

Aucune différence n'a été constatée dans la composition alimentaire entre les hybrides loup-chien et les loups en Pologne

Global Ecology and Conservation 68 (2026) e04212











Contents lists available at ScienceDirect

Global Ecology and Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/gecco

Original Research Article

No difference in the food composition between wolf × dog hybrids and wolves in Poland

Iga Kwiatkowska^{a,1} , Sabina Nowak^{a,b,2} , Michał Figura^{a,b,3} ,
Maciej Szewczyk^{c,4} , Berardino Cocchiararo^{d,5} , Carsten Nowak^{d,6} ,
Jerzy Napierała^b , Robert W. Mysłajek^{a,b,*,7} 

^a University of Warsaw, Faculty of Biology, Institute of Ecology, Department of Animal Ecology and Evolution, Żwirki i Wigury 101, Warszawa 02-089, Poland

^b Association for Nature "Wolf", Cynkowa 4, Twardorzeczka 34-324, Poland

^c University of Gdańsk, Faculty of Biology, Department of Vertebrate Ecology and Zoology, Wita Stwosza 59, Gdańsk 80-308, Poland

^d Center for Wildlife Genetics, Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Clamecystrasse 12, Gelnhausen 63571, Germany

Résumé

L'hybridation anthropique entre les formes sauvages et domestiques d'une même espèce constitue un sujet de préoccupation majeur en biologie de la conservation. Ce problème revêt une importance particulière pour le loup gris (*Canis lupus*), qui s'hybride avec le chien domestique (*C. lupus familiaris*) sur l'ensemble de son aire de répartition. Afin de comprendre le chevauchement entre les niches alimentaires des hybrides et celles des loups, nous avons comparé le régime alimentaire d'hybrides provenant de deux sites à celui de loups provenant de sept sites répartis à travers la Pologne. Nous avons constaté que les hybrides loup-chien consommaient principalement des ongulés sauvages (95,5 à 100% de leur biomasse alimentaire), notamment des chevreuils (*Capreolus capreolus*), des daims (*Dama dama*) et des sangliers (*Sus scrofa*), et complétaient leur régime alimentaire avec des mammifères sauvages de taille moyenne tels que le lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) et le castor Eurasiens (*Castor fiber*). Le régime alimentaire des hybrides ne diffère pas de celui des loups sauvages, et nos résultats confirment que les hybrides loup × chien peuvent entrer en concurrence avec les loups pour les mêmes ressources alimentaires. Il est donc crucial d'empêcher l'hybridation entre loups et chiens pour préserver les rôles écologiques des loups. Les efforts dans ce domaine seront vains sans une réduction de la population de chiens en liberté et sans la prise de mesures décisives pour empêcher les chiens de pénétrer dans les habitats des loups.

Mots-clés : *Canis lupus*, *Canis familiaris*, Hybridation anthropique, Conservation des canidés

1. INTRODUCTION

La destruction des habitats et l'intervention humaine ont conduit à des croisements entre animaux sauvages et domestiques, ce qui constitue une menace sérieuse pour la conservation des espèces (Allendorf et al., 2001 ; Stronen et al., 2025). L'hybridation peut entraîner l'extinction d'espèces par « submersion génétique », où les formes sauvages sont remplacées par des hybrides, ou par « submersion démographique », où la production excessive d'hybrides mal adaptés entrave la croissance de la population (Todesco et al., 2016). **Les hybrides et les rétrocroisements présentent souvent une valeur sélective plus faible, ce qui peut réduire leur nombre à l'état sauvage en raison de taux de survie plus bas ou de capacités reproductives diminuées** (Yates et al., 2015). La progéniture de parents génétiquement éloignés peut se caractériser par une condition physique et une valeur sélective réduites (dépression exogamique) (Edmands, 2007). Dans les cas extrêmes, lorsque les hybrides sont fertiles et possèdent une large capacité d'adaptation, ils peuvent supplanter les lignées parentales dans l'environnement (inondation hybride). La « pollution génétique » résultant de l'hybridation crée également de nombreux problèmes pratiques pour la protection et la gestion des espèces menacées (Stronen et Paquet, 2013 ; Donfrancesco et al., 2019). Le statut juridique des hybrides est également flou, ce qui rend encore plus difficile la mise en œuvre de mesures efficaces pour protéger les espèces sauvages (Trouwborst, 2014 ; Wayne et Shaffer, 2016).

L'exemple du loup gris (*Canis lupus*) est particulièrement utile pour étudier l'hybridation naturelle et anthropique, en raison de la possibilité de croisement avec d'autres espèces biologiques bien définies (Bohling et Waits, 2011 ; Hinton et al., 2018 ; Barash et al., 2023), ainsi qu'avec sa forme domestiquée, à savoir le chien domestique (*C. lupus familiaris*) (Leonard et al., 2014 ; Pilot et al., 2018). Au cours de leurs plus de 2 millions d'années d'évolution, les loups ont développé des adaptations qui leur permettent d'habiter une grande variété d'habitats à travers l'hémisphère nord, de chasser de grands mammifères et de vivre en groupes familiaux hautement sociaux avec des territoires exclusifs (Vilà et al., 1999 ; Mech et Boitani, 2003). Ces adaptations concernent la structure du crâne et du corps, les motifs faciaux et du pelage, la physiologie, les systèmes reproducteurs, les aptitudes à la coopération et à la communication, ainsi que les **capacités d'apprentissage** (Ueda et al., 2014). **En revanche**, les chiens domestiques, descendants directs des loups, ont été domestiqués au cours des 30 000 dernières années (Freedman et al., 2014 ; Skoglund et al., 2015 ; Frantz et al., 2016). Bien que leur apparence ait considérablement changé chez la plupart des races, ils conservent la capacité de s'accoupler avec des loups et de produire une progéniture fertile, ce qui permet aux allèles canins de se mélanger aux populations de loups par le biais de rétrocroisements (Leonard et al., 2014). Au cours de la domestication, les chiens ont perdu certaines des adaptations de leurs ancêtres, tandis que de nombreux traits ont été exploités ou modifiés pour améliorer la coopération et le service rendu aux humains (Drake et Klingenberg, 2010 ; Nagasawa et al., 2015 ; Bryce et Williams, 2017).

Le croisement entre loups et chiens a entraîné des changements significatifs dans le comportement, les capacités de coopération au sein des meutes et la structure sociale des populations de loups concernées (Amici et al., 2024). Les hybrides loup × chien présentent souvent des traits morphologiques inhabituels, tels qu'une taille corporelle anormale, une structure et une coloration du pelage atypiques, ou la présence d'ergots (Clutton-Brock et al.,

1994 ; Ciucci et al., 2003 ; Caniglia et al., 2013 ; Kusak et al., 2018 ; Coli et al., 2023). **De plus**, les chiens possèdent un nombre plus élevé de copies du gène AMY2B, qui code pour l'amylase pancréatique (Arendt et al., 2016 ; Axelsson et al., 2013), ce qui leur permet d'assimiler les glucides présents dans leur alimentation. Certaines de ces caractéristiques peuvent influencer négativement la capacité des hybrides à chasser les ongulés sauvages et les inciter à s'approcher des décharges et du bétail à proximité des établissements humains (Leonard et al., 2014 ; Donfrancesco et al., 2019). Des observations antérieures sur les niches trophiques des chiens errants suggèrent qu'ils se nourrissent principalement de déchets et de charognes (Boitani et Ciucci, 1995 ; Vanak et Gompper, 2009a). **Sur la base de ces prédictions, nous émettons l'hypothèse** que la composition alimentaire des meutes comprenant des hybrides différera de celle des meutes de loups, qu'elles consommeront une proportion moindre d'ongulés sauvages et qu'elles dépendront davantage de sources de nourriture anthropiques, telles que les déchets ou le bétail.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

Nous avons étudié la composition alimentaire de meutes d'hybrides loup-chien dans deux zones du centre de la Pologne – les forêts de Szubin et de Radomsko – et avons comparé ces résultats avec les données publiées sur l'alimentation des loups provenant de sept autres régions des plaines du pays (Fig. 1 et Tableau 1).

