Octobre 2017

Contribution à la connaissance de la migration prénuptiale de la population d'oie cendrée du nord-ouest de l'Europe

RAPPORT SCIENTIFIQUE.

ISNEA
Institut Scientifique
Nord Est Atlantique

OMPO - Institut européen - OMPO - European Institute -

INTRODUCTION

La migration est un processus biologique complexe qui se définit par des déplacements saisonniers entre des habitats bien distincts en fonction de changements prédictibles de leurs environnements (Ramenofsky et Wingfield 2007). Le caractère cyclique et prévisible de la migration est par ailleurs rappelé dans le traité international de la convention sur les espèces migratrices[1]. Elle se distingue, par conséquent, de la dispersion, de l'erratisme ou de simples déplacements de redistribution liés prioritairement à des facteurs proximaux et pouvant survenir à n'importe quelle période du cycle annuel. Ces déplacements non cycliques, dont la direction est variable, visent à éviter des compétitions inter ou intra-spécifiques, un risque de prédation accru ou sont motivés par la recherche spontanée (et non programmée) de nouvelles zones de gagnage en raison d'une déplétion nutritionnelle sur un site traditionnellement exploité (voir Dingle et Drake 2007).

Par définition, les déplacements migratoires ont une base génétique et sont considérées comme programmées, avec des vols continus ou "persistants" dans une direction bien définie (Pulido 2007 ; Dingle 2014). Chez les oies, grâce à des enregistrements radar, Ebbinge et Buurma (2000) ont dissocié 3 types de vols bien distincts : les vols correspondant à des déplacements quotidiens de quelques dizaines de kilomètres, les vols dits "intermédiaires" pouvant atteindre près de 200km, et des vols migratoires se traduisant par des déplacements continus supérieurs à plusieurs centaines de kilomètres sans escale. Cette distinction importante est confortée par l'article 2.5.9 du guide interprétatif de la chasse de la directive Oiseaux : *"Le fait que des oiseaux quittent une zone d'hivernage ne signifie pas nécessairement qu'ils entament la migration du retour. Ils peuvent se déplacer vers d'autres aires d'hivernage en raison d'une modification des conditions écologiques locales, de l'épuisement des ressources alimentaires, de phénomènes perturbateurs ou d'une évolution des conditions climatiques".* En matière de période de chasse, c'est tout particulièrement la migration en fin d'hivernage, ou dite "prénuptiale", qui intéresse en premier lieu les décideurs. Tout le défi scientifique consiste par conséquent à se fonder sur les techniques et méthodes d'analyses appropriées pour différencier les trajets de retours de simples déplacements plus ou moins longs mais qui ne relèvent pas de la migration prénuptiale en référence à la directive européenne Oiseaux[2] et de son guide interprétatif.

La migration se caractérise non seulement par un changement du comportement mais également par des modifications importantes sur le plan physiologique associées ainsi à des processus métaboliques et endocriniens (Piersma 1998 ; Piersma et al. 1999 ; Falsone et al. 2009 ; Jenni-Eiermann et al. 2011 ; Alerstam 2011 ; Dingle 2014). En effet, les contraintes liées au vol migratoire impliquent une augmentation immédiate mais contrôlée de la dépense énergétique et donc de la fréquence cardiaque au cours de déplacements continus et soutenus, une augmentation de l'activité et des contraintes musculaires, des périodes de jeûne partiel accompagné d'une diminution de l'hydratation, cette dernière pouvant être partiellement compensée par la production d'eau métabolique, ainsi que d'une réduction des possibilités de repos ou de sommeil. De ce fait, à l'inverse de déplacements locaux, les déplacements migratoires sont précédés par un ensemble d'ajustements physiologiques et biomécaniques dits préparatoires selon des processus qui sont principalement contrôlés et programmés de manière endogène par l'influence notamment de facteurs ultimes (Salewski et Bruderer 2007 ; Dingle 2014). Tout

[1] Selon la convention sur les espèces migratrices (CMS), le traité international précise en son article 1 : «Espèce migratrice» signifie l'ensemble de la population ou toute partie séparée géographiquement de la population de toute espèce ou de tout taxon inférieur d'animaux sauvages, dont une fraction importante franchit cycliquement et de façon prévisible une ou plusieurs des limites de juridiction nationale.

[2] Le retour sur les aires de reproduction est un déplacement annuel des oiseaux, en une ou plusieurs étapes, de leurs aires d'hivernage vers les aires de nidification. La période d'hivernage se termine avec le départ à partir des aires d'hivernage où les oiseaux migrateurs ont été plus ou moins stationnaires depuis la fin de la migration post-nuptiale (automne). Le retour dans les aires de reproduction est communément appelé «migration pré-nuptiale» ou «migration printanière». Ornis 2014. (souligné par nous)

particulièrement, les déplacements migratoires de printemps (ou "trajets de retour") sont davantage synchronisés et rapides (concentrés dans le temps) que ceux de la migration d'automne (Cornelius et al. 2013 ; Nilsson et al. 2013a).

Chez les oiseaux, les mécanismes par lesquels l'information sur la photopériode est perçue et transmise pour activer la migration de printemps associent un système de photorécepteurs et de sécrétions neuro-endocriniennes au niveau de l'hypothalamus et de la glande pinéale (Cornelius et al. 2013). La variation de la concentration de l'hormone du stress, la corticostérone, semble être associée au processus migratoire, mais son implication en tant que stimulant ou facteur consécutif de cette stimulation reste en débat. Pour une même espèce, la régulation de la sécrétion de corticostérone peut être différente entre les oiseaux sédentaires et migrateurs (Eikenaar et al. 2015). Il apparaît que la corticostérone intervient par exemple dans la mobilisation des masses protéiques lors du vol migratoire chez certaines espèces (Jenni-Eiermann et al. 2011). Cependant, même si cette hormone contribue à préparer les conditions pour le départ en migration (par exemple en modulant la prise alimentaire) ou participe à la régulation du métabolisme énergétique pendant le vol migratoire, il ne semble pas que la corticostérone provoque directement le départ en migration (Cornelius et al. 2013). En effet, de manière plus directe, la stimulation de l'activité locomotrice associée à la migration (vols continus et soutenus) est liée à la suppression de l'inhibition de certains neurostéroïdes spécifiques. Cette action permissive est programmée de manière endogène et rythmée par des gènes "horloge" ainsi que par l'influence de la photopériode *via* un processus endocrinien complexe (Kumar et al. 2010 ; Dingle 2014). Dans le but de faire coïncider au mieux les contraintes biologiques de la future reproduction et la motivation à rejoindre des sites de nidification au meilleur moment, ces mécanismes expliqueraient notamment que le départ en migration prénuptiale puisse être moins étendu dans le temps que ne l'est la migration postnuptiale ou d'automne. Chez les oies, par exemple, cette synchronisation est d'autant plus importante que :

- les individus sont grégaires,

- qu'ils volent en formation, ce qui leur permet d'économiser de l'énergie (5 à 10%) étant donné que la marge de puissance (rapport entre puissance requise et puissance disponible) est plus faible chez les oiseaux de grande taille (Norberg 1996 ; Speakman et Banks 1998 ; Weimerskirch et al. 2001 ; Maeng et al. 2013) et,

- que les femelles sont des reproductrices sur "capital", devant ainsi acquérir des réserves corporelles optimales lors de leur dernière escale migratoire pour assurer leur nidification (ponte et incubation) une fois arrivées sur leur aire de reproduction (Ankney 1978 ; Raveling 1979 ; Owen et Black 1990). Cette contrainte nécessite ainsi une synchronisation entre la prédictibilité des ressources et les besoins nutritionnels.

De ce fait, à l'inverse des individus « courts-migrants », les oiseaux hivernant à plusieurs milliers de kilomètres de leurs sites de reproduction sont davantage dépendants des mécanismes programmés de manière endogène sous contrôle de facteurs ultimes (élévation de la durée d'éclairement par exemple) pour initier leur migration de retour (Pulido 2007 ; voir Tombre et al. 2008 ; Dingle 2014). En outre, contrairement aux dates de départ en migration, la date d'arrivée sur les sites de nidification est davantage dépendante des conditions environnementales proximales perçues au cours de la migration et surtout lors des dernières escales migratoires, ce qui permet aux oiseaux migrateurs de faire coïncider au mieux les besoins biologiques associés à la reproduction avec les disponibilités alimentaires sur les sites de nidification (Cornelius et al. 2013).

Bien qu'une certaine plasticité phénotypique puisse exister à l'échelle individuelle, la répétitivité dans la chronologie de la migration est généralement plus importante chez les individus « longs-migrants ». Ainsi, l'avancement des dates de migration serait davantage lié à une modification dans la composition

de la population (augmentation des effectifs d'individus précoces) plutôt qu'à une modification intra-individuelle du processus migratoire liée à la plasticité phénotypique (voir Alerstam et al. 2006 ; Vardanis et al. 2011 ; Brodersen et al. 2012 ; Conklin et al. 2013 ; Gill et al. 2014).

Il est donc possible que les départs en migration prénuptiale des oies cendrées à partir des zones d'hivernage situées en France ou en Espagne soient davantage synchronisés et restreints dans le temps que ceux des oies hivernant dans le nord de l'Europe par exemple, notamment parce qu'il s'agit de longs migrants.

Des dénombrements d'oiseaux en vol ou l'observation d'individus identifiés par des marques colorées (colliers) ont souvent été utilisés pour caractériser la chronologie de la migration (Fouquet et al. 2009 ; Nilsson et al. 2013b). Outre l'impossibilité de différencier avec certitude le vol erratique ou le vol de redistribution locale par rapport au vol migratoire (altitude, distance parcourue entre deux escales, continuité dans la direction des trajectoires) ces observations nécessitent toutefois des analyses spécifiques. Par exemple, sur la base d'un suivi pluri-annuel reposant sur les reprises / contrôles d'oiseaux bagués, Guillemain et al. (2006) ont montré qu'en tenant compte des reprises en direction du Nord et du Sud selon une analyse croisée, le démarrage de la migration prénuptiale chez la sarcelle d'hiver était d'un mois plus tardif que ce qu'il était admis en tenant compte des seules reprises en direction du Nord. Cette dernière méthode est en effet biaisée (voir aussi GEOC 2016) car elle ignore les déplacements de redistribution au sein de la zone d'hivernage ce qui peut conduire à une interprétation erronée en faveur d'une migration prénuptiale trop précoce.

