

QUELQUES ASPECTS DE LA SOCIOÉCOLOGIE DE LA VIGOGNE *LAMA VICUGNA*

Nelly MÉNARD

*Laboratoire d'Ethologie, Campus de Beaulieu,
F 35042 Rennes Cedex*

La Vigogne (Camélidé sud-américain) a toujours représenté un apport précieux pour les populations humaines des hauts plateaux andins du Pérou, de la Bolivie, du nord du Chili et de l'extrême nord-ouest de l'Argentine. Sa laine, une des plus fines du monde, et sa viande étaient utilisées du temps des Incas et sa capture était alors sévèrement réglementée.

Après une époque de régression des populations de vigognes, plus ou moins consécutive à la conquête espagnole, les pays concernés se sont inquiétés de la disparition de cette ressource économique importante (Boswall, 1972 ; Brack-Egg, 1979 ; Gonzalez, 1972 ; Jungius, 1972). Au cours d'une réunion internationale en septembre 1969, la Vigogne fut déclarée espèce en voie de disparition et toute commercialisation interdite pour une période de dix ans reconductible (Convention de La Paz). En octobre 1979, une nouvelle réunion des pays signataires prévoyait une autre décennie de non-commercialisation (Ministerio de Agricultura y Alimentacion, 1979). Ces accords se sont concrétisés par une protection draconienne de la Vigogne et par la création de réserves et parcs nationaux.

Actuellement le Pérou possède 86 % des vigognes sud-américaines, dont la majorité se trouve localisée dans la réserve nationale de Pampa Galeras située au sud du pays et d'une superficie de 65 000 ha (Ministerio de Agricultura y Alimentacion, 1978). Afin de rentabiliser cette réserve créée dans un but de commercialisation de la laine de vigogne, le ministère de l'Agriculture du Pérou a élaboré des programmes de chasse, de capture et de tonte pour une période allant jusqu'en 2010. La chasse a commencé en 1977. Actuellement seule la viande est vendue tandis que, conformément aux accords de 1979, les peaux et la laine restent stockées. Les captures d'animaux vivants destinés à repeupler d'autres zones du Pérou ont commencé en 1979. Les premières tontes de vigognes capturées au filet sont prévues pour 1981.

Une telle gestion ne peut être envisagée efficacement sans une bonne connaissance éco-éthologique de l'espèce et notre travail s'est inscrit dans les projets du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. Il tente de mettre en évidence l'influence des facteurs « densité » et « relations trophiques » sur la structure et l'organisation sociale, le mode d'exploitation des ressources alimentaires et la reproduction d'une population de vigognes. L'ensemble des observations qui furent effectuées en 1979-1980 a eu pour cadre la réserve de Pampa Galeras, localisée dans la chaîne des Andes occidentales (14°42 S et 74°25 O).

I. — LA RESERVE DE PAMPA GALERAS ET SA POPULATION DE VIGOGNES

La réserve est située à 4 000 m d'altitude dans cette formation caractéristique des hauts plateaux qui est appelée *puna* (Tovar, 1973 ; Weberbauer, 1945). Le climat y est aride et caractérisé par deux saisons très marquées :

— un hiver sec d'avril à septembre pendant lequel les températures peuvent descendre jusqu'à -15°C ; les précipitations sont alors nulles et la végétation subit une forte dessiccation ;

— un été pluvieux de septembre à avril durant lequel les températures sont plus clémentes : minima entre -2°C et 0°C , maxima pouvant atteindre 18°C . Les précipitations plus abondantes favorisent alors le reverdissement de la *puna*.

Les variations climatiques annuelles peuvent cependant être importantes et les années 1975 à 1979 apparaissent exceptionnellement sèches par rapport aux précédentes (1966 à 1974). Ainsi les précipitations moyennes de janvier et mars atteignirent respectivement 213 mm et 160 mm de 1966 à 1969 (Tovar, 1973), tandis qu'elles ne dépassèrent pas 110 mm en mars 1979 et 96 mm en janvier 1980.

Une végétation semi-désertique couvre un paysage vallonné. Des rivières au lit large occupent le fond des vallées : Cupitay, Llamaiso, Chaquiquisuar et Canllapampa. Le Cupitay, ainsi que son prolongement le Canllapampa, sont les seuls cours d'eau qui restent alimentés toute l'année.

Des études réalisées antérieurement par Koford (1957) et Franklin (1971) sur les vigognes de Pampa Galeras apportent des éléments sur la biologie de l'espèce et sur la structure de la population. Celle-ci comprend :

— des groupes bisexués de type harem composés d'un mâle, d'une à plusieurs femelles et de leurs descendants. Bien que Franklin les qualifie de « famille », nous préférons le premier terme qui semble mieux correspondre à la composition des grou-

pes. Leur taille moyenne est de 6 individus, et leur taille maximum est de 12. Le nombre des femelles adultes y varie de 3 à 7 ;

— des troupes de célibataires composées de juvéniles nés l'année précédente et d'adultes de 2 ans ou plus. Ces troupes occupent un vaste domaine que l'on peut diviser en site de sommeil utilisé la nuit et situé sur les hauteurs, et en site de pâturage utilisé dans la journée et situé préférentiellement sur les pentes et dans les vallées. De façon générale, les types de végétation visités sont de qualité médiocre.

Les harems occupent un domaine plus restreint inclus dans le domaine vital des célibataires. Les sites de sommeil sont les mêmes, tandis que les sites de pâturage sont situés dans les vallées sur des zones de végétation de meilleure qualité. Le mâle de chaque harem défend deux territoires à l'intérieur de ce domaine ; l'un situé sur le site de sommeil, l'autre sur le site de pâturage.

Les naissances ont lieu de février à avril. Les femelles s'accouplent à l'âge de 2 ans minimum entre février et mai et mettent bas 11 mois plus tard. Les jeunes mâles sont sevrés et chassés du groupe par le mâle en septembre à l'âge de 7 mois, les jeunes femelles en décembre à l'âge de 10 mois.

La comparaison des résultats des recensements effectués de 1971 à 1979 par le ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation met en évidence un accroissement important de l'effectif total des vigognes et des modifications de la structure démographique de leur population par augmentation du nombre de mâles célibataires. Par ailleurs, la taille des groupes reproducteurs et des territoires qu'ils occupent est en diminution sensible, tandis que le taux de reproduction passe de 74 % en 1971 à 33 % en 1979.

Ces variations peuvent s'expliquer par la conjonction de deux facteurs : la protection offerte aux animaux tend à augmenter leur nombre, tandis que la réduction des ressources disponibles due à l'augmentation de densité et aux conditions exceptionnelles de sécheresse conduit à des modifications des stratégies de reproduction.