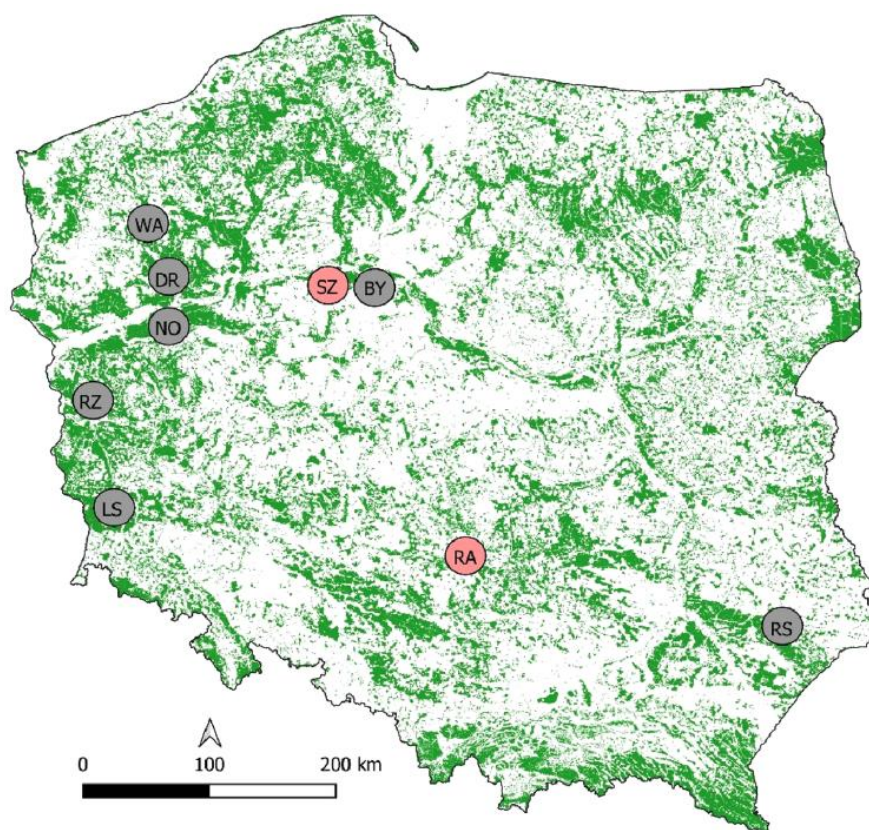


Fig. 1. Zones d'étude où des analyses alimentaires ont été réalisées sur des hybrides loup-chien et des loups. Hybrides loup-chien (cercles roses) : SZ - Forêt de Szubin, RA - Forêt de Radomsko. Loups (cercles gris) : WA - Forêt de Walez, DR - Forêt de Drawa, NO - Forêt de Noteć, BY - Forêt de Bydgoszcz, RZ - Forêt de Rzepin, LS - Forêt de Basse-Silésie, RS - Forêts de Roztocze et de Solska. Voir le tableau 1 pour les sources des données

Tableau 1. Les zones d'étude et les sources de données utilisées pour comparer la composition alimentaire des loups de race pure et des hybrides loup-chien dans les plaines de Pologne. Voir la Figure 1 pour la localisation des zones

Area name	Species	Study period	Number of analyzed scats	Source
Szubin Forest	wolf × dog hybrids	2020–2024	146	This study
Romincka Forest	wolf	2020–2021	165	Nowak et al. (2024b)
Roztocze and Solska Forest	wolf	2017–2020	302	Mystajek et al. (2022)
Notecka Forest	wolf	2008–2021	261	Nowak et al. (2024a)
Drawa Forest	wolf	2010–2015	165	Mystajek et al. (2019)
Lower Silesian Forest	wolf	2008–2009	124	Nowak et al. (2011)
Walcz Forest	wolf	2006–2008	112	Nowak et al. (2011)
Rzepin Forest	wolf	2005–2008	124	Nowak et al. (2011)

La Pologne abrite d'abondantes populations d'herbivores sauvages (Borowik et al., 2013) et de castors Eurasiens, *Castor fiber* (Yanuta et al., 2022), qui constituent les principales sources de nourriture des grands carnivores (Jedrzejewski et al., 2012). Parmi les ongulés sauvages, les espèces indigènes les plus courantes sont le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le sanglier (*Sus scrofa*) et l'élan (*Alces alces*). On trouve localement de petites populations de bisons d'Europe (*Bison bonasus*). Le plus rare, présent uniquement dans les Tatras, est le chamois (*Rupicapra rupicapra*). Des espèces exotiques ont également été introduites en Pologne à des fins cynégétiques. La plus nombreuse est la daim (*Dama dama*), et localement, on trouve de petites populations de cerfs sika (*Cervus nippon*) et de mouflons (*Ovis ammon*) (Borowik et al., 2013, Local Data Bank, 2026).

Au XX^{ème} siècle, en raison d'une campagne d'éradication menée après la Seconde Guerre mondiale et de décennies de chasse intensive, les loups en Pologne se trouvaient principalement dans les Carpates et dans les grandes étendues forestières de la partie orientale du pays (Nowak et Mystajek, 2017). **Cependant**, après la mise en place d'une protection nationale de l'espèce en 1998 (Mystajek et Nowak, 2015), leur population s'est également rétablie dans les zones situées à l'ouest de la Vistule (Nowak et Mystajek, 2016, Szewczyk et al., 2019). Les loups se sont d'abord installés dans des zones forestières plus étendues, mais à mesure que le rétablissement de la population progressait (Chapron et al., 2014), l'espèce a également été observée dans la mosaïque de forêts et de terres agricoles (Nowak et al., 2017), où la probabilité de leurs interactions avec les chiens a augmenté (Di Bernardi et al., 2025).

La population canine totale de Pologne est estimée à environ 8 millions d'individus, parmi lesquels au moins 138 000 (chiens de compagnie et errants) errent librement dans les forêts (Wierzbowska et al., 2016). La densité de chiens errants en Pologne centrale peut localement dépasser deux individus par km² (Krauze-Gryz et Gryz, 2014 ; Wierzbowska et al., 2016), et ils se reproduisent également occasionnellement à l'état sauvage (Krauze-Gryz et Gryz, 2023).

2.2. Identification des hybrides loup × chien

Conformément aux recommandations du Comité permanent de la Convention de Berne (2014), la présence d'hybrides loup × chien a été confirmée à la fois par des méthodes morphologiques et moléculaires. Au départ, dans les forêts de Szubin et de Radomsko (Fig. 1), le personnel des Forêts d'État a observé des groupes de canidés comprenant des individus présentant des caractéristiques typiques du loup ainsi que des individus présentant des traits atypiques distincts (Fig. 2). Ces individus inhabituels se distinguaient des loups par leur coloration différente, leurs membres raccourcis, leur queue raccourcie et la forme atypique de leurs oreilles. Nous avons donc installé des pièges photographiques (Spec Ops Elite HP4, Browning, États-Unis) afin de recueillir des images plus complètes.



