

Afname van 's werelds grootste kariboukudde: de George Riverkudde in Canada

Rangifer tarandus caribou

Lo Camps & A. Linders

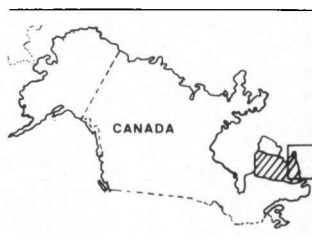
Op het Canadese schiereiland Ungava in het noorden van Quebec en Labrador bevindt zich tussen de 54 en 59 breedtegraad het leefgebied van de George River Kariboe (*Rangifer tarandus caribou*). Kariboes komen in kuddes voor en deze bestond in 1958 uit ongeveer 15.000 dieren (Bergerud 1967) waarna het aantal steeg tot 228.000 in 1975 en 560.000 in 1984 (Goudreault et al. 1985). Vanaf 1984 is geconstateerd dat het aantal Kariboes jaarlijks afnam met zo'n 40.000 dieren (Bergerud 1988).

Populatie schommelingen

Een combinatie van factoren heeft ertoe geleid dat de George River-kudde sterk in aantal heeft kunnen toenemen. Periodieke aantalsafname van de Grijze Wolf door rabiës en bejaging heeft geleid tot verminderde predatiedruk. De uitbreiding van het leefgebied (range) van 40.000 km² in 1954 tot 700.000 km² in 1984 leidde tot een gelijkmatig voedselaanbod voor meer kariboes terwijl door dispersie contact met predatoren werd vermeden. Ten slotte speelt ook de noordelijke verschuiving van de traditionele kalvergronden op de boomloze toendra een rol daar hierdoor een bufferzone wordt gecreëerd tussen de kariboekalveren en wolven die hun niet-mobiele pups nabij de boomgrens werpen.

Het wolvenbestand is vanaf 1985 sterk gedecimeerd door een rabiës epidemie zodat van verminderde predatie sprake was. Toch is geconstateerd dat mortaliteit van kalveren en adulte dieren (vooral wijfjes) toenam en dat de fysieke conditie van de Kariboes in het algemeen verslechterde. Dit laatste leidde onder andere tot verlaagde zwangerschaps-ra-

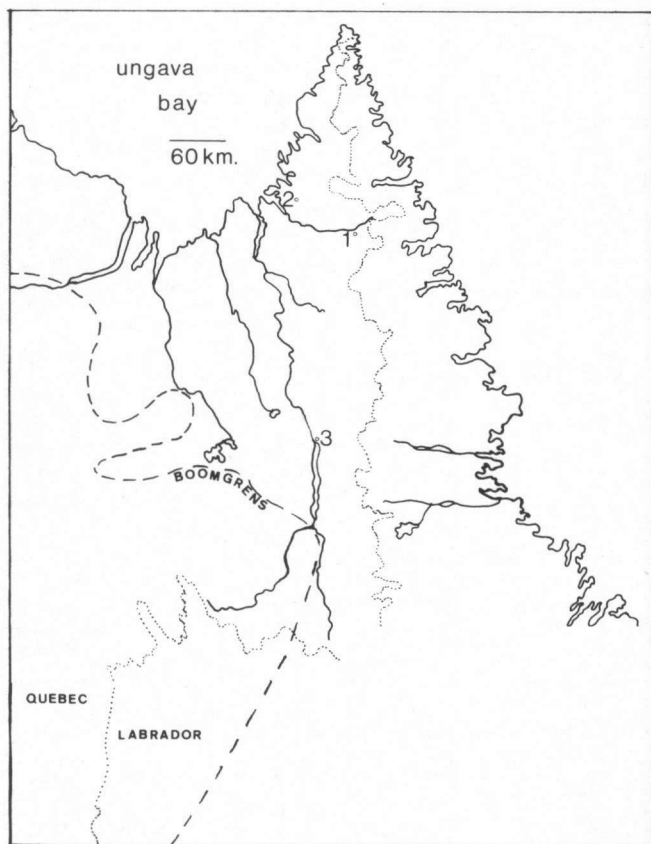
tios (95% in 1970 en 68% in 1988) waardoor de leeftijdsopbouw van de kudde veranderde (weinig jonge dieren).



