

РАСЧЕТ ПОТРЕБЛЕНИЯ ГРЕНЛАНДСКИМ ТЮЛЕНЕМ БЕЛОМОРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

Введение

Баренцево море, где встречается свыше 20 видов морских млекопитающих, является регионом активного рыболовства. В настоящее время запасы практически всех основных промысловых рыб эксплуатируются здесь на предельном допустимом уровне. В этих условиях особенно важно учитывать влияние хищников на состояние популяций промысловых объектов. Излишний пресс промысла без должного учета пищевых потребностей хищников может быстро привести эксплуатируемые запасы в депрессивное состояние. С позиций многовидового подхода пищевые потребности морских млекопитающих должны служить составной частью рыбохозяйственных прогнозов и одним из элементов при обосновании стратегии промысла (Филин, 2002).

С конца 80-х годов XX в. российскими и норвежскими учеными стали разрабатываться многовидовые модели для практической реализации многовидового подхода при управлении промыслом в Баренцевом море. Гренландский тюлень и кит малый полосатик, обитающие в Баренцевом море, служат объектами многовидового моделирования (Коржев, Долгов, 1999; Tjelmeland, Bogstad, 1998). Как хищники высших трофических уровней они, несомненно, оказывают влияние на состояние популяций промысловых рыб, прежде всего мойвы, сайки и сельди. По имеющимся данным, эти хищники потребляют также треску и пикшу, особенно их молодь. Кроме того, морские млекопитающие могут рассматриваться и как пищевые конкуренты трески.

Вместе с тем анализ фактических материалов и литературных данных свидетельствует о высоком уровне неопределенности в оценках влияния морских млекопитающих на состояние запасов промысловых объектов. Это позволяет обосновывать различные, в том числе и противоположные, подходы к рассмотрению проблемы взаимоотношений морских млекопитающих и промысловой деятельности человека. Так, по мнению К.К. Чапского (Яковенко, 1967), гренландский тюлень беломорской популяции – один из самых безобидных для рыбного хозяйства видов тюленей.

Однако, по оценкам некоторых норвежских специалистов, популяция гренландского тюленя в Баренцевом море может ежегодно потреблять порядка 2,0-2,5 млн т рыбы, прежде всего мойвы, сайки, сельди и молодой трески (Гренландский тюлень..., 2001).

В связи с этим в данной работе сделана попытка на основе методики оценки рационов, описанной Нильсеном с соавторами (Food consumption..., 2000), рассчитать потребление тюленем промысловых объектов с учетом неопределенностей оценки параметров популяции тюленей, их рационов и калорийности объектов питания.

Материал и методика

Средняя масса тюленей по 10-сантиметровым размерным группам, данные по составу пищи в желудках тюленей за 1990-1996 гг. и энергетической ценности кормовых объектов взяты из публикаций норвежских и российских исследователей (Особенности нагула трески..., 2003; Markusen, Ørisland, 1991; Food consumption..., 2000). Общую численность взрослых животных (длина более 110 см), численность щенков и долю неполовозрелых животных в популяции гренландского тюленя рассчитывали по разработанной нами модели (Коржев, 2004).

Численность неполовозрелых животных распределялась в равных пропорциях по четырем 10-сантиметровым размерным группам – от 111 до 150 см. Численность половозрелых животных также распределялась в равных пропорциях на четыре размерные группы от 151 до 190 см. Соотношение самцов и самок в популяции принято равным 1:1. Численность самок, не участвующих в размножении (яловые самки), суммировалась с численностью самцов, так как величины их суточных рационов не различаются. Предположено, что число беременных самок равно численности родившихся щенков.

Расчет потребления производился следующим образом. На основании предполагаемых затрат энергии на общий обмен (BMR), двигательную активность (FMR), рост (GR), развитие зародыша (внутриутробный рост, FGR) и потери энергии на урину и фекалии (DECR) рассчитывался в энергетическом эквиваленте рацион 1 особи в каждой размерной группе i за каждый месяц t :

$$R_{i,t} = (BMR_{i,t} + FMR_{i,t} + Gr_{i,t} + FGR_{i,t}) / (1 - DECR). \quad (1)$$

Затраты энергии на общий обмен (BMR) определялись по зависимости (Kleiber, 1975): $BMR = 3,4 \cdot W^{0,75}$, где W – масса тела животного. Гренландский тюлень имеет существенные сезонные изменения массы тела

(Food consumption..., 2000), поэтому и траты энергии на общий обмен значительно меняются в течение сезона.

