Invasion de l'est du Groenland par le loup de l'Arctique (*Canis lupus arctos*)

Wildl. Biol. 17: 383-388 (2011)
DOI: 10.2981/11-032
Original article
© Wildlife Biology, NKV
www.wildlifebiology.com

Invasion of eastern Greenland by the high arctic wolf *Canis lupus arctos*

Ulf Marquard-Petersen

Résumé

Le loup de l'Arctique (*Canis lupus arctos*) a été exterminé dans l'est du Groenland au cours des années 1930 par des chasseurs commerciaux et a été considéré comme disparu pendant 40 ans. Dans cette étude, j'ai examiné la **recolonisation** de l'est du Groenland par des loups provenant du nord du Groenland, à la suite d'une invasion qui a débuté en 1979. Cette invasion a permis l'établissement d'une nouvelle population, puisqu'un couple de loups est arrivé dans le cœur de l'aire de répartition historique de l'espèce, suivi d'un ou deux loups au cours des quatre années suivantes. L'ensemble des preuves suggère que les envahisseurs sont arrivés dans l'est du Groenland par le biais d'une dispersion par saut, involontaire et facilitée par l'homme. Je présente deux cas de dispersions à longue distance effectuées par des loups solitaires à la suite de patrouilles militaires en traîneau dans le nord du Groenland. Les loups n'avaient probablement pas réussi à établir une population viable dans l'est du Groenland pendant 40 ans pour les raisons suivantes : **1**) une faible pression de propagation, **2**) des invasions à haut risque, se déroulant à travers de vastes zones où la biomasse des grands ongulés, proies principales des loups, était la plus faible jamais signalée en Amérique du Nord, et **3**) seuls des individus isolés ont réussi à atteindre l'est du Groenland.

Mots-clés : loup arctique, *Canis lupus arctos*, dispersion, Groenland, Haut-Arctique, invasion, longue distance, recolonisation

INTRODUCTION

Une dispersion à longue distance réussie, aboutissant à la colonisation de zones inoccupées, est rare et difficile à observer et à étudier, mais elle joue un rôle important dans la définition de la répartition d'une espèce (Lomolino et al. 2006). Il existe peu de cas documentés concernant les loups (*Canis lupus*), malgré leur fort potentiel de dispersion. Dans le sud de la Scandinavie, la recolonisation réussie d'une ancienne aire de répartition du loup a probablement nécessité un déplacement pouvant atteindre 1 100 km (Linnell et al. 2005). Des dispersions plus courtes, c'est-à-dire inférieures à 350 km, ont entraîné la réapparition de loups dans le centre des Rocheuses, aux États-Unis (Boyd & Pletscher 1999), dans le Wisconsin, aux États-Unis (Mladenoff & Sickley 1998) et dans les Alpes (Breitenmoser 1998). Le loup arctique (*C. l. arctos*) habite les îles de l'Arctique Canadien et le nord-est du Groenland, mais on sait peu de choses sur les caractéristiques de dispersion des loups à cette

latitude élevée. Dans l'est du Groenland, une petite population de loups a été chassée jusqu'à son extinction en 1939 (Marquard-Petersen, sous presse). On a considéré que les loups étaient absents pendant 40 ans, jusqu'en 1979, date à laquelle un couple de loups est apparu dans la région (Hansen 1979). En 1992, une petite population s'était rétablie (Marquard-Petersen 1995), récemment estimée à 23 loups répartis en **trois meutes** séparées par de vastes étendues (Marquard-Petersen 2009, 2011). Il existe donc des preuves d'une invasion réussie, suivie d'une reproduction et d'un établissement. J'utilise le terme « **invasion** » au sens donné par Alpert (2006) pour décrire l'apparition d'un organisme dans un habitat où il était auparavant absent, avec pour conséquence des effets néfastes sur les organismes déjà présents.

