

LA RUPTURE DE LA COHESION FAMILIALE
CHEZ L'OIE RIEUSE, *ANSER ALBIFRONS ALBIFRONS*,
DANS LES QUARTIERS D'HIVERNAGE

Jacques VAN IMPE

INTRODUCTION

Chez les oies sauvages, la cohésion familiale est indissoluble durant la première année de vie des jeunes. Les parents et leurs jeunes restent réunis dans les quartiers d'hivernage et regagnent ensuite l'aire de reproduction, où, après leur arrivée, la cohésion familiale se dissout définitivement. Cette opinion, déjà émise par Naumann (1902) et, depuis lors, reprise par un grand nombre d'auteurs (par ex. : Alpheráky, 1905; Heinroth, 1911; Christoleit, 1929; McIlhenny, 1932; Lorenz, 1935, 1959; Mayr, 1942; plusieurs auteurs cités par MacInnes, 1966 et Raveling, 1968), s'est également introduite dans les manuels d'ornithologie (Dement'ev et Gladkov, 1952; Delacour, 1959; Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968).

Pourtant, en consultant la littérature, on constate que l'idée de l'indissolubilité de la cohésion familiale chez les oies à l'état sauvage (et non en état de semi-domestication) n'a pas été vérifiée de façon précise. Il existe, par contre, de nombreuses études qui acceptent l'existence de cette cohésion et, par conséquent, l'utilisent dans l'étude de la structure et de la dynamique de la population. Ainsi, Elder et Elder (1949) étudient la structure et la dynamique de la population de la Bernache du Canada, *Branta canadensis*, en dénombrant la taille des compagnies durant leur vol. Bien que la composition réelle de ces compagnies n'ait pas été déterminée, ils considèrent celles-ci comme des familles. Raveling (1968) corrige cette opinion : ce n'est qu'à l'atterrissage, et non pendant le vol ou à l'envol, qu'on peut déterminer la vraie taille des compagnies.

Depuis lors, on a démontré l'existence chez les genres *Branta* et *Anser* de phénomènes comme l'adoption, la formation de « crèches » sur les lieux de nidification, l'infidélité à la cohésion familiale dans les quartiers d'hivernage. Ces comportements, qui ne constituent pas nécessairement la preuve d'une rupture définitive de la composition originale d'une famille, portent néanmoins atteinte à l'unité de celle-ci.

Bien que l'adoption et la formation de crèches soient répandues chez les oies sauvages, nos connaissances au sujet de leur origine et de leur influence définitive sur la cohésion familiale sont insuffisantes. Selon

Hardy (1967), la formation de crèches chez l'Oie à bec court, *Anser brachyrhynchus*, est plus courante lors d'une ponte tardive ou ajournée. Chez cette espèce, des adoptions ont été décrites dans l'ouest du Spitzberg, en Islande et au Groenland (Scott *et al.*, 1953; Blurton-Jones et Gillmor, 1959; Burton *et al.*, 1960; Pepper, 1968; Ferns et Green, 1975). La même constatation a été faite chez des représentants du genre *Branta* : Bernache nonnette, *B. leucopsis*, (Goodhart et Wright, 1958; Nyholm, 1965; Ferns et Green, 1975), Bernache du Canada, *B. canadensis*, (Hanson, 1953; Linduska, 1964; Raveling, 1968; MacInnes *et al.*, 1974) et Bernache à cou roux, *B. ruficollis*, (Kretschmar, 1965).

Des ruptures de la cohésion familiale ont été mentionnées plusieurs fois chez des espèces du genre *Branta* : ainsi, Hanson (1953) mentionne des exceptions importantes à la règle de cohésion chez *B. canadensis* (voir aussi Hanson et Smith, 1950; Raveling, 1968). Chez la Bernache noire, *B. bernicla nigricans*, la rupture de la famille est un phénomène courant dans la baie d'Izembek (Alaska) durant le mois d'octobre (Jones et Jones, 1966; Jones, 1970).

En ce qui concerne le genre *Anser*, peu d'auteurs ont fait jusqu'ici des recherches sur la cohésion familiale dans les quartiers d'hivernage. Chez l'Oie à bec court, *A. brachyrhynchus*, Boyd (1955) a constaté que, lorsque des oiseaux capturés étaient remis en liberté, leurs familles dissoutes se réunissaient facilement. Miller et Dzubin (1965) ont défendu l'indissolubilité de la famille chez l'Oie rieuse, *A. albifrons frontalis*. Ils mentionnent la réunion, après marquage, des membres individuels d'une famille, mais sans préciser la fréquence de ce comportement. Dans la même publication, Lynch fait part de l'existence de juvéniles complètement solitaires au sein des contingents hivernaux. Enfin, les recherches de Jensen (1977) sur *Anser anser* paraissent être en contradiction directe avec la conception de l'indissolubilité de la famille. Par un marquage intensif d'une population d'Oies cendrées au Danemark, l'auteur a constaté une absence quasi complète d'unité de la famille, puisque les membres des familles baguées l'année précédente arrivèrent dans les lieux de reproduction avec un décalage d'au moins plusieurs jours.

La présente étude est une contribution à la recherche sur la fidélité à la cohésion familiale chez l'Oie rieuse russe (*A. albifrons albifrons*). J'essaierai d'exposer comment sa rupture peut se manifester dans les quartiers d'hivernage et de quelle façon elle peut être démontrée. Ensuite, j'examinerai les effets de ce comportement sur la validité des conclusions d'études de structure et de dynamique des populations chez cette espèce.

MATERIEL ET METHODES

LE TERRAIN D'OBSERVATION

L'étude a été poursuivie pendant treize saisons hivernales consécutives dans les principaux quartiers d'hivernage de l'Oie rieuse russe, dans le sud de la province de Zélande (Pays-Bas) : Yerseke Moer et Goese Poel

sur l'île de Zuid-Beveland, Groot Eiland et Putting en Flandre zélandaise, près de la frontière belgo-néerlandaise. Ces quatre terrains (51°17'-51°31'N.; 3°54'-4°04'E.) font partie du «vieux pays» de Zélande formé de terres gagnées sur la mer au début du moyen âge. Ils se caractérisent par leur niveau bas et la présence de pâturages étendus; le sol est déficient en calcaire et riche en tourbe. Localement, comme au Yerseke Moer, ces pâturages présentent un caractère plus ou moins halophile. Parmi les plantes poussant dans les parties les plus humides, il faut mentionner : *Poa trivialis*, *Festuca pratensis*, *Caltha palustris*, *Myosotis palustris*, *Carex acutiformis*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Ranunculus flammula* et *Juncus articulatus*. Les pâturages légèrement vallonnés et les fossés peu profonds qui sillonnent ce biotope constituent un lieu privilégié de repos et de nourriture pour les Oies rieuses.

Le paysage de la plus grande partie de ces terrains a fortement changé depuis quinze ans en raison de la modernisation des techniques culturales, par remembrement rural et drainage des sols; l'influence de ces facteurs persiste. En même temps, la superficie initiale des pâturages favorables aux oies s'est fortement réduite pour faire place à des terres labourées.

Jusqu'au début des années soixante, le nombre d'Oies rieuses hivernant sur l'ensemble des quatre terrains était de 20000 à 30000. Depuis, leur nombre s'est réduit et dépasse actuellement rarement 14000 exemplaires. Ce déclin, qui contraste avec l'accroissement de la population hivernante dans l'ensemble des Pays-Bas, s'explique par la naissance des polders du Flevoland (ancien Zuiderzee), actuellement fort utilisés par l'Oie rieuse, par l'évolution des techniques agricoles et par la pression cynégétique de plus en plus intense ces dernières années.

TERMINOLOGIE

Le terme «*juvénile*» est utilisé exclusivement pour les jeunes nés pendant l'été qui précède la saison hivernale considérée. Le terme «*adulte*» est appliqué à toutes les autres oies («*mature animals*» selon la terminologie de Hanson, 1963). Aucun caractère de terrain ne permet de faire une distinction d'âge, ni de reconnaître les individus aptes ou inaptes à la reproduction.

Un résultat est qualifié de «*significatif*» si, lors de l'application des calculs statistiques, la probabilité est inférieure à 0,05 %, et de «*très significatif*» si la probabilité est inférieure à 0,01 %. Les calculs statistiques ont été effectués en grande partie sur un ordinateur IBM 350/155, système «CALL».

RAPPORT DES CLASSES D'ÂGE

Durant les treize hivers d'observation, à peu près 100000 exemplaires ont pu être déterminés sur le terrain comme appartenant à la classe des juvéniles ou à celle des adultes. Dans cet examen, nous avons tenu

compte de ce que le plumage juvénile se transforme lentement, par une mue progressive durant l'hiver; le plumage de première année (Sassi, 1933; Bauer *in* Bauer et Glutz, 1968; Ogilvie et Wallace, 1975), n'est plus distinguable du plumage adulte par l'observation dans la nature.

INDICE PHENOTYPIQUE DES JUVENILES

Pour savoir si l'intensité de cette mue progressive vers le plumage de première année suit un même modèle chez tous les juvéniles appartenant à la même couvée, nous avons examiné minutieusement pendant plusieurs périodes des années 1974-1975, 1975-1976 et 1976-1977 le plumage de tous les juvéniles appartenant à 262 compagnies. Toutes ces observations ont été faites à l'aide d'un télescope 60 × 60. Les compagnies se composant de juvéniles examinés de façon imparfaite, n'ont pas été prises en considération.

Nous avons établi un indice phénotypique du plumage juvénile pouvant varier de 0 (plumage juvénile complet) à 10, par l'attribution d'une valeur numérique aux caractères suivants : front blanc : absence = 0; trace = 1; à peu près le mi-développement d'un adulte = 2; développement adulte = 3; parties supérieures : absence complète de lignes transversales = 0; développement partiel de lignes transversales = 1; développement complet de lignes transversales régulières = 2; « ligne de flanc » : absence = 0; trace = 1; à peu près le mi-développement d'un adulte = 2; développement adulte = 3; bandes sur la poitrine et l'abdomen : absence = 0; quelques petites = 1; plusieurs grandes = 2.

La valeur 10 ne correspond pas au plumage complet de première année, puisque plusieurs grandes bandes à l'abdomen (valeur 2) diffèrent des larges bandes ou barres diffuses, caractéristiques des oiseaux en plumage de première année (voir aussi Ogilvie et Wallace, 1975).

EFFECTIF ET COMPOSITION DES COMPAGNIES

Pendant les treize hivers d'observation, l'importance et la composition d'environ 9900 compagnies ont été examinées de plusieurs façons. Cet examen n'a été réalisé que lorsque les concentrations d'oies s'étaient préalablement tranquillisées après les dérangements des heures de chasse matinale. La chasse aux oies aux Pays-Bas est ouverte jusqu'au 31 janvier, le tir étant permis jusqu'à 10 : 00. L'examen des compagnies a été réalisé de préférence dans l'après-midi, pour éviter les suites d'un facteur potentiellement nuisible à la stabilité des compagnies.

