

Kadavers in De Kaaistoep: de natuurlijke successie van kevers en andere insecten in een vos en een ree

In 2002 werden in De Kaaistoep nabij Tilburg de kadavers van een vos en een ree vanaf het allereerste tot het laatste stadium van ontbinding gevolgd. De kadavers werden zo min mogelijk gemanipuleerd om het natuurlijke proces niet te verstoren. De natuurlijke successie van kevers en in mindere mate van vliegen werd gevolgd. Ook is de aanwezigheid van andere insecten op het kadaver geregistreerd. Na beschrijving van de waarnemingen aan de kadavers worden de verzamelde gegevens gepresenteerd. In totaal zijn 86 soorten kevers met de hand verzameld, waarvan een, *Philonthus spinipes* Sharp, voor het eerst wordt gemeld in Nederland. De groei van larven van *Oiceoptoma* en *Thanatophilus* in de kadavers is gevolgd. Deze larven zijn gedurende zes tot tien weken aanwezig.

Entomologische Berichten 64(2): 34-50

Trefwoorden: *Philonthus spinipes*, *Oiceoptoma*-larven, *Thanatophilus*-larven, Coleoptera, Diptera, Formicidae

Inleiding

De Kaaistoep is een voormalig landbouwgebied pal ten westen van Tilburg en pal ten noorden van de autosnelweg A58. Eigenaar is de N.V. Tilburgsche Waterleiding-Maatschappij, die er vanaf 1994 natuurontwikkeling ter hand heeft genomen. Vanaf 1995 wordt er floristisch en faunistisch onderzoek verricht (Van Wielink 1999). Het terrein is, buiten de openbare wegen, alleen toegankelijk met een vergunning. Dit maakt ongestoorde natuurstudie mogelijk. Het onderzoek aan kevers is in 1995 gestart; een onderdeel daarvan is het bestuderen van kevers in kadavers (Van Wielink 2002).

In februari 2002 werden door de beheerders van het terrein een dode vos *Vulpes vulpes* en in april 2002 een dode ree *Capreolus capreolus* aangeboden. Deze buitenkans is te baat genomen om de opeenvolging van kevers en andere insecten in de verse kadavers te volgen. Beide kadavers zijn in De Kaaistoep gedeponeerd op plaatsen die niet toegankelijk zijn voor het publiek.

Er is relatief weinig recente literatuur over de ontbinding van kadavers in een natuurlijke omgeving en de rol van kevers daarbij. De moderne coleopteroloog heeft vaak niet meer zoveel geduld als die aan het begin van de 20^e eeuw:

Paul van Wielink

Tobias Asserlaan 126
5056 VD Berkel-Enschot
pv.wielin@inter.nl.net

men wil bij het verzamelen liever niet afhankelijk zijn van het aanbod van 'natuurlijke' kadavers (Schilthuizen & Vallenguik 1998). Er is nog veel onbekend, zoals de voorkeur voor het type kadaver, de tijd van de dag waarop de kevers actief zijn en over de rol van de ligging in het terrein.

De vos en de ree in De Kaaistoep zijn gedurende het hele proces van ontbinding geobserveerd, van vers (haast nog warm) tot een restant van verbleekte botten. Het is bijna niet te beschrijven hoe op, in en onder zo'n kadaver een scala van natuurlijke processen plaatsvindt: voortplanting en groei, concurrentie en strijd op leven en dood, eten en gegeten worden, en het in bezit nemen van specifieke niches. Toch wordt in dit artikel een poging daartoe ondernomen. Het was van het begin niet de bedoeling zoveel mogelijk kevers te verzamelen maar om de successie zo ongestoord mogelijk te volgen.

Dit artikel bestaat uit twee delen: eerst wordt een beschrijving gegeven van de waarnemingen aan de kadavers *in situ*, daarna worden de verzamelde gegevens gepresenteerd en vergeleken met de bestaande literatuur.

Methoden

De vos is neergelegd in De Kaaistoep-West in een gemengd loofbos met vooral zomereiken en veel aangetast hout. Ongeveer twee meter aan de zuidzijde lag open terrein (AC 129.3-394.6), ongeveer 100 meter zuidelijk ervan de autosnelweg A58 (Tilburg-Breda). De omgeving bestaat uit kleinschalig landschap met bosjes, droog grasland, aanplant van boompjes (kers; figuur 1); nabij ligt een grote recent gegraven pool. De ondergrond bestaat uit strooisel en daaronder humus van blad, samen een laag van ongeveer 20 cm dik op schrale zandgrond. Na het uitbotten der bomen bleek de vos gedurende de gehele dag in de schaduw te liggen.

De ree is gedeponeerd in het Vorstersbos aan de rand

Tabel 1. Aantal soorten kevers van de kadavers van vos en ree, per familie. Naamgeving, indeling en volgorde van de families naar Klausnitzer (1998). Aantallen zijn exclusief kweek.

Beetle families: observed number of species in carrion of fox and roe. Nomenclature, classification and sequence of families follows Klausnitzer (1998). Numbers obtained by breeding are excluded.

familie	vos	ree
Hydrophilidae (watertorren)	3	6
Histeridae (spiegelkevers)	5	6
Scydmaenidae	-	3
Leiodidae-Cholevinae (kaaskevers)	3	5
Silphidae (aaskevers)	6	6
Staphylinidae (kortschildkevers)	28	16
Trogidae (beenderknagers)	1	2
Geotrupidae (echte mestkevers)	-	1
Scarabaeidae (blasprietkevers)	1	7
Dermestidae (spekkevers)	4	4
Cleridae (bontkevers)	-	2
Nitidulidae (glanskevers)	3	2
Cryptophagidae	1	1
Brentidae-Apioninae (spitsmuisjes)	1	-
Curculionidae (snuutkevers)	1	-
totaal	57	61

totaal aantal soorten vos + ree: 86

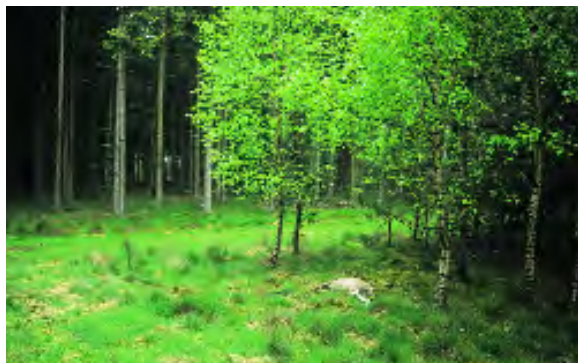
van een bosje met jonge aanplant van grove den en berk (AC 128.7-394.4) in de nabijheid van percelen met grove den, spar en lariks (figuur 2). Aan de zuid- en westzijde van het kadaver bevonden zich brandgangen, ongeveer 200 meter zuidelijk lag de autosnelweg A58. Dit kadaver heeft van 's ochtends vroeg tot 's avonds in de zon gelegen. De ondergrond bestond uit een tapijt van mos en gras, ongeveer 10-20 cm dik, met daaronder een laagje humus op schrale zandgrond. Achteraf bleek dit een minder efficiënte plaats: het verzamelen van materiaal was soms moeilijk omdat sommige kevers zeer snel in het mostapijt verdwenen.

De kadavers werden in de beginperiode (van februari tot en met 7 juni 2002) tenminste elke week geïnspecteerd, daarna om de twee weken en in de laatste periode (eind au-



Figuur 1. De locatie van de vos: kleinschalig landschap met bosjes en op de achtergrond de A58. Onmiddellijk rechts van de foto in de bosrand lag het kadaver in de schaduw. De foto is genomen in zuidwestelijke richting. Foto: Paul van Wielink

Varied landscape with bushes and highway A58 in the background. The dead fox was deposited in the shade under the trees at the right side of the picture. The picture was taken in a southwest direction.



Figuur 2. Het kadaver van de ree lag op een kruising van brandgangen in een naaldbos, steeds in de zon. De foto is genomen in noordwestelijke richting. Foto: Paul van Wielink

The dead roe deer was deposited near a crossing of fire-lanes in pine-forest. It was exposed to the sun. The picture was taken in a northwest direction.

gustus tot en met december 2002) eens per maand. Beide zijn op dezelfde dag onderzocht met maximaal 1 uur tijdsverschil. Soms werd 's nachts een extra inspectie uitgevoerd; dan is of de vos of de ree bezocht.

De kadavers zijn zeer goed bekeken zonder ze aan te raken (figuur 3). Meestal duurde dat ongeveer 10 minuten. Daarna werden een voor een de achterpoten en vervolgens de voorpoten en de kop opgetild. Tenslotte werd onder het kadaver gekeken en is de humus hier en daar een beetje omgewoeld. Bovendien zijn de haren goed nagekeken. In de beginperiode werden latex handschoenen gebruikt. Materiaal dat ter plaatse niet gedetermineerd kon worden is met de hand of met een exhauster verzameld. Alles gebeurde voorzichtig om zo min mogelijk verstoring te veroorzaken. Een fractie van de aangetroffen aaskeverlarven werd verzameld en gemeten met behulp van een oculairmicrometer in een Olympus-stereomicroscoop. De aangegeven lengte is inclusief het verlengde 10^e abdominaalsegment.

Rond de dode vos zijn op 2 april 2002 op ongeveer twee meter afstand zes 30 x 30 cm stoeptegels gelegd. Bij elke inspectie zijn de weersomstandigheden genoteerd en foto's gemaakt. Op 7 november 2002 is een laag van ongeveer 10 cm humus onder de kadavers verzameld en op kweek gezet, in totaal ongeveer zeven liter.

De determinatie van het verzamelde kevermateriaal geschiedde met behulp van Freude *et al.* (1964-1979), Lohse & Lucht (1989-1994) en Lucht & Klausnitzer (1998) en tevens met Janssens (1960) en Schilthuizen & Vallenduuk (1998). Waar nodig is kruisdeterminatie verricht. Bijzondere of moeilijke soorten zijn door specialisten gecontroleerd of gedetermineerd. De wetenschappelijke namen van de kevers zijn conform Lucht & Klausnitzer (1998). Het materiaal is opgenomen in de collectie van het Natuurmuseum Brabant te Tilburg.

Resultaten

Waarnemingen in het veld

Een overzicht van de keverfamilies en aantallen soorten staat in tabel 1. De soorten kevers en de periode waarin ze zijn waargenomen zijn te vinden in tabel 2; hierin staan ook de auteursnamen.

Tabel 2 Soorten kevers (uitsluitend imago's), aantallen en periode waarin ze op de kadavers zijn waargenomen. Familie-indeling en volgorde conform Klausnitzer (1998), naamgeving volgens Lucht & Klausnitzer (1998). Periode voor de vos 18 februari 2002 - 23 februari 2003, voor de ree 23 april - 4 november 2002.

Beetle species (adults only), numbers and time present on the carrion. Classification and family sequence follows Klausnitzer (1998), nomenclature follows Lucht & Klausnitzer (1998). Period for the fox 18 February 2002-23 February 2003, for the roe deer 23 April-4 November 2003.