II. — METHODES D'ETUDE

1. — PRÉSENTATION DES ZONES D'ÉTUDE

Etant donné l'impossibilité de marquer les animaux, la plupart des observations ont été effectuées sur deux groupes familiaux, tandis que les troupes de célibataires très mobiles n'ont fait l'objet que d'observations ponctuelles destinées à estimer la superficie de leur domaine. Le premier groupe était un harem constitué d'un mâle adulte, accompagné d'une femelle adulte avec son jeune, d'une femelle de deux ans et d'une femelle de un an. Ce

harem occupait un territoire, défendu par le mâle, et situé dans la vallée Canllapampa (fig. 1). Dans cette vallée, une rivière en eau toute l'année borde le territoire, le terrain étant en pente légère. La végétation d'aspect assez homogène est comprise dans une communauté végétale appelée « Cespéd de puna » avec « Pajo-

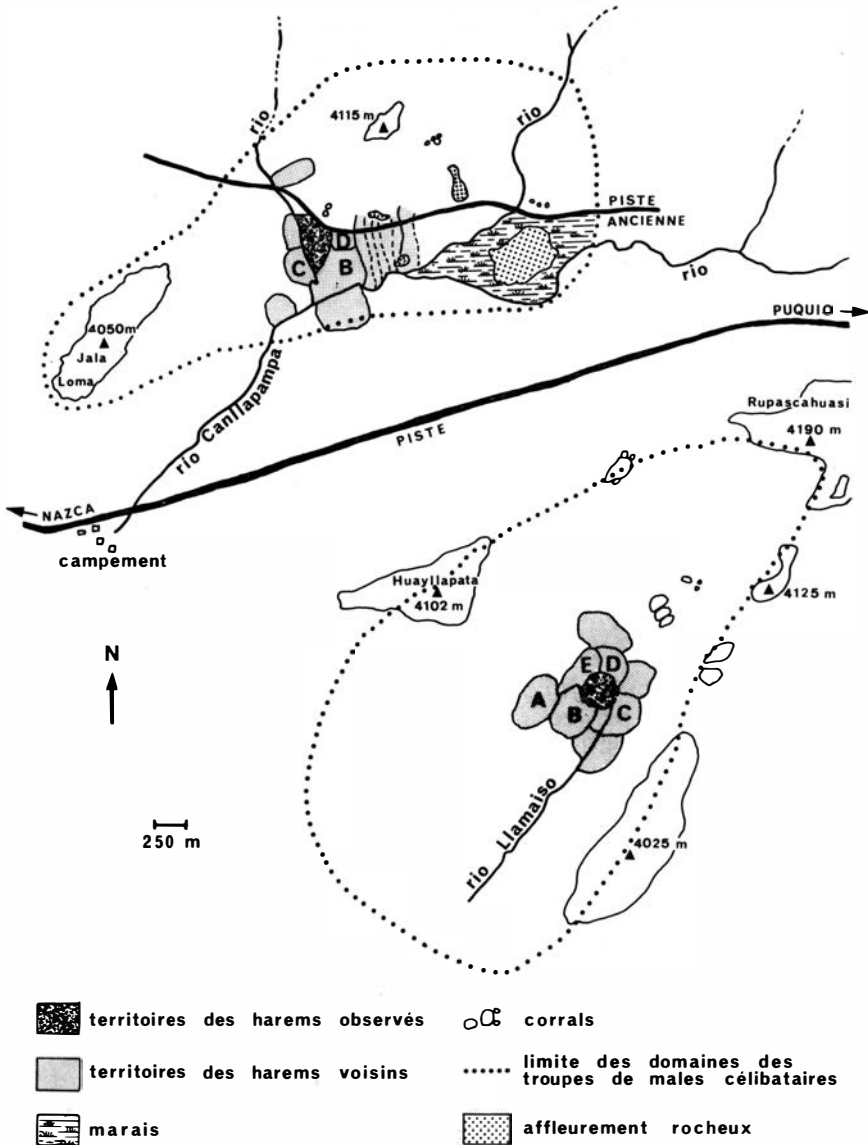


Figure 1. — Utilisation de l'habitat par les troupes de célibataires et les harems dans les deux vallées : Canllapampa et Llamaiso.

nales de ishu ». C'est une végétation cespiteuse avec arbustes nains (Palomino Meneses, 1979).

Le deuxième groupe était constitué d'un mâle et d'une femelle adulte avec son jeune qui occupaient un territoire dans la vallée Llamaiso (fig. 1). Deux points d'eau situés à 150 m et 250 m de ce territoire étaient les plus proches dont ils pouvaient disposer. Le terrain en fond de vallée est plat. La végétation d'aspect assez homogène appartient à la même communauté végétale que précédemment.

Les individus des deux groupes étaient reconnaissables. Leurs territoires, ainsi que ceux des harems voisins, furent grossièrement délimités au cours d'observations préalables (fig. 1). Les deux zones d'étude furent alors quadrillées tous les 50 m par des bornes de pierres sèches, dont l'emplacement fut reporté sur un plan au 1/2 500^e. L'emplacement des tas de crottes, ainsi que celui des pistes, corals et ruisseaux fut noté.

2. — OBSERVATIONS ET ANALYSE

L'ensemble des observations fut réalisé pendant la phase d'activité diurne. Les difficultés de déplacement dans le milieu et, surtout, les basses températures ne nous ont pas permis de noter systématiquement ce qui se passait pendant la nuit. Des observations simultanées nous indiquaient :

— pour un individu : son déplacement et ses activités en continu, depuis son « lever » jusqu'à 12 h, et le lendemain de 12 h jusqu'à son coucher ;

— pour tous les individus du groupe : leur position toutes les 10 mn ainsi que leur activité en cours.

La description des activités retenues figure dans le tableau I.

Ces données rendent compte de l'utilisation de l'habitat pendant la phase d'activité diurne, de l'organisation sociale et de la distribution temporelle des activités.

a) *Utilisation de l'habitat pendant la phase d'activité diurne*

Nous avons analysé les données de positionnement des animaux par la méthode des polygones (Odum et Kuenzler, 1955 ; Suthers, 1960) qui détermine un domaine et un territoire maxima. Elle consiste à joindre les points extrêmes des lieux fréquentés par le groupe pour obtenir le domaine et les lieux d'affrontements du mâle avec d'autres mâles pour obtenir le territoire. Quand pour une unité d'observation supplémentaire l'augmentation de la superficie est inférieure à 1 %, les auteurs estiment qu'ils ont évalué la superficie maximum.

TABLEAU I
Description des comportements observés.