Les dénombrements ont été réalisés selon deux méthodes :

Méthode I. L'observateur « itinérant » examine la composition des compagnies en vol ainsi que la composition des compagnies se nourrissant ou se reposant dans les pâturages. Il se déplace régulièrement en voiture d'un endroit à un autre, en s'intéressant particulièrement aux compagnies demeurant sur les pâturages.

Méthode II. L'observateur «stationnaire» examine exclusivement la composition des compagnies en vol, pendant un minimum de 45 minutes à partir d'un poste fixe. Souvent, j'ai noté, outre la composition des compagnies, la fidélité de leurs membres à leur union.

FIDÉLITÉ, EN VOL, DES MEMBRES À LA COMPAGNIE

En novembre, février et mars 1970-1971, 1972-1973, 1973-1974 et 1975-1976, la fidélité des membres à leur compagnie a été étudiée pour 652 compagnies en vol. Le nombre total d'heures d'observation pour cet examen fut de 27; toutes les observations ont été faites à partir d'un poste fixe. Les compagnies comprenant plus de deux adultes, ainsi que les juvéniles isolés ont été exclus de cet examen. De plus, chaque compagnie fut suivie tout le long du vol : de l'envol jusqu'au point d'atterrissage, pour autant que celui-ci se trouve à une distance d'au moins 200 m du lieu de l'envol.

Lorsqu'une «rupture» de cohésion de la compagnie se présenta, les points suivants furent notés : le caractère de la rupture (séparation ou jonction d'exemplaires provenant d'autres compagnies), ainsi que, si possible, la classe «adulte» ou «juvénile» des exemplaires participant à l'infidélité. Des séparations ou des jonctions temporaires ou douteuses n'ont jamais été prises en considération. Ces examens ne furent réalisés que lorsque les conditions de luminosité étaient favorables à l'observateur, et, en raison de leur caractère fatiguant, la durée des observations n'a jamais dépassé 1 1/2 h.

NOMBRE D'ADULTES PAR COMPAGNIE

Le pourcentage de parents présents dans les quartiers d'hivernage a été calculé selon la formule $N \times 100/2 X$, dans laquelle N = nombre d'adultes observés par compagnie et X = nombre de compagnies examinées, chacune se composant théoriquement de 2 adultes. C'est la donnée nécessaire, selon Boyd (1957), pour le calcul de la mortalité des parents. Dans le but d'obtenir une meilleure interprétation des résultats, les compagnies comprenant trois adultes ou plus n'ont pas été prises en considération. Pour les quelques compagnies très anormales de huit juvéniles ou plus, nous avons admis que le nombre initial de parents était de quatre au lieu de deux.

RESULTATS D'OBSERVATION

Des différences de valeur de l'indice phénotypique s'observent entre les jeunes de la plupart des compagnies (Tableau 1). Celles-ci peuvent résulter soit d'une progression différentielle de la mue chez des jeunes d'une même couvée, soit du caractère hétérogène des compagnies. En l'absence de données précises sur la mue de l'Oie rieuse, il est

Tableau 1. Indice phénotypique des juvéniles appartenant à une même compagnie. Hivers 1974-1975 — 1976-1977. (Phenotypic score of juveniles belonging to one party. Winters 1974-1975 — 1976-1977)

Mois	Différence d'indice ≤ 3	Différence d'indice > 4	Total	%, différence d'indice > 4
Décembre	24	2	26	7,7
Janvier	55	20	75	26,6
Février	62	38	100	38,0
Mars	47	14	61	22,9
Total	188	74	262	28,2

impossible de trancher, mais il me semble que des valeurs supérieures à 4 sont une indication d'hétérogénéité.

FREQUENCE DES COMPAGNIES DE GRANDE TAILLE

Jusqu'à ce jour, peu d'auteurs ayant étudié la structure de la population des oies sauvages et celle de l'Oie rieuse en particulier, ont prêté une attention approfondie aux compagnies de grande taille. Le Tableau 2 montre la fréquence de ces compagnies, pour chacun des 13 hivers étudiés. Sur 5286 compagnies contrôlées, le pourcentage moyen des compagnies de cinq juvéniles et plus fut de $9,4\% \pm 1,4\%$ (min. $1,1\%$ — max. $17,6\%$) et celle des compagnies de huit juvéniles et plus, de $0,4\% \pm 0,1\%$ (min. 0% — max. $1,5\%$). Parmi les compagnies de plus de huit juvéniles, nous avons fait deux observations remarquables : une de 11 et une 14 exemplaires, exclusivement juvéniles. Le nombre de compagnies de cinq juvéniles et plus et de huit juvéniles et plus est pour l'ensemble des 13 hivers en corrélation positive et significative ou très significative avec le pourcentage de juvéniles dans les concentrations hivernantes (pour ≥ 5 : $r = 0,702$, $t_r = 3,280$; $P < 0,01$ et pour ≥ 8 : $r = 0,636$, $t_r = 2,735$; $P < 0,02$) et avec le nombre moyen de juvéniles par compagnie (pour ≥ 5 : $r = 0,930$, $t_r = 8,393$; $P < 0,001$ et pour ≥ 8 : $r = 0,693$, $t_r = 3,193$; $P < 0,01$).

Le problème se pose de savoir si ces compagnies de cinq juvéniles et plus sont compatibles avec la valeur numérique de la ponte, compte tenu des pertes dues à l'absence d'une éclosion et au taux de mortalité des poussins et des jeunes avant leur arrivée dans les quartiers d'hivernage. Puisqu'on ignore tout détail sur la biologie de la reproduction de l'Oie rieuse, il nous est impossible de donner une réponse à cette question, bien que des données sur l'importance des pontes aient été publiées. Le taux d'échec à l'éclosion et le taux de mortalité ultérieure ne peuvent être appréciés que d'une façon spéculative, en se basant sur des indications précises, bien que pour la plupart partielles recueillies au sujet d'autres oies du genre *Anser* (Tableau 3).

Tableau 2. Données sur la dynamique de la population de l'Oie rieuse. Zélande du sud, hivers 1964-1965 — 1976-1977. (Results on the population dynamics of the White-fronted Goose. South of the province of Zeeland, winters 1964-1965 — 1976-1977.)

Année	Nombre d'ex. contrôlés	% juv.	Nombre de compagnies contrôlées ⁽¹⁾	Compagnies ≥ 8 juv.		Compagnies ≥ 5 juv.		Nombre moyen juv./compagnie ⁽²⁾
				n.	%	n.	%	
				1964-1965	3505	25,1	61	
1965-1966	3629	27,7	127	0	0	4	3,1	2,22
1966-1967	2074	35,8	131	0	0	11	8,4	2,68
1967-1968	3160	34,8	152	0	0	17	11,2	2,73
1968-1969	4513	13,8	91	0	0	1	1,1	1,77
1969-1970	6010	44,5	552	3	0,5	55	9,9	2,59
1970-1971	6024	45,4	471	7	1,5	83	17,6	2,98
1971-1972	6022	10,0	127	0	0	7	5,5	2,34
1972-1973	8358	45,9	723	5	0,7	103	14,2	2,87
1973-1974	14337	35,6	413	5	1,2	65	15,7	2,82
1974-1975	15805	18,6	433	1	0,2	46	10,6	2,51
1975-1976	14067	38,9	979	9	0,9	129	13,2	2,72
1976-1977	12871	41,6	1026	5	0,5	102	9,9	2,66
Total	100375		5286					
X		32,1 ($\pm 3,3$)		0,4 ($\pm 0,1$)		9,4 ($\pm 1,4$)		2,54 ($\pm 0,09$)

(¹) Sont mentionnées ici, les compagnies se composant de 3, 2 et 1 ad. + x juv., contrôlées selon la méthode de l'observateur itinérant (méthode I). Les autres compagnies ont été exclues.

(²) Comme dans (¹), mais les compagnies de 8 juvéniles et plus n'ont pas été prises en considération.

Pour la ponte de l'Oie rieuse, Popham (1939) mentionne de 2 à 7 (n = 8), Ptuschenko (dans Dement'ev et Gladkov, 1952) de 4 à 7, le plus souvent 5 à 6 et Johansen (1959) de 5 à 7 œufs.

Pour toutes les espèces citées dans le Tableau 3, les pertes observées et calculées sont impressionnantes. Si nous tenons compte de la présence régulière de compagnies de cinq juvéniles et plus dans les quartiers d'hivernage et des données du Tableau 3, nous devons croire que des pontes de 8 à 11 œufs ne sont pas du tout exceptionnelles chez l'Oie rieuse, ce qui n'est pas confirmé par la littérature. Il existe donc des informations contradictoires concernant l'importance numérique des pontes selon que celle-ci est évaluée dans l'aire de reproduction ou

Tableau 3. Références sur les pertes à l'éclosion et la mortalité des poussins et des jeunes chez quelques représentants du genre *Anser*. (*Losses at hatching and mortality in chicks and young in some members of the genus Anser.*)

Espèce	Endroit	Pertes entre	% de perte	Auteur
<i>Anser brachyrhynchus</i>	Islande (1951-1953) Grande-Bretagne	éclosion	60	Scott <i>et al.</i> (1955)
		arrivée quartiers d'hivernage		Boyd (1956)
<i>Anser brachyrhynchus</i>	Islande (1969) Grande-Bretagne	nombre moyen de juvéniles/compagnie, fin juillet	51	Kerbes <i>et al.</i> (1971)
		arrivée quartiers d'hivernage		
<i>Anser caerulescens caerulescens</i>	Canada arctique (lac Karrak), 1966-1968	nombre total d'œufs	31	Ryder (1971)
		nombre total d'éclosions		
<i>Anser rossii</i>	Canada arctique (lac Karrak), 1966-1968	nombre moyen d'œufs/nid	13,5	Ryder (1972)
		nombre moyen d'éclosions/nid		

estimée dans les quartiers d'hivernage. Il est donc probable que parmi les compagnies de cinq juvéniles et plus, beaucoup ne proviennent pas réellement d'une même couvée; leur formation serait due à des phénomènes d'adoption et/ou de formation de crèche. Ceux-ci pourraient déjà avoir eu lieu dans l'aire de reproduction.

INFIDELITE DES MEMBRES A LA COMPAGNIE DURANT LE VOL

Un examen minutieux des compagnies en vol montre que leur composition subit régulièrement des changements importants. Le Tableau 4 indique en effet que sur un total de 652 compagnies contrôlées, 131 (20,1 %) sont d'une composition instable. Les changements apparaissent plus fréquents en février qu'en décembre (le résultat est toutefois statistiquement non significatif : chi-carré de Pearson : $X^2 = 3,214$, d.d.l. = 1; $P < 0,1$) et plus encore en mars (différence par rapport à décembre significative : $X^2 = 3,933$, d.d.l. = 1; $P < 0,05$), ce qui indique que le nombre de changements croît durant le cours de l'hiver. Il est important de signaler que déjà en décembre, qui est le mois de l'arrivée des Oies rieuses en Zélande, 13,7 % des 131 compagnies contrôlées montrèrent un changement.