Траты энергии на двигательную активность гренландского тюленя (FMR) в природных условиях слабо изучены. Предположено, что энергия, расходуемая на двигательную активность, в 1,5-3,0 раза больше энергии, расходуемой на общий обмен (BMR). При оценке рациона (расход энергии) тюленя использовались изменяющиеся по месяцам значения FMR. Наибольшее значение $FMR = 3 \cdot BMR$ выбрано для периода воспроизводства (март), а наименьшее $FMR = 1,5 \cdot BMR$ – для периода линьки (май).

Активный рост тюленей продолжается до наступления половой зрелости, затем он значительно замедляется. Предположено, что энергия, необходимая для роста молодых тюленей, равна энергии, затраченной на общий обмен, следовательно, при расчете общей энергии для всех размерных групп меньше 150 см (неполовозрелые животные) добавляется значение, равное $3,4 \cdot W^{0,75}$ (Folkow, Blix, 1989).

Предположено, что беременные самки используют 130 МДж для развития зародыша в январе и феврале. Принято, что на урину теряется 8 % энергии, а на фекалии – 8 % энергии при питании рыбными объектами и 18 % при питании ракообразными (Pinniped bioenergetics..., 1982). Таким образом, на обмен и рост расходуется от 74 до 84 % энергии.

Биомасса потребленных жертв рассчитывается с учетом данных о составе пищи, калорийности жертв и численности хищника:

$$D_{j,t} = N_{i,t} R_{i,t} \frac{S_{j,t} E_{j,t}}{\sum_j S_{j,t} E_{j,t}}, \quad (2)$$

где $N_{i,t}$ – численность тюленей размерной группы i за время t ;
 $R_{i,t}$ – рацион хищника размерной группы i за время t ;
 $S_{j,t}$ – доля жертвы вида j за период t в желудке хищника;
 $E_{j,t}$ – калорийность жертвы вида j за период t .

При расчете потребления принималось, что параметр $E_{j,t}$ – случайная величина, равномерно распределенная в заданных интервалах значений. Интервалы значений для каждого вида жертвы определялись по литературным данным. Выбор значения из заданного интервала производился с использованием метода Монте-Карло.

Общее годовое потребление тюленями всех размерных групп жертвы вида j определялось суммированием потребления по размерным группам и интервалам времени.

Источниками неопределенностей при оценке потребления, которое мы попытались оценить в данной работе, являются неопределенности в оценке значений BMR, FMR, калорийности пищи, сезонных изменений массы тюленей.

При выполнении расчетов потребления значения перечисленных факторов изменялись для оценки их влияния на результаты моделирования и уровень неопределенности оценок потребления.

Результаты

Оценка общего годового потребления. Анализ содержимого желудков тюленей показал, что состав рациона тюленя значительно различается для двух периодов: а) когда запас мойвы находится на низком уровне (запас мойвы не выше 1 млн т), б) периода, когда запас мойвы находился на высоком уровне (выше 3 млн т). В первый период мойва в рационе тюленей практически не наблюдалась, а во втором периоде в октябре и ноябре ее доля составляла свыше 90 % от массы желудка хищника (Food consumption..., 2000). В связи с этим производился расчет потребления пищи тюленями для периодов с высокой и низкой численностью мойвы.

Общее потребление пищи гренландским тюленем (в зависимости от значений входных параметров) было оценено в диапазоне 3,32-4,28 млн т при высокой численности мойвы и 3,35-4,45 – при низкой численности мойвы (табл. 1).