De manière alternative et complémentaire, les nouvelles technologies réduisent la part de subjectivité des simples observations. Elles permettent d'une part de caractériser précisément le vol migratoire, d'autre part de connaître de manière automatisée la phénologie et les stratégies de migration grâce au suivi continu des oiseaux équipés de balises GPS ou à des observations par radar et ce, quelles que soient les conditions météorologiques et l'heure à laquelle ils se déplacent (Liechti et Bruderer 1995 ; Ebbinge et Buurma 2000 ; Petrie et Wilcox 2003 ; van Wijk et al. 2012 ; Beatty et al. 2013 ; Nilsson et al. 2016).

Dans ce rapport destiné à mieux cerner la migration prénuptiale des oies de la population du nord-ouest de l'Europe, nous reprenons l'ensemble des données issues du programme national portant sur l'amélioration des connaissances de l'oie cendrée (2011-2014, ONCFS 2014). En effet, les résultats rapportés dans le volet 2 du rapport ONCFS (2014) ne prenaient en compte que les vols en direction du Nord, ceux en direction du Sud étant écartés. Ici, c'est l'ensemble des vols observés en direction du Nord et du Sud qui sont analysés suivant les recommandations de Guillemain et al. (2006).

Par ailleurs, les données obtenues récemment grâce au suivi individuel par balises GPS entre 2011 et 2017 constituent des éléments importants pour la compréhension des déplacements des oies et permettent d'actualiser les observations jusque-là disponibles.

ETUDE DES DEPLACEMENTS D'OIES CENDREES SUR LA VOIE MIGRATOIRE EST-ATLANTIQUE.

1. Déplacements d'oies cendrées équipées de balises GPS

Méthode : Entre 2011 et 2017 (soit 3 ans de plus que dans le rapport ONCFS 2014), nous avons pu suivre en continu, durant plus de 5 mois, 36 oies cendrées : 14 étant équipées sur des sites d'hivernage majeur dans le sud de l'Espagne et 22 dans diverses régions de Norvège (Figure 1). Parmi ces dernières, trois ont effectué un hivernage complet à Doñana, une autre faisant de même dans l'ouest de la France. Les autres oies ont été suivies sur des zones d'hivernage en Europe du Nord. Les éléments techniques et méthodologiques du suivi ont été présentés dans un précédent rapport (Boos 2016). Sur la base des dates de départ en migration des 17 oies ayant hiverné en Espagne durant la période d'étude et en tenant compte des remarques émises par le GEOC (2016) sur le possible effet de la pseudoréplication pouvant être liée au fait que certaines oies ont été capturées sur le même site à la même période, la modélisation probabiliste du départ en migration à partir des zones d'hivernage situées en Espagne a été établie selon une loi de quasi Poisson en raison de la surdispersion (Zuur et al. 2009).

Sites des captures et de marquages en Espagne.

Sites des captures et de marquages en Norvège.

Figure 1. *Localisation des zones de captures et de poses de balises GPS sur des oies cendrées en Espagne et en Norvège.*

Résultats : Le suivi de ces oies équipées de balises GPS révèle que les individus effectuent des vols quotidiens de moins de 30 km (toutes directions confondues) entre des zones de gagnage et de remise, le temps de pause entre de tels vols étant inférieur à 12h. Cela rejoint les résultats précédemment admis chez d'autres espèces (Ebbinge et Buurma 2000, van Wijk et al. 2012). Il met aussi en évidence qu'au cours de l'automne et de l'hiver certains oiseaux effectuent des vols dits "intermédiaires" qui se caractérisent par des distances parcourues comprises entre 31 et 250 km dans une direction donnée entre deux pauses de 48h au moins (voir aussi van Wijk et al. 2012) et pouvant être suivis quelques heures ou jours plus tard de vols retours orientés en sens inverse (voir Annexe).

En moyenne, la durée d'une escale entre deux vols intermédiaires consécutifs ou entre un vol intermédiaire et un vol migratoire est de 23±3j. Sur l'ensemble des saisons inter-nuptiales de tels vols sont effectués par 74% des individus ; 58 % et 72% des oies ayant hiverné en Europe du Sud et du Nord respectivement effectuent des vols intermédiaires entre janvier et avril. En raison de déplacements va-et-vient constatés dans la limite de 250 km entre deux escales de plus de 48h, nos résultats confortent les recommandations d'Ebbinge et Buurma (2000) ainsi que de van Wijk et al. (2012). Ces auteurs ont en effet démontré, pour les oies grises notamment, qu'il est indispensable de distinguer les vols quotidiens et/ou intermédiaires des vols migratoires afin d'avoir une bonne compréhension du fonctionnement biologique de ces espèces. Pour les oies cendrées hivernant en Europe du Nord, les mois de décembre à février comptabilisent chacun entre 4 et 9% des vols intermédiaires de la saison, les proportions les plus importantes étant notées en mars et en avril. Pour les oies hivernant en Espagne ou dans l'ouest de la France, ce type de vol inexistant en décembre réapparait à partir de janvier (Figure 2A).

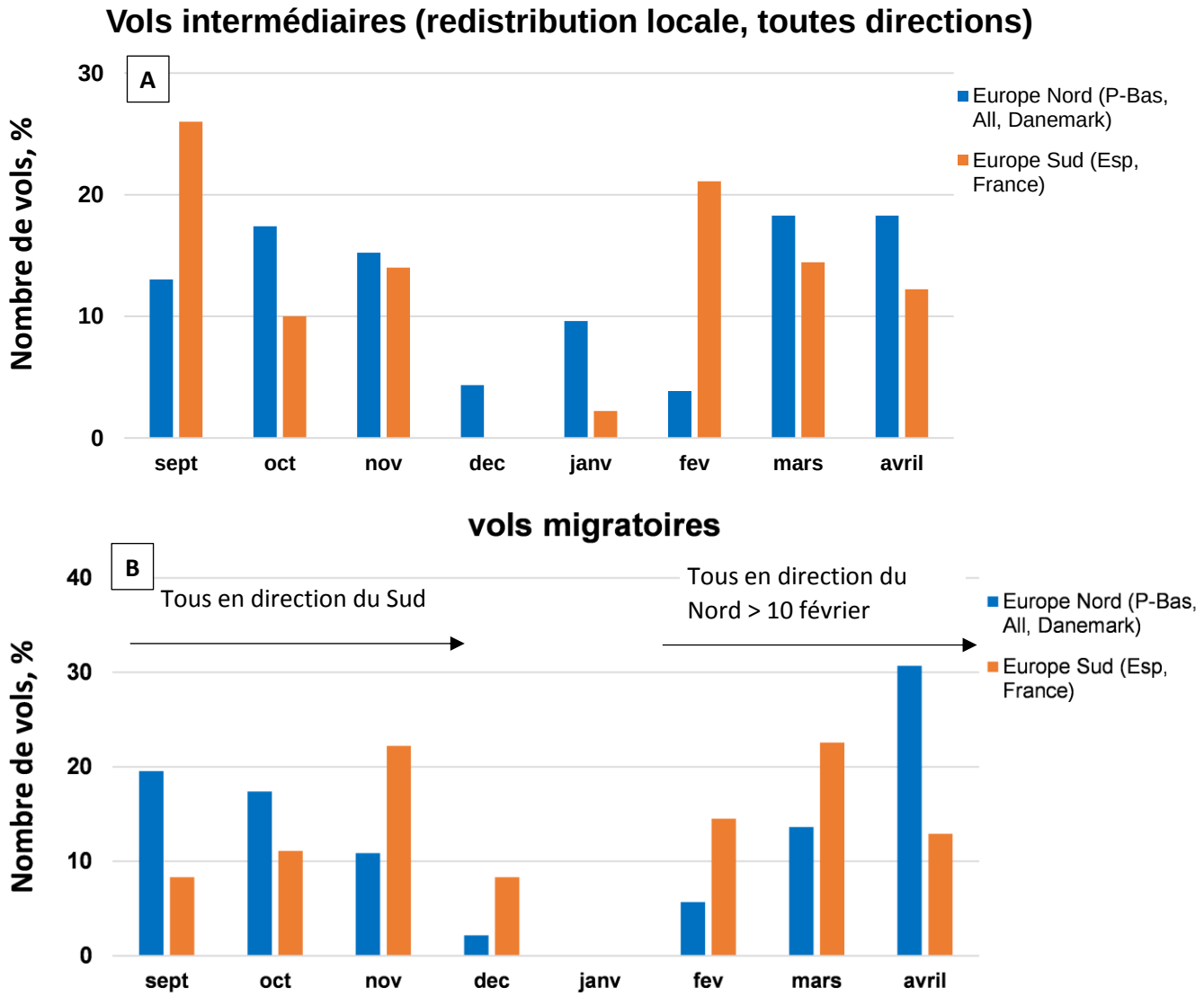


Figure 2. *Répartition des vols selon qu'ils soient de types "intermédiaires" (avec aller-retour possible,* ***A****) ou "migratoires" (dans une seule direction sans retour,* ***B****) chez les oies cendrées équipées individuellement d'une balise GPS ayant hiverné dans le sud de l'Europe (Espagne ou France) ou dans le nord de l'Europe (Pays-Bas, Allemagne, Danemark).*

La mise en évidence de vols quotidiens et de vols intermédiaires grâce aux balises GPS confirme le processus de migration chez l'oie cendrée comme étant une succession de vols continus de plus de 250 km entre deux escales de quelques heures ou quelques jours, dans une direction définie et sans retour en arrière. Quelle que soit la zone d'hivernage, les oies n'effectuent pas de vols migratoires en janvier ; elles reprennent ce type de déplacement en février, dans une proportion deux fois plus importante pour les oiseaux hivernant au Sud que pour ceux hivernant au Nord (Figure 2B).