Tableau 4. Examen de la stabilité des compagnies durant le vol. Hivers 1970-1971, 1972-1973, 1973-1974 et 1975-1976. (*Stability of parties during flight.*)

Mois	Durée d'observation (heures)	Nombre de compagnies contrôlées	Nombre de compagnies de composition instable	% de compagnies de composition instable
Décembre	6.15	131	18	13,7
Février	10.45	254	54	21,2
Mars	10.00	267	59	22,0
Total	27.00	652	131	20,1

Nous avons constaté une relation entre la durée d'observation d'une compagnie en vol et la fréquence des changements : plus longue est la première, plus fréquents sont les seconds. Puisque l'intervalle entre l'envol et l'atterrissage de la plupart des compagnies n'excède point 1 min 30 sec et que la durée d'un vol est souvent inférieure à 1 minute, il est probable que les pourcentages d'infidélité à la composition des compagnies constituent un minimum théorique. Puisqu'un minimum de 13,7 % des compagnies montre des instabilités au mois de décembre, il nous paraît fort plausible que les changements en hiver et même le long de la route automnale soient nombreux.

Le Tableau 5 donne un aperçu du caractère et de la fréquence des changements. Sur un total de 131 compagnies de composition instable observées il y eut 154 changements : 105 séparations et 49 jonctions. L'hypothèse neutre d'une distribution égale entre ces deux formes de changement est infirmée par le calcul de chi-carré; le nombre de séparations est en effet très significativement plus fréquent que celui des jonctions ($X^2 = 20,363$, d.d.l. = 1; $P < 0,001$). Le Tableau 5 présente également le nombre de changements observés dans chacune des deux classes d'âge, celle des juvéniles et celle des adultes : 105 pour la première, 36 pour la seconde et 31 changements pour lesquels une classe d'âge ne peut être attribuée. En outre, durant 6 1/2 h d'observation en février et mars 1971, 21 changements ont été notés pour la classe des juvéniles, 3 pour celle des adultes et 4 pour les oiseaux d'âge inconnu, portant le nombre global des changements à 126 pour la classe des juvéniles, 39 pour celle des adultes et 35 pour la classe d'âge inconnu. Quoique le nombre de changements dans la classe d'âge inconnu soit relativement élevé, ce qui incite à une interprétation prudente, il apparaît que les juvéniles participent en plus grand nombre aux changements que les adultes : juv./ad. = 3,23. Le fait que les changements dans les compagnies se rapportent le plus souvent à des séparations, auxquels participent les juvéniles apparemment en surnombre, seront discutés plus loin.

Tableau 5. Caractère et fréquence des changements observés dans le Tableau 4.
(Character and frequency of the changes observed in Table 4.)

Classe d'âge	Caractère	
	Séparations	Jonctions
	Fréquence	
2 adultes	3	1
1 adulte	13	8
2 juvéniles	5	
1 juvénile	61	24
1 adulte + 1 juvénile	6	1
3 juvéniles	1	
Inconnu	16	15
Total	105	49
Total adultes	25	11
Total juvéniles	80	25
Total inconnu	16	15

FREQUENCE DE JUVENILES VOLANT SEULS

Quand les Oies rieuses survolent leurs pâturages privilégiés, la présence de juvéniles isolés, parmi un grand nombre de compagnies, n'échappe point à l'observateur attentif. L'exponentielle de la Fig. 1 montre que le nombre de juvéniles, non accompagnés d'adultes, est en croissance constante au fil de la saison hivernale. Déjà pendant la première période hivernale de dix jours, jusque fin décembre, cette augmentation est surprenante : une croissance de 1,2 % de juvéniles isolés. Après la mi-février, cette croissance s'avère plus nette : entre 2,6 % et 3,8 % par période de 10 jours.

Nous pouvons établir un rapport entre une observation tardive d'un contingent d'Oies rieuses dans la partie sud de la Zélande et cette croissance du nombre de juvéniles isolés, observée par voie statistique. Nous avons noté le 27 mars 1976, sur les pâturages de Yerseke, une concentration forte de 175 exemplaires, 32 adultes et 133 juvéniles. Il est vraisemblable que la majeure partie de ces juvéniles avaient quitté ou perdu leur compagnie. En effet, lors d'un examen approfondi, nous n'avons pu déceler aucun signe de tentative pouvant mener à la formation d'une compagnie. Si nous admettons que les 32 adultes étaient tous des parents qui avaient perdu leur partenaire, ce qui est hautement improbable, le nombre de juvéniles par compagnie est de 4,15. Une telle moyenne ne peut être admise. D'autre part, en mars 1977, nous avons pu observer

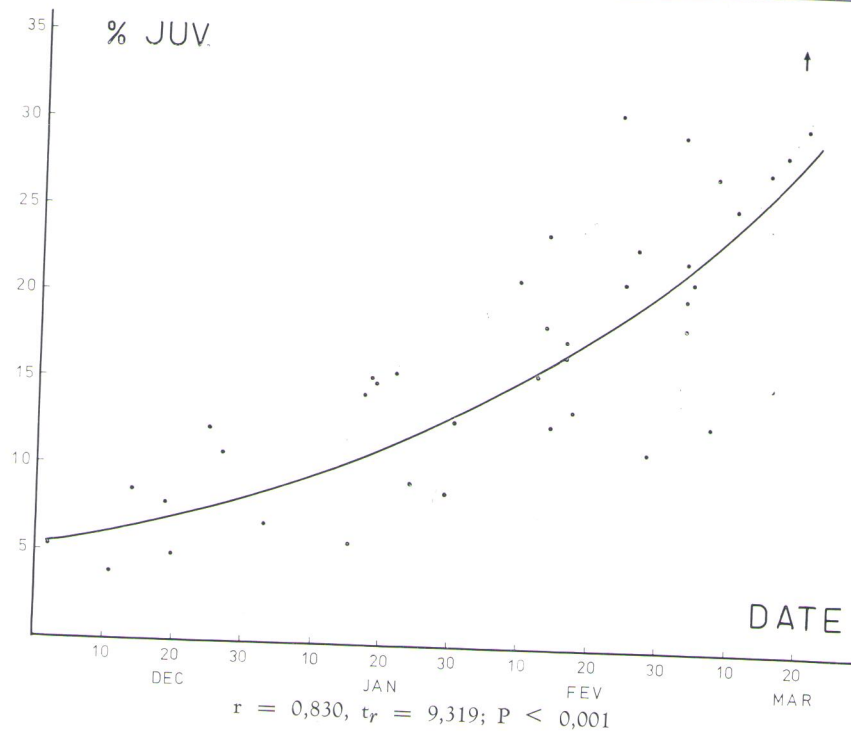


Fig. 1. La fréquence de juvéniles isolés durant le vol en Zélande du sud, pendant les hivers 1970-1971 — 1976-1977. (Chaque point représente un contrôle d'au moins 100 juvéniles en vol; durée d'observation = 82 h.) (Occurrence of lonely flying juveniles in southern Zealand, winters 1970-1971 — 1976-1977; each point represents a control of at least 100 flying juveniles.)

un très grand nombre de juvéniles dans deux concentrations (57,4 % de 418 exemplaires et 58,5 % de 209 exemplaires). Nos résultats (Fig. 1) contredisent en tout cas ceux de Boyd (1954). Selon cet auteur, les «unattached juveniles» ne constitueraient que 2,2 % sur un total de 1328 Oies rieuses contrôlées durant l'hiver 1952-1953.

Les observations de juvéniles isolés mettent sérieusement en doute la cohésion familiale chez l'Oie rieuse. Nous avons pu suivre, aux jumelles ou au télescope, le vol d'un bon nombre de ces juvéniles isolés sur des distances dépassant 1 km, et les voir atterrir dans d'autres compagnies ou dans les environs immédiats.

La cohésion familiale entre les juvéniles et leurs parents ne pourrait-elle pas se rétablir le soir ou la nuit, sur les lieux de repos? En ces points, de très nombreux vols de petites compagnies se présentent, dès les

Tableau 6. Nombre moyen de juvéniles par compagnie⁽¹⁾ durant quatre hivers consécutifs (1973-1974 à 1976-1977) calculé à partir de la méthode d'observation I (observateur itinérant) et II (observateur stationnaire).
Echantillonnage A = compagnies de 3, 2 ou 1 ad. + x juvéniles.
Echantillonnage B = compagnies de 3, 2, 1 ou 0 ad. + x juvéniles.
(Mean number of juveniles/party⁽¹⁾ during four consecutive winters, calculated from method I and II. Sampling A = parties with 3, 2 or 1 ad. + x juveniles. Sampling B = parties with 3, 2, 1 or 0 ad. + x juveniles.)

Méthode	1973-1974		1974-1975		
	I	II	I	II	
A. Compagnies 3, 2, 1 ad. + x juv.					
Avant	n	99	227	124	58
1 ^{er} janv.	\bar{x}	2,85 (\pm 0,08)	2,46 (\pm 0,08)** ⁽²⁾	2,26 (\pm 0,11)	2,14 (\pm 0,16) ^o
Entre 1 ^{er} janv.- 1 ^{er} mars	n	242	339	218	193
	\bar{x}	2,72 (\pm 0,09)	2,33 (\pm 0,07)**	2,68 (\pm 0,09)	2,30 (\pm 0,09)*
Après 1 ^{er} mars	n	67	215	90	60
	\bar{x}	3,11 (\pm 0,21)	2,01 (\pm 0,08)**	2,44 (\pm 0,15)	2,66 (\pm 0,21) ^o
Total	n	408	781	432	311
	\bar{x}	2,82 (\pm 0,07)	2,28 (\pm 0,04)	2,51 (\pm 0,06)	2,34 (\pm 0,07) ^o
Total I + II	n	1189		743	
	\bar{x}	2,46 (\pm 0,04)		2,44 (\pm 0,04)	
B. Compagnies 3, 2, 1, 0 ad. + x juv.					
Avant	n	104	256	125	68
1 ^{er} janv.	\bar{x}	2,78 (\pm 0,12)	2,30 (\pm 0,08)**	2,26 (\pm 0,11)	2,10 (\pm 0,15) ^o
Entre 1 ^{er} janv.- 1 ^{er} mars	n	251	450	220	291
	\bar{x}	2,70 (\pm 0,09)	2,02 (\pm 0,05)**	2,69 (\pm 0,09)	1,90 (\pm 0,07)**
Après 1 ^{er} mars	n	70	359	94	91
	\bar{x}	3,05 (\pm 0,21)	1,67 (\pm 0,06)**	2,39 (\pm 0,14)	2,11 (\pm 0,15) ^o
Total	n	425	1065	439	450
	\bar{x}	2,78 (\pm 0,07)	1,97 (\pm 0,03)	2,50 (\pm 0,03)	1,97 (\pm 0,06)**
Total I + II	n	1490		889	
	\bar{x}	2,20 (\pm 0,03)		2,23 (\pm 0,03)	

⁽¹⁾ Les compagnies \geq 8 juvéniles n'ont pas été prises en considération.

