

ETUDE DE DEUX POPULATIONS DE L'OIE DES MOISSONS
ANSER FABALIS

2409

par Jacques Van Impe

Introduction

Presque tout le nord de la région paléarctique est habité par l'Oie des moissons *Anser fabalis*. L'espèce se divise, du point de vue morphologique et écologique, en deux groupes. L'un habite la taïga et comprend, d'ouest en est, les sous-espèces *fabalis* Latham, *johanseni* Delacour et *middendorffi* Severtzow. L'autre groupe habite la toundra et comprend, d'ouest en est, les sous-espèces *rossicus* Buturlin et *serrirostris* Swinhoe. L'aire de reproduction de toutes ces sous-espèces est mal limitée, car il se forme, à la bordure de leurs aires respectives, une zone d'hybridation qui est responsable de l'existence de populations mixtes, aux caractères intermédiaires (Delacour 1951 et 1954, Vaurie 1965, Bauer et Glutz von Blotzheim 1968, Cramp et Simmons 1977).

Nous nous limiterons ici à une étude hivernale approfondie des deux sous-espèces habitant la région la plus occidentale de l'aire de reproduction de l'Oie des moissons. Ces populations de taïga et de toundra d'*A. fabalis* ont donné lieu, en résumant, à trois conceptions taxonomiques largement divergentes : 1) *A. f. fabalis* et *rossicus* constituent des populations appartenant à des entités différentes, qui sont à considérer comme des espèces distinctes (Naumann 1842, Alphéraky 1905). C'est la théorie la plus ancienne, celle de l'*A. arvensis* Brehm et de l'*A. segetum* (Gmelin). A la limite de leurs aires de reproduction, des individus aux caractères intermédiaires peuvent apparaître. Si de tels individus existent, ils n'ont toutefois qu'une faible importance numérique par rapport aux populations pures (Tugarinow in Grote 1931-34,

Buturlin 1931-34, Berry 1938, Coombes 1951). Bien que cette théorie ne soit pas retenue actuellement, des éléments qui lui sont plutôt favorables ont été mis en lumière récemment (Huyskens 1977, Roselaar 1977 et Syroechkovski 1978). 2) *A. f. fabalis* et *rossicus* forment une large zone d'hybridation. En conséquence, les individus hivernant en Europe appartiennent à une population hybride, dans laquelle les individus aux caractères intermédiaires entre *fabalis* et *rossicus* sont en majorité (Johansen 1945, 1959 et 1962, Voous 1944 et 1960, Delacour 1951 et 1954, Vaurie 1965, Bauer et Glutz von Blotzheim 1968, Litzbarski 1974, Meise 1975, Cramp et Simmons 1977, Ogilvie 1978). 3) Toute la partie occidentale de l'aire de reproduction d' *A. fabalis* est occupée par la forme nominale *A. f. fabalis*, sans qu'une distinction soit possible entre un groupe de taïga et un groupe de toundra. Ce point de vue a été défendu pour la première fois par Hartert (1915). Il a été repris par Peters (1931), par les auteurs soviétiques (Dementiev 1936, Dementiev et Gladkov 1952, Uspenski 1965) et par Palmer (1976).

Il est surprenant que les conclusions de cet énorme travail sur la taxonomie d' *A. fabalis* se basent presque exclusivement sur des études de laboratoire, les recherches sur le terrain ayant été relativement peu pratiquées. Avant la publication du travail d'Ogilvie (1978), rien n'était connu sur la dynamique des populations de l'Oie des moissons. Les observations extensives faites par Markgren (1963) sur la vie hivernale d' *A. fabalis* en Suède n'ont abouti à aucune conclusion taxonomique, puisque cet auteur émettait des doutes quant à la position systématique des populations étudiées.

Le présent article, première partie de notre travail, essaiera d'analyser quelques aspects de la phénologie, de la morphologie et de la dynamique des populations de taïga et de toundra hivernant dans le sud des Pays-Bas. Après quelques années d'observations préliminaires, cette étude a été entamée sous sa forme définitive pendant l'hiver 1969-70 et se poursuit actuellement.

Matériel et méthodes

Les terrains d'observation.

Les deux populations en question de l'Oie des moissons ont été étudiées dans la partie sud des Pays-Bas. La première se situe au

Peel (51° 22'-51° 24' N et 5° 49'-5° 51' E). Cette région, d'une superficie de 100 000 ha au siècle passé, s'étend à la frontière des provinces du Brabant du Nord et du Limbourg. Fournissant depuis des siècles la tourbe à la population locale, cette plaine immense n'échappa pourtant point au drainage des sols et aux techniques culturales, qui s'intensifièrent depuis le début de ce siècle. Peu à peu prit naissance le paysage actuel de cultures ; celles-ci encerclent actuellement les 900 ha qui restent du paysage originel qui furent mis, il y a quelques années, en réserve naturelle. Les Oies des moissons utilisent toujours cette partie originelle comme lieu de repos mais cherchent leur nourriture, pendant la journée, sur une partie des terres cultivées. La population du Peel préfère les pâturages ; de plus amples détails sur les terrains de nourriture seront exposés dans un article ultérieur.

Le sud de la province de Zélande fut la région choisie pour l'étude de l'autre population de l'Oie des moissons. Situées à l'extrémité sud des Pays-Bas (51° 15'-51° 33' N et 3° 49'-4° 13' E), ces terres basses et fertiles, bien aménagées en polders et entrecoupées par des digues, commandent entièrement l'estuaire de l'Escaut. Les polders présentent une grande variété de cultures. En hiver, les champs labourés de betteraves et de pommes de terre ainsi que les champs de froment d'hiver sont les mieux représentés. Outre ces cultures, préférées des oies hivernantes, nous trouvons d'autres champs dans les polders, comme les semences de graminées et les cultures d'orge, ainsi que quelques pâturages, sur lesquels les oies se nourrissent moins fréquemment. Par tradition, et sans doute aussi pour d'autres raisons restées inconnues, les Oies des moissons ne visitent dans la région envisagée que certains complexes de polders.

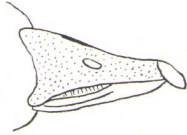
Terminologie.

Le qualificatif « juvénile » a été utilisé pour les jeunes nés durant l'été qui précède la saison hivernale envisagée. Le qualificatif « adulte » est appliqué pour toutes les autres classes d'âge, aucun caractère de terrain ne nous ayant permis de faire une distinction d'âge plus précise, ni de reconnaître les individus aptes ou inaptes à la reproduction. Par compagnie nous entendons une unité, composée de 1 ou 2 adultes accompagnés de juvéniles, qui se montre nettement et longuement définie à côté ou dans les concentrations des hivernants. Ne pouvant être certain que cette unité représente la vraie famille biologique, nous avons préféré le terme de « compagnie » à celui de famille.

