Les superprédateurs exploitent les conditions neigeuses avantageuses dans tous les modes de chasse

Received: 16 April 2025 | Accepted: 13 October 2025
DOI: 10.1111/1365-2656.70170

Journal of Animal Ecology

RESEARCH ARTICLE
Implications of Changing Snowscapes for Animal Ecology

Apex predators exploit advantageous snow conditions across hunting modes

Benjamin K. Sullender[1] | Taylor R. Ganz[1,2] | Ross Mower[3,4] | Jessica D. Lundquist[3] | Brian N. Kertson[5] | Thomas M. Newsome[6] | Aaron J. Wirsing[1] | Laura R. Prugh[1]

[1]School of Environmental and Forest Sciences, University of Washington, Seattle, Washington, USA; [2]The Nature Conservancy, Hailey, Idaho, USA; [3]Department of Civil and Environmental Engineering, University of Washington, Seattle, Washington, USA; [4]NSF The National Center for Atmospheric Research, Boulder, Colorado, USA; [5]Washington Department of Fish and Wildlife, Olympia, Washington, USA and [6]School of Life and Environmental Sciences, University of Sydney, Sydney, New South Wales, Australia

Résumé

1. Les prédateurs apicaux équilibrent leurs caractéristiques fonctionnelles, les caractéristiques de leur habitat et la répartition de leurs proies afin d'optimiser leur efficacité de chasse. À mesure que les composantes de l'habitat, telles que la **couverture neigeuse**, sont modifiées par le changement climatique, les caractéristiques fonctionnelles peuvent s'avérer plus ou moins efficaces dans les nouvelles conditions environnementales, ce qui a des répercussions à l'échelle de l'écosystème en raison de l'évolution des interactions entre prédateurs et proies.

2. Le mode de chasse est l'un de ces **traits fonctionnels** qui déterminent les environnements les plus propices à la capture de proies. Les grands carnivores qui chassent à courre peuvent tirer parti des conditions d'enneigement qui leur offrent des avantages en termes de déplacement, les longues séquences de poursuite maximisant leur mobilité supérieure par rapport aux proies ongulées de grande taille qui s'enfoncent généralement plus profondément dans la neige. **Cependant**, on sait relativement peu de choses sur la manière dont les prédateurs qui traquent leurs proies utilisent la neige, malgré des avantages théoriques similaires en termes de déplacement par rapport à leurs proies.

3. Dans cette étude, nous avons examiné les effets de la neige sur deux prédateurs sympatriques ayant des stratégies de chasse différentes : les couguars (*Puma concolor* ; prédateurs traqueurs) et les loups (*Cans lupus* ; prédateurs chasseurs). Nous avons associé un modèle physique de la neige à des enquêtes sur les lieux de mise à mort et à des données télémétriques provenant de 50 couguars, 14 loups, 142 cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) et 90 cerfs à queue blanche (*O. virginianus*) collectées entre 2017 et 2021 dans l'État de Washington, aux États-Unis. Nous avons d'abord créé des modèles de répartition hivernale des cerfs pour chaque année afin de contrôler la densité prévue des proies. Nous avons ensuite généré des fonctions de sélection des étapes pour les couguars et les loups en utilisant cet indice des cerfs, les propriétés de la neige et d'autres caractéristiques du paysage susceptibles d'influencer le processus de chasse.

4. L'interaction entre la profondeur et la densité de la neige a influencé les mouvements des deux prédateurs et s'est avérée être un facteur étonnamment important dans les mouvements hivernaux des couguars et la répartition des sites de chasse. Les loups ont faiblement privilégié la neige peu profonde (<35 cm) et de faible densité (<200 kg/m²) et ont évité la neige plus profonde, sauf si elle était suffisamment dense (> 350 kg/m²). Les couguars ont sélectionné une neige très dense (> 400 kg/m²) et de profondeur modérée (< 50 cm) et ont évité la neige profonde. La profondeur et la densité de la neige ont eu des effets similaires sur la sélection des sites de mise à mort par les couguars (n = 389 mises à mort connues et probables par des couguars ; échantillon insuffisant pour les loups).

5. Nos résultats indiquent que la neige est un élément essentiel des mouvements des grands carnivores, quel que soit leur mode de chasse. Dans un climat en réchauffement, les répercussions de la diminution de l'enneigement pourraient réduire le succès de la chasse de plusieurs espèces de grands carnivores, modifiant ainsi la dynamique prédateur-proie avec des effets en cascade à l'échelle de l'écosystème.

MOTS-CLÉS : *Canis lupus*, carnivore, trait fonctionnel, mode de chasse, interactions prédateur-proie, *Puma concolor*, écologie de la neige, ongulés

1. INTRODUCTION

Les interactions prédateurs-proies sont essentielles à la structure et au fonctionnement des écosystèmes (Estes et al., 2011 ; Ripple et al., 2014). Les composantes consommatrices et non consommatrices de ces interactions sont déterminées par le moment et le lieu où les prédateurs chassent le plus efficacement, ce qui dépend lui-même du domaine habitat et des caractéristiques fonctionnelles des prédateurs, telles que leur mode de chasse (Huey & Pianka, 1981 ; Lima, 2002). Par exemple, les lions (*Panther leo*) s'appuient sur les herbes hautes pour se dissimuler et traquer leurs proies, ce qui quadruple presque leur taux de réussite par rapport aux herbes courtes (Hopcraft et al., 2005 ; Orsdol, 1984). **Cependant**, à mesure que le changement climatique modifie les caractéristiques de l'habitat, les lieux et les moments les plus productifs pour les prédateurs changent (Morin et al., 2021 ; Peers et al., 2020). Les nouvelles conditions environnementales peuvent mieux correspondre aux traits fonctionnels de certains prédateurs, tout en rendant d'autres traits moins efficaces, voire inadaptés (Elmhagen et al., 2017 ; Peers et al., 2020). Afin de mieux prévoir à quoi ressembleront les écosystèmes à l'avenir, il reste donc primordial de quantifier l'interaction entre les traits fonctionnels des prédateurs et les composantes de l'habitat sensibles au climat.

Les progrès réalisés dans les technologies de suivi des animaux (Wilmers et al., 2015), l'analyse statistique (Thurfjell et al., 2014) et les produits de données environnementales (Reinking et al., 2022) ont permis aux chercheurs d'examiner la relation entre les espèces sauvages et les composantes de l'habitat qui varient à la fois dans l'espace et dans le temps (Ganz et al., 2024). En particulier, la couverture neigeuse saisonnière a été de plus en plus identifiée pour sa capacité à transformer les interactions entre prédateurs et proies (Reinking et al., 2022 ; Sullender et al., 2023). Lorsque les animaux sauvages se déplacent dans un paysage enneigé, leur dépense énergétique et leur mobilité globale sont largement déterminées par la profondeur à laquelle ils s'enfoncent dans la neige à chaque pas (Dailey & Hobbs, 1989 ; Parker et al., 1984), qui est fortement influencée par les propriétés de la neige telles que la profondeur et la densité (Mahoney et al., 2018 ; Sivy et al., 2018 ; Sullender et al., 2023). La morphologie des pattes des carnivores offre généralement une plus grande surface par unité de masse corporelle (c'est-à-dire une charge moindre sur les pattes) que celle des proies

ongulées. **Ainsi**, à profondeur et densité de neige égales, les carnivores s'enfoncent moins dans la neige et bénéficient d'un avantage relatif en termes de mobilité (Murray & Larivière, 2002 ; Sullender et al., 2023 ; Telfer & Kelsall, 1984). **De plus**, comme la neige limite l'accès des herbivores à la nourriture et augmente leur dépense énergétique dans des conditions hivernales difficiles, l'état physique des ongulés a tendance à se détériorer au cours de l'hiver, les individus les plus faibles devenant plus vulnérables à la prédation (Husseman et al., 2003 ; Wilmers et al., 2020). Les hivers enneigés offrent donc deux avantages aux prédateurs : des conditions de chasse supérieures et une vulnérabilité accrue des proies. **Par conséquent**, la neige a été impliquée dans la modification des schémas d'activité des prédateurs et des proies (Cunningham et al., 2022 ; Droghini & Boutin, 2018), du choix de l'habitat (Pedersen et al., 2021) et des taux de réussite de la prédation (Horne et al., 2019 ; Mech et al., 2001), avec des effets potentiellement en cascade sur la démographie et la dynamique des populations fauniques à plusieurs niveaux trophiques (Borg & Schirokauer, 2022 ; Post et al., 1999).

Les **conditions d'enneigement** spécifiques confèrent aux grands carnivores un avantage comparatif en termes de déplacement par rapport à leurs proies ongulées (Sullender et al., 2023), mais la question de savoir si ces prédateurs exploitent réellement cet avantage théorique peut dépendre de leurs caractéristiques fonctionnelles et de leur choix d'habitat. Le **mode de chasse** est l'une des caractéristiques fonctionnelles les plus importantes pour les prédateurs (Huey & Pianka, 1981 ; Schmitz, 2008 ; Schmitz et al., 2004). Les prédateurs peuvent être classés de manière générale comme utilisant soit des modes de chasse cursoriaux, soit des modes de chasse à l'affût, bien qu'il puisse y avoir davantage un gradient que des états discrets (Scharf et al., 2006). Les prédateurs cursoriaux comme les loups gris (*Canis lupus*, ci-après dénommés « loups ») et les guépards (*Acinonyx jubatus*) se livrent généralement à de **longues poursuites** lorsqu'ils ciblent des proies ongulées mobiles et utilisent un habitat ouvert et relativement plat pour améliorer la détection des proies et lancer la poursuite (Bergman et al., 2006 ; Mills et al., 2004 ; Wilson et al., 2013). Les couguars (*Puma concolor*), les léopards (*Panthera pardus*) et d'autres prédateurs traqueurs, en revanche, préfèrent utiliser des terrains accidentés et des habitats à la structure complexe qui leur permettent de s'approcher sans être détectés et de lancer une attaque soudaine avec une distance de poursuite minimale (Hopcraft et al., 2005 ; Owen-Smith, 2019 ; Smith et al., 2019. L'accumulation de neige devrait renforcer l'avantage des prédateurs en termes de distance de poursuite (Sullender et al., 2023), ce qui pourrait profiter davantage aux animaux rapides qu'aux prédateurs traqueurs. Cette étude apporte un nouvel éclairage sur l'influence des conditions d'enneigement sur les superprédateurs dans un monde en réchauffement rapide.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

Notre étude a été menée dans deux zones de l'État de Washington, aux États-Unis (Figure 1). La zone d'étude d'Okanogan (environ 47,9-49,4 N, ~119,3-120,8 O) et la zone d'étude du nord-est (environ 47,7-49,2 N, ~116,5-118,4 O) s'étendent chacune sur environ 5 000 km². Ces zones présentent une grande diversité de végétation et de reliefs, allant des versants montagneux escarpés et arides en altitude aux forêts denses de conifères et aux pentes couvertes d'armoise (*Artemisia* spp.) en altitude. Les hauteurs (c'est-à-dire > 1 200 m) des deux régions sont généralement enneigées de mi-novembre à début mai (Natural Resources Conservation Service, 2024). Les basses altitudes (-400 m) présentent une empreinte humaine plus importante avec des communautés, des routes, l'exploitation forestière et l'agriculture.