⁽²⁾ Signification entre les différences obtenues par les méthodes I et II (24 comparaisons horizontales).

^o n.s.; * P < 0,01; ** P < 0,001.

1975-1976		1976-1977			
I	II	I	II	Méthode	
A. Compagnies 3, 2, 1 ad. + x juv.					
374	605	229	244	Avant	n
2,86 (\pm 0,07)	2,43 (\pm 0,05)**	2,59 (\pm 0,08)	2,45 (\pm 0,08) ^o	1 ^{er} janv.	\bar{x}
445	281	719	307	Entre	n
2,62 (\pm 0,06)	2,26 (\pm 0,08)**	2,67 (\pm 0,05)	2,28 (\pm 0,07)**	1 ^{er} janv.- 1 ^{er} mars	\bar{x}
151	338	73	38	Après	n
2,69 (\pm 0,11)	2,14 (\pm 0,07)**	2,83 (\pm 0,14)	2,13 (\pm 0,19)*	1 ^{er} mars	\bar{x}
970	1224	1021	589	Total	
2,72 (\pm 0,04)	2,31 (\pm 0,04)	2,66 (\pm 0,04)	2,34 (\pm 0,05)		\bar{x}
2194		1610		Total I + II	n
2,49 (\pm 0,03)		2,54 (\pm 0,02)			\bar{x}
B. Compagnies 3, 2, 1, 0 ad. + x juv.					
387	718	247	323	Avant	n
2,80 (\pm 0,07)	2,21 (\pm 0,05)**	2,48 (\pm 0,08)	2,12 (\pm 0,07)**	1 ^{er} janv.	\bar{x}
464	377	763	443	Entre	n
2,55 (\pm 0,06)	1,97 (\pm 0,06)**	2,58 (\pm 0,05)	1,89 (\pm 0,05)**	1 ^{er} janv.- 1 ^{er} mars	\bar{x}
171	669	78	60	Après	n
2,51 (\pm 0,12)	1,63 (\pm 0,04)**	2,71 (\pm 0,14)	1,71 (\pm 0,14)**	1 ^{er} mars	\bar{x}
1022	1764	1088	826	Total	n
2,64 (\pm 0,04)	1,94 (\pm 0,03)	2,57 (\pm 0,04)	1,97 (\pm 0,04)		\bar{x}
2786		1914		Total I + II	n
2,19 (\pm 0,02)		2,31 (\pm 0,03)			\bar{x}

premières arrivées le soir, jusqu'à l'obscurité complète et même plus tard. L'évaluation de la composition des compagnies étant irréalisable à ce moment par les méthodes habituelles, la réponse à cette question reste inconnue. Cependant, le grand nombre d'indications obtenues sur le manque de fidélité à la cohésion familiale pendant la journée, rend l'existence d'une cohésion pendant la nuit peu probable.

DYNAMIQUE DE LA POPULATION

Nombre moyen de juvéniles par compagnie

Pour établir ce calcul, nous avons divisé la saison hivernale en trois périodes : la première s'étalant avant le 1^{er} janvier, la deuxième entre le 1^{er} janvier et le 1^{er} mars et la troisième après le 1^{er} mars. Ces trois périodes n'ont pas été choisies fortuitement. L'expérience acquise par des dénombrements bimensuels pendant des années, nous a appris que la plus grande partie de la population hivernante atteint ses quartiers d'hiver avant le 1^{er} janvier, pour quitter ceux-ci après le 1^{er} mars. Il n'est pas possible de diviser davantage la période qui s'étale entre le 1^{er} janvier et le 1^{er} mars. Pendant l'intervalle de ces deux mois, des accroissements notables du nombre d'hivernants se présentent régulièrement. Ils proviennent d'autres parties de l'aire d'hivernage, ce qui est parfois prouvé par l'examen du rapport des classes d'âge dans les grands contingents d'oies. Dans une large mesure, ces fluctuations sont déterminées par les conditions atmosphériques.

Pour chaque période des quatre hivers (1973-1974 à 1976-1977), le nombre moyen de juvéniles par compagnie a été calculé (Tableau 6), à partir de quatre séries de données, provenant de deux méthodes différentes d'observation : celle de l'observateur itinérant (méthode I) et celle de l'observateur stationnaire (méthode II); et de deux échantillonnages, l'un ne tenant compte que des compagnies comprenant des adultes (3, 2 ou 1 ad. + x juv.; échantillonnage A), l'autre incluant les compagnies formées seulement de jeunes (3, 2, 1 ou 0 ad. + x juv.; échantillonnage B). De cette façon, nous avons obtenu par hiver le nombre de $3 \times 2 \times 2 = 12$ résultats, donc 48 résultats pour l'ensemble des quatre hivers.

Comparons d'abord les moyennes obtenues pour chacune des trois périodes hivernales par la méthode I, avec celles obtenues par la méthode II (24 comparaisons horizontales). Il faut remarquer que la plupart de ces comparaisons ne correspondent pas à l'hypothèse zéro qui implique une absence de différence. Le test t donne en effet pour 17 des 24 comparaisons la valeur $P < 0,001$, pour 2 il donne la valeur $P < 0,01$, tandis que pour 5, il y a une absence de différence significative. Parmi les 5 différences non significatives, 4 proviennent de l'hiver 1974-1975, où le nombre de compagnies contrôlées fut sensiblement inférieur au nombre contrôlé pendant les trois autres hivers. Nous constatons aussi que

l'absence de différence significative pour l'hiver 1974-1975 disparaît partiellement lorsqu'on considère la somme des trois périodes hivernales : pour les compagnies de 3, 2 ou 1 ad. + x juv. la moyenne $\bar{x}_{\text{methode I}} = 2,51 (\pm 0,06)$ et $\bar{x}_{\text{methode II}} = 2,34 (\pm 0,07)$ ($0,05 < P < 0,1$); pour les compagnies de 3, 2, 1 ou 0 ad. + x juv. la moyenne $\bar{x}_{\text{methode I}} = 2,50 (\pm 0,06)$ et $\bar{x}_{\text{methode II}} = 1,97 (\pm 0,06)$ ($P < 0,001$).

Ceci nous montre que l'estimation du nombre moyen de juvéniles par compagnie est largement influencée par la méthode d'observation. L'observateur itinérant, qui est tenté d'examiner les compagnies au fur et à mesure qu'elles lui apparaissent, perçoit des compagnies plus nombreuses que l'observateur stationnaire, limité dans son choix par son étude exclusive des compagnies en vol. En effet, la méthode I donne, pour 23 comparaisons sur 24, une moyenne supérieure de 0,55 ($\pm 0,06$) juvéniles par compagnie, à la moyenne de la méthode II (max. : 1,38 — min. 0,12).

Une étude plus approfondie de cette première constatation est réalisable par la comparaison des résultats obtenus par les deux modes d'échantillonnage (comparaison verticale dans le Tableau 6). Ces comparaisons ont été reprises dans le Tableau 7, pour toute la durée d'une saison hivernale. De ce tableau, il ressort :

- une absence de différence significative entre les estimations du nombre moyen de juvéniles par compagnie obtenues par les échantillonnages A et B, si les données sont issues de la méthode d'observation I (colonne de gauche). Cette absence de différence significative peut être expliquée par le choix de la méthode d'observation I, étant donné que celle-ci n'est pas très apte à la détection des juvéniles solitaires;

Tableau 7. Nombre moyen de juvéniles par compagnie, calculé pour toute la saison hivernale. Résultats provenant des méthodes I et II, par les échantillonnages A et B du Tableau 6. (Mean number of juveniles/party, calculated for the entire winter; methods I and II, A and B samplings of Table 6.)

Méthodes	I	II	I + II
Echantillonnage	A-B	A-B	A-B
Hivers 1973-1974	2,82 > 2,78 °	2,28 > 1,97**	2,46 > 2,20**
1974-1975	2,51 > 2,50 °	2,34 > 1,97**	2,44 > 2,23**
1975-1976	2,72 > 2,64 °	2,31 > 1,94**	2,49 > 2,19**
1976-1977	2,66 > 2,57 °	2,34 > 1,97**	2,54 > 2,31*

° n.s.

* P < 0,01.

** P < 0,001.

Tableau 8. Pourcentage de présence de parents ⁽¹⁾ durant trois périodes de quatre hivers consécutifs (1973-1974 à 1976-1977), calculé selon la méthode d'observation I et selon une méthode combinée I + II. (Percentage of parents present ⁽¹⁾ during three periods in four consecutive winters. Methods I and I + II.)

Méthode	Nombre de compagnies contrôlées ⁽²⁾							
	2 parents ⁽³⁾		1 parent		pas de parents		Total	
	I	I + II	I	I + II	I	I + II	I	I + II
1973-1974								
Avant 1 ^{er} janvier	91	279	10	46	5	34	106	359
Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars	216	482	26	88	9	120	251	690
Après 1 ^{er} mars	60	224	7	51	3	147	70	422
1974-1975								
Avant 1 ^{er} janvier	104	156	7	12	1	11	112	179
Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars	192	362	19	39	2	100	213	501
Après 1 ^{er} mars	82	120	5	18	4	35	91	173
1975-1976								
Avant 1 ^{er} janvier	326	858	43	93	13	126	382	1077
Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars	399	631	37	76	19	115	455	822
Après 1 ^{er} mars	131	383	17	77	20	351	168	811
1976-1977								
Avant 1 ^{er} janvier	212	413	18	51	18	97	248	561
Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars	660	903	54	101	44	180	758	1184
Après 1 ^{er} mars	70	101	2	8	5	27	77	136

⁽¹⁾ Calcul selon Boyd (1957).

⁽²⁾ Des compagnies ≥ 3 adultes n'ont pas été prises en considération.

⁽³⁾ Pour les quelques compagnies ≥ 8 juvéniles, le calcul a été fait avec 4 parents, au lieu de 2.

- des différences très significatives entre les estimations du nombre moyen de juvéniles par compagnie obtenues par les échantillonnages A et B, lorsque ces données sont issues de la méthode d'observation II (colonne du milieu);
- cette différence significative persiste lorsque nous prenons en considération les moyennes de tous les résultats obtenus par l'ensemble des deux méthodes.