Таблица 1

Потребление гренландским тюленем в Баренцевом море жертв различных видов при разных значениях BMR и FMR, тыс. т

Параметр	Вид жертвы											Всего
	FMR	эвфаузииды	гиперииды	проч. ракообразн.	мойва	сельдь	треска	сайда	пикша	сайка	проч. рыбы	
<i>Высокий запас мойвы</i>												
var	1,5-3,0	487	284	401	1081	498	222	0	0	666	318	3955
var	2	512	298	344	797	317	153	0	0	607	287	3316
vai	3	668	388	447	1039	366	190	0	0	787	372	4276
mean	2	542	278	350	804	214	126	0	0	566	285	3219
mean	3	707	362	495	1049	279	164	0	0	764	376	4156
mean	1,5-3,0	624	320	438	927	247	145	0	0	675	332	3707
<i>Низкий запас мойвы</i>												
var	2.	513	365	307	24	416	337	29	61	567	530	3450
var	3	669	476	395	31	516	430	23	30	1126	688	4452
var	1,5-3,0	591	426	357	28	466	334	34	71	996	609	3951
mean	2	543	338	343	25	310	321	33	66	823	543	3347
mean	3	707	440	443	34	404	419	43	88	1072	708	4363
mean	1,5-3,0	626	389	396	30	357	370	35	75	947	625	3855

*Значение BMR=var рассчитано по среднемесячной массе 1 особи каждой размерной группы, значение BMR=mean – по среднегодовой массе 1 особи каждой размерной группы.

Если при расчете значений BMR используется средняя масса тюленей каждой размерной группы, изменяющаяся по месяцам (вариант $BMR = var$), то общее потребление возрастает примерно на 2-3 % по сравнению с расчетом BMR по среднегодовой (постоянной) массе тюленей каждой размерной группы (вариант $BMR = mean$).

Были выполнены расчеты при значениях FMR, равных 2 и 3, и по изменяющимся по месяцам значениям BMR из диапазона 1,5-3,0. Увеличение затрат энергии на двигательную активность от 2·BMR до 3·BMR приводит к возрастанию общего потребления мойвы более чем на 30 % для обоих указанных периодов.

Расчеты выполнены при численности тюленей 2,13 млн голов, из которых 301 тыс. голов составляют щенки и 1,83 млн голов – взрослые животные. Эти данные соответствуют средней оценке численности тюленей в 1998-2000 гг. Модель динамики численности показывает, что с 1953 по 2003 г. численность тюленей постоянно возрастала. Минимальная численность популяции в 1963 г. составляла около 600 тыс. экз., а максимальная в 2003 г. – 2,3 млн экз. взрослых животных. Мы рассчитали изменение общего потребления пищи гренландским тюленем за этот период при различных значениях входных параметров. Общее потребление за этот период увеличилось в среднем в 3-4 раза в зависимости от значений входных параметров (рис. 1).

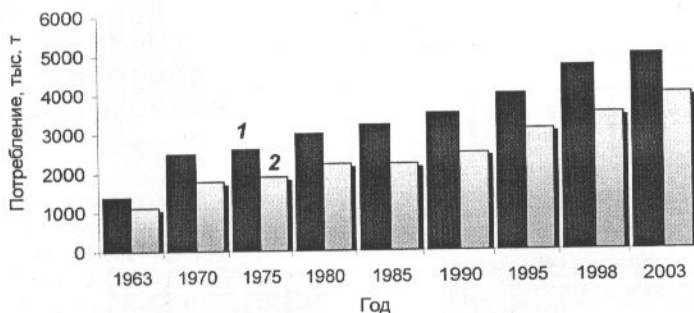


Рис. 1. Рассчитанное по модели максимальное (1) и минимальное (2) потребление пищи гренландским тюленем в 1963-2003 гг. при различных значениях параметров BMR и FMR

Как уже было сказано выше, одним из источников неопределенности при оценке потребления является неопределенность в оценках значения энергетической ценности объектов питания, поскольку разные авторы используют различные значения калорийности одних и тех же объектов. Богстад (Bogstad, Hauge, Ultang, 1995) в своей модели использовал следующие значения калорийности пищи (кДж/г): треска – 5,5, мойва – 6,9, сельдь –

