

ÉCOLOGIE ET ÉTHOLOGIE DES OIES DES MOISSONS, ANSER FABALIS FABALIS ET ANSER FABALIS ROSSICUS

Jacques VAN IMPE

Depuis le siècle passé, de nombreux travaux sont apparus au sujet de la position systématique des deux populations les plus occidentales de l'Oie des moissons, *A. fabalis fabalis* (Latham), la population de taïga et *A. fabalis rossicus* Buturlin, la population de toundra. Les résultats de ces études, maintes fois contradictoires, ont fait naître une confusion quant à la taxonomie des deux populations. Certains auteurs indiquent l'existence d'une large population hybride *fabalis* \times *rossicus* (Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968; Roselaar in Cramp et Simmons, 1977; Ogilvie, 1978), tandis que d'autres rejettent l'existence de deux sous-espèces (Palmer, 1976). Des travaux, par contre, qui se basent plutôt sur les caractères morphologiques, admettent l'existence de deux populations bien distinctes (Coombes, 1951; Huyskens, 1977). Dans une étude antérieure (Van Impe, 1980), nous avons déjà eu l'occasion de souligner de nettes différences concernant la dynamique de la population entre des échantillons des deux populations.

A part les études exhaustives de Markgren (1963) et de Mathiasson (1963) sur la biologie hivernale de *A. fabalis* au sud de la Suède, dans lesquelles la position taxonomique des populations étudiées ne fut pas précisée, il est permis d'avancer que l'Oie des moissons est une des espèces les moins connues de l'avifaune paléarctique. C'est une des raisons pour laquelle nous avons poursuivi, durant plusieurs hivers consécutifs, une étude sur l'écologie et l'éthologie des deux populations hivernant en Europe occidentale. Cette étude a été largement avantagée par le fait que *fabalis* et *rossicus* occupent dans le sud des Pays-Bas des aires d'hivernage séparées. A part une analyse des distinctions éco-éthologiques entre les deux populations, nous avons essayé de mesurer leur valeur taxonomique en établissant les caractères qui pourraient être conditionnés par le milieu d'hivernage ou par des déterminants intrinsèques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les terrains fourragers et le régime alimentaire

La fréquence en pour cent de la présence des deux populations sur les différents terrains fourragers fut calculée pendant neuf hivers

consécutifs pour *fabalis* et pendant dix pour *rossicus*. Cet examen s'est réalisé à partir d'une donnée brute, c'est-à-dire le dénombrement ou l'estimation du nombre d'individus visitant les différents types de terrain pendant une journée d'observation en voiture. Le même itinéraire fut suivi au moins trois fois par mois. Ensuite, les résultats ont été classés et additionnés par mois hivernal. Comme pour tous les chapitres suivants, les observations furent interrompues pendant les périodes de gel, de neige ou de brume.

Dans le but d'obtenir une idée approximative sur la capacité d'accueil des pâturages du Peel, nous avons calculé, pour les trois complexes visités par *fabalis*, le nombre total de «journées d'oies» (*total goose-days*) et le nombre total de journées d'oies par ha, ce que Markgren (1963) a appelé *actual pasturation*. Il n'a été tenu compte, dans ce calcul, que de la superficie visitée par les oies. Le nombre total de journées d'oies se traduit par la formule de Markgren (*op. cit.*): $\sum (gd) = (g_1d_1) + (g_2d_2) + \dots + (g_nd_n)$, dans laquelle g = nombre d'A. f. *fabalis* et d = nombre de jours pendant lesquels le nombre g fut présent. Le nombre total de journées d'oies par ha se traduit par la somme $\sum (gd)$, divisée par le nombre d'hectares utiles du complexe considéré. Pour les jours sans dénombrement, nous avons extrapolé en nous inspirant des valeurs connues provenant des observations des journées les plus proches. Pour *rossicus*, une recherche sur la capacité d'accueil des terrains fourragers a été rendue impossible par l'existence de facteurs de dérangement.

La photosensibilité

L'heure de l'arrivée de *fabalis* sur les terrains fourragers a été contrôlée au Peel, situé à une distance de 3,8 km du dortoir. Pour *rossicus*, en Zélande, la distance entre le dortoir et les terrains de gagnage était à peu près la même. Les oies parcoururent toujours ces distances en une seule étape. Selon l'ordre des arrivées, les nombres d'arrivants furent comptés et répartis en périodes de cinq minutes, par rapport à l'heure locale du lever du soleil. Celle-ci fut corrigée à partir de l'heure du lever du soleil à Uccle (50°48'N.; 4°21,5'E.). Puisque la vitesse avec laquelle les terrains du gagnage sont occupés par les nouveaux arrivants est loin d'être uniforme dans le temps, nous avons calculé, par intervalle de cinq minutes, les moyennes cumulées d'arrivants. Pour la projection de ces données cumulatives, une échelle de probabilité a été utilisée. Les observations ont seulement été réalisées, lorsqu'à l'aube le ciel était parfaitement dégagé ou complètement couvert.

En ce qui concerne l'activité de chaque population lors du déclin de l'intensité lumineuse, nous avons noté pendant neuf jours en décembre et pendant dix jours entre mi-janvier et fin février le nombre d'individus actifs dans des groupes d'au moins 250 individus, à des intervalles réguliers endéans les 80 minutes précédant le coucher du soleil. Les individus broutants, se déplaçant, veillants ou en conflit, ont été considérés comme actifs. La relation en pour cent, entre le

nombre d'individus actifs et le nombre total d'individus présents, a été exprimée en $\log_{10}(N + 1)$, la valeur 2,00 correspondant à une activité maximale du groupe (98 à 100 %).

La périodicité de l'activité diurne

Durant 12 journées d'observation à temps doux pour *fabalis* et 14 pour *rossicus*, nous avons noté l'activité dans de grands groupes (> 250 individus) à des intervalles de 30 ou de 15 minutes, du lever jusqu'au coucher du soleil. Les résultats furent utilisés pour l'élaboration de 26 périodogrammes. L'activité du groupe a été calculée par la même méthode que celle utilisée pour la recherche sur la photosensibilité.

La recherche de la nourriture

La fréquence du picotage a été notée d'après le nombre de hochements complets du cou. Ceci parut être une méthode exacte, puisque sur le terrain, les hochements du cou sont plus faciles à dénombrer que les mouvements de la tête. Pour le dénombrement de la fréquence, nous avons suivi deux méthodes :

- En considération du temps. Comme proposé par Owen (1972) et par Lazarus et Inglis (1978), le nombre de hochements fut noté par période chronométrée de 30 secondes. Comme cette méthode ne donne guère d'informations sur la fréquence maximale de picotage, nous avons utilisé une seconde méthode.
- En considération de la fréquence maximale. C'est la durée pendant laquelle un certain nombre de hochements successifs se produit sans interruption. Ensuite, cette durée a été convertie en une unité de temps de 30 secondes.

En observant durant 10 minutes des oies individuelles, choisies au hasard à la périphérie ou plus au centre d'une concentration et en enregistrant sur bande magnétique leurs activités, de nombreux détails sur leur déplacement ont été obtenus. Ainsi, deux paramètres, le temps nécessaire pour effectuer 10 pas et le nombre de pas par unité de temps, ont reçu une attention particulière. En second lieu, nous avons examiné, durant la même période de 10 minutes, le pourcentage de temps consacré au déplacement pendant l'alimentation, au broutement sur place et à d'autres activités.

Les vols

Dans des concentrations de plusieurs centaines d'individus, nous avons établi la fréquence des envols, du lever jusqu'au coucher du soleil. La durée, ainsi que l'importance de la volée, furent notées dans la mesure du possible. Aussi bien les vols spontanés que les vols provoqués par un dérangement furent comptés, mais ceux qui se dirigeaient vers les points d'eau ont été éliminés. Après additions des durées et des

importances de toutes les volées durant la journée, la durée moyenne du vol par individu et par jour fut calculée, en tenant compte du nombre d'individus constituant la concentration. Il y eut 30 jours d'observation chez *fabalis* et 25 chez *rossicus*.

Les veilles

Nous entendons, par veilleurs, les individus faisant partie d'une grande concentration (> 250 ind.), en position debout, le cou levé ou extrêmement levé (figures chez Lazarus et Inglis, *op. cit.*). Toute action de veille, à la suite d'un facteur anormal, a été omise. Pour établir la fréquence des veilles au cours de la journée, le groupe sous observation fut considéré comme une unité. L'action de veiller fut exprimée par le pourcentage de veilleurs par rapport au nombre total d'individus. Les dénombrements, à des intervalles de 15 minutes durant 11 jours entre le 15 et le 31 décembre, furent regroupés par jour en 7 périodes à un intervalle d'une heure. Pour chacune de ces 7 périodes, la moyenne du pourcentage de veilleurs, avec la déviation standard et l'écart-type fut calculée.

La toilette

Par «toilette» nous définissons toutes les actions et comportements décrits comme *comfort actions* chez les Anatidae (McKinney, 1965). Pour les deux populations, la fréquence des soins de toilette a été contrôlée pendant 12 jours en décembre et 14 jours entre mi-janvier et fin février. Sa fréquence, au cours de la journée, fut établie selon la même méthode que celle employée pour le calcul des veilles.

Les conflits

Pour les conflits, nous avons suivi la même définition que Würdinger (1978). Chez les deux populations fut noté, par unité de temps, le nombre de conflits entre les individus appartenant à des concentrations considérables (méthode des *timed contacts*; Boyd, 1953). Le nombre de participants à chaque conflit fut également inscrit, sans tenir compte de leur classe d'âge. Cette recherche a été faite dans des conditions atmosphériques très variables et pendant plusieurs périodes de la journée.

Le repos

Pour que les résultats de cette épreuve comportent un biais minimum, les observations ont été faites durant plus de 15 jours pour chaque population. Nous avons distingué quatre positions de repos différentes qui, en grandes lignes, correspondent à celles, décrites par Midtgård (1978) pour *Anas platyrhynchos* : la position assise et la position debout, chacune divisée en «tête basse» et en «tête à l'épaule». Dans le premier cas, le bec repose sur la partie proximale du cou ou la poitrine; dans

le second, la tête pose sur l'épaule, le bec est tourné et fiché dans les plumes derrière l'aile. La fréquence du repos, pendant la journée, a été obtenue selon la méthode suivie pour établir la fréquence des veilles.

Terminologie et tests statistiques

Le qualificatif juvénile est utilisé exclusivement pour les jeunes nés pendant l'été qui précède la saison hivernale considérée. Le qualificatif adulte est appliqué à toutes les autres oies, aucun caractère de terrain ne permettant de faire une distinction d'âge.

Dans cette étude, des tests paramétriques, ainsi que des tests non paramétriques (Siegel, 1956), ont été appliqués. Une différence est qualifiée de «significative» si la probabilité est inférieure à 0,05 % et de «très significative» si la probabilité est inférieure à 0,01 %.

LES TERRAINS FOURRAGERS ET LE RÉGIME ALIMENTAIRE

A. F. FABALIS

L'aire d'hivernage d'*A. fabalis* au «Peel» (51°22'-51°24'N. et 5°49'-5°51'E.) s'étend sur une superficie de 381,9 ha (Van Impe, 1980). Ce vaste terrain se compose de pâturages, de plusieurs champs de maïs, de céréales d'hiver et de champs de seigle entrecoupés de quelques bosquets, de fermes et de chemins. Les *fabalis* visitent presque exclusivement les pâturages (Fig. 1), dont la superficie globale est de 274 ha. Seulement 90,5 à 95,2 ha de cette superficie sont utilisables comme terrains fourragers (= superficie utile), les autres parties se situant trop près de facteurs de dérangement potentiel. De façon conventionnelle, on peut diviser les pâturages en trois complexes. Dès le début des observations, il y a douze ans, le premier complexe (I) est occupé durant presque toute la saison hivernale par un nombre important de *fabalis*; c'est également ici que les premiers hivernants s'annoncent chaque année. Le deuxième complexe (II) constitue plutôt un terrain de refuge pendant la première période hivernale, de fin novembre à début janvier. Plus tard, on y rencontre les *fabalis* plus régulièrement, bien qu'en général, leur nombre soit plus restreint qu'au premier complexe. Le troisième complexe (III) n'est visité que fort irrégulièrement.

Nous avons ignoré longtemps le motif de cette préférence pour le complexe I. On pourrait penser à une tradition par laquelle les jeunes sont guidés par les adultes vers les mêmes terrains durant des générations. À noter cependant que ce facteur de tradition, qui est une notion largement répandue et unanimement acceptée comme jouant un grand rôle dans la distribution hivernale des oies, n'a guère subi d'analyse scientifique: seules, les études récentes de Raveling (1979a) sur la Bernache du Canada, *Branta canadensis maxima*, échappent à cette critique. Après avoir étudié, en octobre 1978 et 1979, grâce à un échan-

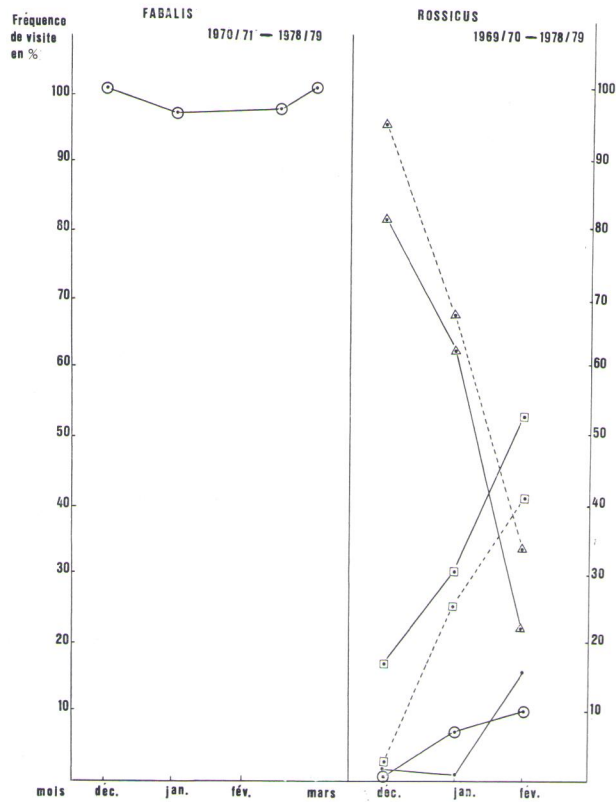


Fig. 1. Fréquence de présence des populations *fabalis* et *rossicus* sur les différents terrains fourragers au sud des Pays-Bas : triangle : champs de betteraves ou de pommes de terre; carré : champs à froment d'hiver; cercle : pâturages ou semences de graminées; point : autres; ligne interrompue : aspect du terrain; ligne continue : la nourriture consommée.

tillonnage pris au hasard selon la technique de Lewis et Taylor (1976), la couverture de 15 parcelles de 3×3 m des trois complexes, nous pouvons émettre une explication plausible sur la préférence constante des oies pour le complexe I. Nous avons déterminé la couverture végétale de ce complexe comme suit :

Lolium perenne L., 50 à 75 % de couverture; autres graminées (surtout *Alopecurus geniculatus* L., *Agrostis stolonifera* L., *Poa pratensis* L., *P. trivialis* L.), 16 à 20 %; *Malachium aquaticum* Fr. (surtout dans les parties basses), 16 à 18 %; autres végétaux (*Ranunculus repens* L., *Capsella bursa-pastoris* Med., *Trifolium repens* L., *Myosotis palustris*

Lam., *Plantago major* L., *Achillea millefolium* L., *Leontodon autumnalis* L., *Taraxacum officinale* Web.), 2 %.

Aux complexes II et III, la végétation se rattache surtout, comme celle du complexe I, à l'association *Poo-Lolietum*, avec des transitions vers une association nouvellement décrite par den Held (1979) aux Pays-Bas, qui est spécifique des pâturages bien fumés. Mais une distinction importante entre le complexe I et les deux autres réside dans le fait que le Céraiste aquatique (*Malachium aquaticum*), bien représenté au premier, ne l'est que très peu aux deux autres. Des observations faites au télescope 60 × 60 ont indiqué qu'en présence d'un sol humide, les *fabalis* broutent à une fréquence décroissante et commencent à fouiller ou à creuser la couche superficielle du sol pour manger de préférence le Céraiste aquatique. Nous croyons donc que des facteurs nutritifs lors de conditions atmosphériques variables, déterminent la grande importance du complexe I.

Le Tableau 1 montre, pour chaque complexe de pâturages, sa superficie utile, le nombre de jours de visite de *fabalis*, le nombre total de «journées d'oies», ainsi que ce même nombre divisé par la superficie utile en ha pour trois hivers consécutifs. La grande importance du complexe I, où le Céraiste aquatique est abondant, est mis en évidence. Pendant les hivers à température moyenne normale, les valeurs de l'*actual pasturation* y dépassent largement celles obtenues par Markgren (1963) pour *A. fabalis ssp.* au sud de la Suède sur des champs de seigle puisque, selon cet auteur, des valeurs beaucoup plus faibles (0,276) indiquent déjà une occupation dense.

Tableau 1. *A. f. fabalis*. Pâturages du Peel. Paramètres de la capacité d'accueil des complexes I, II et III

Complexe	I			II			III		
	1977/ 1978	1978/ 1979(*)	1979/ 1980	1977/ 1978	1978/ 1979(*)	1979/ 1980	1977/ 1978	1978/ 1979(*)	1979/ 1980
Hiver									
Superficie utile en ha	36,5	36,5	31,8	21,2	21,2	21,2	37,5	37,5	37,5
Nombre de jours avec présence d' <i>A. f. fabalis</i>	118	93	103	76	70	64	0	13	21
Nombre total de journées d'oies = \sum (gd) en milliers	13,73	8,47	32,67	6,31	3,05	8,63	0,00	0,65	4,33
<i>Actual pasturation</i> = \sum (gd)/n ha en milliers	0,376	0,232	1,027	0,298	0,144	0,407	0,000	0,170	0,115

(*) Pendant l'hiver 1978-1979, les résultats ont été influencés par le grand froid, les oies ayant quitté la région durant le mois de janvier et du 14 au 24 février.

Nous attribuons ces hautes valeurs non seulement à la présence d'une végétation variée mais également à la grande tranquillité qu'offre ce complexe. La chasse y est défendue depuis plusieurs années et, seuls, des dérangements bénins peuvent y causer un départ temporaire des oies.

En 1979-1980, le nombre total de «journées d'oies» et de l'*actual pasturation* fut 2 à 3 fois plus élevé au complexe I qu'en 1977-1978. Aux deux autres complexes, les nombres furent également en hausse, mais de manière moins prononcée. Cette nette croissance de la capacité d'accueil du complexe I est très probablement due à un enrichissement de ses pâturages par des substances azotées. Cette fertilisation, qui se produit surtout aux mois de décembre et de janvier, stimule fortement la croissance des jeunes graminées. En effet, Owen (1973, 1976 et 1977) a démontré antérieurement que les parcelles fertilisées exclusivement en azote, sont beaucoup plus visitées par l'Oie rieuse (*A. albifrons*) que les autres.

A. F. ROSSICUS

La fréquence en % de la présence de *rossicus* dans les différents terrains fourragers en Zélande du sud est représentée dans la Fig. 1. L'agriculture zélandaise appliquant la méthode des successions rapides des végétaux, on peut trouver des champs de froment d'hiver encore parsemés de betteraves ou de pommes de terre non récoltées.

De ce fait, les oies ne consomment pas toujours la nourriture qui correspond à l'aspect du terrain qu'elles visitent, raison pour laquelle une distinction a été faite entre le type de terrain et la nourriture consommée. De la Fig. 1, il ressort clairement que *rossicus* change progressivement sa nourriture au cours de la saison hivernale. Lors de son arrivée, elle visite presque exclusivement les champs de betteraves et de pommes de terre récoltés; nous les appelons les premiers terrains fourragers. Mais cette fréquence se réduit jusqu'à 65 % durant le mois de janvier. Surtout après le 15 janvier, le choix de la population *rossicus* change remarquablement; elle consomme de plus en plus le froment d'hiver et les jeunes graminées, qui repoussent sur les chaumes. Nous les appelons les seconds terrains fourragers. Cette consommation devient maximale, même exclusive, après la mi-février. Nous trouvons donc ici un vif contraste par rapport à la situation de *fabalis* qui est un visiteur permanent des pâturages.

Sur les premiers terrains fourragers, *rossicus* mange abondamment les restes de pommes de terre et de betteraves, mais à part cela, elle picote également. Des observations soigneuses au télescope ont révélé qu'elle trouve alors des jeunes semences ainsi que quelques herbes non déterminées. Ces dernières sont peut-être des rhizomes de *Triticum repens* comme le remarque Markgren (*op. cit.*) au sud de la Suède.

L'action de picoter n'est cependant pas tellement importante en raison de l'abondance de nourriture provenant de la grande quantité

de tubercules qui échappent à la récolte. Ainsi, nous avons trouvé à Bath, sur des terrains très fréquentés au début de l'hivernage des oies, une moyenne de 1125 ± 131 g de pommes de terre et de 1158 ± 146 g de betteraves sucrières par parcelles de 2×2 m sur une profondeur de 5 cm ($n = 19$), choisies au hasard selon la méthode précitée (Lewis et Taylor, *op. cit.*). Sur les champs de froment d'hiver, *rossicus* mange surtout les feuilles des jeunes pousses. Par temps très humide, les semences sont également mangées; ceci ne se fait que très rarement puisque la graine ne peut être extraite que d'un sol très mou. En l'absence d'analyses de contenus stomacaux, nous ignorons la consommation éventuelle d'autres nourritures en provenance des champs de froment d'hiver. Des informations détaillées à ce sujet se trouvent chez Sterbetz (1971, 1978) et Schröder (1975).

ETUDE COMPARATIVE DE LA PHOTOSENSIBILITE

Markgren (1963) et Mathiasson (1963) présumèrent, à la suite de leurs études sur *A. fabalis ssp.* en Suède du sud, l'existence de deux populations à cet endroit, *fabalis* et *rossicus*. Ils constatèrent, en effet, des décalages constants entre les arrivées des Oies des moissons à leur dortoir. C'est une des raisons pour laquelle nous avons entrepris quelques recherches de terrain sur la photosensibilité des deux populations.

HEURE D'ARRIVEE DES DEUX POPULATIONS SUR LEURS TERRAINS FOURRAGERS

La Fig. 2 A-D présente, pour deux périodes hivernales et pour chaque population, les droites de régression du pourcentage cumulé du nombre d'arrivants en fonction de l'heure des arrivées. Bien que le nombre de jours d'observation ne soit pas négligeable, les moyennes montrent des intervalles de confiance assez larges; en effet, parfois 30 % de la population totale est sur place à un certain intervalle, tandis que d'autres jours, au même intervalle, aucun individu n'est arrivé. Cette constatation n'est pas très étonnante si l'on considère le grand nombre de facteurs, à part la luminosité, qui peuvent déclencher le départ du dortoir (de Visscher, 1978; aperçu chez Stiefel, 1979). Comme le nombre d'arrivées, par rapport à la progression du temps, s'accélère brusquement pour se ralentir ensuite, ces intervalles deviennent de plus en plus étroits au début et à la fin de la période d'observation, ce qui rend les résultats des périodes initiales et terminales plus fiables.