Fig. 2. Hybrides loup-chien et un loup mâle dans la forêt de Szubin, au centre de la Pologne (Image tirée de la vidéo enregistrée par le piège photographique de l'Association pour la nature « Wolf »)

Au cours de la deuxième étape de l'identification, des **méthodes génétiques** ont été appliquées à l'ADN extrait de divers échantillons biologiques ($n = 27$), notamment du tissu musculaire ($n = 11$) ou du sang ($n = 6$) provenant d'individus morts, des excréments ($n = 8$), de l'urine ($n = 1$) et des poils ($n = 1$). Les échantillons de tissus et de sang provenaient d'hybrides **présumés** éliminés légalement des zones d'étude (abattus par des chasseurs ou capturés puis euthanasiés) en vertu des autorisations accordées par la Direction générale de la protection de l'environnement, ou tués dans des accidents de la route. Les excréments, la neige fondue et les poils ont été collectés à des endroits où la présence d'hybrides présumés avait été documentée à l'aide de pièges photographiques, suivant la méthodologie vidéo-excréments de Canu et al. (2017). Les tissus et les excréments ont été conservés dans de l'éthanol à 96% à température ambiante ; les poils ont été conservés entre des feuilles de papier filtre sec dans un sac d'échantillonnage en plastique contenant de la silice comme dessiccant, et le sang a été conservé sur des cartes FTA (Whatman). Les échantillons d'urine ont été mélangés à deux volumes d'éthanol à 96% et d'acétate de sodium (concentration finale de 100 mM), puis conservés à -20°C . L'ADN des excréments a été isolé soit à l'aide du kit QIAamp DNA Stool Mini (Qiagen), soit à l'aide du kit ExgeneTM Stool DNA Mini (GeneAll Biotechnology), tandis que pour les poils, les écouvillons et les cartes FTA, nous avons utilisé le kit ExgeneTM Genomic DNA Micro (GeneAll Biotechnology) ou le kit QIAamp DNA Investigator (Qiagen). L'ADN des tissus et des échantillons d'urine précipités a été isolé à l'aide du kit ExgeneTM Tissue SV (GeneAll Biotechnology). Afin d'identifier les hybrides loup \times chien, le génotype de l'ADN a été déterminé à l'aide d'un panel microfluidique de 96 SNP conçu pour l'identification des hybrides (Harmoinen et al., 2021) au laboratoire de génétique moléculaire du Seckenberg Centre for Wildlife Genetics à Gelnhausen, en Allemagne.

Les analyses des échantillons prélevés de manière **non invasive** (excréments, urine, poils) ont été réalisées dans un laboratoire séparé physiquement, selon les procédures standard d'analyse moléculaire des échantillons sensibles à la contamination et à faible teneur en ADN. L'extraction de l'ADN, la PCR, le génotypage SNP et l'attribution statistique des échantillons

aux loups, aux chiens et à leurs générations hybrides récentes ont été effectués selon les méthodes décrites par Harmoinen et al. (2021) et Jarausch et al. (2023).

2.3. Analyse du régime alimentaire des hybrides loup × chien

L'analyse de la composition alimentaire des hybrides loup × chien s'est appuyée sur le **contenu des excréments** (Fleming et Grassi, 2024) collectés le long de transects traversant les forêts de Szubin ($n = 146$) et de Radomsko ($n = 18$). **Dans les deux zones, la Direction générale de la protection de l'environnement a délivré des autorisations pour retirer les hybrides de leur milieu naturel. Dans les forêts de Szubin, malgré les efforts visant à éliminer les hybrides par piégeage, euthanasie et abattage, seuls les juvéniles et les subadultes ont été retirés, mais les reproducteurs ont survécu.** **Par conséquent,** des hybrides sont toujours présents dans la zone, et leur reproduction a été confirmée. Des échantillons de matières fécales provenant de cette zone ont été collectés entre 2020 et 2024. Dans les forêts de Radomsko, une portée d'hybrides a été capturée et euthanasiée, et la femelle hybride reproductrice est morte dans une collision avec un véhicule en 2018, après quoi aucun hybride n'a été recensé dans cette zone. C'est pourquoi seules les excréments collectés lors du suivi avant la mort des hybrides ont pu être utilisés pour l'analyse.

Les excréments ont été collectés à des endroits où la présence d'hybrides avait été confirmée par des observations directes et des enregistrements de pièges photographiques. Pour une confirmation supplémentaire de l'appartenance à l'espèce, l'ADN a été isolé à partir d'excréments frais et identifié par des méthodes moléculaires (voir ci-dessus). Les excréments destinés à l'analyse de la composition alimentaire ont été placés dans des enveloppes en papier et étiquetés avec la date et le lieu. Les excréments enveloppés ont ensuite été séchés pendant 5 jours à 70°C dans un séchoir de laboratoire afin d'inactiver les parasites souvent présents dans les excréments de canidés (Popiolek et al., 2007), puis conservés à température ambiante dans des boîtes en carton contenant un répulsif anti-mites jusqu'à leur analyse ultérieure.

La préparation des échantillons en vue de l'identification de leur contenu a consisté à les faire tremper dans l'eau et à les passer au tamis fin pour éliminer les matières indésirables, ne conservant que les os, les poils, les sabots et autres restes. Les échantillons ont ensuite été séchés et pesés à nouveau. Les composants alimentaires ont été identifiés à l'aide de matériaux de référence et de clés d'identification des fragments d'os et des poils d'animaux (Pucek, 1984 ; Teerink, 1991 ; De Marinis et Asprea, 2006 ; Tóth, 2017). Le rang taxonomique le plus bas possible a été déterminé pour chaque élément alimentaire. Lorsque plusieurs catégories alimentaires étaient présentes dans un même échantillon, la part en pourcentage de chacune a été déterminée, et le poids total a été calculé.

Conformément aux recommandations de Klare et al. (2011), nous avons présenté la composition du régime alimentaire sous forme de fréquence d'occurrence et de pourcentage de biomasse. La fréquence d'occurrence correspond au pourcentage d'échantillons de crottes contenant un aliment particulier, y compris les traces (c'est-à-dire les aliments représentant moins de 5% du volume des crottes) (Klare et al., 2011). Le pourcentage de biomasse correspond à la proportion de biomasse d'un aliment spécifique par rapport à la biomasse totale consommée par l'animal. La biomasse ingérée a été calculée à l'aide de coefficients de

digestibilité : pour les ongulés sauvages (espèces de cerfs, sanglier) – 118, pour les mammifères de taille moyenne (chien domestique *Canis lupus familiaris*, chat domestique *Felis catus*, lièvre d'Europe *Lepus europaeus*, blaireau d'Europe *Meles meles* et castor eurasiens *Castor fiber*) – 50, pour les petits rongeurs – 23, pour les oiseaux – 35, et pour la matière végétale – 4 (Jedizejewska et Jedizejewski, 1998). Conformément aux recommandations de Ferretti et al. (2019), nous avons calculé des intervalles de confiance à 0,95 pour la fréquence d'occurrence par échantillon (F%) et les valeurs de biomasse consommée (B%) en rééchantillonnant notre ensemble de données 1 000 fois à l'aide de la méthode Bootstrap dans R (www.r-project.org).

2.4. Comparaison du régime alimentaire des hybrides loup × chien et des loups

Nous avons comparé la composition du régime alimentaire des hybrides loup × chien et des loups vivant dans les plaines de Pologne. Nous nous sommes spécifiquement concentrés sur les études menées au XXI^{ème} siècle utilisant des méthodes cohérentes et des tailles d'échantillon adéquates ($n > 94$; voir Trites et Joy, 2005 ; Dellinger et al., 2011 pour la justification). **Par conséquent**, pour les hybrides loup × chien, nous n'avons utilisé que les données provenant de la forêt de Szubin, car la taille de l'échantillon ($n = 18$ excréments) de la forêt de Radomsko était trop petite. Les zones d'étude choisies à partir desquelles les données sur les loups ont été obtenues (Fig. 1, Tableau 1) sont situées à la fois en Pologne orientale, où la présence permanente de loups a été documentée avant que l'espèce ne soit protégée, et en Pologne occidentale, où la population de loups s'est rétablie après la mise en place de mesures de protection (Nowak et Myslajek, 2016).

Nous avons appliqué diverses mesures pour comparer la composition alimentaire des hybrides loup × chien et des loups. Dans un premier temps, nous avons comparé le nombre d'éléments alimentaires par excrément. Le test de Shapiro-Wilk indique que ce paramètre dans les excréments des hybrides ne suit pas une distribution normale ($W(145) = 0,48, p < 0,001$) ; **par conséquent**, pour mettre en évidence les différences entre les espèces, nous avons utilisé le test non paramétrique *U* de Mann-Whitney (Sokal et Rohlf, 1995).

Ensuite, nous avons comparé l'étendue de la niche alimentaire à l'aide de la formule de Levins (1968) :

...

3. RESULTATS

3.1. Présence d'hybrides loup-chien dans les forêts de Szubin et de Radomsko

Dans la forêt de Szubin, des hybrides loup × chien ont été recensés entre 2018 et 2024. Les analyses ADN ont révélé que, parmi les échantillons prélevés, un appartenait à un hybride de génération F1, 10 à un hybride de deuxième génération issu d'un croisement de retour avec un loup, et 8 à des hybrides de génération F3 (croisements de retour avec un loup).

