

DYNAMIQUE DES POPULATIONS DES OIES
DES MOISSONS *ANSER FABALIS FABALIS*
ET *ANSER FABALIS ROSSICUS*

Jacques VAN IMPE

INTRODUCTION

L'étude de la dynamique des populations chez les oies peut se réaliser selon deux méthodes. La première consiste en une récolte de données par capture et recapture. Cette méthode fait nécessairement appel à un modèle stochastique, applicable aux populations ouvertes. En effet, puisque des changements dans la densité de la population surviennent entre les différents relevés (hivers), les modèles propres aux populations fermées ne pourront être utilisés (Seber, 1973). Mais pour les oies, l'application d'un modèle stochastique se heurte à d'importantes difficultés. Ainsi, l'équiprobabilité de la capture initiale est une condition essentielle pour la validité des estimations. Puisque dans les concentrations hivernales les jeunes ont une plus grande probabilité d'être capturés que les oies plus âgées, selon les conclusions d'un grand nombre d'études, le modèle stochastique est peu fiable. De plus ce modèle implique que les individus marqués de l'échantillon puissent se mélanger au hasard aux individus non-marqués; cette condition est bien sûr difficile à contrôler.

La seconde méthode de travail consiste à déterminer sur le terrain quelques paramètres des concentrations hivernales, comme le pourcentage de jeunes et la taille des familles et en déduire d'autres. Cette seconde méthode, aussi souvent utilisée que la première, a été choisie pour notre étude. Quoi qu'elle ne soit pas à l'abri d'objections — qui seront discutées plus tard — elle ne présente pas les inconvénients propres à la première.

Deux motifs nous ont incité à la réalisation de ce travail. Premièrement, l'absence d'une étude sur la dynamique des populations de l'Oie des moissons (*A. fabalis*). La difficulté de distinguer sur le terrain le plumage juvénile et adulte ainsi que la confusion quant à la taxonomie des formes *fabalis* et *rossicus* en sont les causes principales. En plus, une comparaison est possible entre la dynamique des populations d'*A. fabalis* et celle d'autres espèces de la région paléarctique. Plusieurs espèces ont déjà fait l'objet d'études approfondies, dans lesquelles les deux méthodes, celle de la capture-recapture et celle de l'observation directe, ont été appliquées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Du point de vue de leur écologie et de leur éthologie durant l'hiver dans le sud des Pays-Bas, *A. f. fabalis* et *A. f. rossicus* forment deux populations fondamentalement différentes (Van Impe, 1980a, 1980b). Une description des terrains d'observation ainsi que les valeurs des paramètres de base, provenant de plusieurs échantillons annuels des deux populations, ont été exposées dans une étude précédente (Van Impe, 1980a). Ces valeurs ont été complétées par les données des hivers 1979-1980 et 1980-1981. Puisque chez l'Oie rieuse, *A. albifrons*, une rupture de la cohésion familiale a été démontrée dans les quartiers d'hivernage (Van Impe, 1978), nous avons noté la taille des familles chez *A. fabalis* avant le 10 janvier selon la méthode de l'observateur itinérant (Van Impe, 1978), afin d'éviter les erreurs possibles du fait de ce phénomène.

Les paramètres suivants sont obtenus par observation sur le terrain :

- N_t = Nombre maximal de *fabalis* et de *rossicus* visitant une région limitée durant l'hiver t (le «Peel» pour *fabalis* et le sud de la province de la Zélande pour *rossicus*).
- J_t = Nombre total de jeunes, compris dans N_t .
- $J_t \%$ = Pourcentage moyen de jeunes dans les concentrations hivernales, lors des divers recensements pendant l'hiver t.
- CT_t = Taille moyenne des familles lors des divers recensements pendant l'hiver t.

Les autres paramètres en ont été déduits selon les calculs décrits par Boyd et Ogilvie (1969), Ogilvie et Boyd (1976) et Ogilvie (1978) :

- A_t = $N_t - J_t$; nombre total d'adultes et de subadultes.
- CN_t = J_t / CT_t ; nombre de familles compris dans le nombre total de jeunes.
- P_t = $CN_t \times 2$; nombre de parents avec jeunes.
- NR_t = $A_t - P_t$; nombre de non-reproducteurs.
- L_t = $N_{t-1} - (N_t - J_t)$; pertes d'adultes et de subadultes depuis l'hiver précédent.
- $L_t \%$ = $L_t \times 100 / N_{t-1}$; pourcentage annuel de mortalité des adultes et des subadultes.
- S = $N_t(1 - L_t / N_t)$; nombre théorique de survivants du nombre N_t au mois de décembre suivant. Seul le taux de mortalité des adultes et des subadultes a été pris en considération.
- I_t = $A_t - S_{t-1}$; estimation de l'impact que le degré d'immigration ou d'émigration des adultes et des subadultes entre une année et la suivante pourrait avoir sur l'abondance régionale. Les chiffres positifs indiquent une immigration; les chiffres négatifs une émigration.
- $I/A \%$ = Indice du rapport immigration/émigration.

Dans le but de rendre les valeurs de plusieurs paramètres moins oscillantes, nous avons pris en considération, pour chacune d'elles, les moyennes glissantes provenant de trois hivers consécutifs; $t-1$, t et $t+1$.

