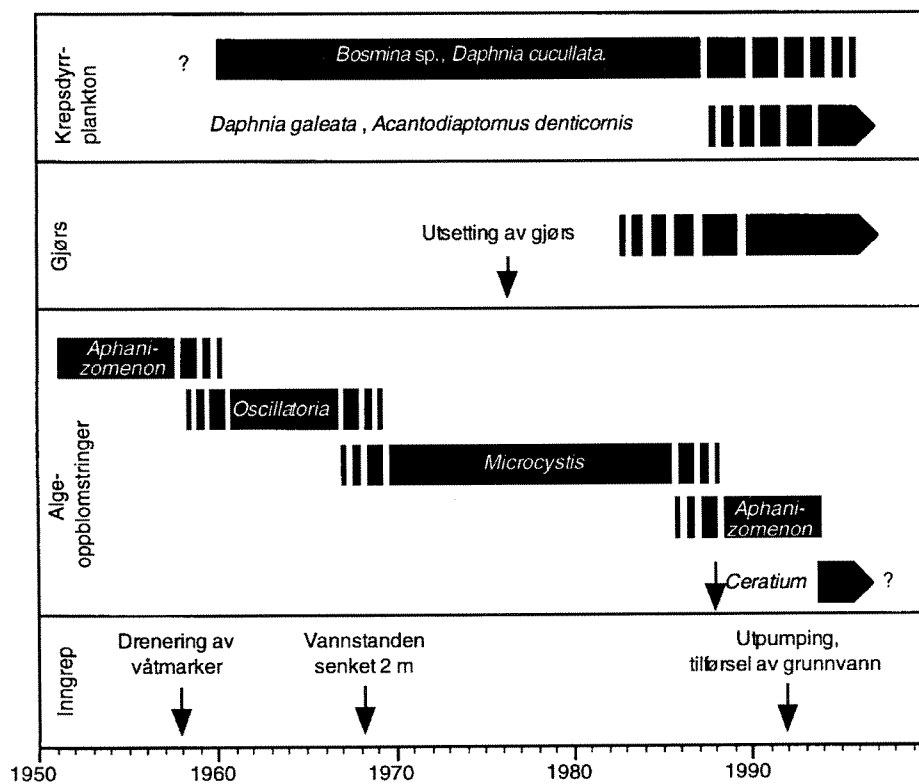


Økologiske forhold i Akersvannet.



Hovedkontor

Postboks 173, Kjelsås
0411 Oslo
Telefon (47) 22 18 51 00
Telefax (47) 22 18 52 00

Sørlandsavdelingen

Televeien 1
4890 Grimstad
Telefon (47) 37 04 30 33
Telefax (47) 37 04 45 13

Østlandsavdelingen

Rute 866
2312 Ottestad
Telefon (47) 62 57 64 00
Telefax (47) 62 57 66 53

Vestlandsavdelingen

Thormøhlensgt 55
5008 Bergen
Telefon (47) 55 32 56 40
Telefax (47) 55 32 88 33

Akvaplan-NIVA A/S

Søndre Tollbugate 3
9000 Tromsø
Telefon (47) 77 68 52 80
Telefax (47) 77 68 05 09

Tittel Økologiske forhold i Akersvannet	Løpenr. (for bestilling) 3494-96	Dato 12-6-96
	Prosjektnr. Undernr. O-95288	Sider Pris 32
Forfatter(e) Eirik Fjeld, Dag Berge, Olav Skulberg og Jarl Eivind Løvik	Fagområde Vassdrag	Distribusjon
	Geografisk område Vestfold	Trykket NIVA

Oppdragsgiver Fylkesmannen i Vestfold, Miljøvernnavdelingen	Oppdragsreferanse
--	-------------------