Les événements **d'invasion** dans l'Arctique ont peu retenu l'attention des écologistes, ce qui s'explique probablement par leur rareté. L'invasion susmentionnée a plus que doublé l'aire de répartition occupée par les loups au Groenland et, dans le même temps, elle représente une augmentation de 15% de l'aire de répartition mondiale de cette sous-espèce (calculé d'après Miller 1993, Marquard-Petersen 2007). **Pourtant**, ce cas n'a pas fait l'objet d'études, et les facteurs potentiels contribuant au succès de l'invasion n'ont pas été évalués. L'absence de loups pendant 40 ans dans l'est du Groenland contraste avec les observations faites à des latitudes plus basses, où l'on a signalé un repeuplement rapide de zones dépourvues de loups (Fuller 1989, Potvin et al. 1992, Person & Russell 2007). Ailleurs, la recolonisation naturelle des loups a été entravée par la lutte contre les prédateurs (Peterson & Woolington 1982, Flagstad et al. 2003).

Mais dans l'est du Groenland, la chasse commerciale a cessé en 1960 (Mikkelsen 1994) sans pour autant entraîner la réapparition des loups. En 1974, environ 88% de l'ancienne aire de répartition des loups a été intégré à un nouveau parc national, dans lequel les loups auraient bénéficié d'une protection tout au long de l'année s'ils avaient été présents. La région offrait une abondante source de nourriture pour les loups : jusqu'à 20 000 bœufs musqués (*Ovibos moschatus*) (Vibe 1958). **Par conséquent**, la ou les causes de l'absence d'une population de loups pendant 40 ans doivent être recherchées ailleurs.

Dans cette étude, j'ai recueilli et analysé des données pertinentes concernant l'invasion de l'est du Groenland afin de mieux comprendre les facteurs susceptibles d'influencer la capacité des loups de cette partie de l'Arctique extrême à se disperser avec succès, à coloniser de nouvelles zones et à se reproduire pour surmonter la petite taille de la population et l'isolement extrême. Ces connaissances semblent importantes pour la conservation de la petite population isolée de loups de l'est du Groenland. Cette invasion revêt une importance scientifique générale, car elle s'est produite dans un écosystème peu étudié et parce que les facteurs influençant le transport, l'établissement et la propagation des invasions dans l'Arctique sont mal documentés. Le manque de données provenant de cette région éloignée et en grande partie inhabitée, concernant des loups non équipés de dispositifs de suivi, a rendu certains aspects de la reconstitution de cette invasion, **spéculatifs**. **Cependant**, les faits connus concernant l'apparition des envahisseurs, combinés aux recherches sur l'écologie des loups et des invasions menées ailleurs, permettent de mieux comprendre les facteurs à l'origine du succès de cette invasion et les raisons pour lesquelles les loups n'ont pas réussi à recoloniser l'est du Groenland pendant 40 ans.

MATERIEL et METHODES

Des détails sur la région étudiée sont fournis dans Marquard-Petersen (2009). Deux organismes ont maintenu une présence permanente dans l'est du Groenland et sont devenus des sources d'information privilégiées. Le **premier** est une station météorologique nommée Danmarkshan, située à Germania Land (Fig. 1).