Pour l'ensemble des 17 oies suivies individuellement et ayant hiverné en Espagne auxquelles s'ajoute celle ayant hiverné dans la baie de l'Aiguillon, tous les départs en migration prénuptiale sont intervenus entre le 11 février et le 10 mars avec une durée moyenne de traversée de l'Espagne de 8 jours (±2j) et une durée moyenne de traversée de la France de 6 jours (±2j, médiane = 4 jours). Toutes ces oies ont fait escale aux Pays-Bas durant en moyenne 22 jours (±4j, médiane = 31 jours) avant de repartir au Danemark, en Norvège, en Suède ou dans l'est de Allemagne pour y faire escale ou s'y reproduire à compter d'avril.

En tenant compte des remarques émises par le GEOC (2016), un modèle linéaire généralisé avec un test de vraisemblance (LRT) selon une loi de quasi Poisson (pour tenir compte de la surdispersion) montre que le lieu d'hivernage et/ou de capture en Espagne n'a pas d'effet significatif sur la date de départ en migration prénuptiale ($p>0,50$). La modélisation probabiliste du départ en migration à partir des zones d'hivernage situées en Espagne selon une loi de quasi Poisson (ø = 1,8) montre que, sur une population hivernante totale supposée comprise entre 75 000 et 150 000 oies cendrées (Ramo et al. 2015), le départ en migration du premier individu à partir d'Espagne se situe au 4 février ($1 = N_{totEsp}*P(t)$; Figure 3).

En tenant compte du temps moyen mis par les oies pour atteindre le territoire français, nous pouvons avancer que les oies en migration sont sur leur trajet de retour vers la fin de la première décade de février lorsqu'elles sont en France.

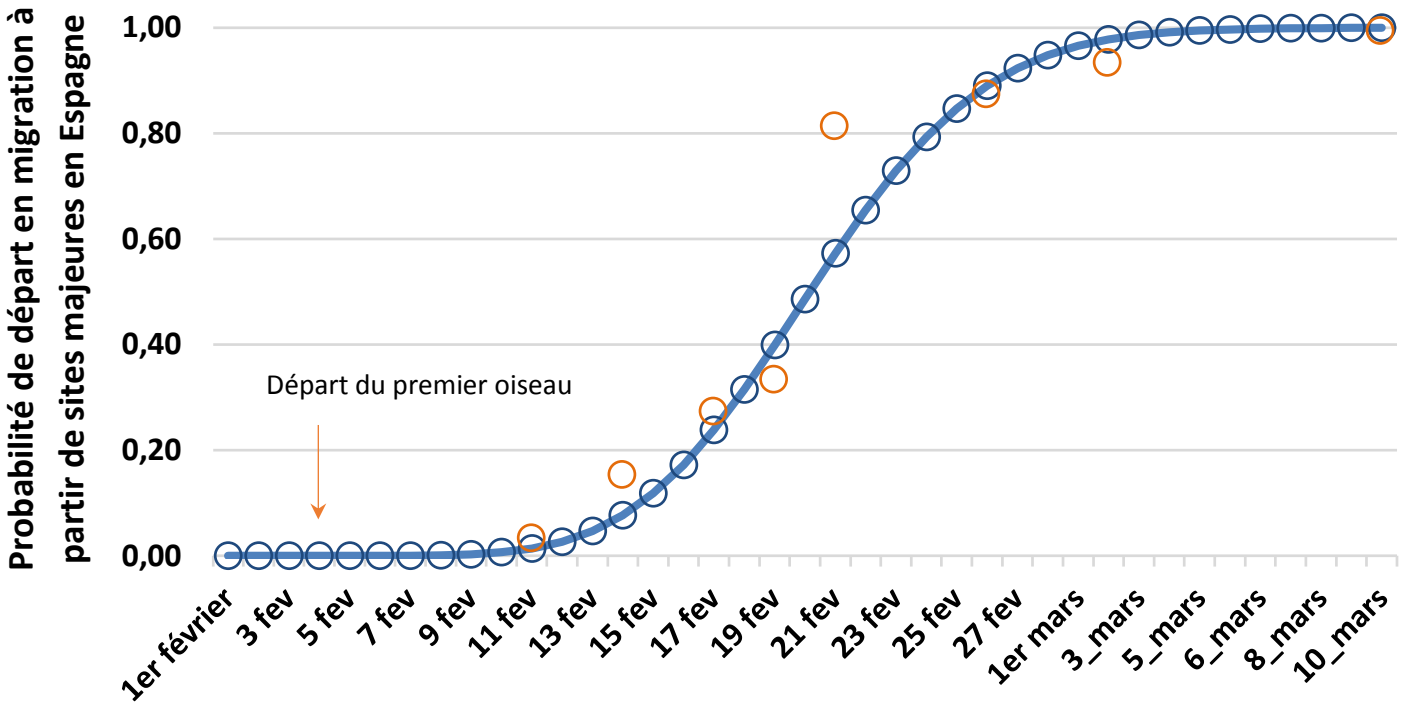


Figure 3. *Probabilité cumulée des départs en migration prénuptiale à partir du suivi des 17 oies cendrées équipées de balises GPS ayant hiverné en Espagne. Les symboles de couleur orange correspondent aux effectifs cumulés des 17 oies dont le départ en migration prénuptiale est réellement connu grâce aux géolocalisations par balises GPS.*

2. Détermination de la chronologie de la migration des oies à partir de l'observation des déplacements diurnes.

Méthode : Afin de cerner sans ambiguïté le démarrage de la migration prénuptiale des sarcelles d'hiver hivernant en Camargue, Guillemain et al. (2006) ont exclu de leur analyse les reprises de bagues obtenues à moins de 200km du site de baguage ; cette précaution leur a permis d'éviter de confondre de possibles déplacements de redistribution des oiseaux au sein de la zone d'hivernage, notamment en janvier, février, avec des déplacements migratoires. Ils préconisaient enfin de croiser les reprises des oiseaux bagués orientées au nord avec celles d'oiseaux orientés au sud. Ainsi, le démarrage de la migration prénuptiale ou du trajet de retour vers les sites de reproduction correspond à la date où la proportion des oiseaux en direction du Nord est supérieure à celle des oiseaux en direction du Sud.

Considérant la remarque du GEOC (2016)[3] et les recommandations de Guillemain et al. (2006), nous avons réanalysé les données du programme national oie cendrée obtenues sur la période 2012-2014 entre la seconde décade de janvier et la première décade d'avril, dans trois zones géographiques de la voie migratoire Manche-Atlantique : la Gironde, les départements de la région Poitou-Charente (Vendée, Charente-Maritime, Deux-Sèvres et Vienne) ainsi que le département de la Somme. Ces zones qui ont fait l'objet du suivi le plus régulier dans le temps regroupent les effectifs d'oies observés en vol les plus importants (voir annexe 7 ONCFS 2014). Pour cette analyse, nous avons pris en compte uniquement les oies dont la direction des vols a été notée de manière précise. Ainsi les vols en direction du Nord, Nord-Est ou Nord-Ouest ont été qualifiés en direction du "Nord". A l'inverse les vols en direction du Sud, Sud-Est ou du Sud-Ouest ont été désignés en direction du "Sud". Etant donné que le choix de la date de départ en migration porte sur le premier individu ayant entamé son trajet de retour (vraie migration) et que les observations ont débuté de manière coordonnée et précise durant la seconde partie de la période inter-nuptiale (≥10 janvier), nous avons calculé pour chaque région et l'ensemble des 3 années, la proportion cumulée des oies volant vers le Nord et la proportion cumulée des oies volant vers le Sud.

Résultats : Au total, 124 779 oies cendrées ont été recensées pendant les 3 saisons d'étude (janvier 2012 à 2014) dans les 3 zones géographiques de référence. L'effectif total par région et par année varie entre 4 012 et 34 615 individus, soit bien supérieur à un seuil de 100 individus (Guillemain et al. 2006).
Selon le graphique ci-dessous (*Figure 4*) les oies volant en direction du Sud sont observées au cours des 4 décades suivant le 10 janvier, les dernières étant observées selon les régions entre le 18 et le 22 février. L'étendue de la proportion des oies volant vers le Nord est identique à celle rapportée dans le rapport ONCFS (2014). Jusqu'au 31 janvier la proportion cumulée des oies volant vers le nord varie entre 5 et 14%, celle des oies volant vers le sud est comprise entre 14 et 33%.

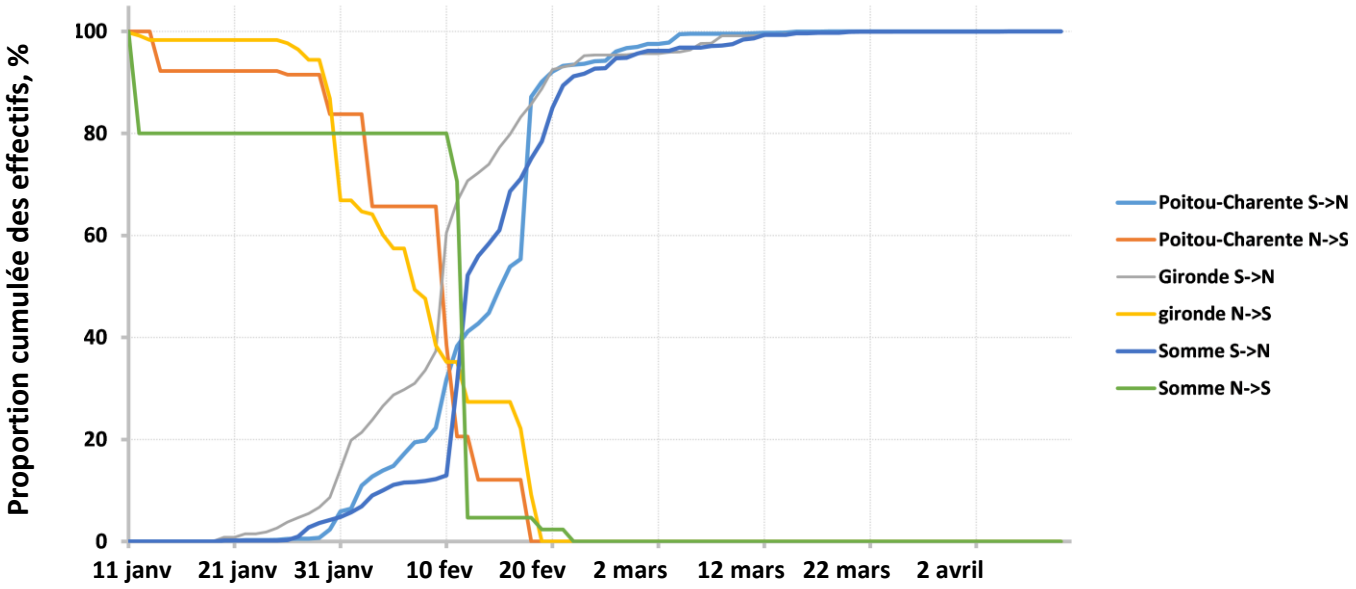


Figure 4. *Chronologie des dénombrements quotidiens d'oies cendrées vues en vol en direction du Nord (pourcentages cumulés) et en direction du Sud (pourcentages cumulés inverses) entre 2012 et 2014 dans trois zones géographiques distinctes.*

