

**LA MIGRATION D'AUTOMNE, LES QUARTIERS D'HIVERNAGE
ET DE REPRODUCTION DE *ANSER FABALIS FABALIS*
ET DE *ANSER FABALIS ROSSICUS*
EN RELATION AVEC LA LOI DE BERGMANN**

Jacques VAN IMPE

INTRODUCTION

Les manuels classiques (Dementiev et Gladkov, 1952; Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968; Cramp et Simmons, 1977) donnent d'amples informations sur la migration et les aires d'hivernage de l'Oie des moissons (*Anser fabalis*), mais les données avancées sont parfois un peu confuses et pour cette raison, difficiles à comprendre. Ces études ne font pas assez la distinction entre les taxons taïga (*fabalis*) et toundra (*rossicus*) de cette espèce. En effet, l'opinion initiale de Naumann (1902), selon laquelle deux Oies des moissons, *A. arvensis* (= *A.f. fabalis*) et *A. segetum* (= *A.f. rossicus*) hivernaient jadis en Europe centrale, avis largement partagé plus tard par d'éminents spécialistes de la sauvagine, fut abandonnée après le travail de Dementiev (1936). Coombes (1947, 1951) reprit l'ancien concept de Naumann (1902), mais ses vues n'obtinrent guère d'écho.

Cette situation devait évoluer puisque des observateurs de terrain étaient aptes, depuis plusieurs dizaines d'années, à faire la distinction entre les taxons toundra et taïga dans les quartiers d'hivernage d'Europe occidentale et centrale (Huyskens, 1977 et 1983). Pour eux, l'existence d'une population intermédiaire, *fabalis* × *rossicus*, devint de plus en plus douteuse. De plus, des distinctions nettes entre les deux taxons concernant leur écologie, leur éthologie et la dynamique de leurs populations furent établies dans les quartiers d'hivernage respectifs au sud des Pays-Bas (Van Impe, 1980a, 1980b et 1981b). Par de nouvelles données apportées par la paléophytogéographie, la climatologie et la spéciation, l'existence d'une large zone d'hybridation entre l'aire de reproduction de *fabalis* et de *rossicus* (Johansen, 1959) fut considérée comme peu probable (Van Impe, 1981a). Mais surtout le marquage individuel de centaines d'oiseaux, qui par ce fait devinrent aisément reconnaissables même après avoir parcouru de longues distances, donna un nouvel essor à l'opinion initiale de Naumann (1902). Les résultats de ces tra-

vaux, qui ont encore toujours un caractère provisoire, nous sont parvenus de la République Démocratique Allemande (R.D.A.) (Litzbarski, 1979) et de la Scandinavie (Nilsson, 1984; Nilsson et Persson, 1984; Tveit, 1984). Par ces données, l'existence de routes de migration et de quartiers d'hiver plus ou moins séparés pour les deux taxons sont de plus en plus nettement mis en évidence. Ainsi, un nombre d'incertitudes dans l'étude de Mathiasson (1963) sur la migration de *Anser fabalis* ont été éclaircies.

La présente étude envisage :

- la présentation d'une brève synthèse sur la migration d'automne des populations les plus occidentales des deux taxons, pour autant que l'état actuel des connaissances le permet;
- avec la même restriction, la présentation de la position géographique des aires d'hivernage des deux taxons et des températures moyennes qui y règnent;
- une analyse pour savoir si l'emplacement de ces différents quartiers est conforme à la règle écogéographique de Bergmann. Une telle analyse peut également s'étendre pour les aires de reproduction;
- après avoir établi l'accord ou le désaccord avec la règle de Bergmann, nous essayerons de l'expliquer en prenant en considération quelques éléments de la balance énergétique propre aux deux taxons.

LA MIGRATION D'AUTOMNE DES DEUX TAXONS

ANSER FABALIS ROSSICUS

Les grands nombres de ces oiseaux qui se présentent en Europe continentale durant l'automne (Fig. 1) commencent pour une grande part leur migration dans la toundra Malozemel'skaya, vaste région de 284000 km², qui inclut entre autres le delta de la Petchora ainsi que la côte Timan. Selon Mineyev (1982), plus d'un million et demi de cygnes, d'oies et de canards s'y concentrent en septembre. Les nombres atteints par chacune des espèces ne sont pas spécifiés dans cette étude, mais les oies sauvages constituent 24% du total, soit 360000 individus. Il est très vraisemblable que les grandes bandes observées auprès du bas courant des fleuves Dvina du Nord et Mezen et dans le golfe d'Onéga sur la mer Blanche proviennent des rassemblements cités plus haut. Elles quittent le golfe d'Onéga dans une direction sud-ouest pour atteindre le lac Ladoga (Belopolskii, 1956; Filchagov *et al.*, 1985). Nul doute que des concentrations automnales se forment encore dans d'autres régions du territoire soviétique le long des mers de Barentz et de Kara. Pour la presqu'île de Kanin, Zubtovski et Ryabitsev (1976) décrivent des bandes atteignant jusqu'à 400 individus en août et qui y ont mué; pour la péninsule de Gydan, se référer à Naumov (1931). Quand aux rassemblements automnaux de l'Oie des moissons dans la partie nord-ouest de la mer Blanche, la baie de Kandalakcha (Belopolskii, 1956) et dans la presqu'île de Kola (Bianki, 1976), nous renvoyons le lecteur au paragraphe sur *A. f. fabalis*

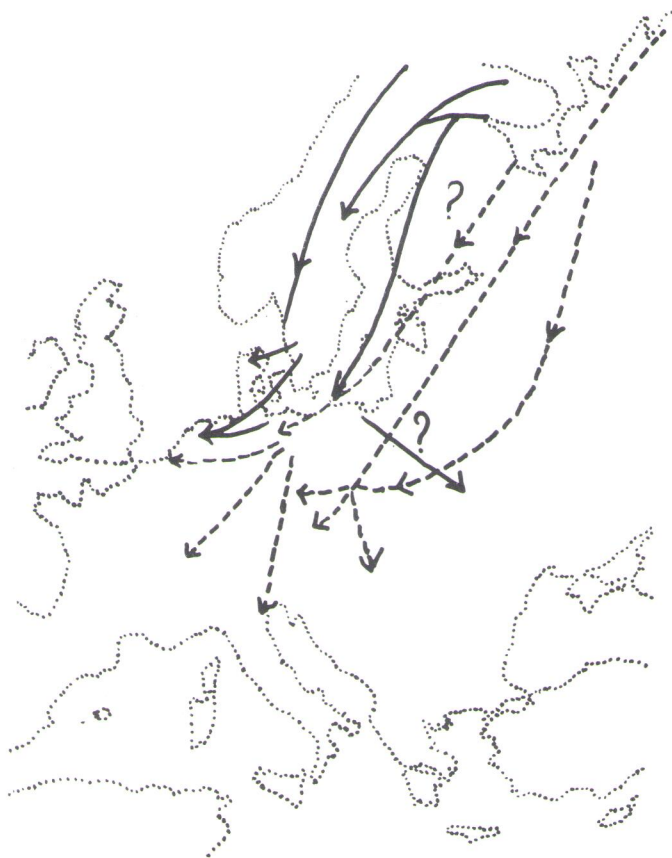


Fig. 1. Directions principales de la migration d'automne de *Anser fabalis fabalis* (—) et de *Anser fabalis rossicus* (-----). Migration du type « leap-frog ».

Selon Rutschke (1977) l'arrivée en R.D.A. se caractérise par deux pics : le premier se situant début octobre, le second vers la fin octobre-début novembre. La première vague correspond aux observations faites en Estonie. Le maximum de la migration automnale est observé ici durant les premiers dix jours d'octobre (Kumari, 1961; Zhelnin, 1972, 1981; Rootsmäe, 1977). Ainsi 183200 individus ont été recensés durant cette période au-dessus de la vallée Kavilda en 1976. Les observations de Bergman (1978) dans la partie sud-est de la Finlande entre le 5 et le 15 octobre, s'identifient également à cette première vague. Les premiers grands contingents d'arrivants en Europe continentale suivent donc une voie de direction sud-ouest : mer de Barentz → golfe d'Onéga → sud-est de la Finlande et Estonie → Pologne → R.D.A.

Le transit des migrateurs qui passent par l'Estonie est de courte durée (Leito, 1977) et n'est presque plus décelable après le 20 de ce mois (Zhelmin, 1972). La seconde vague d'arrivants en R.D.A. semble donc originaire d'une autre source. Les publications récentes de Malchevskij et Pukinskij (1983) et de Dobrowolski *et al.* (1984) mentionnent en effet une migration à front large traversant les régions de Leningrad et du nord-est de la Pologne durant la période de la seconde vague décrite par Rutschke (1977). Il est donc probable que la seconde arrivée en masse en R.D.A. soit la suite d'une migration un peu plus en forme de boucle que la première. L'étude sur les oiseaux de la Biélorussie (Fedjuschin et Dolbik, 1967) semble également confirmer cette hypothèse. Ici, la migration automnale de l'Oie des moissons culmine en octobre, mais se prolonge, avec des passages de bandes nombreuses, jusqu'en novembre.

Après avoir résidé en R.D.A., surtout au nord et au centre de ce pays où les contingents culminent en novembre (Rutschke, 1977; Litzbarski, 1979), *rossicus* continue sa migration dans une direction ouest-sud-ouest (Pays-Bas), sud-ouest (France, Espagne) et sud (Pannonie, Italie) pour y atteindre ses quartiers d'hivernage les plus éloignés (Litzbarski, 1979). Grâce au travail de Dobrowolski *et al.* (1984), il est clair que les *rossicus* résidant en octobre-novembre en Pologne ne se dirigent pas seulement vers la R.D.A. mais aussi, par la dépression entre les Carpathes et les monts Sudètes, vers les quartiers centro-européens de la Pannonie. En plus de la R.D.A.-Pologne, cette région constitue un second centre automnal d'importance primordiale pour *rossicus*. Ces deux centres ne sont pas strictement isolés l'un de l'autre, il y a échange d'oies entre eux (Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968; Litzbarski, 1979), dont on ignore jusqu'ici l'ampleur.