% de présence de parents		X ² d.d.l. = 1	P	Méthode
I	I+II			
1973-1974				
88,0	83,2	0,164	n.s.	Avant 1 ^{er} janvier
90,5	75,6	5,498	< 0,02	Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars
90,7	59,1	10,156	< 0,01	Après 1 ^{er} mars
1974-1975				
96,0	90,5	0,230	n.s.	Avant 1 ^{er} janvier
94,1	76,0	6,447	< 0,02	Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars
92,8	74,5	2,650	n.s.	Après 1 ^{er} mars
1975-1976				
89,8	83,1	1,589	n.s.	Avant 1 ^{er} janvier
91,1	80,8	3,999	< 0,05	Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars
82,0	51,7	25,838	< 0,001	Après 1 ^{er} mars
1976-1977				
88,7	77,9	2,710	n.s.	Avant 1 ^{er} janvier
90,1	80,2	5,780	< 0,02	Entre 1 ^{er} janvier-1 ^{er} mars
92,2	77,2	1,436	n.s.	Après 1 ^{er} mars

L'expérience de terrain nous avait préalablement appris qu'il est plus aisé de déceler les juvéniles non accompagnés par la méthode II que par la méthode I. En outre, ces juvéniles sont le plus souvent seuls, et pas accompagnés d'autres juvéniles. Chaque juvénile solitaire étant considéré comme le seul survivant d'une compagnie, le nombre moyen de juvéniles des compagnies se composant de 3, 2, 1 ou 0 ad. + x juv. (échantillonnage B) est beaucoup plus bas que celui des compagnies de 3, 2 ou 1 ad. + x juv. (échantillonnage A). Cette seconde comparaison

démontre à nouveau l'influence non négligeable de la méthode d'observation dans la recherche du nombre moyen de juvéniles par compagnie.

Calcul de la mortalité des parents

Lors de ses recherches à Slimbridge, Boyd (1957) a constaté que le nombre global de parents, accompagnés de jeunes, diminue progressivement durant l'hiver. A partir de ces observations, il a calculé leur mortalité mensuelle : 1,8 %. Le Tableau 8 montre qu'en Zélande nous n'avons pu confirmer les résultats de Boyd, bien que le nombre de compagnies examinées fut nettement supérieur en Zélande à ce qu'il était à Slimbridge.

Par la méthode d'observation I, celle de l'observateur itinérant, nous avons obtenu pour l'hiver 1974-1975 une tendance au décroissement du nombre de parents ($0,9 > P > 0,8$), pour les hivers 1973-1974 et 1976-1977 une tendance à l'accroissement (respectivement $P > 0,9$ et $0,9 > P > 0,8$) et pour l'hiver 1975-1976 une oscillation non significative ($0,5 > P > 0,3$), qui mène à une interprétation difficile. Si, par contre, nous additionnons les résultats obtenus par les deux méthodes (observateur itinérant et observateur stationnaire), nous observons un décroissement significatif du nombre de parents durant trois hivers sur quatre. Celui-ci est toutefois extrêmement élevé; les pourcentages initiaux de présence en décembre s'abaissent pour chaque hiver et respectivement à une moyenne de $\pm 6\%$, $\pm 4\%$ et $\pm 8\%$ par mois. Il est évident qu'un tel résultat ne correspond pas aux prévisions quant à l'espérance de vie de l'Oie rieuse.

Il se peut que ce grand décalage entre les résultats de Slimbridge et ceux de la Zélande soit dû, au moins partiellement, à la position géographique des deux milieux. A Slimbridge, les effectifs hivernants portent plutôt le caractère d'un hivernage terminal. On pourrait supposer qu'il s'agit de contingents peu influencés par les allées et venues d'oisies provenant des quartiers d'hivernage continentaux. En Zélande par contre, les mouvements importants d'oiseaux sont assez fréquents, comme en témoignent les déplacements massifs entre le nord des Pays-Bas et cette région, lors de vagues de grand froid. Mais il faudra plutôt chercher la cause des résultats divergents dans la méthode d'observation même. En effet, les valeurs du test chi-carré de Pearson entre les deux pourcentages issus de la méthode I et de la combinaison des méthodes I et II, montrent pour 4 comparaisons sur 12 une différence significative et pour 2, une différence très significative (Tableau 8). Pour les autres comparaisons, le degré de signification n'est pas atteint; cependant, nous y trouvons une tendance au même résultat. L'explication de ces différences réside de nouveau dans le fait, que les nombreux juvéniles solitaires, détectés plus facilement par la méthode II, ne doivent pas être considérés comme étant des orphelins, mais plutôt comme des juvéniles détachés de leur compagnie, soit temporairement, soit définitivement. Le nombre de différences significatives entre les 12 comparaisons augmente d'ailleurs nettement, lorsque les pourcentages de présence, issus de la méthode I et de la méthode II, sont examinés séparément.

DISCUSSION

VALEUR DE L'OBSERVATION DE TERRAIN POUR L'ELABORATION D'UNE DYNAMIQUE DE LA POPULATION CHEZ L'OIE RIEUSE

Selon beaucoup d'auteurs (cités par Lynch et Singleton, 1964), des notions importantes sur la dynamique de la population des oies sauvages et particulièrement de l'Oie rieuse (Boyd, 1953, 1954, 1957, 1965) peuvent être obtenues par deux informations de base : le rapport du nombre de juvéniles au nombre d'adultes et la composition des compagnies dans les quartiers d'hivernage. Ces deux informations, recueillies sur le terrain, constituent notamment le point de départ de la répartition de la population en classes d'âge, du dénombrement des adultes aptes ou inaptes à la reproduction et du calcul de la mortalité des juvéniles et de leurs parents, ainsi que des subadultes et des adultes, autres que les parents.

Contrairement à l'opinion établie, nos recherches ont démontré qu'en ce qui concerne l'Oie rieuse, ces deux informations n'ont qu'une valeur très limitée pour des études ultérieures. Deux facteurs donnent lieu à cette constatation : d'une part, la rupture des compagnies dans les quartiers d'hivernage et d'autre part, facteur dépendant du premier, la manière d'observer les compagnies. Ainsi, nous avons obtenu, dans notre étude, des résultats divergents dans les calculs initiaux de la dynamique de la population : celui des effectifs moyens des compagnies et celui de la mortalité hivernale des parents. En outre, nous croyons avoir montré qu'au cours de l'hiver, la désintégration de la cohésion familiale s'accroît :

- la différence entre l'indice phénotypique des juvéniles d'une même compagnie s'accroît, après le mois de décembre, de façon significative ou très significative (Tableau 1). Cependant, la valeur de ce premier argument est sujette à caution, puisque le synchronisme de la mue des membres d'une couvée n'est pas établi;
- l'instabilité de la composition des compagnies durant le vol s'accroît en février et en mars par rapport à décembre (Tableau 4);
- les juvéniles solitaires deviennent plus nombreux durant l'hiver, selon une exponentielle (Fig. 1).

Toutefois il paraît possible, si les valeurs du rapport nombre de juvéniles/nombre d'adultes sont connues durant plusieurs hivers consécutifs, de répartir théoriquement la population dans des classes d'âge. Mais les formules menant à cette opération ne sont utilisables que si on admet que le taux de mortalité pendant la première année égale celui des années ultérieures, voir aussi Kuyken, 1976. Mais un grand nombre de travaux ont démontré une plus grande vulnérabilité et une mortalité plus importante dans la classe des juvéniles par rapport à celle des adultes : Matthews et Campbell (1969) pour l'Oie cendrée,

Anser anser; Boyd (1957, 1958) pour les Oies rieuses, *A. albifrons albifrons* et *A. albifrons flavirostris*; Boyd (1953, 1956) et Ogilvie et Boyd (1976) pour *A. brachyrhynchus*; Higgins et al. (1969) pour l'Oie des neiges, *A. c. caerulescens* et pour *B. canadensis* «*hutchinsii-parvipes*», Phillips (1932) pour *B. bernicla nigricans* et Hanson et Smith (1950) pour *B. canadensis*. De plus, des tableaux de chasse d'avant la seconde guerre mondiale, provenant de la Hongrie (Sterbetz, 1966-1967), nous montrent que, parmi le butin, le nombre de juvéniles était largement supérieur à celui des adultes. Enfin nos propres observations, issues de recensements effectués durant plusieurs hivers à des endroits différents de la Zélande, indiquent un résultat semblable. Pour chaque saison, le pourcentage de juvéniles dans le butin excède le pourcentage de juvéniles trouvé parmi les contingents dans les pâturages. La différence entre la mortalité des juvéniles et celle des adultes donnent aux formules un usage limité ou douteux.

Une corrélation positive significative existe entre le pourcentage de juvéniles dans les contingents hivernaux et le nombre moyen de juvéniles par compagnie (Fig. 2). La signification de ce phénomène au point de vue de la dynamique de la population paraît difficile à établir. Des recherches poursuivies durant de longues années à propos du Colin de Virginie, *Colinus virginianus*, ont mis en évidence que le rapport du nombre de juvéniles au nombre d'adultes, établi en automne, est largement influencé par la mortalité des adultes. Il est même probable, selon plusieurs auteurs cités par Roseberry (1974), que le rapport dépende pour 78 % de cette mortalité. Toutefois, chez les oies sauvages, nichant dans des contrées arctiques ou subarctiques, il est certain que le succès de la nidification varie grandement d'une année à l'autre. Un bon nombre d'études ont en effet démontré que des conditions atmosphériques défavorables peu avant, pendant ou après l'incubation sont une cause potentielle directe d'un taux de reproduction très bas. Les facteurs qui entrent ici en jeu sont : l'atrésie des follicules (Barry, 1962), ayant comme conséquence, une absence quasi absolue ou absolue de ponte (Marshall, 1952; Cooch dans Linduska 1964; Uspenski, 1965a); l'apparition de pontes tardives (Cooch, 1961; Ryder, 1972) qui sont par conséquent plus petites (Cooch et Dzubin et al. dans Linduska, 1964, Uspenski, 1965a et b, Barry dans Dau, 1976) et chez les jeunes, une mortalité plus élevée (Barry dans Linduska, 1964).

