La sociabilité module la capacité de charge nutritionnelle d'une espèce menacée



frontiers | Frontiers in Ecology and Evolution

TYPE Original Research
PUBLISHED 20 August 2024
DOI 10.3389/fevo.2024.1417970

Check for updates

OPEN ACCESS

EDITED BY
Aurelio F. Malo,
University of Alcalá, Spain

REVIEWED BY
Stephan T. Leu,
University of Adelaide, Australia
Jorge Lozano,
Complutense University of Madrid, Spain

*CORRESPONDENCE
Seth T. Rankins
seth.t.rankins@gmail.com

Sociality modulates nutritional carrying capacity of an endangered species

Seth T. Rankins[1]*, Thomas R. Stephenson[2] and Kevin L. Monteith[1]

[1]Haub School of Environment and Natural Resources, Wyoming Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Department of Zoology and Physiology, University of Wyoming, Laramie, WY, United States, [2]California Department of Fish and Wildlife, Sierra Nevada Bighorn Sheep Recovery Program, Bishop, CA, United States

Résumé

La vie en groupe présente des coûts et des avantages bien connus. Les grands groupes peuvent être confrontés à une plus grande concurrence pour les ressources, tout en bénéficiant d'une réduction des risques grâce à la dilution des prédateurs. Lorsqu'il y a un **compromis** entre l'acquisition de fourrage et le risque de prédation, la capacité à se regrouper en grands groupes peut permettre d'accéder à des habitats auparavant inaccessibles en raison d'un risque élevé de prédation, augmentant ainsi la quantité de fourrage disponible pour la population. Nous avons évalué si la disponibilité du fourrage augmentait avec la taille de la population et comment elle était influencée par les changements dans la taille des groupes. Il existait un compromis entre la disponibilité de la nourriture et le risque de prédation. Les grands groupes utilisaient des zones avec plus de biomasse alimentaire et un risque de prédation plus élevé que les petits groupes. La taille des groupes augmentait également avec l'abondance de la population, ce qui signifie que les mouflons utilisaient des terrains plus doux et des zones avec plus de biomasse alimentaire lorsque la population était plus abondante. La taille des groupes augmentait fonctionnellement la capacité de charge en donnant accès à plus de ressources pour les populations croissantes d'ongulés grégaires.

MOTS-CLÉS : dépendance à la densité, capacité de charge nutritionnelle, *Ovis canadensis sierrae*, croissance démographique, théorie du troupeau égoïste, mouflons de la Sierra Nevada, compromis, ongulés

1. INTRODUCTION

Pour améliorer leur condition physique (fitness), les organismes vivants doivent acquérir des ressources tout en évitant les risques de mortalité pour eux-mêmes et leur progéniture (Moran et al., 2021). Compte tenu de la diversité des formes de vie, il n'existe pas de stratégie unique pour maximiser la fitness ; c'est plutôt un ensemble de facteurs environnementaux, en constante évolution, qui déterminent la viabilité des stratégies de cycle biologique à un

moment et à un endroit donné (Acasuso-Rivero et al., 2019). Bien que certains aspects du comportement animal soient considérés comme des traits **canalisés** dans une certaine mesure (par exemple, l'audace), d'autres aspects du comportement sont plastiques (Bell et al., 2009 ; Ducatez et al., 2020). La **plasticité comportementale** est souvent le **premier** mécanisme utilisé par les animaux pour équilibrer les compromis entre l'acquisition de ressources et le risque de mortalité lorsque les conditions environnementales changent (Ducatez et al., 2020 ; Moran et al., 2021).

Un comportement qui peut augmenter la condition physique est la vie en groupe (Hamilton, 1971). Selon la théorie du troupeau égoïste, le risque de prédation diminue avec l'augmentation de la taille du groupe (c'est-à-dire du troupeau) (Hamilton, 1971). La détection collective des prédateurs augmente avec la taille du groupe, ce qui permet à chaque animal de consacrer plus de temps à l'acquisition de ressources (par exemple, la recherche de nourriture) et moins de temps à la vigilance (Pulliam, 1973). Une fois qu'une menace a été détectée, de nombreux animaux vivant en groupe émettent des signaux visibles pour alerter leurs congénères de la présence d'un danger (Pulliam, 1973 ; Smith, 1991). Les cris d'alarme des singes capucins (*Cebus apella*), qui alertent les autres membres du groupe du type spécifique de danger détecté (c'est-à-dire félin, serpent ou rapace), en sont un exemple (Wheeler, 2008). Les avantages liés à la vie en groupe se poursuivent après la détection du danger sous la forme d'une dilution du risque de prédation et d'une réduction du domaine de danger (Hamilton, 1971 ; van Deventer et Shrader, 2021). Seuls les animaux situés à la périphérie d'un groupe étroitement formé sont accessibles aux prédateurs, tandis que les animaux dispersés dans le paysage ne bénéficient pas de la sécurité offerte par le centre d'un groupe (van Deventer et Shrader, 2021). **Enfin**, le fait de vivre au sein d'un groupe de congénères fournit aux animaux des indications sur la répartition des ressources alimentaires, ce qui leur permet de passer moins de temps à chercher et plus de temps à manipuler les aliments (Caraco et Giraldeau, 1991).

Bien que la vie en groupe présente plusieurs avantages, elle comporte également des **inconvénients** (Manlove et al., 2014 ; Markham et al., 2015). **En effet**, la compétition pour les ressources entre congénères est un phénomène courant qui produit des réponses négatives dépendantes de la densité dans presque tous les aspects de la biologie (Clutton-Brock et al., 1987 ; Kvalnes et al., 2022). Les exemples classiques de dépendance à la densité se concentrent souvent sur les trois principes fondamentaux de la biologie : la survie, la croissance et la reproduction (Clutton-Brock et al., 1987). Lorsque la rétroaction dépendante de la densité, médiée par la compétition pour les ressources, affecte la survie et la reproduction, elle établit une **limite supérieure** à la croissance démographique, un concept appelé **capacité de charge nutritionnelle** (McCullough, 1979).

Bien que les attributs positifs (théorie du troupeau égoïste) et négatifs (compétition dépendante de la densité pour les ressources) de la vie en groupe soient des thèmes courants en biologie, l'influence combinée des deux sur la capacité de charge nutritionnelle est un sujet peu exploré.

Le choix de l'habitat peut être un processus dépendant de la densité (van Best et al., 2014). Selon la **théorie** de la distribution libre idéale, les animaux devraient être contraints d'utiliser un habitat de moindre qualité à mesure que la densité de leurs congénères augmente (Smith

et al., 2023). La qualité de l'habitat est toutefois une mesure à multiples facettes (Morrison et al., 2006) ; il est rare que les éléments idéaux en matière de prédation et de risque parasitaire, ou de qualité et d'abondance de la nourriture, puissent être atteints sans trouver un équilibre entre eux (Becker et al., 2021 ; Smith et al., 2023). Les animaux ont donc la possibilité d'équilibrer les compromis entre les différents éléments de la qualité de l'habitat en modifiant leur comportement (Becker et al., 2021). À mesure que la taille de la population augmente, il est plus facile pour les animaux de se regrouper en grands groupes (Mooring et al., 2004 ; McLellan et al., 2010). À leur tour, les grands groupes, qui ont réduit le risque de prédation par habitant, peuvent inciter les animaux à s'aventurer dans des zones auparavant inoccupées qui offrent des ressources abondantes, mais présentent un risque élevé de mortalité (Schroeder et al., 2010). En modifiant la taille du groupe, le risque par individu peut rester inchangé tandis que le groupe accède à davantage de ressources alimentaires, ce qui élargit les ressources disponibles pour la population et augmente fonctionnellement la capacité de charge nutritionnelle. Bien que la théorie suggère que la **sociabilité**, sous la forme de la taille du groupe, devrait avoir des conséquences sur la mesure réelle de la capacité de charge nutritionnelle, les implications de ce phénomène ont été peu étudiées.

