae). De monddelen zijn bij de volwassen vlinder meestal omgevormd tot een oprolbare zuigtong, die tussen één of twee



Bladrollers - Tortricidae



Bladrollers - Tortricidae



Donsvlinders - Noctuidae Lymantriinae



Blauwtjes - Lycaenidae



Bloeddrupjes - Zygaenidae



Echte motten - Tineidae



Donsvlinders - Noctuidae Lymantriinae



Beervlinders - Noctuidae Arctiinae



Dwergmineermotten - Nepticulidae



Spinselmotten - Yponomeutidae



Visstaartjes - Noctuidae Nolinae



Tandvlinders - Notodontidae



Mineermotten - Gracillariidae



Nachtpauwogen - Saturniidae



Pijlstaarten - Sphingidae



Purpermotten - Eriocraniidae



Spanners - Geometridae



Pijlstaarten - Sphingidae



Sikkelmotten - Oecophoridae



Spanners - Geometridae



Tandvlinders - Notodontidae



Slakrupsen - Limacodidae



Eenstaartjes - Drepanidae



Spinselmotten - Yponomeutidae



Spitskopmotten - Ypsolophidae



Lichtmotten - Pyralidae



Palpmotten - Gelechiidae



Zakjesdragers - Psychidae



Purpermotten - Eriocraniidae



Uilen - Noctuidae

**Tabel Lep1**

Samenstelling van de Nederlandse vlinderfauna. Gegeven worden de superfamilies en families, met de grote hoofdgroepen. De hoofdgroepen omvatten telkens alle daaraan volgende groepen. Dus Glossata omvat alle groepen daarna (Neolepidoptera, Heteroneura etc.), de Neolepidoptera alles daaronder (Heteroneura, Ditryisia etc.) enzovoorts. Het totaal betreft de hele Nederlandse fauna: opgeteld de gevestigde soorten, trekvlinders en niet-gevestigde soorten. [wv verdw. = waarvan verdwenen]

Superfamilie	Familie	Nederlandse familienaam	Gevestigd	Uitge- storven	Trek- vlinders	Niet- gevest.	Wv verdw.	Totaal	Wereld
Micropterigoidea	Micropterigidae	oermotten	7	2				7	139
GLOSSATA									
Eriocranioidea	Eriocraniidae	purpermotten	7					7	25
NEOLEPIDOPTERA									
Hepialoidea	Hepialidae	wortelboorders	5					5	602
HETERONEURA									
Nepticuloidea	Nepticulidae	dwergmineermotten	84	2				84	803
Nepticuloidea	Opostegidae	oogklepmotten	3					3	192
Incurvarioidea	Heliozelidae	zilvervlekmotten	5					5	130
Incurvarioidea	Adelidae	langsprietmotten	19	1				19	278
Incurvarioidea	Prodoxidae	witvlekmotten	6					6	89
Incurvarioidea	Incurvariidae	yuccamotten	7					7	139
Tischerioidea	Tischeriidae	vlekmijnmotten	6					6	80
DITRYZIA									
Tineoidea	Tineidae	echte motten	33			5	3	38	3025
Tineoidea	Psychidae	zakjesdragers	24					24	1011
Gracillarioidea	Douglasiidae	lepelmotten	3	1				3	28
Gracillarioidea	Bucculatricidae	ooglapmotten	13					13	261
Gracillarioidea	Gracillariidae	mineermotten	92	2		2	1	94	2014
Yponomeutoidea	Yponomeutidae	spinselmotten	50			1		51	597
Yponomeutoidea	Ypsolophidae	spitskopmotten	14	1		1	1	15	131
Yponomeutoidea	Plutellidae	springmotten	3					3	53
Yponomeutoidea	Acrolepiidae	kruidmineermotten	5					5	95
Yponomeutoidea	Glyphipterigidae	parelmotten	6					6	424
Yponomeutoidea	Heliodinidae	roestmotten	1	1				1	94
Yponomeutoidea	Bedelliidae	venstermineermotten	1					1	18
Yponomeutoidea	Lyonetiidae	sneeuwmotten	8					8	215
Gelechioidea	Ethmiidae	zwartwitmotten	4					4	250
Gelechioidea	Depressariidae	platlijfmotten	43	5		1	1	44	600
Gelechioidea	Elachistidae	grasmineermotten	42	1				42	250
Gelechioidea	Agonoxenidae	kwastmotten	6			1	1	7	95
Gelechioidea	Scythrididae	dikkopmotten	12	2		1	1	13	700
Gelechioidea	Chimabachidae	kortvleugelmotten	3					3	6
Gelechioidea	Oecophoridae	sikkelmotten	27	1		1	1	28	3000
Gelechioidea	Stathmopodidae	pootmotten	1					1	150
Gelechioidea	Batrachedridae	smalvleugelmotten	2					2	100
Gelechioidea	Coleophoridae	kokermotten	100	4		2	1	102	1050
Gelechioidea	Momphidae	wilgenroosjesmotten	14			1	1	15	60
Gelechioidea	Blastobasidae	spaandermotten	3			2		5	300
Gelechioidea	Autostichidae	dominomotten	2					2	308
Gelechioidea	Amphisbatidae	zaksikkelmotten	6					6	65
Gelechioidea	Cosmopterigidae	prachtmotten	9	1				9	1642
Gelechioidea	Gelechiidae	palpmotten	148	5		1		149	4570
APODITRYZIA									
Zygaenoidea	Limacodidae	slakrupsen	2					2	1063
Zygaenoidea	Zygaenidae	bloeddrupjes	5					5	1057
Sesioidea	Sesiidae	wesplinders	13					13	1152
Sesioidea	Cossidae	houtboorders	3					3	712
Choreutoidea	Choreutidae	glittermotten	4					4	416
Tortricioidea	Tortricidae	bladrollers	353	20		12	5	365	9416
Schreckensteinoidea	Schreckensteiniidae	gevoerde motten	1					1	8

Superfamilie	Familie	Nederlandse familienaam	Gevestigd	Uitge- storven	Trek- vlinders	Niet- gevest.	Wv verdw.	Totaal	Wereld
Epermenioidea	Epermeniidae	borstelwormen	5					5	111
Alucitoidea	Alucitidae	waaiermotten	2					2	189
Pterophoroidea	Pterophoridae	vedermotten	33	1		3	3	36	1200
OBTECTOMERA									
Pyraloidea	Pyralidae	lichtmotten	67	1		6	1	72	6233
Pyraloidea	Crambidae	grasmotten	92	5	4	12	1	108	11.817
Thyridoidea	Thyrididae	venstervlekjes	1					1	1223
MACROLEPIDOPTERA									
Hesperioidea	Hesperiidae	dikkopjes	11	3		3	3	14	3500
Papilionoidea	Papilionidae	grote pages	1			2		3	612
Papilionoidea	Pieridae	witjes	9	3	2	3	3	14	1049
Papilionoidea	Lycaenidae	blauwtjes	22	6		5	1	27	6528
Papilionoidea	Nymphalidae	aurelia's	35	12	2	11	4	48	5772
Lasiocampoidea	Lasiocampidae	spinners	15	1		1	1	16	1512
Bombycoidea	Endromidae	berkenspinners	1					1	2
Bombycoidea	Saturniidae	nachtpauwogen	2					2	1535
Bombycoidea	Lemoniidae	herfstspinners	1					1	22
Bombycoidea	Sphingidae	pijlstaarten	12	1	4	2		18	1348
Drepanoidea	Drepanidae	eenstaartjes	16					16	652
Geometroidea	Geometridae	spanners	279	9	2	17	7	298	21.093
Noctuoidea	Notodontidae	tandvlinders	31			1	1	32	3546
Noctuoidea	Noctuidae	uilen, beer- en donsvlinders	366	15	9	50	18	425	42.030
<b>Eindtotaal</b>			<b>2206</b>	<b>105</b>	<b>23</b>	<b>147</b>	<b>59</b>	<b>2376</b>	<b>156.000</b>

paar palpen zit. Alleen de oermotten (Micropterigidae) hebben nog functionele kaken en geen roltong. De roltong is bij een aantal nachtvinders (o.a. nachtpauwogen Saturniidae) secundair weer verdwenen: deze imago's drinken niet. Veel nachtvinders hebben gehoororganen in de thorax of het achterlijf om vleermuizen te kunnen horen.

De larven zijn de bekende rupsen, meestal met drie paar goed ontwikkelde borstpoten, en 4-6 paar buikpoten voorzien van kleine haakjes. De kop heeft een stevig skelet (kopkapsel), bijtende monddelen, een spinklier, en korte antennen. De zijdedraad of spinseldraad komt uit de spinklier. De pop is meestal onbeweeglijk, hoewel het achterlijf vaak nog wel bewegingen kan maken.

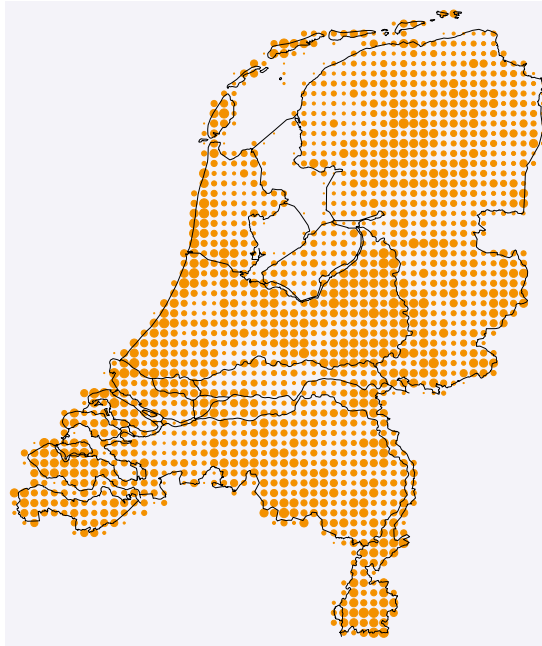
De vaak onderscheiden 'gemaksgroepen' micro's en macro's (kleine en grote vlinders) hebben geen wetenschappelijke basis. Er bestaat wel een taxon Macrolepidoptera (zie tabel Lep1), maar dat omvat niet alle groepen die in de praktijk onder de macro's worden gerekend. Ook de 'nachtvlinders' vormen geen natuurlijke groep. De meeste vlinders (meer dan 95%) behoren tot het taxon 'Ditrysia', gekenmerkt door de dubbele geslachtsopening bij de vrouwtjes: één voor de paring en één voor eileg. Van de Nederlandse vlinders horen alleen de eerste 10 families van tabel Lep1 niet tot de Ditrysia. De verwantschappen binnen de Ditrysia zijn nog onvoldoende duidelijk, maar modern DNA-onderzoek heeft al geleid tot betere inzichten en ook aanzienlijke veranderingen in de classificatie (MUTANEN ET AL. 2010, REGIER ET AL. 2009). Hieronder worden de dwergmineermotten (Nepticulidae), vedermotten (Pterophoridae), dagvlinders (Papilionoidea & Hesperioidea) en uilen (Noctuidae) nog uitgebreid behandeld. Met uitzondering van enkele aquatische soorten (rupsen van watermotten, Crambidae: Acentropiinae) zijn vlinders terrestrisch.

### Cyclus

De meeste vlinders planten zich geslachtelijk voort, waarbij het vrouwtje vaak de mannetjes lokt door middel van seksloktstoffen (feromonen), die op grote afstand kunnen worden waargenomen. De mannetjes hebben voor de waarneming daarvan vaak een sterk vergroot oppervlak van de antennen, waar de vele zintuigharen (sensillen) op staan. Bij de balts reageren mannetjes vaak weer met andere stoffen, waarvoor complexe structuren, bedekt met gemodificeerde schubben, gebruikt worden (bijvoorbeeld op het achterlijf, de vleugels, de poten). Bij de dagvlinders spelen vooral visuele prikkels een rol bij de aantrekking tussen de seksen en werkt de chemische aantrekking vaak secundair. Vlinders hebben geslachtsbepaling door vrouwelijke heterogamie. Enkele vlinders planten zich parthenogenetisch voort; dit is vooral bekend van enkele zakjesdragers (Psychidae), maar ook bij sommige bladmineerders (Nepticulidae, Gracillariidae) en bijvoorbeeld de koperkleurige langsprietmot *Nemophora cupriacella*.

Eieren worden vaak individueel, soms in klompjes of groepen afgezet op of in de voedselplant. De rups doorloopt een aantal stadia, waarna deze zich in veel gevallen inspint in een dichte cocon van zijde. Sommige soorten hangen echter de pop aan slechts één of enkele zijdedraden aan een plant of liggen in een los spinsel tussen of op het substraat of begraven in de grond. De levensduur van de meeste vlinders is maximaal een jaar, in veel gevallen veel korter. Het larvestadium duurt meestal het langst, tot zelfs vijf jaar (bij de wilgenhoutrups *Cossus cossus*). Er zijn soorten met één generatie per jaar, maar in Nederland hebben veel soorten twee generaties, sommige meer. Overwintering kan plaatsvinden als ei, rups, pop of vlinder. Enkele soorten zijn zelfs als vlinder actief in de eerste wintermaanden, maar sterven als

▶ Aantal waargenomen soorten vlinders per 5×5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 742-1481 soorten. Bron: De Vlinderstichting & EIS-werkgroep vlinderfaunistiek.



het gaat vriezen, zoals de kleine wintervlinder *Operophtera brumata*. Veel vlinders zwerven en sommige migreren in het voorjaar gericht noordwaarts en de nakomelingen trekken in sommige gevallen in de herfst weer terug. In Nederland worden deze trekbewegingen al 70 jaar door vrijwilligers geregistreerd (DE VOS 1991, DE VOS ET AL. 2008).

#### Ecologie

De overgrote meerderheid van de rupsen leeft van levende zaadplanten, een kleiner aantal van naaldbomen, varens, mossen of korstmossen. Enkele groepen zijn gespecialiseerd op dood organisch materiaal zoals strooisel. De echte motten,

Tineidae, leven van hoornstof (keratine: veren, haren), en komen in vogelnesten, hollen van zoogdieren of binnenshuis voor, of bijvoorbeeld in de huid van dode dieren. Enkele rupsen leven ook, al of niet parasitair, in mierennesten. Tot deze familie hoort ook een aantal paddenstoeleneters, zoals de kroeskopjes *Nemapogon* en verwanten. De grote en kleine wasmot, *Galleria mellonella* en *Achroia grisella*, leven van was in bijennesten en de hommelnestmot *Aphomia sociella* eet het materiaal van hommelnesten. Carnivore rupsen komen in de Nederlandse fauna nauwelijks voor, met uitzondering van de mierenblauwtjes (zie hierna bij de dagvlinders) en sommige uilrupsen (*Hadena*). In de tropen zijn echter diverse vormen van carnivorie en bloedzuigen bij vlinders bekend. De rupsen van de watermotten (Crambidae: Acentropiinae) leven op waterplanten in het zoete water. De Lepidoptera laten vanaf dat ze zaadplanten gaan eten een evolutionaire ontwikkeling zien van aanvankelijk sterk gespecialiseerde (monofage) soorten, die beschermd in het plantenweefsel of een rupsenzakje leven, doorgaans op houtige gewassen, naar onbeschermd levende polyfage soorten, met een toenemend aantal soorten op kruiden (MENKEN ET AL. 2009). De rupsen leven individueel of in kolonies op of in het plantenweefsel of hun andere voedsel en produceren daarbij vaak veel spindraden (zijde), zoals de stippelmotten *Yponomeuta*, waar de kolonies soms hele bomen onder het spinsel kunnen laten verdwijnen. Andere soorten leven in het plantenweefsel en maken mijnen in bladeren (zie de groepstekst bij Nepticulidae), of dieper liggende gangen in het hout (onder andere wespvlinders Sesiidae en houtboorders Cossidae), en enkele soorten maken gallen (een bekende soort is de harsbuilmot *Retinia resinella*, die dikke harsgallen maakt bij vertakkingen van grove den). Volwassen vlinders nemen doorgaans alleen vocht en nectar tot zich, een aantal soorten eet echter niet meer. Vlinders zijn zelden erg specifiek in hun bloembezoek, maar pijlstaarten hebben een

#### Tabel Lep2

De uit Nederland beschreven vlindersoorten, inclusief later gesynonymiseerde soorten.

Familie	Geldige naam	Nederlandse naam	Opmerking
Nepticulidae	<i>Stigmella zelleriella</i> (Snellen, 1875)	Snellen's mineermot	in duinen op kruipwilg
Gracillariidae	<i>Caloptilia azaleella</i> (Brants, 1913)	azaleasteltmot	exoot, op Japanse azalea's
Elachistidae	<i>Elachista arnoldi</i> (Koster, 1993)	donkere zeggemeermot	in Meinweg op zegge
Coleophoridae	<i>Coleophora prunifoliae</i> Doets, 1944	prunuskokermot	
Scythrididae	<i>Scythris ericetella</i> (von Heinemann, 1872)	vale heidedikkopmot	inmiddels uitgestorven in Nederland
Gelechiidae	<i>Apatetris kinkerella</i> (Snellen, 1876)	hempalpmot	in duinen op helm
Tortricidae	<i>Phlebozemia sandrinae</i> Diakonoff, 1985		exoot, op Zuid-Afrikaanse <i>Nerine</i>
Pyralidae	<i>Merulempista wolschrijni</i> Asselbergs, 1997		waarschijnlijk ingevoerd uit Zuid-Europa
Lycaenidae	<i>Lycaena dispar batava</i> (Oberthür, 1923)	grote vuurvlinder	endemische ondersoort
Synoniemen	Oorspronkelijke naam		Geldige naam
Nepticulidae	<i>Zimmermannia beringella</i> Doets, 1947	gewone eikenbastmineermot	<i>Ectoedemia atrifrontella</i>
Tineidae	<i>Niditinea piercella</i> Bentinck, 1935	smalle vogelnestmot	<i>Niditinea striolella</i>
Plutellidae	<i>Plutella megapterella</i> Bentinck, 1934	koolmotje	<i>Plutella xylostella</i>
Oecophoridae	<i>Eratophyes aleatrix</i> Diakonoff, 1975	oosterse schone	<i>Eratophyes amasiella</i>
Gelechiidae	<i>Anacampsis fuscata</i> Bentinck, 1934	populierenspijkelpalpmot	<i>Anacampsis populella</i>
Gelechiidae	<i>Anacampsis betulinella</i> Vári, 1941	spijkelpalpmot	<i>Anacampsis blattariella</i>
Tortricidae	<i>Pammene snellenana</i> Bentinck, 1947	meidoorndwergbladroller	<i>Pammene agnotana</i>
Pyralidae	<i>Phycitodes pseudonimbella</i> Bentinck, 1936	grootvlekweidemot	<i>Phycitodes albatella</i>
Pyralidae	<i>Homoeosoma snellenella</i> Bentinck, 1930	zandblauwmot	<i>Homoeosoma nimbella</i>

voorkeur voor bloemen die 's avonds geuren en diepliggende nectar hebben, waar ze met hun lange tong bij kunnen.

De rupsen van veel soorten (met name bladrollers Tortricidae en uilen Noctuidae) kunnen uiterst schadelijk zijn in de landbouw, op voorraden en in de bijenteelt (wasmotten, zie boven). Klerenmotten *Tineola biselliella* zijn soms een probleem in huizen (wollen kleding) of gebouwen met vloerbedekking of isolatiemateriaal van dierenhaar. Brandharen van met name de eikenprocessierups *Thaumetopoea processionea* leiden lokaal tot veel overlast. Vlinders hebben belang als meestal niet erg specifieke bestuivers. De bekendste nuttige soort is de zijderups *Bombyx mori*, die in Nederland op kleine schaal wordt gekweekt in Wouwe Plantage (NB). Daarnaast worden vlinders graag gebruikt als vlaggendragers van natuurbeheer en natuureducatie en levende tropische vlinders zijn een bekende attractie in diverse vlindertuinen.

Dagvlinders zijn één van de weinige insectengroepen die als geheel ook bij het natuurbeleid en -beheer zijn betrokken. Pimpernelblauwtje *Phengaris teleius*, donker pimpernelblauwtje *P. nausithous* en grote vuurvlinder *Lycaena dispar batava* zijn Habitatrichtlijnsoorten waarvoor speciale beschermingszones ingericht moeten worden.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 156.000 soorten beschreven (POGUE 2009). Dit aanzienlijke lagere aantal dan in andere recente publicaties (bv. KRISTENSEN 1998) komt doordat deze publicaties het aantal Noctuidae sterk overschat hebben. Naar verwachting kunnen nog ongeveer 100.000 soorten ontdekt worden. In Nederland zijn 2206 gevestigde soorten bekend, waarvan 16 exoten. Daarnaast zijn er 23 regelmatige trekvlinders en 147 soorten die hier af en toe komen, maar zich (nog) niet blijvend voortplanten (zie tabel Lep1 voor de verdeling over de 64 Nederlandse families, MUUS & CORVER 2008, DE VLINDERSTICHTING & WERKGROEP VLINDERFAUNISTIEK 2008, database 'NOCTUA', E.J. van Nieukerken pers. obs.). Een groot aantal uit Nederland gemelde soorten is buiten beschouwing gelaten: dit betreft incidentele importen, die voorheen lang niet altijd geregistreerd werden. Het is moeilijk een getal van het aantal verwachte soorten te geven, maar gezien het feit dat er vanaf 1980 gemiddeld 3,7 soort jaarlijks nieuw wordt gemeld, en vanaf 2000 ook nog minstens twee per jaar, zal het soortenaantal de komende jaren nog wel blijven groeien. Uit Nederland zijn 18 soorten beschreven (tabel Lep2).

#### Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, het rivierengebied en de hogere zandgronden hebben de hoogste soortenaantallen. Een 5x5km-hok bij Twello (GE) heeft het hoogst aantal waargenomen soorten: 1413 sinds 1990. Sedert 1980 zijn er 195 soorten nieuw voor Nederland gemeld, 46 hiervan louter door hernieuwd onderzoek aan de collecties, 96 door de sterk toegenomen inventarisatie-intensiteit en 53 door areaaluitbreiding (tabel Lep3). Van de uitbreidende soorten leven er acht op in bossen aangeplante naaldbomen, zeven op esdoornsoorten *Acer*, vijf op tuinconiferen, enkele op ruigten. Diverse andere soorten leven op tuinplanten. Terwijl bij de meeste microlepidoptera de nieuw gemelde soorten vooral ontdekt zijn door beter onderzoek, zowel in het veld als in collecties, zijn er met name bij de bladrollers en mineervlinders veel zich uitbreidende soorten. Tot de laatste behoren een paar spectaculaire uitbreiders als de paardenkastanje-mineermot *Cameraria ohridella*, die zich in 30 jaar vanuit zijn oorspronkelijke verspreidingsgebied in de Balkan over heel Europa heeft verbreid. Naast de 195 nieuwe meldingen zijn er nog 30 soorten sinds 1980 waargenomen die niet tot de categorie 'gevestigd' horen. De meeste daarvan zijn ongetwijfeld zwervers, maar een exotische mineerder die voor het eerst in 2009 werd waargenomen, zal zich zeker definitief gaan vestigen: de lindemineermot *Phyllonorycter issikii*, afkomstig uit Oost-Azië. Van de gevestigde soorten zijn 105 soorten waarschijnlijk bij ons verdwenen: ze zijn na 1990 niet meer gevonden of komen alleen nog als incidentele dwaalgast voor. Van de meer incidentele soorten zijn er 59 niet meer gezien sinds 1990 (tabel Lep3). De verdwenen soorten leefden vooral in de kleinschalige oude cultuurlandschappen, op heischrale graslanden, blauwgraslanden, kalkgraslanden, maar ook bosranden en zoomvegetaties. Voedselplanten waren vaak dwergstruiken of kruiden: heidebrem *Genista* spant de kroon met tien uitgestorven soorten, andere kruiden zijn onder andere blauwe knoop *Succisa pratensis* (vijf soorten), grassen (vier), alsem *Artemisia* (drie), aardbei *Fragaria* en ganzerik *Potentilla* (drie), tijm *Thymus* (twee). Andere soorten leefden op eik *Quercus* (zes), populier *Populus* of wilg *Salix* (vier) of diverse loofbomen (zes). De algemene achteruitgang van dit soort biotopen door verkaveling, vermesting en verdroging is bekend. Daar komt bij dat een soms sterk op de flora gericht beheer voor een aantal soorten fataal is geworden of nog kan worden.

**Tabel Lep3**

Verdeling van sinds 1980 nieuw gemelde soorten gevestigde vlinders over enkele taxonomische groepen.

Familie		Aantal soorten	Uitbreidend	Intensivering onderzoek	Taxonomie
Tortricidae	bladrollers	43	15	14	11
Gelechiidae	palpmotten	28	5	16	6
Nepticulidae	dwergmineermotten	19	3	13	3
Gracillariidae	mineermotten	15	9	4	1
Coleophoridae	kokermotten	14		14	
Elachistidae	grasmineermotten	11		11	1
overige microlepidoptera		53	21	24	24
macrolepidoptera		11			
<b>Totaal</b>		<b>142</b>	<b>53</b>	<b>96</b>	<b>46</b>

Een voorbeeld daarvan is de blauwe knoop, die laat bloeit, en waarvan bij 100% maaien soms alle bloeistengels in één keer verdwijnen met de daarin levende rupsen. Twee zeldzame nu nog op blauwe knoop voorkomende soorten, de koperkleurige langsprietmot *Nemophora cupriacella* en de blauwe knooplangsprietmot *N. minimella* lopen daarmee het gevaar te verdwijnen. Bijna een kwart van de verdwenen soorten zijn dagvlinders (tabel Lep1).

#### Determinatie

Websites: RENNWALD ET AL. 2006, MUUS & CORVER 2008, DE VLINDERSTICHTING & WERKGROEP VLINDERFAUNISTIEK 2008. Algemeen inleidend: SCOBLE 1992, KRISTENSEN 1998. Alle vlinders: EMMET ET AL. 1976-

2010, FAL'KOVICH & MEDVEDEV 1987, 1990, MANLEY 2008. Macrolepidoptera: HYDÉN ET AL. 2006, WARING & TOWNSEND 2006, SKINNER 2009. Rupsen: CARTER & HARGREAVES 1992, PORTER 1997. Microlepidoptera: HANNEMANN 1977, DIAKONOFF 1986, BENGTSOON ET AL. 2008, KÜPPERS 2008, KÜCHLEIN & BOT 2010. Depressariidae, Amphisbatidae, Chimaebacchidae, Oecophoridae: PALM 1989, TOKÁR ET AL. 2005. Elachistidae: TRAUOGOTT-OLSEN & NIELSEN 1977. Scythrididae: BENGTSOON 1984, BENGTSOON 1997. Momphidae, Cosmopterigidae e.a.: KOSTER & SINEV 2003. Gelechiidae: ELSNER ET AL. 1999, HUEMER & KARSHOLT 1999. Sesiidae: LAŠTŮVKA & LAŠTŮVKA 2001. Pyralidae: GOATER 1986, PALM 1986, SLAMKA 1997, GOATER ET AL. 2005, SLAMKA 2006, 2008. Tortricidae: RAZOWSKI 2001. Geometridae: SKOU 1986, HAUSMANN 2001-2010. Zie ook vlindergroepen hieronder.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Nepticulidae (familie)

### NEPTICULIDAE - DWERGMINEERMOTTEN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 84 gevestigd  
WERELD 804 beschreven

De dwergmineermotten omvatten de kleinste vlinders van Nederland: ze hebben een spanwijdte van 3-10 mm. Het eerste antennelid is verbreed en bedekt een oog in rust (oogdeksel). De vleugels zijn vaak donker met een licht bandje, soms hebben ze fraaie metalige kleuren. De rupsen zijn eenvoudig, enigszins afgeplat, met een zeer platte kop, ze hebben geen poten of buikpoten, maar wel op de plaats van de poten uitstulpbare uitsteeksels (calli). Dwergmineermotten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

De vrouwtjes zetten de eieren individueel af op de voedselplant. De rups vreet zich vandaar direct in het plantenweefsel en maakt een gang (mijn) in het plantenweefsel. De rups blijft gedurende alle stadia binnen de plant. Bij de meeste

soorten verlaat de volgroeide rups de mijn, waarna die een cocon spint op de bodem, in strooisel of soms op de plant. Twee soorten in Nederland verpoppen in de mijn. Ongeveer de helft van de soorten heeft twee generaties, met rupsen in de vroege zomer en herfst, de andere helft heeft één generatie. De meeste daarvan leven als rups in de herfst, een enkele in de zomer. De vossenbesmineermot *Ectoedemia weaveri* leeft als rups van herfst tot voorjaar, de gewone drievorkmot *Trifurcula immundella* mineert in de winter de stengel van brem *Cytisus* en de rupsen van de gewone eikenbastmineermot *Ectoedemia atrifrontella* leven bijna een jaar of soms twee jaar.

#### Ecologie

De meeste soorten leven op bomen of struiken, en zijn meestal sterk gespecialiseerd op één of enkele soorten. De meeste voedselplanten in Nederland behoren tot de rozenfamilie Rosaceae, napjesdragers Fagaceae, berkenfamilie Betulaceae en wilgenfamilie Salicaceae. Maar weinig soor-

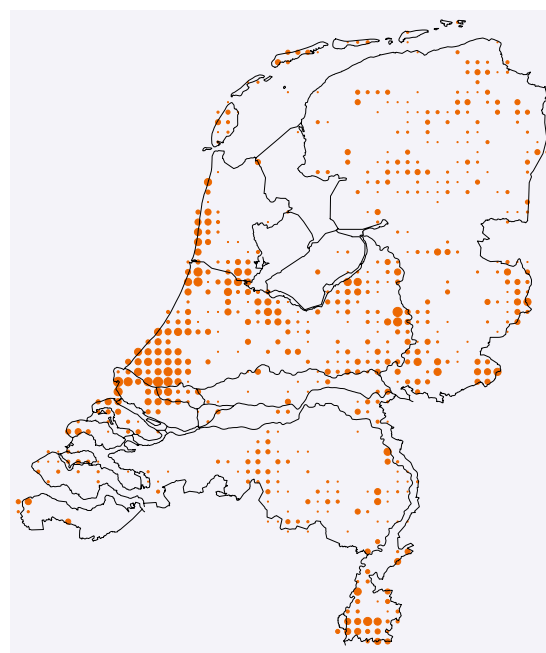
► *Ectoedemia quinquella*



►► Aantal waargenomen soorten dwergmineermotten per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 46-57 soorten.

Van grote delen van Nederland zijn weinig gegevens beschikbaar waardoor het verspreidingsbeeld vertekend is. Bron: EIS-werkgroep vlinderfaunistiek.

► Bladmijn van *Ectoedemia quinquella* in groen eiland op zomereik





ten leven op kruiden zoals aardbei *Fragaria*, hertshooi *Hypericum* of brunel *Prunella*. Hoewel de meeste soorten bladeren mineren, zijn er ook twee soorten *Ectoedemia* (*Zimmermannia*) in eikenbast, drie soorten *Ectoedemia* (*Etainia*) in vruchtjes van esdoorn *Acer* (zomergeneratie) of knoppen en scheuten (wintergeneratie), enkele *Trifurcula*-soorten die stengels van vlinderbloemigen Fabaceae mineren en twee soorten *Bohemannia* die waarschijnlijk ook scheuten of knoppen mineren van berk *Betula* of els *Alnus*; de rups van deze twee is echter nog niet beschreven. De rupsen kunnen in plaagsituaties, maar soms ook in de natuur, in grote dichtheden voorkomen. Voorbeelden zijn tientallen mijnen per blad van bijvoorbeeld de appelbladmineermot *Stigmella malella* in appelboomgaarden of van de exoot *Ectoedemia heringella* op steeneik *Quercus ilex* in Londense parken.

#### Diversiteit

In totaal zijn er 804 soorten beschreven (database E.J. van Nieukerken, www.nepticuloidea.info), naar verwachting komen er minstens 2500 soorten voor. In Nederland zijn 84 soorten gevestigd (E.J. van Nieukerken pers. obs.).

#### Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, de duinstreek (vooral Voorne) en de randen van de Veluwe zijn het rijkst aan soorten. Vanaf 1980 zijn maar liefst 19 soorten nieuw gemeld, de meeste als gevolg van kennistoename, maar er zijn ook enkele uitbreidende soorten (zie tabel). De enorme kennistoename wordt mede verklaard doordat in 1978 een onderzoeksgroep aan de Vrije Universiteit deze familie ging bestuderen (later voortgezet bij Naturalis) en de enorme toegenomen belangstelling voor bladmineerders (zie bv. ELLIS 2010). De volgende twee soorten lijken verdwenen uit Nederland: de spireamineermot *Stigmella filipendulae* (in 1946 gevonden in het Vechtplassengebied) op moerasspirea *Filipendula ulmaria*, en de aardbeimineermot *Ectoedemia arcuatella* (Wylrener akkers, Zuid-Limburg) die niet meer is gevonden na 1981. De laatste soort zit hier aan de rand van zijn verspreidingsgebied en is gewoner in kalkgebieden in België en Duitsland. Hij zou dus terug kunnen keren.

#### Determinatie

Imago's: JOHANSSON ET AL. 1990, LAŠTŮVKA & LAŠTŮVKA 1997. Bladmijnen: ELLIS 2010.

Tabel

Soorten dwergmineermotten Nepticulidae die vanaf 1980 (jaar van publicatie) nieuw uit Nederland zijn gemeld.

Soort	Nederlandse naam	Oorzaak nieuwmelding	Jaar van eerste vondst
<i>Stigmella aceris</i>	spaanse-aakmineermot	uitbreidend met <i>Acer</i>	2004
<i>Stigmella crataegella</i>	zuidelijke meidoornmineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Stigmella magdalenae</i>	grijze lijsterbesmineermot	toename verzamelintensiteit	1982
<i>Stigmella aeneofasciella</i>	messingbandmineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Stigmella svenssoni</i>	grote eikenmineermot	herdeterminatie	1944
<i>Trifurcula headleyella</i>	brunelmineermot	toename verzamelintensiteit	2000
<i>Trifurcula cryptella</i>	eenvlekrolklavermineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Trifurcula eurema</i>	gebandeerde rolklavermineermot	toename verzamelintensiteit	1985
<i>Trifurcula squamatella</i>	grote drievorkmot	herdeterminatie en toename verzamelintensiteit	1929
<i>Trifurcula subnitidella</i>	geelvlekdrievorkmot	toename verzamelintensiteit en herdeterminatie	1950
<i>Bohemannia auriciliella</i>	goudfranjedwergmot	herdeterminatie	1931
<i>Ectoedemia louisella</i>	akenvruchtmineermot	uitbreidend met <i>Acer</i>	2003
<i>Ectoedemia longicaudella</i>	bruine eikenbastmineermot	herdeterminatie	1926
<i>Ectoedemia hannoverella</i>	populierenbladsteelmot	toename verzamelintensiteit	1978
<i>Ectoedemia quinquella</i>	late eikenmineermot	naar noorden uitbreidend	1988
<i>Ectoedemia heringi</i>	oostelijke eikenmineermot	toename verzamelintensiteit	1986
<i>Ectoedemia arcuatella</i>	aardbeimineermot	toename verzamelintensiteit	1981
<i>Ectoedemia spinosella</i>	zuidelijke sleedoornmineermot	toename verzamelintensiteit	1979
<i>Ectoedemia minimella</i>	gerekte berkenmijnmot	toename verzamelintensiteit	1979

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Pterophoridae (familie)

#### PTEROPHORIDAE - VEDERMOTTEN

CEES GIELIS

NEDERLAND 33 gevestigd  
WERELD ca. 1200 beschreven

Vedermotten zijn middelgrote tot kleine vlinders die vrij bescheiden wit of bruin gekleurd zijn, soms met een strepen- of vlekkenpatroon op de vleugels. Toch zijn het zeer 'elegante' vlinders doordat ze meestal (behalve het genus *Agdistis*) zeer kenmerkende diep ingesneden vleugels hebben waaraan aan de achterzijde vaak 'franjarahen' aanwezig zijn. In rust worden de vleugels enigszins opgerold en staan

ze loodrecht op het lichaam, waardoor de vlinders een T-vorm krijgen. Op deze wijze zijn de dieren goed gecamoufleerd. Vedermotten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

Vedermotten hebben een levenscyclus zoals gebruikelijk voor vlinders: na de paring vindt de eileg plaats op de voedsel-



▲  
*Amblyptilia acanthadactyla*

▶▶  
Rups van *Capperia britannio-*  
*dactyla*

▶▶  
Aantal waargenomen soorten  
vedermotten per 5×5 km  
tot en met 2009. Kwadratisch  
geschaald; grootste stip: 15-17  
soorten. Bron: EIS-werkgroep  
vlinderfaunistiek.

plant, het ei komt uit en de rups vreet de plant aan. De volwassen rups verpopt na vier tot zeven stadia; de pop wordt aan de plant bevestigd. Bij enkele soorten is viviparie vastgesteld, dat wil zeggen dat de eieren in het lichaam van het vrouwtje uitkomen en de rupsen direct op de plant worden afgezet, maar deze levenswijze is ook bij deze soorten een uitzondering. De totale cyclus wordt bij de meeste soorten in een jaar voltooid, terwijl enkele soorten meer generaties per jaar hebben en de levenscyclus dus korter duurt. De overwintering vindt meestal plaats in het eerste rupsstadium, maar soms overwinteren de volwassen vlinders.

#### Ecologie

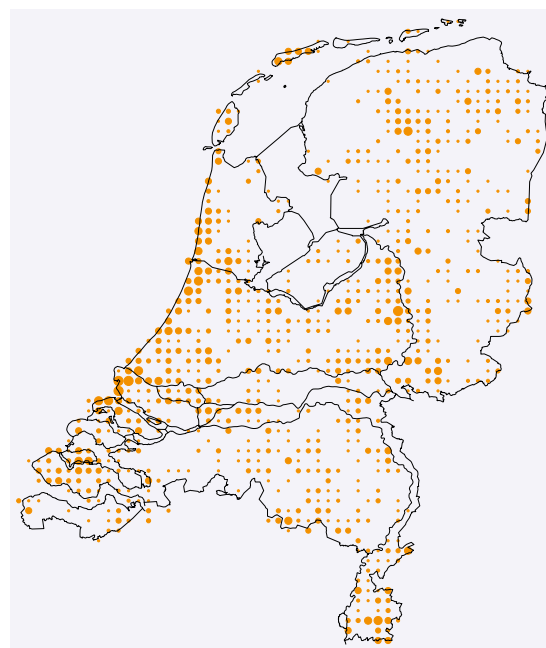
Van de meeste vedermotten eten de rupsen één of enkele verwante plantensoorten (monofaag), vooral kruidachtige planten zoals composieten (Asteraceae), gentianen (Gentianaceae) en lipbloemigen (Lamiaceae). Veel soorten geven een voorkeur aan de bloemen en vruchtbeginselen en daarnaast is er een groep stengel- en wortelboorders. De rozenvedermot *Cnaemidophorus rhododactylus* kan schadelijk zijn in de rozenteelt. Enkele andere soorten worden juist ingezet om invasieve onkruiden te bestrijden, zoals de windevedermot *Emmelina monodactyla* tegen windesoorten *Convolvulus*, de malrovevedermot *Wheeleria spilodactyla* tegen malrove *Malrubium vulgare*, een Europese plant die een plaag is geworden in Australië, en de kruiskruidvedermot *Platyptilia isodactyla* tegen jacobskruiskruid *Jacobaea vulgaris* in Noord-Amerika.

#### Diversiteit

In totaal zijn 1200 soorten beschreven (GIELIS 2003), terwijl er zo'n 2200 soorten verwacht worden. Voor Nederland zijn 33 gevestigde soorten bekend (C. Gielis pers. obs.). Daarnaast zijn er drie niet-gevestigde soorten gemeld.

#### Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvellandschap en de duinen zijn het rijkst aan soorten (KUCHLEIN & GIELIS 1982). Sinds 1980 zijn



drie soorten nieuw gemeld voor Nederland: het 'chocolatje' *Buszkoiana capnodactyla* (gevestigde soort), de alsemvedermot *Hellinsia distinctus* (zwerfer?) en *Agdistis adactyla*. Deze laatste – uit Zuid-Europa – is zeer waarschijnlijk geïmporteerd met een kweek van rupsen van Gelechiidae en hun voedselplant wilde averuit *Artemisia campestris*. De gevlekte vedermot *Hellinsia tephrodactyla* is uitgestorven; de laatste waarneming was in 1977. De drie niet-gevestigde soorten zijn ook verdwenen: de alsemvedermot *Hellinsia distinctus* is na de incidentele waarnemingen in 1975 niet meer gevonden, de malrovevedermot *Wheeleria spilodactyla* is niet meer gevonden na 1880 en de bruine vedermot *Pselnophorus heterodactylus* is niet meer gevonden na 1874.

#### Determinatie

GIELIS 1996.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Papilionoidea &amp; Hesperioidea (superfamilies)

## PAPILIONOIDEA &amp; HESPERIOIDEA - DAGVLINDERS

KARS VELING &amp; CHRIS A.M. VAN SWAAY

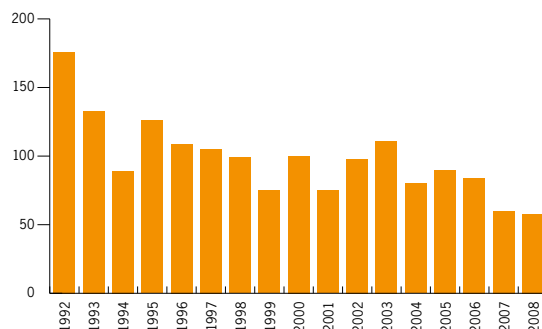
NEDERLAND 78 gevestigd, 4 trekvlinders

WERELD ca. 17.500 beschreven

Dagvlinders zijn de bekendste en bij het algemene publiek meest populaire insecten. In Nederland zijn vertegenwoordigers van vijf families aanwezig: dikkopjes (Hesperiidae), grote pages (Papilionidae), witjes (Pieridae), blauwtjes (Lycaenidae) en aurelia's (Nymphalidae). Alle volwassen dieren vliegen overdag en bezoeken bloemen om nectar te zuigen. Deze vlinders hebben vaak zeer mooi getekende vleugels, die in rust boven het lichaam tegen elkaar worden gehouden, vaak met de achtervleugels tussen de voorvleugels, of in twee richtingen uitgespreid worden. Dagvlinders zijn terrestrisch.

## Cyclus

Na de paring worden bevruchte eieren één voor één of in groepen afgezet op of in de directe omgeving van de voedselplant. De rups (larve) eet van deze plant tot aan de verpoping, die meestal ook in de directe omgeving plaatsvindt. Uit de pop komt de volwassen vlinder. *Phengaris*-soorten zoals het gentiaanblauwtje *Phengaris alcon*, pimperlblauwtje *P. teleius* en donker pimperlblauwtje *P. nausithous*, laten zich als rups door steekmieren *Myrmica* meenemen naar het mierenest. Ze scheiden een stof uit die door de mieren wordt opgelikt en ze nemen de geur aan van de mierenlarven. De gehele levenscyclus van dagvlinders wordt in het algemeen



◀ Trenddiagram dagvlinders. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: De Vlinderstichting & CBS.

binnen 12 maanden voltooid. Er zijn echter ook soorten met één, twee of drie generaties per seizoen (februari-oktober), en in dit geval kan een complete cyclus binnen 8-10 weken volbracht worden.

## Ecologie

De meeste soorten leven als larve van plantaardig materiaal. Vaak zijn soorten gespecialiseerd op één plantensoort of op meerdere soorten uit een plantenfamilie. De rupsen van *Phengaris*-soorten leven eerst van de vruchtbeginsels van hun waardplant, maar worden vervolgens door mieren geadopteerd en gaan dan deels over op het eten van mierenlar-

◀◀ Bont dikkopje  
*Carterocephalus palaemon*

▼ Rups van eikenpage  
*Neozephyrus quercus*

◀◀ Groot koolwitje  
*Pieris brassicae*

▼▼ Rups van kleine vos  
*Aglais urticae*



**Tabel**

De 24 dagvlindersoorten (standvlinders en onregelmatige standvlinders) die uit Nederland zijn verdwenen, inclusief het jaar van laatste waarneming; het jaartal tussen haakjes betreft de laatste waarnemingen van vermoedelijk zwervende individuen.

dwergdikkopje	<i>Thymelicus acteon</i>	1981
kaasjeskruiddikkopje	<i>Carcharodus alceae</i>	1953 (2009)
kalkgraslanddikkopje	<i>Spialia sertorius</i>	1976 (1981)
verborgen boswitje	<i>Leptidea reali</i>	1958
groot geaderd witje	<i>Aporia crataegi</i>	1975 (2006)
resedawitje	<i>Pontia daplidice</i>	1953 (2008)
rode vuurvliinder	<i>Lycaena hippothoe</i>	1946
pruimenpage	<i>Satyrion pruni</i>	1971
dwergblauwtje	<i>Cupido minimus</i>	1984 (2009)
tijmblauwtje	<i>Phengaris arion</i>	1950 (1964)
vals heideblauwtje	<i>Plebejus idas</i>	1983
klaverblauwtje	<i>Cyaniris semiargus</i>	1974 (2009)
tweekleurig hooibeestje	<i>Coenonympha arcania</i>	1988
zilverstreephooibeestje	<i>Coenonympha hero</i>	1959
dambordje	<i>Melanargia galathea</i>	1982 (2009)
kleine weerschijnvlinder	<i>Apatura ilia</i>	1987 (1994)
grote ijsvogelvlinder	<i>Limenitis populi</i>	1995
rouwmantel	<i>Nymphalis antiopa</i>	1965 (2007)
moerasparelmoervlinder	<i>Euphydryas aurinia</i>	1982
woudparelmoervlinder	<i>Melitaea diamina</i>	1960
keizersmantel	<i>Argynnis paphia</i>	1980 (2009)
bosrandparelmoervlinder	<i>Argynnis adippe</i>	1976 (1994)
purperstrepparelmoervlinder	<i>Brenthis ino</i>	1962 (2004)
zilvervlek	<i>Boloria euphrosyne</i>	1959 (1992)

ven, naast het voedsel dat ze door de mierenwerksters krijgen aangereikt. Volwassen vlinders zuigen nectar uit bloemen en dit wordt soms aangevuld door het opzuigen van mineralenrijk water. Alleen het groot koolwitje *Pieris brassicae* is als 'plaaasoort' te bestempelen. De larven leven bij voorkeur op de door de mens gekweekte koolsoorten en leven in groepen bijeen, waardoor er nogal wat vraatschade op kan treden. De meeste dagvlinders zijn juist nuttig, omdat ze een rol hebben in de bestuiving van plantensoorten, maar deze is beperkt vergeleken met andere groepen als bijen en zweefvliegen. Dagvlinders worden algemeen gezien als zeer welkome dieren in onze omgeving omdat ze zo mooi zijn.

**Diversiteit**

In de wereld zijn ongeveer 17.500 soorten beschreven (POGUE 2009), terwijl er nog zeker vele onbeschreven soorten zijn. Voor Nederland zijn er 78 gevestigde soorten (standvlinders en onregelmatige standvlinders), vier trekvlinders en 24 niet-gevestigde soorten gemeld (BOS ET AL. 2006). De Nederlandse populatie van de grote vuurvliinder betreft een endemische ondersoort, *Lycaena dispar batava*, die buiten De Wieden, De Weerribben en de Rottige Meente nergens anders ter wereld voorkomt.

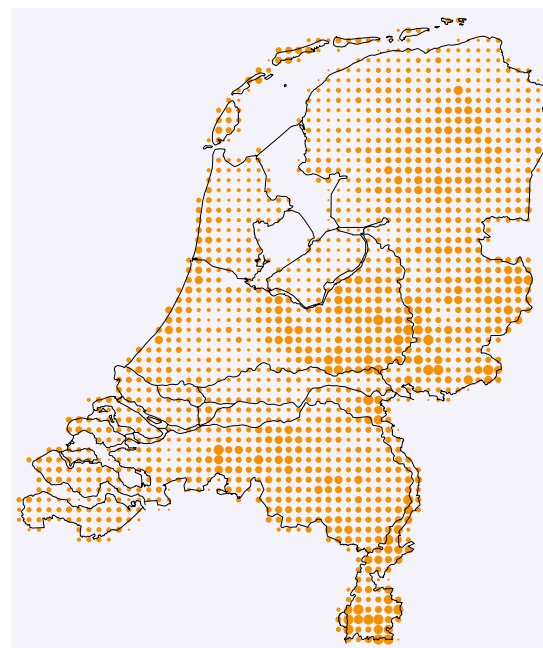
**Voorkomen**

De duinen, hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse

heuvelland zijn soortenrijke gebieden. Binnen het 'meetnet dagvlinders' van De Vlinderstichting worden routes binnen een oppervlak van 0,5 ha geteld; het maximumaantal soorten per jaar op een dergelijke route was 32 in Zuid-Limburg. Per hectare kunnen soms enkele honderden individuen worden waargenomen (gegevens DE VLINDERSTICHTING). Dagvlinders vormen een sterk bedreigde diergroep: maar liefst 24 soorten zijn uit Nederland verdwenen (zie tabel, BOS ET AL. 2006), enkele andere soorten lopen dit risico. Biotoopvernietiging, vermessing, verdroging en versnippering zijn oorzaken van deze achteruitgang. Vier voormalig verdwenen soorten hebben zich weer gevestigd in Nederland (BOS ET AL. 2006). Na het uitsterven in Nederland, zijn in 1990 het pimperlblauwtje *Phengaris teleius* en het donker pimperlblauwtje *P. nausithous* uitgezet in de Moerputten bij Den Bosch (NB) en hebben zich daar meer dan tien jaar voortgeplant. In 2002 is waarschijnlijk vanuit Duitsland het donker pimperlblauwtje teruggekeerd in het Roerdal. Daarnaast heeft het boswitje *Leptidea sinapis* zich vanaf 1993 weer vast gevestigd op de Sint Pietersberg en de soort lijkt zich langzaam te verspreiden naar andere gebieden. In 2009 is het kaasjeskruiddikkopje *Carcharodus alceae* teruggekeerd en in Zuid-Limburg is voortplanting aangetoond. Er is ook een echte nieuwe soort te melden die door klimaatverandering tegenwoordig tijdelijk in ons land kan overleven: het geraniumblauwtje *Cacyreus marshalli* is in 1999 voor het eerst waargenomen in Zeeuws-Vlaanderen en in 2003 was er sprake van geslaagde voortplanting op twee plekken in Nederland. Aangezien de soort geen winterrust kent is blijvende vestiging in Nederland niet waarschijnlijk.

**Determinatie**

TOLMAN & LEWINGTON 1999, LAFRANCHIS 2009, WYNHOFF ET AL. 2009.



Aantal waargenomen soorten dagvlinders per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 54-67 soorten. Bron: De Vlinderstichting.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Lepidoptera (orde) ► Noctuidae (familie)

## NOCTUIDAE - UILEN, BEER- &amp; DONSVLINDERS

ROB DE VOS, DICK GROENENDIJK &amp; ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 366 gevestigd, 9 trekvlinders

WERELD ca. 42.030 beschreven

De groep vlinders die tot voor kort bekend stond als de familie Noctuidae, bleek bij modern DNA-onderzoek geen natuurlijke groep te zijn, omdat de voorouder van de echte uilen ook de voorouder was van de beervlinders (voorheen de Arctiidae), donsvlinders (voorheen Lymantriidae) en visstaartjes (voorheen Nolidae). Taxonomen stonden voor de keuze om de oude familie in 22 kleine families op te splitsen, of radicaal te kiezen voor één grote familie. Het laatste vond de meeste internationale steun en wordt nu steeds meer nagevolgd (LAFONTAINE & FIBIGER 2006). De 'nieuwe' familie is zeer divers, maar alle soorten worden gekenmerkt door de aanwezigheid van een gehoororgaan in de thorax (dit kenmerk hebben ze gemeen met de tandspinners Notodontidae) en een 'quadrifine' voorvleugeladering (de aders M2 en M3 naderen elkaar bij de basis). 'Traditionele' uilen hebben vaak cryptisch getekende voorvleugels met bruine of grijze camouflagekleuren. Bovendien hebben de vleugels vaak de karakteristieke uilvlekken, meestal de niervlek en de ringvlek. Soms is ook een tapvlek aanwezig. De achtervleugels zijn soms fel gekleurd. Sommige andere subfamilies, met name de beervlinders (Arctiinae) zijn echter zeer opvallend gekleurd; deze kleuren dienen als waarschuwing voor de vies smakende stof die beervlinders uit klieren op het borststuk kunnen uitscheiden. In rust

worden de vleugels van veel soorten over elkaar gevouwen en op het achterlijf gelegd, sommige houden ze echter meer gespreid. Vrijwel alle soorten vliegen 's nachts en bezoeken dan bloemen, maar de donsvlinders (Lymantriinae) hebben meestal geen tong en eten niet meer als vlinder. De beervlinders (Arctiinae) bezitten een tymbaalorgaan op het laatste segment van de thorax: hiermee kunnen ze geluid maken dat de echolocatie van vleermuizen verstoort. Bij de meeste Noctuidae zijn de rupsen niet of zwak behaard, maar enkele soorten, met name beervlinders en donsvlinders, hebben juist een zeer lange beharing. Noctuidae zijn terrestrisch.

## Cyclus

Uilen hebben de gebruikelijke cyclus van ei, rups, pop tot volwassen dier. De eieren worden op de voedselplant afgezet, de rups leeft uitwendig op de voedselplant, sommige soorten maken gezamenlijke nesten van spinsel (bv. de bastaardsatijnvlinder *Euproctis chryorrhoea*) en verpoping vindt vaak plaats in de grond en soms op de plant. De overwintering kan in alle vier de stadia plaatsvinden. Een aantal soorten migreert jaarlijks vanuit Noord-Afrika en Zuid-Europa naar noordelijke streken. De migrerende exemplaren kunnen zich vaak nog wel voortplanten, maar



Rups van breedbandhuismoeder  
*Noctua fimbriata*



Donkergroene korstmosuil  
*Cryphia algae*



Getekende gamma-uil  
*Macdunnoughia confusa*



Rups van veenheide-uil  
*Acronicta menyanthidis*





Aantal waargenomen soorten uilen en beer- en donsvlinders per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 150-297 soorten.

Bron: De Vlinderstichting en eis-werkgroep vlinderfaunistiek.

de volgende generatie gewoonlijk niet door onontwikkelde ovaria, waarschijnlijk als gevolg van het te koude klimaat. In het algemeen hebben uilen één of twee, en zelden drie, generaties per jaar. Sommige soorten 'liggen over' als pop en kunnen dan ouder dan een jaar worden. Slechts enkele soorten worden ouder dan twee jaar.

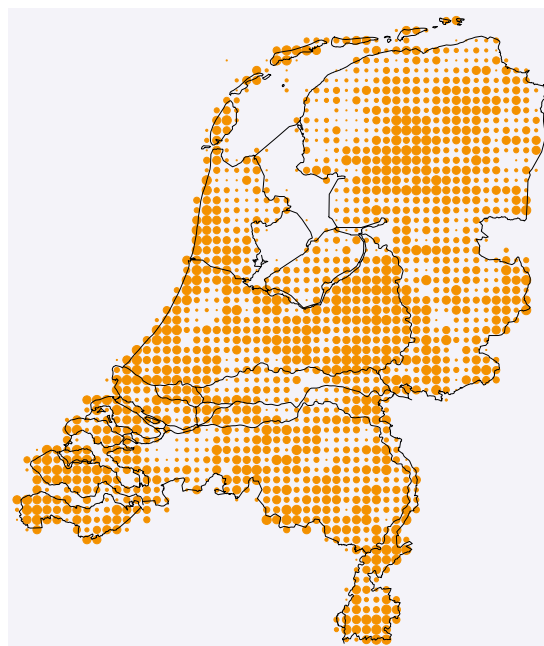
### Ecologie

Nederlandse Noctuidae larven zijn meestal fytofaag, meestal op bovengrondse delen van de plant, soms wortels (van bijvoorbeeld grassen), veel soorten beervlinders eten korstmossen of algen die op bomen of stenen groeien. Veel soorten hebben nachtactieve rupsen. De meeste soorten zijn nauw polyfaag; ze eten bijvoorbeeld alleen houtige gewassen, coniferen, lage kruiden of grassen. De vlinders zijn meestal 's nachts actief en komen massaal af op licht, sommige soorten vliegen echter ook overdag. Enkele soorten die min of meer incidenteel als migrant in Nederland verschijnen zijn in zuidelijke landen landbouwplagen. Het aantal waarnemingen van deze soorten in Nederland neemt toe (bv. katoendaguil *Helicoverpa armigera* en vlek-daguil *Heliothis peltigera*). Sommige donsvlinders kunnen in bepaalde jaren grote schade in bossen aanbrengen, zoals de plakker *Lymantria dispar* op eik *Quercus*. De haren van de rupsen van de bastaardsatijnvlinder zijn irriterend. Veel soorten spelen als vlinder een belangrijke rol bij de bestuiving van bloemen en de rupsen vormen een belangrijk deel van het voedsel van vogels. Naast de rupsen zijn de vlinders zelf een belangrijke voedselbron voor vleermuizen en sommige vogels, zoals de nachtzwaluw *Caprimulgus europaeus* waarvan het dieet voor circa 80% uit nachtvlinders blijkt te bestaan, voornamelijk Noctuidae. Voor de Spaanse vlag *Euplagia quadripunctaria*, die in Zuid-Limburg algemeen is, dienen op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld te worden.

### Tabel

De 15 verdwenen Noctuidae, met het laatste jaar van waarneming.

Subfamilie	Soort	Nederlandse naam	Jaar
Phytometrinae	<i>Colobochyla salicalis</i>	booglijnuil	1994
Catocalinae	<i>Catocala promissa</i>	eikenweeskind	1965
Arctiinae	<i>Setina irrorella</i>	tijgerbeertje	1981
Arctiinae	<i>Parasemia plantaginis</i>	weegbreebeer	1978
Nolinae	<i>Meganola togatalis</i>	zwartlijvisstaartje	1979
Nolinae	<i>Nola holsatica</i>	bremvisstaartje	1992
Acontiinae	<i>Acontia trabealis</i>	panteruiltje	1974
Acronictinae	<i>Acronicta cuspis</i>	grote drietand	1960
Acronictinae	<i>Acronicta euphorbiae</i>	wolfsmelkuil	1993
Xyleninae	<i>Eremobia ochroleuca</i>	gevlamde grasuil	1970
Xyleninae	<i>Mesogona oxalina</i>	hoeklijnuil	1910
Hadeninae	<i>Papestra biren</i>	heideschaaruil	1983
Noctuidae	<i>Rhyacia lucipeta</i>	grote bruine grasuil	1975
Noctuidae	<i>Spaelotis ravida</i>	donkere aarduil	1997
Noctuidae	<i>Eugraphe sigma</i>	sigma-uil	1972



### Diversiteit

In totaal zijn er 42.030 Noctuidae beschreven (POGUE 2009) en nog duizenden te ontdekken. Uit Nederland zijn 366 gevestigde soorten, negen trekvlinders en 50 niet-gevestigde soorten (voornamelijk dwaalgasten) gemeld (database NOCTUA, VLINDERSTICHTING & WERKGROEP VLINDERFAUNISTIEK 2008), en wordt nog één soort verwacht (M. Fibiger pers. med.).

### Voorkomen

Soortenrijke gebieden voor uilen zijn het rivierengebied, het Zuid-Limburgse heuvelland en de duinen. Per kilometerhok kunnen meer dan 200 uilensoorten worden aangetroffen (database NOCTUA). Door klimaatverandering, biotoopvernietiging, vermessing, verdroging en versnippering zijn waarschijnlijk 15 soorten verdwenen uit Nederland (tabel, database NOCTUA, Vlindernet). Er zijn sinds 1980 12 soorten bijgekomen: coniferenuil *Lithophane leautieri* (in 1980), grijze stofuil *Hoplodrina respersa* (1984), harige winteruil *Dasytopia templi* (1985), gouden daguil *Synthymia fixa* (1985), zuidelijke worteluil *Agrotis trux* (1986), kleine wilgenuil *Nycteola asiatica* (1990), sint-janskruiduil *Chloantha hyperici* (1990), ruituil *Xestia stigmatica* (2001), kadeni-stofuil *Platyperigea kadenii* (2006), gepluimde snuituil *Polypogon plumigeralis* (in 2006), vale stofuil *Athetis hospes* (2007), en grauwe stofuil *Eremodrina gilva* (in 2009). De meeste van deze soorten betreffen trekkers of zwervers, alleen *Lithophane leautieri* heeft zich gevestigd op tuinconiferen en mogelijk vormt *Chloantha hyperici* ook populaties.

### Determinatie

In aanvulling op de algemene nachtvlinder-gidsen hierboven: FIBIGER 1990-2009.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Siphonaptera (orde)

**SIPHONAPTERA - VLOOIEN**

HERMAN J.W.M. CREMERS

Kleine, bruine, zijdelings afgeplatte insecten zonder vleugels. De monddelen zijn stekend-zuigend en bij de volwassen dieren aangepast om bloed te zuigen. Vlooien hebben sterke achterpoten die zorgen voor een goed springvermogen. Alle soorten zijn terrestrisch.

**Cyclus**

Volwassen vlooien parasiteren op zoogdieren en vogels en zuigen bloed bij deze gastheren. De vrouwtjes leggen eieren die in het nest of de leefomgeving van de gastheer terecht komen. Uit het ei komt een larve met een rupsachtig uiterlijk. Deze larven vervellen een keer of drie en voeden zich met afval in het nest van de gastheer. Na een tijd verpoppen de larven zich. Nadat de poppen (cocons die bestaan uit een soort spindelraden met veel aanklevende partikels uit de nestomgeving) uitgekomen zijn, zoeken de vlooien weer een geschikte gastheer op. Gemiddeld worden vlooien één jaar oud. De duur van de cyclus is afhankelijk van de vochtigheid en de temperatuur van de omgeving. Van kattenvlooien *Ctenocephalides felis* is bekend dat de poppen massaal uitkomen bij trillingen. Zo worden niet alleen huisdieren maar ook mensen vaak besprongen door deze vlooien, direct na terugkomst van een vakantie, waarin er gedurende langere tijd geen gastheren in de woning aanwezig zijn geweest. Eigenaardig is het feit dat de konijnenvlo *Spilopsyllus cuniculi* voor het produceren van bevruchte eieren afhankelijk is van bepaalde hormonen, die circuleren in het bloed van drachtige konijnen.

**Ecologie**

Volwassen vlooien leven van het bloed van hun gastheer en hebben dus een parasitaire levenswijze. Vlooien komen alleen voor bij zoogdieren en vogels die een nest of vaste verblijfplaats maken; de larven leven namelijk van afval in de omgeving van de gastheer. Er zijn dan ook geen vlooiensoorten bekend bij hoefdieren en apen, aangezien deze geen vaste slaapplekken hebben. Alle vlooien leven parasitair en zijn daardoor schadelijk voor hun gastheer. De mens kan behalve door de mensenvlo *Pulex irritans* belaagd worden door dier-vlooien, met name door kattenvlooien afkomstig van kat of hond. Evenals bij honden en katten zelf kan zich ook bij de mens een allergie ontwikkelen tegen deze vlooien. Vlooien spelen een zeer belangrijke rol in de overbrenging van bepaalde ziekten op mens en dier. Bekend is de overdracht van de bacterie die de builenpest veroorzaakt door de tropische rattenvlo *Xenopsylla cheopis*. In vroeger tijden stierf een groot deel van de wereldbevolking aan deze ziekte. Ook in ons land spelen vlooien een rol als overbrenger van bepaalde infecties. Zo kan de konijnenvlo het myxomatosevirus overbrengen op andere konijnen en fungeren honden- en kattenvlooien, *Ctenocephalides felis* en *C. canis*, als tussen-gastheer van de bij hond en kat veel voorkomende lintworm *Dipylidium caninum*. In het verleden was het voor veel mensen een genoegen om op de kermis vlooien allerlei capriolen te zien uithalen in het 'vlooietheater'. Gekleed in jurkjes of

NEDERLAND 51 gevestigd (waarvan 2 exoten), nog 2 verwacht  
WERELD ca. 2050 beschreven



◀ Larve van mollenvlo  
*Hystrichopsylla talpae*



◀ Mollenvlo  
*Hystrichopsylla talpae*

ingespannen voor uiterst kleine karretjes dansten en sprongen de vlooien er lustig op los. Door het zeldzaam worden van de mensenvlo, die hiervoor het meest geschikt was, is deze vorm van vertier langzamerhand verdwenen.

**Diversiteit**

Er zijn in totaal 2048 vlooiensoorten beschreven (FOOTITT & ADLER 2009). In Nederland komen 51 gevestigde soorten voor, waaronder twee exoten (SMIT 1962A, H.J.W.M. Cremers pers. obs.). Er worden nog minstens twee soorten verwacht (BRINCK-LINDROTH & SMIT 2007, SMIT 1967).

**Voorkomen**

Door de achteruitgang van de gastheren kunnen vlooiensoorten verdwijnen. Echter, in het algemeen zijn de vlooien niet erg soortspecifiek dus de kans hierop is niet erg groot. *Pulex irritans* is nagenoeg verdwenen bij zijn eigenlijke gastheer, de mens, vanwege verbetering van de hygiënische omstandigheden. Deze soort wordt nog wel af en toe gevonden in de hollen van vossen *Vulpes vulpes* en dassen *Meles meles*. Mogelijk dat bij een onderzoek naar de diverse vlooiensoorten bij vleermuizen blijkt dat soorten niet meer in Nederland voorkomen. Er kunnen verschillende soorten voorkomen op één gastheersoort, bijvoorbeeld tien soorten op de mol *Talpa europaea* en in mollennesten (SMIT 1962B). Dezelfde studie geeft aan dat per mol wel 188 vlooienindividuen kunnen voorkomen.

**Determinatie**

SMIT 1967, BRINCK-LINDROTH & SMIT 2007.

## MECOPTERA - SCHORPIOENVLIEGEN &amp; SNEEUWSPRINGERS

WILLEM HOGENES

NEDERLAND 6 gevestigd

WERELD 681 beschreven

De Mecoptera omvatten in Nederland twee families. Ten eerste de schorpioenvliegen (Panorpidae), vliegende insecten met lange, karakteristiek gevlekte vleugels en een spanwijdte van 2,5 tot 3 cm die 's zomers op de vegetatie kunnen worden aangetroffen. Daarnaast zijn er de sneeuwspingars (Boreidae), kleine ongevleugelde insecten met een lengte van ten hoogste 4 mm, die 's winters op mossen of op de sneeuw kunnen worden gevonden. Beide families zijn gekenmerkt door het bezit van een lange snavelachtig verlengde kop. De mannetjes van schorpioenvliegen hebben aan het eind van het achterlijf een grote verdikking die wat lijkt op de stekel van een schorpioen en op vergelijkbare wijze boven het achterlijf wordt gehouden. Deze bestaat echter voornamelijk uit een stelsel van tangen waarmee het mannetje het vrouwtje vasthoudt tijdens de paring. De larven lijken op vlinderrupsen en leven vlak onder de oppervlakte van zachte, losse grond, onder veelal dichte vegetatie. Alle soorten zijn terrestrisch.

**Cyclus**

Schorpioenvliegen komen aan het begin van de lente uit de pop en gaan direct op zoek naar voedsel. Mannetjes en vrouwtjes vertonen vrij ingewikkeld baltsgedrag, waarbij het mannetje zijn partner uiteindelijk een 'bruidsgift' aanbiedt in de vorm van voedsel. De vrouwtjes prefereren mannetjes met een grotere prooi boven die met een kleinere. Na een geslaagde paring legt het vrouwtje de eieren in kleine groepjes in vochtige aarde. De larven kruipen door de aarde op zoek naar voedsel. Na vier vervellingen kruipen de dieren dieper de aarde in en vervellen daar tot prepop. Een deel van de larven overwintert op deze manier om vroeg in het voorjaar te verpoppen en in de periode eind april-begin mei nieuwe volwassen schorpioenvliegen te leveren. Een kleiner deel verpopt al snel en zorgt bij gunstige weersomstandigheden voor een tweede generatie. De levenscyclus van sneeuwspingars is vergelijkbaar, met dien verstande dat de actieve periode verlegd is naar de maanden oktober-maart. Bovendien hebben de larven twee seizoenen nodig om volwassen te worden. De larven overzomereren eenmaal als larve en eenmaal als prepop om

zich in september of oktober te verpoppen. Bij sneeuwspingars is er nooit een tweede generatie.

**Ecologie**

De larven van de Nederlandse Mecoptera voeden zich op en in de bodem met allerlei kleine ongewervelden. Volwassen schorpioenvliegen voeden zich vooral met dode dieren en uitwerpselen van vogels en slakken. Verschillende malen is waargenomen hoe schorpioenvliegen de prooi van spinnen uit hun webben stelen. Ze vallen daarbij maar zelden zelf als slachtoffer in het web. Volwassen sneeuwspingars eten mos en, als ze dat tegenkomen, ook dierlijk afval dat voornamelijk bestaat uit vogeluitwerpselen en zieke of dode ongewervelde dieren.

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn 681 soorten beschreven (FOOTTIT & ADLER 2009). In Nederland kennen we er slechts zes: de schorpioenvliegen *Panorpa communis*, *P. vulgaris*, *P. germanica*, *P. cognata* en *P. alpina*, en de sneeuwspingars *Boreus hyemalis* (W. Hogenes pers. obs.).

**Voorkomen**

De schorpioenvliegen zijn vooral te vinden op plaatsen waar het zowel warm als koel en vochtig kan zijn. Zij zitten graag in de zon, maar moeten ook de mogelijkheid hebben om snel de koelte op te zoeken. Ze zijn dus vooral te vinden in kleine bosjes, bosranden en hoge, aaneengesloten vegetatie als brandnetelvelden en braambosjes. *Panorpa germanica* is de meest algemene soort en is, net als *P. communis* en *P. vulgaris*, overal in het land aan te treffen. *Panorpa cognata* is vooral op de hogere gronden van het oosten en zuiden van ons land verbreid en *P. alpina* is slechts bekend uit Limburg. De sneeuwspingars *Boreus hyemalis* heeft een voorkeur voor open bossen en is vooral bekend uit het oosten en zuiden van het land, maar is ook gevonden op een vindplaats in de duinen (RAEMAKERS & KLEUKERS 1998).

**Determinatie**

WILLEMSE 1920, TILLIER 2008.

▼  
Schorpioenvlieg  
*Panorpa vulgaris*

▶▶  
Sneeuwspingars  
*Boreus hyemalis*





Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► **Diptera (orde)****DIPTERA - MUGGEN & VLIEGEN**

HERMAN DE JONG &amp; PJOTR OOSTERBROEK

NEDERLAND 4967 bekend (waarvan enkele exoten),

nog ca. 1500 verwacht

WERELD ca. 152.245 beschreven

Zeer kleine tot grote (1-50 mm) insecten. Diptera onderscheiden zich van de andere insecten door de aanwezigheid van tot balancerorganen omgevormde achtervleugels, de halteren. Als gevolg hiervan bezitten de gevleugelde soorten alleen de voorvleugels en de naam van de orde (van het Griekse *di* = 'twee' en *ptera* = 'vleugels') is daarvan afgeleid. De meeste kortvleugelige of ongevleugelde soorten bezitten halteren en zijn daaraan, ondanks dat ze veelal weinig op een mug of vlieg lijken, herkenbaar als Diptera. Het uiterlijk van volwassen Diptera vertoont vele verschijningsvormen. In het algemeen zijn muggen van vliegen te onderscheiden door de aanwezigheid van lange, veelledige antennen. De antennen van vliegen zijn korter en bestaan als gevolg van fusie van segmenten uit doorgaans beduidend minder antenneleden. Veel vliegen hebben het archetypische vliegenuiterlijk met een breed borststuk en stevige, beborstelde poten, en een relatief kort en breed achterlijf. De meeste muggen zijn lang en slank gebouwd, waarbij het cilindervormige achterlijf opvalt. Er zijn echter veel soorten die qua uiterlijk van dit basisondercheid afwijken. Zo hebben parasitaire vliegen van de families luisvliegen (Hippoboscidae) en vleermuisluisvliegen (Nycteribiidae) een afgeplat lichaam met zijdelings gestrekte poten en lijken hiermee op het eerste oog meer op spinnen dan op vliegen.

De larven van vooral de lagere Diptera kunnen per taxonomische eenheid sterk in verschijningsvorm verschillen. Sommige hebben een volledig kopkapsel dat in situ uitwendig ligt. Andere hebben een gereduceerd kopkapsel, waarbij de onderdelen van de kop geheel of gedeeltelijk in het lichaam kunnen worden teruggetrokken. In de hogere vliegen (Cyclorhapha Brachycera) is het gesclerotiseerde deel van de kop zodanig gereduceerd dat het permanent in de thorax is teruggetrokken. De larven zien er doorgaans vergelijkbaar uit en hebben de typische madevorm: een rolrond lichaam met een smalle, naar voren spits toelopende voorkant, en een achterkant die eindigt in een loodrecht op de lengteas staand stigmaveld.

Diptera worden van oudsher verdeeld in de Nematocera (muggen) en de Brachycera (vliegen). De vliegen vormen onmiskenbaar een natuurlijke, evolutionaire eenheid, maar de muggen zijn dat niet: Nematocera is dat deel van de Diptera dat niet tot de Brachycera behoort en vertegenwoordigen een relatief primitieve, taxonomische restgroep. De evolutie van deze lagere Diptera en hun relatie tot de Brachycera is onvoldoende bekend en is onderwerp van actueel onderzoek. Omdat de evolutie van de Diptera nog niet uitputtend is onderzocht zijn er momenteel verscheidene, tegenstrijdige hypothesen voor de classificatie beschikbaar. De hier gepresenteerde classificatie van de families (zie tabel) biedt één van de gangbare hypothesen, maar deze zal op termijn zeker worden vervangen door een schema waarin de werkelijke fylogenetische relaties beter tot hun recht komen. De zweefvliegen (Syrphidae), bromvliegen (Calliphoridae), dansmuggen (Chironomidae) en langpootmuggen (Tipulidae) worden hieronder uitgebreider behandeld. Diptera zijn terrestrisch en aquatisch.

**Cyclus**

De Diptera behoren tot de holometabole insecten, wat inhoudt dat zij een volledige gedaantewisseling kennen. Gewoonlijk is de voortplanting geslachtelijk en de paring vindt meestal plaats in de directe omgeving van de plek waar de eieren worden afgezet. Zwermvorming voorafgaand aan paring is bekend van verscheidene families. Territoriaal gedrag door mannetjes treedt op door de hele orde. Parthenogenese is onder meer bekend van soorten van langpootmugachtigen (Tipuloidea), dansmuggen (Chironomidae), kriebelmuggen (Simuliidae) en dansvliegen (Empididae). De eieren worden, afhankelijk van de soort, per stuk of in grotere aantallen tegelijk afgezet. In sommige families wordt echter het zojuist uitgekomen eerste larvestadium gedeponeerd (sommige soorten van vleesvliegen Sarcophagidae) of zelfs latere larvestadia, waarbij in de Streblidae (niet in Nederland), Hippoboscidae en Nycteribiidae de larve direct tot verpopping overgaat. Op het eistadium volgen enkele larvale stadia, doorgaans vier zoals in de lagere Diptera (bv. langpootmuggen Tipulidae, steekmuggen Culicidae en dansmuggen Chironomidae) of drie in de Brachycera, al kunnen er tot 11 larvestadia optreden bij sommige soorten van kriebelmuggen (Simuliidae). Wanneer de larve volgroeid is verpopt hij. Bij de wapenvliegen (Stratiomyidae) en de hogere vliegen van de Schizophora vindt verpopping plaats binnen de laatste larvehuid. Uiteindelijk verschijnt uit de pop het volwassen insect. Vaak duurt de cyclus een jaar, waarbij een door seizoensinvloeden geïnduceerde diapauze is inbegrepen om te overwinteren of te overzomeren. De levensfase waarin de diapauze wordt doorgebracht varieert afhankelijk van de soort van het embryonale stadium binnen het ei, een larvefase, de pop tot het imago. Enkele soorten kunnen zowel overwinteren als overzomeren. Veel soorten hebben een kortdurende cyclus en kunnen meerdere generaties per jaar voortbrengen, andere zijn in staat de ontwikkeling van ei tot imago over meerdere jaren uit te breiden als de omgevingsomstandigheden minder gunstig zijn.

**Ecologie**

Er is een groot verschil tussen de leefwijze van de onvolwassen stadia en het imago. Larven kunnen aquatisch of terrestrisch zijn; ze eten schimmels (mycofaag), planten (fytofaag), dode plantendelen (saprofytofaag), van dieren (zoöfaag - predatoir, haematofaag, parasitair of parasitoid), dode dieren (necrofaag), uitwerpselen (coprofaag) of hebben een zeer breed dieet (omnivoor). Larven die levend plantenweefsel als voedsel gebruiken zijn doorgaans mineerders of galvormers. Uitwendige consumptie van bovengronds plantenmateriaal komt relatief weinig voor, maar bijvoorbeeld wel in buismuggen (Cylindrotomidae), halmvliegen (Chloropidae) en Anthomyzidae. Fytofage soorten zijn gewoonlijk monofaag en beperken zich tot een bepaald onderdeel van de voedselplant, al zijn verschillende graden van polyfagie bekend. De opeenvolgende larvestadia dienen voornamelijk om het individu



Sluipvliegen - Tachinidae



Boorvliegen - Tephritidae



Slankpootvliegen - Dolichopodidae



Glansmuggen - Ptychopteridae



Blaaskopvliegen - Conopidae



Zweefvliegen - Syrphidae



Echte vliegen - Muscidae



Fanniidae



Dryomyzidae



Roofvliegen - Asilidae



Scatopsidae



Lauxaniidae



Luisvliegen - Hippoboscidae



Slakkendoders - Scyomizidae



Piophilidae

van eiwitrijk voedsel te voorzien. In veel gevallen voeden de volwassen insecten zich niet meer met eiwitten, maar beperken zich tot water en suikers. Imago's benutten planten als voedselbron door nectar en/of pollen op te nemen en spelen en passant een belangrijke rol als bestuiver. Dieper liggende nectar kan worden benut door Diptera met aangepaste, verlengde monddelen zoals onder meer bij sommige steltmuggen (Limoniidae), wolzwevers (Bombyliidae), dansvliegen (Empididae), zweefvliegen (Syrphidae), blaaskopvliegen (Conopidae) en sluipvliegen (Tachinidae). Waar de imago's van de meeste families zich beperken tot het opnemen van water en suikers, is er een aantal families waarvan de imago's predatoir zijn, bijvoorbeeld de roofvliegen (Asilidae), langpootvliegen (Dolichopodidae), dansvliegen (Empididae) en strontvliegen (Scathophagidae). Bij enkele families wordt (door de adulte vrouwtjes) bloed opgenomen, bijvoorbeeld steekmuggen (Culicidae), knutten (Ceratopogonidae), dazen (Tabanidae), sommige soorten huisvliegen (Muscidae), luisvliegen (Hippoboscidae) en knuppel-

vliegen (Nycteribiidae). Een algemeen verschijnsel is successie van soorten in het benutten van voedselbronnen. Dit kan zowel plantaardige als dierlijke voedselbronnen betreffen en de soort samenstelling en ontwikkeling van de individuen van de Diptera-fauna kan worden gebruikt om de ouderdom van de voedingsbron te herleiden. In een forensische context kan deze informatie worden benut om een schatting te maken van het 'post mortem interval', de periode tussen overlijden van een slachtoffer en de ontdekking van het lichaam. Bloembezoekende soorten die in veel van de families worden aangetroffen zijn belangrijk als bestuivers. Consumenten van afval van planten en dieren vervullen een zeer belangrijke rol bij de omzetting van nutriënten. Bloedzuigende soorten kunnen van medisch en veterinair belang zijn, waarbij sommige soorten grote economische schade kunnen veroorzaken (bijvoorbeeld als vector bij de overdracht van het blauwtongvirus). Andere kunnen door hun aanwezigheid in handelspartijen de export schaden, bijvoorbeeld galmuggen (Cecidomyiidae), mineervliegen



Galmuggen - Cecidomyiidae



Dazen - Tabanidae



Zwarte vliegen - Bibionidae



Mineervliegen - Agromyzidae



Horzels - Oestridae



Oogkopvliegen - Pipunculidae



Wapenvliegen - Stratiomyidae



Dansvliegen - Empididae



Sciaridae



Wapenvliegen - Stratiomyidae



Viltvliegen - Therevidae



Paddenstoelmuggen - Mycetophilidae



Wolzwevers - Bombyliidae



Pallopteridae



Carnidae

(Agromyzidae) en boorvliegen (Tephritidae). Sommige op zichzelf onschadelijke soorten zijn in staat paniecreacties teweeg te brengen door hun massaal optreden binnenshuis – bijvoorbeeld de clustervlieg *Pollenia rudis* (Calliphoridae) en de halmvlieg *Thaumatomyia notata* (Chloropidae) – of buitenshuis – bijvoorbeeld sommige soorten dansmuggen (Chironomidae).

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn er op dit moment meer dan 152.244 soorten beschreven (COURTNEY ET AL. 2009), maar het werkelijke aantal levende soorten is hier waarschijnlijk een veelvoud van. De grootste aantallen nog onbeschreven soorten leven in niet-westerse gebieden, al zal ook nauwkeurige studie van de Nederlandse fauna nieuwe soorten voor de wetenschap kunnen opleveren. Voor Nederland zijn 4967 soorten genoteerd (BEUK 2002), maar het werkelijke aantal voorkomende soorten zal, afgaand op wat we weten uit de ons omringende landen, omtrent de 6500 zijn. Naar schatting bevindt zich

ongeveer een tien- tot twintigtal exoten onder deze soorten. In totaal zijn er ongeveer 175 nu geldige soorten beschreven aan de hand van Nederlands materiaal. De meeste daarvan zijn ook buiten Nederland aangetroffen, slechts een klein deel is tot nu toe alleen uit Nederland bekend.

#### Voorkomen

Diptera vertonen een zeer breed spectrum aan leefwijzen en kunnen in nagenoeg elk biotoop optreden. Zo behoren vertegenwoordigers van de steltmuggen (Limoniidae) en de dansmuggen (Chironomidae) tot de weinige insecten die zich in litorale poelen en de getijdzone kunnen ontwikkelen en handhaven. Minder extreme omstandigheden in op de kust opgeworpen wierbedden worden benut door onder meer wervliegen (Coelopidae), Helcomyzidae, Heterocheilidae en wenkvliegen (Sepsidae). Naarmate de diversiteit aan voedingsbronnen groter is zal het aantal soorten Diptera dat op een locatie wordt aangetroffen groter zijn. Sommige streken in Nederland vallen op door een

SUBORDE			
Infraorde 'hoofdgroep' 'groep'	Superfamilie	Familie	Nederlandse naam
<b>NEMATOCERA</b>			
<b>Tipulomorpha</b>	Tipuloidea	Tipulidae Limoniidae Pedicidae	langpootmuggen steltmuggen
<b>Bibionomorpha</b>	Trichoceroidea	Cylindrotomidae Trichoceridae	buis­muggen wintermuggen
	Bibionoidea	Bibionidae	zwarte vliegen (maartse vliegen, rouwvliegen)
	Sciaroidea	Pleciidae Mycetophilidae Bolitophilidae Diadocidiidae Ditomyiidae Keroplastidae Sciaridae	paddenstoelmuggen
<b>Psychodomorpha</b>	Psychodoidea	Cecidomyiidae Psychodidae	galmuggen motmuggen
	Anisopodoidea	Anisopodidae Mycetobiidae	venstermuggen
<b>Ptychopteromorpha</b>	Scatopsoidea	Scatopsidae	
	Ptychopteroides	Ptychopteridae	glansmuggen (vouwmuggen)
<b>Culicomorpha</b>	Culicoidea	Dixidae	meniscusmuggen
		Chaoboridae	pluimmuggen (larven: fantoomlarven, spooklarven)
	Chironomoidea	Culicidae	steekmuggen (malaria-muggen)
		Thaumaleidae Simuliidae Ceratopogonidae Chironomidae	bronmuggen kriebelmuggen knutten (knijten) dansmuggen (Ijsselmeer-muggen)
<b>BRACHYCERA</b>			
<b>Xylophagomorpha</b>	Xylophagoidea	Xylophagidae Coenomyiidae	houtvliegen geurvliegen (reukvliegen)
<b>Stratiomyomorpha</b>	Stratiomyoidea	Xylomyidae Stratiomyidae	wapenvliegen
<b>Tabanomorpha</b>	Tabanoidea	Athericidae	waterdazen
		Rhagionidae	snipvliegen (snavelvliegen)
		Tabanidae	dazen (bremsen, steekvliegen)

<b>Muscomorpha</b>		
<b>Lagere Muscomorpha</b>	Nemestrinoidea	Acroceridae
	Asiloidea	Bombyliidae Mythicomyiidae Therevidae Scenopinidae Asilidae
<b>Eremoneura</b>		
Lagere	Empidoidea	Atelestidae
Eremoneura		Hybotidae
		Empididae
		Brachystomatidae
		Microphoridae Dolichopodidae
<b>Cyclorrhapha</b>		
Lagere	Platypezoidea	Platypezidae
Cyclorrhapha		Opetidae
	Phoridae	bochel­vliegen
	Lonchopteroidea	Lonchopteridae
	Syrphoidea	Syrphidae Pipunculidae
<b>Schizophora</b>		
Acalyptratae	Nerioidea	Micropezidae Pseudopomyzidae
	Diopsoidea	Tanypezidae Psilidae Megamerinidae
	Conopoidea	Conopidae
	Tephritoidea	Lonchaeidae Pallopteridae Piophilidae Ulidiidae Platystomatidae Tephritidae
	Lauxanioidea	Lauxaniidae Chamaemyiidae
	Sciomyzoidea	Coelopidae Dryomyzidae Helcomyzidae Heterocheilidae Sciomyzidae Phaeomyiidae Sepsidae
	Opomyzoidea	Clusiidae Acartophthalmidae

▲ **Tabel**  
Classificatie van in Nederland voorkomende families van Diptera, volgens Oosterbroek (2006); de hogere classificatie is volgens Yeates & Wiegmann (1999).

hoge soortenrijkdom en bijzondere samenstelling van de Diptera-fauna. De gebieden die zich in positieve zin onderscheiden zijn de Noordzeeduinen, de plassengebieden van Zuid-Friesland, Noordwest-Overijssel, Noord-Holland, Utrecht en Zuid-Holland, de pleistocene zandgronden van Midden-Nederland en het Zuid-Limburgse heuvelland. Veel soorten beperken zich in hun verspreiding in Nederland tot een van deze gebieden. Door toenemende menselijke invloed op de leefomgeving zijn er in de loop der tijd enkele soorten uit Nederland (tijdelijk) verdwenen. Natuurbeheermaatregelen leiden er echter toe dat de kansen om binnen de Nederlandse grenzen te overleven voor sommige van deze soorten aanzienlijk verbeterd zijn en enkele van de ooit als in Nederland uitgestorven beschouwde soorten zijn de laatste jaren weer waargenomen. Er kunnen ook nieuwe soorten voor de fauna optreden door natuurlijke areaaluitbreiding, eventueel onder invloed

van veranderende klimatologische omstandigheden, of door introductie door de mens. Ook kunnen door taxonomische veranderingen nieuwe soorten, en soms hogere categorieën, aan de fauna worden toegevoegd. De toekomstige stijging van het aantal uit Nederland bekende soorten zal echter vooral het gevolg zijn van de ontdekking van wat voor het gemak 'nieuwe oude soorten' genoemd zou kunnen worden: beschreven soorten die al langer deel uitmaken van de Nederlandse fauna, maar nog niet eerder voor de fauna werden gemeld. Er zijn in Nederland nog niet gemelde soorten in veel families te verwachten, met name bij de grotere families als steltmuggen (Limoniidae), paddenstoelmuggen (Mycetophilidae), galmuggen (Cecidomyiidae), varenrouwmuggen (Sciaridae), dansmuggen (Chironomidae), dansvliegen (Empididae), bochel­vliegen (Phoridae), mineervliegen (Agromyzidae), mestvliegen (Sphaeroceridae), bloemvliegen (Anthomyiidae)

spinvliegen (kogelvliegen, mugvliegen, quasimodovliegen)  
wolzwevers (hommelvliegen)

viltvliegen  
venstervliegen  
roofvliegen

dansvliegen (ballonvliegen)

slankpootvliegen

breedvoetvliegen

zweefvliegen (staande vliegen)  
oogkopvliegen (guillotinevliegen)

spillebeenvliegen (draadpootvliegen, kruiplvliegen, steltvliegen)

langpootvliegen (spillebeenvliegen)  
wortelvliegen  
boomschorsvliegen  
blaaskopvliegen (wespvliegen)

prachtvliegen  
prachtvliegen  
boorvliegen (fruitvliegen)

wiervliegen

slakkendoders (rietvliegen)  
miljoenpootvliegen  
wappervliegen (swingvliegen, wenkvliegen)

		Odiiniidae	
		Agromyzidae	mineervliegen
		Opomyzidae	grasvliegen
		Anthomyzidae	
		Aulacigastridae	
		Periscolididae	
		Asteiidae	
	Carnoidea	Milichiidae	
		Carnidae	
		Braulidae	bijenluizen
		Tethinidae	
		Canacidae	
		Chloropidae	halmvliegen (fritvliegen, groenogen) afvalvliegen
	Sphaeroceroidea	Heleomyzidae	
		Trixoscelididae	
		Chiropteromyzidae	
		Chyromyidae	
		Sphaeroceridae	mestvliegen
	Ephydroidea	Drosophilidae	fruitvliegen (bananenvliegen, dauwvliegen)
		Campichoetidae	
		Diastatidae	
		Camillidae	
		Ephydriidae	oevervliegen (watervliegen)
	Calyptratae	Hippoboscoidea	luisvliegen
		Hippoboscidae	vleermuisluisvliegen
		Nycteribiidae	strontvliegen (mestvliegen, drekvliegen)
		Muscoidea	Scathophagidae
			bloemvliegen
		Anthomyiidae	
		Fanniidae	
		Muscidae	echte vliegen
	Oestroidea	Calliphoridae	bromvliegen
		Rhinophoridae	pissebedvliegen
		Sarcophagidae	vleesvliegen (dambordvliegen)
		Tachinidae	sluipvliegen (parasietvliegen, rupsenvliegen)
		Oestridae	horzels (keelhorzels, schapenhorzels)
		Gasterophilidae	paardenmaaghorzels (horzels, paardenmaaghorzels, maaghorzels, maagbremmen)
		Hypodermatidae	builenhorzels (horzels, runderhorzels)

dae) en echte vliegen (Muscidae). Een voorbeeld van de ontdekking van 'nieuwe' soorten is de inventarisatie van het gebied De Brand (Udenhout, NB). Hier werden 35 voor de Nederlandse fauna nog onbekende soorten varenrouwmuggen (Sciaridae) gevonden en werd zelfs een aantal nog onbeschreven soorten ontdekt (VAN ZUIJLEN ET AL. 1996). Een andere voorbeeld is de voor Nederland nieuw ontdekte familie Pseudopomyzidae, die wordt vertegenwoordigd door de in het hele Palaearctische gebied voorkomende *Pseudopomyza atrimana*, een soort die hier waarschijnlijk ten minste honderden jaren voorkomt, maar nooit eerder werd aangetoond (VAN ZUIJLEN 2009). Een derde voorbeeld is de aanwezigheid in Nederland van de in Europa zeer zeldzame familie Chiropteromyzidae, waarvan een vertegenwoordiger, *Chiropteromyza broerse*, werd aangetoond door heronderzoek van collectiemateriaal van vertegenwoordigers van een andere familie, de Milichiidae (CARLES-TOLRA 2009).

### Determinatie

**Familiesleutel:** OOSTERBROEK ET AL. 2005, OOSTERBROEK 2006. **Limoniidae:** GEIGER 1986, DIENSKE 1987, SAVCHENKO 1989C, 1989D, STUBBS 1994-1999, REUSCH & OOSTERBROEK 1997, PODENAS ET AL. 2006. **Pediciidae:** DIENSKE 1987, SAVCHENKO 1989C, 1989D, STUBBS 1994-1999, REUSCH & OOSTERBROEK 1997, PODENAS ET AL. 2006. **Cylindrotomidae:** PEUS 1952, SAVCHENKO 1989A, STUBBS 1994, BRINKMANN 1997. **Trichoceridae:** DAHL 1966, 1967, STACKELBERG 1989A, DAHL & KRZEMINSKA 1997. **Bibionidae:** DUDA 1930, MIKOLAJCZYK 1977, HAENNI 1982, FREEMAN & LANE 1985, KRIVOSHEINA 1989C, ZEEGERS 1997, 1998, SKARTVEIT 1997, TOMASOVIC 2000. **Pleciidae:** DUDA 1930, MIKOLAJCZYK 1977, ZEEGERS 1997, 1998, SKARTVEIT 1997, FITZGERALD & WERNER 2004. **Mycetophilidae:** HUTSON ET AL. 1980, OSTROVERKHOVA & STACKELBERG 1989, STACKELBERG 1989, CHANDLER & RIBEIRO 1995, SØLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Bolitophilidae:** HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989G, CHANDLER & RIBEIRO 1995, SØLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I.

- ZAITZEV 2003. **Diadocidiidae**: LASTOVKA & MATILE 1972, HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989J, SÖLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Ditomyiidae**: HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989H, SÖLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Keroplattidae**: HUTSON ET AL. 1980, STACKELBERG 1989I, 1989K, MATILE 1990, CHANDLER & RIBEIRO 1995, SÖLI ET AL. 2000, KURINA & SCHACHT 2003, A.I. ZAITZEV 2003. **Sciaridae**: FREEMAN 1983, GERBACHEVSKAYA 1989, MENZEL & MOHRIG 1997, MENZEL 2000, MENZEL & MOHRIG 2000, MENZEL ET AL. 2006. **Cecidomyiidae**: MÖHN 1966-1971, NIJVELDT 1969, BEREST & MAMAEV 1989, MAMAEV 1989B, 1990, 2001, SKUHRAVÁ 1997, JASCHHOF 1998. **Psychodidae**: JUNG 1958, THEODOR 1958, VAILLANT 1971-1983, WAGNER 1982, 1997D, SZÁBO 1983, PERFIYEV 1989, TANASIJTSHUK 1989A, WITHERS 1989, LANE 1993, WAGNER 1997A. **Anisopodidae**: STACKELBERG 1989N, SÖLI 1992, HAENNI 1997B, KRIVOSHEINA 1997A, KRIVOSHEINA & MENZEL 1998, MICHELSEN 1999. **Mycetobiidae**: PEDERSEN 1971, MAMAEV 1989A, KRIVOSHEINA 1997B. **Scatopsidae**: COOK 1969-1974, ANDERSSON 1982, FREEMAN & LANE 1985, KRIVOSHEINA 1989A, HAENNI 1997A. **Ptychopteridae**: PEUS 1958, DELY-DRASKOVITS 1983, KRZEMINSKI 1986, STACKELBERG 1989B, ANDERSSON 1997A, ROZKOSNY 1997A. **Dixidae**: STACKELBERG 1989C, WAGNER 1997E, WAGNER 1997B, DISNEY 1999. **Chaoboridae**: STACKELBERG 1989D, SAETHER 1997B, SAETHER 1997A, 2002. **Culicidae**: MOHRIG 1969, CRANSTON ET AL. 1987, GUTSEVICH 1989, SERVICE 1993, HAREN & VERDONSCHOT 1995, DAHL 1997, SCHAFFNER ET AL. 2001, VAN HUANG 2002, BECKER 2003. **Thaumaleidae**: STACKELBERG 1989E, WAGNER 1997C, 1997F, 2002, DISNEY 1999. **Simuliidae**: RUBTZOV 1959-1964, 1989, DAVIES 1968, RIVISECCHI 1978, CROSSKEY 1993A, JEDLICKA & STLOUKALOVÁ 1997, JENSEN 1997, BASS 1998, JANKOVSKY 2002, YANKOVSKII 2003, JEDLICKA ET AL. 2004, LECHTHALER & CAR 2004. **Ceratopogonidae**: WIRTH & GROGAN 1988, REMM 1989, BOORMAN 1993, BOORMAN 1997, SZADZIEWSKI ET AL. 1997. **Xylophagidae**: OLDROYD 1969, KRIVOSHEINA & MAMAEV 1972, VAN DER GOOT 1985, HAENNI 1997C, NARTSHUK 1989B, NAGATOMI & ROZKOSNY 1997B, STUBBS & DRAKE 2001. **Coenomyiidae**: VAN DER GOOT 1985, NARTSHUK 1989B, ROZKOSNY & NAGATOMI 1997A. **Xylomyiidae**: OLDROYD 1969, ROZKOSNY 1973, NARTSHUK 1989C, NAGATOMI & ROZKOSNY 1997A, KRIVOSHEINA 1999A, 1999B, DRAKE 2001, BRUGGE 2002. **Stratiomyidae**: OLDROYD 1969, ROZKOSNY 1973, 1982-1983, 1997C, 2000, NARTSHUK 1989C, WOODLEY 1995, ROZKOSNY 1997B, STUBBS & DRAKE 2001, BRUGGE 2002. **Athericidae**: STUCKENBERG 1973, NAGATOMI 1984, NARTSHUK 1989A, THOMAS 1997, ROZKOSNY & NAGATOMI 1997B, STUBBS & DRAKE 2001. **Rhagionidae**: OLDROYD 1969, VAN DER GOOT 1985, NARTSHUK 1989A, MAJER 1997A, THOMAS 1997, STUBBS & DRAKE 2001. **Tabanidae**: OLDROYD 1969, CHVÁLA ET AL. 1972, TROJAN 1979, TIMMER 1980, MAJER 1987, OLSUFYEV 1989, CHVÁLA & JEZEK 1997, KNIEPERT 2000, ZEEGERS & VAN HAAREN 2000, STUBBS & DRAKE 2001, PORTILLO RUBIO 2002. **Acroceridae**: VAN DER GOOT 1963, OLDROYD 1969, CHVÁLA 1980, NARTSHUK 1989D, NARTSHUK 1997, WEINBERG & BÄCHLI 1997, DE JONG ET AL. 2000, STUBBS & DRAKE 2001. **Bombyliidae**: TROJAN 1967 (Polen), OLDROYD 1969, TÓTH 1977 (Hongarije), V.F. ZAITZEV 1989B (voormalige USSR), VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996 (Noordwest-Europa), GREATHEAD & EVENHUIS 1997, 2001 (genera), STUBBS & DRAKE 2001 (Groot-Brittannië). **Mythicomyiidae**: V.F. ZAITZEV 1989B, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, GREATHEAD & EVENHUIS 1997, 2001. **Therevidae**: OLDROYD 1969, VAN DER GOOT 1985, V.F. ZAITZEV 1989A, MAJER 1997B, STUBBS & DRAKE 2001, HAARTO & WINQVIST 2006. **Scenopinidae**: KELSEY 1969, OLDROYD 1969, NARTSHUK 1989E, KRIVOSHEINA 1997C, STUBBS & DRAKE 2001. **Asilidae**: HULL 1962, OLDROYD 1969, VAN DER GOOT 1985, RICHTER 1989A, WEINBERG & BÄCHLI 1995, LEHR 1996, VAN VEEN 1996, VON DER DUNK 1996, MAJER 1997C, STUBBS & DRAKE 2001, GELLER-GRIMM 2003, LARSEN & MEIER 2004. **Atelestidae**: COLLIN 1961, CHVÁLA 1983, GORODKOV & KOVALEV 1989. **Hybotidae**: COLLIN 1961, CHVÁLA 1975, 1983, 1989, GORODKOV & KOVALEV 1989, VAN DER GOOT 1990. **Empididae**: COLLIN 1961, BARTÁK 1982, GORODKOV & KOVALEV 1989, VAN DER GOOT 1990, NIESIOLOWSKI 1992, CHVÁLA 1994, 2005, WAGNER 1997G, VAN DER GOOT ET AL. 2000. **Brachystomatidae**: COLLIN 1961, WAGNER 1985, GORODKOV & KOVALEV 1989. **Microphoridae**: COLLIN 1961, CHVÁLA 1983-1988, GORODKOV & KOVALEV 1989. **Dolichopodidae**: STACKELBERG & NEGROBOV 1930-1979, PARENT 1938, D'ASSIS FONSECA 1978, NEGROBOV & STACKELBERG 1989, WEBER 1989, MEUFFELS 2001, GRICHANOV 2004. **Platyppezidae**: TANASIJTSHUK 1989B, CHANDLER & SHATALKIN 1998, CHANDLER 2001. **Opetiidae**: CHANDLER 1998A, 2001. **Phoridae**: DISNEY 1983, 1989, 1994, V.F. ZAITZEV 1989C, DISNEY 1998. **Lonchopteridae**: DE MEIJERE 1906, SMITH 1969A, BARTÁK 1986, BÄHRMANN & BELLSTEDT 1988, STACKELBERG 1989O, VAILLANT 1989, 2002, BARTÁK 1998. **Pipunculidae**: COE 1966, DE MEYER 1989, TANASIJTSHUK 1989C, ALBRECHT 1990, JERVIS 1992, KOZÁNEK ET AL. 1998, VON DER DUNK 1998, FÖLDVÁRI & DE MEYER 2000, KEHLMAIER 2005. **Micropezidae**: CHANDLER 1975, ANDERSSON 1989, STACKELBERG 1989R, 1989S, ROHÁČEK & BARTÁK 1990, GREVE & NIELSEN 1991, OZEROV 1991, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, MERZ 1997. **Pseudopomyzidae**: CHANDLER 1983, STACKELBERG 1989AN, D.K. MCALPINE & SHATALKIN 1998, VAN ZUIJLEN 2009. **Tanypezidae**: CHANDLER 1975, STACKELBERG 1989U, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, ROHÁČEK 1998A. **Psilidae**: STACKELBERG 1989W, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996, IWASA 1998. **Megamerinidae**: CHANDLER 1975, STACKELBERG 1989T, VAN DER GOOT & VAN VEEN 1996. **Conopidae**: SMITH 1969B, BANKOWSKA 1979, VAN VEEN 1984, ZIMINA 1989, RIVISECCHI 1996, KORMANN 2002. **Lonchaeidae**: MORGE 1959-1974, J.F. MCALPINE 1964, 1975, J.F. MCALPINE & STEYSKAL 1982, STACKELBERG 1989AI, MACGOWAN & ROTHERAY 2000. **Pallopteridae**: MORGE 1963-1974, J.F. MCALPINE 1981, STACKELBERG 1989AH, ANDERSSON 1990, GREVE 1993, MERZ 1998B. **Piophilidae**: J.F. MCALPINE 1977, GORODKOV 1989A, STACKELBERG 1989AF, 1989AG, MERZ 1996B, OZEROV 2000. **Ulidiidae**: SOÓS 1980, KABOS & VAN AARTSEN 1984, RICHTER 1989C, 1989D, CLEMENTS 1990, MERZ 1996A, 1996C, GREVE 1998. **Platystomatiidae**: RICHTER 1989B, CLEMENTS 1990, MERZ 1996C, D.K. MCALPINE 1998A, KORNEYEV 2001. **Tephritidae**: KABOS & VAN AARTSEN 1984, WHITE 1988, RICHTER 1989E, MERZ 1994, WHITE & ELSON-HARRIS 1994, DARVAS & PAPP 2000, SMIT 2010. **Lauxaniidae**: STUCKENBERG 1971, STACKELBERG 1989AD, PAPP & SHATALKIN 1998, MERZ 2002, SHATALKIN 2000. **Chamaemyiidae**: TANASIJTSHUK 1986, 1989D, 1992, MCLEAN 1998A, 1998B. **Coelopidae**: BURNET 1960, STACKELBERG 1989Z, D.K. MCALPINE 1998B. **Dryomyzidae**: STACKELBERG 1989AA, OZEROV 1998, FALK 2005. **Helcomyzidae**: STACKELBERG 1989Y, D.K. MCALPINE 1998C. **Heterocheilidae**: STACKELBERG 1989Y, D.K. MCALPINE 1998D. **Sciomyzidae**: ROZKOSNY 1984, 1987, 1997D, 2002, REVIER & VAN DER GOOT 1989, STACKELBERG 1989AC, VALA 1989, ROZKOSNY 1998A, RIVISECCHI 1992. **Phaeomyiidae**: REVIER & VAN DER GOOT 1989, STACKELBERG 1989AC, RIVISECCHI 1992, ROZKOSNY 1998B. **Sepsidae**: PONT 1979, STACKELBERG 1989AB, MEIER & PONT 2000, PONT & MEIER 2002, OZEROV 2003. **Clusiidae**: SOÓS 1981, 1987, STUBBS 1982, STACKELBERG 1989AK, SASAKAWA 1998. **Acartophthalmidae**: OZEROV 1986, STACKELBERG 1989AL, PAPP & OZEROV 1998. **Odiinidae**: STACKELBERG 1989AJ, PAPP 1998C. **Agromyzidae**: HERING 1957, SPENCER 1972, 1976, 1987, E.B. ROHDENDORF 1989, DARVAS & PAPP 2000, DEMPEWOLF 2004. **Opomyzidae**: CZERNY 1928, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AB, DRAKE 1992, 1993, CARLES-TOLRA 1993, 1994, BRUNEL 1998, VAN ZUIJLEN 1999. **Anthomyzidae**: COLLIN 1944, ANDERSSON 1976, 1984, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AO, ROHÁČEK 1998B, ROHÁČEK 1999, 2006. **Aulacigastriidae**: STACKELBERG 1989AR, PAPP 1998A, 1998D, KASSEBEER 2001. **Periscleridae**: STACKELBERG 1989AE, BÄCHLI 1997, MATHIS & PAPP 1998. **Aspeiidae**: CHANDLER 1978, STACKELBERG 1989AS, MERZ 1996D, PAPP 1998E. **Milichiidae**: SABROSKY 1983, STACKELBERG 1989AV, PAPP & WHEELER 1998, BRAKE 2000. **Carnidae**: HENNIG 1972, PAPP 1998B, GRIMALDI 1997. **Braulidae**: ÖRÖSI PÁL 1966, STACKELBERG 1989AX, PAPP 1998F, DOBSON 1999. **Tethinidae**: COLLIN 1966, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AU, BESCHOVSKI 1994, MUNARI 1998, MUNARI & MERZ 2002. **Canacidae**: MATHIS 1982, MATHIS & FREIDBERG 1982, CANZONERI & MENEGHINI 1983, STACKELBERG 1989AW, MATHIS 1998. **Chloropidae**: COLLIN 1945, ANDERSSON 1977, NARTSHUK 1987, NARTSHUK ET AL. 1989, ISMAY 1999, ISMAY & NARTSHUK 2000. **Heleomyzidae**: WITHERS 1978, SOÓS 1981, GORODKOV 1989B, PAPP 1998I, 1998G. **Trioxscelididae**: HACKMAN 1970, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AM, PAPP 1998I. **Chiropteromyzidae**: PAPP 1998I, CARLES-TOLRA 2009. **Chyromyidae**: ANDERSSON 1971, SOÓS 1981, STACKELBERG 1989AQ, MERZ 1998A, EBEJER 1998A, 1998B, 2005, WHEELER 1998. **Sphaeroceridae**: PITKIN 1988, NARTSHUK 1989F, ROHÁČEK 1998C. **Drosophilidae**: BÄCHLI & BURLA 1985,

STACKELBERG 1989BA, BÄCHLI 1998, GORNOSTAEV 2001, BÄCHLI ET AL. 2004. **Cam-pichoetidae**: CHANDLER 1986, 1987, 1998B. **Diastatidae**: CHANDLER 1986, 1987, STACKELBERG 1989AZ, CHANDLER 1998C. **Camillidae**: PAPP 1985, STACKELBERG 1989AY, BEUK & DE JONG 1994, PAPP 1998H. **Ephydriidae**: CANZONERI & MENE-GHINI 1983, HOLLMANN-SCHIRRMACHER 1988, NARTSHUK 1989G, OLAFSSON 1991, ZATWARNICKI 1997, MATHIS & ZATWARNICKI 1998. **Hippoboscidae**: MAA 1963, THEODOR & OLDROYD 1964, SCHUURMANS STEKHOVEN JR. & VAN DEN BROEK 1969, BOROWIEC 1984, HUTSON 1984, GRUNIN 1989B, BÜTTIKER 1994. **Nycteribi-idae**: THEODOR 1967, SCHUURMANS STEKHOVEN JR. & VAN DEN BROEK 1969, HUTSON 1984, STACKELBERG 1989BE, HÚRKA 1998. **Scathophagidae**: DELY-DRASKOVITS 1981, GORODKOV 1989C, ANDERSSON 1997B, SIFNER 2003, DE JONG 2000. **Anthomyiidae**: HENNIG 1966B-1976, ELBERG 1989, SUWA & DARVAS 1998. **Fanniidae**: HENNIG 1955-1964, D'ASSIS FONSECA 1968, GREGOR & ROZKOSNY

1995, ROZKOSNY ET AL. 1997, PONT 2000. **Muscidae**: HENNIG 1955-1964, KABOS 1964, D'ASSIS FONSECA 1968, STACKELBERG 1989BC, ZIMIN & ELBERG 1989, ROZKOS- NY & GREGOR 1997, 2004, COURI & PONT 1999, GREGOR ET AL. 2002, OOSTERBROEK & DE JONG 2005. **Rhinophoridae**: HERTING 1961, MIHÁLYI 1986, DRABER MONKO 1989, STACKELBERG 1989BF, ZEEGERS & VAN VEEN 1993, PAPE 1998B. **Sar-cophagidae**: B.B. ROHDENDORF 1930-1982, 1937, 1989, VERVES 1982-1993, 1994, PAPE 1987, POVOLNY & VERVES 1997, PAPE 1998A. **Tachinidae**: MESNIL 1944-1980, ZIMIN ET AL. 1989, MIHÁLYI 1986, 1994, BELSHAW 1993, TSCHORSNIG & HERTING 1994, ANDERSEN 1996, TSCHORSNIG & RICHTER 1998. **Oestridae**: ZUMPT 1965, GRUNIN 1966-1969, 1989D, ZEEGERS 1992, MINÁR 2000C, COLWELL ET AL. 2004. **Gasterophilidae**: ZUMPT 1965, GRUNIN 1969, 1989A, MINÁR 2000B, COLWELL ET AL. 2004. **Hypodermatidae**: ZUMPT 1965, GRUNIN 1964-1969, 1989E, ZEE- GERS 1992, MINÁR 2000D, COLWELL ET AL. 2004.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Diptera (orde) ► **Tipulidae (familie)**

### TIPULIDAE - LANGPOOTMUGGEN

PIOTR OOSTERBROEK

NEDERLAND 80 gevestigd  
WERELD 4256 beschreven

Niet-stekende muggen. De larven zijn langgerekt, dik en rolrond, hebben een leerachtige huid met een gelige, bruine of grijze kleur. De larven heten in het Nederlands emelt. De volwassen dieren hebben een robuuste en tegelijkertijd slanke lichaamsbouw, met lange vleugels, een lang achterlijf en uitzonderlijk lange poten die gemakkelijk afbreken. Met een lichaamslengte van 7-35 mm behoren ze tot de grootste muggen die we in ons land kennen. De meeste soorten hebben een min of meer saaie lichaamskleur. Opvallend gekleurde soorten vinden we met name bij de geslachten *Ctenophora*, *Dictenidia*, *Tanyptera* en *Nephrotoma*, waarbij het borststuk mooi getekend en/

of gestreept en het achterlijf opvallend gebandeerd kan zijn. Langpootmuggen leven voornamelijk terrestrisch, maar hebben soms semiaquatische larven.

#### Cyclus

Langpootmuggen paren met de achterlijven tegen elkaar aan terwijl de beide seksen in tegenovergestelde richting staan. Het vrouwtje zet haar eieren af in het substraat waarin de larven leven. Dat is meestal in de grond op vochtige plekken zoals oeverzones en dergelijke, maar ook in humus, mos of vermolmd hout. De levenscyclus bestaat gewoonlijk uit een kort eistadium (één tot twee weken), vier larvale



Langpootmuglarve (emelt)



*Tanyptera atrata*



*Tipula vernalis*



Langpootmuglarve (emelt)



stadia, en een kort popstadium (één tot twee weken), voordat de imago's verschijnen. Sommige soorten kennen een zomer- of winterdiapauze van het ei, de larve of de pop; overwinterende imago's zijn niet bekend. De gehele levenscyclus wordt in de gematigde streken over het algemeen binnen 12 maanden voltooid, soms korter, waardoor er twee generaties per jaar zijn. Voor zover bekend varieert de levensverwachting van de volwassen dieren van enkele dagen tot hooguit een maand.

### Ecologie

Emelten zijn semiaquatisch tot terrestrisch. Ze voeden zich met dood of levend plantaardig materiaal in vochtige oeverzones, vochtige aarde, onder of in humus, etc. Larven van de subfamilie Ctenophorinae en enkele *Tipula*-soorten (samen circa 15% van de Nederlandse soorten) ontwikkelen zich in vermolmd loofhout. Volwassen langpootmuggen hebben sterk gereduceerde monddelen waarmee ze wel vocht kunnen opnemen maar ze nemen geen voedsel tot zich. Larven van het subgenus *Tipula*, en met name *T. oleracea* en *T. paludosa* leven in de grond vlak onder de oppervlakte, soms in zeer hoge dichtheden. Ze voeden zich met wortels en vooral jonge blaadjes van grassen en zaailingen en kunnen zeer schadelijk zijn in de land- en tuinbouw. Door de hoge dichtheden die kunnen optreden, spelen langpootmuggen een belangrijke rol in het ecosysteem als voedsel voor tal van andere dieren.

### Diversiteit

Er zijn 4256 soorten beschreven (OOSTERBROEK 2009B, 2010), terwijl ongeveer 10.000 soorten verwacht worden. Voor Ne-

derland zijn 80 gevestigde en tien niet-gevestigde soorten bekend (OOSTERBROEK 2009A, 2009B, OOSTERBROEK & DE JONG 2001, VERMOOLEN 1983). De niet-gevestigde soorten omvatten muggen die slechts één of twee keer zijn waargenomen en een incidenteel geïntroduceerde exoot. De soorten *Tipula livida* en *Tipula confusa* zijn beschreven aan de hand van Nederlandse exemplaren en van *Tipula cava* is het lectotype (later aangewezen als het type-exemplaar voor deze soort) afkomstig uit Nederland.

### Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, de hogere zandgronden en de duinen zijn het rijkst aan soorten. Door verdroging, vermessing en biotoopvernietiging zijn er mogelijk enkele soorten verdwenen uit Nederland. Dit zou bijvoorbeeld kunnen gelden voor *Ctenophora guttata*, *Nephrotoma lamellata*, *Tipula caesia*, *T. coerulescens*, *T. excisa*, *T. peliostigma* en *T. winthemi*; deze soorten zijn echter alle slechts een of twee keer waargenomen, dus het is niet bekend of dit ook werkelijk gevestigde soorten waren (OOSTERBROEK & DE JONG 2001, P. Oosterbroek pers. obs.). *Nephrotoma croceiventris lindneri* en *Tipula hortorum* zijn echter beide vijf maal in Nederland waargenomen, maar na respectievelijk 1960 en 1956 nooit meer en kunnen dus echt als verdwenen beschouwd worden (OOSTERBROEK & DE JONG 2001).

### Determinatie

MANNHEIMS 1951-1968, THEOWALD 1973-1980, SAVCHENKO 1989B. Subfamilie Ctenophorinae: OOSTERBROEK ET AL. 2006. Genus *Nephrotoma*: OOSTERBROEK 1979. Genus *Prionocera*: BRODO 1967.

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Diptera (orde) ► Chironomidae (familie)

## CHIRONOMIDAE - DANSMUGGEN

DAVID TEMPELMAN & HENK K.M. MOLLER PILLOT

NEDERLAND ca. 470 gevestigd, nog 50 verwacht  
WERELD 6951 beschreven

Niet-stekende muggen, waarvan de imago's relatief klein zijn (1-10 mm) met een smal lichaam en lange poten. De meeste soorten rusten op hun achterste twee pootparen, terwijl de voorste poten vooruit worden gestrekt. De antennen van de mannetjes zijn duidelijk langer dan die van de vrouwtjes. Vaak vliegen de volwassen beesten in grote groepen op een plek, en hieraan is de naam dansmuggen ontleend. De larven zijn langgerekt en cilindrisch. Dansmuggen komen voor in het terrestrische, aquatische en brakke milieu en incidenteel ook in het mariene milieu (MOLLER PILLOT 2009B, VALLENDUUK & MOLLER PILLOT 2007).



► Dansmug

### Cyclus

De meeste dansmuggen vertonen een geslachtelijke voortplanting, waarbij de dieren in grote zwermen bij elkaar komen om een partner te vinden. Bij veel soorten, zeker zo'n 30-40, zijn echter geen mannelijke dieren aanwezig en ontwikkelen nieuwe dieren dus uit onbevuchte eicellen (parthenogenese). In ten minste één geval, *Paratanytarsus grimmi*, komt naast parthenogenese ook pedogenese voor, waarbij geen vliegend (imago)stadium voorkomt. Een deel van de poppen ontwikkelt zich 'normaal' tot vliegende vrouwelijke imago's, maar andere poppen hebben al eieren gevormd die ook daadwerkelijk uit de pop komen om zich vervolgens tot larve te ontwikkelen. In het algemeen zetten vrouwtjes eieren af in een geleimassa in water. Meestal komen deze na ongeveer een week uit. Er volgen vier larvestadia, waarvan de eerste vrijzwemmend is. De tweede-, derde- en vierdestadiumlarve leeft in de bodem (slib, zand, klei, veen of kiezel), in of op planten of op stenen. De eerste drie stadia duren vaak kort, het vierde stadium duurt gewoonlijk het langst. Wanneer eieren (laat) in het najaar zijn gelegd, overwinteren de tweede-, derde- of vierdestadiumlarven. De larven van sommige soorten overwinteren in een cocon van plantenmateriaal/secret. Op het einde van het vierde larvestadium ver-





◀◀  
Paracladopelma-larven

◀  
Tanypodinae

andert de larve in een pop, met onder andere een ademhalingsorgaan (de thoracale hoorn). De pop is vrij-beweeglijk en dit stadium duurt slechts enkele dagen. Dan volgt het uitvliegen, waarna de imago's slechts enkele dagen leven.

#### Ecologie

Poppen en de meeste imago's eten niet. Bij de larven van verschillende soorten zijn in vele voedselgilden te onderscheiden (MOOG 1995). De meeste soorten eten allerlei kleine planten- of detritusdeeltjes die ze knippen, grazen, filteren, kauwen of mineren. Daarnaast zijn er enkele predatoren op kleine ongewervelden, zoals oligochaeten (Oligochaeta) of sponzen (Porifera: Spongillidae). De soort *Epoicocladius ephemeræ* leeft parasitair op larven van haften uit het genus *Ephemera* en *Parachironomus mauricii* en *P. varus* leven parasitair op pulmonate slakken. De larven van sommige soorten, bijvoorbeeld *Glyptotendipes signatus*, leven (waarschijnlijk als commensalen) in kolonies van mosdiertjes van het genus *Plumatella*. Dansmuggen kunnen voor overlast zorgen. In zuiveringsinstallaties heeft de soort *Chironomus riparius* wel eens verstoppingen veroorzaakt. Ook waterleidingbedrijven kennen problemen met dansmuggen: enkele soorten, waaronder *Paratanytarsus grimmii*, zijn soms als 'wormen' uit de kraan verschenen, wat bij de consument ongewenst kan zijn. Soorten van het genus *Bryophaenocladius* zijn soms knagend aan de wortels van landbouwgewassen aangetroffen. Soms zijn volwassen dansmuggen in voor het wegverkeer, met name fietsers en motorrijders, hinderlijke aantallen aangetroffen op de Oostvaardersdijk en de dijk Enkhuizen-Lelystad. Het belang van dansmuggen is vooral ecologisch: de larven kunnen in dermate hoge dichtheden voorkomen dat zij belangrijk voedsel voor andere dieren vormen. Verschillende vissoorten leven bijvoorbeeld voor een belangrijk deel van deze larven. Ook de volwassen muggen zijn ecologisch van belang doordat ook zij in veel voedselketens een belangrijke rol vervullen. De larven kunnen goed dienen als indicatoren voor de kwaliteit van het water.

#### Diversiteit

In totaal zijn er 6951 dansmugsoorten beschreven (COURTNEY ET AL. 2009), terwijl er zeker nog zeer veel niet beschreven soor-

ten zijn. Voor Nederland zijn ongeveer 470 gevestigde en zeven niet-gevestigde soorten bekend (MOLLER PILLOT & BEUK 2002). Daarnaast worden nog circa 50 soorten verwacht (D. Tempelman & H.K.M. Moller Pillot pers. obs.). De soort *Molleriella calcarella* is alleen uit Nederland bekend. Het holotype van ruim 25 soorten is uit Nederland afkomstig. Hiervan zijn enkele soorten sinds de jaren 1980 als nieuwe soort beschreven; het betreft onder andere *Glyptotendipes ospeli* en *Molleriella calcarella*.

#### Voorkomen

De kwellaagveenplassengebieden, het Hollands-Utrechts plassengebied en de laagveenplassengebieden in Noordwest-Overijssel zijn zeer rijk aan dansmugsoorten, evenals het rivierengebied en het Zuid-Limburgse heuvelland (MOLLER PILLOT & BUSKENS 1990, D. Tempelman & H.K.M. Moller Pillot pers. obs.). In zeer soortenrijke beken in de Achterhoek en Zuid-Limburg is mede onder invloed van drift van soorten uit bovenstrooms gebied een aantal van 100 soorten in een traject van 100 m waarschijnlijk soms haalbaar (D. Tempelman & H.K.M. Moller Pillot pers. obs.). Mariene soorten zijn zeer schaars en hiervan is vrijwel niets bekend. Larven van dansmuggen kunnen in zoet water dichtheden van maximaal 31.000-52.000 individuen per m<sup>2</sup> bereiken voor verschillende soorten samen en voor één soort tot maximaal 43.500 in situaties van verzoeting en eutrofiëring (LINDEGAARD & JÓNSSON 1987). Waarschijnlijk zijn de dichtheden in mest nog hoger. Door kanalisatie van beken en rivieren en verzuring van voedselarme vennen en moerassen zijn ten minste vijf soorten verdwenen: *Omisia caledonicus*, *Corynocera ambigua*, *C. olivieri*, *Chernovskiiia macrocera*, *Beckidia zabolotzkyi* en *Arctopelopia griseipennis*. Sinds 1980 zijn ongeveer 60 soorten nieuw gevonden voor Nederland dankzij intensiever onderzoek en toename van determinatiekennis. Waarschijnlijk is slechts één soort, *Polydillum nubifer*, echt nieuw voor ons land, met klimaatverandering als oorzaak.

#### Determinatie

PLANGTON 1991, LANGTON & VISSER 2003, LANGTON & PINDER 2007, VALLENDUUK & MOLLER PILLOT 2007, MOLLER PILLOT 2009A.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Diptera (orde) ▶ Syrphidae (familie)

## SYRPHIDAE - ZWEEFVLIEGEN

MENNO REEMER, WOUTER VAN STEENIS &amp; AAT BARENDREGT

NEDERLAND 301 gevestigd (waarvan 1 exoot)

WERELD ca. 6000 beschreven



▲ Vrouwje moerasknikspriet  
*Microdon myrmicae* kruipt  
uit de pop in een mierenest

Zweefvliegen zijn vrij kleine tot zeer grote vliegen met een grote variatie aan lichaamsvormen en kleurpatronen. Zo zijn er slanke, kale zweefvliegjes met een ingesnoerd achterlijf en bolle, sterk behaarde soorten. Veel zweefvliegen doen door hun kleuren of beharing sterk denken aan bijen, hommels of wespen. Ze verschillen van andere vliegen onder andere door de kenmerkende vleugeladering. Behalve aan hun uiterlijk zijn zweefvliegen vaak te herkennen aan hun gedrag, want alle soorten verstaan in meer of mindere mate de kunst van het (met razendsnel bewegende vleugels) 'stilhangen' in de lucht. Aan deze eigenschap, die in andere vliegenfamilies weinig voorkomt, danken ze hun Nederlandse naam. Alle soorten zweefvliegen zijn in het volwassen stadium terreestrisch, terwijl er onder de larven zowel terreestrische als aquatische soorten zijn.

## Cyclus

Voor zover bekend planten alle zweefvliegen zich uitsluitend geslachtelijk voort. De algemene levenscyclus is als volgt: eistadium (terreestrisch, hoewel de eieren soms dicht boven het wateroppervlak gelegd worden), drie larvestadia (soms terreestrisch, soms (semi)aquatisch), één popstadium (altijd terreestrisch, hoewel soms vlak boven het water-

oppervlak) en één adult stadium (altijd terreestrisch). Hierbinnen is veel variatie in het aantal generaties per jaar en het overwinteringsstadium (REEMER ET AL. 2009). Ook de duur van de larvale stadia varieert sterk, zowel tussen als binnen de soorten. Sommige soorten hebben meerjarige larven, waarbij de precieze ontwikkelingsduur afhangt van de temperatuur en beschikbaarheid van voedsel. Andere soorten ontwikkelen zich als larve bij gunstige omstandigheden binnen twee weken. Bij ongunstige omstandigheden, zoals wanneer de winter overbrugd moet worden, kan dit bij dezelfde soorten veel langer duren. Als imago leven zweefvliegen doorgaans slechts enkele weken, met uitzondering van soorten die als imago overwinteren, die al gauw een half jaar oud kunnen worden.

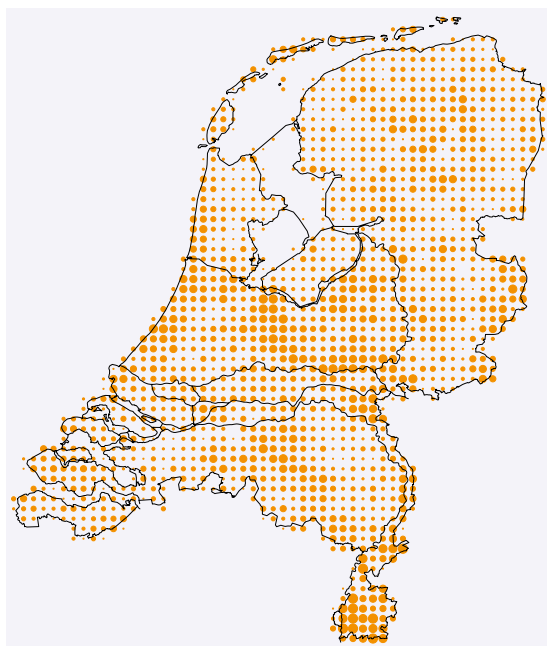
## Ecologie

De larvale stadia kennen een (voor een insectenfamilie) ongebruikelijk grote variatie in levenswijzen. Grofweg zijn vier foerageertypen te onderscheiden: predatoren (meestal van Auchenorrhyncha), planteneters (in stengels, wortels, bloembollen of minerend in bladeren), terreestrisch saprofaag (zich voedend met micro-organismen in terreestrische milieus, meestal geassocieerd met dood hout of oude bomen) en aquatisch saprofaag (zich voedend met micro-organismen in aquatische milieus). Daarnaast zijn enkele soorten geassocieerd met sociale Hymenoptera. De larven van *Microdon*-soorten leven in mierenesten als predatoren van het mierenbroed. De larven van *Volucella bombylans* leven in hommelnesten als afvaleters. De larven van *Volucella pellucens* en *V. zonaria* leven in nesten van sociale ploovleugelwespen als afvaleters. De larve van *Volucella inanis* leeft in nesten van sociale ploovleugelwespen als parasitoïd. De larven van *Chrysotoxum*- en *Xanthogramma*-soorten voeden zich met wortelluizen die met mieren geassocieerd zijn. Enkele soorten kunnen als larve economische schade aanrichten; de larven van *Eumerus funeralis*, *E. strigatus* en *Merodon equestris* vreten aan bloembollen. Daarentegen gelden de larven van bladluisetende soorten als nuttig wegens hun rol als natuurlijke biologische bestrijders (REEMER ET AL. 2009, VAN RIJN & SMIT 2007). Als imago leven zweefvliegen doorgaans van nectar en stuifmeel. Zweefvliegen zijn daarom na bijen vermoedelijk de belangrijkste bestuivers. Soms voeden zweefvliegen zich overigens ook met honingdauw (zoete uitscheiding van bladluizen).

▶ Beek-bronzweefvlieg  
*Sphagina elegans*

▶▶ Kleine gevlekte langlijf  
*Sphaerophoria fatarum*





### Diversiteit

Wereldwijd zijn 6000 soorten beschreven (THOMPSON & ROTHERAY 1998) en mogelijk zijn er nog zo'n 3000 onbeschreven soorten. In Nederland zijn 301 gevestigde soorten vastgesteld en hiervan is één soort exoot (REEMER ET AL. 2009, VAN STEENIS & BARENDREGT 2002). Daarnaast zijn er 31 niet-gevestigde soorten vastgesteld. Hieronder zijn vier incidenteel geïmporteerde soorten; verder gaat het hierbij vermoedelijk om soorten die af en toe uit de buurlanden komen aanvliegen, maar geen stabiele populaties binnen de landsgrenzen hebben. Uit het nabije buitenland zijn 33 soorten bekend die niet in Nederland gevonden zijn (REEMER ET AL. 2009). Er bestaat een kans dat een deel van deze soorten vroeg of laat in Nederland opduikt. *Chrysogaster rondanii* is beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

### Voorkomen

Het Zuid-Limburgse heuvelland, de duinen en de hogere

zandgronden zijn het rijkst aan soorten (BARENDREGT ET AL. 2009). Hier zijn in sommige goed ontwikkelde, gevarieerde loofbossen in de loop van de tijd meer dan 100 soorten aan te treffen. Zuid-Limburg heeft zelfs een gemiddeld soorten-aantal van 139 per 5x5km-hok. Voor de meeste soorten zijn de dichtheden niet hoog, maar van bijvoorbeeld de larven van *Eristalis tenax* kunnen in gierputten vele honderden individuen aanwezig zijn. Door biotoopvernietiging, vermessing en verdroging zijn minstens 11 soorten verdwenen uit Nederland (ZEEGERS & VAN STEENIS 2009). Sinds 1980 zijn ongeveer 40 soorten aan de Nederlandse lijst toegevoegd. Hierbij gaat het slechts deels om werkelijk nieuwe ontdekkingen, bijvoorbeeld van soorten waarvan de populaties voorheen over het hoofd waren gezien of van soorten die zich pas recent in Nederland gevestigd hebben. Voor een ander deel betreft het taxonomische opsplitsingen, waarbij door nieuwe inzichten bleek dat één soort eigenlijk uit twee of meer sterk op elkaar lijkende soorten bestaat. Met de zweefvliegenfauna van de Nederlandse bossen gaat het relatief goed: veel bossoorten zijn de afgelopen decennia vooruitgegaan, vermoedelijk als gevolg van de toegenomen oppervlakte en ouderdom van de bossen en een gunstiger bosbeheer. Relatief veel soorten met aquatische larven zijn de afgelopen decennia sterk in voorkomen achteruitgegaan (REEMER 2005, ZEEGERS & VAN STEENIS 2009).

### Determinatie

VERLINDEN 1991, REEMER 2000, BARENDREGT 2001, VAN VEEN 2004.



Larve van een *Syrphus*-soort

Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Diptera (orde) ► Calliphoridae (familie)

### CALLIPHORIDAE - BROMVLIEGEN

J. (HANS) HUIJBREGTS

NEDERLAND 34 gevestigd, nog 3 verwacht  
WERELD 1524 beschreven

Bromvliegen zijn als familie heel lastig te herkennen, mogelijk omdat zij geen natuurlijke groep vormen (ROGNES 1998). Een groot deel bestaat uit prachtige, glanzend groene of blauwe middelgrote vliegen. De meeste soorten van het genus *Pollenia* zijn daarentegen dof bruingrijs, en eenvoudig te herkennen aan de typisch gekronkelde zilver- of goudkleurige haren op hun borststuk. De overige soorten zijn heel divers in uiterlijk. Veel bromvliegen kunnen uitstekend vliegen en zijn in staat zich over grote afstanden te verplaatsen. Bromvliegen zijn in al hun stadia terrestrisch.

### Cyclus

Na de paring worden óf eieren óf eerstestadiumlarven op verse dode of levende dieren afgezet. De soorten die direct

levende larven afzetten leven meestal op kleiner aas zoals slakken en regenwormen; alle soorten die zich op gewervelden ontwikkelen worden als ei afgezet. De pootloze larve (made) doorloopt tot aan de verpopping drie stadia. Uit het puparium komt na enige tijd het vrijlevende imago te voorschijn. Het volwassen stadium duurt meestal enkele weken, als het exemplaar als imago overwintert, echter enkele maanden. De meeste soorten die op aas van gewervelde dieren leven hebben meerdere generaties per jaar, van de soorten met een andere levenswijze is vaak weinig over het aantal generaties bekend. Sommige bromvliegen leggen zeer veel eieren. Van *Calliphora vicina* is bekend dat de wijfjes per keer tot 180 eieren kunnen afzetten, tot een totaal van 2000-3000 gedurende hun gehele leven. Binnen de familie



▲ Keizervlieg  
*Lucilia caesar*

zijn verschillende wijzen van overwintering bekend: zo overwinteren de genera *Calliphora* en *Pollenia* als imago terwijl *Lucilia* als volgroeide made de winter doorbrengt.

#### Ecologie

De maden van bromvliegen hebben een zeer verschillend dieet: 12 soorten leven van dode gewervelden, één soort van levende schapen maar ook van dode gewervelden, één soort van levende padden, één soort van levende vogels, 13 soorten van levende regenwormen, vijf soorten van levende slakken en één soort vermoedelijk van de eipakketten van treksprinkhanen. Zowel de larven als de imago's hebben zuigende monddelen en kunnen dus alleen vloeibaar voedsel opnemen. Bij de maden is sprake van externe vertering; zij braken enzymen uit die het weefsel van het kadaver voor een groot deel oplossen zodat ze het kunnen opslobberen. De volwassen vliegen zijn veel op (scherm) bloemen te vinden waar zij koolhydraten in de vorm van nectar opzuigen. Pas nadat het wijfje ook een eiwitmaaltijd heeft genoten kan eiafzetting plaats vinden. Sommige bromvliegen veroorzaken overlast; *Lucilia sericata* is een

▼ Lijkenvlieg  
*Cynomya mortuorum*

▶▶ Sprinkhanenvlieg  
*Stomobhina lunata*



beruchte plaag in de schapenhouderij en de in gebouwen overwinterende clustervliegen (*Pollenia*) worden door veel mensen als een probleem ervaren. Bromvliegen vervullen een belangrijke rol in het ecosysteem: met name *Calliphora*- en *Lucilia*-soorten zijn van belang voor de afbraak van kadavers waardoor zij nutriënten voor hergebruik beschikbaar maken.

#### Diversiteit

In de wereld zijn 1524 soorten bromvliegen beschreven (COURTNEY ET AL. 2009). Uit Nederland zijn 34 gevestigde soorten bekend en er worden nog drie soorten verwacht.

#### Voorkomen

Er is geen duidelijk geografisch patroon in soortenrijkdom. De twee best onderzochte 10x10km-hokken van Nederland zijn Leidschendam (ZH) en de Sint Pietersberg (LI). Uit deze gebieden zijn beide 20 soorten bekend, waarvan 14 in beide hokken voorkomen. Bijna overal zeer algemeen zijn de roodwangbromvlieg *Calliphora vicina*, de schapenbromvlieg *Lucilia sericata* en clustervlieg *Pollenia rudis*. Van vier soorten zijn alleen enkele oude of zeer oude waarnemingen uit ons land bekend: *Eurychaeta palpalis*, *Lucilia pilosiventris*, *Pollenia atramentaria* en *Pollenia mayeri*. Het is mogelijk dat dit slechts incidenteel geïmporteerde soorten betreft die nooit gevestigd zijn geweest. Sinds 1980 konden negen nieuwe soorten gemeld worden voor Nederland, dit zou vooral komen door een toename in aandacht voor deze groep (VAN AARTSEN 1997, HUIJBREGTS 2002). Een bijzonder geval betreft *Stomobhina lunata*. Het voedsel van deze soort zou bestaan uit eipakketten van treksprinkhanen (GREATHEAD 1962). Sinds 1990 wordt *S. lunata* regelmatig in Nederland waargenomen. In Engeland wordt de soort sporadisch gesignaleerd, in jaren met veel treksprinkhanen in Afrika zou *S. lunata* met de wind vanuit Afrika naar Engeland worden geblazen (ERZINÇLIOĞLU 1996). Als deze theorie klopt en ook voor Nederland geldt zou *S. lunata* als dwaalgast/zwerver dienen te worden opgevat.

#### Determinatie

ROGNES 1991, AANGEVULD MET MIHÁLYI 1976, 1977.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hymenoptera (orde)

**HYMENOPTERA - VLIESVLEUGELIGEN**

C. (KEES) VAN ACHTERBERG

NEDERLAND 5315 gevestigd (waarvan ruim 100 exoten),  
nog meer dan 1000 verondersteld of verwacht  
WERELD 146,310 beschreven

Insecten met in principe twee paar vliezige vleugels die met haakjes aan elkaar bevestigd kunnen worden. De voorvleugel heeft relatief weinig en tamelijk grote cellen, maar bij kleine soorten is de adering vaak sterk gereduceerd. De monddelen zijn bijtend, maar bij bijen is er ook een lintvormige 'tong' aanwezig om nectar te verzamelen. Onder de vliesvleugeligen worden drie hoofdgroepen onderscheiden: bladwespen (Symphyta: zonder 'wespentaille' en de vrouwtjes met legzaag of -boor), sluipwespen (Parasitica: met wespentaille en legboor) en angeldragers (Aculeata: met wespentaille en de legboor is meestal omgevormd tot angel). Verderop in dit hoofdstuk worden de gewone bladwespen (Tenthredinidae - Symphyta), de ichneumoniden of gewone sluipwespen (Ichneumonidae - Parasitica), de bijen en mieren (Apidae en Formicidae, beide uit de Aculeata) behandeld. Vrijwel alle soorten zijn terrestrisch, een klein aantal soorten leeft echter als larve aquatisch als parasitoïd van waterinsecten.

**Cyclus**

Bij de vliesvleugeligen zijn zeer veel verschillende levenscycli mogelijk. De algemene cyclus is gebaseerd op geslachtelijke voortplanting, waarbij onbevuchte (haploïde) eieren altijd mannetjes opleveren en bevruchte (diploïde) eieren vrouwtjes. Parthenogenese, zowel permanent of alleen in bepaalde regio's, komt ook in veel groepen voor en kan worden veroorzaakt door een besmetting met bacteriën (*Wolbachia* en *Cardinium*). Het ei wordt op, bij of in het voedsel voor de larve gelegd. In enkele families van de sluipwespen en de angeldragers komt polyembryonie voor; hierbij ontstaan uit één ei tot enkele honderden individuen. Nadat de larven uitkomen wordt bij de bladwespen en de angeldragers direct begonnen met eten. De larven van sluipwespen leven of spinnen hun cocons op of in andere insecten en kunnen soms een tijd in de gastheer verblijven zonder met eten te beginnen. Sluipwespen worden meestal parasitoïden genoemd omdat de gastheer uiteindelijk gedood wordt, ze weinig kleiner zijn dan de gastheer en alleen het larvestadium parasitair leeft. Er zijn bij de vliesvleugeligen meestal drie tot vijf larvale stadia. De hierop volgende pop kan naakt zijn of beschermd zijn door een zijden cocon. Volwassen vliesvleugeligen leven solitair, behalve bij de sociale angeldragers. Bij deze groep kunnen grote verschillen ontstaan tussen de seksen en onderling tussen de vrouwtjes als er een kastensysteem met werksters aanwezig is (zie de tekst over mieren en bijen). De duur van de gehele levenscyclus varieert van enkele weken (bij veel sluipwespen, maar afhankelijk van het weer en de beschikbaarheid van het voedsel) tot meestal een jaar. Bij sommige soorten kan een deel van de populatie enkele jaren 'overliggen' (larven of poppen blijven langer dan gebruikelijk in rust); het langst bekend is een cyclus van vijf jaar.

**Ecologie**

De larven van bladwespen zijn voornamelijk planteneters; hun dieet varieert van pollen (dennenappelbladwespen) tot

blad (meeste bladwespen) en stengels (halmwespen). Galvorming komt incidenteel ook voor bij bladwespen. Binnen de Symphyta bevinden zich ook de houtwespen die hout eten, waarbij endosymbiontische schimmels in de darmen helpen met de vertering. Volwassen bladwespen eten pollen en drinken nectar, maar er zijn ook groepen die predatoren zijn of weinig of niets eten.

De larven van sluipwespen zijn min of meer gespecialiseerde predatoren (parasitoïden) van allerlei insecten en spinnen, waarbij verschillende stadia van de gastheer (ei, larve, pop, volwassen insect) geparasiteerd kunnen worden. Kleptoparasitisme komt bij een enkele familie voor waarvan de larven in bijennesten leven (Gasteruptionidae). Binnen de sluipwespen zijn er ook hyperparasitoïden die weer leven op parasitoïden in hun gastheer. Ook deze hyperparasitoïden kunnen weer geparasiteerd worden door een hyperparasitoïd, en dit gaat door tot in de derde graad. Een kleine maar afwijkende groep binnen de gewone sluipwespen (Ichneumonidae - Pimplinae) legt een ei op levende spinnen en een andere (Hybrizontinae; evenals een groep schildwespen, Braconidae - Euphorinae) op levende mieren. Sluipwespen eten hun prooi, die aanvankelijk blijft leven, binnen enkele dagen op. Eerst worden de minder belangrijke weefsels opgegeten (vetvoorraden, voortplantingsorganen) en net voor het moment van verpoppen worden ook de essentiële organen opgegeten en sterft de gastheer bijna altijd. Sluipwespen die op de gastheer leven beginnen direct te eten. Sluipwespen die in de gastheer leven en waarin het ei in een jong stadium van de gastheer gelegd is (ei of jonge larve), kunnen na het uitkomen van het ei wachten totdat de gastheer groot genoeg is voordat ze beginnen met eten. In de tussentijd manipuleren ze de gastheer om geen afweerreactie te vertonen. Dit wordt gedaan door een speciaal virus of door het afscheiden van bepaalde stoffen. Binnen de sluipwespen zijn de galwespen een uitzondering; ze induceren planten tot het maken van gallen, die de larve gebruikt als onderkomen en als voedsel. Galvorming komt ook voor bij een groep van bronswespen, maar deze gallen worden waarschijnlijk niet chemisch geïnduceerd. Volwassen sluipwespen drinken vaak alleen wat water of nectar en leven relatief kort (behalve als ze als volwassen insect overwinteren).

Angeldragers zijn predatoren, parasieten, kleptoparasieten (koekoeksbijen en koekoekswespen) of stuifmeel- en nectarverzamelaars. Graafwespen en spinnendoders verlammen de prooien voor hun nakomelingen; ze blijven daardoor wekenlang vers totdat de larve ze kan opeten. Bijen zijn gespecialiseerde stuifmeeleters en sommige leven van plantenoliën. De larven van angeldragers eten over algemeen hetzelfde als de imago's, maar bij sociale angeldragers wordt door de werksters het voedsel geprepareerd of nectar verwerkt tot honing.

Er zijn enkele soorten bladwespen (onder andere gewone bladwespen en houtwespen) die in Nederland in monoculturen een plaag kunnen worden; dit gebeurt echter zeer



Spinselbladwespen - Pamphiliidae



Knotsprietbladwespen - Cimbicidae



Eulophidae



Schildwespen - Braconidae



Gewone sluipwespen - Ichneumonidae



Goudwespen - Chrysididae



Graafwespen - Crabronidae



Halmwespen - Cephidae



Hongerwespen - Gasteruptionidae



Galwespen - Cynipidae



Perilampidae



Plooiwleugelwespen - Vespidae



Schildwespen - Braconidae



Argusbladwespen - Argidae



Plooiwleugelwespen - Vespidae



Spinnendoders - Pompilidae



Platkopwespen - Bethyidae



Tangwespen - Dryinidae



Bijen - Apidae



Schildwespen - Braconidae



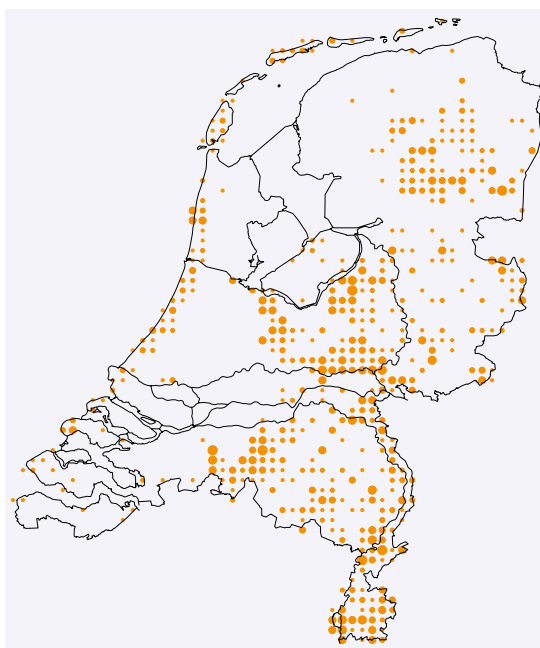
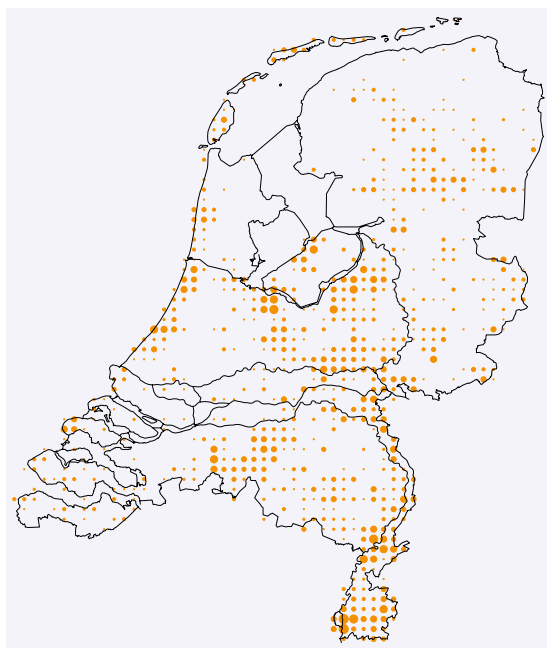
Scelionidae

zelden. Angeldragers kunnen met hun gif een anafylactische shock veroorzaken en kunnen lastig zijn nabij of in huis (bv. limonadewespen *Vespula*). Sluipwespen zijn normaal niet in staat mensen te steken. Veel vliesvleugeligen zijn zeer belangrijk voor de mens. Bijen zorgen voor bestuiving van gewassen en sluipwespen worden gebruikt voor biologische bestrijding van plaaginsecten. Dit gebeurt in kas-teelt door middel van uitgezette dieren, maar ook wilde soorten vervullen deze essentiële rollen in landbouwgebieden. Sluipwespen kunnen ook getraind worden, onder andere om explosieven op te sporen in bagage.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn 146.310 soorten beschreven (HUBER 2009, LELEJ & NEMKOV 1997, YU ET AL. 2008), maar er kunnen nog duizenden extra soorten verwacht worden. In Nederland zijn 5315 soor-

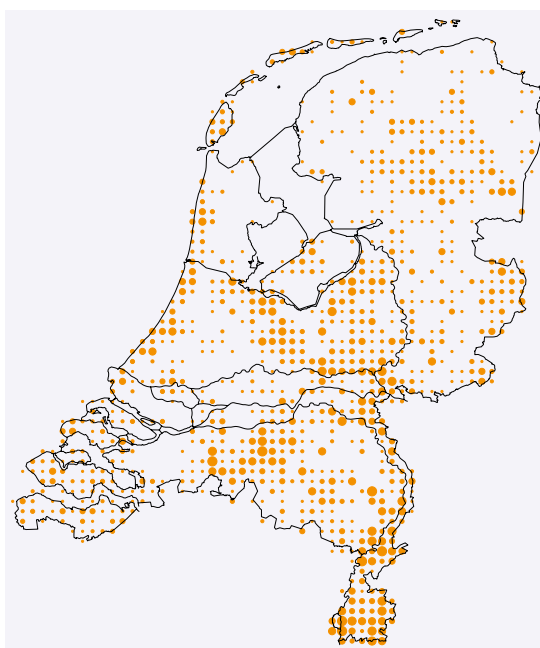
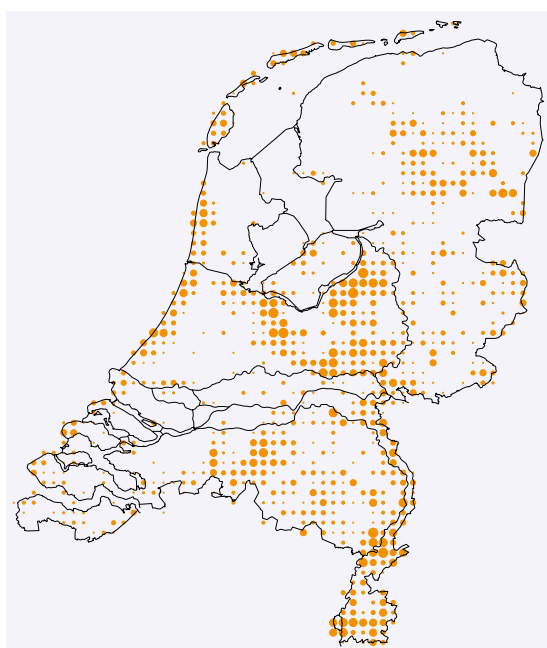
ten vastgesteld en de verdeling over de groepen is weergegeven in de tabel. Met name de aantallen soorten bladwespen en angeldragers zijn vrij nauwkeurig bekend, respectievelijk 541 (TAEGER ET AL. 2006, A.W.M. Mol pers. med.) en 836 (VAN ACHTERBERG & PEETERS 2004, T.M.J. Peeters pers. med.). Er zijn echter ook drie superfamilies die nooit goed onderzocht zijn: Ceraphronoidea, Diaprioidea and Platygastroidea. Hiervan zijn 20 soorten daadwerkelijk gemeld, maar met een voorzichtige schatting zijn er nog 440 extra soorten in Nederland (in het Verenigd Koninkrijk komen van deze groepen minstens 529 soorten voor). Hierdoor komt het totaal aantal vliesvleugeligen op 5755 soorten. Daarnaast zijn er zeker nog veel, vooral kleine, sluipwespsoorten te ontdekken in enkele weinig onderzochte groepen van de Ichneumonoidea en Cynipoidea. Ook mag verwacht worden dat er in Nederland méér dan 100 onbeschreven



Aantal waargenomen soorten platkopwespen, goudwespen, tangwespen en peerkopwespen (Chrysoidea) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 39-47 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Aantal waargenomen soorten mierwespen, zwarte mierwespen en knotswespen (Mutillidae) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 8-9 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Aantal waargenomen soorten spinnendoders (Pompilidae) per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 36-44 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Aantal waargenomen soorten plooiwingswespen (Vespidae) per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 20-38 soorten. Bron: EIS-Nederland.

Tabel

Samenstelling van de Nederlandse fauna van vliesvleugeligen. Van drie superfamilies waarvoor geen goede Nederlandse cijfers beschikbaar zijn, zijn soortenaantallen in Nederland geschat op basis van de opgave voor Groot-Brittannië. Totaal aantal beschreven soorten naar Huber (2009), voor Ichneumonoidea aangevuld met gegevens van Yu et al. (2008) en voor Mutillidae van Lelej & Nemkov (1997). Bronnen: VAN ACHTERBERG 1982, 2009, VAN ACHTERBERG & PEETERS 2004, GIJSWIJT 2003, 2006, TAEGER ET AL. 2006, C. van Achterberg (pers. obs.). Indeling volgens Van Achterberg & Peeters (2004), Pilgrim et al. (2008) en C. van Achterberg.

Groep familie		Aantal soorten Nederland	Aantal soorten wereld			
<b>SYMPHYTA</b>						
<b>Xyeloidea</b>		<b>3</b>	<b>52</b>	Chalcididae		10 1469
Xyelidae	dennenappelbladwespen	3	52	Encyrtidae		88 4058
<b>Pamphilioidea</b>		<b>37</b>	<b>650</b>	Eulophidae		347 4969
Pamphiliidae	spinselbladwespen	37	600	Eupelmidae		16 931
<b>Tenthredinoidea</b>		<b>473</b>	<b>7145</b>	Eurytomidae		40 1453
Argidae	argusbladwespen	18	1000	Mymaridae		84 1437
Blasticotomidae	varenbladwespen	1	8	Perilampidae		11 284
Cimbicidae	knotssprietbladwespen	17	75	Pteromalidae		399 3500
Diprionidae	dennenbladwespen	14	120	Tetracampidae		3 44
Tenthredinidae	echte bladwespen	423	5511	Torymidae (incl. Ormyrinae)		95 1025
<b>Cephoidea</b>		<b>14</b>	<b>100</b>	Trichogrammatidae		11 881
Cephidae	halmwespen	14	100	<b>Ichneumonoidea</b>		<b>2645 42.354</b>
<b>Siricoidea</b>		<b>11</b>	<b>116</b>	Braconidae schildwespen		1089 18.581
Siricidae	houtwespen	8	115	Ichneumonidae gewone sluipwespen		1556 23.773
<b>Xiphydriidea</b>		<b>3</b>	<b>112</b>	<b>totaal Parasitica in Nederland</b>		<b>4378</b>
Xiphydriidae	kleine houtwespen	3	112	(waarvan 3938 ook daadwerkelijk gemeld en nog ~440 uit de drie geschatte superfamilies worden opgeteld)		
<b>Totaal Symphyta in Nederland:</b>		<b>541</b>		<b>ACULEATA</b>		
<b>PARASITICA</b>						
<b>Stephanoidea</b>		<b>1</b>	<b>326</b>	<b>Chrysoidea</b>		<b>108 6516</b>
Stephanidae	kroonwespen	1	326	Bethylidae	platkopwespen	14 2325
<b>Trigonoidea</b>		<b>1</b>	<b>100</b>	Chrysididae	goudwespen	52 250
Trigonalidae		1	100	Dryinidae	tangwespen	40 1598
<b>Evanoidea</b>		<b>12</b>	<b>1135</b>	Embolemidae	peerkopwespen	2 47
Aulacidae		1	178	<b>Formicoidea</b>		<b>75 14.095</b>
Gasteruptiidae	hongerwespen	10	502	Formicidae	mieren	75 14.095
Evaniidae	vlagwespen	1	455	<b>Mutillioidea</b>		<b>8 3777</b>
<b>Ceraphronoidea</b>		<b>~80</b>	<b>603</b>	Mutillidae	mierwespen	3 3650
Ceraphronidae		~40	302	Myrmosidae	zwarte mierwespen	1 60
Megaspilidae		~40	301	Sapygidae	knotswespen	4 67
<b>Diaprioidea:</b>		<b>~250</b>	<b>2049</b>	<b>Pompiloidea</b>		<b>66 4850</b>
Diapriidae		~250	2049	Pompilidae	spinnendoders	66 4850
<b>Platygastridea:</b>		<b>~130</b>	<b>4697</b>	<b>Thynnoidea</b>		<b>1 ~1290</b>
Platygastridae		20	1311	Thynnidae		1 ~1000
Scelionidae		~110	3386	<b>Tiphioidea</b>		<b>4 ~710</b>
<b>Proctotrupoidea:</b>		<b>13</b>	<b>382</b>	Tiphidae	keverdoders	4 ~700
Heloridae		4	23	<b>Vespoidea</b>		<b>54 4957</b>
Proctotrupidae		9	359	Vespidae	plooivleugelwespen	54 4918
<b>Cynipoidea:</b>		<b>130</b>	<b>3001</b>	<b>Apoidea</b>		<b>520 25.906</b>
Cynipidae	galwespen	59	1370	Ampulicidae	kakkerlakkendoders	1 198
Figitidae		69	960	Crabronidae	graafwespen	163 8636
Ibaliidae		2	20	Sphecidae	langsteelgraafwespen	6 731
<b>Chalcidoidea</b>	<b>bronswespen</b>	<b>1116</b>	<b>22.740</b>	Apidae s.s.	bijen en hommels	350 20.000
Aphelinidae		12	1192	<b>Totaal Aculeata in Nederland</b>		<b>836</b>
				<b>Totaal aantal Nederlandse soorten vliesvleugeligen: 5755</b>		
				(waarvan 5315 daadwerkelijk gemeld en 440 geschat)		

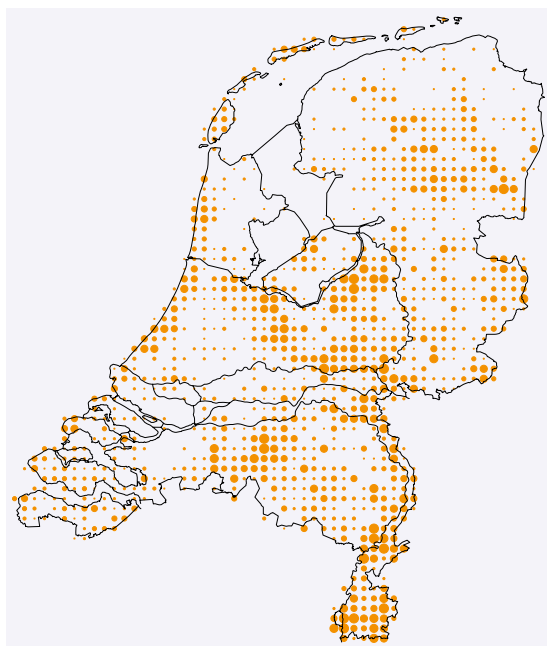
soorten sluipwespen voorkomen. Meer dan 100 soorten zijn beschreven aan de hand van Nederlands materiaal.

#### Voorkomen

Met name Zuid-Limburg, en voor angeldragers vooral Midden-Limburg, en de duinen zijn zeer soortenrijke gebieden (bv. ZEEGERS 2001, PEETERS ET AL. 2004). Ook bijvoorbeeld gevarieerde geriefhoutbosjes kunnen zeer rijk zijn aan

sluipwespen (VAN ACHTERBERG 2007). Bij bladwespen en sluipwespen is van achteruitgang weinig bekend, de soortenaantallen nemen nog steeds sterk toe door kennistoename. Angeldragers zijn vrij goed onderzocht; ondanks dat nog regelmatig een soort nieuw voor de fauna opduikt (circa één per jaar), is de achteruitgang bij deze groep sterk, met name bij de bijen (zie tekst hieronder). Als bedreigingen voor vliesvleugeligen zijn de algemene achteruitgang van bio-





topen, verzuring en vergassing en verlies van allerlei bloemrijke overhoeken en van nestelgelegenheid te noemen. Ook verkeerd natuurbeheer draagt bij aan het verdwijnen van zeer schaarse soorten: bij het maaien van natuurterreinen worden soms alle voedselplanten in een keer gemaaid, waardoor overwinteringsgelegenheden en nestelplaatsen in overjarige stengels, zaadhoofdjes en dergelijke verdwijnen. Wilde bijen ondervinden concurrentie van in natuurgebieden geplaatste volken honingbijen *Apis mellifera*.

#### Determinatie

Inleidend, familietabellen: OEHLKE 1969, RICHARDS 1977, VAN ACHTERBERG 1982, GAULD & BOLTON 1988, GOULET & HUBER 1993, VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004. Alle groepen: MEDVEDEV 1986, 1988. Symphyta (bladwespen): BENSON 1952, 1958, MUCHE 1967-1970, QUINLAN & GAULD 1981, VAN ACHTERBERG & VAN AARTSEN 1986, BURGGRAAF-VAN NIEROP & VAN ACHTERBERG 1990, MEDVEDEV 1994, BLANK 1998, BLANK & RITZAU 1998, TAEGER 1998, MOL 2002-2003, SHINOHARA 2002, VIITASAARI 2002A, 2002B, 2002C. Sluipwespen algemeen: ASKEW 1973, QUICKE 1997. Proctotrupoidea: NIXON 1957, 1980, PSCHORN-WALCHER 1971, MASNER 1980, MASNER & HUGGERT 1989, VAN ACHTERBERG 2006. Platygastroidea: AUSTIN ET AL. 2005. Cynipoidea: EADY & QUINLAN 1963, QUINLAN 1978, DOCTERS VAN

LEEUWEN 1982, 2009, FERGUSON 1986, NORDLANDER ET AL. 1996, RONQUIST 1999, MELIKA 2006. Chalcidoidea: FERRIÈRE & KERRICH 1958, ASKEW 1968, SCHAUFF 1984, ELLENSCHO & WALL 1984, BOUČEK 1988. Pteromalidae: GRAHAM 1969, BOUČEK & RASPLUS 1991. Braconidae (schildwespen): FISCHER 1972, 1977, VAN ACHTERBERG 1988, 1990, 1993A, 1993B, 1997, 2003, SHAW & HUDDLESTON 1991, SIMBOLOTTI & VAN ACHTERBERG 1992, 1999. Aculeata algemeen: VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004. Bethylidae: PERKINS 1976. Dryinidae (tangwespen) en Embolemidae (peerkopwespen): PERKINS 1976, OLMI 1994, VAN ACHTERBERG & VAN KATS 2000. Chrysididae (goudwespen): MORGAN 1984, KUNZ 1989, 1994, KIMSEY & BOHART 1990, LINSSENMAIER 1997. Mutillidae (mierwespen), Sapygidae (knotswespen) & Tiphidae (keverdoders): VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004. Pompilidae (spinnendoders): OEHLKE & WOLF 1987, VAN ACHTERBERG & DE ROND 2004, NIEUWENHUIJSEN 2005, 2008. Vespidae (plooi vleugelwespen): KEMPER & DÖHRING 1967, RICHARDS 1980, HENSEN 1985, SCHMID-EGGER 2002, 2004, SMIT 2003, MAUSS & TREIBER 2004, DVORAK & OBERTS 2006. Sphecidae, Crabronidae (graafwespen): BOHART & MENKE 1976, RBITSCH ET AL. 1993, 1997, 2001, KLEIN 1997, 1999, BLÖSCH 2000, JACOBS 2007. Zie ook de familieteksten hieronder.



Aantal waargenomen soorten kakkerlakkendoders, graafwespen en langsteelgraafwespen (Apoidea: Ampulicidae, Crabronidae, Sphecidae) per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 61-120 soorten. Bron: EIS-Nederland.



Franse veldwesp *Polistes dominulus* op het nest



Animalia ► Arthropoda (fylum) ► Pancrustacea (subfylum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hymenoptera (orde) ► Tenthredinidae (familie)

### TENTHREDINIDAE - GEWONE BLADWESPEN

AD W.M. MOL

NEDERLAND 423 gevestigd, nog 60-70 soorten verwacht  
WERELD 5511 beschreven

Tenthredinidae zijn kleine tot middelgrote bladwespen (3-15 mm). Een belangrijk kenmerk van bladwespen is het ontbreken van de zogenaamde wespentaille. De larven lijken erg op rupsen, maar hebben altijd meer dan zes pootparen, terwijl rupsen maximaal vijf pootparen hebben. Alle soorten zijn terrestrisch.

#### Cyclus

De meeste gewone bladwespen planten zich geslachtelijk voort. Een aantal soorten is in ons land compleet partheno-

genetisch en de populatie bestaat dus alleen uit vrouwtjes. Mannetjes van deze soorten zijn vaak wel bekend uit zuidelijker streken. Veel van de seksuele soorten kunnen zich vermoedelijk geregeld ook parthenogenetisch voortplanten. De algemene cyclus van bladwespen wijkt weinig af van andere Hymenoptera: nadat het dier uit het ei is gekropen volgen vier (mannetjes) of vijf (vrouwtjes) larvestadia, vervolgens een prepop, dan een pop en vervolgens komt het imago uit. De volwassen dieren leven enkele weken. De larvale stadia kunnen enkele weken tot enkele maanden in



▲ Larven van *Croesus septentrionalis*

▼ *Dolerus aericeps*

▶▶ *Eutomostethus ephippium*

beslag nemen. Wel is bekend dat sommige soorten als prepop of pop één tot zelfs enkele winters kunnen 'overliggen'. De overwintering vindt vrijwel uitsluitend plaats als prepop. De soorten van één genus, *Apethymus*, overwinteren als ei.

**Ecologie**

Bladwespen leven als larve van plantaardig materiaal. Veel soorten hebben vrijlevende larven, maar een levenswijze

als galvormer, tak-, halm- of bladmineerder komt in bepaalde groepen veel voor. Het vraatbeeld van soorten met vrijlevende larven is divers. Sommige soorten (bv. *Caliroa*) skeletteren de bladeren door alleen het bladmoes aan de onderzijde van de bladeren te eten, terwijl andere soorten gewoon happen van bladeren nemen. Volwassen bladwespen eten voornamelijk pollen of nectar, maar er zijn soorten die ook andere insecten eten. Bladwespen kunnen economisch schade aanrichten doordat er soorten zijn die van fruit leven (vooral het genus *Hoplocampa*). Daarnaast zijn er soorten die leven op den, lariks en spar en zij kunnen incidenteel in bosbouwmonocultures economische schade aanrichten. Onder tuinliefhebber zijn bladwespen soms gevreesd omdat sommige soorten leven op rozen en gekweekte salomonszegel.

**Diversiteit**

In totaal zijn 5511 soorten beschreven (ECATSYM 2010), terwijl er nog veel onbeschreven soorten zijn. In Nederland zijn 423 gevestigde soorten vastgesteld (A.W.M. Mol pers. obs.) en kunnen nog ongeveer 60-70 soorten verwacht worden (TAEGER ET AL. 2006, A.W.M. Mol pers. obs.).

**Voorkomen**

Zandige regio's, zowel de duinen als de hogere zandgronden en het rivierengebied, en het Zuid-Limburgse heuvellandschap zijn het rijkst aan soorten. Er zijn locaties in Nederland met veel vegetatiestructuur en plantensoorten waar



▶ Bladmijn van *Fenusa pumila*

▶▶ Larve van *Tenthredo mandibularis*



wel 100 verschillende soorten gevonden zijn in een malaiseval. Vermoedelijk zijn twee soorten uit Nederland verdwenen: *Tenthredo neobesa* en *Pachynematus gebysi*. Dit komt waarschijnlijk doordat hun biotoop, respectievelijk kalkgrasland en natte beekdalen met adderwortel, grotendeels is verdwenen en in kwaliteit is achteruitgegaan door vermessing en verdroging. Door een toename in waarnemersactivi-

teit en toegenomen taxonomische kennis konden sinds 1980 ongeveer 60 soorten aan de Nederlandse lijst worden toegevoegd; dit zijn dus niet echt recent gevestigde soorten.

#### Determinatie

ENSLIN 1912-1917, 1914, BERLAND 1947, BENSON 1951-1958, MUCHE 1967-1970, ZHELOCHOVTSEV 1988.

Animalia ► Arthropoda (fyllum) ► Pancrustacea (subfyllum) ► Hexapoda (klasse) ► Insecta (subklasse) ► Hymenoptera (orde) ► Ichneumonidae (familie)

### ICHNEUMONIDAE - ICHNEUMONIDEN

C.J. (KEES) ZWAKHALS

NEDERLAND 1556 gevestigd, nog honderden verwacht  
WERELD 23.773 beschreven

Ichneumoniden (of gewone sluipwespen) vormen de soortenrijkste familie binnen de vliesvleugeligen (Hymenoptera). De larven leven parasitair in of op insecten en spinnen. Deze dieren hebben vaak een langgerekt lichaam en de vrouwtjes bezitten een (soms zeer lange) ovipositor (legboor). Deze ovipositor bestaat uit een deel dat de eieren legt en twee beschermende delen daar omheen. Uit dezelfde ovipositor kan soms ook gif worden gespoten om de gastheer tijdelijk te verlammen of in sommige gevallen om vijanden af te weren. Ichneumoniden verschillen van andere wespen doordat hun antennen vaak 16 of meer leden hebben in plaats van 13 of minder. Alle soorten zijn terrestrisch, behalve *Agriotypus armatus* die parasiteert op de larven van kokerjuffers (Trichoptera) in stromende beken.

#### Cyclus

Ichneumonidae leggen hun eieren in of op een gastheer, vaak de larve van een ander insect zoals een vlinder, een andere vliesvleugelige en soms de larve van een kever. Zelfs zijn er enkele soorten die spinnen parasiteren. Daarbij is bijna altijd sprake van één parasietlarve per gastheer. Een uitzondering op die regel wordt onder andere gevormd door gregaire parasieten in eicocons van spinnen. Met een gespecialiseerde lange ovipositor kunnen sommige soorten doordringen in hout of in gallen om daarin versholene gastheren te bereiken. Zoals bij de Hymenoptera in het algemeen het geval is kunnen er twee typen eieren gelegd worden: eieren die bevrucht zijn door mannetjes en die nieuwe vrouwtjes worden (diploïd – met een dubbele set chromosomen) en onbevruchte eieren die resulteren in mannetjes (haploïd – met een enkele set chromosomen). In enkele gevallen vindt

ongeslachtelijke voortplanting plaats en kent een soort alleen vrouwtjes. De larve die uit het ei komt zal uiteindelijk de gastheer leeg zuigen en doden, waarna de verpopping naar een imago plaatsvindt. Deze levenscyclus van ei tot imago kan in enkele weken worden afgerond en dan zijn meerdere generaties per jaar mogelijk, maar kan ook bijna één of zelfs meerdere jaren duren. Dit laatste is bijvoorbeeld het geval bij houtbewonende larven.

De ontwikkeling van de parasitoïde larve verloopt vaak nogal schoksgewijs. Aanvankelijk neemt de jonge larve nauwelijks

▼  
*Cratichneumon culex*

◀◀  
Sluipwesplarve als ectoparasiet bij strekspinn vlak voor 'de grote slurp'

▼▼  
Pop van Campopleginae





▲ *Gelis meigenii*

▶ *Sphinctus serotinus*  
met rups van *Apoda limacodes*

▶▶ *Hyposoter carbonarius*



voedsel op en kan de gastheer normaal verder leven en groeien. Tot de gastheer groot genoeg is en de sluipwesplarve in enkele dagen de gastheer leeg zuigt ('de grote slurp'). Zo gaat het bijvoorbeeld bij ectoparasitoïden op spinnen die als jonge larve op de spin overwinteren en deze ten slotte in twee dagen leeg zuigen. Bij vele endoparasitoïden van rupsen gaat het ook zo, waarbij de ontwikkeling van de sluipwesplarve pas begint als de rups verpopt is. Voor sterk gespecialiseerde soorten geldt dat ze meestal maar één generatie per jaar produceren.

#### Ecologie

De larve leeft als parasitoïd in of op insectenlarven of in poppen of op spinnen (de gastheren worden besproken door AUBERT 1969, 1978, 2000). In deze hoedanigheid spelen ze dus een belangrijke rol in ecosystemen, omdat ze betrokken zijn bij de regulatie van de populatiegrootte van allerlei geleedpotigen.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 23.773 soorten beschreven (YU ET AL. 2008), terwijl er zeker nog honderden onbeschreven soorten zijn. Voor Nederland zijn 1556 gevestigde soorten vastgesteld, terwijl er nog een paar honderd te verwachten zijn (DEN HOED 1961, SMITS VAN BURGST 1918, TEUNISSEN 1947, 1948, 1972, C.J.



Zwakhals pers. obs.). Ongeveer 100 soorten zijn op basis van Nederlandse exemplaren beschreven.

#### Voorkomen

De duinen, hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn de soortenrijkste plekken voor Ichneumonidae. Door de geringe onderzoeksintensiteit naar sluipwespen is er weinig te zeggen over veranderingen in de Nederlandse fauna.

#### Determinatie

PERKINS 1959, 1960, TOWNES 1969A, 1969B, 1970, 1971, GAULD & MITCHELL 1977, FITTON ET AL. 1988.

Animalia ▶ Arthropoda (fylum) ▶ Pancrustacea (subfylum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hymenoptera (orde) ▶ Formicidae (familie)

### FORMICIDAE - MIEREN

ANDRÉ J. VAN LOON, PETER BOER & JINZE NOORDIJK

NEDERLAND 75 gevestigd (waarvan 9 exoten)  
WERELD 14.095 beschreven

Kenmerkend voor mieren is het kastensysteem, waarbij de meeste individuen, de werksters, ongevleugeld zijn, terwijl de mannetjes en vrouwtjes (toekomstige koninginnen) gevleugeld zijn; actief eierleggende koninginnen zijn weer ongevleugeld. Tussen het borststuk en het achterlijf bevinden zich een of twee knopen. Het eerste antennelid is opvallend lang. Mieren zijn sociale insecten; ze leven over het algemeen met veel individuen samen in een nest. Alle soorten zijn terrestrisch. In Nederland hebben de meeste soorten een nest in de grond en een enkele soort in bomen (zie ook HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

#### Cyclus

De levenscyclus van mieren verloopt van ei, larve, via een (soms naakte) pop naar imago. Deze insecten leven sociaal in een nest, waar de imago's de onvolwassen stadia verzorgen. Eén of meer koninginnen zorgen voor de eiproduktie, terwijl de werksters zorgen voor de bouw van het nest, voedsel en de verzorging van het broed. Een nestpopulatie produceert meestal eens per jaar een nieuwe generatie geslachtelijke dieren: gevleugelde mannetjes en vrouwtjes (koninginnen). Tijdens een, soms massale, bruidsvlucht of zwermvlucht ontmoeten de mannetjes en vrouwtjes van

verschillende nesten elkaar voor de paring (BOOMSMA & LEUSINK 1981, NOORDIJK ET AL. 2008). De bruidsvluchten van verschillende soorten vinden in een voor elke soort specifieke periode van het jaar plaats. Bevruchte vrouwtjes ontdoen zich na de paring van hun vleugels en gaan op zoek naar een geschikte plek voor een nieuw nest. De mannetjes gaan na de paring dood. Bij verschillende soorten komen nauwelijks of geen zwermvluchten voor; de paringen vinden op de grond of in of op het nest plaats. Er zijn meerdere sociaal-parasitaire soorten, dat wil zeggen dat een koningin alleen een kolonie kan stichten met behulp van een andere mierensoort door zich in nesten van die gastheersoort te laten adopteren, de koningin daarvan te doden en haar broed te laten verzorgen door de werksters van de gastheersoort. Tevens is er in Nederland één soort, de woekermier *Anergates atratulus*, die geen werksterkaste heeft, maar alleen koninginnen en mannetjes. De *Anergates*-koningin leeft als parasiet in nesten van *Tetramorium*-soorten, waarvan de werksters voor haar broed zorgen. Ze produceert alleen nieuwe vrouwtjes en mannetjes. Bij mieren bereiken de verschillende kasten een andere leeftijd. Koninginnen kunnen enkele tot vele jaren oud worden, werksters leven waarschijnlijk vele maanden en de mannetjes slechts enkele weken. Na de paring sterven de mannetjes vaak binnen een dag.

### Ecologie

De meeste mieren zijn voor een belangrijk deel van hun voedselvoorziening aangewezen op blad-, wortel- of stamluizen. Deze worden 'gemolken' vanwege de suikerhoudende en mineraal- en eiwitrijke honingdauw. Eiwitrijke voedsel is belangrijk voor het broed en daarom bestaat een deel van het voedsel uit allerlei insecten en aas. Er zijn twee soorten waarbij slaven gehouden worden: de algemene bloedrode roofmier *Formica sanguinea* en de zeldzame amazonemier *Polyergus rufescens*. Werksters van een slaafsoort worden in het popstadium uit hun nesten geroofd en in het nest van de slaafhouder tewerkgesteld. *Polyergus rufescens* is zelfs volledig afhankelijk van de slaven voor de voedselvoorziening en verzorging van het broed. Er zijn meerdere voorbeelden van exotische tropische soorten die in warme gebouwen leven en daar soms overlast veroorzaken (BOER & VIERBERGEN 2008). De exotische plaagmier *Lasius neglectus* (VAN LOON 2009, MABELIS ET AL. 2010) en de Argentijnse mier *Linepithema humile* (BOER & BROOKS 2009) hebben zich op enkele plaatsen



buitenshuis in stedelijk gebied weten te vestigen en kunnen eveneens overlast in huizen veroorzaken doordat daar nesten worden aangelegd. In de bosbouw kunnen bosmieren *Formica* van nut zijn doordat ze insectenplagen (rupsen, etc.) kunnen voorkomen. Mierennesten kunnen ook aan allerlei andere dieren onderdak bieden. Doordat mierennesten vaak goed zichtbaar zijn en uit vele werksters bestaan, vormen dit aantrekkelijke objecten voor het betrekken van insecten bij natuurbescherming en educatie. Ze zijn belangrijk in de enthousiasmering voor insecten in het algemeen.

▲ Nestkoepel van behaarde bosmier *Formica rufa*

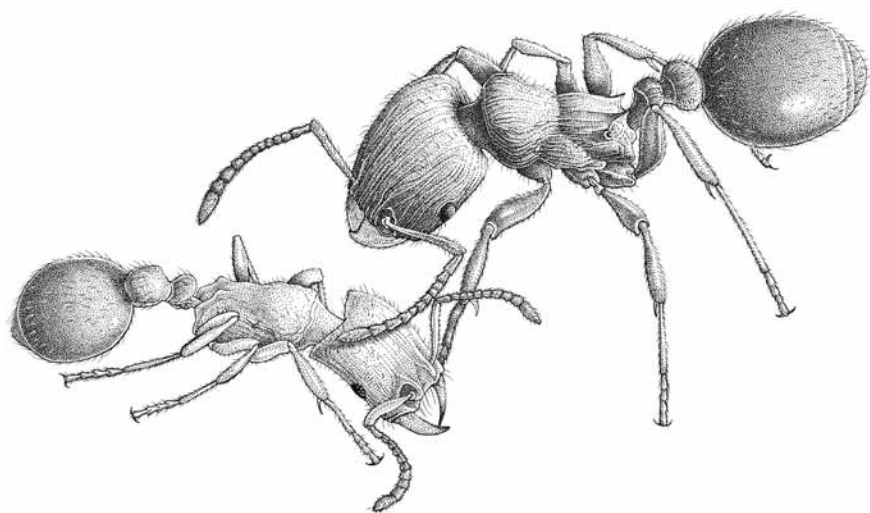


▼ Vrouwte van staafmier *Ponera coarctata*

◀◀ Gewone drentelmier *Stenamma debile*

▼ Humusmier *Lasius platythorax*





▲ Zwarte zaadmier *Tetramorium caespitum* met sabelmier *Strongylognathus testaceus*

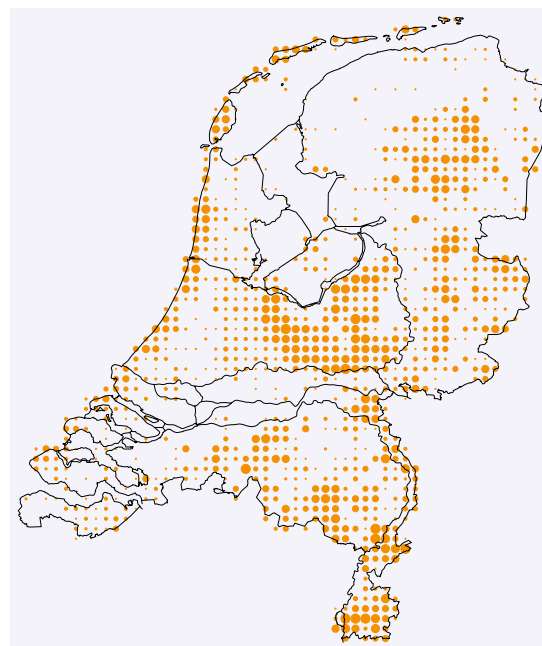
▶▶ Aantal waargenomen soorten mieren per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 34-41 soorten. Bron: EIS-Nederland.

### Diversiteit

Er zijn in totaal 14.095 beschreven mierensoorten, maar naar schatting zijn er nog zo'n 15.000 onbeschreven soorten (CALIFORNIA ACADEMY OF SCIENCES 2010). In Nederland zijn 75 gevestigde soorten vastgesteld, waarvan negen exoten (VAN LOON 2004, BOER 2010). Daarnaast zijn 66 soorten aangetroffen die niet-gevestigd zijn; het gaat hier om mieren die Nederland worden ingevoerd door de mens (BOER & VIERBERGEN 2008) of soorten waarvan de status nog niet duidelijk is. Eén soort, de kokergaststeekmier *Myrmica schenckioides*, een sociaal-parasiet, is beschreven van Nederlands materiaal en tot nu toe ook alleen nog maar in Nederland gevonden.

### Voorkomen

De duinen, hogere zandgronden en hoogvenen kunnen zeer rijk zijn aan mierensoorten (bv. VAN LOON 2004). Eén soort, de langhaarmier *Lasius citrinus*, lijkt te zijn verdwenen uit Nederland. Daarnaast gaan veel soorten achteruit, met name door biotoopvernietiging, vermessing, verdroging en



versnippering. Er zijn 13 soorten sinds 1980 nieuw gemeld voor Nederland. Een flink gedeelte hiervan komt doordat herdeterminaties van oude waarnemingen in collecties een nieuwe soort aantoonde, doordat soorten als gevolg van onderzoek gesplitst zijn in twee verschillende soorten en doordat enkele soorten naar alle waarschijnlijkheid allang in Nederland voorkwamen maar bepaalde terreinen recentelijk pas voor het eerst goed onderzocht zijn. Eén soort, de muurmier *Lasius emarginatus*, heeft mogelijk als gevolg van klimaatverandering Nederland kunnen bereiken.

### Determinatie

Genera wereldwijd: BOLTON 1994. Soorten: SCHOETERS & VANKERKHOVEN 2001, SEIFERT 2007, BOER 2010.

Animalia ▶ Arthropoda (fyllum) ▶ Pancrustacea (subfyllum) ▶ Hexapoda (klasse) ▶ Insecta (subklasse) ▶ Hymenoptera (orde) ▶ Apidae (familie)

### APIDAE - BIJEN

THEO M.J. PEETERS

NEDERLAND 350 gevestigd, nog 30 verwacht  
WERELD ca. 19.455 beschreven

Kleine tot relatief grote insecten (3-250 mm). Bijen zijn veelal behaard, waarbij de individuele haren vaak vertakt zijn. Het eerste tarslid van de achterpoot is afgeplat en breder dan de andere tarsleden. Alle soorten zijn terrestrisch en graven meestal zelf hun nesten in de bodem, in dood hout of maken gebruik van allerlei holle ruimten om in te nestelen.

### Cyclus

De mannetjes zoeken de vrouwtjes actief op voor de paring, waarna ze sterven. De vrouwtjes maken het nest en verzorgen het broed. Bij de meeste soorten maakt elk vrouwtje een eigen nest, maar er bestaat ook een breed scala aan sociaal gedrag. Zo zijn er soorten waarvan verschillende vrouwtjes binnen hetzelfde nest ieder een eigen broedcel maken. Een stap verder gaan bijensoorten waarvan de vrouwtjes een onderlinge taakverdeling hebben ontwikkeld. Dit is het sterkst ontwikkeld bij de honingbij *Apis mellifera* en hommels: deze hebben een kastensysteem met een koningin en

onvruchtbare werksters. Er bestaan ook koekoeksbijen, die hun eieren in de broedcellen van andere soorten leggen: de bij of haar larve doodt dan het ei of de larve van de gastheer. Bij koekoekshommels dringt het vrouwtje een nest van een andere hommelse soort binnen, doodt de koningin en neemt haar rol over, waardoor de werksters haar nakomelingen grootbrengen. Bijen overwinteren als larve, pop of imago. Vrijwel alle soorten hebben een eenjarige cyclus, maar verschillende soorten hebben twee generaties per jaar.

### Ecologie

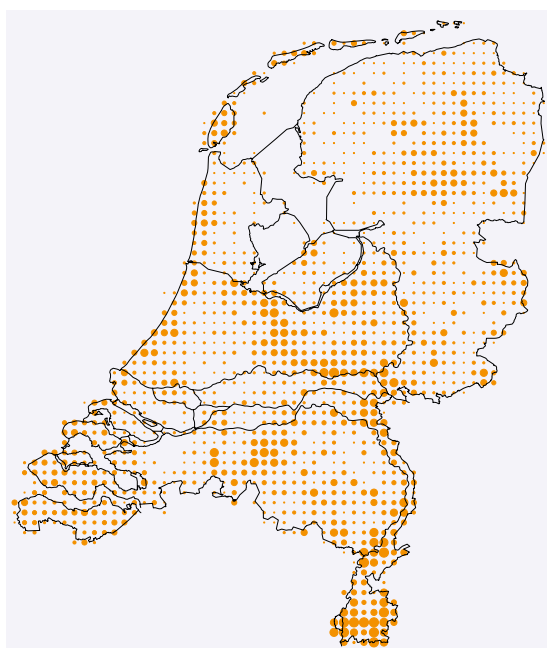
Bijen bezoeken bloemen om nectar en stuifmeel te verzamelen. De nectar gebruiken de bijen vooral voor hun eigen energievoorziening, terwijl ze het stuifmeel gebruiken als voedsel voor de larven. Veel soorten zijn kieskeurig: ze verzamelen alleen stuifmeel van bepaalde planten. Het stuifmeel wordt opgeslagen in de broedcellen van het nest, dat – afhankelijk van de soort – op uiteenlopende plaatsen gebouwd



wordt. Zo zijn er veel soorten die hun nesten graven in de bodem, maar ook soorten die nestelen in holle stengels, muurspleten of zelfs lege slakkenhuisjes. Bij de bouw van de nesten worden vaak allerlei materialen gebruikt zoals klei, steentjes en plantendelen zoals hout, hars, bladeren en plantenharen. Steken van de honingbij *Apis mellifera* kunnen pijnlijk zijn en sommige mensen kunnen er een (heftige) allergische reactie van krijgen. Bijen zijn de belangrijkste bestuivers van onze plantenwereld inclusief een groot aantal cultuurgewassen en hebben dus een essentiële ecologische en economische rol. Honingbijen *Apis mellifera* leveren was en natuurlijk honing.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn 19.455 soorten beschreven en worden er ongeveer 30.000 verwacht (MICHENER 2007). Voor Nederland zijn 350 gevestigde soorten gemeld en worden er nog zo'n 30 verwacht (NIEUWENHUIJSEN & RAEMAKERS 2009, PEETERS ET AL. 1999, en enkele losse publicaties). De soorten *Andrena batava*, *A. gelriae*, *Colletes halophilus*, *Nomada batava* en *Sphecodes perversus* zijn aan de hand van Nederlands materiaal beschreven.



#### Voorkomen

Vrijwel alle bijen zijn warmte- en droogteminnend. Het Zuid-Limburgse heuvellandschap, de hogere zandgronden en het rivierengebied zijn het rijkst aan soorten. Een geschikte bijenbiotoop ligt een groot deel van de dag in de zon en bevat voldoende bloemplanten, nestbouw materiaal en geschikte nestplekken op geringe afstand van elkaar. Vanwege deze combinatie van eisen zijn bijen dus afhankelijk van kleinschalige ('rommelige') landschappen met een mozaïek van microhabitats. Met name door biotoopvernietiging en vermessing zijn 30 soorten verdwenen uit Nederland (PEETERS & REEMER 2003, T.M.J. Peeters pers. obs.). Daarnaast zijn er vijf soorten incidenteel in Nederland aangetroffen, maar vanaf 1980 niet meer gemeld. Door klimaatverandering en met name een toegenomen aandacht voor bijen, zijn er ook enkele soorten na 1980 voor het eerst voor Nederland gemeld, het betreft ten minste een twintigtal soorten.

#### Determinatie

**Genera:** LAGET 2005, MICHENER 2007. **Soorten:** SCHEUCHL 1995, 1996, AMIET 1996, SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997, AMIET ET AL. 1999, 2001, 2004, 2007, SMIT 2004, 2009, NIEUWENHUIJSEN 2007, NIEUWENHUIJSEN & RAEMAKERS 2009. **Larven en poppen:** BANASZAK & ROMASCHENKO 1998, ROZEN 2000, 2001.



Donkere klokjeszandbij  
*Andrena pandellei*



Knautiawespbij  
*Nomada armata*



Aantal waargenomen soorten  
bijen per 5x5 km tot en met  
2009. Kwadratisch geschaald;  
grootste stip: 191-240 soorten.  
Bron: EIS-Nederland.

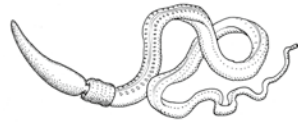


Lichte koekoekshommel  
*Bombus barbutellus*





Stekelhuidigen - Echinodermata



Hemichordata



Chordadieren - Chordata

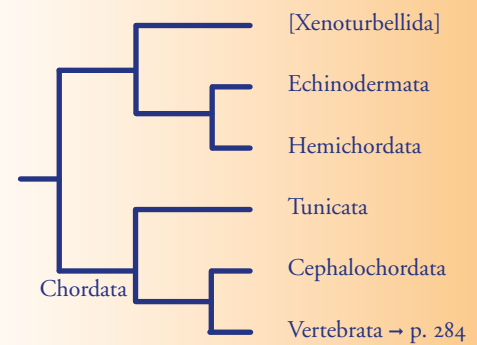
Animalia ► Deuterostomia

**DEUTEROSTOMIA**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Deuterostomia zijn de dieren waar tijdens de embryonale ontwikkeling uit de embryonale mond van het blastulastadium (de blastopore) de anus gevormd wordt, waarna een nieuwe mond ontstaat. Het zenuwstelsel ligt dorsaal in het lichaam. Moleculaire studies hebben duidelijk gemaakt dat enkele vroeger hiertoe gerekende fyta toch Protostomia zijn, namelijk de pijlwormen (Chaetognatha) en de Lophophorata (Ectoprocta, Phoronidea en Brachiopoda). Tot de Deuterostomia behoren nu de fyta Xenoturbellida, stekelhuidigen (Echinodermata), Hemichordata en chordadieren (Chordata). De Xenoturbellida omvatten twee mollusken-etende, platwormachtige soorten uit diepere wateren langs de kusten van Zweden, Noorwegen, Schotland en de Middellandse Zee. Het voorkomen in Nederland is niet erg waarschijnlijk. De stamboom van de Deuterostomia en

NEDERLAND 424 gevestigd (waarvan 47 exoten)  
WERELD 71.852 beschreven



hoofdgroepen binnen de Chordata is gebaseerd op Bourlat et al. (2006) en Mallatt & Winchell (2007).

Animalia ► Echinodermata (fyllum)

**ECHINODERMATA - STEKELHUIDIGEN**

ARJAN GITTENBERGER

Stekelhuidigen zijn bol-, ster- of worstvormige (meestal radiaal symmetrische) dieren met een kalkskelet en een water vaatstelsel. Dit wordt zowel gebruikt voor ademhaling als voor voortbeweging via uitstulpbare voetjes, de zogenaamde ambulacraalvoetjes. De stekelhuidigen worden verdeeld in vijf klassen: zeelelies (Crinoidea), zeesterren (Asteroidea), slangsterren (Ophiuroidea), zee-egels (Echinoidea) en zee-komkommers (Holothuroidea). In Nederland komen verschillende soorten zeesterren, slangsterren en zee-egels voor. Alle soorten leven in het mariene milieu.

**Cyclus**

De seksen zijn gescheiden. Bij veel soorten vindt de bevruchting extern plaats nadat de mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen in wolkjes in het water worden vrijgelaten. Vermoedelijk door een chemische prikkel (chemotaxis)

NEDERLAND 11 gevestigd  
WERELD ca. 7000 beschreven

vindt het vrijlaten van deze geslachtscellen vaak tegelijkertijd bij alle individuen binnen een gebied plaats om zo de kans op bevruchting te vergroten. Duikers in de Oosterschelde of het Grevelingenmeer nemen soms waar dat alle zeesterren hierbij tegelijkertijd, gedurende ongeveer een uur, zo hoog mogelijk op hun armen gaan staan. Zo kunnen de zeesterren optimaal van de stroming gebruik maken om hun geslachtscellen te verspreiden. Dit gebeurt meestal in zulke hoeveelheden, dat het doorzicht van het water tijdelijk verminderd wordt. Na de bevruchting ontstaat meestal een vrijlevend pelagisch larvestadium, waaruit zich relatief snel een klein individu vormt dat zich op of in de bodem vestigt en eruitziet als een volwassen dier. Naast deze geslachtelijke voortplanting kunnen sommige soorten ook ongeslachtelijk voortplanten. Dit komt vooral voor als een zeester of brokkelster door bijvoorbeeld een krab in stukken wordt geknipt, waarna de verschillende overgebleven stukken zich weer regenereren tot een compleet dier.

**Ecologie**

De meeste stekelhuidigen zijn omnivoor en/of predator, wat soms afhankelijk is van hun levensstadium. Zee-egels in Nederland zijn voornamelijk grazers die kleine algen en dieren van de stenen afschrapen. Zeesterren voeden zich vooral met tweekleppigen waaronder bijvoorbeeld mossels *Mytilus edulis*. Om een mossel open te krijgen houden ze deze tussen hun armen voor een tijd stevig dicht waardoor de mossel geen voedsel of zuurstof krijgt en uiteindelijk verzwakt. Zodra dit gebeurt trekt de zeester de mossel gedeeltelijk open en stulpt zijn 'darmen' uit over en in de mossel, waarna deze extern door de zeester wordt verteerd.

**Diversiteit**

In totaal zijn wereldwijd ongeveer 7000 soorten stekelhuidigen beschreven, maar naar verwachting komen ongeveer

▼  
*Ophiothrix fragilis*





14.000 soorten voor (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 11 gevestigde soorten vastgesteld. Hiernaast zijn 12 soorten gevonden die gevestigd zijn in Noordwest-Europa, maar in Nederland slechts incidenteel (niet-gevestigd) wordt aangetroffen.

#### Voorkomen

Alle stekelhuidigen in Nederland zijn bodembewoners. Ze komen langs de hele kust voor in vooral zout tot sterk brak water. Sommige soorten hebben een duidelijke voorkeur voor harde substraten zoals dijken, terwijl andere juist op of diep begraven in het zand leven. Behalve een waarneming van *Cucumaria frondosa* in 1899 op de stenen ten noordwesten van Texel (NH) (WOLFF 1975), zijn er nooit zoekkommers in Nederland aangetroffen. Hoewel de soorten die een ingegraven leven leiden slechts zelden worden waargenomen, kunnen ze in grote dichtheden voorkomen (VAN BRAGT & FAASSE 2005). Dichtheden van stekelhuidigen kunnen oplopen tot circa 5000 individuen per m<sup>2</sup> in de Noordzee ten noorden van Nederland (DUINEVELD & BELGERS 1994). Het aantal aangetroffen soorten en de populatiegroottes van deze soorten kunnen sterk variëren over de jaren heen. Hoewel er zeker een relatie is met de watertemperatuur in de winter, is het niet altijd duidelijk wat de oorzaak van deze variatie is. Zo is de kamster *Astropecten irregularis* sinds 1982 duidelijk teruggelopen,



maar is daar geen directe oorzaak voor aan te wijzen (GME-LIG MEYLING 1993).



Zeeappel  
*Psammechinus miliaris*

#### Determinatie

WOLFF 1975, HAYWARD & RYLAND 1995, LEEWIS 2002, VAN BRAGT & FAASSE 2005.

Animalia ► Hemichordata (fyllum)

### HEMICHORDATA

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

De Hemichordata hebben een driedelig lichaam, bestaande uit een proboscis, kraag en achterlijf (metasoma). Naast de hierna besproken klasse eikelwormen (Entero-

NEDERLAND 2 verondersteld  
WERELD 117 beschreven

ropneusta), is er een klasse van kolonievormende diertjes, de Pterobranchia, met 27 soorten in diepe zeeën (CAMERON 2010).

Animalia ► Hemichordata (fyllum) ► Enteropneusta (klasse)

### ENTEROPNEUSTA - EIKELOWORMEN

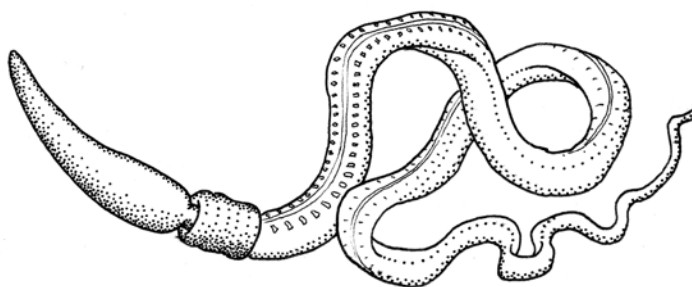
JAAP VAN DER LAND

Ongesegmenteerde kleine tot grote (5 cm-2,5 m) wormen bestaande uit een eikelvormige proboscis ('slurf'), een kraag en een langwerpig lichaam met enkele tientallen kieuwspleten. Alle soorten leven in het mariene milieu.