soort	vos		ree		
	aantal	datum/ periode	aantal	datum/ periode	
Hydrophilidae					
<i>Cercyon haemorrhoidalis</i> (Fabricius)	-	-	1		26 mei
<i>Cercyon impressus</i> (Sturm)	-	-	1		16 mei
<i>Cercyon lateralis</i> (Marsham)	-	-	2-10		4 mei, 6 juli
<i>Cercyon melanocephalus</i> (Linnaeus)	-	-	1		16 mei
<i>Sphaeridium bipustulatum</i> Fabricius	2-10	24-29 april	2-10		16 mei-1 juni
<i>Sphaeridium lunatum</i> Fabricius	2-10	2-19 april	>10		24 april-26 mei
<i>Sphaeridium scarabaeoides</i> Linnaeus	2-10	2-24 april	-		-
Histeridae					
<i>Margarinotus striola</i> Sahlberg	1	6 juli	1		12 mei
<i>Margarinotus brunneus</i> (Fabricius)	2-10	29 april-12 mei	2-10		12-20 mei
<i>Margarinotus carbonarius</i> (Hoffman)	2-10	24 april-12 mei	1		16 mei
<i>Margarinotus ventralis</i> (Marseul)	>10	29 april-20 mei	>10		16 mei-1 juni
<i>Saprinus aeneus</i> (Fabricius)	-	-	2-10		9 mei
<i>Saprinus semistriatus</i> (Scriba)	2-10	20 mei	>100		12-20 mei
Scydmaenidae					
<i>Scydmaenus tarsatus</i> Müller et Kunze	-	-	1		1 juni
<i>Stenichnus collaris</i> (Müller et Kunze)	-	-	1		12 augustus
<i>Stenichnus scutellaris</i> (Müller et Kunze)	-	-	1		23 juli
Leiodidae-Cholevinae					
<i>Catops chrysoloides</i> (Panzer)	2-10	10 maart	2-10		12 mei-1 juni
<i>Catops kirbyi</i> (Spence)	1	20 mei	2-10	20-26 mei, 29 september	
<i>Catops tristis</i> (Spence)	-	-	1		4 mei
<i>Nargus velox</i> (Spence)	2-10	10-23 maart	-		-
<i>Sciodrepoides fumatus</i> (Spence)	-	-	>10		1 juni-6 juli
<i>Sciodrepoides watsoni</i> (Spence)	-	-	2-10		4 mei
Silphidae					
<i>Necrodes littoralis</i> (Linnaeus)	-	-	2-10		9-12 mei
<i>Necrophorus humator</i> Olivier	2-10	23 maart-7 mei	2-10		4-26 mei
<i>Necrophorus vespillo</i> (Linnaeus)	1	2 april	2-10*		9 mei
<i>Oiceoptoma thoracica</i> (Linnaeus)	2-10**	20 mei-7 juni	>50		24 april-26 mei
<i>Phosphuga atrata</i> (Linnaeus)#	1	17 april	-		-
<i>Thanatophilus rugosus</i> (Linnaeus)	>100	24 maart-12 mei	>50		12 mei-6 juli
<i>Thanatophilus sinuatus</i> (Fabricius)	2-10	2-29 april	>10		9-16 mei,
Staphylinidae					
<i>Aleochara bipustulata</i> (Linnaeus)	2-10	9 maart-2 april	-		-
<i>Aleochara curtula</i> (Goeze)	2-10	20 mei-7 juni	2-10		20 mei-1 juni
<i>Aleochara haematodes</i> Kraatz	1	29 maart	-		-
<i>Anotylus tetracarinus</i> (Block)	-	-	1		20 mei
<i>Anthobium atrocephalum</i> (Gyllenhal)	1	28 maart	-		-
<i>Atheta aeneicollis</i> Sharp	2-10	10-24 maart	-		-
<i>Atheta ravilla</i> (Erichson)	2-10	10-24 maart, 6 juli	-		-
<i>Creophilus maxillosus</i> (Linnaeus)	1	7 april	2-10		9-16 mei, 23 juli
<i>Ocyopus pedator</i> (Gravenhorst)#	2-10	13 april, 7 juni	-		-
<i>Omalium rivulare</i> (Paykull)	-	-	2-10		29 april-4 mei
<i>Ontholestes murinus</i> (Linnaeus)	2-10	24 april	2-10*		16-20 mei
<i>Oxytelus laqueatus</i> (Marsham)	2-10	24-29 april	2-10		29 april-4 mei
<i>Philonthus cephalotes</i> Gravenhorst	1	13 april	1		1 juni
<i>Philonthus cruentatus</i> (Gmelin)	1	7 april	-		-
<i>Philonthus fimetarius</i> (Gravenhorst)	2-10	10 maart-13 april	1		1 juni
<i>Philonthus intermedius</i> (Boisduval et Lacordaire)	2-10	2-13 april	-		-
<i>Philonthus jurgans</i> Tottenham	1	4 mei	-		-
<i>Philonthus marginatus</i> Stroem	2-10	29 maart-19 april	-		-
<i>Philonthus politus</i> (Linnaeus)	>10	13 april-7 juni	2-10		20-26 mei, 6 juli
<i>Philonthus sordidus</i> (Gravenhorst)	2-10	2 april-1 juni, 6 juli	2-10		16 mei-1 juni
<i>Philonthus spinipes</i> Sharp	1	19 april	-		-
<i>Philonthus splendens</i> (Fabricius)	>10	13-24 april	-		-
<i>Philonthus succicola</i> Thomson	2-10	24 april-4 mei	-		-
<i>Philonthus tenuicornis</i> Rey	>10	2-24 april	1		9 mei
<i>Philonthus varians</i> (Paykull)	>100	2 april-12 mei	2-10		25-29 april, 1-7 juni

soort	vos		ree	
	aantal periode	datum/aantal	aantal periode	datum/
<i>Plathystethus arenarius</i> (Fourcroy)	-	-	2-10	12 mei-1 juni
<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius)	1	10 maart	-	-
<i>Proteinus ovalis</i> Stephens	>100	10-24 maart	>10	4 mei, 29 september
<i>Rugilus rufipes</i> (Germar)	1	16 mei	-	-
<i>Sepedophilus marshami</i> (Stephens)	1	23 juni	-	-
<i>Tachinus marginellus</i> (Fabricius)	-	-	1	7 juni
<i>Tachinus subterraneus</i> (Linnaeus)	1	4 nov	-	-
<i>Tinotus morion</i> (Gravenhorst)	-	-	1	23 juni
Trogidae				
<i>Trox sabulosus</i> (Linnaeus)	>10	24 april-28 augustus	>10	12 mei-12 augustus
<i>Trox scaber</i> (Linnaeus)	-	-	2-10	1-7 juni
Geotrupidae				
<i>Geotrupes spiniger</i> Marsham	-	-	1	12 augustus
Scarabaeidae				
<i>Aphodius ater</i> (De Geer)	-	-	2-10	24 april-16 mei
<i>Aphodius granarius</i> (Linnaeus)	-	-	2-10	16 mei-7 juni
<i>Aphodius foetidus</i> (Herbst)	-	-	1	16 mei
<i>Aphodius fossor</i> (Linnaeus)	-	-	2-10	12 mei
<i>Aphodius prodromus</i> (Brahm)	-	-	>10	24 april-12 mei
<i>Aphodius sphacelatus</i> (Panzer)	-	-	1	24 april
<i>Onthophagus coenobita</i> (Herbst)	2-10	2 april	-	-
<i>Onthophagus similis</i> (Scriba)	-	-	>10	24 april-1 juni
Dermestidae				
<i>Dermestes frischii</i> Kugelann	1	16 mei	1	20 mei
<i>Dermestes maculatus</i> De Geer	2-10	19 april-16 mei	2-10	26 mei-6 juli
<i>Dermestes murinus</i> Linnaeus	>10	24 april-12 mei	>10	16 mei, 2-28 augustus
<i>Dermestes undulatus</i> Brahm	2-10	24 april-16 mei	2-10	16 mei, 23 juni
Cleridae				
<i>Necrobia rufipes</i> (De Geer)	-	-	1	6 juli
<i>Necrobia violacea</i> (Linnaeus)	-	-	>10	16 mei-29 september
Nitidulidae				
<i>Omosita colon</i> (Linnaeus)	2-10	23 juni, 28 augustus	-	-
<i>Omosita depressa</i> (Linnaeus)	2-10	24 april	2-10	7 juni-6 juli, 29 september
<i>Omosita discoidea</i> (Fabricius)	>50	24 april-20 mei, 6 juli-23 februari	>10	7 juni, 12 augustus
Cryptophagidae				
<i>Atomaria apicalis</i> Erichson	1	23 juli	-	-
<i>Atomaria testacea</i> Stephens	-	-	1	7 juni
Brentidae-Apioninae				
<i>Perapion cf. violacea</i> (Kirby)	1	2 april	-	-
Curculionidae				
<i>Strophosoma capitatum</i> (De Geer)	1	20 mei	-	-

* = alleen gezien, soort niet met zekerheid vastgesteld; ** = uitsluitend larven waargenomen; # = uitsluitend onder stoeptegels.

* = only seen in situ, species not identified without doubt; ** = only larvae; # = collected exclusively under tiles placed close to the fox.



Figuur 3. De auteur bekijkt op 29 maart 2002 de vos zorgvuldig zonder het kadaver te manipuleren. Foto: Lucien Rommelaars
The author examines the fox without manipulating it, on 29 March 2002.

De vos

Op 18 februari 2002 wordt de vos voor het eerst geïnspecteerd (figuur 4). Het is een rekel zonder uitwendige schade, waarschijnlijk aangereden op de A58. Er volgt een koude week met regen en sneeuw. Op het lijf en vooral in de bek zitten kleine vliegjes (Sphaeroceridae).

Op 3 maart, na een regenachtige week, zijn er nog geen kevers te zien, maar wel enkele bromvliegen bij de anus. Een aantal kleinere zit vooral bij de bek.

De week daarna is het overdag soms boven 10 °C en 's nachts boven het vriespunt. Het is bij inspectie mooi zonnig, met een temperatuur van ongeveer 13°C. Onder de kop van de vos in de humus zitten veel kleine kortschildkevers (Staphylinidae: *Proteinus ovalis*; figuur 5). Zijn ze afgekomen op de eitjes en/of de larven van de eerder waargenomen kleine vliegjes? Ook zie ik enkele snelle choleviden, vooral bij de poten. Een enkel vliegje komt onder het kadaver vandaan als de zon schijnt.

Op 16 maart, na dagen van troosteloos weer, is het wis-



Figuur 4. Op 18 februari 2002 ligt de vos er ongeschonden bij. Foto: Paul van Wielink

On 18 February 2002 the fox is fresh and undamaged.

selend bewolkt en ongeveer 18 °C. De vos ligt in de zon en begint te stinken. Er zijn veel grote en kleine vliegen; ze zitten overal op het kadaver maar vooral in de bek. De kleine vliegjes (Sphaeroceridae) zijn duidelijk in aantal afgenomen. De kleine kortschildkevers (*P. ovalis*) zitten nu ook onder de voorpoten. Ook zie ik andere kevers: een enkele cholevide en de eerste *Philonthus* (kortschildkever). Ze waren zo snel dat ik ze niet heb kunnen verzamelen.

Na een natte week, met dagtemperaturen van 5-10 °C en 's nachts rond het vriespunt, is het tijdens de inspectie ongeveer 8 °C en bewolkt. Er is vrijwel niets op het kadaver aanwezig. Als de zon er heel even doorkomt, komen er allerlei soorten vliegjes van onder het kadaver tevoorschijn. Onder kop en poten zitten nog steeds Sphaeroceridae. Op die plaatsen hebben graafwerkzaamheden plaatsgevonden. Er zijn enkele kleine kortschildkevers en choleviden. De zwarte doodgraver (*Necrophorus humator*, Silphidae, aaskevers) is aanwezig. Voor het eerst zitten er vele honderden maden (grote en kleinere) onder het kadaver en in de buikholte.

Twee dagen later ben ik nog eens gaan kijken. Die ene verzamelde zwarte doodgraver was een vrouwtje; was er ook een man? Ik heb geen *Necrophorus* meer kunnen vinden, wel ontzettend veel vliegenmaden. Ze hebben het kadaver achter doorgeknaagd en bij optillen van een achterpoot zijn er honderden in de buikholte zichtbaar. Nu scharrelt ook een tiental *Thanatophilus rugosus* (Silphidae) op en rond het kadaver.

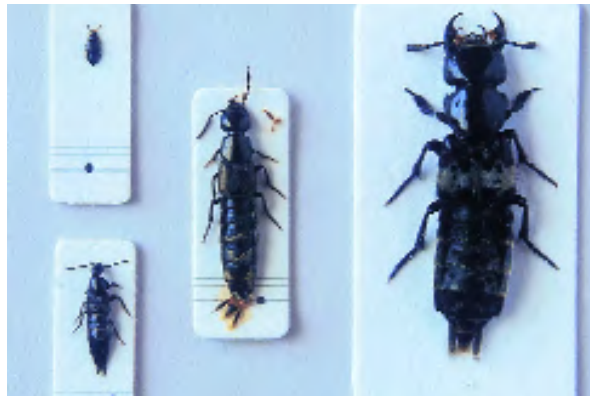
Op 28 maart ben ik voor het eerst in het donker gaan kijken. Op ongeveer een meter afstand van het kadaver tref ik één *N. humator* aan en in de haren van de staartvacht een kleine kortschildkever (*Anthobium atrocephalum*).

De volgende dag is het zonnig en ongeveer 18 °C. Een aantal vliegen zit op het kadaver, waaronder blauwe bromvliegen (Calliphoridae) en wenkvliegjes (Sepsidae). Ontzettend veel maden van diverse soorten zitten in het hele lijf, eronder, ook onder kop en poten, maar vooral in de buikholte. Ook zie ik twee parasitaire sluipwespen (Hymenoptera: Braconidae). *Proteinus* heb ik niet meer kunnen vinden, wel andere kleine kortschildkevers en grotere, waaronder *Philonthus marginatus*. Ook loopt er een aantal *T. rugosus* bij het kadaver.