Types de comportements	Description des comportements
Prise alimentaire	L'animal prélève la végétation avec ou sans déplacement. Recherche alimentaire, le museau au ras du sol, souvent accompagnée de mastication.
Prise de boisson	Comportement durant lequel le museau de l'animal est maintenu au ras de l'eau.
Allaitement ou tétée	Ce comportement est pris en compte du début à la fin de la tétée.
Défécation, miction	L'animal se met en position sur un tas de crottes, piétine parfois avec les pattes avant, défèque et repart.
Repos	Animal couché au sol, tête levée, pattes repliées sous lui, yeux fermés ou en état de vigilance. Animal allongé entièrement au sol.
Roulade	Roulade sur le dos et les côtés dans ou hors des trous de roulade aménagés par les vigognes.
Vigilance	Lever de tête rapide (1 à 5 s) ou plus long ($>$ 5 s) avec ou sans mastication, sans déplacement. Parfois accompagné d'un grattage d'une partie du corps.
Déplacement	Lorsque l'animal marche tête levée.
Comportement agonistique	Sans déplacement ; simple mouvement de tête vers un congénère trop rapproché. Avec déplacement : depuis les quelques pas intimidateurs jusqu'à la poursuite et au combat avec coups et/ou morsures.

b) *Organisation sociale*

Conduite du groupe. Il s'agit de déterminer si un membre du groupe détermine les déplacements de l'ensemble de celui-ci et dans quelles circonstances. Pour chaque animal nous traçons une flèche qui relie un premier positionnement au suivant, 10 mn plus tard. Elle figure la direction du déplacement de cet animal au cours des 10 mn. L'individu « leader » est situé en tête du groupe dans le sens du déplacement de l'ensemble du groupe. Si le déplacement des animaux diverge, il n'y a pas de « leader ». Pour chaque animal nous obtenons, selon les activités en cours, un pourcentage de fois où il conduit le groupe.

Cohésion du groupe. L'analyse des distances interindividuelles nous permet de connaître la cohésion du groupe, au cours de la journée et de l'année, en fonction des activités des animaux. Les données sont analysées ensuite par un histogramme de fréquence des classes de distance établies de 0 à 5 m, de 5 à 10 m, etc. L'interprétation des résultats obtenus s'appuie sur les comportements sociaux observés et leurs variations en cours d'année.

c) *Distribution temporelle des activités. Budget-temps*

Répartition des activités dans la journée. Nous calculons le temps passé dans les différentes activités par quart d'heure au cours de la journée. Les résultats sont portés en histogramme sur lequel figurent également les causes des déplacements et / ou des comportements de vigilance, lorsqu'elles sont connues.

Temps passé dans les activités au cours de la journée. Nous regroupons les temps consacrés, au cours de la journée, aux activités suivantes :

- prise alimentaire ;
- prise de boisson : le temps consacré à cette activité comprend le temps de déplacement vers la rivière ou les points d'eau, la prise de boisson elle-même, et le temps de retour au pâturage ;
- allaitement, y compris le temps de déplacement de la mère vers le jeune, et la période de vigilance pendant l'allaitement ;
- défécation : nous prenons en compte le temps de déplacement vers les tas de crottes, le temps de défécation proprement dit et le retour à la pâture ;
- comportements agonistiques : périodes de vigilance, déplacements et/ou comportements agonistiques déclenchés par le passage d'une Vigogne étrangère sur le territoire, ou ayant lieu à l'intérieur du harem, poursuite des jeunes ou juvéniles par les mâles, « rejets » du jeune par la mère lors de l'allaitement, comportements agonistiques entre femelles ;
- comportements anti-prédateurs : périodes de vigilance, déplacements et comportements agonistiques liés au passage d'un prédateur potentiel (homme ou bête) ;
- déplacements et vigilance sans cause connue, ne correspondant à aucun des cas précédents.

III. — *RESULTATS*

1. — *UTILISATION DE L'HABITAT*

a) *Troupes de célibataires*

A Canllapampa comme à Llamaiso, une troupe de célibataires d'environ 70 et 100 mâles respectivement, parcourent un domaine d'environ 556 ha et 500 ha (fig. 1). Les sommets du Jala Loma à Canllapampa et du Huayllapata à Llamaiso servent de sites de sommeil nocturne. Les vallées et surtout les pentes sont utilisées pendant le pâturage.

b) *Harem*

Domaine vital annuel

L'activité journalière s'étend de 5 h 30 - 6 h 30 à 18 h - 19 h. Elle a une durée d'environ 12 h et varie peu en cours d'année

puisque le décalage maximum entre les heures de lever du soleil est d'une heure. L'utilisation de l'habitat dépend de l'activité principale exprimée par le groupe. Elle diffère entre les deux groupes observés.

A Canllapampa on note : une phase de déplacement suivant le repos nocturne, conduisant les animaux de leur site de sommeil sur le sommet du Jala Loma au lieu de pâturage situé dans la vallée Canllapampa ; une phase de pâturage dans la vallée, sur une superficie plus ou moins équivalente au territoire du mâle ; une phase de déplacement du site de pâturage vers le site de sommeil qui précède le repos nocturne.

A Llamaiso, les déplacements matinaux et crépusculaires n'existent qu'exceptionnellement, car les animaux dorment sur leur site d'alimentation dans la vallée elle-même.

Variations saisonnières

Site de pâturage. A Canllapampa pendant les mois de mai-juin 1979 et février 1980 (saison pluvieuse), le harem est stable sur un site de pâturage d'environ 7,80 ha pratiquement superposable au territoire du mâle (fig. 2 bas). De juillet 1979 à janvier 1980, les animaux deviennent plus mobiles et effectuent des déplacements de recherche alimentaire parfois très importants vers le Nord et vers l'Est à partir du territoire. Ils visitent alors des pâturages de nature différente, qualifiés de médiocres par les botanistes (fig. 2 haut). Ce sont le marais, le « pajonal de ishu » (*Festuca dolichophylla*) avec Tolar (*Parastrephia lepidophylla*) qui est une zone à arbustes nains et hautes graminées, et des zones rocailleuses à végétation graminéenne et arbustive clairsemée.

Les animaux sont également plus sensibles durant cette période aux mouvements de panique fréquents des troupes de célibataires, mouvements qui entraînent parfois toutes les vigognes de la vallée vers les hauteurs en milieu de journée. Malgré ces variations saisonnières, les déplacements matinaux et crépusculaires entre site de sommeil et territoire restent inchangés.

A Llamaiso, l'instabilité hivernale du groupe est beaucoup moins sensible qu'à Canllapampa et due presque toujours aux mouvements des troupes de célibataires. Les déplacements de recherche alimentaire conduisant à la visite d'autres pâturages (« pajonales de ishu ») n'ont été observés qu'une seule fois pendant la saison sèche.

Territoire. A Canllapampa comme à Llamaiso, les territoires sont légèrement réduits pendant la saison sèche (5,20 ha et 3,50 ha respectivement), alors qu'ils atteignent en saison pluvieuse 6,20 ha et 4,20 ha.