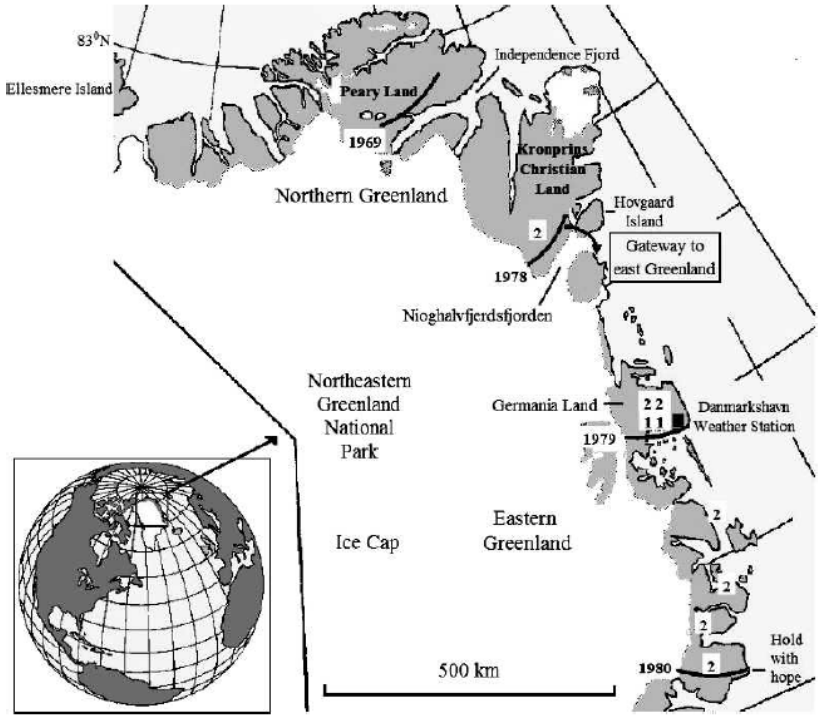


Figure 1. La région étudiée, indiquant les noms de lieux mentionnés dans le texte, les observations de loups et la progression du front d'invasion entre 1978 et 1980. À noter : la porte d'entrée géographiquement isolée vers l'est du Groenland

Elle a joué un rôle central dans l'invasion en raison de la présence humaine tout au long de l'année dans une région par ailleurs largement inhabitée. Des chiens de traîneau (*Canis familiaris*) étaient attachés à l'extérieur et utilisés pour des déplacements de loisirs. Les déchets étaient brûlés dans une décharge à ciel ouvert située à proximité. Cette méthode d'élimination des déchets était imparfaite. Maagaard (1994) a rapporté avoir observé un loup quittant la décharge avec une selle de porc fumée de 80 cm de long, ce qui indique que la décharge constituait une source de nourriture facile d'accès. La **deuxième** entité présente dans la région est une unité militaire Danoise qui faisait office d'autorité policière chargée d'effectuer des patrouilles pour maintenir la souveraineté nationale. Des attelages de chiens de traîneau étaient utilisés pour le transport hivernal, parcourant en moyenne 14 876 km/an entre 1978 et 1998, période durant laquelle toutes les observations d'animaux sauvages ont été consignées (Marquard-Petersen 2007).

J'ai **reconstitué** l'invasion en recueillant des informations de première main sur les événements. Je me suis rendu dans l'est du Groenland et ai visité Danmarkshavn afin de recueillir des informations sur les observations de loups à partir du registre de la station météorologique et d'entretiens avec le personnel. Je me suis rendu sur le Kronprins Christian Land, dans le nord du Groenland, pour évaluer la qualité de l'habitat des loups en examinant des variables importantes, telles que la disponibilité des proies et des sites de tanières

appropriés. Au Danemark, j'ai bénéficié d'un accès sans précédent aux archives militaires de la base aérienne de Varlose, contenant les rapports originaux des patrouilles en traîneau. J'ai répertorié tous les itinéraires parcourus entre 1978 et 1998 et j'ai contacté des militaires pour leur poser des questions complémentaires. J'ai ensuite divisé le nord et l'est du Groenland en 21 zones, à l'aide d'une carte numérisée du Groenland publiée par le Service national danois du cadastre et de la cartographie sur CD-ROM (NordicMap version 1.0), afin de calculer les distances parcourues par les loups et les patrouilles militaires. **Enfin**, j'ai effectué une recherche bibliographique. Les rapports militaires utilisés comme sources et les mesures de l'effort de patrouille sont répertoriés dans Marquard-Petersen (2007).