ANSER FABALIS FABALIS

Bien que quelques *rossicus* baguées en R.D.A. aient été reprises en Finlande du Nord et dans la presqu'île de Kola (Litzbarski, 1979; Il'ičev et Kiščinskij, 1979), il est probable qu'en septembre les grands groupes d'Oies des moissons dans cette presqu'île (Bianki, 1976) ainsi que dans la baie de Kandalakcha (Belopolskii, 1956) se composent pour la plus grande partie du taxon *fabalis*. C'est l'avis de Bianki (*in* Il'ičev et Kiščinskij, 1979), qui suggère l'existence d'une population « Kola » de l'Oie des moissons, qui se distingue des populations plus orientales. Filchagov *et al.* (1985) par contre ont démontré dans la presqu'île de Kola la présence automnale d'une population « Kanin-Petchora », qui se rapporte donc à *rossicus* et qui se sépare de la population « Fénno-scandinave » (= *fabalis*) par une limite se trouvant à l'est et au sud de la rivière Jokangi. Contrairement à ce qui se passe au golfe d'Onéga, où les migrateurs partent dans une direction sud-ouest (voir plus haut), les partants d'automne prennent une direction ouest au départ de la baie de Kandalakcha (Belopolskii, 1956). Ceci correspond aux constatations de Pirkola et Kalinainen (1984) en Finlande et à celles de Mathiasson (1963) en Scanie. Ces oies s'intègrent donc dans les mouvements des populations scandinaves, qui sont des *fabalis* et où le taxon *rossicus* n'est observé que rarement (Nilsson et Persson, 1984).

En ce qui concerne la migration d'automne de *fabalis* dans la péninsule scandinave, nous renvoyons le lecteur aux travaux très documentés de Pirkola et Kalinainen (1984), Nilsson (1984) et Nilsson et Persson (1984). Tard en automne, 40000 à 60000 *fabalis* se concentrent dans la partie méridionale de la Suède. Bien que la plus grande part de ces oiseaux reste sur place lors d'un hiver clément, par temps froid leur nombre s'affaiblit jusque 20000 à 25000 individus. De 20000 à 35000 *fabalis* quittent alors le sud de la Suède entre la mi-novembre et la mi-décembre (Nilsson et Persson, 1978; Nilsson, 1984). De celles-ci, plusieurs milliers émigrent vers l'Angleterre (Ogilvie, 1978), le Danemark (Fog, 1977 et 1982) et les Pays-Bas. Depuis quelques hivers, *fabalis* est en forte augmentation dans ce pays (van den Bergh, 1985). Il semble bien que la plus large part de ce contingent migre vers la côte méridionale de la mer Baltique en R.D.A. et en Pologne, sans s'y introduire de façon prononcée dans les populations de *rossicus*. Celles-ci visitent en effet beaucoup plus l'intérieur de la R.D.A. (Litzbarski, 1974 et 1979) et de la Pologne (Otsu, *in litt.*; Huyskens, *in verbis*). Il est possible que ce même phénomène, c'est-à-dire une distinction assez nette entre les oies « côtières » (*fabalis*) et plus « continentales » (*rossicus*) se développe également en République Fédérale Allemande (R.F.A.). Dans les rapports annuels de Hummel (1976-1984), un décalage s'observe en effet entre l'ordre des arrivées automnales des oies côtières et continentales. Selon cet auteur, l'intense migration traversant la R.F.A. d'est en ouest et qui est visiblement originaire de la R.D.A., se présente toujours plus tard en automne que les premiers visiteurs des régions côtières de Schleswig Holstein et de la Basse-Saxe.

L'avis de plusieurs auteurs selon lesquels *A. f. fabalis* est l'hivernant principal dans les Balkans (Matvejev et Vasić, 1973) ou y serait même le représentant unique de l'Oie des moissons (Reiser, 1939; Makatsch, 1950; Matvejev, 1950; Nowak, 1980) mérite une révision. Plusieurs raisons nous incitent à penser qu'en réalité *fabalis* y est rare et que *rossicus* y est l'Oie des moissons commune :

- des chasseurs d'oies du siècle passé trouvaient que *A. « segetum »* était l'espèce d'oie la plus fréquente en Grèce et en Albanie (Powys, 1860; von Führer, 1901). La même *A. segetum* a été reprise plus tard par Reiser (1939), qui la considérait comme synonyme de *A. f. fabalis* au lieu de *A. f. rossicus*. Depuis lors, cette nomenclature erronée a été reprise maintes fois.
- les Oies des moissons visitant les Balkans en hiver sont pour une bonne partie originaires de la Voïvodine, particulièrement du Kopački Rit, où plus de 50000 individus peuvent résider en novembre (Mikuska et Kutuzović, 1982; Mikuska *in* Lebrecht, 1982). A cet endroit comme d'ailleurs en beaucoup d'autres de l'aire annonienne, les Oies des moissons contrôlées sur le terrain présentent toutes les caractères de *rossicus* (Huyskens et Maes *in* Lebrecht, 1982). Litzbarski (1979) relate d'ailleurs la recapture en Yougoslavie d'une *rossicus* baguée en R.D.A. La situation aux Balkans est donc comparable à celle d'Italie où Arrigoni degli Oddi (1929) donne des mesures qui s'appliquent à *rossicus* pour la « *formo tipica* » des Oies des moissons qui visitent ce pays en hiver. Le même auteur souligne d'ailleurs que « *A. arvensis* » (= *A. f. fabalis*) a été quelquefois trouvée dans des collections italiennes, ce qui rend probable une appari-

tion rare de celle-ci dans la péninsule balkanique, parmi le grand nombre de *rossicus*.

Nous ignorons si une partie du grand rassemblement de *fabalis* en Suède du sud continue sa migration à travers la Pologne, jusqu'en territoire soviétique. Ni les pays Baltes, ni la région autour de Leningrad, ni la Biélorussie ne sont concernés ici, étant donné qu'ils sont dépourvus d'Oies des moissons en hiver (Kumari, 1968; Jögi, 1970; Viksne, 1983; Malchevskij et Pukinskij, 1983; Fedjuschin et Dolbik, 1967). Mais Strautman (1963) semble avoir collecté sur les plateaux de la Volhynie et de la Podolie (Ukraine de l'Ouest), *A.f. fabalis* « après des études attentives des dimensions, de la morphologie et de la couleur des becs ». Le dessin d'un oiseau juvénile dans son manuel ressemble particulièrement bien à *fabalis*. En plus, lors d'une visite en août 1981 aux vastes pâturages situés à l'ouest de la ville de Lwoff, nous avons été frappé par la ressemblance entre ce paysage et celui des quartiers d'hiver traditionnels de *fabalis* aux Pays-Bas. La présence de *fabalis* dans cette contrée semble donc probable, mais toute preuve irréfutable nous manque.

Il devient clair que les voies de migration automnale des deux taxons se séparent assez bien. Pourtant la première partie de cette route, qui grosso modo mène des alentours de la mer Blanche vers la mer Baltique, ne semble pas bien différenciée. Il y a tout lieu de croire à un chevauchement au cours de ce trajet, entre les routes les plus orientales de *fabalis* et les plus occidentales de *rossicus*. Plus tard, une séparation nette s'installe pour *rossicus* jusqu'en Pologne/R.D.A.-Basin pannonien et pour *fabalis* jusqu'en Suède méridionale.

Le tout est confirmé par un aperçu sur la migration de printemps de centaines d'Oies des moissons baguées aux Pays-Bas (Fig. 2) au cours de la période

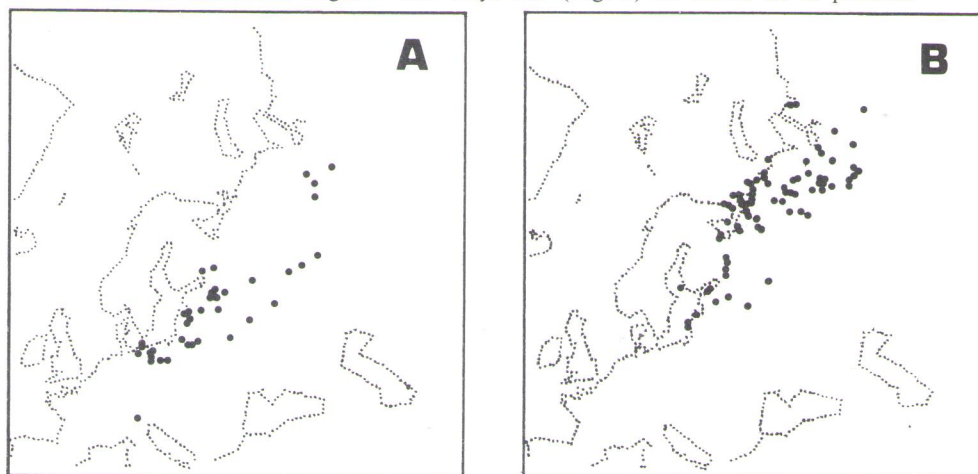


Fig. 2. Migration de printemps de *Anser fabalis* ssp. baguées aux Pays-Bas. Données de Perdeck et Clason (1980). A = Recaptures en mars-avril (n = 57). B = Recaptures en mai-juin (n = 158).

décembre-mars des années 1955-1977 (Perdeck et Clason, 1980). Comme ces auteurs ne font pas de distinction entre les deux taxons, nous avons admis que $\pm 90\%$ de leur matériel bagué se compose de *rossicus* et $\pm 10\%$ de *fabalis*. Ces proportions reflètent en effet la composition entre les races dans la population néerlandaise au cours des mois de décembre à février des années 1978/1979 et 1982/1983 (Ganzenwerkgroep Nederland, 1980-1984). Bien que cette méthode de comparaison soit imparfaite, elle démontre que *rossicus* représente les 9/10^e du matériel bagué et qu'en réalité, *fabalis* y joue un rôle peu important. Suivons maintenant les étapes de la migration de printemps, déterminées par les reprises de ces auteurs pour un échantillon essentiellement *rossicus*. En mars-avril (Fig. 2a), les oies néerlandaises se déplacent dans une direction nord-est. Elles visitent durant cette période la R.D.A., la Pologne, les pays Baltes et l'intérieur de l'Union Soviétique européenne. A part quelques reprises dans le sud-est de la Finlande, aucune n'a été signalée en Scandinavie, au Danemark ou dans la presqu'île de Kola. Comme il est démontré plus haut, ce sont les lieux essentiellement visités par *fabalis*. En mai-juin (Fig. 2b), les reprises se sont de nouveau fortement déplacées vers le nord-est. Elles se situent en cette période surtout sur la côte est de la mer Blanche jusqu'à l'est de l'embouchure du Iénisséi. Le cordon de toundra, et la côte nord de la presqu'île de Kola, sont fréquemment visités. Pendant cette période, toutes les *rossicus* ne sont pas encore arrivées sur leurs lieux de reproduction, ce qui explique les captures éloignées de plusieurs centaines de kilomètres des mers de Barentz et de Kara. Comme pendant la période précédente, la Scandinavie reste exempte de captures, à part quelques-unes à la côte sud de la Finlande. La carte, érigée par Il'ičev et Kiščinskij (1979), présente tout à fait les mêmes conclusions.