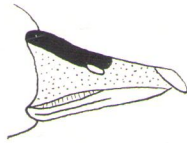
Extension de la coloration orange du bec.

Suivant l'étendue des plages orangées et noires sur le bec, nous avons défini, moyennant quelques simplifications (en particulier, de petites taches oranges dans la partie noire du bec ne sont pas prises en considération) les quatre classes suivantes (cf. fig. 1) :

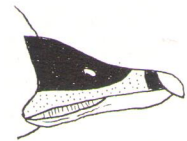
Classe 1



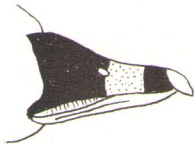
Classe 2



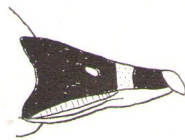
Classe 3



Classe 4



4a



4b

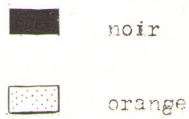


FIG. 1. — Extension de la coloration orange du bec chez *A. fabalis*, abstraction faite de la morphologie du bec et de l'onglet.

1. — Mandibule supérieure entièrement orange ou avec seulement une ligne noire culminale de faible étendue.
2. — La plus grande partie de la mandibule supérieure est orange, sauf la partie culminale noire qui atteint l'ouverture des narines.
3. — Toute la partie basale de la mandibule supérieure est noire, sauf une bande latérale orange plus ou moins étroite sur toute la longueur du bec.
4. — La couleur orange est limitée à un anneau à la partie distale de la mandibule supérieure, en avant des narines. Pendant plusieurs hivers, une distinction a été faite entre deux variantes, suivant que la bande orange atteint juste les narines (classe 4.a) ou s'arrête en avant de celles-ci (classe 4.b). Pour permettre le calcul d'indices moyens pour une population, des indices numériques respectivement égaux à 4, 3, 2, 1 ont été affectés aux classes 1 à 4.

Rapport entre les classes d'âge.

Les adultes et les juvéniles ont été déterminés sur le terrain en prenant en considération les caractères distinctifs décrits antérieurement (Van Impe 1973, Ogilvie 1978). De cette façon, nous avons pu contrôler la composition d'un grand nombre de compagnies. Puisque, chez *A. albifrons*, il a été établi une rupture de la cohésion familiale dans les quartiers d'hivernage (Van Impe 1978), nous avons noté la composition des compagnies d'*A. fabalis* avant le 10 janvier, afin d'éviter les erreurs possibles du fait de ce phénomène.

Statistiques.

En ce qui concerne les calculs statistiques, l'utilisation des tests non paramétriques a été préférée, à cause des effectifs en général assez faibles. Ainsi le test U de Mann et Whitney a été employé plutôt que le test *t* de Student et le test de Kolmogorov-Smirnov pour la comparaison de deux échantillons plutôt que le test du χ^2 de Pearson. La liaison entre deux caractères quantitatifs a été recherchée par le coefficient de corrélation des rangs τ dû à Kendall, et non par le coefficient de corrélation *r* (Siegel 1956, Goldstein 1964). Un résultat est considéré comme significatif lorsque sa probabilité (sous l'hypothèse nulle) est inférieure à 5 % et très significatif lorsque cette probabilité est inférieure à 1 %.

Résultats

Les deux populations et leur phénologie d'hivernage.

Au cours des observations, qui ont débuté il y a quinze ans, il est devenu de plus en plus évident que les deux quartiers d'hivernage, éloignés de 110 à 140 km sur une ligne E-W, n'hébergeaient pas les mêmes populations d'Oies des moissons. Outre les différences qui seront évoquées plus loin, nous avons constaté des dissemblances constantes quant à la morphologie et à la phénologie hivernale.

Les caractères de terrain de la population du Peel, qui compte de nos jours un maximum de 550 à 600 ind., sont entièrement conformes à ceux décrits par Naumann (1842) pour *A. arvensis* Brehm, dont *A. f. fabalis* selon la nomenclature actuelle, est le représentant le plus occidental. Au cours des années, ces caractères de terrain se sont avérés invariables, à tel point qu'il est possible de reconnaître en Zélande, contrée visitée habituellement par la forme de toundra, de petites concentrations de l'Oie des moissons aux caractères de taïga et vice versa. Toutefois, cette distinction s'avère en général difficile ; elle est même impossible pour les individus isolés, intégrés dans une concentration importante.

Les 6 000 à 8 000 Oies des moissons qui hivernent dans le sud de la Zélande font partie d'une population d'au moins 11 000 ind. dispersée sur toute la superficie de cette province. La même population visite, avant son arrivée en Zélande, le nord de la République Démocratique Allemande (Litzbarski 1977). Grâce au baguage effectué par cet auteur au Gülper See, il nous fut possible de suivre en Zélande les déplacements individuels de quelques exemplaires. Ainsi, nous avons pu constater une grande mobilité de la population durant l'hivernage. Les Oies zélandaises montrent une parfaite conformité aux caractères décrits par Naumann (1842) pour *A. segetum* (Gmelin) ; c'est une population typique de toundra, *A. f. rossicus* selon la nomenclature moderne. Déjà, Coombes (1947) identifia, bien que son opinion fut unanimement déniée plus tard, la population zélandaise comme le vrai représentant de l'*A. serrirostris segetum* de Buturlin (1931-34). Dans une publication postérieure (1948), le même auteur a soutenu que cette région était visitée uniquement par *rossicus* et non par une population aux caractères de taïga, ni par une population hybride (Coombes 1951 ; voir également Kist 1956).

Une comparaison entre la phénologie de l'hivernage des populations du Peel (*fabalis*) et de Zélande (*rossicus*) met en évidence des différences qui ne semblent pas dues au hasard, vu le nombre d'hivers pris en considération. A cause de la grande mobilité des oies hivernant en Zélande, nous avons dû utiliser un modèle phénologique obtenu sur un seul polder, en particulier le Canisvlietpolder (Flandre zélandaise), qui nous a paru valable pour tout le sud de la Zélande. Outre une arrivée plus tardive (tabl. I) la population zélandaise

TABLEAU I. — Dates d'arrivée et de départ d'*Anser fabalis* sur ses quartiers d'hivernage du Peel (15 saisons ; obs. pers. complétées par celles de M. Van Deursen) et de Zélande (9 saisons). Pour la date de départ, on a retenu l'ultime observation d'un groupe d'au moins 5 ind., les retardataires isolés pouvant être des oiseaux malades ou blessés. Les moyennes ont été arrondies à l'unité. Le test U de Mann et Whitney, avec $N = 15$ (Peel) et $N' = 9$ (Zélande), a été appliqué à la phénologie des deux populations.

