

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
RAPPORT FRA SENTER FOR MARINE RESSURSER NR. 7 - 1993

Torstein Tjelta:

SJØPATTEDYR I MULTSPEC

DENNE RAPPORTEN ER EN REVIDERT, UTVIDET UTGAVE AV RAPPORT NR. 6 - 1992 (TJELTA, 1992) I NFFR'S PROGRAM FOR FLERBESTANDSFORVALTNING -PROSJEKT "SJØPATTEDYR - FLERBESTANDSMODELLER". FORFATTEREN, TORSTEIN TJELTA, ER I DAG ANSATT VED UNIVERSITETSBIBLIOTEKET I OSLO

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
SENTER FOR MARINE RESSURSER

Sjøpattedyr i MULTSPEC

Torstein Tjelta

Sjøpattedyrseksjonen, Ressurssenteret
Havforskningsinstituttet

Innledning

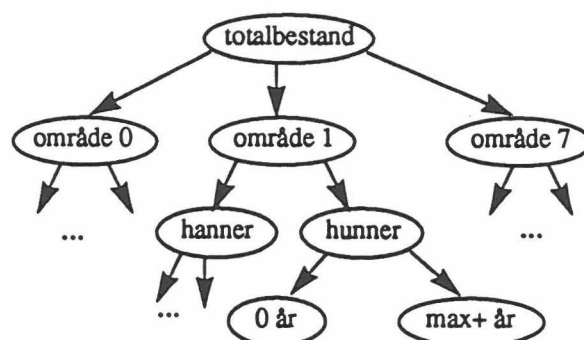
Dette er en beskrivelse av submodellene for sjøpattedyr som inngår i MULTSPEC: modellen for den nordøst-atlantiske vågehvalbestanden og for Østisbestanden av grønlandssel. Disse modellene er stort sett skåret over samme lest. Det gis derfor en mest mulig samlet fremstilling av sel og hval i det følgende.

Hver av submodellene er implementert som et antall prosesser som tilsammen simulerer bestandens populasjonsdynamiske utvikling. Prosesser som *vandring*, *reproduksjon*, *vekst*, *naturlig dødelighet* og *fangst* er definert internt for hver submodell. *Predasjon* er den eneste prosess som behandler interaksjoner mellom submodellene i MULTSPEC. Man kan også skjelne mellom *diskontinuerlige prosesser*, som for pattedyrenes vedkommende omfatter reproduksjon og fangst, som i modellen behandles på årsbasis, og *kontinuerlige prosesser* som naturlig dødelighet og predasjon, som utføres for hvert tidsskritt. Default tidsskritt for kontinuerlige prosesser er 1 mnd. Migrasjon utføres som første prosess hver måned.

De ulike prosesser i MULTSPEC kan slås av og på etter ønske. Hver prosess er kontrollert av et antall parametre som kan settes interaktivt. Defaultverdier settes vha. parameter-filer som leses ved oppstartning.

Alle bestandene som modelleres i MULTSPEC er representert ved trestrukturer hvor hvert nivå angir subpopulasjoner distribuert over en gitt dimensjon, for sjøpattedyrenes vedkommende *område*, *kjønn* og *alder*. Antall områder, kjønn og aldersgrupper kan endres. Til alle noder er det knyttet variable for størrelsen av den tilsvarende subpopulasjonen. Populasjonen i område A , kjønn s og alder a skal her angis som $N_{A,s,a}$. For hunkjønn er $s = 1$, og for hankjønn er $s = 2$.

FIGUR 1. Bestandsrepresentasjon



Til terminalnodene er også knyttet informasjon om vekt. Vektfaktoren $C_{A,s,a}$ er her definert som forholdet mellom dyrets vekt og normalvekten ifølge vekstkurven. Denne er med for å implementere en enkel modell for vekst, hvor veksten avhenger av tilgjengelig byttedyrtetthet, og prosesser som reproduksjon og dødelighet kan gjøres avhengige av dyrenes vektfaktor.¹

Bare deler av den nordøst-atlantiske vågehvalbestanden tilbringer sommerhalvåret innenfor de områder som modelleres i MULTSPEC. For å representere denne bestanden er område-inndelingen utvidet med et ekstra 'område 0'.

Østisbestanden av grønlandssel regnes å være med innenfor MULTSPEC's områdeinndeling hele året. Kvitsjøen er i denne forbindelse regnet med til område 5.