Nous pouvons donc conclure ce chapitre par la constatation que les routes de migration d'automne sont largement dissemblables pour les deux taxons. En plus, les distances parcourues par *rossicus* sont bien plus longues que celles parcourues par *fabalis*. Cette dernière se concentre surtout autour de la mer Baltique et ne prolonge guère sa migration jusqu'en Europe méridionale. Nous nous trouvons ici devant une migration du type « *leap-frog* ». *Rossicus*, nicheur dans les toundras dont la position géographique est située plus au nord et à l'est que les taïgas où niche *fabalis*, « dépasse » cette dernière en automne pour s'installer dans des contrées en général plus méridionales où la température est plus clémente. Mathiasson (1963) aboutit déjà à la même conclusion bien que son matériel d'étude plus restreint provoqua des interprétations parfois divergentes. Nous étudierons les implications qu'entraîne ce phénomène du point de vue énergétique chez les deux taxons.

LES QUARTIERS D'HIVERNAGE DES DEUX TAXONS

Les Fig. 3a et 3b montrent la répartition des deux taxons en Europe, respectivement vers la mi-novembre et vers la mi-janvier. Pour des raisons de simplification et de clarté, dans ces figures nous n'avons retenu que les quartiers hébergeant

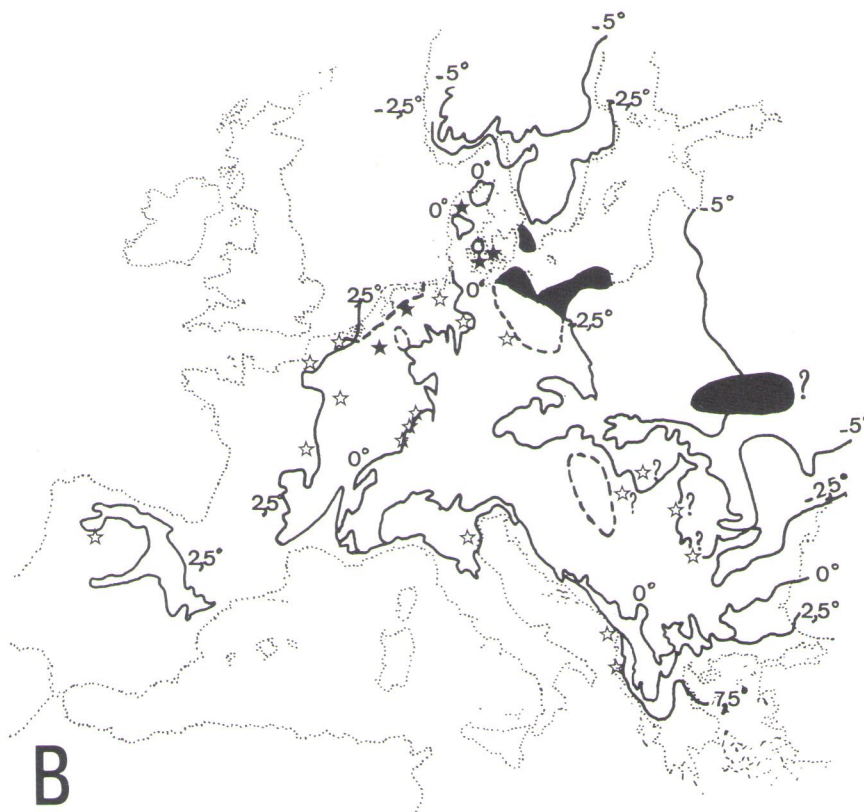


Fig. 3. Position des quartiers d'hivernage les plus importants de *Anser fabalis* par rapport à l'orientation des isothermes. A. Situation vers la mi-novembre. B. Situation vers la mi-janvier.

Anser fabalis fabalis ■ et ★ > 1000 individus.
Anser fabalis rossicus - - - et ☆ > 1000 individus.

D'après les renseignements provenant de Bernis (1963), Dobrowolski *et al.* (1984), Fog (1977), Fournier *et al.* (1983), Ganzenwerkgroep Nederland (1980-1984), Hummel (1976-1984), Huyskens (1977 *et in ver-bis*), Lebre (1982), Litzbarski (1979), Mikuska (1982), Otero (1983), Otsu (*in litt.*), Randik (1983), Rutschke (1973), Steinhäuser (1970), Strautman (1963), Timmerman *et al.* (1976), Tveit (1984), van den Bergh (1984) et Yésou (1983).

régulièrement au moins 1000 individus, lors de conditions atmosphériques normales. Ceci ne peut d'ailleurs modifier les conclusions générales. Comme exposé plus haut, la migration d'automne de *fabalis* est loin d'être terminée en novembre. D'autre part, en Zélande (Pays-Bas), *rossicus* commence déjà sa migration



de printemps en janvier, lors des hivers pas trop sévères. Les Fig. 3 a et 3 b présentent donc une image trop statique de la situation et s'appliquent, comme ce fut le cas pour la migration d'automne, à la majorité des individus. En comparant l'emplacement de ces principaux quartiers avec l'orientation des isothermes, nous parvenons à quelques conclusions assez marquantes.

MI-NOVEMBRE

Le mois de novembre est caractérisé par la présence de grandes concentrations.

- *Anser fabalis rossicus* se rassemble dans deux centres nettement délimités : d'une part, une grande partie de la R.D.A. et la moitié ouest de la Pologne et d'autre part, l'Autriche de l'est, la Moravie du sud et le bassin pannonien. Ces deux régions réunissent en ce mois la presque totalité de la race *rossicus*; les nombres d'individus présents à des endroits situés plus à l'ouest, au sud-

ouest et au sud de ces deux centres sont très restreints. C'est le cas pour la R.F.A., les Pays-Bas, la Belgique, la France, l'Espagne et l'Italie. Selon la littérature consultée, le nombre de *rossicus* n'excède même pas 500 individus dans la plupart de ces pays. Nous sommes mal renseignés sur la situation en Albanie. Nowak (1980) y décrit l'Oie des moissons comme un hivernant en grand nombre dès octobre. Mais il s'agit apparemment d'une information de seconde main, qui manque de précisions quantitatives.

- *Anser fabalis fabalis*: la même image de concentration s'impose. Le sud de la Suède, où 37000 individus ont été recensés en novembre 1978 au lac Tåkern, héberge la majorité de cette race (Nilsson, 1979; Nilsson et Persson, 1984). Un second centre important se trouve dans la région côtière baltique de la R.D.A. et de la Pologne. Il est difficile d'en évaluer l'importance actuellement. La R.D.A. héberge, en ce qui concerne la côte du Mecklenbourg, entre 20000 et 30500 individus au moins (Rutschke, 1973), mais selon Döst (in Mathiasson, 1963) le nombre d'individus visitant l'île de Rügen s'élève déjà à 50.000. Il est très probable que les nombres cités se rapportent uniquement au taxon *fabalis* (Litzbarski, 1979). Pour la Pologne, le nombre de *fabalis* est évalué entre 2000 à 4000 individus (Otsu, *in litt.*; Huyskens, *in verbis*). A part un groupe de ± 1000 individus au Jutland (Fog, 1982), d'autres points d'hébergement important de *fabalis* durant le mois de novembre ne nous sont pas parvenus.

De manière générale, les quartiers d'hiver des deux taxons se situent à la mi-novembre dans la zone isotherme entre 2,5 °C et 5 °C ou à leurs limites et ils se différencient peu. Pourtant, des divergences s'imposent et quelques quartiers de *rossicus* jouissent d'un climat plus doux. C'est particulièrement vrai pour la Pannonie, qui se trouve pour une grande partie au sud de l'isotherme de 5 °C. Et si, comme Nowak (1980) le suggère, *rossicus* visite la côte albanaise en grand nombre en novembre, ses quartiers d'hiver se situent entre les isothermes de 12,5 °C et 15 °C.

MI-JANVIER

Par rapport à la mi-novembre, les grandes concentrations des deux taxons ont essaimé.

— *Anser fabalis rossicus*

Les deux grands centres de novembre ont vu fortement diminuer leurs nombres et le centre R.D.A.-Pologne s'est fortement rétréci vers l'ouest. Ce changement ne peut être représenté par la Fig. 3 b, mais il découle clairement de la littérature consultée. En ce qui concerne par exemple le lac de Neusiedl et ses environs, Leisler (1979) évalue le nombre d'hivernants vrais à moins de 500 individus. Le grand départ de la R.D.A. commence à la fin novembre, mais se manifeste en général vers la mi-décembre (Rutschke, 1977; Freidank et Plath, 1982), ce qui est également vrai pour le sud de ce pays (Menzel, 1978). Nous ignorons les résultats des recensements de cette race au mois de janvier en R.D.A., mais Rutschke (1973) parle de nombres peu élevés par rapport aux

80000 à 120000 individus de novembre. Une même image s'impose pour les quartiers de la Voïvodine, où un départ important vers le sud est signalé dès les premières chutes de neige (Mikuska et Kutuzović, 1982). L'évolution entre la mi-novembre et la mi-janvier est donc plus manifeste que la Fig. 3 ne le laisse préjuger. Les rassemblements importants qui se font maintenant dans un grand nombre de pays, proviennent des deux centres cités plus haut.

— *Anser fabalis fabalis*

Le lac Tåkern est abandonné et la concentration en Suède méridionale s'est fortement rétrécie vers le sud-ouest de la Scanie (Nilsson, 1979). A partir de cette contrée, une dispersion importante s'est produite depuis la période novembre-décembre, qui a atteint la Grande-Bretagne (moins de 1000 individus; Ogilvie, 1978), le Danemark, les Pays-Bas et probablement le nord de la R.F.A. En ce qui concerne le second centre, celui de la région côtière baltique de la R.D.A. et de la Pologne, un essaimage s'y est également produit, mais nous en sommes mal informés. Selon les observations de Graumann *et al.* (1980) et de Lau (1982), les effectifs de la côte du Mecklenbourg, qui se rapportent vraisemblablement au taxon *fabalis* comme dit plus haut, n'y résident plus au mois de janvier. De toute évidence, ils ont quitté ces lieux en direction sud-est et peut-être se dirigent-ils également, à travers la Pologne, vers les quartiers d'hivernage présumés de *fabalis*, de la Volhyno-Podolie. Pour la Grande-Bretagne, les Pays-Bas et le Danemark, des dénombrements complets de la race *fabalis* ont été effectués depuis plusieurs hivers (Ganzenwerkgroep Nederland, 1980-1984; van den Bergh, 1985; Fog, 1977 et 1982). Malheureusement, nous ne connaissons pas en ce moment les nombres de ces oiseaux visitant les autres pays mentionnés, faute d'une différenciation entre *fabalis* et *rossicus*. Il est évident que les nombres locaux sont fortement influencés par les conditions atmosphériques. Huyskens (1983) évalue le nombre total de la race *fabalis* à 100000 individus, estimation la plus raisonnable émise jusqu'à ce jour.