	Arrivée		Départ	
	Extrêmes	Moyenne (σ)	Extrêmes	Moyenne (σ)
Peel (<i>fabalis</i>)	4. X-10. XI	26. X (11)	1. III-21. III	10. III (5)
Zélande (<i>rossicus</i>)	15. XI-13. XII	28. XI (9)	23. II-14. III	3. III (7)
Différence	Très significative ($P < 0,001$)		Non significative	

montre un influx plus irruptif qu'au Peel (fig. 2). Ainsi qu'il nous a paru lors de plusieurs années, l'arrivée de cette dernière population semble moins influencée par les chutes soudaines de température. Nous observons les mêmes phénomènes pour le départ ; pendant la seconde et la troisième décade de février et la première décade de mars, la population du Peel reste beaucoup mieux représentée que celle de Zélande (fig. 2). Pendant six hivers de la période 1969-70 à 1978-79, le départ de Zélande a montré un caractère abrupt et s'est manifesté dès le début de la dernière décade de janvier, la température étant clémente. Ces constatations soulignent qu'en ce qui concerne le départ également, la population *rossicus* semble plus sensible aux conditions climatiques que la population *fabalis*.

Les populations *fabalis* et *rossicus* ne sont pas liées exclusivement à l'un ou à l'autre quartier d'hivernage. Comme le montre la figure 2, *rossicus* visite annuellement en nombre restreint les quartiers de *fabalis*. Il s'agit essentiellement d'une étape de courte durée avant le

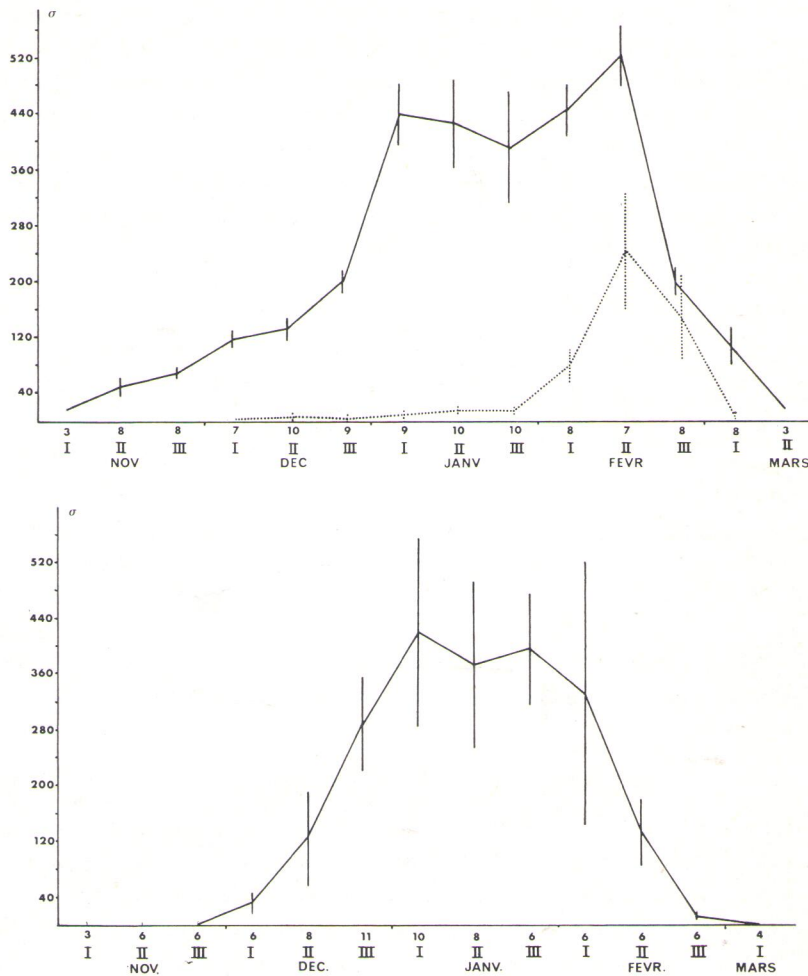


FIG. 2. — Nombre moyen, par décade, d'*Anser fabalis* sur les sites d'hivernage : en haut, au Peel de 1969-70 à 1978-1979, population locale (*fabalis*) en trait plein, population de Zélande (*rossicus*) en pointillés ; en bas, sud de la Zélande de 1969-70 à 1974-75. Le nombre de recensements pour chaque décade est indiqué sous l'axe des abscisses, l'écart-type de la moyenne est figuré par des traits verticaux.

départ définitif vers les lieux de reproduction ; ces *rossicus* évitent en général le voisinage immédiat des *fabalis*, bien qu'elles se trouvent dans les mêmes pâturages. Les *fabalis*, par contre, visitent la Zélande très irrégulièrement. Pendant la période de 1964-65 à 1977-78 nous y avons recueilli seulement cinq observations certaines ; toutes se limitaient à de petits groupes d'un maximum de 10 ind. et ont été

faites pendant des périodes de gelée ou de neige. Le très rude hiver de 1978-79 amena plusieurs troupes de quelques dizaines de *fabalis* en Zélande et une concentration exceptionnelle, le 26 janvier près du village de Bath, de 120 ind. apparemment homogènes, qui se tenait à bonne distance d'une bande d'Oies des moissons aux caractères typiquement de toundra. Outre une phénologie différente des deux populations, nous pouvons donc conclure à une dissociation des terrains d'hivernage.

L'extension de la coloration orange du bec chez les populations fabalis et rossicus.

Le degré d'extension de la coloration orange du bec étant à l'origine de nombreuses divergences sur la taxonomie d'*Anser fabalis*, nous avons contrôlé minutieusement ce caractère chez les deux populations, selon les critères exposés plus haut (fig. 1). Les résultats sont présentés sous la forme des indices moyens annuels (fig. 3) et de la distribution de l'ensemble des indices (tabl. II). Il apparaît que les échantillons des deux populations sont bien distincts : la moyenne des indices est plus élevée chez *fabalis* ($2,107 \pm 0,039$, de 1970-71 à 1978-79) que chez *rossicus* ($1,163 \pm 0,008$, de 1971-72 à 1978-79) ; la comparaison de ces moyennes par le test U de Mann et Whitney, avec $N=9$ (Peel) et $N'=8$ (Zélande) montre que la différence est très significative ($P < 0,005$). La dispersion s'avère plus importante chez *fabalis* que chez *rossicus* : les coefficients de variation sont respectivement de 5,6 % et de 2,1 %. Une distribution plus égale des individus entre les quatre classes chez *fabalis* en est la cause. Notons que 30,5 % des *fabalis* montrent une faible extension de la couleur orange (classe 4) qui est par contre typique de la population *rossicus* (86,0 %). De plus, à l'intérieur de cette classe 4, le type 4.b, qui montre la réduction maximale de la coloration orange (fig. 1) est significativement plus nombreux que le type 4.a chez *rossicus*, mais non chez *fabalis*. Compte tenu du fait que tous les autres caractères de terrain de ces *fabalis* de la classe 4 sont conformes à la description d'*Anser arvensis* Brehm (Naumann 1842) et identiques à ceux des *fabalis* des classes 1, 2 et 3 avec lesquels ils forment du reste des partenaires dans de nombreuses compagnies (fig. 4), il serait hasardeux de les classer comme des individus aux caractères hybrides entre *rossicus* et *fabalis*.