#### Cyclus

Eikelwormen hebben gescheiden geslachten. Enkele soorten zijn echter in staat tot ongeslachtelijke voortplanting. De volwassen wormen leven in een gang op de zeebodem. De bevruchting vindt buiten het lichaam plaats. Het vrouwtje zet grote hoeveelheden eieren af op de bodem in een gelatineuze massa waarna ze worden bevrucht door de zaadcellen. Bij de meeste soorten zijn er planktonische larven (tornaria) die kunnen zwemmen met behulp van cilia. De larve ontwikkelt zich tot volwassen dier, vestigt zich op de bodem en begint een holletje in de grond te graven. Enkele soorten hebben geen larvale stadia en komen als een kleine worm uit het ei (directe ontwikkeling).

NEDERLAND 2 verondersteld  
WERELD 90 beschreven



#### Ecologie

Eikelwormen eten allerlei organisch afval (detritus). Sommige soorten nemen bodemmateriaal op, waar ze het voedsel uithalen. Andere soorten gebruiken mucus rond hun proboscis om voedseldeeltjes uit het water halen en naar hun mond te transporteren.



Eikelworm

**Diversiteit**

Wereldwijd zijn 90 soorten beschreven (CAMERON 2010). Er zijn eikelwormen langs de Nederlands kust verzameld, maar deze zijn nooit op naam gebracht (J. van der Land pers. obs.). Er worden twee soorten verwacht: *Harrimania kufferi* en *Glossobalanus marginatus* (HAYWARD & RYLAND 1990, VAN DER HORST 1927).

**Voorkomen**

Eikelwormen leven in U-vormige buizen in zand en modder op de zeebodem. Over het algemeen zijn ze op allerlei dieptes te vinden, van de kustregio tot aan de diepzee.

**Determinatie**

VAN DER HORST 1927, HAYWARD & RYLAND 1990.

Animalia ► Chordata (fylum)

**CHORDATA - CHORDADIEREN**

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 413 gevestigd (waarvan 47 exoten)  
WERELD 64.733 beschreven



Manteldieren - Tunicata



Lancetvisjes - Cephalochordata



Gewervelde dieren - Vertebrata

Chordadieren hebben, tenminste in het larvale stadium en in de basale groepen, een staart en een notochord of

chorda. De chorda is een dorsale streng van stevig vezelachtig weefsel. Binnen de chordadieren worden drie subfyla onderscheiden: manteldieren (Tunicata of Urochordata), lancetvisjes (Cephalochordata), en gewervelde dieren (Vertebrata). Deze worden hierna besproken. De verwantschappen tussen deze subfyla worden hierboven in de stamboom bij de Deuterostomia aangegeven.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Tunicata (subfylum)

**TUNICATA (UROCHORDATA) - MANTELDIEREN**

ARJAN GITTENBERGER

NEDERLAND 16 gevestigd (waarvan 6 exoten)  
WERELD ca. 2760 beschreven

De meeste manteldieren zijn sessiel en zijn omgeven door een mantel van cellulose. Manteldieren worden verdeeld in de klassen zakpijpen (Ascidiacea) en mantelvisjes (Larvacea of Appendicularia). Zakpijpen zijn solitair of kolonievormend. In Nederland bestaan solitaire soorten die slechts een paar millimeter groot worden en soorten die tot 20 cm hoog kunnen worden. Kolonievormende soorten kunnen meerdere vierkante meters van de bodem bedekken. Elk individu heeft één instroomopening. Terwijl solitaire soorten één uit-

stroomopening per individu hebben, worden de uitstroomopeningen bij veel kolonievormende soorten vaak door meer individuen gedeeld. In het larvale stadium zijn manteldieren, net als lancetvisjes, in het bezit van een chorda, die aan een ruggegraat doet denken. Hun staart met deze chorda verliezen de zakpijpen echter op het moment dat het vrijzwemmende larvale stadium zich op de bodem vestigt. Mantelvisjes daarentegen blijven als volwassen dier vrijlevend in het plankton, en bezitten de staart gedurende hun hele leven. Ze

► *Botrylloides violaceus*

►► Embryo van *Ciona*



maken vaak een huisje van slijm, dat ze bij verstoring verlaten. Nederlandse mantelvisjes hebben een lichaamslengte van 0,5-2,5 mm (zonder staart of huisje), de staart kan tot viermaal zo lang zijn. Manteldieren leven in zee.

#### Cyclus

Manteldieren zijn tweeslachtig (hermafrodit) wat betekent dat elk individu zowel mannelijke als vrouwelijke geslachtsorganen heeft. Bij veel soorten vindt de bevruchting extern plaats doordat zowel mannelijke als vrouwelijke geslachtscellen in het water worden vrijgelaten. Bij sommige soorten, vooral de kolonievormende, worden alleen de mannelijke geslachtscellen in het water geloosd, waarna de bevruchting intern plaats vindt. Na de bevruchting vormt zich een kleine zwemmende larve die na enkele minuten tot weken, afhankelijk van de soort, tegen de bodem aan botst. Naast geslachtelijke voortplanting zijn verschillende soorten ook in staat tot ongeslachtelijke voortplanting door middel van kolonievorming of het afsnoeren van gedeeltes van het lichaam.

#### Ecologie

Manteldieren filteren plankton uit het zeewater. Via een instroomopening pompen zakpijpen actief water hun lichaam in, waarna ze dit door een filterende wand die is voorzien van bloedvaten weer naar de uitstroomopening duwen. Daarbij wordt zuurstof opgenomen in het bloedvatstelsel en blijven voedseldeeltjes in de wand vastzitten. Deze deeltjes worden met kleine haartjes naar beneden in de maag geleid waar de vertering plaats vindt. De overgebleven afvalstoffen worden hierna via de anus weer bij de uitstroomopening uitgescheiden. Bij de mantelvisjes functioneert het slijmhuisje als filtersysteem, vaak met in- en uitstroomopeningen.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn ongeveer 2760 soorten manteldieren beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 16 gevestigde soorten vastgesteld, 13 zakpijpen en drie mantelvisjes. Onder de gevestigde soorten bevinden zich zes exoten. Daarnaast zijn vijf niet-gevestigde soorten vastgesteld, waaronder twee in Europa inheemse soorten en drie exoten.



#### Voorkomen

Zakupijpen zijn bodembewoners en mantelvisjes maken deel uit van het plankton. Ze komen langs de hele kust voor in vooral zout tot sterk brak water. De meeste zakpijpen hebben een duidelijke voorkeur voor harde substraten zoals de dijken in Zeeland en de drijvende steigers in jachthavens. Zakpijpen kunnen in dichtheden van 10.000 individuen per m<sup>2</sup> voorkomen (BUIZER 1983). De meest algemene zakpijpsoort in Nederland is de uit Japan afkomstige druipzakpijp *Didemnum vexillum* die vooral in Zeeland grote oppervlakten van de bodem volledig bedekt, waarbij hij zo goed als alles op zijn weg, zoals zeeanemonen, zeepokken en sponzen, overgroeit en zo verstikt (GITTENBERGER 2007, STEFANIAK ET AL. 2009). Mantelvisjes zijn alleen bekend uit de Oosterschelde en Waddenzee (BUIZER 1983).

#### Determinatie

MILLAR 1970, FRASER 1981, BUIZER 1983, HAYWARD & RYLAND 1995, LEEWIS 2002.

▲ *Clavelina lepadiformis*

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Cephalochordata (subfyllum)

### CEPHALOCHORDATA - LANCETVISJES

NIELS DAAN & HENK J.L. HEESSEN

NEDERLAND 1(?) gevestigd  
WERELD 33 beschreven

Enkele centimeters grote aalachtige diertjes, zonder ademhalingsorganen en bloedvatstelsel en zonder echte kop. Als voorloper van een ruggengraat is wel een rugzenuw aanwezig, en een chorda met een gesegmenteerd spierstelsel. Lancetvisjes zijn belangrijk voor ons begrip van de evolutie en morfologie van gewervelden, er is bijzonder veel onderzoek aan gedaan. Ze leven in het mariene milieu.

#### Cyclus

Lancetvisjes hebben gescheiden seksen. De eieren en spermata worden beide losgelaten in het water en de bevruchting vindt dus buiten het lichaam plaats. Uit de bevruchte eieren ontwikkelen zich vrijzwemmende larven, die na een metamorfose uitgroeien tot volwassen exemplaren.

#### Ecologie

Lancetvisjes leven ingegraven in het zand op de zeebodem, waarbij ze voedseldeeltjes uit het water filteren. Hiervoor hebben ze kleine tentakels rondom de mond die helpen bij het opnemen van water. In het verteringskanaal worden



◀ Lancetvisje  
*Branchiostoma lanceolata*

voedseldeeltjes opgenomen waarna het water weer uitgescheiden wordt.

#### Diversiteit

Wereldwijd zijn 33 soorten beschreven (CHAPMAN 2009). In Nederland is één soort vastgesteld: *Branchiostoma lanceolata* (collectie NATURALIS). Het is echter niet zeker of deze soort zich voortplant in Nederlandse wateren en dus een gevestigde soort is.

#### Voorkomen

*Branchiostoma lanceolata* komt voor in de Noordzee, maar waarschijnlijk niet dicht bij de kust (gegevens Stichting Anemoon). In zee kunnen dichtheden van 54 individuen per m<sup>2</sup> voorkomen (COURTNEY 1975).

#### Determinatie

HAYWARD & RYLAND 1990.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum)

### VERTEBRATA - GEWERVELDE DIEREN

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 396 gevestigd (waarvan 41 exoten)

WERELD 61.940 beschreven



Rondbekken - Cyclostomata



Kraakbeenvissen - Chondrichthyes



Straalvinnigen - Actinopterygii



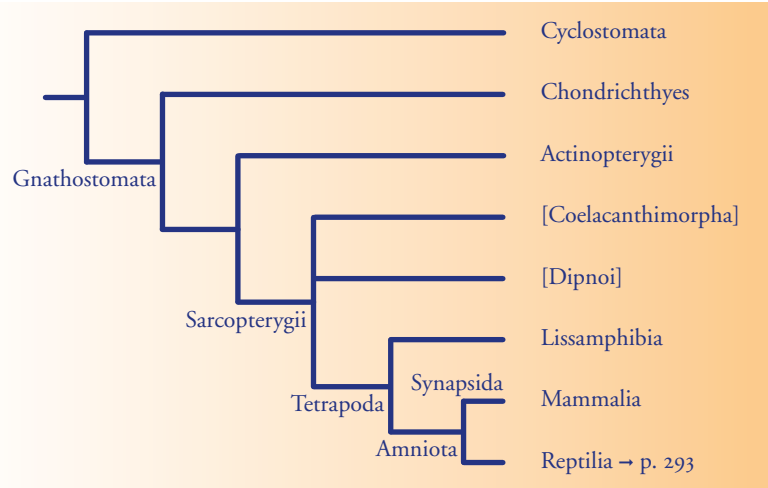
Zoogdieren - Mammalia



Amfibieën - Lissamphibia



Reptielen en vogels - Reptilia



Dieren met een inwendig skelet van kraakbeen of been; een reeks van wervels omgeeft de chorda of vervangt die. Voortbeweging vindt plaats door middel van vinnen of ledematen. Doordat het skelet goed fossiliseert, en vanwege onze belangstelling voor onze eigen verwanten, is relatief veel bekend over de evolutionaire geschiedenis van de gewervelde dieren. Modern moleculair onderzoek heeft veel van die kennis bevestigd, maar soms werden ook verrassende nieuwe inzichten opgedaan. Zo bleken de slijmprikken (Myxiniiformes) en echte prikken (Petromyzontiformes) in tegenstelling tot eerdere studies wel degelijk monofyletisch (MALLATT & WINCHELL 2007, MALLATT ET AL. 2009). De stamboom hier geeft alleen recente groepen; voor stambomen met alle fossiele groepen wordt verwezen naar de website van het 'Tree of Life'-webproject

(www.tolweb.org). De gewervelde dieren worden verdeeld in de klassen rondbekken (Cyclostomata), kraakbeenvissen (Chondrichthyes), straalvinnigen (Actinopterygii), coelacanthen (Coelacanthimorpha), longvissen (Dipnoi), amfibieën (Lissamphibia), zoogdieren (Mammalia) en reptielen en vogels (Reptilia). Coelacanthen (wereldwijd twee soorten) en longvissen (zes soorten) komen niet in Nederland voor, de overige groepen worden hierna besproken.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Cyclostomata (klasse)

### CYCLOSTOMATA - RONDBEKKEN

FRANK SPIKMANS

NEDERLAND 2 gevestigd, 1 doortrekker

WERELD 115 beschreven

Gewervelde dieren met vinnen, een naakte huid en een kraakbenig skelet. De Cyclostomata omvatten twee ordes: de niet-inlandse slijmprikken (Myxiniiformes) en de echte prikken (Petromyzontiformes). In Nederland komen drie soorten voor. Deze dieren hebben geen kaken, maar rondom de mondopening bevindt zich een grote zuignap. Op de tong staan hoornige tandjes waarmee de prik de huid van

andere vissen kan schrapen. Prikken komen in zoet en zout water voor, de voortplanting vindt plaats in zoet water.

#### Cyclus

Prikken paaien in beken en middenlopen van rivieren. Hierbij worden eieren afgezet die door het mannetje uitwendig bevrucht worden. Uit de eieren komen de larven die enkele

jaren blind in de beek of de rivier doorbrengen (ongeveer 4-8 jaar, maar soms veel langer). Na enkele jaren als larve te hebben doorgebracht metamorfoserend prikken tot een volwassen individu. De zeeprík *Petromyzon marinus* trekt dan naar de zee, de rivierprík *Lampetra fluviatilis* naar riviermondingen en kustwateren en de beekprík *L. planeri* stroomopwaarts in de beek waarin hij leeft. De zee- en rivierprík leven ongeveer drie jaren als adult voordat ze terugmigreren om te paaien en te sterven. De beekprík leeft als volwassen dier slechts enkele maanden, omdat hij na de eerste winter paait en dan sterft.

### Ecologie

De larven van prikken zijn blind en leven in de waterbodem waar ze met hun kop bovenuit steken om voedsel uit het water te filteren. Dit voedsel bestaat uit allerlei een- en meercellige waterorganismen, soms ook grotere ongewervelden en vaak ook detritus. Volwassen zeepríkken en rivierpríkken voeden zich ecto-parasitair door zich met hun kaakloze zuigmond vast te zetten op de huid van vissen, waarbij met de rasptong weefsel los wordt geschrapt. Volwassen beekpríkken hebben een gedegeneerd maag-darmstelsel en eten niet meer. Alle drie in Nederland voorkomende prikken zijn Habitatrichtlijnsoorten waarvoor speciale beschermingszones moeten worden ingericht.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn 115 soorten beschreven, 73 slijmprikken en 42 prikken (ESCHMEYER & FRICKE 2010). In Nederland zijn twee gevestigde soorten bekend: beekprík *Lampetra planeri* en rivierprík *L. fluviatilis* (DE NIE 1997). Eén soort, de zeeprík *Petromyzon marinus*, wordt wel in Nederland aangetroffen, maar heeft hier waarschijnlijk nooit paaiplaatsen gehad (niet-gevestigde soort) (DAAN 2000), al zijn er aanwijzingen dat hij zich nu wel voortplant in de Roer (VAN KESSEL ET AL. 2009).



### Voorkomen

De zee- en rivierprík worden in lage dichtheden aangetroffen in het rivierengebied en het IJsselmeer waar ze doortrekken om paaiplaatsen te bereiken (DE NIE 1997). De rivierprík, waarvan tot voor kort werd aangenomen dat deze zich in Nederland niet voortplant, blijkt op diverse locaties toch te paaien in beken en middenlopen van Nederlandse rivieren. Voor de zeeprík zijn er aanwijzingen dat voortplanting in de Roer plaatsvindt (VAN KESSEL ET AL. 2009). De beekprík komt voor in enkele schone en snelstromende beken in Gelderland, Noord-Brabant en Limburg. Daar kunnen ze in hoge dichtheden voorkomen: in de beek de Keersop (NB) zijn op een traject van 1300 m 1336 larven en adulten gevonden (NOORDIJK ET AL. 2010).

### Determinatie

SPIKMANS & KRANENBARG 2006, KOTTELAT & FREYHOF 2007.

▲ Rivierprík  
*Lampetra fluviatilis*

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Chondrichthyes (klasse)

## CHONDRICHTHYES - KRAAKBEENVISSEN

HENK J.L. HEESEN & NIELS DAAN

NEDERLAND 3 gevestigd, 20 doortrekkers  
WERELD 1170 beschreven

Gewervelde dieren met vinnen, een kraakbenig skelet en kaken. De huid is bedekt met schubben die elk een stekeltje dragen. De grootste soort, de reuzenhaai *Cetorhinus maximus*, kan een lengte van maximaal 8 m bereiken. Tot de kraakbeenvissen behoren voor zover het Nederland betreft alleen haaien en roggen (Elasmobranchii), die alle in zout en soms brak water voorkomen.

### Cyclus

Bij haaien en roggen vindt een paring met inwendige bevruchting plaats. De bevruchte eieren kunnen zich op diverse wijzen ontwikkelen. De meeste haaiensoorten zijn eierlevendbarend; de bevruchte eieren ontwikkelen zich in het vrouwtje, waarbij de jongen eerst van de inhoud van de dooierzak leven, maar later voedsel opnemen uit een baarmoederachtige eileiderwand. De meeste roggen, en ook bijvoorbeeld haaien uit het genus *Scyliorhinus*, produceren eieren in een stevig omhulsel met draadvormige aanhangels

die zich aan substraat op de bodem kunnen vasthechten. Na het uitkomen blijven deze eikapsels nog lang bestaan en spoelen niet zelden aan op het strand. Sommige soorten haaien zijn levendbarend, waarbij de jongen via een placenta voedsel opnemen. In vergelijking met de beenvissen, die meestal een enorme hoeveelheid eieren (viskuit) produceren, hebben haaien betrekkelijk weinig nakomelingen. In uitzonderlijke gevallen kunnen haaien nakomelingen voortbrengen door middel van onbevuchte eieren (parthenogenese; CHAPMAN ET AL. 2008). Veel roggen- en haaiensoorten kunnen tot wel 30 jaar oud worden. De reuzenhaai *Cetorhinus maximus* kan zelfs een leeftijd van meer dan 100 jaar bereiken.

### Ecologie

Roggen bewegen zich vaak over het bodemoppervlak en zoeken hier met hun goede reukvermogen naar voedsel: allerlei wormachtigen, weekdieren, kreeftachtigen, stekelhuidigen



▲  
Hondshaai  
*Scyliorhinus canicula*

en vissen. Ze hebben stevige tanden waarmee ze de schalen en schelpen kunnen openbreken. Ook haaien zijn meestal echte predatoren van voornamelijk vis, maar ook vogels en zoogdieren. Haaien hebben heel gevoelige zintuigen om hun voedsel te vinden. De meeste soorten hebben een uitstekend reukvermogen waarmee ze bijvoorbeeld zeer kleine hoeveelheden bloed in het water kunnen waarnemen over grote afstanden. Daarnaast kunnen ze elektrische velden waarnemen, zoals opgewekt door de zenuwen van dieren, zelfs als die zich onder het zand bevinden. Ook worden veel prooien gewoon op zicht gevangen. Naast de predatoren zijn er ook enkele haaien, zoals de reuzenhaai *Cetorhinus maximus*, die zwemmen met hun bek open en zich voeden met allerlei kleine diertjes (plankton) die ze uit het water filteren. Haaien en roggen zijn graag geziene dieren in dierentuinen. De angst die sommige mensen hebben voor haaien, met name veroorzaakt door films, is schromelijk overdreven want het aantal slachtoffers van haaien is extreem laag. In de Noordzee komen geen haaien voor die mensen aanvallen.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn 1170 kraakbeenvissen beschreven, naast haaien en roggen (Elasmobranchii - 1123 soorten) ook soorten uit de klasse draakvissen (Holocephali - 47 soorten) (ESCHMEYER & FRICKE 2010). In Nederland zijn drie gevestigde soorten: gevlekte gladde haai *Mustelus asterias*, hondshaai *Scyliorhinus canicula* en stekelrog *Raja clavata*. Daarnaast zijn er op het Nederlands deel van het Continentaal Plat nog 20 andere soorten aangetoond. Deze soorten planten zich hier niet voort (niet-gevestigde soorten), maar zonder twijfel is voor de meeste soorten de Noordzee wel een heel belangrijk leefgebied. Opvallende soorten zijn bijvoorbeeld reuzenhaai *Cetorhinus maximus* en (levendbarende) pijlstaartrog *Dasyatis pastinaca*.

### Voorkomen

Haaien zijn met name in de diepe gedeelten van de zee te vinden en de meeste roggen op de bodem van de zee, vaak aan de kust maar soms ook tot enkele kilometers diep (DAAN ET AL. 2005, KNIJN ET AL. 1993, WITTE ET AL. 1991). De aantallen zijn de laatste decennia zo sterk afgenomen door overbevissing dat aan de kust en in de Waddenzee vrijwel geen roggen meer worden aangetroffen. Vroeger werd met name op stekelrog *Raja clavata* gevestigd in de Zeeuwse wateren en de Waddenzee, waar de soort nu is verdwenen (DE VOOYS ET AL. 1991). De zee-engel *Squatina squatina* wordt als uitgestorven in de Noordzee beschouwd.

### Determinatie

SPORTVISSERIJ NEDERLAND 2006.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Actinopterygii (klasse)

### ACTINOPTERYGII - STRAALVINNIGEN

FRANK SPIKMANS, HENK J.L. HESSEN & NIELS DAAN

NEDERLAND 93 gevestigd (waarvan 12 exoten), tientallen doortrekkers  
WERELD 30.082 beschreven

Gewervelde dieren met vinnen, schubben, kaken en een benig skelet. Deze vissen hebben been- of hoornachtige stekels (lepidotrichia) die de verschillende vinnen ondersteunen. De lengte van de volwassen dieren kan variëren van 4 cm (tieldoornig stekelbaarsje *Pungitius pungitius*) tot 6 m (steur *Acipenser sturio*). Straalvinnigen vormen de soortenrijkste groep binnen de gewervelden. Ze leven in zoet, brak en zout water.

### Cyclus

Straalvinnigen planten zich geslachtelijk voort. Bij de meeste soorten zet het vrouwtje tijdens de paai eieren af die daarna door het mannetje uitwendig bevrucht worden, maar er zijn ook soorten die een inwendige bevruchting kennen en eierlevendbarend zijn (bv. puitaal *Zoarces viviparus*). Diadrome soorten migreren over vaak grote afstand naar de paaiplaatsen. Katadrome soorten, zoals de paling *Anguilla anguilla*, paaien in zee en keren terug naar zoet water om er op te groeien. Anadrome soorten, waaronder veel zalmachtigen, paaien in zoet water en groeien juist op in estuaria, langs de kust, maar ook op volle zee. Bijzonder is de eiafzet van de bittervoorn *Rhodeus amarus*, die met een lange legbuis de eitjes afzet in de kieuwholte van een mosseel, zodat ze daar gedurende de eerste weken beschermd

opgroeien. Ook zeepaardjes *Hippocampus* vertonen een zeer bijzondere voortplanting. Na een paringsdans deponeren het vrouwtje haar eieren in een soort buidel van het mannetje. Daar vindt ook de bevruchting en de ontwikkeling plaats. De meeste vissen in Nederland paaien in het voorjaar of in de zomer, maar een beperkt aantal soorten paait in de winter. De timing van de paai is afhankelijk van de temperatuur, maar ook de hoogte van de waterstand kan hierbij een rol spelen. Bij sommige soorten gaat een baltsritueel vooraf aan de eiafzet (bv. bij driedoornige stekelbaars *Gasterosteus aculeatus*). De snoek *Esox lucius* paait paarsgewijs, terwijl karperachtigen in scholen paaien. Bij de giebel *Carrasius gibelio* bestaat de populatie voornamelijk uit vrouwtjes en is sprake van gymnogenese: de zaadcellen van andere soorten stimuleren de ontwikkeling van het ei, maar er vindt geen bevruchting plaats. Uit een bevrucht ei van alle straalvinnigen ontstaat een larve. Deze voedt zich met de dooiermassa uit de dooierzak, waarop hij ongeveer één tot enkele weken kan leven. In het larvale stadium lijkt een vis nog niet op een volwassen dier. Nadat de dooierzak is opgeleerd, neemt het lichaam de vorm en proporties van de ouders aan. Nadat de zwemblaas voor het eerst is gevuld, is de vis in staat vrij te zwemmen. Vissen groeien relatief snel,

afhankelijk van temperatuur en voedselaanbod, tot ze geslachtsrijp zijn, waarna de groeisnelheid afneemt. Straalvinnigen vertonen een grote variatie in maximale leeftijd; het vetje *Leucaspis delineatus* wordt hoogstens één of twee jaar oud, terwijl een karper *Cyprinus carpio* wel 50 jaar kan worden en een steur *Acipenser sturio* meer dan 100 jaar.

### Ecologie

Vissen hebben een zeer breed voedselspectrum. Het voedsel verschilt per soort en levensstadium, maar ook per seizoen. De stand van de bek geeft al belangrijke aanwijzingen voor de voedselkeuze van soorten in de waterlaag. Zo heeft een brasem *Abramis brama* een uitstulpbare, onderstandige bek, waarmee in de bodem naar voedsel wordt gezocht, terwijl een rietvoorn *Scardinius erythrophthalmus* met zijn bovenstandige bek voedsel van het wateroppervlak pakt. Kleine dieren (macrofauna), zoals insecten, wormen, slakken en kreeftachtigen staan op het menu van veel soorten. Andere soorten, zoals snoek *Esox lucius* en veel baarsachtigen, eten vissen, amfibieën(larven) en watervogels. De grootste groep (zoetwater)vissen eet zowel dierlijk als plantaardig voedsel. Graskarper *Ctenopharyngodon idella* is een strikte planteneter en wordt soms ingezet als een biologisch bestrijdingsmiddel tegen overdadige waterplantengroei. Van de zeevissen is wijting *Merlangius merlangus* een typische viseter. Jonge kabeljauwen *Gadus morhua* eten voornamelijk kreeftachtigen, volwassen exemplaren vooral vis. Haring *Clupea harengus* is een planktoneter en tong *Solea solea* heeft een dieet dat vooral uit wormen bestaat. Zeer veel zoet- en zoutwatervissen worden door

de mens gegeten en veel vissoorten worden door sportvisser recreatief gevangen. Voor verscheidene soorten moeten op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones worden ingericht: bittervoorn *Rhodeus amarus*, elft *Alosa alosa*, fint *Alosa fallax*, zalm *Salmo salar* (alleen in zoet water), houting *Coregonus oxyrinchus* en steur *Acipenser sturio*, maar de laatste drie zijn als voortplantende soort (vermoedelijk) verdwenen uit Nederland.

### Diversiteit

Wereldwijd zijn 30.082 soorten beschreven, maar waarschijnlijk zijn er nog zo'n 9000 onbeschreven soorten (CHAPMAN 2009, ESCHMEYER & FRICKE 2010). In Nederland zijn 93 gevestigde soorten bekend, waarvan 12 exoten (DAAN 2000, VAN KESSEL ET AL. 2009, DE NIE 1997, NIJSSEN & DE GROOT 1987 en losse publicaties). Vier exoten die hier nog geen tien jaar zijn – Kesslers grondel *Neogobius kessleri*, Pontische stroomgrondel *Neogobius fluviatilis*, zwartbekgrondel *Neogobius melanostomus*, marmergroundel *Proterorhinus semilunaris* – worden toch onder de gevestigde soorten geschaard, omdat het zeer aannemelijk is dat deze dieren ons land niet meer verlaten. Naast de gevestigde soorten zijn er nog 90 niet-gevestigde soorten in Nederlandse wateren aangetroffen. Het betreft verscheidene soorten die periodiek en soms langdurig in ons land voorkomen maar zich hier niet voortplanten, zoals paling *Anguilla anguilla*, horsmakreel *Trachurus trachurus*, mul *Mullus surmuletus* en zalm *Salmo salar*. Daarnaast gaat het om dwaalgasten en incidenteel geïmporteerde soorten.



Bot  
*Platichthys flesus*



Meerval  
*Silurus glanis*



Paling  
*Anguilla anguilla*



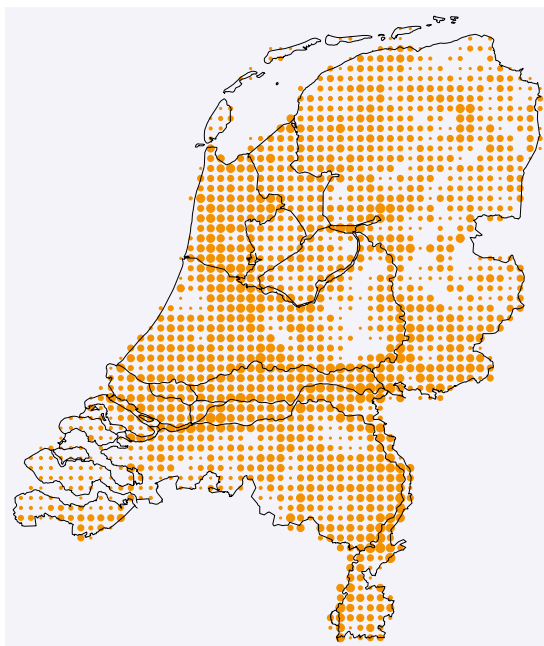
Spiering  
*Osmerus eperlanus*



### Voorkomen

Het rivieren- en getijdengebied (Waddenzee en Zeeuwse delta) en de kustzone van de Noordzee zijn het rijkst aan vissoorten. Zo zijn er kilometerhokken waar 40 soorten zijn aangetroffen. De dichtheden aan vissen kunnen flink oplopen. Voor brasem *Abramis brama* kon een dichtheid gevonden worden van ruim 500 dieren per ha (VAN KESSEL ET AL. 2009). Veel vissoorten staan onder druk door biotoopvernietiging, slechte waterkwaliteit, verstuwung van rivieren en beperkingen van de migratiemogelijkheden. Een aantal soorten is uitgestorven, zoals steur *Acipenser sturio*, vlagzalm *Thymallus thymallus* en trompetterzeenaald *Syngnathus typhle*. Vooral soorten van de grote rivieren (meestal trekkende vissen) zijn verdwenen of sterk afgenomen. Soorten als elft *Alosa alosa*, zalm *Salmo salar* en houting *Coregonus oxyrinchus*

▶ Aantal waargenomen soorten zoetwatervissen (straalvinnigen) per 5×5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 27-33 soorten. Bron: RAVON.



worden nog zeer sporadisch waargenomen. Ook in snelstromende beken gaan sommige soorten hard achteruit. In polderwateren wordt een achteruitgang van soorten als grote modderkruiper *Misgurnus fossilis* en kroeskarper *Carassius carassius* gezien. Deze soorten hebben hier te leiden onder landinrichtingsprojecten en grootschalige beheermaatregelen. Volgens de Rode Lijst zijn vijf zoetwatervissen bedreigd en zes kwetsbaar (DE NIE & OMMERING 1998). Sinds de jaren 1990 zijn veel maatregelen uitgevoerd gericht op het herstel van waterkwaliteit, optrekbaarheid van stromende wateren en een meer natuurlijke inrichting van wateren. Dit heeft onder meer geleid tot een gunstig effect op stroomminnende soorten als rivieronderpad *Cottus perifretum*, elrits *Phoxinus phoxinus* en sneep *Chondrostoma nasus*. Sinds 1980 zijn tien nieuwe soorten in Nederland gemeld. Het gaat hier uitsluitend om exoten: blauwband *Pseudorasbora parva*, blauwneus *Vimba vimba*, marmergrondel *Proterorhinus semilunaris*, Kesslers grondel *Neogobius kessleri*, Pontische stroomgrondel *Neogobius fluviatilis*, roofblei *Aspius aspius*, witvinggrondel *Romanogobio belingi*, zwartbekgrondel *Neogobius melanostomus*, Donaubrasem *Ballerus sapa* en dikkopelrits *Pimephales promelas*. Van enkele soorten is het vrij zeker dat ze Nederland bereikt hebben door het aangelegde Rijn-Main-Donaukanaal (LEUVEN ET AL. 2009). Voor 1980 hebben ook al veel exoten zich gevestigd in Nederland. De samenstelling van de visfauna in de binnenwateren wordt sterk beïnvloed door deze exoten, met vaak nadelige gevolgen voor de inheemse visfauna. Binnen enkele jaren is de zwartbekgrondel *Neogobius melanostomus* in het benedenriviereengebied één van de meest talrijke soorten geworden. Ook Kesslers grondel *Neogobius kessleri*, marmergrondel *Proterorhinus semilunaris* en Pontische stroomgrondel *Neogobius fluviatilis* breiden zich snel uit over heel Nederland.

### Determinatie

SPIKMANS & KRANENBARG 2006, KOTTELAT & FREYHOF 2007.

Animalia ▶ Chordata (fylum) ▶ Vertebrata (subfylum) ▶ Lissamphibia (klasse)

### LISSAMPHIBIA - AMFIBIEËN

RAYMOND C.M. CREEMERS & JEROEN J.C.W. VAN DELFT

NEDERLAND 17 gevestigd (waarvan 1 exoot)  
WERELD 6515 beschreven

Gewervelde, koudbloedige dieren met een naakte, relatief gladde huid. Amfibieën hebben een landfase en een aquatische fase. Dieren in landfase en volwassen dieren die zich in het water voortplanten hebben twee paar loop- of zwempoten en longen, enkele soorten kunnen deels ook door de huid ademen. Larvale stadia hebben kieuwen. De naam Lissamphibia wordt voor de recente amfibieën gebruikt, de naam Amphibia slaat op de grotere groep inclusief de uitgestorven verwanten. Amfibieën zijn algemeen in het terrestrische milieu en zoetwatermilieu, bij uitstek op de overgangen daartussen. Ze ontbreken in mariene milieus vanwege te hoge zoutgehalten.

### Cyclus

Na of tijdens de paring worden eieren gelegd, die doorgaans in het water tot ontwikkeling komen. Eieren worden individueel gelegd (salamanders) of in snoeren of klompen.

Sommige soorten hebben enige broedzorg; ze laten de eieren tot ontwikkeling komen in het moederlichaam (vuursalamander *Salamandra salamandra*) of dragen de eieren met zich mee (vroedmeesterpad *Alytes obstetricans*). De eieren ontwikkelen zich tot vrijzwemmende larven en deze metamorfoserende uiteindelijk tot juveniele dieren. Deze juvenielen leven voortaan op het land en keren meestal pas terug naar het water als ze uitgegroeid zijn tot volwassen dieren. Van de honderden tot duizenden eieren die elk jaar gelegd worden zijn er slechts enkele die het volwassen stadium bereiken. Amfibieën in hun jongste levensstadia vormen dan ook belangrijk bulkvoedsel voor andere dieren. Volwassen individuen worden doorgaans drie tot zeven jaar oud, met incidentele uitschieters naar bijvoorbeeld 20 jaar (vuursalamander *Salamandra salamandra*). Individuen van de meeste soorten halen dit echter niet en worden maximaal 10-15 jaar, maar vaak veel minder oud.





◀◀ Larve van bastaardkikker  
*Rana klepton esculenta*

◀ Kleine watersalamander  
*Lissotriton vulgaris*

◀◀ Rugstreeppad  
*Bufo calamita*

**Ecologie**

Het voedsel van kikker- en paddenlarven bestaat hoofdzakelijk uit plantaardig materiaal (algen), in de latere larvale stadia soms aangevuld met dierlijk voedsel. Gemetamorfoseerde dieren leven van ongewervelden, sommige grote exemplaren eten bij uitzondering ook wel gewervelden (amfibieën, muizen en zeer incidenteel vogels). Salamanderlarven eten macrofauna en de volwassen salamanders ongewervelden. Door hun koudbloedigheid kunnen amfibieën perioden met een gering voedselaanbod vaak goed overleven. Voor kamsalamander *Triturus cristatus* en geelbuikvuurpad *Bombina variegata* moeten op grond van Europese regelgeving (de Habitatrichtlijn) speciale beschermingszones ingesteld worden.

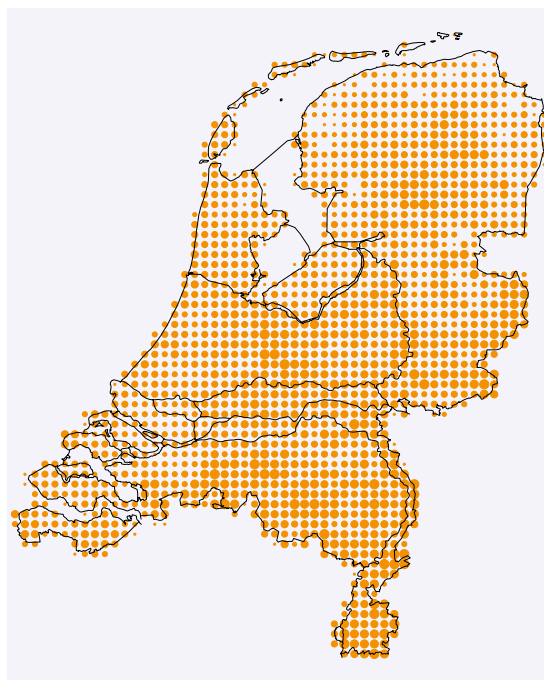
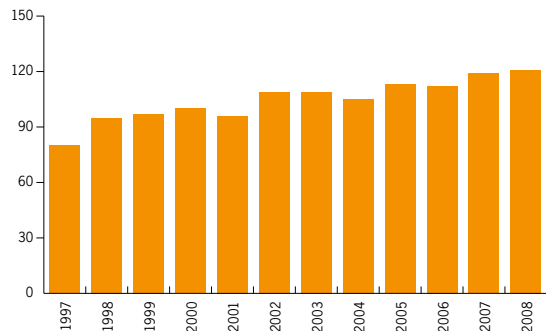
vestigde soorten bevindt zich één exoot, Italiaanse kamsalamander *Triturus carnifex*, die in 2001 voor het eerst ontdekt is maar mogelijk al enige decennia aanwezig was (BOGAERTS ET AL. 2001).

**Voorkomen**

Het meest individuen- en soortenrijk zijn de hogere zandgronden (inclusief hoogveen), het rivierengebied en Zuid-Limburg. Laagveen en zeeklei kunnen ook individuenrijk zijn, maar met name zeeklei is vrij soortenarm. Het maximumaantal soorten amfibieën per 5x5km-hok bedraagt 12, een aantal dat alleen in de Meinweg (LI) gehaald wordt. Vier procent van de uurhokken bevat momenteel negen of

**Diversiteit**

In totaal zijn er nu ruim 6500 soorten beschreven (AMPHIBIAWEB 2010). Met name in de tropen leven nog veel niet beschreven soorten, in combinatie met verwachte taxonomische herzieningen wordt geschat dat er tegen de 15.000 soorten amfibieën bestaan (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn 17 gevestigde soorten, waaronder één hybride (bastaardkikker *Rana klepton esculenta*) die zich in vele opzichten als soort gedraagt (CREEMERS & VAN DELFT 2009). Onder de ge-



◀ Aantal waargenomen soorten amfibieën per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 11-12 soorten. Bron: RAVON.

◀◀ Trenddiagram amfibieën. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: RAVON & CBS.



▲  
Vuursalamander  
*Salamandra salamandra*

meer soorten, deze liggen vooral in natuurgebieden in het zuiden en oosten van Nederland. In topgebieden met tien voortplantingswateren per km<sup>2</sup> komen soms enkele duizenden salamanders voor (LENDERS 1996). De achteruitgang in verspreiding en aantallen is het grootst voor soorten als geelbuikvuurpad *Bombina variegata* en boomkikker *Hyla arborea*. Deze soorten lijken door adequate beheermaatregelen voorlopig gered van uitsterven. Voor de boomkikker worden in de Achterhoek veel successen geboekt, maar de populatie van de geelbuikvuurpad in Nederland blijft zorgwekkend klein. Ook de knoflookpad *Pelobates fuscus* kent een sterke

achteruitgang; meer nog dan beide andere soorten heeft deze te lijden van versnippering. Amfibieën worden vooral bedreigd door verdroging en biotoopvernietiging, door hun geringe kolonisatievermogen zijn ze bovendien erg gevoelig voor versnippering. Een verbeterde waterkwaliteit, poel-aanleg en meer natuurvriendelijke oevers hebben met name voor groene kikkers positief effect gehad; geelbuikvuurpad en boomkikker profiteren van soortgerichte beschermingsmaatregelen. Vooral in het geval van de boomkikker hebben vaak ook andere soorten daarvan geprofiteerd.

Enkele exoten zijn als potentieel nieuwe soorten voor de Nederlandse lijst te verwachten. Hoewel enkele vrijgelaten exoten af en toe worden gemeld, zijn er geen bewijzen dat deze zich succesvol voortplanten, behalve bij de Italiaanse kamsalamander *Triturus carnifex*. Van de Amerikaanse brulkikker *Rana catesbeiana* is eenmaal succesvolle voortplanting geconstateerd, maar deze populatie is uitgeroeid. De Amerikaanse brulkikker is in Nederland nooit aangeslagen, maar rukt nu wel op vanuit Vlaanderen en heeft bijna de Nederlandse grens bereikt. De springkikker *Rana dalmatina* zit nu op ongeveer 15 km van de Nederlandse (Limburgse) grens (VAN BUGGENUM ET AL. 2009). Deze soort zou theoretisch in 10-20 jaar Nederland kunnen bereiken. Groene pad *Bufo viridis* zit nog iets verder weg (ca. 20 km); de kans dat deze Nederland zal bereiken wordt kleiner ingeschat.

#### Determinatie

NÖLLERT & NÖLLERT 2001, ARNOLD & OVENDEN 2002, VAN DIEPENBEEK & CREEMERS 2006, STUMPEL & STRIJBOSCH 2006, GLANDT 2009, KWET 2009.  
Geluiden-cd's: NABU, LANDESVERBAND BRANDENBURG 1995, ROCHE 1997, CREEMERS & VAN DELFT 2009.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Mammalia (klasse)

#### MAMMALIA - ZOOGDIEREN

JASJA DEKKER & JOHAN THISSEN

NEDERLAND 71 gevestigd (waarvan 11 exoten)  
WERELD 5416 beschreven

▼  
Beverrat  
*Myocastor coypus*

▶▶  
Bosmuis  
*Apodemus sylvaticus*

Gewervelde warmbloedige dieren met twee paar loop- of zwempoten (één paar bij walvissen), haren (welke weer zijn verdwenen bij walvissen) en melkklieren. Zoogdieren komen voor in het terrestrische, mariene en aquatische milieu. Vleermuizen zijn de enige vliegende zoogdieren in Nederland. Walvissen en dolfinen leven in het water. De zeehonden, muskrat *Ondatra zibethicus*, beverrat *Myocastor*

*coypus*, bever *Castor fiber*, otter *Lutra lutra*, Amerikaanse nerts *Neovison vison* en waterspitsmuis *Neomys fodiens* leven deels op het land, deels in het water.

#### Cyclus

Na de paring ontwikkelt de foetus zich in de baarmoeder. Bij een aantal groepen komt uitgestelde implantatie van de



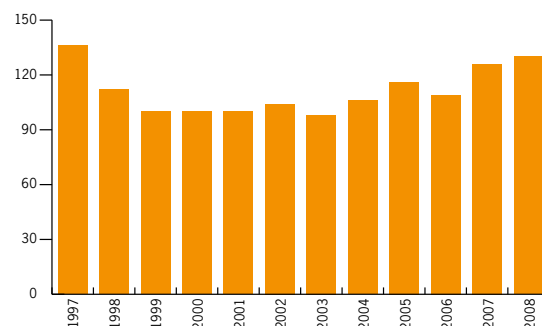


foetus (enkele marterachtigen en ree *Capreolus capreolus*) of uitgestelde bevruchting van de eicel (vleermuizen) voor. Alle in Nederland voorkomende zoogdieren zijn levendbarend en de jonge dieren worden door de moeder gezoogd. Bij walvissen en dolfinen worden de jongen in het water geboren. Bij de kleinere dieren (bv. knaagdieren, konijn *Oryctolagus cuniculus* en kleine marterachtigen) worden de vroegste nakomelingen al geslachtsrijp in het jaar waarin ze zijn geboren, bij de meeste overige soorten na één of twee jaar. Zeezoogdieren worden nog later geslachtsrijp. Egel *Erinaceus europaeus*, hamster *Cricetus cricetus*, vleermuizen en slaapmuizen hebben een winterslaap. De laatste twee groepen kunnen ook 's zomers in torpor gaan, maar dan voor uren tot dagen. Insecteneters, knaagdieren, haas *Lepus europaeus* en konijn worden maximaal vijf jaar oud. Roofdieren worden in het wild tot 15 jaar, vleermuizen tot 20 jaar, en hoefdieren worden 5-25 jaar oud. Walvissen kunnen lang leven, tot wel 80 jaar.

**Ecologie**

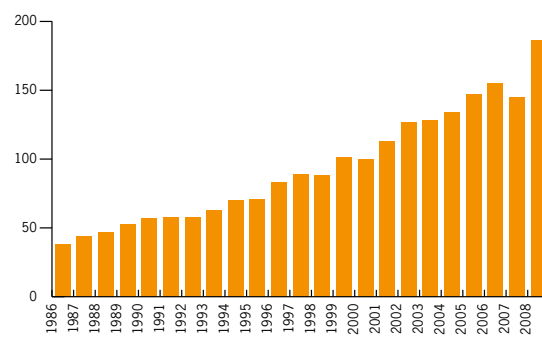
Vrijwel alle soorten hebben een min of meer ruim dieet, waarbij ze opportunistisch gebruik maken van wat voorhanden is. Twee groepen eten insecten (vleermuizen en insecteneters), andere zijn plantenetters (hoefdieren, woelmuizen, haas *Lepus europaeus* en konijn *Oryctolagus cuniculus*), een aantal is alleseter (ratten en ware muizen) en een aantal vleeseter (walvissen en roofdieren). Enkele soorten zijn qua voedsel sterk gespecialiseerd; bijvoorbeeld de waterspitsmuis

*Neomys fodiens* eet bijna exclusief in het water levende ongewervelden en de bever *Castor fiber* eet voornamelijk houtige gewassen. Hoefdieren, met name wild zwijn *Sus scrofa* en edelhert *Cervus elaphus*, en knaagdieren kunnen



- ◀◀ Bruinvis *Phocoena phocoena*
- ▲ Egel *Erinaceus europaeus*

Trenddiagram dagactieve zoogdieren (eekhoorn, haas, konijn, ree en vos). Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: Zoogdiervereniging & CBS.



▲ Trenddiagram vleermuizen. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: Zoogdiervereniging & CBS.

- ◀◀ Grijze zeehond *Halichoerus grypus*
- ▼ Konijn *Oryctolagus cuniculus*



**Tabel**

Veranderingen in de Nederlandse zoogdierfauna. Het jaar van eerste of laatste waarneming wordt gegeven. Bronnen: BROEKHUIZEN ET AL. (1992) en ZOOGLIERVERENIGING VZZ (2007).

**Ontdekt door intensiever onderzoek**

tweekleurige bosspitsmuis	<i>Sorex coronatus</i>	1965
veldspitsmuis	<i>Crocidura leucodon</i>	1929
Brandts vleermuis	<i>Myotis brandti</i>	1970
Bechstein's vleermuis	<i>Myotis bechsteini</i>	1938
Nathusius' dwergvleermuis	<i>Pipistrellus nathusii</i>	1929
kleine dwergvleermuis	<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	2008
bosvleermuis	<i>Nyctalus leisleri</i>	1955
grijze grootoorvleermuis	<i>Plecotus austriacus</i>	1962
ondergrondse woelmuis	<i>Pitymys subterraneus</i>	1929
hazelmuis	<i>Muscardinus avellanarius</i>	1916
molmuis	<i>Arvicola scherman*</i>	1933

(\*in WILSON & REEDER 2005 verheven tot soort)

**Spontaan gevestigd**

grijze zeehond	<i>Halichoerus grypus</i>	1955
tweekleurige vleermuis	<i>Vespertilio murinus</i>	1977
gewone dolfin	<i>Delphinus delphis</i>	1926
witsnuitdolfijn	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	jaren 1960
witflankdolfijn	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	1967
grote bosmuis	<i>Apodemus flavicollis</i>	1975

**Ingevoerd**

wasbeer	<i>Procyon lotor</i>	jaren 1960
fret	<i>Mustela furo</i>	rond 1910
Siberische grondeekhoorn	<i>Tamias sibiricus</i>	1972
Pallas' eekhoorn	<i>Callosciurus erythraeus</i>	1998
muskusrat	<i>Ondatra zibethicus</i>	1941
damhert	<i>Dama dama</i>	uiterlijk begin 16 <sup>e</sup> eeuw
moeflon	<i>Ovis ammon</i>	1909
bruine rat	<i>Rattus norvegicus</i>	1727
zwarte rat	<i>Rattus rattus</i>	Romeinse tijd
beverrat	<i>Myocastor coypus</i>	1935
konijn	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	13 <sup>e</sup> eeuw

**Uitgestorven en opnieuw uitgezet**

bever	<i>Castor fiber</i>	1988
otter	<i>Lutra lutra</i>	2002

**Uitgestorven**

grote hoefijzerneus	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1986
kleine hoefijzerneus	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1983
mopsvleermuis	<i>Barbastella barbastellus</i>	1994
tuimelaar	<i>Tursiops truncatus</i>	1965
gewone dolfin	<i>Delphinus delphis</i>	1959



Noordse woelmuis  
*Microtus oeconomus*



Vos  
*Vulpes vulpes*

landbouwschade aanrichten. Een aantal soorten kan ook als vector dienen voor ziekten. Een aantal roofdier- en vleermuissoorten reageert sterk op hoge prooidichtheden, en heeft op die manier waarschijnlijk een bufferende werking op het ontstaan van plagen van muizen en insecten. Het zien van (met name grote) zoogdieren wordt door veel mensen ervaren als een belangrijke vorm van natuurbeleving. Zoogdieren spelen dan ook een prominente rol in natuurbescher-

ming. Soorten waarvoor aanwijzing van speciale beschermingszones vereist is op grond van de Europese Habitatrichtlijn zijn: ingekorven vleermuis *Myotis emarginatus*, Bechstein's vleermuis *M. bechsteini*, vale vleermuis *M. myotis*, meervleermuis *M. dasycneme*, mopsvleermuis *Barbastella barbastellus*, otter *Lutra lutra*, gewone zeehond *Phoca vitulina*, grijze zeehond *Halichoerus grypus*, tuimelaar *Tursiops truncatus*, bruinvis *Phocoena phocoena*, bever *Castor fiber* en de Nederlandse ondersoort van de noordse woelmuis *Microtus oeconomus arenicola*. Veel andere gevestigde zoogdieren zijn beschermd.

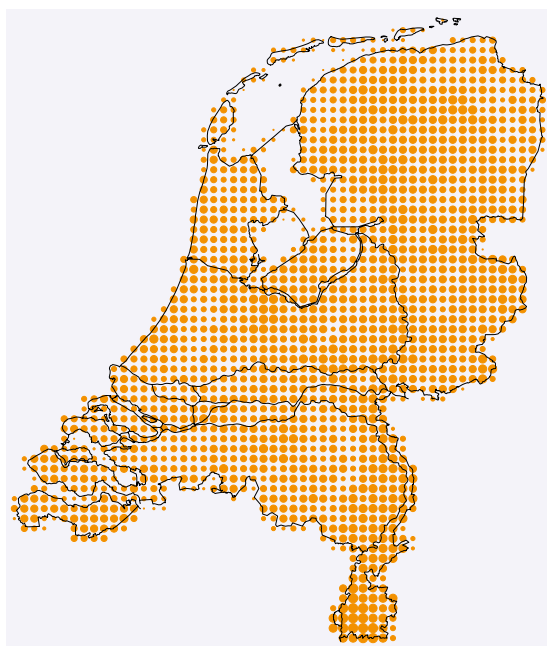
**Diversiteit**

Wereldwijd zijn 5416 soorten beschreven en er zijn nog enkele tientallen extra soorten te verwachten (CHAPMAN 2009, WILSON & REEDER 2005). In Nederland komen 71 gevestigde en 39 niet-gevestigde soorten voor (VAN BREE 1997, BROEKHUIZEN ET AL. 1992, LANGE ET AL. 2003, en losse publicaties). De landbouw- en andere huisdieren zijn niet meegeteld in deze tekst. Onder de gevestigde soorten bevinden zich 11 ingeburgerde of inburgerende exoten (zie tabel). De mens *Homo sapiens* is een van de opvallendste en meest zichtbare gevestigde zoogdiersoorten. De Nederlandse ondersoort van de noordse woelmuis *Microtus oeconomus arenicola* komt alleen in ons land voor.

**Voorkomen**

De hogere zandgronden en het Zuid-Limburgse heuvelland zijn het rijkst aan zoogdiersoorten. In een kilome-





terhok in het Geuldal bij Meerssen (LI) zijn 41 soorten waargenomen. Sinds 1758 zijn zeven soorten uit Neder-

land verdwenen: wolf *Canis lupus* (in 1869), gewone dolfin *Delphinus delphis* (1959), tuimelaar *Tursiops truncatus* (1965), grote hoefijzerneus *Rhinolophus ferrumequinum* (1986), kleine hoefijzerneus *Rhinolophus hipposideros* (1983), mopsvleermuis *Barbastella barbastellus* (1994) en otter *Lutra lutra* (1988). Belangrijke oorzaken voor het verdwijnen van deze zoogdieren waren vervolging, bio- toopvernietiging en -versnippering en klimaatverandering. Sinds lange tijd komen er nieuwe zoogdieren in Nederland te leven. Voorbeelden zijn moeflons *Ovis ammon* die in bepaalde natuurterreinen zijn uitgezet en Amerikaanse nertsen *Neovison vison* die vanuit de bont- industrie zijn ontsnapt en nu ook in het wild voorkomen. Sinds 1980 zijn twee soorten nieuw gemeld voor Nederland: Pallas' eekhoorn *Callosciurus erythraeus* (1998) en kleine dwergvleermuis *Pipistrellus pygmaeus* (2008). Deze eekhoorn is een ontsnapt huisdier en de kleine dwergvleermuis wordt pas sinds kort herkend en is dus niet echt nieuw voor Nederland (CORNELIS 2009, DIJKSTRA & DEKKER 2009).



Aantal waargenomen soorten zoogdieren per 5x5 km tot en met 2009. Kwadratisch geschaald; grootste stip: 43-53 soorten. Bron: Zoogdiervereniging.

### Determinatie

MACDONALD & BARRETT 1993, AULAGNIER ET AL. 2009, TWISK ET AL. 2010.  
Walvisachtigen: CAMPHUYSEN 1991, JEFFERSON ET AL. 1993.

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Reptilia (klasse)

## REPTILIA (SAUROPSIDA) - REPTIELEN, DINOSAURIËRS & VOGELS

ERIK J. VAN NIEUKERKEN

NEDERLAND 210 gevestigd (waarvan 17 exoten)  
WERELD 18.634 beschreven

Gewervelde, koud- of warmbloedige viervoetige dieren, waarvan de huid bedekt is met schubben of veren. Voortplanting doorgaans met eieren met een leerachtige of kalkachtige schaal. Traditioneel wordt met de term 'reptielen' deze klasse zonder de vogels aangeduid. Dat is echter geen natuurlijke, monofyletische groep omdat de vogels tot de dinosauriërs behoren, en dus een zustergroep van de krokodillen zijn. Modern fylogenetisch onderzoek heeft de theorie dat de schildpadden de meest basale groep reptielen zijn (als Anapsida tegenover Diapsida) verworpen, en heeft aangetoond dat de schildpadden zustergroep zijn van de Archosauria (IWABE ET AL. 2005). De Reptilia worden verdeeld in de hagedissen en slangen (Squamata), brughagedissen (Rhynchocephalia), schildpadden (Testudines), krokodillen (Crocodylia) en vogels (Aves). Omdat de eerste drie groepen meestal op het ordeniveau worden onderscheiden en de Aves zelf onderverdeeld zijn in vele ordes, levert zo'n fylogenetische classificatie problemen op met de Linneaanse catego-



Hagedissen en slangen - Squamata

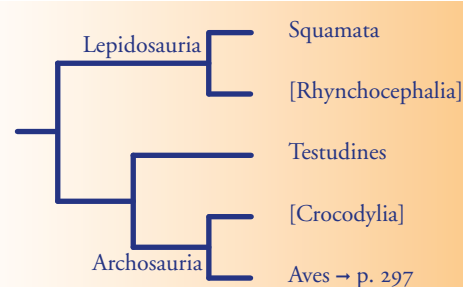


Schildpadden - Testudines



Vogels - Aves

rieën. Om die reden stelt CNAH (2010) een classificatie voor waar de Lepidosauria (= Squamata + Sphenodontida) de klasse Reptilia vormen, de schildpadden de klasse Chelonia, de krokodillen de klasse Eusuchia, als zustergroep van de klasse Aves. De brughagedissen (twee soorten in Nieuw-Zeeland) en de krokodillen (23 beschreven soorten wereldwijd) komen niet in Nederland voor.



Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Reptilia (klasse) ► Squamata (orde)

## SQUAMATA - HAGEDISSEN & SLANGEN

RAYMOND C.M. CREEMERS & JEROEN J.C.W. VAN DELFT

NEDERLAND 7 gevestigd  
WERELD 8396 beschreven

Gewervelde, koudbloedige dieren met een beschubde, verhoorde huid. Hierdoor zijn ze goed beschermd tegen uitdroging en kunnen ze onder andere ook overleven in zeer droge en hete milieus (woestijnen). De meeste vertegen-

woordigers hebben twee paar loop- of zwempoten (hagedissen), maar de slangen zijn pootloos en bij sommige hagedissenfamilies (skinken, hazelwormen, wormhagedissen) zijn de poten sterk gereduceerd. Hagedissen en slangen zijn in



▲  
Hazelworm  
*Anguis fragilis*

Nederland overwegend terrestrisch; de ringslang *Natrix natrix* kan goed zwemmen.

#### Cyclus

De cyclus verloopt van ei, juveniel, subadult naar adult. De eieren worden in het moederlichaam uitgedroogd door de levendbarende soorten (levendbarende hagedis *Zootoca vivipara*, hazelworm *Anguis fragilis*, adder *Vipera berus* en gladde slang *Coronella austriaca*), andere soorten (muurhagedis *Podarcis muralis*, zandhagedis *Lacerta agilis* en ringslang *Natrix natrix*) zijn eierlegend. Levendbarende soorten zijn in staat om rond de poolcirkel of in het hooggebergte te leven (levendbarende hagedis en adder). De jonge dieren die uit het ei kruipen zijn vrijwel altijd miniaturuitgaven van de ouderdieren. De dieren vervellen verscheidene keren. Na enkele overwinteringen bereiken de mannetjes de geslachtsrijpe leeftijd en ontwikkelen ze nog extra secundaire geslachtskenmerken. Volwassen slangen worden doorgaans drie tot vier jaar oud, met incidentele uitschieters naar 10-15 jaar. Volwassen hagedissen worden

▼  
Ringslang  
*Natrix natrix*

▶▶  
Aantal waargenomen soorten hagedissen en slangen per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 5-7 soorten. Bron: RAVON.



doorgaans drie tot zes jaar oud, met enkele uitschieters naar acht jaar (levendbarende hagedis, muurhagedis) of 12 jaar (zandhagedis). De hazelworm kan ouder worden, soms wel tot 15 jaar.

#### Ecologie

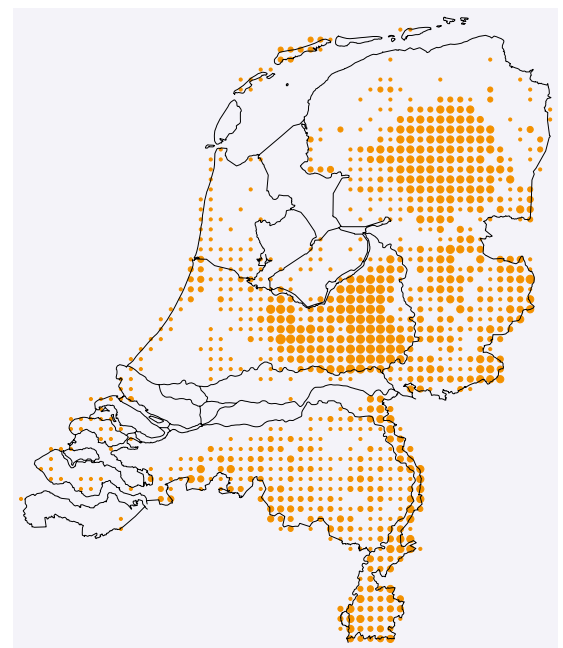
Hagedissen leven vooral van ongewervelden. Slangen eten vooral kleine knaagdieren (muizen), amfibieën, hagedissen en andere slangen. Ook kannibalisme komt incidenteel voor. Door hun koudbloedigheid kunnen hagedissen en slangen perioden met een gering voedselaanbod vaak goed doorkomen en zo dus overleven in voedselarme habitats. De adder is giftig en sinds 1885 zijn in Nederland 221 beten geregistreerd, waarvan drie met dodelijke afloop. Met name voor kinderen kunnen adderbeten fataal zijn, maar ook voor volwassenen is een adderbeet zeer pijnlijk. Dit hangt echter af van de hoeveelheid geïnjecteerd gif en de individuele reactie van personen op het gif. Ongeveer de helft van de beten heeft te maken met het vangen en vastpakken van adders. Slangen en hagedissen spelen een belangrijke rol in het natuurbeheer en op sommige plekken wordt het beheer ten dele aan deze soorten aangepast.

#### Diversiteit

In totaal zijn 8396 soorten beschreven (UETZ ET AL. 2008). In de tropen worden nog niet beschreven soorten verwacht en er wordt geschat dat er in totaal tegen de 10.000 soorten reptielen bestaan (CHAPMAN 2009). In Nederland leven zeven gevestigde soorten (CREEMERS & VAN DELFT 2009). Incidenteel worden ook losgelaten terrariumdieren aangetroffen, maar deze vormen nooit populaties.

#### Voorkomen

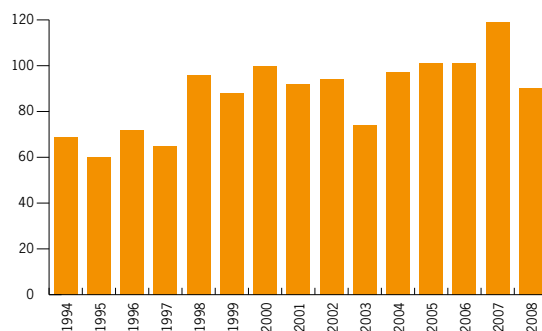
Hagedissen en slangen leven vrijwel geheel in natuurgebieden, maar soms ook in spoor- en wegbermen. Het meest individuen- en soortenrijk zijn de hogere zandgronden en vooral heide en hoogvenen. In de duinen is de di-



versiteit relatief laag ten opzichte van andere zandige gebieden, maar er kunnen wel hoge dichtheden aan zandhagedissen *Lacerta agilis* worden aangetroffen. Het maximumaantal soorten per 5x5km-hok (uurhok) bedraagt zes, een aantal dat in enkele uurhokken op de Veluwe wordt gehaald. Ook in Drenthe-Friesland, op de Utrechtse Heuvelrug en ten oosten van de Limburgse Maas (tussen Mook en de Meinweg) liggen vrij soortenrijke gebieden voor hagedissen en slangen. In de beste gebieden kunnen de dichtheden variëren van 7-16 exemplaren per ha (slangen) tot maximaal 200 exemplaren per ha (hagedissen). Hagedissen en slangen worden vooral bedreigd door verminderde habitatkwaliteit, versnippering en verdroging. Ze zijn erg gevoelig voor te grootschalig uitgevoerd beheer, vooral heidebegrazing is vaak te intensief voor hagedissen en slangen. Door hun geringe kolonisatievermogen zijn ze zeer gevoelig voor versnippering. De muurhagedis *Podarcis muralis* is het zeldzaamst en komt alleen in Maastricht (LI) voor. Deze soort is in de jaren 1980 voor uitsterven behoed en de aantallen nemen de laatste jaren weer toe. De populatie blijft echter ernstig bedreigd en gevoelig voor verstoring en wegvangen van dieren. Momenteel zijn het vooral adder *Vipera berus* en levendbarende hagedis *Zootoca vivipara* die onder druk staan door versnippering en verdroging. Zandhagedissen en muurhagedissen doen het relatief goed en profiteren in ieder geval van goede zomers en mogelijk ook van klimaatopwarming.

#### Determinatie

ARNOLD & OVENDEN 2002, VAN DIEPENBEEK & CREEMERS 2006, STUMPEL & STRIJBOSCH 2006, GLANDT 2009, KWET 2009.



▲ Zandhagedis  
*Lacerta agilis*

▲ Trenddiagram hagedissen en slangen. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: RAVON & CBS.

Animalia ► Chordata (fyllum) ► Vertebrata (subfyllum) ► Reptilia (klasse) ► Testudines (orde)

#### TESTUDINES - SCHILDPADDEN

RAYMOND C.M. CREEMERS & JEROEN J.C.W. VAN DELFT

NEDERLAND 0 gevestigd  
WERELD 313 beschreven

Gewervelde, koudbloedige dieren met een beschubde huid en een zeer stevig verhoornd schild om het lichaam en twee paar poten die zowel voor zwemmen als lopen wordt gebruikt. Schildpadden leven op land, in zoet water of in zee.

#### Cyclus

De in Nederland waargenomen soorten zijn vrijwel geheel aangepast aan het leven in zee of leven in oeverzones van zoete wateren. De eieren worden echter wel op het land afgezet. De jonge dieren die uit het ei kruipen lijken al erg op de ouderdieren. Na enkele jaren bereiken de dieren de geslachtsrijpe leeftijd. Schildpadden kunnen wel tientallen jaren oud worden.

#### Ecologie

Schildpadden hebben een zeer stevige bek. Afhankelijk van de soort, maar ook wel de ouderdom van het individu, zijn ze carnivoor of herbivoor.

#### Diversiteit

In totaal zijn 313 soorten beschreven (UETZ ET AL. 2008), en waarschijnlijk zijn er nog verscheidene niet-beschreven soorten.

In Nederland zijn enkele uitgezette en niet-voortplantende zoetwaterschildpadden en vier zeeschildpadden als dwaalgast aangetoond (CREEMERS & VAN DELFT 2009).

▼ Roodwangschildpad  
*Trachemys scripta*



### Voorkomen

De roodwangschildpad *Trachemys scripta elegans* is een frequent uitgezette soort, en wordt met name rondom het stedelijke gebied gezien. Hoewel in enkele gevallen eiafzet is waargenomen, zijn er nog geen bewijzen voor succesvolle voortplanting (CREEMERS & VAN DELFT 2009). Klimaatverandering zou er echter op langere termijn voor kunnen zorgen dat zoetwaterschildpadden zich wel succesvol gaan voortplanten. De mariene soorten dikkopschildpad *Caretta caretta*,

soepschildpad *Chelonia mydas*, Kemps zeeschildpad *Lepidochelys kempii* en de lederschildpad *Dermochelys coriacea* spoelen, al dan niet dood, wel eens aan op de Nederlandse kusten.

### Determinatie

ARNOLD & OVENDEN 2002, VAN DIEPENBEEK & CREEMERS 2006, STUMPEL & STRIJBOSCH 2006, GLANDT 2009, KWET 2009, Zeeschildpadden: HOOGMOED 2009.

Animalia ► Chordata (fylum) ► Vertebrata (subfylum) ► Reptilia (klasse) ► Aves

### AVES - VOGELS

FRED HUSTINGS, CHRIS VAN TURNHOUT & RUUD FOPPEN

NEDERLAND 203 gevestigd (waarvan 17 exoten), 107 wintergasten  
WERELD 9900 beschreven

Gewervelde warmbloedige dieren met één paar loop- of zwempoten, één paar vleugels, veren en een snavel. Vogels zijn sterk aangepast aan het vliegen: de botten zijn hol en vogels hebben geen tanden in een kaak maar een lichtere hoornsnavel. Een gespierde maag wordt gebruikt om het voedsel te malen. Vogels zijn zowel in het terrestrische milieu, zoetwatermilieu en mariene milieu algemeen.

### Cyclus

Na de paring worden eieren gelegd, die vrijwel altijd door de oudervogels worden uitgebroed. De jonge vogels verlaten vrijwel onmiddellijk het nest (nestvlinders, onder andere ganzen, zwanen, eenden, steltlopers, meeuwen en sterns) of ze worden tot (vrijwel) het vliegvlugge stadium in het nest verzorgd (onder andere roofvogels en zangvogels). De meeste soorten (vooral zangvogels) zijn in hun tweede kalenderjaar geslachtsrijp, vooral de wat grotere en langlevende soorten (onder andere diverse roofvogels en grote meeuwen) zijn dat pas na enige jaren. De koekoek *Cuculus canorus* parasiteert door het ei in het nest van een andere soort te leggen. Monogamie werd tot voor kort bij veel soorten als de norm beschouwd, maar inmiddels is dit (deels) achterhaald door

DNA-onderzoek. De meeste kleine soorten worden niet ouder dan hooguit enkele jaren, vooral wat grotere soorten ook wel ouder, incidenteel tot enkele tientallen jaren.

### Ecologie

Het voedsel van vogels is zeer divers. De in Nederland voorkomende zangvogelsoorten zijn in meerderheid zaadeter of insecteneter; de overige soorten hebben een plantaardig dan wel dierlijk menu van benthos tot vissen of zoogdieren. Verschillende soorten worden (soms zonder duidelijk bewijs) als schadelijk voor de landbouw beschouwd, met name verschillende watervogels (bv. knobbelzwaan *Cygnus olor*, ganzen en smient *Anas penelope*), maar ook soorten als houtduif *Columba palumbus* en zwarte kraai *Corvus corone*. Bij andere soorten wordt soms overlast ervaren, bijvoorbeeld door broedkolonies of slaapplaatsen in bebouwde gebieden (onder meer roek *Corvus frugilegus* en spreeuw *Sturnus vulgaris*). Bij verschillende exoten (onder andere nijlgans *Alopochen aegyptiaca*, grote Canadese gans *Branta canadensis* en halsbandparkiet *Psittacula krameri*) wordt concurrentie verondersteld met gevestigde soorten, maar duidelijk op onderzoek gebaseerd bewijs ontbreekt, is mager of toont een

Brandganzen  
*Branta leucopsis*



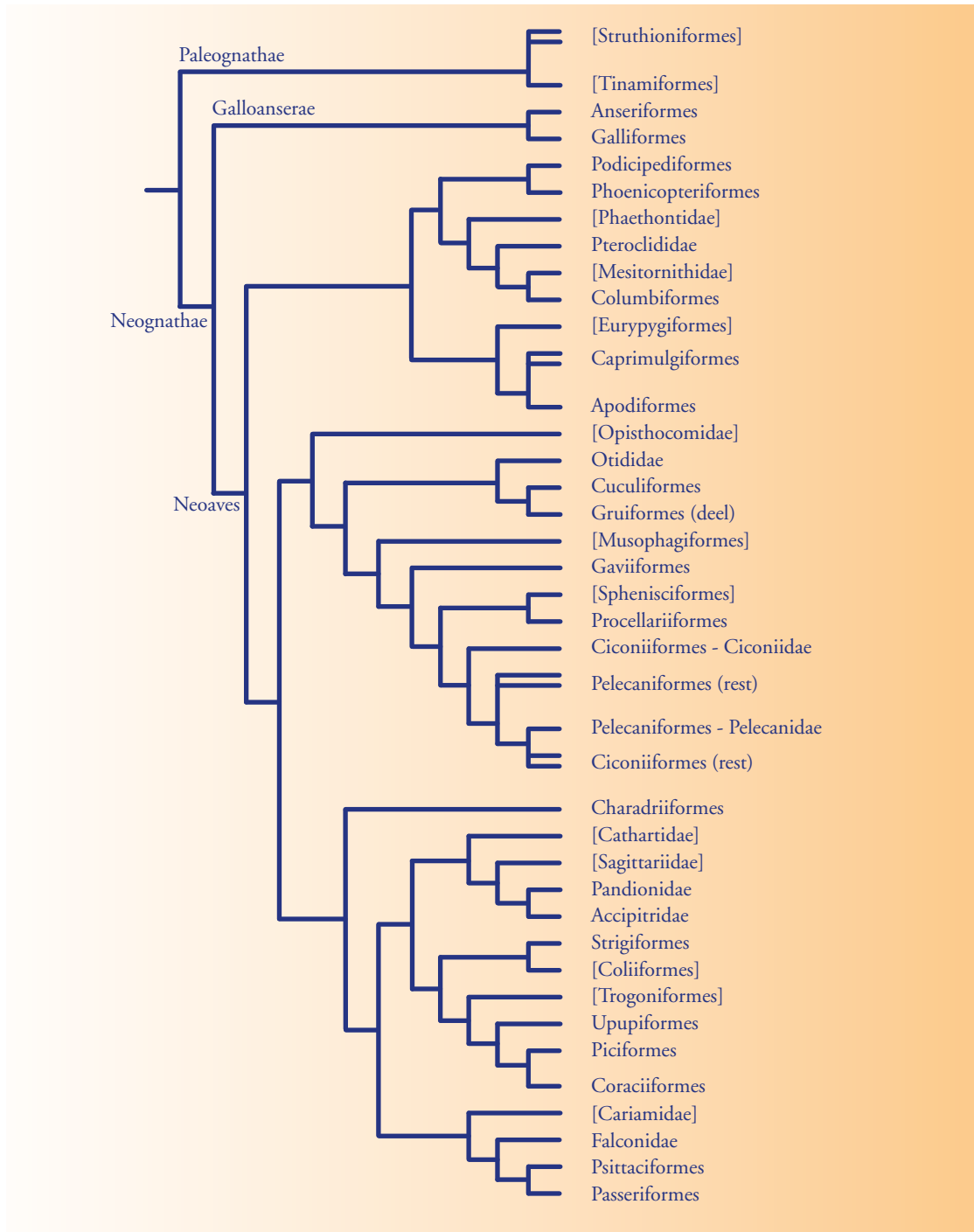


betrekkelijk gering effect aan. Vooral insecten- en muizeneters worden als nuttig beschouwd, terwijl zaadeters bijdragen aan de verspreiding van planten. Soorten die in delen van het jaar, of door bepaalde segmenten van de samenleving, als schadelijk worden beschouwd, blijken in andere delen van het jaar of voor andere delen van de samenleving nuttig te zijn. De zwarte kraai bijvoorbeeld kan schade veroorzaken aan opgeslagen kuilvoer, maar nuttigt eveneens grote hoeveelheden deels voor de landbouw schadelijke ongewervelden. Er zijn vele mensen die enorm genieten van vogels in hun tuin of van het vogels kijken een intensief beoefende hobby hebben gemaakt. Daarnaast worden vogels algemeen ingezet in natuurbeleid en -beheer. Vrijwel alle vo-

gels worden door de Nederlandse Flora- en Faunawet beschermd tegen verstoring. Voor 44 soorten moeten op grond van Europese regelgeving (de Vogelrichtlijn) speciale natuurbeschermingszones ingesteld worden.

**Diversiteit**

In totaal zijn er zo'n 9900 soorten beschreven en mogelijk zijn er nog 100 extra soorten te verwachten (CHAPMAN 2009). In Nederland zijn er 203 gevestigde soorten, waarvan 17 exoten. Exclusief de exoten kwamen in 1990-2006 126 soorten jaarlijks tot broeden in aantallen van ten minste 500 paren, en nog eens 49 regelmatig maar in lagere aantallen (VAN DEN BERG 2009). Daarnaast zijn 305 niet-gevestigde soorten aangetoond:



◀ Stamboom van de recente vogels (Aves) gebaseerd op 19 genen (DNA), volgens Hackett et al. (2008). Een dubbele eindtak geeft parafyletische groepen aan.

**Tabel**

Verdeling van de Nederlandse vogelsoorten per orde en familie (VAN DEN BERG 2009, A.J. van Loon pers. med.). B = broedvogels, W = wintergasten en doortrekkers, D = dwaalgasten.

Orde	Familie	Nederlandse naam	B	W	D
Anseriformes	Anatidae	zwanen, ganzen, eenden	27	18	18
Galliformes	Tetraonidae	ruigpoothoenders	1		
	Phasianidae	fazanten	3		
Gaviiformes	Gaviidae	duikers		3	1
Procellariiformes	Procellariidae	stormvogels		4	4
	Hydrobatidae	stormvogeltjes		2	2
Pelecaniformes	Sulidae	jan-van-genten		1	
	Phalacrocoracidae	aalscholvers	1	1	1
	Pelecanidae	pelikanen			2
Ciconiiformes	Ardeidae	reigers	7	1	2
	Ciconiidae	ooievaars	1	1	
	Threskiornithidae	ibissen	1	1	
Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae	flamingo's		1	
Podicipediformes	Podicipedidae	futen	4	1	1
Falconiformes	Accipitridae	gieren, sperwers, arenden	7	4	16
	Pandionidae	visarenden		1	
	Falconidae	valken	3	2	2
Gruiformes	Rallidae	rallen	6		1
	Gruidae	kraanvogels		1	2
	Otididae	trappen			3
Charadriiformes	Haematopodidae	scholeksters	1		
	Recurvirostridae	kluten	2		
	Burhinidae	grielen	1		
	Glareolidae	vorkstaartplevieren			4
	Charadriidae	plevieren	5	2	7
	Scolopacidae	strandlopers	7	20	19
	Stercorariidae	jagers		4	
	Laridae	meeuwen	7	6	9
	Sternidae	sterns	5	4	3
Alcidae	alken		4	2	
Pteroclidiformes	Pteroclididae	zandhoenders			1
Psittaciformes	Psittacidae	papegaaien	1		
Columbiformes	Columbidae	duiven	5		
Cuculiformes	Cuculidae	koekoeken	1		1
Strigiformes	Tytonidae	kerkuilen	1		
	Strigidae	uilen	5		5
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	nachtzwaluwen	1		
Apodiformes	Apodidae	gierzwaluwen	1		4
Coraciiformes	Alcedinidae	ijsvogels	1		1
	Meropidae	bijeneters		1	1
	Coraciidae	scharrelaars			1
Upupiformes	Upupidae	hoppen	1		
Piciformes	Picidae	spechten	6		1
Passeriformes	Alaudidae	leeuweriken	3	1	2
	Hirundinidae	zwaluwen	3		2
	Motacillidae	piepers, kwikstaarten	8	5	4
	Bombycillidae	pestvogels		1	
	Cinclidae	waterspreeuwen		1	
	Troglodytidae	winterkoningen	1		
	Mimidae	spotlijsters			1
	Prunellidae	heggenmussen	1		1
	Turdidae	lijsters	12	2	16
	Sylviidae	zangers	19	4	24
	Muscicapidae	vliegenvangers	2	1	1

Orde	Familie	Nederlandse naam	B	W	D
	Timaliidae	timalia's	1		
	Aegithalidae	staartmezen	1		
	Paridae	mezen	6		
	Sittidae	boomklevers	1		
	Tichodromadidae	rotskruipers			1
	Certhiidae	boomkruipers	2		
	Remizidae	buidelmezen	1		
	Oriolidae	wielewalen	1		
	Laniidae	klauwieren	3		4
	Corvidae	kraaien	8	1	1
	Sturnidae	spreeuwen	1	1	1
	Passeridae	mussen	2		1
	Estrildidae	prachtvinken			
	Vireonidae	vireo's			1
	Fringillidae	vinken	11	3	5
	Parulidae	Amerikaanse zangers			1
	Emberizidae	gorzen	4	4	16
	Icteridae	troepialen			2
<b>Totaal</b>			<b>203</b>	<b>107</b>	<b>198</b>

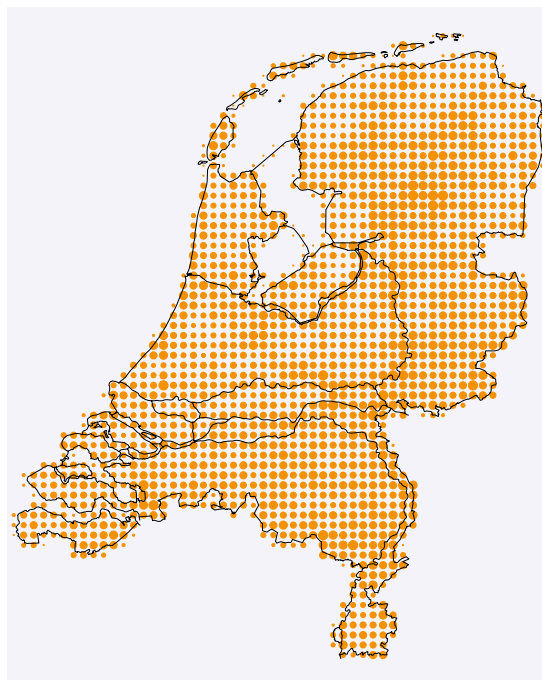
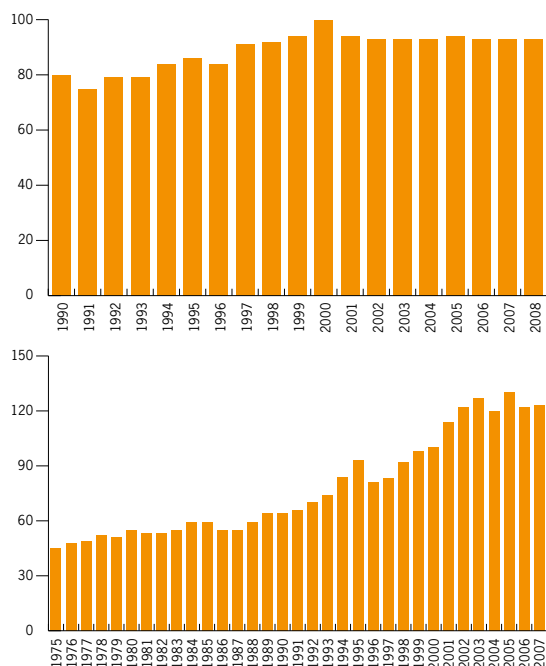
hieronder vallen dwaalgasten (198), maar ook veel doortrekkers en wintergasten (107 soorten), waarvoor Nederland dus wel een zeer belangrijk deel is van het leefgebied.

#### Voorkomen

Met name de kustgebieden, het laagveengebied en het rivierengebied zijn erg rijk aan broedvogelsoorten (KWAK & VAN DEN BERG 2004, SOVON 2002). Het aantal vogelsoorten per 5x5km-hok (uurhok) is het hoogst in het oostelijke rivierengebied met gemiddeld ruim 100 soorten per uurhok. Eveneens hoge dichtheden van 90 of meer soorten per uurhok zijn te vinden in vennenrijke gebieden in Noord-Brabant en Drenthe, de laagveenmoerassen, moerasrijke nieuwe polders (Lauwersmeer, IJsselmeergebied) en de duinen (KWAK & VAN DEN BERG 2004). Sinds 1900 is het totaal aantal broedvogelsoor-

ten licht toegenomen. Als vaste broedvogels zijn bijvoorbeeld goudplevier *Pluvialis apricaria* en griel *Burhinus oedicnemus* al meer dan 50 jaar uit Nederland verdwenen. Sinds eind jaren 1990 zijn daar nog verschillende soorten bijgekomen, zoals duinpieper *Anthus campestris*, klapekster *Lanius excubitor* en ortolaan *Emberiza hortulana*. Soorten als korchoen *Tetrao tetrix*, blauwe kiekendief *Circus cyaneus*, kemphaan *Philomachus pugnax*, velduil *Asio flammeus*, kuifleeuwrik *Galerida cristata*, draaihals *Jynx torquilla* en grauwe gors *Emberiza calandra* kennen zeer kleine, sterk bedreigde populaties en lopen een grote kans eveneens als broedvogel te verdwijnen.

Tegenover de uitgestorven broedvogelsoorten staat een aantal soorten dat zich in de twintigste eeuw spontaan gevestigd heeft in ons land, vaak als gevolg van een uitbreiding



Aantal waargenomen soorten broedvogels per 5x5 km tot en met 2009. Lineair geschaald; grootste stip: 112-125 soorten. Bron: sovon Vogelonderzoek Nederland.

Trenddiagram broedvogels. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: sovon Vogelonderzoek Nederland & CBS.

Trenddiagram watervogels. Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Voor overwinterende watervogels is 1975 de winter van 1975-1976. Bron: sovon Vogelonderzoek Nederland & CBS.



▲▲  
Buizerd  
*Buteo buteo*

▶▶  
Fuut  
*Podiceps cristatus*

▲  
Goudvink  
*Pyrrhula pyrrhula*

▶▶  
Grutto  
*Limosa limosa*

van het broedareaal (onder andere kuifeend *Aythya fuligula*, eider *Somateria mollissima*, Turkse tortel *Streptopelia decacotta*, Europese kanarie *Serinus serinus*) dan wel het geschiktter worden van aanwezige broedhabitat (vuurgoudhaan *Regulus ignicapilla*, kruisbek *Loxia curvirostra*, sijs *Carduelis spinus*), opwarming van het klimaat (Cetti's zanger *Cettia cettia*, graszanger *Cisticola juncidis*) of een combinatie van factoren (grote zilverreiger *Casmerodius albus* en kleine zilverreiger *Egretta garzetta*). Enkele van deze soorten stevenen overigens, na een periode van voorspoed, weer af op hun verdwijning uit Nederland (kramsvogel *Turdus pilaris*, buidelmee *Remiz pendulinus*, roodmus *Carpodacus erythrinus*). In sommige gevallen speelt het uitzetten van vogels, eventueel

in het aangrenzende buitenland, een rol bij het behoud van bijna uitgestorven wilde populaties (ooievaar *Ciconia ciconia*) of nieuwe (hernieuwde) vestigingen (slechtvalk *Falco peregrinus*, oehoe *Bubo bubo*, raaf *Corvus corax*).

Wanneer wordt gekeken naar de aantalsontwikkeling, zien we de grootste achteruitgang bij heidevogels, weidevogels en vogels van gevarieerd bouwland. Met name habitatverandering, klimaatopwarming en intensieve vormen van landbouw en visserij zorgen voor deze achteruitgang. Lan­geafstandstrek­kers doen het gemiddeld genomen veel slechter dan standvogels en deeltrek­kers. Verschillende soorten dagroofvogels zijn in de jaren 1960 afgenomen door indi­recte vergif­ting via DDT en andere middelen, maar namen



teel zelfs meer. Het betreft slaappleaatsen van talrijke soorten (bv. spreeuw *Sturnus vulgaris*), hoogwatervluchtpleaatsen van wadvogels (bv. bonte strandloper *Calidris alpina*) en foerageer- en rustpleaatsen van talrijke watervogels (bv. kolgans *Anser albifrons*). Zulke gebieden liggen met name in het Waddengebied, waterrijke graslandpolders (vooral Friesland en het Rivierengebied), het IJsselmeergebied en het Deltagebied (VAN ROOMEN ET AL. 2000-2008, SOVON 1987). Het beeld buiten de broedtijd verschilt in gunstige zin van dat bij broedvogels; er zijn sinds 1980 ongeveer 95 soorten voor het eerst in Nederland vastgesteld. Dit zegt op zich weinig; het betreft hier dwaalgasten. Toegenomen determinatiekennis, sterk verbeterde optische apparatuur, meer vrije tijd en toegenomen organisatie van vogelaars vormen hiervoor de belangrijkste oorzaken. Enkele soorten zijn louter als nieuw op de lijst gekomen doordat bij nader onderzoek bleek dat ze niet meer moeten worden beschouwd als ondersoort, maar als aparte soort (VAN DEN BERG & BOSMAN 2001, CDNA 2001-2008). Ook bij algemenere soorten is het beeld echter gunstiger dan bij broedvogels. Bij tellingen sinds de jaren 1980 zijn bij winter- en watervogels meer toenames gevonden (55% van de soorten) dan bij broedvogels (45%). Positieve ontwikkelingen overheersen vooral bij verschillende ganzen, eenden, steltlopers en zangvogels, waarbij factoren als algehele populatietoename, habitatverandering en klimaatopwarming belangrijk zijn.

◀◀  
Ijsvogel  
*Alcedo atthis*

▲  
Roodborst  
*Erithacus rubecula*

◀◀  
Steenuil  
*Athene noctua*

in de jaren 1970 en 1980 weer sterk toe. Vervolgens zijn de aantallen gestabiliseerd (buizerd *Buteo buteo*) dan wel licht afgenomen (bruine kiekendief *Circus aeruginosus*, havik *Accipiter gentilis*, sperwer *A. nisus*) (BIJLSMA ET AL. 2001). Onder de in aantal toenemende broedvogelsoorten bevinden zich relatief veel bosvogels en moerasvogels, evenals exoten (VAN DIJK ET AL. 2000-2008). In het algemeen is de regionale broedvogelbevolking aan het homogeniseren: de Nederlandse regio's verliezen hun karakteristieke broedvogelsoorten en gaan qua samenstelling steeds meer op elkaar lijken (VAN TURNHOUT ET AL. 2007).

Tijdens de trektijd en/of in de winter kunnen zich 10.000 tot 100.000 vogels ophouden in een 5x5km-hok, inciden-

#### Determinatie

JONSSON 1994, SVENSSON ET AL. 2000, 2010.



## HOOFDSTUK 6 SAMENGEVAT: DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT BESTAAT UIT WORMEN EN INSECTEN

JINZE NOORDIJK  
PETER KOOMEN  
ERIK J. VAN NIEUKERKEN  
ROY M.J.C. KLEUKERS

De groepsteksten in het vorige hoofdstuk laten een bijna onvoorstelbare diversiteit zien in uiterlijk, levenscyclus, voorkomen, voedingswijze, schadelijkheid en nut voor de mens. Van deze diversiteit is nog ontzettend veel onbekend; voor veel soorten blijft het gissen naar de levenswijze of het voorkomen in Nederland. In dit hoofdstuk wordt de groepsinformatie samengevat. De soortantallen per groep staan overzichtelijk bij elkaar in een tabel.

Bij 'natuur' en de bescherming daarvan wordt vooral gedacht aan de 'populaire groepen' bloemplanten, vogels en zoogdieren, en misschien aan wat vlinders en libellen. Bij elkaar zijn dit ongeveer 2000 soorten. Dat lijkt een respectabel aantal, maar het is slechts een fractie van de circa 47.800 soorten die in Nederland voorkomen. Elk van deze soorten is uniek en heeft haar eigen bijzonderheden. Zo zijn we in de groepsbesprekingen hand-in-hand vliegende galmijten, op paddenstoelen parasiterende paddenstoelen, stampvoetende stofluizen, slavenhoudende mieren, met haakjes aan vissen hangende tweekleppigen en levendbarende dopluizen tegengekomen. Elk van deze soorten heeft een 'reden' om in Nederland aanwezig te zijn, al is die niet altijd tot in alle details bekend. Van veel soorten weten we eigenlijk nog niet zoveel. Er is nog veel te ontdekken in Nederland. Bij sommige groepen zijn veel soorten wel verwacht, maar nog niet gevonden. Wie niet zoekt, zal niet vinden. Neem nou de kransdiertjes (Cycliophora). Deze vormen een kleine groep, die pas in 1995 ontdekt is. Dit is ook niet verwonderlijk want de minuscule diertjes leven op de monddelen van kreeften. Ze waren wel al uit de Noordzee bekend, maar nog niet uit Nederland. Geïnspireerd door de werkzaamheden voor dit boek, onderzocht Charles Franssen (kreeftenspecialist van NCB Naturalis) de collectie op het voorkomen van kransdiertjes. En inderdaad, hij vond diverse exemplaren (fig. 1). Wie nu de middendiertjes (Mesozoa), of honderden onbeschreven cyanobacteriën, goudwieren of sluipwespen in Nederland wil vinden, zal er eerst naar moeten zoeken. Vaak zal het veel tijd en moeite kosten om zich in deze groepen te verdiepen. Wie gaat dat doen? Is het belangrijk om te weten of zulke organismen in Nederland voorkomen en of het goed of slecht met ze gaat? Dat weten we dus nog niet. Er zijn echter aanwijzingen dat het niet verstandig is ons blind te staren op alleen maar planten met bloemen, gewervelde dieren met haren en veren, en insecten met mooi gekleurde vleugels. De Nederlandse biodiversiteit zit vol bijzondere en mooie soorten. Allemaal hebben ze hun plek in de ecosystemen. Er zijn vele soorten die op enige manier een relatie met de mens hebben. Het is daarom goed om een brede kennis van de Nederlandse soorten te hebben.

### DIVERSITEIT IN UITERLIJK

Zo'n 15% (ca. 7000) van de soorten in Nederland past helemaal niet in het gangbare beeld van planten en dieren, omdat ze een zeer basale vorm hebben: slechts één enkele cel.

Binnen deze eencelligen zijn er echter al enorme verschillen te zien. De eenvoudigste eencelligen (bacteriën) hebben geen celkern. Het erfelijk materiaal (DNA) is niet afgescheiden van de rest van de celinhoud. Toch bestaan er binnen deze groep al vele onderscheidende kenmerken, die in dit boek slechts zeer kort worden besproken. Het gaat hierbij vooral om verschillen in celvorm, chemische samenstelling van het celomhulsel en (on)mogelijkheden om aan energie te komen via biochemische omzettingen. Het imago van bacteriën is niet best, omdat ze vooral bekend staan als voedselbedervers en ziekteverwekkers. Ze zijn echter als massale afbrekers van allerlei afval onmisbaar om natuurlijke kringlopen rond te krijgen. Een losse bacterie is zonder dure apparatuur niet te zien, maar door hun massale voorkomen kan de diversiteit van bacteriën wel degelijk in het veld worden waargenomen, bijvoorbeeld als allerlei wittige en groenige laagjes op water, als geleïachtige klonten in water, als rode of paarse verkleuring van water, als vergroeiingen op bomen, als stinkende modder en als borrelend geluid (DYER 2003).

De overige eencelligen beschikken over een celkern en behoren daarmee tot de eukaryoten. Vroeger werden ze opgevat als een aparte groep, de 'eencelligen' (protisten of protoctisten genoemd), tegenwoordig als eencellige vertegenwoordigers van verschillende supergroepen die ook meercellige organismen omvatten: Plantae, Chromalveolata, Excavata en Unikonta. In deze diverse miniwereld komen alle ecologische rollen voor die we van grotere organismen gewend zijn. Er zijn eencelligen met bladgroen die net als planten primaire producent spelen. Deze worden opgegeten door andere eencelligen ('herbivoren') die op hun beurt



◀ **Figuur 1**  
Kransdiertje (*Symbion pandora*), aangetroffen op een kreeft van Nederlands grondgebied in de collectie van NCB Naturalis. Dit is de eerste vondst van het fyllum Cycliophora in Nederland.

door weer andere eencelligen worden verslonden ('predatoren'). Er zitten ook veel afvalverwerkers bij, en natuurlijk een paar parasieten. Hiermee samenhangend laten de Nederlandse 'eencelligen' een grote diversiteit aan uit- en inwendige vormen zien, die voor het grote publiek verborgen blijft.

Het meercellige leven laat een nog veel grotere diversiteit in uiterlijk toe, omdat groepen cellen binnen een organisme zich kunnen richten op specifieke taken. Bij planten is deze taakverdeling duidelijk te zien. De groep cellen die voor verankering zorgt en water en voedsel opneemt, is herkenbaar als 'wortel'. Cellen die voor stevigheid en verticaal transport zorgen, vormen de 'stengel'. Een groep cellen die zonne-energie omzet in suikers is een 'blad', en een celgroep met als hoofddoel 'voortplanting' herkennen we als een bloem. Ieder onderdeel kan in uiterlijk variëren; de mogelijke combinaties zijn helemaal divers. Binnen de meercellige schimmels (Fungi) is de specialisatie van cellen wat minder. In de duidelijkste gevallen zijn er vooral cellen die voor de voedselopname zorgen (mycelium of zwamvlok) en cellen die de voortplantingsorganen (paddenstoelen) vormen.

Dieren zijn altijd meercellig. Bij hen is celspecialisatie leidend tot afzonderlijke organen het duidelijkst te zien. Sponzen hebben weliswaar geen organen, maar beschikken wel over zes tot tien celtypen, elk type met zijn eigen taak. Holtedieren, met circa 14 celtypen, zijn de eenvoudigst gebouwde dieren met duidelijke organen. 'Wormen' van verschillende taxonomische groepen lijken ook niet zo complex gebouwd, maar pas op. Van de buitenkant zijn het allemaal langwerpige, pootloze, ongewervelde dieren, maar van binnen is de opbouw zeer gevarieerd, van relatief eenvoudig tot behoorlijk complex met veel verschillende organen, lichaamsholten, zintuigen en segmenten met taakverdeling. Het aantal celtypen blijft echter bij enkele tientallen. Ongeveer 8% van de Nederlandse soorten verdient de titel 'worm'. Als iemand er nog even een paar nematoden bij vindt, is één op de tien Nederlandse soorten een worm. De meest complexe dieren, waaronder vogels en zoogdieren, hebben ongeveer 200 (VALENTINE ET AL. 1994) tot 400 celty-

pen (VICKARYOUS & HALL 2006), al naar gelang wat er als apart celtype beschouwd wordt. Blijkbaar zijn de celtypen bij deze dieren niet gemakkelijk te classificeren. Dit geeft op zich al aan dat de specialisatiegraad hoog is.

Elke groep organismen heeft zo zijn eigen kenmerkende structuren. Bloemplanten hebben bijvoorbeeld altijd meeldraden en stampers. Kiezelwieren hebben altijd een extern skelet van kiezelzuur van het type bonbondoos: een in elkaar passende doos en deksel. Vogels hebben altijd veren. Het meest voorkomende bouwplan is dat van de dieren die altijd zes pootjes hebben: de insecten. Hiervan zijn in Nederland bijna 20.000 varianten aanwezig (zie ook hoofdstuk 2), met een enorme variatie aan vormen en kleuren. Er zijn bijvoorbeeld in de loop van de evolutie allerlei gespecialiseerde structuren aan de buitenkant van het harde exoskelet ontstaan. Samen maken de insecten ongeveer 42% van de Nederlandse soorten uit. Als we daar nog de geleedpotige dieren bij optellen die in de volksmond ook tot de insecten worden gerekend (nl. spinachtigen, duizendpootachtigen en pissebedden), blijken insecten c.s. maar liefst 47% (ruim 22.000 soorten) van alle Nederlandse soorten te beslaan, en 80% van alle diersoorten. 'Nederland, insectenland' zou dus een prima slogan zijn.

De verscheidenheid in afmetingen van de Nederlandse organismen is enorm: er zijn joekels en micromini's. Bij de laatste horen bacteriesoorten die niet met het blote oog gezien kunnen worden omdat ze niet groter zijn dan 1 µm. De Myxozoa zijn de kleinste meercellige dieren, met afmetingen rond de 15 µm. Onder de grootste organismen bevinden zich de boomsoorten beuk *Fagus sylvatica* en de douglasspar *Pseudotsuga menziesii*: van deze soorten zijn exemplaren van meer dan 45 m hoogte bekend (fig. 2). Hier moet de diepte van het ondergrondse wortelstelsel dan nog bij opgeteld worden. Maar waarschijnlijk zijn schimmels nog groter. Er zijn exemplaren bekend waarvan de grootste lengte van het ondergrondse (secundaire) mycelium veel langer is dan een omgevallen boom. De snoerworm *Lineus longissimus* is ons langste dier met een maximale lengte van 30 m (zie foto op p. 133). Grote organismen zijn het meest opvallend. Van veel kleine organismen weten we amper dat ze bestaan. Enkele kleine organismen doen wel hun best om op te vallen, zoals de lichtgevende vuurvlieglies (kevers) en de zeevonk *Noctiluca scintillans* (een pantservier). Andere kleine organismen kunnen onder bepaalde omstandigheden zo massaal voorkomen, dat ze toch zichtbepalend worden, zoals bij de bloei van cyanobacteriën, de 'flabwolven' van draadalgen (*Zygnematales*), waterverkleurende dichtheden aan roeipootkreeftjes of massaal zwermdende dansmuggen.

#### DIVERSITEIT IN LEVENSCYCLUS

De variatie aan levenscycli binnen onze soorten is groot. Eigenlijk komen alle mogelijke vormen van voortplanting voor: simpele celdelingen, ongeslachtelijke voortplanting door parthenogenetische vrouwtjes, geslachtelijke voortplanting tussen mannetjes en vrouwtjes of tussen compatibele myceliumdraden, en allerlei combinaties of tussenvormen daarvan. Een extreem voorbeeld van een gecompliceerde levenscyclus is die van gewone bladluizen (Aphidoidea, p. 215). Wij zijn gewend aan inwendige bevruchting



**Figuur 2**

Oude exemplaren van de beuk *Fagus sylvatica* behoren tot onze grootste en oudste organismen.





met direct contact, maar uitwendige bevruchting, waarbij mannetjes en vrouwtjes geen direct contact hebben, is de regel onder 'algen', planten en dieren.

De levensduur van een organisme hangt vaak samen met de grootte. Onze oudste organismen zijn zeer waarschijnlijk weer te vinden onder de bomen en de schimmels. Exemplaren hiervan kunnen vele honderden jaren tot meer dan 1000 jaar oud zijn. Uit Duitsland is een mosplant van 1860 jaar oud bekend en uit IJsland een noordkromp *Arctica islandica* (een weekdier) van 400 jaar oud. Het leeuwendeel van de soorten leeft veel korter. Van veel soorten is de levensduur moeilijk te bepalen; eencelligen kunnen zich soms zeer snel (binnen enkele minuten) voortplanten door een simpele deling. De (moeder)cel gaat daarbij over in twee dochtercellen en is daarmee verdwenen, maar niet overleden. De vraag is dan wat de levensduur van een individuele cel is. De kortst levende dieren zijn de buikharigen (Gastrotricha). Deze kleine wormpjes kunnen zich al twee dagen na hun geboorte voortplanten en sterven kort daarop. Een eendagsvlieg (Ephemeroptera) houdt het aanzienlijk langer uit, als we tenminste de leeftijd van de larve en het ei meetellen.

Nederland kent een jaarlijkse ritmiek van seizoenen, waarbij de winter voor veel organismen het moeilijkst is om door te komen. Er zijn dan ook bijzonder veel planten, 'algen' en dieren die een levenscyclus hebben die één jaar duurt. Ze overwinteren altijd in hetzelfde stadium (zaad, spore, ei, larve, pop, volwassen), dat speciale aanpassingen heeft om het winterse weer in winterrust te doorstaan. Bij veel soorten, zoals sabelsprinkhanen en grote libellen, kunnen de eieren vele malen overwinteren en leven de jonge en volwassen dieren maar enkele maanden. Veel warmbloedigen (zoogdieren en vogels) zijn goed aangepast om als volwassen dier meer jaren te leven.

**DIVERSITEIT IN AANTALLEN**

Bij elke groepstekst is door de auteur(s) per organismegroep een getal gegeven voor het totaal aantal beschreven soorten ter wereld, het aantal gevestigde soorten in Nederland, de

verwachte soorten voor Nederland, en het aantal exoten dat zich in ons land gevestigd heeft. Deze soortenaantallen worden samengevat in tabel 1 en 2.

Volgens deze gegevens zijn er in totaal ruim 1,9 miljoen soorten in de wereld beschreven en daarmee voor de wetenschap 'bekend'. Er zijn vele aanwijzingen dat slechts een klein gedeelte van alle bestaande soorten bekend is. Het totale aantal zal een veelvoud van twee miljoen zijn. Een schatting van vijf tot acht miljoen is zeker niet onredelijk. In elke groep zijn nog onbeschreven soorten. In de regel geldt: hoe kleiner de organismen, des te groter het aantal onbeschreven soorten. Dus zijn er onder de bacteriën nog ontelbare onbeschreven soorten, terwijl het bij deze organismen ook nog eens moeilijk is te bepalen waar precies de grenzen van een soort liggen. Binnen de dieren zit nog een enorme verborgen biodiversiteit bij enkele grote groepen kleine organismen, zoals nematoden, weekdieren, mijten, cicaden, kevers, vliegen en muggen, vlinders en vliesvleugeligen (PEETERS ET AL. 2003).

In Nederland zijn zo'n 47.800 gevestigde soorten bekend; soorten dus die zich meer dan tien jaar in ons land hebben voortgeplant. De verhouding tussen de grote groepen dieren, planten, schimmels en overige groepen wordt weergegeven in figuur 3. Als we op fylumniveau kijken, zijn de grootste groepen de nematoden (met 2000 gevestigde soorten), de bruinwieren met aanverwante eencellige alges (Heterokontophyta, met ruim 2900 soorten), de basidiomyceten (Basidiomycota, met ruim 3000 soorten), en vooral de geleedpotigen (met ruim 23.000 soorten).

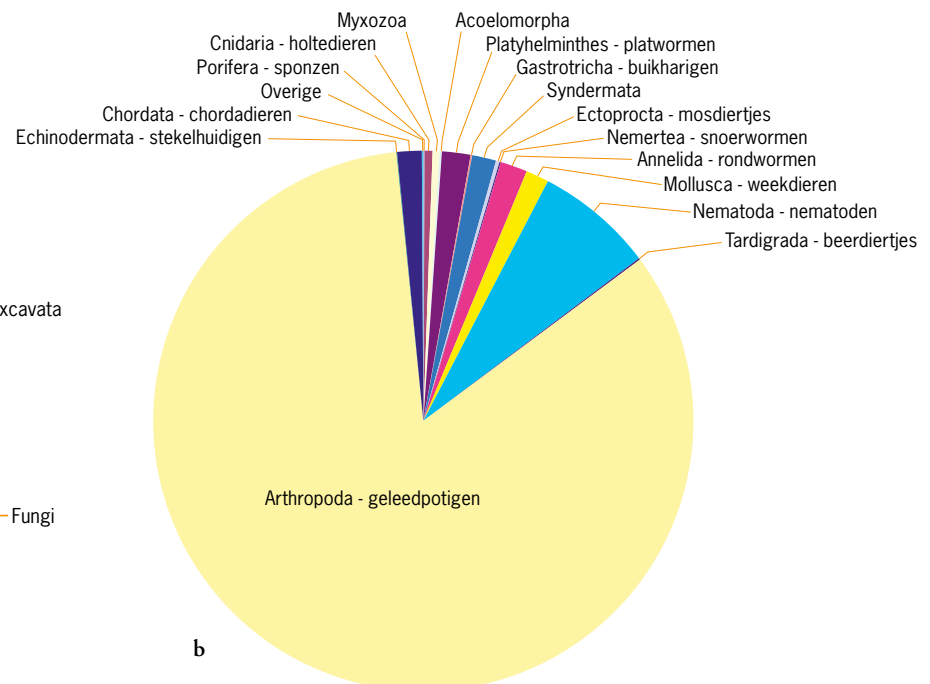
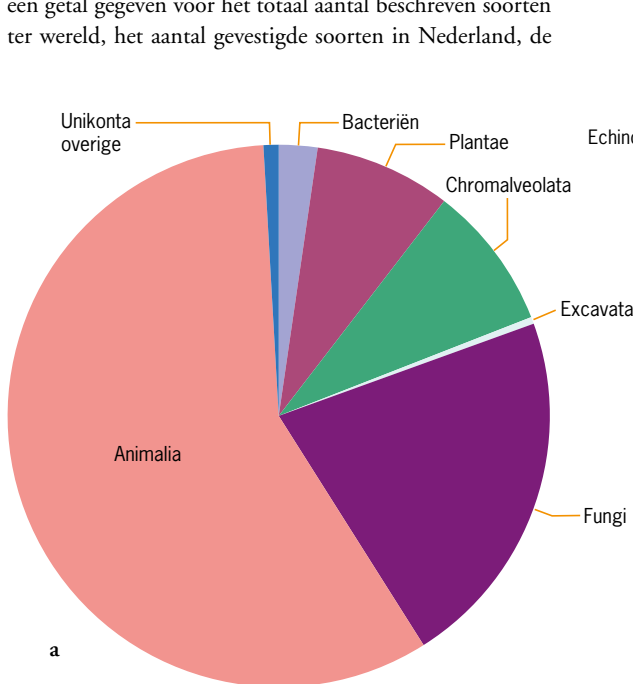
Daarnaast wordt nog van vele soorten verwacht dat ze wel in Nederland voorkomen, maar nog niet ontdekt zijn. De specialisten geven in de groepsteksten aan hoeveel soorten ze nog verwachten. Deze getallen zijn schattingen en de onzekerheid is groot. Als we de getallen toch (groveweg) optellen, dan zouden er zo nog maar eens duizenden bacteriesoorten en nog 13.000 andere soorten bij de gevestigde soor-



**Figuur 3**

a. De aantalsverhouding tussen de in Nederland gevestigde supergroepen. Voor de bacteriën (Eubacteria en Archaea) kon geen schatting gegeven worden voor de veronderstelde soorten, dus dit aandeel is een flinke onderschatting.

b. De aantalsverhouding van de fyta binnen de gevestigde dieren. Fyla met minder dan tien vertegenwoordigers zijn samengevoegd onder 'overige' en dit betreft de Ctenophora (ribkwallen), Chaetognatha (pijlwormen), Gnathostomulida (kaakmondjes), Cycliophora (kransdiertjes), Entoprocta (kelkdiertjes), Phoronida (hoefijzerwormen), Kinorhyncha (stekelwormen), Priapulida (priapuliden), Nematomorpha (paardenhaarwormen) en de Hemichordata. Voor de achterliggende gegevens kunnen tabel 1 en 2 geraadpleegd worden.



ten moeten worden opgeteld. Hieronder bevinden zich ongeveer bijna 4000 diersoorten. Koomen et al. (1995) gaven nog bijna 10.000 verwachte diersoorten. Deze auteurs sloten hun tekst over de zoölogische diversiteit van Nederland af met de zin 'De auteurs hopen dat bij een volgend fauna-overzicht het aantal met zekerheid uit ons land bekende soorten hoger is geworden ten koste van het aantal nog te verwachten soorten, en dat die kennis dan gebaseerd zal zijn op een beter toegankelijke basis'. Gelukkig is de faunistische kennis voor veel groepen inderdaad flink toegenomen. Dat blijkt ook uit de afgenomen onzekerheid over het aantal soorten in ons land.

Van de gevestigde soorten zijn er ongeveer 1100 exoot (ruim 2%): soorten die zonder toedoen van de mens niet in ons land zouden voorkomen. Er zijn ook nog vele niet-gevestigde exoten die nauwelijks in dit boek aan de orde komen. Dit zijn soorten die af en toe geïmporteerd worden, uit tuinen ontsnappen of zich simpelweg nog geen tien jaar in ons land voortplanten. Daarnaast zijn vele groepen zo onbekend, dat er niet bekend is of zich daar exoten onder bevinden, bijvoorbeeld weer bij de bacteriën. Het aantal gevestigde exoten is dus zonder twijfel hoger dan we hier melden.

#### DIVERSITEIT IN VOORKOMEN

De hogere zandgronden, het Zuid-Limburgse heuvelland, matig voedselrijke wateren en de kustwateren zijn soortenrijke regio's voor veel groepen. In hoofdstuk 7 komen de patronen van de Nederlandse biodiversiteit ruim aan de orde en wordt van veel goed onderzochte groepen een samenvatting gegeven van de waarnemingen. Daar komt grofweg hetzelfde patroon van soortenrijke gebieden naar voren (zie de figuren 17 en 18 in hoofdstuk 7). Twee typisch Nederlandse biotopen, zeekleigebieden en voedselrijke laagveengebieden, zijn armer aan soorten.

De specialisten konden ook aangeven of er bepaalde biotopen zijn waarin de vertegenwoordigers van hun groep in hoge aantallen of met veel soorten voorkomen. Voor de bacteriën is hierover weinig bekend, maar astronomische dichtheden van duizenden soorten en tienduizenden individuen per gram grond lijken normaal. Bij de iets grotere organismen waar meer van bekend is, lijkt met name de strooisellaag van bosbodems in trek te zijn. Hier zijn ontelbare exemplaren te vinden van vele soorten springstaarten, mijten en andere ongewervelden die leven van dood plantenmateriaal. Ook in de wadbodem kunnen ongekende dichtheden aan organismen optreden, waarbij vooral de grote hoeveelheid nematoden opvalt (tot 50 miljoen per m<sup>2</sup> – BONGERS 1994), samen met vele soorten algen, weekdieren en (andere) wormen. Sommige soorten floreren in verstoorde of verontreinigde situaties. Voorbeelden zijn bepaalde algen die aan het woekeren slaan als er (te) veel voedingsstoffen in het water voorkomen, of zweefvlieglarven die zich massaal te goed doen aan de voedseloverdaad in gierputten. Opvallend grote dichtheden treden natuurlijk alleen in uitzonderlijk gunstige omstandigheden op, die niet zelden door de mens zijn veroorzaakt, maar deze incidenten geven wel een indicatie over het gemak waarmee veel kleinere organismen plaatselijk enorme aantallen kunnen bereiken. Het zijn dan ook vooral dit soort nauwelijks zichtbare en minder bekende organismen die een hoofdrol spelen bij het op gang hou-

den van de natuurlijke processen waar ecosystemen van afhankelijk zijn.

Onze biodiversiteit is dynamisch. Soorten komen en gaan, en nemen in dichtheid en verspreiding toe of af. In Nederland worden steeds meer soorten ontdekt dankzij onderzoek en toegenomen inventarisatieactiviteiten van professionals en amateurs. In elke volgende publicatie over de Nederlandse biodiversiteit zal een groter aantal bekende soorten voor Nederland gemeld kunnen worden. Onderzoek naar onze 'verborgen' biodiversiteit zal nog lange tijd een lonende bezigheid zijn. Toch betekent een stijging van het aantal ontdekte soorten niet dat het aantal aanwezige soorten ook echt toeneemt. In tegendeel, er zijn zeer verontrustende berichten over soorten die uit ons land verdwijnen. Deze achteruitgang is duidelijk zichtbaar bij enkele goed gedocumenteerde groepen: 16 van de 27 steenvliegsoorten (ca. 60%), 24 van de 78 dagvlindersoorten (ca. 31%) en 30 van de 350 bijensoorten (ca. 9%) zijn verdwenen uit Nederland. Voor veel andere groepen ongewervelden is het slechts gissen naar de achteruitgang. Hier staat tegenover dat er ook soorten bijkomen: exoten die door de mens worden aangevoerd en warmteminnende soorten waarvoor Nederland steeds gerieflijker wordt. Het is zeer goed mogelijk dat Nederland door klimaatopwarming en verstedelijking de komende tijd juist soortenrijker wordt, omdat er steeds meer planten en dieren vanuit het soortenrijkere zuiden van Europa zullen oprukken (zie ook BUNDESAMT FÜR UMWELT 2009). Daarbij moet niet alleen gedacht worden aan leuke vogels zoals bijeneters *Merops apiaster*, maar ook aan minder aangename gasten als schorpioenen en termieten. Gelukkig zijn er ook soorten die na een periode van verminderde aanwezigheid terugkomen, bijvoorbeeld door vergroting of verbetering van de kwaliteit van onze natuurgebieden, of door het stopzetten van bejaging of bestrijding (UDO DE HAES ET AL. 2009). Door het verminderen van de jachtdruk gaat het bijvoorbeeld goed met ganzen en herten en veel korstmossen profiteren van de verbeterde luchtkwaliteit. Het verminderde pesticidengebruik is gunstig geweest voor roofvogels en door de verbetering van de waterkwaliteit van de grote rivieren is de rivierrombout *Gomphus flavipes* (een libel) teruggekeerd. Door het vergroten of het verbinden van natuurgebieden lijken soorten als boomarter *Martes martes*, das *Meles meles* en riviergebonden plantensoorten een oppepper te krijgen. Toch ontstaat langzaam maar zeker het algemene beeld dat de kritische en zeldzamere soorten verdwijnen en dat de weinig kritische en algemenere soorten aan terrein winnen (zie ook BUNDESAMT FÜR UMWELT 2009). Als deze trend zich doorzet, zal de soortensamenstelling van verschillende regio's of landen een eenheidsworst worden. Een verdergaande vereenvoudiging van onze landschappen, de daarmee gepaard gaande eenvormigheid en het gesleep met soorten via al onze internationale transporten zal steeds duidelijker weerspiegeld worden in een weinig afwisselende flora en fauna. In hoofdstuk 8 worden de veranderingen in onze biodiversiteit uitgebreid omschreven.

#### DIVERSITEIT IN INTERACTIES

Een organisme staat nooit op zichzelf. Elke soort heeft interacties met andere soorten. Sommige soorten zijn zelfs compleet afhankelijk van een andere soort. Voedselrelaties

zijn overal aanwezig. Voedselketens beginnen bij de primaire producenten, de organismen die met behulp van zonlicht organische stoffen kunnen maken. Hieronder vallen bijna alle planten, enkele bacteriën (Cyanobacteria) en vele bladgroen bevattende organismen uit de groepen Harcobia, Stramenopila, Alveolata en Rhizaria. De bekendste primaire producenten zijn de vaatplanten. Op het land zijn zij levend of dood een belangrijke voedselbron voor een veelheid aan dieren. In zoetwatermilieus zijn ook vaatplanten aanwezig, naast een veelheid aan 'algen'. In zee zijn vaatplanten zeer zeldzaam. Hier vormen allerlei eencelligen de primaire producenten, met name kiezelwieren (Bacillariophyceae) en pantserswieren (Dinoflagellata). Primaire producenten worden gegeten door herbivoren, variërend van eencelligen zoals trilhaardiertjes (Ciliophora) tot roeipootkreeftjes tot rupsen tot grote grazers. Deze herbivoren worden op hun beurt door predatoren gegeten, ook weer van klein (hydroïdpoliepen) tot groter (spinnen) tot groot (roofvogels). Predatoren kunnen eventueel weer ten prooi vallen aan predatoren op een hoger niveau. Al deze groepen produceren afval, dat door afbrekers (reducenten) wordt verkleind en uiteindelijk wordt omgezet in stoffen die weer door primaire producenten opgenomen kunnen worden. Zo is de kringloop rond. In principe komt in elk ecosysteem dezelfde 'rolverdeling' voor van primaire producenten, herbivoren, predatoren en afbrekers. De rollen worden echter steeds door andere organismen gespeeld. Als één van de hoofdrollen niet (meer) wordt ingevuld, stagneert de kringloop en lopen andere soorten het gevaar eveneens van het toneel te verdwijnen. Daarom is het zorgelijk dat er bij natuurbescherming nauwelijks aandacht is voor de instandhouding van organismen die de rol van reductent invullen. Hieronder bevinden zich nauwelijks gewervelde dieren, maar wel enorme hoeveelheden insecten, springstaarten, mijten, wormen, slakken, schimmels en eencelligen. Ze doen hun werk vaak onopvallend, maar zijn daarom beslist niet minder essentieel dan zeearenden en zeehonden.

Veel soorten gedragen zich als parasiet. Parasieten brengen hun gastheer altijd schade toe maar laten hem in leven. Diverse foto's bij de groepsteksten laten iets van deze bijzondere samenlevingsverbanden zien (bv. p. 123, 153, 275-276). Van sommige groepen zijn alle vertegenwoordigers parasitair (bv. sporendiertjes - Apicomplexa, lintwormen - Cestoda, krabbenzakjes - Rhizocephala en waaivleugeligen - Strepsiptera), van sommige andere groepen houdt slechts een gedeelte er een parasitaire levenswijze op na (bv. de nematoden, trilhaarwormen, mijten en vliegen). De koekoek *Cuculus canorus* legt zijn eieren in de nesten van andere vogelsoorten, en op dezelfde wijze leggen koekoekswespen, koekoeksbijen en koekoekshommels hun eieren bij verwante soorten in het nest. Zo zijn er meer soorten die op vertegenwoordigers van hun eigen groep parasiteren, zoals op schimmels parasiterende schimmels, op vaatplanten parasiterende vaatplanten en op roodwieren parasiterende roodwieren. Als de parasitaire levenswijze zo ver gaat dat de gastheer er uiteindelijk aan bezwijkt, spreekt men van parasitoiden. Een parasitoid is van dezelfde grootte als zijn gastheer, en is alleen als larve in of op de gastheer aanwezig. Sluipwespen vallen onder de parasitoiden. Onder hen zitten soorten die parasitoid zijn op een andere sluipwesp, en deze

heet dan een hyperparasitoid. Deze hyperparasitoid kan weer een hyper-hyperparasitoid hebben en deze kan zelfs een hyper-hyper-hyperparasitoid hebben.

Commensalen zijn strikt gebonden aan een gastheer, maar brengen die geen schade toe. Ook zij komen geregeld voorbij in de groepsteksten. Zo leven de eencellige Opalinata in amfibieën, reptielen en vissen. Sommige trilhaardiertjes (Ciliophora) logeren in de darm van ringwormen (Annelida). Branchiobdelle wormen (Branchiobdellida) bevinden zich op het skelet van kreeftachtigen, waar ze zich met aangroei voeden. Veel korstmossen kunnen alleen op boomstammen groeien.

Diverse soorten leven op zo'n manier samen dat beide er voordeel van ondervinden. Ongeveer 85% van de landplanten leeft samen met mycorrhizaschimmels, waarbij voedingsstoffen worden uitgewisseld. Een korstmos is een samenlevingsverband tussen een schimmel en een alg of cyanobacterie. Ook radiolariën (Radiolaria), Acoelomorpha en trilhaarwormen (Turbellaria) kunnen fotosynthetiserende 'algen' in het lichaam hebben.

De voorbeelden in deze tekst geven slechts zeer beperkt weer hoe verschillende soorten met elkaar samenleven. Veel vormen van symbiose zijn waarschijnlijk nog niet bekend, vooral (weer) als het om kleine organismen gaat. Er zijn naar alle waarschijnlijkheid zeer veel meer interacties dan we nu kennen. Toch laten de bekende interacties al duidelijk zien dat er in de natuur sprake is van een ongekende samenhang van organismen. Als één soort organisme door menselijk toedoen verdwijnt, kan dat grote gevolgen hebben voor diverse andere organismen. Elke soort telt.

#### DIVERSITEIT EN DE MENS

De mens *Homo sapiens* neemt een bijzondere plek in te midden van de (overige) biodiversiteit (fig. 4). Eigenlijk zijn we ook gewoon maar een van de vele soorten, maar wel een waarbij het een beetje uit de hand gelopen is: een soort met een enorme invloed op de gehele aarde. De mens beïnvloedt



**Figuur 4**  
De mens te midden van de biodiversiteit.



vloedt (de kwaliteit van) allerlei biotopen, de samenstelling van lucht en water, en het klimaat. Die beïnvloeding pakt nogal eens slecht uit voor vele andere soorten organismen. Hun mogelijkheden tot voortbestaan worden steeds beperkter. In hoofdstuk 8 worden de veranderingen in de Nederlandse flora en fauna besproken, waarbij ruim aandacht uitgaat naar door de mens toegebrachte veranderingen in het landschap, milieu en klimaat.

Maar ook de mens heeft allerlei relaties met andere organismen. Wij eten vele organismen waaronder natuurlijk planten, zoogdieren, weekdieren, vissen, kreeftachtigen en vogels, en in het buitenland ook nog insecten en spinnen. Als tegenprestatie dienen ook wij als voedselbron voor vele ongewervelden zoals steekmuggen, teken, vlooiën, luizen, bedwantsen, etcetera. Na onze dood kunnen miljoenen bodemorganismen zich te goed doen aan ons. Enkele soorten zijn zo nauw met ons verbonden dat we eigenlijk niet zonder ze kunnen. Het gaat hierbij niet om honden en katten, maar om meer dan duizend soorten bacteriën in onze darmen. Zij helpen ons om ons voedsel te verteren. Tijdens ons leven zijn er allerlei ziekteverwekkers en parasieten die ons belagen. In de groepsteksten komen

diverse voorbeelden langs, zoals lintwormen, nematoden, schimmels en bacteriën.

Naast deze zeer directe relaties van 'eten en gegeten worden', zijn we ook indirect afhankelijk van onze biodiversiteit. Allerlei soorten verzorgen talloze 'diensten' die ons leven mogelijk of makkelijk maken (bv. HASSAN ET AL. 2005). Zo zuiveren planten onze lucht en voorkomen ze erosie van dijken en zeeweringen. Oeverplanten zijn goed te gebruiken in helofytenfilters voor het zuiveren van matig verontreinigd afvalwater. In de landbouw kunnen allerlei geleedpotigen nuttig zijn (VAN RIJN ET AL. 2007). Zo worden roofmijten, lieveheersbeestjes en parasitaire wespen actief ingezet voor de biologische bestrijding van plagen in kassen. In de vollegrondsteelt kunnen van nature voorkomende predatoren als spinnen, loopkevers, kortschildkevers, gaasvliegen en zweefvliegen helpen plagen in toom te houden. Bloembezoekende insecten zoals bijen en zweefvliegen zijn essentieel voor de bestuiving van allerlei gewassen en fruitbomen. Wij maken gebruik van vele producten die uit de natuur afkomstig zijn: hout is nog altijd een belangrijk bouw materiaal, allerlei dieren en planten leveren grondstoffen of voorbeeldstoffen voor medicijnen, planten kunnen dienen



**Tabel 1**

Totaaloverzicht van de in de wereld beschreven en in Nederland gevestigde soorten niet-dieren.

		Fylum
Eubacteria		
Archaea		
Eukarya	Plantae - planten	Glaucophyta
		Rhodophyta - roodwieren
	Viridiplantae - groene planten	
		Chlorophyta - groenwieren
	Streptophyta	
	Embryophyta - landplanten	Marchantiophyta - levermossen
		Bryophyta - bladmossen
		Anthocerotophyta - hauwmossen
		Tracheophyta - vaatplanten
		<b>Tracheophyta (totaal)</b>
		<b>Embryophyta (totaal)</b>
		<b>Streptophyta (totaal)</b>
		<b>Viridiplantae (totaal)</b>
	<b>Plantae (totaal)</b>	
Chromalveolata	Hacrobia	[Katablepharida]
		[Telonemia]
		Centroheliozoa
		Haptophyta
		Cryptophyta
	<b>Hacrobia (totaal)</b>	
	Stramenopila	Opalinata
		Bicosoecida
		Labyrinthulomycota - slijmnetten
		Hyphochytriomycota - bolletjesslijmschimmels

als brandstof, etcetera. Vanzelfsprekend zijn er ook soorten die als lastig ervaren worden, zoals Coloradokevers die aan onze aardappelplanten knagen, muskusratten die gaten in onze dijken graven, bacteriën die de houten heipalen van onze gebouwen aantasten, of knutten die blauwtong overdragen. Vaak is de mens daar mede schuldig aan, omdat hij nogal eens, alle intelligentie ten spijt, onbezonnen de voorkeursbiotoop van een bepaald organisme aanbiedt in een veelvoud van wat in de natuurlijke situatie beschikbaar was. Het betreffende organisme weet vroeg of laat het luilekkerland te bereiken en kan zich ongebreideld voortplanten – en wordt vervolgens als een plaag beschouwd. Maar als we alle diensten die onze biodiversiteit nu ongemerkt voor ons verzorgt zelf zouden moeten regelen, zou dat voor Nederland alleen al miljarden euro's per jaar kosten (bv. [www.teeweb.org](http://www.teeweb.org)). Hoe meer organismen we voor de toekomst weten te behouden, des te meer keus we in die toekomst hebben om een organisme te vinden dat ons van dienst kan zijn. Biodiversiteit loont.

Misschien is de menselijke neiging om alles in geld uit te drukken in dit geval niet zo'n gelukkige. Geld is een waar-

desysteem dat alleen betekenis heeft voor de soort mens. Een andere vaak aangevoerde reden om onze biodiversiteit op peil te houden, is een ethische: we hebben als gast in eigen land de verantwoordelijkheid om ons leefmilieu zo in te richten dat we dit kunnen delen met alle organismen die hier van nature thuis horen. Per slot van rekening waren de meeste hier eerder dan wij. Een mogelijk nog belangrijkere reden om goed voor onze biodiversiteit te zorgen, is weer een beetje egoïstisch: het zou in Nederland wel erg saai worden zonder medebewoners. Denk maar eens aan alle spannende, leerzame of mooie ontmoetingen met grote zoogdieren in natuurgebieden, enorme groepen ganzen in het weiland, zingende vogels in het voorjaar, jagende springspinnen op onze huismuren, uitbundig bloeiende struikheide, tsjirpende sabelsprinkhanen op zomeravonden of prachtig gekleurde vlinders. Wij leven onlosmakelijk met de organismen om ons heen. Misschien dat er best een paar soorten kunnen verdwijnen zonder dat ons voortbestaan in gevaar komt, maar het moeten er niet te veel worden. Biodiversiteit is de eerste voorwaarde voor ons eigen bestaan. Biodiversiteit moet.

Klasse	Subklasse	Orde	Gevestigd in NL (+ verondersteld)	Waarvan exoten	Wereld
			1000 (+ 1000-en)	enkele	10.000
			100 (+ 100-en)		400
			2		3
			105	15	6600
[Prasinophyceae]			0		138
			970		4060
		[Chlorokybales]	0		1
		Klebsormidiales	8		48
		Zygnematales	576		1830
		Coleochaetales	5		18
		Charales - kranswieren	24		371
			126		5000
			493	3	11.000
			4		236
Lycopsida - wolfsklauwen en viesvarens			7		1000
Pteropsida - varenachtigen			50		11.000
Spermatopsida - zaadplanten	Gymnospermae - naaktzadigen		4	2	1021
	Angiospermae - bedektzadigen		1520	245	268.600
			<b>1581</b>	<b>247</b>	<b>281.621</b>
			<b>2204</b>	<b>250</b>	<b>297.857</b>
			<b>2817</b>	<b>250</b>	<b>300.125</b>
			<b>3787</b>	<b>250</b>	<b>304.323</b>
			<b>3894</b>	<b>265</b>	<b>310.926</b>
			0		13
			0		2
			35		76
			150		500
			0 (+ 20)		200
			<b>185 (+ 20)</b>		<b>791</b>
			0 (+ 10)		200
			10		72
			1		56
			0 (+ 1)		24

Tabel 1 (vervolg)	Fylum
	Actinophryida
	Oomycota - waterschimmels
	Heterokontophyta
	<b>Heterokontophyta (totaal)</b>
<b>Stramenopila (totaal)</b>	
Alveolata	Ciliophora - trilhaardiertjes
	Ellobiopsidae
	'Chromera'
	Colpodellidae
	Dinoozoa
	<b>Dinoozoa (totaal)</b>
	Apicomplexa - sporendiertjes
<b>Alveolata (totaal)</b>	
Rhizaria	Radiolaria - radiolariën
	Cercozoa
	Haplosporidia
	Foraminifera - foraminiferen
	<b>Rhizaria (totaal)</b>
<b>Chromalveolata (totaal)</b>	
Excavata	[Malawimonas]
	Euglenozoa
	<b>Euglenozoa (totaal)</b>
	Heterolobosea
	[Jakobida]
	Parabasalia
	Fornicata
	[Preaxostyla]
<b>Excavata (totaal)</b>	
Unikonta	Amoebozoa
	Eumycetozoa - slijmzwammen
	Archamoebae
	Lobosea - amoeben
	<b>Amoebozoa (totaal)</b>
	Opisthokonta
	Cristidiscoidea
	Ichthyosporea
	[Filasterea]
	Choanoflagellata - choanoflagellaten
	Fungi - schimmels
	<b>Animalia (totaal) (details: zie tabel 2)</b>
	<b>Opisthokonta (totaal)</b>
	<b>Unikonta (totaal)</b>
	<b>Eukarya (totaal)</b>
	<b>Biota - Leven (totaal)</b>

Klasse	Subklasse	Orde	Gevestigd in NL (+ verondersteld)	Waarvan exoten	Wereld
			3		4
			130	7	1000
		[Eustigmatophyceae]	0		35
		[Raphidophyceae]	0		23
		[Pinguiphyceae]	0		6
		[Dictyochophyceae]	0		44
		[Pelagophyceae]	0		10
		[Bolidophyceae]	0		2
		Synurophyceae	0 (+ 15)		284
		Chrysophyceae - goudwieren	18 (+ 85)		374
		Tribophyceae - geelgroene algen	48 (+ 140)		430
		Phaeothamniophyceae	6		27
		Phaeophyceae - bruinwieren	80	7	1785
		Bacillariophyceae - kiezelwieren	1700 (+ 800)	enkele	15.000
			<b>1852 (+ 1040)</b>	<b>enkele</b>	<b>18.020</b>
			<b>1996 (+ 1051)</b>	<b>enkele</b>	<b>19.376</b>
			400		5000
			0		17
			0		1
			0		7
		Dinoflagellata - pantserwieren	250 (+ 30)		2100
		Perkinsozoa	0 (+ 3)		7
			<b>250 (+ 33)</b>		<b>2107</b>
			20		5000
			<b>670 (+ 33)</b>		<b>12.132</b>
			5		1000
			58		500
			2	2	36
			100		4000
			<b>165</b>	<b>2</b>	<b>5536</b>
			<b>3016 (+ 1104)</b>	<b>ruim 25</b>	<b>37.835</b>
			0		2
Kinetoplastida			0 (+ 20)		350
[Diplonemida]			0		10
Euglenophyceae - oogwieren			25 (+ 125)		1000
			<b>25 (+ 145)</b>		<b>1360</b>
			20		80
			0		10
			1		466
			6		146
			0		96
			<b>52 (+ 145)</b>		<b>2158</b>
			255		1036
			6		30
			150		1300
			<b>411</b>		<b>2366</b>
			3		8
			1		24
			0		2
			16		120
			10.300	150	100.000
			<b>27.146 (+ 612)</b>	<b>ca. 655</b>	<b>1.487.134</b>
			<b>37.466 (+ 612)</b>	<b>ca. 805</b>	<b>1.587.288</b>
			<b>37.877 (+ 612)</b>	<b>ca. 805</b>	<b>1.589.654</b>
			<b>44.839 (+ 1861)</b>	<b>ca. 1100</b>	<b>1.940.573</b>
			<b>47.800 = 45.939 (+ 1861)</b>	<b>ca. 1100</b>	<b>1.950.973</b>

**Tabel 2**  
Totaaloverzicht van de in de wereld beschreven en in Nederland gevestigde soorten dieren.

Fylum	Subfylum	Klasse
Porifera - sponzen		
[Placozoa]		
Ctenophora - ribkwallen		
Cnidaria - holtedieren		Anthozoa - bloemdieren
		Hydrozoa - hydroïdpoliepen
		[Cubozoa]
		Scyphozoa - kwallen
<b>Cnidaria (totaal)</b>		
Myxozoa		
[Mesozoa - middendiertjes]		
Acoelomorpha		
Chaetognatha - pijlwormen		
Platyhelminthes - platwormen		Catenulida
		Rhabditophora
		Trematoda - zuigwormen
		Cestodea - lintwormen
		Monogenea
<b>Platyhelminthes (totaal)</b>		
Gastrotricha - buikharigen		
[Micrognathozoa]		
Gnathostomulida - kaakmondjes		
Syndermata		'Rotifera' - raderdieren
		Acanthocephala - stekelsnuitwormen
<b>Syndermata (totaal)</b>		
Cycliophora - kransdiertjes		
Entoprocta - kelkdiertjes		
Ectoprocta - mosdiertjes		
Phoronida - hoefijzerwormen		
[Brachiopoda]		
Nemertea - snoerwormen		
Annelida - ringwormen		Polychaeta - borstelwormen
		Aphanoneura
		Echiura - zandwormen
		Sipuncula - pindawormen
		Oligochaeta - oligochaeten
		Hirudinea - bloedzuigers
		Branchiobdellida - branchiobdelle wormen
<b>Annelida (totaal)</b>		
Mollusca - weekdieren		[Solenogastres]
		Caudofoveata - schildvoetigen
		Polyplacophora - keverslakken
		[Monoplacophora]
		Bivalvia - tweekleppigen
		Gastropoda - slakken
		Scaphopoda - stoottanden
		Cephalopoda - inktvissen
<b>Mollusca (totaal)</b>		
Kinorhyncha - stekelwormen		
[Loricifera]		
Priapulida - priapuliden		
Nematoda - nematoden		
Nematomorpha - paardenhaarwormen		
Tardigrada - beerdiertjes		
[Onychophora]		
Arthropoda - geledpotigen	Chelicerata	Pycnogonida - zeespinnen
		[Xiphosura]



Subklasse	Orde/infraklasse	Gevestigd in NL (+ verondersteld)	Waarvan exoten	Wereld
		22	7	8370
		0		1
		3	1	166
		13	2	5000
		114	10	3250
		0		36
		5		200
		<b>132</b>	<b>12</b>	<b>8486</b>
		10 (+ 110)		2184
		0		115
		6 (+ tientallen)		210
		2		180
		6		100
		144	5	6500
		154		9000
		121 (+ tientallen)		5000
		3		3500
		<b>428 (+ tientallen)</b>	<b>5</b>	<b>24.000</b>
		27		510
		0		1
		1		100
		380	enkele	2030
		26		1150
		<b>406</b>	<b>enkele</b>	<b>3180</b>
		1		2
		4	1	150
		61	8	5000
		2		10
		0		550
		20		1200
		250	11	9000
		9		30
		1		176
		8		145
		158	10	5000
		31	3	650
		1		150
		<b>458</b>	<b>24</b>	<b>15.151</b>
		0		240
		1		120
		2		920
		0		29
		15	18	20.000
		265	65	92.700
		2		520
		5		700
		<b>390</b>	<b>83</b>	<b>115.229</b>
		2		130
		0		22
		1		19
		2000	50	30.000
		8		331
		27		1045
		0		165
		8		1340
		0		4

vervolg Tabel 2

Fylum	Subfylum	Klasse
		Arachnida - spinachtigen
		<b>Arachnida (totaal)</b>
	<b>Chelicerata (totaal)</b>	
	Myriapoda	Chilopoda - duizendpoten
		Diplopoda - miljoenpoten
		Pauropoda - weinigpoten
		Symphyla - wortelduizendpoten
	<b>Myriapoda (totaal)</b>	
	Pancrustacea - kreeftachtigen & insecten	Branchiopoda - watervlooien & kieuwpootkreeften
		[Remipedia]
		[Cephalocarida]
		Maxillopoda
		Ostracoda - mosselkreeftjes
		Malacostraca - echte kreeftachtigen
		<b>Malacostraca (totaal)</b>
		Hexapoda - zespotigen

Subklasse	Orde/infraklasse	Gevestigd in NL (+ verondersteld)	Waarvan exoten	Wereld
	Acari - mijten	1557	tientallen	48.200
	[Ricinulei - kapucijnspinnen]	0		58
	[Palpigradi]	0		82
	Araneae - spinnen	640	7	41.253
	[Uropygi - zweespinnen]	0		108
	[Schizomida]	0		258
	[Amblypigi]	0		158
	Opiliones - hooiwagens	30	2	6000
	[Scorpiones - schorpioenen]	0		1764
	Pseudoscorpiones - pseudoschorpioenen	23		33.00
	[Solifugae - rolspinnen]	0		1100
		<b>2250</b>	tientallen	<b>102.281</b>
		<b>2258</b>	tientallen	<b>103.625</b>
		37	3	3149
		48	5	12.000
		7	1	780
		2		210
		<b>94</b>	<b>9</b>	<b>16.139</b>
		116	6	1112
		0		21
		0		9
Thecostraca	[Facetotecta]	0		11
	[Ascothoracida]	0		129
	Acrothoracica	1		40
	Rhizocephala - krabbenzakjes	3		260
	Thoracica - eendenmossels & zeepokken	6	1	800
Branchiura - visluizen		1		200
Pentastomida - tongwormen		2		100
	[Mystacocarida]	0		12
Copepoda - roeipootkreeftjes		280	enkele	11.500
		110		9000
	Leptostraca	1		40
	Stomatopoda - bidsprinkhaankreeften	1		450
	Bathynellacea	1		200
	[Anaspidacea]	0		70
	[Spelaeogriphacea]	0		4
	[Thermosbaenacea]	0		34
	[Lophogastrida]	0		58
	Mysida - aasgarnalen	16	2	1100
	[Mictacea]	0		5
	Amphipoda - vlokreeften	180	12	6000
	Isopoda - pissebedden	86	18	11.437
	Tanaidacea - naaldkreeftjes	2		1100
	Cumacea - zeekomma's	11		1600
	Euphausiacea - krill	2		91
	Decapoda - tienpotigen	60	12	15.500
		<b>360</b>	ca. 45	<b>37.689</b>
Collembola - springstaarten		232		8038
Protura - beentasters		2		748
Diplura - tweestaarten		2		800
Insecta - insecten	Archaeognatha - rotsspringers	5		504
	Zygentoma - zilvervisjes	3	3	527
	Ephemeroptera - haften	57		3046
	Odonata - libellen	65		5680
	Orthoptera - sprinkhanen & krekels	46	4	25.150
	[Phasmida - wandelende takken]	0		2583
	Embiodoptera - webspinners	1	1	460



Subklasse	Orde/infraklasse	Gevestigd in NL (+ verondersteld)	Waarvan exoten	Wereld
	Blattodea - kakkerlakken	10	6	7430
	[Mantodea - bidsprinkhanen]	0		2400
	Plecoptera - steenvliegen	27		3497
	Dermaptera - oorwormen	6	1	1967
	[Zoraptera]	0		34
	[Notoptera]	0		39
	Psocodea - stofluizen & echte luizen	330	15	10.600
	Thysanoptera - tripsen	151	14	6000
	Hemiptera - snavelinsecten	1576	61	100.500
	Strepsiptera - waaier vleugeligen	6		603
	Coleoptera - kevers	4163	60	360.000
	Megaloptera - elzenvliegen	3		337
	Raphidioptera - kameelhalsvliegen	6		225
	Neuroptera - netvleugeligen	64		6000
	Trichoptera - kokerjuffers	180		13.574
	Lepidoptera - vlinders	2206	16	156.000
	Siphonaptera - vlooiën	51	2	2050
	Mecoptera - schorpioenvliegen	6		681
	Diptera - muggen & vliegen	4967	enkele	152.245
	Hymenoptera - vliesvleugeligen	5315 (+ 440)	100	146.310
<b>Insecta (totaal)</b>		<b>19.244 (+ 440)</b>	<b>ca. 300</b>	<b>1.008.442</b>
		<b>19.480 (+ 440)</b>	<b>ca. 300</b>	<b>1.018.028</b>
		<b>20.359 (+ 440)</b>	<b>ca. 355</b>	<b>1.078.911</b>
		<b>22.711 (+ 440)</b>	<b>ca. 410</b>	<b>1.198.675</b>
		0		2
		11		7000
		0		27
		0 (+ 2)		90
		0 (+ 2)		117
		16	6	2760
		1		33
		2		115
		3		1170
		93	12	30.082
		0		2
		0		6
		17	1	6515
		71	11	5416
Diapsida-Lepidosauria	Squamata - hagedissen & slangen	7		8396
Anapsida	[Testudines - schildpadden]	0		313
Diapsida-Lepidosauria	[Sphenodontida]	0		2
	[Crocodylomorpha]	0		23
	Aves - vogels	203	17	9900
		<b>210</b>	<b>17</b>	<b>18.634</b>
		<b>396</b>	<b>41</b>	<b>61.940</b>
		<b>413</b>	<b>47</b>	<b>64.733</b>
		<b>27.758 = 27.146 (+ 612)</b>	<b>ca. 655</b>	<b>1.487.134</b>



## HOOFDSTUK 7 PATRONEN IN DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT

VINCENT J. KALKMAN  
BAUDEWIJN ODÉ  
ADRIAAN W. GMELIG MEYLING

De diversiteit van planten en dieren is niet gelijkmatig over Nederland verdeeld. Elke soort heeft zijn eigen verspreidingsgebied en daardoor komen in sommige gebieden veel soorten voor en in andere juist weinig. Dit hoofdstuk beschrijft deze ruimtelijke patronen en probeert ze te verklaren aan de hand van natuurlijke oorzaken. De invloed van de mens op de biodiversiteit komt in hoofdstuk 8 aan bod. Eerst wordt beschreven hoe de flora en fauna van Nederland zich verhoudt tot die van de wereld en Europa: welke soorten komen hier voor en welke zijn specifiek voor Nederland? Dit wordt sterk bepaald door de geschiedenis van het Europese continent, waarbij een belangrijke rol is weggelegd voor het klimaat. Vervolgens komen de diversiteitspatronen binnen Nederland aan de orde. Deze worden vooral bepaald door de huidige omstandigheden, onder te verdelen in abiotische, biotische en geografische factoren. Het laatste deel van dit hoofdstuk bespreekt de patronen in diversiteit van land-, zoetwater- en mariene gebieden afzonderlijk.

### VEEL OF WEINIG?

Heeft Nederland een hoge biodiversiteit? Op deze eenvoudige vraag zijn veel antwoorden mogelijk. Met circa 47.800 in ons land vastgestelde organismen zijn de meeste mensen geneigd te denken van wel (tabel 1). Wereldwijd wordt het aantal beschreven soorten geschat op bijna twee miljoen (dit boek en CHAPMAN 2009). Hiervan is dus 2,5% in Nederland aangetroffen. Het overgrote deel van de biodiversiteit

is nog niet beschreven en mogelijk ligt het aantal soorten wereldwijd in de buurt van de 10 miljoen. Uitgaande van dat laatste getal zal Nederland hooguit 0,5-1% van de biodiversiteit van de wereld herbergen, want een groot deel van de wereldwijde biodiversiteit bevindt zich in de tropen. Het is daarom eerlijker om Nederland met Europa te vergelijken. Europa, een relatief soortenarm continent, heeft 130.000 niet-mariene diersoorten terwijl er in Nederland circa 26.000 niet-mariene dieren zijn vastgesteld. Dit betekent dat 20% van de Europese diersoorten in Nederland gevonden is wat gezien het geringe oppervlak van Nederland een heel behoorlijk percentage is. Voor een klein land in een soortenarm deel van een niet heel soortenrijk continent hebben we daarom een behoorlijke rijkdom aan soorten. Onze relatieve soortenrijkdom is vergeleken met het hele continent of met de wereld vrij gering, maar het totaal aantal in Nederland gevonden soorten is met circa 47.800 nog steeds indrukwekkend. Geen enkele persoon heeft ooit ook maar de helft van de Nederlandse soorten gezien.

### NEDERLAND IN DE WERELD

Op basis van de verspreiding van planten en dieren kan de wereld verdeeld worden in een beperkt aantal gebieden, zogenaamde (biogeografische) rijken of regio's, met elk een eigen karakteristieke flora en fauna. De meest gebruikte indeling staat afgebeeld in figuur 1. Nederland ligt, net als de rest van Europa, in de Palearctische regio. De flora en fauna van dit gebied vertonen veel overeenkomsten met die

	Totaal	Gewervelden	Ongewervelden	Planten	Schimmels
wereld	1.951.000	61.940	1.425.200	311.000	99.000
Nederland	47.800	396	27.362	3894	10.300
percentage van de biodiversiteit aanwezig in Nederland	2,5%	0,6%	1,9%	1,3%	10,4%



**Tabel 1**  
Geschatte aantal beschreven soorten in de wereld en Nederland (CHAPMAN 2009, FAUNA EUROPAEA 2004).



**Figuur 1**  
Biogeografische indeling van de wereld.

Tabel 2

Voorbeelden van niet-mariene Nederlandse soorten die, met uitzondering van Antarctica, op alle continenten voorkomen. Voor vogels zijn alleen die soorten opgenomen die op alle continenten broeden. De lijst is niet volledig voor de groepen voorafgegaan door een asterisk\*. Van de volgende groepen zijn in Nederland geen kosmopolitische soorten bekend: hooiwagens, duizendpoten, miljoenpoten, kieuwpootkreeften, rivierkreeften, haften, libellen, steenvliegen, oorwormen, waaiervleugeligen, elzenvliegen, gaasvliegen, schorpioenvliegen, dansvliegen, dazen en horzels. Van de niet genoemde groepen is niet nagegaan of er kosmopolieten in Nederland voorkomen.

Groep/soort	Wetenschappelijke naam	Kosmopoliet	Opmerking
<b>* Vaatplanten</b>	<b>Tracheophyta</b>		
grof hoornblad	<i>Ceratophyllum demersum</i>	van nature	
melganzevoet	<i>Chenopodium album</i>	versleept	
zeewinde	<i>Convolvulus soldanella</i>	van nature	
kleine kattenstaart	<i>Lythrum hyssopifolia</i>	van nature	
riet	<i>Phragmites australis</i>	versleept	
grote weegbree	<i>Plantago major</i>	versleept	
straatgras	<i>Poa annua</i>	versleept	
adelaarsvaren	<i>Preridium aquilinum</i>	van nature	
<b>Bladmossen</b>	<b>Bryophyta</b>		
gewoon dikkopmos	<i>Brachythecium rutabulum</i>	van nature	
zilvermos	<i>Bryum argenteum</i>	van nature	ook op Antarctica, wordt soms de meest wijdverbreide plant ter wereld genoemd
gewoon purpersteeltje	<i>Ceratodon purpureus</i>	van nature	ook op Antarctica
slankmos	<i>Leptobryum pyriforme</i>	van nature	
gewoon haarmos	<i>Polytrichum commune</i>	van nature	
zandhaarmos	<i>Polytrichum juniperinum</i>	van nature	
<b>Thalleuze levermossen</b>	<b>Marchantiophyta</b>		
halvemaantjesmos	<i>Lunularia cruciata</i>	van nature	
parapluutjesmos	<i>Marchantia polymorpha</i>	van nature	
gevoord landvorkje	<i>Riccia bifurca</i>	van nature	
kroosmos	<i>Ricciolepis natans</i>	van nature	
<b>Hauwmossen</b>	<b>Anthocerotophyta</b>		
zwart hauwmos	<i>Anthoceros punctatus</i>	van nature	
geel hauwmos	<i>Phaeoceros carolinianus</i>	van nature	
<b>Spinnen</b>	<b>Araneae</b>		
broeikasspin	<i>Achaearanea tepidariorum</i>	versleept	
roodwitte celspin	<i>Dysdera crocata</i>	versleept	
	<i>Hasarius adansoni</i>	versleept	komt in Nederland verspreid voor, meestal in kassen
	<i>Heteropoda venatoria</i>	versleept	wordt af en toe geïmporteerd
zwartgatje	<i>Ostearius melanopygius</i>	versleept	
grote trilspeen	<i>Pholcus phalangioides</i>	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
stalmuursluiper	<i>Scotophaeus blackwalli</i>	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
gevlekte steatoda	<i>Steatoda albomaculata</i>	versleept	
grote steatoda	<i>Steatoda grossa</i>	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
grijze huisspin	<i>Tegenaria domestica</i>	versleept	komt in Nederland verspreid voor in huizen
<b>Pissebedden</b>	<b>Isopoda</b>		
gewone oprolpissebed	<i>Armadillidium vulgare</i>	versleept	
ruwe pissebed	<i>Porcellio scaber</i>	versleept	
kleine gaper	<i>Porcellium conspersum</i>	versleept	
<b>Springstaarten</b>	<b>Collembola</b>		
	<i>Ceratophysella denticulata</i>	versleept	ook op Antarctica
	<i>Entomobrya nivalis</i>	versleept	ook op Antarctica
	<i>Folsomia candida</i>	versleept	ook op Antarctica
	<i>Friesea mirabilis</i>	versleept	
	<i>Hypogastrura viatica</i>	van nature	ook op Antarctica, littorale soort
	<i>Isotomiella minor</i>	versleept	
	<i>Isotomurus palustris</i>	versleept	
	<i>Megalothorax minus</i>	versleept	
	<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	versleept	ook op Antarctica
	<i>Neanura muscorum</i>	versleept	
	<i>Sphaeridia pumilis</i>	versleept	
<b>Sprinkhanen</b>	<b>Orthoptera</b>		
huiskrekel	<i>Acheta domesticus</i>	versleept	van oorsprong uit Midden-Oosten of West-Afrika
<b>Kakkerlakken</b>	<b>Blattodea</b>		
Duitse kakkerlak	<i>Blattella germanica</i>	versleept	uitsluitend binnenshuis, ook in de tropen
grote kakkerlak	<i>Periplaneta americana</i>	versleept	vooral urbane gebied, buiten de (sub)tropen alleen in verwarmde gebouwen



kaskakkerlak	<i>Periplaneta australasiae</i>	versleept	buiten de tropen alleen in verwarmde kassen
huiskakkerlak	<i>Pycnocelus surinamensis</i>	versleept	buiten de tropen alleen in verwarmde kassen
<b>Wantsen</b>	<b>Heteroptera</b>		
bedwants	<i>Cimex lectularius</i>	versleept	mogelijk oorspronkelijk uit het Midden-Oosten
	<i>Liorhyssus hyalinus</i>	versleept	in andere werelddelen waarschijnlijk als exoot
	<i>Lycocoris campestris</i>		niet in Zuid-Amerika
<b>* Vlinders</b>	<b>Lepidoptera</b>		
windepijlstaart	<i>Agrius convolvuli</i>	van nature	
grote worteluil	<i>Agrotis ipsilon</i>	?	
monarchvlinder	<i>Danaus plexippus</i>	van nature	
klein geaderd witje	<i>Pieris napi</i>	versleept	niet in Zuid-Amerika
klein koolwitje	<i>Pieris rapae</i>	versleept	niet in Zuid-Amerika, geïmporteerd in Noord-Amerika en Australië
koolmot	<i>Plutella xylostella</i>	versleept	waarschijnlijk van oorsprong uit Europa
distelvlinder	<i>Vanessa cardui</i>	van nature	niet in Zuid-Amerika
<b>Fruitleggen</b>	<b>Drosophilidae</b>		
	<i>Drosophila busckii</i>	versleept	
	<i>Drosophila hydei</i>	versleept	
	<i>Drosophila immigrans</i>	versleept	
	<i>Drosophila melanogaster</i>	versleept	
	<i>Drosophila repleta</i>	versleept	
	<i>Drosophila simulans</i>	versleept	
	<i>Scaptomyza pallida</i>	versleept	
	<b>Fanniidae</b>		
	<i>Fannia canicularis</i>	versleept	
<b>Echte vliegen</b>	<b>Muscidae</b>		
huisvlieg	<i>Graphomya maculata</i>	versleept	
	<i>Musca domestica</i>	versleept	mogelijk oorspronkelijk uit het Midden-Oosten
	<i>Muscina stabulans</i>		
stalvlieg	<i>Stomoxys calcitrans</i>	versleept	van oorsprong uit Palearctische regio
<b>Zweefvliegen</b>	<b>Syrphidae</b>		
kustvleekoog	<i>Eristalinus aeneus</i>	versleept	oorspronkelijk alleen in de Oude Wereld, maar in Noord- en Zuid-Amerika geïmporteerd
blinde bij	<i>Eristalis tenax</i>	versleept	Palearctische soort die met scheepsladingen over de continenten verspreid is
<b>Sluipvliegen</b>	<b>Tachinidae</b>		
	<i>Trichopoda pennipes</i>	versleept	waarschijnlijk wereldwijd maar er zijn determinatieproblemen
<b>Mieren</b>	<b>Formicidae</b>		
tropische staafmier	<i>Hypoconerops schauinslandi</i>	versleept	
Argentijnse mier	<i>Linepithema humile</i>	versleept	
faraomier	<i>Monomorium pharaonis</i>	versleept	
	<i>Paratrechina longicornis</i>	versleept	
spookdraaigatje	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	versleept	
ribbelzaadmier	<i>Tetramorium bicarinatum</i>	versleept	
<b>Bijen</b>	<b>Apidae</b>		
honingbij	<i>Apis mellifera</i>	versleept	
<b>Zoogdieren</b>	<b>Mammalia</b>		
haas	<i>Lepus europaeus</i>	versleept	niet in Afrika, geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
huismuis	<i>Mus domesticus</i>	versleept	via schepen over de gehele wereld verspreid
bruine rat	<i>Rattus norvegicus</i>	versleept	waarschijnlijk afkomstig uit de gematigde delen van Siberië en China, via schepen over de gehele wereld verspreid
zwarte rat	<i>Rattus rattus</i>	versleept	waarschijnlijk afkomstig uit Zuid-Azië, via schepen over de gehele wereld verspreid
wild zwijn	<i>Sus scrofa</i>	versleept	voor jacht geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
<b>Vogels</b>	<b>Aves</b>		
koereiger	<i>Bubulcus ibis</i>	van nature	
rotsduif	<i>Columba livia</i>	versleept	overal in de wereld in steden te vinden, gedomesticeerde vorm van de rotsduif
slechtvalk	<i>Falco peregrinus</i>	van nature	
lachstern	<i>Gelochelidon nilotica</i>	van nature	
visarend	<i>Pandion haliaetus</i>	van nature	
huismus	<i>Passer domesticus</i>	versleept	geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
reuzensterne	<i>Hydroprogne caspia</i>	van nature	
Dougalls stern	<i>Sterna dougallii</i>	van nature	
noordse stern	<i>Sterna paradisaea</i>	van nature	
spreeuw	<i>Sturnus vulgaris</i>	versleept	geïmporteerd in Australië en Noord- en Zuid-Amerika
kerkuil	<i>Tyto alba</i>	van nature	

van de Nearctische regio en samen worden ze daarom de Holarctische regio genoemd. Voorbeelden van groepen die bijna geheel beperkt zijn tot de Holarctische regio zijn mollen (Talpidae), boomklevers (Sittidae), witsnuitlibellen *Leucorrhinia*, dennen *Pinus* en klokjes *Campanula*. De Palearctische regio is, vergeleken met de tropische regio's, vrij arm aan karakteristieke groepen. Voorbeelden van Palearctische groepen zijn de heggenmussen (Prunellidae), waterjuffers *Coenagrion* en reseda's *Reseda*. Het Palearctisch gebied kan worden onderverdeeld in het Oost- en West-Palearctisch gebied, waarbij het Oeralgebergte en de rivier de Wolga vaak als grens worden gebruikt. De barrière die de verschillen tussen deze gebieden veroorzaakt is niet de vrij lage Oeral maar vooral de uitgestrekte en groten-deels boomloze Siberische laagvlaktes, die voor veel soorten onoverbrugbaar is.

Een klein aantal Nederlandse soorten is, met uitzondering van Antarctica, op alle continenten te vinden (tabel 2). Soorten met een goed verspreidingsvermogen hebben de continenten op eigen kracht bereikt. Het gaat hierbij om soorten die zelf actief vliegend oceanen kunnen oversteken, zoals vogels en enkele vlinders, en soorten die gemakkelijk door de wind (varens, paddenstoelen) of met zeewater worden verspreid. Een groot aantal mondiaal verbreide soorten heeft geprofiteerd van de mens. Het betreft hierbij vaak soorten die onbedoeld door de mens zijn verspreid bij transport van plantenmateriaal of via ballastwater. Een deel van de mondiale soorten heeft een hechte band met mensen, zoals bijvoorbeeld bruine rat *Rattus norvegicus*, zwarte rat *R. rattus*, kakkerlakken, huiskrekel *Acheta domestica*, huisvlieg *Musca domestica* en bedwants *Cimex lectularius*. Soorten als huisvlieg en bedwants leven al zolang met de mens samen dat het oorspronkelijke verspreidingsgebied niet meer goed te achterhalen is.

### NEDERLAND EN EUROPA

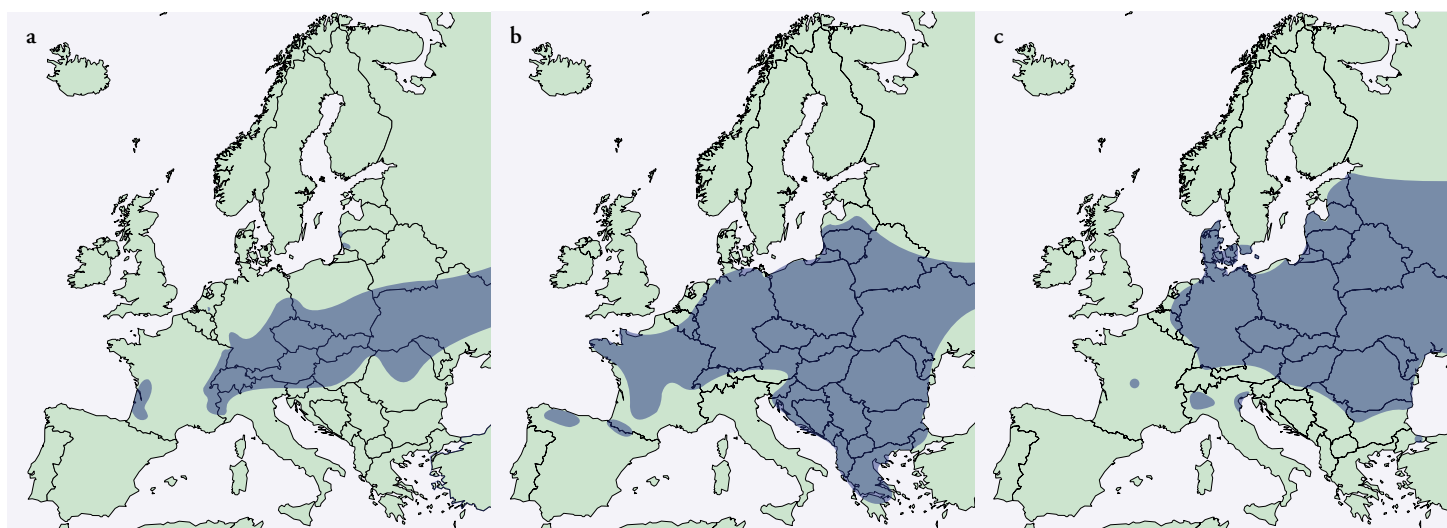
Verreweg de meest bepalende perioden voor de huidige Europese biodiversiteit zijn de ijstijden geweest. Tot aan de eerste ijstijden, circa 2,5 miljoen jaar geleden, hadden grote delen van Europa een vrij warm klimaat met een bijbehorende rijke subtropische flora en fauna. Al tijdens het Pliocene (5-2,5 miljoen jaar geleden) was er sprake van een langzame afkoeling. Van 2,5 tot 0,8 miljoen jaar geleden wissel-

den warme en koude omstandigheden elkaar af waarbij de koude perioden in toenemende mate kouder en droger werden. Fossiele vondsten bij het Limburgse Tegelen geven een inkijkje in de flora en fauna die tijdens zo'n warmere periode in Nederland aanwezig was. Uit deze Nederlandse bodemlagen zijn soorten als zwepenboom *Celtis*, beverboom *Magnolia*, gummieboom *Eucommia* en kurkboom *Phellodendron* en zelfs een aap bekend. Sinds 800.000 jaar geleden is er sprake van zeer zware ijstijden met daartussen korte warmere perioden (tussenijstijden of interglacialen). Gedurende de koudste perioden bedekten de noordelijke ijskappen grote delen van noordelijk Europa. De maximale uitbreiding van de ijskappen vond plaats tijdens de een-na-laatste ijstijd, circa 150.000 jaar geleden. Het ijs kwam in deze periode tot aan de lijn Haarlem-Nijmegen en zorgde voor het ontstaan van de stuwwallen zoals de Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug. Gedurende deze koude perioden lag Nederland van tijd tot tijd in een vegetatiezone met denbossen en een steppachtige vegetatie. Er waren zelfs perioden waarin sprake was van een poolwoestijn. Hoewel niet bedekt door ijs was zuidelijk Europa aanzienlijk kouder dan nu. Het oprukkende ijs zorgde ervoor dat soorten naar het zuiden gedrongen werden. In Oost-Azië, waar het ijs minder uitgebreid was, en in Noord-Amerika ging dit voor veel planten en dieren relatief probleemloos. In tegenstelling tot die continenten heeft Europa veel berggebieden met een oost-westoriëntatie. Berggebieden zoals de Alpen en de Pyreneeën veranderden door de toename van gletsjers in ijsmuren. Veel soorten werden ingesloten tussen deze ijsmuren en het vanuit het noorden oprukkende landijs en stierven tijdens de ijstijden uit. Meer fortuinlijke soorten brachten de koude perioden door in ijsvrije, vaak warmere gebieden, die refugia (toevluchtsoorden) worden genoemd. Voor Europa en Nederland belangrijke refugia liggen rondom de Middellandse Zee, rondom de Kaspische Zee en in zuidelijk Siberië. Er is nog geen goed overzicht van het relatieve belang van de verschillende refugia voor de Nederlandse flora en fauna. Voor de dagvlinderfauna van Noordwest-Europa is op basis van de huidige verspreidingspatronen gespeculeerd dat 50% een Mediterrane, 40% een Siberische en 10% een andere oorsprong heeft. Overigens hebben veel soorten in meerdere refugia 'overwinterd'. Bij sommige soorten duurde deze scheiding lang genoeg om te

Tabel 3

Soortenrijkdom van enkele groepen in verschillende Europese landen. Hoewel de soorten-aantallen worden beïnvloed door de omvang van het land is toch goed te zien dat de meeste groepen in het zuiden veel rijker zijn. Van Spanje en Frankrijk zijn alleen de soorten die voorkomen op het vasteland meegeteld. De gegevens van Nederland zijn afkomstig uit dit boek, de overige gegevens zijn afkomstig van de website Fauna Europaea ([www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org)).

	% Europese soorten in Nederland	Europa	Spanje	Frankrijk	België	Nederland	Denemarken	Zweden
libellen	47%	137	82	93	69	65	58	61
zweefvliegen	36%	829	345	492	315	301	275	370
zoogdieren	28%	254	93	109	67	71	56	67
amfibieën	22%	77	27	34	17	17	15	13
haften	17%	339	139	128	?	57	43	57
bijen	17%	2066	1056	899	382	350	219	108
vaatplanten	13%	12.500	5050	4630	1550	1581	1450	1750
steenvliegen	6%	426	135	160	55	27	25	37
reptielen	5%	153	49	35	9	7	9	4
sprinkhanen	4%	1038	323	190	51	46	34	37
<b>Totaal</b>		<b>17.819</b>	<b>7299</b>	<b>6770</b>	<b>2515</b>	<b>2522</b>	<b>2184</b>	<b>2504</b>



resulteren in soortvorming; de populaties waren na afloop van de ijstijd voldoende veranderd om voortaan als aparte soorten door het leven te gaan. Tegenwoordig is het met behulp van DNA-technieken mogelijk om deze uitbreidingscentra nauwkeuriger te bepalen, maar dit is nog slechts voor een beperkt aantal groepen gebeurd.

Ongeveer 10.000 jaar geleden, na afloop van de laatste ijstijd, hebben de flora en fauna zich weer naar het noorden over Europa verspreid. Gedurende het relatief korte Atlanticum, 8.000-5.000 jaar geleden, was het warmer dan nu en veel zuidelijke soorten met een goed verspreidingsvermogen hebben toen mogelijk een meer noordelijke verspreiding gehad dan tegenwoordig. Er zijn ook soorten die zich langzaam verspreiden en pas relatief recent in Nederland zijn aangekomen, zoals beuk *Fagus sylvatica* en haagbeuk *Carpinus betulus*, die pas in de afgelopen 5000 jaar Nederland hebben bereikt (MAES 2006).

De ijstijden hebben ervoor gezorgd dat Europa ten opzichte van andere gematigde gebieden relatief arm is. Zo telt Europa minder dan 140 soorten libellen, terwijl de meer dan 50 maal zo kleine Amerikaanse staat New York er al meer dan 180 heeft. Een deel van de bij Tegelen als fossiel gevonden planten is geheel uit Europa verdwenen, terwijl ze de ijstijden in Azië of Noord-Amerika wel hebben overleefd.

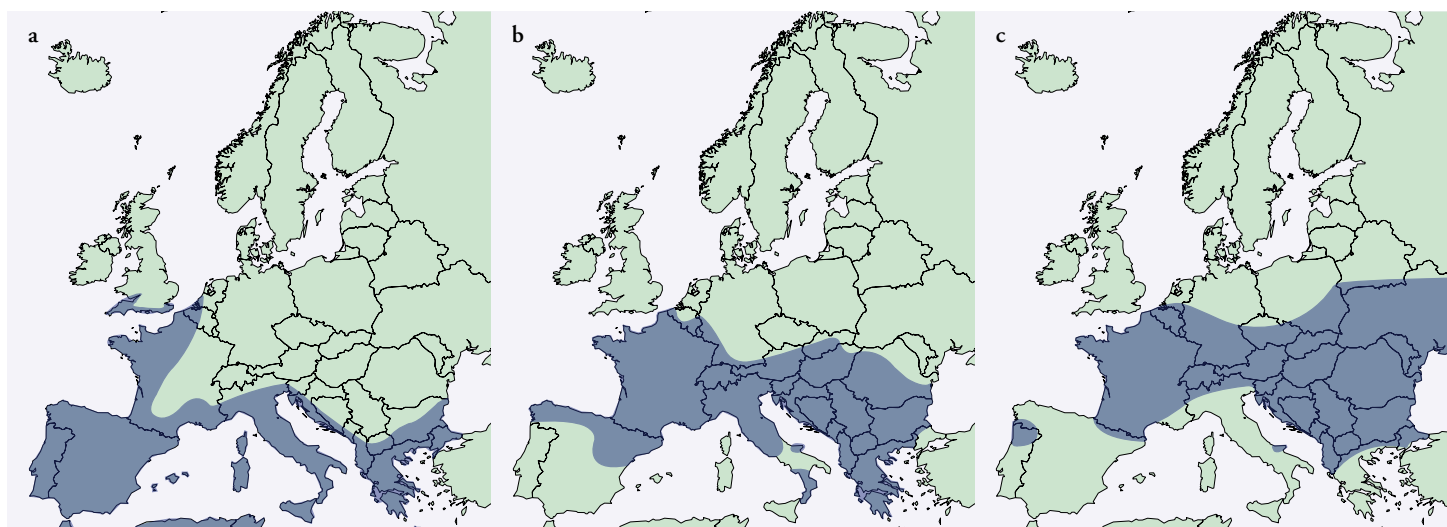
De ijstijden zijn er deels ook voor verantwoordelijk dat het zuiden van Europa soortenrijker is dan het noorden. In het Middellandse Zeegebied is simpelweg meer tijd geweest voor soortvorming. De flora en fauna in het noorden van Europa is daar veel recenter gearriveerd en heeft hiervoor minder tijd gehad.

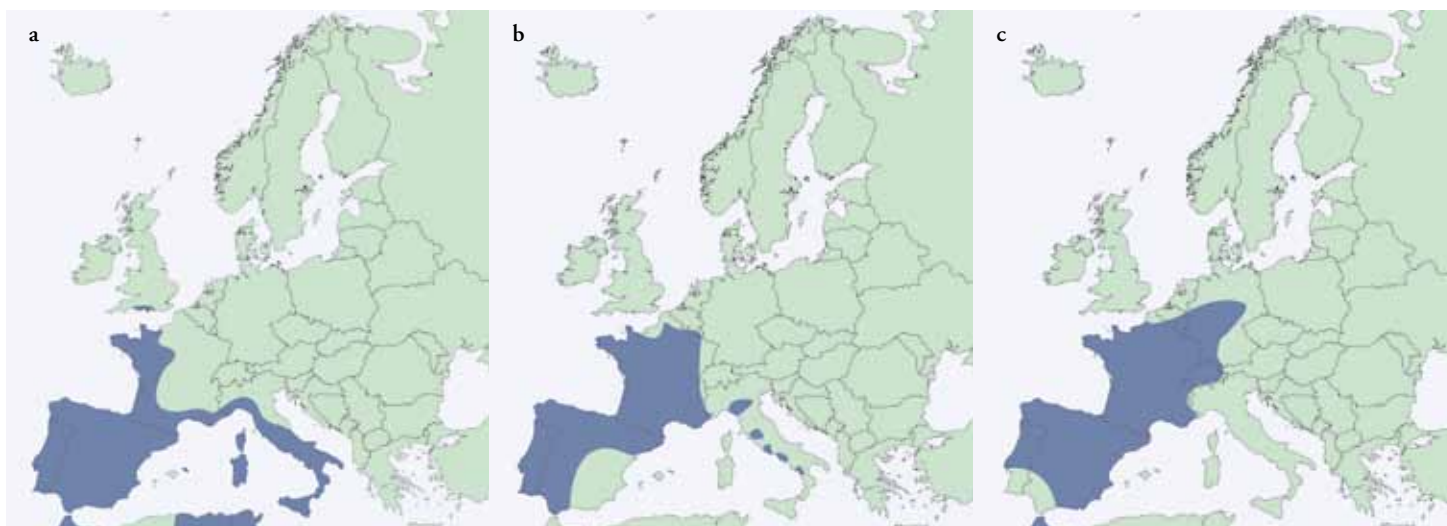
Het vroegere klimaat heeft grotendeels bepaald welke soorten er in Europa over zijn gebleven, maar het huidige klimaat bepaalt in sterke mate hoe deze soorten over Europa zijn verspreid. Warmere delen van Europa zijn over het algemeen soortenrijker en het aantal soorten neemt bij de meeste dier- en plantengroepen dan ook van zuid naar noord af. Dit patroon is heel duidelijk bij groepen als hogere planten, reptielen, dagvlinders en sprinkhanen (tabel 3). Voor een aantal dier- en plantengroepen is dit patroon minder sterk. Zo zijn libellen en zweefvliegen het rijkst vertegenwoordigd in Midden-Europa.

Ook binnen Nederland is de noord-zuidgradiënt in biodiversiteit zichtbaar. Uit een overzicht van 1331 soorten wekdieren, libellen, sprinkhanen, loopkevers, roofvliegen, zweefvliegen, bijen en mieren bleek dat van ongeveer 25% de noordgrens door Nederland loopt en van minder dan 2% de zuidgrens. Van het overgrote deel van de soorten (72%) loopt er geen of een westelijke arealgrens door

▲ **Figuur 2**  
Voorbeelden van soorten met een Midden-Europese verspreiding: (a) pimperlblauwtje *Maculinea teleius*, (b) middelste bonte specht *Dendrocopos medius*, (c) knoflookpad *Pelobates fuscus*.

▼ **Figuur 3**  
Voorbeelden van soorten met een, ten opzichte van Nederland, zuidelijke verspreiding: (a) Cetti's zanger *Cettia cetti*, (b) muurhagedis *Podarcis muralis*, (c) sikkelsprinkhaan *Phaneroptera falcata*.





▲ **Figuur 4**  
Voorbeelden van soorten met een Zuidwest-Europese (Atlanto-Mediterrane) verspreiding: (a) Provençaalse grasmus *Sylvia undata*, (b) bronslibel *Oxygastra curtisii*, (c) vroedmeesterpad *Alytes obstetricans*.

Nederland (KLEUKERS & REEMER 2003). Het hoge percentage soorten met een noordgrens ten opzichte van soorten met een zuidgrens komt doordat de diversiteit van de meeste groepen naar het zuiden toe groter wordt.

#### Geen duidelijke arealgrens in Nederland

Verreweg het grootste deel van de Nederlandse soorten heeft een groot verspreidingsgebied, dat zich uitstrekt over grote delen van Midden-Europa. De verspreiding van veel soorten wordt naar het oosten toe beperkt door de in de winter koude en grotendeels boomloze Siberische laagvlakte (fig. 2, 7). Toch zijn er veel Nederlandse soorten waarvan het areaal nog verder doorloopt tot in het oosten van Rusland en Japan. Een klein deel heeft een Holarctisch areaal. Dit is onder meer het geval bij de raaf *Corvus corax* en de venglazemaker *Aeshna juncea*.

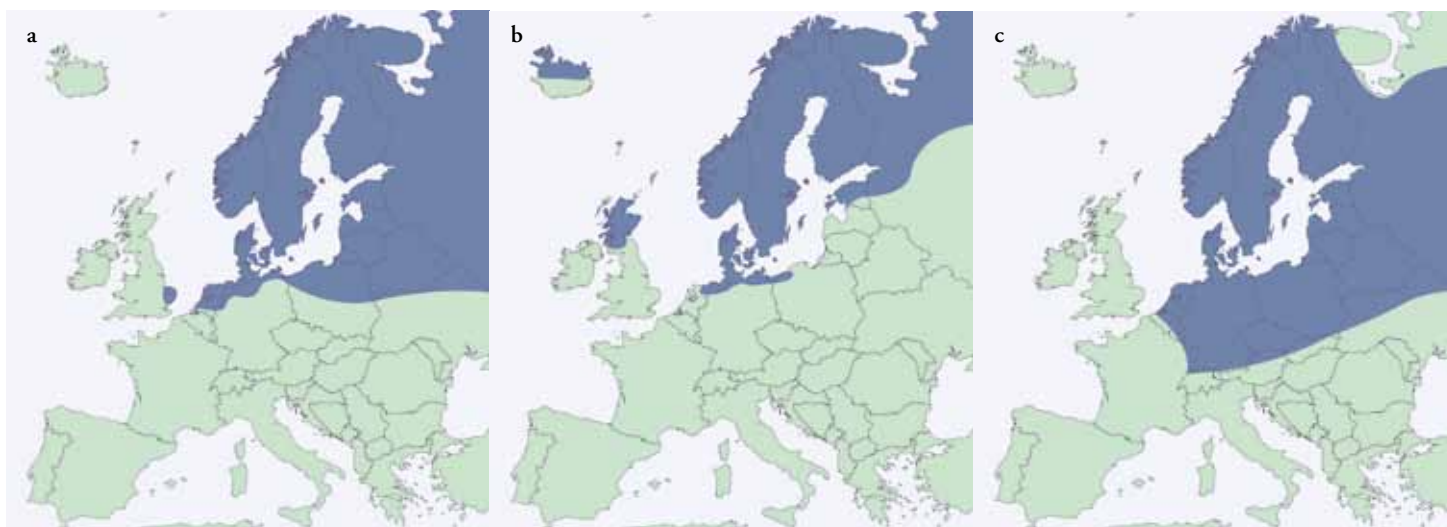
#### Noordgrens in Nederland

Een groot aantal soorten bereikt ter hoogte van Nederland zijn noordgrens. Een deel van deze soorten heeft een groot verspreidingsgebied, dat zich soms uitstrekt over Azië en Afrika. Andere soorten zijn beperkt tot Zuid- en Midden-Europa (fig. 3, 8). Een deel van de soorten die in Nederland hun noordgrens bereiken zijn Atlanto-Mediterrane soorten.

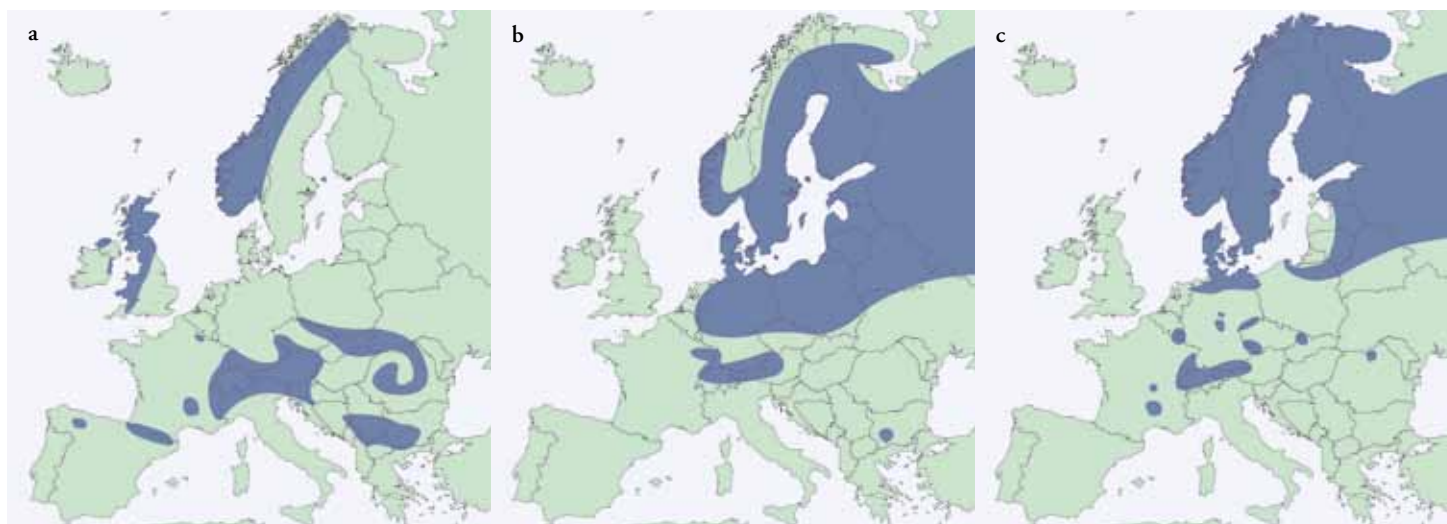
Dit zijn soorten waarvan het verspreidingsgebied grotendeels beperkt is tot het Iberisch Schiereiland en Frankrijk en die via de Atlantische kust Nederland binnenkomen (figuur 4, 9). In veel gevallen gaat het om soorten die de ijstijden hebben doorgebracht in refugia op het Iberisch Schiereiland. Na de ijstijden hebben ze zich uitgebreid naar het noorden, waarbij ze profiteren van de relatief milde winters langs de Atlantische kust. Veel van deze soorten komen via een smalle noordwaartse uitloper van hun areaal tot in Nederland en het zuiden van Engeland voor.

#### Zuidgrens in Nederland

Nederland heeft een aantal biotooptypen met bijbehorende soorten die ten zuiden van ons land nagenoeg ontbreken of beperkt zijn tot hoger gelegen gebieden. Goede voorbeelden hiervan zijn vennen en hoogvenen. Soorten van dergelijke biotopen zijn in West-Europa vaak schaars, maar komen meestal talrijk en wijdverbreid voor in Scandinavië en Noordoost-Europa (fig. 5, 10). Ook binnen Nederland zijn veel van deze soorten in het noorden algemener dan in het zuiden. Sommige soorten hebben een zogenaamde boreo-alpiene verspreiding: ze zijn wijdverspreid in Noord-Europa en ontbreken in Midden-Europa met uitzondering van de berggebieden (fig. 6, 11). In veel



▼ **Figuur 5**  
Voorbeelden van soorten met een, ten opzichte van Nederland, noordelijke verspreiding: (a) kemphaan *Philomachus pugnax* (broedgebied), (b) Zweedse kornoelje *Cornus suecica*, (c) noordse witsnuitlibel *Leucorrhinia rubicunda*.



gevallen gaat het hier om populaties die na de ijstijden gescheiden zijn geraakt.

Bij het vergelijken van verspreidingspatronen van Europese dier- en plantensoorten valt op dat bepaalde patronen vaker voorkomen dan andere. Soorten met dezelfde eisen aan hun leefomgeving en dezelfde geschiedenis hebben vaak een vergelijkbare verspreiding. Op basis daarvan zijn verschillende pogingen ondernomen om Europa in te delen in zogenaamde provincies. Voor het Europese natuurbeleid wordt een indeling gebruikt die gebaseerd is op de verspreiding van planten, klimaat en bodem. Op basis hiervan worden op het vasteland van Europa acht regio's onderscheiden met daarnaast een aparte regio voor de Canarische Eilanden, Madeira en de Azoren (fig. 12). Nederland valt in deze indeling geheel in de Atlantische regio, die gekenmerkt wordt door een zeeklimaat (zachte winters, koele zomers). Deze regio beslaat bijna een vijfde van Europa en is vooral van belang voor verschillende typen heide, kustduinen, getijden-slikken en kwelders.

#### KARAKTERISTIEK VOOR NEDERLAND

Sommige gebieden in de wereld kenmerken zich door het voorkomen van ecosystemen of soorten die (bijna) nergens ter wereld voorkomen. Ook Nederland herbergt enkele soorten en ecosystemen waarvoor ons land van groot belang is. De meeste Nederlandse soorten hebben een groot verspreidingsgebied en Nederland heeft geen soorten die alleen hier voorkomen (endemen). In de groepsteksten van hoofdstuk 5 staan veel soorten die tot nu toe uitsluitend in ons land zijn aangetroffen, maar deze behoren allemaal tot slecht onderzochte groepen en van deze soorten wordt verwacht dat ze ook in de ons omringende landen voorkomen. Wel zijn er twee ondersoorten waarvan vaststaat dat deze alleen in Nederland voorkomen: de ondersoort *batava* van de grote vuurvlinder *Lycaena dispar* en de ondersoort *arenicola* van de noordse woelmuis *Microtus oeconomus*. Onder de mossen, vaatplanten, dagvlinders, zoogdieren en vogels bevinden zich 26 (onder)soorten waarvan minimaal 10% van de wereldpopulatie afhankelijk is van Nederland (tabel 4). Bij 11 van deze soorten gaat



#### Figuur 6

Voorbeelden van soorten met een boreo-alpiene verspreiding: (a) beflijster *Turdus torquatus*, (b) noordse glazenmaker *Aeshma subarctica*, (c) veenbesparelmoervlinder *Boloria aquilonaris*.



#### Figuur 7

Pimpernelblauwtje *Maculinea teleius*

#### Figuur 8

Muurhagedis *Podarcis muralis*

#### Figuur 9

Vroedmeesterpad *Alytes obstetricans*

#### Figuur 10

Noordse witsnuitlibel *Leucorrhinia rubicunda*

#### Figuur 11

Beflijster *Turdus torquatus*



**Figuur 12**  
Biogeografische provincies van Europa zoals gebruikt door de Europese Unie.

Biogeografische regio's in Europa



**Figuur 13**  
Schorzijsbij *Colletes halophilus*. Een van de soorten waarvan een groot deel van de wereldpopulatie in Nederland voorkomt.

het om vogels waarvoor Nederland van belang is tijdens de trek en de winter. Dit komt door het grote belang van de Waddenzee voor doortrekkende en overwinterende steltlopers en het grote belang van Nederland als ganzenland. Ook in andere dier- en plantengroepen zijn soorten te vinden die in belangrijke mate van Nederland afhankelijk zijn, maar precieze percentages zijn voor deze groepen niet bekend. Voorbeelden zijn de op zulte *Aster tripolium* foeragerende schorzijsbij *Colletes halophilus* (fig. 13) en zijn

parasiet de schorviltbij *Epeolus tarsalis*, waarvan een groot deel van hun wereldverspreiding in Nederland ligt (CALLE & JACOBUSSE 2008).

Behalve soorten kunnen ook landschappen en levensgemeenschappen (soortensamenstelling) van een gebied uniek zijn. Veel Nederlanders denken bij bijzonder landschap aan Zuid-Limburg met zijn heuvels en zijn kalk, maar internationaal gezien is dat juist een van de minst bijzondere stukjes van Nederland. Onze duinen, kwelders, wadden, stuifzanden en laagveenmoerassen zijn daarentegen in Europees verband veel zeldzamer en waardevoller. Het is daarom veelzeggend dat er twee plantengemeenschappen zijn, het kraaiheiverbond en kruidenrijke vegetatie van kustduinen, die respectievelijk voor meer dan 10% en meer dan 50% van Nederland afhankelijk zijn. Twee andere plantengemeenschappen die in belangrijke mate van Nederland afhankelijk zijn, blauwgrasland en droge stroomdalgraslanden, zijn ontstaan door traditioneel agra-



**Tabel 4**  
Soorten en ondersoorten van mossen, vaatplanten en zoogdieren waarvan bekend is dat meer dan 10% van de Europese populatie in Nederland voorkomt (gerekend in areaal of populatie) (JANSSEN ET AL. 2007) en vogels en dagvlinders waarvan meer dan 25% van de wereldpopulatie van Nederland afhankelijk is (BAL ET AL. 2001). Zoetwatervissen, amfibieën, reptielen, libellen en sprinkhanen zijn wel onderzocht maar voldoen niet aan deze criteria.

	Soort	>10%	>25%
<b>Mossen</b>	vloedschedemos <i>Timmia megapolitana</i>	×	
<b>Vaatplanten</b>	kruiplend moerasscherm <i>Apium repens</i>	×	
	drienvervige zegge <i>Carex trinervis</i>	×	
	spindotterbloem <i>Caltha palustris araneosa</i>	×	
	kruiplende moerasweegbree <i>Echinodorus repens</i>	×	
	duinwespenorchis <i>Epipactis helleborine neerlandica</i>	×	
	schedegeelster <i>Gagea spathacea</i>	×	
	zinkviooltje <i>Viola lutea calaminaria</i>	×	
heidemelkviooltje <i>Viola persicifolia</i> var. <i>lactaeoides</i>	×		
<b>Dagvlinders</b>	grote vuurvliinder <i>Lycaena dispar batava</i> <sup>1</sup>		×
<b>Zoogdieren</b>	noordse woelmuis <i>Microtus oeconomus arenicola</i> <sup>1</sup>	×	
	meervleermuis <i>Myotis dasycneme</i>	×	
<b>Vogels</b>	bonte strandloper <i>Calidris alpina arctica</i> <sup>2</sup>		×
	kanoet <i>Calidris canutus islandica</i> <sup>2</sup>		×
	kleine zwaan <i>Cygnus bewickii</i> <sup>2</sup>		×
	kolgans <i>Anser albifrons albifrons</i> <sup>3</sup>		×
	rotgans <i>Branta bernicla</i> <sup>2</sup>		×
	scholekster <i>Haematopus ostralegus ostralegus</i> <sup>4</sup>		×
	stormmeeuw <i>Larus canus canus</i> <sup>2</sup>		×
	taigarietgans <i>Anser fabalis fabalis</i> <sup>3</sup>		×
	toendrarietgans <i>Anser serrirostris rossicus</i> <sup>3</sup>		×
	topper <i>Aythya marila marila</i> <sup>3</sup>		×
	veenpatrijs <i>Perdix perdix sphagnetorum</i> <sup>5</sup>		×
wulp <i>Numenius arquata arquata</i> <sup>4</sup>		×	
zwarte stern <i>Chlidonias niger</i> <sup>6</sup>		×	
brandgans <i>Branta leucopsis</i> <sup>3</sup>		×	

<sup>1</sup> Gehele wereldpopulatie bevindt zich in Nederland

<sup>2</sup> Nederland van belang tijdens trek en winterperiode

<sup>3</sup> Nederland van belang tijdens winterperiode

<sup>4</sup> Nederland van belang als broedgebied en tijdens trek en winterperiode

<sup>5</sup> Nederland van belang als broedgebied

<sup>6</sup> Nederland van belang tijdens trek



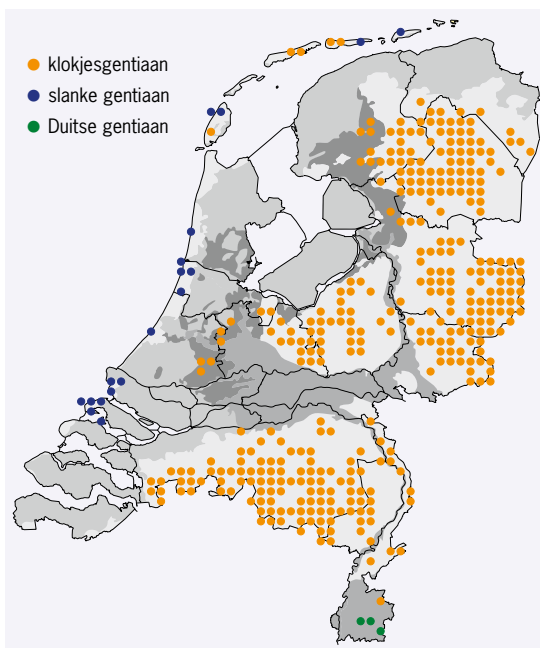
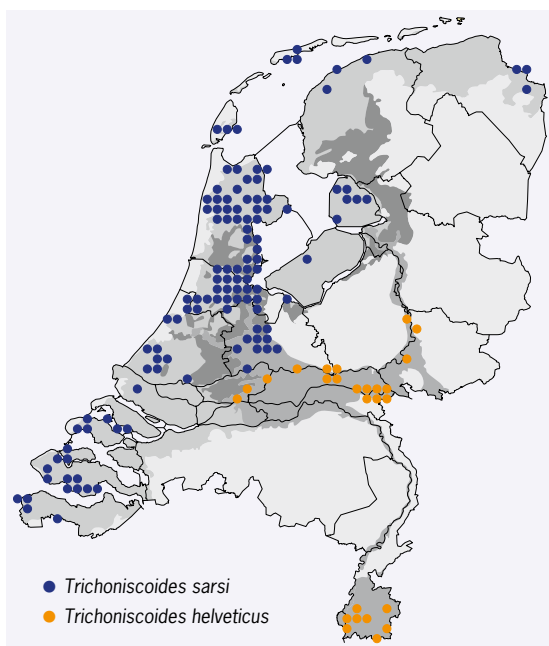
risch landgebruik in het typisch Nederlandse veenweide- en rivierengebied.

#### BEPALENDE FACTOREN BINNEN NEDERLAND

Per Nederlandse regio bestaan grote verschillen in samenstelling en diversiteit van flora en fauna. De oorzaken voor deze verschillen kunnen worden verdeeld in abiotische, biotische en geografische factoren. De abiotische factoren zijn onder te verdelen in bodem (inclusief waterhuishouding) en klimaat.

#### Abiotische factoren

Vooraf bij planten is er vaak een zeer duidelijke relatie te zien tussen het bodemtype en de waterhuishouding enerzijds en de verspreiding anderzijds. Klokjesgentiaan *Gentiana pneumonanthe*, slanke gentiaan *Gentianella amarella* en



**Figuur 14a**

Klokjesgentiaan  
*Gentiana pneumonanthe*



**Figuur 14b**

Verspreiding van klokjesgentiaan *Gentiana pneumonanthe*, slanke gentiaan *Gentianella amarella* en Duitse gentiaan *Gentianella germanica*.

Duitse gentiaan *Gentianella germanica* stellen bijvoorbeeld elk hun eigen eisen aan bodem en waterhuishouding en worden daarom niet bij elkaar aangetroffen. Zelfs op de Waddeneilanden, waar zowel klokjesgentiaan en slanke gentiaan voorkomen, zijn ze van elkaar gescheiden doordat de eerste in oudere ontkalkte duinen voorkomt terwijl de laatste de voorkeur geeft aan jonge en niet ontkalkte duinen (fig. 14). Bij veel dieren is deze relatie minder direct. Ze zijn niet direct gebonden aan een bepaald bodemtype, maar vaak wel aan vegetaties die op hun beurt wel een directe binding met een bodemtype hebben (SCHAFFERS ET AL. 2008). Toch zijn er ook veel dieren die directe invloed van bodemtype ondervinden. Voorbeelden hiervan zijn allerlei weidevogels die om te kunnen foerageren afhankelijk zijn van de bodemstructuur en het vochtgehalte, en bodemdieren zoals regenwormen, pissebedden en springstaarten (fig. 15).

De andere belangrijke abiotische factor, klimaat, bestaat uit een groot aantal deelfactoren. De arealen van soorten kunnen beïnvloed worden door onder andere winter- of zomertemperatuur, neerslag, aantal zonuren, vochtigheid of een combinatie van dergelijke factoren. Ook speelt klimaat op verschillende schaalniveaus een rol. Zo kunnen er binnen een klimatologisch ongeschikt gebied kleine deelgebieden zijn die wel voldoen aan de eisen van een soort.



**Figuur 15a**

De pissebed *Trichoniscoides helveticus* heeft een voorkeur voor rivierklei en lössgronden, terwijl *T. sarsi* grotendeels beperkt is tot zeeklei (BERG 2008). Bij deze soorten leiden op het oog kleine verschillen in voorkeur voor bodemstructuur en vochtgehalte tot geheel andere verspreidingspatronen.



**Figuur 15b**

*Trichoniscoides helveticus*

Voorbeelden hiervan zijn de mergelgroeven in Zuid-Limburg die door hun warme microklimaat allerlei zuidelijke soorten herbergen. Ondanks de geringe omvang van ons land lopen er allerlei door klimaat bepaalde areaalgrenzen doorheen (fig. 3-6).

#### Biotische factoren

Verspreidingspatronen worden ook bepaald door biotische factoren: het al dan niet voorkomen van andere soorten organismen. Het gaat daarbij om afhankelijkheid en concurrentie. Van afhankelijkheid is sprake wanneer een soort alleen maar kan voorkomen als bepaalde andere soorten ook in voldoende mate voorkomen. Een simpel voorbeeld daarvan is de afhankelijkheid van roofvogels van de aanwezigheid van hun prooi. Er zijn echter zeer veel voorbeelden waar de afhankelijkheid veel specifiek is. Zo leeft naar schatting meer dan een derde van de 20.000 Nederlandse insectensoorten van planten; een belangrijk deel daarvan leeft specifiek op één of enkele plantengenera en veel soorten zijn zelfs helemaal afhankelijk van een specifieke soort. Een andere specifieke afhankelijkheidsrelatie ontstaat wanneer een diersoort predeert of parasiteert op een enkele andere soort. Een voorbeeld hiervan zijn de 97 Nederlandse soorten koekoeksbijen, die als nestparasiet optreden bij andere bijensoorten.

De noordse woelmuis *Microtus oeconomus* is een goed voorbeeld van een soort waarvan het Nederlandse areaal in belangrijke mate wordt bepaald door concurrentie. De soort komt voor in natte, open gebieden. Bij verdroging worden deze gebieden vaak ook geschikt voor veldmuis *Microtus arvalis* en aarwmuis *M. agrestis*. Door concurrentie met deze muizensoorten gaat de Noordse woelmuis achteruit en verdwijnt soms zelfs. Het is dus niet zo dat de noordse woelmuis strikt gebonden is aan natte biotopen; hij kan in natte biotopen simpelweg net wat beter uit de voeten dan zijn belangrijkste concurrenten. Zowel afhankelijkheid van andere soorten als concurrentie zorgen er vaak voor dat een

areaal van een soort kleiner is dan men op basis van alleen de abiotische factoren zou verwachten. Dit is goed te zien in heemtuinen, waar concurrentiekrachtige planten door de mens in toom worden gehouden en planten die in de natuur een strikte binding met een bepaalde biotoop hebben opeens niet zo kieskeurig blijken te zijn.