<p>Sammendrag</p> <p>Det er gjort en økologisk vurdering av Akersvannet med bakgrunn i den biologisk sett ustabile situasjonen innsjøen er i. Fra å være dominert av blågrønnalger, ble algesamfunnet i 1994 og 1995 dominert av fureflagellaten <i>Ceratium hirundinella</i>. Et sammenbrudd i bestanden av denne i august 1995 førte til omfattende fiskedød. Det antas at framveksten av en kraftig bestand av rovfisken gjørs har ført til en reduksjon i bestanden av zooplanktonspisende fisk. Dette har redusert predasjonstrykket på krepssdyrplanktonet, og på 1990-tallet har det kommet inn større arter som er mer effektive beitere på algeplanktonet. Trolig har algebiomassen periodevis vært kraftig nedbeitet, noe som har gitt den store og lite beitbare algen <i>Ceratium hirundinella</i> en avgjørende konkurransefordel. Fosfortilførselene må reduseres for å få en akseptabel vannkvalitet.</p>
--

<p>Fire norske emneord</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. eutrofiering 2. zooplankton 3. gjørs 4. <i>Ceratium hirundinella</i> 	<p>Fire engelske emneord</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. eutrofication 2. zooplankton 3. pikeperch 4. <i>Ceratium hirundinella</i>
---	--

Eirik Fjeld
Eirik Fjeld

Prosjektleder

ISBN 82-577-3034-3

Dag Berge
Dag Berge

Forskningssjef

Økologiske forhold
i
Akersvannet

Forord

Dette prosjektet kom i gang etter en henvendelse fra Fylkesmannen i Vestfold, Miljøvernavdelingen, ved seksjonssjef Werner Olsen og fiskeforvalter Anne Skov.

Bakgrunnen for prosjektet var den uvanlige masseoppblostringen av algen *Ceratium hirundinella* i 1994 og 1995, som førte til en episode med omfattende fiskedød i august 1995. Prosjektet hadde som formål å belyse årsakene til Akersvannets meget ustabile økologiske situasjon. Det innebefattet blant annet å:

- systematisere eksisterende kunnskap om Akersvannet
- analysere arkiverte prøver av krepsdyrplanktonet
- foreta et prøvefiske
- vurdere om pumpeprosjektet kan ha hatt noen innflytelse på den ustabile situasjonen i vannet

Undertegnede har stått som prosjektleder og er hovedforfatter av rapporten. Medarbeidere har vært Dag Berge, Olav Skulberg og Jarl Eivind Løvik. Det arkiverte zooplanktonmaterialet er innsamlet i regi av Olav Skulberg, og det er analysert av Jarl Eivind Løvik.

Prosjektet er finansiert av Fylkesmannen i Vestfold, Stokke og Sem kommune, samt Vestfold Interkommunale Vannverk.

Oslo, 12. juni 1996

Eirik Fjeld

Innhold

Sammendrag og konklusjoner	1
1.0 Innledning	2
2.0 Kort om Akersvannet	3
2.1 Beliggenhet	3
2.2 Vannkvalitet	4
3.0 Algeplanktonet	5
3.1 Sesongutviklingen	5
3.3 Blågrønnalgene	6
3.4 <i>Ceratium hirundinella</i>	7
4.0 Krepserplanktonet	8
4.1 Materiale	8
4.2 Artssammensetningen	9
4.3 Størrelsesfordelingen	10
5.0 Fiskesamfunnet	12
5.1 Generelt	12
5.2 Fiskeundersøkelsen i 1995	13
5.3 Resultater – gjørs	15
5.4 Resultater – abbor	19
6.0 Akersvannet – endringer og årsaksforhold	23
Endringer i økosystemet	23
Årsaksforhold	25
Litteratur	28
Vedlegg	30

Sammendrag og konklusjoner

Akersvannet har siden begynnelsen på 1990-tallet vært i en økologisk sett ustabil situasjon karakterisert med store år-til-år svingninger i algebiomassen og perioder med reaktivt ortofosfat (algetilgjengelig fosfat) i produksjonssjiktet i vegetasjonsperioden. I 1994 og 1995 inntraff det massive og langvarige oppblomstringer av algen *Ceratium hirundinella*. Den negative situasjonen endte opp med et sammenbrudd i algebiomassen i august 1995. Dette skapte akutt oksygensvikt i vannmassene og førte til omfattende fiskedød.