Discussion. Disponibilité alimentaire. Tous ces résultats indiquent d'importantes variations saisonnières dans l'utilisation de l'habitat. Le territorialisme du mâle diminue pendant la saison

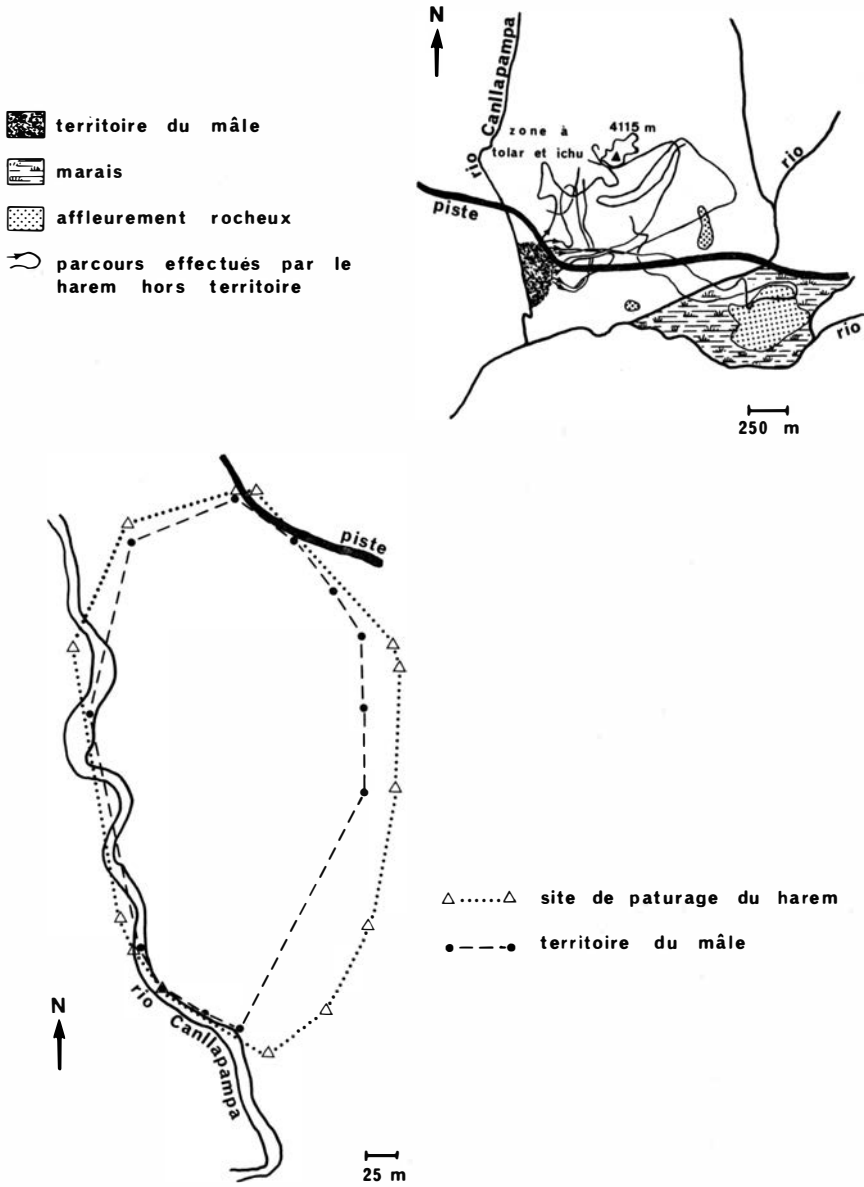


Figure 2. — Utilisation de l'habitat par le harem Canllapampa pendant la phase d'activité diurne. Variation saisonnière.

En bas, en mai et juin 1979 et février 1980.

En haut, de juillet 1979 à janvier 1980.

sèche, avec un temps moins long passé sur le territoire et une réduction de la taille de ce dernier.

Pendant cette période critique durant laquelle les ressources diminuent, les animaux ont donc tendance à agrandir leur domaine, comme c'est le cas chez d'autres Ongulés comme le petit Koudou (Leuthold, 1974). Les communautés végétales alors visitées, qualifiées de médiocres, peuvent cependant constituer une réserve de nourriture supérieure à celle du territoire. Pendant la saison des pluies, en effet, elles ne supportent qu'une faible charge en animaux puisque seuls les célibataires y pâturent.

La différence de mobilité entre les deux groupes familiaux peut s'expliquer par une différence de production végétale entre les deux territoires. Nous avons calculé la production cumulée des trois graminées (*Stipa depauperata*, *Festuca rigescens* et *Poa pseudoaequigluma*) les plus abondantes dans le milieu et les plus consommées par les vigognes (1).

A Canllapampa, la production varie de 15 mg/m²/j de matière sèche en novembre 1979 à 35 mg/m²/j de matière sèche en février 1980. A Llamaiso elle varie de 15 mg/m²/j en novembre à 94 mg/m²/j en février 1980. De plus à Canllapampa, la charge maximale observée sur le territoire est de 0,96 vigogne/ha alors qu'à Llamaiso elle n'est que de 0,71 vigogne/ha (tabl. II).

TABLEAU II

Comparaison des productions végétales, charges en animaux et tailles des territoires entre Llamaiso et Canllapampa.

	LLAMAISO		CANLLAPAMPA	
	Nov. 1979	Fév. 1980	Nov. 1979	Fév. 1980
Production végétale cumulée (<i>Stipa depauperata</i> , <i>Festuca rigescens</i> , <i>Poa pseudo-aequigluma</i>)	15 mg/m ² /j	94 mg/m ² /j	15 mg/m ² /j	35 mg/m ² /j
Charge maximale en animaux	0,71 Vigogne/ha		0,96 Vigogne/ha	
Taille maximum des territoires	4 ha 20		6 ha 20	

Les individus ne semblent cependant pas capables d'équilibrer les dépenses énergétiques occasionnées par leurs grands déplacements, puisqu'à certaines périodes (novembre, décembre) on trouve une quantité accrue de vigognes mortes.

(1) La consommation fut estimée par l'observation de l'état des plantes. Elle fut ensuite affinée par l'analyse des fèces (Ménard, 1981).

2. — ORGANISATION SOCIALE

a) *Relation intergroupe*

Les échanges entre les membres d'un harem et les animaux des harems voisins où les mâles célibataires se limitent essentiellement aux comportements agonistiques du mâle contre d'autres mâles pour la défense du territoire.

Cependant des échanges d'individus ont lieu entre groupes voisins et sont surtout dus à une certaine mobilité des jeunes et des juvéniles. Ainsi à Canllapampa, la femelle de deux ans, la femelle de un an et le jeune se sont associés deux fois au groupe B pendant quelques heures. A Llamaiso, durant tout le mois de juillet, la femelle juvénile qui accompagnait le mâle (la femelle adulte et son jeune ayant disparu) jouait le rôle de mère adoptive pour les quatre jeunes des groupes voisins C, B et A.

b) *Relation intragroupe*

Conduite du groupe

Pendant l'activité de pâturage, la femelle adulte guide le groupe dans ses déplacements dans 41 % des cas. Au cours des déplacements de recherche alimentaire pendant la saison sèche, c'est la femelle adulte qui prend dans 100 % des cas l'initiative des sorties du harem hors du territoire du mâle. Ces données sont contraires à celles de Jungius (1972) qui observe que le mâle prend toujours la tête du groupe, mais concordent avec celle de Franklin (1971). Nous ne connaissons pas les raisons de ces divergences dans les observations.