La population *rossicus* semble plus homogène du point de vue de l'extension de la coloration orange du bec ; seuls 1,4 % des individus

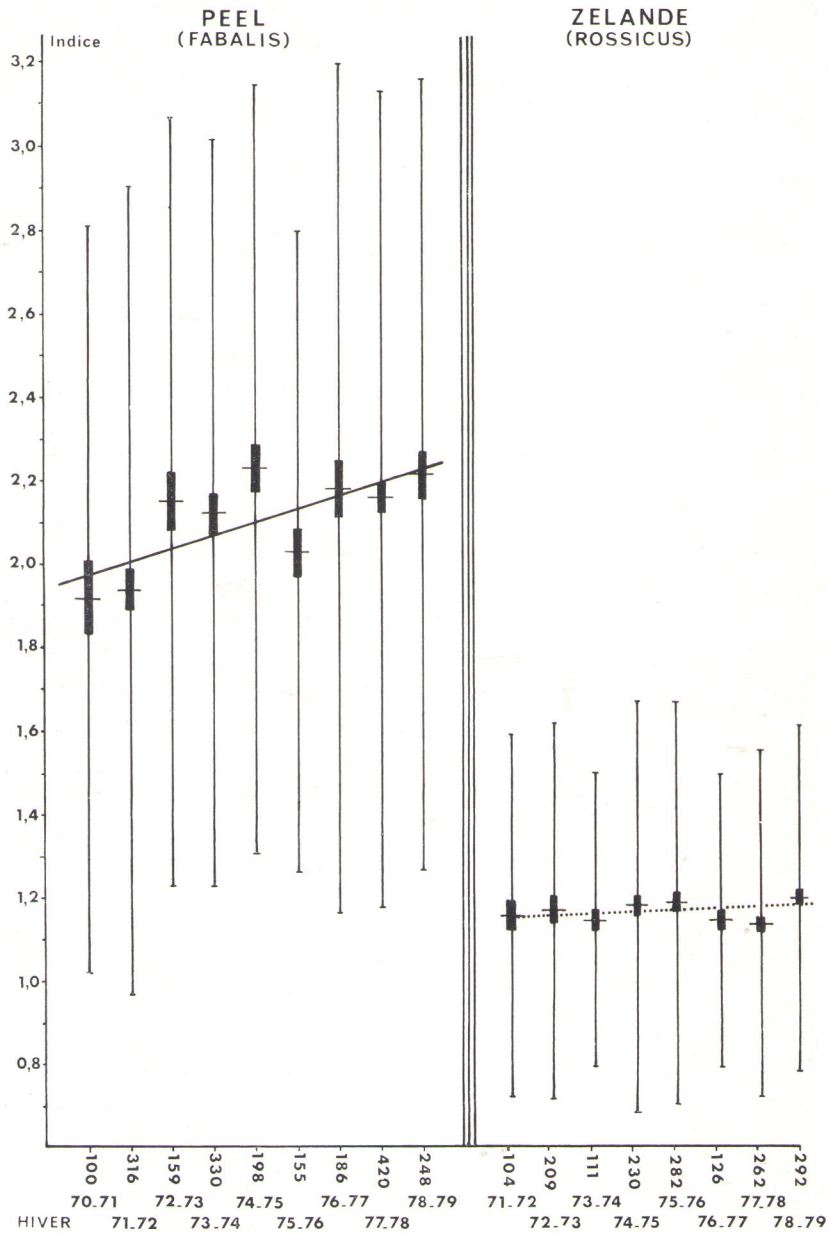


FIG. 3. — Extension de la coloration orange du bec chez *Anser fabalis* adulte, population du Peel (*fabalis*, 9 hivers consécutifs) et de Zélande (*rossicus*, 8 hivers consécutifs). Pour chaque année est figurée la moyenne des indices observés, avec son écart-type et celui des indices individuels. Pour chaque population on a tracé la droite de régression des moyennes.

TABLEAU II. — Extension de la coloration orange du bec chez *Anser fabalis* adulte, populations du Peel (9 hivers consécutifs) et de Zélande (8 hivers consécutifs). Pour l'ensemble de la période sont donnés le nombre N d'adultes examinés, la moyenne, avec l'écart type de la moyenne et de la population, du pourcentage annuel des individus dans chaque classe et des indices moyens annuels.

Les données détaillées ayant servi à l'élaboration de ce tableau, ainsi que des tableaux III, V et VI sont déposées à la rédaction d'*Alauda* et peuvent être obtenues auprès de l'auteur.

	N	Classe	Pourcentage d'individus				Indice moyen
			4	3	2	1	
Peel (<i>fabalis</i>)	2 112	\bar{x}	30,5	36,3	24,9	8,2	2,107
		$\sigma_{\bar{x}}$	2,2	2,1	1,2	0,7	0,039
		σ	6,7	6,4	3,6	3,4	0,117
Zélande (<i>rossicus</i>) . . .	1 616	\bar{x}	86,0	12,7	0,9	0,5	1,163
		$\sigma_{\bar{x}}$	0,5	0,8	0,4	0,2	0,008
		σ	1,2	2,3	1,0	0,5	0,024

TABLEAU III. — Extension de la coloration orange du bec chez *Anser fabalis* : différences de classe entre les membres d'une même compagnie. Les observations ont été rassemblées lors de 4 hivers consécutifs. La différence de classe a été notée, pour chaque compagnie, entre les adultes, entre les juvéniles et entre chaque adulte et chaque juvénile. La répartition du nombre d'observations entre les différents cas a été comparée entre les deux populations par le test de Kolmogorov-Smirnov ; la différence est très significative sauf entre les juvéniles seuls, probablement du fait du trop faible échantillonnage au Peel.

	Adultes			Juvéniles			Ad./Juv.			Total		
	2	1	0	2	1	0	2	1	0	2	1	0
Différence de classe . . .	2	1	0	2	1	0	2	1	0	2	1	0
Nombre d'observations												
Peel (<i>fabalis</i>)	13	22	19	5	3	16	21	32	39	39	57	74
Zélande (<i>rossicus</i>) . . .	2	41	73	5	21	65	11	57	175	18	119	313
Différences Peel/Zélande (P)	< 0,01			N. S.			< 0,001			< 0,001		

contrôlés montrent l'extension extrême des classes 1 et 2. La meilleure homogénéité de la population *rossicus* est également soulignée par les résultats du tableau III, qui montre que la différence entre les indices de coloration du bec des divers membres d'une même compagnie est significativement moindre chez *rossicus* que chez *fabalis*.

