



**HAL**  
open science

# Rôle des interactions interspécifiques dans le fonctionnement des communautés de grands mammifères africains

Marion Valeix

► **To cite this version:**

Marion Valeix. Rôle des interactions interspécifiques dans le fonctionnement des communautés de grands mammifères africains. Biodiversité et Ecologie. Université Lyon 1 - Claude Bernard, 2020. tel-04886875

**HAL Id: tel-04886875**

**<https://hal.science/tel-04886875v1>**

Submitted on 14 Jan 2025

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

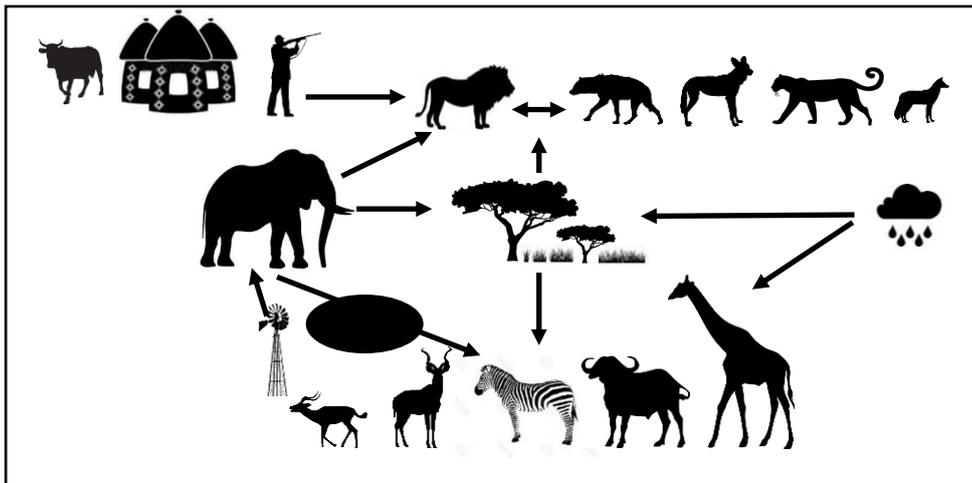
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

présentée par **Marion VALEIX**

UNIVERSITÉ LYON 1

## Rôle des interactions interspécifiques dans le fonctionnement des communautés de grands mammifères africains



*Soutenue le mardi 7 janvier 2020 devant le jury composé de :*

Anne Loison, Directrice de Recherche CNRS, Laboratoire d'Ecologie Alpine

Rapporteure

Elisa Thébault, Chargée de Recherche CNRS, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement

Rapporteure

Olivier Duriez, Maître de Conférences, Université de Montpellier

Rapporteur

Emmanuel Desouhant, Professeur des Universités, Université de Lyon 1

Examineur

Hervé Fritz, Directeur de Recherche CNRS, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive  
International Research Laboratory REHABS

Examineur



## Avant-propos

J'ai pris beaucoup de plaisir à rédiger ce mémoire où chacun de mes travaux, chacune de mes collaborations, chaque travail d'étudiant(e) a trouvé sa place, logiquement, comme les pièces d'un puzzle qui avec le temps s'assemblent et font sens ensemble. Je réalise, en faisant ce bilan de mon parcours scientifique et de jeune encadrante, que j'aime profondément ce que je fais. J'aime les questions de recherche sur lesquelles je me penche. J'aime travailler sur ce petit bout d'Afrique australe préservé et sauvage qu'est Hwange, où j'ai eu le privilège de vivre un ordinaire extraordinaire au milieu d'une faune sauvage et belle, et des moments inoubliables (du réveil auprès d'un terrier de lycaons au tête à tête avec un cobra pendant un protocole végétation, des ballets nocturnes de hyènes et d'éléphants autour de ma voiture à la silhouette magique du lion qui feule au petit matin dans la savane givrée). J'aime avoir eu la chance de faire du vrai travail de terrain lors de ma thèse. J'aime les rencontres qui ont jalonné mon chemin, à Hwange, à Chizé, à Oxford, à Lyon et ailleurs, et qui ont rendu celui-ci tellement riche d'aventures scientifiques et humaines. Tant de personnes ont compté et il y a un peu de chacune d'elles dans ce mémoire. Enfin, j'ai pris et je continue à prendre beaucoup de plaisir à accompagner des étudiant(e)s dans leurs thèses (j'espère que je leur ai apporté autant qu'ils m'ont apporté). Je me souhaite dans les années à venir de réussir à développer les perspectives de recherche présentées dans ce mémoire, perspectives qui me tiennent à cœur, et d'avoir la chance de pouvoir embarquer avec moi de nouveaux étudiants pour partager ces belles aventures. C'est l'objectif de cette Habilitation à Diriger des Recherches.

## Remerciements

*La chercheuse que je suis devenue, je la dois à quatre personnes qui ont cru en moi et m'inspirent :*



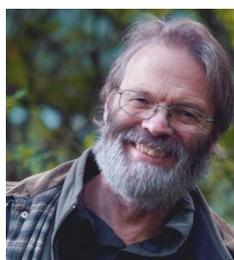
**Hervé Fritz**

Merci Hervé pour avoir guidé mes premiers pas non seulement en Afrique mais aussi dans le monde scientifique. Merci pour mon DEA, ma thèse et ta bienveillance sans faille depuis. Merci pour avoir été là pour mes premières codirections de thèse. Merci pour tout ce que tu as fait pour la Zone Atelier et pour ton enthousiasme légendaire !



**Andrew Loveridge**

Merci Andy pour m'avoir acceptée dans ton équipe « lions » depuis maintenant plus de 10 ans. Merci pour ta confiance en moi depuis le début et notre très belle collaboration. Ton travail sur l'écologie et la conservation des lions est exemplaire. C'est un privilège de travailler avec toi. To many more years of "lionology" together!



**David Macdonald**

Merci David pour avoir cru en moi dès mes premiers post-docs, m'avoir tellement soutenue dans mes débuts, m'avoir proposé ma première codirection de thèse et pour m'offrir maintenant (avec Andy) la chance de coéditer un ouvrage sur la biologie et la conservation des lions. Merci d'avoir fait de WildCRU ma deuxième maison.



**Simon Chamailé**

Merci Simon pour ton regard critique, ta rigueur, tes conseils et tes idées qui pétillent, inspirent et font grandir. Merci pour notre complicité permanente. Merci pour ces belles choses qu'on a construites ensemble à Hwange et pour Hwange. Merci pour tout depuis toujours... mon « soutien humain » depuis le départ.

*Merci à vous quatre !*

*Merci aux premiers étudiants qui m'ont fait confiance et ont effectué (ou sont en train d'effectuer) leur thèse sous ma codirection et à qui ce mémoire doit beaucoup.*



**Stéphanie Périquet**

Thèse intitulée « Sharing the top: how do spotted hyaenas cope with lions » et soutenue en 2014.



**Moreangels Mbizah**

Thèse intitulée « The effect of resource abundance and dispersion on the ecology of African lions in a semi-arid landscape » et soutenue en 2017.



**Nicolas Ferry**

Thèse intitulée « Processes involved in the functioning of large mammal communities: the role of the African elephant in the ecology of predator-prey relationships » et soutenue en 2017.



**Elise Say-Sallaz**

Thèse en cours intitulée « The ecology of predator-prey interactions and predator-predator interactions in a multi-predator context »



**Aïssa Morin**

Thèse en cours intitulée « Drivers of multi-predator community structure and functioning: a landscape approach of the role of prey availability and exposure to anthropogenic disturbance »

*Merci à vous cinq !*

# Sommaire

<b>Introduction</b>	<b>7</b>
Les multiples facettes des interactions interspécifiques	8
Réseaux d'interactions et fonctionnement des communautés	9
Interactions interspécifiques dans un environnement changeant	9
Cadre de mes recherches	11
Structure du mémoire	16
<b>1 - Ecologie comportementale des relations prédateurs-proies</b>	<b>19</b>
<b>1.1 - Comportements anti-prédateurs des herbivores</b>	<b>20</b>
1.1.1 - Les réponses spatiales des zèbres au risque de prédation par les lions	20
1.1.2 - Etat de l'art sur les effets non létaux de la prédation	22
1.1.3 - Perspective : Du paysage de la peur aux conséquences populationnelles	24
<b>1.2 - Importance de prendre en compte le contexte multi-spécifique</b>	<b>25</b>
1.2.1 - Rôle des traits des proies dans les interactions prédateurs-proies	26
1.2.2 - Des proies non indépendantes : les groupes plurispécifiques	29
1.2.3 - Rôle des traits des prédateurs dans les interactions prédateurs-proies	30
1.2.4 - Des prédateurs non indépendants : les interactions prédateurs-prédateurs	31
1.2.5 - Perspective : Vers une vision complète de la communauté des prédateurs	34
<b>1.3 - Rôle de l'habitat dans les interactions prédateurs-proies</b>	<b>35</b>
1.3.1 - Habitat et écologie de la peur	35
1.3.2 - Rôle des points d'eau dans l'écologie des grands carnivores	37
1.3.3 - Perspective : Lien écologie spatiale et performance des grands carnivores	39
<b>1.4 - Perspective : Vers une réponse fonctionnelle réaliste chez les grands carnivores</b>	<b>40</b>
<b>2 - Rôle des éléphants dans les relations prédateurs-proies</b>	<b>43</b>
<b>2.1 - Rôle des éléphants dans les réseaux trophiques</b>	<b>45</b>
2.1.1 - L'éléphant : une ressource pour les prédateurs	45
2.1.2 - Effet des éléphants sur les populations d'autres herbivores	47
2.1.3 - Perspective : Vers une scénarisation du rôle des éléphants dans le réseau trophique	48
<b>2.2 - Rôle des éléphants en tant qu'ingénieurs des écosystèmes</b>	<b>49</b>
2.2.1 - Effets des éléphants sur la végétation	49
2.2.2 - Végétation modifiée par les éléphants et sélection de l'habitat par les herbivores	51
2.2.3 - Végétation modifiée par les éléphants et zones d'alimentation des prédateurs	52
2.2.4 - Perspective : Vers une quantification du succès de chasse des prédateurs	53
<b>2.3 - Rôle des éléphants dans l'accès à l'eau par les autres herbivores</b>	<b>54</b>
2.3.1 - Ajustements comportementaux des herbivores à la présence d'éléphants	55
2.3.2 - Agrégation aux éléphants à fine échelle : un patron inexplicé	56
2.3.3 - Perspective : Eléphants et interactions prédateurs-proies aux points d'eau	58

<b>3 - Influence des humains sur les réseaux d'interactions</b>	<b>61</b>
<b>3.1 - Influence de la gestion de l'eau de surface</b>	<b>62</b>
3.1.1 - <i>Eau de surface et dynamique spatio-temporelle de la population d'éléphants</i>	62
3.1.2 - <i>Perspective : Conséquences de la gestion de l'eau pour les autres espèces</i>	65
<b>3.2 - Influence de la gestion des quotas de chasse</b>	<b>66</b>
3.2.1 - <i>Effet de la chasse aux trophées sur la population de lions</i>	66
3.2.2 - <i>Effets indirects sur les autres grands carnivores</i>	69
3.2.3 - <i>Perspective : Effets indirects sur la communauté de grands mammifères</i>	70
<b>3.3 - Influence du risque de mortalité anthropique</b>	<b>71</b>
3.3.1 - <i>Risques de mortalité anthropique</i>	71
3.3.2 - <i>L'écologie de la peur, vue par les grands carnivores</i>	72
3.3.3 - <i>Perspective : Effets indirects sur les autres grands mammifères</i>	73
<b>3.4 - Influence des changements climatiques</b>	<b>74</b>
3.4.1 - <i>Une approche théorique des effets du climat sur les relations prédateurs-proies</i>	74
3.4.2 - <i>Perspective : Une approche empirique à l'appui de cette approche théorique</i>	76
<b>Conclusion</b>	<b>79</b>
Fonctionnement des communautés de grands mammifères africains	80
Variété et complexité des interactions interspécifiques étudiées	81
Retour sur quelques contributions significatives	82
<b>Références bibliographiques</b>	<b>85</b>
<b>Curriculum vitae de la candidate</b>	<b>97</b>
Situation professionnelle actuelle	98
Parcours universitaire	98
Parcours professionnel	99
Formations complémentaires	99
Activités d'enseignement	99
Encadrement d'étudiant(e)s	99
Jurys	100
Animation et gestion de la recherche	101
Production scientifique	103
Participation à des colloques	107
Informations complémentaires	109
<b>Sélection de cinq publications</b>	<b>111</b>

**Crédits photographiques :**

- © Stéphanie Périquet : 15 (lions, hyène, impala), 19, 27, 29 (koudous), 35, 36, 45 (hyène), 48, 58 (koudous).
- © Courtney Johnson : 15 (girafe, buffles, cobe à croissant, steenbok), 56 (éléphant et girafe), 65.
- © Harry Harrington : 15 (guépard), 39, 40, 43, 67.
- © Andrew Loveridge : 34, 37 (lion), 45 (lions), 70 (lions et éléphant).
- © Marion Valeix : 13, 15 (lycaons), 29 (girafes et zèbres), 44, 49, 74 (pluie).
- © Simon Chamailé : 54, 55, 63.
- © Laurent Demongin : 15 (éléphant), 56 (zèbres et girafes).
- © François Débias : 15 (zèbre, grand koudou).
- © Nicholas Elliot : 15 (hippopotame).
- © Nolwenn Drouet : 37 (herbivores).
- © Eve Miguel : 61.
- © Jane Hunt : 71.
- © Internet : 15 (léopard, éland du Cap, hippotrague rouan, hippotrague noir, phacochère, céphalophe de Grimm), 31, 32, 53, 58 (éléphants et buffle), 59, 70 (caracal), 74 (sol), 78.

# Introduction

---

Le cœur de mes activités de recherche, qui relèvent de l'écologie des communautés, l'écologie comportementale, l'écologie spatiale et l'écologie de la conservation, repose sur l'étude des interactions interspécifiques, de leur rôle dans le fonctionnement des communautés, et des conséquences des activités humaines et des changements globaux sur ces interactions.

### ***Les multiples facettes des interactions interspécifiques***

Le terme de communauté fait référence à un assemblage de populations de différentes espèces qui coexistent et ont le potentiel d'interagir. Comprendre le fonctionnement d'une communauté repose donc sur la connaissance des différentes espèces qui la composent et la connaissance des interactions entre ces espèces. Nombreux sont les travaux qui se sont intéressés aux interactions trophiques entre deux espèces. Or, les communautés sont des systèmes complexes où les interactions trophiques ne sont qu'une partie des interactions interspécifiques existantes. En effet, les espèces peuvent par exemple s'influencer *via* des relations d'interférence (Amarasekare 2002), des relations de coopération (cas des comportements interspécifiques de harcèlement pour faire face à un prédateur - Dutour et al. 2017), ou la modification de l'environnement (cas des espèces dites ingénieuses des écosystèmes qui modifient les ressources pour les autres espèces - Jones et al. 1994). Des travaux récents ont clairement démontré la nécessité de prendre en compte ces interactions non-trophiques pour comprendre le fonctionnement des communautés et leurs changements (Kéfi et al. 2012 ; Sanders et al 2014 ; Donohue et al. 2017).

De plus, la plupart des recherches existantes ont porté sur les interactions négatives entre espèces (compétition, prédation). Les interactions positives, elles, bien que courantes, ont été peu étudiées (Bertness & Callaway 1994 ; Bruno et al. 2003). Les interactions positives sont des interactions qui ne causent de tort à aucune des deux espèces en interaction et profitent à l'une (facilitation) voire aux deux espèces (mutualisme, coopération). Ces interactions peuvent émerger de plusieurs processus. C'est le cas, par exemple, lorsqu'une espèce rend l'environnement plus favorable pour une autre espèce (van der Wal et al. 2000), lorsqu'une espèce fournit des ressources pour une autre (Wilmers & Post 2006), ou lorsqu'une espèce par sa présence diminue le risque de prédation par d'autres espèces (Schmitt et al. 2016). D'un point de vue fondamental, de telles interactions permettent à des espèces d'avoir leur niche réalisée plus grande que leur niche fondamentale (Bruno et al. 2003). A nouveau, il est important de prendre en compte ces interactions positives dans le fonctionnement des communautés pour mieux comprendre et prédire les changements de celles-ci (Gross 2008).

## ***Réseaux d'interactions et fonctionnement des communautés***

Ainsi, les communautés plurispécifiques sont de véritables réseaux d'interactions variées (trophiques et non-trophiques, négatives et positives), au sein desquels au nombre d'interactions directes entre deux espèces vient s'ajouter une multitude d'interactions indirectes, que ce soit à travers des chaînes d'interactions (cas des cascades trophiques liées à des changements d'abondance - Estes et al. 2011 - ou de comportement - Trussell et al. 2002 ; Fortin et al. 2005) ou à travers des modifications d'interactions (Wootton 1993 ; Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007 ; Golubski & Abrams 2011). Les modifications d'interactions peuvent se faire par modification par une espèce de l'environnement où se déroule l'interaction de deux autres espèces (« *Environment-mediated interaction modification* » ; cas des castors qui en modifiant l'environnement en aval de leur barrage rend celui-ci propice à la colonisation par les rats musqués ce qui entraîne une modification du régime alimentaire des visons - Crego et al. 2016) ou par modification d'un trait d'une espèce en interaction par une tierce espèce (« *Trait-mediated interaction modification* » ; cas de deux espèces de fourmis en compétition dont la capacité à gagner des rencontres agressives s'inverse en présence d'une mouche parasitoïde - Feener 1981).

Ainsi, les espèces d'une communauté sont loin d'être indépendantes les unes des autres. Elles sont reliées par un ensemble d'interactions directes et indirectes ; et les changements d'abondance d'une espèce affectent de manière plus ou moins forte et évidente les espèces avec lesquelles elle est reliée indirectement au sein de la communauté. Le fonctionnement des communautés est donc complexe et les interactions indirectes (chaînes d'interactions et modifications d'interactions) sont souvent identifiées comme étant la cause de réactions inattendues des communautés aux perturbations (Kéfi et al. 2012 ; Terry et al. 2017). L'ensemble des interactions interspécifiques constitue un élément clef de la dynamique de la biodiversité et pilote largement les processus écologiques et évolutifs des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. C'est pourquoi l'un des défis actuels des écologues des communautés est d'étudier (à la fois théoriquement et empiriquement) et de comprendre les interactions indirectes dans les communautés.

## ***Interactions interspécifiques dans un environnement changeant***

Or, les communautés sont soumises à un environnement changeant avec des impacts des activités humaines sur l'environnement nombreux, variés et croissants: destruction, dégradation et fragmentation des habitats naturels (Foley et al. 2005 ; Haddad et al. 2015), changements climatiques (IPCC 2014), surexploitation - légale ou illégale - des ressources (Young et al. 2016), dérangement (Gaynor et al. 2018), pollution (Young et al. 2016) et introduction d'espèces exotiques invasives (Simberloff et al. 2013). Cette empreinte humaine sur l'environnement est devenue si importante qu'elle rivalise avec certaines des plus grandes forces de la nature en

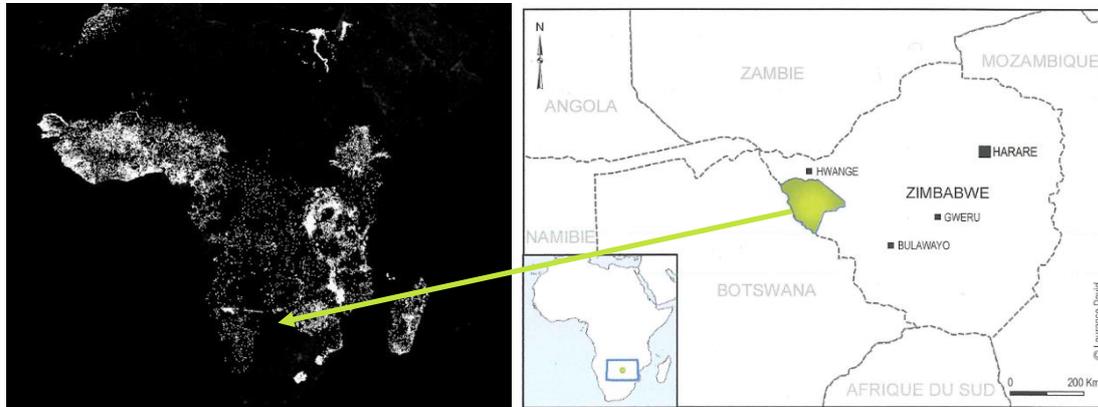
ce qui concerne son impact sur le fonctionnement des communautés et des écosystèmes (Dirzo et al. 2014). La biodiversité décline actuellement à un rythme sans précédent en réponse aux différents changements environnementaux induits par les humains (Dirzo et al. 2014 ; Pimm et al. 2014). Or, cette biodiversité est cruciale pour le bon fonctionnement des communautés et des écosystèmes (Hooper et al. 2012) et pour les services écosystémiques associés (Worm et al. 2006 ; Cardinale et al. 2012). Cette nouvelle ère, connue sous le nom d'Anthropocène (Crutzen 2002), exhorte les scientifiques à comprendre les impacts des changements liés aux activités humaines sur le fonctionnement des populations, des communautés et des écosystèmes.

L'abondance et la richesse des espèces sont souvent utilisées pour évaluer l'état des communautés. De nombreuses études se sont en effet intéressées aux conséquences des changements environnementaux sur les risques d'extinction des espèces (Maclean & Wilson 2011 ; Martay et al. 2017) et leur répartition géographique (Parmesan et al. 1999 ; Thuiller 2004). Or, de nombreuses autres conséquences, souvent plus subtiles à détecter, existent : modification des métabolismes en réponse aux changements de température (Gilchrist 1995), modification de la phénologie de certaines espèces (e.g. timing d'hibernation et de migration - Inouye et al. 2000 - émergence d'insectes et floraison - Memmott et al. 2007), modification des comportements (Candolin & Wong 2002 ; Gaynor et al. 2018). Tous ces changements (abondance et distribution spatiale mais aussi physiologie, phénologie et comportement des espèces) sont à même d'influencer les interactions interspécifiques à travers le taux de rencontres entre espèces, la saisonnalité des rencontres, la force des rencontres et l'issue des rencontres. Par exemple, une étude a montré que les rouges-gorges amorcent le départ de leur zone d'hivernage plus tôt et arrivent dans leurs aires de reproduction deux semaines plus tôt qu'il y a 20 ans alors que celles-ci sont encore sous la neige et que la ressource alimentaire (lombrics) n'est pas encore présente (Inouye et al. 2000). Une revue récente de plus de 600 études a mis en évidence que les changements environnementaux peuvent affecter chaque type d'interaction interspécifique ; e.g. altération des relations compétitives, des infections liées aux pathogènes, des relations mutualistes entre plantes, de l'herbivorie, et de la prédation (Tylianakis et al. 2008). Ces altérations des interactions interspécifiques induites par les changements environnementaux peuvent entraîner à terme des dysfonctionnements des communautés et des écosystèmes (Traill et al. 2010).

## Cadre de mes recherches

Bien que l'importance de prendre en compte l'ensemble des interactions interspécifiques (dont celles non-trophiques et celles positives) et leurs interactions indirectes (chaînes d'interactions et modifications d'interactions) dans le fonctionnement des communautés ait été soulignée par des travaux théoriques (Kéfi et al. 2012 ; Terry et al. 2017) et expérimentaux (Werner & Peacor 2003 ; Preisser et al. 2005), en particulier pour saisir les impacts des changements environnementaux (Gilman et al. 2010 ; van der Putten et al. 2010), peu d'études ont été conduites en milieu naturel (mais voir Kéfi et al. 2015 ; Barbosa et al. 2019), et en particulier chez les grands mammifères (mais voir Wilmers & Post 2006). L'ensemble des travaux présentés dans ce mémoire contribue à illustrer de manière empirique l'importance de considérer la multitude des interactions interspécifiques pour comprendre le fonctionnement des communautés en milieu naturel et la réponse de ces communautés aux activités humaines et aux changements globaux.

Mes travaux portent exclusivement sur les communautés de grands mammifères africains. La quasi-totalité de mes recherches a été développée dans le parc national de Hwange<sup>1</sup>, au Zimbabwe (Fig. 1). Réserve de faune depuis 1928, ce parc, créé en 1949, couvre environ 15 000 km<sup>2</sup> à l'Ouest du Zimbabwe. Il s'agit d'un écosystème très préservé de savane africaine (Fig. 1) où j'ai vécu pendant 4 ans et sur lequel je travaille depuis 19 ans. Mes travaux ont contribué à faire labéliser le site de Hwange en tant que Zone Atelier (LTSER) par le CNRS en 2011.

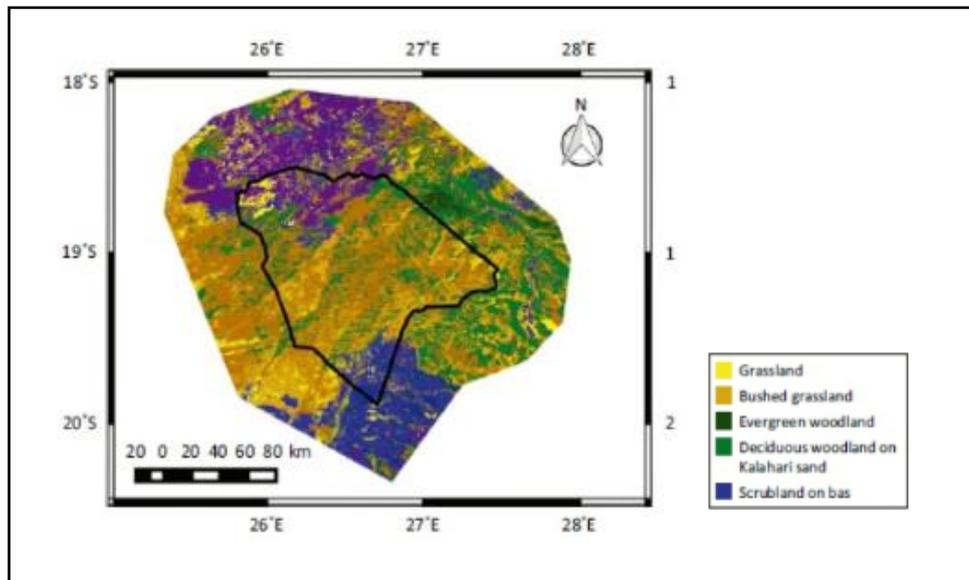


**Figure 1 :** Localisation du parc de Hwange et image nocturne des lumières du continent africain.

Il s'agit d'un écosystème de savane dystrophique, c'est-à-dire caractérisé par des sols pauvres. En effet, les trois-quarts du parc reposent sur des sables du Kalahari, le quart nord-ouest reposant, lui, sur des sols basaltiques et argileux. Les altitudes sont comprises entre 900 et 1 100 mètres et le relief est relativement plat mis à part la zone nord-ouest du parc qui est vallonnée. Le parc de Hwange est dominé par des savanes arbustives et arborées (95% du parc) ponctuées par quelques zones ouvertes de savane herbeuse (5% du parc; Fig. 2 ; Arraut et al. 2018). Les espèces ligneuses dominantes sont le *Baikiaea plurijuga*, le *Terminalia sericea*, le

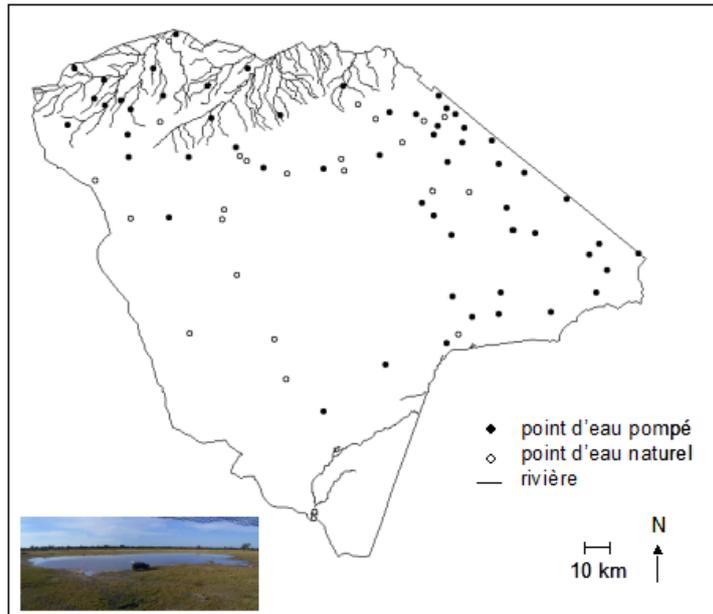
<sup>1</sup> parc de Hwange dans la suite de ce document

*Colophospermum mopane* et des espèces d'*Acacia* et de *Combretum*. Ce type d'écosystème est très différent des écosystèmes de savane herbeuse eutrophique qui ont été très bien étudiés en Afrique de l'Est et qui font souvent référence en écologie des écosystèmes africains (Sinclair & Arcese 1995).



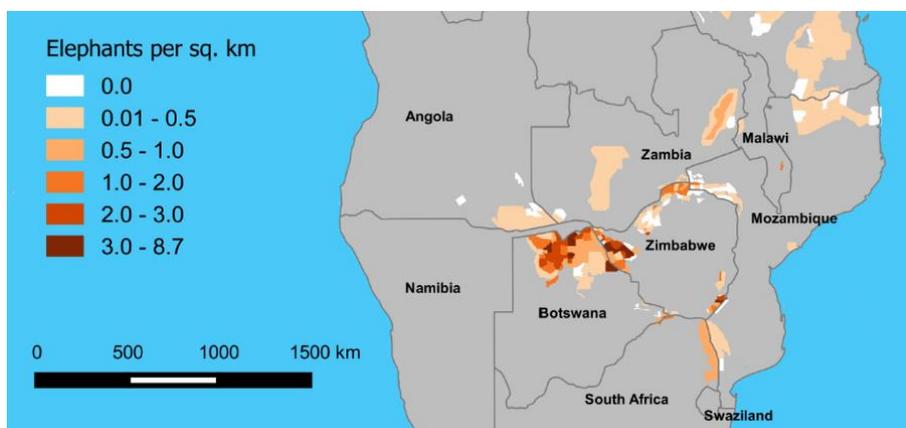
**Figure 2 :** Végétation du parc de Hwange et de sa périphérie.  
(Extrait d'Arraut et al. 2018)

Le climat est de type semi-aride avec en moyenne 600 mm de pluie par an et de fortes fluctuations interannuelles des précipitations (coefficient de variation = 25 % ; Chamailé-Jammes et al. 2006). Le climat est caractérisé par une saison des pluies qui s'étend de fin octobre à fin avril et une saison sèche qui s'étend de début mai à fin octobre. Le parc de Hwange ne possède pas de source naturelle d'eau permanente. Il existe trois rivières non permanentes et des dépressions qui retiennent l'eau de pluie pendant la saison des pluies et une partie de la saison sèche. Ces dépressions constituent des points d'eau naturels qui s'assèchent au fur et à mesure que la saison sèche progresse. À la création de la réserve de faune de Hwange en 1928, il n'y avait pas d'eau de surface disponible au pic de la saison sèche (Davison 1967). Les Parcs Nationaux ont alors opté pour une politique d'approvisionnement en eau en saison sèche et, à partir de 1934, des points d'eau ont été aménagés avec une pompe afin d'utiliser l'eau souterraine. Aujourd'hui, il existe une soixantaine de points d'eau qui peuvent être pompés dans le parc de Hwange. Leur distribution n'est pas uniforme : 90% d'entre eux sont situés dans le tiers nord du parc (Fig. 3).



**Figure 3 :** Distribution de l'eau de surface dans le parc national de Hwange.

Suite à la mise en place de la politique de gestion de l'eau, les tailles des populations de grands herbivores du parc de Hwange ont augmenté. C'est en particulier le cas de la population d'éléphants qui est passée d'environ un millier d'individus à la création du parc (Davison 1967) à environ 8 000 dans les années 1960 (Williamson 1975). En 1966, face à des densités d'éléphants jugées alors trop élevées par rapport aux impacts sur la végétation et aux potentielles conséquences pour la biodiversité animale, une politique d'abattages massifs a été mise en place par les Parcs Nationaux du Zimbabwe (Cumming 1981). Cette politique de limitation de la population d'éléphants a eu lieu jusqu'en 1986, date à laquelle elle a cessé en partie à cause de la pression de la communauté internationale. Depuis 1986, la population d'éléphants a augmenté puis s'est stabilisée à des niveaux très élevés, faisant de Hwange l'un des écosystèmes caractérisés par les plus fortes densités d'éléphants du continent (Chase et al. 2016 ; Fig. 4).



**Figure 4 :** Densités estimées des populations d'éléphants.  
(Extrait de Chase et al. 2016)

Le parc de Hwange n'étant pas clôturé, il existe des mouvements d'animaux entre le parc et sa périphérie. Ces mouvements existent non seulement entre le parc et les zones rurales voisines, mais aussi entre le Zimbabwe et les autres pays concernés par le parc de conservation transfrontalière de Kavango-Zambezi (KaZa ; Fig. 5), qui est le plus grand parc transfrontalier du monde (520 000 km<sup>2</sup>).



**Figure 5 :** Localisation de Hwange dans le parc transfrontalier de KaZa.

Plusieurs facteurs font du parc de Hwange un remarquable laboratoire pour étudier les communautés de grands mammifères et les interactions interspécifiques au sein de ces communautés : la présence de grands herbivores et de grands carnivores<sup>2</sup> en abondance (14 espèces d'herbivores communs et une guildes complète de grands carnivores ; Fig. 6), la facilité d'observation des herbivores, l'existence de bases de données à long terme, le fait que le paysage soit fortement structuré par les points d'eau, et un historique de marquage des animaux dont de nombreux colliers GPS déployés sur les grands carnivores (lions et hyènes tachetées) et des herbivores (zèbres, éléphants). Enfin, mes recherches à Hwange bénéficient de la collaboration très forte que j'ai montée depuis 2007 (post-doctorats, PICS - Projet International de Coopération Scientifique du CNRS -, statut de Chercheuse Associée) avec la Wildlife Conservation Research Unit (WildCRU) du département de Zoologie de l'Université d'Oxford qui héberge le projet de recherche sur les lions à Hwange.

<sup>2</sup> Dans la suite du document, le terme « herbivores » fera référence aux grands mammifères herbivores. Le terme « grands carnivores » fera référence aux grands mammifères carnivores (« grands » est conservé par opposition aux mesocarnivores dont il est question aussi dans ce mémoire).

**Grands carnivores :**



lion d'Afrique  
*Panthera leo*



hyène tachetée  
*Crocuta crocuta*



léopard  
*Panthera pardus*



guépard  
*Acynonyx jubatus*



lycaon  
*Lycaon pictus*

**Herbivores :**



éléphant d'Afrique  
*Loxodonta africana*



hippopotame  
*Hippopotamus Amphibus*



girafe  
*Giraffa camelopardalis*



éland du Cap  
*Taurotragus oryx*



buffle d'Afrique  
*Syncerus caffer*



Zèbre des plaines  
*Equus quagga*



hippotrague rouan  
*Hippotragus equinus*



hippotrague noir  
*Hippotragus niger*



cobe à croissant  
*Kobus ellipsiprymnus*



grand koudou  
*Tragelaphus strepsiceros*



phacochère  
*Phacochoerus aethiopicus*



impala  
*aepyceros melampus*



céphalophe de Grimm  
*Sylvicapra grimmia*

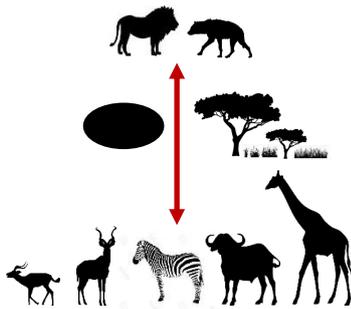


steenbok  
*Raphicerus campestris*

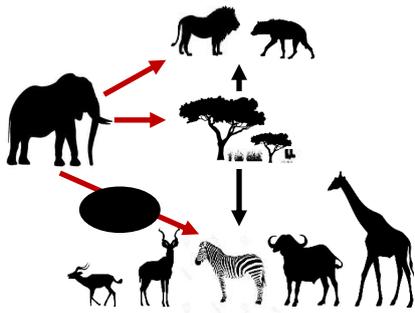
**Figure 6 :** Espèces communes de grands mammifères du parc de Hwange.

## Structure du mémoire

J'ai choisi de présenter mes travaux sans suivre leur ordre chronologique mais selon trois grandes parties qui regroupent des ensembles de travaux cohérents. J'ai fait le choix de présenter de manière quasi-exhaustive mes travaux sans aller dans le détail de chacun (les détails peuvent être trouvés dans les publications associées à chaque section) afin de fournir une vision globale de mes recherches.

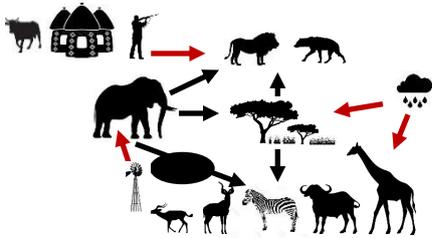


**Dans une première partie**, ce document fait la synthèse de mes travaux sur l'écologie comportementale des relations prédateurs-proies. En effet, les prédateurs, en plus de leurs effets létaux sur les populations de proies par la consommation de celles-ci, peuvent induire par leur simple présence des réponses anti-prédateurs chez les proies (principalement des modifications comportementales chez les grands mammifères). Ces réponses anti-prédateurs peuvent s'avérer coûteuses et à terme influencer la reproduction et la survie des proies, ce qui peut avoir un effet sur la dynamique des populations de celles-ci (Lima 1998 ; Creel & Christianson 2008). L'importance des effets non létaux des prédateurs sur les populations de proies a longtemps été sous-estimée. Cependant, une revue bibliographique principalement basée sur des travaux chez les invertébrés a montré que ces effets peuvent contribuer jusqu'à 85% de l'effet total des prédateurs sur leurs populations de proies (Preisser et al. 2005). En plus de travaux spécifiques sur les réponses comportementales des herbivores au risque de prédation par les lions, j'ai contribué à des synthèses des connaissances sur les effets non létaux de la prédation chez les grands mammifères. Ces synthèses ont mis en évidence le fait que beaucoup d'études faites jusqu'alors chez les grands mammifères ne prenaient en compte qu'une espèce de prédateur et une espèce de proie alors que la plupart des écosystèmes sont caractérisés par des communautés multi-spécifiques. Cette simplification des systèmes étudiés risque d'occulter toute une partie des interactions interspécifiques qui caractérisent les milieux naturels. L'ambition d'une partie de mes travaux de recherche est donc de contribuer à une meilleure compréhension des interactions entre proies et prédateurs en prenant explicitement en compte le contexte multi-proies et multi-prédateurs dans lequel ces interactions se déroulent. J'appuierai notamment sur l'importance des traits des espèces (taille corporelle, régime alimentaire des proies, mode de chasse des prédateurs) pour comprendre ces interactions prédateurs-proies, et sur le rôle des interactions entre les différentes espèces de proies (qui peuvent s'associer en groupes plurispécifiques afin de réduire le risque de prédation) et entre les différentes espèces de prédateurs (qui ne se déplacent pas de manière indépendante dans le paysage). Dans les études que j'ai menées, l'importance de l'habitat émerge naturellement. Enfin, en plus de l'effet des prédateurs sur l'écologie de leurs proies, je me suis attachée à comprendre le rôle des proies et en particulier des points d'eau, véritables patches de proies dans le paysage, dans l'écologie des prédateurs.