RESULTATS

L'invasion a été détectée pour la **première** fois dans le nord du Groenland en avril 1978, lorsque des patrouilles militaires dans le sud du Kronprins Christian Land ont rencontré un couple de loups ; il s'agissait de la première observation de loups dans l'est du nord du Groenland depuis 1954 (Marquard-Petersen 2007). Un an plus tard, en avril 1979, un couple de loups a été photographié à 363 km au sud, à Danmarkshavn (Hansen 1979) ; il s'agissait du premier couple de loups confirmé dans l'est du Groenland depuis 1939. Ces loups étaient venus du nord, en suivant les traces laissées par une patrouille en traîneau, et avaient continué vers le sud en suivant la patrouille (Maagaard 1988). Sept semaines plus tard, en juin 1979, un couple de loups fut à nouveau observé à Danmarkshavn (Dawes et al. 1986). Par la suite, aucun loup ne fut signalé à la station météorologique jusqu'en février 1980, date à laquelle un loup solitaire fut aperçu une seule fois (Maagaard 1988). Au cours du reste de l'année 1980, les patrouilles ont signalé la présence d'un couple de loups dans diverses zones situées jusqu'à 358 km au sud de la station météorologique ; une patrouille a précisé que le couple était composé d'un mâle et d'une femelle (Marquard-Petersen 2007). La méthode utilisée pour déterminer le sexe n'était pas décrite dans le rapport. Les patrouilles en traîneau observaient quotidiennement les différences de posture lors de la miction entre les chiens de traîneau mâles et femelles, et il est probable qu'elles aient utilisé cette méthode pour déterminer le sexe. Ces observations laissaient supposer la présence d'au moins trois loups dans l'est du Groenland. **Puis**, pendant quatre ans, aucun loup n'a été signalé à Danmarkshavn jusqu'en mai 1984, date à laquelle un mâle isolé est arrivé du nord, suivant à nouveau les traces des patrouilles (Maagaard 1994). Après 1984, l'éventuelle immigration de loups dans cette partie nord de l'est du Groenland est devenue moins claire, la fréquence des observations ayant augmenté avec de multiples observations de loups solitaires entre 1984 et 1985 et d'une meute de quatre loups en 1986 (Maagaard 1988).

Des rapports militaires ont confirmé qu'il n'était pas rare que des loups solitaires ou des meutes suivent des attelages de chiens de traîneau en déplacement pendant des périodes pouvant aller jusqu'à un mois. Entre 1978 et 1998, 21 cas ont été signalés, dont 52,4% concernaient des loups solitaires (Marquard-Petersen 2007). Deux de ces cas ont représenté des dispersions record de 560 et 730 km effectuées par des loups solitaires voyageant avec des attelages de chiens de traîneau dans le nord du Groenland (Fig. 2). Tous les hivers, à l'exception de celui de 1991, des attelages de chiens de traîneau provenant du nord du Groenland pénétraient dans l'est du Groenland via l'île de Hovgaard. **Ainsi**, les loups en phase de dispersion avaient presque chaque année l'occasion de suivre les patrouilles se

dirigeant vers le sud. J'ai considéré cet itinéraire comme la porte d'entrée vers l'est du Groenland.

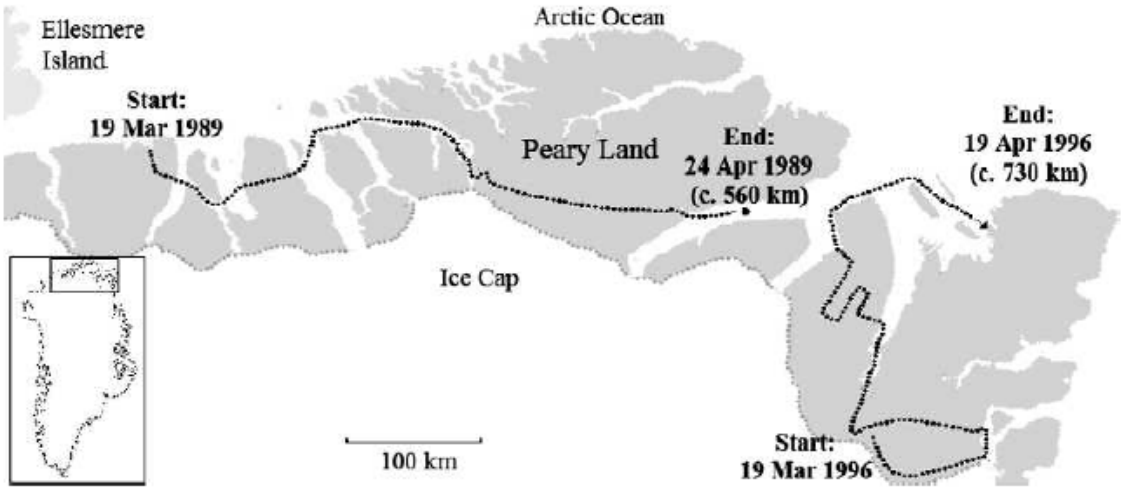


Figure 2. Déplacements sur de longues distances effectués par deux loups solitaires à la suite de patrouilles militaires en traîneau dans le nord du Groenland en 1989 et 1996

DISCUSSION

Plusieurs modèles ont été proposés pour expliquer les mécanismes sous-jacents aux invasions. Le modèle des étapes et des phases décompose le processus d'invasion en phases distinctes que l'envahisseur atteint en franchissant une série d'étapes séquentielles (Heger & Trepl 2003). Ce modèle est utile pour évaluer les caractéristiques des loups envahisseurs (traits d'invasivité) et de leur environnement (traits d'invasibilité).