NIVA har analysert bakgrunnen for den ustabile utviklingen i Akersvannet. Vi har benyttet oss av tidligere data og rapporter, arkiverte zooplanktonprøver, og resultater fra et prøvefiske. Våre hovedkonklusjoner er:

- Etableringen av en kraftig gjørs-bestand synes å ha ført til redusert predasjonstrykk på krepsdyrplanktonet. Dette har i sin tur resultert i en endret sammensetning av krepsdyrplanktonet, og større og mer effektive herbivore (planteplanktonspisende) arter og former dukket opp på begynnelsen av 1990-tallet.
- Økt beitepress fra krepsdyrplanktonet synes å ha ført til en situasjon med periodevis beitekontroll av algeproduksjonen. Dette har gitt algen *Ceratium hirundinella* en konkurransefordel, da den på grunn av sin store størrelse ikke blir spist av krepsdyrplankton.
- Vinterpumpingen er neppe den utløsende årsak til *Ceratium*-oppblomstringen. Utpumpingen kan ha bidratt til å forsterke situasjonen ved å frigjøre hvilestadier fra sedimentet, og skape en gunstigere vannkvalitet for algen. Sammenliknet med de naturlige prosessene er imidlertid effekten av vinterpumpingen trolig av mindre betydning, men forholdet bør fortsatt være gjenstand for undersøkelse.
- Den eneste sikre mulighet til å bedre vannkvaliteten i Akersvannet er gå inn med tiltak som reduserer fosfoskonsentrasjonene i vannmassene.

1.0 Innledning

Akersvannet i Vestfold er en innsjø med spesielle naturkvaliteter og mange brukerinteresser. Innsjøen ligger i et landskapsvernområde, den tjener som reservevannskilde for Vestfold Interkommunale Vannverk, og er populær i sportsfiske- og rekreasjonssammenheng. Innsjøen er sterkt eutrof (næringsrik), og har i en årrekke hatt regelmessige oppblomstringer av blågrønnalger. I mai 1994 inntrådte imidlertid en vedvarende oppblomstring av algen *Ceratium hirundinella*, som også i vegetasjonsperioden neste år dominerte i planteplanktonet fram til midten av august. Bestanden av *C. hirundinella* brøt da sammen, samtidig som det inntrådte en omfattende fiskedød. I en rapport utgitt høsten 1995 konkluderte NIVA med at fiskedøden skyltes ekstremt lave oksygenkonsentrasjoner forårsaket av et sammenbrudd i bestanden av *C. hirundinella*. Årsaken til sammenbruddet skyltes trolig oppbrukte reserver av næringssalter.

Hvorfor algesamfunnet i Akersvannet utviklet seg fra å være dominert av blågrønnalger til å bli dominert av *C. hirundinella* hadde vi imidlertid utilstrekkelig med data til å kunne gi noe annet enn antydninger om. I denne rapporten vil vi belyse nærmere de biologiske og limnologiske mekanismene som kan ha forårsaket en slik utvikling.

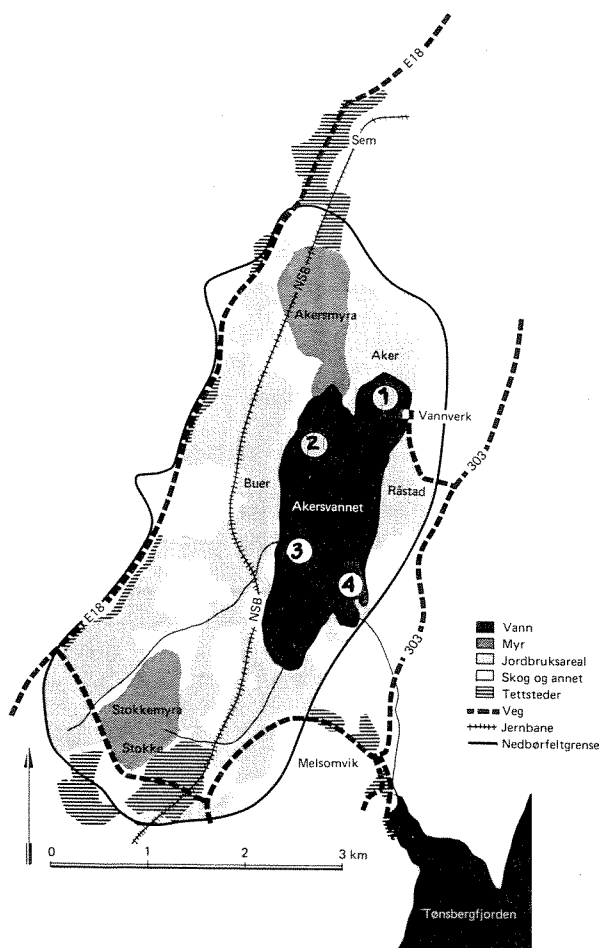
Rapporten baserer seg på tidligere publiserte data, samt nye analyser av arkiverte prøver av krepssdyrplankton. Vi presenterer også resultatene fra et prøvefiske utført høsten 1995, med vektlegging på vekst og alder ved kjønnsmodning hos gjørs og abbor.