Le mois de janvier montre donc une distinction nette entre les deux taxons concernant la position de leurs quartiers d'hivernage par rapport à celle des isothermes. Un grand nombre de quartiers de *rossicus* se trouvent près de l'isotherme de 2,5 °C et quelques-uns, comme ceux de l'Alsace et du Bas-Rhin sont situés près de celui de 0 °C. Les deux grands centres de *rossicus* en novembre se situent dans la zone isotherme entre 0 °C et -2,5 °C, mais comme déjà dit, en janvier leur importance diminue fortement. Les quartiers de la côte albanaise se trouvent même à la limite de l'isotherme de 7,5 °C. *Fabalis* par contre dépasse à peine l'isotherme de 0 °C et son aire en Pologne du nord touche l'isotherme de -2,5 °C. Et si, comme Strautman (1963) le laisse supposer, une aire de cette race se situe également sur les plateaux de la Volhyno-Podolie, celle-ci est entrecoupée par l'isotherme de -5 °C.

Au mois de janvier, sur l'entièreté de l'Europe, les deux taxons montrent une distribution allohiémique dans le sens de la terminologie de Salomonsen (1955). Cette division nette est également perceptible lors d'un examen à une échelle restreinte. Aux Pays-Bas par exemple, les deux taxons ont des préférences écolo-

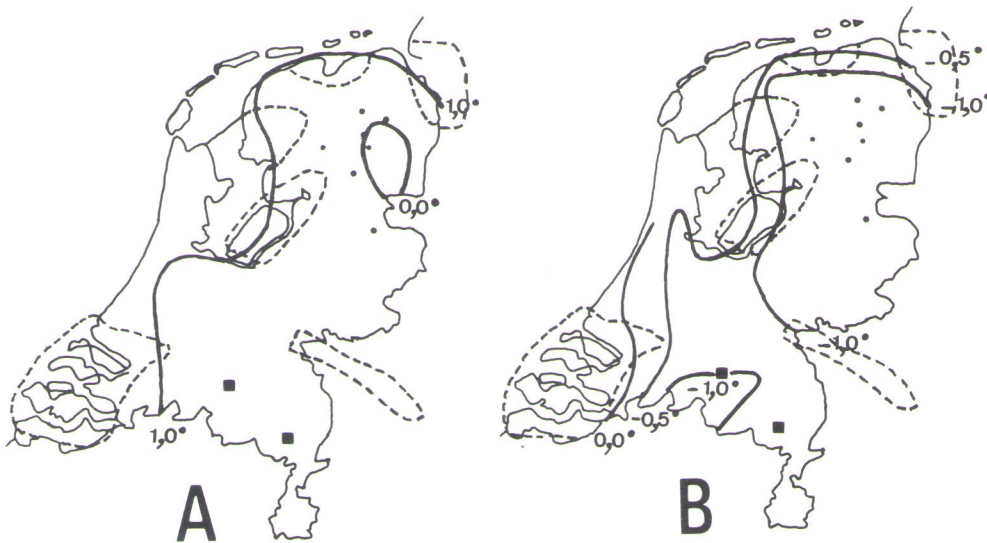


Fig. 4. Lieux traditionnels d'hivernage de *Anser fabalis* aux Pays-Bas (van den Bergh, 1985; Litzbarski, 1979) par rapport à la température journalière minimale, période 1931 - 1960 (K.N.M.I., 1972). A = décembre, B = janvier.



giques différentes (van den Bergh, 1985; Van Impe, 1980b), et si l'on tient compte de la moyenne de la température journalière minimale dans leurs quartiers durant les années 1931 - 1960 (K.N.M.I., 1972), ces différences s'accroissent. En décembre (Fig. 4a), l'isotherme de 1 °C se tranche assez bien les quartiers des deux taxons alors que les quartiers nordiques de *fabalis* touchent l'isotherme de 0 °C. En janvier (Fig. 4b), c'est l'isotherme de -0,5 °C qui est responsable d'une séparation et les endroits traditionnels de *fabalis* sont à peu près circonscrits par les isothermes de -1 °C. A noter que l'importante population zélandaise de *rossicus* hiverne à l'ouest de l'isotherme de 0 °C. Le quartier de *rossicus* au Bas-Rhin, qui touche la frontière ouest des Pays-Bas, fait exception à la situation présentée. Toutefois, il s'agit d'un quartier relativement nouveau, qui avant le début des années soixante, n'hébergeait que 1000 à 1500 Oies des moissons (Mooij, 1982). Il n'a donc guère connu la longue tradition des autres cantonnements hivernaux des deux taxons aux Pays-Bas, établie depuis le siècle passé.

Tableau 1. Dimensions (en mm) de *Anser fabalis fabalis* et de *Anser fabalis rossicus*. Données de Cramp et Simmons (1977)

	Mâles adultes					Femelles adultes				
	<i>fabalis</i>		<i>rossicus</i>		Valeur t	<i>fabalis</i>		<i>rossicus</i>		Valeur t
	n	\bar{x}	n	\bar{x}		n	\bar{x}	n	\bar{x}	
Aile	87	481	144	454	15,772**	73	460	133	433	14,591**
Bec	93	63,6	142	57,7	16,253**	75	60,0	134	54,6	14,876**
Tarse	21	82,2	13	75,2	5,296**	11	76,7	13	73,9	2,013 ^{NS}
Doigt	12	88,6	12	76,4	8,193**	11	82,7	9	74,7	4,324**
Poids (g)	68	3198	126	2668	12,591**	58	2843	117	2374	11,557**

** : $P < 0,001$.

NS : non significatif.

LES AIRES RESPECTIVES D'HIVERNAGE ET LA LOI DE BERGMANN

Le taxon *rossicus*, qui se reproduit dans les tourndras, a une taille plus petite que *fabalis*, le taxon des taïgas. Cette différence est très significative chez les adultes des deux sexes pour les longueurs de l'aile, du bec, du tarse (seulement pour les mâles), du doigt médian armé ainsi que pour le poids (Tableau 1). Comme le montrent les Fig. 3 a et 3 b et surtout cette dernière, qui donne la distribution des deux races pendant le maximum de leur hivernage, *rossicus*, le plus petit, hiverne en général dans des contrées à température plus clémente que celle où séjourne *fabalis*, dont la taille est plus grande. Ceci est en accord avec la loi de Bergmann (1847), qui établit un rapport entre l'accroissement des tailles et un climat de plus en plus froid.

LES AIRES RESPECTIVES DE REPRODUCTION ET LA LOI DE BERGMANN

Si nous avons constaté que pour les quartiers d'hivernage la loi de Bergmann est respectée, ceci n'est plus vrai pour les aires de reproduction. Syroechkovsky (1978) et d'autres auteurs ont maintes fois formulé qu'un bon nombre d'espèces et de races des genres *Cygnus*, *Anser* et *Branta* font exception à la loi de Bergmann dans le nord de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord. Les populations des races les plus occidentales de l'Oie des moissons n'échappent guère à cette exception, puisque les toundras où se reproduisent *rossicus* se trouvent plus au nord que les taïgas où nichent *fabalis*. Par la loi de Bergmann, on pourrait également supposer que *rossicus* arrive sur ses lieux de reproduction au moment où la tem-

pérature est plus clémente. Sur ce point aussi, la loi de Bergmann n'est pas suivie. Bien que *rossicus* arrive au printemps sur les lieux de reproduction quelques semaines plus tard que *fabalis*, fait établi depuis longtemps, elle y subit un climat beaucoup plus rude. Pour le démontrer, nous avons pris en considération les dates d'arrivée de l'Oie des moissons à des endroits très dispersés de la toundra typique et méridionale (Dementiev et Gladkov, 1952) et les températures moyennes en mai, fournies par des stations météorologiques les plus proches de ces lieux durant la période 1951 - 1960 (World Weather Records, 1966 et 1967). Les stations de la toundra arctique où la reproduction n'a jamais été établie, comme celle du cap Chelyuskin (Dementiev et Gladkov, 1952), n'ont pas été prises en compte. En ce qui concerna la zone de taïga, nous nous sommes servis des températures moyennes du mois d'avril ou de mai de 14 stations réparties dans le cordon de taïgas de la Suède, de la Finlande et de l'Union Soviétique jusqu'à 70° E. Puisque *fabalis* occupe déjà en avril la partie sud-ouest de son aire de reproduction (Lampio, 1984), nous avons utilisé pour les quelques stations de cette région, les moyennes d'avril et pour d'autres, plus au nord et à l'est, les moyennes de mai. Ainsi l'arrivée de *rossicus* en mai correspond à une température moyenne de $-3,8 \pm 2,8$ °C ($n = 7$; extrêmes : $-0,3$ °C et $-7,2$ °C) et celle de *fabalis* en avril et mai à une moyenne de $0,2 \pm 3,0$ °C ($n = 14$; extrêmes : $7,7$ °C et $-3,8$ °C), soit un décalage de 4 °C ($N = 21$; $P < 0,05$), ce qui est de nouveau en contradiction avec la loi de Bergmann.

DISCUSSION

Nous venons de voir que la distribution en hiver des deux taxons s'accorde avec la loi de Bergmann mais qu'elle n'est pas en accord avec leurs distributions pendant la saison de reproduction. Essayons d'établir la relation entre cette constatation et quelques composants de la balance énergétique chez les deux taxons.

LA DISTRIBUTION EN HIVER

Le Tableau 2 montre les calculs du métabolisme de base, de la dépense quotidienne d'énergie et de la perte de la température corporelle des mâles et des femelles adultes des deux taxons. Puisque nous n'avons pas tenu compte de plusieurs facteurs importants, comme le comportement alimentaire et la valeur énergétique du régime alimentaire, ni des budgets de temps et d'activité, ces calculs ont donc un caractère très approximatif. Quant à la perte de la température corporelle, nous avons adopté quelques simplifications, déjà proposées dans le travail de LeFebvre et Raveling (1967). Pour analyser les résultats de ce tableau, nous admettons que les oies considérées ont un poids moyen unitaire. En suivant cette méthode, *fabalis* présente une perte de température corporelle de 9,4% inférieure à celle de *rossicus* ($0,135$ Kcal. Kg-h⁻¹ contre $0,149$ Kcal. Kg-h⁻¹; moyenne des chiffres obtenus pour mâles et pour femelles de chaque taxon). En nous basant sur le même poids unitaire, le métabolisme de base n'est que de 5,4% inférieur chez *fabalis* par rapport au métabolisme de base chez *rossicus* ($2,28$ Kcal. Kg-h⁻¹ contre $2,41$ Kcal. Kg-h⁻¹). Il en résulte que pour des activités égales, lors d'une tempé-

rature ambiante en baisse, *rossicus*, le plus petit des deux taxons, fera plus vite appel à ses réserves énergétiques pour maintenir sa température corporelle.