Pourquoi les loups n'ont-ils pas réussi à rétablir une population viable entre 1939 et 1978 ?

La première étape du modèle correspond à l'immigration dans une nouvelle zone. À ce stade, le succès des invasions est lié à la pression de propagation (nombre d'envahisseurs et de tentatives d'invasion ; Kolar & Lodge 2001, Colautti et al. 2006). Dans l'est du Groenland, entre décembre 1939 et avril 1979, seuls quelques cas isolés ont été signalés : un loup solitaire, ses traces ou l'observation d'un grand canidé blanc et insaisissable (Marquard-Petersen 2007). L'armée a commencé à patrouiller la région pendant la Seconde Guerre mondiale, et la station météorologique de Danmarkshavn a été construite entre 1948 et 1949. **Par conséquent**, **l'effort d'observation** et la **probabilité** associée d'apercevoir des loups n'étaient probablement pas très différents entre 1939 et 1979 par rapport à la période postérieure à 1979. Une telle rareté des observations, malgré une période de 40 ans, prouve que la population d'origine de cette invasion était trop petite pour produire un nombre suffisant de loups disperseurs capables de se rencontrer, de s'accoupler et de former de nouvelles meutes. La pression de propagation était donc **faible** ; une conclusion corroborée par des découvertes récentes selon lesquelles la taille des meutes, la densité des loups et le rendement reproductif au Groenland étaient les plus faibles jamais enregistrés pour les loups d'Amérique du Nord (Marquard-Petersen 2008, 2009). En Alaska, on estimait que la recolonisation effective de la péninsule de Kenai était entravée par le faible nombre de loups sur le continent (Peterson & Woolington 1982).

Certains traits **d'invasibilité** propres à l'est du Groenland ont probablement contribué à cet échec de l'invasion. **Premièrement**, la disponibilité des ressources est essentielle pour permettre aux envahisseurs de surmonter leur faible effectif et d'établir une population viable (Davis et al. 2000, Colautti et al. 2006). Or, dans le désert polaire et la zone semi-désertique du nord-est du Groenland, la biomasse des grands ongulés proies était la plus faible à laquelle les loups aient été confrontés en Amérique du Nord (Marquard-Petersen 2009). Les envahisseurs étaient donc exposés à un risque accru de mortalité par malnutrition (cf. Messier 1985). **Deuxièmement**, les taux d'immigration diminuent à mesure que la distance par rapport à la zone d'origine augmente (Lomolino et al. 2006). Et, à mesure que la distance augmente, la probabilité que les envahisseurs n'arrivent pas augmente également, car des événements stochastiques peuvent entraver le succès de l'invasion (Crawley 1989). Par exemple, l'un des deux loups fondateurs peut être encorné par un bœuf musqué (Savile & Oliver 1964), être tué par une avalanche (Mech et al. 1998) ou passer à travers la glace et se noyer (Peterson et al. 1998). Les **longues distances** constituaient une caractéristique clé de cette invasion. **Troisièmement**, des facteurs géographiques ont empêché l'invasion du nord-est du Groenland par de multiples voies. Il n'existait qu'un seul couloir de dispersion vers l'est du Groenland, dissimulé derrière le glacier du Nioghalvfjerdsfjorden, large de 22 km, situé à 79°N. L'accès au nord-est du Groenland semblait donc restreint, et l'aire de répartition des loups au sud pourrait constituer une « île » au sein du Groenland, avec des taux d'immigration réduits, à l'instar de l'aire de répartition des loups sur la péninsule de Kenai, où la population de loups était considérée comme quasi isolée (Peterson & Woolington 1982, Bailey et al. 1995). Ces facteurs indiquaient que la phase 2 du modèle par étapes (établissement spontané) ne s'était pas produite pendant 40 ans, car le processus d'invasion s'était enlisé à la phase 1 (présence occasionnelle d'un loup en dispersion dans l'est du Groenland).