Foto's van de auteurs

Opvallend was ook dat in de zomermaanden, de periode waarin het voedselaanbod het grootst is, dode wijfjes werden gevonden die zonder uitzondering in slechte conditie verkeerden.

Figuur 1. Zomerrange (ten noorden van de boomgrens) van de George Riverkudde. Het omkaderde kaartje geeft de ligging van het leefgebied in Canada weer (////= de totale range, zie kaartje boven).





Het zomerhabitat van de kudde bevindt zich ten noorden van de boomgrens waar de gemiddelde biomassa laag is.

Onderzoeksopzet

Wij hebben geprobeerd om te achterhalen welke de oorzaken zijn van de afnemende fysieke conditie en de zomer mortaliteit van George River Kariboes. Hierbij staan twee hypothesen centraal:

1) **Tijdgebrek:** deze theorie gaat er van uit dat het dagelijkse activiteiten patroon van de Kariboe zodanig verandert dat er te weinig tijd is om voldoende te foerageren. Vooral de invloed van insecten hierop is belangrijk.

2) **Voedselgebrek:** de zomerhabitat van de kudde bevindt zich ten noorden van de boomgrens waar de gemiddelde biomassa laag is (Bergerud 1988, Camps & Linders 1989, zie figuur 1). Door in de zomer met 560.000 Kariboes op 25% van de totale range te leven kan de range overgraasd zijn waardoor de op te nemen hoeveelheid voedsel vermindert.

Door kariboevrouwtjes dagelijks gedurende 10-20 uren nauwgezet te observeren, door aantalsfluctuaties van insecten nauwkeurig te registreren en vegetatie onderzoek te doen op de zomerrange van de kudde hebben wij een indruk gekregen van het zomeractiviteiten patroon, de invloed van insecten hierop en het belang van de vegetatie voor de dagelijkse voedselopname.

Energie balans

Wanneer de dagelijkse activiteiten worden omgezet naar energetische eenheden (kj.kg 0,75) en hiervan het energetisch equivalent van de opgenomen hoeveelheid voedsel wordt afgetrokken dan ontstaat een positieve of negatieve energiebalans, een indicatie van gewichtsverlies (-balans) of -toename (+balans).

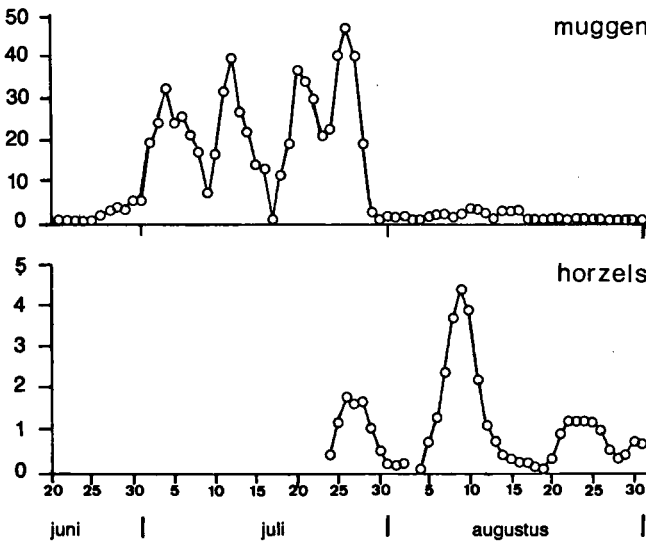
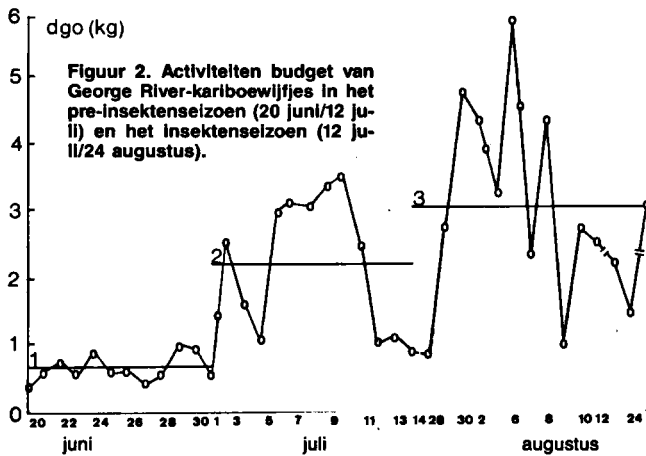
Het onderzoek werd in de zomer van 1988 uitgevoerd in het noorden van Quebec vanuit drie lokaties (figuur 1):
Kamp 1: latitude 58°33' longitude 65°24' 18 juni tot 2 juli
Kamp 2: latitude 58°44' longitude 65°53' 2 juli tot 18 juli