Une **communauté** diversifiée de grands mammifères habite les deux zones, avec des populations répandues de cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*), de cerfs à queue blanche (*O. virginianus*), de couguars, de loups, de coyotes (*Canis latrans*) et de lynx roux (*Lynx rufus*). Bien que d'autres proies telles que l'élan (*Cervus canadensis*) et l'orignal (*Alces alces*) soient également présentes, le cerf mulet et le cerf à queue blanche constituent la grande majorité du régime alimentaire hivernal de nos carnivores cibles dans les deux zones (A. Wirsing, données non publiées).

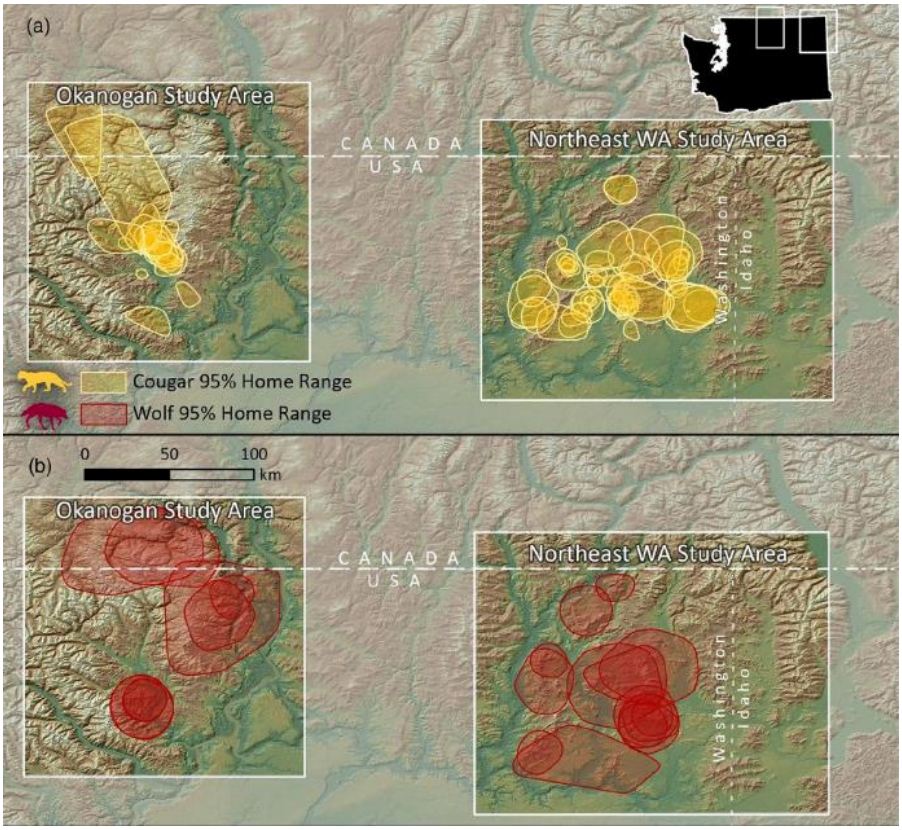

FIGURE 1. (**a** et **b**) Emplacement des zones d'étude d'Okanogan et du nord-est dans l'État de Washington, aux États-Unis (encart en haut à droite) et territoires des prédateurs apex que sont les couguars (**a**) et les loups (**b**)

2.2. Données issues des colliers

Nous avons utilisé les données télémétriques sur la faune sauvage du Washington Predator-Prey Project, comme décrit dans Bassing et al. (2023). Des colliers GPS ont été placés sur des couguars, des loups, des cerfs mulets et des cerfs à queue blanche entre 2016 et 2021, et programmés pour collecter des données de localisation toutes les 4 heures pour toutes les espèces, à l'exception des loups, dont les taux de localisation variaient entre 2 et 12 heures. Les cerfs mulets ont été équipés de colliers dans la zone d'étude d'Okanogan, les cerfs à queue blanche dans la zone d'étude du nord-est, et les loups et les couguars dans les deux zones (Figure 1). Toutes les manipulations des animaux ont été effectuées conformément aux directives du Comité institutionnel de soins et d'utilisation des animaux de l'Université de Washington, en vertu des protocoles 4226-01 et 4381-01, des permis 20-290 et 17-162 du Département de la pêche et de la faune de l'État de Washington, et ont suivi les normes recommandées par l'American Society of Mammalogists (Sikes & Gannon, 2011).

Nous avons utilisé les localisations GPS hivernales des cerfs équipés de colliers (n = 361 animaux-années pour 142 cerfs mulets uniques ; n = 143 animaux-années pour 90 cerfs à

queue blanche uniques ; 2016-2021) afin de construire des fonctions de sélection des ressources (RS ; Johnson et al., 2006) qui quantifient la sélection relative de l'habitat pour les cerfs à une résolution spatiale de 30 m et sur une période annuelle (détails complets présentés dans les informations complémentaires). Ces RS modélisent la distribution probable des proies principales des deux prédateurs dans nos deux zones d'étude, les résultats étant combinés en un seul résultat (ci-après, indice des cerfs).

Pour les carnivores, nous avons filtré toutes les données GPS afin de ne conserver que les emplacements hivernaux (du 1er décembre au 15 mars ; Ganz et al., 2022). Étant donné que le taux de localisation des loups variait en fonction de l'individu, du collier et de l'année, nous avons rééchantillonné toutes les données à un taux de localisation commun de 4 heures en utilisant une tolérance de 30 minutes. Nous avons omis tous les individus ayant fait l'objet de 50 observations ou moins par hiver, ce qui a donné 50 couguars uniques et 14 loups uniques (provenant de 11 meutes) répartis sur les 5 années de notre étude (Tableau 1).

TABLEAU 1. Résumé des données issues des colliers émetteurs utilisés dans cette étude

Species	Region	*n* collared 2017	*n* collared 2018	*n* collared 2019	*n* collared 2020	*n* collared 2021	All years
Cougar	Okanogan	6	9	11	4	1	31
Cougar	Northeast WA	6	11	23	17	8	65
Cougar	Total	12	20	34	21	9	96*
Wolf	Okanogan	0	1	2	3	3	9
Wolf	Northeast WA	1	5	4	1	3	14
Wolf	Total	1	6	6	4	6	23*

Note: *Because some individuals were collared for multiple years, a total of 50 unique cougars were included in the 96 total cougar animal-years of data, and a total of 14 unique wolves from 11 packs were included in the 23 total wolf animal-years of data.

2.3. Propriétés de la neige et covariables du paysage

Nous avons utilisé un système de modélisation distribuée de l'évolution de la neige pour modéliser les propriétés de la neige pertinentes pour la faune sauvage (SnowModel ; Liston & Elder, 2006). SnowModel combine des variables météorologiques distribuées dans l'espace et dans le temps avec la topographie et le type de couverture terrestre, résolvant numériquement des processus physiques tels que la redistribution de la neige soufflée, l'interception par la canopée et l'évolution de la densité de la neige à des intervalles spatiaux et temporels spécifiés par l'utilisateur (Liston & Elder, 2006). Nous avons utilisé le **superordinateur** Discover du Centre de simulation climatique de la NASA pour exécuter une version parallélisée de SnowModel (Mower et al., 2024) avec un incrément de grille de 30 m, un pas de temps de forçage de 3 heures et une sortie quotidienne agrégée de la profondeur de neige (m) et de la densité de la neige (kg/m^3). Pour valider le modèle, nous avons croisé les résultats avec les observations des stations de télémétrie de la neige du Service de conservation des ressources naturelles et les mesures sur le terrain. Tous les détails sont présentés dans les informations complémentaires.

Afin de tenir compte des caractéristiques du paysage autres que la distribution de la neige et des proies qui pourraient influencer les mouvements des prédateurs, nous avons utilisé une combinaison de variables statiques et dynamiques. L'indice de rugosité du terrain (TRI ; Wilson et al., 2007) et la pente sont restés inchangés tout au long de notre période d'étude et se sont avérés être des composants importants d'un habitat approprié pour les grands mammifères dans notre système (Bassing et al., 2023 ; Ganz et al., 2022). Nous avons d'abord

accédé aux données d'altitude des deux zones d'étude (résolution de 30 m ; Farr et al., 2007) et utilisé le package R terra (Hijmans, 2024) pour calculer le TRI et la pente.