7,1, прочая рыба – 5,0. В работе Хаммиля с соавторами (Fish consumption..., 1995) приняты другие значения калорийности жертв (кДж/г): треска – 4,8, сельдь – 7,8, мойва – 6,8, кальмар – 3,8, окунь – 4,4. По данным О.В. и Л.И. Карамушко (1995), калорийность пищевых объектов изменяется в течение года. По их данным, калорийность мойвы (ккал/г) составляет (1 кал = 4,19 Дж): март – 1,64, август – 1,54, декабрь – 1,7. Калорийность трески по сезонам изменяется следующим образом (ккал/г): март – 0,961, июль – 0,978, октябрь – 0,914. По исследованиям Э.Л. Орловой, в районах массового откорма тюленей в северной части Баренцева моря калорийность мойвы может превышать 2 ккал/г (Особенности нагула трески..., 2003).

Чтобы определить диапазон возможных изменений оценок потребления пищи гренландским тюленем, связанный с неопределенностями в оценках калорийности пищи, мы составили следующие диапазоны возможных изменений калорийности различных кормовых организмов: (кДж/г); треска – 3,8-5,5, мойва – 6,5-8,1, сельдь – 7,1-7,8, рыба – 4,0-4,8, ракообразные – 2,5-5,0. Используя метод Монте-Карло, мы выполнили 500 расчетов потребления пищи гренландским тюленем со случайным выбором значений калорийности жертв из заданных диапазонов (рис. 2).

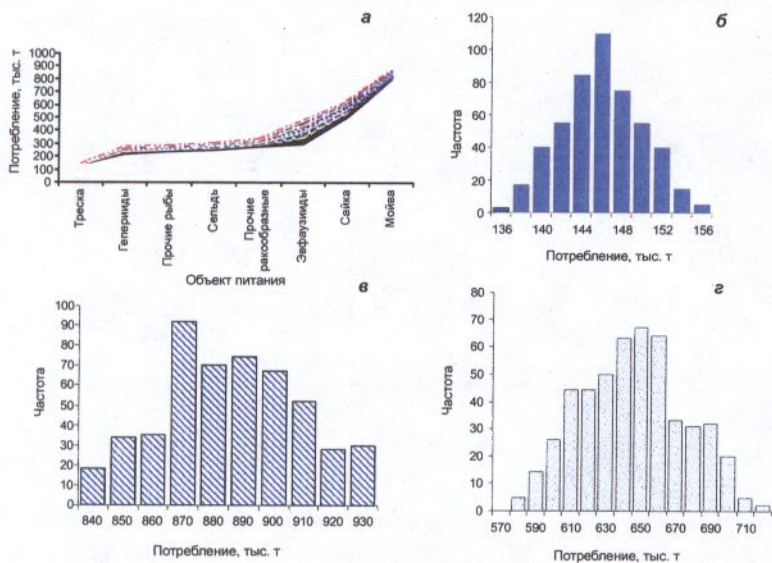


Рис. 2. Результаты 500 реализаций потребления пищи гренландским тюленем в период с высокой численностью мойвы со случайным выбором калорийности жертв (а) и частота распределения трески (б), мойвы (в) и сайки (г) в этих реализациях

По 500 вариантам рассчитаны числовые характеристики потребления гренландским тюленем различных жертв как случайные величины, полученные по методу Монте-Карло (табл. 2).

Таблица 2

Статистические характеристики потребления гренландским тюленем жертв различных видов, тыс. т

Параметр	Вид жертвы								Всего
	эвфаузииды	гиперииды	прочие ракообр.	мойва	сельдь	треска	сайка	прочие рыбы	
Среднее	470	279	338	881	294	145	640	295	3342
Дисперсия	49	19	17	23	7	16	20	11	107
min	386	242	304	831	278	134	570	270	3028
max	583	325	373	939	313	157	718	323	3615
cv, %	10	7	5	3	2	4	5	4	3

Потребление жертв различных видов. По результатам расчетов в период, когда запас мойвы в Баренцевом море находится на низком уровне, в питании тюленя преобладают ракообразные (рис. 3а). Их доля в общем потреблении тюленем пищи составляет 34-38 %, тогда как доля сайки составляет до 25 %, трески – до 10 %, сельди – до 9-11 %. Биомасса потребленной тюленем сайки может достигать 820-1127 тыс.т, трески – 120-200 тыс.т.