Combien de loups ont envahi l'est du Groenland ?

Bien que cela ne puisse être prouvé, le couple de loups arrivé à Danmarkshavn en 1979 était probablement le même que celui qui avait été aperçu l'année précédente à Kronprins Christian Land (Dawes et al. 1986). **Tout d'abord**, ce couple de loups est arrivé par le nord (Maagaard 1988). **Deuxièmement**, après une absence de 40 ans, il semblait peu probable que deux couples de loups en dispersion puissent se trouver dans la région au cours de la même période de 12 mois, compte tenu des faibles paramètres de population mentionnés précédemment. **Troisièmement**, au cours des trois années qui ont suivi les observations de 1978 à Kronprins Christian Land, aucune observation de loups n'a été signalée par les patrouilles dans le nord du Groenland, à l'est du fjord de l'Indépendance, malgré des patrouilles annuelles totalisant 6 087 km, dont 2 556 km dans le sud de Kronprins Christian Land (Marquard-Petersen 2007), ce qui suggère que le couple de loups avait poursuivi son chemin ou était mort.

Les observations de 1980 et 1984 concernaient toutes deux un seul loup, mais étaient séparées par quatre ans. Ces observations pouvaient correspondre au même animal, mais si tel était le cas, ce loup aurait dû passer quatre ans dans la région sans être détecté. Cela semble peu probable, car il est bien établi que les loups arctiques sont attirés par les camps de terrain, les stations météorologiques et leurs décharges (Grace 1976, Miller 1978, Gray 1995, Miller & Reintjes 1995). Une telle **attraction** conduit souvent à leur détection.

Ces observations **suggèrent** que l'invasion a duré au moins cinq ans (1979-1984) et s'est déroulée en deux ou trois vagues, totalisant trois ou quatre loups. Ce scénario est une hypothèse, mais il est étayé par le registre des observations et par la tendance des loups arctiques à rechercher la présence humaine et les installations. Une petite population de 32 loups dans le nord du Groenland, caractérisée par une reproduction faible et peu fréquente (Marquard-Petersen 2008, 2009), vient étayer cette hypothèse en indiquant une faible pression de propagation vers l'est du Groenland pendant la plupart des années.

Les patrouilles militaires en traîneau ont-elles involontairement facilité l'invasion ?
Le transport d'origine humaine est le principal vecteur de dispersion de nombreuses espèces (Alpert 2006). De nombreux éléments indiquaient que ce vecteur était actif au Groenland. **Premièrement**, il est bien établi que les attelages de chiens de traîneau circulant dans le nord du Canada et au Groenland peuvent susciter une réaction chez les loups Arctiques ; des distances supérieures à 300 km ont été rapportées (Freuchen 1919, Vibe 1948, Miller 1993). **Deuxièmement**, les 21 cas de loups ayant suivi des patrouilles en traîneau dans le nord et l'est du Groenland, mentionnés précédemment. **Troisièmement**, les loups envahisseurs de 1979 sont arrivés par le nord, en suivant les traces laissées par une patrouille militaire en traîneau (Maagaard 1988). L'envahisseur de 1984 a également suivi une patrouille venant du nord (Maagaard 1994). **Par conséquent**, les patrouilles militaires ont peut-être joué, sans le vouloir, un rôle clé dans l'invasion de l'est du Groenland. La dispersion de 560 km dans le nord du Groenland a ajouté une dimension géographique, apportant la preuve qu'un loup avait été attiré depuis la partie occidentale appauvrie du nord du Groenland, à seulement 77 km de l'île d'Ellesmere, vers la région centrale plus productive de la Terre de Peary. La dispersion de 730 km a eu des conséquences démographiques, ce loup ayant été abattu à la suite de conflits avec des chiens de traîneau (Marquard-Petersen 2008).