Kamp 3: latitude 56°43' longitude 64°53' 18 juli tot 24 augustus.

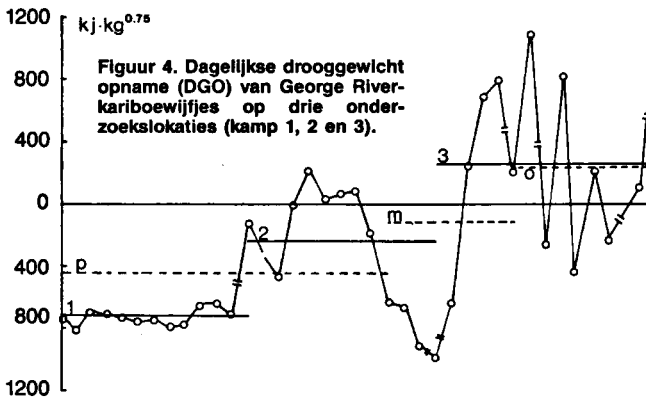
Activiteitenbudget

Gedurende de zomermaanden worden Kariboes gekweld door de aanwezigheid van vele insecten waaronder muggen (*Culicidae*) en horzels (*Tabanidae*), waarvan de Steekhorzel *Oedemagena tarandi* de belangrijkste vertegenwoordiger is. Deze insecten zorgen, vooral op warme, windstille dagen, voor duidelijke veranderingen in het gedragspatroon van Kariboes.

Muggen waren vooral actief in de laatste twee weken van juli (12-31 juli), overdag maar soms ook 's nachts. Vooral de kop (snuut, oren en ogen) en het nog met sterk doorbloed weefsel omgeven gewei van de Kariboes moeten het ontgelden. Kariboes reageren dan ook vaak met het schudden van de kop, op en neer rennen en verblijven in grote groepen. De horzels (hoofdzakelijk *Oedemagena tarandi*) zijn aanwezig in augustus (1-31 augustus) en zijn alleen bij dag-



Figuur 3. Het voorkomen van muggen en horzels (*Oedemagena tarandii*) in de zomer van 1988 in het noorden van Quebec. Gegevens zijn gemiddelde waarden van drie opeenvolgende dagen. Muggenaantallen zijn verkregen door 25 achtvormige bewegingen (met de wind mee) met een vlindernet. Horzel aantallen zijn verkregen door *Oestridae* te tellen gedurende observatie tochten (n.km⁻¹).



licht actief. Deze vliegen leggen eitjes (tot 500 per vlieg) op de haren van de Kariboe, veelal op de poten. Na zes dagen komen de larven uit en kruipen onderhuids omhoog naar de rug waar ze tien à elf maanden verblijven. Daarna vallen ze op de grond en verpoppen. De aanwezigheid van deze horzels is duidelijk te zien aan het gedrag van de Kariboe. Deze stampet met de poten, rent soms als een 'wilde' of blijft onbeweeglijk staan met de kop naar beneden gericht. Als ontwijkstrategie komen Kariboes in deze periode in kleine groepen of individueel voor.

Het gedragsonderzoek bestond uit een horizon scan (waarin van alle groepen in een straal van 360° de gedragingen worden genoteerd) en het volgen van individuele actieve Kariboes. De basisactiviteiten van een Kariboe zijn foerageren (F), lopen (W), staan (S), rennen (R) en liggen (L). Ook wordt bij de individuele observaties insektgerelateerd-gedrag genoteerd (hoofd en 'body'schudden, stampen en bijten). De observaties worden per dag omgezet in activiteiten budgetten, dit is de procentuele verdeling van de geobserveerde basisactiviteiten.