La même méthode de travail avec le poids unitaire moyen peut être reprise pour la dépense quotidienne d'énergie. Celle-ci se rapporte à des conditions « moyennes » pendant plusieurs semaines, où l'on prend en considération une activité exempte de grands efforts, tels la mue ou l'élevage des jeunes. Dans le cadre de notre étude, de telles valeurs s'avèrent plus réelles que celles du métabolisme basal. Selon plusieurs auteurs (voir Tableau 2), la dépense quotidienne d'énergie pour les représentants des genres *Anser* et *Branta* équivaut à peu près à 2,6 fois celle du métabolisme de base. Ainsi, nous apercevons que la dépense quotidienne d'énergie est de 6,8% plus faible chez *fabalis* que chez *rossicus* (5,92 Kcal.Kg-h⁻¹ contre 6,35 Kcal.Kg-h⁻¹). A la suite de ces résultats, nous savons que *rossicus* préfère une température hivernale plus élevée que *fabalis*.

Des récits du siècle passé nous relatent que *fabalis* fut jadis un hivernant très abondant en Europe centrale (Naumann, 1902; Bechstein in Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968; Mathiasson, 1963). Le déclin indéniable de ses effectifs dans cette contrée est à l'origine d'une opinion encore actuellement répandue, à savoir que ce taxon serait en voie de disparition. Maintes causes ont été imputées à ce

Tableau 2. Calculs du métabolisme de base, de la dépense quotidienne d'énergie et de la perte de la température corporelle chez *Anser fabalis fabalis* et *Anser fabalis rossicus*

Poids moyen ⁽¹⁾ (Kg)	Métabolisme de base ⁽²⁾ (Kcal.h ⁻¹)	Dépense quotidienne d'énergie ⁽³⁾ (Kcal.h ⁻¹)	Perte de la température corporelle ⁽⁴⁾ (Kcal.h ⁻¹ .°C ⁻¹)
<i>fabalis</i>			
♂ ad. 3,198	7,0	18,1	0,420 ΔT
♀ ad. 2,843	6,7	17,5	0,395 ΔT
<i>rossicus</i>			
♂ ad. 2,668	6,4	16,7	0,385 ΔT
♀ ad. 2,374	5,9	15,3	0,370 ΔT

(1) Données de Cramp et Simmons (1977).

(2) BMR (Basal metabolic rate). Calculé selon King et Farner (1961):
 $\log M = \log 74,3 + 0,744 \log W$
 (M = Kcal.jour⁻¹ et W = poids corporel en Kg).

(3) DEE (Daily energy expenditure). DEE ≈ 2,6 × BMR (voir Drent *et al.*, 1978/79 et Gauthier *et al.*, 1984).

(4) Calculé à partir de Birkebak *et al.* (1966) et de LeFebvre et Raveling (1967).

déclin (Bauer et Glutz von Blotzheim, 1968), mais aucune ne paraît convainquante. Mathiasson (1963) attribua le déclin dans cette région à un déplacement des quartiers d'hivernage, puisque la régression en Europe centrale alla de pair avec une augmentation des effectifs en Scanie, surtout apparente depuis le début du XX^e siècle. Ainsi les voies de migration se raccourcirent et les quartiers d'hivernage de *fabalis* se rapprochèrent de son aire de nidification. Mathiasson (1963) présumait que ces facteurs trouvaient leur origine dans une amélioration du climat en Europe centrale. Cette opinion est corroborée par notre étude. En effet, partant des données très documentées de von Rudloff (1967), il apparaît que l'isotherme de 0 °C s'est déplacé vers le nord depuis le siècle passé. La zone isothermique de 0 °C à -2,5 °C, actuellement visitée préférentiellement par *fabalis* en hiver, se trouvait plus à l'est. La théorie de Mathiasson (1963) s'inclut donc dans le cadre d'une modification de la position des isothermes par rapport au siècle passé et par ce fait, il se peut bien que le déclin de la race *fabalis* ne soit qu'apparent et qu'en réalité elle a suivi le déplacement des isothermes vers le nord.

LA DISTRIBUTION EN ÉTÉ

Pour que la distribution des différentes races dans une espèce obéisse à la loi de Bergmann, il est nécessaire que les avantages physiologiques l'emportent sur les désavantages écologiques (Kendeigh, 1969). A partir des données fournies par Cramp et Simmons (1977), le poids moyen des mâles et des femelles adultes *fabalis* dépasse de 16% celui des mâles et des femelles adultes *rossicus*. Ceci implique que la première devrait être plus exigeante envers son environnement que la dernière, en demandant une plus grande quantité de nourriture. Evaluons maintenant la dépense quotidienne d'énergie pour les deux taxons pendant les dix premiers jours après leur arrivée sur les lieux de reproduction. Selon King (1973) et Raveling et Lumsden (1977) cette dépense égale la somme de la dépense métabolique propre aux oies dans les régions arctiques (1,6 à 2,4 fois la valeur du métabolisme basal) et celle, nécessaire pour la formation des œufs (2,5 à 2,9 fois la valeur du métabolisme basal). Après correction, cette addition nous donne à peu près 4,5 fois la valeur du métabolisme basal. Il en résulte que la dépense théorique de *fabalis* est de 10% supérieure à celle de *rossicus*, ce qui illustre un désavantage écologique pour *fabalis*.

Comment *fabalis* se prémunit-elle pour surmonter un tel désavantage? Un grand nombre de publications nous apprennent que les oies habitant les toundras (*rossicus*) ne trouvent pas ou très peu de nourriture lors de leur arrivée sur les lieux de reproduction. Cette pénurie peut se prolonger durant plusieurs semaines, ce qui cause une perte très significative des réserves de graisses et de protéines (Cooch, 1958; Ryder, 1972; Raveling et Lumsden, 1977). En revanche, les oies habitant les taïgas (*fabalis*) plus méridionales et à température plus élevée, ne semblent guère subir le même sort, comme le démontrent Pirkola et Kalinainen (1984) pour *fabalis* en Finlande. Dès son arrivée et durant quelques semaines, elle picore des graines incorporées dans la glace des ruisseaux en train de dégeler. Cette source de nourriture est fréquemment utilisée à la fois par des couples reproducteurs et par de petits contingents de non-reproducteurs.

Certains facteurs, comme l'importance des réserves adipeuses chez les deux taxons au moment de leur arrivée dans l'aire de reproduction restent inconnus. C'est pourquoi cette interprétation de l'exception à la loi de Bergmann reste encore hypothétique. Cependant, d'un point de vue théorique, elle semble une base de départ solide pour des recherches ultérieures.

La distribution des deux races de *A. fabalis* dans l'ouest de la région paléarctique montre la même image que la distribution des différentes sous-espèces de *Branta canadensis* dans la région néarctique. Elles aussi ne s'accordent pas à la loi de Bergmann quant à leurs aires de reproduction mais elles sont en concordance avec cette loi pour la position géographique de leurs aires d'hivernage (Hanson, 1965; LeFebvre et Raveling, 1967). Pour conclure, notre étude soutient le concept que le maintien d'une balance énergétique favorable est l'un des facteurs majeurs qui conditionne la distribution hivernale et estivale des deux taxons de l'Oie des moissons.

REMERCIEMENTS

Il me plaît d'exprimer ma profonde gratitude à Mmes Chr. Kirschner et G. Solkowski, au Prof. Dr. C. Vernemmen, à l'Ir. G. Bulteel et à MM. B. Ch. Van Damme, R. Uhlig et R. Vanderbeck, pour leur aide dans les recherches bibliographiques. Grâce à Mlle M. Otsu et à M. G. Huyskens, j'ai pu obtenir des renseignements précieux sur l'hivernage de l'Oie des moissons dans la région balte. Mmes I. Clemens, G. Terekhina-Milissen et M. J. Dragonetti m'ont procuré une grande aide très appréciée par la traduction de plusieurs textes en langue russe. Grâce à mon épouse, cette étude a pu être menée à bien; qu'elle trouve ici toute ma gratitude.

RÉSUMÉ

Durant ces dernières années, beaucoup d'informations nouvelles sur la migration et l'hivernage de l'Oie des moissons (*Anser fabalis*) ont vu le jour, mais un bon nombre de questions attendent une réponse. La présente étude essaie d'établir les routes de migration automnale et la position des quartiers d'hivernage de la race des toundras (*A. f. rossicus*) et de la race de la taïga *A. f. fabalis*). Ensuite on examine si la position de leurs quartiers respectifs d'hivernage et de reproduction s'accorde avec la loi de Bergmann.

Les routes de migration automnale sont fort dissemblables pour les deux taxons (Fig. 1). De grands nombres de *rossicus* se rassemblent en septembre dans la toundra Malozemel'skaya. En passant par le golfe d'Onéga, le sud-est de la Finlande et l'Estonie, elles se réunissent dans deux centres importants (Fig. 3a). Le premier se constitue dans la partie occidentale de la Pologne et dans une grande partie de la R.D.A., le second dans le bassin pannonien. *Fabalis*, qui ne participe guère à cette migration, suit des routes plus occidentales, au départ des zones occidentales de la mer Blanche et de la presqu'île de Kola. En traversant la Scandinavie, *fabalis* atteint ses lieux les plus importants de rassemblement

automnal en Suède du sud et le long de la côte baltique de la R.D.A. et de la Pologne. L'existence d'une étroite zone de chevauchement entre les routes les plus orientales de *fabalis* et les plus occidentales de *rossicus* au cours du trajet mer Blanche - mer Baltique est très probable. Il est exclu que *fabalis* visite en grand nombre les Balkans. Sa présence en Ukraine de l'ouest reste encore à confirmer. La séparation presque complète entre les routes automnales de *rossicus* et de *fabalis* est également confirmée par une analyse de la migration de printemps des Oies des moissons baguées aux Pays-Bas et qui appartiennent surtout à la race *rossicus* (Fig. 2a et 2b). Durant les périodes de mars-avril et de mai-juin, ces oies ne visitent la Scandinavie qu'en très petit nombre.

Les deux races suivent une migration du type « leap-frog ». *Rossicus*, qui niche plus au nord et à l'est que *fabalis*, « dépasse » cette dernière pendant sa migration automnale pour passer l'hiver dans des régions plus méridionales.