Comme nous nous intéressions aux réponses des prédateurs aux covariables dynamiques, nous avons utilisé les données de couverture terrestre mises à jour annuellement par TerrAdapt : Cascadia (résolution de 30 m ; TerrAdapt, 2022). Ces ensembles de données utilisent la télédétection pour identifier les changements dans la couverture terrestre. Nous avons utilisé la couverture du couvert végétal et combiné les classes de végétation en trois grandes catégories : ouverte (neige/glace, stérile, zone humide émergente, graminées mésiques et graminées xériques), arbustive (arbustes mésiques et arbustes xériques) et forestière (zones humides boisées, feuillus et conifères).

Nous avons utilisé la longueur médiane des pas pour extraire le pourcentage de couverture dans une fenêtre mobile spécifique à chaque espèce (rayon de 180 m pour les couguars et rayon de 570 m pour les loups) afin de mieux évaluer la disponibilité perçue (Ganz et al., 2022). Nous avons divisé les données de localisation GPS des prédateurs par année et avons extrait les covariables du paysage de chaque année (TRI, pente et couverture terrestre) à l'aide de terra (Hijmans, 2024). Grâce à la mise à jour annuelle du paysage, nous avons extrait la valeur de l'indice de cerfs à chaque emplacement utilisé et disponible des prédateurs.

2.4. Cadre de modélisation

Nous avons utilisé des fonctions de sélection de pas (SSF) pour quantifier l'influence relative des propriétés de la neige, de la distribution des cerfs et d'autres variables du paysage sur les mouvements des couguars et des loups (Fortin et al., 2005 ; Thurfjell et al., 2014). En paramétrant les étapes disponibles à l'aide de la distribution observée des angles de virage et des longueurs d'étape, les SSFs tiennent explicitement compte à la fois de la non-indépendance des emplacements séquentiels et des schémas de déplacement spécifiques à chaque individu (Avgar et al., 2017 ; Thurfjell et al., 2014). Notre utilisation des SSFs s'aligne sur la sélection d'habitat de troisième ordre, qui évalue les mouvements des animaux dans leur domaine vital (Johnson, 1980). Nous avons utilisé le package *amt* (Signer et al., 2019) pour générer aléatoirement 10 points disponibles par emplacement observé, en utilisant une distribution de von Mises pour l'angle de virage et une distribution gamma pour la longueur des pas (Thurfjell et al., 2014).

Nous avons construit un ensemble de modèles additifs généralisés conditionnels (GAM) pour prédire comment les covariables environnementales influencent la sélection des pas des prédateurs. Les GAM utilisent des splines pour modéliser les relations non linéaires entre les prédicteurs et la variable de réponse et sont particulièrement utiles lorsque des seuils ou des interactions complexes sont attendus (Wood, 2017). Nous avons utilisé des produits tensoriels pour modéliser les interactions entre les termes lissés (Wood et al., 2013). Nous avons utilisé le modèle de risque proportionnel de Cox pour ajuster une régression logistique conditionnelle, c'est-à-dire la SSF, à l'aide du package *mgcv* dans R avec une vraisemblance maximale restreinte (Klappstein et al., 2024 ; Wood, 2017). Dans tous les GAM, nous avons utilisé des splines à plaque mince et quatre fonctions de base (c'est-à-dire $k = 5$) comme compromis entre précision et efficacité computationnelle. Nous avons d'abord examiné toutes les covariables pour détecter la colinéarité et exclu les variables fortement corrélées

($|r|$> 0,7) du même modèle. Nous avons ensuite classé les modèles candidats en fonction du critère d'information d'Akaike (AIC), qui tient compte de la qualité de l'ajustement tout en pénalisant les modèles comportant des paramètres supplémentaires (Anderson & Burnham, 2002). Nous avons sélectionné les modèles présentant l'AIC le plus faible comme les meilleures covariables d'habitat à utiliser dans les deux modèles complets spécifiques aux prédateurs. Nous avons validé nos modèles SSF à l'aide de l'approche de validation croisée k-fold recommandée par Boyce et al. (2002), en calculant le coefficient de corrélation de Spearman pour cinq plis de données sur les couguars et les loups, chacun avec un nombre égal d'années-animaux. Pour chaque covariable, nous avons généré des graphiques d'effets partiels, qui représentent le changement de la variable de réponse (c'est-à-dire la sélection des étapes) pour chaque changement unitaire de la variable prédictive, toutes les autres variables étant fixées à zéro.

Enfin, nous avons construit des graphiques d'effets moyens pour les deux carnivores afin de faciliter l'interprétation de l'impact des propriétés de la neige sur la probabilité relative d'utilisation. Les graphiques d'effets moyens illustrent le changement de la probabilité relative d'utilisation lorsqu'une covariable focale change, en calculant la moyenne de toutes les valeurs observées des autres covariables, ce qui permet de mieux visualiser la variabilité naturelle et la corrélation entre les covariables (Avgar et al., 2017). Bien que les couguars et les loups aient connu des conditions d'enneigement légèrement différentes en raison de l'emplacement différent de leur territoire (Informations complémentaires S1 : Figure S2), nous avons regroupé toutes les données sur la neige provenant des pas disponibles des deux prédateurs et avons calculé les quartiles inférieur (<25%) et supérieur (>75%) à partir des distributions combinées afin de faciliter la comparaison. Nous avons sélectionné les quartiles inférieur et supérieur pour la densité (<200 kg/m et >350 kg/m^3) et la profondeur de neige (<5 cm et >30 cm), en regroupant les données à l'aide de ces valeurs. La comparaison de l'effet des quartiles inférieur et supérieur illustre les effets d'interaction non linéaires sur la sélection des pas modélisés par nos GAM.

2.5. Sites de mise à mort

Afin de déterminer l'emplacement des cerfs tués par des prédateurs dans les deux zones d'étude, nous avons combiné les mises à mort connues de cerfs issues de trois hivers d'études intensives sur les prédateurs à l'aide de GPS et les emplacements de mortalité des ongulés équipés de colliers (Ganz et al., 2023). Nous avons identifié et inclus les mises à mort probables de cerfs en analysant les emplacements GPS des prédateurs équipés de colliers (détails dans les informations complémentaires ; Knopff et al., 2009 ; Clark et al., 2014). En raison principalement des difficultés à déduire le comportement des loups à partir d'un taux de localisation GPS de 4 heures, nous n'avons pu valider sur le terrain que cinq sites de mise à mort par des loups au cours de notre première saison de terrain. Ce faible échantillon de mises à mort par des loups a empêché toute enquête statistique formelle et nous a empêchés de développer un algorithme satisfaisant pour prédire les sites de mise à mort à partir des clusters de loups ; nous avons donc limité l'analyse des sites de mise à mort aux clusters de couguars.

Étant donné qu'un groupe de couguars vérifié peut représenter une carcasse cachée plutôt que le site de mise à mort réel, nous avons mis en mémoire tampon chaque emplacement de

groupe en utilisant la distance maximale typique sur laquelle les couguars sont connus pour traîner les cerfs qu'ils ont chassés (c'est-à-dire 95 m ; Blake & Gese, 2016). Pour chaque puma individuel et chaque année, nous avons conditionné chaque site de mise à mort tamponné à 95 m (emplacements observés) par rapport à cinq points générés aléatoirement et tamponnés à 95 m (emplacements disponibles) dans le domaine vital hivernal de cet individu, en utilisant la même date pour les emplacements observés et disponibles afin de faire correspondre les conditions d'enneigement. Nous avons utilisé les bibliothèques *pandas* et *xarray* en Python (Hoyer & Hamman, 2017 ; The pandas development team, 2024) pour calculer et extraire la profondeur et la densité médianes de la neige pour chaque zone tampon observée et disponible. Afin de déterminer l'influence de la neige sur le choix du lieu de chasse, nous avons construit un modèle GAM binomial à partir du package *mgcv* (Wood, 2017) qui s'adapte à chaque covariable d'habitat de nos modèles de prédateurs (c'est-à-dire TRI, couverture forestière, pourcentage d'arbustes et indice de cerfs), à la **profondeur** et à la **densité** de la neige, ainsi qu'à l'interaction entre la profondeur et la densité de la neige avec quatre splines à plaque mince (k = 5). Nous avons visualisé nos résultats en traçant la force de sélection relative (Avgar et al., 2017) par rapport aux valeurs minimales observées de profondeur et de densité de la neige, ce qui nous a permis de quantifier le changement relatif dans le choix du lieu de mise à mort à mesure que ces variables neigeuses changeaient. Afin de représenter les interactions non linéaires des propriétés de la neige dans ces graphiques de sélection relative, nous avons généré des prédictions à partir de notre GAM du lieu de mise à mort en utilisant les mêmes quartiles de profondeur et de densité que pour notre modélisation des mouvements des prédateurs.

3. RESULTATS

3.1. Déplacements des carnivores

Dans nos SSFs prédateurs, la combinaison la plus parcimonieuse de variables comprenait la couverture forestière, l'indice de cerfs, la couverture arbustive, la rugosité du terrain (TRI ; Figure 2) et le produit tensoriel de la profondeur et de la densité de la neige comme prédicteurs (Figure 3). Le TRI était un meilleur prédicteur de la sélection de l'habitat des prédateurs que la pente (ΔAIC > 2 ; Informations complémentaires S1 : Tableau S4), et le pourcentage de couverture arbustive et de couvert forestier étaient les prédicteurs de végétation les plus parcimonieux et non corrélés de la sélection de l'habitat (Informations complémentaires S1 : Tableau S5). Pour les deux prédateurs, le produit tensoriel complet de la profondeur et de la densité de la neige - analogue dans un cadre de régression linéaire généralisée aux effets principaux de la profondeur et de la densité de la neige ainsi qu'à un terme d'interaction (Wood, 2017) - a donné de meilleurs résultats que toute autre combinaison de variables liées à la neige (ΔAIC > 2 ; Informations complémentaires S1 : Tableaux S6 et S7), que ce soit seuls, ensemble en tant qu'effets principaux distincts ou en tant que terme d'interaction uniquement. **Ainsi**, les modèles pour chaque prédateur ont pris la forme générale suivante :

$$\eta_{it} = f(CC_{it}) + f(deer_{it}) + f(shr_{it}) + f(trin_{it}) + 8\,(snod_{it}, dens_{it}), \quad (1)$$

où, selon Klappstein et al. (2024), η est le prédicteur linéaire du SSF pour le i-ème emplacement de la strate t, f(x) est la fonction lisse de la variable x, cc est la couverture du

couvert forestier, *deer* est l'indice des cerfs, *shr* est la couverture arbustive, *tri* est la rugosité du terrain, *g*(x,y) est le produit tensoriel des variables x et y, *snod* est la profondeur de la neige et *dens* est la densité de la neige. Notre validation croisée quintuple a indiqué d'excellentes performances du modèle, avec des coefficients de corrélation de Spearman de 0,949 et 0,940 pour les couguars et les loups, respectivement.