Pour l'ensemble des deux populations, nos résultats correspondent à ceux obtenus par Mathiasson (*op. cit.*). En comparant la Fig. 2 A-B à la Fig. 2 C-D, il est clair que les Oies des moissons quittent leurs dortoirs plutôt en décembre, période à journées plus courtes, qu'entre mi-janvier et fin février.

En ce qui concerne chaque population prise séparément, les distributions des moyennes cumulées sont très significatives et différentes

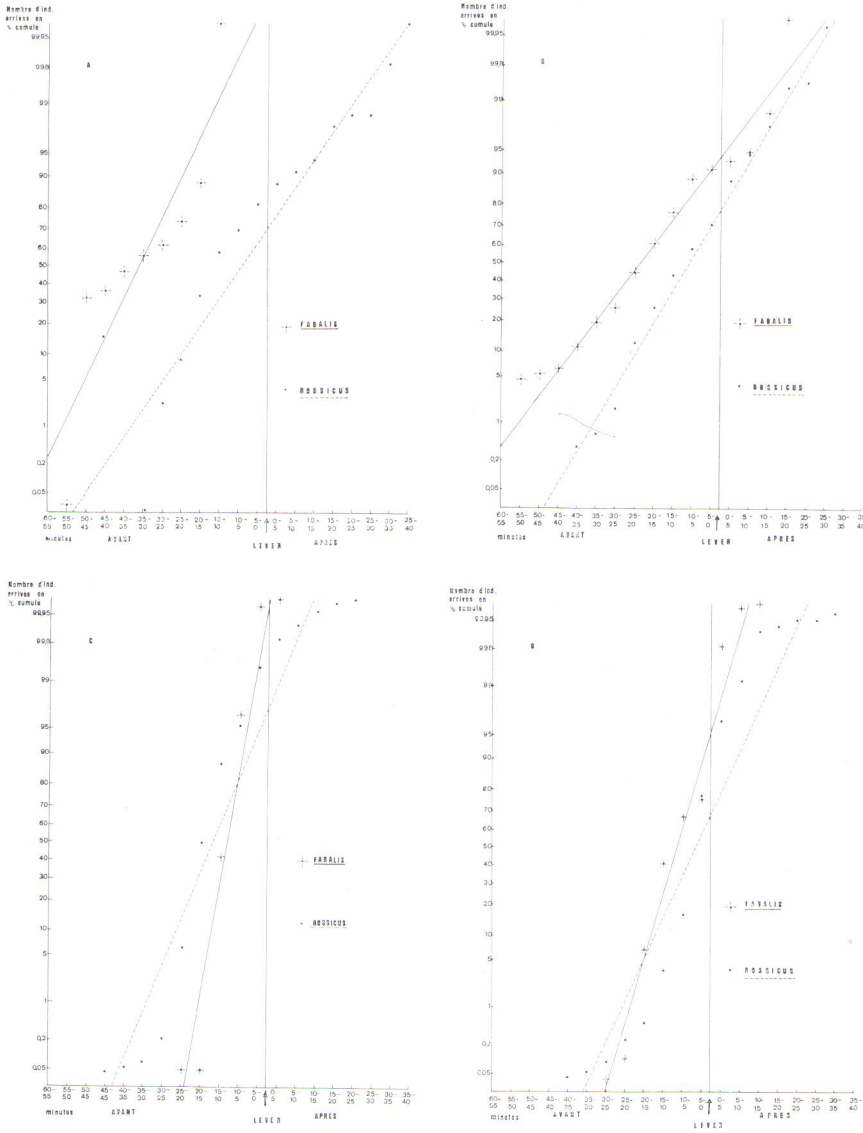


Fig. 2. Droites de régression du pourcentage cumulé du nombre d'arrivants pour les populations *fabalis* et *rossicus* en fonction de l'heure des arrivées aux terrains fourragers.
 A : décembre, ciel ouvert;
 B : décembre, ciel couvert;
 C : mi-janvier-février, ciel ouvert;
 D : mi-janvier-février, ciel couvert.

entre les deux populations selon le test à deux échantillons de Kolmogorov-Smirnov (Siegel, 1956) : $n_1 = n_2 = 100$; d.d.l. = 2; pour la Fig. 2 A-D : $X^2 > 0,273$ et $P < 0,001$. En décembre, *fabalis* se montre plus tôt sur les terrains fourragers que *rossicus*, avec des décalages importants; plus tard en hiver, l'inverse se produit mais les décalages sont moins élevés. Le moment où la population complète est présente se situe dans trois cas sur quatre plus tôt chez *fabalis* que chez *rossicus* (Fig. 2 A, C et D); dans deux cas, la population entière de *fabalis* est arrivée avant le lever du soleil.

Ces résultats nous incitent à conclure que *fabalis* est plus sensible à la progression de l'intensité lumineuse que *rossicus*. Cette constatation peut être due au fait que pendant certaines nuits, surtout celles de clair de lune, *fabalis* visite parfois ses terrains fourragers. Aucune visite nocturne de *rossicus* en Zélande n'a jamais été constatée, ni par les nombreux fermiers et gardes-chasse interrogés à ce sujet, ni par des observations personnelles.

COMPORTEMENT DES DEUX POPULATIONS LORS DE LA DIMINUTION DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE

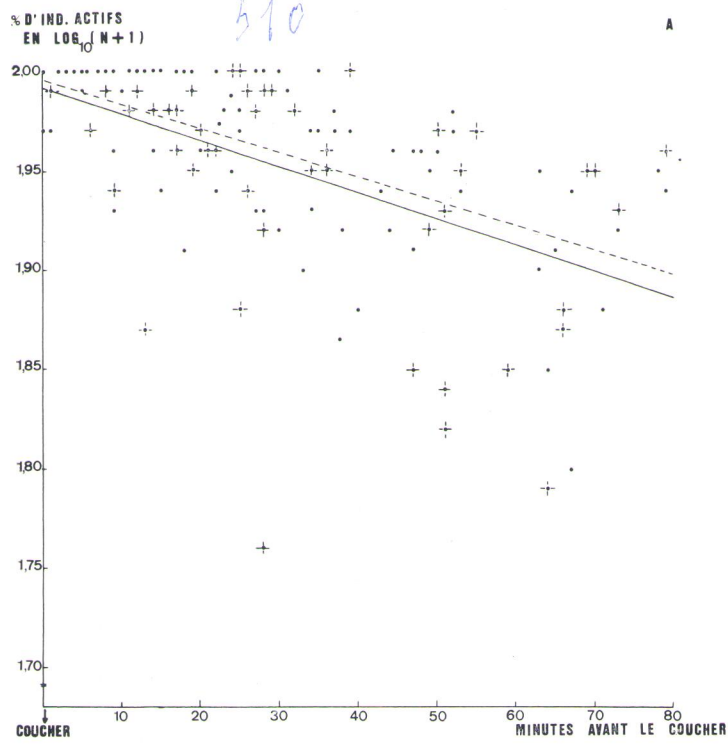
D'une manière générale, l'affaiblissement de la luminosité se traduit chez les deux populations par les caractéristiques suivantes :

- Une croissance notable du nombre d'individus actifs. Le nombre des individus passifs diminue au fur et à mesure que l'obscurité s'installe : d'abord, les individus assis deviennent actifs, suivis par ceux qui se reposent debout et enfin, presque tous les individus soignant leur toilette abandonnent cette activité à l'heure du coucher même.
- Le groupe se concentre et sa densité s'accroît; la distance inter-individuelle devient plus faible.
- Suite directe de la constatation précédente : le nombre de conflits augmente.
- La marche devient plus rapide et les oies broutant changent fréquemment de direction.
- Les veilles individuelles deviennent de plus en plus nombreuses mais leur durée diminue et atteint rarement 3 s.

En ce qui concerne le premier caractère commun, la croissance du nombre d'individus actifs, nous avons exprimé dans la Fig. 3 la relation entre le nombre de minutes avant le coucher du soleil et la croissance moyenne de l'activité pour le mois de décembre et pour la période de mi-janvier/février.

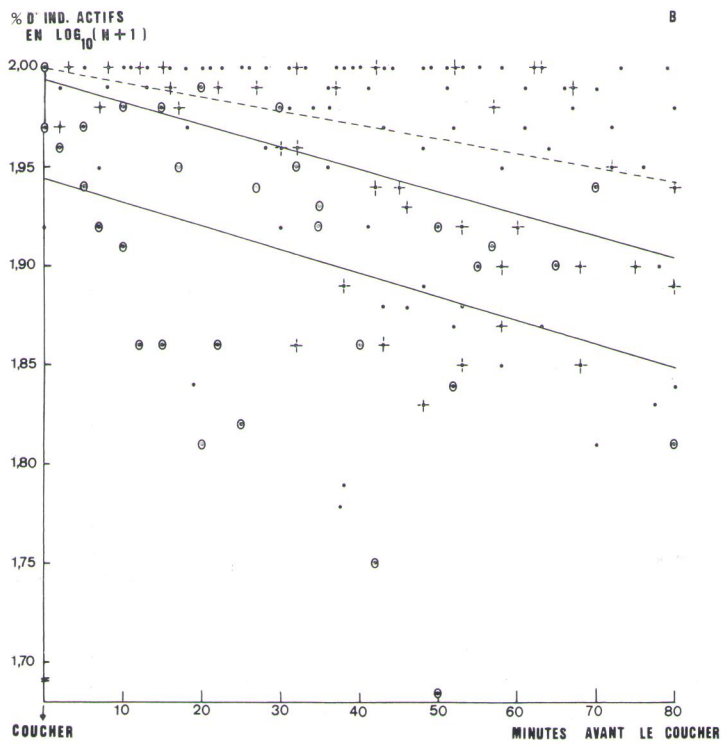
Les droites de régression montrent une corrélation significative ou très significative entre les deux valeurs bien que le coefficient de corrélation reste assez faible, à la suite des grandes oscillations entre les

510



FABALIS
 n = 66
 $y = -0,0013x + 1,991$
 $r = -0,479$
 $P < 0,001$

ROSSICUS
 n = 76
 $y = -0,0012x + 1,995$
 $r = -0,620$
 $P < 0,001$



FABALIS, ciel couvert
 n = 39
 $y = -0,0011x + 1,993$
 $r = -0,466$
 $P < 0,01$

FABALIS, ciel ouvert
 n = 31
 $y = -0,0012x + 1,944$
 $r = -0,410$
 $P < 0,05$

ROSSICUS, ciel couvert
 n = 92
 $y = -0,0071x + 1,998$
 $r = -0,316$
 $P < 0,01$

Fig. 3. L'activité des deux populations *fabalis* et *rossicus* lors de la descente de l'intensité lumineuse.
 A : décembre, 9 jours, ciel couvert, temps doux;
 B : mi-janvier-février, 10 jours, ciel couvert et ouvert, temps doux.

résultats individuels. Pour la seconde période (Fig. 3 B — ciel couvert), nous trouvons de légères différences entre les deux populations. La droite moyenne de régression atteint le maximum au moment du coucher du soleil pour *rossicus*, tandis que pour *fabalis*, ce maximum n'est atteint que 5 minutes plus tard. Une autre différence est décelable au commencement de l'épreuve, 80 minutes avant le coucher du soleil. La moyenne de l'activité dans le groupe *rossicus* s'avère $\pm 7,5\%$ plus élevée que pour *fabalis*. En décembre, les résultats suivent une même allure mais les différences entre les deux populations sont beaucoup moins prononcées.

Les populations se différencient pourtant nettement par des nuances dans leur comportement qui ne peuvent être quantifiées. *Rossicus* se distingue, en effet, de *fabalis* par un comportement inquiet et extrêmement nerveux. Elle montre une marche très rapide sur les champs récoltés et elle saute régulièrement par-dessus les mottes de terre. Des concentrations d'oies broutant peuvent parcourir des distances de plus de 500 m en 15 minutes. La vérification de ces épreuves et l'obtention de résultats similaires, pendant trois hivers successifs, confirment leur validité et nous permettent de conclure que *rossicus* se montre plus sensible au déclin de l'intensité lumineuse que *fabalis*.

ETUDE COMPARATIVE DE LA PERIODICITE DE L'ACTIVITE DIURNE

L'activité diurne des oiseaux est périodique, c'est-à-dire qu'elle s'exprime par des rythmes (Aschoff, 1959) déterminés par des stimuli externes et internes (Aschoff, 1959, 1960 et 1964; Wever, 1962 et Pohl, 1968 et 1970). A un certain degré, le cours de l'activité diurne est spécifique à l'espèce (Dancker, 1964) et lors d'une comparaison d'espèces jeunes et anciennes du point de vue phylogénique, on peut s'attendre à des différences (Meischner, 1979b). Une étude de la périodicité diurne semble donc d'une grande importance pour la mise en évidence de la différenciation des populations *fabalis* et *rossicus*.

Un contrôle d'oiseaux soumis aux mêmes conditions externes ne fut guère possible dans nos recherches. Nous n'avons pu éliminer certaines influences externes, comme la variabilité des conditions atmosphériques durant la journée d'observation ou la nature différente des terrains fourragers. Puisque, selon Enright (1965), les pics dans les périodogrammes sont d'autant plus étroits que le nombre de données est grand, l'intervalle des contrôles sur l'activité d'un groupe est un premier problème pour le chercheur. Par un contrôle à des intervalles de 30 minutes pendant 8 jours en février, nous avons dénombré, sur les périodogrammes individuels, un total de 27 cycles d'activité chez *fabalis*; par un contrôle à intervalles de 15 minutes par contre, il y en avait 51 (illustration d'un périodogramme dans la Fig. 4).

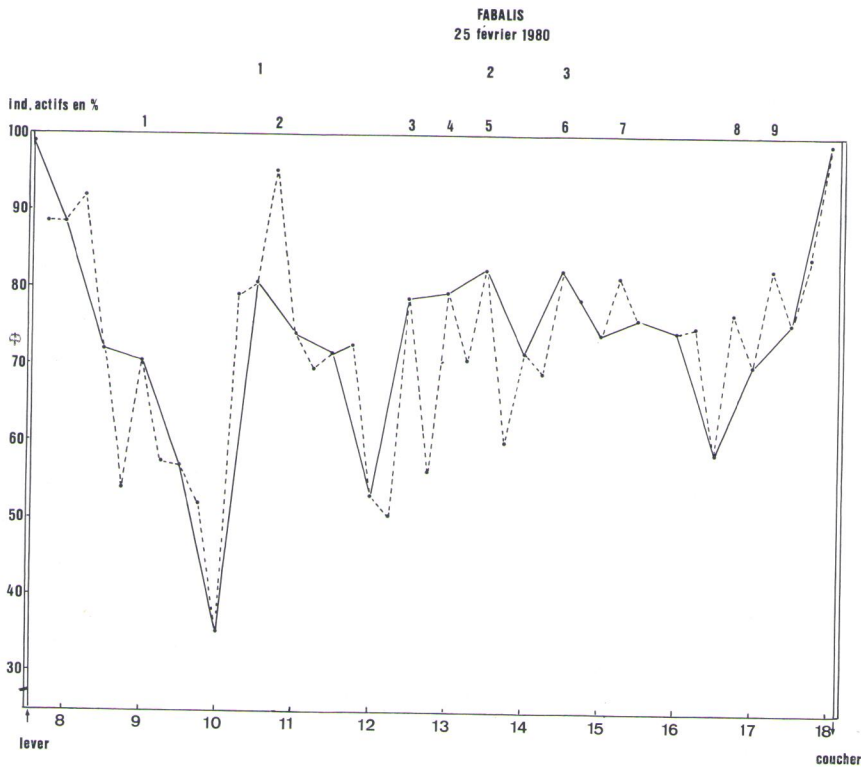


Fig. 4. *A.f. fabalis*. Illustration d'un périodogramme. Nombre de sommets décelés par des contrôles à des intervalles de 30 minutes (= 3) et de 15 minutes (= 9).

Pour *rossicus* (nombre de jours de contrôle en février = 8), nous avons compté respectivement 25 et 41 cycles. Ainsi, par des contrôles à des intervalles de 30 minutes, seulement 56,5 % du nombre des cycles des deux populations ont pu être mis en évidence au mois de février. À côté de cette erreur déjà grave, de tels contrôles faussent également la projection sur l'axe des temps du sommet des cycles : seulement 26 sur 44 sommets (59 %) ne montraient pas de décalage en février lorsque le contrôle de l'activité fut réalisé simultanément à des intervalles de 15 minutes et 30 minutes. Les contrôles réguliers à 15 minutes peuvent déceler l'existence de presque tous les cycles, puisque des déterminations de l'activité dans de petits groupes de *fabalis* nous ont appris que le nombre de cycles ne s'accroît plus sensiblement lors d'un contrôle à un intervalle de < 15 minutes. Ces contrôles à < 15 minutes sont d'ailleurs irréalisables sur le terrain parce que trop laborieux. Pour ne

pas introduire, par la méthode d'observation, un biais dans les résultats, il est, en effet, nécessaire d'avoir sous contrôle un grand nombre d'individus (> 250), qu'on partage en plusieurs sous-groupes d'une même concentration.

Nous avons étudié particulièrement la période et l'amplitude des cycles afin de déceler parmi les deux populations des différences potentielles dans la périodicité de l'activité diurne.

Le temps qui s'écoule entre les sommets de deux cycles successifs est défini comme période. La première s'étale du lever du soleil, où les oies déploient une activité maximale, jusqu'au sommet du premier cycle. Pour la dernière période, l'inverse se produit au crépuscule. Par l'amplitude d'un cycle, nous désignons la différence entre les pourcentages d'activité maximale et minimale de ce cycle.

Pour l'ensemble des deux populations, les durées moyennes de toutes les périodes provenant de 26 périodogrammes individuels ne se différencient pas entre les mois de décembre et de février : \bar{x} déc. = 63 min 8 s \pm 6 min 19 s et \bar{x} fév. = 66 min 21 s \pm 3 min 41 s; $t = 0,441$; $n = 109$; n.s. Par contre, la durée moyenne de la première et de la dernière période est significativement ou très significativement plus longue que celle des périodes intermédiaires : \bar{x} première période = 95 min 21 s \pm 9 min 7 s; \bar{x} dernière période = 84 min 42 s \pm 10 min 16 s; \bar{x} période intermédiaire = 59 min 46 s \pm 3 min 7 s; première et dernière période comparées aux intermédiaires, respectivement $P < 0,001$ et $P < 0,05$. En ce qui concerne l'amplitude moyenne des cycles, il y a une différence significative entre les deux mois, la moyenne de décembre étant moins élevée que celle de février : \bar{x} déc. = 18,4 % \pm 1,6 %; \bar{x} fév. = 25,2 % \pm 1,6 %; $t = 2,956$; $n = 110$; $P < 0,01$.

Pour chaque population prise à part, les durées moyennes des périodes sont plus longues chez *rossicus* que chez *fabalis* en décembre et en février : décembre, \bar{x} *rossicus* = 66 min 0 s \pm 11 min 13 s et \bar{x} *fabalis* = 61 min 1 s \pm 7 min 37 s; $t = 0,379$; $n = 22$; n.s., mais n est très restreint; février, \bar{x} *rossicus* = 75 min 21 s \pm 6 min 45 s et \bar{x} *fabalis* = 58 min 45 s \pm 3 min 31 s; $t = 2,229$; $n = 85$; $P > 0,05$.

Pour l'amplitude moyenne des cycles, les différences entre les deux populations ne sont pas significatives. En décembre, la moyenne s'avère plus élevée chez *rossicus* : \bar{x} *rossicus* = 20,8 % \pm 2,6 % et \bar{x} *fabalis* = 16,7 % \pm 2,0 %; $t = 1,238$; $n = 24$. En février, elle est par contre plus élevée chez *fabalis* : \bar{x} *fabalis* = 27,7 % \pm 2,3 % et \bar{x} *rossicus* = 22,3 % \pm 2,1 %; $t = 1,711$; $n = 84$.

En résumé, les deux populations se distinguent légèrement par la période des cycles d'activité diurne et non par leur amplitude; *fabalis* montre des périodes d'une durée plus courte; la fréquence des rythmes diurnes est donc plus accélérée que chez *rossicus*.

ETUDE COMPARATIVE DE QUELQUES ASPECTS
DU COMPORTEMENT

ABREUVEMENT EN EAU

En ce qui concerne la fréquence de l'abreuvement et la composition de l'eau consommée, il y a des différences notables entre *fabalis* et *rossicus* qui vraisemblablement, engendrent d'importantes conséquences physiologiques.

Dans les quartiers d'hivernage de *fabalis* au Peel, l'eau douce est toujours présente soit dans de légères dépressions des pâturages, soit dans de petits fossés. Chaque jour, tous les hivernants profitent abondamment de cette eau. Par petites bandes, les oies quittent la grande concentration et se dirigent vers les points d'eau. Après un délai de 5 à 15 minutes, parfois même plus au milieu du jour, elles retournent à leur broutement. Autour de ces points d'eau se développe un va et vient continu; des observations minutieuses ont démontré que chaque oiseau boit au moins quatre fois entre le lever et le coucher du soleil. Les oies se déplacent rarement vers les points d'eau en volant. C'est surtout pendant la dernière période de l'hivernage que nous avons remarqué quelques petits groupes volant vers les nappes d'eau d'un pré voisin.

L'eau douce n'est pas toujours présente sur les lieux où se nourrit *rossicus*; nous avons constaté que de grandes concentrations de cette population — parfois jusqu'à 1500 individus — restent privées d'eau durant toute la journée.

Sur 41 jours d'observation au cours des années, nous en avons dénombré 22 pendant lesquels aucun membre des concentrations d'oies broutant n'a approché un lieu d'abreuvement. Lorsque les terrains de gagnage sont pourvus de flaques d'eau, ce n'est qu'une fraction du nombre total d'individus qui en profite. Autour de ces points d'eau, aucun va et vient continu, contrairement à ce qui se passe chez *fabalis*. Les vols des *rossicus* vers les points d'eau sont peu fréquents. Certains jours, surtout en février, on peut remarquer quelques centaines d'oiseaux prenant part à ces vols, qui ne dépassent guère une distance de 2 km. Mais le lendemain, par des circonstances analogues, ces vols vers les points d'eau ne sont plus entrepris et les oiseaux restent toute la journée sans boire. L'absence presque complète de vols vers les points d'eau correspond aux observations de Markgren (*op. cit.*). Pendant l'hivernage typique au sud de la Suède, *A. fabalis ssp.* entreprend très rarement ces vols, ce qui n'est pas le cas dans les quartiers de relais pendant les périodes de migration en automne et au printemps (voir aussi Lebret, 1969; Leisler, 1969; Newton et Campbell, 1973).

