

Aux portes du loup : chevauchement des aires de répartition et potentiel d'hybridation du genre *Canis* en Bosnie-Herzégovine

European Journal of Wildlife Research (2026) 72:86
<https://doi.org/10.1007/s10344-026-02116-5>

RESEARCH



Knocking on the wolf's door: range overlap and hybridization potential of the *Canis* genus in Bosnia and Herzegovina

Dragana Šnjegota¹ · Sabljčić Luka¹ · Rigaud Louis² · Matić Ivana³ · Djan Mihajla³ · Ćirović Duško⁴ · Stefanović Milomir³

Received: 22 November 2025 / Revised: 14 April 2026 / Accepted: 29 May 2026
© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2026

Résumé

Les aires de répartition du loup gris (*Canis lupus*) et du chacal doré (*Canis aureus*) s'étendent rapidement à travers l'Europe, se **chevauchant** de plus en plus en raison des modifications des habitats, des changements climatiques et de l'adaptation aux paysages modifiés par l'homme. Ce **chevauchement** soulève d'importantes questions écologiques et génétiques, notamment en ce qui concerne l'hybridation au sein du genre *Canis*. La région Dinarique-Balkanique, qui comprend la Bosnie-Herzégovine, constitue une zone clé pour l'étude de ces processus en raison de la coexistence de loups, de chacals et de chiens en liberté. Ces derniers partagent leur habitat avec leurs deux parents sauvages, ce qui en fait des médiateurs potentiels du flux génétique et de l'hybridation. Nous avons analysé 15 loci microsatellites chez 184 individus du genre *Canis* (56 chiens errants, 48 chacals et 80 loups) afin de détecter des signes d'hybridation au sein de ces espèces. **Nous avons identifié quatre hybrides putatifs chien-loup et un hybride chien-chacal.** Aucun hybride loup-chacal n'a été détecté, malgré un chevauchement croissant des aires de répartition mis en évidence à l'aide du processus hiérarchique analytique (PHA) mis en œuvre dans un environnement de système d'information géographique (SIG). Étant donné que les loups de Bosnie-Herzégovine font partie d'une population continue Dinarique-Balkanique, les hybrides présumés détectés dans cette étude pourraient refléter la présence d'individus en dispersion plutôt que des occurrences spatialement restreintes. Nos résultats apportent un éclairage sur la dynamique du genre *Canis* dans la région et soulignent la nécessité d'une surveillance transfrontalière coordonnée ainsi que de recherches supplémentaires pour mieux comprendre les processus d'hybridation et le flux génétique au sein des populations de *Canis* dans cette zone.

Mots-clés : Bosnie-Herzégovine, Genre *Canis*, SIG, Hybridation, Microsatellites, Chevauchement des aires de répartition

CONTEXTE

Les aires de répartition du loup gris (*Canis lupus*) et du chacal doré (*Canis aureus*) s'étendent rapidement à travers le continent Européen (Spassov et Acosta-Pankov 2019 ; Bernardi et al. 2025). Cette **expansion** est due à de multiples facteurs, notamment les modifications de

l'habitat, les changements climatiques, l'adaptation aux paysages modifiés par l'homme (Fenton et al. 2021 ; Cunze et Klimpe 2022 ; Serva et al. 2023) et, dans le cas des loups, les efforts de conservation menés au cours des dernières décennies (Moralez-Gonzalez et al. 2022). **En conséquence**, leurs aires de répartition se chevauchent de plus en plus (Fabbri et al. 2014 ; Spassov et Acosta-Pankov 2019), ce qui augmente le risque d'hybridation et soulève des questions quant à leurs interactions écologiques et génétiques à l'avenir (Lorenzini et al. 2014 ; Cunze et al. 2022).

Bien qu'elle soit souvent considérée comme un processus néfaste menaçant l'intégrité génétique et la survie par le biais de l'introgression et de la dépression exogamique, l'hybridation peut également avoir des effets positifs, tels qu'une meilleure aptitude évolutive et le développement de nouveaux caractères adaptatifs (par exemple, Barton 2001 ; Chan et al. 2019). **Par conséquent, l'hybridation a à la fois des conséquences négatives et potentiellement positives, selon le contexte et les espèces concernées** (Adavoudi et Pilot 2021). Parmi les principales conséquences négatives de l'hybridation figurent la réduction du potentiel reproductif, une baisse de la valeur sélective, la perte d'intégrité génétique, la transmission de maladies et des répercussions sur le statut de conservation (Allendorf et al. 2001 ; Randi 2011). Par exemple, l'introgression d'allèles du chien domestique chez les espèces sauvages du genre *Canis* a été associée à des changements génétiques et comportementaux (Pilot et al. 2021). Bien que la plupart des recherches se soient concentrées sur l'hybridation entre chiens et loups (Adavoudi et Pilot 2021), des données récentes indiquent que les chiens peuvent également s'hybrider avec des chacals (par exemple, Stefanovic et al. 2024), ce qui soulève des préoccupations similaires en matière de conservation et de gestion, notamment une diversité génétique réduite, des modifications comportementales et un flou dans la délimitation des espèces (Leonard et al. 2014 ; Galov et al. 2015 ; Pilot et al. 2021). Dans les régions où les loups et les chacals **coexistent** (par exemple, Serva et al. 2023), l'hybridation interspécifique pourrait compliquer davantage les déductions en matière de génétique des populations et la gestion des espèces. Étant donné que la présence d'hybrides **putatifs** entre loups et chacals a été documentée dans plusieurs études (Freedman et al. 2014 ; Moura et al. 2014 ; Kazimirov et al. 2024), et que les aires de répartition des deux espèces continuent de se chevaucher (Serva et al. 2023), il devient impératif d'évaluer l'ampleur et les conséquences de leur coexistence pour mettre en place des stratégies de conservation efficaces.

La région Dinarique-Balkanique, avec ses habitats variés et sa grande biodiversité, constitue une zone de contact naturelle pour les chiens, les loups et les chacals, ce qui la rend particulièrement propice à l'étude de l'hybridation au sein du genre *Canis*. Krofel et al. (2017) ont documenté un chevauchement des aires de répartition entre les loups et les chacals dans cette région, tandis que des études génétiques ont mis en évidence l'absence de structure de population chez les chacals, à l'exception de la population de Dalmatie (Stronen et al. 2021), ainsi qu'un gradient de structure de population ouest-est chez les loups à l'aide de divers marqueurs moléculaires (par exemple, les SNP : Stronen et al. 2015 ; microsatellites : Snjegota et al. 2021 ; ADN mitochondrial : Snjegota et al. 2023). **Les schémas observés de différenciation génétique chez les loups pourraient être en partie influencés par une hybridation introgressive avec des chiens, ce qui pourrait brouiller les signaux de structure de population.** À l'appui de cette hypothèse, des études menées en Croatie ont mis en évidence une hybridation entre loups et chiens (Kusak et al. 2018), tandis que Galov et al.

(2015) ont rapporté l'existence d'hybrides chacal-chien, soulignant ainsi la complexité des interactions génétiques au sein des populations du genre *Canis* dans la région Dinarique-Balkanique.

La Bosnie-Herzégovine (ci-après : BIH) constitue une zone centrale de la vaste population de loups Dinariques-Balkaniques (Snjegota et al. 2023). Des études antérieures ont montré une différenciation claire des habitats entre les loups et les chacals : les loups occupent principalement les régions montagneuses du centre, de l'ouest et du sud du pays (Snjegota et al. 2018), tandis que les chacals privilégient les plaines du nord, dominées par l'homme (Selimovic et al. 2021) et apparaissent sporadiquement dans le sud (Krystufek et al. 1997 ; Spassov et Acosta-Pankov 2019). **Cependant**, l'expansion rapide et récente des chacals, entraînant un **chevauchement croissant** de leurs aires de répartition avec celles des loups en Bosnie-Herzégovine, soulève d'importantes questions écologiques et génétiques concernant les interactions et l'hybridation potentielles entre les espèces.

Sur la base des données fournies précédemment, et dans le but de mieux comprendre la nature des interactions entre les espèces du genre *Canis* en Bosnie-Herzégovine, nous avons formulé les hypothèses suivantes :

1. Le **métissage** génétique au sein du genre *Canis* en Bosnie-Herzégovine comprend des niveaux détectables d'introgession passée ou en cours de gènes de chiens domestiques dans les génomes des loups et/ou des chacals.
2. Les aires de répartition géographiques des loups et des chacals en Bosnie-Herzégovine se chevauchent de plus en plus en raison de l'expansion continue des chacals dans des zones historiquement dominées par les loups, ce qui accroît le potentiel d'interactions interspécifiques.
3. Il n'existe aucun échange génétique détectable entre les loups et les chacals, malgré le chevauchement de leurs aires de répartition.

Cette étude est la première à analyser de manière exhaustive la dynamique du genre *Canis* en Bosnie-Herzégovine, en intégrant des approches écologiques et génétiques pour évaluer l'adéquation des habitats et le chevauchement spatial entre loups et chacals, ainsi que le risque d'hybridation au sein du genre *Canis*. **De plus**, les chiens errants ont été analysés pour la première fois en Bosnie-Herzégovine dans un contexte de génétique des populations, apportant de nouveaux éclairages sur leur rôle dans la dynamique de l'hybridation. Au-delà de son importance locale, cette recherche apporte des éclairages essentiels sur les interactions entre les espèces, l'intégrité génétique et la gestion de la conservation, constituant ainsi une référence précieuse pour les scientifiques qui étudient l'hybridation et la dynamique des aires de répartition des populations de carnivores à travers le monde. Compte tenu de la récente réduction des efforts de protection des loups au sein de l'Union Européenne, cette étude revêt une importance encore plus grande pour éclairer les futures stratégies de conservation et préserver l'intégrité génétique des espèces du genre *Canis* dans la région.