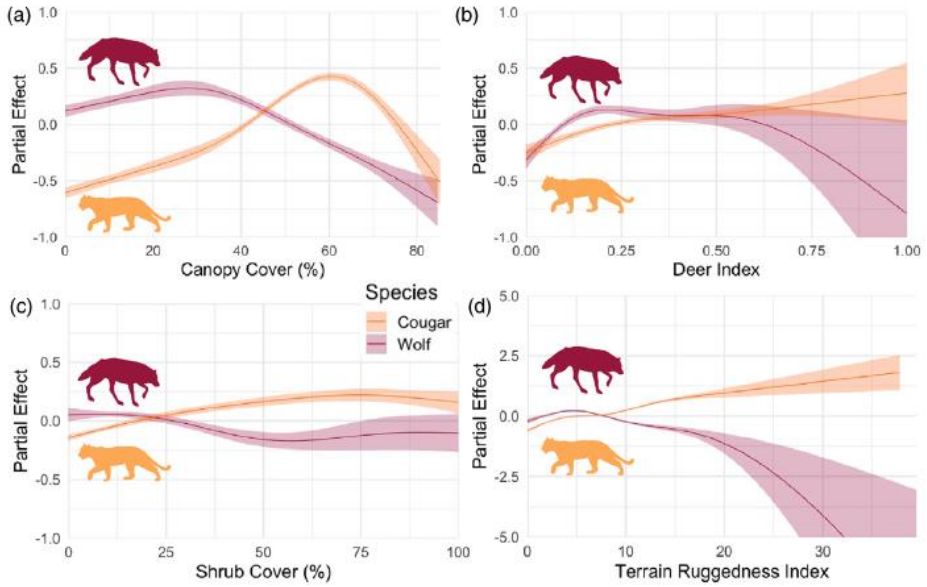

FIGURE 2. Graphiques des effets partiels indiquant l'influence relative de quatre variables liées à la prédation (**a,** couverture forestière **; b,** indice de présence des cerfs **; c,** couverture arbustive **; d,** relief accidenté) sur les déplacements des couguars (orange) et des loups (rouge). Les couguars privilégient une couverture forestière moyenne à élevée (40% à 75%), un indice de cerfs élevé (> 0,25), une couverture arbustive élevée (> 25%) et un fort relief du terrain (> 8 TRI). **Les loups, en revanche,** privilégient une couverture forestière faible (< 50%) et un indice de présence des cerfs faible à modéré (0,1-0,5), évitent une couverture arbustive modérée (30%-75%) et évitent fortement les terrains accidentés (> 8 TRI). Les couguars et les loups évitent les zones où l'indice de présence des cerfs est très faible

La **rugosité** du terrain a eu l'effet le plus fort sur les schémas de sélection des pas des deux prédateurs, les couguars choisissant fortement les zones accidentées (>8 TRI ; Figure 2d) et les loups les **évitant** fortement. Les couguars évitaient les zones ouvertes et choisissaient une couverture forestière modérée à élevée (à 0% de couverture forestière, effet partiel = -0,61 [intervalle de confiance à 95% : -0,56 à -0,65] ; Figure 2a), tandis que les loups choisissaient les zones ouvertes et évitaient les zones densément boisées (effet partiel maximal = 0,32 [IC à 95% : 0,26-0,39] avec une couverture forestière de 28% ; effet partiel minimal = -0,69 [IC à 95% : -0,48 à -0,90] avec une couverture forestière de 85% ; Figure 2a). Les deux prédateurs évitaient faiblement les zones où l'indice de présence des cerfs était très faible, mais les effets des valeurs plus élevées de l'indice de présence des cerfs sur les déplacements des prédateurs étaient moins clairs (Figure 2b). Les couguars choisissaient faiblement les zones à couverture arbustive plus élevée et les loups évitaient très faiblement les zones à couverture arbustive modérée (tous les effets partiels entre -0,17 et 0,22 ; Figure 2c).

Afin de visualiser les effets de l'interaction des propriétés de la neige sur les schémas de déplacement des prédateurs, nous avons construit des graphiques représentant les effets moyens pour les couguars (Figures 4a et 4c) et les loups (Figures 4b et 4d). Les loups ont privilégié la neige de faible densité lorsqu'elle était peu profonde et l'ont évitée lorsqu'elle était profonde (Figure 4b), avec une faible préférence pour la neige plus dense lorsqu'elle était profonde (Figure 4d). **Cependant**, les conditions d'enneigement ont eu une influence

plus faible sur les mouvements des loups que d'autres covariables de l'habitat. Les couguars, en revanche, ont réagi fortement à la fois à la profondeur et à la densité de la neige (Figure 4a,c). Sur toute la gamme de densités de neige, les couguars ont évité la neige plus profonde lorsque cela était possible (Figure 4a), mais lorsqu'ils se déplaçaient dans la neige profonde, ils ont choisi des densités >400 kg/m^3 (Figure 4c).

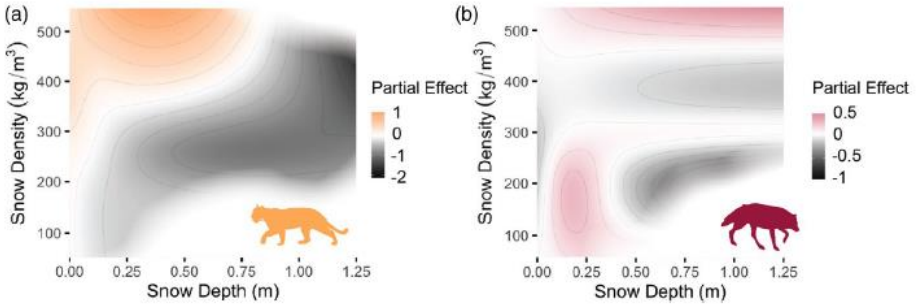

FIGURE 3. Graphiques du produit tensoriel montrant l'interaction entre la profondeur de la neige (axe x) et la densité de la neige (axe y) pour (**a**) la sélection des pas du couguar et (**b**) la sélection des pas du loup. Les couleurs représentent l'effet partiel de chaque combinaison de valeurs, le noir indiquant un effet négatif fort et les couleurs saturées indiquant des effets positifs forts (orange pour les couguars ; rouge pour les loups). Les couguars ont tendance à privilégier fortement la neige très dense (> 400 kg/m^3) et d'épaisseur intermédiaire (0,25 à 0,75 m), tandis que les loups sont relativement moins sélectifs, préférant la neige peu dense, peu profonde (200 kg/m^3, < 0,3 m) et extrêmement dense (> 450 kg/m^3)

3.2. Sites de mise à mort

Bien que nous n'ayons pas recueilli suffisamment de données sur le terrain (n = 5 sites de mise à mort confirmés par les loups) pour délimiter les sites de mise à mort probables des loups, trois hivers d'étude des regroupements de couguars ont permis de recenser 389 mises à mort connues et probables par les couguars dans les deux zones d'étude. Les modèles d'analyse de la distribution géographique (GAM) des sites de mise à mort par les couguars (Figures 5a et 5b) reflétaient largement les effets des covariables sur la sélection de l'habitat des couguars (Figures 4b et 4d). Les graphiques de force de sélection relative indiquaient que les kills étaient moins fréquentes lorsque la neige était dense (350 kg/m^3), mais uniquement si la profondeur de la neige dépassait environ 60 cm (Figure 5a). Il est à noter que la densité de la neige n'avait aucun effet sur le lieu du kill dans la neige peu profonde (Figure 5a), mais avait un effet positif important si la neige avait une profondeur de 30 cm. Si le kill avait lieu dans la neige profonde (30 cm), il était 1,7 fois (IC à 95% : 1,4-1,9) plus susceptible de se produire dans une neige modérément dense (300 kg/m^3) et 2 fois (IC à 95% : 1,7-2,4) plus susceptible de se produire dans une neige très dense (400 kg/m^3) par rapport à la densité minimale observée (60 kg/m^3).

4. DISCUSSION

Les possibilités de chasse sont un facteur clé dans le choix de l'habitat des grands prédateurs, et leur succès dépend de la probabilité de rencontrer des proies et du taux de réussite des captures (Bergman et al., 2006 ; Prugh et al., 2019 ; Smith et al., 2020). Le **mode de chasse** - qu'il s'agisse de la course, de l'approche furtive ou d'une approche hybride - semble influencer plusieurs composantes de ce problème d'optimisation (Peterson et al., 2021 ; Presser et al., 2007 ; Schmitz et al., 2017). **Cependant**, notre étude a révélé que des conditions d'enneigement favorables constituent une caractéristique importante du paysage hivernal pour deux grands prédateurs, quelle que soit leur stratégie de chasse. Nos modèles ont indiqué que les variables liées au succès de la capture influençaient davantage les mouvements

des prédateurs qu'un indicateur de la disponibilité des proies, ce qui corrobore les preuves récentes selon lesquelles la **vulnérabilité** des proies peut influencer le succès de la chasse dans une mesure encore plus grande que la densité des proies (Peterson et al., 2021 ; Smith et al., 2019). Comme nous l'avions supposé, l'interaction entre la profondeur et la densité de la neige était un élément important de tous les modèles. **Contrairement** à nos attentes, nous avons toutefois constaté que les déplacements des couguars en général et l'emplacement de leurs sites de chasse étaient fortement influencés par les conditions d'enneigement. **Plus précisément**, les couguars ont fortement privilégié les zones où la neige était modérément profonde et dense, tandis que les loups ont légèrement privilégié les zones où la neige était moins profonde et moins dense. Nous suggérons que les prédateurs apex choisissent ces conditions d'enneigement car elles leur confèrent un avantage relatif en termes de **déplacement** par rapport à leurs proies ongulées (Penczykowski et al., 2017 ; Sullender et al., 2023).