Satellietgegevens

In juni 1988 zijn negen kariboevrouwen van de George River-kudde uitgerust met satellietzenders. Iedere keer als een satelliet (NOAA) passeerde dan werden een aantal gegevens geregistreerd waaronder twee activiteiten indices; de long-term index (LTA) en de short-term index (STA). Beide indexen geven de activiteiten gecodeert weer, de LTA over de afgelopen 24 uur en de STA over de voorgaande minuut. Met behulp van deze indices hebben wij het geobserveerde activiteiten budget van George River Kariboevrouwen kunnen extrapoleren naar een 24-uurs budget.

Resultaten

In de periode van 20 juni tot 12 juli waren insecten niet aanwezig. Het activiteiten budget (figuur 2) laat zien dat Kariboes ruim 64% van de dag besteden aan foerageren, 19% aan liggen en slechts 14% lopen. Van 12 juli tot 18 augustus zijn de invloeden van insecten merkbaar aan het veranderende activiteitenbudget: foerageren 23%, lopen 62%, staan 14% en liggen 0.5%. Dit houdt in dat vóór het verschijnen van de insecten de Kariboes ruim 85% van de dag weinig energie vergende activiteiten bezigde in tegenstelling tot 37,5% in het insectenseizoen.

Het insectenseizoen begint met de aanwezigheid van muggen en gaat geleidelijk over naar de horzels (figuur 3). De komst van de muggen was duidelijk waarneembaar doordat de frequentie van het schudden met kop en lichaam werd opgevoerd en Kariboes gingen lopen (tegen de wind in). Tijdens gemiddelde activiteiten van muggen zijn Kariboes nog in staat om 33% van de dag te besteden aan foerageren, lopen maar liefst 60% en rennen 7%.

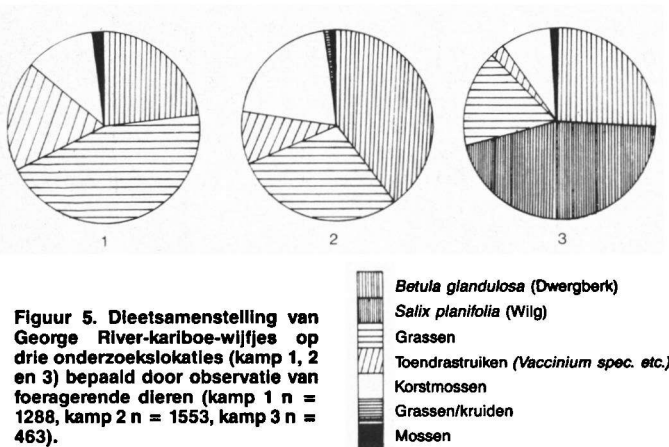
Wanneer zowel muggen als horzels in grote getalen aanwezig zijn dan verandert dit patroon: foerageren 4%, lopen 27%, rennen 4% en staan 65%.



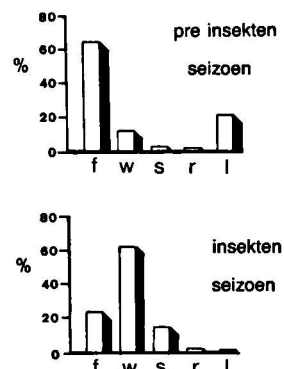
Ondanks dat het wolvenbestand vanaf 1985 sterk is gededimeerd, nam de mortaliteit van de kalveren toe.

Wanneer de muggen activiteit op zijn top (figuur 3) is dan komen de Kariboes in grote kudden voor. Kariboes die zich in het midden van de kudde bevinden hebben minder last van muggen dan Kariboes aan de rand (Roby 1978, Helle & Aspi 1983). Bij de komst van de horzels dispergeren de kuddes. Dit is een reactie op de uitstekende reuk- en zichtzin van *Oedemagena tarandi* (Curatolo 1975, Downes et al 1986) die zich minder effectief is als Ka-

riboes alleen of in kleine groepjes voorkomen. De verschillende activiteitenbudgetten tijdens wisselende aanvallen van deze horzels zijn gegeven in tabel 1; bij toenemende horzelactiviteiten nemen foerageren en lopen af en staat een Kariboe langer.