Nous avons appris par le calcul de la mortalité hivernale des parents que l'influence de celle-ci sur la détermination du rapport juvéniles/adultes de l'Oie rieuse est difficilement appréciable, par l'existence d'un grand décalage entre les résultats de deux calculs, provenant de deux méthodes d'observation. Selon Boyd (1965) par contre, ce rapport n'est pas notablement influencé par la mortalité des adultes et il est un bon indicateur du degré de réussite de la reproduction. Nous croyons cependant que cette conclusion est trop hâtive, puisque Boyd calcule la mortalité des parents à partir d'une méthode d'observation qui n'est pas rigoureusement définie. Caughley (1974) démontre également, en partant de plusieurs modèles statistiques, que l'utilisation du rapport

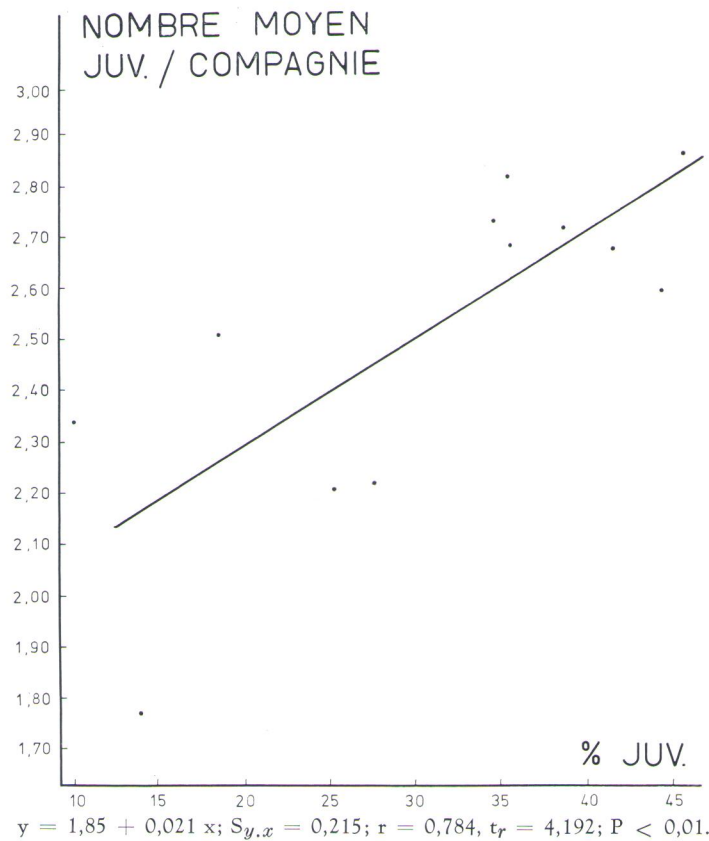


Fig. 2. Corrélation et droite de régression entre le % de juvéniles et le nombre moyen de juvéniles par compagnie. Zélande du sud, hivers 1964-1965 — 1976-1977. (Correlation and regression between the % of juveniles and the mean number of juveniles/party. Southern Zeeland, winters 1964-1965 — 1976-1977.)

des âges est souvent responsable d'une information ambiguë sur la dynamique de la population, surtout quand il n'est pas accompagné de valeurs provenant d'un autre paramètre.

VALEUR POTENTIELLE DE LA RUPTURE DES COMPAGNIES

Il est possible que la rupture des compagnies soit un facteur favorable à la conservation de l'espèce. Les parents n'accumuleraient-ils pas plus facilement des réserves de graisse du fait qu'ils sont libérés de leur

progéniture, et moins astreints à une vigilance constante? Une telle hypothèse est liée aux suppositions de MacInnes *et al.* (1974), selon qui l'importance de la ponte ainsi que les résultats de la reproduction sont tributaires du volume de tissus adipeux stockés pendant la période d'hivernage. Ces suppositions d'un facteur favorable pourraient s'accorder également à l'hypothèse de Ryder (1975). Selon cet auteur, la superficie du territoire, défendu par le mâle, est déterminé chez les oies nichant en colonie par l'importance des réserves adipeuses, stockées avant la reproduction. En plus, l'abandon du nid est moins fréquent, lorsque le territoire est plus vaste. Aussi bien Cooch (1961) pour l'Oie des neiges, *Anser caerulescens*, que Ryder (1972) pour l'Oie de Ross, *Anser rossii*, ont démontré une perte de poids importante des deux parents pendant la période de la démarcation du territoire et de la reproduction. Ryder (1975) postule l'existence d'un rapport étroit entre la surface du corps, la quantité des réserves adipeuses, la superficie du territoire et la vigilance des mâles. Déjà auparavant, plusieurs éléments de cette hypothèse furent vérifiés pour *Branta canadensis* par Brakhage (1965) et par Ewaschuk et Boag (1972).

Bien qu'il soit prématuré de transposer une hypothèse concernant les oies nichant en colonie à l'Oie rieuse, cette évolution récente des idées sur la reproduction des oies sauvages doit être mentionnée.

PROPOSITION D'AUTRES VOIES DE RECHERCHE SUR LA DYNAMIQUE DE LA POPULATION

Si on utilise les données provenant de l'observation de terrain, pour l'élaboration d'une dynamique de la population, il est nécessaire de stipuler : la période d'observation (la meilleure période est celle aussitôt après l'accomplissement de la reproduction) et la méthode d'observation (mention de la méthode de l'observateur itinérant ou celle de l'observateur stationnaire). Egalement, une condition s'impose lors du calcul de la répartition de la population dans des classes d'âge : un taux de mortalité à peu près égal pour les juvéniles et les autres classes. Il est évident que ces conditions rendent la méthode peu applicable.

De ce fait, le baguage d'un grand nombre d'individus, proposé par Doude van Troostwijk (1964), par exemple, nous paraît être la meilleure méthode pour obtenir des résultats concrets dans le domaine de la dynamique de la population. Par une multitude de données capture-recapture, cette méthode pourrait nous procurer des indices de survie pour un grand nombre d'exemplaires; un marquage rendrait ces oies individuellement reconnaissables sur le terrain. Ainsi, nous pourrions apprendre également de quelle manière et avec quelle fréquence les compagnies modifient leur composition ou éventuellement se reforment. A la suite de nos résultats, qui démontrent de diverses façons un grand nombre de changements déjà en décembre, l'existence d'un retour à la composition originale de la couvée paraît très douteuse.

REMERCIEMENTS

J'adresse mes remerciements les plus vifs au Professeur Dr. J. Dorst, au Dr. Chr. Erard et au Dr. P. Devillers, pour la grande amabilité avec laquelle ils ont critiqué le manuscrit. Je remercie également Mme Ch. Boelen et Mr. M. Legrand pour leur aide dans la réalisation et l'interprétation des calculs statistiques.

RESUME

Durant treize hivers consécutifs, la dynamique de la population de l'Oie rieuse (*Anser albifrons albifrons*) fut étudiée dans ses principaux quartiers d'hivernage en Zélande du sud. Les recherches suivantes ont été incorporées dans cette étude : la détermination du rapport du nombre de juvéniles à celui des adultes dans les contingents hivernants; la détermination du nombre d'adultes et de juvéniles dans les compagnies, en vol et au repos; l'attribution d'un indice phénotypique à tous les juvéniles d'une même compagnie et la détermination de la cohésion des compagnies. Lors de l'examen du nombre de juvéniles par compagnie, deux méthodes différentes d'observation ont été suivies : celle de l'observateur « itinérant », qui à partir de plusieurs points d'observation, s'intéresse principalement à la composition des compagnies demeurant sur les pâturages (méthode I) et celle de l'observateur « stationnaire », qui à partir d'un poste d'observation fixe, examine exclusivement des compagnies en vol (méthode II).

De l'attribution d'un indice phénotypique, il résulte que les juvéniles dans une même compagnie montrèrent dans beaucoup de cas une différence phénotypique fort notable (Tableau 1). La fréquence croissante de cette différence au cours de l'hiver fut vérifiée par voie statistique. L'attention est attirée sur la fréquence régulière de compagnies qui se composent d'au moins 5 juvéniles (Tableau 2). Les données bibliographiques concernant l'importance de la ponte chez l'Oie rieuse et celles concernant les pertes causées par les œufs non éclos et la mortalité des poussins et de jeunes chez d'autres oies (Tableau 3), mettent en doute la parenté de ces compagnies nombreuses. En outre, par une observation attentive, il est apparu que la composition d'un nombre considérable de compagnies change durant le vol. Chaque fois que les conditions d'observation ont permis de s'en assurer, ces changements se sont avérés définitifs. Cette instabilité s'accroît au cours de l'hiver (Tableau 4) et est le plus souvent provoquée par la séparation des juvéniles (Tableau 5). Le nombre de juvéniles non accompagnés en vol augmente d'ailleurs durant l'hiver selon une exponentielle (Fig. 1).

Bien que chez l'Oie rieuse le caractère indissoluble de la cohésion familiale dans les quartiers d'hivernage soit généralement admis, ces données mettent cette conception en doute. C'est pourquoi deux points d'appui importants pour l'élaboration d'une dynamique de la population ont été calculés : le nombre moyen de juvéniles par compagnie et la mortalité des parents. Ces deux calculs ont été réalisés pour trois périodes distinctes de quatre hivers consécutifs.

Il est apparu que la détermination du nombre moyen de juvéniles par compagnie est largement influencée par la méthode d'observation. Dans le Tableau 6, 19 sur 24 des comparaisons entre la méthode de l'observateur itinérant (méthode I) et celle de l'observateur stationnaire (méthode II) montrent que la première donne une estimation de la moyenne des compagnies plus élevée que la seconde. En effet, la méthode I donne pour 23 comparaisons sur 24 une moyenne supérieure de $0,55 (\pm 0,06)$ juvéniles par compagnie à la moyenne de la méthode II (max. 1,38 — min. 0,12). Des comparaisons entre les nombres moyens de juvéniles par compagnie obtenus par deux modes d'échantillonnage (Tableau 7), fournissent des conclusions équivalentes. Des « compagnies » non accompagnées d'adultes, se composent souvent d'un seul juvénile. C'est la cause de l'abaissement important du nombre moyen de juvéniles par compagnie dans les compagnies comprenant 3, 2, 1 ou 0 adultes (échantillonnage B) par rapport à la moyenne dans les compagnies incluant 3, 2 ou 1 adulte (échantillonnage A).

Pour le calcul de la mortalité des parents, nous obtenons des résultats contradictoires, selon que sont utilisés les résultats de la méthode d'observation I ou d'une méthode combinée I + II (Tableau 8). L'interprétation de ces divergences est liée à la question de savoir si un juvénile solitaire doit être considéré comme le seul survivant d'une compagnie. Si nous admettons que chaque juvénile solitaire est un orphelin, la mortalité des parents s'avère fort importante au cours de l'hiver; leurs pourcentages de présence, par rapport à décembre, décroissent à une moyenne de $\pm 6\%$, $\pm 4\%$ et $\pm 8\%$ respectivement pour les mois de janvier, février et mars, ce qui ne peut pas être mis en accord avec les prévisions d'espérance de vie de l'Oie rieuse. Pour cette raison, les juvéniles solitaires devraient être considérés comme des oiseaux détachés, qui ont quitté leur compagnie soit temporairement, soit définitivement.

Par les observations de terrain et les calculs qui en résultent, la validité des deux points d'appui d'une dynamique de la population est mise en doute. Dans le passé pourtant, ces deux calculs de base ont été souvent utilisés afin d'élaborer une dynamique de la population chez les oies sauvages et chez l'Oie rieuse en particulier. La composition de la «compagnie» ne peut pas fournir des indications valables quant à la composition originale d'une «famille», et le premier terme doit être préféré au second pour la description des groupes hivernaux.