1. Reproduksjon

Rekrutteringen skjer i januar for hval og i mars for sel. Tilskuddet til bestanden, dvs. 0-åringer av kjønn s , er gitt som

$$\Delta N_{A,s,0} = \frac{1}{2} \times \sum_{a=0}^{a_{max}} R_a \times g(C_{A,1,a}) \times N_{A,1,a} \quad (1)$$

hvor parametrene er

- R_a : (p.._repro) reprodutivitet for hunner av alder a

og hvor vektavhengigheten er gitt ved funksjonen g .²

2. Fangst

Årlige fangster er input til programmet. Hele fangsten subtraheres proporsjonalt fra alle subpopulasjoner innenfor område 1 - 7. Dette gjøres i juni mnd. for hval og i mars (etter kastingen) for sel.

$$\Delta N_{A,s,a} = -c \times \frac{N_{A,s,a}}{\sum_{A',s',a'} N_{A',s',a'}} \quad (2)$$

Input-data er årsfangsten c .

1. Se avsnitt 7.

2. Se avsnitt 7.

For år uten fangstdata settes fangsten til

$$c = \hat{c} \times \sum_{A, s, a} N_{A, s, a} \quad (3)$$

hvor

- \hat{c} : (p.._catch) default årlig fangstrate.

For hval unntas årsklasse 0 fra fangstingen. For sel benyttes ulike fangstdata og -parametre for årsklasse 0 (pha_catch0) og eldre dyr (pha_catch).

3. Naturlig dødelighet

Populasjonen oppdateres for hvert tidsskritt som følge av naturlig dødelighet

$$N_{A, s, a} \leftarrow N_{A, s, a} \times e^{-z/d} \times h(C_{A, s, a}) \quad (4)$$

Parametrene er

- $z = z_0$: (p.._mort0) månedlig dødelighet for 0-åringer, *eller*
- $z = z_1$: (p.._mort) månedlig dødelighet for populasjonen forøvrig
- d : antall tidsskritt pr. mnd.

og vektavhengigheten er gitt ved funksjonen h .¹

For å ta hensyn til den store dødeligheten for sel i fiskeredskaper under selinvasjoner benyttes en tilleggsdødelighet i de kystnære områdene:

$$z \leftarrow z + z^\dagger \quad (5)$$

- z^\dagger : (pha_mort1) tilleggsdødelighet for sel i områdene 1 og 2.

4. Migrasjon

Migrasjonen beskrives av vandringsmatriser, dvs. en 8×8 (hval) eller en 7×7 (sel) matrise for hver måned. Omfordelingen av bestanden er første prosess som utføres hver måned, og den utføres kun en gang pr. måned, uansett tidsskritt. Migrasjonen er gitt ved vektorligningen

1. Se avsnitt 7.

$$\vec{N}_{s,a} \leftarrow V_t \times \vec{N}_{s,a} \quad (6)$$

hvor $\vec{N}_{s,a}$ angir områdefordelingen av subpopulasjonen med kjønn s og alder a , og parametrene er koeffisientene i vandringsmatrisen

- $(V_t)_{i,j}$: den relative del av populasjonen i område j som vandrer til område i (i begynnelsen av) måned t .

Vandringsmatrisene initialiseres på grunnlag av migrasjonsdata som leses fra fil, se Appendix. Det benyttes samme vandringsmatriser for alle kjønn og aldersgrupper. For sel benyttes to alternative filer, en med data for normal vandring og en for år med selinvasjon. Vandringen gir opphav til en områdefordeling av hval og sel som vist i Appendix.

5. Predasjon

Beregningen av predasjonen fra sjøpattedyr er basert på et anslag over predatorens energikonsum. Det normale energikonsumet fra et individ i løpet av et tidsskritt av varighet Δt (sekunder) settes til

$$\hat{E}_{A,s,a} = p_t \times \hat{w}_{s,a}^{0.75} \times awf_a \times \Delta t \quad (7)$$

hvor $\hat{w}_{s,a}$ er normalvekten (kg) i subpopulasjonen ifølge vekstkurven, parameteren

- p_t : gjennomsnittlig brutto energikonsumrate i forhold til vekt i måned t

Aldersavhengighetsfaktoren er for hval¹

$$awf_a = \max(2.17 - 0.17a, 1) \quad (8)$$

og for sel²

$$awf_a = \max(2.25 - 0.25a, 1) \quad (9)$$

Summen d_A av byttedyrbestandenes tettheter i området beregnes, målt i energienheter (Joule) pr. areal og veiet med byttedyrenes respektive "suitabilities" for predatorgruppen.

$$d_A = \alpha_A^{-1} \sum_i \eta_i M_{i,A} S_i \quad (10)$$

Her er $M_{i,A}$ byttebestandens totalmasse i område A . Parametrene er

1. se Markussen & al, 1992.