Dans la forêt de Radomsko, des hybrides loup × chien ont été recensés en 2018. Nous avons identifié, sur le plan morphologique et génétique, une femelle hybride F1 reproductrice, décédée dans un accident de la route en 2018. Ses petits ($n = 6$), capturés en 2018 puis

euthanasiés, étaient issus d'un croisement entre une femelle hybride F1 et un chien (retour sur lignée de première génération vers le chien).

3.2. Composition du régime alimentaire des hybrides loup × chien en Pologne

Les hybrides loup × chien des forêts de Szubin se nourrissaient principalement d'ongulés sauvages, qui représentaient 95,5% de leur biomasse alimentaire (Tableau 2). La plus grande part était constituée d'ongulés de faible poids corporel (Fig. 3) : chevreuils (B% = 41,7), sangliers (B% = 20,5) et daims (B% = 21,7). Les espèces plus lourdes, à savoir le cerf élaphe et l'élan, représentaient respectivement 8,8% et 0,5% de la biomasse alimentaire.

Tableau 2. Composition alimentaire des hybrides loup-chien dans la forêt de Szubin (2020-2024, $n = 146$) et dans la forêt de Radomsko (2018, $n = 18$), d'après l'analyse du contenu des excréments. B% : pourcentage de la biomasse alimentaire ; F% : fréquence des éléments alimentaires. Le signe « + » indique que la part de l'élément alimentaire est inférieure à 0,05%

Food item	Szubin Forest		Radomsko Forest	
	B%	F%	B%	F%
Red deer <i>Cervus elaphus</i>	8.8	4.8	13.6	11.1
Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	41.7	39.0	52.3	55.6
Fallow deer <i>Dama dama</i>	21.7	20.5	-	-
Moose <i>Alces alces</i>	0.5	0.7	-	-
Unidentified cervids	2.3	6.8	-	-
Wild boar <i>Sus scrofa</i>	20.5	23.3	34.1	44.4
European hare <i>Lepus europaeus</i>	2.3	3.4	-	-
Eurasian beaver <i>Castor fiber</i>	1.6	2.1	-	-
Domestic dog <i>Canis lupus familiaris</i>	0.1	0.7	-	-
Domestic cat <i>Felis silvestris catus</i>	0.5	0.7	-	-
Small rodents	+	0.7	-	-
Birds	+	0.7	-	-
Plant matter	+	13.7	-	-
Artificial items (plastic bag, etc.)	-	1.4	-	-
Mass of consumed food (kg)	150.3		41.0	

Les mammifères sauvages de taille moyenne (lièvre Européen et castor) représentaient 3,9% de la biomasse alimentaire, tandis que les animaux de compagnie (chiens et chats) ne représentaient que 0,6% de la biomasse alimentaire. Les hybrides loup × chien des forêts de Szubin se nourrissaient occasionnellement de petits rongeurs et d'oiseaux. Malgré la présence assez fréquente de fragments végétaux (principalement des brins d'herbe) dans leurs excréments (F% = 13,7), cette composante ne représentait qu'une part négligeable de la biomasse alimentaire. À l'occasion (dans deux excréments seulement), des fragments de sacs en plastique ont été trouvés (Tableau 2). Dans les forêts de Radom, seuls des restes d'ongulés sauvages ont été trouvés dans les excréments des hybrides loup × chien. Il s'agissait principalement de chevreuils (B% = 53,3%) et de sangliers (B% = 34,1%), tandis que le cerf élaphe représentait une part bien plus faible (B% = 13,6%).

3.3. Comparaison de la composition alimentaire des hybrides loup × chien et des loups

En raison du nombre limité de crottes d'hybrides loup × chien collectées dans la forêt de Radomsko, nous n'avons utilisé que les données de la forêt de Szubin pour la comparaison avec le régime alimentaire des loups. Le régime alimentaire des hybrides loup × chien dans les forêts de Szubin était similaire à celui des loups dans sept autres forêts de plaine en Pologne, en ce qui concerne la proportion des principales catégories alimentaires (Tableau 3). Comme dans le régime alimentaire des hybrides loup-chien, les ongulés sauvages dominaient dans l'alimentation des loups (moyenne B% = 94,5%, intervalle : 89,1-96,8%, écart-type = 2,6). La part plus faible de la biomasse des mammifères sauvages de taille moyenne (principalement des castors et des lièvres) (B% moyen = 2,4%, intervalle de 2,2%

à 9,3%, écart-type = 2,4) et des animaux domestiques (B% moyen = 0,6%, intervalle de 0% à 1,6%, écart-type = 0,6). Les autres catégories alimentaires étaient négligeables (Tableau 3).



Fig. 3. Un hybride loup × chien transportant une partie d'une proie – un jeune ongulé – dans la forêt de Szubin, au centre de la Pologne (image tirée de la vidéo enregistrée par le piège photographique de l'Association pour la nature « Wolf* »)

Tableau 3. Proportions des principales catégories alimentaires (pourcentage de la biomasse alimentaire consommée) observées chez les hybrides loup × chien (SZ – forêt de Szubin) et chez les loups (BY – Forêt de Bydgoszcz, WA – Forêt de Walcz, RZ – Forêt de Rzepin, LS – Forêt de Basse-Silésie, DR – Forêt de Drawa, RS – Forêts de Roztocze et de Solska, NO – Forêt de Notec) en Pologne (exprimées en pourcentages). Voir le Tableau 1 pour les sources des données et la Fig. 1 pour la localisation des zones d'étude

Food category	Hybrids		Wolves					
	SZ	BY	WA	RZ	LS	DR	RS	PN
Wild ungulates	95.5	95.8	89.1	96.8	97.9	94.8	96.7	95.2
Wild medium-sized mammals	3.9	3.8	9.3	2.4	2.1	5.2	2.2	4.8
Domestic animals	0.6	0.4	1.6	0.8	0.0	0.0	1.1	0.0
Other	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

La **prédominance** des **ongulés sauvages** dans le régime alimentaire des loups a entraîné une niche alimentaire étroite, avec une valeur B moyenne de 1,103 (fourchette : 1,088-1,246 ; écart-type = 0,067). La largeur de la niche alimentaire des hybrides loup × chien (B = 1,095) se situait dans la fourchette définie pour les loups (Tableau supplémentaire S2). Une relation similaire a été observée pour le nombre moyen d'éléments alimentaires enregistrés dans l'échantillon de crottes. La valeur observée dans les crottes d'hybrides (1,2) se situait dans la fourchette observée dans les échantillons de crottes de loups (fourchette de 1,1 à 1,7) (Tableau supplémentaire S2). Une différence statistiquement significative de ce paramètre entre les excréments des hybrides loup × chien et ceux des loups a été observée par rapport aux excréments de loups provenant de la forêt de Bydgoszcz et des forêts de Walez. Cependant, ce paramètre a également permis de différencier les excréments de loups provenant des sept sites à dominance forestière (Tableau supplémentaire S3).

L'indice de Pianka indiquait un chevauchement total (moyenne 1,000, écart-type = 0,001), et l'indice de Czekanowski indiquait un chevauchement très élevé (moyenne 0,981, écart-type = 0,02) des niches alimentaires entre les hybrides loup × chien et les loups (Tableau supplémentaire S4). **De même**, des paramètres élevés de chevauchement des niches alimentaires ont été observés lors de la comparaison du chevauchement des niches alimentaires des loups des forêts de plaine (Tableau supplémentaire 4).

