Définition de la zone dangereuse : propriétés critiques de la neige pour les interactions prédateurs-proies

OIKOS

Check for updates

Research article

Defining the danger zone: critical snow properties for predator–prey interactions

Benjamin K. Sullender[1], Calum X. Cunningham[1], Jessica D. Lundquist[2] and Laura R. Prugh[1]

[1]School of Environmental and Forest Sciences, University of Washington, Seattle, WA, USA
[2]Department of Civil and Environmental Engineering, University of Washington, Seattle, WA, USA

Correspondence: Benjamin K. Sullender (sullendb@uw.edu)

Oikos, 2023 : e09925 doi : 10.1111/oik.09925

Résumé

La dynamique du manteau neigeux a une influence majeure sur l'écologie des déplacements de la faune sauvage et les interactions entre prédateurs et proies. Les **propriétés** spécifiques de la neige, telles que sa densité, sa dureté et son épaisseur, déterminent la profondeur à laquelle un animal s'enfonce dans le manteau neigeux, ce qui influe à la fois sur le coût énergétique de la locomotion et sur le risque de prédation. Nous avons quantifié ici les relations entre **cinq** variables neigeuses mesurées sur le terrain et la profondeur d'enfoncement des traces dans la neige pour des prédateurs largement répandus (lynx roux *Lynx rufus*, couguars *Puma concolor*, coyotes *Canis latrans*, loups *C. lupus*) et de proies ongulées sympatriques (*caribous Rangifer tarandus*, cerfs à queue blanche *Odocoileus virginianus*, cerfs mulets *O. hemionus* et orignaux *Alces alces*) dans l'intérieur de l'Alaska et le nord de l'État de Washington, aux États-Unis. Nous avons d'abord utilisé des **modèles additifs généralisés** pour identifier les mesures de la neige qui prédisaient le mieux la profondeur d'enfoncement pour chaque espèce et pour toutes les espèces. **Ensuite**, nous avons utilisé une régression par points de rupture pour identifier les seuils de soutien du prédicteur le plus performant de la profondeur d'enfoncement pour chaque espèce (c'est-à-dire les valeurs pour lesquelles les traces ne s'enfoncent pas de manière appréciable dans la neige). **Enfin**, nous avons identifié les « zones dangereuses », dans lesquelles la neige entrave davantage la mobilité des ongulés que celle des carnivores, en comparant la profondeur d'enfoncement par rapport à la longueur des pattes arrière chez les paires prédateur-proie. La densité de la neige près de la surface (0-20 cm) était le prédicteur le plus fiable de la profondeur d'enfoncement pour toutes les espèces. Les seuils de soutien se situaient entre 220 et 310 kg m^3 pour les prédateurs et entre 300 et 410 kg m^3 pour les proies, et les zones dangereuses atteignaient leur maximum à des densités de neige intermédiaires (200-300 kg m^3) pour huit des dix paires prédateur-proie. Ces résultats peuvent être utilisés pour établir un lien entre les relations prédateur-proie et les résultats de modélisation spatiale explicite de la neige et les changements futurs prévus dans la densité de la neige. Alors que le changement climatique remodèle rapidement

la dynamique du manteau neigeux, ces **zones de danger** fournissent un cadre utile pour anticiper les gagnants et les perdants potentiels des conditions hivernales futures.

Mots-clés : canidé, félin, écologie du mouvement, prédateur-proie, écologie de la neige, ongulé

INTRODUCTION

La couverture neigeuse saisonnière façonne une série de processus écologiques sur près de la moitié des terres de l'hémisphère nord (Robinson et al. 2014, Niittynen et al. 2018). La nature **dynamique** de la neige à travers le paysage et tout au long de l'année représente un défi pour l'évaluation des relations entre la faune sauvage et la neige (Reinking et al. 2022). **De plus**, le changement climatique modifie rapidement les accumulations saisonnières de neige à l'échelle mondiale, les effets les plus importants étant observés dans le nord de l'Eurasie et en Amérique du Nord (GIEC 2022). La durée de la couverture neigeuse (Brown et Mote 2009), son étendue en automne et au printemps (Derksen et Brown 2012, Thackeray et al. 2019) et la masse globale de neige (Pulliainen et al. 2020) diminuent de façon spectaculaire dans l'hémisphère nord. La rapidité de ces changements rend d'autant plus urgente la nécessité de comprendre les aspects spécifiques à la faune sauvage de l'écologie de la neige (Mahoney et al. 2018, Boelman et al. 2019).

Pour les grands mammifères qui vivent dans des régions enneigées de façon saisonnière, les processus biologiques tels que l'équilibre énergétique (Dailey et Hobbs 1989), l'accès à la nourriture hivernale (Hansen et al. 2011), le recrutement des jeunes (van de Kerk et al. 2018), les taux de déplacement quotidiens (Pedersen et al. 2021), la phénologie migratoire (Gurarie et al. 2019), la sélection de l'habitat (Mahoney et al. 2018, Ganz et al. 2022) et les interactions prédateurs-proies (Peers et al. 2020) sont tous influencés dans une certaine mesure par la neige. L'impact de la neige sur bon nombre de ces processus peut être estimé à l'aide de mesures faciles à réaliser. La profondeur de la neige, par exemple, est l'une des mesures les plus largement utilisées en écologie de la faune sauvage, avec des applications qui incluent la classification de la sévérité de l'hiver (Nelson et Mech 1986), la compréhension des taux de réussite de la prédation (Post et al. 1999, Horne et al. 2019) et la modélisation des schémas de déplacement (Droghini et Boutin 2018*a*). Les variables dérivées des satellites, telles que la phénologie de la couverture neigeuse, sont bien adaptées pour expliquer les tendances générales de la dynamique des populations (Rattenbury et al. 2018) et les changements d'aire de répartition à grande échelle (Gurarie et al. 2019). Bien que ces études illustrent l'intérêt d'inclure la neige dans les analyses écologiques, il est souvent difficile d'établir un lien mécanistique spécifique entre les propriétés de la neige et ses impacts sur la faune sauvage.

La profondeur **d'enfoncement** des traces d'animaux offre un tel lien entre l'écologie théorique et empirique de la neige (Sivy et al. 2018) et constitue un facteur déterminant des coûts énergétiques du déplacement dans les paysages enneigés (Dailey et Hobbs 1989).

La profondeur d'enfoncement dépend des caractéristiques du manteau neigeux, de la démarche de l'animal, de sa vitesse de déplacement et de la charge spécifique à l'espèce (Parker et al. 1984, Mech et Peterson 2003), qui est calculée en divisant la masse corporelle de l'animal par la surface totale de ses quatre pattes (Telfer et Kelsall 1984). La charge au sol varie considérablement parmi les grands mammifères, mais les carnivores ont généralement

une charge au sol 2 à 10 fois inférieure à celle de leurs proies ongulées (Telfer et Kelsall 1984, Murray et Boutin 1991, Murray et Larivière 2002, Mech et Peterson 2003). Cette différence de charge au sol crée des « zones dangereuses » théoriques pour les ongulés : des endroits et des moments où les propriétés de la neige donnent un avantage à leurs prédateurs lors de la poursuite et de la capture.

Les **zones dangereuses** sont définies par une combinaison de propriétés de la neige telles que la profondeur totale, la dureté et la densité, qui influencent ensemble la profondeur à laquelle un animal s'enfoncera dans la neige et donc le degré d'entrave à sa mobilité (Telfer et Kelsall 1984). Au sein d'un manteau neigeux, la neige s'agglomère en couches disposées horizontalement, chacune pouvant avoir des propriétés physiques distinctes qui interagissent pour moduler les transferts de masse à travers toute la colonne de neige (Arons et Colbeck 1995, Pielmeier et Schneebeli 2003). Ainsi, un animal rencontrera plusieurs couches de neige en s'enfonçant jusqu'à atteindre une couche suffisamment solide pour supporter son poids, jusqu'à ce qu'il pénètre dans l'ensemble du manteau neigeux, ou jusqu'à ce que les couches sous-jacentes se combinent avec la neige compactée sous ses pattes pour supporter son poids (Sivy et al. 2018). Chaque couche peut être classée en fonction de nombreuses propriétés de la neige qui peuvent être mesurées sur le terrain (Fierz et al. 2009, Kinar et Pomeroy 2015) et qui peuvent contribuer à déterminer si cette couche supportera un animal donné. Les caractéristiques de la neige des couches qui supportent le poids de l'animal sans qu'il s'enfonce de manière appréciable dans la neige peuvent être considérées comme des seuils de support. Étant donné que les ongulés ont des charges au sol plus élevées que les prédateurs (Telfer et Kelsall 1984), les seuils de soutien pour les ongulés devraient être plus élevés que ceux des prédateurs. Les profondeurs d'enfoncement absolues, déterminées par ces seuils de soutien, peuvent être mises à l'échelle en fonction de la longueur des pattes afin de faciliter les comparaisons de la mobilité relative entre les espèces (Parker et al. 1984), délimitant ainsi les zones dangereuses pour les paires prédateur-proie.

Des approches associant la science de la neige et la biologie de la faune sauvage ont établi un lien entre les seuils de portance et les déplacements plus généraux des animaux avec la profondeur de la neige (Coady 1973, Nelson et Mech 1986), la présence de couches de glace (Murie 1944, Stein et al. 2010, Leblond et al. 2016), la densité (Fancy et White 1987, Sivy et al. 2018) et la dureté (Bunnell et al. 1990, Droghini et Boutin 2018*b*). **Cependant**, toutes ces propriétés de la neige varient à plusieurs échelles spatio-temporelles, du métamorphisme individuel des cristaux de neige à la fonte solaire printanière en fonction de la latitude (Fierz et al. 2009), et sont liées de manière complexe. Par exemple, la dureté de la neige (résistance à la pénétration) et la densité (masse par unité de volume) sont fortement corrélées (Takeuchi et al. 1998, Riseth et al. 2011), mais cette relation varie en fonction de la forme des grains de neige. Les cristaux plus matures sont beaucoup plus denses à dureté égale : la neige granuleuse profonde, courante dans les couches de neige froides de la toundra, a en moyenne une densité presque deux fois supérieure à celle des particules de précipitations nouvellement tombées ayant la même dureté de couche, et de grandes incertitudes empêchent de déduire une relation similaire avec les grains de neige humide (fondue) (Geldsetzer et Jamieson 2000). **Par conséquent**, les résultats d'études menées sur un seul site ou sur une période de temps limitée peuvent ne pas être applicables à un domaine géographique ou temporel plus large.

À l'échelle mondiale, différentes combinaisons de conditions climatiques et de relief créent six classes de neige : toundra, forêt boréale, maritime, éphémère, prairie et forêt montagnarde (Sturm et al. 1995, Sturm et Liston 2021). Les classes de neige varient de profonde et humide (maritime) à peu profonde et dure (toundra), en fonction de l'environnement physique dominant (Sturm et al. 1995). Collectivement, ces **six classes** fournissent des limites raisonnables pour le large éventail de propriétés de la neige qu'un animal peut rencontrer partout dans le monde (Sturm et al. 1995). Pour les espèces dont la répartition géographique couvre plusieurs classes de neige, un échantillon englobant une variabilité maximale est essentiel pour développer des estimations robustes des seuils de support de la neige.

Dans cette étude, nous avons analysé la relation entre les propriétés de la neige et la profondeur d'enfoncement des traces d'animaux pour huit espèces de grands mammifères en Alaska et dans l'État de Washington, aux États-Unis. En combinant les mesures de ces deux régions géographiquement distinctes dans diverses conditions météorologiques et sur plusieurs saisons, nous avons étudié un large éventail de conditions d'enneigement.