Le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) est un organisme idéal pour évaluer les hypothèses relatives aux changements de la capacité de charge nutritionnelle dépendants de la densité. Le mouflon d'Amérique vit dans les terrains accidentés de l'ouest de l'Amérique du Nord et cherche refuge dans les terrains escarpés (c'est-à-dire les terrains de fuite) lorsqu'il est effrayé, même en l'absence de prédateurs (Mckinney et al., 2006 ; Schroeder et al., 2010). La pente ou la déclivité du terrain est donc un indicateur de sécurité facile à définir qui peut obliger à faire un compromis avec la disponibilité du fourrage, car les mouflons d'Amérique vivent dans des environnements pauvres en ressources, avec peu ou pas de fourrage. Les mouflons d'Amérique vivent en groupes de taille variable (Schroeder et al., 2010) et peuvent présenter des changements de taille de groupe dépendants de la densité qui, à leur tour, atténuent le risque de prédation et augmentent leur volonté de s'aventurer sur des terrains risqués offrant plus de fourrage.

Nous avons évalué l'hypothèse selon laquelle, pour les ongulés vivant en groupe, les changements dans la **sociabilité** ou la **taille du groupe**, à mesure que la population augmente, **modifient** l'utilisation de l'habitat, donnant aux animaux accès à plus de fourrage et augmentant ainsi la capacité de charge d'une zone. Nous avons élaboré **quatre prédictions** vérifiables découlant de notre hypothèse : **1**) la biomasse herbacée et l'angle de pente présentent une relation négative, créant un compromis entre la sécurité et l'acquisition de nourriture ; **2**) la taille du groupe est positivement liée à l'abondance de la population ; **3**) les mouflons d'Amérique utilisent des terrains plus doux avec une plus grande disponibilité de nourriture lorsqu'ils sont en groupes plus importants ; **4**) les mouflons d'Amérique évitent moins les zones à haut risque offrant davantage de ressources alimentaires à mesure que la taille de la population augmente.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

Nous avons étudié le mouflon de la Sierra Nevada (*O. canadensis sierra*), une sous-espèce menacée au niveau fédéral, dans la chaîne de montagnes de la Sierra Nevada (37°24'N, 118°41'O), située en Californie, aux États-Unis. Dans la Sierra Nevada, les mouflons vivaient

principalement le long de la crête de la Sierra et de la Great Western Divide. La Great Western Divide est une chaîne de montagnes secondaires de la Sierra Nevada, avec des sommets de plus de 4 000 m d'altitude, séparée de la crête de la Sierra par la rivière Kern. Le versant est de la Sierra Nevada se caractérisait par un changement brusque d'altitude, passant rapidement d'environ 1 000 m au-dessus du niveau de la mer dans la vallée d'Owens à des sommets de plus de 4 000 m et des cols de plus de 3 000 m le long de la Sierra Crest (Forshee et al., 2022). Les versants ouest de la Sierra Crest et de la Great Western Divide présentaient des pentes plus douces (2 à 5%) avec une végétation et un couvert forestier plus abondants et plus denses (Monteith et al., 2014). Les mouflons d'Amérique habitaient un mélange de zones alpines, de pentes xériques et de pentes de canyons le long des rivières et des ruisseaux. Une grande partie de la topographie a été créée pendant la période glaciaire du Pléistocène, ce qui a donné naissance à de nombreuses cascades, cirques et vallées en U dans la région (Wehausen, 1980). La crête des montagnes de la Sierra Nevada créait une ombre pluviométrique et la plupart des précipitations à l'est de la crête tombaient sous forme de neige entre novembre et avril (Johnson et al., 2010). Une grande partie de l'escarpement oriental était recouverte de champs d'éboulis et de dalles de granit exposées et escarpées, largement dépourvues de végétation.

La flore de la région suivait largement les **gradients** d'altitude. Les communautés végétales de basse altitude étaient caractérisées par des communautés dominées par des arbustes, avec des espèces telles que l'armoise à trois branches (*Artemisia tridentata*) et le *Purshia tridentata* (Schroeder et al., 2010). Les altitudes moyennes avec une profondeur de sol suffisante étaient dominées par la forêt subalpine (Wehausen, 1980).

Les zones de haute altitude étaient dominées par une végétation alpine comprenant diverses laîches (*Carex* spp.) et saules (*Salix* spp. ; Schroeder et al., 2010). Le bouleau occidental (*Betula occidentalis*) et le sapin blanc (*Abies concolor*) étaient courants le long des ruisseaux de montagne au fond des canyons. La faune qui interagissait régulièrement avec les mouflons de la Sierra Nevada comprenait le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), le puma (*Puma concolor*), le coyote (*Canis latrans*), le lynx roux (*Lynx rufus*), l'ours noir (*Ursus americanus*) et l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*).

2.2. Collecte des données

Nous avons utilisé pour nos analyses des données sur la taille des groupes, la taille des populations, la localisation des mouflons à partir de colliers GPS, la localisation des autopsies sur le terrain des mouflons tués par des pumas, la biomasse herbacée annuelle et l'angle de pente. Le personnel du California Department of Fish and Wildlife a enregistré la taille et la composition des groupes de mouflons de la Sierra Nevada dans le cadre des efforts de rétablissement et de surveillance en cours depuis plus de 20 ans. Bien que de nombreuses observations de la taille et de la composition des groupes aient été associées à des recensements de population, toute observation visuelle de mouflons, fortuite ou non, a été enregistrée. Nous avons utilisé le nombre minimum de mouflons femelles comme indice de la taille de la population. Nous avons obtenu ce nombre minimum à partir d'enquêtes terrestres menées en parcourant systématiquement les troupeaux (définis par le Service Américain des pêches et de la faune sauvage aux fins de la restauration des sous-espèces comme des populations géographiquement distinctes avec un minimum d'immigration et d'émigration ; U.S. Fish and Wildlife Service, 2007 ; Conner et al., 2018) et en recherchant les mouflons à l'aide de jumelles et de longues-vues (Johnson et al., 2010). Nous avons utilisé

la radiotélémétrie pour faciliter les efforts de recensement, en raison des contraintes logistiques liées à la surveillance des ongulés menacés (Clement et al., 2022).

Les efforts de recensement se sont concentrés sur la population **femelle**, car les femelles adultes étaient responsables de la dynamique de la population et les objectifs de rétablissement liés à la protection légale étaient donc basés sur le nombre minimum de mouflons femelles (U.S. Fish and Wildlife Service, 2007 ; Johnson et al., 2010).