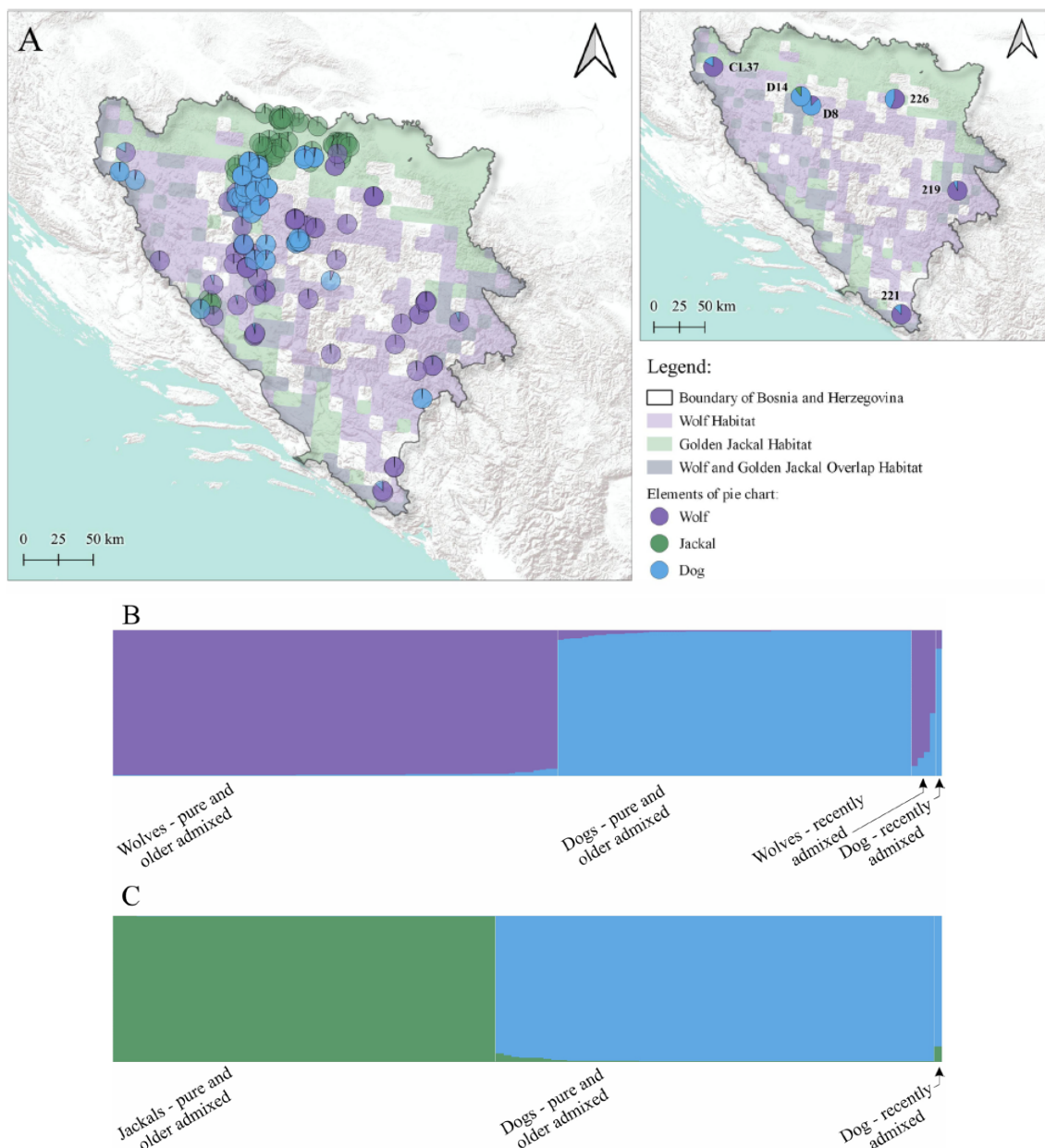


Fig. 1 (A) Carte illustrant la répartition des échantillons analysés, sur laquelle figurent également les individus hybrides présumés identifiés grâce aux analyses STRUCTURE et NewHybrids ; ceux-ci sont également représentés séparément sur une carte distincte (en haut à droite) pour une meilleure visibilité. (B) Résultats de STRUCTURE montrant la classification des chiens et des loups en quatre catégories répertoriées dans la figure. (C) Résultats de STRUCTURE montrant la classification des chiens et des chacals en trois catégories répertoriées dans la figure

MATERIEL et METHODES

Échantillons, analyses en laboratoire et génotypage

Nous avons analysé un total de 184 individus (56 chiens errants, 48 chacals et 80 loups) provenant de Bosnie-Herzégovine (BIH), prélevés entre 2015 et 2024 (Fig. 1A). Outre les lieux de prélèvement cartographiés des individus analysés, la Figure 1A présente également les aires de répartition des loups et des chacals en Bosnie-Herzégovine, telles que rapportées par Kaczensky et al. (2024) et visualisées dans un environnement SIG. La majorité des chacals et des loups avaient déjà fait l'objet d'analyses dans le cadre d'études antérieures (Snjegota et al. 2018 ; Nikitovic et al. 2023), tandis que les chiens errants ont été analysés pour la première fois. Les échantillons de tissus provenant des loups et des chacals ont été

prélevés sur des individus retrouvés morts de causes diverses ; aucun animal n'a été tué aux fins de cette étude. Les échantillons provenant de chiens ont été prélevés via (i) des écouvillons buccaux (salive) et (ii) des tissus obtenus dans le cadre de programmes de stérilisation des chiens errants menés dans les cliniques vétérinaires « Paras » et « MIM-COOP » de Banja Luka, en Bosnie-Herzégovine (note S1 dans les documents complémentaires). Dans ces cas, les échantillons n'ont été prélevés que sur des chiens dont la morphologie indiquait qu'ils n'étaient pas de race pure.

Les échantillons de tissus et de salive ont été conservés à -20°C avant l'extraction de l'ADN. L'extraction de l'ADN à partir des tissus a été réalisée selon la méthode au phénol-chloroforme de Sambrook et Russell (2001). Pour les échantillons de salive, l'ADN a été extrait à l'aide du kit GeneMAGNET Human and Animal Tissue DNA Purification Kit (EURx, Gdańsk, Pologne), conformément aux instructions du fabricant.

Dix-huit loci microsatellites et le marqueur sexuel Amelogénine ont été amplifiés à l'aide du kit Canine Genotypes™ Panel 1.1 (Finnzymes, Thermo Fisher Scientific, Finlande), conformément aux recommandations du fabricant. Les analyses des fragments ont été réalisées à l'aide d'un analyseur génétique ABI3730xl (Applied Biosystems, Californie). Le génotypage a été réalisé à l'aide du logiciel GeneMarker V.4 (Softgenetics, Pennsylvanie, États-Unis). Toutes les analyses, y compris les données précédemment publiées et les échantillons canins nouvellement analysés, ont été effectuées dans le même laboratoire à l'aide d'un équipement identique et par le même personnel chargé de l'évaluation. Le logiciel MicroChecker 2.2.3. (Van Oosterhout et al. 2004) a été utilisé pour détecter la présence d'allèles nuls et d'erreurs de génotypage.

Analyses de simulation visant à tester la capacité discriminante des microsatellites pour distinguer les individus métissés

Afin de déterminer le **seuil** permettant de distinguer les individus **purs** des individus **métissés** et d'évaluer la capacité discriminante des marqueurs microsatellites utilisés, nous avons appliqué une méthodologie similaire à celle proposée par Caniglia et al. (2020). **Plus précisément**, des analyses initiales avec STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) ont été menées pour chaque paire d'espèces (loup-chacal, chien-chacal, chien-loup) à l'aide d'ensembles de données ne présentant aucun allèle nul et ne comprenant que des individus ne présentant aucune donnée manquante. Cinq répliques indépendantes ont été réalisées, chacune comprenant 500 000 itérations avec une période de burn-in de 50 000, en utilisant le modèle de métissage et le modèle de fréquences alléliques indépendantes, tout en supposant a priori $K = 2$ pour chaque exécution. Seuls les individus présentant des probabilités a posteriori supérieures à 0,995 ($q_i > 0,995$) ont été sélectionnés et considérés comme des populations de référence pures. Les individus purs sélectionnés à l'issue de chaque exécution de STRUCTURE ont ensuite été utilisés pour simuler 50 génotypes dans HYBRIDLAB (Nielsen et al. 2006) pour les classes suivantes : parents, hybrides F1 et F2, et huit générations de rétrocroisement avec des parents sauvages. Comme HYBRIDLAB ne tient pas compte de la taille de l'échantillon, nous avons simulé 50 génotypes par classe afin de garantir des tailles d'échantillon similaires à celles des individus purs utilisés pour les simulations. Les génotypes simulés ont ensuite été utilisés pour des analyses supplémentaires de métissage réalisées sur des paires d'espèces à l'aide du package R PARALLEL STRUCTURE (Besnier

et Glover 2013), afin de garantir que chaque population de référence et chaque classe attribuée soient analysées indépendamment, empêchant ainsi les échantillons présentant différents niveaux de métissage d'influencer les résultats. Les mêmes paramètres que ceux décrits ci-dessus ont été utilisés pour l'exécution de STRUCTURE. De plus, NewHybrids (Anderson et Thompson 2002) a été utilisé pour calculer les probabilités a posteriori de chaque génotype appartenant aux classes suivantes : parentaux, F1, F2 et rétrocroisements avec les parentaux. Les analyses ont été menées avec 100 000 itérations, après 10 000 itérations de « burn-in », et en utilisant des a priori de type Jeffreys tant pour les populations de mélange que pour les fréquences alléliques.