Les indices de diversité des espèces, basés sur la fréquence des éléments alimentaires, ont indiqué que le régime alimentaire des hybrides loup-chien des forêts de Szubin se situait dans la fourchette des indicateurs calculés pour les loups de différentes forêts (Tableau supplémentaire S5). Cela s'est vérifié tant pour l'indice de diversité des espèces de Shannon-Weaver (H), qui était de $H = 1,585$ pour les hybrides loup \times chien, tandis que pour les loups, il variait de 1,323 à 1,7 (moyenne 1,466, écart-type = 0,151), que pour l'indice de dominance de Berger-Parker (d), qui était de $d = 0,404$ pour les hybrides loup \times chien, et variait de 0,380 à 0,531 pour les loups (moyenne 0,439, écart-type = 0,061). Le test t de Hutchinson a indiqué que l'indice de Shannon-Weaver pour la composition alimentaire des hybrides loup \times chien des forêts de Szubin est significativement différent de ce paramètre pour la composition alimentaire des loups de la forêt de Bydgoszcz, de la forêt de Basse-Silésie, des forêts de Roztocze et de Solska, et de la forêt de Notecka (Tableau supplémentaire S6). **Cependant**, le test de Hutchinson a également révélé des différences significatives dans l'indice de Shannon-Weaver pour la composition alimentaire des loups habitant différentes forêts de la plaine Polonaise (Tableau supplémentaire S6).

4. DISCUSSION

Nous n'avons pas pu confirmer l'hypothèse selon laquelle il existerait des différences significatives entre les niches trophiques des loups et celles des hybrides loup-chien. Les hybrides loup-chien vivant tant dans les forêts de Szubin que dans celles de Radomsko, à l'instar des loups des sept forêts des plaines Polonaises, se nourrissaient principalement d'ongulés sauvages. Bien que des différences dans la composition alimentaire aient été observées entre les hybrides loup-chien et les loups vivant dans certaines de ces forêts, une diversité alimentaire similaire a été constatée chez les loups de toutes ces régions. Dans d'autres régions de Pologne, les loups avaient des niches alimentaires encore plus larges, principalement en raison de leur consommation intensive de castors, comme dans le parc national de Wigry (Mystajek et al., 2021) et la forêt de Romincka (Nowak et al., 2024b). **Cependant**, de manière générale, les loups se nourrissent principalement d'ongulés sauvages à travers l'Europe (Nowak et al., 2005 ; Meriggi et al., 2011 ; Jedrzejewski et al., 2012 ; Barja et al., 2024), tout comme les hybrides loup \times chien (Bassi et al., 2017). **De plus**, dans le nord de l'Italie, la fréquence des mammifères sauvages de taille moyenne (lièvres et ragondins, *Myocastor coypus*) était plus élevée dans le régime alimentaire des jeunes hybrides (Di Rosso et al., 2023). Un phénomène similaire avait déjà été observé dans la forêt de Drawsko, où la part des castors dans le régime alimentaire des louveteaux était plus élevée que dans celui des adultes (Mystajek et al., 2019). Cela pourrait indiquer un comportement similaire chez les loups et les hybrides loup \times chien, à savoir le fait de fournir délibérément à la progéniture des proies plus petites et plus faciles à transporter.

La similitude entre le régime alimentaire des hybrides loup \times chien et celui des loups peut être attribuée à la capacité propre des chiens à chasser des animaux sauvages. Bien que les chiens domestiques vivant en liberté exploitent largement des aliments d'origine anthropique, c'est-à-dire des céréales et des charognes (Romanowski, 1985 ; Boitani et Ciucci, 1995 ; Vanak et Gompper, 2009a ; Krauze-Gryz et Gryz, 2014), de nombreuses études indiquent leur capacité à chasser aussi bien des animaux de faible (Pielowski, 1976 ; Carrasco-Roman et al., 2021) que de forte masse corporelle, par exemple des ongulés sauvages et domestiques (Vanak et Gompper 2009b ; Wierzbowska et al., 2016). Même si les chiens ont souvent une

masse corporelle plus faible et une structure crânienne moins robuste que les loups, ils sont capables de chasser activement des animaux sauvages (Vanak et Gompper, 2009*b*). Il convient de noter que l'hybridation donne souvent naissance à une progéniture plus robuste que leurs ancêtres canins. Ce phénomène a été observé, par exemple, chez les hybrides loup-coyote en Amérique du Nord, qui sont plus lourds que les coyotes de race pure, ce qui leur permet de chasser plus facilement des proies plus grosses et augmente leur capacité de dispersion (Kays et al., 2010).

Une autre raison de l'absence de différences dans la composition alimentaire entre les hybrides et les loups pourrait être la manière dont les hybrides loup × chien sont élevés par leur mère. Dans notre étude, tous les hybrides loup × chien possédaient des haplotypes d'ADN mitochondrial de loup (Kwiatkowska, 2025). Ce résultat est cohérent avec des observations antérieures, qui indiquent que le schéma le plus courant de formation d'hybrides implique la fécondation d'une louve par un chien mâle (Hindrikson et al., 2012). Une louve fécondée élève ses petits dans la nature sans la participation d'un père chien. Au sein des groupes familiaux de loups, les compétences en matière d'acquisition de nourriture se transmettent par l'apprentissage auprès des individus plus âgés, principalement les parents (Packard, 2003). Les petits hybrides acquièrent ainsi des connaissances sur les espèces proies et les stratégies de chasse auprès de leur mère louve, imitant ainsi le comportement prédateur des loups. De plus, au cours de la première période de leur vie, ils se nourrissent exclusivement de proies fournies par leur mère. La composition même des groupes familiaux influence également l'absence de différences entre le régime alimentaire des hybrides et celui des loups. À ce jour, le régime alimentaire des hybrides n'a pas été étudié isolément, mais celui de groupes familiaux composés d'individus présentant différents niveaux d'introggression de gènes canins (Bassi et al., 2017 ; Di Rosso et al., 2023) ou d'hybrides des générations F1, F2 et de rétrocroisements entre un loup et un chien (présent travail) vivant avec des loups (femelles reproductrices et mâles non apparentés rejoignant les groupes). Au sein de ces groupes, les compétences de chasse des loups sont susceptibles d'avoir un impact significatif sur le régime alimentaire de l'ensemble du groupe mixte.

5. CONCLUSIONS

Nos recherches ont montré que les loups et les hybrides loup-chien en Pologne occupent des niches trophiques similaires, ce qui rend probable la concurrence pour des ressources partagées. De plus, les populations abondantes d'ongulés sauvages en Pologne, y compris les espèces de petite taille telles que le chevreuil et le daim, qui sont facilement chassées par les hybrides loup × chien, favoriseront la persistance des hybrides dans l'environnement à moins que des mesures ciblées ne soient prises pour les éliminer. Pour cette raison, la prévention de l'hybridation est cruciale pour la protection des fonctions écologiques des loups (Salvatori et al., 2020). Les efforts dans ce sens ne peuvent aboutir sans une limitation de la population de chiens en liberté et sans la prise de mesures décisives pour les empêcher de pénétrer dans l'environnement naturel. De plus, afin de mieux éclairer les futures décisions de gestion concernant les hybrides loup × chien, des études plus approfondies sur leur écologie et leur comportement sont nécessaires.