Nous avons utilisé les données de localisation provenant des colliers GPS déployés dans le cadre des efforts de rétablissement et de surveillance en cours. Les colliers étaient de différentes marques (Advanced Telemetry Solutions, Isanti MN, États-Unis ; Lotek, Newmarket, ON, Canada ; North Star Science and Technology, Oakton, VA, États-Unis ; SirTrack, Hawkes Bay, Nouvelle-Zélande ; Telemetry Solutions, Concord, CA, États-Unis ; Televilt, Lindesberg, Suède ; Vectronics Aerospace, Berlin, Allemagne) et modèles.

Nos données GPS ont été collectées à des fins diverses depuis 2004, ce qui nous a permis de disposer de nombreux calendriers de localisation. Nous avons supprimé les emplacements erronés des colliers GPS lorsque la valeur absolue de l'angle de rotation créé par 3 emplacements consécutifs était >3 radians, que la distance entre les points séquentiels était >3 écarts-types par rapport à la distance moyenne entre les points séquentiels, et que la valeur de la distance entre les points séquentiels divisée par la longueur du pas suivant était <0,9 (Villepique et al., 2008 ; Glass et al., 2022). Nous avons également supprimé les emplacements GPS présentant une dilution de précision ≥10 (Glass et al., 2022). Nous n'avons utilisé que les emplacements GPS collectés entre le lever et le coucher du soleil, tels que définis astronomiquement, car nous nous intéressions aux compromis dans le choix de l'habitat pendant que les mouflons cherchaient leur nourriture, plutôt qu'au choix général de l'habitat. La recherche sur les mouflons a été approuvée par le Comité institutionnel de soins et d'utilisation des animaux de l'Université du Montana (024-07MHWB-071807 et 46-11), par la politique de protection des animaux du Département de la pêche et de la faune sauvage de Californie (Sierra Nevada Bighorn Sheep Capture Plan 2006-10-2018-10) et par le permis de rétablissement TE050122-6 du Service américain de la pêche et de la faune sauvage.

Nous avons créé une couche raster de l'angle de pente avec une résolution spatiale de 10 m à l'aide d'un modèle numérique d'élévation du Service géologique des États-Unis (Horn, 1981). Les mouflons d'Amérique possèdent des adaptations évolutives qui rendent les terrains escarpés (souvent appelés terrains de fuite) plus sûrs pour eux que les terrains plus doux (Geist, 1971). Il a déjà été démontré que l'utilisation de terrains plus doux augmentait le risque de prédation pour les mouflons d'Amérique (Jones et al., 2022). Nous nous sommes assurés que la relation bien connue entre la pente du terrain (c'est-à-dire l'angle de pente) et le risque de prédation était valable dans notre système spécifique, en utilisant les emplacements des mouflons d'Amérique tués par des pumas. Nous avons utilisé l'équation :

$$Probablity\ \ of\ \ predation = \frac{1}{(1 + e^{-(1.51 - 0.065 \times Slope)})}$$

dérivée de la régression logistique bayésienne. Nous avons utilisé la pente aux emplacements où des mouflons ont été tués par des pumas comme succès et la valeur moyenne de tous les

emplacements obtenus pour chaque mouflon portant un collier GPS comme échecs dans notre modèle.

Pour représenter le fourrage disponible, nous avons additionné la biomasse herbacée aérienne avec la nouvelle croissance des tiges et les feuilles des arbustes, car les mouflons consomment des régimes alimentaires allant de >90% de graminoïdes à >90% de feuillage (Smith, 1992 ; Kissell, 1996). Pour estimer la biomasse herbacée aérienne pour chaque année, nous avons utilisé des couches raster d'une résolution spatiale de 30 m disponibles sur la plateforme d'analyse des pâturages (Robinson et al., 2019 ; Jones et al., 2021). Nous avons estimé la biomasse annuelle des feuilles d'arbustes et la croissance des nouvelles tiges à l'aide de couches raster d'une résolution spatiale de 30 m, en utilisant des équations prédictives basées sur des mesures du volume des couronnes (Cleary et al., 2008). Nous avons calculé le volume des couronnes des arbustes en multipliant les couches raster de la superficie des couronnes (c'est-à-dire la couverture arbustive annuelle téléchargée à partir de la plateforme d'analyse des pâturages ; Robinson et al., 2019 ; Jones et al., 2021) par une grille de hauteur des arbustes provenant de la National Land Cover Database (Xian et al., 2015 ; Rigge et al., 2020).

2.3. Analyses statistiques

…

3. RESULTATS

La biomasse fourragère estimée était inversement proportionnelle à la pente du terrain dans les 14 troupeaux de mouflons de la Sierra Nevada (n = 100 000, probabilité de direction = 100%). La biomasse fourragère moyenne estimée variait de 18 kg/ha sur un terrain présentant une pente de 78 degrés à 179 kg/ha sur un terrain plat, soit une multiplication par 10 de la biomasse fourragère accompagnée d'une multiplication par 30 du risque de prédation prévu (n = 804, probabilité de direction = 100%). La taille du groupe augmentait avec le nombre de mouflons femelles (un indicateur de la taille de la population ; n = 6 459, probabilité de direction = 100%). La taille moyenne du groupe passait de 6 pour un nombre minimum de 1 mouflon femelle à 10 pour un nombre minimum de 55 femelles.

La pente du terrain utilisé par les mouflons d'Amérique a diminué de 0,02 degré pour chaque mouflon supplémentaire dans le groupe (n = 10 485, probabilité de direction = 95,03%, Figure 1), augmentant ainsi la superficie utilisable de 9% et la capacité de charge nutritionnelle de 13% (Figure 2). **De plus**, la biomasse fourragère estimée dans les zones utilisées par les mouflons d'Amérique est passée de 38 kg/ha pour un groupe de 1 à 52 kg/ha pour un groupe de 65 (n = 10 485, probabilité de direction = 100%, Figure 1). **Enfin**, l'expansion de l'habitat utilisé, ainsi que les changements dans la taille des groupes à mesure que la population augmentait (indexée à l'aide du nombre minimum de mouflons femelles), ont entraîné un changement dans la sélection de l'habitat (Figure 2). Une combinaison d'analyses de sélection des ressources et de régression linéaire générale bayésienne a révélé que la force relative de la sélection des terrains escarpés par les mouflons était négativement corrélée à l'abondance de la population en hiver (n = 344, β = -0,006, probabilité de direction = 99,30%) et en été (n = 262, β = -0,011, probabilité de direction = 99,99%, Figure 3).

La force relative de la sélection de la biomasse fourragère estimée par les mouflons d'Amérique était positivement corrélée à l'abondance de la population pendant l'hiver (n = 344, β = 0,004, probabilité de direction = 99,13%), mais pas pendant l'été (n = 262, β = -0,001, probabilité de direction = 68,63 %, Figure 3).