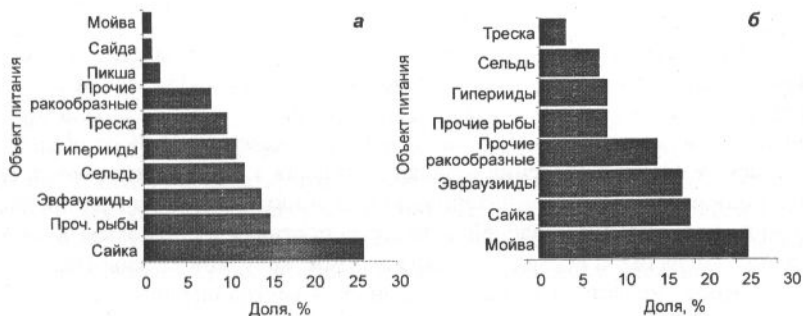


Рис. 3. Доля по биомассе различных объектов питания в годовом рационе гренландского тюленя при низкой (а) и высокой (б) численности мойвы

В период, когда в Баренцевом море запас мойвы находится на высоком уровне, в питании тюленя по-прежнему преобладают ракообразные. По расчетам, их доля в общем потреблении составляет 35-37 % (см.

рис. 36). Второе место в питании занимает мойва. Ее доля составляет 24-27 % от общего потребления, а потребленная биомасса – от 800 до 1080 тыс.т. Доля сайки в питании тюленя составляет 17-18 %, сельди – 7-13 %, трески – 4-6 %, прочих видов рыб – 8-9 % от общего потребления.

Наиболее значительные изменения в потреблении тюленем основных жертв связаны с изменением его численности. В табл. 3 приведены расчетные значения минимального и максимального потребления гренландским тюленем трески, мойвы, сайки и сельди в 1963 г., когда отмечалась минимальная численность популяции тюленя, и в 2003 г., когда численность популяции была максимальной за последние 50 лет.

Таблица 3

Расчетные значения минимального и максимального потребления гренландским тюленем трески, мойвы, сайки и сельди в 1963 и в 2003 гг., тыс.т

Вид жертвы	Низкий запас мойвы				Высокий запас мойвы			
	1963 г.		2003 г.		1963 г.		2003 г.	
	min	max	min	max	min	max	min	max
Треска	134	191	321	430	52	71	126	222
Мойва	10	15	25	36	330	451	436	1224
Сайка	312	430	823	1126	246	333	586	787
Сельдь	161	232	310	466	91	131	214	498

Обсуждение

Согласно расчетам, ракообразными (в основном крилем и гипериидами) тюлень питается в летнее время (июнь-сентябрь) независимо от численности мойвы. Общая биомасса потребленных ракообразных в этот период оценивается в 998-1625 тыс.т, что составляет 29-45 % от общего потребления. Однако сведения о питании тюленя в июне и июле очень скудны, доля ракообразных в питании тюленя в июле получена при предположении, что питание тюленей в июле сопоставимо с таковым в августе 1996 г., когда было исследовано содержимое желудков 22 животных.

Мойва является одним из основных объектов питания гренландского тюленя. По данным анализа желудков, тюлень потребляет ее с марта по начало июня и в октябре-ноябре. В наших расчетах общее потребление мойвы в весенний и осенний периоды составляет 490-600 и 400-500 тыс.т соответственно. Эти данные представляются реальными, когда запас мойвы находится на хорошем уровне. В 1992 г. биомасса мойвы возраста 2+ была оценена в 3,9 млн т (Состояние биологических сырьевых..., 2003), и обобщенный состав пищи тюленя был получен по данным, собранным в

марте, апреле и сентябре 1992 г. Коллапс запаса мойвы произошел зимой 1992/93 г., и в 1995 г. общий запас мойвы уже не превышал 195 тыс.т. На основании данных, собранных в 1993, 1994, 1995 гг., был рассчитан второй вариант (в отсутствие мойвы) состава пищи тюленя. В этот период потребление мойвы тюленем снизилось до 25-40 тыс.т, а питался он мойвой только в марте и апреле.