Structure génétique et hybridation

Le regroupement bayésien a été effectué avec STRUCTURE en utilisant tous les individus, avec le modèle de mélange et des fréquences alléliques corrélées pour chaque paire d'espèces. Les simulations ont été réalisées à l'aide d'une méthode MCMC (chaînes de Markov de Monte Carlo), avec 100 000 itérations, après 10 000 itérations de « burn-in », et le nombre de groupes de populations (K) fixé à 2. La visualisation des résultats de STRUCTURE a été effectuée à l'aide du package Pophelper dans R <http://pophelper.com/> (Francis 2017).

NewHybrids v.1.1.1. a été utilisé pour tester les signaux d'hybridation en évaluant six classes d'ascendance prédéfinies : loup, chien, chacal, hybrides F1 et F2, ainsi que les rétrocroisements de première génération correspondants avec le loup, le chien et le chacal pour chaque paire d'espèces. Les probabilités a posteriori ont été évaluées après 10 000 pas MCMC avec une période de burn-in initiale de 10 000 pas en utilisant la méthode « de type Jeffreys ».

Chevauchement des aires de répartition entre les loups et les chacals

Modélisation de l'adéquation des habitats

Le processus analytique hiérarchique (AHP) (Saaty 1987, 1990) a été utilisé pour évaluer les habitats optimaux et le chevauchement des aires de répartition entre les loups et les chacals. Cette méthode permet la quantification hiérarchique des critères de priorité pour délimiter les aires de répartition des espèces (Das 2019 ; Lentswer et Mol-walefhe 2020), et a été employée dans des études écologiques comparables (par exemple, Garcia-Lozano et al. 2020 ; Gwynn et Symeonakis 2022 ; Serva et al. 2023). Les principaux facteurs sélectionnés pour le modèle AHP s'appuyaient sur les facteurs déterminants de l'adéquation des habitats documentés dans la littérature. La couverture végétale et l'altitude sont reconnues comme des facteurs déterminants de l'adéquation des habitats pour les loups, qui privilégient généralement les zones plus élevées et moins perturbées (par exemple, Garcia-Lozano et al. 2020 ; Gwynn et Symeonakis 2022). **En revanche**, l'adéquation de l'habitat pour les chacals est principalement déterminée par une altitude plus basse, la proximité des zones agricoles et des variables climatiques spécifiques telles que la température et les précipitations (par exemple, Serva et al. 2023). Afin de déterminer avec précision les priorités et les pondérations de ces facteurs, nous avons utilisé deux types de données : des données locales (par exemple, observations sur le terrain, pièges photographiques, données sur les prises de chasse, connaissances d'experts et échanges avec les gardes forestiers) et les résultats d'études antérieures sur la répartition des loups et des chacals en Bosnie-Herzégovine (Snjegota 2019, Selimovic et al. 2021, Snjegota et al. 2021 ; Nikitovic et al. 2023). À partir de ces données, nous avons construit la matrice de comparaison par paires et déterminé l'importance relative

de chaque facteur dans la définition des aires de répartition des loups et des chacals (Note S2, Fig. S1 et tableau S1 dans les documents complémentaires). Pour évaluer l'importance des facteurs lors de l'analyse comparative, nous avons utilisé l'échelle d'importance relative de Saaty (1-9) (Saaty 1980 ; 1987). Sur cette échelle, 1 représente une importance égale, 3 une importance modérée, 5 une forte importance, 7 une importance très forte ou avérée, et 9 une importance extrême d'un facteur par rapport à un autre. Les valeurs restantes (2, 4, 6 et 8) servent de valeurs intermédiaires.

Sources des données et analyses spatiales...

Contrôle de cohérence et évaluation finale...

RESULTATS

Capacité discriminatoire des loci microsatellites utilisés pour la détection de l'hybridation au sein du genre *Canis*

Après exclusion des individus présentant des données manquantes, un total de 48 chiens, 44 chacals et 63 loups ont été inclus dans les analyses initiales de STRUCTURE afin d'identifier les populations parentales pures pour chaque paire d'espèces (loup-chien [WD], chacal-chien [JD] et loup-chacal [WJJ]). Chaque exécution de STRUCTURE s'est appuyée sur 15 loci, trois d'entre eux (AHTk211, INUOOS et AHTH260) ayant été exclus en raison de la présence d'allèles nul. Pour les analyses de simulation, un panel d'individus de référence présentant des probabilités d'appartenance supérieures à 0,995 a été sélectionné à partir de chacune des exécutions WD et JD (Fig. S3 dans le matériel supplémentaire). Aucune simulation supplémentaire n'a été réalisée pour le couple WJ, car la plupart des individus présentaient des probabilités d'appartenance >0,995 et seuls quelques-uns se situaient entre 0,962 et 0,995. Cela indique l'absence d'hybridation récente ; **par conséquent**, aucun test d'hybride supplémentaire n'a été effectué.

Nos analyses de simulation, basées sur 50 individus pour chaque classe simulée, ont montré que, selon les analyses de NewHybrids, **tous les individus purs identifiés et les individus purs simulés ont été correctement classés dans leurs catégories attendues avec une précision de 100%**. Ces individus présentaient également des probabilités a posteriori d'appartenance élevées selon PARALLEL STRUCTURE (par exemple, pour les loups de référence : 0,997 (IC à 90%, 0,996-0,998) ; pour les chacals de référence : 0,993 (IC à 90%, 0,992-0,993) ; voir également les Tableaux S3 et S4 dans les Annexes). Le plus grand chevauchement des coefficients d'appartenance (autour de la moyenne attendue de 0,5 pour chaque espèce) a été observé chez les hybrides F1 et F2. Ceux-ci ont été correctement classés dans leurs catégories respectives dans 62% et 46% des cas pour la série WD, et dans 82% et 66% des cas pour la série JD, respectivement (Tableaux S3 et S4 dans les annexes), d'après l'analyse NewHybrids. Les individus issus de **rétrocroisement** présentaient des valeurs de coefficients d'appartenance qui se recoupaient partiellement avec celles des individus parentaux et des individus parentaux simulés dès la quatrième génération de rétrocroisement. **De plus, les analyses NewHybrids ont indiqué qu'à partir de la génération BC4, presque tous les individus issus de rétrocroisement étaient reconnus comme des loups purs, et la majorité d'entre eux dès la génération BC3.** **Par conséquent**, nous avons défini **deux** catégories d'individus ayant subi une introgression : ceux ayant subi un mélange récent et ceux représentant un mélange plus ancien (en tenant également compte des individus purs), en fixant le seuil à 0,935, car il

s'agit de la valeur théorique pour les individus de la génération BC3. Ce choix a été conforté par le fait que cette valeur seuil était inférieure à la valeur du quartile inférieur (0,943) observée pour les individus de la génération BC3 dans la série WD (Fig. S4 du matériel supplémentaire), tandis que dans le cas de la série JD, elle était également inférieure à la valeur du quartile inférieur (0,9585) (Fig. S5 du matériel supplémentaire). Le seuil proposé de 0,935 constitue un seuil raisonnable pour distinguer les individus F1, F2, BC1 et BC2, considérés comme ayant subi un métissage récent, des individus considérés comme ayant subi un métissage plus ancien ou comme étant de souche pure.

Structure génétique et détection des hybrides

Sur la base d'analyses STRUCTURE incluant l'ensemble des 136 échantillons de la série WD, et en utilisant un seuil de probabilité a posteriori de 0,935, nous avons identifié quatre loups comme des individus présumés métissés appartenant au groupe ayant subi un métissage récent (FI-BC2). Quinze autres individus présentaient des probabilités a posteriori comprises entre 0,941 et 0,989, tandis que 58 individus avaient des probabilités a posteriori supérieures à 0,990 ; tous ces individus ont été considérés comme des individus ayant subi un métissage plus ancien ou comme des individus purs (Fig. 1B).