Nous avons échantillonné les traces de carnivores de taille moyenne et grande et de leurs proies ongulées. **Tout d'abord**, nous avons évalué la performance de cinq propriétés de la neige mesurées sur le terrain en tant que prédicteurs de la profondeur d'enfoncement des traces pour chaque espèce. Nous avons émis **l'hypothèse** que la densité de la neige serait le meilleur prédicteur de la profondeur d'enfoncement pour les espèces de plus grande taille, comme l'ont constaté Bunnell et al. (1990) et Sivy et al. (2018), et que la **pénétrabilité** de la surface serait le meilleur prédicteur de la profondeur d'enfoncement pour les carnivores de petite taille (Peers et al. 2020). **Ensuite**, nous avons agrégé les données relatives aux traces dans la neige afin d'identifier la mesure de la neige la plus performante pour toutes les espèces sauvages échantillonnées. En raison de l'augmentation généralement observée de la taille des mammifères avec la latitude (Thurber et Peterson 1991, Ashton et al. 2000), du grand gradient latitudinal couvert par nos sites d'étude et des différences spatiales et temporelles de la neige (Sturm et al. 1995), nous avons évalué les différences régionales potentielles dans ces relations entre la profondeur d'enfoncement et la neige. Nous avons émis **l'hypothèse** que les animaux s'enfonceraient plus profondément dans la neige relativement humide de Washington que dans la couche de neige fortement compactée et durcie par le vent de l'intérieur de l'Alaska, malgré la taille généralement plus grande des espèces apparentées du nord (Thurber et Peterson 1991, Ashton et al. 2000, Herfindal et al. 2006, Meiri et al. 2007). **Troisièmement**, nous avons quantifié les seuils critiques de soutien pour la mesure de la neige la plus performante. **Enfin**, nous avons mis à l'échelle la relation entre la profondeur d'enfoncement dans la neige et la longueur des pattes arrière de chaque espèce afin de quantifier la mobilité relative, en utilisant ces mesures pour définir les zones dangereuses où les prédateurs ont un avantage en termes de mobilité sur leurs proies. En couplant ces groupes de carnivores et d'ongulés sympatriques, nous avons délimité l'influence de la neige sur les systèmes prédateurs-proies dans les régions nordiques en rapide évolution.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Nous avons prélevé des échantillons de traces de grands mammifères dans la neige dans le parc national et réserve de Denali, en Alaska (ci-après dénommé « Denali ») et sur deux sites dans l'État de Washington (Okanogan et nord-est de l'État de Washington ; Fig. 1). Nos

zones d'étude comprennent des portions des six classes de neige mondiales selon Sturm et Liston (2021) : Denali est composé de toundra et de forêt boréale, et nos sites de Washington contiennent principalement des forêts montagnardes, avec quelques zones de prairie, éphémères et maritimes. Nous avons mené des travaux sur le terrain à Washington pendant trois hivers consécutifs (du 9 janvier au 17 mars 2021, du 4 janvier au 22 mars 2022 et du 4 au 21 janvier 2023), et pendant deux hivers (du 18 janvier au 25 mars 2022 et du 27 janvier au 14 mars 2023) à Denali. Dans l'État de Washington, notre étude a couvert le cycle de fonte et de gel printanier, une période prolongée où les températures diurnes sont supérieures à zéro (> 0°C) et les températures nocturnes inférieures à zéro (à partir du 20 février 2021 et du 28 février 2022 environ ; USDA Natural Resources Conservation Service 2022). Notre échantillonnage à Denali a inclus plusieurs épisodes de réchauffement soudain accompagnés de vents violents (« chinooks ») qui ont encore renforcé les effets du vent caractéristiques des régions de type toundra enneigée (Sturm et al. 1995, Bieniek et al. 2018). Des épisodes importants de vent Chinook se sont produits à Denali du 23 au 25 janvier et du 24 au 25 février 2022 (vitesses maximales du vent de 27 et 28,5 m/s, respectivement ; NEON 2022).

Espèces ciblées

Nous avons concentré notre échantillonnage sur les ongulés communs et leurs principaux prédateurs dans nos zones d'étude. Nous avons échantillonné l'orignal *Alces alces*, le coyote *Canis latrans* et le loup *C. lupus* en Alaska et dans l'État de Washington, tandis que le caribou *Rangifer tarandus* et le mouflon de Dall *Ovis dalli* n'étaient présents que dans notre zone d'étude en Alaska, et que le couguar *Puma concolor*, le lynx roux *Lynx rufus*, le cerf mulet *Odocoileus hemionus* et le cerf à queue blanche *O. virginianus* n'étaient présents que sur nos sites de l'État de Washington. Les espèces de cerfs ne pouvaient être différenciées uniquement à partir des traces, et elles n'ont donc été enregistrées que lorsque l'animal ayant laissé les traces dans la neige a été observé. Nous avons parcouru nos zones d'étude à l'aide de motoneiges, de skis, de traîneaux à chiens et de raquettes, en suivant une approche **d'échantillonnage stratifié semi-structuré** afin de répartir nos observations sur une grande variété de conditions d'enneigement, de couverture terrestre et de classes de neige. Nous avons limité l'échantillonnage aux traces qui semblaient avoir été faites récemment (généralement moins de 24 heures) lorsque les conditions d'enneigement étaient probablement les mêmes qu'au moment de notre enquête. Nous avons estimé la fraîcheur des traces à partir de divers indices, notamment la comparaison de la texture de la neige perturbée et non perturbée, la présence ou l'absence de croûtes de fonte-gel dans la trace et la dureté des parois latérales de la trace dans la neige (Rezendes 1999, Moskowitz 2010). Une fois qu'un ensemble de traces fraîches était identifié, nous avons mesuré la profondeur et les dimensions (largeur et longueur) de trois empreintes consécutives d'un même individu.

Pour les orignaux, nous avons enregistré la classe d'âge, soit sur la base d'une confirmation visuelle de l'individu ayant laissé les traces dans la neige, soit sur la base des dimensions des traces. Les traces des juvéniles connus (< 1 an) mesuraient en moyenne 10,4 cm de largeur et 10,6 cm de longueur, tandis que celles des adultes connus (> 1 an) mesuraient en moyenne 12,8 cm de largeur et 15,3 cm de longueur. Nous étions moins sûrs de notre capacité à différencier les classes d'âge des petits ongulés, nous n'avons donc pas précisé les classes d'âge pour les cerfs, les caribous ou les mouflons. Nous avons identifié la démarche des animaux à l'aide d'un système de classification simple (sensu Rezendes 1999, Moskowitz 2010) et avons limité nos observations aux individus marchant ou trottant.

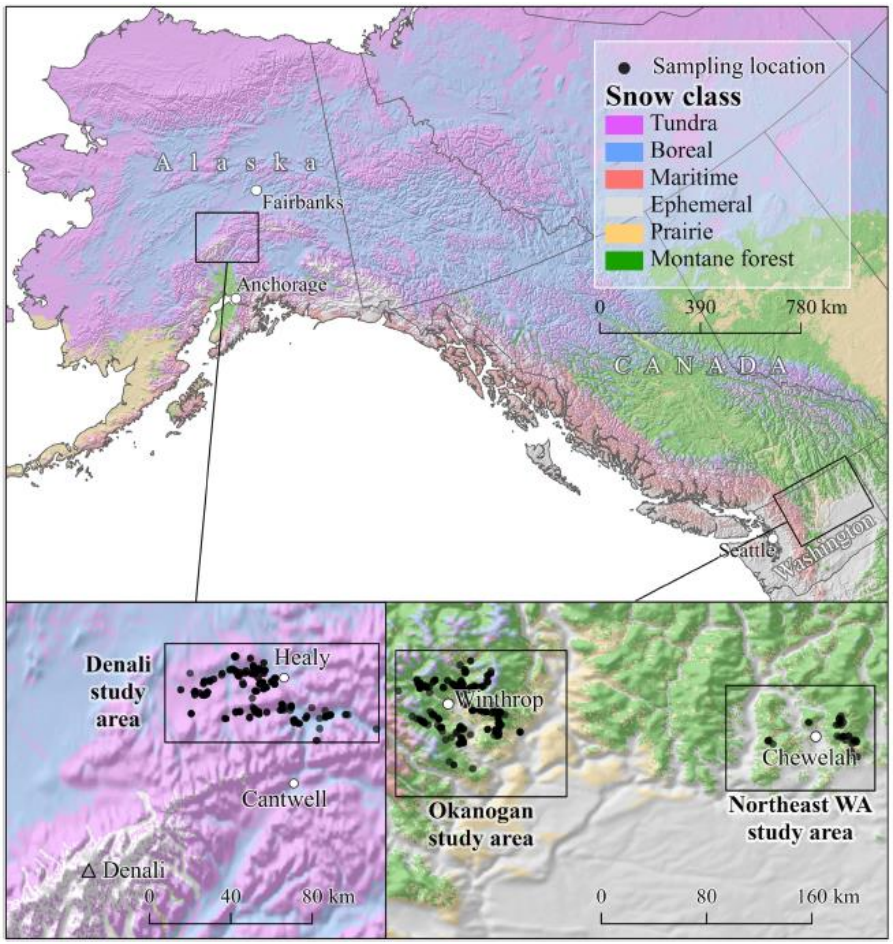

Figure 1. Zones d'étude. La zone d'étude de Denali, dans l'intérieur de l'Alaska, est principalement composée de toundra et de neige boréale. La zone d'étude d'Okanogan, dans l'État de Washington, est diversifiée, mais se compose principalement de forêts montagnardes. Les autres classes de neige d'Okanogan sont la prairie et l'éphémère, avec une partie maritime à l'extrême ouest et une partie boréale/toundra très limitée aux altitudes les plus élevées. Le nord-est de l'État de Washington comprend des classes de neige de forêt montagnarde, de prairie et d'éphémère. Les points noirs indiquent les emplacements des pistes de neige échantillonnées dans chaque zone d'étude

Propriétés de la neige

Pour mesurer les propriétés de la neige, nous avons creusé une fosse à neige à côté de chaque ensemble de traces mesurées, en alignant la face de la fosse parallèlement à la direction de déplacement de l'animal et en la reculant de 25 à 30 cm par rapport aux traces afin de nous assurer que notre coupe-densité de 20 cm de long n'intercepterait pas la neige perturbée par les animaux (Fig. 2). Comme nous n'avons prélevé que des traces très récentes, nous avons supposé que les conditions d'enneigement n'avaient pas changé de manière significative entre le moment où les traces ont été faites et celui où nous avons effectué nos observations.

Il est important de noter que nous n'avons sélectionné que les traces où l'animal était entièrement soutenu par la neige et avons ignoré toutes les traces qui traversaient toute la couche de neige et entraient en contact avec le sol. Cette approche était nécessaire pour quantifier les **seuils de résistance** de la neige (par exemple, la dureté ou la densité) requis pour supporter la masse corporelle de chaque espèce, mais ce plan d'échantillonnage empêche d'analyser la profondeur de la neige comme covariable de la profondeur d'enfoncement des traces.

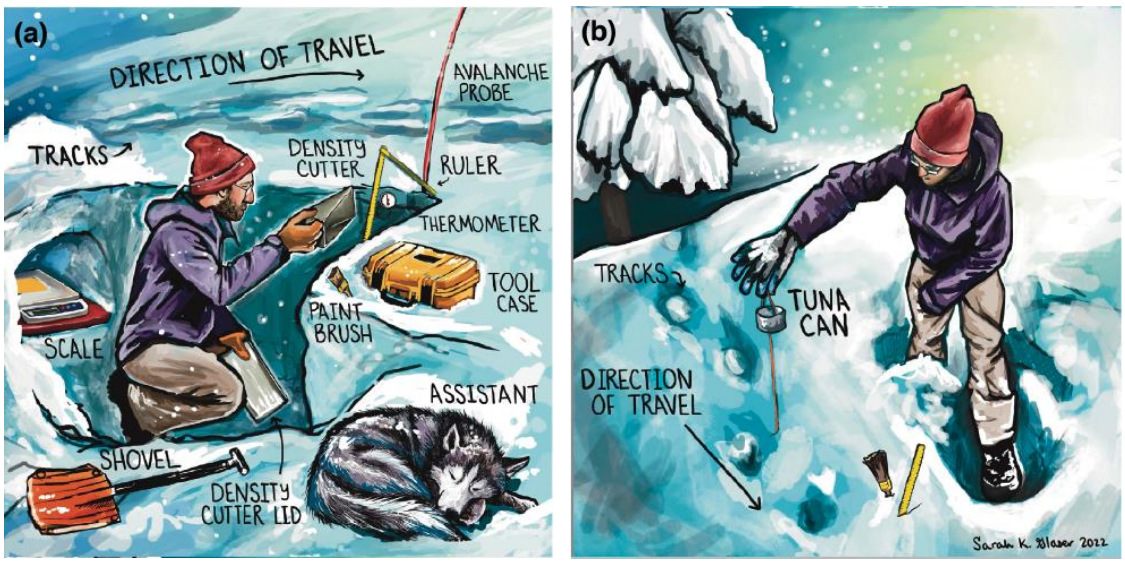

Figure 2. Illustration du protocole d'échantillonnage sur le terrain. Nous avons creusé une fosse à neige parallèle à la direction de déplacement de l'animal et avons procédé à des observations, notamment en mesurant la densité des 30 premiers centimètres (**a** ; *AvgDens*), en déterminant la dureté à la main sur toute la profondeur de la fosse (*AvgHH*), en quantifiant l'épaisseur et la profondeur des couches de glace (*IceTop* et *TotalIce*) et en mesurant la pénétrabilité de la surface à l'aide de boîtes de thon (**b** ; *AvgTuna*). La ficelle sous la boîte de thon mesurait 50 cm, hauteur à laquelle la boîte a été lâchée. Illustration de Sarah K. Glaser