Figuur 5. Dieetsamenstelling van George River-kariboe-wijfjes op drie onderzoekslokalities (kamp 1, 2 en 3) bepaald door observatie van foeragerende dieren (kamp 1 n = 1288, kamp 2 n = 1553, kamp 3 n = 463).



Figuur 6. Energie balans van George River-kariboe-wijfjes. De resultaten zijn weergegeven per dag (O), per onderzoekslokaliteit (kampen 1, 2 en 3) en insectseizoen (P = pre-insekt, M = muggen en O = Oestridae).



De voedselsituatie is beter in juli doordat grassen en kruiden uitschieten, maar vooral door de bladgroei van de Dwergberk.

Naast het veranderde budget is ook een duidelijke toename in 'insekt gerelateerd' gedrag waargenomen (tabel 2). Wanneer gekeken wordt naar de invloed van muggen en horzels op het foerageergedrag van Kariboes dan is duidelijk dat door toedoen van deze insecten Kariboes (te) weinig tijd kunnen besteden aan het opnemen van voedsel.

Voedselopname

Door grazende Kariboes nauwgezet te observeren en vervolgens begrazingssimulaties uit te voeren is van zes vegetatiecategorieën bepaald wat de bijratio was (n bijten.min-1) en de hapgrootte (mg.hap-1). Deze gegevens zijn vergeleken met resultaten van Trudell & White (1981) die met gefistuleerde Kariboes hebben gewerkt (tabel 3 en 4). De overeenkomst in resultaten liet toe dat de droog-gewicht-opname, DGO, (kg, dag-1)

kon worden bepaald. Door namelijk de bijratio met de hapgrootte te vermenigvuldigen werd de DGO van een bepaalde vegetatie categorie per minuut bepaald. Door dit te vermenigvuldigen met het aantal graasminuten (observatie- en satellietgegevens) werd de DGO op 24 uursbasis vastgesteld.

Gebleken is (figuur 4) dat de DGO het laagst is in kamp 1 (0.675 kg. dag-1) en dan oploopt van 2.478 kg. dag-1 tot 3.050 kg. dag-1 in kamp 2 en 3 (gemiddeld is dit 2.764 kg. dag-1 voor de zomer periode). Dit zijn lage waarden in vergelijking met gemiddelde zomer-DGO waarden van andere kariboe-kuddes: de Denali kudde (Alaska) 3.42 kg. dag-1 (Boertje 1985) en de Central arctic herd (Alaska) 3.22 kg. dag-1 (White et al 1975). Kariboe-wijfjeskalveren op de barre plateaus van de toendra, een gebied met relatief weinig vegetatie. Bovendien was de sneeuwbedekking in die periode (half juni, kamp 1) nog 60%. Door beide factoren is

de DGO erg laag, wat met in-sektactiviteit niets te maken heeft. De DGO waarden op de lokaties 2 en 3 worden wel beïnvloed door de insecten. Muggen zijn per dag langer actief (17-24 uur) dan horzels (9-12 uur) en beperken dus de DGO in kamp 2. Wanneer naar de invloed van de horzels op het activiteiten budget van de Kariboe wordt gekeken dan is hun invloed hierop groter dan die van de muggen, maar doordat horzelactiviteiten zich strikt beperken tot de daglicht uren is de invloed op de DGO minder duidelijk dan van muggen.

De voedselsituatie is beter in juli doordat grassen en kruiden uitschieten, maar vooral door bladgroei van de Dwergberk *Betula glandulosa* en de Wilg *Salix planifolia* welke het belangrijkste stapelvoedsel vormen voor de George River-kariboevijfjes (figuur 5). Kariboes van andere kuddes eten veel minder van deze dwergstruiken; Newfoundland Kariboes 15% (Bergerud 1974) en Denali Kariboes 48% (Boertje 1984). Dit komt doordat grotere concentraties van deze struiken schuilgelegenheid bieden aan Wolven. De terugloop van het wolvenaantal op de zomer range van de George Riverkudde zou er toe hebben kunnen leiden dat Kariboes nu meer gebruik maken van dit habitatype.