[3] "*Le rapport Boos (2016) critique le parti pris du protocole de suivi de la migration prénuptiale retenu (Fouquet et al. 2009) qui comptabilise les seuls vols orientés vers le nord, écartant d'emblée l'hypothèse d'un phénomène de redistribution au sein de l'aire d'hivernage. Le GEOC reconnaît que ce parti pris entraîne inévitablement un biais dans les distributions statistiques et qu'il aurait été utile de quantifier l'ensemble des déplacements observés quels que soient leur sens et leur direction. Cette question concerne d'ailleurs d'une manière générale les comptages de départ en migration.* "

Globalement, le croisement des courbes survient le 9 février pour la Gironde, le 10 février pour la région Poitou-Charente et le 12 février pour la Somme. Cette chronoséquence entre le sud et le nord de la France, le long de l'axe Atlantique-Manche, correspond à la durée médiane de passage obtenue à partir des oies équipées de balises GPS (4 jours). En confondant les données issues des 3 zones géographiques et lors des 3 années d'études, c'est au 10 février que la proportion cumulée des oies volant en direction du Nord devient supérieure à celle des oies volant en direction du Sud (Figure 5).

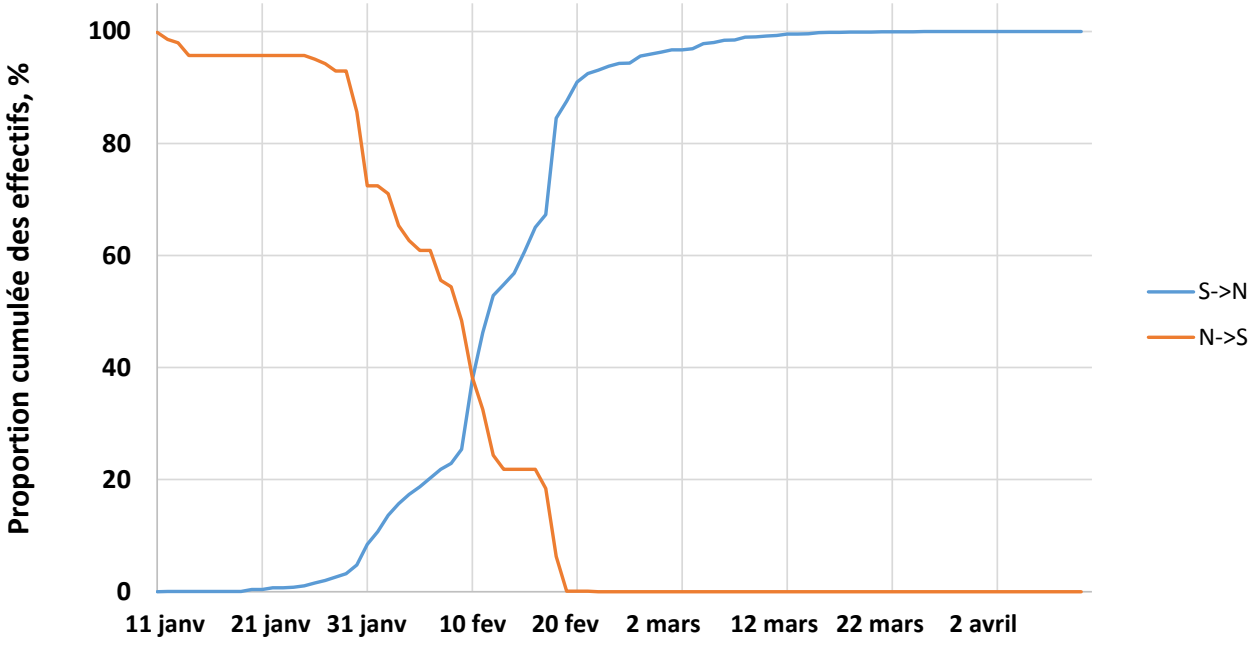


Figure 5. *Chronologie des dénombrements quotidiens d'oies cendrées vues en vol en direction du Nord (pourcentages cumulés) et en direction du Sud (pourcentages cumulés inverses) entre 2012 et 2014 dans trois zones géographiques confondues.*

Ces résultats suggèrent que le début de la migration prénuptiale intervient en France fin de la première décade ou début de la seconde décade de février.

Ils sont par ailleurs cohérents avec les données issues de la modélisation de la phénologie des départs en migration à partir des zones situées en Espagne et pour des oies cendrées traversant ensuite la France (voir chapitre précédent).

Comparées au suivi par géolocalisation, les proportions d'oiseaux observés en vol fin janvier/début février peuvent ainsi être considérées comme correspondant à des déplacements intermédiaires.

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude apportent des éléments nouveaux sur les déplacements des oies cendrées de la population du nord-ouest de l'Europe sur la voie migratoire Est-Atlantique. Ils précisent leur stratégie migratoire et permettent d'éclaircir plusieurs points soulevés dans les avis du GEOC (2009, 2011, 2016) ainsi que dans le récent rapport d'information parlementaire (Plisson 2015). Ils constituent enfin les données les plus récentes pour définir et établir la chronologie de la migration prénuptiale.

Le suivi des oiseaux migrateurs par balise embarquée de géolocalisation est aujourd'hui considéré comme un moyen incontournable pour étudier leurs stratégies et comportements migratoires, y compris la chronologie entre l'initiation et la succession des vols et escales sur l'ensemble des trajets de retour vers les zones de nidification (Eichhorn 2008 ; Fiedler 2009 ; Barron et al. 2010 ; Bridge et al. 2011). En ce sens, la méthode que nous avons utilisée répond également aux recommandations du guide interprétatif de la directive « Oiseaux » et rejoint d'autres travaux portant sur les stratégies et la chronologie de migration des anséridés publiés dans des revues scientifiques internationales avec des tailles d'échantillons de 12 à 17 oiseaux effectivement suivis avec des balises embarquées (Petrie et Wilcox 2003 ; Batbayar et al. 2011 ; van Wijk et al. 2012).

Grâce au suivi individuel et continu des oies cendrées par balises GPS, notre étude a permis de mettre en évidence plusieurs résultats majeurs :

1. Les vols dits "intermédiaires" ou de redistribution surviennent fréquemment tous les mois entre septembre et avril sauf en décembre pour les oies hivernant dans le Sud (Espagne ou dans l'ouest de la France)
2. Les vols de migration proprement dit ne s'observent pas en janvier.
3. Aucun départ en migration prénuptiale n'a été observé avant le mois de février quelle que soit la zone d'hivernage située en Espagne (n=17), en France (n=1) ou Europe du Nord (n=13). Pour les oies ayant hiverné en Espagne ou en France tous les départs en migration ont eu lieu entre le 11 février et le 10 mars, quelles que soient les années.
4. Selon la loi de probabilité qui en est déduite, le premier individu quitterait le sud de l'Espagne vers le 4 février.
5. Le temps de parcours au-dessus de l'Espagne est de 8±2j suggérant de ce fait que les trajets de retour en France sont entamés vers la fin de la première décade de février.
6. Les durées d'escale en France sont courtes : 6±2 jours en moyenne contre 22±4 jours aux Pays-Bas, montrant ainsi que les Pays-Bas constituent une zone de stationnement privilégiée le long du parcours migratoire.

Ces résultats concordent avec ceux de l'analyse croisée des oies observées en vol à partir de sites majeurs localisés sur l'axe Atlantique-Manche en France et qui révèlent un démarrage des trajets de retour entre le 9 et le 12 février. En effet, la combinaison des vols d'oies observés en direction du Sud et du Nord, permet de minimiser le biais lié à des déplacements locaux ou de redistribution comme préconisé par Guillemain et al. (2006). Dans le cas contraire, l'analyse des seuls déplacements orientés vers le Nord porte en elle le risque d'une conclusion erronée, indiquant une date prématurée de migration prénuptiale (ONCFS 2014). Ces résultats sont par ailleurs confortés par les données issues d'un suivi par radar

ornithologique réalisé en 2016 à la frontière franco-belge indiquant un démarrage des passages migratoires des oies vers le 11 février (ISNEA travaux en cours).

L'ensemble de ces résultats convergents, nous permettent d'avancer qu'en France les oies cendrées entament leur trajet de retour en direction des zones de reproduction vers la fin de la première décade de février. A l'inverse, les quelques déplacements atypiques observés dans différentes directions fin janvier/début février, qui plus est de manière non régulière entre les années, correspondent à des redistributions ou à des déplacements erratiques quelquefois importants en fin d'hivernage.

Le fait qu'une recrudescence du nombre de vols intermédiaires soit constatée en février puis en mars pour les oies hivernant dans le sud et le nord de l'Europe, suggère une activation d'un système biologique (neuroendocrinien) stimulant l'activité locomotrice en prévision ou concomitamment de déplacements plus soutenus et longs caractérisant les trajets de retour (voir la notion d'agitation pré-migratoire "restlessness" Eikenaar et al. 2014). Une autre hypothèse serait la recherche de zones d'alimentation alternatives suite à l'épuisement, en milieu d'hiver, des ressources sur les zones préalablement exploitées.