Nous avons mesuré cinq propriétés de la neige sur chaque site : la densité, la pénétrabilité, la dureté moyenne à la main, la présence de couches de glace et l'épaisseur totale des couches de glace. La densité de la neige est une mesure centrale dans la science de la neige, avec des applications directes pour le calcul de l'équivalent en eau de la neige (SWE), de l'albédo, du bilan thermique et du coût des déplacements de la faune (Bormann et al. 2013, Kinar et Pomeroy 2015, Sivy et al. 2018). La densité de la neige peut varier entre 10 et 600 kg/m^3 (Robber et al. 2003) et varier considérablement au sein d'un profil de manteau neigeux donné en fonction de la profondeur, du gradient de température, des nouvelles chutes de neige, de la fonte des neiges, du compactage par le vent et d'une myriade de facteurs climatologiques (Bormann et al. 2013). Nous avons utilisé un coupe-densité en acier de 1 000 cm^3 (SnowMetrics RIP 1 Cutter) mesurant 10 × 10 × 20 cm, et avons pris deux échantillons à chacune des trois classes de profondeur : 0-10, 10-20 et 20-30 cm. Nous avons utilisé la valeur moyenne à chaque profondeur comme mesure de la densité de la neige *AvgDens*. La différence moyenne entre les mesures répétées était de 15,2 kg/m^3, nous avons donc arrondi les valeurs de densité finales à 10 kg/m^3 près lors de la présentation des résultats afin de tenir compte de l'erreur de mesure. Nous avons limité l'échantillonnage aux 30 premiers centimètres en nous basant sur des études antérieures qui indiquaient que la densité près de la surface est un meilleur indicateur de la profondeur d'enfoncement que la densité globale dans toute la colonne de neige (Bunnell et al. 1990, Sivy et al. 2018). **Cependant**, nous craignions que 30 m ne soient trop peu profonds pour prédire la profondeur d'enfoncement des orignaux, nous avons donc prélevé des échantillons de densité de neige sur toute la profondeur à 15 traces d'orignaux. La relation ne s'est pas améliorée au-delà de la densité des 30 cm supérieurs (informations complémentaires), ce qui indique que la profondeur d'échantillonnage de densité des 30 cm supérieurs que nous avons choisi était suffisante.

Afin de mieux évaluer la dureté de la neige, nous avons mesuré la **pénétrabilité** de la surface et la dureté à la main dans toute l'épaisseur du manteau neigeux. La **pénétrabilité** (analogue au compactage de la surface, Fierz et al. 2009) a été mesurée en laissant tomber un pénétromètre cylindrique de 200 g (boîte de thon de 7 oz, Chicken of the Sea Chunk Light,

8,2 cm de diamètre × 4,2 cm de hauteur) d'une hauteur de 50 cm au-dessus de la surface de la neige, puis en mesurant sa profondeur d'enfoncement (Fig. 2B). Nous avons effectué deux lâchers de boîtes de thon sur chaque site et avons calculé la moyenne des deux pour quantifier la pénétrabilité *Avg Tuna*. Des méthodes simples et peu coûteuses similaires ont été utilisées comme indicateur de la profondeur d'enfoncement des animaux dans des études antérieures sur la faune sauvage (Murray et Boutin 1991, Kolbe et al. 2007, Pozzanghera et al. 2016, Droghini et Boutin 2018b, et Peers et al. 2020).

Nous avons également mesuré la dureté à la main, un élément clé de la stratigraphie des couches de neige (Kinar et Pomeroy 2015). L'échelle de dureté à la main est largement utilisée dans la prévision des avalanches pour délimiter les couches de neige qui diffèrent par leur dureté (Fierz et al. 2009). Chaque couche se voit attribuer une dureté en fonction de la possibilité d'y enfoncer un poing, quatre doigts, un doigt, un crayon ou un couteau en appliquant une force relativement constante. Nous les avons reclassées sur une échelle numérique de 1 (dureté d'un poing ; la plus molle) à 5 (dureté d'un couteau ; la plus dure). Pour cinq horizons de profondeur (10, 20, 30, 40 ou 50 cm), nous avons multiplié chaque unité de dureté (1-5) par l'épaisseur totale de la couche (en cm), additionné toutes les mesures et divisé par la profondeur pour calculer la dureté pondérée en fonction de l'épaisseur (AvgHH ; sensu Sivy et al. 2018).

Nos mesures de la **dureté** au toucher ont servi de base pour délimiter les couches de glace, qui ont un impact significatif sur les déplacements et la capacité de recherche de nourriture des grands mammifères (Hansen et al. 2011). La glace, qui correspond à la dureté d'un couteau, se forme généralement lorsque de l'eau liquide s'infiltre et regèle à la surface ou à l'intérieur du manteau neigeux (Fierz et al. 2009).

Nous avons également observé des **vents** extrêmes qui ont fortement aggloméré les grains de neige en couches de dureté de couteau, qui ont également été incluses comme couches de glace (Fierz et al. 2009). Nous avons déterminé la présence (1) ou l'absence (0) de couches d'une dureté de couteau dans les 10, 20, 30, 40 et 50 premiers centimètres du manteau neigeux pour la mesure de la présence de glace (*IceTop*), et avons additionné l'épaisseur totale des couches d'une dureté de couteau pour calculer l'épaisseur totale de la glace (*Ice Total*) dans les 10, 20, 30, 40 et 50 cm du manteau neigeux. Comme nous avons recueilli des données stratigraphiques pour toute la colonne de neige, nous avons pu calculer les classes de profondeur 0-40 cm et 0-50 cm pour *AugHH*, *Ice Top* et *Ice Total* sans avoir à effectuer de mesures supplémentaires sur le terrain. Nous avons donc inclus ces profondeurs, même si nos mesures de densité se sont arrêtées à 30 cm de la surface de la neige.

Modélisation mono-espèce

Nous avons utilisé des modèles additifs généralisés (GAM ; Wood 2017) pour déterminer les meilleurs prédicteurs de la profondeur d'enfoncement pour chaque espèce. Les GAM utilisent des splines pour créer des relations lissées et non linéaires entre les prédicteurs et la variable de réponse (Wood 2017). Comme la profondeur d'enfoncement des traces ne peut être < 0 cm, nous avons modélisé la profondeur d'enfoncement à l'aide d'une distribution gamma (en ajoutant 0,00001 à toutes les profondeurs de traces de 0 cm afin de satisfaire à l'exigence de non-nullité de la distribution gamma).

Étant donné que la densité, la dureté au toucher, la présence de glace et l'épaisseur cumulative de la glace comprenaient plusieurs classes de profondeur fortement corrélées, nous avons d'abord déterminé quelle classe de profondeur pour chacune de ces variables donnait les meilleurs résultats. Nous avons construit tous les modèles à l'aide de GAM à un terme avec des splines à plaque mince pénalisées (Wood 2003) pour les variables continues. Nous avons utilisé un effet fixe catégoriel si de la glace était présente dans l'horizon supérieur du manteau neigeux (*IceTop* ; 0 = pas de glace ; 1 = glace). Nous avons utilisé le pourcentage de déviance nulle expliquée (ci-après, pseudo-R^2 ou pR^2) pour déterminer le meilleur prédicteur global de la profondeur d'enfoncement (*AvgDens, AvgHH, IceTop, Ice Total* ou *Aug Tuna*) pour chaque espèce (Wood 2017). Nous avons utilisé les GAM à l'aide du package « *mgcv* » dans R (Wood 2017, www.r-project.org).

Comparaison multi-taxons et régionale

Outre les prédicteurs spécifiques à chaque espèce, nous avons également cherché à déterminer quelle propriété de la neige prédisait le mieux la profondeur d'enfoncement des traces pour plusieurs taxons afin d'évaluer l'influence de la neige sur les interactions prédateurs-proies. Pour ce faire, nous avons suivi une procédure similaire pour sélectionner la meilleure classe de profondeur parmi les quatre variables spécifiques à la profondeur, à nouveau à l'aide d'un modèle GAM lié à une distribution gamma avec des splines à plaque mince (Wood 2003). Afin de choisir une seule variable neigeuse qui prédisait le mieux la profondeur d'enfoncement pour tous les taxons, nous avons construit des modèles distincts pour chaque covariable neigeuse. Chaque modèle consistait en une profondeur d'enfoncement modélisée en réponse à une interaction « par variable » entre une covariable neige donnée (*AugDens, AvgHH, IceTop, IceTotal* ou *AvgTuna*) et l'espèce, ce qui permettait à chaque espèce de réagir différemment aux propriétés de la neige. Nous avons sélectionné le meilleur modèle à terme unique pour toutes les espèces en utilisant la déviance expliquée.

Nous avons utilisé ce meilleur modèle global pour tester les différences régionales en matière de profondeur d'enfoncement, pour tester les seuils de soutien et pour délimiter les zones dangereuses. Afin d'analyser les différences régionales dans les relations de profondeur d'enfoncement, nous avons ajouté la région au meilleur modèle global en tant que terme d'interaction par variable et avons comparé les modèles sélectionnés à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AIC_c), qui tient compte de la qualité de l'ajustement tout en pénalisant les modèles avec des paramètres supplémentaires afin de minimiser le surajustement (Anderson et Burnham 2002). Nous avons considéré le modèle avec l'AIC_c le plus bas comme le modèle le mieux adapté, aucun autre modèle candidat n'ayant des valeurs AIC_c inférieures à 2 ($\Delta AIC_c > 2$). Si deux ou plusieurs modèles candidats se situaient à moins de 2 AIC_c du modèle principal ($\Delta AIC_c < 2$), nous avons considéré que ces modèles bénéficiaient chacun d'un soutien substantiel.

Seuils de soutien

Pour identifier les seuils de soutien, nous avons utilisé une régression linéaire par morceaux pour estimer directement les points **d'inflexion**. La régression par morceaux, également appelée « régression brisée » ou « **régression segmentée** », est utilisée pour déterminer les seuils (**points de rupture**) auxquels les relations écologiques changent (Toms et Lesperance 2003. Sivy et al. 2018). Les GAMs étant conçus pour créer une réponse lissée, les seuils sont plus difficiles à identifier, tandis que la régression par morceaux identifie explicitement les seuils abrupts potentiels (Toms et Lesperance 2003). Nous avons utilisé le package « segmented » dans R (Muggeo 2017) pour générer des points de rupture, récupérer les valeurs AIC corrigées (AIC_c ; Anderson et Burnham 2002) et calculer les valeurs R^2 ajustées.

Nous avons utilisé l'AIC_c pour déterminer si l'ajout d'un point de rupture améliorait l'ajustement du modèle par rapport à un modèle linéaire simple. Pour chaque espèce, si l'un des modèles était supérieur à 2 AIC_c inférieur ($\Delta AIC_c > 2$) à l'autre, nous avons sélectionné le modèle avec la valeur AIC_c la plus faible. Si $\Delta AIC_c < 2$, nous avons considéré que ces modèles avaient un soutien équivalent (Anderson et Burnham 2002) et avons donc sélectionné le modèle segmenté, car notre objectif était d'identifier les seuils de soutien s'ils existaient.

Pour déterminer un seuil de soutien pour les espèces pour lesquelles la régression linéaire était plus performante que la régression par point de rupture (c'est-à-dire l'orignal), nous avons résolu l'équation de régression linéaire pour une profondeur d'enfoncement égale à la moyenne des points de rupture des autres espèces, ajustée en fonction de la longueur des pattes arrière.