**Dans une deuxième partie,** je présenterai l'ensemble de mes travaux sur le rôle de l'éléphant dans le fonctionnement des communautés de grands mammifères africains. En effet, le parc de Hwange est caractérisé par l'une des plus fortes densités de populations d'éléphant du monde (Chase et al. 2016). Je me suis attelée à comprendre le rôle de cette forte abondance de mégaherbivores considérés comme de véritables ingénieurs des écosystèmes dans les relations

prédateurs-proies. Trois axes de recherche ont été développés : (1) le rôle des éléphants en tant que ressource alimentaire pour les prédateurs et les conséquences de cela pour le fonctionnement du réseau trophique ; (2) le rôle des éléphants en tant que modificateur de l'environnement au sein duquel les interactions prédateurs-proies ont lieu ; et (3) le rôle des éléphants en tant que modificateur des comportements des autres herbivores en particulier autour des points d'eau et les conséquences de cela pour la vulnérabilité de ceux-ci à la prédation.



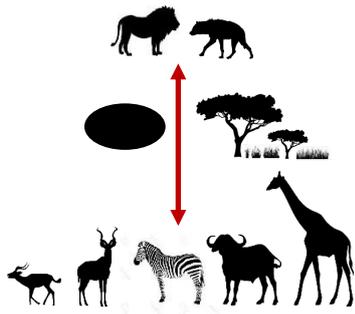
**Dans une troisième partie,** j'illustrerai comment les humains, par différentes actions de gestion ou à travers les changements globaux associés aux activités humaines croissantes, peuvent influencer le réseau d'interactions interspécifiques à l'intérieur du parc de Hwange. Je présenterai d'abord des travaux qui ont démontré que

c'est la gestion de l'eau de surface qui a mené à la croissance de la population d'éléphants et qui maintient les fortes densités d'éléphants actuelles, et discuterai des implications de telles densités pour le fonctionnement de la communauté de grands mammifères à la lumière des connaissances apportées dans la deuxième partie. J'illustrerai ensuite comment les niveaux de chasse aux trophées en périphérie du parc affectent la population de lions à l'intérieur du parc et les implications que cela peut avoir pour le reste de la communauté de grands mammifères. Par ailleurs, j'ai fait partie des premières personnes à transposer les concepts d'écologie de la peur aux grands carnivores se déplaçant en milieux anthropisés et j'ai montré comment les humains affectent le comportement des lions, en plus de leurs effets létaux sur ceux-ci. Pour terminer, mes travaux récents et à venir m'amènent à m'interroger sur les conséquences des changements climatiques sur les interactions prédateurs-proies. Ce point a pour l'instant été abordé par une approche de modélisation des dynamiques de populations de prédateurs et de proies qui prend explicitement en compte les effets des conditions environnementales sur les différentes sources de vulnérabilité des proies, et continuera d'être exploré sur le terrain dans les années à venir.

Mes perspectives de recherche sont présentées au fil du mémoire.

*Je vous souhaite une agréable lecture.*





# 1 - Ecologie comportementale des relations prédateurs-proies

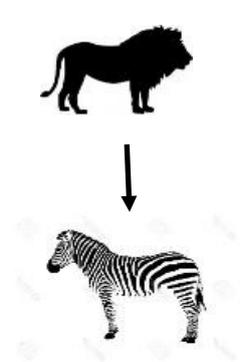
---



Les proies ont développé de nombreux comportements anti-prédateurs afin de réduire le risque de prédation (Lima 1998). Cette écologie de la peur (Brown et al. 1999) avait été largement sous-estimée jusqu'à ce qu'on se rende compte que les effets des ajustements comportementaux anti-prédateurs sur les populations de proies pouvaient être plus importants que les effets létaux de la prédation (Preisser et al. 2005 ; Zanette et al. 2011), avec des effets en cascade sur le fonctionnement des écosystèmes (Schmitz et al. 2004 ; Fortin et al. 2005). Ainsi, une bonne compréhension des comportements anti-prédateurs des proies est importante pour pouvoir prédire les conséquences du déclin des grands prédateurs à travers le monde (Ripple et al. 2014), ou celles du retour des grands prédateurs en Europe (Chapron et al. 2014). La compréhension de ces réponses comportementales des proies est également fondamentale pour appréhender la dynamique des interactions prédateurs-proies puisque les ajustements comportementaux des proies au risque de prédation ont pour but de réduire les probabilités de rencontre, d'attaque et de capture par un prédateur, agissant ainsi sur la vulnérabilité des proies aux prédateurs, et ont donc des effets retours sur les comportements des prédateurs. Très rares sont les travaux qui ont étudiés ces effets retours or les prédateurs ne sont pas statiques et prendre en compte les réponses des prédateurs aux réponses anti-prédateurs des proies est une pièce importante du puzzle des relations prédateurs-proies (Lima 2002).

## **1.1 - Comportements anti-prédateurs des herbivores**

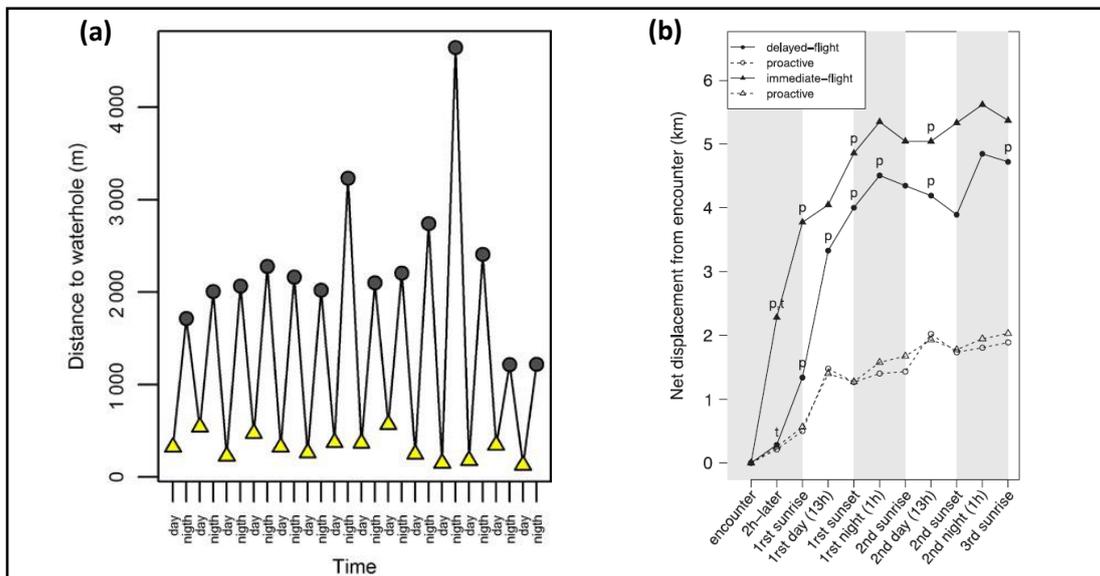
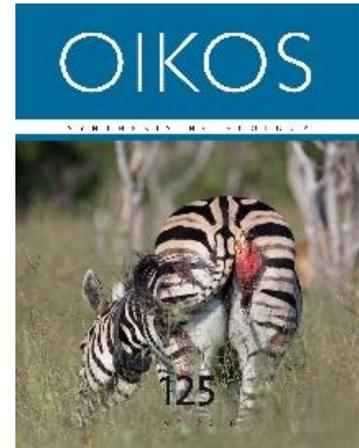
### **1.1.1 - Les réponses spatiales des zèbres au risque de prédation par les lions**



J'ai cherché à travers de nombreux travaux à comprendre comment le risque de prédation perçu par les herbivores modifie leurs comportements et j'ai mis en évidence un grand nombre d'ajustements comportementaux : changement de l'utilisation de l'espace (Valeix et al. 2009a), modification des niveaux de vigilance (Périquet et al. 2010, 2012), changement de la taille des groupes (Valeix et al. 2009b), déplacement des niches temporelles (Valeix et al. 2009b). Ces travaux portant sur les réponses de plusieurs espèces de proies, j'ai choisi de les détailler dans la section « 1.2. Importance de prendre en compte le contexte multi-spécifique ». Je

vais ici détailler des travaux collaboratifs auxquels j'ai contribué sur les réponses spatiales proactives et réactives des zèbres à leur prédateur principal, le lion. Les réponses anti-prédateurs peuvent en effet être de nature proactive, c'est-à-dire que les proies adaptent leur comportement de manière chronique en réponse à une évaluation *a priori* du niveau de risque (i.e. en amont des rencontres avec leur prédateur), ou de manière réactive, c'est-à-dire que les proies réagissent à des échelles spatio-temporelles fines en réponse à un risque imminent de prédation (i.e. en aval des rencontres avec leur prédateur). Ces travaux se sont appuyés sur des données issues de colliers GPS déployés simultanément sur des zèbres et sur des lions dans la même zone du parc de Hwange.

Un premier travail portant sur la réponse spatiale proactive des zèbres au risque de prédation par les lions a révélé que les zèbres se nourrissent près des points d'eau au cours de la journée, mais s'éloignent de ceux-ci au coucher du soleil, lorsque les lions deviennent actifs (Fig. 7a ; Courbin et al. 2019). Nous avons démontré que cette migration journalière, qui a lieu sur quelques kilomètres, réduit considérablement leur risque nocturne de rencontrer des lions, qui généralement restent dans les alentours des points d'eau. Cette stratégie anti-prédateurs est connue dans les milieux marins où le zooplancton se nourrit de phytoplancton à la surface de la mer la nuit lorsque leurs prédateurs ont une vision moindre et se déplacent en eaux plus profondes le jour pour réduire le risque d'être détecté, effectuant ainsi des migrations journalières verticales (Iwasa 1982). A notre connaissance, notre travail représente la première démonstration de l'existence d'une migration journalière (celle-ci horizontale) induite par les prédateurs en milieu terrestre (Courbin et al. 2019).



**Figure 7 :** (a) Réponse spatiale proactive des zèbres au risque de rencontre des lions autour des points d'eau. (b) Réponse spatiale réactive des zèbres à une rencontre avec des lions.

Un second travail portant sur la réponse spatiale réactive des zèbres suite à une rencontre avec des lions a permis de montrer que les zèbres partent à environ 4-5 km de la zone où ils ont rencontré des lions après la rencontre et que leurs déplacements semblent influencés par cette rencontre pendant 24h après la rencontre (Fig. 7b ; Courbin et al. 2016). L'ensemble de ces résultats illustre la course spatiale qui existe entre les prédateurs et leurs proies (Sih 2005 ; Laundré 2010).

Mes publications liées à cette section<sup>3</sup> :

Courbin N, Loveridge AJ, Macdonald DW, Fritz H, **Valeix M**, Makuwe E & Chamaillé-Jammes S (2016) Reactive responses of zebras to lion encounters shape their predator-prey space game at large scale. *Oikos* 125: 829-838.

Courbin N, Loveridge AJ, Fritz H, Macdonald DW, Patin R, **Valeix M** & Chamaillé-Jammes S (2019) Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions at night. *Journal of Animal Ecology* 88: 92-101.

Périquet S, **Valeix M**, Loveridge AJ, Madzikanda H, Macdonald DW & Fritz H (2010) Individual vigilance of African herbivores while drinking: the role of immediate predation risk and context. *Animal Behaviour* 79: 665-671.

Périquet S, Todd-Jones L, **Valeix M**, Stapelkamp B, Elliot N, Wijers M, Pays O, Fortin D, Madzikanda H, Fritz H, Macdonald DW & Loveridge AJ (2012) Influence of immediate predation risk by lions on the vigilance of prey of different body size. *Behavioral Ecology* 23: 970-976.

**Valeix M**, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009a) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.

**Valeix M**, Fritz H, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2009b) Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1483-1494.

### 1.1.2 - Etat de l'art sur les effets non létaux de la prédation

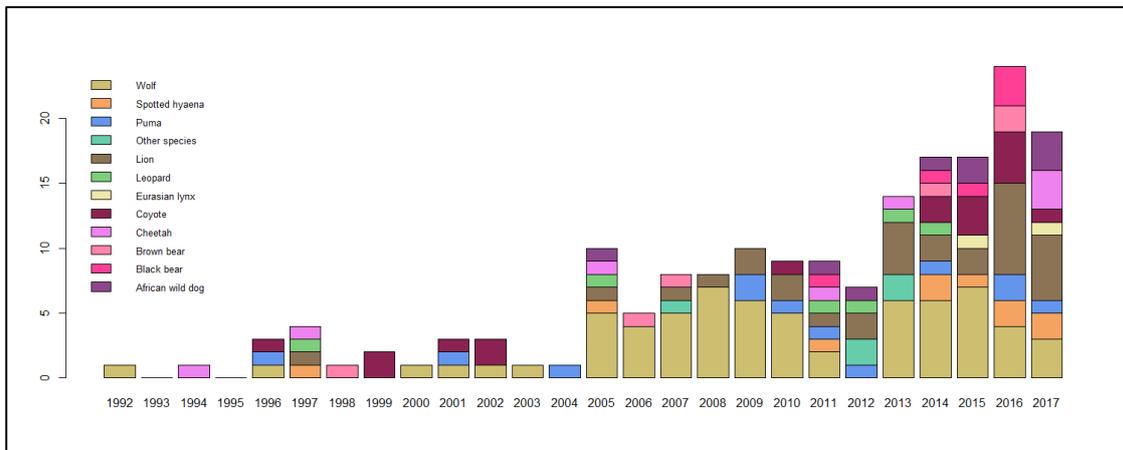
L'écologie de la peur chez les grands mammifères étant un de mes principaux axes de recherche, je me suis lancée dans plusieurs travaux de synthèse bibliographique sur les effets non létaux de la prédation sur les populations de proies chez les grands mammifères (Chamaillé-Jammes et al. 2019 ; Montgomery et al. 2019 ; Say-Sallaz et al. 2019). En effet, nombre de nos connaissances viennent de travaux souvent expérimentaux sur les invertébrés (insectes, crustacés) ou les petits vertébrés (poissons, oiseaux, rongeurs). Ces études sont source d'inspiration et ont démontré l'importance sous-estimée des effets non létaux des prédateurs sur les populations de proies (Preisser et al. 2005 ; Zanette et al. 2011). Chez les grands mammifères, les observations et les expériences sont plus difficiles à réaliser, les interactions prédateurs-proies se déroulent dans des contextes multi-spécifiques, les espèces sont longévives et l'étude des effets non létaux de la prédation est plus récente. Il y a donc une pénurie d'études approfondies qui engloberaient l'impact d'un prédateur sur ses proies, de la modification des traits aux conséquences sur la dynamique de la population de proies. La question de savoir si les grands carnivores affectent leurs populations de proies par le biais des effets non létaux associés à leur présence est donc débattue (Creel et Christianson 2008; White et al. 2011; Middleton et al. 2013). Dans le cadre de la thèse d'Elise Say-Sallaz que je codirige, nous avons effectué un travail de synthèse bibliographique basé sur la lecture de 266 articles scientifiques afin de dresser le bilan des connaissances empiriques sur les effets non létaux de la prédation (de la modification des traits comportementaux aux conséquences sur les populations des proies) chez les grands mammifères terrestres et d'identifier les lacunes dans les approches menées qui doivent être comblées pour parvenir à une compréhension globale de ces effets non létaux.

Ce travail de synthèse bibliographique a tout d'abord révélé qu'une très grande partie des études portaient sur les écosystèmes nord-américains et une espèce de prédateur, le loup. Toutefois, une diversification des systèmes étudiés s'est produite au cours de la dernière décennie. Mes recherches sur l'écologie de la peur en réponse au risque de prédation par le

---

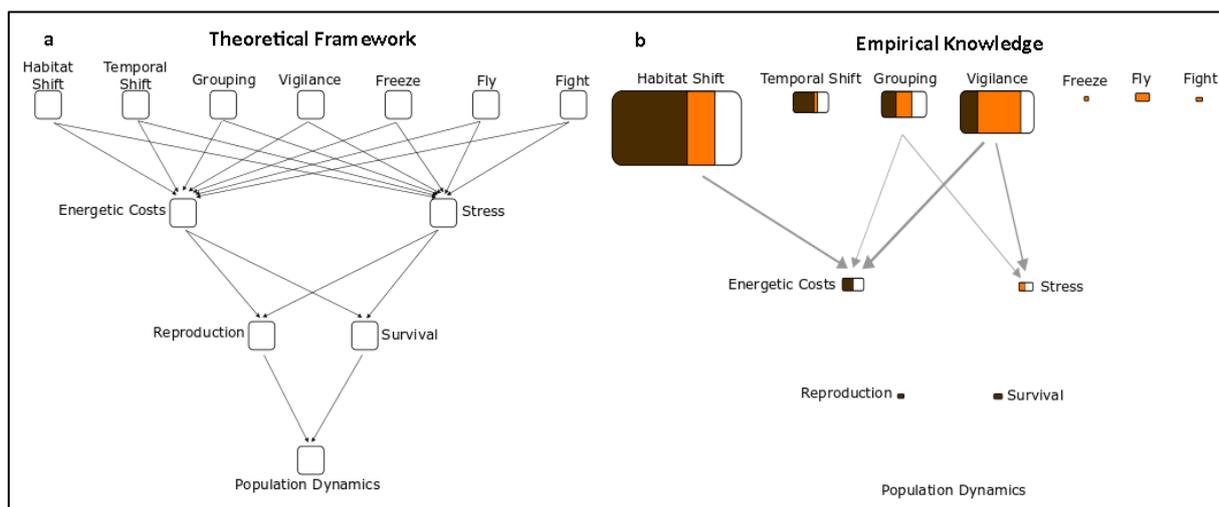
<sup>3</sup> Dans toutes les publications citées dans ce mémoire, le nom des étudiants que j'ai encadrés est souligné.

lion dans l'écosystème de Hwange, dont les premières datent de 2009, ont grandement contribué à cette diversification (Fig. 8).



**Figure 8 :** Nombre d'articles scientifiques sur les effets non létaux des prédateurs sur leurs proies chez les grands mammifères.

L'un des principaux constats de notre revue bibliographique est que la majorité de la littérature sur les effets non létaux de la prédation chez les grands mammifères s'est concentrée sur les réponses comportementales anti-prédateurs des proies, alors qu'il ne s'agit que de la partie émergée de l'iceberg. En effet, les autres composantes des effets non létaux (coûts énergétiques, stress, reproduction, survie et dynamique des populations) et les liens entre ces différentes composantes sont extrêmement mal connus (Fig. 9). Lier les réponses comportementales anti-prédateurs des proies à la démographie de celles-ci est donc le principal défi qui attend notre communauté scientifique pour comprendre pleinement les effets non létaux des prédateurs sur leurs proies chez les grands mammifères.



**Figure 9 :** Comparaison entre (a) le schéma théorique des effets non létaux des prédateurs présentant les différentes cellules et les différents liens composant ces effets et (b) la quantité d'études empiriques qui ont porté sur chaque cellule et sur chaque lien de ce schéma. La taille des cellules et des flèches est proportionnelle au nombre d'études. En marron sont représentées les études ayant montré une réponse proactive, en orange celles ayant montré une réponse réactive et en blanc celles n'ayant pas trouvé d'effet.

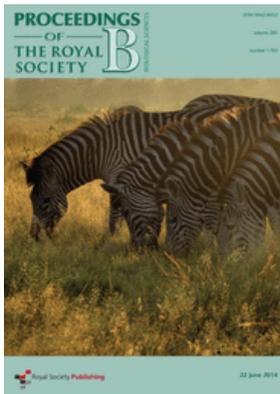
Publications liées à cette section :

Chamaillé-Jammes S, **Valeix M** & Cromsigt J (2019) Predator effects on herbivore dynamics and behaviour: what mechanisms lead to trophic cascades in savannas? pp. 279-308 in Scogings PF & Sankaran M (eds) *Savanna woody plants and large herbivores*, Wiley.

Montgomery RA, Moll RJ, Say-Sallaz E, **Valeix M** & Prugh LR (2019) A tendency to simplify complex systems. *Biological Conservation* 233: 1-11.

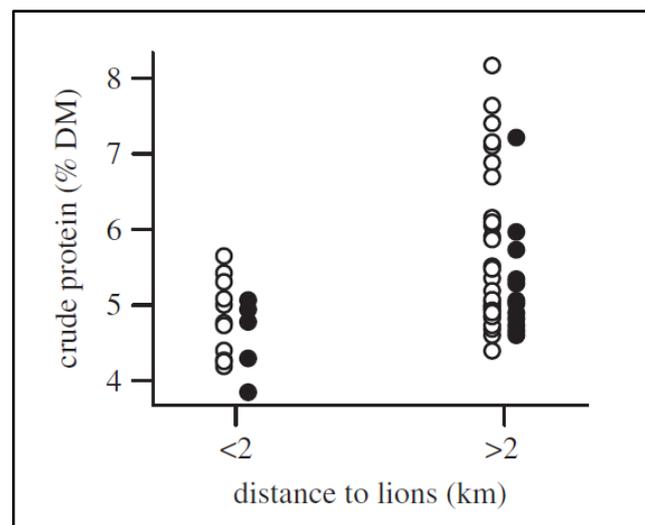
Say-Sallaz E, Chamaillé-Jammes S, Fritz H & **Valeix M** (2019) Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation* 235: 36-52.

### 1.1.3 - Perspective : Du paysage de la peur aux conséquences populationnelles



Pour commencer à comprendre les implications populationnelles des réponses anti-prédateurs chez les grands mammifères, j'ai contribué à une étude pionnière où nous avons essayé de faire le lien entre les ajustements anti-prédateurs et les coûts potentiels pour les individus. Pour cela, nous avons combiné l'analyse de fèces de zèbres équipés de colliers GPS (pour estimer la qualité du régime alimentaire des zèbres) avec l'étude des zones d'alimentation de ces zèbres 48h avant (ce qui correspond à la phase d'alimentation associée aux fèces récoltées). Grâce à la bonne couverture du suivi par colliers GPS de la population de lions dans la zone d'étude des zèbres, nous avons réussi à définir si

des lions étaient présents dans ces zones d'alimentation ou pas. Nous avons révélé que la qualité du régime alimentaire était inférieure pour les zèbres qui s'étaient nourris dans une zone où des lions étaient présents (Barnier et al. 2014 ; Fig. 10).



**Figure 10** : Relation entre la qualité du régime alimentaire des zèbres et la présence de lions lors de leur phase d'alimentation (les cercles blancs et noirs représentent les femelles et les mâles respectivement).

Il ne s'agit que d'un premier pas et il faut maintenant faire le lien avec la survie et la fécondité des individus. Nous bénéficions dans l'écosystème de Hwange d'un suivi par CMR visuelle de la population de zèbres (505 individus identifiés depuis 2003 dans le secteur de Main Camp; coordination initiée par Sophie Grange et Patrick Duncan et maintenant assurée par Simon Chamailé-Jammes). Nous espérons dans les années à venir être capable de lier le niveau de risque de prédation rencontré par des zèbres équipés de colliers GPS à leur succès reproducteur. Dans une autre étude, nous avons montré que les lions jouent un rôle important dans la survie des zèbres très vraisemblablement à travers leur prédation directe (Grange et al. 2015). La difficulté va être de faire la part des choses entre les effets létaux et les effets non létaux de la prédation. Même si cela est difficile, cela n'est pas impossible comme l'a montré une première étude (Bourbeau-Lémieux et al. 2011).

Publications liées à cette section :

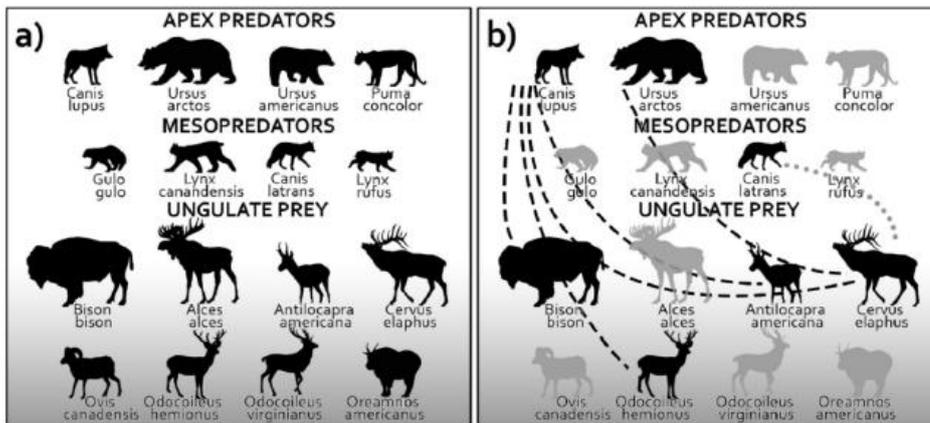
Barnier F, **Valeix M**, Duncan P, Chamailé-Jammes S, Barre P, Loveridge AJ, Macdonald DW & Fritz H (2014) Diet quality in a wild grazer declines under the threat of an ambush predator. *Proceedings of the Royal Society of London B* 281: 20140446.

Grange S, Barnier F, Duncan P, Gaillard J-M, **Valeix M**, Ncube H, Périquet S & Fritz H (2015) Demography of plains zebras (*Equus quagga*) under heavy predation. *Population Ecology* 57: 201-214.

## **1.2 - Importance de prendre en compte le contexte multi-spécifique**

Le travail de synthèse bibliographique que nous avons effectué dans le cadre de la thèse d'Elise Say-Sallaz a également révélé que nos connaissances sont clairement dominées par des études qui ne prennent en compte qu'une seule espèce de prédateur (79% des publications), alors que seulement 10% des études ont été réalisées dans un système ne comprenant qu'une seule espèce de prédateur (Say-Sallaz et al. 2019). En effet, la plupart des écosystèmes naturels sont caractérisés par une riche communauté de carnivores et le risque de prédation auquel une proie est confrontée peut donc provenir de différents prédateurs. Cette simplification des systèmes étudiés risque d'occulter toute une partie des interactions interspécifiques qui caractérisent les milieux naturels. Par exemple, de la présence de plusieurs prédateurs peuvent émerger plusieurs effets : la réduction du risque causé par les interactions prédateur-prédateur et le renforcement du risque causé par les réponses contradictoires des proies à de multiples prédateurs (Sih et al. 1998). Cette tendance à avoir simplifié les systèmes étudiés en ne prenant en compte qu'une espèce de prédateur et une espèce de proie a également été clairement soulignée par un autre travail de synthèse bibliographie auquel Elise et moi avons contribué (Montgomery et al. 2019 ; Fig. 11).

Bien qu'il soit difficile d'étudier l'ensemble des espèces prédateurs d'un écosystème, la prise de conscience de l'importance de considérer le risque de prédation dans sa globalité associée aux rapides développements des technologies pour le suivi de la faune sauvage a mené à l'émergence de quelques études portant sur plusieurs espèces de prédateurs ces dernières années (e.g. Atwood et al. 2009). Nous allons voir dans la suite de ce document comment j'ai commencé à prendre en compte le contexte multi-proies et multi-prédateurs dans lequel s'insèrent les interactions prédateurs-proies que j'étudie.



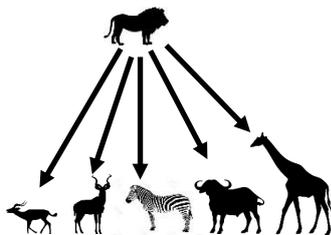
**Figure 11 :** (a) Diversité de la communauté de grands mammifères de l'écosystème du Greater Yellowstone aux Etats-Unis. (b) Représentation des interactions étudiées dans la littérature sur les effets non létaux des prédateurs dans cet écosystème.

Publications liées à cette section :

Montgomery RA, Moll RJ, Say-Sallaz E, Valeix M & Prugh LR (2019) A tendency to simplify complex systems. Biological Conservation 233: 1-11.

Say-Sallaz E, Chamailé-Jammes S, Fritz H & Valeix M (2019) Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. Biological Conservation 235: 36-52.

### 1.2.1 - Rôle des traits des proies dans les interactions prédateurs-proies



En ce qui concerne le contexte multi-proies dans lequel se sont déroulés mes travaux, je me suis principalement intéressée au rôle des traits des espèces d'herbivores (taille corporelle, régime alimentaire) dans leur réponse anti-prédateurs. J'ai mené deux principaux travaux sur les réponses de la communauté d'herbivores au risque de prédation par le lion.

Dans une première approche paysagère (Valeix et al. 2009a), j'ai combiné des données de colliers GPS sur les lions avec des informations sur l'utilisation de l'habitat (données issues de comptages routiers) de 11 herbivores africains du parc de Hwange pour tester si le risque de prédation par les lions influence la répartition des herbivores dans le paysage lorsqu'ils s'alimentent en journée. Une première originalité de ce travail a en effet été de s'intéresser à la communauté entière d'herbivores et une seconde originalité a été d'étudier à la fois les effets du risque de prédation à long terme (probabilité de présence du lion calculée sur quatre mois) et ceux du risque de prédation à court terme (présence réelle de lions à proximité dans les 24 heures précédentes). Nous avons montré que le risque de prédation à long terme semble influencer la répartition des herbivores de type brouteur (c'est-



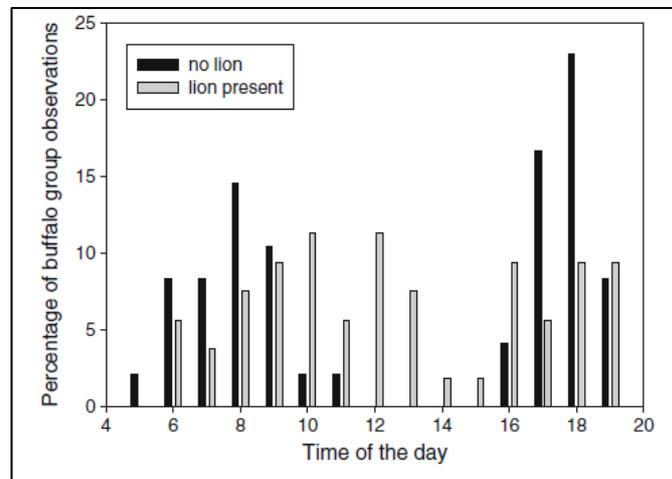
à-dire se nourrissant de plantes ligneuses ; la girafe, le grand koudou, l'impala et le steenbok) mais pas celle des herbivores de type paiseur (c'est-à-dire se nourrissant de plantes herbacées ; le zèbre, le gnou, le buffle, les hippotragues). Dans l'écosystème de Hwange, il est vraisemblable que les paiseurs n'évitent pas les zones où le risque de rencontrer des lions est élevée car celles-ci correspondent aux rares habitats ouverts (seulement 5 % du paysage ; Fig. 2) qui leur sont favorables. Il est fort probable que les paiseurs utilisent d'autres réponses proactives au risque de prédation par les lions (c'est ce que nous avons montré dans d'autres études : Valeix et al. 2009b ; Périquet et al. 2010, 2012). Nous avons également montré que tous les herbivores ont tendance à utiliser préférentiellement les habitats plus ouverts lorsque les lions sont réellement présents à proximité, une tactique efficace contre un prédateur qui chasse principalement à l'affût. Nous avons ainsi pu mettre en évidence que (i) la réponse des proies au risque de rencontrer des lions diffère en fonction des échelles temporelles considérées, (ii) les traits des espèces de proies (ici leur régime alimentaire) influencent leur type de comportement anti-prédateurs (voir aussi Wirsing et al. 2010 pour l'importance des tactiques de fuite des proies), et (iii) la structure du paysage est importante pour comprendre les contraintes écologiques des proies (voir aussi Kauffman et al. 2007 ; Laundré et al. 2014 pour une considération des refuges écologiques).



Dans une seconde approche (Valeix et al. 2009b), je me suis particulièrement intéressée au comportement anti-prédateur des herbivores autour des points d'eau. En effet, au fur et à mesure que la saison sèche progresse, les points d'eau attirent de plus en plus de herbivores (Valeix 2011) et peuvent être considérés comme des patches de ressources pour les prédateurs. Comme nous le verrons plus loin, l'utilisation de l'espace par les lions est très fortement influencée par ces points d'eau. Ainsi, les zones de points d'eau émergent comme des « hot-spots » dans les interactions prédateurs-proies. Dans ce travail, j'ai à nouveau cherché à savoir si le risque de prédation à long terme et le risque de prédation à court terme influent sur le comportement des herbivores aux points d'eau.

J'ai testé des hypothèses d'augmentation de la taille de groupe des herbivores, de changement de niche temporelle ou de changement du temps passé dans les zones de points d'eau. Ce travail est basé sur le suivi assez intensif de points d'eau (9 points d'eau suivis tous les 15 jours pendant 2 ans au cours de la saison sèche pendant des périodes de 24h en pleine lune et de 12h en nouvelle lune) afin d'étudier le comportement de boisson des herbivores. Ce suivi comportemental a été analysé à la lueur de données GPS issues de 26 lions équipés de colliers GPS dans la zone d'étude (au moins 1 lion équipé par groupe connu). Cela m'a permis de savoir si des lions étaient présents pendant les sessions d'observation et de cartographier les paysages saisonniers du risque de rencontre avec des lions. Les résultats montrent que les espèces de proies favorites des lions (buffle, koudou et girafe) évitent les points d'eau caractérisés par les plus forts risques de rencontre avec des lions. De plus, les groupes de gnous et de zèbres sont de plus grande taille aux points d'eau caractérisés par un risque de rencontre élevé. Ce résultat complète logiquement les travaux ci-dessus qui ont montré que les paiseurs ayant du mal à éviter les zones risquées pour s'alimenter, il est attendu qu'ils ajustent d'autres comportements pour répondre de manière proactive au risque de prédation. L'un des résultats les plus originaux de ce travail repose sur la démonstration du

déplacement des niches temporelles de toutes les espèces herbivores étudiées. En effet, toutes évitent d'utiliser les points d'eau pendant la nuit lorsque des lions sont à proximité (Fig. 12) afin d'éviter les périodes dangereuses coïncidant avec les pics de chasse de ces prédateurs (en particulier le début et la fin de nuit).



**Figure 12 :** Fréquentation des points d'eau par les buffles en fonction de l'heure du jour et de la présence de lions dans les alentours.

De plus, j'ai montré que de nombreux herbivores passaient plus de temps à s'approcher d'un point d'eau lorsque les risques à court et à long terme de rencontrer les lions étaient élevés, suggérant des niveaux de vigilance plus élevés. Cette étude illustre la diversité des ajustements comportementaux en réponse au risque de prédation et comment différentes espèces de proies répondent différemment aux variations temporelles de ce risque. En particulier, ces résultats montrent que le buffle est l'espèce qui effectue le plus grand nombre d'ajustements comportementaux en réponse au risque de prédation par le lion. Non seulement, le buffle est la principale proie du lion dans l'écosystème étudié, mais le lion est la seule espèce prédatrice du buffle. Pour les herbivores de plus petite taille corporelle qui doivent faire face à un plus grand nombre de prédateurs (cas de « size-nested predation » ; Hopcraft et al. 2010), il est sûrement beaucoup plus difficile de déceler les réponses à une seule espèce de prédateur car d'autres prédateurs non étudiés peuvent être dans les alentours, ce qui complexifie la détection d'ajustements à un prédateur donné.

Publications liées à cette section :

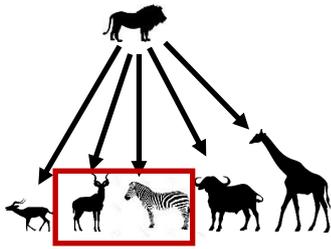
Périquet S, Valeix M, Loveridge AJ, Madzikanda H, Macdonald DW & Fritz H (2010) Individual vigilance of African herbivores while drinking: the role of immediate predation risk and context. *Animal Behaviour* 79: 665-671.

Périquet S, Todd-Jones L, Valeix M, Stapelkamp B, Elliot N, Wijers M, Pays O, Fortin D, Madzikanda H, Fritz H, Macdonald DW & Loveridge AJ (2012) Influence of immediate predation risk by lions on the vigilance of prey of different body size. *Behavioral Ecology* 23: 970-976.

Valeix M, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009a) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.

Valeix M, Fritz H, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2009b) Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1483-1494.

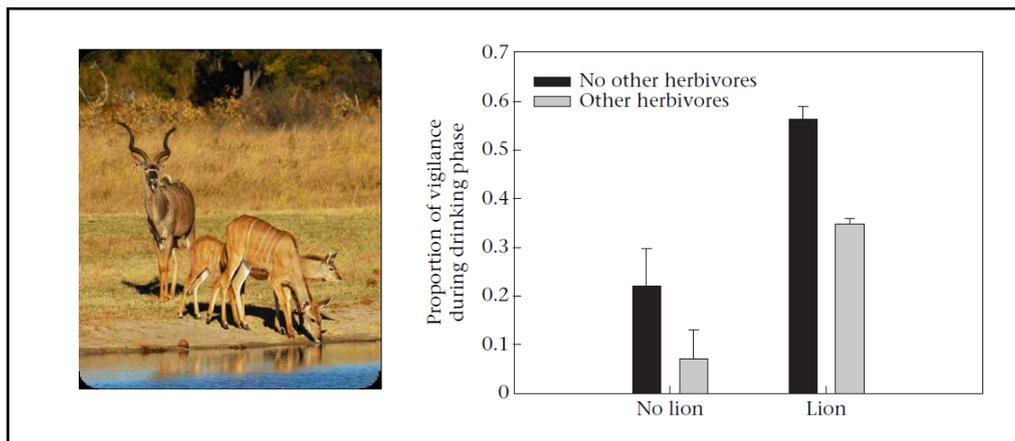
### 1.2.2 - Des proies non indépendantes : les groupes plurispécifiques



Des groupes plurispécifiques sont souvent observés chez les herbivores (FitzGibbon 1990 ; Stensland et al. 2003). Si ces associations peuvent résulter du fait que différentes espèces se déplaçant indépendamment sont attirées par un même stimulus dans le paysage, il est vraisemblable que ces associations résultent, la plupart du temps, d'espèces qui s'associent volontairement soit pour bénéficier d'interactions de type facilitation pour l'accès à des ressources, soit pour bénéficier d'avantages anti-prédateurs. Dans le cas d'une facilitation pour les ressources, il est plutôt documenté, chez les herbivores, une succession des passages des différentes espèces dans une même zone (Vesey-Fitzgerald 1960 ; McNaughton 1976). De plus, plus les groupes d'herbivores sont grands, plus la compétition pour l'accès aux ressources est grande. Le plus probable est donc que les groupes plurispécifiques aient évolué sous la pression des prédateurs car de tels groupes permettent aux espèces de bénéficier d'avantages plus nombreux que ceux des groupes monospécifiques grâce à (i) la capacité de détection des autres espèces, ce qui permet de diminuer les niveaux de vigilance (Pays et al. 2014 ; Schmitt et al. 2016), (ii) l'effet de dilution en diminuant le risque d'être attrapé grâce à la présence d'une espèce de proie préférée (Stensland et al. 2003) et (iii) la forte capacité de dissuasion des prédateurs chez les autres espèces (Mukherjee & Heithaus 2013).