Trois individus initialement prélevés comme des loups sur la base de leur morphologie présentaient des probabilités a posteriori élevées d'appartenance au groupe des chiens. De manière cohérente, les analyses de NewHybrids ont indiqué que ces trois mêmes individus avaient plus de 90% de probabilité d'être des chiens, ce qui suggère une possible erreur d'identification de la part des préleveurs d'échantillons. Selon NewHybrids, les 73 loups restants présentaient des probabilités a posteriori supérieures à 90% d'appartenance au groupe des loups. Quatre individus, à savoir 219, 221, 226 et CL37, présentaient des probabilités a posteriori inférieures à 90% d'appartenance au groupe des loups ; il s'agissait des mêmes individus identifiés comme ayant subi un métissage récent sur la base du seuil de STRUCTURE (Tableaux 1 et 2). D'après l'analyse STRUCTURE WD, l'individu 226 présentait des probabilités a posteriori compatibles avec un hybride de génération F1, tandis que NewHybrids lui attribuait une probabilité de 76% d'être un hybride de génération F2 (tableau 2). Les individus 221 et CL37 présentaient des probabilités a posteriori correspondant à des rétrocroisements de deuxième génération (Tableau 1), et NewHybrids leur a attribué respectivement les probabilités les plus élevées d'être des hybrides F2 ou issus d'un rétrocroisement (Tableau 2). L'individu 219 présentait la probabilité la plus élevée d'être un loup pur, avec seulement 18% de probabilité d'être issu d'un rétrocroisement. **Cependant**, aucun de ces quatre individus n'a pu être classé de manière fiable dans une catégorie spécifique (F1, F2 ou rétrocroisement) en raison du chevauchement important des valeurs q_i nous les avons donc tous classés comme ayant subi un mélange récent. Tous les chiens inclus dans l'analyse présentaient des probabilités élevées d'appartenance au groupe des chiens, à l'exception de l'individu D8, qui présentait une probabilité de 15% d'être un individu issu d'un rétrocroisement.

Dans l'exécution DJ STRUCTURE, tous les individus de type chacal ont présenté des probabilités a posteriori supérieures à 0,990 pour leur classement dans le groupe des chacals (Fig. 1C). Un seul chien (D14) présentait une probabilité a posteriori inférieure à 0,935 (Tableau 1). Cet individu était également le seul à présenter une probabilité a posteriori inférieure à 90% d'appartenance au groupe des chiens, comme l'indique l'analyse

NewHybrids. **En revanche**, tous les chacals présentaient des probabilités a posteriori supérieures à 90% d'appartenance au groupe des chacals selon NewHybrids (Tableau 2).

Tableau 1 : Résultats de STRUCTURE (valeurs q) pour les hybrides présumés dans les analyses « chien-loup » et « chien-chacal » (K = 2)

ID	Dog	Jackal	Wolf
219	0.066	/	0.934
221	0.124	/	0.876
226	0.427	/	0.573
CL37	0.162	/	0.838
D8	0.876	/	0.124
D14	0.894	0.106	/

Tableau 2 : Résultats obtenus avec NewHybrids sur la base de six classes d'ascendance prédéfinies (loup, chien, chacal, F1, F2 et les rétrocroisements de première génération avec chacune des espèces parentales) pour les paires d'espèces loup-chien et chien-chacal

ID	Wolf	Dog	F1	F2	W_BC	D_BC
219	0.80	0.00	0.00	0.02	0.18	0.00
221	0.05	0.00	0.00	0.86	0.06	0.03
226	0.00	0.00	0.00	0.76	0.11	0.13
CL37	0.00	0.00	0.00	0.12	0.88	0.00
D8	0.00	0.74	0.00	0.10	0.00	0.15
ID	Jackal	Dog	F1	F2	W_BC	J_BC
D14	0.00	0.79	0.00	0.05	0.00	0.15

W_BC - wolf-backcrossing; D_BC - dog-back-crossing

Adéquation de l'habitat et chevauchement des aires de répartition des loups et des chacals

Le processus analytique hiérarchique (PAH) a confirmé que le type d'habitat (utilisation des sols) et l'altitude sont les principaux facteurs déterminant l'adéquation de l'habitat des loups et des chacals en Bosnie-Herzégovine. La matrice pondérée finale a attribué la plus grande influence au type d'habitat (0,33) et à l'altitude (0,31), suivis par la température et les précipitations (0,11 chacune), ainsi que par la distance par rapport aux routes et aux cours d'eau (0,07 chacune). Les calculs de la matrice ont démontré une cohérence et une fiabilité élevées : CI = 0,08, CR = 0,06, RI = 1,24. Le rapport de cohérence (CR = 0,06) étant nettement inférieur au seuil acceptable de 0,10, les pondérations prioritaires attribuées aux facteurs sont précises et acceptables pour prédire les aires de répartition et l'adéquation des habitats des espèces (Tableaux S1 et S2, et figure S5 dans les annexes).

Les cartes d'habitat prédites ainsi obtenues (Fig. 2A et B) montrent une différenciation entre les deux espèces, ce qui concorde avec des études régionales antérieures (Snjegota et al. 2018, 2021 ; Trbojevic et al. 2018). Les zones à forte adéquation pour les loups se concentrent principalement dans les régions montagneuses du centre et de l'est de la Bosnie-Herzégovine, correspondant à des altitudes plus élevées et à des zones forestières (Fig. 2A). À l'inverse, les zones à forte adéquation pour les chacals se trouvent principalement dans les plaines du nord, le long des vallées fluviales, ainsi que dans les régions méridionales plus chaudes, suivant les paysages modifiés par l'homme (Fig. 2B).

Cependant, l'analyse spatiale de ces schémas de répartition a révélé un chevauchement progressif de leurs aires de répartition (Fig. 2C). Ce chevauchement, indiqué en bleu, se concentre principalement aux marges des aires de répartition des deux espèces (généralement dans des zones d'altitude intermédiaire), ce qui indique que les chacals occupent de plus en

plus des zones auparavant inhabitées par l'une ou l'autre espèce et empiètent sur des territoires traditionnellement dominés par les loups. Le chevauchement des aires de répartition se produit dans les zones de transition (périphériques) entre l'habitat central du loup et l'habitat périphérique du chacal, ce qui indique que le chacal colonise avec succès les marges inférieures des territoires des loups, ce qui constitue un signe clair d'une expansion continue de son aire de répartition. Il convient de noter qu'aucun chevauchement n'a été observé dans deux zones extrêmes : les plaines du nord, où les loups ont toujours été absents, ni aux altitudes les plus élevées privilégiées par les loups.

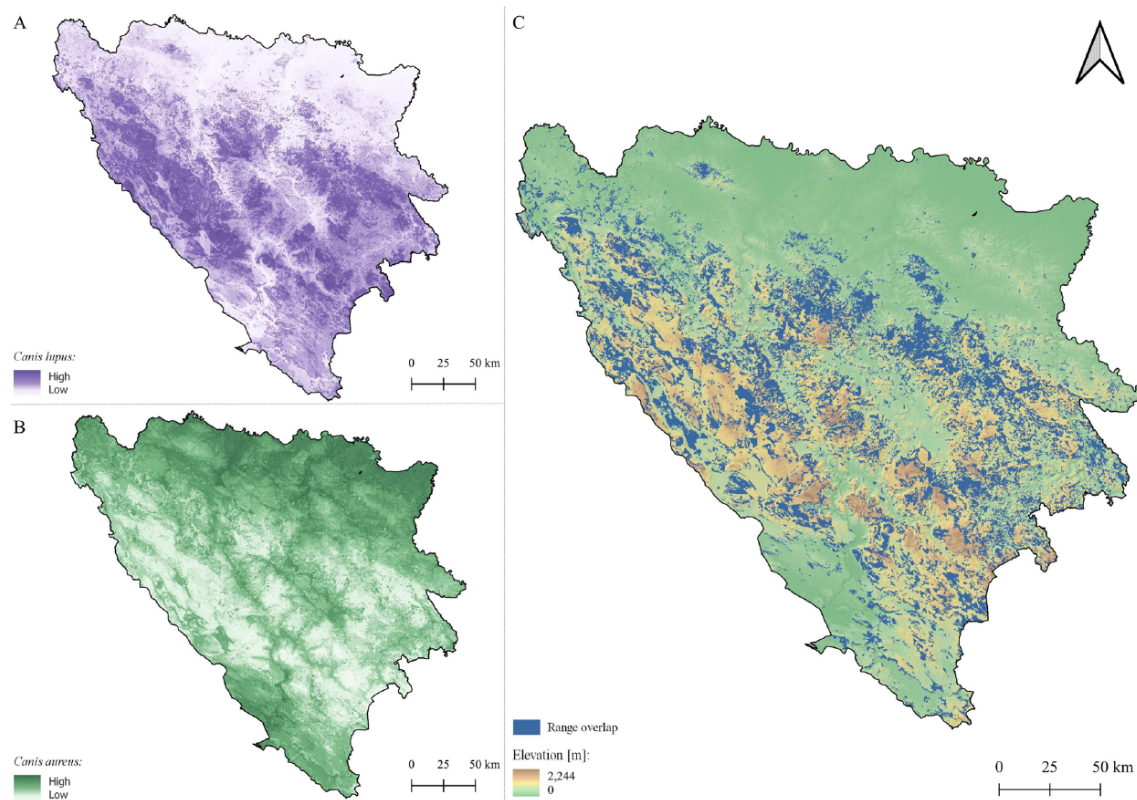


Fig. 2. Cartes d'adéquation de l'habitat établies à l'aide du modèle du processus hiérarchique analytique pour (A) le loup (*Canis lupus*) et (B) le chacal (*Canis aureus*) ; (C) le chevauchement des aires de répartition des deux espèces qui en résulte

DISCUSSION

Cette étude apporte les premiers éléments d'information sur l'hybridation au sein du genre *Canis*, ainsi que sur le chevauchement des aires de répartition des loups et des chacals en Bosnie-Herzégovine. Nos travaux s'inscrivent dans un contexte d'expansion démographique rapide des loups et des chacals à travers l'Europe et de chevauchement croissant de leurs aires de répartition, ce qui pourrait accroître le risque d'hybridation interspécifique. La situation est encore compliquée par le chevauchement important des aires de répartition des chiens en liberté avec celles des loups et des chacals, ce qui présente un risque d'introgression génétique des populations domestiques vers les populations sauvages, et inversement. Centrée sur la région Dinarique-Balkanique, notre étude aborde ces interactions génétiques et écologiques émergentes en examinant l'introgression potentielle entre les loups, les chacals et les chiens en liberté, tout en modélisant les facteurs environnementaux à l'origine du chevauchement des aires de répartition des loups et des chacals en Bosnie-Herzégovine. Ces

résultats apportent des informations précieuses pour l'élaboration de stratégies de conservation transfrontalières efficaces.