Zones de danger maximal

Un seuil de soutien est important pour déterminer les valeurs des propriétés critiques de la neige qui soutiennent la masse corporelle de l'animal sans le faire s'enfoncer de manière appréciable dans la neige. **Cependant**, le degré d'entrave au mouvement et la dépense énergétique d'un animal s'enfonçant dans le manteau neigeux devraient varier considérablement d'une espèce à l'autre. Par exemple, une profondeur d'enfoncement de 10 cm pour un cerf peut ne pas entraîner d'entrave mesurable à la locomotion (Parker et al. 1984), mais cette profondeur d'enfoncement pourrait considérablement nuire à la mobilité d'une espèce plus petite comme le coyote (Crête et Larivière 2003). Le **facteur clé** qui détermine l'ampleur de la modification des mouvements est la profondeur d'enfoncement de l'animal par rapport à sa taille (Parker et al. 1984, Murray et Boutin 1991). Bien qu'il existe de nombreux paramètres biomécaniques et morphologiques complexes qui relient le mouvement à la taille, la **longueur des pattes arrière** est un indicateur bien accepté de la capacité de mouvement, expliquant 98% de la variance du coût de la locomotion chez divers taxons de vertébrés (Pontzer 2007) et permettant de prédire de manière significative la vitesse maximale chez les mammifères (Garland et Janis 1993). **De plus**, la longueur des pattes arrière est une mesure largement disponible pour diverses espèces (Garland et Janis 1993, Kilbourne et Hoffman 2013), ce qui facilite les comparaisons entre les huit espèces étudiées ici.

Nous avons calculé la profondeur relative de chaque espèce en divisant sa profondeur par la longueur de ses pattes arrière (Tableau 1), une mesure morphologiquement ajustée du coût du mouvement. **Tout d'abord**, nous avons utilisé notre meilleur modèle GAM à terme unique pour générer des prévisions de profondeur relative spécifiques à chaque espèce sur toute la gamme de densités de neige mesurée. **Ensuite**, nous avons soustrait les profondeurs d'enfoncement relatives prévues des prédateurs de celles des proies afin de calculer la différence entre les profondeurs d'enfoncement relatives. **Enfin**, nous avons défini des zones de danger en fonction de cette différence de profondeur d'enfoncement relative, ce qui nous a permis de mesurer la disparité maximale entre les profondeurs d'enfoncement relatives. Si le carnivore s'enfonçait moins que l'ongulé dans des conditions d'enneigement données (différence de profondeur d'enfoncement relative > 0%), le carnivore aurait un avantage relatif en termes de mouvement, ce qui conduirait progressivement à une zone de danger. À l'inverse, si l'ongulé s'enfonçait moins que le carnivore (différence de profondeur d'enfoncement relative ≤ 0%), il n'y aurait pas de danger accru pour l'ongulé et le carnivore pourrait être relativement désavantagé. La différence maximale de profondeur d'enfoncement relative, appelée « **danger maximal** », représentait les propriétés de la neige où l'avantage de déplacement du prédateur était le plus grand. Nous n'avons pris en compte que les paires prédateur-proie courantes : lynx roux-cerf, couguar-cerf, couguar-orignal juvénile, couguar-orignal adulte, coyote-cerf, coyote-caribou, loup-caribou, loup-cerf, loup-orignal juvénile et loup-orignal adulte. Malgré le chevauchement des aires de répartition, nous n'avons pas examiné les associations entre l'orignal et le lynx roux ou le coyote, car ces deux espèces sont trop petites pour réussir à tuer un orignal (Newbury 2013, Benson et al. 2017).

Tableau 1. Résumé des traces des espèces et répartition par zone d'étude. En raison de la faible taille des échantillons, nous n'avons pas analysé les relations entre les propriétés de la neige et la profondeur des empreintes pour le mouflon de Dall. Les espèces incluses dans ces analyses sont indiquées en gras. En raison des variations importantes de morphologie liées à la classe d'âge, au sexe et à la région, la longueur des membres postérieurs et les valeurs de charge au sol doivent être considérées comme des estimations générales plutôt que comme des valeurs précises. Sources : [a]Kilbourne et Hoffman (2013) ; [b]Garland et Janis (1993) ; [c]Lankester et al. (1993) (veau d'élan âgé de 33 semaines) ; [d]Telfer et Kelsall (1984) ; [e]Murray et Larivière (2002)

Species	Average track width (cm)	Average track length (cm)	Average track sink depth (cm)	n Total	n Okanogan	n NE WA	n AK	Hind leg length (cm)	Foot loading (g cm^{-2})
Bobcat	5.4	5.4	4.8	44	39	5	0	43.7[a]	NA
Caribou	12.2	13.1	19.8	51	0	0	51	101.2[b]	190[d]
Cougar	9.8	9.5	12.4	39	38	1	0	71.1[a]	NA
Coyote	6.0	7.0	7.7	185	122	8	55	44.0[a]	160[e]
Dall Sheep	5.2	7.2	6.4	6	0	0	6	NA	330[d]
Deer	5.6	7.3	16.6	67	66	1	0	80.9 (*O. virginianus*)[b]; 78.2 (*O. hemionus*)[b]	490[d]
Moose (adult)	11.8	14.3	36.4	150	50	12	88	123.8[b]	650[d]
Moose (juvenile)	10.3	11.8	28.2	35	4	0	31	66.2[c]	NA
Wolf	10.5	11.4	9.7	130	57	8	65	65.7[a]	180[e]

RESULTATS

Nous avons mesuré un total de 707 séries d'empreintes de mammifères à Denali (n = 296), dans le nord-est de l'État de Washington (n = 35) et à Okanogan (n = 376 ; Tableau 1). Pour toutes les espèces, la profondeur d'enfoncement des empreintes variait de 0 à 88,3 cm ($\bar{X}$ = 16,9 cm). Les espèces dont le poids des pattes est plus élevé s'enfonçaient en moyenne plus profondément dans la neige (cerfs = 16,6 cm ; orignaux adultes = 36,4 cm) que les espèces dont le poids des pattes est plus faible (coyotes = 7,7 cm ; loups = 9,7 cm). La plupart des traces d'animaux observées avaient une profondeur <30 cm (553/706 = 78%), ce qui confirme notre décision de limiter les mesures de densité aux 30 cm supérieurs. En raison du nombre limité d'observations, nous n'avons pas pu analyser les relations entre les

propriétés de la neige et les traces pour le mouflon de Dall (n = 6). Les propriétés de la neige variaient considérablement (Tableau 2), avec une profondeur de neige allant de 11 à 235 cm, une densité variant de 21 à 577 kg/m^3 une profondeur d'enfoncement du thon allant de 0 à 31,3 cm et une épaisseur totale de glace allant de 0 à 31 cm dans les 50 premiers centimètres du manteau neigeux. La densité de la neige variait selon la classe de neige, les densités les plus faibles étant observées dans la forêt boréale, suivie de la toundra, et aucune différence significative n'étant observée entre les autres classes de neige (informations complémentaires).

Tableau 2. Évaluation des variables neigeuses comme prédicteurs de la profondeur des empreintes pour sept espèces de mammifères. Les valeurs pseudo-R^2 (proportion de variance expliquée) issues de modèles additifs généralisés univariés sont indiquées. *AvgDens* = densité de la surface neigeuse mesurée à l'aide d'un coupe-densité de 10 × 10 cm et 1 000 cm^3 ; *IceTop* = présence de couches de glace ; *AvgHH* = moyenne pondérée de la dureté au toucher à l'aide d'une échelle stratigraphique à cinq points ; *AvgTuna* = profondeur d'enfoncement d'un pénétromètre cylindrique (c'est-à-dire une boîte de thon) ; *TotalIce* = épaisseur cumulative de la glace. Nous avons mesuré les propriétés de la neige à plusieurs profondeurs pour certaines variables. Chaque variable a été mesurée par incréments de 10 cm à partir de la surface et regroupée en 3 à 5 profondeurs. La classe de profondeur la plus performante pour chaque variable et chaque espèce est indiquée en gras, et le meilleur prédicteur global pour chaque espèce est signalé par une étoile

		Proportion of null deviance explained								
Variable	Range	Bobcat	Caribou	Cougar	Coyote	Deer	Moose (adult)	Moose (juvenile)	Wolf	All species
AvgDens0-10	23–502	**0.30**	**0.77***	0.29	0.18	0.29	0.43	**0.85***	**0.44**	0.51
AvgDens0-20	38–523	0.29	0.77	0.30	**0.20**	0.33	**0.57***	0.80	0.35	**0.51***
AvgDens0-30	60–516	0.27	0.77	**0.33**	0.17	**0.33***	0.52	0.82	0.30	0.49
IceTop10	0–1	**0.11**	**0.19**	0.13	0.01	0.06	0.06	0.28	**0.14**	**0.33**
IceTop20	0–1	0.04	0.15	0.15	0.01	0.07	**0.10**	**0.36**	0.05	0.31
IceTop30	0–1	0.01	0.18	**0.18**	**0.01**	**0.15**	0.09	0.26	0.02	0.31
IceTop40	0–1	0.01	0.08	0.15	0.00	**0.15**	0.10	0.33	0.01	0.30
IceTop50	0–1	0.00	0.07	0.15	0.00	**0.15**	0.03	0.27	0.01	0.30
AvgHH0-10	1–5	0.24	0.64	0.34	**0.13**	0.28	0.20	0.58	**0.44***	**0.47**
AvgHH0-20	1–4.95	0.19	**0.70**	**0.37***	0.12	**0.29**	0.35	**0.76**	0.35	0.47
AvgHH0-30	1–4.97	0.18	0.67	0.25	0.06	0.24	0.34	0.57	0.26	0.43
AvgHH0-40	1–4.81	**0.25**	0.61	0.20	0.05	0.22	**0.37**	0.61	0.21	0.42
AvgHH0-50	1–4.81	0.23	0.47	0.17	0.05	0.18	0.36	0.59	0.20	0.40
AvgTuna	0–31.3	0.34*	0.62	0.28	0.23*	0.30	0.16	0.83	0.41	0.50
TotalIce10	0–10	**0.17**	**0.21**	**0.21**	0.02	0.07	0.13	**0.54**	**0.14**	**0.35**
TotalIce20	0–19	0.14	0.17	0.13	0.03	0.07	0.24	0.54	0.11	0.35
TotalIce30	0–29	0.05	0.19	0.16	0.03	0.10	0.22	0.54	0.10	0.34
TotalIce40	0–29	0.07	0.15	0.16	0.03	**0.14**	**0.24**	0.39	0.08	0.35
TotalIce50	0–31	0.05	0.14	0.16	**0.05**	0.14	0.18	0.39	0.05	0.34

Modélisation mono-espèce

La densité de la neige était le meilleur prédicteur pour le caribou (*AugDens0-10* ; pR^2 = 0,77), le cerf (*AugDens0-30* ; pR^2 = 0,33), l'orignal juvénile (*AugDens0-10* ; pR^2 = 0,85) et l'orignal adulte (*AugDens0-20* ; pR^2 = 0,57). Pour toutes les espèces, les mesures de la couche de **glace** ont donné de moins bons résultats que celles de la densité, du pénétromètre à thon et de la dureté au toucher (Tableau 2). Pour les couguars et les loups, *AugHH* était le meilleur prédicteur, bien que les valeurs pR^2 aient été presque identiques entre *AugDens0-10* (pR^2 = 0,438) et *AugHH0-10* (pR^2 = 0,445) pour les loups. *Aug Tuna* était le prédicteur le plus performant pour la profondeur d'enfoncement du lynx roux (pR^2 = 0,34) et du coyote (pR^2 = 0,23), bien qu'aucune mesure de la neige n'explique plus de 23% de la déviance pour les coyotes (Tableau 2).

Pour toutes les espèces, la profondeur moyenne d'enfoncement des boîtes de thon était de 5,8 cm, ce qui était moins profond que la profondeur moyenne d'enfoncement de toutes les espèces à l'exception des lynx roux (4,8 cm ; Tableau 1). Malgré ses mauvaises performances pour les orignaux (pR^2 = 0,16), la boîte de thon était un prédicteur étonnamment efficace de la profondeur d'enfoncement pour toutes les espèces (pR^2 = 0,50). La dureté manuelle variait considérablement dans sa capacité à prédire la profondeur d'immersion, car elle était le

meilleur prédicteur pour les couguars et les loups, mais donnait de mauvais résultats pour les coyotes et les lynx roux (pR^2 maximal = 0,25). Pour toutes les espèces et toutes les variables, les mesures de 0 à 10 cm et de 0 à 20 cm les plus proches de la surface figuraient parmi les meilleurs prédicteurs, tandis que les mesures de 0 à 50 cm se classaient systématiquement en dernière position.