Prenant en considération le fait que *rossicus* boit très irrégulièrement pendant la journée, nous pouvons admettre, avec une quasi-certitude (voir aussi Lebret, *op. cit.*), qu'elle cherche l'eau la nuit, aux dortoirs. Au sud de la Zélande, tous les dortoirs de *rossicus* sont pourvus d'eau saumâtre (pour la population résidant à Bath, la concentration des ions chlore dans l'eau du dortoir est en moyenne de 10 mg Cl⁻/l) et par

conséquent, nous pouvons admettre que *rossicus* boit la nuit de l'eau saumâtre.

RECHERCHE DE LA NOURRITURE

Broutement

Durant presque toute la saison hivernale, *fabalis* se présente comme un oiseau broutant régulièrement; en revanche, *rossicus* ne l'est qu'à la fin de son hivernage; elle broute rarement les graminées des pâturages, mais plus souvent les repousses sur les chaumes ainsi que les jeunes feuilles de froment d'hiver. La technique du broutement ainsi que les contractions musculaires qui l'accompagnent, ont déjà été étudiées plusieurs fois (Markgren, *op. cit.*; Mattocks, 1971; Owen, 1972; Suzuki et Nomura, 1975), raison pour laquelle nous n'en parlerons plus. Un autre sujet d'étude consiste en la fréquence du picotage; elle a été examinée suivant deux méthodes.

Des observations sur la fréquence du picotage durant la journée sont illustrées dans le Tableau 2. Comme il fallait s'y attendre, les deux méthodes d'enregistrement entraînent un large décalage entre les résultats. Seule, la méthode 2, par laquelle on note la fréquence ininterrompue donc maximale, souligne l'accroissement de la fréquence du picotage dans le courant de la journée chez les deux populations. Le même fait avait été constaté auparavant chez *A. fabalis ssp.* (Ebenman *et al.*, 1976) ainsi que chez *A. albifrons* (Owen, *op. cit.*). La fréquence maximale atteint son point culminant pendant l'heure précédant le coucher du soleil. A ce moment, elle constitue un des signes perceptibles de l'augmentation de l'activité générale des concentrations d'oies. Puisque l'activité générale présente également un maximum à l'aube, on pourrait y prévoir un autre maximum de la fréquence du picotage; à notre surprise ce phénomène ne s'est pas produit.

La fréquence maximale du picotage chez les deux classes d'âge des populations *fabalis* et *rossicus* a été recherchée par des observations simultanées des deux classes (Tableau 3). Au début de la saison hivernale, cette fréquence s'avère plus élevée chez les juvéniles que chez les adultes, ce qui est de nouveau en accord avec les données recueillies chez *A. albifrons* (Owen, *op. cit.*).

Cette constatation montre par contre des exceptions au mois de février. La fréquence plus élevée présentée par les juvéniles est facilement explicable par l'observation de leur comportement. Pendant le broutement, les *fabalis* adultes examinent plus minutieusement l'endroit où elles vont picoter, par une élévation légèrement en oblique de leur cou, mouvement que les juvéniles font moins souvent. Il est donc probable que les *fabalis* adultes sélectionnent leur nourriture pendant le broutement, mais des données détaillées à ce sujet nous font défaut. Puisque au mois de février, la fréquence se montre plus semblable entre adultes et juvéniles, il est probable que ces derniers acquièrent plus lentement cette faculté de sélectionner la nourriture.

Tableau 2. Fréquence moyenne du picotage par période de 30 secondes chez *A. fabalis* au cours de la journée

Population	Méthode		Lever du soleil 1 h après	1 h-2 h après le lever	11 h-14 h
<i>fabalis</i> 26 novembre 1978 pâturages humides	2	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}		95 28,1 ± 0,9	86 33,2 ± 0,6
<i>fabalis</i> 1, 2 et 8 décembre 1979 pâturages humides	1	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	37 26,4 ± 0,7	53 28,0 ± 0,9	232 28,8 ± 0,4
<i>fabalis</i> 15, 27 et 28 janvier 1979 pâturages humides	2	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	53 36,6 ± 0,7		193 40,4 ± 0,5
<i>rossicus</i> 11, 18 et 19 février 1978 chaumes + graminées ense- mencées	2	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	51 24,8 ± 0,8		63 28,9 ± 0,5

Une différence entre la fréquence du picotage des deux populations est très difficile à établir. Hormis le fait que les deux populations broutent sur des terrains de nature différente, ce qui rend une comparaison déjà fragile, il nous a semblé également que les différences entre les fréquences du picotage, recueillies pendant des journées individuelles d'observation chez chaque population, furent trop grandes pour permettre une comparaison valable. Pour *fabalis*, nous obtînmes par exemple le 6 février 1978 une fréquence moyenne de $45,0 \pm 1,4$ picotages par 30 secondes ($n = 30$), dans des conditions de terrain et d'observation pareilles à celles du 26 novembre 1978 (Tableau 3). Entre les deux résultats apparaît une différence significative ($P > 0,001$). Nous avons obtenu également de larges différences entre les fréquences de picotages chez *rossicus*. Ainsi, les moyennes de la fréquence maximale du picotage par 30 secondes enregistrées pendant 4 jours différents sur quelques pâturages de Zélande furent : $\bar{x} = 30,36 \pm 1,09$ ($n = 20$); $\bar{x} = 32,53 \pm 1,23$ ($n = 27$); $\bar{x} = 34,60 \pm 1,19$ ($n = 30$) et $\bar{x} = 39,36 \pm 0,97$ ($n = 19$). Lors d'une analyse statistique de ces résultats par le test t, nous obtenons sur 6 comparaisons, 4 résultats présentant des différences très significatives (2 fois $P < 0,001$; $P < 0,01$ et $0,02 > P > 0,01$). Chez *fabalis*, nous avons constaté maintes fois que des individus adultes, particulièrement robustes, présentent une faible fréquence de picotage. Ils semblent brouter avec grande expérience en opérant un choix parmi les graminées.

2 h-1 h avant le coucher	1 h avant le coucher du soleil	Degré de signification entre les périodes		Méthode	Population
	19 38,1 ± 1,5	P < 0,001 P < 0,01	$\bar{x} \pm \sigma_{\bar{x}}$	2	<i>fabalis</i> 26 novembre 1978 pâturages humides
80 26,4 ± 0,9		n. s.	$\bar{x} \pm \sigma_{\bar{x}}$	1	<i>fabalis</i> 1, 2 et 8 décembre 1979 pâturages humides
	92 45,0 ± 0,7	P < 0,001 P < 0,001	$\bar{x} \pm \sigma_{\bar{x}}$	2	<i>fabalis</i> 15, 27 et 28 janvier 1979 pâturages humides
	35 32,7 ± 0,9	P < 0,001 P < 0,02	$\bar{x} \pm \sigma_{\bar{x}}$	2	<i>rossicus</i> 11, 18 et 19 février 1978 chaumes + graminées ense- mencées

Signalons enfin que la fréquence du picotage est influencée par une multitude de facteurs, comme la hauteur des graminées, la sélection pendant le broutement, l'humidité du sol et la période de la journée, ce qui rend très délicate la comparaison entre deux populations.

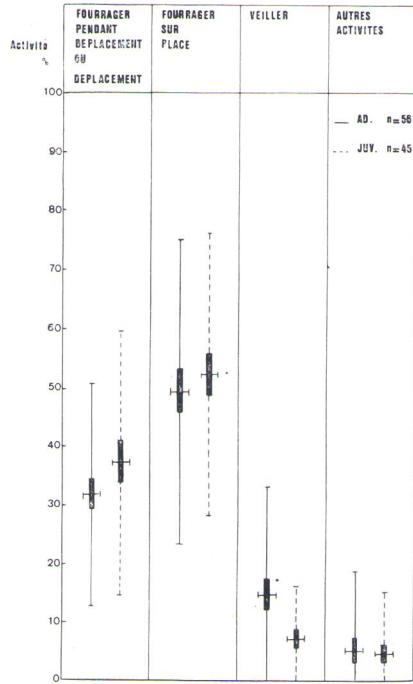
Déterrement de la nourriture

Les deux populations se différencient distinctement par leur action de creuser le sol. Pendant la première période de son hivernage, sur les champs à tubercules et par temps humide, *rossicus* se nourrit pendant environ la moitié du temps disponible sur place (Fig. 5 A). Une partie considérable de ce temps est consacrée au déterrement de morceaux de betteraves ou de pommes de terre plus ou moins enfouies dans la terre. Dès que *rossicus* fait apparaître une surface appétissante de substance alimentaire, les deux mandibules touchant légèrement cette surface montrent un mouvement intense de vibration. Ainsi, de petits fragments et des sucs se détachent et sont mangés. A part cette action caractéristique, observée couramment de près à la jumelle (± 100 m), des morceaux plus volumineux de nourriture sont pris entre les mandibules et avalés après fragmentation.

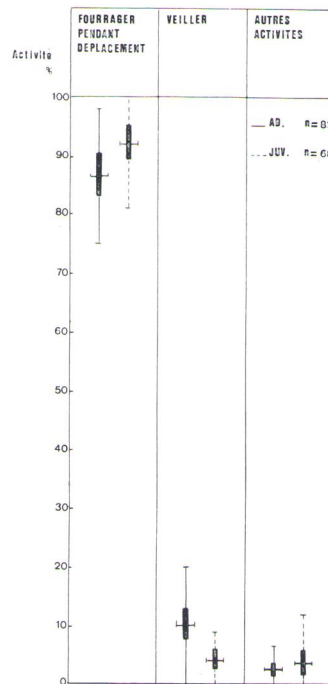
A.f. fabalis, par contre, est un fouilleur occasionnel sur ses pâturages. Seulement un sol mou, comme par temps de pluie ou de dégel, lui

518

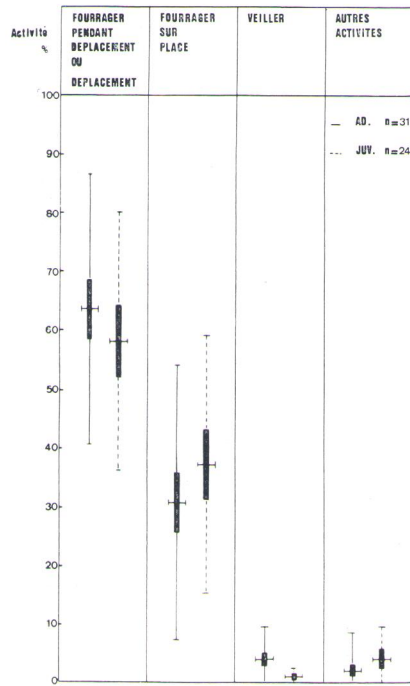
A



B



C



D

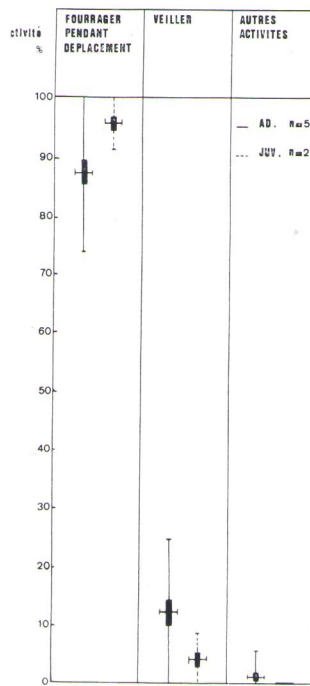


Tableau 3. Fréquence moyenne maximale du picotage par période de 30 secondes chez *A. fabalis*, examinée selon la méthode 2. Différence entre adultes et juvéniles

Population		Adultes	Juvéniles	Degré de signification entre les deux classes d'âge
<i>fabalis</i> 26 novembre 1978 11:00-14:00 pâturages humides	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	44 30,3 ± 0,8	42 36,3 ± 0,7	P < 0,001
<i>fabalis</i> 26 novembre 1978 crépuscule pâturages humides	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	26 32,9 ± 1,0	15 38,1 ± 2,2	P < 0,05
<i>fabalis</i> 6 février 1978 11:00-14:00 pâturages humides	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	30 45,0 ± 1,4	33 44,8 ± 1,8	n.s.
<i>fabalis</i> 16 février 1980 11:00-14:00 pâturages humides	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	41 44,7 ± 0,8	37 45,7 ± 1,0	n.s.
<i>rossicus</i> 11, 18 et 19 février 1978 11:00-14:00 chaumes avec jeunes graminées	n $\bar{x} \pm \sigma$ \bar{x}	85 30,8 ± 0,6	69 33,5 ± 0,8	P < 0,01

permet de remuer la terre. Les creusages individuels sont ici d'une courte durée et des périodes de creusement succèdent à des périodes de broutement. Même sur un sol détrempe, *fabalis* ne se nourrit jamais exclusivement en creusant.

← Fig. 5. *A.f. rossicus*. Pourcentage de différentes activités durant 10 minutes chez des individus actifs.

- Trait horizontal : moyenne; traits verticaux : écart-type et déviation standard.
- A : champs de betteraves; temps doux, sol mou; jours d'observation : janvier 1978 : 2; décembre 1978 : 1; janvier 1980 : 1; mars 1979 : 1;
 - B : chaumes ensemenés de graminées : temps doux, sol mou; jours d'observation : janvier 1980 : 3;
 - C : champs de betteraves : gel léger (— 3°C à — 5°C), sol dur; jours d'observation : janvier 1980 : 3;
 - D : chaumes ensemenés de graminées : gel léger (— 3°C à — 5°C), sol dur; jours d'observation : février 1978 : 4.

Le matériel déterré est peu consistant; il s'agit du système ramifié de tiges et de racines de *Malachium aquaticum*. En levant le cou, tout l'ensemble est grignoté par des mouvements mandibulaires lents, sans mouvements vibratoires. En suivant les divers mouvements du corps pendant l'action de creuser, nous parvenons également à distinguer nettement les deux populations (Tableau 4).

Les techniques employées lors du creusement, plus variées chez *rossicus* que chez *fabalis*, démontrent une force plus considérable de creusement et de traction chez la première. Cette constatation n'est nullement étonnante, si l'on prend en considération le poids des tubercules que *rossicus* est obligée de libérer.

Le déplacement pendant la recherche de la nourriture

A. f. *fabalis*

Sur les pâturages du Peel, l'ensemble des adultes et des juvéniles de *fabalis* parcourt 10 pas dans un temps moyen de $23,4 \text{ s} \pm 0,5 \text{ s}$ (Fig. 6 A), tandis que le nombre moyen de pas par période de 5 minutes s'élève à $101,3 \pm 4,0$ (Fig. 7 A). Il est à noter que les deux classes d'âge se différencient significativement en ce qui concerne les deux paramètres : pour faire 10 pas, les juvéniles mettent en moyenne moins de temps que les adultes : \bar{x} juvéniles = $20,4 \text{ s} \pm 0,8 \text{ s}$ contre \bar{x} adultes = $23,8 \text{ s} \pm 0,7 \text{ s}$; $t = 3,121$; $n = 505$; $P < 0,01$. Pour le nombre de pas par 5 minutes, les juvéniles en font plus que les adultes : \bar{x} juvéniles = $114,0 \text{ s} \pm 7,4 \text{ s}$ contre \bar{x} adultes = $95,9 \text{ s} \pm 4,8 \text{ s}$; $t = 2,044$; $n = 115$; $P < 0,05$ — Fig. 8 A et B).

Toutes ces valeurs ont été obtenues à partir d'oiseaux broutant. Comme cela fut remarqué précédemment, les *fabalis* creusent de temps en temps pendant les périodes de broutement, surtout lorsque les pâturages sont humides. Une analyse statistique a démontré l'absence d'une différence significative en ce qui concerne les deux paramètres entre le groupe «brouter» et le groupe «brouter + creuser». La valeur des deux paramètres n'est donc pas influencée par les durées des creusements, dont un enregistrement précis nous fait défaut; il en résulte que celles-ci sont courtes. Il s'agit d'un élément distinguant les deux populations, puisque chez *rossicus*, les creusements des tubercules demandent régulièrement un minimum de 5 minutes.

Fig. 6. Temps nécessaire pour faire 10 pas pour l'ensemble des deux classes d'âge de *fabalis* (pâturages) et de *rossicus* (premiers terrains : A, B et seconds terrains : C, D) pendant l'action de fourrager. →

- A : *fabalis* (pâturage) et *rossicus* (champs à tubercules) : temps doux, sol mou;
- B : *rossicus* (champs à tubercules) : gel léger (-2°C à -5°C), sol mou;
- C : *rossicus* (champs de froment d'hiver) : temps pluvieux et doux, sol mou;
- D : *rossicus* (champs ensèmençés de graminées) : temps pluvieux et doux, sol mou.

FREQUENCE
EN %

70

60

50

40

30

20

10

0

— FABALIS n = 652
- - - ROSSICUS n = 327

A

AD. + JUV.

\bar{x} σ

70

60

50

40

30

20

10

0

B

n = 629

\bar{x} σ

FREQUENCE
EN %

70

60

50

40

30

20

10

0

C

n = 356

\bar{x} σ

60

50

40

30

20

10

0

D

n = 376

1- 9 10- 19 20- 29 30- 39 40- 49 50- 59 60- 69 70- 79 80- 89 90- 99 100- 109 110- 119 120- 129 130- 139 140- 149 150- 159 160- 169 170- 179 180- 189 190- 199 200- 209

SECONDES

23

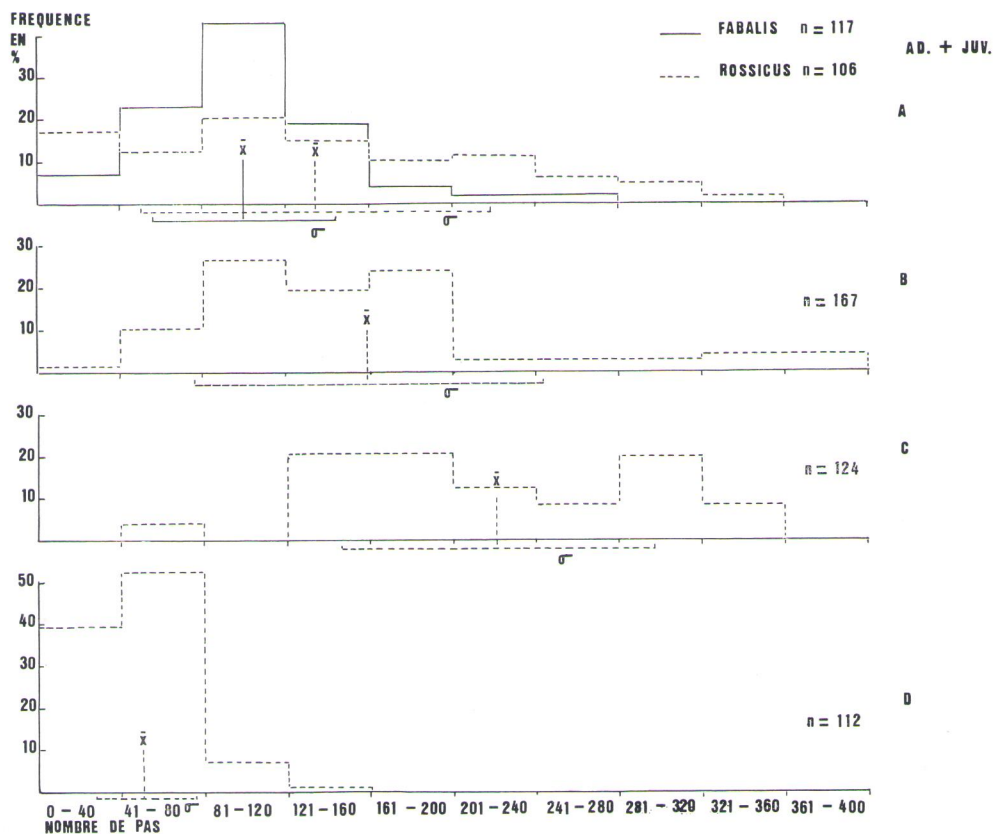


Fig. 7. Nombre de pas par période de 5 minutes pour l'ensemble des deux classes d'âge de *fabalis* (pâturages) et de *rossicus* (premiers terrains : A, B et seconds terrains : C, D) pendant l'action de fourrager. Mêmes dates et conditions atmosphériques que pour la Fig. 6.

Tableau 4. Mouvements accompagnant le creusement chez *fabalis* et chez *rossicus*. Présence (+) ou absence (—)

	<i>fabalis</i>	<i>rossicus</i>
Cou tendu pendant l'extraction	+	+
Mouvements de torsion du cou	—	+
Appui sur la pointe des pattes	—	+
Voûte du dos	+	+
Mouvement de chute en arrière, lorsque le substrat est arraché	+	+

24

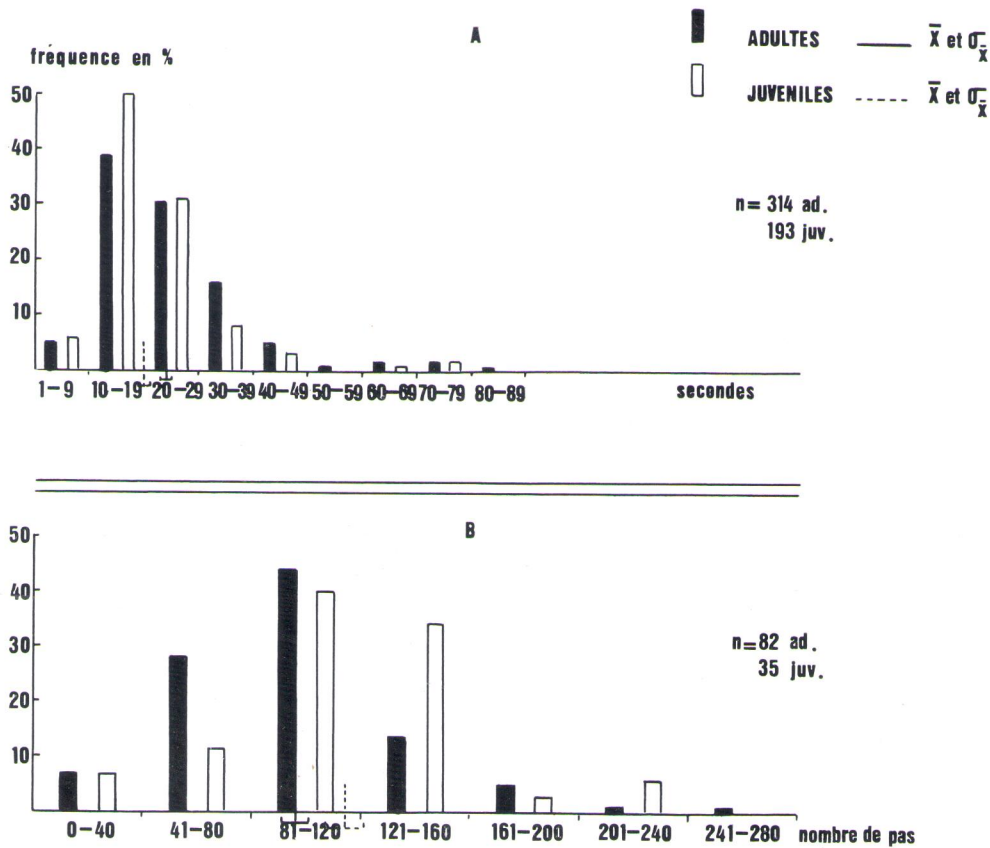


Fig. 8. *A.f. fabalis*. Temps nécessaire pour faire 10 pas (A) et nombre de pas par période de cinq minutes (B) pendant l'action de fourrager. Différences entre adultes et juvéniles. Mêmes dates et conditions atmosphériques que pour la Fig. 6.