2.0 Kort om Akersvannet

2.1 Beliggenhet

Akersvannet og dets miljø har tidligere blitt tildels inngående beskrevet i flere NIVA-rapporter, og vi gir derfor her kun en kort gjennomgang av de viktigste forholdene. En mer detaljert beskrivelse av nedbørfeltet, vannets morfometri og hydrologi finnes i Berge (1986), mens utviklingen i vannkjemi og planteplankton er dokumentert av Skulberg (1991, 1994, og 1995).

Akersvannet ligger i Vestfold fylke, 5–6 km i sydvestlig retning fra Tønsberg, på grensen mellom Sem og Stokke kommune (figur 1). Vannet ligger 16 m o.h., er ca 3 km langt og 1 km bredt, og har en overflate på 2,3 km². Innsjøen er forholdsvis grunn med et midlere dyp på 6 m, og et maksimaldyp på 13 m. Innsjøens nedbørfelt er forholdsvis lite, ca 14 km², hvorav nær halvparten utgjøres av dyrka mark. Volumet er beregnet til 14,5 millioner m³, og midlere avrenning er i følge NVE ca 20 l/km²·s. Vannets teoretisk oppholdstid er ca 1,7 år.



Figur 1. Kart over Akersvannet.

2.2 Vannkvalitet

Akersvannet er en sterkt eutrof innsjø med betydelige tilførsler av næringssalter (nitrogen og fosfat) fra de omkringliggende landbruksområdene. I løpet av de siste 10 årene har gjennomsnittlig mengde totalt fosfor i det øvre 6 m vannsjikt igjennom sommersesongen vært 40–60 $\mu\text{g P}\cdot\text{l}^{-1}$. Tilsvarende tall for totalt nitrogen er 1000–1600 $\mu\text{g N}\cdot\text{l}^{-1}$. Gjennomsnittlig siktedyp i sommerhalvåret, som i Akersvannet hovedsakelig er bestemt av mengden alger, var i samme periode 0,9–1,9 m. Etter SFTs vannkvalitetskriterier for ferskvann karakteriseres vannkvaliteten som meget dårlig ($> 50 \mu\text{g P}\cdot\text{l}^{-1}$, $> 800 \mu\text{g N}\cdot\text{l}^{-1}$).

Akersvannet er et ionerikt vann, med en elektrolyttisk ledningsevne på omlag $20 \text{ mS}\cdot\text{m}^{-1}$ ($25 \text{ }^\circ\text{C}$). Den fremste årsaken til den høye ledningsevnen er at innsjøen ligger i et område bestående av gamle marine sedimenter. Midlere kalsium og magnesiumkonsentrasjoner er henholdsvis 14,5 og 4,8 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$, og vannet kan klassifiseres som middels kalkrikt. pH i produksjons sesongen er vanligvis høy på grunn av fotosyntetisk forbruk av CO_2 . I perioder med høy algevekst kan pH i overflatelaget komme opp i over 9. Utenom produksjonssesongen er pH vanligvis omkring 7,3.