Het is niet gemakkelijk om vast te stellen welke van de abiotische of biotische factoren (klimaat, bodem, afhankelijkheid en concurrentie) de sterkste invloed op de Nederlandse flora en fauna heeft. Grofweg kan gesteld worden dat het klimaat bepaalt welke soorten in Nederland voorkomen, maar dat de bodem grotendeels de diversiteitspatronen binnen de landsgrenzen bepaalt. De factoren afhankelijkheid en concurrentie zijn moeilijk te kwantificeren en worden daardoor, onterecht maar begrijpelijk, vaak genegeerd bij het onderzoek naar diversiteitspatronen.

#### Geografische factoren

Een derde categorie factoren die patronen in onze biodiversiteit beïnvloeden bestaat uit geografische factoren: de omvang van een leefgebied en de ligging ten opzichte van andere leefgebieden. Het meeste onderzoek naar deze factoren heeft plaatsgevonden op eilanden en de theorie erachter wordt daarom eilandbiogeografie genoemd (MACARTHUR & WILSON 1967). Overigens geldt deze theorie niet alleen voor 'echte' eilanden: ook geïsoleerde leefgebieden op het land kunnen als eilanden beschouwd worden, zoals bospercelen in open polderland en oases in de woestijn.

De relevante geografische factoren worden hier geïllustreerd aan de hand van de Waddeneilanden. De soortenrijkdom vertoont duidelijke verschillen per eiland (tabel 5). Er zijn drie oorzaken waardoor sommige eilanden armer zijn dan andere: de omvang van de aanwezige biotopen is kleiner, de verscheidenheid aan biotopen is kleiner en de isolatie ten opzichte van andere biotopen of gebieden is groter. Daarnaast heeft Texel een andere ontstaansgeschiedenis (pleistocene oorsprong) dan de overige Waddeneilanden (holocene oorsprong).

#### Oppervlakte van biotopen

Elke soort heeft om een populatie te handhaven een minimale oppervlakte aan biotoop nodig, variërend van enkele vierkante centimeters bij sommige insecten tot vele vierkante kilometers bij sommige vogels en zoogdieren. Als het oppervlak biotoop kleiner wordt dan verdwijnen de soorten met het grootste ruimtebeslag. Op de Waddeneilanden is dit goed te zien aan het bijna geheel ontbreken van zoogdieren op Rottumeroog. Bij een kleinere oppervlakte biotoop wordt ook de kans groter dat een soort door een eenmalige gebeurtenis, zoals een brand of een droog jaar, verdwijnt. Zo kan een klein heideveld gemakkelijk in zijn geheel afbranden, waardoor een populatie van de zandhagedis *Lacerta agilis* het loodje legt, terwijl het bij een groter heideterrein waarschijnlijker is dat de soort nog ergens overleeft.

#### Diversiteit aan biotopen

Over het algemeen is het zo dat kleine gebieden een lagere diversiteit aan biotopen hebben en daardoor minder soorten herbergen. Voor de verschillen tussen de Waddeneilanden is dit waarschijnlijk de belangrijkste factor. Dit effect is

▼  
Tabel 5  
Aantal soorten per groep per Waddeneiland.

Groep	Texel	Vlieland	Terschelling	Ameland	Schiermonnikoog	Rottumeroog	Rottumerplaat
oppervlakte (km <sup>2</sup> )	170	36	87	59	41	3	8
vaatplanten	910	577	785	640	557	208	160
duizendpoten	14	9	10	10	8	1	2
miljoenpoten	16	5	10	9	7	1	1
pisbedden	17	10	15	10	10	1	4
libellen	28	26	34	22	25	20	15
sprinkhanen	12	9	13	7	9	4	3
wantsen	301	224	301	186	200	26	13
boktorren	6	8	9	0	6	0	1
dagvlinders	38	34	39	31	30	20	19
zweefvliegen	82	76	113	81	81	26	17
zoogdieren	13	6	13	12	10	2	0
amfibieën	4	3	4	2	2	0	0
reptielen	0	1	2	0	2	0	0
broedvogels	126	115	119	112	113	47	37
<b>Totaal</b>	<b>1567</b>	<b>1103</b>	<b>1467</b>	<b>1122</b>	<b>1060</b>	<b>356</b>	<b>272</b>





duidelijk te zien op Rottumeroog en Rottumerplaat, waar onder meer alle soorten van bossen ontbreken.

#### Isolatie

Om in een gebied te kunnen voorkomen moet een soort eerst in staat zijn geweest om een gebied te bereiken. Dit wordt moeilijker naarmate een gebied geïsoleerder ligt. De mate waarin isolatie beperkend is wisselt sterk per soortgroep en per soort. Zo is het bereiken van de Waddeneilanden voor de meeste vogels geen probleem, bij dagvlinders wisselt dit sterk per soort, terwijl voor een duizendpoot het oversteken van de Waddenzee een hele uitdaging is.

Een andere factor is het al dan niet naast elkaar voorkomen van verschillende biotopen. Een gebied met uitsluitend stuifzand is ongeschikt voor de zilveren zandbij *Andrena argentata* omdat er te weinig bloemen staan, terwijl een gebied met uitsluitend struweel en kruidenvegetaties ongeschikt is omdat deze geen nestelgelegenheid biedt. Pas als deze twee biotopen dicht bij elkaar liggen vormen ze een geschikte leefomgeving voor de zilveren zandbij. Het voorkomen van soorten en daarmee de diversiteit wordt dus niet alleen beïnvloed door de typen biotopen en hun omvang, maar ook door het mozaïek dat ze gezamenlijk vormen.

#### SOORTEN IN TERRESTRISCHE BIOTOPEN

Nederland is op basis van de ontstaansgeschiedenis en overeenkomsten in bodemsamenstelling en waterhuishouding verdeeld in een aantal zogenaamde fysisch-geografische regio's (FGR) (fig. 16). De patronen in soortenrijkdom en soortensamenstelling vertonen sterke overeenkomst met deze FGR's en hier worden ze daarom gebruikt als leidraad voor het bespreken van de patronen in de Nederlandse biodiversiteit.

Figuur 17 toont de verspreiding van de diversiteit van een groot aantal terrestrische dier- en plantengroepen in Nederland. Deze kaart laat zien dat de lage delen van Nederland,



**Figuur 16**

Fysisch-geografische regio's (FGR's) in Nederland.



**Figuur 17**

Verspreiding van diversiteit van terrestrische dieren en planten per 5x5km-hok. Hoe groter de stip hoe rijker het hok. Deze kaart is gebaseerd op de gegevens van meer dan 12.000 soorten (zie tabel 7 voor een lijst van groepen waarvan informatie is verwerkt). In het soortenrijkste hok zijn 4610 soorten vastgesteld.

	Terrestrische diversiteit	Aquatische diversiteit
1	heuvelland (3608)	zand (242)
2	duin (3545)	laagveen (218)
3	zand (3523)	rivier (188)
4	rivier (2725)	duin (186)
5	zeekei (2556)	zeekei (184)
6	laagveen (1814)	heuvelland (139)



**Tabel 6**

Diversiteit per fysisch-geografische regio (FGR) voor terrestrische en aquatische dieren en plantengroepen waarbij 1 staat voor de rijkste en 6 voor de armste regio. Achter de regio staat het gemiddeld aantal soorten van de tien rijkste 5x5km-hokken gegeven. De gegevens zijn gebaseerd op de in tabel 7 en 8 genoemde groepen. Een 5x5km-hok is toegekend aan een FGR als meer dan de helft van de kilometerhokken in het hok behoort tot een FGR. Van elke FGR is vervolgens het gemiddelde soortenaantal van de tien rijkste hokken genomen op basis waarvan de volgorde in soortenrijkdom is bepaald. De 23 terrestrische groepen bevatten gegevens van meer dan 12.000 soorten; de acht aquatische groepen bevatten gegevens van meer dan 800 soorten.

de laagveen- en zeekeigebieden en in mindere mate het rivierengebied, duidelijk armer zijn dan de duinen en de hoger gelegen gebieden in Oost- en Zuid-Nederland. De ordening van de FGR's op basis van de soortenrijkste hokken (tabel 6) laat hetzelfde patroon zien. Zo zijn de rijkste hokken in het heuvelland, op de zandgronden en in de duinen twee maal zo soortenrijk als die in het laagveen. Van de meeste terrestrische dier- en plantengroepen is de diversiteit op een overeenkomstige manier over Nederland verspreid (tabel 7) en blijktbaar zijn gebieden die soortenrijk zijn voor de ene groep vaak ook soortenrijk voor andere groepen. Er zijn slechts enkele groepen die van dit patroon afwijken, zo zijn pissebedden en miljoenpoten relatief soortenrijk in kleigebieden. In een nauwkeurige analyse van verspreidingsgegevens van mossen, libellen, sprinkhanen, zweefvliegen, amfibieën en reptielen werd eveneens vastgesteld dat de verspreidingspatronen van de verschillende groepen duidelijke overeenkomsten vertonen (SCHOUTEN ET AL. 2008).

De verspreiding van soortenrijkdom blijkt in belangrijke mate verklaard te kunnen worden door de verscheidenheid aan biotooptypen en in mindere mate door de verscheidenheid in hoogte- en bodemtypen (SCHOUTEN ET AL. 2008). Dit is een heel logische maar toch heel belangrijke conclusie: als de verscheidenheid aan biotopen toeneemt, stijgt daarmee het soortenaantal. In grote delen van het laagveengebied en het zeekeigebied is het landschap eentoniger met minder variatie in biotopen, hoogte en bodemtypen dan op de zandgronden of in de duinen. Vermoedelijk verklaart dit in belangrijke mate het patroon zoals zichtbaar in figuur 17.

**Tabel 7**  
Diversiteit per fysisch-geografische regio voor terrestrische dier- en plantengroepen waarbij 1 staat voor de rijkste regio en 6 voor de armste regio. Zie tabel 6 voor methode.

Biodiversiteit land	1 heuvelland	2 duin	3 zand	4 rivier	5 zeeklei	6 laagveen
mossen	zand	heuvelland	rivier	zeeklei	duin	laagveen
vaatplanten	duin	zand	rivier	zeeklei	heuvelland	laagveen
korstmossen	zand	duin	zeeklei	rivier	laagveen	heuvelland
paddenstoelen (macro)	zand	duin	zeeklei	rivier	heuvelland	laagveen
weekdieren (land)	heuvelland	duin	zeeklei	zand	rivier	laagveen
duizendpoten	heuvelland	zand	rivier	zeeklei	duin	laagveen
miljoenpoten	heuvelland	zeeklei	zand	duin	laagveen	rivier
landpissebedden	zeeklei	rivier	heuvelland	zand	laagveen	duin
sprinkhanen	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
wantsen (land)	zand	heuvelland	duin	zeeklei	rivier	laagveen
loopkevers	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
snuitkevers	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
dagvlinders	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
nachtvlinders	zand	duin	zeeklei	heuvelland	rivier	laagveen
zweefvliegen	heuvelland	zand	rivier	duin	zeeklei	laagveen
mieren	zand	heuvelland	duin	rivier	zeeklei	laagveen
spinnendoders	zand	heuvelland	duin	rivier	zeeklei	laagveen
plooivleugelwespen	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
graafwespen	zand	heuvelland	rivier	duin	zeeklei	laagveen
bijen	heuvelland	zand	rivier	duin	zeeklei	laagveen
zoogdieren	heuvelland	zand	rivier	laagveen	zeeklei	duin
reptielen	zand	heuvelland	laagveen	rivier	duin	zeeklei
broedvogels	zand	rivier	zeeklei	duin	laagveen	heuvelland

Toch verklaart dit niet helemaal waarom bijvoorbeeld laagveenmoerassen relatief soortenarm zijn, ondanks dat ze een hoge diversiteit aan biotopen hebben.

Een aanvullende verklaring voor de lagere soortenrijkdom van laag Nederland is dat deze gebieden voor veel in de bodem levende of nestelende insecten (o.a. mieren, bijen, wespen) te nat zijn. Deze natte bodems zijn gemiddeld kouder dan droge bodems, wat negatief is voor veel warmteminnende planten- en diersoorten die wel op de zandgronden voorkomen. De voedselrijkdom speelt ook een belangrijke rol. Laagveen- en zeekleigebieden zijn gemiddeld voedselrijker en er komen minder vaak voedselarme of matig voedselrijke plekken voor. In bijna alle gebieden zijn het juist matig voedselrijke situaties die de grootste diversiteit herbergen. In voedselarmere situaties zijn bij afwezigheid van dominante, snelle groeiers subtiele abiotische verschillen in de bodem beter terug te vinden in de soortenrijkdom van de vegetatie. Verder zijn gebieden met kalkrijk kwelwater of met leem of kalk in de ondergrond vaak soortenrijk. Zowel in het heuvelland, de duinen, het rivierengebied en de hogere zandgronden worden de soortenrijkste locaties gevonden op dit soort kalkrijke plekken. Zo werd in een studie hiernaar in Duitsland geconstateerd dat meer dan 60% van de plantensoorten een voorkeur heeft voor kalkrijke gebieden, terwijl slechts 7% van de oppervlakte van Duitsland uit kalkrijke grond bestaat (EWALD 2003). Deze auteur geeft hiervoor onder meer een historische verklaring en wijst erop dat er gedurende de ijstijden relatief weinig zure biotopen voorhanden waren waardoor kalkminnende plantensoorten toen bevoordeeld zijn. Belangrijk is ook dat in zure bodems de metaalbeschikbaarheid hoger is en dat maar een beperkt aantal soorten met deze vorm van natuurlijke 'verontreiniging'

om kunnen gaan. Het zijn vooral planten en paddenstoelen die rechtstreeks door de bodemsamenstelling worden beïnvloed. Veel diergroepen vertonen een positief verband met de plantenrijkdom en vaak is het zo dat een gebied met een hoge plantendiversiteit ook een hoge diversiteit heeft aan andere groepen (SCHAFFERS ET AL. 2008).

Twee andere factoren die de biodiversiteit sterk beïnvloeden zijn de aanwezigheid van bos en de aanwezigheid van natuurgebieden. Een aanzienlijk deel van de Nederlandse biodiversiteit is gebonden aan bos (ARNOLDS & VEERKAMP 2008, SIEPEL 1992). De aanwezigheid van goed ontwikkeld bos draagt daarom sterk bij aan de diversiteit van een regio. Een toenemend aantal soorten is voor hun voorkomen in Nederland afhankelijk van natuurgebieden (zie hoofdstuk 11). Een goed onderbouwde schatting ontbreekt maar zeker vele honderden soorten zijn niet of nauwelijks buiten natuurgebieden te vinden.

#### Heuvelland

Een groot aantal biotopen is in Nederland grotendeels of zelfs geheel tot het heuvelland beperkt. Het gaat daarbij onder meer om bronbossen, hellingbossen, groeven en kalkgraslanden. Samen met de zuidelijke ligging zorgt dit ervoor dat een groot aantal soorten in Nederland geheel beperkt is tot het heuvelland. Dit betreft vooral kalkminnende soorten en soorten met een zuidelijke of Midden-Europese verspreiding. Naast veel soorten die beperkt zijn tot het heuvelland zijn er ook veel soorten in het heuvelland die maar spaarzaam voorkomen in de rest van Nederland. Zo zijn veel soorten van goed ontwikkelde loofbossen beperkt tot het heuvelland, het Rijk van Nijmegen en delen van de Achterhoek en Twente en zijn veel soorten van kalkrijke biotopen beperkt tot het heuvelland en de kalkrijke delen van de duinen.

### Duinen

Bijna de gehele Nederlandse kuststrook bestaat uit een duingebied van minimaal enkele honderden meters tot meer dan 5 km breed. Vrijwel het hele gebied is in beheer als natuurgebied. De duinen hebben hun soortenrijkdom onder meer te danken aan de afwisseling in dynamiek, expositie ten opzichte van de zon en hoogte ten opzichte van het grondwater. In de brede duingebieden van Zuid-Holland en Noord-Holland wordt de soortenrijkdom lokaal sterk verhoogd doordat er in de binnenduintrand goed ontwikkeld loofbos aanwezig is. Bovendien is het zand hier kalkhoudend, terwijl het duinzand ten noorden van Bergen en op de Waddeneilanden duidelijk kalkarmer is. Hierdoor bevinden de soortenrijkste vegetaties zich vooral ten zuiden van Bergen: negen van de tien rijkste 5x5km-hokken van het duingebied liggen tussen Den Haag en Bergen.

### Zandgronden

Van de drie soortenrijkste regio's is die van de binnenlandse zandgronden verreweg de grootste en tussen verschillende delen van deze regio zijn er grote verschillen in soortenrijkdom en -samenstelling. Zo zijn veel groepen onder meer door het net wat koudere klimaat op de Drentse zandgronden soortenarmer dan in Noord-Brabant en Limburg. Ook zijn er duidelijke verschillen tussen gebieden door het al dan niet aanwezig zijn van goed ontwikkeld bos of natuurgebieden. Dit is goed te zien bij het vergelijken van de soortenrijkdom in de Achterhoek en Twente ten opzichte van de natuurarme gebieden vlak ten westen daarvan.

### Rivierengebied

Een groot deel van het rivierengebied bestaat uit gebieden met rivierklei die tegenwoordig nauwelijks onder invloed van de rivier staan. Deze gebieden zijn over het algemeen relatief soortenarm. De rijkste gebieden bevinden zich in grote uiterwaarden waar hoog water grind- of zandbanken heeft achtergelaten. In dit soort terreinen kunnen rivieroevers, zandbanken, moerassen, dijken, ruigten en jonge bossen op korte afstand van elkaar worden gevonden. Vooral rivieroevers en zandbanken zijn vaak rijk aan karakteristieke riviersoorten. Deze soorten leven in een dynamische biotoop waarvan de geschiktheid van jaar tot jaar sterk kan wisselen en veel van deze soorten zijn dan ook mobiel en goed in staat om snel nieuwe biotopen te koloniseren. Veel planten en dieren die in de uiterwaarden leven spoelen soms mee met het water en kunnen hierdoor relatief snel stroomafwaarts gelegen, nieuwe leefgebieden bereiken. Dat het rivierengebied een relatief lage soortenrijkdom heeft ten opzichte van heuvelland, binnenlandse zandgronden en duingebieden komt mogelijk doordat veel soorten niet bestand zijn tegen periodieke overstroming. Bovendien is een groot deel van de natuur in het rivierengebied minder dan 20 jaar oud, waardoor goed ontwikkeld bos zeldzaam is. Als gevolg van natuurontwikkelingsprojecten is echter te verwachten dat de soortenrijkdom in het rivierengebied de komende jaren verder zal toenemen.

### Zeekleigebieden

Grote delen van het zeekleigebied behoren tot de soortenarmste regio's van Nederland. Veel van de rijkste 5x5km-

hokken van het zeekleigebied omvatten stukken die eigenlijk bij het duingebied horen. De soortenrijkdom van deze hokken wordt hierdoor duidelijk positief beïnvloed. De hoge soortenrijkdom ten opzichte van bijvoorbeeld het laagveengebied is daarom dan ook niet reëel en een gevolg van de hier gehanteerde telmethode. De meeste groepen zijn relatief slecht vertegenwoordigd in het kleigebied. Uitzonderingen daarop zijn pissebedden en miljoenpoten. Ook paddenstoelen kunnen in bossen en lanen op zeeklei erg soortenrijk zijn.

### Laagveengebieden

Het laagveengebied behoort tot de meest karakteristieke Nederlandse landschappen en de laagveenmoerassen behoren vanuit Europees oogpunt tot de meest waardevolle Nederlandse biotopen. Ze zijn rijk aan aquatische fauna, maar juist relatief arm aan terrestrische flora en fauna. Voor maar liefst 17 van de 23 hier onderzochte groepen blijkt het laagveengebied de soortenarmste regio van Nederland te zijn. Binnen het laagveengebied zijn gebieden met moerassen en kalkrijk kwelwater het rijkst, waarbij vooral de Vechtstreek en de moerassen in de kop van Overijssel eruit springen.

### SOORTEN IN ZOETWATERBIOTOPEN

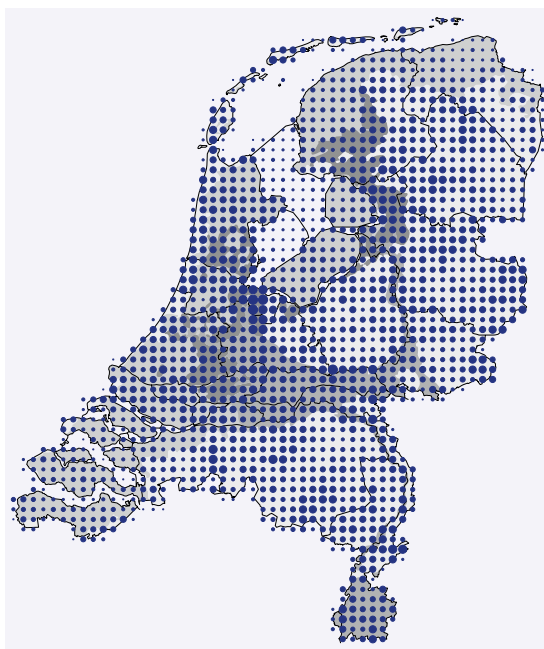
In zoetwaterbiotopen bepalen de fysisch-chemische eigenschappen van het water in sterke mate de samenstelling van daarin levende fauna. De voedselrijkdom is zeer bepalend voor de diversiteit en wordt grotendeels bepaald door de concentraties fosfaat en nitraat. De meeste dieren worden overigens niet direct beïnvloed door deze concentraties en kunnen best leven in wateren met afwijkende waarden. Ze worden echter wel indirect beïnvloed doordat de concentraties in sterke mate de samenstelling en structuur van de vegetatie bepalen. Net als bij terrestrische biotopen geldt dat wateren die matig voedselrijk zijn de grootste diversiteit herbergen.

Van veel zoetwatergroepen komt een relatief hoog percentage van de Europese soorten in Nederland voor (tabel 3). Dit komt doordat een aantal van deze groepen in Europa zijn optimum heeft op de breedtegraad waarop Nederland ligt, en doordat Nederland bijzonder waterrijk is. Als Nederlander is het makkelijk om te vergeten hoe bijzonder het is dat je bijna overal oppervlaktewater hebt op slechts enkele honderden meters afstand.

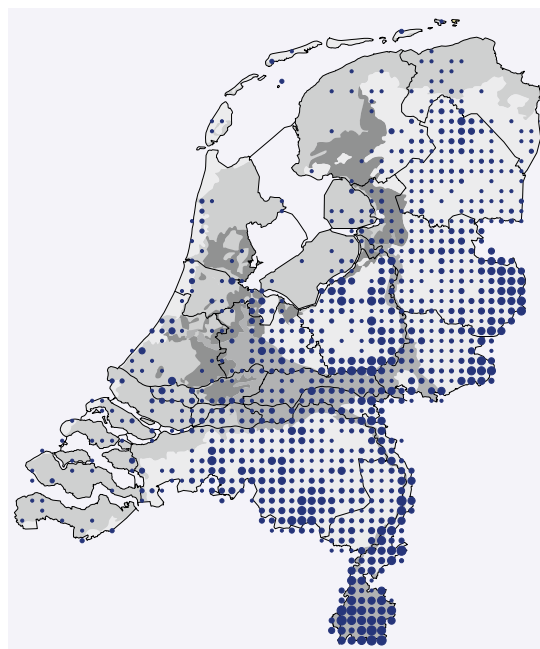
Figuur 18 toont de diversiteit in zoet water gebaseerd op meer dan 800 aquatische diersoorten. In tabel 6 en 8 is te zien dat de spreiding over de FGR's van diversiteit in zoet water duidelijk anders is dan die van terrestrische diversiteit. Belangrijkste verschillen zijn de hoge soortenrijkdom van laagveen en de lage soortenrijkdom van het heuvelland. De (kwantitatieve) verschillen tussen rivierengebied, duinen en zeeklei zijn gering.

Een karakteristiek onderdeel van de zoetwaterfauna zijn de soorten die gebonden zijn aan stromend water. Van de 340 Nederlandse soorten libellen, waterwantsen, kokerjuffers en steenvliegen zijn er 125 (37%) bijna geheel beperkt tot stromende wateren en daarmee tot het oosten en zuiden van Nederland (fig. 19). De grootste diversiteit van stromende wateren en daarmee de grootste diversiteit van aan stromend water gebonden dieren is te vinden in de reliëfrijke delen van

**Figuur 18**  
Verspreiding van diversiteit van aan zoet water gebonden diersoorten per 5x5km-hok. Hoe groter de stip hoe rijker het hok. Deze kaart is gebaseerd op de gegevens van meer dan 800 soorten zoetwatermollusken, watermijten, watervlooien en kieuwpootkreeften, rivierkreeften, libellen, steenvliegen, waterwantsen, kokerjuffers, vissen en amfibieën. In het soortenrijkste hok zijn 355 soorten vastgesteld.



**Figuur 19**  
Verspreiding van diversiteit van aan stromend water gebonden insecten per 5x5km-hok. Hoe groter de stip hoe rijker het hok. Deze kaart is gebaseerd op de gegevens van de in totaal 125 in Nederland aan stromend water gebonden soorten libellen, steenvliegen, waterwantsen en kokerjuffers. In het soortenrijkste hok zijn 59 soorten vastgesteld.



Nederland zoals het heuvelland en de stuwwallen. Een belangrijk verschil tussen stilstaande en stromende wateren is de hogere zuurstofconcentratie in de laatste, waarvan veel soorten afhankelijk zijn. Het overgrote deel van de soorten van stromend water is te vinden in beken, slechts een klein deel is volledig beperkt tot rivieren (fig. 20).

#### Zandgronden

De hoge diversiteit aan aquatische fauna op de zandgronden kan vermoedelijk vooral verklaard worden doordat hier een breed scala aan watertypen aanwezig is, waaronder stromende wateren, vennen, sloten, vaarten en drinkpoelen. Vennen en hoogvenen zijn geheel beperkt tot de zandgronden. Hoewel ze een zeer karakteristieke flora en fauna hebben, zijn hoogveenkernen niet soortenrijk. De randen van hoogvenen, waar invloed van andere bodemsoorten of kwelwater merkbaar is, zijn vaak rijker. Vennen zijn erg divers en variëren van met regenwater gevoede, arme en zure vennen tot vennen met kalkhoudend water die door een leemlaag gebufferd zijn. Vennen en hoogvenen komen het meest voor in Drenthe en Noord-Brabant en zo ook de bijbehorende flora en fauna.

#### Laagveengebied

Het laagveengebied heeft een hoge diversiteit aan aquatische diersoorten, terwijl de terrestrische fauna er juist vrij

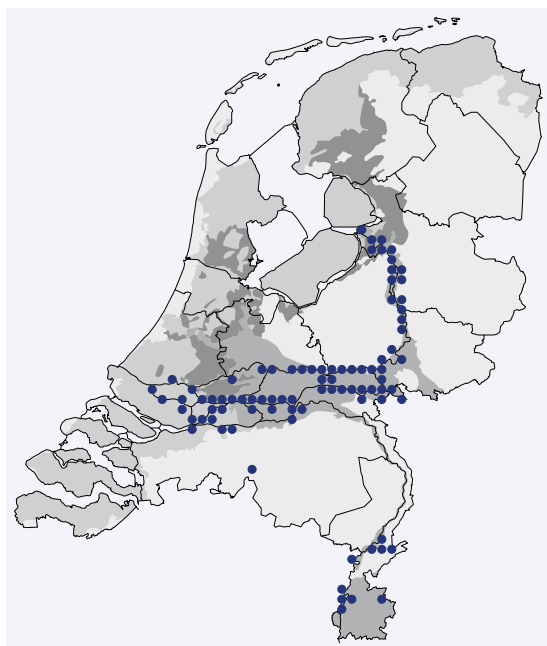
arm is. Door ontginningen hebben laagveenmoerassen een grote diversiteit aan zoetwaterbiotopen, zoals meren, petgaten, sloten, vaarten en tijdelijke wateren in veenmosrietlanden en trilvenen. Vooral biotopen waarbinnen verlanding optreedt zijn zeer soortenrijk. Het ontstaan van soortenrijke verlandingsvegetaties wordt vaak belemmerd door een te hoge voedselrijkdom van het water of, bij grote meren of vaarten, door golfslag. Plekken waar de voedselrijkdom van het water wordt gebufferd door kwelwater hebben daarom beter ontwikkelde verlandingsvegetaties en zijn soortenrijker. De Vechtplas en de laagveengebieden van de kop van Overijssel hebben hun rijkdom aan laagveensoorten te danken aan hun ligging aan de rand van de zandgronden op plekken waar veel kwelwater naar buiten treedt.

#### Rivierengebied

Rivieren en hun meestromende nevengeulen hebben een karakteristieke fauna maar zijn desondanks voor veel aquatische groepen vrij arm. Veel van de in het rivierengebied aanwezige aquatische soorten zijn afhankelijk van wateren in de uiterwaarden. Een belangrijk verschil hierbij is of gebieden binnen- of buitendijks liggen. In het laatste geval staan biotopen met enige regelmaat in verbinding met de rivier. Hierdoor zijn ze vaak voedselrijker en door de grotere dynamiek komt verlanding minder snel op gang.

**Tabel 8**  
Diversiteit per fysisch-geografische regio voor aquatische diersoorten en plantengroepen waarbij 1 staat voor de rijkste regio en 6 voor de armste regio. Zie tabel 6 voor methode.

Biodiversiteit water	1	2	3	4	5	6
	zand	laagveen	rivier	duin	zeeklei	heuvelland
weekdieren (water)	laagveen	zand	zeeklei	rivier	duin	heuvelland
watermijten	laagveen	zand	rivier	duin	zeeklei	heuvelland
kieuwpootkreeften	zand	laagveen	zeeklei	rivier	duin	heuvelland
libellen	zand	rivier	laagveen	zeeklei	heuvelland	duin
kokerjuffers	zand	heuvelland	rivier	laagveen	zeeklei	duin
water- en oppervlaktewantsen	zand	duin	laagveen	zeeklei	rivier	heuvelland
vissen	rivier	zand	zeeklei	laagveen	heuvelland	duin
amfibieën	zand	heuvelland	rivier	laagveen	zeeklei	duin



**Figuur 20**  
Verspreiding van rivierrombout *Gomphus flavipes* vanaf 1990. Een voorbeeld van een voor de voortplanting volledig aan rivieren gebonden soort.

### Duinen

Natuurlijke duinwateren bestaan grotendeels uit plassen waarvan een groot deel in de zomer deels of geheel uitdroogt. Daarnaast zijn er, vooral in waterwingebieden, diepere plassen, vaarten en in sommige gebieden stromende kanalen gecreëerd. In de diepere plassen vinden veel laagveensoorten geschikte biotoop. De ondiepere plassen hebben vaak een karakteristieke fauna doordat ze vrij voedselarm zijn en door de afwezigheid van vissen. Enkele duinrellen en enkele kunstmatig stromende kanalen bieden een leefgebied aan soorten van stromend water (fig. 19).

### Zeekleigebied

De diversiteit aan biotopen is in het zeekleigebied vrij laag en de voedselrijkdom is in de meeste gevallen hoog. Het is daarom verrassend dat deze FGR bijna net zo soortenrijk uit de analyse komt als het rivieren- en het duingebied. Mogelijk speelt de hoge onderzoeksintensiteit in Noord-Holland hier een rol: deze provincie is bovengemiddeld goed onderzocht op aquatische fauna. Delen van het zeekleigebied, vooral die boven het Noordzeekanaal, zijn brak en hebben daardoor een afwijkende fauna. Bij indelingen in hydrobiologische districten op basis van macrofauna (MOL 1985B) is het zeekleigebied daarom verdeeld in een zoet en een brak deel.

### Heuvelland

Het heuvelland is van de zes FGR's duidelijk het armst aan zoetwaterfauna. Dit is grotendeels te wijten aan de lage diversiteit aan en het geringe aantal stilstaande wateren, die voornamelijk bestaan uit drinkpoelen en plassen in groeven. Het heuvelland heeft in Nederland wel de hoogste diversiteit aan soorten van stromend water en verschillende soorten zijn in Nederland hiertoe beperkt.

### SOORTEN IN MARIENE BIOTOPEN

Veel van de eerder in dit hoofdstuk gegeven informatie geldt slechts in beperkte mate voor mariene biotopen. Een

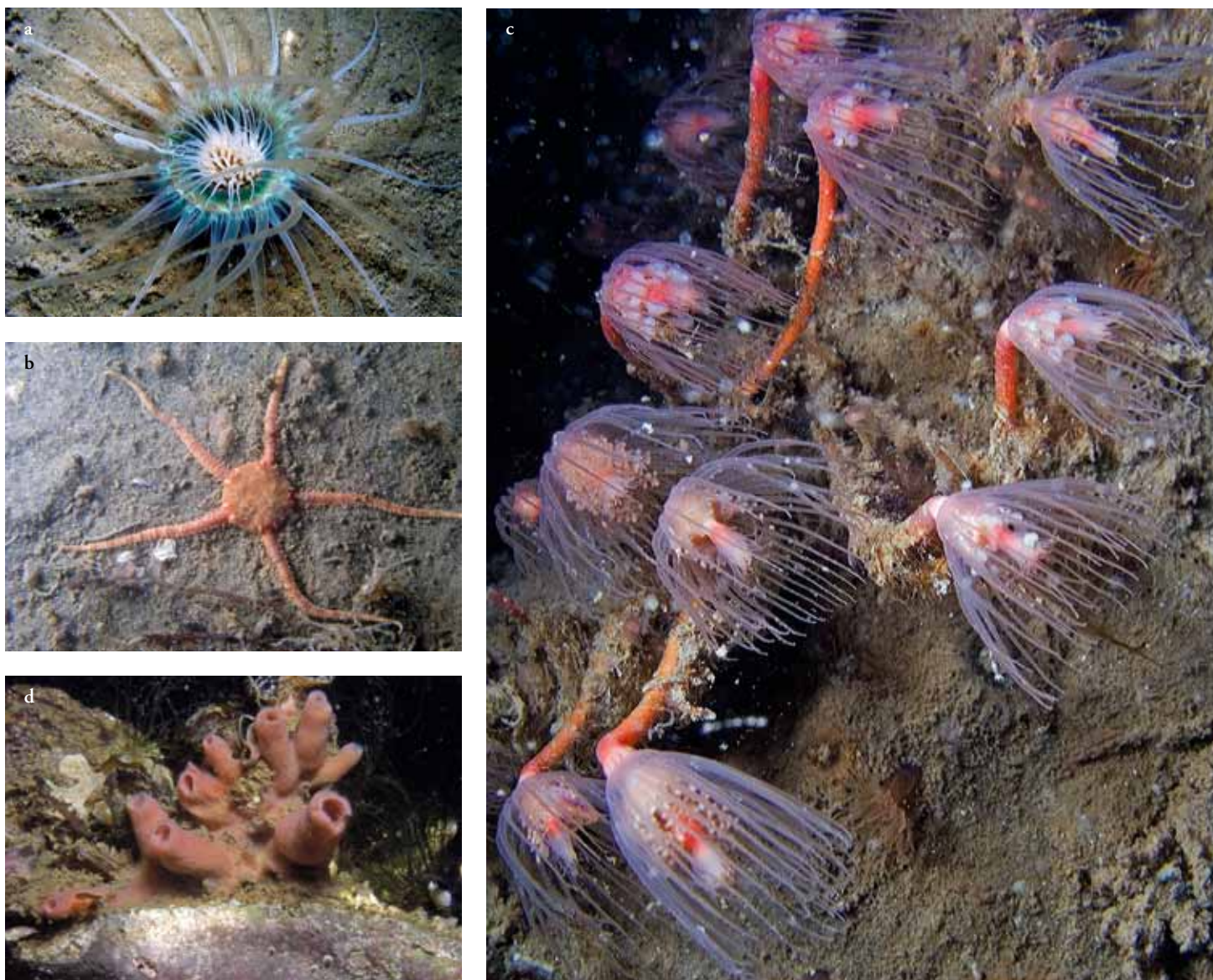
groot verschil tussen land- en zoetwatersoorten enerzijds en mariene soorten anderzijds is dat deze laatste groep bij de verspreiding minder last ondervindt van barrières. Zelfs mariene soorten die gebonden zijn aan specifieke biotopen kunnen geruime tijd los in zeeewater overleven en zo op andere plekken terecht komen. De samenstelling van de mariene flora en fauna is dan ook minder sterk beïnvloed door de ijstijden dan die van het land. Net als bij de landsoorten neemt de diversiteit van de meeste mariene groepen van noord naar zuid toe. Het grootste deel van de West-Europese kust bestaat uit rotsen en wat dit betreft is de Nederlandse kust sterk afwijkend. Veel West-Europese mariene soorten zijn gebonden aan rotsachtige (zogenamde vaste) substraten en zijn daardoor in Nederland vooral afhankelijk van niet-natuurlijke objecten als dijken, havens, pieren en pontons.

Bij het vergelijken van de mariene biotopen met die van het land en het zoete water valt op hoe volslagen anders de flora en fauna is. Van de Nederlandse brakwaterbiotopen of mariene biotopen zijn meer dan 1500 soorten bekend. Driekwart daarvan komt uitsluitend in mariene habitats voor. Niet alleen de soortensamenstelling is volslagen anders, ook de hogere taxonomische groepen vertonen slechts een geringe overlap. Zo zijn onder meer de eikelmormen, zakpijpen, kwalen en krabben geheel of grotendeels tot mariene biotopen beperkt (fig. 21). Andersom is het zo dat de op land zo dominante insecten in mariene biotopen, met uitzondering van brakwaterbiotopen en kwelders, geheel ontbreken.

De Nederlandse mariene biotopen zijn op basis van hun eigenschappen en de soortensamenstelling ruwweg te verdelen in het Continentaal Plat (de Noordzee), de Waddenzee, de Zeeuwse Delta, de nabije kustzone, Voordelta en strand, kunstmatige rotskusten en brakke biotopen. Veel mariene dier- en plantengroepen hebben een duidelijke voorkeur voor één of enkele van deze biotopen (tabel 9).

### Continentaal Plat (Noordzee)

Het Nederlands Continentaal Plat (NCP) is met 58.700 km<sup>2</sup> groter dan het Nederlandse landoppervlak. De diversiteit van de flora en fauna van de Noordzee is echter voor de meeste Nederlanders niet zichtbaar en de groep mensen die zich met mariene biodiversiteit bezighoudt is dan ook klein. Als gevolg hiervan is de kennis over ecosystemen en biodiversiteit van de Noordzee relatief gering (fig. 22). Zo werden in 1986 tijdens een internationaal onderzoek van de gehele Noordzee 121 tot dan toe onbeschreven roeipootkreeftjes (Copepoda) gevonden (WITBAARD 2009). De verdeling van diversiteit over het NCP is per soortgroep verschillend. Zo is de diversiteit van vissen, vogels en zeezoogdieren het hoogst in de kustzone, maar de diversiteit aan weekdieren en andere bodemdieren (kreeftachtigen, stekelhuidigen en wormen) is het hoogst in een drietal gebieden in de Noordzee verder uit de kust: Doggersbank, Klaverblad en Friese Front (fig. 23). De Doggersbank vormt een rug tussen twee diepere gedeelten van de Noordzee en heeft een omvang van 4700 km<sup>2</sup>. Het ondiepste punt is circa 20 m diep en het diepste punt ligt op 50 m. Het gebied bestaat vooral uit zand, waarvan de korrelgrootte afneemt met de diepte. De top van de bank staat bij storm onder invloed van sterke



▲ **Figuur 21**  
 Het grootste deel van de mariene flora en fauna behoort tot groepen die geheel of grotendeels aan mariene milieus zijn gebonden. (a) *Cerianthus lloydii* - bloemdieren, (b) *Ophiura albida* - stekelhuidigen, (c) *Tubularia indivisa* - hydroïdpoliepen, (d) *Haliclona xena* - sponzen.

stroming en is daardoor relatief soortenarm aan bodemdieren. In de diepere, slibrijkere delen komen meer soorten bodemdieren voor en deze delen zijn rijk aan soorten die hun voedsel uit het water filteren, zoals weekdieren. De Klaverbank beslaat 1200 km<sup>2</sup> en is een gebied met over relatief korte afstanden sterk uiteenlopende biotopen. Naast oppervlakten met slib in de diepe delen komen er delen voor met alleen schelpmateriaal, grind of stenen tot een doorsnede van ongeveer een meter. Er is daarom veel ruimte voor zowel sessiele (vastzittende) organismen als voor fauna die zachte substraten preferereert. Ruim 40% van de op het Nederlandse deel van de Klaverbank waargenomen macrobenthossoorten (soorten van minimaal enkele millimeters groot die in de bodem leven) is niet elders op het NCP waargenomen (VAN MOORSEL 1993, 1994, 2003, VAN MOORSEL & MAARDENBURG 1991). Het Friese Front beslaat 2900 km<sup>2</sup> en vormt een overgangszone tussen de ondiepe zuidelijke en diepe centrale Noordzee. Het gebied bestaat grotendeels uit slibrijk zand. Alleen het zuidelijke deel kent plekken van circa 20 m diepte, met gemengd zand. Naar het noorden toe neemt de diepte toe tot 45 m. Ook voor dit gebied geldt dat op korte

afstand uiteenlopende biotopen voorkomen met elk een specifieke fauna. Hard substraat ontbreekt hier echter, waardoor de diversiteit aan dieren van vaste substraten, zoals zeeanemonen, sponzen en hydroïdpoliepen, veel lager is dan op de Klaverbank. Binnen het gebied vindt een duidelijke overgang in soortensamenstelling plaats van soorten met een, op Europese schaal, noordelijke verspreiding naar soorten met een overwegend zuidelijke verspreiding in het zuidelijke deel (BERGMAN ET AL. 2005, LAVELEYE 2000, LINDEBOOM ET AL. 2005). Dit geldt zowel voor zoöplankton en vissen als voor op en in de bodem levende soorten.

#### Waddenzee

De Waddenzee is vooral bekend om zijn zeehonden en de enorme aantallen trekvogels. Al deze dieren zijn in de Waddenzee aanwezig door de grote productiviteit aan biomassa onder het wateroppervlak. Het gaat daarbij onder andere om vissen en krabben, maar vooral om weekdieren en wormen. Door de grote dynamiek in de Waddenzee is het gebied minder soortenrijk aan bodemdieren dan de diepere delen van de Noordzee, maar de dichtheden van

Groepsnaam	Nabije kustzone	Noordzee				Waddenzee				Zeeuwse Delta							
		Doggersbank	Klaverbank	Friese Front	Wrakken	Kunstmatische rotskust	Ondiepe kustzone	Kwelders	Strand	Kwelders	Droogvallende platen	Geulen	Kunstmatische rotskust	Oosterschelde	Westerschelde	Grevelingen	Veerse Meer
Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam																
Spermatopsida	Zaadplanten																
Zosteraceae	Zeegrassen									++							++
Chlorophyta	Groenwieren					++				+	++	+++			+		++
Phaeophyceae	Bruinwieren					++				+	++	+++			+		++
Rhodophyta	Roodwieren					++				+	++	+++			+		++
Lichenes	Korstmossen					++						+					
Porifera	Sponzen		++		+++	++						+	+++				++
Ctenophora	Ribkwallen	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
Anthozoa	Bloemdieren	+	++	+	+++	++						+	+++				++
Hydrozoa	Hydroïdpoliepen	+	++	+	+++	++				+		+	+++				++
Scyphozoa	Kwallen	++	++	++	++	++	++			++	++	++	++	++	++	++	++
Polyplacophora	Keverslakken					+	+						+				
Gastropoda	Huisjesslakken	++	++	++	++	++	++	+		+	+	+++	+	+	+	++	+
Gastropoda	Naaktslakken	+	++	+	++	+	+	+		+		+	+++	+	+		++
Scaphopoda	Stoottanden	+	+	+													
Bivalvia	Tweekleppigen	++	++	++	++	++	++		++	++	++	++	++	++	++	++	++
Cephalopoda	Inktvissen	+	+	+	++	+	++				+	+	++	++	++		+
Annelida	Ringwormen	+++	+++	+++	+	+	+		+	+	+	+	+	+			
Thoracica	Zeepokken					++						+	++				
Amphipoda	Vlokreeften	++	++	++	++	++	++	+	+	+	+	+	+	+	+		
Decapoda	Krabben, kreeften en garnalen	+	+	+	++	++	+			+	+	+++	+	+	+	++	+
Ectoprocta	Mosdiertjes	++	++	++	++	++				+	+	+++				++	+
Echinodermata	Stekelhuidigen	++	++	++	++	++				+	+	++	++			+	+
Tunicata	Manteldieren		++	++	+++	++						+	+++			++	+
Pisces	Vissen	+	+	+	++	+	++			+	+	++	++			+	+
Aves	Vogels	+	+	+		++	+		+	++		+	++	+		+	
Mammalia	Zoogdieren				+				+++	++	++		+				

een beperkt aantal soorten weekdieren en wormen kunnen enorm zijn. Dankzij de hoge primaire productie kan het plankton zich sterk ontwikkelen, waardoor de Waddenzee de kraamkamer vormt voor een groot aantal vissoorten. Er zijn echter aanwijzingen dat vooral in de diepere delen de biodiversiteit sterk is afgenomen, door onder meer garnalen- en boomkorvisserij. Tot de voltooiing van de Afsluitdijk waren er in de Waddenzee en delen van de Zuiderzee (het huidige IJsselmeer) grote oppervlakten met zee gras aanwezig. Het ging daarbij vooral om een ondergedoken vorm van groot zee gras *Zostera marina*, die mogelijk een oppervlakte van meer dan 150 km<sup>2</sup> bedekte. Deze vegetatie vormde toentertijd het belangrijkste foerageergebied voor rotganzen *Branta bernicla* en was van groot belang als opgroei gebied van vissen (DE JONG ET AL. 2004).

#### Zeeuwse Delta

De Zeeuwse Delta bestaat uit meerdere zoutwatersystemen: Grevelingen, Oosterschelde, Veerse Meer en Westerschelde. Ieder gebied kent een scala aan (onderwater)landschappen die een grote diversiteit aan biotopen herbergen waarin een

grote soortenrijkdom aan mariene flora en fauna is te vinden. Voor de meeste dier- en wiergroepen geldt dat de Oosterschelde binnen de Zeeuwse Delta waarschijnlijk de hoogste diversiteit heeft (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2003). Dit komt mede doordat dit gebied een groot aantal biotopen herbergt en grote verschillen kent in dieptes en stroomsnelheden. De hoge biodiversiteit is verder te danken aan de open verbinding met de Noordzee in combinatie met het feit dat het gebied sinds 1988 niet meer wordt gevoed met zoet rivierwater en het zoutgehalte sindsdien hoger en constanter is geworden. Verder is het nutriëntengehalte afgenomen en zijn de waterkwaliteit en de helderheid sterk toegenomen. Vooral het constante hoge zoutgehalte heeft er toe bijgedragen dat steeds meer Atlantische soorten uit veel verschillende groepen een kans kregen, waardoor de soortendiversiteit sterk is toegenomen (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2003). De Westerschelde is de enige zee arm van de Zeeuwse Delta die nog een natuurlijke gradiënt van zoet naar zout heeft, doordat in het oosten vanuit de Schelde zoet water wordt aangevoerd en in het westen een volledig open verbinding is met de Noordzee. Het is één van de grootste estuaria van

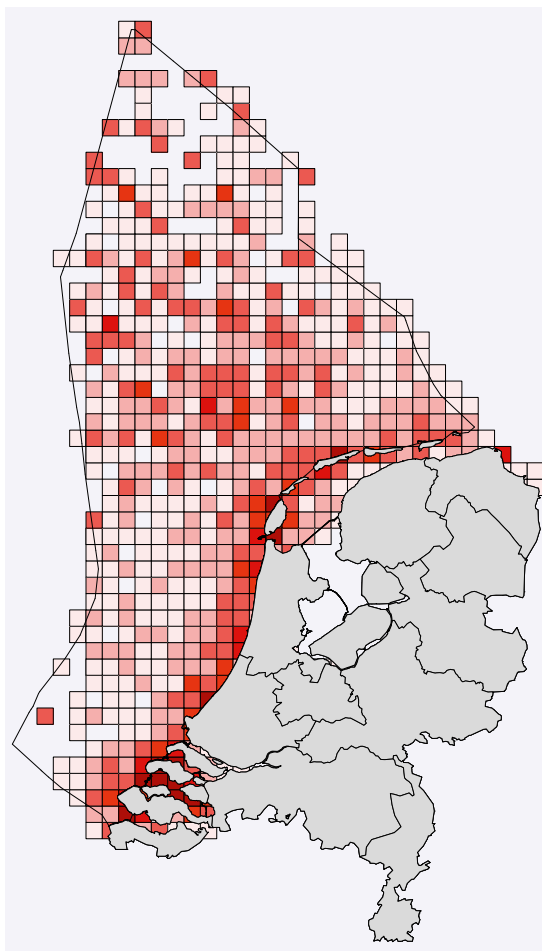


**Tabel 9**

Verdeling van diversiteit van mariene groepen in de zes onderscheiden deelgebieden en biotopen. Voor platwormen, snoerwormen, aasgarnalen en pissebedden zijn niet genoeg gegevens voorhanden. Zeegrassen zijn sterk achteruitgegaan en de tabel is deels gebaseerd op de vroegere situatie. Aantal soorten dat in het betreffende deelgebied/biotop zijn optimum heeft:

- +++ relatief veel soorten binnen de groep
- ++ drie of meer soorten
- + een of enkele soorten

**Figuur 22**  
Diversiteit van weekdieren op het Nederlands Continentaal Plat (na 1980). Hoe donderder de tint, hoe rijker het hok. De nabije kust is goed onderzocht, maar grote delen van het gebied zijn nog slecht onderzocht. Het maximum aantal soorten per 10x10km-hok is 90. Bron: STICHTING ANEMOON.



Europa en heeft een grote verscheidenheid aan kustbiotopen en het grootste getijverschil van Nederland, maar liefst 4 m. Vanwege het lagere en wisselende zoutgehalte is het aantal dier- en wiersoorten in deze zeearm minder groot dan in de Oosterschelde. Van west naar oost neemt het zoutgehalte af en daarmee de diversiteit aan dier- en wiersoorten, de primaire productie, het planktongehalte en de dichtheid aan bodemdieren. Vanwege de bijzondere zoutomstandigheden komen er echter wel dier- en plantensoorten voor die gebonden zijn aan brakwatermilieus of aan specifieke zoutomstandigheden. Meerdere van deze soorten, zoals de loopkevers *Bembidion maritimum*, *B. iricolor* en *Dromius longiceps* en de ondersoort *officinalis* van echt lepelblad *Cochlearia officinalis* zijn elders in Nederland en/of Europa grotendeels afwezig. In de monding van de Westerschelde is het zoutgehalte vergelijkbaar met dat van de Noordzee, het water is minder troebel en pas hier kan de primaire productie profiteren van de nutriënten die in ruime mate door de Schelde worden aangevoerd. In de monding treffen we daarom een ruim aanbod aan roeipootkreeftjes en ander plankton, met als gevolg dat hier een relatief hoge diversiteit aan vissoorten is te vinden.

Met de afsluiting van de Grevelingen door de Grevelingendam (1965) en de Brouwersdam (1972) en de aanleg van een spuisluis (1999) die een kleine verbinding vormt tussen het ontstane Grevelingenmeer en de Noordzee is er thans sprake van een meer met een zoutgehalte dat bijna gelijk is aan dat van de Oosterschelde. In tegenstelling tot de Oos-

terschelde wordt er echter veel minder water uitgewisseld met de Noordzee, is er geen getijde en is het water met uitzondering van de algenbloeiperiode doorgaans helder. Het gevolg van de afsluiting is dat er veel minder larven van allerlei diersoorten het Grevelingenmeer binnenkomen. Mede daardoor zijn er veel diersoorten die wel in de Oosterschelde voorkomen maar niet in het Grevelingenmeer. Ook soorten die in het voorjaar zeearmen intrekken om deze in de herfst weer te verlaten worden in het Grevelingenmeer niet of veel minder aangetroffen. Tot slot ontbreken er soorten die alleen kunnen voorkomen in het intergetijdengebied, dat bij eb droogvalt en bij vloed onder water komt te staan. Al met al is de biodiversiteit in het Grevelingenmeer een stuk lager dan die van de Oosterschelde. Wel zijn er soorten die in het Grevelingenmeer veel talrijker worden aangetroffen dan in de Oosterschelde, waardoor het Grevelingenmeer toch een eigen karakter heeft (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2003).

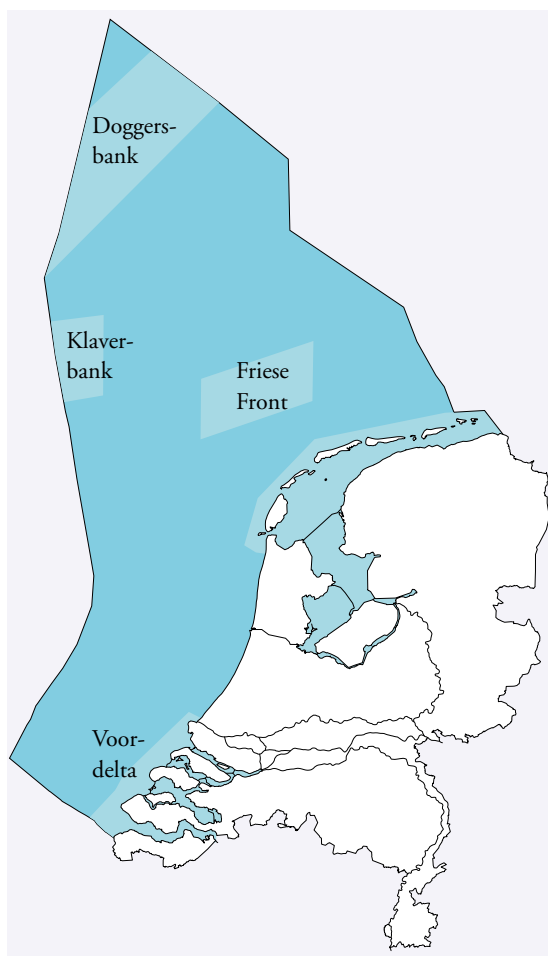
Het Veerse Meer is nog meer dan het Grevelingenmeer een geïsoleerd watersysteem, waarin meer dan in het Grevelingenmeer zoet water werd geloosd. Tot de aanleg van een spuisluis in de Zandkreekdijk rond 2004 was het zoutgehalte van het Veerse Meer veel lager dan in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer. De mate van isolatie en het lage zoutgehalte hadden tot gevolg dat de biodiversiteit veel lager was dan in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer, maar in dit water kwam wel enkele soorten voor die verder nauwelijks in Nederland (meer) voorkomen, zoals palingbrood *Electra crustulenta*, Zuiderzeekrabbetje *Rhithropanopeus harrisi* en kleine koorbaarvis *Atherina boyeri*. Na de aanleg van de spuisluis verschenen de meest algemene soorten vanuit de Oosterschelde. Daarmee nam de diversiteit van het Veerse Meer toe, maar zijn de diverse specifieke brakwatersoorten uit de Zeeuwse Delta verdwenen.

#### Nabije kustzone, Voordelta en strand

De nabije kustzone en de Voordelta (de buitendelta's van Haringvliet, Grevelingen, Oosterschelde en Westerschelde; fig. 23) zijn dynamische gebieden en vooral pioniersoorten voelen zich hier thuis. Weekdieren en borstelwormen vormen de grootste biomassa, maar de diversiteit aan soorten is kleiner dan op de Doggersbank, Klaverbank en het Friese Front. Het aanbod aan weekdieren voor zeevogels is groot en met name in de Voordelta zijn de aantallen zeevogels hoog. Door rivieren worden veel nutriënten naar deze gebieden afgevoerd. Daardoor vindt er een sterke ontwikkeling van algen plaats in het voorjaar en de zomer, waarvan roeipootkreeftjes – belangrijk voedsel voor vis – profiteren. Het gebied is hierdoor van belang als kraamkamer voor vis en vrijwel alle vissoorten die op het Nederlands Continentaal Plat voorkomen worden ook in de nabije kustzone aangetroffen. De diversiteit is sinds 1900 door allerlei menselijke invloeden sterk afgenomen, onder meer doordat visserij vooral de grote en lang levende soorten wegvist, waardoor toppredatoren vrijwel zijn verdwenen.

Het strand is eigenlijk een langgerekt grafveld van rottende planten en dode en stervende dieren. Boven de hoogwaterlijn op het strand leeft de strandvlo *Talitrus saltator* als enige mariene soort. In het zand van deze droge zone kunnen nematoden worden aangetroffen. Op rottende aangespoelde





organismen kunnen verschillende soorten vliegen en kevers worden aangetroffen. Op het strand tussen de hoog- en laagwaterlijn voelen meer mariene soorten zich thuis, zoals schelpkokerworm *Lanice conchilega*, veelkleurige zeeduizendpoot *Nereis diversicolor* en andere wormachtigen. Naarmate het strand meer reliëf heeft zo als geulen en strandbanken kunnen meer soorten worden aangetroffen. Zo komt de kleine heremietkreeft *Diogenes pugulator* tegenwoordig in de zomer in groten getale voor in getijdenpoelen en -geulen en muien, maar ook allerlei jonge vissoorten en garnalen

kunnen hierin worden aangetroffen. Vlak boven de laagwaterlijn begint de zone waarin enkele weekdieren kunnen voorkomen, zoals Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus*. Naarmate het strand minder steil en/of slikachtig is kunnen meer soorten boven de laagwaterlijn worden aangetroffen, waaronder de zeepier *Arenicola marina*. Op beschutte plekken met in de nabijheid rotsachtige structuren kan op het wateroppervlak van getijdenpoeltjes de springstaart *Anurida maritima* worden aangetroffen.

Op het strand zijn vaak soorten te vinden die hier eigenlijk niet thuishoren. Na een storm kunnen bijvoorbeeld vele soorten die leven in de zone beneden de laagwaterlijn op het strand aanspoelen. Aangetoond is dat recent gestorven (tot een jaar vóór het aanspoelen) en levend angespoelde bodemdieren afkomstig zijn uit de zone tot 1 km uit de kust (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 1994). Na bijzonder zware stormen kunnen bodemdieren, dood of nog levend, aanspoelen die hebben geleefd in de zone van 3 km of verder uit de kust. Op het strand spoelen verder geregeld kwallen en ribkwallen aan die met stromingen worden meegevoerd. Ieder jaargetijde heeft zijn eigen kwalensoort (GMELIG MEYLING 2003).

Met drijvende voorwerpen, waaronder losgeslagen wieren en boeien, kunnen allerlei organismen worden aangevoerd vanuit de Noordzee, het Kanaal en de Atlantische Oceaan of van nog verder weg, zodat op het Nederlandse strand de meest onwaarschijnlijke soorten kunnen worden gevonden, waaronder koralen (ADEMA 1987) of degenkrabben. Ook worden van meerdere tropische plantensoorten geregeld drijfzaden op het Nederlandse strand aangetroffen (BROCHARD & CADÉE 2005). Naast drijvende voorwerpen kunnen ook eikapsels van roggen, haaien en wulken worden gevonden die door rottingsprocessen gaan drijven nadat het embryo het eikapsel heeft verlaten. Doordat vroeger, in tegenstelling tot nu, eikapsels van roggen veelvuldig op het strand aanspoelden, is inzichtelijk gemaakt welke soorten roggen in welke mate zijn afgenomen (GMELIG MEYLING 2009, GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2001). Tot slot kunnen op het strand exotische dwaalgasten worden aangetroffen, zoals dikkopschildpad *Caretta caretta* en Kemps zeeschildpad *Lepidochelys kempii*, die recent een aantal keren zijn angespoeld (HOOGMOED 2009). Een fraai voorbeeld van angespoelde dieren die normaal niet in Nederland voorkomen waren twee soorten zeepokken



**Figuur 23**  
Het Nederlands Continentaal Plat met de ligging van Voor-delta, Doggersbank, Klaverbank en Friese Front.



**Figuur 24**  
Langdurig in zee drijvende objecten herbergen vaak een rijke mariene fauna. De foto's laten een uit zee opgehesen ponton zien. Op de detailfoto (b) zijn de volgende soorten zichtbaar: knotszakpijp *Styela clava*, gekartelde zeepok *Balanus crenatus*, doorschijnende zakpijp *Ciona intestinalis* en zee-dahlia *Urticina felina*.



en een vlokreeft die nog niet uit ons land bekend waren. Deze werden in 2003 gevonden op twee aangespoelde juveniele bultruggen *Megaptera novaeangliae* (HOLTHUIS & FRANSEN 2004).

#### Kunstmatige rotskusten

Een groot aantal diergroepen, zoals sponzen, bloemdieren, hydroïdpoliepen en zakpijpen, is voor hun voorkomen afhankelijk van vaste substraten. Met uitzondering van mosselbanken en oesterriffen zijn vaste substraten van nature in Nederland afwezig. Door de aanleg van havens, dijken, strekdammen en windmolenparken, aangevuld met dokken en wrakken van schepen, zijn in Nederland echter onze eigen rotskusten ontstaan (fig. 24). In het noordelijke tweede deel van de Nederlandse kustlijn gaat het om verspreid liggende objecten zoals de havens van de Waddeneilanden, de Hondsbosche Zeewering en de pieren van IJmuiden. Op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden liggen zo veel van dit soort objecten dat er bijna sprake is van een aaneengesloten rotskust. Een belangrijk verschil met niet-vaste substraten is dat er minder gevaar is om bedolven te worden onder slib. Op vaste substraten bevinden zich dan ook relatief veel soorten die het grootste deel van hun leven niet of weinig mobiel zijn.

#### Brakke biotopen

Het areaal aan brakke biotopen is in Nederland sterk afgenomen. Enkele grote gebieden verdwenen door het gereedkomen van de Afsluitdijk en de Deltawerken en veel kleinere gebieden zijn verzoet door aanpassingen in het waterbeheer of zijn geheel gedempt. Desondanks heeft

Nederland langs de gehele kust nog een groot aantal brakke biotopen. Het formaat van deze gebieden varieert van groot, zoals de Dollard en het Noordzeekanaal, tot klein, zoals krekken in Zeeland of brakke poldersloten op de Waddeneilanden. Het zoutgehalte van Nederlandse brakwatergebieden ontstaat doordat zeewater zich mengt met zoet water. De soortensamenstelling wordt grotendeels bepaald door de mate van variatie in het zoutgehalte gedurende het jaar en de duur van de perioden met minimale en maximale zoutgehalten. Brakwatergebieden zijn over het algemeen niet heel soortenrijk. De rijkste groepen zijn kreeftachtigen (vlokreeften, aasgarnalen) (FAASSE & STIKVOORT 2002), weekdieren (64 soorten) (KUIJPER 2000), en verscheidene wier- of algengroepen. Bij weekdieren gaat het vooral om mariene soorten die een voorkeur hebben voor hogere zoutconcentraties maar ook in brak water kunnen leven. Negen soorten weekdieren hebben een duidelijke voorkeur voor brak water waaronder soorten met veelzeggende namen als opgezwollen brakwaterhoren *Hydrobia ventrosa*, Zuiderzeeschijfslak *Corambe obscura* (na aanleg van de Afsluitdijk uit Nederland verdwenen) en brakwaterkokkel *Cerastoderma glaucum*. Slechts een beperkt aantal planten en insecten komt voor in brakke wateren. Bij zowel insecten als planten betreft het vooral weinig kieskeurige soorten die vaak marginaal in brak water voorkomen. Toch zijn er ook soorten met een in Nederland sterke voorkeur voor brakke biotopen, zoals heen *Bolboschoenus maritimus* en kwelder-gifogodaas *Atylotus latistriatus*. Hieronder zijn ook soorten die elders in Europa ook in zoetwaterbiotopen voorkomen, zoals de zweefvliegen kustvleekoog *Eristalinus aeneus* en heenzweefvlieg *Lejops vittata*.

## HOOFDSTUK 8 VERANDERINGEN IN DE NEDERLANDSE BIODIVERSITEIT

VINCENT J. KALKMAN  
LODEWIJK VAN DUUREN  
ADRIAAN W. GMELIG MEYLING  
BAUDEWIJN ODÉ

Vroeger was alles beter. Ook voor natuur lijkt dit op te gaan. Het oppervlak natuur is sterk afgenomen en de kwaliteit van de overgebleven gebieden is vaak lager dan in de eerste helft van de twintigste eeuw. In dit hoofdstuk wordt gekeken naar veranderingen in de Nederlandse natuur. Eerst worden de belangrijkste veranderingen in het Nederlandse landschap samengevat en daarna die van de flora en fauna van de terrestrische, aquatische en mariene habitats. De trends van de verschillende dier- en plantengroepen zijn sterk verschillend en zelden door de jaren heen gelijk. Sommige groepen vertonen in de afgelopen decennia een duidelijk herstel. Het waarheidsgehalte van 'vroeger was alles beter' is daarom sterk afhankelijk van wat vroeger is en wat men verstaat onder beter. Of vroeger alles beter was is dus vatbaar voor discussie. Dat alles verandert zal voor niemand ter discussie staan: zelfs de meest geïsoleerde plek in Nederland wordt tegenwoordig sterk door de mens beïnvloed.

### VERANDERINGEN:

#### NATUUR VERSUS DE MENS

Het hoofdstuk 'Patronen in de Nederlandse biodiversiteit' gaat vooral over de ruimtelijke verdeling van soorten die niet veroorzaakt is door de mens. Toch heeft de mens sterke invloed gehad op die patronen. Tot de tweede helft van de twintigste eeuw was de invloed over het algemeen niet zo negatief en in veel gevallen waarschijnlijk positief. Kleinschalige landbouw maakte dat veel soorten sterk in aantal konden toenemen. In de tweede helft van de twintigste eeuw was de invloed van de mens op de biodiversiteit voornamelijk negatief. In veel gebieden nam de diversiteit in het landschap af en in sommige gebieden ontstonden gaten in de biodiversiteit. Door deze sterke invloed van de mens zijn we geneigd om bij veranderingen in de natuur vooral te denken aan door de mens veroorzaakte veranderingen. Toch zijn er tal van veranderingen die zich van nature voltrekken. Het gaat daarbij om veranderingen op de lange termijn, zoals boomsoorten die zich sinds de ijstijden nog steeds naar het noorden uitbreiden, en om veranderingen op de korte termijn, zoals het explosief optreden van een soort na enkele klimatologisch gunstige jaren. De gehakelde aurelia *Polygonia c-album* is een voorbeeld van een soort die in de afgelopen eeuw sterke fluctuaties in zijn areaal heeft vertoond zonder dat de mens daarbij de hoofdverantwoordelijke is (BOS ET AL. 2006). Door de dominantie van door de mens veroorzaakte veranderingen zijn natuurlijke veranderingen bijna niet meer te herkennen.

#### NEDERLAND TOT DE TWINTIGSTE EEUW

Hoe verder we teruggaan in de tijd hoe minder we weten van de Nederlandse flora en fauna. Van de achttiende en negentiende eeuw hebben we foto's, schilderijen, beschrijvingen, kaarten en soms zelfs dieren en planten die in natuurhistorische collecties bewaard zijn. Gaan we verder terug dan worden deze bronnen schaarser. In veel gevallen

weten we alleen ruwweg welke biotopen voorkwamen, maar weten we heel weinig over de soorten die daar thuis hoorden. Uitzondering zijn soorten die nuttig of schadelijk waren. Overzichten van verhandeld wild, gevangen vogels en vis laten vaak zien dat bepaalde soorten toen talrijk waren. Soms bevatten plaats- of gebiedsnamen een aanwijzing (bijvoorbeeld Beverwijk of Ravenstein) of laat een wapenschild iets van het verleden zien, zoals de grote trap *Otis tarda* die op het vroegere wapenschild van 's Graveland staat. Informatie van vóór de middeleeuwen is helemaal schaars en reconstructies van het landschap zijn afhankelijk van archeologische vondsten en stuifmeelonderzoek. Archeologische vondsten betreffen natuurlijk vooral planten en dieren die door de mens werden gebruikt en geven daarom in beperkte mate inzicht. Stuifmeelonderzoek kent ook zijn problemen; niet alle planten produceren in gelijke mate pollen en niet alle pollen blijven bewaard.

De invloed van de mens op het Nederlandse landschap begon ongeveer 7000 jaar geleden met de start van de landbouw op de lössgronden van Zuid-Limburg. Schapen, geiten, runderen en varkens werden gedomesticeerd en akkers werden bebouwd met granen, linzen en erwten. De invloed van de mens was in deze periode nog beperkt en concentreerde zich in het zuidoosten van ons land. Elders in het land vonden wel grote natuurlijke veranderingen plaats. Dit gold vooral voor de kust, waar door de stijging van de zeespiegel delen van wat we nu de Noordzee noemen volliepen. In delen van het huidige laag-Nederland waren in deze periode grote brakwatergebieden aanwezig, iets wat nu nog terug te zien is in de vondsten van fossiele brakwaterkoksels in vooral het westen van Nederland (KUIJPER 2000). Door betere landbouwmethoden, zoals het gebruik van ploegen en mest, nam het areaal landbouwgrond in de millennia daarna toe. Vooral boven de grote rivieren werden grote stukken land weggespoeld door de stijgende zee en begon men, nu nog herkenbare, terpen aan te leggen. Door de vorming van de Zuiderzee en een duinenrij kreeg Nederland bij het begin van onze jaartelling min of meer zijn huidige vorm. De aanwezige landschappen waren wel anders dan we nu gewend zijn. Zo bestonden veel van de venen achter de strandwallen niet uit laagveen maar uit hoogveen. Dit hoogveen verdween door inbraken van de zee en door inklinking als gevolg van ontwatering. Het verdwijnen van dit hoogveen maakte dat vanaf de vroege middeleeuwen het voor Nederland herkenbare patroon zichtbaar werd: een smalle duinenrij gevolgd door een laag moerasgebied en in het oosten en zuiden de hogere zandgronden doorsneden door enkele grote rivieren. Vanaf deze periode is de mens de dominante factor in het landschap. Ontwatering, landwinning, houtkap, winning van turf en landbouw beïnvloedden overal het landschap. De negentiende eeuw en de eerste helft van de twintigste eeuw kenden wat betreft de invloed van de mens vele hoogtepunten (COESËL ET AL. 2007). Grote droogleggingsprojecten werden afgerond zoals onder meer van het Haarlemmermeer in 1852 en het Horstermeer

in 1882; hoogveen verdween als turf in de kachel met een afname van het areaal hoogveen van 900 km<sup>2</sup> rond 1900 tot 52 km<sup>2</sup> nu; het laatste oerbos in Nederland, het Beekbergerwoud, viel in 1871; onder invloed van begrazing en overbegrazing nam in de negentiende eeuw het oppervlak hei en stuifzand sterk toe en tegelijkertijd nam het oppervlak bos sterk af, waarna vervolgens in de twintigste eeuw het omgekeerde gebeurde; beken en rivieren werden rechtgetrokken; dorpen werden steden en steden groeiden aan elkaar; en in 1932 verdween de Zuiderzee en verscheen het IJsselmeer.

Het al sterk door de mens beïnvloede landschap van het begin van de twintigste eeuw wordt vaak als streefbeeld gebruikt voor natuurbeheer. Dit landschap sluit aan bij de cultuurhistorische waarden van Nederland en kunnen we nu nog in aangetaste vorm herkennen in het huidige landschap. Het is ook een landschap waarvan de rijkdom en de schoonheid beschreven en deels geïdealiseerd is door Jac P. Thijsse. Sinds de jaren 1980 is er toenemende aandacht voor het maken van grootschalige en meer natuurlijke landschappen. Dit levert een natuurlijker, maar niet altijd rijkere, natuur op met lagere onderhoudskosten als bijkomend voordeel. Vooral veel ‘nieuwe’ natuur wordt tegenwoordig beheerd als halfnatuurlijk landschap. Een tijd lang had de keus tussen cultuurhistorisch beheer of het meer natuurlijke beheer het karakter van een richtingensrijd. Tegenwoordig wordt er pragmatisch mee omgegaan en wordt ingezien dat streefbeelden per gebied verschillen (zie hoofdstuk 11).

was er vooral sprake van een kwalitatieve achteruitgang met als belangrijkste boosdoeners vermessing en verdroging.

Het omzetten van woeste grond in bossen en landbouwgronden heeft vooral in Zuid- en Oost-Nederland veel invloed gehad. De vraag naar turf en de inzet van werklozen leidde in de eerste helft van de twintigste eeuw tot een sterke afname van het areaal heide en hoogveen. In dezelfde periode werden er grootschalig dennen aangeplant op de hoge zandgronden en in de duinen waardoor veel stuifzand en heide verdween. In de jaren 1960 en 1970 werd de destructieve rol van het grootschalig omzetten van woeste grond overgenomen door herverkaveling van agrarische gronden. Kleinschalige landbouwlandschappen werden opnieuw ingericht waarbij percelen groter werden, heggen en houtwallen verdwenen en de ontwatering verbeterd werd (BARENDIS 2005). Het verdwijnen van kleinschaligheid gebeurde overigens ook in gebieden die niet herverkaveld werden door het sluipenderwijs verdwijnen van greppels, sloten en houtwallen. Dit resulteerde in een veel efficiëntere en intensievere landbouw en het grotendeels verdwijnen van de natuurwaarden van deze gebieden. Hoewel grote oppervlakten natuur waren verdwenen, was de kwaliteit van de meeste overgebleven gebieden tot de jaren 1950 niet sterk aangetast.

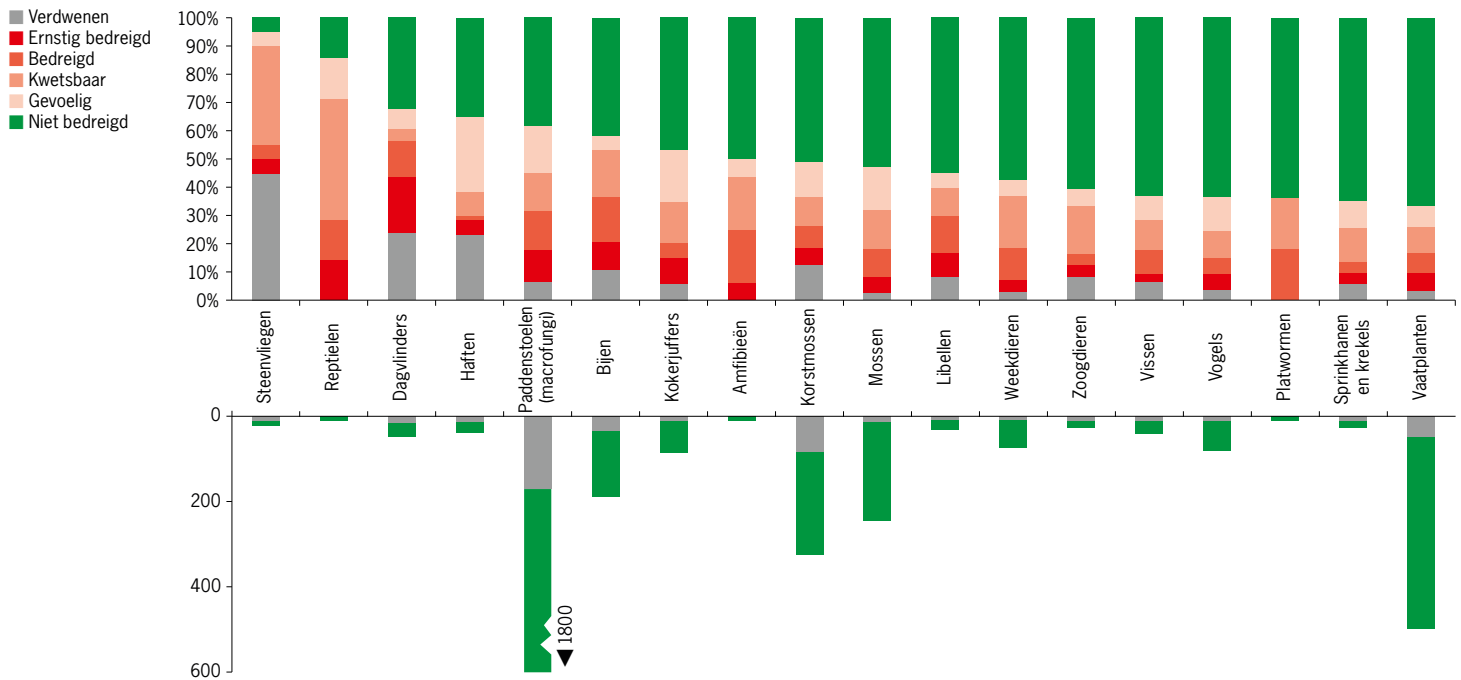
Dit veranderde vanaf de jaren 1960 door de toenemende invloed van vermessing en verdroging. Vermessing trad in veel gebieden lokaal op door verwaaing van ammoniak of vervuiling van oppervlaktewater. Daarnaast werd ook de neerslag voedselrijker zodat zelfs in geïsoleerde natuurgebieden de voedselrijkdom toenam. Voedselarme situaties en overgangen van voedselarme naar rijkere situaties verdwenen in veel gebieden. Het onttrekken van drinkwater en het laag houden van het waterpeil van agrarische gebieden had eveneens een negatieve invloed op de diversiteit. De onnatuurlijke waterstanden in en nabij agrarische gebieden bevoordeelden een beperkt aantal plantensoorten maar waren voor veel soorten negatief. Verdroging is sterk met vermessing verweven. In venige natuurgebieden zorgden de lage water-

**Figuur 1**  
Voor 18 dier- en plantengroepen met in totaal meer dan 6550 soorten is een officiële Rode Lijst vastgesteld. De gebruikte criteria en de vergeleken periode zijn niet bij alle rode lijsten gelijk. Toch geven ze een redelijk beeld van hoe het in Nederland met deze groepen gaat. Het bovenste deel van de figuur geeft het percentage van de soorten in een rode lijstcategorie weer. Het onderste deel van de figuur laat het aantal verdwenen en bedreigde soorten (categorieën ‘gevoelig’, ‘kwetsbaar’, ‘bedreigd’ en ‘sterk bedreigd’) per dier- en plantengroep zien.

**DE NEDERLANDSE NATUUR IN DE TWINTIGSTE EEUW**

**Terrestrisch milieu en zoet water**

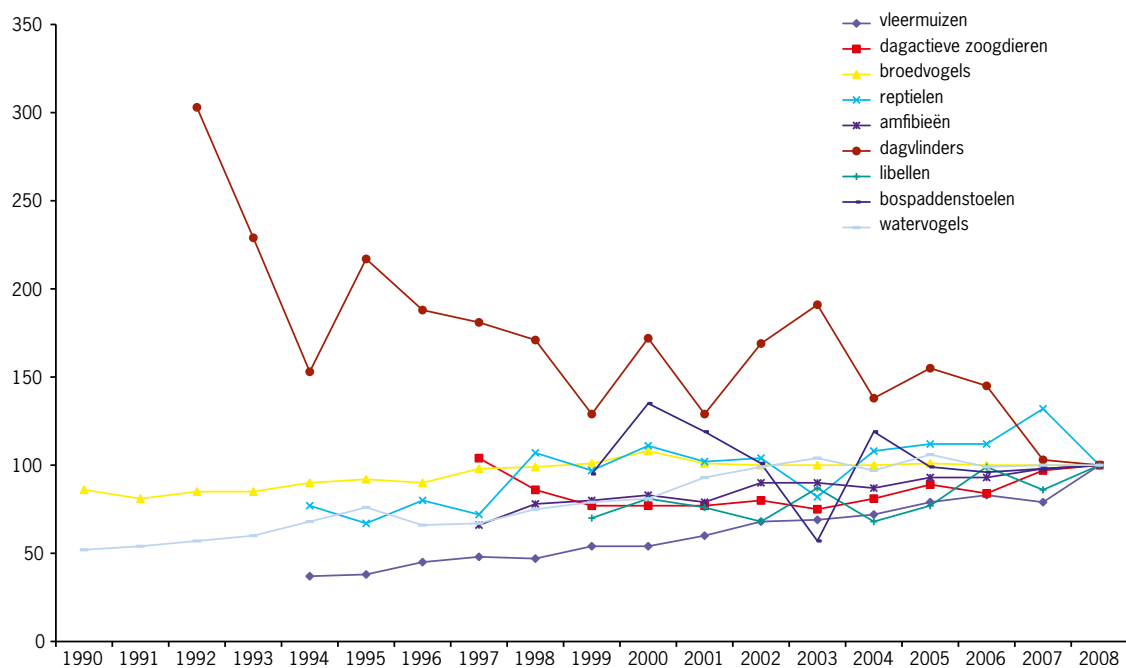
Het verhaal van de Nederlandse natuur in de twintigste eeuw is vooral een verhaal over achteruitgang van de biodiversiteit. In het eerste deel van de eeuw ging het vooral om een kwantitatieve achteruitgang; woeste grond werd omgezet in productieve landbouwgrond. In de tweede helft van de eeuw



standen in veel gevallen voor een versnelde afbraak van organisch materiaal waardoor de bodem versneld voedselrijk werd. Daarnaast viel door verdroging in veel gebieden de bufferende werking van kwelwater weg, waardoor onder andere laagvenen gevoeliger werden voor vermessing. Door vermessing en verdroging veranderden vegetaties en via de vegetaties werden de daarvan afhankelijk dieren beïnvloed. Overal in Nederland waren en zijn de gevolgen hiervan zichtbaar. Zo liepen de duinen vol met struweel, vielen vochtige duinvalleien droog, ging het areaal blauwgrasland achteruit, nam de verlanding in laagveen af, verzuurde de bosbodem, vergraste de heide en 'verpitrusden' de vennen. Soorten als pijpenstrootje *Molinia caerulea*, bochtige smele *Deschampsia flexuosa*, pitrus *Juncus effusus* en duinriet *Calamagrostis epigejos* werden symbolen voor deze ontwikkelingen; waar zij verschenen verdwenen andere soorten. Voor bijna alle soortgroepen waren vermessing en verdroging de belangrijkste redenen van achteruitgang hoewel elke groep ook weer zijn eigen specifieke problemen had en heeft. Veel veranderingen hebben invloed gehad op een groot aantal soortgroepen. Zo is de vergrassing van heide niet alleen van invloed geweest op de planten, maar ook op de paddenstoelen, sprinkhanen, loopkevers, reptielen en vogels van heide. Toch zijn er grote verschillen in de mate van bedreiging per groep; niet alle groepen worden in dezelfde mate beïnvloed en sommige groepen hebben te maken gehad met specifieke problemen. Bekende voorbeelden hiervan zijn de achteruitgang in de jaren 1970 en 1980 van roofvogels door giftige bestrijdingsmiddelen (HUSTINGS ET AL. 2002) en de achteruitgang van korstmossen door verzuring (APTROOT ET AL. 1998). Voor 14% (6588 soorten) van de Nederlandse biodiversiteit zijn de veranderingen in kaart gebracht en vastgelegd in de vorm van een rode lijst (fig. 1) (APTROOT ET AL. 1998, ARNOLDS & VEERKAMP 2008, DE BRUYNE ET AL. 2003, VAN DELFT ET AL. 2007, HUSTINGS ET AL. 2004, VAN DER MEIJDEN ET AL. 2000, DE NIE & VAN OMMERING 1998, ODÉ ET AL. 1999, PEETERS & REEMER 2003, SIEBEL & BIJLSMA 2004, VAN SWAAY 2006, VERDON-SCHOT ET AL. 2003, WASSCHER ET AL. 1998, ZOOGDIERVERENIGING VZZ 2007).

Groepen van zoet water en groepen afhankelijk van bloemen lijken het slechter te doen dan andere groepen. Van dagvlinders en bijen staan respectievelijk 68% en 58% op de Rode Lijst. In veel gevallen is het verdwijnen van de voedselplanten de oorzaak. Dit werd in veel gevallen versterkt door negatieve veranderingen in beheer zoals het grondig maaien van vegetatie op verkeerde tijdstippen en het, door veranderend bosbeheer, abrupt worden van de overgang van bos naar grasland. Toch zijn er ook veel dagvlinders en bijen die achteruit zijn gegaan terwijl hun voedselplanten nog steeds algemeen zijn. Mogelijk speelt verandering van de voedselkwaliteit van de plant hier een rol (zie paragraaf 'Planten en insecten'). Van de kokerjuffers, haften en steenvliegen staat meer dan 50% op de Rode Lijst. Deze van zoet water afhankelijke groepen hebben sterk te lijden gehad onder de eutrofiëring van water en de aantasting van de geomorfologie van stromende wateren. Veel soorten van rivieren verdwenen hierdoor al in de eerste helft van de twintigste eeuw terwijl in de tweede helft van die eeuw soorten van bronnen, beken en vennen sterk te lijden hadden. Sinds de jaren 1980 is de waterkwaliteit sterk verbeterd en zijn veel beeklopen en grote delen van het rivierengebied op een meer natuurlijke manier ingericht. Vooral soorten van stromend water en in mindere mate die van stilstaande wateren hebben zich hierdoor hersteld. Bij libellen (fig. 2) en in mindere mate bij vissen is het herstel van soorten van stromend water zelfs spectaculair te noemen. Verschillende verdwenen soorten zijn teruggekomen en veel andere hebben hun oorspronkelijke verspreidingsgebied weer heroverd. Vermoedelijk zijn deze positieve ontwikkelingen ook voor andere zoetwatergroepen aan de gang, maar gaat het daar langzamer doordat ze minder goed in staat zijn om herstelde biotopen te koloniseren.

Het herstel van de zoetwaterfauna is niet de enige positieve verandering die sinds de jaren 1980 heeft plaatsgevonden en een aantal groepen lijkt zich recent wat te herstellen (fig. 2). De stikstofdepositie vanuit de lucht is sinds 1980 met bijna

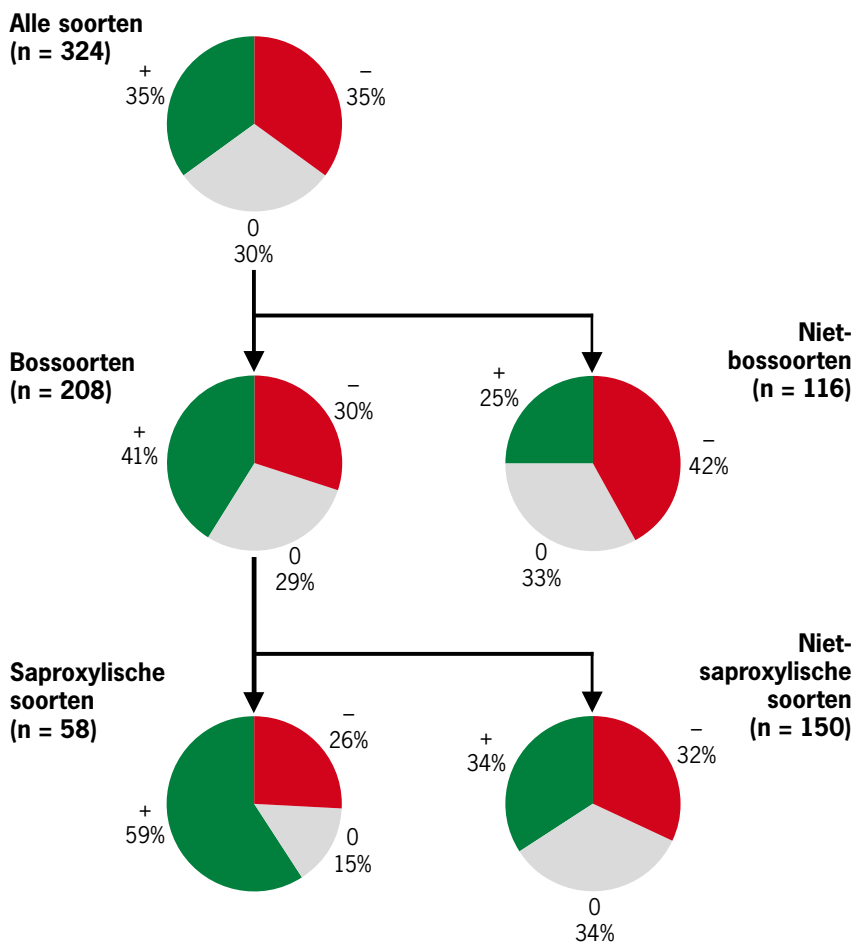


**Figuur 2**  
De toestand van de natuur in Nederland wordt gevolgd door het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM), een samenwerkingsverband van overheidsorganisaties, de Particuliere Gegevensbeherende Organisaties (PGO's) en het Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS). In deze grafiek worden de gegevens van het NEM vanaf de jaren 1990 getoond, waarbij de waarden voor het jaar 2008 op 100% zijn gezet.

een derde gedaald en de zuurdepositie met circa 80% (PLANBUREAU VOOR DE LEEFOMGEVING 2009). De stikstofdepositie is daarmee nog steeds te hoog en in combinatie met het in de grond aanwezige overschot van afgelopen decennia blijft vermeting een groot probleem (KOOIJMAN ET AL. 2010). De verbetering van de luchtkwaliteit, vooral de afname van verzurende stoffen, heeft tot een sterk herstel van mossen en vooral kostmossen geleid. Soorten die bijna verdwenen waren, herstelden zich en de kale bomen van onze binnensteden werden weer bevolkt door mossen en korstmossen (SPARRIUS ET AL. 2006). Een voor de biodiversiteit heel belangrijke positieve ontwikkeling is het ouder worden van het Nederlandse bos en het verbeterde bosbeheer. Hierdoor zijn er meer kwijnende bomen en is meer dood hout in het bos aanwezig. De gevolgen zijn onder andere zichtbaar in de toename van vogels als bosuil *Strix aluco*, kleine bonte specht *Dendrocopos minor* en boomklever *Sitta europaea* (HUSTINGS ET AL. 2002) en het herstel van vleermuizen (fig. 2). De voor diversiteit belangrijkste veranderingen betreffen de toename van vooral houtbewonende paddenstoelen en van ongewervelden van bos. Zo is bijvoorbeeld meer dan 25% (1000 soorten) van alle macrofungi van hout afhankelijk en minstens 11% (2500 soorten) van de geleedpotigen strikt aan bos gebonden (ARNOLDS & VEERKAMP 2008, SIEPEL 1992). Van verschillende groepen zijn er aanwijzingen dat ze profiteren van de veranderingen in het bos. Zo is tussen 1996 en 2008 het percentage houtbewonende paddenstoelen op de Rode Lijst afgenomen van 49 naar 44%. Zweefvliegen hebben

duidelijk geprofiteerd van de toename en het ouder worden van bos. Bij een vergelijking tussen de periode voor 1988 en de periode 1988-2002 bleek dat een groter percentage van aan bos gebonden zweefvliegen vooruit was gegaan dan niet aan bos gebonden zweefvliegen (fig. 3). Van deze bossoorten zijn saproxylicische soorten – soorten waarvan de larven in hout, sapstromen of boomholten leven – vaker vooruitgegaan dan soorten met een andere levenswijze (REEMER 2005). Andere recente ontwikkelingen zijn de sterke toename van nieuwe natuur door natuurontwikkeling en de toename van grote grazers in natuurgebieden. In de periode 1990-2007 is er 500 km<sup>2</sup> voor natuur verworven waarvan er in die periode 300 km<sup>2</sup> ook daadwerkelijk werd ingericht. In veel gevallen, vooral langs de grote rivieren en op plekken waar kwel aanwezig is, werd natuurontwikkeling beloofd met de terugkeer van karakteristieke en vaak zeldzame soorten (o.a. KURSTJENS ET AL. 2005, PETERS ET AL. 2004, ROSSENAAR ET AL. 2006). Er zijn echter ook veel gebieden waar het resulteerde in natuur met relatief weinig bijzondere soorten. In veel gevallen komt dit door een voedselrijke uitgangssituatie of doordat er geen zaadbank meer aanwezig is (BEKKER & LAMMERTS 2002). Misschien moeten we dit soort terreinen gewoon de tijd geven. Zo zijn de nieuwe natuurgebieden van de Flevopolder en de Noordoostpolder pas recent ontdekt door de wat meer kritische dagvlinders en libellen. De wachttijd wordt vaak verkort door het uitstrooien van hooi of heideplaggen waarmee zaden worden aangevoerd. Sinds de jaren 1980 worden in diverse biotopen in toenemende mate grote grazers ingezet voor het tegengaan van vergrassing en opslag (KUITERS 2005, PIEK 2005). De effecten voor natuur zijn vooral in de duinen en het rivierengebied overwegend positief hoewel er ook voorbeelden zijn van plekken waar grote grazers kwetsbare vegetaties of, uit cultuurhistorisch oogpunt waardevolle, houtwallen vernielen (TAMIS ET AL. 2009B). De vlaaien en keutels die de grote grazers produceren zijn een ondergewaardeerde bijdrage aan de biodiversiteit. Rond de 300 kevers en een groot aantal vliegen zijn afhankelijk van mest. In tegenstelling tot gewoon vee laten de natuurbeherende grazers ook mest achter in het bos en zijn ze vaak jaarrond buiten. Hoewel dit nooit goed is onderzocht is het duidelijk dat ten minste een aantal kevers hiervan heeft geprofiteerd (H. Huijbregts pers. med.). Ook na hun dood dragen grote grazers bij aan de Nederlandse biodiversiteit. Zo werden in een periode van zeven maanden 60 soorten kevers aangetroffen op een dode ree (VAN WIELINK 2004). Een negatieve ontwikkeling die zich, zoals het er nu voorstaat, zal voortzetten is de verdergaande scheiding tussen natuur en landbouw (fig. 4-6). Hoewel er veel aandacht is voor agrarisch natuurbeheer heeft dit in de meeste gevallen weinig extra natuurwaarden opgeleverd (BERENDSE ET AL. 2006, KLEIJN ET AL. 2001, 2004) hoewel er regionaal enkele successen zijn met akkervogels. Een economisch gezond landbouwbedrijf en natuurwaarden gaan blijkbaar in de huidige situatie niet goed samen.

**Figuur 3**  
Verdeling van zweefvliegen over de categorieën ‘achteruit’ (-), ‘stabil’ (o) en ‘vooruit’ (+). Zweefvliegen hebben duidelijk geprofiteerd van de toename en het ouder worden van bos (REEMER 2005).



**Figuur 4**

Door de betere bestrijding van onkruiden zijn veel akkeronkruiden zeldzaam geworden. Wilde populaties van bolderik *Agrostemma githago* zijn nagevoel uit Nederland verdwenen.

**Figuur 5**

Vroeger kwamen nu zeldzame of verdwenen vlinders zoals zilveren maan *Boloria selene* voor in agrarisch beheerd grasland.

water en terrestrische biotopen gaat het daarbij om veranderingen waarbij de kwaliteit van een biotoop wordt aangetaast en om veranderingen waarbij een situatie dusdanig wordt aangepast dat er een geheel nieuwe biotoop ontstaat. Bij dit laatste gaat het bijvoorbeeld om het afsluiten van zee-armen waardoor getijdengebied veranderd in zoete of brakke meren en om de aanleg van kustverdedigingswerken, havens en windmolenparken. Bij ontwikkelingen die van invloed zijn op de kwaliteit van gebieden gaat het onder meer om visserij, het gebruik aangroeiwerende middelen, zandsuppleties voor de kust, eutrofiëring, toename van geluid onder water, exoten en klimaatverandering (VAN LEEUWEN ET AL. 2008). De laatste twee ontwikkelingen worden elders in dit hoofdstuk apart behandeld.

Dammen, zoals de Afsluitdijk, hebben gezorgd voor het wegvallen van de invloed van het getij en het in sommige gevallen zoeter of zouter worden van het water. In veel gebieden zijn hierdoor karakteristieke brakwatersoorten achteruitgegaan of verdwenen. Daarnaast zijn sommige brakwatergebieden zouter geworden, zoals bepaalde delen van de Waddenzee en de Grevelingen, met gevolg dat zeegravenvelden met haar specifieke fauna verdwenen. Door de Deltawerken is de hoeveelheid getijdengebied verkleind, waardoor oppervlak aan kwelderbiotoop en de intergetijdzone zijn verkleind. Het aantal soorten dat in de voormalige getijdengebieden voorkomt is niet lager dan voorheen, maar wel zijn de voor deze gebieden karakteristieke soorten achteruitgegaan. In tegenstelling hiermee heeft de aanleg van verharde dijken en strekdammen een positieve invloed gehad op de biodiversiteit. Veel dier- en wiersoorten van rotskusten hebben zich hierdoor in Nederland kunnen vestigen. Het gaat daarbij niet alleen om de hierboven al genoemde sessiele mariene soorten, maar ook om soorten die voor hun bestaan of voortplanting gebruiken maken van schuilplaatsen, waaronder veel soorten kreeftachtigen, weekdieren, stekelhuidigen en vissen. Vooral de laatste jaren staan de flora en fauna van de kunstmatige rotskust onder druk door het asfalteren van de stenen dijken met als doel de stenen vast te zetten. Het asfalt is grotendeels ongeschikt voor sessiele soorten en ook de schuilgelegenheden gaan verloren.

De visserij heeft sinds de ingebruikname van mechanisch aangedreven visvaartuigen in 1865 een grote invloed op de



mariene ecosystemen. Al in 1900 waren er signalen van overbevissing. Zo was de vleet *Raja batis*, een van de grootste roggenssoorten, al in dat jaar uit ons kustgebied verdwenen, terwijl deze soort voordien algemeen was (SCHLEGEL 1862, VAN BEMMELEN 1866). In 1937 werden de eerste internationale verdragen gesloten om overbevissing tegen te gaan, maar het probleem is tot op de dag van vandaag zeer actueel. De vissersschepen en hun netten werden steeds groter en sneller en de visopsporingsmethoden zijn sterk verbeterd. Dit alles met grote negatieve gevolgen voor de visstand. Uit tal van internationale onderzoeken blijkt dat grote, langlevende vissoorten het meest te lijden hebben (PAULY 2007). Dit heeft een verschuiving van het voedselweb tot gevolg, waarbij steeds de grootste soorten verdwijnen of worden gedece-meerd. Daarnaast zien we als gevolg van visserij dat de gemiddelde lengte van beviste soorten afneemt. Het verdwijnen van grote langlevende soorten is goed zichtbaar aan de afname van aangespoelde eikapsels van roggens (fig. 7). Duidelijk komt naar voren dat grootste afname heeft plaatsgevonden van 1950 tot 1970 (GMELIG MEYLING 2009, GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2001, HEESSEN & ELLIS 2009). Vlak na de Tweede Wereldoorlog werden op het strand tijdens een strandwandeling geregeld honderden eikapsels aangetroffen. Tegenwoordig worden slechts af en toe enkele exemplaren gevonden. Eieren

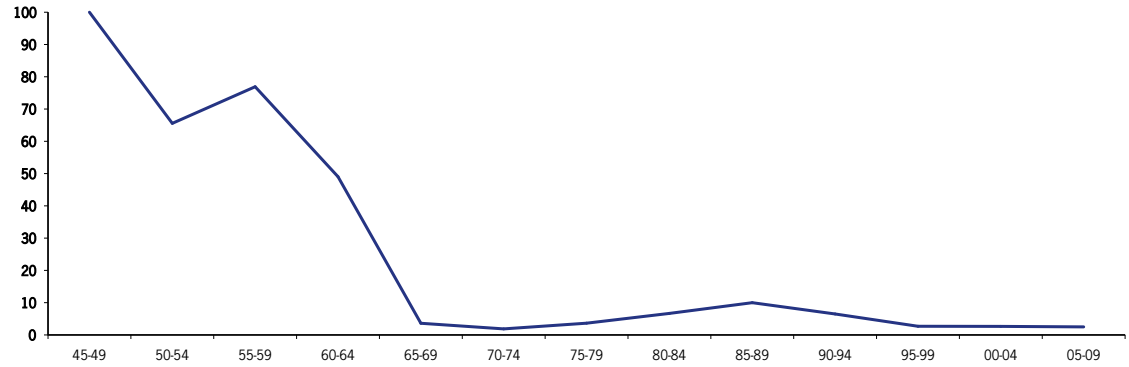
**Figuur 6**

Veel weide- en akkervogels gaan sterk achteruit. De grutto *Limosa limosa* is sterk in aantal verminderd en is als broedvogel uit delen van Nederland verdwenen.



**Figuur 7**

Trend van eileggende roggensorten gebaseerd op strandvondsten van eikapsels, waarbij de jaren 1949-1950 op 100% zijn gezet. Gegevens zijn gebruikt van blonde rog *Raja brachyura*, gevlekte rog *R. montagui*, grootoogrog *R. naevus*, kleinoogrog *R. microocellata*, stekelrog *R. clavata*, sterrog *R. radiata* en vleet *R. batis* (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2001, GMELIG MEYLING 2009).



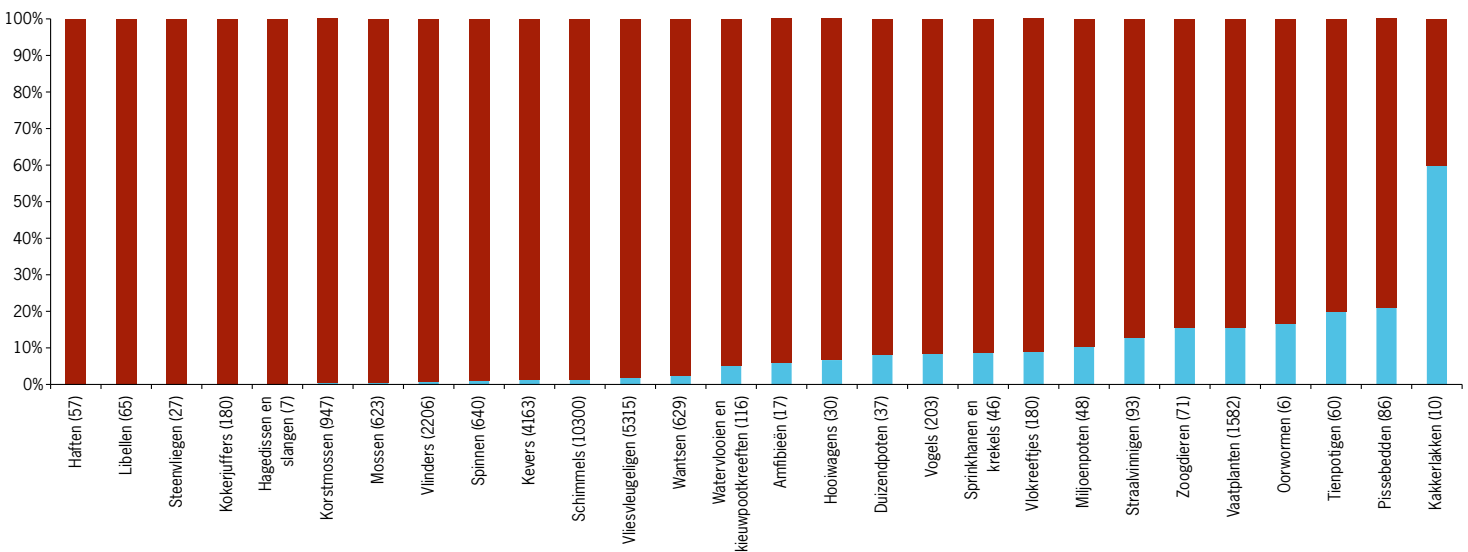
van blonde rog *Raja brachyura*, gevlekte rog *R. montagui*, grootoogrog *R. naevus* en kleinoogrog *R. microocellata* zijn uiterst zeldzaam geworden. Eikapsels van de vleet *R. batis*, de langst levende soort, zijn al sinds 1962 niet meer gemeld van de Nederlandse kust. Het is zeer aannemelijk dat deze afname het gevolg is van de steeds verdere intensivering van met name de boomkorvisserij vanaf 1950. De roggenvan de Noordzee hebben 4-12 jaar nodig om geslachtsrijp te worden. Voordat ze tot voortplanten komen is de kans groot dat ze gevangen zijn. Daarnaast leggen roggenvan een zeer beperkt aantal eikapsels (13-170), die lang (4-9 maanden) op de bodem liggen alvorens het embryo is volgroeid en de jonge rog het eikapsel verlaat. Wanneer een boomkor, met volle netten en wekkettingen, die de schol en tong uit de bodem moeten opjagen, over de eikapsels schuiven, zijn de daarin levende embryo's kansloos. De boomkorvisserij vormt niet alleen voor vissen een bedreiging. Grote delen van de Noordzeebodem worden meerdere malen per jaar omgeploegd tot een diepte van wel 20 cm. Op en in de bodem levende diersoorten uit tal van groepen, zoals kreeftachtigen, weekdieren en stekelhuidigen, ondervinden grote schade. Ook voor deze groepen geldt dat grote en langlevende soorten het kwetsbaarst zijn, waardoor ook in de bodem de biodiversiteit verschuift naar steeds kleinere en kortlevende soorten. Net als langlevende vissoorten zijn ook langlevende bodemsoorten sterk afgenomen. Een voorbeeld daarvan is de noordkromp *Arctica islandica*, waarvan het oudste levende gevangen exemplaar meer dan 400 jaar

oud was (WITBAARD 2009B), een leeftijd die onder de huidige omstandigheden niet meer gehaald kan worden. De momenteel in opkomst zijnde staandwantsvisserij heeft als voordeel dat de bodem niet wordt omgeploegd en dat er veel minder bijvangsten zijn. Wel kunnen zeezoogdieren verstrikt raken in de netten (CAMPHUYSEN & TROUWBORST 2009) maar er wordt gewerkt aan technieken om dit te voorkomen. Doordat op de grote rivieren minder organisch afval wordt geloosd, is het zeewater minder eutroof geworden, met als gevolg dat er minder voedsel beschikbaar kwam voor onder meer gewone kokkels *Cerastoderma edule* in de Waddenzee. Samen met de mechanische kokkelvisserij leidde dit tot een sterke afname van kokkels, met als gevolg dat vogels als scholekster *Haematopus ostralegus* en eider *Somateria mollissima* stierven door voedselgebrek. Met ingang van 2005 worden geen nieuwe vergunningen meer verleend voor mechanische kokkelvisserij in de Waddenzee. Rond 1970 werd tributyltin (TBT) grootscheeps in gebruik genomen als middel om aangroei van organismen op scheepswanden tegen te gaan. In de jaren 1990 werd duidelijk dat blootstelling aan TBT bij de wulk *Buccinum undatum* leidt tot 'imposex' (CADÉE ET AL. 1995). Hierbij ontwikkelen vrouwelijke dieren een penis waardoor de vruchtbaarheid binnen populaties sterk afneemt. De purperlak *Nucella lapillus* bleek extreem gevoelig en rond 1995 waren veel populaties van deze soort sterk achteruitgegaan of zelfs verdwenen (GMELIG MEYLING ET AL. 2006, 2007). Na het Europese verbod op het gebruik van TBT in 1993 heeft de soort zich



**Figuur 8**

Percentage van de in Nederland gevestigde soorten dat exoot is. Het betreft een selectie van groepen waarvan voldoende informatie beschikbaar is. Het getal achter de groep geeft het totaal aantal soorten in Nederland weer. Voor kevers, vliesvleugeligen en schimmels betreft het een schatting en het werkelijk aantal is waarschijnlijk hoger.





vooral in de Oosterschelde hersteld. Wereldwijd is de stof pas in 2008 verboden en op zeevaartroutes waar veel buitenlandse schepen komen is de concentratie nog steeds te hoog (HEGEMAN & LAANE 2004, 2008). Hierdoor is de purperslak nog niet teruggekeerd in de drukbevaren Westerscheldemonding. Onderzoek naar de gevolgen van TBT heeft zich om praktische redenen vrijwel alleen gericht op deze twee soorten, maar het is waarschijnlijk dat deze stof op veel meer soorten invloed heeft gehad.

#### DE NEDERLANDSE NATUUR IN DE EENENTWINTIGSTE EEUW

Veel van de ontwikkelingen van het laatste decennium van de twintigste eeuw zullen in de eenentwintigste eeuw verder gaan. Bij voorzetting van het huidige natuur- en milieubeleid zal de waterkwaliteit zich verder herstellen, de invloed van vermesting verder afnemen en het oppervlak (nieuwe) natuur verder toenemen. Twee ontwikkelingen die sinds de jaren 1980 plaatsvinden, de toename van het aantal exoten en klimaatverandering, zullen komende jaren waarschijnlijk de belangrijkste oorzaken van veranderingen in biodiversiteit worden. Van een derde belangrijke ontwikkeling, plant-insectrelaties, weten we eigenlijk heel weinig af maar mogelijk is dit momenteel de belangrijkste oorzaak van het achteruitgaan en verdwijnen van dieren uit Nederland.

#### Exoten

Exoten zijn soorten die oorspronkelijk niet in ons land voorkwamen maar door de mens zijn geïntroduceerd. In veel gevallen kunnen exoten zich niet handhaven en verdwijnen ze na korte tijd. In deze paragraaf hebben we het echter over gevestigde of vestigende exoten. Dit zijn soorten die zich meer dan tien jaar hebben kunnen handhaven en onderdeel zijn gaan uitmaken van onze biodiversiteit. In Nederland zijn meer dan 1000 soorten die in deze categorie vallen (zie hoofdstuk 6). Het percentage exoten wisselt sterk per groep (fig. 8). Bij sommige groepen zijn er geen of heel weinig exoten (bv. dagvlinders, libellen, sprinkhanen) terwijl er bij andere groepen relatief veel zijn (bv. zoogdieren, vogels, vaatplanten, kreeften).

De afgelopen jaren is er in het beleid en bij de media toenemende aandacht voor exoten. Hierdoor lijkt het alsof exoten een geheel nieuw verschijnsel zijn. Dit is echter niet waar en al vele eeuwen worden er bewust of onbewust dieren en planten geïntroduceerd. Zo zijn bijvoorbeeld konijn *Oryctolagus cuniculus* (middeleeuwen) en tamme kastanje *Castanea sativa* en mispel *Mespilus germanica* (beide in de Romeinse tijd) oorspronkelijk door de mens ingevoerd (ZOOGLIERVERENIGING VZZ 2007, MAES 2006). Een van de eerste en bekendste gevallen van economische schade door een exoot betreft de Coloradokever *Leptinotarsa decemlineata* (fig. 9). Deze oorspronkelijk uit Noord-Amerika afkomstige kever werd eind negentiende eeuw in Europa geïmporteerd en heeft zich ten minste sinds 1937 in Nederland gevestigd. Vanwege de grote schade die de kever aanbracht aan de aardappelteelt werd de bestrijding serieus genomen. Ondanks het verplicht stellen van vervolging en het kosteloos beschikbaar stellen van 300.000 kg loodarsenaat heeft de mens het onderspit gedolven. De Coloradokever is nu algemeen in Nederland maar veroorzaakt door een efficiëntere



Figuur 9  
Coloradokever  
*Leptinotarsa decemlineata*

bestrijding geen grote schade meer. Behalve dat het aantal in Nederland aanwezige soorten door exoten toeneemt, is het introduceren ook van invloed op het voorkomen van andere soorten. Zo bieden de in Nederland grotendeels aangeplante naaldbossen biotoop aan 441 exclusief aan naaldbomen gebonden paddenstoelen en komen 19 van de 134 ectomycorrhizapaddenstoelen van naaldbomen exclusief voor bij oorspronkelijk niet-inheemse naaldbomen. Het aanplanten van inheemse en uitheemse naaldbomen heeft dus in belangrijke mate bijgedragen aan de diversiteit van paddenstoelen in Nederland (ARNOLDS ET AL. 1995). In veel gevallen hebben exoten echter een negatief effect; het gaat daarbij om economische en ecologische schade.

Voordat een exoot een probleem kan worden moet deze eerst Nederland binnenkomen, zich handhaven en daarna dusdanig sterk toenemen dat er een probleem ontstaat. Het overgrote deel van de exoten dat in Nederland terechtkomt lukt dit niet, de meeste kunnen zich niet voortplanten en slechts een enkele is in staat zich te handhaven en uit te breiden. Het is echter vaak moeilijk te voorspellen welke soort zich kan handhaven en kan uitbreiden. Zo werd het veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje *Harmonia axyridis* in de jaren 1990 in West-Europa uitgezet in kassen en in de open lucht als biologische bestrijder van luizen. De kever was niet in staat om zich bij het Nederlandse klimaat in de vrije natuur voort te planten, tenminste dat dacht men. Nadat de soort in 2002 voor het eerst in Nederland werd aangetroffen heeft ze zich razendsnel uitgebreid en tegenwoordig is het een van de algemeenste kevers van Nederland. Het veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje illustreert tevens een tweede probleem. Behalve dat het moeilijk is te voorspellen of een soort zich kan handhaven en explosief kan uitbreiden is het ook erg moeilijk om te voorspellen of een soort schadelijk gaat zijn voor andere soorten. Vermoedelijk heeft het veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje invloed op het voorkomen van andere soorten lieveheersbeestjes en misschien ook wel op bladluizen of andere bladluizeneters zoals zweefvliegen, maar goede informatie hierover ontbreekt. Als een exoot zich heeft gevestigd en uitgebreid dan is bestrijding moeilijk en vaak zelfs onmogelijk. Voorkomen is dan ook het advies aangezien 'genezen' niet mogelijk is.



▲  
**Figuur 10**  
Spinduizendpoot  
*Scutigera coleoptrata*

▶▶  
**Figuur 11**  
Een hooiwagen uit het genus *Leibunum* is afgelopen jaren in verschillende Europese landen aangetroffen, waaronder Nederland.

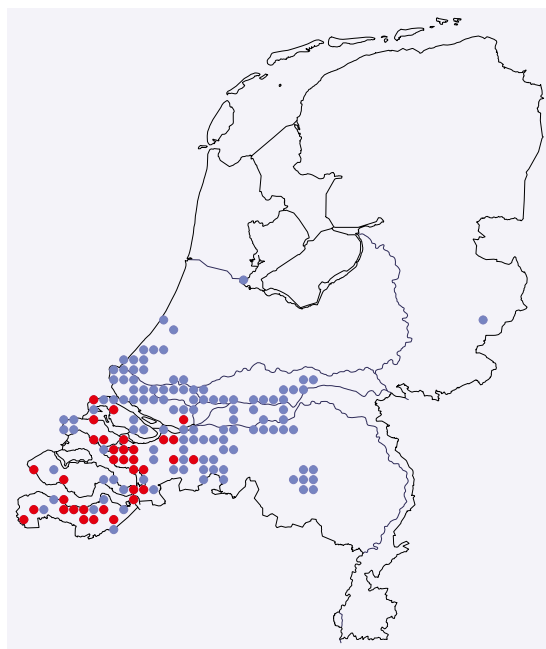
▶  
**Figuur 12a**  
Bij onderzoek in 2006 bleek dat de Nieuw-Zeelandse tarwewants *Nysius huttoni*, die in 2002 voor het eerst in Nederland was aangetroffen, zich al over grote delen van Zuidwest-Nederland had verspreid. Rood = aangetroffen; blauw = gezocht maar niet aangetroffen.

▶▶  
**Figuur 12b**  
Nieuw-Zeelandse tarwewants  
*Nysius huttoni*.

Het aantal exoten, de manier waarop ze Nederland binnenkomen en de invloed die ze hebben op inheemse soorten verschilt tussen terrestrische, zoetwater- en mariene biotopen.

#### Terrestrisch milieu

Bekende terrestrische exoten zijn nijlgans *Alopochen aegyptiaca*, halsbandparkiet *Psittacula krameri* en huiskraai *Corvus splendens*. Bij de nijlgans is de sterke toename onderhand voorbij, de halsbandparkiet neemt nog steeds toe en de huiskraai staat mogelijk op het punt aan zijn opmars te beginnen. Hoewel vooral deze vogels veel aandacht krijgen, vallen hun aantallen in het niet bij de ongewervelde dieren en planten. Bij ongewervelden gaat het vooral om insecten. Er zijn ook spinnen, duizendpoten, miljoenpoten en pissebedden die als exoot optreden maar daarbij gaat het vooral om soorten die alleen in huizen of verwarmde kassen kunnen overleven, zoals de spinduizendpoot *Scutigera coleop-*



*trata* (fig. 10). Een opvallende uitzondering hierop is een hooiwagen uit het genus *Leibunum* (fig. 11); vermoedelijk betreft het een nieuwe soort voor de wetenschap en het is nog onduidelijk waar deze oorspronkelijk vandaan komt. Ze is nu nog vrij zeldzaam in Nederland maar komt plaatselijk massaal voor. Het gevaar bestaat dat de soort zich komende jaren sterk uitbreidt en dan een bedreiging gaat vormen voor de inheemse hooiwagens (WIJNHOFEN ET AL. 2007). Het succes van een deel van de insecten, zoals de wantsen en de tripsen, kan verklaard worden doordat deze vaak met hun biotoop, de voedselplant, worden verslept. Goede voorbeelden hiervan zijn een viertal lapsnuitkevers uit het genus *Oriorhynchus* die op sierplanten zoals liguster leven en de op rododendron levende rhododendroncicade *Graphocephala fennahi* (REEMER 2003). In veel gevallen blijft een soort na binnenkomst in Nederland afhankelijk van de mens voor zijn verdere verspreiding. Maar er zijn ook voorbeelden van soorten die zich, eenmaal door de mens binnengebracht, razendsnel door Nederland verspreiden. Een goed voorbeeld daarvan is de Nieuw-Zeelandse tarwewants *Nysius huttoni* die in 2002 voor het eerst in Nederland is waargenomen (AUKEMA ET AL. 2005B). Vermoedelijk is de soort enkele jaren daarvoor via de haven van Antwerpen aangevoerd en heeft zich van daaruit verspreid. Bij onderzoek in 2006 bleek dat de soort zich al over grote delen van Zuidwest-Nederland had verspreid en dat de Schelde, Wester-



schelde en Oosterschelde geen belemmering zijn voor de verspreiding (SMIT ET AL. 2007) (fig. 12). De opmars zal de komende jaren waarschijnlijk doorzetten, waarbij de soort vermoedelijk een groot deel van Nederland zal koloniseren.

Een aantal exotische soorten staat te boek als erg schadelijk en zijn door de Europese unie op de quarantainelijst gezet. Er gelden strenge maatregelen om de binnenkomst en verdere verspreiding van deze soorten tegen te gaan. Zo werden in 2009 alle bomen en struiken in een straal van 100 m verwijderd nadat de Oost-Aziatische boktor *Anoplophora chinensis* in een plantsoen in Boskoop was aangetroffen. Toch worden door handelaren en privépersonen zo veel planten en andere materialen Nederland binnengebracht dat het niet te voorkomen is dat het aantal exoten verder zal toenemen.

Naar schatting zijn er in Nederland tussen de 10.000 en 12.500 exotische planten die buitenshuis staan waarvan er ongeveer 1200-1500 in halfnatuurlijke biotopen te vinden zijn. Hiervan worden er 358 als gevestigd beschouwd en deze staan nu samen met 1090 inheemse plantensoorten op de Standaardlijst van de Nederlandse flora. Uit een uitgebreide analyse van de niet-inheemse planten is gebleken dat het vooral gaat om ruderaal soorten of pioniersoorten van voedselrijke standplaatsen (TAMIS ET AL. 2005). Het grootste deel van de exotische gevestigde planten komt uit andere delen van Europa (63%) of uit Noord-Amerika (25%), gebieden die klimatologisch met Nederland overeenkomen. Ongeveer een derde van de exoten was al gevestigd voor 1500 (archeofyten). Er is een verband tussen de duur van de vestiging en de algemeenheid; soorten die langer zijn gevestigd zijn gemiddeld algemener. Het bekendste voorbeeld van een soort die als hinderlijk wordt beschouwd is de Amerikaanse vogelkers *Prunus serotina*. Deze soort kan dominant in bossen aanwezig zijn waarbij hij concurreert met inheemse struiken en bomen. Opslag van deze soort veroorzaakt problemen in duin- en heideterreinen. Ook van mossen en korstmossen zijn er enkele exoten bekend. De bekendste is het van het zuidelijk halfrond afkomstige grijs kronkelsteeltje of tankmos *Campylopus introflexus*. Deze is in 1961 voor het eerst aangetroffen maar is nu algemeen in de duinen en heiden. De naam tankmos dankt hij aan de zeer dichte zoden die de groei van andere soorten onmogelijk maakt. Geholpen door verzuring en vermoedelijk de hogere stikstofdepositie verdringt hij andere mossen en korstmossen en zorgt voor de versnelde vastlegging van stuifzanden (BLWG 2007).

#### Zoet water

Een deel van de exoten van zoet water is per ongeluk door de mens ingevoerd, bijvoorbeeld via ballastwater. Bekende voorbeelden daarvan zijn Aziatische korfmossel *Corbicula fluminea* en toegeknepen korfmossel *Corbicula fluminalis* die nu beide in hoge dichtheden langs de grote rivieren te vinden zijn. Een relatief groot deel van de exoten van zoet water is echter bewust door de mens ingevoerd voor sportvisserij en voor de tuinvijver- of aquariumhandel. Daarnaast is er een groot aantal exoten uit Oost-Europa die recentelijk Nederland op eigen kracht hebben kunnen bereiken: het betreft soorten die zich via het in 1992 geopende Rijn-Main-Donaukanaal van het Donaugebied naar het



Rijngebied hebben uitgebreid (LEUVEN ET AL. 2009). Het gaat hierbij onder meer om borstelwormen, bloedzuigers, vlokreeftjes, aasgarnalen, tweekleppigen en vissen. Insecten hebben blijkbaar niet kunnen profiteren van het Rijn-Main-Donaukanaal. De grootste ecologische problemen worden veroorzaakt door twee kreeftachtigen, de slijkgarnaal *Chelicorophium curvispinum* en het vlokreeftje *Dikerogammarus villosus*. Beide hebben zich vanaf eind jaren 1980 gevestigd en komen tegenwoordig in het grootste deel van het rivierengebied in zeer hoge dichtheden voor, waarbij de eerste ervoor zorgt dat de stenen oevers modderig en glibberig worden terwijl de tweede zeer roofzuchtig is en onder andere visseneieren en andere vlokreeftjes eet. Samen hebben ze grote invloed op de samenstelling van de fauna van rivieren ten nadele van verschillende inheemse soorten. De Rijn-Main-Donausoorten zijn in het rivierengebied zeer dominant aanwezig maar hebben zich nauwelijks uitgebreid naar andere zoete wateren.

In andere delen van Nederland bestaan exoten van zoet water vooral uit dieren die bewust zijn uitgezet of die via de tuinvijver- of aquariumhandel Nederland zijn binnengekomen. Vaak gaat het daarbij om grotere en vaak opvallende soorten. De muskusrat *Ondatra zibethicus* is een van de bekendste en economisch meest kostbare exoten van Nederland. Ongeveer 450 bestrijders zijn jaarrond actief met de bestrijding waaraan jaarlijks circa 35 miljoen euro wordt besteed (BOS ET AL. 2010). Deze oorspronkelijk Noord-Amerikaanse soort is in Europa ingevoerd voor de bonthandel. De dieren bleken in Europa zeer succesvol en halverwege de twintigste eeuw bereikten ze Nederland waarna ze zich bijna over het gehele land hebben verspreid. Het bekendste recente voorbeeld van een exotische waterplant is de grote waternavel *Hydrocotyle ranunculoides*. Deze uit Noord-Amerika afkomstige soort werd veel in tuincentra te koop aangeboden. Op verschillende plekken is ze uit tuinen 'ontsnapt' en vormt soms grote velden in sloten en vaarten, verdringt de inheemse vegetatie en levert problemen op bij het openhouden van de waterafvoer. De totale kosten die de waterschappen moesten maken om de plant op te ruimen werden voor het jaar 2000 geschat op een miljoen euro en

▲ **Figuur 13**  
De exotische rode Amerikaanse rivierkreeft *Procambarus clarkii* is tegenwoordig erg algemeen.

tegenwoordig is er een handelsverbod van kracht. Voorbeelden van dieren die via de aquariumhandel Nederland zijn binnengekomen zijn de roodwangschildpad *Trachemys scripta*, zonnebaars *Lepomis gibbosus* en verschillende rivierkreeften (fig. 13). De roodwangschildpad is een curiositeit voor de Nederlandse fauna en levert momenteel geen problemen op aangezien de soort zich (nog) niet in de vrije natuur kan voortplanten. De zonnebaars levert helaas wel problemen op doordat hij in grote aantallen in vennen en plassen kan voorkomen met als gevolg dat de amfibieënfauna achteruitgaat (BOSMAN 2005). De zes voornamelijk uit Noord-Amerika afkomstige ingeburgerde rivierkreeften zijn momenteel de meest opvallende exoten van zoet water. Ze komen in een groot deel van Nederland voor en bereiken vooral in West-Nederland hoge dichtheden. Uit andere Europese landen zijn veel voorbeelden bekend van ecologische schade waarbij het water troebel wordt en waterplanten verdwijnen. In Nederland zijn er nog nauwelijks voorbeelden van ecologische schade door rivierkreeften maar dit komt waarschijnlijk vooral door een gebrek aan informatie (SOES & KOESE 2010). De exotische rivierkreeften zijn drager van een voor de Europese rivierkreeft *Astacus astacus* dodelijke schimmel (kreeftenpest). Door deze ziekte kan de Europese rivierkreeft, die in het midden van vorige eeuw door watervervuiling sterk achteruitging, zijn oude areaal niet meer innemen.

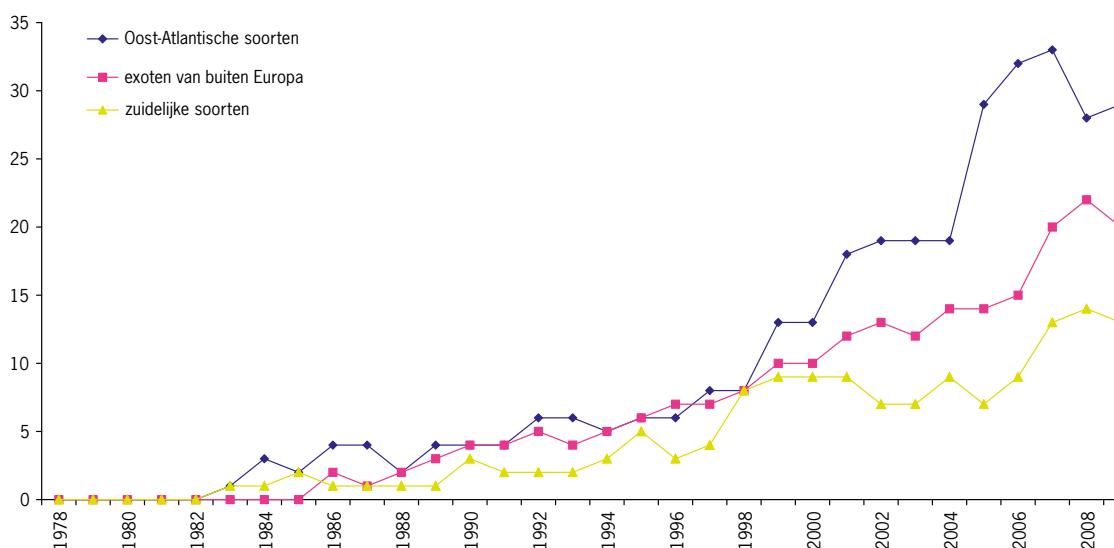
#### Mariene milieu

Afgelopen decennia is een groot aantal mariene dieren en planten voor het eerst in Nederland vastgesteld. Dit komt deels door beter onderzoek maar vooral doordat soorten hun areaal uitbreiden of doordat ze door de mens worden verslept. Het overzicht van de nieuwe soorten voor de Oosterschelde laat zien dat de nieuwe soorten bestaan uit zuidelijke soorten die profiteren van de warmere omstandigheden, soorten afkomstig uit het Oost-Atlantische gebied en soorten die van buiten Europa afkomstig zijn (fig. 14). Bij soorten die van nature in Europa voorkomen is het vaak moeilijk vast te stellen of een soort op eigen kracht of geholpen door de mens Nederland heeft bereikt. Een deel van de nieuwe soorten komt oorspronkelijk uit gebieden

buiten Europa en in deze gevallen is het duidelijk dat de mens een rol heeft gespeeld. In totaal zijn er uit Nederland 92 mariene dieren en planten bekend die van oorsprong niet in Europa voorkomen maar nu als exoot aanwezig zijn. Daarnaast zijn er nog 45 soorten waarvan de herkomst niet bekend is, maar waarvan vrijwel zeker is dat ze van buiten de Europese kustwateren komen. De meeste zijn afkomstig uit de noordwestelijke Pacifische Oceaan en de noordwestelijke Atlantische Oceaan. Voor de meeste van deze soorten geldt dat niet precies bekend is hoe ze de Europese kustwateren hebben bereikt. Van circa 30 soorten is vrij zeker dat ze via scheepswanden zijn mee gereisd. Van circa tien andere soorten is vrij zeker dat ze hier als larve met ballastwater zijn meegereisd. Ruim 20 exoten zijn vrijwel zeker meegekomen met transporten van schelpdieren bestemd voor menselijke consumptie of zijn bewust uitgezet (WOLFF 2005).

Bij de nieuwe soorten die uit Europa afkomstig zijn gaat het deels om soorten die zich op eigen kracht, bijvoorbeeld onder invloed van klimaatverandering, hebben uitgebreid en deels om soorten die door de mens zijn verslept. Bij dat laatste speelt uitzetting van mossels *Mytilus edulis* en mosselzaad uit onder meer Ierland waarschijnlijk nog steeds een rol. Deze uit Europa geïntroduceerde soorten vormen zelden een probleem voor de inheemse fauna. De aantallen blijven doorgaans laag en ze houden vaak maar tijdelijk stand. De exoten afkomstig van buiten Europa nemen daarentegen vaak snel in aantal toe en bereiken dan zeer hoge dichtheden. Vaak wordt een snelle toename gevolgd door een sterke afname van de populatie, zoals bij het Japans bessenwier *Sargassum muticum* (fig. 15) is gebeurd. Maar er zijn ook exoten die zich in hoge dichtheden weten te handhaven en een blijvende invloed hebben op de biodiversiteit. Hiervan zijn de Japanse oester *Crassostrea gigas* (fig. 16), druipzakpijp *Didemnum labillei*, Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus* en de Amerikaanse langlobbrikwal *Mnemiopsis leidyi* (fig. 17) de belangrijkste voorbeelden. De Japanse oester werd in 1964 door oesterkwekers vanuit Brits Colombia uitgezet in de Oosterschelde, omdat vrijwel alle inheemse platte oesters *Ostrea edulis* door de strenge winter van 1962-1963 waren gestorven. De teelt van de

**Figuur 14**  
Aantal aanwezige nieuwe soorten in de Oosterschelde sinds 1978. Bij Oost-Atlantische en zuidelijke soorten gaat het deels om soorten die zich op eigen kracht in Nederland hebben gevestigd en deels om soorten die door toedoen van de mens in Nederland terecht zijn gekomen.



exoot zou een tijdelijk karakter hebben en verondersteld werd dat de Japanse oester zich vanwege de lage temperaturen, niet in de Nederlandse wateren zou kunnen voortplanten. In 1976, toen de zomertemperatuur van het zee-water gedurende 50 dagen boven 20°C lag, vond in de kom van de Oosterschelde toch een eerste broedval van Japanse oesterlarven plaats. In 1976 werd de import van Japanse oesters verboden, maar het kwaad was al geschied. Door de relatief hoge temperatuur in 1989 en 1990 werd broedval wederom mogelijk en kon het broed goed overleven en uitgroeien. Sindsdien neemt de Japanse oester nog steeds toe. Thans is de soort zeer massaal in onze kustwateren aanwezig en heeft deze exoot onze platte oester vrijwel volledig verdrongen. In de Oosterschelde en de Waddenzee zijn inmiddels enorme riffen van Japanse oesters verschenen in gebieden die vroeger vrijwel geheel uit slib en zand bestonden, met grote verschuivingen in de soortsamenstelling tot gevolg. De door de Japanse oester gevormde riffen vormen een hard substraat waarop veel sessiele organismen zich kunnen vestigen. Daarnaast bieden ze schuilgelegenheid voor jonge vis en kreeftachtigen. Veel kwalijker voor de Nederlandse biodiversiteit zijn onder meer de druipzakpijp, de Amerikaanse zwaardschede en de Amerikaanse langlobrikkwal. De druipzakpijp is in 1991 voor het eerst waargenomen en vanaf 1997 wordt gemeld dat deze soort grote oppervlakten hard substraat overwoekert waardoor andere (inheemse) soorten geen kans meer krijgen (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2003). De Amerikaanse zwaardschede is direct na de eerste waarnemingen vanaf 1984 sterk toegenomen en sinds circa 1990 in extreem grote aantallen in de gehele nabije kustzone aanwezig (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 1994, 2004). Opvallend is dat veel inheemse tweekleppigen sinds 1990 in de kustzone zijn afgenomen. Het wordt steeds waarschijnlijker dat dit het gevolg is van de enorme dichtheden aan Amerikaanse zwaardschedes. De soort is in staat zich zeer snel ergens te vestigen en vervolgens uit te breiden en ze profiteert dan ook van de toename van grootschalige zandsuppleties (GMELIG MEYLING & DE BRUYNE 2009). De Amerikaanse langlobrikkwal werd in 2006 voor het eerst in Nederland waargenomen in zowel het Deltagebied als de Waddenzee (FAASSE & BAYHA 2006) en in de jaren daarna zijn op verschillende plekken hoge dichtheden gemeld. Deze ribkwal verorbert grote hoeveelheden plankton, waaronder de larven van vele mariene diersoorten. De komst van deze ribkwal kan op den duur grote nadelige gevolgen hebben voor de biodiversiteit (GIT-TENBERGER 2008).

In de twintigste eeuw hebben zich meer dan 1000 exoten in Nederland gevestigd. Exoten zijn daarmee een vast en niet gering onderdeel van onze biodiversiteit geworden. Het aantal exoten zal, ondanks strenger beleid en scherpere controle op import, komende jaren verder toenemen. In vergelijking met de ontwrichting van ecosystemen door exoten zoals dat bijvoorbeeld bekend is van Nieuw-Zeeland valt de ecologische schade in Nederland mee. Zo is er momenteel geen enkele inheemse plantensoort die sterk achteruit is gegaan door verdringing door een exoot (TAMIS 2005). Wel is er een aantal inheemse dieren die onder invloed van exoten achteruit zijn gegaan en vooral in de grote rivie-



◀ **Figuur 15**  
Japans bessenwier  
*Sargassum muticum*



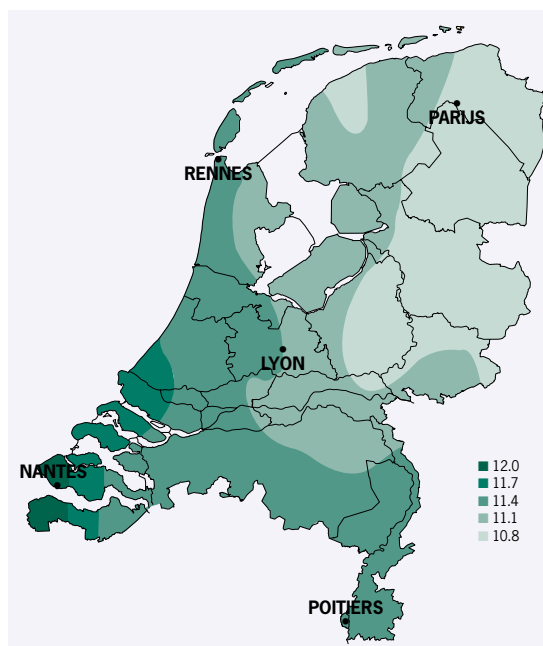
◀ **Figuur 16**  
Japanse oester  
*Crassostrea gigas*



◀ **Figuur 17**  
Amerikaanse langlobrikkwal  
*Mnemiopsis leidyi*

ren is de fauna door exoten sterk veranderd (LEUVEN ET AL. 2009). Exoten lijken momenteel vooral voor economisch gevaar te zorgen en in veel mindere mate voor ecologisch gevaar. Hierbij moet echter worden aangetekend dat de invloed van exoten op andere soorten vaak moeilijk te herkennen en te meten is. Zo is het heel waarschijnlijk dat het veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje en de exotische rivierkreeften van invloed zijn op de inheemse flora en fauna maar goede gegevens hierover ontbreken. Hoewel de aantoonbare ecologische schade tot nu toe meevalt, dragen exoten wel bij aan de nivellering van de Nederlandse biodiversiteit. Exoten die zich in Nederland vestigen doen dat vaak ook in een groot aantal andere landen. Een nieuwe exoot is daarom misschien wel een extra soort voor de Nederlandse lijst maar betekent ook dat onze biodiversiteit weer meer op andere landen gaat lijken; de zogenaamde globalisering van de natuur. Het is te verwachten dat het aantal exoten verder zal toenemen en dat de exoten die we al hebben gaan profiteren van klimaatverandering. Exoten zullen daarom in toenemende mate een rol spelen in de veranderingen van de Nederlandse natuur.

**Figuur 18**  
De gemiddelde jaartemperatuur zoals die op Nederlandse weerstations in 2006 en 2007 is geregistreerd, is gelijk aan het langjarig gemiddelde (1961-1990) van de temperatuur van steden in Frankrijk. Door de klimaatverandering heeft onze flora en fauna nu te maken met een klimaat vergelijkbaar met de normale situatie in Midden-Frankrijk, 600-800 km ten zuiden van ons land (bron: KONINKLIJK NEDERLANDS METEOROLOGISCH INSTITUUT 2008).



### Klimaat

Veranderingen in het klimaat vinden doorlopend plaats maar meestal gaat dit zo langzaam dat ze gedurende een mensenleven nauwelijks merkbaar zijn. De recente, zeer waarschijnlijk door de mens veroorzaakte, klimaatverandering verloopt echter snel. De gemiddelde jaartemperatuur bij De Bilt was 9,1°C in de periode 1901-1990 en 10,3°C in de periode 1991-2008, een stijging van 1,2°C. Dit lijkt misschien niet heel veel maar het betekent dat de gemiddelde jaartemperatuur in 2006 en 2007 vergelijkbaar was met die van Midden-Frankrijk in de periode 1961-1990 (fig. 18). Alle Nederlandse soorten worden hierdoor beïnvloed. We merken dit vooral door veranderingen in fenologie en veranderingen in omvang of ligging van het areaal. Afgelopen jaren is er een groot aantal Nederlandse voorbeelden gepubliceerd van soorten waarvan de fenologie is veranderd (tabel 1). In de meeste gevallen beginnen soorten eerder in het jaar met activiteit of groei. Soms kan hierdoor een zogenaamde 'mismatch' tussen prooi en predator ontstaan. Het bekendste voorbeeld is de verschillende reactie op het warmere klimaat van de zomereik *Quercus robur*, de op eik levende kleine wintervlinder *Operophtera brumata* en de van deze vlinder afhankelijke koolmees *Parus major*. In een periode van 40 jaar is de uitloop van zomereik tien dagen vervroegd maar die van de kleine wintervlinder 14 dagen. Hierdoor zijn de rupsen van de kleine wintervlinder ten opzichte van hun voedsel te veel vervroegd. Koolmezen hebben het leggen van de eieren niet structureel vervroegd en hebben pas jongen op het moment dat het aantal rupsen alweer af neemt. De achteruitgang van de bonte vliegenvanger *Ficedula hypoleuca* heeft met hetzelfde probleem te maken. De in Afrika overwinterende vogels hebben hun voorjaarstrek te weinig vervroegd en komen tegenwoordig te laat aan om te profiteren van de voedselpiek in het voorjaar. Recent is aangetoond dat langeafstandstrekkingen het in Nederland gemiddeld minder goed doen dan kortafstandstrekkingen of soorten die helemaal niet wegtrekken en waarschijnlijk heeft dit een vergelijkbare oorzaak (BOTH ET AL. 2009).

Vermoedelijk spelen dit soort problemen ook bij insecten die van de bloei van specifieke planten afhankelijk zijn. Veranderingen in fenologie zijn vaak gecompliceerd en er zijn enkele voorbeelden waarbij een hogere temperatuur juist vertragend werkt (DINGEMANSE & KALKMAN 2008, WALLIS DE VRIES & VAN SWAAY 2006). Zo leidt een vroeg voorjaar tot snellere groei van graslandvegetaties waardoor het microklimaat tussen het gras koeler wordt. Rupsen die hier verblijven krijgen daardoor bij hogere voorjaarstemperaturen te maken met, voor hen, koudere omstandigheden waardoor ze minder snel groeien en zich later verpoppen (WALLIS DE VRIES & VAN SWAAY 2006). De veranderde temperaturen leiden er ook toe dat warmteminnende soorten zich kunnen uitbreiden. De noordgrens wordt voor sommige soorten vooral door de wintertemperaturen bepaald en voor andere soorten vooral door de zomertemperatuur. De zomertemperaturen zijn niet alleen ten zuiden van ons land hoger maar door de verminderde invloed van de zee ook ten oosten van ons land. Hierdoor komen veel zuidelijke soorten in Duitsland noordelijker voor dan in ons land en ontstaat het effect dat sommige 'zuidelijke' soorten ons land niet alleen vanuit het zuiden maar ook vanuit het oosten binnenkomen. Van enkele dier- en plantengroepen zijn spectaculaire voorbeelden van soorten die naar het noorden zijn opgerukt (fig. 19). Fraaie voorbeelden zijn de wespenspin *Argiope bruennichi* die, na in 1980 Zuid-Limburg bereikt te hebben, in 25 jaar het hele land inclusief de Waddeneilanden gekoloniseerd heeft (VAN HELSDINGEN 2009, VAN DER LINDEN 2000), en de hooiwagen *Dicranopalpus ramosus* die in 1993 voor het eerst in Nederland is waargenomen en momenteel één van onze algemeenste hooiwagensoorten is (NOORDIJK ET AL. 2007). Van groepen met minder verspreidingsgegevens is het vaak moeilijk om zekerheid te krijgen of een soort onder invloed van veranderend klimaat vooruitgaat. Toch zijn er bij veel groepen voorbeelden van soorten waarvan de specialisten aannemen dat die zich onder invloed van klimaatverandering hebben gevestigd. In dit boek worden voorbeelden gegeven van terrestrische groepen (o.a. vlinders, sprinkhanen), zoetwatergroepen (o.a. watervlooien, dansmuggen) en mariene groepen (o.a. zeenaaktslakken). Het aantal nieuwe soorten dat jaarlijks onder invloed van klimaatverandering Nederland binnenkomt, ligt mogelijk tussen de tien en 25. Niet alle warmteminnende soorten kunnen even gemakkelijk hun areaal opschuiven. Dit is afhankelijk van de aanwezigheid van geschikte biotoop en hun migratiecapaciteit. Zo zijn veel insecten voor een noordwaartse uitbreiding afhankelijk van de aanwezigheid van hun waard- of voedselplant. Van planten is het bekend, en van dieren wordt vermoed, dat er relatief veel zuidelijkere nieuwkomers in de net wat warmere stedelijke omgeving en in pioniersbiotopen worden gevonden. De kolonisatiecapaciteit wisselt sterk tussen bijvoorbeeld gevleugelde en ongevleugelde soorten. De kolonisatiecapaciteit laat zich over het algemeen echter lastig voorspellen en is niet alleen afhankelijk van of de soort er fysiek toe in staat is maar ook of een soort daadwerkelijk de neiging heeft om de 'geboortegrond' te verlaten. Over het algemeen is het zo dat de kolonisatiecapaciteit van soorten onderschat wordt. Toch gaat de temperatuursverandering nu zo snel dat veel soorten het niet kunnen bijbenen.

Groep	Invloed van klimaatverandering
ruwe berk <i>Betula pendula</i>	Onder invloed van toename van CO <sub>2</sub> is de dichtheid van huidmondjes op het blad afgenomen (WAGNER ET AL. 1996)
microlepidoptera	De 104 onderzochte soorten zijn in de periode 1975-1994 gemiddeld bijna 12 dagen vroeger gaan vliegen (ELLIS ET AL. 1997A)
microlepidoptera	Het areaal van meer dan de helft van 104 onderzochte soorten is in periode 1975-1994 overwegend naar het noordwesten opgeschoven (ELLIS ET AL. 1997B)
koolmees <i>Parus major</i>	In de periode 1973-1995 is de eilegdatum niet vervroegd, terwijl de piek in het aanbod van rupsen wel vervroegd is (VISSER ET AL. 1998)
korstmossen	In de periode 1979-2001 gingen 50% van tropische en warm-gematigde soorten vooruit en 19% achteruit, terwijl van de koel-gematigde en boreale soorten 30% vooruit en 31% achteruit ging (n = 329) (VAN HERK ET AL. 2002)
vaatplanten	Begin van de pollenproductie is in de periode 1969-2000 significant vervroegd voor tien van de 14 onderzochte genera en families (VAN VLIET ET AL. 2002)
plaaginsecten van eik	De acht soorten die als larve of adult overwinteren worden de laatste decennia in verhouding minder gemeld dan acht soorten die als ei overwinteren (MORAAL ET AL. 2004)
kievit <i>Vanellus vanellus</i>	Datum van eerste ei is sinds de jaren 1950 ongeveer tien dagen vervroegd (BOTH ET AL. 2005)
vaatplanten	Warmteminnende vaatplanten vertoonden in de periode 1985-2000 een sterke vooruitgang terwijl dit niet het geval was voor andere planten (TAMIS ET AL. 2005)
zandhagedis <i>Lacerta agilis</i> en bruine kikker <i>Rana temporaria</i>	Eerder gepubliceerde vervroeging van deze soorten bleek te wijten aan waarnemerseffecten (VAN BUGGENUM & CREEMERS 2005, VAN DELFT 2009)
bonte vliegenvanger <i>Ficedula hypoleuca</i>	Afname in Nederlandse populaties van 10 tot 90% door mismatch met voedselpiek (BOTH ET AL. 2006)
vlinders	In de periode 1992-2004 vertoonden 23 als ei of rups overwinterende soorten gemiddeld een achteruitgang terwijl 13 als pop of volwassen vlinder overwinterende soorten gemiddeld gelijk bleven (WALLIS DE VRIES & VAN SWAAY 2006)
zomereik <i>Quercus robur</i> en kleine wintervlinder <i>Operophtera brumata</i>	In jaren met een warm voorjaar vervroegt het uitkomen van de kleine wintervlinder minder sterk dan het open gaan van de knoppen van zijn voedselplant, de zomereik (VISSER ET AL. 2006)
libellen	37 soorten zijn in de periode 1995-2004 gemiddeld bijna negen dagen vroeger gaan vliegen (DINGEMANSE & KALKMAN 2008)
broedvogels	Bij twee derde van 47 onderzochte soorten vond in de periode 1984-2008 een significante vervroeging van territoriale activiteit plaats van maximaal acht dagen (HEEMSKERK ET AL. 2009)
libellen	Soorten met een zuidelijke verspreiding nemen sterker toe dan andere soorten (TERMAAT ET AL. 2010)
zangvogels	Door mismatch met voedselpiek doen langeafstandstrekkingen het gemiddeld slechter dan standvogels en deeltrekkingen (BOTH ET AL. 2009)
trekvogels	In de periode 1932-2004 zijn 12 van de 24 onderzochte trekvogels op kortere afstand van Nederland gaan overwinteren (VISSER ET AL. 2009)



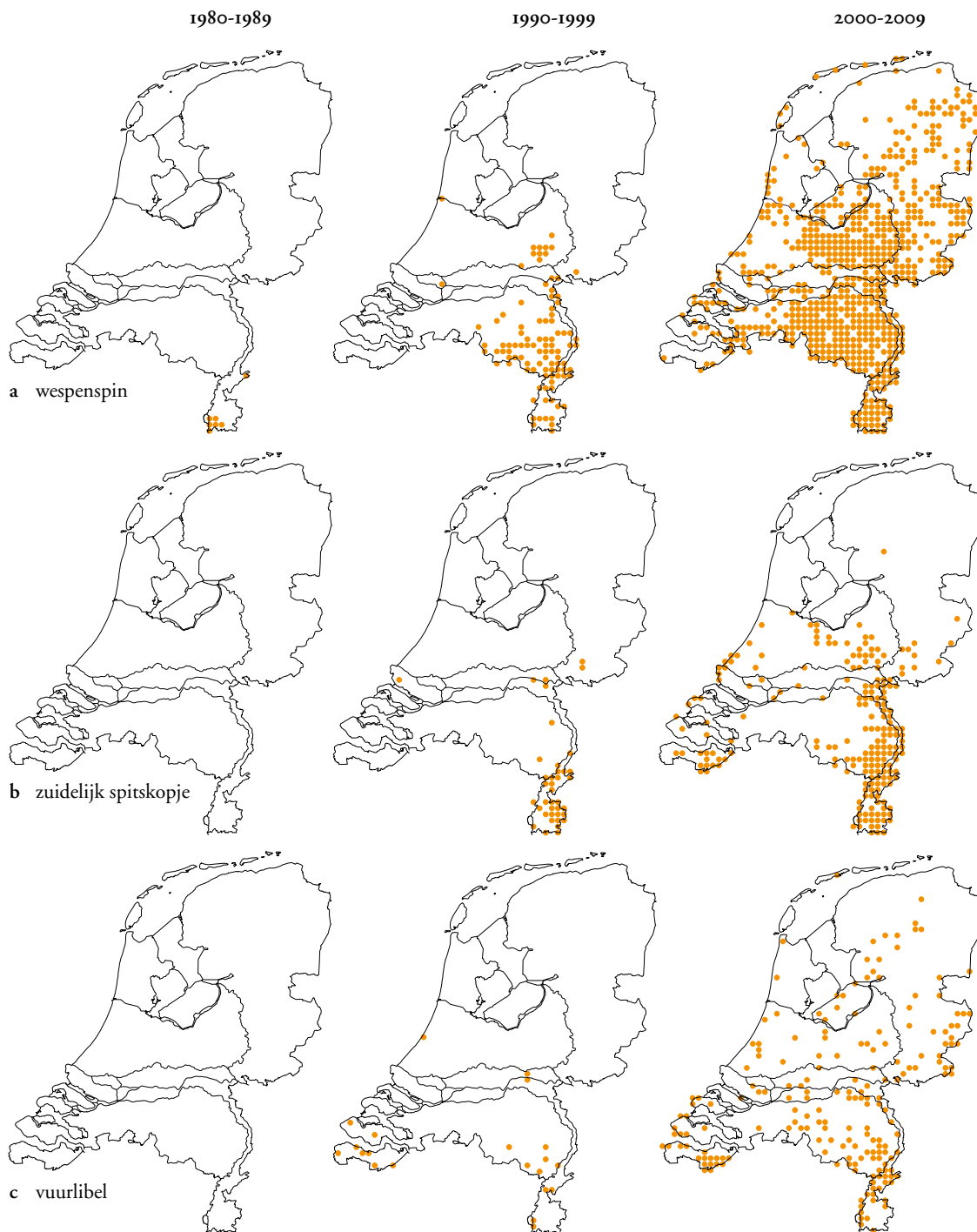
Tabel 1

Voorbeelden van voor Nederland aangetoonde veranderingen in fenologie of areaal die waarschijnlijk zijn veroorzaakt door klimaat. In al deze publicaties werd de link met klimaatverandering aannemelijk gemaakt en in een aantal werd er een significant verband met temperatuur vastgesteld.

Opmerkelijk genoeg zijn er in Nederland nog geen voorbeelden van soorten die uit Nederland verdwenen zijn en slechts enkele voorbeelden van soorten die achteruitgaan door klimaatverandering (o.a. VAN HERK ET AL. 2002). Er zijn hiervoor twee, speculatieve, redenen. Ten eerste is het zo dat

soorten met een noordelijke verspreiding tot de jaren 1980 vaak sterk achteruitgingen doordat ze in biotopen voorkomen die sterk te lijden hadden onder verdroging en vermessing, zoals heide, vennen en hoogvenen. Als deze soorten nog steeds achteruitgaan wordt dat als 'normaal' beschouwd

**Figuur 19**  
 Voorbeelden van drie soorten die profiteren van klimaatverandering: (a) wespenspin *Argiope bruennichi*, (b) zuidelijk spitskopje *Conocephalus discolor* (een sprinkhaan) en (c) vuurlibel *Crocothemis erythraea*.  
 periode 1980-1989  
 periode 1990-1999  
 periode 2000-2009



en niet snel geweten aan klimaatverandering. Voor planten is ook gesuggereerd dat de achteruitgang van veel noordelijke soorten verhuld wordt doordat ze in bossen voorkomen. De omvang en kwaliteit van bossen gaat in Nederland vooruit, wat mogelijk de negatieve invloed van klimaat compenseert (TAMIS 2005). Een tweede reden is dat de zuidgrens van een noordelijke soort mogelijk niet bepaald wordt door de maximumtemperatuur waarbij de soort kan voorkomen maar door de maximumtemperatuur waarbij zijn biotoop kan voorkomen. Mogelijk wordt deze maximumtemperatuur voor sommige biotopen reeds overschreden en zijn ze langzaam aan het veranderen in een ander biotoop waar uiteindelijk andere soorten hun plek zullen vinden.

Dit veranderen van noordelijke biotopen verloopt echter veel langzamer dan het oprukken van zuidelijke soorten. Als dit inderdaad het geval is dan heeft Nederland in de afgelopen jaren een 'uitsterfeschuld' opgebouwd.

#### Planten en insecten

Van circa 7500 soorten Nederlandse insecten leeft het onvolwassen stadium van planten (kader 1). Van het merendeel van deze soorten is weinig bekend over de verspreiding in Nederland en een eventuele voor- of achteruitgang. Uitzonderingen zijn de dagvlinders en bijen die beide behoren tot de groepen waarmee het in Nederland erg slecht gaat (fig. 1). Zo zijn maar liefst 24 (31%) van de 78 gevestigde



soorten dagvlinders en 30 (9%) van de 350 gevestigde soorten bijen uit Nederland verdwenen. Eerder in dit hoofdstuk werd vermeld dat bij andere sterk bedreigde diergroepen sprake is van een stabilisering of zelfs een herstel. Bij dagvlinders en bijen is hier vooralsnog geen sprake van en zelfs in natuurgebieden blijven veel soorten achteruitgaan. Als belangrijke oorzaak van achteruitgang voor beide groepen geldt de achteruitgang van de bloemrijkdom in Nederland. Op basis van een telling van het bloemaanbod langs meer dan 200 transecten van het Landelijk Meetnet Dagvlinders bleek dat in de periode 1994-2008 het totale bloemaanbod met 34% was verminderd (WALLIS DE VRIES ET AL. 2010). Vooral voor soorten die voor hun voedsel afhankelijk zijn van één of enkele waardplanten (oligolectische soorten) is de link met de achteruitgang van hun waardplant goed vast te stellen (BIESMEIJER ET AL. 2006). Niet alleen de aanwezigheid van de waardplant maar ook de dichtheid waarin deze voorkomt is van belang om een populatie van een insect in stand te houden. Zo werd de knautiabijs *Andrena hattorfiana* (fig. 20) in Zuid-Limburg in minder dan 20% van de gevallen waargenomen op plekken waar er 1-25 planten van beemdkroon *Knautia arvensis* aanwezig waren terwijl ze op meer dan 75% van de locaties met 26 of meer planten werd waargenomen (REEMER ET AL. 2008). Het is daarom niet vreemd dat een

relatief hoog percentage oligolectische bijen op de Rode Lijst staat als bedreigd. Het is lastiger om te begrijpen waarom er ook zo veel insecten achteruitgaan waarvan de belangrijkste waard- en/of de nectarplant niet achteruit is gegaan. Voorbeelden hiervan zijn het groot geaderd witje *Aporia crataegi* op sleedoorn *Prunus spinosa*, de veldparelmoervlinder *Melitaea cinxia* op smalle weegbree *Plantago lanceolata* en de moshommel *Bombus muscorum* die foerageert op lippen vlinderbloemen zoals klavers en wikke.

Deze achteruitgang werd in belangrijke mate gerelateerd aan veranderingen in de vegetatie door eutrofiëring en veranderingen in beheer zoals het maaien van vegetatie op verkeerde tijdstippen en het verdwijnen van natuurlijke overgangen van bos naar grasland. Aanpassingen van het beheer hebben echter voor de meeste soorten niet of nauwelijks geleid tot herstel. Het lijkt er daarom op dat naast de aanwezigheid van de voedselplant en de structuur van de vegetatie ook een belangrijke rol is weggelegd voor de kwaliteit van de voedselplant. De nutriënthuishouding verschilt tussen individuele planten van een enkele soort maar verschilt ook tussen verschillende delen van een enkele plant. Zo zijn bijvoorbeeld alleen de jonge loten van sleedoorn geschikt voor rupsen van de sleedoornpage *Thecla betulae* waardoor deze soort beperkt is tot plekken waar sleedoorn begraasd of

## KADER 1

## INSECTEN HOUDEN VAN PLANTEN

Insecten vormen met 19.684 soorten meer dan 45% van de Nederlandse fauna. Bij ongeveer 30-38% van de insecten leeft het onvolwassen stadium van levende delen van landplanten (Embryophyta: vaatplanten en mossen s.l.). Het gaat daarbij om bladen en stengels (bijvoorbeeld vlinders, sprinkhanen), houtige delen (bijvoorbeeld boktorren, prachtkevers), nectar of pollen (bijen) of om sap van de planten (bijvoorbeeld gewone bladluizen en cicaden). Dit percentage zou nog hoger worden als ook soorten zouden worden meegerekend waarbij alleen het volwassen stadium eet van planten. Het gaat daarbij bijvoorbeeld om wespen waarbij de larven leven van dierlijk materiaal maar de adulten nectar eten en een deel van de zweefvliegen waar de larven bijvoorbeeld filtervoeders zijn maar de adulten nectar of pollen eten. In tabel 2 is per groep een schatting gemaakt van het aantal soorten waarvan de onvolwassen stadia zich voeden met een mos of vaatplant.

Hoe strikt een binding van een insect met een plant is wisselt per groep en per soort. Polyfage soorten voeden zich met planten van uiteenlopende plantenfamilies terwijl oligofage soorten zich beperken tot een klein aantal genera en soms zelfs tot één genus of een enkele soort. Voorbeelden van soorten die afhankelijk zijn van een

enkele soort of genus zijn de knautiabijs *Andrena hattorfiana* en de zilveren maan *Boloria selene* waarvan de onvolwassen stadia respectievelijk leven van de pollen van beemdkroon *Knautia arvensis* en van de bladen van viooltjes *Viola*. In sommige groepen, bijvoorbeeld sprinkhanen, komen helemaal geen oligofage soorten voor terwijl van de bijen een derde van de soorten oligofaag is.

Tabel 2

Insecten die in het onvolwassen stadium leven van mossen of vaatplanten. De kolommen geven per groep het aantal uit Nederland bekende soorten, een schatting van het aantal fytofage soorten en het percentage fytofage soorten. De getallen voor kevers en vliegen betreffen globale schattingen. Soorten die voornamelijk afval eten zoals kakkerlakken en oormormen zijn weggelaten. Soorten die van dood hout leven zijn ook weggelaten hoewel boktorren en prachtkevers wel zijn meegerekend omdat deze voornamelijk voorkomen in afstervend hout.

Insectengroep	Soorten in Nederland	Fytofage soorten	Percentage
sprinkhanen (Orthoptera)	46	43	93%
tripsen (Thysanoptera)	151	80-120	52-80%
plantenluizen (Sternorrhyncha)	573	573	100%
cicaden (Auchenorrhyncha)	374	374	100%
wantsen (Heteroptera)	629	310-325	49-51%
kevers (Coleoptera)	4163	1000-1400	24-34%
vlinders (Lepidoptera)	2206	2030-2162	92-98%
muggen & vliegen (Diptera)	4967	750-1500	15-31%
vliesvleugeligen (Hymenoptera)	5755	890-900	15-16%
Overige insecten	820	0	0%
<b>Totaal</b>	<b>19684</b>	<b>6050-7397</b>	<b>30-38%</b>



▲ **Figuur 20**  
De knautiabij *Andrena hattorfiana* is een voorbeeld van een soort die afhankelijk is van één plantensoort.

gesnoeid wordt. De nutriënthuishouding van een plant wordt onder meer beïnvloed door bodem- en luchtkwaliteit. Beide zijn afgelopen decennia sterk veranderd en mogelijk heeft de sterke toename van CO<sub>2</sub> in de lucht de grootste invloed. Door deze toename is de beschikbaarheid van nitraat in planten, wat voor insecten vaak de beperkende factor is, sterk afgenomen (SCHOONHOVEN ET AL. 2005). Waarschijnlijk heeft als gevolg hiervan het grootste deel van de planten tegenwoordig een andere voedingswaarde dan 50 of 100 jaar geleden. Informatie over de invloed van de nutriënthuishouding van een plant op insecten is grotendeels afkomstig van laboratoriumexperimenten en is beperkt tot een relatief klein aantal soorten. De invloed wisselt per soort en is onder meer afhankelijk van het deel van de plant waarvan het insect leeft (bijvoorbeeld blad of sapstromen). Hoewel waarschijnlijk bijna alle fytofage insecten door deze veranderingen worden beïnvloed is het door gebrek aan informatie niet goed mogelijk om een inschatting te maken van de gevolgen voor natuurlijke systemen.

Waarschijnlijk zijn behalve vlinders en bijen ook andere fytofage insecten achteruitgegaan. Zo weten we dat 80% van de 120 soorten dagactieve nachtvlinders in de periode 1990-2000 beduidend zeldzamer waren dan in de periode voor 1990 en dat 80% van 55 soorten nachtvlinders van moerassen en hoogvenen in de periode 1970-2000 zeldzamer was dan in de periode voor 1970 (GROENENDIJK & VAN DER MEULEN 2004). Vergelijkbare getallen zijn bekend van Groot-Brittannië waar twee derde van de 337 onderzochte soorten nachtvlinders een achteruitgang vertoonde (CONRAD ET AL. 2006). Overigens zijn er ook groepen waarbij er geen indicatie is van een sterke afname van fytofage soorten, zoals de sprinkhanen en de zweefvliegen (KLEUKERS 2002, ZEEGERS & VAN STEENIS 2009). Van de Nederlandse dagvlinders en bijen staat meer dan 52% van de soorten op de Rode Lijst, waarvan 12% als verdwenen. Als we deze getallen doortrekken naar

de overige van planten afhankelijke insecten (7500 soorten) dan komen we op een aantal van circa 3900 soorten die op de rode lijst zouden moeten, waarvan er circa 900 verdwenen zouden zijn. Vermoedelijk is dit een overschatting van het probleem maar betrouwbare getallen ontbreken. Maar zelfs als de getallen in werkelijkheid de helft lager liggen is het duidelijk dat de achteruitgang van deze groep insecten in belangrijke mate bijdraagt aan het verlies van biodiversiteit.

#### DE WINST- EN VERLIESREKENING

Aan het eind van de negentiende eeuw en in de eerste decennia van de twintigste eeuw waren er in Nederland weinig plekken meer over waar de natuur geheel ongestoord haar gang kon gaan. Het oppervlak 'woeste grond', gebied dat op een hele extensieve manier in gebruik was, was groot en agrarische gebieden hadden nog hoge natuurwaarden. Het is moeilijk aan te geven hoeveel rijker de Nederlandse natuur toen was. Als we puur naar het soortenaantal kijken wisselt het beeld sterk per groep. Bij groepen als steenvliegen, dagvlinders en bijen is respectievelijk 69, 31 en 9% van de soorten verdwenen. Vogels, zoogdieren en planten waren in deze periode waarschijnlijk helemaal niet rijker dan nu het geval is. Het areaal bos was 100 jaar geleden veel kleiner dan nu en de bossen waren veel jonger. Het is daarom waarschijnlijk dat veel van bossen afhankelijke groepen nu rijker zijn dan in het begin van de vorige eeuw. Klimaatverandering en de toename van exoten leiden tot nu toe nog niet tot het verlies van soorten terwijl er wel soorten bijkomen.

Al met al is het de vraag of het totale soortenaantal 100 jaar geleden hoger was dan nu, het gaat in elk geval niet om een schrikbarend verschil. De werkelijke achteruitgang van de Nederlandse biodiversiteit zit niet in het totaal aantal soorten dat in Nederland voorkomt, maar in verminderde diversiteit per gebied of regio. Er zijn waarschijnlijk enkele duizenden soorten die niet zijn verdwenen, maar vroeger veel algemener waren. Denk daarbij bijvoorbeeld aan bijna verdwenen soorten als grauwe gors *Emberiza calandra*, rozencransje *Antennaria dioica* en bosparelmoervlinder *Melitaea athalia* die vroeger in grote delen van Nederland voorkwamen. Het gevolg van deze achteruitgang is dat de lokale diversiteit, het totaal aantal soorten wat men in een gebied kan aantreffen, nu veel lager is. Veel van de soorten die we kwijt zijn geraakt zijn gecompenseerd door andere soorten die Nederland gekoloniseerd hebben. We verliezen echter de soorten die karakteristiek zijn voor het Nederlandse landschap en krijgen er soorten voor terug die het in een groot deel van Europa al goed doen. Het is een beetje als het op peil houden van het aantal gebouwen door het inruilen van molens voor kantoorgebouwen. Recente successen zoals de toename van bossoorten, het terugkomen van soorten van stromend water en de kolonisatie van Nederland door de zeearend *Haliaeetus albicilla* laten zien dat natuurbeheer en -beleid loont. En gelukkig is er nog genoeg natuur de moeite waard om te beschermen.

## HOOFDSTUK 9 BIODIVERSITEIT IN DE OVERZEESTE GEBIEDSDELEN

PAUL C. HOETJES

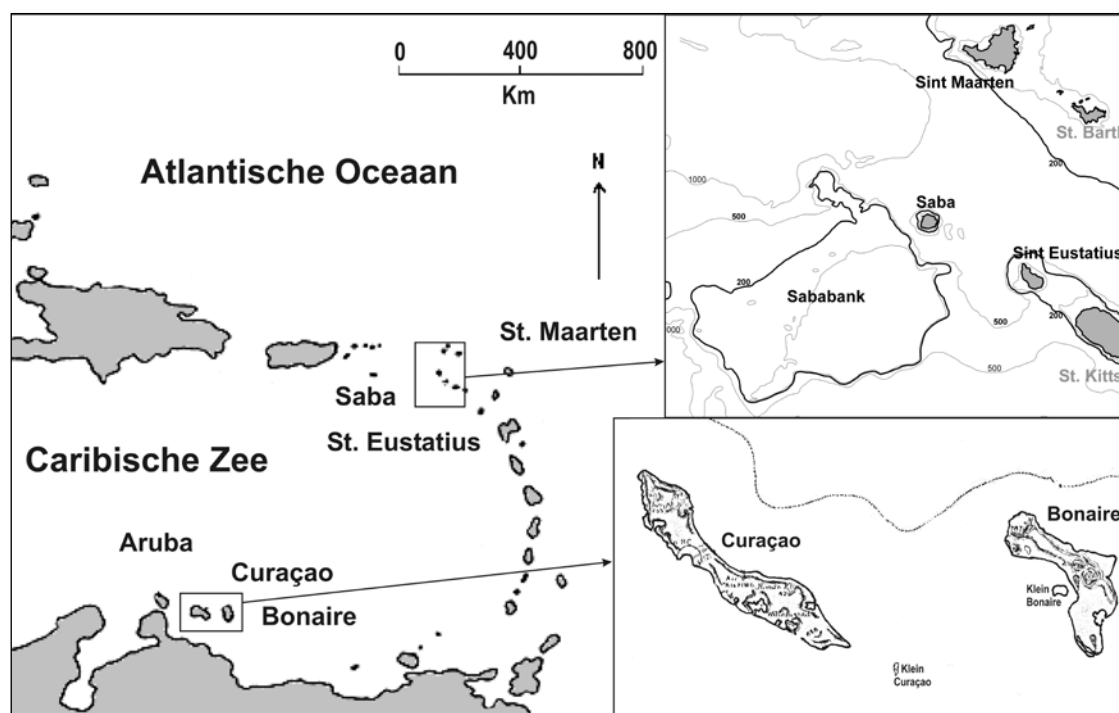
Het Koninkrijk der Nederlanden omvat meer dan alleen de Lage Landen. Negenhonderd kilometer ver weg, in de Caribische Zee, liggen ook nog de ‘West-Indische’ eilanden. In 2010 zijn Bonaire, Sint Eustatius en Saba, ook wel bekend als de BES-eilanden, direct onderdeel van Nederland geworden als buitengewone gemeente. Met deze constitutionele verandering komt ook de overzeese biodiversiteit op eens een stuk dichterbij. Hoewel de overzeese biodiversiteit altijd al een onderdeel was van het Koninkrijk als geheel, krijgt Nederland zelf er nu op eens een aantal gemeenten bij met een ongekende hoge biodiversiteit. Deze tekst tracht wat meer inzicht te geven in deze biodiversiteit.

Onze ‘West-Indische’ eilanden omvatten de Benedenwindse en Bovenwindse Eilanden (fig. 1). Het gaat om Aruba, Bonaire en Curaçao, ook bekend als de Benedenwindse Eilanden of ABC-eilanden, die vlak onder de kust van Venezuela liggen. Zo’n 900 km noordelijker liggen de Bovenwindse Eilanden of sss-eilanden: Saba, Sint Eustatius en Sint Maarten. De Benedenwindse Eilanden vertonen, naast kenmerkende West-Indische flora- en fauna-elementen, ook veel continentale (Zuid-Amerikaanse) invloeden. De Bovenwindse Eilanden daarentegen hebben een typisch West-Indische fauna en flora. Verder liggen de Benedenwindse Eilanden in een aride klimaatgordel die ook de noordelijke kustgebieden van Venezuela en Colombia omvat, terwijl de Bovenwindse Eilanden meer regen ontvangen. En derde verschil tussen de twee eilandengroepen betreft de bodemgesteldheid. Waar met name Bonaire en Curaçao echte koraaleilanden zijn, voornamelijk bestaande uit door koraalriffen gevormde kalksteen rondom een zeer oude vul-

kanische kern, hebben de sss-eilanden een veel recentere vulkanische oorsprong en zijn daardoor ook hoger, met op Saba de hoogste ‘berg’ van het Koninkrijk: Mount Scenery met een hoogte van 877 m.

### MARIENE BIOTOPEN

De eilanden liggen allemaal in de tropen. Met uitzondering van Aruba, dat op het Zuid-Amerikaanse continentale plat ligt, zijn het oceanische eilanden, omringd door diep, helder zeewater. Daardoor zijn alle voorwaarden aanwezig voor optimale koraalgroei en de eilanden zijn dan ook omringd door meer of minder ontwikkeld koraalrif met een enorme soortenrijkdom (fig. 2, 3). Met name Bonaire en Curaçao hebben zeer goed ontwikkelde riffen met ruim 50 soorten hermatypische (rifbouwende) koralen en nog eens een dertigtal soorten hoornkoralen (Gorgonacea). In, op en rond de koralen leven honderden vissoorten en een veelheid aan ongewervelde dieren – zoals zeeanemonen (Anthozoa), stekelhuidigen (Echinodermata; zeekomkommers, zeëgels, zeesterren, slangsterren en zeelelies), kreeftachtigen (‘Crustacea’), schelpdieren (Mollusca), mosdierjes (Ectoprocta) en sponzen (Porifera) – die voor het merendeel nog nooit volledig geïnventariseerd zijn, zodat er regelmatig nieuwe soorten bij gevonden worden. Rondom de koraalriffen en in de omringende zee leven ten minste 13 soorten zeezoogdieren (fig. 4) en vijf soorten zeeschildpadden (fig. 5). De Benedenwindse Eilanden, waaronder Bonaire, liggen net zuidelijk van de orkaangordel en worden daarom slechts zelden door de vernietigende kracht van een orkaan getroffen. Het koraalrif krijgt daardoor de kans om hoog op te groeien met koraalkolonies van wel 3 m hoog en 5 m doorsnede. De



Figuur 1  
Ligging van de zes Caribische eilanden van het Koninkrijk der Nederlanden.



▲ **Figuur 2**  
Koraalrif bij de Benedenwindse Eilanden.



▶▶ **Figuur 3**  
De koraalsoort *Acropora cervicornis* was zeer algemeen, maar is nu sterk bedreigd.



laatste 30 jaar is er een sterke achteruitgang van koraalriffen over de hele wereld, onder andere door uitbleken van koraal ('bleaching') dat veroorzaakt wordt door stijgende watertemperaturen. Wanneer de watertemperatuur voor langere tijd boven de 30°C stijgt, stoot het koraal zijn symbiotische algen uit en wordt daardoor spierwit. Als dit langer dan een aantal weken duurt, dan begint het koraal af te sterven. Bonaire en Curaçao hebben hier iets minder last van gehad en hebben nog relatief gezonde koraalriffen die ook gekenmerkt worden door een relatief grote genetische variabiliteit (WILKINSON ET AL. 2008). In 2003 werd het Caribische Gebied door Conservation International uitgeroepen tot biodiversiteit-'hotspot', gebaseerd op de veelheid aan endemische soorten, zowel op het land als in zee. De enorme druk door menselijk handelen die kenmerkend is voor dit gebied is hiervoor een bedreiging. Binnen de Caribische hotspot springen er twee zeegebieden uit vanwege hun buitengewone rijkdom aan biodiversiteit: de Straat van Florida en het zeegebied rond de ABC-eilanden en de noordkust van Venezuela. Met name de diepzee rond de ABC-eilanden is nauwelijks onderzocht, maar men vermoedt dat hier tal van nog onontdekte endemische soorten voorkomen.

#### TERRESTRISCHE BIOTOPEN

Op het land worden de eilanden gekenmerkt door vegetatie die is aangepast aan droogteperioden. Alle eilanden kennen een of meer soorten lid- en zuilcactussen en bezitten droog

tropisch loofbos. Saba, dat hoger is en daardoor meer regen ontvangt, heeft goed ontwikkeld tropisch bos met hoge palmvarens, tal van epifyten zoals orchideeën en *Bromelia*- en *Heliconia*-soorten en grootbladige Araceae. De top van Mount Scenery is bedekt met nevelwoud (fig. 6) met een enorme rijkdom aan varens (Pteropsida) en mossen (en zie voor de flora van Saba: <http://sweetgum.nybg.org/saba>). Ook Sint Eustatius heeft tropisch bos op de hogere delen van de oude vulkaan Quill en de bodem van de krater is begroeid met tropisch regenwoud. Op de hoogste randen van de krater komt ook nevelwoud voor. De flora van zowel Saba als Sint Eustatius zijn nog onvoldoende geïnventariseerd. Er zijn wel enkele botanische verkenningen uitgevoerd, maar op Sint Eustatius werden bijvoorbeeld in 2010 nog een zestal niet eerder aangetroffen orchideeënsoorten gevonden. Bonaire wordt met name gekenmerkt door tal van cactussen, waaronder twee soorten lidcactussen (*Opuntia*) en drie soorten hoog opgroeiende zuilcactussen die bepalend zijn voor het landschap. Verder heeft het eiland droogteresistente bossen en stekelig struikgewas. Ook kent het eiland mangrovebossen, met name in het Ramsargebied 'Het Lac' (fig. 7).

#### FAUNA EN FLORA

De fauna en flora van de eilanden (tabel 1) worden gekenmerkt door tal van endemische soorten die slechts op één of enkele eilanden voorkomen. Zo heeft elk eiland één of meer endemische hagedissoorten (fig. 8) en Saba en Sint Eusta-



**Tabel 1**  
Samenvatting van het aantal soorten (en ondersoorten) dat bekend is van de eilanden, hun status en internationale bescherming (voor afkortingen zie tekst). Meer gegevens over de soorten van de eilanden en hun status zijn te vinden in Etnoyer et al. (2010), Hoetjes & Carpenter (2010), Littler et al. (2010), McKenna & Etnoyer (2010), Thacker et al. (2010), Toller et al. (2010) en Williams et al. (2010), en op [www.mina.vomil.an/biodiversity](http://www.mina.vomil.an/biodiversity) en [www.dcbiodata.net](http://www.dcbiodata.net) (biodiversiteit van alle eilanden) en <http://sweetgum.nybg.org/saba> (planten en korstmossen van Saba).

	Aantal soorten	IUCN status CR/EN/VU	CITES Annex I	CITES Annex II	SPAW
'algen' *	150				
varens (Pteropsida)	73			I	
mossen (Marchantiophyta, Anthocerotophyta & Bryophyta) *	75				
korstmossen (Lichenes)*	240				
vaatplanten (Tracheophyta) (excl. varens)	1193	3		41	
korallen (Scleractinia, Anthozoa)	60	11		60	60
slakken (Gastropoda)	1050			1	
vissen (Cyclostomata, Chondrichthyes & Actinopterygii)	923	18	1	3	
vogels (Aves)	340	4	2	15	8
zoogdieren (Mammalia)	48	7	6	17	23
reptielen (Squamata & Testudines)	22	5	5		5
amfibieën (Lissamphibia)	3				

\* De aantallen algen, mossen en korstmossen zijn alleen beschikbaar voor Saba/Sababank.



tius hebben een endemisch slang. Op Sint Eustatius werd in 1994 de uitgestorven gewaande endemische klimmende winde *Ipomoea sphenophylla* (fig. 9) herontdekt; dit zou wel eens de zeldzaamste plant van het Koninkrijk kunnen zijn met slechts 30-40 individuen op twee vindplaatsen op



het eiland. Op de ABC-eilanden zijn in totaal 163 terrestrische en 58 mariene endemische soorten en ondersoorten onderscheiden (DEBROT 2006). Daarbij komt dat met name de insecten (Insecta) en spinachtigen (Arachnida) van de eilanden nooit goed onderzocht zijn. Zo werden, in 2010 nog, tijdens een kort bezoek van enkele entomologen aan Sint Eustatius, twee nieuwe soorten schorpioenen (Scorpiones) gevonden, waarvan er één nog nooit eerder beschreven was. Ook voor vogels zijn de eilanden erg belangrijk: er zijn 168 soorten broedvogels en 238 trekvogels gemeld (PRINS ET AL. 2009). Het kleine eiland Sint Eustatius met een oppervlakte van 21 km<sup>2</sup> kent niet minder dan 56 broedvogels, waaronder ook de fraaie roodsnavelkeerkringvogel *Phaethon aethereus* (fig. 10). Sint Eustatius en Saba zijn belangrijke broedplaatsen voor deze sierlijke zeevogels. De



**Figuur 4**  
De potvis *Physeter macrocephalus* komt met name in de wintermaanden rond de Sababank voor.

**Figuur 5**  
De soepschildpad *Chelonia mydas*, verscholen in een hoornkoraal.

**Figuur 6**  
‘Nevelwoud’ op Saba.

**Figuur 7**  
Mangrovebomen met steltwortels in het water.

**Figuur 8**  
*Anolis bimaculatus* is een endemische boomhagedis van Sint Eustatius.

**Figuur 9**  
De uitgestorven gewaande, maar recentelijk herontdekte, endemische klimmende winde *Ipomoea sphenophylla* van Sint Eustatius.



▲ **Figuur 10**  
De roodsnavelkeerkringvogel  
*Phaethon aethereus* op  
Sint Eustatius.



▶▶ **Figuur 11**  
De bedreigde Antilliaanse groene  
leguaan *Iguana delicatissima*.

zes eilanden tellen samen niet minder dan 24 'important bird areas' (BIRDLIFE INTERNATIONAL 2008).

De eilanden huisvesten ook tal van soorten die op de Rode Lijst van IUCN (International Union for Conservation of Nature) als bedreigd aangemerkt worden (fig. 11). In totaal zijn er 51 soorten die blootstaan aan enige mate van bedreiging (IUCN-status 'critically endangered' - CR, 'endangered' - EN of 'vulnerable' - VU) en die op of rond de eilanden in het wild voorkomen. Het betreft hier ook dieren die internationale bescherming genieten via het CITES-verdrag (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) of het 'Inter-Amerikaanse Zeeschildpadden Verdrag' en het regionale SPAW-protocol (Specially Protected Areas and Wildlife), zoals bijvoorbeeld vier soorten zeeschildpadden die alle eieren leggen op de eilanden en een vijfde soort die een enkele keer gezien is, een aantal walvissoorten en een aantal vogelsoorten, waaronder de op Bonaire voorkomende geelvleugelamazone *Amazona barbadensis*.

Eén van de bedreigingen op de eilanden vormen invasieve

soorten. De 'Mexican creeper' *Antigonon leptopus* (Polygonaceae) bedekt grote gebieden op Sint Eustatius en verstuikt de oorspronkelijke vegetatie. Eind 2009 werd de 'lionfish' *Pterois volitans* uit de Indische Oceaan voor het eerst op Bonaire en Curaçao waargenomen. Deze vis kan door zijn enorme vraatzucht een grote bedreiging gaan vormen voor de visstand van het koraalrif. Op de Bahama's vond men dat de aanwezigheid van één exemplaar op een klein rif de aanwas van jonge vis met 80% verminderde. Op Bonaire en Curaçao zijn onlangs exemplaren van de Cubaanse boomkikker *Osteopilus septentrionalis* aangetroffen. Potentieel kunnen deze vraatzuchtige dieren, die zowel eieren als jonge vogels eten, een ernstige bedreiging vormen voor lokale vogelsoorten als zij zich in het droge klimaat kunnen handhaven. Op alle eilanden is de schade die aangericht wordt aan de vegetatie door de meest algemene invasieve soort enorm; het gaat hier om de geit *Capra hircus* die op alle eilanden verwilderd losloopt, alle lage vegetatie afvreet en natuurlijke regeneratie voorkomt.

## HOOFDSTUK 10 HET NEDERLANDSE BIODIVERSITEITSBELEID

ANDRÉ N. VAN DER ZANDE  
EDO KNEGTERING  
F.J. (ERIK) VAN ZADELHOFF

‘Biodiversiteit’ is een relatief nieuw begrip. Het kreeg in het beleid vooral betekenis sinds de VN-conferentie over milieu en ontwikkeling in Rio de Janeiro in 1992. Een groot aantal partijen tekende daar het Biodiversiteitsverdrag. Het verdrag was ingegeven door zorg over het wereldwijde verlies aan soorten en ecosystemen en de gevolgen daarvan. Deze achteruitgang is in grote mate toe te schrijven aan areaalverlies en overexploitatie van natuurlijke ecosystemen. De snelheid waarmee daardoor soorten van de aarde verdwijnen is niet in balans met de snelheid waarmee zich door evolutie nieuwe soorten kunnen vormen. Per saldo gaat de mondiale biodiversiteit dus flink achteruit. De erkenning door het Biodiversiteitsverdrag dat biodiversiteit een essentieel element is in duurzame ontwikkeling kan worden gezien als een mijlpaal voor de internationale natuurbescherming. Dit hoofdstuk gaat over de Nederlandse invulling van biodiversiteitsbeleid, met de nadruk op beleid over biodiversiteit in Nederland zelf. Eerst komen internationale en Europese afspraken over biodiversiteit aan bod. Dan bespreken we onderdelen van het Nederlandse beleid die zich expliciet richten op behoud en duurzaam gebruik van de Nederlandse biodiversiteit en vervolgens andere beleidsterreinen die vanuit dat perspectief relevant zijn. Tot slot gaan we in op een aantal recente trends in het beleid, waaronder het meer onderstrepen van de economische waarde van biodiversiteit.

### INTERNATIONALE EN EUROPESE AFSPRAKEN

Het Biodiversiteitsverdrag heeft het belang van het behoud van de verscheidenheid aan levensvormen vastgelegd, zowel op genetisch niveau als op het niveau van soorten en ecosystemen. Daarnaast spoort het verdrag de ondertekenaars ervan, waaronder Nederland, niet alleen aan biodiversiteit te behouden, maar ook om haar duurzaam te gebruiken en de opbrengsten van dat gebruik eerlijk te verdelen. Daarmee heeft het Biodiversiteitsverdrag een bredere strekking dan eerdere internationale afspraken over natuur. Dit komt ook tot uiting in de veelheid aan onderwerpen waarvoor in het kader van het verdrag acties zijn geformuleerd. Zo is er een aanvullend verdrag over veiligheid van gemodificeerde organismen, zijn er thematische werkprogramma’s over agrobiodiversiteit en over binnenwateren, en zijn er dwarsdoorsnijdende onderwerpen benoemd over klimaatverandering en toerisme. Ook neemt ontwikkelings samenwerking in het verdrag een belangrijke plaats in. Begrijpelijk, want de rijkste biodiversiteit bevindt zich in de armste landen. De directe afhankelijkheid van biodiversiteit is daar het meest voelbaar, terwijl de middelen voor behoud en duurzaam gebruik van biodiversiteit er beperkt zijn.

Het Biodiversiteitsverdrag borduurt feitelijk voort op eerdere internationale afspraken over natuur die zich tot nu toe tot onderdelen van biodiversiteit beperkten. Oudere voorbeelden zijn het verdrag over bescherming van voor de landbouw nuttige vogels (Parijs, 1902) en het verdrag over natuurbescherming en bescherming van flora en fauna op het westelijk halfrond (1940). Recentere voorbeelden zijn

het verdrag over ‘wetlands’ (Ramsar, 1971), het verdrag over trekkende wilde diersoorten (Bonn, 1979) en het CITES-verdrag over de internationale handel in bedreigde wilde planten en dieren (Washington, 1975). Ook Europese afspraken, zoals de Vogelrichtlijn (1979) en de Habitatrichtlijn (1992), beperkten zich voornamelijk tot onderdelen van biodiversiteit.

Ondanks dat het Biodiversiteitsverdrag een bredere doelstelling heeft dan voorgaande verdragen, vormt behoud onverminderd een kernelement. Omdat tien jaar na de introductie van het Biodiversiteitsverdrag de achteruitgang van biodiversiteit nog onverminderd leek door te gaan, spraken wereldleiders tijdens een topconferentie over duurzame ontwikkeling in Johannesburg (2002) af dat in 2010 een belangrijke reductie in de snelheid van achteruitgang van biodiversiteit moest worden bereikt. Een jaar daarvoor spraken Europese leiders in Göteborg af dat in 2010 binnen de EU de achteruitgang van biodiversiteit geheel zou moeten stoppen (EUROPESE RAAD 2001). Met het oog op die doelstelling lanceerde de Europese Commissie in 2006 tevens een Mededeling en Actieplan over biodiversiteit (COMMISSIE VAN DE EUROPESE GEMEENSCHAPPEN 2006). Inmiddels is duidelijk geworden dat noch op mondiaal noch op EU-niveau de 2010-doelstellingen zijn gehaald (bv. BUTCHART ET AL. 2010). In maart 2010 hebben EU-milieuministers daarom 2020 als nieuw streefjaar gekozen, met als doel ‘het biodiversiteitsverlies en de achteruitgang van ecosysteemdiensten in de EU uiterlijk in 2020 tot staan te brengen en, voor zover dit haalbaar is, ongedaan te maken’ (RAAD VAN DE EUROPESE UNIE 2010).

### NEDERLANDS BIODIVERSITEITSBELEID

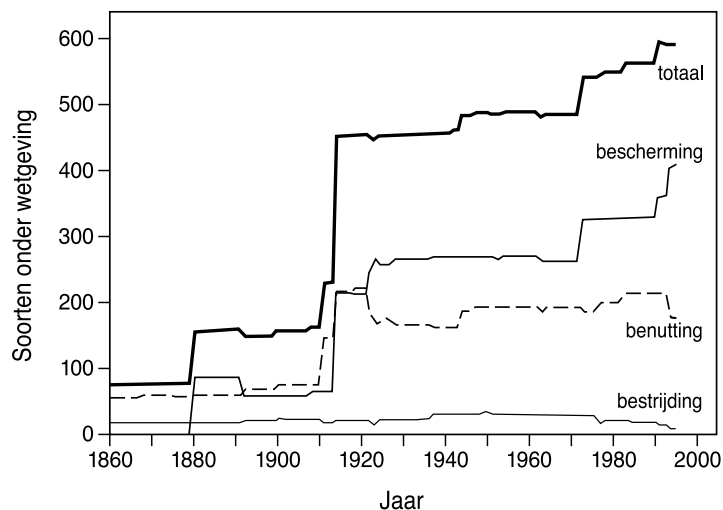
Het Biodiversiteitsverdrag werd in Nederland voor het eerst expliciet geïmplementeerd in het ‘Strategisch plan van



#### Figuur 1

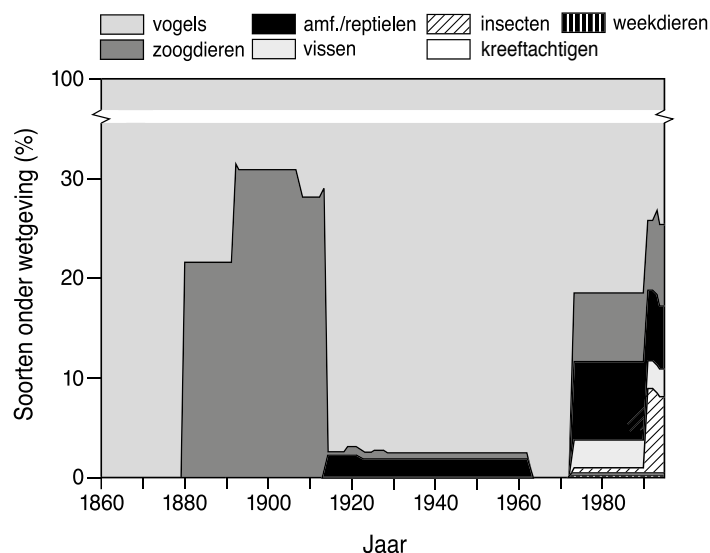
De nachtegaal *Luscinia megarhynchos* was de eerste beschermde soort in Nederland.





**Figuur 2**  
Aantal in het wild levende diersoorten in Nederland onder nationale wetgeving tussen 1860 en 1995 over bescherming, benutting of bestrijding van soorten (KNEGTERING ET AL. 2000).

**Figuur 3**  
Procentuele verdeling door de tijd heen (periode 1860-1995) van de in het wild levende diersoorten in Nederland die onder 'bescherming' vielen over verschillende taxonomische groepen (KNEGTERING ET AL. 2000).



aanpak biologische diversiteit' (zie TWEDE KAMER 1995). Dat plan omvatte acties over uiteenlopende deelonderwerpen van het verdrag. Het plan werd in 2000 vervangen door de nota 'Natuur voor mensen, mensen voor natuur' (MINISTERIE VAN LNV 2000). Onderdelen van het Biodiversiteitsverdrag werden ondertussen ook via andere beleidsnota's geïmplementeerd, zoals het 'Vierde nationaal milieubeleidsplan' (MINISTERIE VAN VROM 2001), 'Bronnen van ons bestaan' (MINISTERIE VAN LNV 2002), het 'Internationaal beleidsprogramma biodiversiteit 2002-2006' (MINISTERIE VAN LNV 2003), de 'Beleidsbrief agrobiodiversiteit' (TWEDE KAMER 2004B) en de beleidsnota 'Invasieve exoten' (TWEDE KAMER 2007C). Mede naar aanleiding van de Mededeling en het Actieplan van de Europese Commissie uit 2006, bracht het kabinet in 2008 de nota 'Biodiversiteit werkt, voor natuur, voor mensen, voor altijd' uit (MINISTERIE VAN LNV 2008A) met een bijbehorend uitvoeringsprogramma (zie TWEDE KAMER 2009C).

Hierna gaan we nader in op het beleid voor de biodiversiteit binnen Nederland. Daarbij maken we onderscheid in beleid dat zich expliciet op biodiversiteit of onderdelen daarvan richt en – vanuit dat perspectief – overig relevant beleid.

#### Algemene beleidsdoelstelling

Van de drie niveaus waarop biodiversiteit is gedefinieerd – genen, soorten en ecosystemen – vormen soorten tot nu toe de belangrijkste toetssteen voor het beleid. Het soortbegrip is relatief eenduidig, meetbaar en geschikt voor het formuleren van referenties. Zo werd in de nota 'Natuur voor mensen, mensen voor natuur' (MINISTERIE VAN LNV 2000) het doel geformuleerd dat in 2020 voor alle in 1982 in Nederland van nature voorkomende soorten (en populaties) de condities voor instandhouding duurzaam aanwezig dienen te zijn. Het verdrag van Bern (1979; inwerkingtreding 1982) over behoud van in het wild levende diersoorten en plantensoorten en hun leefmilieus en het Biodiversiteitsverdrag kunnen worden gezien als basis voor de doelstelling. Het doel is sindsdien ook gehanteerd als algemene doelstelling voor het beleid over de Nederlandse natuur. Gebiedsgericht beleid, in de vorm van realisatie van de Ecologische Hoofdstructuur (zie hierna), wordt gezien als het belangrijkste instrument om deze doelstelling te realiseren. Dit weerspiegelt een

historische ontwikkeling van een soortspecifieke benadering naar een gebiedsgerichte benadering als belangrijkste strategie voor behoud. Het doel om Nederlandse soorten duurzaam te kunnen laten voortbestaan was ook een aanleiding voor het ministerie van LNV om samen met Naturalis het Nederlands Soortenregister ([www.nederlandsesoorten.nl](http://www.nederlandsesoorten.nl)) te initiëren. Daarin staan in principe alle soorten die in het recente verleden van nature in Nederland voorkwamen. Dit boek is daarvan feitelijk een samenvatting. De geformuleerde beleidsambitie betekent niet dat elke afzonderlijke soort ten koste van alles overal zou moeten worden behouden en dat de situatie van 1982 als het ware zou moeten worden bevroren. Zo zal klimaatverandering beperkingen opleggen aan de mate waarin we in ons eigen land milieucriteria kunnen beïnvloeden. Daardoor zullen sommige soorten onvermijdelijk uit ons land verdwijnen, terwijl andere zich nieuw zullen vestigen.

#### Soortspecifieke regelgeving

Een traditioneel instrument voor behoud en duurzaam gebruik van soorten is het wettelijk regelen of verbieden van handelingen met individuen van specifieke soorten. Zo werd in Nederland de nachtegaal *Luscinia megarhynchos* (fig. 1) al beschermd onder de Jacht- en Visserijwet van 1857 en kwam de bescherming van afzonderlijke soorten verder op gang met de Nuttige Dierenwet van 1880. Sindsdien is gedurende de twintigste eeuw het aantal wettelijk beschermde diersoorten – en later ook plantensoorten – gestaag gestegen (fig. 2). Daarbij vormden vogels door de tijd heen steeds het grootste deel (ca. 70-100%) van de beschermde diersoorten (fig. 3). Naast zoogdieren en amfibieën, waarvan tussen 1880 en 1963 al soorten waren beschermd, werden pas vanaf 1973 ook soorten van een aantal andere taxonomische groepen beschermd.

De Flora- en faunawet (1998) en visserijregelgeving vormen op dit moment de kern van soortspecifieke wetgeving voor behoud en duurzaam gebruik. De Flora- en faunawet (Ff-wet), die onder meer de EU-Vogelrichtlijn en EU-Habitatrichtlijn implementeert, regelt op een 'passieve' manier de bescherming van soorten. Soorten van de Visserijwet (1963) vallen hierbuiten. De Ff-wet geeft aan welke soorten be-



scherm zijn, wat niet met beschermde soorten mag, en wat uitzonderingen daarop zijn. Het gaat daarbij om handelingen met individuele dieren en planten, zoals bij jacht, en om handelingen met effecten op hun onmiddellijke verblijfplaatsen, zoals die bijvoorbeeld worden uitgevoerd bij bosonderhoud of beheer van infrastructuur. Voor deze laatste categorieën handelingen zijn inmiddels diverse gedragscodes opgesteld voor het zorgvuldig uitvoeren van werkzaamheden (tabel 1). Voor een beperkt aantal soorten met een bijzondere beschermingsstatus, moet vaak per ingreep een ontheffing worden aangevraagd. Op dit moment is een integratie in voorbereiding van de Ff-wet en de Natuurbeschermingswet. Daarnaast bestaat er uitgebreide regelgeving voor het vangen van vissen en schaal- en schelpdieren. Visserij op de Noordzee wordt vrijwel geheel door Europese wetgeving gereguleerd, waarbij onder andere voor bepaalde soorten jaarlijks wordt vastgesteld wat de maximaal te vangen hoeveelheden zijn en het aantal dagen dat erop mag worden

gevest. Visserij in de Nederlandse kustwateren wordt vooral gereguleerd op basis van de Visserijwet en uitvoering van beleid, zoals meer recent het beleidsbesluit ‘Vast en zeker’ (TWEDE KAMER 2002) over vaste vistuigen, het beleidsbesluit ‘Ruimte voor een zilte oogst’ (MINISTERIE VAN LNV 2004) over schelpdiervisserij en beleid over mosselzaadvanginstallaties (MINISTERIE VAN LNV 2009B). Beroepsmatige en recreatieve visserij in binnenwateren wordt vrijwel geheel gereguleerd door de Visserijwet, onder andere via het al dan niet toestaan van bepaald vistuig.