La Fig. 9 indique que *fabalis* montre une répartition assez équilibrée entre le temps consacré à se nourrir et les autres activités : pour la classe des adultes par exemple, il reste encore plus de 9 % du temps pour veiller, tandis que les autres activités — qui consistent surtout en soins de toilette — sont encore bien représentées : jusqu'à 4 % chez les adultes et 7,5 % chez les juvéniles.

Cet équilibre, toujours présent chez *fabalis*, est également vrai pour *rossicus* lorsque celle-ci visite les premiers terrains fourragers, au début de la période hivernale et par temps doux (Fig. 5 A). Mais dès que, au cœur de l'hiver, *rossicus* quitte ses terrains de premier choix pour les chaumes, la répartition entre l'activité de se nourrir et les autres activités

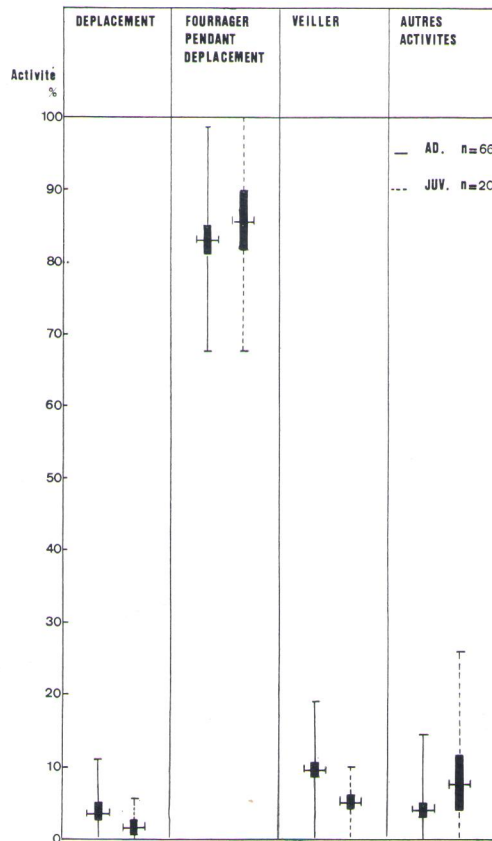


Fig. 9. *A.f. fabalis*. Pourcentage de différentes activités durant 10 minutes, chez des individus actifs. Pâturages: temps doux, sol humide; jours d'observation: décembre 1978: 2; janvier 1980: 2; mars 1980: 1.

est plus inégale (Fig. 5 B): pour l'ensemble des adultes et des juvéniles, seulement 20 % du temps est consacré aux activités autres que l'alimentation contre 31 % sur les premiers terrains (écart réduit: $\varepsilon = 2,010$; n terrain A = 101 et n terrain B = 150; $P < 0,05$).

A. f. rossicus

Contrairement à *fabalis*, *rossicus* broute durant son hivernage sur des terrains divers; pour cette raison, une distinction a été faite entre les premiers terrains fourragers (les champs de betteraves et de pommes de terre) et les seconds terrains (les champs de froment d'hiver et les chaumes).

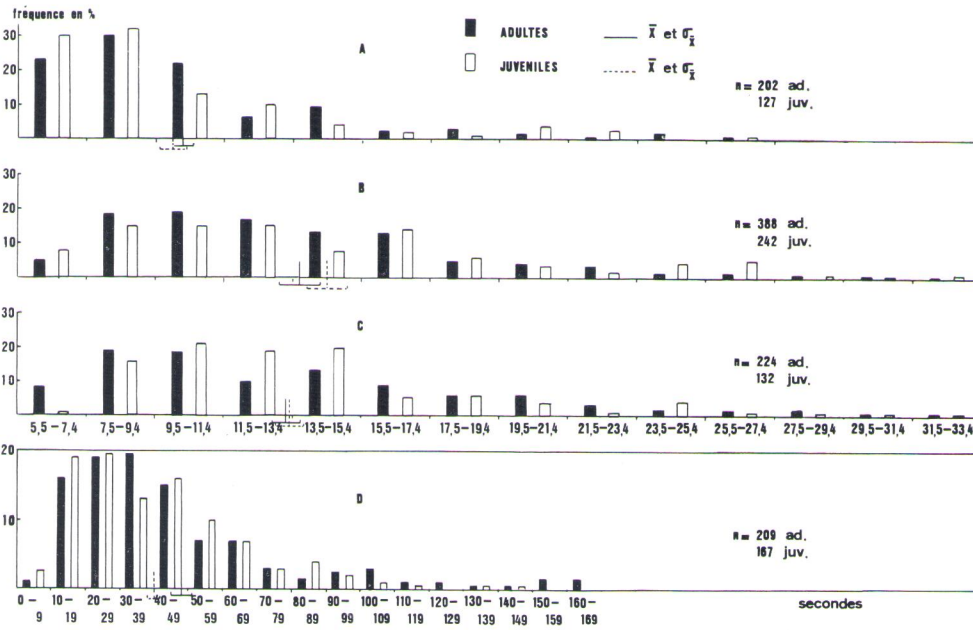


Fig. 10. *A. f. rossicus*. Temps nécessaire pour faire 10 pas pendant l'action de fourrager. Différences entre adultes et juvéniles. Mêmes dates et conditions atmosphériques que pour la Fig. 6.

Les histogrammes (Fig. 6 A-D et Fig. 7 A-D) montrent les moyennes et les déviations standard des deux paramètres, temps nécessaire pour parcourir 10 pas, nombre de pas par période de 5 minutes pour l'ensemble des deux classes d'âge de *rossicus*.

Les résultats provenant de ces différents terrains montrent, en général, des différences très significatives (Tableau 5); nous pouvons en conclure que *rossicus* est douée d'une grande souplesse d'adaptation aux conditions qui lui sont imposées.

Entre les deux classes d'âge de *rossicus* (Fig. 10 A-D et Fig. 11 A-C), les moyennes des deux paramètres ne montrent pas de différence significative, à part une exception : le temps nécessaire pour effectuer 10 pas sur les chaumes — Fig. 10 D.

Cette absence de différence significative entre les deux classes ne se présente pas chez *fabalis* (voir précédemment), ni chez *A. albifrons* (Owen, *op. cit.*), chez lesquels les juvéniles marchent distinctement plus vite. Notre constatation est due probablement à la texture des terrains fourragers de *rossicus*. Ils se caractérisent par une surface fort inégale, largement pourvue de mottes de terre et comme ils sont de

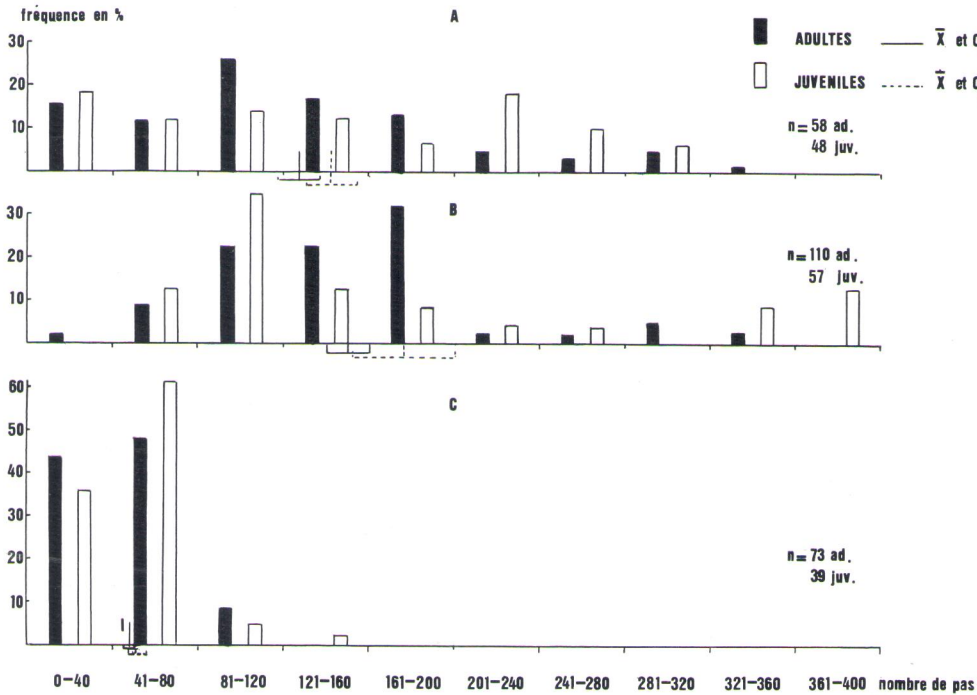


Fig. 11. *A.f. rossicus*. Nombre de pas par période de 5 minutes sur les premiers terrains (A, B) et les chaumes (C). Différence entre adultes et juvéniles. Mêmes dates et conditions atmosphériques que pour la Fig. 6.

nature argileuse, la pluie les rend très glissants. Les différences prévues entre adultes et juvéniles sont peut-être neutralisées par les difficultés du terrain où la marche, bien que rapide (voir plus loin), est trop hésitante.

Si nous revenons maintenant à l'étude des deux paramètres pour l'ensemble des deux classes d'âge de *rossicus*, nous constatons que :

— sur les premiers terrains fourragers, dans des conditions atmosphériques normales, la marche est plus rapide que sur les seconds (Fig. 6 A, C et D et Tableau 5 A, C et D, la différence est très significative) : temps pour faire 10 pas sur le premier terrain A : $\bar{x} = 10,4 \pm 0,2$ s; second terrain C : $\bar{x} = 13,6 \pm 0,3$ s et second terrain D : $\bar{x} = 44,2 \pm 1,7$ s; pour la comparaison A-C : $t = 8,570$; $n = 681$; $P < 0,001$ et pour la comparaison A-D : $t = 19,863$; $n = 701$; $P < 0,001$. A première vue, cette constatation est étonnante si l'on tient compte des caractères propres aux premiers terrains et décrits plus haut, qui, raisonnablement, devraient ralentir la marche.

Tableau 5. *A. f. rossicus*. Ensemble d'adultes et de juvéniles. Temps nécessaire pour faire 10 pas et nombre de pas par 5 minutes. Différences entre les terrains fourragers A, B, C et D de la Fig. 6. Valeurs t et degré de signification

Terrain	Nombre de pas par 5 minutes			
	A	B	C	D
A		1,878 (*)	4,896 (**)	9,998 (**)
B	11,262 (**)		3,303 (**)	10,334 (**)
C	8,570 (**)	1,153 (°)		10,748 (**)
D	19,863 (**)	18,895 (**)	17,827 (**)	
Temps pour effectuer 10 pas				

(**) $P < 0,01$.

(*) $P < 0,05$.

(°) n.s.

Mais cette marche rapide doit plutôt être considérée comme une compensation. Puisque durant environ 50 % du temps disponible, les *rossicus* actifs creusent ou mangent sur place (Fig. 5 A), le temps qui reste devra forcément être utilisé d'une manière efficace;

- le nombre de pas par période de 5 minutes connaît une variation plus grande sur les premiers terrains que sur les seconds (Fig. 7). La dissémination de la nourriture peut être responsable de ce phénomène. Les morceaux de betteraves et de pommes de terre comestibles sont en effet éparpillés sur les premiers terrains de façon fort inégale; le nombre de pas pour les atteindre sera donc fonction de leur emplacement.

Différences entre les déplacements chez *fabalis* et *rossicus*

L'étude comparative de l'éthologie de deux populations exige d'éliminer les écarts pouvant résulter de conditions externes et surtout de conditions atmosphériques inégales. C'est pourquoi le premier terrain fourrager de *rossicus* a aussi été pris en considération par gel léger (jusqu'à -5°C) et sol durci (Fig. 6 B, 7B, 10 B et 11 B). De ces figures, il ressort qu'une légère baisse de la température influence fortement les résultats du déplacement. Les moyennes des deux paramètres précités s'avèrent très significativement (temps nécessaire pour effectuer 10 pas) ou significativement (nombre de pas par 5 minutes) différentes (Tableau 5, valeur t entre les terrains A et B). Le pourcentage du temps consacré à fourrager sur place, lors d'un gel léger par rapport à un temps doux, est également différent pour les deux classes d'âge (pour les adultes : $P < 0,05$ et pour les juvéniles : $P < 0,001$; Fig. 5 C contre Fig. 5 A).

Les deux classes d'âge marchent donc plus et restent moins de temps sur place par un gel léger. Mais ces résultats ne peuvent influencer les comparaisons du Tableau 6 puisqu'ici, les conditions atmosphériques furent à peu près égales. Dans ce tableau, les moyennes des deux paramètres pour *fabalis*, obtenues sur son unique terrain fourrager, les pâturages, ont été comparées à celles, obtenues chez *rossicus* sur les différents terrains en Zélande. Les différences entre les six comparaisons s'avèrent toutes très significatives; chaque population se caractérise par son mode et son style de déplacement propres, malgré le fait que *rossicus* montre une grande souplesse d'adaptation à ses divers terrains fourragers. Les facteurs favorisant une telle adaptation seront discutés plus loin.

Résumons les différences entre *fabalis* et *rossicus* que nous avons exposées dans ce chapitre :

- durant toute la saison hivernale, *fabalis* se nourrit principalement en broutant; *rossicus* est en premier lieu un déterreur de nourriture.
- *rossicus* déploie, lors du creusement, une plus grande force que *fabalis*. Les périodes de creusement s'avèrent plus longues chez la première et pendant le creusage, elle montre des vibrations des mandibules.
- *fabalis* fait, sur son unique terrain fourrager, un moins grand nombre de pas par unité de temps que *rossicus* sur ses premiers terrains fourragers, les champs récoltés et sur quelques-uns de ses seconds terrains, comme le froment d'hiver.
- *rossicus* marche plus vite que *fabalis*, bien que ses terrains fourragers soient plus inégaux.

Tableau 6. *A. f. fabalis* et *A. f. rossicus*. Ensemble d'adultes et de juvéniles. Temps nécessaire pour faire 10 pas et nombre de pas par 5 minutes. Valeurs t entre *fabalis* (pâturages) et *rossicus* (trois terrains de la Fig. 8)

		<i>rossicus</i> - terrains		
		A	C	D
<i>fabalis</i>	Temps nécessaire pour faire 10 pas	23,990 (**)	17,003 (**)	11,836 (**)
	Nombre de pas par 5 minutes	3,623 (**)	7,417 (**)	11,101 (**)
	Conclusion	<i>rossicus</i> plus vite que <i>fabalis</i>		<i>fabalis</i> plus vite que <i>rossicus</i>

(**) P < 0,01.

— *fabalis* fait sur son unique terrain une bonne répartition de son temps entre l'acte de se nourrir et les autres activités; c'est également le cas pour *rossicus* sur ses premiers terrains, mais non sur ses seconds.

VOLS

La Fig. 12 montre, pour chaque population, la durée moyenne du vol par individu et par jour au cours de l'hiver. Les vols dus à un dérangement ainsi que les vols spontanés ayant été comptés, il n'est pas exclu que les résultats soient quelque peu influencés par la méthode d'observation. Toutefois, nous avons été obligés de suivre cette méthode de travail, puisque, dans de nombreux cas, l'observateur ignore le motif réel du vol. Le nombre relativement élevé de jours d'observation pourra apporter un correctif à cette marge d'erreur. De la Fig. 12, il ressort qu'au cours de la saison hivernale, *rossicus* consacre manifestement plus de temps au vol que *fabalis*. Le test t entre les moyennes des deux populations est très significatif à cet égard ($t = 5,057$; $n = 53$; $P < 0,001$).

Signalons, cependant, que les temps obtenus pour *rossicus* sont minimaux pour la plupart des journées d'observation puisque, chez cette population, les vols sont plus longs et plus dispersés en raison de l'étendue du terrain. Ce n'est pas toujours le cas pour *fabalis*; ici, on peut suivre, en général, les groupes en vol jusqu'à leur atterrissage sur des pâturages environnants. Donc, la grande différence entre la fréquence des vols chez les deux populations est encore accentuée par l'erreur d'observation causée par le terrain.

VEILLES

Pour étudier les veilles, il est absolument nécessaire de disposer de grandes concentrations (> 250 individus) puisque, selon bon nombre d'études, une relation étroite existe entre l'importance de la troupe et le degré de vigilance de ses membres (Dimond et Lazarus, 1974; Drent et Swierstra, 1977; Inglis et Isaacson, 1978). Dans ce chapitre, nous avons étudié la fréquence des veilles dans le courant de la journée, le pourcentage du temps disponible consacré à veiller, ainsi que la durée des veilles individuelles.

Fréquence des veilles pendant la journée

La Fig. 13 ne montre, pour aucune des deux populations, de relation entre la fréquence des veilles et l'heure de la journée en décembre. Les mêmes résultats, qui confirment ceux obtenus par Owen (1972) chez l'Oie rieuse, furent obtenus en janvier et en février. Mais nos résultats ont été influencés par la méthode de recensement puisque les veilleurs, en position assise, assez nombreux chez *fabalis* et très rares chez *rossicus*, n'ont pas été pris en considération vu la difficulté de l'observation. Le fait que *fabalis* veille plus souvent en position assise que *rossicus*

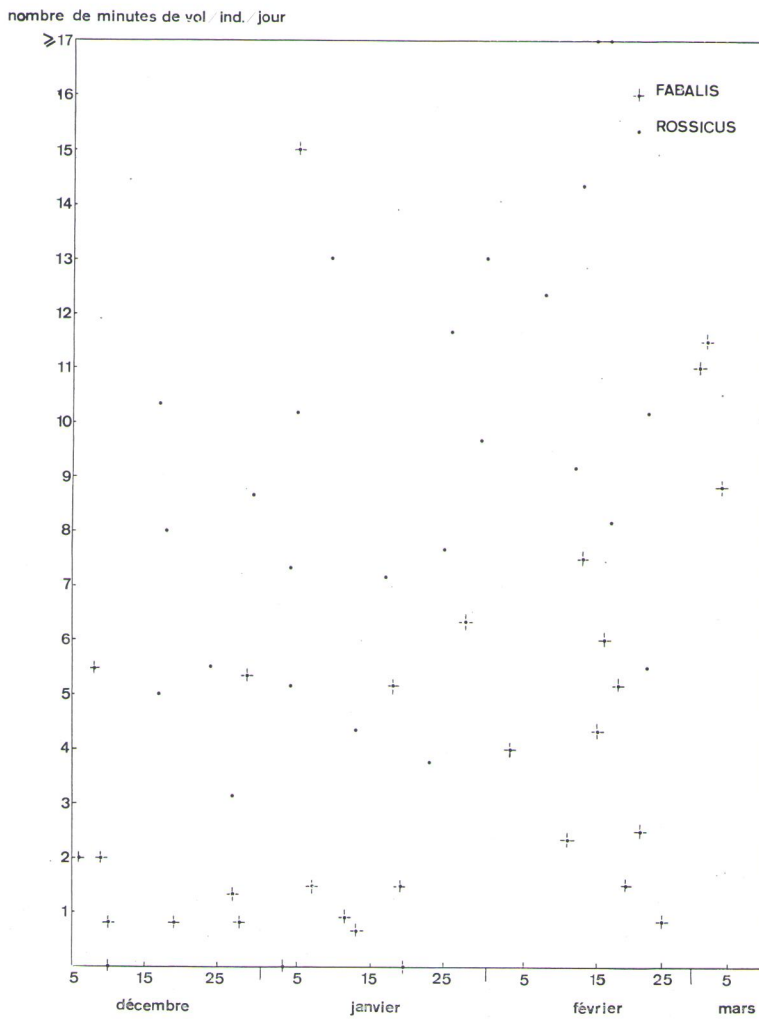


Fig. 12. Durée moyenne du vol par individu et par jour, au cours de l'hiver, pour les populations *fabalis* et *rossicus*.

est en rapport avec ce que nous allons voir plus loin; notons déjà que la première se repose plus fréquemment en position assise que la dernière. Comme il fut écrit dans un chapitre précédent, les veilles sont plus nombreuses, mais d'une durée plus courte à l'aube et au crépuscule. Ces phénomènes, propres aux deux populations, concordent avec une augmentation de l'activité générale des oies à ces moments.

32

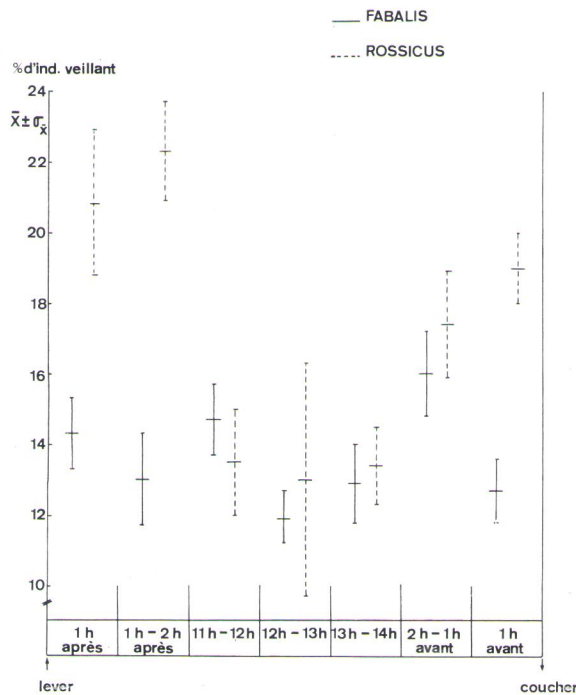


Fig. 13. Pourcentage moyen de veilleurs dans les groupes de *fabalis* et de *rossicus* pendant plusieurs périodes de la journée, 15-31 décembre; nombre d'observations par heure : pour *fabalis*, 27 à 44, pour *rossicus*, 18 à 29.