Begin april, na twee dagen boven 20 °C, is het tijdens de inspectie ongeveer 23 °C. Het is zonnig, het waait en het stinkt behoorlijk. De maden zitten nu vooral in de borstholte. Tientallen kortschildkevers vliegen af en aan, naar schatting ongeveer 20 per minuut. Ze laten zich vallen, kruipen in

de vacht, komen er even later weer uit en vliegen weer op. Moeten ze op de goede plaats vallen om onder het kadaver te kunnen kruipen? Ook *Sphaeridium* sp. (Hydrophilidae, watertorren) komen aanvliegen en laten zich vallen. Een paartje *Onthophagus coenobita* scharrelt op ongeveer een meter afstand van het kadaver. Onder het kadaver zitten honderden kortschildkevers in alle maten, onder andere veel *Philonthus varians* (figuur 5). Rond en onder het kadaver en in de bek zie ik een tiental aaskevers, vooral *T. rugosus* maar ook enkele *T. sinuatus*. In de oogkassen zit vooral *T. sinuatus*. Misschien worden vliegenmaden verleid onder de zojuist neergelegde stoeptegels te verpoppen.

Op 9 april begint de vos zijn haren te verliezen. Als ik de staart niet stevig vastpak bij het optillen 'schuift' deze over het bot. Er zitten gaten in de grond onder het kadaver. Er zijn aanzienlijk minder maden, maar van alle maten. Ik neem geen kevers vliegend bij het kadaver waar en zie maar een bromvlieg. Onder het kadaver zitten veel grote en kleine kortschildkevers, waaronder voor het eerst de grauwe aas-kortschildkever (*Creophilus maxillosus*; figuur 5). Onder een tegel zit een *Phosphuga atrata* (Silphidae). Hoort die erbij?



Figuur 5. Enkele kortschildkevers afkomstig van vos en ree. Linksboven *Proteinus ovalis* (2,3 mm), linksonder *Philonthus varians*, midden *Philonthus politus*, rechts *Creophilus maxillosus* (23,5 mm). Foto: Paul van Wielink

Some Staphylinidae present on the carrion of fox and roe deer. Top left *Proteinus ovalis* (2,3 mm), bottom left *Philonthus varians*, centre *Philonthus politus*, right *Creophilus maxillosus* (23,5 mm).

Na een week van temperaturen rond 13 °C is het bij de inspectie 's ochtends nog ongeveer 10 °C. Hier en daar is graafwerk van grote aaskevers te zien. Er zijn enkele vliegjes en nauwelijks nog maden present; op het kadaver enkele grauwwarte bosmieren (*Formica fusca*), eronder veel grote en middelgrote kortschildkevers. Onder de stoeptegels zijn geen vliegenpoppen te vinden. Wel tref ik er twee *T. rugosus* aan. Onder de zuidoostelijke tegel wordt een *Ocyopus pedator* (Staphylinidae) verzameld. Onder de noordwestelijke tegel heeft zich een nest mieren geïnstalleerd (*Myrmica ruginodis*).

Op 19 april worden de eerste larven van *Thanatophilus* waargenomen. Ze zitten overal en zijn allemaal even groot (4,5-5 mm). Ik vind vrijwel geen maden meer. Onder het kadaver nog steeds kortschildkevers van verschillende grootte. Een ervan valt op door de roodbruine dekschilden. Het blijkt *Philonthus spinipes* te zijn. Op het kadaver zie ik voor het eerst een spektor (Dermestidae: *Dermestes maculatus*).



Figuur 6. Glanskevers zijn zowel op de vos als de ree waargenomen. Van links naar rechts *Omosita discoidea* (4,0 mm), *O. colon* en *O. depressa*. Op de ree zijn Cleridae aangetroffen: uiterst rechts *Necrobia violacea*. Foto: Paul van Wielink
Nitidulidae were observed on both corpses. From left to right *Omosita discoidea* (4,0 mm), *O. colon* and *O. depressa*. Cleridae were found only on the carrion of the roe deer: on the far right *Necrobia violacea*.

Na twee dagen van ongeveer 20 °C is het op 24 april, tijdens inspectie 's middags, mooi weer. Af en toe breekt het zonnetje door de bewolking. Ik heb alleen geobserveerd en het kadaver niet aangeraakt. Er zijn weinig vliegen en vrijwel geen maden te zien. Honderden larven van *Thanatophilus* zitten overal op het kadaver, vooral op de poten. In de vacht kruipen spektorren. Op het kadaver zie ik nu voor het eerst glanskevers (Nitidulidae: *Omosita depressa* en *O. discoidea*; figuur 6), spiegelkevers (Histeridae) en een beenderknager (Trogidae: *Trox sabulosus*). Zo af en toe komen grote en middelgrote kortschildkevers tevoorschijn, waaronder *Ontholestes murinus*.

Eind april, na enkele dagen koud, guur en stormachtig weer met veel regen, ziet het kadaver er verregend uit. Af en toe komt weer een bromvlieg kijken. De *Thanatophilus*-larven zijn groter geworden. Ze schuilen bij elkaar in de nek-vacht van het kadaver. Enkele *T. rugosus* scharrelen rond. Bij optillen van het vossenlijk zie ik nog enkele kortschildkevers, maar die zijn me te snel af. Er is een behoorlijk aantal spiegelkevers.

Begin mei zitten er veel *Thanatophilus*-larven van allerlei formaat over het hele lijf. Een concentratie bevindt zich in de oren en op de poten. Op 7 mei heb ik 's avonds om ongeveer 23.00 uur de vos geïnspecteerd. De haren zitten los aan het vel: je kunt ze zo uittrekken. Daaronder zitten de *Thanatophilus*-larven bij honderden. Nu zijn er veel *T. rugosus* op het kadaver actief; ze lijken in het donker actiever zijn.

Na een week met twee dagen boven 20 °C, af en toe zon en regen, is er een honderdtal vliegenmaden te zien, echter niet zulke grote aantallen als weleer en ze zijn (nog) klein. Veel *Thanatophilus*-larven van verschillende grootte zijn waar te nemen na het wegplukken van wat haren, en ook *Omosita discoidea*. Onder het kadaver zitten spiegelkevers, vooral *Margarinotus ventralis*.

Op 16 mei is er bij de vos weinig te zien. Wel vertonen zich veel vliegen, die met een exhauster te verzamelen zijn. Ondanks het mooie weer - ongeveer 23 °C en zonnig - landen of stijgen er geen kevers op het kadaver.

Vier dagen later wordt vroeg in de avond geïnspecteerd. Het is ongeveer 18 °C. De vos ziet er helemaal wollig uit. Een aantal vliegjes, enkele mieren en *Thanatophilus*-larven wor-

den verzameld. In het diepste deel van het kadaver bevinden zich maden van verschillende grootte, kleur en vorm. Er wordt een larve van *Oiceoptoma thoracica* (oranje aaskever) gevonden. Daarvan heb ik geen imago's gezien. Nog steeds zit er een aantal *O. discoidea*, vooral bij de poten.

Begin juni is er zelfs bij warm zonnig weer weinig te zien, ook niet na grondige observatie. De kop van de vos heeft voor het eerst een kale plek gekregen (figuur 7). Enkele grauwzwarte bosmieren, een paar vliegjes en een paar *Thanatophilus*-larven scharrelen rond. Onder het kadaver worden wat larven van kortschildkevers waargenomen. Tussen en onder de haren tref ik een aantal *Trox sabulosus* aan.

Een week later gaat bij het optillen het hele uitgedroogde, verharde, platte kadaver mee. Hier en daar begint het vel wat te schimmelen. Eronder maakt zich een aantal grote kortschilden uit de voeten, onder andere *Philonthus politus* (figuur 5). De *Thanatophilus*-larven zijn verdwenen.

Na twee weken met wisselvallig weer zitten er op de restanten van de vos enkele zeer kleine vliegjes en voor het eerst ook veel kleine miertjes (*Leptothorax nylanderi*). Verder vrijwel niets. Slechts een kevertje: *Omosita colon* (figuur 6). Op de haren groeien paddenstoelen. Het zijn kleine grauwkoppen (*Tephroclype tylicolor* (Fries: Fries) Moser)).

Op 6 juli is de vos na enkele hoosbuien nat. Een van de poten is verslept. Er is weinig te zien behalve vliegjes, kleine mieren en mijten. Onder het kadaver neem ik enkele kortschildkevers en -larven waar. Het blijft veel regenen.

Op 2 augustus is de vos nat. Op de blanke schedel copuleren enkele mugjes (Scatopsidae). Na bijna drie weken (met een hittegolf) zijn er veel springstaarten op het kadaver en eronder veel pis-

bedden; het kadaver is daar behoorlijk aan het schimmelen. Ik zie enkele vliegjes, nog steeds veel kleine mieren, een aantal klerenmotten (Microlepidoptera: *Monopis laevigella*) en een vleugelloos sluipwespje, maar geen kevers. De volgende weken verandert er weinig. Af en toe wordt een *Trox sabulosus* verzameld. Op 3 september wordt de vos weer eens 's nachts bekeken.

Er wordt een aantal sluipwespjes (Braconidae) en een aantal klerenmotten waargenomen. De *Omosita colon* die ik verzamelen blijkt niet uitgekleurd te zijn!



Figuur 7. De dode vos ziet er eind mei helemaal wollig uit en het eerste kale plekje verschijnt op zijn kop. Tussen de haren zitten beenderknagers (*Trox sabulosus*) die je nauwelijks ziet als ze niet bewegen. Foto: Paul van Wielink
Late May the fox looks woolly and the first bald spot appears on his head. Trox sabulosus is present, but it is difficult to see them if they don't move.

Op 29 september krioelen op het kadaver stofluizen en springstaarten. De kleine mieren zijn nu verdwenen. Er worden copulerende mugjes (Scatopsidae) gezien. Een pophuid van een klerenmot steekt door de vossenheid. Bij het uit-eenrafelen van een voetzooltje van de vos (figuur 8) wordt een tiental *O. discoidea* verzameld. Daarvan blijkt meer dan de helft niet uitgekleurd te zijn: de tweede generatie.



Figuur 8. Uit de voetsoorten van de vos worden op 29 september niet-uitgekleurde *Omosita discoidea* gepeuterd: de tweede generatie. Foto: Paul van Wielink

From the foot-soles of the fox Omosita discoidea were extracted on 29 September. They are not yet fully coloured: the second generation.

Ruim een maand later is het kadaver bedekt met gevallen blad. Een aantal *O. discoidea* zit op en tussen de haren van de pootjes. Op 7 november is er ongeveer zeven liter van de strooisellaag onder de vos uitgehaald (laag van ± 15 cm) en in een pot op kweek gezet. Inspectie na weer een maand. De eerste nachtvorst is opgetreden. Ik heb goed in de pootjes gezocht en een paar kleine larfjes verzameld.

Op 7 februari 2003 wordt een vliegje, een keverlarfje en een rupsje (van een klerenmot?) verzameld. Op 23 februari, ruim een jaar na de start van het onderzoek, wordt de vos weer onderzocht. In de pootjes worden enkele *Omosita* gezien; ik heb ze niet verzameld. Onder de stoeptegels wordt alleen een larf van een kortschildkever aangetroffen.

De laatste inspectie voer ik uit op 15 april 2003. Het is zeer droog. De kop van de vos is verdwenen. Ondanks goed zoeken in en onder de restanten worden er geen insecten aangetroffen.

De ree

Op 23 april 2002 wordt de ree - een grote bok met een nekbreuk - op de locatie gelegd. In de omgeving lopen veel behaarde bosmieren (*Formica rufa*). Er komt groen vocht uit de bek van de ree. De volgende dag ontsnapt er bovendien lucht (figuur 9). In de vacht zitten tekenen (Ixodidae) en luisvliegen (Hippoboscidae). Meer dan 25 blauwe bromvliegen (*Calliphora*) visiteren het kadaver, een groene vlieg (*Lucilia*), enkele kleinere en nogal wat heel kleine vliegjes (Sphaeroceoridae). Op het kadaver scharrelen veel behaarde bosmieren en overall, in de vacht en tussen de poten, zie ik mestkevers (Scarabaeidae: *Aphodius* en *Onthophagus*). Bij de bek tref ik de eerste aaskever aan, een oranje aaskever (*Oiceoptoma thoracica*).

Op 24 april ben ik 's nachts gaan kijken. Nu zitten er geen behaarde bosmieren op het kadaver maar steekmieren (*Myrmica* sp.). De eerste kortschildkever wordt verzameld,

een *Philonthus varians* (figuur 5).