Cohésion interindividuelle

L'analyse des distances interindividuelles pour chaque couple d'animaux indique des variations en fonction de l'activité exprimée (fig. 3).

Pendant l'activité de pâturage, les distances interindividuelles sont faibles. Elles varient de 0-5 m à 50-65 m. La distance la plus fréquente entre jeune et femelle de 1 an est 0-5 m (fig. 3 B) ; entre les autres femelles : 5-10 m (fig. 3 D) et entre mâle et femelles : 10-15 m (fig. 3 A et C).

La cohésion diminue entre mâle et femelles au cours des déplacements du mâle à l'occasion de comportements agonistiques.

La cohésion du groupe diminue au cours des fréquents déplacements vers l'extérieur du territoire pendant la saison sèche. Les distances varient alors de 30 à 200 m (fig. 3 b).

A partir de fin mai et surtout d'août à novembre, le mâle, certains jours, chasse les femelles de 1 an et 2 ans provoquant parfois leur sortie du territoire (fig. 3 Bb et Db). L'action du mâle envers elles est donc directement responsable de la diminution de

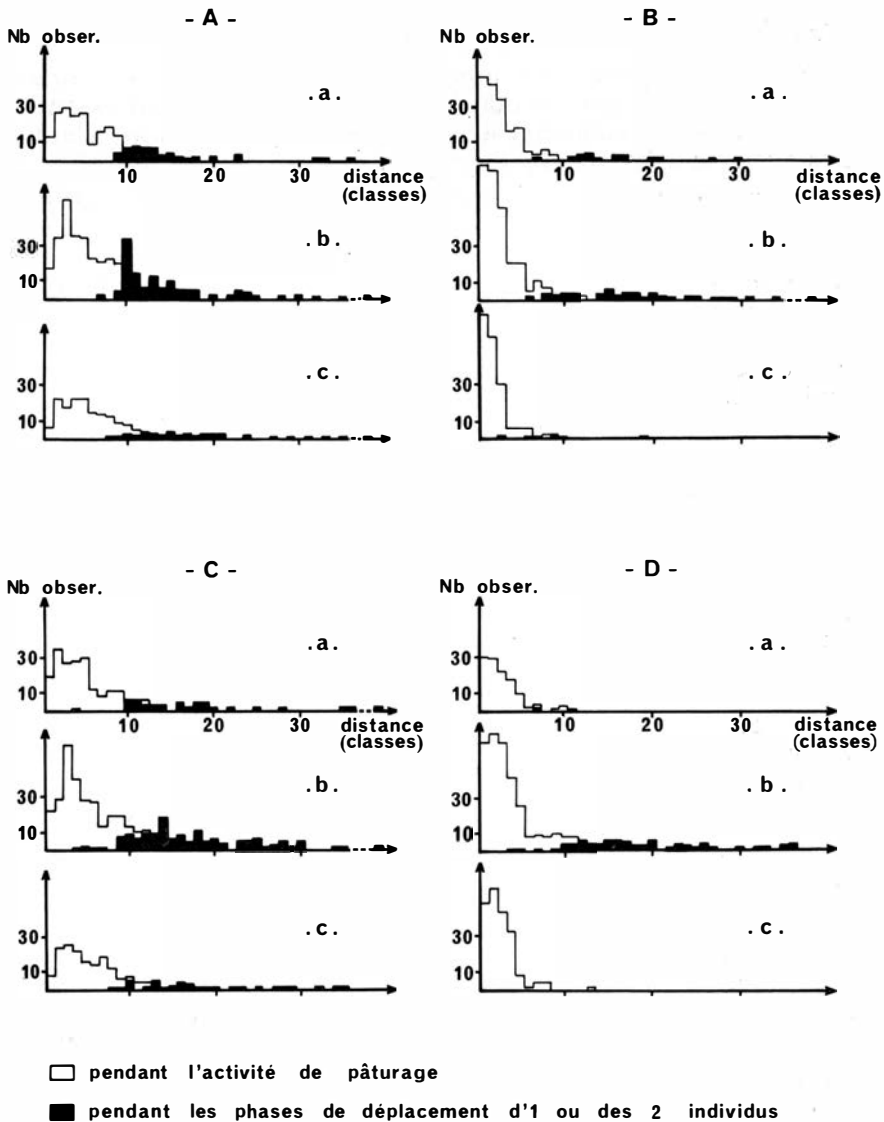


Figure 3. — Répartition des distances interindividuelles (exprimées en classes) au cours des trois périodes : a : mai-juin 1979, b : juillet 1979 à janvier 1980, c : février 1980.

- A. — Entre mâle et femelle adulte.
- B. — Entre jeune et femelle de 1 an.
- C. — Entre mâle et jeune.
- D. — Entre femelle adulte et femelle de 1 an.

la cohésion entre les femelles à cette période et de leur absence parfois prolongée pendant la saison sèche.

Les distances mère - jeune sont beaucoup plus variables pendant la saison sèche que pendant la saison pluvieuse (bien que les plus fréquentes soient toujours comprises entre 5 et 10 m). En effet, le jeune quitte parfois le territoire pour se joindre durant quelques heures aux groupes voisins.

Relations interindividuelles. Comportements sociaux

Les comportements sociaux sont très peu fréquents.

Les relations entre mère et jeune évoluent au cours du temps. La mère que nous avons observée a réduit le nombre de ses allaitements journaliers de 10 en mai à 5 en février, en refusant la mamelle lorsque le jeune cherchait à téter. Curieusement ces manifestations du sevrage disparurent complètement en février, tandis que l'on observait une légère diminution de la durée entre les tétés. Il semblerait donc que la mère ait alors accepté son jeune, bien que si l'on en croit Franklin (1971), celui-ci aurait dû avoir quitté le groupe en septembre ou au plus tard en décembre, chassé par le mâle. Cependant, 7 mois plus tard, le jeune faisait toujours partie du groupe (Hoces, communication personnelle, juin 1980).

La diminution du taux de reproduction dû en partie à de nombreux avortements nous fait penser que cette femelle, qui aurait dû mettre bas en mars, a avorté et a de ce fait conservé son précédent jeune quelques mois de plus près d'elle.

Le mâle a joué un rôle important dans le maintien de cette cohésion entre mère et jeune, puisque aucune attitude de rejet n'a été observée, alors que Franklin (1973) et Koford (1957) signalent que le mâle territorial a des comportements agonistiques fréquents envers le jeune au moment du sevrage.