Une corrélation positive entre l'accroissement de l'indice et la progression des années a été établie pour *fabalis* (coefficient de Kendall $\tau = 0,55$; $P = 0,02$), corrélation qui fait défaut pour *rossicus* (cf. fig. 3).

COMBINAISONS AVEC

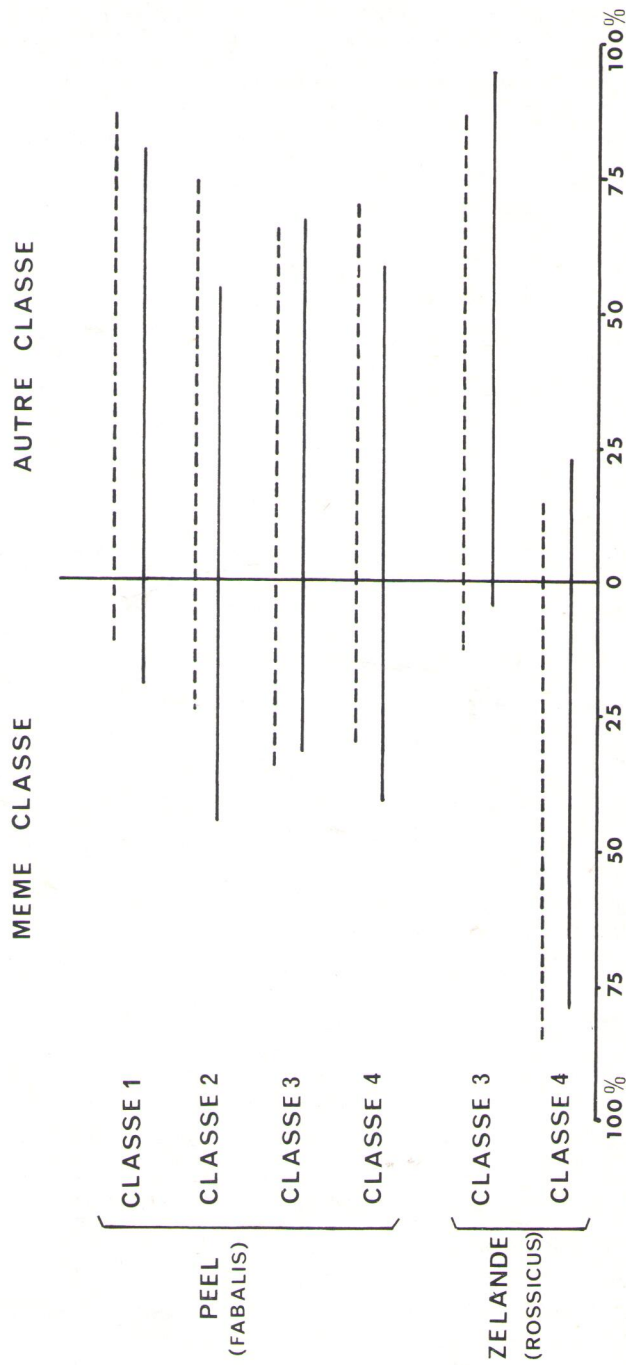


FIG. 4. — Pourcentage, selon les classes d'extension de la coloration orange du bec, des combinaisons théoriques (les valeurs sont reliées par des tirets) et observées (trait plein) entre les deux adultes d'une même compagnie. Les observations ont été faites de 1976-77 à 1978-79 sur 102 compagnies au Peel et 213 en Zélande. Les valeurs théoriques ont été calculées à partir de la fréquence des classes chez les adultes dans les concentrations hivernales.

Dynamique de population chez *fabalis* et *rossicus*.

Les deux informations indispensables pour établir la dynamique de population chez les oies sauvages sont la proportion des juvéniles dans les concentrations hivernales et le nombre de juvéniles dans chaque compagnie.

Le pourcentage de juvéniles a été mesuré pendant neuf saisons (1970-71 à 1978-79) dans la population du Peel et pendant dix saisons (1969-70 à 1978-79) dans celle de Zélande. Le tableau IV, qui résume les résultats pour l'ensemble de ces hivers, montre que les deux populations se différencient de façon très significative ; le pourcentage de juvéniles chez *rossicus* dépasse largement celui de *fabalis*. On observe également de larges écarts entre les deux populations lors du calcul du nombre moyen de juvéniles par compagnie (tabl. V).

TABLEAU IV. — Nombre de juvéniles dans les concentrations d'*Anser fabalis* au Peel (9 hivers consécutifs) et en Zélande (10 hivers consécutifs). Le test U de Mann et Whitney, avec $N = 9$ (Peel) et $N' = 10$ (Zélande), montre que la différence est très significative entre les deux populations.

	N dénombrements	n individus	% juvéniles ($\sigma_{\bar{x}}$)
Peel (<i>fabalis</i>)	37	4 680	13,3 (1,9)
Zélande (<i>rossicus</i>).	131	16 330	24,0 (1,8)

TABLEAU V. — Nombre moyen de juvéniles par compagnie chez *Anser fabalis* au Peel (6 hivers consécutifs, de 1973-74 à 1978-79) et en Zélande (*idem*). Seules les compagnies comprenant 1 ou 2 ad. et au moins 1 juv. ont été prises en considération. Le test U de Mann et Whitney, avec $N = 6$ et $N' = 6$, montre que la différence est très significative entre les deux populations.

	N compagnies	n juv./compagnie	σ	$\sigma_{\bar{x}}$
Peel (<i>fabalis</i>)	131	1,40	0,34	0,14
Zélande (<i>rossicus</i>) . . .	451	2,06	0,19	0,08

Ce dernier résultat n'a rien d'étonnant, si l'on considère la distribution de la taille des compagnies chez les deux populations (tabl. VI) : chez *rossicus*, les compagnies avec plus de 2 juvéniles sont beaucoup mieux représentées que chez *fabalis*, où 62,6 % des compagnies ne comptent qu'un seul juvénile.

TABLEAU VI. — Taille des compagnies chez *Anser fabalis* au Peel et en Zélande. Il s'agit des mêmes données que celles ayant servi pour le tableau V. Le test de Kolmogorov-Smirnov montre que la différence de distribution entre les deux populations est très significative.

Nombre juv./compagnie	1	2	3	4	5	6
% compagnies observées						
Peel	62,6	26,0	9,1	2,3	0	0
Zélande	36,6	31,9	20,6	9,5	0,9	0,4

Il a été possible d'étudier, à partir des valeurs obtenues pour chacun des 6 hivers de 1973-74 à 1978-79, la corrélation entre le pourcentage moyen de juvéniles et le nombre moyen de juvéniles par compagnie ; l'origine et la pente des droites de régressions diffèrent très sensiblement entre les deux populations (fig. 5) : $y = 0,731 + 0,044 x$ pour *fabalis* et $y = 2,045 + 0,0005 x$ pour *rossicus*. Néanmoins la corrélation entre ces deux valeurs n'est significative dans aucune population (coefficient de Kendall $\tau = 0,60$ pour *fabalis* et $0,06$ pour *rossicus*).