RÉSULTATS

PRODUCTIVITÉ

Les valeurs annuelles des différents paramètres relatifs à la productivité (J_t %, CT_t , J_t et P_t) des populations *fabalis* et *rossicus* sont présentées dans les Tableaux 1 et 2. Par l'analyse des moyennes glissantes (Fig. 1, 2 et 3), il est possible de détecter certaines tendances qui sont difficiles à repérer à partir des résultats annuels. Pendant toute la période d'observation, tous les paramètres montrent une nette tendance à l'augmentation et peuvent être considérés comme les indicateurs d'un rajeunissement intense des deux populations. La taille moyenne des familles chez *rossicus* ne semble pas faire exception à cette constatation, puisque sa légère décroissance est plutôt l'effet des deux hivers précédant l'hiver 1978-1979. Pour ce dernier, nous obtenons une taille moyenne des familles de 2,22 qui égale celle que nous avons notée lors de nos premières années de recherches (1974-1975 et 1975-1976).

Dans la Fig. 2, les moyennes glissantes du nombre de non-reproducteurs (NR_t) dans la population de *fabalis* montrent d'abord une baisse notable, mais leur augmentation très nette en 1978-1979 est probablement liée au grand nombre d'hivernants pendant les hivers 1979-1980 et 1980-1981 (Tableau 1). Ce phénomène pourrait cacher l'évolution réelle de ce paramètre. L'interprétation de l'évolution du paramètre NR_t chez *rossicus* nous semble plus délicate (Fig. 3). En effet, nous ignorons un certain nombre d'éléments qui pourraient intervenir dans les variations du nombre de non-reproducteurs. Pour les con-

Tableau 1. Modèle de la population d'A. f. *fabalis*, 1973/1974-1979/1980.
Productivité (J_t , J_t %, CT_t , P_t), pertes (L_t , L_t %), immigration et émigration ($\pm I_t$, $\pm I/A$ %)

Hiver	N_t	J_t	J_t %	A_t	CT_t	CN_t	P_t	NR_t	L_t	L_t %	S	I_t	I/A %
1973/1974	520	68	13,2	452	1,27	53	106	346	—	—	—	—	—
1974/1975	540	38	7,1	502	1,00	38	76	426	18	3,4	522	—	—
1975/1976	565	41	7,3	524	1,12	37	74	450	16	2,9	549	+ 2	+ 0,4
1976/1977	540	111	20,5	429	1,64	68	136	293	136	24,1	404	-120	-28,0
1977/1978	610	129	21,2	481	1,50	86	172	309	59	10,9	551	+ 77	+16,0
1978/1979*	570	114	20,1	456	1,85	62	124	332	154	25,2	416	- 95	-20,8
1979/1980	870	190	21,9	680	2,00	95	190	490	(-110)	(-19,3)	757	+264	+38,8
1980/1981	870	186	21,4	684	1,96	95	190	494	186	21,3	687	- 73	-10,6

* Nombre maximal avant la période de grand froid.

Tableau 2. Modèle de la population d'*A. f. rossicus*, 1974/1975-1979/1980.
Productivité (J_t , $J_t\%$, CT_t , P_t), pertes (L_t , $L_t\%$), immigration et émigration ($\pm I_t$, $\pm I/A\%$)

Hiver	N_t	J_t	$J_t\%$	A_t	CT_t	CN_t	P_t	NR_t	L_t	$L_t\%$	S	I_t	I/A %
1974/1975	4450	841	18,9	3609	2,25	374	748	2861	—	—	—	—	—
1975/1976	5350	1166	21,8	4184	2,18	535	1070	3114	266	6,0	5083	—	—
1976/1977	6850	1582	23,1	5268	1,79	884	1768	3500	82	1,5	6768	+ 185	+ 3,5
1977/1978	8100	2114	26,1	5986	1,84	1149	2298	3688	864	12,6	7233	- 782	-13,1
1978/1979*	7450	2510	33,7	4940	2,22	1131	2262	2678	3160	39,0	4291	-2293	-46,4
1979/1980	7200	2289	31,8	4911	2,26	1013	2026	2885	2539	34,1	4664	+ 620	+12,6
1980/1981	7550	2227	29,5	5323	2,35	947	1894	3429	1877	26,0	5667	- 354	- 6,6

* Nombre maximal avant la période de grand froid.

naître, il nous faudrait une parfaite connaissance de la structure des classes d'âge des subadultes et de l'âge de leur maturité sexuelle.

PERTES

Pour les échantillons des deux populations, les pertes d'adultes et de subadultes ont une tendance à une nette augmentation (Tableaux 1 et 2). D'une faible valeur pour les premiers hivers de l'examen (1974-1975 et 1975-1976 pour *fabalis*, 1975-1976 et 1976-1977 pour *rossicus*), elles augmentent fortement après, pour atteindre une moyenne de 20% chez *fabalis* et de 28,5% chez *rossicus*, pour l'ensemble des trois hivers suivants.

ÉQUILIBRE ENTRE LA PRODUCTIVITÉ ET LES PERTES

Chez les deux populations, nous avons trouvé, après avoir introduit les observations effectuées durant six hivers dans les formules mentionnées, une corrélation étroite entre le pourcentage annuel de jeunes dans les concentrations hivernales et le pourcentage de mortalité des adultes et des subadultes (Fig. 4).

Pour *fabalis*:

$$y = 7,750 + 0,582x; r = 0,845; t = 3,164; P < 0,05;$$

$$s_{y,x} = 4,199; t = 3,170; P < 0,05;$$

Pour *rossicus*:

$$y = 21,615 + 0,304x; r = 0,981; t = 10,113; P < 0,001;$$

$$s_{y,x} = 1,032; t = 10,187; P < 0,001.$$

Entre les limites des valeurs rassemblées dans la Fig. 4, la taille des deux populations est bien réglée par des processus qui opèrent de façon plus effec-

tive lorsque la densité croît et de façon moins effective lorsque celle-ci décroît. Quelques exemples d'opérations éventuelles de ces processus dépendant de la densité seront discutés plus loin.