La distribution hivernale des deux races en Europe est comparée à l'orientation des isothermes. Vers la mi-novembre (Fig. 3a), la position des quartiers d'hivernage des deux races se différencie peu. Mais comme l'aire annonienne s'étend pour une partie au sud de l'isotherme de 5 °C, une partie de la race *rossicus* jouit déjà d'un climat plus tempéré que *fabalis*. Cette différence s'accroît sur la carte de mi-janvier (Fig. 3b). Un grand nombre de quartiers d'hiver de *rossicus* se trouvent maintenant près de l'isotherme de 2,5 °C, quelques-uns près de celui de 0 °C et les quartiers de la côte albanaise longent l'isotherme de 7,5 °C. Les deux grands centres occupés en novembre et qui se situent dans une zone isothermique plus froide, entre 0 °C et -2,5 °C en janvier, ont vu diminuer leur importance. *Fabalis* par contre dépasse à peine l'isotherme de 0 °C. Même lors d'un examen à une échelle restreinte, comme celle des Pays-Bas, une telle division est perceptible (Fig. 4a et 4b). Ici, les deux races sont assez bien séparées par les isothermes de 1 °C et de -0,5 °C correspondant aux mois de décembre et de janvier. Les quartiers de *rossicus* sur le Bas-Rhin font exception à la situation présentée. Toutefois, cette aire d'hivernage doit être considérée comme non-traditionnelle.

Les deux races montrent donc une distribution allohiémique pendant le maximum de leur hivernage. *Rossicus*, la race la plus petite (Tableau 1), hiverne en général à une température plus clémente. La distribution hivernale des deux races s'accorde donc avec la loi de Bergmann. Mais la position des aires respectives de reproduction est en désaccord avec cette loi. *Rossicus* niche en effet plus au nord et à l'est que *fabalis* et subit sur ses lieux de nidification au moment où elle arrive une température plus rude que celle que connaît à cette époque *fabalis*.

L'auteur essaie d'expliquer cet accord ou ce désaccord. Si l'on exprime les valeurs du Tableau 2 par poids moyen unitaire, il en résulte que la perte de la température corporelle et le métabolisme basal sont respectivement de 9,4% et de 5,4% inférieurs chez *fabalis*. Donc, lors de niveaux égaux d'activité et d'une température ambiante en baisse, *rossicus* fera plus vite appel à ses réserves énergétiques que *fabalis*. Ceci peut expliquer la concordance entre la distribution hivernale des deux races et la loi de Bergmann. Par un même raisonnement, l'on peut comprendre que l'opinion émise sur le déclin des effectifs de *fabalis* par rapport à ceux du siècle passé, doit être jugée avec prudence. Ce déclin indéniable en Europe centrale fut lié à l'apparition d'hivers plus doux dans les quartiers d'hivernage d'antan. L'isotherme de 0 °C s'étant déplacé vers le Nord, ce mouvement fut apparemment suivi par *fabalis*. En effet, depuis la fin du siècle passé, les effectifs de *fabalis* se sont fortement accrus en Suède du sud.

En arrivant sur ses lieux de reproduction au printemps, *fabalis*, la race la plus grande, a besoin d'une plus grande quantité de nourriture que *rossicus* et subit donc un désavantage écologique par rapport à cette dernière. Ce désavantage peut être corrigé et même neutralisé par le fait que *fabalis* trouve un peu de nourriture au moment de son arrivée dans

la taïga. Ce qui n'est pas le cas pour *rossicus*, qui est obligée de jeûner pendant la période qui suit son arrivée dans la toundra. De cette façon, le désaccord entre la position des aires de reproduction et la loi de Bergmann pourrait être expliqué.

81

La distribution des deux races de *A. fabalis* dans l'ouest de la région paléarctique montre la même image que la distribution des différentes sous-espèces de *Branta canadensis* dans la région néarctique. Elles aussi sont en concordance avec la loi de Bergmann quant à la position géographique de leurs aires d'hivernage mais elles ne s'y accordent pas quant à leurs aires de reproduction. Pour conclure, l'on peut penser que le maintien d'une balance énergétique favorable est l'un des facteurs majeurs qui établit la distribution hivernale et estivale des deux races de l'Oie des moissons.

BIBLIOGRAPHIE

- ARRIGONI DEGLI ODDI, O. 1929. Ornitologia Italiana. Milano, Ed. Libraio della real casa.
- BAUER, K.M. et U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM. 1968. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 2. Anseriformes (I. Teil). Francfort-sur-le-Main, Akademische Verlagsgesellschaft.
- BELOPOLSKII, L.O. 1956. (Some information on the passage of birds in autumn 1954 on the coasts of the White Sea, in respect to the organization on observations on the bird migration in Karelo - Finskoi SSR). Loodusurijate seltsi aastaraamat 49: 65-74.
- BERGMAN, G. 1978. Effects of wind conditions on the autumn migration of waterfowl between the White Sea area and the Baltic region. Oikos 30: 393-397.
- BERGMANN, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökologie der Tiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien. Göttingen: 595-708.
- BERNIS, F. 1963. La invernada y migración de neustros ànsares (*Anser anser* y *Anser fabalis*). Ardeola 9: 67-109.
- BIANKI, V.V. 1976. Swans and geese in Murmansk region and northern Karelia. Alushta, Crimea, USSR, Report to IWRB symposium, 18-22 November 1976.
- BIRKEBAK, R.C., C.J. CREMERS et E.A. LEFEBVRE. 1966. Thermal modeling applied to animal systems. J. Heat Transfer 88: 125-130.
- COOCH, F.G. 1985. The breeding biology and management of the Blue Goose (*Chen caerulescens*). Ph. D. Dissertation. Ithaca, N.Y., Cornell University.
- COOMBES, R.A.H. 1947. On the races of the Bean Goose in the Netherlands. Limosa 20: 229-230.
- COOMBES, R.A.H. 1951. Two races of Bean Goose *Anser arvensis* in Western Europe. Proc. Xth Int. Orn. Congress Uppsala 1950: 185-188.
- CRAMP, S. et K.E.L. SIMMONS (eds). 1977. The Birds of the Western Palearctic. Vol. I. Oxford, Oxford University Press.
- DEMENTIEV, G. 1936. Essai de révision des formes de l'Oie des moissons *Anser fabalis* Latham. Alauda 8: 169-193.
- DEMENTIEV, G. et N.A. GLADKOV. 1952. The Birds of the Soviet Union. Vol. IV. Translated from Russian by the Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem 1967.
- DOBROWOLSKI, K., A. KRZYSKOWIAK, E. NOWAK et J. NOWICKI. 1984. Geese wintering in Poland. Aquila 91: 47-92.
- DRENT, R., B. EBBINGE et B. WEIJAND. 1978/79. Balancing of energy budgets of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report. Verh. orn. Ges. Bayern 23: 239-264.
- FEDJUSCHIN, A.W. et M.S. DOLBIK. 1967. (Les oiseaux de la Biélorussie). Minsk, Ed. La Science et la Technique.
- FILCHAGOV, A.V., V.V. BIANKI et K.T. MIKHAILOV. 1985. (Bean Goose *Anser fabalis* on the Kola Peninsula). Ornitologiya 20: 26-32.

- FOG, M. 1977. Gänse, Gänseforschung und Gänseprobleme Dänemarks. *Vogelwelt* 98: 121-141.
- FOG, M. 1982. Number of Bean Goose (*Anser fabalis* sp.) in the wintering areas. *Aquila* 89: 123-125.
- FOURNIER, O., C. OTERO et C. RIOLS. 1983. Statut actuel des populations de *Anser fabalis rossicus* hivernant en France et en Espagne. *Aquila* 90: 39-42.
- FREIDANK, K. et L. PLATH. 1982. Zur Vogelwelt des Elbe-Havel-Winkels. Eine Bestandsaufnahme. Genthin.
- GANZENWERK GROEP NEDERLAND. 1980-1984 (en série). Resultaten van de ganzen tellingen in Nederland. *Watervogels* 5: 65-95; 6: 119-142; *Limosa* 56: 9-17; 57: 7-16.
- GAUTHIER, G., J. BÉDARD et Y. BÉDARD. 1984. Comparison of daily energy expenditure of Greater Snow Geese between two habitats. *Can. J. Zool.* 62: 1304-1307.
- GRAUMANN, G., D. JÄKEL, S. MÜLLER et H. ZÖLLICK. 1980. Die Vögel des NSG Bock und Hohe Düne von Pramort. *Natur und Naturschutz in Mecklenb.* 16: 1-104.
- HANSON, H.C. 1965. The Giant Canada Goose. Carbondale, Ill. Univ. Press.
- HUMMEL, D. 1976-1984 (en série). Das Auftreten von Wildgänsen in der Bundesrepublik Deutschland. *Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat Vogelschutz* 16: 53-60; 17: 89-102; 20: 89-107; 21: 53-76; 22: 39-70; 23: 91-119; 24: 121-144.
- HUYSKENS, G. 1977. De verspreiding van *Anser fabalis fabalis* en *Anser fabalis rossicus* buiten het broedseizoen. *Watervogels* 2: 69-75.
- HUYSKENS, G. 1983. De veldkenmerken van de Taigarietgans *Anser fabalis fabalis* en de Toendrarietgans *Anser fabalis rossicus*. *De Wielewaal* 49: 257-275.
- ILIČEV, V.D. et A.A. KIŠČINSKIJ. 1979. Migracii ptic vostočnoj evropy i severnoy azii. Ciconiiformes - Anseriformes. Moscou, Nauka.
- JÖGI, A. 1970. Migration of waterfowl in Estonia. Pp 47-62 in E. Kumari. *Waterfowl in Estonia*. Tallinn, Valgus Publishing House.
- JOHANSEN, H. 1959. Die Vogelfauna Westsibiriens. III. Teil (Non-Passerés). *J. Orn.* 100: 60-78.
- KENDEIGH, S.C. 1969. Tolerance of cold and Bergmann's rule. *Auk* 86: 13-25.
- KING, J.R. 1973. Energetics of reproduction in birds. Pp 78-107 in D.S. Farner. *Breeding biology of birds*. Washington, Nat. Acad. Sci.
- KING, J.R. et D.S. FARNER. 1961. Energy metabolism, thermoregulation and body temperature. Pp 215-288 in A.J. Marshall. *Biology and comparative physiology of birds*. Vol. 2. New York, Academic Press.
- KONINKLIJK NEDERLANDS METEOROLOGISCH INSTITUUT. 1972. Klimaatatlas van Nederland. 's-Gravenhage, Staatsuitgeverij.
- KUMARI, E. 1961. International observations of the autumn migration in the Baltic area in 1956 and 1958. *Ornitoloogiline Kogumik* 2: 9-41.
- KUMARI, E. 1968. Bird life in Matsalu Bay. IIIth International Meeting on Wildfowl Conservation. Leningrad, 1968. Tallinn, Valgus Publishing House.
- LAMPIO, T. 1984. On the spring migration of the Bean Goose, *Anser fabalis*, in Finland. *Swedish Wildlife Res.* 13: 59-72.
- LAU, H. 1982. Ein Zugrast- und Überwinterungsplatz für Wasservögel. Das Küstenvogel-schutzgebiet «Inseln Oie und Kirr». *Meer und Museum* 3: 52-55.
- LEBRET, T. 1982. Goose observations in the Pannonic region in October-December 1980 and in March 1981. *Aquila* 89: 187-191.
- LEFEBVRE, E.A. et D.G. RAVELING. 1967. Distribution of Canada Geese in winter as related to heat loss at varying environmental temperatures. *J. Wildl. Manage.* 31: 538-545.
- LEISLER, B. 1979. Beiträge zur Kenntnis der Ökologie der Anatiden des Seewinkels (Burgenland). Teil I: Gänse. *Egretta* 12: 1-52.