Les raisons de cette tolérance prolongée du mâle envers le jeune peuvent provenir du fait que celui-ci, moins développé que normalement, manifestait des comportements plus infantiles. Il faut noter aussi qu'en février 1980, sa bavette blanche qui joue un grand rôle dans le déclenchement des comportements agonistiques des adultes (observation personnelle), était encore peu développée.

Les comportements agonistiques du mâle contre les femelles juvéniles pendant la saison sèche constituent les seules relations sociales que nous ayons pu observer entre ces classes d'individus.

Il existe parfois des comportements agonistiques de faible intensité entre les femelles au moment des forts regroupements (distances inférieures à 1,50 m).

Le jeu entre jeunes n'a été que rarement observé et seulement entre les jeunes de familles voisines à Llamaiso. A partir d'août ce comportement a complètement disparu. A Canllapampa, l'absence de jeune dans les harems du voisinage immédiat est sans

doute responsable de l'absence de cette activité chez le jeune du harem observé. La baisse de la reproduction réduit le nombre de compagnons de jeux et la possibilité d'expression de cette activité, ce qui ne doit pas être sans conséquence sur l'apprentissage de la vie sociale.

La diminution des ressources alimentaires qui résulte d'une sécheresse intense semble donc modifier l'organisation sociale et les stratégies de reproduction des vigognes. En effet, les liens entre les femelles subadultes et le reste du groupe deviennent beaucoup plus lâches par l'action du mâle, alors que les liens entre mère et jeune sont maintenus plus longtemps que la normale, la femelle élevant alors un jeune tous les deux ans.

Toutes ces modifications ont contribué, au bout de 4 ans de sécheresse, à une amorce de diminution de la densité de population en 1979.

3. — RÉPARTITION TEMPORELLE DES ACTIVITÉS. BUDGET - TEMPS

a) Répartition des activités

Le pâturage constitue l'activité principale de la phase d'activité journalière (6 h à 18 h 30), pour chaque animal et pendant toute la durée de l'étude (fig. 4 A et C).

Le repos diurne présente un caractère événementiel, sa durée excède rarement le quart d'heure et il n'est en général pas renouvelé pendant la même phase d'activité. Il n'existe pas de phase prolongée de repos comme c'est le cas chez de nombreux Ongulés (Hoefs, 1974 ; Leclerc et Lécrivain, 1979 ; Leuthold, 1977).

La plupart des comportements de déplacement et de vigilance sont dus à l'influence de facteurs extérieurs : passage d'une Vigogne étrangère au groupe ou d'un prédateur potentiel.

Mises à part quelques activités de maintenance, prise de boisson et allaitements qui apparaissent de façon régulière ou répétitive, aucun rythme d'activité marqué n'a pu être décelé.

b) Budget-temps

En calculant le temps passé dans les différentes activités, il apparaît que tous les animaux, sans différence interindividuelle significative, passent en moyenne 10 h 55 sur 12 h 15 à Canllapampa, et 9 h 09 sur 10 h 14 à Llamaiso, en alimentation (fig. 4 B et D) — soit 89 % de leur temps d'activité journalière (tabl. III). Nous n'avons observé aucune variation saisonnière du temps passé en activité de pâturage dans le territoire.

Les autres activités se répartissent dans les 6 % à 13 % restant (tabl. III). Le mâle passe plus de temps en comportements agonistiques (4,4 % et 4,7 %) que les femelles (0,1 % à 3,2 %), mais consacre moins de temps à ses activités de maintenance.

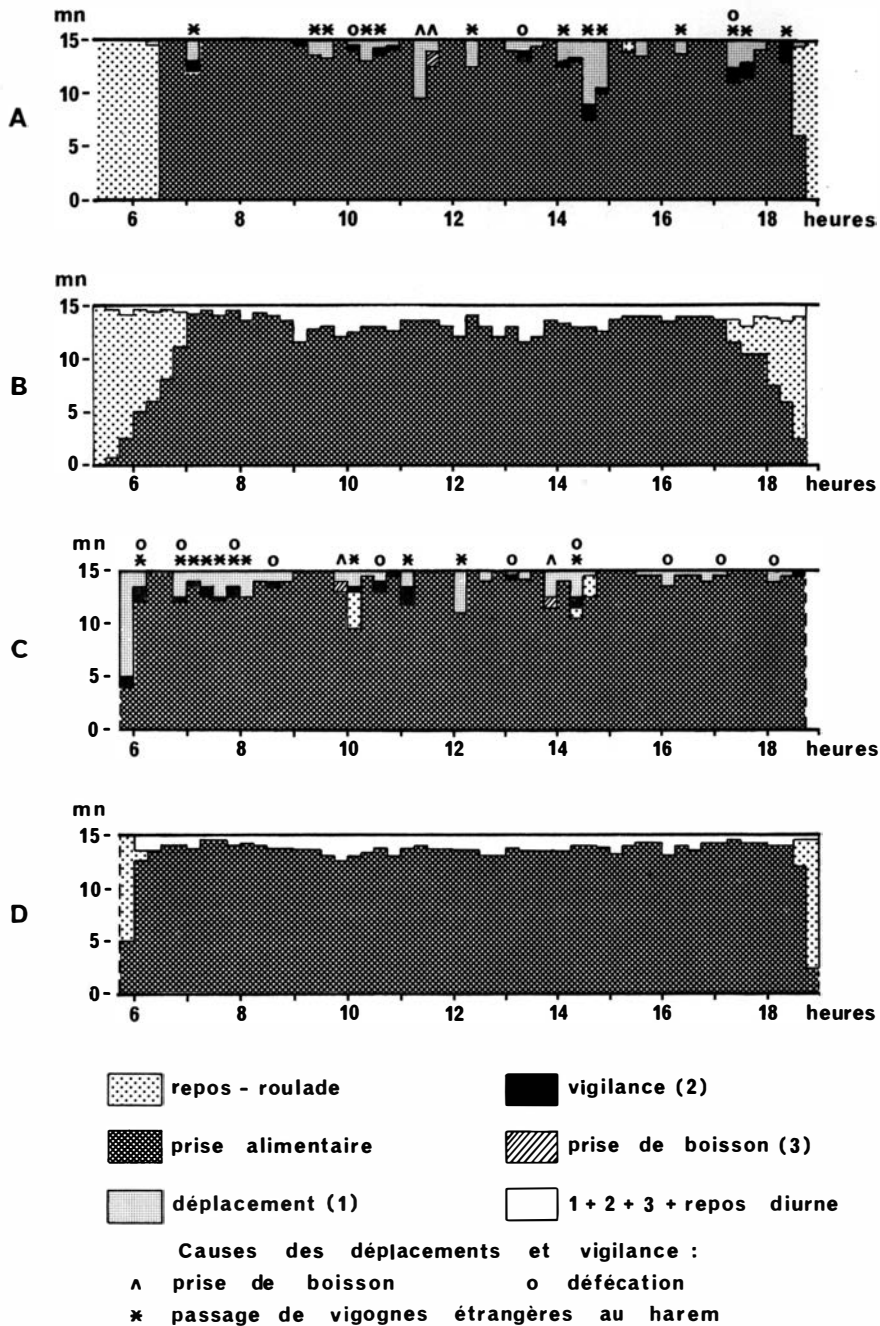


Figure 4. — Histogrammes de la répartition temporelle des activités des vigognes pendant la phase d'activité journalière.