En fait, les migrateurs herbivores, tels que les oies et tout particulièrement les individus longs migrants (comme par exemple ceux hivernant en Espagne ou en France et se reproduisant dans le Nord de l'Europe), ne peuvent prévoir les conditions environnementales de leurs sites de nidification situés à plusieurs milliers de kilomètres et ceci plusieurs semaines à l'avance (voir Tombre et al. 2008). La part relative des facteurs ultimes (photopériode, horloge interne, …) et des facteurs proximaux expliquant la chronologie de la migration vers les lieux de nidification peut ainsi différer selon le lieu de départ et d'arrivée des oies. Ceci explique que selon les zones d'hivernage, le démarrage et la progression de la migration varient ou non en fonction de paramètres tels que les températures ou le développement de la végétation (Duriez et al. 2009). Ainsi, à l'exception de l'oie à bec court qui niche dans l'archipel du Svalbard donc très au nord en zone arctique, la progression de la migration et, pour certaines espèces ou populations, la date d'arrivée sur les sites de nidification dans le nord de l'Europe, sont davantage fonction de conditions météorologiques proximales rencontrées sur les dernières zones d'escales migratoires. Ce sont en effet ces dernières conditions qui permettent de prédire au mieux la situation nutritionnelle une fois arrivée sur les zones de reproduction : à des latitudes élevées en fin de migration, les oies suivent donc la "vague verte" (van der Graaf et al. 2006 ; van Wijk et al. 2012 ; Eischorn 2008). En résumé, une arrivée plus précoce sur les zones de nidification (Pistorius et al. 2006b) ne signifie pas corrélativement un départ plus précoce à partir des zones d'hivernage et ce d'autant plus lorsque les zones d'hivernage sont très distantes des zones de nidification (voir Lehikoinen et al. 2004).

Pour les années 2012 à 2014, nous constatons que les données météorologiques durant janvier et février en Espagne sont bien moins corrélées voire pas du tout selon les années avec celles prévalant à proximité de la zone d'escale principale englobant le nord de la Belgique et les Pays-Bas. De surcroît, la variabilité des dates de départs des oies cendrées "balisées" à partir des quartiers d'hiver ibériques est 2 à 4 fois inférieure à celle constatée pour ces mêmes oies faisant escale aux Pays-Bas, ou pour celles ayant hiverné dans ce pays (voir Boos 2016). Ces résultats permettent ainsi de confirmer une des hypothèses, à savoir que les départs en migration prénuptiale sont davantage synchronisés chez les oies hivernant en Europe du Sud que chez celles hivernant en Europe du Nord. En outre, les dates de départ à partir des Pays-Bas ou d'arrivée sur les zones de nidification pour toutes les oies équipées de balises ne diffèrent pas selon le passé migratoire ou la zone d'hivernage de ces individus, infirmant l'hypothèse selon laquelle hiverner plus au nord permettrait aux oies d'arriver plus tôt sur leur site de reproduction (Boos 2016, voir aussi Gill et al. 2014).

Par conséquent, à l'instar d'autres études et notamment celles relatives aux longs-migrants (voir Pulido 2007 et Dingle 2014), nous pouvons avancer que ce sont des mécanismes endogènes principalement sous contrôle de facteurs ultimes (photopériode ou d'une horloge interne) qui stimulent de manière programmée (et donc avec une faible variabilité) le départ en migration prénuptiale des oies cendrées hivernant en France et en Espagne et se reproduisant dans le Nord de l'Europe, et que les conditions proximales associées au développement de la végétation en Europe du Nord conditionnent prioritairement la stratégie d'occupation et de départ en migration des zones d'escale ou d'hivernage au nord de la France.

En conclusion, la migration prénuptiale ou l'initiation des trajets de retour vers les zones de reproduction est un processus complexe. Les mécanismes physiologiques et biomécaniques qui sous-tendent les changements comportementaux révélés s'expriment clairement au courant du mois de février. Sur la base de publications récentes relatives à la définition de la migration, nos résultats soutiennent l'idée qu'un processus programmé et contrôlé principalement de manière endogène est à l'origine des modifications des comportements de vol observés. Sauf données contradictoires, s'appuyant prioritairement sur des méthodes utilisant des nouvelles technologies de géolocalisation, **nous pouvons affirmer que le démarrage de la migration prénuptiale des oies cendrées s'opère de manière active vers la fin de la première décade de février pour les oies de la population du nord-ouest de l'Europe visitant ou traversant la France**.

Les nouvelles technologies permettent notamment de s'affranchir des biais humains qui, au travers des observations fragmentaires, ajoutent trop d'incertitudes sur des processus biologiques complexes exigeant beaucoup de précisions dans leur approche technique et d'interprétation scientifique. De ce fait, de simples observations d'oies en vol doivent être complétées par des technologies embarquées (Robinson et al. 2010). Même les résultats portant sur les observations d'oies équipées de colliers (Nilsson et al. 2013b) demeurent discutables à moins que ces observations puissent concerner le même individu à des intervalles réguliers de quelques jours (voir Dingle 2014). Le fait d'observer des oies aux Danemark ou dans le sud de la Suède début janvier une année donnée ne témoigne pas implicitement d'une migration précoce tant qu'il n'est pas certain que ces mêmes oies aient été vues hiverner en Espagne ou en France quelques jours plus tôt. En effet, un même individu peut hiverner dans le sud-ouest de l'Europe une année donnée et hiverner une autre année dans un pays situé plus au nord (présente étude portant sur les oies équipées de balises GPS, données non montrées dans ce rapport). En considérant que les oies d'origine norvégienne deviennent majoritaires dans le cortège migrant vers l'Espagne (Pistorius 2006a,b, 2007 ; GEOC 2009) et en admettant que l'évolution de la phénologie de la migration prénuptiale soit principalement le résultat d'une modification de la composition démographique des populations (Gill et al. 2014), on devrait s'attendre à un ralentissement de la précocité des départs en migration prénuptiale chez les longs migrants.

Globalement, la présente étude répond aux recommandations énoncées par la Commission Européenne dans son guide interprétatif relatif aux études et recherches à engager en application de la directive "Oiseaux" et notamment de son article 7.

Remerciements

La réalisation de cette étude a bénéficié de la collaboration des Fédérations départementales des chasseurs de Gironde, de la Vendée et de la Somme ainsi que de la contribution notamment financière de la Fédération Nationale des Chasseurs, des Fédérations départementales des chasseurs de l'Oise, du Nord et de Charente-Maritime, de l'ISNEA, de l'ANCGE, GASSAUGI (33), ASSELMM (33), ALCGE (40), ASSDH (59), ACGECE (59), ASVS (59), GDCGEN (59), ACMCOC (50), UPACGE (80,60), ACTCM (17), ASCGE (17), GDCGE (17) et ACMCM (17) ainsi que pour une part de l'ONCFS en collaboration avec l'Université d'Extremadure (Badajoz, Dr. J. Masero) et le Conseil Scientifique espagnol (CSIC, Dr. AJ Green) pour leur soutien logistique en Espagne. Nous remercions particulièrement M. Arne Follestad (NINA) et M. Paul Shimmings pour leur collaboration dans les captures d'oies conduites en Norvège.

Bibliographie.

Alerstam, T. (2011). Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology*, *152*(1), 5-23.

Alerstam T, Hake M, Kjelle´n N. 2006. Temporal and spatial patterns of repeated migratory journeys by ospreys. *Anim. Behav*. 71, 555–566. (doi:10.1016/j.anbehav.2005.05.016)

Ankney, C. D., & MacInnes, C. D. (1978). Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *The Auk*, 459-471.

Barron, D. G., Brawn, J. D., & Weatherhead, P. J. (2010). Meta-analysis of transmitter effects on avian behaviour and ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(2), 180-187.

Batbayar, N., Takekawa, J. Y., Newman, S. H., Prosser, D. J., Natsagdorj, T., & Xiao, X. (2011). Migration strategies of Swan Geese *Anser cygnoides* from northeast Mongolia. *Wildfowl*, *61*(61), 90-109.

Beatty, W. S., Kesler, D. C., Webb, E. B., Raedeke, A. H., Naylor, L. W., & Humburg, D. D. (2013). Quantitative and qualitative approaches to identifying migration chronology in a continental migrant. *PloS one*, *8*(10).

Boos, M. (2016). Actualisation des connaissances sur la migration et l'écologie spatiale des oies cendrées en Europe de l'Ouest. Rapport scientifique d'étape janvier 2016, 91pp.

Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S., Chilson, P. B., Diehl, R. H., Fléron, R. W., ... & Wikelski, M. (2011). Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience*, *61*(9), 689-698.

Brodersen J, Nilsson PA, Chapman BB, Skov C, Hansson L-A, Brönmark C. 2012. Variable individual consistency in timing and destination of winter migrating fish. Biol. Lett. 8, 21–23. (doi:10.1098/ rsbl.2011.0634)

Conklin J, Battley P, Potter MA. 2013. Absolute consistency: individual versus population variation in annual-cycle schedules of a long-distance migrant bird. *PLoS ONE* 8, e54535. (doi:10.1371/journal.pone.0054535).

Cornelius, J. M., Boswell, T., Jenni-Eiermann, S., Breuner, C. W., & Ramenofsky, M. (2013). Contributions of endocrinology to the migration life history of birds. *General and comparative endocrinology*, *190*, 47-60.

Dingle, H. (2014). Migration: the biology of life in the move. Oxford University Press. 326pp.

Dingle, H., & Drake, V. A. (2007). What is migration?. *Bioscience*, *57*(2), 113-121.

Duriez, O., Bauer, S., Destin, A., Madsen, J., Nolet, B. A., Stillman, R. A., & Klaassen, M. (2009). What decision rules might pink-footed geese use to depart on migration? An individual-based model. *Behavioral Ecology*, arp032.

Ebbinge, B. S. & Buurma, L.S. (2000). Mid winter movements of geese in the Netherlands as a risk to aviation safety. International Bird Strike Committee, Amsterdam, 17-21 april 2000, 9 p.

Eichhorn, G. (2008). Travels in a changing world flexibility and constraints in migration and breeding of the barnacle goose. PHD Thesis University of Gröningen.

Eikenaar, C., Klinner, T., Szostek, K. L., & Bairlein, F. (2014). Migratory restlessness in captive individuals predicts actual departure in the wild. *Biology letters*, *10*(4), 20140154.

Eikenaar, C., Müller, F., Klinner, T., & Bairlein, F. (2015). Baseline corticosterone levels are higher in migrating than sedentary common blackbirds in autumn, but not in spring. *General and comparative endocrinology*, *224*, 121-125.