Pourcentage du temps consacré à veiller

Par l'observation de l'activité d'un individu durant 10 minutes, nous savons que chez *rossicus* les adultes consacrent une partie plus considérable du temps disponible à veiller que les juvéniles (Fig. 5 A-D). Cette comparaison, entre les deux classes d'âge de *rossicus*, atteint le seuil de signification dans chaque partie de la Fig. 5 : $t = 2,620$; $n = 99$; $P < 0,02$ pour A; $t = 2,386$; $n = 148$; $P < 0,05$ pour B; $t = 2,104$; $n = 53$; $P < 0,05$ pour C; $t = 3,847$; $n = 69$; $P < 0,001$ pour D.

Cette constatation semble donc bien rassurante puisqu'elle s'avère valable pour des terrains fourragers de nature différente (Fig. 5 A-B et C-D) sous des conditions atmosphériques inégales (Fig. 5 A-C et B-D). La même constatation se retrouve chez *fabalis* (Fig. 9) : $t = 2,893$; $n = 84$; $P < 0,01$.

Durée des veilles individuelles

La durée des veilles individuelles chez les deux populations a été présentée dans le Tableau 7. Le grand nombre d'observations nous a

33

Tableau 7. Durée moyenne de veille chez les adultes et les juvéniles des populations *fabalis* et *rossicus*. Fréquences exprimées en %

Hiver et classes d'âge	Population et nombre d'individus examinés	Durée											
		< 3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22-24	25-27	28-30	31-33	34-36
1977/78 Ad.	<i>fabalis</i> n = 210	45,2	26,2	10,5	3,8	2,8	1,9	1,0	2,4		1,0	0,5	1,0
	<i>rossicus</i> n = 310	46,1	22,0	9,6	6,7	3,2	1,6	1,0	0,6	1,3	1,0	0,6	0,3
1978/79 Ad.	<i>fabalis</i> n = 286	58,4	16,1	8,4	4,5	2,8	2,1	1,0	0,3	0,3	1,0	1,0	0,7
	<i>rossicus</i> n = 241	48,1	17,0	9,9	7,9	3,7	1,2	4,1	0,8	1,2	2,1	0,4	0,4
1977/78 Juv.	<i>fabalis</i> n = 160	55,0	21,6	8,3	3,3	3,3		3,3	3,3				
	<i>rossicus</i> n = 185	51,7	18,8	12,9	3,5	2,3	1,2	3,5	1,2		1,2	1,2	
1978/79 Juv.	<i>fabalis</i> n = 160	51,6	18,3	15,0	8,3	1,6	3,3	1,6					
	<i>rossicus</i> n = 172	51,4	16,5	5,5	5,5	8,3	2,8	4,1	1,4	1,4			1,4

obligé à répartir les durées en périodes de 2 secondes. L'analyse de ces histogrammes nous permet de faire quelques remarques :

- pendant les deux hivers consécutifs 1977-1978 et 1978-1979, la durée moyenne de veille ne diffère pas de manière significative ni pour les adultes des deux populations, ni pour les juvéniles, ce qui assure la bonne reproductibilité de l'épreuve.
- la durée moyenne des veilles fut plus courte chez *fabalis* que chez *rossicus* pour chacune des deux classes d'âge. Etant donné que le degré de signification ne fut atteint que pour une des quatre comparaisons (hiver 1978-1979, juv. *fabalis* et juv. *rossicus* : $t = 3,191$; $n = 130$; $P < 0,01$), nous ne pouvons attacher une grande importance à ce résultat.
- comme il fallait s'y attendre en examinant les Fig. 5 et 9, pour les deux populations, la durée moyenne des veilles est plus élevée chez les adultes que chez les juvéniles. Mais aucune des quatre comparaisons adultes-juvéniles n'atteint pourtant un seuil significatif.

en secondes									\bar{x}	σ	$\sigma_{\bar{x}}$	Population et nombre d'individus examinés	Hiver et classes d'âge
37-39	40-42	43-45	46-48	49-51	52-54	55-57	58-60	>60					
1,0				1,0	0,5	0,5	0,5	0,5	6,84	11,23	0,77	<i>fabalis</i> n = 210	} 1977/78 Ad.
1,0	0,6	1,3	0,6	0,3		0,3		1,6	8,39	11,90	0,67	<i>rossicus</i> n = 310	
0,3	0,7				1,4			0,7	6,75	10,15	0,60	<i>fabalis</i> n = 286	} 1978/79 Ad.
0,4	0,4				0,4			1,6	8,01	10,67	0,68	<i>rossicus</i> n = 241	
1,6									5,75	6,80	0,88	<i>fabalis</i> n = 160	} 1977/78 Juv.
	1,2					1,2			6,76	9,03	0,98	<i>rossicus</i> n = 185	
									5,20	4,38	0,56	<i>fabalis</i> n = 160	} 1978/79 Juv.
1,4									7,08	4,38	0,52	<i>rossicus</i> n = 172	

SOINS DE TOILETTE

Chez *A. fabalis*, le nombre d'individus faisant leur toilette n'est pas élevé dans le courant de la journée. Mais pendant et surtout après une période de pluie ainsi que pendant les 30 minutes suivant l'atterrissage, jusqu'à 40 % des individus peuvent présenter ce comportement. Il n'a pas été tenu compte de ces cas particuliers ni de ceux observés en périodes de gel ou de neige. La Fig. 14, montre le pourcentage moyen d'individus pratiquant les soins de toilette, chez les deux populations. Pour *rossicus*, les moyennes sont à peu près semblables pour les deux périodes hivernales : la fréquence s'avère maximale au milieu du jour; avant et après ce maximum, il y a une décroissance distincte. Pour *fabalis*, les moyennes sont réparties plus régulièrement au cours de la journée et un maximum au milieu du jour ne se présente pas.

Une autre distinction entre les deux populations réside dans le fait que *fabalis* consacre plus de temps à sa toilette que *rossicus* pendant l'ensemble des heures prises en considération. Cette différence est très significative au niveau de chaque période d'hiver : test U de Mann et

35

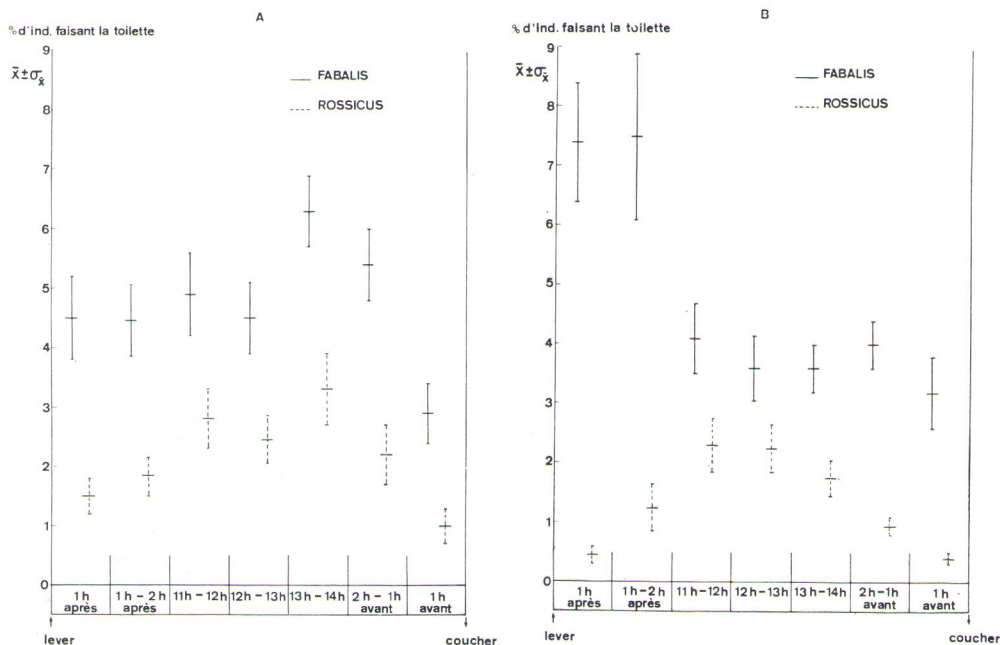


Fig. 14. Pourcentage moyen d'individus occupés à la toilette dans les groupes de *fabalis* et de *rossicus* pendant plusieurs périodes de la journée; A : 15-31 décembre; B : 15 janvier-fin février; nombre d'observations par heure : pour *fabalis*, 30 à 48, pour *rossicus*, 21 à 26.

Whitney, $N = N' = 7$; décembre : $U = 0$; $P < 0,01$ et mi-janvier — février : $U = 0$; $P < 0,01$.

CONFLITS

Un grand nombre de comparaisons du comportement des deux populations n'a pu mettre en évidence une différence significative concernant le nombre de conflits. Une fréquence maximale des conflits s'est présentée à l'aube, lorsque les oies viennent d'arriver sur les terrains fourragers, et au crépuscule.

Ces maximas vont de pair avec un broutage croissant et, surtout chez *rossicus*, avec un comportement très nerveux et inquiet.

REPOS

Avant de commencer cette étude, il a fallu examiner les conditions atmosphériques et les autres circonstances, qui peuvent fausser la fréquence du repos (voir également Markgren, 1963; Mathiasson, 1963 et Würdinger, 1978). Lors des périodes de gel et de neige, il est géné-

36

ralement reconnu que les oies sauvages tendent vers un état de passivité, durant lequel la consommation d'oxygène devient minimale.

Elles choisissent donc la position assise qui, en plus, protège les pattes contre le refroidissement (action de *Füssewarmen*, Weidmann, 1956; Alder, 1963; Dorst, 1971; Midtgård, 1978). Parfois, cet état de somnolence n'est que temporaire et il ne dure que quelques heures pendant la journée. Les mêmes fréquences de repos, anormalement élevées se présentent pendant les périodes de vent fort, supérieur ou égal à 4 Beaufort. Une fois le vent calmé, grand nombre d'oiseaux se réveillent, en général après un laps de temps relativement court, de 20 à 30 minutes. Une autre circonstance anormale réside dans l'envol massif d'un groupe, surtout lorsqu'il est déclenché par un facteur alarmant, comme l'apparition soudaine d'un Héron cendré (*Ardea cinerea*). Après l'atterrissage, jusqu'à 60 % des individus peuvent opter pour la position assise qui peut se prolonger plus d'une demi-heure.

Répartition du temps de repos dans le courant de la journée

Dans la Fig. 15, le nombre moyen d'individus se reposant pendant 7 intervalles de la journée a été calculé pour la période de décembre et pour celle de mi-janvier à fin février. Le nombre de jours d'observation fut de 12 pour la première et de 14 pour la seconde.

En décembre, une différence entre *fabalis* et *rossicus* est très perceptible. Pendant toutes les périodes de la journée, les dernières se reposent plus que les premières de façon significative : test t : $t = 2,075$; $n = 12$; $P \approx 0,05$. En revanche, en ce qui concerne la période mi-janvier – fin février, l'inverse se produit : *fabalis* se repose en moyenne plus que *rossicus* sans que la différence soit significative : $t = 1,657$; $n = 12$. Cette contradiction entre les résultats des deux périodes provient d'une cause bien déterminée qui sera discutée plus loin.

Positions pendant la pause

Durant quatre périodes de la saison hivernale, nous avons observé que *fabalis*, sur les pâturages et *rossicus*, sur les champs de betteraves ou de pommes de terre, se reposent dans des positions nettement différentes (Tableau 8). Toutes les différences décelées entre les deux populations furent très significatives. Pendant la pause, *fabalis* s'assied plus fréquemment que *rossicus* et dans la plupart des cas, elle tient la tête basse, non tournée. En outre, *fabalis* présente fréquemment une position presque inexistante chez *rossicus* : position assise, la tête légèrement relevée. Celle-ci ne traduit pourtant pas une veille, bien que parfois, la distinction entre la pause et la veille soit difficile sur le terrain.

Il est très important de savoir si les grandes différences constatées entre les attitudes de pause des deux populations ne trouvent pas leur origine dans la nature du sol. Les terrains fourragers de *rossicus*, à surface rugueuse, sont très gluants par temps pluvieux. Les pâturages du Peel en revanche, qui reposent sur un sol tourbeux, présentent une

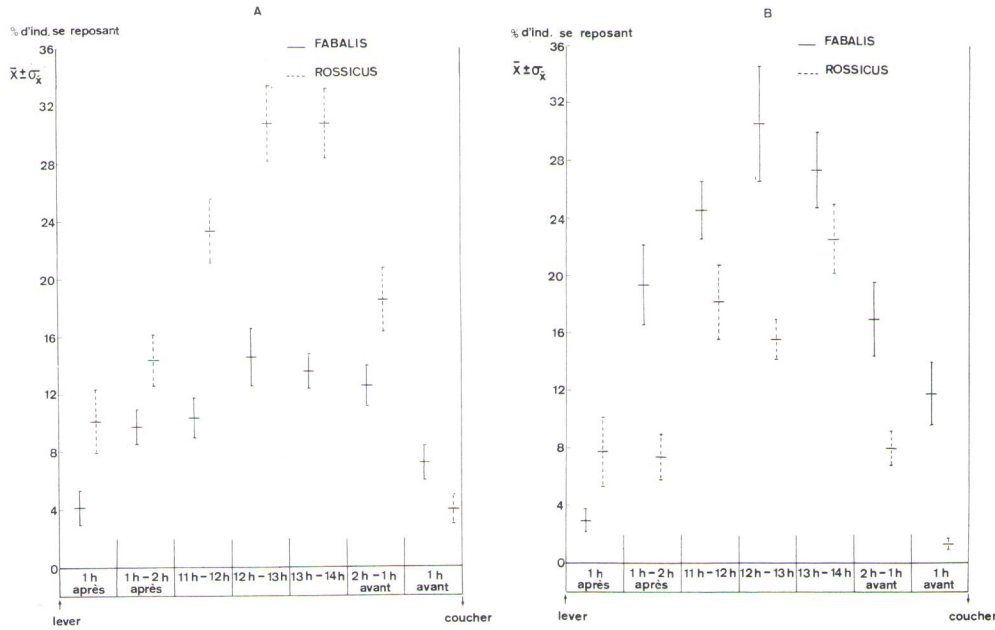


Fig. 15. Pourcentage moyen d'individus se reposant dans les groupes de *fabalis* et de *rossicus* pendant plusieurs périodes de la journée; A : 15-31 décembre; B : 15 janvier-fin février; nombre d'observations par heure : pour *fabalis*, 27 à 44, pour *rossicus*, 18 à 29.

surface plus lisse et à première vue, ils sont plus attrayants pour une position assise. Pour répondre à cette question, nous avons contrôlé un grand nombre de *rossicus* (2295 individus), qui se reposaient sur des champs de froment d'hiver, ayant un aspect semblable aux terrains à surface plus égale fréquentés par *fabalis*. Ainsi, pendant les mois de février 1978 et 1980, *rossicus* adoptait les positions suivantes : 10,5 % assises, tête basse; 18,1 % assises, tête à l'épaule; 28,5 % debout, tête basse et 42,8 % debout, tête à l'épaule. Ces fréquences ont été comparées à celles de *fabalis* mentionnées dans le Tableau 8. Le test χ^2 nous donna de nouveau un haut degré de signification pour la différence entre les résultats de *fabalis* et de *rossicus*, avec une probabilité pour les quatre périodes envisagées de $P < 0,001$ (deux fois), $P < 0,02$ et $P < 0,05$. Il en résulte que sur des terrains de texture plus ou moins analogue, les deux populations diffèrent encore par leurs positions de repos respectives.

AUTRES COMPORTEMENTS

Pendant ces années d'études, nous avons mis en évidence l'existence de quelques comportements propres à une population et qui ne se produisent jamais chez l'autre. Nous les décrivons brièvement, en essayant d'établir leur fonction réelle ou présumée.

38

Tableau 8. Positions observées pendant la pause chez les populations *fabalis* et *rossicus*

Période		Décembre 1977	Décembre 1979	Janvier 1978	Février 1980
<i>fabalis</i> Pâturages	Nombre de jours de contrôle	7	3	3	3
	Nombre de contrôles	146	71	64	66
	Nombre d'individus contrôlés = 100 %	2063	1101	1594	2868
	Positions :				
	Debout	tête basse 10,0 } tête épaule 5,7 } 15,7	9,9 } 5,1 } 15,0	6,5 } 2,5 } 9,0	5,2 } 4,4 } 9,6
	Assis	tête basse 51,1 } tête épaule 33,2 } 84,3	68,0 } 17,0 } 85,0	60,1 } 30,8 } 91,0	49,1 } 41,2 } 90,3
<i>rossicus</i> Champs de betteraves et de pommes de terre	Nombre de jours de contrôle	5	3	5	8
	Nombre de contrôles	96	48	94	18
	Nombre d'individus contrôlés = 100 %	4232	1545	2068	2359
	Positions :				
	Debout	tête basse 19,8 } tête épaule 39,7 } 59,5	16,5 } 62,4 } 78,9	21,2 } 30,5 } 51,7	12,8 } 66,2 } 79,0
	Assis	tête basse 9,2 } tête épaule 31,3 } 40,5	5,8 } 15,3 } 21,1	20,5 } 27,8 } 48,3	2,5 } 18,5 } 21,0
chi ² entre positions <i>fabalis</i> et <i>rossicus</i>	Debout envers assis	42,197 P < 0,001	82,125 P < 0,001	43,613 P < 0,001	48,913 P < 0,001
	Debout tête basse	26,470			
	Debout tête épaule	P < 0,001			
	Assis tête basse	27,470			
	Assis tête épaule	P < 0,001			

A. f. *fabalis*

Un comportement de *fabalis* ne se remarque jamais chez *rossicus* : le «balancement du cou». Lorsque le sol est humide, *fabalis* dégage volontiers le Céraiste aquatique (*Malachium aquaticum*). Une fois la plante prise entre les mandibules, elle lève légèrement le cou et le balance dans un plan horizontal sous un angle de 45° à 90°, les pattes restant immobiles pendant cette action. Ceci lui permet de laver la plante dans une flaque d'eau proche avant de la manger. Le long cou est particulièrement bien adapté à accomplir ce mouvement.

A. f. rossicus

Chez *rossicus* en Zélande, nous avons pu dénombrer trois comportements spécifiques :

- «*hochement de la tête*» : lorsqu'elle broute par temps pluvieux, *rossicus* hoche régulièrement la tête pour débarrasser le bec de la boue provenant du creusage. Ce hochement, comportement usuel d'inquiétude des oies alarmées ou qui se préparent à l'envol, a dans ce cas une fonction spécifique. Comme *fabalis* ne broute pas sur sol argileux et boueux, ce comportement lui est étranger.
- «*extension de la patte*» : c'est un comportement très commun, qui se présente également pendant l'alimentation. La fonction est identique à celle du comportement précédent : débarrasser le pied de la terre gluante pour que la marche devienne plus aisée. Maintes fois, l'extension de la patte a été observée par un temps de gel sur des sols très durs; dans de telles circonstances, les pieds étaient complètement propres.
- «*trépignement*» : c'est le troisième comportement inconnu chez *fabalis*. Lorsque *rossicus* creuse pour déterrer les betteraves ou les pommes de terre, elle piétine le sol une vingtaine de fois, d'un mouvement très nerveux. Ce comportement assez comparable au *Fusstrillern* de certains limicoles, n'est pas très commun. Nous supposons que sa fonction est de faciliter l'extraction des racines et tubercules.

DISCUSSION

LES TERRAINS FOURRAGERS ET LE REGIME ALIMENTAIRE

Pendant leur hivernage, les oies sauvages montrent régulièrement des changements dans le choix de leurs terrains fourragers. En général, il s'agit de changements fortuits et temporaires, induits par des conditions atmosphériques, des facteurs de dérangement ou des préférences particulières pour la nourriture (Ringleben, 1965; Owen, 1972, 1973 et 1976; Ebenman *et al.*, 1976; Fruziński, 1977). Le changement de choix, des champs à racines et tubercules vers les graminées et le froment d'hiver, que nous avons constaté chez *rossicus* en Zélande du sud, est par contre d'un caractère stable, qui se répète chaque hiver (Fig. 1). Le même phénomène a été constaté chez *A. fabalis ssp.* dans le nord de la province de Zélande (Ouweneel, 1974), en Hongrie, depuis le début du mois de mars (Sterbetz, 1971) et dans la région du Dollart, depuis la mi-février (Gerdes *et al.*, 1978). Ce changement évident et indéniable n'a jamais fait l'objet d'une attention particulière. A première vue, il paraît inexplicable puisque, par rapport aux graminées, les tubercules sont riches en sucres et en amidon. Les betteraves sucrières doivent être considérées comme surtout riches en hydrates de carbone; leur coefficient de digestibilité est de 75,5 %, valeur avantageuse pour les

oies (Nehring et Nerge, 1966). Les pommes de terre sont pauvres en protéines, mais elles ont une haute valeur nutritive puisque leur coefficient de digestibilité est de 88 % (Grashuis, 1950; Nehring et Nerge, *op. cit.*). Tous les auteurs sont unanimes pour dire que les graminées par contre présentent une valeur énergétique assez faible (Owen et Kerbes, 1971; Owen, 1972; Fruziński, *op. cit.*), ce qui est encore accentué par le fait que les oies n'ont pas la faculté de digérer la cellulose (Mattocks, 1971; Owen, 1972; Ebbinge *et al.*, 1975). C'est aussi la raison pour laquelle parmi les oies sauvages, les individus se nourrissant principalement de fourrage vert sont obligés de manger pendant la plus grande partie de la journée (mêmes auteurs, également Raveling, 1979b).

Pour mieux comprendre l'abandon des racines et tubercules très riches, étudions de près quelques caractères des jeunes graminées qui, selon les travaux d'Owen (1973, 1976), sont tellement préférées par les oies. Elles poussent pendant tout l'hiver, à condition que la température s'élève au-dessus de 0 °C et que les éléments nutritifs du sol soient présents, comme Paecock (1975) et Keatinge *et al.* (1979) l'ont démontré pour *Lolium perenne*. Elles sont très riches en protéines, sels minéraux et vitamines (Grashuis, *op. cit.*); pour les ruminants, elles sont même trop riches en protéines (Vanschoubroek, 1962). Owen (1973 et 1976) examina la teneur en protéines de quelques graminées (*Hordeum secalinum*, *Lolium perenne*, *Festuca rubra* et *Agrostis stolonifera*) sur les pâturages d'*A. albifrons* à Slimbridge. Il trouva des valeurs exprimées en % d'azote $\times 6,25$, de 17,5 % à 28,1 %. *Lolium perenne* contient d'ailleurs toute la gamme d'acides aminés essentiels ou semi-essentiels pour le poulet, de même que pour la Foulque (*Fulica atra*) (Bolton et Blair *in* Pauli, 1978; Hurter, 1979). En plus, ces jeunes pousses de graminées, que *rossicus* fréquente en Zélande, n'ont pas encore été pâturées, n'ayant pas reçu la visite d'*A. albifrons* qui, elle, se contente des mêmes pâturages zélandais durant presque toute la saison hivernale.