Energiebalans

Energieverbruik

Fancy (1986) definieert een vergelijking voor het bepalen van de totale dagelijkse energie uitgave:

$$\text{Tot. uitgave (kJ.kg 0.75)} = \text{FMR} + \text{TR} + \text{TK} + \text{AK} + \text{PK}$$

Hierbij staat FMR voor de metabolische kosten om het lichaam in vastende toestand 'draaiende' te houden (Fasting Metabolic Rate), TR voor de kosten van thermoregulatie, TK voor het thermo-energetische effect van voedselvertering, AK voor de energieuit-

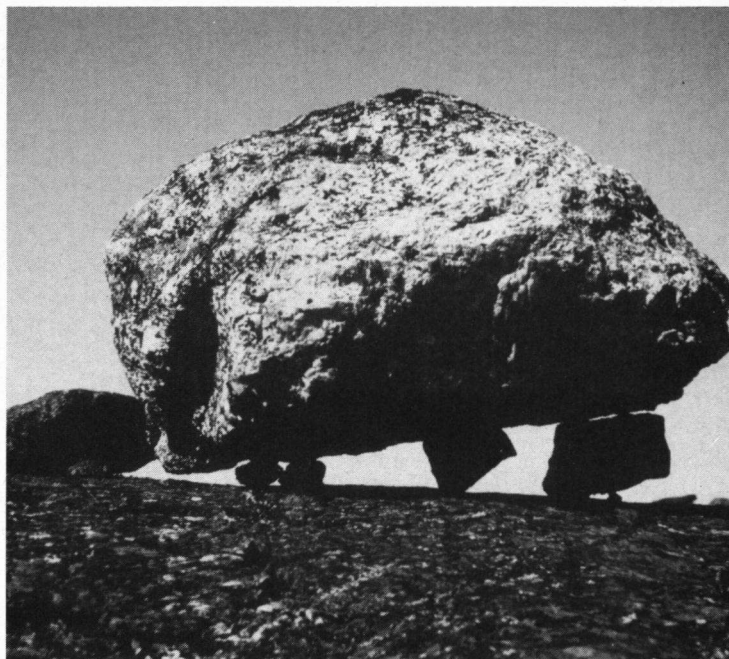
gifte van het dagelijkse activiteiten budget en PK voor de produktiekosten (zwangerschap, lactatie en haargroei).

Energie-opname

De energiewaarden van het door Kariboes opgenomen voedsel is bekend (zie Camps & Linders 1989). Toch is deze energie niet volledig beschikbaar voor lichaamsprocessen daar slechts een deel ervan te verteren en, aansluitend, te metaboliseren is. Zo blijft van een opname van 1000 kJ slechts zo'n 500 kJ voor metabolische processen over.

Wanneer energieverbruik en -opname van elkaar worden afgetrokken ontstaat een energiebalans (figuur 6). Negatieve waarden betekenen gewichtsverlies en positieve waarden een gewichtstoename. De negatieve waarden in het pre-insekten en muggen seizoen liggen erg laag en dit levert een dagelijks gewichtsverlies van respectievelijk 387 en 176 gram op. Hierdoor

De kudde Kariboes in de George River.



Een indrukwekkend landschap met interessante steenformaties.

ontstaat een totaal verlies van lichaamsgewicht van 9,8 kilo in 1,5 maand (20 juni tot 1 augustus) waardoor het lichaamsgewicht van een wijfje kan zakken tot 65 kilo. In het oestridseizoen is voor het