Op 29 april is de kop van de ree een beetje ingedroogd en blaast hij geen bellen meer. Overall in het gras en ook op mij zitten tekenen. Behaarde bosmieren lopen in de vacht en zitten bij de bek en tussen de poten. Tussen de achterdijen tref ik steekmieren (*Myrmica*) aan, bij het scrotum veel kleine vliegmaden. Op die plaats is in het kadaver een rond gat geknaagd. Als de zon even schijnt verschijnen veel vliegen van diverse maten. Bij het slijm uit de bek zitten zeer veel kleine vliegjes en ook *Aphodius*-soorten. Zijn die afgekomen op het braaksel? Bij het optillen van de kop beweegt er van alles, maar het gedierte verdwijnt vrijwel onmiddellijk in het losse mos en gras.

Een week later is het kadaver kletsnat. Erop zit een honderdtal kleine vliegen. Maden kruipen rond op de kop en ook massaal tussen de achterpoten. Op de plaatsen waar de poten over elkaar heen liggen (drukplaatsen) zitten ook maden. Bij het optillen van het lijf worden duizenden maden zichtbaar. Ze zijn nog relatief klein. Ook verschillende sluipwespen (Braconidae) zoeken op het kadaver. Ik zie dat er een made aansteekt, die kronkelend naar beneden valt met de sluipwesp eraan. Bij de anus zit een *Aphodius*. Onder de kop is graafwerk verricht door grote aaskevers; ik zie niet alleen *N. humator* en *O. thoracica*, maar ook twee grote kortschildkevers (*Philonthus* spec.). Bij het langer opgetild houden van de kop - er zitten overall maden, maar massaal in het oog dat op de grond ligt - zie ik hier en daar een kleine kortschildkever, kleine choleviden en nog een *Aphodius*.

Op 9 mei wordt de tweede nachtelijke inspectie uitgevoerd. Het is rond het middernachtelijk uur en toch nog 15 °C. Veel plukken haar zijn uitgevallen, kale delen van de huid zijn zichtbaar en het stinkt. Ontelbaar veel maden krioelen op het kadaver en in een kluit in het middendeel. Vliegen (Anthomyiidae) zitten mooi in het gelid op sommige kale delen van de huid. Aaskevers zijn actief en je ziet het haar bewegen. Af en toe rent een aaskever over het kadaver. Waargenomen worden veel *Necrophorus* (verschillende soorten), *O. thoracica* (ook copulerend), *Thanatophilus* en jawel: *Necrodes littoralis* (figuur 10). Ook zie ik spiegelkevers en een enkele grote kortschildkever. Sommige kevers zijn 's nachts actiever en durven zich op het kadaver te vertonen. Pas op: teken!



Figuur 9. Op 24 april ontsnapt er nog lucht uit de bek van de reebok. Er zitten enkele 'blauwe brommers' verspreid op het kadaver. Foto: Paul van Wielink

Air still escapes from the beak of the roe deer 24 April. Blue flesh flies are spread over the carrion.

Tabel 3. Soorten keverlarven, aantallen en periode waarin ze werden waargenomen op de kadavers. Periode voor de vos = 18 februari 2002-23 februari 2003, voor de ree 23 april-4 november 2002. *Larvae of beetles, numbers and intervals in which they were present on the carrion. Period for the fox = 18 February 2002-23 February 2003, for the roe deer 23 April-4 November 2002.*

soort	vos		aantal	ree	
	aantal	datum/ periode		aantal	datum/ periode
Histeridae					
<i>Margarinotus</i> spec.	1	23 juni	-	-	
Leiodidae-Cholevinae	2-10	23 juli, 7 december	1		7 juni
Silphidae					
<i>Oiceoptoma thoracica</i>	2-10	20 mei, 7 juni	>100		26 mei-6 juli
<i>Thanatophilus</i> spec.	>100	19 apr-7 juni	>100		12 mei-6 juli
Staphylinidae					
<i>Philonthus</i> spec.	>10	12 mei-23 juli	>10		1 juni-2 augustus
<i>Creophilus maxillosus</i>	-	-	1		7 juni
Staphylinidae spec.	1	23 juni	-		-
Dermestidae					
<i>Dermestes</i> spec.	1	6 juli	2-10		6 juli-12 augustus
Cleridae (?)	-	-	1		6 juli
Nitidulidae	1	23 juni	-		-

Op 12 mei wordt de ree langdurig geïnspecteerd (figuur 11). Het kadaver stinkt en bij optillen van de kop of het achterdeel breekt dit af. Het lijkt of er gesjord is aan het midden-deel met maden. Is er aan gevreten? Nog steeds zitten er zeer veel maden op en rond het kadaver; ze zijn nu vol-groei. Hier en daar sjouwen behaarde bosmieren met dode maden. Er zijn veel vliegen van diverse soorten en maten. Honderden spiegelkevers, vooral *Saprinus semistriatus*, zitten op en rond het kadaver en copuleren. Tientallen oranje aaskevers en *Thanatophilus* sp. zijn actief in, op en rond het kadaver, vele in copula. Ze zitten tot een meter van het kadaver op en in het mos. Een grauwe aaskortschildkever (*C. maxillosus*, figuur 5) rent rond. Onder het kadaver zitten veel *Thanatophilus*, *Oiceoptoma* (ook in copula), spiegelkevers en *N. littoralis*. Ik heb goed gezocht, maar tref geen *Necrophorus* aan. Die waren er wel drie dagen eerder 's nachts!

Op 16 mei heb ik ongeveer drie kwartier naar de ree gekeken en er rugpijn van gekregen. Het was ongeveer 23 °C en zonnig. De ree begint er bedroevend uit te zien: kop en kaken worden kaal, losse haren liggen in plukken. Er zijn nog maar weinig maden. Er zitten veel vliegen op het kadaver, die in de zon zo snel zijn dat ik ze moeilijk kan verzamelen. Grauwzwarte bosmieren lopen snel op het kadaver met maden als buit. Af en toe verschijnt een *Thanatophilus* op het toneel. Ook zijn voor het eerst kleine *Thanatophilus*-larven te zien en spektorren. Er landt of stijgt ongeveer een kever per minuut. Het zijn kevers die je vaak op mest aantreft (Hydrophilidae: *Sphaeridium* sp., *Cercyon* sp.; Scarabaeidae: *Aphodius* sp. en *O. similis*). Een *Ontholestes* (kortschildkever) is me te snel af.

's Nachts om ongeveer 23.00 uur nog een inspectie uitgevoerd bij een temperatuur van ongeveer 14 °C. Er is vrijwel niets op het kadaver te zien, in tegenstelling tot 9 mei 's nachts. Bij optillen ervan zien we - ik heb een aantal collega's meegenomen - veel spiegelkevers, *Thanatophilus* en ook enkele *O. thoracica*.

Op 20 mei is de ree vrijwel volledig 'uitgehaard'. De stugge haren liggen in bossen naast het lijf. Er zijn veel *Thanatophilus*-larven, wat vliegen, een aantal mieren en *Thanatophilus* sp.. Twee *Ontholestes* gezien, maar ze waren weer te snel. Onder het kadaver zitten vrijwel geen maden, wel veel

kleine vliegjes en een nest van de grauwwazte bosmier. In het kadaver en het mos er omheen zit een aantal spiegelkevers. In de plukken haar vind ik een aantal beenderknagers en ook een enkele spektor.

Een week later ligt de ree in de zon en is het een drukte van aaskeverlarven. Er zijn twee soorten te onderscheiden: de wat plattere brede soort (van *O. thoracica*) zit in grote hoeveelheden op de kop, de andere slanke soort (van *Thanatophilus*) zit overal. Ook mieren en vliegjes bezoeken de dode ree. Op de kale stukken en op de poten zit een aantal *Necrobia violacea* (Cleridae; figuur 6). Onder het kadaver is weinig te vinden: een paar kortschildkevers, geen ma-

den en ook geen spiegelkevers meer. Een spektor zit tussen de hoeven.

Op 1 juni wordt de ree een uur lang grondig geïnspecteerd. Hij ligt in de zon en stinkt. Af en toe vliegt er iets op het kadaver of er vandaan. In 20 minuten tijd noteer ik vier spiegelkevers, een *Sphaeridium* en twee kortschildkevers. Af en toe zie ik een *Thanatophilus*-larf over het kadaver rennen. Er zijn mieren, een paar vliegen en af en toe een *N. violacea*. Onder het kadaver vind ik veel aaskeverlarven. In de natte grond maken enkele choleviden en enkele kortschildkevers zich snel uit de voeten.

Een week later ziet de ree er ontkleed uit: kaal vel en blanke botten. Er zijn veel kleine vliegjes. Een opvallend springspinnetje jaagt op het kadaver. Onder de haren zitten



Figuur 10. De aaskever *Necrodes littoralis* is gedurende een heel korte tijd in het kadaver van de ree aangetroffen. Het mannetje (rechts, 24,3 mm) heeft veel dikkere dijen dan het vrouwtje (links). Foto: Paul van Wielink

Necrodes littoralis was only observed during a very short time in the carrion of the roe. The male (right, 24,3 mm) has much wider femora than the female (left).

Tabel 4. Kevers verkregen uit kweek van onder het kadaver aanwezige humus, aantallen en periode. Periode voor zowel de vos als de ree 7 november 2002-8 juli 2003.

Beetles bred from soil collected from below the carrion, with numbers and time intervals. Period for both fox and roe deer 7 November-8 July 2003.

soort	vos		ree	
	aantal	datum/periode	aantal	datum/periode
Carabidae				
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius)*	-	-	1	8 maart-2 april
Histeridae				
<i>Margarinotus brunneus</i> (Fabricius)	1	23 april-8 juni	-	-
Ptiliidae				
<i>Euryptilium saxonicum</i> (Gillmeister)*	-	-	1	2-23 april
<i>Ptenidium cf pusillum</i> (Gyllenhal)*	4	7 november-2 april	-	-
Leiodidae-Cholevinae				
<i>Catops kirbyi</i> (Spence)	4	7 november-7 februari	1	22 november-8 december
<i>Nemadus colonoides</i> (Kraatz)*	1	8 maart-2 april	-	-
larf Cholevinae	1	5 januari-7 februari	-	-
Staphylinidae				
<i>Gyrohypnus fracticornis</i> (Müller)*	4	22 november-5 januari	-	-
<i>Othius myrmecophilus</i> Kiesenwetter*	-	-	2	5 januari-8 maart
<i>Philonthus fimetarius</i> (Gravenhorst)	1	8 december-5 januari	-	-
<i>Rugilus rufipes</i> (Germar)*	-	-	1	2-23 april
<i>Tachinus subterraneus</i> (Linnaeus)	1	22 november-8 december	-	-
larf Staphylinidae	-	-	1	8 december-5 januari
Trogidae				
<i>Trox sabulosus</i> (Linnaeus)	1	8 maart-2 april	-	-
larf <i>Trox cf. sabulosus</i>	1	7-22 november	-	-
Scarabaeidae				
<i>Aphodius distinctus</i> (Müller)*	-	-	1	23 april-4 juni
Tenebrionidae				
<i>Nalassus laevioctostriatus</i> (Goeze)*	1	8 maart-2 april	-	-

* niet aangetroffen in de kadavers

* not found in the carrion

tientallen beenderknagers, naast *Trox sabulosus* ook *T. scaber*. Op het kadaver zijn geen aaskeverlarven meer te zien, eronder wel. Daar zitten relatief nog weinig *Thanatophilus*- en relatief veel *Oiceoptoma*-larven. Onder het kadaver zijn voor de eerste keer larven van kortschildkevers aanwezig.

Twee weken later (23 juni) is er weinig te zien, behalve grauwwarte en behaarde bosmieren, wolfspinnen en een



Figuur 11. 12 mei: de stugge haren laten los van de reënhuid, het kadaver stinkt en is nat. Het lijkt of er aan de ingewanden met maden is getrokken: ze liggen gedeeltelijk los van het kadaver. Foto: Paul van Wielink

12 May: the stiff hairs come off the skin of the roe deer, it smells and is wet. It looks like part of the intestines with maggots were pulled out: they lie partly separated from the carcass.

springspinnetje. Bij zoeken onder de haren en de botten vind ik enkele beenderknagers en *Necrobia*. Onder het kadaver bevinden zich enkele larven van kortschildkevers. Ik zie slechts twee *Thanatophilus*-larven en helemaal geen larven meer van *O. thoracica*.

Op 6 juli zitten er veel vliegjes (ook in copula), mieren, mijten en wolfspinnen. Ik ontdek nog enkele *Thanatophilus*-larven op de poten en ook larven van spektoeren.

Twee weken later is de ree kaal en nat (figuur 12). Nu zitten er veel mijten op het kadaver. Copulerende vliegjes zitten er ook, maar die waren te snel om te kunnen verzamelen.