В периоды, когда запас мойвы в Баренцевом море находится на низком уровне, в питании тюленя значительно возрастает роль сайки. Ее потребление тюленем, по нашим расчетам, в 1993-1996 гг. составляло от 820 до 1127 тыс.т (при различных значениях параметров). Общий запас сайки в 1993-1996 гг. оценивался на уровне 600 тыс.т (Состояние биологических сырьевых..., 2003). К тому же, сайка является важным объектом питания многих хищных рыб, морских млекопитающих и птиц, поэтому можно предположить, что ее доля в рационе тюленя завышена.

По нашим расчетам, рыбная пища является основой рациона гренландского тюленя, составляя до 65 % от общего потребления. Кроме мойвы и сайки, тюлень потребляет большое количество норвежской весенне-нерестующей сельди. Начиная с 1988 г. запас сельди постоянно возрастал и в 1994 г. составил более 8 млн т (Состояние биологических сырьевых..., 2003). Известно, что в Баренцевом море обитает неполовозрелая сельдь (возраст 0+-4 года), которая может быть важным компонентом в питании тюленя в зимнее время (ноябрь-февраль). В период низкой численности мойвы потребление тюленем сельди достигает 600 тыс.т. При высокой численности мойвы в октябре и ноябре тюлень питается ею вместо сельди, поэтому общее потребление сельди снижается до 320 тыс.т. Если учитывать, что биомасса неполовозрелой сельди может составлять до 2-3 млн т, то оценки потребления по модели выглядят правдоподобными.

Важным объектом питания гренландского тюленя является также треска, роль которой в питании тюленя при отсутствии мойвы заметно увеличивается. По расчетам, потребление трески тюленем может достигать 450 тыс.т. Если учитывать, что общий допустимый улов (ОДУ) трески на 2003 г. был установлен на уровне 400 тыс.т (Состояние биологических сырьевых..., 2003), то ее потребление тюленем оказывается выше вылова, что может оказать существенное влияние на динамику численности трески.

Оценка потребления пищи гренландским тюленем очень сильно зависит от предположений, положенных в основу метода наших исследований. Особенно существенную роль играет выбор значения множителя в формуле для оценки энергии на двигательную активность (FMR): при изменении множителя a в формуле $FMR=a \cdot BMR$ с 2 до 3 общее потребление увеличивается более чем на 30 %. Менее существенное влияние на расчеты

оказывает средняя масса животных. Результаты моделирования показывают, что оценки потребления мало (до 2-3 %) зависят от того, рассчитывается BMR по ежемесячным данным или по среднему за год. Более точное определение численности тюленей может значительно уменьшить неопределенности в оценке потребления, так как изменение потребления практически прямо пропорционально изменению численности тюленей. Изменение калорийности объектов питания в указанных диапазонах может изменить общее потребление на 21 %, в то время как для отдельных объектов питания эти изменения составляют от 12 до 50 %.

Заключение

Оценки потребления тюленем различных объектов имеют много неопределенностей, связанных с количеством и качеством входных данных. В зависимости от значений параметров модели при одной и той же численности общее годовое потребление пищи тюленем может колебаться в широких пределах – от 3,2 до 4,6 млн т. По данным анализа желудков, основу питания тюленей составляет рыбная пища (до 65% по массе). Из основных промысловых объектов в рационе тюленя преобладают сайка, мойва, сельдь и треска. Расчеты, несмотря на их предварительный характер и большие неопределенности, показывают, что потребление тюленем сайки, мойвы, сельди и молоди трески играет значительную роль в динамике запасов этих видов, и это необходимо учитывать при управлении их промыслом. Например, в годы с низким уровнем запаса мойвы в питании тюленей возрастает роль трески, потребление которой, по нашим расчетам, может составлять до 430 тыс.т.

Количество пищи, потребленной гренландским тюленем, прямо зависит от численности популяции. При изменении численности тюленей от 600 тыс. экз. до 2,2 млн экз. диапазон потребленных ими промысловых объектов при отсутствии в экосистеме Баренцева моря достаточного количества мойвы может составлять (тыс.т): мойва – 10-36, сайка – 312-1126, сельдь – 161-466, треска – 134-430, при наличии мойвы соответственно: мойва – 330-1224, сайка – 246-787, сельдь – 91-496, треска – 52-222. Следовательно, оценка численности популяции тюленя является важной задачей при управлении многовидовым промыслом.