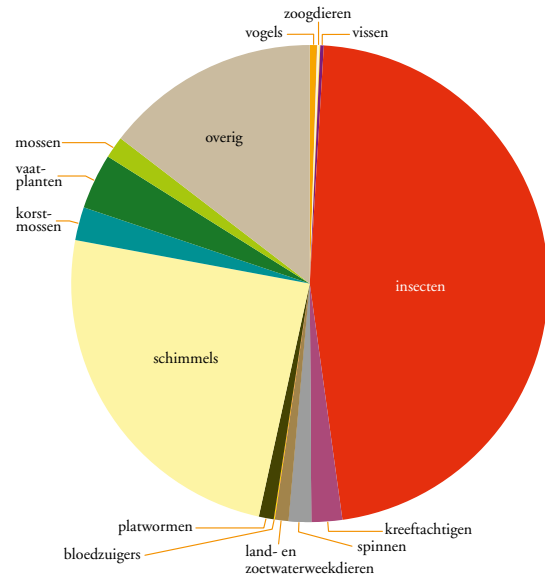
Ook het kappen van bomen is gebruik van biodiversiteit. Buiten de bebouwde kom reguleert de Boswet (1961) het kappen en herplanten van bomen. Deze wet is echter niet soortspecifiek.

**Leefgebiedenbenadering**

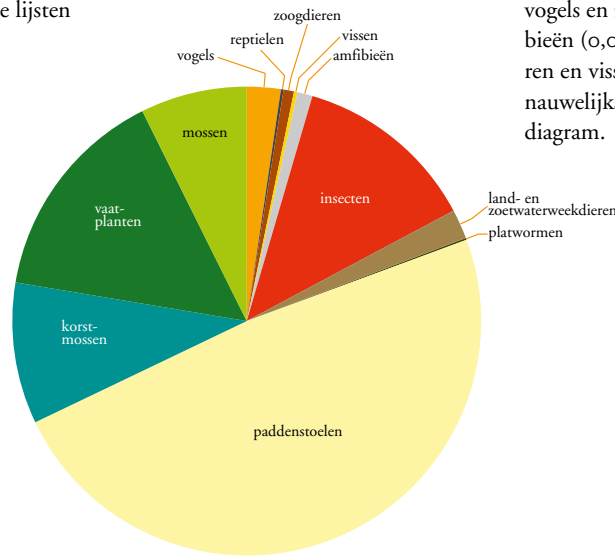
Naast ‘passieve soortenbescherming’ worden er ook gerichte ‘actieve’ soortenbeschermingsmaatregelen genomen

**Figuur 4** Relatieve verdeling over verschillende taxonomische groepen van de soorten in Nederland die (a) zijn vastgesteld (meercellige soorten inclusief microschimmels), in vergelijking met de verdeling van de soorten die (b) voorkomen op gepubliceerde rode lijsten, (c) waarvoor Natura 2000-gebieden zijn aangewezen, en (d) die in principe in aanmerking komen voor toepassing van de leefgebiedenbenadering. Diverse insectengroepen zijn hier samengenomen als één categorie ('insecten'). In figuur 4a zijn de 'taartpunten' van de reptielen (0,016%; tussen vogels en zoogdieren) en amfibieën (0,040%; tussen zoogdieren en vissen) zo smal dat ze nauwelijks zichtbaar zijn in het diagram.

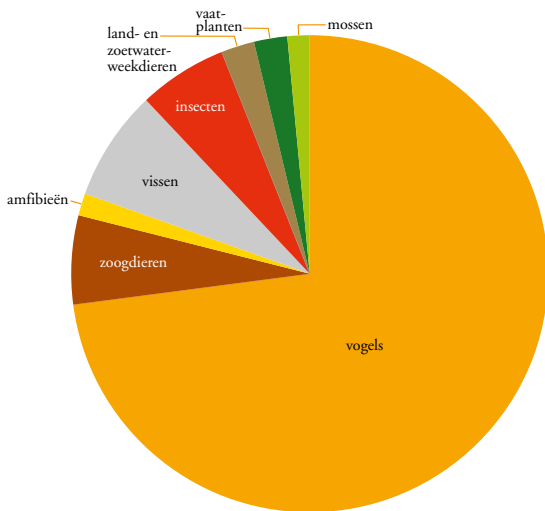
**a gehele biodiversiteit**



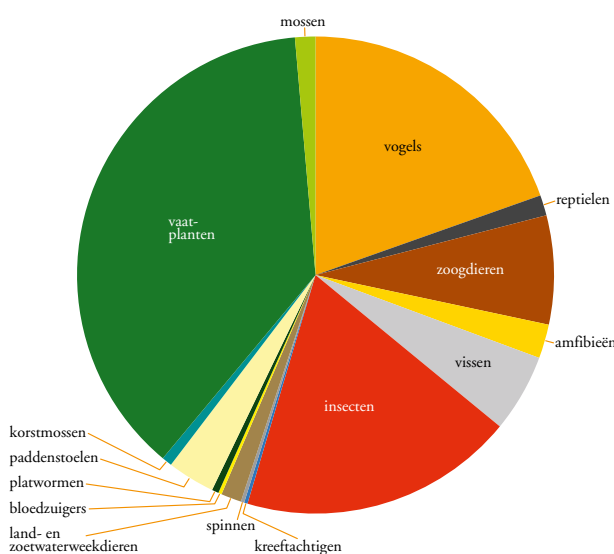
**b rode lijsten**



**c Natura 2000-gebieden**



**d leefgebiedenbenadering**



- Gedragscode zorgvuldig bosbeheer (Vogelbescherming Nederland en Bosschap)
- Gedragscode flora en fauna van de Stichting Bodembeheer Krimpenerwaard
- Gedragscode Flora- en faunawet van de Stichting Instandhouding Kleine Landschaps-elementen in Limburg
- Gedragscode Flora- en faunawet voor waterschappen (Unie van Waterschappen)
- Gedragscode recreatie (Recron en Hiswa)
- Gedragscode provinciale infrastructuur (IPO)
- Gedragscode bestendig beheer groenvoorzieningen (Vereniging Stadswerk Nederland en Vereniging van Hoveniers en Groenvoorzieners)
- Gedragscode Dow Benelux BV Terneuzen
- Gedragscode Flora- en faunawet voor de bouw en ontwikkelingssector (Bouwend Nederland en NEPROM)
- Gedragscode natuurbeheer (Bosschap)
- Gedragscode havenbedrijf Rotterdam
- Gedragscode drinkwaterbedrijven
- Gedragscode Federatie van Oppervlaktedelfstofwinnende Industrieën
- Gedragscode buisleidingenstraat Zuidwest Nederland
- Gedragscodes van de gemeenten Alblasterwaard/Vijfheerenlanden, Almere, Amsterdam, Barneveld, Leiden en Tiel
- Gedragscode Flora- en faunawet Rijkswaterstaat (deze code was op het moment van schrijven van dit hoofdstuk alleen nog in conceptvorm beschikbaar)

te vallen, ondanks regulier beleid zoals realisatie van de Ecologische Hoofdstructuur (zie hierna). Naast provincies worden zoveel mogelijk andere partijen betrokken bij de uitvoering van de leefgebiedenbenadering, bijvoorbeeld waterschappen, gemeenten en projectontwikkelaars. Op dit moment komen van 23 verschillende soortgroepen in totaal bijna 435 soorten in principe in aanmerking voor toepassing van de leefgebiedenbenadering. Voor 330 soorten hiervan worden de meeste maatregelen nodig geacht. Ten opzichte van hun aandeel in de totale biodiversiteit (fig. 4a), vormen vaatplanten, vogels en andere gewervelden een relatief groot deel van de soorten van de leefgebiedenbenadering (fig. 4d).

### Herintroducties en genenbanken

Een uiterste vorm van actieve soortenbescherming is het herintroduceren van verdwenen soorten. Bekende voorbeelden zijn hamster *Cricetus cricetus* en otter *Lutra lutra*, waarvoor Nederland instandhoudingsverplichtingen heeft in het kader van de Habitatrictlijn. Voor herintroducties is recent een beleidslijn opgesteld (TWEDE KAMER 2008B). Ook de door Staatsbosbeheer onderhouden genenbank bomen en struiken is een actieve vorm van soortenbescherming (én genenbehoud). Van circa 50 soorten zijn oorspronkelijk in Nederland voorkomende genetische varianten aangeplant op verschillende terreinen in Flevoland (zie CENTRUM VOOR GENETISCHE BRONNEN NEDERLAND & STAATSBOSBEHEER 2010). Dit moet uitgangsmateriaal vormen voor verdere kweek van deze varianten en vervolgens de afname ervan door groenbeheerders. Op die manier kunnen deze varianten



**Tabel 1**

Goedgekeurde gedragscodes in het kader van de Flora- en faunawet

om het beter met bepaalde groepen soorten te laten gaan. De leefgebiedenbenadering is hiervoor nu het belangrijkste instrument en vervangt het eerdere instrument van soortenbeschermingsplannen, dat vooral gericht was op afzonderlijke soorten (TWEDE KAMER 2007B). De leefgebiedenbenadering kan worden gezien als een extra inspanning voor waardevol geachte soorten die buiten de boot dreigen

**Tabel 2**

Soortgroepen waarvoor in Nederland rode lijsten zijn opgesteld, met het jaar waarin de meest recente versie van de lijst verscheen. De foto's tonen enkele voorbeelden van soorten op die lijsten.

- vogels (2004)
- reptielen (2009)
- zoogdieren (2009)
- amfibieën (2009)
- vissen (2004)
- bijen (2004)
- dagvlinders (2009)
- kokerjuffers (2004)
- steenvliegen (2004)
- sprinkhanen en krekels (2004)
- libellen (2004)
- haften (2004)
- land- en zoetwatermollusken (2004)
- platwormen (2004)
- paddenstoelen (2009)
- korstmossen (2004)
- vaatplanten (2004)
- mossen (2004)



Huismus *Passer domesticus*  
Rode lijst: gevoelig



Muurhagedis *Podarcis muralis*  
Rode lijst: ernstig bedreigd



Beekprik *Lampetra planeri*  
Rode lijst: bedreigd



Kleine parelmoervlinder *Issoria lathonia*  
Rode lijst: kwetsbaar



De steenvlieg *Nemoura avicularis*  
Rode lijst: kwetsbaar



Zuidelijke langhoornbij *Eucera nigrescens*  
Rode lijst: ernstig bedreigd



Genaveld tonnetje *Lauria cylindracea*  
Rode lijst: kwetsbaar



Wollige stekelzwam *Phellodon confluens*  
Rode lijst: ernstig bedreigd



Knolsteenbreek *Saxifraga granulata*  
Rode lijst: bedreigd

weer worden geherintroduceerd in het Nederlandse landschap.

#### Soortgegevens en rode lijsten

Het periodiek laten verzamelen van gegevens over soorten vormt een belangrijke pijler in het soortenbeleid. Dit betreft zowel gegevens over verspreiding van soorten als gegevens over ontwikkelingen in hun populatieomvang. Het ministerie van LNV publiceert periodiek rode lijsten voor bepaalde groepen soorten. Momenteel gebeurt dat voor soorten van 18 verschillende groepen (tabel 2). Mossen, vaatplanten, korstmossen en paddenstoelen (schimmels) vormen een relatief groot deel van de rodelijstsoorten (fig.

4b) vergeleken met het aandeel van deze groepen in de totale biodiversiteit (fig. 4a). Rode lijsten signaleren, ten opzichte van een referentiejaar, in welke mate soorten achteruit zijn gegaan. De gegevens worden gebruikt ter toetsing van de algemene beleidsdoelstelling over biodiversiteit (zie boven), en zijn ook een hulpmiddel bij het vaststellen van een bijzondere beschermingsstatus voor bepaalde soorten onder de Ff-wet en voor het selecteren van soorten voor de leefgebiedenbenadering. Het Netwerk Ecologische Monitoring (NEM) signaleert vooral populatietrends van soorten (zie ook hoofdstuk 8). NEM-gegevens worden deels gebruikt voor het opstellen van rode lijsten, maar ook voor andere evaluaties. Tot slot zijn actuele verspreidingsgegevens van



**Figuur 5**

De Ecologische Hoofdstructuur (EHS) op land per 1 januari 2007 met de indicatieve ligging van 'robuuste verbindingen'; conform gegevens uit 'Nulmeting op Kaart' (NOK; MINISTERIE VAN LNV 2009C). De categorie 'EHS' omvat de categorie 'bestaande EHS' tezamen met nog enige andere categorieën door de provincies begrensde EHS. Onder 'bestaande EHS' wordt natuur verstaan die op het moment van de lancering van het Natuurbeleidsplan in 1990 deel uitmaakte van de EHS (MINISTERIE VAN LNV 2008B). De categorieën 'gerealiseerde nieuwe EHS' en 'nog te realiseren nieuwe EHS' vormen tezamen de zogeheten 'nieuwe EHS'.

belang. Met behulp daarvan kunnen initiatiefnemers anticiperen op de aanwezigheid van beschermde soorten in bepaalde gebieden. Zogeheten Particuliere Gegevensbeheerders (PGO's) vormen de spil in het verzamelen van al deze gegevens. Het Centraal Bureau voor de Statistiek speelt een belangrijke rol in de verwerking ervan en de Gegevensautoriteit Natuur in het organiseren van een structuur voor het makelen en schakelen tussen aanbieders en afnemers van gegevens.

#### Beleid voor invasieve exoten

De door mensen veroorzaakte verspreiding van invasieve exoten is wereldwijd een belangrijke factor in de achteruitgang van biodiversiteit. De beleidsnota 'Invasieve exoten' (TWEDE KAMER 2007C) geeft invulling aan actiepunten over invasieve exoten die in het kader van het Biodiversiteitsverdrag zijn opgesteld. In 2009 is in het verlengde daarvan bij de Plantenziektkundige Dienst het Team Invasieve Exoten ondergebracht dat LNV adviseert over de mogelijke schadelijkheid van invasieve exoten en over denkbare maatregelen. Het team maakt gebruik van een (internationaal) netwerk van deskundigen. Uitgangspunt is de inspanningen vooral te richten op preventie van de vestiging van invasieve exoten. Afspraken met relevante sectoren en voorlichting zijn daarbij een belangrijk instrument. Zo werd in 2010 het Convenant Waterplanten ondertekend, dat onder andere vastlegt dat bepaalde uitheemse aquarium- of vijverplanten op termijn niet meer worden verkocht aan consumenten, vanwege het risico op verspreiding van deze planten in de natuur. Momenteel wordt ook op EU-niveau gewerkt aan een strategie over invasieve exoten.

#### Ecologische Hoofdstructuur

Naast soortgerichte maatregelen nemen gebiedsgerichte maatregelen een belangrijke plaats in in het biodiversiteitsbeleid. Kern van deze benadering is de Ecologische Hoofdstructuur (EHS), die werd gelanceerd in het Natuurbeleidsplan uit 1990 (TWEDE KAMER 1990; zie ook VAN ZADELHOFF & VAN DER ZANDE 1991, VAN DER ZANDE & HOOGEVEEN 1995). Sinds het Natuurbeleidsplan staat de realisatie van de EHS centraal in het binnenlandse natuur- en biodiversiteitsbeleid. De EHS moet bestaande natuurgebieden veiligstellen en ontsnipperen door te verbinden en door 'nieuwe natuur' te creëren (fig. 5). De realisatie van de EHS vordert gestaag. De EHS herbergt een relatief groot deel van de Nederlandse biodiversiteit; zo bleek 83% van de leefgebieden van de zeldzame soorten van vijf verschillende soortgroepen (vaatplanten, paddenstoelen, libellen, zweefvliegen en bijen) goed door de EHS te worden gedekt (JAGERS OP AKKERHUIS ET AL. 2007). De EHS blijkt ook duidelijk bij te dragen aan het afremmen van het biodiversiteitsverlies in Nederland (PLANBUREAU VOOR DE LEEFOMGEVING 2009). Zij wordt ook belangrijk geacht voor het weerbaarder maken van de Nederlandse natuur tegen klimaatverandering en andere milieu-invloeden. Immers, via het ecologische netwerk kunnen populaties beter overleven dan op geïsoleerde kleine 'eilanden' – de reservaten-aanpak van vóór de EHS.

Bij de realisatie van de EHS financiert het rijk grotendeels de aankoop, de inrichting en het beheer van de betreffende gebieden. Op basis van de 'Spelregels EHS' (zie TWEDE KAMER

2007A) en de globale EHS-kaart bepalen provincies om welke gebieden het precies gaat. Grondbeheerders kunnen gebruik maken van het 'Subsidiestelsel natuur- en landschapsbeheer' om EHS-gebieden te beheren conform bepaalde vastgelegde natuurdoelen.

#### Natura 2000 en de Natuurbeschermingswet

Het op de Vogelrichtlijn en Habitatrichtlijn gebaseerde Natura 2000 vormt de gebiedsgerichte benadering van de EU. Natura 2000-gebieden zijn geselecteerd op basis van het daar vóórkomen van bepaalde soorten en habitattypen en ze zijn er specifiek op gericht deze soorten in stand te houden. Ten opzichte van hun aandeel in de totale biodiversiteit (fig. 4a), vormen vogels en andere gewervelden een relatief groot deel van de Natura 2000-soorten (fig. 4c). Natura 2000-gebieden zijn onderdeel van de EHS. In totaal worden circa 165 gebieden aangewezen, waaronder een aantal gebieden in de Noordzee. De Natuurbeschermingswet (1998) regelt de aanwijzing, de bescherming (het bestaan van bepaalde activiteiten) en het beheer van Natura 2000-gebieden. Daarnaast kent de Natuurbeschermingswet de mogelijkheid van het aanwijzen van zogeheten beschermde natuurmonumenten. Ook bij de aanwijzing daarvan is de aanwezigheid van bepaalde waardevol geachte soorten vaak een argument.

#### Overige relevante beleidsterreinen

De mogelijkheden en onmogelijkheden voor biodiversiteit in Nederland worden voor een groot deel bepaald door landgebruik, beheer en milieu- en watercondities. Daar waar bijvoorbeeld bebouwing, wegen, intensieve landbouw of – in zee – bodemberoerende visserij aanwezig is zal er weinig plaats zijn voor dieren en planten. In die zin creëren ruimtelijk beleid, infrastructuurbeleid, landbouwbeleid en visserijbeleid belangrijke randvoorwaarden voor de ruimte die er voor biodiversiteit is. Hetzelfde geldt voor milieu- en waterbeleid, omdat milieu- en watercondities ook grote invloed hebben op biodiversiteit. Verschillende van deze beleidsterreinen zijn overigens met elkaar verweven. We stippen ze hier kort aan.

- Ruimtelijk beleid: Belangrijke instrumenten voor de wijze waarop Nederland ruimtelijk wordt ingericht zijn enerzijds de Nota ruimte (TWEDE KAMER 2004A) en andere structuurvisies en anderzijds de Wet ruimtelijke ordening (2008), de AMvB 'Algemene regels ruimtelijke ordening' (in ontwerp), provinciale ruimtelijke verordeningen en gemeentelijke bestemmingsplannen. Dit geheel is daarmee van invloed op de ruimtelijke kansen voor biodiversiteit. In de Nota ruimte is ook de indicatieve ligging van de EHS vervat.

- Infrastructuurbeleid: Infrastructuur draagt sterk bij aan versnippering van leefgebieden van soorten. Zo heeft Nederland de grootste snelwegendichtheid van Europa, gevolgd door België, Luxemburg en delen van Duitsland (PLANBUREAU VOOR DE LEEFOMGEVING 2010). Infrastructuurbeleid vindt in Nederland onder meer plaats op basis van de Nota ruimte, de Nota mobiliteit (MINISTERIE VAN V&W/MINISTERIE VAN VROM 2004), en de jaarlijkse 'Meerjarenprogramma's

infrastructuur, ruimte en transport' (vanaf 2008) (zie bv. MINISTERIE VAN V&W 2009, 2010) en tracébesluiten. Om knelpunten voor de natuur te beperken of op te heffen is verder het Meerjarenprogramma Ontsnippering (MINISTERIE VAN V&W ET AL. 2004) uitgebracht. Op basis daarvan worden bijvoorbeeld dassentunnels en ecoducten gerealiseerd.

- **Landbouwbeleid:** Landbouw neemt ongeveer tweederde van het Nederlandse landoppervlak in beslag. Eigen aan landbouw is dat de lokale omstandigheden zo worden beïnvloed dat de mogelijkheden voor gewassen of vee daar maximaal zijn. Tot voor kort betekende dat vaak dat landbouwgebieden minder interessant zijn voor de van nature aanwezige biodiversiteit. Zo wordt op basis van een verkennende studie geschat dat mogelijk minder dan 10% van de Nederlandse soorten in sterke mate afhankelijk is van deze gebieden (LAHR ET AL. 2005, 2007). Niettemin streven de EU en Nederland naar een meer duurzame landbouw; dat kan ook positief uitpakken voor biodiversiteit. In EU-verband zijn daarbij de hervormingen van het Gemeenschappelijk Landbouwbeleid van belang en op nationaal niveau onder meer de volgende nota's: 'Kiezen voor landbouw: een visie op de toekomst van de Nederlandse landbouw' (zie TWEEDE KAMER 2005B), 'Toekomstvisie op de veehouderij' (TWEEDE KAMER 2008A) en 'Duurzaam voedsel: naar een duurzame consumptie en productie van ons voedsel' (MINISTERIE VAN LNV 2009A). Meer specifiek bestaat er verder via het 'Subsidiestelsel natuur- en landschapsbeheer' de mogelijkheid voor boeren om natuur te beheren. Daarnaast bevatten de beleidsbrief Functionele agrobiodiversiteit (2004) en aanvulling (TWEEDE KAMER 2009A) acties om te bevorderen dat de landbouw meer profiteert van het nut van natuurlijke biodiversiteit, zoals bodemorganismen en natuurlijke plaagbestrijders.
- **Visserijbeleid:** Regelgeving voor visserij is hierboven aan de orde gekomen. Deze staat voor een belangrijk deel in het teken van het Gemeenschappelijk Visserijbeleid van de EU. Behalve voor overbevissing is er daarin ook aandacht voor ongewenste neveneffecten van visserij op het mariene ecosysteem. Binnen Nederland zelf bevat de nota 'Biodiversiteit werkt: voor natuur, voor mensen, voor altijd' (MINISTERIE VAN LNV 2008A) en bijbehorende uitvoeringsnota verschillende acties om meer rekening te houden met dit soort neveneffecten. Zo wordt bevorderd dat boomkorsvissers van andere visserijmethoden gebruik gaan maken, dat meer selectieve vormen van vistuig worden ontwikkeld en dat minder vis overboord wordt gegooid. Ook worden internationale inspanningen aangekondigd om bijvangst en verstoring van zeezoogdieren te beperken.
- **Milieubeleid:** Door menselijke activiteiten beïnvloedde milieucondities, zoals de aanwezigheid van toxische stoffen of meststoffen, kunnen een negatieve invloed hebben op de instandhoudingsmogelijkheden van soorten. Het klassieke milieubeleid, zoals het meest recent vastgelegd in het 'Vierde nationaal milieubeleidsplan' (2001) heeft veel bijgedragen aan het generiek verminderen van drukfactoren voor biodiversiteit. Zo zijn emissies van zwavel en fosfaat sterk teruggedrongen. Stikstofemissies zijn echter nog een hardnekkig knelpunt. Mede ter implementatie van Euro-

pese regelgeving zijn binnen Nederland onder meer doelen vastgelegd in de nota 'Erop of eronder: Uitvoeringsnotitie emissieplafonds verzuring en grootschalige luchtverontreiniging 2003' (zie TWEEDE KAMER 2003), in het derde en vierde 'Actieprogramma nitraatrichtlijn' (zie TWEEDE KAMER 2005A, 2009B) en, lokaal, maatregelen in het kader van het Investeringsbudget Landelijk Gebied (ILG). Voor reductie van ammoniakemissies in het bijzonder zijn vooral de 'Wet ammoniak en veehouderij', het 'Besluit ammoniakemissie huisvesting veehouderij' en het 'Besluit gebruik meststoffen' van belang. Daarnaast is er met het oog op de stikstofproblematiek in Natura 2000-gebieden een speciaal programma in ontwikkeling (zie TWEEDE KAMER 2010).

- **Waterbeleid:** Voor het beleid voor het zoete water is de Europese Kaderrichtlijn Water (KRW) van belang. Deze wil een goede ecologische status bereiken van grond- en oppervlaktewater. Ter implementatie daarvan is het Nationaal Waterplan (MINISTERIE VAN V&W ET AL. 2009), uitgebracht en zijn Stroomgebiedbeheersplannen voor Rijn, Maas, Schelde en Eems vastgesteld. Mede naar aanleiding van aanbevelingen van de Deltacommissie (DELTA-COMMISSIE 2008) probeert het waterbeleid ook meer in te spelen op klimaatverandering en de daarmee samenhangende dynamiek van het watersysteem. Daartoe kunnen ook acties worden gerekend voor herstel van zoet-zoutovergangen, zoals in het Volkerak-Zoommeergebied. Voor de Noordzee zal de Europese Kaderrichtlijn Marien (KRM) in Nederlands beleid worden geïmplementeerd. Daarnaast zijn veel ecosystemen in Nederland afhankelijk van specifieke grondwatercondities. De laatste decennia wordt veel aandacht besteed aan de achteruitgang van de biodiversiteit ten gevolge van de verlaging van grondwaterstanden en verandering van de grondwaterkwaliteit. Eerst via specifieke regelingen en later via de gebiedsgerichte maatregelen in het ILG wordt gestreefd naar substantiële vermindering van de verdroging.

#### RECENTE ONTWIKKELINGEN

Het voorgaande maakt duidelijk dat de bescherming van soorten en ecosystemen vanaf het begin centraal heeft gestaan in het biodiversiteitsbeleid. Ondertussen is het nadenken over de beste manier om de biodiversiteit in ons land te behouden doorgestaan. Juist nu de overheidsfinanciën weer onder druk staan wordt de vraag gesteld of het natuurbeleid nog steeds effectief is. Recente evaluaties concluderen dat de Ecologische Hoofdstructuur onverminderd een effectief instrument is om de biodiversiteit in ons land te behouden, als de ruggengraat voor de Nederlandse natuur (PLANBUREAU VOOR DE LEEFOMGEVING 2009, WERKGRÖEP IBO NATUUR 2010). Tegelijkertijd wordt geconcludeerd dat het huidige beleid de gestelde doelen wel dichterbij brengt, maar dat de voortgang beter kan. Aanbevolen wordt meer aandacht te besteden aan robuustheid en natuurlijke dynamiek van de EHS, de regelgeving eenvoudiger te maken en de economische waarde van biodiversiteit meer mee te laten wegen ('betalen voor ecosysteemdiensten').

Zowel internationaal als in Nederland krijgen economische waarde en het nut van biodiversiteit steeds meer aandacht. Ook het beleidsprogramma 'Biodiversiteit werkt:

voor natuur, voor mensen, voor altijd' bevat verschillende acties op dit gebied. Verder heeft Duitsland onlangs tezamen met de Europese Commissie de studie 'The economics of ecosystems and biodiversity' (TEEB) in gang gezet die de economische waarde van biodiversiteit en ecosystemen in kaart moet brengen (TEN BRINK ET AL. 2009). De hoofdboodschap van TEEB luidt dat de biodiversiteit en de daaraan verbonden ecosystemendiensten onder druk staan omdat er in het economisch verkeer geen waarde aan wordt toegekend. Dit leidt tot kosten die volgens TEEB bij onveranderd beleid oplopen tot 7% van het mondiale Bruto Nationaal Product in 2050. Het toekennen van waarde aan ecosystemendiensten in het economisch verkeer behoort dan ook tot de belangrijkste aanbevelingen van TEEB.

Het toekennen van waarde aan biodiversiteit en ecosystemendiensten vergt aanpassing van het financieel-economische instrumentarium van de overheid. Daarnaast zullen er ook aanpassingen noodzakelijk zijn in ons productie- en consumptiepatroon die niet door overheden kunnen worden afgedwongen. Dit betreft onder andere het verduurzamen van internationale handels- en productieketens (o.a. de handel in soja, palmolie, hout, vis en veen) en het bieden van handelingsperspectief aan consumenten door het certificeren van producten. Hierbij wordt nadrukkelijk ook behoud en duurzaam gebruik van de biodiversiteit buiten Nederland beoogd. De overheid stimuleert deze ontwikkeling, onder andere via het 'Initiatief duurzame handel'. Dit sluit aan op de maatschappelijke trend van een toenemende vraag naar verantwoorde producten en meer aandacht van consumenten voor de herkomst van producten.

Daarnaast leidt de toenemende wereldwijde schaarste aan natuurlijke hulpbronnen en de klimaatproblematiek ertoe dat overheid, bedrijfsleven, wetenschap en maatschappelijke organisaties elkaar opzoeken om te komen tot nieuwe oplossingen voor deze onderling samenhangende problemen. Het besef neemt toe dat ingrijpende innovaties in landbouw, visserij en industrie noodzakelijk zijn en er een omschakeling nodig is van een economie die gebaseerd is op fossiele grondstoffen naar een economie die gebaseerd is op wat de natuur kan leveren. Deze overgang naar een 'bio-based economy' kan ertoe leiden dat de druk op de biodiversiteit nog verder toeneemt. Maar de ontwikkeling kan ook worden aangegrepen om de druk op de biodiversiteit

aanzienlijk te verminderen en tegelijkertijd een bijdrage te leveren aan welvaart en welzijn. Om deze ontwikkelingen in een goede richting te sturen is van belang dat biodiversiteit en biomassa primair worden gebruikt voor hoogwaardige toepassingen en niet voor laagwaardige toepassingen die een groot beslag op de ruimte leggen, zoals voor energievoorziening. Dit is dan ook één van de aandachtspunten van de taskforce 'Biodiversiteit en natuurlijke hulpbronnen' die in 2011 een langetermijnvisie voor het biodiversiteitsbeleid moet presenteren. De taskforce werd in het kader van het beleidsprogramma ingesteld, nadat eerder leiders uit het Nederlandse bedrijfsleven de overheid hadden opgevoerd meer aandacht te besteden aan de relatie duurzaamheid en biodiversiteit.

Voor Nederland ligt het bij al deze ontwikkelingen voor de hand dat burgers en consumenten het beleid zullen moeten dragen, omdat biodiversiteit uiteindelijk ten dienste staat van de maatschappij. Communicatie en educatie vormen dan ook een belangrijk element van het beleidsprogramma 'Biodiversiteit werkt: voor natuur, voor mensen, voor altijd'. Mede in verband hiermee hebben overheden, bedrijfsleven en non-gouvernementele organisaties verschillende activiteiten ontplooid in het kader van de communicatieacties 'Countdown 2010' en de 'Coalitie voor biodiversiteit'.

Terugkijkend op de ontwikkeling van biodiversiteitsbeleid, internationaal en nationaal, kunnen we samenvattend zeggen dat de problematiek aanzienlijk is verbreed van de zorg voor bepaalde soorten of gebieden naar de zorg voor het hele spectrum aan levensvormen in de context van een duurzame ontwikkeling en een internationaal 'eerlijk delen'. Daarbij markeerde in Nederland zelf het Natuurbeleidsplan (TWEDE KAMER 1990) een moment waarop de *planet*-kant nog centraal stond. Met de komst van de nota 'Natuur voor mensen, mensen voor natuur' (MINISTERIE VAN LNV 2000) vond een herijking plaats, waarbij ook de *people*-kant meer nadruk kreeg. Ten slotte werd in de nota 'Biodiversiteit werkt: voor natuur, voor mensen, voor altijd' (MINISTERIE VAN LNV 2008A) ook de *profit*-kant van biodiversiteit verder verankerd. Tegelijk werd ook duidelijk dat verschillende andere beleidsterreinen relevant zijn voor behoud en duurzaam gebruik van biodiversiteit. Biodiversiteit is kortom een onlosmakelijk en vitaal element van een duurzame samenleving.

## HOOFDSTUK 11 BIODIVERSITEIT EN DE TERREINBEHERENDE ORGANISATIES

BART F. VAN TOOREN  
BERRY LUCAS

Het overgrote deel van de in Nederland voorkomende soorten komt in natuurgebieden voor, sommige soorten zijn er zelfs vrijwel toe beperkt. Vrijwel alle Nederlandse milieus zijn immers in de natuurgebieden te vinden, een enkele uitzondering daar gelaten. Natuurgebieden worden in het algemeen beheerd door de terreinbeherende organisaties, en zij hebben dus een aanzienlijke verantwoordelijkheid voor het behoud van een groot deel van onze biodiversiteit. In dit hoofdstuk komt de relatie tussen biodiversiteit, natuurgebieden, terreinbeheerders en beheer aan bod. Hierbij is ook ruim aandacht voor enkele recente veranderingen in het natuurbeheer.

### BIODIVERSITEIT IN NATUURGEBIEDEN

De vraag welk deel van de Nederlandse soorten uitsluitend in natuurgebieden voorkomt is moeilijk nauwkeurig te beantwoorden. De vraag lijkt al eenvoudiger als we ons beperken tot stabiele populaties. Veel soorten worden verspreid waargenomen maar hebben uitsluitend in natuurgebieden grote en stabiele populaties, zoals veldkrekel *Gryllus campestris*, adder *Vipera berus* en lavendelhei *Andromeda polifolia* (fig. 1). We weten dat een vrij groot aantal biotopen thans (vrijwel) uitsluitend nog in natuurgebieden aanwezig is. Voorbeelden zijn onder andere hoogvenen, natte heides, duinbiotopen, kalkgraslanden en blauwgraslanden. Er is echter nog nooit onderzocht hoeveel soorten uitsluitend nog in de natuurgebieden levensvatbare populaties hebben, maar dat zullen er ongetwijfeld veel zijn. Het behoeft geen betoog dat het daarbij vooral gaat om de in Nederland (zeer) zeldzame soorten. Bij de 450 nog in ons land aanwezige plantensoorten van de Rode Lijst lijken naar schatting ten minste 300 soorten vooral of uitsluitend in de natuurgebieden aanwezig te zijn, wederom de incidentele en tijdelijke vondsten buiten beschouwing latend. Enkele voorbeelden zijn kleine veenbes *Vaccinium oxycoccos*, alle soorten gentianen, vlozegge *Carex pulicaris* en blonde zegge *Carex hostiana*. Dat betekent dat ten minste 20% van in Nederland in het wild voorkomende plantensoorten vrijwel uitsluitend nog in natuurgebieden is aan te treffen. Mogelijk wijkt dit percentage voor andere planten- of diergroepen niet veel af. Voor een ongetwijfeld veel hoger percentage soorten zal gelden dat in natuurgebieden de belangrijkste bolwerken van de soorten worden aangetroffen.

Soorten die kenmerkend zijn voor het stedelijk gebied vormen een uitzondering. Verscheidene warmteminnende soorten, nieuwkomers uit het zuiden en exoten zijn vooral te vinden in stedelijke en ruderaal milieus en relatief weinig in natuurgebieden (bv. DE KNEGT & BREKELMANS 2009, MABELIS ET AL. 2010, SMIT & REEMER 2009, TAMIS ET AL. 2005).

### VOORTSCHRIJDENDE ACHTERUITGANG

Het is helaas te verwachten dat het relatieve belang van natuurgebieden voor de Nederlandse biodiversiteit de komende decennia eerder toe dan af zal nemen (PLANBUREAU VOOR DE LEEFOMGEVING 2009). De biodiversiteit buiten natuurgebieden

gaat namelijk hard achteruit. Een belangrijke oorzaak daarvoor is de huidige kaalslag in het landelijke gebied. De nog steeds voortdurende afname van de biodiversiteit in Nederland beperkt zich niet alleen tot de landbouwgronden. De teruggang hangt ook samen met de afname van overhoekjes, struwelen, houtwallen, sloten, elzensingels en andere kleine landschapselementen, een afname die is ingezet door de ruilverkavelingen vanaf de jaren 1950 en 1960 en die nog steeds doorgaat. Juist de afgelopen 30 jaar is ook nog eens een enorme afname aan variatie in bijvoorbeeld de bermen van wegen te constateren (SÝKORA ET AL. 2002). Lange tijd vormden bermen nog een refugium voor veel soorten maar door het beheer van bermen niet meer uit te voeren of bermen juist te klepelen of te maaien zonder afvoer van het gewas zijn veel bermen gereduceerd tot groenstroken zonder enige variatie. Voor Zuid-Limburg is dit dramatische beeld recent pijnlijk duidelijk in beeld gebracht (WALLIS DE VRIES ET AL. 2008), maar elders is dit beeld niet beter. Deze algehele nivellering heeft met name voor de fauna dramatische gevolgen gehad. In zijn algemeenheid kan gezegd worden dat het juist de gemeenten zijn die te veel steken laten vallen, de goede uitzonderingen niet te na gesproken. De bermen van Rijkswaterstaat lijken nog een positieve uitzondering te vormen. Zo is recent aangetoond dat met name van de bodembewonende insecten en spinnen waarschijnlijk het merendeel van de Nederlandse soorten nog in rijksbermen voorkomt (NOORDIJK ET AL. 2009).

De natuurbescherming stelde zich in het verleden vooral tot doel om bijzondere soorten en levensgemeenschappen te behouden of te herstellen, maar thans moet geconstateerd worden dat ook veel tot voor kort algemene soorten voor hun behoud zijn aangewezen op natuurgebieden. De terreinbeheerders hebben dus ook voor deze soorten een verantwoordelijkheid gekregen. Herstel van de diversiteit in het landelijk gebied is dan ook één van de belangrijkste opgaven voor de toekomst. Het is voor behoud van biodiversiteit in Nederland niet voldoende om een volwaardige Ecologische Hoofdstructuur (EHS), die de natuurgebieden moet verbinden, te realiseren. Een goede EHS kan alleen maar functioneren in een gezond en gevarieerd landelijk gebied. Bovendien zijn soorten als steenuil *Athene noctua* en kerkuil *Tyto alba*, huiszwaluw *Delichon urbicum* en boerenzwaluw *Hirundo rustica* zelfs grotendeels afhankelijk van dat landelijk gebied. Belangrijke opgaven voor de toekomst van de biodiversiteit in ons land liggen dus zowel binnen als buiten de natuurgebieden.

### NATUURBEHERENDE INSTANTIES

De definitie van natuur is voor een ieder heel verschillend. Terwijl voor veel Nederlanders agrarisch beheerde groene graslanden en stadsparken ook al natuur zijn, betreft dat voor anderen die gronden die beleidsmatig de hoofdfunctie natuur hebben, of alleen zeer ongerepte gebieden als de oostkant van Schiermonnikoog. Het totale areaal aan natuur in Nederland is door dit ontbreken van een heldere definitie niet precies bekend. Op het totale oppervlakte van



**Figuur 1**

Enkele soorten die in Nederland vrijwel beperkt zijn tot natuurgebieden.

- a. Moeraswolfsklauw  
*Lycopodiella inundata*
- b. Lavendelhei  
*Andromeda polifolia*
- c. Heiderenspin  
*Philodromus histrio*
- d. Veldkrekel  
*Gryllus campestris*
- e. Koraaljuffer  
*Ceriagrion tenellum*
- f. Adder  
*Vipera berus*
- g. Boomarter  
*Martes martes*
- h. Grauwe klauwier  
*Lanius collurio*
- i. Broos vuurzwammetje  
*Hygrocybe belobia*
- j. Zilveren maan  
*Boloria selene*





Nederland van 41.543 km<sup>2</sup> geeft het Centraal Bureau voor de Statistiek aan dat er momenteel 4840 km<sup>2</sup> bos en natuurlijk open terrein is, waarvan 3447 km<sup>2</sup> bos ([www.compendium-voordefeefomgeving.nl](http://www.compendium-voordefeefomgeving.nl)). Bij deze 4840 km<sup>2</sup> is echter grasland en open water (inclusief de zee op het Nederlandse deel van het Continentaal Plat) niet meegerekend. In totaal beheren de natuurbeschermingsorganisaties naar schatting circa 100.000-150.000 ha grasland. Het areaal aan open water dat als natuur gezien mag worden is te zeer aan discussie onderhevig om zinvol oppervlakten te noemen. Zeker is dat veel waterrijke gebieden min of meer hoge natuurwaarden bezitten en soms ook beleidsmatig tot natuur gerekend worden, zoals de wateren die tot het Natura 2000-netwerk gerekend worden. Voorbeelden zijn delen van de Noordzee, de Waddenzee, en veel meren en plassen. In figuur 2 en 3 wordt een doorsnede gegeven van de Nederlandse natuurgebieden.

Het beheer van natuur is in Nederland toevertrouwd aan een groot aantal organisaties. Het gaat onder meer om de grote natuurbeschermingsorganisaties Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten en de 12 provinciale Landschappen. Daarnaast beheren nog veel grote of kleinere organisaties natuur, zoals Stichting Het Goois Natuurreservaat, Stichting Het Nationale Park De Hoge Veluwe en Stichting Twickel. Ook zijn er veel particulieren die landgoederen beheren, agrariërs die aan agrarisch natuurbeheer doen, etc. Al met al een bonte verscheidenheid aan beheerders. Het versnipperde eigendom wordt treffend geïllustreerd door het gegeven dat er ruim 1250 particuliere Nederlandse bouseigenaren zijn met meer dan 5 ha bos; in totaal bezitten zij ongeveer 52.000 ha bos. Een belangrijke oorzaak voor het bestaan van deze diversiteit is wellicht vooral dat in ons land natuur en cultuur zo met elkaar verweven zijn, dat veel natuurgebieden feitelijk (restanten van) cultuurlandschappen van weleer zijn.

Veelal is natuur- of bosbeheer het primaire doel voor de beheerde gebieden, maar er zijn ook veel 'natuurgronden' die een andere primaire of nevenschiktelijke doelstelling kennen. Te denken valt bijvoorbeeld aan het Ministerie van Defensie die grote militaire oefenterreinen beheert in onder andere enkele grote heide- en stuifzandgebieden, aan waterleidingbedrijven die met name in de kuststrook belangrijke duingebieden beheren en aan Rijkswaterstaat die veel grond bezit en beheert zoals bermen en de kuststrook, maar ook veel open water in bezit heeft. Op gronden met agrarisch natuurbeheer, waar bijvoorbeeld vaak inspanningen voor weidevogels worden geleverd, geldt feitelijk landbouw als hoofddoelstelling.

### BEHEER VAN NATUURGEBIEDEN

Het natuurbeheer bij de grote terreinbeherende organisaties Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten en de provinciale Landschappen is in essentie niet heel verschillend. Bij Natuurmonumenten zijn de uitgangspunten vastgelegd in een hier kort besproken 'Doelstellingennota' (kader 1), voor Staatsbosbeheer en de provinciale Landschappen zijn deze uitgangspunten niet wezenlijk anders. Die sterke overeenkomsten gelden ook voor de praktische uitvoering van het beheer. Dat beheer is in kader 2 geïllustreerd voor de 12 provinciale Landschappen maar dat had in grote lijnen ook zo geschreven kunnen zijn voor Staatsbosbeheer of Natuurmonumenten. Het enige belangrijke verschil tussen de par-

ticuliere organisaties als Natuurmonumenten en de provinciale Landschappen enerzijds en Staatsbosbeheer anderzijds is dat de laatste een verzelfstandigd onderdeel is van de Rijksoverheid, waarvoor wettelijk is vastgelegd dat behalve natuurbescherming ook recreatie en bosbouw tot de taken behoren.

### RECENTE VERANDERINGEN

De laatste 20 jaar is het natuurbeheer en -beleid aan sterke veranderingen onderhevig. Zeven belangrijke ontwikkelingen worden hier aangestipt: 1. veranderingen door het internationale natuurbeleid, 2. de opkomst van natuurontwikkeling, 3. toegenomen kennis van herstelbeheer, 4. omgaan met klimaatverandering, 5. de opkomst van exoten, 6. meer aandacht voor dynamiek en 7. aandacht voor meer groepen van organismen. Op het sinds het verschijnen van het Natuurbeleidsplan in 1990 (MINISTERIE VAN LNV 1990) sterk veranderde natuurbeleid in Nederland is reeds in het voorgaande hoofdstuk ingegaan.

#### Natura 2000

Bij de grote veranderingen in de jaren 1990 van het nationale natuurbeleid speelden internationale criteria nauwelijks een rol. Geleidelijk wonnen echter de door de Europese Unie in 1979 respectievelijk 1993 vastgestelde Vogel- en Habitatrichtlijn sterk aan invloed. Beide richtlijnen, tegenwoordig veelal aangeduid met 'Natura 2000', richten zich op de bescherming van internationaal relevante habitats en soorten. Kreeg enkele jaren geleden vooral de bescherming van soorten (denk aan zeggekorfslak *Vertigo moulinsiana* en hamster *Cricetus cricetus*) publicitair veel aandacht, thans staat vooral de doorwerking van het beleid voor de in het kader van deze richtlijnen te beschermen gebieden volop in de aandacht. Een belangrijk onderdeel hiervan vormen de volgens Nederlands beleid verplicht op te stellen beheerplannen voor de betreffende gebieden. De discussie over de inhoud van deze beheerplannen vormt met het oog op de ontwikkeling van de biodiversiteit in ons land op het moment één van de belangrijkste onderdelen van de discussie tussen beheerders en overheden. Deze beheerplannen beperken zich formeel tot de via Natura 2000 te beschermen habitats en soorten. Een pijnlijk gevolg van het belang dat aan deze internationaal belangrijke waarden wordt gehecht, is dat deze in het natuurbeleid veel meer aandacht krijgen dan de habitats en soorten die niet internationaal van belang worden geacht. Een voorbeeld is dotterbloemhooiland dat in Europa weliswaar een sterk bedreigde levensgemeenschap is geworden, maar dat niet als te beschermen habitat is aangewezen via Natura 2000 en dus in Nederland onherroepelijk minder aandacht voor behoud en herstel dreigt te krijgen.

In totaal zijn 162 grote en soms ook kleinere natuurgebieden in Nederland beschermd via Natura 2000 (JANSSEN & SCHAMINÉE 2009). Natura 2000 richt zich primair op behoud van de huidige waarden, maar voor ontwikkeling van gebieden is maar weinig ruimte. Een beheerder wordt in de aangewezen gebieden geacht zorg te dragen voor de instandhouding van bepaalde habitats en/of soorten. Welke habitats dit zijn en in welke aantallen de soorten dienen voor te komen wordt aangegeven in de zogenaamde doelendocumenten

► **Figuur 2**  
Enkele natuurgebieden in Nederland.

- a. Ameland – It Fryske Gea
- b. Terschelling – Staatsbosbeheer
- c. Breebaart – Het Gronings Landschap
- d. Hullenzand – Natuurmonumenten
- e. Zuidlaardermeergebied – Het Drentse Landschap
- f. Millingerwaard – Staatsbosbeheer
- g. Junner Koeland – Staatsbosbeheer
- h. Kootwijkerzand – Staatsbosbeheer



(MINISTERIE VAN LNV 2006) en vervolgens in de beheerplannen. Deze worden formeel vastgelegd en kennen ook een inspraakprocedure.

De oorzaken voor de achteruitgang van soorten liggen veelal buiten de natuurgebieden. Traditionele factoren als buiten de gebieden veroorzaakte veranderingen in waterhuishouding en te hoge stikstofdeposities eisen nog steeds hun tol, maar er zijn ook tal van andere factoren aanwijsbaar. Zo wordt bijvoorbeeld het broedsucces van de visdief *Sterna hirundo* in het IJsselmeer sterk negatief beïnvloed door de intensieve visserij in dit gebied. Dergelijke externe factoren krijgen beleidsmatig wel veel aandacht, maar helaas garandeert dat niet

dat er ook daadwerkelijk maatregelen worden getroffen. Zo vormt verdroging nog steeds één van de belangrijkste knelpunten in veel natuurgebieden, ondanks de vele afspraken die hierover gemaakt zijn, zelfs in de Tweede Kamer. Momenteel verkeert ruim 90% van de gebieden die bescherming genieten via Natura 2000 in een onvoldoende 'staat van instandhouding' ([www.compendiumvoordeleefomgeving.nl](http://www.compendiumvoordeleefomgeving.nl)), hetgeen betekent dat de natuurwaarden waarvoor het gebied is beschermd onvoldoende overlevingskansen hebben. Ook voor de aangewezen Habitatrichtlijnsoorten en broedvogelsoorten verkeert respectievelijk ruim 80% en ruim 60% in een onvoldoende staat van instandhouding



◀ **Figuur 3**  
Enkele natuurgebieden in Nederland.

- a. Wormer- en Jisperveld – Natuurmonumenten.
- b. Oostvoorne – Het Zuid-Hollands Landschap.
- c. Bovenste Polder onder Wageningen – Staatsbosbeheer.
- d. Blauwe Kamer – Het Utrechts Landschap.
- e. Landgoed Waardenburg en Neerijnen – Geldersch Landschap en Geldersche Kastelen.
- f. Het Zwin – Het Zeeuws Landschap.
- g. De Hamert – Het Limburgs Landschap.
- h. Vrakelberg – Staatsbosbeheer.

(fig. 4). Voor een verbetering van deze situatie zullen in veel gevallen ingrijpende maatregelen op landschapsschaal noodzakelijk zijn.

#### Natuurontwikkeling

De veranderingen in zowel het nationale als het internationale beleid voor natuurbeheer hebben grote gevolgen gehad voor het beheer. Een voorbeeld hiervan is de enorme toename van de aandacht voor 'natuurontwikkeling': het ontwikkelen van natuur vanuit (veelal) landbouwgrond. In nog geen 20 jaar is natuurontwikkeling een compleet ingeburgerd en zeer belangrijk begrip geworden (fig. 5). De om-

vorming van landbouwgronden naar natuur kan als één van de grootste successen van het hedendaagse natuurbeheer worden bestempeld. Natuurontwikkeling vindt plaats op zeer uiteenlopende schaal, variërend van zeer grootschalig zoals bijvoorbeeld in het vroege voorbeeld 'Plan Goudplevier' in Drenthe (PRENTZ 2004, VAN TOOREN ET AL. 2004) en recenter in de herinrichting van het complete eiland Tiengemeten (ZH). Anderzijds zijn er ook veel voorbeelden van veel kleinschaligere inrichting waarbij vaak eerst zorgvuldig is nagegaan waar hoge botanische potenties lagen. Een evaluatie van de bij natuurontwikkeling vaak toegepaste ontgrondingen op de zandgronden liet zien dat ontgroning

inderdaad zeer kansrijk kan zijn voor herstel van bijzondere natuur, maar dat dit alleen haalbaar is als er zowel sprake is van zorgvuldig vooronderzoek naar de optimale wijze van ontgronding alsmede van een zeer zorgvuldige uitvoering (BEKKER 2009, BEKKER ET AL. 2009). Regelmatig wordt dan de terugkeer van veel bijzondere plantensoorten geconstateerd. In faunistisch opzicht blijven de resultaten van natuurontwikkeling veelal nog wat achter (bv. BOUWMAN ET AL. 2004). De grootste botanische successen zijn bij natuurontwikkeling tot nu toe vooral behaald in de terugkeer van bijzon-

dere pioniersoorten als draadgentiaan *Cicendia filiformis* en wijdbloeiende rus *Juncus tenageia*, soorten die overigens in veel gevallen na enige jaren weer zullen verdwijnen. Soorten van oude, stabiele situaties in zeer bijzondere gradiëntmilieus treden na natuurontwikkeling nog veel minder vaak op. Toch zijn er ook voorbeelden van relatief kleinschalige projecten waar zeer bijzondere milieus zijn ontstaan met ook tal van soorten die we vaak associëren met deze oudere stadia, bijvoorbeeld bij herstel van blauwgraslandachtige milieus in de Gelderse Achterhoek (JANSEN ET AL. 2008).

## KADER 1

## DOELSTELLINGENKEUZE BIJ NATUURMONUMENTEN

Vereniging Natuurmonumenten ziet het, evenals de andere terreinbeherende natuurbeschermingsorganisaties, als haar taak om de diversiteit in haar gebieden zo goed mogelijk te behouden of te herstellen. Biodiversiteit is dus een belangrijk onderdeel van het natuurbehoud en natuurbeheer is het middel om dat doel te bereiken. De leidraad voor het beheer van de Vereniging wordt gevormd door de in 1993 vastgestelde nota 'Het beheer van de terreinen van de Vereniging Natuurmonumenten' (NATUURMONUMENTEN 1993). De doelstellingennota stelt in het beheer voor de gebieden het landschap centraal. De nota formuleert het als volgt: 'De centrale doelstelling wordt nagestreefd door het behouden, herstellen en ontwikkelen van een zo groot mogelijke verscheidenheid aan landschappen, met de daarin voorkomende soorten. Deze verscheidenheid is naar de huidige inzichten de beste waarborg voor een grote verscheidenheid aan soorten.'

Bij de genoemde verscheidenheid aan landschappen gaat het om die landschappen en levensgemeenschappen die voor Nederland als kenmerkend kunnen worden beschouwd. De nota besteedde verder niet veel aandacht aan het woord 'kenmerkend' omdat dat als voldoende duidelijk werd beschouwd. Bij nader inzien valt daar toch wel wat op af te dingen (zie paragraaf 'Een veranderend landschap' in dit hoofdstuk).

Hessels & Van Tooren (1995) gaan uitgebreid in op de in de doelstellingennota genoemde ecologische uitgangspunten waarmee in het beheer rekening moet worden gehouden. Op basis van deze uitgangspunten en overwegingen zijn in de doelstellingennota drie beheerstrategieën voorgesteld. Deze strategieën zijn gericht op het beheer van het natuurlijke cultuurlandschap, het halfnatuurlijke landschap en het nagenoeg natuurlijke landschap.

1. *Nagenoeg natuurlijke landschappen*

Deze strategie past het best in natuurgebieden die een grote en aaneengesloten oppervlakte beslaan, waar natuurlijke processen, waaronder landschapsvormende processen, optreden of weer kunnen gaan optreden (bv. de oostkant van Schiermonnikoog of een uitgestrekt bos- en heidelandchap op de Veluwe), en waar niet meer ingegrepen wordt in de natuurlijke successie, eventueel na inrichtingsmaatregelen zoals het vormen van open plekken.

2. *Halfnatuurlijke landschappen*

Deze strategie past het best in gebieden waar openheid in het landschap gewenst is, maar waar die zonder actief mense-

lijk ingrijpen (maaien, plaggen) zou verdwijnen. Deze strategie is bedoeld voor het behouden, herstellen en ontwikkelen van bijvoorbeeld heidevelden en allerlei typen schraalgraslanden, zoals in beekdalen. Je zou kunnen zeggen dat het landschap hier min of meer door de natuur bepaald is en dat de mens thans door actief ingrijpen tracht dat te behouden.

3. *Cultuurlandschappen*

Deze strategie is bedoeld voor het behouden en herstellen van oude agrarische landschappen, weidevogelgebieden, landgoederen, parken en buitenplaatsen en dergelijke. De mens bepaalt hier de patronen en elementen in het landschap en behoudt deze vanwege de hoge cultuurhistorische waarde die tevens gepaard gaat met een hoge natuurwaarde. Bij cultuurlandschappen wordt gesteld dat het vroegere menselijke gebruik juist heeft geleid tot de huidige waarde, en dat dat menselijk gebruik zo goed mogelijk behouden dient te blijven.

Deze drie landschappen zijn uiteraard 'ideaalbeelden'; in de praktijk komen tussenvormen en combinaties veel voor. De toelichting op de beheerstrategieën beperkt zich tot de natuuraspecten, recreatie wordt hierin bijvoorbeeld niet uitgewerkt. De drie strategieën zijn rond 1995 nader uitgewerkt in twee vervolgdOCUMENTEN en vervolgens is voor alle gebieden van Natuurmonumenten in een apart document (NATUURMONUMENTEN 1996) aangegeven volgens welke strategie zij beheerd dienden te worden.

De in 1993 vastgestelde doelstellingennota was een duidelijk 'kind van zijn tijd'. Dat blijkt onder andere uit de aandacht die er was voor de ontwikkelingen van nagenoeg natuurlijke landschappen, een filosofie die duidelijk was geënt op het in 1990 verschenen Natuurbeleidsplan. Opvallend is ook dat de Doelstellingennota in hoge mate 'intern was georiënteerd'. Essentie was het beheer van de gebieden van de Vereniging en, hoe onwaarschijnlijk dat nu ook mag klinken, de Ecologische Hoofdstuctuur kreeg daarbij nauwelijks aandacht. Ook maatschappelijke trends die van belang konden zijn voor het natuurbeheer en natuurbeleid kregen in de nota niet of nauwelijks een plek. Op een aantal punten moet de nota dan ook als verouderd worden beschouwd en een herziening is momenteel in voorbereiding. De kernfilosofie van de nota staat echter nog steeds recht overeind.



Natuurmonumenten

## DIVERSITEIT AAN LANDSCHAPPEN IS DIVERSITEIT AAN NATUUR

In elke provincie in Nederland is een particuliere terreinbeherende organisatie actief: het provinciale Landschap. Op één na zijn ze in de jaren 1920 en 1930 opgericht toen de ontginningen een hoge vlucht namen en er veel gebieden veiliggesteld moesten worden. Anno 2010 hebben de gezamenlijke Landschappen ruim 800 terreinen en 100.000 hectare aan natuurgebieden in bezit. In totaal steunen circa 300.000 betalende beschermers of donateurs de Landschappen. Om natuurterreinen te kunnen aankopen en beheren zijn de landschappen echter ook afhankelijk van overheids-subsidies en sponsors.

Alle Landschappen zijn op provinciaal niveau actief met natuurbeheer en -ontwikkeling en het behoud van de dikwijls daarmee samenhangende cultuurhistorie, en het betrekken van het publiek bij deze activiteiten. De 12 zelfstandige Landschappen, samenwerkend binnen de koepel 'de12Landschappen', hebben elk een eigen regionale identiteit en een daarmee samenhangende unieke positie.

### Doelstellingen en beheerkeuzen

Provinciale Landschappen stellen zich ten doel om natuur- en landschapswaarden te behouden en te bevorderen. Centraal staat het behoud en herstel van natuurterreinen met zo optimaal mogelijke omstandigheden voor flora en fauna, te bereiken door inrichting en beheer. Daarnaast is er een sterke oriëntatie op het behoud van gebouwd erfgoed als onderdeel van het landschap. Hoewel de afzonderlijke provinciale Landschappen veel overeenkomsten hebben, zijn er duidelijke verschillen in benadering en aanpak. Dit komt onder meer door de geografische karakteristieken per provincie, zoals de bevolkingsdichtheid, de vraag om recreatiemogelijkheden of het aandeel cultuurhistorisch erfgoed dat in bezit is. Bovendien verschillen de drie met de provinciale Landschapsbeheerstichting gefuseerde Landschappen (Landschap Noord-Holland, Landschap Overijssel en Brabants Landschap) qua doelstelling en in operationele zin van de overige Landschappen vanwege hun actieve ondersteuning van natuur- en landschapsbeheer bij particulieren en gemeenten.

Provinciale Landschappen staan voor dezelfde afwegingen als andere beheerders bij het vaststellen van doelen. Feit is dat provinciale Landschappen in vergelijking met Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer in het algemeen minder grote aaneengesloten bezittingen hebben die zich lenen voor natuurlijke landschapsvormende processen. Maar de provinciale Landschappen vervullen een belangrijke rol bij de veiligstelling van bestaande natuur en de realisering van de Ecologische Hoofdstructuur (EHS) en door deze aaneenschakeling ontstaan ook bij de Landschappen gebieden met grotere oppervlaktes. Daarmee worden ook door Landschappen beheerde terreinen onderdeel van grootschalige, dynamische 'oernatuur', zoals rivieroever, getijdennatuur in de benedenrivieren en beekdalen. Natuurontwikkeling kan bij uitstek helpen bij het realiseren van allerlei andere functies zoals verbetering van waterkwaliteit, waterberging en versterking van leefbaarheid van stad en platteland. Bij natuurontwikkeling wordt echter zo veel mogelijk voortgebouwd op de

aanwezigheid van historische verkavelingspatronen, houtwallen en andere karakteristieke landschapselementen.

### Natuur en landschap dichtbij

Provinciale Landschappen leggen een sterke focus op de regionale identiteit van het landschap; ze richten zich daarbij vooral op de burger in de eigen provincie, vanuit het devies 'natuur en landschap dichtbij'. De wordingsgeschiedenis van de natuur en het cultuurlandschap zijn vaak leidend bij de ontwikkeling en het beheer van terreinen. Immers, het eeuwenlange landgebruik heeft bijgedragen aan de landschappelijke diversiteit en daarmee de verscheidenheid aan flora en fauna. Dit geldt vooral voor soorten die profiteren van een gericht patroonbeheer en/of voordeel hebben van menselijk handelen. De biodiversiteit wordt dan ook optimaal gediend door een goed samenspel tussen vorm en functie van het landschap en de daarin aanwezige natuurlijke en landschappelijke elementen. De cultuurhistorie ligt vaak aan de basis van het gevoerde beheer, zoals maai- en beweidingsregiems, het toepassen van de potstal met gesloten kringloop van voer, mest en gewas, het inzetten van runderen, gescheperde schaapskudden, oude akker-teelten, griendwerk, instandhouding van boomgaarden, etc.

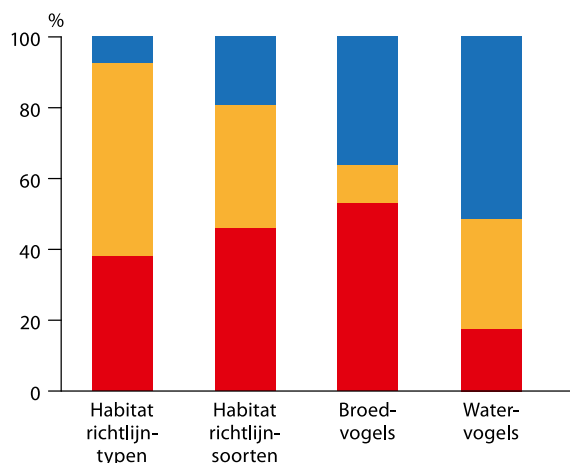
### Werken aan biodiversiteit op vele fronten

In de natuurterreinen van provinciale Landschappen wordt op eenzelfde wijze over natuurbeheer gedacht als in kader 1 voor Natuurmonumenten is weergegeven. Ook spelen vanzelfsprekend de zelfde randvoorwaarden en problemen. Het gangbare beheer van natuurterreinen is in de regel niet gericht op individuele soorten maar op leefgemeenschappen. Dat neemt niet weg dat we soorten die icoon zijn voor het herstel van de natuur verwelkomen. Provinciale Landschappen hebben de afgelopen jaren effectief gebruik gemaakt van rijksbudget dat is vrijgemaakt om de biotoop te verbeteren in weidevogelreservaten. En met de financiële impuls van het nieuwe leefgebiedenbeleid konden projecten gefinancierd worden waarmee soorten geholpen worden, zoals het schonen van eilandjes voor broedvogels, voorzieningen voor vogels in historische gebouwen, aanpassing van bosranden voor vlinders en herstel van kwetsbare natuurgebieden. Landschappen met een landschapsbeheerpoot hebben nog eens extra mogelijkheden om maatregelen in het landelijk gebied te initiëren voor soorten als steenuil *Athene noctua*, das *Meles meles*, knoflookpad *Pelobates fuscus* en kamsalamander *Triturus cristatus*. Met Europese LIFE-subsidies werden en worden de habitats van Europees beschermde soorten in Natura 2000-gebieden van diverse provinciale Landschappen verbeterd: bijvoorbeeld voor weide- en moerasvogels als roerdomp *Botaurus stellaris* en purperreiger *Ardea purpurea*, flora en de noordse woelmuis *Microtus oeconomus*.

Al met al laten de provinciale Landschappen bijzondere staaltjes van biodiversiteit dicht bij ieders huis zien, met voor elke provincie kenmerkende flora en fauna. De Landschappen zien het als opdracht om mensen te verbinden met natuur in de nabije omgeving, en bieden hen de gelegenheid hier zelf een steentje aan bij te dragen.

**Figuur 4**  
De staat van instandhouding voor de verschillende op Europees niveau beschermde habitatrichtlijntypen en -soorten, en broed- en watervogels.

■ Gunstig  
■ Matig ongunstig  
■ Zeer ongunstig



Natuurontwikkeling vindt veelal plaats in gebieden die als verbindingzone moeten dienen tussen bestaande natuurgebieden. Verbinding van natuurgebieden is vooral vaak op de langere termijn onontbeerlijk, bijvoorbeeld voor het vergroten van genetische variatie in een populatie of voor het bieden van kansen op herkolonisatie van gebieden door soorten. Een regelmatig terugkerende discussie in het natuurbeleid is of het voor een duurzaam behoud van biodiversiteit beter is om te zorgen voor goede verbindingzones tussen gebieden of te zorgen voor vergroting van gebieden waardoor het beter mogelijk is om de interne condities te optimaliseren, daarbij gesteund door een bufferende werking van de randen. In de praktijk blijken voor het verkrijgen van duurzame populaties van zeldzame en bedreigde soorten zowel vergroting als verbinding van belang te zijn. Daarbij is vergroting vaak primair een kortetermijnbelang, omdat daarmee de condities voor de soorten verbeterd kunnen worden. Ook leidt vergroting van de gebieden tot vergroting van leefruimte voor soortpopulaties.

**Figuur 5**  
Natuurontwikkeling aan de Keersop (NB): met behulp van graafmachines krijgt de beek weer een meer natuurlijk traject.



### Herstelbeheer

Essentieel voor behoud en herstel van biodiversiteit is inzicht in de processen van standplaats- tot landschapsniveau. Pas vanaf de jaren 1970 is de ontwikkeling van die kennis voortvarend opgepakt. Aan de kennisinstituten kwam veel meer aandacht voor bijvoorbeeld de rol van de waterhuishouding terwijl de toename van verzuring en vermessing heel veel onderzoek rond bijvoorbeeld vergrassing van de heide tot gevolg had.

Op de beheerpraktijk toegespitst onderzoek kreeg nog een sterke impuls door de komst van de 'EGM-regeling' in 1989 (later OBN, Overlevingsplan Bos en Natuur genoemd, en nog later O+BN, Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit). Deze subsidieregeling van de overheid maakte het mogelijk om EffectGerichte Maatregelen tegen verzuring, verdroging en vermessing uit te voeren in het veld. Met plaggen, venherstel en andere maatregelen om de gevolgen van slechte milieucondities tegen te gaan, zijn op veel plaatsen successen bereikt, zoals de terugkeer van Rode Lijstsoorten als vetblad *Pinguicula vulgaris* en moeraswolfsklauw *Lycopodiella inundata*. Behalve voor de uitvoering van maatregelen werd er ook geld vrijgemaakt voor onderzoek dat specifiek gericht was op het oplossen van beheervragen. Deze combinatie heeft geleid tot de terugkeer/toename van meer dan 100 plantensoorten van de Rode Lijst zoals al in 2002 bleek (BEKKER & LAMMERTS 2002). Deze positieve ontwikkeling heeft zich sindsdien doorgezet (JANSEN ET AL. 2010). De EGM-regeling is daarmee het belangrijkste succes geworden in de strijd tegen de afname van biodiversiteit. Helaas is de subsidie voor de uitvoering van maatregelen met ingang van 2010 gestopt.

### Klimaatverandering

De aandacht voor klimaatverandering is de laatste 15 jaar zeer sterk toegenomen en de komende jaren zal dit thema

waarschijnlijk alleen nog maar aan kracht winnen. De gevolgen voor het praktische natuurbeheer zijn sterk wisselend. Veel veranderingen, zoals het te laat voor de rupspiek terug keren van broedvogels uit de overwinteringsgebieden (VISSER & RIENKS 2003) en het verschuiven van areaalgrenzen, zijn niet te beïnvloeden. De aandacht richt zich momenteel onder andere op nut en noodzaak van de aanleg van verbindingzones voor soorten waarvan de areaalgrenzen verschuiven (TAKKEN ET AL. 2009). Door verbindingzones krijgen soorten wellicht betere kansen om hun verspreidingsgebied naar het noorden uit te breiden. Daarbij moet echter wel bedacht worden dat vooral de mobielere soorten hiervan zullen profiteren. Soorten met een geringe mobiliteit die hoge eisen aan hun milieu stellen, vaak juist de meest bedreigde soorten in ons land, zullen veel meer moeite hebben om te profiteren van verbindingzones. Verbetering van de leefomstandigheden, ook door vergroting van de gebieden, biedt voor deze soorten meer kansen.

Andere belangrijke aandachtspunten zijn uiteraard de verwachte zeespiegelstijging en de gevolgen die dit zal hebben voor de kuststreken, alsmede de waterhuishouding van Nederland en in de natuurgebieden. Als voorbeelden van het belang van de waterhuishouding voor biodiversiteit en terreinbeheer kunnen opvanggebieden voor water genoemd worden, een andere waterhuishouding voor laagveengebieden, verdroging van schraalgraslanden, etc. De gevolgen voor de biodiversiteit van klimaatverandering zijn complex, voor veel soorten en levensgemeenschappen verschillend en daarmee moeilijk in kort bestek samen te vatten (MILIEU EN NATUURPLANBUREAU 2005). Een algemene constatering is dat de meer mobiele soorten zich goed zullen kunnen handhaven, terwijl de weinig mobiele soorten met zeer specifieke eisen aan hun milieu het moeilijker zullen krijgen. Dit zal in Nederland, maar ook op wereldschaal, uiteindelijk leiden tot een nivellering van de biodiversiteit.

Een veel gehoorde opvatting is dat het natuurbeheer zich gezien de klimaatveranderingen beter niet op soorten kan richten. De essentie zou moeten zijn dat we juist zo goed mogelijk de voor ons land kenmerkende ecosystemen behouden of herstellen en dan 'wel zien' welke soorten daar in voorkomen. De natuurbescherming zal zich dus vooral op het behoud van karakteristieke levensgemeenschappen moeten richten, al zal de inhoud van die levensgemeenschappen zeker veranderen. Tegelijkertijd weten we niet hoe individuele soorten zullen reageren op klimaatverandering. Soorten van koudere milieus zullen zeker in problemen komen, maar wellicht zijn daar ook soorten bij die zich zullen weten aan te passen. Dat maakt het moeilijk om te besluiten individuele soorten maar op te geven. Het vormt wel een sterk argument om te zorgen dat maatregelen om deze soorten te behouden bij voorkeur op versterking van de gehele levensgemeenschap gericht dienen te zijn.

### Exoten

Een bijzonder aandachtspunt vormen de 'exoten', soorten die niet in ons land thuishoren, ook niet na natuurlijke areaalwijziging, maar hier door toedoen van de mens terecht zijn gekomen. Door de sterk toegenomen verplaatsingen van de mens over de wereld, inclusief de sterk toegenomen handel, weten steeds meer soorten zich in Nederland te vestigen (VAN



DER WEIJDEN ET AL. 2007). De vestigingskansen voor deze 'exoten' nemen door het warmer wordend klimaat ook toe. Tot nu toe verandert met name in aquatische en stedelijke milieus de soortensamenstelling zeer sterk door de opkomst van nieuwkomers. In de terrestrische natuurgebieden is tot nu toe een minder grote rol voor exoten weggelegd, omdat in veel natuurgebieden relatief stabiele milieus aanwezig zijn waarin exoten minder gemakkelijk een ecologische nis vinden. Toch neemt bijvoorbeeld het aantal botanische exoten ook in de terrestrische delen van de natuurgebieden wel toe. Was de overlast tot voor 10 tot 20 jaar geleden nog vrijwel beperkt tot Amerikaanse vogelkers *Prunus serotina* en grijs kronkelsteeltje *Campylopus introflexus*, nu herbergen de gebieden al zo'n 20 andere soorten waar men in meer of minder last van heeft en waar ook maatregelen tegen worden getroffen. De meest genoemde soorten zijn Japanse duizendknoop *Fallopia japonica*, reuzenberenklauw *Heracleum mantegazzianum* en reuzenbalsemien *Impatiens glandulifera* (fig. 6). De komst van deze exoten zorgen voor extra werk van de terreinbeheerders; zo besteedt bijvoorbeeld al bijna de helft van de beheerders van Natuurmonumenten regelmatig tijd aan de bestrijding van Japanse duizendknoop.

### Dynamiek

Meerdere generaties ecologen zijn opgegroeid met de theorieën van Van Leeuwen (1966) omtrent natuurbeheer. Zijn basisprincipe dat natuurgebieden zo veel mogelijk gebaat zijn bij stabiliteit ('stabiliteit is diversiteit') heeft veel invloed gehad op het natuurbeheer en feitelijk is dat nog steeds zo. Dit principe is echter aan erosie onderhevig en dynamiek in de natuur (mits niet te veel) wordt nu ook gezien als een belangrijk principe. Enkele voorbeelden illustreren dat:

- Fluctuaties in het aantal grazers is wellicht beter voor de biodiversiteit dan een constant aantal. Onderbegrazing maakt dat veel plantensoorten tot bloei kunnen komen. Door daarna weer een tijd sterk over te begrazen kunnen dominanties vermeden worden. Deze sterke fluctuaties in begrazing treden in de Nederlandse beheerpraktijk echter nauwelijks op en er worden ook nauwelijks experimenten

▲  
**Figuur 6**  
Reuzenbalsemien  
*Impatiens glandulifera*

mee uitgevoerd. Goed onderzoek om deze gedachte te onderbouwen dan wel te verwerpen is er dan ook niet.

- In moerassen zijn natuurlijke peilfluctuaties waarschijnlijk te prefereren boven de huidige constante peilen. Water uit laten zakken in plaats van in te laten kan de waterkwaliteit bevorderen maar kan ook op tijdelijk droogvallende plaatsen kieming en vervolgens verlanding bevorderen, iets wat momenteel op veel plaatsen slechts zeer traag optreedt. Momenteel vindt in Noordwest-Overijssel onderzoek plaats om te bezien of deze gedachte navolging verdient of dat de ook aanwezige nadelen de overhand hebben. Overigens zijn door veranderingen in de omgeving (inklinking van veen) de laagveenmoerassen steeds hoger boven de omringende polders komen te liggen waardoor de waterhuishouding steeds onnatuurlijker is geworden. Het lijkt een onafwendbare verandering te zijn maar tegelijkertijd is een visie voor deze gebieden voor de langere termijn waarbij een duurzame waterhuishouding nadrukkelijker naar voren komt des te belangrijker.
- Opmerkelijk is dat de dichtheden aan bijzondere moerasvogels in enkele recent onder water gezette gebieden, onder andere in de zogenaamde hoogwaterzone in De Wieden (OV) (BRANDSMA 1997) veel hoger zijn dan in de traditionele moerasgebieden. Een dergelijke vorm van dynamiek wordt door vogels blijkbaar zeer gewaardeerd.
- De meest bijzondere plantensoorten in stabiele graslanden vinden we soms in de wielsporen van de tractor waarmee werd gemaaid. Juist daar waren kiemingsmogelijkheden en iets afwijkende condities.

Dergelijke inzichten kunnen van groot praktisch belang zijn en verdienen in het huidige natuurbeheer veel meer aandacht dan ze nu krijgen. Zelfs diverse soorten orchideeën prefereren een zekere mate van dynamiek. Opgepast moet worden dat deze overwegingen niet verkeerd geïnterpreteerd worden; te hoge dynamiek zal slechts leiden tot soorten van zeer dynamische en vaak ruderales milieus.

#### Aandacht voor meer soorten en soortgroepen

Opvallend was dat terwijl het Natuurbeleidsplan (en in navolging daarvan bijvoorbeeld ook in 1993 de doelstellingennota van Natuurmonumenten; kader 1) in hoge mate het accent legde op behoud en herstel van complete landschappen en levensgemeenschappen, later door de overheid veel accent werd gelegd op het behoud van soorten. De aanwezigheid van meet- en doelsoorten in bijvoorbeeld Programma Beheer, de introductie van natuurdoeltypen, maar ook de opkomst van het belang van Rode Lijsten en internationaal de in de Habitat- en Vogelrichtlijn genoemde soorten vormen daarvan de getuigen.

Het soortenbeleid werd bij Natuurmonumenten uitgewerkt in de 'Nota soortgerichte maatregelen' (NATUURMONUMENTEN 1997). In deze nota werd ook uitdrukkelijk ingegaan op de voorwaarden waaronder herintroductie van soorten acceptabel is. Er werd daarbij een zeer terughoudend standpunt gekozen. Dat gold ook voor de andere grote terreinbeheerders. Recent zien we dat in praktijk de terughoudendheid bij herintroductie geringer wordt (fig. 7), onder andere doordat vanuit het wetenschappelijk onderzoek de noodzaak voor herintroductie voor behoud van biodiversiteit nadrukkelijk is aangegeven (bv. HOCHKIRCH ET

AL. 2008, STRYKSTRA 2000, WYNHOFF 2001). Daar komt bij dat de laatste 20 jaar door introductie van nieuwe methoden bij het natuurbeheer de grenzen tussen regulier beheer en herintroductie zijn vervaagd. Het gaat dan om het uitstrooien van hooi en in mindere mate plagsel. Dat wordt met name gedaan om na vergraving van voormalige landbouwgronden de ontwikkeling van een schraallandvegetatie of heide te bevorderen (bv. BEKKER ET AL. 2005, SMITS ET AL. 2008). Hoewel hier, anders dan bij herintroductie, niet primair beoogd wordt om zeer zeldzame soorten terug te brengen, is evident dat het hier feitelijk ook gaat om herintroductie. Dit is zeker ook het geval als hooi van bijvoorbeeld blauwgraslanden wordt overgebracht naar andere graslanden om hier de gewenste ontwikkeling te versnellen.

Het is inmiddels al nauwelijks meer voor te stellen, maar bij het natuurbeheer ging de aandacht tot in de jaren 1980 vooral uit naar flora, vegetatie en broedvogels. Van andere plant- en diergroepen was nauwelijks kennis voorhanden en deze groepen speelden in het natuurbeheer dan ook slechts een marginale rol. Dat beeld is de laatste 20 jaar zeer sterk veranderd. De opkomst van organisaties als RAVON en De Vlinderstichting heeft daar een grote rol in gespeeld, evenals bijvoorbeeld het beschikbaar komen van goede veldgidsen voor tal van diergroepen. Ook het internationale belang dat aan het voorkomen van diverse soorten wordt gehecht (NATURA 2000) is een factor van betekenis. Groepen als dagvlinders, libellen, amfibieën en reptielen, maar ook diverse andere plant- en diergroepen worden nu dan ook volop betrokken bij de monitoring en in het beheer. Maar er blijkt inmiddels ook aandacht te bestaan voor andere insectengroepen, zoals sprinkhanen (bv. KLEUKERS & VAN HOOF 2003) en wilde bijen (REEMER ET AL. 1999). Kleinschalig plaggen voor klokjesgentiaan *Gentiana pneumonanthe* en indirect voor gentiaanblauwtje *Phengaris alcon* (KRUIF ET AL. 2003), het aanleggen van broeihopen voor ringslangen *Natrix natrix*, maar ook het veelvuldig toegepaste gefaseerd maai-beheer in graslanden zijn voorbeelden van beheerwerkzaamheden die 20 jaar geleden nog niet of nauwelijks werden ingezet, maar die nu als vanzelfsprekend worden beschouwd.

#### EEN VERANDEREND LANDSCHAP

Natuurbeheer beoogt voor het natuurbehoud relevant geachte en voor Nederland karakteristieke landschappen en levensgemeenschappen te behouden of te herstellen. Daarbij wordt zelden of nooit expliciet uitgesproken hoe die levensgemeenschappen er dan concreet uit zouden moeten zien. In de praktijk is deze onuitgesproken visie vooral ingegeven door de wens om bijzondere vegetatietypen te herstellen, zoals die zijn beschreven in bijvoorbeeld de Vegetatie van Nederland (SCHAMINÉE ET AL. 1995-1999). De wederom onuitgesproken en discutabele aanname is daarbij dat ook de fauna dan wel mee zal liften. De vegetatietypen/levensgemeenschappen zelf worden als een min of meer onveranderlijke grootheid beschouwd. Toch is dit een zeer onwaarschijnlijke aanname. Heel duidelijk is dit te illustreren aan de hand van de ontwikkelingen in de heide (BURNY 1999). Een eeuw geleden werd de heide zeer intensief agrarisch gebruikt. Na de opkomst van prikkeldraad en kunstmest, alsmede het wegvallen van de wolmarkt, was het gebruik van de heide niet meer rendabel en veel kleinschalig



landgebruik stortte in. De heide veranderde sterk van karakter, groeide uit en zelfs bosvorming lag op de loer. De resterende heide kreeg vanaf de jaren 1960 te maken met ontwatering, luchtverontreiniging, leidend tot verzuring en vermesting. Dat leidde tot de van de jaren 1980 zo bekende sterke vergrassing. Later werd dat weer bestreden en inmiddels kunnen we zeggen dat de vergrassing effectief bestreden is, maar dat de soortenrijkdom van weleer nog niet is teruggekeerd. De vraag kan gesteld worden welke heide we nu feitelijk terug willen: de uitgemergelde heide van een eeuw geleden of de latere bloeiperiode die in feite een overgangsstadium was in een niet meer terug te draaien periode zonder luchtverontreiniging en zonder ontwatering. De natuurbescherming richt zich vaak op die tijdelijke bloeiperioden – overgangsstadia – van weleer. Dit werd hierboven geïllustreerd voor de heide maar dit geldt ook voor veel andere levensgemeenschappen. Zo waren de duinen rond 1900 op veel plaatsen nog kaal en stuivend. Inmiddels is de begrazing sterk afgenomen, zijn de duinen vastgelegd door helmaanplant en bebossing, is er waterwinning en zijn al met al de duinen in een totaal ander stadium gekomen (VAN HAPEREN 2009). Dat geldt ook voor de laagveenmoerassen of de hoogvenen: tot een halve eeuw geleden vrijwel boomloos, nu domineert het bos op veel plaatsen. Bij vennen zijn de veranderingen minder opvallend. Hier is met succes getracht door verzuring en vermesting verdwenen plantensoorten zoals waterlobelia *Lobelia dortmanna* terug te krijgen. De vroeger op veel plaatsen rijkelijk aanwezige verlandingsvegetaties zijn echter verdwenen, subtiele verschillen in waterkwaliteit genivelleerd. Daardoor zijn bijvoorbeeld tientallen soorten sieralgen verdwenen uit Nederland of recent niet meer gevonden op het Pleistoceen maar alleen nog in trilvenen in de laagveenmoerassen (COESEL & MEESTERS 2007).



Dergelijke grootschalige veranderingen spelen een te geringe rol in de discussie over de gewenste biodiversiteit in de Nederlandse natuurterreinen. Te gemakkelijk wordt aangenomen dat zeer soortenrijke levensgemeenschappen uit het verleden wel hersteld kunnen en moeten worden, zonder dat daarbij de geheel veranderde context van deze levensgemeenschappen in ogenschouw wordt genomen.

De levensgemeenschappen van vroeger zijn niet of nauwelijks te herstellen. De beheerder zal moeten streven naar eigentijdse landschappen, met levensgemeenschappen van deze tijd, waarbij biodiversiteit wel een belangrijke of zelfs de belangrijkste drijfveer blijft. Hoe de beheerder inhoud dient te geven aan deze opgave zal ons de komende decennia nog vaak voor lastige keuzen stellen.

▲ **Figuur 7**  
Het pimperlblauwtje *Phengaris teleius* is uitgezet in een natuurgebied in Noord-Brabant; dit is nu de enige plek waar deze soort voorkomt.



## HOOFDSTUK 12 VERKLARENDE WOORDENLIJST

- abdomen** achterlijf.
- abiotische factor** milieufactor die geen directe biologische oorsprong heeft, bijvoorbeeld temperatuur.
- actinopode** (mv. **actinopidiën**) schijnvoetje.
- actinospore** ontwikkelingsstadium van de Myxozoa.
- adventief** soort die onopzettelijk door de mens is ingevoerd. Wordt alleen bij planten gebruikt.
- aedeagus** mannelijke copulatieorgaan (penis) bij insecten en mijten.
- aërofytisch** in de lucht zwevend.
- aëroob** in aanwezigheid van zuurstof.
- aflegger** bovengronds kruipende stengel, die zorgt voor de vegetatieve voortplanting; ook wel stolon genoemd.
- Afrotropische regio** biogeografische regio, tropische delen van Afrika omvattend.
- aggregatieplasmodium** plasmodium door samenvoeging van een groot aantal organismen.
- alfa-diversiteit** soortenaantal van een lokale levensgemeenschap of één biotoop.
- alginaat** hydrofiel polymeer uit zeeieren, met als hoofdbestanddeel alginezuur, een polysaccharide (net als zetmeel).
- algivoor** algeneter.
- alienicolae** bepaald type vrouwtje van bladluizen.
- alkalien** een lage zuurgraad bezittend.
- allozymen** varianten van hetzelfde enzym die iets verschillen in structuur of lading.
- alveoli** submembraneuze blaasjes.
- amfitokie** voortplantingswijze waarbij zowel mannetjes als vrouwtjes uit onbevuchte eieren komen.
- amoëboïd** eencellige met schijnvoetjes.
- amoëboïde voortbeweging** voortbeweging d.m.v. celuitstulpingen en -vervormingen.
- amoëbozygote** amoëboïde zygote, soms met flagellen.
- anadroom** soort die voor de voortplanting vanuit zee naar het zoete water trekt (bv. zalm).
- anaëroob** in afwezigheid van zuurstof.
- ancestrula** eerste, afwijkend gevormde zoïde van een kolonie Ectoprocta.
- anemochorie** verspreiding door het zich laten meewaaien met de wind.
- ANEMOON** stichting ANalyse, Educatie en Marien Oecologisch ONderzoek; één van de PGO's.
- anhydrobiose** (of **anhydrobiosis**) vorming van zg. tonnetje, met sterk verminderd metabolisme, n.a.v. droge omstandigheden.
- Antarctische regio** biogeografische regio, Antarctica omvattend.
- anthelmintica** medicijn tegen wormen.
- antheridium** mannelijk geslachtsorgaan van de gametofyt.
- antherozoïde** voortplantingscel met flagellen.
- apicaal** aan de top; bij of betreffende het uiteinde van een orgaan.
- apomictische thelytokie** voortplantingswijze met alleen mitotische delingen.
- apomorfie** afgeleid kenmerk, een aanwijzing voor verwantschap.
- apophyse** uitsteeksel.
- aquatisch** in het water levend, vaak wordt hierbij zoet water bedoeld.
- araneofaag** spinetend.
- arbusculaire mycorrhiza** in de wortels van het overgrote deel van de landplanten samenlevende schimmels (mycorrhiza) waarbij de hyfen tot in de cellen van de wortelschors doordringen, daarbij karakteristieke boomvormige (arbusculaire) overdrachtsorgaantjes vormen voor de uitwisseling van suikers en nutriënten; ook worden vaak blaasvormige (vesiculaire) structuren aan hyfen in en tussen de wortelcellen gevormd, vermoedelijk als opslag- en overlevingsorgaantjes.
- arbuskel** uitwisselingsorgaan van arbusculaire mycorrhiza.
- archegonium** (mv. **archegonia**) vrouwelijk geslachtsorgaan van de gametofyt.
- archytomie** voortplantingswijze waarbij een individu in een of meerdere stukken uiteenvalt en elk deel tot een nieuw individu ontwikkelt.
- areaal** het verspreidingsgebied van een soort.
- arrhenotokie** voortplantingswijze waarbij uit onbevuchte eieren mannetjes komen en uit bevuchte eieren vrouwtjes.
- asci** zakjes waarin sporen worden gevormd (bij Fungi: Ascomycota).
- aspectbepalend** aanblik van een biotoop dominerend.
- atavistisch mannetje** niet-functioneel mannetje (komt voor in een populatie van automictische vrouwtjes).
- ATBI** Alle Taxa Biodiversiteit Inventarisatie.
- Australaziatische regio** biogeografische regio, Australië en het omliggende gebied omvattend.
- autoec** verschillende levensstadia van een dier leven op dezelfde waardplant.
- automictische thelytokie** voortplantingswijze waarbij wel een meiotische deling plaatsvindt, maar de gameten versmelten daarna weer in het vrouwtje, dus geen seksuele reproductie.
- autonet** net dat op een auto wordt geïnstalleerd om zo vliegende insecten te verzamelen.
- autospore** een onbeweeglijke (zonder flagel) asexuele voortplantingscel of spore die de kenmerken van een volwassen cel al heeft verworven voor dat deze vrijkomt.
- autotroof** organismen die koolstofdioxide (CO<sub>2</sub>) gebruiken als bron van koolstof voor hun cellen. Ze halen hun energie uit anorganische stoffen of uit zonlicht.
- auxospore** sferische spore bij diatomeeën (kiezelwieren) gevormd door asexuele metamorfose van de protoplast van een cel, of het resultaat van seksuele samensmelting van twee protoplasten of nuclei, die na kieming uitgroeit tot een individu met normale, typische vorm en grootte.
- axopodium** (mv. **axopodia**) filamenteus schijnvoetje.
- ballastwater** water dat in schepen wordt geladen voor de stabiliteit.
- ballooning** het zich door wind laten verplaatsen aan een spindraad.
- benthos** organismen die op de bodem van zee of meer leven.
- bentisch/benthisch** op de bodem van zee of meer levend.
- Berlese-bodemextractie** scheidingsmethode waarbij kleine bodemongewervelden d.m.v. een warmte-droogtegradiënt uit de bodem worden gedreven.

**bèta-diversiteit** soortenaantal van een ecosysteem met verscheidene biotopen.

**biobrandstof** verzamelnaam voor verschillende soorten brandstoffen die gemaakt worden uit biomassa; met name uit planten zoals suikerriet, koolzaad of algen kan alcohol of diesel geproduceerd worden.

**biofilm** dun laagje organisch materiaal.

**biogeografie** wetenschap die patronen in biodiversiteit of soorten bestudeert (= macro-ecologie).

**biogeografische regio** zeer groot gebied met een in principe gelijksoortige fauna en flora ontstaan door gemeenschappelijke historie, bijvoorbeeld de Palearctische regio.

**bioluminescentie** uitstralen van licht door levende organismen, veroorzaakt door ofwel lichtgevende bacteriën die symbiotisch leven op vissen, ofwel door middel van fotoforen (pigmenten).

**biomassa** het geheel aan organische stof op een bepaalde plek.

**bioom** een gebied met gelijksoortig klimaat en (climax) vegetatie, zoals bv. tropisch regenwoud.

**biotische factoren** invloed van levende organismen.

**biotoop** gebied met een uniform landschapstype.

**biotrofe parasieten** schimmels die niet zonder de levende gastheer kunnen bestaan.

**bipolair** langwerpige basisvorm.

**blaasworm** blaasvormige larve van bepaalde lintwormen.

**bladmijn** een door insecten(larven) uitgevreten gang in een blad.

**blastopore** embryonale mond.

**blastulastadium** het eerste meercellige stadium in de ontwikkeling van dieren, dat zich vormt uit de zygote na de bevruchting.

**bodemrespiratie** vrijkomende koolstofdioxide (CO<sub>2</sub>) uit de bodem, wat als maat kan dienen voor de activiteit van de aanwezige organismen.

**boreo-alpiene soort** soort die in de koude gebieden van Noord-Europa en in de Midden-Europese berggebieden voorkomt.

**breedtegraad-diversiteitsgradiënt** het patroon van een afname in soortenrijkdom van de tropen naar de polen.

**Bridge-Ekman-dreg** apparaat om sediment te bemonsteren.

**broedknop** vegetatief orgaanje dat afbreekt van een plant en weer uitgroeit.

**broedkorrel** vegetatieve diaspore die zorgt voor de ongeslachtelijke voortplanting (bij mossen).

**bursa** zak, buidel.

**calli** uitstulpbare uitsteeksels (bij rupsen).

**capillitium** systeem van steriele structuren in de sporenmassa van veel myxomyceten.

**captacula** kleine tentakels aan de graafvoet van Scaphopoda.

**carapax** schild om kopborststuk van geleedpotigen (ook wel mantel genoemd).

**carnivoor** vleesetend.

**carposporofyt** meercellige ronde of urnvormige structuur bij roodwieren, met draadjes die eencellige diploïde sporen produceren; vormt een diploïde generatie in een levenscyclus met drie generaties, ontstaat uit een bevrucht carpogonium en zit vast op de vrouwelijke gametofyt.

**categorie** taxonomisch niveau (bv. geslacht, familie).

**caudaal** in de richting van de staart liggend.

**cauloïd** op een steel lijkend, zonder de differentiatie van landplanten.

**cellulose** macromoleculair koolhydraat dat een belangrijk bestanddeel vormt van de meeste plantaardige celwanden.

**celwand** exoskelet van een cel, opgebouwd uit afscheidingsproducten van de levende cel, als een dode, starre wand bij planten, schimmels en bacteriën.

**centriolen** organel zonder membraanstructuur in alle dierlijke cellen en een aantal gisten, altijd per twee (centrosoom); spelen een belangrijke rol bij de celdeling; bestaat uit negen tripletten van microtubuli.

**cephalon** kop van kreeftachtigen.

**cercariën** ontwikkelingsstadium van bijvoorbeeld Trematoda in de tussengastheer of vrijzwemmend.

**cercus** (mv. **cerci**) gepaard aanhangsel van het laatste achterlijfsegment bij insecten.

**chelicere** gifkaak van spinachtigen.

**chemotaxis** orientatie van een organisme naar of vanaf een bron van chemische stoffen.

**chitine** hoofdbestanddeel van het uitwendig skelet van insecten, spinnen en kreeftachtigen. Komt ook voor bij algen en schimmels.

**chitineus** uit chitine bestaand.

**chloroplast** bladgroenkorrel, organel met chlorofyl in plantencellen. Deze zijn betrokken bij de fotosynthese.

**choanocyten** trilhaarcellen.

**chorda** elastische streng die langs de rug van chordadieren loopt.

**cilium** (mv. **cilia**) trilhaar.

**cingulum** mediane groeve.

**cirrus** (mv. **cirri**) thoracale ledematen (van kreeftachtigen).

**clade** monofyletische groep, afstammend van een gemeenschappelijke voorouder.

**classificatie** indeling van soorten.

**clitellum** klierrijk zadel bij bijvoorbeeld Aphanoneura en Oligochaeta.

**coccaal** eencellige (of kolonie van eencelligen) zonder flagellen.

**cocon** omhulsel van eieren, larven of poppen van ongewervelde dieren.

**coeloom** embryonale secundaire lichaamsholte waaruit de latere lichaamsholten kunnen ontstaan.

**coenocytisch** veelkernige 'cel'.

**coenurus** blaasvormige larve van bepaalde lintwormen.

**collageen-fibrillen** ondersteunende vezels van lijmvormend eiwit (bv. bij sponzen).

**columella** verlengde van de steel van een vruchtlichaam, een steriele structuur die van onder in de sporenmassa steekt.

**commensaal** levend op een gastheer, maar brengt deze geen schade toe.

**conidiën** ongeslachtelijke spore (bij schimmels).

**conjugatie** geslachtelijk proces waarbij de inhoud van de ene partnercel zich afrondt tot een amoëboïd beweeglijke gameet die door een verbindingsbuis (conjugatiekanaal) naar de eveneens tot gameet afgeronde inhoud van de andere partnercel kruipt en daarmee fuseert.

**continentaal plat** gedeelte van een continent dat onder water ligt, maar ondiep is (dus zeeën i.t.t. oceanen).

**copepodiet** laatste larvale stadium van Copepoda.

- coprofaag** uitwerpselen etend.
- coracidium** trilhaarlarve van bepaalde lintwormen.
- corona ciliata** cilienkrans.
- cryptische soort** soorten die sterk lijken op beschreven soorten en op basis van morfologie (nog) niet zijn herkend, maar bijvoorbeeld wel met DNA.
- cryptobiotische overleving** vorming van ontwikkelingsstadium met sterk verminderd metabolisme, n.a.v. extreme omstandigheden.
- cryptozoa-plaat** plaat die op de grond wordt gelegd en aantrekkelijk is voor dieren die eronder of erop gaan zitten en zo geteld kunnen worden.
- cuticula** buitenste niet-cellulaire laag van de huid van dieren en planten.
- cyanel** plastide die nog steeds een aantal cyanobacteriële (membraan-)kenmerken vertoont die afwezig zijn bij chloroplasten.
- cyclus** zich herhalende opeenvolging van ontwikkelingsstadia.
- cyphonauteslarve** planktonische larve van Ectoprocta.
- cyprislarve** laatste larvestadium van zeepokken en verwante kreeftachtigen.
- cystacanth** larvestadium van Acanthocephala dat in de tussengastheer verblijft.
- cyste** overlevingsstadium van aquatische Tardigrada en andere groepen (zie ook anhydrobiose en cryptobiotische overleving).
- cysticercoïden** larve van bepaalde lintwormen.
- cysticercus** blaasvormige larve van bepaalde lintwormen.
- dekschild** verharde voorvleugel die de achtervleugel bedekt (bij kevers).
- depositievoeder** organisme dat voedsel tussen bodemdeeltjes uithaalt.
- detritivoor** levend van dood organisch materiaal.
- detritus** dood organisch materiaal.
- deutonymf** derde ontwikkelingsstadium van mijten met acht poten.
- diadroom** soort die een deel van het leven in zee en een deel in zoet water doorbrengt.
- diapause (diapauze)** rustfase.
- diaspore** functionele verspreidings eenheid, asexueel (bol, knol, stengelfragment, spore) of seksueel (zaad, vrucht, enkele vruchten samen, of samen met andere delen van planten).
- diatomiet** tamelijk hard en dicht gesteente ontstaan door compactie en verkitting van diatomeeënaarde.
- differentiatie** proces waarbij oorspronkelijk homogene organismen zich ontwikkelen tot organismen met verschillende organen en celpyten.
- diplobiontische cyclus** een zelfstandige diploïde geflagelleerde fase (sporofyt) wisselt af met een haploïde fase (gametofyt).
- diplohaplonte cyclus** cyclus bij mossen waarbij uit de haploïde sporen haploïde groene mosplanten groeien, waarop zich vrouwelijke (archegonia) en/of mannelijke organen (antheridia) kunnen ontwikkelen. Na bevruchting ontstaat uit de zygote het diploïde sporenkapsel.
- diploïd** een cel waarvan de celkern van elk chromosoom er twee bevat; menselijke lichaamscellen zijn diploïd.
- dispersie** ongericht uitzwerven van organismen.
- diversiteitsindex** maat voor de variatie in soortenrijkdom, meestal rekening houdend met de talrijkheid waarin de verschillende soorten voorkomen.
- DNA** desoxyribonucleïnezuur-moleculen met de erfelijke genetische code, die de ontwikkeling en het functioneren van organismen bepalen.
- DNA-barcode** een volgens internationale afspraak gekozen stukje DNA waarmee in veel gevallen een soort gedetermineerd kan worden.
- dochterrediën** ontwikkelingsstadium van bijvoorbeeld Trematoda in de tussengastheer.
- dochtersporocyst** ontwikkelingsstadium van bijvoorbeeld Trematoda in de tussengastheer.
- dorsoventraal afgeplat** in de richting van rug naar de buik, zoals bij kakkerlakken.
- duurei** overlevingsstadium bij droge omstandigheden.
- ecosysteem** het geheel van levensgemeenschap en abiotische factoren in een bepaald gebied (op kleine schaal als een vijver of op zeer grote schaal als de aarde).
- ecosysteemproces** bepaald proces dat zich in een ecosysteem afspeelt (bv. bestuiving, bladafbraak, successie, etc.).
- ectoderm** buitenste kiemblad (cellaag) van het dierlijk embryo, hieruit vormt zich o.a. de huid.
- ectoparasiet** organisme dat op een ander organisme leeft en ten koste daarvan leeft.
- ectoparasitoïd** natuurlijke vijand die (tijdelijk) op een gastheer leeft en deze uiteindelijk doodt.
- ectosymbiont** soort die op een andere soort leeft.
- eenhuizig** op dezelfde plant komen zowel vrouwelijke als mannelijke geslachtsorganen voor.
- eenslachtig** organisme met gescheiden seksen.
- EHS** Ecologische Hoofdstructuur; netwerk van (door ecologische corridors verbonden) natuurgebieden dat wordt aangelegd om de achteruitgang van de biodiversiteit te stoppen.
- EIS-Nederland** European Invertebrate Survey - Nederland; één van de PGO's.
- ejectisoom** microharpoentjes (bij Cryptophyta).
- elektrisch net** net dat een elektrisch veld genereert in het water waardoor vissen aangetrokken worden.
- elektrische bodemextractie** het met behulp van elektrische stroom verdrijven van wormen uit de bodem.
- emelt** larve van langpootmug.
- emergent** boven het wateroppervlak uitstekend.
- encystering** inkapseling in beschermlaag.
- endeem** uitsluitend voorkomend in bepaald geografisch gebied.
- endocommensaal** organisme dat leeft in een ander organisme, daar zelf baat bij heeft en geen schade berokkent aan de ander.
- endogeen** van binnenuit.
- endoparasiet** organisme dat in een ander organisme leeft en ten koste daarvan leeft.
- endopode** de binnenste tak van de spijtpoot van kreeftachtigen.
- endosymbiont** het leven van de ene soort in een ander, tot wederzijds voordeel strekkend.
- endosymbiose** het proces waarbij een eencellige een andere eencellige of bacterie opneemt en integreert in de eigen fylogenie tot een organel; primaire endosymbiose is de op-

name van een prokaryote cel; secundaire endosymbiose is de opname van een fotosynthetiserende eukaryote cel.

**entoderm** binnenste kiemblad (cellaag) van het dierlijk embryo; hieruit vormen zich o.a. de organen.

**environmental sampling** methode waarbij uit monsters bodem of water alle aanwezige organismen met behulp van DNA-analyse worden gedetermineerd.

**epifyt** plant die leeft op (andere) planten.

**epiliet** plant, mos of korstmoss die op steen groeit.

**epitheel** dekweefsel.

**epizoïsch** levend op de huid van de gastheer.

**eutelie** het aantal celkernen na de embryonale ontwikkeling is constant.

**eutrofiëring** verrijking van een biotoop met nutriënten.

**eutroof** voedselrijk.

**exogeen** van buitenaf.

**exoot** een soort die door de mens een nieuw leefgebied is binnengebracht.

**exopode** de buitenste tak van de splijtpoot van kreeftachtigen.

**exoskelet** uitwendig skelet, zoals bij geleedpotigen.

**extremiteit** ledemaat.

**exuvia** afgeworpen vervellingshuidje.

**facilitatie** vergemakkelijken.

**fagocytose** opname van deeltjes (voedsel) door omsluiting van de celwand.

**fagotroof/fagotrofie** opname van vaste voedseldeeltjes op door vervorming en uitstulping van de cel; in speciale voedingsvacuolen worden deze deeltjes afgebroken waarbij de voor de cel benodigde energie vrijkomt.

**familie** taxonomisch niveau, weer opgedeeld in genera.

**farynx** keelholte.

**fecunditeit** vruchtbaarheid, hoeveelheid geproduceerde eieren of jongen per individu.

**fenotypische plasticiteit** variatie in uiterlijk als gevolg van omgevingsfactoren.

**feromoon** uitgescheiden stoffen met een signaalfunctie voor andere individuen.

**feromoonval** valtype waardoor feromonen van een bepaald soort insect worden uitgescheiden en zo de mannetjes lokt.

**filamenteus** draadvormig.

**filiariën** een groep parasitaire nematoden, belangrijk voor de volksgezondheid.

**filtervoeder** organisme dat voedsel uit het water filtert (= suspensievoeder).

**flab** uitgebreide clusters van drijvende draadalgen.

**flagellaat** eencelligen met flagellen.

**flagellum** (mv. **flagella**) zweepstaart, of deel van de antenne, soms deel van genitalia.

**floëem** levende gedeelte van de vaatbundels in planten; deel van het geleidingsweefsel, opgebouwd uit zeevaten en geassocieerde cellen, dat zorgt voor het transport van assimilatie producten.

**FLORON** Stichting Floristisch Onderzoek Nederland; één van de PGO's.

**flotatie** scheidingsmethode waarbij in water opgeloste kleine organismen worden gescheiden op basis van hun hechtingsvermogen aan water; bij doorblazen van lucht blijven de goed hechtende deeltjes achter.

**foerageren** voedsel zoeken.

**foggen** een mist van insecticiden uitstoten in boomkronen, om zo dode of verdoofde vallende insecten te bemachtigen.

**forensisch** met betrekking tot rechtszaken.

**foresie** verspreiding van dieren middels het meeliften met andere dieren.

**fossiel** geconserveerde resten of afdrucken van organismen, van minstens 10.000 jaar oud.

**foto-autotroof** het vermogen om zelf chemische energie op te slaan door opbouw van eigen organisch materiaal uit anorganisch materiaal in een proces waarbij (zon)licht de energiebron is, zonder hulp van andere organismen (fotosynthese).

**fotosynthese** proces in plantencel, waarbij water en koolstofdioxide (CO<sub>2</sub>) met behulp van het zonlicht worden omgezet in zuurstof en glucose. Hierbij zijn de groene kleurstoffen (chlorofyl) betrokken.

**phototactisch** beweging van vrije organismen en groeibeweging van planten onder invloed van licht.

**fragmentatie** ongeslachtelijke voortplanting door het afbreken en uitgroeien van plantendelen (bv. broedkorrels en tubers bij mossen).

**fundatrix** (mv. **fundatrices**) stammoeder van bladluizen, parthenogenetisch voortplantend levendbarend vrouwtje.

**furca** eenparig aanhangsel van het telson bij kreeftachtigen.

**fusieplasmidium** slijmerige massa protoplasma zonder celwand, met talrijke kernen, vaak met amoëboïde beweging (vandaar: aggregatie--, fusie--).

**fyloïd** op een blad lijkend, zonder de differentiatie van landplanten.

**fylogenetische systematiek** belangrijke school in het systematisch onderzoek, die de verwantschap tussen groepen uitsluitend baseert op de afstamming.

**fylogenie** studie van de evolutionaire geschiedenis van een taxonomische groep.

**fylogenomica** studie van complete genenkaarten van verschillende organismen om herkomst en verwantschap te achterhalen.

**fyllum** (mv. **fyla**) taxonomisch niveau, het hoogst erkende niveau binnen de dieren, bij planten meestal divisie.

**fytofaag** planteneter.

**fytoplankton** kleine plantaardige organismen in de waterkolom.

**gal** vergroeiing van een plant, als gevolg van aantasting door insecten of andere organismen.

**gallicola** (mv. **gallicolae**) galvormende nimf van plantenluizen.

**gameet** de geslachtscel die dient voor de seksuele reproductie.

**gametangiogamie** versmelting van gametangia waarbij de gameten gereduceerd zijn tot kernen.

**gametangium** algemene aanduiding voor een geslachtsorgaan waarin gameten worden gevormd.

**gamma-diversiteit** soortenaantal van een landschap of regio met verscheidene ecosystemen.

**gamont** gametenmoeder cel van sporozoa.

**GAN** Gegevensautoriteit Natuur.

**gastrulastadium** het zakvormig ontwikkelingsstadium bij dieren dat door instulping van de blastula twee cellagen vormt.

**gemma** ontwikkelingsstadium dat extreme omstandigheden kan overleven.

**genbank** database waarin de genetische code van soorten wordt opgeslagen.

**generatiewisseling** opvolging van geslachtelijke en ongeslachtelijke generaties.

**genoom** gehele genetische informatie op de chromosomen van een organisme; de grootte van een genoom wordt weergegeven in het aantal basenparen.

**genus** taxonomisch niveau, direct boven de soort.

**geologie** wetenschap van de aarde, haar geschiedenis en de processen die haar vormen en gevormd hebben.

**getijdenpoel** ondiep water waarvan het niveau sterk wordt bepaald door eb en vloed.

**gevestigd** zich op eigen kracht handhavend. In dit boek wordt een soort gevestigd genoemd als deze zich gedurende een periode van tien jaar achtereenvolgend voortgeplant.

**glaciaal** ijstijd.

**glandularia** klieren.

**globulair** kogelvormig of bolvormig.

**glochidiën(larve)** larvestadium van grote zoetwatermossels dat parasitair op vissen leeft.

**gnathopode** omgevormde eerste twee paar looppoten bij sommige vlokreeften (Amphipoda). Deze dragen dan grote scharen.

**gonade** geslachtsklier.

**gonopoden** tot mannelijk voortplantingsorgaan omgevormd pootpaar (bij miljoenpoten).

**gonopore** uitgang van de geslachtsorganen.

**gullet** depressie in de cel van Cryptophyta waar de flagellen zijn ingeplant.

**gymnogenese** ongeslachtelijke voortplanting, waarbij de zaadcellen van andere soorten de ontwikkeling van het ei stimuleren, maar er geen bevruchting plaatsvindt.

**habitat** de gebieden waar een soort voorkomt (= leefgebied).

**haematofaag** bloedetend.

**haemolymfe** lichaamsvloeistof (of bloed) van geleedpotigen.

**halfparasiet** planten die voor hun voeding deels afhankelijk zijn van andere planten, maar ook zelf bladgroen hebben en zo hun eigen bouwstoffen kunnen maken.

**halter** (mv. halteren) tot balancerorgaan omgevormde achtervleugel (bij vliegen en muggen).

**haplobiontisch-diplonte cyclus** levenscyclus met alleen de diplonte fase meercellig, zelfstandig vrijlevend.

**haplobiontisch-haplonte cyclus** levenscyclus met alleen de haplonte fase meercellig, zelfstandig vrijlevend.

**haplodiploïde voortplanting** voortplantingstype waarbij onbevruchte eieren mannetjes opleveren en bevruchte eieren vrouwtjes.

**haplodiplonte cyclus** generatiewisseling van haploïde en diploïde meercellige fases.

**haploïd** een cel waarvan de celkern van elk chromosoom er maar één bevat; geslachtscellen zijn haploïd.

**haplont** levenscyclus waarbij de mitotische delingen plaatsvinden in de haploïde fase.

**haptonema** flagelachtige draad (bij Haptophyta).

**haustoriën** zuigdraad waarmee een schimmel een alg inkapselt om een korstmos te vormen.

**hemimetabole ontwikkeling** onvolledige gedaanteverwisseling, waarbij de jonge stadia al sterk op het imago lijken (bv. sprinkhanen).

**herbivoor** plantenetend.

**hermafrodit** tweeslachtig organisme, met vrouwelijke en mannelijke geslachtsorganen.

**heterocyst** speciale cellen waarin gasvormige stikstof in het voor het metabolisme bruikbare ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) wordt omgezet.

**heteroec** verschillende levensstadia van een dier leven op verschillende waardplanten.

**heterogamie** mannetjes en vrouwtjes bezitten een verschillende set aan chromosomen.

**heterokont** organisme met twee verschillende flagellen.

**heteromorfe generatiewisseling** diploïde en haploïde generatie zijn morfologisch verschillend.

**heterotroof** organisme dat organische voedselmoleculen verkrijgt door (delen van) andere organismen (dood of levend) of van andere organismen afgeleide materie op te nemen.

**hexacanth embryo** embryo van lintwormen, met drie paar haken voor het penetreren van de darm van de tussengastheer.

**hibernaculum** (mv. hibernacula) winterknop; soms ook winterverblijf.

**Holarctische regio** biogeografische regio, betreft de combinatie van de Palearctische en Nearctische regio.

**Holoceen** meest recente geologische tijdvak, van 10.000 jaar geleden tot nu; een relatief warme periode of tussenijstijd.

**holometabole ontwikkeling** volledige gedaanteverwisseling, waarbij de jonge stadia sterk afwijken van het imago (bv. vlinders).

**holotype** het exemplaar van een organisme dat de oorspronkelijke auteur als zodanig heeft aangewezen; hoort bij de oorspronkelijke beschrijving van de soort en zo de basis wordt voor herkenning van de soort.

**homoloog** op dezelfde wijze gevormd.

**honingdauw** klevrige afscheidingsproducten van bladluizen.

**hoogtelijn-soortenrijkdomgradiënt** het patroon van een afname in soortenrijkdom van laaggelegen gebieden naar gebieden op grote hoogte.

**hormogonia** korte draadstukjes.

**huidje** vervellingshuidje.

**humus** organische stof dat al is afgebroken tot kleine deeltjes.

**hydatide** blaasvormige larve van bepaalde lintwormen.

**hydranth** lichaam van een hydroïdpoliep.

**hyfe** schimmeldraad.

**hypermetamorfose** complexe ontwikkeling met enkele zeer verschillende larvale stadia.

**hyperparasitoïd** een parasitoïd die zijn eieren legt op een andere parasitoïd.

**hypertroof** overmatig voedselrijk.

**hypnozygote** zygotisch ruststadium in de levenscyclus.

**hypopi** deutonymfen van bepaalde mijten, die speciaal aangepast zijn voor het meeliften met insecten (foresie).

**hypothallus** tegen het substraat aangedrukte vliezige laag van een plasmodium die een of meer vruchtlichamen heeft gevormd.

**imago** (mv. imago's of imagines) volwassen insect.

**inheems** soort die op eigen kracht in Nederland is gekomen en overleeft. In dit boek wordt deze term overigens vermeden, vanwege de diverse betekenissen die het begrip kent.

- inhibitie** afremmen.
- interglaciaal** tussenijstijd.
- interspecifieke variatie** spectrum aan verschillen tussen soorten.
- interstitieel** levend tussen bodemdeeltjes.
- intraspecifieke variatie** spectrum aan verschillen binnen soorten.
- introvert** een slurfachtig, vaak intrekbaar lichaamsdeel met een mond, ook proboscis.
- invaginatie** instulping.
- invasief** het op grote schaal uitbreiden van een soort in een nieuw leefgebied.
- inwendige bevruchting** samensmelting van zaadcel en eicel vindt plaats in het lichaam van het vrouwtje.
- isogaam** voortplanting d.m.v. versmelting van twee morfologisch identieke gameten.
- isogameet** morfologisch identieke gameet.
- isomorfe generatiewisseling** diploïde en haploïde generatie zijn op het oog identiek.
- junior adult** derde larvestadium van Protura.
- kairomoon** signaalstof die de ontvanger benadeelt en de zender bevoordeelt.
- kalkgrasland** grasland op arme droge kalkrijke grond, vaak gekenmerkt door een hoge soortenrijkdom aan planten en ongewervelden.
- kaste** een bepaalde type individuen bij sociale vliesvleugeligen.
- katadroom** soort die voor het grootste deel van het leven in zoet water leeft, maar zeewaarts migreert om zich daar voort te planten (bv. paling).
- kieselgoer** zeer fijne afzetting bestaande uit celwanden van diatomeeën; diatomeeënaarde.
- klasse** taxonomisch niveau, verdeeld in ordes.
- kleefval** plakkend stuk plastic of karton waardoor erop landende insecten niet meer wegkunnen en dus verzameld kunnen worden.
- kleptoparasiet** voedselparasiet, organismen die het voedsel stelen van hun gastheer.
- klonaal** genetisch identiek door ongeslachtelijke vermeerdering ontstaan.
- klopscherm** een lichtgekleurd scherm dat onder de vegetatie wordt gehouden waarna er op de planten geslagen wordt en de aanwezige ongewervelden goed zichtbaar op het scherm terecht komen.
- KNNV** Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging.
- knopvorming** manier van voortplanting waarbij uitgroeisels (knoppen) afvallen en uitgroeien tot een nieuw individu.
- kolonievormend** samenlevend met andere individuen van dezelfde soort.
- kooldioxideval** val om muggen te vangen.
- kornet** een spitstoelopend net dat vanaf de kant door het zeewater wordt getrokken om visjes en kreeftachtigen te vangen.
- kosmopolitisch** wereldwijd voorkomend.
- koudbloedig** dieren die voor hun lichaamstemperatuur afhankelijk zijn van externe warmtebronnen (meestal de zon).
- kruisnet** vierkant net dat in het water wordt neergelaten en daarna omhoog wordt getrokken om zo waterdieren te verzamelen.
- labium** onderlip.
- labrum** bovenlip.
- larve** jong stadium in de ontwikkeling van dieren, dat sterk afwijkt in vorm en levenswijze van het volwassen dier.
- lectotype** later aangewezen holotype.
- leefgebied** de gebieden waar een soort voorkomt (= habitat).
- lepidotrichia** been- of hoornachtige stekels.
- levendbarend** eieren komen in het moederdier uit en de jongen worden gebaard.
- levensgemeenschap** de samenstelling van soorten waarvan populaties in een bepaald ecosysteem leven en interacties aangaan.
- lichenoloog** korstmosdeskundige.
- limnoterrestrische milieus** habitats (bv. van mossen en korstmossen) waarin tijdelijk minuscule hoeveelheden water beschikbaar zijn na regen.
- litoraal** leefgebied op de overgang van water en land. Bij zee wordt hier vaak de zone tussen hoog en laag water mee bedoeld, in zoet water de zone tot circa zes meter diepte.
- lobopodia** schijnvoetje.
- lofofoor** krans van tentakels.
- lorica** stevig omhulsel of huisje.
- macrocyst** samenklontering van cellen gevormd tijdens de geslachtelijke voortplanting en ingesloten in een cellulose wand.
- macro-ecologie** wetenschap die patronen in biodiversiteit of soorten bestudeert (= biogeografie).
- macroscopisch** met het oog waarneembaar.
- made** vliegenlarve.
- malaiseval** valtype van fijn gaas waartegen (m.n.) insecten vliegen die vervolgens omhoog kruipen in een verzamelfles.
- manca** onvolwassen stadium dat in de broedbuidel blijft (bij pissebedden en sommige andere kreeftachtigen).
- mandibel** bovenkaak.
- manitobaval** een zwarte bol met daarboven een trechter om warmteminnende vliegen (zoals dazen) te verzamelen.
- mantel** plooibare buitenlaag van de weke delen van een weekdier, die o.a. de schelp afscheidt.
- marien** in zee levend.
- marsupium** broedbuidel of broedkamer (bij kreeftachtigen).
- mastax** gespecialiseerd kauwapparaat (bij Rotifera).
- maxilla (mv. maxillae)** kaak.
- maxillipede** tot gifklauw omgevormde eerste pootpaar van bijvoorbeeld duizendpoten.
- McFayden-bodemextractie** scheidingsmethode waarbij kleine bodemongewervelden d.m.v. een warmte-droogtegradiënt uit de bodem worden gedreven.
- meduse(stadium)** kwalstadium.
- meiose** reductiedeling; speciaal tweetrappig proces waarbij een diploïde moedercel deelt tot vier haploïde dochtercellen en waardoor voortplantingscellen (sporen of gameten) worden geproduceerd.
- merozooïet** een van de organismen gevormd door multi-pele deling (schizogonie) van een sporozooïet binnen de gastheer.
- mesenchym** bindweefsel laag die ontstaat uit de mesodermlaag van het embryo.
- mesoderm** middelste kiemblad (cellaag) van het dierlijk embryo; hieruit vormen zich o.a. spieren en geslachtsklieren.
- mesotroof** matig voedselrijk.



- metacercariën** laatste ontwikkelingsstadium van Trematoda (in tweede tussengastheer of vrijlevend).
- metamerisatie** vorming van segmenten, in de evolutie van de dieren.
- metanaupliuslarve** stadium na de naupliuslarve (bij kreeftachtigen).
- metapopulatie** een verzameling van geografisch gescheiden populaties waartussen wel (op beperkte schaal) uitwisseling van individuen plaats vindt.
- metasoma** achterlijf.
- metasternum** het achterste deel van de onderzijde van het borststuk (bij insecten).
- microcyste** residente structuur van een myxamoëbe in ruststadium.
- microfilariën** larven van filariën.
- migrante** gevleugeld vrouwtje (bij bladluizen).
- mijn** een door insecten(larven) uitgevreten gang in plantenweefsel.
- mijtenlarve** eerste ontwikkelingsstadium van mijten (met zes poten).
- mineren** gangen vreten in plantenweefsel (bladeren, stengels e.d.), door larven van insecten.
- miracidium** ontwikkelingsstadium dat in het ei plaats vindt van Trematoda.
- mistnet** rechtopstaand fijnmazig net waarmee (m.n.) vogels en vleermuizen gevangen worden.
- mitochondrium** (mv. **mitochondriën**) celorganel dat de respiratie verzorgt en ATP als energiedrager levert.
- mitose** groeideling.
- mitrarialarve** larvestadium bij Polychaeta.
- mixotroof** organisme dat zowel zijn energie uit anorganische (autotroof) als organische (heterotroof) stoffen kan halen.
- monitoren** in de tijd volgen van soorten of milieukenmerken.
- monofaag** één soort voedsel etend, bijvoorbeeld zich voedend met één plantensoort of enkele zeer nauw verwante soorten.
- monofyletisch** groep die afstamt van één gemeenschappelijke voorouder.
- morfologie** studie van de (uitwendige) bouw van organismen.
- morfospecies** indeling van organismen tot een bepaalde categorie op basis van uiterlijk en dus zonder deze op naam te brengen.
- mucus** slijmachtige substantie die uit klieren wordt afgescheiden.
- multivoltien** meerdere generaties per jaar hebbend.
- mutualisme** samenleven van soorten dat tot wederzijds voordeel strekt.
- mycelium** zwamvlok, netwerk van all schimmeldraden (hyfen) van een paddenstoel of schimmel.
- mycofaag** schimmeletend.
- mycorrhizaschimmels** schimmels die leven op en in plantenwortels en een mutualistische relatie met de plant hebben.
- myxospore** ontwikkelingsstadium van de Myxozoa.
- nanoplankton** in water zwevende organismen met een celgrootte van 2-20 µm.
- nanotechnologie** technologie op basis van deeltjes in de grootte orde van nanometers (een miljardste van een meter), net boven die van atomen (0,060 nm tot 0,275 nm) en eenvoudige moleculen.
- NATURA 2000** een samenhangend netwerk van beschermde natuurgebieden in de Europese Unie.
- naupliuslarve** ongelede, van drie paar extremiteiten voorziene larve van kreeftachtigen.
- nauw polyfaag** organismen die van vrij veel plantensoorten eten.
- NCP** Nederlands Continentaal Plat, het deel van de Noordzee dat tot het Nederlands grondgebied behoort.
- NDFF** Nationale Databank Flora en Fauna; systeem dat natuurgegevens bundelt, uniformeert, valideert en op een eenvoudige manier toegankelijk maakt.
- Nearctische regio** biogeografische regio, Noord-Amerika en Groenland omvattend.
- necrofaag** dode dieren etend.
- necrotrofe parasieten** bijzonder soort saprotrofe schimmel; deze kunnen niet op de levende gastheer gedijen, maar moeten eerst d.m.v. giftige stoffen (mycotoxinen) weefsel doden voordat ze de organische stof kunnen gaan verteren.
- NEM** Netwerk Ecologische Monitoring; het samenwerkingsverband van organisaties die monitoring uitvoeren.
- neoteen** volwassen dier met larvale kenmerken.
- Neotropische regio** biogeografische regio, Zuid- en Midden-Amerika omvattend.
- netelcel** gifpijl, karakteristiek voor holtedieren, voor het vangen van voedsel en ter verdediging.
- neurotoxine** gifstoffen die het zenuwstelsel aantasten.
- niche** verzameling van omgevingsfactoren waarbij een individu (of soort) voorkomt.
- niet-gevestigd** soorten worden als niet-gevestigd beschouwd als ze zich niet langer dan 10 jaar achtereen in ons land hebben voortgeplant.
- nimf** onvolwassen stadium van o.a. hemimetabole insecten en mijten.
- notochord** streng van cellen in embryo's van chordadieren die de aanbouw van de ruggengraat aansturen.
- nucleus** celkern.
- obligate parasieten** organisme dat uitsluitend in of op een ander organisme leeft en ten koste daarvan leeft.
- ocel** enkelvoudig oog.
- oligofaag** weinig soorten voedsel etend, bijvoorbeeld planten uit enkele plantengeslachten uit dezelfde familie.
- oncomiracidium** larve van Monogenea.
- oögamie** bevruchtingstype van kleine beweeglijke spermatozoïde en grote, onbeweeglijke eicel met reservevoedsel.
- oögonium** geslachtsorgaan waarin eicellen gevormd worden.
- oösfere** ei (bij Oomycota).
- oöspore** ruststadium (bij Oomycota).
- Oostenbrink-bodemextractie** scheidingsmethode waarbij aaltjes door een filter kruipen, waardoor ze worden gescheiden van de bodem.
- operculum** afsluitplaatje.
- orde** taxonomisch niveau, verdeeld in families.
- orgaan van Tömösvary** orgaan aan de basis van de antenne van (bijvoorbeeld) Symphyla, waarmee trillingen worden opgevangen.
- organel** elk van de door membranen omsloten structuren met een specifieke functie in het cytoplasma van een eukaryote cel.

**organisme** levend wezen.

**Oriëntaalse regio** biogeografische regio, tropisch Azië omvattend.

**oscula** uitstroomopening.

**ovaria** eierstokken.

**overzomer** de zomer in rust doorbrengen (naar analogie van overwinteren).

**ovicel** broedkamer bij Ectoprocta.

**ovipositor** eilegbuis.

**ovovivipaar** eierlevendbarend; eieren komen uit op het moment van leggen of korte tijd erna.

**ovulum** zaadknop, bestaande uit de megagametofyt omgeven door de nucellus en een of meer integumenten; groeit na bevruchting uit tot een zaad.

**Pacifische regio** biogeografische regio, het Pacifisch gebied omvattend.

**Palaarctische regio** biogeografische regio, onder meer Europa en de niet-tropische delen van Azië en Noord-Afrika omvattend.

**paleontologie** wetenschap van fossielen en de ontwikkeling van biodiversiteit in het geologisch verleden.

**pallium** cytoplasma-uitstulping.

**pandoralarvestadium** larvestadium van Cycliophora.

**parafyletisch** groep soorten die van dezelfde voorouder afstamt, maar waarbij niet alle afstammelingen van deze voorouder zijn opgenomen.

**paramylum** reservestof (polysaccharide) (Euglenophyta en Haptophyta).

**parapodium** (mv. **parapodia**) beweeglijke, pootvormige uitstulpingen, vaak met kieuwfunctie (bij Annelida).

**parasiet** organisme dat obli gaat in of op een ander organisme leeft en ten koste daarvan leeft. De gastheer overleeft meestal. Parasitaire planten bezitten zelf geen bladgroen en voor hun bouwstoffen geheel afhankelijk van hun gastheer.

**parasitoid** natuurlijke vijand die tijdelijk in of op een gastheer leeft en deze meestal doodt.

**paratomie** voortplantingswijze waarbij een individu aan de staart een nieuw individu ontwikkelt.

**parenchymaal** cellen in een tweedimensionaal weefsel.

**PCR** 'Polymerase Chain Reaction' ofwel polymerase-kettingreactie; methode om DNA te vermenigvuldigen.

**pedipalp** tweede paar aanhangsels van spinachtigen, bij mannelijke spinnen omgevormd tot spermaoverdrachtsorgaan, bij (pseudo)schorpioenen de scharen vormend.

**pedogenese** voortplantingswijze waarbij de eieren direct uit de pop komen.

**pelagiaal** open zee.

**pelagisch** in de open zee levend.

**pellicula** gelatineuze buitenste plasmatische laag van de cel bij eencelligen; zeer dunne doch vaste elastische buitenste plasmalaag van Ciliata.

**pentatomorfe holocycli** levenscyclus bestaande uit vijf fasen.

**pereiion** borststuk (thorax) bij kreeftachtigen.

**pereiopode** looppoot.

**perinotum** mantelrok.

**periphytongemeenschap** aangroei op water- en oeverplanten en op houten of stenen beschoeiingen.

**permanent kwadraat** vierkant oppervlak waarin op gezette tijden organismen worden gemonitord.

**PGO** Particuliere Gegevensbeherende Organisatie.

**phylocode** classificatie zonder gebruik van rangen.

**placoderm** cel met twee duidelijke helften van ongelijke ouderdom, gescheiden door een celinsnoering, en celwand met poriën en allerlei grote en kleine uitsteeksels (type sieralg).

**plankton** kleine organismen in de waterkolom.

**planularlarve** vrijlevende jonge larve van holtedieren.

**plasmodiaal** eenheid van samengesmolten cellen waarin de oorspronkelijke celkernen aanwezig blijven.

**plasmodium** (mv. **plasmodia**) hoeveelheid protoplasma zonder celwanden met talrijke kernen, vaak met amoëboïde beweging; ontwikkelingsstadium van slijmzwammen.

**Pleistoceen** geologische periode van het Kwartair, van 2,5 miljoen jaar geleden tot 10.000 jaar geleden, gekenmerkt door afwisselende koude perioden (glacialen of ijstijden) en warme tussenijstijden (interglacialen).

**pleon** achterlijf (abdomen) bij kreeftachtigen.

**pleopode** zwempoot.

**pleotelson** laatste achterlijfssegment, versmolten met het telson (bij pissebedden).

**plesiomorfie** oorspronkelijk of primitief kenmerk.

**pluriloculair** veelhokkig.

**polaire capsule** structuur in de kleppen van Myxozoa.

**poliep(stadium)** het vastzittende stadium van holtedieren.

**pollen** stuifmeel, microgametofyt in microsporewand.

**polyembryonie** uit een ei ontstaan vele (tot enkele honderden) larven.

**polyfaag** veel verschillende soorten voedsel etend, bijvoorbeeld planten uit meerdere families.

**polyfyletisch** een groep die niet van één voorouder afstamt en dus geen natuurlijke groep is.

**polyploidie** het hebben van meer dan de gebruikelijke twee sets chromosomen.

**pop** overgangsstadium tussen larve en imago, bij holometabole insecten.

**potval** ingegraven pot waarmee bodembewonende ongewervelden kunnen worden gevangen.

**predator** roofdier, jaagt op en voedt zich met andere dieren.

**prelarve** ontwikkelingsstadium van bepaalde mijten (Parasitiformes), dat niet uit het ei komt en waarschijnlijk een ruststadium is. Ook eerste stadium van Protura.

**primaire mycelium** haploïde hyfen groeiend uit spore.

**primaire endosymbiose** endosymbiose van een prokaryote cel in een niet-fotosynthetiserende eukaryote cel.

**primaire producenten** organismen die in staat zijn tot de eerste stap in een voedselketen, nl. de omzetting van anorganisch materiaal in organisch materiaal. De hiervoor benodigde energie kan uit zonlicht komen via fotosynthese, maar er kan ook chemische energie gebruikt worden. Deze methode van energie-opwekking wordt chemosynthese genoemd. De bekendste primaire producenten zijn planten.

**primaire segmentatie** ontwikkelingsstadium van mijten.

**primaire waardplant** plant waarop de eieren worden afgezet.

**proboscis** een verlengde, soms in- of uitstulpbare snuit bij verschillende diergroepen.

**proceroidstadium** ontwikkelingsstadium van bepaalde lintwormen.

- proglottide** (m.v. **proglottiden**) lichaamssegment van lintwormen.
- progrediënten** bepaald ontwikkelingsstadium van plantenluizen.
- pronotum** halsschild, dat het borststuk (deels) bedekt (bij insecten).
- protandrisch hermafroditisme** (= **protandrie**) ongeslachtelijke voortplanting waarbij mannetjes in vrouwtjes veranderen.
- prothallium** voorkiem, haploïde generatie.
- protist** oude verzamelnaam voor eencellige dieren.
- protogynie** ongeslachtelijke voortplanting waarbij vrouwtjes in mannetjes veranderen.
- protonema** draadvormige voorkiem waarop de haploïde mosplant ontstaat.
- protonimf** tweede ontwikkelingsstadium van mijten met acht poten (na de larve met zes poten).
- protoplasma** substantie waaruit een cel bestaat. Het protoplasma omvat cytoplasma en kernplasma.
- pseudoarrhenotokie** voortplantingswijze waarbij na de paring een groot deel van het mannelijk genoom verloren gaat.
- pseudocoeloom** lichaamsholte die alleen aan ectodermale zijde is omzoomd met mesoderm.
- pseudogaam** ongeslachtelijke voortplanting waarbij de aanwezigheid van zaadcellen nodig is om de ontwikkeling te stimuleren, maar waarbij geen bevruchting plaatsvindt.
- pseudoplasmodium** meercellig aggregaat van een groot aantal amoëboïde organismen.
- pseudopode** (mv. **pseudopodiën**) schijnvoetje.
- pygidium** anaalsegment.
- pyramideval** valtype waarbij de uit de grond kruipende ongewervelden via een net in een verzamelfles bovenin terecht komen.
- raamval** valtype waarbij een plastic raam wordt opgehangen waartegen insecten vliegen die vervolgens in een verzamelbak vallen.
- radiair** ronde basisvorm.
- radula** rasp tong van slakken, opgebouwd uit een basaal membraan met rijen chitineuze tandjes.
- rafe** lange sleuf.
- rasp** onderdeel geluidsapparaat sprinkhanen.
- RAVON** Reptielen Amfibieën Vissen Onderzoek Nederland; één van de PGO's.
- rediën** ontwikkelingsstadium van bijvoorbeeld Trematoda in de tussengastheer.
- reductiedeling** meiose; speciaal tweetrappig proces waarbij een diploïde moeder cel deelt tot vier haploïde dochtercellen en waardoor voortplantingscellen (sporen of gameten) worden geproduceerd.
- refugium** (mv. **refugia**) toevluchtsoord, gebruikt voor gebieden tijdens de ijstijden ijsvrij bleven.
- regeneratie** uitgroeien van willekeurige cellen tot een volledig orgaan of organisme.
- rhipidoglos** bepaald type rasp tong van slakken.
- rhizoïde** wortelachtige organen, met enkel vasthechtingsfunctie, maar eenvoudig gestructureerd (een- of meercellig, draadvormig, zonder weefseldifferentiatie).
- rhizoom** ondergrondse stengel, die zorgt voor de vegetatieve voortplanting; ook wel wortelstok genoemd.
- ribosoom** celorganel dat de eiwitproductie verzorgt.
- rijk** taxonomisch niveau, traditioneel planten en dieren; tegenwoordig worden meer rijken erkend, of vervangen door informele supergroepen.
- RNA** ribonucleïnezuur; speelt een rol bij de eiwitproductie in de cel.
- roest** ziekteverwekkende schimmels op planten, meestal blad aantastend, maar ook stengels, vruchten en zaden.
- rustei** ei dat aangepast is aan overleving van extreme omstandigheden.
- sabel** legboor van sabelsprinkhanen.
- saccoderm** cel niet gesegmenteerd en celwand zonder poriën (type sialg).
- saprofaag** zich voedend met dood organisch materiaal.
- saprofyt** (micro)-organisme dat zich voedt met dood organisch materiaal. De meeste saprofyten zijn bacteriën of schimmels.
- saprofytofaag** dode plantendelen etend.
- saprotroof/saprotrofie** afbreken van dood organisch materiaal.
- schizogenie** snelle ongeslachtelijke deling.
- scolex** kop van Cestoda.
- secundair geslachtsorgaan** orgaan voor opslag van sperma, dat elders geproduceerd wordt (bv. bij libellen).
- secundair mycelium** dikaryote hyfen na bevruchting, groeiend uit twee gefuseerde primaire hyfecellen.
- secundaire endosymbiose** endosymbiose van een eukaryote, fotosynthetiserende cel in een niet-fotosynthetiserende cel.
- secundaire geslachtskenmerken** verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes, naast de primaire kenmerken als inwendige en uitwendige genitalia.
- secundaire metaboliëten** relatief kleine organische moleculen die niet betrokken zijn bij de belangrijke groei processen, maar wel nuttig zijn voor de overleving van een organisme, zoals afweerstoffen.
- secundaire waardplant** plant waar volwassen dieren aan eten en die anders is dan waar de eieren op gelegd worden.
- sedentair** op substraat vastzittend (= sessiel).
- sediment** bodemlaag van klei, löss, grind, zand, kiezels en/of stenen, afgezet door watertransport.
- semibentisch** min of meer in of op de zeebodem levend.
- semivoltien** levenscyclus met een halve generatie per jaar.
- sensil** zintuighaar.
- septen** schotten, bijvoorbeeld in de darmholte bij holte-dieren.
- sessiel** op substraat vastzittend.
- seta** (mv. **setae**) stijve borstel. bij mossen de steel van de sporofyt.
- sexuales** geslachtelijk voortplantende mannetjes en vrouwtjes van bladluizen.
- sexuparae** mannetjes en vrouwtjes van bladluizen.
- shellac** wasuitscheiding van bepaalde schildluizen.
- sifonaal** cellichaam meerkernig en niet in cellen opgedeeld.
- sipho(buis)** tot buis vergroeide rand van de mantel die bij slakken dient om ademwater in te nemen; bij tweekleppigen is deze in tweeën gedeeld om in- en uitkomend water te scheiden; bij inktvissen loopt de sipho als streng door alle kamers en kan daarin gas- en waterdruk veranderen.
- siphonen** adembuizen.
- siphunculi** buisjes aan het achterlijf van bladluizen.

**siplobiontisch-isomorfe cyclus** twee zelfstandig levende fasen met een gelijk uiterlijk, één is haploïd (de gametofyt) en de andere is diploïd (de sporofyt).

**sistens** bepaald ontwikkelingsstadium van plantenluizen.

**sleepnet** net dat met de hand over of door vegetatie wordt gesleept om zo ongewervelden te verzamelen.

**slijmschede** slijmlaag als extra bescherming om de buitenmembraan van een organisme heen.

**solitair** alleenlevend (i.t.t. kolonievormend).

**sporidium** (mv. **sporidiën**) gespecialiseerde voortplantings-eenheid gevormd door een aantal algencellen in een kluwen schimmeldraden.

**sorocarp** vruchtlichaam van cellulaire slijmschimmels bestaande uit steel en sporenmassa.

**SOVON** SOVON Vogelonderzoek Nederland; één van de PGO's.

**spermaduct** zaadleider.

**spermatangium** spermaopslagplaats in inktvissen.

**spermatheca** opslagplaats voor sperma bij het vrouwtje.

**spermatium** onbeweeglijke mannelijke voortplantingscel.

**spermatofoor** spermapakket dat door het mannetje op substraat wordt afgezet waarna het wordt opgenomen door het vrouwtje.

**spermatozoïde** voortplantingscel met flagellen.

**spiculum** (mv. **spicula**) klein stekeltje of naaldje.

**sporangium** (mv. **sporangia**) voortplantingsorgaan waarin sporen worden gevormd; sporen groeien uit tot een meercellig organisme en kunnen haploïd of diploïd zijn; gameten zijn per definitie haploïd en moeten fuseren tot een (diploïde) zygote en die kan dan meercellig uitgroeien.

**spore** door beschermende laag omgeven (voortplantings)cel die zich tot een individu ontwikkelt zonder eerst te versmelten met een andere cel (bij planten, schimmels en sommige eencelligen). Bij bacteriën spreekt men ook van spore als de bacteriecel zich ingekapseld heeft.

**sporocyst** ontwikkelingsstadium van bijvoorbeeld Trematoda in de tussengastheer.

**sporofyt** bij organismen met een levenscyclus met generatiewisseling, de meercellige diploïde generatie die door reductiedeling (meiose) haploïde sporen produceert.

**stamboom** grafische weergave van de verwantschap van verschillende soortgroepen.

**standvlinder** vlinder die zich voortplant in een bepaald gebied.

**statoblast** stevig schijfvormig ruststadium van Ectoprocta.

**statospore** intern gevormde spore als ruststadium.

**steekboor** apparaat waarbij een standaardhoeveelheid grond gepakt kan worden, waarna grondanalyse kan plaatsvinden.

**sterigmen** steeltjes waarop sporen worden gevormd (bij Fungi: Basidiomycota).

**sterniet** buikplaatje van het achterlijf (bij insecten).

**stigma** oogvlek.

**stolon** horizontale verbindingen tussen organismen: bij planten kruipende stengels, afleggers, kruipstengels bij kolonievormende zeedieren.

**stratigrafie** het duiden van gesteenten, het vaststellen van hun eigenschappen en van hun onderlinge relaties in ruimte en tijd; studie van de volgorde van opeenvolgende gesteentelagen (stratificatie), met als doel aardlagen te dateren en beschrijven.

**stridulatie** geluidsproductie door het over elkaar wrijven van lichaamsdelen.

**strobila** uit geledingen (segmenten) bestaand lichaam van Cestoda.

**stuifmeel** microgametofyt in microsporewand.

**stylostoem** buisvormige structuur van larven van watermijten, waarmee lichaamssappen uit de gastheer gezogen worden.

**stylus** (mv. **styli**) uitsteeksel.

**subapicaal** vlak onder de top.

**subfossiel** geconserveerde resten of afdrukken van organismen, van minder dan 10.000 jaar oud.

**subimago** onvolwassen gevleugeld stadium dat nog eenmaal vervelt tot imago (bij haften).

**sublitoraal** gebied onder de laagste waterlijn, dat nooit droogvalt.

**substraat** oppervlak waarop dieren en planten leven.

**successie** het in de tijd veranderen van de soortensamenstelling.

**sulcus** longitudinale groeve.

**suspensievoeder** organisme dat voedsel uit het water filtert (= filtervoeder).

**symbiont** een soort die samenleeft met een andere soort.

**symbiose** samenleven van soorten.

**tars** voetleedje (bij insecten).

**taxon** (mv. **taxa**) formeel benoemde taxonomische eenheid, oftewel een groep organismen die een te onderscheiden eenheid vormen, bijvoorbeeld een soort.

**taxonoom** wetenschapper die soorten benoemt en indeelt ten opzichte van andere soorten.

**telson** staart, ongepaard achterlijfsuiteinde van geleedpotige.

**tergiet** rugplaatje van het achterlijf (bij insecten).

**terrestrisch** op het land levend.

**tertiaire endosymbiose** endosymbiose van een eukaryote, fotosynthetiserende cel met een chloroplast van secundair endosymbiotische oorsprong; veelal daarbij de plaats innemend van de oorspronkelijke chloroplast.

**testa** huisje.

**tetraploïd** een cel waarvan de celkern van elk chromosoom er vier bevat.

**tetraspore** elk van de aseksuele algensporen die in groepen van vier worden geproduceerd in een tetrasporangium.

**thallus** ongedifferentieerd plantaardig lichaam.

**thelytokie** ongeslachtelijke voortplanting met alleen vrouwtjes.

**thorax** borststuk.

**tonnetje** overlevingsstadium van terrestrische Tardigrada (zie ook anhydrobiose en cryptobiotische overleving).

**tornaria** planktonische larve van bijvoorbeeld Enteropneusta.

**torsie** draaiing.

**tracheën** buisvormig ademhalingsstelsel van insecten en duizendpootachtigen.

**transecttelling** looproute waarlangs bepaalde organismen worden geteld.

**trichaal** al dan niet vertakte draadvormige alg, door celdelingen in één richting.

**trichogyn** draadvormige uitgroei van een vrouwelijk gametangium waarlangs de mannelijke kernen kunnen binnendringen.

**triploïd** een cel waarvan de celkern van elk chromosoom er drie bevat.

**tritonimf** vierde ontwikkelingsstadium van mijten met acht poten.

**triunguline larve** vrijlevend beweeglijk larvestadium van parasitaire soorten (zoals waaivleugeligen en oliekevers).

**trochophora-stadium** ontwikkelingsstadium van bijvoorbeeld ringwormen en weekdieren.

**trofie** voeding (meestal verstaat men hieronder de voeding van primaire producenten (algen, planten) met nutriënten als stikstof, fosfor of silicium).

**trofieniveau** groep organismen met eenzelfde positie in een voedselweb (bv. alle primaire producenten of alle reducenten).

**trofont** adulte actieve, beweeglijke eetstadium in de levenscyclus van bepaalde protozoa.

**tropi** ander woord voor complexe monddelen bij sommige groepen dieren.

**tuber** vegetatieve diaspore die zorgt voor de ongeslachtelijke voortplanting (bij mossen).

**Tullgren-bodemextractie** scheidingsmethode waarbij kleine bodemongewervelden d.m.v. een warmte-droogtegradiënt uit de bodem worden gedreven.

**tussengastheer** gastheer waarop een parasiet als larve leeft alvorens op een andere gastheer geslachtsrijp te worden.

**twaalfmijlszone** strook van 12 mijl vanaf de kust die als territoriaal water van Nederland geldt.

**tweehuizig** op een plant zitten of vrouwelijke of mannelijke geslachtsorganen.

**tweeslachtig** organisme met vrouwelijke en mannelijke geslachtskenmerken; ook hermafrodiet genoemd.

**typelocatie** plaats waar het holotype van een organisme is gevonden.

**uitwendige bevruchting** samensmelting zaadcel en eicel vindt plaats buiten het lichaam van het vrouwtje.

**uniloculair** eenhokkig.

**univoltien** levenscyclus met één generatie per jaar.

**uropode** meestal waaivormig aanhangsel van laatste achterlijfssegment van kreeftachtigen.

**uterus** baarmoeder.

**vector** dier of plant dat drager is van pathogenen die overgedragen kunnen worden op andere soorten.

**vegetatief** ongeslachtelijk (bij planten).

**veliger** vrijlevend larvestadium, overgangsvorm tussen trochophoralarve en adult (bij Mollusca).

**verslepen** onbewust transporteren van dieren en planten.

**vesikel** opslagorgaan voor koolhydraten van arbusculaire mycorrhiza.

**vijl** onderdeel van geluidsapparaat bij sprinkhanen.

**vivipaar** levendbarend; eieren komen in het vrouwtje uit en de jonge dieren worden geboord.

**VOFF** Stichting VeldOnderzoek Nederland; het samenwerkingsverband van de tien PGO's.

**vrijlevend** niet strikt gebonden aan een ander organisme of substraat.

**vruchtlichaam** het gedeelte van een schimmel, dat de voortplantingsorganen bevat, bij de macrofungi de paddenstoel of zwam.

**waardplant** de plant waar dieren zich mee voeden: voedselplant.

**warmbloedig** dieren die hun lichaamstemperatuur zelf constant houden, onafhankelijk van de buitentemperatuur.

**wespentaille** insnoering in het achterlijf van veel vliesvleugeligen.

**wortelstok** ondergrondse stengel, die zorgt voor de vegetatieve voortplanting; ook wel rhizoom genoemd.

**xyleem** vasculaire plantenweefsel bestaande uit houtvaten en geassocieerde elementen in het geleidingsweefsel dat functioneert voor het watertransport (met de daarin opgeloste stoffen).

**zegen** een staand net waarmee vissen bij elkaar worden gedreven.

**zoïde** individu in een kolonie Ectoprocta.

**zoöplankton** dierlijke kleine organismen zwevend in de waterkolom. Hieronder vallen veel eencelligen, kleine kreeftachtigen en larvale stadia van veel groepen.

**zoöspore** beweeglijke (flagellate) spore.

**zuigbuis** methode waarmee kleine dieren opgezogen kunnen worden in een verzamelbuis.

**zustergroep** fylogenetisch meest nauw verwante groep.

**zygospore** spore die resistent is tegen koude en droge omstandigheden.

**zygote** bevruchte eicel.



## HOOFDSTUK 13 LITERATUUR

- Aartsen, B. van 1997** Nieuwe en zeldzame vliegen voor de Nederlandse fauna (Diptera). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 7: 7-10.
- Achterberg, C. van 1982** Familietabel van de Hymenoptera in Noordwest-Europa. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 152: 1-50.
- Achterberg, C. van 1988** Revision of the subfamily Blacinae Foerster (Hymenoptera, Braconidae). – Zoologische Verhandlungen, Leiden 249: 1-324.
- Achterberg, C. van 1990** Revision of the Western Palaearctic Phanerotomini (Hymenoptera: Braconidae). – Zoologische Verhandlungen, Leiden 255: 1-106.
- Achterberg, C. van 1993a** Illustrated key to the subfamilies of the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). – Zoologische Verhandlungen, Leiden 283: 1-189.
- Achterberg, C. van 1993b** Revision of the subfamily Macrocentrinae Foerster (Hymenoptera: Braconidae) from the Palaearctic region. – Zoologische Verhandlungen, Leiden 286: 1-110.
- Achterberg, C. van 1997** Braconidae. An illustrated key to all subfamilies. – World Biodiversity Database CD-ROM Series. ETI, Amsterdam.
- Achterberg, C. van 2003** The European species of the subgenus *Aliolus* Say of the genus *Eubazus* Nees and of the genus *Dicyrtaspis* van Achterberg (Hymenoptera: Braconidae: Brachistinae). – Zoologische Mededelingen, Leiden 77: 301-320.
- Achterberg, C. van 2006** European species of the genus *Helorus* Latreille (Hymenoptera: Heloridae), with description of a new species from Sulawesi (Indonesia). – Zoologische Mededelingen, Leiden 80: 1-12.
- Achterberg, C. van 2007** Geriefhoutbosjes: hotspots voor sluipwespen. – Entomologische Berichten, Amsterdam 67: 204-208.
- Achterberg, C. van 2009** Braconidae. – Fauna Europaea, version 2.1.1. www.faunaeur.org.
- Achterberg, C. van & B. van Aartsen 1986** The European Pamphiliidae (Hymenoptera: Symphyta), with special reference to the Netherlands. – Zoologische Verhandlungen, Leiden 234: 1-98.
- Achterberg, C. van & R. van Kats 2000** Revision of the Palaearctic Embolemidae (Hymenoptera). – Zoologische Mededelingen, Leiden 74: 251-269.
- Achterberg, C. van & J. Noyes (red.) 2004** Hymenoptera. – Fauna Europaea, version 1.1. www.faunaeur.org.
- Achterberg, C. van & T.M.J. Peeters 2004** Naamgeving, verwantschappen en diversiteit. – In: T.M.J. Peeters, C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefebvre, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis, De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). Nederlandse Fauna 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 19-32.
- Achterberg, C. van & J. de Rond 2004** Lichaamsbouw en determinatie. – In: T.M.J. Peeters, C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefebvre, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis, De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). Nederlandse Fauna 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 33-74.
- Adam, K.M.G., J. Paul & V. Zaman 1971** Medical and veterinary protozoology, an illustrated guide. – Churchill Livingstone, Edinburgh & London.
- Adcock, J.A. 2006** Energetics of a population of the isopod *Asellus aquaticus*. Life history and production. – Freshwater Biology 9: 343-355.
- Adema, H. 1987** Een glazendrijver van een visnet aangespoeld op het strand tussen Katwijk en Noordwijk. – Zeepaard 47: 146-152.
- Adema, J.P.H.M. 1991** De krabben van Nederland en België (Crustacea, Decapoda, Brachyura). – Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.
- Adema, J.P.H.M. 1993** Onbekend maakt onbemind. 1. Phoronida. – Het Zeepaard 53: 141-146.
- Adl, S.M., A.G. Simpson, M.A. Farmer, R.A. Andersen, O.R. Anderson, J.R. Barta, S.S. Bowser, G. Brugerolle, R.A. Fensome, S. Fredericq, T.Y. James, S. Karpov, P. Kugrens, J. Krug, C.E. Lane, L.A. Lewis, J. Lodge, D.H. Lynn, D.G. Mann, R.M. McCourt, L. Mendoza, O. Moestrup, S.E. Mozley-Standridge, T.A. Nerad, C.A. Shearer, A.V. Smirnov, F.W. Spiegel, M.F. Taylor 2005** The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. – Journal of Eukaryotic Microbiology 52: 399-451.
- Adrianov, A.V. & V.V. Malakhov 1994** [Kinorhyncha: structure, development, phylogeny and taxonomy.] – Nauka Publishers, Moscow. [In Russisch.]
- Albarda, H. 1889** Catalogue raisonné et synonymique des Névroptères, observés dans les Pays-Bas et dans les Pays limitrophes. – Tijdschrift voor Entomologie 32: 211-376.
- Albarda, H. 1889** Catalogue raisonné et synonymique des Névroptères, observés dans les Pays-Bas et dans les Pays limitrophes. – Tijdschrift voor Entomologie 32: 211-376.
- Albarda, H. 1889** Catalogue raisonné et synonymique des Névroptères, observés dans les Pays-Bas et dans les Pays limitrophes. – Tijdschrift voor Entomologie 32: 211-376.
- Albarda, H. 1889** Catalogue raisonné et synonymique des Névroptères, observés dans les Pays-Bas et dans les Pays limitrophes. – Tijdschrift voor Entomologie 32: 211-376.
- Albouy, V. & C. Caussanel 1990** Dermaptères ou Perce-oreilles. – Faune de France 75: 1-245.
- Albrecht, A. 1990** Revision, phylogeny and classification of the genus *Dorylomorpha* (Diptera: Pipunculidae). – Acta Zoologica Fennica 188: 1-240.
- Alexopoulos, C.J., C. Mims & M. Blackwell 1996** Introductory mycology. Fourth edition. – J. Wiley & Sons, New York.
- Allred, D. 1954** Mites as intermediate hosts of tapeworms. – Proceedings of the Utah Academy of Science 31: 44-51.
- Almeida, W.O., M.L. Christoffersen, D.S. Amorim & E.C.C. Eloy 2008** Morphological support for the phylo-

- genetic positioning of Pentastomida and related fossils. – *Revista Biotemas* 21: 81-90.
- Amiet, F. 1996** Hymenoptera, Apidae 1. Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. – *Insecta Helvetica*, Fauna 12.
- Amiet, F., A. Müller & R. Neumeier 1999** Apidae 2. *Colletes*, *Dufourea*, *Hylaeus*, *Nomia*, *Nomioides*, *Rhophitoides*, *Rophites*, *Sphecodes*, *Systropha*. – *Fauna Helvetica* 4. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amiet, F., M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeier 2001** Apidae 3. *Halictus*, *Lasioglossum*. – *Fauna Helvetica* 6. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amiet, F., M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeier 2004** Apidae 4. *Anthidium*, *Chelostoma*, *Coelioxys*, *Dioxys*, *Heriades*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Osmia*, *Stelis*. – *Fauna Helvetica* 9. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amiet, F., M. Herrmann, A. Müller & R. Neumeier 2007** Apidae 5. *Ammobates*, *Ammobatoides*, *Anthophora*, *Biastes*, *Ceratina*, *Dasygaster*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Euclera*, *Macropis*, *Melecta*, *Melitta*, *Nomada*, *Pasites*, *Tetralonia*, *Thyreus*, *Xylocopa*. – *Fauna Helvetica* 20. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- AmphibiaWeb 2010** Information on amphibian biology and conservation. – Berkeley, California. <http://amphibia-web.org>. [Geraadpleegd 12 februari 2010.]
- Andersen, R.A. 2004** Biology and systematics of heterokont and haptophyte algae. – *American Journal of Botany* 91: 1508-1522.
- Andersen, S. 1996** The Siphonini (Diptera: Tachinidae) of Europe. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 33: 1-148.
- Anderson, G. 2010a** Tanaidacea classification, January 18, 2010. – <http://peracarida.usm.edu/TanaidaceaTaxa.pdf>. [Geraadpleegd 2 maart 2010.]
- Anderson, G. 2010b** Mysida classification, January 20, 2010. – <http://peracarida.usm.edu/MysidaTaxa.pdf>. [Geraadpleegd 2 maart 2010.]
- Anderson, O.R., C. Nigrini, D. Boltovskoy, K. Takahashi & N.R. Swanberg 2000** Class Polycystinea. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 994-1022.
- Anderson, R.C., A.G. Chabaud & S. Willmot 2009** Keys to the nematode parasites of vertebrates. Archival Volume. – CABI, Wallingford.
- Andersson, H. 1971** The Swedish species of Chyromyidae (Diptera) with lectotype designations. – *Entomologisk Tidskrift* 92: 95-99.
- Andersson, H. 1976** Revision of the *Anthomyza* species of Northwest Europe (Diptera: Anthomyzidae) 1. The *gracilis* group. – *Entomologica Scandinavica* 7: 41-52.
- Andersson, H. 1977** Taxonomic and phylogenetic studies on Chloropidae (Diptera) with special reference to Old World genera. – *Entomologica Scandinavica Supplement* 8: 1-200.
- Andersson, H. 1982** The Swedish species of the families Synneuridae, Canthyloscelidae and Scatopsidae (Diptera). – *Entomologisk Tidskrift* 103: 5-11.
- Andersson, H. 1984** Revision of the *Anthomyza* species of Northwest Europe (Diptera: Anthomyzidae) II. The *pallida* group. – *Entomologica Scandinavica* 15: 15-24.
- Andersson, H. 1989** Taxonomic notes on Fennoscandian Micropezidae (Diptera). – *Notulae Entomologicae* 69: 153-162.
- Andersson, H. 1990** De svenska prickflugorna (Diptera, Pallopteridae), med typdesigneringar och nya synonymer. – *Entomologisk Tidskrift* 111: 123-131.
- Andersson, H. 1997a** Diptera Ptychopteridae, phantom crane flies. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook 2. Odonata-Diptera*. Apollo Books, Stenstrup: 193-207.
- Andersson, H. 1997b** Diptera Scatophagidae, dung flies. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook 2. Odonata-Diptera*. Apollo Books, Stenstrup: 401-410.
- Andrássy, I. 2005** Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia) I. – *Pedozoologica Hungarica* 3. Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Andrássy, I. 2007** Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia) II. – *Pedozoologica Hungarica* 4. Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Andrássy, I. 2009** Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia) III. – *Pedozoologica Hungarica* 5. Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Angel, M.V. 1993** Marine planktonic ostracods. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 48: i-vii, 1-240.
- Ansari, M.A.R. 1944** Mallophaga found on domestic fowl, *Gallus domesticus* Linn., in the Punjab. – *Indian Journal of Entomology* 5: 129-142.
- Anton, K.W. 1994** 89. Familie: Bruchidae. Die Käfer Mitteleuropas 14: 143-151. – Goecke & Evers, Krefeld.
- APG 1998** An ordinal classification for the families of flowering plants. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531-553.
- APG II 2003** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- APG III 2009** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Appeltans, W., P. Bouchet, G.A. Boxshall, K. Fauchald, D.P. Gordon, B.W. Hoeksema, G.C.B. Poore, R.W.M. van Soest, S. Stöhr, T.C. Walter, M.J. Costello (red.) 2009** The world register of marine species. – [www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org). [Geraadpleegd 16 februari 2010.]
- Aptroot, A. & L.B. Sparrius 2008** Europese verspreiding en internationale betekenis van Nederlandse korstmossen. – *Buxbaumiella* 83: 1-12.
- Aptroot, A., C.M. van Herk, H.F. van Dobben, P.P.G. van den Boom, A.M. Brand & L. Spier 1998** Bedreigde en kwetsbare korstmossen in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. – *Buxbaumiella* 46: 1-101.
- Aptroot, A., A.M. Brand, C.M. van Herk & L.B. Sparrius 2008** Veranderingen in de checklist van de Nederlandse



- korstmossen en korstmosparasieten. – Buxbaumiella 82: 6-13.
- Arillo, A. & M.S. Engel 2006** Rock crawlers in Baltic amber (Notoptera, Mantophasmatodea). – American Museum Novitates 3539: 1-10.
- Arnold, E.N. & D.W. Ovenden 2002** A field guide to the reptiles and amphibians of Britain and Europe. Tweede druk. – HarperCollins Publishers, London.
- Arnolds, E. 1981** Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands 1. – Bibliotheca Mycologica 83. J. Cramer, Vaduz.
- Arnolds, E. & M. Veerkamp 2008** Basisrapport Rode Lijst paddenstoelen. – Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.
- Arnolds, E., Th.W. Kuyper & M.E. Noordeloos (red.) 1995** Overzicht van de paddenstoelen in Nederland. – Nederlandse Mycologische Vereniging, Wijster.
- Askew, R.R. 1968** Chalcidoidea, Elasmidae and Eulophidae (Elachertinae, Eulophinae and Euderinae). – Handbooks for the identification of British insects 8 (2b): 1-39.
- Askew, R.R. 1973** Parasitic insects. – Heinemann, London.
- Aspöck, H., U. Aspöck & H. Hölzel 1980** Die Neuropteren Europas. Eine zusammenfassende Darstellung der Systematik, Oekologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia) Europas. Twee delen. – Goecke & Evers, Krefeld.
- Aspöck, H., U. Aspöck & H. Rausch 1991** Die Raphidiopteren der Erde. Eine monographische Darstellung der Systematik, Taxonomie, Biologie, Ökologie und Chorologie der rezenten Raphidiopteren der Erde, mit einer zusammenfassenden Übersicht der fossilen Raphidiopteren (Insecta: Neuropteroidea). Twee delen. – Goecke & Evers, Krefeld.
- Aspöck, H., H. Hölzel & U. Aspöck 2001** Kommentierter Katalog der Neuroptera (Insecta: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Westpaläarktis. – Denisia 2: 1-606.
- Assing, V. & M. Schülke 1999** Supplemente zur mitteleuropäischen Staphylinidenfauna (Coleoptera, Staphylinidae). – Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer 95: 1-31.
- Assing, V. & M. Schülke 2001** Supplemente zur mitteleuropäischen Staphylinidenfauna (Coleoptera, Staphylinidae) II. – Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer 97: 121-176.
- Assing, V. & M. Schülke 2007** Supplemente zur mitteleuropäischen Staphylinidenfauna (Coleoptera, Staphylinidae) III. – Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer 102 [2006]: 1-78.
- Assing, V., J. Frisch, M. Kahlen, I. Löbl, G.A. Lohse, V. Puthz, M. Schülke, H. Terlutter, M. Uhlig, J. Vogel, J. Willers, P. Wunderle & L. Zerche 1998** Familie Staphylinidae. – Die Käfer Mitteleuropas 15: 119-197.
- Ates, R. 1997** Bloemdieren - De zeeanemonen en hun verwanten van de Nederlandse kust. – Zeeanjer, Zaandam.
- Athersuch, J., D.J. Horne & J.E. Whittaker, 1989** Marine and brackish water ostracods. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 43: 1-343.
- Aubert, J.F. 1969** Les ichneumonides ouest-palearctiques et leurs hôtes 1. Pimplinae, Xoridinae, Acaenitinae. – Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Paris.
- Aubert, J.F. 1978** Les ichneumonides ouest-palearctiques et leurs hôtes 2. Banchinae et suppl. aux Pimplinae. – Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Paris & EDIFAT-OPIDA, Echauffour.
- Aubert, J.F. 2000** Les ichneumonides ouest-palearctiques et leurs hôtes 3. Scolobatinae (=Ctenopelmatinae) et suppl. aux volumes précédents. – Litterae Zoologicae 5: 1-310.
- Audisio, P. 1993** Coleoptera. Nitidulidae - Kateretidae. – Fauna d'Italia 32: i-xvi, 1-971.
- Aukema, B. 1999** vi. Aphidoidea - Bladluizen. – In: B. Aukema, L.J.W. de Goffau, M.G.M. Jansen, G. Romeijn, H. Stigter & B. Vierbergen, Cursus Diagnostiek, Syllabus entomologie. Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen.
- Aukema, B. 2003** Recent changes in the Dutch Heteroptera fauna (Insecta: Hemiptera). – In: M. Reemer, P.J. van Helsdingen & R.M.J.C. Kleukers (red), Proceedings of the 13th International Colloquium of European Invertebrate Survey. European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 39-52.
- Aukema, B. & D.J. Hermes 2006** Verspreidingsatlas Nederlandse wantsen (Hemiptera: Heteroptera). Deel II: Cimicomorpha 1 (Tingidae, Microphysidae, Nabidae, Anthocoridae, Cimicidae & Reduviidae). – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Aukema, B. & D.J. Hermes 2009** Nieuwe en interessante Nederlandse wantsen III (Hemiptera: Heteroptera). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 31: 53-88.
- Aukema, B., J.G.M. Cuppen, N. Nieser & D. Tempelman 2002** Verspreidingsatlas Nederlandse wantsen (Hemiptera: Heteroptera). Deel 1: Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha & Leptopodomorpha. – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Aukema, B., F. Bos, D. Hermes & Ph. Zeinstra 2005a** Nieuwe en interessante Nederlandse wantsen II, met een geactualiseerde naamlijst (Hemiptera: Heteroptera). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 23: 37-76.
- Aukema, B., J.M. Bruers & G. Viskens 2005b** A New Zealand endemic *Nysius* established in the Netherlands and Belgium (Heteroptera: Lygaeidae). – Belgian Journal of Entomology 7: 37-43.
- Aulagnier, S., P. Haffner, A.J. Mitchell-Jones, F. Moutou & J. Zima 2009** Mammals of Europe, North Africa and the Middle East. – Christopher Helm, London.
- Austin, A.D., N.F. Johnson & M. Dowton, 2005** Systematics, evolution, and biology of Scelionid and Platygastriid wasps. – Annual Review of Entomology 50: 553-582.
- Azémar, F., S. Van Damme, P. Meire & M. Tackx 2007** New occurrence of *Lecane decipiens* (Murray, 1913) and some other alien rotifers in the Schelde estuary (Belgium). – Belgian Journal of Zoology 137: 75-83.
- Baan, S.M. van der & L.B. Holthuis 1969** On the occurrence of Euphausiacea in the surface plankton near the Lightship 'Texel' in the southern North Sea. – Netherlands Journal of Sea Research 4: 364-371.
- Bacescu, M. 1954** Fauna Republicii populare Romini. Crustacea IV (3): Mysidacea. – Academia Republicii Populare Romini, Boekarest.
- Bach, K. & B. Burkhardt (red.) 1984** Diatomeen 1 - Schalen in Natur und Technik. – Mitteilungen des Instituts für

- leichte Flächentragwerke Universität Stuttgart 28: 1-328.
- Bächli, G.** 1997 Die Arten der Tanypezidae, Dryomyzidae, Perisclididae, Aulacigastridae und Stenomicrodidae in der Schweiz (Diptera). – Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel 47: 29-34.
- Bächli, G.** 1998 Family Drosophilidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 503-513.
- Bächli, G. & H. Burla** 1985 Diptera Drosophilidae. – Insecta Helvetica, Serie A 7: 1-116.
- Bächli, G., C.R. Vilela, S. Andersson Escher & A. Saura** 2004 The Drosophilidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entomologica Scandinavica 39: 1-362.
- Baguña, J. & M. Riutort** 2004 The dawn of bilaterian animals: the case of acoelomorph flatworms. – BioEssays 26: 1046-1057.
- Bährmann, R. & R. Bellstedt** 1988 Beobachtungen und Untersuchungen zum Vorkommen der Lonchopteriden auf dem Gebiet der DDR, mit einer Bestimmungstabelle der Arten. – Deutsche Entomologische Zeitschrift (N.F.) 35: 265-279.
- Bailey, J. C.** 2010 Stramenopiles. Version 07 February 2010 (under construction). – The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/Stramenopiles/2380/2010.02.07>. [Geraadpleegd 19 april 2010.]
- Baker, A.C. de, B.P. Boden & E. Brinton** 1990 A practical guide to the euphausiids of the world: 1-96. – British Museum (Natural History), London.
- Baker, E.W., T.M. Evans, D.J. Gould, W.B. Hull & H.L. Kee-Pycnogonigan** 1956 A manual of parasitic mites of medical or economic importance. – Technical Publication of the National Pest Control Association, New York.
- Baker, J.M. & G. Giribet** 2007 A molecular phylogenetic approach to the phylum Cycliophora provides further evidence for cryptic speciation in *Symbion americanus*. – Zoologica Scripta 36: 353-359.
- Baker, J.R.** 1982 Parasitic Protozoa in British wild animals. – Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge.
- Bakker, C.** 1972 Milieu en plankton van het Veerse Meer, een tien jaar oud brakwatermeer in zuidwest Nederland. – Mededelingen van de Hydrobiologische Vereniging 6: 15-38.
- Bakker, C. & W.J. Phaff** 1976 Tintinnida from coastal waters of the S.W.-Netherlands 1. The genus *Tintinnopsis* Stein. – Hydrobiologia 50: 101-111.
- Bal, D., H.M. Beije, M. Fellingner, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal & F.J. van Zadelhoff** 2001 Handboek natuurdoeltypen. Tweede editie. – Expertisecentrum-LNV, Wageningen.
- Ball, I.R. & T.B. Reynoldson** 1981 British planarians. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 19: i-vii: 1-141.
- Balogh, J.** 1972 The oribatid genera of the world. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Balogh J. & S. Mahunka** 1983 Primitive oribatids of the palaearctic region. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Balvay, G.** 1994 First record of the rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in France. – Journal of Plankton Research 16: 1071-1074.
- Banaszak, J. & L. Romasenko** 1998 Megachilid bees of Europe (Hymenoptera. Apoidea, Megachilidae). – Pedagogical University of Bydgoszcz, Bydgoszcz.
- Bankowska, R.** 1979 Conopidae. – Fauna Polski 7: 1-133.
- Baranowski, R.** 1985 Central and Northern European *Dorcatoma* (Coleoptera: Anobiidae), with a key and description of a new species. – Entomologica Scandinavica 16: 203-207.
- Barber, A.D.** 2008 Key to the identification of British centipedes. – FSC AIDGAP.
- Barber, A.D.** 2009 Centipedes. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 58: 1-228.
- Barber-James, H.M., J.-L. Gattiolat, M. Sartori & M.D. Hubbard** 2008 Global diversity of mayflies (Ephemeroptera) in freshwater. – Hydrobiologica 595: 339-350
- Barendregt, A.** 2001 Zweefvliegtabel. Negende uitgave. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Barendregt, A., W. van Steenis, W. Renema & M. Schouten** 2009 Verspreiding. – In: M. Reemer, W. Renema, W. van Steenis, Th. Zeegers, A. Barendregt, J.T. Smit, M.P. van Veen, J. van Steenis & L.J.J.M. van der Leij, De Nederlandse zweefvliegen (Diptera: Syrphidae). Nederlandse Fauna 8. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 61-66.
- Barends, S. (red.)** 2005 Het Nederlandse landschap. Een historisch-geografische benadering. – Matrijs, Utrecht.
- Barnard J.L. & C.M. Barnard** 1983 Freshwater Amphipoda of the world 1 & 2. – Hayfield Associates, Mt. Vernon.
- Barnard, J.L. & G.S. Karaman** 1991 The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (except marine gammaroids). – Records of the Australian Museum 13: 1-866.
- Barnes, R.D.** 1982 Invertebrate zoology. – Holt-Saunders International, Philadelphia.
- Barnes, R.S.K., P. Calow, P.J.W. Olive, D.W. Golding, J.I. Spicer** 2001 The Invertebrates: a synthesis. – Blackwell Science, Oxford.
- Barnich, R. & D. Fiege** 2009 Revision of the genus *Harmothoe* Kinberg, 1856 (Polychaeta: Polynoidae) in the Northeast Atlantic. – Zootaxa 2104: 1-76.
- Barták, M.** 1982 The Czechoslovak species of Rhamphomyia (Diptera, Empididae) with description of a new species from Central Europe. – Acta Universitatis Carolinae (Biologica) 1880: 381-461.
- Barták, M.** 1986 The Czechoslovak species of Lonchopteridae (Diptera). – In: J. Olejnicek & Spitzer, K. (red.), Diptera Bohemoslovaca 4. Jihosec Muzeum, Ceske Budejovice 5: 61-69.
- Barták, M.** 1998 Family Lonchopteridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 13-16.
- Bartsch, H.** 2009 Tvavingar: Blomflugor. Diptera: Syrphidae: Eristalinae & Microdontinae. – Nationalnycklen till Sveriges Flora och Fauna. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Bartsch, I. & H. Smit** 2006 Een checklist van de Nederlandse zeemijten (Acari, Halacaroida). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 25: 25-32.
- Barus, V., T.P. Sergeeva, M.D. Sonin & K.M. Ryzhikov** 1978 Helminths of fish-eating birds of the Palaearctic region 1. Nematoda. – Dr. W. Junk, Den Haag.
- Bas, C., Th.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E.C. Vellinga (red.)** 1988-2005 Flora agaricina neerlandica 1-6. – A.A. Balkema, Rotterdam.

- Bascompte J. & P. Jordano** 2007 Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. – *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-593.
- Bascompte, J. & D.B. Stouffer** 2009 The assembly and disassembly of ecological networks. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 364: 1781-1787.
- Bass, D. & T. Cavalier-Smith** 2009 Cercozoa. Version 22 March 2009 (under construction). – The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/Cercozoa/121187/2009.03.22>. [Geraadpleegd 19 april 2010.]
- Bass, J.** 1998 Last-instar larvae and pupae of the Simuliidae of Britain and Ireland. A key with brief ecological notes. – *Freshwater Biological Association, Scientific Publication* 55: 1-101.
- Batelka, J.** 2007 *Icones Insectorum Europae Centralis*. Coleoptera: Ripiphoridae. – *Folia Heyrovskyana B*, 7: 1-8.
- Batten, R.** 1976 De Nederlandse soorten van de keverfamilie Mordellidae. – *Zoologische Bijdragen* 19: 3-37.
- Bauernfeind, E & U.H. Humpesch** 2001 Die Eintagsfliegen Zentraleuropas (Insecta: Ephemeroptera): Bestimmung und Ökologie. – Verlag des Naturhistorisches Museum, Wien.
- Beccaloni, G. W.** 2009 Blattodea species file online. Version 1.2/3.5. – <http://Blattodea.SpeciesFile.org>. [Geraadpleegd 7 december 2009.]
- Becerra, A., L. Delaye, S. Islas & A. Lazcano** 2007 The very early stages of biological evolution and the nature of the last common ancestor of the three major cell domains. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 361-379.
- Becker, N. (red.)** 2003 *Mosquitoes and their control*. – Kluwer Academic Press/Plenum Publishers, New York.
- Beesley, P.L., G.J.B. Ross & C.J. Glasby (red.)** 2000 *Polychaetes and allies: the southern synthesis*. – CSIRO Publishing, Melbourne.
- Beier, M.** 1959 Ohrwürmer und Tarsenspinner. – *Die Neue Brehm-Bücherei* 251: 1-34.
- Beier, M.** 1963 *Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterscorpione)*. – *Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas*. Akademie Verlag, Berlin.
- Beijne Nierop, B.M. & T. Hakbijl** 2002 *Ctenolepisma longicaudatum* heeft ongemerkt bebouwd Nederland veroverd; met een sleutel voor de Nederlandse Lepismatidae (Thysanura). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 62: 34-42.
- Bekker, R.M.** 2009 20 jaar ontgronden voor natuur op zandgronden. – *De Levende Natuur* 110: 9-15.
- Bekker, R.M. & E.J. Lammerts** 2002 Groene stippen voor Rode Lijstsoorten: evaluatie van herstelmaatregelen. – *De Levende Natuur* 102: 48-52.
- Bekker, R.M., L.J.L. van den Berg, R.J. Strykstra & R. Verhagen** 2005 Maaisel opbrengen: het recept voor snel herstel van heidevegetaties? – *De Levende Natuur* 106: 214-218.
- Bekker, R.M., I.C. Knevel, E.C.H.E.T. Lucassen, B.F. van Tooren & H.L. Schimmel-ten Kate** 2009 *Leren van 20 jaar ontgronden voor natuur*. – *De Levende Natuur* 110: 62-65.
- Bell, W.J., L.M. Roth & Chr.A. Nalepa** 2007 *Cockroaches: ecology, behavior and natural history*. – Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Belle, R.A. van** 1983-1987 *De Europese keverslakken*. – *Vita Marina (Keverslakken)*: 1-128.
- Bellinger, P.F., K.A. Christiansen & F. Janssens** 1996-2009 Checklist of the Collembola of the world. [www.collembola.org](http://www.collembola.org). [Geraadpleegd 20 januari 2010.]
- Belshaw, R.** 1993 *Tachinid flies*. Diptera: Tachinidae. – *Handbooks for the identification of British insects 10 (4a)*: 1-170.
- Bemmelen, A.A. van** 1866 *Lijst van visschen in Nederland waargenomen*. – In: J.A. Herklots (red.), *Bouwstoffen voor eene fauna van Nederland 3 (4)*. E.J. Brill, Leiden: 318-413.
- Ben-Dov, Y.** 2008 *Directory of scale insects (Hemiptera: Coccoidea) systematists*. – <http://old.agri.gov.il/Publications/Systematists/DirSystematists.html>. [Geraadpleegd 1 september 2010.]
- Bengtsson, B.Å.** 1984 *The Scythrididae (Lepidoptera) of Northern Europe*. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 13: 1-137.
- Bengtsson, B.Å.** 1997 *Microlepidoptera of Europe 2, Scythrididae*. – Apollo Books, Svendborg.
- Bengtsson, B.Å., R. Johansson & G. Palmqvist** 2008 *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna [= Encyclopedia of the Swedish Flora and Fauna], Fjärilar: Käkmalar - säckspinnare*. Lepidoptera: Micropterigidae - Psychidae. – *Art-Databanken, SLU, Uppsala*.
- Benick, G. & G.A. Lohse** 1974 *Familie Staphylinidae. Unterfamilie Aleocharinae. Tribus Callicerini*. – *Die Käfer Mitteleuropas* 5: 72-220.
- Bennet, J.A & G. van Olivier** 1826 *Naamlijst van wormen in Nederland aanwezig*. – *Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen, Vijftiende Deel*. Wed. A. Loosjes, Haarlem.
- Bense, U.** 1995 *Longhorn beetles. Illustrated key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe*. – *Bockkäfer. Illustrierter Schlüssel zu den Cerambyciden und Vesperiden Europas*. – Margraf Verlag, Weikersheim.
- Benson, R.B.** 1951 *Hymenoptera, Symphyta*. – *Handbooks for the identification of British insects 6 (2a)*: 1-67.
- Benson, R.B.** 1952 *Hymenoptera, Symphyta*. – *Handbooks for the identification of British insects 6 (2b)*: 51-137.
- Benson, R.B.** 1958 *Hymenoptera, Symphyta*. – *Handbooks for the identification of British insects 6 (2c)*: 139-252.
- Bentham Jutting, T. van** 1933 *Mollusca (I) A. Gastropoda Prosobranchia et Pulmonata*. – *Fauna van Nederland* 7: 1-387.
- Bentham Jutting, T. van** 1936a *Mollusca (I) B. Amphineura*. – *Fauna van Nederland* 8: 75-87.
- Bentham Jutting, T. van** 1936b *Mollusca (I) B. Scaphopoda*. – *Fauna van Nederland* 8: 89-94.
- Bentham Jutting, T. van & H. Engel** 1936 *Mollusca (I) B. Gastropoda Opisthobranchia; Amphineura en Scaphopoda*. – *Fauna van Nederland* 8: 9-73.
- Berendse, F., J. Verhulst, F. Willems, A. Breeuwer, R. Foppen & D. Kleijn** 2006 *De effectiviteit van het Nederlandse weidevogelbeleid*. – *De Levende Natuur* 107: 112-117.
- Berest, Z.L. & B.M. Mamaev** 1989 [A key to females of the Palaearctic genera of gall midges of the subfamily Lestremiinae (Diptera, Cecidomyiidae)]. – Kiev. [In Russisch.]
- Berg, A.B. van den** 2009 *Lijst van Nederlandse vogelsoorten*. – Online-versie november 2009. [www.dutchbirding.nl/content/page/files/webprog20091027-58.pdf](http://www.dutchbirding.nl/content/page/files/webprog20091027-58.pdf). [Geraadpleegd 14 november 2009.]

- Berg, A.B. van den & C.A.W. Bosman 2001** Zeldzame vogels van Nederland - Rare birds of the Netherlands. Avifauna van Nederland 1. Tweede, herziene druk. – GMB Uitgeverij, Haarlem & KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Berg, M.P. 1997** Naamlijst van de Nederlandse landpissebedden (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 7: 31-34.
- Berg, M.P. 1999** Naamlijst Nederlandse duizendpoten (Myriapoda: Chilopoda). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 8: 67-75.
- Berg, M.P. 2005** Naamlijst van de Nederlandse miljoenpoten (Myriapoda: Diplopoda). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 23: 1-11.
- Berg, M.P. 2008** Distribution and ecology of two enigmatic species, *Trichoniscoides sarsi* Patience, 1908 and *T. helveticus* (Carl, 1908) (Crustacea, Isopoda) in the Netherlands. – Bulletin of the British Myriapod & Isopod Group 23: 2-8.
- Berg, M.P. 2009** Rotssprijngen op de Afsluitdijk. – In: R. Kleukers, M. Berg & W. van Strien (red.), Passie voor kleine beestjes, 33,3 jaar Stichting eis-Nederland. European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 64-66.
- Berg, M.P. 2010** Spatial soil ecology. – In: D. Wall. & D. Strong (red.), Soil ecology handbook. Oxford Scientific Press, Oxford (in druk).
- Berg, M.P. & Ch. Evenhuis 2001** Determinatietabel voor de Nederlandse duizendpoten (Myriapoda: Chilopoda). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 15: 41-77; 17: 103-105 (2003; errata).
- Berg, M.P. & H. Wijnhoven 1997** Landpissebedden. Een tabel voor de landpissebedden (Crustacea; Oniscidae) van Nederland en België. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 221: 1-80.
- Berg, M.P., J.P. Kniese, J.J.M. Bedaux & H.A. Verhoef 1998** Dynamics and stratification of functional groups of micro- and mesoarthropods in the organic layer of a Scots pine forest. – Biology and Fertility of Soils 26: 268-284.
- Berg, M.P., M. Soesbergen, D. Tempelman & H. Wijnhoven 2008** Verspreidingsatlas Nederlandse landpissebedden, duizendpoten en miljoenpoten (Isopoda, Chilopoda, Diplopoda). – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden & Vrije Universiteit, afd. Dierecologie, Amsterdam.
- Berg, M.S. van den 1999** Charophyte colonisation in shallow lakes. – Proefschrift Vrij Universiteit, Amsterdam.
- Berge Henegouwen, A. L. van 1989** *Sphaeridium marginatum* reinstated as a species distinct from *S. bipustulatum* (Coleoptera: Hydrophilidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 49: 168-170.
- Berge Henegouwen, A.L. van 1992** Hydrochidae. – In: M.B.P. Drost, H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieuwerkerken & M. Schreijer (red.), De waterkevers van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 176-180.
- Berge Henegouwen, A.L. van, J.G.M. Cuppen, M.B.P. Drost & J. Huijbregts 1992** Hydrophilidae (spinnende watertorren). – In: M.B.P. Drost, H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieuwerkerken & M. Schreijer (red.), De waterkevers van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 181-224.
- Bergman, M.J.N., G.C.A. Duineveld & M.S.S. Lavaleye 2005** Long term closure of an area tot fisheries at the Frisian Front (S.E. North Sea): effects on the bottom fauna. – NIOZ-rapport 2005-6. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel.
- Berland, L. 1947** Hyménoptères tenthredoïdes. – Faune de France 47.
- Beschovski, V.L. 1994** Contribution to the study of West Palaeartic Tethinidae (Diptera). – Acta Zoologica Bulgarica 47: 16-29.
- Besseling, A.J. 1964** De Nederlandse watermijten (Hydrachnellae Latreille, 1802). – Monographieën van de Nederlandsche Entomologische Vereeniging 1. Nederlandsche Entomologische Vereeniging, Amsterdam.
- Besuchet, C. 1974** Familie Pselaphidae. – Die Käfer Mitteleuropas 5: 305-362.
- Besuchet, C. 1976** Contribution à l'étude des Ptiliides paléarctiques (Coleoptera). – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 49: 51-71.
- Besuchet, C. 1989** Familie Pselaphidae. – Die Käfer Mitteleuropas 12: 240-243.
- Besuchet, C. & H. Franz 1971** Familie Scydmaenidae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 271-303.
- Besuchet, C. & E. Sundt 1971** Familie Ptiliidae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 311-342.
- Beuk, P.L.Th. (red.) 2002** Checklist of the Diptera of the Netherlands. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Beuk, P.L.Th. & H. de Jong 1994** De Nederlandse soorten van de Camillidae (Diptera). – Entomologische Berichten, Amsterdam 54: 1-6.
- Beutel, R.G. & R.A.B. Leschen (red.) 2005** Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and systematics (Archstemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). – Handbuch der Zoologie 1v/38. Walter de Gruyter, Berlin.
- Bezemer, T.M. & W.H. van der Putten 2007** Diversity and stability in plant communities. – Nature 446: E6-E7. doi: 10.1038/nature05749.
- Bhattacharya, D. & L. Medlin 1998** Algal phylogeny and the origin of land plants. – Plant Physiology 116: 9-15.
- Biedermann R. & R. Niedringhaus 2004** Die Zikaden Deutschlands. Bestimmungstabellen für alle Arten. – WABV, Scheessel.
- Bielecki, A. 1997** Fish leeches of Poland in relation to the Palaeartic piscicolines (Hirudinea: Piscicolidae: Piscicolinae). – Genus 8: 223-375.
- Biesmeijer, J.C., S.P.M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A.P. Schaffers, S.G. Potts, R. Kleukers, C.D. Thomas, J. Settele & W.E. Kunin 2006** Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. – Science 313: 351-354.
- Bij de Vaate, A. & M.B.A. Swarte 2001** *Dendrocoelum romanodanubiale* in the Rhine delta: first records from the Netherlands. – Lauterbornia 40: 53-56.
- Bijlsma, R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001** Algemene en schaarse vogels van Nederland - Common and scarce birds of the Netherlands. Avifauna van Nederland 2. – GMB Uitgeverij, Haarlem & KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Bilio, M. & U. Niemann 2004** Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidyi* and the ecological concerns about the Caspian Sea. – Marine Ecology Progress Series 269: 173-183.
- Bink, F.A., R.M. Bink-Moenen & J. Woets 1980** Witte vliegen in Nederland (Homoptera; Aleyrodidae). –

- Entomologische Berichten, Amsterdam 40: 3-9.
- Bink-Moenen, R.M. & L.A. Mound 1990** Whiteflies diversity biosystematics: evolutionary patterns. – In: D. Gerling (red.), Whiteflies: their bionomics, pest status and management. Intercept, Andover: 1-11.
- BirdGuides 2010** Birds of Northern Europe. – BirdGuides Ltd, Sheffield. [www.birdguides.com/products/appneuro](http://www.birdguides.com/products/appneuro). [applicaties voor iPod, iPad e.d.]
- BirdLife International 2008** Important bird areas in the Caribbean: key sites for conservation. – BirdLife Conservation Series 15. BirdLife International, Cambridge.
- Bitsch, J. & J. Leclercq 1993** Hyménoptères d'Europe occidentale. Volume 1. Généralités - Crabroninae. – Faune de France 79.
- Bitsch, J., Y. Barbier, S.-F. Gayubo, K. Schmidt & M. Ohl 1997** Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale. Volume 2. – Faune de France 82.
- Bitsch, J., H. Dollfuss, Z. Bouček, K. Schmidt, C. Schmid-Egger, S.F. Gayubo, A.V. Antropov & Y. Barbier 2001** Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale. Volume 3. – Faune de France 86.
- Blackburn, T.M. & K.J. Gaston 2003** Macroecology: concepts and consequences. – Blackwell, Oxford.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop 1984** Aphids on the world's crops. An identification guide. – Wiley, Chichester.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop 1994** Aphids on the world's trees. An identification and information guide. – CABI, London.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop 2000** Aphids on the world's crops. An identification guide. Second Edition. – Wiley, Chichester.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop 2006a** Aphids on the world's herbaceous plants and shrubs 1. Host lists and keys. – Wiley & Sons, Natural History Museum, Chichester.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop 2006b** Aphids on the world's herbaceous plants and shrubs 2. The aphids. – Wiley & Sons, Natural History Museum, Chichester.
- Blagoderov, V., I. Brake, T. Georgiev, L. Penev, D. Roberts, S. Rycroft, B. Scott, D. Agosti, T. Catapano & V.S. Smith 2010** Streamlining taxonomic publication: a working example with Scratchpads and ZooKeys. – ZooKeys 50: 17-28, <http://pensoftonline.net/zookeys/index.php/journal/article/view/539>. [Geraadpleegd 1 september 2010.]
- Blamey, M., R. van der Meijden & F. van Rossum 2010** Wilde planten van Nederland, België en Luxemburg. Een pocketflora van Benelux. – Domino Books, Swansea.
- Blank, S.M. 1998** Die Mittel- und Nordeuropäischen Selandriinae (Hymenoptera: Tenthredinidae). – In: A. Taeger & S.M. Blank (red.), Pflanzenwespen Deutschlands (Hymenoptera, Symphyta). Kommentierte Bestandsaufnahme. Goecke & Evers, Keltern: 207-226.
- Blank, S.M. & C. Ritzeau 1998** Die Tenthredopsini Deutschlands (Hymenoptera: Tenthredinidae). – In: A. Taeger & S.M. Blank (red.), Pflanzenwespen Deutschlands (Hymenoptera, Symphyta). Kommentierte Bestandsaufnahme. Goecke & Evers, Keltern: 227-246.
- Blauwe, H. De 2009** Mosdiertjes van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee. Determinatiewerk voor België en Nederland. – VLIZ, Oostende.
- Bloklander, A. 1953** Het voorkomen van *Dentalium vulgare* (da Costa) en *Dentalium entalis* L. op de Nederlandse kust. – Basteria 17 (4): 49-50.
- Blösch, M., 2000** Die Grabwespen Deutschlands. Sphecidae s.str., Crabronidae, Lebensweise, Verhalten, Verbreitung. – Die Tierwelt Deutschlands 71: 1-480.
- Blöte, H.C. 1926** Overzicht der Nederlandsche Psyllidensoorten. – Tijdschrift voor Entomologie 69: 57-84.
- Blower, J.G. 1985** Millipedes. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 35: 1-252.
- Blunck, H. (red.) 1954** Handbuch der Pflanzenkrankheiten v/2. Coleoptera. Fünfte Auflage. – Paul Parey, Berlin.
- BLWG 2007** Voorlopige verspreidingsatlas van de Nederlandse mossen. – Bryologische en Lichenologische Werkgroep, Gouda.
- Boaden, P.J.S. 1976** Soft meiofauna of sand from the Delta region of the Rhine, Meuse and Scheldt. – Netherlands Journal of Sea Research 10: 461-471.
- Bocák, L. & M. Bocáková 2006** Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Drilidae, Omalidae, Lycidae & Lampyridae. – Folia Heyrovskyana B, 5: 1-7.
- Bochkov, A.V. & I. Literák 2006** A review of the European Harpirhynchidae (Acari, Prostigmata) with the description of a new species. – Acta Parasitologica 51: 136-142.
- Boden, B.P., Johnson, M.W. & E. Brinton 1955** The Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific. – Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California 6: 287-400.
- Boeken, M., K. Desender, B. Drost, T. van Gijzen, B. Koesse, J. Muilwijk, H. Turin & R. Vermeulen 2002** De loopkevers van Nederland & Vlaanderen (Coleoptera: Carabidae). – Stichting Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Boer, P. 1971** Het voorkomen van inktvissen langs de Nederlandse kust. – Het Zeepaard 30: 65-77.
- Boer, P. 2010** Mieren van de Benelux. – Jeugdbondsuitgeverij, 's Graveland.
- Boer, P. & M. Brooks 2009** Succesvolle buitenshuis vestigingen van de Argentijnse mier *Linepithema humile* in Nederland (Hymenoptera: Formicidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 31: 17-23.
- Boer, P. & G. Vierbergen 2008** Exotic ants in the Netherlands. – Entomologische Berichten, Amsterdam 68: 121-129.
- Boesveld, A. 2003** Het getijdslakje (*Mercuria confusa*) in de Sliedrechtse en Dordtse Biesbosch: een inventarisatie en analyse van waarnemingen uit 1999. – Staatsbosbeheer, District De Biesbosch, Werkendam.
- Bogaerts, S., H. van Diepen & H. Karman 2001** *Triturus carnifex*, een nieuwe exoot in Nederland. Italiaanse kam-salamanders op de Veluwe. – RAVON II, jg 4 (2): 25-30.
- Bohart, R.M. & A.S. Menke 1976** Sphecid wasps of the world, a generic revision. – University of Los Angeles Press, Los Angeles & London.
- Bolland, H.R. 1986** Review of the systematics of the family Camerobiidae (Acari, Raphignathoidea) 1. The genera *Camerobia*, *Decaphyllobius*, *Tillandsobius* and *Tycherobius*. – Tijdschrift voor Entomologie 129: 191-215.
- Bolland, H.R. 1991** Review of the systematics of the family Camerobiidae II. The genus *Neophyllobius* Berlese, 1886 (Acari, Raphignathoidea). – Genus 2: 59-226
- Bologna, M.A. 1991** Coleoptera. Meloidae. – Fauna d'Italia 28: i-xiv, 1-541.