Falsone, K., Jenni-Eiermann, S., & Jenni, L. (2009). Corticosterone in migrating songbirds during endurance flight. *Hormones and behavior*, *56*(5), 548-556.

Fiedler, W. (2009). New technologies for monitoring bird migration and behaviour. *Ringing & Migration*, *24*(3), 175-179.

Fouquet, M., Schricke, V, Fouque C. (2009). Greylag geese *Anser anser* depart earlier in spring: an analysis of goose migration from western France over the years 1980–2005. *Wildfowl* 59: 143–151.

GEOC (2009). Etat des connaissances sur l'oie cendrée. http://geoc.mnhn.fr/oie-cendree/

GEOC (2011). Avis sur le programme national "oie cendrée". http://geoc.mnhn.fr/programme-oie-cendree/

GEOC (2016). Dossier oie. http://geoc.mnhn.fr/wp-content/uploads/sites/3/2016/10/GEOC-2016-Avis-Oie-cendr%C3%A9e.pdf

Gill, J. A., Alves, J. A., Sutherland, W. J., Appleton, G. F., Potts, P. M., & Gunnarsson, T. G. (2014). Why is timing of bird migration advancing when individuals are not?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *281*(1774), 20132161.

Guillemain, M., Arzel, C., Mondain-Monval, J. Y., Schricke, V., Johnson, A. R., & Simon, G. (2006). Spring migration dates of teal *Anas crecca* ringed in the Camargue, southern France. *Wildlife Biology*, *12*(2), 163-169.

Jenni-Eiermann, S., Almasi, B., Maggini, I., Salewski, V., Bruderer, B., Liechti, F., & Jenni, L. (2011). Numbers, foraging and refuelling of passerine migrants at a stopover site in the Western Sahara: diverse strategies to cross a desert.*Journal of Ornithology*, *152*(1), 113-128.

Kumar, V., Wingfield, J. C., Dawson, A., Ramenofsky, M., Rani, S., & Bartell, P. (2010). Biological Clocks and Regulation of Seasonal Reproduction and Migration in Birds*. *Physiological and Biochemical Zoology*, *83*(5), 827-835.

Lehikoinen, E. S. A., Sparks, T. H., & Zalakevicius, M. (2004). Arrival and departure dates. *Advances in ecological research*, *35*, 1-31.

Liechti, F., Bruderer, B., & Paproth, H. (1995). Quantification of Nocturnal Bird Migration by Moonwatching: Comparison with Radar and Infrared Observations *Journal of Field Ornithology*, 457-468.

Maeng, J. S., Park, J. H., Jang, S. M., & Han, S. Y. (2013). A modeling approach to energy savings of flying Canada geese using computational fluid dynamics. *Journal of theoretical biology*, *320*, 76-85.

Nilsson, C., Klaassen, R. H., & Alerstam, T. (2013a). Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *The American Naturalist*, *181*(6), 837-845.

Nilsson, L., Follestad, A., Guillemain, M., Schricke, V., & Voslamber, B. (2013b). France as a staging and wintering area for Greylag Geese Anser anser. *Wildfowl*, *63*(63), 24-39.

Nilsson, C., & Sjöberg, S. (2016). Causes and characteristics of reverse bird migration: an analysis based on radar, radio tracking and ringing at Falsterbo, Sweden. *Journal of Avian Biology*, *47*(3), 354-362.

Norberg, U. M. (1996). Energetics of flight. In *Avian energetics and nutritional ecology* (pp. 199-249). Springer US.

ONCFS. 2014. Amélioration des connaissances sur l'oie cendrée en France. Rapport final, 74pp.

Owen, M., & Black, J. M. (1990). Waterfowl ecology. Blackie/Chapman and Hall, New York, NY(USA).

Petrie, S. A., & Wilcox, K. L. (2003). Migration chronology of eastern-population tundra swans. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(5), 861-870.

Piersma, T. (1998). Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight?. *Journal of Avian Biology*, 511-520.

Piersma, T., Gudmundsson, G. A., & Lilliendahl, K. (1999). Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiological and biochemical Zoology*, *72*(4), 405-415.

Pistorius, P.A., Follestad, A. . & Taylor, F.E. (2006a). Declining winter survival and fitness implications associated with latitudinal distribution in Norvegian Greylag Geese *Anser anser. Ibis* 148: 114-125.

Pistorius, P.A., Follestad, A. & Taylor, F.E. (2006b). Temporal changes in spring migration phenology in the Norwegian Greylag Goose *Anser anser*, 1971-2004.*Wildfowl*, 56: 23-36.

Pistorius, P.A., Follestad, A., Nilsson, L. & Taylor, F.E. (2007). A demographic comparison of two Nordic populations of Greylag Geese *Anser anser. Ibis* 149 (3): 553-563.

Pulido, F. (2007). The genetics and evolution of avian migration. *Bioscience*, *57*(2), 165-174.

Plisson, (2015). Rapport d'information parlementaire n°3174 sur les oies cendrées : pour que prévale la raison sur la passion. Assemblée Nationale – Commission développement durable – 118pp.

Ramenofsky, M., & Wingfield, J. C. (2007). Regulation of migration. *Bioscience*, *57*(2), 135-143.

Raveling, D. G. (1979). The annual cycle of body composition of Canada Geese with special reference to control of reproduction. *The Auk*, 234-252.

Robinson, W. D., Bowlin, M. S., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Thorup, K., Diehl, R. H., ... & Winkler, D. W. (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *8*(7), 354-361.

Salewski, V., & Bruderer, B. (2007). The evolution of bird migration—a synthesis. *Naturwissenschaften*, *94*(4), 268-279.

Speakman, J. R., & Banks, D. (1998). The function of flight formations in Greylag Geese *Anser anser*; energy saving or orientation?. *Ibis*, *140*(2), 280-287.

Tombre, I. M., Høgda, K. A., Madsen, J., Griffin, L. R., Kuijken, E., Shimmings, P., ... & Verscheure, C. (2008). The onset of spring and timing of migration in two arctic nesting goose populations: the pink-footed goose *Anser bachyrhynchus* and the barnacle goose *Branta leucopsis*. *Journal of Avian Biology*, *39*(6), 691-703.

Van der Graaf, A. J., Stahl, J., Klimkowska, A., Bakker, J. P., & Drent, R. H. (2006). Surfing on a green wave-how plant growth drives spring migration in the Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *Ardea*, *94*(3), 567.

Van Wijk, R. E., Kölzsch, A., Kruckenberg, H., Ebbinge, B. S., Müskens, G. J., & Nolet, B. A. (2012). Individually tracked geese follow peaks of temperature acceleration during spring migration. *Oikos*, *121*(5), 655-664.

Vardanis Y, Klaassen RHG, Strandberg R, Alerstam T. (2011). Individuality in bird migration: routes and timing. Biol. Lett. 7, 502–505. (doi:10.1098/rsbl.2010.1180).

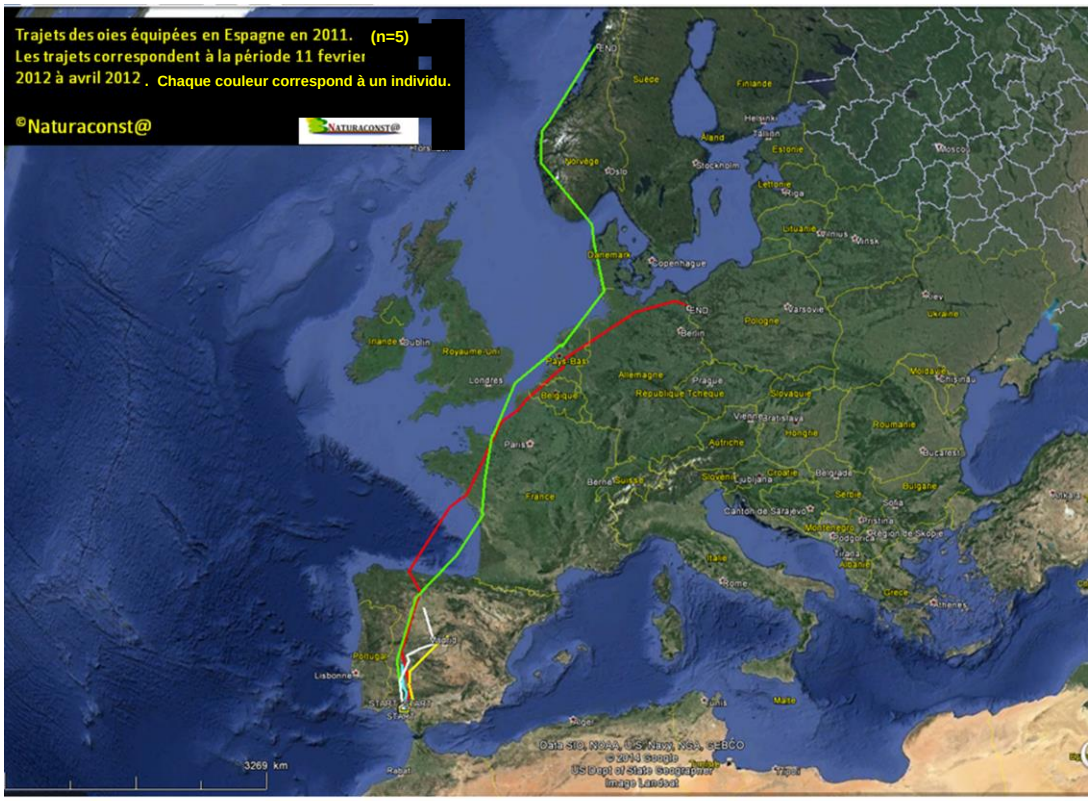
Weimerskirch, H., Martin, J., Clerquin, Y., Alexandre, P., & Jiraskova, S. (2001). Energy saving in flight formation. *Nature*, *413*(6857), 697-698.