2. se Øritsland & Markussen, 1990.

- η_i : Energiinnhold (kJ/g) for byttedyr i
- s_i : (p.._scap, p.._scod,...) Relativ preferanse (suitability) for byttedyr i
- α_A : Areal av område A

Fødenivået f_A beregnes som

$$f_A = \frac{d_A}{(\hat{f}^{-1} - 1)\hat{d} + d_A} \quad (11)$$

hvor parametrene er

- \hat{d} : (p.._dprey) den verdi for d som gir normalt energikonsum og
- \hat{f} : (p.._flev) normalt fødenivå, dvs. den verdi for fødenivået som svarer til $d = \hat{d}$.

Det faktiske energikonsumet pr. individ beregnes som produktet

$$E_{A,s,a} = \hat{E}_{A,s,a} \times \frac{f_A}{\hat{f}} \times \phi(C_{A,s,a}) \quad (12)$$

hvor vektavhengigheten er gitt ved funksjonen ϕ .¹

Vi forutsetter at tidsskrittet er så kort at konsumet av hver byttedyrart blir lite i forhold til artens totalmasse i området, og setter konsumet av art i til

$$K_{A,s,a}^i = N_{A,s,a} \times \frac{E_{A,s,a}}{\alpha_A d_A} \times M_{i,A} S_i \quad (13)$$

6. Vekst

Hvalens normalvekt er en funksjon av kjønn og alder:²

$$\hat{w}_{1,a} = 8300 \times e^{-2.6 \times e^{-0.235 \times (a+0.5)}} \quad (14)$$

$$\hat{w}_{2,a} = 6500 \times e^{-2.6 \times e^{-0.275 \times (a+0.5)}} \quad (15)$$

Selens normalvekt er gitt som en funksjon av alderen alene:³

$$\hat{w}_a = 129.9 \times e^{-1.458 \times e^{-0.348 \times (a+0.5)}} \quad (16)$$

Det benyttes gjennomsnittsverdier for alderen, som bare oppdateres ved hvert årsskifte.

1. Se avsnitt 7.

2. Vekstfunksjonene er hentet fra *Markussen & al, 1992*.

3. *Innes & al, 1981*.

Definisjonen av vekt faktoren gir

$$w_{A,s,a} = \hat{w}_{s,a} C_{A,s,a} \quad (17)$$

Det forutsettes at dyrets vekt faktor er uendret ved normalt energikonsum (se forrige avsnitt). Ved overskudd eller underskudd i energikonsum oppdateres vekt faktoren i henhold til en parameter μ (p.._equiv) som gir forholdet energi / vektendring.

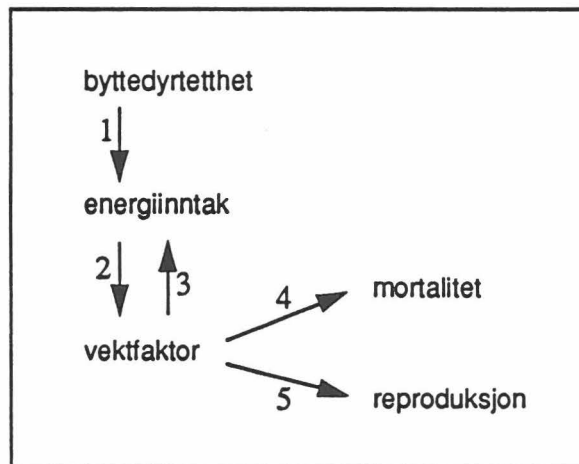
$$\Delta w_{A,s,a} = (E_{A,s,a} - \hat{E}_{A,s,a}) / \mu \quad (18)$$

$$\Delta C_{A,s,a} = C_{A,s,a} \times \frac{\Delta w_{A,s,a}}{w_{A,s,a}} \quad (19)$$

Ved å slå av vekstprosessen holdes $C=1$, dvs. veksten følger vekstkurvene (14) - (16).