12 augustus: er is aan de dode ree getrokken. De kop is verdwenen. Het middendeel ligt een meter

van de rest en waar het oorspronkelijk lag bevinden zich graafsporen. Onder het middendeel zit een grote mestkever: *Geotrupes spiniger*. Imago's van *T. sinuatus* zijn aanwezig. Tussen kuit- en scheenbeene peuter ik *T. sabulosus* en *Dermestes murinus* uit. Ook zijn er vleugellose sluiwespjes.

Twee weken later: het einde is in zicht. Er zijn veel mieren, maar nog lang niet zo veel pissebedden en springstaarten als bij vos. Het kadaver is ook nauwelijks beschimmeld.

Op 29 september zit op de felwit gebleekte botten in de zon een juveniele levendbarende hagedis. Veel mieren: de behaarde bosmieren lopen vooral achter het kadaver in een spoor, zoals voor de komst van de ree; de grauwwarte zitten er vooral op. Op het kadaver ook tientallen wenkvliegjes (Sepsidae) en er is een pophuid te zien. Ook vind ik nog enkele kevers, zoals *Necrobia violacea* en *Omosita depressa* (figuur 6).

Op 4 november is het een troosteloze aanblik: alleen nog maar botten. Er is mee gesleept. Ik zie geen insecten en stop met de observatie. Op 7 november ongeveer zeven liter strooisel onder de botten vandaan gehaald en in een pot op kweek gezet.

Kevers: families, soorten, exemplaren

Overzicht en verschillen tussen vos en ree

In totaal zijn, uitsluitend met handvangsten en exclusief kweek, 86 soorten van vijftien families aangetroffen: in de vos 57 en in de ree 61 (tabel 1). In de ree werden opmerkelijk meer soorten watertorren (Hydrophilidae), Scydmaenidae en bladsprietkevers (Scarabaeidae) aangetroffen, in de

Tabel 5. Overige soorten op de kadavers aangetroffen insecten, aantallen en periode waarin ze werden waargenomen. De lijst van Diptera is niet volledig en de aantallen zijn een mix van waarnemingen in het veld en determinaties van monsters. Periode voor de vos = 18 februari 2002-23 februari 2003, voor de ree 23 april-4 november 2002.

Other insects on the corpses, numbers and time intervals. The list of Diptera is not complete; the numbers are a mix of in situ observations and identifications of samples. Period for the fox = 18 February 2002-23 February 2003, for the roe deer 23 April-4 November 2002.

orde/familie/soort	vos		ree	
	aantal	datum/ periode	aantal	datum/ periode
Diptera				
Anthomyzidae	-	-	1	23 juni
Calliphoridae	>10	3 maart-29 mei	>50	24 april-12 mei
Carnidae	-	-	1	7 juni
Empididae	1	16 mei	-	-
Ephydriidae	1	24 april	-	-
Heleomyzidae	>10	10 maart-2 augustus	>10	4 mei
Hybotidae	1	1 juni	>10	7 juni
Hippoboscidae	-	-	2-10	23 april
Muscidae/Anthomyiidae	1	29 april	>10	24 april-7 juni
Phoridae	2-10	10-24 maart	1	29 april
Piophilidae	>10	24 mei-12 augustus	>10	12 mei-23 juni, 29 september
Sarcophagidae	>10	3 maart-24 april	-	-
Scatopsidae	2-10	2 augustus-29 september	-	-
Sepsidae	>50	16 maart-2 april	>50	24 april-23 juni, 29 september
Sphaeroceridae	>100	24 februari-20 mei, 6 juli	>100	24 april-23 juni, 29 september
maden (grote vliegen)	>1000	23 maart-23 juni	>1000	29 april-16 mei
Formicidae				
<i>Formica fusca</i> (Linnaeus)	>10	13 april-23 juli	>100	24 april-29 september
<i>Formica rufa</i> Linnaeus	-	-	>100	24 april-29 september
<i>Leptothorax nylanderi</i> (Förster)	>100	23 juni-28 augustus	-	-
<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus)	-	-	2-10	29 april-20 mei
<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander	-	-	2-10	29 april-4 mei
<i>Myrmica scabrinodis</i> Nylander	-	-	2-10	4 mei-28 augustus
<i>Myrmica schencki</i> Emery	-	-	1	12 augustus
overige Hymenoptera				
Braconidae	>10	29 maart, 28 augustus-3 september	>10	24 april-1 juni, 29 september
vleugellose sluipwespen	2-10	23 juli-12 augustus	2-10	12 augustus-29 september
Lepidoptera				
<i>Monopis laevigella</i> (Denis et Schiffmüller)	>10	12 augustus-4 november	-	-

vos aanzienlijk meer soorten kortschildkevers. Van een aantal soorten is de associatie met de kadavers onzeker.

De verschillen op soortniveau tussen de beide kadavers komen duidelijk naar voren (tabel 2). Allereerst zijn er zestien soorten op de kadavers aangetroffen die normaal gesproken in mest worden waargenomen, vier bij de vos en veertien bij de ree. Het zijn soorten uit de geslachten *Cercyon*, *Sphaeridium*, *Geotrupes* (echte mestkevers), *Aphodius* en *Onthophagus*. *Onthophagus coenobita* en *S. scarabaeoides* werden alleen bij de vos aangetroffen; vier soorten *Cercyon*, *G. spiniger*, alle zes soorten *Aphodius* en *O. similis* daarentegen uitsluitend bij de ree, geen van deze soorten overigens in grote aantallen behalve *O. similis*. Het tweede opvallende verschil betreft de kortschildkevers. Er zijn niet alleen aanzienlijk meer soorten in het kadaver van de vos aangetroffen, maar ook aanzienlijk grotere aantallen. Opmerkelijk is onder andere de aanwezigheid van tientallen *Philonthus splendens* en *P. tenuicornis*, die vrijwel niet aangetroffen zijn in de ree. Bovendien zijn er honderden *Philonthus varians* en *Proteinus ovalis* in de vos aangetroffen en slechts een gering aantal in de ree. De oranje aaskever werd (vrijwel) niet in de vos aangetroffen, grote aantallen imago's en larven daarentegen wel in de ree. Spiegelkevers van het geslacht *Saprinus* zijn aanzienlijk meer aangetroffen in de ree dan in de vos, *S. aeneus* niet in de vos. Ook bij de familie Leiodidae (Cholevi-

nae) bestaan opmerkelijke verschillen: *Nargus velox* is niet aangetroffen in de ree, de twee *Sciodrepoides*-soorten niet in de vos. De beenderknager *Trox scaber* werd alleen in de ree



Figuur 12. De ree is 23 juli nat en wordt steeds kaler. De blanke botten worden overal zichtbaar. Er zitten nog steeds copulerende vliegjes en nu ook veel mijten. Foto: Paul van Wielink
The roe deer on 23 July: it is wet and becomes bolder and bolder. White bones are visible everywhere. There are still copulating small flies and, since recently, also many mites.



Figuur 13. Drie soorten aaskevers, aangetroffen op zowel de ree als de vos, hebben zich daar ook voortgeplant. Van links naar rechts *Thanatophilus sinuatus*, *T. rugosus* (13 mm) en oranje aaskever (*Oiceoptoma thoracica*). Foto: Paul van Wielink
Three species of Silphidae, encountered in both fox and roe deer, have bred there. Left to right Thanatophilus sinuatus, T. rugosus (13 mm) and Oiceoptoma thoracica.

aangetroffen. Tenslotte waren er tientallen *Necrobia violacea* aanwezig op de ree en geen enkele op de vos.

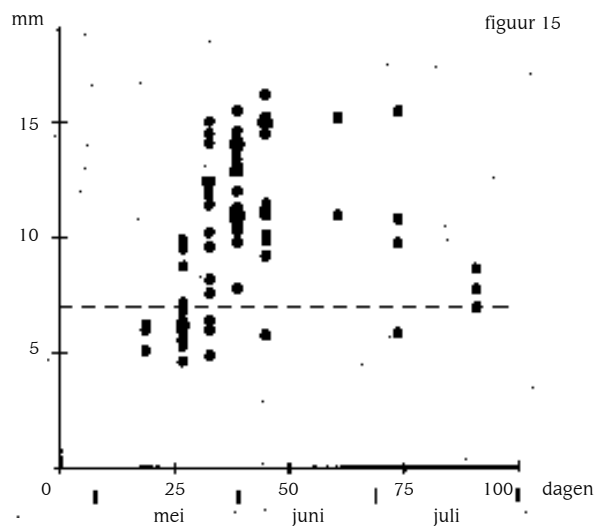
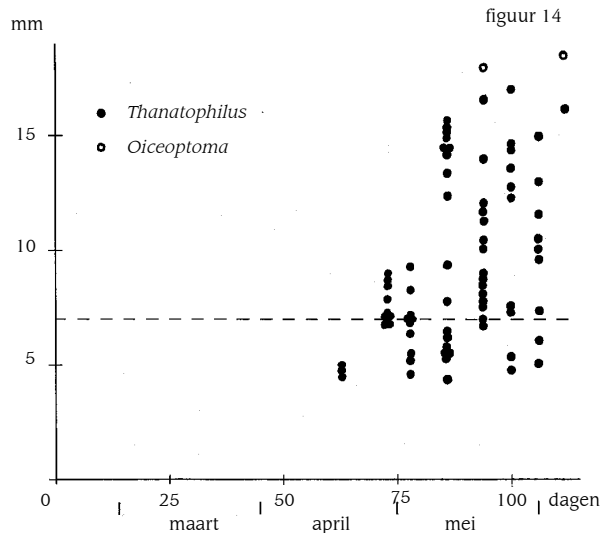
Voortplanting van kevers in de kadavers

In de vos zijn geen copulerende kevers waargenomen. Wel zijn grote aantallen larven van *Thanatophilus* aangetroffen en twee *Oiceoptoma*-larven. Van *Oiceoptoma* zijn nooit imago's gezien bij de vos. Daarnaast werden *Philonthus*-larven aangetroffen, larven van Cholevinae, een *Margarinotus*-larve, een larve van *Trox* cf. *sabulosus*, een larve van een spektor en een larve van een glanskever, waarschijnlijk *Omosita* (tabel 3). In september is een aantal onuitgekleurde imago's van *Omosita discoidea* en een van *O. colon* verzameld: de tweede generatie! Op basis van de periode waarin de imago's zijn waargenomen (tabel 2) lijkt het aannemelijk dat de kortschildkevers *Atheta ravilla* en *P. sordidus* zich hebben voortgeplant in het kadaver van de vos.

In de ree zijn *Oiceoptoma* en *Thanatophilus* (figuur 13) alsmede spiegelkevers (waarschijnlijk *S. semistriatus*) copulerend aangetroffen. Er zijn grote aantallen larven van *Oiceoptoma* en *Thanatophilus* gezien en enkele van spektorren, bovendien een enkele cholevide larf en een larf van *C. maxillosus* (tabel 3). Op basis van de periode waarin imago's zijn waargenomen (tabel 2) lijkt het aannemelijk dat ook de kortschildkevers *P. politus* en *P. ovalis*, de beide aangetroffen *Omosita*'s, *N. violacea* en *C. kirbyi* zich in het kadaver van de ree hebben voortgeplant. Ook de spektor *D. murinus* lijkt op basis van de tijd waarin hij voorkomt een gegadigde.

De grootte van *Thanatophilus*- en *Oiceoptoma*-larven (figuren 14-15) is door middel van steekproeven gemeten vanaf de eerste waarneming van die larven. Ongeveer negen weken na de dood van de vos waren de eerste *Thanatophilus*-larven aanwezig. Vier weken later waren er larven van stadium 3. Larven van stadium 1 bleven zes weken aanwezig (figuur 14). Bij de ree verliep het groeiproces sneller, want ongeveer drie weken na de dood waren de eerste *Thanatophilus*-larven te zien en twee weken later reeds larven van stadium 3 (figuur 15). Overigens waren later in de tijd nog sporadisch enkele larven te vinden. Daardoor zijn stadium-1 larven maar liefst tien weken aanwezig (12 mei - 23 juli). De

Oiceoptoma-larven zijn in de ree pas later waargenomen maar ontwikkelden zich sneller dan de *Thanatophilus*-larven (figuur 16). Toch is ook na zes weken nog een larve van stadium 1 aangetroffen. Het verschil in groeisnelheid van de larven tussen de kadavers is opmerkelijk (figuur 17). De grote aaskeverlarven dragen vaak tientallen transparant-witte mijten (figuur 18, rechts).



Figuren 14-15. Groei van keverlarven in de kadavers van vos en ree. In beide figuren stelt elke stip een larve voor. **14** In de vos verschijnen larven na 63 dagen. *Thanatophilus*-larven van stadium 1 (onder de stippelijijn) zijn zes weken aanwezig. **15** In de ree verschijnen de eerste *Thanatophilus*-larven na negentien dagen. Larven van stadium 1 (onder de stippelijijn) zijn tien weken aanwezig.