- Bolton, B.** 1994 Identification guide to the ant genera of the world. – Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Bonfante, P. & A. Genre** 2008 Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. – *Trends in Plant Science* 13: 492-498.
- Bongers, T.** 1988 De nematoden van Nederland. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Boomsma J.J. & A. Leusink** 1981 Weather conditions during nuptial flights of four European ant species. – *Oecologia* 50: 236-241
- Boorman, J.** 1993 Biting midges (Ceratopogonidae). – In: R.P. Lane & R.W. Crosskey (red.), *Medical insects and arachnids*. Chapman & Hall, London: 288-309.
- Boorman, J.** 1997 Family Ceratopogonidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2*. Science Herald, Budapest: 349-368.
- Bootsma, R., M.L.J.M. Benders, N.A. Dijkshoorn & A. Zikken** 1971 Whirling disease in trout. – *Netherlands Journal of Veterinary Science* 41: 39-42.
- Borda, E. & M.E. Siddall** 2004 Review of the evolution of life history strategies and phylogeny of the Hirudinea (Annelida: Oligochaeta). – *Lauterbornia* 52:5-25.
- Bordoni, A.** 1982. Coleoptera. Staphylinidae. Generalità, Xantholininae. – *Fauna d'Italia* 19: i-xi, 1-434.
- Borghouts, C.H.** 1978 Population structure and life-cycle of *Neomysis integer* (Leach) (Crustacea, Mysidacea) in two types of inland waters. – *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 20: 2561-2565.
- Borghouts-Biersteker, C.H.** 1983 Aasgarnalen (Mysidacea). – *Tabellenserie van de Strandwerkgemeenschap* 25: 1-11.
- Borgsteede, F.H.M., O.L.M. Haenen, J. de Bree & O.I. Lisitsina** 1999 Parasitic infections of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the Netherlands. – *Helminthologia* 36: 251-260.
- Borowiec, L.** 1984 Hippoboscidae. – *Klucze do Oznaczenia owadów Polski* 131: 1-40.
- Borowiec, L.** 1996 Mordellidae - Miastkowate (Insecta: Coleoptera). – *Fauna Polski* 18: 1-190.
- Borowitzka, M.A. & G.M. Hallegraeaf** 2007 Economic importance in algae. – In: P.M. McCarthy & A.E. Orchard (red.), *Algae of Australia - introduction*. CSIRO Publishing / Australian Biological Resources Study, Canberra: 594-632.
- Bos, D., J. van Belle, S. van Wieren, R. Ydenberg & P. Goedhart** 2010 Naar objectieve schatting van aantallen muskusratten in Nederland. – *De Levende Natuur* 111: 94-99.
- Bos, F., M. Bosveld, D. Groenendijk, C. van Swaay, I. Wynhoff & De Vlinderstichting** 2006 De dagvlinders van Nederlands - verspreiding en bescherming (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). – *Nederlandse Fauna* 7. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Bos, F., M. Wasscher & W. Reinboud** 2007 Veldgids libellen. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Bosman, W.** 2005 Bedreigde knoflookpad uitgestorven door exotische zonnebaars. – *RAVON* 21, jg. 7 (3): 87-88.
- Both, C., T. Piersma & S.P. Roodbergen** 2005 Climatic change explains much of the 20th century advance in laying date of northern lapwing *Vanellus vanellus* in the Netherlands. – *Ardea* 93: 79-88.
- Both, C., C.A.M. van Turnhout, R.G. Bijlsma, H. Siepel, A.J. van Strien & R.P.B. Foppen** 2009 Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. – *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 277: 1259-1266.
- Both, C., S. Bouwhuis, C.M. Lessells & M.E. Visser** 2006 Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. – *Nature* 441: 81-83.
- Bouček, Z. & J.-Y. Rasplus** 1991 Illustrated key to West-Palaearctic genera of the Pteromalidae. – INRA-editions (Techniques et Pratiques).
- Bouček, Z.** 1988 Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species. – CABI, Wallingford.
- Bouchard, P., V.V. Grebennikov, A.B.T. Smith & H. Douglas** 2009 Biodiversity of Coleoptera. – In: Footitt, R.G. & P.H. Adler (red.), *Insect Biodiversity, Science and Society*. Wiley-Blackwell, Oxford: 265-301.
- Bouche, M.B.** 1972 Lombriciens de France. Ecologie et systématique. – *Annales de Zoologie-Ecologie Animale* 72 (2): 1-671.
- Bouchet, P.** 2006 The magnitude of marine biodiversity. – In: C.M. Duarte (red.), *The exploration of marine biodiversity: scientific and technological challenges*. – Fundación BBVA, Bilbao: 31-62.
- Bouchet, P. & J. Rocroi (red.)** 2005 Classification and nomenclator of gastropod families. – *Malacologia* 47 (1-2): 1-397.
- Bourlat, S.J., T. Juliusdottir, C.J. Lowe, R. Freeman, J. Aronowicz, M. Kirschner, E.S. Lander, M. Thorndyke, H. Nakano, A.B. Kohn, A. Heyland, L.L. Moroz, R.R. Copley & M.J. Telford** 2006 Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. – *Nature* 444: 85-88.
- Bourlat, S.J., C. Nielsen, A.D. Economou & M.J. Telford** 2008 Testing the new animal phylogeny: A phylum level molecular analysis of the animal kingdom. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 23-31.
- Bousfield, E.L. & P.M. Hoover** 1997 The amphipod superfamily Corophioidea on the Pacific coast of North America. Part V. Family Corophiidae: Corophiinae, new subfamily. Systematics and distributional ecology. – *Amphipacifica* 2: 67-139.
- Bouvier, E.L.** 1923 Pycnogonides. – *Faune de France* 7: 1-69.
- Bouwman, J., R. Ketelaar & R. Popken** 2004 Tien jaar natuurontwikkeling op het Mantingerveld: wat levert het op voor dagvlinders, libellen en sprinkhanen? – *De Levende Natuur* 55-59.
- Bouwman, J.H., V.J. Kalkman, G. Abbingh, E.P. de Boer, R.P.G. Geraeds, D. Groenendijk, R. Ketelaar, R. Manger & T. Termaat** 2008 Een actualisatie van de verspreiding van de Nederlandse libellen. – *Brachytron* 11: 103-198.
- Bowe, L.M., G. Coat & C.W. dePamphilis** 2000 Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. – *Proceedings of*

- the National Academy of Sciences of the United States of America 97: 4092-4097.
- Bowstead, S.** 1999 A revision of the Corylophidae (Coleoptera) of the West Palaearctic Region. – *Instrumenta Biodiversitatis* 3: [i-iv], 1-203.
- Bowring, S.A., J.P. Grotzinger, C.E. Isachsen, A.H. Knoll, S.M. Pelechay & P. Kolosov** 1993 Calibrating rates of early Cambrian evolution. – *Science* 261: 1293-1298.
- Boxshall, G.** 2009 Argulidae. – In: T.C. Walter & G. Boxshall (red.), *World Copepoda database*. www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=104070. [Geraadpleegd 8 maart 2010.]
- Boxshall, G.A. & S.H. Halsey** 2004 An introduction to copepod diversity 1. *Frontispiece*. – The Ray Society, London.
- Bragt, P.H. van** 2004 The sea slugs, Sacoglossa and Nudibranchia (Gastropoda, Opisthobranchia), of the Netherlands. – *Vita Malacologica* 2: 3-32.
- Bragt, P.H. van & M. Faasse** 2005 De ingegraven slangster, *Amphiura brachiata* (Montagu, 1804), een nieuwe stekelhuidige voor de Nederlandse fauna. – *Het Zeepaard* 65: 183-186.
- Brake, I.** 2000 Phylogenetic systematics of the Milichiiidae (Diptera, Schizophora). – *Entomologica Scandinavica, Supplement* 57: 1-120.
- Brakman, P.J.** 1966 Lijst van Coleoptera uit Nederland en het omliggende gebied. – *Monographieën van de Nederlandsche Entomologische Vereeniging* 2. Nederlandsche Entomologische Vereeniging, Amsterdam.
- Brandl, P.** 1981 89. Familie: Bruchidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 10: 7-21.
- Brandsma, O.H.** 1997 Hoogwaterzone: een natuurontwikkelingsgebied voor riet- en moerasvogels in De Wieden. – *De Levende Natuur* 98: 51-55.
- Bree, P.J.H. van** 1997 On extralimital records of arctic seals (Mammalia, Pinnipedia) on the West-European continental coast in the past and present - a summary. – *Beaufortia* 47: 153-156.
- Breemen, P.J. van** 1908 Copepoden. – *Nordisches Plankton, Zoologischer Teil* 4 (8): 1-264.
- Breitenbach, J. & F. Kränzlin** 1984-2005 Pilze der Schweiz 1-6. – *Mykologia, Luzern*.
- Brendonck, L.** 1989 A review of the phyllopods (Crustacea: Anostraca, Notostraca, Conchostraca) of the Belgian fauna. – In: K. Wouters & L. Baert (red.), *Verhandelingen van het symposium 'Invertebraten van België'*. Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel: 129-135.
- Brendonck, L., D.C. Rogers, J. Olesen, S. Weeks & W.R. Hoeh** 2008 Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. – *Hydrobiologia* 595: 167-176.
- Bretfeld, G.** 1999 Synopses on Palaearctic Collembola. Volume 2. Symphypleona. – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 71: 1-318.
- Briggs, D.E.G. & R.A. Fortey** 2005 Wonderful strife: systematics, stem groups, and the phylogenetic signal of the Cambrian radiation. – *Paleobiology* 31: 94-112.
- Brinck-Lindroth, G. & F.G.A.M. Smit** 2007 The fleas (Siphonaptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 41: 1-186.
- Brink, P. ten, A. Berghöfer, C. Schröter-Schlaack, P. Sukhdev, A. Vakrou, S. White & H. Wittmer** 2009 (redactie). *TEEB - The economics of ecosystems and biodiversity for national and international policy makers*. Summary: Responding to the value of nature. – www.teebweb.org.
- Brinkhurst, R.O.** 1982 British and other marine and estuarine Oligochaetes. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 21: ivii, 1-127.
- Brinkhurst, R.O.** 1985 A further contribution to the taxonomy of the genus *Tubificoides* Lastockin (Oligochaeta: Tubificidae). – *Canadian Journal of Zoology* 63: 400-410.
- Brinkhurst, R.O.** 1986 Taxonomy of the genus *Tubificoides* Lastockin (Oligochaeta: Tubificidae): species with bifid setae. – *Canadian Journal of Zoology* 64: 1270-1279.
- Brinkhurst, R.O. & H.R. Baker** 1979 A review of the marine Tubificidae (Oligochaeta) of North America. – *Canadian Journal of Zoology* 57:1553-1569.
- Brinkhurst, R.O. & B.G.M. Jamieson** 1971 Aquatic Oligochaeta of the world. – Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Brinkmann, R.** 1997 Diptera Cyldrotomidae. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook* 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 99-104.
- Brochard, C.E.J. & G.C. Cadée** 2005 Tropische zaden van de Nederlandse kust. – *Tabellenserie van de Strandwerkgemeenschap* 30: 1-66.
- Brodie, J.A. & L.M. Irvine** 2003 Seaweeds of the British Isles 1, part 3b. Bangiophycidae. – *The Natural History Museum, London*.
- Brodie, J.C., C.A. Maggs & D.M. John** 2007 Green seaweeds of Britain and Ireland. – *British Phycological Society, London*.
- Brodo, E.A.** 1967 A revision of the genus *Prionocera* (Diptera: Tipulidae). – *Evolutionary Monograph* 8: 1-93.
- Broek, E. van den** 1977 De luizen (Anoplura en Mallophaga) van zoogdieren in Nederland. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 121: 1-32.
- Broekhuizen, S., B. Hoekstra, V. van Laar, C. Smeenk & J.B.M. Thissen** (red.) 1992 Atlas van de Nederlandse zoogdieren. – Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Bronswijk, J.E.H.M. van, R.H. Rijntjes, A.F.M. Garben & H. Vos** 1979 De teken (Ixodida) van de Benelux-landen. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 131: 1-36.
- Brouwer, W.M.Th.J. de** 1974 Levenswijze en bestrijding van de wortelmiljoenpoot (*Scutigera immaculata* Newport). – *Gewasbescherming* 5: 77-84
- Brugerolle, G.** 2002 *Cryptophagus subtilis*: a new parasite of cryptophytes affiliated with the Perkinsozoa lineage. – *European Journal of Protistology* 37: 379-390.
- Brugerolle, G. & J.J. Lee** 2000a Order Diplomonadida. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1125-1135.
- Brugerolle, G. & J.J. Lee** 2000b Order Oxymonadida. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. – Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1186-1195.
- Brugerolle, G. & J.J. Lee** 2000c Phylum Parabasalia. – In:

- J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1196-1250.
- Brugerolle, G. & J.J. Lee 2000** Order Retortamonadida. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1250-1252.
- Brugge, B. 2002** Wapenvliegental. Tweede druk. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Bruinsma, J., W. Krause, E. Nat & J. van Raam 2001** Determinatietabel voor kranzwieren in de Benelux. – Stichting Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht
- Brundin, L. 1944** Monographie der palaearktischen Arten der *Atheta*-Untergerattung *Hygroecia* (Coleoptera, Staphylinidae). – Annalen des Naturhistorischen Museums 53[1942]: 129-301.
- Brunel, E. 1998** Family Opomyzidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 259-266.
- Brusca, R. & G.J. Brusca 2002** Invertebrates. Sinauer Associates, Sunderland.
- Bruyne, R.H. de 2003** Geïllustreerde schelpencyclopedie. – Rebo productions, Lisse.
- Bruyne, R.H. de 2004** Veldgids schelpen. – KNNV Uitgeverij/Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Bruyne, R.H. de & Th.W. de Boer 2008** Schelpen van de Waddeneilanden. Gids van de schelpen en weekdieren van Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland en Schiermonnikoog. – Fontaine Uitgevers, 's-Graveland.
- Bruyne, R.H. de, R.A. Bank, J.P.H.M. Adema & E.A. Perk 1994** Nederlandse naamlijst van de weekdieren (Mollusca) van Nederland en België. (Feestuitgave ter gelegenheid van het zestigjarig jubileum van de Nederlandse Malacologische Vereniging.) – Backhuys, Leiden.
- Bruyne, R.H. de, H. Wallbrink & A.W. Gmelig Meyling 2003** Bedreigde en verdwenen land- en zoetwatermollusken in Nederland (Mollusca). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden & Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Bucciarelli, I. 1980** Coleoptera. Anthicidae. – Fauna d'Italia 17: i-viii, 1-240.
- Buggenum, H.J.M. van & R. Creemers 2005** Vervroegde eiafzet bij bruine kikker? Het berekende begin van de eiafzetperiode werd beïnvloed door het aantal meldingen. – Natuurhistorisch Maandblad 94: 271-272.
- Buggenum, H.J.M. van, R.P.G. Geraeds & A.J.W. Lenders (red.) 2009** Herpetofauna van Limburg. Verspreiding en ecologie van amfibieën en reptielen in de periode 1980-2008. – Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.
- Buitendijk, A.M. 1945** Voorlopige catalogus van de Acari in de collectie Oudemans. – Zoologische Mededelingen, Leiden 24: 281-391.
- Buizer, D.A.G. 1983** De Nederlandse zakpijpen (manteldieren) en mantelvisjes. Tunicata, Ascidiata en Appendicularia. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 158: 1-42.
- Bunalski, M. 1999** Die Blatthornkäfer Mitteleuropas (Coleoptera, Scarabaeoidea). Bestimmung - Verbreitung - Ökologie. – F. Slamka, Bratislava.
- Bundesamt für Umwelt 2009** Zustand der Biodiversität in der Schweiz. Ergebnisse des Biodiversitäts-Monitorings Schweiz (BDM) im Überblick. – Bundesamt für Umwelt BAFU, Bern.
- Burggraaf-van Nierop, Y.D. & C. van Achterberg 1990** De Cephidae en Argidae van Nederland (Hymenoptera). – Zoologische Bijdragen, Leiden 39: 1-66.
- Burki, F., K. Shalchian-Tabrizi, M. Minge, Å. Skjæveland, S.I. Nikolaev, K.S. Jakobsen & J. Pawlowski 2007** Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. – PLoS One 2 (8): e790.
- Burki, F., K. Shalchian-Tabrizi & J. Pawlowski 2008** Phylogenomics reveals a new 'megagroup' including most photosynthetic eukaryotes. – Biology Letters 4: 366-369.
- Burmeister, E.G. 1982** Ein Beitrag zur aquatischen Käferfauna von Walcheren, Niederlande (Insecta: Coleoptera) unter besonderer Berücksichtigung von halophilen und halobionten Arten. – Zoologische bijdragen 28: 87-99.
- Burnet, B. 1960** The European species of the genus *Coelopa* (Dipt., Coelopidae). – Entomologist's Monthly Magazine 96: 8-13.
- Burny, J. 1999** Bijdrage tot de historische ecologie van de Limburgse Kempen (1910-1950). – Natuurhistorisch Genootschap Limburg, Maastricht.
- Bush, L.F. 1981** Marine flora and fauna of the Northeastern United States. Turbellaria: Acoela and Nemertodermatida. – U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. NOAA Technical Report NMFS Circular 440: 1-70.
- Butchart, S.H.M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J.P.W. Scharlemann, R.E.A. Almond, J.E.M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K.E. Carpenter, G.M. Carr, J. Chanson, A.M. Chenery, J. Csirke, N.C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J.N. Galloway, P. Genovesi, R.D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J.F. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M.A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M. Hernández Morcillo, T.E.E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J.R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S.N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T.D. Tyrrell, J.C. Vié & R. Watson 2010** Global biodiversity: indicators of recent declines. – Science 328: 1164-1168.
- Büttiker, W. 1994** Die Lausfliegen der Schweiz (Diptera, Hippoboscidae) mit Bestimmungsschlüssel. – Documenta Faunistica Helvetiae 15: 1-118.
- Buurt, G. van 2005** Field guide to the amphibians and reptiles of Aruba, Curaçao and Bonaire. – Edition Chimaira, Frankfurt am Main.
- Cadée, G.C. & J. Hegeman 1991** Historical phytoplankton data of the Marsdiep. – Hydrobiological Bulletin 24: 111-118.
- Cadée, G. & J. Reydon 1998** Zouden de zeegrasslakjes *Rissoa* en *Lacuna* terug kunnen keren in de Waddenzee? – De Levende Natuur 99: 68-70.
- Cadée, G.C. & F. Wesselingh 2005** Van levend schelpdier naar fossiele schelp: taxonomie van Nederlandse strand-schelpen. – Spirula 343: 36-52.
- Cadée, G.C., J.P. Boon, C.V. Fischer, B.P. Mensink & C.C. ten Hallers-Tjabbes 1995** Why the whelk (*Buccinum*



- undatum*) has become extinct in the Dutch Wadden Sea. – Netherlands Journal of Sea Research 34 (4) 1-2.
- California Academy of Sciences 2010 The world ants. www.antweb.org. [Geraadpleegd 25 januari 2010.]
- Calle, L. & C. Jacobusse (red.) 2008 Bijen en wespen in Zeeland. Fauna Zeelandica 4. – Het Zeeuwse Landschap, Wilhelminadorp.
- Camacho, A.I., Rey, I., Dorda, B.A., Machordom, A. & Valdecasas, A.G. 2002 A note on the systematic position of the Bathynellacea (Crustacea, Malacostraca) using molecular evidence. – Contributions to Zoology 71: 123-129.
- Cameron, C.B. 2010 A comprehensive list of extant hemichordate species with links to images (your guide to 'global worming'). – www.webdepot.umontreal.ca/Usagers/camercoc/MonDepotPublic/Cameron/Species.html [Geraadpleegd 19 april 2010.]
- Camphuysen, C.J. 1991 Handleiding voor de determinatie van walvisachtigen Cetacea in de Noordzee. – Huid en Haar 10: 2-14.
- Camphuysen, C.J. & A. Trouwborst 2009 De bruinvis in de Noordzee: ongrijpbaar visvarken verstrikt in visnetten en regelgeving. – De Levende Natuur 110: 253-256.
- Camphuysen, C.J., C.M. Berrevoets., H.J.W.M. Creemers., A. Dekinga, R. Dekker, B.J. Ens, T.M. van der Have, R.K.H. Kats, T. Kuiken, M.F. Leopold, J. van der Meer & T. Piersma 2002 Mass mortality of common eiders (*Somateria mollissima*) in the Dutch Wadden Sea, winter 1999/2000: starvation in a commercially exploited wetland of international importance. – Biological Conservation 106: 303-317.
- Cannon, L.R.G. 1986 Turbellaria of the world. A guide to families & genera. – Queensland Museum, Brisbane.
- Canzoneri, S. & D. Meneghini 1983 Ephyridae e Canaceidae. – Fauna d'Italia 20: i-xii, 1-337.
- Cardinale, B.J., J.P. Wright, M.W. Cadotte, I.T. Carroll, A. Hector, D.S. Srivastava, M. Loreau & J.J. Weis 2007 Impact of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 104: 18123-18128.
- Carey, P.G. 1992 Marine interstitial ciliates. An illustrated key. – Chapman & Hall Identification guides 2: i-xiii, 1-351.
- Carles-Tolrá, M. 1993 A new species of *Geomyza*, with new acalyptrate records to the Iberian Peninsula (Diptera, Acalyptratae). – Historia Animalium 2: 49-55.
- Carles-Tolrá, M. 1994 Three new species of Opomyzidae (Diptera) from Spain. – Entomological Review 73: 91-95, 2: 49-55.
- Carles-Tolrá, M. 2009 Taxonomic status of three acalyptrate dipterous species (Diptera: Milichiidae, Chiroptero-myzidae). – Heteropterus Revista de Entomologica 9: 105-110.
- Carpenter, A. 1988 The biology of *Campodea staphylinus* (Campodeidae: Diplura) in a grassland soil. – Pedobiologia 32: 31-38.
- Carpenter, S.R., D. Ludwig & W.A. Brock 1999 Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible changes. – Ecological Application 9: 751-771.
- Carter, C.I. 1971 Conifer Wolly Aphids (Adelgidae) in Britain. – Forestry Commission Bulletin 42: 1-51.
- Carter, D.J. & B. Hargreaves 1992 Rupsen: Europese dagen nachtvlinders. – Thieme, Baarn.
- Cavalier-Smith, T. 2002 The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. – International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 52: 297-354.
- CDNA 2001-2008 [Jaarrapporten zeldzame vogels 2000-2007], verschenen in Dutch Birding en op www.dutchbirding.nl/cdna.php.
- Centrum voor Genetische Bronnen Nederland & Staatsbosbeheer 2010 Genenbank inheemse bomen en struiken. – www.genenbankbomenenstruiken.nl. [Geraadpleegd 1 september 2010.]
- Chan, B.K.K., D.T.N. Poon & G. Walker 2005 Distribution, adult morphology, and larval development of *Sacculina sinensis* (Cirripedia: Rhizocephala: Kentrogonida) in Hong Kong coastal waters. – Journal of Crustacean Biology 25: 1-10.
- Chandler, P.J. 1975 Notes on the status of three unusual Acalyptrate flies (Diptera) (Micropezidae, Megamerinidae, Tanypezidae). – Proceedings of the British Entomological and Natural History Society 8: 66-72.
- Chandler, P.J. 1978 A revision of the British Asteiidae (Diptera) including two additions to the British fauna. – Proceedings of the British Entomological and Natural History Society 11: 23-34.
- Chandler, P.J. 1983 *Pseudopomyza atrimana* (Meigen) (Diptera: Pseudopomyzidae), a fly of an acalyptrate family new to the British list. – Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society 16: 87-91.
- Chandler, P.J. 1986 The British species of *Diastata* Meigen and *Campichoeta* Macquart (Diptera, Drosophiloidea). – Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society 19: 9-16.
- Chandler, P.J. 1987 The families Diastatidae and Campichoetidae (Diptera, Drosophiloidea) with a revision of Palearctic and Nepalese species of *Diastata* Meigen. – Entomologica Scandinavica 18: 1-50.
- Chandler, P.J. 1998a Family Opetiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 17-25.
- Chandler, P.J. 1998b Family Campichoetidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 515-522.
- Chandler, P.J. 1998c Family Diastatidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 523-530.
- Chandler, P.J. 2001 The flat-footed flies (Diptera: Opetiidae and Platypezidae) of Europe. – Fauna Entomologica Scandinavica 36: 1-276.
- Chandler, P.J. & E. Ribeiro 1995 The Sciaroidea (Diptera) (excluding Sciaridae) of the Atlantic islands (Canary Islands, Madeira and the Azores). – Boletim do Museu Municipal do Funchal (História Natural), Supplement 3: 1-170.
- Chandler, P.J. & A.I. Shatalkin 1998 Family Platypezidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 27-49.
- Chapman, A.D. 2009 Numbers of living species in

- Australia and the world. Second edition. – Australian Biodiversity Information Services, Toowoomba.
- Chapman, D.D., B. Firchau & M.S. Shivji** 2008 Parthenogenesis in a large-bodied requiem shark, the blacktip *Carcharhinus limbatus*. – *Journal of Fish Biology* 73: 1473-1477.
- Chase, M.W. & J.L. Reveal** 2009 A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.
- Chase, M.W., D.E. Soltis, R.G. Olmstead, D. Morgan, D.H. Les, B.D. Mishler, M.R. Duvall, R.A. Price, H.G. Hills, Y.L. Qiu, K.A. Kron, J.H. Rettig, E. Conti, J.D. Palmer, J.R. Manhart, K.J. Sytsma, H.J. Michael, W.J. Kress, K.G. Karol, W.D. Clark, M. Hedre'n, B.S. Gaut, R.K. Jansen, K.J. Kim, C.F. Wimpee, J.F. Smith, G.R. Furnier, S.H. Strauss, Q.Y. Xiang, G.M. Plunkett, P.S. Soltis, S.M. Swensen, S.E. Williams, P.A. Gadek, C.J. Quinn, L.E. Eguiarte, E. Golenberg, G.H. Learn Jr., S.W. Graham, S.C.H. Barrett, S. Dayanandan & V.A. Albert** 1993 Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene rbcL. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- Chase, M.W., N. Salamin, M. Wilkinson, J.M. Dunwell, R.P. Kesanakurthi, N. Haidar & V. Savolainen** 2005 Land plants and DNA barcodes: short-term and long-term goals. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 360: 1889-1895.
- Chaw, S.-M., C.L. Parkinson, Y. Cheng, T.M. Vincent & J.D. Palmer** 2000 Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 4086-4091.
- Chilobase** 2010 A world catalogue of centipedes (Chilopoda). – <http://chilobase.bio.unipd.it/docs/chilobase.php>. [Geraadpleegd 20 januari 2010.]
- Cholnoky, B.J.** 1968 Die Ökologie der Diatomeen in Binnengewässern. – Cramer, Lehre.
- Chvála, M.** 1975 The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 3: 1-336.
- Chvála, M.** 1980 Acroceridae (Diptera) of Czechoslovakia. – *Acta Universitatis Carolinae, Biologica* 12: 253-267.
- Chvála, M.** 1983 The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. General part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 12: 1-279.
- Chvála, M.** 1986 Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 1. *Microphor* Macq. – *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 83: 432-454.
- Chvála, M.** 1987 Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 2. *Schistostoma* Beck. – *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 84: 133-155.
- Chvála, M.** 1988 Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 3. Parathalassiinae (*Parathalassius* Mik and *Microphorella* Becker). – *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 85: 352-372.
- Chvála, M.** 1989 Monograph of Northern and Central European species of *Platypalpus* (Diptera, Hybotidae), with data on the occurrence in Czechoslovakia. – *Acta Universitatis Carolinae, Biologica* 32: 209-376.
- Chvála, M.** 1994 The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark III. Genus *Empis*. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 29: 1-192.
- Chvála, M.** 2005 The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark IV. Genus *Hilara*. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 40: 1-233.
- Chvála, M. & J. Jezek** 1997 Diptera Tabanidae, Horse flies. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook 2. Odonata-Diptera*. Apollo Books, Stenstrup: 295-309.
- Chvála, M., L. Lyneborg & J. Moucha** 1972 The horse flies of Europe (Diptera, Tabanidae). – *Entomological Society of Copenhagen*: 1-499, pl. 1-8.
- Ciliberti, P., H. de Jong, M.A. Schouten, P.A. Verweij & W.R.B. Heitmans** 2009 Ecological niche models for four native cockroach species (Blattaria: Blattellidae: Ectobiinae) in the Netherlands. – *Contributions to Zoology* 78: 149-156.
- Ciugulea, I & R.E. Triemer** 2010 A color atlas of photosynthetic euglenoids. University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Clarke, R.O.S.** 1973 Coleoptera. Family Heteroceridae. – *Handbooks for the identification of British insects* 5 (2c): 1-14.
- CLEMAM (Check List of European Marine Mollusca)** 2010 – Muséum National d'Histoire Naturelle, Département of Systematics & Evolution, Paris. [www.somali.asso.fr/clemam/index.clemam.html](http://www.somali.asso.fr/clemam/index.clemam.html). [Geraadpleegd 19 februari 2010.]
- Clements, D.K.** 1990 Provisional key to the Otitidae and Platystomatidae of the British Isles. – *Dipterists Digest* 6: 32-41.
- CNAH** 2010 A modern taxonomy of chordates. – The center for North American Herpetology. [www.cnah.org/taxonomy.asp](http://www.cnah.org/taxonomy.asp). [Geraadpleegd 19 april 2010.]
- Cobben, R.H.** 1978 Een hardnekkige vestiging van de exotische orde Embioptera in Nederland. – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 38: 9-16.
- Coddington, J.A. & H.W. Levi** 1991 Systematics and evolution of spiders (Araneae). – *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 565-592.
- Coddington, J.A., G. Giribet, M.S. Harvey, L. Pendini & D.E. Walter** 2004 Arachnida. – In: J. Cracraft & M.J. Donoghue (red.), *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, Oxford: 296-318.
- Coe, R.L.** 1966 Diptera Pipunculidae. – *Handbooks for the identification of British insects* 10 (2c): 1-83.
- Coesel, M., J.H.J. Schaminée & L. van Duuren** 2007 De natuur als bondgenoot. De wereld van Heimans en Thijssen in historisch perspectief. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Coesel, P.F.M. & J. Meesters** 2007 Desmids of the lowlands - Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European lowlands. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Coineau, N.** 2000 Syncarida. – In: C. Juberthie & V. Decu (red.), *Encyclopaedia Biospeologica. Société de Biospéologie, Moulis (CNRS) & Académie Roumaine*, Bucarest: 863-876.
- Colen, L.** 2008 Druifluus blijft een risico: opgepast! – *Wijngaard*, januari 2008: 9-12.
- Collin, J.E.** 1944 The British species of Anthomyzidae (Diptera). – *Entomologist's Monthly Magazine* 80: 265-272.

- Collin, J.E. 1945** The British genera and species of Oscinellinae. – Transactions of the Royal Entomological Society 97: 117-148.
- Collin, J.E. 1961** Empididae. – British Flies 6: v-viii, 1-782.
- Collin, J.E. 1966** A revision of the palaeartic species of *Tethina* and *Rhinoessa*. – Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia 16: 19-32.
- Colwell, D.D., M.J.R. Hall & P.J. Scholl 2004** The oestrid flies. – CABI, Wallingford.
- Commissie van de Europese Gemeenschappen 2006** Het biodiversiteitsverlies tegen 2010 – en daarna tot staan brengen: de ecosystemendiensten in stand houden in het belang van de mens. – Mededeling van de Commissie d.d. 22 mei 2006.
- Conrad, K.F., M.S. Warren, R. Fox, M.S. Parsons & I.P. Woiwod 2006** Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. Biological Conservation 132: 279-291.
- Constantino, R. 2010** On-line termite database. – www.unb.br/ib/zoo/catalog.html [Geraadpleegd 16 april 2010.]
- Cook, E.F. 1969** A synopsis of the Scatopsidae of the Palaearctic Part I. Rhegmoclematini. – Journal of Natural History 3: 393-407.
- Cook, E.F. 1972** A synopsis of the Scatopsidae of the Palaearctic Part II. Swammerdamellini. – Journal of Natural History 6: 625-634.
- Cook, E.F. 1974** A synopsis of the Scatopsidae of the Palaearctic Part III. The Scatopsini. – Journal of Natural History 8: 61-100.
- Cooter, J. 1996** Annotated keys to the British Leiodinae (Col., Leiodidae). – Entomologist's Monthly Magazine 132: 205-272.
- Copeland, H.F. 1938** The kingdoms of organisms. – The Quarterly Review of Biology 13: 383.
- Copeland, T.P. & G. Imadaté 1990** Chapter 29 Insecta: Protura. – In: D. Dindal (red.), Soil biology guide. John Wiley & Sons, New York: 911-933.
- Coppejans, E. 1998** Flora van de Noord-Franse en Belgische zeevieren. – Scripta Botanica Belgica 17: 1-462.
- Corliss, J.O. 1979** The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. Second edition. – Pergamon Press, Oxford.
- Corliss, J.O. 2000** Biodiversity, classification, and numbers of species of protists. – In: P.H. Raven & T. Williams (red.), Nature and human society - the quest for a sustainable world. National Academy Press, Washington, DC: 130-155.
- Cornelis, F. 2009** 'Ontdekking' kleine dwergvleermuis. – Zoogdier 20 (1): 10-13.
- Cornelius, P.F.S. 1995a** North-west European thecate hydroids and their medusae. Part 1. Introduction, Laodiceidae to Haleciidae. – In: R.S.K. Barnes & J.H. Crothers (red.), Synopses of the British Fauna (N.S.) 50: i-vii, 1-347.
- Cornelius, P.F.S. 1995b** North-West European thecate hydroids and their medusae. Part 2. Sertulariidae to Campanulariidae. – In: R.S.K. Barnes & J.H. Crothers (red.), Synopses of the British Fauna (N.S.) 50: i-vii, 1-386.
- Cornelius, P.F.S., R.L. Manuel & J.S. Ryland 1990** Cnidaria. – In: P.J. Hayward & J.S. Ryland (red.), The marine fauna of the British Isles and North-West Europe 1. Introduction and Protozoans to Arthropods. Oxford University Press, Oxford: 101-200.
- Couri, M.C. & A.C. Pont 1999** A key to the world genera of the Coenosiini (Diptera, Muscidae, Coenosiinae). – Studia Dipterologica 6: 93-102.
- Courtney, G.W., B.J. Sinclair & R. Meier 2000** Morphology and terminology of Diptera larvae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 85-163.
- Courtney, G.W., T. Pape, J.H. Skevington & B.J. Sinclair 2009** Biodiversity of Diptera. – In: R.G. Footitt & P.H. Adler (red.), Insect biodiversity, science and society. Wiley-Blackwell, Oxford: 185-222.
- Courtney, W.A.M. 1975** The temperature relationship and age-structure of North Sea and Mediterranean populations of *Branchiostoma lanceolata*. – In: E.J.W. Barrington & K.P.S. Jefferies (red.), Protochordata. Symposia of the Zoological Society of London 36: 213-232.
- Cracraft, J. & M.J. Donoghue (red.) 2004** Assembling the tree of life. – Oxford University Press, Oxford.
- Crane, P.R. 1985** Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. – Annals of the Missouri Botanical Garden 172: 716-793.
- Cranston, P.S., C.D. Ramsdale, L.R. Snow & G.B. White 1987** Keys to the adults, male hypopygia, fourth-instar larvae and pupae of the British mosquitoes (Culicidae) with notes on their ecology and medical importance. – Freshwater Biological Association, Scientific Publication 48: 1-152.
- Creemers, R.C.M. & J.J.C.W. van Delft (RAVON) (red.) 2009** De amfibieën en reptielen van Nederland. – Nederlandse Fauna 9. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden. [inclusief audio-cd.]
- Croce, M.D. 1974** Cladocera. – Conseil international pour l'exploration de la mer. Zooplankton Sheet 143: 1-4.
- Cronk, Q.C.B. 2009** The molecular organography of plants. – Oxford University Press, Oxford.
- Cronquist, A. 1981** An integrated system of classification of flowering plants. – Columbia University Press, New York.
- Cros, L. & J.-M. Fortuño 2002** Atlas of northwestern Mediterranean coccilithophores. – Scientia Marina 66, Supplement 1: 7-182.
- Crosskey, R.W. 1993a** Blackflies (Simuliidae). – In: R.P. Lane & R.W. Crosskey (red.), Medical insects and arachnids. Chapman & Hall, London: 241-287.
- Crosskey, R.W. 1993b** Stable-flies and horn-flies (blood-sucking Muscidae). – In: R.P. Lane & R.W. Crosskey (red.), Medical insects and arachnids. Chapman & Hall, London: 389-402.
- Crosskey, R.W. & R.P. Lane 1993** House-flies, blow-flies and their allies (calyptrate Diptera). – In: R.P. Lane & R.W. Crosskey (red.), Medical insects and arachnids. Chapman & Hall, London: 403-428.
- Crowson, R.A. 1981** The biology of the Coleoptera. – Academic Press, London.
- Cuppen, H.P.J.J. & G. van der Velde 1981** De platwormen (Tricladida) van de Nederlandse provincie Limburg. 1. Op het land, in grondwater en in beken aangetroffen soorten. – Natuurhistorisch Maandblad 70: 135-143.
- Cuppen, J.G.M. 1982** *Agabus melanarius* Aubé (Coleoptera; Dytiscidae), nieuw voor Nederland. – Natuurhistorisch Maandblad 71: 156-157.

- Cuppen, J.G.M. 1985** *Hydroporus morio* (Aubé), nieuw voor Nederland (Coleoptera: Dytiscidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 45: 57-60.
- Cuppen, J.G.M. 1988** *Deronectes* Sharp. Verspreiding en habitat in Nederland (Coleoptera: Dytiscidae). – Natuurhistorisch Maandblad 77: 113-115.
- Cuppen, J.G.M. 1994** Life cycle and habitat of *Glossiphonia paludosa* (Hirudinea: Glossiphoniidae), a new leech for the Netherlands. – Netherlands Journal of Aquatic Ecology 28: 193-197.
- Cuppen, J.G.M. 2010** Dytiscidae. – In: O. Vorst (red.), Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 36-40.
- Cuppen, J.G.M. & B. van Maanen 1998** Distribution and habitats of *Berosus* in the Netherlands (Coleoptera: Hydrophilidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 58: 213-223.
- Cuppen, J.G.M. & O. Vorst 2001** An Australian immigrant, *Clambus simsoni*, new to the Dutch fauna (Coleoptera: Clambidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 61: 52-55.
- Curds, C.R. 1982** British and other freshwater ciliated Protozoa. Part 1. Ciliophora: Kinetofragminophora. Keys and notes for the identification of the free-living genera. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 22: i-vii, 1-387.
- Curds, C.R., M.A. Gates & D.McL. Roberts 1983** British and other freshwater ciliated Protozoa. Part 2. Ciliophora: Oligohymenophora and Polyhymenophora. Keys and notes for the identification of the free-living genera. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 23: i-vii, 1-474.
- Cutler, E.B. 1994** The Sipuncula. Their systematics, biology, and evolution. – Cornell University Press, Ithaca.
- Cymorek, S. 1969a** Familie Lyctidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 8-12.
- Cymorek, S. 1969b** Familie Bostrychidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 13-25.
- Czerny, L. 1928** Opomyzidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 6 (54c): 1-15.
- Daan, N. 2000** De Noordzee-visfauna en criteria voor het vaststellen van doelsoorten voor het natuurbeleid. – Nederlands Instituut voor Visserijonderzoek RIVO, IJmuiden.
- Daan, N., H.J.L. Heessen & R. ter Hofstede 2005** North Sea elasmobranchs: distribution, abundance and biodiversity. – ICES CM 2005/N:06, Copenhagen.
- Daan, R. & M. Mulder 2005** The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 2004 and a comparison with previous data. – NIOZ-rapport 2005-3. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel.
- Daffner, H. 1983** Revision der paläarktischen Arten der Tribus Leiodini Leach (Coleoptera, Leiodidae). – Folia Entomologica Hungarica 44 (2): 9-163.
- Dahl, C. & Krzeminska, E. 1997** Family Trichoceridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 227-237.
- Dahl, C. 1966** Notes on the taxonomy and distribution of Swedish Trichoceridae. – Opuscula Entomologica 31: 93-118.
- Dahl, C. 1967** Additional notes on the taxonomy and distribution of Swedish Trichoceridae. – Opuscula Entomologica 32: 188-200.
- Dahl, C. 1997** Diptera Culicidae, Mosquitoes. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 163-186.
- Dahlgren, G. & W. Wittmer 1979** Familie Cantharidae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 18-51.
- Dajoz, R. 1977** Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen 8. Coléoptères. Colydiidae et Anommatidae Paléarctiques. – Masson, Paris.
- Dallwitz, M.J. 2009** Programs for interactive identification and information retrieval. – Delta home page. <http://deltaintkey.com/www/idprogs.htm>. [Geraadpleegd 1 september 2010.]
- Dam, H. van & A. Mertens 2008** Vennen minder zuur maar warmer. – H<sub>2</sub>O 41 (12): 36-39.
- Dam, H. van & A. Mertens 2010** Kiezelwieren. – In: Kwaliteitshandboek Hydrobiologie, hoofdstuk 9. Stowa, Amersfoort. [ook op [www.stowa.nl](http://www.stowa.nl).]
- Dam, H. van, B. van Geel, A. van der Wijk & M.D. Dickman 1988** Beheer van vennen in historisch perspectief. – De Levende Natuur 89: 66-73.
- Dam, H., van, A. Mertens & J. Sinkeldam 1994** A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. – Netherlands Journal of Aquatic Ecology 28: 117-133.
- Darvas, B. & Papp, L. 2000** Exotic dipteran pests in Europe. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 1. Science Herald, Budapest: 693-750.
- Darwin, C. 1859** On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Eerste editie. – Murray, London.
- D'Assis Fonseca, E.C.M. 1968** Diptera Cyclorrhapha Calyptrata section (b) Muscidae. – Handbooks for the identification of British insects 10 (4b): 1-119.
- D'Assis Fonseca, E.C.M. 1978** Diptera Orthorrhapha Brachycera Dolichopodidae. – Handbooks for the identification of British insects 9 (5): i-iv, 1-90.
- Dasmahapatra, K.K., M. Elias, R.I. Hill, J.I. Hoffman & J. Mallet 2009** Mitochondrial DNA barcoding detects some species that are real, and some that are not. – Molecular Ecology Resources 10: 264-273.
- Dastych, H. 1988** The Tardigrada of Poland. – Monografie Fauny Polski XVI - Polska Akademia Nauk, Warszawa Krakow.
- Davids, C., A. di Sabatino, R. Gerecke, T. Gledhill, H. Smit & H. van der Hammen 2007** Acari: Hydrachnidia. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 7/2-1: 241-376.
- Davids, C., M. Stolp & C.J. de Groot 1987** The cladocerans of the littoral zone of lake Maarsseveen 1. – Hydrobiological Bulletin 21: 71-79.
- Davies, L. 1968** A key to the British species of Simuliidae (Diptera) in the larval, pupal and adult stages. – Freshwater Biological Association, Scientific Publication 24: 1-125.
- Dawkins, R. 2004** The ancestor's tale. A pilgrimage to the dawn of life. – Orion Book, London.
- De Deyn, G.B. & W.H. van der Putten 2005** Linking

- above and belowground diversity. – *Trends in Ecology and Evolution* 20: 625-633.
- De Grave, S., N.D. Pentcheff, S.T. Ah Yong, T.-Y. Chan, K.A. Crandall, P.C. Dworschak, D.L. Felder, R.M. Feldmann, C.H.J.M. Fransen, L.Y.D. Goulding, R. Lemaitre, M.E.Y. Low, J.W. Martin, P.K.L. Ng, C.E. Schweitzer, S.H. Tan, D. Tshudy & R. Wetzer 2009 A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. – *The Raffles Bulletin of Zoology, Supplement Series* 21: 1-109.
- De Jonckheere, J.F. 2008 Heterolobosea Page and Blanton 1985. Version 21 September 2008 (under construction). The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/Heterolobosea/96360/2008.09.21>. [Geraadpleegd 19 april 2010.]
- De Smet, W.H. 1996 Rotifera 4: The Proalidae (Monogononta). – Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 9. SPB Academic, Den Haag.
- De Smet, W.H. 2000 Three new species of the genus *Encentrum* (Rotifera, Monogononta, Dicranophoridae). – *Sarsia* 85: 77-86.
- De Smet, W.H. 2006 Asciaporrectidae, a new family of Rotifera (Monogononta: Ploima) with description of *Asciaporrecta arcellicola* gen. et sp. nov. and *A. diffflugicola* gen. et sp. nov. inhabiting shells of testate amoebae (Protozoa). – *Zootaxa* 1339: 31-49.
- De Smet, W.H. 2007 Cotylegaleatidae, a new family of Ploima (Rotifera: Monogononta), for *Cotylegaleata perplexa* gen. et sp. nov., from freshwater benthos of Belgium. – *Zootaxa* 1425: 35-43.
- De Smet, W.H. & R. Pourriot 1997 Rotifera 5: The Dicranophoridae (Monogononta) and the Ituridae (Monogononta). – Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 12. SPB Academic, Den Haag.
- Debrot, A.O. 2006 Preliminary checklist of extant and fossil endemic taxa of the ABC-Islands, Leeward Antilles. – Interne Publicatie, CARMABI.
- Dekker, R. & W. Dekker 1981 Kwallentabel (Scyphomedusen). – *Het Zeepaard* 41: 107-110.
- Delany, M.J. 1954 Thysanura and Diplura. – *Handbooks for the identification of British insects* 1 (2): 1-7.
- Delft, J.J.C.W. van 2009 Bescherming en beheer. – In: R.C.M. Creemers & J.J.C.W. van Delft (RAVON) (red.), *De amfibieën en reptielen van Nederland*. Nederlandse Fauna 9. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 377-396.
- Delft, J.J.C.W. van, R.C.M. Creemers & A. Spitzen-van der Sluijs 2007 Basisrapport Rode Lijsten amfibieën en reptielen volgens Nederlandse en IUCN-criteria. – Stichting RAVON, Nijmegen.
- Dellacasa, G. & M. Dellacasa 2006 Coleoptera. Aphodiidae. Aphodiinae. – *Fauna d'Italia* 41: i-xii, 1-484.
- Delobel, A. & M. Tran 1993 Les Coléoptères des dendrées alimentaires entreposées dans les régions chaudes. – Orstom Éditions, Paris.
- Deltacommissie 2008 Samen werken met water: een land dat leeft bouwt aan zijn toekomst. – *Bevindingen van de Deltacommissie* 2008.
- Delvinqer, B.L.J. & D.J. Patterson 2000 Phylum Slopali- nida Patterson, 1989. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 754-758.
- Delyamure, S. L. 1955 Helminthofauna of marine mammals, ecology and phylogeny. – *Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskwa*. [vertaald uit Russisch door Israel Program for Scientific Translation.]
- Dely-Draskovits, Á. 1981 Scathophagidae. – *Fauna Hungariae* 145: 1-53.
- Dely-Draskovits, Á. 1983 Ptychopteridae. – *Fauna Hungariae* 156: 1-88.
- Dempewolf, M. 2004 Arthropods of economic importance. Agromyzidae of the world. – *World Biodiversity Database CD-ROM series*. ETI, Amsterdam.
- Denegri, G.M. 1993 Review of oribatid mites as intermediate hosts of tapeworms of the Anoplocephalidae. – *Experimental and Applied Acarology* 17: 567-580
- Derjanshi, V. & J. Péricart 2005 Hémiptères Pentatomoidea Euro-Méditerranéens 1. – *Faune de France* 90: 1-494.
- Desender, K. & H. Turin 1989 Loss of habitats and changes in the composition of the ground-and tiger beetle fauna in four West-European countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). – *Biological Conservation* 48: 277-294.
- Dettner, K. 1997a Insecta: Coleoptera: Noteridae. – *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* 20/2-4: 97-126.
- Dettner, K. 1997b Insecta: Coleoptera: Hygrobiidae. – *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* 20/2-4: 127-144.
- DeWaard, J., J.-F. Landry, B. Schmidt, J. Derhousoff, J. McLean & L. Humble 2009 In the dark in a large urban park: DNA barcodes illuminate cryptic and introduced moth species. – *Biodiversity and Conservation* 18: 3825-3839.
- Di Sabatino A., H. Smit, R. Gerecke, T. Goldschmidt, N. Matsumoto & B. Cicolani 2008 Global diversity of water mites (Acari, Hydrachnidia; Arachnida) in freshwater. – *Hydrobiologia* 595: 303-315.
- Di Sabatino, A., R. Gerecke, T. Gledhill & H. Smit 2010 Chelicerata: Acari II. – *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* 7/2-2: 1-236.
- Diakonoff, A. 1986 Microlepidoptera Palaearctica, Glyphipterigidae auctorum sensu lato (Glyphipterygidae sensu Meyrick, 1913), containing: Tortricidae: Hilarographini, Choreutidae, Brachodidae (partim), Immidae and Glyphipterigidae. – G. Braun, Karlsruhe.
- Díaz, S., A.J. Symtd, F.S. Chapin III, D.A. Wardle & L.F. Huenneke 2003 Functional diversity revealed by removal experiments. – *Trends in Ecology and Evolution* 18: 140-146.
- Díaz Barradas, M.C., H.J. During & M. Terlou 1992 The structure of bryophyte communities in the dunes of Meijndel, the Netherlands. – In: R.W.G. Carter, T.G.F. Curtis & M.J. Sheehy-Skeffington (red.), *Coastal dunes. Geomorphology, ecology and management for conservation*. A.A. Balkema, Rotterdam: 313-323.
- Dick, M.W. 1990 *Keys to Pythium*. University of Reading, Reading.
- Dick, M.W. 2001 Straminipilous Fungi. Systematics of the Peronosporomycetes, including accounts of the marine straminipilous protists, the plasmodiophorids and similar organisms. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Dieckmann, L. 1972** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera - Curculionidea: Ceutorhynchinae. – Beiträge zur Entomologie 22: 3-128.
- Dieckmann, L. 1974** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera - Curculionidae (Rhinomacerinae, Rhynchitinae, Attelabinae, Apoderinae). – Beiträge zur Entomologie 24: 5-54.
- Dieckmann, L. 1977** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera - Curculionidae (Apioninae). – Beiträge zur Entomologie 27: 7-143.
- Dieckmann, L. 1980** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera - Curculionidae (Brachycerinae, Otiorynchinae, Brachyderinae). – Beiträge zur Entomologie 30: 145-310.
- Dieckmann, L. 1983** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera - Curculionidae (Tanymecinae, Leptopiinae, Cleoninae, Tanyrhynchinae, Cossoninae, Raymondionyminae, Bagoinae, Tanysphyrinae). – Beiträge zur Entomologie 33: 257-381.
- Dieckmann, L. 1986** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera - Curculionidae (Erihinae). – Beiträge zur Entomologie 36: 119-181.
- Dieckmann, L. 1988** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera - Curculionidae (Curculioninae: Ellescini, Acalyptini, Tychiini, Anthonomini, Curculionini). – Beiträge zur Entomologie 38: 365-468.
- Dienske, J.W. 1987** An illustrated key to the genera and subgenera of the western palaearctic Limoniidae (Insecta, Diptera) including a description of the external morphology. – Stuttgarter Beiträge zur Entomologie, Serie A 409: 1-52.
- Diepenbeek, A. van & R. Creemers 2006** Herkenning amfibieën en reptielen. – Stichting RAVON, Nijmegen.
- Dighton, J. 2003** Fungi in ecosystem processes. – Marcel Dekker, New York.
- Dighton, J. 2007** Nutrient cycling by saprotrophic fungi in terrestrial habitats. – In: C.P. Kubicek & I.S. Druzhinina (red.), The Mycota 4. Environmental and microbial relationships. Second edition. Springer Verlag, Berlin: 287-300.
- Dijk, A.J. van et al. 2000-2008** [Jaarverslagen broedvogels in Nederland 2000-2008]. – sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Dijk, G. van 2006** De brede geelgerande waterroofkever *Dytiscus latissimus* na 38 jaar weer in Nederland opgedoken (Coleoptera: Dytiscidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 24: 1-6.
- Dijk, J. van & V. Westhoff 1960** Situatie en milieu. – In: J. van Dijk, F. de Graaf, W. Graafland, A.A. de Groot, J. Heimans, J.T. Koster, A.P.C. de Vos, H.F. de Vries, A. van der Werff & V. Westhoff, Hydrobiologie van de Oisterwijkse Vennen. Publicatie No. 5, Hydrobiologische Vereniging, Amsterdam: 9-12.
- Dijkstra, K.-D.B. & R. Lewington 2008** Libellen van Europa. Veldgids met alle libellen tussen Noordpool en Sahara. – Tirion Uitgevers, Baarn.
- Dijkstra, V. & J. Dekker 2009** Exotische eekhoorns in Nederland: het gevaar van vreemdelingen. – Zoogdier 20 (3): 7-11.
- Dingemans, N.J. & V.J. Kalkman 2008** Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. – Ecological Entomology 33: 1-9.
- Disney, R.H.L. 1983** Scuttle flies. Diptera, Phoridae (except *Megaselia*). – Handbooks for the identification of British insects 10 (6): 1-81.
- Disney, R.H.L. 1989** Scuttle flies. Diptera, Phoridae. Genus *Megaselia*. – Handbooks for the identification of British insects 10 (8): 1-155.
- Disney, R.H.L. 1994** Scuttle flies: the Phoridae. – Chapman & Hall, London.
- Disney, R.H.L. 1998** Family Phoridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 51-79.
- Disney, R.H.L. 1999** British Dixidae (meniscus midges) and Thaumaleidae (trickle midges): Keys with ecological notes. – Freshwater Biological Association Scientific Publications 56: 1-129.
- Dixon, A.F.G. 1987** The way of life of aphids: host specificity, speciation and distribution. – In: A.K. Minks & P. Harrewijn (red.), Aphids, their biology, natural enemies and control. World Crop Pests, Elsevier, Amsterdam 2A: 197-206.
- Dixon, P.S. & L.M. Irvine 1977** Seaweeds of the British Isles 1, part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. – British Museum (Natural History), London.
- Doak, D.F., D. Bigger, E.K. Harding, M.A. Marvier, R.E. O'Malley & D. Thomson 1998** The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. – The American Naturalist 151: 264-276.
- Dobson, F.S. 2005** Lichens, an illustrated guide to the British and Irish species. – The Richmond Publishing, Slough.
- Dobson, J.R. 1999** A 'bee-louse' *Braula schmitzi* Örosi Pál (Diptera: Braulidae) new to the British Isles, and the status of *Braula* spp. in England and Wales. – British Journal of Entomology and Natural History 11: 139-148.
- Docters van Leeuwen, W.M. 1982** [bewerkt door A.A. Wiebes-Rijks & G. Houtman] Gallenboek. Overzicht van door dieren en planten veroorzaakte Nederlandse gallen. Derde druk. – Natuurhistorische Bibliotheek KNNV 29. W.J. Thieme & Cie, Zutphen.
- Docters van Leeuwen W.M. 2009** [bewerkt door H.C. Roskam] Gallenboek. Overzicht van door dieren en planten veroorzaakte Nederlandse gallen. Vijfde druk. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Dolezil, Z. & R. Rozkosny 1997** Diptera Syrphidae, hover flies. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 347-361.
- Dolling, W.R. 1991** The Hemiptera. – Natural History Museum Publications, London & Oxford University Press, Oxford.
- Domsch, K.H., W. Gams & T.H. Andersen 2007** Compendium of soil fungi. Second edition. – IHW Verlag, Eching.
- Donner, J. 1965** Ordnung Bdelloidea (Rotatoria, Rädertiere). – Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas 6: 1-267.
- Donoghue, M.J. & J.A. Doyle 2000** Seed plant phylogeny: Demise of the anthophyte hypothesis? – Current Biology 10: R106-R109.
- Dop, A.J. 1980** Benthic Chrysophyceae from the Netherlands. – Proefschrift Vrije Universiteit, Amsterdam.

- Dörjes, J. 1968** Die Acoela (Turbellaria) der Deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung. – Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung 6: 56-452.
- Dort, K.W. van, C. Buter & B. Horvers 2010** Fotogids mossen. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Draber Monko, A. 1989** Rhinophoridae. – Klucze do Oznaczenia owadow Polski 141: 1-60.
- Drake, C.M. 1992** Two new species of *Geomyza* with notes on the *combinata* group (Diptera: Opomyzidae). – British Journal of Entomology and Natural History 5: 143-153.
- Drake, C.M. 1993** A review of the British Opomyzidae (Diptera). – British Journal of Entomology and Natural History 6: 159-176.
- Drechsel, U. 1979** Familie Heteroceridae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 296-304.
- Drees, M. 2002** Nachweis des Fächerflüglers *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera: Stylopidae) bei Hagen. – Decheniana 155: 115.
- Dresscher, Th.G.N. 1976** Index van namen en vindplaatsen die betrekking hebben op in Nederlandse wateren aangetroffen algen en enige groepen van micro-organismen. – North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Dresscher, Th.G.N. & L.W.G. Higler 1982** De Nederlandse bloedzuigers. Hirudinea. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 154: 1-64.
- Drost, M.B.P. 1992a** Spercheidae. – In: M.B.P. Drost, H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieuwerkerken & M. Schreijer (red.), De waterkevers van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 175.
- Drost, M.B.P. 1992b** Elmidae. – In: M.B.P. Drost, H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieuwerkerken & M. Schreijer (red.), De waterkevers van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 225-241.
- Drost, M.B.P. 1992c** Dryopidae. – In: M.B.P. Drost, H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieuwerkerken & M. Schreijer (red.), De waterkevers van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 242-250.
- Drost, M.B.P., H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieuwerkerken & M. Schreijer 1992** De waterkevers van Nederland. – Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Drost, M.B.P., J.G.M. Cuppen & Y. Jongema 1992** Hydraenidae (Waterkruipers). – In: M.B.P. Drost, H.P.J.J. Cuppen, E.J. van Nieuwerkerken & M. Schreijer (red.), De waterkevers van Nederland. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 161-174.
- Duda, O. 1930** Bibionidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 2 (1) 4: 1-18.
- Duff, R.J. & D.L. Nickrent 1999** Phylogenetic relationships of land plants using mitochondrial small-subunit rDNA sequences. – American Journal of Botany 86: 372-386.
- Duinen, J. van, Y. Zhuge, W.C.E.P. Verberk, A.J.T. Brock, H.H. van Kleef, R.S.E.W. Leuven, G. van der Velden & H. Esselink 2006** Effects of rewetting measures in Dutch raised bog remnants on assemblages of aquatic Rotifera and microcrustaceans. – Hydrobiologia 565: 187-200.
- Duineveld, G.C.A. & J.J.M. Belgers 1994** The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 1993 and a comparison with previous data. – NIOZ-rapport 1994-12. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Den Burg.
- Dumont, H.J. & H. Segers 1996** Estimating lacustrine zooplankton species richness and complementarity. – Hydrobiologia 341: 125-132.
- Dunk, K. von der 1996** Bestimmungsschlüssel für Raubfliegen (Dipt., Asilidae). – Galathea 12: 131-146.
- Dunk, K. von der 1998** Key to Central European species of Pipunculidae (Diptera). – Studia Dipterologica 4: 289-335.
- Dunn, C.W., A. Hejnol, D.Q. Matus, K. Pang, W.E. Browne, S.A. Smith, E. Seaver, G.W. Rouse, M. Obst, G.D. Edgecombe, M.V. Sørensen, S. H. D. Haddock, A. Schmidt-Rhaesa, A. Okusu, R.M. Kristensen, W.C. Wheeler, M.Q. Martindale & G. Giribet 2008** Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. – Nature 452: 745-749.
- Dunne, J., R. Williams & N. Martinez 2002** Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. – Ecology Letters 5: 558-567.
- Dvorak, L. & S.P.M. Roberts 2006** Key to the paper and social wasps of Central Europe (Hymenoptera: Vespidae). – Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae 46: 221-244.
- Dvořák, M. & V. Vrabec 2007** Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Meloidae. – Folia Heyrovskyana 6: 1-12.
- Dyer, B.D. 2003** A field guide to bacteria. – Comstock Publishing Associates, Ithaca.
- Éades, D.C. & D. Otte 2010** Orthoptera species file online. Version 2.0/3.5. <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>. [Geraadpleegd 15 april 2010.]
- Eady, R.D. & J. Quinlan 1963** Cynipoidea - key to families and subfamilies and Cynipidae (Cynipinae). – Handbooks for the identification of British insects 8 (1a): 1-81.
- Ebejer, M.J. 1998a** A review of the Palaearctic species of *Aphanisoma* Becker (Diptera, Chyromyidae) with descriptions of new species and a key for the identification of adults. – Deutsche Entomologische Zeitschrift 45: 191-230.
- Ebejer, M.J. 1998b** A new species of *Gymnochiromyia* Henedel (Diptera: Chyromyidae) from the Mediterranean, with notes, lectotype designations and a key to the species from the West Palaearctic. – Studia Dipterologica 5: 19-29.
- Ebejer, M.J. 2005** A contribution to the knowledge of the Chyromyidae (Diptera) of Italy with description of a new species of *Aphanisoma* Becker. – Revue Suisse de Zoologie 112: 859-867.
- ECATSYM 2010** Electronic world catalog of Symphyta. – [www.zalf.de/institute/dei/php\\_e/ecatsym/ecat\\_statistik.php](http://www.zalf.de/institute/dei/php_e/ecatsym/ecat_statistik.php). [Geraadpleegd 25 januari 2010.]
- Edington, J.M. & H.G. Hildrew 1995** A revised key to caseless caddislarvae of the British Isles. Second edition. – Freshwater Biological Association/Environment Agency, Ambleside.
- Edwards, C.A. 1958** The ecology of Symphyta, part 1: populations. – Entomologia Experimentalis et Applicata 1: 308-319.
- Edwards, C.A. 1959a** A revision of the British Symphyta. – Proceedings of the Zoological Society of London 132: 403-439.
- Edwards, C.A. 1959b** Keys to the genera of the Symphyta. – Journal of the Linnean Society, London, Zoology 44: 164-169.

- Eggelte, H.** 2007 Veldgids Nederlandse flora. Vijfde druk. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Eggers, T.O. & B. Eiseler** 2007. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Spongillidae (Porifera) Mittel- und Nordeuropas. – *Lauterbornia* 60:1-53.
- Eggers, T.O. & A. Martens** 2001 Bestimmungsschlüssel der Süßwasserfauna -Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany. – *Lauterbornia* 42: 1-68.
- Eiseler, B.** 2005 Bildbestimmungsschlüssel für die Eintagsfliegenlarven der deutschen Mittelgebirge und des Tieflandes. – *Lauterbornia* 53: 1-112.
- Elberg, K.Y.** 1989 Family Anthomyiidae. – In: G.Y. Beibienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 760-838.
- Elliott, J.M.** 1977 A key to the larvae and adults of British freshwater Megaloptera and Neuroptera with notes on their life cycles and ecology. – *Scientific Publications of the Freshwater Biological Association* 35: 1-52.
- Elliott, J.M.** 1996 British freshwater Megaloptera and Neuroptera: A key with ecological notes. – *Scientific Publications of the Freshwater Biological Association* 54: 1-69.
- Ellis, M.B. & J.P. Ellis** 1997 Microfungi on land plants. Second edition. – Richmond, Slough.
- Ellis, M.B. & J.P. Ellis** 1998 Microfungi on miscellaneous substrates. Second edition. – Richmond, Slough.
- Ellis, W.N.** 2010 Bladmineerders van Europa/Leafminers of Europe. – [www.bladmineerders.nl/index.htm](http://www.bladmineerders.nl/index.htm). [Geraadpleegd 24 januari 2010.]
- Ellis, W.N., J.H. Donner & J.H. Kuchlein** 1997a Recent shifts in phenology of Microlepidoptera, related to climatic change (Lepidoptera). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 57: 66-72.
- Ellis, W.N., J.H. Donner & J.H. Kuchlein** 1997b Recent shifts in distribution of Microlepidoptera in The Netherlands. – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 57: 119-125.
- Ellis-Adam, A.C.** 1983 Some new and interesting benthic Chrysophyceae from a dutch moorland pool complex. – *Acta Botanica Neerlandica* 32: 1-23
- Elsner, G.P., P. Huemer & Z. Tokár** 1999 Die Palpenmotten Mitteleuropas (Lepidoptera, Gelechiidae). Bestimmung - Verbreitung - Flugstandort - Lebesweise der Raupen. – F. Slamka, Bratislava.
- Elton, C.S.** 1958 The ecology of invasions by animals and plants. – Methuan & Co, London.
- Emig, C.C.** 1979 British and other phoronids. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 13: 1-57.
- Emig, C.C.** 1982 The biology of Phoronida. – *Advances in Marine Biology* 19: 1-89.
- Emmet, A.M., J. Heath & J.R. Langmaid (red.)** 1976-2010 The moths and butterflies of Great Britain and Ireland, volumes 1-5, 7, 9-10. – Blackwell; Harley Books; Apollo Books, Colchester.
- Endrödy-Younga, S.** 1967 Familie Cybocephalidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 7: 77-79.
- Endrödy-Younga, S.** 1971 Familie Clambidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 3: 266-270.
- Enslin, E.** 1912-1917 Die Tenthredoidea Mitteleuropas. – *Deutsche Entomologische Zeitschrift, Beihefte*.
- Enslin, E.** 1914 Die Blatt- und Holzwespen (Tenthrediniden) Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. – In: C. Schröder (red.), *Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands. Band III Hymenoptera, Teil 3: 95-213.*
- Entrop, B.** 1972 Schelpen vinden en herkennen. – Thieme, Zutphen.
- Ermisch, K.** 1969 Familie Mordellidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 8: 160-196.
- Ernsting G., C. Zonneveld, J.A. Isaaks & A. Kroon** 1993 Size at maturity and patterns of growth and reproduction in an insect within determinate growth. – *Oikos* 66: 17-26.
- Erwin, T.L.** 1982 Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. – *The Coleopterists Bulletin* 36: 74-75.
- Erwin, T.L.** 1983 Tropical forest canopies: the last biotic frontier. – *Bulletin of the Entomological Society of America* 29: 14-20.
- Erzinçlioğlu, Y.Z.** 1996 Blowflies. *Naturalists' Handbooks* 23. – Richmond Publishing Co., Slough.
- Eschmeyer, W. N. & R. Fricke (red.)** 2010 Catalog of fishes, electronic version (15 January 2010). – <http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. [Geraadpleegd 3 februari 2010.]
- Essen, A. van** 1968 Rhizopoden. Overzicht van een veertigtal soorten van Amoebina, Testacea en Heliozoa in Nederland. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 78: 1-64.
- Etnoyer, P.J., H.H. Wirshing & J.A. Sánchez** 2010 Rapid assessment of octocoral diversity and habitat on Saba Bank, Netherlands Antilles. – *PLoS One* 5 (5): e10668.
- Ettema, C.H. & D.A. Wardle** 2002 Spatial soil ecology. – *Trends in Ecology and Evolution* 17: 177-183.
- Ettl, H.** 1978 Xanthophyceae I. – *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 3. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Ettl, H.** 1983 Chlorophyta I. Phytomonadina. – *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 9. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Ettl, H. & G. Gärtner** 1988 Chlorophyta II. Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales. – *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 10. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Ettl, H., J. Gerloff & H. Heynig** 1990 Dinophyceae (Dinoflagellida). – *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 6. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Europese Raad** 2001 Europese Raad van Göteborg 15 en 16 juni 2001: conclusies van het voorzitterschap.
- Evans, G.A.,** 2007 The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of the world and their host plants and natural enemies. – [www.sel.barc.usda.gov:5911/WF/whitefly\\_catalog.htm](http://www.sel.barc.usda.gov:5911/WF/whitefly_catalog.htm) [Geraadpleegd 15 februari 2010.]
- Evers, A.M.J.** 1979 Familie Malachiidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 53-69.
- Ewald, J.** 2003 The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the Central European flora? – *Folia Geobotanica* 38: 357-366.
- Faasse, M.A.** 1994 Hoefijzerwormen in Nederland. – *Natura* 91: 137-138.
- Faasse, M.A.** 1998 The Pontocaspian mysid *Hemimysis anomala* Sars, 1907, new to the fauna of the Netherlands. – *Bulletin Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam* 16 (10): 73-76.



- Faasse, M.A. 2003a De Nederlandse polyclade platwormen (Platyhelminthes: Turbellaria: Polycladida) i. Inleiding en de inheemse soort *Leptoplana tremellaris* (Müller, 1774). – Het Zeepaard 63: 24-26.
- Faasse, M.A. 2003b De Nederlandse polyclade platwormen (Platyhelminthes: Turbellaria: Polycladida) iii. De cryptogene *Stylochus flevenensis* Hofker, 1930. – Het Zeepaard 63: 153-158.
- Faasse, M.A. 2003c Nederlandse mariene snoerwormen (Nemertea). – Het Zeepaard 63: 98-109.
- Faasse, M.A. 2006 Faunistisch overzicht van de Nederlandse kelkwormen (Entoprocta). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 24: 7-11.
- Faasse, M.A. & R.M.L. Ates 2003 De Nederlandse polyclade platwormen (Platyhelminthes: Turbellaria: Polycladida) ii. De uit Amerika afkomstige *Euplana gracilis* (Girard, 1850). – Het Zeepaard 63: 57-60.
- Faasse, M.A. & K.M. Bayha 2006 The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? – Aquatic Invasions 1: 270-277.
- Faasse, M.A. & M. Ligthart 2007 De Nederlandse polyclade platwormen (Platyhelminthes: Turbellaria: Polycladida) iv. *Stylostoma ellipse* en *Imogine necopinata* (en *Euplana gracilis*). – Het Zeepaard 67: 44-47.
- Faasse, M.A. & A.H.M. Ligthart 2009 American (*Urosalpinx cinerea*) and Japanese oyster drill (*Ocenebrellus inornatus*) (Gastropoda: Muricidae) flourish near shellfish culture plots in the Netherlands. – Aquatic Invasions 4: 321-326.
- Faasse, M.A. & G.W.N.M. van Moorsel 2000 Nieuwe en minder bekende vlokreeftjes van sublitorale harde bodems in het Deltagebied (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 11: 19-44.
- Faasse, M.A. & E.C. Stikvoort 2002 Mariene en estuariene vlokreeftjes van zachte bodem in het Deltagebied (Crustacea: Gammaridea). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 17: 57-86.
- Fain, A. & F.S. Lukoschus 1977 Nouvelles observations sur les Myobiidae parasites des rongeurs (Acarina: Prostigmata). – Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia 69: 11-98.
- Fain, A. 1968 Étude de la variabilité de *Sarcoptes scabiei* avec une révision des Sarcoptidae. – Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia 45: 5-187.
- Fain, A., A.J. Munting & F.S. Lukoschus 1970 Les Myocoptidae parasites des rongeurs en Hollande et en Belgique (Acarina: Sarcoptiformes). – Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia 50: 67-172.
- Falk, S.J. 2005 The identification and status of *Dryomyza decrepita* Zetterstedt (Diptera, Dryomyzidae). – Dipterists Digest 12: 7-12.
- Fal'kovich, M.I. & G.S. Medvedev (red.) 1987 Keys to the insects of the European part of the USSR. 4. Lepidoptera. Part 1. [vertaling van Opredelitel' nasekomykh Evropejskoj Chasti SSSR, 4, Cheshuekrylye, pervaia chast'.] – Keys to the fauna of the USSR. Amerind, Washington.
- Fal'kovich, M.I. & G.S. Medvedev (red.) 1990 Keys to the insects of the European part of the USSR. 4. Lepidoptera. Part 2. [vertaling van: Opredelitel' nasekomykh Evropejskoj Chasti SSSR, 4, Cheshuekrylye, pervaia chast'.] – Keys to the fauna of the USSR. E.J. Brill, Leiden.
- Fauchald, K. 1977 The Polychaeta worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. – Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 28: 1-190.
- Fauna Europaea 2004 Fauna Europaea, version 1.1. – www.faunaeur.org.
- Febvre, C., J. Febvre, & A. Michaels 2000 Acantharia Haeckel, 1881. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 783-803.
- Felix, R. & H. van Kleef 2004 Boomkrekels *Oecanthus pelucens* bij Lobith het land binnen (Orthoptera: Gryllidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 21: 1-6.
- Felix, R. & G. van der Velde 2000 Voelt de Medicinale bloedzuiger *Hirudo medicinalis* zich wel zo lekker in Nederland (Hirudinea)? – Nederlandse Faunistische Mededelingen 12: 1-10.
- Felix, R. 2004 De eerste vondst van de lichtgroene sabelsprinkhaan *Metrioptera bicolor* in Nederland (Orthoptera: Tettigoniidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 21: 7-10.
- Fergusson, N.D.M. 1986 Charipidae, Ibaliidae & Figitidae, Hymenoptera: Cynipoidea. – Handbooks for the identification of British insects 8 (1C): 1-55.
- Fernandez, N.A., G. Alberti & G. Kümmel 1991 Spermaphores and spermatozoa of oribatid mites (Acari: Oribatida) part 1. Fine structure and histochemistry. – Acarology 32: 261-286.
- Ferrière, C. & Kerrich, G.J. 1958 Hymenoptera Chalcidoidea. Agaontidae, leucospidae, Chalcididae, Eucharitidae, Perilampidae, Cleonymidae and Thysanidae. – Handbooks for the identification of British insects 8 (2a): 1-40.
- Fiala, I. 2008 Myxozoa. Version 10 July 2008 (under construction). – The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/Myxozoa/2460/2008.07.10>. [Geraadpleegd 12 maart 2010.]
- Fibiger, M. (red.) 1990-2009 Noctuidae Europaea, volumes 1-11. – Entomological Press, Sorø. [deel 12, het laatste deel, verschijnt waarschijnlijk in 2010.]
- Fibiger, M. & J.D. Lafontaine 2005 A review of the higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera) with special reference to the Holarctic fauna. – Esperiana 11: 7-92.
- Fiege, D., F. Licher & A.S.Y. Mackie 2000 A partial review of the European species of *Magelona* (Annelida: Polychaeta): *Magelona mirabilis* redefined and *M. johnstoni* sp. nov. distinguished. – Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 80: 215-234.
- Fiers, F. 2007 *Antrobathynella stammeri* (Jakobi, 1954): the first record of Bathynellacea (Crustacea: Syncarida) in Belgium. – Belgian Journal of Zoology 137: 115-116.
- Figuerola, R.I., E. Garcés, R. Massana & J. Camp 2008 Description, host-specificity, and strain selectivity of the dinoflagellate parasite *Parvilicifera sinerae* sp. nov. (Perkinsozoa). – Protist 159: 563-578.
- Fiore-Donno A.M., S.I. Nikolaev, M. Nelson, J. Pawlowski, T. Cavalier-Smith & S.L. Baldauf 2010 Deep phylogeny and evolution of slime moulds (Mycetozoa). – Protist 161: 55-70.
- Fischer, M. 1972 Hymenoptera, Opiinae 1. – Das Tierreich 91: i-xii, 1-620.

- Fischer, M. 1977 Hymenoptera, Opiinae II. – Das Tierreich 96: i-xxvii, 1-1001.
- Fitton, M.G., M.R. Shaw & I.D. Gauld 1988 Pimpline Ichneumon-flies Hymenoptera, Ichneumonidae (Pimplinae). – Handbooks for the identification of British insects 7 (1): 1-110.
- Fitzgerald, S.J. & D. Werner 2004 A key to the *Penthetria* Meigen (Diptera, Bibionidae) of Europe and the first record of *Penthetria heteroptera* (Say) from the Palaearctic Region. – Studia Dipterologica 11: 207-210.
- Fjellberg, A. 1998 The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part 1: Poduromorpha. – Fauna Entomologica Scandinavica 35: 1-184.
- Fjellberg, A. 2007 The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part 2: Entomobryomorpha and Symphyleona. – Fauna Entomologica Scandinavica 42: 1-264.
- Fletcher, R.L. 1987 Seaweeds of the British Isles 3. Fuco-phyceae (Phaeophyceae), part 1. – British Museum (Natural History), London.
- Flößner, D. 1972 Krebstiere, Crustacea, Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda, Fishläuse, Branchiura. – Die Tierwelt Deutschlands 60: 1-501.
- Flößner, D. 2000 Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. – Backhuys Publishers, Leiden.
- Fochetti, R. & J.M.T. de Figueroa 2008 Global diversity of stoneflies (Plecoptera) in freshwater. – Hydrobiologia 595: 365-377.
- Foelix, R.F. 1996 Biology of spiders. Second edition. – Oxford University Press, Oxford.
- Foissner, W. 1993 Colpodea (Ciliophora). – Protozoenfauna 4 (1): 1-798.
- Foldi, I. 2004 The Matusuccidae in the Mediterranean basin with a world list of species (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea). – Annales de la Société Entomologique de France 40: 145-168.
- Földvári, M. & M. De Meyer 2000 Revision of the Central and West European *Tomosvaryella* Aczél (Diptera, Pipunculidae). – Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 45: 299-334.
- Fontaine, B., C. van Achterberg, M.A. Alonso-Zarazaga, R. Araujo, H. Aspöck, U. Aspöck, P. Audisio, B. Aukema, N. Bailly, M. Balsamo, R.A. Bank, C. Belfiore, W. Bogdanowicz, G. Boxshall, D. Burckhardt, L. Deharveng, A. Dubois, H. Enghoff, R. Fochetti, C. Fontaine, O. Gargominy, M.S. Gómez López, D. Goujet, M.S. Harvey, K.-G. Heller, P.J. van Helsdingen, H. Hoch, Y. de Jong, O. Karsholt, W. Los, J.A. Massard, S.J. McInnes, L.F. Mendes, E. Mey, V. Michelsen, A. Minelli, J.M. Nieto Nafria, E.J. van Nieukerken, T. Pape, W. De Prins, M. Ramos, C. Ricci, C.S. Roselaar, E. Rota, H. Segers, T. Timm, J. van Tol & P. Bouchet 2010 Non-professional taxonomists currently describe more than half of new species from Europe. – Nature in press.
- Fontana, P., F.M. Buzzetti, A. Cogo & B. Odé 2002 Guida al riconoscimento e allo studio di cavalette, grilli, mantidi e insetti affini del Veneto. – Museo Naturalistico Archeologico di Vicenza, Vicenza. [Guide Natura 1]
- Footitt, R.G. & P.H. Adler 2009 Introduction. – In: R.G. Footitt & P.H. Adler (red.), Insect biodiversity, science and society. Wiley-Blackwell, Oxford: 1-6.
- Ford, C.S., K.L. Ayres, N. Toomey, N. Haider, J. van Alphen Stahl, L.J. Kelly, N. Wikström, P.M. Hollingsworth, R.J. Duff, S. B. Hoot, R. S. Cowan, M.W. Chase & M.J. Wilkinson 2009 Selection of candidate coding DNA barcoding regions for use on land plants. – Botanical Journal of the Linnean Society 159: 1-11.
- Forey, P.L., C.J. Humphries, I.J. Kitching, D.M. Williams, R.W. Scotland & D.J. Siebert 1993 Cladistics: a practical course in systematics. – Clarendon Press, Oxford.
- Forneris, L. 1961 Beiträge zur Gastrotricha der Nord- und Ostsee. – Kieler Meeresforschung 17: 206-218.
- Forró, L. N.M. Korovchinsky, A.A. Kotov & A. Petrusek 2008 Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in fresh water. – Hydrobiologia 595: 177-184.
- Foster, B.A. & J.S. Buckeridge 1987 Barnacle paleontology. – In: A.J. Southward (red.), Barnacle biology. Crustacean Issues 5. A.A. Balkema, Rotterdam: 43-61.
- Frankenhuyzen, A. van 1988 Schadelijke en nuttige insecten en mijten in fruitgewassen. – Nederlandse Fruit-telers Organisatie, 's-Gravenhage & Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen.
- Frankenhuyzen, A. van 1996 Schadelijke en nuttige insecten en mijten in aardbei en houtig kleinfruit. – Nederlandse Fruittelers Organisatie, 's-Gravenhage.
- Fransen, C.H.J.M. & C. Smeenk, 1991 Whale-lice (Amphipoda: Cyamidae) recorded from the Netherlands. – Zoologische Mededelingen 65: 393-405.
- Fransen, C.J.H. & W.P. Mantel 1964 De Nederlandse trip-sen - Thysanoptera. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 51: 1-40.
- Franz, H.G. 1983 List of the zooplankton species of the Wadden Sea. – In: W.J. Wolff (red.), Ecology of the Wadden Sea 1 (4): 12-23.
- Franzen, B. 1998 Familie Languriidae. – Die Käfer Mitteleuropas 15: 254-255.
- Fraser, J.H. 1981 British pelagic tunicates. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 20: i-vi, 1-57.
- Freeman, P. & R.P. Lane 1985 Bibionid and scatopsid flies. Diptera: Bibionidae & Scatopsidae. – Handbooks for the identification of British insects 9 (7): 1-74.
- Freeman, P. 1983 Sciarid flies. Diptera, Sciaridae. – Handbooks for the identification of British insects 9 (6): 1-68.
- Frentz, W.I. 2004 Een terugblik op de startfase van natuurontwikkelingsplan Mantingerveld. – De Levende Natuur 105: 36-39.
- Fretter, V. & A. Graham 1977 The prosobranch molluscs of Britain and Denmark 2. Trochaeacea. Supplement 3. – Journal of Molluscan Studies. Angus Graham Associates, Reading.
- Fretter, V., A. Graham, W.F. Ponder & D.R. Lindberg 1998 Prosobranchs. – In: P.L. Beesley, G.J.B. Ross & A. Wells (red.), Mollusca: the southern synthesis. Fauna of Australia 5, B. CSIRO Publishing, Melbourne: 605-913.
- Freude, H. 1969 Familie Ptinidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 60-74.
- Freude, H. 1971a Familie Silphidae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 190-201.
- Freude, H. 1971b Familie Leptinidae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 202-203.

- Freude, H. 1971c** Familie Sphaeriidae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 311.
- Freude, H. 1971d** Familie Scaphidiidae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 343-347.
- Freude, H., K.W. Harde & G.A. Lohse (red.) 1964-1983** Die Käfer Mitteleuropas. – Die Käfer Mitteleuropas 1-11. Goecke & Evers, Krefeld.
- Freude, H., K.W. Harde, G.A. Lohse, B. Klausnitzer 2004** Adephaga 1 - Carabidae (Laufkäfer). Die Käfer Mitteleuropas 2 (2e erweiterte Auflage). – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg/Berlin.
- Freyer, G. 1982** The parasitic Copepoda and Branchiura of British freshwater fishes - a handbook and key. – Freshwater Biological Association Scientific Publication 46: 1-87.
- Friedman, W.E. 2009** The meaning of Darwin's 'abominable mystery'. – American Journal of Botany 96: 5-21.
- Friedrich, H. 1936** Nemertini. – Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 4: 1-69.
- Frieser, R. 1976** Cerambycidenstudien (Col. Cerambycidae). – Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen 25: 43-44.
- Frost, D.R., T. Grant, J.N. Faivovich, R.H. Bain, A. Haas, C.F.B. Haddad, R.O. De Sa, A. Channing, M. Wilkinson, S.C. Donnellan, C.J. Raxworthy, J.A. Campbell, B.L. Blotto, P. Moler, R.C. Drewes, R.A. Nussbaum, J.D. Lynch, D.M. Green & W.C. Wheeler 2006** The amphibian tree of life. – Bulletin of the American Museum of Natural History 297: 1-371.
- Funch, P. & R. M. Kristensen 1995** Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. – Nature 378: 711-714.
- Fürsch, H. 1967** Familie Coccinellidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 227-278.
- Fürsch, H. 1992** Familie Coccinellidae. – Die Käfer Mitteleuropas 13: 164-170.
- Gallegly, M.E. & C.X. Hong 2008** Phytophthora: identifying species by morphology and DNA fingerprints. APS Press, St. Paul, MN.
- Gamauf, C., B. Metz & B. Seiboth 2007** Degradation of plant cell wall polymers by fungi. – In: C.P. Kubicek & I.S. Druzhinina (red.), The Mycota 4. Environmental and microbial relationships. Second edition. Springer Verlag, Berlin: 325-340.
- Gams, W. 1992** The analysis of communities of saprophytic microfungi with special reference to soil fungi. – In: W. Winterhoff (red.), Handbook of vegetation science 19/1. Fungi in vegetation science. Kluwer, Dordrecht: 183-224.
- Garwood, P.R. 2007** Family Maldanidae. A guide to species in waters around the British Isles. Identification notes. – [www.nmbaqs.org/literature\\_keys.htm](http://www.nmbaqs.org/literature_keys.htm). [Geraadpleegd 10 maart 2010.]
- Gaston, K.J. & T.M. Blackburn 2000** Pattern and process in macroecology. – Blackwell, Oxford.
- Gauld, I.D. & Bolton, B. (red.) 1988** The Hymenoptera – Oxford.
- Gauld, I.D. & P.A. Mitchell 1977** Ichneumonidae Orthopelmatinae & Anomaloniinae. – Handbooks for the identification of British insects 7 (2b): 1-32.
- Gavrilov, I.A., 2007** A revision of the mealybug genus *Mirococcopsis* Borchsenius (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) based on the structure of the adult females. – Zootaxa 1586: 1-23.
- Geiger, D.L., A. Nützel & T. Sasaki 2008** Vetigastropoda. – In: W.F. Ponder & D.R. Lindberg (red.), Phylogeny and evolution of the Mollusca. University of California Press, Berkeley: 297-330.
- Geiger, W. 1986** Diptera. Limoniidae 1: Limoniinae. – Diptera Helvetica, Fauna 8: 1-131.
- Geisthardt, M. 1979a** Familie Lycidae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 9-14.
- Geisthardt, M. 1979b** Familie Lampyridae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 14-18.
- Geisthardt, M. 1979c** Familie Drilidae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 51-53.
- Gelder, S.R. 1996** Description of a new branchiobdellidan species, with observations on three other species, and a key to the genus *Pterodrilus* (Annelida: Clitellata). – Proceedings of the Biological Society of Washington 109: 256-263.
- Gelder, S.R. 2006** Chapter 11. Branchiobdellidans. – In: M.J. Wetzel, S.V. Fend, K.A. Coates, R.D. Kathman & S.R. Gelder (red.), Taxonomy, systematics and ecology of the aquatic Oligochaeta and Branchiobdellidae (Annelida, Clitellata) of North America, with emphasis on the fauna occurring in Florida. A workbook. 10 september 2006. Illinois: 161-174.
- Gelder, S.R., N.L. Gagnon & K. Nelson 2002** Taxonomic consideration and distribution of the Branchiobdellida (Annelida: Clitellata) of the North American continent. – Northeastern Naturalist 9: 451-468.
- Geller-Grimm, F. 2003** Fotoatlas und Bestimmungsschlüssel der Raubfliegen Deutschlands. – CD-ROM. Ampyx Verlag, Halle.
- Gerbachevskaya, A.A. 1989** Family Sciaridae (Lycoriidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 488-538.
- Gerson, U., R. L. Smiley & R. Ochoa 2003** Mites (Acari) for pest control. – Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Gerstmeier, R. 1998** Checkered beetles. Illustrated key to the Cleridae and Thanerocleridae of the Western Palearctic. – Buntkäfer. Illustrierter Schlüssel zu den Cleridae und Thanerocleridae der West-Paläarktis. – Margraf Verlag, Weikersheim.
- Gibb, T.J. & C.Y. Oseto 2006** Arthropod collection and identification: field and laboratory techniques. – Academic Press Elsevier, New York.
- Gibbons, L.M. 2010** Keys to the nematode parasites of vertebrates. Supplementary Volume. – CABI, Wallingford.
- Gibbs, P.E. 2001** Sipunculans. Key and notes for the identification of British species. Synopsis of the British Fauna (N.S.) 12 (Revised). – Field Studies Council, Shrewsbury.
- Gibson, D.I., A. Jones & R.A. Bary 2001-2008** Keys to the Trematoda 1-3. – CABI Publishing & the Natural History Museum, London.
- Gibson, R. 1994** Nemertean. Second edition. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 24: i-vii, 1-224.
- Gibson, R. 1995** Nemertean genera and species of the world: an annotated checklist of original names and

- description citations, synonyms, current taxonomic status, habitats and recorded zoogeographic distribution. – *Journal of Natural History* 29: 271-561.
- Gielis, C.** 1996 *Microlepidoptera of Europe 1. Pterophoridae*. – Apollo Books, Stenstrup.
- Gielis, C.** 2003 *World catalogue of insects 4: Pterophoridae & Alucitoidea*. – Apollo Books, Stenstrup.
- Giessen, J.W.B. van der, Y.B. Rombout, J.H. Franchimont, L.P. Limper & W.L. Homan** 1999 Detection of *Echinococcus multilocularis* in foxes in the Netherlands. – *Veterinary Parasitology* 82: 49-57.
- Gijswijt, T.** 2003 Naamlijst van de Nederlandse bronswespen (Hymenoptera: Chalcidoidea). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 18: 17-79, figs 1-26.
- Gijswijt, T.** 2006 Aanvullingen en verbeteringen op de naamlijst van de Nederlandse bronswespen (Hymenoptera: Chalcidoidea). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 25: 19-23.
- Giribet, G., S. Richter, G.D. Edgecombe & W.C. Wheeler** 2005 The position of crustaceans within the Arthropoda - evidence from nine molecular loci and morphology. – In: S. Koenemann & R.A. Jenner (red.), *Crustacea and arthropod relationships*. Taylor and Francis, Boca Raton: 307-352.
- Girlanda, M., S. Perotto & P. Bonfante** 2007 Mycorrhizal Fungi: their habitats and nutritional strategies. – In: C.P. Kubicek & I.S. Druzhinina (red.), *The Mycota 4. Environmental and microbial relationships*. Second edition. Springer Verlag, Berlin: 229-256.
- Gisin, H.** 1960 *Collembolenfauna Europas*. – Muséum d'Histoire Naturelle, Genève.
- Gittenberger, A.** 2007 Recent population expansions of non-native ascidians in the Netherlands. – *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 122-126.
- Gittenberger, A.** 2008 Risicoanalyse van de Amerikaanse langlob-ribkwal *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. – GiMaRIS, Leiden.
- Gittenberger, A. & N. Schrieken** 2004 Octopusses, squids and cuttlefish (Cephalopoda) in the Netherlands. – *Vita Malacologica* 2: 33-38.
- Gittenberger, A., M. Rensing, H. Stegenga & B.W. Hoeksema** 2009 Inventarisatie van de aan hard substraat gerelateerde macroflora en macrofauna in de Nederlandse Waddenzee. – GiMaRIS-rapport 2009.11. GiMaRIS, Leiden.
- Gittenberger, A., M. Rensing, H. Stegenga & B.W. Hoeksema** 2010 Native and non-native species of hard substrata in the Dutch Wadden Sea. – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 33: 21-75.
- Gittenberger, E.** 1989 Uitsterven in stilte. – In: R.A. Prins & H.M. van Emden (red.), *Het verdwijnen van soorten*. Biologische Raad, KNAW, Amsterdam: 61-80.
- Gittenberger, E., W. Backhuys & Th.E.J. Rikpen** 1984 De landslakken van Nederland. – KNNV, Hoogwoud.
- Gittenberger, E., A.W. Janssen, W.J. Kuijper, J.G.J. Kuiper, T. Meijer, G. van der Velde, J.N. de Vries & G.A. Peeters** 1998 [herdruk 2004] *De Nederlandse zoetwatermollusken. Recente en fossiele weekdieren uit zoet en brak water*. – *Nederlandse Fauna 2. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland*, Leiden.
- Glandt, D.** 2009 *Taschenlexikon der Amphibien und Reptilien Europas*. – Quelle & Meyer Verlag, Wiebelsheim.
- Gledhill, T., D.W. Sutcliffe & W.D. Williams** 1993 *British freshwater Crustacea Malacostraca: a key with ecological notes*. – *Scientific Publications of the Freshwater Biological Association* 52: 1-176.
- Gmelig Meyling, A.** 1993 Monitoring van op het strand aangespoelde ongewervelde organismen in de periode 1978-1987. Evaluatie van 10 jaar Strandwacht Katwijk-Noordwijk. – Stichting ANEMOON, Aerdenhout.
- Gmelig Meyling, A.W.** 2009 Eikapsels van roggen, zeldzamer dan ooit. – *De Levende Natuur* 2009: 261-262.
- Gmelig Meyling, A.W. & R.H. de Bruyne** 1994 Zicht op zee. Waarnemingen van veranderingen in de nabije kustzone door strandmonitoring met strandwachters. – Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Gmelig Meyling, A.W. & R.H. de Bruyne** 2001 Een duik in mariene gegevens. Lange termijnveranderingen van populaties van enkele marine organismen (roggen, weekdieren, kreeftachtigen e.a.) als gevolg van menselijk handelen. Periode 1945-2000. – Rapport 2001-1. Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Gmelig Meyling, A.W. & R.H. de Bruyne** 2003 Het duiken gebruiken 2. Gegevensanalyse van het Monitoringproject Onderwater Oever, Fauna-onderzoek met sportduikers in de Oosterschelde en het Grevelingenmeer. – Rapport 2003-1. Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Gmelig Meyling, A.W. & R.H. de Bruyne** 2004 Trends bepalen uit aanspoelingsignalen. Lange termijn veranderingen in populaties tweekleppigen (Bivalvia) voor de kust van de Waddeneilanden en Noord- en Zuid-Holland, onderzocht aan de hand van op het strand aangespoelde exemplaren. – Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Gmelig Meyling, A.W. & R.H. de Bruyne** 2009 Onder het zand beland. Effecten van strand- en onderwatersuppleties op het macro- en epibenthos van de nabije kustzone onderzocht met behulp van Systematisch Strandonderzoek (pilotstudie). Periode 1978-2008. – *Metridium*, Hillegom & Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Gmelig Meyling, A.W., J. Willemsen & R.H. de Bruyne** 2006 Purperslak. Verspreiding en trends in Nederland van de Purperslak *Nucella lapillus*. – Rapport 2006-14. Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Gmelig Meyling, A.W., H. Borren & J. Willemsen** 2007 Purperslak *Nucella lapillus*. Inventarisatie en Monitoringproject. Jaarverslag 2008. – Rapport 2007-15. Stichting ANEMOON, Heemstede.
- Goater, B.** 1986 *British pyralid moths. A guide to their identification*. – Harley Books, Colchester.
- Goater, B., M. Nuss & W. Speidel** 2005 *Microlepidoptera of Europe 4. Pyraloidea 1 (Crambidae: Acentropinae, Evergestinae, Heliolithinae, Schoenobiinae, Scopariinae)*. – Apollo Books, Stenstrup.
- Godfray, H.C.J.** 2002 Challenges for taxonomy. – *Nature* 417: 17-19.
- Godfray, H.C.J., B.R. Clark, I.J. Kitching, S.J. Mayo & M.J. Scoble** 2007 The web and the structure of taxonomy. – *Systematic Biology* 56: 943-955.
- Gofas, S., J. Le Renard & P. Bouchet** 2001 *Mollusca*. – In: M.J. Costello, C.S. Emblow & R. White (red.), *European register of marine species: a check-list of the marine species*

- in Europe and a bibliography of guides to their identification. *Collection Patrimoines Naturels* 50: 180-213.
- Goldschmidt, T. 1994** Darwins hofvijver. Een drama in het Victoriameer. – Prometheus, Amsterdam.
- Gómez-Gutiérrez, J. 2002** Hatching mechanism and delayed hatching of the eggs of three broadcast spawning euphausiid species under laboratory conditions. – *Journal of Plankton Research* 24: 1265–1276.
- Gøngset, H. 1997** The Brentidae (Coleoptera) of northern Europe. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 34: 1-289.
- Goot, V.S. van der 1963** Tweevleugeligen insecten - Diptera. VII. De snavelvliegen (Rhagionidae), viltvliegen (Therevidae), mugvliegen (Cyrtidae) en wolzwevers (Bombyliidae) van Nederland. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 46: 1-19.
- Goot, V.S. van der 1985** De snavelvliegen (Rhagionidae), roofvliegen (Asilidae) en aanverwante families van Noordwest-Europa. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 171: 1-66.
- Goot, V.S. van der 1990** Dansvliegen, determineertabel voor de wat grotere soorten van het geslacht *Empis* en alle soorten van het geslacht *Hybos* in de Benelux. – *Jeugdbondsuitgeverij*, Utrecht.
- Goot, V.S. van der & M.P. van Veen 1996** De spillebeen-vliegen, wortelvliegen en wolzwevers van Noordwest-Europa. Tweede editie. – *Jeugdbondsuitgeverij*, Utrecht.
- Goot, V.S. van der, B. van Aartsen & M. Chvála 2000** The Dutch species of the dance fly genus *Hilara* (Diptera: Empididae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 12: 121-149.
- Gordon, R., D. Losic, M.A. Tiffany, S.S. Nagy & F.A.S. Sterrenburg 2009** The glass menagerie: diatoms for novel applications in nanotechnology. – *Trends in Biotechnology* 27: 116-127.
- Gornostaev, N.G. 2001** A key to the drosophilid flies (Diptera, Drosophilidae) of European Russia and neighbouring countries. – *Entomologicheskoe Obozrenie* 80: 908-915. [In Russisch; Engelse vertaling in *Entomological Review* 81: 681-686.]
- Gorodkov, K.B. & V.G. Kovalev 1989** Family Empididae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1*. E.J. Brill, Leiden: 218-239.
- Gorodkov, K.B. 1989a** Family Thyreophoridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 351.
- Gorodkov, K.B. 1989b** Family Helomyzidae (Heleomyzidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 510-537.
- Gorodkov, K.B. 1989c** Family Scatophagidae (Cordyluridae, Scatomyzidae, Scopeumatidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 732-759.
- Goss-Custard, J.D. 1993** The effect of migration and scale on the study of bird populations: 1991 Witherby Lecture. – *Bird Study* 40: 81-96.
- Gotto, R.V. 2004** Commensal and parasitic copepods associated with marine invertebrates. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 46: 1-352.
- Goud, J., F.F.L.M. Titselaar & G. Mulder 2008** Weer een 'verstekeling': de Japanse Stekelhoren *Ocinebrellus inornatus* (Récluz, 1851) (Gastropoda, Muricidae) levend aangetroffen in de Oosterschelde. – *Spirula* 365: 132-134.
- Gould, S.J. 1991** Wonderlijk leven, over toeval en evolutie. – Contact, Amsterdam.
- Goulet H. & J. Huber 1993** Hymenoptera of the world: an identification guide to families. – Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.
- Graham, A. 1988** Molluscs: prosobranch and pyramidellid gastropods: keys and notes for the identification of the species. – E.J. Brill, Leiden.
- Graham, L.E. & L.W. Wilcox 2000** Algae. - Prentice-Hall International (UK), London.
- Graham, L.E. 1993** Origin of land plants. – John Wiley & Sons Inc., New York.
- Graham, M.W.R. de V. 1969** The Pteromalidae of northwestern Europe (Hymenoptera, Chalcidoidea). – *Bulletin British Museum (Natural History), Entomology Supplement* 16: 1-908.
- Grassé, P-P. & Caullery, N. 1961** Mesozoa. – In: P-P. Grassé (red.), *Traité de Zoologie* 4: 693-729.
- Greathead, D.J. 1962** The biology of *Stomorphina lunata* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae) a predator of the eggs of Acrididae. – *Proceedings of the Zoological Society of London* 139: 139-180.
- Greathead, D.J. & N.L. Evenhuis 1997** Family Bombyliidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2*. Science Herald, Budapest: 487-512.
- Greathead, D.J. & N.L. Evenhuis 2001** Annotated keys to the genera of African Bombylioidea (Diptera: Bombyliidae; Mythicomyiidae). – *African Invertebrates* 42: 105-224.
- Green, J. & M. Macquitty 1987** Halacarid mites (Arachnida: Acari). – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 36: i-vii: 1-178
- Green J.C. & B.S.C. Leadbeater (red.) 1994** The haptophyte algae. – *Systematics Association Special Volumes*. Clarendon Press, Oxford.
- Gregor, F. & R. Rozkosny 1995** A key to the identification of Central European Fanniidae (Diptera). – *Entomological Problems, Supplement 1*: 1-72.
- Gregor, F., R. Rozkosny, M. Barták & J. Vanhara 2002** The Muscidae (Diptera) of Central Europe. – *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia* 107: 1-280.
- Greve, L. 1993** Family Pallopteridae (Diptera) in Norway. – *Fauna Norvegiae, Series B* 40: 37-44.
- Greve, L. 1998** Family Otitidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3*. Science Herald, Budapest: 185-192.
- Greve, L. & T.R. Nielsen 1991** A survey of the family Micropezidae in Norway. – *Fauna Norvegiae, Series B* 38: 77-87.
- Greve, W. 1975** Ctenophora. – *Fiches d'Identification du Zooplancton* 146: 1-6.
- Greven H. 1980** Die Bärtierchen. – *Die Neue Brehm-Bücherei* 537 A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

- Gričanov, I.Y. 2004** Keys to Swedish genera and species of Dolichopodidae (Diptera). – *International Journal of Dipterological Research* 15: 123-161.
- Grimaldi, D. 1997** The bird flies, genus *Carnus*: species revision, generic relationships, and a fossil *Meoneura* in amber (Diptera: Carnidae). – *American Museum Novitates* 3190: 1-30.
- Grimpe, G. 1925** Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. – *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 16: 1-122.
- Groenenberg, D.S.J., J. Goud, A. de Heij & E. Gittenberger 2009**. Molecular phylogeny of North Sea Sepioliinae (Cephalopoda: Sepioliidae) reveals an overlooked *Sepiolo* species. – *Journal of Molluscan Studies* 75: 361-369.
- Groenendijk, D. & J. van der Meulen 2004** Conservation of moths in The Netherlands: population trends, distribution patterns and monitoring techniques of day-flying moths. – *Journal of Insect Conservation* 8: 109-118.
- Grospietsch, T. 1972** Wechseltierchen (Rhizopoden). – Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- Grosser, C. 2004** *Haemopsis elegans* – ein wiederentdecktes europäisches Egeltaxon. – *Lauterbornia* 52: 77-86.
- Grosser, C. & B. Eiseler 2008** Beschreibung von *Dina pseudotrocheta* sp.nov. (Hirudinea: Erpobdellidae) aus dem deutsch-belgischen Grenzgebiet. – *Lauterbornia* 65:27-41.
- Grosser, C. & H. Neseemann 2004** Ergänzungen zur 'Süßwasserfauna von Mitteleuropa 6/2: Annelida, Clitellata: Branchiobdellida, Acanthobdellea, Hirudinea'. – *Lauterbornia* 52: 27-32.
- Grunin, K.Y. 1964-1969** Hypodermatidae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 8 (1) 64b: 1-160.
- Grunin, K.Y. 1966-1969** Oestridae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 8 (2) 64a: 1-97.
- Grunin, K.Y. 1969** Gasterophilidae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 8 (3) 64a: 1-61.
- Grunin, K.Y. 1989a** Family Gasterophilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 976-978.
- Grunin, K.Y. 1989b** Family Hippoboscidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 979-988.
- Grunin, K.Y. 1989c** Family Calliphoridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 995-1020.
- Grunin, K.Y. 1989d** Family Oestridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 1104-1107.
- Grunin, K.Y. 1989e** Family Hypodermatidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 1108-1110.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry 2010** AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. [www.algaebase.org](http://www.algaebase.org). [Geraadpleegd 26 maart 2010.]
- Gunst, J. H. de 1978** De Nederlandse lieveheersbeestjes (Coleoptera, Coccinellidae). – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 125: 1-119.
- Gurney, R. 1931** British fresh water Copepoda 1. – The Ray Society, London.
- Gurney, R. 1932** British fresh water Copepoda 2. – The Ray Society, London.
- Gurney, R. 1933** British fresh water Copepoda 3. – The Ray Society, London.
- Gusarov, V.I. 2004** A revision of the Nearctic species of the genus *Halobrecta* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) with notes on some Palearctic species of the genus. – *Zootaxa* 746: 1-25.
- Gutsevich, A.V. 1989** Family Culicidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 218-239 (Russische uitgave gepubliceerd in 1969).
- Haaren, T. van 2002** Eight species of aquatic oligochaeta new for the Netherlands (Annelida). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 16: 39-56.
- Haaren, T. van & J. Soors 2009** *Sinelobus stanfordi* (Richardson, 1901): a new crustacean invader in Europe. – *Aquatic Invasions* 4: 703-711.
- Haaren, T. van & D. Tempelman 2009** The Dutch species of *Limnesia*, with ecological and biological notes (Acari: Hydrachnidia: Limnesiidae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 30: 53-74.
- Haaren, T. van, H. Hop, M. Soes & D. Tempelman 2004** The freshwater leeches (Hirudinea) of the Netherlands. – *Lauterbornia* 52: 113-131.
- Haaren, T. van, M. Soes & R. Munts 2005** *Branchiodrilus hortensis*, een nieuwe exotische borstelworm in Nederland (Annelida, Oligochaeta). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 22: 17-22.
- Haarto, A. & K. Winqvist 2006** Finnish flies of the family Therevidae. – *Entomologica Fennica* 17: 46-55.
- Hackett, J.D., H.S. Yoon, S. Li, A. Reyes-Prieto, S.E. Rummele & D. Bhattacharya 2007** Phylogenomic analysis supports the monophyly of cryptophytes and haptophytes and the association of rhizaria with chromalveolates. – *Molecular Biology and Evolution* 24: 1702-1713.
- Hackett, S.J., R.T., Kimball, S. Reddy, R.C.K. Bowie, E.L. Braun, M.J. Braun, J.L. Chojnowski, W.A. Cox, K.-L. Han, J. Harshman, C.J. Huddleston, B.D. Marks, K.J. Miglia, W.S. Moore, F.H. Sheldon, D.W. Steadman, C.C. Witt & T. Yuri 2008** A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. – *Science* 320: 1763-1768.
- Hackman, W. 1970** Trixoscelidae (Diptera) from southern Spain and descriptions of a new *Trixoscelis* species from northern Europe. – *Entomologica Scandinavica* 1: 127-134.
- Haeckel, J. 1971** The immigration and settlement of carabids in the new IJsselmeer-polders. – In: P.J. den Boer (red.), *Dispersal and dispersal power of carabid beetles*. Miscellaneous papers 8, Landbouwhogeschool, Wageningen: 33-52.
- Haeckel, E. 1866** *Generelle Morphologie der Organismen*. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles

- Darwin reformierte Descendenz-Theorie. – Georg Reimer, Berlin.
- Haeckel, E. 1899-1904** Kunstformen der Natur. – <http://caliban.mpiz-koeln.mpg.de/haeckel/kunstformen/liste.html>. [Geraadpleegd 4 maart 2010.]
- Haenni, J.-P. 1982** Révision des espèces de groupe de *Dilophus febrilis* (L.) avec description d'une espèce nouvelle (Diptera, Bibionidae). – Revue Suisse de Zoologie 89: 337-354.
- Haenni, J.-P. 1997a** Family Scatopsidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 255-272.
- Haenni, J.-P. 1997b** Anisopodidae (Diptera) de la faune de Suisse, avec la description d'une espèce nouvelle. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 70: 177-186.
- Haenni, J.-P. 1997c** Xylophagidae (Diptera) de la faune Suisse. – Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles 120: 125-129.
- Haghebaert, G. 1993**. A note on Belgian stilopids with a rare species new for the Belgian fauna: *Halictophagus curtisi* (Curtis, 1832). – Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie 129: 322-324.
- Hågvar, S. 1984** Effects of liming and artificial acid rain on Collembola and Protura in coniferous forest. – Pedobiologia 27: 341-354.
- Hájek, J. 2007** Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Sphaeriusidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Paelobiidae. – Folia Heyrovskyana B, 9: 1-13.
- Halanych, K.M. 2004** The new view of animal phylogeny. – Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35: 229-256.
- Hall, B.G. 2008** Phylogenetic trees made easy. A how-to manual for molecular biologists. Derde editie. – Sinauer Association, Sunderland, Massachusetts.
- Hamilton, A.J., Y. Basset, K.K. Benke, P.S. Grimbacher, S.E. Miller, V. Novotný, G.A. Samuelson, N.E. Stork, G.D. Weiblen & J. D. L. Yen 2010** Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. – The American Naturalist 176: 90-95.
- Hammen, H. van der & H. Smit 1996** The water mites (Acari: Hydrachnidia) of streams in the Netherlands: distribution and ecological aspects on a regional scale. – Netherlands Journal of Aquatic Ecology 30: 175-185.
- Hammen, L. van der 1969** Bijdrage tot de kennis van de Nederlandse bastaardscorpionen (Arachnida, Pseudoscorpionida). – Zoologische Bijdragen, Leiden, 11: 15-24.
- Hammen, L. van der 1972** Spinachtigen - Arachnida iv. Mijten - Acarida. Algemene inleiding in de acarologie. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 91: 1-72.
- Hamon, A.B. & M.L. Williams 1984** The soft scale insects of Florida. (Homoptera: Coccoidea: Coccidae). – Arthropods of Florida 11: 1-194.
- Hapl, V., L. Hug, J.W. Leigh, J.B. Dacks, B.F. Lang, A.G.B. Simpson & A.J. Roger 2009** Phylogenomic analyses support the monophyly of Excavata and resolve relationships among eukaryotic 'supergroups'. – Proceedings of the National Academy of Sciences 106: 3859-3864.
- Hanley, T.A. & J.W. Martin 2005** *Nebalia kensleyi*, a new species of leptostracan (Crustacea: Phyllocarida) from Tomales Bay, California. – Proceedings of the Biological Society of Washington 118: 3-20.
- Hannemann, H.J. 1977** Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera 3. Federmotten (Pterophoridae), Gespinstmotten (Yponomeutidae), Echte Motten (Tineidae). – Die Tierwelt Deutschlands 63: 1-273.
- Hansen, H. J. 1902** On the genera and species of the order Paupoda. – Videnskabelige Meddelelser fra den Naturhistoriske Forening i Kjøbenhavn, for aaret 1901: 323-424.
- Hansen, L. & H. Knudsen (red.) 1997** Nordic Macromycetes 3. Heterobasidioid, aphylophoroid and gastromycetoid basidiomycetes. – Nordsvamp, Copenhagen.
- Hansen, L. & H. Knudsen (red.) 2000** Nordic Macromycetes 1. Ascomycetes. – Nordsvamp, Copenhagen.
- Hansen, M. 1987** The Hydrophiloidea (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entomologica Scandinavica 18: 5-254.
- Hansen, V., K. Henriksen, A.C. Jensen-Haarup, S.G. Larsson & B.G. Rye 1908-1969** Biller 1-xxvi. Danmarks Fauna 3, 14, 16, 22, 26, 29, 31, 34, 36, 44, 47, 50, 55-59, 62-64, 69, 73, 74, 76-78. – G.E.C. Gads Forlag, København.
- Haperen, A.M.M. van 2009** Een wereld van verschil. Landschap en plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Harde, K.W. & A. Lompe 1979** Familie Buprestidae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 203-248.
- Harde, K.W. & F. Severa 1982** Thieme's kevergids. – Thieme, Zutphen.
- Hardy, G. & M.D. Guiry 2003** A check-list and atlas of the seaweeds of Britain and Ireland. – British Phycological Society, London.
- Haren, J.C.M. van & P.E.M. Verdonshot 1995** Proeftabel Nederlandse Culicidae. – IBN-rapport 173. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Harnisch, O. 1958** 11. Klasse: Wurzelfüssler, Rhizopoda. – Die Tierwelt Mitteleuropas 1b: 1-75.
- Harris, C.L. 1996** Concepts in zoology. – HarperCollins College Publishers, New York.
- Hartmann-Schröder, G. 1996** Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Zweite neubearbeitete Auflage. – Die Tierwelt Deutschlands 58: 1-594.
- Hartog, C. den 1962a** The distribution of the land planarian *Rhynchodemus terrestris* in the Netherlands. – Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series c 65: 369-379.
- Hartog, C. den 1962b** De Nederlandse platwormen, Tricladida. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 42: 1-40.
- Hartog, C. den 1963a** The distribution of the marine triclad *Uteriporus vulgaris* in the Netherlands. – Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen-Amsterdam, Series c, 66: 196-204.
- Hartog, C. den 1963b** The amphipods of the Deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. Part II. The Talitridae. – Netherlands Journal of Sea Research 2: 40-67.
- Hartog, C. den 1964** The amphipods of the Deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. Part III. The Gammaridae. – Netherlands Journal of Sea Research 2: 407-457.
- Harz, K. & A. Kaltenbach 1976** The Orthoptera of Europe 3. – Series Entomologica 12: 1-434.

- Hasle, G.R. & E.E. Syvertsen 1997 Marine diatoms. – In: C.R. Tomas (red.), Identifying marine phytoplankton. Academic Press, San Diego: 5-385.
- Hassan, R., R. Scholes & N. Ash (red.) 2005 Ecosystems and human well-being: Current state and trends, volume 1. – Millennium Ecosystem Assessment Series. Island Press, Washington.
- Hausmann, A. (red.) 2001-2010 The geometrid moths of Europe, 6 vols [1, 2 en 4 verschenen, 3 verwacht in 2010]. – Apollo Books, Stenstrup.
- Hawksworth, D.L. 1995 Biodiversity measurements and estimation. – The Royal Society/Chapman & Hall, London.
- Hawksworth, D.L. 2001 The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. – Mycological Research 105: 1422-1432.
- Hayward, P.J. 1985 Ctenostome bryozoans. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 33: i-vii, 1-169.
- Hayward, P.J. & J.S. Ryland 1985 Cyclostome bryozoans. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 34: i-vii, 1-147.
- Hayward, P.J. & J.S. Ryland (red.) 1990 The marine fauna of the British Isles and north-west Europe 1 & 2. – Oxford University Press, Oxford.
- Hayward, P.J. & J.S. Ryland (red.) 1995 Handbook of the marine fauna of North-West Europe. – Oxford University Press, Oxford.
- Hayward, P.J. & J.S. Ryland 1998 Cheilostomatous Bryozoa: 1. Aeteoidea – Cribrillinoidea: notes for the identification of the British species. Second edition. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 10: 1-366.
- Hayward, P.J. & J.S. Ryland 1999 Cheilostomatous Bryozoa: 2. Hippothooidea – Celleporoidea: notes for the identification of the British species. Second edition. – Synopses of the British Fauna (N.S.), 14: 1-416.
- Hayward, P.J., G.D. Wigham & N. Yonow 1990 Mollusca 1: Polyplacophora, Scaphopoda, and Gastropoda. – In: P.J. Hayward & J.S. Ryland (red.), The marine fauna of the British Isles and north-west Europe. Oxford University Press, Oxford: 628-730.
- Hebauer, F. & S. Schödl 1998 Familie Hydrophilidae. – Die Käfer Mitteleuropas 15: 97-106.
- Hebert, P.D.N., A. Cywinska, S.L. Ball & J.R. deWaard 2003 Biological identifications through DNA barcodes. – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 270: 313-321.
- Hebert, P.D.N., E.H. Penton, J.M. Burns, D.H. Janzen & W. Hallwachs 2004 Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fuligator*. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101: 14812-14817.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M.C. Caldeira, M. Diemer, P.G. Dimitrakopoulos, J.A. Finn, H. Freitas, P.S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höglberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P.W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C.P.H. Mulder, G. O'Donovan, S.J. Otway, J.S. Pereira, A. Prinz, D.J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E.-D. Schulze, A.-S.D. Siamantziouras, E.M. Spehn, A.C. Terry, A.Y. Troumbis, F.I. Woodward, S. Yachi & J.H. Lawton 1999 Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. – Science 286: 1123-1127.
- Hedges, S. B. & S. Kumar (red.) 2009 The timetree of life. – Oxford University Press, Oxford etc.
- Heemsbergen, D.A., M.P. Berg, M. Loreau, J.R. van Hal, J.H. Faber & H.A. Verhoef 2004 Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. – Science 306: 1019-1020.
- Heemskerk, R. & A. van Dijk & C. van Turnhout 2009 Effect klimaatverandering op algemene broedvogels? – sovon Nieuws 22 (4): 14-15.
- Heerebout, G. & R. Leewis 2005 Tentakeldieren. – In: R. Leewis, D. Willemse, P. Sloof-Spijker & C. Jacobusse (red.), Zeefauna in Zeeland 1. Sponzen, neteldieren en ribkwallen, wormen, tentakeldieren, stekelhuidigen, zakpijpen. Fauna Zeelandica. Pieters, Groede: 154-156.
- Heessen, H. & J. Ellis 2009 Haaien en roggen in de Noordzee. – De Levende Natuur 110: 257-260.
- Hegeman, W.J.M. & R.W.P.M. Laane 2004 Concentraties en normtoetsing van stoffen in het oppervlakte sediment van het Nederlands Continentaal Plat (1981-2003) Cd, Cu, Zn, Pb, Cr, Hg, Ni en As en organische verbindingen: PCB, PAK, HCB en TBT. – RIKZ werkdocument 2004.138.
- Hegeman, W.J.M. & R.W.P.M. Laane 2008 Kaarten concentraties van stoffen ten behoeve van Noordzee Atlas 1981 – 2006. Concentraties, Trends en Normtoetsing van stoffen in het oppervlakte sediment van het Nederlands Continentaal Plat (1981-2006) Cd, Cu, Zn, Pb, Cr, Hg, Ni, As, Ag, Al, Ba, Co, Fe, Li, Mo, P, Se, Ti, U, V, %C, minerale delen (<16µm en 63 µm) en organische verbindingen: PCB, PAK, HCB, TBT en Trifenylytin. – RIKZ-rapport.
- Heidemann, H. & R. Seidenbusch 2002 Die Libellenlarven Deutschlands. Handbuch für Exuviansammler. Tweede gewijzigde druk. – Die Tierwelt Deutschlands 72: 1-328.
- Heie, O.E. 1980 The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark 1. General part. The families Mirdaridae, Hormaphididae, Thelaxidae, Anoeciidae, and Pemphagidae. – Fauna Entomologica Scandinavica 9: 1-236.
- Heie, O.E. 1982 The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark II. The family Drepanosiphidae. – Fauna Entomologica Scandinavica 11: 1-176.
- Heie, O.E. 1986 The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark III. Family Aphididae: subfamily Pterocommatinae & tribe Aphidini of subfamily Aphidinae. – Fauna Entomologica Scandinavica 17: 1-314.
- Heie, O.E. 1991 The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark IV. Family Aphididae: Part 1 of tribe Macrosiphini of subfamily Aphidinae. – Fauna Entomologica Scandinavica 25: 1-189.
- Heie, O.E. 1994 The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark V. Family Aphididae: Part 2 of tribe Macrosiphini of subfamily Aphidinae. – Fauna Entomologica Scandinavica 28: 1-242.
- Heij, A. de & R.P. Baayen 2005 Seasonal distribution of cephalopod species living in the central and southern North Sea. – Basteria 69: 91-119.
- Heij, A. de & J. Goud 2010 *Sepioloa tridens* sp. nov., an overlooked species (Mollusca, Cephalopoda, Sepiolidae) living in the North Sea and north-eastern Atlantic Ocean. – Basteria 74 in druk.
- Heijden, M.G.A. van der & I.R. Sanders (red.) 2002 Mycorrhizal ecology. – Springer Verlag, Berlin.



- Heijerman, Th.** 2004 The species of *Acalles*, *Rutera* and *Kykliaacalles* in the Netherlands (Coleoptera: Curculionidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 21: 61-78.
- Heijerman, Th.** 2010a Nemonychidae. – In: O. Vorst (red.), Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 159.
- Heijerman, Th.** 2010b Attelebidae. – In: O. Vorst (red.), Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 160.
- Heijerman, Th. & C.J.M. Alders** 2010 Brentidae. – In: O. Vorst (red.), Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 161-164.
- Heijerman, Th. & O. Vorst** 2010 Curculionidae. – In: O. Vorst (red.), Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 164-182.
- Heimans, J.** 1916 De ridderkruisen van Oisterwijk. – De Levende Natuur 21: 301-309.
- Heip, C.** 1976 The life-cycle of *Cyprideis torosa* (Crustacea, Ostracoda). – Oecologia 24: 229-245.
- Heiss, E. & J. Péricart** 2007 Hémiptères Aradidae, Psephenidae et Dipsochoromorphes Euro-Méditerranéens 1. – Faune de France 91: 1-509.
- Heitmans, W.R.B.** 2000 Kakkerlakkeninventarisatie in Westelbeers (Noord-Brabant). – Veelpoot 11 (1): 6-10.
- Heitmans, W.R.B.** 2009 Kakkerlakken van middennoord Noord-Brabant. – Veelpoot 20 (2): 15-19.
- Heitmans, W.R.B. & P. Boer** 2005 Hollandse kakkerlakken. – Tussen Duin & Dijk 4 (2): 16-19.
- Helle, W. & M.W. Sabelis (red.)** 1985 Spider mites, their biology, natural enemies, and control. – World Crop Pests, Elsevier, Amsterdam.
- Helsdingen, P.J. van** 2009 Catalogus van de Nederlandse spinnen. Versie 2009.2 (laatst bijgewerkt: 15 december 2009). – <http://science.naturalis.nl/media/200453/spinnencatalogus%202009.2>.
- Helsen, H. & K. Winkler** 2007 Oorwormen (Dermoptera) als belangrijke predatoren in boomgaarden. Entomologische Berichten, Amsterdam 67: 275-277.
- Henderickx, H.** 2006 Oproep tot medewerking, onderzoek van de *Xenos 'vesparum'* groep in België (Strepsiptera: Stylopidae). – Entomo-Info 17: 89.
- Hendey, N.I.** 1964 An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part v. Bacillariophyceae (Diatoms). – Fishery Investigations Series IV. Her Britannic Majesty's Stationery Office, London.
- Hennig, W.** 1955-1964 Muscidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 7 (2) 63b: 1-1110.
- Hennig, W.** 1966a Phylogenetic systematics. [English translation.] – University of Illinois Press, Urbana.
- Hennig, W.** 1966b-1976 Anthomyiidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 7 (1) 63a: i-lxx, 1-974, i-cxiv.
- Hennig, W.** 1972 Beiträge zur Kenntnis der rezenten und fossilen Carnidae, mit besondere Berücksichtigung einer neuen Gattung aus Chile (Diptera: Cyclorrhapha). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde 240: 1-20.
- Henry, T.J.** 2009 Biodiversity of Heteroptera. – In: R.G. Foottit & P.H. Adler (red.), Insect biodiversity, science and society. Wiley-Blackwell, Oxford: 224-263.
- Hensen, R.V.** 1985 De plooiwielwesp. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Herbst, H.V.** 1962 Blattfusskrebse (Phyllopoden: Echte Blattfüßer und Wasserflöhe). – Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- Hering, E.M.** 1957 Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa 1-3. – Junk, Den Haag.
- Herk, C.M. van** 2001 Bark pH and susceptibility to toxic air pollutants as independent causes of changes in epiphytic lichen composition in space and time. – Lichenologist 33: 419-441.
- Herk, C.M. van, A. Aptroot & H.F. van Dobben** 2002 Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. – Lichenologist 34: 141-154.
- Herk, C.M. van, L.B. Sparrius & A. Aptroot** 2005 Hotspots van de korstmossen op de Rode Lijst vragen om een betere bescherming. – De Levende Natuur 106: 18-23.
- Herk, K. van & A. Aptroot** 2004 Veldgids korstmossen. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Herting, B.** 1961 Rhinophoridae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 9 (64e): 1-36.
- Hessels, E.P.L. & B.F. van Tooren** 1995 Biodiversiteit in het natuurbeheer. – In: E.J. van Nieukerken & A.J. van Loon (red.), Biodiversiteit in Nederland. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden: 153-166.
- Hibbett, D.S., M. Binder, J.F. Bischoff, M. Blackwell, P.F. Cannon, O.E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P.M. Kirk, R. Lücking, T. Lumbsch, F. Lutzoni, P.B. Matheny, D.J. McLaughlin, M.J. Powell, S. Redhead, C.L. Schoch, J.W. Spatafora, J.A. Stalpers, R. Vilgalys, M.C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G.L. Benny, L.A. Castlebury, P.W. Crous, Y.-C. Dai, W. Gams, D.M. Geiser, G.W. Griffith, C. Gueidan, D.L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R.A. Humber, K. Hyde, J.E. Ironside, U. Köljalg, C.P. Kurtzman, K.-H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miądlikowska, A. Miller, J.-M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J.D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J.P. Sampaio, A. Schüßler, J. Sugiyama, R.G. Thorn, L. Tibell, W.A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiß, M.M. White, K. Winka, Y.-J. Yao & N. Zhang** 2007 A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. – Mycological Research 111: 509-547.
- Hickling, C.F.** 1925 Notes on euphausiids. – Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 13: 735-745.
- Higler, L.W.G. (Bert).** 2005 De Nederlandse kokerjufferlarven. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Higler, L.W.G.** 2008 Verspreidingsatlas Nederlandse kokerjuffers (Trichoptera). – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.

- Higler, L.W.G. & G. van der Velde 1988 Verspreiding en oecologie van Hirudinea in Nederland. – Publikaties Hydrobiologische Vereniging 6: 53-62.
- Hindak, F. 2008 Colour atlas of Cyanophyta. – VEDA Slovak Academy of Sciences, Bratislava.
- Hine, P. M., M. Y. Engelsma & St. J. Wakefield 2007 Ultrastructure of sporulation in *Haplosporidium armoricanum*. – Diseases of Aquatic Organisms 77: 225-233.
- Hippa, H., T.R. Nielsen & J. van Steenis 2001 The West Palaearctic species of the genus *Eristalis* Latreille (Diptera, Syrphidae). – Norwegian Journal of Entomology 48: 289-327.
- Hochkirch, A., K.A. Witzemberger, A. Teerling & F. Niemeyer 2008 Translocation of an endangered insect species, the field cricket (*Gryllus campestris* Linnaeus, 1758) in northern Germany. – Biodiversity and Conservation 16: 3597-3607.
- Hoed, G. den 1961 Bijdrage tot de studie der Ichneumoniidae. – Entomologische Berichten, Amsterdam 21: 225-233.
- Høeg, J. & J. Lützen 1985 Crustacea Rhizocephala. – Marine invertebrates of Scandinavia 6: 1-92.
- Hoek, C. van den, D. Mann & H.M. Jahns 1995 Algae: an introduction to phycology. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Hoetjes, P.C. & K.E. Carpenter 2010 Saving Saba Bank: policy implications of biodiversity studies. – PLoS One 5 (5): e10769.
- Hofker, J. 1922 Lijst der aan de Hollandsche kust voorkomende Foraminiferen. – Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, 2e serie, 18: cxlviii-clv.
- Hofker, J. 1930 Faunistische Beobachtungen in der Zuiderzee während der Trockenlegung. – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 18: 189-216.
- Hofker, J. 1977 The Foraminifera of Dutch tidal flats and salt marshes. – Netherlands Journal of Sea Research 11: 223-296.
- Hogg, I.D. & P.D.N. Hebert 2004 Biological identification of springtails (Hexapoda: Collembola) from the Canadian Arctic, using mitochondrial DNA barcodes. – Canadian Journal of Zoology 82: 749-754.
- Holdich, D.M. & J.A. Jones 1983 Tanaids. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 27: i-vii, 1-98.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson 1990 The ants. – Springer-Verlag, Berlin.
- Hollmann-Schirmacher, V. 1988 Phylogeny of the subfamily Ilythinae (Diptera, Ephydriidae), with special reference to the genus *Philygria*. – Studia Dipterologica, Supplement 5: 1-144.
- Holmen, M. 1987 The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark 1. Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae and Noteridae. – Fauna Entomologica Scandinavica 20: 5-168.
- Holsteijn, H. 1999 Vondsten van *Trypetesa lampas* Hancock in Nederland. – Het Zeepaard 59: 88-99.
- Holt, P.C. & B.D. Opell 1993 A checklist of and illustrated key to the genera and species of the Central and North American Cambarincolidae (Clitellata: Branchiobdellida). – Proceedings of the Biological Society of Washington 106: 251-295.
- Holthuis, L.B. 1983 De pissebedden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea) van de ondergrondse kalksteengroeven in Zuid-Limburg. – Zoologische Bijdragen 29: 77-98.
- Holthuis, L.B. 1950 Decapoda (K. ix) A. Natantia, Macrura, Reptantia, Anomura en Stomatopoda (K. x). – Fauna van Nederland 15: 1-166.
- Holthuis, L.B. 1956 Isopoda & Tanaidacea (K. v). – Fauna van Nederland 16: 1-280.
- Holthuis, L.B. & C.H.J.M. Fransen 2004 Interesting records of whale epizoic crustaceans from the Dutch North Sea coast (Cirripedia, Amphipoda). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 21: 11-16.
- Holthuis, L.B., G.R. Heerebout & J.P.H.M. Adema 1986 De Nederlandse Decapoda (garnalen, kreeften en krabben). – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 179: 1-66.
- Holyoak, M., M.A. Leibold & R.D. Hold 2005 Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. Oxford Scientific Press, Oxford.
- Hondt, J.L. d' 1971 Gastrotricha. – Oceanography and Marine Biology Annual Review 9: 141-192.
- Hondt, J.L. d' 1974 Clés tabulaires de détermination des genres marins de Gastrotriches. – Bulletin de la Société zoologique de France 99: 645-665.
- Hooff, H. van 2006 Standaardlijst voor de Nederlandse myxomyceten (slijmzwammen). – Coolia 49: 204-219.
- Hoogenraad, H.R. & A.A. de Groot 1940 Zoetwaterhizopoden en -heliozoën (A Ia). – Fauna van Nederland 9: 1-303.
- Hoogmoed, M.S. 2009 Zeeschildpadden. – In: R.C.M. Creemers & J.J.C.W. van Delft (RAVON) (red.), De amfibieën en reptielen van Nederland. Nederlandse Fauna 9. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 339-351.
- Hooper, D.U., E.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J. Vandermeer & D.A. Wardle 2005 Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. – Ecological Monographs 75: 3-35.
- Hopkin, S.P. 1997 Biology of the springtails (Insecta: Collembola). – Oxford University Press, Oxford.
- Hopkin, S.P. 2007 A key to the springtails of Britain and Ireland. – Field Studies Council/AIDGAP, Shrewsbury.
- Hopkin, S.P. & H.J. Read 1992 The biology of millipedes. – Oxford Scientific Press, Oxford.
- Hoppenrath, M., M. Elbrächer & G. Drebes 2009 Marine phytoplankton. – Senckenberganlage, Frankfurt am Main.
- Horst, C.J. van der 1927 Enteropneusta. – Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 7a: 1-12.
- Hosper, H., M.L. Meijer & P.A. Walker 1992 Handleiding actief biologisch beheer. – RIZA, Lelystad & OVB, Nieuwegein.
- Hou, X.G., R.J. Aldridge, J. Bergström, D.J. Siveter, D.J. Siveter & X.-H. Feng 2004 The Cambrian fossils of Chengjiang, China. The flowering of early animal life. – Blackwell Publishing, Malden.
- Hoving, H.J.T., J. Goud, E. Gittenberger & J.J. Videler 2006 A male giant squid, *Architeuthis* spec. (Cephalopoda, Architeuthidae) from the Fladen Ground in the northern North Sea. – Basteria 70: 153-160.
- Huang, Y.-M. 2002 A pictorial key to the mosquito genera

- of the world, including subgenera of *Aedes* and *Ochlerotatus* (Diptera: Culicidae). – *Insecta Koreana* 19: 1-132.
- Huber, J.T. 2009** Biodiversity of Hymenoptera. – In: R.G. Foottit & P.H. Adler (red.), *Insect biodiversity, science and society*. Wiley-Blackwell, Oxford: 303-323.
- Huemer, P. & O. Karsholt 1999** *Microlepidoptera of Europe 3, Gelechiidae 1* (Gelechiinae: Teleiodini, Gelechini). – Apollo Books, Svendborg.
- Hughes, A.M. 1961** The mites of stored food. – Technical Publication Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, USA 9: 1-287.
- Huijbregts, J. 1982** De Nederlandse soorten van het genus *Ceryon* Leach (Coleoptera: Hydrophilidae). – *Zoologische Bijdragen* 28: 127-173.
- Huijbregts, J. (Hans) 2002** Nederlandse bromvliegen (Diptera: Calliphoridae), inclusief acht soorten nieuw voor Nederland. – *Entomologische Berichten*, Amsterdam 62: 82-89.
- Huijbregts, J. 2003** Beschermde kevers in Nederland (Coleoptera). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 19: 1-34.
- Hull, F.M. 1962** Robber flies of the world. – *Bulletin of the United States National Museum* 224: 1-907.
- Hunt, T., J. Bergsten, Z. Levkancova, A. Papadopoulou, O. St. John, R. Wild, P.M. Hammond, D. Ahrens, M. Balke, M.S. Caterino, J. Gómez-Zurita, I. Ribera, T.G. Barraclough, M. Bocakova, L. Bocak & A.P. Vogler 2007** A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. – *Science* 318: 1913-1916.
- Hürka, K. 1998** Family Nycteribiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3*. Science Herald, Budapest: 829-838.
- Hürka, K. 2005** Brouci České a Slovenské republiky - Käfer der Tschechischen und Slowakischen Republik. – Kabourek, Zlín.
- Hürlimann, J., T. Kilchör, R. Dirnhofer & D. Wöyler 2007** Kieselalgen als mikroskopisch kleine biologische Spuren. – In: B. Herrmann & K.-S. Saternus (red.), *Biologische Spurenkunden 1*. Kriminalbiologie. Springer Verlag, Berlin: 193-204.
- Husmann, S. 1964** Morphologische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Bathynellen (Crustacea, Syncarida) des Niederrhein-Grundwasserstromes bei Krefeld. – *Gewasser und Abwasser* 37/38: 46-76.
- Hustings F., C. Borggreve, C. van Turnhout & J. Thissen 2004** Basisrapport voor de Rode Lijst vogels volgens Nederlandse en IUCN-criteria. – SOVON onderzoeksrapport 2004/13. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Hustings, F., C. van Turnhout & J.-W. Vergeer 2002** Hoe vergaat het de Nederlandse broedvogels? – In: *Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000 - verspreiding, aantallen, verandering*. – *Nederlandse Fauna 5*. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 33-50.
- Huston, M.A. 1997** Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. – *Oecologia* 110: 449-460.
- Hutson, A.M. 1984** Keds, flat-flies and bat-flies. Diptera, Hippoboscidae and Nycteribiidae. – *Handbooks for the identification of British insects 10* (7): 1-40.
- Hutson, A.M., D.M. Ackland & L.N. Kidd 1980** Mycetophilidae (Bolitophilinae, Ditomyiinae, Diadocidiinae, Keroplatinae, Sciophilinae and Manotinae) Diptera, Nematocera. – *Handbooks for the identification of British insects 9* (3): 1-111.
- Huwae, P.H.M. 1985** De Rankpotigen (Crustacea – Cirripedia). – *Tabellenserie van de Strandwerkgemeenschap* 28: 1-44.
- Huwae, P. & G. Rappé 2003** Waterpissebedden. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 226: 1-55.
- Huys, R., J.M. Gee, C.G. Moore & R. Hamond 1996** Marine and brackish water harpacticoid copepods 1. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 51: 1-352.
- Hydén, N., K. Jilg & T. Östman 2006** *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna (=Encyclopedia of the Swedish Flora and Fauna), Fjärilar: Ädelsspinnare-tofsspinnare*. Lepidoptera: Lasiocampidae-Lymantridae. – *ArtDatabanken, SLU, Uppsala*.
- Hylander, K. & M. Dynesius 2006** Causes of the large variation in bryophyte species richness and composition among boreal streamside forests. – *Journal of Vegetation Science* 17: 333-346.
- İablokoff-Khuzorian, S.M. 1982** Les Coccinelles. Coléoptères - Coccinellidae. Tribu Coccinellini des régions Paléarctique et Orientale. – *Société Nouvelle des Éditions Boubée, Paris*.
- Illies, J. (red.) 1978** *Limnofauna Europaea*. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnende mehrzellige Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie. Tweede druk. – *Gustav Fischer Verlag, Stuttgart*.
- Ing, B. 1999** The myxomycetes of Britain and Ireland. – *Richmond Publishing, Slough*.
- Ingle, R.W. & M.E. Christiansen 2004** Lobsters, mud lobsters and anomuran crabs. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 55: i-viii, 1-271.
- Ingrisch, S. & G. Köhler 1998** Die Heuschrecken Mitteleuropas. – *Die Neue Brehm-Bücherei* 629: 1-460.
- International Institute for Species Exploration 2010** The state of observed species 2010. – *Arizona State University*. <http://species.asu.edu/files/SOS2010.pdf>. [Geraadpleegd 20 augustus 2010.]
- Inward, D., G. Beccaloni & P. Eggleton 2007** Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. – *Biology Letters* 3: 331-335.
- Irvine, L.M. 1983** *Seaweeds of the British Isles 1, part 2A*. Cryptonemiales (sensu stricto), Palmariales, Rhodymeniales. – *British Museum (Natural History), London*.
- Irvine, L.M. & Y.M. Chamberlain 1994** *Seaweeds of the British Isles 1, part 2B*. Corallinales, Hildenbrandiales. – *HMSO, London*.
- Ismay, J.W. 1999** The British and Irish genera of Chloropinae (Dipt., Chloropidae). – *Entomologist's Monthly Magazine* 135: 1-37.
- Ismay, J.W. & E.P. Nartshuk 2000** Family Chloropidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4*. Science Herald, Budapest: 387-429.

- Iwabe, N., Y. Hara, Y. Kumazawa, K. Shibamoto, Y. Saito, T. Miyata & K. Katoh 2005 Sister group relationship of turtles to the bird-crocodylian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. – *Molecular Biology and Evolution* 22: 810-813.
- Iwasa, M. 1998 Familie Psilidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 3. Science Herald, Budapest: 177-183.
- Jäch, M. 1992 Familie Elmidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 13: 69-82.
- Jäch, M. 1998 Familie Hydraenidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 15: 83-96.
- Jacobs, H.-J. 2007. Die Grabwespen Deutschlands. Bestimmungsschlüssel. – *Die Tierwelt Deutschlands* 79: 1-207.
- Jaekel, S.G.A. 1958 Cephalopoda. – *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee* 37: 479-723.
- Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., G.W.T.A. Groot Bruinderink, D.R. Lammertsma & H. Kuipers 2007 Biodiversiteit en de Ecologische Hoofdstructuur: een studie naar de verdeling van soorten over Nederland en de dekking van hun leefgebieden door de Ecologische Hoofdstructuur. – *Alterra-rapport* 1319. Alterra, Wageningen.
- Jalink, L. 1999 Op zoek naar de mycologische kroonjuwelen van Nederland I. De 200 meest waardevolle kilometerhokken. – *Coolia* 42: 143-162.
- James, T.Y., F. Kauff, C.L. Schoch, P.B. Matheny, V. Hofstetter, C.J. Cox, G. Celio, C. Gueidan, E. Fraker, J. Miadlikowska, H.T. Lumbsch, A. Rauhut, V. Reeb, A.E. Arnold, A. Amtoft, J.E. Stajich, K. Hosaka, G.H. Sung, D. Johnson, B. O'Rourke, M. Crockett, M. Binder, J.M. Curtis, J.C. Slot, Z. Wang, A.W. Wilson, A. Schüssler, J.E. Longcore, K. O'Donnell, S. Mozley-Standridge, D. Porter, P.M. Letcher, M.J. Powell, J.W. Taylor, M.M. White, G.W. Griffith, D.R. Davies, R.A. Humber, J.B. Morton, J. Sugiyama, A.Y. Rossmann, J.D. Rogers, D.H. Pfister, D. Hewitt, K. Hansen, S. Hambleton, R.A. Shoemaker, J. Kohlmeyer, B. Volkman-Kohlmeyer, R.A. Spotts, M. Serdani, P.W. Crous, K.W. Hughes, K. Matsuura, E. Langer, G. Langer, W.A. Untereiner, R. Lücking, B. Büdel, D.M. Geiser, A. Aptroot, P. Diederich, I. Schmitt, M. Schultz, R. Yahr, D.S. Hibbett, F. Lutzoni, D.J. McLaughlin, J.W. Spatafora & R. Vilgalys 2006 Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. – *Nature* 443: 818-822.
- Jankovsky, A.V. 2002 [Key for the identification of blackflies (Diptera: Simuliidae) of Russia and adjacent territories (former USSR).] – *Opredeliteli po Fauna Rossii* 170: 1-570 [In Russisch.]
- Jansen, A.J.M., J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder 2008 Koolmansdijk, parel in de Achterhoek door succesvol natuurherstel. – *De Levende Natuur* 109: 228-233.
- Jansen, A.J.M., R.M. Bekker, R. Bobbink, J.H. Bouwman, R. Loeb, H. van Dobben, G.A. van Duinen & M.F. Wallis de Vries 2010 De effectiviteit van de regeling Effectgerichte Maatregelen (EGM) voor Rode-lijstsoorten. De tweede Rode Lijst met Groene Stip voor vaatplanten en enkele diergroepen in Nederland. – *Rapport LNV-DKINr.2010/dk137-O*.
- Jansen, M.G.M. 1995 *Pseudaulacaspis pentagona* (Homoptera: Coccoidea, Diaspididae), een nieuwe soort voor onze fauna? – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 55: 174-176.
- Jansen, M.G.M. 1999 An annotated list of the scale insects (Hemiptera: Coccoidea) of the Netherlands. – *Entomologica* 33: 197-206.
- Jansen, M.G.M. 2000 The species of *Pulvinaria* in the Netherlands (Hemiptera: Coccidae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 60: 1-11.
- Jansen, M.G.M. 2005 An updated list of scale insects (Hemiptera, Coccoidea) from import interceptions and greenhouses in the Netherlands. – *Proceedings of the x International Symposium of Scale Insect Studies issis-x*, Adana, Turkey, 19-23 April 2004: 147-165.
- Jansen, M.G.M. 2009 New and less observed scale insect species for the Dutch fauna (Hemiptera: Coccoidea). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 69: 162-168.
- Jansen, M.G.M. & H. Stigter 1996 *Siphoninus phillyreae*, een nieuwe wittevlug voor Nederland (Homoptera: Aleyrodidae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 56: 7-8.
- Jansma, M.J. 1977 Diatom analysis of pottery. – *Cingula* 4: 77-85.
- Janssen, A.W. & E.F. de Vogel 1965 Zoetwatermollusken van Nederland. – *Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie, Amsterdam*.
- Janssen, J.A.M., A.H.P. Stumpel, R.J. Bijlsma, S.M. Hennekens, I. Keizer-Sedlakova, A.T. Kuiters, F.G.W.A. Ottburg, W.A. Ozinga, J.H.J. Schaminée & H.N. Siebel 2007 Internationaal belang van de nationale natuur. Ecosystemen, vaatplanten, mossen, zoogdieren, reptielen, amfibieën en vissen. – *wot-rapport* 43. Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, Wageningen.
- Janssen, J.A.M. & J.H.J. Schaminée (red.) 2008 Europese natuur in Nederland. Soorten van de habitatrichtlijn. Tweede sterk herziene en uitgebreide druk. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Janssen, J.A.M. & J.H.J. Schaminée (red.) 2009 Europese natuur in Nederland. Natura 2000-gebieden. [Drie delen: Hoog Nederland, Laag Nederland, Zee en kust.] – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Janssens, A. 1960 Faune de Belgique. Insectes Coléoptères. – *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles*.
- Janzen, D.H., M. Hajibabaei, J.M. Burns, W. Hallwachs, E. Remigio & P.D.N. Hebert 2005 Wedding biodiversity inventory of a large and complex Lepidoptera fauna with DNA barcoding. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 360: 1835-1845.
- Janzen, D.H., W. Hallwachs, P. Blandin, J.M. Burns, J.-M. Cadiou, I. Chacon, T. Dapkey, A.R. Deans, M.E. Epstein, B. Espinoza, J.G. Franclemont, W.A. Haber, M. Hajibabaei, J.P.W. Hall, P.D.N. Hebert, I.D. Gauld, D.J. Harvey, A. Hausmann, I.J. Kitching, D. Lafontaine, J.-F. Landry, C. Lemaire, J.Y. Miller, J.S. Miller, L. Miller, S.E. Miller, J. Montero, E. Munroe, S.R. Green, S. Ratnasingham, J.E. Rawlins, R.K. Robbins, J.J. Rodriguez, R. Rougerie, M.J. Sharkey, M.A. Smith, M.A. Solis, J.B. Sullivan, P. Thiaucourt, D.B. Wahl, S.J. Weller, J.B. Whitfield, K.R. Willmott, D.M. Wood, N.E. Woodley & J.J. Wilson 2009 Integration of DNA barcoding

- into an ongoing inventory of complex tropical biodiversity. – *Molecular Ecology Resources* 9 (s1): 1-26.
- Jaschhof, M.** 1998 Revision der 'Lestremiinae' (Diptera, Cecidomyiidae) der Holarktis. – *Studia Dipterologica*, Supplement 4: 1-552.
- Jaume, D. & G.A. Boxshall** 2008 Global diversity of cumaceans & tanaidaceans (Crustacea: Cumacea & Tanaidacea) in freshwater. – *Hydrobiologia* 595: 225-230
- Jebram, D.** 1968 Zur Bryozoen-Fauna der Niederlande. – *Netherlands Journal of Sea Research* 4: 86-94.
- Jedlicka, L. & V. Stloukalová** 1997 Family Simuliidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2*. Science Herald, Budapest: 331-347.
- Jedlicka, L., M. Kúdela & V. Stloukalová** 2004 Key to the identification of blackfly pupae (Diptera: Simuliidae) of Central Europe. – *Biologia, Bratislava* 59, Supplement 15: 157-178.
- Jefferson, T.A., S. Leatherwood & M.A. Webber** 1993 *Marine mammals of the world*. – FAO species identification guide. FAO, Rome.
- Jennings, R.M. & K.M. Halanych** 2005 Mitochondrial genomes of *Chymenella torquata* (Maldanidae) and *Riftia pachyptila* (Siboglinidae): evidence for conserved gene order in Annelida. – *Molecular Biology and Evolution* 22: 210-222.
- Jensen, F.** 1997 Diptera Simuliidae, Blackflies. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera*. Apollo Books, Stenstrup: 209-241.
- Jeppson, L.R., H.H. Keifer, & E.W. Baker** 1975 *Mites injurious to economic plants*. – University of California Press, Berkeley.
- Jereb, P., C.F.E. Roper & M. Vecchione** 2005 Introduction. – In: P. Jereb & C.F.E. Roper (red.), *Cephalopods of the world, an annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date 1. Chambered nautilus and sepioids. Introduction*. – FAO, Rome.
- Jervis, M.A.** 1992 A taxonomic revision of the pipunculid fly genus *Chalarus* Walker, with particular reference to the European fauna. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 105: 243-352.
- Jimenez-Guri, E., H. Philippe, B. Okamura & P.W.H. Holland** 2007 *Buddenbrockia* is a cnidarian worm. – *Science* 317: 116-118.
- Joffe, B.I., L.R.G. Cannon & E.R. Schockaert** 1998 On the phylogeny of families and genera within the Temnocephalida. – *Hydrobiologia* 383: 263-268.
- Johansson, R., E.S. Nielsen, E.J. van Nieuwerkerken & B. Gustafsson** 1990 The Nepticulidae and Opostegidae (Lepidoptera) of north west Europe. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 23 (2 delen): 1-739.
- John, D.M., B.A. Whitton & A.J. Brook (red.)** 2002 *The freshwater algal flora of the British Isles*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Johns, D.G., M. Edwards, W. Greve & A.W.G.S. John** 2005 Increasing prevalence of the marine cladoceran *Penilia avirostris* (Dana, 1852) in the North Sea. – *Helgolander Marine Research* 59: 214-218.
- Johnson, C.** 1992 Familie Cryptophagidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 13: 114-134.
- Johnson, K.P., K. Yoshizawa & V.S. Smith** 2004 Multiple origins of parasitism in lice. – *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 271: 1771-1776.
- Johnson, S.B. & Y.G. Attramadal** 1982 Reproductive behaviour and larval development of *Tanaïs cavalonii* (Crustacea: Tanaidacea). – *Marine Biology* 71: 11-16.
- Johnson, T.W. Jr., R.L. Seymour & D.E. Padgett** 2002 *Biology and systematics of the Saprolegniaceae*. <http://dl.uncw.edu/digilib/biology/fungi/taxonomy%20and%20systematics/padgett%20book>. [Geraadpleegd 1 september 2010.]
- Jojeux, C. & J.G. Baer** 1936 *Cestodes*. – Faune de France 30. Lechevalier, Paris.
- Jolivet, P. & K.K. Verma** 2002 *Biology of leaf beetles*. – Intercept, Andover.
- Jones, A.M. & J.M. Baxter** 1987 *Molluscs: Caudofoveata, Solenogastres, Polyplacophora and Scaphopoda*. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 37: 1-123.
- Jones, N.S.** 1976 British cumaceans. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 7: 1-62.
- Jong, D.J. de, M.M. van Katwijk & Z. Jager** 2004 Zeegras in Nederland. – *De Levende Natuur* 105: 209-211.
- Jong, D.J. de, M.M. van Katwijk & Z. Jager** 2004 Zeegras in Nederland. – *De Levende Natuur* 105: 209-211.
- Jong, H. de** 2000 Family Scathophagidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4*. Science Herald, Budapest: 431-445.
- Jong, H. de, A.P. Noordam & Th. Zeegers** 2000 The Acroceridae (Diptera) of the Netherlands. – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 60: 171-179.
- Jonsson, L.** 1994 *Vogels van Europa, Noord-Afrika en het Midden-Oosten*. – Thieme, Baarn.
- Joosten, A.M.T.** 2006 *Flora of the blue-green algae of the Netherlands 1. The non-filamentous species of inland waters*. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Jörgensen, E.** 1927 Ciliata: Tintinnidae. – *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 2* c1: 1-26, 1-33.
- Jörgensen, E. & A. Kahl** 1932 Ciliata: Tintinnidae (Nachträge). – *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 2* c2: 27-28.
- Jouk, P.E.H., W.D. Hummon, M.R. Hummon & E. Roidou** 1992 Marine Gastrotricha from the Belgian coast: species list and distribution. – *Bulletin Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Biologie* 62: 87-90.
- Judd, W.S., C.S. Campbell, E.A. Kellogg, P.F. Stevens & M.J. Donoghue** 2008 *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Derde editie – Sinauer Association, Sunderland, Massachusetts.
- Jülich, W.** 1984 *Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Kleine Kryptogamenflora 11b/1*. – Gustav Fischer, Stuttgart.
- Jung, H.F.** 1958 Psychodidae-Bruchomyiinae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 3 (1) 9a: 6-10.
- Kaag, N.H.B.M. & J.G. Jol** 2007 Monitoring imposex bij de purperslak, *Nucella lapillus*, in de Zeeuwse wateren. – IMARES, Den Helder.
- Kaas, P. & R.A. van Belle** 1997 *Monograph of living chitons (Mollusca: Polyplacophora) 2. Suborder Ischnochitonina. Ischnochitonidae: Schizoplacinae, Callochitoninae and Lepidochitoninae*. – E.J. Brill, Leiden.

- Kabata, Z. 1979** Parasitic Copepoda of British fishes. – The Ray Society, London.
- Kabata, Z. 2003** Copepods parasitic on fishes: keys and notes for identification of the species. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 47 (revised): 1-274.
- Kabos, W.J. & B. van Aartsen 1984** De Nederlandse boorvliegen (Tephritidae) en prachtvliegen (Otitidae) van Noordwest-Europa. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 163: 1-64.
- Kabos, W.J. 1964** Tweevleugelige insecten. Diptera. De Nederlandse vliegen (Muscidae). – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 33: 1-32.
- Kahl, A. 1930** Urtiere oder Protozoa 1: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinnidae. 1. Allgemeiner Teil und Prostomata. – Die Tierwelt Deutschlands 18: 1-180.
- Kahl, A. 1931** Urtiere oder Protozoa 1: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinnidae. 2. Holotricha. – Die Tierwelt Deutschlands 21: 181-398.
- Kahl, A. 1932** Urtiere oder Protozoa 1: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinnidae. 3. Spirotricha. – Die Tierwelt Deutschlands 25: 399-650.
- Kahl, A. 1933** Ciliata libera et ectocommensalia. – Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, 2 c3: 1-146.
- Kahl, A. 1934a** Ciliata ectocommensalia et parasitica. – Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, 2 c4: 147-183.
- Kahl, A. 1934b** Suctorina. – Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 2 c5: 184-226.
- Kahl, A. 1935** Urtiere oder Protozoa 1: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinnidae. 4. Peritricha, Chonotricha – Die Tierwelt Deutschlands 30: 651-886.
- Kalik, V. 1992** Familie Dermestidae. – Die Käfer Mitteleuropas 13: 83-86.
- Kalkman, V.J., R. Ketelaar & D. Groenendijk 2002** Veranderingen in de libellenfauna. – In: Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie, De Nederlandse libellen (Odonata). Nederlandse Fauna 4. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 107-120.
- Kalkman, V.J., V. Clausnitzer, K.-D.B. Dijkstra, A.G. Orr, D.R. Paulson & J. van Tol 2008** Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. – Hydrobiologica 595: 351-363.
- Kalkman, V.J., J.-P. Boudot, R. Bernard, K.-J. Conze, G. De Knijf, E. Dyatlova, S. Ferreira, M. Jovi, J. Ott, E. Riservato & G. Sahlén 2010** European Red List of dragonflies. – Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- Kaplan, S.W. 1983** Intrasexual aggression in *Metridium senile*. – Biological Bulletin 165: 416-418.
- Karg, W. 1989** Acari (Acarina), Milben Unterordnung Parasitiformes (Anactinochaeta) Uropodina Kramer. – Die Tierwelt Deutschlands 67: 1-203.
- Karg, W. 1993** Acari (Acarina), Milben, Parasitiformes (Anactinochaeta), Cohors Gamasina Leach, Raubmilben. – Die Tierwelt Deutschlands 59 (Zweite überarbeitete Auflage): 1-523.
- Karling, T.G. 1962** Die Turbellarien Ostfennoskandiens v. Neorhabdocoela 3. Kalyptorhynchia. – Fauna Fennica 17: 1-59.
- Karling, T.G. 1974** Turbellaria fauna of the Baltic proper. Identification, ecology and biogeography. – Fauna Fennica 27: 1-101.
- Karssen, G. 2006** Life and work of Dr. Johannes Govertus de Man (1850-1930). – E.J. Brill, Leiden.
- Kassebeer, C.F. 2001** Die einheimischen Arten der Gattung *Aulacigaster* Macquart, 1835 (Diptera, Aulacigastridae). – Dipteron 4: 23-32.
- Kaszab, Z. 1969a** Familie Oedemeridae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 79-92.
- Kaszab, Z. 1969b** Familie Pythidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 92-99.
- Kaszab, Z. 1969c** Familie Pyrochroidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 100-101.
- Kaszab, Z. 1969d** Familie Scaptiidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 102-103.
- Kaszab, Z. 1969e** Familie Aderidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 103-106.
- Kaszab, Z. 1969f** Familie Anthicidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 106-118.
- Kaszab, Z. 1969g** Familie Meloidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 118-134.
- Kaszab, Z. 1969h** Familie Rhipiphoridae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 135-138.
- Kaszab, Z. 1969i** Familie Serropalpidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 196-213.
- Kaszab, Z. 1969j** Familie Lagriidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 213-215.
- Kaszab, Z. 1969k** Familie Alleculidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 215-229.
- Kaszab, Z. 1969l** Familie Tenebrioidae. – Die Käfer Mitteleuropas 8: 229-264.
- Kathirithamby, J. 1989**. Review of the order Strepsiptera. – Systematic Entomology 14: 41-92.
- Kathirithamby, J. 2009**. Host-parasitoid associations in Strepsiptera. – Annual Review of Entomology 54: 227-249.
- Kaufman, D.M. & M.R. Willig 1998** Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effect of sampling method and faunal group. – Journal of Biogeography 25: 795-805.
- Keeling, P.J. 2009** Chromalveolates and the evolution of plastids by secondary endosymbiosis. – Journal of Eukaryotic Microbiology 56:1-8.
- Keeling, P.J. 2010** The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. – Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences 365: 729-748.
- Keeling, P. J., G. Burger, D.G. Durnford, B.F. Lang, R.W. Lee, R.E. Pearlman, A.J. Roger & M.W. Gray 2005** The tree of eukaryotes. – Trends in Ecology & Evolution 20: 670-676.
- Kehlmaier, C. 2005** Taxonomic revision of European Eudorylini (Insecta, Diptera, Pipunculidae). – Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Hamburg (N.F.) 41: 45-353.

- Keizer, P.J.** 2003 Paddestoelvriendelijk natuurbeheer. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Kelleher, B., G van der Velde, K.J. Wittman, M.A. Faasse & A. bij de Vaate** 1999 Current status of the freshwater Mysidae in the Netherlands, with records of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882, a Pontocaspian species in Dutch Rhine branches. – Bulletin Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam 16 (13): 89-96.
- Kelsey, L.P.** 1969 A revision of the Scenopinidae (Diptera) of the world. – Bulletin of the United States National Museum 227: 1-336.
- Kemper, H. & Döhring, E.** 1967 Die sozialen Faltenwespen Mitteleuropas. – Parey, Berlin & Hamburg.
- Kent, M.L., M. Moser, A. Marques & J. Lom** 2000 Phylum Myxozoa Grassé, 1970. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 1: 127-148.
- Kessel, N., M. Dorenbosch, F. Spikmans, J. Kranenburg & B. Crombaghs** 2009 Jaarrapportage actieve vismonitoring zoete rijkswateren. Samenstelling van de visstand in de grote rivieren gedurende het winterhalfjaar 2008-2009. – Natuurbalans-Limes Divergens & Stichting RAVON, Nijmegen.
- Ketelaars, H.A.M., E.E. Lambregts-Vandenclundert, C.J. Carpentier, J. Wagenvoort & W. Hoogenboezem** 1999 Ecological effects of the mass occurrence of the Pontocaspian invader, *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Crustacea: Mysidacea), in a freshwater storage reservoir in the Netherlands, with notes on its autecology and new records. – Hydrobiologia 394: 233-248.
- Ketelaars, H.A.M., J.A. van der Velden, J. Schutten & R. Bijkerk** 1993 Invasie van rovende Staartwatervlo in Nederland. – Bionieuws 3 (17): 5-6.
- Kevan, D.K.** 1947 A revision of the British species of the genus *Colon* Hbst. (Col., Cholevidae). – Entomologist's Monthly Magazine 82: 249-267.
- Khalil, L.F., A. Jones & R.A. Bray (red.)** 1994 Keys to the cestode parasites of vertebrates. – CABI, Wallingford.
- Kideys A.E.** 2002 Fall and rise of the Black Sea ecosystem. – Science 297: 1482-1484.
- Kilias, R.** 1997 Lexikon Marine Muscheln und Schnecken. – Ulmer, Stuttgart.
- Kimsey, L.S. & R.M. Bohart** 1990 The chrysidid wasps of the world. – Oxford University press, Oxford.
- Kinchin I.M.** 1994 The biology of tardigrades. – Portland Press, London.
- King, P.E.** 1974 British sea spiders. Arthropoda: Pycnogonida. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 5: 1-68.
- Kinzelbach, R.K.** 1978. Strepsiptera. – Die Tierwelt Deutschlands 65: 1-166.
- Kippenberg, H. & M. Döberl** 1994 Familie Chrysomelidae. – Die Käfer Mitteleuropas 14: 17-142.
- Kirilova, E.P., H. Cremer, O. Heiri & A.F. Lotter** 2010 Eutrophication of moderately deep Dutch lakes during the past century: flaws in the expectations of water management? – Hydrobiologia 637: 157-171.
- Kirk, P.M., P.F. Cannon, D.W. Minter & J.A. Stalpers** 2008 Dictionary of the Fungi. Tenth edition. – CABI, Wallingford.
- Kirkpatrick, P.A. & P.R. Pugh** 1984 Siphonophores and Veledids. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 29: i-vii, 1-154.
- Kirk-Spriggs, A.H.** 1996 Pollen beetles. Coleoptera: Kateretidae and Nitidulidae: Meligethinae. – Handbooks for the identification of British insects 5 (6a): 1-157.
- Kitching, I.J., C.J. Humphries, D.M. Williams & P.L. Forey** 1998 Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis. – Oxford University Press, Oxford.
- Klausnitzer, B.** 1978 Ordnung Coleoptera (Larven). – Dr. W. Junk, The Hague.
- Klausnitzer, B.** 1991-2001 Die Larven der Käfer Mitteleuropas. – Die Käfer Mitteleuropas, Larven 1-6. Goecke & Evers, Krefeld & Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Klausnitzer, B.** 1992 Familie Helodidae. – Die Käfer Mitteleuropas 13: 55-66.
- Klausnitzer, B.** 2009 Insecta: Coleoptera: Scirtidae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 20/17: i-xiv, 1-326.
- Klein, W.** 1997 De graafwespen van de Benelux (Hymenoptera, Sphecidae). Determinatietabellen. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Klein, W.** 1999 De graafwespen van de Benelux. Supplement. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Kleijn, D., F. Berendse, R. Smit & N. Gilissen** 2001 Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. – Nature 413: 723-725.
- Kleijn, D., F. Berendse, R. Smit, N. Gilissen, J. Smit, B. Brak & R. Groeneveld** 2004 The ecological effectiveness of agri-environment schemes in different agricultural landscapes in the Netherlands. – Conservation Biology 18: 775-786.
- Kleukers, R.** 1992 Sprinkhanenweekend 'Wezep' 1992: a. Het voorkomen van de zandoorworm *Labidura riparia* (Pallas) in Nederland. – Nieuwsbrief Saltabel 8: 1-4.
- Kleukers, R.** 2004 De sprinkhanen van Nederland en België. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Kleukers, R. & R. Krekels** 2004 Veldgids sprinkhanen en krekels. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Kleukers, R.M.J.C.** 2002 Nieuwe waarnemingen aan sprinkhanen en krekels in Nederland (Orthoptera). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 17: 87-102.
- Kleukers, R.M.J.C. & P.H. van Hoof** 2003 Beschermingsplan sprinkhanen en krekels in Limburg. – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden & Bureau Natuurbalans-Limes Divergens, Nijmegen.
- Kleukers, R.M.J.C. & M. Reemer** 2003 Veranderingen in de Nederlandse ongewerveldenfauna. – De Levende Natuur 104: 86-89.
- Kleukers, R.M.J.C., E.J. van Nieukerken, B. Odé, L.P.M. Willemsse & W.K.R.E. van Wingerden** 1997 De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). – Nederlandse Fauna 1. Nationaal Natuurhistorisch Museum, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Klink, A. & A. bij de Vaate** 1996 *Hypania invalida* (Grube 1860) (Polychaeta: Ampharetidae) in the lower Rhine, new to the Dutch fauna. – Lauterbornia 25: 57-60.
- Klink, A.G. & H.K.M. Moller Pillot** 2003 Chironomidae larvae: key to the higher taxa and species of the lowlands of

- northwestern Europe. – World Biodiversity Database CD-ROM series. ETI, Amsterdam.
- Klostermeyer, E.C. 1942** The life history and habits of the ring-legged earwig *Euborellia annulipes* (Lucas) (Order Dermaptera). – Journal of the the Kansas Entomological Society 15: 13-18.
- Kluijver, M.J. de & S.S. Ingalsuo 2004** Macrobenothos of the North Sea - Crustacea. – Expert Centre for Taxonomical Identification (ETI). <http://nlbif.eti.uva.nl/bis/crustacea.php>. [Geraadpleegd 1 september 2010.]
- Kluijver, M.J. de, S.S. Ingalsuo, A.J.L. van Nieuwenhuizen & H.H. Veldhuijzen van Zanten 2000** Macrobenothos of the North Sea. Vol. II. Keys to Polychaeta, Nemertina, Sipuncula, Platyhelminthes and miscellaneous worm-like groups. – World Biodiversity Database CD-ROM Series. ETI, Amsterdam.
- Knegt, B. de & F. Brekelmans 2009** Opmars van de zuidelijke boomsprinkhaan *Meconema meridionale* in Nederland (Orthoptera). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 31: 35-42.
- Knegtering, E., H.J. Van der Windt & A.J.M. Schoot Uiterkamp 2000** Trends in the legal status of indigenous species. – Environmental Conservation 27: 404-413.
- Kneitel, J.M. & J.M. Chase 2004** Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. – Ecology Letters 7: 69-80.
- Kniepert, F.-W. 2000** Insecta: Diptera: Tabanidae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 21/19: 111-204.
- Knight-Jones, E.W & J.S. Ryland 1990** Priapulida, Sipuncula, Echiura, Pogonophora, and Entoprocta. – In: P.J. Hayward & J.S. Ryland (red.), The marine fauna of the British Isles and north-west Europe 1. Oxford University Press, Oxford: 307-321.
- Knijff, R.J., T.W. Boon, H.J.L. Heessen & J.R.G. Hislop 1993** Atlas of North Sea fishes. – ICES Cooperative Research Report 194. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen. [www.ices.dk/pubs/crr/crr194/CRR194.pdf](http://www.ices.dk/pubs/crr/crr194/CRR194.pdf).
- Knoll, A.H. 1992** The early evolution of eukaryotes: a geological perspective. – Science 256: 622-627.
- Knudsen, H. & J. Vesterholt (red.) 2008** Funga Nordica, agaricoid, boletoid and cyphelloid genera. – Nordsvamp, Copenhagen.
- Koeman, R.P.T., C.J.E. Brochard, K. Fockens, A. van den Oever, R. van Wezel, G. Mulderij 2009** Geannoteerde soortenlijst biomonitoring fytoplankton Nederlandse zoute wateren 1990-2008. – Koeman en Bijkerk, Haren.
- Koenemann, S., R.A. Jenner, M. Hoenemann, T. Stemme & B.M. von Reumont 2010** Arthropod phylogeny revisited, with a focus on crustacean relationships. – Arthropod Structure & Development 39: 88-110.
- Koese, B. 2008a** Rivierkreeften. Proeftabel - versie november 2008. – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden. [www.naturalis.nl/kreeften](http://www.naturalis.nl/kreeften).
- Koese, B. 2008b** De Nederlandse steenvliegen (Plecoptera). – Entomologische Tabellen 1. European Invertebrate Survey-Nederland, Nederlandse Entomologische Vereniging & Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden.
- Köhler, F. 1998** Familie Scydmaenidae. – Die Käfer Mitteleuropas 15: 115-117.
- Kolibáč, J., K. Majer & V. Švihla 2005** Cleroidea. Brouci nadčeledi Cleroidea Česka, Slovenska a sousedních oblastí. – Beetles of the superfamily Cleroidea in the Czech and Slovak Republics and neighbouring areas. – Clarion Production, Praha.
- Komárek, J. & K. Anagnostidis 1999** Cyanoprokaryota 1. Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1. – Gustav Fischer Verlag, Jena
- Komárek, J. & K. Anagnostidis 2005** Cyanoprokaryota 2. Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2. – Gustav Fischer Verlag, Jena
- Koninklijk Nederlandse Meteorologisch Instituut 2008** De toestand van het klimaat in Nederland 2008. – KNMI, De Bilt.
- Kooijman, A., A. van Hinsberg, H. Noordwijk, M. van Til & C. Cusell 2010** Stikstofdepositie in kalkrijke en kalkarme duinen: gaat het wel zo goed? – De Levende Natuur III: 166-170.
- Koomen, P., E.J. van Nieuwerkerken & J. Krikken 1995** Zoölogische diversiteit in Nederland. – In: E.J. van Nieuwerkerken & A.J. van Loon (red.), Biodiversiteit in Nederland. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden: 49-136.
- Kormann, K. 2002** Schwebfliegen und Blasenkopffliegen Mitteleuropas. – Fauna Naturführer, Band 1: 1-272, 220 colour plates.
- Korneyev, V.A. 2001** A key to genera of Palaearctic Platy-stomatidae (Diptera), with descriptions of a new genus and a new species. – Entomological Problems 32: 1-16.
- Korovchinsky, N.M. 1992** Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes). – SPB Academic Publishing, Den Haag.
- Koste, W. 1978** Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. – Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin/Stuttgart.
- Koster, J.C. & S.Y. Sinev 2003** Microlepidoptera of Europe 5, Momphidae, Batrachedridae, Stathmopodidae, Agonoxenidae, Cosmopterigidae, Chrysopelidae. – Apollo Books, Stenstrup.
- Koszarab, M. & F. Kozár 1988** Scale insects of Central Europe. – Series Entomologica 40. – W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Kotov, A. & P. Štifter 2006** Cladocera: family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). – Kenobi Productions, Gent & Backhuys Publishers, Leiden.
- Kottelat, M. & J. Freyhof 2007** Handbook of European freshwater fishes. – Kottelat, Cornol & Freyhof, Berlin.
- Kozánek, M., M. De Meyer & A. Albrecht 1998** Family Pipunculidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 141-150.
- Kraberg, A., M. Baumann & C.-D. Dürselen 2010** Coastal phytoplankton: photo guide for Northern European seas. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Kraft, G.T. 2009** Algae of Australia. Marine benthic algae of Lord Howe Island and the southern Great Barrier Reef. 2. Brown algae. – CSIRO Publishing / Australian Biological Resources Study, Canberra.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot 1986-1991** Bacillariophyceae. – Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/1-4. [Van de delen 2/1, 2/2 en 2/3 zijn herziene versies verschenen in respectievelijk 1997, 1997 en 2004.]



- Krantz, G.W. & D.E. Walter 2009 A manual of acarology. Third edition. – Texas Tech University Press, Lubbock.
- Krause, W. 1997 Charales (Charophyceae). Süßwasserflora von Europa 18. – Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Krauss, J. & W. Funke 1999 Extraordinary high density of Protura in a windfall area of young Spruce plants. – *Pedobiologia* 43: 44-46.
- Kreier, J.P. 1977-1978 Parasitic protozoa. – Academic Press, New York. Vier delen.
- Krekels, R.F.M., R.M.J.C. Kleukers & P.J.M. Verbeek 2002 De wrattenbijter in de Overasseltse en Hatertse Venen. – Bureau Natuurbalans-Limes Divergens, Nijmegen & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Krell, F.-T. 2004 Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies - pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. – *Biodiversity and Conservation* 13: 795-812.
- Krell, F.-T. & H. Fery 1992 Familienreihe Lamellicornia. – *Die Käfer Mitteleuropas* 13: 200-252.
- Kristensen, N.P. (red.) 1998 Lepidoptera, moths and butterflies. Volume 1: evolution, systematics, and biogeography. – *Handbook of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom* 4, part 35. Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- Krivosheina, N.P. 1989a Family Scatopsidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 646-662.
- Krivosheina, N.P. 1989b Family Hyperoscelididae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 663.
- Krivosheina, N.P. 1989c Family Bibionidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 667-680.
- Krivosheina, N.P. 1997a Family Anisopodidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 239-248.
- Krivosheina, N.P. 1997b Family Mycetobiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 249-254.
- Krivosheina, N.P. 1997c Family Scenopinidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 531-538.
- Krivosheina, N.P. 1999a Xylophilous flies of the genus *Solva* Walker (Diptera, Xylomyidae) of the fauna of Russia and adjacent countries. – *Entomologicheskoe Obozrenie* 78: 196-206.
- Krivosheina, N.P. 1999b Xylophilous flies of the genera *Macroceromys* and *Xylomya* (Diptera, Xylomyidae) of the fauna of Russia and adjacent countries. – *Zoologicheskii Zhurnal* 78: 202-216.
- Krivosheina, N.P. & B.M. Mamaev 1972 A review of the Palaearctic species of the genus *Xylophagus* Meig. (Diptera, Xylophagidae). – *Entomologicheskoe Obozrenie* 51: 430-444. [In Russisch; Engelse vertaling in *Entomological Review* 51: 258-267.]
- Krivosheina, N.P. & Menzel, F. 1998 The Palaearctic species of the genus *Sylvicola* Harris, 1776 (Diptera, Anisopodidae). – *Beiträge zur Entomologie* 48: 201-217.
- Kromkamp, J.C., J.E.C. de Brouwer, G.F. Blanchard, R.M. Forster & V. Creach (red.) 2006 Functioning of microphytobenthos in estuaries. – *Verhandelingen Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, Tweede Reeks* 103: 1-262.
- Kromp, B. 1999 Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74: 187-228.
- Kruijff, E.J., R. Ketelaar & M. Zekhuis 2003 Meer blauw op de hei! – *De Levende Natuur* 104: 30-31.
- Kruseman, G. 1944 Voorlopige naamlijst van Nederlandse Psocoptera, benevens van die, welke in het aangrenzende gebied gevonden zijn (4e mededeeling over Psocoptera). – *Tijdschrift voor Entomologie* 86: 94-97.
- Kruseman, G. 1979 De kakkerlakken en bidsprinkhanen - Dictyoptera - uit de landen van de Benelux. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 133: 1-28.
- Krzeminski, W. 1986 Ptychopteridae of Poland (Diptera, Nematocera). – *Polskie Pismo Entomologiczne* 56: 105-131.
- Kuchlein, J.H. & C. Gielis 1982 Pyralidae (tweede gedeelte) Pterophoridae. – *Tabellen en verspreidingsatlas van de Nederlandse Microlepidoptera* 2: 1-86.
- Kuchlein, J.H. & L.E.J. Bot 2010 Identification keys to the Microlepidoptera of the Netherlands. – *Stichting Tinea, Wageningen & KNNV Uitgeverij, Zeist*.
- Kuijper, W.J. 2000 De weekdieren van de Nederlandse brakwatergebieden (Mollusca). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 12: 41-120.
- Kuiters, L. 2005 Grote grazers en behoud van biodiversiteit. Na 30 jaar beheerpraktijk nog veel vragen onbeantwoord. – *Vakblad Natuur, Bos en Landschap* 2 (5): 6-10.
- Kunz, P. 1989 Die Goldwespen Baden-Württembergs, Taxonomie, Faunistik und Ökologie - mit einem Bestimmungsschlüssel für die deutschen Arten. – *Dissertation Universität Karlsruhe, Karlsruhe*.
- Kunz, P.X. 1994 Die Goldwespen (Chrysididae) Baden-Württembergs. Taxonomie, Bestimmung, Verbreitung, Kartierung und Ökologie. Mit einem Bestimmungsschlüssel für die deutschen Arten. – *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 77: 1-188.
- Küppers, P.V. 2008 Kleinschmetterlinge erkennen und bestimmen. – *Fauna Verlag, Nottuln*.
- Kurina, O. & W. Schacht 2003 Synopsis of literature for determination of European fungus gnats (Diptera Sciaroidea: Ditomyiidae, Bolitophilidae, Keroplatidae, Diadocidiidae, Mycetophilidae, Lygistorrhinidae). – *Entomofauna* 24: 177-200.
- Kurstjens, G., P. Calle & B. Peters 2005 Verrassend herstel van insectenrijkdom in de Gelderse Poort. – *De Levende Natuur* 106: 260-267.
- Kusnezov, N. 1957 Numbers of species of ants in fauna of different latitudes. – *Evolution* 11: 298-299.
- Kwak, R.G.M. & A. van den Berg 2004 Nieuwe broedvogelistricten van Nederland; een analyse van de verspreiding van broedvogels in Nederland op basis van de kartering in 1998-2000 als bijdrage aan de definiëring van de identiteit van de Nederlandse landschappen. – *Alterra-rapport* 1006. Alterra, Wageningen.

- Kwet, A.** 2009 European reptile and amphibian guide. – New Holland Publishers, London.
- Łabina, E.S., A. Maryńska-Nadachowska & V.G. Kuznetsova** 2007 Meiotic karyotypes in males of nineteen species of Psylloidea (Hemiptera) in the families Psyllidae and Trioziidae. – *Folia Biologica* 55: 27-34.
- Lacourt, A.W.** 1949 Bryozoa of the Netherlands. – *Archives Néerlandaises de Zoologie* 8: 1-33.
- Lacourt, A.W.** 1982 Handleiding voor het project Bryozoa van binnenwateren. – Instructies voor medewerkers EIS-Nederland 7: 1-11.
- Lacourt, A.W. & P.H.M. Huwae** 1981 De inktvissen (Cephalopoda) van de Nederlandse kust. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 145: 1-32.
- Laeijendecker, G. & N. Nieser** 1971 Waterkevers en waterwantsen uit de omgeving van Winterswijk (Coleoptera en Heteroptera aquatica). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 31: 3-12.
- Lafontaine, J.D. & M. Fibiger** 2006 Revised higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera). – *Canadian Entomologist* 138: 610-635.
- Lafranchis, T.** 2009 Dagvlinders van Europa. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Lagerlöf J. & O. Adren** 1991 Abundance and activity of Collembola, Protura and Diplura (Insecta, Apterygota) in four cropping systems. – *Pedobiologia* 35: 337-350.
- Lägerlof, J. & U. Scheller** 1989 Abundance and activity of Pauropoda and Symphyla (Myriapoda) in four cropping systems. – *Pedobiologia* 33: 315-321.
- Laget, D.** 2005 Determinatietabel voor solitaire bijen in aangeboden nestgelegenheid. – *Bertram* 3 (2 bis): 1-71.
- Lahr, J., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, C.J.H. Booij, D.R. Lammertsma & J.J.C. van der Pol** 2005 Bepaling van het belang van het agrarisch gebied voor de biodiversiteit in Nederland: een haalbaarheidsstudie. – *Alterra-rapport* 1139. Alterra, Wageningen.
- Lahr, J., D.R. Lammertsma, G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis & C.J.H. Booij** 2007 Nederlandse biodiversiteit: hoe belangrijk is het agrarisch gebied? – *Landschap* 24: 109-115.
- Laibner, S.** 2000 Elateridae of the Czech and Slovak Republics. – *Kabourek, Zlín*.
- Lambinon, J. & J.-E. De Langhe** 1998 Flora van België, het Groothertogdom Luxemburg, Noord-Frankrijk en de aangrenzende gebieden (Pteridofyten en Spermatofyten). – Uitgever Nationale Plantentuin van België, Meisse.
- Lampel, G. & W. Meier** 2003 Hemiptera: Sternorrhyncha - Aphidina 1: Non Aphididae. – *Fauna Helvetica* 8. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Land, J. van der** 1970 Systematics, zoogeography, and ecology of the Priapulida. – *Zoologische Verhandlungen, Leiden* 112: 1-118.
- Land, J. van der, W. Sijm & R. Sluys** 2005 Wormen. – In: R. Leewis, D. Willemse, P. Sloof-Spijker, P. & C. Jacobusse (red.), *Zeefauna in Zeeland* 1. Sponzen, neteldieren en ribkwallen, wormen, tentakeldieren, stekelhuidigen, zakpijpen. *Fauna Zeelandica*. Pieters, Groede: 111-139.
- Lane, C.E. & J.M. Archibald** 2008 The eukaryotic tree of life: endosymbiosis takes its TOE. – *Trends in Ecology & Evolution* 23: 268-275.
- Lane, R.P.** 1993 Sandflies (Phlebotominae). – In: R.P. Lane & R.W. Crosskey (red.), *Medical insects and arachnids*. Chapman & Hall, London: 78-119.
- Lange, R., P. Twisk, A. van Winden & A. van Diepenbeek** 2003 Zoogdieren van West-Europa. Tweede druk. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Lange-Bertalot, H.** 1993 85 Neue Taxa und über 100 weitere neu definierte Taxa ergänzend zur Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/1-4. – *Bibliotheca Diatomologica* 27: 1-454.
- Langton, P.H.** 1991 A key to pupal exuviae of West Palaearctic Chironomidae (inclusief update, 1995). – Privately published, Huntingdon.
- Langton, P.H. & L.C.V. Pinder** 2007 Keys to the adult male Chironomidae of Britain and Ireland. – *Freshwater Biological Association Scientific Publications* 64: 1-239.
- Langton, P.H. & H. Visser** 2003 Chironomidae exuviae. A key to pupal exuviae of the West Palaearctic Region. – *World Biodiversity Database CD-ROM Series*. ETI, Amsterdam.
- Larsen, M.N. & R. Meier** 2004 Species diversity, distribution and conservation status of Asilidae (Insecta: Diptera) in Denmark. – *Steenstrupia* 28: 177-241.
- Lastovka, P. & L. Matile** 1972 Révision des Diadocidia holartiques (Dipt. Mycetophilidae). – *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 8: 205-223.
- Laštůvka, A. & Z. Laštůvka** 1997 Nepticulidae Mitteleuropas. Ein illustrierter Begleiter (Lepidoptera). – *Konvoj, Brno*.
- Laštůvka, Z. & A. Laštůvka** 2001 The Sesiidae of Europe. – *Apollo Books, Stenstrup*.
- Lavaley, M.S.S.** 1984 Cumacea van Nederland. – *Tabelenserie van de Strandwerkgemeenschap* 26: 1-23.
- Lavaley, M.S.S.** 2000 Karakteristieke macrobenthos levensgemeenschappen van het NCP & Trendanalyse van macrobenthos diversiteit op de Oestergronden en het Friese Front (1991-1998). – *NIOZ-rapport* 2000-9. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel.
- Lawrence, J.F. & A.F. Newton Jr.** 1995 Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). – In: J. Pakaluk & S.A. Ślipiński (red.), *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii Pan, Warszawa: 779-1006.
- Leadbeater, B.S.C. & H.A. Thomsen** 2000 Order Choanoflagellida Kent, 1880. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 1: 14-38.
- Lechthaler, W. & M. Car** 2004 Simuliidae. Key to larvae and pupae from Central and Western Europe. – CD-ROM. Wolfgang Lechthaler, Vienna.
- Lechthaler, W. & W. Stockinger** 2005 Trichoptera - key to larvae from Central Europe. – *Eutaxa*, Vienna.
- Lecointre, G. & H. Le Guyader** 2006 The tree of life: a phylogenetic classification. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Lee, F.O. 2000 Phylum Granulireticulosa Lee, 1990. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 872-951.
- Lee, J.J., G.F. Leedale & P. Bradbury (red.) 2000 An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. – Lawrence, Society of Protozoologists.
- Lee, M.S.Y. & A.B. Camens 2009 Strong morphological support for the molecular evolutionary tree of placental mammals. – *Journal of Evolutionary Biology* 22: 2243-2257.
- Lee, R.E. 2008 Phycology. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Leentvaar, P. 1978 De Nederlandse kieuwpootkreeften en watervlooiën. Branchiopoda - Crustacea. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 127: 1-32.
- Leeuwen, C.G. van 1966 A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. – *Wentia* 15: 25-46.
- Leeuwen, S.J. van, M.-J. Bogaardt & F.G. Wortelboer 2008 Noordzee en Waddenzee: natuurbeleid. Achtergrond-document bij de Natuurbalans 2008. – Planbureau voor de Leefomgeving, Bilthoven.
- Leewis, R. 2002 Veldgids, flora en fauna van de zee. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Lefkovich, L.P. 1959 A revision of the European Laemophloeinae (Coleoptera: Cucujidae). – *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 111: 95-118.
- Legg, G. & R.E. Jones 1988 Pseudoscorpions (Arthropoda: Arachnida). – *Synopses of the British Fauna (N.S.)*, 40: i-vii, 1-159.
- Lehr, P.A. 1996 Robber flies of the subfamily Asilinae (Diptera, Asilidae) of the Palaearctic. – *Dal nauka, Vladivostok*: 1-184.
- Leij, F.A.A.M. de, J.M. Wipps & J.M. Lynch 1995 Traditional methods of detecting and selecting functionally important microorganisms from the soil and the rhizosphere. – In: D. Allsopp, R.R. Colwell & D.L. Hawksworth (red.), *Microbial diversity and ecosystem function*. CABI, Wallingford: 321-336.
- Lelej, A.S. & P.G. Nemkov, 1997 Phylogeny, evolution and classification of Mutillidae (Hymenoptera). – *Far Eastern Entomologist* 46: 1-24.
- Lenders, A.J.W. 1996 Dispersie van watersalamanders tijdens de voorjaarstrek. – *Natuurhistorisch Maandblad* 85: 94-100.
- Leseigneur, L. 1972 Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse. – *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 41, Supplement: 3-381.
- Leseigneur, L. 1978 *Les Hypocoelus* (Col. Eucnemidae) de la faune de France. *Systématique et distribution*. – *l'Entomologiste* 34: 105-123.
- Leseigneur, L. 1998 Familie Throscidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 15: 222-231.
- Leuven, R., H. de Nie & G. van der Velde 1988 Vistrappen en paaiplaatsen gevraagd. – *Natuur en Milieu* 12 (11): 4-8.
- Leuven, R.S.E.W., G. van der Velde, I. Baijens, J. Snijders, C. van der Zwart, H.J.R. Lenders & A. bij de Vaate 2009 The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. – *Biological Invasions* 11: 1989-2008.
- Levey, B. 2009 British Scaptiidae. – *Handbooks for the identification of British insects* 5 (18): i-iv, 1-32.
- Levine, N.D. 1972 Protozoan parasites of domestic animals and man. Second edition. – Burgess, Minneapolis, Minnesota.
- Lewin, R. 1989 Biologists disagree over bold signature of nature. – *Science* 244: 527-528.
- Lewis, J.G.E. 1984 The biology of centipedes. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Lewis, L.A. & R.M. McCourt 2004 Green algae and the origin of land plants. – *American Journal of Botany* 91: 1535-1556.
- Ley, P. De & M. Blaxter 2004 A new system for Nematoda: combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa. – *Nematology Monographs and Perspectives* 2, 633-653.
- Lieder, U. 1996 Crustacea: Cladocera: Bosminidae. – *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* 8/2-3: 1-80.
- Lienhard, C. 1998 Psocoptères Euro-Méditerranéens. – *Faune de France* 83. Fédération Française des Sociétés des Sciences Naturelles, Paris.
- Lienhard, C. 2004 Psocoptera. – *Fauna Europaea*, version 1.1. [www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org). [Geraadpleegd 19 december 2009.]
- Likovský, Z. 1974 Familie Staphylinidae. Unterfamilie Aleocharinae. Tribus Aleocharini. Gattung *Aleochara*. – *Die Käfer Mitteleuropas* 5: 293-304.
- Lillehammer, A. 1988 Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 21: 1-165.
- Lincoln, R.J. 1979 British marine Amphipoda: Gammariidae. – *British Museum (Natural History)*, London.
- Lindberg, D.R. 1988 The Patellogastropoda. Prosobranch phylogeny. – *Malacological Review, Supplement* 4: 35-63.
- Lindberg, D.R. 2008 Patellogastropoda, Neritimorpha and Cocculinioidea: the low-diversity gastropod clades. – In: W.F. Ponder & D.R. Lindberg (red.), *Phylogeny and evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley: 271-296.
- Lindberg, D.R., W.F. Ponder & G. Haszprunar 2004 The Mollusca: relationships and patterns from their first half-billion years. – In: J. Cracraft & M.J. Donoghue (red.), *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, Oxford: 252-278.
- Lindeboom, H.L., J.G. van Kessel & L. Berkenbosch 2005 Gebieden met bijzondere ecologische waarden op het Nederlands Continentaal Plat. – *Rapport RIKZ 2005.008*. Rijksinstituut voor Kust en Zee, Den Haag.
- Lindegaard, C. 1997 Diptera Chironomidae, Non-biting midges. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook*. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 265-294.
- Lindegaard, C. & E. Jónsson 1987 Abundance, population dynamics and high production of Chironomidae (Diptera) in Hjarbæk Fjord, Denmark, during a period of eutrophication. – *Entomologica Scandinavica, Supplement* 29: 293-302.
- Linden, J. van der 2000 De opmars van de wespen spin *Argiope bruennichi* in Nederland (Araneae: Araneidae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 11: 45-53.
- Lindquist, E.E. 1986 The world genera of Tarsonemiidae

- (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of family-group taxa in the Heterostigmata. – *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 2: 59-226.
- Lindquist, E.E., G.W. Krantz & D.E. Walter** 2009 Order Mesostigmata. – In: G.W. Krantz & D.E. Walter (red.), *A manual of acarology*. Third edition. Texas Tech University Press, Lubbock: 124-232.
- Linnaeus, C.** 1758 *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tiende editie. – Laurentii Salvii, Holmiae [Stockholm].
- Linne von Berg, K.-H. & M. Melkonian** 2003 *Der Kosmos-Algenführer, Die wichtigsten Süßwasser-algen im Mikroskop*. – Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- Linsenmaier, W.** 1997 *Die Goldwespen der Schweiz*. – Veröffentlichungen der Natur-Museum Luzern 9: 1-140.
- Lipscomb, D.L.** 1985 The eukaryotic kingdoms. – *Cladistics* 1: 127-140.
- Littler, M.M., D.S. Littler & B.L. Brooks** 2010 Marine macroalgal diversity assessment of Saba Bank, Netherlands Antilles. – *PLoS One* 5 (5): e10677.
- Löbl, I.** 2009 *Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Staphylinidae: Dasyserinae, Pselaphinae*. – *Folia Heyrovskyana* B 10: 1-28.
- Lock, K.** 2006 Distribution of the Belgian bristle-tails (Microcoryphia). – *Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie* 142: 123-126.
- Lock, K.** 2007 Distribution of the Belgian earwigs (Dermaptera). – *Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie* 143: 25-29.
- Lock, K.** 2009 Diplura of Belgium. – *Koninklijke Belgische Vereniging voor Entomologie* 145: 35-39.
- Lock, K., T. Adrianes & M. Stevens** 2010 Distribution and ecology of the Belgium *Campodea* species (Diplura: Campodeidae). – *European Journal of Soil Biology* 46: 62-65.
- Lock, K., W. Dekoninck & P. Grootaert** 2005 Effect of forest developmental stage on centipede communities. – *Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Entomologie* 75: 267-270.
- Lohse, G.A.** 1964 Familie Staphylinidae 1 (Micropeplinae bis Tachyporinae). – *Die Käfer Mitteleuropas* 4: 7-247.
- Lohse, G.A.** 1967a Familie Cryptophagidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 7: 110-158.
- Lohse, G.A.** 1967b Familie Cisidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 7: 280-295.
- Lohse, G.A.** 1969 Familie Anobiidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 8: 27-59.
- Lohse, G.A.** 1974a Familie Staphylinidae. Unterfamilie Hypocyphtinae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 5: 7-11.
- Lohse, G.A.** 1974b Familie Staphylinidae. Unterfamilie Aleocharinae. Tribus Deinopsini - Falagriini. – *Die Käfer Mitteleuropas* 5: 11-72.
- Lohse, G.A.** 1974c Familie Staphylinidae. Unterfamilie Aleocharinae. Tribus Schistogenini - Aleocharini (ohne *Aleochara*). – *Die Käfer Mitteleuropas* 5: 221-292.
- Lohse, G.A.** 1979a Familie Melyridae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 69-83.
- Lohse, G.A.** 1979b Familie Cleridae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 84-98.
- Lohse, G.A.** 1979c Familie Derodontidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 98-99.
- Lohse, G.A.** 1979d Familie Lymexylonidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 100-101.
- Lohse, G.A.** 1979e Familie Elateridae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 103-186.
- Lohse, G.A.** 1979f Familie Cerophytidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 186-187.
- Lohse, G.A.** 1979g Familie Eucnemidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 187-201.
- Lohse, G.A.** 1979h Familie Dascillidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 249-250.
- Lohse, G.A.** 1979i Familie Eucinetidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 264.
- Lohse, G.A.** 1979j Familie Dermestidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 304-327.
- Lohse, G.A.** 1989a Familie Histeridae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 12: 92-98.
- Lohse, G.A.** 1989b Familie Liodidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 12: 103-114.
- Lohse, G.A.** 1989c Familie Ptiliidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 12: 118-120.
- Lohse, G.A.** 1989d Familie Staphylinidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 12: 121-240.
- Lohse, G.A.** 1992a Familie Laemophloeidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 13: 137-138.
- Lohse, G.A.** 1992b Familie Aderidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 13: 184-188.
- Lohse, G.A. & W.H. Lucht (red.)** 1989, 1992, 1994 *Die Käfer Mitteleuropas*. 1., 2., 3. Supplementband. – *Die Käfer Mitteleuropas* 12-14. Goecke & Evers, Krefeld.
- Lohse, G.A. & W.H. Lucht** 1992a Familie Phalacridae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 13: 134-136.
- Lohse, G.A. & W.H. Lucht** 1992b Familie Mycetophagidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 13: 160-162.
- Lom, J. & I. Dykova** 2006 Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species. – *Folia Parasitologica* 53 :1-36.
- Lomholdt, O.** 1975-1976 *The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark*. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 4 (2 delen): 1-452.
- Loomans, A.J.M. & E.J. Scholte** 2007 *Plaaginsecten en agrobiodiversiteit*. – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 67: 241-245.
- Loon, A.J. van** 2004 *Formicidae - Mieren*. – In: T.M.J. Peeters, C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefebvre, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis, *De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata)*. *Nederlandse Fauna* 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 227-263.
- Loon, A.J. van** 2009 *Risicoanalyse van de plaagmier *Lasius neglectus**. – *European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden*.
- Loreau, M., S. Naeem & P. Inchausti** 2002 *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. – Oxford University Press, Oxford.
- Lorenz, W.** 2005 *Systematic list of the extant ground beetles of the world* Second edition. – Wolfgang Lorenz, Tutzing.

- Lucht, W. & B. Klausnitzer (red.) 1998 Die Käfer Mitteleuropas. 4. Supplementband. – Die Käfer Mitteleuropas 15. Goecke & Evers, Krefeld.
- Lücking, R., E. Rivas Plata, J.L. Chaves, L. Umana & H.J.M. Sipman 2009 How many tropical lichens are there... really? – *Bibliotheca Lichenologica* 100: 399-418.
- Luther, A. 1955 Die Dalyelliden (Turbellaria Neorhabdo-coela). Eine Monographie. – *Acta Zoologica Fennica* 87: 1-337.
- Luther, A. 1960 Die Turbellarien Ostfennoskandiens I. Acoela, Catenulida, Macrostromida, Lecithoepitheliata, Prolethophora, und Proseriata. – *Fauna Fennica* 2: 1-42.
- Luther, A. 1961 Die Turbellarien Ostfennoskandiens II. Tricladida. – *Fauna Fennica* 7: 1-155.
- Luther, A. 1962 Die Turbellarien Ostfennoskandiens III. Neorhabdo-coela 1. Dalyelloida, Typhloplanoida: Byrsophlebidae und Trigonostomidae. – *Fauna Fennica* 12: 1-69.
- Luther, A. 1963 Die Turbellarien Ostfennoskandiens IV. Neorhabdo-coela 2. Typhloplanoida: Typhloplanidae, Solenopharyngidae und Carcharodopharyngidae. – *Fauna Fennica* 16: 1-163.
- Lynn, D.H. & E.B. Small 2000 Phylum Ciliophora Doflein, 1901. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 1: 371-656.
- Maa, T.C. 1963 Genera and species of Hippoboscidae (Diptera): types, synonymy, habitats and natural groupings. – *Pacific Insects Monograph* 6: 1-186.
- Maanen, B. van 2008 Lijst van de keverfauna van De Doort (Echt, Limburg) in de periode 1968-1972. Een overzicht van de gegevens verzameld tijdens gezamenlijke excursies van C.J.M. Berger, J. Blokland, P.J. Brakman, P. Poot en A.P.J.A. Teunissen. – *Sektie Everts Info* 80-81: 21-31.
- Mabelis, A.A., A.J. van Loon & W. Dekoninck 2010 Verover de plaagmier Nederland? – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 70: 30-36.
- Macan, T.T. 1973 A key to the adults of the British Trichoptera. – *Scientific Publication* 28. Freshwater Biological Association, Ambleside.
- MacArthur, R.H. & J.H. Connell 1966 The biology of populations. – Wiley, New York.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson 1967 The theory of island biogeography. – Princeton University Press, Princeton.
- Macdonald, D. & P. Barrett 1993 *Collins field guide: Mammals of Britain & Europe*. – HarperCollins Publishers, London.
- MacGowan, I. & G.E. Rotheray 2000 New species, additions and possible deletions to British *Lonchaea* Fallén (Diptera, Lonchaeidae). – *Dipterists Digest, Second Series* 7: 37-49.
- Machatschke, J.W. 1969 Familienreihe Lamellicornia. – *Die Käfer Mitteleuropas* 8: 265-371.
- Madsen, O., M. Scally, C.J. Douady, D.J. Kao, R.W. DeBry, R. Adkins, H.M. Amrine, M.J. Stanhope, W.W. de Jong & M.S. Springer 2001 Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. – *Nature* 409: 610-614.
- Maes, N.C.M. (red.) 2006 Inheemse bomen en struiken in Nederland en Vlaanderen. Herkenning, verspreiding, geschiedenis en gebruik. – Uitgeverij Boom, Amsterdam.
- Maggs, C.A. & M.H. Hommersand 1993 *Seaweeds of the British Isles* 1, part 3A. Ceramiales. – HMSO, London.
- Magurran, A.E. 2004 *Measuring biological diversity*. – Blackwell Science, Oxford.
- Maitland, R.T. 1876 Determinatie der dieren beschreven en afgebeeld in de werken van Job. Baster en Martinus Slabber. – *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging* 2: 7-15.
- Majer, J. 1987 Tabanidae. – *Fauna Hungariae* 161: 1-425.
- Majer, J. 1997a Family Rhagionidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 433-438.
- Majer, J. 1997b Family Therevidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 519-529.
- Majer, J. 1997c European Asilidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 549-567.
- Malicky, H. 2004 *Atlas of European Trichoptera*. Second edition. – Springer, Dordrecht.
- Mallatt, J. & C.J. Winchell 2007 Ribosomal RNA genes and deuterostome phylogeny revisited: more cyclostomes, elasmobranchs, reptiles, and a brittle star. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1005-1022.
- Mallatt, J., C.W. Craig & M.J. Yoder 2009 Nearly complete rRNA genes assembled from across the metazoan animals: effects of more taxa, a structure-based alignment, and paired-sites evolutionary models on phylogeny reconstruction. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 1-17.
- Mamaev, B.M. 1989a Family Mycetobiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 402-403.
- Mamaev, B.M. 1989b Family Cecidomyiidae (Itonididae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 539-645.
- Mamaev, B.M. 1990 [New taxa of gall midges of the subfamily Porricondylinae (Diptera, Cecidomyiidae) and a key to the Palaearctic genera of Porricondylinae.] – *Acta Zoologica Bulgarica* 40: 12-28. [In Russisch.]
- Mamaev, B.M. 2001 [The tribe Holoneurini in the Palaearctic (Diptera, Cecidomyiidae).] – *All-Russian Institute of Continuous Education in Forestry* 17: 1-11. [In Russisch.]
- Manley, C. 2008 *British moths and butterflies, a photographic guide*. – A&C Black, London.
- Mann, D.G. & S.J.M. Droop 1996 Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms. – *Hydrobiologia* 336: 19-32.
- Mannheims, B. 1951-1968 Tipulidae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 3 (5) 1: 1-321.
- Manuel, R.L. 1988 *British Anthozoa (Coelenterata: Octocorallia & Hexacorallia)*. Revised edition. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 18: i-vii, 1-241.
- Margulis, L. 1981 *Symbiosis in cell evolution*. – W.H. Freeman, San Francisco.