Dans les Tableaux 1 et 2, un modèle a été construit qui démontre de quelle manière l'immigration (+I_t) et l'émigration (-I_t) des adultes et des subadultes

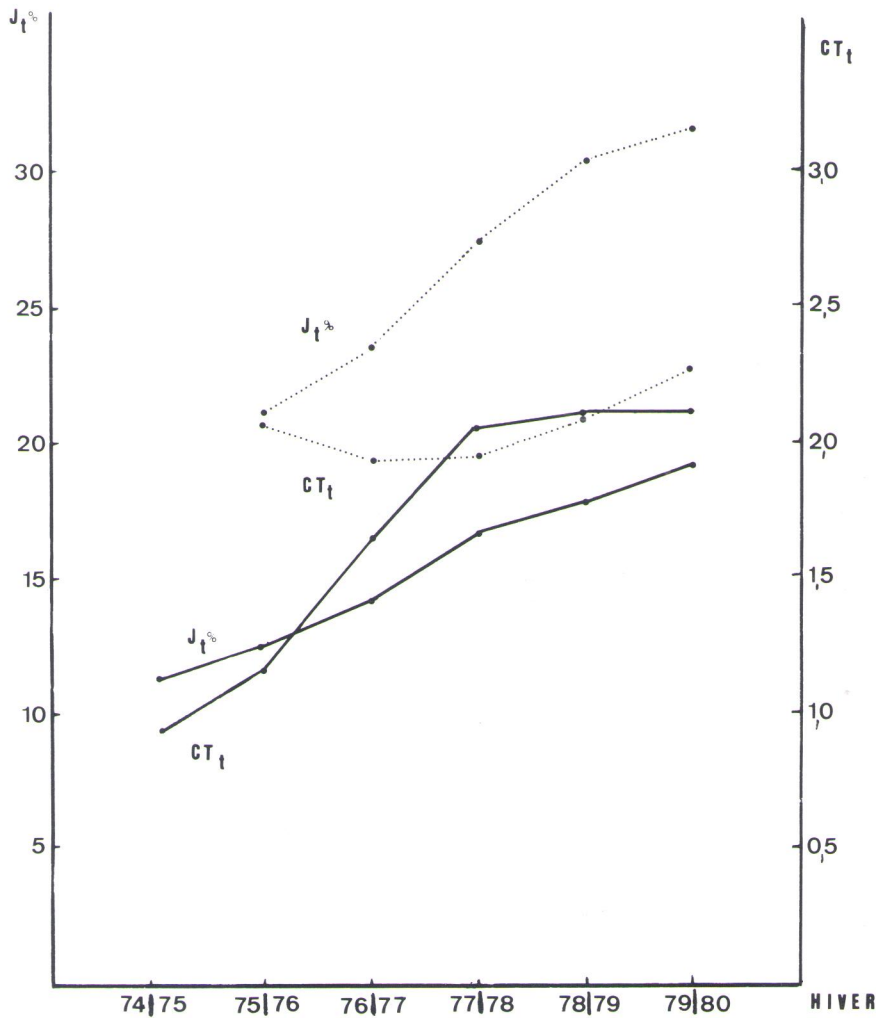


Fig. 1. Pourcentage de jeunes ($J_t\%$) et taille moyenne des familles (CT_t) chez *A. f. fabalis* (trait plein) et *A. f. rossicus* (trait pointillé). Moyennes glissantes provenant de trois hivers consécutifs.

entre deux hivers consécutifs peuvent agir sur les nombres des deux populations. Il est certain que quelques valeurs minimales doivent être attribuées à des erreurs d'estimation, comme celle de 0,4% pour *fabalis* pendant l'année 1975-1976 et celle de 3,5% pour *rossicus* en 1976-1977. D'autres valeurs par contre (jusqu'à 28% d'émigration des *fabalis* adultes et subadultes et 46% des