Dans l'abandon des pommes de terre et des betteraves, trois motifs peuvent entrer en jeu :

- Par une action microbiologique, provoquée surtout par les moisissures, les tubercules se désintègrent et perdent leur amidon. Ce processus s'accélère lors des périodes de gel et surtout de dégel (Grashuis, *op. cit.*). Comme les oies ont la vue, le goût et l'odorat très développés (Engelmann, 1960; Nehring et Nerge, *op. cit.*; Owen, 1976; Würdinger, 1979), et qu'il est probable que les tubercules non récoltés perdent leur sapidité au cours de l'hiver, cette nourriture perd son attrait.
- Les oies arriveraient, dans leurs quartiers d'hivernage, avec une balance énergétique défectueuse qui devrait être rétablie de façon efficace. Une fois la balance partiellement rétablie, *rossicus* se dirige vers d'autres terrains fourragers, d'exploitation plus facile et moins coûteuse en énergie, puisque sur les seconds terrains de pâturage,

les dépenses d'énergie pour déterrer la nourriture ne sont plus nécessaires.

Pourtant, une telle supposition est difficile à soutenir. Ankney (1979) démontre, en effet, que la mue postnuptiale ne provoque aucun stress quant à la nutrition chez l'Oie des neiges (*A. caerulescens*) et selon son avis, ce serait une règle applicable aux autres espèces de sauvagine. La généralisation de cette hypothèse a été confirmée depuis par Raveling (1979c) chez la Bernache bruyante (*Branta canadensis minima*). En reportant ces données dans notre étude et en prenant en considération le fait que *rossicus*, avant d'arriver en Zélande, visite, pendant plusieurs semaines, des régions bien pourvues en nourriture en R.D.A. (Rutschke, 1973 et 1977; Litzbarski, 1979), la supposition d'une arrivée dans des conditions déficientes peut être rejetée.

- Le choix d'une nourriture nouvelle ne serait-il pas une nécessité vitale? Puisque les betteraves et les pommes de terre sont pauvres en protéines, elles ne peuvent servir chez *rossicus* à la mise en réserve de ces substances. D'autre part, on a constaté généralement que les oies, arrivées sur les lieux de reproduction, se nourrissent peu (MacInnes *et al.*, 1974; Raveling, 1979b). Leurs œufs contiennent pourtant 14 % de protéines (Romanoff et Romanoff, 1949). Chez *rossicus*, en particulier, la ponte atteint 4-5 œufs, chaque œuf pesant en moyenne 112 g (Makatsch, 1974); la ponte représente donc $\pm 15\%$ du poids corporel. De ce fait, une réserve importante en protéines s'impose; les protéines musculaires constituent, d'ailleurs, une réserve directe d'acides aminés pendant les périodes de jeûne ou d'alimentation défectueuse (Benedict et Lee, 1937; Hanson, 1962).

Plusieurs éléments concernant le stockage des protéines ont été trouvés chez *A. caerulescens* et chez *B. canadensis minima*. Chez l'Oie des neiges, Ankney (1977a) a constaté que les réserves en protéines diminuent dès l'arrivée aux endroits de reproduction et pendant les périodes de ponte et d'incubation; leurs pertes sont de 1 g par jour pour les mâles adultes et de 2 g par jour pour les femelles adultes. Mais, pendant la période d'hivernage, les Oies des neiges se sont prémunies contre cette baisse par un stockage de protéines (Ankney, 1977b; Wypkema et Ankney, 1979). Chez *B. canadensis minima*, Raveling (1979b et c) trouve un accroissement du poids corporel de 26 % chez les mâles et de 45 % chez les femelles pendant les 2 à 3 semaines précédant l'arrivée sur les terrains de reproduction. Ce gain coïncide avec la nouvelle croissance des herbes et des laïches (*Carex sp.*). Par analogie avec les études précitées, nous pouvons donc concevoir que, même si une détérioration des tubercules par voie microbiologique n'avait pas lieu, un changement de nourriture serait d'une nécessité vitale pour *rossicus*. Etant donné que *fabalis* absorbe des graminées durant tout l'hiver, un changement de nourriture ne s'impose pas pour elle.

Selon Lack (1971), on peut parler d'un isolement écologique complet entre deux populations lorsqu'elles ne présentent pas de chevauchement concernant leur aire, leur biotope et leur nourriture.

Au sud des Pays-Bas, les populations *fabalis* et *rossicus* visitent des aires séparées, leur biotope est très différent et, en général, il y a une nette distinction entre leurs nourritures. Les conditions d'un isolement écologique complet entre *fabalis* et *rossicus* sont donc remplies sur les lieux d'hivernage. Remarquons que les différences décelées entre *fabalis* et *rossicus* dépassent largement celles, relevées entre *A. a. albifrons* et *A. a. flavirostris* par Cadman (1953) ou celles notées entre *A. anser* et *A. brachyrhynchus* par Newton *et al.* (1973, 1974) en Ecosse. Un emplacement distinct du dortoir entraînant une séparation spatiale entre les deux espèces fut, dans ce dernier cas, la différence principale.

ETUDE COMPARATIVE DE LA PHOTOSENSIBILITE

La sensibilité des oiseaux au changement cyclique lumière-obscurité est universellement reconnue. Ce changement cyclique est un régulateur de premier ordre, synchroniseur ou *Zeitgeber* dominant (Halberg, 1954; Aschoff, 1960) du rythme circadien (Pittendrigh et Minis, 1964; Lofts, Follett et Murton, 1970; Daan et Aschoff, 1975; Pittendrigh et Daan, 1976). Ce rythme est aussi le régulateur de la sécrétion de plusieurs hormones topiques (études chez le Colvert, *Anas platyrhynchos*, Assenmacher, 1974). Les réactions divergentes d'oiseaux envers ce *Zeitgeber* a été utilisée plusieurs fois comme critère de distinction entre populations ou espèces (Bullough, 1942; Dancker, 1964; Lofts et Murton, 1968; de Visscher, 1978; Murton et Kear, 1978).

Nous avons pu déceler quelques différences nettes entre les populations *fabalis* et *rossicus*. *A. f. fabalis* visite parfois ses terrains fourragers la nuit et y arrive plus tôt à l'aube que *rossicus* (Fig. 2); elle ne présente pas de signes de grande nervosité au crépuscule. Elle regagne tardivement son dortoir le soir; elle quitte ses terrains fourragers dans l'obscurité complète, même jusqu'à 2 h 30 après le coucher du soleil. Dans les quartiers d'hivernage typiques, *rossicus* ne fait pas, à notre connaissance, d'excursions nocturnes; elle arrive à l'aube sur ses terrains fourragers généralement plus tard que *fabalis* et fait preuve d'une grande nervosité lorsque l'intensité lumineuse diminue. Elle quitte plus tôt ses terrains fourragers, rarement avant le coucher du soleil, mais en général, endéans les 45 minutes qui suivent. Le départ très tardif de *fabalis* nous a empêché de collecter des données numériques sur ce phénomène, mais des observations concordantes furent répétées maintes fois.

Prenons en considération les lois établies par Aschoff et Wever (1962) pour le début et la fin des activités journalières chez les populations aviennes. En comparant nos observations, limitées évidemment à la période hivernale, à quelques-unes de ces lois, nous aboutissons aux conclusions suivantes :

43 45

Loi 1. a : Le commencement de l'activité, le matin, chez les oiseaux diurnes, est en général (moyenne au cours de toute une année) lié à des intensités lumineuses plus faibles que celles enregistrées à la fin de leur activité le soir. Cette loi est valable pour *rossicus*.

Loi 1. b : Contrairement à la loi 1. a, il est possible que, durant l'hiver, l'intensité lumineuse qui déclenche l'envol soit plus grande le matin que le soir. C'est cette branche de l'alternative qui s'applique à *fabalis*.

Loi 2. a : Plus tôt une espèce se lève le matin, plus elle sera tardive le soir pour se reposer. Cette loi est vérifiée par le comportement des deux populations.

Loi 6 : Bien que le nombre d'individus présents au dortoir soit plus élevé en hiver que pendant les autres saisons, le temps pour le quitter et pour y revenir est plus court durant l'hiver. Cette loi n'est pas vérifiée par le comportement des deux populations, puisque, durant la période mi-janvier — début mars, le temps nécessaire pour que toute la population ait atteint les terrains fourragers est plus court que durant le mois de décembre (Fig. 2 C-D, A-B).

Les autres lois de Aschoff et de Wever (*op. cit.*) n'ont pu être comparées avec nos résultats, faute d'observations détaillées. En conclusion, la photosensibilité des deux populations vérifie la loi 2. a et est en contradiction avec la loi 6, tandis que chaque population suit une branche opposée de l'alternative 1.

ETUDE COMPARATIVE DE LA PERIODICITE DE L'ACTIVITE DIURNE

Deux facteurs influencent particulièrement le déroulement de l'activité diurne des représentants du genre *Anser* (Markgren, 1963; Mathiason, 1963; Owen, 1972; Schröder, 1975; Ebenman *et al.*, 1976; Fruziński, 1977) :

- Le temps disponible. L'activité présente un maximum à l'aube et au crépuscule et entre ces deux points culminants se trouvent plusieurs sommets intermédiaires. Les minima seront d'autant plus accentués que les journées s'allongent, puisque le temps qui peut donner lieu à une inactivité s'accroît.
- La valeur énergétique de la nourriture. Lorsque les oies broutent des graminées, les minima seront moins accentués que lors de la consommation de racines et tubercules, étant donné que ces derniers fournissent une plus haute valeur nutritive par unité de temps.

Par les périodogrammes établis pendant 12 jours pour *fabalis* et pendant 14 pour *rossicus*, nous avons cependant constaté que les régulateurs cités sont en réalité de nature plus complexe.

L'activité diurne se caractérise chez *A. fabalis* par un certain nombre de cycles à caractère polyphasé (Szymanski, 1916), le nombre de pics et de dépressions ou le laps de temps qui s'écoule entre leur succession montre moins de régularité qu'on ne le croyait, ce que nous essayerons d'illustrer par quelques exemples.

- Puisque, pendant la première période hivernale, *fabalis* se nourrit de graminées et *rossicus* de racines et tubercules, la première devrait raisonnablement montrer une plus grande activité que la seconde. Cette prévision n'est pourtant pas confirmée par la Fig. 16 : bien que la nourriture soit plus énergétique chez *rossicus*, elle montre à peu près le même pourcentage d'activité que *fabalis*. Il est probable que de tels résultats contradictoires sont dus au fait que *fabalis*, visiteur nocturne potentiel de ses terrains fourragers, compense un manque d'activité diurne par des excursions nocturnes.
- Markgren (*op. cit.*) observa, lors de trois jours d'étude de l'activité diurne d'*A. fabalis ssp.* en Suède, que le maximum de l'activité ne se situait pas à l'aube, comme constaté par d'autres auteurs et par nous, mais bien à la deuxième heure après l'arrivée des oies sur les terrains fourragers (voir aussi Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968). Nous avons obtenu plusieurs fois les mêmes résultats que Markgren (exemple, Fig. 17).

Nous croyons cependant que dans ces cas, le maximum de l'activité est inhibé à l'aube par une température trop basse ou par un sol givré; il s'exprimera donc avec un retard de quelques heures, après une hausse de la température et une disparition complète du givre. On pourrait appeler cette réaction anormale une réaction de réchauffement d'un groupe. Parallèlement à une augmentation régulière de l'activité du groupe, il y a une augmentation progressive du nombre de veilleurs et d'individus faisant leur toilette debout; en revanche, le nombre d'individus veillant et s'occupant de leur toilette en position assise s'affaiblit progressivement. Le passage de la position assise à la position debout souligne une réaction de réchauffement, puisqu'elle indique une exposition de plus en plus fréquente des pattes à la température ambiante. Il n'est pas exclu que Markgren (*loc. cit.*), qui ne fait pas mention de l'évolution de la température lors de ses observations, ait été le témoin d'une telle réaction. Ainsi, le décalage constaté concernant le moment initial de l'activité maximale au sud de la Suède et au sud des Pays-Bas, ne serait qu'apparent puisqu'il est conditionné par un facteur local.

- Nos observations indiquent que pour l'ensemble des deux populations, l'amplitude des cycles présente une différence significative entre le mois de décembre et celui de février. Il n'est nullement exclu que la plus grande amplitude en février trouve son origine dans l'existence d'une agitation migratoire (*Zugunruhe*) puisqu'en février, le début de la migration pré-nuptiale s'amorce. Cette agitation peut déformer visiblement les rythmes de l'activité diurne chez les oiseaux (Palmgren, 1949; Gwinner, 1968). A titre comparatif, il est intéressant de mentionner que Meischner (1979b) trouva chez le Tarin des

544

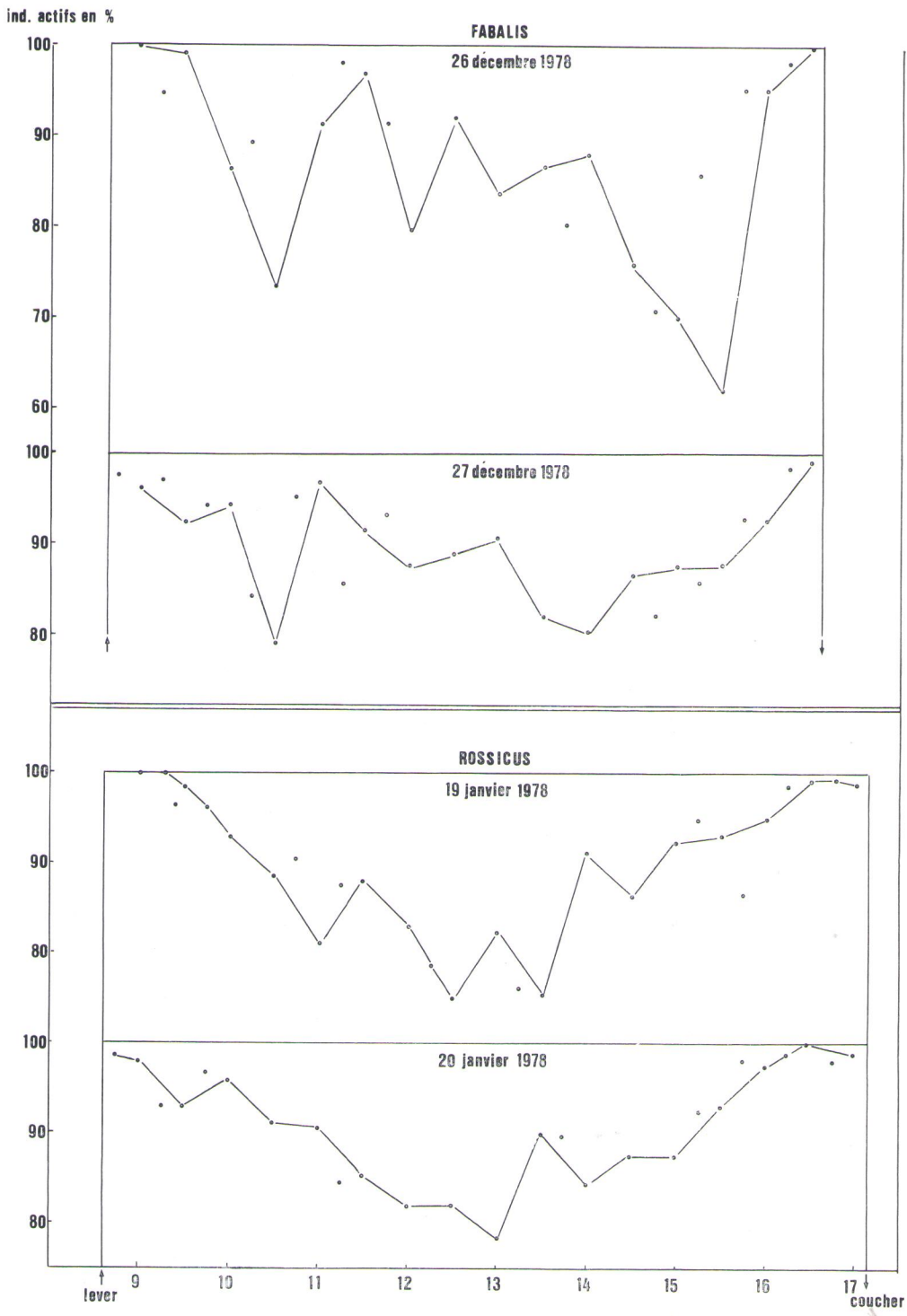


Fig. 16. Périodogrammes de *fabalis* (pâturages) et de *rossicus* (champs de betteraves).

aulnes (*Carduelis spinus*) dans des conditions d'agitation migratoire en volière, des sommets d'activité anormalement élevés au courant de toute la journée.

Il est certain que l'interprétation des périodogrammes doit être faite avec précaution. Nous avons déjà discuté la grande importance du choix de l'intervalle des contrôles : des intervalles de 30 minutes introduisent un biais dans le nombre de pics ainsi que dans leur projection. Entre *fabalis* et *rossicus*, nous n'avons pu trouver qu'une seule divergence concernant l'activité diurne, à savoir une période moyenne plus longue chez cette dernière. On peut sans doute s'attendre à découvrir d'autres points distinctifs mais il sera nécessaire d'y consacrer un très grand nombre d'études comparatives. D'après ce que nous avons formulé dans ce chapitre et dans le chapitre précédent, nous pouvons croire à l'existence d'une périodicité endogène propre à chacune des deux populations. De ce fait, on peut présumer, en se basant sur de nombreux travaux, cités par Meischner (1979a), l'existence d'un ou de plusieurs paramètres physiologiques dissemblables entre les deux populations.

ABREUUREMENT EN EAU

A. f. fabalis boit régulièrement pendant la journée, *rossicus* occasionnellement. Cette divergence n'est pas seulement due à la présence ou à l'absence d'eau. Même lorsque l'eau est présente, bon nombre de *rossicus* y sont indifférents; *fabalis* boit en tout temps de l'eau douce; *rossicus* peut boire de l'eau douce sur les terrains fourragers mais, elle boit nécessairement la nuit, de l'eau saumâtre, laquelle n'est jamais consommée par *fabalis*. De ces résultats il ressort que le métabolisme hydrique de *fabalis* se différencie de celui de *rossicus*. Des répercussions physiologiques inégales peuvent être induites en premier lieu par des différences concernant la quantité d'eau ingérée et en second lieu par sa composition, douce ou saumâtre.

- Chez les oiseaux, à peu près 70 % de l'eau corporelle provient de l'eau de boisson (Leeson *et al.*, 1976). Chez le poulet, l'eau constitue une fonction métabolique importante (Howard, 1975) et une privation d'eau entraîne des changements histologiques dans le noyau supra-optique du système hypothalamus-hypophyse (Sonoda *et al.*, 1973). Une abstention d'eau durant de courtes périodes de la journée provoque un retard de la croissance chez les poussins (Ross, 1960).
- Les changements qui peuvent intervenir dans l'organisme des oiseaux suite à une adaptation à l'eau salée ou saumâtre ont été décrits dans plusieurs études (Holmes *et al.*, 1961 et Crocker et Holmes, 1971 chez *A. platyrhynchos*; Cowan *et al.*, 1971 chez *Gallus domesticus*; Hughes, 1976 chez le Cygne noir, *Cygnus atratus*). Leurs résultats peuvent être résumés comme suit : chez les poulets et les jeunes canards, la consommation d'eau saumâtre donne lieu à une consommation accrue d'eau et de sodium. Les Cygnes noirs adultes qui se sont adaptés à la consommation d'eau salée ou saumâtre

47

montrent une forte excrétion cloacale, riche en sodium et pauvre en potassium; en outre, les glandes nasales hypertrophiées sécrètent spontanément un liquide à pouvoir osmotique élevé. Etant donné que la sécrétion des glandes nasales chez les canards est contrôlée par l'action des hormones surrénales (Phillips *et al.*, 1961), il est probable que chez l'Oie des moissons, les oiseaux buveurs d'eau douce et d'eau saumâtre se différencient par un grand nombre de processus biochimiques.

RECHERCHE DE LA NOURRITURE

Les deux populations adoptent une stratégie spécifique lors de leur alimentation et cette spécificité se révèle dans les différentes parties de cette action, broutement, creusement et déplacement. Le broutement est dominant chez *fabalis*, le creusement chez *rossicus* qui creuse avec force (Tableau 4) et se déplace plus vite sur un terrain beaucoup plus inégal (Fig. 6 et 7, Tableau 6). Nous avons cherché à savoir si un rapport existe entre le mode de locomotion pendant l'alimentation et les particularités morphologiques ou structurales du cou, du bec et des pattes.