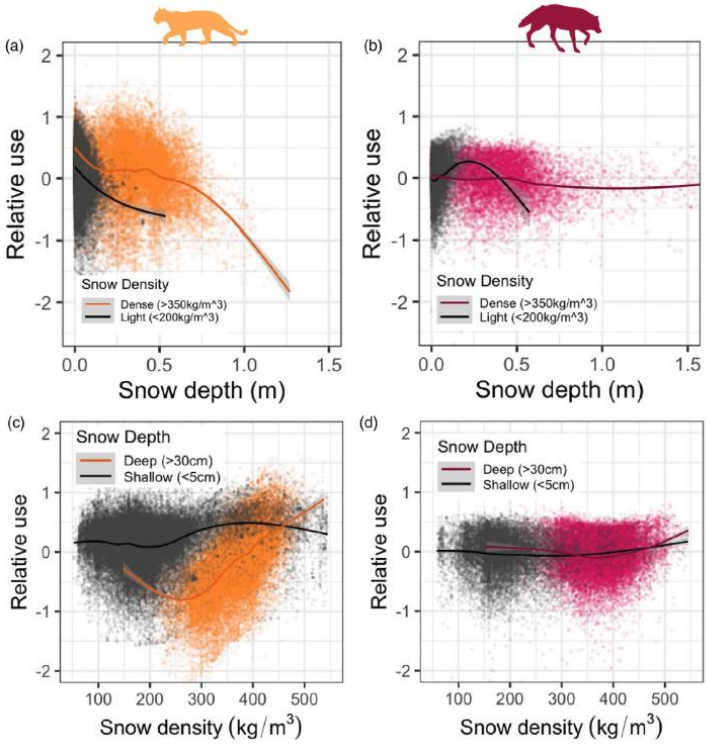

FIGURE 4. Effets relatifs de la profondeur et de la densité de la neige sur le choix des pas pour (**a, c**) les couguars et (**b, d**) les loups. Ces effets moyens toutes les autres covariables pertinentes (c'est-à-dire TRI, couverture forestière, pourcentage d'arbustes et indice de cerfs) conservées à leurs valeurs observées pour tous les pas disponibles. Les valeurs supérieures à 0 indiquent une sélection, et les valeurs inférieures à 0 indiquent un évitement

Dans un climat en mutation, l'évolution des propriétés du manteau neigeux pourrait compromettre les avantages saisonniers dont bénéficient actuellement certains grands carnivores (Kunkel et al., 1999 ; Peers et al., 2020). Les précipitations totales et leur intensité devraient augmenter avec le réchauffement climatique, et une fonte plus importante en plein hiver pourrait augmenter localement la **densité** de la neige (Scaff et al., 2024 ; Thackeray et al., 2019). **Cependant**, la réduction de la proportion des précipitations tombant sous forme de neige, ainsi que la fonte plus importante de la neige, sont des signaux plus forts qui devraient entraîner une durée plus courte de la couverture neigeuse, une extension moindre de celle-ci et une diminution globale de la quantité de neige (Musselman et al., 2021 ; Thackeray et al., 2019). **Ensemble**, ces tendances devraient réduire considérablement l'enneigement dans notre région d'étude (Gergel et al., 2017 ; Salathé et al., 2010), ce qui,

selon nous, réduira l'étendue et la durée des conditions d'enneigement préférées par les prédateurs. Pour les loups et les couguars en particulier, les conséquences de ces changements sur les conditions d'enneigement pourraient se traduire par une capacité réduite à abattre des proies de grande taille et en bonne santé (Nelson & Mech, 1986 ; Post et al., 1999) et, à mesure que les effets négatifs s'accumulent au fil des années consécutives de faible enneigement, pourraient avoir des répercussions au niveau de la population, telles qu'une baisse de la survie des adultes ou du succès reproductif (Borg & Schirokauer, 2022).

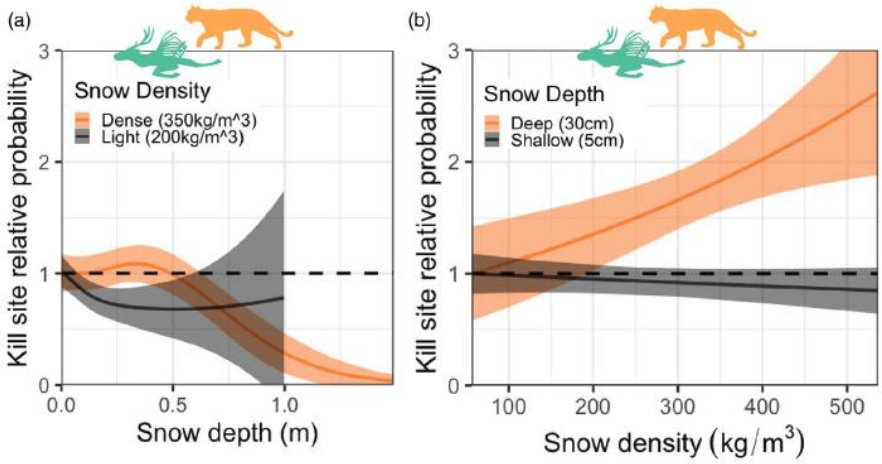

FIGURE 5. Force de sélection relative de différentes (**a**) profondeurs de neige et (**b**) densités par rapport à la profondeur minimale observée (1 cm ; **a**) et à la densité minimale observée (60 kg/m³ ; **b**) sur les sites où des couguars ont tué des proies. L'utilisation de ces valeurs minimales comme points de référence permet d'illustrer comment la sélection change lorsque la neige devient (**a**) plus profonde ou (**b**) plus dense. Les valeurs supérieures à 1 indiquent une probabilité accrue et les valeurs inférieures à 1 indiquent une probabilité réduite par rapport à ces valeurs de référence. Nous n'avons pas analysé l'influence des covariables du paysage sur les lieux de mise à mort des loups en raison de la faible taille de l'échantillon (*n* = 5)

Étonnamment, nos résultats suggèrent que les couguars exploitent les conditions d'enneigement favorables dans une plus grande mesure que les loups. La sélection des loups variait relativement **peu** en fonction de la profondeur et de la densité de la neige, tandis que les conditions d'enneigement influençaient fortement la sélection de l'habitat des couguars. Nous proposons deux explications possibles à cette différence, l'une **fonctionnelle** et l'autre **morphologique**. **Premièrement**, comme les loups chassent et se déplacent généralement en meute, ils peuvent partager les coûts énergétiques autrement énormes liés à l'ouverture de pistes dans des conditions d'enneigement difficiles (Mech & Boitani, 2003 ; Parker et al., 1984). **Ainsi**, la **sociabilité** peut largement atténuer les différences de dépense énergétique lors des déplacements dans des conditions d'enneigement faciles ou difficiles. En tant qu'animaux typiquement solitaires (Beausoleil et al., 2013), les couguars doivent répondre de manière indépendante à l'ensemble des besoins énergétiques liés à la locomotion dans la neige et peuvent donc tirer davantage profit de la recherche de conditions d'enneigement qui facilitent leurs déplacements. **Deuxièmement**, les loups sont morphologiquement mieux adaptés à la neige que les couguars, avec une surface de patte plus grande par rapport à leur poids corporel (Murray & Larivière, 2002 ; c'est-à-dire une charge au sol plus faible ; Telfer & Kelsall, 1984). Sullender et al. (2023) ont mesuré la profondeur d'enfoncement des traces dans la neige des couguars, des loups et des cerfs en fonction de la densité de la neige afin d'identifier les « zones dangereuses » où la densité de la neige est telle que les prédateurs s'enfoncent plus profondément dans la neige (par rapport à la longueur de leurs pattes) que les autres. Bien que les deux prédateurs aient une charge au sol inférieure à celle de leurs proies ongulées, cette étude a révélé que les loups bénéficient d'un avantage significatif en

termes de locomotion par rapport aux cerfs, quelle que soit la densité de la neige, et qu'ils n'ont pas besoin de choisir des conditions spécifiques pour profiter de cet avantage. Les couguars, **en revanche**, ne présentent aucun avantage en termes de déplacement par rapport aux cerfs lorsque la densité de la neige est faible, et leur avantage atteint un maximum distinct à 340 kg/m^3, soit approximativement là où notre graphique de produit tensoriel indique un effet partiel positif (Figure 3a) et près de l'endroit où la sélection augmente dans notre graphique des effets moyens (Figure 4c).

La concordance entre les mesures sur le terrain de la profondeur des traces dans la neige, rapportées dans Sullender et al. (2023) et nos modèles de préférences de déplacement des prédateurs, suggère que les schémas que nous avons observés sont fiables.