7. Modellering av tilbakevirkning fra byttedyrbestander på sjøpattedyr

Bestandsstørrelser og distribusjon av fisk har rimeligvis avgjørende innflytelse på sjøpattedyrenes individuelle vekst, og derigjennom på dødelighet og reproduksjon i sjøpattedyrbestandene. Det er også rimelig å anta at sjøpattedyrenes vandring avhenger av den aktuelle fordeling av byttedyr, men det er ikke gjort noe forsøk på å modellere dette i MULTSPEC. Den implementerte modellen tar utgangspunkt i et enkelt skjema:



“Vekt faktoren” betegner her forholdet mellom dyrets vekt og den “normalvekt” som vekstfunksjonen forutsier. Det vanlige kondisjonsbegrepet (vekt/lengde) er ikke benyttet, da vi har valgt ikke å representere lengde. De ulike avhengighetene (nummererte piler) må bestemmes for å få en konkret modell. Funksjonene (20 - 22) som er valgt i nåværende implementasjon er å betrakte som tentative.

1. *byttedyrtetthet - energiinntak*. Energiinntaket er proporsjonalt med fødenivået, som er definert i ligning 11. Parametrene \hat{d} (p.._dprey) og \hat{f} (p.._flev) bestemmer funksjonen.

2. *energiinntak - vektfaktor*. Overskudd / underskudd på energi antas å gi proporsjonal vektøkning / -tap, se ligninger 18 og 19. (Dette er antagelig en grov forenkling.) Proporsjonalitetsfaktoren er parameteren μ (p.._equiv).

3. *vektfaktor - energiinntak*. Energiinntaket er gjort avhengig av vekt faktoren C med en faktor (se ligning 12)

$$\phi(C) = C^{-1/2} \quad (20)$$

Den negative eksponenten gjør predatoren mindre "sulten" ved høyere vekt faktor, og bidrar derved til å stabilisere vekten.

4. *vektfaktor - mortalitet*. Den årlige overlevelsesrate multipliseres med en faktor lik vekt faktoren, dersom denne er lavere enn 1. I ligning 4 defineres h ved

$$h(C) = \min(C^{1/(12d)}, 1) \quad (21)$$

5. *vektfaktor - reproduksjon*. Likeledes gjøres tilskuddet til bestanden proporsjonalt med en faktor g (se ligning 1), definert som

$$g(C) = \min(C, 1) \quad (22)$$

8. Kjøringer

Kjøringer som viser modellens adferd for ulike verdier av byttedyrpreferansene hos pattedyrene er gjort i *Bogstad & al, 1992*. For å vise effekten av tilbakevirkningen (se forrige avsnitt) tar vi med noen ytterligere simuleringer her. Tilbakevirkningen kan slås av ved å slå av veksten for predatoren, dvs. la vekten følge vekstkurvene (ligning 14-16). Siden samme modell er benyttet for sel og hval vises her bare tabeller for sel.

Parametre for reproduktivitet, dødelighet og fangstprosent er satt slik at selbestanden holder seg omtrent konstant når vekstprosessen er slått av. (tabell 1)

Defaultverdier for parametrene for optimal byttetetthet (pha_dprey) og optimalt fødenivå (pha_flev) er satt slik at effekten av å slå på tilbakevirkningen er liten med de fiskebestandene som opptrer i simuleringene. (tabell 2)

For å antyde følsomheten overfor byttedyrtettheten er tatt med en kjøring hvor pha_dprey er øket med 50%. Dette fører til at byttetettheten til tider blir "for liten", predatorenes kondisjon (vektfaktor) reduseres slik at vi får en merkbar nedgang i selbestanden. Ifølge funksjonene i ligning 21 og 22 vil mortalitet og reproduksjon bare påvirkes ved lav kondisjon (vektfaktor < 1) Settes optimal byttetetthet slik at den alltid er lavere enn den aktuelle byttetettheten vil derfor selbestanden utvikle seg som når modellen kjøres uten tilbakevirkning.

Parameteren pha_flev (fødenivå) uttrykker forholdet mellom optimalt og maksimalt konsum. Konsumet ved rikelig byttetilgang kan økes ved å sette denne lavere. Dette har liten innflytelse på bestandsstørrelsen med de nåværende ligninger.