Необходимо отметить, что разработка модели динамики численности гренландского тюленя и оценка его влияния на основные промысловые объекты Баренцева моря выполняются в условиях недостатка исходных биологических и промысловых данных. Входные данные для расчета питания заимствованы в основном из работ норвежских ученых и очень мало-

численны, поэтому основной задачей наших дальнейших исследований должен быть ежегодный сбор подробных биологических и промысловых данных.

Список использованной литературы

Гренландский тюлень. Современный статус вида и его роль в функционировании экосистем Белого и Баренцева морей. – Мурманск: ООО «МИП-999», 2001. – 220 с.

Карамушко О.В., Карамушко Л.И. Питание и биоэнергетика основных промысловых рыб Баренцева моря на разных этапах онтогенеза. – КНЦ РАН, Апатиты, 1995. – 220 с.

Коржев В.А., Долгов А.В. Многовидовая модель MSVPA сообщества промысловых видов Баренцева моря. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. – 82 с.

Коржев В.А. Моделирование динамики численности популяции гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus*)/Морские млекопитающие Голарктики: Сб. науч. тр. – М., 2004. – С. 260-265.

Особенности нагула трески в северо-западных промысловых районах Баренцева моря в 1984-2000 гг./Орлова Э.Л., Долгов А.В., Бойцов В.Д. и др./Вопросы рыболовства. – 2003. – Т.3(15). – С.451-490.

Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2003 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – 91 с.

Филин А.А. Подход к управлению эксплуатацией рыбных ресурсов Баренцева моря с учетом пищевых потребностей морских млекопитающих/Морские млекопитающие Голарктики: Тез. докл. 2-й междунар. конф. – М., 2002. – С. 267-268.

Яковенко М.Я. Беломорская популяция гренландского тюленя и перспективы ее эксплуатации/Тр. ПИНРО. – 1967. – Вып. 21. – С. 6-18.

Bogstad B., Hauge K.H., Ultang Ø. MULTSPEC – A Multispecies Model for Fish and Marine Mammals in the Barents Sea//J. of Northwest Atlantic Fishery Science. The Role of Marine Mammals in the Ecosystem. – NAFO/ICES Symp. – 1995 – Vol. 22. – P. 317-341.

Fish Consumption by Hooded Seals in the Gulf of St. Laurence/Hammill M.O., Lydersen C., Kovacs K., Sjare B.//J. of Northwest Atlantic Fishery Science. The Role of Marine Mammals in the Ecosystems. – NAFO/ICES Symp. – 1995. – Vol.22. – P. 249-257.

Food consumption estimates of Barents Sea harp seals/Nilssen K.T., Pedersen O-P., Follkow L.P., Haug T./NAMMCO Scientific publications. – Vol.2. – Tromsø, 2000. – P.9-27.

Folkow L.P., Blix A.S. Thermoregulatory control of expired air temperature in diving harp seals//Am J. Physiol. 257 (Regulatory Integrative Comp. Physiol. 26). – 1989. – P.306-309.

Kleiber M. The fire of life. – 2nd ed., Krieger. – 1975, New York. – 453 pp.

Markussen N.H., Øritsland N.A. Food energy requirements of the harp seal (*Phoca groenlandica*) population in the Barents and White seas//Proceedings of the Pro Mare Symp. on Polar Marine Ecology, Trondheim. – 1990. – №10. – P.603-608.

Pinniped bioenergetics/Lavigne D.M., Barchard W., Innes S., Øritsland N.A.//Mammals in the Seas. – Vol. 4. – Food and Agriculture Organization of the United Nations. – Rome, FAO Fish. – 1982. – Ser, No 5. – P.191-235.

Tjelmeland S., Bogstad B. MULTSPEC – a review of a multispecies modelling project for the Barents Sea//Fisheries research. – 1998. – Vol. 37. – P.127-142.