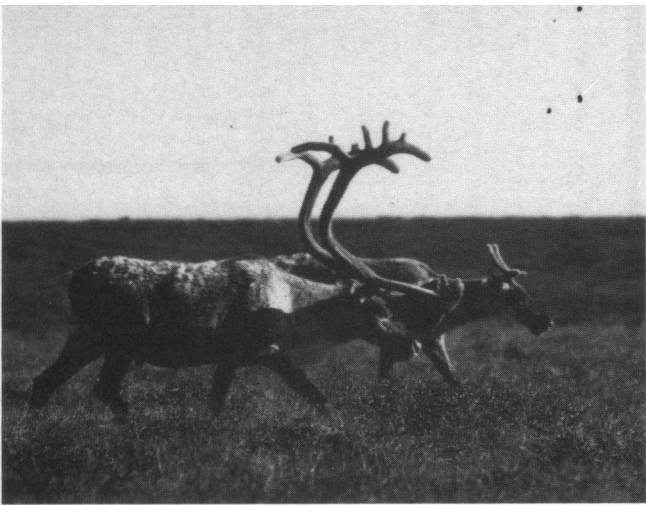
eerst een positieve balans resulterend in een gemiddelde gewichtstoename van 119 gram per dag.



Oorzaken van de zomer mortaliteit van George River-kariboewijfjes

In dit onderzoek wordt een combinatie van range kwaliteit en Kariboe-activiteit als een controlemechanisme voor de George River-kudde gesteld.

Door (over)begrazing is een situatie van voedselschaarste op de zomerrange ontstaan waardoor per tijdseenheid minder voedsel wordt opgenomen. Invloed van insecten verandert het activiteitenbudget van Kariboes zodanig dat minder wordt gefoerageerd en er meer tijd wordt besteed aan energetische zwaardere gedragingen. Door beide factoren ontstaat een voortdurend ge-



wichtsverlies waarbij vooral de wijfjes een lethale gewichtsgrens kunnen bereiken in de zomer. De zomermortaliteit zal, indien het wolvenbestand op het huidige peil

De muggen en de horzels beïnvloeden sterk het foerageergedrag van de Kariboes. Ze hebben door de insecten minder tijd over om voedsel op te nemen.

ACTIVITEITEN PER MINUUT						
ACTIVITEIT	mild	muggen &		horzels*		
	muggen	horzels	geen**	mild	middelmatig	hoog
kopschudden	0.77	1.87	0.06	0.35	0.78	1.14
bodyschudden	0.10	1.57	0.04	0.24	0.60	0.74
pootstamperen	0.00	0.71	0.00	0.07	0.16	0.55
bodybijten	0.00	0.09	0.01	0.05	0.13	0.17
(n=min:sec)	85:58	190:48	607:53	524:48	650:48	777:15

* *Oedemagena tarandi*

** nagenoeg geen

Tabel 1 Insekt gerelateerd gedrag van actieve kariboes gedurende verschillende niveau's van insectenactiviteit.

kudde & horzel		PERCENTAGE VAN DE OBSERVATIE TIJD			
activiteit		foerageren	lopen	staan	rennen
George River	(min):				
geen act.	(608)	58.8	35.1	6.0	0.2
milde act.	(525)	31.3	32.2	34.1	2.5
gemiddelde act.	(651)	15.9	17.5	65.5	1.1
hoge act.	(777)	6.5	15.8	75.4	2.3
Central Arctic (Alaska):					
geen act.		88.3	7.5	3.6	0.2
milde act.		57.3	9.2	29.6	3.9
gemiddelde act.		10.3	5.5	76.2	8.0
hoge act.		6.8	7.1	63.5	22.6
Central Arctic (Alaska)		34.6	9.9	38.3	17.3
Denali (Alaska)		40.9	26.0	31.0	2.1
Forty Mile (Canada)		51.2	9.5	27.4	11.9

Referenties zijn: Curatolo 1975, Roby 1978, Boertje 1981, Murphy & Curatolo 1986, Camps & Linders 1989.

Tabel 2. Activiteiten budgets van actieve Kariboes gedurende horzelaanvallen in augustus.

soorten	DIT ONDERZOEK		Trudell & White	
	bijratio happen.min ⁻¹ g	biomassa drooggewicht.m ²	bijratio happen.min ⁻¹	biomassa g drooggewicht.m ²
struiken: <i>Betula</i> sp. ¹	32.0	30.1	186.0	—
<i>Salix</i> sp. ²	30.5	76.4	177.0	51.9
grassen	198.0	26.0	173.0	25.9
korstmossen	192.0	443.0	205.0	263.1

¹ Dit onderzoek, *Betula glandulosa*, Trudell & White (1981), *Betula nana*.