Dans le travail de Master de Stéphanie Périquet, nous avons montré que le niveau de vigilance de plusieurs espèces d'herbivores, lorsqu'elles sont autour des points d'eau, est moins élevé si d'autres espèces d'herbivores sont présentes (Périquet et al. 2010 ; Fig. 13).

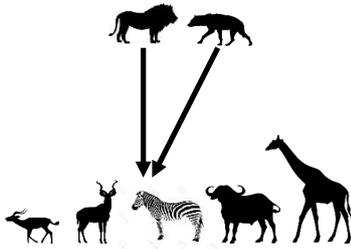


**Figure 13 :** Proportion de temps passé en vigilance chez des koudous lors de la phase de boisson à un point d'eau.

Publication liée à cette section :

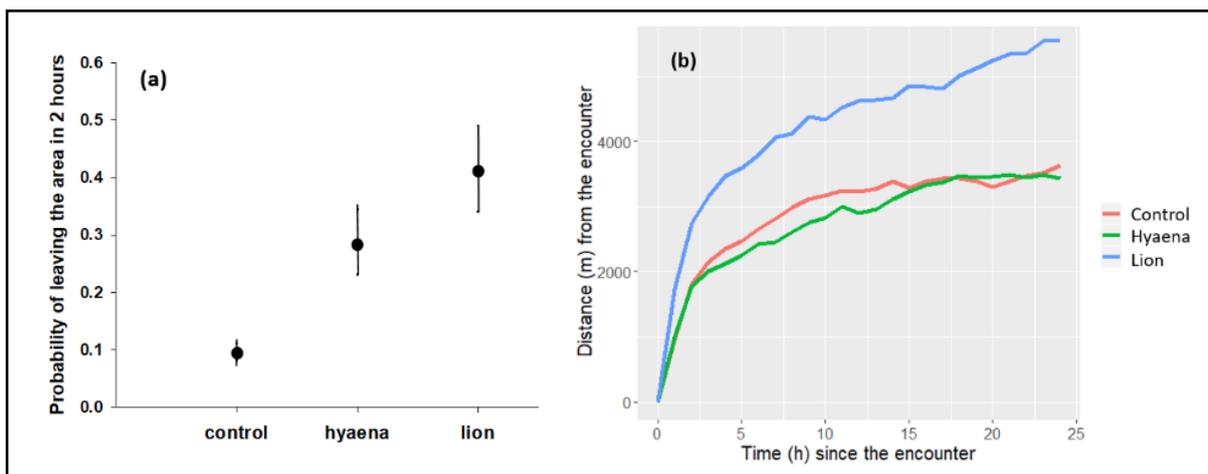
Périquet S, Valeix M, Loveridge AJ, Madzikanda H, Macdonald DW & Fritz H (2010) Individual vigilance of African herbivores while drinking: the role of immediate predation risk and context. *Animal Behaviour* 79: 665-671.

### 1.2.3 - Rôle des traits des prédateurs dans les interactions prédateurs-proies



En ce qui concerne le contexte multi-prédateur, je commence à prendre en compte à la fois le risque de prédation par le lion et le risque de prédation par la hyène tachetée<sup>4</sup>. Ces deux prédateurs sont les plus gros et les plus abondants des savanes africaines en général et de l'écosystème de Hwange en particulier. Ces deux espèces diffèrent par leur taille corporelle (masse moyenne d'une lionne = 150 kg : masse moyenne d'une hyène = 60 kg) mais aussi par leur mode de chasse. Alors que le lion est un prédateur à l'affût, c'est-à-dire qu'il chasse essentiellement en s'approchant le plus dissimulé possible pour lancer une attaque lorsqu'il est proche de sa proie et bénéficier d'un effet de surprise lors du lancement de l'attaque, la hyène est un chasseur cursorial qui peut poursuivre ses proies sur de longues distances jusqu'à leur épuisement. La littérature sur les invertébrés montre que les proies ne réagissent pas de la même manière à des prédateurs dont le mode de chasse est différent et suggère que les prédateurs de type « à l'affût » ont des effets plus forts (Preisser et al. 2007).

Dans le cadre de la thèse d'Elise Say-Sallaz, nous sommes donc en train de comparer les réponses des zèbres au risque de prédation par la hyène et par le lion. Ce travail est à nouveau basé sur l'analyse de données de colliers GPS déployés simultanément dans la même zone sur des zèbres, des lions et des hyènes. Des premiers résultats montrent que les zèbres ont des probabilités plus élevées de quitter la zone d'une rencontre avec un prédateur s'il s'agit d'un lion (Fig. 14a) et que s'ils quittent la zone de la rencontre, ils s'éloignent plus vite et plus loin après une rencontre avec un lion (Fig. 14b). Ces premiers résultats semblent supporter l'hypothèse que les lions représentent un risque de prédation plus élevé que les hyènes.



**Figure 14 :** (a) Probabilité pour un zèbre de quitter une zone de rencontre avec un prédateur. (b) Déplacement net moyen d'un zèbre depuis la zone de la rencontre avec un prédateur.

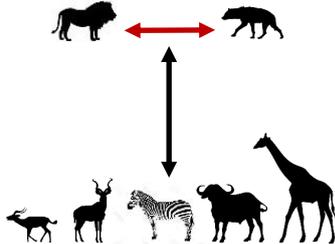
<sup>4</sup> Hyène par la suite.

Ce travail d'analyse sera complété (toujours dans le cadre de la thèse d'Elise) en 2020 par une manipulation expérimentale sur le terrain du risque perçu par les proies grâce à la repasse de cris de lions et de hyènes sur plusieurs espèces de proies.

Publication liée à cette section :

Elise Say-Sallaz, Chamaillé-Jammes S, Périquet S, Loveridge AJ, Macdonald DW, Madiri H, Fritz H, **Valeix M** (en préparation pour Ecology) Plains zebra show contrasted anti-predator behavioural responses to its two main predators.

### 1.2.4 - Des prédateurs non indépendants : les interactions prédateurs-prédateurs



Dans la partie précédente, j'ai illustré comment des prédateurs caractérisés par des traits spécifiques différents peuvent influencer différemment le comportement anti-prédateurs de leurs proies. Ici, je vais m'intéresser à une problématique scientifique qui me tient à cœur malgré la difficulté à travailler dessus, le fait que les prédateurs ne se déplacent pas de manière indépendante et que leurs interactions peuvent à terme affecter les interactions prédateurs-proies. Le panel des interactions au sein de la communauté de prédateurs est très riche :

	Interactions négatives	Interactions positives
Interactions directes	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Prédation intra-guilde</li> <li>• Relations agressives, agonistiques</li> <li>• Kleptoparasitisme subi</li> <li>• Interférence spatiale</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Opportunité de charognage</li> <li>• Opportunité de kleptoparasitisme</li> </ul>
Interactions indirectes (via les proies)	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Compétition par exploitation</li> <li>• Compétition par déplétion comportementale des proies</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Facilitation liée à des changements de comportement des proies</li> </ul>

Ainsi, dans un système à plusieurs prédateurs, de nombreux mécanismes prédateurs-prédateurs peuvent influencer l'écologie des prédateurs considérés. En plus de la compétition par exploitation par laquelle la présence d'un prédateur va influencer la densité de proies disponibles pour un autre prédateur, les interactions directes négatives sont celles qui viennent le plus intuitivement à l'esprit. La prédation intra-guilde (Palomares & Caro 1999), les relations agressives (souvent autour de carcasses ou pour défendre les jeunes de l'attaque d'autres carnivores) qui peuvent entraîner des blessures, et le vol des proies par un autre prédateur (kleptoparasitisme - Gorman et al. 1998 ; Höner et al. 2002) ont été souvent étudiés et mis en avant. Ces interactions entraînent logiquement des mécanismes d'interférence et il est probable que les prédateurs modifient leurs modes de prospection afin d'éviter un chevauchement spatio-temporel trop important (Durant 2000 ; Vanak et al. 2013). Or, les prédateurs bénéficient aussi de relations positives entre eux, même si celles-ci ont été moins étudiées et sont sous-estimées en écologie des communauté (Bruno et al. 2003).



En étudiant les interactions entre les hyènes et les lions dans le cadre du co-encadrement de la thèse de Stéphanie Périquet, je me suis rendue compte de l'importance des interactions directes positives entre prédateurs (e.g. production de carcasses par un prédateur qui bénéficie à un autre prédateur) comme je vais essayer de l'illustrer dans la suite de ce mémoire. J'ai également mené une réflexion sur le rôle des interactions indirectes *via* des modifications des comportements des proies après le passage d'un prédateur. Par exemple, dans un système où la présence d'un prédateur fait fuir des proies ou entraîne l'augmentation du niveau de vigilance des proies, les proies deviennent localement moins abondantes et plus difficiles à attraper pour ce prédateur mais aussi pour les autres prédateurs, ce qui a été assimilé à une déplétion comportementale de ressources (Kotler 1992). J'ai suggéré l'existence d'une telle déplétion comportementale dans mes travaux sur l'utilisation de l'espace par les lions après un événement d'alimentation (Valeix et al. 2011a). Toutefois, on peut également imaginer un système où deux prédateurs ont des tactiques de chasse différentes et où les tactiques anti-prédateurs d'une proie vis-à-vis de ces prédateurs risquent d'être conflictuelles. Dans ce cas, les réponses anti-prédateurs envers un prédateur risque de rendre la proie plus vulnérable à l'autre prédateur. Par exemple, il a été démontré que les wapitis se déplacent vers des habitats à structure plus complexe afin de réduire le risque de prédation par le loup, mais cela augmente considérablement le risque de prédation par le puma (Atwood et al. 2009).

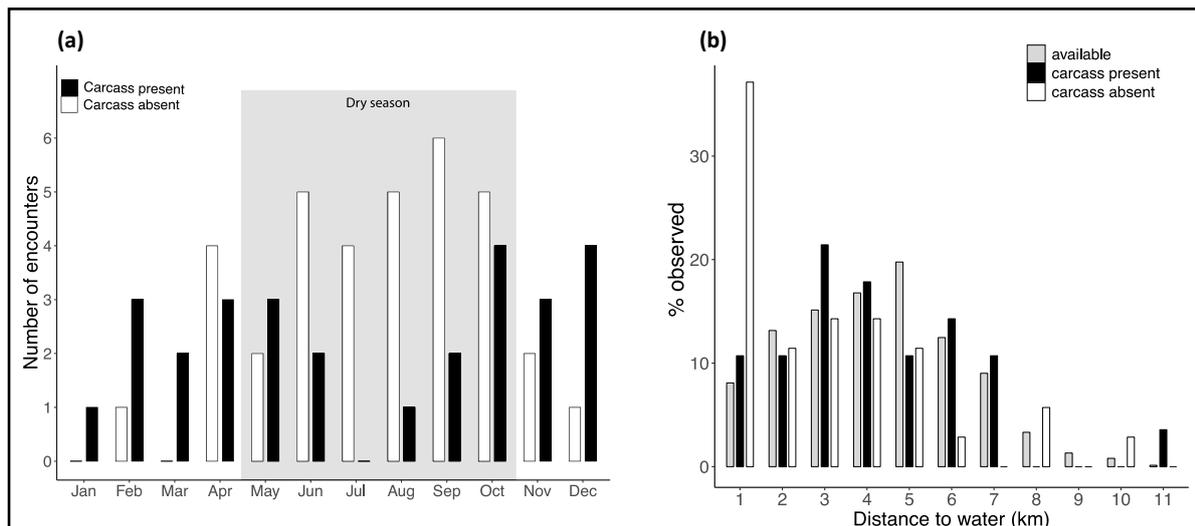
Bien que les mécanismes soient difficiles à mettre en évidence dans les systèmes naturels, nous avons, dans un premier temps, mis en évidence les patrons d'attraction et d'évitement spatial du lion et de la hyène dans le parc de Hwange dans le cadre de la thèse de Stéphanie Périquet. Nous continuons à creuser cette problématique dans le cadre de la thèse d'Elise Say-Sallaz qui va chercher à déterminer les patrons d'association spatiale de ces deux espèces à partir de photographies issues d'un réseau de pièges photographiques déployés sur une grande partie du parc de Hwange. Avec Stéphanie, nous avons analysé les déplacements de lions et de hyènes équipés simultanément de colliers GPS. Nous avons dans un premier temps identifié les rencontres entre ces deux prédateurs, étudié les caractéristiques de ces rencontres (où et quand elles se déroulent) et déterminer quelle espèce avait provoqué la rencontre et avait dominé celle-ci (Périquet et al. soumis).



Nos résultats montrent que les rencontres entre hyènes et lions sont principalement liées aux ressources (autour d'une carcasse ou d'un point d'eau) et que les hyènes et les lions se comportent très différemment lorsqu'ils se rencontrent en présence ou en absence d'une carcasse. En saison des pluies (novembre-avril), les rencontres se produisent principalement autour d'une carcasse (Fig. 15a), les lions étant les

premiers sur la carcasse et dominant l'accès à la carcasse. Les hyènes viennent régulièrement à proximité de la carcasse et y ont généralement accès une fois les lions partis. En saison sèche (mai-octobre), les rencontres se produisent principalement en l'absence de carcasse et près d'un point d'eau (Fig. 15b). Ces rencontres sont très courtes, les hyènes recherchant la proximité avec les lions et les lions s'éloignant rapidement après la rencontre. Dans les deux cas, ce sont, la plupart du temps, les hyènes qui provoquent les rencontres mais nous proposons des mécanismes sous-jacents différents selon la saison. En saison des pluies, les

hyènes semblent profiter des opportunités de charognage sur les carcasses laissées par les lions (cas de facilitation), alors qu'en saison sèche, les patrons de rencontres décrits semblent plutôt suggérer des mécanismes d'interférence. Cette interférence peut être soit active (les hyènes étant des chasseurs cursoriaux censés être plus efficaces en saison sèche lorsque la condition physique des proies se détériore rivaliseraient avec les lions dans les zones de points d'eau à cette période de l'année pour défendre ces zones de chasse privilégiées) soit passive (si lorsque les hyènes arrivent dans une zone, les lions en partent à cause du dérangement provoqué par les hyènes auprès des proies).



**Figure 15 :** (a) Distribution des rencontres entre hyènes et lions en fonction de l'année et de la présence de carcasse. (b) Distribution des rencontres entre hyènes et lions en fonction de la distance à un point d'eau et de la présence de carcasse.

Dans une autre analyse (Périquet et al. en préparation), nous avons analysé la sélection de l'habitat par les hyènes en fonction du risque de rencontre avec des lions. Nous avons montré que les hyènes n'évitent pas les lieux récemment utilisés par les lions. Il semble fort probable que les interactions prédateurs-prédateurs se jouent surtout sur des réponses réactives et que la sélection de l'habitat des prédateurs semble tout d'abord influencée par la distribution des proies (Broekhuis et al. 2013). C'est par exemple le cas des hyènes qui choisissent leur site de repos diurne en fonction des dernières positions des lions et non en fonction du risque de rencontre calculé sur du plus long terme (Kushata et al. 2018).

Publications liées à cette section :

Broekhuis F, Cozzi G, **Valeix M**, McNutt JW & Macdonald DW (2013) Risk avoidance in sympatric large carnivores: reactive or predictive? *Journal of Animal Ecology* 82: 1098-1105.

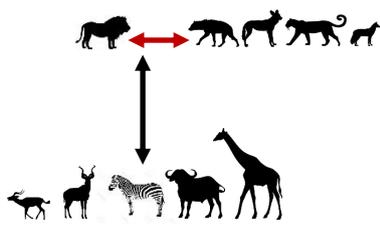
Kushata JNT, Périquet S, Tarakini T, Muzamba M, Mafuwa B, Loveridge AJ, Macdonald DW, Fritz H & **Valeix M** (2018) Drivers of diurnal rest site selection by spotted hyaenas. *Journal of Zoology* 304: 132-140.

Périquet S, Fritz H, Revilla E, Macdonald DW, Loveridge AJ, Mtare G & **Valeix M** (soumis à *Oikos*) Dynamic interactions between apex predators reveal contrasting seasonal attraction patterns and suggest changes in the relative importance of facilitation and competition.

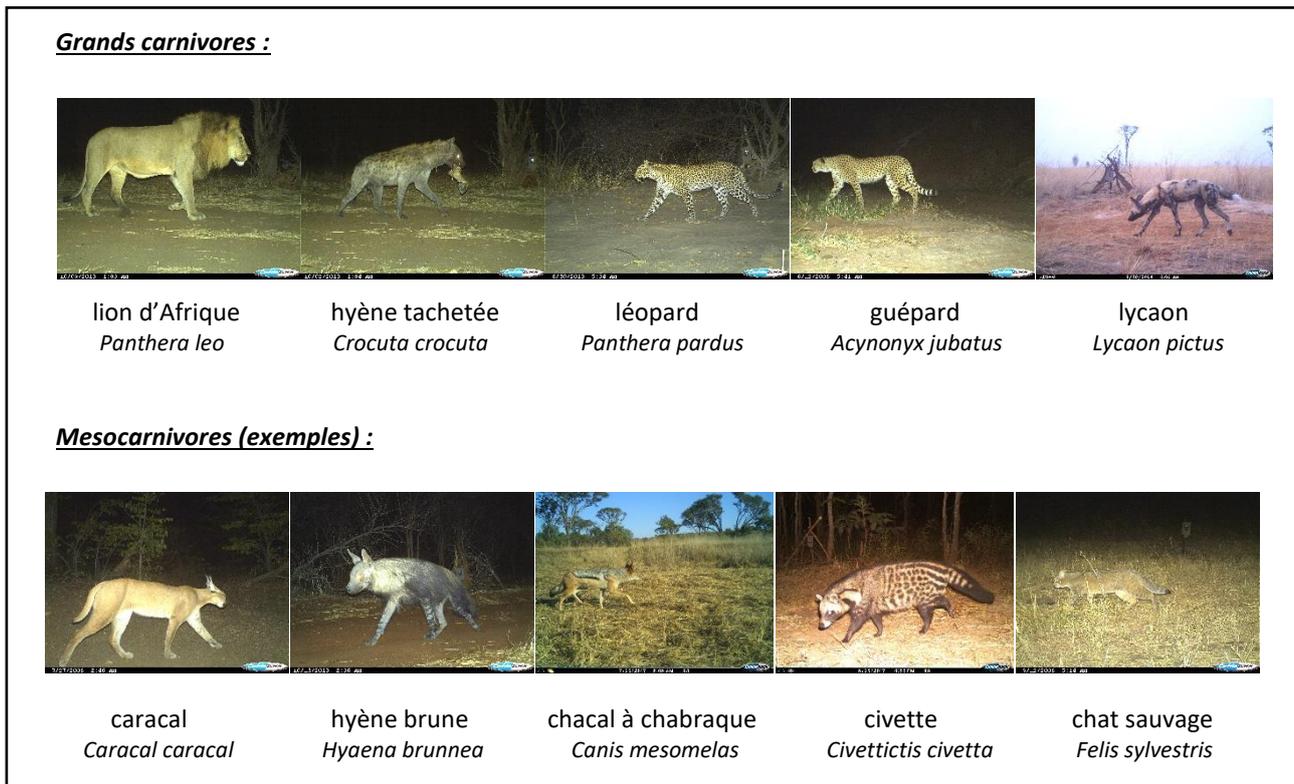
Périquet S, Courbin N, Chamaillé-Jammes S, Banda E, Loveridge AJ, Macdonald DW, Revilla E, Fritz H & **Valeix M** (en préparation pour soumission à *Animal Behaviour*) Unsuspected attraction? The potential for intraguild interactions to influence apex carnivore habitat selection.

**Valeix M**, Chamaillé-Jammes S, Loveridge AJ, Davidson Z, Junt JE, Madzikanda H, Macdonald DW (2011a) Understanding patch departure rule for large carnivores: lion movements support a patch-disturbance hypothesis. *The American Naturalist* 178: 269-275.

### 1.2.5 - Perspective : Vers une vision complète de la communauté des prédateurs



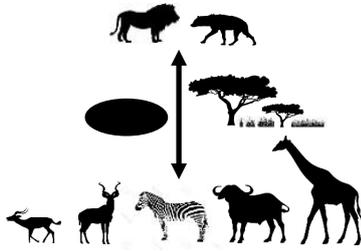
Jusqu'à présent, je me suis intéressée aux interactions entre les deux principaux grands prédateurs de l'écosystème de Hwange, à savoir le lion et la hyène. Or, les écosystèmes africains sont caractérisés par une communauté très riche de carnivores, tant du point de vue des grands carnivores (Fig. 6 ; Fig. 16) que des mesocarnivores (Fig. 16). Dans le cadre de la thèse d'Aïssa Morin que je dirige, nous allons analyser des données issues d'un réseau de pièges photographiques déployés dans une grande partie de l'écosystème de Hwange. De telles données vont nous permettre d'étudier les patrons de cooccurrence spatiale et temporelle des différentes espèces de carnivores (grands et mesocarnivores) et nous permettre de tester l'hypothèse de « mesopredator release » selon laquelle lorsque l'abondance des grands carnivores diminue celle des carnivores plus petits augmente (Prugh et al. 2009 ; Ritchie & Johnson 2009). Nous étudierons également les patrons d'associations dynamiques pour identifier les attractions dynamiques et tester des hypothèses de facilitation (directe et indirecte) entre deux prédateurs. Par ailleurs, je codirige une thèse de l'Université d'Oxford qui vient à peine de commencer (Elisa Sandoval Serés) et qui va porter sur les effets des lions et des hyènes sur l'écologie des lycaons.



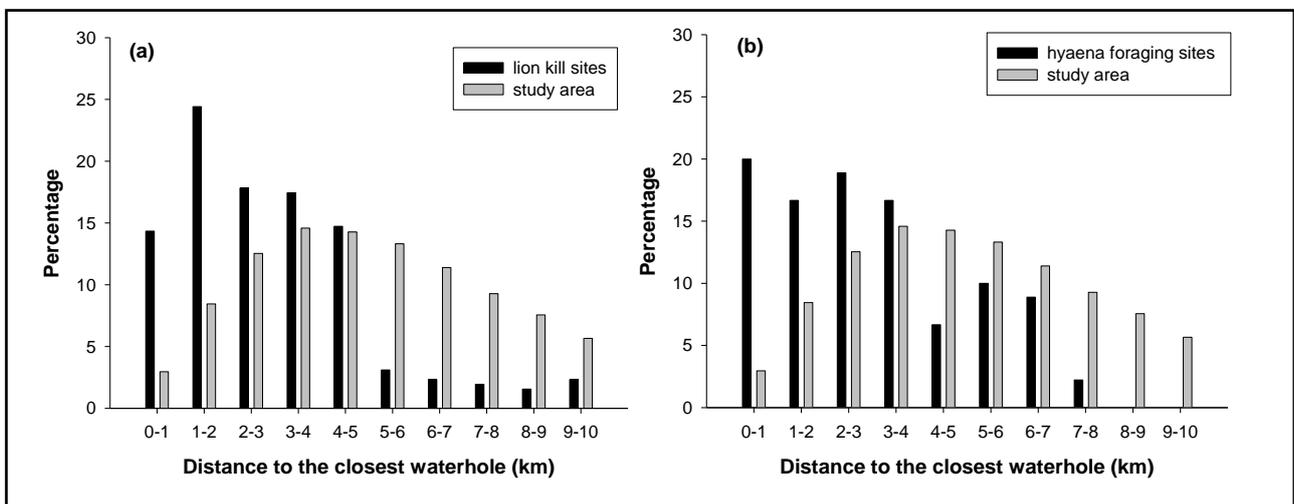
**Figure 16 :** Photographies de grands carnivores et de mesocarnivores prises par piégeage photographique.

## 1.3 - Rôle de l'habitat dans les interactions prédateurs-proies

### 1.3.1 - Habitat et écologie de la peur



L'analyse de l'emplacement de carcasses de proies tuées par des lions dans l'écosystème de Hwange a révélé que les lions tuent l'essentiel de leurs proies à moins de 2km d'un point d'eau (Valeix et al. 2009b; Fig. 17a). De même, l'analyse de carcasses sur lesquelles les hyènes se sont alimentées (pas toujours facile de faire la part des choses entre chasse active et charognage) a révélé que celles-ci se situent également essentiellement à moins de 2km d'un point d'eau (données non publiées; Fig. 17b). Les points d'eau émergent donc comme des « hot-spots » des interactions prédateurs-proies dans l'écosystème de Hwange.



**Figure 17 :** Distribution des carcasses (a) tuées par les lions et (b) sur lesquelles les hyènes se sont nourries dans l'écosystème de Hwange.



En ce qui concerne les hyènes, nous avons montré, dans une analyse de sélection de l'habitat menée dans le cadre de la thèse de Stéphanie Périquet, que les hyènes sont de vraies généralistes et utilisent tous les types de végétation (Périquet et al. en préparation).

Dans le cadre de la thèse de Zeke Davidson (thèse pour laquelle j'ai contribué à l'encadrement en tant que « mentor » pour l'Université d'Oxford), nous nous sommes également intéressés au rôle de la végétation dans la sélection de l'habitat et le comportement de chasse des lions. Alors que les lions utilisent préférentiellement les

zones ouvertes de leurs domaines vitaux, celles-ci correspondant aux zones de forte abondance d'herbivores, ils tuent leurs proies préférentiellement dans les zones de végétation dense qui entourent ces zones ouvertes (Davidson et al. 2012). Ce dernier résultat est cohérent avec d'autres travaux qui ont montré que les lions tuent leurs proies à une quinzaine de mètres en moyenne d'un buisson (Loarie et al. 2013, Davies et al.



2016). Ainsi, la configuration de l'habitat est cruciale pour déterminer les lieux où les interactions prédateurs-proies vont être importantes. Dans l'écosystème de Hwange, les lions chassent clairement autour des zones de points d'eau qui sont des attracteurs des herbivores dans le paysage mais les chasses réussies sont dépendantes de la présence d'un couvert végétal assez dense, ce qui est logique pour un tel chasseur à l'affût. Alors que c'est l'abondance des proies qui détermine la sélection de l'habitat en général, c'est la vulnérabilité de celles-ci qui est déterminante pour la sélection des zones de chasse (voir aussi Hopcraft et al. 2005, Balme et al. 2007). Ces travaux ont clairement mis en évidence que des mécanismes différents sous-tendent le processus de sélection de l'habitat à des échelles différentes.

Il est aussi important de noter l'importance de la végétation dans la perception du risque de prédation par les herbivores. Nous avons en effet déjà vu que toutes les espèces d'herbivores se déplacent dans les zones ouvertes lorsque des lions sont présents dans les alentours (Valeix et al. 2009a). J'ai également contribué à une manipulation *in natura* de la qualité de la nourriture par les impalas (tonte de la strate herbacée, fertilisation) pour démontrer que, bien que la qualité de la nourriture tende à faire diminuer la vigilance, celle-ci reste principalement déterminée par la structure de l'environnement qui influence le risque perçu de prédation (Pays et al. 2012).

La structure du paysage est donc importante à prendre en compte pour comprendre l'importance du processus de prédation dans le système étudié (Kauffman et al. 2007 ; Laundré et al. 2014).

#### Publications liées à cette section :

Davidson Z, Valeix M, Loveridge AJ, Hunt JE, Johnson PJ, Madzikanda H & Macdonald DW (2012) Environmental determinants of habitat and kill site selection in a large carnivore: scale matters. Journal of Mammalogy 93: 677-685.

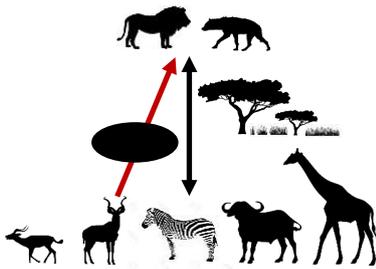
Pays O, Blanchard P, **Valeix M**, Chamaillé-Jammes S, Duncan P, Périquet S, Lombard M, Ncube G, Tarakini T, Makuwe E & Fritz H (2012) Detecting predators and locating competitors while foraging: an experimental study of a medium-sized herbivore in an African savanna. *Oecologia* 169: 419-430.

Périquet S, Courbin N, Chamaillé-Jammes S, Banda E, Loveridge AJ, Macdonald DW, Revilla E, Fritz H & **Valeix M** (en préparation pour soumission à Animal Behaviour) Unsuspected attraction ? The potential for intraguild interactions to influence apex carnivore habitat selection.

**Valeix M**, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009a) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.

**Valeix M**, Fritz H, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2009b) Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1483-1494.

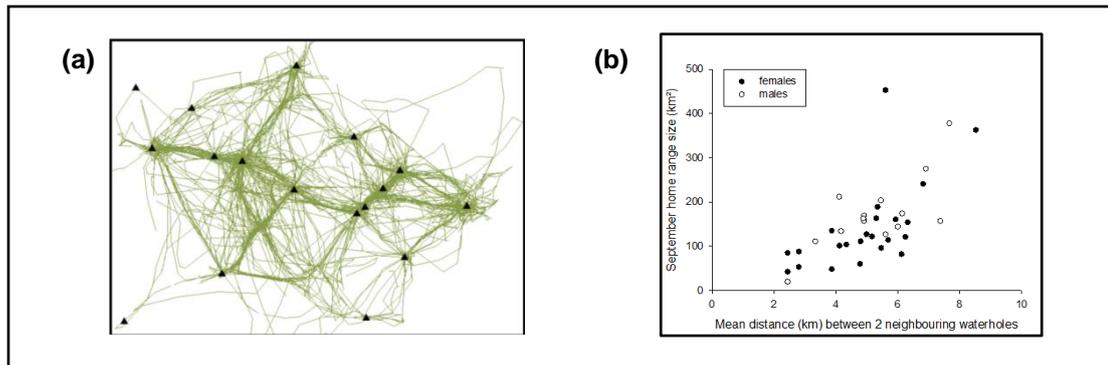
### 1.3.2 - Rôle des points d'eau dans l'écologie des grands carnivores



Ayant montré l'importance des points d'eau pour les herbivores dans les écosystèmes de savane aride et semi-aride avec de fortes agrégations d'herbivores autour des points d'eau en saison sèche (Valeix et al. 2009a, Valeix 2011), et le fait que la plupart des carcasses tuées par des lions sont proches des points d'eau (Valeix et al. 2009b), je me suis logiquement intéressée à l'importance des points d'eau, qui peuvent être considérés comme de véritables patches de proies dans le paysage, dans l'écologie spatiale des grands carnivores. L'analyse des déplacements de lions équipés de colliers GPS a révélé que les lions sélectionnent très fortement les zones autour des points d'eau quelle que soit la saison (Valeix et al. 2009a ; Davidson et al. 2012) et que les points d'eau sont des centres de connexion importants dans les déplacements des lions (Valeix et al. 2010 ; Fig. 18a). J'ai également mis en évidence que les lions ne se déplacent pas de la même manière s'ils sont proches ou loin d'un point d'eau : les déplacements autour des points d'eau sont tortueux et caractérisés par des vitesses plutôt faibles (suggérant un comportement de recherche alimentaire en zone restreinte – ARS « Area Restricted Search » ; Kareiva & Odell 1987) alors qu'entre les points d'eau les mouvements sont orientés et à plus grande vitesse (Valeix et al. 2010). Ces résultats sont complètement cohérents avec le fait que les lions tuent l'essentiel de leurs proies autour des points d'eau (Valeix et al. 2009b).



A travers une étude originale combinant l'utilisation de données de colliers GPS mais aussi une base de données sur les carcasses de proies tuées par les lions, j'ai pu montrer que les lions qui avaient tué une proie dans une zone de point d'eau partaient ensuite à plus de 5 km de cette zone et la plupart du temps dans une nouvelle zone de point d'eau (Valeix et al. 2011a). Les résultats de cette étude suggèrent fortement qu'une fois la présence des lions détectée par les proies, les ajustements comportementaux des proies au risque de prédation semblent créer une déplétion comportementale des proies rendant les proies plus difficiles à attraper pour les lions. Cette dynamique des relations prédateurs-proies semble forcer les lions à avoir une rotation de leurs terrains de chasses et donc une rotation dans l'utilisation des points d'eau de leur domaine vital. Ce scénario est fortement supporté par le fait que la taille du domaine vital des lions est déterminée par la dispersion des points d'eau (Valeix et al. 2012a ; Fig. 18b), suggérant que les lions sécurisent un nombre minimum de points d'eau pour pouvoir effectuer cette rotation entre points d'eau pour leur effort de chasse.



**Figure 18 :** (a) Carte des déplacements d'un lion qui montre clairement que les points d'eau (triangles noirs) sont des points de passages importants de ces déplacements. (b) Relation entre la dispersion des points d'eau d'une zone et la taille des domaines vitaux de lions.

Dans la thèse de Moreangels Mbizah que j'ai codirigée, nous avons rajouté un niveau de complexité en essayant de comprendre comment les ressources (abondance, distribution et caractéristiques des proies) influencent la taille des groupes de lions et la dynamique sociale de fission-fusion de ces groupes (Mbizah et al. 2019, en révision). En particulier, nous avons montré un compromis intéressant dans les décisions d'associations entre lions avec (i) des groupes qui ont tendance à se diviser en sous-groupes avec des liens forts au sein des sous-groupes et faibles entre sous-groupes lorsque les ressources sont rares ou difficiles à trouver, et (ii) des groupes dont les membres restent le plus souvent ensemble avec des liens forts entre eux tous lorsque les ressources sont abondantes et agrégées dans le paysage (Mbizah et al. en révision). De plus, les membres d'un groupe ont tendance à rester ensemble lorsque les proies sont de grande taille et donc plus difficiles à attraper (Mbizah et al. en révision).

Publications liées à cette section :

Davidson Z, Valeix M, Loveridge AJ, Hunt JE, Johnson PJ, Madzikanda H & Macdonald DW (2012) Environmental determinants of habitat and kill site selection in a large carnivore: scale matters. *Journal of Mammalogy* 93: 677-685.

Mbizah MM, Valeix M, Macdonald DW & Loveridge AJ (2019) Applying the Resource Dispersion Hypothesis to a fission-fusion society: a case study of the African lion. *Ecology and Evolution* 9: 9111-9119.

Mbizah MM, Farine DR, Valeix M, Hunt JE, Macdonald DW & Loveridge AJ (en révision pour *Journal of Animal Ecology*) Effect of ecological factors on fine-scale patterns of social structure in African lions.

Valeix M, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009a) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.

Valeix M, Fritz H, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2009b) Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1483-1494.

Valeix M, Loveridge AJ, Davidson Z, Madzikanda H, Fritz H & Macdonald DW (2010) How key habitat features influence large terrestrial carnivore movements: waterholes and African lions in a semi-arid savanna of north-western Zimbabwe. *Landscape Ecology* 25: 337-351.

Valeix M (2011) Temporal dynamics of dry-season water-hole use by large African herbivores in two years of contrasting rainfall in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 27: 163-170.

Valeix M, Chamaillé-Jammes S, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Madzikanda H, Macdonald DW (2011) Understanding patch departure rule for large carnivores: lion movements support a patch-disturbance hypothesis. *The American Naturalist* 178: 269-275.

Valeix M, Loveridge AJ & Macdonald DW (2012a) Influence of prey dispersion on territory and group size of African lions: a test of the resource dispersion hypothesis. *Ecology* 93: 2490-2496.

### 1.3.3 - Perspective : Lien écologie spatiale et performance des grands carnivores



Je souhaite dans mes travaux à venir effectuer un changement d'échelle dans ma manière d'étudier comment les proies affectent leurs prédateurs. Jusqu'à présent, je me suis intéressée à l'influence des proies sur le comportement spatial des grands carnivores. Je souhaite à présent m'intéresser au rôle de la variabilité spatiale et temporelle de la quantité et de la qualité des patches de proies sur la performance

individuelle des grands carnivores (reproduction, survie) et à terme la démographie de ceux-ci. Mes recherches antérieures ont montré que les lions sécurisaient un certain nombre de points d'eau dans leur territoire. Or, les points d'eau sont hétérogènes en termes de végétation environnante et de fréquentation par les herbivores (abondance, composition de la communauté). Cette dernière peut être quantifiée grâce à l'existence du suivi de tous les points d'eau du parc en fin de saison sèche pendant 24h depuis 1972 (base de données tenue par la WEZ (Wildlife Environment Zimbabwe)). Cela permettra de connaître les abondances d'herbivores et la composition spécifique des communautés de herbivores fréquentant chaque point d'eau. Je compte dans un premier temps identifier les points d'eau qui sont le plus fréquemment utilisés par les lions et ceux qui sont utilisés de manière intense lorsqu'ils sont visités (Benhamou & Riotte-Lambert 2012). Je compte ensuite relier ces fréquences et intensités d'utilisation des différents points d'eau par les lions à la "richesse" des points d'eau (e.g. nombre de troupeaux d'herbivores, biomasse d'herbivores, mais aussi nombre de troupeaux de buffles puisque le buffle est la principale proie du lion dans l'écosystème de Hwange) et aux caractéristiques de la végétation environnante. Dans un second temps, je compte relier les patrons d'utilisation des points d'eau avec le succès reproducteur des lionnes (fréquences des événements de reproduction, taille des portées, survie des jeunes). De telles données démographiques sont rares pour une espèce de grand carnivore longévive et résultent du suivi démographique de la population de lions mené à Hwange depuis 1999 par la Wildlife Conservation Research Unit de l'Université d'Oxford. Nous testerons l'hypothèse selon laquelle les lionnes qui utilisent le plus les points d'eau les plus fréquentés par les herbivores et dont la distance au plus proche couvert végétal est faible ont un meilleur succès reproducteur. Le défi que je propose de relever est donc d'essayer pour une espèce de grand carnivore de quantifier le lien habitat - performance (voir Gaillard et al. 2010).

## 1.4 - Perspective : Vers une réponse fonctionnelle réaliste chez les grands carnivores

Cette perspective est présentée à part car elle se veut intégratrice des différentes connaissances acquises sur (i) les comportements anti-prédateurs des proies, (ii) l'importance de prendre en compte le contexte multi-spécifique et (iii) le rôle de l'habitat dans les interactions prédateurs-proies.