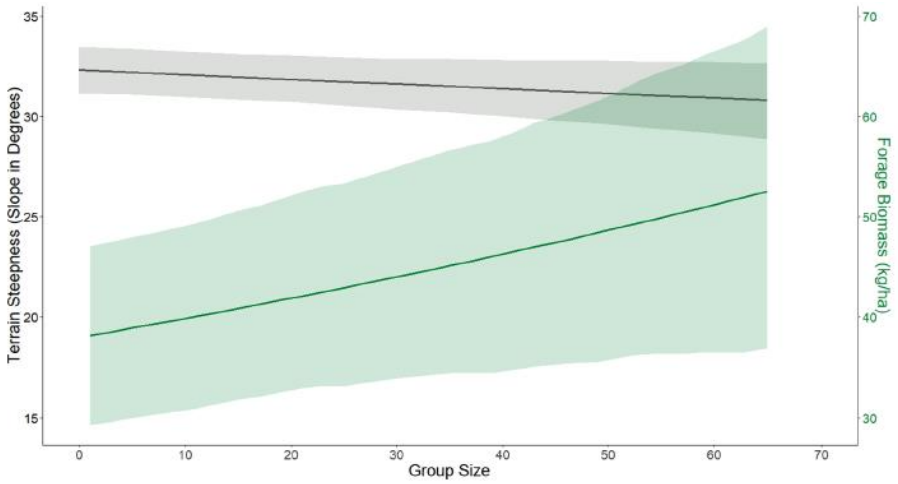


FIGURE 1. Les mouflons à collier GPS dans les montagnes de la Sierra Nevada en Californie, aux États-Unis, ont augmenté leur utilisation des zones à risque (quantifiées par la pente du terrain, les terrains moins pentus étant plus risqués ; noir) avec plus de fourrage (vert) à mesure que la taille du groupe augmentait. Les lignes représentent la prédiction moyenne marginale estimée (± 95% IC) à partir d'un modèle bayésien linéaire à effets mixtes (noir ; pente du terrain – n = 10 485, probabilité de direction = 95,03%) et d'un modèle bayésien Tweedie à effets mixtes linéaires généralisés (vert ; biomasse fourragère – n = 10 485, probabilité de direction = 100%)

4. DISCUSSION

L'habitat est défini comme l'ensemble des éléments de l'environnement qui fournissent aux animaux la nourriture, l'eau, l'abri et les conditions environnementales nécessaires à leur survie, leur croissance et leur reproduction (Morrison et al., 2006). Les composantes de l'habitat doivent également être accessibles aux animaux, et non simplement présentes dans le paysage (Dwinnell et al., 2019) ; le risque et la sociabilité interagissent avec le paysage abiotique pour façonner l'habitat fonctionnellement disponible pour un animal (Figure 1). Le risque peut modifier l'utilisation de l'habitat chez divers taxons, allant des pumas aux anolis bruns (*Anolis sagrei*), et avoir des coûts liés à l'énergie et à l'acquisition d'un partenaire (Steinberg et al., 2014 ; Nickel et al., 2021). La **réponse** à un risque réel ou perçu (c'est-à-dire la peur) peut affecter les zones que les animaux sont prêts à utiliser dans le paysage (Brown et al., 1999). Bien que le risque ait modifié l'utilisation de l'habitat par les mouflons, ceux-ci utilisent la **taille** du groupe pour moduler le risque. **Ainsi**, les changements dans la sociabilité, qui ont souvent été ignorés dans le contexte de la gestion et de la conservation de la faune sauvage, ont une incidence sur les lieux où les animaux vivant en groupe, tels que les ongulés (Figure 1), les primates (Eppley et al., 2022) et les poissons (Orpwood et al., 2008), vont se nourrir. La réduction de la taille des groupes associée au déclin de l'abondance peut **réduire** la **quantité** d'espace utilisable et, **par conséquent**, rendre l'habitat auparavant utilisable fonctionnellement indisponible, avec des implications potentielles pour les taux vitaux dans les petites populations (Allee et Bowen, 1932). La perte d'habitat induite par le comportement (Figure 2) peut avoir des conséquences insidieuses en tant que problème sous-estimé (Dwinnell et al., 2019), qui peut se produire dans des zones protégées souvent considérées comme des bastions pour la conservation des espèces menacées (Anderson et al., 2023).

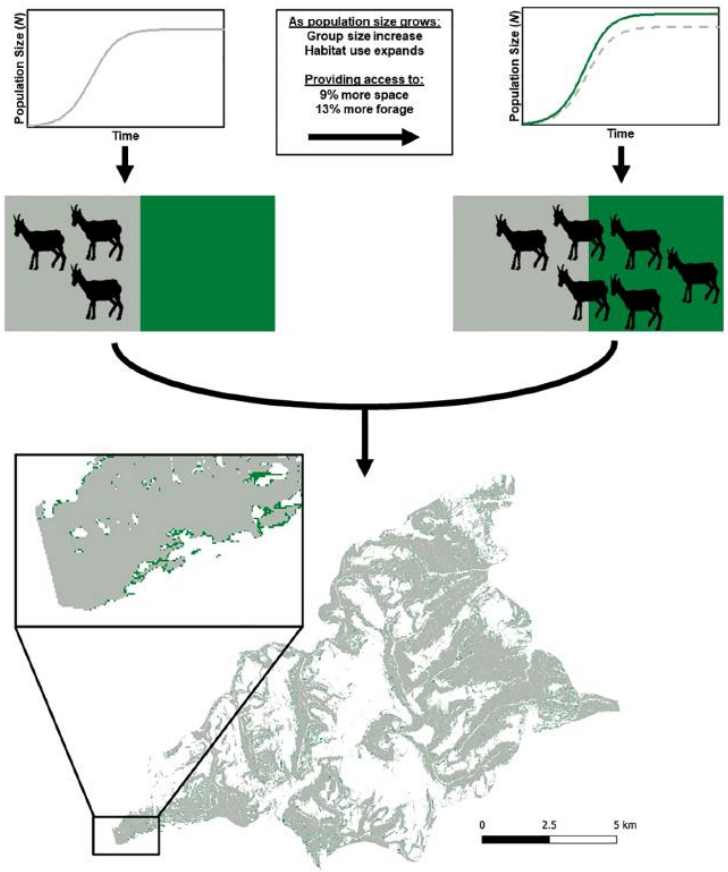


FIGURE 2. Il y avait un compromis entre la sécurité et les ressources fourragères, qui a permis l'expansion de l'habitat des mouflons (des zones grises aux zones vertes et grises) à mesure que la population augmentait, et qui a été modéré par des changements dans la taille des groupes. La capacité à s'étendre dans les zones représentées en vert a augmenté l'espace utilisable de 9%, mais s'est accompagnée d'une augmentation de 13% de la quantité de fourrage, en raison de la relation exponentielle entre la sécurité et le fourrage dans le paysage. Les résultats sont une synthèse des multiples analyses de régression bayésiennes. La carte d'exemple en bas de page représente l'unité de troupeau de Sawmill Canyon, qui était l'une des 14 unités de troupeau incluses dans les analyses et se trouvait en Californie, aux États-Unis

Le contexte social de la **capacité de charge nutritionnelle**, bien qu'il ait des ramifications potentiellement importantes, reste sous-estimé et rarement quantifié. **Néanmoins**, les changements de comportement peuvent restreindre l'utilisation de l'habitat et, **par conséquent**, affecter fonctionnellement la capacité de charge (Dwinnell et al., 2019). Tous les habitats ne sont pas créés de manière égale et de petits changements de comportement peuvent avoir des répercussions considérables sur la capacité de charge d'une zone (Figure 2). Bien qu'il y ait toujours une limite **supérieure** à la croissance démographique, la capacité à exploiter des ressources auparavant inaccessibles à mesure que la population augmente et que la taille des groupes s'accroît atténuera l'effet de la compétition intraspécifique pour le fourrage. La **sociabilité**, sous la forme d'une taille de groupe modulant la quantité de nourriture à laquelle les mouflons d'Amérique ont accès, est un exemple spécifique d'accès aux ressources alimentaires **tamponné** par le comportement, ce qui correspond à la théorie générale décrite dans le cadre de l'écologie de la peur (Brown et al., 1999).