- Margulis, L. & M.J. Chapman 2009** Kingdoms & domains: an illustrated guide to the phyla of life on earth. – Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- Margulis, L. & K.V. Schwartz 1982** Five kingdoms: an illustrated guide to the phyla of life on earth. – Freeman, New York.
- Margulis, L., J.O. Corliss, M. Melkonian & D.J. Chapman 1990** Handbook of Protoctista. The structure, cultivation, habitats and life histories of the eukaryotic microorganisms and their descendants exclusive of animals, plants and fungi. – Jones & Bartlett Publishers, Boston.
- Marshall, J.A. & E.C.M. Haes 1990** Grasshoppers and allied insects of Great Britain and Ireland. – Harley Books, Martins.
- Marshall, S.M. 1969** Protozoa, order: Tintinnida. – Fiches d'identification du zooplancton 117-127: 70 pp.
- Martens, J.M. 1978** Weberknechte, Opiliones. – Die Tierwelt Deutschlands 64: 1-465.
- Martens, K., I. Schön, Cl. Meisch & D.J. Horne 2008** Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. – Hydrobiologia 595: 185-193.
- Martin, J.H. & L.A. Mound 2007** An annotated check-list of the world's Aleyrodidae (Insecta: Hemiptera: Sternorrhyncha). – Zootaxa 1492: 1-84.
- Martin, J.H., D. Mifsud & C. Rapisarda 2000** The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of Europe and the Mediterranean Basin. – Bulletin of Entomological Research 90: 407-448.
- Martin, J.W. & G.E. Davis 2001** An updated classification of the recent Crustacea. – Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 39: i-x, 1-124.
- Martin, P. & R. Gerecke 2009** Diptera as host for water mite larvae - an interesting relationship with many open questions. – Lauterbornia 68: 95-103.
- Martin, P., E. Martinez-Ansemil, A. Pinder, T. Timm & M.J. Wetzel 2008** Global diversity of oligochaetous clitellates ('Oligochaeta'; Clitellata) in freshwater. – Hydrobiologia 595: 117-127.
- Masner, L. & L. Huggert 1989** World review and keys to genera of the subfamily Inostemmatinae with reassignment of the taxa to the Platygastriinae and Sceliotrachelinae (Hymenoptera: Platygastriidae). – Memoirs of the Entomological Society of Canada 147: 1-214.
- Masner, L. 1980** Key to the genera of Scelionidae of the Holarctic region, with descriptions of new genera and species (Hymenoptera, Proctotrupoidea). – Memoirs of the entomological Society of Canada 113: 1-54.
- Massard J.A. & G. Geimer 2008** Global diversity of bryozoans (Bryozoa or Ectoprocta) in freshwater: an update. – Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois 109: 139-148.
- Mathis, W.N. 1982** Canacidae of Israel, with a review of the Palearctic species of the genus *Canace* Haliday (Diptera). – Entomologica Scandinavica 13: 57-66.
- Mathis, W.N. 1998** Family Canacidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 251-257.
- Mathis, W.N. & A. Freidberg 1982** New beach flies of the genus *Xanthocanace* Hendel, with a review of the species from the western Palearctic (Diptera: Canacidae). – Memoirs of the Entomological Society of Washington 10: 97-104.
- Mathis, W.N. & L. Papp 1998** Family Periscelididae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 285-294.
- Mathis, W.N. & T. Zatwarnicki 1998** Family Ephydriidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 537-570.
- Matile, L. 1990** Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea). – Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Zoologie 148: 1-682.
- Matthes, D., W. Guhl, W. & G. Haider 1988** Suctoria und Urceolariidae (Peritricha). – Protozoenfauna 7 (1): 1-309
- Mauchline, J. 1984** Euphausiid, stomatopod and leptostracan crustaceans. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 30: i-vii, 1-91.
- Mauss, V. & R. Treiber 2004** Bestimmungsschlüssel für die Faltenwespen (Hymenoptera: Masarinae, Polistinae, Vespinae) der Bundesrepublik Deutschland. – Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.
- May, R.M. 1988** How many species are there on earth? – Science 241: 1441-1449.
- McAlpine, D.K. 1998a** Family Platystomatidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 193-199.
- McAlpine, D.K. 1998b** Family Coelopidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 335-340.
- McAlpine, D.K. 1998c** Family Helcomyzidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 341-344.
- McAlpine, D.K. 1998d** Family Heterocheilidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 345-347.
- McAlpine, D.K. & A.I. Shatalkin 1998** Family Pseudopomyzidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 155-163.
- McAlpine, J.F. 1964** Descriptions of new Lonchaeidae (Diptera). I & II. – Canadian Entomologist 96: 661-700, 701-757.
- McAlpine, J.F. 1975** Identities of lance flies (Diptera: Lonchaeidae) described by de Meijere, with notes on related species. – Canadian Entomologist 107: 989-1007.
- McAlpine, J.F. 1977** A revised classification of the Piophilidae, including 'Neottiophilidae' and 'Thyreophoridae' (Diptera: Schizophora). – Memoirs of the Entomological Society of Canada 103: 2 + 1-66.
- McAlpine, J.F. 1981** *Morgea freidbergi* new species, a living sister-species of the fossil *M. mcAlpinei*, and a key to the world genera of Pallopteridae. – Canadian Entomologist 113: 81-91.
- McAlpine, J.F. & G.C. Steyskal 1982** A revision of *Neosilba* McAlpine with a key to the world genera of Lonchaeidae (Diptera). – Canadian Entomologist 114: 105-137.
- McClintock Turbeville, J., K.G. Field & R.A. Rafl 1992** Phylogenetic position of Phylum Nemertini, inferred from 18S rRNA sequences: molecular data as a test of morpho-

- logical character homology. – *Molecular Biology and Evolution* 9: 235-249.
- McIntyre, A.D. 1962** The class Kinorhyncha (Echinoderida) in British waters. – *Journal Marine Biological Association U.K.* 42: 503-509.
- McKenna, S.A. & P. Etnoyer 2010** Rapid assessment of stony coral richness and condition on Saba Bank, Netherlands Antilles. – *PLoS One* 5 (5): e10749.
- McLean, I.F.G. 1998a** Family Chamaemyiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 3. Science Herald, Budapest: 415-423.
- McLean, I.F.G. 1998b** *Leucopis psyllidiphaga* sp.n., a new species of silverfly (Diptera, Chamaemyiidae) from Britain. – *Dipterists Digest* 5: 49-54.
- Medvedev, G.S. (red.) 1986** [Keys to the insects of the European part of the USSR. 3, Hymenoptera, 4.] – Academy of Sciences of the USSR, Institute of Zoology, Leningrad. (2 delen) [In Russisch.]
- Medvedev, G.S. (red.) 1988** Keys to the insects of the European part of the USSR. 3, Hymenoptera, 2. – E.J. Brill, Leiden. [Engelse vertaling van Russische editie 1978.]
- Medvedev, G.S. (red.) 1994** Keys to the insects of the European part of the USSR. 3, Hymenoptera, 6. Symphyta. – E.J. Brill, Leiden. [Engelse vertaling van Russische editie.]
- Mees, J., O. Cattrijsse & O. Hamerlynck 1993** Distribution and abundance of shallow-water hyperbenthic mysids (Crustacea, Mysidacea) and euphausiids (Crustacea, Euphausiacea) in the Voordelta and the Westerschelde, southwest Netherlands. – *Cahiers de Biologie Marine* 34: 165-186.
- Megen, H. van, S. van den Elsen, M. Holterman, G. Karsen, P. Mooyman, T. Bongers, O. Holovachov, J. Bakker & J. Helder 2009** A phylogenetic tree of nematodes based on about 1200 full-length small subunit ribosomal DNA sequences. – *Nematology* 11: 927-950.
- Meier, R. & A.C. Pont, A.C. 2000** Family Sepsidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 4. Science Herald, Budapest: 367-386.
- Meijden, R. van der & J.E.M. Gillis 1995** De samenstelling van Nederlandse flora gerelateerd aan de kans op uitsterven (verdwijnen) van plantesoorten in de 20e eeuw. – In: E.J. van Nieuwerkerken & A.J. van Loon (red.), *Biodiversiteit in Nederland*. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden: 29-42.
- Meijden, R. van der 2005** Heukels' flora van Nederland. 23e druk. – Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Meijden, R. van der 2007** Heukels' interactieve flora van Nederland. – DVD-ROM. ETI BioInformatics, Amsterdam.
- Meijden, R. van der 2010** Flora NL - Heukels' interactieve flora van Nederland. – ETI BioInformatics, Amsterdam. [applicaties voor iPod, iPad e.d.]
- Meijden, R. van der, B. Odé, C.L.G. Groen, F.J. Witte & D. Bal 2000** Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. – *Gorteria* 26: 85-208.
- Meijere, J.C.H. de 1906** Die Lonchopteren des palaearktischen Gebietes. – *Tijdschrift voor Entomologie* 49: 44-98.
- Meinander, M 1972** A revision of the family Coniopterygidae (Planipennia). – *Acta zoologica Fennica* 136:1-357.
- Meisch, Cl. 2000** Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe. – *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* 8/3: 1-522.
- Meisch, Cl., K. Wouters & K. Martens 1990** Liste annotée des ostracodes actuels non-marine trouvés en France (Crustacea, Ostracoda). – *Travaux scientifiques du Musée national d'Histoire naturelle de Luxembourg* 15: 1-62.
- Meisterfeld, R. 2000a** Order Arcellinida. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 826-860.
- Meisterfeld, R. 2000b** Testate amoebae with filipodia. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1054-1084.
- Meland, K. 2002** Mysidacea: Families, subfamilies and tribes. Version 1: 2 October 2000. – <http://crustacea.net>. [Geraadpleegd 13 februari 2010.]
- Melika, G. 2006** Gall wasps of Ukraine, Cynipidae. – *Vestnik zoologii, Supplement* 21 (1-2): 1-300, 301-644.
- Mendes, L.F. 2002** Taxonomy of Zygentoma and Microcoryphia: historical overview, present status and goals for the new millennium. – *Pedobiologia* 46: 225-233.
- Mendoza, L., J.W. Taylor & L. Ajello 2002** The class Mesomycetozoa: a heterogeneous group of microorganisms at the animal-fungal boundary. – *Annual Review of Microbiology* 56: 315-344.
- Menken, S.B.J., J.J. Boomsma & E.J. van Nieuwerkerken 2009** Large-scale evolutionary patterns of host plant associations in the Lepidoptera. – *Evolution* 64: 1-22.
- Mensink, B.P., C.C. ten Hallers-Tjabbes, J. Kralt, I.L. Freriks & J.P. Boon 1996** Assessment of imposex in the common whelk, *Buccinum undatum* (L.) from the Eastern Scheldt, the Netherlands. – *Marine Environmental Research* 41: 315-325.
- Menzel, F. 2000** Die Trauermücken-Fauna der Bundesrepublik Deutschland. – *Beiträge zur Entomologie* 50: 317-355.
- Menzel, F. & W. Mohrig 1997** Family Sciaridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 51-69.
- Menzel, F. & W. Mohrig 2000** Revision der paläarktischen Trauermücken (Diptera, Sciaridae). – *Studia Dipterologica, Supplement* 9 (1999): 3-761.
- Menzel, F., J.E. Smith & P.J. Chandler 2006** The sciarid fauna of the British Isles (Diptera: Sciaridae) including the descriptions of six new species. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 46: 1-147.
- Merz, B. 1994** Diptera, Tephritidae. – *Insecta Helvetica* 10: 1-186.
- Merz, B. 1996a** Systematik und Faunistik der Gattung *Herina* (Diptera, Otitidae) der Schweiz. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 69: 329-344.
- Merz, B. 1996b** Die Piophilidae (Diptera) der Schweiz mit Beschreibung einer neuen Art. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 69: 345-360.
- Merz, B. 1996c** Zur Faunistik der Pyrgotidae, Platystomatidae und Ulidiidae (= Otitidae) (Diptera, Tephritoidea) der Schweiz mit spezieller Berücksichtigung von *Orites* Latreille. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 69: 405-416.

- Merz, B. 1996d** Die Asteiidae (Diptera) der Schweiz. – *Revue Suisse de Zoologie* 103: 893-904.
- Merz, B. 1997** Die Micropezidae (Diptera) der Schweiz. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 70: 93-100.
- Merz, B. 1998a** Die Megamerinidae, Strongylophthalmyiidae, Pseudopomyzidae, Chyromyidae und Camillidae der Schweiz (Diptera, Acalyptrata). – *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* 47: 130-138.
- Merz, B. 1998b** Family Pallopteridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3*. Science Herald, Budapest: 201-210.
- Merz, B. 2002** Einführung in die Familie Lauxaniidae (Diptera, Acalyptrata) mit Angaben zur Fauna der Schweiz. – *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* 52: 29-128.
- Mesnil, L.P. 1944-1975** Larvaevorinae (Tachininae). – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 10 (1-3) 64g: 1-1435.
- Mesnil, L.P. 1980** Dexiinae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 9 (64f): 1-52.
- Metzger, R. 1960** Die Kamelhalsfliegen (Neuroptera, Raphidiidae). – *Die Neue Brehm-Bücherei* 254: 1-47.
- Meuffels, H. 2001** Tabel tot de in Nederland voorkomende genera van de familie Dolichopodidae (Diptera). – *Vliegenmepper* 10 (2): 3-15.
- Meyer, E. & U. Scheller 1992** Abundance and species composition of Pauropoda in forest soils of western Austria (Voralberg, Tirol). – *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplement* 10: 431-439.
- Meyer, M. De 1989** The West-Palaearctic species of the pipunculid genera *Cephalops* and *Beckerias* (Diptera): classification, phylogeny and geographical distribution. – *Journal of Natural History* 23: 725-765.
- Michael, E., B. Hennig & H. Kreisel 1985** *Handbuch für Pilzfreunde* 4. – Gustav Fischer, Jena.
- Michelbacher, A.E. 1942** A synopsis of the genus *Scutigerebella*. – *Annals of the Entomological Society of America* 35: 267-288.
- Michelbacher, A.E., 1983** The biology of the garden centipede, *Scutigerebella immaculata*. – *Hilgardia* 11: 55-148.
- Michelsen, V. 1999** Wood gnats of the genus *Sylvicola* (Diptera, Anisopodidae): taxonomic status, family assignment, and review of nominal species described by J.C. Fabricius. – *Tijdschrift voor Entomologie* 142: 69-75.
- Michener, C.D. 2007** *The bees of the world*. – The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Miedema, E. 1987** Survey of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) in orchards and surrounding vegetation of northwestern Europe, especially in the Netherlands. Keys, descriptions and figures. – *Netherlands Journal of Plant Pathology* 93, supplement 2: 1-64.
- Mihályi, F. 1976** Contributions to the knowledge of the genus *Pollenia* R.-D. (Diptera: Calliphoridae). – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 22: 327-333.
- Mihályi, F. 1977** A new key for Hungarian *Lucilia* species (Diptera, Calliphoridae). – *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici Pars Zoologica* 69: 181-184.
- Mihályi, F. 1979** Calliphoridae – Sarcophagidae. – *Fauna Hungariae* 135: 1-152.
- Mihályi, F. 1986** Tachinidae – Rhinophoridae. – *Fauna Hungariae* 161: 1-425.
- Mihályi, F. 1994** Die Tachiniden Ungarns und des Karpathenbeckens. – Translated from Hungarian by the author; originally published in *Fauna Hungariae* 15: 1-425.
- Mikola, J., R.D. Bardgett & K. Hedlund 2002** Biodiversity, ecosystem functioning, and soil decomposer food webs. – In: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (red.), *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford: 169-180.
- Mikolajczyk, W. 1977** Bibionidae. – *Klucze do Oznaczenia owadów Polski* 96: 1-20.
- Milieu en Natuurplanbureau 2005** Effecten van klimaatverandering in Nederland. – Milieu en Natuurplanbureau, Bilthoven.
- Millar, R.H. 1970** British ascidians. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 1: 1-92.
- Minár, J. 2000a** Family Culicidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4*. Science Herald, Budapest: 93-111.
- Minár, J. 2000b** Family Gasterophilidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4*. Science Herald, Budapest: 455-466.
- Minár, J. 2000c** Family Oestridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4*. Science Herald, Budapest: 467-478.
- Minár, J. 2000d** Family Hypodermatidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4*. Science Herald, Budapest: 479-494.
- Minelli, A. 2009** *Perspectives in animal phylogeny and evolution*. – Oxford University Press, Oxford.
- Minge, M., J. Silberman, R. Orr, T. Cavalier-Smith, K. Shalchian-Tabrizi, F. Burki, A. Skjaeveland & K. Jakobsen 2009** Evolutionary position of breviate amoebae and the primary eukaryote divergence. – *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 276: 597-604.
- Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij [LNV] 1990** Regeringsbeslissing Natuurbeleidsplan. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij [LNV] 2000** *Natuur voor mensen, mensen voor natuur: nota natuur, bos en landschap in de 21e eeuw*. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij [LNV] 2002** *Bronnen van ons bestaan: behoud en duurzaamheid van genetische diversiteit*. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij [LNV] 2003** *Internationaal beleidsprogramma biodiversiteit 2002-2006*. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2004** *Ruimte voor een zilte oogst: naar een omslag in de Nederlandse schelpdiercultuur*. Beleidsbesluit schelpdiervisserij 2005-2020. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2006** *Natura 2000 doelendocument*. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2008a** *Biodiversiteit werkt: voor natuur, voor*



- mensen, voor altijd: beleidsprogramma biodiversiteit 2008-2011. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2008b** Groot project Ecologische Hoofdstructuur: tweede voortgangsrapportage; rapportagejaar 2008 – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2009a** Nota duurzaam voedsel: naar een duurzame consumptie en productie van ons voedsel. – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2009b** Beleid mosselzaadinvanginstallaties (MZI's) periode 2010 t/m 2013). – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2009c** Eindrapportage Nulmeting op Kaart (NOK), november 2009 – Ministerie van LNV, Den Haag.
- Ministerie van Verkeer en Waterstaat [v&w] 2009** MIRT-projectenboek 2009. – Ministerie van vw, Den Haag.
- Ministerie van Verkeer en Waterstaat [v&w] 2010** MIRT-projectenboek 2010. – Den Haag.
- Ministerie van Verkeer en Waterstaat [v&w], Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] & Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer [vrom] 2004** Meerjarenprogramma Ontsnippering. – Ministerie van vw, LNV & vrom, Den Haag.
- Ministerie van Verkeer en Waterstaat [v&w] & Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer [vrom] 2004** Nota mobiliteit: naar een betrouwbare en voorspelbare bereikbaarheid. – Ministerie van vw & vrom, Den Haag.
- Ministerie van Verkeer en Waterstaat [v&w], Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer [vrom] en Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit [LNV] 2009** Nationaal Waterplan. – Ministerie van vw, vrom & LNV, Den Haag.
- Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer [vrom] 2001** Een wereld en een wil: werken aan duurzaamheid; Nationaal Milieubeleidsplan 4. – Ministerie van vrom, Den Haag.
- Minks, A.K. & P. Harrewijn (red.) 1987** Aphids - their biology, natural enemies and control. – In: W. Helle (red.), World crop pests, Volume 2A. – Elsevier, Amsterdam.
- Mitchell, A., C. Mitter & J.C. Regier 2006** Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae): evidence from two protein-coding nuclear genes. – Systematic Entomology 31: 21-46.
- Möhn, E. 1966-1971** Cecidomyiidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 2 (2) 6: 1-248.
- Mohr, K.H. 1966** Familie: Chrysomelidae. – Die Käfer Mitteleuropas 9: 95-297.
- Mohrig, W. 1969** Die Culiciden Deutschlands. Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie der einheimischen Stechmücken. – Parasitologische Schriftenreihe 18: 1-260.
- Mol, A. 2002-2003** Overzicht van de families en genera van de Nederlandse bladwespen (Hymenoptera: Symphyta), deel I, II, en III. – Nieuwsbrief sectie Hymenoptera van de NEV, Bzzz 15 (2002): 9-26, 16 (2002): 45-60 & 18 (2003): 31-43.
- Mol, A.W.M. 1982** *Sialis nigripes* Pictet in Nederland (Megaloptera: Sialidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 42: 177-179.
- Mol, A.W.M. 1984** Limnofauna Neerlandica. Een lijst van meercellige ongewervelde dieren aangetroffen in binnenwateren van Nederland. – Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland 15: 1-124.
- Mol, A.W.M. 1985a** Een overzicht van de Nederlandse herten (Ephemeroptera). – Entomologische Berichten, Amsterdam 45: 105-111, 128-135.
- Mol, A.W.M. 1985b** Hydrobiologische districten in Nederland. – Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Mol, A.W.M. 1986** Decrease of insects of running waters in the Netherlands, caused by human impact. – Proceedings 3rd European Congress of Entomology: 111-114.
- Moller Pillot, H.K.M. 2009a** A key to the larvae of the aquatic Chironomidae of the north-west European lowland. Provisional translation of De larven der Nederlandse Chironomidae (Moller Pillot, H.K.M., 1984) (Second edition). – Privé-uitgave, Tilburg.
- Moller Pillot, H.K.M. 2009b** Chironomidae larvae. Biology and ecology of the Chironomini. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Moller Pillot, H.K.M. & P. Beuk 2002** Family Chironomidae. – In: P.L.Th. Beuk (red.), Checklist of the Diptera of the Netherlands. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 109-128.
- Moller Pillot, H.K.M. & R.F.M. Buskens 1990** De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera). Autoökologie en verspreiding. – Nederlandse Faunistische Mededelingen 10: 1-87.
- Monaghan, M.T., M. Balke, T.R. Gregory & A.P. Vogler 2005** DNA-based species delineation in tropical beetles using mitochondrial and nuclear markers. – Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences 360: 1925-1933.
- Monteiro, A.S., B. Okamura & P.W.H. Holland 2002** Orphan worm finds a home: *Buddenbrockia* is a myxozoan. – Molecular Biology and Evolution 19: 968-971.
- Moog, O. (red.) 1995** Fauna aquatica Austriaca. Katalog zur autökologischen Einstufung aquatischer Organismen Österreichs. – Bundesministerium Land- und Forstwirtschaft, Wien.
- Moore, R.B., Obornik, M., Janouskovec, J., Chrudimsky, T., Vancova, M., Green, D.H., Wright, S.W., Davies, N.W., Bolch, C.J.S., Heimann, K., Slapeta, J., Hoegh-Guldberg, O., Logsdon, J.M. & D.A. Carter, 2008** A photosynthetic alveolate closely related to apicomplexan parasites. – Nature 451: 959-963.
- Moorsel, G.W.N.M. van 1993** Long-term recovery of geomorphology and population development of large mollusks after gravel extraction at the Klaverbank (North Sea). – Bureau Waardenburg, Culemborg.
- Moorsel, G.W.N.M. van 1994** The Klaverbank (North Sea), Geomorphology, macrobenthic ecology and the effect of gravel extraction. – Bureau Waardenburg, Culemborg.
- Moorsel, G.W.N.M. van 2003** Ecologie van de Klaverbank. Biota survey 2002. – Rapport Ecosub, Doorn.
- Moorsel, G.W.N.M. van & H.W. Waardenburg 1991** Short-term recovery of geomorphology and macrobenthos of the Klaverbank (North Sea) after gravel extraction. – Bureau Waardenburg, Culemborg.

- Moraal, L.G., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, H. Siepel, M.J. Schelhaas & G.F.P. Martakis 2004** Verschuivingen van insectenplagen bij bomen sinds 1946 in relatie met klimaatverandering. – Alterra-rapport 856. Alterra, Wageningen.
- Moraes, G.J., J.A. de McMurtry, H.A. Denmark & C.B. Campos 2004** A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. – *Zootaxa* 434: 1-494.
- Morgan, C.I. & P.E. King 1976** British Tardigrades. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 9: 1-133.
- Morgan, D. 1984** Cuckoo-wasps. Hymenoptera, Chrysididae. – Handbooks for the identification of British insects 6 (5): 1-37.
- Morge, G. 1959-1962** Monographie der Palaearktischen Lonchaeidae. – Beiträge zur Entomologie, 9: 1-92, 323-371, 909-945; 12: 381-434.
- Morge, G. 1963** Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete, 1, Die Lonchaeidae. – Naturkundliche Jahrbücher der Stadt Linz 9: 123-312.
- Morge, G. 1967** Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete, 2, Die Pallopteridae. – Naturkundliche Jahrbücher der Stadt Linz 13: 141-212.
- Morge, G. 1974** Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete, 3. – Naturkundliche Jahrbücher der Stadt Linz 1973: 11-88.
- Morris, M.G. 1971** Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. – *Journal of Applied Ecology* 8: 37-52.
- Morse, J.C. (red.) 2009** Trichoptera world checklist. – <http://entweb.clemson.edu/database/trichopt/index.htm>. [Geraadpleegd 24 november 2009.]
- Mosely, M.E. 1939** The British caddis flies (Trichoptera): a collector's handbook. – Routledge, London.
- Moulet, P. 1995** Hémiptères Coreoidea (Coreidae, Rhopalidae, Alydidae), Pyrrhocoridae, Stenocephalidae euro-méditerranéens. – *Faune de France* 81: 1-336.
- Mound, L.A. & D.C. Morris 2007** The insect order Thysanoptera: classification versus systematics. – *Zootaxa* 1668: 395-411.
- Mound, L.A., G.D. Morison, B.R. Pitkin & J.M. Palmer 1976** Thysanoptera. – Handbooks for the identification of British Insects 1 (11): 1-79.
- Muche, W.H. 1967-1970** Die Blattwespen Deutschlands (Hymenoptera, Tenthredinidae) 1. – Entomologische Abhandlungen und Berichte aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden 36, Supplement: 1-236.
- Mueller, G.M., G.F. Bills & M.S. Foster (red.) 2004** Biodiversity of Fungi - Inventory and monitoring methods. – Elsevier, Amsterdam.
- Muilwijk, J. & R. Felix 2004** Wijzigingen in de naamlijst van de Nederlandse loopkevers en enkele opmerkingen over recent gepubliceerde verspreidingsgegevens. – Entomologische Berichten, Amsterdam 64: 122-128.
- Muilwijk, J. & R. Felix 2010** Carabidae. – In: O. Vorst (red.), *Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera)*. Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 40-52.
- Munari, L. 1998** Family Tethinidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 3. Science Herald, Budapest: 243-250.
- Munari, L. & B. Merz 2002** Contribution to the knowledge of the fauna and taxonomy of Mediterranean beach flies (Diptera, Tethinidae). – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 76: 221-233.
- Muona, J. 2002** *Trixagus leseigneuri* n. sp. (Coleoptera, Throscidae). – Bulletin de la Société Entomologique de France 107: 187-190.
- Murphy, P.W. & A.N. Balla 1973** The bionomics of *Humerobates rostromellatus* Grandjean (Cryptostigmata - Ceratozetidae) on fruit trees. – In: D.A. Griffiths & C.E. Bowman (red.), *Acarology* VI, volume 2. Ellis Horwood, Chichester: 97-104.
- Murphy, W.J., E. Eizirik, S.J. O'Brien, O. Madsen, M. Scally, C.J. Douady, E. Teeling, O.A. Ryder, M.J. Stanhope, W.W. de Jong & M.S. Springer 2001a** Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. – *Science* 294: 2348-2351.
- Murphy, W.J., E. Eizirik, W.E. Johnson, Y.P. Zhang, O.A. Ryder & S.J. O'Brien 2001b** Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. – *Nature* 409: 614-618.
- Murray, J.W. 1971** An atlas of British recent foraminiferids. – Heinemann, London.
- Murray, J.W. 1979** British nearshore foraminiferids. – Synopses of the British Fauna (N.S.), 16: i-vii, 1-68.
- Murray, J.W. 2007** Biodiversity of living benthic foraminifera: how many species are there? – *Marine Micropaleontology* 64: 163-176.
- Mutanen, M., N. Wahlberg & L. Kaila 2010** Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. – *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 277: 2839-2848.
- Muus, T.S.T. & S.C. Corver 2008** *Microlepidoptera.nl*, de kleinere vlinders van Nederland, 1.0. – [www.microlepidoptera.nl/index.php](http://www.microlepidoptera.nl/index.php). [Geraadpleegd 10 februari 2010.]
- NABU, Landesverband Brandenburg 1995** Heimische Froschlurche. Rufe zur Paarungszeit. – Natur und Text, Rangsdorf.
- Nagatomi, A. & R. Rozkosny 1997a** Family Xylomyiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 369-378.
- Nagatomi, A. & R. Rozkosny 1997b** Family Xylophagiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 413-420.
- Nagatomi, A. 1984** Notes on Athericidae (Diptera). – *Memoirs of the Kagoshima University Research Centre for the South Pacific* 5: 87-106.
- Nanelli, R., T. Turchetti & G. Maresi 1998** Corticolous mites (Acari) as potential vectors of *Cryphonectria parasitica* (Murr.) Barr hypovirulent strains. – *International Journal of Acarology* 24: 237-244.
- Nannenga-Bremekamp, N.E. 1979** De Nederlandse myxomyceten. Tweede oplage met aanvullingen. – *Natuurhistorische Bibliotheek KNNV* 18: 1-460.
- Nannenga-Bremekamp, N.E. 1983** De Nederlandse myxomyceten. Tweede 'Aanvulling'. – *Natuurhistorische Bibliotheek KNNV* 18: 462-506.

- Nartshuk, E.P. 1987 [Grassflies (Diptera: Chloropidae), their system, evolution and association with plants.] – Nauka, Leningrad: 1-279. [In Russisch.]
- Nartshuk, E.P. 1989a Family Rhagionidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 683-696.
- Nartshuk, E.P. 1989b Family Xylophagidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 698-700.
- Nartshuk, E.P. 1989c Family Stratiomyidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 701-738.
- Nartshuk, E.P. 1989d Family Acroceridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 773-777.
- Nartshuk, E.P. 1989e Family Scenopinidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 838-842.
- Nartshuk, E.P. 1989f Family Sphaeroceridae (Borboridae, Cypselidae). – In: Bei-Bienko, G.Y. & Steyskal, G.C. (red.), Keys to the insects of the European Part of the USSR. Volume v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 559-590.
- Nartshuk, E.P. 1989g Family Ephydriidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 605-646.
- Nartshuk, E.P. 1997 Family Acroceridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 469-485.
- Nartshuk, E.P., E.S. Smirnov & L.I. Fedoseeva 1989 Family Chloropidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 667-731.
- Nat, E., J. Bruinsma, J. Simons, & J.C. van Raam 2006 Standaardlijst der Nederlandse Characeae. Nieuwsbrief Kranswieren 10 (16): 29.
- Natuurmonumenten 1993 Het beheer van de terreinen van de vereniging Natuurmonumenten. Hoofdlijnen met toelichting. – Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Natuurmonumenten 1996 Uitwerking Doelstellingennota terreinbeheer. – Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Natuurmonumenten 1997 Nota soortgerichte maatregelen. – Natuurmonumenten, 's-Graveland.
- Naylor, E. 1972 British marine isopods. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 3: 1-86.
- Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie 2002 De Nederlandse libellen (Odonata). – Nederlandse Fauna 4. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Negrobov, O.P. & A.A. Stackelberg 1989 Family Dolichopodidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 1026-1152.
- Nentwig W., A. Hänggi, C. Kropf & T. Blick 2003 Spinnen Mitteleuropas / Central European Spiders - an internet identification key (version 8.12.2003). – www.araneae.unibe.ch.
- Neresheimer, E. 1933 Mesozoa. – Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 2 h: 1-10.
- Nesemann, H. 1994 Die Krebssegel im Gebiet der Oberen Donau (Österreich, Deutschland) mit Bestimmungsschlüssel zu den europäischen Arten (Clitellata, Branchiobdellida). – Lauterbornia 19: 79-93.
- Nesemann, H. 1997 Egel und Krebssegel Österreichs. – Sonderheft der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft, Rankweil.
- Nesemann, H. & E. Neubert 1999 Annelida, Clitellata: Branchiobdellida, Acanthobdellae, Hirudinea. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 6/2: 1-178.
- Nesis, K.N. 1987 Cephalopods of the world. – T.F.H. Publications Inc., Neptune City.
- New, T.R. 1995 An introduction to invertebrate conservation biology. – Oxford University Press, Oxford.
- New, T.R. 2005 Psocids. Psocoptera (booklice and barklice). – Handbooks for the identification of British insects 1 (7): 1-102.
- New, T.R. & C. Lienhard 2007 The Psocoptera of tropical South-east Asia. – Fauna Malesiana Handbooks 6.
- Newton, L. 1931 A handbook of the British seaweeds. – British Museum (Natural History), London.
- Nickol, B.B., E. Helle & E.T. Valtonen 2002 *Corynosoma magdaleni* in gray seals from the Gulf of Bothnia, with emended descriptions of *Corynosoma strumosum* and *Corynosoma magdaleni*. – Journal of Parasitology 88: 1222-1229.
- Nie, H.W. de 1997 Atlas van de Nederlandse zoetwatervissen. Tweede herziene druk. – Stichting Atlas Verspreiding Nederlandse Zoetwatervissen/Media Publishing, Doetinchem.
- Nie, H.W. de & G. van Ommering 1998 Bedreigde en kwetsbare zoetwatervissen in Nederland: Toelichting op de Rode Lijst. – Rapport IKC Natuurbeheer 33. IKC Natuurbeheer, Wageningen.
- Nielsen, L. 1989 Entoprocts. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 41: i-vii, 1-131.
- Niesiolowski, S. 1992 Empididae Aquatica. – Fauna Polski 14: 1-129.
- Nieukerken, E. J. van 1979 Faunistische notities over enkele soorten van het genus *Hydroporus* Clairville in Nederland (Coleoptera: Dytiscidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 39: 116-120.
- Nieukerken, E.J. van & A.J. van Loon (red.) 1995 Biodiversiteit in Nederland. – Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden.
- Nieuwenhuijsen, H. 2005 Determinatietabel voor de Nederlandse spinnendoders (Hymenoptera: Pompilidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 22: 27-90; 23: 128 (2005, errata).
- Nieuwenhuijsen, H. 2007 Determinatietabel voor de Nederlandse *Anthophora*-soorten. – Nieuwsbrief sectie Hymenoptera van de NEV, Bzzz 26: 73-76.
- Nieuwenhuijsen, H. 2008 De spinnendoders van Nederland (Hymenoptera: Pompilidae). – Jeugdbondsuitgeverij, 's Graveland.

- Nieuwenhuijsen, H. & I. Raemakers 2009 Tabel voor de bijen van het genus *Hylaeus* in Nederland. – Nieuwsbrief sectie Hymenoptera van de NEV, Bzzz 29: 28-36.
- Nijssen, H. & S.J. de Groot 1987 De vissen van Nederland. – Natuurhistorische Bibliotheek KNNV 43: 1-223.
- Nijveldt, W. 1969 Gall midges of economic importance 8. Gall midges miscellaneous. – Crosby Lockwood & Son, London.
- Nikolaev, S.I., C. Berney, J.F. Fahrni, I. Bolivar, S. Polet, A.P. Mylnikov, V.V. Aleshin, N.B. Petrov & J. Pawlowski 2004 The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101 (21): 8066-8071.
- Nilsson-Cantell, C.-A. 1978 Cirripedia Thoracica and Acrothoracica. – Marine Invertebrates of Scandinavia 5: 1-133.
- Nilsson, A.N. 2001 World catalogue of insects 3. Dytiscidae (Coleoptera). – Apollo Books, Stenstrup.
- Nilsson, A.N. 2003 World catalogue of Dytiscidae – corrections and additions, 1 (Coleoptera: Dytiscidae). – Koleopterologische Rundschau 73: 65-74.
- Nilsson, A.N. 2004 World catalogue of Dytiscidae – corrections and additions, 2 (Coleoptera: Dytiscidae). – Koleopterologische Rundschau 74: 1571-1574.
- Nilsson, A.N. & H. Fery 2006 World catalogue of Dytiscidae - corrections and additions, 3 (Coleoptera: Dytiscidae). – Koleopterologische Rundschau 76: 55-74.
- Nixon, G.E.J. 1957 Proctotrupoidea. Diapriidae, subfamily Belytinae. – Handbooks for the identification of British insects 8 (3diii): 1-107.
- Nixon, G.E.J. 1980 Proctotrupoidea. Diapriidae, subfamily Diapriinae. – Handbooks for the identification of British insects 8 (3di): 1-55.
- Nogrady, T. & H. Segers (red.) 2002 Rotifera 6: The Asplanchnidae, Gastropodidae, Lindiidae, Microcodinidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae. – Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 18. Backhuys Publishers, Dordrecht.
- Nokkala, S., V.G. Kuznetsova & A. Maryańska-Nadachowska 2007 First evidence of polyploidy in Psylloidea (Homoptera, Sternorrhyncha): a parthenogenetic population of *Cacopsylla myrtilli* (W. Wagner, 1947) from north-east Finland is apomictic and triploid. – Genetica 133: 2001-2005
- Nöllert, A. & C. Nöllert 2001 Amfibieëngids van Europa. – Tirion Uitgevers, Baarn.
- Nonnekens, A.C. 1961 De Coleoptera van het Amsterdamse Bos. – Entomologische Berichten, Amsterdam 21: 116-128.
- Nonnekens, A.C. 1965 De Coleoptera van het Amsterdamse Bos II. – Entomologische Berichten, Amsterdam 25: 231-233.
- Noordijk, J. & M.P. Berg 2001 De corticole fauna van platanen: I. Arachniden (Arachnida: Araneae, Pseudoscorpiones, Acari). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 15: 13-32.
- Noordijk, J. & M.P. Berg 2002 De corticole fauna van platanen: II. Insecten (Insecta: Collembola, Psocoptera, Coleoptera; Carabidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 17: 41-56.
- Noordijk, J. & P.J. van Helsdingen 2007 Spinnen (Arachnida: Araneae) op akkers – biologie en plaagbestrijding. – Entomologische Berichten, Amsterdam 67: 249-252.
- Noordijk, J., H. Wijnhoven & J.G.M. Cuppen 2007 The distribution of the invasive harvestman *Dicranopalpus ramosus* in the Netherlands (Arachnida: Opiliones). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 26: 65-68.
- Noordijk, J., R. Morssinkhof, P. Boer, A.P. Schaffers, Th. Heijerman & K.V. Sýkora 2008 How ants find each other; temporal and spatial patterns in nuptial flights. – Insectes Sociaux 55: 266-273.
- Noordijk, J., I.P. Raemakers, A.P. Schaffers & K.V. Sýkora 2009 Arthropod richness in roadside verges in the Netherlands. – Terrestrial Arthropod Reviews 2: 63-76.
- Noordijk, J., Th. de Jong & J. van Gooswilligen 2010 Verplaatsen van de beekprik binnen de Keersop. – RAVON 36, jg 12 (2): 21-26.
- Nordlander, G., Z. Liu & F. Ronquist, 1996 Phylogeny and historical biogeography of the cynipoid wasp family Ibalidae (Hymenoptera). – Systematic Entomology 21: 151-166.
- Norling, U. & G. Sahlén 1997 Odonata, dragonflies and damselflies. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 13-65.
- Norton, R.A., B.M. O'Connor & D.E. Johnston 1983 Systematic relationships of the Pediculochelidae (Acari: Acariformes). – Proceedings of the Entomological Society of Washington 85: 493-512.
- Nosek, J. 1973a The European Protura. Their taxonomy, ecology and distribution with keys for determination. – Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- Nosek, J. 1973b Three new species of Protura from Brazil. Revue Suisse de Zoologie 80: 257-265
- Notenboom, J. & K. de Boom 1990 First record of the groundwater crustaceans Bathynellacea in the Netherlands. – Beaufortia 41: 159-162.
- Notenboom-Ram, E. 1981 Verspreiding en ecologie van de Branchiopoda in Nederland. – RIN-rapport 81-14. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Novacek, M.J. 1992 Mammalian phylogeny: shaking the tree. – Nature 356: 121-125.
- Novák, V. 2007 Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Tenebrionidae. – Folia Heyrovskyana B, 8: 1-24.
- Novotny, V., Y. Basset, S.E. Miller, G.D. Weiblen, B. Bremer, L. Cizek & P. Drozd 2002 Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. – Nature 416: 841-844.
- Novozhilov, Y.K., M. Schnittler, I.V. Zemlianskaia & K.A. Fefelov 2000 Biodiversity of plasmodial slime moulds (Myxogastria): measurement and interpretation. – Protistology 1: 161-178.
- Nur, U. 1980 Evolution of unusual chromosome systems in scale insects (Coccoidea: Homoptera). – In: R.L. Blackman & M. Ashburner (red.), Royal Entomological Society of London, 10th Symposium of Insect Cytogenetics. Blackwell, Oxford: 97-117.
- Nyffeller, M. 1982 Die ökologische Bedeutung der Spinnen in Forst-Ökosystemen, eine Literaturzusammenstellung. – Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz 55: 134-137.
- Nyholm, T. 1972 Die nordeuropäischen Arten der Gattung

- Cyphon* Paykull (Coleoptera). Taxonomie, Biologie, Ökologie und Verbreitung. – *Entomologica Scandinavica*, Supplement 3: 1-100.
- Obst, M., P. Funch & G. Giribet 2005** Hidden diversity and host specificity in cycliophorans: a phylogeographic analysis along the North Atlantic and Mediterranean Sea. – *Molecular Ecology* 14: 4427-4440.
- Odé, B. 1999** Bedreigde en kwetsbare sprinkhanen en krekels (Orthoptera). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Odé, B., G.O. Keijl & G. van Ommering 1999** Bedreigde en kwetsbare sprinkhanen en krekels in Nederland. – Rapport IKC Natuurbeheer 33. IKC Natuurbeheer, Wageningen.
- Oehlke, J. 1969** Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Hymenoptera- Bestimmungstabellen bis zu den Unterfamilien. – Beiträge zur Entomologie 19: 753-801.
- Oehlke, J. & H. Wolf 1987** Beiträge zur Insekten-Fauna der DDR: Hymenoptera-Pompilidae. – Beiträge zur Entomologie 37: 279-390.
- Okamoto, N. 2009** Katablepharids. Katablepharidae. Version 28 October 2009 (under construction). – The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/Katablepharids/2413/2009.10.28>. [Geraadpleegd 19 april 2010.]
- Okamoto, N., C. Chantangsi, A. Horak, B. S. Leander & P. J. Keeling 2009** Molecular phylogeny and description of the novel katablepharid *Roombia truncata* gen. et sp. nov., and establishment of the Hacrobia taxon nov. – *PLoS One* 4: e7080.
- Olafsson, E. 1991** Taxonomic revision of western Palaearctic species of the genera *Scatella* R.D. and *Lamproscatella* Hendel, and studies on their phylogenetic positions within the subfamily Ephrydinae (Diptera, Ephrydidae). – *Entomologica Scandinavica*, Supplement 37: 1-100.
- Oldroyd, H. 1969** Diptera Brachycera Section (a) Tabanoidea and Asiloidea. – Handbooks for the identification of British insects 9 (4a): 1-132.
- Oliver, P.G. & C.J. Meechan 1993** Woodlice. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 49: 1-vi, 1-135.
- Olmi, M. 1978** Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane 2. Driopidi, Elmintidi (Coleoptera Dryopidae, Elminthidae). – Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma.
- Olmi, M. 1994** The Dryinidae and Embolemididae (Hymenoptera: Chrysidoidea) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 30: 1-98.
- Olsufyev, N.G. 1989** Family Tabanidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 739-769.
- Oosterbaan, A. 1985** Hydropoliepen (Hydroidea). – *Tabelenserie van de Strandwerkgemeenschap* 27: 1-22.
- Oosterbroek, P. 1979** The western palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803 (Diptera, Tipulidae), part 4, including a key to the species. – *Beaufortia* 29: 129-197.
- Oosterbroek, P. 2006** The European families of the Diptera. Identification, diagnosis, biology. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Oosterbroek, P. 2009a** New distributional records for Palaearctic Limoniidae and Tipulidae (Diptera: Craneflies), mainly from the collection of the Zoological Museum, Amsterdam. – In: V. Lantsov (red.), Crane flies. History, taxonomy and ecology. *Zoosymposia* 3: 179-197.
- Oosterbroek, P. 2009b, 2010** Catalogue of the craneflies of the world (Diptera, Tipuloidea: Pediciidae, Limoniidae, Cylindrotomidae, Tipulidae). – <http://ip30.eti.uva.nl/ccw>. [Geraadpleegd 6 maart 2010.]
- Oosterbroek, P. & H. de Jong 2001** New data on Tipulidae (Diptera) from the Netherlands. – *Entomologische Berichten*, Amsterdam 61: 101-114.
- Oosterbroek, P. & H. de Jong 2005** *Eginia ocypterata* (Diptera: Muscidae) in the Netherlands. – *Entomologische Berichten*, Amsterdam 65: 142-144.
- Oosterbroek, P., H. de Jong & L. Sijstermans 2005** De Europese families van muggen en vliegen (Diptera). – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Oosterbroek, P., R. Bygebjerg & T. Munk 2006** The Western Palaearctic species of Ctenophorinae (Diptera, Tipulidae); key, distribution and references. – *Entomologische Berichten*, Amsterdam 66: 138-149.
- Oppenheim, R.M.H. & A. G. Vorstman 1976** Oerdieren – Protozoa. Zuiginfusoriën – Suctorina. Tweede druk. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 21: 1-40.
- Örösi Pál, Z. 1966** Die Bienenlaus-Arten. – *Angewandte Entomologie* 7: 138-171.
- Osche, G. 1963** Die systematische Stellung und Phylogenie der Pentastomida. Embryologische und vergleichend anatomische Studien an *Reighardia sternae*. – *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 52: 487-596.
- Ossiannilsson, F. 1978** The Auchenorrhyncha (Homoptera) of Fennoscandia and Denmark 1. Introduction, infraorder Fulgoromorpha. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 7: 1-222.
- Ossiannilsson, F. 1981** The Auchenorrhyncha (Homoptera) of Fennoscandia and Denmark 2. The families Cicadidae, Cercopidae, Membracidae, and Cicadellidae (exc. Deltocephalinae). – *Fauna Entomologica Scandinavica* 7: 223-593.
- Ossiannilsson, F. 1983** The Auchenorrhyncha (Homoptera) of Fennoscandia and Denmark 3. The family Cicadellidae: Deltocephalinae, catalogue, literature and index. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 7: 594-979.
- Ossiannilsson, F. 1992** The Psylloidea (Homoptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 26: 1-347.
- Ostroverkhova, G.P. & A.A. Stackelberg 1989** Family Mycetophilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 404-487.
- Ott, F.D. 2009** Handbook of the taxonomic names associated with the non-marine Rhodophycophyta. – Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin/Stuttgart.
- Otte, D., L. Spearman & M.B.D. Stiewe 2010** Mantodea species file online. Version 1.0/3.5. <http://Mantodea.SpeciesFile.org>. [Geraadpleegd 16 april 2010.]
- Ozerov, A.L. 1986** [Review of the family Acartophthalmidae (Diptera) with description of a new species.] – *Zoologicheskii Zhurnal* 65 (5): 807-809. [In Russisch.]
- Ozerov, A.L. 1991** [On the taxonomy of flies of the subfamily Calobatinae (Diptera, Micropezidae).] – *Zoologicheskii Zhurnal* 70 (11): 63-72. [In Russisch.]

- Ozerov, A.L. 1998** Family Dryomyzidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 349-355.
- Ozerov, A.L. 2000** Family Piophilidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4. Science Herald, Budapest: 355-365.
- Ozerov, A.L. 2003** [The Sepsidae (Diptera) of Russia.] – Sbornik Trudov Zoologicheskogo Muzeja MGU 45: 1-182 [In Russisch.]
- Ozinga, W.A., J.H.J. Schaminée, R.M. Bekker, S. Bonn, P. Poschold, O. Tackenburg, J.P. Bakker & J.M. van Groenendaal 2005** Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. – *Oikos* 108: 555-561.
- Pactl, J. 1963** Thysanura, fam. Nicoletiidae. – *Genera Insectorum* 216: 1-58.
- Pactl, J. 1967** Thysanura, fam. Lepidotrichidae, Maindroniidae, Lepismatidae. – *Genera Insectorum* 218: 1-86.
- Page, F.C. 1976** An illustrated key to freshwater and soil Amoebae with notes on cultivation and ecology. – Scientific Publications of the Freshwater Biological Association 34: 1-155.
- Page, F.C. 1983** Marine Gymnamoebae. – Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge.
- Page, F.C. 1988** A new key to Freshwater and soil Gymnamoebae. – Culture collection of algae and Protozoa, Freshwater Biological Association.
- Page, F.C. & F.J. Siemensma 1991** Nackte Rhizopoda und Heliozoa. – *Protozoenfauna* 2: 1-297.
- Palissa, A. 1964** Apterygota - Urinsekten. – *Die Tierwelt Mitteleuropas* 4. Insekten 1 (1a): 1-407.
- Palm, E. 1986** Danmarks Dyreliv, Nordeuropas Pyralider (Lepidoptera: Pyralidae) - med særligt henblik på den danske fauna. – *Fauna Bøger, København*.
- Palm, E. 1989** Danmarks Dyreliv, Nordeuropas Prydvinger (Lepidoptera: Oecophoridae) - med særligt henblik på den danske fauna. – *Fauna Bøger, København*.
- Palm, T. 1948** Kortvingar. Fam. Staphylinidae. Häfte 1. Underfam. Micropeplinae, Phloeocharinae, Olisthaerinae, Proteininae, Omaliinae. – *Svensk Insektfauna* 38: 1-133.
- Palm, T. 1961** Kortvingar. Fam. Staphylinidae. Häfte 2. Underfam. Oxytelinae, Oxyporinae, Steninae, Euaesthetinae. – *Svensk Insektfauna* 48: 1-126.
- Palm, T. 1963** Kortvingar. Fam. Staphylinidae. Häfte 3. Underfam. Paederinae, Staphylininae. – *Svensk Insektfauna* 49: 1-168.
- Palm, T. 1966** Kortvingar. Fam. Staphylinidae. Häfte 4. Underfam. Habrocerinae, Trichophyinae, Tachyporinae. – *Svensk Insektfauna* 50: 1-93.
- Palm, T. 1968** Kortvingar. Fam. Staphylinidae. Häfte 5. Underfam. Aleocharinae (*Deinopsis - Trichomicra*). – *Svensk Insektfauna* 51: 1-112.
- Palm, T. 1970** Kortvingar. Fam. Staphylinidae. Häfte 6. Underfam. Aleocharinae (*Atheta*). – *Svensk Insektfauna* 52: 113-296.
- Palm, T. 1972** Kortvingar. Fam. Staphylinidae. Häfte 7. Underfam. Aleocharinae (*Aleuonota - Tinotus*). – *Svensk Insektfauna* 53: 297-467.
- Palmer, J. D., D. E. Soltis & M. W. Chase 2004** The plant tree of life: an overview and some points of view. – *American Journal of Botany* 91: 1437-1445.
- Paoletti, M.G. & M. Hassall 1999** Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as a bioindicator. – *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 157-165.
- Pape, T. 1987** The Sarcophagidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 19: 1-203.
- Pape, T. 1998a** Family Sarcophagidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 649-678.
- Pape, T. 1998b** Family Rhinophoridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 679-689.
- Pape, T., D. Bickel & R. Meier 2009** Diptera diversity. Status, challenges and tools. – E.J. Brill, Leiden.
- Papp, L. 1985** Key to the world species of Camillidae (Diptera). – *Acta Zoologica Hungarica* 31: 217-227.
- Papp, L. 1998a** The palaearctic species of *Aulacigaster* Macquart (Diptera: Aulacigastridae). – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 43: 225-234.
- Papp, L. 1998b** Family Carnidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 211-217.
- Papp, L. 1998c** Family Odiniidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 233-242.
- Papp, L. 1998d** Family Aulacigastridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 279-284.
- Papp, L. 1998e** Family Asteiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 295-303.
- Papp, L. 1998f** Family Braulidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 325-330.
- Papp, L. 1998g** Families of Heleomyzoidea. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 425-455.
- Papp, L. 1998h** Family Camillidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 531-535.
- Papp, L. 1998i** Nidomyiini, a new tribe, genus and species of Borboropsidae (Diptera), with the redefinition of the family. – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44: 297-310.
- Papp, L. & B. Darvas (red.) 1997-2000** Contributions to a manual of Palaearctic Diptera. Volume 1 (2000), General and applied dipterology; Volume 2 (1997), Nematocera and Lower Brachycera; Volume 3 (1998), Higher Brachycera; Volume 4 (2000), Appendix. – Science Herald, Budapest.
- Papp, L. & A.L. Ozerov 1998** Family Acartophthalmidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 227-232.
- Papp, L. & A.I. Shatalkin 1998** Family Lauxaniidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 383-400.
- Papp, L. & T.A. Wheeler 1998** Family Milichiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of

- Palaeartic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 315-324.
- Paps, J., J. Baguna & M. Riutort 2009** Bilaterian phylogeny: a broad sampling of 13 nuclear genes provides a new Lophotrochozoa phylogeny and supports a paraphyletic basal Acoelomorpha. – *Molecular Biology and Evolution* 26: 2397-2406.
- Pardos, F., R.P. Higgins, J. Benito 1998** Two new Echinoderes (Kinorhyncha, Cyclorhagida) from Spain, including a reevaluation of kinorhynch taxonomic characters. – *Zoologischer Anzeiger* 237: 195-208.
- Parent, O. 1938** Diptères Dolichopodidae. – *Faune de France* 72: 1-720.
- Pasini, M. & U. Ferrarese 1998** I Chironomidi delle risaie dell'Italia Nord-orientale: chiavi per il riconoscimento di larve, pupae e adulti. – *Bollettino di Zoologia Agraria e Bachicoltura, Serie II*, 30: 79-113.
- Patterson, D.J. 2000** Residual heterotrophic Stramenopiles. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 751-754.
- Patterson, D.J. & S. Hedley 1992** Free-living freshwater Protozoa. A colour guide. – Wolfe Publishing Ltd, London.
- Patterson, D.J., A. Rogerson & N. Vørs 2000a** Class Heterolobosea. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1104-1111.
- Patterson, D.J., N. Vørs, A.G.B. Simpson & C. O'Kelly 2000b** Residual free/living and predatory heterotrophic flagellates. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1302-1328.
- Paulus, H.F. 1979a** Familie Nosodendridae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 327-328.
- Paulus, H.F. 1979b** Familie Byrrhidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 6: 328-351.
- Pauly, D. 2007** The sea around us project. Documenting and communicating global fisheries impacts on marine ecosystems. – *Ambio* 36: 290-295.
- Pawlowski, J. & F. Burki 2009** Untangling the phylogeny of amoeboid protists. – *Journal of Eukaryotic Microbiology* 56: 16-25.
- Pawlowski, J., J.I. MontoyaBurgos, J.F. Fahrni, J. Wuest & L. Zaninetti 1996** Origin of the Mesozoa inferred from 18S rRNA gene sequences. – *Molecular Biology and Evolution* 13: 1128-1132.
- Peacock, E.R. 1977** Coleoptera. Family Rhizophagidae. – *Handbooks for the identification of British insects* 5 (5a): 1-19.
- Peacock, E.R. 1993** Adults and larvae of hide, larder and carpet beetles and their relatives (Coleoptera: Dermestidae) and of derodontid beetles (Coleoptera: Derodontidae). – *Handbooks for the identification of British insects* 5 (3): 1-144.
- Pedersen, B.V. 1971** Studies of the *Mycetobia* Meig. in Scandinavia, with records of two species new to the region. – *Entomologiske Meddelelser* 39: 63-67.
- Peeters, M. & J.L. van Goethem 2003** Zoological diversity. – In: M. Peeters, A. Franklin & J.L. van Goethem (red.), *Biodiversity in Belgium*. Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussel: 93-216.
- Peeters, M., A. Franklin & J.L. van Goethem 2003** Biodiversity in Belgium. – Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussel.
- Peeters, T.M.J. & M. Reemer 2003** Bedreigde en verdwenen bijen in Nederland (Apidae s.l.). Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. – *European Invertebrate Survey-Nederland*, Leiden.
- Peeters, T.M.J. & W. Hogenes 1996** Psocoptera (Stofluizen). – In: J.W.A. van Zuijlen, T.M.J. Peeters, P.S. van Wierlink, A.P.W. van Eck & E.H.M. Bouvy (red.), *Brand-Stof*. Een inventarisatie van de entomofauna van het natuurreservaat 'De Brand'. Insectenwerkgroep KNNV-afdeling Tilburg: 163-165.
- Peeters T.M.J., I.P. Raemakers & J. Smit 1999** Voorlopige atlas van de Nederlandse bijen (Apidae). – *European Invertebrate Survey-Nederland*, Leiden.
- Peeters, T.M.J., C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis 2004** De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). – *Nederlandse Fauna* 6. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Peez, A. von 1967** Familie Lathridiidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 7: 168-190.
- Peez, A. von 1971a** Familie Colonidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 3: 237-243.
- Peez, A. von 1971b** Familie Lioididae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 3: 243-265.
- Penev, L., T. Erwin, J. Miller, V. Chavan, T. Moritz & C. Griswold 2009** Publication and dissemination of datasets in taxonomy: ZooKeys working example. – *ZooKeys* 11: 1-8.
- Penev, L., D. Agosti, T. Georgiev, T. Catapano, J. Miller, V. Blagoderov, D. Roberts, V.S. Smith, I. Brake, S. Rycroft, B. Scott, N.F. Johnson, R.A. Morris, G. Sautter, V. Chavan, T. Robertson, D. Remsen, P. Stoev, C. Parr, S. Knapp, W.J. Kress, E.C. Thompson & T. Erwin 2010** Semantic tagging of and semantic enhancements to systematics papers: ZooKeys working examples. – *ZooKeys* 50: 1-16.
- Perfilyev, P.P. 1989** Family Phlebotomidae. – In: G.Y. Beibienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera*, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 167-198.
- Péricart, J. 1972** Hémiptères Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'Ouest-Paléarctique. – *Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen* 7: 1-402.
- Péricart, J. 1983** Hémiptères Tingidae Euro-Méditerranéens. – *Faune de France* 69: 1-618.
- Péricart, J. 1984** Hémiptères Berytidae Euro-Méditerranéens. – *Faune de France* 70: 1-171.
- Péricart, J. 1987** Hémiptères Saldidae et Leptopodidae d'Europe Occidentale et du Maghreb. – *Faune de France* 77: 1-238.
- Péricart, J. 1990** Hémiptères Nabidae d'Europe Occidentale et du Maghreb. – *Faune de France* 71: i-xi, 1-185.

- Péricart, J.** 1999a-c Hémiptères Lygaeidae euro-méditerranéens 1, 2 en 3. – Faune de France 84A: i-xx, 1-468; 84B: i-vi, 1-453; 84C: i-iv, 1-487.
- Perkins, F.O.** 2000 Phylum Haplosporidia. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1328-1341.
- Perkins, F.O., J.R. Barta, R.E. Clopton, M.A. Peirce & S.J. Upton** 2000 Phylum Apicomplexa Levine, 1970. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 1: 190-369.
- Perkins, J.F.** 1959 Hymenoptera Ichneumonidea Ichneumonidae, key to subfamilies and Ichneumoninae 1. – Handbooks for the identification of British insects 7 (2ai): 1-116.
- Perkins, J.F.** 1960 Hymenoptera Ichneumonidea Ichneumonidae, subfamilies Ichneumoninae II, Alomyinae, Agriotypinae and Lycorininae. – Handbooks for the identification of British insects 7 (2aii): 1-96.
- Perkins, J.F.** 1976 Bethyloidea (excluding Chrysididae). – Handbooks for the identification of British insects 6 (3a): 1-38.
- Peters, B., G. Kurstjens & T. Teunissen** 2004 Herstel van de (stroomdal)flora in de Gelderse Poort. – De Levende Natuur 105: 237-244.
- Petersen, H.** 1982 Structure and size of soil animal populations. – Oikos 39: 306-329.
- Petrochenko, V.I.** 1956-1958 Acanthocephala of domestic and wild animals I & II. – Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskwa. [In Russisch en in Engelse vertaling.]
- Peus, F.** 1952 Cylindrotomidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 3 (5) 3: 1-80.
- Peus, F.** 1958 Liriopidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 3 (1) 10b: 10-44.
- Pfisterer, A.B. & B. Schmid** 2002 Diversity dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. – Nature 416: 84-86.
- Philippe, H., N. Lartillot & H. Brinkmann** 2005 Multi-gene analyses of Bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. – Molecular Biology and Evolution 22: 1246-1253.
- Philippe, H., R. Derelle, P. Lopez, K. Pick, C. Borchellini, N. Boury-Esnault, J. Vacelet, E. Renard, E. Houliston, E. Quéinnec, C. Da Silva, P. Wincker, H. Le Guyader, S. Leys, D.J. Jackson, F. Schreiber, D. Erpenbeck, B. Morgenstern, G. Wörheide & M. Manuel** 2009 Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. – Current Biology 19: 706-712.
- Picton, B.E. & C.C. Morrow** 1994 A field guide to the nudibranchs of the British Isles. – Immel, London.
- Piek, H.** 2005 Een beeld van de begrazing bij Natuurmonumenten. – De Levende Natuur 106: 124-128.
- Pierrot-Bults, A.C. & K.C. Chidgey** 1988 Chaetognatha. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 39: i-vii, 1-66.
- Pierrot-Bults, A.C. & V.R. Nair** 1991 Distribution patterns of Chaetognatha. – In: Q. Bone, H. Kapp & A.C. Pierrot-Bults (red.), The biology of chaetognaths. Oxford University Press, Oxford: 86-116.
- Pilgrim, E.M., C.D. von Dohlen & J.P. Pitts** 2008 Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. – Zoologica Scripta 37: 539-560.
- Pimm, S.L.** 1986 Community stability and structure. – In: Soulé, M.E. (red.), Conservation biology. Sinauer, Sunderland: 309-329.
- Pinder, L.C.V.** 1978a A key to adult males of British Chironomidae. Vol. 1. – Freshwater Biological Association Scientific Publications 37: 1-169.
- Pinder, L.C.V.** 1978b A key to adult males of British Chironomidae. Vol. 2. Illustrations of the hypopygia. – Freshwater Biological Association Scientific Publications 37: 77-189.
- Pinkster, S.** 1993 A revision of the genus *Echinogammarus* Stebbing, 1899 with some notes on related genera (Crustacea, Amphipoda). – Memorie del Museo Civico di Storia Naturale (II serie) 10: 1-185.
- Pinkster, S. & D. Platvoet** 1986 De vlokreeften van het Nederlandse oppervlaktewater. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 172: 1-44.
- Pinto-da-Rocha, R, G. Machado & G. Giribet (red.)** 2007 Harvestmen: The biology of Opiliones. – Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Piron, P.G.M.** 2009 New aphid (Aphidoidea) records for the Netherlands. – Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins 33: 119-126.
- Piron, P.G.M.** 2010 Appearance of *Neotaxoptera formosana* (Homoptera: Aphididae) in the Netherlands. – Entomologische Berichten, Amsterdam 70: 10-12.
- Pitkin, B.R.** 1988 Lesser dung flies. Diptera: Sphaeroceridae. – Handbooks for the identification of British insects 10 (5e): 1-175.
- Pittino, R.** 2006 A revision of the genus *Psammoporus* Thomson, 1859 in Europe, with description of two new species (Coleoptera Scarabaeoidea: Aegialiidae). – Giornale Italiano di Entomologia 11: 325-342.
- Plaats-Niterink, A.J. van der** 1981 Monograph of the genus *Pythium*. Studies in Mycology 21: 1-242.
- Planbureau voor de Leefomgeving** 2009 Natuurbalans 2009. – Planbureau voor de Leefomgeving, Bilthoven.
- Planbureau voor de Leefomgeving** 2010 Netdichtheid infrastructuur Europa (2004). Ruimtemonitor (webversie). – www.ruimtemonitor.nl. [Geraadpleegd 1 september 2010.]
- Platnick, N. I.** 2010 The world spider catalog, version 10.5. – American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>. [Geraadpleegd 15 januari 2010.]
- Platt, H.M. & R.M. Warwick** 1983 Free living marine Nematodes. Part 1. British Enoplids. Pictorial key to world genera and notes for the identification of British species. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 28: i-vii, 1-307.
- Platt, H.M. & R.M. Warwick** 1988 Free living marine Nematodes. Part II. British Chromadorids. Pictorial key to world genera and notes for the identification of British species. – Synopses of the British Fauna (N.S.), 38: i-vii, 1-502.
- Platvoet, D. & S. Pinkster** 1995 Changes in the amphipod fauna (Crustacea) of the Rhine, Meuse and Scheldt estuary



- due to the 'Delta Plan' coastal engineering works. – Netherlands Journal of Aquatic Ecology 29: 5-30.
- Podenas, S., W. Geiger, J.-P. Haenni & Y. Gonthier** 2006 Limoniidae & Pediciidae. – Fauna Helvetica 14. Centre Suisse de Cartographie de la Faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Pogue, M.G.** 2009 Biodiversity of Lepidoptera. – In: R.G. Foottit & P.H. Adler (red.), Insect biodiversity: science and society. Wiley-Blackwell, Chichester: 325-355.
- Pohl, H. & A. Melber** 1996. Verzeichnis der mitteleuropäischen Fächerflügler und die Beschreibung einer neuen Art der Gattung *Malayaxenos* Kifune, 1981 (Insecta: Strepsiptera). – Seckenbergiana Biologica 75: 171-180.
- Poinar Jr., G.** 2008 Global diversity of hairworms (Nematomorpha: Gordiacea) in freshwater. – Hydrobiologia 595: 79-83.
- Ponder, W.F. & D.R. Lindberg** 2008 Phylogeny and evolution of the Mollusca. – University of California Press, Berkeley.
- Pont, A.C.** 1979 Sepsidae (Diptera Cyclorrhapha, Acalyptata). – Handbooks for the identification of British insects 10 (5c): 1-35.
- Pont, A.C.** 2000 Family Fanniidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4. Science Herald, Budapest: 447-454.
- Pont, A.C. & R. Meier** 2002 The Sepsidae (Diptera) of Europe. – Fauna Entomologica Scandinavica 37: 1-221.
- Ponton, F., C. Lebarbenchon, T. Lefèvre, D.G. Biron, D. Duneau, D.P. Hughes & F. Thomas** 2006 Parasitology: parasite survives predation on its host. – Nature 440: 756.
- Porter, J.** 1997 The colour identification guide to caterpillars of the British Isles (Macrolepidoptera). – Viking, London.
- Portillo Rubio, M.** 2002 Diptera Tabanidae. – Fauna Iberica 18: 1-309.
- Potapov, K.** 2001 Synopses on Palaearctic Collembola. Part 3. Isotomidae. – Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz 73: 1-603.
- Povolny, D. & Y.G. Verves** 1997 The fleshflies of Central Europe (Insecta, Diptera, Sarcophagidae). – Spixiana, Supplement 24: 1-260.
- Powell, R., R.W. Henderson & J.S. Parmerlee Jr.** 2005 Reptiles and amphibians of the Dutch Caribbean: St. Eustatius, Saba, and St. Maarten. – The St. Eustatius National Parks Foundation (STENAPA), St. Eustatius, Netherlands Antilles.
- Prins, T.G., J.H. Reuter, A.O. Debrot, J. Wattel & V. Nijman** 2009 Checklist of the birds of Aruba, Curaçao and Bonaire, South Caribbean. – Ardea 97: 137-268.
- Průdek P** 2005 Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Mycetophagidae. – Folia Heyrovskyana B, 1: 1-4.
- Průdek P** 2009 Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Silvanidae, Passandridae, Cucujidae, Laemphloeidae. – Folia Heyrovskyana B, 12: 1-12.
- Prudhoe, S.** 1982 British polyclad turbellarians. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 26: i-vii: 1-77, 1-25.
- Prudhoe, S.** 1985 A monograph on polyclad Turbellaria. – British Museum (Natural History), London & Oxford University Press, Oxford.
- Pryer, K.M., E. Schuettelpelz, P.G. Wolf, H. Schneider, A.R. Smith & R. Cranfill** 2004 Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. – American Journal of Botany 91: 1582-1598.
- Pschorn-Walcher, H.** 1971 Hymenoptera. Heloridae et Proctotrupidae. – Insecta Helvetica, Fauna 4: 1-63.
- Purvis, A. & A. Hector** 2000 Getting the measure of biodiversity. – Nature 405: 212-219.
- Quicke, D.L.J.,** 1997 Parasitic wasps. – Chapman and Hall, London.
- Quinlan, J.** 1978 Hymenoptera, Cynipoidea, Eucoilidae. – Handbooks for the identification of British insects 8 (1b): 1-58.
- Quinlan, J. & I.D. Gauld** 1981 Hymenoptera, Symphyta (except Tenthredinidae). – Handbooks for the identification of British insects 6 (2a): 1-67.
- Raad van de Europese Unie** 2010 Biodiversiteit: post 2010; visie en doelen voor de EU en de wereld, en internationale regeling voor toegang en batenverdeling. Conclusies van de Raad (Milieu) van 15 maart 2010. – Document 7536/10.
- Raam, J.C. van, E.X. Maier, J. Bruinsma, J. Simons & H. Stegenga** 1998 Handboek kranzwieren. – Chara boek, Hilversum.
- Raemakers, I. & R.M.J.C. Kleukers** 1998 De sneeuwspringer *Boreus hyemalis* in Nederland (Mecoptera: Boreidae). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 8: 1-10.
- Rahbek, C.** 1995 The elevation gradient of species richness: a uniform pattern? – Ecography 18: 200-205.
- Rainer, H.** 1968 Urtiere, Protozoa; Wurzelfüssler, Rhizopoda; Sonnentierchen, Heliozoa. – Die Tierwelt Deutschlands 56: 1-176.
- Ramachandra, T.V., D.M. Mahapatra, B. Karthick & R. Gordon** 2009 Milking diatoms for sustainable energy: Biochemical engineering versus gasoline-secreting diatom solar panels. – Industrial & Engineering Chemical Research 48: 8769-8788.
- Ramazzotti, G. & W. Muccicci** 1983 Il Phylum Tardigrada. Second edition. – Memorie dell'Istituto italiano Idrobiologia dott. Marco de Marchi 41: 1-1012.
- Ramme, W.** 1923 Vorarbeiten zu einer Monographie des Blattiden genus *Ectobius* Steph. – Archiv für Naturgeschichte 89A: 97-145.
- Ratnasingham, S. & P.D.N. Hebert** 2007 BOLD: The barcode of life data system (www.barcodinglife.org). – Molecular Ecology Notes 7: 355-364.
- Raup, D.M.** 1991 Extinction: bad genes or bad luck? – W.W. Norton, New York.
- Rayner, A.D.M. & L. Boddy** 1988 Fungal decomposition of wood: its biology and ecology. – Wiley & Sons, New York.
- Razowski, J.** 2001 Die Tortriciden (Lepidoptera, Tortricidae) Mitteleuropas, Bestimmung - Verbreitung - Flugstandort - Lebensweise der Raupen. – F. Slamka, Bratislava.
- Redeke, H.C.** 1948 Hydrobiologie van Nederland. De zoeete wateren. – C. de Boer, Amsterdam.
- Reemer, M.** 2000 Zweefvliegenveldgids (Diptera, Syrphidae). – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.
- Reemer, M.** 2003 Invasieve Arthropoda in Nederland: een eerste inventarisatie. – European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.

- Reemer, M. 2005 Saproxyllic hoverflies benefit by modern forest management (Diptera: Syrphidae). – *Journal of Insect Conservation* 9: 49-59.
- Reemer, M., T.M.J. Peeters, T. Zeegers & W. Ellis 1999 Wilde bijen in terreinen van Natuurmonumenten. – *European Invertebrate Survey-Nederland*, Leiden.
- Reemer, M., R. Beringen & W. van der Slikke 2008 De knautiabij: kroon op de beemdkroon. Beheeradviezen voor bloemrijke graslanden in het Heuvelland. – *EIS-Nederland*, Leiden.
- Reemer, M., W. Renema, W. van Steenis, Th. Zeegers, A. Barendregt, J.T. Smit, M.P. van Veen, J. van Steenis & L.J.J.M. van der Leij 2009 De Nederlandse zweefvliegen (Diptera: Syrphidae). – *Nederlandse Fauna* 8. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Regier, J.C., A. Zwick, M.P. Cummings, A.Y. Kawahara, S. Cho, S. Weller, A. Roe, J. Baixeras, J.W. Brown, C. Parr, D.R. Davis, M. Epstein, W. Hallwachs, A. Hausmann, D.H. Janzen, I.J. Kitching, M.A. Solis, S.-H. Yen, A.L. Bazinet & C. Mitter 2009 Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. – *BMC Evolutionary Biology* 9 (1): 280. [www.biomedcentral.com/content/pdf/1471-2148-9-280.pdf](http://www.biomedcentral.com/content/pdf/1471-2148-9-280.pdf).
- Regier, J.C., J.W. Shultz, A. Zwick, A. Hussey, B. Ball, R. Wetzer, J.W. Martin & C.W. Cunningham 2010 Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. – *Nature* 463: 1079-1083.
- Reichenow, E. 1932 Sporozoa. – *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee* 2 gr: 1-88.
- Reichenow, E. 1934 Parasitische Flagellata (ausschliesslich Peridinea). – *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee* 2 er: 1-18.
- Reid, C.A.M. 1995 A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). – In: J. Pakaluk & S.A. Slipinski (red.), *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Warszawa: Muzeum I Instytut Zoologii PAN: 559-631.
- Reitter, E. 1908-1916 *Fauna Germanica. Die Käfer des deutschen Reiches I-V*. – K.G. Lutz' Verlag, Stuttgart.
- Remane, A. 1928a Gastrotricha. – *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee* 7 dr: 1-56.
- Remane, A. 1928b Kinorhyncha. – *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee* 7: 57-84.
- Remane, R. & E. Wachmann 1993 Zikaden kennen lernen, beobachten. – *Naturbuch Verlag*, Augsburg.
- Remaudière, G. & M. Remaudière 1997 *Catalogue of the world's Aphididae, Homoptera Aphidoidea*. – *INRA Editions*, Paris.
- Remm, H. 1989 Family Ceratopogonidae (Heleidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1*. E.J. Brill, Leiden: 300-330.
- Renner, K. 2000 *Epuraea ocularis* Fairmaire, eine neue Adventivart in Deutschland (Coleoptera, Nitidulidae). – *Coleo* 1: 1-3.
- Rennwald, E., J. Rodeland, P. Buchner, C. Mech, R. Ressler & H. Vogel 2006 *Lepiforum: Bestimmung von Schmetterlingen (Lepidoptera) und ihren Präimaginalstadien*. – *Lepiforum e.V.* [www.lepiforum.de](http://www.lepiforum.de). [Geraadpleegd 10 februari 2010.]
- Reška, M. 1994 Bestimmungstabellen der mitteleuropäischen Arten der Gattungen *Micrambe* Thomson und *Cryptophagus* Herbst (Insecta: Coleoptera: Cryptophagidae). – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 96B: 247-342.
- Reusch, H. & P. Oosterbroek 1997 Diptera Limoniidae and Pediciidae, Short-palped crane flies. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera*. Apollo Books, Stenstrup: 105-132.
- Revier, J.M. & V.S. van der Goot 1989 Slakkendodende vliegen (Sciomyzidae) van Noordwest-Europa. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 191: 1-64.
- Reyne, A. 1957 Snavelinsecten - Rhynchota 1. *Nederlandse Schildluizen (Coccidae)*. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 22: 1-44.
- Reynoldson, T.B. & J.O. Young 2000 A key to the freshwater triclads of Britain and Ireland with notes on their ecology. – *Freshwater Biological Association Scientific Publication* 58: 1-72.
- Rhee, J. A. van 1970 De regenwormen (Lumbricidae) van Nederland. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 84: 1-23.
- Richards, O.W. 1977 Hymenoptera. Introduction and key to families. – *Handbooks for the identification of British insects* 6 (1): 1-100.
- Richards, O.W. 1980 Scolioidea, Vespoidea and Sphecoidea. – *Handbooks for the identification of British insects* 6 (3b): 1-118.
- Richter, V.A. 1989a Family Asilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1*. E.J. Brill, Leiden: 778-820.
- Richter, V.A. 1989b Family Platystomatidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 194-196.
- Richter, V.A. 1989c Family Oritidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 197-207.
- Richter, V.A. 1989d Family Ulidiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 208-211.
- Richter, V.A. 1989e Family Tephritidae (Trypetidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 212-276.
- Ridsdill-Smith, T.J. 1997 Biology and control of *Halotydeus destructor* (Tucker) (Acarina: Penthalidae): a review. – *Experimental and Applied Acarology* 21: 195-224.
- Rieth, A. 1980 Xanthophyceae 2. Süßwasserflora von Mitteleuropa 4. – *Gustav Fischer Verlag*, Stuttgart.
- Rijn, P. van, J. Noordijk & J. Bruin (red.) 2007 *Agrobiodiversiteit - nut en natuur*. – *Entomologische Berichten*, Amsterdam 67: 183-283.
- Rijn, P.C.J. van & J.T. Smit 2007 *Zweefvliegen (Diptera: Syrphidae) voor de natuurlijke bestrijding van bladluizen*.

- Entomologische Berichten, Amsterdam 67: 253-256.
- Riley, J. 1986** The biology of pentastomids. – *Advances in Parasitology* 25: 45-128.
- Ringelberg, J. 1976** Aquatische oecologie in het bijzonder van het zoete water. – Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- Rivier, I.K. 1998** The predatory cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagida) and Leptodorida of the world. – Backhuys Publishers, Leiden.
- Rivosecchi, L. 1978** Simuliidae. – *Fauna d'Italia* 13: i-viii, 1-533.
- Rivosecchi, L. 1992** Sciomyzidae. – *Fauna d'Italia* 30: i-xi, 1-270.
- Rivosecchi, L. 1996** Chiavi analitiche illustrate sui Conopidae (Diptera) della fauna Italiana. – *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 20: 135-151.
- Roberts, M.J. 1985-1987** The spiders of Great Britain and Ireland 1-3. – Harley Books, Colchester.
- Roberts, M.J. 1998** Spinnengids. – Tirion, Baarn.
- Roche, J.C. 1997** Au pays des grenouilles - Frog talk. – Sitelle, Mens.
- Rognes, K. 1991** Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 24: 1-272.
- Rognes, K. 1998** Family Calliphoridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palearctic Diptera* 3. Science Herald, Budapest: 617-648.
- Rogozin, I.B., M.K. Basu, M. Csuros & E.V. Koonin 2009** Analysis of rare genomic changes does not support the unikont-bikont phylogeny and suggests cyanobacterial symbiosis as the point of primary radiation of eukaryotes. – *Genome Biology and Evolution* 2009: 99-113.
- Roháček, J. 1998a** Family Tanypezidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palearctic Diptera* 3. Science Herald, Budapest: 165-171.
- Roháček, J. 1998b** Family Anthomyzidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palearctic Diptera* 3. Science Herald, Budapest: 267-278.
- Roháček, J. 1998c** Family Sphaeroceridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palearctic Diptera* 3. Science Herald, Budapest: 463-496.
- Roháček, J. 1999** Taxonomy and distribution of West Palearctic Anthomyzidae (Diptera), with special regards to the Mediterranean and Macaronesian faunas. – *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 16: 189-224.
- Roháček, J. 2006** A monograph of Palearctic Anthomyzidae (Diptera). Part 1. – *Casopis Slezského Zemského Muzea Opava (A)* 55, Supplement 1: 1-328.
- Roháček, J. & M. Barták 1990** Micropezidae (Diptera) of Czechoslovakia. – *Casopis Slezského Zemského Muzea Opava (A)* 39: 97-111.
- Rohdendorf, B.B. 1930-1982** Sarcophaginae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart II (64h): 1-235.
- Rohdendorf, B.B. 1937** Fam. Sarcophagidae. Part 1. – *Fauna USSR* 19: i-xv, 1-500.
- Rohdendorf, B.B. 1989** Family Sarcophagidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 1021-1098.
- Rohdendorf, E.B. 1989** Family Agromyzidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 377-504.
- Ronquist, F. 1999** Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. – *Zoologica Scripta* 28: 139-164.
- Roomen, M. van et al. 2000-2008** [Seizoensverslagen watervogels in Nederland 2000/01-2007/08]. – sovon Vogelonderzoek Nederland, Beek-Ubbergen.
- Rosenzweig, M.L. 1995** Species diversity in time and space. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Ross, E.S. 1966** The Embioptera of Europe and the Mediterranean region. – *Bulletin British Museum (Natural History), Entomology* 17: 273-326.
- Ross, S. 2000** Contributions to the biosystematics of the insect order Embiidina. Part 2. A review of the biology of Embiidina. – *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 149: 1-36.
- Rossenaar, A.-J., B. Odé & R. Beringen 2006** Natuurontwikkeling en flora langs de grote rivieren. – *De Levende Natuur* 107: 237-241.
- Rota, E. 2010** Aphanoneura. – *Fauna Europaea*, version 1.1. [www.faunaeur.org](http://www.faunaeur.org). [Geraadpleegd 25 februari 2010.]
- Rotheray, G.E. 1993** Colour guide to hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae) in Britain and Europe. – *Dipterists Digest* 9: 1-155.
- Rouse, G.W. & F. Pleijel 2001** Polychaetes. – Oxford University Press, Oxford.
- Rousset, V., F. Pleijel, G.W. Rouse, C. Erséus & M.E. Siddall 2007** A molecular phylogeny of annelids. – *Cladistics* 23: 41-63.
- Rozen, J.G. 2000** Pupal descriptions of some cleptoparasitic bees (Apidae), with a preliminary generic key to pupae of cleptoparasitic bees (Apoidea). – *American Museum Novitates* 3289: 1-19.
- Rozen, J.G. 2001** A taxonomic key to mature larvae of cleptoparasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). – *American Museum Novitates* 3309: 1-27.
- Rozkosny, R. 1973** The Stratiomyidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 1: 1-140.
- Rozkosny, R. 1982-1983** A biosystematic study of the European Stratiomyidae (Diptera). Volume 1 & 2. – Junk, Den Haag.
- Rozkosny, R. 1984** The Sciomyzidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 14: 1-224.
- Rozkosny, R. 1987** A review of the Palearctic Sciomyzidae (Diptera). – *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis, Biologia* 86: 1-100.
- Rozkosny, R. 1997a** Family Ptychopteridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 291-297.
- Rozkosny, R. 1997b** Family Stratiomyidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palearctic Diptera* 2. Science Herald, Budapest: 387-411.
- Rozkosny, R. 1997c** Diptera Stratiomyidae, Soldier flies. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera*. Apollo Books, Stenstrup: 321-332.

- Rozkosny, R. 1997d** Diptera Sciomyzidae, Snail killing flies. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 363-381.
- Rozkosny, R. 1998a** Family Sciomyzidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 357-376.
- Rozkosny, R. 1998b** Family Phaeomyiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 377-382.
- Rozkosny, R. 2000** Insecta: Diptera: Stratiomyidae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 21/18: 1-110.
- Rozkosny, R. 2002** Insecta: Diptera: Sciomyzidae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 21/23: 15-122.
- Rozkosny, R. & F. Gregor 1997** Diptera Muscidae, Muscid flies. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 411-425.
- Rozkosny, R. & F. Gregor 2004** Insecta: Diptera: Muscidae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 21/29: i-viii, 1-111.
- Rozkosny, R. & A. Nagatomi 1997a** Family Coenomyiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 421-426.
- Rozkosny, R. & A. Nagatomi 1997b** Family Athericidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 439-446.
- Rozkosny, R., F. Gregor & A.C. Pont 1997** The European Fanniidae (Diptera). – Acta Scientiarum Naturalium Academiae Bohemicae, Brno 31 (2): 1-80.
- Rubinoff, D., S. Cameron & K. Will 2006** A genomic perspective on the shortcomings of mitochondrial DNA for 'barcoding' identification. – Journal of Heredity 97: 581-594.
- Rubtzov, I.A. 1959-1964** Simuliidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 3 (4) 14: 1-689.
- Rubtzov, I.A. 1989** Family Simuliidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 331-369.
- Rücker, W.H. 1992** Familie Latridiidae. – Die Käfer Mitteleuropas 13: 139-160.
- Rücker, W.H. 2003** *Corticarina cavicollis* (Mannerheim, 1844) eine neue Adventivart für Europa. – Latridiidae 1: 11.
- Rudman, W.B. & R.C. Willan 1998** Opisthobranchia. – In: P.L. Beesley, G.J.B. Ross & A. Wells (red.), Mollusca: the southern synthesis. Fauna of Australia 5, B. CSIRO Publishing, Melbourne: 915-1035.
- Ruiz-Trillo, I., G. Burger, P.W.H. Holland, N. King, B.F. Lang, A.J. Roger & M.W. Gray 2007** The origins of multicellularity: a multi-taxon genome initiative. – Trends in Genetics 23: 113-118.
- Ruiz-Trillo, I., A.J. Roger, G. Burger, M.W. Gray & B.F. Lang 2008** A phylogenomic investigation into the origin of Metazoa. – Molecular Biology and Evolution 25: 664-672.
- Ruppert, E.E. & R.D. Barnes 1994** Invertebrate Zoology. Sixth edition. – Saunders College Publishing, Fort Worth.
- Rushton-Mellor, S.K. 1992** Discovery of the fish louse, *Argulus japonicus* Thiele (Crustacea: Branchiura), in Britain. – Aquaculture and Fisheries Management 23: 269-271.
- Ruśka, A. 1995** Omomiłki (Coleoptera: Cantharidae): Cantharinae i Silinae Polski. – Monografie Fauny Polski 21: 1-201.
- Russell, F.S. 1953** The medusae of the British Isles. Anthomedusae, Leptomedusae, Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae. – Cambridge University Press, London.
- Russell, F.S. 1970** The medusae of the British Isles. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the 1st volume on Hydromedusae. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Růžicka, J. 2005** Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Agyrtidae, Silphidae. – Folia Heyrovskyana B, 3: 1-9.
- Sabrosky, C.W. 1983** A synopsis of the world species of *Desmometopa* Loew (Diptera: Milichiidae). – Contributions of the American Entomological Institute 19: 1-69.
- Saether, O.A. 1997a** Diptera Chaoboridae, Phantom midges. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 149-161.
- Saether, O.A. 1997b** Family Chaoboridae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 305-317.
- Saether, O.A. 2002** Insecta: Diptera: Chaoboridae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 21/10: 1-38.
- Saether, O.A., P. Ashe & D.A. Murray 2000** Family Chironomidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 4. Science Herald, Budapest: 113-334.
- Sagan, L. 1967** On the origin of mitosing cells. – Journal of Theoretical Biology 14: 225-274, IN1-IN6.
- Salvini-Plawen, L.V. 1975** Mollusca Caudofoveata. Marine invertebrates of Scandinavia 4. – The Norwegian Research Council for Science and Humanities, Sandakerveien.
- Sambon, L.W. 1922** A synopsis of the family Linguatulidae. – Journal of Tropical Medicine & Hygiene 25: 188-206, 391-428.
- San Martin, Gilles 2005** Gaasvliegental voor de Benelux. – Jeugdbond voor Natuur en Milieu vzw, Gent.
- Sasakawa, M. 1998** Family Clusiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 219-225.
- Saunders, G.W. & M.H. Hommersand 2004** Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data. – American Journal of Botany 91: 1494-1507.
- Savchenko, E.N. 1989a** Family Cyndrotomidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 72-74.
- Savchenko, E.N. 1989b** Family Tipulidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 75-118.
- Savchenko, E.N. 1989c** Family Limoniidae (Limnobiidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 119-163.

- Savchenko, E.N. 1989d [Limoniidae fauna of the USSR.] – Akademia Nauk Ukrainian SSR, Kiev. [In Russisch.]
- Savolainen, V., R.S. Cowan, A.P. Vogler, G.K. Roderick & R. Lane 2005 Towards writing the encyclopaedia of life: an introduction to DNA barcoding. – Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences 360: 1805-1811.
- Schaefer, C.W. 1992 How many bugs are there and what do we know about them? – Heteropterist's Newsletter 7: 1-14.
- Schaffers, A.P., I.P. Raemakers, K.V. Sýkora & C.J. ter Braak 2008 Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. – Ecology 89: 782-794.
- Schaffner, E., G. Angel, B. Geoffroy, J.-P. Hervy, A. Rhaim & J. Brunhes 2001 Les moustiques d'Europe / The mosquitoes of Europe. – CD-ROM. Institut de Recherche pour le Développement, Marseille.
- Schaminée J.H.J. et al. 1995-1999 De vegetatie van Nederland 1-5. – Opulus Presse, Uppsala/Leiden.
- Schauff, M.E. 1984 The holarctic genera of Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). – Memoirs of the Entomological Society of Washington 12: 1-67.
- Scheffer, M. & S.R. Carpenter 2003 Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. – Trends in Ecology and Evolution 18: 648-656.
- Scheffer, M. & J. Cuppen 2005 Vijver, sloot en plas. – Tirion Natuur, Baarn.
- Schellenberg, A. 1942 Crustacea iv: Amphipoda. – Die Tierwelt Deutschlands 40: 1-252.
- Scheller, U. 2005a Fäfotingar - Pauropoda. – In: G. Andersson, B.A. Meidell, U. Scheller, J.-A. Winqvist, M. Osterkamp Madsen, P. Djurvoll, G. Budd & U. Gärdenfors (red.), Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Mångfotingar. Myriapoda. ArtDatabanken, SLU, Uppsala: 263-300.
- Scheller, U. 2005b Dvärgfotingar - Symphyla. – In: G. Andersson, B.A. Meidell, U. Scheller, J.-A. Winqvist, M. Osterkamp Madsen, P. Djurvoll, G. Budd & U. Gärdenfors (red.), Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Mångfotingar. Myriapoda. – ArtDatabanken, SLU, Uppsala: 301-330.
- Scheller, U. 2008 A reclassification of the Pauropoda (Myriapoda). – International Journal of Myriapodology 1: 1-38.
- Scheller, U., M.P. Berg & M.G.M. Jansen 2004 Pauropoda (Myriapoda), a class new to the Dutch fauna, with the description of a new species. – Entomologische Berichten, Amsterdam 64: 3-9.
- Scheuchl, E. 1995 Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs 1: Anthophoridae. – Eigenverlag, Velden.
- Scheuchl, E. 1996 Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs 11: Megachilidae - Melittidae. – Eigenverlag, Velden.
- Schilthuizen, M. 1989 Nieuwe gegevens over de Nederlandse choleviden-fauna (Coleoptera: Cholevidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 49: 61-64.
- Schilthuizen, M. 2010 Waarom zijn er zoveel soorten? De oecologie van de biodiversiteit. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Schlegel, H. 1862 De dieren van Nederland XII. – Kruseman, Haarlem.
- Schliephake, G. & K. Klimt 1979 Thysanoptera, Fransenflüger. – Die Tierwelt Deutschlands 66: 1-477.
- Schmelz, R.M. & R. Collado 2010 A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta). – Soil Organisms 82 (1): 1-176.
- Schmid-Egger, C. & E. Scheuchl 1997 Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs 11: Andrenidae. – Eigenverlag, Velden.
- Schmid-Egger, C. 2002 Schlüssel für die deutschen Arten der solitären Faltenwespen (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). – www.bembix.de/mitteleuropa/fauna/pdf/Eumenidae\_D.pdf.
- Schmid-Egger, C. 2004 Bestimmungsschlüssel für die deutsche Arten der solitären Faltenwespen (Hymenoptera, Eumeninae). – Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtungen, Hamburg.
- Schmidt, G.D. 1986 Handbook of tapeworm identification. – CRC Press, Boca Raton.
- Schmidt-Rhaesa, A. 1997 Nematomorpha. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 4/4: 1-124.
- Schneider, N. 2002 Sur la présence au Luxembourg de *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera, Stylopidae). – Archives Institut Grand-Ducal de Luxembourg Section des Sciences Naturelles et Mathématiques 44: 167-171.
- Schockaert, E.R., M. Hooge, R. Sluys, S. Schilling, S. Tyler & T. Artois 2008 Global diversity of free living flatworms (Platyhelminthes, 'Turbellaria') in freshwater. – Hydrobiologia 595: 41-48.
- Schoeters, E. & F. Vankerhoven 2001 Onze mieren. Geactualiseerde determinatietabel voor België. – Educatie Limburgs Landschap vzw, Heusden-Zolder.
- Schoonhoven, L.M., J.J.A. van Loon & M. Dicke 2005 Insect-plant biology. – Oxford University Press, Oxford.
- Schornagel, H. 1921 *Linguatula rhinaria* bij den hond in Nederland. – Tijdschrift voor Diergeneeskunde 48: 154-172.
- Schotte M., C.B. Boyko, N.L. Bruce, G.C.B. Poore, S. Taiti & G.D.F. Wilson (red.) 2008-onwards World list of marine freshwater and terrestrial isopod crustaceans. – www.marinespecies.org/isopoda. [Geraadpleegd 7 november 2009.]
- Schouten, M.A., P.A. Verweij, A. Barendregt, R.M.J.C. Kleukers, V.J. Kalkman & P.C. de Ruiter 2008 Determinants of species richness patterns in the Netherlands across multiple taxonomic groups. – Biodiversity and Conservation 18: 203-217.
- Schram, F.R. & H.-G. Müller 2004 Catalog and bibliography of the fossil and recent Stomatopoda. – Backhuys Publishers, Leiden.
- Schubart, O. 1934 Tausendfüßler oder Myriapoda. – Die Tierwelt Deutschlands 28: 1-318.
- Schubart, O. 1964 Diplopoda, Symphyla, Pauropoda, Chilopoda. – In: P. Brohmer, P. Ehrmann & G. Ulmer (red.), Die Tierwelt Mitteleuropas 11/3, Ergänzungen: 1-55, Leipzig.
- Schuchert, P. 1998 How many hydrozoan species are there? In: J.C. den Hartog, A.C. van Bruggen, P.F.S. Cornelius & L.P. van Ofwegen (red.), Commemorative volume for the 80th birthday of Willem Vervoort in 1997. – Zoologische Verhandlungen, Leiden 323: 209-219.
- Schülke, M. 2007 Drei neue Adventivarten der europäischen Staphyliniden-Fauna, mit Bemerkungen zu *Coproporus colchicus* Kraatz (Coleoptera, Staphylinidae, Tachyporinae). – Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer 102 [2006]: 173-201.

- Schuermans Stekhoven Jr, J.H. & E. van den Broek 1969** Luisvliegen Nycteribiidae en Hippoboscidae. Tweede editie. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 16: 1-19.
- Schuermans Stekhoven, J.H. 1934** Nematomorpha. – Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 6 f: 1-10.
- Schwank, P. & I. Bartsch 1990** Gastrotricha und Nemertini. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 3/1+2: 1-258.
- Scoble, M.J. 1992** The Lepidoptera: form, function and diversity. – Oxford University Press, New York.
- Scourfield, D.J. & J.P. Harding 1966** A key to the British species of freshwater Cladocera. – Freshwater Biological Association Scientific Publication 5: 1-55.
- Seaward, D.R. 1990** Distribution of the marine molluscs of north west Europe. – Nature Conservancy Council, Peterborough.
- Segers, H. 1995** Rotifera 2: the Lecanidae (Monogononta). – Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 6. SPB Academic, Den Haag.
- Segers, H. 2002** The nomenclature of the Rotifera: annotated checklist of valid family and genus-group names. – Journal of Natural History 36: 631-640.
- Segers, H. 2007** Annotated checklist of the rotifers (phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. – Zootaxa 1564: 1-104.
- Seifert, B. 2007** Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. – Lutra Verlags- und Betriebsgesellschaft, Görlitz.
- Seifert, K.A. 2009** Progress towards DNA barcoding of fungi. – Molecular Ecology Resources 9: 83-89.
- Self, J.T. 1969** Biological relationships of the Pentastomida: a bibliography on the Pentastomida. – Experimental Parasitology 21: 63-119.
- Sellenscho, U. & Wall, I. 1984** Die Erzwespen Mitteleuropas. System, Biologie und Bibliographie der Torymidae und Ormyridae. – Erich Bauer, Keltern.
- Sen Gupta, B.K. (red.) 2002** Modern Foraminifera. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Service, M.W. 1993** Mosquitoes (Culicidae). – In: R.P. Lane & R.W. Crosskey (red.), Medical insects and arachnids. Chapman & Hall, London: 120-240.
- Setälä, H. & M.A. McLean 2004** Decomposition rates of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. – Oecologia 139: 98-107.
- Shadwick, L.L., F.W. Spiegel, J.D.L. Shadwick, M.W. Brown & J.D. Silberman 2009** Eumycetozoa = Amoebozoa?: SSUrDNA phylogeny of protosteloid slime molds and its significance for the Amoebozoan supergroup. – PLoS One 4 (8): e6754.
- Shalchian-Tabrizi, K., W. Eikrem, D. Klaveness, D. Vaulot, M.A. Minge, F. Le Gall, K. Romari, J. Throndsen, A. Botnen, R. Massana, H.A. Thomsen & K.S. Jakobsen 2006** Telonemia, a new protist phylum with affinity to chromist lineages. – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 273: 1833-1842.
- Shalchian-Tabrizi, K., H. Kausarud, R. Massana, D. Klaveness & K.S. Jakobsen 2007** Analysis of environmental 18S ribosomal RNA sequences reveals unknown diversity of the cosmopolitan phylum Telonemia. – Protist 158: 173-180.
- Shalchian-Tabrizi, K., M.A. Minge, M. Espelund, R. Orr, T. Ruden, K.S. Jakobsen & T. Cavalier-Smith 2008** Multigene phylogeny of Choanozoa and the origin of animals. – PLoS One 3 (5): e2098.
- Shanks, A.L. 2001** Hemichordata, class Enteropneusta: the acorn worms. – In: A.L. Shanks (red.), A guide to the identification of the larval invertebrates of the Pacific Northwest. Oregon State University Press, Oregon: 291-293.
- Shatalkin, A.I. 2000** [Keys to the Palearctic flies of the family Lauxaniidae (Diptera).] – Zoologicheskije Issledovaniya 5: 1-102. [In Russisch.]
- Shaw, M.R. & T. Huddleston 1991** Classification and biology of braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae). – Handbooks for the identification of British insects 7 (11): 1-126.
- Shilova, A.N. 1989** Family Chironomidae (Tendipedidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 240-299.
- Shimek, R.L. & G. Steiner. 1997** Scaphopoda. – In: F. Harrison & A.J. Kohn (red.), Mollusca II. Microscopic anatomy of the invertebrates 6B. Wiley-Liss, New York: 719-781.
- Shinohara, A. 2002** Systematics of the leaf-rolling or web-spinning sawfly subfamily Pamphiliinae (Hymenoptera): a preliminary overview. – In: M. Viitasaari (red.), Sawflies (Hymenoptera, Symphyta). 1. A review of the suborder, the western Palearctic taxa of Xyeloidea and Pamphilioidea. Helsinki: 359-438.
- Shultz, J. W. 2007** A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. – Zoological Journal of the Linnean Society 150: 221-265.
- Siebel, H.N. & H.J. During 2006** Beknopte mosflora van Nederland en België. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Siebel, H.N. & R.J. Bijlsma 2004** Bedreigde en kwetsbare mossen in Nederland: Correcties op het Basisrapport (Buxbaumiella 54). – Buxbaumiella 68: 56-64.
- Siebel, H.N. & R.J. Bijlsma 2007** Europese verspreiding en status van Nederlandse mossen. – Buxbaumiella 77: 22-48.
- Siebel, H.N., B.F. van Tooren, H.M.H. van Melick, A.C. Bouman, H.J. During & K.W. van Dort 2000** Bedreigde en kwetsbare mossen in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. – Buxbaumiella 54: 1-86.
- Siebel, H.N., H.J. During & H.M.H. van Melick 2005** Veranderingen in de Standaardlijst van de Nederlandse blad-, lever- en hawwmossen. – Buxbaumiella 65: 29-34.
- Siebel, H.N., H.J. During & H.M.H. van Melick 2008** Aanvullingen op de standaardlijst van de Nederlandse blad-, lever- en hawwmossen. – Buxbaumiella 82: 1-5
- Sieg, J. 1980** Taxonomische Monographie der Tanaidae Dana, 1849. (Crustacea: Tanaidacea). – *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 537:1-267.
- Siemensma, F.J. 1981** De Nederlandse zonnediertjes (Actinopoda, Heliozoa). – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 149: 1-118.
- Siemensma, F.J. 1987** De Nederlandse naaktamoeben (Rhizopoda, Gymnamoebia). – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 181: 1-136.
- Siepel, H. 1992** Bosgebonden fauna; een faunistische aanvulling op bosgemeenschappen. – RIN-rapport 92/33. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Siepel, H. 1993** Recovering of natural processes in aban-

- doned agricultural areas: decomposition of organic matter. – In: L. Zombori & L. Peregovits (red.), Proceedings of the 4th European Congress of Entomology, Gödöllő: 374-380.
- Siepel, H. 1994** Life-history tactics of soil microarthropods. – *Biology and Fertility of Soils* 18: 263-278.
- Siepel, H. 1995** Are some mites more ecologically exposed to pollution with lead than others? – *Experimental and Applied Acarology* 19: 391-398.
- Siepel, H. 1996a** The importance of unpredictable and short-term environmental extremes for biodiversity in oribatid mites. – *Biodiversity Letters* 3: 26-34.
- Siepel, H. 1996b** Biodiversity of soil microarthropods: the filtering of species. – *Biodiversity and Conservation* 5: 251-260.
- Siepel, H. & W.J. Dimmers 2010** Some moss mites new for the Netherlands. – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* (in voorbereiding).
- Siepel, H. & F. Maaskamp 1994** Mites of different feeding guilds affect decomposition of organic matter. – *Soil Biology & Biochemistry* 26: 1389-1394.
- Siepel, H. & E.M. de Ruiter-Dijkman 1993** Feeding guilds of oribatid mites based on carbohydrazase enzyme activities. – *Soil Biology & Biochemistry* 25: 1491-1497.
- Siepel, H., A.S. Zaitsev & M.P. Berg 2009** Checklist of the oribatid mites of the Netherlands (Acariformes; Oribatida). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 30: 83-111.
- Sifner, F. 2003** The family Scathophagidae (Diptera) of the Czech and Slovak Republics (with notes on selected Palaearctic taxa). – *Sbornik Narodního Muzea v Praze* 59: 1-90.
- Simbolotti, G. & C. van Achterberg 1992** Revision of the West Palaearctic species of the genus *Basus* Fabricius (Hymenoptera: Braconidae). – *Zoologische Verhandlungen, Leiden* 281: 1-80.
- Simbolotti, G. & C. van Achterberg 1999** Revision of the West Palaearctic species of the genus *Agathis* Latreille (Hymenoptera: Braconidae: Agathidinae). – *Zoologische Verhandlungen, Leiden* 325: 1-165.
- Simons, J. 1975** De *Vaucheria* soorten van het Nederlandse kustgebied. – Proefschrift Vrije Universiteit, Amsterdam.
- Simons, J. 1977** De Nederlandse *Vaucheria* soorten. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 120: 1-32.
- Simons, J. 1990** *Spirogyra* en verwante draadalggen in Nederland. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 197: 1-87.
- Simons, J., G.M. Lokhorst & A.P. van Beem 1999** Benthische zoetwateralggen in Nederland. – *KNNV Uitgeverij, Utrecht*.
- Simpson, A.G.B. 2003** Cytoskeletal organization, phylogenetic affinities and systematics in the contentious taxon Excavata (Eukaryota). – *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 53: 1759-1777.
- Simpson, A.G.B. & A.J. Roger 2004** Excavata and the origin of amitochondriate Eukaryotes. – In: R.P. Hirt & D. S. Horner (red.), *Organelles, genomes and eukaryote phylogeny: an evolutionary synthesis in the age of genomics*. Systematics Association special volume. CRC Press, Boca Raton: 27-53.
- Simpson, A.G.B., Y. Inagaki & A.J. Roger 2006** Comprehensive multigene phylogenies of excavate protists reveal the evolutionary positions of 'primitive' eukaryotes. – *Molecular Biology and Evolution* 23: 615-625.
- Sims, R.W. & B.M. Gerard 1999** Earthworms. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 31: i-viii, 1-171.
- Sinev, A.Y. 2009** Discrimination between two sibling species of *Acroperus* (Baird, 1843) from the Palearctic (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae). – *Zootaxa* 2176: 1-21.
- Sitjà-Bobadilla, A. 2009** Can myxosporean parasites compromise fish and amphibian reproduction? – *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 276: 2861-2870.
- Skartveit, J. 1997** Family Bibionidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2*. Science Herald, Budapest: 41-50.
- Skierska, B. 1977** Culicidae. – *Klucze do Oznaczenia owadów Polski* 99: 1-120.
- Skinner, D. 2009** Colour identification guide to moths of the British Isles (Macrolepidoptera). Third revised and updated edition. – Apollo Books, Stenstrup.
- Skou, P. 1986** The geometroid moths of North Europe (Lepidoptera: Drepanidae and Geometridae). – *Entomonograph* 6: 1-348.
- Skryabin, K.I. (red.) 1949-1979** *Osnovy Nematologii* (Foundations of Nematology) 1-29. – Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskwa. [In Russisch, sommige delen ook in Engels vertaald.]
- Skryabin, K.I. (red.) 1947-1978** *Trematodes of animals and man. Osnovy Trematologii* (Foundations of Trematology) 1-25. – Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskwa. [In Russisch.]
- Skryabin, K.I. (red.) 1951-2003** *Osnovy Cestodologii* (Foundations of Cestodology) 1-13. – Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskwa. [In Russisch.]
- Skuhrová, M. 1997** Family Cecidomyiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 2*. Science Herald, Budapest: 71-204.
- Skuhrová, M., V. Skuhrový & J. Jørgensen 2006** Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Denmark. – *Entomologische Meddelelser* 74: 1-94.
- Slabber, M. 1760-1778** *Natuurkundige Verlostingen, behelzende microscopische waarnemingen van in- en uitlandse water- en Landdieren*. Haarlem.
- Sláma, M. 2006** *Icones Insectorum Europae Centralis. Coleoptera: Cerambycidae*. – *Folia Heyrovskyana B*, 4: 1-40.
- Slamka, F. 1997** Die Zünslerartigen (Pyraloidea) Mitteleuropas. Bestimmen - Verbreitung - Flugstandort - Lebensweise der Raupen. – F. Slamka, Bratislava.
- Slamka, F. 2006** *Pyraloidea (Lepidoptera) of Europe 1. Identification, distribution, habitat, biology*. Pyralinae, Galleriinae, Epipaschiinae, Cathariinae & Odontiinae. – F. Slamka, Bratislava.
- Slamka, F. 2008** *Pyraloidea (Lepidoptera) of Europe 2. Identification, distribution, habitat, biology*. Crambidae & Schoenobiinae. – F. Slamka, Bratislava.
- Slieker, F.J.A. 2000** *Chitons of the world, an illustrated synopsis of recent Polyplacophora*. – L'Informatore Piceno Ed, Ancona.
- Sluiter, P.C., N.H. Swellengrebel & J.E.W. Ihle 1921** *De dierlijke parasieten van den mensch en van onze huisdieren*. Derde druk. – Scheltema & Holkema, Amsterdam.
- Sluys, R. 1994** *Marine planarians of the world*. – World Biodiversity Database CD-ROM Series. ETI, Amsterdam.

- Sluys, R., A. Faubel, S. Rajagopal & G. van der Velde 2005 A new and alien species of 'oyster leech' (Platyhelminthes, Polycladida, Stylochidae) from the brackish North Sea Canal, the Netherlands. – *Helgoland Marine Research* 59: 310-314.
- Smaldon, G., L.B. Holthuis & C.H.J.M. Fransen 1993 Coastal shrimps and prawns. Second edition, revised and enlarged. – *Synopses of the British Fauna (N.S.)* 15: i-viii, 1-142.
- Smiley, R.L. 1992 The predatory mite family Cunaxidae (Acari) of the world with a new classification. – *Indira Publishing House, Michigan*.
- Smirnov, N.N. 1992 The Macrotrichidae of the world. – *SPB Academic Publishing, Amsterdam*.
- Smirnov, N.N. 1996 Cladocera: the Chydorinae and Sarsiinae (Chydoridae) of the world. – *SPB Academic Publishing, Amsterdam*.
- Smit, H. & H. van der Hammen 2000 Atlas van de Nederlandse watermijten. – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 13: 3-273.
- Smit, F.G.A.M. 1962a *Catalogus der Nederlandse Siphonaptera*. – *Tijdschrift voor Entomologie* 105: 45-96.
- Smit, F.G.A.M. 1962b Siphonaptera collected from moles and their nests at Wilp, Netherlands, by Jhr. W.C. van Heurn. – *Tijdschrift voor Entomologie* 105: 29-44.
- Smit, F.G.A.M. 1967 De vlooiën (Siphonaptera) van de Benelux-landen. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 72: 1-48.
- Smit, H. & H. van der Hammen 1996 A remarkable assemblage of water mites in quagfens and carr in The Netherlands (Acari: Hydrachnellae). – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 56: 28-32.
- Smit, H., Tj.H. van den Hoek & R. Wiggers 2006 Nieuwe vondsten van watermijten in Nederland (Acari: Hydrachnidia). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 25: 33-38.
- Smit, H., K. Didderen & R. Wiggers 2007 The first record of the watermite *Arrenurus berolinensis* from the Netherlands, with the first description of the female (Acari: Hydrachnidia). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 26: 39-42.
- Smit, H., H. Hop & R. Munts 2008 Twee soorten watermijten nieuw voor de Nederlandse fauna, alsmede nieuwe vondsten van zeldzame soorten (Acari: Hydrachnidia). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 28: 41-47.
- Smit, J. 2003. De veldwespen *Polistes dominulus* en *P. biglumis* rukken op in Nederland (Hymenoptera: Vespidae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 18: 81-88.
- Smit, J. 2004 De wespbijen (*Nomada*) van Nederland (Hymenoptera: Apidae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 20: 33-125.
- Smit, J. 2009 Determinatietabel voor de bijen van het genus *Colletes* in Nederland. – *Nieuwsbrief sectie Hymenoptera van de NEV, Bzzz* 30: 65-68.
- Smit, J. & J.T. Smit 2008. *Xenos vesparum* komt hogerop. – *Nieuwsbrief sectie Hymenoptera van de NEV, Bzzz* 28: 46-47.
- Smit, J.T. 2007. Het heidecicadewaaiertje *Halictophagus silwoodensis* nieuw voor Nederland (Strepsiptera: Halictophagidae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 27: 85-90.
- Smit, J.T. 2010 De Nederlandse boorvliegen (Tephritidae). – *Entomologische Tabellen* 5. European Invertebrate Survey-Nederland, Nederlandse Entomologische Vereniging & Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden.
- Smit, J.T. & M. Reemer 2009 De soortenlijst van het Naturalis-terrein. – *Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland* 48: 16-28.
- Smit, J.T. & J. Smit 2005. De waaivleugeligen (Strepsiptera) van Nederland. – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 65: 43-51.
- Smit, J.T., M. Reemer & B. Aukema 2007 Een invasie van de Nieuw-Zeelandse tarwewants *Nysius huttoni* in Nederland (Heteroptera: Lygaeidae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 27: 51-70.
- Smit, J.T., M. Reemer & R. Kleukers 2009 Zit er leven in Naturalis? 1569 soorten op 7 hectare stadgrond. – *Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland* 48: 11-16.
- Smith, A.R., K.M. Pryer, E. Schuettelpelz, P. Korall, H. Schneider & P.G. Wolf 2006 A classification for extant ferns. – *Taxon* 55: 705-731.
- Smith, C.S., A. Aptroot, B.J. Coppins, A. Fletcher, O.L. Gilbert, P.W. James and P.A. Wirth, V. 1995 Die Flechten Baden-Württembergs. – *Ulmer, Stuttgart*.
- Smith, K.G.V. 1969a Diptera Lonchopteridae. – *Handbooks for the identification of British insects* 10 (2ai): 1-9.
- Smith, K.G.V. 1969b Diptera Conopidae. – *Handbooks for the identification of British insects* 10 (3a): 1-18.
- Smith, S.E. & D.J. Read 2008 Mycorrhizal symbiosis. Third edition. – *Academic Press, London*.
- Smith, V., S. Rycroft, K. Harman, B. Scott & D. Roberts 2009 Scratchpads: a data-publishing framework to build, share and manage information on the diversity of life. – *BMC Bioinformatics* 10, Supplement 14: S6.
- Smits, N.A.C., H.P.J. Huiskes, J.H. Willems & R. Bobbink 2008 Heischraal grasland op Zuid-Limburgse hellingen: mogelijkheden voor versnelde ontwikkeling? – *De Levende Natuur* 109: 169-175
- Smits van Burgst, C.A.L. 1918 Naamlijst der in de Ichneumonien-collectie van het Rijk aanwezige genera en species der familie Ichneumonidae. – *Instituut voor Phytopathologie, Ginneken*.
- Smol, J.P. & E.F. Stoermer 2010 The diatoms: applications for the environmental and earth sciences. Second edition. – *Cambridge University Press, Cambridge*.
- Snow, K.R. 1990 Mosquitoes. – *Naturalist's Handbook* 14: 1-66.
- Soes, D.M. 2004 *Glossiphonia nebulosa* (Hirudinea: Glossiphoniidae) new for The Netherlands. – *Lauterbornia* 52: 133-137.
- Soes, D.M. & J.G.M. Cuppen 2004 The occurrence of *Glossiphonia verrucata* in The Netherlands (Hirudinea: Glossiphoniidae). – *Lauterbornia* 52:139-145.
- Soes, D.M., P.W. van Horssen, S. Bouma & M.T. Collebon 2007 Chinese wolhandkrab. Een literatuurstudie naar ecologie en effecten. – *Bureau Waardenburg, Culemborg*.
- Soes, D.M., P. Glöer & A.J. de Winter 2009 *Viviparus acerosus* (Bourguignat, 1862) (Gastropoda: Viviparidae), a new exotic snail species for the Dutch fauna. – *Aquatic Invasions* 4: 373-375.
- Soes, M. & R. van Eekelen 2006 Rivierkreeften, een



- oprukkend probleem? – *De Levende Natuur* 107: 56-59.
- Soes, M. & B. Koese 2010 Invasive freshwater crayfish in the Netherlands: a preliminary risk analysis. – *European Invertebrate Survey-Nederland*, Leiden & Bureau Waardenburg, Culemborg.
- Soesbergen, M. 2002 Naamlijst van de Nederlandse kieuwpootkreeften (Branchiopoda). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 16: 25-38.
- Soesbergen, M. & J. van de Sande 2009 Aanvullingen op de naamlijst van de Nederlandse kieuwpootkreeften (Crustacea: Branchiopoda). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 30: 75-82.
- Soest, R.W.M. van, M.J. de Kluijver, P.H. van Bragt, M. Faasse, R. Nijland, E.J. Beglinger, W.H. de Weerd & N.J. de Voogd 2007 Sponge invaders in Dutch coastal waters. – *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 1733-1748.
- Soest, R.W.M. van, N. Boury-Esnault, J.N.A. Hooper, K. Rützler, N.J. de Voogd, B. Alvarez, E. Hajdu, A.B. Pisera, J. Vacelet, R. Manconi, C. Schoenberg, D. Janussen, K.R. Tabachnick, M. Klautau 2008 World Porifera database. – [www.marinespecies.org/porifera](http://www.marinespecies.org/porifera). [Geraadpleegd 12 maart 2010.]
- Soininen, J. 2007 Environmental and spatial control of freshwater diatoms - a review. – *Diatom Research* 22: 473-490.
- Søli, G.E.E. 1992 Norwegian species of *Sylvicola* Harris, 1776 (Diptera: Anisopodidae). – *Fauna Norvegiae, Series B* 39: 49-54.
- Søli, G.E.E., J.R. Vockeroth & L. Matile 2000 Families of Sciaroidea. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palearctic Diptera* 4. Science Herald, Budapest: 49-92.
- Soltis, P.S., D.E. Soltis, P.G. Wolf, D.L. Nickrent, S.M. Chaw & R.L. Chapman 1999 The phylogeny of land plants inferred from 18S rDNA sequences: pushing the limits of rDNA signal? – *Molecular Biology and Evolution* 16: 1774-1784.
- Soltis, D.E., P.S. Soltis, M.W. Chase, M.E. Mort, D.C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W.H. Hahn, S.B. Hoot, M.F. Fay, M. Axtell, S.M. Swensen, L.M. Prince, W.J. Kress, K.C. Nixon & J.S. Farris 2000 Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-461.
- Soltis, D.E., V.A. Albert, V. Savolainen, K. Hilu, Y.-L. Qiu, M.W. Chase, J.S. Farris, S. Stefanović, D.W. Rice, J.D. Palmer & P.S. Soltis 2004 Genome-scale data, angiosperm relationships, and 'ending incongruence': a cautionary tale in phylogenetics. – *Trends in Plant Science* 9: 477-483.
- Soltis, D.E., P.S. Soltis, P.K. Endress & M.W. Chase 2005 Phylogeny and evolution of Angiosperms. – *Sinauer Association*, Sunderland, Massachusetts.
- Sømme, L. 1981 Cold tolerance of alpine, Arctic and Antarctic Collembola and mites. – *Cryobiology* 18: 212-220.
- Soós, Á. 1980 Psilidae – Platystomatidae. – *Fauna Hungariae* 143: 1-100.
- Soós, Á. 1981 Heleomyzidae – Tethinidae. – *Fauna Hungariae* 149: 1-137.
- Soós, Á. 1987 Clusiidae. – In: J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth & D.M. Wood (red.), *Manual of Nearctic Diptera* 2. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 28: 853-857.
- Song, H., J.E. Buhay, M.F. Whiting & K.A. Crandall 2008 Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105: 13486-13491.
- Sørensen, M.V. & G. Giribet 2006 A modern approach to rotiferan phylogeny: Combining morphological and molecular data. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 585-608.
- Sørensen, M.V., H. Segers & P. Funch 2005 On a new *Seison* Grube, 1859 from coastal waters in Kenya, with a reappraisal of the classification of Seisonida (Rotifera). – *Zoological Studies* 44: 34-43.
- Sörensson, M 2007 Reviderad checklista över svenska fjädervingar med åtta för landet nya arter (Coleoptera: Ptiliidae). – *Entomologisk Tidskrift* 128: 185-202.
- Southwood, T.R.E. & P.A. Henderson 2000 Ecological methods. – Wiley, New York. [zie ook [www.blackwellpublishing.com/southwood](http://www.blackwellpublishing.com/southwood) voor veel aanvulling.]
- Southwood, T.R.E. & D. Leston 1959 Land and water bugs of the British Isles. – Warne, London.
- Souty-Grosset, C., D.M. Holdich, P.Y. Noël, J.D. Reynolds & P. Haffner (red.) 2006 Atlas of crayfish in Europe. – *Publications Scientifiques du MNHN*, Paris.
- SOVON 1987 Atlas van de Nederlandse vogels. – SOVON, Arnhem.
- SOVON Vogelonderzoek Nederland 2002 Atlas van de Nederlandse broedvogels 1998-2000 - verspreiding, aantallen, verandering. – *Nederlandse Fauna* 5. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Sparrius, L.B., M.J. van Tweel & A. van der Pluijm 2004 Inhaalslag verspreidingsonderzoek, de mossen van de Habitatrichtlijn: Geel schorpioenmos en Tonghaarmuts 2004. – *BLWG-rapport 2004.07*. Bryologische en Lichenologische Werkgroep, Gouda.
- Sparrius, L.B., R.J. Bijlsma, J. de Bruijn & C.M. van Herk 2006 Mossen en korstmossen zeggen waar het op staat. – *De Levende Natuur* 107: 233-236.
- Specht, C.D. & M.E. Bartlett 2009 Flower evolution: the origin and subsequent diversification of the Angiosperm flower. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 217-243.
- Speer, B.R. 1995 Introduction to the Prymnesiophyta - Coccolithophorids and other Haptophytes. – [www.ucmp.berkeley.edu/chromista/prymnesiophyta.html](http://www.ucmp.berkeley.edu/chromista/prymnesiophyta.html). [Geraadpleegd 6 maart 2010.]
- Speight, M.C.D. 1999 A key to the European Xylotini (Dip: Syrphidae). – *Entomologist's Records and Journal of Variation* 111: 211-217.
- Spencer, K.A. 1972 Diptera, Agromyzidae. – *Handbooks for the identification of British insects* 10 (5g): 1-136.
- Spencer, K.A. 1976 The Agromyzidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 5 (2 delen): 1-606.
- Spencer, K.A. 1987 Agromyzidae. – In: J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth & D.M. Wood (red.), *Manual of Nearctic Diptera* 2. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 28: 869-879.

- Spikmans, F & J. Kranenborg** 2006 Herkenning zoetwatervissen. – Stichting RAVON, Nijmegen.
- Spoek, G.L.** 1975 Spinachtigen - Arachnida 3. De hooiwagens (Opiliona) van Nederland. Tweede herziene druk. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 50: 1-32.
- Spornraft, K.** 1967 Familie Nitidulidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 20-77.
- Spornraft, K.** 1992a Familie Nitidulidae. – Die Käfer Mitteleuropas 13: 91-110.
- Spornraft, K.** 1992b Familie Kateretidae. – Die Käfer Mitteleuropas 13: 110-111.
- Sportvisserij Nederland** 2006 Vissengids. – www.sportvisserijnederland.nl/vis\_en\_water/vissoorten. [Geraadpleegd 3 februari 2010.]
- Springer, M.S., G.C. Cleven, O. Madsen, W.W. de Jong, V.G. Waddell, H.M. Amrine & M.J. Stanhope** 1997 Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. – Nature 388: 61-64.
- Springer, M.S., M.J. Stanhope, O. Madsen & W.W. de Jong** 2004 Molecules consolidate the placental mammal tree. – Trends in Ecology & Evolution 19: 430-438.
- Stackelberg, A.A.** 1989a Familie Trichoceridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 68-71.
- Stackelberg, A.A.** 1989b Familie Ptychopteridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 164-166.
- Stackelberg, A.A.** 1989c Familie Dixidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 209-215.
- Stackelberg, A.A.** 1989d Familie Chaoboridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 216-217.
- Stackelberg, A.A.** 1989e Familie Thaumaleidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 370-372.
- Stackelberg, A.A.** 1989g Familie Bolitophilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 374-385.
- Stackelberg, A.A.** 1989h Familie Ditomyiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 386-388.
- Stackelberg, A.A.** 1989i Familie Ceroplatidae (Keroplattidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 389-394.
- Stackelberg, A.A.** 1989j Familie Diadocidiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 395.
- Stackelberg, A.A.** 1989k Familie Macroceridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 396-400.
- Stackelberg, A.A.** 1989l Familie Manotidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 401.
- Stackelberg, A.A.** 1989n Familie Anisopodidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 681-682.
- Stackelberg, A.A.** 1989o Familie Lonchopteridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1. E.J. Brill, Leiden: 1153-1155.
- Stackelberg, A.A.** 1989p Familie Syrphidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 10-148.
- Stackelberg, A.A.** 1989r Familie Calobatidae (Trepidariidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 179.
- Stackelberg, A.A.** 1989s Familie Micropezidae (Tylidae, in part). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 176-178.
- Stackelberg, A.A.** 1989t Familie Megamerinidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 180-181.
- Stackelberg, A.A.** 1989u Familie Tanypezidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 182.
- Stackelberg, A.A.** 1989w Familie Psilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 184-191.
- Stackelberg, A.A.** 1989y Familie Helcomyzidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 277.
- Stackelberg, A.A.** 1989z Familie Coelopidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 278-279.
- Stackelberg, A.A.** 1989aa Familie Dryomyzidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 280-281.
- Stackelberg, A.A.** 1989ab Familie Sepsidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 282-289.
- Stackelberg, A.A.** 1989ac Familie Sciomyzidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 290-317.
- Stackelberg, A.A.** 1989ad Familie Lauxaniidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and

- Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 318-330.
- Stackelberg, A.A. 1989ae** Family Periscolididae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 346.
- Stackelberg, A.A. 1989af** Family Piophilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 347-350.
- Stackelberg, A.A. 1989ag** Family Neottiophilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 352-353.
- Stackelberg, A.A. 1989ah** Family Pallopteridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 354-357.
- Stackelberg, A.A. 1989ai** Family Lonchaeidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 358-373.
- Stackelberg, A.A. 1989aj** Family Odiniidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 374-376.
- Stackelberg, A.A. 1989ak** Family Clusiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 505-508.
- Stackelberg, A.A. 1989al** Family Acartophthalmidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 509.
- Stackelberg, A.A. 1989am** Family Trixoscelididae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 538.
- Stackelberg, A.A. 1989an** Family Pseudopomyzidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 539.
- Stackelberg, A.A. 1989ao** Family Anthomyzidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 540-545.
- Stackelberg, A.A. 1989ap** Family Opomyzidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 546-550.
- Stackelberg, A.A. 1989aq** Family Chyromyidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 551-552.
- Stackelberg, A.A. 1989ar** Family Aulacigastridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 553-554.
- Stackelberg, A.A. 1989as** Family Asteiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 555-556.
- Stackelberg, A.A. 1989au** Family Tethinidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 591-592.
- Stackelberg, A.A. 1989av** Family Milichiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 593-601.
- Stackelberg, A.A. 1989aw** Family Canaceidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 602-603.
- Stackelberg, A.A. 1989ax** Family Braulidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 604.
- Stackelberg, A.A. 1989ay** Family Camillidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 647.
- Stackelberg, A.A. 1989az** Family Diastatidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 648-650.
- Stackelberg, A.A. 1989ba** Family Drosophilidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 651-665.
- Stackelberg, A.A. 1989bc** Family Egniidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 975.
- Stackelberg, A.A. 1989be** Family Nycteribiidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 989-994.
- Stackelberg, A.A. 1989bf** Family Rhinophoridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 1097-1102.
- Stackelberg, A.A. & O.P. Negrobov 1930-1979** Dolichopodidae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 4 (5) 29: 1-530.
- Stammer, H.-J. (red.) 1957-1963** Beiträge zur Systematik und Ökologie Mitteleuropäischer Acarina. – Leipzig 1 (1+2), 2.
- Stamps, D.J., G.M. Waterhouse, F.J. Newhook & G.S. Hall 1990** Revised tabular key to the species of Phytophthora. Mycological Papers 162: 1-28.
- Starmach, K. 1985** Chrysophyceae und Haptophyceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 1. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Steenis, W. van & A. Barendregt 2002** Family Syrphidae. – In: P.L.T. Beuk (red.), Checklist of the Diptera of the Netherlands. – KNNV Uitgeverij, Utrecht: 200-216.
- Steenkamp, E.T., J. Wright & S.L. Baldauf 2006** The protistan origins of animals and fungi. – Molecular Biology and Evolution 23: 93-106.
- Stefaniak, L., G. Lambert, A. Gittenberger, H. Zhang, S. Lin & R.B. Whitlatch 2009** Genetic conspecificity of the

- worldwide populations of *Didemnum vexillum* Kott, 2002. – Aquatic Invasions 4: 29-44.
- Steffan, A.W. 1979a** Familie Dryopidae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 265-294.
- Steffan, A.W. 1979b** Familie Georissidae. – Die Käfer Mitteleuropas 6: 294-296.
- Stegenga, H. 1994** Ontwikkelingen en diversiteit in soortenbestand van de Nederlandse zeewierflora. – Flora en Fauna 2030, achtergrondreeks, deel 8. Stichting ter bevordering van Natuurwetenschappelijk Onderzoek, Amsterdam.
- Stegenga, H., M. Karremans & J. Simons 2006/2007** Zeewieren van de voormalige oesterputten bij Yerseke. – Gorteria 32: 125-143.
- Steinke, D., M. Vences, W. Salzburger & A. Meyer 2005** TaxI: a software tool for DNA barcoding using distance methods. – Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences 360: 1975.
- Stephen, A.C. & S.J. Edmonds 1972** The Phyla Sipuncula and Echiura. – British Museum (Natural History), London.
- Stern, C. 1924** Untersuchungen über Acanthocystideen. – Archiv für Protistenkunde 48: 436-491.
- Sterrer, W.E. 1982** Gnathostomulida. – In: S.P. Parker (red.), Synopsis and classification of living organisms 1. McGraw-Hill, New York: 847-851.
- Sterrer, W. 1998** New and known Nemertodermatida (Platyhelminthes-Acoelomorpha), a revision. – Belgian Journal of Zoology 128: 55-92.
- Sterzyńska, M. & R. Ehrnsberger 2005** Check list of the Collembola in the nature reserve stroomdallandschap Drentsche Aa (Netherlands). – In: K. Tajovský, J. Schläghamerský & V. Pižl (red.), Contributions to Soil Zoology in Central Europe 1, Proceedings of the 7th Central European Workshop on Soil Zoology, České Budějovice April 14-16, 2003. Institute of Soil Biology Academy of Sciences of the Czech Republic, České Budějovice: 167-169.
- Stiasny-Wijnhoff, G. 1938** Das Genus *Prostoma* Dugès, eine Gattung von Süswasser-Nemertinen. – Archives Néerlandaises de Zoologie 3, Supplement: 219-230.
- Stichel, W. 1955-1962** Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen II. Europa. (Hemiptera-Heteroptera Europae) 1-4 & General-Index. – Stichel, Berlin-Hermsdorf.
- Stock, J.H. 1949** Zeespinnen. – Tabellenserie van de Strandwerkgemeenschap 7: 1-8.
- Stock, J.H. 1966** Sponsbewonende organismen uit Nederlandse wateren. – Het Zeepaard 26: 133-136.
- Stojanovich, C.J. & H.G. Scott 1995a** Illustrated key to the mosquitoes of Fennoscandia, Finland, Sweden, Denmark, Norway. – Printed in the USA by the authors.
- Stojanovich, C.J. & H.G. Scott 1995b** Mosquitoes of European Russia. – Printed in the USA by the authors.
- Stork, N.E. 1991** The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. – Journal of Tropical Ecology 7: 161-180.
- Stork, N.E. 1993** How many species are there? – Biodiversity and Conservation 2: 215-232.
- Strack, H.L. 1982** Revisie van de Nederlandse recente Polyplacophora. – Basteria 46: 69-76.
- Strickberger, M.W. 1996** Evolution. Tweede editie. – Jones & Bartlett Publishers, Sudbury.
- Strien, A.J. van 1980** De Nederlandse soorten van de keverfamilie Heteroceridae. – Zoologische Bijdragen 27: 9-42.
- Stroyan, H.L.G. 1977** Homoptera Aphidoidea (Part). Chaitophoridae & Callaphididae. – Handbooks for the identification of British insects 2 (4a): i-viii, 1-130.
- Stroyan, H.L.G. 1984** Aphids - Pterocommatinae and Aphidinae (Aphidini). Homoptera Aphidiidae. – Handbooks for the identification of British insects 2 (6): 1-232.
- Struck, T., N. Schult, T. Kusen, E. Hickman, C. Bleidorn, D. McHugh & K. Halanych 2007** Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. – BMC Evolutionary Biology 7: 57.
- Strykstra, R.J. 2000** Reintroduction of plant species: S(h)ifting settings. – Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- Stubbs, A.E. 1972-1974** Introduction to craneflies. – Bulletin of the Amateur Entomologist's Society 31: 46-54, 83-93; 32: 14-23, 58-63, 101-107; 33: 18-23, 142-145.
- Stubbs, A.E. 1982** An identification guide to the British Clusiidae. – Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society 15: 89-93.
- Stubbs, A.E. 1994** Test keys to families of Nematocera; genera of Tipulidae; species of Cylindrotomidae, Pediciidae, Molophilus, Tasiocera. – Cranefly Recording Scheme Newsletter 7.
- Stubbs, A.E. 1997** Test key for subfamily Limnophilinae. – Bulletin of the Dipterists Forum 43.
- Stubbs, A.E. 1998** Test key for subfamily Limoniinae. – Bulletin of the Dipterists Forum 45.
- Stubbs, A.E. 1999** Amendments to test keys. – Bulletin of the Dipterists Forum 47.
- Stubbs, A.E. & M. Drake 2001** British soldierflies and their allies. – British Entomological and Natural History Society, Reading.
- Stubbs, A.E. & S.J. Falk 2002** British hoverflies. Second edition. – British Entomological and Natural History Society, Reading.
- Stuckenberg, B.R. 1971** A review of the Old World genera of Lauxaniidae (Diptera). – Annals of the Natal Museum 20: 499-610.
- Stuckenberg, B.R. 1973** The Athericidae, a new family in the lower Brachycera. – Annals of the Natal Museum 21: 649-673.
- Stumpel, A.H.P. & H. Strijbosch 2006** Veldgids amfibieën en reptielen. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Suatoni, E., S. Vicario, S. Rice, T. Snell & A. Caccione 2006** An analysis of species boundaries and biogeographic patterns in a cryptic species complex: the rotifer *Brachionus plicatilis*. – Molecular Phylogenetics and Evolution 41: 86-98.
- Subias, L.S. 2004** Listado sistemático, sinónimo y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo. – Graellsia 60 (numero extraordinario): 3-305.
- Sundberg, P. 1991** A proposal for renaming the higher taxonomic categories in the phylum Nemertea. – Journal of Natural History 25: 45-48.
- Suwa, M. & B. Darvas 1998** Family Anthomyiidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 571-616.
- Svensson, L., P. Grant, K. Mullarney & D. Zetterström**

- 2000 ANWB Vogelgids van Europa. – Tirion, Baarn.
- Svensson, L., K. Mullarney, D. Zetterström & P. Grant 2010 ANWB Vogelgids van Europa. Tweede, herziene editie. – De Fontein-Tirion, Baarn.
- Swaay, C.A.M. van 2006 Basisrapport Rode Lijst dagvlinders. – Rapport VS2006.002. De Vlinderstichting, Wageningen.
- Swanson, A.R., E.M. Vadell & J.C. Cavender 1999 Global distribution of forest soil dictyostelids. – *Journal of Biogeography* 26: 133-148.
- Swennen, C. & R. Dekker 1987 De Nederlandse zee-naaktslakken (Gastropoda Opisthobranchia: Sacoglossa en Nudibranchia). – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 183: 1-52.
- Sýkora K.V., J.M. Kalwij & P.J. Keizer 2002 Phytosociological and floristic evaluation of a 15-year ecological management of roadside verges in the Netherlands. – *Preslia* 74: 421-436.
- Szábó, J. 1983 Psychodidae. – *Fauna Hungariae* 156: 1-88.
- Szadziewski, R., J. Krzywinski & W. Gilka 1997 Diptera Ceratopogonidae, Biting midges. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook*. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 243-263.
- Szeptycki, A. 2007 *Catalogue of the world Protura*. – *Wydawnictwa Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt Polskiej Akademii Nauk, Kraków*.
- Szymczakowski, W. 1971 Familie Catopidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 3: 204-237.
- Taberly, G. 1987 Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'acarien oribates: *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) et *Platynoethrus peltifer* (Koch) III. Étude anatomique, histologique et cytologique des femelles parthénogénétiques. – *Acarologia* 28: 389-403.
- Taberly, G. 1988 Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'acarien oribates: *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) et *Platynoethrus peltifer* (Koch) IV. Observations sur les mâles ataviques. – *Acarologia* 29: 95-107.
- Taeger, A 1998 Bestimmungsschlüssel der Keulhornblattwespen Deutschlands (Hymenoptera: Cimbicidae). – In: A. Taeger & S.M. Blank (red.), *Pflanzenwespen Deutschlands (Hymenoptera, Symphyta)*. Kommentierte Bestandsaufnahme. Goecke & Evers, Keltern: 193-206.
- Taeger, A., S.M. Blank & A.D. Liston, 2006 European sawflies (Hymenoptera: Symphyta) - A species checklist for the countries. – In: S.M. Blank, S. Schmidt & A. Taeger (red.), *Recent sawfly research: synthesis and prospects*. Goecke & Evers, Keltern: 399-504.
- Tahkhtajan, A. 1997 *Diversity and classification of flowering plants*. – Columbia University Press, New York.
- Takahashi, K. & O.R. Anderson 2000 Class Phaeodaria. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), *An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups*. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 981-994.
- Takken, W., A.J.H. van Vliet, A. Verhagen & C.C. Vos 2009 *Wegen naar een klimaatbestendig Nederland*. – Planbureau voor de Leefomgeving, Bilthoven.
- Tamis, W. 2005 Changes in the flora of the Netherlands in the 20th century. – *Gorteria*, supplement 6.
- Tamis, W.L.M., R. van der Meijden, J. Runhaar, R.M. Bekker, W.A. Ozinga, B. Odé & I. Hoste 2004 Standaardlijst van de Nederlandse flora 2003. – *Gorteria* 30: 101-195.
- Tamis, W.L.M., M. van 't Zelfde, R. van der Meijden & H.A. Udo de Haes 2005 Changes in vascular plant biodiversity in the Netherlands in the 20th century explained by their climatic and other environmental characteristics. – *Climate Change* 72: 37-56.
- Tamis, W.L.M., H. Duistermaat, R. van Moorsel, J.D. Kruijer & M. Roos 2009a Het verdwijnen en (weer) verschijnen van plantensoorten in Nederland. – *Gorteria* 33: 166-185.
- Tamis, W.L.M., A. Beckers, L. Louwe Kooijmans, J. Mourik & B. Vreeken 2009b Hap, daar gaat weer zo'n smake-lijke orchis; de gevolgen van begrazing door vee voor Rode Lijstsoorten. – *Gorteria* 33: 186-201.
- Tanasijtshuk, V.N. 1986 [Fam. Chamaemyiidae. Part 1.] – *Fauna USSR* 14 (7): 1-335 [In Russisch.]
- Tanasijtshuk, V.N. 1989a Family Psychodidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 1*. E.J. Brill, Leiden: 167-198.
- Tanasijtshuk, V.N. 1989b Family Platypezidae (Clythiidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 1-9.
- Tanasijtshuk, V.N. 1989c Family Pipunculidae (Dorylidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 149-161.
- Tanasijtshuk, V.N. 1989d Family Chamaemyiidae (Ochthipiidae). – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), *Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2*. E.J. Brill, Leiden: 331-345.
- Tanasijtshuk, V.N. 1992 Morphological differences and phylogenetic relationships of genera of Chamaemyiidae (Diptera). – *Entomologicheskoe Obozrenie* 71: 199-230. [In Russisch; Engelse vertaling in *Entomological Review* 72 (1993): 66-100.]
- Tattersall, W.M. & Tattersall, O.S. 1951. *The British Mysidacea*. – The Ray Society, London. 136.
- Tawfik, M.F.S., S. Abul-Nasr & M.M. El-Husseini 1972 The biology of *Labidura riparia* Pallas (Dermaptera: Labiduridae). – *Bulletin de la Société Entomologique d'Égypte* 56: 75-92.
- Taylor, L.R. & Y. Robert (red.) 1980 *Handbook for aphid identification*. Revised edition. – European Commission, Brussel.
- Tempelman, D. & T. van Haaren 2009 Water- en oppervlaktewantsen van Nederland. – Jeugbondsuitgeverij, Utrecht.
- Tempelman, D. 2008 Leeches and the water framework directive. – *Lauterbornia* 65: 193-203.
- Termaat, T., V.J. Kalkman & J.H. Bouwman 2010 Changes in the range of dragonflies in the Netherlands and the possible role of temperature change. – In: J. Ott (red.), *Monitoring climatic change with dragonflies*. Pensoft Series Faunistica 81.
- Terry, M.D. & M.F. Whiting 2005 Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. – *Cladistics* 21: 240-257.

- Teunissen, A.P.J.A. & Th. Heijerman 2010** Anthribidae. – In: O. Vorst (red.), *Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera)*. Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging II. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 159.
- Teunissen, H.G.M. 1947** Het genus *Campoplex* (Subfam. Ophioninae. Fam. Ichneumonidae). – *Tijdschrift voor Entomologie* 88: 249-270.
- Teunissen, H.G.M. 1948** Naamlijst van inlandse sluipwespen (Fam. Ichneumonidae I). – *Tijdschrift voor Entomologie* 89:10-38.
- Teunissen, H.G.M. 1972** Naamlijst van de Nederlandse sluipwespen (Fam. Ichneumonidae II) Subfam. Ichneumoninae. – *Entomologische Berichten, Amsterdam* 32: 71-84, 91-104.
- Thacker, R.W., M.C. Díaz, N.J. de Voogd, R.W.M. van Soest, C.J. Freeman, A.S. Mobley, J. LaPietra, K. Cope & S. McKenna 2010** Preliminary assessment of sponge biodiversity on Saba Bank, Netherlands Antilles. – *PLoS One* 5 (5): e9622.
- Thayer, M.K. 2005** Staphylinidae. – In: R.G. Beutel & R.A.B. Leschen (red.), *Handbuch der Zoologie. Band IV, Teilband 38. Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. Walter de Gruyter, Berlin: 296-344.
- Theodor, O. & H. Oldroyd 1964** Hippoboscidae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 12 (1-3) 65: 1-70.
- Theodor, O. 1958** Psychodidae-Phlebotominae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 3 (1) 9c: 1-55.
- Theodor, O. 1967** An illustrated catalogue of the Rothschild collection of Nycterybiidae (Diptera) in the British Museum (Natural History). With keys and short descriptions for the identification of subfamilies, genera, species and subspecies. – *British Museum (Natural History) Publication* 655: 1-506.
- Theowald, Br. 1973-1980** Tipulidae. – In: E. Lindner (red.), *Die Fliegen der paläarktischen Region*. Schweizerbart, Stuttgart 3 (5) 1: 321-538.
- Thibaud, J.-M., H.-J. Schulz & M.M. da Gama Assalino 2004** Synopses on Palaearctic Collembola. Part 4. Hypogastruridae. – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 75: 1-287.
- Thomas, A.G.B. 1997** Rhagionidae and Athericidae, snipe flies. – In: A. Nilsson (red.), *Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera*. Apollo Books, Stenstrup: 311-320.
- Thomas, F., A. Schmidt-Rhaesa, G. Martin, C. Manu, P. Durand & F. Renaud 2002** Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of their terrestrial hosts? – *Journal of Evolutionary Biology* 15: 356-361.
- Thompson, F.C. & G. Rotheray 1998** Family Syrphidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3*. Science Herald, Budapest: 81-139.
- Thompson, F.C. & G.E. Rotheray 1998** Family Syrphidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3*. Science Herald, Budapest: 81-139.
- Thompson, R.T. 1958** Coleoptera. Phalacridae. – *Handbooks for the identification of British insects* 5 (5b): 1-17.
- Tillier, P. 2008** Contribution à l'étude des mécoptères de France. Deuxième partie: clé de détermination des *Panorpa* de France (Mecoptera Panorpidae). – *L'Entomologiste* 64 (1): 21-30.
- Tilman, D. 1996** Biodiversity: population versus ecosystem stability. – *Ecology* 77: 350-363.
- Tilman, D., D. Wedin & J. Knops 1996** Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. – *Nature* 379: 718-720.
- Tilman, D., P.B. Reich, J. Knops 2006** Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. – *Nature* 441: 629-632.
- Timm, T. & H.H. Veldhuijzen van Zanten 2002** Freshwater Oligochaeta of North-West Europe. – *World Biodiversity Database CD-ROM Series. ETI, Amsterdam*.
- Timm, T. 1987** Aquatic oligochaeta of the northwestern part of the USSR. – *Academy of the Estonian SSR, Tallin*.
- Timm, T. 2009** A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of northern and central Europe. – *Lauterbornia* 66: 1-235.
- Timmer, J. 1980** De dazen (Diptera, Tabanidae) van de Beneluxlanden. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 138: 1-38.
- Timmermans, M.J.T.N., D. Roelofs, J. Mariën & N.M. van Straalen 2008** Revealing Pancrustacean relationships: Phylogenetic analysis of ribosomal protein genes places Collembola (springtails) in a monophyletic Hexapoda and reinforces the discrepancy between mitochondrial and nuclear DNA markers. – *BMC Evolutionary Biology* 8: 83. doi:10.1186/1471-2148-8-83.
- Titselaar, E.E.L.M. 2004** Limpets (Gastropoda, Patellidae) in the province of Zeeland. – *Vita Malacologica* 2: 54-55.
- Tobias, W. & D. Tobias 1981** Trichoptera Germanica. Bestimmungstabellen für die deutschen Köcherfliegen. Teil 1. Imagines. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 49.
- Tokár, Z., A. Lvovsky & P. Huemer 2005** Die Oecophoridae s.l. (Lepidoptera) Mitteleuropas. Bestimmung - Verbreitung - Habitat - Bionomie. – F. Slamka, Bratislava.
- Toller, W., A.O. Debrot, M.J.A. Vermeij & P.C. Hoetjes 2010** Reef fishes of Saba Bank, Netherlands Antilles: assemblage structure across a gradient of habitat types. – *PLoS One* 5 (5): e9207.
- Tolman, T. & R. Lewington 1999** De nieuwe vliedergids. – Tirion, Baarn.
- Tomas, C.R. 1997** Identifying marine phytoplankton. – Academic Press, San Diego.
- Tomasovic, G. 2000** Connaissances actuelles sur les Bibionidae de Belgique (Diptera, Nematocera). – *Notes Faunistiques de Gembloux* 38: 21-42.
- Tomlinson, J.T. 1987** The burrowing barnacles (Acrothoracica). – In: A.J. Southward (red.), *Barnacle biology. Crustacean Issues 5*. A.A. Balkema, Rotterdam: 63-71.
- Tooren, B.F. van, H.J.W. Vermeulen, R.J.H. Douwes & H.L. Schimmel-ten Kate 2004** Tien jaar na Plan Goudplevier. – *De Levende Natuur* 105: 76-81.
- Tooren, D. van den 2005** Naamlijst en determinatiesleutel tot de pseudoscorpionen van Nederland (Arachnida: Pseudoscorpiones). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 23: 91-102.

- Townes, H. 1969a** The genera of Ichneumonidae, part 1 (Ephialtinae, Tryphoninae, Labiinae, Adelognathinae, Xoridinae, Agriotypinae). – *Memoirs American Entomological Institute* 11: 1-300.
- Townes, H. 1969b** The genera of Ichneumonidae, part 2 (Gelinae). – *Memoirs American Entomological Institute* 12: 1-537.
- Townes, H. 1970** The genera of Ichneumonidae, part 3 (Lycorininae, Banchinae, Scolobatinae, Porizontinae). – *Memoirs American Entomological Institute* 13: 1-307.
- Townes, H. 1971** The genera of Ichneumonidae, part 4 (Cremastinae, Phrudinae, Tersilochinae, Ophioninae, Mesochorinae, Metopiinae, Anomalinae, Acaenitinae, Microleptinae, Orthopelmatinae, Collyriinae, Orthocentrinae, Diplazontinae). – *Memoirs American Entomological Institute* 17: 1-372.
- Traian, B. 2002** Effects of pollution on the biodiversity of groundwater fauna related microbial communities. – Proefschrift Vrije Universiteit, Amsterdam.
- Traugott-Olsen, E. & E.S. Nielsen 1977** The Elachistidae of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 6: 1-229.
- Travé, J. 1963** Écologie et biologie des oribates (acariens) saxicoles et arboricoles. – *Vie et Milieu, Supplement* 14: 1-267.
- Trojan, P. 1979** Tabanidae. – *Fauna Polski* 8: 1-309.
- Tronquet, M. 2006** Catalogue iconographique des coléoptères des Pyrénées-Orientales. Volume 1. Staphylinidae. Édition revue et augmentée. – *Revue de l'Association Roussillonnaise d'Entomologie* 15, Supplement: [1], 1-127.
- Tschorsnig, H.-P. & B. Herting 1994** Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (A)*: 506: 1-170.
- Tschorsnig, H.-P. & V.A. Richter 1998** Family Tachinidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), *Contributions to a manual of Palaearctic Diptera* 3. *Science Herald*, Budapest: 691-827.
- Tudge, C. 2002** *The variety of life*. Oxford University Press, Oxford.
- Tulp, A. 2004** *Pentacolum punctatum* (Brandtner, 1935), een nauwelijks bekende triclade uit het brakke water, aangetroffen bij Harlingen. – *Het Zeepaard* 64: 21-28.
- Turin, H. 2000** De Nederlandse loopkevers - verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). – *Nederlandse Fauna* 3. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.
- Turin, H., K. Alders, P.J. den Boer, S. van Essen, Th. Heijerman, W. Laane & E. Penterman 1991** Ecological characterization of carabid species (Coleoptera, Carabidae) in The Netherlands from thirty years of pitfall sampling. – *Tijdschrift voor Entomologie* 134: 279-304.
- Turnhout, C. van, R.P.B. Foppen, R.S.E.W. Leuven, H. Siepel & H. Esselink 2007** Scale-dependent homogenization: Changes in breeding bird diversity in the Netherlands over a 25-year period. – *Biological Conservation* 134: 505-516.
- Tweede Kamer 1990** Natuurbeleidsplan: regeringsbeslissing. – Vergaderjaar 1989-1990, 21 149, nrs. 2-3.
- Tweede Kamer 1995** Brief van de ministers van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer en voor Ontwikkelings-samenwerking d.d. 22 september 1995 ter aanbieding van het Strategische Plan van Aanpak Biologische Diversiteit. – Vergaderjaar 1995-1996, 24 400 xiv, nr. 4.
- Tweede Kamer 2002** Brief van de staatssecretaris van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij d.d. 19 december 2002 ter aanbieding van het beleidsbesluit vaste vistuigen 'Vast en zeker'. – Vergaderjaar 2002-2003, 28 752, nr. 1.
- Tweede Kamer 2003** Brief van de staatssecretaris van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer d.d. 24 december 2003 ter aanbieding van de notitie 'Erop of eronder: uitvoeringsnotitie emissieplafonds verzuring en grootschalige luchtverontreiniging 2003'. – Vergaderjaar 2003-2004, 28 663, nr. 12.
- Tweede Kamer 2004a** Nota ruimte: deel 3: kabinetsstandpunt. – Vergaderjaar 2003-2004, 29 435, nr. 2.
- Tweede Kamer 2004b** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit en van de staatssecretaris van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer d.d. 12 november 2004 over presentatie van beleid op het gebied van agrobiodiversiteit. – Vergaderjaar 2004-2005, 26 407, nr. 22.
- Tweede Kamer 2005a** Brief van de staatssecretaris van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieubeheer d.d. 11 april 2005 bij het toekomen van een afschrift van het Nederlandse derogatieverzoek inzake de Europese Nitraatrichtlijn met bijbehorende bijlagen welke op 8 april aan de Europese Commissie is aangeboden. – Vergaderjaar 2004-2005, 28 385 en 26 729, nr. 51.
- Tweede Kamer 2005b** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 13 september 2005 ter aanbieding van de visie 'Kiezen voor landbouw'. Vergaderjaar 2004-2005, 30 252, nr. 1.
- Tweede Kamer 2007a** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 5 juni 2007 ter aanbieding van het beleidskader 'Spelregels EHS'. – Vergaderjaar 2006-2007, 30 825, nr. 6.
- Tweede Kamer 2007b** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 12 oktober 2007 over een nieuwe strategie voor het soortenbeleid. – Vergaderjaar 2007-2008, 26 407, nr. 26.
- Tweede Kamer 2007c** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 12 oktober 2007 over beleidsvoornemens ten aanzien van invasieve exoten. – Vergaderjaar 2007-2008, 26 407, nr. 27.
- Tweede Kamer 2008a** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit met een uitgewerkte visie op de toekomst van de intensieve veehouderij. – Vergaderjaar 2007-2008, 28 973, nr. 18.
- Tweede Kamer 2008b** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 24 april 2008 ter aanbieding van de beleidslijn herintroducties van dieren. – Vergaderjaar 2007-2008, 31 200 xiv, nr. 215.
- Tweede Kamer 2009a** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 14 januari 2009 ter aanbieding van het rapport 'Beleidevaluatie Functioneel gebruik van biodiversiteit in de landbouw: terugblikken en vooruitzien'. – Vergaderjaar 2008-2009, 26 407, nr. 38.

- Tweede Kamer 2009b** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit ter aanbieding van het vierde Nederlandse actieprogramma betreffende de Nitraatrichtlijn (2010-2013). Vergaderjaar 2008-2009, 28 385, nr. 132.
- Tweede Kamer 2009c** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 14 april 2009 ter aanbieding van het Uitvoeringsprogramma biodiversiteit. – Vergaderjaar 2008-2009, 26 407, nr. 40.
- Tweede Kamer 2010** Brief van de minister van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit d.d. 1 juli 2010 ter aanbieding van het Voorlopig Programma Stikstof. – Vergaderjaar 2009-2010, 30 654, nr. 83.
- Twisk, P., A. van Diepenbeek & J.P. Bekker 2010** Veldgids Europese zoogdieren. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Tyler S., S. Schilling, M. Hooge & L.F. Bush 2006-2009** Turbellarian taxonomic database. Version 1.5. – <http://turbellaria.umaine.edu>. [Geraadpleegd 23 februari 2010.]
- Ude, H. 1929** Oligochaete. – Die Tierwelt Deutschlands 15: 1-132.
- Udo de Haes, H.A., W.L.M. Tamis, G.R. de Snoo & H.T. Prins 2009** Het gaat weer beter met de natuur in Nederland. – Landschap 26: 161-169.
- Uetz, P., R. Chenna, T. Etzold & J. Hallermann 2008** EMBL Reptile Database. [www.reptile-database.org](http://www.reptile-database.org). [Geraadpleegd 12 februari 2010.]
- United Nations 1992** United Nations framework convention on climate change. – FCCC/Informal/84. GE.05-62220 (E) 200705. [http://ec.europa.eu/development/icenter/repository/env\\_cc\\_unfccc\\_en.pdf](http://ec.europa.eu/development/icenter/repository/env_cc_unfccc_en.pdf).
- Vaillant, F. 1971-1983** Psychodidae-Psychodinae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 3 (1) 9d: 1-358.
- Vaillant, F. 1989** Contribution à l'étude des Diptères Lonchoceridae d'Europe et d'Afrique du Nord. – Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles 79: 209-229.
- Vaillant, F. 2002** Insecta: Diptera: Lonchoceridae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 21/22: 1-14.
- Vala, J.C. 1989** Diptères Sciomyzidae euro-méditerranéens. – Faune de France 72: 1-300.
- Valentine, J.W., A.G. Collins & C.P. Meyer 1994** Morphological complexity increase in metazoans. – Paleobiology 20: 131-142.
- Vanormelingen, P., E. Verleyen & W. Vyverman 2008** The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. – Biodiversity and Conservation 15: 393-405.
- Vaupel Klein, J.C. von 1994** Punctuated equilibria and phyletic gradualism: even partners can be good friends. – Acta Biotheoretica 42: 15-48.
- Vázquez, X.A. 2002** European fauna of Oedemeridae (Coleoptera). – Argania Editio, Barcelona.
- Veen, M. van 1984** De blaaskopvliegen en roofvliegen van Nederland en België. Vijfde editie. – Jeugdbondsuitgeverij, 's-Graveland.
- Veen, M.P. van 1996** De roofvliegen van Nederland. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 216: 1-120.
- Veen, M.P. van 2004** Hoverflies of Northwest Europe. Identification keys to Syrphidae. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Veerkamp, M.T. 2005** De diversiteit van paddestoelen in het Nederlandse bos. – Alterra, Wageningen.
- Velde, G. van der & H.P.J.J. Cuppen 1981** The distribution and ecology of ground water and rheophilous freshwater triclads (Platyhelminthes, Turbellaria) in the Netherlands. – Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland 10: 89-98.
- Velde, G. van der & E.J. de Vries 1985** Handleiding voor het project triclade platwormen (Turbellaria, Tricladida). – Instructies voor medewerkers EIS-Nederland 8: 1-20.
- Velde, G. van der, M. van der Gaag & H.A. ten Hove 1993** De exotische Trompetkalkkokerworm (*Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel)), een nieuwe kolonisator in het Noordzeekanaal. – Het Zeepaard 53: 62-70.
- Verdonschot, P.F.M., B.W.G. Higler, R.C. Nijboer & T.H. van den Hoek 2003** Naar een doelsoortenlijst van aquatische macrofauna in Nederland; platwormen (Tricladida), steenvliegen (Plecoptera), haften (Ephemeroptera) en kokerjuffers (Trichoptera). – Alterra-rapport 858. Alterra, Wageningen.
- Verhoef, H.A. 1984** Releaser and primer pheromones in Collembola. – Journal of Insect Physiology 30: 665-670.
- Verlinden, L. 1991** Fauna van België. Zweefvliegen (Syrphidae). – Koninklijk Belgische Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel.
- Vermoolen, D. 1983** The *Tipula (Acutipula) maxima* group (Insecta, Diptera, Tipulidae). 1. Taxonomy and distribution. – Bijdragen tot de Dierkunde 53: 49-81.
- Verves, Y.G. 1982-1993** Sarcophaginae. – In: E. Lindner (red.), Die Fliegen der paläarktischen Region. Schweizerbart, Stuttgart 11 (64h): 235-504.
- Verves, Y.G. 1994** A key to genera and subgenera of Palaearctic Miltogramminae (Diptera, Sarcophagidae) with a description of a new genus. – Dipterological Research 5: 239-247.
- Vervoort, W. 1946** Hydrozoa (C.I) A. Hydropolyten. – Fauna van Nederland 14: 1-336.
- Vervoort, W. & M. Faasse 2009** Overzicht van de Nederlandse Leptolida (= Hydrozoa) (Cnidaria: Hydrozoa). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 32: 1-207.
- Vickaryous, M.K. & B.K. Hall 2006** Human cell type diversity, evolution, development, and classification with special reference to cells derived from the neural crest. – Biological Reviews 81: 425-455.
- Vickerman, K. 2000a** Order Kinetoplastida Honigberg, 1963. – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1159-1185.
- Vickerman, K. 2000b** Diplonemids (Class: Diplonemea Cavalier Smith, 1993). – In: J.J. Lee, G.F. Leedale & P. Bradbury (red.), An illustrated guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as Protozoa, or newly discovered groups. Second edition. Lawrence, Society of Protozoologists 2: 1157-1159.
- Viejo, R.M. & P. Åberg 2003** Temporal and spatial variation in the density of mobile epifauna and grazing damage on the seaweed *Ascophyllum nodosum*. – Marine Biology 142: 1229-1241.
- Vienna, P. 1980** Coleoptera. Histeridae. – Fauna d'Italia 16: i-ix, 1-386.



- Vierbergen, G.** 1990 The spider mites of The Netherlands and their economic significance (Acarina: Tetranychidae). – Proceedings Experimental & Applied Entomology, N.E.V. Amsterdam 1: 158-164.
- Vierbergen, G. & A.J.M. Loomans** 2009 Phytoseiidae in Dutch green space. – Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting 20: 45-53.
- Vierbergen, G., W.N. Ellis & B. van Maanen** 2009 Acari - mijten. – In: J.G.M. Cuppen, & M.B.P. Drost (red.), Entomofauna van de noordelijke Achterhoek. Verslag van de 163e zomerbijeenkomst te Vorden. Entomologische Berichten, Amsterdam 69: 192-193.
- Viets, K.** 1936 Spinnentiere oder Arachnida VII: Wassermilben oder Hydracarina (Hydrachnellae und Halacaridae). – Die Tierwelt Deutschlands 31: 1-288; 32: 289-574.
- Viets, K. & K.O. Viets** 1960 Abteilung: Wassermilben, Hydracarina. – Tierwelt Mitteleuropas 3 (4. Ergänzung): 1-44.
- Viitasaari, M.** 2002a The suborder Symphyta of the Hymenoptera. – In: M. Viitasaari (red.), Sawflies (Hymenoptera, Symphyta) 1. A review of the suborder, the western Palaearctic taxa of Xyeloidea and Pamphilioidea. Tremex Press, Helsinki: 12-174.
- Viitasaari, M.** 2002b Review of the extant families of Hymenoptera, Symphyta. – In: M. Viitasaari (red.), Sawflies (Hymenoptera, Symphyta) 1. A review of the suborder, the western Palaearctic taxa of Xyeloidea and Pamphilioidea. – Tremex Press, Helsinki: 175-195.
- Viitasaari, M.** 2002c The northern European taxa of Pamphiliidae (Hymenoptera). – In: M. Viitasaari (red.), Sawflies (Hymenoptera, Symphyta) 1. A review of the suborder, the western Palaearctic taxa of Xyeloidea and Pamphilioidea. – Tremex Press, Helsinki: 235-358.
- Villac, M.C. D.L. Roelke, T.A. Villareal & G.A. Fryxell** 1993 Comparison of two domoic acid producing diatoms: a review. – Hydrobiologia 269/270: 213-224
- Vinkstijn, F.M.** 1982 Sipunculida in Dutch waters. – Doctoraalverslag Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (ongepubliceerd).
- Visser, M.E. & F. Rienks** 2003 Klimaatsverandering ramt aan voedselketens. – De Levende Natuur 104: 110-113.
- Visser, M.E., A. J. van Noordwijk, J.M. Tinbergen & C.M. Lessells** 1998 Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). – Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 1408: 1867-1870.
- Visser, M.E., L.J.M. Holleman & P. Gienapp** 2006 Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. – Oecologia 147: 164-172.
- Visser, M.E., A.C. Perdeck, J.H. van Balen & C. Both** 2009 Climate change leads to decreasing bird migration distances. – Global Change Biology 15: 1859-1865.
- Vliet, A.H.J. van, A. Overeem, R.S. de Groot, A.F.G. Jacobs & F.T.M. Spijksma** 2002 The influence of temperature and climate change on the timing of pollen release in the Netherlands. – International Journal of Climatology 22: 1757-1767.
- Vlinderstichting, De & Werkgroep Vlinderfaunistiek** 2008 Vlindernet, versie 2. – www.vlindernet.nl. [Geraadpleegd 10 februari 2010.]
- VLIZ Alien Species Consortium** 2008 Kaspische aasgarnaal - *Hemimysis anomala*. Niet-inheemse soorten van het Belgisch deel van de Noordzee en aanpalende estuaria. – VLIZ Information Sheets 8. Vlaams Instituut voor de Zee (VLIZ), Oostende.
- Vogel, J.** 2003 Eine neue Art der Gattung *Atheta* Thomson aus Europa (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae). – Entomologische Blätter für Biologie und Systematik der Käfer 99: 95-98.
- Vogt, H.** 1967a Familie Ostomidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 14-18.
- Vogt, H.** 1967b Familie Byturidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 19-20.
- Vogt, H.** 1967c Familie Rhizophagidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 80-83.
- Vogt, H.** 1967d Familie Cucujidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 83-104.
- Vogt, H.** 1967e Familie Erotylidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 104-109.
- Vogt, H.** 1967f Familie Phalacridae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 158-166.
- Vogt, H.** 1967g Familie Mycetophagidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 191-196.
- Vogt, H.** 1967h Familie Colydiidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 197-216.
- Vogt, H.** 1967i Familie Endomychidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 216-227.
- Vogt, H.** 1967j Familie Sphindidae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 278-279.
- Vogt, H.** 1967k Familie Aspidiphoridae. – Die Käfer Mitteleuropas 7: 279.
- Voigt, M.** 1958 Gastrotricha. – Die Tierwelt Mitteleuropas 1 (4a): 1-74.
- Voigtländer, K.** 2007 Die Myriapoden (Diplopoda, Chilopoda) aus Fallenfängen im Höglwald/Bayern. – Schubartiana 2: 13-20.
- Vondel, B.J. van** 1997 Insecta: Coleoptera: Halipidae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 20/2-4: 1-95.
- Vooyo, C.G.N. de, J.I.J. Witte, R. Dapper, J. van der Meer & H.W. van der Veer** 1993 Lange termijn veranderingen op het Nederlands Continentaal Plat van de Noordzee: trends in evertibraten van 1931-1990. – NIOZ-rapport 1993-17. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Den Burg.
- Vooyo, C.G.N. de, J.I.J. Witte, R. Dapper, J.M. van der Meer & H.W. van der Veer** 1991 Lange termijn veranderingen in zeldzame vissoorten op het Nederlands continentaal plat van de Noordzee. – NIOZ-rapport 1991-6. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Den Burg.
- Vorst, O.** 1999 *Monotoma quadricollis* Aubé, an overlooked species (Coleoptera: Monotomidae). – Koleopterologische Rundschau 69: 153-156.
- Vorst, O.** 2007 *Ptiliola flammifera* (Mlynarski) reinstated as a species distinct from *P. kunzei* (Heer) (Coleoptera: Ptiliidae). – Zootaxa 1546: 63-68.
- Vorst, O.** 2008 De Nederlandse soorten van het genus *Curimopsis* (Coleoptera: Byrrhidae). – Entomologische Berichten, Amsterdam 68: 53-58.
- Vorst, O.** 2009a *Cercyon castaneipennis* sp. n., an overlooked species from Europe (Coleoptera: Hydrophilidae). – Zootaxa 2054: 59-68, 2148: 68.
- Vorst, O.** 2009b De Nederlandse prachtkevers (Buprestidae).

- Entomologische Tabellen 4. European Invertebrate Survey-Nederland, Nederlandse Entomologische Vereniging & Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden.
- Vorst, O. (red.) 2010a** Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). – Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam.
- Vorst, O. 2010b** Staphylinidae. – In: O. Vorst (red.), Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 66-99.
- Vorst, O. & J.G.M. Cuppen 2003** A third Palearctic species of *Chaetarthria* Stephens (Coleoptera: Hydrophilidae). – Koleopterologische Rundschau 73: 161-167.
- Vorst, O. & M. Sörensson 2005** On the identity of *Acrotichis nana* Strand, a species distinct from *A. dispar* (Matthews) (Coleoptera: Ptiliidae). – Tijdschrift voor Entomologie 148: 329-333.
- Vos, P.C. & H. de Wolf 1993** Diatoms as a tool for reconstructing sedimentary environments in coastal wetlands; methodological aspects. – Hydrobiologia 269/270: 285-296.
- Vos, R. de 1991** De geschiedenis van het trekvlinderonderzoek in Europa en Nederland. – Entomologische Berichten, Amsterdam 51: 159-161.
- Vos, R. de, W. Ellis, D. Groenendijk, F. Post & J. Zwier 2008** Overzicht van in 2002-2005 waargenomen interessante macrovlinders, inclusief de trekvlinders (Lepidoptera). – Entomologische Berichten, Amsterdam 68: 158-169.
- Wachmann, E., A. Melber & J. Deckert 2004-2008** Wanzen 1-4. – Die Tierwelt Deutschlands 75, 77, 78, 81.
- Wade, C.F. & J.G. Rodriguez 1961** Life history of *Macrocheles musca-domesticae* (Acarina: Macrochelidae), a predator of the house fly. – Annals of the Entomological Society of America 54: 776-781.
- Waggoner, B.M. 1995** Introduction to the Chrysophyta - Golden Algae. – www.ucmp.berkeley.edu/chromista/chrysophyta.html. [Geraadpleegd 26 februari 2010.]
- Waggoner, B.M. & B.R. Speer 1998** Dinoflagellata: Systematics. – www.ucmp.berkeley.edu/protista/dinoflagel.html. [Geraadpleegd 6 maart 2010.]
- Wagner, E. 1952** Blindwanzen oder Miriden. – Die Tierwelt Deutschlands 41: i-iv, 1-218.
- Wagner, E. 1966** Wanzen oder Heteropteren. I. Pentatomorpha. – Die Tierwelt Deutschlands 54: i-vi, 1-235.
- Wagner, E. 1967** Wanzen oder Heteropteren. II. Cimicomorpha. – Die Tierwelt Deutschlands 55: i-iv, 1-179.
- Wagner, E. 1974-1978** Die Miridae Hahn, 1831, des Mittelmeerraumes und der Makaronesischen Inseln (Hemiptera, Heteroptera), Teil 1-3. – Entomologische Abhandlungen herausgegeben vom Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden 37, Suppl. (1974): i-ii, 1-484 [1]; 39, Suppl. (1974): i-ii, 1-421 [2]; 40 (1975), Suppl.: i-ii, 1-483 [3]; 42 (1978), Suppl. 1-96 (Nachträge).
- Wagner, E. & H. H. Weber 1964** Hétéroptères Miridae. – Faune de France 67: 1-591.
- Wagner, F., R. Below, P. de Klerk, D.L. Dilcher, H. Joosten, W.M. Kürschner & H. Visscher 1996** A natural experiment on plant acclimation: lifetime stomatal frequency response of an individual tree to annual atmospheric CO<sub>2</sub> increase. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 93: 11705-11708.
- Wagner, R. 1982** Palearctic moth-flies: a review of the Trichomyiinae (Psychodidae). – Systematic Entomology 7: 357-365.
- Wagner, R. 1985** A revision of the genus *Heleodromia* (Diptera, Empididae) in Europe. – Aquatic Insects 7: 33-43.
- Wagner, R. 1997a** Family Psychodidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 205-226.
- Wagner, R. 1997b** Family Dixidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 299-303.
- Wagner, R. 1997c** Family Thaumaleidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palearctic Diptera 2. Science Herald, Budapest: 325-329.
- Wagner, R. 1997d** Diptera Psychodidae, Moth flies. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 133-144.
- Wagner, R. 1997e** Diptera Dixidae, Meniscus midges. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 145-148.
- Wagner, R. 1997f** Diptera Thaumaleidae. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 187-190.
- Wagner, R. 1997g** Diptera Empididae, Dance flies. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 333-344.
- Wagner, R. 2002** Insecta: Diptera: Thaumaleidae. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa 21/11: 39-110.
- Wallace, I.D., B. Wallace & G.N. Philipson 2003** A key to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland. Second edition. – Freshwater Biological Association Scientific Publications 61.
- Wallace, R.L., T.W. Snell & C. Ricci 2006** Rotifera 1: Biology, ecology and systematics (second edition). – In: H. Segers & H.J. Dumont (red.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 23. Kenobi productions, Gent / Backhuys Academic, Den Haag.
- Wallis de Vries, M. (red.) 2009** Verkenning herstel kleinschalige lijnvormige infrastructuur Heuveland. – o+BN rapport. Expertisecentrum LNV, Ede.
- Wallis de Vries, M.F. & C.A.M. van Swaay 2006** Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. – Global Change Biology 12: 1620-1626.
- Wallis de Vries, M.F., A. Boesveld, W. Bosman, M. Reemer, J.R. Regelink, A.J.G.A. Rossenaar, J.H.J. Schaminée & K. Veling 2008** Verkenning herstel kleinschalige lijnvormige infrastructuur heuveland. – De Vlinderstichting, Stichting RAVON, Alterra, vzz, Floron & eis-Nederland, Wageningen.
- Wallis de Vries, C. van Swaay & C. Plate 2010** Verbanden tussen de achteruitgang van dagvlinders en bloemenrijkdom. – De Levende Natuur 111: 125-129.

- Walsh, E.J., T. Schröder, R.L. Wallace & R. Rico-Martinez 2009 Cryptic speciation in *Lecane bulla* (Monogononta: Rotifera) in Chihuahuan Desert waters. – Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 30: 1046-1050.
- Walter, D.E. & D.T. Kaplan 1990 A guild of thelytokous mites (Acari: Mesostigmata) associated with citrus roots in Florida. – Environmental Entomology 19: 1338-1343
- Walter, D.E. & S. Winterton 2007 Keys and the crisis in taxonomy: extinction or reinvention? – Annual Review of Entomology 52: 193-208.
- Warburg, M.R. 1994 The evolutionary biology of land isopods. – Springer Verlag, Berlin.
- Warchałowski, A. 2003 Chrysomelidae. The leaf-beetles of Europe and the Mediterranean area. – Natura optima dux Foundation, Warszawa.
- Wardle, D.A., O. Zackrisson, G. Hörnberg & C. Gallet 1997 The influence of island area on ecosystem properties. – Science 277: 1296-1299.
- Waring, P. & M. Townsend 2006 Nachtvinders. Veldgids met alle in Nederland en België voorkomende soorten. – Tirion Natuur, Baarn.
- Waringer, J. & W. Graf 1996 Atlas der Österreichischen Köcherfliegenlarven unter Einschluss der angrenzenden Gebiete. – Facultas Universitätsverlag, Wien.
- Warwick, R.M., H.M. Platt & P.J. Somerfield 1998 Free-living marine nematodes (Part III, British Monhysterids). – Synopses of the British Fauna (N.S.) 53: 1-269.
- Wasscher, M., G.O. Keijl & G. van Ommering 1998 Bedreigde en kwetsbare libellen in Nederland. – Rapport IKC Natuurbeheer 30. IKC Natuurbeheer, Wageningen.
- Weber, M. 1989 Dolichopodidae. – Fauna Hungariae 164: 1-243.
- Weeks, A.R., F. Marec & J.A.J. Breeuwer 2001 A mite species that consists entirely on haploid females. – Science 292: 2479-2482.
- Weems, H.V. & P.E. Skelley 2007 European earwig - *Forficula auricularia* Linnaeus. – Report EENY-032 (IN159): 1-3. <http://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/IN/IN15900.pdf>. [Geraadpleegd 10 februari 2010.]
- Wegner, Z. 1972 Klucze do oznaczania owadów Polski. Czesc XVI. Wszy-Anoplura. – Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Weigmann, G. 2006 Hornmilben Oribatida. – Goecke & Evers Verlag, Keltern.
- Weiher, E. & P. Keddy 1999 Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. – Cambridge University Press, New York.
- Weijden, W. van der, R. Leewis & P. Bol 2007 Biological Globalisation. Bio-invasions and their impacts on nature, the economy, and public health. – KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Weinberg, M. & G. Bächli 1995 Diptera Asilidae. – Insecta Helvetica Fauna II: 1-124.
- Weinberg, M. & G. Bächli 1997 Faunistik und Taxonomie der Acroceriden (Diptera) der Schweiz. – Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 70: 209-224.
- Weiss, H.B. & R.H. Carruthers 1937 Insect enemies of books. – The New York Public Library, New York.
- Werff, A. van der 1951 La croissance des algues dans les installations néerlandaises d'épuration et de distribution de l'eau potable. – Bulletin de la Société de Botanique du Nord de la France 4: 52-55.
- Werkgroep 180 Natuur 2010 Eindrapportage van de werkgroep 180 Natuur. – Interdepartementaal beleidsonderzoek 2008-2009 nr. 2. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Den Haag.
- Werner, D. (red.) 1977 The biology of diatoms. – Botanical Monographs 13: 1-498.
- Westen, W. van & P.F.M. Coesel 2010 Bijzondere sieraalvondsten in Drenthe. – Gorteria 34: 86-90.
- Westheide, W. 1990 Polychaetes: interstitial families. – Synopses of the British Fauna (N.S.) 44: i-vii, 1-152.
- Weygoldt, P. 1969 The biology of pseudoscorpions. – Harvard University Press, USA.
- Wheeler, Q.D. 2005 Losing the plot: DNA 'barcodes' and taxonomy. – Cladistics 21: 405-407.
- Wheeler, T.A. 1998 Family Chyromyidae. – In: L. Papp & B. Darvas (red.), Contributions to a manual of Palaearctic Diptera 3. Science Herald, Budapest: 457-461.
- Wheeler, W.C., M. Whiting, Q.D. Wheeler & J.M. Carpenter 2001 The phylogeny of the extant hexapod orders. – Cladistics 17: 113-169.
- White, I.M. & M.M. Elson-Harris 1994 Fruitflies of economic significance: Their identification and bionomics. – CD-ROM. International Institute of Entomology, London.
- White, I.M. 1988 Tephritid flies; Diptera: Tephritidae. – Handbooks for the identification of British insects 10 (5a): 1-134.
- Whiting, M.F. 2002 Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. – Zoologica Scripta 31: 3-15.
- Whittaker, R.H. 1957 The kingdoms of the living world. – Ecology 38: 536-538.
- Whittaker, R.H. 1959 On the broad classification of organisms. – Quarterly Review of Biology 34: 210-226.
- Whittaker, R.H. 1969 New concepts of kingdoms of organisms. – Science 163: 150-160.
- Whittaker, R.H. 1972 Evolution and measurements of species diversity. – Taxon 21: 213-251.
- Wiebes, J.T. & A.A. Wiebes-Rijks 1964 De Nederlandse soorten van het genus *Cyphon* Paykull (Coleoptera, Helodiidae). – Zoologische Bijdragen 7: 3-16.
- Wiederholm, T. (red.) 1983 Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnosis. Part 1. Larvae. – Entomologica Scandinavica, Supplement 19: 1-457.
- Wiederholm, T. (red.) 1986 Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnosis. Part 2. Pupae. – Entomologica Scandinavica, Supplement 28: 1-482.
- Wiederholm, T. (red.) 1989 Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnosis. Part 3. Adult males. – Entomologica Scandinavica, Supplement 34: 1-532.
- Wiegmann, B., M. Trautwein, J.-W. Kim, B. Cassel, M. Bertone, S. Winterton & D. Yeates 2009 Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. – BMC Biology 7: 34.
- Wielink, P. van 2004 Kadavers in De Kaaistoep: de natuurlijke successie van kevers en andere insecten in een vos en een ree. – Entomologische Berichten, Amsterdam 64: 34-50.

- Wieringa, J.J. 2000 De vergeten rechtvleugeligen. – Nieuwsbrief Saltabel 4: 4-6.
- Wijnhoven, H. 2009 De Nederlandse hooiwagens (Opiliones) – Entomologische Tabellen 3. European Invertebrate Survey-Nederland, Nederlandse Entomologische Vereniging & Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden.
- Wijnhoven, H., A. Schönhofer & J. Martens 2007 An unidentified harvestman *Leiobunum* sp. alarmingly invading Europe (Opiliones). – Arachnologische Mitteilungen 34: 27-38.
- Wilde, A. de 2009 Stofluizen tussen de enveloppen. – Natura 2009: 102-103.
- Wilkinson, C. 2008 Status of coral reefs of the world: 2008. – Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville.
- Wiley, E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks & V.A. Funk 1991 The complete cladist – a primer of phylogenetic procedures. – University of Kansas Museum of Natural History Special Publication. University of Kansas, Lawrence. <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/teaching/CompleatCladist.pdf>.
- Willemse, C. & G. Kruseman 1971 De in Nederland voorkomende oormen (Dermaptera). 4e vermeerderde druk. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 4: 1-16.
- Willemse, C. 1920 Mecoptera (Panorpata) Neerlandica. De scorpioenvliegen van Nederland en het aangrenzend gebied. – Entomologische Berichten, Amsterdam 62: 131-156.
- Williams, D.J. 2004 Mealybugs of southern Asia. – Natural History Museum Publishing, Southdene.
- Williams, J.T., K.E. Carpenter, J.L. Van Tassell, P.C. Hoetjes, W. Toller, P. Etnoyer & M. Smith 2010 Biodiversity assessment of the fishes of Saba Bank Atoll, Netherlands Antilles. – PLoS One 5 (5): e10676.
- Willig, M.R., D.M. Kaufman & R.D. Stevens 2003 Latitudinal gradients of biodiversity. – Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 273-309.
- Wilson, D.E. & D.M. Reeder (red.) 2005 Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Third edition. – Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Wilson, E.O. 1992 The diversity of life. – Penguin Group, London.
- Wilson, E.O. 2003 The encyclopedia of life. – Trends in Ecology and Evolution 18: 77-80.
- Wilson, M.J. & T. Kakouli-Duarte 2009 Nematodes as environmental indicators. – CABI, Wallingford.
- Wilson, N.G., G.W. Rouse & G. Giribet 2009 Assessing the molluscan hypothesis Serialia (Monoplacophora + Polyplacophora) using novel molecular data. – Molecular Phylogenetics and Evolution 54: 187-193.
- Wilson, R.S. & L.P. Ruse 2005 A guide to the identification of genera of chironomid pupal exuviae occurring in Britain and Ireland (including common genera from northern Europe) and their use in monitoring lotic and lentic fresh waters. – Freshwater Biological Association Special Publication 13.
- Winkel, E.H. ten 1985 The influence of predation by the water mite *Hygrobates nigromaculatus* on a population of chironomid larvae. – Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 22: 3230-3232.
- Winkel, E.H. ten, C. Davids & J.G. de Nobel 1989 Food and feeding strategies of water mites of the genus *Hygrobates* and the impact of their predation on the larval population of the chironomid *Cladotanytarsus mancus* (Walker) in Lake Maarsseveen. – Netherlands Journal of Zoology 39: 246-263.
- Winkelman, J.K. & R. Beenen 2010 Chrysomelidae. – In: O. Vorst (red.), Catalogus van de Nederlandse kevers (Coleoptera). Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging 11. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam: 149-158.
- Wirth, W.W. & W.L. Grogan 1988 The predacious midges of the world (Diptera: Ceratopogonidae; tribe Ceratopogonini). – Flora and Fauna Handbooks 4: 1-160.
- Witbaard, R. 2009a Inleiding Noordzee. – In: J.A.M. Janssen & J.H.J. Schaminée (red.), Europese Natuur in Nederland. Zee en Kust. Natura 2000-gebieden. – KNNV Uitgeverij, Zeist: 14-19.
- Witbaard, R. 2009b De noordkromp. De Levende Natuur 110: 263-265.
- Witek, A., H. Herlyn, A. Meyer, L. Boell, G. Bucher & T. Hankeln 2008 EST based phylogenomics of Syndermata questions monophyly of Eurotatoria. – BMC Evolutionary Biology 8: 345.
- Withers, P. 1978 The British species of the genus *Suillia* (Diptera, Heleomyzidae), including a species new to science. – Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society 20: 91-104.
- Withers, P. 1989 Moth flies (Diptera: Psychodidae). – Dipterists Digest 4: 1-83.
- Witkowski, A., H. Lange-Bertalot & D. Metzeltin 2000 Diatom flora of marine coasts 1. – Iconographia Diatomologica 7: 1-925.
- Witte, J.I.J., R. Dapper, G.J. van Noort, H.W. van der Veer 1991 De verspreiding van vissen op het Nederlands continentaal plat van de Noordzee. – NIOZ-rapport 1991-7. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Den Burg.
- Witzgall, K. 1971a Familie Histeridae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 156-189.
- Witzgall, K. 1971b Familie Sphaeritidae. – Die Käfer Mitteleuropas 3: 189.
- Woese, C.R. & G.E. Fox 1977 Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 74: 5088-5090.
- Woese, C.R., O. Kandler & M.L. Wheelis 1990 Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 87: 4576-4579.
- Wolff, W.J. 1968 Een nieuwe borstelworm in Nederland: *Mercierella enigimatica* Fauvel. – Het Zeepaard 28: 56-58.
- Wolff, W.J. 1973 The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. – Zoologische Verhandlungen, Leiden 126: 1-242.
- Wolff, W.J. 1975 Stekelhuidigen - Echinodermata. Vierde herziene druk. – Wetenschappelijke Mededelingen KNNV 105: 1-20.
- Wolff, W.J. 2005 Non-indigenous marine and estuarine

- species in The Netherlands. – Zoologische Mededelingen, Leiden 79: 1-116.
- Wolff, W.J. & N. Dankers 1981 Preliminary checklist of the zoobenthos and nekton species of the Wadden Sea. – In: N. Dankers, H. Kühl & W.J. Wolff (red.), Invertebrates of the Wadden Sea. Report Wadden Sea Working Group 4: 24-60.
- Wolff, W.J. & J.K. Post 1979 Oosterschelde. Het leven in en om het water. – Sijthoff, Alphen aan den Rijn.
- Wolseley, P.A. 2009 The lichens of Great Britain and Ireland. – British Lichen Society, London.
- Womersley, H.B.S. 2003 The marine benthic flora of Southern Australia III D. Ceramiales - Delesseriaceae, Sarcmeniaceae, Rhodomelaceae. – Flora of Australia, Supplementary series 18: 1-533.
- Wood, T.S. & B. Okamura 2005 A new key to the freshwater bryozoans of Britain, Ireland and continental Europe with notes on their ecology. – Scientific Publications of the Freshwater Biological Association 63: 1-113.
- Woodley, N.E. 1995 The genera of Beridinae (Diptera: Stratiomyidae). – Memoirs of the Entomological Society of Washington 16: 1-231.
- Worsfold, T. 2009 Progress on the identification of Cirratulidae in British and Irish waters through the NMBAQS-scheme 1996-2009. Unicomare, Letchworth.
- Wotowski, K. & F. Hindak 2005 Atlas of Euglenophytes. – VEDA / Publishing House of the Slovak Academy of Sciences, Bratislava.
- Wouters, K. 1989 Check-list of the recent non-marine Ostracoda (Crustacea) of Belgium. – Proceedings of the Symposium Invertebraten van België: 153-158.
- Wouters, K. & M.J.M. Bless 1986 Ostracoden in Zuid-Limburg. – Natuurhistorisch Maandblad 75: 152-154.
- Wygodzinsky, P. 1954 The Thysanura of the Netherlands (Apterygota, Insecta). – Natuurhistorisch Maandblad 43: 67-72, 79-80.
- Wynhoff, I. 2001 At home on foreign meadows, the introduction of two *Maculinea* butterfly species. Proefschrift Wageningen Universiteit, Wageningen.
- Wynhoff, I., C. van Swaay, K. Veling & A. Vliegthart 2009 De nieuwe veldgids dagvlinders. – KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Xie, Q., Y. Tian, L. Zheng & W. Bu 2008 18S rRNA hyper-elongation and the phylogeny of Euhemiptera (Insecta: Hemiptera). – Molecular Phylogenetics and Evolution 47: 463-471.
- Yamaguti, S. 1963a Systema Helminthum IV. Monogenea and Aspidocotylea. – Interscience Publishers, New York.
- Yamaguti, S. 1963b Systema Helminthum V. Acanthocephala. – Interscience Publishers, New York.
- Yankovskii, A.V. 2003 [A key to black flies (Diptera: Simuliidae) of Russia and adjacent lands (of the former USSR).] – Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg. [In Russisch.]
- Yeates, D.K. & B.M. Wiegmann 1999 Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of the Diptera. – Annual Review of Entomology 44: 397-428.
- Yoshizawa, K. & K.P. Johnson 2006 Morphology of male genitalia in lice and their relatives and phylogenetic implications. – Systematic Entomology 31: 350-361.
- Yoshizawa, K. & K.P. Johnson 2010 How stable is the 'Polyphyly of Lice' hypothesis (Insecta: Psocodea)? a comparison of phylogenetic signal in multiple genes. – Molecular Phylogenetics and Evolution. [In press, corrected proof, available online, doi:10.1016/j.ympev.2010.02.026.]
- Young, J.O. 2001 Keys to the freshwater microturbellarians of Britain and Ireland with notes on their ecology. – Freshwater Biological Association Scientific Publication 59: 1-152.
- Yu, D.S., K. van Achterberg & K. Horstmann 2008. Biological and taxonomical information: Ichneumonoidea 2004 (updated version). – Taxapad Interactive Catalogue, Vancouver.
- Yutin, N., K.S. Makarova, S.L. Mekhedov, Y.I. Wolf & E.V. Koonin 2008 The deep archaical roots of eukaryotes. – Molecular Biology and Evolution 25: 1619-1630.
- Zadelhoff, F.J. van & A.N. van der Zande 1991 Natuurbeleidsplan en onderzoek. – Landschap 8: 59-72.
- Zadoks, J.C. 2008 On the political economy of plant disease. – Wageningen Academic Publishers, Wageningen.
- Zahradník, P. 1993 New species of the genus *Dorcatoma* from Central Europe (Coleoptera, Anobiidae). – Folia Heyrovskyana 1: 80-83.
- Zaitzev, A.I. 1994 [Fungus gnats of the fauna of Russia and adjacent regions. Part I. The families Ditomyiidae, Bolitophilidae, Diadocidiidae, Keroplatidae, Mycetophilidae (subfamilies Mycomyiinae, Sciophilinae, Gnoristinae, Allactoneurinae, Leiinae).] Nauka, Moscow. [In Russisch.]
- Zaitzev, A.I. 2003 Fungus gnats of the fauna of Russia and adjacent regions. Part II. – International Journal of Dipterological Research 14: 77-386.
- Zaitzev, V.F. 1989a Family Therevidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part I. E.J. Brill, Leiden: 821-837.
- Zaitzev, V.F. 1989b Family Bombyliidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part I. E.J. Brill, Leiden: 843-885.
- Zaitzev, V.F. 1989c Family Phoridae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part I. E.J. Brill, Leiden: 1156-1172.
- Zande, A.N. van der & Y.R. Hoogeveen 1995 Biodiversiteit in het Nederlandse natuurbeleid. – In: E.J. van Nieuwerkerken & A.J. van Loon (red.), Biodiversiteit in Nederland. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden: 137-152.
- Zanetti, A. 1987 Coleoptera. Staphylinidae. Omaliinae. – Fauna d'Italia 25: i-xii, 1-472.
- Zaneveld, J.S. 1938 Marine Gastrotricha and Kinorhyncha from Scheveningen. – Zoologische Mededelingen, Leiden 20: 257-262.
- Zatwarnicki, T. 1997 Diptera Ephydriidae, Shore flies. – In: A. Nilsson (red.), Aquatic insects of North Europe. A taxonomic handbook. 2. Odonata-Diptera. Apollo Books, Stenstrup: 383-399.
- Zeegers, Th. 1992 Tabel voor de grotere sluipvliegen en horzels van Nederland. – Jeugdbondsuitgeverij, Utrecht.

- Zeegers, Th. 1997** Een veldtabel voor de inheemse Zwarte Vliegen (Bibionidae). – *Vliegenmepper* 6 (2): 4-9.
- Zeegers, Th. 1998** Correctie en aanvulling op de Zwarte vliegtentabel. – *Vliegenmepper* 7 (1): 5.
- Zeegers, Th. 2001** Het belang van de duinen voor de Nederlandse insectenfauna. – *Duin* 24 (4): 32-35.
- Zeegers, Th. & T. van Haaren 2000** Dazen en dazenlarven. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 225: 1-114. [Toevoegingen in: *Vliegenmepper* 9 (2) (dec. 2000): 2-3.]
- Zeegers, Th. & Th. Heijerman 2008** De Nederlandse boktorren (Cerambycidae). – *Entomologische Tabellen* 2. European Invertebrate Survey-Nederland, Nederlandse Entomologische Vereniging & Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden.
- Zeegers, Th. & W. van Steenis 2009** Verandering, bedreiging en bescherming. – In: M. Reemer, W. Renema, W. van Steenis, Th. Zeegers, A. Barendregt, J.T. Smit, M.P. van Veen, J. van Steenis & L.J.J.M. van der Leij, De Nederlandse zweefvliegen (Diptera: Syrphidae). Nederlandse Fauna 8. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden: 81-90.
- Zeegers, Th. & M. van Veen 1993** Pissebedvliegen (Rhizophoridae) in Nederland: een voorlopig overzicht. – *Vliegenmepper* 2 (2): 1-10.
- Zhelochovtsev, A.N. 1988** Symphyta (Chalogastra). – [Key to the identification of insects of the European USSR. Volume 3. Hymenoptera. Part 6.] [In Russisch.]
- Zimdars, B. & W. Dunger 1994** Synopses on Palaearctic Collembola. Part 1. Tullbergiinae Bagnall, 1935. – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 68: 1-71.
- Zimin, L.S. & K.Y. Elberg 1989** Family Muscidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 839-974.
- Zimin, L.S., B. Zinovyeva & A.A. Stackelberg 1989** Family Tachinidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 1111-1310.
- Zimina, L.V. 1989** Family Conopidae. – In: G.Y. Bei-Bienko & G.C. Steyskal (red.), Keys to the insects of the European part of the USSR. v. Diptera and Siphonaptera, Part 2. E.J. Brill, Leiden: 162-175.
- Zlotorzyczna, J. 1972-1980** Klucze do oznaczania owadów Polski. Czesc XV. Wszoly-Mallophaga. 1-6. – Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Zoogdierverseniging vzz 2007** Basisrapport voor de Rode Lijst zoogdieren volgens Nederlandse en IUCN-criteria. – vzz rapport 2006.027. Tweede, herziene druk. Zoogdierverseniging vzz, Arnhem.
- Zrzavý, J., S. Mihulka, P. Kepka, A. Bezděk & D. Tietz 1998** Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. – *Cladistics* 14: 249-285.
- Zuijlen, J.W.A. van 1999** Notes on the Fallén collection of Opomyzidae (Diptera) in the Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm. – *Studia Dipterologica* 6: 129-134.
- Zuijlen, J.W.A. van 2009** *Pseudopomyza atrimana*, vertegenwoordiger van een nieuwe vliegenfamilie voor Nederland (Diptera: Pseudopomyzidae). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 31: 1-4.
- Zuijlen, J.W.A. van, T.M.J. Peeters, P.S. van Wielink, A.P.W. van Eck & E.H.M. Bouvy 1996** Brand-stof. Een inventarisatie van de entomofana van het natuurreservaat 'De Brand' in 1990. – Insectenwerkgroep KNNV, Tilburg.
- Zumpt, F. 1965** Myiasis in man and animals in the Old World. Butterworth & Co, London.
- Zur Strassen, R. 2003** Die terebranten Thysanopteren Europas und des Mittelmeer-Gebietes. – *Die Tierwelt Deutschlands* 74: 1-271.
- Zwick, P. 1989** Familie Catopidae. – *Die Käfer Mitteleuropas* 12: 100-103.
- Zwick, P. 2004** A key to the West-Palaearctic genera of stoneflies (Plecoptera) in the larval stage. – *Limnologica* 34: 315-348.

## HOOFDSTUK 14 SUMMARY – THE BIODIVERSITY OF THE NETHERLANDS

This book provides an up-to-date survey of the biodiversity of the Netherlands. The treatment of all taxonomic groups which occur in the Netherlands forms the core (chapter 5). Around 100 specialists contributed to this unique survey. The other chapters highlight many aspects of the Dutch biodiversity: natural history (chapter 2), research (chapter 3), classification (chapter 4), patterns (chapter 7), trends (chapter 8), government policy (chapter 10) and nature management (chapter 11). In this summary we focus on the taxonomic treatments. They show that even a small and geologically relatively young country such as the Netherlands, harbours an immense diversity in life forms.

Most people associate biodiversity with flowering plants, birds, mammals, and maybe butterflies or fishes. In the Netherlands these groups are limited to a mere 2000 species, just a fraction of the 47,800 settled species. It is a pity that other groups are not better known, because they contain many fascinating, frightening and freaky species. Think about gall mites flying hand-in-hand, mushrooms parasitising mushrooms, stampeding barklice, slave-keeping ants, clams hooked up to fish and viviparous coccids. Each of these species is unique and has its own role in our ecosystems. For many species we know almost nothing apart from their name, so there is ample space for new discoveries. Take, for example, the Cyclophora, a small phylum discovered as recently as 1995. These minute animals live on the hairs of the mouthparts of lobsters and were not yet known from Dutch waters. Inspired by the work for this book, some research on lobsters in the collection of the National Museum of Natural History in Leiden yielded the first specimens of this remarkable group for the Netherlands. But who will search for the similarly obscure Mesozoa, the many as yet unrecorded cyanobacteria or parasitic wasps? Many challenges remain.

### Biodiversity by numbers

Table 1 in chapter 6 shows that 47,800 settled species occur in the Netherlands. Settled means that a species has lived here for a period of at least ten years consecutively, without direct aid of man, irrespective whether their origin is indigenous or alien. For the unicellular species these numbers are not very precise, but the counts of multicellular species are usually based on actual species lists, provided with literature sources. These lists are maintained in the webbased database Dutch Species Catalogue ([www.nederlandsesoorten.nl](http://www.nederlandsesoorten.nl)).

Table 1 in chapter 6 also shows total world numbers for each taxonomic groups, now approaching two million. The distribution of the numbers of species over the major groups are not very different globally and in the Netherlands, with relatively few plants, with 3894 species (ca. 10%, globally ca. 16%), Fungi contain 10,300 species (ca. 22%, globally ca. 5%) and most species in our country are animals (27,758, ca. 58%, globally ca. 76%). Within the animals the insects are – as everywhere – the dominant group,

with 19,684 species (71% of the animals, globally ca. 68%). One must however bear in mind that the percentage of described species varies much per taxonomic group. The numbers given here might change drastically if for example more species are described in relatively unknown groups such as mites, molluscs, nematodes and especially bacteria.

These numbers include 1100 exotic (or alien) species, whose arrival was aided by man. Plants are, not surprisingly, relatively numerous among the aliens, since gardens and nurseries are important sources for escapees. Exotic species which have lived less than ten years in the Netherlands are excluded from the statistics. These include many insects which are occasionally imported, or garden plants which escape but cannot naturally survive our winters.

### Evolution and classification

The tree of life has seen dramatic changes in the last decades due to modern DNA research. For this book we have placed all the taxonomic groups in the evolutionary or phylogenetic relationships, by showing phylogenetic trees, summarising these modern scientific results. Since the classification used follows these trees, remarkable changes can be observed compared with former handbooks and the like. Biota are no longer divided into plants and animals, but into the domains Eubacteria, Archaea and Eukarya. The latter again is divided into four supergroups: Plantae, Chromalveolata, Excavata and Unikonta. The Unikonta comprise some amoeboid organisms and the fungi and animals. The classification follows the principles of the cladistic school, avoiding so called paraphyletic groups, meaning that, for example, birds (as dinosaurs!) are now part of the Reptilia.

### Form and function

About 15% of the Dutch species have a basic form which does not concur with the normal picture of animals or plants: they are unicellular. These are the bacteria, many algae and what used to be called 'protists'. Recent research has shown that the latter form not a natural group, since all multicellular organisms (plants, brown algae, fungi, animals) have their closest relatives amongst the unicellular groups. The unicellular species show a remarkable variety in form and life style, which remains hidden for those who don't have access to a microscope. Some species are primary producers and contain chlorophyll. These are preyed upon by herbivores, which in turn are eaten by predators. Many unicellular organisms can be considered detritivores and quite a few have a parasitic life style.

Multicellular species show an even larger diversity, because groups of cells are specialised for different tasks. This is clear in flowering plants, where the cells responsible for anchorage, uptake of water and food are called the root. Cells meant for stability and vertical transport form the stem and those responsible for transforming solar energy in sugars are

called the leaf. The group of cells which have a reproductive function form the flower. In the Fungi the morphological diversity is somewhat less, but in animals evolution has been most inventive. The simplest sponges to the megadiverse insects show intriguing specialisations. Even the seemingly uniform 'worms' (about 8% of the Dutch species) show an interesting variety of body plans and life histories.

Dutch species range from microscopic (e.g. unicellular organisms, Cycliophora) to gigantic (trees, mammals, birds). Less obvious large organisms include some fungi with extensive underground mycelia and ribbon worms. The longest animal of the Netherlands is the aptly named *Lineus longissimus*, a ribbon worm (phylum Nemertea) with a maximum length of 30 m. Although large species are most conspicuous, small species also have ways to stick out. Fireflies and the marine dinoflagellate *Noctiluca scintillans* shine in the dark and cyanobacteria, copepods and chironomid midges occur in huge aggregations.

### Distribution

The flora and fauna of the Netherlands are among the best studied in the world. Databases with millions of distribution data are available for many species groups. Diversity maps from these databases are presented here for several groups. These maps show the number of recorded species per 5 km grid square. For some well-investigated groups, such as birds (p. 299) and dragonflies (p. 204), the maps show real diversity patterns, but for many others the maps mostly reflect the recording effort (see the woodlice on p. 191 and Pterophoridae on p. 250). In chapter 7 these maps have been combined for terrestrial and aquatic groups (fig. 17 and 18 on p. 329 and 332). The higher sandy soils in the south and north-east of the country show the highest biodiversity. Two typical Dutch landscapes, the marine clay area and the eutrophic fen area in the western part of the country, are relatively species poor.

Dutch biodiversity is not static, but changes continuously. For several groups the rate of local extinction is well documented: 16 of 27 stonefly species (ca. 60%), 24 of 78 butterflies (ca. 31%) and 30 of 350 bees (ca. 9%) have disappeared. Many other species are reportedly in decline due to changes in the Dutch landscape. On the other hand, many species extended their range, some after a period of decline or absence. Remarkable examples are several birds of prey which have profited from the decreasing hunting pressure and the dragonfly *Gomphus flavipes* which has recolonized the now cleaner large rivers. Several species have reached the Netherlands in recent times. Many exotic species were imported by man and southern species have been able to establish populations as a result of the more favourable climatic circumstances. The number of groups for which these changes are documented are rather limited, but similar patterns can be assumed for other groups. It is expected that new species will continue to arrive in the coming dec-

ades. This will include colourful birds such as bee-eaters, but also less pleasant company such as termites and scorpions.

### Biodiversity and man

Man *Homo sapiens* is one of the common Dutch species, but a special one at that. No other species has such an enormous impact on biodiversity. Humans have changed all habitats, soil, air, water and climate. This has affected many species which live in the natural landscapes negatively. But man has also shaped many new habitats: agricultural land, cities and roadside verges. The human body forms a special habitat for many species, such as fleas, midges, ticks, worms and bacteria. All these influences have provided a whole range of species the possibility to live in the Netherlands. It could well be that these new species outnumber those which have been driven to local extinction. We could say that the net result is thus positive, and policy makers like to do so. The problem is that the disappearing species are mostly rare and characteristic of stable old habitats, and new species are widespread and living in disturbed sites and wastelands. At a European scale rare and/or characteristic species become extinct and common and/or eurytopic species become even more common. This leads to homogenization of the European and global biodiversity.

Biodiversity provides us with many so-called ecosystem services. We eat many species and make use of natural products such as wood. Many drugs are derived from plants or animals, plants help cleaning the air and produce oxygen, prevent erosion and are used in helophyte filters. In agriculture many arthropods are used for controlling pest organisms. Bees and hoverflies play a crucial role in pollination of crops.

On the other hand, many species are considered a nuisance or even dangerous, such as mosquitoes, horseflies and ticks. Colorado beetles devour our potato plants, bacteria let wooden piles collapse and biting midges transmit the blue tongue virus. The Dutch bulb fields are infested with larvae of the narcissus bulb fly, mole crickets and larvae of leaf beetles. In many cases man himself is the very cause for these problems, by providing the preferred habitat for these species in unnatural expanses.