Implications pour la conservation

Mes résultats indiquent un isolement démographique et géographique et soulèvent des questions quant à la viabilité à long terme de la population de loups de l'est du Groenland. Malgré 30 ans de protection légale, la population ne compte encore qu'environ 23 loups. Cette invasion n'a apparemment pas atteint l'étape 3 du modèle des étapes et des phases, c'est-à-dire l'établissement permanent par la croissance démographique jusqu'à une population minimale viable. Par exemple, la population du loup roux (*Canis lupus rufus*) du sud-est des États-Unis est estimée à plus de 100 loups, mais elle est néanmoins classée comme « en danger critique d'extinction » par l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN 2011). Par extension, ce réétablissement retardé de 40 ans souligne la nécessité d'une protection adéquate des loups sur les îles de l'Arctique Canadien, car le réétablissement rapide des zones inoccupées observé aux latitudes plus basses n'est peut-être pas la norme dans le Grand Nord.

References

Alpert, P. 2006: The advantages and disadvantages of being introduced. - Biological Invasions 8: 1523-1534.

Bailey, T.N., Bangs, E.E. & Peterson, R.O. 1995: Exposure of wolves to canine parvovirus and distemper on the Kenai National Wildlife Refuge, Kenai Peninsula, Alaska, 1976-1988. - In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R. (Eds.); Ecology and conservation of wolves in a changing world. Occasional publication series no. 35. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Canada, pp. 441-446.

Boyd, D.K. & Pletscher, D.H. 1999: Characteristics of dispersal in a colonizing wolf population in the central Rocky Mountains. - Journal of Wildlife Management 63: 1094-1108.

Breitenmoser, U. 1998: Large predators in the Alps: The fall and rise of man's competitors. - Biological Conservation 83: 279-289.

Colautti, R.I., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. 2006: Propagule pressure: a null model for biological invasions. - Biological Invasions 8: 1023-1037.

Crawley, M.J. 1989: Chance and timing in biological invasions. - In: Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rajmanek, M. & Williamson, M. (Eds.); Biological invasions: A global perspective. John Wiley & Sons, New York, New York, USA, pp. 407-423.

Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. 2000: Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. - Journal of Ecology 88: 528-534.

Dawes, P.R., Elander, M. & Ericson, M. 1986: The wolf (*Canis lupus*) in Greenland: A historic review and present status. - Arctic 39: 119-132.

Flagstad, Ø., Walker, C.W., Vila, C., Sundqvist, A.K., Fernholm, B., Hufthammer, A.K., Wiig, Ø., Koyola, I. & Ellegren, E. 2003: Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during an era of dramatic decline. - Molecular Ecology 12: 869-880.

Freuchen, P. 1919: Lidt om polarulven. (In Danish with an English summary: A little about the arctic wolf). - Særtryk af det Grønlandske Selskabs Aarsskrift 1919, 13 pp.

Fuller, T.K. 1989: Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. - Wildlife Monographs 105: 1-41.

Grace, E.S. 1976: Interactions between men and wolves at an arctic outpost on Ellesmere Island. - Canadian Field-Naturalist 90: 149-156.

Gray, D.R. 1995: The wolves of Alert. Final report for Ellesmere Island National Park Reserve, Parks Canada, Department of Canadian Heritage. - Greyhound Information Services, Metcalfe, Ontario, Canada, 30 pp.

Hansen, K. 1979: Ulve ved Danmarkshavn. (In Danish with an English summary: Wolves at Danmarkshavn). - Tidsskriftet Grønland 8: 252.

Heger, T. & Trepl, L. 2003: Predicting biological invasions. - Biological Invasions 5: 313-321.

IUCN 2011: IUCN red list of threatened species. Version 2010.4. - Available at: www.iucnredlist.org (Last accessed on 6 January 2011).

Kolar, C.S. & Lodge, D.M. 2001: Progress in invasion biology: predicting invaders. - Trends in Ecology and Evolution 16: 199-204.

Linnell, J.D.C., Brøseth, H., Solberg, E.J. & Brainerd, S.M. 2005: The origins of the southern Scandinavian wolf *Canis lupus* population: potential for natural immigration in relation to dispersal distances, geography and Baltic ice. - Wildlife Biology 11(4): 383-391.

Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. 2006: Biogeography. - Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, 845 pp.

Maagaard, L. 1988: Ynglefund af polarulv (*Canis lupus arctos*) ved Danmarkshavn Nordøstgrønland. (In Danish with an English summary: Observation of polarwolf reproduction at Danmarkshavn, North-East Greenland). - Flora og Fauna 94: 89-92.