Nos résultats indiquent que la neige est un facteur sous-estimé dans les schémas de déplacement et de prédation des couguars. Des études antérieures ont trouvé peu de preuves que la profondeur de la neige modifie les schémas de déplacement des couguars (Alexander et al., 2006 ; Blake & Gese, 2016) ou sur l'emplacement des sites de chasse (Atwood et al., 2007). À notre connaissance, notre étude est la première à modéliser explicitement la façon dont les couguars réagissent à l'interaction entre la profondeur et la densité de la neige. Une neige de faible densité est insuffisante pour soutenir les couguars à la surface, ce qui ralentit leur approche furtive et réduit la portée effective d'une attaque par bondissement. **Cependant**, lorsque la profondeur de neige est faible, les couguars peuvent ne pas s'enfoncer suffisamment pour modifier leur mobilité, quelle que soit la densité de la neige. Dans la neige **très profonde**, la densité devient également moins importante, peut-être parce que les proies évitent la neige extrêmement profonde (Gilbert et al., 2017) et en partie à cause d'une combinaison d'hétérogénéité à l'échelle sous-modèle et du risque d'engager des coûts énergétiques importants. La résolution de 30 m de notre modèle SnowModel représente une moyenne des variations locales de profondeur et de densité, car les propriétés de la neige varient à des échelles spatiales aussi fines que le niveau moléculaire (Clark et al., 2011). Même dans une cellule de grille classée comme neige à haute densité, il peut donc exister localement de la neige à plus faible densité. Tout faux pas d'un couguar dans une neige de densité localement plus faible entraînerait un enfoncement profond de l'animal et lui ferait dépenser une énergie considérable pour remonter à la surface de la neige, un risque qui s'intensifie lorsque la neige est de plus en plus profonde. Entre ces extrêmes de profondeur de neige, nos modèles de déplacement et de localisation des sites de chasse indiquent que les couguars choisissent une neige plus dense qui les soutient à la surface de la neige, mais pas leurs proies ongulées (Sullender et al., 2023).

Bien qu'importante, la neige n'est qu'un élément parmi un ensemble plus large de variables environnementales qui déterminent le choix de l'habitat des grands prédateurs. La **rugosité** du terrain était la variable la plus influente pour les couguars et les loups, ce qui souligne encore davantage le lien entre le choix du terrain par les prédateurs et leur mode de chasse, ceux-ci cherchant à maximiser leur succès (Bergman et al., 2006 ; Smith et al., 2019). Bien que le mode de chasse aide à expliquer l'utilisation divergente par les couguars et les loups de paysages accidentés à la canopée dense, propices à la traque mais pas à la course, le choix de conditions d'enneigement **similaires** par ces deux prédateurs indique que d'autres caractéristiques, telles que la **morphologie** et la **sociabilité**, qui peuvent influencer la sensibilité aux conditions d'enneigement, ne doivent pas être négligées. Dans l'ensemble, nos

résultats situent la neige dans une compréhension plus large de la manière dont les caractéristiques du paysage influencent les interactions entre prédateurs et proies, à la fois en conjonction avec et indépendamment des traits fonctionnels tels que le mode de chasse.

Lorsque des prédateurs sympatriques partagent des ressources alimentaires communes, le partitionnement spatial ou temporel de l'habitat a été proposé comme moyen d'atténuer certains des effets négatifs de la concurrence (Rafiq et al., 2023 ; Schoener, 1974). Dans le nord-ouest du Pacifique, la dominance hiérarchique des loups et le chevauchement important de leur régime alimentaire avec celui des couguars (Kunkel et al., 1999) suggèrent que le rétablissement des populations de loups exposera probablement les couguars à une concurrence accrue. Les impacts du retour des loups dans l'État de Washington commencent seulement à être compris (Prugh et al., 2023), car la population de l'État est passée d'une seule meute résidente en 2008 à 43 meutes totalisant 230 loups en 2024 (Washington Department of Fish & Wildlife, 2025). Nous avons constaté que les couguars et les loups présentent des utilisations divergentes de la couverture forestière, de la rugosité du terrain et de la couverture arbustive (Figure 2), ce qui fait écho au partitionnement de l'habitat des prédateurs apex observé dans d'autres systèmes où les populations de loups se rétablissent (Atwood et al., 2007 ; Bartnick et al., 2013 ; Kortello et al., 2007).

Nous suggérons que, **premièrement**, la neige peut contribuer davantage à la séparation des niches, car les couguars et les loups choisissent des conditions d'enneigement quelque peu différentes, bien que les réponses de distribution des proies à la neige puissent modérer cette séparation des niches (Ganz et al., 2022 ; Gilbert et al., 2017). **Deuxièmement**, certaines combinaisons de profondeur et de densité de neige peuvent permettre aux couguars de chasser efficacement dans un habitat plus vaste, élargissant ainsi temporairement leur niche écologique. Pour un concurrent subordonné, un tel élargissement de la niche écologique peut favoriser la persistance à court terme, voire la coexistence à plus long terme (Monterroso et al., 2016).

Plus largement, le lien étroit que nous démontrons entre la neige et les interactions prédateurs-proies fournit un cadre pour de futures recherches écologiques. Bien que nous ayons décrit les impacts probables du changement climatique dans notre région d'étude, les caractéristiques géophysiques peuvent préserver localement les conditions d'enneigement préférées par certaines espèces sauvages, créant ainsi des réseaux de refuges (Rivrud et al., 2019). **En outre**, d'autres régions, telles que l'Himalaya occidental et la Sibérie orientale, devraient s'écarter des tendances climatiques mondiales et connaître une augmentation de la masse neigeuse (Pulliainen et al., 2020 ; Smith & Bookhagen, 2020), ce qui pourrait profiter aux populations locales de prédateurs. Pour saisir ces **nuances** dans la manière dont le changement climatique modifiera les interactions entre prédateurs et proies, il est donc essentiel de se concentrer sur une zone géographique spécifique et d'adopter une échelle pertinente pour la faune sauvage (Reinking et al., 2022). Alors que nous passons de la quantification des caractéristiques du paysage pertinentes pour la prédation à des modèles intégratifs qui délimitent mieux la dynamique des populations communautaires, par exemple, des travaux supplémentaires sur le terrain examinant comment la neige influence les résultats de la prédation (c'est-à-dire les taux de réussite de la prédation ou les taux de mortalité) amélioreraient encore nos efforts de prévision. Notre étude constitue une étape essentielle vers ces objectifs finaux. En montrant que la neige influence les déplacements des grands

carnivores dans leur mode de chasse, nous démontrons que des conditions d'enneigement appropriées peuvent offrir un avantage en matière de prédation qui l'emporte même sur les traits fonctionnels.

REFERENCES

Alexander, S. M., Logan, T. B., & Paquet, P. C. (2006). Spatio-temporal co-occurrence of cougars (*Felis concolor*), wolves (*Canis lupus*) and their prey during winter: A comparison of two analytical methods. *Journal of Biogeography*, *33*(11), 2001–2012. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01564.x

Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*, *66*(3), 912. https://doi.org/10.2307/3803155

Atwood, T. C., Gese, E. M., & Kunkel, K. E. (2007). Comparative patterns of predation by cougars and recolonizing wolves in Montana's Madison range. *The Journal of Wildlife Management*, *71*(4), 1098–1106. https://doi.org/10.2193/2006-102

Atwood, T. C., Gese, E. M., & Kunkel, K. E. (2009). Spatial partitioning of predation risk in a multiple predator–multiple prey system. *Journal of Wildlife Management*, *73*(6), 876–884. https://doi.org/10.2193/2008-325

Avgar, T., Lele, S. R., Keim, J. L., & Boyce, M. S. (2017). Relative selection strength: Quantifying effect size in habitat- and step-selection inference. *Ecology and Evolution*, *7*(14), 5322–5330. https://doi.org/10.1002/ece3.3122

Bartnick, T. D., Van Deelen, T. R., Quigley, H. B., & Craighead, D. (2013). Variation in cougar (*Puma concolor*) predation habits during wolf (*Canis lupus*) recovery in the southern Greater Yellowstone Ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, *91*(2), 82–93. https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0147

Bassing, S. B., DeVivo, M., Ganz, T. R., Kertson, B. N., Prugh, L. R., Roussin, T., Satterfield, L., Windell, R. M., Wirsing, A. J., & Gardner, B. (2023). Are we telling the same story? Comparing inferences made from camera trap and telemetry data for wildlife monitoring. *Ecological Applications*, *33*(1), e2745. https://doi.org/10.1002/eap.2745

Beausoleil, R. A., Koehler, G. M., Maletzke, B. T., Kertson, B. N., & Wielgus, R. B. (2013). Research to regulation: Cougar social behavior as a guide for management: RH behavior-based cougar

management. *Wildlife Society Bulletin*, *37*, 680–688. https://doi.org/10.1002/wsb.299

Bergman, E. J., Garrott, R. A., Creel, S., Borkowski, J. J., Jaffe, R., & Watson, F. G. R. (2006). Assessment of prey vulnerability through analysis of wolf movements and kill sites. *Ecological Applications*, *16*(1), 273–284. https://doi.org/10.1890/04-1532

Blake, L. W., & Gese, E. M. (2016). Resource selection by cougars: Influence of behavioral state and season. *The Journal of Wildlife Management*, *80*(7), 1205–1217. https://doi.org/10.1002/jwmg.21123

Borg, B. L., & Schirokauer, D. W. (2022). The role of weather and long-term prey dynamics as drivers of wolf population dynamics in a multi-prey system. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 791161. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.791161

Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E., & Schmiegelow, F. K. A. (2002). Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, *157*(2–3), 281–300. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4

Clark, D. A., Davidson, G. A., Johnson, B. K., & Anthony, R. G. (2014). Cougar kill rates and prey selection in a multiple-prey system in northeast Oregon: Cougar kill rates and prey selection. *The Journal of Wildlife Management*, *78*(7), 1161–1176. https://doi.org/10.1002/jwmg.760

Clark, M. P., Hendrikx, J., Slater, A. G., Kavetski, D., Anderson, B., Cullen, N. J., Kerr, T., Örn Hreinsson, E., & Woods, R. A. (2011). Representing spatial variability of snow water equivalent in hydrologic and land-surface models: A review. *Water Resources Research*, *47*(7), 1–23. https://doi.org/10.1029/2011wr010745

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., & Prugh, L. R. (2022). Human and animal movements combine with snow to increase moose-vehicle collisions in winter. *Environmental Research Letters*, *17*(12), 125007. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aca8bf