All in all it seems sensible to preserve biodiversity as good as possible. Biodiversity provides us with means of life that we can not do without, and who knows which species can be of use in the future? We could also consider protection to be an obligation towards the species which were mostly already present before we arrived. And finally, the Netherlands would become quite boring without the possibility to stand eye to eye with a roe deer in the forest or to meet groups of geese in the meadows, hear the songbirds in spring and the stridulating bushcrickets during warm summer evenings, and observe hunting jumping spiders on the wall of our garden shed. Biodiversity means life.



# BIJLAGEN

## BIJLAGE 1: AUTEURS EN ORGANISATIES

Auteurs		
C. van Achterberg (NCB) cees.vanachterberg@ncbnaturalis.nl	C.H.J.M. Fransen (NCB) charles.fransen@ncbnaturalis.nl	R.P.T. Koeman (Koeman & Bijkerk) r.p.t.koeman@koemanenbijkerk.nl
A. Aptroot (BLWG) andreaproot@gmail.com	C. Gielis (NEV / EIS / NCB) c.gielis@net.hcc.nl	B. Koese (EIS) bram.koese@ncbnaturalis.nl
J. van Arkel (IBED / UVA / EIS) j.vanarkel@uva.nl	A. Gittenberger (ANEMOON / NCB / GIMARIS / UL) arjan.gittenberger@ncbnaturalis.nl	P. Koomen (Natuurmuseum Fryslân) koome266@planet.nl
E. Arnolds (NMV)	E. Gittenberger (NCB / UL) edi.gittenberger@ncbnaturalis.nl	T. Kuyper (WUR / NMV) thom.kuyper@wur.nl
B. Aukema (EIS / NEV / ZMA) baukema@hetnet.nl	A.W. Gmelig Meyling (ANEMOON) anemoon@cistron.nl	J. van der Land (NCB) jaap.vanderland@ncbnaturalis.nl
A. Barendregt (EIS / NEV) a.barendrecht@geog.uu.nl	J. Goud (NCB) jeroen.goud@ncbnaturalis.nl	A.J. van Loon (EIS / NCB) andre.vanloon@ncbnaturalis.nl
R. Beenen (NCB / NEV) r.beenen@wxs.nl	D. Groenendijk (Vlinderstichting) dick.groenendijk@vlinderstichting.nl	B. Lucas (Der2Landschappen) b.lucas@der2landschappen.nl
M.P. Berg (VU / NEV / EIS / NCB) matty.berg@falw.vu.nl	A. van Haaren (Grontmij   Team Ecologie) ton.vanhaaren@grontmij.nl	A.W.M. Mol (EIS) awm.mol@hccnet.nl
R. Beringen (FLORON) beringen@floron.nl	T. Hakbijl (NCB / ZMA) t.hakbijl@uva.nl	H.K.M. Moller Pillot (EIS) henkmollerpillot@hetnet.nl
C.F.M. den Bieman (EIS / NEV) cdbieman@planet.nl	H.J.L. Heessen (Imares) henk.heessen@wur.nl	G.W.N.M van Moorsel (Ecosub) vanmoorsel@ecosub.nl
P. Boer (NEV) p.boer@quicknet.nl	Th. Heijerman (EIS / NEV / WUR) theodoor.heijerman@wur.nl	E.J. van Nieukerken (NCB) erik.vannieukerken@ncbnaturalis.nl
A.M.T. Bongers (WUR) tom.bongers@wur.nl	W.R.B. Heitmans (UL / NEV) w.r.b.heimans@biology.leidenuniv.nl	J. Noordijk (EIS / NEV) jinze.noordijk@ncbnaturalis.nl
R.H. de Bruyne (ANEMOON) anemoon@cistron.nl	P.J. van Helsdingen (EIS / NCB) peter.vanhelsdingen@ncbnaturalis.nl	B. Odé (FLORON) ode@floron.nl
P. Chen (NVWA / NCB) p.chen@minlnv.nl	B. van den Heuvel (NCB / NHN) coleophora@gmail.com	P. Oosterbroek (NCB / ZMA) p.oosterbroek@uva.nl
A. de Cock (CBS-KNAW) a.decock@cbs.knaw.nl	L.W.G. Higler † (Alterra / EIS)	T.M.J. Peeters (Bargerveen / EIS) t.peeters@science.ru.nl
R.C.M. Creemers (RAVON) r.creemers@ravond.nl	P.C. Hoetjes (MINA) paul@mina.vomil.an	D. Platvoet (NCB / ZMA) d.platvoet@uva.nl
H.J.W.M. Cremers (NCB) herman.cremers@tiscali.nl	J.N.A. Hoffer (VU / EIS) jeroen.hoffer@falw.vu.nl	M. Reemer (EIS) menno.reemer@ncbnaturalis.nl
J.G.M. Cuppen (EIS / NEV) jancuppen@hccnet.nl	W. Hogenes (NCB / ZMA) w.hogenes@uva.nl	W. Renema (NCB) willem.renema@ncbnaturalis.nl
N. Daan (Imares) niels.daan@wur.nl	J. Huijbregts (NCB / EIS / NEV) hanshuijbregts@tiscali.nl	M. Roos (NCB / NHN) roos@nhn.leidenuniv.nl
H. van Dam (Water & Natuur) herman.vandam@waternatuur.nl	F. Hustings (SOVON) fred.hustings@sovon.nl	H. Segers (KBIN) hendrik.segers@naturalsciences.be
J. Dekker (Zoogdierverseniging) jasja.dekker@zoogdierverseniging.nl	M.G.M. Jansen (NVWA / EIS) m.g.m.jansen@minlnv.nl	H.N. Siebel (BLWG) h.siebel@natuurmonumenten.nl
J.J.C.W. van Delft (RAVON) j.v.delft@ravond.nl	H. de Jong (NCB / ZMA) h.dejong@uva.nl	H. Siepel (Alterra) henk.siepel@wur.nl
H. Duistermaat (NCB / NHN) duistermaat@nhn.leidenuniv.nl	V.J. Kalkman (EIS) vincent.kalkman@ncbnaturalis.nl	J. Simons (VU) jan.simons@falw.vu.nl
H.J. During (BLWG) h.j.during@uu.nl	G. Karssen (NVWA) g.karssen@minlnv.nl	J.T. Smit (EIS) john.smit@ncbnaturalis.nl
L. van Duuren (CBS) LDRN@CBS.nl	R.M.J.C. Kleukers (EIS / NCB) roy.kleukers@ncbnaturalis.nl	H. Smit (EIS / NCB / ZMA) smit.h@wolmail.nl
W.N. Ellis (WVF) wnellis@bladminerders.nl	M. de Kluijver (NCB / UVA) m.j.dekluijver@uva.nl	J. Smit (EIS) smit.jan@hetnet.nl
M.A. Faasse (NCB / ECOAST / Acteon) mafaasse@acteon.nl	E. Knegtering (LNV) e.knegtering@minlnv.nl	M. Soesbergen (Waterdienst / EIS) martin.soesbergen01@rws.nl
R. Foppen (SOVON) ruud.foppen@sovon.nl		L.B. Sparrius (BLWG) sparrius@blwg.nl

- F. Spikmans (RAVON)  
f.spikmans@ravon.nl
- J.A. Stalpers (CBS-KNAW)  
j.stalpers@cbs.knaw.nl
- H. Stegenga (NCB / NHN)  
stegenga@nhn.leidenuniv.nl
- W. van Steenis (EIS)  
w.v.steenis@casema.nl
- C.A.M. van Swaay (Vlinderstichting)  
chris.vanswaay@vlinderstichting.nl
- D. Tempelman (Grontmij | Team Ecologie)  
david.tempelman@grontmij.nl
- A.J. Termorshuizen (NMV)  
aadtermorshuizen@planet.nl
- J. Thissen (Zoogdierverseniging)  
johan.thissen@zoogdierverseniging.nl
- B.F. van Tooren (Natuurmonumenten)  
b.vantooren@natuurmonumenten.nl
- C. van Turnhout (SOVON)  
chris.vanturnhout@sovon.nl
- G. van der Velde (RUN / EIS / NCB)  
g.vandervelde@science.ru.nl
- K. Veling (Vlinderstichting)  
kars.veling@vlinderstichting.nl
- W. Vervoort † (NCB)
- G. Vierbergen (NVWA / EIS)  
g.vierbergen@minlnv.nl
- N.J. de Voogd (NCB)  
nicole.devoogd@ncbnaturalis.nl
- O. Vorst (NEV / EIS / NCB)  
vorst@xs4all.nl
- R. de Vos (NCB / ZMA)  
r.devos@uva.nl
- H. Wijnhoven (EIS)  
hayw@xs4all.nl
- J.K. Winkelman (EIS)  
winkelman114@zonnet.nl
- A.J. de Winter (NCB)  
ton.dewinter@ncbnaturalis.nl
- K. Wouters (KBIN)  
karel.wouters@naturalsciences.be
- E.J. van Zadelhoff (LNV)  
f.j.van.zadelhoff@minlnv.nl
- A.N. van der Zande (LNV)  
a.n.van.der.zande@minlnv.nl
- J.W.A. van Zuijlen (EIS)  
jewe.vz@gmail.com
- C.J. Zwakhals (EIS)  
keeszwakhals@yahoo.com
- Organisaties**
- Alterra Wageningen UR  
www.terra.wur.nl
- Bryologische en Lichenologische  
Werkgroep van de KNNV (BLWG)  
www.blwg.nl
- Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS)  
www.cbs.nl
- Centraal Bureau voor Schimmel-  
cultures (CBS-KNAW)  
www.cbs.knaw.nl
- De Vlinderstichting  
www.vlinderstichting.nl
- Der2Landschappen  
www.der2landschappen.nl
- Ecosub  
www.ecosub.nl
- EIS-werkgroep Vlinderfaunistiek (WVF)  
h.hunneman@upcmail.nl
- European Invertebrate Survey –  
Nederland (EIS)  
www.naturalis.nl/eis
- GiMaRIS, Marine Research,  
Inventory & Strategy solutions  
www.gimaris.com
- Grontmij | Team Ecologie  
(voorheen AquaSense)  
www.grontmij.nl
- IMARES, Institute for Marine  
Resources & Ecosystem Studies  
www.imares.wur.nl
- Institute for Biodiversity and Eco-  
system Dynamics (IBED) IBED  
www.science.uva.nl/ibed
- Koeman & Bijkerk bv  
www.koemanenbijkerk.nl
- Koninklijk Belgisch Instituut voor  
Natuurwetenschappen (KBIN)  
www.natuurwetenschappen.be
- Ministerie van Landbouw, Natuur  
en Voedselkwaliteit  
www.minlnv.nl
- Ministerie van Volksgezondheid &  
Sociale Ontwikkeling - Afdeling  
Milieu & Natuur (Nederlandse  
Antillen) (MINA)  
www.mina.vomil.an
- Nationaal Herbarium Nederland (NHN)  
www.nhn.leidenuniv.nl
- Natuurmonumenten  
www.natuurmonumenten.nl
- Natuurmuseum Fryslân  
www.natuurmuseumfryslan.nl
- Nederlands Centrum voor Biodiver-  
siteit Naturalis (NCB Naturalis)  
www.ncbnaturalis.nl  
www.naturalis.nl
- Nederlandse Entomologische  
Vereniging (NEV)  
www.nev.nl
- Nederlandse Malacologische  
Vereniging (NMV mal.)  
www.spirula.nl
- Nederlandse Mycologische  
Vereniging (NMV)  
www.mycologen.nl
- Nieuwe Voedsel- en Warenautoriteit  
(voorheen: Plantenziektenkundige  
Dienst) (NVWA)  
www.vwa.nl
- Radboud Universiteit Nijmegen (RUN)  
www.ru.nl
- Rijkswaterstaat Waterdienst  
www.rijkswaterstaat.nl
- SOVON Vogelonderzoek Nederland  
www.sovon.nl
- Stichting ANEMOON  
www.anemoon.org
- Stichting Bargerveen  
www.barger.science.ru.nl
- Stichting FLORON  
www.floron.nl
- Stichting RAVON  
www.ravon.nl
- Universiteit van Amsterdam (UVA)  
www.uva.nl
- Universiteit Leiden (UL)  
www.leidenuniv.nl
- Vrije Universiteit Amsterdam (VU)  
www.vu.nl
- Wageningen University and  
Research Centre (WUR)  
www.nem.wur.nl  
www.pri.wur.nl
- Adviseur Water & Natuur  
www.waternatuur.nl
- Zoogdierverseniging  
www.zoogdierverseniging.nl
- Zoölogisch Museum Amsterdam (ZMA)  
www.science.uva.nl/zma

## BIJLAGE 2: VERANTWOORDING ILLUSTRATIES

In onderstaand overzicht wordt per hoofdstuk naar de foto's verwezen met het hoofdstuknummer en figuurnummer, gescheiden door een punt. Binnen hoofdstuk 5 zijn de figuren niet individueel genummerd en wordt het paginanummer gegeven plus een nadere positieaanduiding op de pagina.

Bij fotoplatten (zoals bijvoorbeeld op pagina 71) wordt de plaats van de foto aangeduid met eerst de positie van de kolom en dan de foto van boven naar beneden.

Bij sommige overkoepelende groepsteksten worden kleine fotootjes getoond van beelden die groot bij de betreffende groep behandeld worden. Deze foto's zijn niet in onderstaand overzicht opgenomen.

Aan het eind worden de bronnen gegeven van waaruit illustraties zijn overgenomen.

De grafieken, kaarten en stambomen zijn gemaakt door Niko Korenhof (NCB Naturalis). Deze zijn verder niet in deze verantwoording opgenomen.

## Overzicht per hoofdstuk

## Hoofdstuk 2

2.1 Wim Hoogstraten, 2.2 Mark A. Wilson, 2.3a Adri Karman, 2.3b Bas Blankevoort, 2.3c Bas Blankevoort, 2.3d Sjaak Koster, 2.4 Uit: Van Nieukerken & Van Loon (2005), 2.5 Roy Kleukers

## Hoofdstuk 3

3.2a Berry van der Hoorn, 3.2b Edwin Bax, 3.2c Tim Faasen, 3.5a Jinze Noordijk, 3.5b Uit Haeck (1971), 3.5c Uit Haeck (1971), 3.7 David Tilman, 3.8a Tim Faasen, 3.8b Roy Kleukers, 3.8c Roy Kleukers

Kader 1 boven Paul van Wielink, onder Bram Koese

Kader 3 p. 22, links Roy Kleukers, linksmidden Matty Berg, rechtsmidden Jinze Noordijk, rechts Matty Berg, p. 23, kolom 1, foto 1 Matty Berg, kolom 1, foto 2 Jinze Noordijk, kolom 1, foto 3 Jinze Noordijk, kolom 1, foto 4 Arjan Gittenberger, kolom 1, foto 5 Matty Berg, kolom 2, foto 1 Roy Kleukers, kolom 2, foto 2 Jinze Noordijk, kolom 2, foto 3 Jinze Noordijk, kolom 2, foto 4 Bram Koese, kolom 2, foto 5 Jinze Noordijk, kolom 2, foto 6 Jinze Noordijk, kolom 2, foto 7 Roy Kleukers, kolom 3, foto 1 Jinze Noordijk, kolom 3, foto 2 Theodoor Heijerman, kolom 3, foto 3 Jinze Noordijk, kolom 3, foto 4 Bureau Viridis, kolom 3, foto 5 Matty Berg, kolom 4, foto 1 Roy Kleukers, kolom 4, foto 2 Jinze Noordijk, kolom 4, foto 3 Matty Berg, kolom 4, foto 4 Theodoor Heijerman, kolom 4, foto 5 Jinze Noordijk.

## Hoofdstuk 4

4.1 Uit: Haeckel (1866), 4.2 Uit: Whittaker (1959), 4.3 Uit: Woese et al. (1990), 4.5 Naar: Keeling et al. 2005, 4.6 Uit: Springer et al. (2004).

## Hoofdstuk 5

58 Wim van Egmond, 59 onder en boven Wim van Egmond, 61 boven Lex Dop, 61 onder Tim Faasen, 62 Herre

Stegenga, 63 Herre Stegenga, 64 links Herre Stegenga, 64 rechtsboven Tim Faasen, 64 rechtsonder Wim van Egmond, 66 boven Wim van Egmond, 66 linksonder Wim van Egmond, 66 rechtsonder Wim van Egmond, 67 Henk Schulp, 68 links Jan Kersten, 68 rechts Laurens Sparrius, 69 linksboven Jan Kersten, 69 linksonder Laurens Sparrius, 69 rechtsboven Jan Kersten, 69 rechtsonder Laurens Sparrius, 70 links Jan Kersten, 70 rechts Jan Kersten, 71 kolom 1, foto 1 Tim Faasen, 71 kolom 1, foto 2 Tim Faasen, 71 kolom 1, foto 3 Tim Faasen, 71 kolom 1, foto 4 Jinze Noordijk, 71 kolom 1, foto 5 Tim Faasen, 71 kolom 1, foto 6 Tim Faasen, 71 kolom 2, foto 1 Tim Faasen, 71 kolom 2, foto 2 Roy Kleukers, 71 kolom 2, foto 3 Tim Faasen, 71 kolom 2, foto 4 Tim Faasen, 71 kolom 2, foto 5 Tim Faasen, 71 kolom 2, foto 6 Tim Faasen, 71 kolom 3, foto 1 Jinze Noordijk, 71 kolom 3, foto 2 Tim Faasen, 71 kolom 3, foto 3 Tim Faasen, 71 kolom 3, foto 4 Tim Faasen, 71 kolom 3, foto 5 Tim Faasen, 72 kolom 1, foto 1 Tim Faasen, 72 kolom 1, foto 2 Tim Faasen, 72 kolom 1, foto 3 Jinze Noordijk, 72 kolom 1, foto 4 Tim Faasen, 72 kolom 1, foto 5 Tim Faasen, 72 kolom 2, foto 1 Jinze Noordijk, 72 kolom 2, foto 2 Tim Faasen, 72 kolom 2, foto 3 Tim Faasen, 72 kolom 2, foto 4 Jinze Noordijk, 72 kolom 2, foto 5 Tim Faasen, 72 kolom 2, foto 6 Tim Faasen, 72 kolom 3, foto 1 Jinze Noordijk, 72 kolom 3, foto 2 Tim Faasen, 72 kolom 3, foto 3 Tim Faasen, 72 kolom 3, foto 4 Tim Faasen, 78 Wim van Egmond, 79 Wim van Egmond, 80 Jason K. Oyadomari, 82 Arthur de Cock, 83 Wim van Egmond, 84 Mart Karremans, 85 Jason K. Oyadomari, 86 linksboven Mart Karremans, 86 onder Herre Stegenga, 86 rechtsboven Mart Karremans, 87 links Wim van Egmond, 87 rechts Wim van Egmond, 88 Willem Kolvoort, 89 Wim van Egmond, 90 links Wim van Egmond, 90 rechts Wim van Egmond, 91 links Wim van Egmond, 91 rechts Wim van Egmond, 92 Eric Brienen, 93 Wim van Egmond, 94 Edward Mitchell, 95 boven Marc Engelsma, 95 onder Wim van Egmond, 96 Wim van Egmond, 97 Wim van Egmond, 99 Roy Kleukers, 100 links Wim van Egmond, 100 rechts Wim van Egmond, 101 Wim van Egmond, 104 kolom 1, foto 1 Aad Termorshuizen, 104 kolom 1, foto 2 Eef Arnolds, 104 kolom 1, foto 3 Joost Stalpers, 104 kolom 1, foto 4 Eef Arnolds, 104 kolom 1, foto 5 Eef Arnolds, 104 kolom 2, foto 1 Joost Stalpers, 104 kolom 2, foto 2 Eef Arnolds, 104 kolom 2, foto 3 Eef Arnolds, 104 kolom 2, foto 4 Eef Arnolds, 104 kolom 2, foto 5 Emma van den Dool, 104 kolom 3, foto 1 Joost Stalpers, 104 kolom 3, foto 2 Eef Arnolds, 104 kolom 3, foto 3 Eef Arnolds, 104 kolom 3, foto 4 Eef Arnolds, 104 kolom 3, foto 5 Joost Stalpers, 105 kolom 1, foto 1 Tim Faasen, 105 kolom 1, foto 2 Eef Arnolds, 105 kolom 1, foto 3 Eef Arnolds, 105 kolom 1, foto 4 Roelof Jan Koops, 105 kolom 1, foto 5 Eef Arnolds, 105 kolom 2, foto 1 Roelof Jan Koops, 105 kolom 2, foto 2 Joost Stalpers, 105 kolom 2, foto 3 Eef Arnolds, 105 kolom 2, foto 4 Aad Termorshuizen, 105 kolom 2, foto 5 Joost Stalpers, 105 kolom 3, foto 1 Eef Arnolds, 105 kolom 3, foto 2 Joost Stalpers, 105 kolom 3, foto 3 Eef Arnolds, 105 kolom 3, foto 4 Joost Stalpers, 105 kolom 3, foto 5 Joost Stalpers, 108 linksboven Laurens Sparrius, 108 linksonder Laurens Sparrius, 108 rechtsboven Laurens Sparrius, 108 rechtsonder

Laurens Sparrius, 112 **boven** Roy Kleukers, 112 **onder** Arjan Gittenberger, 113 Arjan Gittenberger, 114 **links** Tim Faasen, 114 **rechts** Marco Faasse, 115 **boven** Arjan Gittenberger, 115 **linksonder** Arjan Gittenberger, 115 **rechtsonder** Marco Faasse, 116 Arjan Gittenberger, 117 Ivan Fiala, 118 **boven** Menno Reemer, 118 **onder** Menno Reemer, 119 Menno Reemer, 121 Roy Kleukers, 122 **boven** Wim van Egmond, 122 **onder** Herman Cremers, 123 **boven** Jan Jongen, 123 **onder** Faculteit Diergeneeskunde Utrecht, 124 **boven** Herman Cremers, 124 **onder** Herman Cremers, 125 **boven** Marco Faasse, 125 **onder** Wim van Egmond, 126 Menno Reemer, 127 **boven** Wim van Egmond, 127 **onder** Wim van Egmond, 128 **links** Faculteit Diergeneeskunde Utrecht, 128 **rechts** Herman Cremers, 129 Erik van Nieukerken, 130 Marco Faasse, 131 **links** Marco Faasse, 131 **rechts** Marco Faasse, 132 Marco Faasse, 133 Marco Faasse, 134 **boven** Wim van Egmond, 134 **midden** Marco Faasse, 134 **onder** David Tempelman, 135 **linksboven** Godfried van Moorsel Ecosub, 135 **onder** Ton van Haaren, 135 **rechtsboven** Marco Faasse, 136 **boven** David Tempelman, 136 **onder** Marco Faasse, 137 **boven** Tim Faasen, 137 **onder** Wim van Egmond, 138 René Krekels, 139 Ton van Haaren, 141 Jeroen Goud, 142 Marco Faasse, 143 **boven** Roy Kleukers, 143 **onder** Marco Faasse, 145 Arjan Gittenberger, 146 Marco Faasse, 147 **boven** Arjan Gittenberger, 147 **onder** Arjan Gittenberger, 149 **linksboven** Roy Kleukers, 149 **linksonder** Tim Faasen, 149 **rechtsboven** Bram Koese, 149 **rechtsonder** Roy Kleukers, 150 Jeroen Goud, 151 Marco Faasse, 152 Menno Reemer, 153 **boven** Roy Kleukers, 153 **linksonder** Faculteit Diergeneeskunde Utrecht, 153 **rechtsonder** Herman Cremers, 154 **linksboven** Gerrit Karssen, 154 **linksmidden** Hanny van Megen, 154 **linksonder** Herman Cremers, 154 **rechtsboven** Gerrit Karssen, 154 **rechtsmidden** Hanny van Megen, 154 **rechtsonder** Gerrit Karssen, 156 Menno Reemer, 157 **boven** Jan van Arkel, 157 **onder** Jan van Arkel, 158 Marco Faasse, 159 **links** Albert de Wilde, 159 **rechts** Herman Cremers, 160 **linksboven** Jojanneke Bijkerk, 160 **linksonder** Albert de Wilde, 160 **rechtsboven** Roelof Jan Koops, 160 **rechtsonder** Albert de Wilde, 161 **linksonder** uit: Van der Hammen 1952, 161 **rechtsonder** Albert de Wilde, 167 **linksonder** Wim van Egmond, 167 **rechtsonder** Roy Kleukers, 170 **kolom 1, foto 1** Roy Kleukers, 170 **kolom 1, foto 2** Jinze Noordijk, 170 **kolom 1, foto 3** Roy Kleukers, 170 **kolom 1, foto 4** Jinze Noordijk, 170 **kolom 1, foto 5** Jinze Noordijk, 170 **kolom 1, foto 6** Jinze Noordijk, 170 **kolom 1, foto 7** Jinze Noordijk, 170 **kolom 2, foto 1** Roy Kleukers, 170 **kolom 2, foto 2** Jinze Noordijk, 170 **kolom 2, foto 3** Jinze Noordijk, 170 **kolom 2, foto 4** Jinze Noordijk, 170 **kolom 2, foto 5** Jinze Noordijk, 170 **kolom 2, foto 6** Jinze Noordijk, 170 **kolom 2, foto 7** Jinze Noordijk, 170 **kolom 3, foto 1** Roy Kleukers, 170 **kolom 3, foto 2** Roy Kleukers, 170 **kolom 3, foto 3** Jinze Noordijk, 170 **kolom 3, foto 4** Jinze Noordijk, 170 **kolom 3, foto 5** Jinze Noordijk, 170 **kolom 3, foto 6** Roy Kleukers, 170 **kolom 3, foto 7** René Krekels, 171 **links** Jinze Noordijk, 171 **rechts** Jinze Noordijk, 172 **boven** Roy Kleukers, 172 **onder** Hans Henderickx, 173 **linksboven** Theodoor Heijerman, 173 **linksonder** Theodoor Heijerman, 173 **rechtsboven** Theodoor Heijerman, 173 **rechtsonder** Theodoor Heijerman, 175 **boven** Theodoor Heijerman, 175 **midden** Theodoor Heijerman, 175 **onder** Theodoor Heijerman, 176 Naar:

Scheller et al. 2004, 177 Menno Reemer, 178 Joost van de Sande, 179 **linksboven** René Krekels, 179 **linksonder** René Krekels, 179 **rechtsboven** Wim van Egmond, 179 **rechts- onder** Joost van de Sande, 180 Frank Wesselingh, 181 Marco Faasse, 182 **boven** Roy Kleukers, 182 **midden** Wim van Egmond, 182 **onder** Wim van Egmond, 183 Roy Kleukers, 184 **links** Herman Cremers, 184 **rechts** E. Risi, 185 **boven** Wim van Egmond, 185 **onder** Marco Faasse, 186 **links** Karel Wouters, 186 **rechts** Wim van Egmond, 187 **boven** Roy Kleukers, 187 **onder** Roy Kleukers, 188 Marco Faasse, 189 **links** Marco Faasse, 189 **rechts** Wim van Egmond, 190 Arjan Gittenberger, 191 **linksboven** Theodoor Heijerman, 191 **linksmidden** Marco Faasse, 191 **linksonder** Roy Kleukers, 191 **rechtsboven** Theodoor Heijerman, 191 **rechtsmidden** Theodoor Heijerman, 192 Ton van Haaren, 193 **boven** Marco Faasse, 193 **onder** Roy Kleukers, 194 **links** Bram Koese, 194 **rechts** Marco Faasse, 195 **links** Marco Faasse, 195 **rechts** Arjan Gittenberger, 196 Arjan Gittenberger, 197 **linksboven** Ab H. Baas, 197 **linksonder** Ab H. Baas, 197 **rechtsboven** Ab H. Baas, 197 **rechtsonder** Ab H. Baas, 198 uit: Nosek 1973, 199 Roy Kleukers, 201 **linksboven** Theodoor Heijerman, 201 **onder** Roy Kleukers, 201 **rechtsboven** Roy Kleukers, 202 **links** Bram Koese, 202 **rechts** Bram Koese, 203 **links** Tim Faasen, 203 **rechts** René Krekels, 204 **links** Erik-Jan Bosch, 204 **onder** René Krekels, 204 **rechtsboven** Tim Faasen, 205 **boven** René Krekels, 205 **onder** René Krekels, 206 **boven** René Krekels, 206 **onder** Roy Kleukers, 207 Roy Kleukers, 208 **links** Roy Kleukers, 208 **rechts** Bram Koese, 209 Roy Kleukers, 211 **linksboven** Albert de Wilde, 211 **onder** René Krekels, 211 **rechtsboven** Albert de Wilde, 212 **boven** Roy Kleukers, 212 **onder** Roy Kleukers, 214 **links** Roy Kleukers, 214 **rechts** Roelof Jan Koops, 215 Maurice Jansen, 216 **kolom 1, foto 1** Tim Faasen, 216 **kolom 1, foto 2** Tim Faasen, 216 **kolom 1, foto 3** Tim Faasen, 216 **kolom 1, foto 4** Theodoor Heijerman, 216 **kolom 1, foto 5** Tim Faasen, 216 **kolom 2, foto 1** Tim Faasen, 216 **kolom 2, foto 2** Tim Faasen, 216 **kolom 2, foto 3** Theodoor Heijerman, 216 **kolom 2, foto 4** Tim Faasen, 216 **kolom 2, foto 5** Albert de Wilde, 216 **kolom 3, foto 1** Tim Faasen, 216 **kolom 3, foto 2** Tim Faasen, 216 **kolom 3, foto 3** Tim Faasen, 216 **kolom 3, foto 4** Tim Faasen, 216 **kolom 3, foto 5** Tim Faasen, 216 **linksboven** Albert de Wilde, 216 **onder** Roelof Jan Koops, 216 **rechtsboven** Albert de Wilde, 217 **boven** Ad Sonnemans, 217 **kolom 1, foto 1** Tim Faasen, 217 **kolom 1, foto 2** Tim Faasen, 217 **kolom 1, foto 3** Tim Faasen, 217 **kolom 1, foto 4** Tim Faasen, 217 **kolom 1, foto 5** Tim Faasen, 217 **kolom 2, foto 1** Roy Kleukers, 217 **kolom 2, foto 2** Theodoor Heijerman, 217 **kolom 2, foto 3** Tim Faasen, 217 **kolom 2, foto 4** Tim Faasen, 217 **kolom 2, foto 5** Tim Faasen, 217 **kolom 3, foto 1** Roy Kleukers, 217 **kolom 3, foto 2** Tim Faasen, 217 **kolom 3, foto 3** Tim Faasen, 217 **kolom 3, foto 4** Tim Faasen, 217 **kolom 3, foto 5** Tim Faasen, 217 **onder** Roelof Jan Koops, 218 Roy Kleukers, 219 **linksboven** Roy Kleukers, 219 **linksonder** Theodoor Heijerman, 219 **rechtsboven** Theodoor Heijerman, 219 **rechtsonder** Roy Kleukers, 221 **kolom 1, foto 1** Tim Faasen, 221 **kolom 1, foto 2** Roy Kleukers, 221 **kolom 1, foto 3** Roy Kleukers, 221 **kolom 1, foto 4** Tim Faasen, 221 **kolom 1, foto 5** Bram Koese, 221 **kolom 1, foto 6** Albert de Wilde, 221 **kolom 1, foto 7** Tim Faasen, 221 **kolom 2, foto 1** Roy Kleukers,

221 kolom 2, foto 2 Tim Faasen, 221 kolom 2, foto 3 Albert de Wilde, 221 kolom 2, foto 4 Theodoor Heijerman, 221 kolom 2, foto 5 Albert de Wilde, 221 kolom 2, foto 6 Tim Faasen, 221 kolom 2, foto 7 Tim Faasen, 221 kolom 3, foto 1 Tim Faasen, 221 kolom 3, foto 2 Tim Faasen, 221 kolom 3, foto 3 Tim Faasen, 221 kolom 3, foto 4 Tim Faasen, 221 kolom 3, foto 5 Tim Faasen, 221 kolom 3, foto 6 Theodoor Heijerman, 221 kolom 3, foto 7 Tim Faasen, 223 Wolfgang Rutkies, 224 links Tim Faasen, 224 rechts Roy Kleukers, 230 linksboven Bram Koese, 230 linksonder Bram Koese, 230 rechtsboven Theodoor Heijerman, 230 rechtsonder Bram Koese, 231 links Theodoor Heijerman, 231 rechts Theodoor Heijerman, 232 linksboven Theodoor Heijerman, 232 onder Erik-Jan Bosch, 232 rechtsboven Tim Faasen, 233 links Albert de Wilde, 233 rechts Albert de Wilde, 234 boven Tim Faasen, 234 onder Theodoor Heijerman, 235 boven Theodoor Heijerman, 235 linksmidden Roy Kleukers, 235 onder Theodoor Heijerman, 235 rechtsmidden Theodoor Heijerman, 236 boven Willem Ellis, 236 onder Theodoor Heijerman, 237 boven Theodoor Heijerman, 237 midden Theodoor Heijerman, 237 onder Theodoor Heijerman, 238 boven Theodoor Heijerman, 238 onder Roy Kleukers, 239 boven Theodoor Heijerman, 239 onder Tim Faasen, 240 linksboven Roy Kleukers, 240 onder Theodoor Heijerman, 240 rechtsboven Albert de Wilde, 241 boven Tim Faasen, 241 linksonder Theodoor Heijerman, 241 rechtsonder Roy Kleukers, 242 kolom 1, foto 1 Tymo Muus, 242 kolom 1, foto 2 Theo Verstrael, 242 kolom 1, foto 3 Jeroen Voogd, 242 kolom 2, foto 1 Tim Faasen, 242 kolom 2, foto 2 Tim Faasen, 242 kolom 2, foto 3 Jeroen Voogd, 242 kolom 3, foto 1 Tim Faasen, 242 kolom 3, foto 2 Tymo Muus, 242 kolom 3, foto 3 Erik van Nieukerken, 243 kolom 1, foto 1 Tymo Muus, 243 kolom 1, foto 2 Tymo Muus, 243 kolom 1, foto 3 Willem Ellis, 243 kolom 1, foto 4 Tymo Muus, 243 kolom 1, foto 5 Tim Faasen, 243 kolom 1, foto 6 Tim Faasen, 243 kolom 1, foto 7 Tymo Muus, 243 kolom 2, foto 1 Tim Faasen, 243 kolom 2, foto 2 Tim Faasen, 243 kolom 2, foto 3 Tim Faasen, 243 kolom 2, foto 4 Jeroen Voogd, 243 kolom 2, foto 5 Jeroen Voogd, 243 kolom 2, foto 6 Tim Faasen, 243 kolom 2, foto 7 Tim Faasen, 243 kolom 3, foto 1 Tim Faasen, 243 kolom 3, foto 2 Tim Faasen, 243 kolom 3, foto 3 Jeroen Voogd, 243 kolom 3, foto 4 Jeroen Voogd, 243 kolom 3, foto 5 Tymo Muus, 243 kolom 3, foto 6 Tymo Muus, 243 kolom 3, foto 7 Tim Faasen, 243 kolom 3, foto 3 Jeroen Voogd, 248 boven Erik van Nieukerken, 248 onder Erik van Nieukerken, 250 links Cees Gielis, 250 rechts Cees Gielis, 251 linksboven Tim Faasen, 251 linksonder René Krekels, 251 rechtsboven Jeroen Voogd, 251 rechtsonder Jeroen Voogd, 253 linksboven Jeroen Voogd, 253 linksonder Tim Faasen, 253 rechtsboven Tim Faasen, 253 rechtsonder Jeroen Voogd, 255 boven Roy Kleukers, 255 onder Roy Kleukers, 256 links Roy Kleukers, 256 rechts Roy Kleukers, 258 kolom 1, foto 1 Theodoor Heijerman, 258 kolom 1, foto 2 Roy Kleukers, 258 kolom 1, foto 3 Roy Kleukers, 258 kolom 1, foto 4 Roy Kleukers, 258 kolom 1, foto 5 Theodoor Heijerman, 258 kolom 2, foto 1 Albert de Wilde, 258 kolom 2, foto 2 Tim Faasen, 258 kolom 2, foto 3 Theodoor Heijerman, 258 kolom 2, foto 4 Roy Kleukers, 258 kolom 2, foto 5 Roy Kleukers, 258 kolom 3, foto 1 Ab H. Baas, 258 kolom 3, foto 2 Tim Faasen, 258 kolom 3, foto 3 Tim Faasen,

258 kolom 3, foto 4 Roy Kleukers, 258 kolom 3, foto 5 Roy Kleukers, 259 kolom 1, foto 1 Jojanneke Bijkerk, 259 kolom 1, foto 2 Willem Ellis, 259 kolom 1, foto 3 Tim Faasen, 259 kolom 1, foto 4 Roy Kleukers, 259 kolom 1, foto 5 Tim Faasen, 259 kolom 2, foto 1 Tim Faasen, 259 kolom 2, foto 2 Tim Faasen, 259 kolom 2, foto 3 Roy Kleukers, 259 kolom 2, foto 4 Roy Kleukers, 259 kolom 2, foto 5 Tim Faasen, 259 kolom 3, foto 1 Roy Kleukers, 259 kolom 3, foto 2 Roy Kleukers, 259 kolom 3, foto 3 Roy Kleukers, 259 kolom 3, foto 4 Roy Kleukers, 259 kolom 3, foto 5 Roy Kleukers, 263 linksboven Roy Kleukers, 263 linksonder Roy Kleukers, 263 rechtsboven Roy Kleukers, 263 rechtsonder Theodoor Heijerman, 264 Herman Berkhoudt, 265 links David Tempelman, 265 rechts Roy Kleukers, 266 boven Inge van Noortwijk, 266 linksonder Tim Faasen, 266 rechtsonder Tim Faasen, 267 Roy Kleukers, 268 boven Roy Kleukers, 268 linksonder Albert de Wilde, 268 rechtsonder Albert de Wilde, 270 kolom 1, foto 1 Tim Faasen, 270 kolom 1, foto 2 Ab H. Baas, 270 kolom 1, foto 3 Tim Faasen, 270 kolom 1, foto 4 Roelof Jan Koops, 270 kolom 1, foto 5 Roy Kleukers, 270 kolom 1, foto 6 Tim Faasen, 270 kolom 1, foto 7 Albert de Wilde, 270 kolom 2, foto 1 Tim Faasen, 270 kolom 2, foto 2 Jeroen Voogd, 270 kolom 2, foto 3 Roy Kleukers, 270 kolom 2, foto 4 Albert de Wilde, 270 kolom 2, foto 5 Tim Faasen, 270 kolom 2, foto 6 Tim Faasen, 270 kolom 2, foto 7 Ab H. Baas, 270 kolom 3, foto 1 Jeroen Voogd, 270 kolom 3, foto 2 Tim Faasen, 270 kolom 3, foto 3 Roy Kleukers, 270 kolom 3, foto 4 Tim Faasen, 270 kolom 3, foto 5 Theodoor Heijerman, 270 kolom 3, foto 6 Roy Kleukers, 270 kolom 3, foto 7 Jeroen Voogd, 273 Bas Blankevoort, 274 boven Theodoor Heijerman, 274 linksmidden Tim Faasen, 274 linksonder Willem Ellis, 274 rechtsmidden Tim Faasen, 274 rechtsonder Albert de Wilde, 275 boven Ab H. Baas, 275 linksonder Dick Belgers, 275 rechtsonder Roy Kleukers, 276 links Jeroen Voogd, 276 midden Jeroen Voogd, 276 rechts Jeroen Voogd, 277 boven Jinze Noordijk, 277 linksonder Tim Faasen, 277 midden Tim Faasen, 277 rechtsonder Tim Faasen, 278 Erik-Jan Bosch, 279 links Tim Faasen, 279 onder Tim Faasen, 279 rechts Tim Faasen, 280 Marco Faasse, 281 boven Arjan Gittenberger, 281 onder Menno Reemer, 282 links Arjan Gittenberger, 282 rechts Wim van Egmond, 283 boven Marco Faasse, 283 onder Hans Hillewaert, 285 Jelger Herder, 286 Henk Heessen, 287 linksboven Jelger Herder, 287 linksonder Jelger Herder, 287 rechtsboven Jelger Herder, 287 rechtsonder Jelger Herder, 289 linksboven Jelger Herder, 289 linksonder Jinze Noordijk, 289 rechts Jelger Herder, 290 boven Jelger Herder, 290 linksonder Richard Witte, 290 rechtsonder Richard Witte, 291 linksboven Richard Witte, 291 linksonder Richard Witte, 291 rechtsboven René Krekels, 291 rechtsonder Richard Witte, 292 boven Johannes Regeling, 292 onder Richard Witte, 294 boven Jelger Herder, 294 onder Jelger Herder, 295 boven Jelger Herder, 295 onder Jelger Herder, 296 Menno van Duijn, 300 linksboven Menno van Duijn, 300 linksonder Menno van Duijn, 300 rechtsboven Menno van Duijn, 300 rechtsonder Menno van Duijn, 301 linksboven Menno van Duijn, 301 onder Menno van Duijn, 301 rechtsboven Menno van Duijn.

## Hoofdstuk 6

6.1 Erik van Nieukerken, 6.2 Jeroen Philippona (Bomenstichting), 6.4 Jinze Noordijk.

## Hoofdstuk 7

7.10 Tim Faasen, 7.11 Edwin Bax, 7.13 Roy Kleukers, 7.14a Roy Kleukers, 7.15b Theodoor Heijerman, 7.21a Marco Faasse, 7.21b Marco Faasse, 7.21c Marco Faasse, 7.21d Arjan Gittenberger, 7.7 Jinze Noordijk, 7.8 Jinze Noordijk, 7.9 Jelger Herder, 7.24 Arjan Gittenberger.

## Hoofdstuk 8

8.4 Theo Terwiel, 8.5 Edwin Bax, 8.6 Berry van der Hoorn, 8.9 Marijke Kanters, 8.10 René Krekels, 8.11 Hay Wijnhoven, 8.12b Roy Kleukers, 8.13 Bram Koese, 8.15 Arjan Gittenberger, 8.16 Roy Kleukers, 8.17 Arjan Gittenberger, 8.20 Tim Faasen.

## Hoofdstuk 9

9.2 Dave Kolenousky (Reef Care Curaçao), 9.3 Dave Kolenousky (Reef Care Curaçao), 9.4 Jinze Noordijk, 9.5 Jan Beaujon, 9.6 Jinze Noordijk, 9.7 Paul Hoetjes, 9.8 Paul Hoetjes, 9.9 Marjolijn Lopes Cardozo (SHAPE), 9.10 Christian König (SHAPE), 9.11 Rostislav Stach (SHAPE).

## Hoofdstuk 10

10.1 Jankees Schwiebbe

Tabel 2 kolom 1, foto 1 Menno van Duijn, kolom 1, foto 2 Jinze Noordijk, kolom 1, foto 3 Tim Faasen, kolom 2, foto 1 Jinze Noordijk, kolom 2, foto 2 Roy Kleukers, kolom 2, foto 3 Hans Adema, kolom 3, foto 1 Jinze Noordijk, kolom 3, foto 2 Tim Faasen, kolom 3, foto 3 Jinze Noordijk.

## Hoofdstuk 11

11.1a Natuurbalans, 11.1b Natuurbalans, 11.1c Jinze Noordijk, 11.1d Jinze Noordijk, 11.1e Jinze Noordijk, 11.1f Jinze Noordijk, 11.1g Edwin Bax, 11.1h Menno van Duijn, 11.1i Hans Adema, 11.1j Herman Berkhoude, 11.2a Berry Lucas, 11.2b Roy Kleukers, 11.2c Natuurbalans, 11.2d Jinze Noordijk, 11.2e Het Drents Landschap, 11.2f Jinze Noordijk, 11.2g Jinze Noordijk, 11.2h Jinze Noordijk, 11.3a Jinze Noordijk, 11.3b Natuurbalans, 11.3c Jinze Noordijk, 11.3d Jinze Noordijk, 11.3e Berry Lucas, 11.3f Chiel Jacobusse, 11.3g Edmond Staal, 11.3h Theodoor Heijerman, 11.5 Bureau Viridis, 11.6 Jinze Noordijk, 11.7 Jinze Noordijk.

## Overzicht per fotograaf

Hans Adema 10.tabel 2 (kolom 2, foto 3), 11.ii, Jan van Arkel 5-157 (boven), 5-157 (onder), Eef Arnolds 5-104 (kolom 1, foto 2), 5-104 (kolom 1, foto 4), 5-104 (kolom 1, foto 5), 5-104 (kolom 2, foto 2), 5-104 (kolom 2, foto 3), 5-104 (kolom 2, foto 4), 5-104 (kolom 3, foto 2), 5-104 (kolom 3, foto 3), 5-104 (kolom 3, foto 4), 5-105 (kolom 1, foto 2), 5-105 (kolom 1, foto 3), 5-105 (kolom 1, foto 5), 5-105 (kolom 2, foto 3), 5-105 (kolom 3, foto 1), 5-105 (kolom 3, foto 3), Ab H. Baas 5-197 (linksboven), 5-197 (linksonder), 5-197 (rechtsboven), 5-197 (rechtsonder), 5-258 (kolom 3, foto 1), 5-270 (kolom 1, foto 2), 5-270 (kolom 2, foto 7), 5-275 (boven), Edwin Bax 11.ig, 3.2b, 7.11, 8.5, Jan Beaujon 9.5, Dick Belgers 5-275 (linksonder), Matty Berg 3.kader 3, p. 22 (midden links), 3.kader 3, p.

22 (rechts), 3.kader 3, p. 23 (kolom 1, foto 1), 3.kader 3, p. 23 (kolom 1, foto 5), 3.kader 3, p. 23 (kolom 3, foto 5), 3.kader 3, p. 23 (kolom 4, foto 3), Herman Berkhoude 11.1j, 5-264, Jannetje Bijkerk 5-160 (linksboven), 5-259 (kolom 1, foto 1), Bas Blankevoort 2.3b, 2.3c, 5-273, Erik-Jan Bosch 5-204 (links), 5-232 (onder), 5-278, Eric Brienen 5-92, Bureau Viridis 11.5, 3.kader 3, p. 23 (kolom 3, foto 4), Arthur de Cock 5-82, Herman Cremers 5-122 (onder), 5-124 (boven), 5-124 (onder), 5-128 (rechts), 5-153 (rechtsonder), 5-154 (linksonder), 5-159 (rechts), 5-184 (links), Het Drents Landschap 11.2e, Emma van den Dool 5-104 (kolom 2, foto 5), Lex Dop 5-61 (boven), Menno van Duijn 10.tabel 2 (kolom 1, foto 1), 11.1h, 5-296, 5-300 (linksboven), 5-300 (linksonder), 5-300 (rechtsboven), 5-300 (rechtsonder), 5-301 (linksboven), 5-301 (onder), 5-301 (rechtsboven), Wim van Egmond (www.microscopy-uk.org.uk/micropolitan) 5-100 (links), 5-100 (rechts), 5-101, 5-122 (boven), 5-125 (onder), 5-127 (boven), 5-127 (onder), 5-134 (boven), 5-137 (onder), 5-167 (linksonder), 5-179 (rechtsboven), 5-182 (midden), 5-182 (onder), 5-185 (boven), 5-186 (rechts), 5-189 (rechts), 5-282 (rechts), 5-58, 5-59 (boven), 5-59 (onder), 5-64 (rechtsonder), 5-66 (boven), 5-66 (linksonder), 5-66 (rechtsonder), 5-78, 5-79, 5-83, 5-87 (links), 5-87 (rechts), 5-89, 5-90 (links), 5-90 (rechts), 5-91 (links), 5-91 (rechts), 5-93, 5-95 (onder), 5-96, 5-97, Willem Ellis 5-236 (boven), 5-243 (kolom 1, foto 3), 5-259 (kolom 1, foto 2), 5-274 (linksonder), Marc Engelsma 5-95 (boven), Tim Faasen (www.wildphoto.nl) 3.2c, 3.8a, 5-105 (kolom 1, foto 1), 5-114 (links), 5-137 (boven), 5-149 (linksonder), 5-203 (links), 5-204 (rechtsboven), 5-216 (kolom 1, foto 1), 5-216 (kolom 1, foto 2), 5-216 (kolom 1, foto 3), 5-216 (kolom 1, foto 5), 5-216 (kolom 2, foto 1), 5-216 (kolom 2, foto 2), 5-216 (kolom 2, foto 4), 5-216 (kolom 3, foto 1), 5-216 (kolom 3, foto 2), 5-216 (kolom 3, foto 3), 5-216 (kolom 3, foto 4), 5-216 (kolom 3, foto 5), 5-217 (kolom 1, foto 1), 5-217 (kolom 1, foto 2), 5-217 (kolom 1, foto 3), 5-217 (kolom 1, foto 4), 5-217 (kolom 1, foto 5), 5-217 (kolom 2, foto 3), 5-217 (kolom 2, foto 4), 5-217 (kolom 2, foto 5), 5-217 (kolom 3, foto 2), 5-217 (kolom 3, foto 3), 5-217 (kolom 3, foto 4), 5-217 (kolom 3, foto 5), 5-221 (kolom 1, foto 1), 5-221 (kolom 1, foto 4), 5-221 (kolom 1, foto 7), 5-221 (kolom 2, foto 2), 5-221 (kolom 2, foto 6), 5-221 (kolom 2, foto 7), 5-221 (kolom 3, foto 1), 5-221 (kolom 3, foto 2), 5-221 (kolom 3, foto 3), 5-221 (kolom 3, foto 4), 5-221 (kolom 3, foto 5), 5-221 (kolom 3, foto 7), 5-224 (links), 5-232 (rechtsboven), 5-234 (boven), 5-239 (onder), 5-241 (boven), 5-242 (kolom 2, foto 1), 5-242 (kolom 2, foto 2), 5-242 (kolom 3, foto 1), 5-243 (kolom 1, foto 5), 5-243 (kolom 1, foto 6), 5-243 (kolom 2, foto 1), 5-243 (kolom 2, foto 2), 5-243 (kolom 2, foto 3), 5-243 (kolom 2, foto 6), 5-243 (kolom 2, foto 7), 5-243 (kolom 3, foto 1), 5-243 (kolom 3, foto 2), 5-243 (kolom 3, foto 7), 5-251 (linksboven), 5-253 (linksonder), 5-253 (rechtsboven), 5-258 (kolom 2, foto 2), 5-258 (kolom 3, foto 2), 5-258 (kolom 3, foto 3), 5-259 (kolom 1, foto 3), 5-259 (kolom 1, foto 5), 5-259 (kolom 2, foto 1), 5-259 (kolom 2, foto 2), 5-259 (kolom 2, foto 5), 5-266 (linksonder), 5-266 (rechtsonder), 5-270 (kolom 1, foto 1), 5-270 (kolom 1, foto 3), 5-270 (kolom 1, foto 6), 5-270 (kolom 2, foto 1), 5-270 (kolom 2, foto 5), 5-270 (kolom 2, foto 6), 5-270 (kolom 3, foto 2), 5-270 (kolom 3, foto 4), 5-274 (linksmidden), 5-274 (rechtsmidden), 5-277 (linksonder), 5-277 (midden), 5-277 (rechtsonder), 5-279 (links), 5-279 (onder),

5-279 (rechts), 5-61 (onder), 5-64 (rechtsboven), 5-71 (kolom 1, foto 1), 5-71 (kolom 1, foto 2), 5-71 (kolom 1, foto 3), 5-71 (kolom 1, foto 5), 5-71 (kolom 1, foto 6), 5-71 (kolom 2, foto 1), 5-71 (kolom 2, foto 3), 5-71 (kolom 2, foto 4), 5-71 (kolom 2, foto 5), 5-71 (kolom 2, foto 6), 5-71 (kolom 3, foto 2), 5-71 (kolom 3, foto 3), 5-71 (kolom 3, foto 4), 5-71 (kolom 3, foto 5), 5-72 (kolom 1, foto 1), 5-72 (kolom 1, foto 2), 5-72 (kolom 1, foto 4), 5-72 (kolom 1, foto 5), 5-72 (kolom 2, foto 2), 5-72 (kolom 2, foto 3), 5-72 (kolom 2, foto 5), 5-72 (kolom 2, foto 6), 5-72 (kolom 3, foto 2), 5-72 (kolom 3, foto 3), 5-72 (kolom 3, foto 4), 7.10, 8.20, 10.tabel 2 (kolom 1, foto 3), 10.tabel 2 (kolom 3, foto 2), **Marco Faasse** 5-114 (rechts), 5-115 (rechts-onder), 5-125 (boven), 5-130, 5-131 (links), 5-131 (rechts), 5-132, 5-133, 5-134 (midden), 5-135 (rechtsboven), 5-136 (onder), 5-142, 5-143 (onder), 5-146, 5-151, 5-158, 5-181, 5-185 (onder), 5-188, 5-189 (links), 5-191 (linksmidden), 5-193 (boven), 5-194 (rechts), 5-195 (links), 5-280, 5-283 (boven), 7.21a, 7.21b, 7.21c, **Faculteit Diergeneeskunde Utrecht** 5-123 (onder), 5-128 (links), 5-153 (linksonder), **Ivan Fiala** 5-117, **Cees Gielis** 5-250 (links), 5-250 (rechts), **Arjan Gittenberger** 3.kader 3, p. 23 (kolom 1, foto 4), 5-112 (onder), 5-113, 5-115 (boven), 5-115 (linksonder), 5-116, 5-145, 5-147 (boven), 5-147 (onder), 5-190, 5-195 (rechts), 5-196, 5-281 (boven), 5-282 (links), 7.21d, 7.24, 8.15, 8.17, **Jeroen Goud** 5-141, 5-150, **Henk Heessen** 5-286, **Theodoor Heijerman** 3.kader 3, p. 23 (kolom 3, foto 2), 3.kader 3, p. 23 (kolom 4, foto 4), 5-173 (linksboven), 5-173 (linksonder), 5-173 (rechtsboven), 5-173 (rechtsonder), 5-175 (boven), 5-175 (midden), 5-175 (onder), 5-191 (linksboven), 5-191 (rechtsboven), 5-191 (rechtsmidden), 5-201 (linksboven), 5-216 (kolom 1, foto 4), 5-216 (kolom 2, foto 3), 5-217 (kolom 2, foto 2), 5-219 (linksonder), 5-219 (rechtsboven), 5-221 (kolom 2, foto 4), 5-221 (kolom 3, foto 6), 5-230 (rechtsboven), 5-231 (links), 5-231 (rechts), 5-232 (linksboven), 5-234 (onder), 5-235 (boven), 5-235 (onder), 5-235 (rechtsmidden), 5-236 (onder), 5-237 (boven), 5-237 (midden), 5-237 (onder), 5-238 (boven), 5-239 (boven), 5-240 (onder), 5-241 (linksonder), 5-258 (kolom 1, foto 1), 5-258 (kolom 1, foto 5), 5-258 (kolom 2, foto 3), 5-263 (rechtsonder), 5-270 (kolom 3, foto 5), 5-274 (boven), 7.15b, 11.3h, **Ton van Haaren** 5-135 (onder), 5-139, 5-192, **Hans Henderickx** 5-172 (onder), **Jelger Herder** (www.digitalnature.org) 5-285, 5-287 (linksboven), 5-287 (linksonder), 5-287 (rechtsboven), 5-287 (rechtsonder), 5-289 (linksboven), 5-289 (rechts), 5-290 (boven), 5-294 (boven), 5-294 (onder), 5-295 (boven), 5-295 (onder), 7.9, **Hans Hillewaert** 5-283 (onder), **Paul Hoetjes** 9.7, 9.8, **Wim Hoogstraten** 2.1, **Berry van der Hoorn** 3.2a, 8.6, **Chiel Jacobusse** 11.3f, **Maurice Jansen** 5-215, **Jan Jongen** 5-123 (boven), **Marijke Kanters** 8.9, **Adri Karman** 2.3a, **Mart Karremans** 5-84, 5-86 (linksboven), 5-86 (rechtsboven), **Gerrit Karssen** 5-154 (linksboven), 5-154 (rechtsboven), 5-154 (rechtsonder), **Jan Kersten** 5-68 (links), 5-69 (linksboven), 5-69 (rechtsboven), 5-70 (links), 5-70 (rechts), **Roy Kleukers** 2.5, 3.8b, 3.8c, 3.kader 3, p. 22 (links), 3.kader 3, p. 23 (kolom 2, foto 1), 3.kader 3, p. 23 (kolom 2, foto 7), 3.kader 3, p. 23 (kolom 4, foto 1), 5-112 (boven), 5-121, 5-143 (boven), 5-149 (linksboven), 5-149 (rechtsonder), 5-153 (boven), 5-167 (rechtsonder), 5-170 (kolom 1, foto 1), 5-170 (kolom 1, foto 3), 5-170 (kolom 2, foto 1), 5-170 (kolom 3, foto 1), 5-170 (kolom 3, foto 2), 5-170 (kolom 3, foto 6), 5-172 (boven), 5-182 (boven), 5-183, 5-187 (boven), 5-187 (onder), 5-191 (linksonder), 5-193 (onder), 5-199, 5-201 (onder), 5-201 (rechtsboven), 5-206 (onder), 5-207, 5-208 (links), 5-209, 5-212 (boven), 5-212 (onder), 5-214 (links), 5-217 (kolom 2, foto 1), 5-217 (kolom 3, foto 1), 5-218, 5-219 (linksboven), 5-219 (rechtsonder), 5-221 (kolom 1, foto 2), 5-221 (kolom 1, foto 3), 5-221 (kolom 2, foto 1), 5-224 (rechts), 5-235 (linksmidden), 5-238 (onder), 5-240 (linksboven), 5-241 (rechtsonder), 5-255 (boven), 5-255 (onder), 5-256 (links), 5-256 (rechts), 5-258 (kolom 1, foto 2), 5-258 (kolom 1, foto 3), 5-258 (kolom 1, foto 4), 5-258 (kolom 2, foto 4), 5-258 (kolom 2, foto 5), 5-258 (kolom 3, foto 4), 5-258 (kolom 3, foto 5), 5-259 (kolom 1, foto 4), 5-259 (kolom 2, foto 3), 5-259 (kolom 2, foto 4), 5-259 (kolom 3, foto 1), 5-259 (kolom 3, foto 2), 5-259 (kolom 3, foto 3), 5-259 (kolom 3, foto 4), 5-259 (kolom 3, foto 5), 5-263 (linksboven), 5-263 (linksonder), 5-263 (rechtsboven), 5-265 (rechts), 5-267, 5-268 (boven), 5-270 (kolom 1, foto 5), 5-270 (kolom 2, foto 3), 5-270 (kolom 3, foto 3), 5-270 (kolom 3, foto 6), 5-275 (rechtsonder), 5-71 (kolom 2, foto 2), 5-99, 7.13, 7.14a, 8.12b, 8.16, 10.tabel 2 (kolom 2, foto 2), 11.2b, **Bram Koese** 3.kader 1 (onder), 3.kader 3, p. 23 (kolom 2, foto 4), 5-149 (rechtsboven), 5-194 (links), 5-202 (links), 5-202 (rechts), 5-208 (rechts), 5-221 (kolom 1, foto 5), 5-230 (linksboven), 5-230 (linksonder), 5-230 (rechtsonder), 8.13, **Dave Kolenousky** (Reef Care Curaçao) 9.2, 9.3, **Willem Kolvoort** 5-88, **Christian Konig** (SHAPE – Photographers for Conservation) 9.10, **Roelof Jan Koops** 5-105 (kolom 1, foto 4), 5-105 (kolom 2, foto 1), 5-160 (rechtsboven), 5-214 (rechts), 5-216 (onder), 5-217 (onder), 5-270 (kolom 1, foto 4), **René Krekels** 5-138, 5-170 (kolom 3, foto 7), 5-179 (linksboven), 5-179 (linksonder), 5-203 (rechts), 5-204 (onder), 5-205 (boven), 5-205 (onder), 5-206 (boven), 5-211 (onder), 5-251 (linksonder), 5-291 (rechtsboven), 8.10, **Sjaak Koster** 2.3d, **Marjolijn Lopes Cardozo** (SHAPE – Photographers for Conservation) 9.9, **Berry Lucas** 11.2a, 11.3e, **Hanny van Megen** 5-154 (linksmidden), 5-154 (rechtsmidden), **Edward Mitchell** 5-94, **Godfried van Moorsel** (Ecosub) 5-135 (linksboven), **Tymo Muus** 5-242 (kolom 1, foto 1), 5-242 (kolom 3, foto 2), 5-243 (kolom 1, foto 1), 5-243 (kolom 1, foto 2), 5-243 (kolom 1, foto 4), 5-243 (kolom 1, foto 7), 5-243 (kolom 3, foto 5), 5-243 (kolom 3, foto 6), **Natuurbalans** 11.1a, 11.1b, 11.2c, 11.3b, **Erik van Nieuwerkerken** 5-129, 5-242 (kolom 3, foto 3), 5-248 (boven), 5-248 (onder), 6.1, **Jinze Noordijk** 3.5a, 3.kader 3, p. 22 (midden rechts), 3.kader 3, p. 23 (kolom 1, foto 2), 3.kader 3, p. 23 (kolom 1, foto 3), 3.kader 3, p. 23 (kolom 2, foto 2), 3.kader 3, p. 23 (kolom 2, foto 3), 3.kader 3, p. 23 (kolom 2, foto 5), 3.kader 3, p. 23 (kolom 2, foto 6), 3.kader 3, p. 23 (kolom 3, foto 1), 3.kader 3, p. 23 (kolom 3, foto 3), 3.kader 3, p. 23 (kolom 4, foto 2), 3.kader 3, p. 23 (kolom 4, foto 5), 5-170 (kolom 1, foto 2), 5-170 (kolom 1, foto 4), 5-170 (kolom 1, foto 5), 5-170 (kolom 1, foto 6), 5-170 (kolom 1, foto 7), 5-170 (kolom 2, foto 2), 5-170 (kolom 2, foto 3), 5-170 (kolom 2, foto 4), 5-170 (kolom 2, foto 5), 5-170 (kolom 2, foto 6), 5-170 (kolom 2, foto 7), 5-170 (kolom 3, foto 3), 5-170 (kolom 3, foto 4), 5-170 (kolom 3, foto 5), 5-171 (links), 5-171 (rechts), 5-277 (boven), 5-289 (linksonder), 5-71 (kolom 1, foto 4), 5-71 (kolom 3, foto 1), 5-72 (kolom 1, foto 3), 5-72 (kolom 2, foto 1), 5-72 (kolom 2, foto 4), 5-72 (kolom 3, foto 1), 6.4, 7.7, 7.8, 9.4, 9.6, 10.tabel 2 (kolom 1, foto 2), 10.tabel 2 (kolom 2, foto 1), 10.tabel 2 (kolom 3, foto 1), 10.tabel 2 (kolom 3, foto 3), 11.1c, 11.1d, 11.1e, 11.1f, 11.2d, 11.2f, 11.2g, 11.2h, 11.3a, 11.3c, 11.3d, 11.6, 11.7, **Inge van Noortwijk** 5-266 (boven), **Jason K.**

**Oyadomari** ([www.keweenawalgae.mtu.edu](http://www.keweenawalgae.mtu.edu)) 5-80, 5-85, **Jeroen Philippona** (Bomenstichting) 6.2, **Menno Reemer** 5-118 (boven), 5-118 (onder), 5-119, 5-126, 5-152, 5-156, 5-177, 5-281 (onder), **Johannes Regelink** 5-292 (boven), **E. Risi** 5-184 (rechts), **Wolfgang Rutkies** 5-223, **Joost van de Sande** 5-178, 5-179 (rechtsonder), **Henk Schulp** 5-67, **Jankees Schwiebbe** 10.1, **Ad Sonnemans** 5-217 (boven), **Laurens Sparrius** 5-108 (linksboven), 5-108 (linksonder), 5-108 (rechtsboven), 5-108 (rechtsonder), 5-68 (rechts), 5-69 (linksonder), 5-69 (rechtsonder), **Edmond Staal** 11.3g, **Rostislav Stach** (SHAPE – Photographers for Conservation) 9.11, **Joost Stalpers** 5-104 (kolom 1, foto 3), 5-104 (kolom 2, foto 1), 5-104 (kolom 3, foto 1), 5-104 (kolom 3, foto 5), 5-105 (kolom 2, foto 2), 5-105 (kolom 2, foto 5), 5-105 (kolom 3, foto 2), 5-105 (kolom 3, foto 4), 5-105 (kolom 3, foto 5), **Herre Stegenga** 5-62, 5-63, 5-64 (links), 5-86 (onder), **David Tempelman** 5-134 (onder), 5-136 (boven), 5-265 (links), **Aad Termorshuizen** 5-104 (kolom 1, foto 1), 5-105 (kolom 2, foto 4), **Theo Terwiel** 8.4, **David Tilman** 3.7, **Theo Verstrael** 5-242 (kolom 1, foto 2), **Jeroen Voogd** 5-242 (kolom 1, foto 3), 5-242 (kolom 2, foto 3), 5-243 (kolom 2, foto 4), 5-243 (kolom 2, foto 5), 5-243 (kolom 3, foto 4), 5-243 (kolom 3, foto 3), 5-251 (rechtsboven), 5-251 (rechtsonder), 5-253 (linksboven), 5-253 (rechtsonder), 5-270 (kolom 2, foto 2), 5-270 (kolom 3, foto 1), 5-270 (kolom 3, foto 7), 5-276 (links), 5-276 (midden), 5-276 (rechts), **Frank Wesselingh** 5-180, **Paul van Wielink** 3.kader 1 (boven), **Hay Wijnhoven** 8.11, **Albert de Wilde** 5-159 (links), 5-160 (linksonder), 5-160 (rechtsonder), 5-161 (rechtsonder), 5-211 (linksboven), 5-211 (rechtsboven), 5-216 (kolom 2, foto 5), 5-216 (linksboven), 5-216 (rechtsboven), 5-221 (kolom 1, foto 6), 5-221 (kolom 2, foto 3), 5-221 (kolom 2, foto 5), 5-233 (links), 5-233 (rechts), 5-240 (rechtsboven), 5-258 (kolom 2, foto 1), 5-268 (linksonder), 5-268 (rechtsonder), 5-270 (kolom 1, foto 7), 5-270 (kolom 2, foto 4), 5-274 (rechtsonder), **Mark A. Wilson** 2.2, **Richard Witte** 5-290 (linksonder), 5-290 (rechtsonder), 5-291 (linksboven), 5-291 (linksonder), 5-291 (rechtsonder), 5-292 (onder), **Karel Wouters** 5-186 (links).

#### Overgenomen uit andere bronnen

##### Hoofdstuk 2

Fig 2. Mark A. Wilson (Department of Geology, The College of Wooster). – Public Domain, Wikipedia, <http://nl.wikipedia.org/wiki/Bestand:WalcottQuarry080509.jpg>

Fig. 4. Priapulida. Uit Van Nieuwerkerken & Van Loon (red.) 1995. Biodiversiteit in Nederland. – Nationaal Natuurhistorisch Museum & KNNV Uitgeverij, Leiden.

##### Hoofdstuk 3

Fig. 5b en 5c. Uit: Haeckel 1971. The immigration and settlement of carabids in the new IJsselmeer-polders. – In: P.J. den Boer (red.), Dispersal and dispersal power of carabid beetles. Miscellaneous papers 8, Landbouwhogeschool, Wageningen: 33-52.

##### Hoofdstuk 4

Fig. 1. Uit: Haeckel 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzuge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie. – Georg Reimer, Berlin.

Fig. 2. Uit: Whittaker 1959. On the broad classification of organisms. – Quarterly Review of Biology 34: 210-226, with permission from University of Chicago Press.

Fig. 4. Uit: Keeling et al. 2005. The tree of eukaryotes. – Trends in Ecology and Evolution 20: 670-676, met toestemming van Elsevier.

Fig. 6. Uit: Springer et al. 2004. Molecules consolidate the placental mammal tree. – Trends in Ecology & Evolution 19: 430-438, met toestemming van Elsevier.

##### Hoofdstuk 5

p. 117 (Myxozoa). Uit: TOLWeb\_ID29108\_Attribution\_Non\_commercial\_3.o\_unported\_IvanFiala.

p. 176 (Pauropoda). Uit: Scheller et al. 2004. Pauropoda (Myriapoda), a class new to the Dutch fauna, with the description of a new species. – Entomologische Berichten, Amsterdam 64: 3-9.

p. 198 (Protura). Reprinted from: Nosek 1973. Three new species of Protura from Brazil. – Revue Suisse de Zoologie 80: 257-265, with permission from Muséum d'histoire naturelle et Musée d'histoire des sciences, Genève, Danielle Decrouez.

p. 204 (links). Uit: NVL 2002. De Nederlandse libellen. – Nederlandse Fauna 4 (p. 356).

p. 232 (onder). Uit: Turin 2000. De Nederlandse loopkevers. – Nederlandse Fauna 3 (p. 551).

p. 266 (boven). Uit: Reemer et al. 2008. De Nederlandse zweefvliegen. – Nederlandse Fauna 8 (p. 255).

p. 273. Uit: Peeters et al. 2004. De wespen en mieren van Nederland. – Nederlandse Fauna 6 (p. 334).

p. 278. Uit: Peeters et al. 2004. De wespen en mieren van Nederland. – Nederlandse Fauna 6 (p. 263).

p. 283 (lancetvisje). Uit: Wikipedia ([www.wikipedia.org/\\_CC\\_Attributions\\_Share\\_Alike\\_2.5\\_Generic\\_HansHillewaert.jpg](http://www.wikipedia.org/_CC_Attributions_Share_Alike_2.5_Generic_HansHillewaert.jpg)).



## INDEX

- aalscholvers (Phalacrocoracidae) 298  
aaltjes 22, 153  
aardappel (*Solanum tuberosum*) 88, 155  
aardbei (*Fragaria*) 217, 247, 249  
aardbeimineermot (*Ectoedemia arcuatella*) 249  
aardmuis (*Microtus agrestis*) 328  
aardslakken (Limacidae) 148  
aardvark (*Tubulidentata*) 51, 52  
aardwantsen (Cydnidae) 221  
aasgarnalen (Mysida) 186, **188-189**, 193, 315, 335, 338, 347  
aaskevers (Silphidae) 22, 35, 227, 229  
Abax 225  
Abies (zilverspar) 217  
Abramis brama (brasem) 35, 287, 288  
Acalyptratae 260  
Acantharia 93, 94  
Acanthocephala (stekelsnuitwormen) 51, 126, **128-129**, 312  
Acanthochitona crinita (kleine borstelkeverslak) 142  
Acanthochitona fascicularis (grote borstelkeverslak) 142  
Acanthocystidae 79  
Acanthocystis dresscheri 79  
Acari (mijten) 22, 29, 35, **159-166**, 167, 168, 198, 199, 212, 239, 240, 305, 306, 307, 315  
Acaridae 161, 165  
Acariformes 159, 163  
Acaroidea 165  
Acarophenacidae 160  
Acartia tonsa 185  
Acartophthalmidae 260, 262  
Acarus siro (meelmijt) 161  
Accipiter gentilis (havik) 301  
Accipiter nisus (sperwer) 27, 301  
Accipitridae 297, 298  
Acentropiinae (watermotten) 245, 246  
Acer 247, 249  
Acerentomon doderoi 198  
Aceria fraxinivora (essenbloesemmijt) 160  
Achaearanea tepidariorum (broeikasspin) 320  
Achatinella 14  
Achatinella fulgens 14  
Acheta domesticus (huiskrekkel) 320, 322  
Achipteridae 165  
Achipterioidea 165  
Achroia grisella (kleine wasmot) 246  
achterkieuwige slakken (Opisthobranchia) 144, 147, 148  
Acicula fusca 146  
Acipenser sturio (steur) 139, 286, 287, 288  
Acmaeidae 144  
Acoela 118, 119  
Acoelomorpha 49, 51, 111, **118-119**, 120, 305, 307, 312  
Acontia trabealis 254  
Acontiinae 254  
Acoraceae (kalmoesfamilie) 74  
Acorales 74, 76  
Acrasida 96, 99  
Acrididae (veldsprinkhanen) 205  
Acrobeloides nanus 155  
Acroceridae (spinvliegen) 260, 261, 262  
Acrolepiidae (kruidmineermotten) 244  
Acronicta cuspis (grote drietand) 254  
Acronicta euphorbiae (wolfsmelkuil) 254  
Acronicta menyanthidis (veenheide-uil) 253  
Acronictinae 254  
Acroperus angustatus 180  
Acropora cervicornis 356  
Acrothoracica 178, **180-181**, 182, 315  
Acteon tornatilis (spoelhoren) 147  
Actinophryida 80, 81, 310  
Actinophrys 81  
Actinopterygii (straalvinnigen) 49, 284, **286-288**, 316, 344, 356  
Actinoptychus senarius 87  
Actinosphaerium 78, 81  
Actinosphaerium eichhorni 78  
Actinotrichida 163  
Aculeata 269, 272, 273  
Aculus tetanothrix 160  
adder (*Vipera berus*) 294, 295, 367, 368  
addertongfamilie (Ophioglossaceae) 74  
adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) 320  
adelaarsvarenfamilie (Dennstaedtiaceae) 74  
Adelges abietis (sparappelgalluis) 217  
Adelgidae (dennenluizen) 213, 217, 218  
Adelgoidea (dennenluizen & dwergluizen) 213, **217-218**  
Adelidae (langsprietmotten) 244  
Adelognatha 237  
Adepnaga 229, 231  
Aderidae (schijsnoerhalskevers) 229  
Adoxaceae (muskuskruidfamilie) 75  
Adoxus obscurus 234  
Aegithalidae (staartmezen) 299  
Aeolosoma 135, 136  
Aeolosoma hemprichi 136  
Aeolosomatida 135  
Aeolosomatidae 135  
Aeolothripidae 212  
Aeolothrips manteli 213  
Aequorea vitrina (lampenkapje) 115  
Aesculus hippocastanum (witte paardenkastanje) 72  
Aeshna juncea 324  
Aeshna juncea juncea (venglazenmaker) 324  
Aeshna subarctica (noordse glazenmaker) 325  
Aeshna viridis (groene glazenmaker) 37  
Afrosoricida 51  
Afrotheria 52  
afvalvliegen (Heleomyzidae) 261, 262  
Agabus 230, 231  
Agabus melanarius 231  
Agapetus ochripes 242  
Agardiella subulata 62  
Agaricales (plaatjeszwammen) 103, 106, 107, 226  
Agaricomycotina 103, 109  
Agaricus 21, 106  
Agaricus bisporus (gekweekte champignon) 106  
Agdistis 249, 250  
Agdistis adactyla 250  
Agelenidae (trechterspinnen) 170  
Aglais urticae (kleine vos) 251  
Agonoxenidae (kwastmotten) 244  
Agriolimacidae (akkerslakken) 148  
Agriotypus armatus 275  
Agrius convolvuli (windepijlstaart) 321  
Agromyzidae (mineervliegen) 258, 259, 260, 261, 262  
Agrostemma githago (bolderik) 343  
Agrotis ipsilon (grote worteluil) 321  
Agrotis trux (zuidelijke worteluil) 254  
Agrypna varia 241  
Agyrtidae (dwergaaskevers) 228, 229  
akenvruchtmineermot (*Ectoedemia lousella*) 249  
akkerslakken (Agriolimacidae) 148  
Alaudidae (leuweriken) 298  
Albia davidsi 167  
Alboglossiphonia hyalina 139  
Alboglossiphonia striata 139  
Alcedinidae (ijsvogels) 298  
Alcedo atthis (ijsvogel) 300  
Alcidae (alken) 298  
Alcyonium digitatum (dodemansduim) 114, 148  
Aleochara 226, 233  
Aleochara bilineata 233  
Aleocharinae 234  
Aleurochiton aceris 215  
Aleurochiton pseudoplatani 215  
Alexandrium 91  
Alexandrium tamarense 91  
Alexiidae (haarkogeltjes) 229  
Aleyrodes 215  
Aleyrodes loniceræ 215  
Aleyrodoidea (wittevliegen) 213, **214-215**  
algsteenvliegen (Euholognatha) 208  
Alicorhagiidae 164  
Alicorhagoidea 164  
Alisma (waterweegbree) 217  
Alismataceae (waterweegbreefamilie) 74  
Alismatales 74, 76  
Alitta virens (zager) 133, 134  
alken (Alcidae) 298  
Alkmaria romijni 134  
Allacma fusca 197  
Alliaceae 74  
Allium schoenoprasum (bieslook) 217  
Allochernes powelli 173  
Allogalumna neerlandica 169  
Allopauropus tenuis 176

- Alloptidae 166  
 Alloteuthis subulata (dwergpijlinktvis) 151  
 Allothrombium 159  
 Alnus 249  
 Alona elegans 180  
 Alona weltneri 180  
 Alopochen aegyptiaca (nijlgans) 296, 346  
 Alosa alosa (elft) 287, 288  
 Alosa fallax (fint) 287  
 alsem (Artemisia) 247, 250  
 alsemvedermot (Hellinsia distinctus) 250  
 Alucitidae (waaiermotten) 245  
 Alucitoidea 245  
 Alveolata 48, 49, 50, 78, **89**, 90, 93, 307, 310  
 Alycidae 164  
 Alycina 164  
 Alycoidea 164  
 Alytes obstetricans (vloedmeesterpad) 288, 324, 325  
 Amanita muscaria (vliegenzwam) 105  
 Amanita phalloides (groene knolamaniet) 106  
 Amara 231  
 amarantenfamilie (Amaranthaceae) 75  
 Amaranthaceae (amarantenfamilie) 75  
 Amaryllidaceae 74  
 Amaurobiidae (nachtkaardespinnen) 170  
 Amazona barbadensis (geelvlugel-amazone) 358  
 amazonemier (Polyergus rufescens) 277  
 Amblycera 211  
 Amblyptilia acanthadactyla 250  
 Amblypygi (zweespinnen) 159, 315  
 Amborellales 76  
 Ameridae 164  
 Amerikaanse brulkikker (Rana catesbeiana) 290  
 Amerikaanse kakkerlak (Periplaneta americana) 207, 320  
 Amerikaanse langlobrikkwal (Mnemiopsis leidyi) 113, 348, 349  
 Amerikaanse nerts (Neovison vison) 290, 293  
 Amerikaanse vogelkers (Prunus serotina) 347, 375  
 Amerikaanse zangers (Parulidae) 299  
 Amerikaanse zwaardschede (Ensis directus) 144, 337, 348, 349  
 Amerobelbidae 164  
 Amerobelboidea 164  
 Ameronothridae 165  
 Ameronothroidea 165  
 Ameronothrus schneideri 169  
 Ameroseiidae 163  
 Ametropus fragilis 202  
 amfibieën (Lissamphibia) 22, 23, 25, 49, 117, 125, 139, 284, 287, **288-290**, 294, 307, 316, 322, 328, 329, 332, 340, 341, 344, 356, 360, 361, 362, 376  
 Ammophila arenaria (helmgras) 173  
 Amniota 284  
 Amoeba proteus 100  
 amoeben (Lobosea) 48, 98, **100-101**, 310  
 Amoebozoa 46, 48, 50, **98**, 99, 310  
 Amphibia 288  
 Amphibiocystidium ranae 102  
 Amphipoda (vlokreeften) 186, **189-190**, 315, 335, 338, 344  
 Amphibatidae (zaksikkelmotten) 244, 248  
 Ampulicidae (kakkerlakkendoders) 272, 273  
 Ampullarioidea 146  
 Anabaena 59  
 Anacampsis betulinella 246  
 Anacampsis blattariella (spikkelpalpmot) 246  
 Anacampsis fuscata 246  
 Anacampsis populella (populierenspikkelpalpmot) 246  
 Analgidae 165  
 Analgoidea (vedermijten) 161, 165  
 Anapsida 293, 317  
 Anas penelope (smient) 296  
 Anatidae 298  
 Anchistropus emarginatus 178  
 Ancistrocerus 224  
 Ancylostoma (mijnworm) 154  
 Andrena (zandbijen) 223, 224, 225, 279, 329, 353, 354  
 Andrena argentata (zilveren zandbij) 329  
 Andrena batava 279  
 Andrena gelriae 279  
 Andrena hattorfiana (knautiabij) 353, 354  
 Andrena pandellei (donkere klokjeszandbij) 279  
 Andrena vaga 223  
 Andromeda polifolia (lavendelhei) 367, 368  
 Anelasmaocephalus 171  
 Anemone nemorosa (bosanemoon) 17  
 Anergates atratulus (woekermier) 277  
 Angelica archangelica (grote engelwortel) 71  
 Angiospermae (bedektzadigen) 70, 74, 309  
 angiospermen 44, 47  
 Anguidae (hazelwormen) 293  
 Anguilla anguilla (paling) 117, 118, 125, 286, 287  
 Anguina 155  
 Anguina tritici 155  
 Anguis fragilis (hazelworm) 294  
 Animalia (dieren) 22, 44, 49, 51, 98, 101, **III**, 152, 284, 288, 304, 305, 310, 316  
 Anisakis simplex 153  
 Anisitsiellidae 163  
 Anisodactylus 231  
 Anisopodidae (venstermuggen) 260, 262  
 Anisopodoidea 260  
 Anisoptera 203  
 Anisus 149  
 Anisus vorticulus (platte schijfhoren) 149  
 anjerfamilie (Caryophyllaceae) 75  
 Annelida (ringwormen) 49, 51, 90, **III**, 117, 120, 132, **133**, 137, 138, 139, 152, 305, 307, 312, 335  
 Anobiidae (klopkevers) 228, 229  
 Anobium punctatum 227  
 Anoetidae 165  
 Anolis bimaculatus 357  
 Anomalocarid 12  
 Anopheles 92  
 Anoplophora chinensis (Oost-Aziatische boktor) 347  
 Anoplura (zuigende luizen) 211  
 Anoplus plantaris 236  
 Ansates pellucida 144, 145  
 Anser albifrons (kolgans) 301, 326  
 Anser albifrons albifrons 326  
 Anser fabalis (taigarietgans) 326  
 Anser fabalis fabalis 326  
 Anser serrirostris (toendrarietgans) 326  
 Anser serrirostris rossicus 326  
 Anseriformes 297, 298  
 Antalis entalis (gladde olifantstand) 150  
 Antalis vulgare (zwakgeribde olifantstand) 150  
 Antennaria dioica (rozenkransje) 354  
 Antennophorina 162  
 Anthicidae (snoerhalskevers) 229  
 Anthoceros punctatus (zwart hauwmos) 320  
 Anthocerotophyta & Bryophyta 68, 356  
 Anthocerotophyta (hauwmossen) 68, 69, 308, 320, 356  
 Anthocoris nemoralis 222  
 Anthomyiidae (bloemvliegen) 260, 261, 263  
 Anthomyzidae 257, 261, 262  
 Anthozoa (bloemdieren) **II4-II5**, 312, 334, 335, 338, 355, 356  
 Anthrenus 227  
 Anthribidae (boksnuutkevers) 229, 236, 237  
 Anthribus 237  
 Anthus campestris (duinpieper) 299  
 Antigonon leptopus (Mexican creeper) 358  
 Antilliaanse groene leguaan (Iguana delicatissima) 358  
 Antrobathynella stammeri 188  
 Anurida maritima 337  
 Anystidae 163  
 Anystides 163  
 Anystina 163  
 Anystoidea 163  
 Apatania muliebris 241  
 Apatetris kinkerella (helmpalpmot) 246  
 Apatococcus lobatus 64  
 Apatura ilia (kleine weerschijnvlinder) 252  
 Apethymus 274  
 Aphanochaete 64  
 Aphanomyces 82, 196  
 Aphanomyces astaci (kreeftenpest) 82, 196, 348  
 Aphanomyces cochlioides 82  
 Aphanomyces euteiches 82  
 Aphanoneura 133, **135-136**, 312  
 Aphelacaridae 164  
 Aphelenchoides 155  
 Aphelinidae 272  
 Aphidoidea (gewone bladluizen) 213, **215-217**, 304, 353  
 Aphis fabae (zwarte bonenluis) 215, 216  
 Aphis gossypii (katoenluis) 217  
 Aphomia sociella (hommelnestmot) 246  
 Aphrodite 134  
 Aphrophoridae 219  
 Aphylophorales 107  
 Apiaceae (schermbloemenfamilie) 75

- Apiales 75, 76  
 Apicomplexa (sporendiertjes) 48, 50, 60, 89, 91, 92-93, 307, 310  
 Apidae (bijen) 17, 34, 37, 224, 226, 252, 266, 269, 270, 272, 273, 278-279, 308, 321, 322, 323, 330, 340, 341, 352, 353, 354, 362, 364, 376  
 Apis mellifera (honingbij) 273, 278, 279, 321  
 Apium repens (kruipend moerasscherm) 73, 326  
 Apocynaceae (maagdenpalmfamilie) 75  
 Apoda limacodes 276  
 Apodemus flavicollis (grote bosmuis) 292  
 Apodemus sylvaticus (bosmuis) 290  
 Apodidae (gierzwaluwen) 298  
 Apodiformes 297, 298  
 Apoditrysis 244  
 Apoidea 272, 273  
 Aporia crataegi (groot geaderd witje) 252, 353  
 appel (*Malus sylvestris*) 214  
 appelbladmineermot (*Stigmella malella*) 249  
 Appendicularia 282  
 Appendiseta robiniae 217  
 Apseudes talpa 192  
 Apterygida media (parkoorworm) 209, 210  
 Apterygota 42  
 Aquifoliaceae (hulstfamilie) 75  
 Aquifoliales 75, 76  
 Araceae (aronskelkfamilie) 21, 74, 356  
 Arachnida (spinachtigen) 22, 49, 158, 159, 172, 304, 314, 357  
 Arachnidium fibrosum 131  
 Arachnidium lacourti 131  
 Aradidae (schorswantsen) 221  
 Araeolaimida 153  
 Araliaceae (klimopfamilie) 75  
 Araneae (spinnen) 19, 22, 158, 159, 160, 169-171, 174, 190, 200, 225, 241, 256, 257, 269, 275, 276, 307, 308, 315, 320, 344, 346, 361, 367  
 Araneidae (wielwebspinnen) 170  
 Araneomorphae (echte spinnen) 158, 169  
 Arcella gibbosa 100  
 Arcellinida 98, 100, 101  
 Archaea 45, 57, 58, 305, 308  
 Archaeognatha (rotsspringers) 199, 200-201, 315  
 Archaeplastida 46, 60  
 Archamoebae 98, 310  
 Architaenioglossa 146  
 Architeuthis (reuzenpijlinktvis) 151  
 Archosauria 293  
 Arctica islandica (noordkromp) 143, 305, 344  
 Arctiidae (beervlinders) 44, 245, 253, 254  
 Arctiinae 242, 253, 254  
 Arctopelopia griseipennis 265  
 Ardea purpurea (purperreiger) 373  
 Ardeidae (reigers) 298  
 Arecales 76  
 arenden 298  
 Arenicola marina (wadpier) 134, 135, 337  
 Argasidae (lederteken) 162  
 Argasoida 162  
 Argentijnse mier (*Linepithema humile*) 277, 321  
 Argidae (argusbladwespen) 270, 272  
 Argiope bruennichi (wespenspin) 171, 350, 352  
 Argulus 183  
 Argulus foliaceus 183  
 Argulus japonicus 183  
 argusbladwespen (Argidae) 270, 272  
 Argynnis adippe (bosrandparelmoervlinder) 252  
 Argynnis paphia (keizersmantel) 252  
 Argyroneta aquatica (waterspin) 169  
 Arion 149  
 Arion intermedius (egelwegslak) 149  
 Arionidae (wegslakken) 148, 149  
 Aristolochiaceae (pijpbloemfamilie) 74  
 Armadillidium vulgare (gewone oprolpissebed) 320  
 Armillaria mellea (echte honingzwam) 106  
 Armillaria ostoyae (sombere honingzwam) 103  
 aronskelkfamilie (Araceae) 21, 74, 356  
 Arrenuridae 163  
 Arrenuroidea 163  
 Arrenurus clavatus 167  
 Arrenurus duursemai 167  
 Artemia (pekelkreeftjes) 179  
 Artemisia (alsem) 247, 250  
 Artemisia campestris (wilde averuit) 250  
 Arthropoda (geleedpotigen) 9, 12, 49, 51, 101, 111, 122, 152, 158, 166, 173, 276, 305, 308, 312, 316, 342  
 Artiodactyla (evenhoevigen) 51, 52  
 Arvicola scherman (molmuis) 292  
 Ascaridida 153  
 Aschelminthes 42  
 Ascidae 160, 163  
 Ascidiacea (zakpijpen) 282, 283, 333, 338  
 Ascoidea 163  
 ascomyceten (Ascomycota) 102, 103, 104, 105, 107, 108, 109  
 Ascomycota (ascomyceten) 102, 103, 104, 105, 107, 108, 109  
 Ascophyllum nodosum (knotswier) 62, 87  
 asgrauwe keverslak (*Lepidochitona cinerea*) 142  
 Asilidae (roofvliegen) 258, 260, 261, 262, 323  
 Asiloidea 260  
 Asio flammeus (velduil) 299  
 Asio otus (ransuil) 26, 27  
 Asparagaceae (aspergefamilie) 74  
 Asparagales 74, 76  
 aspergefamilie (Asparagaceae) 74  
 Aspergillus flavus 106  
 Aspergillus fumigatus 106  
 Aspidocoelocera limnoriae 186  
 Aspius aspius (roofblei) 288  
 Aspleniaceae (streepvarenfamilie) 74  
 Assulina muscorum 94  
 Astacus astacus (Europese rivierkreeft) 140, 196, 348  
 Astacus leptodactylus 140, 195  
 Astegistidae 165  
 Asteiidae 261, 262  
 Aster tripolium (zulte) 326  
 Asteraceae (composietenfamilie) 75, 250  
 Asterales 75, 76  
 asteriden 76  
 Asteroidea (zeesterren) 118, 145, 280, 355  
 Asterolecaniidae 218  
 Astigmata 162  
 Astigmatina (weekhuidmijten) 159, 160, 161, 164, 165, 168  
 Astrobunus laevipes 172  
 Astropecten irregularis (kamster) 281  
 Atelestidae 260, 262  
 Athene noctua (steenuil) 300, 367, 373  
 Athericidae (waterdazen) 260, 262  
 Atherina boyeri (kleine koornaarvis) 336  
 Atheta coriaria 233  
 Athetis hospes (vale stofuil) 254  
 Athienemanniidae 163  
 Atlantoraphidia maculicollis 239  
 Atopochthoniidae 164  
 Atopochthonoidea 164  
 Atopomelidae 166  
 Attelabidae (bladrolkevers) 229, 236, 237  
 Aturidae 163  
 Aturus oudemansi 167  
 Aturus scaber rotundus 167  
 Atylotus latistriatus (kweldergifoogdaas) 338  
 Atypidae (mijnspinnen) 169, 170  
 Atypus 169  
 Auchenorrhyncha (cicaden) 213, 219-220, 224, 305, 353  
 Aulacidae 272  
 Aulacigastridae 261, 262  
 Aulophorus furcatus 138  
 Aurelia aurita (gewone oorkwal) 116  
 Auricularia auricula-judae (judasoor) 105  
 Austrobaileyales 76  
 Autognetidae 165  
 Autostichidae (dominomotten) 244  
 Avenzoariidae 166  
 Aves (vogels) 9, 12, 14, 18, 20, 22, 27, 28, 37, 42, 49, 52, 54, 73, 88, 93, 100, 117, 123, 124, 143, 145, 161, 162, 172, 183, 205, 211, 212, 226, 233, 254, 255, 256, 268, 284, 286, 289, 293, 296-301, 303, 304, 305, 306, 308, 309, 316, 317, 320, 321, 322, 325, 326, 328, 329, 333, 335, 339, 340, 341, 342, 344, 345, 346, 350, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 364, 373, 376  
 Aythya 67, 300, 326  
 Aythya fuligula (kuifeend) 300  
 Aythya marila (topper) 326  
 Aythya marila marila 326  
 Azadinium spinosum 91  
 azaleasteltmot (*Caloptilia azaleella*) 246  
 Aziatische korfmossel (*Corbicula fluminea*) 144, 347  
 Azolla (kroosvaren) 59, 227, 238  
 Azolla filiculoides (grote kroosvaren) 238  
 Babesia 92  
 Bacidia adastrata 109  
 Bacidia brandii 109  
 Bacidia neosquamulosa 109  
 Bacillaria paxillifer 87

- Bacillariophyceae (kiezelwieren) 50, 79, 80, 81, 83, **87-89**, 91, 92, 95, 121, 125, 141, 144, 146, 147, 152, 155, 185, 192, 307, 311
- Bacteria 45
- bacteriën (Eubacteria) 11, 35, 43, 45, 57, 58, 80, 90, 91, 94, 95, 99, 100, 101, 112, 125, 127, 142, 152, 155, 162, 168, 175, 177, 178, 185, 188, 190, 197, 207, 212, 269, 303, 305, 306, 307, 308, 309
- Badhamia 99
- bakkersgist (*Saccharomyces cerevisiae*) 102
- Balanomorpha (zeepokken) 148, 181, 182, 283, 315, 337
- Balanus balanus 182
- Balanus crenatus (gekartelde zeepok) 182, 337
- Balanus improvisus 182
- Balea 148, 149
- Balea perversa 148
- Ballerus sapa (Donaubrasem) 288
- ballonvliegen 261
- Balsaminaceae (balsemienfamilie) 75
- balsemienfamilie (Balsaminaceae) 75
- bananenvliegen 261
- Banksinoma oudemansi 169
- Barbastella barbastellus (mopsvleermuis) 292, 293
- Barbronia weberi 139
- Barentsia matsushimana 130
- Barentsia ramosa 130
- Barentsiidae 130
- barmsijs (*Carduelis flammae/cabaret*) 212
- barnsteenslakken (*Succineidae*) 123, 148
- Basidiomycota (steeltjeszwammen) 102, 107, 109, 305
- Basidiomycota 102
- Basommatophora (waterlongslakken) 148, 149
- bastaardglanskevers (*Kateretidae*) 229
- bastaardkikker (*Rana esculenta*) 289
- bastaardsatijnvlinder (*Euproctis chrysoorrhoea*) 253, 254
- bastaardsnuitkevers (*Nemonychidae*) 229, 236, 237
- basterwederikroest (*Puccinia pulverulenta*) 104
- Bathynellacea 186, **188**, 315
- Batrachedridae (smalvleugelmotten) 244
- Batrachospermum 62
- Bdellidae (snuitmijten) 163
- Bdelloidea 126, 127, 128, 163
- Bechstein's vleermuis (*Myotis bechsteini*) 292
- Beckidia zabolotzkii 265
- bedektzadigen (Angiospermae) 70, 74, 309
- Bedelliidae (venstermineermotten) 244
- bedwants (*Cimex lectularius*) 222, 321, 322
- bedwantsen (*Cimicidae*) 221, 308
- beek-bronzweefvlieg (*Sphagina elegans*) 266
- beekkevers (*Elmidae*) 228, 229
- beeklopers (*Veliidae*) 221
- beekprik (*Lampetra planeri*) 285, 362
- beemdtkroon (*Knautia arvensis*) 353
- beenbreekfamilie (*Nartheciaceae*) 74
- beenderknagers (*Trogidae*) 229
- beentasters (*Protura*) 49, 196, **198**, 315
- beerdertjes (*Tardigrada*) 22, 35, 49, 111, 152, **156-157**, 305, 312
- beervlinders (*Arctiidae*) 44, 245, 253, 254
- beflijster (*Turdus torquatus*) 325
- behaarde bosmier (*Formica rufa*) 277
- bekerszwammen (*Peziza*) 102, 105
- Bembidion iricolor 336
- Bembidion maritimum 336
- Berberidaceae (berberisfamilie) 74
- Berberidopsidales 76
- berberisfamilie (*Berberidaceae*) 74
- berkenfamilie (*Betulaceae*) 75, 248
- berkenspinners (*Endromidae*) 245
- Beroe gracilis (komkommerkwalletje) 113
- Berytidae (steltwantsen) 221
- Bethylidae (platkopwespen) 270, 271, 272, 273
- Betula 249, 351
- Betula pendula (ruwe berk) 351
- Betulaceae (berkenfamilie) 75, 248
- beuk (*Fagus sylvatica*) 259, 263, 265, 304, 323
- bever (*Castor fiber*) 123, 226, 290, 291, 292
- beverboom (*Magnolia*) 322
- beverrat (*Myocastor coypus*) 290, 292
- Bibionidae (zwarte vliegen) 259, 260, 261
- Bibionoidea 260
- Bibionomorpha 260
- Bicosoeca 81
- Bicosocida 80, 81, 308
- Biddulphia sinensis 89
- bidsprinkhaankreeften (*Stomatopoda*) 181, 186, **187**, 315
- bieslook (*Allium schoenoprasum*) 217
- biesvarenfamilie (*Isoetaceae*) 74
- biesvarens (*Lycopsida*) 68, 70, 73, 74, 309
- bijen (*Apidae*) 17, 34, 37, 224, 226, 252, 266, 269, 270, 272, 273, **278-279**, 308, 321, 322, 323, 330, 340, 341, 352, 353, 354, 362, 364, 376
- bijeneter (*Merops apiaster*) 306
- bijeneters (*Meropidae*) 298, 306
- bijenkorfje (*Spermodaea lamellata*) 149
- bijenluizen (*Braulidae*) 261, 262
- bijtende luizen (*Mallophaga*) 211, 212
- Bikonta 48, 60
- Bilateria 51, 111, 117, 118
- Biomphalaria 102
- Biota (leven) **57**, 310
- Biphylidae (houtskoolzwamkevers) 229
- bittervoorn (*Rhodeus amarus*) 143, 286, 287
- Bivalvia (tweekleppigen) 102, 140, **142-144**, 148, 280, 303, 312, 335, 347, 349
- blaartrekkende boterbloem (*Ranunculus sceleratus*) 30
- blaasjeskrab (*Hemigrapsus sanguineus*) 195
- blaasjeskruid (*Utricularia*) 73, 237
- blaasjeskruidfamilie (*Lentibulariaceae*) 75
- blaaskopvliegen (*Conopidae*) 258, 260, 261, 262
- bladkevers (*Chrysomelidae*) 225, 226, 227, 229, **234-236**
- bladmossen (*Bryopsida*) 68, 69, 227, 308
- bladrandkevers (*Sitona*) 236, 237
- bladrolkevers (*Attelabidae*) 229, 236, 237
- bladrollers (*Tortricidae*) 242, 244, 246, 247, 248
- bladspruitkevers (*Scarabaeidae*) 226, 227, 229
- bladvlooiën (*Psylloidea*) 213, **214**, 222
- bladwespen 237, 269, 271, 272, 273, 274
- Blasticotomidae (varenbladwespen) 272
- Blastobasidae (spaandermotten) 244
- Blastocladales 102
- Blattella germanica (Duitse kakkerlak) 207, 208, 320
- Blattidae 21, 207, 208, 226, 317, 322
- Blattodea (kakkerlakken) 21, 199, 200, **207-208**, 317, 320, 322, 344
- blauwalgen 58
- blauwband (*Pseudorasbora parva*) 288
- blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*) 35
- blauwe kiekendief (*Circus cyaneus*) 299
- blauwe knoop (*Succisa pratensis*) 71, 247, 248
- blauwe knooplangsprietmot (*Nemophora mini-mella*) 248
- blauwe schorskevers (*Pythidae*) 229
- blauwneus (*Vimba vimba*) 288
- blauwtipje (*Janolus cristatus*) 147
- blauwtjes (*Lycaenidae*) 242, 245, 246, 251
- blauwtong 309
- blauwvleugelsprinkhaan (*Oedipoda caerulescens*) 205
- blauwwieren 46, 58, 169
- Blechnaceae (dubbellooffamilie) 74
- Bledius 233
- bleke klapproos (*Papaver dubium*) 71
- blinde bij (*Eristalis tenax*) 267, 321
- bloeddrupjes (*Zygaenidae*) 242, 244
- bloedluis (*Dermanyssus gallinae*) 161
- bloedrode roofmier (*Formica sanguinea*) 277
- bloedwormen (*Lumbriculida*) 137
- bloedzuigers (*Hirudinea*) 22, 54, 133, 138, 139, 312, 347, 361
- bloemdieren (Anthozoa) **114-115**, 312, 334, 335, 338, 355, 356
- bloemspartelkevers (*Scraptiidae*) 229
- bloemvliegen (*Anthomyiidae*) 260, 261, 263
- bloemweeckschilden (*Melyridae*) 228, 229
- blonde rog (*Raja brachyura*) 344
- blonde zegge (*Carex hostiana*) 367
- bochelvliegen (*Phoridae*) 260, 262
- bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) 341
- bodemjachtspinnen (*Gnaphosidae*) 170
- bodemwantsen (*Lygaeidae*) 221
- Bodonidae 96
- boekenpseudoscorpionen (*Chelifer cancrivores*) 173
- boerenzwaluw (*Hirundo rustica*) 367
- Boettgerillidae (wormnaaktslakken) 148
- Bohemannia 249
- Bohemannia auriciliella (goudfranjedwergmot) 249
- boksnuutkevers (*Anthrribidae*) 229, 236, 237
- boktorren (*Cerambycidae*) 53, 155, 225, 229, 234, 328, 353
- Bolboceratidae (cognackevers) 229
- Bolboschoenus maritimus (heen) 17, 18, 46, 51, 146, 156, 169, 209, 281, 309, 338, 339, 360
- bolderik (*Agrostemma githago*) 343
- Boletales (boleten) 103
- boleten (Boletales) 103

- Boletus edulis* (eekhoortjesbrood) 105  
 Bolidophyceae 81, 83, 311  
 Bolitophilidae 260, 261  
 bollenmijten (Rhizoglyphus) 161  
 bolletjesslijmschimmels (Hyphochytriomycota) 80, 81, 308  
 bolletjesvarenfamilie (Onocleaceae) 74  
*Boloria aquilonaris* (veenbesparelmoervlinder) 325  
*Boloria euphrosyne* (zilervlek) 252  
*Boloria selene* (zilveren maan) 343, 353, 368  
*Bolothrips icarus* 213  
*Bombina variegata* (geelbuikvuurpad) 289, 290  
*Bombus* (hommels) 34, 266, 272, 278  
*Bombus barbutellus* (lichte koekoekshommel) 279  
*Bombus muscorum* (moshommel) 353  
 Bombycillidae (pestvogels) 298  
 Bombycoidea 245  
 Bombyliidae (wolzwevers) 258, 259, 260, 261, 262  
*Bombyx mori* (zijderups) 247  
*Bonamia ostreae* 95  
 bonenspintmijt (*Tetranychus urticae*) 161  
 bont dikkopje (*Carterocephalus palaemon*) 251  
 bonte strandloper (*Calidris alpina*) 301, 326  
 bonte vliegenvanger (*Ficedula hypoleuca*) 350, 351  
 booglijnuil (*Colobochoyla salicalis*) 254  
 boomkikker (*Hyla arborea*) 290  
 boomklever (*Sitta europaea*) 27, 342  
 boomklevers (Sittidae) 299, 322  
 boomkrekel (*Oecanthus pellucens*) 206  
 boomkruiper (*Certhia brachydactyla*) 26, 27  
 boomkruipers (Certhiidae) 299  
 boommarter (*Martes martes*) 306, 368  
 boomsapkevers (Nosodendridae) 228, 229  
 boomschorsvliegen (Megamerinidae) 260, 261, 262  
 boomzwamkevers (Mycetophagidae) 226, 229  
 boorkevers (Bostrichidae) 228, 229  
 boorvliegen (Tephritidae) 258, 259, 260, 261, 262  
 Boraginaceae (ruwbladigenfamilie) 75  
 Boraginales 75, 76  
 Boreidae 256  
*Boreus hyemalis* (sneeuwspringer) 256  
*Borrelia burgdorferi* 161  
 borstelmotten (Epermeniidae) 245  
 borstelwormen (Polychaeta) 130, **133-135**, 138, 148, 151, 312, 336, 347  
 bosanemoon (*Anemone nemorosa*) 17  
 bosdoorntje (*Tetrix bipunctata*) 205, 206  
 boskakerlak (*Ectobius sylvestris*) 207, 208  
 bosmieren (Formica) 277  
*Bosmina cornuta* 180  
*Bosmina pellucida* 180  
 Bosminidae 178  
 bosmuis (*Apodemus sylvaticus*) 290  
 bosparelmoervlinder (*Melitaea athalia*) 354  
 bosrandparelmoervlinder (*Argynnis adippe*) 252  
 Bostrichidae (boorkevers) 228, 229  
 Bostrichoidea 229  
 bosuil (*Strix aluco*) 342  
 bosvleermuis (*Nyctalus leisleri*) 292  
 boswitje (*Leptidea sinapis*) 252  
 bot (*Platichthys flesus*) 248, 287  
*Botaurus stellaris* (roerdomp) 373  
 Bothrideridae (knotshoutkevers) 229  
*Botrydium granulatum* 84  
*Botrylloides violaceus* 282  
 bovisten 226  
 Brachinus 225  
*Brachionus quadridentatus* 127  
*Brachionus variabilis* 127  
 Brachiopoda 120, 132, 280, 312  
*Brachycentrus maculatus* 242  
 Brachycera (vliegen) 17, 19, 21, 22, 26, 30, 43, 199, 203, 208, 209, 215, 222, 223, 225, 230, 238, 239, 242, 251, 253, 254, 257, 258, 259, 260, 261, 264, 266, 267, 268, 296, 305, 307, 317, 321, 337, 342, 353  
 Brachychthoniidae 164  
 Brachychthonioidea 164  
*Brachycoleus pilicornis* 222  
 Brachypylina 164  
 Brachystomatidae 260, 262  
*Brachythecium rutabulum* (gewoon dikkopmos) 69, 320  
 Braconidae (schildwespen) 269, 270, 272, 273  
 brakwateraasgarnaal 188, 189  
 brakwaterkokkel (*Cerastoderma glaucum*) 338  
 brakwaterstrandschelp (*Rangia cuneata*) 144  
 Branchiobdella astaci 140  
 Branchiobdella parasita 140  
 branchiobdelle wormen (Branchiobdellida) 133, **139-140**, 307, 312  
 Branchiobdellida (branchiobdelle wormen) 133, **139-140**, 307, 312  
 Branchiobdellinae 139  
 Branchiopoda (watervlooien & kieuwpootkreeften) 49, 97, 177, **178-180**, 314, 344  
*Branchiostoma lanceolata* (lancetvisje) 13, 283, 284  
 Branchiura (visluizen) 49, 177, 178, **183**, 315  
 brandgans (*Branta leucopsis*) 296, 326  
 brandnetelfamilie (Urticaceae) 75  
 Brandts vleermuis (*Myotis brandti*) 292  
 brandzwammen (Ustilaginales) 103  
*Branta bernicla* (rotgans) 326, 335  
*Branta canadensis* (grote Canadese gans) 296  
*Branta leucopsis* (brandgans) 296, 326  
 brasem (*Abramis brama*) 35, 287, 288  
 Brassicaceae (kruisbloemenfamilie) 75  
 Brassicales 75, 76  
 Braulidae (bijenluizen) 261, 262  
 brede aardtong (*Geoglossum cookeianum*) 105  
 brede geelgerande waterroofkever (*Dytiscus laticornis*) 227, 230, 231  
 breedbandhuismoeder (*Noctua fimbriata*) 253  
 breedvoetvliegen (Platypezidae) 260, 261, 262  
 brem (*Cytisus scoparius*) 71, 248  
 bremraapfamilie (Orobanchaceae) 41, 48, 75  
 bremrapen (Orobanche) 73  
 bremsen 260  
 bremvisstaartje (*Nola holsatica*) 254  
*Brenthis ino* (purperstreeparelmoervlinder) 252  
 Brentidae (spitsmuisjes) 229, 236, 237  
*Brevipalpus phoenicus* (schijnsintmijt) 160  
 broeikasspin (*Achaearanea tepidariorum*) 320  
 Bromelia 356  
 bromvliegen (*Calliphoridae*) 257, 259, 261, **267-268**  
 bronmuggen (*Thaumaleidae*) 260, 262  
 bronslibel (*Oxygastra curtisii*) 324  
 bronswespen (*Chalcidoidea*) 269, 272, 273  
 broodkever (*Stegobium paniceum*) 227  
 broos vuurzwammetje (*Hygrocybe helobia*) 368  
 brughagedissen (*Rhynchocephalia*) 293  
 bruinbandkakerlak (*Supella longipalpa*) 208, 321  
 bruine aardkruiper (*Geophilus carpophagus*) 173  
 bruine bekerzwam (*Peziza badia*) 105  
 bruine eikenbastmineermot (*Ectroedemia longicaudella*) 249  
 bruine kiekendief (*Circus aeruginosus*) 301  
 bruine kikker (*Rana temporaria*) 351  
 bruine rat (*Rattus norvegicus*) 292, 321, 322  
 bruine vedermot (*Pselnophorus heterodactylus*) 250  
 bruine winterjuffer (*Sympecma fusca*) 203  
 bruinvis (*Phocoena phocoena*) 153, 291, 292  
 bruinwieren (*Phaeophyceae*) 46, 48, 50, 60, 78, 80, 81, 83, **85-87**, 305, 311, 335  
 brunel (*Prunella*) 72, 249, 262  
 brunelmineermot (*Trifurcula headleyella*) 249  
 Bruniales 76  
 Bryophaenocladus 265  
 Bryophyta (mossen) 19, 22, 28, 37, 63, 65, 66, 68, 69, 100, 128, 135, 155, 166, 177, 201, 205, 235, 246, 256, 308, 320, 325, 326, 329, 330, 342, 347, 353, 356, 361, 362  
 Bryopsida (bladmossen) 68, 69, 227, 308  
 Bryopsis 63, 65  
 Bryopsis plumosa 63  
 Bryozoa 120  
*Bryum argenteum* (zilvermos) 320  
*Bubo bubo* (oehoe) 300  
*Bubulcus ibis* (koereiger) 321  
*Buccinum undatum* (wulk) 146, 180, 344  
 Bucculatricidae (ooglapmotten) 244  
 Buddenbrockia 117  
 Buddenbrockia plumatellae 117  
*Bufo calamita* (rugstreeppad) 289  
*Bufo viridis* (groene pad) 290  
 buideldieren (Marsupialia) 51  
 buidelmees (*Remiz pendulinus*) 300  
 buidelmezen (Remizidae) 299  
 buikharigen (*Gastrotricha*) 49, 120, **125-126**, 305, 312  
 buikzwammen 103, 107  
 builenhorzels (*Hypodermatidae*) 261, 263  
 buisjeszwammen (Polyporales) 103  
 buismuggen (*Cylindrotomidae*) 257, 260, 261  
 buitelkevers (Eucinetidae) 228, 229  
 buizerd (*Buteo buteo*) 299, 301  
 Bulbochaete 64  
 bultrug (*Megaptera novaeangliae*) 338  
 bunzing (*Mustela putorius*) 17

- Buprestidae (prachtkevers) 228, 229, 353  
 Buprestoidea 229  
 Burhinidae (grielen) 298  
 Burhinus oedicephalus (grielen) 299  
 Bursaphelenchus 155  
 Bursovaginoidea 126  
 Buszkoiana capnodactyla (chocolaatje) 250  
 Buteo buteo (buijzerd) 299, 301  
 Butomaceae (zwanenbloemfamilie) 74  
 Buxales 76  
 buxusbladvlo (Psylla buxi) 214  
 Byrrhidae (pilkevers) 228, 229  
 Byrrhoidea 229  
 Bythotrephes longimanus 180  
 Byturidae (frambozenkevers) 229
- Cabombaceae (cabombafamilie) 74  
 cabombafamilie (Cabombaceae) 74  
 Cacopsylla fulguralis 214  
 Cacopsylla mali 214  
 Cacopsylla peregrina 214  
 Cacopsylla pyri 214  
 Cacopsylla pyricola 214  
 Cacopsylla pyrisuga 214  
 cactussen 356  
 Cacyreus marshalli (geraniumblauwtje) 252  
 Caelifera (kortspruiten) 205  
 Caenis robusta 202  
 Caenogastropoda (nieuwe slakken) 144, **146-147**  
 Cafeteria 81  
 Calamagrostis epigejos (duinriet) 341  
 Calcarea (kalksponzen) 112  
 Caleremaeidae 165  
 Calidris alpina (bonte strandloper) 301, 326  
 Calidris alpina arctica 326  
 Calidris canutus (kanoet) 326  
 Calidris canutus islandica 326  
 Caligonellidae 164  
 Caligus 125, 185  
 Caligus elongatus 125  
 Caliroa 274  
 Callianassa 195  
 Callinectes sapidus 195  
 Calliostoma 145  
 Calliostoma zizyphinum (priktofhoren) 145  
 Calliphora 267, 268  
 Calliphora vicina (roodwangbromvlieg) 267, 268  
 Calliphoridae (bromvliegen) 257, 259, 261, 267, 268  
 Callosiurus erythraeus (Pallas' eekhoorn) 292, 293  
 Caloptilia azaleella (azaleasteltmot) 246  
 Caltha palustris araneosa (spindotterbloem) 77, 326  
 Calyptostomatidae 163  
 Calyptostomatoidea 163  
 Calyptratae 261  
 Cambarincola mesochoreus 140  
 Cambarincolinae 139  
 Cameraria ohridella (paardenkastanjemineermot) 247  
 Camerobiidae 164
- Camillidae 261, 263  
 Camisiidae 164  
 Campanuloidea 146  
 Campanula (klokjes) 322  
 Campanulaceae (klokjesfamilie) 75  
 campanuliden 76  
 Campichoetidae 261, 263  
 Campodea fragilis 199  
 Campodea staphylinus 199  
 Campylomma verbasci 222  
 Campyloneura virgula 220  
 Campylopus (kronkelsteeltje) 69, 70, 347, 375  
 Campylopus introflexus (grijs kronkelsteeltje) 69, 70, 347, 375  
 Canacidae 261, 262  
 Cancer pagurus (Noordzeekrab) 195  
 Candeliarella medians (gelobde geelkorst) 108  
 Candida albicans 106  
 Canellales 76  
 Canestriniidae 165  
 Canestrinioidea 165  
 Canis lupus (wolf) 88, 273, 293  
 Cannabaceae (hennepfamilie) 75  
 Cantharellus cibarius (hanenkam) 105, 106  
 Cantharidae (soldaatjes) 227, 228, 229  
 Capperia britanniodactyla 250  
 Capra hircus 358  
 Capraeiellus panzeri 207  
 Caprella mutica (spookkreeftje) 190  
 Capreolus capreolus (ree) 155, 291, 342  
 Caprifoliaceae (kamperfoeliefamilie) 75  
 Caprimulgidae (nachtzwaluwen) 298  
 Caprimulgiformes 297, 298  
 Caprimulgus europaeus (nachtzwaluw) 254  
 Capsaspora 102  
 Capsaspora owczarzaki 102  
 Carabidae (loopkevers) 22, 23, 29, 30, 225, 226, 229, **231-232**, 308, 323, 330, 336, 341  
 Carabodidae 165  
 Carabodoidea 165, 168  
 Carabus coriaceus 231  
 Carabus nitens 231  
 Carassius auratus gibelio (gibel) 286  
 Carassius carassius (kroeskarper) 288  
 Carassius gibelio 286  
 Carcharodus alcaeae (kaasjeskruidkoppje) 252  
 Carcinonemertes carcinophila 133  
 Carcinus maenas (strandkrab) 181, 195  
 Cardinium 269  
 Carduelis flammea/cabaret (barmsijs) 212  
 Carduelis spinus (sijs) 300  
 Carduus nutans (knikkende distel) 72  
 Caretta caretta (dikkopschildpad) 296, 337  
 Carex hostiana (blonde zegge) 367  
 Carex pulicaris (vlozegge) 367  
 Carex trinervis (drienvervige zegge) 77, 326  
 Cariamiidae 297  
 Carnidae 259, 261, 262  
 Carnivora (roofdieren) 51, 132, 189, 220, 291  
 Carnoidea 261
- Carpinus betulus (haagbeuk) 323  
 Carpodacus erythrinus (roodmus) 300  
 Carpolyphidae 165  
 Carterocephalus palaemon (bont dikkopje) 251  
 Carychium (dwergslakken) 149  
 Caryophyllaceae (anjerfamilie) 75  
 Caryophyllales 75, 76  
 Casmerodius albus (grote zilverreiger) 300  
 Caspiobdella fadejewi 139  
 Cassida murraea 235  
 Castanea sativa (tamme kastanje) 345  
 Castor fiber (bever) 123, 226, 290, 291, 292  
 Catenulida 120, 121, 312  
 Catenulida & Rhabditophora (trilhaarwormen) **121-122**  
 Cathartidae 297  
 Catillaria 109  
 Catocala promissa (eikenweeskinder) 254  
 Catocalinae 254  
 Caudofoveata (schildvoetigen) 140, **141**, 312  
 Caulacanthus ustulatus 62  
 Caulerpales 63  
 Cavernocypris subterranea 186  
 cavia 212  
 Cecidomyiidae (galmuggen) 258, 259, 260, 262  
 Celaenopsidae 162  
 Celaenopsoidea 162  
 Celastraceae 74  
 Celastrales 74, 76  
 cellulaire slijmzwammen 99  
 Celtis (zwepenboom) 322  
 Centrales 87  
 Centrohelioczoa (zonnediertjes) 50, 60, 78, 79, 81, 94, 98, 308  
 Cephalaspidea 148  
 Cephalocarida 177, 178, 314  
 Cephalochordata (lancetvisjes) 49, 280, 282, **283-284**, 316  
 Cephalopoda (inktvis) 13, 118, 140, **150-151**, 312, 335  
 Cepheidae 164  
 Cepheoidea 164  
 Cephidae (halmwespen) 269, 270, 272  
 Cephoidea 272  
 Ceraclea riparia 242  
 Cerambycidae (boktorren) 53, 155, 225, 229, 234, 328, 353  
 Ceramiales 61  
 Ceraphronidae 272  
 Ceraphronoidea 271, 272  
 Cerastoderma edule (gewone kokkel) 143, 344  
 Cerastoderma edule (gewone kokkels) 143, 344  
 Cerastoderma glaucum (brakwaterkokkel) 338  
 Ceratium 91  
 Ceratium hirundinella 91  
 Ceratodon purpureus (gewoon purpersteeltje) 320  
 Ceratophyllaceae (hoornbladfamilie) 74  
 Ceratophyllales 74, 76  
 Ceratophyllum demersum (grof hoornblad) 320  
 Ceratophysella denticulata 320

- Ceratopogonidae (knutten) 258, 260, 262, 309  
 Ceratozetidae 165  
 Ceratozetoidea 165  
 Cercomegistidae 162  
 Cercomegistina 162  
 Cercomegistoidea 162  
 Cercopagidae 178  
 Cercopidae 219  
 Cercozoa 48, 50, 79, 93, **94**, 98, 99, 101, 310  
 Cercyon castaneipennis 228  
 Ceriagrion tenellum (koraaljuffer) 368  
 Cerianthus lloydii 115, 334  
 Cerithioidea 146  
 Cernuella 149  
 Cerophytidae (spinhoutkevers) 228, 229  
 Certhia brachydactyla (boomkruiper) 26, 27  
 Certhiidae (boomkruipers) 299  
 Cervidae (herten) 123, 227, 229, 306  
 Cervus elaphus (edelhert) 291  
 Cerylonidae (dwerghoutkevers) 226, 229  
 Cestoda (lintwormen) 51, 120, 121, **I23-I24**, 137, 169, 307, 308, 312  
 Cetacea (walvisachtigen) 52, 182  
 Cetartiodactyla 51, 52  
 Cetopirus complanatus 182  
 Cetorhinus maximus (reuzenhaai) 285, 286  
 Cetti's zanger (Cettia cettia) 300  
 Cettia cettia (Cetti's zanger) 300  
 Chaetarthria simillima 228  
 Chaetoderma nitidulum 141  
 Chaetodermatidae 141  
 Chaetogaster 137  
 Chaetognatha (pijlwormen) 49, 51, **119**, 280, 305, 312  
 Chaetomorpha 65  
 Chaetonotus 125  
 Chaetophora 64  
 Chaetophorales 63, 64  
 Chalcidoidea (bronswespen) 269, 272, 273  
 Chamaemyiidae 260, 262  
 Chamerion angustifolium (wilgenroosje) 72  
 Chamobates schützi 169  
 Chamobates subglobulus 169  
 Chamobatidae 165  
 Chaoboridae (pluimmuggen) 260, 262  
 Chara baltica 67  
 Chara braunii 67  
 Chara canescens 67  
 Chara connivens 67  
 Charadriidae (plevieren) 298  
 Charadriiformes 297, 298  
 Charales (kranswieren) 47, 48, 65, **67**, 309  
 Charophyceae 22, 47, 48, 65, 67, 309  
 Charophyta 47  
 Chelicerata 158, 312  
 Chelicorophium curvispinum 347  
 Chelidurella guentheri 210  
 Chelifer cancroides (boekenpseudoschorpioen) 173  
 Chelomideopsis annemiae 167  
 Chelonia 293, 296, 357  
 Chelonia mydas (soepschildpad) 296, 357  
 Chelonibia caretta 182  
 Chenopodium album (melganzevoet) 320  
 Chernes hahni 172  
 Chernovskii macrocera 265  
 Cheumatopsyche lepida 242  
 Cheyletidae 161, 164  
 Cheyletiella (vachtmijten) 159, 161  
 Cheyletiella parasitivorax 159  
 Cheyletiella yasguri 161  
 Cheyletoidea 164  
 Chilopoda (duizendpoten) 22, 49, **I73-I74**, 314, 320, 328, 330, 344, 346  
 Chimabachidae (kortvleugelmotten) 244  
 Chimarra marginata 242  
 Chinese wolhandkrab (Eriocheir sinensis) 195  
 Chirocephalidae 178  
 Chirocephalus 178, 179, 180  
 Chirocephalus diaphanus 178, 180  
 Chirodiscidae 166  
 Chironomidae (dansmuggen) 167, 257, 259, 260, **264-265**, 304, 350  
 Chironomoidea 260  
 Chironomus riparius 265  
 Chiroptera (vleermuizen) 22, 51, 73, 222, 245, 253, 254, 255, 291, 341, 342  
 Chiropteromyza broerseii 261  
 Chiropteromyzidae 261, 262  
 Chlidonias niger (zwarte stern) 326  
 Chloantha hyperici (sint-janskruiduil) 254  
 Chloranthales 76  
 Chlorarachniaceae 94  
 Chlorellales 63  
 Chlorobionta 62  
 Chlorococcales 63, 64  
 Chlorokybales 65, 309  
 Chlorokybus atmophyticus 65  
 Chlorophyceae 62, 63, 64, 108  
 Chlorophyta (groenwieren) 46, 47, 48, 49, 50, 62, **63-65**, 67, 89, 94, 95, 96, 108, 308, 335  
 Chloropidae (halmvliegen) 257, 259, 261, 262  
 Chlorosarcinales 63  
 Choanoflagellata 44, 48, 101, 102, 310  
 chocolaatje (Buszkoiana capnodactyla) 250  
 Chondria coerulea 62  
 Chondrichthyes (kraakbeenvissen) 49, 284, **285-286**, 316, 356  
 Chondrostoma nasus (sneep) 288  
 chordadieren (Chordata) 12, 18, 19, 49, 52, 101, 111, 128, 150, 155, 183, 267, 280, **282**, 284, 303, 305, 307, 316  
 Chordata (chordadieren) 12, 18, 19, 49, 52, 101, 111, 128, 150, 155, 183, 267, 280, **282**, 284, 303, 305, 307, 316  
 Choreocolax 62  
 Choreutidae (glittermotten) 244  
 Choreutoidea 244  
 Chorthippus parallelus (krasser) 205  
 Chortoglyphidae 165  
 Chromadorida 153  
 Chromalveolata 46, 48, 49, 60, **78**, 93, 101, 102, 303, 305, 308, 310  
 Chromera 50, 89, 310  
 Chromista 46  
 Chroococcales 58, 59  
 Chrysididae (goudwespen) 270, 271, 272, 273  
 Chrysoidea 271, 272  
 Chrysogaster rondanii 267  
 Chrysomela 235  
 Chrysomelidae (bladkevers) 225, 226, 227, 229, **234-236**  
 Chrysomeloidea 229, 234  
 Chrysopa abbreviata 240  
 Chrysopa dorsalis 239  
 Chrysopa perla 239  
 Chrysoperla 240  
 Chrysophyceae 81, 83, 84, 85, 95, 311  
 Chrysophyceae & Synurophyceae (goudwieren) **83-84**, 85, 303, 311  
 Chrysopidae (gaasvliegen) 223, 239, 240, 308, 320  
 Chrysotoxum 266  
 Chthonius tetrachelatus 173  
 Chydoridae 178, 180  
 Chyromyidae 261, 262  
 Chytridiomycota 50, 102, 103  
 Chytridium 81  
 cicaden (Auchenorrhyncha) 213, **219-220**, 224, 305, 353  
 Cicendia filiformis (draadgentiaan) 372  
 Cichlidae 14  
 Ciconia ciconia (ooievaar) 300  
 Ciconiidae (ooievaars) 297, 298  
 Ciconiiformes 297, 298  
 Ciidae (houtzwamkevers) 229  
 Ciliophora (trilhaardiertjes) 22, 48, 49, 80, 89, **90**, 307, 310  
 Cimbicidae (knotsprietbladwespen) 270, 272  
 Cimex columbarius 222  
 Cimex lectularius (bedwants) 222, 321, 322  
 Cimicidae (bedwantsen) 221, 308  
 Cinclidae (waterspreeuwen) 298  
 Ciona 282, 337  
 Ciona intestinalis (doorschijnende zakpijp) 337  
 cipresfamilie (Cupressaceae) 74  
 Circus aeruginosus (bruine kiekendief) 301  
 Circus cyaneus (blauwe kiekendief) 299  
 Cistaceae (zonneroosjesfamilie) 75  
 Cisticola juncidis (graszanger) 300  
 Cittotaenia ctenoides (konijnenlintworm) 169  
 Cixiidae 219  
 Cladina ciliata (sierlijk rendiermos) 108  
 Cladonia monomorpha 109  
 Cladophora 64, 65  
 Cladophora glomerata 64  
 Cladophorales 63  
 Clambidae (oprolkogeltjes) 228, 229  
 Clathrus archeri (inktviszwam) 105, 107  
 Clavelina lepadiformis 283  
 Cleridae (mierkevers) 226, 228, 229

- Cleroidea 229  
 Clitellata 133  
 cloacadiëren (Monotremata) 51  
 Clubionidae (zakspinnen) 170  
 Clupea harengus (haring) 117, 287  
 Clusiidae 260, 262  
 Clytia gracilis 115  
 Clytra (mierenzakkevers) 235  
 Cnaemidophorus rhododactylus (rozenvedermot) 250  
 Cnidaria (holtedieren) 49, 51, III, **II4**, 115, 117, 158, 305, 312  
 Coccidae (dopluizen) 213, 218, 237, 303  
 Coccidioides 106  
 Coccinellidae (lieveheersbeestjes) 226, 227, 229, 308, 345  
 Coccoidea (wol-, dop- & schildluizen) 213, **218-219**  
 Cocolithophoridae 79  
 Coccomyxa 64  
 Coccus hesperidum 219  
 Cochlearia officinalis officinalis (echt lepelblad) 336  
 Cochlicopa 149  
 Cochlicopidae 149  
 Codium 63, 64, 65  
 Codium fragile 64  
 coelacanthen (Coelacanthomorpha) 284, 316  
 Coelacanthomorpha (coelacanthen) 284, 316  
 Coelenterata 51, 111  
 Coelopidae (wiervliegen) 259, 260, 261, 262  
 Coenagrion (waterjuffers) 203, 204, 322  
 Coenagrion mercuriale (mercuurwaterjuffer) 203, 204  
 Coenomyiidae (geurvliegen) 260, 262  
 Coenonympha arcania (tweekleurig hooibeestje) 252  
 Coenonympha hero (zilverstreephooibeestje) 252  
 cognackevers (Bolboceratidae) 229  
 Colacium 97  
 Colchicaceae (herfstijloosfamilie) 74  
 Coleochaetales 47, 65, 309  
 Coleophora prunifoliae (prunuskokermot) 246  
 Coleophoridae (kokermotten) 244, 246, 247  
 Coleoptera (kevers) 13, 19, 21, 22, 23, 30, 43, 140, 142, 155, 162, 199, 222, 223, **225-229**, 230, 231, 233, 234, 235, 236, 304, 305, 312, 317, 337, 342, 344, 345, 353  
 Coleorrhyncha 213  
 Coliiformes 297  
 Collembola (springstaarten) 22, 29, 35, 49, **196-197**, 199, 231, 306, 307, 315, 320, 327  
 Collemopsidium chlorococcum 109  
 Colletes halophilus (schorzijdebij) 279, 326  
 Colobochyla salicalis (booglijnuil) 254  
 coloradokever (Leptinotarsa decemlineata) 235, 345  
 Colpodellidae 89, 310  
 Columba livia (rotsduif) 321  
 Columba palumbus (houtduif) 296  
 Columbidae (duiven) 93, 222, 298  
 Columbiformes 297, 298  
 Comasius 237  
 Comatrachia 99  
 Commelinales 74, 76  
 commeliniden 76  
 composieten 250  
 composietenfamilie (Asteraceae) 75, 250  
 Conchoderma auritum 182  
 Conchoderma virgatum 182  
 conidiënschimmels 103  
 Coniferales 70, 74  
 coniferenuil (Lithophane leautieri) 254  
 Coniopterygidae (dwerग्गाasvliegen) 239, 240  
 Conocephalus discolor (zuidelijk spitskopje) 206, 352  
 Conopeum 130  
 Conopidae (blaaskopvliegen) 258, 260, 261, 262  
 Conopoidea 260  
 Conosea 98  
 Convolvulaceae (windefamilie) 75  
 Convolvulus 250  
 Convolvulus soldanella (zeewinde) 320  
 Conwentzia 240  
 Conwentzia pineticola 240  
 Conwentzia psociformis 240  
 Coolia monotis 92  
 Copepoda (roeipootkreeftjes) 49, 128, 177, 178, **184-185**, 188, 304, 307, 315, 333, 336  
 Copium clavicornis 222  
 Coprinus (inktzwam) 106  
 Coraciidae (scharrelaars) 298  
 Coraciiformes 297, 298  
 Corambe obscura (Zuiderzee-schijfslak) 338  
 Corbicula (korfmossels) 144  
 Corbicula fluminalis (toegeknepen korfmossel) 144, 347  
 Corbicula fluminea (Aziatische korfmossel) 144, 347  
 Cordyceps militaris (rupsendoder) 106  
 Coregonus oxyrinchus (houting) 287, 288  
 Coreidae (randwantsen) 221  
 Corixidae (duikerwantsen) 221  
 Cornaceae (kornoeljefamilie) 75  
 Cornales 75, 76  
 Cornu aspersum (segrijnslak) 149  
 Cornus suecica (Zweedse kornoelje) 324  
 Coronella austriaca (gladde slang) 294  
 Coronula diadema 182  
 Coronula reginae 182  
 Corophiidae (slijkgarnalen) 190  
 Corvidae (kraaien) 299  
 Corvus corax (raaf) 300, 324  
 Corvus corone (zwarte kraai) 296, 297  
 Corvus frugilegus (roek) 296  
 Corvus splendens (huiskraai) 346  
 Corylophidae (molmkogeltjes) 229  
 Corynocera ambigua 265  
 Corynocera olivieri 265  
 Coscinodiscus wailesii 89  
 Cosmochthoniidae 164  
 Cosmopterigidae (prachtmotten) 244, 248  
 Cossidae (houtboorders) 244, 246  
 Cossonus 237  
 Cossus cossus (wilgenhoutrups) 245  
 Cottus perifretum (rivierdonderpad) 288  
 Crabronidae (graafwespen) 270, 272, 273, 330  
 Crambidae (grasmotten) 245, 246  
 Crangon crangon (gewone garnaal) 195  
 Craspedacusta sowerbyi 116  
 Crassostrea gigas (Japanse oester) 144, 348, 349  
 Crassulaceae (vetplantenfamilie) 74  
 Crataegus monogyna (eenstijlige meidoorn) 71  
 Cratichneumon culex 275  
 Crepidula fornicata (muiltje) 147  
 cribellate spinnen 169  
 Cribraria 99  
 Cricetus cricetus (hamster) 291, 362, 369  
 Crinoidea (zeelelies) 181, 280, 355  
 Cristatella mucedo (kruipend geleimosdiertje) 131  
 Cristidiscoidea 48, 101, 310  
 Crocidura leucodon (veldspitsmuis) 292  
 Crocodylia (krokodillen) 293  
 Crocothemis erythraea (vuurlibel) 352  
 Croesus septentrionalis 274  
 Crossosomatales 76  
 Crotoniidae 168  
 Crotonioidea 164  
 Cryphia algae (donkergroene korstmosuil) 253  
 Cryphonectria parasitica (kastanjekanker) 169  
 Cryptocephalus (steilkopjes) 235  
 Cryptognathidae 164  
 Cryptomonadida 78  
 Cryptomonas 80  
 Cryptophagidae (harige schimmelkevers) 226, 229  
 Cryptophyta 78, **80**, 90, 308  
 Cryptops hortensis (tuinbladkruiper) 173  
 Cryptorrhynchus lapathi 236  
 Cryptosula pallasiana 131  
 Ctenacaroidea 164  
 Ctenobelbidae 164  
 Ctenocephalides canis 255  
 Ctenocephalides felis (kattenvlooiën) 255  
 Ctenolepisma longicaudatum (papiervisje) 201, 202  
 Ctenopharyngodon idella (graskarper) 287  
 Ctenophora (ribkwallen) 49, III, **II3**, 263, 264, 305, 312, 335, 337  
 Ctenophora guttata 264  
 Ctenophorinae 264  
 Cubaanse boomkikker (Osteopilus septentrionalis) 358  
 Cubozoa (zeewespen) 114, 312  
 Cuclogaster heterographus 211  
 Cucujidae (platte schorskevers) 229  
 Cucujoidea 229  
 Cuculidae (koekoeken) 298  
 Cuculiformes 297, 298  
 Cuculus canorus (koekoek) 296, 307  
 Cucumaria frondosa 281  
 Cucumis sativus (komkommer) 217  
 Cucurbitaceae (komkommerfamilie) 75  
 Cucurbitales 75, 76  
 Culicidae (steekmuggen) 257, 258, 260, 262, 308



- Culicoidea 260  
 Culicomorpha 260  
 Cumacea (zeekomma's) 186, **193**, 315  
 Cumopsis goodsirii 193  
 Cunaxidae 163  
 Cupido minimus (dwergblauwtje) 252  
 Cupressaceae (cipresfamilie) 74  
 Curculio salicivorus 237  
 Curculionidae (snuitkevers) 225, 227, 228, 229, 236, 237, 238, 330  
 Curculionoidea (snuitkevers s.l.) 225, 229, **236-238**  
 Cuscuta epithimum (klein warkruid) 72  
 Cuthona rubescens 148  
 Cyaniaris semiargus (klaverblauwtje) 252  
 Cyanobacteria (cyanobacteriën) 45, 46, **58-59**, 60, 61, 89, 100, 102, 112, 303, 304, 307  
 cyanobacteriën (Cyanobacteria) 45, 46, **58-59**, 60, 61, 89, 100, 102, 112, 303, 304, 307  
 Cyanophora paradoxa 61  
 Cycadales 70  
 Cycas 65  
 cycaspalmen 47  
 Cychrus 231  
 Cyclophora (kransdiertjes) 49, 120, **129**, 303, 305, 312  
 Cyclophoroidea 146  
 Cyclophyllidea 123, 124  
 Cyclops 185  
 Cyclorhapha 257, 260  
 Cyclostomata (rondbekken) 49, 284, 316, 356  
 Cydnidae (aardwantsen) 221  
 Cydnus aterrimus 222  
 Cygnus bewickii (kleine zwaan) 326  
 Cygnus olor (knobbelzwaan) 296  
 Cylichna cylindracea (valse oublietoren) 148  
 Cylicocyclus brevicapsulatus 155  
 Cylicocyclus ultrajectinus 155  
 Cylicostephanus bidentatus 155  
 Cylindrospermopsis raciborskii 59  
 Cylindrotomidae (buismuggen) 257, 260, 261  
 Cymbaeremaeidae 165  
 Cymbaeremaeoidea 165  
 Cynipidae (galwespen) 269, 270, 272  
 Cynipoidea 271, 272, 273  
 Cynomya mortuorum (lijkenvlieg) 268  
 Cyperaceae (cypergrassenfamilie) 74  
 cypergrassen 18  
 cypergrassenfamilie (Cyperaceae) 74  
 Cypha 233  
 Cyphoderus albinus 197  
 Cypria ophthalmica 186  
 Cypria ophthalmica var. subsalsa 186  
 Cypria subsalsa 186  
 Cyprinus carpio (karper) 35, 183, 287  
 Cytisus 71, 248  
 Cytisus scoparius (brem) 71, 248  
 Cytoditidae 165  
 Dactylopius coccus 218  
 Dactylorhiza majalis praetermissa 17  
 dagvlinders (Papilionoidea & Hesperioidea) 17, 22, 55, 231, 245, 246, 248, **251-252**, 323, 325, 326, 328, 329, 330, 340, 341, 342, 345, 352, 353, 354, 362, 376  
 dakpankokerworm (Owenia fusiformis) 134  
 Dama dama (damhert) 292  
 Damaeidae 164  
 Damaeioidea 164  
 Damaeolidae 164  
 dambordje (Melanargia galathea) 252  
 dambordvliegen 261  
 damhert (Dama dama) 292  
 Danaus plexippus (monarchvlinder) 321  
 dansmuggen (Chironomidae) 167, 257, 259, 260, **264-265**, 304, 350  
 dansvliegen (Empididae) 257, 258, 259, 260, 261, 262, 320  
 Daphnia ambigua 178  
 Daphnia atkinsoni 180  
 Daphnia galeata 180  
 Daphnia magna 178  
 Daphnia rosea 180  
 Daphnia x krausii 180  
 Daphnia x obscura 180  
 Daphnia x rostrata 180  
 Daphnia x tecta 180  
 Daphniidae 178  
 Darcythompsonia neglecta 185  
 Darwinula stevensoni 185  
 Darwinuloidea 185  
 das (Meles meles) 226, 255, 306, 373  
 Dascillidae (withaarkevers) 228, 229  
 Dascilloidea 229  
 Dasya 'baillouviana' 62  
 Dasyatis pastinaca (pijlstaartrog) 286  
 Dasyserinae 233, 234  
 Dasyptolia templi (harige winteruil) 254  
 Daubaylia elegans 155  
 Daubardiidae 149  
 dauwvliegen 261  
 dazen (Tabanidae) 22, 258, 259, 260, 262, 320  
 Decapauropus montidiabolus 176  
 Decapauropus tenuis 176  
 Decapoda (tienpotigen) 181, 186, **194-196**, 315, 335, 344  
 Decticus verrucivorus (wrattenbijter) 205, 206  
 Delia radicum (koolvlieg) 233  
 Delichon urbicum (huiszwaluw) 367  
 Delphacidae (spoorcicaden) 224  
 Delphinidae (dolfijnen) 113, 290, 291  
 Delphinus delphis (gewone dolfin) 292, 293  
 Demodex folliculorum (haarfollikelmijten) 161  
 Demodicidae 161, 164  
 Demospongia (hoornsponzen) 112  
 Dendrobaena veneta 137  
 Dendrocoelum lacteum (melkwitte platworm) 121  
 Dendrocoelum romanodanubiale 122  
 Dendrocopos medius (middelste bonte specht) 323  
 Dendrocopos minor (kleine bonte specht) 342  
 Dendrothrips degeeri 213  
 Dendrothrips eastopi 213  
 dennenappelbladwespen (Xyelidae) 269, 272  
 dennenbladwespen (Diprionidae) 272  
 dennenfamilie (Pinaceae) 74, 217  
 dennenuizen & dwergluizen (Adelgoidea) 213, **217-218**  
 dennenuizen (Adelgidae) 213, 217, 218  
 dennenmoorder (Heterobasidion annosum) 106  
 Dennstaedtiaceae (adelaarsvarenfamilie) 74  
 Dentaliidae 150  
 Dentalium vulgare 150  
 Depressariidae (platlijfmotten) 244, 248  
 Dermatocentrus reticulatus 161  
 Dermanyssidae 162  
 Dermanyssidae (vogelmijten) 161, 163  
 Dermanyssoidea 162, 163  
 Dermanyssus gallinae (bloedluis) 161  
 Dermoptera (oorwormen) 199, 200, **209-210**, 317, 320, 344  
 Dermationidae 165  
 Dermatophagoides farinae 161  
 Dermatophagoides microceras 161  
 Dermatophagoides pteronyssinus (huisstofmijten) 161  
 Dermestidae (spektorren) 227, 228, 229  
 Dermochelys coriacea (lederschildpad) 296  
 Dermoglyphidae 166  
 Dermoptera (huidvliegers) 51  
 Deroceras reticulatum (gevlekte akkerslak) 149  
 Derodontidae (tandhalskevers) 228, 229  
 Derodontoidea 229  
 Deronectes platynotus 231  
 Deschampsia flexuosa (bochtige smele) 341  
 Desmidiaceae 65, 66  
 Desmonomatides 164  
 deuteromyceten (Deuteromycota) 103  
 Deuteromycota (deuteromyceten) 103  
 Deuterostomia 49, 51, 111, **280**, 282  
 Dexamine thea 189  
 Diadocidiidae 260, 262  
 Diadumene cincta 115  
 Diadumene lineata 115  
 Diaphanosoma 178, 180  
 Diaphanosoma mongolianum 180  
 Diapriidae 272  
 Diaprioidea 271, 272  
 Diapsida 293, 317  
 Diaspididae (schildluizen) 213, 218, 239, 240  
 Diaspidiotus perniciosus 218, 219  
 Diastatidae 261, 263  
 Diastylis rathkei 193  
 diatomeeën 83, 87, 88  
 Dichochrysa 240  
 dicotylen 76  
 Dicranopalpus ramosus 172, 350  
 Dicrocoelium dendriticum 122  
 Dictenidia 263  
 Dictynidae (kaardespinnen) 169

- Dictyochophyceae 81, 83, 311  
 Dictyostela 98, 99  
 Dictyota 85  
 Didemnum lahillei (druipzakpijp) 283, 348, 349  
 Didemnum vexillum 283  
 Didymium 99  
 Dieren (Animalia) 22, 44, 49, 51, 98, 101, **III**, 152, 284, 288, 304, 305, 310, 316  
 Dikarya 102  
 Dikerogammarus villosus 347  
 dikkelprits (Pimephales promelas) 288  
 dikkopjes (Hesperiidae) 245, 251  
 dikkopmotten (Scythrididae) 244, 246, 248  
 dikkopschildpad (Caretta caretta) 296, 337  
 diksprietwaterkevers (Noteridae) 226, 228, 229  
 Dilleniaceae 76  
 Dilta hibernica 201  
 Dimorpha 94  
 Dina pseudotrocheta 139  
 Dina punctata 139  
 Dinobryon 83, 84  
 Dinoflagellata (pantserwieren) 46, 48, 50, 89, 90, **91-92**, 95, 304, 307, 311  
 Dinophyceae 91  
 Dinophysis acuminata 91  
 dinosauriërs 293, 316  
 Dinozoa 48, 89, **90-91**, 310  
 Diogenes pugulator (kleine heremietkreeft) 337  
 Diopsoidea 260  
 Dioscoreales 74, 76  
 Diplomonadida 97  
 Diplonemida 96, 311  
 Diplonevra zuijleni 19  
 Diplopoda (miljoenpoten) 18, 22, 35, 36, 54, 173, **174-175**, 314, 320, 328, 329, 330, 331, 344, 346  
 Diplura (tweestaarten) 49, 196, **198-199**, 315  
 Dipnoi (longvissen) 284, 316  
 Diprionidae (dennenbladwespen) 272  
 Dipsacales 75, 76  
 Diptera (muggen & vliegen) 13, 167, 199, 222, 223, **257-263**, 317, 353  
 Dipylidium caninum 255  
 Diradius intricatus 207  
 Dispharynx nasuta 153  
 Dissorhina ornata 169  
 distelvlinder (Vanessa cardui) 321  
 Ditomyiidae 260, 262  
 Ditraysia 244, 245  
 Ditylenchus 155  
 Ditylenchus dipsaci 155  
 Dixidae (meniscusmuggen) 260, 262  
 dodemansduim (Alcyonium digitatum) 114, 148  
 Dolerus aericeps 274  
 dolfinen (Delphinidae) 113, 290, 291  
 Dolichocybidae 160  
 Dolichopodidae (slankpootvliegen) 258, 260, 261, 262  
 Dolops 183  
 Dometorina plantivaga 168  
 dominomotten (Autostichidae) 244  
 Donaubrasem (Ballerus sapa) 288  
 donker pimperlblauwtje (Phengaris nausithous) 247, 251, 252  
 donkere aarduil (Spaelotis ravida) 254  
 donkere klokjeszandbij (Andrena pandellei) 279  
 donkere zeggemineermot (Elachista arnoldi) 246  
 donkergroene korstmosuil (Cryphia algae) 253  
 donsvlinders (Lymantriinae) 44, 242, 245, 253, 254  
 doodskloppertje (Xestobium rufovillosum) 227  
 doornsprinkhanen (Tetrigidae) 205  
 doorschijnende zakpijp (Ciona intestinalis) 337  
 dopluizen (Coccidae) 213, 218, 237, 303  
 Dorylaimida 153  
 Dorypteryx longipennis 211  
 Doto fragilis 148  
 Doto hydrallmaniae 148  
 Dougalls stern (Sterna dougalli) 321  
 Dougasiidae (lepelmotten) 244  
 draadgentiaan (Cicendia filiformis) 372  
 draadpootvliegen 261  
 draaihals (Jynx torquilla) 299  
 draakvissen (Holocephali) 286  
 Dracognomus simplex 154  
 Dreissena polymorpha (gewone driehoeksmossel) 143, 144  
 Dreissena rostriformis bugensis 144  
 drekvliegen 263  
 Drepanopteryx algida 241  
 Drepanidae (eenstaartjes) 243, 245  
 Drepanoidea 245  
 driedoornige stekelbaars (Gasterosteus aculeatus) 286  
 driehoeksmossels 144  
 drienervige zegge (Carex trinervis) 77, 326  
 drijvende waterweegbree (Luronium natans) 73  
 Drilidae (slakkenkevers) 228, 229  
 Dromius longiceps 36  
 Drosera (zonnedaauw) 73  
 Droseraceae (zonnedaauwfamilie) 75  
 Drosophila busckii 321  
 Drosophila hydei 321  
 Drosophila immigrans 321  
 Drosophila melanogaster 321  
 Drosophila repleta 321  
 Drosophila simulans 321  
 Drosophilidae (fruitvliegen) 261, 262, 321  
 druifluis (Viteus vitifolii) 217, 218  
 druipzakpijp (Didemnum lahillei) 283, 348, 349  
 druiven (Vitis) 217, 218  
 Dryinidae (tangwespen) 270, 271, 272, 273  
 Dryomyzidae 258, 260, 262  
 Dryopidae (ruighaarkevers) 228, 229  
 Dryopteridaceae (niervarenfamilie) 74  
 Dryopteris cristata (kamvaren) 71  
 dubbellooffamilie (Blechnaceae) 74  
 Dugesia tigrina 122  
 duikers (Gaviidae) 189, 298  
 duikerwantsen (Corixidae) 221  
 duindoornfamilie (Eleagnaceae) 75  
 duinpieper (Anthus campestris) 299  
 duinriet (Calamagrostis epigejos) 341  
 duinwespenorchis (Epipactis helleborine neerlandica) 326  
 Duitse gentiaan (Gentiana germanica) 327  
 Duitse kakkerlak (Blattella germanica) 207, 208, 320  
 duiven (Columbidae) 93, 222, 298  
 duizendknoopfamilie (Polygonaceae) 75, 358  
 veelpotigen (Myriapoda) 49, 52, 158, **173**, 174, 176, 304, 314  
 duizendpoten (Chilopoda) 22, 49, **173-174**, 314, 320, 328, 330, 344, 346  
 dwergaaskevers (Agryrtidae) 228, 229  
 dwergblauwtje (Cupido minimus) 252  
 dwergdikkopje (Thymelicus acteon) 252  
 dwerggaasvliegen (Coniopterygidae) 239, 240  
 dwerghoutkevers (Cerylonidae) 226, 229  
 dwerginktvis (Sepiola sepiola) 151  
 dwergjuffer (Nehalennia speciosa) 204  
 dwergkniptorren (Throscidae) 228, 229  
 dwergluizen (Phylloxeridae) 217, 218  
 dwergmineermotten (Nepticulidae) 242, 244, 245, 246, 247, **248-249**  
 dwergpijlinktvis (Alloteuthis subulata) 151  
 dwergpilkevers (Limnichidae) 228, 229  
 dwergpuntje (Punctum pygmaeum) 148  
 dwergschorskevers (Laemophloeidae) 229  
 dwergslakken (Carychium) 149  
 Dyschirius 231  
 Dysdera crocata (roodwitte celspin) 320  
 Dytiscidae (waterroofkevers) 225, 229, **230-231**  
 Dytiscus (geelgerande waterroofkever) 230  
 Dytiscus latissimus (brede geelgerande waterroofkever) 227, 230, 231  
 Ebalia (kiezelkrabben) 195  
 Ecdyonurus 202  
 Ecdysozoa 49, 51, 119, **152**  
 Echiniscoides hoepneri 157  
 Echinococcus granulatus 124  
 Echinococcus multilocularis (vossenlintworm) 124  
 Echinoderes dujardini 152  
 Echinoderida 152  
 Echinodermata (stekelhuidigen) 49, **III**, 143, **280-281**, 285, 305, 316, 333, 334, 335, 343, 344, 355  
 Echinodorus repens (kruipende moerasweegbree) 326  
 Echinoidea (zee-egels) 131, 280  
 Echinophthirius horridus (zeehondenluis) 212  
 Echinosteliales 99  
 Echinothrips americanus 213  
 Echiura (zandwormen) 133, **136**, 312  
 Echiurus echiurus 136  
 echt lepelblad (Cochlearia officinalis officinalis) 336  
 echte honingzwam (Armillaria mellea) 106  
 echte huiszwam (Serpula lacrymans) 106  
 echte kreeftachtigen (Malacostraca) 49, 177, 178, **186**, 189, 190, 194, 314  
 echte motten (Tineidae) 242, 244, 246  
 echte prikken (Petromyzontiformes) 284  
 echte slijmzwammen (Myxomycota) 98, 99, 100

- echte spinnen (Araneomorphae) 158, 169  
 echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*) 104  
 echte vliegen (Muscidae) 258, 261, 263, 321  
*Ectobius* 207, 208  
*Ectobius panzeri* (heidekakkerlak) 207  
*Ectobius sylvestris* (boskakkerlak) 207, 208  
*Ectoedemia* 246, 248, 249  
*Ectoedemia arcuatella* (aardbeimineermot) 249  
*Ectoedemia atrifrontella* (gewone eikenbastmineermot) 246, 248  
*Ectoedemia hannoverella* (populierenbladsteelmineermot) 249  
*Ectoedemia heringella* 249  
*Ectoedemia heringi* (oostelijke eikenmineermot) 249  
*Ectoedemia longicaudella* (bruine eikenbastmineermot) 249  
*Ectoedemia lousella* (akenvruchtmineermot) 249  
*Ectoedemia minimella* (gerekte berkenmijnmot) 249  
*Ectoedemia quinquella* (late eikenmineermot) 248, 249  
*Ectoedemia spinosella* (zuidelijke sleedoornmineermot) 249  
*Ectoedemia weaveri* (vossenbesmineermot) 248  
 Ectoprocta (mosdiertjes) 22, 49, 117, 120, **130-131**, 142, 148, 265, 280, 305, 312, 335, 355  
 edelhert (*Cervus elaphus*) 291  
*Edwardsia* 115  
*Edwardsiana rosae* 219  
 eekhoortjesbrood (*Boletus edulis*) 105  
 eenbes (*Paris quadrifolia*) 71  
 eenbesfamilie (Melanthiaceae) 74  
 eenden 296, 298, 301  
 eendenmossels 49, 181, 182  
 eendenmossels & zeepokken (Thoracica) 49, 178, **181-182**, 315, 335  
 eenstaartjes (Drepanidae) 243, 245  
 eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*) 71  
 eenvlekrolklavermineermot (*Trifurcula cryptella*) 249  
 egel (*Erinaceus europaeus*) 291  
 egelskop (*Sparganium*) 217  
 egelwegslak (*Arion intermedius*) 149  
*Egretta garzetta* (kleine zilverreiger) 300  
 eider (*Somateria mollissima*) 128, 129, 300, 344  
 eik (*Quercus*) 73, 86, 247, 249, 254, 350, 351  
 eikelwormen (*Enteropneusta*) 49, **281-282**, 316, 333  
 eikenmos (*Evernia prunastri*) 108  
 eikenpage (*Neozephyrus quercus*) 251  
 eikenprocessierups (*Thaumetopoea processionea*) 247  
 eikenweeskind (*Catocala promissa*) 254  
 eikvarenfamilie (Polypodiaceae) 74  
*Eimeria* 93  
*Elachista arnoldi* (donkere zeggemineermot) 246  
 Elachistidae (grasmineermotten) 244, 246, 247, 248  
*Elaeagnus* (olijfwilg) 214  
*Elasmobranchii* 285, 286  
 Elateridae (kniptorren) 226, 227, 228, 229  
 Elateroidea 229  
 Elatinaceae (glaskroosfamilie) 75  
 Eleagnaceae (duindoornfamilie) 75  
*Electra* 130, 336  
*Electra crustulenta* (palingbrood) 336  
*Electrogena affinis* 202  
*Eledone cirrhosa* (kleine achtarm) 151  
 Elenchidae 224  
*Elenchus tenuicornis* 224  
 Eleutherengonides 164  
 elft (*Alosa alosa*) 287, 288  
 Ellobiopsidae 89, 310  
 Elmidae (beekkevers) 228, 229  
*Elminius modestus* 182  
 elrits (*Phoxinus phoxinus*) 288  
*Eluma caelatum* 191  
*Elysia* 148  
*Elysia viridis* (groene wierslak) 148  
 elzenvlag (*Taphrina alni*) 105  
 elzenvlieg (*Sialis lutaria*) 238  
 elzenvliegen (Megaloptera) 199, 222, 223, **238**, 317, 320  
*Emberiza calandra* (grauwe gors) 299, 354  
*Emberiza hortulana* (ortolaan) 299  
 Emberizidae (gorzen) 299  
 Embioptera (webspinners) 200, **206-207**, 315  
 Embolemidae (peerkopwespen) 271, 272, 273  
 Embryophyta (landplanten) 46, 47, 48, 62, 63, 65, **68**, 70, 73, 102, 105, 217, 307, 308, 353  
*Emiliana huxleyi* 79  
*Emmelia trabealis* (panteruiltje) 254  
*Emmelina monodactyla* (winvedermot) 250  
*Empetrum nigrum* (kraaiheide) 35  
 Empididae (dansvliegen) 257, 258, 259, 260, 261, 262, 320  
 Emplectonema 133  
*Enallagma cyathigerum* (watersnuffel) 26  
 Enarthronotides 164  
 Encentrum 127  
 Enchytraeida (potwormen) 22, 35, 137, 174  
 Encyrtidae 272  
 Endeostigmata 160, 164, 168  
 Endolimax 98  
 Endomychidae (zwamkevers) 229  
 Endopterygota (holometabole insecten) 199, 200, **222-223**  
 Endromidae (berkenspinners) 245  
 Eniochthoniidae 164  
*Enoicyla pusilla* (landkokerjuffer) 241  
 Enoplida 153  
 Ensifera (langsprietten) 205  
*Ensis americanus* 144  
*Ensis directus* (Amerikaanse zwaardschede) 144, 337, 348, 349  
 Entamoeba 98  
*Entamoeba coli* 98  
*Entamoeba histolytica* 98  
*Enterobius vermicularis* 155  
 Enteromorpha 65  
 Enteromorpha 65  
 Enteropneusta (eikelwormen) 49, **281-282**, 316, 333  
 Entiminae 237  
 Entognatha 196  
 Entoloma (satijnzwam) 106  
 Entomobrya nivalis 320  
 Entomophthorales 102  
 Entoprocta (kelkdiertjes) 49, 111, 120, **129-130**, 305, 312  
*Eobrachychthonius mooseri* 169  
*Eobrachychthonius oudemansi* 169  
*Eosentomon transitorium* 198  
*Epeolus tarsalis* (schorviltbij) 326  
 Epermeniidae (borstelmoeten) 245  
 Epermenioidea 245  
 Ephemera 202, 265  
*Ephemera danica* 202  
 Ephemeroptera (haften) 22, 199, 200, **202-203**, 265, 305, 315, 320, 322, 340, 341, 344, 362  
 Ehippiger ehippiger (zadelsprinkhaan) 206  
 Ephydriidae (oevervliegen) 261, 263  
 Ephydroidea 261  
 Epicriidae 162  
 Epicriidae 162  
 Epicriidoidea 162  
 Epidermoptidae 166  
 Epilohmanniidae 164  
 Epilohmannoidea 164  
 Epipactis helleborine neerlandica (duinwespenorchis) 326  
 Epitonium clathratulum (witte wenteltrapje) 146  
 Epoicocladius ephemerae 265  
 Equisetaceae (paardenstaartenfamilie) 73, 74, 235  
 Equisetales 74  
 Equisetidae 74  
 Equisetum palustre (lidrus) 17  
 Eratophyes aleatrix 246  
 Eratophyes amasiella (oosterse schone) 246  
 Eremaeidae 164  
 Eremaeoida 164  
*Eremobia ochroleuca* (gevlamde grasuil) 254  
*Eremodrina gilva* (grauwe stofuil) 254  
 Eremoneura 260  
 Eresidae (vuurspinnen) 170  
 Ereyetidae 163  
 Ericaceae (heifamilie) 73, 75  
 Ericales 75, 76  
 Ericerus pela 218  
*Erinaceus europaeus* (egel) 291  
*Eriocheir sinensis* (Chinese wolhandkrab) 195  
 Eriococcidae 218  
 Eriocraniidae (purpermotten) 243, 244  
 Eriocranioida 244  
 Eriophyoidea 160, 161, 162, 163  
*Eriosoma lanuginosum* (perenbloedluis) 216  
*Eristalinus aeneus* (kustvlekoog) 321, 338  
*Eristalis tenax* (blinde bij) 267, 321  
*Erithacus rubecula* (roodborst) 300  
 Erotylidae (prachtzwamkevers) 227, 229  
*Erpobdella monostriata* 139  
*Erpobdella vilnensis* 139  
 Erpobdellidae 138

- erwtmossels (*Pisidium*) 138, 143  
 Erythraeidae 163  
 Erythraeioidea 163  
 Erythraiae 163  
 Erythrocladia setifera 62  
 Escalloniales 76  
 Esox lucius (snoek) 286, 287  
 essenbladvlo (*Psyllopsis fraxini*) 214  
 essenbloesemijit (*Aceria fraxinivora*) 160  
 Estrildidae (prachtvinken) 299  
 etagemos (*Hylocomium*) 69  
 Etainia 249  
 Ethmiidae (zwartwitmotten) 244  
 Euaesthetinae 234  
 Eubacteria & Archaea **58**  
 Eubacteria (bacteriën) 11, 35, 43, 45, 57, 58, 80, 90, 91, 94, 95, 99, 100, 101, 112, 125, 127, 142, 152, 155, 162, 168, 175, 177, 178, 185, 188, 190, 197, 207, 212, 269, 303, 305, 306, 307, 308, 309  
 Euborellia annulipes 210  
 Euborellia moesta 210  
 Eubranchipus 178, 179, 180  
 Eubranchipus grubei (oranje-blauw zwemmend geraamte) 178, 179, 180  
 Eubranchus farrani 148  
 Eucaryota 45  
 Eucera nigrescens (zuidelijke langhoornbij) 362  
 Euchytrida 102  
 Eucinetidae (buitelkevers) 228, 229  
 Eucnemidae (schijnknipitorren) 228, 229  
 Eucommia (gummieboom) 322  
 Euconulidae 149  
 Euconulus 149  
 Euglena 97  
 Euglena sanguinea 97  
 Euglena spirogyra 97  
 Euglena viridis 97  
 Euglenophyceae (oogwieren) 46, 48, 50, 96, **97**, 311  
 Euglenozoa 48, 96, 310  
 Eugraphe sigma (sigma-uil) 254  
 Euholognatha (algsteenvliegen) 208  
 Eukarya (eukaryoten) 12, 45, 46, 48, 50, 57, 58, **60**, 98, 303, 308, 310  
 eukaryoten (Eukarya) 12, 45, 46, 48, 50, 57, 58, **60**, 98, 303, 308, 310  
 Eulipotyphla (insecteneters) 51, 52, 291  
 Eulohmanniidae 164  
 Eulohmannioidea 164  
 Eulophidae 270, 272  
 Eumenidae 224  
 Eumerus funeralis 266  
 Eumerus strigatus 266  
 Eumetazoa III  
 Eumodicogryllus bordigalensis (spookkrekkel) 206  
 Eumycetozoa (slijmzwammen) 48, 50, **98-100**, 102, 226, 310  
 Eupelmidae 272  
 Eupelops oudemansi 169  
 Euphausiacea (krill) 186, **193-194**, 315  
 Euphorbia paralias (zeewolfsmelk) 72  
 Euphorbiaceae (wolfsmelkfamilie) 75  
 Euphorinae 269  
 Euphrasia (ogentroost) 73  
 Euphthiracaridae 164  
 Euphthiracaroida 164  
 Euphydryas aurinia (moerasparelmoervlinder) 252  
 Euplagia quadripunctaria (spaanse vlag) 254  
 Euplana gracilis 122  
 Eupodidae 163  
 Eupodides (galmijten) 160, 161, 162, 163, 303  
 Eupodoidea 163  
 Euproctis chrysoorrhoea (bastaardsatijnvlinder) 253, 254  
 Eupteryx 219  
 Eupteryx decemnotata 219  
 Eupteryx melissae 219  
 Europese kanarie (*Serinus serinus*) 300  
 Europese rivierkreeft (*Astacus astacus*) 140, 196, 348  
 Europese treksprinkhaan (*Locusta migratoria*) 206  
 Eurychaeta palpalis 268  
 Eurypygiformes 297  
 Eurytemora americana 185  
 Eurytomidae 272  
 Euseius finlandicus 166  
 Eusphalerum 233  
 Eustathiidae 165  
 Eustigmatophyceae 81, 83, 311  
 Eusuchia 293  
 Eutardigrada 157  
 Eutomostethus ephippium 274  
 Euzetidae 165  
 Evaniidae (vlagwespen) 272  
 Evanioidea 272  
 evenhoevige hoefdieren 52  
 evenhoevigen (*Artiodactyla*) 51, 52  
 Evernia prunastri (eikenmos) 108  
 Eviphididae 163  
 Eviphidoidea 163  
 Excavata 46, 48, 50, 60, **96-97**, 98, 99, 101, 303, 305, 310  
 Excavobionta 96  
 Exobasidium vaccinii (vossenbesbladgast) 105  
 Exopterygota 199  
 Eylaidae 163  
 Eylaoidea 163  
 Fabaceae (vlinderbloemenfamilie) 75, 249  
 Fabales 75, 76  
 fabiden 76  
 Facelina auriculata 148  
 Fagaceae (napjesdragersfamilie) 75, 248  
 Fagales 75, 76  
 Fagus sylvatica (beuk) 259, 263, 265, 304, 323  
 Falco peregrinus (slechtvalk) 300, 321  
 Falconidae (valken) 297, 298  
 Falconiformes 298  
 Falculiferidae 165  
 Fallopia japonica (Japanse duizendknoop) 375  
 Fannia canicularis 321  
 Fanniidae 258, 261, 263, 321  
 fantoomlarven 260  
 faraomier (*Monomorium pharaonis*) 321  
 Fasciola hepatica (leverbot) 123  
 fazanten (*Phasianidae*) 298  
 Fedrizzidae 162  
 Fedrizzioidea 162  
 Fellhenara viridisorediata 109  
 Feltriidae 163  
 Fenusa pumila 274  
 Ficedula hypoleuca (bonte vliegenvanger) 350, 351  
 Ficopomatus enigmaticus (trompetkalkkoker-worm) 134  
 Figitidae 272  
 fijnspar (*Picea abies*) 35, 104  
 Filasterea 101, 102, 310  
 Filasteria 44  
 Filinia terminalis 127  
 Filipendula ulmaria (moeraspirea) 249  
 Filospermoidea 126  
 fint (*Alosa fallax*) 287  
 Fissidens gymnanthus (vloedvedermos) 69  
 Fissurellidae (sleutelgathorens) 145  
 Flabellina pedata 148  
 Flabellina 101  
 flamingo's (*Phoenicopteridae*) 298  
 Florideophycidae 61  
 fluweelmijten (*Trombididae*) 163  
 Folsomia candida 320  
 Fomes fomentarius (echte tonderzwam) 104  
 fonteinkruidfamilie (*Potamogetonaceae*) 74  
 Foraminifera (foraminiferen) 48, 93, **95-96**, 310  
 foraminiferen (*Foraminifera*) 48, 93, **95-96**, 310  
 Forficula auricularia (gewone oorworm) 209, 210  
 Forficula decipiens 210  
 Forficula lesnei 210  
 Formica (bosmieren) 277  
 Formica (behaarde bosmier) 277  
 Formica sanguinea (bloedrode roofmier) 277  
 Formicidae (mieren) 19, 22, 23, 27, 216, 226, 251, 266, 269, 272, **276-278**, 303, 321, 323, 330  
 Formicoidea 272  
 Fornicata 96, 97, 310  
 fraai haarmos (*Polytrichum formosum*) 69  
 Fragaria (aardbei) 217, 247, 249  
 frambozenkevers (*Byturidae*) 229  
 franjehoed 106  
 Frankliniella nigriventris 213  
 Frankliniella occidentalis 213  
 Franklinothrips 213  
 franse veldwesp (*Polistes dominulus*) 273  
 Frenzelina minima 94  
 fret (*Mustela furo*) 292  
 Freyanidae 165  
 Freyanoidea 165  
 Friesia mirabilis 320  
 Fringilla coelebs (vink) 26, 27  
 Fringillidae (vinken) 27, 299  
 fritvliegen 261

- fruitspintmijt (*Panonychus ulmi*) 161  
 fruitvliegen (*Drosophilidae*) 261, 262, 321  
*Fucales* 85, 86, 87  
*Fucus* 86, 87  
*Fucus spiralis* (kleine zee-eik) 86  
*Fulica atra* 67  
*Fuligo* 99  
*Fungi* (schimmels) 19, 21, 22, 24, 35, 37, 41, 43, 44, 46, 48, 50, 80, 81, 82, 98, 99, 101, **102-107**, 108, 148, 155, 168, 174, 175, 176, 188, 190, 197, 198, 206, 207, 210, 212, 220, 226, 233, 237, 257, 269, 304, 305, 307, 308, 344, 310, 363  
*Fusarium oxysporum* 106  
*Fusarium sporotrichoides* 106  
*futen* (*Podicipedidae*) 298  
*fuut* (*Podiceps cristatus*) 299  
  
 gaaf kantmos (*Lophocolea semiteres*) 69  
 gaasvliegen (*Chrysopidae*) 223, 239, 240, 308, 320  
*Gabuciniidae* 165  
*Gadus morhua* (kabeljauw) 123, 287  
 gaffellibel (*Ophiogomphus cecilia*) 203  
*Gagea spathacea* (schedegeelster) 326  
 gagelfamilie (*Myricaceae*) 75  
*Galba truncatula* 123  
*Galerida cristata* (kuifleeuwerik) 299  
*Galleria mellonella* (grote wasmot) 246  
*Galliformes* 297, 298  
*Galloanseræ* 297  
 galmijten (*Eupodides*) 160, 161, 162, 163, 303  
 galmuggen (*Cecidomyiidae*) 258, 259, 260, 262  
*Galumna lanceata* 169  
*Galumnidae* 165  
*Galumnoidea* 165  
 galwespen (*Cynipidae*) 269, 270, 272  
*Gamasina* 160, 162  
*Gammaridae* (gammariden) 190  
 gammariden (*Gammaridae*) 190  
*Gammarus duebeni* 190  
*Gamposcleis glabra* (kleine wrattenbijter) 206  
 ganzen 296, 298, 301, 306, 309  
 ganzerik (*Potentilla*) 247  
 garnalen 22, 88, 139, 188, 194, 195, 335, 337  
*Garryales* 76  
 gasteromyceten 103  
*Gasterophilidae* (paardenhorzels) 261, 263  
*Gasterosteus aculeatus* (driedoornige stekelbaars) 286  
*Gasteruptionidae* (hongerwespen) 269, 270, 272  
*Gastronyssidae* 161, 166  
*Gastrophysa viridula* 234  
*Gastropoda* (slakken) 11, 14, 22, 28, 123, 124, 138, 140, **144**, 145, 146, 148, 155, 231, 256, 265, 267, 268, 287, 307, 312, 335, 356  
*Gastrotricha* (buikharigen) 49, 120, **125-126**, 305, 312  
*Gaviidae* (duikers) 189, 298  
*Gaviiformes* 297, 298  
*Geastrum triplex* (gekraagde aardster) 104  
 gebandeerde rolklavermineermot (*Trifurcula eurema*) 249  
 gedoornde zeekat (*Sepia orbignyana*) 151  
 geel hauwmos (*Phaeoceros carolinianus*) 68, 320  
 geel schorpioenmos (*Hamatocaulis vernicosus*) 69  
 geelbuikvuurpad (*Bombina variegata*) 289, 290  
 geelgerande waterroofkever (*Dytiscus*) 230  
 geelgroene algen (*Tribophyceae*) 81, 83, **84**, 85, 311  
 geelsteeltje (*Orthodontium lineare*) 69  
 geelvlekdrievorkmot (*Trifurcula subnitidella*) 249  
 geelvleugel-amazone (*Amazona barbadensis*) 358  
 gehaakte pijlinktvis (*Onychoteuthis banksii*) 151  
 gehakelde aurelia (*Polygona c-album*) 339  
*Gehypochthoniidae* 164  
 geit 358  
*Geitodoris planata* 148  
 gekartelde zeepok (*Balanus crenatus*) 182, 337  
 gekielde loofslak (*Hygromia cincella*) 149  
 geknobbelde Amerikaanse rivierkreeft (*Orconectes virilis*) 140, 195, 196  
 gekraagde aardster (*Geastrum triplex*) 104  
 gekweekte champignon (*Agaricus bisporus*) 106  
 gelderse roos (*Viburnum opulus*) 71  
 gele aardappelbovist (*Scleroderma citrinum*) 104  
 gele kussentjeszwam (*Hypocrea aureoviridis*) 104  
 gele plomp (*Nuphar lutea*) 64, 217  
 gele roest (*Puccinia striiformis*) 106  
*Gelechiidae* (palmotten) 243, 244, 246, 247, 248, 250  
*Gelechioidea* 244  
 gelede wormen 51  
 geleedpotigen (*Arthropoda*) 9, 12, 49, 51, 101, 111, 122, 152, **158**, 166, 173, 276, 305, 308, 312, 316, 342  
*Gelis meigenii* 276  
 gelobde geelkorst (*Candelariella medians*) 108  
*Gelochelidon nilotica* (lachstern) 321  
 genaveld tonnetje (*Lauria cylindracea*) 148, 362  
*Genista* (heidebrem) 247  
 gentiaanblauwtje (*Phengaris alcon*) 251, 376  
 gentiaanfamilie (*Gentianaceae*) 75, 250  
*Gentiana pneumonanthe* (klokjesgentiaan) 327, 376  
*Gentianaceae* (gentiaanfamilie) 75, 250  
*Gentianales* 75, 76  
*Gentianella amarella* (slanke gentiaan) 327  
*Gentianella germanica* (Duitse gentiaan) 327  
*Geoglossum cookeianum* (brede aardtong) 105  
*Geometridae* (spanners) 242, 243, 245, 248  
*Geometroidea* 245  
*Geophilus carpophagus* (bruine aardkruiper) 173  
*Georissa* 146  
*Geotrupidae* (mesttorren) 225, 229  
 gepluimde snuituil (*Polypogon plumigeralis*) 254  
 gerand haarmos (*Polytrichum longisetum*) 70  
*Geraniaceae* (oioevaarsbekfamilie) 75  
*Geraniales* 75, 76  
 geraniumblauwtje (*Cacyreus marshalli*) 252  
 gerekte berkenmijnmot (*Ectoedemia minimella*) 249  
 gesteelde haarmuts (*Orthotrichum anomalum*) 68  
 gestreepte Amerikaanse rivierkreeft (*Procambarus acutus*) 194, 195  
 gestreepte waterroofkever (*Graphoderus bilineatus*) 227, 230  
 getande muizenoor (*Ovatella denticulata*) 149  
 getekende gamma-uil (*Macdunnoughia confusa*) 253  
 getijdeslak (*Mercuria confusa*) 147  
 geurvliegen (*Coenomyiidae*) 260, 262  
 gevlamde grasuil (*Eremobia ochroleuca*) 254  
 gevlekte akkerslak (*Deroceras reticulatum*) 149  
 gevlekte Amerikaanse rivierkreeft (*Orconectes limosus*) 195, 196  
 gevlekte beekroofkever (*Platambus maculatus*) 230  
 gevlekte gladde haai (*Mustelus asterias*) 286  
 gevlekte rietorchis 17  
 gevlekte rog (*Raja montaguui*) 344  
 gevlekte steatoda (*Steatoda albomaculata*) 320  
 gevlekte vedermot (*Hellinsia tephradactyla*) 250  
 gevlekte witsnuitlibel (*Leucorrhinia pectoralis*) 26, 203  
 gevoord landvorkje (*Riccia bifurca*) 320  
 gevorkte motten (*Schreckensteiniidae*) 244  
 geweispons (*Haliclona oculata*) 112, 145  
 gewervelde dieren (*Vertebrata*) 12, 18, 19, 49, 52, 101, 111, 128, 150, 155, 183, 267, 280, 282, **284**, 303, 305, 307, 316  
 gewervelden 14, 92, 96, 117, 226, 267, 268, 283, 286, 289, 362, 364  
 gewone achtarm (*Octopus vulgaris*) 151  
 gewone bladluizen (*Aphidoidea*) 213, **215-217**, 304, 353  
 gewone bladwespen (*Tenthredinidae*) 237, 269, 271, 272, **273-275**  
 gewone brunel (*Prunella vulgaris*) 72  
 gewone dolfin (*Delphinus delphis*) 292, 293  
 gewone drentelmier (*Stenamma debile*) 277  
 gewone driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) 143, 144  
 gewone drievorkmot (*Trifurcula immundella*) 248  
 gewone eendenmossel (*Lepas anatifera*) 182  
 gewone eikenbastmineermot (*Ectoedemia atrifrontella*) 246, 248  
 gewone garnaal (*Crangon crangon*) 195  
 gewone hooiwagenkrab (*Macropodia rostrata*) 194  
 gewone kokkels (*Cerastoderma edule*) 143, 344  
 gewone oeverlibel (*Orthetrum cancellatum*) 26  
 gewone oorkwal (*Aurelia aurita*) 116  
 gewone oorworm (*Forficula auricularia*) 209, 210  
 gewone oprolpissebed (*Armadillidium vulgare*) 320  
 gewone pijlinktvis (*Loligo vulgaris*) 151  
 gewone pissebedkeverslak (*Leptochiton asellus*) 142  
 gewone poederkorst (*Lepraria incana*) 109  
 gewone poelslak (*Lymnaea stagnalis*) 149  
 gewone schaalhoren (*Patella vulgata*) 144, 145  
 gewone schapenteek (*Ixodes ricinus*) 160, 161  
 gewone sluipwespen 269, 272, 275  
 gewone steenloper (*Lithobius forficatus*) 173  
 gewone vogelmelk (*Ornithogalum umbellatum*) 71  
 gewone zeehond (*Phoca vitulina*) 123, 292  
 gewone zeekat (*Sepia officinalis*) 151  
 gewoon dikkopmos (*Brachythecium rutabulum*) 69, 320  
 gewoon haarmos (*Polytrichum commune*) 320

- gewoon purpersteeltje (*Ceratodon purpureus*) 320  
*Giardia lamblia* 97  
*Gibbula cineraria* 145  
*Gibbula tumida* 145  
*Gibbula umbilicalis* 145  
giebel (*Carassius auratus gibelio*) 286  
gieren 298  
gierzwaluwen (*Apodidae*) 298  
*Gieysztoria cuspidata* 122  
*Gilletteella cooleyi* 217  
Ginkgo 65  
Ginkgoales 70  
gisten (*Saccharomyces*) 100, 102, 106, 176  
gladde olifantstand (*Antalis entalis*) 150  
gladde slang (*Coronella austriaca*) 294  
gladschubbige zeerups (*Harmothoe imbricata*) 134  
glanskevers (*Nitidulidae*) 226, 229  
glansmuggen (*Ptychopteridae*) 258, 260, 262  
glansslakken (*Zonitidae*) 148  
glanzende bloemkevers (*Phalacridae*) 229  
Glareolidae (vorkstaartplevieren) 298  
glaskroosfamilie (*Elatinaceae*) 75  
glasslakken (*Vitrinidae*) 148  
glassponzen (*Hexactinellida*) 112  
glasvleugelwantsen (*Rhopalidae*) 221  
*Glaucocystis nostochinearum* 61  
Glaucophyta 46, 48, 60, **61**, 308  
glimwormen (*Lampyridae*) 225, 226, 228, 229  
glittermotten (*Choreutidae*) 244  
*Globodera* 155  
*Globodera pallida* 155  
*Globodera rostochiensis* 155  
*Gloeochaete wittrockiana* 61  
*Glomeris* 174, 175  
*Glomeris marginata* (zwarte kogel) 175  
*Glomeromycota* 50, 102, 104  
*Glossata* 244  
*Glossiphonia concolor* 139  
*Glossiphonia nebulosa* 139  
*Glossiphonia verrucata* 139  
*Glossiphoniidae* 138  
*Glossobalanus marginatus* 282  
*Glyceria maxima* (liesgras) 237  
*Glycyphagidae* 161, 165  
*Glycyphagus domesticus* (huismijt) 161  
*Glyphipterigidae* (parelmotten) 244  
*Glyptotendipes ospeli* 265  
*Glyptotendipes signatus* 265  
*Gnaphosidae* (bodemjachtspinnen) 170  
*Gnathifera* 120  
*Gnathiidea* 190  
*Gnathostomata* 284  
*Gnathostomula paradoxa* 126  
*Gnathostomulida* (kaakmondjes) 49, 120, **126**, 305, 312  
Gnetaceae 47  
Gnetales 70  
*Golfingia elongata* 137  
*Golfingia vulgaris* 137  
*Gomphus* (rombouten) 26, 204, 306, 333  
*Gomphus flavipes* (rivierrombout) 306, 333  
*Gomphus pulchellus* (plasrombout) 204  
*Gonionemus vertens* 116  
gordeldieren 51  
gorzen (*Emberizidae*) 299  
gouden daguil (*Synthymia fixa*) 254  
goudfranjedwergmot (*Bohemannia auriciliella*) 249  
goudmollen 51  
goudplevier (*Pluvialis apricaria*) 299  
goudvink (*Pyrrhula pyrrhula*) 299  
goudwespen (*Chrysididae*) 270, 271, 272, 273  
goudwier 95  
goudwieren (*Chrysophyceae* & *Synurophyceae*) **83-84**, 85, 303, 311  
graafwespen (*Crabronidae*) 270, 272, 273, 330  
*Gracilaria vermiculophylla* 62  
*Gracillariidae* (mineervlinders) 243, 244, 245, 246, 247  
*Gracillarioidea* 244  
*Grammotaulius submaculatus* 242  
*Graphocephala fennahi* (rhododendroncicade) 219, 346  
*Graphoderus bilineatus* (gestreepte waterroofkever) 227, 230  
*Graphomya maculata* 321  
*Graptodytes flavipes* 231  
graskarper (*Ctenopharyngodon idella*) 287  
grasmijten (*Penthaleidae*) 160, 163  
grasmineermotten (*Elachistidae*) 244, 246, 247, 248  
grasmotten (*Crambidae*) 245, 246  
grassenfamilie (*Poaceae*) 74  
grasvliegen (*Opomyzidae*) 261, 262  
graszanger (*Cisticola juncidis*) 300  
*Grateloupia turuturu* 62  
grauwe gors (*Emberiza calandra*) 299, 354  
grauwe klauwier (*Lanius collurio*) 368  
grauwe stofuil (*Eremodrina gilva*) 254  
griël (*Burhinus oedicephalus*) 299  
grielen (*Burhinidae*) 298  
*Griffithsia corallinoides* 61  
grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) 69, 70, 347, 375  
grijze grootoorvleermuis (*Plecotus austriacus*) 292  
grijze huisspin (*Tegenaria domestica*) 320  
grijze lijsterbesmineermot (*Stigmella magdalenae*) 249  
grijze stofuil (*Hoplodrina respersa*) 254  
grijze zeehond (*Halichoerus grypus*) 129, 291, 292  
groefbijen (*Lasioglossum*) 224  
groefwier (*Pelvetia canaliculata*) 87  
groene glazenmaker (*Aeshna viridis*) 37  
groene knolamaniet (*Amanita phalloides*) 106  
groene pad (*Bufo viridis*) 290  
groene perzikluis (*Myzus persicae*) 216  
groene planten (*Viridiplantae*) 46, 60, **62-63**, 70, 148, 308  
groene wierslak (*Elysia viridis*) 148  
groenknolorchis (*Liparis loeselii*) 73  
groenogon 261  
groenwieren (*Chlorophyta*) 46, 47, 48, 49, 50, 62, **63-65**, 67, 89, 94, 95, 96, 108, 308, 335  
groenworm (*Marenzelleria viridis*) 134, 135  
grof hoornblad (*Ceratophyllum demersum*) 320  
groot geaderd witje (*Aporia crataegi*) 252, 353  
groot koolwitje (*Pieris brassicae*) 251, 252  
groot zeegras (*Zostera marina*) 116, 335  
grootmondpluimdrager (*Valvata macrostoma*) 147  
grootogrog (*Raja naevus*) 344  
grootvlekweidemot (*Phycitodes albatella*) 246  
Grossulariaceae (ribesfamilie) 74  
grote borstelkeverslak (*Acanthochitona fascicularis*) 142  
grote bosmuis (*Apodemus flavicollis*) 292  
grote bruine grasuil (*Rhyacia lucipeta*) 254  
grote Canadese gans (*Branta canadensis*) 296  
grote drietand (*Acronicta cuspidata*) 254  
grote drievorkmot (*Trifurcula squamatella*) 249  
grote eikenmineermot (*Stigmella svenssoni*) 249  
grote engelwortel (*Angelica archangelica*) 71  
grote hoefijzerneus (*Rhinolophus ferrum-equinum*) 292, 293  
grote ijsvogelvlinder (*Limenitis populi*) 252  
grote klapproos (*Papaver rhoeas*) 17  
grote kroosvaren (*Azolla filiculoides*) 238  
grote lisdodde (*Typha latifolia*) 71  
grote modderkruiper (*Misgurnus fossilis*) 288  
grote nachtpauwoog (*Saturnia pyri*) 242  
grote pages (*Papilionidae*) 245, 251  
grote parasolzwam (*Macrolepiota procera*) 104  
grote pijlinktvis (*Todarodes sagittatus*) 151  
grote platrug (*Polydesmus angustus*) 175  
grote sponszwam (*Sparassis crispa*) 104  
grote steatoda (*Steatoda grossa*) 320  
grote trap (*Otis tarda*) 339  
grote trilspin (*Pholcus phalangioides*) 320  
grote tritonia (*Tritonia hombergi*) 148  
grote vuurvlinder (*Lycaena dispar*) 37, 246, 247, 252, 325, 326  
grote wasmot (*Galleria mellonella*) 246  
grote waternavel (*Hydrocotyle ranunculoides*) 73, 347  
grote worteluil (*Agrotis ipsilon*) 321  
grote zilverreiger (*Casmerodius albus*) 300  
grove den (*Pinus sylvestris*) 35, 246  
Gruberellidae 96  
Gruidae (kraanvogels) 298  
Gruiformes 297, 298  
grutto (*Limosa limosa*) 299, 343  
Gryllidae (krekels) 199, 205, 206, 315, 340, 344  
Grylloblattodea 200  
*Gryllotalpa gryllotalpa* (veenmol) 205  
*Gryllus campestris* (veldkrekkel) 205, 367, 368  
guillotinevliegen 261  
gummieboom (*Eucommia*) 322  
Gunnerales 76  
Gustaviidae 165  
Gustavioidea 164  
Gymnamoebae 100  
Gymnetron 237

- Gymnodamaeidae 164  
 Gymnolaemata 130, 131  
 Gymnospermae (naaktzadigen) 70, 74, 309  
 gymnospermen 47, 48  
 Gymnosporangium remelloides (kussenvormige jeneverbesroest) 104  
 Gymnosporangium tremelloides 104  
 Gyraulus (schijffhorens) 149  
 Gyraulus laevis 149  
 Gyraulus riparius 149  
 Gyrinidae (schrijvertjes) 228, 229  
 Gyrophaena 233
- haagbeuk (*Carpinus betulus*) 323  
 haantjes 234  
 haarfollikelmijten (*Demodex folliculorum*) 161  
 haarkogeltjes (*Alexiidae*) 229  
 haas (*Lepus europaeus*) 17, 123, 291, 321  
 haasachtigen (*Lagomorpha*) 51  
 Habrocerinae 234  
 Hacrobia 48, 49, **78-79**, 307, 308  
 Hadena 246  
 Hadeninae 254  
 Haematoloma dorsatum 219  
 Haematopodidae (scholeksters) 298  
 Haematopus ostralegus (scholekster) 145, 326, 344  
 Haematopus ostralegus ostralegus 326  
 Haemopsis 138, 139  
 Haemopsis elegans 139  
 haften (Ephemeroptera) 22, 199, 200, **202-203**, 265, 305, 315, 320, 322, 340, 341, 344, 362  
 hagedissen 49, 293, 294, 295, 317  
 hagedissen & slangen (*Squamata*) 49, **293-295**, 317, 344, 356  
 Halacaridae (zeemijten) 162, 163  
 Halacaroida 163  
 Halamohydra 116  
 Halesus tessellatus 242  
 Haliaeetus albicilla (zeearend) 354  
 Halichoerus grypus (grijze zeehond) 129, 291, 292  
 Haliclona oculata (geweispsons) 112, 145  
 Haliclona xena 334  
 Halictophagidae 224  
 Halictophagus agalliae 224  
 Halictophagus curtisi 224  
 Halictophagus silwoodensis 224, 225  
 Halictophagus tumulorum 224  
 Halictoxenos tumulorum 224  
 Halictus 224  
 Halidrys siliquosa (hauwwier) 87  
 Haliotidae (zeeoren) 145  
 Haliplectus bickneri 154  
 Haliplidae (watertreders) 228, 229  
 Hallucigenia 12  
 halmvliegen (*Chloropidae*) 257, 259, 261, 262  
 halmwespen (*Cephalidae*) 269, 270, 272  
 Halolaelapidae 163  
 Haloragaceae (vederkruidfamilie) 74  
 Halotydeus destructor 160  
 halsbandparkiet (*Psittacula krameri*) 296, 346  
 halstandhaantjes (*Megalopodidae*) 229, 234  
 halvemaantjesmos (*Lunularia cruciata*) 69, 320  
 Hamatocaulis vernicosus (geel schorpioenmos) 69  
 hamster (*Cricetus cricetus*) 291, 362, 369  
 hamsters 226  
 hanenkam (*Cantharellus cibarius*) 105, 106  
 hangmatspinnen (*Linyphiidae*) 170, 171  
 Haplochthoniidae 164  
 Haplosporidia 93, **95**, 310  
 Haplosporidium armoricatum 95  
 Haplotaxida 137  
 Haplotaxis 137  
 Haplothrips junctorum 213  
 Haplothrips kurdjumovi 213  
 Haplothrips minisetosus 213  
 Haplothrips senecionis 213  
 Haplothrips setiger 213  
 Haplozetidae 165  
 Haptophyta 78, **79-80**, 92, 308  
 harige schimmelkevers (*Cryptophagidae*) 226, 229  
 harige winteruil (*Dasypolia templi*) 254  
 haring (*Clupea harengus*) 117, 287  
 Harmonia axyridis (veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje) 345, 349  
 Harmothoe imbricata (gladschubbige zeerups) 134  
 Harpalus 231, 232  
 Harpalus tardus 232  
 Harpirhynchidae 161, 164  
 Harrimania kupfferi 282  
 harsbuilmot (*Retinia resinella*) 246  
 Hasarius adansonii 320  
 hauwmossen (*Anthocerotophyta*) 68, 69, 308, 320, 356  
 hauwwier (*Halidrys siliquosa*) 87  
 havenpissebed (*Ligia oceanica*) 191  
 havik (*Accipiter gentilis*) 301  
 hazelmuis (*Muscardinus avellanarius*) 292  
 hazelworm (*Anguis fragilis*) 294  
 hazelwormen (*Anguillidae*) 293  
 Hebridae (moslopertjes) 221  
 Hedriocystis minor 94  
 heen (*Bolboschoenus maritimus*) 17, 18, 46, 51, 146, 156, 169, 209, 281, 309, 338, 339, 360  
 heenzweefvlieg (*Lejops vittatus*) 338  
 heggemussen (*Prunellidae*) 298, 322  
 heidebrem (*Genista*) 247  
 heidecicade (*Ulopa reticulata*) 224, 225  
 heidekakerlak (*Ectobius panzeri*) 207  
 heidemelkviooltje (*Viola persicifolia* var. *lactaeoides*) 77, 326  
 heiderenspin (*Philodromus histrio*) 368  
 heideschaartuil (*Papstra biren*) 254  
 heifamilie (*Ericaceae*) 73, 75  
 Helcomyzidae 259, 260, 262  
 Heleomyzidae (afvalvliegen) 261, 262  
 Helicidae 148, 149  
 Helicinidae 146  
 Heliconia 356  
 Helicoverpa armigera (katoendaguil) 254  
 Heliodinidae (roestmotten) 244  
 Heliodiscus 93  
 Heliopsis peltigera (vlekdaguil) 254  
 Heliozelidae (zilvervlekmotten) 244  
 Heliozoa 79, 81, 94  
 Helix pomatia (wijngaardslak) 148, 149  
 Hellinsia distinctus (alsemvedermot) 250  
 Hellinsia tephradactyla (gevlekte vedermot) 250  
 helmgras (*Ammophila arenaria*) 173  
 helmkruidfamilie (*Scrophulariaceae*) 41, 48, 75  
 helmpalpmot (*Apatetris kinkerella*) 246  
 Helobdella europaea 139  
 Helobdella stagnalis 139  
 Helochares 225  
 Heloridae 272  
 Hemerobiidae 239, 240  
 Hemerobius contumax 241  
 Hemichordata 49, 280, **281**, 305, 316  
 Hemigrapsus sanguineus (blaasjeskrab) 195  
 Hemigrapsus takanoi 195  
 Hemimetabola 199  
 Hemimysis anomala (Kaspische aasgarnaal) 188, 189  
 Hemimysis lamornae (roodbuikaasgarnaal) 188, 189  
 Hemiptera (snavelinsecten) 199, 200, **213**, 214, 215, 217, 218, 220, 317  
 Hemisarcoptoidea 165  
 hemlockspar (*Tsuga*) 217  
 hennepfamilie (*Cannabaceae*) 75  
 Hepialidae (wortelboorders) 244, 250  
 Hepialoidea 244  
 Heracleum mantegazzianum (reuzenberenklauw) 375  
 heremietkreeft (*Pagurus bernhardus*) 134, 181, 194  
 heremietworm (*Neanthes fucata*) 134  
 herfstspinners (*Lemoniidae*) 245  
 herfsttijloosfamilie (*Colchicaceae*) 74  
 Hermaea bifida (slanke rolsprietslak) 147  
 Hermanniellidae 164  
 Hermannielloidea 164  
 Hermanniidae 164, 168  
 herten (*Cervidae*) 123, 227, 229, 306  
 hertshooi (*Hypericum*) 72, 249  
 hertshooifamilie (*Hypericaceae*) 75  
 Hesperidae (dikkopjes) 245, 251  
 Hesperioidea 245  
 Heterobasidion annosum (dennenmoorder) 106  
 Heterobranchia 144, **147-150**  
 Heteroceridae (oevergraafkevers) 228, 229  
 Heterocheilidae 259, 260, 262  
 Heterokontophyta 48, 79, 80, 81, **83**, 305, 310  
 Heterolobosea 96, 98, 99, 101, 310  
 Heteroneura 244  
 Heterophryidae 79  
 Heteropoda venatoria 320  
 Heteroptera (wantsen) 22, 23, 213, **220-222**, 321, 328, 330, 344, 346, 353  
 Heterosiphonia japonica 62  
 Heterostigmatina 160, 164  
 Heterotanais oerstedii 192  
 Heterotardigrada 157  
 Heterotoma planicornis 222

- Hexactinellida (glassponzen) 112  
Hexapoda (zespotigen) 173, 177, 178, **196**, 198, 314, 316  
hielopers (Mantophasmatodea) 200  
Hinckia granulosa 86  
Hippoboscidae (luisvliegen) 257, 258, 261, 263  
Hippoboscoidea 261  
Hippocampus (zeepaardjes) 286  
Hippopotamidae (nijlpaarden) 52  
Hippospongia 112  
Hippuriphila modeeri 235  
Hirschmanniella 154  
Hirudinea (bloedzuigers) 22, 54, 133, 138, 139, 312, 347, 361  
Hirudo medicinalis (medicinale bloedzuiger) 138, 139  
Hirundinidae (zwaluwen) 222, 298  
Hirundo rustica (boerenzwaluw) 367  
Hispa atra 235  
Histeridae (spiegelkevers) 227, 228, 229  
Histiotomatidae 160, 165  
Histiotomatoidea 165  
hoefdieren 255, 291  
hoefijzerwormen (Phoronida) 49, 120, **132-133**, 305, 312  
hoeklijnuil (Mesogona oxalina) 254  
Hollandse garnaal 195  
Holocentropus insignis 242  
Holocephali (draakvissen) 286  
Holometabola 199, 222  
holometabole insecten (Endopterygota) 199, 200, **222-223**  
Holomycota 101  
Holopedium gibberum 180  
Holothuroidea (zeekomkommers) 119, 280, 281, 355  
Holothyrida 159  
Holozoa 101  
holtedieren (Cnidaria) 49, 51, III, **114**, 115, 117, 158, 305, 312  
Homarus gammarus (zeekreeft) 129, 195, 196  
hommelnestmot (Aphomia sociella) 246  
hommels (Bombus) 34, 266, 272, 278  
hommelvliegen 261  
Homo sapiens (mens) 13, 14, 15, 17, 18, 39, 52, 53, 54, 69, 73, 90, 92, 93, 97, 98, 101, 102, 116, 123, 124, 128, 130, 135, 139, 147, 149, 150, 151, 153, 155, 161, 162, 172, 174, 184, 195, 207, 208, 211, 212, 218, 219, 230, 233, 237, 238, 252, 255, 260, 271, 278, 287, 292, 303, 306, 307, 308, 309, 319, 322, 328, 339, 340, 345, 346, 347, 348, 350, 372, 375  
Homoeosoma nimbella (zandblauwmot) 246  
Homoeosoma snellenella 246  
Homoptera 213, 224, 266  
hond 124, 184, 255  
hondenspoelworm (Toxocara canis) 154  
hondshaai (Scyliorhinus canicula) 286  
hongerwespen (Gasteruptionidae) 269, 270, 272  
honingbij (Apis mellifera) 273, 278, 279, 321  
hoofdluis (Pediculus capitis) 211  
hooiwagens (Opiliones) 159, **171-172**, 315, 320, 344, 346, 350  
hoornaar (Vespa crabro) 226, 233  
hoornbladfamilie (Ceratophyllaceae) 74  
hoornsponzen (Demospongia) 112  
Hoplocampa 274  
Hoplodrina respersa (grijze stofuil) 254  
hoppen (Upupidae) 298  
horsmakreel (Trachurus trachurus) 287  
horzels (Oestridae) 259, 261, 263, 320  
houtboorders (Cossidae) 244, 246  
houtduif (Columba palumbus) 296  
houting (Coregonus oxyrinchus) 287, 288  
houtschoolzwamkevers (Biphylidae) 229  
houtvliegen (Xylophagidae) 260, 262  
houtwespen (Siricidae) 269, 272  
houtzwamkevers (Ciidae) 229  
houtzwammen 226  
Huerteales 76  
huidvliegers (Dermoptera) 51  
huisboktor (Hylotrupes bajulus) 227  
huiskakkerlak 208, 321  
huiskraai (Corvus splendens) 346  
huiskrekel (Acheta domesticus) 320, 322  
huismijt (Glycyphagus domesticus) 161  
huismuis (Mus domesticus) 321  
huismus (Passer domesticus) 321, 362  
huisstofmijt (Dermatophagoides pteronyssinus) 161  
huisvlieg (Musca domestica) 321, 322  
huiszwaluw (Delichon urbicum) 367  
hulstdekselbekertje (Trochila ilicina) 104  
hulstfamilie (Aquifoliaceae) 75  
Humerobates rostralamellatus 169  
Humerobatidae 165  
humuskieuwpootkreeft (Lepidurus apus) 178, 179, 180  
humusmier (Lasius platythorax) 277  
Hyadesiidae 165  
Hybotidae 260, 262  
Hybrizontinae 269  
Hydra (zoetwaterpoliepen) 116, 178, 179  
Hydrachnidae 163  
Hydrachnidia (watermijten) 159, 160, 161, 163, **167-168**, 332  
Hydrachnoidea 163  
Hydraenidae (waterkruipers) 228, 229  
Hydrobatidae (stormvogeltjes) 298  
Hydrobia ventrosa (opgezwollen brakwaterhoren) 338  
Hydrocena 146  
Hydrocharitaceae (waterkaardefamilie) 74  
Hydrochus 228  
Hydrocotyle ranunculoides (grote waternavel) 73, 347  
Hydrodictyon reticulatum (waternetje) 63  
Hydrodroma pilosa 167  
Hydrodromidae 163  
hydroïdpoliepen & staatkwallen (Hydrozoa) 114, **115-116**, 130, 148, 158, 312, 335  
Hydrometales 167  
Hydrometridae (vijverlopers) 221  
Hydrophilidae (spinnende waterkevers) 225, 228, 229  
Hydrophiloidea 229  
Hydroporus marginatus 231  
Hydroporus morio 231  
Hydrozetes 169  
Hydrozetidae 165  
Hydrozetoidea 165  
Hydrozoa (hydroïdpoliepen & staatkwallen) 114, **115-116**, 130, 148, 158, 312, 335  
Hydryphantidae 163  
Hydryphantoida 163  
Hygrobates 167, 168  
Hygrobates setosus 167  
Hygrobatidae 163  
Hygrobatoida 163  
Hygrobata 225  
Hygrocybe helobia (broos vuurzwammetje) 368  
Hygromia cinctella (gekielde loofslak) 149  
Hygromiidae 148, 149  
Hyla arborea (boomkikker) 290  
Hylecoetus 225  
Hylemya antiqua (uivlieg) 233  
Hylocomium (etagemos) 69  
Hylocomium splendens 69  
Hylotrupes bajulus (huisboktor) 227  
Hymenoptera (vliesvleugeligen) 13, 19, 199, 222, 223, 224, 226, 233, 266, **269-273**, 275, 305, 317, 344, 353  
Hymenostylium recurvirostrum 69  
Hypania invalida 134, 135  
Hypericaceae (hertshooifamilie) 75  
Hypericum (hertshooi) 72, 249  
Hypericum perforatum (sint janskruid) 72  
Hyphochytriomycota (bolletjesslijmschimmels) 80, 81, 308  
Hypnum (klauwtjesmos) 69  
Hypoaspididae 163  
Hypochrysa elegans 239  
Hypochthoniidae 164  
Hypocrea aureoviridis (gele kussentjeszwam) 104  
Hypocreopsis lichenoides (rozetkussentjeszwam) 104  
Hypoderatidae 166  
Hypoderatoidea 166  
Hypodermatidae (builenhorzels) 261, 263  
Hypogastrura viatica 320  
Hypoponera schauinslandi (tropische staafmier) 321  
Hyposoter carbonarius 276  
Hypsogastropoda 146  
Hyracoidea (klipdassen) 51, 52  
Hystrichopsylla talpae (mollenvlo) 255  
Ibaliidae 272  
ibissen (Threskiornithidae) 298  
Ichneumonidae (ichneumoniden) 269, 270, 272, **275-276**  
ichneumoniden (Ichneumonidae) 269, 270, 272, **275-276**  
Ichneumonoidea 271, 272  
Ichthyophonus hoferi 102  
Ichthyophthirius multifiliis 90