References

- Allendorf, F.W., Leary, R.F., Spruell, P., Wenburg, J.K., 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* (11), 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X).
- Amici, F., Meacci, S., Caray, E., Ona, L., Liebal, K., Ciucci, P., 2024. A first exploratory comparison of the behaviour of wolves (*Canis lupus*) and wolf-dog hybrids in captivity. *Anim. Cogn.* 27, 9. <https://doi.org/10.1007/s10071-024-01849-7>.
- Arendt, M., Cairns, K.M., Ballard, J.W.O., Savolainen, P., Axelsson, E., 2016. Diet adaptation in dog reflects spread of prehistoric agriculture. *Heredity* 117, 301–306. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.48>.
- Axelsson, E., Ratnakumar, A., Arendt, M.L., Maqbool, K., Webster, M.T., Perloski, M., Liberg, O., Arnemo, J.M., Hedhammar, Å., Lindblad-Toh, K., 2013. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* 495 (7441), 360–364. <https://doi.org/10.1038/nature11837>.
- Barash, A., Preiss-Bloom, S., Machluf, Y., Fabbri, E., Malkinson, D., Velli, E., Mucci, N., Barash, A., Caniglia, R., Dayan, T., Dekel, Y., 2023. Possible origins and implications of atypical morphologies and domestication-like traits in wild golden jackals (*Canis aureus*). *Sc. Rep.* 13, 7388. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-34533-w>.
- Barja, I., Piñeiro, A., TALEGÓN, J., Ruiz-González, A., Navarro-Castilla, Á., Caro, A., Gago-Barja, T., Hernández, M.C., 2024. Iberian wolf's diet and its quality during breeding season: exploring the influence of zone, wolf groups, prey availability and individual factors. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 78, 41. <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03457-4>.
- Bassi, E., Canu, A., Firmo, I., Mattioli, L., Scandura, M., Apollonio, M., 2017. Trophic overlap between wolves and free-ranging wolf × dog hybrids in the Apennine Mountains, Italy. *Glob. Ecol. Conserv.* 9, 39–49. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.11.002>.
- Bohling, J.H., Waits, L.P., 2011. Assessing the prevalence of hybridization between sympatric *Canis* species surrounding the red wolf (*Canis rufus*) recovery area in North Carolina. *Mol. Ecol.* 20, 2142–2156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05084.x>.
- Boitani, L., Ciucci, P., 1995. Comparative social ecology of feral dogs and wolves. *Ethol. Ecol. Evol.* 7, 49–72. <https://doi.org/10.1080/08927014.1995.9522969>.
- Borowik, T., Comulier, T., Jędrzejewska, B., 2013. Environmental factors shaping ungulate abundances in Poland. *Acta Theriol.* 58, 403–413. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0153-x>.
- Bryce, C.M., Williams, T.M., 2017. Comparative locomotor costs of domestic dogs reveal energetic economy of wolf-like breeds. *J. Exp. Biol.* 220, 312–321. <https://doi.org/10.1242/jeb.144188>.
- Caniglia, R., Fabbri, E., Greco, C., Galaverni, M., Manghi, L., Boitani, L., Sforzi, A., Randi, E., 2013. Black coats in an admixed wolf × dog pack is melanism an indicator of hybridization in wolves? *Eur. J. Wildl. Res.* 59, 543–555. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0703-1>.
- Canu, A., Mattioli, L., Santini, A., Apollonio, M., Scandura, M., 2017. 'Video-scats': combining camera trapping and non-invasive genotyping to assess individual identity and hybrid status in gray wolf. *Wildl. Biol.* 2017, wlb.00355. <https://doi.org/10.2981/wlb.00355>.
- Carrasco-Román, E., Medina, J.P., Salgado-Miranda, C., Soriano-Vergas, E., Sánchez-Jasso, J.M., 2021. Contributions on the diet of free-ranging dogs (*Canis lupus familiaris*) in the Nevado de Toluca Flora and Fauna Protection Area, Estado de México, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 92, e923495. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3495>.
- Castro-Arellano, I., Lacher, T.E., Willing, M.R., Rangel, T.F., 2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods Ecol. Evol.* 1, 311–318. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00031.x>.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D.C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J.V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedó, P., Bego, F., Blanco, J.C., Breitenmoser, U., Bryseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., Ciucci, P., Dutsov, A., Engleder, T., Fuxjäger, C., Groff, C., Holmala, K., Hoxha, B., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Jeremić, J., Jerina, K., Kluth, G., Knauer, F., Kojala, I., Kos, I., Krofel, M., Kubala, J., Kunovac, S., Kusak, J., Kutal, M., Liberg, O., Majić, A., Männil, P., Manz, R., Marboutin, E., Marucco, F., Melovski, D., Mersini, K., Mertzanis, Y., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Odden, J., Ozolins, J., Palomero, G., Paunović, M., Persson, J., Potocnik, H., Quenette, P.-Y., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Ryser, A., Salvatori, V., Skrbínšek, T., Stojanov, A., Swenson, J.E., Szemethy, L., Trajçe, A., Tsingarska-Sedefcheva, E., Vána, M., Veejora, R., Wabakken, P., Wolf, M., Wölf, S., Zimmermann, F., Zlatanova, D., Boitani, L., 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346, 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>.
- Ciucci, P., Lucchini, V., Boitani, L., Randi, E., 2003. Dewclaws in wolves as evidence of admixed ancestry with dogs. *Can. J. Zool.* 81, 2077–2081. <https://doi.org/10.1139/z03-183>.
- Clutton-Brock, J., Kitchener, A.C., Lynch, J.M., 1994. Changes in the skull morphology of the Arctic wolf, *Canis lupus arctos*, during the twentieth century. *J. Zool.* 233, 19–36. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05259.x>.
- Coli, A., Prinetto, D., Giannessi, E., 2023. Wolf and dog: what differences exist? *Anatomia* 2, 78–87. <https://doi.org/10.3390/anatomia2010007>.
- De Marinis, A.M., Asprea, A., 2006. Hair identification key of wild and domestic ungulates from southern Europe. *Wildl. Biol.* 12, 305–320. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[305:HIKOWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[305:HIKOWA]2.0.CO;2).
- Dellinger, J.A., Ortman, B.L., Steury, T.D., Bohling, J., Waits, L.P., 2011. Food habits of red wolves during pup-rearing season. *Southeast Nat.* 10 (4), 731–740. (<http://www.bioone.org/doi/full/10.1656/058.010.0412>).