Au cœur de la relation entre un prédateur et ses proies existe le lien entre les densités locales de proies, le taux de rencontre entre le prédateur et ses proies, la vulnérabilité des proies, le temps nécessaire à un prédateur pour capturer une proie et l'efficacité de chasse du prédateur. Il s'agit de la réponse fonctionnelle (Solomon 1949, Holling 1959a, 1966) qui influence à terme la démographie et la distribution des prédateurs. Historiquement,

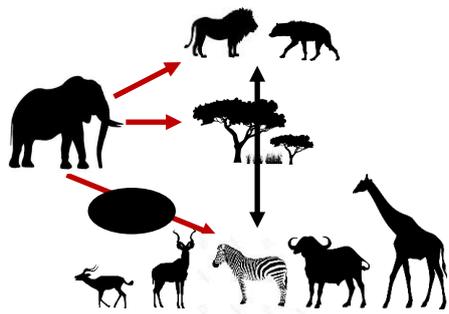
les modèles théoriques de réponse fonctionnelle ont été élaborés à partir de travaux sur les insectes (Holling 1959b, 1966). Ces modèles ont été étendus aux mammifères herbivores (Spalinger & Hobbs 1992) et aux oiseaux herbivores (Durant et al. 2003). Tous ces modèles ne sont pas complètement adaptés aux grands mammifères carnivores qui évoluent dans des milieux naturels hétérogènes, des communautés de proies et de prédateurs multi-spécifiques, avec des proies très mobiles qui ont un grand nombre de réponses anti-prédateurs. Je souhaite dans les années à venir réussir, à partir de l'ensemble de mes travaux sur les interactions prédateurs-proies, à faire émerger une vision dynamique et réaliste de la réponse fonctionnelle chez les grands mammifères carnivores. Pour cela, je compte mener une réflexion théorique sur la manière d'aller vers une telle réponse qui prendra en compte (i) l'écologie comportementale des interactions prédateurs-proies avec toute la variabilité spatio-temporelle qui la caractérise et en prenant soin de considérer les prédateurs comme des acteurs dynamiques de ces interactions (Lima 2002, Valeix et al. 2011a), et (ii) le contexte multi-spécifique dans lequel ces interactions se déroulent. Par ailleurs, grâce à des travaux de terrain, je chercherai à coupler les abondances locales et les traits comportementaux des proies aux caractéristiques des prédateurs pertinentes pour la réponse fonctionnelle (effort de prospection, succès de chasse, décision de quitter un patch). En particulier, je souhaite mesurer l'efficacité de chasse des grands carnivores. Cette variable est difficile à mesurer sur le terrain. Traditionnellement, elle a été estimée à partir du suivi direct en véhicule de prédateurs pendant plusieurs nuits. Un tel suivi est extrêmement difficile, voire impossible, dans la plupart des savanes arbustives et arborées telles que celle de Hwange. Par ailleurs, ce type de suivi plutôt intrusif a des chances d'influencer le comportement de chasse des prédateurs. Ainsi, l'approche privilégiée ici est basée sur l'analyse de données issues de colliers GPS. Or, si les chasses avec succès sont assez faciles à identifier avec des données issues de colliers GPS classiques, il reste encore un défi à relever, à savoir arriver à identifier les chasses non fructueuses. Grâce à l'obtention récente d'un financement pour mon projet

ANR Jeune Chercheuse FUTURE-PRED, je compte relever le défi d'identifier, pour la première fois à ma connaissance chez des grands carnivores, les chasses ratées des prédateurs grâce au déploiement de colliers GPS avec des accéléromètres et des enregistreurs de sons embarqués (« audio-loggers » utilisés dans le cadre d'une collaboration avec Simon Chamailé)<sup>5</sup>. Cela nous permettra de décrire la variabilité spatiale et temporelle de l'efficacité de chasse des prédateurs et d'aller donc vers une réponse fonctionnelle plus réaliste.

---

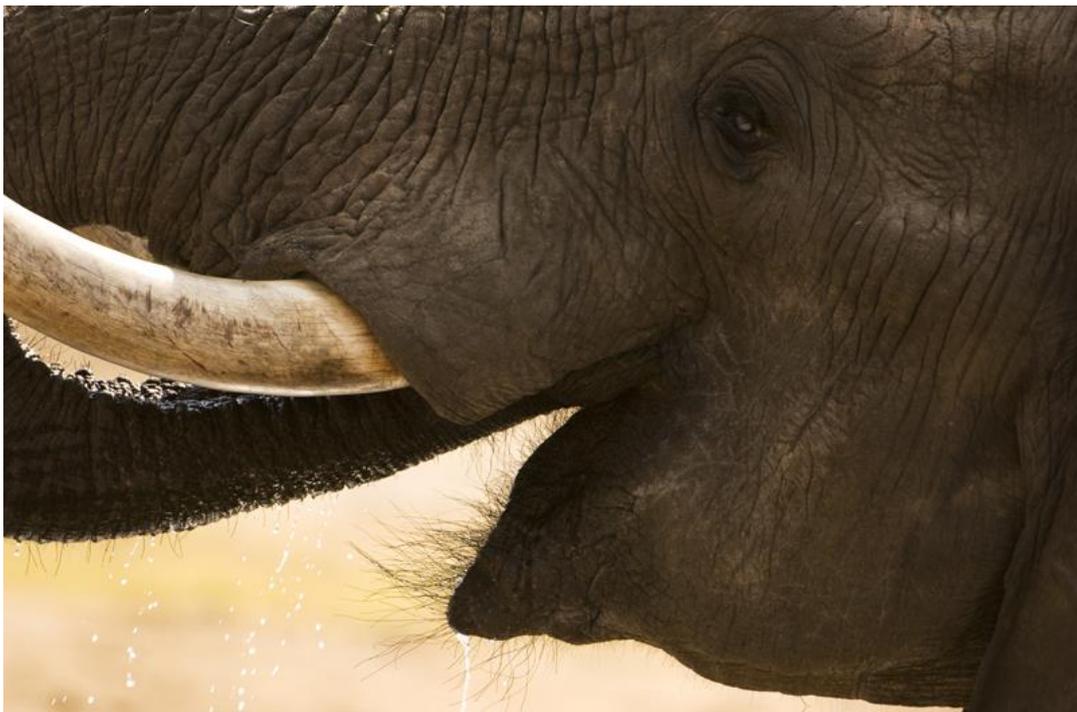
<sup>5</sup> Voir détail pages 76-77.

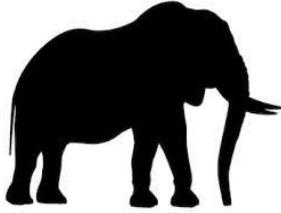




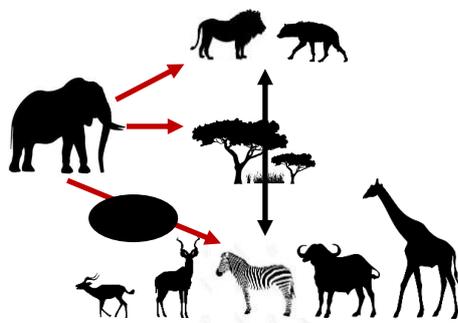
## 2 - Rôle des éléphants dans les relations prédateurs-proies

---





L'une des principales caractéristiques du parc de Hwange est sa forte abondance en éléphants. En effet, avec une taille de population qui fluctue autour de 30000 individus (Chamaillé-Jammes et al. 2008), la densité moyenne de la population d'éléphants sur l'ensemble du parc est d'environ 2 individus/km<sup>2</sup> et atteint plus de 3 individus/km<sup>2</sup> à la fin de la saison sèche dans le nord du parc (jusqu'à 9 individus/km<sup>2</sup> certaines années dans la zone de Main Camp ; Chamaillé-Jammes et al. 2009). Il s'agit des densités parmi les plus élevées au monde (Chase et al., 2016 ; Fig. 4). Par conséquent, il n'est pas étonnant que j'ai commencé mes recherches dans le parc de Hwange en travaillant sur les effets de telles densités d'éléphants. De telles recherches répondent à une forte demande des Parcs Nationaux du Zimbabwe en connaissances sur les conséquences de la très forte abondance de la population d'éléphants sur le fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, ma thèse a porté sur le rôle des éléphants dans la structure et le fonctionnement de la communauté d'herbivores, en explorant surtout des mécanismes de compétition. Par la suite, j'ai continué à travailler sur les effets des éléphants sur le fonctionnement des communautés de grands mammifères et mes travaux récents sur les relations prédateurs-proies m'ont entre autre amenée à concevoir un projet de thèse pour comprendre comment les éléphants peuvent influencer les relations prédateurs-proies (thèse de Nicolas Ferry que j'ai codirigée).



Nous allons voir dans les parties qui suivent (1) le rôle des éléphants en tant que ressource alimentaire pour les prédateurs et les conséquences de cela pour le fonctionnement du réseau trophique ; (2) le rôle des éléphants en tant que modificateur de l'environnement au sein duquel les interactions prédateurs-proies ont lieu ; et (3) le rôle des éléphants en tant que modificateur des comportements des autres herbivores autour des points d'eau et les conséquences de cela pour la vulnérabilité de ceux-ci à la prédation.

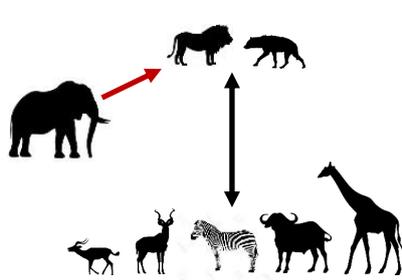
Publications liées à cette section :

Chamaillé-Jammes S, Fritz H, **Valeix M**, Murindagomo F & Clobert J (2008) Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context : the local regulation of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* 77: 135-144.

Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, Bourgarel M, Murindagomo F & Fritz H (2009) Seasonal density estimates of common large herbivores in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 47: 804-808.

## 2.1 - Rôle des éléphants dans les réseaux trophiques

### 2.1.1 - L'éléphant : une ressource pour les prédateurs



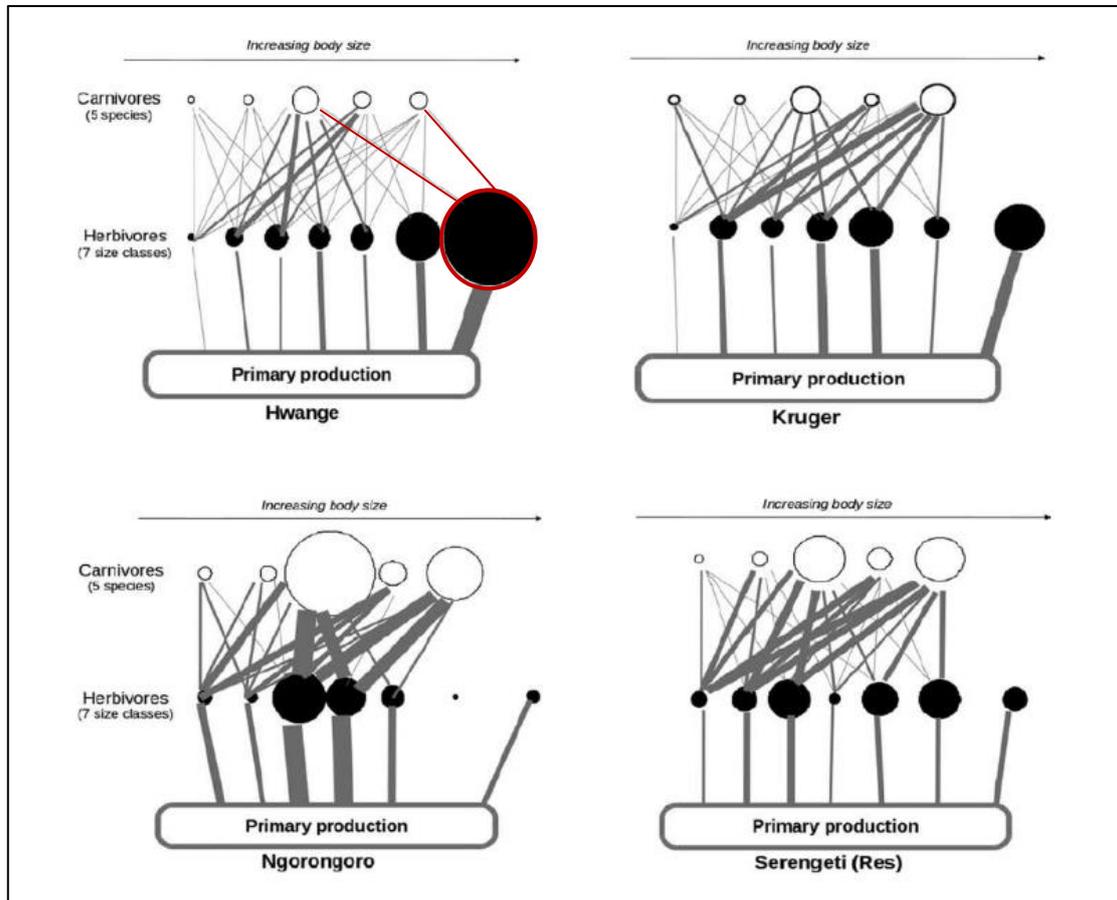
L'éléphant est une espèce classiquement considérée comme inaccessible aux prédateurs (Sinclair et al. 2003, Hopcraft et al. 2010). Toutefois, à travers les études des régimes alimentaires des lions et des hyènes menées respectivement dans le cadre des thèses de Zeke Davidson et Stéphanie Périquet, nous avons montré que l'éléphant représente 9% des proies consommées par les lions (Davidson et al. 2013) et plus de 40% des proies consommées par les hyènes (Périquet et al. 2015) dans l'écosystème de Hwange.

D'une part, la mortalité naturelle des éléphants, et en particulier des jeunes éléphants, qui se produit lors des sécheresses (Dudley et al. 2001, Foley et al. 2008) entraîne un nombre important de carcasses dans le paysage lors des années de sécheresse à l'échelle d'une population qui oscille autour de 30000 éléphants. La plupart des carnivores étant des charognards facultatifs, cela présente une source de nourriture non négligeable pour les populations de carnivores de l'écosystème de Hwange.



D'autre part, les éléphants représentant 80% de la biomasse des herbivores de l'écosystème de Hwange, certains groupes de prédateurs se sont spécialisés dans la chasse d'éléphants (jeunes ou sub-adultes) en fin de saison sèche, lorsque ceux-ci sont fatigués par les distances croissantes qu'ils doivent parcourir entre les points d'eau et les zones d'alimentation (Chamaille-Jammes et al. 2013). Ces comportements n'ont été rapportés que très rarement et n'existent que dans les écosystèmes caractérisés par de très fortes abondances d'éléphants comme Hwange (Loveridge et al. 2006 pour les lions, Salnicki et al. 2001 pour les hyènes) ou le parc national de Chobe au Botswana (Joubert 2006).

Dans une analyse de réseaux trophiques à laquelle j'ai contribué, nous avons montré que les éléphants font donc partie intégrante du réseau trophique de Hwange, contrairement à la plupart des écosystèmes de savane (Fritz et al. 2011 ; Fig. 19).



**Figure 19 :** Réseaux trophiques de 4 écosystèmes africains. Les cercles représentent des espèces différentes et la taille des cercles est proportionnelle à l'abondance de l'espèce dans l'écosystème. Les espèces sont classées de gauche à droite par ordre croissant de taille corporelle (sauf la hyène et le léopard qui ont été intervertis par souci de clarté de la figure). La taille des traits est proportionnelle au flux de ressources. Dans l'écosystème de Hwange, il faut remarquer que l'éléphant représente l'essentiel de la biomasse des herbivores et qu'il est relié (contrairement aux autres écosystèmes) à deux espèces de carnivores : le lion et la hyène.

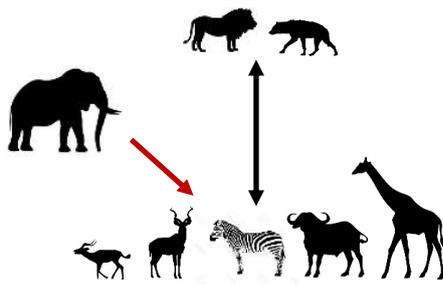
Publications liées à cette section :

Davidson Z, Valeix M, van Kesteren F, Loveridge AJ, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2013) Seasonal diet and prey preference of the African lion in a waterhole-driven semi-arid savanna. PLoS ONE 8: e55182.

Fritz H, Loreau M, Chamaillé-Jammes S, Valeix M & Clobert J (2011) A food web perspective on large herbivore community limitation. Ecology 92: 196-202.

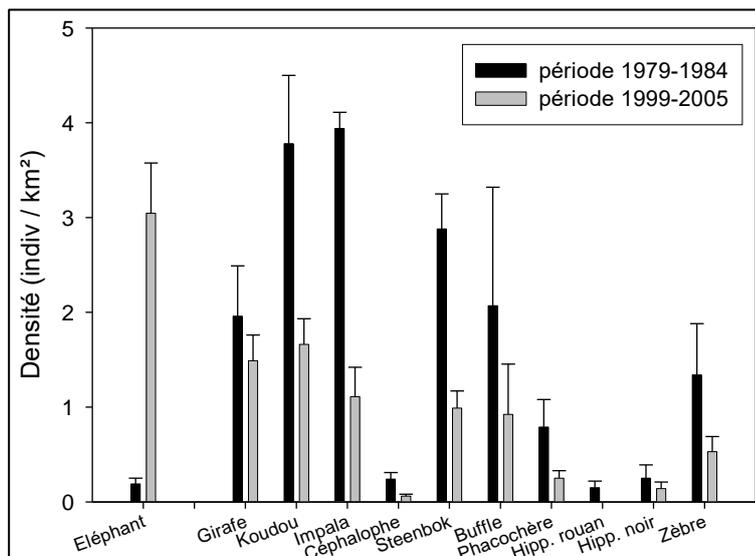
Périquet S, Valeix M, Claypole J, Drouet-Hoguet N, Salnicki J, Mudimba S, Revilla E & Fritz H (2015) Spotted hyenas switch their foraging strategy as a response to changes in intraguild interactions with lions. Journal of Zoology 297: 245-254.

## 2.1.2 - Effet des éléphants sur les populations d'autres herbivores



Entre 1980 et 1986, les Parcs Nationaux du Zimbabwe ont effectué des abattages massifs d'éléphants afin de contrôler la population d'éléphants de Hwange jugée alors trop abondante par les gestionnaires du parc. Lors de ces abattages, les carcasses d'éléphants (quelques centaines à quelques milliers par an) étaient laissées sur place et fournissaient donc de nombreuses carcasses disponibles pour les populations de prédateurs. Malheureusement, il n'y a pas de données sur les populations de prédateurs pour cette époque. Si jamais les populations de prédateurs ont augmenté à cause des carcasses liées aux abattages des éléphants, cela a pu avoir des répercussions sur les populations d'autres herbivores (voir section 2.1.3).

Indépendamment de cela, je me suis intéressée aux conséquences de l'augmentation de la population d'éléphants qui a eu lieu suite à l'arrêt des abattages massifs sur les abondances des populations d'autres herbivores. En utilisant des bases de données de comptages (aux points d'eau ou routiers) historiques, j'ai pu montrer qu'en parallèle de la croissance de la population d'éléphants qui a eu lieu de 1986 à 1992, une chute des effectifs de nombreuses autres espèces d'herbivores s'est produite (Valeix et al. 2007a, 2008 ; Fig. 20).



**Figure 20 :** Changements des densités des populations d'herbivores dans la zone de Main Camp, au Nord du parc de Hwange, entre la période 1979-1986 (pendant les abattages massifs d'éléphants) et la période 1999-2005 (après la forte croissance de la population d'éléphants suite à l'arrêt des abattages).

J'ai toutefois exclu (i) l'hypothèse d'un effet négatif de la modification des milieux par les éléphants sur les autres herbivores (voir section 2.1.3 « Végétation modifiée par les éléphants et sélection de l'habitat par les herbivores ») et (ii) l'hypothèse d'interférence pour l'eau entre éléphants et autres herbivores (voir sections 2.3.1 « Ajustements comportementaux des herbivores à la présence d'éléphants » et 2.3.3 « Perspective : Eléphants et interactions prédateurs-proies aux points d'eau ») pour expliquer ces déclin. J'avais alors discuté d'autres hypothèses alternatives liées aux éléphants

mais j'avais également avancé un scénario de faible quantité de pluie pendant les saisons sèches lors des années où la plupart des espèces ont vu leurs effectifs diminuer (Valeix et al. 2008a). En effet, la pluviométrie de saison sèche semble avoir un effet important sur la dynamique des populations d'herbivores africains et de nombreuses populations d'herbivores ont vu leurs effectifs diminuer au cours de cette période dans d'autres écosystèmes (Ogutu & Owen-Smith 2003). Aujourd'hui, après réflexion, on ne peut pas exclure non plus un scénario selon lequel la chute des populations d'herbivores seraient liée au report de prédation des populations de prédateurs boostées lors des épisodes d'abattage massif d'éléphants. Mais cela ne reste qu'une hypothèse difficile à tester.

Publications liées à cette section :

**Valeix M**, Fritz H, Dubois S, Kanengoni K, Alleaume S & Saïd S (2007a) Vegetation structure and ungulate abundance over a period of increasing elephant abundance in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 23: 87-93.

**Valeix M**, Fritz H, Chamaillé-Jammes S, Bourgairel M & Murindagomo F (2008a) Fluctuations in abundance of large herbivore populations: insights into the influence of dry season rainfall and elephant numbers from long-term data. *Animal Conservation* 11: 391-400.

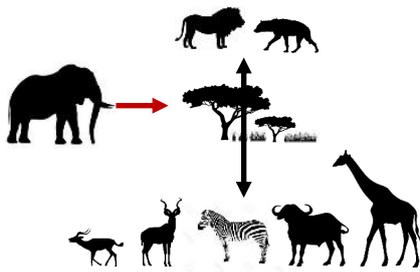
### 2.1.3 - Perspective : Vers une scénarisation du rôle des éléphants dans le réseau trophique



Les pics de carcasses d'éléphants les années de sécheresse peuvent s'apparenter à des ressources pulsées, c'est-à-dire que ce sont des ressources qui deviennent sporadiquement très abondantes pendant une courte durée mais qui restent rares (Chesson et al. 2004 ; Holt 2008). Or, vu la tendance à l'aridification de l'Afrique australe (Gianinni et al. 2008), ce sont des événements qui sont appelés à devenir de plus en plus

fréquents. De telles ressources lorsqu'elles deviennent récurrentes peuvent modifier la structure et le fonctionnement des communautés, soit en permettant une coexistence qui autrement ne se produirait pas, soit en entravant des mécanismes de coexistence efficaces dans des environnements stables (Holt 2008 ; Wilson & Wolkovich 2011). C'est une problématique scientifique qui me tient à cœur et je souhaite me rapprocher de collègues spécialistes en modélisation de la dynamique des réseaux trophiques (Elisa Thébault, Colin Fontaine, Sonia Kéfi) pour explorer cela. En effet, puisque les éléphants font partie du régime alimentaire des deux grands prédateurs de Hwange en année de sécheresse, deux mécanismes peuvent être proposés : (i) soit les éléphants relâchent les autres herbivores d'une pression de prédation dans les années sèches, ce qui pourrait être bénéfique pour les autres herbivores et les aider à passer les années critiques en termes d'accès aux ressources ; (ii) soit les éléphants, en fournissant plus de carcasses (et de grandes carcasses) dans le système, boostent les populations de carnivores mais celles-ci, lorsque les éléphants ne sont plus disponibles en tant que carcasses ou disponibles à la prédation, imposent une pression de prédation trop forte par rapport aux autres populations d'herbivores. De manière générale, comment la présence d'éléphants en tant que ressource alimentaire peut influencer la structure et le fonctionnement du réseau trophique de Hwange reste un grand champ à explorer.

## **2.2 - Rôle des éléphants en tant qu'ingénieurs des écosystèmes**



La section 1.3.1 a mis en évidence l'importance de la végétation pour les relations prédateurs-proies, que ce soit pour l'efficacité de chasse des prédateurs ou pour le risque perçu de prédation chez les proies. Or, de nombreuses études ont porté sur les effets des éléphants sur la végétation et il est maintenant reconnu que les éléphants sont de véritables ingénieurs des écosystèmes (Jones et al. 1994 ; du Toit et al. 2014) capables de profondément modifier

la structure des habitats (revue par Guldmond & van Aarde 2008). Une partie de mes recherches a donc été dédiée à comprendre si l'éléphant joue un rôle de modificateur des interactions prédateurs-proies à travers son action sur l'environnement (« Environment-mediated interaction modification »).

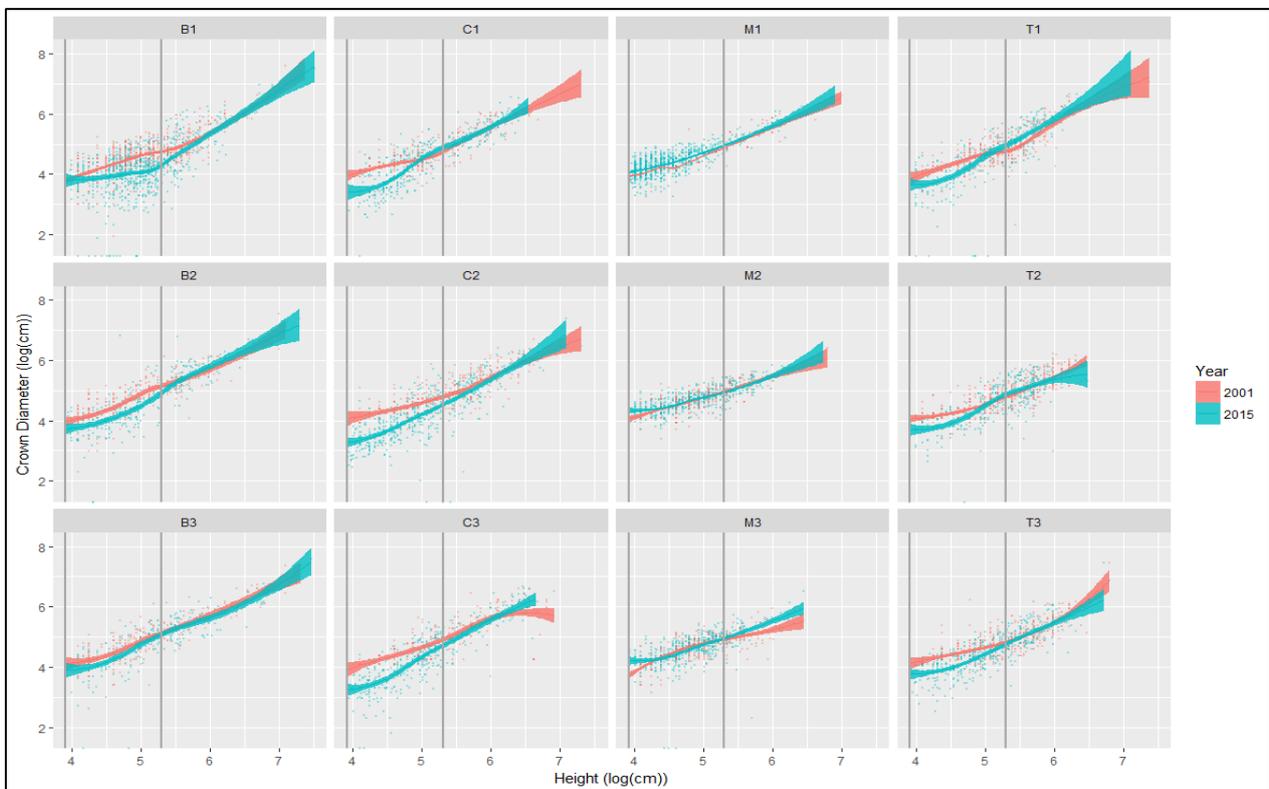
### **2.2.1 - Effets des éléphants sur la végétation**

Lorsque l'on s'intéresse à l'état de l'art sur le rôle des éléphants sur la végétation, on remarque qu'il existe une grande diversité dans les caractéristiques des études : diversité des milieux, diversité des durées d'étude (souvent quelques années seulement), et diversité de la taille des zones étudiées (beaucoup de systèmes clôturés couvrant des surfaces beaucoup plus petites que celles dont les éléphants ont besoin naturellement pour se déplacer - Tshipa et al. 2017). Cette diversité a mené à des conclusions contrastées et une revue de la littérature a mis l'accent sur le manque d'étude sur le long-terme dans des grands systèmes ouverts (Guldmond & van Aarde 2008). Le parc de Hwange, grande aire protégée non clôturée incluse dans la plus grande aire de conservation transfrontalière du monde (Fig. 5), avec sa forte densité de population d'éléphants (et cela depuis des dizaines d'années), représente un site idéal pour mesurer les modifications de la végétation par les éléphants sur du long-terme et en population ouverte. Toutefois, il est à noter que la croissance de la population d'éléphants ayant eu lieu avant le début de nos travaux dans le parc de Hwange, les changements de végétation que nous documentons concernent sûrement une phase de stabilisation de la végétation dans un nouvel état après la croissance de la population d'éléphants.

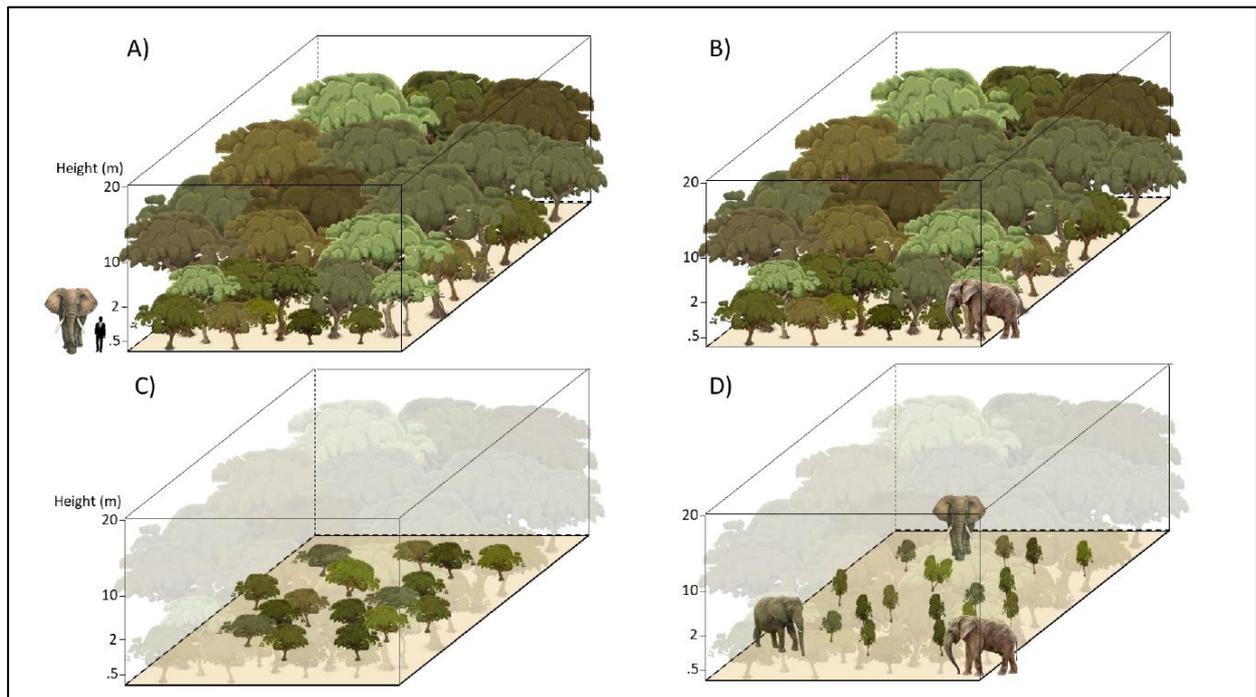
Dans le cadre des suivis au long-terme de la Zone Atelier de Hwange, 12 plots permanents de suivi de la végétation (taille : 25m\*50m) ont été installés depuis 2001 et un suivi exhaustif de la végétation ligneuse (espèce, hauteur, diamètre des troncs, taille des houppiers, dégâts par les éléphants) a été effectué en 2001, 2003, 2008 et 2015. Ces données ont été analysées dans le cadre de la thèse de Nicolas Ferry (Ferry et al. soumis). Nous n'avons observé qu'une très légère modification de la composition de la communauté des espèces de plantes ligneuses: bien que des extinctions locales et des colonisations aient été observées chez les



espèces rares, les espèces végétales dominantes sont restées stables. Nous n'avons pas décelé de changements significatifs de l'abondance globale des plantes ligneuses, de leur hauteur et du diamètre des troncs, bien que la classe des grands arbres (> 2m) ait connu une légère chute des effectifs et celle des jeunes plantes (< 50 cm) une augmentation des effectifs. Le fait que nous n'ayons pas détecté de modification des abondances des plantes ligneuses et des hauteurs des plantes est cohérent avec d'autres résultats de modification des grandes classes de structure de la végétation à partir de l'analyse de photographies aériennes (Valeix et al. 2007a). Cependant, nous avons constaté une forte réduction du diamètre des houppiers pour les plantes dont la hauteur était comprise entre 50 et 200 cm (Fig. 21). De manière intéressante, la classe de hauteur entre 50 et 200 cm est celle pertinente pour l'écologie des autres grands mammifères et cette réduction du diamètre des houppiers correspond à une augmentation de la visibilité dans les milieux et à des distances par rapport à des sites potentiels d'affût plus grandes (Fig. 22).



**Figure 21** : Changements du diamètre des houppiers en fonction de la taille des plantes ligneuses et de la période étudiée pour les 12 plots de végétation distribués dans quatre grands types de végétation (B : savane arborée à *Baikiaea plurijuga*, C : savane arbustive à *Combretum*, M : savane arbustive à *Colophospermum mopane*, T : savane arbustive à *Terminalia sericea*). La ligne verticale représente les plantes de 2m de hauteur.



**Figure 22 :** Cette figure extraite de la thèse de Nicolas Ferry (merci Nicolas) illustre les modifications de structure de la végétation entre des zones avec peu d'éléphants (a et c) et des zones avec beaucoup d'éléphants (b et d). **(a)** and **(b)** représentent la vue de la canopée, alors que **(c)** et **(d)** représentent la vue du « sous-bois ».

Publications liées à cette section :

**Valeix M**, Fritz H, Dubois S, Kanengoni K, Alleaume S & Saïd S (2007a) Vegetation structure and ungulate abundance over a period of increasing elephant abundance in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 23: 87-93.

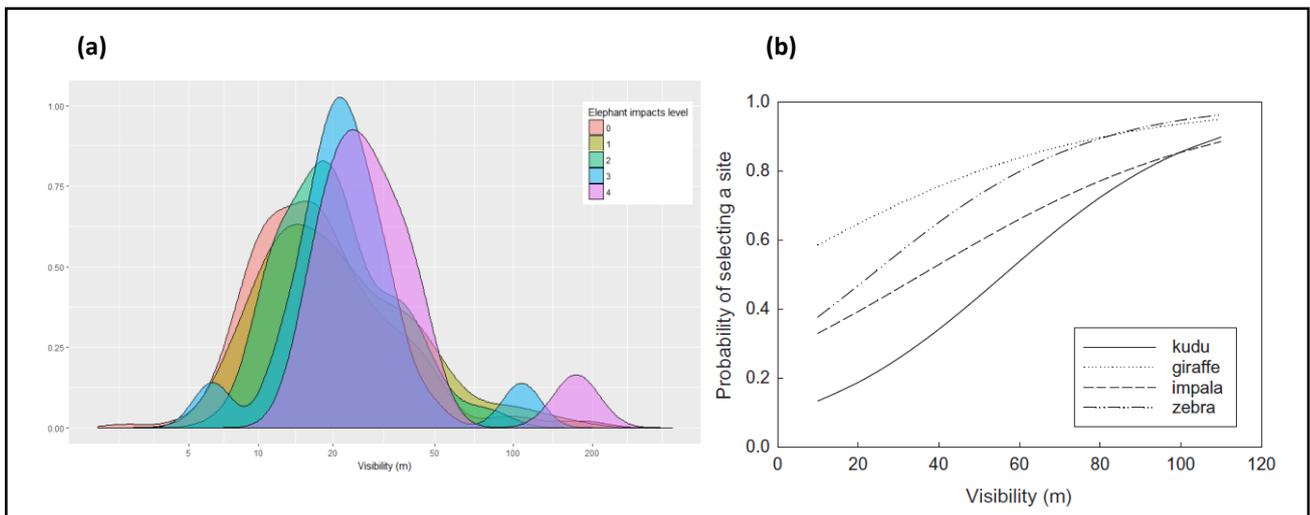
**Ferry N**, Dray S, Fritz H, Ipavec A, Wigley B, Charles-Dominique T, Bourgarel M, Sebele L & **Valeix M** (soumis à *Functional Ecology*) Long-term high density of African elephants clears the understorey and promotes a new stable woody vegetation composition.

### 2.2.2 - Végétation modifiée par les éléphants et sélection de l'habitat par les herbivores

Lors de mes recherches, j'ai mesuré comment les changements de la végétation causés par les éléphants influencent la sélection de l'habitat (à l'échelle du micro-habitat) par cinq espèces d'herbivores (la girafe, le koudou, le steenbok, l'impala et le zèbre). J'ai montré que les petites espèces (steenbok et impala) utilisent préférentiellement la végétation modifiée par les éléphants (Valeix et al. 2011b). Ceci est cohérent avec une hypothèse de facilitation alimentaire grâce à la création de « browsing lawns<sup>6</sup> » par les éléphants qui bénéficient à moyen terme aux plus petits herbivores brouteurs (Rutina et al. 2005 ; Fornara & du Toit 2007). Des effets possibles plus subtils ont été détectés pour les brouteurs de grande taille (girafe et

<sup>6</sup> Le terme 'browsing lawn' fait référence à la capacité que certaines plantes ont, lorsqu'elles sont broutées intensément, d'être caractérisées par des taux élevés de repousse des tiges et des feuilles et un fort potentiel de ramification.

koudou). Ceux-ci tendent à sélectionner les zones avec des plantes cassées et déracinées par les éléphants mais évitent les zones de taillis qui se forment pour certaines espèces de plantes après étêtage du tronc principal par les éléphants (Valeix et al. 2011b). Tous les herbivores (à l'exception du steenbok) sélectionnent des sites caractérisés par des plantes déracinées et cassées par des éléphants, associés à une visibilité plus élevée (Fig. 23 ; Valeix et al. 2011b).



**Figure 23 :** (a) Lien entre la visibilité des milieux et leur niveau d'impact par les éléphants. (b) Probabilité de sélection d'un site en fonction de la visibilité dans ce site.

Ces résultats sont cohérents avec la sélection de sites caractérisés par une meilleure probabilité de détecter un prédateur, suggérant que le risque perçu de prédation joue un rôle important dans la sélection des sites par la majorité des herbivores. Ces résultats montrent comment les éléphants peuvent avoir des effets indirects qui influencent la sélection de l'habitat par d'autres herbivores.

Publication liée à cette section :

**Valeix M**, Fritz H, Sabatier R, Murindagomo F, Cumming D & Duncan P (2011b) Elephant-induced structural changes in the vegetation and habitat selection by large herbivores in an African savanna. *Biological Conservation* 144: 902-912.