Dailey, T. V., & Hobbs, N. T. (1989). Travel in alpine terrain: Energy expenditures for locomotion by mountain goats and bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology*, *67*(10), 2368–2375. https://doi.org/10.1139/z89-335

Droghini, A., & Boutin, S. (2018). The calm during the storm: Snowfall events decrease the movement rates of grey wolves (*Canis lupus*). *PLoS One*, *13*(10), e0205742. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205742

Elmhagen, B., Berteaux, D., Burgess, R. M., Ehrich, D., Gallant, D., Henttonen, H., Ims, R. A., Killengreen, S. T., Niemimaa, J., Norén, K., Ollila, T., Rodnikova, A., Sokolov, A. A., Sokolova, N. A., Stickney, A. A., & Angerbjörn, A. (2017). Homage to Hersteinsson and Macdonald: Climate warming and resource subsidies cause red fox range expansion and Arctic fox decline. *Polar Research*, *36*(sup1), 3. https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1319109

Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R. T., Pikitch, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. A., Scheffer, M., Schoener, T. W., … Wardle, D. A. (2011). Trophic downgrading of planet earth. *Science*, *333*(6040), 301–306. https://doi.org/10.1126/science.1205106

Farr, T. G., Rosen, P. A., Caro, E., Crippen, R., Duren, R., Hensley, S., Kobrick, M., Paller, M., Rodriguez, E., Roth, L., Seal, D., Shaffer, S., Shimada, J., Umland, J., Werner, M., Oskin, M., Burbank, D., & Alsdorf, D. (2007). The shuttle radar topography mission. *Reviews of Geophysics*, *45*(2), 2005RG000183. https://doi.org/10.1029/2005RG000183

Fortin, D., Beyer, H. L., Boyce, M. S., Smith, D. W., Duchesne, T., & Mao, J. S. (2005). Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, *86*(5), 1320–1330. https://doi.org/10.1890/04-0953

Ganz, T. R., DeVivo, M. T., Kertson, B. N., Roussin, T., Satterfield, L., Wirsing, A. J., & Prugh, L. R. (2022). Interactive effects of wildfires, season and predator activity shape mule deer movements. *Journal of Animal Ecology*, *91*(11), 2273–2288. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13810

Ganz, T. R., DeVivo, M. T., Reese, E. M., & Prugh, L. R. (2023). Wildlife whodunnit: Forensic identification of predators to inform wildlife management and conservation. *Wildlife Society Bulletin*, *47*(1), e1386. https://doi.org/10.1002/wsb.1386

Ganz, T. R., DeVivo, M. T., Wirsing, A. J., Bassing, S. B., Kertson, B. N., Walker, S. L., & Prugh, L. R. (2024). Cougars, wolves, and humans drive a dynamic landscape of fear for elk. *Ecology*, *105*(4), e4255. https://doi.org/10.1002/ecy.4255

Gergel, D. R., Nijssen, B., Abatzoglou, J. T., Lettenmaier, D. P., & Stumbaugh, M. R. (2017). Effects of climate change on snowpack and fire potential in the western USA. *Climatic Change*, *141*(2), 287–299. https://doi.org/10.1007/s10584-017-1899-y

Gilbert, S. L., Hundertmark, K. J., Person, D. K., Lindberg, M. S., & Boyce, M. S. (2017). Behavioral plasticity in a variable environment: Snow depth and habitat interactions drive deer movement in winter. *Journal of Mammalogy*, *98*(1), 246–259. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw167

Hijmans, R. J. (2024). *terra: Spatial data analysis* (Version R package version 1.7-78) [Computer software]. https://CRAN.R-project.org/package=terra

Hopcraft, J. G. C., Sinclair, A. R. E., & Packer, C. (2005). Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, *74*(3), 559–566. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00955.x

Horne, J. S., Hurley, M. A., White, C. G., & Rachael, J. (2019). Effects of wolf pack size and winter conditions on elk mortality. *The Journal of Wildlife Management*, *83*(5), 1103–1116. https://doi.org/10.1002/jwmg.21689

Hoyer, S., & Hamman, J. (2017). xarray: N-D labeled arrays and datasets in python. *Journal of Open Research Software*, *5*(1), 10. https://doi.org/10.5334/jors.148

Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, *62*(4), 991–999. https://doi.org/10.2307/1936998

Husseman, J. S., Murray, D. L., Power, G., Mack, C., Wenger, C. R., & Quigley, H. (2003). Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos*, *101*(3), 591–601. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12230.x

Johnson, C. J., Nielsen, S. E., Merrill, E. H., Mcdonald, T. L., & Boyce, M. S. (2006). Resource selection functions based on use–availability data: Theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of Wildlife Management*, *70*(2), 347–357. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70%255B347:RSFBOU%255D2.0.CO;2

Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, *61*(1), 65–71. https://doi.org/10.2307/1937156

Klappstein, N. J., Michelot, T., Fieberg, J., Pedersen, E. J., & Mills Flemming, J. (2024). Step selection functions with non-linear and random effects. *Methods in Ecology and Evolution*, *15*, 1332–1346. https://doi.org/10.1111/2041-210X.14367

Knopff, K. H., Knopff, A. A., Warren, M. B., & Boyce, M. S. (2009). Evaluating global positioning system telemetry techniques for estimating cougar predation parameters. *The Journal of Wildlife Management*, *73*(4), 586–597. https://doi.org/10.2193/2008-294

Kortello, A. D., Hurd, T. E., & Murray, D. L. (2007). Interactions between cougars (*Puma concolor*) and gray wolves (*Canis lupus*) in Banff National Park, Alberta. *Ecoscience*, *14*(2), 214–222. https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14%255B214:IBCPCA%255D2.0.CO;2

Kunkel, K. E., Ruth, T. K., Pletscher, D. H., & Hornocker, M. G. (1999). Winter prey selection by wolves and cougars in and near glacier National Park Montana. *The Journal of Wildlife Management*, *63*(3), 901. https://doi.org/10.2307/3802804

Lima, S. L. (2002). Putting predators back into behavioral predator–prey interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(2), 70–75. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02393-X

Liston, G. E., & Elder, K. (2006). A distributed snow-evolution modeling system (SnowModel). *Journal of Hydrometeorology*, *7*(6), 1259–1276. https://doi.org/10.1175/JHM548.1

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., & Prugh, L. R. (2018). Navigating snowscapes: Scale-dependent responses of mountain sheep to snowpack properties. *Ecological Applications*, *28*(7), 1715–1729. https://doi.org/10.1002/eap.1773

Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). Wolf social ecology. In *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.

Mech, L. D., Smith, D. W., Murphy, K. M., & MacNulty, D. R. (2001). Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *The Journal of Wildlife Management*, *65*(4), 998. https://doi.org/10.2307/3803048

Mills, M. G. L., Broomhall, L. S., & Du Toit, J. T. (2004). Cheetah *Acinonyx jubatus* feeding ecology in the Kruger National Park and a comparison across African savanna habitats: Is the cheetah only a successful hunter on open grassland plains? *Wildlife Biology*, *10*(3), 177–186. https://doi.org/10.2981/wlb.2004.024

Monterroso, P., Rebelo, P., Alves, P. C., & Ferreras, P. (2016). Niche partitioning at the edge of the range: A multidimensional analysis with sympatric martens. *Journal of Mammalogy*, *97*(3), 928–939. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw016

Morin, A., Chamaillé-Jammes, S., & Valeix, M. (2021). Climate effects on prey vulnerability modify expectations of predator responses to short- and long-term climate fluctuations. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *8*, 601202. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.601202

Mower, R., Gutmann, E. D., Liston, G. E., Lundquist, J., & Rasmussen, S. (2024). Parallel SnowModel (v1.0): A parallel implementation of a distributed snow-evolution modeling system (SnowModel). *Geoscientific Model Development*, *17*(10), 4135–4154. https://doi.org/10.5194/gmd-17-4135-2024

Murray, D. L., & Larivière, S. (2002). The relationship between foot size of wild canids and regional snow conditions: Evidence for selection against a high footload? *Journal of Zoology*, *256*(3), 289–299. https://doi.org/10.1017/S095283690200033X

Musselman, K. N., Addor, N., Vano, J. A., & Molotch, N. P. (2021). Winter melt trends portend widespread declines in snow water resources. *Nature Climate Change*, *11*(5), 418–424. https://doi.org/10.1038/s41558-021-01014-9

Natural Resources Conservation Service. (2024). *Air & Water Database Reports, Station 1259* [Dataset]. National Water & Climate Center. https://nwcc-apps.sc.egov.usda.gov/awdb/site-plots/POR/WTEQ/WA/Muckamuck.html

Nelson, M. E., & Mech, L. D. (1986). Relationship between snow depth and gray wolf predation on White-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, *50*(3), 471. https://doi.org/10.2307/3801108

Orsdol, K. G. V. (1984). Foraging behaviour and hunting success of lions in Queen Elizabeth National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, *22*(2), 79–99. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1984.tb00682.x

Owen-Smith, N. (2019). Ramifying effects of the risk of predation on African multi-predator, multi-prey large-mammal assemblages and the conservation implications. *Biological Conservation*, *232*, 51–58. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.027

Parker, K. L., Robbins, C. T., & Hanley, T. A. (1984). Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *The Journal of Wildlife Management*, *48*(2), 474. https://doi.org/10.2307/3801180

Pedersen, S. H., Bentzen, T. W., Reinking, A. K., Liston, G. E., Elder, K., Lenart, E. A., Prichard, A. K., & Welker, J. M. (2021). Quantifying effects of snow depth on caribou winter range selection and movement in Arctic Alaska. *Movement Ecology*, *9*(1), 48. https://doi.org/10.1186/s40462-021-00276-4

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., & Boutin, S. (2020). Climate change increases predation risk for a keystone species of the boreal forest. *Nature Climate Change*, *10*(12), 1149–1153. https://doi.org/10.1038/s41558-020-00908-4