Growth of Silphidae larvae in corpses of fox and roe deer. Each dot represents one larva. 14 In the fox larvae appear after 63 days. Stage-1 larvae of Thanatophilus (below the dotted line) were present for six weeks. 15 In the roe deer the first larvae appear after nineteen days. Stage-1 larvae (below the dotted line) were present for ten weeks.

De opeenvolging der families

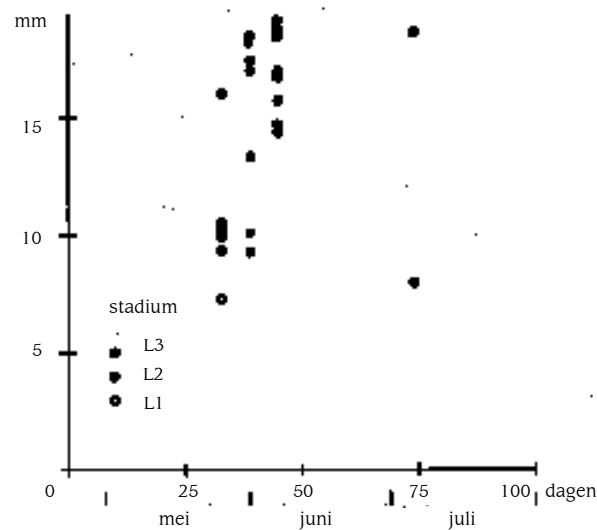
De opeenvolging van de belangrijkste families en sommige soorten verschillen tussen de vos en het ree, evenals de aanwezigheid van keverlarven, maden van grote vliegensoorten en klerenmotten (figuren 20-21). Cholevinae en de kleine kortschildkever *Proteinus ovalis* zijn zeer snel aanwezig in de vos, gevolgd door de aaskevers en de grotere kortschildkevers. Vervolgens verschijnen spektorren, spiegelkevers, glanskevers en beenderknagers. De klerenmotten verschijnen op het kadaver tegelijk met de tweede generatie glanskevers (*Omosita*). Bij de ree is de opeenvolging van families en soorten ongeveer gelijk, maar doordat het in een korter tijdsbestek plaatsvindt is het moeilijker uiteen te rafelen. Bladsprietkevers zijn opmerkelijk snel present.

De stoeptegels

Onder de rond de vos uitgelegde stoeptegels werden later geen vliegenpoppen aangetroffen. Wel was er, naast veel pisbedden, een enkel mierennest en duizend- en miljoenpoten, een aantal kevers. *Phosphuga atrata* is uitsluitend onder de tegels aangetroffen, evenals twee exemplaren van de kortschildkever *Ocypus pedator*. Daarnaast zijn hier ook *T. rugosus* (vier exemplaren) en de kortschildkever *Philonthus succicola* (een exemplaar) gevonden.

Resultaten van de kweek

Tot 8 juli 2003 zijn veertien soorten kevers als imago verzameld uit de kweek van de humus onder de vos en de ree (tabel 4). Negen daarvan zijn niet waargenomen op de kadavers. Het totaal aantal verzamelde soorten van beide kadavers komt daarmee op 95 van 18 families: 61 uit de vos en 66 uit de ree.



Figuur 16. Groei van *Oiceoptoma*-larven in het kadaver van de ree. Ze verschijnen na 33 dagen en groeien snel. Toch is na zes weken nog een larf van stadium 1 aangetroffen. Elke stip stelt een larve voor.

Growth of Oiceoptoma-larvae in the carrion of the roe deer. They appear after 33 days and grow rapidly. Nevertheless, a larva of stage 1 was present six weeks later. Each dot represents one larva.

Bijzondere soorten kevers

Een kever is niet eerder in de literatuur voor Nederland vermeld (Brakman 1966, Huijbregts & Krikken 1985, 1988, Vorst & Huijbregts 2001a): *Philonthus spinipes*, een vrouwelijk exemplaar verzameld van de vos op 19 mei. Deze fraaie kortschildkever is recent ook door anderen waargenomen op kadavers in Nederland (ongepubliceerd).

Uit de kweek van de humus onder de ree werd een exemplaar van de ptiliide *Euryptilium saxonicum* verkregen. Deze kever is pas onlangs gemeld uit Nederland (Vorst & Huijbregts 2001b) en is nieuw voor de provincie Noord-Brabant. Daarnaast zijn er nog drie soorten gevangen die in Brakman (1966) niet voor Noord-Brabant genoemd worden: een exemplaar van *Necrobia rufipes* (Cleridae) werd op 6 juli aangetroffen op de ree; de glanskever *Omosita depressa* is zowel in de vos als de ree aangetroffen met zes exemplaren op verschillende data (in april, juni, juli en september); de cholevide *Nemadus colonoides* werd verkregen uit de kweek van humus onder de vos.

De mestkever *Onthophagus coenobita* werd aangetroffen op ongeveer een meter van het vossenkadaver op 2 april; het bleek een koppeltje te zijn. Zowel op de vos als op de ree zijn vier soorten spektorren aangetroffen, waarvan *Dermestes maculatus* de minst algemene is.

Andere insecten en spinnen

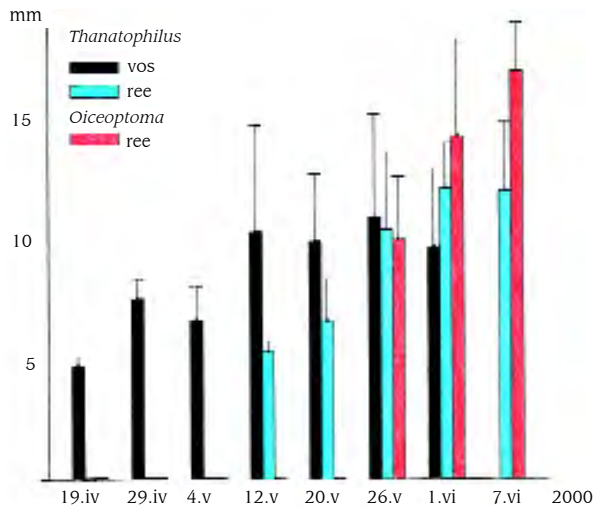
Op beide kadavers zijn in alle stadia vliegen gezien. In totaal zijn 15 vliegenfamilies aangetroffen, in beide kadavers 11 (tabel 5). Copulerende Diptera zijn regelmatig, zelfs tot eind september, gezien, bijvoorbeeld Scatopsidae. Vanzelfsprekend zaten in beide kadavers gedurende een korte tijd ook veel maden van grotere vliegen (Calliphoridae, Sarcophagidae; figuren 20-21).

Zowel op de vos als op de ree werden sluipwespen van de familie der Braconidae (Hymenoptera: Parasitica) waargenomen, tijdens alle ontbindingsstadia. Waarschijnlijk hebben ze zich voortgeplant op in het kadaver aanwezige larven. Ook zijn regelmatig vleugellose sluipwespen gezien, maar alleen in een laat stadium (tabel 5).

Mieren waren talrijk aanwezig (tabel 5), op de vos twee soorten, namelijk grauwwarte bosmier en bosslankmier (*Leptothorax nylanderi*). Deze laatste was in grote aantallen aanwezig toen het kadaver in een relatief laat stadium van ontbinding verkeerde. Er waren toen ook mijten te zien en het kadaver begon te schimmelen (vanaf eind juni). Op ongeveer een meter van de ree liep een mierenstraat van de behaarde bosmier. Deze bosmier werd dan ook gedurende een lange periode op het kadaver waargenomen, soms slepend met buit afkomstig van het kadaver. Op 20 mei bleek de grauwwarte bosmier een nest gevormd te hebben onder de vos. Op de ree zijn incidenteel ook diverse soorten steekmieren (*Myrmica*) gezien (tabel 5). De waargenomen mieren op de kadavers lijken niet op te treden als reducenten maar spelen wel een rol in dit mini-ecosysteem.

Van de vos is de klerenmot *Monopis laevigella* verzameld, die zich ook met zekerheid in het kadaver heeft voortgeplant.

Regelmatig werden wolfspinnen, jagend of rennend op de kadavers, waargenomen. Een op de ree aanwezig springspinnetje (Salticidae) bleek *Euophrys frontalis* (Walckenaer) te zijn.



Figuur 17. Toename van de gemiddelde grootte (met standaarddeviatie) van aaskeverlarven in de vos en de ree. *Thanatophilus*-larven groeien sneller in de ree, *Oiceoptoma*-larven groeien het snelst. Growth rate (including standard deviation) of Silphidae-larvae in carrion of fox and roe deer. *Thanatophilus*-larvae grow faster in the roe deer; *Oiceoptoma*-larvae grow fastest.

Onder de zuidoostelijke stoeptegels zijn poppen van de Jakobsvlinder (*Tyria jacobaea* Linnaeus) aangetroffen. Uit de kweek zijn ook nog Heleomyzidae, de gewone drentelmier (*Stenamma debile* Dubois), duizendpoten, wormen, pissebedden, springstaarten, spinnen, vliegenlarven en de wintervlinder *Operophtera brumata* (Linnaeus) verkregen.

Discussie

Methoden

Er is relatief weinig recente literatuur over geduldig observeren en zo min mogelijk manipuleren van kadavers. Toch is deze methodiek onmisbaar om een goed beeld te krijgen van de biologie van aaskevers (zie Schilthuizen & Vallenduuk 1998). Smith (1975) onderzocht een vossenkadaver en trachtte het zo min mogelijk te verstoren, zoals ook in het hier beschreven onderzoek gedaan is. Vreemd genoeg zijn geen artikelen gevonden over het *in situ* volgen van de successie in een ree.

De toegepaste methode waarbij observeren, met de hand vangen en zo min mogelijk verstoren belangrijker zijn dan verzamelen van soorten heeft voordelen en nadelen. Door zo min mogelijk te verstoren wordt niet of nauwelijks ingegrepen in de natuurlijke successie, maar daar tegenover staat dat er selectief wordt verzameld. Everts (1898) schreef over de kortschildkevers: 'De Staphyliniden zijn zeer snel in hunne bewegingen en verdwijnen meestal plotseling tussen reuten in den grond'. Dat gebeurde ook hier. Het weer heeft invloed op de aanwezigheid van insecten op het kadaver. Kevers en vliegen zijn veel sneller bij warm weer en bijgevolg moeilijker te bemachtigen. De verzamelde gegevens geven dus slechts een semikwalitatief en semikwantitatief beeld, maar zijn bij de vos en de ree vergelijkbaar.

Beide kadavers zijn driemaal 's avonds geïnspecteerd. Daaruit komt nadrukkelijk het beeld naar voren dat er in het

donker veel meer activiteit van kevers op het kadaver plaatsvindt dan overdag. Dit effect is niet gekwantificeerd.

Verschillen tussen vos en ree

Het proces van ontbinding, van vers tot droog, is bij de ree veel sneller verlopen dan bij de vos. Bij de ree nam het twee maanden in beslag, bij de vos meer dan vijf (zie ook figuren 20-21). Er zijn veel meer soorten kortschildkevers aangetroffen in de vos en veel meer soorten 'mestkevers' en spiegelkevers in de ree. De aaskever *N. littoralis* en de cleride *N. violacea* zijn uitsluitend op de ree aangetroffen, de klerenmot *M. laevigella* daarentegen uitsluitend op de vos. Hoe zijn deze verschillen te verklaren?

De snelheid van het proces van ontbinding, van vers tot droog, is afhankelijk van temperatuur, het volume van het kadaver en de activiteit van de aasetende insecten (Schilthuizen & Vallenduuk 1998). Op deze drie punten zijn er grote verschillen tussen beide kadavers. Allereerst was de ree vele malen zwaarder en volumineuzer dan de vos. De belangrijkste oorzaken liggen echter in de tijd waarop de verse kadavers gedeponeerd zijn (de vos op 18 februari, de ree ruim twee maanden later) en de positie van de kadavers (de vos in de schaduw, de ree in de zon). Er kwamen daardoor snel meer bromvliegen bij de ree en veel meer maden, het skelet werd sneller schoon en er bleef voor andere insecten minder over. De grote hoeveelheid spiegelkevers bij de ree kan verklaard worden doordat deze kevers vliegenmaden vreten. De 'mestkevers' zijn mogelijk afgekomen op de maaginhoud en het braaksel van de ree. Toch is dit niet de enige verklaring, omdat ze van eind april tot begin juni zijn waargenomen. *Cercyon lateralis* werd zelfs in juli en *Geotrupes spiniger* in augustus bij de ree gevonden.