Bien que nous n'ayons examiné que la manière dont la sociabilité réduit les conséquences négatives de la compétition pour la nourriture dépendante de la densité, nous pensons que d'autres comportements, tels que le moment et la propension à migrer, peuvent également affecter la compétition intraspécifique pour la nourriture (Mysterud et al., 2011). Notre étude était de nature observationnelle ; **par conséquent**, nous n'avons pas pu déterminer si les mouflons d'Amérique utilisaient des habitats à haut risque et à haut rendement parce qu'ils

pouvaient former de grands groupes, ou s'ils se regroupaient pour utiliser des habitats plus risqués et atténuer la concurrence. Quelle que soit la cause sous-jacente, les relations positives entre l'abondance de la population, la taille du groupe et l'accès accru à la nourriture ont le même impact sur la capacité de charge et devraient s'appliquer aux animaux terrestres (Figure 2), arboricoles (Eppley et al., 2022) et aquatiques (Orpwood et al., 2008) vivant en groupe.

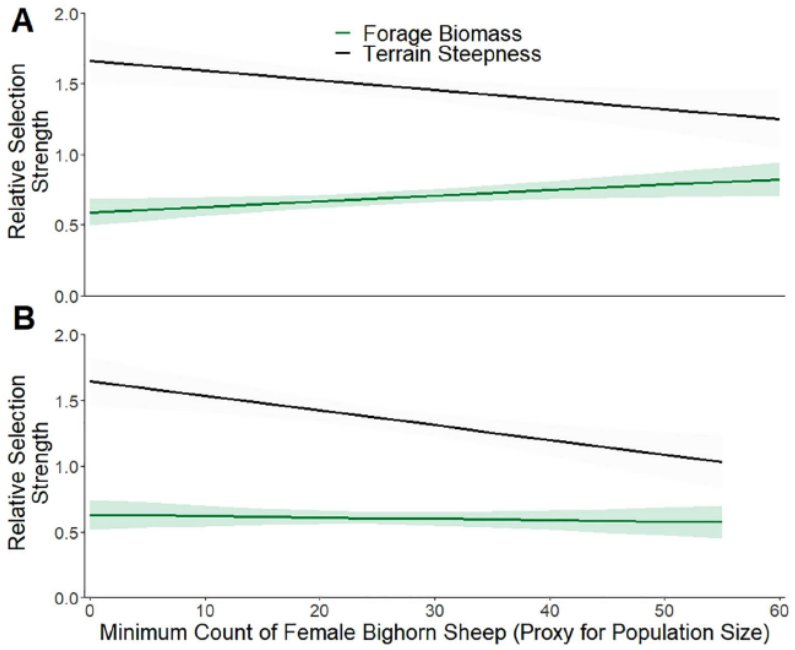


FIGURE 3. Force de sélection relative pour les zones à haut risque (quantifiée par la pente du terrain ; noir ; n = 344, β = -0,006, probabilité de direction = 99,30%) et abondantes en ressources fourragères (vert ; n = 344, β = 0,004, probabilité de direction = 99,13%) par les mouflons d'Amérique a augmenté à mesure que la taille de la population s'est accrue en hiver (**A**). En été (**B**), la force de sélection relative pour les zones à haut risque (noir ; n = 262, β = -0,011, probabilité de direction = 99,99%) a augmenté à mesure que la taille de la population augmentait, mais il n'y a eu aucun changement dans la force de sélection relative pour la biomasse fourragère (vert ; n = 262, β = -0,001, probabilité de direction = 68,63%). Les lignes représentent les prévisions moyennes marginales estimées (± 95% IC) à partir de modèles bayésiens linéaires à effets mixtes. Les analyses de sélection des ressources ont utilisé les données provenant de mouflons de la Sierra Nevada équipés de colliers GPS, collectées entre 2004 et 2021 en Californie, aux États-Unis

La découverte selon laquelle la taille du groupe, et donc la taille de la population, module l'utilisation de l'habitat chez les ongulés vivant en groupe pourrait permettre de comprendre le paradoxe qui existe entre les rapports historiques et les recherches plus récentes sur la répartition et l'utilisation de l'habitat des mouflons d'Amérique dans l'ouest de l'Amérique du Nord. Par exemple, les rapports historiques des premiers explorateurs Européens décrivent des groupes de plus de 1 000 mouflons qui s'aventuraient dans les plaines entourant les terrains escarpés (Buechner, 1960). **En revanche**, les recherches modernes basées sur la localisation des colliers GPS indiquent que les mouflons dépendent des terrains escarpés (Lula et al., 2020 ; Forshee et al., 2022). Cette énigme a conduit certains biologistes à suggérer que certaines sous-espèces aujourd'hui éteintes de mouflons d'Amérique présentaient des différences phénotypiques plus adaptées à des terrains moins escarpés (Buechner, 1960). Nous **suggérons** plutôt que les différences dans l'utilisation de l'habitat par les mouflons d'Amérique résultent du déclin des populations de mouflons d'Amérique depuis le début de la colonisation Européenne. Bien que les estimations soient imprécises, on pense qu'entre 1 500 000 et 2 000 000 de mouflons d'Amérique habitaient l'Amérique du Nord vers 1800, mais que leur nombre a rapidement diminué pour atteindre moins de 20 000 aux États-Unis vers 1960 (Buechner, 1960 ; Whiting et al., 2023). Il s'agit certainement d'un changement de

taille de population suffisamment important pour entraîner une modification radicale de l'utilisation de l'habitat.

Les mouflons d'Amérique et leurs plus proches parents, les mouflons de Dall (*O. dalli*) et les mouflons des neiges (*O. nivicola*), ont développé des adaptations évolutives leur permettant d'échapper aux prédateurs dans les terrains escarpés à végétation rase (Geist, 1971). La prédation est considérée comme l'un des facteurs les plus importants qui déterminent la niche écologique des mouflons dans la nature (Mckinney et al., 2006 ; Lula et al., 2020). Comme d'autres sous-espèces de mouflons (Jones et al., 2022), les mouflons de la Sierra Nevada étaient plus susceptibles d'être la proie des pumas sur des terrains plus doux que sur des terrains escarpés. Les pumas sont actuellement les principaux prédateurs des mouflons adultes de la Sierra Nevada, et ces derniers choisissent des habitats (par exemple, des terrains escarpés propices à la fuite) où la probabilité relative de rencontrer des pumas est moindre (Gammons et al., 2021 ; Forshee et al., 2022). Bien que les prédateurs avec lesquels cohabitent actuellement les mouflons de la Sierra Nevada diffèrent de ceux avec lesquels ils ont évolué (Zielinski et al., 2005 ; Dellinger et al., 2021 ; Mychajliw et al., 2024), nous pensons que la relation entre les terrains escarpés et le risque de prédation serait encore plus forte si des prédateurs courants (par exemple, les loups) étaient toujours présents dans le système (Festa-Bianchet, 1991). **De plus**, les mouflons qui habitent des zones où l'on trouvait historiquement les mêmes prédateurs que ceux présents actuellement dans notre système d'étude ont des populations florissantes qui dépendent des terrains escarpés pour échapper aux prédateurs (Carroll et al., 2006 ; Cox, 2021 ; Marcus et al., 2022 ; mais voir Rominger, 2018). Nous considérons donc qu'il est raisonnable de supposer que les mouflons que nous avons étudiés possèdent des adaptations physiques et des comportements similaires à ceux des mouflons d'autres régions et d'autres époques pour échapper aux prédateurs, ce qui signifie que les schémas que nous avons observés sont probablement largement **généralisables**.