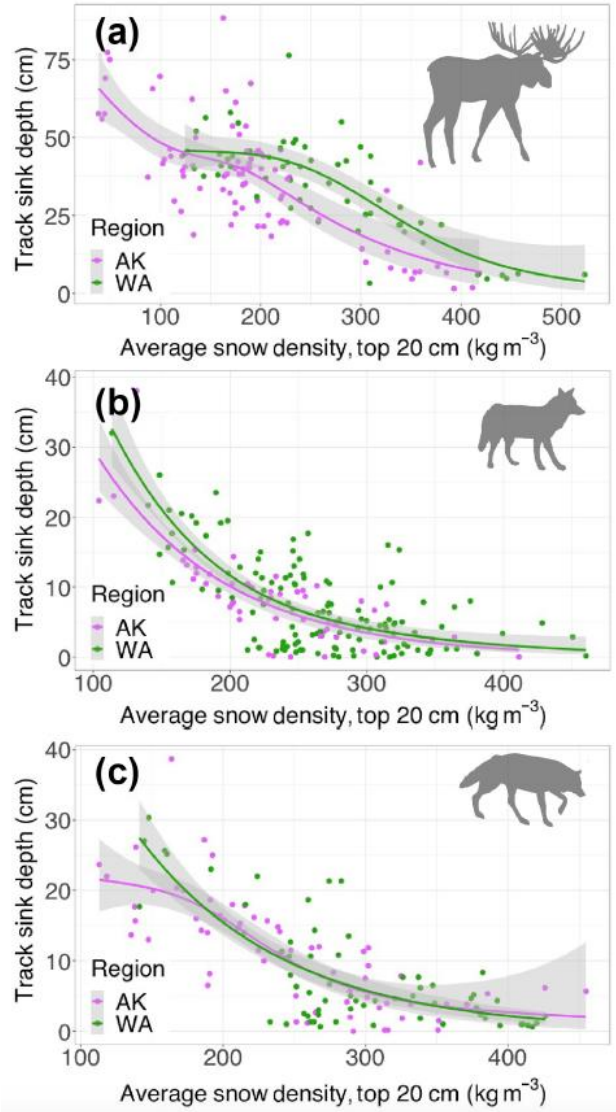

Figure 3. Différences régionales dans les relations entre la profondeur des fosses et la densité de la neige pour (**a**) les orignaux, (**b**) les coyotes et (**c**) les loups. Les lignes ajustées et les intervalles de confiance à 95% (bandes grises) provenant de modèles additifs généralisés avec la région comme terme d'interaction (Alaska = violet ; Washington = vert) sont indiqués. La relation entre la profondeur d'enfoncement et la densité de la neige (0-20 cm ; *AvgDens0-20*) variait selon la région pour l'orignal, mais pas pour les coyotes ou les loups. Les résultats complets de l'analyse régionale sont présentés dans les informations complémentaires

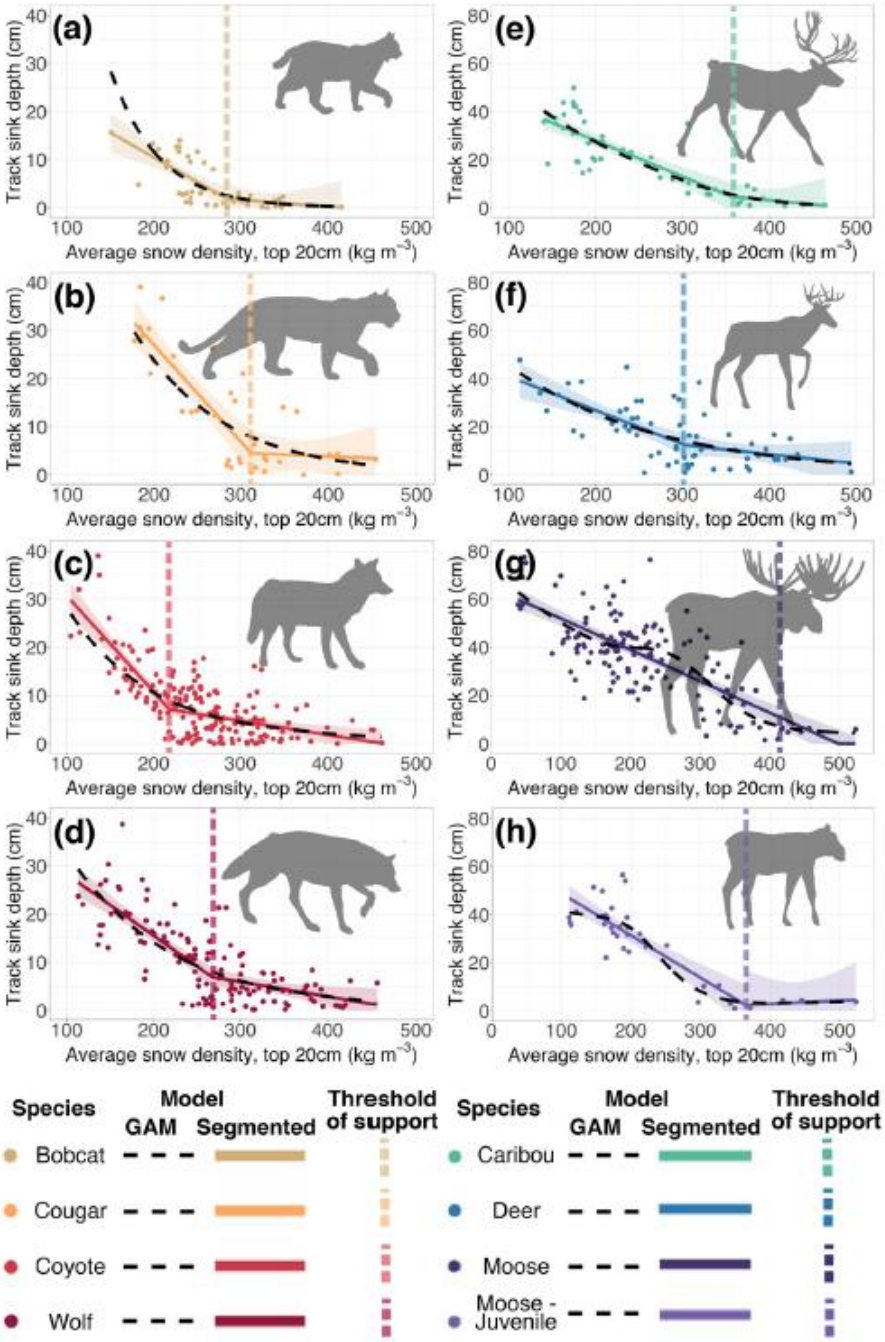

Figure 4. Comparaison entre la régression linéaire segmentée (lignes pleines), les modèles additifs généralisés (lignes pointillées) et les seuils de soutien (lignes pointillées verticales) pour les relations entre la profondeur des puits et la densité de la neige pour (**a**) les lynx roux, (**b**) les couguars, (**c**) les coyotes, (**d**) les loups, (**e**) les caribous, (**f**) les cerfs, (**g**) les orignaux adultes et (**h**) les orignaux juvéniles. Une régression segmentée à un point de rupture correspondait le mieux à toutes les espèces, à l'exception des orignaux adultes. Les zones ombrées indiquent les intervalles de confiance à 95% pour les régressions à point de rupture, qui correspondent à des régressions linéaires distinctes pour chaque segment

Comparaison multi-taxons et régionale

Pour toutes les espèces, *AugDens0-20* était le meilleur prédicteur (pR^2 = 0,51) de la profondeur du puits, suivi de près par *AvgDens0-10* (pR^2 = 0,51) et *Aug Tuna* (pR^2 = 0,50 ; Tableau 2). *AugDens0-30* (pR^2 = 0,49), *AugHH0-10* (pR^2 = 0,47) et *AugHH0-20* (pR^2 = 0,47) ont également obtenu de bons résultats. La relation entre la profondeur d'enfoncement et la densité variait selon les régions pour l'orignal, mais pas pour les coyotes ou les loups (informations complémentaires). Avec quelques variations à faible densité (<150 kg/m^3), les orignaux s'enfonçaient plus profondément pour une densité de neige donnée dans l'État de Washington par rapport à l'Alaska (Fig. 3, informations complémentaires). Les profondeurs

d'enfoncement des coyotes et des loups dans l'État de Washington et en Alaska étaient similaires pour toutes les densités, sauf pour celles inférieures à 170 kg/m^3, où les canidés de l'État de Washington s'enfonçaient légèrement plus profondément (Fig. 3, informations complémentaires).

Seuils de soutien

Les modèles linéaires segmentés ont fourni une représentation similaire des relations entre la profondeur d'enfoncement dans la neige et toutes les espèces que les GAMs plus flexibles (Fig. 4). Le modèle le plus performant comprenait un point de rupture à 280 kg/m^3 (IC à 95% : 240-330 kg/m^3) pour les lynx roux, 310 kg/m^3 (IC à 95% : 280-350 kg/m^3) pour les couguars, 220 kg/m^3 (IC à 95% : 200-230 kg/m^3) pour les coyotes et 270 kg m (IC à 95% : 240-300 kg/m^3) pour les loups (Tableau 3). Lorsque la densité de la neige était faible (<200 kg/m^3), la profondeur du puits des prédateurs a changé rapidement jusqu'à un point de rupture, après quoi la profondeur du puits a changé de manière insignifiante. La profondeur d'enfoncement des ongulés suivait un schéma similaire, avec des points de rupture à 360 kg/m^3 (IC à 95% : 280-430 kg/m^3) pour le caribou, 300 kg/m^3 (IC à 95% : 240-370 kg/m^3) pour le cerf et 360 kg/m^3 (IC à 95% : 280-450 kg/m^3) pour les orignaux juvéniles. Les profondeurs d'enfoncement pour les orignaux adultes ont été mieux prédites par un modèle linéaire non modifié de *AvgDens0-20* (Tableau 3). Pour les espèces dont la profondeur d'enfoncement était mieux modélisée par une régression à point de rupture, les profondeurs d'enfoncement au point de rupture variaient de 2 à 13 cm (5 à 16% de la longueur de la patte arrière) et ne changeaient pas de manière appréciable après le point de rupture (Figure 4).

Tableau 3. Sélection du modèle pour le modèle de régression avec point de rupture prédisant la profondeur des puits animaux à partir de la densité moyenne de la neige près de la surface (0-20 cm). Nous avons déterminé le type de modèle (linéaire ou segmenté) à partir du ΔAIC_c. Pour chaque espèce, nous avons utilisé l'AIC_c afin de déterminer si l'ajout d'un point de rupture serait plus informatif qu'un modèle linéaire standard plus simple. Si le modèle segmenté ou linéaire était inférieur de plus de 2 AIC_c ($\Delta AIC_c > 2$) à l'autre, nous l'avons sélectionné comme étant le modèle le mieux adapté. Si la variation de l'AIC_c était inférieure à 2 entre les modèles segmentés et linéaires ($\Delta AIC_c < 2$), nous avons déterminé que les deux modèles étaient équivalents et avons donc sélectionné le modèle segmenté, car notre objectif était d'identifier les seuils de soutien, le cas échéant. Pour les espèces pour lesquelles le modèle segmenté était le plus adapté, la pente du segment final n'était pas significativement différente de zéro, ce qui indique que le point de rupture correspond à un seuil de soutien

	Linear model			Segmented linear model			Best-fitting model			
Species	Log likelihood	AIC_c	Adjusted R^2	Log likelihood	AIC_c	Adjusted R^2	Model shape	Threshold of support (95% CI; kg m^{-3})	Intercept (cm)	Coefficient(s)
Caribou	−176.602	359.7	0.71	−175.113	361.6	0.71	Segmented	360 (280–430)	57.6 ± 8.8	−0.15 ± 0.04; −0.03 ± 0.14
Deer	−240.043	486.5	0.43	−237.249	485.5	0.46	Segmented	300 (240–370)	54.8 ± 13.2	−0.14 ± 0.06; −0.04 ± 0.08
Moose (adult)	−576.098	1158.4	0.52	−575.123	1160.7	0.52	Non-segmented	410 (380–450)	64.8 ± 4.9	−0.13 ± 0.02
Moose (juvenile)	−125.939	258.7	0.68	−122.078	256.2	0.73	Segmented	360 (280–450)	66.3 ± 9.7	−0.18 ± 0.05; 0.01 ± 0.16
Bobcat	−115.206	237	0.45	−112.103	235.8	0.50	Segmented	280 (240–330)	31.0 ± 10.5	−0.10 ± 0.04; −0.01 ± 0.07
Cougar	−132.649	272	0.58	−124.508	260.8	0.71	Segmented	310 (280–350)	67.1 ± 14.4	−0.20 ± 0.06; −0.01 ± 0.09
Coyote	−566.648	1139.4	0.43	−535.904	1082.1	0.58	Segmented	220 (200–230)	50.6 ± 8.0	−0.20 ± 0.04; −0.03 ± 0.05
Wolf	−399.47	805.1	0.53	−387.693	785.9	0.60	Segmented	270 (240–300)	41.0 ± 6.0	−0.13 ± 0.03; −0.03 ± 0.04

Les **points de rupture** peuvent donc être considérés comme des seuils de soutien, des densités de neige critiques au-dessus desquelles l'animal ne s'enfonce pas de manière appréciable dans la neige (Sivy et al. 2018). Pour les orignaux adultes, nous avons utilisé le modèle linéaire ajusté pour calculer un seuil de soutien analogue à celui des autres espèces. Nous avons calculé la profondeur moyenne d'enfoncement pour toutes les autres espèces en

proportion de la longueur de la patte arrière et avons utilisé cette valeur (9,2%) pour estimer une profondeur comparable pour les orignaux adultes (11 cm). Ce seuil de support pour les orignaux adultes était de 410 kg/m^3 (IC à 95% : 380-450 kg/m^3), ce qui correspondait à un point d'inflexion dans la courbe GAM (Fig. 4G).