- Ichthyosporea 101, 102  
 Icteridae (troepialen) 299  
 Idotea pelagica 191  
 iepenfamilie (Ulmaceae) 75  
 Iguana delicatissima (Antilliaanse groene leguaan) 358  
 IJsselmeermuggen 260  
 ijsvogel (*Alcedo arthis*) 300  
 ijsvogels (Alcedinidae) 298  
 ijzerhardfamilie (Verbenaceae) 75  
 Iliocryptidae 178  
 Iliocryptus sylvaeeducensis 179  
 Ilybius 230  
 Ilybius fenestratus 230  
 Ilyocryptus cuneatus 180  
 Ilyocryptus silvaeeducensis 180  
 Ilyocryptus spinosus 180  
 Imogine necopinata 122  
 Impatiens glandulifera (reuzenbalsemien) 375  
 Incurvariidae (yuccamotten) 244  
 Incurvarioidea 244  
 ingekorven vleermuis (*Myotis emarginatus*) 292  
 inktvissen (Cephalopoda) 13, 118, 140, **150-151**, 312, 335  
 inktviszwam (*Clathrus archeri*) 105, 107  
 inktzwam (*Coprinus*) 106  
 Inocellia crassicornis 239  
 Inocybe (vezelkop) 106  
 Insecta (insecten) 12, 13, 19, 20, 22, 23, 28, 34, 37, 42, 48, 49, 51, 52, 53, 73, 97, 103, 116, 124, 155, 156, 158, 161, 166, 167, 172, 177, 196, **199-200**, 201, 202, 203, 205, 206, 207, 209, 210, 211, 212, 213, 215, 216, 218, 220, 222, 223, 224, 225, 226, 233, 237, 238, 239, 251, 255, 256, 257, 258, 259, 269, 274, 275, 276, 277, 278, 287, 291, 292, 297, 303, 304, 307, 308, 314, 315, 317, 328, 330, 332, 333, 338, 341, 346, 350, 352, 353, 354, 357, 360, 361, 367  
 insecten (*Insecta*) *zie Insecta*  
 insectenetters (*Eulipotyphla*) 51, 52, 291  
 insectenschimmels (*Paecilomyces*) 103  
 Introverta 152  
 Ipomoea sphenophylla (klimmende winde) 357  
 Iridaceae (lissenfamilie) 74  
 Iridothrips iridis 213  
 Ischnocera 211  
 Ischnochiton albus (witte pantserkeverslak) 142  
 Ischnura elegans (lantaarntje) 26, 203  
 Ischyrocercus anguipes 189  
 Ischyropsalis 171  
 Isochrysis 79  
 Isoetaceae (biesvarenfamilie) 74  
 Isoetales 74  
 Isopoda (pissebedden) 22, 23, 35, 36, 181, 186, **190-192**, 304, 315, 320, 327, 328, 329, 331, 335, 344, 346  
 Isospora belli 92  
 Isotomiella minor 320  
 Isotomurus maculatus 197  
 Isotomurus palustris 320  
 Issoria lathonia (kleine parelmoervlinder) 362  
 Issus 219  
 Italiaanse kamsalamander (*Triturus carnifex*) 289, 290  
 Ithytrichia lamellaris 242  
 Ixodes ricinus (gewone schapenteek) 160, 161  
 Ixodida (teken) 22, 93, 159, 160, 161, 162, 308, 365  
 Ixodidae (schildteken) 161, 162  
 Ixodoidea 162  
 Jacobaea vulgaris (jacobskruiskruid) 250  
 jacobskruiskruid (*Jacobaea vulgaris*) 250  
 jagers (*Stercorariidae*) 151, 187, 298, 364  
 Jakobida 96, 310  
 Janolus cristatus (blauwtipje) 147  
 jan-van-genten (*Sulidae*) 298  
 Japans bessenwier (*Sargassum muticum*) 85, 86, 348, 349  
 Japanse duizendknoop (*Fallopia japonica*) 375  
 Japanse oester (*Crassostrea gigas*) 144, 348, 349  
 Japanse reuzenkrab (*Macrocheira kaempferi*) 194  
 Jenkins' waterhorentje (*Potamopyrgus antipodarum*) 147  
 juchtleerkever (*Osmoderma eremita*) 227  
 judasoor (*Auricularia auricula-judae*) 105  
 Juglandaceae (okkernootfamilie) 75  
 Juncaceae (russenfamilie) 74  
 Juncaginaceae (zoutgrasfamilie) 74  
 Juncus 72, 214, 341, 372  
 Juncus articulatus (zomprus) 72  
 Juncus effusus (pitrus) 341  
 Juncus tenageia (wijdbloeiende rus) 372  
 Jynx torquilla (draaihals) 299  
 kaakmondjes (*Gnathostomulida*) 49, 120, **126**, 305, 312  
 kaardespinnen (*Dictynidae*) 169  
 kaasjeskruidkoppje (*Carcharodus alceae*) 252  
 kaasjeskruidfamilie (*Malvaceae*) 75  
 kaasjeskruidroest (*Puccinia malvacearum*) 105  
 kabeljauw (*Gadus morhua*) 123, 287  
 kadeni-stofuil (*Platyperigea kadenii*) 254  
 kakkerlakken (*Blattodea*) 21, 199, 200, **207-208**, 317, 320, 322, 344  
 kakkerlakkendoders (*Ampulicidae*) 272, 273  
 kalkgraslanddikkopje (*Spialia sertorius*) 252  
 kalksponzen (*Calcarea*) 112  
 kalmoesfamilie (*Acoraceae*) 74  
 kameelachtigen (*Tylopoda*) 52  
 kameelhalsvliegen (*Raphidioptera*) 222, 223, **238-239**, 317  
 kamperfoelifamilie (*Caprifoliaceae*) 75  
 kamsalamander (*Triturus cristatus*) 289, 373  
 kamster (*Astropecten irregularis*) 281  
 kamvaren (*Dryopteris cristata*) 71  
 kanarie 212  
 kanoet (*Calidris canutus*) 326  
 kapjesmorielje (*Morchella semilibera*) 105  
 kapucijnspinnen (*Ricinulei*) 159, 315  
 karmozijnbesfamilie (*Phytolaccaceae*) 75  
 karper (*Cyprinus carpio*) 35, 183, 287  
 karperluis 183  
 kaskakkerlak (*Pycnocelus surinamensis*) 321  
 Kaspische aasgarnaal (*Hemimysis anomala*) 188, 189  
 kastanjekanker (*Cryphonectria parasitica*) 169  
 kasteelkevers (*Omalisidae*) 228, 229  
 kaswittevlieg (*Trialeurodes vaporariorum*) 215  
 Katablepharida 78, 308  
 Kateretidae (bastaardglanskevers) 229  
 katoendaguil (*Helicoverpa armigera*) 254  
 katoenluis (*Aphis gossypii*) 217  
 kattenstaartfamilie (*Lythraceae*) 75  
 kattenvlooiën (*Ctenocephalides felis*) 255  
 kauries 147  
 keelhorzels 261  
 keikevers (*Psephenidae*) 228, 229  
 keizersmantel (*Argynnis paphia*) 252  
 keizervlieg (*Lucilia caesar*) 268  
 Kelicottia bostoniensis 127  
 kelkdierpjes (*Entoprocta*) 49, 111, 120, **129-130**, 305, 312  
 kelkwormen 129  
 kelps (*Laminariales*) 85, 86  
 kempmaan (*Philomachus pugnax*) 299, 324  
 Kemps zeeschildpad (*Lepidochelys kempii*) 296, 337  
 Keratella tropica 127  
 kerkhofkevers (*Monotomidae*) 226, 229  
 kerkuil (*Tyto alba*) 321, 367  
 kerkuilen (*Tytonidae*) 298  
 kerkzesoog (*Segestria florentina*) 169  
 Kermes vermilio 218  
 Kermesidae 218  
 Kermin beroë (*Protigera tetranema*) 116  
 kernzwamkoppje (*Polydesmia pruinosa*) 105  
 Keroplatidae 260, 262  
 Kerria lacca 218  
 Kesslers grondel (*Neogobius kessleri*) 287, 288  
 keverdoders (*Tiphiidae*) 272, 273  
 kevers (*Coleoptera*) 13, 19, 21, 22, 23, 30, 43, 140, 142, 155, 162, 199, 222, 223, **225-229**, 230, 231, 233, 234, 235, 236, 304, 305, 312, 317, 337, 342, 344, 345, 353  
 keverslakken (*Polyplacophora*) 140, **142**, 312, 335  
 kielnaaktslakken (*Milacidae*) 148  
 kieuwloze zeenaaktslakken (*Sacoglossa*) 148  
 kieuwpootkreeften 177, 178, 179, 180, 314, 320, 332, 344  
 kievit (*Vanellus vanellus*) 351  
 kiezelalgen 87  
 kiezelkrabben (*Ebalia*) 195  
 kiezelsponzen 112  
 kiezelsprinkhaan (*Sphingonotus caeruleus*) 206  
 kiezelwieren (*Bacillariophyceae*) 50, 79, 80, 81, 83, **87-89**, 91, 92, 95, 121, 125, 141, 144, 146, 147, 152, 155, 185, 192, 307, 311  
 Kinetoplastida 96, 311  
 Kinorhyncha (stekelwormen) 49, **152**, 305, 312  
 klapekster (*Lanius excubitor*) 299  
 klappersprinkhaan (*Psophus stridulus*) 206  
 klauwieren (*Laniidae*) 299  
 klauwtjesmos (*Hypnum*) 69  
 klaverbladvaren (*Marsilea quadrifolia*) 73

- klaverblauwtje (*Cyaniris semiargus*) 252  
klaverzuringfamilie (*Oxalidaceae*) 74  
Klebsormidiales 65, 309  
kleerluis (*Pediculus humanus*) 212  
klein geaderd witje (*Pieris napi*) 321  
klein koolwitje (*Pieris rapae*) 321  
klein warkruid (*Cuscuta epithimum*) 72  
kleine achtarm (*Eledone cirrhosa*) 151  
kleine alikruik (*Melarhapha neritoides*) 147  
kleine bonte specht (*Dendrocopos minor*) 342  
kleine borstelkeverslak (*Acanthochitona crinita*) 142  
kleine dwergvleermuis (*Pipistrellus pygmaeus*) 292, 293  
kleine gevlekte langlijf (*Sphaerophoria fatarum*) 266  
kleine groene sabelsprinkhaan (*Tettigonia cantans*) 206  
kleine heremietkreeft (*Diogenes pugulator*) 337  
kleine hoefijzernerus (*Rhinolophus hipposideros*) 292, 293  
kleine hoefijzerworm (*Phoronis hippocrepi*) 132  
kleine houtwespen (*Xiphydriidae*) 272  
kleine kattenstaart (*Lythrum hyssopifolia*) 320  
kleine koornaarvis (*Atherina boyeri*) 336  
kleine parelmoervlinder (*Issoria lathonia*) 362  
kleine tritonia (*Tritonia plebeia*) 148  
kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*) 367  
kleine vos (*Aglais urticae*) 251  
kleine wasmot (*Achroia grisella*) 246  
kleine weerschijnvlinder (*Apatura ilia*) 252  
kleine wilgenuil (*Nycteola asiatica*) 254  
kleine wintervlinder (*Operophtera brumata*) 246, 350, 351  
kleine wrattenbijter (*Gampsocleis glabra*) 206  
kleine zee-eik (*Fucus spiralis*) 86  
kleine zilverreiger (*Egretta garzetta*) 300  
kleine zwaan (*Cygnus bewickii*) 326  
kleinoogrog (*Raja microocellata*) 344  
kleipissebed (*Trachelipus rathkii*) 191  
kierenmot (*Tineola biselliella*) 247  
kleverige poelblad (*Myxas glutinosa*) 149  
klimmende winde (*Ipomoea sphenophylla*) 357  
klimopfamilie (*Araliaceae*) 75  
klipdassen (*Hyracoidea*) 51, 52  
klokjes (*Campanula*) 322  
klokjesfamilie (*Campanulaceae*) 75  
klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) 327, 376  
klopkevers (*Anobiidae*) 228, 229  
kluten (*Recurvirostridae*) 298  
knaagdieren (*Rodentia*) 51, 124, 291, 294  
Knautia arvensis (beemdkroon) 353  
knautiabij (*Andrena hattorfiana*) 353, 354  
knautiawespbij (*Nomada armata*) 279  
Knemidokoptidae 166  
knijten 260  
knikkende distel (*Carduus nutans*) 72  
kniptorren (*Elateridae*) 226, 227, 228, 229  
knobbelzwaan (*Cygnus olor*) 296  
knoflookpad (*Pelobates fuscus*) 290, 323, 373  
knolsteenbreek (*Saxifraga granulata*) 362  
knotshoutkevers (*Bothrioderidae*) 229  
knotssprietbladwespen (*Cimbicidae*) 270, 272  
knotswespen (*Sapygidae*) 271, 272, 273  
knotswier (*Ascophyllum nodosum*) 62, 87  
knotszakpijp (*Styela clava*) 337  
knutten (*Ceratopogonidae*) 258, 260, 262, 309  
koekoek (*Cuculus canorus*) 296, 307  
koekoeken (*Cuculidae*) 298  
koekoeksbijen 269, 278, 307, 328  
koekoekshommels 278, 307  
koekoekswespen 269, 307  
koereiger (*Bubulcus ibis*) 321  
kogelspinnen (*Theridiidae*) 170  
kogelvliegen 261  
kokergaststeekmier (*Myrmica schenckioides*) 278  
kokermotten (*Coleophoridae*) 244, 246, 247  
241-242, 275, 317, 331, 332, 340, 341, 344, 362  
kokerjuffers (*Trichoptera*) 22, 138, 199, 222, 223,  
241-242, 275, 317, 331, 332, 340, 341, 344, 362  
kokerjuffers (*Trichoptera*) 244, 246, 247  
kolgans (*Anser albifrons*) 301, 326  
komkommer (*Cucumis sativus*) 217  
komkommerfamilie (*Cucurbitaceae*) 75  
komkommerwalleetje (*Beroe gracilis*) 113  
konijn (*Oryctolagus cuniculus*) 35, 159, 291, 292, 345  
konijnenlintworm (*Cittotaenia ctenoides*) 169  
konijnenvlo (*Spilopsyllus cuniculi*) 255  
koningsvaren (*Osmunda regalis*) 71  
koningsvarenfamilie (*Osmundaceae*) 74  
koolmees (*Parus major*) 27, 350, 351  
koolmotje (*Plutella xylostella*) 246, 321  
koolvlieg (*Delia radicum*) 233  
koolzaadglanskever (*Meligethes aeneus*) 227  
koperkleurige langsprietmot (*Nemophora cupriacella*) 245, 248  
koraal 181, 355, 356  
koraaljuffer (*Ceriatron tenellum*) 368  
korfmossels (*Corbicula*) 144  
korhoen (*Tetrao tetrix*) 299  
kornoeljefamilie (*Cornaceae*) 75  
korstmossen (*Lichenes*) 19, 22, 50, 59, 64, 102, 103, 106, 108-109, 128, 168, 177, 201, 209, 210, 227, 246, 254, 306, 307, 330, 335, 340, 341, 342, 344, 347, 356, 361, 362, 363  
kortschildkevers (*Staphylinidae*) 24, 225, 226, 227, 229, 233-234, 308  
kortsprieten (*Caelifera*) 205  
kortvleugelmotten (*Chimabachidae*) 244  
kostgangersboleet (*Pseudoboletus parasiticus*) 104, 106  
kraaien (*Corvidae*) 299  
kraaiheide (*Empetrum nigrum*) 35  
kraakbeenvissen (*Chondrichthyes*) 49, 284, 285-286, 316, 356  
kraamwebsspinnen (*Pisauridae*) 170  
kraanvogels (*Gruidae*) 298  
krabben 22, 88, 133, 139, 145, 194, 195, 211, 333, 334  
krabbenscheer (*Stratiotes aloides*) 237  
krabbenzakjes (*Rhizocephala*) 178, 181, 182, 307, 315  
krabspinnen (*Thomisidae*) 170  
Kramerellidae 165  
kramsvogel (*Turdus pilaris*) 300  
kransdiertjes (*Cycliophora*) 49, 120, 129, 303, 305, 312  
kranswieren (*Charales*) 47, 48, 65, 67, 309  
krasser (*Chorthippus parallelus*) 205  
kreeftachtigen 19, 22, 49, 52, 89, 90, 95, 115, 117, 121, 124, 127, 128, 132, 143, 151, 156, 158, 177, 178, 181, 185, 186, 187, 188, 191, 192, 193, 195, 285, 287, 307, 308, 314, 333, 338, 343, 344, 347, 349, 355, 360, 361  
kreeftachtigen & insecten (*Pancrustacea*) 49, 158, 177-178, 314, 316  
kreeften 22, 23, 129, 135, 139, 140, 194, 195, 196, 303, 335, 345  
kreeftenpest (*Aphanomyces astaci*) 82, 196, 348  
krekels (*Gryllidae*) 199, 205, 206, 315, 340, 344  
kriebelmuggen (*Simuliidae*) 257, 260, 262  
krill (*Euphausiacea*) 186, 193-194, 315  
kristalwieren 87  
kroeskarper (*Carassius carassius*) 288  
kroeskopjes (*Nemopogon*) 246  
krokodillen (*Crocodylia*) 293  
kromme pijlinktvis (*Todaropsis eblanae*) 151  
kronkelsteeltje (*Campylopus*) 69, 70, 347, 375  
kroonwespen (*Stephanidae*) 272  
kroos (*Lemna*) 88  
kroosmos (*Ricciocarpos natans*) 320  
kroosvaren (*Azolla*) 59, 227, 238  
kruidmineermotten (*Acrolepiidae*) 244  
kruipele geleimosdiertje (*Cristatella mucedo*) 131  
kruipele moerasscherm (*Apium repens*) 73, 326  
kruipele boterbloem (*Ranunculus repens*) 17  
kruipele moerasweegbree (*Echinodorus repens*) 326  
kruipele vliegen 261  
kruisbek (*Loxia curvirostra*) 300  
kruisbloemenfamilie (*Brassicaceae*) 75  
kruiskruidvedermot (*Platyptilia isodactyla*) 250  
krulhaarkeelkzwam (*Sarcoscypha austriaca*) 105  
Kudoa 117, 118  
kuifeend (*Aythya fuligula*) 300  
kuifleeuwerik (*Galerida cristata*) 299  
kurkboom (*Phellodendron*) 322  
kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*) 69  
kussenvormige jeneverbesroest (*Gymnosporangium remelloides*) 104  
kustvleekoog (*Eristalinus aeneus*) 321, 338  
kwallen (*Scyphozoa*) 113, 114, 116-117, 312, 333, 335, 337  
kwastmotten (*Agonoxenidae*) 244  
kweldergifogdaas (*Atylotus latistriatus*) 338  
kwelderspringer 17  
kwikstaarten 298  
Laatste Gemeenschappelijke Voorouder (LGV) 41, 57  
Labia minor 210  
Labidostommatidae 163  
Labidostommatides 163  
Labidostommatoida 163

- Labidura riparia 210  
 Labyrinthula zosteræ 81  
 Labyrinthulomycota (slijmnetten) 80, 81, 308  
 Lacerta agilis (zandhagedis) 294, 295, 328, 351  
 lachstern (Gelochelidon nilotica) 321  
 Lacuna vineta (scheefhoren) 146  
 Laelapidae 163  
 Laemobothrion 211  
 Laemophloeidae (dwergschorskevers) 229  
 Lagenidiales 82  
 Lagenorhynchus acutus (witflankdolfijn) 292  
 Lagenorhynchus albirostris (witsnuitdolfijn) 292  
 Lagere Empidoidea 260  
 Lagere Heterobranchia 147  
 Lagere Muscomorpha 260  
 Lagere Platypezoidea 260  
 Lagomorpha (haasachtigen) 51  
 Lamiaceae (lipbloemenfamilie) 75, 250  
 Lamiales 75, 76  
 Laminaria saccharina (suikerwier) 87  
 Laminariales (kelps) 85, 86  
 Laminosioptidae 166  
 lampenkapje (Aequorea vitrina) 115  
 Lampetra fluviatilis (rivierprik) 285  
 Lampetra planeri (beekprik) 285, 362  
 Lamproderma 99  
 Lamprops fasciata 193  
 Lampyridae (glimwormen) 225, 226, 228, 229  
 lancetvisje (Branchiostoma lanceolata) 13, 283, 284  
 lancetvisjes (Cephalochordata) 49, 280, 282, **283-284**, 316  
 landkaartmossen (Rhizocarpon) 109  
 landkokerjuffer (Enoicyla pusilla) 241  
 landlongslakken (Stylommatophora) 148, 149  
 landmollusken 361, 362  
 landpissebedden 190, 191, 330  
 landplanten (Embryophyta) 46, 47, 48, 62, 63, 65, **68**, 70, 73, 102, 105, 217, 307, 308, 353  
 lange ereprijs (Veronica longifolia) 72  
 langhaarmier (Lasius citrinus) 278  
 langpootmugachtigen (Tipuloidea) 257, 260  
 langpootmuggen (Tipulidae) 257, 260, **263-264**  
 langpootvliegen (Tanypezidae) 258, 260, 261, 262  
 langsprietten (Ensifera) 205  
 langsprietmotten (Adelidae) 244  
 langsteelgraafwespen (Sphecidae) 272, 273  
 langwerpige dwerginktvij (Sepietta oweniana) 151  
 Lanice conchilega (schelpkokerworm) 134, 337  
 Laniidae (klauwieren) 299  
 Lanius collurio (grauwe klauwier) 368  
 Lanius excubitor (klapekster) 299  
 lantaarntje (Ischnura elegans) 26, 203  
 Laomedea angulata 116  
 lapsnuitkevers (Otiiorhynchus) 155, 228, 236, 237, 238, 346  
 Lardoglyphidae 165  
 Laridae (meeuwen) 184, 296, 298  
 Larix 217  
 Larus canus (stormmeeuw) 326  
 Larus canus canus 326  
 Larvacea (mantelvisjes) 282, 283  
 Lasiocampidae (spinners) 245  
 Lasiocampoidea 245  
 Lasiochernes pilosus 172, 173  
 Lasioglossum (groefbijen) 224  
 Lasioglossum 224  
 Lasius citrinus (langhaarmier) 278  
 Lasius emarginatus (muurmier) 278  
 Lasius neglectus (plaagmier) 277  
 Lasius platythorax (humusmieren) 277  
 late eikenmineermot (Ectoedemia quinquella) 248, 249  
 Latriidiidae (schimmelkevers) 226, 227, 229  
 Laurales 76  
 Lauria cylindracea (genaveld tonnetje) 148, 362  
 laurierbladvlo (Trioza alacris) 214  
 Lauxaniidae 258, 260, 262  
 Lauxanioidea 260  
 lavendelhei (Andromeda polifolia) 367, 368  
 Lebertiidae 163  
 Lebertioidae 163  
 Lebia 226, 232  
 Lebia cruxminor 232  
 Lecane decipiens 127  
 Lecanora barkmaniana 109  
 Lecanora chlorotera (witte schotelkorst) 108  
 Lecanora compallens 109  
 Lecanora sinuosa 109  
 lederschildpad (Dermochelys coriacea) 296  
 lederteken (Argasidae) 162  
 Ledra aurita (oorcicade) 219  
 leer mossen (Peltigera) 59  
 leeuweriken (Alaudidae) 298  
 Leiobunum 172, 346  
 Leiodidae (truffelkevers) 227, 228, 229  
 Leishmania 96  
 Lejops vittata 338  
 Lejops vittatus (heenzweefvlieg) 338  
 leliefamilie (Liliaceae) 74  
 Lemna (kroos) 88  
 Lemoniidae (herfstspinners) 245  
 Lentibulariaceae (blaasjeskruidfamilie) 75  
 Lepadomorpha 181  
 Lepas anatifera (gewone eendenmossel) 182  
 lepelmotten (Douglasiidae) 244  
 Lepeophtheirus 185  
 Lepetidae 144  
 Lepidochelys kempii (Kemps zeeschildpad) 296, 337  
 Lepidochitona cinerea (asgrauwe keverslak) 142  
 Lepidochitona cinereus 142  
 Lepidoptera (vlinders) 13, 19, 23, 24, 25, 37, 44, 54, 199, 222, 223, **242-248**, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 303, 305, 309, 317, 321, 322, 343, 344, 350, 351, 353, 354, 373  
 Lepidosauria 293, 317  
 Lepidurus 178, 179, 180  
 Lepidurus apus (humuskieuwpootkreeft) 178, 179, 180  
 Lepinotus patruelis 211  
 Lepisma saccharina (zilvervisje) 202  
 Lepomis gibbosus (zonnebaars) 348  
 Lepraria incana (gewone poederkorst) 109  
 Leptidea reali (verborgen boswitje) 252  
 Leptidea sinapis (boswitje) 252  
 Leptinotarsa decemlineata (coloradokever) 235, 345  
 Leptobryum pyriforme (slankmos) 320  
 Leptocerus interruptus 242  
 Leptochelia dubia 192  
 Leptochiton asellus (gewone pissebedkeverslak) 142  
 Leptodora kindtii 178  
 Leptodoridae 178  
 Leptolida 115  
 Leptostraca **186-187**, 315  
 Lepus europaeus (haas) 17, 123, 291, 321  
 Leucaspis delineatus (vetje) 287  
 Leuckartiara octona 115  
 Leucobryum glaucum (kussentjesmos) 69  
 Leucochloridium paradoxum 123  
 Leucophytia bidentata (witte muizenootje) 149  
 Leucorrhinia (witsnuitlibellen) 26, 203, 204, 322, 324, 325  
 Leucorrhinia caudalis (sierlijke witsnuitlibel) 204  
 Leucorrhinia pectoralis (gevlekte witsnuitlibel) 26, 203  
 Leucorrhinia rubicunda (noordse witsnuitlibel) 324, 325  
 leven (Biota) **57**, 310  
 leverbot (Fasciola hepatica) 123  
 Liacaridae 164  
 libellen (Odonata) 22, 25, 26, 37, 167, 199, 200, **203-205**, 231, 303, 305, 315, 320, 322, 323, 328, 329, 331, 332, 340, 341, 342, 344, 345, 362, 364, 376  
 Libellula quadrimaculata (viervlek) 204  
 Liceales 99  
 Lichenes (korstmossen) 19, 22, 50, 59, 64, 102, 103, 106, **108-109**, 128, 168, 177, 201, 209, 210, 227, 246, 254, 306, 307, 330, 335, 340, 341, 342, 344, 347, 356, 361, 362, 363  
 lichte koekoekshommel (Bombus barbutellus) 279  
 lichtgroene sabelsprinkhaan (Metrioptera bicolor) 206  
 lichtmotten (Pyralidae) 243, 245, 246, 248  
 Licmophora flabellata 89  
 Licneremaeidae 165  
 Licneremaeoidea 165  
 Licnodamaeidae 164  
 lidactussen 356  
 lidrus (Equisetum palustre) 17  
 Liebstadia humerata 169  
 Liebstadia similis 169  
 liesgras (Glyceria maxima) 237  
 lieveheersbeestjes (Coccinellidae) 226, 227, 229, 308, 345  
 Ligia oceanica (havenpissebed) 191  
 lijkenvlieg (Cynomya mortuorum) 268  
 lijmspuiters (Scytotidae) 170  
 lijsters (Turdidae) 298  
 Liliaceae (leliefamilie) 74  
 Liliales 74, 76

- Limacia clavigera 148  
 Limacidae (aardslakken) 148  
 Limacodidae (slakrupsen) 243, 244  
 Limenitis populi (grote ijsvogelvlinder) 252  
 Limifossoridae 141  
 Limnadia lenticularis 178, 180  
 Limnadiidae 178  
 Limnesia undulatoidea 167  
 Limnesiidae 163  
 Limnichidae (dwergpilkevers) 228, 229  
 Limnocharidae 163  
 Limnomysis benedeni 189  
 Limnozetes 169  
 Limnozetidae 165  
 Limoniidae (steltmuggen) 258, 259, 260, 261  
 Limosa limosa (grutto) 299, 343  
 Linaceae (vlasfamilie) 75  
 lindemineermot (Stigmella tiliae) 247  
 Linepithema humile (Argentijnse mier) 277, 321  
 Lineus longissimus 132, 133, 304  
 Linguatula serrata 184  
 lintwormen (Cestoda) 51, 120, 121, **123-124**, 137, 169, 307, 308, 312  
 Linyphiidae (hangmatspinnen) 170, 171  
 Liocarcinus (zwemkrabben) 195  
 Liocoris tripustulatus 222  
 lionfish (Pterois volitans) 358  
 Liorhyssus hyalinus 321  
 Liothrips vaneeckei 213  
 Liparis loeselii (groenknolorchis) 73  
 lipbloemenfamilie (Lamiaceae) 75, 250  
 Liposcelis 211  
 Lissoddefamilie 74  
 Lissamphibia (amfibieën) 22, 23, 25, 49, 117, 125, 139, 284, 287, **288-290**, 294, 307, 316, 322, 328, 329, 332, 340, 341, 344, 356, 360, 361, 362, 376  
 lissenfamilie (Iridaceae) 74  
 Lissotriton vulgaris 289  
 Listeriophoridae 161, 166  
 Lithobius forficatus (gewone steenloper) 173  
 Lithoglyphus 138  
 Lithophane leautieri (coniferenuil) 254  
 Littorinimorpha 146  
 Livia junci (russenbladvlo) 214  
 Livia juncorum 214  
 Lobelia dortmanna (waterlobelia) 377  
 Lobosea (amoeben) 48, 98, **100-101**, 310  
 Locusta migratoria (Europese treksprinkhaan) 206  
 Loligo 151  
 Loligo forbesii (noordse pijlinktvis) 151  
 Loligo subulata 151  
 Loligo vulgaris (gewone pijlinktvis) 151  
 Lonchaeidae 260, 262  
 Lonchopteridae 260, 262  
 Lonchopteroidea 260  
 longvissen (Dipnoi) 284, 316  
 loopkevers (Carabidae) 22, 23, 29, 30, 225, 226, 229, **231-232**, 308, 323, 330, 336, 341  
 loopmijten (Tarsonemidae) 161, 164  
 Lophocolea semiteres (gaaf kantmos) 69  
 Lophophorata 120, 280  
 Lophotrochozoa 49, 51, 119, **120**, 312  
 Loricera pilicornis 231  
 Loricifera 152, 312  
 Lotiidae 144  
 Lotus (rolklaver) 34  
 Lotus corniculatus 34  
 Loxia curvirostra (kruisbek) 300  
 Lucanidae (vliegende herten) 227, 229  
 Lucanus cervus (vliegend hert) 227  
 Lucilia 268  
 Lucilia caesar (keizervlieg) 268  
 Lucilia pilosiventris 268  
 Lucilia sericata (schapenbromvlieg) 268  
 luiaarden 51  
 luisvliegen (Hippoboscidae) 257, 258, 261, 263  
 luizen (Phthiraptera) 199, 200, 210, **211-212**, 216, 308, 317, 345  
 Lumbriculida (bloedwormen) 137  
 Lumbricus rubellus 36  
 Lunularia cruciata (halvemaantjesmos) 69, 320  
 Luronium natans (drijvende waterweegbree) 73  
 Luscinia megarhynchos (nachttegaal) 359, 360  
 Lutra lutra (otter) 212, 290, 292, 293, 362  
 Lutridia exilis (otterluis) 212  
 Lycaena dispar (grote vuurvlinder) 37, 246, 247, 252, 325, 326  
 Lycaena dispar batava 37, 246, 247, 252, 325, 326  
 Lycaena hippothoe (rode vuurvlinder) 252  
 Lycaenidae (blauwtjes) 242, 245, 246, 251  
 Lycidae (netschildkevers) 228, 229  
 Lycogala 99  
 Lycogala epidendrum 99  
 Lycopodiaceae (wolfsklauwfamilie) 74  
 Lycopodiales 74  
 Lycopodiella inundata (moeraswolfsklauw) 71, 368, 374  
 Lycopsida (biesvarens) 68, 70, 73, 74, 309  
 Lycosidae 170  
 Lyctocoris campestris 321  
 Lygaeidae (bodewantsen) 221  
 Lygocoris pabulinus 222  
 Lymantria dispar (plakker) 254  
 Lymantriidae 44, 253  
 Lymantriinae (donsvlinders) 44, 242, 245, 253, 254  
 Lymexyliidae (werfkevers) 227, 228, 229  
 Lymexyloidea 229  
 Lymnaea stagnalis (gewone poelslak) 149  
 Lymnaeidae (poelslakken) 149  
 lynxspinnen (Oxyopidae) 170  
 Lyonetiidae (sneeuwmotten) 244  
 Lythraceae (kattenstaartfamilie) 75  
 Lythrum hyssopifolia (kleine kattenstaart) 320  
 Lytta vesicatoria (spaanse vlieg) 227  
 maagbremsen 261  
 maagdenpalmfamilie (Apocynaceae) 75  
 maaghorzels 261  
 maanvissen (Molidae) 182  
 maarts viooltje (Viola odorata) 71  
 maartse vliegen 260  
 Macdunnoughia confusa (getekende gamma-uil) 253  
 Machuelidae 165  
 Macracanthorhynchus hirudinaceus 128  
 Macrocheira kaempferi (Japanse reuzenkrab) 194  
 Macrocheles muscadomesticae 160  
 Macrochelidae 160, 161, 163  
 Macrocystis 80  
 Macrolepidoptera 245, 248  
 Macrolepiota procera (grote parasolzwam) 104  
 Macrolophus melanotoma 222  
 Macronyssidae 163  
 Macropodia rostrata (gewone hooiwagenkrab) 194  
 Macropsis brabantia 220  
 Macropsis gravesteini 220  
 Macrosclidea (olifantspitsmuizen) 51, 52  
 Macrosiphoniella tanacetaria 216  
 Macrothricidae 178  
 Macrothrix laticornis 179  
 macroturbellariën 121  
 Magdalis 237  
 Magelona 134  
 Magnolia (beverboom) 322  
 Magnoliales 76  
 Malacobdella grossa 133  
 Malaconothridae 164  
 Malaconothrus gracilis 169  
 Malaconothrus processus 169  
 Malaconothrus punctulatus 169  
 Malacosporea 117  
 Malacostraca (echte kreeftachtigen) 49, 177, 178, **186**, 189, 190, 194, 314  
 malariumuggen 185, 260  
 Malawimonas 96, 310  
 Malayaxenos trapezonoti 224  
 Mallophaga (bijtende luizen) 211, 212  
 Malpighiales 74, 76  
 malrove (Marrubium vulgare) 250  
 malrovevedermot (Wheeleria spilodactyla) 250  
 Malrubium vulgare 250  
 Malus sylvestris (appel) 214  
 Malva moschata (muskuskaasjeskruid) 72  
 Malvaceae (kaasjeskruidfamilie) 75  
 Malvales 75, 76  
 malviden 76  
 Mammalia (zoogdieren) 12, 14, 27, 28, 44, 49, 51, 52, 90, 93, 98, 100, 103, 117, 124, 138, 139, 161, 162, 183, 211, 212, 233, 246, 255, 284, 286, **290-293**, 296, 303, 304, 305, 308, 309, 316, 321, 322, 325, 326, 328, 330, 335, 340, 341, 344, 345, 354, 356, 360, 361, 362  
 manteldieren (Tunicata) 49, 148, 280, **282-283**, 335  
 mantelvisjes (Larvacea) 282, 283  
 Mantodea 200, 317  
 Mantophasmatodea (hiellopers) 200  
 Marchantiophyta 68

- Marchantia polymorpha (parapluitjesmos) 69, 320  
 Marchantiophyta 68, 69, 308, 320, 356  
 Marchantiophyta, Anthocerotophyta, Bryophyta (mossen) 19, 22, 28, 37, 63, 65, 66, **68-70**, 69, 100, 128, 135, 155, 166, 177, 201, 205, 235, 246, 256, 308, 320, 325, 326, 329, 330, 340, 342, 344, 347, 353, 356, 361, 362  
 Marenzelleria viridis (groenworm) 134, 135  
 maretak (Viscum album) 73  
 Margarodidae 218  
 marmergondel (Proterorhinus semilunaris) 287, 288  
 Marrubium vulgare (malrove) 250  
 Marsilea quadrifolia (klaverbladvaren) 73  
 Marsileaceae (pilvarenfamilie) 74  
 Marsupialia (buideldieren) 51  
 marterachtigen (Mustelidae) 291  
 Martes martes (boommarter) 306, 368  
 Marthamea selysii 209  
 maskerbloemfamilie (Phrygmaceae) 75  
 Meconema meridionale (zuidelijke boomsprinkhaan) 206  
 Mecoptera (schorpioenvliegen & sneeuw-springers) 42, 199, 222, 223, **256**, 317  
 Mecopteroidea 222  
 medicinale bloedzuiger (Hirudo medicinalis) 138, 139  
 Medusozoa 114  
 meelmijt (Acarus siro) 161  
 meerval (Silurus glanis) 287  
 meervleermuis (Myotis dasycneme) 292, 326  
 meeuwen (Laridae) 184, 296, 298  
 Megalopodidae (halstandhaantjes) 229, 234  
 Megaloptera (elzenvliegen) 199, 222, 223, **238**, 317, 320  
 Megalothorax minus 320  
 Megamerinidae (boomschorsvliegen) 260, 261, 262  
 Meganola togalutalis (zwartlijnvisstaartje) 254  
 Meganyctiphanus norvegica 194  
 Megaptera novaengliae (bultruggen) 338  
 Megaspilidae 272  
 Melanargia galathea (dambordje) 252  
 Melandryidae (zwamspartelkevers) 229  
 Melanoides tuberculata (slank knobbelhorentje) 147  
 Melanthiaceae (eenbesfamilie) 74  
 Melarhapha neritoides (kleine alikruik) 147  
 Meles meles (das) 226, 255, 306, 373  
 melganzevoet (Chenopodium album) 320  
 Meligethes aeneus (koolzaadglanskever) 227  
 Melitaea athalia (bosparelmoervlinder) 354  
 Melitaea cinxia (veldparelmoervlinder) 353  
 Melitaea diamina (woudparelmoervlinder) 252  
 melkwitte platworm (Dendrocoelum lacteum) 121  
 Meloidae (oliekevers) 225, 227, 229  
 Meloidogyne (wortelknobbelnematoden) 155  
 Meloidogyne chitwoodi 155  
 Meloidogyne fallax 155  
 Meloidogyne hapla 155  
 Meloidogyne minor 155  
 Melyridae (bloemweeschilden) 228, 229  
 meniscusmuggen (Dixidae) 260, 262  
 mens (Homo sapiens) 13, 14, 15, 17, 18, 39, 52, 53, 54, 69, 73, 90, 92, 93, 97, 98, 101, 102, 116, 123, 124, 128, 130, 135, 139, 147, 149, 150, 151, 153, 155, 161, 162, 172, 174, 184, 195, 207, 208, 211, 212, 218, 219, 230, 233, 237, 238, 252, 255, 260, 271, 278, 287, 292, 307  
 mensenvlo (Pulex irritans) 255  
 Menyanthaceae (watergentiaanfamilie) 75  
 Mercuria confusa (getijdeslak) 147  
 mercurwaterjuffer (Coenagrion mercuriale) 203, 204  
 merel (Turdus merula) 27, 53  
 Merlangius merlangus (wijting) 287  
 Mermithida 153  
 Merodon equestris 266  
 Meropidae (bijeneters) 298, 306  
 Merops apiaster (bijeneter) 306  
 Merulempista wolschrijni 246  
 Mesaphorura macrochaeta 320  
 Mesitornithidae 297  
 Mesogona oxalina (hoeklijnuil) 254  
 Mesomycetozoa 102  
 Mesoplophora 168  
 Mesoplophoridae 161  
 Mesostigmata (roofmijten) 159, 160, 161, 162, 308  
 Mesostomum 121  
 Mesotaeniaceae 65, 66  
 Mesozoa (middendiertjes) 49, III, **118**, 303, 312  
 Mespilus germanica (mispel) 345  
 messingbandmineermot (Stigmella aeneofasciella) 249  
 mesttorren (Geotrupidae) 225, 229  
 mestvliegen (Sphaeroceridae) 260, 261, 262  
 Metabelba lanceolata 169  
 Metastrongylus confusus 155  
 Metazoa 98, III  
 Metoecus 226  
 Metopeurum fuscoviride 216  
 Metridium senile (zeeanjelier) 114  
 Metrioppiidae 165  
 Metrioptera bicolor (lichtgroene sabelsprinkhaan) 206  
 Mexican creeper (Antigonon leptopus) 358  
 mezen (Paridae) 299  
 Micrasterias americana 66  
 Micrasterias fimbriata 66  
 Micreremidae 165  
 Microcoryphia 200  
 Microcystis 59  
 Microcystis aeruginosa 59  
 Microdon 266  
 Microdon myrmicae (moerasknikspriet) 266  
 Micrognathozoa 120, 126, 312  
 microlepidoptera 247, 351  
 Micropeplinae 233, 234  
 Micropezidae (spillebeenvliegen) 260, 261, 262  
 Microphoridae 260, 262  
 Micropterigidae (oermotten) 244, 245  
 Micropterigoidea 244  
 Microsphaera alphitoides 105  
 Microsporidia 50, 102  
 Microturbellaria 122  
 microturbellariën 121, 122  
 Microtus agrestis (aardmuis) 328  
 Microtus arvalis (veldmuis) 328  
 Microtus oeconomus (noordse woelmuis) 292, 325, 326, 328, 373  
 Microtus oeconomus arenicola 292, 325, 326  
 Microzetidae 164  
 middelste bonte specht (Dendrocopos medius) 323  
 middendiertjes (Mesozoa) 49, III, **118**, 303, 312  
 Mideidae 163  
 Mideopsidae 164  
 mieren (Formicidae) 19, 22, 23, 27, 216, 226, 251, 266, 269, 272, **276-278**, 303, 321, 323, 330  
 miereneters 51  
 mierenleeuw (Myrmeleon formicarius) 241  
 mierenleeuwen (Myrmeleontidae) 239, 241  
 mierenpissebed (Platyarthus hoffmannseggi) 191  
 mierenzakkevers (Clytra) 235  
 mierkevers (Cleridae) 226, 228, 229  
 mierwespen (Mutillidae) 271, 272, 273  
 mijnspinnen (Atypidae) 169, 170  
 mijnworm (Ancylostoma) 154  
 mijten (Acari) 22, 29, 35, **159-166**, 167, 168, 198, 199, 212, 239, 240, 305, 306, 307, 315  
 Milacidae (kielnaaktslakken) 148  
 Milichiidae 21, 261, 262  
 miljoenpootvliegen (Phaeomyiidae) 260, 261, 262  
 miljoenpoten (Diplopoda) 18, 22, 35, 36, 54, 173, **174-175**, 314, 320, 328, 329, 330, 331, 344, 346  
 Milnesium tardigradum 157  
 Mimetidae (spinneneters) 170  
 Mimidae (spotlijsters) 298  
 Minchinia armoricana 95  
 mineervliegen (Agromyzidae) 258, 259, 260, 261, 262  
 mineervlinders (Gracillariidae) 243, 244, 245, 246, 247  
 Ministeria 102  
 Ministeria vibrans 102  
 Miridae (weekwantsen) 221  
 Misgurnus fossilis (grote modderkruiper) 288  
 mispel (Mespilus germanica) 345  
 Mixonomatides 164  
 Mnemiopsis leidyi (Amerikaanse langlobrikkwal) 113, 348, 349  
 Mniophila muscorum 235  
 modderkreeftjes 195  
 moeflon (Ovis ammon) 292, 293  
 moeflons 293  
 moerasandijvie (Tephrosieris palustris) 30  
 moerasknikspriet (Microdon myrmicae) 266  
 moerasparelmoervlinder (Euphydryas aurinia) 252  
 moeraslak (Viviparus acerosus) 147  
 moeraspirea (Filipendula ulmaria) 249  
 moerasvarenfamilie (Thelypteridaceae) 74  
 moerasweeschilden (Scirtidae) 225, 228, 229  
 moeraswolfsklauw (Lycopodiella inundata) 71, 368, 374

- moerbeifamilie (Moraceae) 75  
mol (Talpa europaea) 116, 121, 126, 127, 133, 134, 136, 140, 156, 202, 203, 238, 255, 273, 333  
Molannodes tinctus 242  
Molidae (maanvissen) 182  
Molinia caerulea (pijpenstrootje) 341  
mollen (Talpidae) 30, 226, 322  
mollenvlo (Hystrichopsylla talpae) 255  
Mollerella calcarella 265  
Mollusca (weekdieren) 12, 22, 49, 51, 101, 111, 120, 122, 132, 133, **140**, 142, 143, 144, 145, 147, 150, 151, 285, 305, 306, 308, 312, 323, 330, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 340, 343, 344, 355, 360  
molkogeltjes (Corylophidae) 229  
molmuis (Arvicola scherman) 292  
Mompidae (wilgenroosjesmotten) 244, 248  
monarchvlinder (Danaus plexippus) 321  
Monera 45  
Monhysterida 153  
Monieza 124  
Monochamus 155  
monocotylen 76  
Monogenea 120, 121, **125**, 312  
Monogononta 127, 128  
Monogynaspida 162  
Monomorium pharaonis (faraomier) 321  
Mononchida 153  
Monoplacophora 140, 312  
Monostroma grevillei 64  
Monotomidae (kerkhofkevers) 226, 229  
Monotremata (cloacadiëren) 51  
Monstrilloida 184  
Montacuta (zeeklitschelpjes) 143  
mopsvleermuis (Barbastella barbastellus) 292, 293  
Moraceae (moerbeifamilie) 75  
Morchella (morieljes) 102, 105  
Morchella semilibera (kapjesmorielje) 105  
Mordellidae (spartelkevers) 227, 228, 229  
Mordellistena ferruginipes 228  
Mordellistena hollandica 228  
Mordellistena nanuloides 228  
morieljes (Morchella) 102, 105  
Moritzoppia neerlandica 169  
mosdiertjes (Ectoprocta) 22, 49, 117, 120, **130-131**, 142, 148, 265, 280, 305, 312, 335, 355  
moshommel (Bombus muscorum) 353  
moslopertjes (Hebrididae) 221  
mosmijten (Oribatida) 159, 160, 161, 162, 164, **168-169**  
mossel (Mytilus edulis) 131, 143, 145, 147, 148, 280, 286, 348  
mosselkreeftjes (Ostracoda) 49, 177, 178, **185-186**, 189, 314  
mosselslurper (Odostomia scalaris) 147  
mossen (Marchantiophyta, Anthocerotophyta, Bryophyta) 19, 22, 28, 37, 63, 65, 66, **68-70**, 69, 100, 128, 135, 155, 166, 177, 201, 205, 235, 246, 256, 308, 320, 325, 326, 329, 330, 342, 340, 344, 347, 353, 356, 361, 362  
Motacillidae 298  
motmuggen (Psychodidae) 260, 262  
Mougeotia 65, 66  
Mucormycotina 102  
muggen (Nematocera) 17, 19, 22, 116, 155, 222, 223, 257, 260, 263, 264, 265, 305, 317, 353  
muggen & vliegen (Diptera) 13, 167, 199, 222, 223, **257-263**, 317, 353  
mugvliegen 261  
muiltje (Crepidula fornicata) 147  
muizenootjes (Ovatella) 149  
mul (Mullus surmuletus) 287  
Mullus surmuletus (mul) 287  
Muricidae (purperslakken) 147  
Mus domesticus (huismuis) 321  
Musca domestica (huisvlieg) 321, 322  
Muscardinus avellanarius (hazelmuis) 292  
Muscicapidae (vliegenvangers) 298  
Muscidae (echte vliegen) 258, 261, 263, 321  
Muscina stabulans 321  
Muscoidea 261  
Muscomorpha 260  
muskuskaasjeskruid (Malva moschata) 72  
muskuskruifamilie (Adoxaceae) 75  
muskusrat (Ondatra zibethicus) 290, 292, 347  
Musophagiformes 297  
mussen (Passeridae) 299  
Mustela furo (fret) 292  
Mustela putorius (bunzing) 17  
Mustelidae (marterachtigen) 291  
Mustelus asterias (gevekte gladde haai) 286  
Mutillidae (mierwespen) 271, 272, 273  
Mutilloidea 272  
muurhagedis (Podarcis muralis) 294, 295, 323, 325, 362  
muurmier (Lasius emarginatus) 278  
Mya arenaria (strandgaper) 144  
Mycena seynii (zeedenmycena) 104, 105  
Mycetobiidae 260, 262  
Mycetophagidae (boomzwamkevers) 226, 229  
Mycetophilidae (paddenstoelmuggen) 259, 260, 261  
Mycobatidae 165  
Mycterotherrips annulicornis 213  
Mycterotherrips salicis 213  
Mygalomorphae (vogelspinnen) 169  
Mymaridae 272  
Myobiidae 164  
Myobioidea 164  
Myocastor coypus (beverrat) 290, 292  
Myocoptidae 161, 166  
Myotis bechsteini (Bechstein's vleermuis) 292  
Myotis brandti (Brandts vleermuis) 292  
Myotis dasycneme (meervleermuis) 292, 326  
Myotis emarginatus (ingekorven vleermuis) 292  
Myotis myotis (vale vleermuis) 292  
Myriapoda (veelpotigen) 49, 52, 158, **173**, 174, 176, 304, 314  
Myricaceae (gagelfamilie) 75  
Myrmeleon formicarius (mierrenleeuw) 241  
Myrmeleontidae (mierrenleeuwen) 239, 241  
Myrmica (steekmieren) 251, 278  
Myrmica schenckioides (kokergaststeekmier) 278  
Myrmosidae (zwarte mierwespen) 271, 272  
Myrtales 75, 76  
Mysida (aasgarnalen) 186, **188-189**, 193, 315, 335, 338, 347  
Mystacarida 177, 178, 315  
Mythicomyiidae 260, 262  
Mytilopsis cochleata 144  
Mytilus edulis (mossel) 131, 143, 145, 147, 148, 280, 286, 348  
Myxas glutinosa (kleverige poelslak) 149  
Myxidium 117, 118  
Myxiniformes (slijmprikken) 284, 285  
Myxobolus cerebralis 117  
Myxogastria 98, 99  
Myxomycota (echte slijmzwammen) 98, 99, 100  
Myxophaga 229  
Myxozoa 49, 111, **117-118**, 304, 305, 312  
Myzus persicae (groene perzikluis) 216  
naaktzadigen (Gymnospermae) 70, 74, 309  
naaldkreeftjes (Tanaidacea) 186, **192**, 315  
Nabidae (sikkelwantsen) 221  
Nacellidae 144  
nachttegaal (Luscinia megarhynchos) 359, 360  
nachtkaardespinnen (Amaurobiidae) 170  
nachtpauwogen (Saturniidae) 243, 245  
nachtschadefamilie (Solanaceae) 75, 155  
nachtvlinders 22, 245, 254, 330, 354  
nachtzwaluw (Caprimulgus europaeus) 254  
nachtzwaluwen (Caprimulgidae) 298  
Nacobbus aberrans (valse wortelknobbel-nematode) 154  
Nanhermanniidae 164  
Nanorchestidae 164  
napjesdragersfamilie (Fagaceae) 75, 248  
narcismijt (Stenotarsonemus laticeps) 161  
Nartheciaceae (beenbreekfamilie) 74  
Nathusius' dwergvleermuis (Pipistrellus nathusii) 292  
Natrix natrix 294, 376  
Natrix natrix helvetica (ringslang) 294  
Naucoridae (platte zwemwantsen) 221  
Nautilus 13  
nauwe korfslak (Vertigo angustior) 149  
Navicula vandamii var. mertensiae 88  
Neanthes fucata (heremietworm) 134  
Neanura muscorum 320  
Nebalia 128, 186, 187  
Nebalia bipes 186, 187  
Nebela 101  
Nehalennia speciosa (dwergjuffer) 204  
Nelima doriae 172  
Nelima sempronii 172  
Nemapogon (kroeskopjes) 246  
Nemastoma bimaculatum 172  
Nematocera (muggen) 17, 19, 22, 116, 155, 222, 223, 257, 260, 263, 264, 265, 305, 317, 353  
Nematoda (nematoden) 49, 111, 152, **153-156**, 305, 312

- nematoden (Nematoda) 49, 111, 152, **153-156**, 305, 312
- Nematodirus europaeus 155
- Nematoida 152
- Nematomorpha (paardenhaarwormen) 49, 152, **156**, 305, 312
- Nemertea (snoerwormen) 49, 120, 132, 133, 305, 312, 335
- Nemertodermatida 118, 119
- Nemestrinoidea 260
- Nemonychidae (bastaardsnuitkevers) 229, 236, 237
- Nemophora cupriacella (koperkleurige langsprietmot) 245, 248
- Nemophora minimella (blauwe knooplangsprietmot) 248
- Nemoura avicularis 362
- Nemoura cinerea 209
- Nemoura marginata 208
- Neoaves 297
- Neobisium 172, 173
- Neobisium muscorum 172
- Neobisium simoni simoni 173
- Neodermata 121
- Neogastropoda 146
- Neognathae 297
- Neogobius fluviatilis (Pontische stroomgrondel) 287, 288
- Neogobius kessleri (Kesslers grondel) 287, 288
- Neogobius melanostomus (zwartbekgrondel) 287, 288
- Neohydatothrips gracilicornis 213
- Neolepidoptera 244
- Neoliodidae 164
- Neomys fodiens (waterspitsmuis) 290, 291
- Neomysis integer 188, 189
- Neoptera 200
- Neotoxoptera formosana 217
- Neotrombicula autumnalis (oogstmijt) 161
- Neovison vison (Amerikaanse nerts) 290, 293
- Neozephyrus quercus (eikenpage) 251
- Nephasoma minutum 136, 137
- Nephrops norvegicus (Noorse kreeft) 129
- Nephrotoma 263, 264
- Nephrotoma croceiventris lindneri 264
- Nephrotoma lamellata 264
- Nephtys (zandzagers) 134
- Nepidae (waterschorpioenen) 221
- Nepticulidae (dwergmineermotten) 242, 244, 245, 246, 247, **248-249**
- Nepticuloidea 244
- Nereididae (zeeduizendpoten) 134
- Nereis 134, 337
- Nereis diversicolor (veelkleurige zeeduizendpoot) 135, 337
- nerieten (Neritimorpha) 144, **146-147**
- Nerioidea 260
- Neritimorpha (nerieten) 144, **146-147**
- neteldieren 114
- netschildkevers (Lycidae) 228, 229
- netvleugeligen (Neuroptera) 199, 222, 223, **239-241**, 317
- Netta rufina 67
- netvleugeligen 239, 317
- netwantsen (Tingidae) 221
- Neuroptera (netvleugeligen) 199, 222, 223, **239-241**, 317
- Neuropteroidea 222
- Nicrophorus 225
- Niditinea piercella 246
- Niditinea striolella (smalle vogelnestmot) 246
- niervarenfamilie (Dryopteridaceae) 74
- nieuwe slakken (Caenogastropoda) 144, **146-147**
- Nieuw-Zeelandse tarwewants (Nysius huttoni) 222, 346
- nijlgans (Alopochen aegyptiaca) 296, 346
- nijlpaarden (Hippopotamidae) 52
- Nitella hyalina 67
- Nitella translucens 67
- Nitidulidae (glanskevers) 226, 229
- Noctiluca scintillans (zeevonk) 91, 92, 304
- Noctiluciphyceae 91
- Noctua fimbriata (breedbandhuismoeder) 253
- Noctuidae (uilen, beer-en donsvlinders) 44, 242, 243, 245, 247, **253-254**
- Noctuidae 254
- Noctuinae 254
- Noctuoidea 245
- Nola holsatica (bremvisstaartje) 254
- Nolidae (visstaartjes) 253
- Nolinae 243, 254
- Nomada armata (knautiawespbij) 279
- Nomada batava 279
- noordkromp (Arctica islandica) 143, 305, 344
- noordse glazenmaker (Aeshna subarctica) 325
- noordse pijlinktvis (Loligo forbesii) 151
- noordse stern (Sterna paradisaea) 321
- noordse witsnuitlibel (Leucorrhinia rubicunda) 324, 325
- noordse woelmuis (Microtus oeconomus) 292, 325, 326, 328, 373
- Noordzeekrab (Cancer pagurus) 195
- Noorse kreeft (Nephrops norvegicus) 129
- Nosodendridae (boomsapkevers) 228, 229
- Nosopsyllus fasciatus (rattenvlo) 255
- Nostoc 59
- Nostocales 58, 59
- Noteridae (diksprietwaterkevers) 226, 228, 229
- Nothodelphax distincta 220
- Nothridae 164
- Nothrina 164, 168
- Notiophilus 231
- Notodontidae 44, 243, 245, 253
- Notodontinae (tandspinners) 44, 253
- Notoptera 200, 317
- Nucella lapillus (purperslak) 146, 344, 345
- Nuclearia 101
- Nucleariidae 101
- Nudibranchia (zeenaaktslakken) 131, 148, 350
- Numenius arquata (wulp) 326
- Numenius arquata arquata 326
- Nuphar lutea (gele plomp) 64, 217
- Nyctalus leisleri (bosvleermuis) 292
- Nycteola asiatica (kleine wilgenuil) 254
- Nycteribiidae (vleermuisluisvliegen) 257, 258, 261, 263
- Nyctiphanes couchi 193, 194
- Nymphaea (waterlelie) 64, 72, 217
- Nymphaea alba (witte waterlelie) 72
- Nymphaeaceae (waterleliefamilie) 74
- Nymphaeales 74, 76
- Nymphalidae 245, 251
- Nymphalis antiopa (rouwmantel) 252
- Nysius huttoni (Nieuw-Zeelandse tarwewants) 222, 346
- Obtectomera 245
- Ocinebrellus inornata 147
- Octopus 151
- Octopus vulgaris (gewone achtarm) 151
- Odacantha melanura 232
- Oдиниidae 261, 262
- Odonata (libellen) 22, 25, 26, 37, 167, 199, 200, **203-205**, 231, 303, 305, 315, 320, 322, 323, 328, 329, 331, 332, 340, 341, 342, 344, 345, 362, 364, 376
- Odontothrips ignobilis 213
- Odostomia scalaris (mosselslurper) 147
- Oecanthus pellucens (boomkrekkel) 206
- Oecetis tripunctata 242
- Oecophoridae (sikkelmotten) 243, 244, 246, 248
- Oedemeridae (schijnboktorren) 229
- Oedipoda caerulea (blauwvleugelsprinkhaan) 205
- Oedogoniales 63, 64
- Oedogonium 64
- oehoe (Bubo bubo) 300
- Oemopteryx loewii 209
- oermotten (Micropterigidae) 244, 245
- oerslakken (Vetigastropoda) 144, **145**
- oesterzwam (Pleurotus ostreatus) 106
- Oestridae (horzels) 259, 261, 263, 320
- Oestroidea 261
- oevergraafkevers (Heteroceridae) 228, 229
- oeverkogeltjes (Sphaeriusidae) 228, 229
- oevervliegen (Ephydriidae) 261, 263
- oeverwantsen (Saldidae) 221
- ogentroost (Euphrasia) 73
- okkernootfamilie (Juglandaceae) 75
- Oleaceae (olijffamilie) 75
- oliekevers (Meloidae) 225, 227, 229
- olifanten 52
- olifantspitsmuizen (Macroscelidea) 51, 52
- olifantstandjes 150
- Oligochaeta (oligochaeten) 133, 135, **137-138**, 265, 312
- oligochaeten (Oligochaeta) 133, 135, **137-138**, 265, 312
- Oligochoerus limnophilus 119
- Oligostomis reticulata 242
- Oligostraca 177
- olijffamilie (Oleaceae) 75
- olijfwilg (Elaeagnus) 214

- Olpidium* 102  
*Omaliniinae* 233, 234  
*Omalisidae* (kasteelkevers) 228, 229  
*Omisus caledonicus* 265  
*Omphiscola glabra* (slanke poelslak) 149  
*Onagraceae* (teunisbloemfamilie) 75  
*Onchidella celtica* 149  
*Ondatra zibethicus* (muskusrat) 290, 292, 347  
 ondergrondse woelmuis (*Pitymys subterraneus*) 292  
 onevenhoevigen (*Perissodactyla*) 51  
*Onocleaceae* (bolletjesvarenfamilie) 74  
*Onthophagus* 225  
*Onychophora* 12, 152, 312  
*Onychoteuthis banksii* (gehaakte pijlinktvis) 151  
*Onygena corvina* (vogelveerzwam) 104  
 oogklepmotten (*Opostegidae*) 244  
 oogkopvliegen (*Pipunculidae*) 259, 260, 261, 262  
 ooglapmotten (*Bucculatricidae*) 244  
 oogstmijt (*Neotrombicula autumnalis*) 161  
 oogwieren (*Euglenophyceae*) 46, 48, 50, 96, 97, 311  
 ooievaar (*Ciconia ciconia*) 300  
 ooievaars (*Ciconiidae*) 297, 298  
 ooievaarsbekfamilie (*Geraniaceae*) 75  
*Oomycota* (waterschimmels) 48, 50, 80, 81, 82, 102, 196, 310  
 oorcicade (*Ledra aurita*) 219  
 oormijten (*Psoroptidae*) 161, 166  
 oorwormen (*Dermaptera*) 199, 200, 209-210, 317, 320, 344  
 Oost-Aziatische boktor (*Anoplophora chinensis*) 347  
 oostelijke eikenmineermot (*Ectoedemia heringi*) 249  
 oosterse schone (*Eratophyes amasiella*) 246  
*Opalinata* 80, 81, 307, 308  
*Operophtera brumata* (kleine wintervlinder) 246, 350, 351  
*Opetiidae* 260, 262  
 opgezwollen brakwaterhoren (*Hydrobia ventrosa*) 338  
*Ophiodromus flexuosus* 134  
*Ophioglossaceae* (addertongfamilie) 74  
*Ophioglossales* 74  
*Ophiogomphus cecilia* (gaffellibel) 203  
*Ophiostoma himal-ulmi* 107  
*Ophiostoma novo-ulmi* 107  
*Ophiostoma ulmi* 107  
*Ophiothrix fragilis* 280  
*Ophiura albida* 334  
*Ophiuroidea* (slangsterren) 280, 355  
*Ophonus* 231  
*Opilio canestrinii* 172  
*Opilio parietinus* 172  
*Opilioacarida* 159  
*Opiliones* (hooiwagens) 159, 171-172, 315, 320, 344, 346, 350  
*Opisthobranchia* (achterkieuwige slakken) 144, 147, 148  
*Opisthocomidae* 297  
*Opisthokonta* 46, 48, 50, 98, 101-102, 310  
*Opisthopora* (regenwormen) 35, 36, 137, 138, 149, 174, 267, 268, 327  
*Opomyzidae* (grasvliegen) 261, 262  
*Opomyzoidea* 260  
*Opostegidae* (oogklepmotten) 244  
 oppervlaktewantsen 332  
*Oppiella nova* 169  
*Oppiidae* 165, 168  
*Oppioidea* 165  
 oprolkogeltjes (*Clambidae*) 228, 229  
*Opuntia* 356  
 oranje-blauw zwemmend geraamte (*Eubranchipus grubei*) 178, 179, 180  
*Orchesella villosa* 197  
*Orchidaceae* (orchideeënfamilie) 74  
 orchideeënfamilie (*Orchidaceae*) 74  
*Orconectes limosus* (gevlekte Amerikaanse rivierkreeft) 195, 196  
*Orconectes virilis* (geknobbelde Amerikaanse rivierkreeft) 140, 195, 196  
*Oribatellidae* 165  
*Oribatelloidea* 165  
*Oribatida* (mosmijten) 159, 160, 161, 162, 164, 168-169  
*Oribatulidae* 165  
*Oriolidae* (wielewalen) 299  
*Oripodoidea* 165  
*Orius* 222  
*Ormyrinae* 272  
*Ornithogalum umbellatum* (gewone vogelmelk) 71  
*Orobanchaceae* (bremraapfamilie) 41, 48, 75  
*Orobanche* (bremrapen) 73  
*Orsodacnidae* (schijnhaantjes) 229, 234  
*Orthetrum cancellatum* (gewone oeverlibel) 26  
*Ortheziidae* 218  
*Orthodontium lineare* (geelsteeltje) 69  
*Orthonectida* 118  
*Orthoptera* (sprinkhanen en krekels) 17, 22, 23, 199, 200, 205-206, 231, 315, 320, 322, 323, 328, 329, 330, 340, 341, 344, 345, 350, 353, 354, 362, 376  
*Orthotrichum anomalum* (gesteelde haarmuts) 68  
*Orthotrichum rogeri* (tonghaarmuts) 69  
 ortolaan (*Emberiza hortulana*) 299  
*Oryctolagus cuniculus* (konijn) 35, 159, 291, 292, 345  
*Oscillatoriales* 58  
*Osilinus lineatus* 145  
*Osmerus eperlanus* (spiering) 287  
*Osmoderma eremita* (juchtleerkever) 227  
*Osmunda regalis* (koningsvaren) 71  
*Osmundaceae* (koningsvarenfamilie) 74  
*Osmundales* 74  
*Osmylidae* 239  
*Osmylus fulvicephalus* (watergaasvlieg) 239, 240  
*Ostearius melanopygius* (zwartgatje) 320  
*Osteopilus septentrionalis* (Cubaanse boomkikker) 358  
*Ostracoda* (mosselkreeftjes) 49, 177, 178, 185-186, 189, 314  
*Ostrea edulis* (platte oester) 90, 95, 131, 143, 145, 147, 348  
*Otididae* (trappen) 297, 298  
*Otiorhynchus* (lapsnuitkevers) 155, 228, 236, 237, 238, 346  
*Otiorhynchus armadillo* 237  
*Otiorhynchus sulcatus* 237, 238  
*Otiorhynchus veterator* 228, 237  
*Otis tarda* (grote trap) 339  
*Otodectes cynotis* 161  
 otter (*Lutra lutra*) 212, 290, 292, 293, 362  
 otterluis (*Lutria exilis*) 212  
 oubliehoren (*Retusa obtusa*) 148  
*Ovatella* (muizenootjes) 149  
*Ovatella denticulata* (getande muizenoor) 149  
 ovenvisje (*Thermobia domestica*) 202  
*Ovis ammon* (moeflon) 292, 293  
*Owenia fusiformis* (dakpankokerworm) 134  
*Oxalidaceae* (klaverzuringfamilie) 74  
*Oxalidales* 74, 76  
*Oxidae* 163  
*Oxycooccus palustris* (kleine veenbes) 367  
*Oxygastra curtisii* (bronslibel) 324  
*Oxymonada* 97  
*Oxyopidae* (lynxspinnen) 170  
*Oxyporinae* 234  
*Oxyporus* 233  
*Oxytelinae* 233, 234  
*Oxythrips ulmifoliorum* 213  
*Oxyurida* 153  
 paalwormen (*Teredo navalis*) 144  
 paarden 123  
 paardenbloem (*Taraxacum officinale*) 34  
 paardenhaarwormen (*Nematomorpha*) 49, 152, 156, 305, 312  
 paardenhorzels (*Gasterophilidae*) 261, 263  
 paardenkstanjemineermot (*Cameraria ohridella*) 247  
 paardenmaaghorzels 261  
 paardenstaartenfamilie (*Equisetaceae*) 73, 74, 235  
 paarse eikenkorstzwam (*Peniophora quercina*) 104  
*Pachylaelapidae* 163  
*Pachynematus gehrsi* 275  
*Pacifastacus leniusculus* 140, 195  
 paddenstoelen 19, 24, 37, 44, 102, 103, 105, 106, 107, 233, 303, 304, 322, 330, 331, 340, 341, 342, 345, 361, 362, 363, 364  
 paddenstoelmuggen (*Mycetophilidae*) 259, 260, 261  
*Paecilomyces* (insectenschimmels) 103  
*Paederinae* 234  
*Paederus* 233  
*Paelobiidae* (pieptorren) 228, 229  
*Pagurus bernhardus* (heremietkreeft) 134, 181, 194  
*Palaeacaridae* 164  
*Palaeacaroida* 164  
*Palaemon* 195  
*Palaemon elegans* 195  
*Palaemon macrodactylus* (rugstreepgarnaal) 195  
*Palaeosomatides* 164  
*Paleognathae* 297  
 paling (*Anguilla anguilla*) 117, 118, 125, 286, 287  
 palingbrood (*Electra crustulenta*) 336



- Pallas' eekhoorn (*Callosciurus erythraeus*) 292, 293  
 Pallopteridae 259, 260, 262  
 palmvarens 356  
 Palomena prasina 222  
 Palpigradi 159, 315  
 palpmotten (Gelechiidae) 243, 244, 246, 247, 248, 250  
 Paludicella articulata 131  
 Pammene agnotana 246  
 Pammene snellenana 246  
 Pamphiliidae (spinselbladwespen) 270, 272  
 Pamphilioidea 272  
 Panarthropoda 152  
 Pancrustacea (kreeftachtigen & insecten) 49, 158, 177-178, 314, 316  
 Pandanales 76  
 Pandion haliaetus (visarend) 321  
 Pandionidae (visarenden) 297, 298  
 Panolicella nutans 131  
 Panonychus ulmi (fruitspintmijt) 161  
 Panorpa alpina 256  
 Panorpa cognata 256  
 Panorpa communis (schorpioenvlieg) 256  
 Panorpa germanica 256  
 Panorpa vulgaris 256  
 Panorpidae (schorpioenvliegen) 42, 223, 256, 317, 320  
 panteruiltje (*Emmelia trabealis*) 254  
 Panthelozetes paolii 169  
 pantoffeldiertje (*Paramecium*) 90  
 pantservieren (*Dinoflagellata*) 46, 48, 50, 89, 90, 91-92, 95, 304, 307, 311  
 Papaver dubium (bleke klaproos) 71  
 Papaver rhoeas (grote klaproos) 17  
 Papaveraceae (papaverfamilie) 74  
 papaverfamilie (Papaveraceae) 74  
 papegaaien (Psittacidae) 298  
 Papestra biren (heideschaaruil) 254  
 papiervisje (*Ctenolepisma longicaudatum*) 201, 202  
 Papilionidae (grote pages) 245, 251  
 Papilionoidea 245, 251  
 Papilionoidea & Hesperioidea (dagvlinders) 17, 22, 55, 231, 245, 246, 248, 251-252, 323, 325, 326, 328, 329, 330, 340, 341, 342, 345, 352, 353, 354, 362, 376  
 Parabasalia 96, 97, 310  
 Parachiona picicornis 242  
 Parachipteria willmanni 169  
 Parachironomus mauricii 265  
 Parachironomus varus 265  
 Paracladopelma 265  
 Paracryphiales 76  
 Parakalummidae 165  
 Paramecium (pantoffeldiertje) 90  
 Paramecium bursaria 90  
 Paranemastoma quadripunctatum 171  
 parapluutjesmos (*Marchantia polymorpha*) 69, 320  
 Parasagitta 119  
 Parasagitta elegans 119  
 Parascythopus exsulans 228, 237  
 Parasemia plantaginis (weegbreebeer) 254  
 parasietvliegen 261  
 Parasitengonina 163  
 Parasitiae 162  
 Parasitica 269, 272  
 Parasitidae 162  
 Parasitiformes 159, 160  
 Parasitoidea 162  
 Paratanytarsus grimmi 264, 265  
 Paratrechina longicornis 321  
 Paratrichodorus pachydermus 155  
 parelhoen 212  
 parelmotten (Glyphipterigidae) 244  
 Parhyposomatoidea 164  
 Parhyposomatides 164  
 Paridae (mezen) 299  
 Paris quadrifolia (eenbes) 71  
 parkoorworm (*Apterygida media*) 209, 210  
 Parnassia 71  
 Parnassia palustris 71  
 Parnassiaceae 74  
 Parthenopea subterranea 181  
 Parthenothrips dracaenae 212  
 Parulidae (Amerikaanse zangers) 299  
 Parus major (koolmees) 27, 350, 351  
 Parvilucifera 90, 91  
 Passalozetidae 165  
 Passer domesticus (huismus) 321, 362  
 Passeridae (mussen) 299  
 Passeriformes 297, 298  
 Patella 144, 145  
 Patella vulgata (gewone schaalhoren) 144, 145  
 Patellicidae 144  
 Patellogastropoda (schaalhorens) 144-145  
 patrijs (*Perdix perdix*) 326  
 Pauropoda (weinigpoten) 173, 176, 314  
 pauw 212  
 Pavlova lutheri 79  
 Pavoophyceae 79  
 Peachia 115  
 Pectinatella magnifica 131  
 Pectinopygus bassani 212  
 Pedicellina cernua 130  
 Pediciidae 260, 261  
 Pediculus capitis (hoofdluis) 211  
 Pediculus humanus (kleerluis) 212  
 peer (*Pyrus communis*) 214  
 peerkopwespen (Embolemyidae) 271, 272, 273  
 pekelkreeftjes (*Artemia*) 179  
 Pelagia noctiluca 117  
 Pelagophyceae 81, 83, 311  
 Pelecanidae (pelikanen) 297, 298  
 Pelecaniformes 297, 298  
 pelikanen (Pelecanidae) 297, 298  
 Pelobates fuscus (knoflookpad) 290, 323, 373  
 Pelopsidae 165  
 Peltigera (leermossen) 59  
 Peltogaster paguri 181  
 Pelvetia canaliculata (groefwier) 87  
 Penicillium (penseelschimmels) 103, 105, 106  
 Penicillium chrysogenum 105  
 Penilia avirostris 180  
 Peniophora quercina (paarse eikenkorstzwam) 104  
 Pennales 87  
 pennenschaft (*Tubularia indivisa*) 115, 334  
 penseelschimmels (*Penicillium*) 103, 105, 106  
 Pentastomida (tongwormen) 49, 177, 178, 183-184, 315  
 Pentatomidae (schildwantsen) 221  
 Penthalidae (grasmijten) 160, 163  
 Penthaliidae 163  
 peperboompjesfamilie (Thymelaeaceae) 75  
 Perdix perdix (patrijs) 326  
 Perdix perdix sphagnetorum (veenpatrijs) 326  
 peren 217  
 perenbloedluis (*Eriosoma lanuginosum*) 216  
 Peridinium quinquecorne 92  
 Perilampidae 270, 272  
 Periplaneta 207, 208, 320, 321  
 Periplaneta americana (Amerikaanse kakkerlak) 207, 320  
 Periplaneta australasiae 321  
 Perisclididae 261, 262  
 Perissodactyla (onevenhoevigen) 51  
 Perkinsus 90  
 Perlodes microcephalus 208, 209  
 Peronospora 82  
 Peronosporomycetidae 82  
 Pestarella 195  
 pestvogels (Bombycillidae) 298  
 Petalonia 85  
 Petrobius brevistylis 201  
 Petromyzon marinus (zeeprik) 285  
 Petromyzontiformes (echte prikken) 284  
 Petrosaviales 76  
 Peziza (bekerzwammen) 102, 105  
 Peziza badia (bruine bekerzwam) 105  
 Phaeobotrys solitaria 85  
 Phaeoceros carolinianus (geel hauwmos) 68, 320  
 Phaeocystis 79  
 Phaeocystis globosa 79  
 Phaeodaria 93, 94  
 Phaeomyiidae (miljoenpootvliegen) 260, 261, 262  
 Phaeophyceae (bruinwieren) 46, 48, 50, 60, 78, 80, 81, 83, 85-87, 305, 311, 335  
 Phaeoschizochlamys 85  
 Phaeoschizochlamys mucosa 85  
 Phaeostigma notata 239  
 Phaeothamniales 85  
 Phaeothamnion borzianum 85  
 Phaeothamniophyceae 81, 83, 85, 311  
 Phaethon aethereus (roodsnavelkeerkringvogel) 357, 358  
 Phaethontidae 297  
 Phagicola septentrionalis 123  
 Phalacridae (glanzende bloemkevers) 229  
 Phalacrocoracidae (aalscholvers) 298  
 Phalangium opilio 171  
 Phallales (stinkzwammen) 103  
 Phaneroptera falcata (sikkelsprinkhaan) 206, 323  
 Phascolion strombi 137

- Phasianidae (fazanten) 298  
 Phasmida 200, 315  
 Phellodendron (kurkboom) 322  
 Phellodon confluens (wollige stekelzwam) 362  
 Phengaris 247, 251, 252, 376  
 Phengaris alcon (gentiaanblauwtje) 251, 376  
 Phengaris arion (tijmblauwtje) 252  
 Phengaris nausithous (donker pimpernelblauwtje) 247, 251, 252  
 Phengaris teleius (pimpernelblauwtje) 247, 251, 252, 323, 325, 377  
 Phenopelopoidea 165  
 Philine 148  
 Philine aperta (schepje) 148  
 Philodromidae (renspinnen) 170  
 Philodromus histrio (heiderenspin) 368  
 Philomachus pugnax (kemphaan) 299, 324  
 Philonthus cognatus 233  
 Philopterus linariae 212  
 Phlaeothripidae 212  
 Phlebozemia sandrinae 246  
 Phloeocharinae 234  
 Phloiophilidae (winterweeschilden) 228, 229  
 Phoca vitulina (gewone zeehond) 123, 292  
 Phocoena phocoena (bruinvis) 153, 291, 292  
 Phoenicopteridae (flamingo's) 298  
 Phoenicopteriformes 297, 298  
 Pholcidae (trilspinnen) 170  
 Pholcus phalangioides (grote trilspin) 320  
 Pholidota (schubdieren) 51  
 Phoridae (bochelvliegen) 260, 262  
 Phoronida (hoefijzerwormen) 49, 120, **132-133**, 305, 312  
 Phoronis hippocrepia (kleine hoefijzerworm) 132  
 Phoronozoa 120, 132  
 Phoxichilidium femoratum 158  
 Phoxinus phoxinus (elrits) 288  
 Phragmidium rubi-idaei 105  
 Phragmites australis (riet) 30, 73, 89, 234, 320  
 Phragmobasidiomyceten 107  
 Phrygmaeae (maskerbloemfamilie) 75  
 Phthiracaridae 164  
 Phthiracaroida 164, 168  
 Phthiraptera (luizen) 199, 200, 210, **211-212**, 216, 308, 317, 345  
 Phycitodes albatella (grootvlekweidemot) 246  
 Phycitodes pseudonimbella 246  
 Phylactolaemata 130, 131  
 Phyllodoce 134  
 Phyllonorycter issikii 247  
 Phylloxeridae (dwergluizen) 217, 218  
 Physarales 99  
 Physcomitrella patens (slibmos) 69  
 Physella 149  
 Physeter macrocephalus (potvis) 357  
 Physidae 149  
 Phytolaccaceae (karmozijnbesfamilie) 75  
 Phytometrinae 254  
 Phytophthora 82  
 Phytophthora cactorum 82  
 Phytophthora infestans 82  
 Phytoseiidae 160, 163, **166**  
 Phytoseioidea 163  
 Picea abies (fijnspar) 35, 104  
 Picidae (spechten) 298  
 Piciformes 297, 298  
 Picramniales 76  
 piepers 298  
 pieptorren (Paelobiidae) 228, 229  
 Pieridae (witjes) 245, 251  
 Pieris brassicae (groot koolwitje) 251, 252  
 Pieris napi (klein geaderd witje) 321  
 Pieris rapae (klein koolwitje) 321  
 Piersigiidae 163  
 Piestinae 234  
 pijlkruid (Sagittaria sagittifolia) 217  
 pijlstaarten (Sphingidae) 243, 245, 246  
 pijlstaartrog (Dasyatis pastinaca) 286  
 pijlwormen (Chaetognatha) 49, 51, **119**, 280, 305, 312  
 pijpbloemfamilie (Aristolochiaceae) 74  
 pijpenstrootje (Molinia caerulea) 341  
 Pikaia 12, 13  
 pilkevers (Byrrhidae) 228, 229  
 Pilularia globulifera (pilvaren) 72  
 pilvaren (Pilularia globulifera) 72  
 pilvarenfamilie (Marsileaceae) 74  
 Pimephales promelas (dikkopelrits) 288  
 pimpernelblauwtje (Phengaris teleius) 247, 251, 252, 323, 325, 377  
 Pimplinae 269  
 Pinaceae (dennenfamilie) 74, 217  
 pindawormen (Sipuncula) 133, **136-137**, 312  
 Pinguicula vulgaris (vetblad) 73, 374  
 Pinguiphyceae 81, 83, 311  
 Pinus 35, 104, 217, 322  
 Pinus pinaster (zeeden) 104  
 Pinus sylvestris (grove den) 35, 246  
 Pinidae 163  
 Piophilidae 258, 260, 262  
 Piperales 74, 76  
 Pipistrellus nathusii (Nathusius' dwergvleermuis) 292  
 Pipistrellus pygmaeus (kleine dwergvleermuis) 292, 293  
 Pipunculidae (oogkopvliegen) 259, 260, 261, 262  
 Pisauridae (kraamwebspinnen) 170  
 Pisces 335  
 Piscicola borowieci 139  
 Piscicola brylinskai 139  
 Piscicola margaritae 139  
 Piscicola pojmanskae 139  
 Pisidium (erwtmossels) 138, 143  
 pissebedden (Isopoda) 22, 23, 35, 36, 181, 186, **190-192**, 304, 315, 320, 327, 328, 329, 331, 335, 344, 346  
 pissebedvliegen (Rhinophoridae) 261, 263  
 pitrus (Juncus effusus) 341  
 Pitymys subterraneus (ondergrondse woelmuis) 292  
 plaagmier (Lasius neglectus) 277  
 plaatjesloze vlieszwammen 103  
 plaatjeszwammen (Agaricales) 103, 106, 107, 226  
 Placozoa 13, 111, 312  
 plakker (Lymantria dispar) 254  
 Planorbidae (posthoornslakken) 149  
 Plantae (planten) 9, 12, 17, 18, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 28, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 57, **60-61**, 62, 68, 69, 70, 73, 77, 78, 81, 82, 83, 85, 88, 89, 90, 94, 103, 104, 105, 106, 113, 114, 116, 121, 125, 127, 139, 148, 150, 153, 154, 155, 156, 158, 166, 167, 171, 174, 177, 184, 185, 188, 190, 192, 193, 194, 201, 205, 207, 211, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 226, 230, 234, 236, 237, 238, 239, 240, 245, 250, 251, 257, 258, 264, 265, 266, 269, 273, 278, 286, 297, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 319, 322, 323, 325, 327, 328, 330, 331, 336, 338, 339, 341, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 352, 353, 354, 359, 361, 364, 367  
 Plantaginaceae (weegbreefamilie) 41, 75  
 Plantago lanceolata (smalle weegbree) 353  
 Plantago major (grote weegbree) 320  
 Plantago major (grote weegbree) 320  
 planten (Plantae) *zie Plantae*  
 plantenluizen (Sternorrhyncha) 200, **213**, 353  
 Plasmodiophora brassicae 94  
 Plasmodiophoraceae 94  
 Plasmodium 92, 93  
 Plasmodium vivax 93  
 plasrombout (Gomphus pulchellus) 204  
 Platambus maculatus (gevlekte beekroofkever) 230  
 Platyhelminthes 111, 120  
 Platicthys flesus (bot) 248, 287  
 platkopwespen (Bethyridae) 270, 271, 272, 273  
 platlijfmotten (Depressariidae) 244, 248  
 platsnuitkevers (Salpingidae) 229  
 platte oesters (Ostrea edulis) 90, 143, 145, 147, 349  
 platte schijfhoren (Anisus vorticulus) 149  
 platte schorskevers (Cucujidae) 229  
 platte zwemwantsen (Naucoridae) 221  
 platwormen (Platyhelminthes) 22, 49, 51, 111, 118, **120-121**, 122, 123, 125, 132, 138, 305, 312, 335, 340, 361, 362  
 Platyarthrus hoffmannseggii (mierennispebed) 191  
 Platybunus pinetorum 172  
 Platygastridae 272  
 Platygastridae 271, 272, 273  
 Platyhelminthes (platwormen) 22, 49, 51, 111, 118, **120-121**, 122, 123, 125, 132, 138, 305, 312, 335, 340, 361, 362  
 Platyla polita 146  
 Platylepas hexastylus 182  
 Platyperigea kadenii (kadeni-stofuil) 254  
 Platypezidae (breedvoetvliegen) 260, 261, 262  
 Platyrodinae 236, 237  
 Platytyllus castoris 226  
 Platyptilia isodactyla (kruiskruidvedermot) 250  
 Platypus 225  
 Platystethus 225, 233  
 Platystomatidae (prachtvliegen) 260, 261, 262

- Platystomus albinus* 237  
 Platyzoa 120  
*Plebejus idas* (vals heideblauwtje) 252  
 Pleciidae 260, 261  
 Plecoptera (steenvliegen) 22, 199, 200, **208-209**, 317, 320, 322, 331, 332, 340, 341, 344, 354, 362  
*Plecotus austriacus* (grijze grootoorvleermuis) 292  
 Plectida 153  
*Pleopis polyphemoides* 180  
*Pleurobrachia pileus* (zeedruif) 113  
 Pleurotomariidae (slitschelpen) 145  
*Pleurotus ostreatus* (oesterzwam) 106  
*Pleuroxus striatus* 180  
 plevier (Charadriidae) 298  
 plooiwleugelwespen (Vespidae) 224, 266, 270, 271, 272, 273, 330  
 pluimdragers (Valvatidae) 147  
 pluimmuggen (Chaoboridae) 260, 262  
 Plumatella 265  
 Plumbaginaceae (strandkruidfamilie) 75  
*Plutella megapterella* 246  
*Plutella xylostella* (koolmotten) 246, 321  
 Plutellidae (springmotten) 244, 246  
*Pluvialis apricaria* (goudplevier) 299  
*Poa annua* (straatgras) 320  
 Poaceae (grassenfamilie) 74  
 Poales 74, 76  
 Podapolipodidae 160  
*Podarcis muralis* (muurhagedis) 294, 295, 323, 325, 362  
*Podiceps cristatus* (fuut) 299  
 Podicipedidae (futen) 298  
 Podicipediformes 297, 298  
 Podocinidae 163  
 Podonidae 178  
*Podura aquatica* 197  
*Poecilus cupreus* 29  
 poelslakken (Lymnaeidae) 149  
 Polistes (veldwespen) 224, 273  
*Polistes dominulus* (franse veldwesp) 273  
 Polistinae 224  
*Pollenia* 259, 267, 268  
*Pollenia atramentaria* 268  
*Pollenia mayeri* 268  
*Pollenia rudis* 259, 268  
 Polyaspididae 162  
 Polyaspidioidea 162  
 Polychaeta (borstelwormen) 130, **133-135**, 138, 148, 151, 312, 336, 347  
 Polycistinea 94  
 Polycladida 121, 122  
 Polycystinea 93, 94  
*Polydesmia pruinosa* (kernzwamknopje) 105  
*Polydesmus angustus* (grote platrug) 175  
*Polyergus rufescens* (amazonemier) 277  
 Polygalaceae (vleugeltjesbloemfamilie) 75  
 Polygonaceae (duizendknoopfamilie) 75, 358  
*Polygonia c-album* (gehakkelde aurelia) 339  
*Polypedilum nubifer* 265  
 Polyphaga 229, 231  
 Polyphemidae 178  
*Polyphemus pediculus* 178, 179  
 Polyplacophora (keverslakken) 140, **142**, 312, 335  
 Polyplodiaceae (eikvarenfamilie) 74  
 Polyplodiae 74  
 Polyplodiidae 74  
*Polypogon plumigeralis* (gepluimde snuituil) 254  
 Polyporales (buisjeszwammen) 103  
*Polysiphonia lanosa* 62  
*Polysiphonia senticulosa* 62  
*Polytrichum commune* (gewoon haarmos) 320  
*Polytrichum formosum* (fraai haarmos) 69  
*Polytrichum juniperinum* (zandhaarmos) 320  
*Polytrichum longisetum* (gerand haarmos) 70  
*Polyxenus lagurus* 174, 175  
*Pomatias elegans* 146  
 Pompilidae (spinnendoders) 269, 270, 271, 272, 273, 330  
 Pompiloidea 272  
*Ponera coarctata* (staafmier) 277, 321  
 Pontania 237  
 Pontederiaceae (pontederiafamilie) 74  
 pontederiafamilie (Pontederiaceae) 74  
*Pontia daplidice* (resedawitje) 252  
 Pontische stroomgrondel (*Neogobius fluviatilis*) 287, 288  
 pootmotten (Stathmopodidae) 244  
 populierenbladsteelmineermot (*Ectoedemia hannoverella*) 249  
 populierenstippelpalpmot (*Anacamptis populella*) 246  
 Populus 71, 247  
*Populus tremula* (ratelpopulier) 71  
*Porcellio scaber* (ruwe pissebed) 320  
*Porcellium conspersum* 320  
 Porifera (sponzen) 22, 43, 49, 51, 102, III, **II2-II3**, 130, 148, 190, 265, 283, 305, 312, 334, 335, 338, 355  
 Poromya 143  
 Porphyrophora polonica 218  
 Portulacaceae (posteleinfamilie) 75  
 posteleinfamilie (Portulacaceae) 75  
 posthoornslakken (Planorbidae) 149  
 posthoreninktvis (*Spirula spirula*) 151  
*Potamocypris zschokkei* 186  
 Potamogetonaceae (fonteinkruidfamilie) 74  
*Potamopyrgus antipodarum* (Jenkins' waterhorentje) 147  
*Potentilla* (ganzerik) 247  
 porvis (*Physeter macrocephalus*) 357  
 potwormen (Enchytraeida) 22, 35, 137, 174  
 prachtkevers (Buprestidae) 228, 229, 353  
 prachtmotten (Cosmopterigidae) 244, 248  
 prachtvinken (Estrildidae) 299  
 prachtvliegen (Platystomatidae) 260, 261, 262  
 prachtzwamkevers (Erotylidae) 227, 229  
 Prasinophyceae 62, 63, 309  
 Prasiolales 63  
*Preaxostyla* 96, 97, 310  
 Priapulida (priapuliden) 13, 14, 49, 152, **153**, 305, 312  
 priapuliden (Priapulida) 13, 14, 49, 152, **153**, 305, 312  
*Priapulus caudatus* 153  
 priktolhoren (*Calliostoma zizyphinum*) 145  
 primaten (Primates) 51  
 Primates (primaten) 51  
*Primula elatior* (slanke sleutelbloem) 81  
 Primulaceae (sleutelbloemfamilie) 75  
 Prionocera 264  
*Pristina longiseta* 137  
 Proboscidea (slurfdieren) 51  
*Procambarus* 140, 194, 195, 196, 347  
*Procambarus acutus* (gestrepte Amerikaanse rivierkreeft) 194, 195  
*Procambarus clarkii* (rode Amerikaanse rivierkreeft) 140, 195, 196, 347  
 Procellariidae (stormvogels) 298  
 Procellariiformes 297, 298  
 Prochaetodermatidae 141  
 Proctophylloidae 166  
 Proctotrupidae 272  
 Proctotrupoidea 272, 273  
*Procyon lotor* (wasbeer) 292  
 Prodoxidae (witvlekmotten) 244  
*Profilicollis botulus* 128, 129  
 Progoneata 173  
 prokaryoten II, 12, 45, 58  
 Prosobranchia 144  
 Prosthorhynchus 128  
 Prostigmata 159, 160, 161, 162, 163  
 Protaphorura vanderdrifti 197  
 Proteales 76  
 Proteininae 233, 234  
*Proteinus ovalis* 233  
*Proterorhinus semilunaris* (marmelgrondel) 287, 288  
*Protia tetranema* (Kermin beroë) 116  
 Protista 45, 46  
 protisten 41, 44, 45, 46, 60, 98, 207, 303  
 Protodynichidae 162  
 Protopermelia hypotremella 109  
 Protoplophoroidea 164  
 Protostelia 98  
*Protostomia* 49, 51, III, **II9**, 280  
 Protozoa 80, 89, 117  
 Protura (beentasters) 49, 196, **198**, 315  
 Provençalse grasmus (*Sylvia undata*) 324  
 pruimenpage (*Satyrium pruni*) 252  
*Prunella* (brunel) 72, 249, 262  
*Prunella vulgaris* (gewone brunel) 72  
 Prunellidae (heggenmussen) 298, 322  
*Prunus* 217, 347, 353, 375  
*Prunus serotina* (Amerikaanse vogelkers) 347, 375  
*Prunus spinosa* (sleedoorn) 353  
 prunuskokermot (*Coleophora prunifoliae*) 246  
 Prynnesiophyceae 79  
 Prynnesiophyta 79  
*Prynnesium parvum* 79  
*Psammechinus miliaris* (zeeappel) 281  
*Psathyrella* 106  
 Pscoptera (stofluizen) 200, **210-211**, 239, 303, 317

- Psectra diptera 240  
 Pselaphinae 233, 234  
 Pselnophorus heterodactylus (bruine vedermot) 250  
 Psephenidae (keikevers) 228, 229  
 Pseudaulacaspis pentagona 218, 219  
 Pseudobodo 81  
 Pseudoboletus parasiticus (kostgangersboleet) 104, 106  
 Pseudocandona zschokkei 186  
 Pseudochydorus globosus 178  
 Pseudococcidae (wolluizen) 213, 218  
 Pseudolaelapidae 163  
 Pseudoperkinsus tapetis 102  
 Pseudophyllidea 123, 124  
 Pseudopolydora pulchra 135  
 Pseudopomyza atrimana 261  
 Pseudopomyzidae 260, 261, 262  
 Pseudopsinae 234  
 Pseudorasbora parva (blauwband) 288  
 pseudoscorpionen (Pseudoscorpiones) 159, **172-173**, 315  
 Pseudoscorpiones (pseudoscorpionen) 159, **172-173**, 315  
 Pseudotsuga 217, 304  
 Pseudotsuga menziesii 304  
 Pseudoxenos heydeni 224  
 Psilidae (wortelvliegen) 260, 261, 262  
 Psilocybe semilanceata (puntig kaalkopje) 106  
 Psiloteredo megotara 144  
 Psilotidae 74  
 Psittacidae (papegaaien) 298  
 Psittaciformes 297, 298  
 Psittacula krameri (halsbandparkiet) 296, 346  
 Psocodea (stofluizen & echte luizen) 199, 200, **210**, 211, 317  
 Psocoptera 210  
 Psophus stridulus (klappersprinkhaan) 206  
 Psoregidae 164  
 Psoroptidae (oormijten) 161, 166  
 Psoroptoidea 166  
 Psoroptoididae 166  
 Psorospermium haeckeli 102  
 Psychidae (zakjesdragers) 242, 243, 244, 245  
 Psychodidae (motmuggen) 260, 262  
 Psychodoidea 260  
 Psychodomorpha 260  
 Psychodromus olivaceus 186  
 Psylla 214  
 Psylla alni 214  
 Psylla buxi (buxusbladvlo) 214  
 Psylloidea (bladvlooiën) 213, **214**, 222  
 Psyllopsis 214  
 Psyllopsis fraxini (essenbladvlo) 214  
 Ptenoglossa 146  
 Pteridium aquilinum (Adelaarsvaren) 320  
 Pteroclididae (zandhoenders) 297, 298  
 Pteroclidiformes 298  
 Pterocystis anapoda 79  
 Pterocystis pteracantha 79  
 Pterocystis raineri 79  
 Pterois volitans (lionfish) 358  
 Pterolichidae 165  
 Pterolichoidea 165  
 Pteromalidae 272, 273  
 Pteronysidae 165  
 Pterophoridae (vedermotten) 245, **249-250**  
 Pterophoroidea 245  
 Pteropsida (varenachtigen) 44, 65, 68, 70, 73, 74, 77, 309, 356  
 Pterothamnion plumula 62  
 Pterygota 42, 199, 200  
 Pthirus pubis (schaamluis) 212  
 Ptiliidae (veervleugelkevers) 227, 228, 229  
 Ptiloxenidae 165  
 Ptychopteridae (glansmuggen) 258, 260, 262  
 Ptychopteroidea 260  
 Ptychopteromorpha 260  
 Puccinia malvacearum (kaasjeskruidroest) 105  
 Puccinia pulverulenta (basterdwederikroest) 104  
 Puccinia striiformis (gele roest) 106  
 Pucciniales (roestzwammen) 103, 104, 105  
 Pucciniomycotina 103  
 puitaal (Zoarces viviparus) 286  
 Pulex irritans (mensenvlo) 255  
 Pulmonata 144, 147, 148, 149  
 Pulvinaria regalis 218  
 Punctum pygmaeum (dwergpuntje) 148  
 Pungitius pungitius (tiendoornig stekelbaarsje) 286  
 puntig kaalkopje (Psilocybe semilanceata) 106  
 purpermotten (Eriocraniidae) 243, 244  
 purperreiger (Ardea purpurea) 373  
 purperslak (Nucella lapillus) 146, 344, 345  
 purperslakken (Muricidae) 147  
 purperstreeparmoervlinder (Brenthis ino) 252  
 Pycnocelus surinamensis (kaskakkerlak) 321  
 Pycnogonida (zeespinnen) 49, **158**, 312  
 Pycnophyes dentatus 152  
 Pycnoscelus 208  
 Pyemotidae 160, 164  
 Pyemotoidea 164  
 Pygmephoridae 161, 164  
 Pygmephoroidea 164  
 Pyralidae (lichtmotten) 243, 245, 246, 248  
 Pyraloidea 245  
 Pyramidellidae 147  
 Pyrochroidae (vuurkevers) 227, 229  
 Pyroglyphidae 161, 166  
 Pyroglyphoidea 166  
 Pyrrhula pyrrhula (goudvink) 299  
 Pyrus 217  
 Pyrus communis (peer) 214  
 Pythidae (blauwe schorskevers) 229  
 Pythium 82  
 Quadropiidae 165  
 quasimodovliegen 261  
 Quercus (eik) 73, 86, 247, 249, 254, 350, 351  
 Quercus ilex (steeneik) 249  
 Quercus robur (zomereik) 73, 248, 350, 351  
 Quickella arenaria (rode barnsteenslak) 149  
 raaf (Corvus corax) 300, 324  
 raderdieren & stekelsnuitwormen (Syndermata) 49, 51, III, 120, **126**, 305, 312  
 raderdieren (Rotifera) **126-128**, 312  
 Radiolaria (radiolariën) 48, **93-94**, 307, 310  
 radiolariën (Radiolaria) 48, **93-94**, 307, 310  
 Radix 149  
 Raja batis (vleet) 343, 344  
 Raja brachyura (blonde rog) 344  
 Raja clavata (stekelrog) 286, 344  
 Raja microcellata (kleinoogrog) 344  
 Raja montagui (gevlekte rog) 344  
 Raja naevus (grootoogrog) 344  
 Raja radiata (sterrog) 344  
 rallen (Rallidae) 298  
 Rallidae (rallen) 298  
 Ramazzottius oberhaeuseri 157  
 Rana catesbeiana (Amerikaanse brulkikker) 290  
 Rana dalmatina (springkikker) 290  
 Rana esculenta (bastaardkikker) 289  
 Rana klepton esculenta 289  
 Rana temporaria (bruine kikker) 351  
 randwantsen (Coreidae) 221  
 Rangia cuneata (brakwaterstrandschelp) 144  
 ranonkelfamilie (Ranunculaceae) 74  
 ransuil (Asio otus) 26, 27  
 Ranunculaceae (ranonkelfamilie) 74  
 Ranunculales 74, 76  
 Ranunculus acris (scherpe boterbloem) 17  
 Ranunculus ololeucos (witte waterranonkel) 72  
 Ranunculus repens (kruipende boterbloem) 17  
 Ranunculus sceleratus (blaartrekkende boterbloem) 30  
 Raphidia ophiopsis 239  
 Raphidiidae 223, 238, 239, 317  
 Raphidiophryidae 79  
 Raphidiophrys capitata 79  
 Raphidioptera (kameelhalsvliegen) 222, 223, **238-239**, 317  
 Raphidophyceae 81, 83, 311  
 Raphignathidae 164  
 Raphignathina 161, 164  
 Raphignathoidea 164  
 Raptobaetopus tenellus 202  
 Rastrimonas 90, 91  
 ratelaar (Rhinanthus) 73  
 ratelpopulier (Populus tremula) 71  
 ratten 291  
 rattenvlo (Nosopsyllus fasciatus) 255  
 Rattus norvegicus (bruine rat) 292, 321, 322  
 Rattus rattus (zwarte rat) 292, 321, 322  
 Recurvirostridae (kluten) 298  
 Redekia perpusilla 186  
 ree (Capreolus capreolus) 155, 291, 342  
 regenwormen (Opisthopora) 35, 36, 137, 138, 149, 174, 267, 268, 327  
 Regulus ignicapilla (vuurgoudhaan) 300  
 reigers (Ardeidae) 298  
 Reighardia sternaes 184  
 Remipedia 177, 178, 314

- Remiz pendulinus (buidelmees) 300  
 Remizidae (buidelmezen) 299  
 renspringen (Philodromidae) 170  
 reptielen 12, 22, 23, 28, 41, 42, 52, 80, 183, 184, 205, 284, 293, 294, 307, 316, 322, 323, 328, 329, 330, 340, 341, 356, 360, 361, 362, 376  
 reptielen, dinosauriërs & vogels (Reptilia) 42, 49, 284, **293**, 316  
 Reptilia (reptielen, dinosauriërs & vogels) 42, 49, 284, **293**, 316  
 Reseda (reseda's) 72, 322  
 Reseda lutea (wilde reseda) 72  
 Resedaceae (resedafamilie) 75  
 resedafamilie (Resedaceae) 75  
 reseda's (Reseda) 72, 322  
 resedawitje (Pontia daplidice) 252  
 Retinia resinella (harsbuilmot) 246  
 Retortamonadida 97  
 Retusa 148  
 Retusa obtusa (oubliehoren) 148  
 reukvliegen 260  
 reuzenbalsemien (Impatiens glandulifera) 375  
 reuzenberenklauw (Heracleum mantegazzianum) 375  
 reuzendoopvontschelp (Tridacna gigas) 142  
 reuzenhaai (Cetorhinus maximus) 285, 286  
 reuzenpijlinktvis (Architeuthis) 151  
 reuzensterne (Sterna caspia) 321  
 Rhabditida 153  
 Rhabditophora 120, 121, 312  
 Rhagidiidae 163  
 Rhagionidae (snipvliegen) 260, 262  
 Rhamnaceae (wegedoornfamilie) 75  
 Rhamphus 237  
 Rhantus latitans 231  
 Rhaphidioptera 199, 223  
 Rhaphignathina 161  
 Rheomorpha neisvestnovae 136  
 Rhinanthus (ratelaar) 73  
 Rhinolophus ferrumequinum (grote hoefijzerneus) 292, 293  
 Rhinolophus hipposideros (kleine hoefijzerneus) 292, 293  
 Rhinophoridae (pissenbedvliegen) 261, 263  
 Rhinoppia subpectinata 169  
 Rhinosporidium seeberi 102  
 Rhipidodendron splendidum 79  
 Rhithropanopeus harrisi (Zuiderzeekrabbetje) 195, 336  
 Rhizaria 46, 49, 50, 78, **93**, 98, 99, 307, 310  
 Rhizocarpon (landkaartmossen) 109  
 Rhizocephala (krabbenzakjes) 178, **181**, 182, 307, 315  
 Rhizoglyphus (bollenmijten) 161  
 Rhizopoda 93  
 Rhizopus stolonifer 106  
 Rhodacaridae 163  
 Rhodacaroida 163  
 Rhodeus amarus (bittervoorn) 143, 286, 287  
 rhododendroncicade (Graphocephala fennahi) 219, 346  
 Rhodophyta (roodwieren) 46, 48, 49, 50, 60, **61-62**, 78, 83, 95, 307, 308, 335  
 Rhombozoa 118  
 Rhopalidae (glasvleugelwantsen) 221  
 Rhopalosiphum nymphaeae 217  
 Rhyacia lucipeta (grote bruine grasuil) 254  
 Rhynchaenus 237  
 Rhynchocephalia (brughagedissen) 293  
 Rhyniophyta 102  
 Rhysipolis 19  
 Ribautodelphax vinealis 220  
 ribbelzaadmier (Tetramorium bicarinatum) 321  
 ribesfamilie (Grossulariaceae) 74  
 ribkwallen (Ctenophora) 49, III, **113**, 263, 264, 305, 312, 335, 337  
 Riccia bifurca (gevoord landvorkje) 320  
 Ricciocarpos natans (kroosmos) 320  
 Ricinulei (kapucijnspringen) 159, 315  
 Rickettsia prowazekii 212  
 ridderzuring (Rumex obtusifolius) 72  
 riet (Phragmites australis) 30, 73, 89, 234, 320  
 rietvliegen 261  
 rietvoorn (Scardinius erythrophthalmus) 287  
 ringslang (Natrix natrix helvetica) 294  
 ringwormen (Annelida) 49, 51, 90, III, 117, 120, 132, **133**, 137, 138, 139, 152, 305, 307, 312, 335  
 Ripidius 226  
 Ripiphoridae (waaierkevers) 226, 229  
 Rissoa membranacea (vliezige drijfhoren) 146  
 Rissoides desmaresti 187  
 rivierdonderpad (Cottus perifretum) 288  
 rivierprik (Lampetra fluviatilis) 285  
 rivierrombout (Gomphus flavipes) 306, 333  
 Robinia 217  
 Robinia pseudoacacia 217  
 rode Amerikaanse rivierkreeft (Procambarus clarkii) 140, 195, 196, 347  
 rode barnsteenslak (Quickella arenaria) 149  
 rode dwerginktvis (Sepiola tridens) 151  
 rode klaver (Trifolium pratense) 31, 32, 72  
 rode vuurvlinder (Lycaena hippothoe) 252  
 Rodentia (knaagdieren) 51, 124, 291, 294  
 Rodentilepis nana 124  
 roeipootkreeftjes (Copepoda) 49, 128, 177, 178, **184-185**, 188, 304, 307, 315, 333, 336  
 roek (Corvus frugilegus) 296  
 roerdomp (Botaurus stellaris) 373  
 roestmotten (Heliodinidae) 244  
 roestzwammen (Pucciniales) 103, 104, 105  
 rolklaver (Lotus) 34  
 rolspietslakken 148  
 rolspinnen (Solifugae) 159, 315  
 Romanogobio belingi (witvingrondel) 288  
 rombouten (Gomphus) 26, 204, 306, 333  
 rondbekken (Cyclostomata) 49, **284-285**, 316, 356  
 roodborst (Erithacus rubecula) 300  
 roodbuikaasgarnaal (Hemimysis lamornae) 188, 189  
 roodmus (Carpodacus erythrinus) 300  
 roodsnavelkeerkringvogel (Phaethon aethereus) 357, 358  
 roodwangbromvlieg (Calliphora vicina) 267, 268  
 roodwangschildpad (Trachemys scripta elegans) 296, 348  
 roodwieren (Rhodophyta) 46, 48, 49, 50, 60, **61-62**, 78, 83, 95, 307, 308, 335  
 roodwitte celspin (Dysdera crocata) 320  
 roofblei (Aspius aspius) 288  
 roofdieren (Carnivora) 51, 132, 189, 220, 291  
 roofmijten (Mesostigmata) 159, 160, 161, 162, 308  
 roofsteenvliegen (Systellognatha) 208  
 roofvliegen (Asilidae) 258, 260, 261, 262, 323  
 Rosaceae (rozenfamilie) 75, 248  
 Rosales 75, 76  
 Rosella 50  
 rosiden 76  
 rotgans (Branta bernicla) 326, 335  
 Rotifera (raderdieren) **126-128**, 312  
 rotsduif (Columba livia) 321  
 rotskruipers (Tichodromadidae) 299  
 rotsspringers (Archaeognatha) 199, **200-201**, 315  
 Rotylenchus robustus 154  
 rouwmantel (Nymphalis antiopa) 252  
 rouwvliegen 260  
 Rozella 102  
 rozen 219, 274, 279  
 rozenfamilie (Rosaceae) 75, 248  
 rozenkransje (Antennaria dioica) 354  
 rozenvedermot (Cnaemidophorus rhododactylus) 250  
 rozetskussentjeszwam (Hypocrepopsis lichenoides) 104  
 Rubiaceae (sterbladigenfamilie) 75  
 rugstreepgarnaal (Palaemon macrodactylus) 195  
 rugstreeppad (Bufo calamita) 289  
 ruighaarkevers (Dryopidae) 228, 229  
 ruigpoothoenders (Tetraonidae) 298  
 ruituil (Xestia stigmatica) 254  
 Rumex obtusifolius (ridderzuring) 72  
 Ruminantia 52  
 runderen 93, 123, 124, 184, 339, 373  
 runderhorzels 261  
 Ruppiceae 74  
 Ruppiafamilie 74  
 rupsendoder (Cordyceps militaris) 106  
 rupsenvliegen 261  
 russenbladvlo (Livia junci) 214  
 russenfamilie (Juncaceae) 74  
 ruwbladigenfamilie (Boraginaceae) 75  
 ruwe berk (Betula pendula) 351  
 ruwe pissebed (Porcellio scaber) 320  
 Sabella pavonina (waaierkokerworm) 135  
 Sabelliphilus elongatus 185  
 sabelmier (Strongylognathus testaceus) 278  
 sabelsprinkhanen (Tettigoniidae) 205, 305, 309  
 Sabiaceae 76  
 Saccharina latissima 87  
 Saccharomyces (gisten) 100, 102, 106, 176  
 Saccharomyces cerevisiae (bakkergist) 102  
 Sacculina carcini 181  
 Sacoglossa (kieuwloze zeenaaktslakken) 148

- Sagartia troglodytes (slibanemoon) 114, 115  
 Sagittaria 217  
 Sagittaria sagittifolia (pijlkruid) 217  
 Sagittariidae 297  
 Salamandra salamandra 288, 290  
 Salamandra salamandra terrestris (vuursalamander) 288  
 Salda morio 222  
 Saldidae (oeverwantsen) 221  
 Salicaceae (wilgenfamilie) 74, 248  
 Salix (wilg) 247  
 Salmo salar (zalm) 117, 138, 139, 287, 288  
 Salpingidae (platsnuitkevers) 229  
 Salticidae (springspinnen) 170, 309  
 Salviniaceae (vlotvarenfamilie) 74  
 Salviniiales 74  
 sandelhoutfamilie (Santalaceae) 75  
 Santalaceae (sandelhoutfamilie) 75  
 Santalales 75, 76  
 Sapindaceae (zeepboomfamilie) 75  
 Sapindales 75, 76  
 Saprolegnia 82  
 Saprolegnia ferax 82  
 Saprolegniomycetidae 82  
 Sapygidae (knotswespen) 271, 272, 273  
 Sarcodina 94, 98  
 Sarcophagidae (vleesvliegen) 257, 261, 263  
 Sarcopterygii 284  
 Sarcoptes scabiei (schurftmijt) 161  
 Sarcoptidae 161, 166  
 Sarcoptiformes 159, 164, 168  
 Sarcoscypha austriaca (krulhaarkelkzwam) 105  
 Sargassum 85, 86, 348, 349  
 Sargassum muticum (Japans bessenwier) 85, 86, 348, 349  
 satijnzwam (Entoloma) 106  
 Saturnia pyri (grote nachtpauwoog) 242  
 Saturniidae (nachtpauwogen) 243, 245  
 Satyrium pruni (pruimenpage) 252  
 Sauropsida 293  
 Saxifraga granulata (knolsteenbreek) 362  
 Saxifragaceae (steenbreekfamilie) 74  
 Saxifragales 74, 76  
 Scalidophora 152  
 Scandentia (toepaja's) 51  
 Scaphidiinae 233, 234  
 Scaphidium quadrimaculatum 234  
 Scaphopoda (stoottanden) 140, 150, 312, 335  
 Scaptomyza pallida 321  
 Scarabaeidae (bladspruitkevers) 226, 227, 229  
 Scarabaeoidea 228, 229  
 Scardinius erythrophthalmus (rietvoorn) 287  
 Scathophagidae (strontvliegen) 258, 261, 263  
 Scatopsidae 258, 260, 262  
 Scatopsoidea 260  
 Scelionidae 270, 272  
 Scenopinidae (venstervliegen) 260, 261, 262  
 schaalhorens (Patellogastropoda) 144-145  
 schaamluis (Pthirus pubis) 212  
 schapen 123, 268  
 schapenbromvlieg (Lucilia sericata) 268  
 schapenhorzels 261  
 scharrelaars (Coraciidae) 298  
 schedegeelster (Gagea spathacea) 326  
 scheeffhoren (Lacuna vincta) 146  
 Scheloribates laevigatus 169  
 Scheloribates latipes 169  
 Scheloribatidae 161, 165, 169  
 schelpkokerworm (Lanice conchilega) 134, 337  
 schepje (Philine aperta) 148  
 schermbloemenfamilie (Apiaceae) 75  
 scherpe boterbloem (Ranunculus acris) 17  
 Scheuchzeriaceae 74  
 Scheuchzeriafamilie 74  
 schietmotten 241  
 schijfhorens (Gyraulus) 149  
 schijnboktorren (Oedemeridae) 229  
 schijnhaantjes (Orsodacnidae) 229, 234  
 schijnknipitorren (Eucnemidae) 228, 229  
 schijnsnoerhalskevers (Aderidae) 229  
 schijnspiegelkevers (Sphaeritidae) 228, 229  
 schijnsprintmijt (Brevipalpus phoenicus) 160  
 schildluizen (Diaspididae) 213, 218, 239, 240  
 schildpadden (Testudines) 49, 182, 293, **295-296**, 317, 356  
 schildpadmijten (Uropodidae) 162  
 schildteken (Ixodidae) 161, 162  
 schildvoetigen (Caudofoveata) 140, **141**, 312  
 schildwantsen (Pentatomidae) 221  
 schildwespen (Braconidae) 269, 270, 272, 273  
 schimmelkevers (Latridiidae) 226, 227, 229  
 schimmels (Fungi) 19, 21, 22, 24, 35, 37, 41, 43, 44, 46, 48, 50, 80, 81, 82, 98, 99, 101, **102-107**, 108, 148, 155, 168, 174, 175, 176, 188, 190, 197, 198, 206, 207, 210, 212, 220, 226, 233, 237, 257, 269, 304, 305, 307, 308, 344, 310, 363  
 Schistosomatidae 122  
 Schizomida 159, 315  
 Schizopera 185  
 Schizophora 257, 260  
 scholekster (Haematopus ostralegus) 145, 326, 344  
 scholeksters (Haematopodidae) 298  
 schorpioenen (Scorpiones) 159, 172, 306, 315, 357  
 schorpioenvlieg (Panorpa communis) 256  
 schorpioenvliegen (Panorpidae) 42, 223, 256, 317, 320  
 schorpioenvliegen & sneeuwspringers (Mecoptera) 42, 199, 222, 223, **256**, 317  
 schorrenslakken 148  
 schorsknaagkevers (Trogossitidae) 228, 229  
 schorswantsen (Aradidae) 221  
 schorviltbij (Epeolus tarsalis) 326  
 schorzijsbij (Colletes halophilus) 279, 326  
 Schreckensteiniidae (gevoerde motten) 244  
 Schreckensteinioida 244  
 schrijvertjes (Gyrinidae) 228, 229  
 schubdieren (Pholidota) 51  
 schurftmijt (Sarcoptes scabiei) 161  
 Sciaridae 259, 260, 261, 262  
 Sciaroidea 260  
 Sciomyzidae (slakkendoders) 260, 261, 262  
 Sciomyzoidea 260  
 Scirtidae (moerasweekschilden) 225, 228, 229  
 Scirtoidea 229  
 Scleractinia 356  
 Scleroderma citrinum (gele aardappelbovist) 104  
 Scolopacidae (strandlopers) 298  
 Scolytinae 236, 237  
 Scorpiones (schorpioenen) 159, 172, 306, 315, 357  
 Scotophaeus blackwalli (stalmuursluiper) 320  
 Scrautiidae (bloemspartelkevers) 229  
 Scrophulariaceae (helmkruidfamilie) 41, 48, 75  
 Scutaridae 164  
 Scutacaroida 164  
 Scutelleridae 221  
 Scutigera 173, 174, 346  
 Scutigera coleoptrata (spinduizendpoot) 173, 346  
 Scutigera caudata 177  
 Scutigera immaculata 177  
 Scutovertex pilosetosus 169  
 Scutoverticidae 165  
 Scydmaenidae (valse knotskevers) 227, 228, 229  
 Scyllorhinus 285, 286  
 Scyllorhinus canicula (hondshaai) 286  
 Scyomizidae 258  
 Scyphozoa (kwallen) 113, 114, **116-117**, 312, 333, 335, 337  
 Scythrididae (dikkopmotten) 244, 246, 248  
 Scythris ericetella (vale heidedikkopmot) 246  
 Scytotidae (lijmspuiters) 170  
 Segestria florentina (kerkzesoog) 169  
 Segestriidae (zesoogspinnen) 170  
 segrijnslak (Cornu aspersum) 149  
 Seifertia azaleae 104  
 Seisonida 126, 127, 128  
 Semibalanus balanoides 182  
 Sepia 151  
 Sepia elegans (sierlijke zeekat) 151  
 Sepia officinalis (gewone zeekat) 151  
 Sepia orbignyana (gedoornde zeekat) 151  
 Sepietta oweniana (langwerpige dwerginktvis) 151  
 Sepioida 151  
 Sepioida atlantica 151  
 Sepioida pfefferi 151  
 Sepioida sepioida (dwerginktvis) 151  
 Sepioida tridens (rode dwerginktvis) 151  
 Sepsidae (wappervliegen) 259, 260, 261, 262  
 Septaria 146  
 Serinus serinus (Europese kanarie) 300  
 Serpula lacrymans (echte huiszwam) 106  
 Sesiidae (wespvlinders) 244, 246, 248  
 Sesioida 244  
 Setina irrorella (tijgerbeertje) 254  
 Setodes argentipunctellus 242  
 Setodes punctatus 242  
 Setodes viridis 242  
 Sialis fuliginosa 238  
 Sialis lutaria (elzenvlieg) 238  
 Sialis nigriceps 238  
 Siberische grondeekhoorn (Tamias sibiricus) 292

- Siculobata 168  
Sididae 178  
sieralgen 65, 66, 377  
sierlijk rendiermos (Cladina ciliata) 108  
sierlijke witsnuitlibel (Leucorrhinia caudalis) 204  
sierlijke zeekat (Sepia elegans) 151  
sigma-uil (Eugraphe sigma) 254  
sijs (Carduelis spinus) 300  
sikkelmotten (Oecophoridae) 243, 244, 246, 248  
sikkelsprinkhaan (Phanoptera falcata) 206, 323  
sikkelwantsen (Nabidae) 221  
Silene latifolia 71  
Silphidae (aaskevers) 22, 35, 226, 227, 228, 229  
Silurus glanis (meerval) 287  
Silvanidae (spitshalskevers) 227, 229  
Simuliidae (kriebelmuggen) 257, 260, 262  
Sinelobus stanfordi 192  
sint janskruid (Hypericum perforatum) 72  
sint-janskruiduil (Chloantha hyperici) 254  
Siphonaptera (vlooien) 42, 199, 222, 223, **255**,  
308, 317  
Siphoninus phillyreae 215  
Siphonophora 115  
Sipuncula (pindawormen) 133, **I36-I37**, 312  
Sipunculus nudus 137  
Sirenia (zeekoeien) 51, 52  
Siricidae (houtwespen) 269, 272  
Siricoidea 272  
Sisyra 240  
Sisyra nigra 240  
Sisyridae (sponsvliegen) 239, 240  
Siteroptidae 164  
Sitona (bladrandkevers) 236, 237  
Sitta europaea (boomklever) 27, 342  
Sittidae (boomkevers) 299, 322  
Skenea 145  
skinken 293  
slaapmuizen 291  
slakken (Gastropoda) 11, 14, 22, 28, 123, 124, 138,  
140, **I44**, 145, 146, 148, 155, 231, 256, 265, 267,  
268, 287, 307, 312, 335, 356  
slakkendoders (Sciomyzidae) 260, 261, 262  
slakkenkevers (Drilidae) 228, 229  
slakrupsen (Limacodidae) 243, 244  
slangen 49, 184, 293, 294, 295, 317, 344  
slangsterren (Ophiuroidea) 280, 355  
slank knobbelhorentje (Melanoides tuberculata) 147  
slanke gentiaan (Gentianella amarella) 327  
slanke poelslak (Omphiscola glabra) 149  
slanke rolsprietslak (Hermaea bifida) 147  
slanke sleutelbloem (Primula elatior) 71  
slankmos (Leptobryum pyriforme) 320  
slankpootvliegen (Dolichopodidae) 258, 260, 261,  
262  
slechtvalk (Falco peregrinus) 300, 321  
sleedoorn (Prunus spinosa) 353  
sleedoornpage (Thecla betulae) 353  
sleutelbloemfamilie (Primulaceae) 75  
sleutelgathorens (Fissurellidae) 145  
slibanemoon (Sagartia troglodytes) 114, 115  
slibmos (Physcomitrella patens) 69  
slibwormen (Tubificida) 137  
slijkarnalen (Corophiidae) 190  
slijkvliegen 238  
slijmnetten (Labyrinthulomycota) 80, 81, 308  
slijmprikken (Myxiniformes) 284, 285  
slijmzwamkevers (Sphindidae) 229  
slijmzwammen (Eumycetozoa) 48, 50, **98-100**,  
102, 226, 310  
slitschelpen (Pleurotomariidae) 145  
Slopalinida 81  
sluipvliegen (Tachinidae) 22, 258, 261, 263, 321  
sluipwespen 269, 270, 271, 272, 276, 303  
slurfdieren (Proboscidea) 51  
smalle vogelnestmot (Niditinea striolella) 246  
smalle weegbree (Plantago lanceolata) 353  
smalvleugelmotten (Batrachedridae) 244  
Smarididae 163  
smient (Anas penelope) 296  
Sminthurides aquaticus 197  
Sminthurus viridis 197  
snavelinsecten (Hemiptera) 199, 200, **213**, 214,  
215, 217, 218, 220, 317  
snavelvliegen 260  
sneep (Chondrostoma nasus) 288  
sneeuwmos (Lyonetiidae) 244  
sneeuwspringers (Boreus hyemalis) 256  
Snellen's mineermot (Stigmella zelleriella) 246  
snipvliegen (Rhagionidae) 260, 262  
snoek (Esox lucius) 286, 287  
snoerhalskevers (Anthicidae) 229  
snoerwormen (Nemertea) 49, 120, 132, 133, 305,  
312, 335  
snuitkevers (Curculionidae) 225, 227, 228, 229,  
236, 237, 238, 330  
snuitkevers s.l. (Curculionoidea) 225, 229, **236-**  
**238**  
snuitmijten (Bdellidae) 163  
soepschildpad (Chelonia mydas) 296, 357  
Solanaceae (nachtschadefamilie) 75, 155  
Solanales 75, 76  
Solanum tuberosum (aardappel) 88, 155  
soldaatjes (Cantharidae) 227, 228, 229  
Solea solea (tong) 247, 253, 269, 284, 287, 344  
Solenogastres (wormslakken) 140, 312  
Solifugae (rolspinnen) 159, 315  
Somateria mollissima (eider) 128, 129, 300, 344  
sombere honingzwam (Armillaria ostoyae) 103  
somberkevers (Zopheridae) 229  
Sorbeoconcha 146  
Sorex coronatus (tweekleurige bosspitsmuis) 292  
spaandermotten (Blastobasidae) 244  
spaanse vlag (Euplagia quadripunctaria) 254  
spaanse vlieg (Lytta vesicatoria) 227  
Spaanse-aakmineermot (Stigmella aceris) 249  
Spadella cephaloptera 119  
Spaelotis ravida (donkere aarduil) 254  
spanners (Geometridae) 242, 243, 245, 248  
sparappelgalluis (Adelges abietis) 217  
Sparassis crispa (grote sponszwam) 104  
Sparganiaceae 74  
Sparganium (egelskop) 217  
sparrenkegelzwam (Strobilurus esculentus) 104  
spartelkevers (Mordellidae) 227, 228, 229  
spechten (Picidae) 298  
spektorren (Dermestidae) 227, 228, 229  
Speleognathidae 163  
Spercheus 225  
Sperchontidae 163  
Spermatopsidea 68, 70, 74, 309, 335  
Spermodea lamellata (bijenkorfje) 149  
sperwer (Accipiter nisus) 27, 301  
sperwers 298  
Sphaeridia pumilis 320  
Sphaeridiorthrix compressa 85  
Sphaeriidae 143  
Sphaeritidae (schijnspiegelkevers) 228, 229  
Sphaeriusidae (oeverkogeltjes) 228, 229  
Sphaeroceridae (mestvliegen) 260, 261, 262  
Sphaeroceroidea 261  
Sphaeronella ecaudata 185  
Sphaerophoria fatarum (kleine gevlekte langlijf) 266  
Sphaeropleales 63  
Sphagnum (veenmossen) 66, 69, 70, 101  
Sphagnum cuspidatum (waterveenmos) 70  
Sphecidae (langsteelgraafwespen) 272, 273  
Sphecodes perversus 279  
Sphegina elegans (beek-bronzweefvlieg) 266  
Sphenisciformes 297  
Sphinctus serotinus 276  
Sphindidae (slijmzwamkevers) 229  
Sphingidae (pijlstaarten) 243, 245, 246  
Sphingonotus caeruleus (kiezelsprinkhaan) 206  
Spialia sertorius (kalkgraslanddikkopje) 252  
spiegelkevers (Histeridae) 227, 228, 229  
spiering (Osmerus eperlanus) 287  
spikkelpalpmot (Anacamptis blattariella) 246  
spillebeenvliegen (Micropezidae) 260, 261, 262  
Spilopsyllusuniculi (konijnenvlo) 255  
spinachtigen (Arachnida) 22, 49, 158, **I59**, 172,  
304, 314, 357  
spindotterbloem (Caltha palustris araneosa) 77,  
326  
spinduizendpoot (Scutigera coleoptrata) 173, 346  
Spinicaudata 178  
spinnen (Araneae) 19, 22, 158, 159, 160, **I69-I71**,  
174, 190, 200, 225, 241, 256, 257, 269, 275, 276,  
307, 308, 315, 320, 344, 346, 361, 367  
spinnende waterkevers (Hydrophilidae) 225, 228,  
229  
spinnendoders (Pompilidae) 269, 270, 271, 272,  
273, 330  
spinneneters (Mimetidae) 170  
spinners (Lasiocampidae) 245  
spinselbladwespen (Pamphiliidae) 270, 272  
spinselmotten 244  
spinhoutkevers (Cerophytidae) 228, 229  
spintmijten (Tetranychidae) 160, 161, 162, 164, 166  
spinvliegen (Acroceridae) 260, 261, 262  
spiraalwier (Spirogyra) 65, 66

- Spiralia 120  
 Spiranthes aestivalis (zomerschroeforchis) 73  
 spireamineermot (Stigmella filipendulae) 249  
 Spirogyra (spiraalwier) 65, 66  
 Spirostomum 90  
 Spirula spirula (posthoreninktvis) 151  
 Spirurida 153  
 spitshalskevers (Silvanidae) 227, 229  
 spitskopmotten (Ypsolophidae) 243, 244  
 spitsmuisjes (Brentidae) 229, 236, 237  
 spoelhoren (Acteon tornatilis) 147  
 Spongia 112  
 Spongilla lacustris (zoetwaterspons) 112, 113  
 Spongillidae 265  
 sponsvliegen (Sisyridae) 239, 240  
 sponzen (Porifera) 22, 43, 49, 51, 102, 111, **112-113**,  
 130, 148, 190, 265, 283, 305, 312, 334, 335, 338, 355  
 spookdraaigatje (Tapinoma melanocephalum) 321  
 spookkreeftje (Caprella mutica) 190  
 spooklarven 260  
 spoorcaden (Delphacidae) 224  
 spookrekel (Eumodicogryllus bordigalensis) 206  
 sporendiertjes (Apicomplexa) 48, 50, 60, 89, 91,  
**92-93**, 307, 310  
 sporenplanten 73, 227  
 Sporozoa 91, 92  
 spotlijsters (Mimidae) 298  
 spreeuw (Sturnus vulgaris) 296, 301, 321  
 spreeuwen (Sturnidae) 299  
 springkikker (Rana dalmatina) 290  
 springmotten (Plutellidae) 244, 246  
 springspinnen (Salticidae) 170, 309  
 springstaarten (Collembola) 22, 29, 35, 49, **196-**  
**197**, 199, 231, 306, 307, 315, 320, 327  
 sprinkhanen en krekels (Orthoptera) 17, 22, 23, 199,  
 200, **205-206**, 231, 315, 320, 322, 323, 328, 329,  
 330, 340, 341, 344, 345, 350, 353, 354, 362, 376  
 sprinkhanenvlieg (Stomorhina lunata) 268  
 Squamata (hagedissen & slangen) 49, **293-295**,  
 317, 344, 356  
 Squatina squatina (zee-engel) 286  
 staafmier (Ponera coarctata) 277, 321  
 staafwantsen 221  
 staande vliegen 261  
 staartmezen (Aegithalidae) 299  
 staatkwallen 114, 115, 116  
 Stagnicola 149  
 stalmuursluiper (Scotophaeus blackwalli) 320  
 stalvlieg (Stomoxys calcitrans) 321  
 Staphylinidae (kortschildkevers) 24, 225, 226, 227,  
 229, **233-234**, 308  
 Staphylininae 234  
 Staphylinoidea 229  
 Stathmopodidae (pootmotten) 244  
 Steatoda albomaculata (gevlekte steatoda) 320  
 Steatoda grossa (grote steatoda) 320  
 steekmieren (Myrmica) 251, 278  
 steekmuggen (Culicidae) 257, 258, 260, 262, 308  
 steekvliegen 260  
 steeltjeszwammen (Basidiomycota) 102, 107, 109, 305  
 steenbreekfamilie (Saxifragaceae) 74  
 steeneik (Quercus ilex) 249  
 steenuil (Athene noctua) 300, 367, 373  
 steenvliegen (Plecoptera) 22, 199, 200, **208-209**,  
 317, 320, 322, 331, 332, 340, 341, 344, 354, 362  
 Stegobium paniceum (broodkever) 227  
 steilkopjes (Cryptocephalus) 235  
 stekelhuidigen (Echinodermata) 49, 111, 143,  
**280-281**, 285, 305, 316, 333, 334, 335, 343, 344,  
 355  
 stekelrog (Raja clavata) 286, 344  
 stekelsnuitwormen (Acanthocephala) 51, 126,  
**128-129**, 312  
 stekelwormen (Kinorhyncha) 49, **152**, 305, 312  
 steltmuggen (Limoniidae) 258, 259, 260, 261  
 steltvliegen 261  
 steltwantsen (Berytidae) 221  
 Stemonitales 99  
 Stemonites 99  
 Stenamma debile (gewone drentelmier) 277  
 Stenchaetothrips biformis 213  
 Steneotarsonemus laticeps (narcismijt) 161  
 Steninae 234  
 Stenodynerus 224  
 Stenolaemata 130, 131  
 Stenoplemus rufinasus 238  
 Stephanidae (kroonwespen) 272  
 Stephanitis rhododendri 222  
 Stephanoidea 272  
 sterbladigenfamilie (Rubiaceae) 75  
 Stercorariidae (jagers) 151, 187, 298, 364  
 Sterna caspia (reuzenster) 321  
 Sterna dougallii (Dougalls stern) 321  
 Sterna hirundo (visdief) 370  
 Sterna paradisaea (noordse stern) 321  
 Sternidae (sterns) 296, 298  
 Sternorrhyncha (plantenluizen) 200, **213**, 353  
 sterns (Sternidae) 296, 298  
 sterrog (Raja radiata) 344  
 steur (Acipenser sturio) 139, 286, 287, 288  
 Stichogloea 85  
 Stichoglossa uytttenboogaarti 233  
 Sticherchis subtriquetrus 123  
 Stigeoclonium 64  
 Stigmaeidae 164  
 Stigmella aceris (Spaanse-aakmineermot) 249  
 Stigmella aeneofasciella (messingbandmineermot)  
 249  
 Stigmella crataegella (zuidelijke meidoornmineer-  
 mot) 249  
 Stigmella filipendulae (spireamineermot) 249  
 Stigmella magdalanae (grijze lijsterbesmineermot) 249  
 Stigmella malella (appelbladmineermot) 249  
 Stigmella svenssoni (grote eikenmineermot) 249  
 Stigmella tiliae (lindemineermot) 247  
 Stigmella zelleriella (Snellen's mineermot) 246  
 Stigonematales 58, 59  
 stinkzwammen (Phallales) 103  
 stippelmotten (Yponomeutidae) 243, 244, 246  
 stofluizen (Psocoptera) 200, **210-211**, 239, 303, 317  
 stofluizen & echte luizen (Psocodea) 199, 200,  
**210**, 211, 317  
 Stomatolepas dermochelys 182  
 Stomatopoda (bidsprinkhaankreeften) 181, 186,  
**187**, 315  
 Stomorhina lunata (sprinkhanenvlieg) 268  
 Stomoxys calcitrans (stalvlieg) 321  
 stoottanden (Scaphopoda) 140, **150**, 312, 335  
 stormmeeuw (Larus canus) 326  
 stormvogels (Procellariidae) 298  
 stormvogeltjes (Hydrobatidae) 298  
 straalvinnigen (Actinopterygii) 49, 284, **286-288**,  
 316, 344, 356  
 straatgras (Poa annua) 320  
 Stramenopila 46, 48, 49, 50, 78, **80-81**, 82, 93, 98,  
 307, 308, 310  
 Stramenopiles 80  
 Straminipila 80  
 strandgaper (Mya arenaria) 144  
 strandkrab (Carcinus maenas) 181, 195  
 strandkruidfamilie (Plumbaginaceae) 75  
 strandlopers (Scolopacidae) 298  
 strandvlo (Talitrus saltator) 336  
 Stratiomyidae (wapenvliegen) 257, 259, 260, 262  
 Stratiomyoidea 260  
 Stratiomyomorpha 260  
 Stratiotes aloides (krabbenscheer) 237  
 Streblidae 257  
 streepvarenfamilie (Aspleniaceae) 74  
 strekspinnen (Tetragnathidae) 170  
 Strepsiptera (waaivleugeligen) 43, 199, 222,  
**223-225**, 307, 317, 320  
 Streptopelia decaocto (turkse tortel) 300  
 Streptopelia turtur (zomertortel) 27  
 Streptophyta 47, 62, 63, **65**, 308  
 Strigidae (uilen) 44, 245, 247, 253, 254, 298  
 Strigiformes 297, 298  
 Strix aluco (bosuil) 342  
 Strobilurus esculentus (sparrenkegelzwam) 104  
 stromijten (Tyrophagus) 161  
 Strongylida 153  
 Strongylognathus testaceus (sabelmier) 278  
 Strongyloides westeri 155  
 strontvliegen (Scathophagidae) 258, 261, 263  
 Strophingia 214  
 Struthioniformes 297  
 Sturnidae (spreeuwen) 299  
 Sturnus vulgaris (spreeuw) 296, 301, 321  
 Styela clava (knotszakpijp) 337  
 Stylochus flevensis 122  
 Styломmatophora (landlongslakken) 148, 149  
 Stylopidae 224  
 Stylops melittae 223, 224  
 Subilla confinis 239  
 Succineidae (barnsteenslakken) 123, 148  
 Succisa pratensis (blauwe knoop) 71, 247, 248  
 Suctobelba granulata 169  
 Suctobelbella subtrigona 169  
 Suctobelbidae 165, 168  
 Suidae (zwijnen) 52



- Suidasiidae 165  
 suikerwier (*Laminaria saccharina*) 87  
 Suina 52  
 Sulidae (jan-van-genten) 298  
 Supella longipalpa (bruinbandkakerlak) 208, 321  
 Sus scrofa (wild zwijn) 155, 291, 321, 291  
 swingvliegen 261  
 Sylvia borin (tuinfluiter) 27  
 Sylvia undata (Provençaalse grasmus) 324  
 Sylviidae 298  
 Symbion pandora 129, 303  
 Sympecma 203  
 Sympecma fusca (bruine winterjuffer) 203  
 Sympetrum 26, 203, 204  
 Sympetrum danae (zwarte heidelibel) 26, 204  
 Sympherobius 240, 241  
 Sympherobius klapaleki 241  
 Sympherobius pellucidus 241  
 Symphyla (wortelduizendpoten) 173, **176-177**, 314  
 Symphylella vulgaris 177  
 Symphyta 269, 272, 273  
 Synapsida 284  
 Synchthonius crenulatus 161  
 Syndermata (raderdieren & stekelsnuitwormen)  
     49, 51, 111, 120, **126**, 305, 312  
 Syndiniophyceae 91  
 Synnathus typhle (trompetterzeenaald) 288  
 Synthymia fixa (gouden daguil) 254  
 Synura uvella 83  
 Syurophyceae 81, 83, 84, 311  
 Syringobiidae 165  
 Syrphidae (zweefvliegen) 24, 252, 257, 258, 260,  
     261, **266-267**, 308, 321, 322, 323, 328, 329, 330,  
     338, 342, 345, 353, 354, 364  
 Syrphoidea 260  
 Syrphus 267  
 Systellognatha (roofsteenvliegen) 208  
 Systellomatophora 148, 149  
  
 Tabanidae (dazen) 22, 258, 259, 260, 262, 320  
 Tabanoidea 260  
 Tabanomorpha 260  
 Tachinidae (sluipvliegen) 22, 258, 261, 263, 321  
 Tachypodiulus niger (witpootkronkel) 175  
 Tachyporinae 234  
 Taenia pisiformis 124  
 Taenia saginata 124  
 Taenia solium 124  
 Taeniidae 124  
 Taeniopteryx schoenemundi 209  
 Taeniothrips eucharii 213  
 taigarietgans (*Anser fabalis*) 326  
 Talitrus saltator (strandvlo) 336  
 Talpa europaea (mol) 116, 121, 126, 127, 133, 134,  
     136, 140, 156, 202, 203, 238, 255, 273, 333  
 Talpidae (mollen) 30, 226, 322  
 Tamas sibiricus (Siberische grondeekhoorn) 292  
 tamme kastanje (*Castanea sativa*) 345  
 Tanaidacea (naaldkreeftjes) 186, **192**, 315  
 Tanais dulongii 192  
 Tanaisius lilljeborgi 192  
 Tanaopsis graciloides 192  
 tandhalskevers (Derodontidae) 228, 229  
 tandspinners (Notodontinae) 44, 253  
 tandvlinders 245  
 tangwespen (Dryinidae) 270, 271, 272, 273  
 tankmos (*Campylopus introflexus*) 69, 70, 347, 375  
 Tanypezidae (langpootvliegen) 258, 260, 261, 262  
 Tanypodinae 265  
 Tanyptera 263  
 Tanyptera atrata 263  
 Taphrina alni (elzenvlag) 105  
 Tapinoma melanocephalum (spookdraagtje) 321  
 Taraxacum officinale (paardenbloem) 34  
 Tardigrada (beerdertjes) 22, 35, 49, 111, 152, **156-157**, 305, 312  
 Tarsonemidae (loopmijten) 161, 164  
 Tarsonemoidea 164  
 Taxaceae (taxusfamilie) 74  
 taxusfamilie (Taxaceae) 74  
 Tectocephidae 165, 168  
 Tectocephoidea 165  
 Tegenaria domestica (grijze huisspin) 320  
 teken (Ixodida) 22, 93, 159, 160, 161, 162, 308, 365  
 Telonemia 78, 308  
 Temnocephalida 121  
 Tenebrionidae (zwartlijven) 227, 229  
 Tenebrionoidea 229  
 tenrekachtigen 52  
 tenreks 51  
 Tenthredinidae (gewone bladwespen) 237, 269,  
     271, 272, **273-275**  
 Tenthredinoidea 272  
 Tenthredo mandibularis 274  
 Tenthredo neobesa 275  
 Tenuialidae 164  
 Tenuipalpidae (valse spintmijten) 160, 164  
 Tephritidae (boorvliegen) 258, 259, 260, 261, 262  
 Tephritoidea 260  
 Tephrosia palustris (moerasandijvie) 30  
 Terebra navalis (paalwormen) 144  
 Testacellidae 149  
 Testudines (schildpadden) 49, 182, 293, **295-296**,  
     317, 356  
 Tethinidae 261, 262  
 Tetracampidae 272  
 Tetrachrysis 85  
 Tetrachrysis dendroides 85  
 Tetrachrysis minor 85  
 Tetracnata 178  
 Tetragnathidae (strekspinnen) 170  
 Tetramorium 277, 278, 321  
 Tetramorium bicarinatum (ribbelzaadmier) 321  
 Tetramorium caespitum (zwarte zaadmier) 278  
 Tetranychidae (spintmijten) 160, 161, 162, 164, 166  
 Tetranychoida 164  
 Tetranychus urticae (bonenspintmijt) 161  
 Tetrao tetrica (korhoen) 299  
 Tetraonidae (ruigpoothoenders) 298  
 Tetrapoda 284  
 Tetrastorales 63  
 Tetrastoropsis 85  
 Tetratomidae (winterkevers) 229  
 Tetrigidae (doornsprinkhanen) 205  
 Tetrica 205, 206  
 Tetrica bipunctata (bosdoortje) 205, 206  
 Tettigonia cantans (kleine groene sabelsprinkhanen) 206  
 Tettigoniidae (sabelsprinkhanen) 205, 305, 309  
 teunisbloemfamilie (Onagraceae) 75  
 Teutoniidae 163  
 Thalassiosira levanderi 88  
 Thaumaleidae (bronnuggen) 260, 262  
 Thaumatomyia notata 259  
 Thaumetopoea processionea (eikenprocessierups)  
     247  
 Thecla betulae (sleedoornpage) 353  
 Thecostraca 49, 177, 178, 315  
 Thelypteridaceae (moerasvarenfamilie) 74  
 Theodoxus fluviatilis (zoetwaterneriet) 146  
 Therevidae (viltvliegen) 259, 260, 261, 262  
 Theridiidae (kogelspinnen) 170  
 Thermobia domestica (ovenvisje) 202  
 Thinozerconoidea 162  
 Thomisidae (krabspinnen) 170  
 Thoracica (eendenmossels & zeepokken) 49, 178,  
     **181-182**, 315, 335  
 Threskiornithidae (ibissen) 298  
 Thripidae 212  
 Thrips 213  
 Thrips albopilosus 213  
 Thrips brevicornis 213  
 Thrips latiareus 213  
 Thrips origani 213  
 Thrips roepkei 213  
 Throscidae (dwergknipitorren) 228, 229  
 Thymallus thymallus (vlagzalm) 288  
 Thymelaeaceae (peperboomfamilie) 75  
 Thymelicus acteon (dwergdikkopje) 252  
 Thymus (tijm) 247  
 Thynnidae 272  
 Thynnoidea 272  
 Thyrididae (venstervlekjes) 245  
 Thyridoidea 245  
 Thyrisomidae 165  
 Thysanoptera (tripsen) 166, 199, 200, **212-213**,  
     222, 317, 346, 353  
 Thysanura 201  
 Tichodromadidae (rotskruipers) 299  
 tiendoornig stekelbaarsje (*Pungitius pungitius*)  
     286  
 tienpotigen (Decapoda) 181, 186, **194-196**, 315,  
     335, 344  
 tijgerbeertje (*Setina irrorella*) 254  
 tijm (Thymus) 247  
 tijmblauwtje (*Phengaris arion*) 252  
 Timaliidae 299  
 Timarcha goettingensis 235  
 Timarcha tenebricosa 235  
 Timmia megapolitana (vloedschedemos) 326

- Tinamiformes 297  
 Tinea nigra 104  
 Tineidae (echte motten) 242, 244, 246  
 Tineoidea 244  
 Tineola biselliella (klerenmot) 247  
 Tingidae (netwantsen) 221  
 Tinodes rostocki 242  
 Tiphiiidae (keverdoders) 272, 273  
 Tiphioidea 272  
 Tipula 263, 264  
 Tipula caesia 264  
 Tipula cava 264  
 Tipula confusa 264  
 Tipula hortorum 264  
 Tipula livida 264  
 Tipula oleracea 264  
 Tipula paludosa 264  
 Tipula vernalis 263  
 Tipulidae (langpootmuggen) 257, 260, **263-264**  
 Tipuloidea (langpootmugachtigen) 257, 260  
 Tipulomorpha 260  
 Tischeriidae (vlekmijnmotten) 244  
 Tischerioidea 244  
 Tadarodes sagittatus (grote pijlinktvis) 151  
 Tadaropsis eblanae (kromme pijlinktvis) 151  
 toegeknepen korfmossel (*Corbicula fluminalis*)  
 144, 347  
 toendarietgans (*Anser serrirostris*) 326  
 toepaja's (Scandentia) 51  
 tolhorens (Trochidae) 145  
 Tomocerus vulgaris 197  
 Tomoglossa brakmani 228, 233  
 tong (*Solea solea*) 247, 253, 269, 284, 287, 344  
 tonghaarmuts (*Orthotrichum rogeri*) 69  
 tongwormen (Pentastomida) 49, 177, 178, **183-184**,  
 315  
 topper (*Aythya marila*) 326  
 Torrenticolidae 163  
 Torrubiella 104  
 Tortricidae (bladrollers) 242, 244, 246, 247, 248  
 Tortricoidea 244  
 Torymidae 272  
 Toxocara canis (hondenspoelworm) 154  
 Toxoplasma 92  
 Trachelipus rathkii (kleipissebed) 191  
 Trachelomonas 97  
 Trachemys scripta 295, 296, 348  
 Trachemys scripta elegans (roodwangschildpad)  
 296, 348  
 Tracheophyta (vaatplanten) 22, 28, 63, 68, **70-77**,  
 81, 102, 235, 307, 308, 320, 322, 325, 326, 328,  
 330, 340, 344, 345, 351, 353, 356, 361, 362, 363,  
 364  
 Trachurus trachurus (horsmakreel) 287  
 Trachyphloeus 236  
 Trachytidae 162  
 Trachyuropodidae 162  
 Trachyuropodoidea 162  
 trappen (Otididae) 297, 298  
 Trebouxia 64, 108  
 Trebouxiiales 63, 108  
 Trebouxiophyceae 63  
 trechterspinnen (Agelenidae) 170  
 Trematoda (zuigwormen) 120, 121, **122-123**, 312  
 Trematuridae 162  
 Trentepohlia 65, 108  
 Trentepohlia aurea 65  
 Trhypochthoniidae 164  
 Trialeurodes 215  
 Trialeurodes ericae 215  
 Trialeurodes vaporariorum (kaswittevlief) 215  
 Tribonema 84  
 Tribophyceae (geelgroene algen) 81, 83, **84**, 85,  
 311  
 Trichamoeba sinuosa 101  
 Trichia 99  
 Trichiales 99  
 Trichoceridae (wintermuggen) 260, 261  
 Trichoceroidea 260  
 Trichogrammatidae 272  
 Trichomonas vaginalis 97  
 Trichoniscoides helveticus 327  
 Trichoniscoides sarsi 327  
 Trichonympha 96  
 Trichophyinae 234  
 Trichopoda pennipes 321  
 Trichoptera (kokerjuffers) 22, 138, 199, 222, 223,  
**241-242**, 275, 317, 331, 332, 340, 341, 344, 362  
 Trichostrogylus axei 155  
 Tricladida 121, 122  
 Tridacna gigas (reuzendoopvontschelp) 142  
 Trifolium pratense (rode klaver) 31, 32, 72  
 Trifolium repens (witte klaver) 32  
 Trifurcula 248, 249  
 Trifurcula cryptella (eenvlekrolklavermineermot)  
 249  
 Trifurcula eurema (gebandeerde rolklavermineer-  
 mot) 249  
 Trifurcula headleyella (brunelmineermot) 249  
 Trifurcula immundella (gewone drievorkmot) 248  
 Trifurcula squamatella (grote drievorkmot) 249  
 Trifurcula subnitidella (geelvlekdrievorkmot) 249  
 Trigonalidae 272  
 Trigonoidea 272  
 Trigonochlamidae 149  
 Trigynaspida 162  
 trilhaardiertjes (Ciliophora) 22, 48, 49, 80, 89,  
**90**, 307, 310  
 trilhaarwormen (Catenulida & Rhabditophora)  
**121-122**  
 trilspinnen (Pholcidae) 170  
 trilzwammen 103, 107  
 Trimalaconothrus grandis 169  
 Trionymus bambusae 219  
 Triops 178, 179, 180  
 Triops cancriformis 178, 180  
 Triopsidae 178  
 Trioza 214  
 Trioza alacris (laurierbladvlo) 214  
 Triplonchida 153  
 tripsen (Thysanoptera) 166, 199, 200, **212-213**,  
 222, 317, 346, 353  
 Tritonia coerulescens 264  
 Tritonia excisa 264  
 Tritonia hombergi (grote tritonia) 148  
 Tritonia peliostigma 264  
 Tritonia plebeia (kleine tritonia) 148  
 Tritonia winthemi 264  
 Triturus carnifex (Italiaanse kamsalamander) 289,  
 290  
 Triturus cristatus (kamsalamander) 289, 373  
 Trivia arctica 147  
 Trivia monacha 147  
 Trixoscelididae 261, 262  
 Trochidae (tolhorens) 145  
 Trochila ilicina (hulstdekselbekertje) 104  
 Trochodendrales 76  
 Trochozoa 120  
 Trochulus 149  
 troepialen (Icteridae) 299  
 Trogidae (beenderknagers) 229  
 Troglodytidae (winterkoningen) 298  
 Trogoderma angustum 227  
 Trogoniformes 297  
 Trogossitidae (schorsknaagkevers) 228, 229  
 Trogulus 171, 172  
 Trogulus closanicus 172  
 Trogulus nepaeformis 172  
 Trombiculidae 161, 163  
 Trombiculoidea 163  
 Trombididae 161, 163  
 Trombidiformes 159, 163  
 Trombidiidae (fluweelmijten) 163  
 Trombidoidea 163  
 trompetkalkkokerworm (*Ficopomatus enig-*  
*maticus*) 134  
 trompetterzeenaald (*Syngnathus typhle*) 288  
 tropische staafmier (*Hypoponera schauinslandi*)  
 321  
 Trouessartidae 165  
 truffelkevers (Leiodidae) 227, 228, 229  
 truffels (Tuber) 102, 103, 105, 226  
 Trypanosoma 96  
 Trypetes lampas 180, 181  
 Tsuga (hemlockspar) 217  
 Tuber (truffels) 102, 103, 105, 226  
 Tubifex tubifex 117, 138  
 Tubificida (slibwormen) 137  
 Tubilinea 101  
 Tubilinida 101  
 Tubularia indivisa (pennenschaft) 115, 334  
 Tubulidentata (aardvark) 51, 52  
 tuimelaar (*Tursiops truncatus*) 292, 293  
 tuinbladkruiper (*Cryptops hortensis*) 173  
 tuinfluiter (*Sylvia borin*) 27  
 Tunicata (manteldieren) 49, 148, 280, **282-283**,  
 335  
 Turbellaria (trilhaarwormen) 118, 120, 121, 307  
 Turdidae (lijsters) 298  
 Turdus merula (merel) 27, 53

- Turdus pilaris* (kramsvogel) 300  
*Turdus torquatus* (beflijster) 325  
 turkse tortel (*Streptopelia decaocto*) 300  
*Tursiops truncatus* (tuimelaar) 292, 293  
 tweekleppigen (*Bivalvia*) 102, 140, **142-144**, 148, 280, 303, 312, 335, 347, 349  
 tweekleurig hooibeestje (*Coenonympha arcania*) 252  
 tweekleurige bosspitsmuis (*Sorex coronatus*) 292  
 tweekleurige vleermuis (*Vespertilio murinus*) 292  
 tweestaarten (*Diplura*) 49, 196, **198-199**, 315  
 Tydeidae 163  
 Tydeoidea 163  
 Tylenchida 153  
*Tylencholaimus crassus* 155  
 Tylopoda (kameelachtigen) 52  
*Typha latifolia* (grote lisdodde) 71  
 Typhaceae 74  
 Tyroglyphidae 165  
*Tyrophagus* (stromijten) 161  
*Tyto alba* (kerkuil) 321, 367  
 Tytonidae (kerkuilen) 298
- Udonella caligorum* 125  
 uienvlieg (*Hylemya antiqua*) 233  
 uilen (*Strigidae*) 44, 245, 247, 253, 254, 298  
 uilen, beer-en donsvlinders (*Noctuidae*) 44, 242, 243, 245, 247, **253-254**  
 Ulidiidae 260, 262  
 Ulmaceae (iepenfamilie) 75  
*Ulmus* 107  
*Ulopa reticulata* (heidecicade) 224, 225  
 Ulopidae 224  
 Ulothrix 64, 65  
 Ulotrichales 63  
 Ulva 65  
 Ulvales 63  
 Ulvophyceae 62, 63, 64, 65, 108  
 Umbonium 145  
*Undaria pinnatifida* (wakame) 85, 86  
 Unikonta 46, 48, 50, 60, **98**, 303, 305, 310  
 Unionicola 167  
*Unionicola crassipes* 167  
 Unionicolidae 163  
 Upogebia 195  
 Upupidae (hoppen) 298  
 Upupiformes 297, 298  
 Uredinales 103  
 Uria aalge (zeekoet) 184  
*Urnatella gracilis* 130  
 Urochordata 282, 316  
 Urodinichidae 162  
 Uropgi 159  
 Uropodidae (schildpadmijten) 162  
 Uropodina 161, 162  
 Uropodoidea 162  
 Uropygi (zweepstaartschorpioenen) 159  
*Urosalpinx cinerea* 147  
 Urospora 65  
 Urticaceae (brandnetelfamilie) 75
- Urticina felina* (zeedahlia) 337  
 Ustilaginales (brandzwammen) 103  
 Ustilagomycotina 103  
 Utricularia (blaasjeskruid) 73, 237
- vaatplanten (*Tracheophyta*) 22, 28, 63, 68, **70-77**, 81, 102, 235, 307, 308, 320, 322, 325, 326, 328, 330, 340, 344, 345, 351, 353, 356, 361, 362, 363, 364  
*Vaccinium myrtillus* (blauwe bosbes) 35  
*Vaccinium oxycoccus* 367  
 vachtmijten (*Cheyletiella*) 159, 161  
 Vahlkampfiidae 96  
 vale heidedikkopmot (*Scythris ericetella*) 246  
 vale stofuil (*Athetis hospes*) 254  
 vale vleermuis (*Myotis myotis*) 292  
 valken (*Falconidae*) 297, 298  
 Vallonia 149  
 Valloniidae 149  
 vals heideblauwtje (*Plebejus idas*) 252  
 valse knotskevers (*Scydmaenidae*) 227, 228, 229  
 valse oubliehoren (*Cylichna cylindracea*) 148  
 valse spintmijten (*Tenuipalpidae*) 160, 164  
 valse wortelknobbelnematode (*Nacobbus aberrans*) 154  
*Valvata macrostoma* (grootmondpluimdrager) 147  
 Valvatidae (pluimdragers) 147  
 Vampyrellidae 94  
*Vanellus vanellus* (kievit) 351  
*Vanessa cardui* (distelvlinder) 321  
 varenachtigen (*Pteropsida*) 44, 65, 68, 70, 73, 74, 77, 309, 356  
 varenbladwespen (*Blasticotomidae*) 272  
 Variosea 101  
*Varroa destructor* (varroamijt) 161  
 varroamijt (*Varroa destructor*) 161  
*Vaucheria* 84  
*Vaucheria compacta* 84  
*Vaucheria longicaulis* 84  
 vederkruidfamilie (*Haloragaceae*) 74  
 vederrijten (*Analgoidea*) 161, 165  
 vederrijten (*Pterophoridae*) 245, **249-250**  
 veelkleurig Aziatisch lieveheersbeestje (*Harmonia axyridis*) 345, 349  
 veelkleurige zeeduizendpoot (*Nereis diversicolor*) 135, 337  
 veenbesparelmoervlinder (*Boloria aquilonaris*) 325  
 veenheide-uil (*Acronicta menyanthidis*) 253  
 veenmol (*Gryllotalpa gryllotalpa*) 205  
 veenmossen (*Sphagnum*) 66, 69, 70, 101  
 veenpatrijs (*Perdix perdix sphagnetorum*) 326  
 veervleugelkevers (*Ptiliidae*) 227, 228, 229  
 Veigaiidae 162  
 Veigaioida 162  
 veldkrekel (*Gryllus campestris*) 205, 367, 368  
 veldmuis (*Microtus arvalis*) 328  
 veldparelmoervlinder (*Melitaea cinxia*) 353  
 veldspitsmuis (*Crociodura leucodon*) 292  
 veldsprinkhanen (*Acrididae*) 205
- velduil (*Asio flammeus*) 299  
 veldwespen (*Polistes*) 224, 273  
 Veliidae (beeklopers) 221  
*Velleius* 233, 234  
*Velleius dilatatus* 233  
 Vendobionta 12  
 venglazenmaker (*Aeshna juncea juncea*) 324  
 venstermineermotten (*Bedelliidae*) 244  
 venstermuggen (*Anisopodidae*) 260, 262  
 venstervlekjes (*Thyrididae*) 245  
 venstervliegen (*Scenopinidae*) 260, 261, 262  
*Ventromma halecioides* 115  
 Verbenaceae (ijzerhardfamilie) 75  
 verborgen boswitje (*Leptidea reali*) 252  
*Vericrustacea* 177  
*Veronica longifolia* (lange ereprijs) 72  
 Verruca 182  
*Verruca stroemia* 182  
*Verrucomorpha* 181, 182  
 Vertebrata (gewervelde dieren) 12, 18, 19, 49, 52, 101, 111, 128, 150, 155, 183, 267, 280, 282, **284**, 303, 305, 307, 316  
*Vertigo angustior* (nauwe korfslak) 149  
*Vertigo moulinsiana* (zeggekorfslak) 149, 369  
*Vespa crabro* (hoornaar) 226, 233  
*Vespertilio murinus* (tweekleurige vleermuis) 292  
 Vespidae (ploovleugelwespen) 224, 266, 270, 271, 272, 273, 330  
 Vespoidea 271, 272  
*Vespula* 271  
 vetblad (*Pinguicula vulgaris*) 73, 374  
 Vetigastropoda (oerslakken) 144, **145**  
 vetje (*Leucaspius delineatus*) 287  
 vetplantenfamilie (*Crassulaceae*) 74  
 vezelkop (*Inocybe*) 106  
*Viburnum opulus* (gelderse roos) 71  
 viervlek (*Libellula quadrimaculata*) 204  
 vijverlopers (*Hydrometridae*) 221  
 viltvliegen (*Therevidae*) 259, 260, 261, 262  
*Vimba vimba* (blauwneus) 288  
 vink (*Fringilla coelebs*) 26, 27  
 vinken (*Fringillidae*) 27, 299  
*Viola* (viooltjes) 71, 77, 326, 353  
*Viola lutea calaminaria* (zinkviooltje) 77, 326  
*Viola odorata* (maarts viooltje) 71  
*Viola persicifolia* var. *lactaeoides* (heidemelk-viooltje) 77, 326  
 Violaceae (viooltjesfamilie) 75  
 viooltjes (*Viola*) 71, 77, 326, 353  
 viooltjesfamilie (*Violaceae*) 75  
*Vipera berus* (adder) 294, 295, 367, 368  
 vireo's (*Vireonidae*) 299  
*Vireonidae* (vireo's) 299  
 Viridiplantae (groene planten) 46, 60, **62-63**, 70, 148, 308  
 visarend (*Pandion haliaetus*) 321  
 visarenden (*Pandionidae*) 297, 298  
*Viscum album* (maretak) 73  
 visdief (*Sterna hirundo*) 370  
 visluizen (*Branchiura*) 49, 177, 178, **183**, 315

- vissen 12, 14, 22, 23, 24, 28, 34, 35, 67, 80, 82, 88, 90, 91, 117, 122, 123, 124, 125, 143, 151, 183, 185, 188, 189, 191, 195, 226, 284, 285, 286, 287, 288, 296, 303, 307, 308, 332, 333, 334, 335, 340, 341, 343, 344, 347, 356, 360, 361, 362
- visstaartjes (Nolidae) 253
- Vitaceae (wijnstokfamilie) 74
- Vitales 74, 76
- Viteus 217, 218
- Viteus vitifoliae 218
- Viteus vitifolii (druifluis) 217, 218
- Vitis (druiven) 217, 218
- Vitrinidae (glasslakken) 148
- Viviparoidea 146
- Viviparus 138, 147
- Viviparus acerosus (moerasslak) 147
- vlagwespen (Evanidae) 272
- vlagzalm (Thymallus thymallus) 288
- vlasfamilie (Linaceae) 75
- vleermuisluisvliegen (Nycteribiidae) 257, 258, 261, 263
- vleermuizen (Chiroptera) 22, 51, 73, 222, 245, 253, 254, 255, 291, 341, 342
- vleesvliegen (Sarcophagidae) 257, 261, 263
- vleet (Raja batis) 343, 344
- vlekdaguil (Heliolithis peltigera) 254
- vlekmijnmotten (Tischeriidae) 244
- vleugeltjesbloemfamilie (Polygalaceae) 75
- vliegen (Brachycera) 17, 19, 21, 22, 26, 30, 43, 199, 203, 208, 209, 215, 222, 223, 225, 230, 238, 239, 242, 251, 253, 254, 257, 258, 259, 260, 261, 264, 266, 267, 268, 296, 305, 307, 317, 321, 337, 342, 353
- vliegend hert (Lucanus cervus) 227
- vliegende herten (Lucanidae) 227, 229
- vliegenvangers (Muscicapidae) 298
- vliegenschwam (Amanita muscaria) 105
- vliesvleugeligen (Hymenoptera) 13, 19, 199, 222, 223, 224, 226, 233, 266, **269-273**, 275, 305, 317, 344, 353
- vliezige drijfhoren (Rissoa membranacea) 146
- vliederbloemenfamilie (Fabaceae) 75, 249
- vlinders (Lepidoptera) 13, 19, 23, 24, 25, 37, 44, 54, 199, 222, 223, **242-248**, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 303, 305, 309, 317, 321, 322, 343, 344, 350, 351, 353, 354, 373
- vloedschedemos (Timmia megapolitana) 326
- vloedvedermos (Fissidens gymnandrus) 69
- vlokkreeften (Amphipoda) 186, **189-190**, 315, 335, 338, 344
- vlooiën (Siphonaptera) 42, 199, 222, 223, **255**, 308, 317
- vlotvarenfamilie (Salviniaceae) 74
- vlozegge (Carex pulicaris) 367
- vogelmijten (Dermanyssidae) 161, 163
- vogels (Aves) 9, 12, 14, 18, 20, 22, 27, 28, 37, 42, 49, 52, 54, 73, 88, 93, 100, 117, 123, 124, 143, 145, 161, 162, 172, 183, 205, 211, 212, 226, 233, 254, 255, 256, 268, 284, 286, 289, 293, **296-301**, 303, 304, 305, 306, 308, 309, 316, 317, 320, 321, 322, 325, 326, 328, 329, 333, 335, 339, 340, 341, 342, 344, 345, 346, 350, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 364, 373, 376
- vogelspinnen (Mygalomorphae) 169
- vogelveerzwam (Onygena corvina) 104
- Volucella bombylans 266
- Volucella inanis 266
- Volucella pellucens 266
- Volucella zonaria 266
- Volvocales 63, 64
- Volvoc globator 64
- vorkstaartplevieren (Glareolidae) 298
- vos (Vulpes vulpes) 88, 124, 246, 255, 292
- vossenbesbladgast (Exobasidium vaccinii) 105
- vossenbesmineermot (Ectoedemia weaveri) 248
- vossenlintworm (Echinococcus multilocularis) 124
- vouwmuggen 260
- vroedmeesterpad (Alytes obstetricans) 288, 324, 325
- Vulpes vulpes (vos) 88, 124, 246, 255, 292
- vuurgoudhaan (Regulus ignicapilla) 300
- vuurkevers (Pyrochroidae) 227, 229
- vuurlibel (Crocothemis erythraea) 352
- vuursalamander (Salamandra salamandra terrestris) 288
- vuurspinnen (Eresidae) 170
- waaierkevers (Ripiphoridae) 226, 229
- waaierkokerworm (Sabella pavonina) 135
- waaiermotten (Alucitidae) 245
- waaiervleugeligen (Strepsiptera) 43, 199, 222, **223-225**, 307, 317, 320
- wadpier (Arenicola marina) 134, 135, 337
- wakame (Undaria pinnatifida) 85, 86
- walvisachtigen (Cetacea) 52, 182
- walvissen 51, 52, 153, 182, 290, 291
- wantsen (Heteroptera) 22, 23, 213, **220-222**, 321, 328, 330, 344, 346, 353
- wapenvliegen (Stratiomyidae) 257, 259, 260, 262
- wappervliegen (Sepsidae) 259, 260, 261, 262
- ware muizen 291
- wasbeer (Procyon lotor) 292
- waterdazen (Athericidae) 260, 262
- watergaasvlieg (Osmylus fulvicephalus) 239, 240
- watergentiaanfamilie (Menyanthaceae) 75
- waterjuffers (Coenagrion) 203, 204, 322
- waterkaardefamilie (Hydrocharitaceae) 74
- waterkruipers (Hydraenidae) 228, 229
- waterlelie (Nymphaea) 64, 72, 217
- waterleliefamilie (Nymphaeaceae) 74
- waterlobelia (Lobelia dortmanna) 377
- waterlongslakken (Basommatophora) 148, 149
- watermijten (Hydrachnidia) 159, 160, 161, 163, **167-168**, 332
- watermotten (Acentropiinae) 245, 246
- waternetje (Hydrodictyon reticulatum) 63
- waterroofkevers (Dytiscidae) 225, 229, **230-231**
- waterschimmels (Oomycota) 48, 50, 80, 81, **82**, 102, 196, 310
- waterschorpioenen (Nepidae) 221
- watersnuffel (Enallagma cyathigerum) 26
- waterspin (Argyroneta aquatica) 169
- waterspitsmuis (Neomys fodiens) 290, 291
- waterspreeuwen (Cinclididae) 298
- watertreders (Haliplidae) 228, 229
- waterveenmos (Sphagnum cuspidatum) 70
- watervliegen 261
- watervlooien 49, 97, 127, 128, 178, 179, 180, 189, 314, 332, 350
- watervlooien & kieuwpootkreeften (Branchiopoda) 49, 97, 177, **178-180**, 314, 344
- waterwantsen 167, 331, 332
- waterweegbree (Alisma) 217
- waterweegbreefamilie (Alismataceae) 74
- webspinners (Embioptera) 200, **206-207**, 315
- weegbreebeer (Parasemia plantaginis) 254
- weegbreefamilie (Plantaginaceae) 41, 75
- weekdieren (Mollusca) 12, 22, 49, 51, 101, III, 120, 122, 132, 133, **140**, 142, 143, 144, 145, 147, 150, 151, 285, 305, 306, 308, 312, 323, 330, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 340, 343, 344, 355, 360
- weekhuidmijten (Astigmatina) 159, 160, 161, 164, 165, 168
- weekwantsen (Miridae) 221
- wegedoornfamilie (Rhamnaceae) 75
- wegslakken (Arionidae) 148, 149
- weinigpoten (Pauropoda) 173, **176**, 314
- wenkvliegen 259, 261
- werfkevers (Lymexylidae) 227, 228, 229
- Wesmaelius balticus 241
- Wesmaelius mortoni 241
- wespen 19, 22, 224, 226, 266, 275, 308, 330, 353
- wespenspin (Argiope bruennichi) 171, 350, 352
- wespliegen 261
- wesplinders (Sesiidae) 244, 246, 248
- Wettinidae 163
- Wheeleria spilodactyla (malrovevedermot) 250
- wielewalen (Oriolidae) 299
- wielwebspinnen (Araneidae) 170
- wiervliegen (Coelopidae) 259, 260, 261, 262
- wijdbloeiende rus (Juncus tenageia) 372
- wijfjesvarenfamilie (Woodsiaceae) 74
- wijngaardslak (Helix pomatia) 148, 149
- wijnstokfamilie (Vitaceae) 74
- wijting (Merlangius merlangus) 287
- wild zwijn (Sus scrofa) 155, 291, 321
- wilde averuit (Artemisia campestris) 250
- wilde reseda (Reseda lutea) 72
- wilg (Salix) 247
- wilgenfamilie (Salicaceae) 74, 248
- wilgenhoutrups (Cossus cossus) 245
- wilgenroosje (Chamerion angustifolium) 72
- wilgenroosjesmotten (Mompidae) 244, 248
- windefamilie (Convolvulaceae) 75
- windepijlstaart (Agrilus convolvuli) 321
- windevedermot (Emmelina monodactyla) 250
- winterkevers (Tetratomidae) 229
- winterkoningen (Troglodytidae) 298
- wintermuggen (Trichoceridae) 260, 261
- Winterschmidtidae 165
- winterweeschilden (Phloiophilidae) 228, 229
- witflankdolfijn (Lagenorhynchus acutus) 292

- withaarkevers (Dascillidae) 228, 229  
 witjes (Pieridae) 245, 251  
 witpootkronkel (Tachypodoiulus niger) 175  
 witsnuitdolfijn (Lagenorhynchus albirostris) 292  
 witsnuitlibellen (Leucorrhinia) 26, 203, 204, 322, 324, 325  
 witte klaver (Trifolium repens) 32  
 witte muizenortje (Leucophytia bidentata) 149  
 witte paardenkastanje (Aesculus hippocastanum) 72  
 witte pantserkeverslak (Ischnochiton albus) 142  
 witte schotelkorst (Lecanora chlorotera) 108  
 witte waterlelie (Nymphaea alba) 72  
 witte waterranonkel (Ranunculus ololeucos) 72  
 witte wenteltrapje (Epitonium clathratulum) 146  
 wittevliegen (Aleyrodoidea) 213, **214-215**  
 wittingrondel (Romanogobio belingi) 288  
 witvlekmotten (Prodoxidae) 244  
 Wiwaxia 12  
 woekermier (Anergates atratulus) 277  
 woelmuizen 291  
 Wolbachia 168, 197, 269  
 wolf (Canis lupus) 88, 273, 293  
 wolfsklauwen 68, 70, 73, 77, 235, 309  
 wolfsklauwfamilie (Lycopodiaceae) 74  
 wolfsmelkfamilie (Euphorbiaceae) 75  
 wolfsmelkuil (Acronicta euphorbiae) 254  
 wollige stekelzwam (Phellodon confluens) 362  
 wolluizen (Pseudococcidae) 213, 218  
 wol-, dop- & schildluizen (Coccoidea) 213, **218-219**  
 wolzwevers (Bombyliidae) 258, 259, 260, 261, 262  
 Woodsiaceae (wijfjesvarenfamilie) 74  
 wormhagedissen 293  
 wormnaaktslakken (Boettgerillidae) 148  
 wormslakken (Solenogastres) 140, 312  
 wortelboorders (Hepialidae) 244, 250  
 wortelduizendpoten (Symphyla) 173, **176-177**, 314  
 wortelknobbelnematoden (Meloidogyne) 155  
 wortelvliegen (Psilidae) 260, 261, 262  
 woudparelmoervlinder (Melitaea diamina) 252  
 wrattenbijter (Decticus verrucivorus) 205, 206  
 wulk (Buccinum undatum) 146, 180, 344  
 wulp (Numenius arquata) 326  
  
 Xanthidium armatum 66  
 Xanthogramma 266  
 Xanthophyceae 84  
 Xanthostigma xanthostigma 239  
 Xenarthra 51  
 Xenocarida 177, 178  
 Xenopsylla cheopis 255  
 Xenos vesparum 224, 225  
 Xenoturbellida 280, 316  
 Xestia stigmatica (ruituil) 254  
 Xestobium rufovillosum (doods Kloppertje) 227  
 Xiphosura 158, 312  
 Xiphidriidae (kleine houtwespen) 272  
 Xiphidrioidea 272  
 Xironogiton instabilis 140  
 Xolalgidae 165  
  
 Xyelidae (dennenappelbladwespen) 269, 272  
 Xyeloidea 272  
 Xyleborus 225  
 Xyleninae 254  
 Xyloborus domesticus 238  
 Xylomyidae 260, 262  
 Xylophagidae (houtvliegen) 260, 262  
 Xylophagoidea 260  
 Xylophagomorpha 260  
  
 Ylodes reuteri 242  
 Ylodes simulans 242  
 Yola bicarinata 231  
 Yponomeuta 246  
 Yponomeutidae (stippelmotten) 243, 244, 246  
 Yponomeutoidea 244  
 Ypsolophidae (spitskopmotten) 243, 244  
 yuccamotten (Incurvariidae) 244  
  
 zaadplanten 65, 68, 70, 73, 77, 226, 235, 246, 309  
 zadelsprinkhaan (Ephippiger ephippiger) 206  
 zager (Alitta virens) 133, 134  
 zakjesdragers (Psychidae) 242, 243, 244, 245  
 zakjeszwammen 102  
 zakpijpen (Ascidacea) 282, 283, 333, 338  
 zaksikkelmotten (Amphisbatidae) 244, 248  
 zakspringen (Clubionidae) 170  
 zalm (Salmo salar) 117, 138, 139, 287, 288  
 zandbijen (Andrena) 223, 224, 225, 279, 329, 353, 354  
 zandblauwmot (Homoeosoma nimbella) 246  
 zandhaarmos (Polytrichum juniperinum) 320  
 zandhagedis (Lacerta agilis) 294, 295, 328, 351  
 zandhoenders (Pteroclididae) 297, 298  
 zandwormen (Echiura) 133, **136**, 312  
 zandzagers (Nephtys) 134  
 zeeanjelier (Metridium senile) 114  
 zeeappel (Psammechinus miliaris) 281  
 zeearend (Haliaeetus albicilla) 354  
 zeedahlia (Urticina felina) 337  
 zeeden (Pinus pinaster) 104  
 zeedenmycena (Mycena seynii) 104, 105  
 zeedruif (Pleurobrachia pileus) 113  
 zeeduizendpoten (Nereididae) 134  
 zee-egels (Echinoidea) 131, 280  
 zee-engel (Squatina squatina) 286  
 zeegrasfamilie (Zosteraceae) 74, 335  
 zeegrassen 73  
 zeehonden 113, 290, 307, 334  
 zeehondenluis (Echinophthirius horridus) 212  
 zeeklitschelpjes (Montacuta) 143  
 zeekoeien (Sirenia) 51, 52  
 zeekoet (Uria aalge) 184  
 zeekomkommers (Holothuroidea) 119, 280, 281, 355  
 zeekomma's (Cumacea) 186, **193**, 315  
 zeekreeft (Homarus gammarus) 129, 195, 196  
 zeelelies (Crinoidea) 181, 280, 355  
 zeemijten (Halacaridae) 162, 163  
 zeenaaktslakken (Nudibranchia) 131, 148, 350  
 zeeoren (Haliotidae) 145  
  
 zeepaardjes (Hippocampus) 286  
 zeepboomfamilie (Sapindaceae) 75  
 zeepier 135, 337  
 zeepokken (Balanomorpha) 148, 181, 182, 283, 315, 337  
 zeeprik (Petromyzon marinus) 285  
 zeeschildpadden 182, 295, 355, 358  
 zeespinnen (Pycnogonida) 49, **158**, 312  
 zeesterren (Asteroidea) 118, 145, 280, 355  
 zeevonk (Noctiluca scintillans) 91, 92, 304  
 zeevespen (Cubozoa) 114, 312  
 zeevinde (Convolvulus soldanella) 320  
 zeewolfsmelk (Euphorbia paralias) 72  
 zeggekorfslak (Vertigo moulinsiana) 149, 369  
 Zirconidae 162  
 Zirconoidea 162  
 zesoogspinnen (Segestriidae) 170  
 zespotigen (Hexapoda) 173, 177, 178, **196**, 198, 314, 316  
 Zetomimidae 165  
 Zetorchestidae 164  
 Zetorchestoidea 164  
 zijderups (Bombyx mori) 247  
 zilveren maan (Boloria selene) 343, 353, 368  
 zilveren zandbij (Andrena argentata) 329  
 zilvermos (Bryum argenteum) 320  
 zilverspar (Abies) 217  
 zilverstrephoobeestje (Coenonympha hero) 252  
 zilversisje (Lepisma saccharina) 202  
 zilversisjes (Zygentoma) 42, 199, 200, **201-202**, 315  
 zilvervlek (Boloria euphrosyne) 252  
 zilvervlekmotten (Heliozelidae) 244  
 Zimmermannia 246, 249  
 Zimmermannia heringella 246  
 Zingiberales 76  
 zinkviooltje (Viola lutea calaminaria) 77, 326  
 Zoarces viviparus (puitaal) 286  
 zoetwatermollusken 332, 361, 362  
 zoetwaterneriet (Theodoxus fluviatilis) 146  
 zoetwaterpoliepen (Hydra) 116, 178, 179  
 zoetwaterschildpadden 295, 296  
 zoetwaterspons (Spongilla lacustris) 112, 113  
 zomereik (Quercus robur) 73, 248, 350, 351  
 zomerschroeforchis (Spiranthes aestivalis) 73  
 zomertortel (Streptopelia turtur) 27  
 zomprus (Juncus articulatus) 72  
 Zonitidae (glansslakken) 148  
 zonnebaars (Lepomis gibbosus) 348  
 zonnedaauw (Drosera) 73  
 zonnedaauwfamilie (Droseraceae) 75  
 zonnediertjes (Centroheliozoa) 50, 60, 78, 79, 81, 94, 98, 308  
 zonneroosjesfamilie (Cistaceae) 75  
 zoogdieren (Mammalia) 12, 14, 27, 28, 44, 49, 51, 52, 90, 93, 98, 100, 103, 117, 124, 138, 139, 161, 162, 183, 211, 212, 233, 246, 255, 284, 286, **290-293**, 296, 303, 304, 305, 308, 309, 316, 321, 322, 325, 326, 328, 330, 335, 340, 341, 344, 345, 354, 356, 360, 361, 362

- Zoomastigina 94  
 Zootoca vivipara 294, 295  
 Zopheridae (somberkevers) 229  
 Zoraptera 200, 317  
 Zostera 73, 81, 116, 146, 335  
 Zostera marina (groot zeegras) 116, 335  
 Zosteraceae (zeegrasfamilie) 74, 335  
 zoutgrasfamilie (Juncaginaceae) 74  
 zuidelijk spitskopje (Conocephalus discolor) 206, 352  
 zuidelijke boomsprinkhaan (Meconema meridionale) 206  
 zuidelijke langhoornbij (Eucera nigrescens) 362  
 zuidelijke meidoornmineermot (Stigmella crataegella) 249  
 zuidelijke sleedoornmineermot (Ectoedemia spinosella) 249  
 zuidelijke worteluil (Agrotis trux) 254  
 Zuiderzeekrabbetje (Rhithropanopeus harrisi) 195, 336  
 Zuiderzee-schijfslak (Corambe obscura) 338  
 zuigende luizen (Anoplura) 211  
 zuigwormen (Trematoda) 120, 121, **122-123**, 312  
 zuilcactussen 356  
 zulte (Aster tripolium) 326  
 zwakgeribde olifantstand (Antalis vulgare) 150  
 zwaluwen (Hirundinidae) 222, 298  
 zwamkevers (Endomychidae) 229  
 zwamspartelkevers (Melandryidae) 229  
 zwanen 296, 298  
 zwanenbloemfamilie (Butomaceae) 74  
 zwart hauwmos (Anthoceros punctatus) 320  
 zwartbekgrondel (Neogobius melanostomus) 287, 288  
 zwarte bonenluis (Aphis fabae) 215, 216  
 zwarte heidelibel (Sympetrum danae) 26, 204  
 zwarte kogel (Glomeris marginata) 175  
 zwarte kraai (Corvus corone) 296, 297  
 zwarte mierwespen (Myrmosidae) 271, 272  
 zwarte rat (Rattus rattus) 292, 321, 322  
 zwarte stern (Chlidonias niger) 326  
 zwarte vliegen (Bibionidae) 259, 260, 261  
 zwarte zaadmier (Tetramorium caespitum) 278  
 zwartgatje (Ostearius melanopygius) 320  
 zwartlijvisstaartje (Meganola togatularis) 254  
 zwartlijven (Tenebrionidae) 227, 229  
 zwartwitmotten (Ethmiidae) 244  
 Zweedse kornoelje (Cornus suecica) 324  
 zweefvliegen (Syrphidae) 24, 252, 257, 258, 260, 261, **266-267**, 308, 321, 322, 323, 328, 329, 330, 338, 342, 345, 353, 354, 364  
 zweepspinnen (Amblypygi) 159, 315  
 zweepstaartschorpioenen (Uropygi) 159  
 zwemkrabben (Liocarcinus) 195  
 zwepenboom (Celtis) 322  
 zwijnen (Suidae) 52  
 Zygaenidae (bloeddrupjes) 242, 244  
 Zygaenoidea 244  
 Zygentoma (zilvervisjes) 42, 199, **200-201**, 202, 315  
 Zygnuma 65, 66  
 Zygnetataceae 65, 66  
 Zygnetatales **65-66**, 304, 309  
 Zygomycota 50, 102, 103  
 Zygomphyllales 76  
 Zygoptera 203  
 Zygoribatula cognata 169  
 Zygoribatula frisiae 16







## INDEX VAN DE NEDERLANDSE NAMEN

- aasgarnalen ..... 188  
 amfibieën ..... 288  
 amoeben ..... 100  
 bacteriën ..... 58  
 beentasters ..... 198  
 beerdiertjes ..... 156  
 beervlinders ..... 253  
 bidsprinkhaan-  
 kreeften ..... 187  
 bijen ..... 278  
 bladkevers ..... 234  
 bladvllooien ..... 214  
 bloedzuigers ..... 138  
 bloemdiere ..... 114  
 borstelwormen ..... 133  
 bronchiobdelle  
 wormen ..... 139  
 bromvliegen ..... 267  
 bruinwieren ..... 85  
 buikharigen ..... 125  
 chordadiere ..... 282  
 cicaden ..... 219  
 ciliaten ..... 90  
 cyanobacteriën ..... 58  
 dagvlinders ..... 251  
 dansmuggen ..... 264  
 dennenluizen ..... 217  
 dieren ..... III  
 dinosauriërs ..... 293  
 donsvlinders ..... 253  
 dopluizen ..... 218  
 duizendpoten ..... 173  
 dwergluizen ..... 217  
 dwergmineer-  
 motten ..... 248  
 echte kreeftachtigen ..... 186  
 echte luizen ..... 210  
 eendenmossels ..... 181  
 eikelwormen ..... 281  
 elzenvliegen ..... 238  
 eukaryoten ..... 60  
 foraminiferen ..... 95  
 geelgroene algen ..... 84  
 geleedpotigen ..... 158  
 gewervelde dieren ..... 284  
 gewone bladluizen ..... 215  
 gewone bladwespen ..... 273  
 goudwieren ..... 83  
 groene planten ..... 62  
 groenwieren ..... 63  
 haften ..... 202  
 hagedissen ..... 293  
 hoefijzerwormen ..... 132  
 holometabole  
 insecten ..... 222  
 holtedieren ..... 114  
 hooiwagens ..... 171  
 hydroidpoliepen ..... 115  
 ichneumoniden ..... 275  
 inktvissen ..... 150  
 insecten ..... 177, 199  
 kaakmondjes ..... 126  
 kakkerlakken ..... 207  
 kameelhalsvliegen ..... 238  
 kelkdiertjes ..... 129  
 kelkwormen ..... 129  
 kevers ..... 225  
 keverslakken ..... 142  
 kieuwpootkreeften ..... 178  
 kiezelwieren ..... 87  
 kokerjuffers ..... 241  
 koralen ..... 114  
 korstmossen ..... 108  
 kortschildkevers ..... 233  
 kraakbeenvissen ..... 285  
 krabbenzakjes ..... 181  
 kransdiertjes ..... 129  
 kranswieren ..... 67  
 kreeftachtigen ..... 177  
 krekels ..... 205  
 krill ..... 193  
 kwallen ..... 116  
 lancetvisjes ..... 283  
 landplanten ..... 68  
 langpootmuggen ..... 263  
 Leven ..... 57  
 libellen ..... 203  
 lintwormen ..... 123  
 loopkevers ..... 231  
 luizen ..... 211  
 manteldieren ..... 282  
 middendiertejes ..... 118  
 mieren ..... 276  
 mijten ..... 159  
 miljoenpoten ..... 174  
 mosdiertjes ..... 130  
 mosmijten ..... 168  
 mosselkreeftjes ..... 185  
 mossen ..... 68  
 muggen ..... 257  
 naaldkreeftjes ..... 192  
 nematoden ..... 153  
 nerieten ..... 146  
 neteldieren ..... 114  
 netvleugeligen ..... 239  
 nieuwe slakken ..... 146  
 oerslakken ..... 145  
 oligochaeten ..... 137  
 oogwieren ..... 97  
 oorwormen ..... 209  
 paardenhaarwormen ..... 156  
 pantserwieren ..... 91  
 pijlwormen ..... 119  
 pindawormen ..... 136  
 pissebedden ..... 190  
 planten ..... 60  
 plantenluizen ..... 213  
 platwormen ..... 120  
 priapuliden ..... 153  
 pseudoscorpionen ..... 172  
 raderdieren ..... 126  
 radiolariën ..... 93  
 reptielen ..... 293  
 ribkwallen ..... 113  
 ringwormen ..... 133  
 roeipootkreeftjes ..... 184  
 rondbekken ..... 284  
 roodwieren ..... 61  
 rotsspringers ..... 200  
 schaalhorens ..... 144  
 schietmotten ..... 241  
 schildluizen ..... 218  
 schildpadden ..... 295  
 schildvoetigen ..... 141  
 schimmels ..... 102  
 schorpioenvliegen ..... 256  
 slakken ..... 144  
 slangen ..... 293  
 slijkvliegen ..... 238  
 slijmzwammen ..... 98  
 snavelinsecten ..... 213  
 sneeuwspringers ..... 256  
 snoerwormen ..... 132  
 snuitkevers s.l. .... 236  
 spinachtigen ..... 159  
 spinnen ..... 169  
 sponzen ..... 112  
 sporendiertjes ..... 92  
 springstaarten ..... 196  
 sprinkhanen ..... 205  
 staatkwallen ..... 115  
 steenvliegen ..... 208  
 stekelhuidigen ..... 280  
 stekelsnuitwormen ..... 126, 128  
 stekelwormen ..... 152  
 stofluizen ..... 210  
 stofluizen ..... 210  
 stoottanden ..... 150  
 straalvinnigen ..... 286  
 tienpotigen ..... 194  
 tongwormen ..... 183  
 trilhaardiertejes ..... 90  
 trilhaarwormen ..... 121  
 tripsen ..... 212  
 tweekleppigen ..... 142  
 tweestaarten ..... 198  
 uilen (vlinders) ..... 253  
 vaatplanten ..... 70  
 vedermotten ..... 249  
 visluizen ..... 183  
 vliegen ..... 257  
 vliesvleugeligen ..... 269  
 vlinders ..... 242  
 vlokreeften ..... 189  
 vlooien ..... 255  
 vogels ..... 293, 296  
 waaivleugeligen ..... 223  
 wantsen ..... 220  
 watermijten ..... 167  
 waterroofkevers ..... 230  
 waterschimmels ..... 82  
 watervlooien ..... 178  
 webspinners ..... 206  
 weekdieren ..... 140  
 weinigpoten ..... 176  
 wittevliegen ..... 214  
 wolluizen ..... 218  
 wortelduizendpoten ..... 176  
 zandwormen ..... 136  
 zeeanemonen ..... 114  
 zeekomma's ..... 193  
 zeepokken ..... 181  
 zeespinnen ..... 158  
 zespotigen ..... 196  
 zilvervisjes ..... 201  
 zoogdieren ..... 290  
 zuigwormen ..... 122  
 zweefvliegen ..... 266  
 Acanthocephala ..... 128  
 Acari ..... 159  
 Acoelomorpha ..... 118  
 Acrothoracica ..... 180

## INDEX VAN DE WETENSCHAPPELIJKE NAMEN



Actinopterygii .....	286	Cumacea .....	193	Kinorhyncha .....	152	Psocodea .....	210
Adelgoidea .....	217	Curculionioidea ..	236	Lepidoptera .....	242	'Psocoptera' .....	210
Aleyrodoidea .....	214	Cyanobacteria .....	58	Leptostraca .....	186	Psylloidea .....	214
Alveolata .....	89	Cycliophora .....	129	Lichenes .....	108	Pterophoridae .....	249
Amoebozoa .....	98	Cyclostomata .....	284	Lissamphibia .....	288	Pycnogonida .....	158
Amphipoda .....	189	Decapoda .....	194	lobose Amoebae ..	100	Radiolaria .....	93
Animalia .....	111	Dermaptera .....	209	Lobosea .....	100	Raphidioptera .....	238
Annelida .....	133	Deuterostomia ..	280	Lophotrochozoa ..	120	Reptilia .....	293
Anthocerotophyta ..	68	Dinoflagellata .....	91	Malacostraca .....	186	Rhabditophora .....	121
Anthozoa .....	114	Dinozoa .....	90	Mammalia .....	290	Rhizaria .....	93
Aphanoneura .....	135	Diplopoda .....	174	Marchantiophyta ..	68	Rhizocephala .....	181
Aphidoidea .....	215	Diplura .....	198	Mecoptera .....	256	Rhodophyta .....	61
Apicomplexa .....	92	Diptera .....	257	Megaloptera .....	238	'Rotifera' .....	126
Apidae .....	278	Dytiscidae .....	230	Mesozoa .....	118	Sauropsida .....	293
Arachnida .....	159	Ecdysozoa .....	152	Microcoryphia ..	200	Scaphopoda .....	150
Araneae .....	169	Echinoderida .....	152	Mollusca .....	140	Scyphozoa .....	116
Archaea .....	58	Echinodermata ..	280	Monogenea .....	125	Siphonaptera .....	255
Archaeognatha ..	200	Echiura .....	136	Myriapoda .....	173	Sipuncula .....	136
Arthropoda .....	158	Ectoprocta .....	130	Mysida .....	188	Sporozoa .....	92
Auchenorrhyncha ..	219	Embioptera .....	206	Myxozoa .....	117	Squamata .....	293
Aves .....	296	Embryophyta .....	68	Nematoda .....	153	Staphylinidae .....	233
Bacillariophyceae ..	87	Endopterygota ..	222	Nematomorpha ..	156	Sternorrhyncha ..	213
Bathynellacea .....	188	Enteropneusta ..	281	Nemertea .....	132	Stomatopoda .....	187
Biota .....	57	Entoprocta .....	129	Nepticulidae .....	248	Stramenopila .....	80
Bivalvia .....	142	Ephemeroptera ..	202	Neritimorpha .....	146	Strepsiptera .....	223
Blattodea .....	207	Eubacteria .....	58	Neuroptera .....	239	Streptophyta .....	65
Branchiobdellida ..	139	Euglenophyceae ..	97	Noctuidae .....	253	Symphyla .....	176
Branchiopoda .....	178	Eukarya .....	60	Odonata .....	203	Syndermata	
Branchiura .....	183	Eumycetozoa .....	98	Oligochaeta .....	137	(Rotifera s.l.) ..	126
Bryophyta .....	68	Euphausiacea .....	193	Oomycota .....	82	Synurophyceae .....	83
Caenogastropoda ..	146	Excavata .....	96	Opiliones .....	171	Syrphidae .....	266
Calliphoridae .....	267	Foraminifera .....	95	Opisthokonta .....	101	Tanaidacea .....	192
Carabidae .....	231	Formicidae .....	276	Oribatida .....	168	Tardigrada .....	156
Catenuvida .....	121	Fungi .....	102	Orthoptera .....	205	Tenthredinidae ..	273
Caudofoveata .....	141	Gastropoda .....	144	Ostracoda .....	185	Testudines .....	295
Cephalochordata ..	283	Gastrotricha .....	125	Pancrustacea .....	177	Thoracica .....	181
Cephalopoda .....	150	Glaucochyta .....	61	Papilionoidea .....	251	Thysanoptera .....	212
Cercozoa .....	94	Gnathostomulida ..	126	Patellogastropoda ..	144	Thysanura .....	201
Cestoda .....	123	Gymnamoebae ..	100	Paurogoda .....	176	Tipulidae .....	263
Chaetognatha .....	119	Hacrobia .....	78	Pentastomida .....	183	Tracheophyta .....	70
Charales .....	67	Haplosporidia .....	95	Phaeophyceae .....	85	Trematoda .....	122
Chilopoda .....	173	Haptophyta .....	79	Phaeothamniophyceae		Tribophyceae .....	84
Chironomidae ..	264	Hemichordata ..	281	.....	85	Trichoptera .....	241
Chlorophyta .....	63	Hemiptera .....	213	Phoronida .....	132	Tunicata .....	282
Chondrichthyes ..	285	Hesperioidea .....	251	Phthiraptera .....	211	'Turbellaria' .....	121
Chordata .....	282	Heterobranchia ..	147	Phytoseiidae .....	166	Unikonta .....	98
Chromalveolata ..	78	Heterokontophyta ..	83	Plantae .....	60	Urochordata .....	282
Chrysomelidae ..	234	Heteroptera .....	220	Platyhelminthes ..	120	Vertebrata .....	284
Chrysophyceae .....	83	Hexapoda .....	196	Plecoptera .....	208	Vetigastropoda .....	145
Ciliophora .....	90	Hirudinea .....	138	Polychaeta .....	133	Viridiplantae .....	62
Cnidaria .....	114	Holometabola .....	222	Polyplacophora ..	142	Zygentoma .....	201
Coccoidea .....	218	Hydrachnidia .....	167	Porifera .....	112	Zygnematales .....	65
Coleoptera .....	225	Hydrozoa .....	115	Priapulida .....	153		
Collembola .....	196	Hymenoptera .....	269	Protostomia .....	119		
Copepoda .....	184	Ichneumonidae ..	275	Protura .....	198		
Cryptophyta .....	80	Insecta .....	199	Prymnesiophyta ..	79		
Ctenophora .....	113	Isopoda .....	190	Pseudoscorpiones ..	172		