Conformément à la théorie du troupeau égoïste, le risque de prédation est **inversement proportionnel** à la taille du groupe (Hamilton, 1971 ; Bowyer et al., 2020). **En accord** avec cette théorie, les zones présentant un risque plus élevé de prédation par les mouflons étaient plus susceptibles d'être utilisées par des groupes plus importants que les endroits plus sûrs (Figure 1). Bien que la vie en groupe ait un coût en termes de condition physique en raison de la concurrence accrue pour des ressources limitées et d'une plus grande exposition aux organismes pathogènes (Manlove et al., 2014 ; Markham et al., 2015), les avantages correspondants liés à l'accès à davantage de fourrage et à la réduction du risque de prédation par habitant l'emportent sur les coûts dans certains scénarios. **En théorie**, il devrait exister une taille optimale de groupe qui équilibre les coûts et les avantages de la vie en groupe (Markham et al., 2015). Les groupes de moins de 5 individus représentent un seuil de sécurité pour les mouflons, où une vigilance accrue et des changements dans l'utilisation de l'habitat ne peuvent compenser le risque accru de prédation (Mooring et al., 2004).

Les **compromis** améliorant la condition physique, y compris ceux créés par la vie en groupe, seraient un mécanisme permettant de maintenir la diversité génétique et la biodiversité (Darwin, 1859 ; Agrawal et al., 2010). Les **compromis**, tels que celui entre l'acquisition de ressources et la sécurité, peuvent donner lieu à des stratégies évolutives stables divergentes (Darwin, 1859 ; Agrawal et al., 2010). Les mouflons peuvent exploiter plus d'espace et

accéder à plus de fourrage lorsqu'ils se déplacent en grands groupes, par opposition aux petits groupes (Figure 2). **Cependant**, certains mouflons restent en petits groupes, même dans les populations les plus importantes que nous avons observées. En limitant leurs déplacements à des terrains plus escarpés, les mouflons en petits groupes réduisent leur exposition au risque de prédation et à la compétition intraspécifique pour les ressources, mais cela se fait au détriment de l'acquisition de ressources.

On peut supposer qu'aucune de ces deux stratégies comportementales ne produit une aptitude physique systématiquement supérieure, car les deux comportements sont courants dans les populations de mouflons et constituent potentiellement un exemple de stratégies évolutives stables divergentes. La sélection naturelle ne peut agir que sur les variations phénotypiques existantes, ce qui signifie que les variations naturelles des traits exprimés, y compris le comportement, sont importantes pour la persistance des espèces lorsque les conditions environnementales changent.

Nous avons démontré ici que la **capacité de charge nutritionnelle** englobe à la fois l'approvisionnement physique en fourrage et l'accès à ce fourrage. **Par conséquent**, la capacité de charge nutritionnelle des animaux vivant en groupe augmente avec l'abondance des animaux et est influencée par les changements dans la taille et le comportement du groupe (Figure 2). En élargissant la théorie du troupeau égoïste pour y intégrer le compromis entre l'acquisition de ressources et le risque de prédation, nous avons identifié un paradigme comportemental qui module l'accès au fourrage et augmente fonctionnellement la capacité de charge d'une zone à mesure que la population croît. Ce même comportement restreint simultanément l'habitat approprié des animaux vivant en groupe dans des populations en déclin, ce qui aggrave encore le risque d'extinction.

References

Acasuso-Rivero, C., Murren, C. J., Schlichting, C. D., and Steiner, U. K. (2019). Adaptive phenotypic plasticity for life-history and less fitness-related traits. *Proc. R. Soc B: Biol. Sci.* 286, 20190653. doi: 10.1098/rspb.2019.0653

Agrawal, A. A., Conner, J. K., and Rasmann, S. (2010). "Tradeoffs and negative correlations in evolutionary ecology," in *Evolution After Darwin: The First 150 Years*. Eds. M. Bell, W. Eanes, D. Futuyma and J. Levinton (Sinauer Associates, Sunderland), 243–268.

Allee, W. C., and Bowen, E. S. (1932). Studies in animal aggregations: Mass protection against colloidal silver among goldfishes. *J. Exp. Zool.* 61, 185–207. doi: 10.1002/jez.1400610202

Anderson, A. K., Waller, J. S., and Thornton, D. H. (2023). Partial COVID-19 closure of a national park reveals negative influence of low-impact recreation on wildlife spatiotemporal ecology. *Sci. Rep.* 13, 687. doi: 10.1038/s41598-023-27670-9

Beck, J. L., Peek, J. M., and Strand, E. K. (2006). Estimates of elk summer range nutritional carrying capacity constrained by probabilities of habitat selection. *J. Wildl. Manage.* 70, 283–294. doi: 10.2193/0022-541X(2006)70[283:EOESRN]2.0.CO;2

Becker, J. A., Hutchinson, M. C., Potter, A. B., Park, S., Guyton, J. A., Abernathy, K., et al. (2021). Ecological and behavioral mechanisms of density-dependent habitat expansion in a recovering African ungulate population. *Ecol. Monogr.* 91, e01476. doi: 10.1002/ecm.1476

Bell, A. M., Hankison, S. J., and Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim. Behav.* 77, 771–783. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.12.022

Bowyer, R. T., McCullough, D. R., Rachlow, J. L., Ciuti, S., and Whiting, J. C. (2020). Evolution of ungulate mating systems: Integrating social and environmental factors. *Ecol. Evol.* 10, 5160–5178. doi: 10.1002/ece3.6246

Brooks, S. P., and Gelman, A. (1997). General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *J. Comput. Graph. Stat.* 7, 434–455. doi: 10.1080/10618600.1998.10474787

Brown, J. S., Laundré, J. W., and Gurung, M. (1999). The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J. Mammal.* 80, 285–399. doi: 10.2307/1383287

Buechner, H. K. (1960). The bighorn sheep in the United States, its past, present, and future. *Wildl. Monogr.* 4, 1–174. Available at: https://about.jstor.org/terms.