L'hypothèse d'une influence favorable de la rupture des familles sur les résultats de la reproduction de l'Oie rieuse est envisagée. La portée de la corrélation significative trouvée entre le pourcentage de juvéniles dans la population hivernale et le nombre moyen de juvéniles par compagnie (Fig. 2) est discutée également. Etant donné que l'observation n'est pas adéquate pour définir une dynamique de la population de l'Oie rieuse, il est préconisé d'intensifier le marquage individuel d'un grand nombre d'oiseaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ALPHERAKY, S. 1905. The geese of Europe and Asia. Londres, Rowland Ward Ltd.
- BARRY, T.W. 1962. Effect of late seasons on Atlantic Brent reproduction. J. Wildl. Mgmt. 26 : 19-26.
- BARRY, T.W. 1964. Brant, Ross' Goose and Emperor Goose. Pp. 145-154 in J.P. Linduska, Waterfowl tomorrow. Washington, U.S. Government Printing Office.
- BAUER, K.M. et U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM. 1968. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 2 Anseriformes (1. Teil). Francfort-sur-le-Main, Akademische Verlagsgesellschaft.
- BLURTON-JONES, N.G. et R. GILLMOR. 1959. Some observations on wild geese in Spitsbergen. Wildfowl 10 : 118-132.
- BOYD, H. 1953a. Notes on field counts of age-group ratios and brood-size. Wildfowl 5 : 14-27.
- BOYD, H. 1953b. Notes on the relative mortality of adult and young Pink-footed Geese. Wildfowl 5 : 28.
- BOYD, H. 1954. White-fronted Goose statistics, 1952-1953. Wildfowl 6 : 73-79.
- BOYD, H. 1955. The role of tradition in determining the winter distribution of Pinkfeet in Britain. Wildfowl 7 : 107-122.
- BOYD, H. 1956. Statistics of the British population of the Pink-footed Goose. J. Anim. Ecol. 25 : 253-273.
- BOYD, H. 1957. Mortality and fertility of the White-fronted Goose. Bird Study 4 : 80-93.
- BOYD, H. 1958. The survival of White-fronted Geese (*Anser albifrons flavirostris* Dalgety and Scott) ringed in Greenland. Dansk Orn. Forening Tidsskr. 52 : 1-8.
- BOYD, H. 1965. Breeding success of White-fronted Geese from the Nenets National Area. Wildfowl 16 : 34-40.
- BRAKHAGE, G.K. 1965. Biology and behaviour of tub-nesting Canada Geese. J. Wildl. Mgmt. 29 : 751-771.
- BURTON, P.J.K., N.G. BLURTON-JONES et C.J. PENNYCUICK. 1960. Bird notes from Vest-Spitsbergen in the summer of 1957. Sterna 4 : 113-140.

- CAUGHLEY, G. 1974. Interpretation of age ratios. *J. Wildl. Mgmt.* 38 : 557-562.
- CHRISTOLEIT, E. 1929. Bemerkungen zur Biologie der Gänse. *J. Orn.* 77 : 351-386.
- COOCH, F.G. 1961. Ecological aspects of the Blue — Snow Goose complex. *Auk* 78 : 72-89.
- COOCH, F.G. 1964. Snows and Blues. Pp. 125-133 in J.P. Linduska, *Waterfowl tomorrow*. Washington, U.S. Government Printing Office.
- DAU, C.P. 1976. Clutch sizes of Spectacled Eider on the Yukon — Kuskokwim Delta, Alaska. *Wildfowl* 27 : 111-113.
- DELACOUR, J. 1959. *The Waterfowl of the World*. Vol. 1. Londres et Wisbech, Balding et Mansell Ltd.
- DEMENT'EV, G.P. et N.A. GLADKOV. 1952. *The Birds of the Soviet Union*, Vol. IV. Moscou. Translated from Russian. Jerusalem 1967.
- DOUDE VAN TROOSTWIJK, W.J. 1974. Ringing data on White-fronted Geese (*Anser a. albifrons*) in the Netherlands, 1953-1968. *Ardea* 62 : 98-110.
- DZUBIN, A., H.W. MILLER et G.V. SCHILDMAN. 1964. White-fronts. Pp. 135-143 in J.P. Linduska, *Waterfowl tomorrow*. Washington, U.S. Government Printing Office.
- ELDER, W.H. et N.L. ELDER. 1949. Role of the family in the formation of goose flocks. *Wilson Bull.* 61 : 133-140.
- EWASCHUK, E. et D.A. BOAG. 1972. Factors affecting hatching success of densely nesting Canada Geese. *J. Wildl. Mgmt.* 36 : 1097-1106.
- FERNS, P.N. et G.H. GREEN. 1975. Observations of Pink-footed and Barnacle Geese in the Kong Oscar Fjord region of north-east Greenland, 1974. *Wildfowl* 26 : 131-138.
- GOODHART, J. et Th. WRIGHT. 1958. North-east Greenland expedition 1956. *Wildfowl* 9 : 180-192.
- HANSON, H.C. 1953. Inter-family dominance in Canada Geese. *Auk* 70 : 11-16.
- HANSON, H.C. et R.H. SMITH. 1950. Canada Geese of the Mississippi Flyway. *Bull. Ill. Nat. Hist. Survey* 25 n° 3.
- HANSON, W.R. 1963. Calculation of productivity, survival and abundance of selected vertebrates from sex and age ratios. *Wildl. Monogr.* 9 : 1-60.
- HARDY, D.E. 1967. Observations on the Pink-footed Goose in Central Iceland, 1966. *Wildfowl* 18 : 134-141.
- HEINROTH, O. 1911. Beiträge zur Biologie, namentlich zur Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verh. 5. Intern. Ornithol. Kong. Berlin*, 1910: 589-702.
- HIGGINS, K.F., R.L. LINDER et P.F. SPRINGER. 1969. A comparison of methods used to obtain age ratios of Snow and Canada Geese. *J. Wildl. Mgmt.* 33 : 949-956.
- JENSEN, H. 1977. Grågåsestudier 5 : Populationens ankomst. *Danske fugle* 29 : 109-123.
- JOHANSEN, H. 1959. Die Vogelfauna Westsibiriens. III. Teil (Non-Passerés). *J. Orn.* 100 : 60-78.
- JONES, R.D. 1970. Reproductive success and age distribution of Black Brant. *J. Wildl. Mgmt.* 34 : 328-333.
- JONES, R.D. et D.M. JONES. 1966. The process of family disintegration in Black Brant. *Wildfowl* 17 : 75-78.
- KERBES, R.H., M.A. OGILVIE et H. BOYD. 1971. Pink-footed Geese of Iceland and Greenland : a population review based on an aerial nesting survey of Þjórsárver in June 1970. *Wildfowl* 22 : 5-17.
- KRETSCHMAR, A.W. 1965. Zur Brutbiologie der Rothalsgans, *Branta ruficollis* (Pallas), in West-Taimyr. *J. Orn.* 106 : 440-445.
- KUYKEN, E. 1976. Oecologie van overwinterende ganzen te Damme (W.-VI.) in West-europes verband. Deel 2. Doctoraats thesis. Gent, Rijksuniversiteit.
- LINDUSKA, J.P. 1964. *Waterfowl tomorrow*. Washington, U.S. Department of the Interior, U.S. Government Printing Office.
- LORENZ, K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Orn.* 76 : 289-413.

- LORENZ, K. 1959. The role of aggression in group formation. New York, Josiah Macy Jr. Foundation.
- LYNCH, J.J. et J.R. SINGLETON. 1964. Winter appraisals of geese and other water birds. *Wildfowl* 15 : 114-126.
- MACINNES, C.D. 1966. Population behavior of eastern arctic Canada Geese. *J. Wildl. Mgmt.* 30 : 536-553.
- MACINNES, C.D., R.A. DAVIS, R.N. JONES, B.C. LIEFF et A.J. PAKULAK. 1974. Reproductive efficiency of McConnell River Small Canada Geese. *J. Wildl. Mgmt.* 38 : 686-707.
- MARSHALL, A.J. 1952. Non-breeding among Arctic birds. *Ibis* 94 : 310-333.
- MATTHEWS, G.V.T. et C.R.G. CAMPBELL. 1969. Weights and measurements of Greylag Geese in Scotland. *Wildfowl* 20 : 86-93.
- MAYR, E. 1942. Systematics and the origin of species. New York, Columbia University Press.
- MCILHENNY, E.A. 1932. The Blue Goose in its winter home. *Auk* 49 : 279-306.
- MILLER, H. et A. DZUBIN. 1965. Regrouping of family members of the White-fronted Goose (*Anser albifrons*) after individual release. *Bird-Banding* 36 : 184-191.
- NAUMANN, J.F. 1902. Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. IX Band. Gera, Verlag Fr. Eugen Köhler.
- NYHOLM, E.S. 1965. Ecological observations on the geese of Spitsbergen. *Ann. Zool. Fenn.* 2 : 197-207.
- OGILVIE, M.A. et H. BOYD. 1976. The numbers of Pink-footed and Greylag Geese wintering in Britain : observations 1969-1975 and predictions 1976-1980. *Wildfowl* 27 : 63-75.
- OGILVIE, M.A. et D.I.M. WALLACE. 1975. Field identification of grey geese. *Brit. Birds* 68 : 57-67.
- PEPPER, S.R. 1968. On the birds of Pjórsárver district in central Iceland, which special reference to the Pink-footed Goose. *Bull. Brit. Orn. Club* 88 : 37-44.
- PHILLIPS, J.C. 1932. Fluctuation in numbers of the Eastern Brant Goose. *Auk* 49 : 445-453.
- POPHAM, H.L. 1939. Field notes on the Siberian Geese. *Ool. Rec.* 19 : 8-13.
- RAVELING, D.G. 1968. Can counts of group sizes of Canada Geese reveal population structure? Pp. 87-91 in R.L. Hine et C. Schoenfeld, Canada Goose management. Madison, Wisconsin, Dembar Educational Research Services.
- ROSEBERRY, J.L. 1974. Relationships between selected population phenomena and annual Bobwhite age ratios. *J. Wildl. Mgmt.* 38 : 665-673.
- RYDER, J.P. 1971. Distribution and breeding biology of the Lesser Snow Goose in central Arctic Canada. *Wildfowl* 22 : 18-28.
- RYDER, J.P. 1972. Biology of nesting Ross's Geese. *Ardea* 60 : 185-215.
- RYDER, J.P. 1975. The significance of territory size in colonial nesting geese — an hypothesis. *Wildfowl* 26 : 114-116.
- SASSI, M. 1933. Das Jugendkleid von *Anser albifrons* Scop. *Verh. Orn. Gesellsch. Bayern* 20 : 96-101.
- SCOTT, P., J. FISHER et F. GUDMUNDSSON. 1953. The Severn Wildfowl Trust expedition to central Iceland, 1951. *Wildfowl* 5 : 78-115.
- SCOTT, P., H. BOYD et W.J.L. SLADEN. 1955. The Wildfowl Trust's second expedition to central Iceland, 1953. *Wildfowl* 7 : 63-92.
- STERBETZ, I. 1966-1967. Oecological problems of White-fronted Geese passing the winter in Hungary. *Aquila* 73/74 : 33-49.
- USPENSKI, S.M. 1965a. Die Wildgänse Nordeuropas. Die neue Brehm-Bücherei. Wittenberg — Lutherstadt, A. Ziemsen Verlag.
- USPENSKI, S.M. 1965b. The goose of Wrangel Island. *Wildfowl* 16 : 126-129.