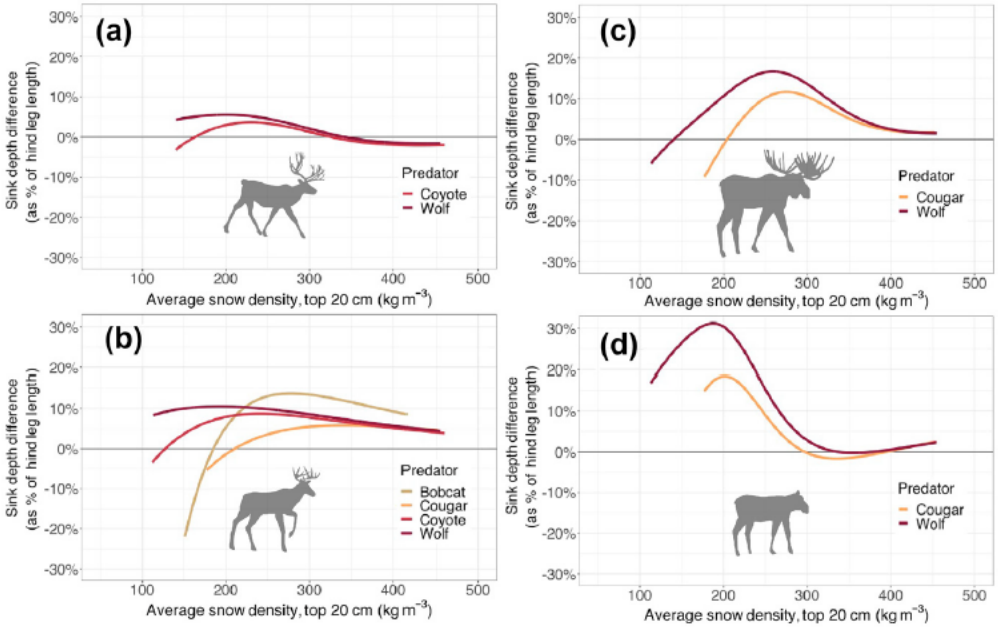

Figure 5. Zones de danger maximal pour (**a**) le caribou, (**b**) le cerf, (**c**) l'orignal adulte et (**d**) l'orignal juvénile par rapport aux prédateurs sympatriques. L'axe des y représente la différence entre la profondeur d'enfoncement de la proie et celle du prédateur, calculée par rapport à la longueur de la patte arrière (Tableau 1). Les valeurs positives représentent les densités de neige où les proies s'enfoncent à des profondeurs relatives plus importantes que les prédateurs, définissant ainsi les « zones de danger », dans lesquelles les prédateurs ont un avantage comparatif en termes de mouvement. Les valeurs négatives représentent les densités où les ongulés ont un avantage relatif en termes de mouvement

Zones de danger maximal

Toutes les espèces d'ongulés présentaient des zones de danger identifiables (Fig. 5), définies comme des plages de conditions d'enneigement dans lesquelles les espèces proies s'enfoncent plus profondément que les prédateurs par rapport à la longueur de leurs pattes. Ces zones de danger atteignaient leur maximum à des densités de neige intermédiaires : la densité associée au danger maximal variait de 190 kg/m^3 (cerf-loup et orignal juvénile-loup) à 340 kg/m^3 (cerf-couguar ; Tableau 4). Le caribou présentait les pics de danger les plus faibles, s'enfonçant seulement 6% plus profondément que les loups, en termes relatifs, à 200 kg/m^3 (Figure 5). **En revanche**, toutes les densités de neige échantillonnées (110-460 kg/m^3) représentent des zones de danger pour les cerfs et les loups, et les cerfs présentaient un désavantage relatif en termes de mobilité par rapport à tous les prédateurs à des densités supérieures à 210 kg/m^3. Les orignaux adultes présentaient de larges zones de danger pour les couguars (200-450 kg/m^3) et les loups (140-460 kg/m^3). La plupart des densités de neige échantillonnées représentaient des zones de danger pour les orignaux juvéniles (Tableau 4), bien que dans des plages étroites de densité modérée, les orignaux juvéniles aient obtenu un léger avantage en termes de mobilité par rapport aux couguars (300-390 kg/m^3) et aux loups (340-380 kg/m^3). Les orignaux juvéniles présentaient le plus grand désavantage relatif en termes de mobilité parmi tous les ongulés étudiés, s'enfonçant 18% moins que les couguars à 200 kg/m^3 et 31% moins que les loups à 190 kg/m^3 (Tableau 4).

Tableau 4. Zones dangereuses pour les caribous, les cerfs et les orignaux. Les zones dangereuses sont définies comme les densités de neige proches de la surface (0 à 20 cm) où le prédateur s'enfonce moins que sa proie sympatrique, par rapport à la longueur de ses pattes arrière. Le danger maximal correspond à la différence maximale entre la profondeur relative d'enfoncement du prédateur et celle de sa proie, quantifiée en divisant la profondeur d'enfoncement par la longueur des pattes arrière. Si le prédateur ne s'enfonce jamais moins que sa proie, il n'y a pas de danger accru pour l'espèce proie et donc pas de zone dangereuse

	Bobcat		Cougar		Coyote		Wolf	
Prey species	Danger zone range (kg m^{-3})	Peak danger (95% CI); density (kg m^{-3})	Danger zone range (kg m^{-3})	Peak danger (95% CI); density (kg m^{-3})	Danger zone range (kg m^{-3})	Peak danger (95% CI); density (kg m^{-3})	Danger zone range (kg m^{-3})	Peak danger (95% CI); density (kg m^{-3})
Caribou	NA	NA	NA	NA	160–330	4% (−3 to 11%); 230	140–340	6% (−3 to 14%); 200
Deer	190–420	14% (9–18%); 280	210–450	6% (1–10%); 340	130–460	9% (3–15%); 240	110–460	11% (0–22%); 190
Moose (adult)	NA	NA	200–450	12% (4–19%); 280	NA	NA	140–460	17% (11–22%); 260
Moose (juvenile)	NA	NA	180–300; 390–450	18% (−5 to 39%); 200	NA	NA	110–340; 380–460	31% (18–45%); 190

DISCUSSION

La neige est un élément essentiel mais peu étudié de l'écologie hivernale des grands mammifères de l'hémisphère nord, car même des changements subtils dans les conditions d'enneigement peuvent favoriser certaines espèces par rapport à d'autres (Boelman et al. 2019, Peers et al. 2020). Notre étude décrit les caractéristiques des propriétés de la neige près de la surface qui sont corrélées aux changements dans la profondeur des puits de la faune sauvage, un indicateur proche de la dépense énergétique et de la **vulnérabilité** globale à la prédation ou, à l'inverse, au **succès** de la chasse (Fancy et White 1987, Dailey et Hobbs 1989, Crête et Larivière 2003). Les **seuils de soutien** variaient d'une espèce à l'autre, comme on pouvait s'y attendre en fonction de la charge au sol, avec des relations étonnamment similaires dans toutes les régions étudiées. Malgré des différences importantes dans la taille corporelle et la charge au sol entre les espèces étudiées, les « zones dangereuses » ont atteint leur maximum à des valeurs intermédiaires de densité de la neige près de la surface de 200 à 300 kg/m^3 pour huit des dix paires d'ongulés et de carnivores. Alors que le climat continue de changer et de modifier les propriétés de la neige, nos résultats indiquent que les changements dans la distribution et l'abondance de la neige dans cette gamme de densité seront les plus déterminants pour faire pencher la balance en faveur des prédateurs ou des proies.

La stratégie des prédateurs joue un rôle majeur dans la détermination du fait que la neige favorise ou entrave le succès de la chasse. Bien que la stratégie de prédation puisse être davantage un spectre qu'une classification binaire (Gittleman 1985, Scharf et al. 2006), les prédateurs cursoriaux tels que les loups et les coyotes parcourent généralement de longues distances pour localiser leurs proies avant de se lancer dans une poursuite (Wilmers et al. 2007). **En revanche**, les prédateurs traqueurs tels que les lynx roux et les couguars effectuent des mouvements de recherche localisés (Bailey et al. 2013, Makin et al. 2017) et utilisent la couverture végétale ou les caractéristiques du terrain pour traquer leurs proies jusqu'à ce qu'elles soient suffisamment proches pour lancer une attaque soudaine (Wilmers et al. 2007, Bailey et al. 2013, Makin et al. 2017).

Les distances accrues parcourues par les prédateurs cursoriaux peuvent entraîner des dépenses énergétiques plus élevées que celles des prédateurs traqueurs et embusqués plus sédentaires, en particulier en présence de neige profonde et peu dense (Crête et Larivière 2003, Scharf et al. 2006). **Cependant**, ce coût peut être **compensé** par la capacité réduite des proies à s'échapper dans la neige profonde, en particulier lorsque les conditions confèrent un avantage aux prédateurs par rapport aux proies ongulées (c'est-à-dire dans les zones

dangereuses). Ces avantages en termes de locomotion peuvent se traduire par un plus grand succès de chasse (Huggard 1993), des taux de prédation plus fréquents (Nelson et Mech 1986, Huggard 1993, Jedrzejewski et al. 2002) et de plus grandes chances de tuer des individus ou des espèces plus grands par rapport à la chasse sans neige (Peterson et al. 1984, Post et al. 1999, Smith et al. 2003).

Étant donné que les conditions d'enneigement et la capacité de fuite des proies influencent davantage le succès de la prédation chez les coureurs que chez les traqueurs (Husseman et al. 2003), les prédateurs cursoriaux peuvent tirer **davantage** profit de l'exploitation des zones dangereuses que les prédateurs traqueurs. Dans notre système, les couguars avaient également des zones de danger plus étroites et des pics plus bas que les loups pour les cerfs et les orignaux, ce qui indique que les loups peuvent avoir un avantage relatif pour la chasse sur une plus large gamme de densités de neige en raison de leur morphologie (pattes plus longues et charge au sol plus faible) par rapport aux couguars. **Ainsi**, le mode de chasse et la morphologie peuvent tous deux influencer l'importance de la densité de la neige pour le succès de la chasse des carnivores, ce qui peut ensuite influencer la variation des taux de prédation en fonction des conditions d'enneigement.

En tant qu'espèce adaptée à la neige et présentant la charge au sol la plus faible parmi les ongulés que nous avons étudiés, le caribou présentait le pic de danger le **plus faible** (Figure 5, Tableau 4). **En revanche**, le cerf avait une mobilité réduite par rapport aux prédateurs dans presque toutes les conditions d'enneigement échantillonnées, et l'effet de la densité de la neige sur sa **vulnérabilité** variait considérablement d'un prédateur à l'autre. Par exemple, les loups avaient un avantage de mobilité de 5 à 10% sur toute la gamme des densités de neige échantillonnées, tandis que les couguars n'avaient pas d'avantage de mobilité tant que la densité de la neige ne dépassait pas 200 kg/m^3. Les orignaux et les orignaux juvéniles présentaient un danger maximal élevé par rapport aux autres paires prédateur-proie, les couguars et les loups ayant un avantage de mobilité relatif dans la plupart des conditions d'enneigement (Fig. 5, Tableau 4). **Ainsi**, les changements climatiques induits dans la densité de la neige peuvent avoir des impacts relativement importants et prévisibles sur les interactions entre les orignaux et les prédateurs, des impacts relativement mineurs sur les caribous et des impacts sur les cerfs qui peuvent dépendre de la composition de la communauté des carnivores. Étant donné que les grands mammifères sont connus pour choisir des terrains et des caractéristiques à petite échelle qui réduisent leur profondeur d'enfoncement (Murray et Boutin 1991, Lingle 2002, Kolbe et al. 2007, Droghini et Boutin 2018*a*), les propriétés spécifiques de la neige qui définissent chaque pic de zone de danger prédateur-proie peuvent éclairer les modèles multi-espèces de sélection de l'habitat et d'interactions entre les espèces.