TABELL 1. Ingen tilbakevirkning på sel^a

YEAR	IM.CAP	M.CAP	COD	SEALS	SC.CAP	SC.COD	SC.OTH
1991	4619	1779	1324	401341	520	15	616
1992	7798	1357	1224	401710	609	16	479
1993	7656	1065	1162	401009	620	15	462
1994	7196	1124	1096	398955	603	15	476
1995	7336	791	1014	396521	589	15	480
1996	7404	995	963	396226	591	14	476
1997	7547	921	948	397786	598	13	469
1998	7720	906	938	399141	605	13	464
1999	7841	943	929	400276	611	13	461
2000	7932	952	929	401079	615	13	458

a. Tabellen viser umoden og moden lodde og torsk i mill. kg. SC = selens konsum

TABELL 2. Tilbakevirkning ifølge parametre som i appendiks

YEAR	IM.CAP	M.CAP	COD	SEALS	SC.CAP	SC.COD	SC.OTH
1991	4620	1779	1324	399971	519	15	616
1992	7807	1357	1224	399785	600	16	473
1993	7675	1066	1163	399151	608	15	453
1994	7221	1126	1097	397147	592	15	466
1995	7364	793	1016	394732	579	15	470
1996	7436	997	964	394430	581	13	467
1997	7580	922	950	395968	587	13	460
1998	7755	907	940	397297	594	13	454
1999	7876	943	931	398412	600	13	451
2000	7967	952	932	399204	604	12	448

TABELL 3. pha_dprey = 0.3

YEAR	IM.CAP	M.CAP	COD	SEALS	SC.CAP	SC.COD	SC.OTH
1991	4630	1779	1325	393360	511	14	602
1992	7827	1358	1226	384049	581	16	455
1993	7717	1069	1165	380376	581	14	430
1994	7282	1131	1100	376066	563	14	439
1995	7442	797	1020	370733	547	14	438
1996	7533	1003	970	367068	544	12	431
1997	7693	927	957	365352	546	12	420
1998	7885	910	948	363936	548	12	411
1999	8021	947	940	362627	550	11	405
2000	8122	955	941	361224	550	11	400

Appendix

Parameter-filer

Default parametre for sjøpattedyr leses av MULTSPEC fra to ascii-filer, med følgende layout (tab = vilkårlig mellomrom):

- parwhale:

pmi_mort0	0.0583	instantaneous natural mortality pr month, age = 0
pmi_mort	0.0075	instantaneous natural mortality pr month, age > 0
pmi_catch	2.5	% default catch
pmi_ereq	20 20 20 20 20 20 20 20 20 20 20 20 20	energy requirement, W/(kg**0.75)
pmi_repro	0 0 0 0 0 0 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95 0.95	reproductivity
pmi_eoth	5.0	energy content of other food, kJ/g
pmi_doth	0.02 0.02 0.02 0.02 0.02 0.02 0.02 0.02 0.02	* ktonnes/sq.naut.mile
pmi_scap	1.0	suitability of capelin as prey
pmi_sher	1.0	suitability of herring as prey
pmi_spol	0.2	suitability of polar cod as prey
pmi_scod	0.05	suitability of cod as prey
pmi_soth	0.1	suitability of other food
pmi_dprey	0.01	prey energy density required, TJ/sq.naut.mile
pmi_flev	0.95	feeding level at normal growth
pmi_equiv	50	energy/weight, kJ/g

- parseal:

pha_mort0	0.025	instantaneous natural mortality pr month, age = 0
pha_mort	0.0083	instantaneous natural mortality pr month, age > 0
pha_mort1	0.3	high mortality in areas 1 & 2 during invasions
pha_catch0	29.2	% default catch, age = 0
pha_catch	3.2	% default catch, age > 0
pha_ereq	5 5 5 5 5 10 50 50 50 5 5 5	* energy requirement, W/(kg**0.75)
pha_repro	0 0 0 0 0 0.1 0.5 0.94 0.94 0.94	* reproductivity
pha_eoth	5.0	energy content of other food, kJ/g
pha_doth	0.02 0.02 0.02 0.02 0.02 0.02 0.02	* ktonnes/sq.naut.mile
pha_scap	1.0	suitability of capelin as prey
pha_sher	1.0	suitability of herring as prey
pha_spol	0.2	suitability of polar cod as prey
pha_scod	0.2	suitability of cod as prey
pha_soth	0.8	suitability of other food
pha_dprey	0.2	prey energy density required, TJ/sq.naut.mile
pha_flev	0.95	feeding level at normal growth
pha_equiv	50	energy/weight, kJ/g

Input-filer for startpopulasjon

Inputfiler for startpopulasjoner må foreligge under katalogen **Data**, på ascii-format. Kun den første linjen hvor <årstall> er lik startåret for simuleringen, blir lest inn.