Maagaard, L. 1994: Ulvevandringer. (In Danish with an English summary: Wolf walks). - Grønland 2: 49-61.

Marquard-Petersen, U. 1995: Status of wolves in Greenland. - In: Carbyn, L.N., Fritts, S.H. & Seip, D.R. (Eds.); Ecology and conservation of wolves in a changing world. Occasional publication series no. 35. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Canada, pp. 441-446.

Marquard-Petersen, U. 2007: Ecology of the high arctic wolf in northeast Greenland, 1899-1998. - PhD thesis, University of Copenhagen, Denmark, 389 pp.

Marquard-Petersen, U. 2008: Reproduction and mortality of the high arctic wolf, *Canis lupus arctos*, in northeast Greenland, 1978-1998. - Canadian Field-Naturalist 122: 142-152.

Marquard-Petersen, U. 2009: Abundance, social organization, and population trend of the arctic wolf in north and east Greenland during 1978-1998. - Canadian Journal of Zoology 87: 895-901.

Marquard-Petersen, U. 2011: Insular and disjunct distribution of the arctic wolf in Greenland, 1978-1998. - Polar Biology 34: 1447-1454.

Marquard-Petersen, U. in press: Decline and extermination of an arctic wolf population in east Greenland, 1899-1939. - Arctic.

Mech, L.D., Adams, L.G., Meier, T.J., Burch, J.W. & Dale, B.W. 1998: The wolves of Denali. - University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, USA, 227 pp.

Messier, F. 1985: Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. - Canadian Journal of Zoology 63: 1068-1077.

Mikkelsen, P.S. 1994: Nordøstgrønland 1908-60; fangsmandsperioden. (In Danish with an English summary: Northeast Greenland 1908-60; the trapping period). - Danish Polar Center, Copenhagen, Denmark, 408 pp.

Miller, F.L. 1978: Interactions between men, dogs and wolves on western Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. - The Musk-ox 22: 70-72.

Miller, F.L. 1993: Status of wolves in the Canadian Arctic Archipelago. - Technical report series no. 173. Canadian Wildlife Service western and northern region, Alberta, Canada, 63 pp.

Miller, F.L. & Reintjes, F.D. 1995: Wolf-sightings on the Canadian arctic islands. - Arctic 48: 313-323.

Mladenoff, D.J. & Sickley, T.A. 1998: Assessing potential gray wolf restoration in the northeastern United States: A spatial prediction of favorable habitat and potential population levels. - Journal of Wildlife Management 62: 1-10.

Person, D.K. & Russell, A.L. 2007: Correlates of mortality in an exploited wolf population. - Journal of Wildlife Management 72: 1540-1549.

Peterson, R.O., Thomas, N.J., Thurber, J.M., Vucetich, J.A. & Waite, T.A. 1998: Population limitation and the wolves of Isle Royale. - Journal of Mammalogy 79: 828-841.

Peterson, R.O. & Woolington, J.D. 1982: The apparent extirpation and reappearance of wolves on the Kenai Peninsula, Alaska. - In: Harrington, F.H. & Paquet, P.C. (Eds.); Wolves of the world: Perspectives of behavior, ecology, and conservation. Noyes, Park Ridge, New Jersey, USA, pp. 334-344.

Potvin, F., Jolicoeur, H., Breton, L. & Lemieux, R. 1992: Evaluation of an experimental wolf reduction and its impact on deer in Papineau-Labelle Reserve, Quebec. - Canadian Journal of Zoology 70: 1595-1603.

Savile, D.B.O. & Oliver, D.R. 1964: Bird and mammal observations at Hazen camp, northern Ellesmere Island, in 1962. - Canadian Field-Naturalist 78: 1-7.

Vibe, C. 1948: Langthen og nordpaa. Skildringer fra den Danske Thule og Ellesmereland ekspedition 1939-40. (In Danish with an English summary: Far to the north. Events on the Danish Thule and Ellesmereland expedition 1939-40). - Gyldendal, Copenhagen, Denmark, 199 pp.

Vibe, C. 1958: The muskox in East Greenland. - Mammalia 22: 168-174.