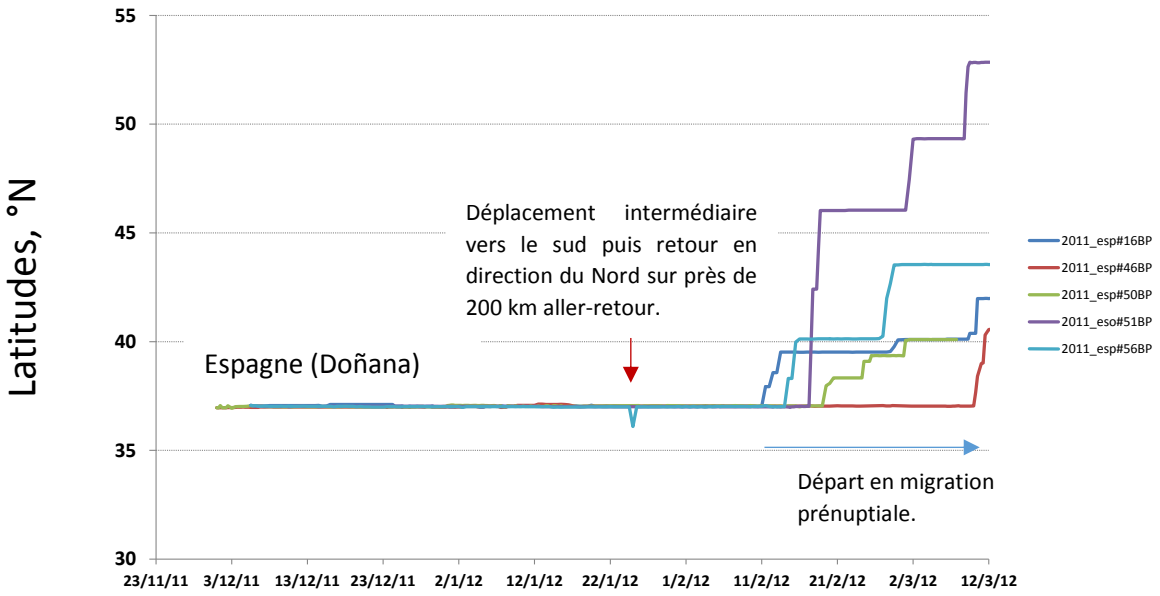
Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Gail M, Krickeberg K, Samet JM, Tsiatis A, Wong W, editors. *New York, NY: Spring Science and Business Media*.

Annexe : Présentation de quelques trajets d'oies cendrées équipées de balises GPS.

Suivi de la migration et des modalités d'hivernage des oies cendrées hivernant en Espagne

Ce volet a été réalisé en collaboration avec la Station biologique de Doñana et l'Université d'Extremadure pour les assistances techniques aux opérations de capture. Les trajets des 14 oies dont la date de départ en migration a pu être déterminée sont présentés ci-dessous.



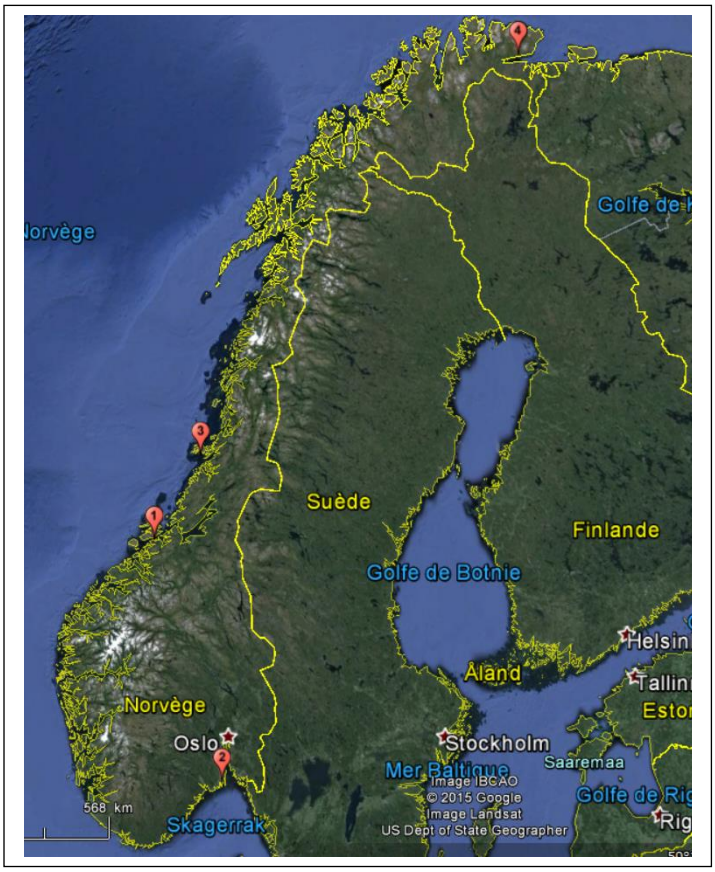


Trajets des oies équipées en Espagne en 2013
entre le 17 février et le 30 avril 2014 (n=9)
©Naturaconst@
Plusieurs individus peuvent être représentés par une même couleur. Tous les départs en migration prénuptiale ont eu lie entre le 17 et 21 février.
END
Suède
Finlande
Norvège
Oslo
Stockholm
Estonie
Danemark
Copenhague
Lituanie
Irlande Dublin
Royaume-Uni
Londres
Pays-Bas
Berlin
Pologne
Varsovie
Belgique
Allemagne
République Tchèque
Paris
Slovaquie
Vienne
Bratislava
Autriche
Budapest
Hongrie
France
Berne
Suisse
Slovénie
Croatie
Belgrade
Serbie
Canton de Sarajevo
Italie
Rome
Madrid
Portugal
Lisbonne
START
1210 km
© 2014 Google
Image Landsat

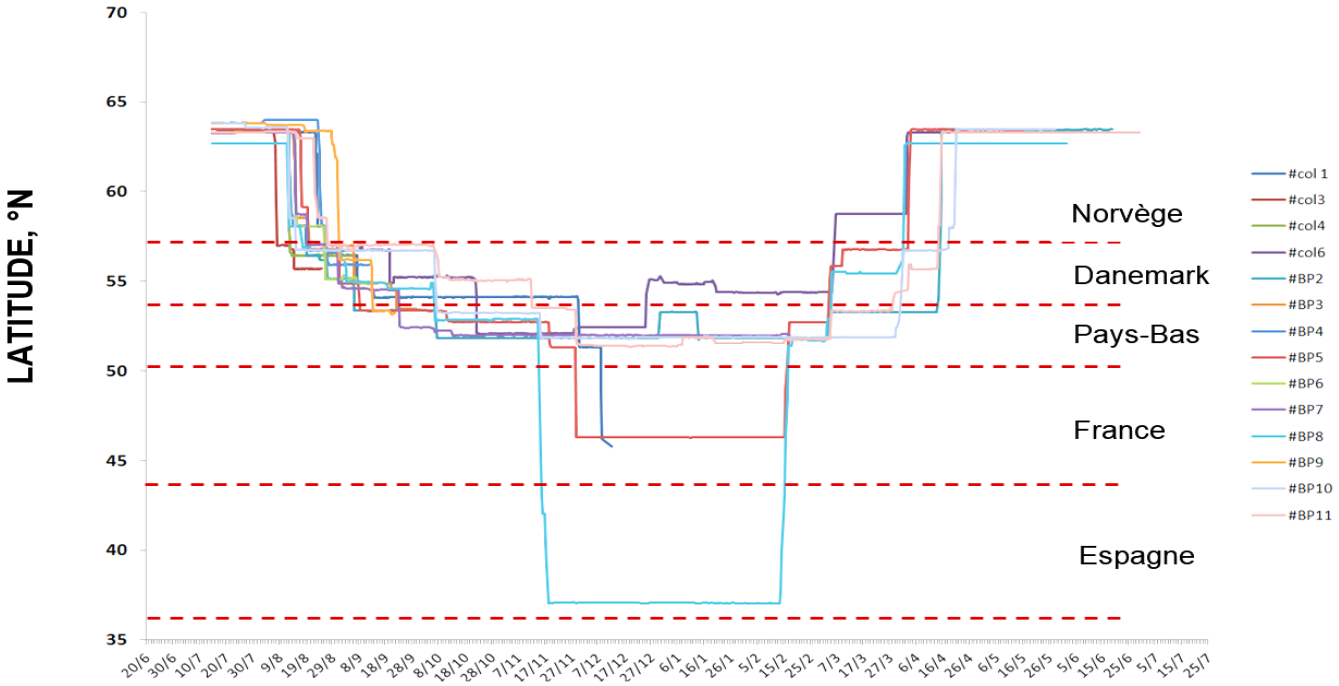
Suivis satellitaires des oies issues de Norvège

Ce volet a pour objectif de comprendre le comportement migratoire de cette entité populationnelle et notamment les liens existant entre les zones de reproduction en Norvège, les zones de stationnement aux Pays-Bas et d'hivernage en Espagne, en équipant des individus de balises GPS/GSM (travail réalisé par M. Boos et A. Follestad).