### 2.2.3 - Végétation modifiée par les éléphants et zones d'alimentation des prédateurs

Quasiment aucune étude n'a porté sur les conséquences des modifications de la végétation par les éléphants sur la sélection de l'habitat par les grands carnivores et leur stratégie de chasse (mais voir Tambling et al. 2013). Or, en modifiant le couvert et la visibilité dans les habitats (Fig. 22, 23a), les éléphants sont à même de modifier les possibilités d'approche et d'embuscade des prédateurs, en particulier de chasseurs à l'affût comme le lion, et par conséquent le succès de chasse des prédateurs et les relations prédateurs-proies. En effet, la configuration des micro-habitats est très importante pour le succès de chasse des lions pour lesquels il a été montré que les attaques avec succès ont lieu à une dizaine de mètres d'une zone d'affût (Loarie

et al. 2013). Dans le cadre des thèses de Nicolas Ferry et Moreangels Mbizah, nous avons mis en place un protocole d'identification des zones de chasse avec succès des lions et nous y avons mesuré la visibilité ainsi que la distance à la zone d'affût la plus proche et l'existence d'impacts des éléphants dans le milieu considéré. Nous testions initialement une hypothèse de sélection des sites pour la vulnérabilité des proies (« prey vulnerability hypothesis » - voir aussi Hopcraft et al. 2005) et nous nous attendions à ce que les lions tuent plus dans des zones caractérisées par une faible visibilité et donc dans les zones les moins impactées par les éléphants. Toutefois, l'analyse des données récoltées a révélé le patron inverse et mis en évidence que les zones de chasse avec succès des lions sont principalement situées dans les habitats modifiés par les éléphants (Ferry et al. soumis). Ce résultat semble plutôt supporter une hypothèse de sélection des sites pour l'abondance des proies (« prey abundance hypothesis ») étant donné les résultats de la section 2.2.2. A l'échelle des micro-habitats, les lions tuent dans les zones où les distances à une zone d'affût sont les plus faibles mais nous n'avons pas réussi à détecter d'effet des éléphants à cette échelle (Ferry et al. soumis).

Publication liée à cette section :

Ferry N, Mbizah MM, Loveridge AJ, Macdonald DW, Dray S, Fritz H & Valeix M (soumis à *Oecologia*) Environment-mediated trophic interaction modification in large mammal communities: can African elephants affect where African lions kill their prey through modification of vegetation structure?

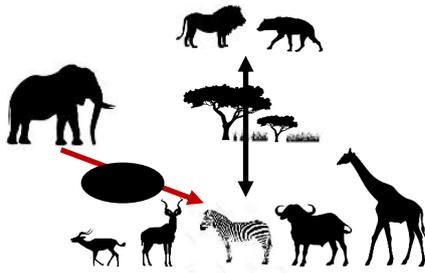
#### **2.2.4 - Perspective : Vers une quantification du succès de chasse des prédateurs**



Le travail ci-dessus que nous avons mené dans le cadre des thèses de Nicolas et de Moreangels était basé sur les carcasses de proies retrouvées et donc sur les chasses avec succès des lions. Cependant, un même nombre de carcasses retrouvées peut résulter d'un faible nombre de tentatives de chasse combiné à un fort succès de chasse ou d'un grand nombre de tentatives de chasse combiné à un faible succès de chasse, et cela

a des implications très différentes pour les prédateurs (e.g. dépenses énergétiques des prédateurs) et pour leurs proies (e.g. niveau de peur). Grâce à l'identification des chasses ratées des prédateurs qui va avoir lieu dans le cadre de mon projet ANR FUTURE-PRED, je pourrai évaluer le nombre de tentatives de chasse et le succès de chasse des lions dans des sites contrastés en termes d'impacts par les éléphants. Les travaux ci-dessus pourront donc être revisités à la lumière de ces nouvelles variables et je souhaite continuer à étudier le rôle des éléphants en tant qu'ingénieurs du paysage de la peur.

### 2.3 - Rôle des éléphants dans l'accès à l'eau par les autres herbivores

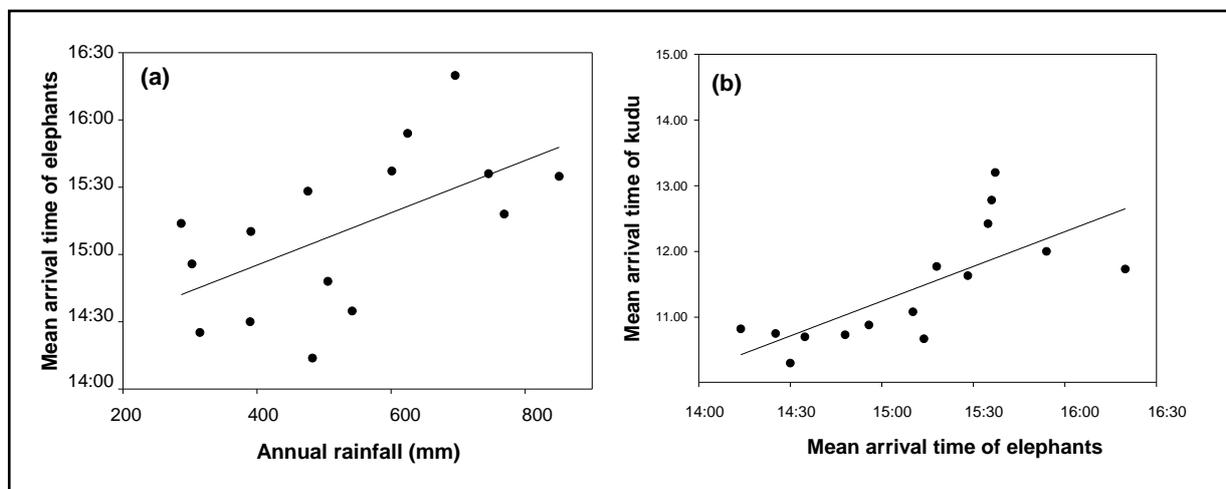


Tout un pan de mes travaux a porté sur l'étude des différents mécanismes de compétition par interférence entre éléphants et autres herbivores aux points d'eau. Ces mécanismes sont susceptibles d'opérer dans le parc de Hwange où, en saison sèche, l'eau de surface n'est présente que sous forme de quelques points d'eaux pompés d'une étendue limitée (Fig. 3). Dans cet écosystème, la ressource en eau ne se renouvelle pas naturellement à l'échelle d'une saison sèche. Si la déplétion est un mécanisme qui existe en début de saison sèche lorsque de nombreux points d'eau naturels s'assèchent, elle peut toutefois être considérée réduite en fin de saison sèche lorsque les parcs nationaux maintiennent un certain nombre de points d'eau actifs par pompage. Grâce au renouvellement quasi-permanent de cette ressource en fin de saison sèche, le parc de Hwange est un site idéal pour étudier les phénomènes d'interférence. Comme les éléphants, par leur nombre et leur taille corporelle, ont de fortes chances d'être dominants dans les interactions interspécifiques (Owen-Smith 1988, Berger & Cunningham 1998), j'ai cherché à savoir si les éléphants monopolisent la ressource en eau lors des années critiques au détriment des autres espèces. Différents mécanismes ont été explorés pour répondre à cette question : (i) déplacement des niches temporelles d'occupation des points d'eau par les autres espèces pour éviter des chevauchements aux points d'eau avec les éléphants, (ii) évitement spatial des éléphants et rebroussement de chemin lorsque des herbivores arrivent à un point d'eau avec des éléphants, (iii) temps passé plus long pour accéder à l'eau de boisson (temps d'approche du point d'eau et temps potentiel de boisson) à cause de niveaux de vigilance plus élevés, (iv) évitement spatial à fine échelle, c'est-à-dire à l'échelle du point d'eau, des éléphants par les autres espèces. Pour cela, en plus de l'analyse d'une base de données de suivi des points d'eau du parc sur le long-terme en fin de saison sèche (base de données de la WEZ), j'ai mis en place le suivi régulier de points d'eau répartis dans la zone nord du parc. Les points d'eau ont été suivis pendant l'intégralité des saisons sèches 2003 et 2004, c'est-à-dire de mai à novembre. Les périodes de pleine lune ont été choisies afin de suivre l'activité aux points d'eau la nuit. Les points d'eau étaient alors suivis 24 heures, de midi à midi. Pendant les périodes de nouvelle lune, ils étaient suivis seulement 12 heures le jour, de 6h00 à 18h00. Ainsi, chaque point d'eau était suivi une fois toutes les deux semaines. Lors des suivis, chaque herbivore ou groupe d'herbivores entrant dans la zone du point était noté, ainsi que les événements de boisson et les interactions agonistiques entre éléphants et autres herbivores. Le positionnement de chaque animal dans la zone du point d'eau était noté tous les quarts d'heure. Au total, ce suivi représente 3744 heures d'observation et j'ai eu le privilège d'observer ce qu'il se passe aux points d'eau pendant plus de 900 h.

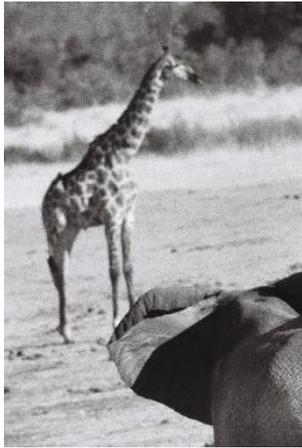


### 2.3.1 - Ajustements comportementaux des herbivores à la présence d'éléphants

Une première étude (Valeix et al. 2007b) a montré que lors des années normales en termes de pluviométrie, les éléphants n'occupent les points d'eau qu'en fin de journée, alors que lors des années plus sèches, les éléphants sont plus nombreux (voir aussi Valeix 2011) et les points d'eau sont utilisés par les éléphants dès le début de l'après-midi (Fig. 24a), ce qui augmente le risque de cooccurrence entre éléphants et autres herbivores et le risque d'interactions agressives entre éléphants et autres herbivores. Nous avons également montré que les espèces les plus touchées par les interactions agressives avec les éléphants (hippotrague rouan, hippotrague noir, grand koudou, impala et dans une moindre mesure phacochère et buffle) sont celles qui déplacent leurs niches temporelles aux points d'eau dans les années sèches (celles-ci se décalent en moyenne en fin de matinée) afin de maintenir un chevauchement temporel constant avec les éléphants (Fig. 24b). Les espèces moins touchées par les interactions agressives de la part des éléphants (gnu, cobe à croissant, girafe et zèbre) ne montrent, elles, aucun changement de niche temporelle et, par conséquent, leur chevauchement temporel avec les éléphants augmente les années sèches.



**Figure 24 :** (a) Lien entre la pluviométrie annuelle et l'heure moyenne d'arrivée des éléphants aux points d'eau. (b) Lien entre l'heure moyenne d'arrivée des éléphants aux points d'eau et l'heure moyenne d'arrivée des koudous aux points d'eau.



Dans une autre étude (Valeix et al. 2008b), je me suis intéressée au comportement des herbivores lorsqu'ils arrivent dans une zone de points d'eau et que celle-ci est occupée par des éléphants. J'ai regardé si les herbivores repartent d'une zone du point d'eau sans avoir bu en fonction de la présence et de l'abondance des éléphants. Cette étude a montré que seuls les girafes et les hippopotames ont des probabilités de boire faibles lorsqu'ils entrent dans une zone de point d'eau avec de nombreux éléphants. Pour les autres espèces d'herbivores, la présence et l'abondance d'éléphants à un point d'eau ne les empêchent pas de venir boire une fois qu'ils sont entrés dans la zone d'un point d'eau.

Dans cette même étude (Valeix et al. 2008b), je me suis penchée sur le temps d'approche des points d'eau. La présence d'éléphants en grand nombre entraîne un allongement du temps d'approche des points d'eau pour trois espèces (girafe, zèbre et phacochère). Enfin, dans une troisième étude (Valeix et al. 2009c), j'ai montré que toutes les espèces d'herbivores avaient des temps potentiels de boisson plus longs en présence d'éléphants, ce qui suggère des temps de vigilance plus longs sûrement liés au risque de compétition par interférence avec les éléphants. Je n'ai pas mis en évidence de réduction du temps de boisson potentiel liée aux éléphants.



#### Publications liées à cette section :

**Valeix M**, Chamailé-Jammes S & Fritz H (2007b) Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivores communities at waterholes. *Oecologia* 153: 739-748.

**Valeix M**, Fritz H, Matsika R, Matsvimbo F & Madzikanda H (2008b) The role of water abundance, thermoregulation, perceived predation risk and interference competition in water access by African herbivores. *African Journal of Ecology* 46: 402-410.

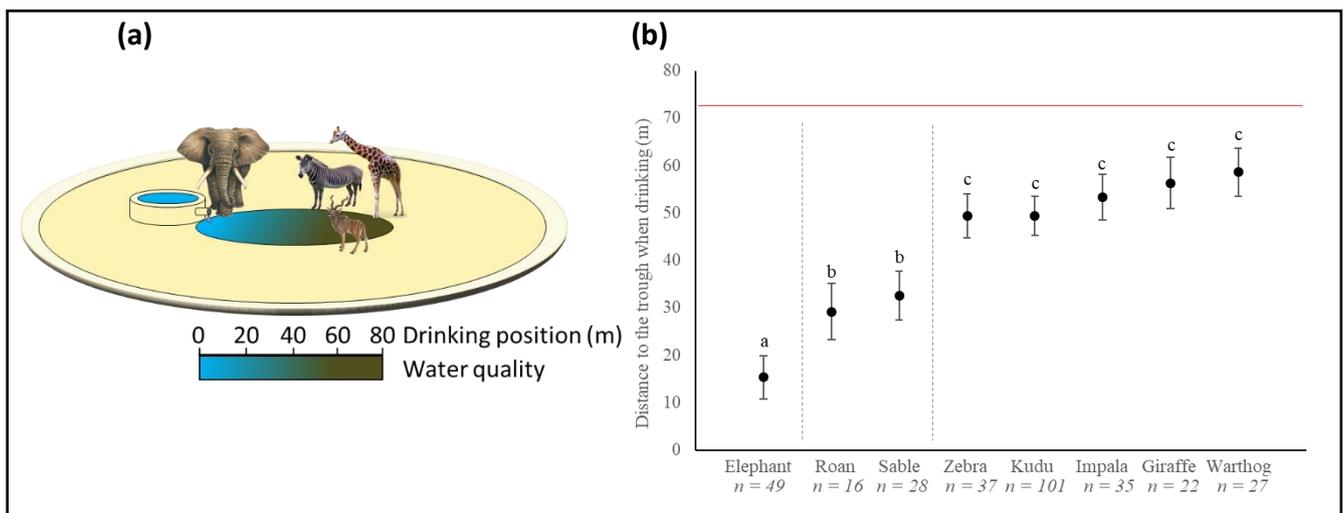
**Valeix M**, Fritz H, Canévet V, Le Bel S & Madzikanda H (2009c) Do elephants prevent other African herbivores from using waterholes in the dry season? *Biodiversity and Conservation* 18: 569-576.

**Valeix M** (2011) Temporal dynamics of dry-season water-hole use by large African herbivores in two years of contrasting rainfall in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 27: 163-170.

### **2.3.2 - Agrégation aux éléphants à fine échelle : un patron inexpliqué**

Des données de l'occupation des points d'eau à fine échelle spatiale ont été collectées dans le cadre de ma thèse ont été analysées dans le cadre de la thèse de Nicolas Ferry. Toujours sous l'hypothèse d'une compétition par interférence entre éléphants et autres herbivores, nous avons testé la prédiction que les herbivores évitent spatialement les éléphants dans les zones de points d'eau et boivent loin des éléphants. Nous avons mis en évidence le patron inverse, à savoir une agrégation spatiale à fine échelle des autres herbivores aux éléphants en fin de saison sèche (Ferry et al. 2016). Deux mécanismes ont été suggérés pour expliquer ce

patron : (i) un mécanisme d'agrégation passive selon lequel les éléphants et les autres herbivores se retrouvent dans les mêmes secteurs des points d'eau pour boire, à savoir proche de l'arrivée de l'eau pompée, pour accéder à une eau de bonne qualité puisque l'accumulation de fèces et d'urine au fur et à mesure que la saison sèche progresse entraîne une dégradation de la qualité de l'eau (Msiteli-Shumba et al. 2018) ; et (ii) un mécanisme d'agrégation actif selon lequel les herbivores se sentent plus protégés du risque de prédation lorsqu'ils sont proches des éléphants (« body-guard hypothesis »). Dans le cadre de la thèse de Nicolas, nous avons donc mis en place deux protocoles de terrain pour explorer ces deux mécanismes. La mesure de la qualité de l'eau à différents endroits des points d'eau a confirmé une hétérogénéité des propriétés physico-chimiques de l'eau au sein des points d'eau (Ferry et al. sous presse ; Fig. 25a) mais des positionnement différents des éléphants et des autres espèces de herbivores en ce qui concerne leurs zones de boisson (Ferry et al. sous presse ; Fig. 25b). Nicolas a également mené un protocole de repasse acoustique de cri de lion pour tester si les autres herbivores se rapprochaient des éléphants en période risquée. Or, lors de telles repasses, les éléphants ont eu tendance à s'enfuir (Ferry et al. en préparation). Pour l'instant, les patrons d'agrégations mis en évidence n'ont pas pu être expliqués.



**Figure 25 :** (a) Schéma illustrant la qualité de l'eau dans les points d'eau par rapport à la zone d'arrivée de l'eau pompée. (b) Distance moyenne par rapport à la zone d'arrivée de l'eau pompée pour la boisson chez les différentes espèces de herbivores (la ligne rouge représente la distance maximale d'éloignement en moyenne pour les points d'eau étudiés).

Publications liées à cette section :

Ferry N, Dray S, Fritz H & Valeix M (2016) Interspecific interference competition at the resource patch scale: do large herbivores spatially avoid elephants while accessing water? *Journal of Animal Ecology* 85: 1574-1585.

Ferry N, Cordonnier M, Hulot FD, Dakwa F, Sebele L, Dray S, Fritz H & Valeix M (sous presse) Heterogeneity of water physico-chemical characteristics in artificially pumped waterholes: do African herbivores drink at the same locations and does it lead to interference competition? *Journal of Arid Environments* Early Online: doi: 10.1016/j.jaridenv.2019.104014.

Ferry N, Maisonnète E, Dutout M, Cordonnier M, Léna J-P, Sebele L, Dray S, Fritz H & Valeix M (en préparation pour soumission à *African Journal of Ecology*) Does the presence of African elephants reduce the predation risk perceived by plains zebra at waterholes?

### 2.3.3 - Perspective : Eléphants et interactions prédateurs-proies aux points d'eau

Tous les travaux que je viens de résumer ont porté sur les interactions entre éléphants et autres espèces d'herbivores autour des points d'eau. Je souhaite maintenant développer des recherches qui viendront compléter ces premiers travaux afin de comprendre le rôle des éléphants dans les interactions prédateurs-proies aux points d'eau.



Tout d'abord, la plupart de mes études se sont intéressées aux ajustements comportementaux des herbivores à la présence et à l'abondance d'éléphants aux points d'eau. Ceux-ci commencent à avoir été bien décrits. Je souhaite maintenant essayer de quantifier les coûts associés aux ajustements comportementaux mis en évidence. En particulier, je souhaite explorer si les ajustements comportementaux des

herbivores à l'abondance d'éléphants aux points d'eau rendent ceux-ci plus vulnérables aux prédateurs. Si les temps passés dans les zones de points sont certes plus longs en présence d'éléphants, les différences (quelques minutes en moyenne) ne sont pas telles qu'elles puissent engendrer de réels coûts pour les autres herbivores. J'aimerais donc me pencher sur les deux points suivants :

(i) Quelles peuvent être les implications des modifications des niches temporelles ? En particulier, si les éléphants poussent certains herbivores à plus utiliser les heures du début de la matinée, cela augmente-t-il les risques de venue aux points d'eau aux heures de fin de nuit où les prédateurs nocturnes sont encore actifs ?

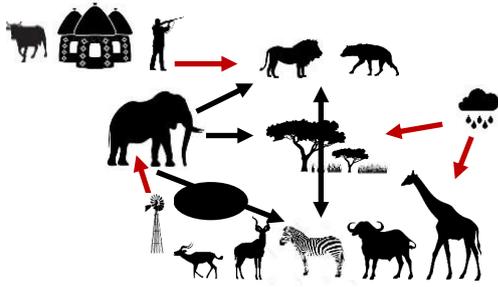
(ii) Si la présence d'éléphants en abondance pousse certaines espèces à revenir plus tard tenter leur chance à ce même point d'eau ou à aller voir d'autres points d'eau, cela entraîne-t-il des coûts liés aux déplacements ou un risque de prédation accru lié à des fréquences de passage dans la végétation buissonnante entourant les points d'eau plus élevées ?



Par ailleurs, je compte m'appuyer sur le fait que mon projet ANR FUTURE-PRED devrait me permettre de quantifier toutes les chasses des lions et des hyènes équipés de colliers. Cela devrait permettre l'étude de la saisonnalité du succès de chasse des carnivores autour des zones de points d'eau que je compte analyser à la lumière de l'utilisation des points d'eau par les éléphants (déploiement de pièges photographiques à différents points d'eau). Je souhaite comprendre si la présence d'éléphants en grand nombre à un point d'eau décourage les prédateurs de tenter des chasses dans cette zone à cause de possibles interactions agonistiques entre éléphants et prédateurs ou à cause d'un effet protecteur passif des éléphants (« body-guard hypothesis »).







### 3 - Influence des humains sur les réseaux d'interactions

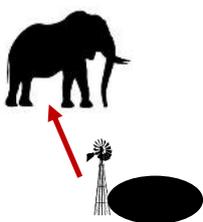


Comme nous l'avons vu dans la partie introductive de ce mémoire, les communautés sont soumises à un environnement changeant avec des impacts des activités humaines sur l'environnement nombreux, variés et croissants. Dans cette troisième partie, j'ai regroupé mes travaux et mes perspectives de recherche qui portent sur la compréhension de l'impact des activités humaines et des changements environnementaux globaux sur le fonctionnement des communautés de grands mammifères à travers leurs effets sur certaines espèces clés et sur certaines interactions interspécifiques. Mes travaux existants portent sur l'influence des humains *via* leurs actions de gestion, que ce soit une gestion de l'espace avec le cas de la gestion de l'eau de surface (cas de modification des habitats naturels) ou une gestion d'espèces avec le cas de la gestion des quotas de chasse pour la chasse aux trophées de lions (cas d'exploitation - voire de surexploitation - légale des ressources). Ils portent aussi sur l'influence des humains qui par leur simple présence peuvent induire une écologie de la peur associée au risque de mortalité liée aux activités humaines légales ou illégales. J'ai enfin démarré une série de travaux de recherche sur les effets des changements climatiques sur le fonctionnement des communautés de grands mammifères.

### **3.1 - Influence de la gestion de l'eau de surface**

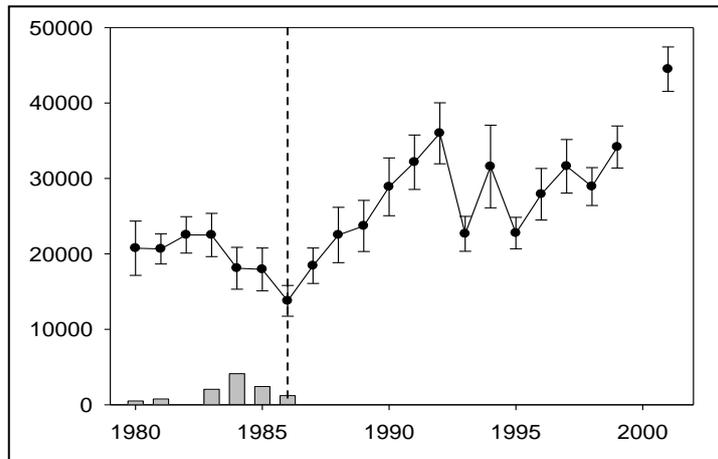
A sa création en 1928, le parc de Hwange était quasi-dépourvu d'eau de surface en saison sèche, la plupart des rivières et des points d'eau naturels étant asséchés à cette période de l'année. Des écrits historiques du premier gestionnaire du parc racontent que les grands mammifères y étaient rares (Davison 1967). Les objectifs principaux du parc à sa création étaient la conservation des herbivores et l'attraction de touristes. Pour atteindre ces fins, les gestionnaires ont dès 1934 mis en place un approvisionnement en eau de points d'eau naturels par pompage de la nappe phréatique souterraine pendant la saison sèche. Une soixantaine de points d'eau pompés ponctuent aujourd'hui le paysage du parc de Hwange et sont essentiellement distribués dans la moitié Nord du parc (Fig. 3). Cette pratique a été particulièrement efficace et maintenant le parc de Hwange héberge de fortes abondances de nombreuses populations d'herbivores dont l'exemple phare est l'éléphant.

#### **3.1.1 - Eau de surface et dynamique spatio-temporelle de la population d'éléphants**



Pour rappel, la population d'éléphants est passée d'environ un millier d'individus à la création du parc (Davison 1967) à environ 8 000 dans les années 1960 (Williamson 1975) grâce à la politique d'approvisionnement en eau de surface. En 1966, face à des densités d'éléphants jugées alors trop élevées par rapport aux impacts sur la végétation et aux potentielles conséquences pour la biodiversité animale, une politique d'abattages massifs a été mise en place par les Parcs Nationaux du Zimbabwe (Cumming 1981). Cette politique de limitation de la population d'éléphants a eu lieu jusqu'en 1986, date à laquelle elle a cessé en partie à cause de la pression de la communauté internationale. Depuis 1986, la population d'éléphants a augmenté puis s'est stabilisée à des niveaux très

élevés (Chamaillé-Jammes et al. 2008, Valeix et al. 2008a ; Fig. 26), faisant de Hwange l'un des écosystèmes caractérisés par les plus fortes densités d'éléphants du continent (Chase et al. 2016 ; Fig. 4).



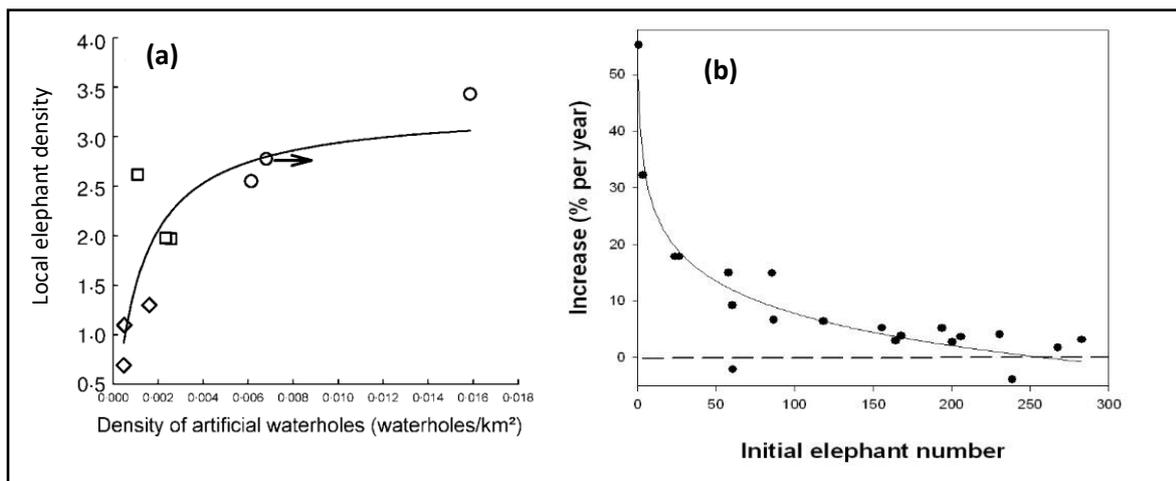
**Figure 26 :** Taille estimée de la population d'éléphants du parc national de Hwange.



Dans un travail collaboratif, mené dans le cadre de la thèse de Simon Chamaillé-Jammes, nous avons étudié la dynamique de la population d'éléphants du parc de Hwange et identifié les déterminants de cette dynamique. Nous avons évalué dans quelle mesure la disponibilité en eau de surface en saison sèche limitait la distribution de la population d'éléphants, et comment la distribution des éléphants réagissait aux changements de densité de la population et aux changements de précipitations

annuelles (un facteur déterminant de la disponibilité en eau de surface). En utilisant des données de comptages aériens (base de données du WWF) et de comptages aux points d'eau (base de données de la WEZ), nous avons montré que depuis 1986, date à laquelle la population d'éléphants s'est retrouvée régulée de manière naturelle, la densité de saison sèche des éléphants a tendance à augmenter de manière asymptotique avec la densité de points d'eau (Chamaillé-Jammes et al. 2007a ; Fig. 27a). Nous avons de plus mis en évidence que chaque point d'eau semble être associé à une capacité de charge locale en éléphants de 250-300 éléphants puisque les points d'eau qui étaient déjà visités par 250 éléphants ou plus en moyenne par 24h en 1986 n'ont pas accueilli plus d'éléphants en 1992 malgré l'augmentation de la densité de population à l'échelle du parc (Chamaillé-Jammes et al. 2008 ; Fig. 27b). Ce patron s'explique par le fait que les points d'eau sont des points de passage obligés pour la boisson pour les éléphants et que les ressources végétales autour des points d'eau se dégradent autour des points d'eau au fur et à mesure que la saison sèche progresse (à cause de la pression d'herbivorie et du piétinement). Ainsi, en fin de saison sèche, les points d'eau définissent des zones de ressources-clés (*sensu* Illius & O'Connor 2002) dans un rayon défini par la distance

d'éloignement maximale de l'eau pour les éléphants (Chamaillé-Jammes et al. 2013), et la population d'éléphants est en équilibre avec ces ressources-clés. Les fluctuations interannuelles de la distribution des éléphants sont liées à la variabilité des précipitations par son effet sur la disponibilité de l'eau de surface. La disponibilité de l'eau de surface détermine donc la distribution et l'abondance des éléphants dans le parc de Hwange, et nos travaux mettent clairement en évidence que la manipulation de la disponibilité en eau de surface par les gestionnaires est l'un des outils disponibles et efficaces pour la gestion des populations d'éléphants dans les endroits où ils sont considérés trop abondants (Chamaillé-Jammes et al. 2007b).



**Figure 27 :** (a) Relation entre la densité locale d'éléphants et la densité de points d'eau pompés. (b) Relation entre le nombre initial d'éléphants qui fréquentait un point d'eau sur une durée de 24h en 1986 et le taux de croissance de cette fréquentation entre 1986 et 1992.

Publications liées à cette section :

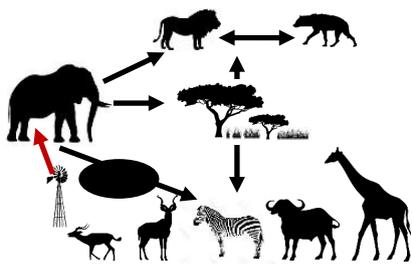
Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, Fritz H (2007a) Managing the heterogeneity in elephant distribution: interactions between elephant population density and surface-water availability. *Journal of Applied Ecology* 44: 625-633.

Chamaillé-Jammes S, **Valeix M** & Fritz (2007b) Elephant management: why can't we throw out the babies with the artificial bathwater? *Diversity and Distributions* 13: 663-665.

Chamaillé-Jammes S, Fritz H, **Valeix M**, Murindagomo F & Clobert J (2008) Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context : the local regulation of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* 77: 135-144.

**Valeix M**, Fritz H, Chamaillé-Jammes S, Bourgarel M & Murindagomo F (2008a) Fluctuations in abundance of large herbivore populations: insights into the influence of dry season rainfall and elephant numbers from long-term data. *Animal Conservation* 11: 391-400.

### 3.1.2 - Perspective : Conséquences de la gestion de l'eau pour les autres espèces



La politique de pompage de l'eau et de création de points d'eau permanents est donc directement responsable de la croissance de la population d'éléphants et de la sédentarisation de celle-ci. A cause des différents effets des éléphants sur les prédateurs (section 2.1), la végétation (section 2.2) et les autres herbivores (sections 2.1 et 2.3), il est clair que les gestionnaires du parc de Hwange ont profondément

modifié la structure et le fonctionnement de la communauté de grands mammifères. La population d'éléphants ayant atteint un seuil de densité-dépendance (Chamaillé-Jammes et al. 2008), il semble que l'on soit arrivé depuis le milieu des années 1990 à un nouvel état d'équilibre du système. Si j'ai commencé à documenter certains effets des fortes abondances d'éléphants sur la communauté de grands mammifères, il reste de nombreux aspects à creuser dans les années à venir (cf. sections 2.1.3, 2.2.4 et 2.3.3). Par ailleurs, en plus des effets des changements d'abondance de la population d'éléphants sur la végétation et les autres grands mammifères, il existe des effets sur d'autres taxons (e.g. Ogada et al. 2008 pour les oiseaux, Pringle 2008 pour les lézards, Nasser et al. 2011 pour les serpents) ainsi que sur des processus écosystémiques (e.g. redistribution par les éléphants des nutriments à l'échelle du paysage, couplage réseau trophique terrestre et réseau trophique aquatique *via* les accumulations de fèces d'éléphants dans les points d'eau - cf. Pringle 2017).

Par ailleurs, indépendamment des effets de la gestion de l'eau sur la population d'éléphants, la création de points d'eau a également des effets sur les grands carnivores et les herbivores. D'une part, il est connu que la création de points d'eau booste les populations d'herbivores dépendants de l'eau (zèbres, gnous, buffles), entraînant ainsi une augmentation des effectifs de grands carnivores (Harrington et al. 1999) qui

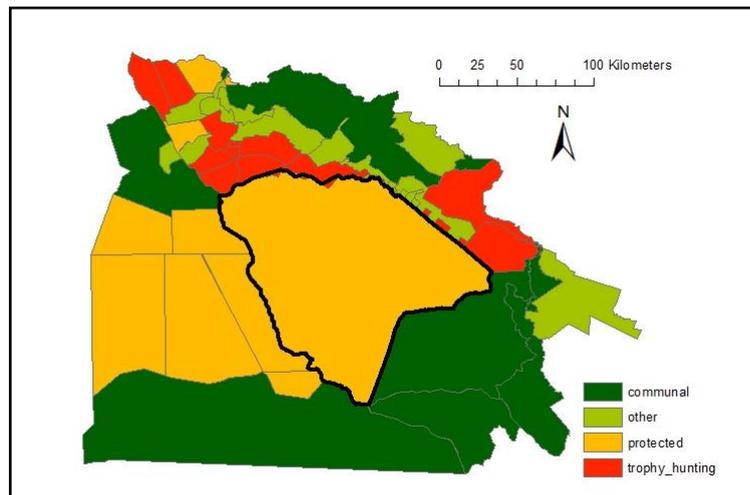


s'ancrent de plus en plus autour des points d'eau (cf. section 1.3.2). Une étude menée dans le parc national de Kruger, en Afrique du Sud, a montré que cela peut avoir des conséquences négatives sur les populations d'herbivores rares et moins dépendants de l'eau, tels que les hippotragues (Harrington et al. 1999). D'autre part, mes travaux ont montré que la dispersion des points d'eau dans le paysage détermine la taille des domaines vitaux de lions et donc en partie la taille des populations de lions.

Enfin, mes travaux ont illustré à quel point les zones de points d'eau sont des « hot-spots » d'interactions interspécifiques dans le paysage que ce soit pour les relations prédateurs-proies (sections 1.3.1 et 1.3.2) ou pour les relations prédateurs-prédateurs (section 1.2.4). Ainsi une modification du nombre et de la distribution des points d'eau est très certainement associée à une modification de la force des interactions entre espèces.

## 3.2 - Influence de la gestion des quotas de chasse

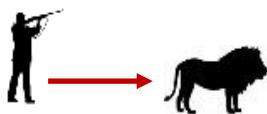
La plupart des grandes aires protégées africaines ne sont pas clôturées et s'inscrivent dans des socio-écosystèmes caractérisés par des activités humaines variées à leur périphérie (tourisme de vision, chasse aux trophées, exploitation forestière, cultures et élevage de subsistance). C'est le cas du parc de Hwange (Fig. 28).



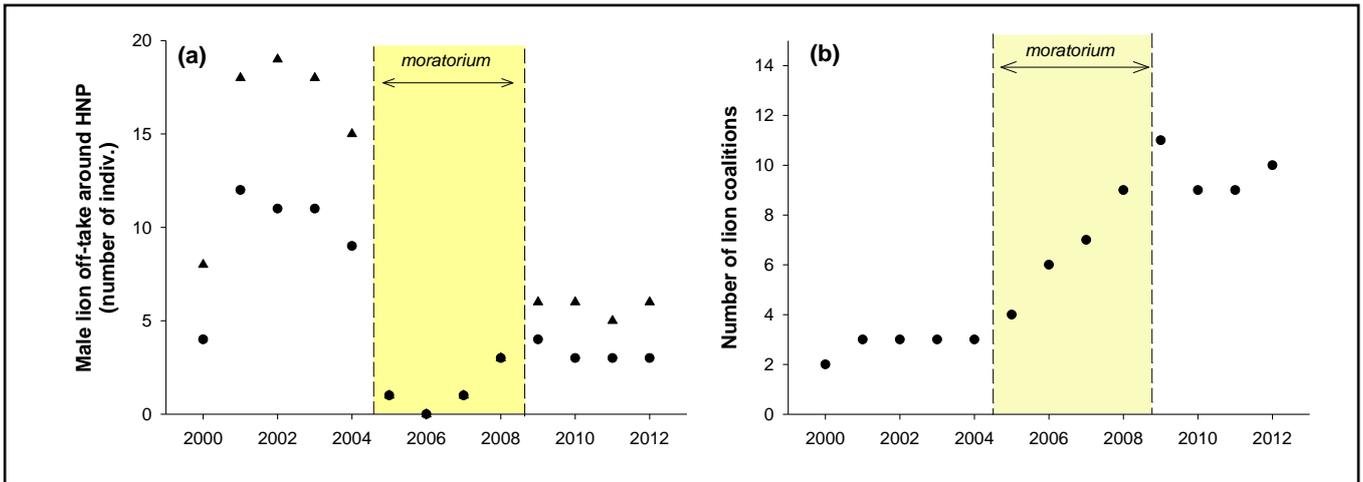
**Figure 28 :** Différents types d'usage des sols autour du parc de Hwange (polygone noir).

Il est donc important de prendre en compte comment les activités humaines en périphérie des aires protégées influencent les populations animales à l'intérieur de l'aire protégée ("edge effects" ; Woodroffe & Ginsberg 1998).

### 3.2.1 - Effet de la chasse aux trophées sur la population de lions



J'ai en particulier contribué à trois études s'intéressant aux conséquences de la chasse aux trophées dans les zones de chasse au nord du parc de Hwange (Fig. 28) sur la population de lions du parc. Des changements de gestion des quotas dans ces zones de chasse ont fourni une opportunité assez unique de comprendre l'ensemble de conséquences qui découlent de différents niveaux de prélèvement par la chasse aux trophées en périphérie du parc pour la population de lions du parc. En effet, la chasse aux trophées en périphérie du parc de Hwange a connu trois périodes : une première période (2000 à 2004) lors de laquelle les prélèvements de lions étaient élevés, une deuxième période (2005 à 2008) marquée par un moratoire sur la chasse aux trophées pour les lions dans la région de Hwange, et une troisième période (2009 à nos jours - résultats présentés jusqu'en 2012, date de nos études) lors de laquelle la chasse a repris mais avec des quotas plus faibles (Fig. 29a).