Notre évaluation de **cinq paramètres** de la neige sur plusieurs classes de profondeur peut aider les écologistes à hiérarchiser les mesures les plus efficaces (Kinar et Pomeroy 2015). Il convient de noter en particulier l'efficacité de la simple boîte de thon (pénétromètre cylindrique). La pénétration moyenne en surface de la boîte de thon a permis de saisir la majeure partie de la variabilité globale de la profondeur d'enfoncement par espèce (Tableau 2), a été le deuxième meilleur prédicteur global et peut être utilisée comme proxy pour notre meilleur prédicteur (*AugDens0-20* ; informations complémentaires). La boîte de thon s'est particulièrement distinguée dans la quantification des conditions pour les espèces de plus petite taille : la relation entre la profondeur d'enfoncement de la boîte de thon et la

profondeur d'enfoncement de l'animal était de près de 1:1 pour les coyotes et les lynx roux, ce qui suggère que la force d'impact et la surface de la boîte de thon sont similaires à la force exercée par les petits prédateurs. **De plus**, cet instrument peu coûteux est léger, facile à transporter sur le terrain et rapide à déployer, autant d'éléments essentiels à prendre en compte dans le cadre d'une campagne de terrain prolongée. Nous nous joignons à plusieurs autres études qui ont montré que des pénétromètres similaires sont efficaces pour les applications liées à la faune sauvage (Murray et Boutin 1991, Kolbe et al. 2007, Pozzanghera et al. 2016, Sivy et al. 2018, Peers et al. 2020) et encourageons les futurs chercheurs à envisager cet outil de mesure de la neige facilement accessible.

Bien que la densité près de la surface ait été le meilleur indicateur de la profondeur d'enfoncement de la faune, la profondeur d'enfoncement est fonction de multiples propriétés physiques qui interagissent, dont la densité n'est qu'une composante parmi d'autres. Le rôle influent des propriétés de la neige non prises en compte peut expliquer en partie la variabilité entre les espèces dans la mesure où les propriétés de la neige que nous avons mesurées expliquaient la profondeur d'enfoncement. Comme notre échantillonnage était largement réparti dans le temps et dans l'espace, nous avons probablement inclus des échantillons présentant une grande variabilité de ces propriétés de la neige non prises en compte. Par exemple, plusieurs centimètres de neige fraîche légère recouvrant une plaque de vent dense seraient moyennés en une seule valeur modérée dans notre mesure de densité de 0 à 10 cm, mais cette couche de neige aurait un effet différent sur la profondeur d'enfoncement qu'une couche homogène de même densité modérée. Cette **hétérogénéité** non prise en compte a peut-être affecté les espèces de plus petite taille, comme les coyotes, qui présentaient la plus faible déviation expliquée dans la profondeur des enfoncements. Bien que nous ayons constaté que la densité de la neige près de la surface était systématiquement le meilleur indicateur de la profondeur des enfoncements chez les animaux sauvages, un échantillonnage avec un coupe-densité à plus haute résolution pour mesurer la densité de la neige par incréments inférieurs à 10 cm pourrait aider à affiner les relations entre la profondeur des enfoncements.

Nous n'avons pas examiné le rôle de la profondeur de la neige, l'un des indicateurs les plus largement utilisés pour mesurer l'impact de la neige sur les grands mammifères (Nelson et Mech 1986, Murray et Boutin 1991, Pedersen et al. 2021, Borg et Schirokauer 2022). Notre objectif étant de quantifier les **seuils de soutien**, nous n'avons étudié que les traces où les animaux étaient soutenus au-dessus du fond du manteau neigeux, ce qui a biaisé notre sélection de sites en faveur des zones où la neige était plus profonde. De nombreuses publications suggèrent que la profondeur totale de la neige est un facteur déterminant dans le choix de l'habitat, les déplacements et les interactions entre prédateurs et proies (Nelson et Mech 1986, Mahoney et al. 2018, Horne et al. 2019, Cunningham et al. 2022). Par rapport à la profondeur de la neige, la densité de la neige a reçu beaucoup moins d'attention en tant que facteur déterminant de la dynamique de la faune sauvage, mais nos résultats soulignent l'importance de la densité près de la surface pour l'efficacité des déplacements et les interactions prédateurs-proies.

Nous pensons que la profondeur de la neige devrait avoir le plus grand impact sur l'énergie nécessaire aux déplacements lorsque la densité de la neige est inférieure aux **seuils de soutien** que nous avons identifiés, et que le succès de la chasse devrait être le plus affecté

par la profondeur de la neige dans les zones où la densité de la neige se situe dans les zones dangereuses. Le couplage de la densité de la neige près de la surface avec les mesures de la profondeur de la neige devrait considérablement améliorer notre capacité à déterminer comment la neige affecte les déplacements de la faune sauvage et la dynamique prédateurs-proies.

La vaste portée géographique de notre étude nous a permis d'analyser si la relation entre les propriétés de la neige et la profondeur d'enfoncement des animaux variait selon les régions. Nous n'avons pas observé de différences régionales dans les relations entre la profondeur d'enfoncement et la densité de la neige pour les coyotes ou les loups, mais nous avons constaté que les orignaux s'enfonçaient plus profondément dans l'État de Washington qu'en Alaska pour des densités de neige intermédiaires (Figure 2). **De plus**, nous avons constaté que les dimensions des empreintes des coyotes, des orignaux et des loups étaient plus grandes en Alaska qu'à Washington (informations complémentaires), et d'autres études indiquent que ces trois espèces ont une taille corporelle plus grande dans les régions nordiques que dans les régions plus méridionales (Ashton et al. 2000, Herfindal et al. 2006, Meir et al. 2007). Cette tendance pourrait indiquer que la plus grande surface des pattes que nous avons observée chez toutes les espèces en Alaska par rapport à Washington (informations complémentaires) compense largement l'effet d'une plus grande taille corporelle en termes de détermination de la charge sur les pattes et de la profondeur d'enfoncement qui en résulte. **Cependant**, les différences régionales que nous avons observées étaient relativement mineures, ce qui indique que les relations et les seuils que nous avons quantifiés ici devraient s'appliquer de manière générale à d'autres régions, populations et classes de neige.

Nos analyses portant sur dix paires prédateur-proie offrent un cadre communautaire pour évaluer l'impact biologique de la neige. En intégrant nos résultats aux données de localisation des animaux et à des modèles de neige explicites sur le plan spatial et temporel (Liston et Elder 2006), les efforts futurs pourront déterminer le rôle des seuils de soutien de la neige dans le choix de l'habitat. En modélisant la répartition géographique des zones dangereuses à travers le paysage, nos travaux permettent de prédire les zones où les proies sont les plus menacées ou celles où les prédateurs peuvent avoir de plus en plus de difficultés à chasser. Les enquêtes sur les sites de mise à mort hivernale offrent la possibilité d'examiner explicitement le rôle de la neige dans les événements de prédation, et la quantification des propriétés de la neige tout au long des séquences de poursuite et de mise à mort permettrait d'améliorer encore notre compréhension des zones dangereuses. Le changement climatique pourrait déjà réduire les zones dangereuses, car les principaux impacts observés sur le manteau neigeux comprennent une baisse des valeurs globales d'équivalent en eau de la neige (Kapnick et Hall 2012), une augmentation de la fonte en plein hiver (Musselman et al. 2021), une diminution de la couverture spatiale (Pulliainen et al. 2020) et des hivers plus courts (Derksen et Brown 2012). Ces changements pourraient collectivement rendre la neige plus dense et plus favorable aux ongulés, tout en réduisant le nombre de jours et la superficie des terrains enneigés dont disposent les prédateurs pour exploiter leur avantage. Comprendre quand et où se trouvent les **zones dangereuses** reste un besoin urgent et impérieux pour les gestionnaires de ressources afin d'anticiper et de s'adapter de manière proactive à l'évolution des conditions d'enneigement.

References

Anderson, D. R. and Burnham, K. P. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. – J. Wildl. Manage. 66: 912.

Arons, E. M. and Colbeck, S. C. 1995. Geometry of heat and mass transfer in dry snow: a review of theory and experiment. – Rev. Geophys. 33: 463.

Ashton, K. G., Tracy, M. C. and de Quieroz, A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? – Am. Nat. 156: 26.

Bailey, I. Myatt, J. P. and Wilson, A. M. 2013. Group hunting within the Carnivora: physiological, cognitive and environmental influences on strategy and cooperation. – Behav. Ecol. Sociobiol. 67: 1–17.

Benson, J. F., Loveless, K. M., Rutledge, L. Y. and Patterson, B. R. 2017. Ungulate predation and ecological roles of wolves and coyotes in eastern North America. – Ecol. Appl. 27: 718–733.

Bieniek, P. A., Bhatt, U. S., Wlash, J. E., Lader, R., Griffith, B., Roach, J. K. and Thoman, R. L. 2018. Assessment of Alaska rain-on-snow events using dynamical downscaling. – J. Appl. Meteorol. Climatol. 57: 1847–1863.

Boelman, N. T., Liston, G. E., Gurarie, E., Meddens, A. J. H., Mahoney, P. J., Kirchner, P. B., Bohrer, G., Brinkman, T. J., Cosgrove, C. L., Eitel, J. U. H., Hebblewhite, M., Kimball, J. S., LaPoint, S., Nolin, A. W., Pedersen, S. H., Prugh, L. R., Reinking, A. K. and Vierling, L. A. 2019. Integrating snow science and wildlife ecology in Arctic-boreal North America. – Environ. Res. Lett. 14: 010401.

Borg, B. L. and Schirokauer, D. W. 2022. The role of weather and long-term prey dynamics as drivers of wolf population dynamics in a multi-prey system. – Front. Ecol. Evol. 10: 791161.

Bormann, K. J., Westra, S., Evans, J. P. and McCabe, M. F. 2013. Spatial and temporal variability in seasonal snow density. – J. Hydrol. 484: 63–73.

Brown, R. D. and Mote, P. W. 2009. The response of Northern Hemisphere snow cover to a changing climate. – J. Climate 22: 2124–2145.

Bunnell, F. L., Parker, K. L., McNay, R. S. and Hovey, F. W. 1990. Sinking depths of black-tailed deer in snow, and their indices. – Can. J. Zool. 68: 917–922.

Coady, J. W. 1973. Influence of snow on behavior of moose. – Proc. Intl. Symp. Moose Ecol. 101: 417–436.

Crête, M. and Larivière, S. 2003. Estimating the costs of locomotion in snow for coyotes. – Can. J. Zool. 81: 1808–1814.

Cunningham, C. X., Liston, G. E., Reinking, A. K., Boelman, N. T., Brinkman, T. J., Joly, K., Hebblewhite, M., Boutin, S., Czetwertynski, S., Sielecki, L .E and Prugh, L. R. 2022. Human and animal movements combine with snow to increase moose–vehicle collisions in winter. – Environ. Res. Lett. 17: 125007.

Dailey, T. V. and Hobbs, N. T. 1989. Travel in alpine terrain: energy expenditures for locomotion by mountain goats and bighorn sheep. – Can. J. Zool. 67: 2368–2375.

Derksen, C. and Brown, R. 2012. Spring snow cover extent reductions in the 2008–2012 period exceeding climate model projections. – Geophys. Res. Lett. 39: L19504.

Droghini, A. and Boutin, S. 2018a. Snow conditions influence grey wolf (*Canis lupus*) travel paths: the effect of human-created linear features. – Can. J. Zool. 96: 39–47.

Droghini, A. and Boutin, S. 2018b. The calm during the storm: snowfall events decrease the movement rates of grey wolves (*Canis lupus*). – PLoS One 13: e0205742.