- Di Bernardi, C., Chapron, G., Kaczensky, P., Álvares, F., Andrén, H., Balys, V., Blanco, J.C., Chiriac, S., Čirović, D., Drouet-Hoguet, N., Huber, D., Iliopoulos, Y., Kojala, I., Krofel, M., Kutal, M., Linnell, J.D.C., Majić Skrbínšek, A., Männil, P., Marucco, F., Melovski, D., Mengülluğlu, D., Mergaev, J., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Ozolins, J., Reinhardt, I., Rigg, R., Salvatori, V., Schley, L., Sunde, P., Trajçe, A., Trbojević, L., Trouwborst, A., von Arx, M., Zlatanova, D., Boitani, L., 2025. Continuing recovery of wolves in Europe. *PLoS Sustain. Transform.* 4 (2), e0000158. <https://doi.org/10.1371/journal.pstr.0000158>.
- Di Rosso, A., Boni, C.B., Baldanti, S., Casini, L., Coppola, F., Felicioli, A., 2023. Pup feeding habits of a mixed wolf-hybrid pack living in a human-modified landscape in Central Italy. *Hystrix It J. Mammal.* 34 (2), 144–146. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00637-2023>.
- Donfrancesco, V., Ciucci, P., Salvatori, V., Benson, D., Andersen, L.W., Bassi, E., Blanco, J.C., Boitani, L., Caniglia, R., Canu, A., Capitani, C., Chapron, G., Czarnomska, S., Fabbri, E., Galaverni, M., Galov, A., Gimenez, O., Godinho, R., Greco, C., Hindrikson, M., Huber, D., Hulva, P., Jędrzejewski, W., Kusak, J., Linnell, J., Llana, L., López-Bao, J.V., Männil, P., Marucco, F., Mattioli, L., Milanesi, P., Milliret, C., Mysłajek, R.W., Ordiz, A., Palacios Sanchez, V., Pedersen, H. C., Pertoldi, C., Pilot, M., Randi, E., Rodríguez, A., Saarma, U., Sand, H., Scandura, M., Stronen, A.V., Tsingarska, E., Mukherjee, N., 2019. Unravelling the scientific debate on how to address wolf-dog hybridisation in Europe. *Front. Ecol. Evol.* 7, 175. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00175>.
- Drake, A.G., Klingenberg, C.P., 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity. *Am. Nat.* 175 (3), 289–301. <https://doi.org/10.1086/650372>.
- Edmands, S., 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Mol. Ecol.* 16, 463–475. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03148.x>.
- Feinsinger, P., Spears, E.E., Poole, R.W., 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62 (1), 27–32. <https://doi.org/10.2307/1936664>.
- Ferretti, F., Lovari, S., Mancino, V., Burrini, L., Rossa, M., 2019. Food habits of wolves and selection of wild ungulates in a prey-rich Mediterranean coastal area. *Mammal. Biol.* 99, 119–127. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2019.10.008>.
- Fleming, P.A., Grassi, N.K., 2024. Faecal analysis. In: Calver, M.C., Loneragan, N.R. (Eds.), *Quantifying Diets of Wildlife and Fish. Practical and Applied Methods*. CSIRO Publishing, Clayton, pp. 51–86.
- Frantz, L.A.F., Mullin, V.E., Pionnier-Capitan, M., Lebrasseur, O., Ollivier, M., Perri, A., Linderholm, A., Mattiangeli, V., Teasdale, M.D., Dimopoulos, E.A., Tresset, A., Duffraisse, M., McCormick, F., Bartosiewicz, L., Gál, E., Nyerges, E.A., Sablin, M.V., Bréhard, S., Mashkour, M., Bălăşescu, A., Gillet, B., Hughes, S., Chassaing, O., Hitte, C., Vigne, J.-D., Dobney, K., Hänni, C., Bradley, D.G., Larson, G., 2016. Genomic and archaeological evidence suggests a dual origin of domestic dogs. *Science* (6290), 1228–1231. <https://doi.org/10.1126/science.aaf3161>.
- Freedman, A.H., Gronau, I., Schweizer, R.M., Ortega-Del Vecchio, D., Han, E., Silva, P.M., Galaverni, M., Fan, Z., Marx, P., Lorente-Galdos, B., Beale, H., Ramirez, O., Hormozdiari, F., Alkan, C., Vila, C., Squire, K., Geffen, E., Kusak, J., Boyko, A.R., Parker, H.G., Lee, C., Tadiogola, V., Siepel, A., Bustamante, C.D., Harkins, T.T., Nelson, S.F., Ostrander, E.A., Marques-Bonet, T., Wayne, R.K., Novembre, J., 2014. Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLoS Genet.* 10 (1), e1004631. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016>.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.F., 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4 (1), 4. (http://paleo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Harmoinen, J., von Thaden, A., Aspi, J., Kvist, L., Cocchiarraro, B., Jarausch, A., Gazzola, A., Sin, T., Lohi, H., Hytönen, M.K., Kojala, I., Stronen, A.V., Caniglia, R., Muttacci, F., Galaverni, M., Godinho, R., Ruiz-González, A., Randi, E., Muñoz-Fuentes, V., Nowak, C., 2021. Reliable wolf-dog hybrid detection in Europe using a reduced SNP panel developed for non-invasively collected samples. *BMC Genom.* 22, 473. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07761-5>.
- Hindrikson, M., Männil, P., Ozolins, J., Krzywinski, A., Saarma, U., 2012. Bucking the trend in wolf-dog hybridization: first evidence from Europe of hybridization between female dogs and male wolves. *PLoS One* 7 (10), e46465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046465>.
- Hinton, J.W., Gittleman, J.L., van Manen, F.T., Chamberlain, M.J., 2018. Size-assortative choice and mate availability influences hybridization between red wolves (*Canis rufus*) and coyotes (*Canis latrans*). *Ecol. Evol.* 8, 3927–3940. <https://doi.org/10.1002/ece3.3950>.
- Hutcheson, K., 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.* 29, 151–154. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(70\)90124-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(70)90124-4).
- Jarausch, A., von Thaden, A., Sin, T., Corradini, A., Pop, M.I., Chiriac, S., Gazzola, A., Nowak, C., 2023. Assessment of genetic diversity, population structure and wolf-dog hybridisation in the Eastern Romanian Carpathian wolf population. *Sci. Rep.* 13, 22574. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48741-x>.
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., 1998. *Predation in Vertebrate Communities. The Białowieża Primeval Forest as a Case Study*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Jędrzejewska, W., Niedziałkowska, M., Hayward, M.W., Goszczyński, J., Jędrzejewska, B., Borowik, T., Bartoń, K.A., Nowak, S., Harmuszkiewicz, J., Juszczyk, A., Kalamaz, T., Kłoch, A., Koniuch, J., Kotiuk, K., Mysłajek, R.W., Nędrzyńska, M., Olczyk, A., Teleon, M., Wojtulewicz, M., 2012. Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *J. Mammal.* 93, 1480–1492. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-132.1>.