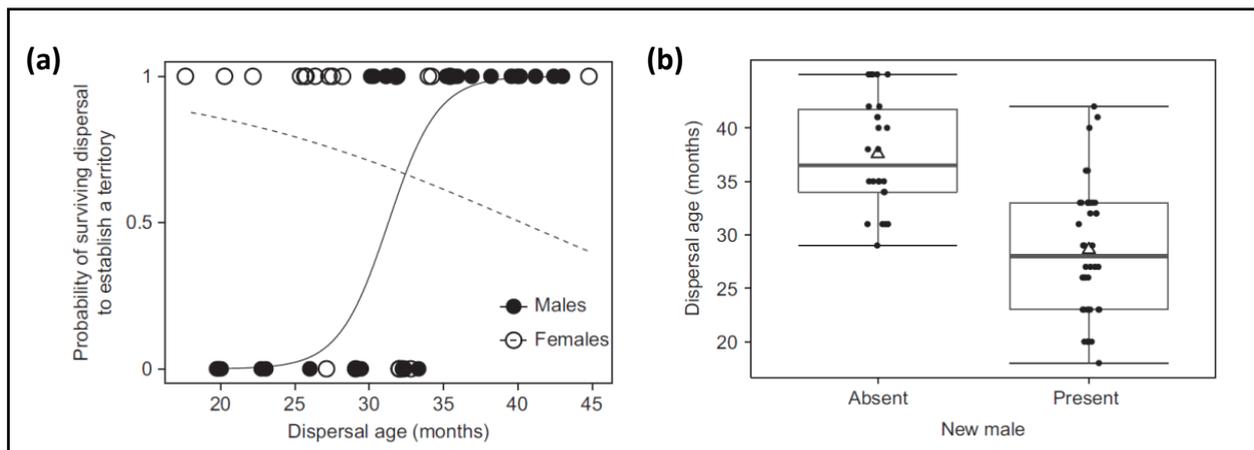


**Figure 29 :** (a) Niveaux de quotas (triangles) et de prélèvements (ronds) de lions mâles dans les zones de chasse au nord de Hwange. (b) Nombre de groupes de mâles dans le secteur nord du parc de Hwange.



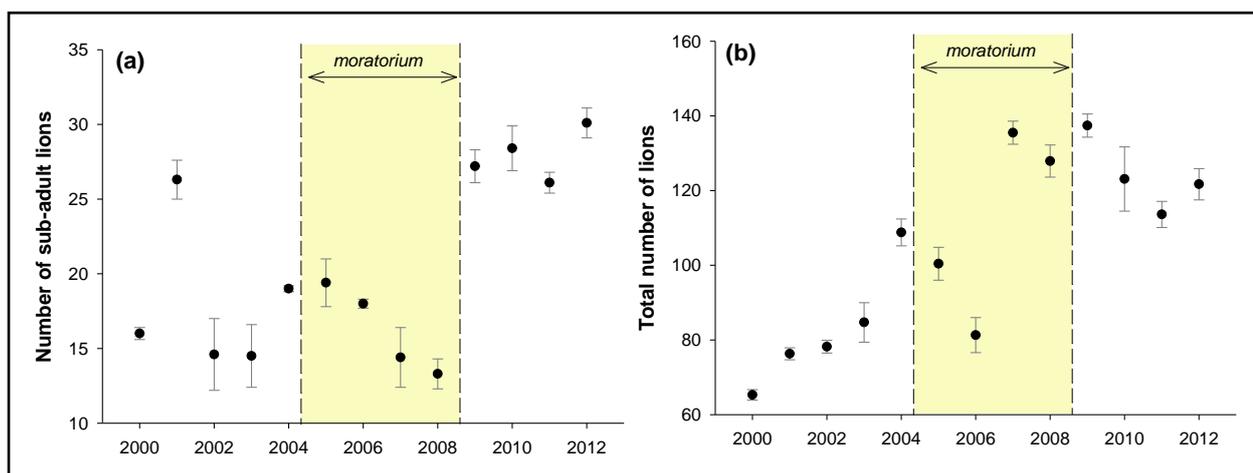
Grâce au suivi de la population de lions depuis 1999, nous avons montré que l'arrêt de la chasse aux trophées de lions pendant le moratoire a permis à la population de lions mâles adultes de croître à nouveau (Loveridge et al. 2016 ; Fig. 29b). L'augmentation du nombre de mâles adultes a non seulement permis au sex-ratio de la population de se rééquilibrer (Loveridge et al. 2016), mais aussi à la structure sociale des groupes de lions de se stabiliser. En effet, lorsque le mâle à la tête d'un groupe de lionnes disparaît, celui-ci est vite remplacé et il est courant que le nouveau mâle commette de l'infanticide afin que les femelles puissent se reproduire le plus rapidement avec lui. J'ai également contribué à une

étude que je considère être une contribution importante à l'étude de la dispersion chez les grands carnivores (Elliot et al. 2014). Cette étude basée sur un travail de terrain colossal mené dans le cadre de la thèse de Nicholas Elliot a permis de montrer que les mâles dispersant avant 31 mois meurent pendant l'événement de dispersion (Fig. 30a) et que c'est l'arrivée d'un nouveau mâle non familier dans un groupe de lions qui déclenche la dispersion des sub-adultes (Fig. 30b). En présence d'un nouveau mâle, la dispersion est par conséquent indépendante de l'âge des sub-adultes. Ainsi, l'instabilité sociale causée par la chasse aux trophées à cause de la disparition régulière des mâles dominants est à l'origine d'une sorte d'infanticide retardé, ou infanticide secondaire, qui était jusqu'à présent non connu.



**Figure 30 :** (a) Probabilité de survie lors de l'événement de dispersion chez les jeunes lions en fonction de l'âge au moment de la dispersion. (b) Relation entre la présence d'un nouveau mâle non familier dans le groupe de lions et l'âge des jeunes qui dispersent.

La reprise de la chasse aux trophées avec des quotas plus faibles semble garantir une certaine stabilité sociale (avec des mâles dominants restant à la tête des groupes de lionnes plus longtemps) car le nombre de sub-adultes est plus élevé depuis 2009 (combinaison de la meilleure survie des sub-adultes qui dispersent et de moins de mortalité des lionceaux à cause d'infanticide ; Fig. 31a). L'augmentation du nombre de mâles adultes et de sub-adultes dans la population a sans surprise entraîné une croissance de celle-ci (Loveridge et al. 2016, Fig. 31b). Par ailleurs, la plus grande abondance de lions depuis le moratoire a mené à une utilisation de l'espace différente par les lions dans le parc avec des domaines vitaux plus petits et moins chevauchants (Davidson et al. 2011).



**Figure 31 :** (a) Nombre estimé de lions sub-adultes dans le secteur nord du parc de Hwange. (b) Taille estimée de la population de lions dans le secteur nord du parc de Hwange.

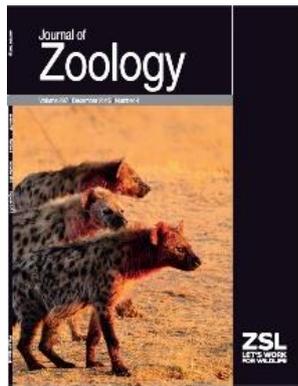
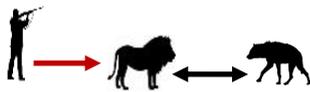
Publications liées à cette section :

Davidson Z, Valeix M, Loveridge AJ, Madzikanda H & Macdonald DW (2011) Socio-spatial behaviour of an African lion population following perturbation by sport hunting. *Biological Conservation* 144: 114-121.

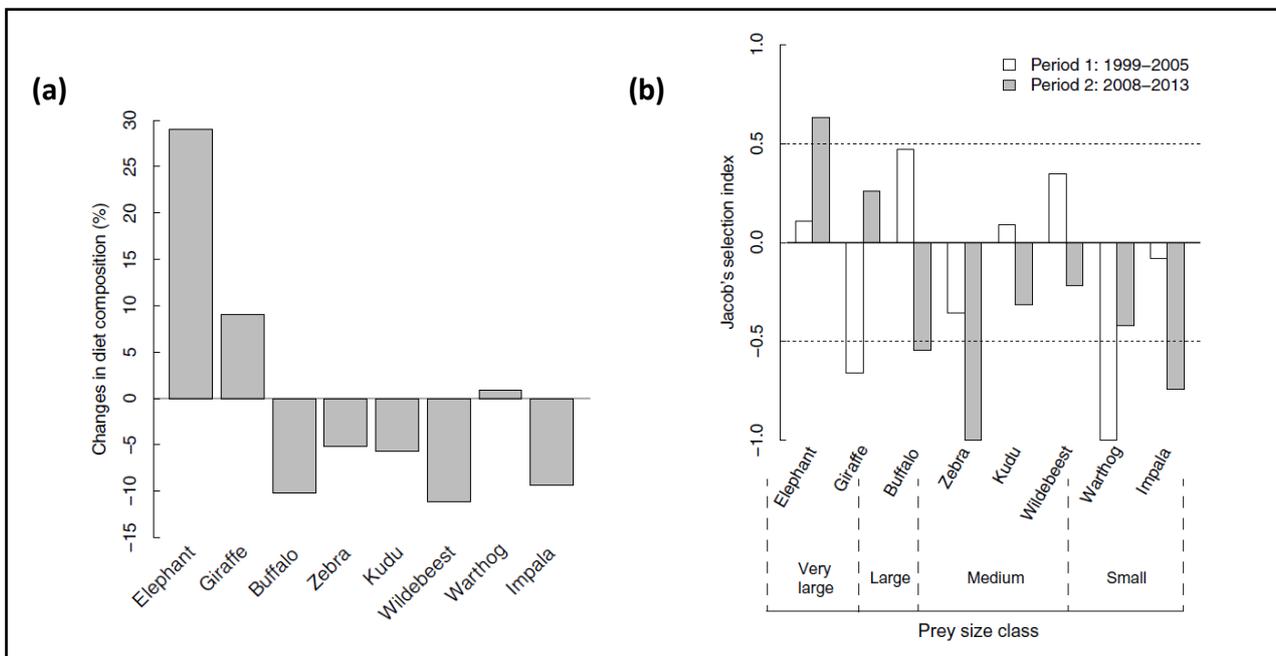
Elliot NB, **Valeix M**, Macdonald DW & Loveridge AJ (2014) Social relationships affect dispersal timing revealing a delayed infanticide in African lions. *Oikos* 123: 1049-1056.

Loveridge AJ, **Valeix M**, Chapron G, Davidson Z, Mtare G & Macdonald DW (2016) Conservation of large predator populations: demographic and spatial responses of African lions to the intensity of trophy hunting. *Biological Conservation* 204: 247-254.

### 3.2.2 - Effets indirects sur les autres grands carnivores



Grâce aux différents travaux sur l'écologie de la hyène dans le parc de Hwange et en particulier sur son régime alimentaire, nous avons pu comparer la composition du régime alimentaire des hyènes et leur préférence en termes de proies entre deux périodes : la période 1999-2005 (Master de Julia Salnicki et thèse de Nolwenn Drouet-Hoguet ; période caractérisée par une plus faible abondance de lions, et de lions mâles en particulier, et des groupes plus petits car moins de sub-adultes) et la période 2008-2013 (thèse de Stéphanie Périquet ; période caractérisée par une plus forte abondance de lions, la présence de plus de lions mâles et des groupes plus grands à cause de la présence de plus de sub-adultes). L'analyse des fèces et des sites d'alimentation de hyènes suivies par GPS a révélé que pendant la période 2008-2013, les hyènes consomment plus et tendent à sélectionner les très grandes proies (éléphant et girafe), alors que la consommation et la préférence pour des proies de grande (buffle) et moyenne taille (zèbre, gnou et koudou) ont diminué malgré l'augmentation de la taille des groupes de chasse des hyènes (Périquet et al. 2015 ; Fig. 32).



**Figure 32 :** (a) Changement de la composition du régime alimentaire des hyènes dans le parc de Hwange entre les deux périodes d'étude. (b) Indices de préférence alimentaire des hyènes pour leurs différences espèces de proies dans le parc de Hwange.



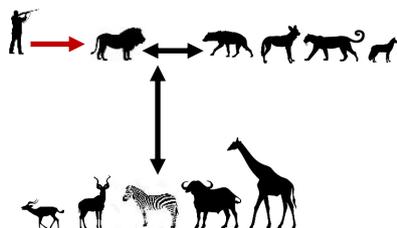
Ces résultats suggèrent le passage d'un mode d'alimentation dominé par de la chasse active à un mode d'alimentation dominé par du charognage, ce qui pourrait être expliqué par un risque accru de kleptoparasitisme par les lions, par une compétition entre les deux grands carnivores plus intense, et/ou par des opportunités de charognage plus grandes lors de la période 2008-2013. En effet, l'augmentation de la proportion de

mâles adultes dans la population de lions couplée à l'augmentation des tailles de groupes de lions du fait de la présence de sub-adultes plus nombreux ont vraisemblablement entraîné des actes de chasse sur des proies plus grandes. Les données de régime alimentaire des lions lors des deux périodes sont disponibles et je compte les analyser cette année en prenant en compte également le rôle des sécheresses. Si cela est le cas, la baisse des quotas de chasse aux trophées de lions par les gestionnaires pourrait avoir entraîné des phénomènes de facilitation en fournissant aux hyènes des sources de nourriture supplémentaires et avoir favorisé ainsi la coexistence entre ces espèces.

Publication liée à cette section :

Péruquet S, Valeix M, Claypole J, Drouet-Hoguet N, Salnicki J, Mudimba S, Revilla E & Fritz H (2015) Spotted hyaenas switch their foraging strategy as a response to changes in intraguild interactions with lions. *Journal of Zoology* 297: 245-254.

### 3.2.3 - Perspective : Effets indirects sur la communauté de grands mammifères



Les résultats précédents suggèrent que des changements dans l'abondance d'une espèce de grand carnivore comme le lion peuvent affecter le régime alimentaire du lion mais aussi d'autres grands carnivores. Il me tient maintenant à cœur d'étudier les effets de ces changements sur les populations de proies, en analysant les données des comptages routiers

disponibles depuis 1999 afin de tester l'hypothèse d'une cascade trophique induite par les humains (« Human-induced trophic cascade » ; e.g. Österblom et al. 2007).

Par ailleurs, dans le cadre de la thèse d'Aïssa Morin, nous allons étudier la composition de la communauté de tous les carnivores sur un gradient d'usage des sols : cœur du parc de Hwange, intérieur du parc proche de la frontière du parc qui est susceptible de souffrir d'effets de bord (« edge effects ») et zones de chasse en périphérie du parc afin de tester le rôle de zones de chasse dans la structure des communautés de carnivores. En particulier, nous testerons l'hypothèse que les zones de chasse aux trophées induisent un phénomène de « mesopredator release », c'est-à-dire que la diminution de l'abondance des grands carnivores visés par la chasse entraîne une augmentation de l'abondance des carnivores plus petits (Prugh et al. 2009 ; Ritchie & Johnson 2009).



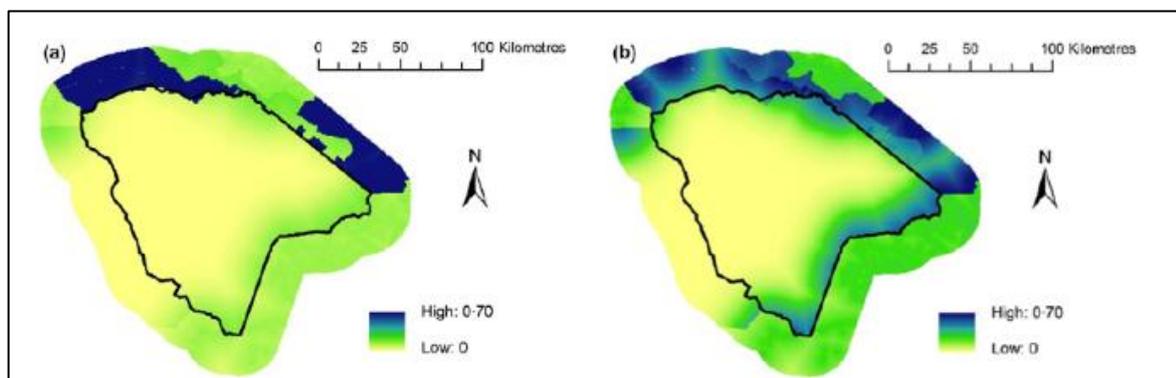
### 3.3 - Influence du risque de mortalité anthropique

#### 3.3.1 - Risques de mortalité anthropique

Nous avons montré que les lions du parc de Hwange sont confrontés à des risques de mortalité liée aux différentes activités humaines particulièrement élevés (Loveridge et al. 2017). Grâce au suivi unique individu-centré de 840 lions mené par WildCRU depuis 1999 dans le parc de Hwange, les taux de survie et les causes de mortalité de la plupart des lions de la population sont connus. Sur la période 1999-2012, plus de 200 événements de mortalité liée à une cause anthropique ont été recensés (chasse aux trophées mais aussi mortalité liée au représailles (légales ou illégales) contre la déprédation du bétail, braconnage et accidents de la circulation (routes et voie de chemin de fer)). La mortalité naturelle ne représente que 12% des cas de mortalité chez les lions mâles et 33% des cas de mortalité chez les femelles.



Nous avons en particulier produit des cartes de la distribution et de l'intensité des risques de mortalité anthropique pour les mâles et les femelles (Loveridge et al. 2017 ; Fig. 33). Si les mâles sont surtout victimes de la chasse aux trophées, les femelles elles connaissent des risques plus homogènes dans le paysage. Il est intéressant de noter que les femelles meurent assez souvent dans les collets déployés au l'intérieur du parc le long de la frontière entre celui-ci et les zones communales.

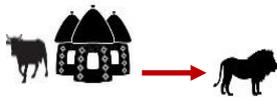


**Figure 33 :** Paysages du risque de mortalité anthropique chez les lions **(a)** mâles et **(b)** femelles dans et autour du parc de Hwange. Voir figure 28 pour la carte de l'usage des sols.

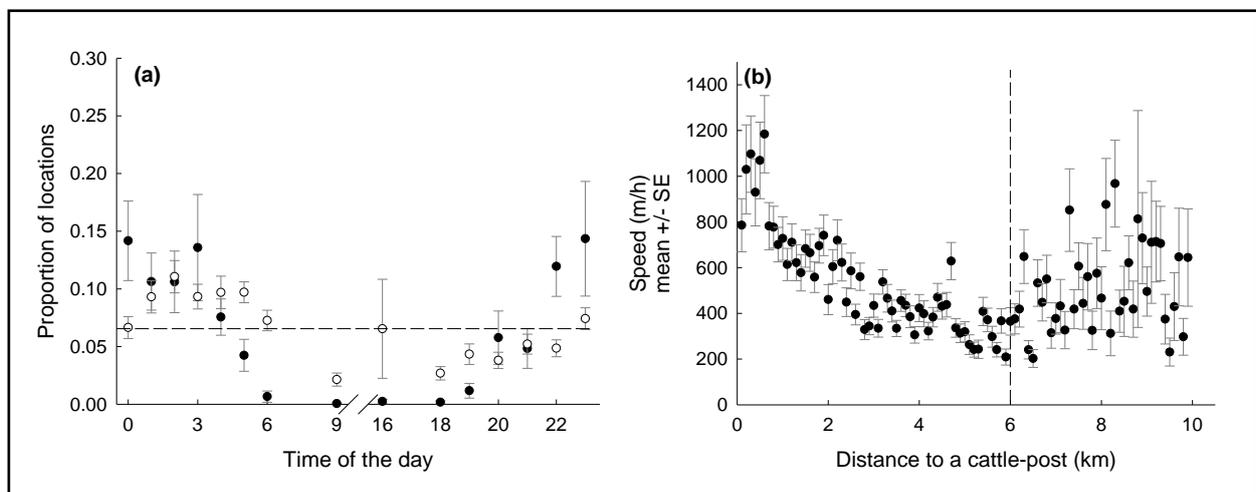
Publication liée à cette section :

Loveridge AJ\*, Valeix M\*, Elliot NB & Macdonald DW (2017) The landscape of anthropogenic mortality: how African lions respond to spatial variation in risk. *Journal of Applied Ecology* 54: 815-825. (\* shared first co-authorship)

### 3.3.2 - L'écologie de la peur, vue par les grands carnivores

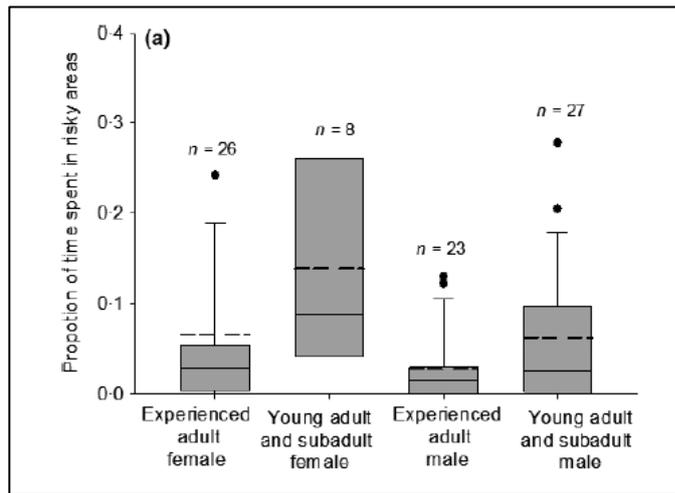


J'ai de manière originale transposé les concepts de l'écologie de la peur traditionnellement développés dans le cadre des relations prédateurs-proies aux grands carnivores se déplaçant en milieux anthropisés. Dans une étude menée dans la région du Makgadikgadi au Botswana (Valeix et al. 2012b), j'ai montré que les lions devenaient plus nocturnes lorsqu'ils utilisaient les zones anthropisées (Fig. 34a) et qu'ils ajustaient également leur vitesse de déplacement en se déplaçant beaucoup plus vite lorsqu'ils sont à proximité des humains (Fig. 34b). Cette étude fut parmi les premières à démontrer une écologie de la peur chez un grand carnivore et fut sélectionnée pour le "Editor's Choice" ("Predators also live in landscapes of fear" - Journal of Applied Ecology 2012 issue 49 :1).



**Figure 34 :** (a) Proportion de points GPS pour lesquels les lions (ici les femelles adultes) sont à moins de 1km (points noirs) et entre 1 et 2 km (points blancs) d'une zone utilisée par les éleveurs en fonction de l'heure du jour dans la périphérie du parc national de Makgadikgadi pendant la période de migration des herbivores sauvages (donc de faible abondance de proies sauvages). (b) Relation entre la vitesse de déplacement des lions (ici des femelles adultes) en fonction de la distance à une zone utilisée par les éleveurs (la ligne pointillée représente la frontière du parc national du Makgadikgadi).

Des résultats similaires ont été trouvés dans l'écosystème de Laikipia au Kenya (thèse d'Alayne Cotterill pour laquelle j'ai contribué à l'encadrement en tant que « mentor » pour l'Université d'Oxford) où nous avons également montré que les lions utilisent des milieux beaucoup plus fermés lorsqu'ils s'approchent des zones anthropisées (Oriol-Cotterill et al. 2015a). Dans notre travail sur le risque de mortalité anthropique autour de Hwange, nous avons montré que les lions apprennent à éviter les zones anthropisées avec l'âge (Loveridge et al. 2017 ; Fig. 35). Nous avons généralisé le concept d'écologie de la peur chez les grands carnivores dans le cadre d'un Forum pour la revue Oikos (Oriol-Cotterill et al. 2015b).



**Figure 35 :** Proportions de temps passé dans les zones les plus risquées du paysage (cf. figure 33) en fonction du sexe et de la classe d'âge des lions étudiés.

Publications liées à cette section :

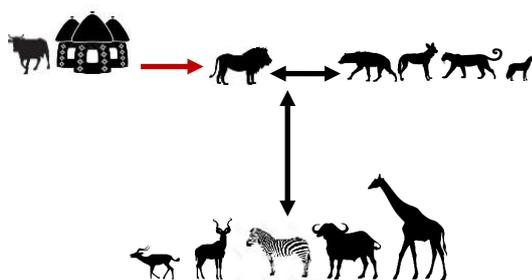
Loveridge AJ\*, **Valeix M**\*, Elliot NB & Macdonald DW (2017) The landscape of anthropogenic mortality: how African lions respond to spatial variation in risk. *Journal of Applied Ecology* 54: 815-825. (\* shared first co-authorship).

Oriol-Cotterill A, Macdonald DW, **Valeix M**, Ekwanga S & Frank LG (2015a) Spatiotemporal patterns of lion space use in a human-dominated landscape. *Animal Behaviour* 101: 27-39.

Oriol-Cotterill A, **Valeix M**, Frank LG, Riginos C & Macdonald DW (2015b) Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: the ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. *Oikos* 124: 1263-1273.

**Valeix M**, Hemson G, Loveridge AJ, Mills G & Macdonald DW (2012b) Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape. *Journal of Applied Ecology* 49: 73-81.

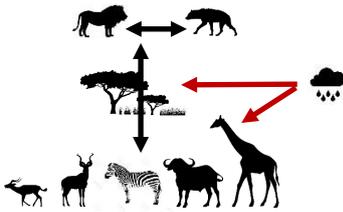
### 3.3.3 - Perspective : Effets indirects sur les autres grands mammifères



Au jour d'aujourd'hui, on ne sait que très peu de choses sur les implications de cette écologie de la peur chez les grands carnivores sur le fonctionnement de la communauté de grands mammifères. Comme nous l'avons montré, en zone anthropisée les lions deviennent encore plus nocturnes qu'ils ne le sont normalement. Cette

nocturnalisation est connue chez un grand nombre de taxons en milieu anthropisé, mais semble plus marquée chez les espèces de grande taille souvent plus vulnérables à la mortalité anthropique (Gaynor et al 2018). Par conséquent, les herbivores et les autres carnivores se retrouvent face à un compromis entre devenir eux aussi plus nocturnes pour éviter les humains ou éviter le cœur de la nuit pour éviter les grands carnivores nocturnes. Dans le cadre de la thèse d'Aïssa Morin, nous allons explorer cela pour les mesocarnivores et comparer les niches temporelles de tous les carnivores entre différents types d'usage des sols (aire protégée, zone communale).

### 3.4 - Influence des changements climatiques



Les humains exercent une influence croissante sur le climat, caractérisée par la hausse des températures et des changements régionaux des précipitations (IPCC 2014). Une autre caractéristique de l'altération du climat est le fait que les événements climatiques extrêmes (cas des grandes sécheresses) deviennent de plus en plus fréquents et extrêmes

(Holmgren et al. 2006). Ceci est particulièrement préoccupant dans les écosystèmes arides et semi-arides, tels que les savanes d'Afrique australe, qui ont connu une baisse significative des précipitations, une sévérité accrue des sécheresses et une extension de la saison sèche, et pour lesquels les modèles prévoient généralement que les précipitations continueront à diminuer (Gianinni et al. 2008). C'est le cas de l'écosystème de Hwange où la gravité des sécheresses a clairement augmenté, avec des années devenant jusqu'à 50% plus sèches au cours du XXème siècle (Chamaillé-Jammes et al. 2007c). Cette aridité croissante devrait modifier le fonctionnement des écosystèmes naturels. Dans ce contexte, une question clé est de savoir comment les interactions entre les espèces vont évoluer avec les changements des conditions environnementales.

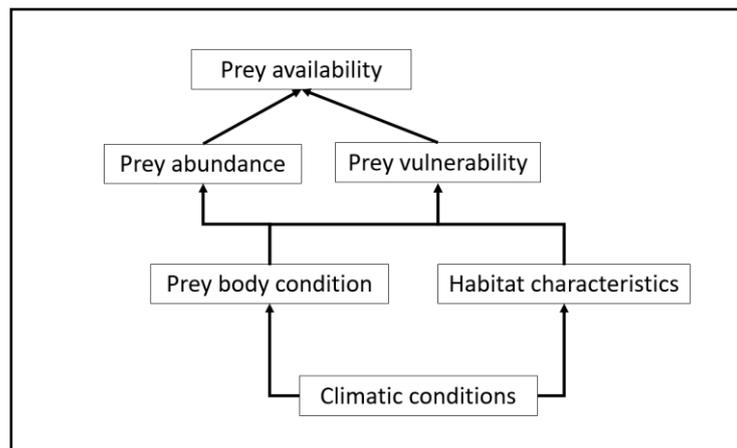


#### 3.4.1 - Une approche théorique des effets du climat sur les relations prédateurs-proies



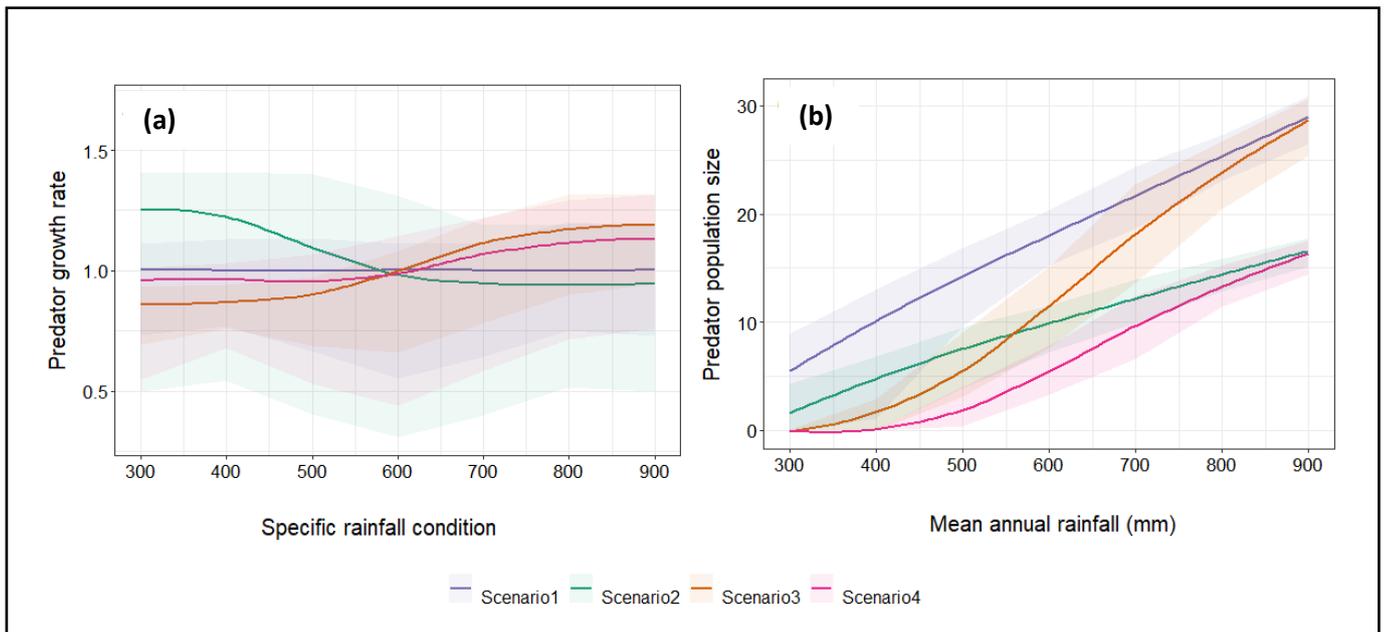
Un certain nombre de modèles ont étudié l'incidence des fluctuations climatiques sur les dynamiques des populations de prédateurs et de proies en s'intéressant à l'effet des conditions climatiques sur la disponibilité des ressources et à l'effet de celle-ci sur l'abondance des proies (e.g. Wilmers et al. 2007). Or, des études empiriques montrent que la vulnérabilité de proies (indépendamment de leur abondance) est un élément déterminant des interactions prédateurs-

proies (e.g. Hopcraft et al. 2005). Cette vulnérabilité des proies peut être intrinsèque aux proies et dépendre de leur état (condition physique, maladie) ou extrinsèque, c'est-à-dire dépendre des caractéristiques de l'environnement (e.g. couverture végétale). Or, ces différentes caractéristiques de la vulnérabilité des proies peuvent varier de manière assez évidente en fonction des conditions climatiques (Fig. 36). Dans un travail de modélisation mené dans le cadre du Master puis de la thèse d'Aïssa Morin, nous avons intégré la vulnérabilité des proies dans un modèle de dynamique des populations des prédateurs et de proies par ailleurs classique.



**Figure 36 :** Chemins selon lesquels les conditions climatiques peuvent influencer la disponibilité des proies pour leurs prédateurs.

Nous avons montré que les prévisions sur la manière dont l'abondance des prédateurs réagit aux fluctuations climatiques à court et à long terme peuvent être fortement modifiées (voire inversées) en fonction de si les conditions climatiques affectent la vulnérabilité des proies ou pas et quelle source de vulnérabilité (Morin et al. soumis). Chez les grands carnivores terrestres, les prédateurs cursoriaux poursuivent leurs proies sur de longues distances jusqu'à épuisement de celles-ci et sont donc plus susceptibles de tuer des individus faibles. Les conditions climatiques peuvent donc affecter leur taux de succès de chasse à travers leurs effets sur la condition corporelle des proies. À l'inverse, les prédateurs à l'affût ont besoin d'approcher leurs proies sans être détectés afin de bénéficier d'un effet de surprise lors du lancement de l'attaque. Leur succès de la chasse dépend donc principalement des possibilités d'embuscade, qui varient en fonction des caractéristiques du milieu et, en particulier, de la végétation (hauteur de l'herbe, densité des feuillages). Or, ces dernières peuvent être directement affectées par les conditions climatiques. Les prédictions du modèle montrent bien que l'aridification rapportée en Afrique australe va avoir des conséquences différentes pour les populations de prédateurs avec des modes de chasse différents, et devrait bénéficier plutôt aux prédateurs cursoriaux comme la hyène (Fig. 37 - le scénario 2 correspond à ce à quoi l'on s'attend pour les hyènes alors que le scénario 3 correspond à ce à quoi l'on s'attend pour les lions).



**Figure 37 :** (a) Réponse immédiate des populations de prédateurs à des changements de pluviométrie l'année précédente (modèles pour un pluviométrie annuelle moyenne de 600 mm). (b) Réponse sur le long-terme à des changements de la pluviométrie moyenne. Le scénario 1 correspond à un scénario où les conditions climatiques n'influencent que l'abondance des proies. Le scénario 2 correspond à un scénario où les conditions climatiques influencent l'abondance des proies et leur condition corporelle (illustration de ce à quoi l'on peut s'attendre pour la hyène). Le scénario 3 correspond à un scénario où les conditions climatiques influencent l'abondance des proies et les caractéristiques de l'environnement (illustration de ce à quoi l'on peut s'attendre pour le lion). Le scénario 4 correspond à un scénario où les conditions climatiques influencent à la fois l'abondance des proies, leur condition corporelle et les caractéristiques de l'environnement.

Publication liée à cette section :

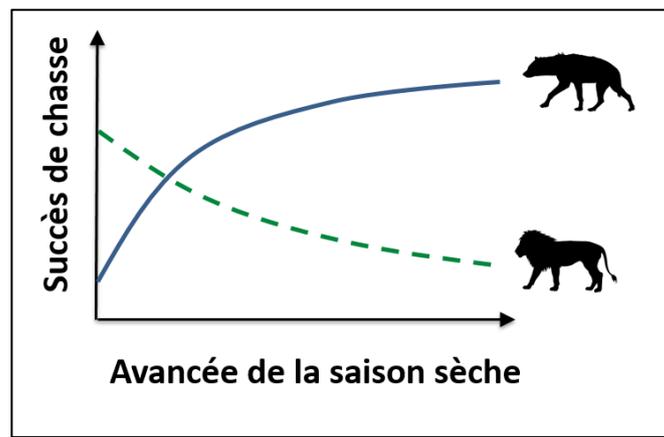
Morin A, Chamailé-Jammes S, Valeix M, (soumis à Global Change Biology) Climate effects on prey vulnerability modify expectations of predator responses to short- and long-term climate fluctuations.

### 3.4.2 - Perspective : Une approche empirique à l'appui de cette approche théorique

Le projet ANR FUTURE-PRED que je viens d'obtenir et qui va débuter en 2020 a pour ambition de fournir une étude empirique intégrée de l'effet des conditions environnementales sur les interactions prédateurs-proies chez les grands mammifères en évaluant (1) le succès de chasse des grands carnivores (à savoir lions et hyènes) dans des conditions environnementales contrastées, et (2) les implications de cela pour la dynamique de population des grands carnivores.

Au fur et à mesure que la saison sèche avance, les plantes ligneuses ont de moins en moins de feuilles, l'herbe devient plus rare et plus courte, et la qualité de la végétation diminue, entraînant deux changements majeurs susceptibles d'affecter les interactions prédateurs-

proies *via* des changements de la vulnérabilité des proies (Fig. 36) : (i) les herbivores voient leur condition corporelle se détériorer et (ii) la végétation offre moins de ‘cachettes’ et de possibilités d’embuscade. Nous allons donc étudier les conséquences de ces changements saisonniers sur le succès de chasse des lions et des hyènes du parc de Hwange. Nous testerons en particulier l’hypothèse suivante : au fur et à mesure que la saison sèche progresse, le succès de la chasse des chasseurs cursoriaux comme les hyènes augmente alors que celui des chasseurs à l’affût comme les lions diminue (Fig. 38). Les conclusions de cette approche saisonnière viendront nourrir une réflexion sur les conséquences de l’aridification des savanes d’Afrique australe. En effet, si les succès de chasse des prédateurs sont influencés par les conditions environnementales à l’échelle intra-annuelle, il est fort probable qu’ils le soient de la même manière à l’échelle interannuelle.



**Figure 38 :** Hypothèse de travail du projet ANR FUTURE-PRED.

Pour atteindre cet objectif, nous allons déployer des colliers GPS (lions et hyènes) avec (i) des accéléromètres triaxiaux intégrés qui permettent d’étudier à fine échelle les mouvements et de caractériser différents états comportementaux, et (ii) des enregistreurs de sons qui nous permettront de mettre en relation la signature des accéléromètres et le comportement actuel. De plus, l’étude systématique sur le terrain des sites d’alimentation nous permettra (i) d’identifier la proie consommée (espèce et classe d’âge), (ii) de collecter les os longs (fémurs/humérus) des proies lorsque ceux-ci sont encore là afin d’analyser le pourcentage de graisse dans la moelle osseuse, indiquant l’état nutritionnel de la proie consommée, et (iii) de mesurer la visibilité sur le site et les caractéristiques de la végétation environnante afin d’évaluer les possibilités d’embuscade.