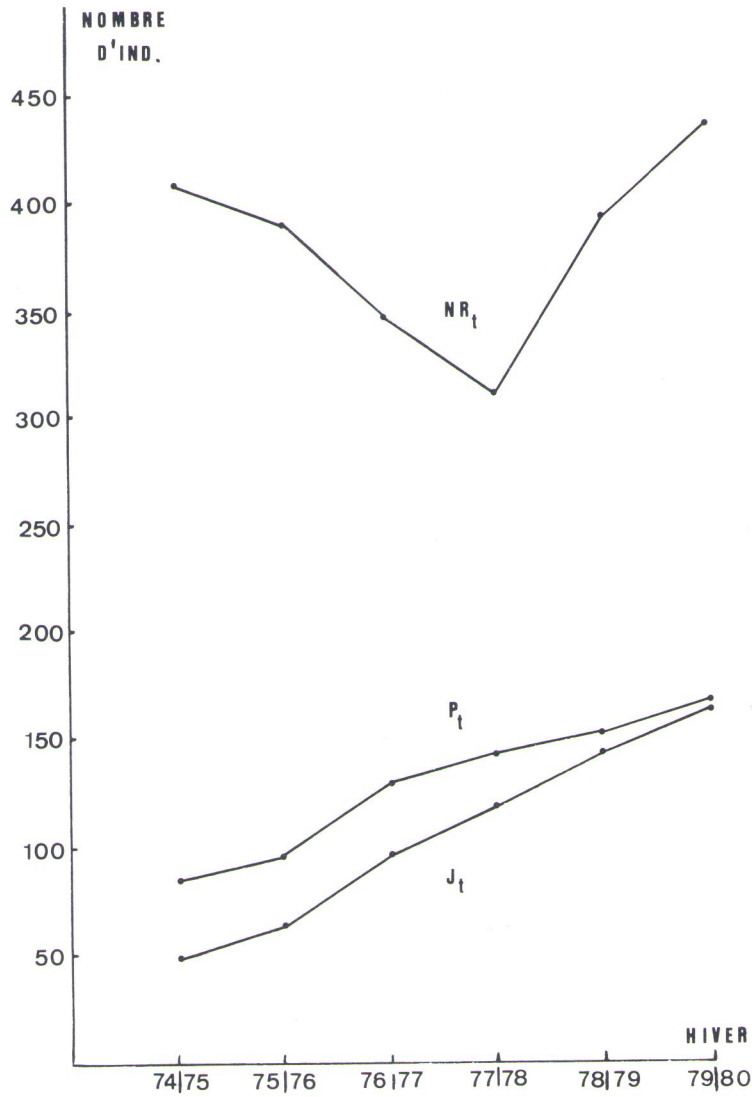


Fig. 2. Nombre de non-reproducteurs (NR_t), de parents avec jeunes (P_t) et de jeunes (J_t) chez *A. f. fabalis*. Moyennes glissantes provenant de trois hivers consécutifs.

rossicus) indiquent que les échantillons des deux populations ne peuvent être considérés comme fermés, mais qu'ils sont largement conditionnés par des mouvements d'échange.

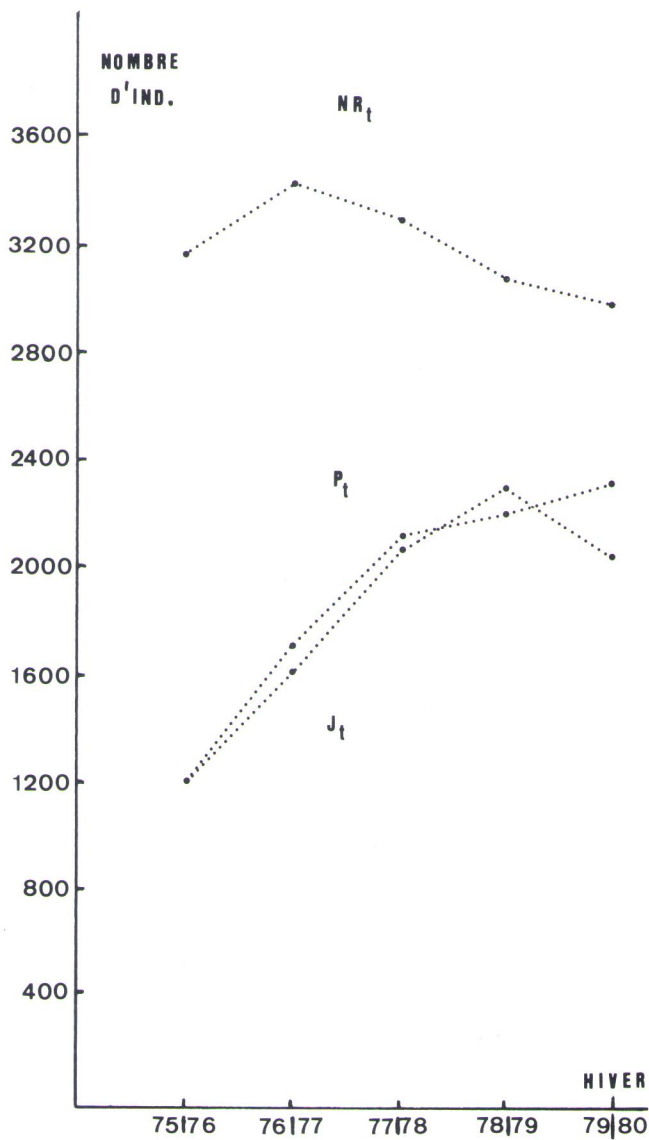


Fig. 3. Nombre de non-reproducteurs (NR_t), de parents avec jeunes (P_t) et de jeunes (J_t) chez *A. f. rossicus*. Moyennes glissantes provenant de trois hivers consécutifs.