Discussion

La répartition en quatre classes selon l'extension de la couleur orange du bec nous a paru une méthode de terrain pratique et appropriée, mais elle semble manquer de puissance. Dans la classe 3 par exemple, la bande orange, qui s'étend sur toute la longueur du bec, est en général plus large chez *fabalis* que chez *rossicus*, mais nous n'avons pu trouver un score qui pourrait mettre cette différence en évidence. Par ailleurs, un examen plus approfondi de la classe 4 a également ses mérites : l'extension de la coloration orange est plus prononcée chez *fabalis* que chez *rossicus*, dont 73,7 % des individus de cette classe présentent le type 4.b à bande très limitée. Ces résultats renforcent entièrement ceux donnés dans le tableau II, dans lequel nous avons démontré que l'extension de la coloration orange est plus grande chez la population du Peel que chez celle de Zélande. L'importance de cette différence peut être calculée par le coefficient de différence (C. D.) entre un caractère chez deux populations, établi par Mayr, Linsley et Usinger (1953, p. 146), et récemment utilisé dans plusieurs études taxonomiques (Barth 1975, Threlfall et Jewer 1978). Si $C. D. = (\bar{x}_A - \bar{x}_B) / (\sigma_A + \sigma_B)$ excède la valeur 1,28, le seuil de la différence sous-spécifique est considéré

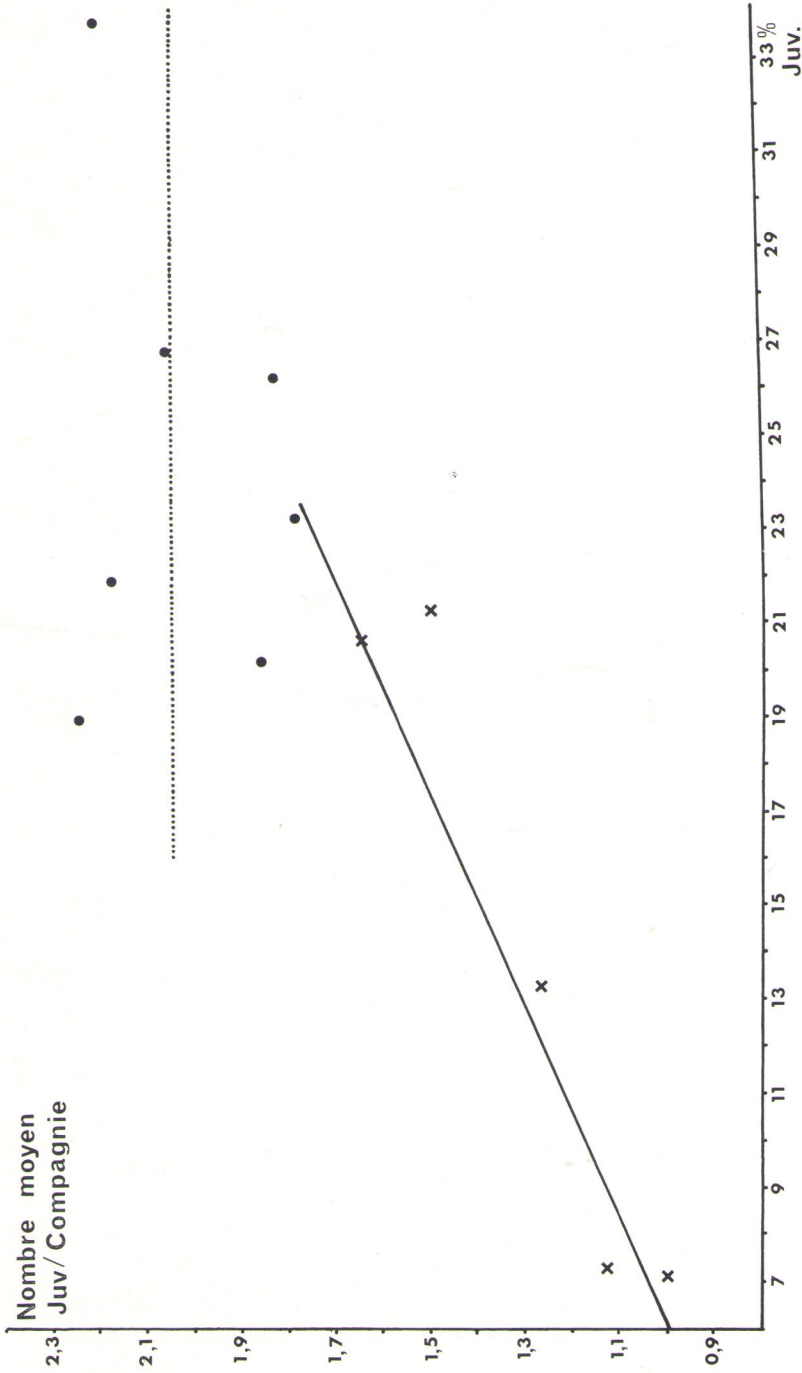


FIG. 5. — Corrélation et droite de régression entre le pourcentage moyen de juvéniles et le nombre moyen de juvéniles par compagnie chez *Anser fabalis* du Peel (trait plein) et de Zélande (pointillé), pour 6 hivers.

comme dépassé. C'est une méthode approximative, bien sûr, mais dans le cas présent, avec une valeur de 6,69, il est évident que les populations se différencient complètement au point de vue de l'extension de la couleur orange du bec.

La valeur de l'écart-type de cet indice de l'extension de la coloration orange (tabl. II, fig. 3) montre une bonne reproductibilité des résultats d'année en année. Des données de la figure 4, il résulte, pour l'ensemble des 4 classes de *fabalis* et des 2 classes de *rossicus* (les classes 1 et 2 de *rossicus* ont été supprimées à cause de leur représentation trop faible) qu'il n'y a pas de différence statistique entre la fréquence observée des combinaisons des classes parmi les adultes d'une même compagnie et la fréquence théorique (test de randomisation avec $N = 6$ et $\alpha = 0,05$). Ceci expliquerait pourquoi il ne s'est pas produit de changements notables dans la fréquence des classes au cours des générations successives et pourquoi l'indice de l'extension de la coloration orange a gardé une bonne stabilité.