Ce travail revêt une importance particulière compte tenu de la récente **révision à la baisse** du statut de protection du loup au sein de l'Union Européenne, ce qui, combiné aux risques croissants d'hybridation et au chevauchement des habitats avec les chiens et les chacals, pourrait menacer davantage la viabilité à long terme des populations de loups.

L'hybridation chien-loup et le risque d'introggression

Les résultats de cette étude indiquent une **introgression faible**, mais significative, de gènes de chiens domestiques chez les loups de Bosnie-Herzégovine. Les logiciels STRUCTURE et NewHybrids ont tous deux donné des résultats comparables, identifiant **quatre** loups (221, 226, CL37 et 219) comme des individus ayant vraisemblablement subi un métissage récent. Les individus 221 et 226 ont été classés comme hybrides de génération F2, tandis que CL37 a été identifié comme un loup issu d'un rétrocroisement. Bien que l'individu 219 ait été principalement classé comme loup (80%) par NewHybrids, les 20% restants de son ascendance suggèrent un événement d'introggression plus ancien. **L'absence** d'hybrides de génération F1 dans notre échantillon suggère que les premiers événements d'hybridation entre des loups purs et des chiens domestiques ont pu se produire avant la génération actuelle ; **cependant**, la détection ultérieure d'individus de génération F2 et de rétrocroisements confirme que l'introggression est un **processus en cours**. Les individus 221, CL37 et 219 ont été prélevés dans des zones proches des frontières avec les pays voisins (Croatie, Serbie et Monténégro), tandis que l'individu 226 a été prélevé dans la partie nord-est de la Bosnie-Herzégovine. Étant donné que les loups de cette région forment une population continue Dinarique-Balkanique, ces emplacements peuvent également refléter la dispersion d'individus à travers la vaste zone Dinarique-Balkanique. Dans le contexte de la Bosnie-Herzégovine, ces sites d'échantillonnage correspondent aux marges de l'aire de répartition étudiée, où une faible densité de population et une dispersion accrue ont été associées à un risque plus élevé d'introggression (par exemple, Godinho et al. 2015). **Toutefois**, compte tenu du **nombre limité** d'individus métissés identifiés, aucune conclusion solide ne peut être tirée concernant les schémas spatiaux de la présence d'hybrides. **Néanmoins**, nos résultats suggèrent que l'introggression canine pourrait représenter un risque potentiel et persistant pour l'ensemble de la population de loups des Dinarides et des Balkans, soulignant la nécessité de poursuivre les recherches sur l'hybridation avec *Canis* dans cette région transfrontalière.

La détection d'une introgression chien-loup en Bosnie-Herzégovine n'est pas surprenante, compte tenu des résultats de Kusak et al. (2018), qui ont documenté une hybridation chien-loup chez les loups Dalmates voisins. En ce qui concerne les loups de Dalmatie, Snjegota et al. (2021) ont détecté un flux génétique significatif avec les loups de Bosnie-Herzégovine, ce qui suggère que ces individus fortement métissés, qui habitent des zones de contact intense, pourraient contribuer à la propagation d'hybrides à travers toute la Bosnie-Herzégovine. Cette connectivité régionale est donc essentielle pour comprendre la menace plus large que représente l'introggression canine dans l'ensemble de la région Dinarique-Balkanique.

Les études antérieures menées en Europe font principalement état d'événements d'hybridation entre chiens et loups. **Pilot et al. (2018) ont constaté que l'hybridation est plus**

fréquente dans les populations de loups plus petites et isolées soumises à une forte pression humaine, tandis que Hindrikson et al. (2017) ont établi un lien entre l'introgression et la forte densité humaine ainsi que la fragmentation de l'habitat en Europe de l'Est. **De plus**, le risque d'hybridation est accentué par la forte densité de chiens en liberté et la **perturbation sociale** des meutes de loups (due, par exemple, à la chasse illégale), ce qui oblige les loups à trouver d'autres moyens de se reproduire, comme l'ont souligné Salvatori et al. (2019) et documenté dans les populations endémiques Italiennes par Santossasi et al. (2021). La présence généralisée de chiens en liberté dans l'ensemble des habitats des loups en Bosnie-Herzégovine pourrait contribuer aux événements d'hybridation entre chiens et loups détectés dans cette étude.

Alors que l'introgression chien-loup est courante, la situation concernant l'introgression chien-chacal est différente. **Notre étude n'a identifié qu'un seul individu canin (D14) présentant des signes d'introgression de chacal, ce qui suggère que l'hybridation chien-chacal reste rare en Bosnie-Herzégovine.** Cet individu a été prélevé dans une zone où les habitats des trois espèces étudiées se chevauchent largement, ce qui souligne la nécessité de poursuivre et d'intensifier les efforts de surveillance dans cette région. Des hybrides chien-chacal ont déjà été détectés en Croatie voisine (Galov et al. 2015) et à travers l'Europe (par exemple, Hindrikson et al. 2017 ; Pilot et al. 2018 ; Harmoinen et al. 2021 ; Stefanovic et al. 2024) ; ce phénomène s'explique par des pressions écologiques et un contact accru avec des chiens en liberté dans des paysages fragmentés et dominés par l'homme. Nos résultats indiquent l'absence d'hybridation entre les chiens et les chacals à une échelle notable en Bosnie-Herzégovine, malgré l'expansion rapide des chacals à travers le pays et la prédominance de leur population au sein des zones d'habitation humaines (Nikitovic et al. 2023).

Les schémas d'hybridation observés pourraient être influencés par la relation génétique plus étroite entre les chiens et les loups (Bergström et al. 2022), ainsi que par la coexistence historique plus longue des deux espèces en Bosnie-Herzégovine et ailleurs en Europe (par exemple, Pilot et al. 2010 ; Smjegota et al., 2019). Cela contraste avec les chacals, qui ne se sont implantés que récemment dans la région (Salimovic et al. 2021) et ont commencé à empiéter sur les habitats des loups. Bien que cette étude ait cherché à mettre en évidence des signes d'événements d'hybridation récents, il semble que certains facteurs écologiques, tels que la ségrégation spatiale, les préférences différentes en matière d'habitat et l'évitement comportemental, empêchent toujours efficacement l'introgression entre loups et chacals (Spasov et Acosta-Pankov 2019 ; Ivanov et al. 2023). **De même, l'introgression entre les chiens et les chacals a rarement été documentée, probablement en raison de puissants mécanismes d'isolement reproductif, notamment des différences au niveau de la saison de reproduction, de la structure sociale et de la reconnaissance des partenaires** (Caniglia et al. 2020).

Bien que nos résultats fournissent des preuves d'un métissage, ils doivent être interprétés avec prudence, car la résolution limitée des marqueurs (Caniglia et al., 2020 ; Dziech et al., 2021) et l'échantillonnage incomplet de la diversité génétique peuvent affecter l'inférence de l'ascendance, en particulier pour les individus issus de populations génétiquement similaires mais non échantillonnées et pour les chiens en liberté d'origine mixte. **Les études futures**

devraient viser à utiliser des marqueurs à plus haute résolution, tels que des données SNP à l'échelle du génome, afin d'améliorer la précision et la robustesse de la détection du métissage.

Facteurs déterminants des préférences d'aire de répartition et du chevauchement entre loups et chacals

La détermination des aires de répartition du loup et du chacal en Bosnie-Herzégovine à l'aide de la méthode AHP a confirmé que les habitats prévus pour les deux espèces correspondent aux attentes. Nos résultats ont montré que l'altitude et le type d'habitat influencent de manière significative l'aire de répartition des deux espèces : les loups sont particulièrement adaptés aux zones de haute altitude, boisées et montagneuses, ce qui concorde avec leur tendance à éviter la présence humaine et leur rôle de prédateurs apicaux dans des habitats moins perturbés, tandis que les chacals occupent principalement les plaines et les paysages modifiés par l'homme. Les chacals sont très adaptables, ce qui leur permet d'occuper un large éventail d'habitats (par exemple, les régions de steppe de plaine et les zones où l'eau est rare. Historiquement, la répartition de l'espèce a été limitée par des facteurs naturels tels qu'un enneigement profond et étendu, un gel extrême et une vaste couverture forestière continue (Gal et al. 2025). **De plus**, Sálek et al. (2014) ont rapporté la forte affinité des chacals pour les paysages modifiés par l'homme, tels que les lisières entre forêts et terres agricoles, même en Europe centrale densément peuplée. **Néanmoins**, les chacals en Bi s'étendent rapidement dans des zones auparavant inhabitées par l'une ou l'autre espèce et sont de plus en plus observés à des altitudes plus élevées, colonisant progressivement des habitats plus élevés et empiétant sur des territoires traditionnellement dominés par les loups.