Overigens heeft de locatie van de kadavers onmiskenbaar een rol gespeeld bij de soortensamenstelling. *Oiceoptoma thoracica* bijvoorbeeld, in grote aantallen aangetroffen in de ree, heeft een voorkeur voor bosachtig terrein (Schilthuizen & Vallenduuk 1998) en mogelijk geldt dit ook voor *N. violacea*. Klerenmotten kwamen waarschijnlijk alleen op de vos omdat daar de huid gemummificeerd raakte.



Figuur 18. Larven van *Thanatophilus* zijn gedurende lange tijd op beide kadavers aangetroffen. Van links naar rechts stadium 1, 2 (9,4 mm) en 3. Let op de witte mijten. Foto: Paul van Wielink

Larvae of *Thanatophilus* were present on both corpses for a long time. From left to right stages 1, 2 (9,4 mm) and 3. Note the white mites.



Figuur 19. Larven van de oranje aaskever zijn breder en platter dan die van *Thanatophilus*. In de ree waren langdurig behoorlijke aantallen aanwezig, in de vos zijn daarentegen slechts twee exemplaren gevonden. Van links naar rechts stadium 1, 2 (11,2 mm) en 3. Foto: Paul van Wielink *Larvae of Oiceoptoma are wider and flatter than those of Thanatophilus. Substantial numbers were present in the roe deer for a long period. In the fox however only two individuals were found. Left to right stages 1, 2 (11,2 mm) and 3.*

Voortplanting: larven en stadia

Thanatophilus-larven (figuur 18) waren massaal aanwezig in beide kadavers, waarschijnlijk zowel *T. sinuatus* als *T. rugosus*. Deze zijn zeer moeilijk van elkaar te onderscheiden, maar die van *T. sinuatus* zijn onder andere wat breder. De ontwikkeling van larve tot pop duurt voor beide 10-15 dagen (von Lengerken 1937). Het verschil in groeisnelheid van *Thanatophilus*-larven tussen ree en vos (figuur 17, vergelijk ook figuren 14 en 15) is vermoedelijk te verklaren door de temperatuurverschillen, veroorzaakt door zowel het tijdstip in het jaar als de expositie. Von Lengerken (1937) geeft aan dat de hoeveelheid voedsel nauwelijks van invloed is op de ontwikkelingstijd maar wel de temperatuur. Het is opmerkelijk dat in beide kadavers gedurende de hele periode waarin larven aangetroffen zijn ook larven van stadium 1 aanwezig zijn. Dit betekent dat ei-afzetting gedurende deze hele periode heeft plaatsgevonden. Op elke datum zijn in de larvemonters smallere en bredere exemplaren aangetroffen.

De ontwikkeling van *Oiceoptoma*-larven (figuur 19) neemt slechts ongeveer twee weken in beslag (figuur 16). Ook hier is de temperatuur van grote invloed op de ontwikkeling. Volgens Heymons & von Lengerken (1931) duurt de ontwikkeling van larve tot pop 13-20 dagen bij een temperatuur van 19-20 °C. In de laatste week van mei en de eerste week van juni 2002 barstte het mooie weer los met veel zon, temperaturen soms boven 25 °C en af en toe onweersdreiging. Larven van stadium 1 zijn alleen op 26 mei en 1 juni verzameld, niet meer op 7 juni. Dit is een groot verschil met de ontwikkeling van *Thanatophilus*-larven. Overigens werden op 6 juli (!) nog twee larven aangetroffen, waarvan een van stadium 1. Larven van stadium 1 werden dus gedurende lange tijd (zes weken) aangetroffen, vermoedelijk omdat ook *Oiceoptoma* verspreid in de tijd haar eieren deponiert. In de vos werden slechts twee *Oiceoptoma*-larven aangetroffen, op 20 mei en 7 juni elk een van stadium 3.

Aaskevers van de geslachten *Thanatophilus* en *Oiceoptoma* zijn blijkbaar niet alleen opportunisten. De hier verkregen resultaten suggereren dat een grote hoeveelheid eitjes in korte tijd wordt afgezet maar er daarna, verspreid over vele weken, toch nog af en toe eitjes worden gedeponeerd.

Opeenvolging van soorten en families

De opeenvolging van soorten en families in de beide kadavers (figuren 20-21) is in overeenstemming met hetgeen in de literatuur vermeld wordt (Schilthuizen & Vallenduuk 1998). In het verse stadium verschijnen de eerste kleine kortschildkevers (zoals *Omalium* en *Proteinus*) en leggen vliegen hun eitjes. In het daaropvolgende stadium van inflatie zijn kleine vliegenmaden aanwezig en verschijnen de eerste grotere kortschildkevers (zoals *Philonthus*), spiegelkevers, de eerste aaskevers en doodgravers (meestal eerst *N. humator*). Tijdens de vroege rotting zijn vliegenmaden in grote aantallen aanwezig. Naast spiegelkevers, kortschildkevers en Cholevinae verschijnen nu aaskeverlarven. Vervolgens komt het stadium van de late rotting, met veel larven van aaskevers. Spiegelkevers zijn nog aanwezig, grote kortschildkevers verschijnen (*Creophilus*, *Ontholestes*) evenals glanskevers, spektorren en beenderknagers. In het droge stadium tenslotte hebben de vliegenmaden het karkas verlaten en zijn er larven en imago's van spektorren, beenderknagers, aaskevers en klerenmotten (zie Schilthuizen & Vallenduuk 1998).

Bijzondere soorten en/of bijzondere waarnemingen

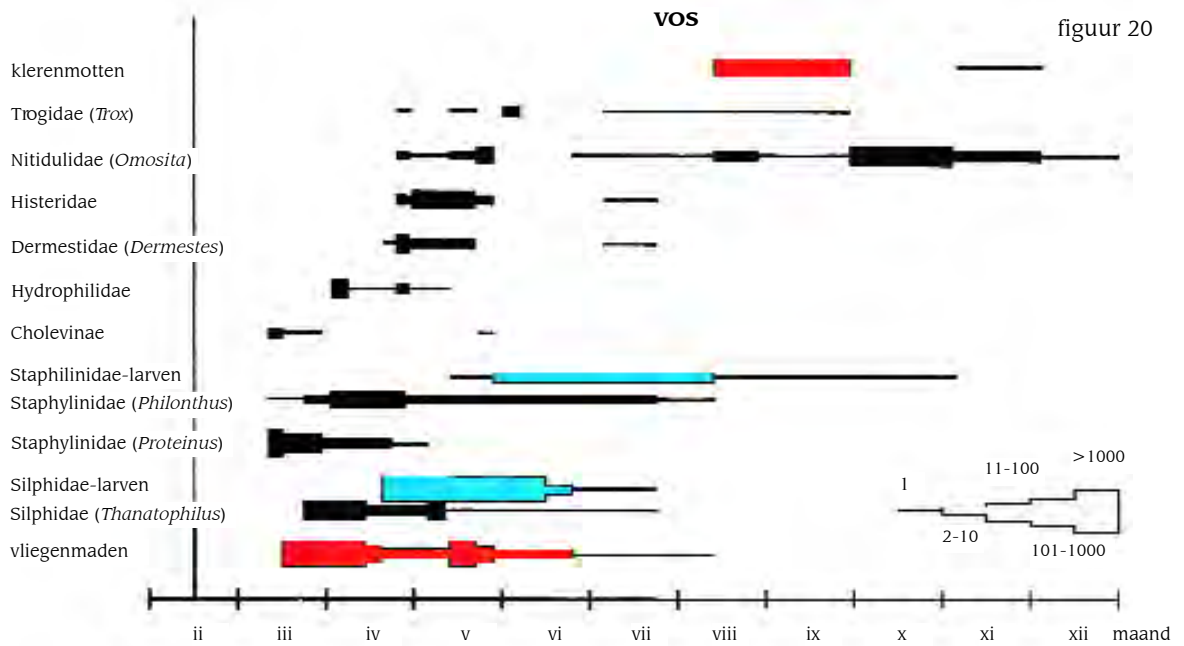
De aaskever *Necrodes littoralis* werd 9 mei 's nachts op de ree aangetroffen en 12 mei overdag eronder. Niet daarvoor en niet daarna. Is deze soort slechts korte tijd op een kadaver aanwezig? Er wordt verondersteld dat de soort nachtactief is (Schilthuizen & Vallenduuk 1998). In De Kaaistoep is hij tot op heden regelmatig van begin mei tot eind oktober waargenomen op licht (eigen observatie).

Over de voorkeur van aaskevers voor bepaalde typen aas is veel gezegd maar relatief weinig bewezen (Schilthuizen & Vallenduuk 1998). Everts (1898) meldt van *O. thoracica*: 'Zeer gemeen op aas, vooral op doode vogels; ook aan dode kikvorschen en slakken.' Ik heb ze aangetroffen op aas van vos en ree en daarnaast ook op dode egel, mol, reiger, duif, kraai en inderdaad ook op dode kikkers en slakken. Ik trof *Thanatophilus rugosus* en *T. sinuatus* eerder gezamenlijk aan op aas van fazant en reiger. Het lijkt er sterk op dat er nauwelijks voorkeur is voor het type aas, wel voor de ligging in het terrein en de ondergrond.

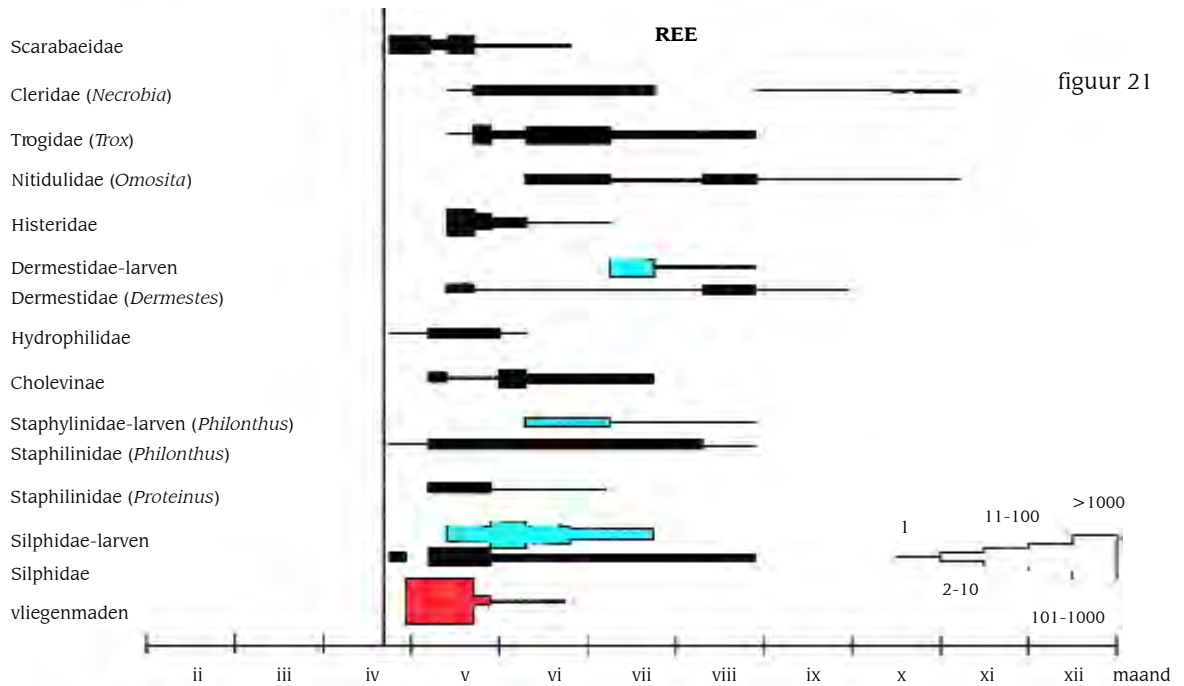
Van de waargenomen 'mestkevers' worden alle soorten Hydrophilidae vermeld van vers aas (Koch 1989), behalve *Sphaeridium bipustulatum* en *S. scarabaeoides*. *Sphaeridium lunatum*, wel bekend van aas, is het meest verzameld. *Geotrupes spiniger* is ook gezien en wordt niet vermeld van aas in Koch (1989) en Everts (1903). De bladsprietkevers van het geslacht *Onthophagus* worden vaker op aas waargenomen, vooral *O. similis*. Opmerkelijk was de vondst van een koppekte *O. coenobita* bij de vos. Van de zes waargenomen soorten *Aphodius* wordt door Koch (1989) alleen *A. granarius* gemeld van aas.

In de ree zijn drie exemplaren van *Trox scaber* aangetroffen. Deze beenderknager wordt vrijwel altijd verzameld uit vogelnesten en - uitzonderlijk - uit kadavers van vogels (Koch 1989).