- min-stock
Filen består av et vilkårlig antall linjer på formen
<årstall> <0-åringer> <1-åringer>.....<19-åringer> <20+-åringer>
- harp-stock
Filen består av et vilkårlig antall linjer på formen
<årstall> <0-åringer> <1-åringer>.....<8-åringer> <9+-åringer>

Input-filer for fangsttall

Filene med fangsttall må foreligge under katalogen **Data**, på ascii-format.

- min-catch
Filen består av et vilkårlig antall linjer på formen
<årstall> <fangsttall>
- harp-catch
Filen består av et vilkårlig antall linjer på formen
<årstall> <0-åringer> <eldre>

Input-filer for migrasjonsdata

Data for migrasjon må foreligge under katalogen **Data**, på filene

- min-mig
- harp-mig-1
- harp-mig-2

De kan inneholde et vilkårlig antall linjer på formen

<månednr> <fraområde> <tilområde> <andel>

De eksisterende versjoner av filene gir opphav til fordelinger av bestandene som vist på figurene 1 - 3.

TABELL 4. Fordeling av hvalbestanden

Month	Area 0	Area 1	Area 2	Area 3	Area 4	Area 5	Area 6	Area 7
1	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2	0.92	0.04	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
3	0.74	0.04	0.05	0.12	0.00	0.00	0.06	0.00
4	0.60	0.04	0.05	0.18	0.03	0.00	0.11	0.00
5	0.49	0.04	0.05	0.21	0.03	0.03	0.13	0.02
6	0.45	0.05	0.07	0.19	0.02	0.05	0.14	0.03
7	0.45	0.05	0.07	0.22	0.02	0.02	0.16	0.02
8	0.56	0.06	0.10	0.13	0.05	0.00	0.10	0.00
9	0.82	0.05	0.11	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00
10	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
11	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

TABELL 5. Fordeling av selbestanden, normal vandring (harp-mig-1)

Month	Area 1	Area 2	Area 3	Area 4	Area 5	Area 6	Area 7
1	0.00	0.00	0.20	0.20	0.50	0.00	0.10
2	0.00	0.00	0.30	0.10	0.60	0.00	0.00
3	0.00	0.00	0.25	0.00	0.75	0.00	0.00
4	0.00	0.00	0.25	0.00	0.75	0.00	0.00
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.75	0.00	0.25
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.20	0.50
7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.30	0.50
8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50
9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40	0.60
10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.70
11	0.00	0.00	0.30	0.10	0.10	0.00	0.50
12	0.00	0.00	0.30	0.10	0.20	0.00	0.40

TABELL 6. Fordeling av selbestanden, selinvasjon (harp-mig-2)

Month	Area 1	Area 2	Area 3	Area 4	Area 5	Area 6	Area 7
1	0.10	0.30	0.20	0.10	0.30	0.00	0.00
2	0.30	0.20	0.20	0.00	0.30	0.00	0.00
3	0.10	0.10	0.20	0.00	0.60	0.00	0.00
4	0.00	0.00	0.25	0.00	0.75	0.00	0.00
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.75	0.00	0.25
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.20	0.50
7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.30	0.50
8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50
9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40	0.60
10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.70
11	0.00	0.00	0.30	0.10	0.10	0.00	0.50
12	0.00	0.00	0.30	0.10	0.20	0.00	0.40

Referanser

- Bogstad, B., Tjelmeland, S., Tjelta, T. & Ulltang, Ø. 1992. Description of a multispecies model for the Barents Sea (MULTSPEC) and a study of its sensitivity to assumptions on food preferences and stock sizes of minke whales and harp seals. SC/44/O 9. Institute of Marine Research, Bergen. 47p.
- Innes, S., Stewart, R.E.A. & Lavigne, D.M. 1981. Growth in Northwest Atlantic Harp Seals. *Phoca Groenlandica* J. Zool. Lond. 194: 11-24.
- Markussen, N.H., Ryg, M. & Lydersen, C. 1992. Food consumption of the NE Atlantic minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) population estimated with a simulation model. ICES J. mar. Sci., 49: 317-323.
- Øritsland, N.A. & Markussen, N.H. 1990. Outline of a physiologically based model for population energetics. *Ecological Modelling*, 52 (1990): 267-288.