Dans un deuxième temps, le projet FUTURE-PRED a l'ambition de lier conditions climatiques et succès de chasse des carnivores d'une part à la dynamique de leurs populations d'autre part grâce à (i) la collecte de données sur la taille des portées et la survie des jeunes chez les groupes de lions et de hyènes suivis, et (ii) l'analyse de la base de données de suivi individuel des lions depuis 1999 qui devrait permettre d'évaluer si les résultats de notre approche saisonnière mécaniste s'appliquent au niveau interannuel sur la base de cette base de données de 20 ans. Cette compréhension des liens conditions environnementales - succès de chasse - succès reproducteur à l'échelle saisonnière devrait nous permettre de mieux prédire les conséquences d'une aridification de la région sur le futur des populations de grands carnivores.

## Conclusion

---

Lorsque je fais le bilan, avec un regard complice et honnête, de l'ensemble des résultats présentés, fruits des travaux que j'ai menés, des travaux collaboratifs auxquels j'ai contribué et des travaux d'étudiants que j'ai eu la chance de codiriger, je me dis que cela a permis trois grands types de contributions :

- (1) Une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème de Hwange et des communautés de grands mammifères africains en général.
- (2) Une illustration empirique de l'importance de considérer la richesse et la complexité des interactions interspécifiques pour comprendre le fonctionnement des communautés en milieu naturel et la réponse de ces communautés aux activités humaines et aux changements globaux.
- (3) L'obtention de quelques résultats biologiques importants de portée générale.

### ***Fonctionnement des communautés de grands mammifères africains***

Afin que cette section ne soit pas une répétition des résultats présentés au cours de ce mémoire, je les résume ici brièvement regroupés en deux grands thèmes de recherche qui représentent de véritables enjeux pour la compréhension du fonctionnement de l'écosystème de Hwange et pour ses gestionnaires.

➤ **Interaction entre gestion de l'eau, dynamique de la population d'éléphants et fonctionnement de l'écosystème** - Mes travaux ont fourni de nouvelles connaissances sur (i) la dynamique spatio-temporelle de la population d'éléphants (avec le rôle déterminant de la distribution de l'eau de surface et du pompage de l'eau par les gestionnaires), (ii) l'impact des éléphants sur la végétation (surtout une modification de la structure des sous-bois), (iii) le rôle des éléphants dans le fonctionnement de la communauté d'herbivores (contrairement à ce qui était cru au départ, les recherches que j'ai menées ont montré que les éléphants n'empêchent pas les autres herbivores d'accéder à l'eau pour boire et que les éléphants ne rendent pas les milieux inattractifs pour les autres herbivores, au contraire), (iv) le rôle des éléphants dans le processus de prédation. L'ensemble des connaissances fournies est venu nourrir la réflexion des gestionnaires du parc sur la nécessité (ou pas) de réguler la population d'éléphants et sur les implications de la gestion de l'eau.

➤ **Réseau trophique et influence des actions humaines et des changements globaux sur celui-ci** - Mes travaux ont fourni de nouvelles connaissances sur (i) les interactions entre niveaux trophiques (régimes alimentaires des grands carnivores avec la contribution originale des éléphants à ceux-ci, effets létaux et non létaux des prédateurs sur leurs proies dans un contexte multi-spécifique, effets de l'abondance et de la distribution des proies sur l'écologie des prédateurs), (ii) les interactions au sein des niveaux trophiques (interactions éléphants-autres herbivores, interactions lions-hyènes), (iii) comment les activités humaines en périphérie du parc influencent la dynamique des populations et les comportements des grands mammifères à l'intérieur du parc, et (iv) comment les conditions environnementales, qui sont appelées à changer à cause des changements climatiques globaux, influencent les interactions prédateurs-proies.

Si les connaissances apportées aux cours de mes recherches sont utiles pour comprendre le fonctionnement des communautés de grands mammifères africains, à Hwange en particulier et dans les écosystèmes de savane africaine en général, elles commencent à être utiles et transposées pour la compréhension du fonctionnement des communautés de grands mammifères des écosystèmes tempérés. Ainsi, je fais partie du Conseil Scientifique du Programme Prédateur-Proies Lynx en France et je collabore avec la Fédération Départementale des Chasseurs de la Drôme pour comprendre les conséquences du retour du loup sur les populations d'herbivores dans le Vercors (Randon et al. soumis).

Publication liée à cette section :

Randon M, Bonenfant C, Michallet J, Chevrier T, Toïgo C, Gaillard J-M & **Valeix M** (soumis à Population Ecology) Population responses of naïve roe deer to the recolonization of the French Vercors by wolves.

## ***Variété et complexité des interactions interspécifiques étudiées***

Ce mémoire illustre comment, au fil de mes travaux, j'ai étudié une grande variété d'interactions interspécifiques sur le terrain :

- **des interactions trophiques** bien sûr, classiques (régime alimentaire du lion et de la hyène) mais aussi particulières avec le cas du charognage ou le cas des pics de carcasses d'éléphants pouvant être considérés comme des ressources pulsées du système, et **des interactions non-trophiques** à travers mes travaux sur l'écologie de la peur dans les systèmes prédateurs-proies classiques mais aussi dans les systèmes humains-grands carnivores.
- **des interactions négatives** (interférence autour des points d'eau, interférence entre lions et hyènes, effets létaux des activités anthropiques sur les lions) mais aussi **des interactions positives** avec les opportunités de charognage fournies aux hyènes par les lions, la facilitation alimentaire à moyen-terme grâce aux éléphants pour les autres herbivores, l'augmentation de la visibilité dans les milieux qui rendent ceux-ci plus sûrs pour les autres herbivores, ou l'hypothèse que les éléphants puissent être des « body-guards » vis-à-vis des autres herbivores.
- **des interactions directes** bien sûr mais aussi **des chaînes d'interactions** avec la chasse aux trophées qui influence directement la population de lions et a des effets en cascade sur d'autres espèces proies ou prédateurs, et **des modifications d'interactions** avec le cas des milieux modifiés par les éléphants avec des implications possibles pour les relations prédateurs-proies ou le cas des hommes qui en fournissant de l'eau de surface de manière permanente ont influencé l'hétérogénéité spatiale de l'écosystème de Hwange et le fonctionnement de tout le réseau d'interactions.
- **des interactions plurielles entre deux espèces** avec des signes changeants. C'est par exemple le cas des hyènes et des lions qui en fonction des conditions environnementales ont des interactions dominées plutôt par de la facilitation ou par de la compétition. C'est aussi le cas des impalas qui déplacent leurs niches temporelles aux points d'eau dans les années

sèches pour éviter les éléphants et leurs interactions agressives mais qui utilisent préférentiellement la végétation modifiée par les éléphants.

Si mes travaux ont contribué à bien décrire un certain nombre d'interactions interspécifiques importantes pour le fonctionnement des communautés de grands mammifères, d'autres interactions restent à étudier (cf. les perspectives décrites dans ce mémoire) et j'ai à cœur, dans années à venir, de mettre ensemble toutes les connaissances apportées par ces recherches empiriques et d'essayer de synthétiser, grâce à une approche de modélisation théorique, le fonctionnement de ces communautés.

### ***Retour sur quelques contributions significatives***

Les quelques résultats biologiques importants de portée générale que j'identifie sont les suivants<sup>7</sup> :

- En 2007, j'ai montré que le temps était un axe important des niches écologiques sur lequel les espèces pouvaient jouer pour réduire les effets de la compétition par interférence avec des espèces dominantes (Valeix et al. 2007b). Cela avait été suggéré par des études théoriques (Carothers & Jaksic 1984) et démontré dans des études sur des invertébrés (Loreau 1989 ; Albrecht & Gotelli 2001) ou des petits mammifères (Kotler et al. 1993 ; Ziv et al. 1993). Mon étude fut l'une des premières sur le rôle de la compétition par interférence sur les niches temporelles des espèces dans une communauté de grands mammifères en milieu naturel.
- En 2009, j'ai fourni l'une des premières études sur les effets du risque de prédation sur le comportement spatial des proies à l'échelle d'une communauté de proies (Valeix et al. 2009a). Cette approche a permis d'aller au-delà des études existantes qui ne considéraient qu'une seule espèce de proie et a mis en évidence que les traits des espèces de proies influencent leur type de comportement anti-prédateurs et que la structure du paysage est importante pour comprendre les contraintes écologiques des différentes espèces de proies. Cette étude fut aussi parmi les premières à étudier le risque de prédation à partir de données colliers GPS de prédateurs répondant à un besoin de considérer les prédateurs comme de réels acteurs de la dynamique des interactions prédateurs-proies (Lima 2002). L'utilisation de telles données a permis de montrer que la réponse anti-prédateurs des proies dépend de l'échelle temporelle considérée pour le risque de prédation.
- En 2012, une de mes études a transposé de manière originale les concepts d'écologie de la peur classiquement développés pour les systèmes prédateurs-proies (Brown et al. 1999 ; Laundré et al. 2001) aux grands carnivores se déplaçant en milieux anthropisés (Valeix et al. 2012b). En plus des effets létaux des représailles des éleveurs en réponse à la déprédation du bétail, il est donc possible que les grands carnivores souffrent de coûts associés aux modifications de leur comportement induites par la peur des humains. Toutefois, ces ajustements comportementaux des grands carnivores à la présence humaine sont sûrement à la base de leur coexistence avec les humains dans de nombreux endroits.

---

<sup>7</sup> Ils sont présentés selon leur ordre chronologique.

- En 2012, j'ai également fourni l'un des premiers tests sur le terrain de l'hypothèse de dispersion des ressources (Valeix et al. 2012a). Cette hypothèse, connue sous le nom de « Resource Dispersion Hypothesis » et sous le sigle de RDH, explique la vie en groupe en l'absence de bénéfices sociaux et est basée sur l'hétérogénéité des ressources (Macdonald 1983 ; Carr & Macdonald 1986). D'après cette hypothèse, la dispersion des patches de ressources explique la taille du domaine vital d'un animal et la richesse de ces patches explique la taille des groupes. Le test de cette hypothèse en milieu naturel est compliqué à cause de la difficulté de définir et mesurer la dispersion et la richesse des patches de ressources. Le cas de l'écosystème de Hwange avec les points d'eau qui peuvent être assimilés à des patches de ressources pour les grands carnivores m'a fourni une opportunité assez unique de tester cette hypothèse sur le terrain.
- En 2014, j'ai contribué à une étude pionnière sur les coûts potentiels associés aux ajustements comportementaux des proies au risque de prédation chez les grands mammifères (Barnier et al. 2014). Ce genre d'étude manque cruellement pour comprendre si les ajustements comportementaux des proies au risque de prédation sont finalement importants à l'échelle populationnelle dans les systèmes naturels de grands mammifères (Say-Sallaz et al. 2019).
- En 2014, j'ai également contribué à une étude qui a documenté pour la première fois un phénomène d'infanticide retardé qui résulte d'une instabilité sociale chez des animaux sociaux (Elliot et al. 2014).
- Enfin, tout récemment, nous venons de produire un travail théorique décortiquant les sources de vulnérabilité des proies aux prédateurs. Ce travail original devrait, d'après moi, ouvrir de nouvelles portes pour étudier et comprendre l'effet de changements des conditions climatiques sur les interactions prédateurs-proies (Morin et al. soumis).

Publications liées à cette section :

Barnier F, **Valeix M**, Duncan P, Chamaillé-Jammes S, Barre P, Loveridge AJ, Macdonald DW & Fritz H (2014) Diet quality in a wild grazer declines under the threat of an ambush predator. *Proceedings of the Royal Society of London B* 281: 20140446.

Elliot NB, **Valeix M**, Macdonald DW & Loveridge AJ (2014) Social relationships affect dispersal timing revealing a delayed infanticide in African lions. *Oikos* 123: 1049-1056.

Morin A, Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, (soumis à *Global Change Biology*) Climate effects on prey vulnerability modify expectations of predator responses to short- and long-term climate fluctuations.

**Valeix M**, Chamaillé-Jammes S & Fritz H (2007b) Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivores communities at waterholes. *Oecologia* 153: 739-748.

**Valeix M**, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009a) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.

**Valeix M**, Loveridge AJ & Macdonald DW (2012a) Influence of prey dispersion on territory and group size of African lions: a test of the resource dispersion hypothesis. *Ecology* 93: 2490-2496.

**Valeix M**, Hemson G, Loveridge AJ, Mills G & Macdonald DW (2012b) Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape. *Journal of Applied Ecology* 49: 73-81.



## Références bibliographiques

---

- Albrecht M & Gotelli NJ (2001) Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141.
- Amarasekare P (2002) Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of Biology B* 269: 2541-2550.
- Arraut EM, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S et al. (2018) The 2013-2014 vegetation structure map of Hwange National Park, Zimbabwe, produced using free satellite images and software. *Koedoe* 60.
- Atwood TC, Gese EM & Kunkel KE (2009) Spatial partitioning of predation risk in a multiple predator-multiple prey system. *Journal of Wildlife Management* 73: 876-884.
- Balme G, Hunter L & Slotow R (2007) Feeding habitat selection by hunting leopards *Panthera pardus* in a woodland savanna: prey catchability versus abundance. *Animal Behaviour* 74: 589-598.
- Barbosa M, Fernandes GW & Morris RJ (2019) Interaction engineering: non-trophic effects modify interactions in an insect galler community. *Journal of Animal Ecology* 88: 1168-1177.
- Barnier F, Valeix M, Duncan P et al. (2014) Diet quality in a wild grazer declines under the threat of an ambush predator. *Proceedings of the Royal Society of London B* 281: 20140446.
- Benhamou S & Riotte-Lambert L (2012) Beyond the utilization distribution: identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited. *Ecological Modelling* 227: 112-116.
- Berger J & Cunningham C (1998) Behavioural ecology in managed reserves: gender-based asymmetries in interspecific dominance in African elephants and rhinos. *Animal Conservation* 1: 33-38.
- Bertness MD & Callaway W (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bourbeau-Lémieux A, Festa-Bianchet M, Gaillard J-M & Pelletier F (2011) Predator-driven component Alle effects in a wild ungulate. *Ecology Letters* 14: 358-363.
- Broekhuis F, Cozzi G, Valeix M et al. (2013) Risk avoidance in sympatric large carnivores: reactive or predictive? *Journal of Animal Ecology* 82: 1098-1105.
- Brown JS, Laundré JW & Gurung M (1999) The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80: 385-399.
- Bruno JF, Stachowicz JJ & Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Candolin U & Wong BBM (2012) Behavioural responses to a changing world. Oxford University press, Oxford.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Carothers JH & Jaksic FM (1984) Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos* 42: 403-406.
- Carr GM & Macdonald DW (1986) The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour* 34: 1540-1549.
- Chamaillé-Jammes S, Fritz H & Murindagomo F (2006) Spatial patterns of the NDVI-rainfall relationship at the seasonal and interannual scales in an African savanna. *International Journal of Remote Sensing* 27: 5185-5200.

- Chamaillé-Jammes S, Valeix M, Fritz H (2007a) Managing the heterogeneity in elephant distribution: interactions between elephant population density and surface-water availability. *Journal of Applied Ecology* 44: 625-633.
- Chamaillé-Jammes S, Valeix M & Fritz (2007b) Elephant management: why can't we throw out the babies with the artificial bathwater? *Diversity and Distributions* 13: 663-665.
- Chamaillé-Jammes S, Fritz H & Murindagomo F (2007c) Detecting climate changes of concerns in highly variable environments : quantile regressions reveal that drought worsen in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Arid Environments* 71: 321-326.
- Chamaillé-Jammes S, Fritz H, Valeix M, Murindagomo F & Clobert J (2008) Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context : the local regulation of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* 77: 135-144.
- Chamaillé-Jammes S, Valeix M, Bourgarel M et al. (2009) Seasonal density estimates of common large herbivores in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 47: 804-808.
- Chamaillé-Jammes S, Mtare G, Makume E & Fritz H (2013) African elephants adjust speed in response to surface-water constraint on foraging during the dry season. *PLoS ONE* 8: e59164.
- Chamaillé-Jammes S, Valeix M & Cromsigt J (2019) Predator effects on herbivore dynamics and behaviour: what mechanisms lead to trophic cascades in savannas? pp. 279-308 in Scogings PF & Sankaran M (eds) *Savanna woody plants and large herbivores*, Wiley.
- Chapron G, Kaczensky P, Linnelle JDC et al. (2014) Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346: 1517-1519.
- Chase MJ, Schlossberg S, Griffin CR et al. (2016) Continent-wide survey reveals massive decline in African savannah elephants. *PeerJ* 4: e2354.
- Chesson P, Gebauer RLE, Schwinning S et al. (2004) Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141: 236-253.
- Courbin N, Loveridge AJ, Macdonald DW et al. (2016) Reactive responses of zebras to lion encounters shape their predator-prey space game at large scale. *Oikos* 125: 829-838.
- Courbin N, Loveridge AJ, Fritz H et al. (2019) Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions at night. *Journal of Animal Ecology* 88: 92-101.
- Creel S & Christianson D (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 194-201.
- Crego RD, Jiménez JE & Rozzi R (2016) A synergetic trio of invasive mammals? Facilitative interactions among beavers, muskrats, and mink at the southern end of the Americas. *Biological Invasions* 18: 1923-1938.
- Crutzen PJ (2002) Geology of mankind. *Nature* 415: 23.
- Cumming DHM (1981) The management of elephant and other large mammals in Zimbabwe. Pages 91-118 in: *Problems in management of locally abundant wild animals* (eds. Jewel PJ Holt S & Hart D). Academic Press, New York.
- Dambacher JM & Ramos-Jiliberto R (2007) Understanding and predicting effects of modified interactions through a qualitative analysis of community structure. *The Quarterly Review of Biology* 82: 227-250.
- Davidson Z, Valeix M, Loveridge AJ et al. (2011) Socio-spatial behaviour of an African lion population following perturbation by sport hunting. *Biological Conservation* 144: 114-121.

- Davidson Z, Valeix M, Loveridge AJ et al. (2012) Environmental determinants of habitat and kill site selection in a large carnivore: scale matters. *Journal of Mammalogy* 93: 677-685.
- Davidson Z, Valeix M, van Kesteren F et al. (2013) Seasonal diet and prey preference of the African lion in a waterhole-driven semi-arid savanna. *PLoS ONE* 8: e55182.
- Davies AB, Tambling CJ, Kerley GIH & Asner GP (2016) Effects of vegetation structure on the location of lion kill sites in African thickets. *PLoS ONE* 11: e0149098.
- Davison T (1967) *Wankie: the story of a great game reserve*. Thorntree press, Bulawayo, Zimbabwe.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M et al. (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.
- Donohue I, Petchey OL, Kéfi S et al. (2017) Loss of predator species, not intermediate consumers, triggers rapid and dramatic extinction cascades. *Global Change Biology* 23: 2962-2972.
- du Toit JT, Moe SR & Skarpe C (2014) Elephant-mediated ecosystem processes in Kalahari-sand woodlands. pp. 30-40 in: "Elephants and savanna woodland ecosystems: a study from Chobe National Park, Botswana. Skarpe C, du Toit JT & Moe SR (eds), Wiley Blackwell & ZSL, John Wiley & Sons.
- Dudley JP, Criag GC et al. (2001) Drought mortality of bush elephants in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 39: 187-194.
- Durant D, Fritz H, Blais S & Duncan P (2003) The functional response of three species of herbivorous Anatidae: effects of sward height, body mass and bill size. *Journal of Animal Ecology* 72: 220-231.
- Durant SM (2000) Living with the enemy: avoidance of hyenas and lions by cheetahs in the Serengeti. *Behavioral Ecology* 11: 624-632.
- Dutour M, Léna J-P & Lengagne T (2017) Mobbing calls: a signal transcending species boundaries. *Animal Behaviour* 131: 3-11.
- Elliot NB, Valeix M, Macdonald DW & Loveridge AJ (2014) Social relationships affect dispersal timing revealing a delayed infanticide in African lions. *Oikos* 123: 1049-1056.
- Estes JA, Terborgh J, Brashares J et al. (2011) Trophic downgrading of Planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- Feener DH (1981) Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. *Science* 214: 815-817.
- Ferry N, Dray S, Fritz H & Valeix M (2016) Interspecific interference competition at the resource patch scale: do large herbivores spatially avoid elephants while accessing water? *Journal of Animal Ecology* 85: 1574-1585.
- Ferry N, Cordonnier M, Hulot FD et al. (sous presse) Heterogeneity of water physico-chemical characteristics in artificially pumped waterholes: do African herbivores drink at the same locations and does it lead to interference competition? *Journal of Arid Environments Early Online*: doi: 10.1016/j.jaridenv.2019.104014.
- FitzGibbon CD (1990) Mixed-species grouping in Thomson's and Grant's gazelles: the antipredator benefits. *Animal Behaviour* 39: 1116-1126.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP et al. (2005) Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
- Foley C, Pettorelli N & Foley L (2008) Severe drought and calf survival in elephants. *Biology Letters* 4: 541-544.

- Fornara DA & du Toit JT (2007) Browling lawns? Responses of *Acacia nigrescens* to ungulate browsing in an African savanna. *Ecology* 88: 200-209.
- Fortin D, Hawthorne LB, Boyce MS et al. (2005) Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascades in Yellowstone National Park. *Ecology* 86: 1320-1330.
- Fritz H, Loreau M, Chamaillé-Jammes S et al. (2011) A food web perspective on large herbivore community limitation. *Ecography* 34: 196-202.
- Gaillard J-M, Hebblewhite M, Loison A et al. (2010) Habitat-performance relationships : finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2255-2265.
- Gaynor KM, Hojnowski CE, Carter NH & Brashares JS (2018) The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science* 360: 1232-1235.
- Gianinni A, Biasutti M, Held IM & Sobel AH (2008) A global perspective on African climate. *Climate change* 90: 359-383.
- Gilchrist GW (1995) Specialists and generalists in changing environments. 1 – Fitness landscapes of thermal sensitivity. *The American Naturalist* 146: 252-270.
- Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J et al. (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in ecology and Evolution* 25: 325-331.
- Golubski AJ & Abrams PA (2011) Modifying modifiers: what happens when interspecific interactions interact? *Journal of Animal Ecology* 80: 1097-1108.
- Gorman ML, Mills MG, Raath JP & Speakman JR (1998) High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas. *Nature* 391: 479-481.
- Grange S, Barnier F, Duncan P et al. (2015) Demography of plains zebras (*Equus quagga*) under heavy predation. *Population Ecology* 57: 201-214.
- Gross K (2008) Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. *Ecology Letters* 11: 929-936.
- Guldmond R & van Aarde R (2008) A meta-analysis of the impact of African elephants on savanna vegetation. *Journal of Wildlife Management* 72: 892-899.
- Haddad NM, Brudwig LA, Clobert J et al. (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1: e1500052.
- Harrington R, Owen-Smith N, Viljoen PC et al. (1999) Establishing the causes of the roan antelope decline in the Kruger National Park, South Africa? *Biological Conservation* 90: 69-78.
- Holling GS (1959a) The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of European pine saw fly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- Holling GS (1959b) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- Holling GS (1966) The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 48: 1-86.
- Holmgren M, Stapp P, Dickman CR et al. (2006) Extreme climatic events shape arid and semi-arid ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 87-95.

- Holt RD (2008) Theoretical perspectives on resource pulses. *Ecology* 89: 671-681.
- Höner OP, Wachter B, East ML & Hofer HT (2002) The response of spotted hyaenas to long-term changes in prey populations: functional response and interspecific kleptoparasitism. *Journal of Animal Ecology* 71: 236-246.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ et al. (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486: 105-108.
- Hopcraft JGC, Sinclair ARE & Packer C (2005) Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology* 74: 559-566.
- Hopcraft JGC, Olf H & Sinclair ARE (2010) Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 119-128.
- Illius AW & O'Connor TG (2002) Resource heterogeneity and ungulate population dynamics. *Oikos* 89: 283-294.
- Inouye DW, Barr B, Armitage KB & Inouye BD (2000) Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Science* 97: 1630-1633.
- IPCC (2014) Summary for policymakers. *Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Iwasa Y (1982) Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey. *The American Naturalist* 120: 171-180.
- Jones CG, Lawton JH & Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Joubert D (2006) Hunting behaviour of lions (*Panthera leo*) on elephants (*Loxodonta africana*) in the Chobe National Park, Botswana. *African Journal of Ecology* 44: 2479-281.
- Kareiva PM & Odell G (1987) Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. *The American Naturalist* 130: 233-270.
- Kauffman MJ, Varley N, Smith DW et al. (2007) Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. *Ecology Letters* 10: 690-700.
- Kéfi S, Berlow EL, Wieters EA et al. (2012) More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology letters* 15: 291-300.
- Kéfi S, Berlow EL, Wieters EA et al. (2015) Network structure beyond food webs: mapping non-trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores. *Ecology* 96: 291-303.
- Kotler BP (1992) Behavioral resource depression and decaying perceived predation in two species of coexisting gerbils. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 239-244.
- Kotler BP, Brown JS & Subach A (1993) Mechanisms of species coexistence of optimal foragers: temporal partitioning by two species of sand dune gerbils. *Oikos* 67: 548-556.
- Kushata JNT, Périquet S, Tarakini T et al. (2018) Drivers of diurnal rest site selection by spotted hyaenas. *Journal of Zoology* 304: 132-140.
- Laundré JW, Hernandez L & Altendorf KB (2001) Wolves, elk, and bison: re-establishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401-1409.

- Laundré JW (2010) Behavioral response races, predator-prey shell games, ecology of fear, and patch use of pumas and their ungulate prey. *Ecology* 91: 2995-3007.
- Laundré JW, Hernandez L, Medina PL et al. (2014) The landscape of fear: the missing link to understand top-down and bottom-up controls of prey abundance? *Ecology* 95: 1141-1152.
- Lima SL (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48: 25-34.
- Lima SL (2002) Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 70-75.
- Loarie SR, Tambling CJ & Asner GP (2013) Lion hunting behaviour and vegetation structure in an African savanna. *Animal Behaviour* 85: 899-906.
- Loreau M (1989) On testing temporal niche differentiation in carabid beetles. *Oecologia* 81: 89-96.
- Loveridge AJ, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2006) Influence of drought on predation of elephant (*Loxodonta africana*) calves by lions (*Panthera leo*) in an African wooded savannah. *Journal of Zoology* 270: 523-530.
- Loveridge AJ, Valeix M, Chapron G et al. (2016) Conservation of large predator populations: demographic and spatial responses of African lions to the intensity of trophy hunting. *Biological Conservation* 204: 247-254.
- Loveridge AJ, Valeix M, Elliot NB & Macdonald DW (2017) The landscape of anthropogenic mortality: how African lions respond to spatial variation in risk. *Journal of Applied Ecology* 54: 815-825.
- Macdonald DW (1983) The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379-384.
- Maclean IMD & Wilson RJ (2011) Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 12337-12342.
- Martay B, Brewer MJ, Elston DA et al. (2017) Impacts of climate change on national biodiversity population trends. *Ecography* 40: 1139-1151.
- Mbizah MM, Valeix M, Macdonald DW & Loveridge AJ (2019) Applying the Resource Dispersion Hypothesis to a fission-fusion society: a case study of the African lion. *Ecology and Evolution* 9: 9111-9119.
- McNaughton SJ (1976) Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science* 191: 92-94.
- Memmott J, Craze PG, Waser NM & Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710-717.
- Middleton AD, Kauffman MJ, McWhirter DE et al. (2013) Linking anti-predator behaviour to prey demography reveals limited risk effects of an actively hunting large carnivore. *Ecology Letters* 16: 1023-1030.
- Montgomery RA, Moll RJ, Say-Sallaz E, Valeix M & Prugh LR (2019) A tendency to simplify complex systems. *Biological Conservation* 233: 1-11.
- Msiteli-Shumba S, Kativu S, Utete B et al. (2018) Driving factors of temporary and permanent shallow lakes in and around Hwange National Park, Zimbabwe. *Water SA* 44: 269-282.
- Mukherjee S & Heithaus MR (2013) Dangerous prey and daring predators: a review. *Biological Reviews* 88: 550-563.

- Nasseri NA, McBrayer LD & Schulte BA (2011) The impact of tree modification by African elephant (*Loxodonta africana*) on herpetofaunal species richness in northern Tanzania. *African Journal of Ecology* 49: 133-140.
- Ogada DL, Gadd ME, Ostfeld RS et al. (2008) Impact of large herbivorous mammals on bird diversity and abundance in an African savanna. *Oecologia* 156: 387-397.
- Ogutu JO & Owen-Smith N (2003) ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna herbivores. *Ecology Letters* 6: 412-419.
- Oriol-Cotterill A, Macdonald DW, Valeix M et al. (2015a) Spatiotemporal patterns of lion space use in a human-dominated landscape. *Animal Behaviour* 101: 27-39.
- Oriol-Cotterill A, Valeix M, Frank LG et al. (2015b) Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: the ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. *Oikos* 124: 1263-1273.
- Österblom H, Hansson S, Larsson U et al. (2007) Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems* 10: 877-889.
- Owen-Smith (1988) *Megaherbivores*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Palomares F & Caro TM (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist* 153: 492-508.
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C et al. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- Pays O, Blanchard P, Valeix M et al. (2012) Detecting predators and locating competitors while foraging: an experimental study of a medium-sized herbivore in an African savanna. *Oecologia* 169: 419-430.
- Pays O, Ekor A & Fritz H (2014) On the advantages of mixed-species groups: impalas adjust their vigilance when associated with larger prey species. *Ethology* 120: 1207-1216.
- Périquet S, Valeix M, Loveridge AJ et al. (2010) Individual vigilance of African herbivores while drinking: the role of immediate predation risk and context. *Animal Behaviour* 79: 665-671.
- Périquet S, Todd-Jones L, Valeix M et al. (2012) Influence of immediate predation risk by lions on the vigilance of prey of different body size. *Behavioral Ecology* 23: 970-976.
- Périquet S, Valeix M, Claypole J et al. (2015) Spotted hyaenas switch their foraging strategy as a response to changes in intraguild interactions with lions. *Journal of Zoology* 297: 245-254.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R et al. (2014) The biodiversity of species and their rate of extinction, distribution, and protection. *Science* 344: 1246752.
- Preisser EL, Bolnick DI & Benard MF (2005) Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86: 501-509.
- Preisser EL, Orrock JL & Schmitz OJ (2007) Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology* 88: 2744-2751.
- Pringle RM (2008) Elephants as agents of habitat creation for small vertebrates at the patch scale. *Ecology* 89: 26-33.
- Pringle RM (2017) How large herbivores subsidize aquatic food webs in African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 7489-7491.

- Prugh LR, Stoner CJ, Epps CW et al. (2009) The rise of the mesopredator. *BioScience* 59: 779-791.
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL et al. (2014) Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 1241-1244.
- Ritchie EG & Johnson CN (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982-998.
- Rutina LP, Moe SR & Swenson JE (2005) Elephant *Loxodonta africana* driven woodland conversion to shrubland improves dry-season browse availability for impalas *Aepyceros melampus*. *Wildlife Biology* 11: 207-213.
- Salnicki J, Teichmann M, Wilson V & Murindagomo F (2001) Spotted hyaenas *Crocuta crocuta* prey on new-born elephant calves in Hwange National Park, Zimbabwe. *Koedoe* 44: 79-83.
- Sanders D, Jones CG, Thébault E et al. (2014) Integrating ecosystem engineering and food webs. *Oikos* 123: 513-524.
- Say-Sallaz E, Chamaillé-Jammes S, Fritz H & Valeix M (2019) Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation* 235: 36-52.
- Schmitt MH, Stears K & Shrader A (2016) Zebra reduce predation risk in mixed-species herds by eavesdropping on cues from giraffe. *Behavioral Ecology* 27: 1073-1077.
- Schmitz OJ, Krivan V & Ovadia O (2004) Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7: 153-163.
- Sih A, Englund G & Wooster D (1998) Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 350-355.
- Sih A (2005) Predator-prey space use as an emergent outcome of a behavioral response race. Pp. 240-255 in "Ecology of predator-prey" Barbosa P & Castellanos I (eds) Oxford University Press, Oxford.
- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P et al. (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 58-66.
- Sinclair ARE & Arcese P (1995) Serengeti II. Dynamics, management and conservation of an ecosystem. The University of Chicago Press, Chicago.
- Sinclair ARE, Mduma S & Brashares JS (2003) Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425: 288-290.
- Solomon ME (1949) The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.
- Spalinger DE & Hobbs NT (1992) Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *The American Naturalist* 140: 325-348.
- Stensland E, Angerbjörn A & Berggren P (2003) Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* 33: 205-223.
- Tambling CJ, Minnie L, Adendorff J & Kerley GIH (2013) Elephants facilitate impact of large predators on small ungulate prey species. *Basic and Applied Ecology* 14: 694-701.
- Terry JCD, Morris RJ & Bonsall MB (2017) Trophic interaction modifications: an empirical and theoretical framework. *Ecology Letters* 20: 1219-1230.

- Thuiller W (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10: 2020-2027.
- Thsipa A, Valls-Fox H, Fritz H et al. (2017) Partial migration links local surface-water management to large-scale elephant conservation in the world's largest transfrontier conservation area. *Biological Conservation* 215: 46-50.
- Traill LW, Lim MLM, Sodhi NS et al. (2010) Mechanisms driving change: altered species interactions and ecosystem function through global warming. *Journal of Animal Ecology* 79: 937-947.
- Trussell GC, Ewanchuk PJ & Bertness MD (2002) Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters* 5: 241-245.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J & Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Valeix M, Fritz H, Dubois S et al. (2007a) Vegetation structure and ungulate abundance over a period of increasing elephant abundance in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 23: 87-93.
- Valeix M, Chamaillé-Jammes S & Fritz H (2007b) Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivores communities at waterholes. *Oecologia* 153: 739-748.
- Valeix M, Fritz H, Chamaillé-Jammes S et al. (2008a) Fluctuations in abundance of large herbivore populations: insights into the influence of dry season rainfall and elephant numbers from long-term data. *Animal Conservation* 11: 391-400.
- Valeix M, Fritz H, Matsika R et al. (2008b) The role of water abundance, thermoregulation, perceived predation risk and interference competition in water access by African herbivores. *African Journal of Ecology* 46: 402-410.
- Valeix M, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S et al. (2009a) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.
- Valeix M, Fritz H, Loveridge AJ et al. (2009b) Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1483-1494.
- Valeix M, Fritz H, Canévet V et al. (2009c) Do elephants prevent other African herbivores from using waterholes in the dry season? *Biodiversity and Conservation* 18: 569-576.
- Valeix M, Loveridge AJ, Davidson Z et al. (2010) How key habitat features influence large terrestrial carnivore movements: waterholes and African lions in a semi-arid savanna of north-western Zimbabwe. *Landscape Ecology* 25: 337-351.
- Valeix M (2011) Temporal dynamics of dry-season water-hole use by large African herbivores in two years of contrasting rainfall in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 27: 163-170.
- Valeix M, Chamaillé-Jammes S, Loveridge AJ et al. (2011a) Understanding patch departure rule for large carnivores: lion movements support a patch-disturbance hypothesis. *The American Naturalist* 178: 269-275.
- Valeix M, Fritz H, Sabatier R et al. (2011b) Elephant-induced structural changes in the vegetation and habitat selection by large herbivores in an African savanna. *Biological Conservation* 144: 902-912.
- Valeix M, Loveridge AJ & Macdonald DW (2012a) Influence of prey dispersion on territory and group size of African lions: a test of the resource dispersion hypothesis. *Ecology* 93: 2490-2496.

- Valeix M, Hemson G, Loveridge AJ et al. (2012b) Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape. *Journal of Applied Ecology* 49: 73-81.
- Vanak AT, Fortin D, Thaker M et al. (2013) Moving to stay in place: behavioral mechanisms for coexistence of African large carnivores. *Ecology* 94: 2619-2631.
- van der Putten WH, Macel M & Visser ME (2010) Predicting species distribution and abundance response to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical transactions of the royal society B* 365: 2025-2034.
- van der Wal R, van Wijnen H, van Wieren S et al. (2000) On facilitation between herbivores: how Brent geese profit from brown hares. *Ecology* 81: 969-980.
- Vesey-FitzGerald DF (1960) Grazing succession among East African game animals. *Journal of Mammalogy* 41: 161-172.
- Werner EE & Peacor SD (2003) A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84: 1083-1100.
- White PJ, Garrott RA, Hamlin KL et al. (2011) Body condition and pregnancy in northern Yellowstone elk: evidence for predation risk effects? *Ecological Applications* 21: 3-8.
- Williamson BR (1975) Seasonal distribution of elephant in Wankie National Park. *Arnoldia* 7: 1-16.
- Wilmers CC & Post E (2006) Predicting the influence of wolf-provided carrion on scavenger community dynamics under climate change scenarios. *Global Change Biology* 12: 403-409.
- Wilmers CC, Post E & Hastings A (2007) The anatomy of predator-prey dynamics in a changing climate. *Journal of Animal Ecology* 76: 1037-1044.
- Wilson EE & Wolkovich EM (2011) Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 129-135.
- Wirsing AJ, Cameron KE & Heithaus MR (2010) Spatial responses to predators vary with prey escape mode. *Animal Behaviour* 79: 531-537.
- Woodroffe R & Ginsberg JR (1998) Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280: 2126-2128.
- Wootton JT (1993) Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *The American Naturalist* 141: 71-89.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N et al. (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.
- Young HS, McCauley DJ, Galetti M & Dirzo R (2016) Patterns, causes, and consequences of Anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 47: 333-358.
- Zanette L, White AF, Allen MC & Clinchy M (2011) Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds per year. *Science* 334: 1398-1401.
- Ziv Y, Abramsky Z, Kotler BP & Subach A (1993) Interference competition and temporal and habitat partitioning in two gerbil species. *Oikos* 66: 237-246.



## **Curriculum vitae de la candidate**

---

## Marion Valeix

### *Chercheuse en Ecologie*

Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive  
CNRS UMR 5558  
43 bd du 11 novembre 1918  
Université Claude Bernard - Lyon 1  
69622 Villeurbanne cedex, France  
tel : 06 77 60 67 73  
[marion.valeix@univ-lyon1.fr](mailto:marion.valeix@univ-lyon1.fr) ou [mvaleix@yahoo.fr](mailto:mvaleix@yahoo.fr)



Née le 7 mai 1978, à Saint-Etienne  
Française, union libre, deux enfants

### Situation professionnelle actuelle

- **Chargée de Recherche au CNRS** depuis le 1<sup>er</sup> octobre 2012.  
Affectation : Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE)  
UMR 5558 CNRS - Université de Lyon 1.
- **Chercheuse associée au département de Zoologie de l'Université d'Oxford** (Royaume-Uni)  
depuis décembre 2014.

Thèmes de recherche : Ecologie spatiale et comportementale des grands mammifères africains ; Rôle des interactions interspécifiques dans le fonctionnement des communautés de grands mammifères.

Site principal d'étude : Parc National de Hwange au Zimbabwe (Zone Atelier du CNRS).