Penczykowski, R. M., Connolly, B. M., & Barton, B. T. (2017). Winter is changing: Trophic interactions under altered snow regimes. *Food Webs*, *13*, 80–91. https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2017.02.006

Peterson, C. J., Mitchell, M. S., DeCesare, N. J., Bishop, C. J., & Sells, S. S. (2021). Habitat selection by wolves and mountain lions during summer in western Montana. *PLoS One*, *16*(7), e0254827. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254827

Post, E., Peterson, R. O., Stenseth, N. C., & McLaren, B. E. (1999). Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, *401*(6756), 905–907. https://doi.org/10.1038/44814

Preisser, E. L., Orrock, J. L., & Schmitz, O. J. (2007). Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator–prey interactions. *Ecology*, *88*(11), 2744–2751. https://doi.org/10.1890/07-0260.1

Prugh, L. R., Cunningham, C. X., Windell, R. M., Kertson, B. N., Ganz, T. R., Walker, S. L., & Wirsing, A. J. (2023). Fear of large carnivores amplifies human-caused mortality for mesopredators. *Science*, *380*(6646), 754–758. https://doi.org/10.1126/science.adf2472

Prugh, L. R., Sivy, K. J., Mahoney, P. J., Ganz, T. R., Ditmer, M. A., Van De Kerk, M., Gilbert, S. L., & Montgomery, R. A. (2019). Designing studies of predation risk for improved inference in carnivore-ungulate systems. *Biological Conservation*, *232*, 194–207. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.011

Pulliainen, J., Luojus, K., Derksen, C., Mudryk, L., Lemmetyinen, J., Salminen, M., Ikonen, J., Takala, M., Cohen, J., Smolander, T., & Norberg, J. (2020). Patterns and trends of northern hemisphere snow mass from 1980 to 2018. *Nature*, *581*(7808), 294–298. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2258-0

Rafiq, K., Jordan, N. R., Golabek, K., McNutt, J. W., Wilson, A., & Abrahms, B. (2023). Increasing ambient temperatures trigger shifts in activity patterns and temporal partitioning in a large carnivore guild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *290*, 20231938.

Reinking, A. K., Højlund Pedersen, S., 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., & Liston, G. E. (2022). Collaborative wildlife–snow science: Integrating wildlife and snow expertise to improve research and management. *Ecosphere*, *13*(6), e4094. https://doi.org/10.1002/ecs2.4094

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, *343*(6167), 1241484. https://doi.org/10.1126/science.1241484

Rivrud, I. M., Meisingset, E. L., Loe, L. E., & Mysterud, A. (2019). Future suitability of habitat in a migratory ungulate under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1899), 20190442. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0442

Salathé, E. P., Leung, L. R., Qian, Y., & Zhang, Y. (2010). Regional climate model projections for the state of Washington. *Climatic Change*, *102*(1–2), 51–75. https://doi.org/10.1007/s10584-010-9849-y

Scaff, L., Krogh, S. A., Musselman, K., Harpold, A., Li, Y., Lillo-Saavedra, M., Oyarzún, R., & Rasmussen, R. (2024). The impacts of changing winter warm spells on snow ablation over Western North America. *Water Resources Research*, *60*(5), e2023WR034492. https://doi.org/10.1029/2023WR034492

Scharf, I., Nulman, E., Ovadia, O., & Bouskila, A. (2006). Efficiency evaluation of two competing foraging modes under different conditions. *The American Naturalist*, *168*, 350–357.

Schmitz, O. J. (2008). Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science*, *319*(5865), 952–954. https://doi.org/10.1126/science.1152355

Schmitz, O. J., Krivan, V., & Ovadia, O. (2004). Trophic cascades: The primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*, *7*(2), 153–163. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00560.x

Schmitz, O. J., Miller, J. R. B., Trainor, A. M., & Abrahms, B. (2017). Toward a community ecology of landscapes: Predicting multiple predator–prey interactions across geographic space. *Ecology*, *98*(9), 2281–2292. https://doi.org/10.1002/ecy.1916

Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, *185*(4145), 27–39. https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27

Signer, J., Fieberg, J., & Avgar, T. (2019). Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution*, *9*(2), 880–890. https://doi.org/10.1002/ece3.4823

Sikes, R. S., & Gannon, W. L. (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, *92*(1), 235–253. https://doi.org/10.1644/10-MAMM-F-355.1

Sivy, K. J., Nolin, A. W., Cosgrove, C. L., & Prugh, L. R. (2018). Critical snow density threshold for Dall's sheep (*Ovis dalli dalli*). *Canadian Journal of Zoology*, *96*(10), 1170–1177. https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0259

Smith, J. A., Donadio, E., Bidder, O. R., Pauli, J. N., Sheriff, M. J., Perrig, P. L., & Middleton, A. D. (2020). Where and when to hunt? Decomposing predation success of an ambush carnivore. *Ecology*, *101*(12), e03172. https://doi.org/10.1002/ecy.3172

Smith, J. A., Donadio, E., Pauli, J. N., Sheriff, M. J., Bidder, O. R., & Middleton, A. D. (2019). Habitat complexity mediates the predator–prey space race. *Ecology*, *100*(7), e02724. https://doi.org/10.1002/ecy.2724

Smith, T., & Bookhagen, B. (2020). Assessing multi-temporal snow-volume trends in High Mountain Asia from 1987 to 2016 using high-resolution passive microwave data. *Frontiers in Earth Science*, *8*, 559175. https://doi.org/10.3389/feart.2020.559175

Sullender, B. K., Cunningham, C. X., Lundquist, J. D., & Prugh, L. R. (2023). Defining the danger zone: Critical snow properties for predator–prey interactions. *Oikos*, *2023*(10), e09925. https://doi.org/10.1111/oik.09925

Sullender, B. K., Ganz, T. R., Mower, R., Lundquist, J. D., Kertson, B. N., Newsome, T. M., Wirsing, A. J., & Prugh, L. R. (2025). Data from: Apex predators exploit advantageous snow conditions across hunting modes. *Zenodo*. https://doi.org/10.5281/zenodo.17353874

Telfer, E. S., & Kelsall, J. P. (1984). Adaptation of some large north American mammals for survival in snow. *Ecology*, *65*(6), 1828–1834. https://doi.org/10.2307/1937779

TerrAdapt. (2022). *TerrAdapt: Cascadia* [Dataset]. https://terradapt.org/regions/cascadia/

Thackeray, C. W., Derksen, C., Fletcher, C. G., & Hall, A. (2019). Snow and climate: Feedbacks, drivers, and indices of change. *Current Climate Change Reports*, *5*(4), 322–333. https://doi.org/10.1007/s40641-019-00143-w

The pandas development team. (2024). *pandas-dev/pandas: Pandas* (Version v2.2.3) [Computer software]. *Zenodo*. https://doi.org/10.5281/ZENODO.3509134

Thurfjell, H., Ciuti, S., & Boyce, M. S. (2014). Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, *2*(1), 4. https://doi.org/10.1186/2051-3933-2-4

Washington Department of Fish & Wildlife. (2025). *Washington Gray Wolf Conservation and Management 2024 Annual Report*. Washington Department of Fish & Wildlife.

Wilmers, C. C., Metz, M. C., Stahler, D. R., Kohl, M. T., Geremia, C., & Smith, D. W. (2020). How climate impacts the composition of wolf-killed elk in northern Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology*, *89*(6), 1511–1519. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13200

Wilmers, C. C., Nickel, B., Bryce, C. M., Smith, J. A., Wheat, R. E., & Yovovich, V. (2015). The golden age of bio-logging: How animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology. *Ecology*, *96*(7), 1741–1753. https://doi.org/10.1890/14-1401.1

Wilson, A. M., Lowe, J. C., Roskilly, K., Hudson, P. E., Golabek, K. A., & McNutt, J. W. (2013). Locomotion dynamics of hunting in wild cheetahs. *Nature*, *498*(7453), 185–189. https://doi.org/10.1038/nature12295

Wilson, M. F. J., O'Connell, B., Brown, C., Guinan, J. C., & Grehan, A. J. (2007). Multiscale terrain analysis of multibeam bathymetry data for habitat mapping on the continental slope. *Marine Geodesy*, *30*(1–2), 3–35. https://doi.org/10.1080/01490410701295962

Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: An introduction with R* (2nd ed.). Chapman and Hall/CRC.

Wood, S. N., Scheipl, F., & Faraway, J. J. (2013). Straightforward intermediate rank tensor product smoothing in mixed models. *Statistics and Computing*, *23*(3), 341–360. https://doi.org/10.1007/s11222-012-9314-z

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

Table S1. Most parsimonious correlated terrain covariates for ungulates (in bold). Terrain ruggedness index performed best for mule deer, whereas slope performed best for white-tailed deer.

Table S2. Most parsimonious correlated landcover covariates for ungulates (in bold). Percent forest performed best for both species of deer.

Figure S1. Results of deer resource selection functions for mule deer (Okanogan study area; purple) and white-tailed deer (NE WA study area; blue).

Table S3. SnowModel validation reporting root mean squared error (RMSE) and R2 values for snow density (reported as snow water equivalent [SWE], which is how SNOTEL sites measure bulk density) and snow depth. We collected observations Jan–Mar 2021 and 2022 and only measured the top 30 cm of snow density. SWE values for observations are extrapolations and likely biased low. Locations of SNOTEL sites and field observations shown in Figure S2.

Figure S2. Sample SnowModel output (snow depth as of March 1, 2019) and sites used for model validation. Daily snow metrics analysed for 2017–2022 for SNOTEL sites (white crosses; $n = 10$). We conducted field observations from Jan–Mar 2021 and Jan–Mar 2022 (white dots; $n = 381$).

Table S4. Model output for the logistic regression predicting the probability a cluster is a kill site. We classified sites with >50% probability of being a kill site as probable cougar kills.

Figure S3. Boxplot showing relationship between terrain ruggedness index and snow depth for all available locations across our study areas. Boxplots are used rather than scatterplots due to volume