- A. — Activité du mâle au cours de la journée du 4/II/1980, Canllapampa.
 B. — Activité moyenne du harem entre mai 1979 et mars 1980, Canllapampa.
 C. — Activité du mâle au cours de la journée du 10/I/1980, Llamaiso.
 D. — Activité moyenne du harem entre mai 1979 et mars 1980, Llamaiso.

TABLEAU III
*Temps passé dans les différentes activités
 par les individus observés pendant la phase d'activité diurne.*
 A. — Harem Canllapampa

Activités	Mâle adulte		Femelle adulte		Jeune		Femelle 1 an		Femelle 2 ans		Activité moyenne du harem de 6 h 15 à 18 h 30
	temps	%	temps	%	temps	%	temps	%	temps	%	
Prise alimentaire	11 h 15	90	10 h 45	92	9 h 15	88	10 h 00	89	8 h 00	91	10 h 55 (89 %)
Prise de boisson	0 h 05	0,6	0 h 03	0,4	0 h 05	0,8	0 h 03	0,4	0 h 04	0,7	0 h 05 (0,7 %)
Rcpas - Roulade	0 h 05	0,6	0 h 03	0,4	0 h 21	3,3	0 h 30	4,4	0 h 02	0,4	0 h 14 (1,9 %)
Défécation	0 h 07	0,9	0 h 04	0,6	0 h 07	1,1	0 h 04	0,6	0 h 03	0,6	0 h 07 (0,9 %)
Allaitement			0 h 13	2							
Comportement agonistique	0 h 33	4,4	0 h 11	1,6	0 h 09	1,4	0 h 22	3,2	0 h 09	1,7	0 h 30 (4 %)
Comportement antiprédateur	0 h 08	1	0 h 11	1,6	0 h 03	0,5	—	—	—	—	0 h 02 (0,3 %)
Déplacements et vigilance sans cause connue	0 h 13	1,9	0 h 19	2,7	0 h 28	4,5	0 h 23	3,4	0 h 18	3,6	0 h 30 (4 %)
Nombre d'heures observées entre 6 h et 18 h 45	12 h 30		11 h 40		10 h 30		11 h 15		8 h 37		12 h 15

TABLEAU III (suite)
B. — Harem Llamaiso

Activités	Mâle adulte		Femelle adulte		Jeune		Activité moyenne du harem de 7 h à 17 h 15
	temps	%	temps	%	temps	%	
Prise alimentaire	11 h 15	91	7 h 21	88	10 h 35	94	9 h 09 (89 %)
Prise de boisson	0 h 10	1,3	0 h 09	1,8	0 h 11	1,6	0 h 10 (1,6 %)
Repos - Roulade	0 h 02	0,3	0 h 19	4	0 h 02	0,3	0 h 13 (2,1 %)
Défécation	0 h 06	0,8	0 h 04	0,8	0 h 03	0,4	0 h 06 (1 %)
Allaitement			0 h 05	1			
Comportement agonistique	0 h 35	4,7	0 h 02	0,4	0 h 01	0,1	0 h 13 (2,1 %)
Comportement antiprédateur	0 h 06	0,8	0 h 08	1,6	0 h 07	1	0 h 05 (0,8 %)
Déplacements et vigilance sans cause connue	0 h 12	1,6	0 h 13	2,6	0 h 15	2,2	0 h 18 (2,9 %)
Nombre d'heures observées entre 6 h et 18 h 45	12 h 24		8 h 20		11 h 15		10 h 15

IV. — COMPARAISON ET DISCUSSION

A l'occasion de ce travail nous avons tenté de préciser les modalités d'action de certaines variables de l'environnement sur les populations de vigognes.

Grâce à une protection efficace depuis la création de la réserve en 1965, et à l'existence d'années pluvieuses favorisant de bons pâturages, la population des vigognes de Pampa Galeras a atteint une forte densité. Jusqu'en 1978, malgré quatre années de sécheresse consécutives (1974-1978) le taux d'accroissement de la population était toujours élevé. Les recensements indiquaient une densité de 0,44 Vigogne/ha, soit une biomasse de 17 kg/ha, pour toute la réserve (65 000 ha) et une densité de 0,88 Vigogne/ha (35 kg/ha) pour la zone centrale (6 500 ha) (Hoces, 1979). Ces conditions de sécheresse exceptionnelle s'ajoutant aux effets d'une sécheresse saisonnière habituelle et à une densité élevée d'animaux, ont contraint ces derniers à modifier certains de leurs comportements.

Le taux d'avortement a augmenté depuis 1974. Pendant la saison pluvieuse, les pâturages maigres ne permettent plus maintenant aux femelles de constituer les réserves de graisse nécessaires à leur longue période de gestation hivernale. Ils ne suffisent pas non plus, à assurer la croissance normale des jeunes qui conservent un régime lacté plus longtemps que lors des années pluvieuses.

Le temps passé en activité de pâturage par adulte semble ne pouvoir être augmenté. L'absence de variations saisonnières indique que les animaux ont atteint une densité limite par rapport au milieu, même pendant la saison pluvieuse plus riche du point de vue des disponibilités alimentaires.

Les modifications intervenant au niveau des différentes stratégies tendent à favoriser le maintien de la « famille nucléaire » (femelle et son jeune), tout en aboutissant à une régulation de la densité de la population.

L'année 1979 a constitué une année charnière où, après quatre ans de sécheresse, on a noté une diminution de 13,9 % des effectifs, qui touche tous les éléments de la population sauf les célibataires (qui ont augmenté de 47 %) (Hoces, 1979).

Ces résultats peuvent être replacés dans le contexte de l'aménagement de la réserve, créée pour l'exploitation de la laine de vigogne.