### Parcours universitaire

- 2006 **Thèse de doctorat en écologie** « Processus impliqués dans la structuration des peuplements de grands herbivores : le rôle des éléphants dans le fonctionnement d'une savane africaine ». Thèse de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) (mention Très Honorable), effectuée au sein du CNRS (au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC)) et du CIRAD. Directeur de thèse : Hervé Fritz. Affectation pendant 3 ans dans le Parc National de Hwange au Zimbabwe.
- 2002 DEA d'écologie délivré conjointement par les Universités Paris VI, Paris XI et l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon (INA P-G) (mention Bien).
- 2002 Diplôme d'Ingénieur Agronome de l'INA P-G.
- 2001 Année de césure (INA P-G) en tant qu'assistante écologue pour le CIRAD dans le Parc National de Hwange, Zimbabwe.
- 2000 Diplôme d'Agronomie Générale de l'INA P-G.
- 1997/8 Classes préparatoires en Biologie-Chimie-Physique-Sciences de la Terre aux lycées Masséna (Nice) puis Joffre (Montpellier).
- 1996 Baccalauréat série S obtenu à Toulon (mention Très Bien).

## Parcours professionnel

2017 - actuel	Chargée de Recherche (CRCN – CR1), CNRS.
2014 - actuel	Chercheuse associée au département de Zoologie de l'Université d'Oxford.
2012-17	Chargée de Recherche (CRCN – CR2), CNRS.
2011-12	ATER, Université de Lyon 1.
2010-11	Post-doctorat, Wildlife Conservation Research Unit (WildCRU), Université d'Oxford. Sujet de recherche : l'écologie des conflits hommes-lions dans les zones pastorales en périphérie du Parc National du Makgadikgadi, Botswana.
2009-10	Post-doctorat, CNRS, LBBE. Sujet de recherche : ajustements comportementaux des grands herbivores au risque de prédation par les lions dans le Parc National de Hwange, Zimbabwe.
2007-09	Post-doctorat, WildCRU, Université d'Oxford. Sujet de recherche : le rôle des proies dans l'écologie spatiale d'un grand carnivore, le lion, dans le Parc National de Hwange, Zimbabwe.

## Formations complémentaires

2018	Formation Secourisme en milieu hostile et isolé hors métropole (Paris)
2017	Formation Sauveteur - Secouriste du Travail (Lyon)
2013	Formation à l'expérimentation animale - niveau 1 (Marseille)

## Activités d'enseignement

Années	Discipline	Niveau	Etablissement	Heures
2018	Ecologie des communautés	M2	Vetagrosup (Lyon)	3h
2014	Ecologie	M2	Univ. Lyon 1	2h
2012-14	Wildlife Monitoring	M1-M2	Univ. Oxford	2h par an
2012-15	Ecologie de la Conservation	L3	Univ. Lyon 1	3h par an
2011-15	Conservation	M1	Univ. Montpellier	3h par an
2011-14	Ecologie	M2 Pro	Univ. Montpellier et CIRAD	3h par an
2011-12	Biostatistique	Tous Niveaux (L1-M2)	Univ. Lyon 1	96h

## Encadrement d'étudiant(e)s

### Thèses

- **Elisa Sandoval Serés** (2019-2022) « Relations intra-guildes entre les lycaons, les hyènes tachetées et les lions » - Thèse de l'Université d'Oxford. Thèse en codirection avec Andrew Loveridge (Université d'Oxford), Egil Drøge (Université d'Oxford) et Esther van der Meer (Projet de recherche sur les lycaons, Zimbabwe).

- **Aïssa Morin** (2018-2021) « Déterminants de la structure des communautés de prédateurs et des interactions prédateur-prédateur : une approche régionale du rôle des ressources et du niveau de perturbation d'origine anthropique » - Thèse de l'Université de Lyon. Thèse en codirection : Marion Valeix (directrice - avec dérogation de l'école doctorale) et Andrew Loveridge (codirecteur, Université d'Oxford). *Articles réalisés avec l'étudiante : 1 soumis.*
- **Elise Say-Sallaz** (2017-2020) « Ecologie des interactions prédateurs-proies et prédateurs-prédateurs dans un contexte multi-spécifique » - Thèse de l'Université de Lyon. Thèse en codirection : Hervé Fritz (directeur, CNRS, LBBE) et Marion Valeix (codirectrice). *Articles réalisés avec l'étudiante : 2 publiés, 1 en cours.*
- **Moreangels Mbizah** (2014-2018) « Rôle de l'abondance et de la dispersion des ressources dans l'écologie du lion d'Afrique dans une savane semi-aride » - Thèse de l'Université d'Oxford. Thèse en codirection avec David Macdonald (Université d'Oxford) et Andrew Loveridge (Université d'Oxford). *Articles réalisés avec l'étudiante : 1 publié, 1 en révision, 1 soumis.*
- **Nicolas Ferry** (2014-2018) « Processus impliqués dans le fonctionnement des communautés de grands mammifères : le rôle de l'éléphant d'Afrique dans l'écologie des relations prédateurs-proies » - Thèse de l'Université de Lyon. Thèse en codirection : Hervé Fritz (directeur, CNRS, LBBE), Marion Valeix (codirectrice) et Stéphane Dray (co-encadrant, CNRS, LBBE). *Articles réalisés avec l'étudiant : 2 publiés, 2 soumis, 1 en cours.*
- **Stéphanie Périquet** (2011-2014) « Rencontre au sommet : comment les hyènes tachetées s'ajustent aux lions ? » - Thèse de l'Université de Lyon. Thèse en codirection : Hervé Fritz (directeur, CNRS, LBBE), Eloy Revilla (codirecteur, Station de Doñana, Espagne) et Marion Valeix (co-encadrante). *Articles réalisés avec l'étudiante : 2 publiés, 1 soumis, 2 en cours.*

### Autres

- Participation à l'encadrement de 2 thésard(e)s de l'Université d'Oxford.
- Co-encadrement de 6 stages de Master 2 et de 2 stages de Master 1.
- Encadrement de 2 étudiants en année de césure de l'INA P-G.
- Encadrement de 3 étudiantes (niveau Licence) d'universités du Zimbabwe.
- Participation aux comités de thèse de 8 doctorants (3 de l'Université d'Oxford et 5 d'universités françaises).

## Jurys

### Jurys de thèse

- 2017: rapporteuse de la thèse de Leandro Alecio Dos Santos Abade – Université d'Oxford. Thèse intitulée « Examining the spatial occurrence of carnivores across a gradient of anthropogenic pressure in southern Tanzania, with a focus on the Ruaha landscape and adjacent areas ». Directeurs de thèse: David Macdonald, Amy Dickman.
- 2016: rapporteuse de la thèse d'Ellinor Sahlén – Université Suédoise des Sciences de l'Agriculture, Suède. Thèse intitulée: "Indirect effects of predation in human-modified landscapes". Directeurs de thèse: Goran Spong, Joris Cromsigt, Christopher DePerno, Jonas Kindberg.
- 2016: rapporteuse de la thèse de Rebecca Dannock – Université du Queensland, Australie. Thèse intitulée: "Understanding the behavioural trade-offs made by blue wildebeest: the importance of resources, predation and the landscape". Directrices de thèse: Anne Goldizen, Martine Maron.
- 2016: examinatrice de la thèse d'Antoine Duparc – Université de Chambéry. Thèse intitulée: "Dynamiques spatio-temporelles des ressources alimentaires et des activités humaines: impacts sur la sélection d'habitat d'un grand herbivore de montagne". Directeurs de thèse: Anne Loison, Mathieu Garel, Daniel Maillard.
- 2015: examinatrice de la thèse d'Hugo Valls-Fox – Université de Montpellier. Thèse intitulée: "To drink or not to drink?: The influence of resource availability on elephant foraging and habitat selection in a semi-arid savanna". Directeurs de thèse: Simon Chamailé-Jammes, Hervé Fritz, Michel de Garine-Wichatitsky.

- 2015: rapporteuse de la thèse de Keenan Steers – Université du Kwazulu-Natal, Afrique du Sud. Thèse intitulée: “Key factors driving the foraging ecology of oribi: fear, cattle and the quality and quantity of food”. Directeur de thèse: Adrian Shrader.
- 2014: rapporteuse de la thèse de Byron du Preez – Université d’Oxford. Thèse intitulée: “The impact of intraguild competition with lion on leopard behavioural ecology”. Directeurs de thèse: David Macdonald, Andrew Loveridge.
- 2013: rapporteuse de la thèse de Daniel Aleper – Université d’Ås, Norvège. Thèse intitulée: “Elephants, fire and browsing in an African savanna”. Directeur de thèse: Stein Moe.
- 2011 : examinatrice de la thèse de Daniel Cornélis – Université de Montpellier. Thèse intitulée « Ecologie du déplacement du buffle de savane ouest-africain ». Directeurs de thèse : Simon Benhamou, Cédric Gaucherel.

### **Jurys de diplôme EPHE**

- 2018 : rapporteuse du mémoire pour l’obtention du diplôme EPHE (Ecole Pratique des Hautes Etudes) de Frédéric Sanchis. Mémoire intitulé « Etude de l’utilisation et de la sélection de l’habitat chez le mouflon de Corse à différentes échelles spatiales et temporelles ». Encadrants : Mathieu Garel, Aurélien Besnard.
- 2010 : rapporteuse du mémoire pour l’obtention du diplôme EPHE de Malory Randon. Mémoire intitulé « Analyser et comprendre l’impact du loup sur les populations de cervidés sauvages dans le département de la Drôme ». Encadrants : Claude-Pierre Guillaume, Jean-Claude Ricci.

### **Jurys de recrutement**

- 2018 : membre du comité de sélection pour le poste HP-BIOS-ASTRE-2018-06-CDI-1529 du CIRAD (CDI « Ecologue de la santé »)
- 2018 : membre du comité de sélection pour le poste HP-BIOS-ASTRE-2018-06-CDD-1530 du CIRAD (CDD « Ecologue »)
- 2014 : membre du comité de sélection pour le poste 243 MC 67/68 (Maître de Conférences à l’Université de Chambéry)
- 2013 : membre du comité de sélection pour le poste n°4 - IR2 - BAP (Ingénieur de Recherche CNRS)

### **Jurys de Master**

- 2019 : membre du jury de Master 2 Recherche « Biodiversité, Ecologie, Evolution » de l’Université de Lyon.
- 2014-2015 : membre du jury de Master 2 Recherche « Ecologie, Evolution, Biométrie » de l’Université de Lyon.
- 2013 : membre du jury de Master 2 Pro « Bio-évaluation des Ecosystèmes et Expertise de la Biodiversité » de l’Université de Lyon.

## **Animation et gestion de la recherche**

### **Contrats de recherche**

- 2019-2022 : **coordinatrice d’un projet ANR Jeune Chercheur – Jeune Chercheuse** (N° ANR-18-CE02-0005-01); projet « FUTURE-PRED » sur le rôle des conditions environnementales sur le comportement d’alimentation des grands carnivores; durée : 4 ans ; montant : 343 101 euros.
- 2016-2018 : **coordinatrice d’un projet PICS** (Projet International de Coopération Scientifique) du CNRS ; PICS PRED-PREY « Vers une vision globale des relations prédateurs-proies dans les écosystèmes de savane » pour une coopération scientifique avec l’Université d’Oxford ; durée : 3 ans ; montant : 6000 euros par an.

### **Responsabilité collective**

- 2016-actuel Membre du Comité Scientifique du Programme Prédateurs-Proies Lynx en France.
- 2016-2018 **Animation du PICS PRED-PREY**  
Coordination des échanges de chercheurs entre le CNRS et l'Université d'Oxford et organisation de workshops et de réunions de travail sur les thématiques du PICS (→ 2 thèses en co-encadrement, 4 thèses sur les thématiques du PICS et bénéficiant du soutien du PICS et 11 publications issues de ce PICS).
- 2016 Membre du Comité Scientifique pour l'organisation du colloque de la SFE (Marseille)
- 2011-actuel **Membre du Comité de Pilotage et animation de la Zone Atelier de Hwange.**  
J'interviens fortement dans le fonctionnement de la plateforme de recherche CNRS liée au Parc National de Hwange au Zimbabwe, plateforme labélisée Zone Atelier par l'INEE en 2011 et dirigée par Hervé Fritz (LBBE). Au-delà de mes propres recherches sur ce site, je contribue à l'animation scientifique, à l'encadrement d'étudiants en local, à la formation de nos partenaires locaux, à la maintenance des bases de données, et à l'identification des priorités de recherche à moyen-terme. Je fais partie du comité de pilotage de la Zone Atelier depuis sa création. Je suis responsable du site web de la Zone Atelier de Hwange (création et mise à jour). Je suis également responsable de la collaboration entre la Zone Atelier et l'équipe de recherche WildCRU de l'Université d'Oxford, une collaboration vitale au bon déroulement des activités de recherches menées au sein de la Zone Atelier. J'ai enfin participé à deux Conseils Scientifiques du Réseau des Zones Ateliers.
- 2002-2005 **Responsable du programme CNRS-CIRAD « HERD (Hwange Environmental Research Development) »** implanté dans le Parc National de Hwange au Zimbabwe.  
Animation de l'équipe franco-zimbabwéenne (4 à 8 personnels permanents). Coordination, dans le cadre de ce programme, des divers projets de recherche de terrain menés et des collaborations passées avec l'Autorité des Parcs Nationaux du Zimbabwe et les Universités du Zimbabwe. Ce programme a été labellisé 'Zone Atelier' par le CNRS en février 2011.

**Membre de comité éditorial:** Frontiers in Conservation

### **Evaluation d'articles scientifiques**

J'ai effectué 63 évaluations d'articles scientifiques pour 29 revues : Ecology Letters (2), Philosophical Transactions of the Royal Society B (1), Ecography (2), Journal of Applied Ecology (5), Conservation Biology (2), Biological Conservation (4), Journal of Animal Ecology (6), Landscape Ecology (1), Ecology (3), Diversity and Distributions (1), Oikos (2), Animal Conservation (3), Oecologia (2), PloS ONE (5), Ecosphere (1), Behavioral Ecology (3), Animal Behaviour (2), Journal of Mammalogy (2), Journal of Zoology (1), African Journal of Ecology (2), Behaviour (1), Movement Ecology (1), Mammalian Biology (1), Wildlife Biology (3), Frontiers in Ecology and Evolution (1), European Journal of Wildlife Research (2), South African Journal of Wildlife Research (2), Current Zoology (2).

### **Evaluation de demande de financements**

J'ai évalué 8 demandes de financements (Protea, National Geographic, NRF, Rufford Foundation).

## Production scientifique

### Articles scientifiques

→ 47 articles (1493 citations (excluant les self-citations), h = 26, ISI WoS en septembre 2019) dont :

- 17 en premier auteur
- 12 en deuxième auteur
- 5 en dernier auteur
- 11 avec un de mes étudiants en premier auteur

Le tableau suivant répertorie, par revue, le nombre d'articles (publiés ou sous presse) dont je suis co-auteur. La liste complète des références est présentée juste après.

Revue	Facteur d'impact (2019)	Nombre d'articles
Science	41.040	1
Ecography	5.946	2
Journal of Applied Ecology	5.780	3
Biological Conservation	4.451	5
Journal of Animal Ecology	4.360	4
Landscape Ecology	4.349	1
Proceedings of the Royal Society B	4.304	1
Ecology	4.285	2
The American Naturalist	4.265	1
Diversity and Distribution	4.092	2
Oikos	3.468	3
Biodiversity and Conservation	3.142	1
Animal Conservation	3.048	1
Oecologia	2.915	2
PLoS ONE	2.776	1
Behavioral Ecology	2.695	1
Animal Behaviour	2.675	5
Ecology and Evolution	2.400	1
Journal of Mammalogy	2.130	1
Behavioral Ecology and Sociobiology	2.103	1
Journal of Arid Environment	1.825	1
Journal of Zoology	1.676	2
Population Ecology	1.512	1
Journal of Tropical Ecology	1.194	2
African Journal of Ecology	0.893	2

Les articles ayant fait l'objet d'un encadrement d'étudiants de ma part sont précédés de « E » et le nom des étudiants que j'ai encadrés sont soulignés. \* indique un « shared first-authorship ».

[47] « E » Ferry N, Cordonnier M, Hulot FD, Dakwa F, Sebele L, Dray S, Fritz H & **Valeix M** (2019) Heterogeneity of water physico-chemical characteristics in artificially pumped waterholes: do African herbivores show preferences and does it lead to interference competition? *Journal of Arid Environments* (in press; doi: 10.1016/j.jaridenv.2019.104014).

[46] « E » Mbizah M, **Valeix M**, Macdonald DW & Loveridge AJ (2019) Applying the resource dispersion hypothesis to a fission-fusion society: a case study of the African lion (*Panthera leo*). *Ecology and Evolution* 9: 9111-9119.

[45] Dickman A, Cooney R, Johnson PJ, [...], **Valeix M**, et al. (133 signatories) (2019) Trophy hunting bans imperil biodiversity. *Science* 365: 874.

- [44] « E » [Say-Sallaz E](#), [Chamaillé-Jammes S](#), [Fritz H](#) & [Valeix M](#) (2019) Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation* 235: 36-52.
- [43] [Montgomery RA](#), [Moll RJ](#), [Say-Sallaz E](#), [Valeix M](#) & [Prugh L](#) (2019) A tendency to simplify complex system. *Biological Conservation* 233: 1-11.
- [42] [Courbin N](#), [Loveridge AJ](#), [Fritz H](#), [Macdonald DW](#), [Patin R](#), [Valeix M](#) & [Chamaillé-Jammes S](#) (2019) Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions over selection for safe habitats. *Journal of Animal Ecology* 88:92-101.
- [41] « E » [Kushata JNT](#), [Périquet S](#), [Tarakini T](#), [Muzamba M](#), [Mafuwa B](#), [Loveridge AJ](#), [Macdonald DW](#), [Fritz H](#) & [Valeix M](#) (2018) Drivers of diurnal rest site selection by spotted hyaenas. *Journal of Zoology* 304: 132-140.
- [40] [Miguel E](#), [Grosbois V](#), [Fritz H](#), [Caron A](#), [de Garine-Wichatitsky M](#), [Nicod F](#), [Loveridge AJ](#), [Stapelkamp B](#), [Macdonald DW](#) & [Valeix M](#) (2017) Drivers of foot-and-mouth disease in cattle at wild/domestic interface: insights from farmers, buffalo and lions. *Diversity and Distributions* 23: 1018-1030.
- [39] [Loveridge AJ\\*](#), [Valeix M\\*](#), [Elliot NB](#) & [Macdonald DW](#) (2017) The landscape of anthropogenic mortality: how African lions respond to spatial variation in risk. *Journal of Applied Ecology* 54: 815-825.
- [38] « E » [Ferry N](#), [Dray S](#), [Fritz H](#) & [Valeix M](#) (2016) Interspecific interference competition at the resource patch scale: do large herbivores spatially avoid elephants while accessing water? *Journal of Animal Ecology* 85: 1574-1585.
- [37] [Loveridge AJ](#), [Valeix M](#), [Chapron G](#), [Davidson Z](#), [Mtare G](#) & [Macdonald DW](#) (2016) Conservation of large predator populations: demographic and spatial responses of African lions to the intensity of trophy hunting. *Biological Conservation* 204: 247-254.
- [36] [Courbin N](#), [Loveridge AJ](#), [Macdonald DW](#), [Fritz H](#), [Valeix M](#), [Makuwe E](#) & [Chamaillé-Jammes S](#) (2016) Reactive responses of zebras to lion encounters shape their predator-prey space game at large scale. *Oikos* 125: 829-838.
- [35] « E » [Périquet S](#), [Valeix M](#), [Claypole J](#), [Drouet-Hoguet N](#), [Salnicki J](#), [Mudimba S](#), [Revilla E](#) & [Fritz H](#) (2015) Spotted hyaenas switch their foraging strategy as a response to changes in intraguild interactions with lions. *Journal of Zoology* 297: 245-254.
- [34] « E » [Oriol-Cotterill A](#), [Valeix M](#), [Frank LG](#), [Riginos C](#) & [Macdonald DW](#) (2015) Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: the ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predators by humans. *Oikos* 124: 1263-1273.
- [33] « E » [Oriol-Cotterill A](#), [Macdonald DW](#), [Valeix M](#), [Ekwanga S](#) & [Frank LG](#) (2015) Spatiotemporal patterns of lion space use in a human-dominated landscape. *Animal Behaviour* 101: 27-39.
- [32] [Grange S](#), [Barnier F](#), [Duncan P](#), [Gaillard J-M](#), [Valeix M](#), [Ncube H](#), [Périquet S](#) & [Fritz H](#) (2015) Demography of plains zebras (*Equus quagga*) under heavy predation. *Population Ecology* 57: 201-214.
- [31] [Barnier F](#), [Valeix M](#), [Duncan P](#), [Chamaillé-Jammes S](#), [Barre P](#), [Loveridge AJ](#), [Macdonald DW](#) & [Fritz H](#) (2014) Diet quality in a wild grazer declines under the threat of an ambush predator. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20140446.
- [30] [Elliot NB](#), [Valeix M](#), [Macdonald DW](#) & [Loveridge AJ](#) (2014) Social relationships affect dispersal timing revealing a delayed infanticide in African lions. *Oikos* 123: 1049-1056.
- [29] [Benhamou S](#), [Valeix M](#), [Chamaillé-Jammes S](#), [Macdonald DW](#) & [Loveridge AJ](#) (2014) Movement-based analysis of interactions in African lions. *Animal Behaviour* 90: 171-180.

- [28] « E » [Davidson Z\\*](#), **Valeix M\***, Van Kesteren F, Loveridge AJ, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2013) Seasonal diet and prey preference of the African lion in a waterhole-driven semi-arid savanna. *PLoS ONE* 8(2): e55182.
- [27] Broekhuis F, Cozzi G, **Valeix M**, McNutt JW & Macdonald DW (2013) Risk avoidance in sympatric large carnivores: reactive or predictive? *Journal of Animal Ecology* 82: 1098-1105.
- [26] **Valeix M**, Loveridge AJ & Macdonald DW (2012) Influence of prey dispersion on territory and group size of African lions: a test of the resource dispersion hypothesis. *Ecology* 93: 2490-2496.
- [25] **Valeix M**, Hemson G, Loveridge AJ, Mills MGL & Macdonald DW (2012) Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape. *Journal of Applied Ecology* 49: 73-81.
- [24] Crosmary WG, **Valeix M**, Fritz H, Madzikanda H & Côté SD (2012) African ungulates and their drinking problems: hunting and predation risks constrain access to water. *Animal Behaviour* 83: 145-153.
- [23] « E » [Davidson Z](#), **Valeix M**, Loveridge AJ, Hunt JE, Johnson PJ, Madzikanda H & Macdonald DW (2012) Environmental determinants of habitat and kill site selection in a large carnivore: scale matters. *Journal of Mammalogy* 93: 667-685.
- [22] Pays O, Blanchard P, **Valeix M**, Chamaillé-Jammes S, Duncan P, Périquet S, Lombard M, Ncube G, Tarakini T, Makuwe E & Fritz H (2012) Detecting predators and locating competitors while foraging: an experimental study of a medium-sized herbivore in an African savanna. *Oecologia* 169: 419-430.
- [21] Périquet S, Todd-Jones L, **Valeix M**, Stapelkamp B, Elliot N, Wijers M, Pays O, Fortin D, Madzikanda H, Fritz H, Macdonald DW & Loveridge AJ (2012) Influence of immediate predation risk by lions on the vigilance of prey of different body size. *Behavioral Ecology* 23: 970-976.
- [20] **Valeix M**, Chamaillé-Jammes S, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Madzikanda H & Macdonald DW (2011) Understanding patch departure rules for large carnivores: lion movements support a patch-disturbance hypothesis. *The American Naturalist* 178: 269-275.
- [19] **Valeix M**, Fritz H, Sabatier R, Murindagomo F, Cumming D & Duncan P (2011) Elephant-induced structural changes in the vegetation and habitat selection by large herbivores in an African savanna. *Biological Conservation* 144: 902-912.
- [18] **Valeix M** (2011) Temporal dynamics of dry-season water-hole use by large African herbivores in two years of contrasting rainfall in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 27: 163-170.
- [17] « E » [Davidson Z](#), **Valeix M**, Loveridge AJ, Madzikanda H & Macdonald DW (2011) Socio-spatial behaviour of an African lion population following perturbation by sport hunting. *Biological Conservation* 144: 114-121.
- [16] Fritz H, Loreau M, Chamaillé-Jammes S, **Valeix M** & Clobert J (2011) A food web perspective on large herbivore community limitation. *Ecography* 34: 196-202.
- [15] **Valeix M**, Loveridge AJ, Davidson Z, Madzikanda H, Fritz H & Macdonald DW (2010) How key habitat features influence large terrestrial carnivore movements: waterholes and African lions in semi-arid savanna of north-western Zimbabwe. *Landscape Ecology* 25: 337-351.
- [14] Périquet S, **Valeix M**, Loveridge AJ, Madzikanda H, Macdonald DW & Fritz H (2010) Individual vigilance of African herbivores while drinking: the role of immediate predation risk and context. *Animal Behaviour* 79: 665-671.
- [13] **Valeix M**, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.

- [12] **Valeix M**, Fritz H, Loveridge AJ, Davidson Z, Hunt JE, Murindagomo F & Macdonald DW (2009) Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 1483-1494.
- [11] **Valeix M**, Fritz H, Canévet V, Le Bel S & Madzikanda H (2009) Do elephants prevent other African herbivores from using waterholes in the dry season? *Biodiversity and Conservation* 18: 569-576.
- [10] Loveridge AJ\*, **Valeix M\***, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009) Changes in home range size of African lions in relation to pride size and prey biomass in a semi-arid savanna. *Ecography* 32: 953-962.
- [9] Chamaillé-Jammes S\*, **Valeix M\***, Bourgarel M, Murindagomo F & Fritz H (2009) Seasonal density estimates of common large herbivores in Hwange National Park, Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 47: 804-808.
- [8] **Valeix M**, Fritz H, Chamaillé-Jammes S, Bourgarel M & Murindagomo F (2008) Fluctuations in abundance of large herbivore populations: insights into the influence of dry season rainfall and elephant numbers from long-term data. *Animal Conservation* 11: 391-400.
- [7] **Valeix M**, Fritz H, Matsika R, Matsvimbo F & Madzikanda H (2008) The role of water abundance, thermoregulation, perceived predation risk, and interference competition in water access by African herbivores. *African Journal of Ecology* 46: 402-410.
- [6] Chamaillé-Jammes S, Fritz H, **Valeix M**, Murindagomo F & Clobert J (2008) Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context: the local regulation of an African elephant population. *Journal of Animal Ecology* 77: 135-144.
- [5] **Valeix M**, Chamaillé-Jammes S & Fritz H (2007) Interference competition and temporal niche shifts: elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia* 153: 739-748.
- [4] **Valeix M**, Fritz H, Dubois S, Kanengoni K, Alleaume S & Saïd S (2007) Vegetation structure and ungulate abundance over a period of increasing elephant abundance in Hwange National Park, Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 23: 87-93.
- [3] Chamaillé-Jammes S, **Valeix M** & Fritz H (2007) Managing heterogeneity in elephant distribution: interactions between elephant population density and surface-water availability. *Journal of Applied Ecology* 44: 625-633.
- [2] Chamaillé-Jammes S, **Valeix M** & Fritz H (2007) Elephant management: why can't we throw out the babies with the artificial bathwater? *Diversity and Distributions* 13: 663-665.
- [1] Poisbleau M, Fritz H, **Valeix M**, Perroi PY, Dalloyau S & Lambrechts MM (2006) Social dominance correlates and family status in wintering dark-bellied brent geese, *Branta bernicla bernicla*. *Animal Behaviour* 71: 1351-1358.

### **Chapitres d'ouvrage**

- [3] Chamaillé-Jammes S, **Valeix M** & Cromsigt J (2019) "Predator effects on herbivore dynamics and behaviour: what mechanisms lead to trophic cascades in savannas? pages 279-308 in Scogings PF & Sankaran M (eds) *Savanna woody plants and large herbivores*, Wiley.
- [2] du Toit JT, Cross PC & **Valeix M** (2017) "Managing the livestock-wildlife interface on rangelands" pages 395-425 in Briske DD (ed) *Rangeland systems - Processes, management and challenges*, Springer Series on Environmental Management (Springer Open).
- [1] Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, Madzikanda H & Fritz H (2014) "Surface-water and elephant ecology : lessons from a waterhole-driven ecosystem, Hwange National Park, Zimbabwe" pages 118-131 in Skarpe C, du Toit JT & Moe SR (eds) *Elephants and savanna woodland ecosystems: a study from Chobe National Park, Botswana*, Wiley-Blackwell & ZSL.

### **Projet d'édition d'un ouvrage**

Je viens de commencer à travailler sur un projet d'ouvrage sur la biologie et la conservation du lion d'Afrique. Cet ouvrage sera co-édité par David Macdonald, Andrew Loveridge, Amy Dickman et moi-même et sera publié par Oxford University Press (objectif de publication : 2021).

### **Diffusion de la culture scientifique**

- 2019 : Suite à la réouverture de la chasse à l'éléphant au Botswana, j'ai répondu à plusieurs journalistes pour plusieurs journaux dont Le Figaro et 20 minutes.
- 2019 : Suite à la parution d'un article dans la revue Science, j'ai répondu à un journaliste du Figaro sur le rôle des grands carnivores dans les écosystèmes.
- 2018 : J'ai collaboré avec le magazine GéoAdo pour un article sur le rôle des éléphants dans leurs écosystèmes (N°183 – mai 2018).
- 2015 : Suite à la mort du lion Cecil tué par un chasseur de manière illégale en juillet 2015, j'ai répondu à plusieurs interviews de journalistes à propos des conséquences de la chasse sur la population de lions du parc national de Hwange. Suite à ces interviews, un article a été publié sur le blog de *Science et Avenir* (« Chasse au lion en Afrique : un mal pour un bien ? » par Sarah Sermondadaz) et un article de vulgarisation a été publié dans *Le Journal des Enfants* (N°1514 – octobre 2015).
- 2013 : Un article de vulgarisation scientifique portant sur mes recherches sur le rôle des points d'eau dans l'écologie spatiale des lions a été publié dans la revue *Africa Geographic* (« Where there's water, there are... lions ? » by Cheryl Lyn Dybas - 7 pages - juillet 2013).
- 2012 : un article a été posté sur le site de *Science on NBC News* à propos de mon article sur les lions du Makgadikgadi au Botswana et les effets de la peur de l'Homme sur ceux-ci.

## **Participation à des colloques**

### **Communication orale invitée**

[1] 34<sup>ème</sup> congrès international de l'IUGB (International Union of Game Biologists) (Kaunas, Lituanie, Août 2019) "Predator-prey relationships and carnivore management: the need to understand interspecific interaction networks" **Valeix M.**

### **Communications orales**

*La personne qui a présenté la communication est soulignée.*

[16] GDR Ecolstat (Avignon, France, Mai 2019) "Can a herbivore modify trophic interaction of top predator?" (Ferry N, Mbizah M, Dray S, Fritz H, Loveridge AJ, Macdonald DW & **Valeix M**).

[15] SFE (Rennes, France, Octobre 2018) "Can African elephants influence predator-prey interactions through vegetation modification? An empirical study of interaction modification" (Ferry N, Mbizah M, Loveridge AJ, Macdonald DW, Dray S, Fritz H & **Valeix M**).

[14] SFE (Rennes, France, Octobre 2018) "Body guard or unfair competitor: is the African elephant a modifier of predator-prey relationships at waterholes?" (Ferry N, Cordonnier M, Hulot F, Lena J-P, Fritz H, Dray S & **Valeix M**).

[13] SFE (Marseille, France, Octobre 2016) "Influence of intraguild interactions on large carnivore foraging strategies" (Périquet S, Drouet-Hoguet N, Salnicki J, Fritz H, Loveridge AJ, Macdonald DW & **Valeix M**).

[12] SFE (Marseille, France, Octobre 2016) “Drivers of foot and mouth disease in cattle at wild/domestic interface: insights from farmers, buffalo and lions” (Miguel E, Grosbois V, Fritz H, Caron A, de Garine-Wichatitsky M, Nicod F, Loveridge AJ, Stapelkamp B, Macdonald DW & **Valeix M**).

[11] 3<sup>ème</sup> colloque biennal des Zones Ateliers (CNRS – Paris, France, Octobre 2015) : “Impacts de la mortalité anthropique sur une population de lions vivant dans une aire protégée” (**Valeix M**, Elliot N, Macdonald DW & Loveridge AJ).

[10] 27<sup>ème</sup> congrès international de Biologie de la Conservation – 4<sup>ème</sup> congrès européen de la Biologie de la Conservation (Society for Conservation Biology – Montpellier, France, Août 2015) “The landscape of anthropogenic mortality for lions: determinants, use, and consequences” (**Valeix M**, Elliot N, Macdonald DW & Loveridge AJ)

[9] 27<sup>ème</sup> congrès international de Biologie de la Conservation – 4<sup>ème</sup> congrès européen de la Biologie de la Conservation (Society for Conservation Biology – Montpellier, France, Août 2015) “The effect of resource abundance and dispersion on the ranging behaviour of African lions” (Mbizah M, **Valeix M**, Loveridge AJ & Macdonald DW).

[8] BES and SFE joint annual meeting (Lille, France, Décembre 2014) “Zebra flights after an encounter with lion shape the lion-zebra spatial game in Hwange National Park, Zimbabwe” (Courbin N, Loveridge AJ, Macdonald DW, Fritz H, **Valeix M**, Makuwe ET, Chamaillé-Jammes S).

[7] Savanna Network Meeting (Parc National de Kruger, Afrique du Sud, mars 2013) “The role of waterholes in the spatial and behavioural ecology of predator-prey relationships” (**Valeix M**, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Fritz H, Macdonald DW).

[6] Savanna Network Meeting (Parc National de Kruger, Afrique du Sud, mars 2012) “Elephant space use in Hwange National Park: a 2-year survey in a waterhole-driven area” (Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, Fritz H).

[5] Ecologie 2010 (Montpellier, France, sept. 2010) “Rôle des points d'eau dans l'écologie spatiale des grands carnivores en savane semi-aride” (**Valeix M**, Loveridge AJ, Macdonald DW).

[4] Congrès de la SCB (Society for Conservation Biology) (Port-Elizabeth, Afrique du Sud, juill. 2007) “Insights into elephant influence on other large herbivores” (**Valeix M**, Fritz H).

[3] Workshop CIRAD-ZPWMA “Research for management of African protected areas. Experience from research in Hwange National Park” (Dete, Zimbabwe, nov. 2005) “Elephant influence on ungulate community structure: insights on mechanisms from results for Hwange National Park” (**Valeix M**, Fritz H).

[2] IX<sup>ème</sup> congrès international ESA-INTECOL (Montréal, Canada, août 2005) “Interference competition for water between elephants and other ungulates in a semi-arid savanna” (**Valeix M**, Fritz H).

[1] Southern Africa Region Elephant Management Strategy Workshop (Victoria Falls, Zimbabwe, mai 2005) “Elephant impacts on habitats and biodiversity in southern Africa” (Fritz H, **Valeix M**, Chamaillé-Jammes S, Le Bel S)

### **Posters**

[8] 6<sup>th</sup> Young Natural History Scientists' Meeting (Paris, France, Mars 2019) “Antipredator behavioural responses of zebra to two predators with contrasted hunting modes” (Say-Sallaz E, Chamaillé-Jammes S, Périquet S, Loveridge AJ, Macdonald DW, Fritz H & **Valeix M**).

[7] SFE (Marseille, France, Octobre 2016) “Interspecific interference competition at the resource patch scale: do large herbivores spatially avoid elephants while accessing water?” (Ferry N, Dray S, Fritz H & **Valeix M**).

**[6]** Le Réveil du Dodo III 2009 (Montpellier, France, mars 2009) “Quel rôle de la recherche en écologie dans le débat éléphant-biodiversité?” (Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, Fritz H).

**[5]** International Felid Biology and Conservation Conference (Oxford, Angleterre, sept. 2007) “Ecological correlates of lion home range size in a dystrophic savanna” (Loveridge AJ, **Valeix M**, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H, Macdonald DW).

**[4]** Congrès de l’ISBE (International Society for Behavioural Ecology) (Tours, France, juill. 2006) “Interference competition and temporal niche shifts: elephants and ungulate communities at waterholes” (**Valeix M**, Chamaillé-Jammes S, Fritz H).

**[3]** Congrès de l’ISBE (International Society for Behavioural Ecology) (Tours, France, juill. 2006) “Density dependent aggregation and the regulation of a large elephant population” (Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, Fritz H).

**[2]** International Rangeland Congress (Durban, Afrique du Sud, juill. 2003) “Assessing the potential influence of elephants on ungulate communities using long-term data from Hwange National Park, Zimbabwe” (**Valeix M**, Fritz H).

**[1]** International Rangeland Congress (Durban, Afrique du Sud, juill. 2003) “Hwange Environmental Tools for Predictive Management” (Chamaillé-Jammes S, **Valeix M**, Fritz H, Murindagomo F, Bourgarel M).

## Informations complémentaires

**Séjours longs à l’étranger** : Afrique du Sud (1 an), Angleterre (1 an), Zimbabwe (4 ans), Guyane française (4 ans).

**Voyages** : Mozambique, Madagascar, Botswana, Namibie, Ouganda, Brésil, Equateur, Etats-Unis, Norvège, Canada, Laos, Vietnam.

**Loisirs** : judo (ceinture noire), plongée sous-marine (niveau 2), natation (compétitions), capoeira (3 ans), yoga (10 ans), randonnée (Massif de la Rwenzori - 5000m, Ouganda), guitare classique (7 ans).

**Activités associatives** : cours d’alphabétisation à des travailleurs maliens, cours d’Espagnol dispensés à la Maison Centrale de Poissy dans le cadre du Groupement Etudiant National pour l’Enseignement aux Personnes Incarcérées (GENEPI).



## Sélection de cinq publications

### **(1) Article en premier auteur le plus cité (227 citations, 20.64 citations/an, WoS sept. 2017) :**



**Valeix M**, Loveridge AJ, Chamaillé-Jammes S, Davidson , Murindagomo F, Fritz H & Macdonald DW (2009) “Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use” *Ecology* 90: 23-30.

### **(2) Article de thèse que je considère le plus significatif :**

**Valeix M**, Fritz H, Sabatier R, Murindagomo F, Cumming D & Duncan P (2011) “Elephant-induced structural changes in the vegetation and habitat selection by large herbivores in an African savanna” *Biological Conservation* 144: 902-912.

### **(3) Article qui fut pionnier dans la transposition des concepts d’écologie de la peur aux grands carnivores (Editor’s Choice):**

**Valeix M**, Hemson G, Loveridge AJ, Mills MGL & Macdonald DW (2012) “Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape” *Journal of Applied Ecology* 49: 73-81.



### **(4) Premier article d’étudiant pour lequel je suis dernier auteur :**

Ferry N, Dray S, Fritz H & **Valeix M** (2016) Interspecific interference competition at the resource patch scale: do large herbivores spatially avoid elephants while accessing water? *Journal of Animal Ecology* 85: 1574-1585.

### **(5) Article de revue bibliographique qui j’espère sera utile à de nombreuses personnes:**

Say-Sallaz E, Chamaillé-Jammes S, Fritz H & **Valeix M** (2019) Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation* 235: 36-52.