Les deux points caractéristiques importants pour l'étude d'une dynamique de population ne montrent donc aucune concordance entre les populations *fabalis* et *rossicus* (tabl. IV, V et VI, fig. 5). Les échantillons étudiés nous indiquent de manière convaincante que le rythme de la reproduction est plus accéléré chez la population de la toundra hivernant en Zélande que chez celle de la taïga hivernant au Peel. Un modèle de population théorique pour chacune des deux sous-espèces, similaire à celui de Boyd et Ogilvie (1969) pour la population de l'Oie à bec court *A. brachyrhynchus* hivernant au Royaume-Uni indiquerait sans doute de larges différences en ce qui concerne le nombre d'individus non reproducteurs, les pertes annuelles et le taux de mortalité dans les deux populations. L'élaboration d'un tel tableau devrait cependant être précédée d'une étude approfondie de la cohésion familiale chez l'Oie des moissons, qui reste encore à faire.

Conclusion

Si l'on prend en considération l'ensemble de nos données, on peut en déduire, en résumé, que le sud des Pays-Bas héberge en hiver deux populations de l'Oie des moissons, qui se différencient par plusieurs facteurs : les caractères morphologiques (extension de la couleur orange du bec), la phénologie, la zone d'hivernage et la dynamique de la population. Contrairement à un grand nombre d'auteurs, il

nous fut impossible d'y détecter une population hybride et nous sommes d'avis que ces deux populations sont bien limitées et définies et correspondent aux sous-espèces *fabalis* et *rossicus*. Vu que l'une des populations étudiées (*rossicus*) visite, avant son arrivée dans le sud des Pays-Bas, le nord de la République Démocratique Allemande, comme indiqué plus haut, la constatation de l'existence d'une ségrégation génétique entre *fabalis* et *rossicus* pourrait être valable également pour d'autres régions de l'aire d'hivernage.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement le Professeur J. Dorst pour la grande amabilité avec laquelle il a critiqué et corrigé cette étude. Monsieur B. B. Glerum, Ingénieur en chef-Directeur au Ministère de l'Agriculture à Roermond et M. Van Deursen m'ont aimablement communiqué des renseignements sur les oies hivernant au Peel. Mme Ch. Boelen et M. Legrand m'ont aidé dans l'interprétation des calculs statistiques. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma grande gratitude.

SUMMARY

Phenology, morphology and some aspects of population dynamics were studied in two populations of Bean Goose during several consecutive winters in the southern part of the Netherlands, the first in the « Peel » (province of Noord-Brabant/Limburg) and the second in the south of the province of Zeeland. During the whole investigation, the Peel population presented the field-characters of *A. arvensis* (= *A. f. fabalis*) of Naumann, while his description of *A. segetum* (= *A. f. rossicus*) was applicable for the Bean Geese wintering in Zeeland. The two populations displayed a different phenology (table I, fig. 2). Every winter, a substantial number of *rossicus* visited the winterquarters of *fabalis* in the Peel, the latter however being only rarely seen in Zeeland.

Figure 1 represents four idealized classes, which were taken into account in calculation of the orange colour extent on the bill in the two populations. This extension as well as its standard deviation were higher in *fabalis* than in *rossicus* (fig. 3 and table II). The frequencies of differences of classes between members of the same party (family) are given in table III. Although there is a zone of overlap, the coefficient of difference between the extents in the two populations gives a much higher value than 1,28, the conventional level of subspecific distinctness. Figure 4 gives a comparison between observed and theoretical frequencies (in %) of class-combination of two adults in the same party. Significant differences between these frequencies were not detected in the two populations. This seems to be a safe indicator of stability concerning the extension of the orange colour during successive years.

The main points of the population dynamics indicate a higher reproduction rate in *rossicus* than in *fabalis*. A higher number of juveniles in the different samples of the winter flocks (table IV) and a higher number of juveniles per party (tables V and VI) support these assertions. The slope of the regression line between these two populations characteristics is also very different in the two populations (fig. 5).

Modern literature mentions nearly unanimously the existence of a large hybrid population *fabalis* \geq *rossicus* in the European winterquarters. Our results from the south of the Netherlands cannot sustain this view and show a gap between *fabalis*

and *rossicus* populations. This statement might also be true for other parts of the wintering area of *A. fabalis* in Europe, because colour-ringed *rossicus* from the German Democratic Republic proved to winter in Zeeland.

SAMENVATTING

Gedurende meerdere opeenvolgende winters werden de fenologie, de morfologie en enkele aspecten van de populatiedynamiek bestudeerd bij twee populaties Rietganzen, *A. fabalis*, die in het zuiden van Nederland overwinteren, de ene in de Peel (provincie Noord-Brabant/Limburg) en de andere in het zuidelijk deel van de provincie Zeeland. Gedurende de gehele waarnemingsperiode vertoonde de populatie van de Peel de veldkenmerken van de door Naumann voorgehouden *A. arvensis* (*A. f. fabalis*), terwijl zijn beschrijving van *A. segetum* (*A. f. rossicus*) overeenkwam met de Rietganzen die in Zeeland overwinterden. Beide populaties onderscheidden zich in de fenologie van de overwintering (tabel I, fig. 2). Elke winter werden de winterkwartieren van *fabalis* in de Peel bezocht door *rossicus*, maar in Zeeland werd *fabalis* slechts zelden aangetroffen.

In fig. 1 zijn vier geïdealiseerde klassen voorgesteld, naar dewelke de adulte vogels van beide populaties werden ingedeeld voor de berekening van de index van de gemiddelde uitbreiding van de oranje kleur op de snavel. Deze index, alsook de standaarddeviatie en de standaardafwijking van de gemiddelde jaarlijkse indexen, waren telkens groter bij *fabalis* dan bij *rossicus* (fig. 3, tabel II). De koëfficiënt van onderscheid (C. D.) tussen deze gemiddelde indexen overtrof zeer sterk de waarde van 1,28, die een conventionele grens voorstelt voor een subspecifiek onderscheid. De waargenomen verschillen van klasse binnen de leden van eenzelfde gezelschap (familie) zijn weergegeven in tabel III. In fig. 4 zijn, voor wat betreft de combinaties van klassen bij de 2 adulten van eenzelfde familie, de waargenomen frekwenties (in %) vergeleken met de theoretische, te verwachten frekwenties. In geen van beide populaties kon een statistisch waarneembaar verschil tussen deze twee frekwenties worden aangetoond. Deze vaststelling blijkt een veilige indikator van standvastigheid betreffende de uitbreiding van de oranje kleur gedurende de opeenvolgende jaren van het onderzoek.

Ook bij het onderzoek van de twee fundamentele steunpunten van de populatiedynamiek viel tussen beide populaties een belangrijk onderscheid. Zowel het aantal juvenielen binnen de wintertroepen (tabel IV), als het aantal juvenielen per familie (tabel V en VI) toonden hogere waarden bij *rossicus* dan bij *fabalis*. De verkregen regressiecoëfficiënten van de lineaire regressie tussen deze waarden zijn bij de twee bestudeerde populaties erg verschillend (fig. 5).