- Depuis Naumann (1902), le cou plus court et plus trapu de *rossicus* a été mentionné dans diverses études comme un bon caractère distinctif de cette population. Un tel cou facilite le creusage.
- La morphologie du bec est un autre caractère distinctif entre les deux populations. Pour le broutement, *fabalis* est équipé d'un bec long et relativement aplati, tandis que celui de *rossicus*, normalement plus court, présente une courbure en forme de coupelle à la mandibule inférieure; ces particularités du bec facilitent le creusement. En plus, Gerdes *et al.* (1978), ont attiré l'attention sur un caractère résultant de la conformation du bec, la valeur de l'angle, formé par la tangente à l'extrémité de l'onglet et une ligne prolongeant le culmen. Selon ces auteurs, ce caractère pourrait donner des renseignements sur le choix de la nourriture des oies sauvages. A la suite de cette étude, nous avons mesuré cet angle sur des adultes des deux populations, prélevés dans leurs quartiers d'hivernage (pièces de chasse). Bien que notre échantillon fut assez restreint, il en ressort que l'hypothèse de Gerdes *et al.* (*op. cit.*) fournit une méthode de travail très utile. En effet, les deux populations se distinguent par cet angle qui diffère de façon significative. Pour *fabalis* ($n = 6$), la moyenne de l'angle est de $61^{\circ}13' \pm 9^{\circ}17'$ et pour *rossicus* ($n = 12$), elle est de $35^{\circ}11' \pm 5^{\circ}43'$ ($t = 2,388$; $n = 16$; $P \pm 0,05$).
- Roselaar (1977) a calculé sur un échantillon d'une trentaine d'individus des deux populations le rapport de la longueur du doigt médian armé à la longueur du tarse. Il constate que les deux populations se distinguent par ce rapport : la population de la taïga (*fabalis*) se caractérise par les tarsi relativement courts et les doigts longs, la population de la toundra (*rossicus*) par des tarsi relativement longs et des doigts courts. Selon cet auteur, on pourrait par

48

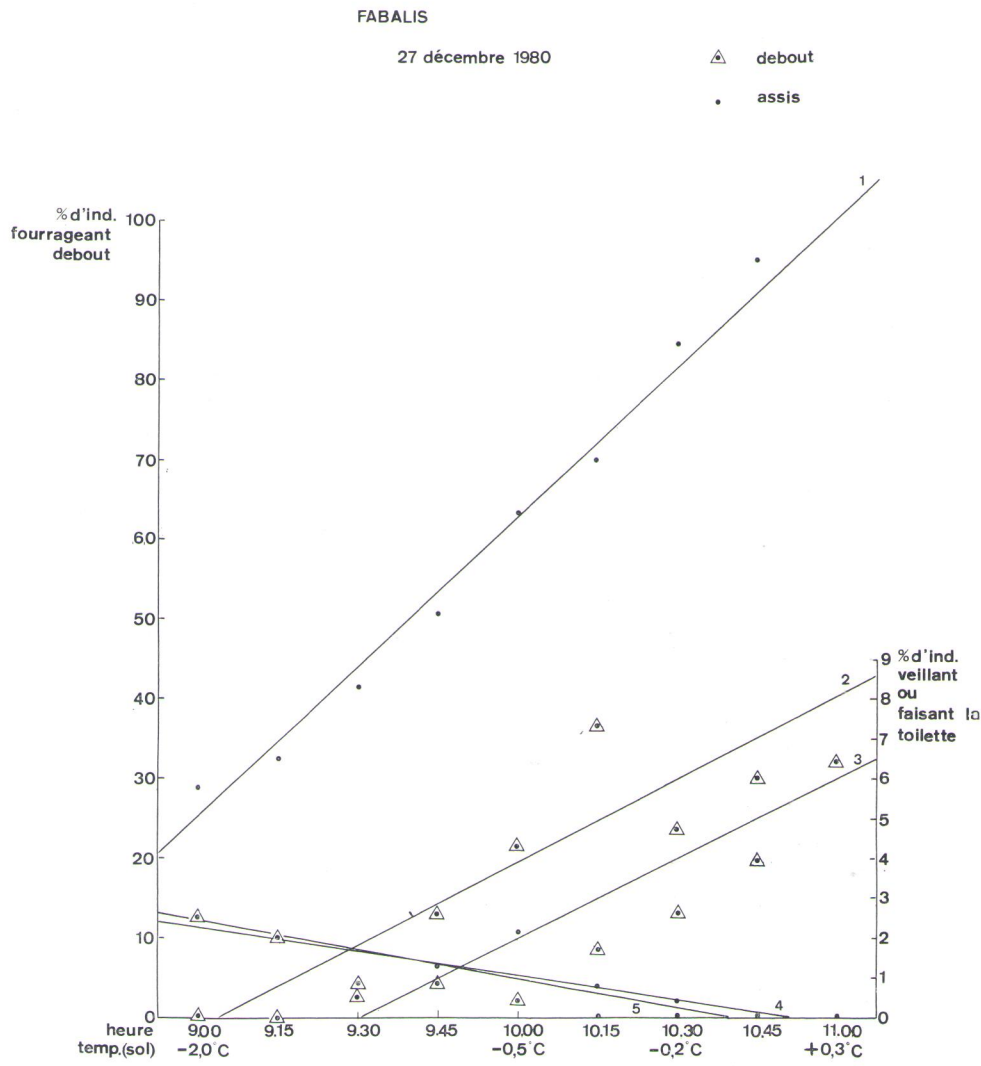


Fig. 17. *A.f. fabalis*. Réaction de réchauffement d'un groupe. Droites de régression du pourcentage d'individus fourrageant, debout (1); du pourcentage d'individus veillant, debout (2); du pourcentage d'individus faisant la toilette, debout (3); du pourcentage d'individus faisant la toilette, assis (4); du pourcentage d'individus veillant, assis (5); en fonction de l'heure.

conséquent supposer que *fabalis* est meilleure nageuse, tandis que *rossicus* est plus apte à la marche sur sols durs. Notons que les constatations de Roselaar (*op. cit.*) sont similaires à celles faites à propos de certains limicoles : la Barge rousse, *Limosa lapponica*, et le Courlis corlieu, *Numenius phaeopus*, nicheurs de la toundra, ont des doigts plus courts, permettant de se déplacer plus facilement dans une végétation dense, que la Barge à queue noire, *L. limosa*, et le Courlis cendré, *N. arquata*, qui nichent dans des régions plus tempérées (Wortmann, 1972).

L'analyse de ces quelques éléments structuraux semble bien démontrer qu'il y a une relation entre quelques particularités du squelette, l'activité locomotrice durant l'alimentation et le biotope chez les deux populations. Chaque population occupe sa propre niche écologique, terme utilisé dans le sens de la définition d'Odum (1959) puisque cet auteur a voulu introduire, dans l'habitat spécifique, une précision de fonction.

VOLS

Parce que chez les oiseaux le vol est l'activité qui demande la plus grande dépense au niveau du métabolisme (Lasiewski, 1963; Lefebvre, 1964; Tucker 1968 et 1969), il est souhaitable d'examiner la fréquence des vols lors d'une étude comparative de deux populations aviennes. Une fréquence élevée du vol entraînera nécessairement une augmentation du métabolisme.

L'abondance des vols chez *rossicus* par rapport à ceux effectués par *fabalis* (Fig. 12) peut être mise en rapport avec les mouvements généralement plus rapides de la première, comme son comportement préoccupé et sa marche plus nerveuse. Newton et Campbell (1973) ont décrit les mêmes phénomènes lors d'une étude comparative de l'écologie de l'Oie cendrée et de l'Oie à bec court dans le centre de l'Ecosse de l'est. La seconde espèce montrait une inquiétude plus prononcée que la première. Ces auteurs ont attribué ces différences à la nourriture plus riche de *A. brachyrhynchus*. Owen (1972) est d'avis que les oies qui broutent réagissent de manière moins intense aux facteurs de perturbation, ce qui est confirmé par nos propres résultats.

VEILLES

La vigilance représente, en dehors de sa valeur de survie (Tinbergen, 1959), une valeur écologique, puisque sa fréquence peut influencer sur le temps réservé à la recherche de nourriture. Cette étude n'a guère fait apparaître de distinction entre les deux populations en ce qui concerne la fréquence des veilles dans le courant de la journée, le pourcentage du temps disponible consacré à cette activité et la durée des veilles individuelles (Fig. 13 — Tableau 7). Cette constatation n'est pas surprenante puisque plusieurs facteurs externes et internes à la troupe peuvent agir sur les veilles. Les influences internes sont difficilement contrôlables. Un conflit entre deux ou plusieurs individus, par exemple,

entraîne la vigilance des individus proches; très souvent, elle sera d'une durée imprévisible. Le nombre de veilleurs est, en effet, fortement influencé par un comportement contagieux: les oies lèvent le cou l'une après l'autre et, lorsqu'un certain nombre d'oies est en éveil, il est impossible de déterminer si la réponse au stimulus initial est équivalente à l'intensité de ce stimulus.

Une étude comparative de la vigilance de deux populations devrait se dérouler dans des conditions idéales, probablement inexistantes sur le terrain.

SOINS DE TOILETTE

Selon McKinney (1965), la pluie et probablement la neige augmentent la fréquence de certains soins de toilette. Dans notre étude, il apparaît que la distinction, très prononcée, entre les deux populations concernant la fréquence des soins de toilette (Fig. 14) est due à une présence ou une absence d'eau sur les terrains fourragers. Les pâturages de *fabalis* sont pourvus de flaques d'eau et ces oies en font bon usage. De petits groupes ayant terminé le broutement se dirigent régulièrement vers ces points d'eau pendant la journée, et le pourcentage d'individus soignant leur toilette se répartira, par conséquent, de façon assez égale entre les différentes heures de la journée. Les champs récoltés où *rossicus* se nourrit sont souvent dépourvus d'eau. L'effet est double: *rossicus* sera moins tentée de faire sa toilette que *fabalis* et la fréquence des soins de toilette suivra chez elle la courbe que trace la fréquence du repos, c'est-à-dire avec un maximum au milieu du jour.

CONFLITS

La fréquence maximale des conflits chez les deux populations, à l'aube et au crépuscule, indique qu'il s'agit d'un phénomène cyclique, dirigé par le *Zeitgeber* principal. Mais cette synchronisation est indirecte. Une augmentation de cette fréquence est, en effet, directement liée au développement d'une recherche intense de nourriture engendrant une diminution de la distance entre les individus. D'autres facteurs peuvent encore jouer un rôle non négligeable dans le processus développant la fréquence des conflits et en rendent l'étude très compliquée. De ces facteurs, nous pouvons mentionner: la nature des terrains fourragers (Silliman *et al.*, 1977), la séquence des différentes phases de la parade nuptiale (Radesäter, 1974), l'existence de picotages infructueux (Wennrich, 1975 a et b) et le rapport des classes d'âge (Groves, 1978).

REPOS

En décembre, *rossicus* se repose plus souvent que *fabalis* mais, entre mi-janvier et février, l'inverse se produit (Fig. 15). Il est très probable que ces différences se rattachent à la valeur nutritive élevée de la nour-

riture qui, à son tour, conditionne la relation entre le temps nécessaire à l'alimentation et le temps libre qui sera réservé au repos.

Pendant la première période de son hivernage, *rossicus* se nourrit, en grande partie, d'aliments riches en énergie comme les sucres et l'amidon (Fig. 1), que *fabalis* ne trouve pas sur ses pâturages. Puisque la valeur énergétique apportée par la nourriture par unité de temps est plus élevée chez *rossicus*, celle-ci profitera de plus de temps libre que *fabalis* (Fig. 15a). Il faut noter qu'une telle différence concernant la répartition du temps peut se présenter entre deux populations différentes, comme c'est le cas dans notre étude, mais aussi au sein de deux groupes d'une même population; ainsi, Fruziński (1977) observa, chez *A. brachyrhynchus* au Danemark, que les groupes se nourrissant dans les champs cultivés se reposaient plus souvent que ceux broutant sur les pâturages. Cet auteur attribua également la différence entre les fréquences du repos chez les deux groupes à la qualité énergétique de la nourriture. Comme on l'a vu antérieurement (Fig. 1), *rossicus* se nourrit, pendant la dernière période de son hivernage, d'autres aliments qui ressemblent plus à ceux consommés par *fabalis*. Ce changement de nourriture influence la fréquence du repos durant la journée (Fig. 15b).

En ce qui concerne la position adoptée pendant la pause, nous avons constaté que celle-ci est très différente chez les deux populations (Tableau 8). En raison de leur hivernage dans des régions différentes, la comparaison idéale entre les deux populations, qui devrait se faire sur un même terrain, ne fut pas possible. Il semble, néanmoins, que la position de repos ne soit pas liée à la nature du sol et dépende plutôt de facteurs intrinsèques; *rossicus* préfère, en effet, sur des terrains à caractère intermédiaire entre les champs récoltés de sa première période hivernale et les pâturages de *fabalis*, une position qui se distingue très bien de celle adoptée par *fabalis* sur ses pâturages.

La position assise, préférée par *fabalis*, semble la plus confortable, mais elle est certainement la moins coûteuse en énergie. Van Kampen (1976) a démontré que, chez les poulets, les individus en position debout dépensent un plus grand nombre de calories que ceux en position assise; la différence qui peut en résulter est de 9 %.

AUTRES COMPORTEMENTS

Un comportement exclusif à *fabalis* et trois autres, particuliers à *rossicus*, ont été décrits.

De ces quatre comportements, trois sont en rapport avec la texture du sol : le *hochement de tête* et l'*extension de la patte* se présentent chez *rossicus* sur un sol boueux et le *balancement du cou* se développe chez *fabalis* lors de la présence d'eau sur les pâturages. Ce dernier comportement est également en rapport avec la nature de la nourriture : les fines ramifications de *Malachium aquaticum* peuvent être encombrées de sable et doivent être lavées. Il est probable que le *trépigement* de *rossicus* est lié à la nature du sol puisque, par cette activité, les fragments

de betteraves ou de pommes de terre se dégagent plus facilement du substrat solide.

Le balancement du cou de *fabalis* semble le comportement le plus intéressant. Grâce à son long cou, *fabalis* peut laver aisément sa nourriture, sans déplacer ses pattes et à une distance relativement éloignée de l'endroit où elle l'a déterrée. Il y a donc là divergence à la fois morphologique et comportementale liée à la différenciation écologique des deux populations (Lack, 1971 et 1974).

REMERCIEMENTS

Il me plaît d'exprimer ma profonde gratitude au Prof. Dr. J. Dorst, pour l'amabilité avec laquelle il a critiqué ce manuscrit et m'a soutenu et aidé tout au long de ce travail. Par l'envoi de leurs études, le Dr. I. Meischner et le Dr. F. Vuilleumier m'ont apporté des renseignements très précieux. L'autorisation à l'accès des différents terrains et la topographie de ceux-ci m'ont été procurées grâce à l'amabilité de l'Ir. B.B. Glerum et de l'Ir. F. Minderhout, ainsi qu'à celle de M. M.H. van Deursen. Je tiens à remercier chaleureusement Mlle L. Van Geystelen pour les dessins minutieux des figures qu'elle a réalisés, MM. B. Van Damme, A. Cornand et L. Vanoverloop pour m'avoir facilité les recherches bibliographiques et MM. E. Legrand et E. Bangels, qui m'ont apporté leur compétence lors de l'élaboration des calculs statistiques. Mme S. Dethier s'est occupée avec dévouement de la typographie du manuscrit. Enfin, ma femme n'a cessé de m'encourager pendant de longues années; grâce à son aide inestimable, cette étude a pu être menée à bien; qu'elle trouve ici toute ma gratitude.

RESUME

Durant plusieurs hivers consécutifs, une étude comparative sur l'écologie et l'éthologie d'*Anser fabalis fabalis* et d'*Anser fabalis rossicus* fut poursuivie dans les quartiers d'hivernage au sud des Pays-Bas. A peu près 60 journées entières furent consacrées à l'observation des concentrations hivernantes de chaque population; en plus, le comportement d'un grand nombre d'individus fut enregistré sur bande magnétique.

A. f. fabalis broute sur les pâturages durant tout l'hiver tandis que *rossicus* visite les champs de betteraves ou de pommes de terre pendant la première période hivernale pour préférer ensuite les champs de froment d'hiver et les chaumes avec repousses de graminées (Fig. 1). Les motifs de ce changement, sont discutés. Des différences de photosensibilité entre les deux populations ont été décelées: contrairement à *rossicus*, *fabalis* peut visiter les terrains fourragers la nuit; elle y arrive plus tôt à l'aube (Fig. 2) et les quitte plus tard le soir; elle ne présente pas de signes de grande nervosité au crépuscule. L'étude de l'activité diurne par des périodogrammes montre une fréquence plus accélérée des cycles d'activité chez *fabalis* que chez *rossicus*. Puisque toutes ces recherches furent répétées durant plusieurs hivers avec des résultats concordants, on peut croire à l'existence d'une périodicité endogène propre à chacune des deux populations.

Une étude des activités et des comportements des deux populations a mis en évidence un grand nombre de divergences, dont plusieurs sont fixées génétiquement. *A. f. fabalis* boit toujours de l'eau douce tandis que *rossicus* consomme surtout de l'eau saumâtre. Puisque la première visite les pâturages, elle se nourrit principalement en broutant; la seconde s'alimente essentiellement en déterrant sa nourriture et déploie lors de

cette activité une plus grande énergie que la première (Tableau 4). Pendant toute la saison hivernale, *fabalis* répartit de manière assez équilibrée le temps consacré à se nourrir et les autres activités. C'est également le cas pour *rossicus* pendant la première période hivernale (sur les champs à racines et tubercules), mais non pendant la seconde (sur les champs de froment d'hiver et sur les chaumes (Fig. 5 et 9). La nourriture à base de racines et tubercules, plus énergétique que les graminées consommées par *fabalis* peut être liée au fait que *rossicus* a un tempérament plus nerveux et dépense plus de temps au vol (Fig. 12); pendant la première période hivernale, *rossicus* se repose plus souvent (Fig. 15A). La morphologie du cou, du bec et des pattes, correspond à la niche écologique propre de chaque population. *A. f. fabalis* consacre plus de temps aux soins de sa toilette que *rossicus* (Fig. 14). Un comportement particulier à *fabalis*, le «balancement du cou», n'est jamais observé chez *rossicus*. Trois comportements propres à cette dernière ne sont jamais remarqués chez *fabalis* : «hochement de la tête», «extension de la patte» et «trépignement».

Parmi d'autres activités et postures, nous avons trouvé quelques divergences majeures, qui peuvent correspondre à des différenciations physiologiques et biochimiques entre les deux populations. Ainsi, *fabalis* boit régulièrement pendant la journée, *rossicus* par contre, ne boit pas régulièrement, même lorsque l'eau est présente. En général, *rossicus* marche plus vite que *fabalis*, bien que les terrains sur lesquels *rossicus* se déplace soient plus inégaux (Fig. 6 et 7, Tableau 6). *A. f. fabalis* veille et se repose plus souvent en position assise que *rossicus*, la position de la tête pendant le repos est différente chez les deux populations (Tableau 8). Les suites potentielles de ces divergences au niveau du métabolisme sont discutées.

Dans leurs quartiers d'hivernage, *fabalis* et *rossicus* forment des entités biologiques bien distinctes.

BIBLIOGRAPHIE

- ALDER, L.P. 1963. Alternative leg positions of birds in cold weather. *Brit. Birds* 56: 219-220.
- ANKNEY, C.D. 1977a. The use of nutrient reserves by breeding male Lesser Snow Geese *Chen caerulescens caerulescens*. *Can. J. Zool.* 55 : 1984-1987.
- ANKNEY, C.D. 1977b. Feeding and digestive organ size in breeding Lesser Snow Geese. *Auk* 94: 275-282.
- ANKNEY, C.D. 1979. Does the wing molt cause nutritional stress in Lesser Snow Geese? *Auk* 96: 68-72.
- ASCHOFF, J. 1959. Zeitliche Strukturen biologischer Vorgänge. *Nova Acta Leopoldina* 21: 147-177.
- ASCHOFF, J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harbor, Symp. Quant. Biol. 25: 11-28.
- ASCHOFF, J. 1964. Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. *Rev. Suisse Zool.* 71: 528-558.
- ASCHOFF, J. et R. Wever. 1962. Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Orn.* 103: 2-27.
- ASSENMACHER, I. 1974. External and internal components of the mechanism controlling reproductive cycles in drakes. Pp. 197-251 in E.T. Pengelley, *Circannual clocks: annual biological rhythms*. New York et Londres, Academic Press.
- BAUER, K.M. et U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM. 1968. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 2 Anseriformes (I. Teil). Frankfurt am Main, Akademische Verlagsgesellschaft.
- BENEDICT, F.G. et R.C. Lee. 1937. Lipogenesis in the animal body, with special reference to the physiology of the goose. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* No 489.
- BOYD, H. 1953. On encounters between wild White-fronted Geese in winter flocks. *Behaviour* 5: 85-129.
- BULLOUGH, W.S. 1942. The reproductive cycles of the British and continental races of the Starling (*Sturnus vulgaris* L.). *Phil. Trans. Roy. Soc. (B)* 231: 165-246.
- CADMAN, W.A. 1953. The winter food and ecological distribution of Greenland White-fronted Geese in Britain. *Brit. Birds* 46: 374-375.

- COOMBES, R.A.H. 1951. Two races of Bean Goose *Anser arvensis* in western Europe. Uppsala 1950, Proc. Int. Orn. Congress: 185-188.
- COWAN, T.K.J., G.D. PHILLIPS et D.B. BRAGG. 1971. Effect of dietary EDTA on the ability of chicks to tolerate sodium chloride in water. Can. J. Animal Sc. 51: 633-637.
- CRAMP, S. et K.E.L. SIMMONS (eds.). 1977. The birds of the western Palearctic. Vol. 1. Oxford, Clarendon Press.
- CROCKER, A. et W.N. HOLMES. 1971. Intestinal absorption in ducklings (*Anas platyrhynchos*) maintained on fresh water and hypertonic saline. Comp. Biochem. Physiol. 40A: 203-211.
- DAAN, S. et J. ASCHOFF. 1975. Circadian rhythms of locomotor activity in captive birds and mammals: their variations with season and latitude. Oecologia 18: 269-316.
- DANCKER, P. 1964. Mehrjährige Beobachtungen zur Tages- und Jahresperiodik bei Finkenvögeln. Freiburg i. Br., Inaugural — Dissertation.
- DEN HELD, J.J. 1979. Beknopt overzicht van de Nederlandse plantengemeenschappen. Hoogwaard, Wetenschappelijke Mededelingen K.N.N.V. nr 134
- DE VISSCHER, M.N. 1978. Aspects du comportement du Héron garde-bœufs, *Bubulcus ibis*, au dortoir dans une région de mangroves du Venezuela. Gerfaut 68 : 177-193.
- DIMOND, S. et J. LAZARUS. 1974. The problem of vigilance in animal life. Brain, Behav. Evol. 9 : 60-79.
- DORST, J. 1971. La vie des oiseaux. Tome I. Paris et Montréal, Bordas.
- DRENT, R. et P. SWIERSTRA. 1977. Goose flocks and food finding : field experiments with Barnacle Geese in winter. Wildfowl 28 : 15-20.
- EBBINGE, B., K. CANTERS et R. DRENT. 1975. Foraging routines and estimated daily food intake in Barnacle Geese wintering in the northern Netherlands. Wildfowl 26 : 5-19.
- EBENMAN, B., H. PERSSON et L. NILSSON. 1976. Food-seeking activity and time-budget of wintering and resting Bean Geese *Anser fabalis* in Skåne, South Sweden. Anser 15 : 185-194.
- ENGELMANN, C.H. 1960. Weitere Versuche über die Futterwahl des Wassergeflügels. Über die Schmeckempfindlichkeit der Gänse. Arch. Geflügelz. u. Kleintierk. 9 : 91-102.
- ENRIGHT, J.T. 1965. The search for rhythmicity in biological time-series. J. theor. Biol. 8 : 426-468.
- FRUZIŃSKI, B. 1977. Feeding habits of Pink-footed Geese (*Anser fabalis brachyrhynchus*) in Denmark during the spring passage in April 1975. Dan. Rev. Game Biol. 10 : 3-11.
- GERDES, K., D. HESS et H. REEPMAYER. 1978. Räumliche und zeitliche Verteilungsmuster der Gänse (*Anser fabalis*, *A. albifrons* und *A. anser*) im Bereich des Dollart (1971-1977). Vogelwelt 99 : 81-116.
- GRASHUIS, J. 1950. Voedermiddelen voor de landbouwhuisdieren. Hoogland, Instituut Moderne Veevoeding.
- GROVES, S. 1978. Age-related differences in Ruddy Turnstone foraging and aggressive behaviour. Auk 95 : 95-103.
- GWINNER, E. 1968. Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. J. Orn. 109 : 70-95.
- HALBERG, F. 1954. Circadian (about 24-hour) rhythms in experimental medicine. Proc. R. Soc. Med. 56 : 253.
- HANSON, H.C. 1962. The dynamics of condition factors in Canada Geese and their relation to seasonal stresses. Arct. Inst. Am. Tech. Pap. No 12.
- HOLMES, W.N., J.G. PHILLIPS et D.G. BUTLER. 1961. The effect of adreno-cortical steroids on the renal and extra-renal responses of the domestic duck (*Anas platyrhynchus*) after hypertonic saline loading. Endocrinology 69 : 483-495.
- HOWARD, B.R. 1975. Water balance of the hen during egg formation. Poultry Sci. 54 : 1046-1053.