- LEITO, A. 1977. (Migration of Cranes and Bean Geese in the vicinity of Kullamaa). Eesti Loodus 20: 604.
- LITZBARSKI, H. 1974. Taxonomische und biometrische Untersuchungen an der Saatgans, *Anser fabalis* (Latham 1787). Beitr. Vogelkd. 20: 394-411.
- LITZBARSKI, H. 1979. Erste Ergebnisse der Beringung und farbigen Kennzeichnung von Saatgänsen, *Anser fabalis*, in der Deutschen Demokratischen Republik. Beitr. Vogelkd. 25: 101-123.
- MAKATSCHEW, W. 1950. Die Vogelwelt Macedoniens. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, Geest und Portig.
- MALCHEVSKIJ, A.S. et Y.B. PUKINSKIJ. 1983. (Swans, Geese and Brents in Leningrad region). Comm. Baltic Comm. Study Bird Migr. 14: 23-42.
- 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.
- MATVEJEV, S.D. 1950. Ornithogeographia Serbica. Beograd, Acad. Serbe Sciences.
- MATVEJEV, S.D. et V.F. VASIĆ. 1973. Catalogus Faunae Jugoslaviae IV/3 Aves. Ljubljana, Academia Scientiarum et Artium Slovenica.
- MENZEL, H. 1978. Zum Vorkommen der Gänse in der Oberlausitz. Abh. u. Ber. Naturkundemus. Görlitz 52 1-27.
- MIKUSKA, J. 1982. The importance of Kopački Rit. Aquila 89: 205-207.
- MIKUSKA, J. et B. KUTUZOVIĆ. 1982. Geese in Yugoslavia. Aquila 89: 195-204.
- MINEYEV, Yu.N. 1982. Seasonal distribution and numbers of waterfowl on the Malozemel'skaya tundra. Polar Geography and Geology 6: 41-46.
- MOOIJ, J.H. 1982. The «Niederrhein» (Lower Rhine) area (North Rhine Westphalia, Federal Republic of Germany), a goose wintering area of increasing importance in the Dutch-German border region. Aquila 89: 285-297.
- NAUMANN, J.F. 1902. Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. 9. Band. Gera, Verlag Fr. Eugen Köhler.
- NAUMOV, S.P. 1931. (Mammals and birds of the Gyda peninsula, North-West Siberia). Trudy Polyarnoi Komissii 4: 1-106.
- NILSSON, L. 1979. Goose counts in Sweden in September-April 1977/78 and 1978/79. Anser 18: 263-278.
- NILSSON, L. 1984. Migrations of Fennoscandian Bean Geese, *Anser fabalis*. Swedish Wildlife Res. 13: 83-106.
- NILSSON, L. et H. PERSSON. 1978. Numbers and movements among geese resting and wintering in Skåne, South Sweden, 1977-1978. Anser 17: 139-145.
- NILSSON, L. et H. PERSSON. 1984. Non-breeding distribution, numbers and ecology of Bean Goose, *Anser fabalis*, in Sweden. Swedish Wildlife Res. 13: 107-170.
- NOWAK, 1980. Wasservogel und Feuchtgebiete Albaniens (Status, Veränderungen, Nutzung und Schutz). Beitr. Vogelkd. 26: 65-103.
- Ogilvie, M. 1978. Wild Geese. Berkhamsted, Poyser.
- OTERO, C. 1983. *Anser fabalis* in Spain: habitat, distribution and population dynamics. Aquila 90: 35-37.
- PERDECK, A.C. et C. CLASON. 1980. Some results of waterfowl ringing in Europe. IWRB Special Publication N° 1. Slimbridge, International Waterfowl Research Bureau.
- PIRKOLA, M.K. et P. KALINAINEN. 1984. The status, habitats and productivity of breeding populations of Bean Goose, *Anser fabalis fabalis*, in Finland. Swedish Wildl. Res. 13: 9-48.
- POWYS, T.L. 1860. Notes on birds observed in the Ionian Islands and the provinces of Albania proper, Epirus, Acarnania and Montenegro. Ibis 2: 1-10, 133-140, 228-239, 338-357.

- RANDIK, A. 1983. Numbers of wild geese in the Czechoslovak-Hungarian section of the Danube in 1962/63, 1972/73 and 1978/79. *Aquila* 90: 43-44.
- 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.
- REISER, O. 1939. Materialien zu einer Ornith. I. Bosnien und Herzegowina. Wien, Naturhistorisches Museum.
- ROOTSMÄE, L. 1977. (Mass migration of geese in the autumn of 1975). *Eesti Loodus* 20: 603.
- 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 (*Anser fabalis*) im Herbst. *Beitr. Vogelkd.* 23: 42-48.
- RYDER, J.P. 1972. Biology of nesting Ross' geese. *Ardea* 60: 185-215.
- SALOMONSEN, F. 1955. The evolutionary significance of bird-migration. *Det Kongl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 22, n° 6.
- STEINHAUSER, F. 1970. Climatic atlas of Europe. WMO, Unesco, Cartographia.
- STRAUTMAN, F.I. 1963. (Ptizy zapadnykh oblastej USSR). Tom. 1. Lwow, Isdatelstwo Lwowskogo Univ.
- SYROECHKOVSKY, E.V. 1978. (Body size in swans and geese with respect to the adaptation to the polar conditions). *Zool. Zhurnal* 57: 738-749.
- TIMMERMAN, A., M.F. MÖRZER BRUYNIS et J. PHILIPPONA. 1976. Survey of the winter distribution of Palaearctic geese in Europe, western Asia and North Africa. *Limosa* 49: 230-292.
- TVEIT, G. 1984. Autumn migration, wintering areas and survival of Bean Geese, *Anser fabalis*, marked on the moulting grounds in Finmark, North Norway. *Swedish Wildlife Res.* 13: 73-82.
- VAN DEN BERGH, L.M.J. 1984. Verplaatsingen van Rietganzen *Anser fabalis* tussen West- en Middeneuropese overwinteringsgebieden. *Limosa* 57: 116-118.
- VAN DEN BERGH, L.M.J. 1985. Het voorkomen van de Taigarietgans *Anser fabalis fabalis* in Nederland. *Limosa* 58: 17-22.
- 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.
- VAN IMPE, J. 1981a. Sur la cladogenèse et l'évolution d'*Anser fabalis fabalis* et d'*Anser fabalis rossicus*. *Gerfaut* 71: 163-174.
- VAN IMPE, J. 1981b. Dynamique des populations des Oies des moissons, *Anser fabalis fabalis* et *Anser fabalis rossicus*. *Gerfaut* 71: 399-413.
- VON FÜHRER, L. 1901. Beiträge zur Ornith. Montenegro's und des angrenzenden Gebietes von Nordalbanien. *Ornith. Jahrbuch* 12: 41-79.
- VON RUDLOFF, H. 1967. Die Schwankungen und Pedelungen des Klimas in Europa seit dem Beginn der regelmässigen Instrumenten-Beobachtungen (1670). Braunschweig, Vieweg und Sohn.
- VIKSNE, J. 1983. (Birds of Latvia. Territorial distribution and numbers). Riga, Zinatne Publishing House.
- WORLD WEATHER RECORDS. 1966. World weather records 1951-1960. Vol. 2 Europe. Washington, U.S. Department of Commerce.
- WORLD WEATHER RECORDS. 1967. World weather records 1951-1960. Vol. 4 Asia. Washington, U.S. Department of Commerce.

- YÉSOU, P. 1983. Anatidés et zones humides de France métropolitaine. Olonne-sur-Mer, Office National de la chasse, Bulletin mensuel.
- ZHELNIN, V. 1972. (Der Durchzug der Saatgans durch das südöstliche Estland). Pp 93-97 in Gusi w SSSR. Tartu.
- ZHELNIN, V. 1981. (Autumn migration of the Bean Goose and Whooper Swan in south Estonia in the course of twenty-seven years). Comm. Baltic Comm. Study Bird Migr. 12: 125-132.
- ZUBTOVSKI, N.E. et V.K. RYABITSEV. 1976. (New data on birds in the Kanin peninsula). Ornitologiya 12: 128-131.

SAMENVATTING

Tijdens de laatste jaren is veel nieuws over de trek en de overwintering van de Rietgans (*Anser fabalis*) aan het licht gekomen, maar vele vragen blijven nog onbeantwoord. De bijgaande studie beoogt de herfsttrekwegen en de ligging van de winterkwartieren van de westelijke populaties van de Toendrarietgans (*A. f. rossicus*) en van de Taigarietgans (*A. f. fabalis*) nader te beschrijven en te onderzoeken, of de verspreiding van beide rassen in de winter en in de zomer aan de regel van Bergmann gehoorzaamt.

In het najaar volgen *rossicus* en *fabalis* vrij goed van elkaar gescheiden trekwegen (Fig. 1). Grote aantallen *rossicus* verzamelen in september in de Malozemel'skaya toendra. Via de golf van Onega, het zuid-oosten van Finland en Estland concentreren zij zich in twee belangrijke centra (Fig. 3 a). Het ene omvat het westelijk deel van Polen en een groot deel van de D.D.R., het andere de Pannonische laagvlakte. Er is een grote overeenkomst betreffende de fenologie van de herfsttrek tussen de verschillende streken, waaruit duidelijk wordt dat *fabalis* aan deze trekweg nauwelijks of niet deelneemt. Deze volgt immers een meer westelijk gelegen trekroute, die haar oorsprong vindt in de westelijke delen van de Witte Zee en op het schiereiland Kola. Van hieruit bereikt *fabalis*, doorheen Scandinavië, haar belangrijke verzamelgebieden in Zuid-Zweden en aan de Baltische kust van de D.D.R. en Polen. Zeer waarschijnlijk bestaat er gedurende het traject Witte Zee-Baltische Zee een smalle zone van overlapping tussen het meest oostelijk deel van de *fabalis*-trekwegen en het meest westelijk deel van de *rossicus*-trekwegen. Op grond van jachtgegevens uit vorige eeuw en van veldwaarnemingen is uitgesloten dat aanzienlijke aantallen *fabalis* de Balkan bezoeken. Misschien overwintert *fabalis* in westelijk Oekraïne, maar sluitende bewijzen ontbreken hieromtrent. Het voor een groot deel gescheiden zijn van de herfsttrekwegen van beide taxa wordt ook bevestigd door een onderzoek van de voorjaarstrek van in Nederland geringde Rietganzen, die hoofdzakelijk op *rossicus* betrekking hebben (Fig. 2 a en 2 b). Zowel in maart-april als in mei-juni wordt Scandinavië door deze ganzen slechts in klein aantal bezocht.