Ces tendances concordent avec les observations faites dans d'autres régions. Par exemple, Zagorodniuk et al. (2014) ont documenté l'expansion rapide des chacals dorés en Ukraine, y compris la colonisation de paysages dominés par l'homme et de zones auparavant inoccupées. Dans la région du Caucase en Géorgie, Shakarashvili et al. (2020) ont signalé la présence de chacals dorés à des altitudes supérieures à 2 000 m au-dessus du niveau de la mer, tandis qu'en Inde, des chacals ont été observés à des altitudes pouvant atteindre 5 365 m au-dessus du niveau de la mer. Des changements similaires dans la distribution altitudinale ont également été signalés dans le Caucase du Nord (Kudaktin et al. 2019) et en Asie centrale, où les chacals se sont étendus dans des régions montagneuses telles que l'ouest et le nord du Tian Shan au Kazakhstan (Musabekov et al. 2016). Alors que des observations antérieures suggéraient que le chacal doré évitait les habitats situés au-dessus de 500 m d'altitude, préférant les paysages agricoles plats ou en pente douce (Spasov et Acosta-Pan-kov 2019), ces résultats indiquent que l'altitude et la couverture végétale, bien qu'elles jouent actuellement un rôle important dans la répartition des espèces, pourraient perdre de leur influence en tant que facteurs principaux déterminant l'aire de répartition des loups et des chacals à l'avenir, en raison de l'expansion continue de leur aire de répartition et de la flexibilité écologique croissante des chacals.

Outre la couverture végétale et l'altitude, la température moyenne et les précipitations constituent également des facteurs significatifs dans la définition de l'aire de répartition des deux espèces, le nord et le sud de la Bosnie-Herzégovine enregistrant les moyennes les plus élevées, tandis que les zones montagneuses présentent des températures nettement plus basses ; de même, les niveaux de précipitations varient à travers le pays (Avdic 2013). **Cependant**, les changements de ces conditions environnementales, en particulier les

variations de température et de précipitations, pourraient offrir aux chacals la possibilité d'étendre leur aire de répartition vers des altitudes plus élevées où des habitats adaptés et des ressources en proies sont disponibles. Cette tendance concorde avec des prévisions futures comparables pour la région de la Bosnie-Herzégovine, qui suggèrent une augmentation significative des températures annuelles et estivales moyennes, parallèlement à une diminution des précipitations globales (Trbic et al. 2021). **Ce scénario climatique favorise en fin de compte les préférences thermiques du chacal et sa capacité de colonisation dans des habitats auparavant considérés comme marginaux.** Cunze et al. (2022) ont documenté l'expansion des chacals vers le nord et l'ouest en Europe centrale et septentrionale, probablement facilitée par des hivers plus doux. **De même**, Lan-saki et al. (2022) en Hongrie, Rezaei et al. (2023) en Iran et Serva et al. (2023) en Italie ont souligné que l'évolution des facteurs climatiques est à l'origine de l'extension de l'aire de répartition, mettant en avant le rôle du changement climatique dans le façonnement de la flexibilité écologique des chacals.

Si l'altitude, la couverture végétale et les facteurs climatiques déterminent principalement l'aire de répartition des loups et des chacals, les cours d'eau et les routes exercent une influence moindre, mais néanmoins perceptible, sur leur répartition. L'expansion du chacal depuis les Balkans a été documentée le long du bassin du Danube (Arnold et al. 2012 ; Trouwborst et al. 2015). En Bosnie-Herzégovine, les chacals utilisent probablement les grands cours d'eau, tels que la Sava, la Vrbas, la Bosna, la Neretva et la Drina, comme couloirs de dispersion naturels pour étendre leur aire de répartition vers des altitudes plus élevées. Nos modèles d'adéquation des habitats ont spécifiquement indiqué que les chacals privilégient les zones de plaine proches des cours d'eau, ce qui suggère le rôle fonctionnel de ces couloirs. **De plus**, leur forte présence dans les plaines du nord, caractérisées par une forte densité de peuplement humain (Ahmetbegovic 2014), suit souvent le tracé des routes régionales et des autoroutes, ce qui souligne l'importance de ces éléments liés à l'activité humaine dans les déplacements des chacals. **En revanche**, les cours d'eau et les routes ne semblent avoir qu'une influence mineure sur l'aire de répartition des loups, qui occupent principalement des zones plus sauvages et moins fragmentées.

Ces facteurs environnementaux et anthropiques ne se contentent pas de façonner l'aire de répartition de chaque espèce individuellement ; ils affectent également les zones où leurs aires de répartition se **chevauchent**. Le **chevauchement** des aires de répartition des loups et des chacals s'est principalement concentré dans les **zones de transition** entre les aires de répartition principales des deux espèces. Ce chevauchement représente un changement de phase critique par rapport à la différenciation nette observée par le passé (Krofel et al. 2017 ; Snjegota 2019). L'absence de chevauchement dans deux zones extrêmes – les plaines du nord, où les loups ont toujours été absents, et les altitudes les plus élevées privilégiées par les loups – est évidente et prévisible. Les plaines du nord restent inadaptées aux loups en raison de l'activité humaine intensive et de la fragmentation de l'habitat, tandis que les altitudes les plus élevées sont encore largement boudées par les chacals, très probablement en raison des conditions climatiques rigoureuses et de l'aire de répartition principale de la population de loups. **Cependant**, l'apparition d'un chevauchement aux marges de leurs aires de répartition, et parfois même au sein de l'aire de répartition principale du loup, indique que les barrières protectrices constituées par l'altitude et les préférences en matière d'habitat s'affaiblissent, rendant les zones d'altitude intermédiaire de plus en plus propices aux chacals et leur permettant de s'étendre dans des zones auparavant dominées par les loups. Ce

chevauchement a d'importantes implications en matière de conservation en Bosnie-Herzégovine, car l'arrivée des chacals dans des zones où les loups sont présents pourrait accroître les interactions entre les deux espèces.

Des études récentes ont mis en évidence le **chevauchement** croissant entre les aires de répartition des chacals dorés et des loups en Europe. À plus grande échelle, leurs aires de répartition se chevauchent déjà dans certaines parties du sud-ouest de l'Europe (Chapron et al. 2014 ; Krofel et al. 2017), où les loups étendent également leur aire de répartition (Szewczyk et al. 2019). La modélisation de l'habitat réalisée par Serva et al. (2023), axée sur l'Europe centrale et du Sud-Est, y compris les Alpes Dinariques et certaines parties des Balkans, prévoit que les chacals dorés verront de plus en plus leurs aires de répartition se chevaucher avec celles des loups dans le cadre de scénarios climatiques futurs. Ce chevauchement devrait être particulièrement prononcé dans les zones où les conditions climatiques deviendront plus favorables aux deux espèces, un scénario susceptible de s'appliquer à la Bosnie-Herzégovine. En Slovaquie, Guimâraes et al. (2021) ont documenté des coexistences sympatriques régulières de chacals dorés avec d'autres grands carnivores, notamment des loups gris, des lynx Eurasiens (*Lynx lynx*) et des ours bruns (*Ursus arctos*), démontrant ainsi la capacité d'adaptation de l'espèce et son potentiel d'interactions interspécifiques. **De même**, Rezaei et al. (2023) ont montré que le climat, la disponibilité en eau et le réseau routier influencent considérablement les habitats des loups gris, des chacals dorés et des hyènes rayées dans les écosystèmes arides et semi-arides, ce qui suggère que les changements environnementaux peuvent favoriser un chevauchement accru des aires de répartition. Ces études soulignent la nature dynamique de la répartition des carnivores en Europe et le potentiel croissant d'interactions interspécifiques à mesure que les espèces étendent leur aire de répartition.

Le chevauchement des aires de répartition n'implique pas d'échange génétique entre les loups et les chacals

Dans notre étude, **aucun** signe d'hybridation entre les chacals et les loups n'a été détecté, malgré un chevauchement croissant des aires de répartition entre les deux espèces. Ce résultat concorde avec des études antérieures indiquant que l'hybridation entre ces espèces est rare, voire inexistante. Seuls quelques cas, confirmés génétiquement, d'hybrides présumés entre loups et chacals ont été rapportés à ce jour (Freedman et al. 2014 ; Moura et al. 2014 ; Kazimirov et al. 2024). Ces cas isolés suggèrent que, même lorsque les deux espèces coexistent dans la même zone (sympatrie), le flux génétique est minime. **En revanche**, Barash et al. (2023) ont mis en évidence des indices d'une hybridation possible entre les chacals et les loups africains (*Canis lupaster*), ce qui montre que les chacals ont tendance à s'hybrider avec d'autres espèces de canidés lorsque leurs habitats se chevauchent.

Bien que les chacals et les loups partagent de plus en plus leurs habitats en Bosnie-Herzégovine, les chacals s'étendant vers des altitudes plus élevées et des zones plus tempérées (par exemple, Sharakashvili et al. 2020), ce chevauchement d'aire de répartition n'a pas encore conduit à un flux génétique détectable entre ces espèces. Le maintien de l'intégrité génétique des deux espèces, malgré un potentiel de contact croissant, suggère l'existence de mécanismes d'isolement comportemental robustes. **Cependant**, la prévalence documentée d'hybrides présumés entre loups et chiens dans les zones périphériques de l'aire de répartition du loup, mise en évidence dans cette étude, invite à la prudence quant à la signification écologique du

chevauchement des aires de répartition du loup et du chacal. Étant donné que le chevauchement des habitats est un processus relativement récent dans de nombreuses parties de leur aire de répartition, une surveillance continue, combinant des données génétiques et écologiques, sera essentielle pour détecter tout événement d'hybridation potentiel à l'avenir et pour en comprendre les implications évolutives.