Fancy, S. G. and White, R. G. 1987. Energy expenditures for locomotion by barren-ground caribou. – Can. J. Zool. 65: 122–128.

Fierz, C., Armstrong, R. L., Durand, Y., Etchevers, P., Greene, E., McClung, D. M., Nishimura, K., Satyawali, P. K. and Sokratov, S. A. 2009. The international classification for seasonal snow on the ground. – IHP-VII Technical Documents in Hydrology No. 83, IACS Contribution No. 1, UNESCO-IHP.

Ganz, T. R., DeVivo, M. T., Kertson, B. N., Roussin, T., Satterfield, L., Wirsing, A. J. and Prugh, L. R. 2022. Interactive effects of wildfires, season and predator activity shape mule deer movements. – J. Anim. Ecol. 91: 2273–2288.

Garland, T. and Janis, C. M. 1993. Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals? – J. Zool. 229: 133–151.

Geldsetzer, T. and Jamieson, J. B. 2000. Estimating dry snow density from grain form and hand hardness. – Proc. Intl. Snow Sci. Workshop 1: 121–127.

Gittleman, J. L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. – Oecologia 67: 540–554.

Gurarie, E., Hebblewhite, M., Joly, K., Kelly, A. P., Adamczewski, J., Davidson, S. C., Davison, T., Gunn, A., Suitor, M. J., Fagan, W. F. and Boelman, N. 2019. Tactical departures and strategic arrivals: divergent effects of climate and weather on caribou spring migrations. – Ecosphere 10: e02971.

Hansen, B. B., Aanes, R., Herfindal, I., Kohler, J. and Saether, B. 2011. Climate, icing, and wild arctic reindeer: past relationships and future prospects. – Ecology 92: 1917–1923.

Herfindal, I., Solberg, E. J., Saether, B., Høgda, K. A. and Andersen R. 2006. Environmental phenology and geographical gradients in moose body mass. – Oecologia 150: 213–224.

Horne, J. S., Hurley, M. A., White, C. G. and Rachael, J. 2019. Effects of wolf pack size and winter conditions on elk mortality. – J. Wildl. Manage. 83: 1103–1116.

Huggard, D. J. 1993. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. – J. Wildl. Manage. 57: 382–388.

Husseman, J. S., Murray, D. L., Power, G., Mack, C., Wenger, C. R. and Quigley, H. 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. – Oikos 101: 591–601.

IPCC 2022. The ocean and cryosphere in a changing climate: special report of the intergovernmental panel on climate change. – Cambridge Univ. Press.

Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. and Szymura, L. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Bialowieza Primeval Forest (Poland). – Ecology 83: 1341–1356.

Kapnick, S. and Hall, A. 2012. Causes of recent changes in western North American snowpack. – Clim. Dyn. 38: 1885–1899.

Kilbourne, B. M. and Hoffman, L. C. 2013. Scale effects between body size and limb design in quadrupedal mammals. – PLoS One 8: e78392.

Kinar, N. J. and Pomeroy, J. W. 2015. Measurement of the physical properties of the snowpack: measurement of snowpack. – Rev. Geophys. 53: 481–544.

Kolbe, J. A., Squires, J. R., Pletscher, D. H. and Ruggiero, L. F. 2007. The effect of snowmobile trails on coyote movements within lynx home ranges. – J. Wildl. Manage. 71: 1409–1418.

Lankester, M. W., Wheeler-Smith, T. and Dudzinski, S. 1993. Care, growth and cost of captive moose calves. – Alces 29: 249–262.

Leblond, M., St-Laurent, M. and Côté, S. D. 2016. Caribou, water, and ice – Fine-scale movements of a migratory arctic ungulate in the context of climate change. – Mov. Ecol. 4: 14.

Lingle, S. 2002. Coyote predation and habitat segregation of white-tailed deer and mule deer. – Ecology 83: 2037–2048.

Liston, G. E. and Elder, K. 2006. A distributed snow-evolution modeling system (SnowModel). – J. Hydromet. 7: 1259–1276.

Mahoney, P. J., Liston, G. E., LaPoint, S., Gurarie, E., Mangipane, B., Wells, A. G., Brinkman, T. J., Eitel, J. U. H., Hebblewhite, M., Nolin, A. W., Boelman, N. and Prugh, L. R. 2018. Navigating snowscapes: scale-dependent responses of mountain sheep to snowpack properties. – Ecol. Appl. 28: 1715–1729.

Makin, D. F., Chamaillé-Jammes, S. and Shrader, A. M. 2017. Herbivores employ a suite of antipredator behaviours to minimize risk from ambush and cursorial predators. – Anim. Behav. 127: 225–231.

Mech, L. D. and Peterson, R. O. 2003. Wolf-prey relations. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), Wolves: behavior, ecology, and conservation. Univ. Chicago Press, pp. 131–161.

Meiri, S. et al. 2007. What determines conformity to Bergmann's rule? – Global Ecol. Biogeogr. 16: 788–794.

Moskowitz, D. 2010. Wildlife of the pacific Northwest. – Timber Press.
Muggeo, V. M. R. 2017. Interval estimation for the breakpoint in segmented regression: a smoothed score-based approach. – Aust. N. Z. J. Stat. 59: 311–322.
Murie, A. 1944. The wolves of Mount McKinley. – US Govt. Printing Office.
Murray, D. L. and Boutin, S. 1991. The influence of snow on lynx and coyote movements: does morphology affect behavior? – Oecologia 88: 463–469.
Murray, D. L. and Larivière, S. 2002. The relationship between foot size of wild canids and regional snow conditions: evidence for selection against a high footload? – J. Zool. 256: 289–299.
Musselman, K. N., Addor, N., Vano, J. A. and Molotch, N. P. 2021. Winter melt trends portend widespread declines in snow water resources. – Nat. Clim. Change 11: 418–424.
Nelson, M. E. and Mech, L. D. 1986. Relationship between snow depth and gray wolf predation on white-tailed deer. – J. Wildl. Manage. 50: 471.
Newbury, R. K. 2013. Behavioral ecology of the bobcat in a region with deep winter snows. – PhD thesis, University of British Columbia (Okanagan), Canada.
Niittynen, P., Heikkinen, R. and Luoto, M. 2018. Snow cover is a neglected driver of Arctic biodiversity loss. – Nat. Clim. Change 8: 997–1001.
Parker, K. L., Robbins, C. T. and Hanley, T. A.1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. – J. Wildl. Manage. 48: 474–488.
Pedersen, S. H., Bentzen, T. W., Reinking, A. K., Liston, G. E., Elder, K., Lenart, E. A., Prichard, A. K. and Welker, J. M. 2021. Quantifying effects of snow depth on caribou winter range selection and movement in Arctic Alaska. – Mov. Ecol. 9: 48.
Peers, M. J. L., Majchrzak, Y. N., Menzies, A. K., Studd, E. K., Bastille-Rousseau, G., Boonstra, R., Humphries, M., Jung, T. S., Kenney, A. J., Krebs, C. J., Murray, D. L. and Boutin, S. 2020. Climate change increases predation risk for a keystone species of the boreal forest. – Nat. Clim. Change 10: 1149–1153.
Peterson, R. O., Woolington, J. D. and Bailey, T. N. 1984. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. – Wildl. Monogr. 88: 3–52.
Pielmeier, C. and Schneebeli, M. 2003. Stratigraphy and changes in hardness of snow measured by hand, ramsonde and snow micro penetrometer: a comparison with planar sections. – Cold Reg. Sci. Tech. 37: 393–405.
Pontzer, H. 2007. Effective limb length and the scaling of locomotor cost in terrestrial animals. – J. Exp. Biol. 210: 1752–1761.
Post, E., Peterson, R. O., Stenseth, N. C. and McLaren, B. E. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. – Nature 401: 905–907.
Pozzanghera, C. B., Sivy, K. J., Lindberg, M. S. and Prugh, L. R. 2016. Variable effects of snow conditions across boreal mesocarnivore species. – Can. J. Zool. 94: 697–705.
Pulliainen, J., Luojus, K., Derksen, C., Mudryk, L., Lemmetyinen, J., Salminen, M., Ikonen, J., Takala, M., Cohen, J., Smolander, T. and Norberg, J. 2020. Patterns and trends of Northern Hemisphere snow mass from 1980 to 2018. – Nature 581: 294–298.
Rattenbury, K. L., Schmidt, J. H., Swanson, D. K., Borg, B. L., Mangipane, B. A. and Sousanes, P. J. 2018. Delayed spring onset drives declines in abundance and recruitment in a mountain ungulate. – Ecosphere 9: e02513.
Reinking, A. K., Pedersen, S. H., Elder, K., Boelman, N. T., Glass, T. W., Oates, B. A., Bergen, S., Roberts, S., Prugh, L. R., Brinkman, T. J., Coughenour, M. B., Feltner, J. A., Barker, K. J., Bentzen, T. W., Pedersen, Å. Ø., Schmidt, N. M. and Liston, G. E. 2022. Collaborative wildlife–snow science: integrating wildlife and snow expertise to improve research and management. – Ecosphere 13: e4094.
Rezendes, P. 1999. Tracking and the art of seeing: how to read animal tracks and sign. – HarperCollins Publishers.
Riseth, J. Å., Tømmervik, H., Helander-Renvall, E., Labba, N., Johansson, C., Malnes, E., Bjerke, J. W., Jonsson, C., Pohjola, V., Sarri, L. E., Schanche, A. and Callaghan, T. V. 2011. Sámi traditional ecological knowledge as a guide to science: snow, ice and reindeer pasture facing climate change. – Polar Record 47: 202–217.
Robinson, D. A., Estilow, T. W. and NOAA CDR Program. 2014. NOAA Climate Data Record (CDR) of Northern Hemisphere (NH) Snow Cover Extent (SCE), ver. 1. – National Centers for Environmental Information.
Roebber, P. J., Bruening, S. L., Schultz, D. M. and Cortinas, J. V. 2003. Improving snowfall forecasting by diagnosing snow density. – Weather Forecasting 18: 264–287.
Scharf, I., Nulman, E., Ovadia, O. and Bouskila, A. 2006. Efficiency evaluation of two competing foraging modes under different conditions. – Am. Nat. 3: 350–357.
Sivy, K. J., Nolin, A. W., Cosgrove, C. L. and Prugh, L. R. 2018. Critical snow density threshold for Dall's sheep (*Ovis dalli dalli*). – Can. J. Zool. 96: 1170–1177.
Smith, D. W., Peterson, R. O. and Houston, D. B. 2003. Yellowstone after Wolves. – BioScience 53: 330.
Sturm, M. and Liston, G. E. 2021. Revisiting the global seasonal snow classification: an updated dataset for Earth system applications. – J. Hydromet. 21: 2917–2938.
Sturm, M., Holmgren, J. and Liston, G. E. 1995. A seasonal snow cover classification system for local to global applications. – J. Clim. 8: 1261–1283.
Sullender, B. K., Cunningham, C. X., Lundquist, J. D. and Prugh, L. R. 2023. Snow properties and wildlife tracks in Washington and Alaska. – ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, USA. https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/2188
Takeuchi, Y., Nohguchi, Y., Kawashima, K. and Izumi, K. 1998. Measurement of snow-hardness distribution. – Ann. Glaciol. 26: 27–30.
Telfer, E. S. and Kelsall, J. P. 1984. Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. – Ecology 65: 1828–1834.
Thackeray, C. W., Derksen, C., Fletcher, C. G. and Hall, A. 2019. Snow and climate: feedbacks, drivers, and indices of change. – Curr. Clim. Change Rep. 5: 322–333.
Thurber, J. M. and Peterson, R. O. 1991. Changes in body size associated with range expansion in the coyote (*Canis latrans*). – J. Mammal. 72: 750–755.
Toms, J. D. and Lesperance, M. L. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. – Ecology 84: 2034–2041.
van de Kerk, M., Verbyla, D., Nolin, A. W., Sivy, K. J. and Prugh, L. R. 2018. Range-wide variation in the effect of spring snow phenology on Dall sheep population dynamics. – Environ. Res. Lett. 13: 075008.
Wilmers, C. C., Post, E. and Hastings, A. 2007. The anatomy of predator–prey dynamics in a changing climate. – J. Anim. Ecol. 76: 1037–1044.
Wood, S. N. 2003. Thin plate regression splines. – J. R. Stat. Soc. B 65: 95–114.
Wood S. N. 2017. Generalized additive models: an introduction with R, 2nd edn. – Chapman and Hall/CRC.