- HUGHES, M.R. 1976. The effects of salt water adaptation on the Australian Black Swan, *Cygnus atratus* (Latham). *Comp. Biochem. Physiol.* 55A : 271-277.
- HURTER, H.U. 1979. Nahrungsökologie des Blässhuhns *Fulica atra* an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland. *Orn. Beob.* 76 : 257-288.
- HUYSKENS, G. 1977. De verspreiding van *Anser fabalis fabalis* en *Anser fabalis rossicus* buiten het broedseizoen. *Watervogels* 2 : 69-75.
- INGLIS, I.R. et A.J. ISAACSON. 1978. The responses of Dark-bellied Brent Geese to models of geese in various postures. *Anim. Behav.* 26 : 953-958.
- KEATINGE, J.D.H., R.H. STEWART et M.K. GARRET. 1979. The influence of temperature and soil water potential on the leaf extension rate of Perennial Ryegrass in northern Ireland. *J. Agric. Sci.* 92 : 175-183.
- LACK, D. 1971. Ecological isolation in birds. Oxford et Edimbourg, Blackwell Scientific Publications.
- LACK, D. 1974. Evolution illustrated by waterfowl. Oxford, Londres et Edimbourg, Blackwell Scientific Publications.
- LASIEWSKI, R.C. 1963. Oxygen consumption of torpid, resting, active and flying hummingbirds. *Physiol. Zool.* 36 : 122-140.
- LAZARUS, J. et I.R. INGLIS. 1978. The breeding behaviour of the Pink-footed Goose : parental care and vigilant behaviour during the fledging period. *Behaviour* 65 : 62-88.
- LEBRET, T. 1969. Nachtelijke waarnemingen op een «slaap» — plaats van Rietganzen (*Anser fabalis*) in het Neusiedler See-gebied. *Limosa* 42 : 16-26.
- LEESON, S., J.D. SUMMERS et E.T. MORAN Jr. 1976. Avian water metabolism — a review. *World's Poultry Sci. J.* 32 : 185-195.
- LEFEBVRE, E.A. 1964. The use of D_2O^{18} for measuring energy metabolism in *Columbia livia* at rest and in flight. *Auk* 81 : 403-416.
- LEISLER, B. 1969. Beiträge zur Kenntnis der Ökologie der Anatiden des Seewinkels (Burgenland). Teil I : Gänse. *Egretta* 12 : 1-52.
- LEWIS, T. et L.R. TAYLOR. 1976. Introduction to experimental ecology. Londres et New York, Academic Press.
- LITZBARSKI, H. 1979. Erste Ergebnisse der Beringung und farbigen Kennzeichnung von Saatgänsen, *Anser fabalis*, in der Deutschen Demokratischen Republik. *Beitr. Vogelkd.* 25 : 101-123.
- LOFTS, B., B.K. FOLLETT et R.K. MURTON. 1970. Temporal changes in the pituitary-gonadal axis. Pp. 545 in G.K. Benson et J.G. Phillips, *Hormones and the environment*. Londres, Cambridge University Press.
- LOFTS, B. et R.K. MURTON. 1968. Photoperiodic and physiological adaptations regulating avian breeding cycles and their ecological significance. *J. Zool., Lond.* 155 : 327-394.
- 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. Manage.* 38 : 686-707.
- MAKATSCH, W. 1974. Die Eier der Vögel Europas. Band I. Radebeul, Neumann Verlag.
- MARKGREN, G. 1963. Migrating and wintering geese in southern Sweden. *Ecology and behaviour studies. Acta vertebratica* 2 : 299-418.
- MATHIASSEN, S. 1963. The Bean Goose (*Anser fabalis*) in Skåne, Sweden, with remarks on occurrence and migration through northern Europe. *Acta vertebratica* 2 : 419-533.
- MATTOCKS, J.G. 1971. Goose feeding and cellulose digestion. *Wildfowl* 22 : 107-113.
- McKINNEY, F. 1965. The comfort movements of Anatidae. *Behaviour* 25 : 120-220.
- MEISCHNER, I. 1979a. Die zeitliche Struktur der Aktivität (Eine experimentelle Untersuchung an Erlenzeisigen, *Carduelis spinus* L.) Teil I : Literaturübersicht zu ausgewählten Fragen der Aktivitätsperiodik. *Zool. Jb. Anat.* 102 : 79-112.
- MEISCHNER, I. 1979b. Die zeitliche Struktur der Aktivität (Eine experimentelle Untersuchung an Erlenzeisigen, *Carduelis spinus* L.) Teil IV : Tages und Jahresperiodik der Aktivitätsmuster. *Zool. Jb. Anat.* 102 : 437-478.
- MIDTGÅRD, U. 1978. Resting postures of the Mallard *Anas platyrhynchos*. *Ornis Scand.* 9 : 214-219.

- MURTON, R.K. et J. KEAR. 1978. Photoperiodism in waterfowl : phasing of breeding cycles and zoogeography. *J. Zool., Lond.* 186 : 243-283.
- NAUMANN, J.F. 1902. *Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas*, IX Band. Gera, Verlag Fr. Eugen Köhler.
- NEHRING, K. et I. Nerge. 1966. Die Verdaulichkeit verschiedener Futterstoffe bei Gänsen. *Arch. Geflügelz. u. Kleintierk.* 15 : 3-21.
- NEWTON, I. et C.R.G. CAMPBELL. 1973. Feeding of geese on farmland in east-central Scotland. *J. appl. Ecol.* 10 : 781-801.
- NEWTON, I., C.R.G. Campbell et A. Allison. 1974. Gut analysis of Greylag and Pink-footed Geese. *Bird Study* 21 : 255-262.
- NEWTON, I., V.M. THOM et W. BROTHERSTON. 1973. Behaviour and distribution of wild geese in southeast Scotland. *Wildfowl* 24 : 111-121.
- ODUM, E.P. 1959. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia et Londres, Saunders.
- OGILVIE, M.A. 1978. *Wild Geese*. Berkhamsted, T. et A.D. Poyser Ltd.
- OUWENEEL, G.L. 1974. De Rietgans in de noordelijke Delta. *Levende Natuur* 77 : 73-81.
- OWEN, M. 1972. Some factors affecting food intake and selection in White-fronted Geese. *J. Anim. Ecol.* 41 : 79-92.
- OWEN, M. 1973. The management of grassland areas for wintering geese. *Wildfowl* 24 : 123-130.
- OWEN, M. 1976. The selection of winter food by Whitefronted Goose. *J. appl. Ecol.* 13 : 715-729.
- OWEN, M. 1977. The role of wildfowl refuges on agricultural land in lessening the conflict between farmers and geese in Britain. *Biol. Cons.* 11 : 209-222.
- OWEN, M. et R.H. KERBES. 1971. The autumn food of Barnacle Geese at Caerlaverock National Nature Reserve. *Wildfowl* 22 : 114-119.
- PALMER, R.S. 1976. *Handbook of the birds of North America*. Vol. 2. New Haven, Yale Univ. Press.
- PALMGREN, P. 1949. Studien über die Tagesrhythmik gekäftiger Zugvögel. *Z. Tierpsychol.* 6 : 44-85.
- PAULI, H.R. 1978. Zur Bedeutung von Nährstoffgehalt und Verdaulichkeit der wichtigsten Nahrungspflanzen des Birkhuhns in den Schweizer Alpen. *Orn. Beob.* 75 : 57-84.
- PEACOCK, J.M. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. *J. appl. Ecol.* 12 : 99-114.
- PHILLIPS, J.G., W.N. HOLMES et D.G. BUTLER. 1961. The effect of total and subtotal adrenalectomy on the renal and extra-renal response of the domestic duck (*Anas platyrhynchos*) to saline loading. *Endocrinology* 69 : 958-969.
- PITTENDRIGH, C.S. et S. DAAN. 1976. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. V. Pacemaker structure : a clock for all seasons. *J. comp. Physiol.* 106 : 333-355.
- PITTENDRIGH, C.S. et D.H. MINIS. 1964. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. *Am. Nat.* 98 : 261-294.
- POHL, H. 1968. Einfluss der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. *Z. vgl. Physiol.* 58 : 364-380.
- POHL, H. 1970. Zur Wirkung des Lichtes auf die circadiane Periodik des Stoffwechsels und der Aktivität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.). *Z. vgl. Physiol.* 66 : 141-163.
- RADESÄTER, T. 1974. Form and sequential associations between the triumph ceremony and other behaviour patterns in the Canada Goose *Branta canadensis* L. *Ornis Scand.* 5 : 87-101.
- RAVELING, D.G. 1979a. Traditional use of migration and winter roost sites by Canada Geese. *J. Wildl. Manage.* 43 : 229-235.
- RAVELING, D.G. 1979b. The annual energy cycle of the Cackling Canada Goose. Pp. 81-93 in R.L. Jarvis et J.C. Bartonek, *Management and biology of Pacific Flyway Geese*. Corvallis, Oregon, OSU Book Stores.

57

- RAVELING, D.G. 1979c. The annual cycle of body composition of Canada Geese with special reference to control of reproduction. *Auk* 96 : 234-252.
- RINGLEBEN, H. 1965. Gänsestudien. 4. Zum winterlichen Vorkommen von Wildgänsen in Gebieten des ehemaligen Landes Brandenburg. *Falke* 12 : 112-119.
- ROMANOFF, A.L. et A.J. ROMANOFF. 1949. *The avian egg*. New York, John Wiley and Sons.
- ROSELAAR, C.S. 1977. De geografische variatie van de Rietgans. *Watervogels* 2 : 61-68.
- ROSS, E. 1960. The effect of water restriction on chicks fed different levels of molasses. *Poultry Sci.* 39 : 999.
- RUTSCHKE, E. 1973. Durchzug und Überwinterung der Saatgans (*Anser fabalis* Lath.) in der DDR nebst Bemerkungen über die Blessgans (*Anser albifrons* Scop.) *Beitr. Vogelkd.* 19 : 430-457.
- RUTSCHKE, E. 1977. Zur Phänologie des Durchzuges der Saatgans im Herbst. *Beitr. Vogelkd.* 23 : 42-48.
- SCHRÖDER, H. 1975. Zur Ernährungsweise von Wildgänsen auf landwirtschaftlichen Nutzflächen im Müritzgebiet. *Falke* 22 : 6-15.
- SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Tokyo et Londres, Mc Graw-Hill, Kogakusha Ltd.
- SILLIMAN, J., G. SCOTT MILLS et S. ALDEN. 1977. Effect of flock size on foraging activity in wintering Sanderlings. *Wilson Bull.* 89 : 433-438.
- SONODA, T., K. YAMAUCHI, M. YAMADA et Z. YOSHIOKA. 1973. (Effects of no-watering and polydipsia on hypothalamo-hypophysial neurosecretion of the hen). *Bull. Fac. Agric. Miyazaki Univ.* 20 : 377-383.
- STERBETZ, I. 1971. Die Ernährung der in Ungarn ziehenden und überwinternden Saatgänse. *Limosina* 44 : 54-60.
- STERBETZ, I. 1978. Feeding of the Bean Goose (*Anser fabalis*) White-fronted Goose (*Anser albifrons*) and Lesser White-fronted Goose (*Anser erythropus*) in Hungary. *Aquila* 85 : 93-106.
- STIEFEL, A. 1979. *Ruhe und Schlaf bei Vögeln*. Wittenberg Lutherstadt, Neue Brehm Bücherei, A. Ziemsen Verlag.
- SUZUKI, M. et S.I. NOMURA. 1975. Electromyographic studies on the deglutition movement in the fowl. *Jap. J. Vet. Sc.* 37 : 289-293.
- SZYMANSKI, J. 1916. Die Haupttiertypen in Bezug auf die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden im 24-stündigen Zyklus. *Biol. Zbl.* 36 : 537-541.
- TINBERGEN, N. 1959. Behavior, systematics and natural selection. *Ibis* 101 : 318-330.
- TUCKER, V.A. 1968. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar. *J. Exp. Biol.* 48 : 67-87.
- TUCKER, V.A. 1969. The energetics of bird flight. *Sci. Am.* 220 : 70-78.
- VAN IMPE, J. 1980. Etude de deux populations de l'Oie des moissons *Anser fabalis*. *Alauda* 48 : 1-20.
- VAN KAMPEN, M. 1976. Activity and energy expenditure in laying hens. 2. The energy cost of exercise. 3. The energy cost of eating and posture. *J. Agr. Sc.* 87 : 81-88.
- VANSCHOU BROEK, F. 1962. *Diervoedingsleer. Deel II*. Gent, Rijksuniversiteit, Faculteit Diergeneeskunde.
- WEIDMANN, U. 1956. Verhaltensstudien an der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.) I. Das Aktionssystem. *Z. Tierpsychol.* 13 : 208-271.
- WENNRICH, G. 1975a et 1975b. Studien zum Verhalten verschiedener Hybrid-Herkünfte von Haushühnern (*Gallus domesticus*) in Boden-Intensivhaltung mit besonderer Berücksichtigung aggressiven Verhaltens sowie des Federpickens und des Kannibalismus. 4. Mitteilung : Ausstossreaktionen und 5. Mitteilung. *Arch. Geflügelk.* 39 : 7-10 et 37-44.
- WEVER, R. 1962. Zum Mechanismus der biologischen 24-Stunden-Periodik. *Kybernetik* 1 : 139-154.
- WORTMANN, B. 1972. Zur biologischen Anatomie der Hinterextremität von Limikolen. *Z. wiss. Zool. Leipzig* 183 : 253-349.

- WÜRDINGER, I. 1978. Jahres- und tageszeitliche Verteilung von Schlaf, Komfortverhalten, Lokomotion Nahrungsaufnahme und aggressivem Verhalten bei juvenilen und adulten Streifengänsen (*Anser indicus* vorm. *Eulabeia indica*). Z. Tierpsychol. 46 : 306-323.
- WÜRDINGER, I. 1979. Olfaction and feeding behaviour in juvenile geese (*Anser a. anser* and *Anser domesticus*) Z. Tierpsychol. 49 : 132-135.
- WYPKEMA, R.C.P. et C.D. ANKNEY. 1979. Nutrient reserve dynamics of Lesser Snow Geese staging at James Bay, Ontario. Can. J. Zool. 57 : 213-219.

SAMENVATTING

Gedurende meerdere opeenvolgende winters werden de ecologie en de ethologie van *Anser fabalis fabalis* en van *Anser fabalis rossicus* in hun winterkwartieren van Zuid-Nederland vergelijkend bestudeerd. Groepen overwinteraars van elke populatie werden bij deze studie gedurende ongeveer zestig dagen, van zonsopgang tot zonsondergang gevolgd; bovendien zijn de gedragingen van een groot aantal individuele vogels met behulp van de bandmagnetofoon vastgelegd.

A. f. fabalis graast gedurende nagenoeg het gehele winterverloop op weilanden, terwijl *rossicus* gerooide bieten- en aardappelakkers opzoekt tijdens een eerste periode van de overwintering; in een latere periode verandert haar keuze en bezoekt deze laatste bij voorkeur wintertarwe en stoppelvelden die met graszaden zijn ingezaaid (Fig. 1). Deze wijziging van de keuze van de foerageerterreinen wordt verder besproken. Bovendien werden tussen beide populaties belangrijke verschillen vastgesteld betreffende hun lichtgevoeligheid. In tegenstelling met *rossicus*, bezoekt *fabalis* soms de foerageerterreinen gedurende de nacht; ook komt deze populatie 's morgens vroeger aan op de foerageerterreinen (Fig. 2) en verlaat deze 's avonds later in vergelijking met *rossicus*; *fabalis*, alhoewel zeer actief bij valavond, vertoont geen tekenen van een grote zenuwachtigheid gedurende deze periode, maar bij *rossicus* is dit wel het geval. Een studie van de activiteit gedurende de dag bij middel van periodogrammen toonde aan dat bij *fabalis* de activiteitsritmen elkaar vlugger opvolgen dan bij *rossicus*. Vermits al deze onderzoeken gelijklopende uitslagen hebben gegeven gedurende meerdere winterseizoenen, mag aangenomen worden dat elke populatie onderworpen is aan een eigen, endogene periodiciteit.

Een studie van de activiteiten en van de gedragingen heeft tussen beide populaties een aanzienlijk aantal verschillen aan het licht gebracht, waarvan er meerdere naar grote waarschijnlijkheid genetisch bedongen zijn. *A. f. fabalis* drinkt altijd zoetwater, terwijl *rossicus* voor een groot deel brakwater drinkt. De eerste is overwegend grazer en bij gelegenheid graver; de laatste daarentegen is vooral graver en zal bij deze activiteit een grotere kracht aanwenden dan de eerste (Tabel 4). Gedurende de gehele winter is bij *fabalis* een vrij evenredige verdeling vast te stellen tussen de tijd gependend aan het foerageren en de tijd, die overblijft voor andere activiteiten. Ook bij *rossicus* is deze vrij evenredige verdeling waargenomen, voor zolang deze foerageert op de gerooide bieten- en aardappelakkers, maar wanneer hij in een latere periode van de winter andere foerageerterreinen verkiest, nl. wintertarwe en stoppelvelden, wordt een zekere wanverhouding tussen de verdeling van beide tijden waargenomen (Fig. 5 en 9). Door het eten van knolgewassen, die energierijker zijn dan de grassen die *fabalis* nut, is *rossicus* een meer zenuwachtige vogel, die meer tijd aan het vliegen besteedt (Fig. 12). Ook zal *rossicus* gedurende het vroegste deel van de overwintering meer rusten dan *fabalis* (Fig. 15 A). Door de morfologie van de hals, de snavel en de poten heeft elke populatie zich aan een eigen ecologische niche geadapteerd. Ook zal *fabalis* meer tijd aan comfortgedrag besteden dan *rossicus* (Fig. 14). Een gedrag eigen aan *fabalis*, komt nooit voor bij *rossicus*, nl. het «halswiegen»; bij *rossicus* komen daarentegen drie gedragingen voor, die nooit werden vastgesteld bij *fabalis*: «kopschudden», «pootrekken» en «pootstampen».

Bovendien zijn er enkele zeer belangrijke verschillen vastgesteld bij een aantal activiteiten en houdingen waardoor een fysiologisch en biochemisch onderscheid tussen beide populaties tot stand kan worden gebracht. *A. f. fabalis* drinkt regelmatig overdrag, *rossicus* daarentegen niet, zelfs indien water ter beschikking staat. Meestal loopt *rossicus* vlugger dan *fabalis*, alhoewel de foerageerterreinen van de eerste heel

wat moeilijker begaanbaar zijn (Fig. 6 en 7, Tabel 6). *Anser f. fabalis* rust meer in zittende houding dan *rossicus* en tijdens de rust is de houding van de kop bij beide populaties verschillend (Tabel 8). Vervolgens worden de mogelijke gevolgen van deze verschillen op het metabolisme besproken. In hun typische winterkwartieren zijn *fabalis* en *rossicus* vanuit biologisch standpunt, zeer goed te omschrijven. Daarom mogen beide populaties als biologische entiteiten in hun winterkwartieren beschouwd worden.

SUMMARY

For several consecutive winters a study of the comparative ecology and ethology of *Anser fabalis fabalis* and *Anser fabalis rossicus* was made on their wintering grounds in the southern Netherlands. Observations were made from sunrise to sunset on large wintering flocks of each of the populations for about 60 days; the behaviour of many individuals was recorded with the aid of a tape recorder.

A. f. fabalis grazes on meadows throughout the winter. *A. f. rossicus* feeds on the harvest waste of sugar beets and potatoes during early winter; later, its preferences change and it visits newly sown wheat fields and stubble fields sown with grasses (Fig. 1). The reasons for this important change are discussed. Differences in photosensitivity between the two populations have been noted: unlike *rossicus*, *fabalis* sometimes visits the feeding grounds at night; it returns to them earlier in the morning (Fig. 2) and leaves them later in the evening; *fabalis* never demonstrates signs of great nervousness before sunset as is the case with *rossicus*. A study of diurnal activity indicated more accelerated rhythms of activity in *fabalis*. The results of all the studies made during the course of several winters were consistent and confirm the existence of an endogenous periodicity proper to each of the populations.

A study of activities and behavioural sequences revealed a great number of differences between the two populations, several of which are genetically controlled. *A. f. fabalis* always drinks fresh water while *rossicus* largely depends upon brackish water. Because the former visits meadows it is mainly a grazer and occasionally a digger. *A. f. rossicus*, however, is predominantly a digger and during this activity it uses more energy (Table 4). Throughout the winter, *fabalis* divides the time into rather balanced parts for feeding and for other activities. The same distribution pattern is also found for *rossicus* as long as it visits sugar beet and potato fields during the first part of winter. But once it moves to wheat fields and grassy stubble fields during the second part of winter, the more or less balanced time schedule is no longer respected (Fig. 5 and 9). Probably in relation with its feeding on roots and tuberous plants, which are more nutritious than the gramineous diet of *fabalis*, *rossicus* is a more nervous bird, reacting more strongly to disturbances and more often flying than *fabalis* (Fig. 12); during the first part of winter, *rossicus* rests more frequently (Fig. 15a). By the morphology of the neck, bill and legs, each population is distinctly adapted to its respective ecological niche.

A. f. fabalis spends more time preening than *rossicus* (Fig. 14). The «neck swinging» movement of *fabalis* was never seen in *rossicus*, while the «head shaking», «leg stretching» and «trampling» of *rossicus* were never noted in *fabalis*.

We also found among the various activities and postures several differences that most probably correspond to physiological and biochemical differences between the two populations. *Fabalis* drinks throughout the day, but, even when water is available, *rossicus* does not regularly drink. While searching for food and feeding, *rossicus* walks as a rule more quickly than *fabalis*, although the feeding grounds of the former are more uneven and broken than those of the latter (Fig. 6 and 7, Table 6). During vigilance and rest, *fabalis* is often sitting whereas *rossicus* is more frequently standing; the posture of the head during rest is different in the two populations (Table 8). The possible consequences of these differences on the metabolism are further discussed. *A. f. fabalis* and *A. f. rossicus* constitute, on their wintering grounds, two well defined biological entities.

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

Accepté le 30 septembre 1980.

60