Conclusion

La détection d'hybrides putatifs loup-chien dans cette étude, concentrés dans les zones périphériques de la Bosnie-Herzégovine, confirme que le flux génétique provenant des chiens domestiques n'est pas un phénomène local. Il s'agit au contraire d'une menace imminente et continue qui met en péril l'intégrité génétique de l'ensemble de la population de loups des Dinarides et des Balkans. La cooccurrence d'hybrides loup-chien dans les zones de chevauchement des aires de répartition du loup et du chacal constitue un nouveau risque complexe pour la conservation. Ces mêmes habitats périphériques des loups, qui facilitent l'introggression, subissent désormais également la pression d'une expansion rapide des chacals, ce qui fragmente davantage l'aire de répartition principale du loup et intensifie la compétition interspécifique. Le risque pour le loup est complexe, car la menace d'introggression provient des chiens tandis que la concurrence écologique trouve son origine chez les chacals. Cette recherche souligne donc le besoin urgent d'une stratégie de gestion cohérente et transfrontalière concernant l'ensemble du genre *Canis*. Cette stratégie doit à la fois prévenir l'introggression canine aux marges des populations de loups et surveiller les changements négatifs potentiels dus à la concurrence entre loups et chacals, afin de garantir la viabilité à long terme de la conservation des loups sur l'ensemble de la péninsule Balkanique.

References

- Adavoudi R, Pilot M (2021) Consequences of hybridization in mammals: A systematic review. *Genes* 13(1):50
- Ahmetbegović S (2014) Reljef kao faktor razmještaja stanovništva u Bosni i Hercegovini. *Acta Geogr Bosn Herzeg* 1:97–111
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol Evol* 16(11):613–622
- Anderson EC, Thompson E (2002) A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160(3):1217–1229. <https://doi.org/10.1093/genetics/160.3.1217>
- Arnold J, Humer A, Heltai M et al (2012) Current status and distribution of golden jackals *Canis aureus* in Europe. *Mammal Rev* 42(1):1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00185.x>
- Avdić S (2013) Second national communication Bosnia and Herzegovina under UNFCCC
- Bajić D, Sabljic L (2022) GISAnalyses. Faculty of Natural Sciences and Mathematic, University of Banja Luka, Banja Luka. <https://doi.org/10.63356/978-99955-21-99-8>
- Barash A, Shlomo PB, Yossu M et al (2023) Possible origins and implications of atypical morphologies and domestication-like traits in wild golden jackals (*Canis aureus*). *Sci reports* 13(1):7388
- Barton NH (2001) The role of hybridization in evolution. *Mol Ecol* 10(3):551–568
- Bergström A, Stanton DW, Taron UH (2022) Grey wolf genomic history reveals a dual ancestry of dogs. *Nature* 607(7918):313–320
- Besnier F, Glover KA (2013) ParallelStructure: A R package to distribute parallel runs of the population genetics program STRUCTION on multi-core computers. *PLoS One* 8(7):e70651. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070651>
- Caniglia R, Galaverni M, Velli E, Mattucci F, Canu A, Apollonio M, Mucci N, Scandura M, Fabbri E (2020) A standardized approach to empirically define reliable assignment thresholds and appropriate management categories in deeply introgressed populations. *Sci Rep* 10(1):2862. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59521-2>

- Chabuk A, Al-Ansari N, Hussasin HM et al (2017) Combining GIS applications and method of multi-criteria decision-making (AHP) for landfill siting in Al-Hashimiyah Qadhaa, Babylon, Iraq. *Sustainability* 9(11):1932. <https://doi.org/10.3390/su9111932>
- Chan WY, Hoffmann AA, Van Oppen MJ (2019) Hybridization as a conservation management tool. *Conserv Lett* 12(5):e12652
- Chapron G, Kaczensky P, Linnell JD et al (2014) Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346(6216):1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- Cunze S, Klimpel S (2022) From the Balkan towards Western Europe: range expansion of the golden jackal (*Canis aureus*)—a climatic niche modeling approach. *Ecol Evol* 12(7):e9141. <https://doi.org/10.1002/ece3.9141>
- Cunze S, Glock G, Kochmann J et al (2022) Ticks on the move—climate change-induced range shifts of three tick species in Europe: current and future habitat suitability for *Ixodes ricinus* in comparison with *Dermacentor reticulatus* and *Dermacentor marginatus*. *Parasitol Res* 121(8):2241–2252. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-1078-9>
- Das S (2019) Comparison among influencing factor, frequency ratio, and analytical hierarchy process techniques for groundwater potential zonation in Vaitarna basin, Maharashtra, India. *Groundw Sustain Dev* 8:617–629. <https://doi.org/10.1016/j.gsd.2019.03.003>
- Di Bernardi C, Chapron G, Kaczensky P et al (2025) Continuing recovery of wolves in Europe. *PLOS Sustainability and Transformation* 4(2):e0000158
- Durlević U, Valjarević A, Novković I et al (2022) GIS-based spatial modeling of snow avalanches using Analytic Hierarchy Process. A case study of the Šar Mountains, Serbia. *Atmosphere* (Basel) 13(8):1229. <https://doi.org/10.3390/atmos13081229>
- Dziech A (2021) Identification of wolf-dog hybrids in Europe—an overview of genetic studies. *Front Ecol Evol* 9:760160. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.760160>
- Fabbri E, Caniglia R, Kusak J et al (2014) Genetic structure of expanding wolf (*Canis lupus*) populations in Italy and Croatia, and the early steps of the recolonization of the Eastern Alps. *Mammal Biol* 79:138–148. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.10.002>
- Fenton S, Moorcroft PR, Čirović D et al (2021) Movement, space-use and resource preferences of European golden jackals in human-dominated landscapes: insights from a telemetry study. *Mamm Biol* 101(5):619–630
- Francis RM (2016) Pophelper: an R package and web app to analyse and visualize population structure. *Mol Ecol Resour* 17(1):27–32. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12509>
- Freedman AH, Gronau I, Schweizer RM et al (2014) Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLoS Genet* 10(1):e1004016. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004016>
- Funk C, Peterson P, Landsfeld M et al (2015) The climate hazards infrared precipitation with stations—a new environmental record for monitoring extremes. *Sci data* 2(1):150066
- Gaál DK, Heltai M, Sándor G, Schally G, Csányi E (2025) Ecotones in the Spotlight - Habitat Selection of the Golden Jackal (*Canis aureus* Linnaeus, 1758) in the Agricultural Landscapes of Central Europe. *Animals* 15(5):760
- Galov A, Fabbri E, Caniglia R et al (2015) First evidence of hybridization between golden jackal (*Canis aureus*) and domestic dog (*Canis familiaris*) as revealed by genetic markers. *R Soc Open Sci* 2(12):150450. <https://doi.org/10.1098/rsos.150450>
- García-Lozano C, Varga D, Pintó J et al (2020) Landscape connectivity and suitable habitat analysis for wolves (*Canis lupus* L.) in the Eastern Pyrenees. *Sustainability* Basel 12(14):5762. <https://doi.org/10.3390/su12145762>
- Godinho R, López-Bao JV, Castro D et al (2015) Real-time assessment of hybridization between wolves and dogs: combining noninvasive samples with ancestry informative markers. *Mol Ecol Resour* 15(2):317–328. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12313>
- Guimaraes N, Bučko J, Slamka M (2021) At the table with the big three carnivores—a sympatric occurrence of the golden jackal with bear, wolf and lynx captured on a camera trap in Slovakia. *Eur J Ecol* 7(1). <https://doi.org/10.17161/eurojcol.v7i1.14655>
- Gwynn V, Symeonakis E (2022) Rule-based habitat suitability modelling for the reintroduction of the grey wolf (*Canis lupus*) in Scotland. *PLoS One* 17(10):e0265293. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0265293>
- Harmoinen J, von Thaden A, Aspi J et al (2021) Reliable wolf-dog hybrid detection in Europe using a reduced SNP panel developed for non-invasively collected samples. *BMC Genomics* 22(1):473. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07761-5>
- Hindrikson M, Remm J, Pilot M et al (2017) Wolf population genetics in Europe: a systematic review, meta-analysis and suggestions for conservation and management. *Biol Rev* 92(3):1601–1629. <https://doi.org/10.1111/brv.12298>
- Ivanov I (2023) The Industry 5.0 framework: viability-based integration of the resilience, sustainability, and human-centricity perspectives. *Int J Prod Res* 61(5):1683–1695
- Kaczensky P, Ranc N, Hatlauf J et al (2024) Large carnivore distribution maps and population updates 2017–2022/23." PhD diss., IUCN/SSC Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE); Istituto di Ecologia Applicata (IEA)
- Kazimirov PA, Belokon YS, Belokon MM (2024) Genetic identification of putative hybrids between grey wolf and golden jackal. *Russ J of Gen* 60(6):763–770
- Krofel M, Giannatos G, Čirović D et al (2017) Golden jackal expansion in Europe: a case of mesopredator release triggered by continent-wide wolf persecution? *Hystrix* 28:9–15. <https://doi.org/10.4404/hystrix-28.1-11819>
- Kryštufek B, Murariu D, Kurtunur C (1997) Present distribution of the Golden Jackal *Canis aureus* in the Balkans and adjacent regions. *Mammal Rev* 27(2):109–114. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1997.tb00375.x>
- Kudaktin AN, Yarovenko YA, Yarovenko AY (2019) Modern distribution and ecology of the golden jackal (*Canis aureus* L 1758) in Russia and the Caucasus. *Bull Game Manag* 16(1):22
- Kusak J, Fabbri E, Galov A et al (2018) Wolf-dog hybridization in Croatia. *Vet Arh* 88(3):375–395. <https://doi.org/10.24099/vet.arhiv.170314>
- Lanszki J, Hayward MW, Ranc N (2022) Dietary flexibility promotes range expansion: The case of golden jackals in Eurasia. *J Biogeogr* 49(6):993–1005
- Lentswe GB, Molwalefhe L (2020) Delineation of potential groundwater recharge zones using analytic hierarchy process-guided GIS in the semi-arid Motloutse watershed, eastern Botswana. *J Hydrol Reg Stud* 28:100674. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2020.100674>
- Leonard JA, Echegaray J, Randi E et al (2014) Impact of hybridization with domestic dogs on the conservation of wild canids. *Free-Ranging Dogs Wild Conserv* 170–184
- Lorenzini R, Fanelli R, Grifoni G et al (2014) Wolf-dog crossbreeding: “smelling” a hybrid may not be easy. *Mammal Biol* 79:149–156. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.07.080>
- Morales-González A, Fernández-Gil A, Quevedo M et al (2022) Patterns and determinants of dispersal in grey wolves (*Canis lupus*). *Biol Rev* 97(2):466–480. <https://doi.org/10.1111/brv.12807>
- Moura AE, Tsingarska E, Dąbrowski MJ et al (2014) Unregulated hunting and genetic recovery from a severe population decline: the cautionary case of Bulgarian wolves. *Conserv Genet* 15:405–417. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0547-y>
- Musabekov KS, Baytanaev OA, Nurshv MZ (2016) The problems of jackal's (*Canis aureus* L.) expansion in Eurasia. *Science and World Vol. II*, 12 (40): 72–75
- Nielsen EE, Bach LA, Kotlicki P (2006) HYBRIDLAB (version 1.0): a program for generating simulated hybrids from population samples. *Mol Ecol Notes* 6(4):971–973. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01433.x>
- Nikitović J, Djan M, Čirović D et al (2023) The first report on genetic variability and population structure in jackals from Bosnia and Herzegovina. *Mammal Resear* 68(2):243–247. <https://doi.org/10.1007/s13364-022-00665-z>