De tegenwoordige literatuur vermeldt, op een bijna unanieme wijze, het bestaan van een aanzienlijke bastaardpopulatie *fabalis* \approx *rossicus* in de Europese winterkwartieren. De resultaten van een jarenlang onderzoek in het zuiden van Nederland kunnen deze mening niet ondersteunen en wijzen integendeel op duidelijk te onderscheiden populaties. Het is mogelijk dat deze vaststelling ook geldig is voor andere delen van het winterkwartier van *A. fabalis*, vermits een groot aantal Rietganzen, die in het najaar in de D. D. R. geringd werden, tijdens de winter in Zeeland zijn teruggezien.

BIBLIOGRAPHIE

- ALPHÉRAKY (S.) 1905. — *The Geese of Europe and Asia*. Londres.
 BARTH (E. K.) 1975. — Taxonomy of *Larus argentatus* and *Larus fuscus* in north-western Europe. *Ornis Scand.* 6, 49-63.
 BAUER (K. M.) et GLUTZ VON BLOTZHEIM (U. N.) 1968. — *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* 2 : Anseriformes (I. Teil). Francfort-sur-le-Main.

- BERRY (J.) 1938. — Some taxonomic problems presented by Geese of the type *Anser fabalis*. *Proc. VIIIth Int. Orn. Congress* (Oxford 1934), 339-344.
- BOYD (H.) et OGILVIE (M. A.) 1969. — Changes in the British-wintering population of the Pink-footed Goose from 1950 to 1975. *Wildfowl* 20, 33-46.
- BUTURLIN (S. A.) 1931-34. — Übersicht der Saatgansrassen. *Aquila* 38-41, 222-226.
- COOMBES (R. A. H.) 1947. — On the races of the Bean Goose in the Netherlands. *Limosa* 20, 229-230.
- 1948. — A note on the status of *Anser arvensis rossicus* Buturlin in the Netherlands. *Limosa* 21, 101.
- 1951. — Two races of Bean Goose *Anser arvensis* in Western Europe. *Proc. Xth Int. Orn. Congress* (Uppsala 1950), 185-188.
- CRAMP (S.) et SIMMONS (K. E. L.) 1977. — *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*, I: Ostrich to Ducks. Oxford, Londres et New York.
- DELACOUR (J.) 1951. — Taxonomic notes on the Bean Geese, *Anser fabalis* Lath. *Ardea* 39, 135-142.
- 1954. — *The Waterfowl of the World*, Vol. I. Londres.
- DEMENTIEV (G.) 1936. — Essai de révision des formes de l'Oie des moissons *Anser fabalis* Latham. *Alauda* 8, 169-193.
- et GLADKOV (N. A.) 1952. — *The Birds of the Soviet Union*, Vol. IV. Translated from Russian by the Israel Program for Scientific Translations; Jerusalem 1967.
- GOLDSTEIN (A.) 1964. — *Biostatistics. An introductory text*. New York et Londres.
- GROTE (H.) 1931-34. — Die Kennzeichen der Saatgansrassen. *Aquila* 38-41, 214-218.
- HARTERT (E.) 1915. — *Die Vögel der Paläarktischen Fauna*, II. Berlin.
- HUYSKENS (G.) 1977. — De verspreiding van *Anser fabalis fabalis* en *Anser fabalis rossicus* buiten het broedseizoen. *Watervogels* 2, 69-75.
- JOHANSEN (H.) 1945. — Om racer af Sædgaas. *Dansk Orn. foren. Tidsskr.* 39, 106-127.
- 1959. — Die Vogelfauna Westsibiriens, III Teil (Non-Passeres). *J. Orn.* 100, 60-78.
- 1962. — Saatgänse aus Winterquartieren in Ungarn. *Aquila* 67-68, 36-38.
- KIST (J.) 1956. — Het voorkomen van de rassen van de Rietgans, *Anser fabalis*, in Nederland. *Ardea* 44, 188-206.
- LITZBARSKI (H.) 1974. — Taxonomische und biometrische Untersuchungen an der Saatgans, *Anser fabalis* (Latham 1787). *Beitr. Vogelkd.* 20, 394-411.
- 1977. — Nachweise von in der D. D. R. markierten Saatgänsen (*Anser fabalis*) in den Niederlanden. *Watervogels* 2, 59-60.
- MARKGREN (G.) 1963. — Migrating and wintering Geese in southern Sweden. Ecology and behaviour studies. *Acta vertebratica* 2, 299-418.
- MAYR (E.), LINSLEY (E. G.) et USINGER (R. L.) 1953. — *Methods and principles of Systematic Zoology*. New York, Toronto et Londres.
- MEISE (W.) 1975. — Natürliche Bastardpopulationen und Speziationsprobleme bei Vögeln. *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg* 18/19, 187-254.
- NAUMANN (J. F.) 1842. — *J. A. Naumann's Naturgeschichte der Vögel Deutschlands*, Band XI. Leipzig.
- OGILVIE (M. A.) 1978. — *Wild Geese*. Berkhamsted.
- PALMER (R. S.) 1976. — *Handbook of North American Birds*, Vol. 2. New Haven et Londres.
- PETERS (J. L.) 1931. — *Check-list of Birds of the World*, Vol. I. Cambridge.
- ROSELAAR (C. S.) 1977. — De geografische variatie van de Rietgans. *Watervogels* 2, 61-68.
- SHORT (L. L.) 1969. — Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* 86, 84-105.
- SIEGEL (S.) 1956. — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. New-York.

- SYROECHKOVSKY (E. V.) 1978. — Body size in Swans and Geese with respect to the adaptation to the polar conditions. *Zool. Zhurnal* 57, 738-749 (en russe).
- THRELFALL (W.) et JEWER (D. D.) 1978. — Notes on the standard body measurements of two populations of Herring Gulls (*Larus argentatus*). *Auk* 95, 749-753.
- USPENSKIJ (S. M.) 1965. — Die Wildgänse Nordeurasiens. *Die Neue Brehm-Bücherei* 352 Wittenberg-Lutherstadt.
- VAN IMPE (J.) 1973. — Bepaling in het veld van leeftijdsklassen bij de Rietgans *Anser fabalis*. *Limosa* 46, 192-198.
- 1978. — La rupture de la cohésion familiale chez l'Oie rieuse, *Anser albifrons albifrons*, dans les quartiers d'hivernage. *Gerfaut* 68, 651-679.
- VAURIE (C.) 1965. — *The Birds of the Palearctic Fauna*, Non-Passeriformes. Londres.
- VOOUS (K. H.) 1944. — Een systematische studie van Nederlandse Rietganzen, *Anser fabalis* (Latham). *Limosa* 17, 41-55.
- 1960. — *Atlas of European Birds*. Londres.

Institut d'Hygiène et d'Epidémiologie
Département Milieu
rue Juliette-Wytsman, 14
B-1050 Bruxelles

Reçu le 15 juin 1979.