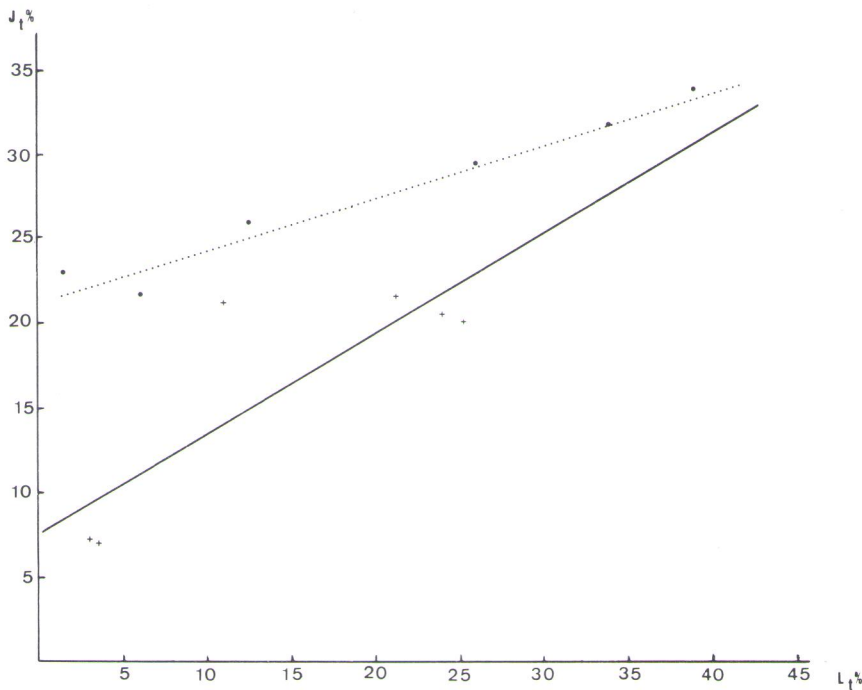


Fig. 4. Corrélation et droite de régression entre le pourcentage annuel de jeunes dans les concentrations hivernales (J_t %) et les pertes annuelles d'adultes et de subadultes (L_t %) pendant six hivers chez *A. f. fabalis* (trait plein) et *A. f. rossicus* (trait pointillé).

DISCUSSION

CRITIQUE DE LA MÉTHODE

Par la méthode de l'observation directe, on peut mesurer immédiatement sur le terrain la proportion de jeunes dans les concentrations hivernales et la taille des familles. Déjà Boyd (1953) se demandait si la famille, qui se présentait comme telle dans les quartiers d'hivernage pouvait représenter l'image intacte de la famille telle qu'elle se présentait sur les lieux de reproduction, peu après l'éclosion. Lors d'une étude concernant la dynamique de la population d'*A. albifrons* dans les quartiers d'hivernage de la Zélande du sud, nous avons remarqué que la détermination de la taille des familles est influencée par la méthode d'observation. De plus, la cohésion familiale se manifeste de moins en moins lorsque l'hiver progresse, même après la fermeture de la chasse (31 janvier). Un certain nombre de prétendues familles ne peuvent donc refléter la composition originale de la famille véritable et sont en fait des « compagnies »

(Van Impe, 1978). Raveling (1976) a également décrit un nombre d'exceptions à l'unité familiale chez la Bernache du Canada *Branta canadensis*, et Prevett et MacInnes (1980) révèlent d'importantes exceptions à l'unité familiale chez l'Oie des neiges, *Anser caerulescens*: 20% des juvéniles et 15% des adultes quittent leur famille pendant la migration automnale, mais dans les quartiers d'hivernage les pourcentages de désertion sont moindres. Fabricius (1969) décrit en outre les causes qui peuvent mener à la formation de crèches chez l'Oie cendrée, *Anser anser*.

Reprenons en détail la critique des paramètres que nous avons employés et qui sont souvent utilisés dans les modèles théoriques de dynamique des populations.

- N_t : Dans la plupart des études, on entend par N_t le nombre maximal d'individus visitant une vaste contrée pendant l'hiver t . Dans notre étude, nous avons attribué un sens plus restreint à la valeur N_t : il s'agit du nombre maximal de *fabalis* ou de *rossicus* visitant une région bien délimitée pendant l'hiver t . Une valeur de N_t valable pour une plus grande superficie serait plus avantageuse pour les calculs, puisque la considération d'un plus grand territoire éliminerait l'effet des échanges à courte distance, entre des populations voisines. Un autre désavantage de la valeur restreinte de N_t est que l'échantillon examiné présente moins de chances d'être représentatif de la population entière. Ainsi, Vaught et Arthur (1965) ont détecté que les Bernaches du Canada (*Branta canadensis interior*) de la population de prairie de l'est et celles qui suivent la vallée du Mississippi proviennent d'aires de reproduction différentes. Chez les Bernaches nonnettes (*Branta leucopsis*), les individus hivernant dans la baie de Solway nichent dans l'archipel du Spitsberg et ceux qui hivernent à l'île d'Islay, à 175 km du lieu précédent, sont originaires du Groenland (Boyd, 1961 et 1968). Hansen et Nelson (1957) ont constaté de leur côté qu'un plus grand pourcentage de jeunes de Bernache cravant (*Branta bernicla orientalis*) hiverne dans la partie sud de l'aire d'hivernage. Un pareil phénomène se produit peut-être chez *A. fabalis* et aurait pu introduire des erreurs d'interprétation dans notre étude.
- J_t % : comporte une faute d'estimation. Le taux de mortalité des jeunes avant leur arrivée dans les quartiers d'hivernage est inconnu.
- CT_t : comme il est dit plus haut, une famille apparente dans les quartiers d'hivernage ne reflète pas toujours la composition de la famille d'origine.
- CN_t : le nombre réel des familles est plus élevé, puisque tous les jeunes de certaines familles ont péri avant leur arrivée dans les quartiers d'hivernage. Chez l'Oie à bec court (*Anser brachyrhynchus*) par exemple, Kerbes *et al.* (1971) ont calculé qu'en 1970, la moitié des parents ayant niché dans l'archipel du Spitsberg et au Groenland, avaient perdu toute leur progéniture avant leur arrivée en Grande-Bretagne.
- P_t : bon nombre de familles sont accompagnées par un ou par trois individus en plumage adulte, au lieu de deux. L'observateur ne peut savoir si

ces individus sont réellement les parents de la famille. D'après plusieurs études (Raveling et Lumsden, 1977; Prevett et MacInnes, 1980), les oies subadultes accompagnent encore parfois leurs parents au cours du second hiver après leur naissance. A ce moment, leur plumage ne peut être distingué de celui des parents.

NR_t : suite de la remarque pour CN_t . Les parents ayant perdu leur progéniture s'inscrivent à tort dans la classe NR_t . En plus, il est probable que la valeur NR_t inclut également un nombre de parents qui n'ont pas commencé la ponte; ceci fut constaté par Brakhage (1965) chez *Branta canadensis*.