Alle drie inheemse soorten *Omosita* werden aangetroffen



figuur 20



figuur 21

Figuren 20-21. Natuurlijke successie van kevers (zwart), keverlarven (blauw), vliegenmaden (rood) en klerenmotten (rood; alleen in bovenste figuur) in de kadavers van vos (boven) en ree in 2002. De verticale lijn (y-as) geeft de start van het onderzoek aan (binnen enkele dagen na de dood bij de vos, binnen een dag bij de ree). Hoe dikker de balk des te groter het aantal exemplaren. **20** Na een maand verschijnen grote aantallen vliegenmaden; klerenmotten verschijnen het laatst. De tweede generatie van *Omosita* tekent zich fraai af. **21** De ontwikkeling van alle soorten verloopt sneller dan in de vos. Scarabaeidae zijn zeer snel ter plekke.

*Natural succession of beetles (black), beetle larvae (blue), maggots (red) and clothmoths (red; only in top figure) in the dead fox (top figure) and roe deer in 2002.. The vertical line (y-axis) represents the start of the observations (within a few days after death in the fox, within one day in the roe deer). The graphics increase in wideness with an increasing number of specimens. 20 After one month huge amounts of maggots are present; the last to appear are the clothmoths. The second generation of *Omosita* is clearly indicated. 21 The development of all species takes less time compared to the fox. Scarabaeidae are present very quickly.*

in de vos. Daarvan is *O. depressa* het minst algemeen. *Omosita colon* en *O. discoidea* worden vaak samen aangetroffen, vooral op zandgrond op aas en afgeknaagde beenderen (Everts 1898). Bij de vos is later in het jaar opnieuw *O. discoidea* verzameld. Ze zaten diep verscholen in de voetzooltjes. Ook bij de ree is *O. discoidea* in een late fase waargenomen door botjes van elkaar te breken en de hoefjes goed te bekijken.

Necrobia rufipes wordt weliswaar niet in Brakman (1966) gemeld van Noord-Brabant, maar is in die provincie vaker waargenomen (mond. med. A. Teunissen).

Onlangs is *Euryptilium saxonicum* gemeld voor de Nederlandse fauna (Vorst & Huijbregts 2001b). Deze ptiliide werd in 1997 in aantal aangetroffen in de humus bij het kadaver van een Schotse hooglander en eveneens in de humus bij een dode ree. Het in dit artikel gemelde exemplaar werd verkregen uit de kweek van humus, zes maanden nadat die humus onder de resten van de dode ree was verwijderd.

Tenslotte is de vondst van *Ocyopus pedator* vermeldenswaard. Everts (1898) schreef over deze soort: 'onder steenen en plantenafval, in velden en weilanden, zeer zeldzaam.' Nog steeds wordt deze kortschildkever weinig waargenomen en verrassend genoeg vond ik ze bij de vos onder de stoeptegels.

Vergelijking met ander onderzoek aan vossenaas

Easton (1966) verzamelde in één jaar (november tot november) 87 soorten kevers uit een dode vos in gemengd loofbos op klei. Ongeveer om de twee weken werd het kadaver opgetild, geschud en gezeefd; ook de eronder liggende grond werd gezeefd. Hij vermeldt niets over vliegen. Smith (1975) daarentegen verzamelde uit een vos in zijn tuin op arme kleigrond slechts 17 soorten kevers (van augustus t/m november). Hij vermeldt ook vliegen. In het begin werd om de dag het kadaver onderzocht, later minder frequent. Het werd zeer voorzichtig benaderd en zo min mogelijk gemanipuleerd. Hij schrijft het grote verschil in resultaat met Easton (1966) toe aan de verzamelmethode, locatie en tijd van het jaar. Mogelijk hebben vliegen volgens Smith (1975) een minder grote rol gespeeld bij de ontbinding van het kadaver in december (Easton 1966) dan in augustus.



Figuur 22. Op 29 april, na enkele dagen guur weer met regen, schuilen *Thanatophilus*-larven bij elkaar in de nekharen van de vos. Foto: Paul van Wielink

Thanatophilus-larvae take shelter in the neckhairs of the fox on 29 April, after some days of chilly and rainy weather.

De overeenkomsten en verschillen met het onderzoek aan de vos in De Kaaistoep zijn eenvoudig te trekken. Allereerst is dezelfde methode gevolgd als Smith (1975): voorzichtig en zo min mogelijk verstoren. Bovendien heeft de tijd van het jaar (vanaf februari) er waarschijnlijk ook toe geleid dat vliegenmaden, alhoewel in groten getale aanwezig, een minder grote rol hebben gespeeld (zoals bij Easton 1966). Uit het vossenkadaver in De Kaaistoep werden, inclusief kweek, 61 soorten verzameld. Het verschil met de 87 soorten van Easton (1966) zit in de kleine soorten kevers, die vooral door zeven worden verkregen. Het betreft dan vooral de kleine kortschildkevers zoals *Atheta* (twee versus 23 soorten). Vreemd genoeg treft Easton (1966) geen aaskevers aan op zijn vossenkadaver.

Conclusie

Het bestuderen van kadavers *in situ*, zonder veel ingrepen, is de moeite waard. Niet alleen is tijdens dit onderzoek een groot aantal kevers waargenomen en een aantal bijzondere kevers verzameld, er werd vooral een indruk verkregen van de natuurlijke successie van soorten in de beide kadavers. Het meten van de larven van aaskevers gaf inzicht in de ontwikkelingstijd in een natuurlijke situatie. Verrassend is dat *Oiceoptoma* en *Thanatophilus* waarschijnlijk gedurende lange tijd (zes tot tien weken) hun eieren hebben afgezet op de kadavers.

Nawoord

Op 1 januari 2003 is mij opnieuw een dode ree voor onderzoek aangeboden. Het kadaver is op een aantrekkelijke plek gedeponereerd door medewerkers van de TWM. Op 3 en 5 januari werd het kadaver geïnspecteerd. Er waren veel luisvliegen aanwezig en ook veel kleine vliegjes (*Sphaeroceridae*). Pas na twee weken met vorst overdag en strenge vorst 's nachts werd het kadaver opnieuw bezocht: het was verdwenen. Bij navraag bleek dat vossen de ree tijdens de vorstperiode als voedselbron hadden gebruikt. Een mooie kans om een reeënkadaver zeer vroeg in het jaar te volgen ging zo verloren.

Dankwoord

Het onderzoek zoals hier beschreven is slechts mogelijk met hulp van velen. Emiel Bouvy heeft veel kleine kevers (vooral van *Staphylinidae*) gedetermineerd en grotere (*Cholevinae* en *Staphylinidae*) gecontroleerd. Vrijwel wekelijks vond met hem en met andere leden van de insectenwerkgroep van de KNNV-afdeling Tilburg overleg plaats in het Natuurmuseum Brabant. Hans Huijbregts heeft adviezen gegeven, geholpen bij het determineren van de verzamelde larven, enkele kevers gecontroleerd, gewezen op relevante literatuur en bovenal mij gestimuleerd bij het onderzoek. Anderen die materiaal hebben gedetermineerd of gecontroleerd zijn: Piet Kanaar (*Histeridae*), Jan Willem van Zuijlen (*Diptera*), Peter Boer (*Formicidae*), Oscar Vorst (*Staphylinidae*, *Scydmaenidae*, *Ptiliidae*), Henk Spijkers (*Lepidoptera*), Meindert Hielkema (*Scarabaeidae*), Lucien Romme-laars (paddenstoelen) en Stef Schreuder (spinnen). Dré Teunissen stelde de kevers in figuur 13 ter beschikking. De N.V. Tilburgsche Waterleiding-Maatschappij gaf toegang tot haar terrein. Henk Verhoeven en Jan van Gameren belden mij onmiddellijk bij de vondst van de kadavers en hielden een oogje in het zeil. Tenslotte heeft Gea van Wielink het manuscript doorgenomen en gecorrigeerd.

Literatuur

- Brakman PJ 1966. Lijst van Coleoptera uit Nederland en het omliggend gebied. Monographieën van de Nederlandsche Entomologische Vereeniging 2: i-x, 1-219.
- Easton AM 1966. The Coleoptera of a dead fox (*Vulpes vulpes* L.); including two species new to Britain. Entomologist's Monthly Magazine 102: 205-210.
- Everts E 1898. Coleoptera Neerlandica. De schildvleugelige insecten van Nederland en het aangrenzend gebied. Deel 1, Martinus Nijhoff.
- Everts E 1903. Coleoptera Neerlandica. De schildvleugelige insecten van Nederland en het aangrenzend gebied. Deel 2, Martinus Nijhoff.
- Freude H, Harde KW & Lohse GA ed. 1964-1979. Die Käfer Mitteleuropas. Band 3-8, Goecke & Evers.
- Heymons R & von Lengerken H 1931. Studien über die Lebenserscheinungen der Sylphini (Coleopt.) VII. *Oiceoptoma thoracica* L. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 20: 691-706.
- Huijbregts J & Krikken J 1985. Overzicht van de wijzigingen in de lijst van Nederlandse kevers (1966-1984). Nieuwsbrief European Invertebrate Survey - Nederland 16: 23-30.
- Huijbregts J & Krikken J 1988. Aanvullingen op de lijst van Nederlandse kevers (1985-1986). Nieuwsbrief European Invertebrate Survey - Nederland 18: 7-8.
- Janssens A 1960. Faune de Belgique: Insectes coléoptères lamellicornes: 1-411. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.
- Klausnitzer B 1997. 19. Familie: Silphidae. In: Die Larven der Käfer Mitteleuropas (Klausnitzer B ed) 4: 39-65. Goecke & Evers/Gustav Fischer Verlag.
- Klausnitzer B 1998. Familien-Synopsis. In: Die Käfer Mitteleuropas (Lucht W & Klausnitzer B ed) 15: 14-19. Goecke & Evers/Gustav Fischer Verlag.
- Koch K 1989. Die Käfer Mitteleuropas Ökologie Band 1 & 2. Goecke & Evers.
- Lengerken H von 1938. Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.) XI-XIII. *Thanatophilus sinuatus* F., *rugosus* L. und *dispar* Herbst. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 33: 654-666.
- Lohse GA & Lucht WH ed. 1989-1994. Die Käfer Mitteleuropas. Band 12 en 13 (1 en 2 Supplementband). Goecke & Evers.
- Lucht W & Klausnitzer B ed. 1998. Die Käfer Mitteleuropas. Band 15 (4. Supplementband) Goecke & Evers/Gustav Fischer Verlag.
- Schilthuisen M & Vallenduuk H 1998. Kevers op kadavers. Wetenschappelijke Mededelingen 222. KNNV.
- Smith KGV 1975. The faunal succession of insects and other invertebrates on a dead fox. Entomologist's Gazette 26: 277-287.
- Vorst O & Huijbregts H 2001a. Overzicht van de wijzigingen in de lijst van Nederlandse kevers (1987-1999) (Coleoptera). Entomologische Berichten 61: 80-88.
- Vorst O & Huijbregts H 2001b. Drie ptiliiden van runderkadavers nieuw voor de Nederlandse fauna (Coleoptera: Ptiliidae). Entomologische Berichten 61: 133-141.
- Wielink PS van 1999. KNNV-Tilburg adopteert natuurontwikkelingsgebied: De Kaaistoep onder de loep. Natura 96: 35-39.
- Wielink P van 2002. Leven van een dode Blauwe reiger. In: De Kaaistoep. 5 jaar natuurontwikkeling en natuurstudie in een waterwingebied (van Wielink P, Vereijken R & Peeters T red) 143-149. KNNV-afdeling Tilburg/N.V. Tilburgsche Waterleiding-Maatschappij.

Geaccepteerd 15 januari 2004.

Summary

Carion in De Kaaistoep: the natural succession of beetles and other insects in a fox and a roe deer

The succession of appearance of beetles, and to a lesser extent of flies and other insects, was studied on a dead fox and a dead roe deer during their decay in De Kaaistoep, Tilburg, The Netherlands. The fox, completely lying in the shade, was observed from February 2002 until April 2003, the roe deer, lying in the sun, from April 2002 until November 2002. The corpses were manipulated as little as possible to avoid disturbance of the decomposition process. The observations made on the dead fox and the dead roe deer *in situ* are given in full in the first part of this article; a systematic presentation of the results in the second part. A total of 86 species of beetles was collected from the cadavres *in situ*: 57 from the fox and 61 from the roe deer. *Philonthus spinipes* detected in the fox is new for the Dutch fauna. The growth of the larvae of *Oiceoptoma* and *Thanatophilus* was followed in detail. Larvae are present during about six to ten weeks, even larval stadium 1. The differences between the decay and succession of beetles in the two corpses are discussed.