² Dit onderzoek, *Salix planifolia*, Trudell & White (1981), *Salix pulchra*.

Tabel 3. Bijratio bepaald bij het observeren van George River Kariboewijfjes in dit onderzoek en van Trudell & White (1981, experiment waarbij de kaakbeweging automatisch werd geregistreerd).

soorten	dit onderzoek	Trudell & White
	hap grootte	hap grootte
struiken: <i>Betula</i> sp. ¹	10 (n = 121)	23 (n = 13)
<i>Salix</i> sp. ²	24 (n = 30)	23 (n = 13)
grassen	12 (n = 17)	20 (n = 5)
korstmossen	44 (n = 4)	32 (n = 11)

¹ Dit onderzoek, *Betula glandulosa* Trudell & White (1981) *Betula nana*.

² Dit onderzoek, *Salix planifolia* Trudell & White (1981) *Salix pulchra*.

Tabel 4. Hapgrootte (mg drooggewicht.bijt⁻¹) zoals bepaald door begrazingssimulatie experimenten gedurende dit onderzoek en door Trudell & White (1981, experiment met gefistuleerde Kariboes).

blijft, een belangrijke regulatie factor zijn voor de George River Kariboe-kudde.

Nawoord

Het is moeilijk om van een complex onderzoek in z'n geheel verslag te doen, vandaar dat delen ervan onderbelicht

zijn gebleven. Mochten hierover nog vragen zijn dan zullen de auteurs graag met de lezer in contact treden (ook voor (dia)lezingen).

■ Lo Camps & Anne-marie Linders, Faculteit der Natuurwetenschappen (Afdeling Dieroecologie) Toernooiveld, 6525 ED Nijmegen, 080-612 729 / 040-863 095 (weekend).

- LITTERATUUR:** Bergerud, A.T. (1967): J. Wildl. Managem. 31 : 621-641.
 Bergerud, A.T. (1974): -in: The behaviour of ungulates and its relation to management, pp. 552-584, Geist, V. & F. Walther eds.
 Bergerud, A.T. (1988): The Abundance of Ungava caribou. Internal report Wildlife Newfoundland.
 Boertje, R.D. (1984): Arctic 37 (2) : 161-165.
 Boertje, R.D. (1985): J. Range Managem. 38 : 468-473.
 Camps, L. & A. Linders (1989): Summer activity budgets, nutrition and energy balance of George River female caribou. Report 287 Experimentele Dierkunde K.U. Nijmegen.
 Curatolo, J.A. (1975): Factors influencing local movements and behavior of barren-ground caribou (*Rangifer tarandus granti*). M.Sc. Thesis, Univ. Alaska, Fairbanks. 149 bladzijden.
 Downes, C.M., J.B. Theberge & S.M. Smith (1986): Can. J. Zool. 64 : 622-629.
 Fancy, S.G. (1986): Daily energy budgets of caribou: a simulation approach. Ph. D. Thesis. Univ. Alaska, Fairbanks 226 bladzijden.
 Goudreault, F., D. Le Henaff, M. Crete & S. Luttich (1985): Denombrement des caribous sur l'aire de mise bas du troupeau de la riviere George par photographies aeriennes verticales en juin 1984. Ministere de Loisir, de la chasse et de la peche, Quebec. 18 bladzijden.
 Helle, T. & J. Aspi (1984): Rep. Kevo Sub. Res. Stat. 19 : 57-62.
 Murphy, S.M. & J.A. Curatolo (1986): Can J. Zool. 65 : 2483-2490.
 Roby, D.D. (1978): Behavioral patterns of Barren ground caribou of the Central Arctic herd adjacent to the Trans Alaska Oil Pipeline. M. Sc. Thesis, Univ. Alaska, Fairbanks, 200 bladzijden.
 White, R.G., B.R. Thomson, T. Skogland, S.J. Person, D.E. Rusell, D.F. Holleman & J.R. Luick (1975): Ecology of caribou at Prudhoe Bay, Alaska. Biol. Papers Univ. Alaska, Spec. Rept. No. 1.