L_t : puisque $N_t - J_t = A_t$, la perte des jeunes entre l'année $t-1$ et t n'est pas comprise dans cette valeur.

PRODUCTIVITÉ

Les valeurs annuelles du pourcentage de jeunes (L_t %) montrent que les populations de *fabalis* et *rossicus* ne subissent guère de fluctuations extrêmes de productivité (Tableaux 1 et 2), comparables à celles citées par Lynch et Voelzer (1974), Mahéo (1976) et Ogilvie et St Joseph (1976) chez les Bernaches cravants *Branta bernicla hrota* et *B. b. bernicla*. La position géographique de l'aire de nidification d'*A. fabalis* en est la cause. Contrairement aux bernaches citées, l'Oie des moissons niche relativement rarement dans la région du haut arctique (High Arctic) (Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968; Cramp et Simmons, 1977). Même dans les toundras septentrionales des prequ'iles de Gydan et de Jamal par exemple, *A. fabalis* ne niche qu'en petit nombre et moins couramment que *A. albifrons*, dont l'aire de reproduction s'étend plus au nord (Rutilevskiy, 1979). Ainsi donc, des conditions atmosphériques très néfastes qui pendant certaines saisons de reproduction entraînent l'absence de reproduction chez les bernaches, ne se présentent que rarement chez *A. fabalis*.

Il est probable que les valeurs ascendantes de la productivité constatées dans notre étude pour les deux populations soient liées à l'augmentation des effectifs totaux de *fabalis* et de *rossicus* hivernant ces dernières années aux Pays-Bas, comme l'indiquent des recensements dirigés par le Ganzenwerkgroep I.W.R.B. Pays-Bas (1976-1979). Mais puisque nous sommes mal renseignés sur l'évolution du nombre d'hivernants dans les lieux d'hivernage peu surveillés, cette supposition attend encore confirmation.

L'augmentation nette de la productivité est le résultat de plusieurs facteurs, parmi lesquels l'accumulation de protéines avant la ponte peut être considéré comme le plus important. Dans une étude précédente (Van Impe, 1980b), nous avons mentionné que pendant les hivers les plus récents, la population de *fabalis* visite des pâturages enrichis par fumures azotées, avant de regagner les lieux de nidification. C'est une raison pour laquelle les réserves de protéines peuvent augmenter d'une manière plus efficace. Une autre raison, celle-ci valable pour les deux populations, serait la température moyenne clémente des

derniers hivers, grâce à laquelle la croissance des graminées s'est accélérée. L'importance de l'abondance des réserves de protéines sur les résultats de la reproduction vient d'être soulignée dans une étude détaillée de Drent et Daan (1980). Chez les mammifères, McNab (1980) établit une relation étroite entre le métabolisme, les résultats de la reproduction et la constante exponentielle de la croissance maximale de la reproduction, r_m . Toutefois, comme ni la mortalité, ni la productivité des oiseaux ne dépendent strictement de l'approvisionnement en nourriture, mais plutôt d'une interaction de celle-ci avec le comportement social (Newton, 1980), le motif précis de l'accroissement de la productivité chez *A. fabalis* nous échappe.

PERTES

Bien qu'au cours de notre étude, les pertes chez les adultes et les subadultes deviennent de plus en plus importantes, il faut souligner combien cette conclusion est vulnérable. En effet, des échanges importants d'individus provenant d'autres endroits de l'aire d'hivernage au cours du même hiver pourraient rendre la valeur des nombres N_t et N_{t-1} très discutable. Ainsi la mortalité négative, calculée pour *fabalis* pendant l'hiver 1979-1980 est de toute apparence provoquée par un tel déplacement. Il reste à noter que cette anomalie s'est également présentée dans les études de dynamique des populations d'autres espèces (Boyd et Ogilvie, 1969; Ogilvie et St Joseph, 1976; Owen et Norderhaug, 1977) et ne peut ébranler les résultats d'une étude de longue durée.

ÉQUILIBRE ENTRE LA PRODUCTIVITÉ ET LES PERTES

Les paramètres des populations de *fabalis* et *rossicus*, compris entre les limites présentées par la Fig. 4, sont réglés par l'hypothèse du taux optimal (Skutch, 1967), qui suppose l'existence d'une reproduction ajustée. Faute de recherches détaillées, la nature de cette régulation est à première vue incompréhensible. En nous référant pourtant à des études approfondies, réalisées chez d'autres espèces d'oies, nous pouvons prendre en considération quelques facteurs pouvant contribuer à cette régulation.

- Si le nombre d'œufs de la ponte s'accroît, une réserve plus importante d'énergie devra être libérée par les reproductrices (Wagner, 1960; Harvey, 1971; MacInnes *et al.*, 1974), ce qui pourrait engendrer chez eux une mortalité plus importante.
- Plus le nombre de jeunes s'élève, plus vite les ressources de nourriture dans l'aire de reproduction peuvent être épuisées par cette demande supplémentaire (Finney et Cooke, 1978), ce qui entraînerait une augmentation de la mortalité des adultes et des subadultes.
- Un processus dépendant de la densité peut être déclenché par l'action coordonnée de plusieurs facteurs, qui séparément, n'influencent pas nécessairement la productivité ou la mortalité. Ainsi, le mauvais temps et par con-