Bürkner, P. C. (2017). brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *J. Stat. Software* 80, 1–28. doi: 10.18637/jss.v080.i01

Dwinnell, S. P. H., Sawyer, H., Randall, J. E., Beck, J. L., Forbey, J. S., Fralick, G. L., et al. (2019). Where to forage when afraid: Does perceived risk impair use of the foodscape? *Ecol. Appl.* 29, e01972. doi: 10.1002/eap.1972

Eppley, T. M., Hoeks, S., Chapman, C. A., Ganzhorn, J. U., Hall, K., Owen, M. A., et al. (2022). Factors influencing terrestriality in primates of the Americas and Madagascar. *Proc. Nati. Acad. Sci. U.S.A.* 119, e2121105119. doi: 10.1073/pnas

Festa-Bianchet, M. (1991). The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42, 71–82. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80607-4

Forshee, S. C., Mitchell, M. S., and Stephenson, T. R. (2022). Predator avoidance influences selection of neonatal lambing habitat by Sierra Nevada bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* 86, e22311. doi: 10.1002/jwmg.22311

Gammons, D. J., Davis, J. L., German, D. W., Denryter, K., Wehausen, J. D., and Stephenson, T. R. (2021). Predation impedes recovery of Sierra Nevada bighorn sheep. *Calif. Fish Wildl.* 107, 444–470. doi: 10.51492/cfwj.cesasi.27

Geist, V. (1971). *Mountain sheep: A study in behavior and evolution* (Chicago: The University of Chicago Press).

Gelman, A., and Rubin, D. B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Stat. Sci.* 7, 457–511. doi: 10.1214/ss/1177011136

Glass, D. M., Prentice, P. R., Evans, A. D., and Schmitz, O. J. (2022). Local differences in maximum temperature determine water use among desert bighorn sheep populations. *J. Wildl. Manage.* 86, e22313. doi: 10.1002/jwmg.22313

Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31, 295–311. doi: 10.1016/0022-5193(71)90189-5

Horn, B. K. P. (1981). Hill shading and the reflectance map. *Proc. IEEE* 69, 14–47. doi: 10.1109/PROC.1981.11918

Johnson, H. E., Mills, L. S., Stephenson, T. R., and Wehausen, J. D. (2010). Population-specific vital rate contributions influence management of an endangered ungulate. *Ecol. Appl.* 20, 1753–1765. doi: 10.1890/09-1107.1

Jones, M. O., Robinson, N. P., Naugle, D. E., Maestas, J. D., Reeves, M. C., Lankston, R. W., et al. (2021). Annual and 16-Day rangeland production estimates for the western United States. *Rangel. Ecol. Manage.* 77, 112–117. doi: 10.1016/j.rama.2021.04.003

Jones, A. S., Rubin, E. S., Clement, M. J., Harding, L. E., and Mesler, J. I. (2022). Desert bighorn sheep habitat selection, group size, and mountain lion predation risk. *J. Wildl. Manage.* 86, e22173. doi: 10.1002/jwmg.22173

Kissell, J. R.E. (1996). *Population dynamics, food habits, seasonal habitat use, and spatial relationships of bighorn sheep, mule deer, and feral horses in the Pryor Mountains, Montana/Wyoming* (Bozeman: Montana State University).

Kvalnes, T., Saether, B. E., Engen, S., and Roulin, A. (2022). Density-dependent selection and the maintenance of colour polymorphism in barn owls. *Proc. R. Soc B: Biol. Sci.* 289, 20220296. doi: 10.1098/rspb.2022.0296

Lecomte, J. B., Benoît, H. P., Ancelet, S., Etienne, M. P., Bel, L., and Parent, E. (2013). Compound Poisson-gamma vs. delta-gamma to handle zero-inflated continuous data under a variable sampling volume. *Methods Ecol. Evol.* 4, 1159–1166. doi: 10.1111/2041-210X.12122

Caraco, T., and Giraldeau, L.-A. (1991). Social foraging: Producing and scrounging in a stochastic environment. *J. Theor. Biol.* 153, 559–583. doi: 10.1016/S0022-5193(05)80156-0

Carroll, C., Phillips, M. K., Lopez-Gonzalez, C. A., and Schumaker, N. H. (2006). Defining recovery goals and strategies for endangered species: The wolf as a case study. *Bioscience* 56, 25–37. doi: 10.1641/0006-3568(2006)056[0025:DRGASF]2.0.CO;2

Cleary, M. B., Pendall, E., and Ewers, B. E. (2008). Testing sagebrush allometric relationships across three fire chronosequences in Wyoming, USA. *J. Arid. Environ.* 72, 285–301. doi: 10.1016/j.jaridenv.2007.07.013

Clement, M. J., Hervert, J. J., and Bright, J. L. (2022). Telemetry-based aerial surveys for estimating abundance of sparse populations. *Wildl. Soc Bull.* 46, e1253. doi: 10.1002/wsb.1253

Clutton-Brock, T. H., Major, M., Albon, S. D., and Guinness, F. E. (1987). Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. *J. Anim. Ecol.* 56, 53–67. doi: 10.2307/4799

Conner, M. M., Stephenson, T. R., German, D. W., Monteith, K. L., Few, A. P., and Bair, E. H. (2018). Survival analysis: Informing recovery of Sierra Nevada bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* 82, 1442–1458. doi: 10.1002/jwmg.21490

Cox, M. (2021). "Status of bighorn sheep in Nevada 2019–2020," in *2021 Desert Bighorn Council Transactions*, vol. 56 . Eds. J. W. Cain III. and C. E. Gonzalez, 98–104. Online - Virtual. Available at: https://www.desertbighorncouncil.com/transactions/download-past-dbc-transactions/.

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species By Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (London: John Murray).

Dellinger, J. A., Laudon, K., and Figura, P. (2021). Summer diet of California's recolonizing gray wolves. *Calif. Fish Wildl.* 107, 140–146. doi: 10.51492/cfwj.hwisi.1

DeYoung, R. W., Hellgren, E. C., Fulbright, T. E., Robbins, W. F., and Humphreys, I. D. (2000). Modeling nutritional carrying capacity for translocated desert bighorn sheep in Western Texas. *Restor. Ecol.* 8, 57–65. doi: 10.1046/j.1526-100x.2000.80066.x

Ducatez, S., Sol, D., Sayol, F., and Lefebvre, L. (2020). Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 788–793. doi: 10.1038/s41559-020-1168-8

Morrison, M. L., Marcot, B. G., and Mannan, R. W. (2006). *Wildlife–habitat Relationships. 3rd Edn* (Washington, D.C: Island Press).

Mychajliw, A. M., Adams, A. J., Brown, K. C., Campbell, B. T., Hardesty-Moore, M., Welch, Z. S., et al. (2024). Coupled social and ecological change drove the historical extinction of the California grizzly bear (*Ursus arctos californicus*). *Proc. R. Soc B: Biol. Sci.* 291, 20230921. doi: 10.1098/rspb.2023.0921

Mysterud, A., Loe, L. E., Zimmermann, B., Bischof, R., Meisingset, E., Mysterud, A., et al. (2011). Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes-a role for density dependence? *Oikos* 120, 1817–1825. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19439.x

Nickel, B. A., Suraci, J. P., Nisi, A. C., and Wilmers, C. C. (2021). Energetics and fear of humans constrain the spatial ecology of pumas. *Proc. Nati. Acad. Sci. U.S.A.* 118, 2004592118. doi: 10.1073/pnas.2004592118/-/DCSupplemental

Orpwood, J. E., Magurran, A. E., Armstrong, J. D., and Griffiths, S. W. (2008). Minnows and the selfish herd: effects of predation risk on shoaling behaviour are dependent on habitat complexity. *Anim. Behav.* 76, 143–152. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.01.016

Pulliam, H. R. (1973). On the advantages of flocking. *J. Theor. Biol.* 38, 419–422. doi: 10.1016/0022-5193(73)90184-7

Rigge, M., Homer, C., Cleeves, L., Meyer, D. K., Bunde, B., Shi, H., et al. (2020). Quantifying western U.S. rangelands as fractional components with multi-resolution remote sensing and in *situ* data. *Remote Sens. (Basel)* 12, 412. doi: 10.3390/rs12030412

Robbins, C. T. (1973). *The Biological Basis for the Determination of Carrying Capacity* (Ithaca: Cornell University).