Les programmes de chasse élaborés s'étendent jusqu'aux années 2010. Compte tenu des changements possibles dans les conditions du milieu et des fluctuations dans la densité d'une population encore fragile, il serait préférable d'établir des prévisions à plus court terme et de suivre de près l'évolution des

effectifs. Les captures réalisées en octobre 1979 en vue du repeuplement d'autres provinces du Pérou ont abouti à la reconstitution artificielle de harems dans des enclos d'attente. Les jeunes, sevrés brutalement en octobre, avaient de faibles chances de survie quand on sait que, ces dernières années, l'allaitement pouvait se prolonger jusqu'en avril. Pour de meilleurs succès de repeuplements les jeunes devront être capturés avec leur mère, ce qui est réalisable à condition de se limiter à un petit nombre d'animaux, l'idéal étant d'opérer harem par harem. Le jeune, tel que nous l'avons observé plusieurs fois au moment des captures, se « colle » alors contre le flanc de sa mère pendant toute la durée de l'opération.

Les recensements devront être effectués après novembre et non avant. Avant novembre, en effet, la mobilité des femelles sub-adultes qui peuvent alors se joindre aux troupes de mâles célibataires nous fait douter de la valeur de certains chiffres et en particulier du sex-ratio.

La gestion efficace d'une telle réserve doit nécessairement être accompagnée de la surveillance permanente de l'évolution de la structure et de la dynamique de la population à protéger.

SUMMARY

A population sample of vicunas has been studied during 1979-1980 in the Pampa Galeras National Reserve in Southern Peru. Since 1965 the populations of this species which were previously on the verge to extinction, have increased sharply following effective measures of protection and good pasture conditions favoured by a succession of wet years.

The social structure of the population studied includes groups of bachelor males roaming over extensive ranges, and harems settled on smaller territories and defended by an adult male.

The observations were mainly focused on two family groups :

— the Canllapampa Valley harem, composed of one male, one adult female and her young, one 2-year old female and one yearling female ;

— the Llamaiso Valley group, composed of one male and one adult female with her young.

Since 1974, there has been a severe drought in the Reserve, causing changes in the social organisation and the social structure of the whole population, as well as in the pattern of range use. Therefore, our 1979-1980 observations are compared to those of Franklin, carried out in 1971, during a typical rainy year. Since that time annual censuses have shown that the population has increased regularly until 1978 and that its demographic structure changed, through an increase in the number of bache-

lors. Whereas the size of reproductive territorial groups, as well as the surface area of their territories, decreased during that period, the mean reproduction rate changed from 74 % in 1971, to only 33 % in 1979 due to numerous miscarriages.

Our 1979-1980 observations indicate that the males on Canllapampa became aggressive towards juvenile females during the dry season (from May through November 1979) before expelling them. Moreover the one adult female studied suckled her young until February, whereas weaning occurred between September and December in 1971. This indicates a tendency to breed only once every second year.

All the year round, vicunas presently spend an average of 89 % of their time grazing, without any significant seasonal variation. During the dry season vicunas may temporarily leave the male territories and cover great distances to graze on other pastures.

All these changes which have occurred after several dry years seem to indicate that the vicuna population is presently facing very harsh living conditions on very poor pastures. Indeed, the population began to decrease in numbers during 1979.

BIBLIOGRAPHIE

- BOSWALL, (1972). — Vicuna in Argentina. *Oryx*, 11 : 449-453.
- BRACK-EGG, A. (1979). — *The vicunas present situation in Peru and the alternatives for their management*. Ministerio de Agricultura y Alimentacion, Lima.
- FRANKLIN, W.L. (1974). — The social behaviour of the vicuna. In *The behaviour of ungulates and its relation to management*, Geist V. et Walther I., Eds, IUCN Pub. New ser., vol. 1 : 477-487.
- FRANKLIN, W.L. (1976). — *Socioecology of the vicuna*. Thesis, Utah State University.
- GONZALEZ, S.P.E. (1972). — The vicuna in Argentina. *Biol. Conserv.*, 5 : 224-225.
- HOCES, D. (1974). — *Observaciones de campo sobre el parto de las vicunas silvestres en Pampa Galeras (Prov. Lucanas)*. Ministerio de Agricultura y Alimentacion, Lima.
- HOCES, D. (1975). — *Resultado del censo general de vicunas*. Ministerio de Agricultura y Alimentacion, Lima.
- HOEF, M. (1974). — Food selection by Dall's Sheep (*Ovis dalli dalli* Nelson). In *The behaviour of ungulates and its relation to management*, Geist V. et Walther I., Eds, IUCN Pub. New Ser., vol. 2 : 759-786.
- JUNGIUS, H. (1971). — The vicuna in Bolivia : the status of an endangered species and recommendations for its conservation. *Z. Säugetierkunde*, 36 : 129-146.
- JUNGIUS, H. (1972). — Bolivia and the vicuna. *Oryx*, 11 : 335-346.
- KOFORD, C.B. (1957). — The vicuna and the puna. *Ecol. Monogr.*, 27 : 153-219.
- LECLERC, B. et LÉCRIVAIN, E. (1979). — *Etude du comportement d'ovins domestiques en élevage extensif sur le Causse du Larzac*. Thèse, Rennes.
- LEUTHOLD, W. (1974). — Observations on home range and social organisation of Lesser Kudu (*Tragelaphus imberbis*) (Blyth, 1869). In *The behaviour of ungulates and its relation to management*, Geist V. et Walther I., Eds, IUCN Pub New ser., vol. 1 : 206-233.

- LEUTHOLD, W. (1977). — *African ungulates. A comparative review of their ethology and behavioral ecology*. Springer-Verlag, Berlin. *Zoophysiology and Ecology*, XIII et 307 p.
- MENARD, N. (1981). — *Modalités d'utilisation de l'habitat par un Ongulé vivant en désert d'altitude, la Vigogne (Lama vicugna, Molina 1782)*. Thèse de 3^e cycle, Rennes, 222 p.
- Ministerio de Agricultura y Alimentacion (1978). — *Plan nacional 1965-2010*. Dir. Gen. For. y Fauna, Lima.
- Ministerio de Agricultura y Alimentacion (1979). — *Reunion de los países signatarios del convenio para la conservacion de la vicuna*. Documento final. Div. Gen. For. y Fauna, Lima.
- ODUM, E.P. et KUENZLER, E.J. (1955). — Measurement of territory and home range size in birds. *Auk*, 72 : 128-137.
- PALOMINO MENESES, V. (1979). — *Estudio fotointerpretativo de las comunidades vegetales de la reserva nacional de Pampa Galeras y alrededores, Provincia de Lucanas, Dpto de Ayacucho, Peru*. Ministerio de Agricultura y Alimentacion, Lima.
- SUTHERS, R.A. (1960). — Measurement of some lake shore territories of the Song Sparrow. *Wilson Bull.*, 72 : 232-237.
- TOVAR, O.S. (1973). — Comunidades vegetales de la reserva nacional de vicuna de Pampa Galeras, Ayacucho, Peru. *Pub. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, Ser. B, *Bot.*, 27 : 1-32.
- WEBERBAUER, A. (1945). — *El mundo vegetal de las Andes Peruanos*. Estac. Exper. Agric., La Molina Edit. Lumen, Lima.