séquent, le retard de la saison de nidification fait décroître le nombre d'œufs moyen par ponte (Barry, 1962; Ryder, 1972; aperçu chez Raveling et Lumsden, 1977; Finney et Cooke, *loc. cit.*). La perte d'œufs peut être importante et les jeunes sont parfois inaptes à prendre leur envol à la période prévue (Cooch, 1961; Raveling et Lumsden, *loc. cit.*). En ces brefs étés arctiques, si l'aptitude au vol subit quelques jours de retard il peut en résulter une mortalité juvénile (Barry, *loc. cit.*), qui sera d'autant plus prononcée, que le nombre d'adultes et de subadultes est élevé.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement le Professeur Dr. J. Dorst, pour l'amabilité avec laquelle il a critiqué le manuscrit et pour son aide durant ce travail. L'autorisation d'accès des différents terrains m'a été procurée par MM. les Ingénieurs-Directeurs B. B. Glerum et F. Minderhout ainsi que par M. M. H. van Deursen. Ma femme Francine m'a encouragé pendant toute la durée de ce travail; qu'elle trouve ici ma profonde gratitude.

RÉSUMÉ

Pendant plusieurs hivers consécutifs, la dynamique des populations d'*Anser fabalis fabalis* et d'*Anser fabalis rossicus* a été étudiée dans les quartiers d'hivernage au sud des Pays-Bas. Une étude antérieure avait démontré de grandes divergences écologiques et éthologiques entre ces deux populations. Pour l'étude de la dynamique, le pourcentage de jeunes dans les concentrations hivernales et la taille des familles de chaque population sont incorporés dans des formules appropriées. Ensuite, les valeurs des divers paramètres et des différentes étapes du calcul, propres à cette méthode, sont critiquées. Des inexactitudes existent, mais comme l'analyse a été conduite pendant un bon nombre de saisons, elle est susceptible de nous informer sur les tendances de l'évolution de la structure de la population. Les deux populations montrent un accroissement de leur productivité, ce qui expliquerait l'augmentation du nombre d'hivernants aux Pays-Bas. Le pourcentage annuel de jeunes dans les concentrations hivernales est en corrélation étroite avec le pourcentage de mortalité des adultes et des subadultes chez les deux populations. Dans les limites des résultats obtenus, l'effectif des deux populations semble réglé par des processus dépendants de la densité. Les facteurs de cette régulation sont discutés.

BIBLIOGRAPHIE

- BARRY, T. W. 1962. Effect of late seasons on Atlantic Brent reproduction. *J. Wildl. Mgmt* 26: 19-26.
- BAUER, K. M. et U. N. GLUTZ VON BLITZHEIM. 1968. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 2 Anseriformes (I. Teil). Francfort-sur-le-Main, Akademische Verlagsgesellschaft.
- BOYD, H. 1953. On encounters between wild White-fronted Geese in winter flocks. *Behaviour* 5: 85-129.
- BOYD, H. 1961. The number of Barnacle Geese in Europe in 1959-1960. *Wildfowl Trust Rep.* 12: 116-124.

- BOYD, H. 1968. Barnacle Geese in the west of Scotland, 1957-1967. *Wildfowl* 19: 96-107.
- BOYD, H. et M. A. OGILVIE. 1969. Changes in the British-wintering population of the Pink-footed Goose from 1950 to 1975. *Wildfowl* 20: 33-46.
- BRAKHAGE, G. K. 1965. Biology and behaviour of tub-nesting Canada Geese. *J. Wildl. Mgmt* 29: 751-771.
- COOCH, F. G. 1961. Ecological aspects of the Blue-Snow Goose complex. *Auk* 78: 72-89.
- CRAMP, S. et K. E. L. SIMMONS. 1977. Eds. The birds of the western Palearctic. Vol. 1. Oxford, Londres, New York, Oxford University Press.
- DRENT, R. H. et S. DAAN. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- FABRICIUS, E. 1969. Mer om polygami och kullsammanlagning hos grågås. *Vår Fågelvärld* 38: 104-105.
- FINNEY, G. et F. COOKE. 1978. Reproductive habits in the Snow Goose: the influence of female age. *Condor* 80: 147-158.
- Ganzenwerkgroep I.W.R.B. Pays-Bas. 1976-1979. Resultaten van de ganzen tellingen in Nederland in het winterhalfjaar 1974-75, 1975-76, 1976-77 et 1977-78. *Watervogels* 1: 91-102; 2: 102-115; 3: 145-163; 4: 73-91.
- HANSEN, H. A. et U. C. NELSON. 1957. Brant of the Bering Sea — migration and mortality. *Trans. 22nd N.A. Wildl. Conf.*: 237-254.
- HARVEY, J. M. 1971. Factors affecting Blue Geese nesting success. *Canad. J. Zool.* 49: 223-234.
- KERBES, R. H., M. A. OGILVIE, et H. BOYD. 1971. Pink-footed Geese of Iceland and Greenland: a population review based on an aerial nesting survey of Pjòrsárver in June 1970. *Wildfowl* 22: 5-17.
- LYNCH, J. J. et J. F. VOELZER. 1974. 1973 productivity and mortality among geese, swans and brant wintering in North America. Progress Report of Office and Migratory Bird Management Section of Waterfowl Population Surveys. Louisiana, U.S. Fish and Wildlife Service.
- MACINNES, C. D., R. A. DAVIS, R. N. JONES, B. C. LIEFF et A. J. PAKULAK. 1974. Reproductive efficiency of McConnell River Small Canada Geese. *J. Wildl. Mgmt* 38: 686-707.
- MAHÉO, R. 1976. The Brent Geese in France, with special reference to the Golfe du Morbihan. *Wildfowl* 27: 55-62.
- M McNAB, B. K. 1980. Food habits, energetics and the population biology of mammals. *Am. Nat.* 116: 106-124.
- NEWTON, I. 1980. The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* 68: 11-30.
- OGILVIE, M. A. 1978. *Wild Geese*. Berkhamsted, T. et A. D. Poyser.
- OGILVIE, M. A. et H. BOYD. 1976. The numbers of Pink-footed and Greylag Geese wintering in Britain: observations 1969-1975 and predictions 1976-1980. *Wildfowl* 27: 63-75.
- OGILVIE, M. A. et A. K. M. ST JOSEPH. 1976. Dark-bellied Brent Geese in Britain and Europe, 1955-76. *Brit. Birds* 69: 422-439.
- OWEN, M. et M. NORDERHAUG. 1977. Population dynamics of Barnacle Geese *Branta leucopsis* breeding in Svalbard, 1948-1976. *Ornis Scand.* 8: 161-174.
- PREVETT, J. P. et C. D. MACINNES. 1980. Family and other social groups in Snow Goose. *Wildlife Monographs* N° 71. University of Louisville, The Wildlife Society.
- RAVELING, D. G. 1976. Migration reversal: a regular phenomenon of Canada Geese. *Science* 193: 153-154.
- RAVELING, D. G. et H. G. LUMSDEN. 1977. Nesting ecology of Canada Geese in the Hudson Bay Lowlands of Ontario: evolution and population regulation. *Fish and Wildlife Research Report* N° 98. Ontario, Ministry of Natural Resources.