SAMENVATTING

Gedurende dertien opeenvolgende winters werd op de voorname pleisterplaatsen van de Kolgans (*Anser albifrons albifrons*) in zuid Zeeland de populatiedynamiek van deze soort bestudeerd. Volgende onderzoeken waren in deze studie betrokken: de bepaling van de adult/juveniel — ratio binnen de wintertroepen; de bepaling van het aantal adulten en het aantal juvenielen bij vliegende en bij rustende verbanden; het toekennen van een fenotypische score aan alle juvenielen van een zelfde verband en een onderzoek naar de standvastigheid van de verbanden. Bij de bepaling van het aantal juvenielen per verband werden twee methoden van waarneming aangewend: deze van de «beweeglijke» waarnemer, die vanop verschillende plaatsen, zich vooral interesseert aan de samenstelling van verbanden die op de grond verblijven (methode I) en deze van de «statische» waarnemer, die vanuit een vast waarnemingspunt, de samenstelling van uitsluitend vliegende verbanden onderzoekt (methode II).

Bij de toekenning van een fenotypische score bleek, dat de juvenielen van een zelfde verband in heel wat gevallen een opvallend verschillend uiterlijk vertoonden (Tabel I). De toename van dit verschil werd statistisch verzekerd gedurende het voortschrijden van het winterseizoen. De aandacht wordt gevestigd op het geregeld voorkomen van verbanden, die uit meer dan 5 juvenielen bestaan (Tabel 2). Zowel de gegevens omtrent de legselgrootte bij de Kolgans als de aanzienlijke verliezen die kunnen optreden door het niet-kippen der eieren, door kuiken- en door jongensterfte bij enkele andere vertegenwoordigers van het geslacht *Anser* (Tabel 3), brengen het reële bestaan van deze grote verbanden bij de Kolgans in vraag. Verder bleek uit een aandachtige veldwaarneming, dat de samenstelling van heel wat verbanden wijzigt tijdens de vlucht; voor zover de waarnemingsomstandigheden het toelieten, bleken deze wijzigingen onomkeerbaar. Ook deze wijzigingen namen toe in de loop van het winterseizoen (Tabel 4) en bleken voornamelijk gekenmerkt door een afsplitsing van juvenielen (Tabel 5). Het aantal alleenvliegende juvenielen binnen de wintertroepen nam overigens exponentieel toe gedurende het vorderen van de winter (Fig. 1).

Alhoewel de onverbreekbaarheid van het familieverband bij de Kolgans in de winterkwartieren algemeen wordt voorgehouden in de literatuur, brengen de bovenvermelde gegevens deze opvatting in twijfel. Om deze reden werden twee belangrijke steunpunten van de populatiedynamiek berekend: het gemiddeld aantal juvenielen per verband en de sterfte van de oudervogels. Beide berekeningen, die uitsluitend uit veldwaarnemingen waren afgeleid, zijn uitgevoerd over drie afzonderlijke perioden van vier opeenvolgende winters.

De bepaling van het gemiddeld aantal juvenielen per verband bleek zeer te worden beïnvloed door de methode van waarnemen: 19 van de 24 horizontale vergelijkingen tussen de methode van de beweeglijke (methode I) en deze van de stationaire waarnemer (methode II) in Tabel 6 tonen aan, dat de eerste waarnemer een hogere berekening krijgt van het gemiddelde dan de tweede. Op een totaal van 23 vergelijkingen gaf de methode I inderdaad een hoger gemiddelde van $0,55 (\pm 0,06)$ juvenielen per verband tegenover methode II (max. 1,38 — min. 0,12). Vertikale vergelijkingen tussen het gemiddelde aantal juvenielen per verband uit Tabel 6 (cf. Tabel 7), wijzen op gelijklopende resultaten. «Vebanden» die niet begeleid worden door adulten, bestonden dikwijls uit slechts één juveniel. Om deze reden wordt het gemiddeld aantal juvenielen per verband bij verbanden bestaande uit 3, 2, 1 of 0 adulten (monsternamen B), gevoelig naar omlaag gedrukt tegenover het gemiddelde bij verbanden bestaande uit 3, 2 of 1 adult (monsternamen A).

Ook bij de berekening van de oudersterfte kregen wij tegenstrijdige uitkomsten, wanneer werd uitgegaan van waarnemingsmethode I of van een samengestelde methode I + II (Tabel 8). De verklaring van deze afwijkingen is ook hier te vinden in de vraag, of een eenzaam juveniel als de enige overlevende van een gezelschap moet worden beschouwd. Wanneer wij elke juveniel als ouderloos aanzien, wordt de oudersterfte zeer hoog in de loop van het winterseizoen. De aanwezigheidspercentages van de ouders, zoals in december bepaald, nemen dan af met een gemiddelde van $\pm 6\%$, $\pm 4\%$ en $\pm 8\%$ voor respectievelijk de maanden januari, februari en maart, hetgeen niet in overeenstemming te brengen is met de levensverwachting bij de Kolgans. Daarom mogen eenzame juvenielen eerder als afgesplitste vogels worden beschouwd, die een verband hetzij tijdelijk, hetzij definitief verlaten hebben.

Door veldwaarnemingen en de hieruit volgende berekeningen, wordt de geldigheid van de beide steunpunten van de populatie dynamiek zeer in twijfel gebracht. Toch werden beide basis berekeningen in het verleden veelvuldig gebruikt bij de opbouw van de populatiedynamiek bij wilde ganzen, en vooral bij de Kolgans. Er zijn thans ernstige aanwijzingen om het begrip «familie», dat tot heden veelvuldig gebruikt werd tijdens de overwintering van de Kolgans, te veranderen door het begrip «gezelschap». De samenstelling van een gezelschap kan in de huidige omstandigheden van onderzoek, geen waardevolle inlichtingen verschaffen nopens de oorspronkelijke samenstelling van de familie.

Aan de hand van recente literatuurgegevens, wordt in de discussie uitgeweid over de hypothese van een gunstige invloed van het breken van de familieverbanden in de winterkwartieren op de voortplantingsresultaten van de Kolgans. Ook wordt de draagwijdte van de korrelatie, die gevonden werd tussen het % juvenielen en het gemiddeld aantal juvenielen per verband (Fig. 2), in discussie gebracht. Tot slot is gewezen op de mogelijkheden van een beter onderzoek van de populatiedynamiek. Deze kunnen o.m. bestaan in het individueel merken van een groot aantal vogels, vermits de zuivere veldwaarneming faalt een concreet inzicht te geven omtrent de populatiedynamiek.

SUMMARY

The dynamics of a population of White-fronted Geese on their principal wintering grounds in southern Zeeland was studied for 13 consecutive winters. The adult/juvenile ratio was determined for the population as a whole and the number of adults and juveniles of parties in flight and at rest was recorded. To each juvenile within a party was assigned a «phenotypic» score (based on the various stages of the evolution of plumage during the first winter). Cohesion of the parties was also determined. Two methods were used to examine the number of juveniles per party. In method I, a moving observer, watching from many points, concentrated mainly on the composition of grazing parties. In method II, a stationary observer remained at a fixed point to study only parties in flight. Juveniles in a particular party often have strongly different phenotypic scores (Table 1), and the increasing frequency of difference during the course of the winter is statistically demonstrable. The regular occurrence of parties composed of at least five juveniles is discussed (Table 2).

The literature on clutch size in White-fronted Geese and of potential losses through hatching failures and mortality in other members of the genus *Anser* (Table 3) raises the question of the actual composition of parties. Our observations show that the composition of a considerable number of parties changes in flight and that these changes seem to be permanent. Instability augments during the course of the winter (Table 4) and is most often provoked by a separation of juveniles (Table 5). The number of unaccompanied juveniles augments exponentially throughout the winter (Fig. 1). Although the durability of family cohesion in White-fronted Geese is generally mentioned in the literature, the above-mentioned facts put this concept in doubt. Thus, in this paper, two important elements in the elaboration of population dynamics have been calculated: the average number of juveniles per party, and the mortality of parents. These calculations were done for three distinct periods of four consecutive winters.

It seems that the determination of the average number of juveniles per party is greatly influenced by the method of observation. In Table 6, 19 out of 24 comparisons between method I (moving observer) and method II (stationary observer) show that the first gives a higher estimate of the average than the second. Indeed, method I gives, for 23 of 24 comparisons, an average of 0.55 (± 0.06) juveniles per party higher than the average of method II (max. 1.38, min. 0.12). Comparisons between the average number per party obtained by two sampling methods (Table 7) produce equivalent conclusions. «Parties» not including adults often are composed of a single juvenile, and account for the significant lowering of the average number of juveniles per party in parties made up of 3, 2, 1 or 0 adults (sample B) compared with the average in parties including 3, 2, or 1 adults (sample A).

In calculating parent mortality, we obtained contradictory results depending on whether method I or method I + II data were used (Table 8). Interpretation of these

differences depends on whether a solitary juvenile should be considered as a sole survivor of a party. If each lone juvenile is an orphan, parent mortality is certainly very great in winter; their percentage of presence compared to December figures decreases on average $\pm 6\%$, $\pm 4\%$ and $\pm 8\%$, respectively for January, February and March, and do not agree with life expectancy predictions for White-fronted Geese. Thus, solitary juveniles should be considered as detached birds, who have left their party either temporarily or permanently.

Our field observations and the resulting calculations put in doubt the validity of the two pivot points of population dynamics of geese in general and in White-fronted Geese in particular. The composition of a party cannot furnish valid information about the original composition of the family, and therefore should not be considered as a family unit.

The hypothesis of a favorable influence of the rupture of families on the breeding results of White-fronted Geese is considered. The meaning of the significant correlation between the percent of juveniles in the wintering population and the average number of juveniles per party (Fig. 2) is discussed. Ways of acquiring a more accurate concept of population dynamics are suggested. Considering the weaknesses of simple field observations, the individual marking of a great number of individuals would greatly improve the results.

Dr. J. VAN IMPE, *Institut d'Hygiène et d'Epidémiologie, Département Milieu. Rue Juliette Wytman, 14, B-1050 Bruxelles, Belgique.*

Accepté le 31 mai 1978.