De beide rassen van de Rietgans voldoen aan een « leap-frog » trekpatroon. *Rossicus*, die noordoostelijker broedt dan *fabalis*, steekt deze laatste tijdens de herfsttrek voorbij, om te overwinteren in zuiderlijker gelegen gebieden.

De verspreiding van beide rassen in Europa gedurende de winter wordt vergeleken met de ligging van de isothermen. Rond midden-november (Fig. 3 a) is het onderscheid tussen de verblijfplaatsen van beide rassen gering, vermits zij voornamelijk gelegen zijn in een zone begrensd door de isothermen van 2,5 °C en 5 °C. Het Pannonisch gebied strekt zich echter deels uit ten zuiden van de 5 °C isotherm, zodat een deel van het taxon *rossicus* nu reeds een milder klimaat ondergaat dan *fabalis*. Maar op de kaart van midden-januari (Fig. 3 b) wordt dit onderscheid veel duidelijker. Nu bevinden zich een groot aantal winterkwartieren van *rossicus* dicht bij de 2,5 °C isotherm, sommige bij de 0 °C isotherm en deze

aan de Albanese kust bereiken zelfs een temperatuur van $7,5^{\circ}\text{C}$. De twee belangrijke centra van november, die nu gelegen zijn in een koudere zone tussen 0°C en $-2,5^{\circ}\text{C}$, verminderen erg aan belang. *Fabalis* daarentegen overschrijdt nauwelijks de isotherm van 0°C . Ook bij een onderzoek op een beperkte schaal, zoals de Nederlandse, komt dit onderscheid tussen de winterkwartieren van *fabalis* en *rossicus* tot uiting (Fig. 4a en 4b). Hier scheiden de 1°C en de $-0,5^{\circ}\text{C}$ isothermen beide taxa vrij goed tijdens respectievelijk de maanden december en januari. De winterkwartieren van *rossicus* aan de Beneden-Rijn vormen een uitzondering op deze vaststelling, maar het gaat hier om een eerder niet-traditioneel wintergebied.

Beide rassen vertonen aldus een allohiemisch verspreidingspatroon tijdens het hoogtepunt van de overwintering. *Rossicus*, die significant kleiner is dan *fabalis* (Tabel 1), overwintert over het algemeen zuidelijker en bij een mildere temperatuur. Deze winterverspreiding voldoet bijgevolg aan de regel van Bergmann. Maar de ligging van de respectievelijke broedgebieden is tegengesteld aan deze regel. De kleinere *rossicus* broedt immers meer noordelijk en oostelijk en komt bij een koudere temperatuur op de broedplaatsen aan dan de zuidelijker broedende, grotere *fabalis*.

Er wordt gepoogd een verklaring te geven aan dit al of niet volgen van de regel van Bergmann. Indien de waarden van het basaalmetabolisme, het dagelijks energieverbruik en het verlies van lichaamstemperatuur uit Tabel 2 uitgedrukt worden per eenheid gemiddeld lichaamsgewicht, blijkt dat bij *fabalis* het verlies aan lichaamstemperatuur $9,4\%$ en het basaalmetabolisme $5,4\%$ lager liggen dan bij *rossicus*. Bijgevolg zal bij gelijke niveaus van activiteit en een dalende lichaamstemperatuur, *rossicus* vlugger beroep doen op haar warmtereserves dan *fabalis*. Dit kan verklaren waarom de verspreiding van beide rassen de regel van Bergmann volgt gedurende de winter. Langs deze weg valt ook te begrijpen dat de dikwijls verkondigde afname van het *fabalis*-bestand sinds vorige eeuw met voorzichtigheid moet beoordeeld worden. Deze niet te miskennen afname in Centraal-Europa was het gevolg van het intreden van mildere winters in dit voormalig winterkwartier. Hierdoor verschoof de 0°C isotherm noordwaarts en met deze ging klaarblijkelijk een noordwaartse verschuiving van *fabalis* gepaard. In Zuid-Zweden nam immers het *fabalis*-bestand sinds het einde van vorige eeuw gevoelig toe.

Wanneer de grotere *fabalis* tijdens de lente in haar broedgebieden aankomt, is deze ekologisch benadeeld tegenover de kleinere *rossicus*, omdat *fabalis* meer voedsel nodig heeft. Deze ekologische benadeling kan vergoed of zelfs worden opgeheven doordat *fabalis*, bij aankomst in de taïga, wat voedsel ter beschikking heeft. Maar zoals bij andere in de toendra broedende ganzen het geval is, vindt *rossicus* geen voedsel tijdens de eerste dagen na aankomst. Aldus zou de tegenstelling met de regel van Bergmann voor wat de broedgebieden betreft, kunnen verklaard worden.

De verspreidingsarealen van beide taxa van *A. fabalis* gedragen zich in het westelijk deel van het Palearctisch gebied zoals deze van de ondersoorten van *Branta canadensis* in het Nearctisch gebied. Ook zij volgen de regel van Bergmann voor wat betreft de geografische verspreiding van hun winterkwartieren, maar de positie van hun broedgebieden is aan deze regel tegengesteld. Besluitend mogen wij stellen, dat het onderhouden van een voordelige energie-balans één van de voornaamste factoren is, die de winter- en de zomerverspreiding van beide taxa bepaalt.

SUMMARY

The last years much information about the migration and the wintering of *Anser fabalis* has become available, yet many questions remain unanswered. This paper attempts to clarify

the migration routes of the westernmost populations of the taiga (*A. f. fabalis*) and of the tundra race (*A. f. rossicus*), and to examine whether their winter and summer distribution comply with Bergmann's rule.

In autumn, *fabalis* and *rossicus* follow migration routes mainly separate from each other (Fig. 1). During September, big flocks of *rossicus* congregate in the Malozemel'skaya tundra. After having passed through Onega Bay, Estonian SSR and the south-east of Finland, they gather in two important areas of concentration (Fig. 3a). The western half of Poland and a large part of the DDR constitutes the first, the second is the Pannonic lowlands. There is a good agreement between the phenological data from different parts of the autumn migration route. Thereby it appears that *fabalis* hardly participates in this migration. The race *fabalis* migrates along a more westerly route, which starts in the western parts of the White Sea and the Kola Peninsula. Through the Scandinavian peninsula they reach their gathering haunts in the South of Sweden and along the Baltic coast of the DDR and Poland. It is very probable that over the White Sea - Baltic Sea area a small zone of overlap exists between the easternmost part of the *fabalis* route and the westernmost part of the *rossicus* route. Hunting trophies from the last century and actual field determinations exclude the occurrence of substantial numbers of *fabalis* in the Balcan area. A wintering population of this race may visit the western Ukrainian SSR, but a definite proof of this supposition is still lacking. The rather pronounced separation between the autumn routes of the two races is further confirmed by an examination of spring migration data from Bean Geese ringed in the Netherlands (Fig. 2a and 2b). During March-April, as well as May-June, these geese, mainly belonging to the *rossicus* type, visit Scandinavia only in small numbers.

We conclude that the two races of the Bean Goose show a "leap-frog" migration pattern. *Rossicus* geese, breeding more to the north-east than the *fabalis* geese, pass aside the quarters of the latter during autumn and winter in more southerly areas.

In order to examine the winter distribution of the two races in Europe, we compare the positions of their principal winter haunts with these of the isotherms. Around mid-November (Fig. 3a), these haunts are not distinctly differentiated by temperature, because they are largely situated within a zone between the 2,5 °C and the 5 °C isotherms. However, because a part of the Pannonic area extends to the south of the 5 °C isotherm, some *rossicus* geese are exposed to a milder climate than the *fabalis* geese. The mid-January map (Fig. 3b), shows the increase of the differentiation between the winterquarters of the two types more clearly. Most haunts of *rossicus* correlate with the 2,5 °C isotherm, some with the 0 °C isotherm and those on the Albanian coast are even associated with a temperature of 7,5 °C. The importance of the two areas of concentration of November, now situated in a colder region between the 0 °C and the -2,5 °C isotherms, sharply decreases. On the contrary, *fabalis* hardly goes beyond the 0 °C isotherm. Even when examining the distribution of the two types on a smaller scale, i. g. in the Netherlands, the separation between them is again apparent. Here the winterquarters are fairly well divided by the 1 °C and the -0,5 °C isotherms in December and January respectively (Fig. 4a and 4b). However this statement does not hold for the Lower Rhine wintering area of *rossicus*. But this quarter must be considered as non traditional, since large numbers of these geese occupied the area only recently.

During the peak of the wintering period, both types show an allohiemic distribution pattern. *Rossicus*, being a significantly smaller goose than *fabalis* (Table 1), winters in more southerly regions with a milder climate. Consequently, this situation complies with Bergmann's rule. However, the rule is contradicted by the distribution of the respective reproduction areas. The smaller sized *rossicus* breeds in more northern parts of the Eurasian Continent and at its springtime arrival on the breeding grounds, it has to endure lower temperatures than *fabalis*.

A point of interest is why Bergmann's rule is not always applicable. When calculating the values of Table 2 on a weight basis, *fabalis* shows a heat loss rate of 9,4% less than *rossicus*, and a metabolic rate of only 5,4% less than *rossicus*. Thus, at identical activity levels and low environmental temperature, the smaller *rossicus* will use up its thermal reserve more rapidly. This may give an explanation of the concordance with Bergmann's rule in winter. In the same way it becomes also understandable that the decrease of the race *fabalis*, which is often proclaimed since the last century must be regarded with caution. This unmistakable decrease in Central Europe was a consequence of the upwarming of the winter temperature in that former wintering area. The 0°C isotherm shifted to the north and apparently, *fabalis* followed this movement. Their number increased considerably in the south of Sweden since the end of the last century. When the larger sized *fabalis* arrives in spring at its breeding places, it could be ecologically disadvantaged against the smaller *rossicus*, because it needs more food. This ecological disadvantage may be attenuated or even removed completely by the fact that in the taiga some food is available on arrival of *fabalis*. However, as is the case for many other tundra breeding geese, *rossicus* has nothing to eat in the first days after arrival and is forced to fast. In this way, the disagreement with Bergmann's rule concerning the position of the reproduction areas can be justified.

The winter and the summer distribution of the two races of *A. fabalis* in the western part of the Palearctic reflect the same picture as do the subspecies of *Branta canadensis* in the Nearctic. They also contradict Bergmann's rule as far as the breeding range is concerned, but agree concerning their geographical distribution in winter. To summarize, this study supports the concept that maintenance of a favorable energy balance is a major factor regulating the winter and the summer distribution of both taxa of *A. fabalis*.

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

Accepté le 31 janvier 1986