Robinson, N. P., Jones, M. O., Moreno, A., Erickson, T. A., Naugle, D. E., and Allred, B. W. (2019). Rangeland productivity partitioned to sub-pixel plant functional types. *Remote Sens. (Basel)* 11, 1427. doi: 10.3390/rs11121427

Rominger, E. M. (2018). The Gordian knot of mountain lion predation and bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* 82, 19–31. doi: 10.1002/jwmg.21396

Schroeder, C. A., Bowyer, R. T., Bleich, V. C., and Stephenson, T. R. (2010). Sexual segregation in Sierra Nevada bighorn sheep, *Ovis canadensis sierrae*: Ramifications for conservation. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 42, 476–489. doi: 10.1657/1938-4246-42.4.476

Smith, W. P. (1991). Ontogeny and adaptiveness of tail-flagging behavior in white-tailed deer. *Am. Nat.* 138, 190–200. doi: 10.1086/285211

Smith, T. S. (1992). *The Bighorn Sheep of Bear Mountain: Ecological Investigations and Management Recommendations* (Provo: Brigham Young University).

Smith, B. J., MacNulty, D. R., Stahler, D. R., Smith, D. W., and Avgar, T. (2023). Density-dependent habitat selection alters drivers of population distribution in northern Yellowstone elk. *Ecol. Lett.* 26, 245–256. doi: 10.1111/ele.14155

Smythe, S. E., Sanchez, D. M., and Epps, C. W. (2019). Contrasting winter moose nutritional carrying capacity models on a dynamic landscape. *J. Fish. Wildl. Manage.* 10, 163–179. doi: 10.3996/122017-JFWM-104

Steinberg, D. S., Losos, J. B., Schoener, T. W., Spiller, D. A., Kolbe, J. J., and Leal, M. (2014). Predation-associated modulation of movement-based signals by a Bahamian lizard. *Proc. Nati. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 9187–9192. doi: 10.1073/pnas.1407190111

U.S. Fish and Wildlife Service (2007). *Recovery plan for the Sierra Nevada bighorn*

Lula, E. S., Lowrey, B., Proffitt, K. M., Litt, A. R., Cunningham, J. A., Butler, C. J., et al. (2020). Is habitat constraining bighorn sheep restoration? *A Case study. J. Wildl. Manage.* 84, 588–600. doi: 10.1002/jwmg.21823

Manlove, K. R., Frances Cassirer, E., Cross, P. C., Plowright, R. K., and Hudson, P. J. (2014). Costs and benefits of group living with disease: A case study of pneumonia in bighorn lambs (Ovis canadensis). *Proc. R. Soc B: Biol. Sci.* 281, 20142331. doi: 10.1098/rspb.2014.2331

Marcus, W. A., Meacham, J. E., Rodman, A. W., Steingisser, A. Y., Menke, J. T., and West, R. (2022). *Atlas of Yellowstone. 2nd Edn* (Berkley: University of California Press).

Markham, A. C., Gesquiere, L. R., Alberts, S. C., and Altmann, J. (2015). Optimal group size in a highly social mammal. *Proc. Nati. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 14882–14887. doi: 10.1073/pnas.1517794112

McCullough, D. R. (1979). *The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species* (Ann Arbor: University of Michigan Press).

Mckinney, T., Devos, J. J.C., Ballard, W. B., and Boe, S. R. (2006). Mountain lion predation of translocated desert bighorn sheep in Arizona. *Wildl. Soc Bull.* 34, 1255–1263. doi: 10.2193/0091-7648(2006)34[1255:MLPOTD]2.0.CO;2

McLellan, B. N., Serrouya, R., Wittmer, H. U., and Boutin, S. (2010). Predator mediated Allee effects in multi-prey systems. *Ecol.* 91, 286–292. doi: 10.1890/09-0286.1

Monteith, K. L., Bleich, V. C., Stephenson, T. R., Pierce, B. M., Conner, M. M., Kie, J. G., et al. (2014). Life-history characteristics of mule deer: Effects of nutrition in a variable environment. *Wildl. Monogr.* 186, 1–62. doi: 10.1002/wmon.1011

Mooring, M. S., Fitzpatrick, T. A., Nishihira, T. T., and Reisig, D. D. (2004). Vigilance, predation risk, and the Allee effect in desert bighorn sheep. *J. Wildl. Manage.* 68, 519–532. doi: 10.2193/0022-541X(2004)068[0519:VPRATA]2.0.CO;2

Moran, N. P., Sánchez-Tójar, A., Schielzeth, H., and Reinhold, K. (2021). Poor nutritional condition promotes high-risk behaviours: a systematic review and meta-analysis. *Biol. Rev.* 96, 269–288. doi: 10.1111/brv.12655

sheep (Sacramento).

van Beest, F. M., McLoughlin, P. D., vander Wal, E., and Brook, R. K. (2014). Density-dependent habitat selection and partitioning between two sympatric ungulates. *Oecologia* 175, 1155–1165. doi: 10.1007/s00442-014-2978-7

van Deventer, A., and Shrader, A. M. (2021). Predation risk and herd position influence the proportional use of antipredator and social vigilance by impala. *Anim. Behav.* 172, 9–16. doi: 10.1016/j.anbehav.2020.11.019

Villepique, J. T., Bleich, V. C., Pierce, B. M., Stephenson, T. R., Botta, R. A., and Bowyer, R. T. (2008). Evaluating GPS collar error: A critical evaluation of Televilt Posrec-science™ collars and a method for screening location data. *Calif. Fish Game* 94, 155–168. Available at: https://nrm.dfg.ca.gov/FileHandler.ashx?DocumentID=47353&inline=1.

Wehausen, J. D. (1980). *Sierra Nevada bighorn sheep: History and population ecology* (Ann Arbor: University of Michigan).

Wheeler, B. C. (2008). Selfish or altruistic? An analysis of alarm call function in wild capuchin monkeys, *Cebus apella nigritus. Anim. Behav.* 76, 1465–1475. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.06.023

Whiting, J. C., Bleich, V. C., Bowyer, R. T., and Epps, C. W. (2023). Restoration of bighorn sheep: History, successes, and remaining conservation issues. *Front. Ecol. Evol.* 11. doi: 10.3389/fevo.2023.1083350

Xian, G., Homer, C., Rigge, M., Shi, H., and Meyer, D. (2015). Characterization of shrubland ecosystem components as continuous fields in the northwest United States. *Remote Sens. Environ.* 168, 286–300. doi: 10.1016/j.rse.2015.07.014

Zhang, Y. (2013). Likelihood-based and Bayesian methods for Tweedie compound Poisson linear mixed models. *Stat. Comput.* 23, 743–757. doi: 10.1007/s11222-012-9343-7

Zielinski, W. J., Truex, R. L., Schlexer, F. V., Campbell, L. A., and Carroll, C. (2005). Historical and contemporary distributions of carnivores in forests of the Sierra Nevada, California, USA. *J. Biogeogr.* 32, 1385–1407. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01234.x