- Pilot M, Branicki W, Jedrzejewski W et al (2010) Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC evl biol* 10(1):104
- Pilot M, Greco C, vonHoldt BM et al (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(5):662–680. <https://doi.org/10.1111/eva.12595>
- Pilot M, Moura AE, Okhlopkov IM et al (2021) Human-modified canids in human-modified landscapes: the evolutionary consequences of hybridization for grey wolves and free-ranging domestic dogs. *Evol Appl* 14(10):2433–2456
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155(2):945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Randi E (2011) Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. *Mammal Rev* 41(2):99–111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2010.00176.x>
- Rezaei S, Mohammadi A, Shadloo S (2023) Climate change induces habitat shifts and overlaps among carnivores in an arid and semi-arid ecosystem. *Ecol Inform* 77:102247
- Šálek M, Červinka J, Banea OC et al (2014) Population densities and habitat use of the golden jackal (*Canis aureus*) in farmlands across the Balkan Peninsula. *Eur J Wildl Res* 60:193–200. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0765-0>
- Šnjegota D (2019) *Genetička struktura i filogeografski položaj vuka (Canis lupus L. 1758) Bosne i Hercegovine* (Doctoral dissertation, University of Novi Sad (Serbia))
- Šnjegota D, Stefanović M, Veličković N et al (2018) Genetic characterization of grey wolves (*Canis lupus* L. 1758) from Bosnia and Herzegovina: implications for conservation. *Conserv Genet* 19:755–760. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1042-7>
- Šnjegota D, Stronen AV, Boljete B et al (2021) Population genetic structure of wolves in the northwestern Dinaric-Balkan region. *Ecol Evol* 11(24):18492–18504. <https://doi.org/10.1002/ece3.8444>
- Šnjegota D, Niedziałkowska M, Vik Stronen A et al (2023) The role of the Caucasus, Carpathian, and Dinaric-Balkan regions in preserving wolf genetic diversity. *Mamm Biol* 103(3):303–315. <https://doi.org/10.1007/s42991-023-00357-4>
- Saaty T (1980) *The Analytical Hierarchy Process*. McGraw Hill, New York
- Saaty RW (1987) The analytic hierarchy process—what it is and how it is used. *Math Model* 9:161–176. [https://doi.org/10.1016/0270-0255\(87\)90473-8](https://doi.org/10.1016/0270-0255(87)90473-8)
- Saaty TL (1990) How to make a decision: The analytic hierarchy process. *Eur J Oper Res* 48(1):9–26. [https://doi.org/10.1016/0377-2217\(90\)90057-I](https://doi.org/10.1016/0377-2217(90)90057-I)
- Sabljić L, Bajić D, Marković R et al (2024) Optimizing agricultural land use: a GIS-based assessment of suitability in the Sana River Basin, Bosnia and Herzegovina. *Open Geosci* 16(1):20220683
- Sabljić L, Perić ZM, Bajić D et al (2025a) Advancing wildfire monitoring: remote sensing techniques and applications in the Sana River Basin, Bosnia and Herzegovina. *Nat Hazards* 121(15):18321–18360
- Sabljić L, Lukić T, Bajić D et al (2025b) Spatio-temporal analysis of flood events using GIS and remote sensing-based approach in the Ukrina River Basin, Bosnia and Herzegovina. *Open Geosci* 17(1):20250856. <https://www.degruyterbrill.com/document/doi/10.1515/geo-2025-0856/html>
- Salvatori V, Godinho R, Braschi C et al (2019) High levels of recent wolf× dog introgressive hybridization in agricultural landscapes of central Italy. *Eur J Wildl Res* 65(5):73. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1313-3>
- Sambrook J, Russell DW (2001) *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. 2:13–36
- Santostasi NL, Gimenez O, Caniglia R et al (2021) Estimating admixture at the population scale: taking imperfect detectability and uncertainty in hybrid classification seriously. *J Wildl Manag* 85(5):1031–1046. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22038>
- Selimović A, Schöll EM, Bosseler L et al (2021) Habitat use of golden jackals (*Canis aureus*) in riverine areas of northern Bosnia and Herzegovina. *Eur J Wildl Res* 67(1):14. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01457-7>
- Serva D, Biondi M, Iannella M (2023) The Eurasian beaver range expansion reveals uneven future trends and possible conservation issues: an European assessment. *Biodivers Conserv* 32(6):1999–2016. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02587-x>
- Shakarashvili M, Kopaliani N, Gurieidze Z et al (2020) Population genetic structure and dispersal patterns of grey wolves (*Canis lupus*) and golden jackals (*Canis aureus*) in Georgia, the Caucasus. *J Zool* 312(4):227–238
- Spasov N, Acosta-Pankov I (2019) Dispersal history of the golden jackal (*Canis aureus moreoticus* Geoffroy, 1835) in Europe and possible causes of its recent population explosion. *Biodivers Data J* 7:e34825. <https://doi.org/10.3897/2FBDJ.7.e34825>
- Stefanović M, Bogdanowicz W, Adavoudi R et al (2024) Range-wide phylogeography of the golden jackals (*Canis aureus*) reveals multiple sources of recent spatial expansion and admixture with dogs at the expansion front. *Biol Conserv* 290:110448. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110448>
- Stronen AV, Jedrzejewska B, Pertoldi C et al (2015) Genome-wide analyses suggest parallel selection for universal traits may eclipse local environmental selection in a highly mobile carnivore. *Ecol and Evol* 5(19):4410–4425
- Stronen AV, Konec M, Boljete B et al (2021) Population genetic structure in a rapidly expanding mesocarnivore: golden jackals in the Dinaric-Pannonian region. *Glob Ecol Conserv* 28:e01707. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01707>
- Szewczyk M, Nowak S, Niedźwiecka N et al (2019) Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. *Sci Rep* 9(1):19003. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55273-w>
- Teknomo K (2006) Analytic hierarchy process (AHP) tutorial. *Rev. Oledu com* 6(4):1–20
- Trbic G, Popov T, Djurdjević V et al (2021) Climate change in Bosnia and Herzegovina according to climate scenario RCP8.5 and possible impact on fruit production. *Atmosphere* 13(1):1. <https://doi.org/10.3390/atmos13010001>
- Trbojević I, Trbojević T, Malešević D et al (2018) The golden jackal (*Canis aureus*) in Bosnia and Herzegovina: density of territorial groups, population trend and distribution range. *Mamm Res* 63(3):341–348
- Trouwborst A, Krofel M, Linnell JD (2015) Legal implications of range expansions in a terrestrial carnivore: the case of the golden jackal (*Canis aureus*) in Europe. *Biodivers Conserv* 24:2593–2610. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0948-y>
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DP et al (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes* 4(3):535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Zagorodniuk I (2014) Golden jackal (*Canis aureus*) in Ukraine: modern expansion and status of species. *Visn Natsionalnoho Naukovo-Pryrodnychoho Muzeiu. Zoology* 12:100–105

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.