- Kays, R., Curtis, A., Kirchman, J.J., 2010. Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves. *Biol. Lett.* 6, 89–93. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0575>.
- Klare, U., Kamler, J.F., Macdonald, D.W., 2011. A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal. Rev.* 41, 294–312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00183.x>.
- Krauze-Gryz, D., Gryz, J., 2014. Free-ranging domestic dogs (*Canis familiaris*) in Central Poland: density, penetration range and diet composition. *Pol. J. Ecol.* 62, 183–193. <https://doi.org/10.3161/104.062.0101>.
- Krauze-Gryz, D., Gryz, J., 2023. Den-dwelling carnivores in Central Poland: long-term trends in abundance and productivity. *Diversity* 15 (1), 32. <https://doi.org/10.3390/d15010032>.
- Kusak, J., Fabbri, E., Galov, A., Gomerčić, T., Arbanasić, H., Caniglia, R., Galaverni, M., Relkić, S., Huber, D., Randi, E., 2018. Wolf-dog hybridization in Croatia. *Vet. Arh.* 88 (3), 375–395. <https://doi.org/10.24099/vet.arhiv.170314>.
- Kwiatkowska, I., 2025. Hybridization Between the Gray Wolf and the Domestic Dog and Its Ecological Consequences. PhD Thesis. University of Warsaw, Warsaw.
- Leonard, J.A., Echegaray, J., Randi, E., Vilà, C., 2014. Impact of hybridization with domestic dogs on the conservation of wild canids. In: Gompper, M.E. (Ed.), *Free-ranging Dogs and Wildlife Conservation*. Oxford University Press, Oxford, pp. 170–184.
- Levins, R., 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University, Princeton.
- Local Data Bank, 2026. <https://bdd.stat.gov.pl/>.
- Magurran, A., 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), 2003. *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation*. Chicago University Press, Chicago-London.
- Meriggi, A., Brangi, A., Schenone, L., Signorelli, D., Milanese, P., 2011. Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethol. Ecol. Evol.* 23, 195–210. <https://doi.org/10.1080/03949370.2011.577814>.
- Mysłajek, R.W., Nowak, S., 2015. Not an easy road to success: the history of exploitation and restoration of the wolf population in Poland after World War Two. In: Masius, M., Sprenger, J. (Eds.), *Fairytales in Question: Historical Interactions between Humans and Wolves*. White Horse Press, Cambridge, pp. 247–258.
- Mysłajek, R.W., Tomczak, P., Tokacz, K., Tracz, M., Tracz, M., Nowak, S., 2019. The best snacks for kids: the importance of beavers *Castor fiber* in the diet of wolf *Canis lupus* pups in north-western Poland. *Ethol. Ecol. Evol.* 31, 506–513. <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1624278>.
- Mysłajek, R.W., Romański, M., Kwiatkowska, I., Stepniak, K.M., Figura, M., Nowak-Brzezińska, A., Diserens, T.A., Nowak, S., 2021. Temporal changes in the wolf *Canis lupus* diet in Wigry National Park (northeast Poland). *Ethol. Ecol. Evol.* 33, 628–635. <https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1907787>.
- Mysłajek, R.W., Stachyra, P., Figura, M., Nędzyczna-Stygar, M., Stefański, R., Korga, M., Kwiatkowska, I., Stepniak, K.M., Tokacz, K., Nowak, S., 2022. Diet of the grey wolf *Canis lupus* in Roztocze and Solska Forest, south-east Poland. *J. Vertebr. Biol.* 71 (22040). <https://doi.org/10.25225/jvb.22040>.
- Nagasawa, M., Mitsui, S., En, S., Ohtani, N., Ohta, M., Sakuma, Y., Onaka, T., Mogi, K., Kikusai, T., 2015. Social evolution. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Science* 348, 333–336. <https://doi.org/10.1126/science.1261022>.
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., 2016. Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012. *Mammal. Res.* 61, 83–98. <https://doi.org/10.1007/s13364-016-0263-3>.
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., 2017. Response of the wolf (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) population to various management regimes at the edge of its distribution range in Western Poland, 1951–2012. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 15 (3), 187–203. https://doi.org/10.15666/aer/1503_187203.
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., Jędrzejewska, B., 2005. Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta Theriol.* 50, 263–276. <https://doi.org/10.1007/BF03194489>.
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., Kłosińska, A., Gabryś, G., 2011. Diet and prey selection of wolves *Canis lupus* recolonising Western and Central Poland. *Mammal. Biol.* 76, 709–715. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.007>.
- Nowak, S., Mysłajek, R.W., Tomczak, P., Szewczyk, M., Borowik, T., Jędrzejewska, B., 2017. Sedentary but not dispersing wolves *Canis lupus* recolonising western Poland (2001–2016) conform to the predictions of a habitat suitability model. *Divers. Distrib.* 23, 1231–1364. <https://doi.org/10.1111/ddi.12621>.
- Nowak, S., Tomczak, P., Krasiewicz, A., Więckowski, J., Tokacz, K., Baranowska, W., Kasprzak, A., Mysłajek, R.W., 2024b. Wolf diet in the Notecka Forest, western Poland. *Wildl. Biol.* 2024, e01224. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01224>.
- Nowak, S., Szewczyk, M., Stepniak, K.M., Kwiatkowska, I., Kurek, K., Mysłajek, R.W., 2024a. Wolves in the borderland – changes in population and wolf diet in Romińska Forest along the Polish-Russian-Lithuanian state borders. *Wildl. Biol.* 2024, e01210. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01210>.
- Packard, J.M., 2003. Wolf behavior: reproductive, social, and intelligent. In: Mech, L.D., Boitani, L. (Eds.), *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation*. Chicago University Press, Chicago-London, pp. 35–65.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 4, 53–74. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>.
- Pielowski, Z., 1976. Cats and dogs in the European hare hunting ground. In: Pielowski, Z., Pucek, Z. (Eds.), *Ecology and Management of European Hare Populations*. PWRiL, Warszawa, pp. 259–263.
- Pilot, M., Greco, C., vonHoldt, B.M., Randi, E., Jędrzejewski, W., Sidorovich, V.E., Konopiński, M.K., Ostrander, E.A., Wayne, R.K., 2018. Widespread, long-term admixture between grey wolves and domestic dogs across Eurasia and its implications for the conservation status of hybrids. *Evol. Appl.* 11, 662–690. <https://doi.org/10.1111/eva.12595>.
- Popiołek, M., Szczesna, J., Nowak, S., Mysłajek, R.W., 2007. Helminth infections in faecal samples of wolves *Canis lupus* L. from the western Beskidy Mountains in southern Poland. *J. Helminthol.* 81, 339–344. <https://doi.org/10.1017/s0022149x07821286>.
- Pucek, Z., 1984. *Key for Identification of Polish Mammals*. PWN, Warszawa.
- Romanowski, J., 1985. The diet of stray dogs in the suburbs of Warsaw. *R. ÉC (TV)* 40, 203–204. (https://www.persee.fr/doc/revoc_0249-7395_1985_num_40_2_6599).
- Salvatori, V., Donfrancesco, V., Trouwborst, A., Boitani, L., Linnell, J.D.C., Alvares, F., Åkesson, M., Balys, V., Blanco, J.C., Chiriac, S., Cirovic, D., Groff, C., Guinot-Ghestem, M., Huber, D., Kojola, I., Kusak, J., Kutal, M., Iliopoulos, Y., Ionescu, O., Majic Skrbinek, A., Mannil, P., Marucco, F., Melovski, D., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Ozolins, J., Rauer, G., Reinhardt, I., Rigg, R., Schley, L., Skrbinek, T., Svensson, L., Trajce, A., Trbojevic, I., Tzingarska, E., von Arx, M., Ciucci, P., 2020. European agreements for nature conservation need to explicitly address wolf-dog hybridisation. *Biol. Conserv.* 248, 108525. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108525>.
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27 (3), 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>.
- Skoglund, P., Ersmark, E., Palkopoulou, E., Dahlén, L., 2015. Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds. *Curr. Biol.* 25, 1515–1519. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.04.019>.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry*, 3rd ed. WH Freeman, San Francisco.
- Standing Committee of the Bern Convention, 2014 180. Recommendation No 173. 2014. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, Strasbourg.
- Stronen, A.V., Paquet, P.C., 2013. Perspectives on the conservation of wild hybrids. *Biol. Conserv.* 167, 390–395. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.09.004>.
- Stronen, A.V., Birkenhain, C.S., Caniglia, R., Djan, M., Fabbri, E., Fumagalli, L., Galaverni, M., Godinho, R., Lobo, D., Mattucci, F., Mysłajek, R.W., Nowak, S., Salvatori, V., Scandura, M., Skrbinek, T., Velli, E., Vilà, C., Ciucci, P., 2025. European conservation policy needs a clear definition of 'wolf-dog hybrid'. *Biol. Conserv.* 308, 111254. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111254>.
- Szewczyk, M., Nowak, S., Niedźwiecka, N., Hulva, P., Špinkytė-Bačkaitienė, R., Demjanovicová, K., Černá Bolfiková, B., Antal, V., Fenčuk, V., Figura, M., Tomczak, P., Stachyra, P., Stepniak, K.M., Zwijacz-Kozica, T., Mysłajek, R.W., 2019. Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. *Sci. Rep.* 9, 19003. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55273-w>.
- Teerink, B.J., 1991. *Atlas and identification key. Hair of West European Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Todesco, M., Pascual, M.A., Owens, G.L., Ostevik, K.L., Moyers, B.T., Hübner, S., Heredia, S.M., Hahn, M.A., Casesy, C., Bock, D.G., Rieseberg, L.H., 2016. Hybridization and extinction. *Evol. Appl.* 9, 831–936. <https://doi.org/10.1111/eva.12367>.
- Tóth, M., 2017. *Hair and Fur atlas of Central European Mammals*. Pars Ltd., Balta.
- Trites, A.W., Joy, R., 2005. Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? *J. Mammal.* 86, 704–712. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)086\[0704:DAPFSH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)086[0704:DAPFSH]2.0.CO;2).
- Trouwborst, A., 2014. Exploring the legal status of wolf-dog hybrids and other dubious animals: international and EU law and the wildlife conservation problem of hybridization with domestic and alien species. *Rev. Eur. Comp. Int. Environ. Law* 23, 111–124. <https://doi.org/10.1111/reel.12052>.
- Ueda, S., Kumagai, G., Otaki, Y., Yamaguchi, S., Kohshima, S., 2014. A comparison of facial color pattern and gazing behavior in canid species suggests gaze communication in gray wolves (*Canis lupus*). *PLoS One* 9 (6), e98217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098217>.
- Vanak, A.T., Gompper, M.E., 2009a. Dietary niche separation between sympatric free-ranging domestic dogs and Indian foxes in Central India. *J. Mammal.* 90, 1058–1065.
- Vanak, A.T., Gompper, M.E., 2009b. Dogs *Canis familiaris* as carnivores: their role and function in intraguild competition. *Mammal. Rev.* 39, 265–283.
- Vilà, C., Walker, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad, Ø., Andersone, Z., Casulli, A., Kojola Vilà, C., Wayne, R.K., 1999. Hybridization between wolves and dogs. *Conserv. Biol.* 13, 195–198. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97425.x>.
- Wayne, R.W., Shaffer, B., 2016. Hybridization and endangered species protection in the molecular era. *Mol. Ecol.* 25, 2680–2689. <https://doi.org/10.1111/mec.13642>.
- Wierzbowska, I.A., Hędrzak, M., Popczyk, B., Okarma, H., Crooks, K.R., 2016. Predation of wildlife by free-ranging domestic dogs in Polish hunting grounds and potential competition with the grey wolf. *Biol. Conserv.* 201, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.016>.
- Yanuta, G., Wróbel, M., Klich, D., Haidt, A., Drobik-Czwaro, W., Balcerak, M., Mitrenkov, A., 2022. How we should manage a strong Eurasian beaver population? A comparison of population trends in Poland and Belarus. *J. Environ. Manag.* 318, 115608. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115608>.
- Yates, M.C., Debes, P.V., Fraser, D.J., Hutchings, J.A., 2015. The influence of hybridization with domesticated conspecifics on alternative reproductive phenotypes in male Atlantic salmon in multiple temperature regimes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72 (8), 1138–1145. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0527>.