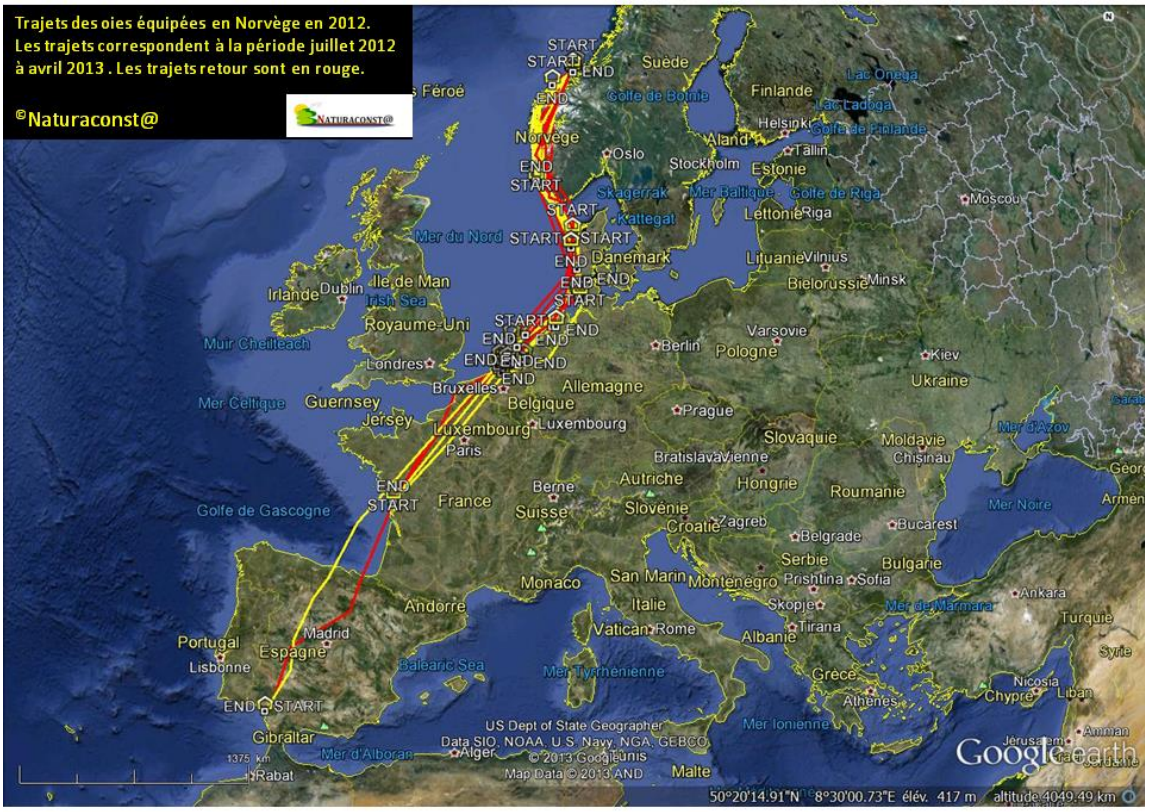
Les zones de captures et de marquages étaient majoritairement réparties sur la côte Ouest et en Laponie norvégienne.



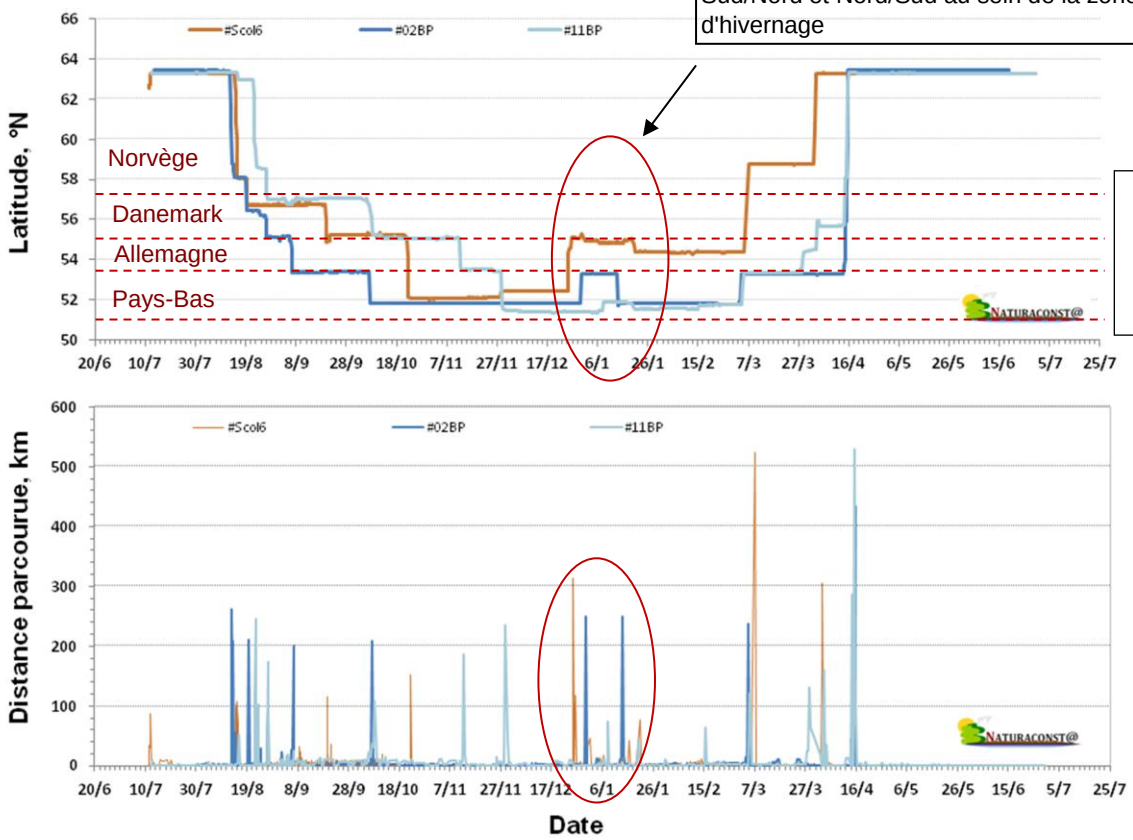
Zones de captures et de marquages en Norvège.



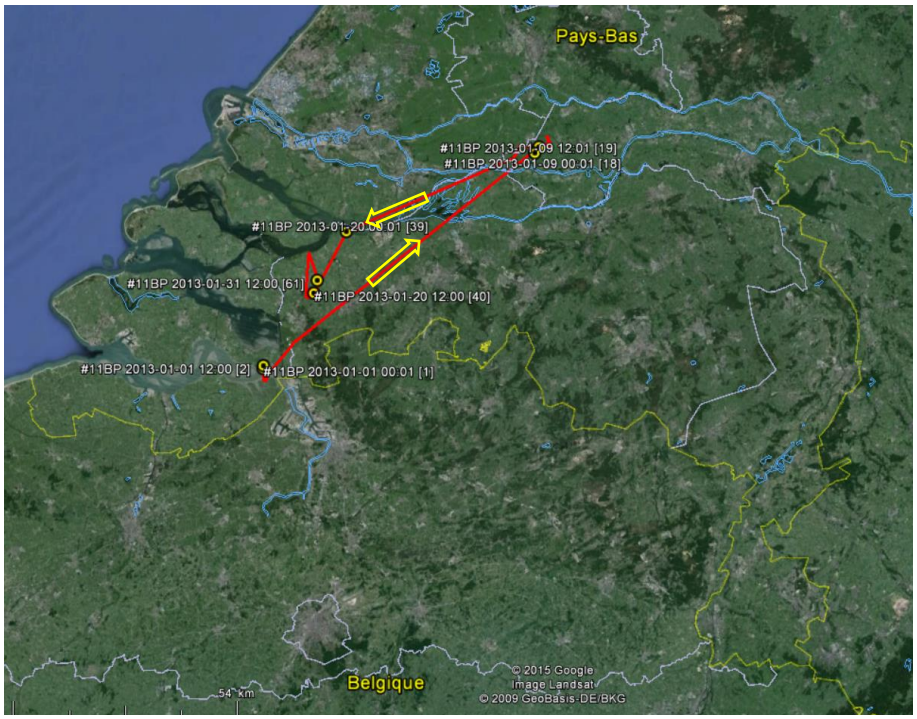
Latitudes des positions géographiques entre juillet 2012 et juin 2013 des oies cendrées équipées en Norvège en juillet 2012.



Mouvements de redistribution importants Sud/Nord et Nord/Sud au sein de la zone d'hivernage

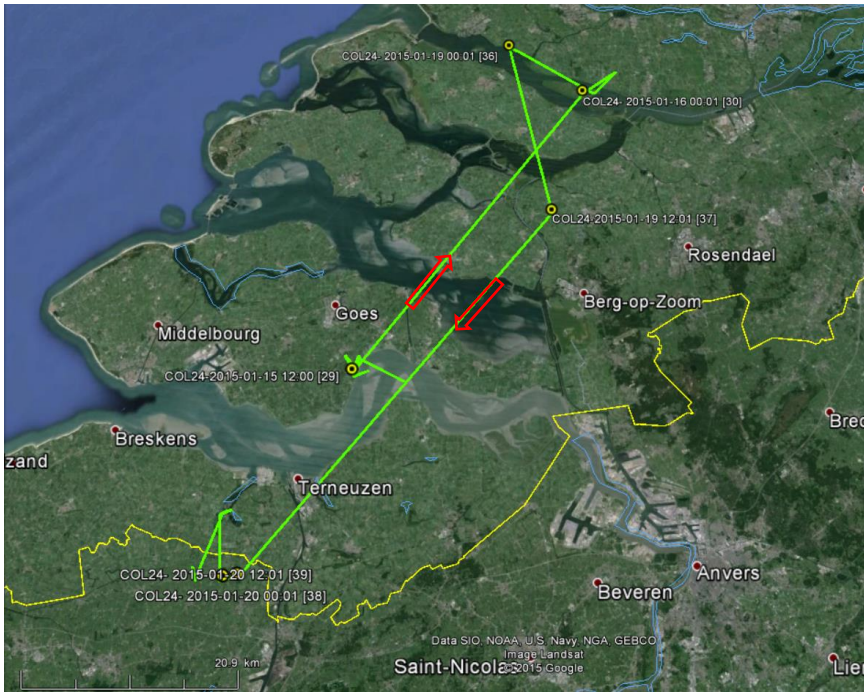


Exemples de déplacements Sud-Nord puis Nord-Sud (13-20 janvier) pour 3 mêmes individus.



Individu 11BP : vol en direction du N-Est le 8/01/2013 de près de 80km, suivi d'un vol de 60 km vers le S-Ouest le 20/01/2013. L'écart dans les trajets des deux directions atteint 10km.

Individu Col6 : départ en direction du N-Est le 25/12/2012 pour arriver le 26/12/2012 au Danemark après 465 km cumulés de vol. Après un stationnement de 3 semaines cette oie cendrée repart sur 150 km en direction du Sud-Ouest le 20/01/2013.



Individu Col24 : départ en direction du N-Est le 15/01/2015 sur 45 km pour retourner le 20/01/2015 en direction du S-Ouest sur 65 km et stationner dans le Nord de la Belgique.

Ces résultats montrent clairement que les oies cendrées peuvent effectuer des mouvements de plusieurs dizaines voire quelques centaines de kilomètres vers le Nord suivis de mouvements vers Sud quelques jours plus tards courant janvier sans que cela s'apparente à des trajets de retour vers les zones de reproduction.