- RUTILEVSKIY, G. L. 1979. The zoogeography of the Yamal-Gydan area, western Siberia. *Polar Geography* 3: 88-117.
- RYDER, J. P. 1972. Biology of nesting Ross's Geese. *Ardea* 60: 185-215.
- SEBER, G. A. F. 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. London, Griffin.
- SKUTCH, A. F. 1967. Adaptive limitation of the reproductive rate of birds. *Ibis* 109: 579-599.
- VAN IMPE, J. 1978. La rupture de la cohésion familiale chez l'Oie rieuse, *Anser albifrons albifrons*, dans les quartiers d'hivernage. *Gerfaut* 68: 651-679.
- VAN IMPE, J. 1980a. Etude de deux populations de l'Oie des moissons, *Anser fabalis*. *Alauda* 48: 1-20.
- VAN IMPE, J. 1980b. Ecologie et éthologie des Oies des moissons, *Anser fabalis fabalis* et *Anser fabalis rossicus*. *Gerfaut* 70: 499-558.
- VAUGHT, R. W. et G. C. ARTHUR. 1965. Migration routes and mortality of Canada Geese banded in the Hudson Bay lowlands. *J. Wildl. Mgmt* 29: 244-252.
- WAGNER, H. O. 1960. Beziehungen zwischen Umweltfaktoren unter der Brutzeit, Zahl der Gelege sowie ihres Grösse. *Zool. Anz.* 16: 161-172.

SAMENVATTING

Gedurende meerdere opeenvolgende winters werd de populatiedynamiek van de taiga-Rietgans (*Anser fabalis fabalis*) en van de toendra-Rietgans (*Anser fabalis rossicus*) in de winterkwartieren van Zuid-Nederland bestudeerd. Een voorafgaande studie heeft aanzienlijke ecologische en ethologische verschillen tussen beide populaties aangetoond. Voor de studie van de populatiedynamiek werden jaarlijks van elke populatie het percentage jongen, dat aanwezig was in de groepen overwinteraars, alsook de gemiddelde familiegrootte, in de daartoe aangewezen formules ingepast. Vervolgens is een kritisch onderzoek uitgevoerd naar de informatieve waarde van de verschillende bekomen parameters. Bij dit onderzoek kwamen heel wat onnauwkeurigheden aan het licht, maar toch blijkt het mogelijk inlichtingen te winnen omtrent de evolutie van de populatiestructuur, indien althans het onderzoek wordt voortgezet gedurende een aantal winterseizoenen. De beide populaties vertonen een toename van hun produktiviteit, hetgeen de stijgende aantallen overwinterende Rietganzen in Nederland kan verklaren. Ook is bij beide populaties een goede korrelatie gevonden tussen het percentage jongen, dat jaarlijks aanwezig is in de winterkwartieren en de jaarlijkse mortaliteit van adulten en subadulten. Binnen de grenzen van de verkregen resultaten is de omvang van beide populaties geregeld door processen, die „density-dependent” zijn. De mogelijke verklaringen die kunnen bijdragen tot een dergelijke regulatie worden verder besproken.

SUMMARY

During several consecutive winters, the dynamics of a Taiga and a Tundra population of the Bean Goose (*Anser fabalis fabalis* and *Anser fabalis rossicus*) were studied on the wintering grounds in the southern Netherlands. Marked ecological and ethological differences between these two populations had been demonstrated in an earlier investigation. For this study on population dynamics, the percentage of juveniles in the winter flocks and the number of juveniles per family were checked in each population at the end of every season and incorporated in the appropriate formulae. The information content of several parameters and of various steps in the calculations was further critically analysed. Although inaccuracies were detected, the method, if pursued over the course of several winters, can indicate trends in the evolution of the structure of the population. Both populations show an increasing productivity, which may explain the increasing numbers of wintering Bean Geese in the Netherlands. A strong correlation between the percentage

of juveniles in the winter flocks and the annual mortality rate in adults and subadults of both populations is obvious. Within the limits of the obtained results, the size of the population is regulated by density-dependent processes. The factors which may contribute to this regulation are discussed.

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

Accepté le 15 mars 1981.