På tross av at Akersvannet er sterkt eutroft er det mer sjelden at det inntreffer episoder med oksygenfrie forhold i vannmassene. Sommerstid er det ikke uvanlig med overmetning av oksygen i de øvre vannsjikt på grunn av høy algevekst og tilhørende fotosyntetisk aktivitet. Da innsjøen er såvidt grunn og vindpåvirket blandes det oksygenrikt overflatevann inn i dypvannet fra tid til annen. Under stagnasjonsperiodene om sommeren og vinteren (perioder med liten vertikal sirkulasjon i vannmassene), kan imidlertid oksygenkonsentrasjonene reduseres betydelig i dypvannet. Det er likevel kun unntaksvis, slik som under episoden med fiskedød i 1995, at det inntreffer oksygenfrie forhold.

Det er vanlig å anta at fosfor er begrensende for produksjonen av planteplankton når forholdet mellom nitrogen og fosfor (N/P-forholdet) i vannmassene er større eller lik 12. (Dillon og Riegler 1974). N/P-forholdet har stort sett variert mellom 20 og 40 de siste 10 årene (Berge og Fjeld 1995). Dette viser at fosfor er en produksjonsberensende faktor for i Akersvannet.

3.0 Algeplanktonet

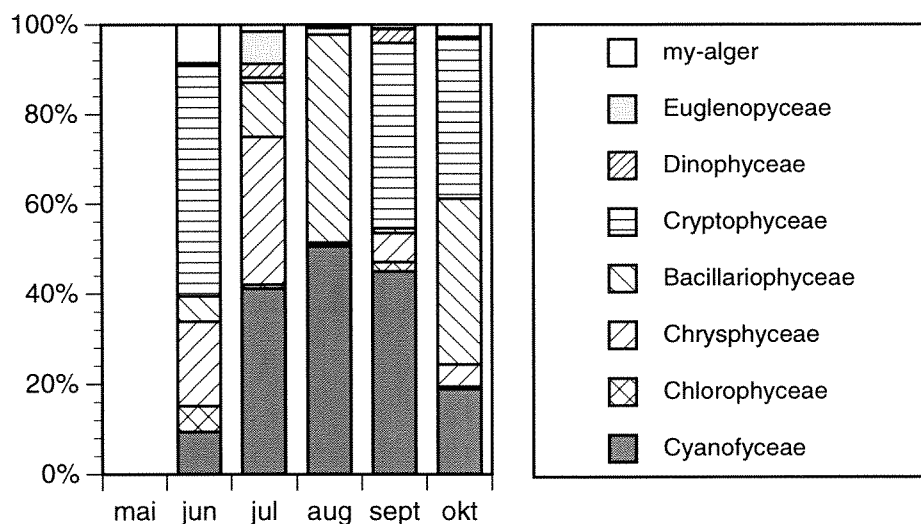
Vi gir her en kort framstilling av den sesongmessige utviklingen av algeplanktonet i Akersvannet, før vi redegjør for blågrønnalgenes og *Ceratium hirundinellas* miljøkrav og konkurranseforhold.

2.1 Sesong-utviklingen

Artssammensetningen i det planktoniske algesamfunnet i Akersvannet er typisk for eutrofe og hypereutrofe innsjøer (Brettum 1989). Et typisk forløp i sammensetningen av alger gjennom en sesong er gitt i figur 2.

Forsommerplanktonet i Akersvannet domineres vanligvis av diatoméer eller kiselalger (*Bacillariophyceae*), mindre cryptomonader (*Chrytophyceae*), og grønnalger (*Chlorophyceae*). Ut over sommeren (juli) blir blågrønnalgene dominerende i planktonsamfunnet og kan prege planktonvegetasjonen i innsjøen gjennom ettersommeren og høsten. På 90-tallet har arter av slekten *Aphanizomenon* vært dominerende i blågrønnalgevegetasjonen.

De massive og varige oppblomstringene av algen *C. hirundinella* som fant sted i 1994 og 1995 er atypisk for Akersvannet. Riktignok har *C. hirundinella* vært en vanlig komponent i Akersvannets plankton (Skulberg 1991), men den har vanligvis opptrådt som en ettersommerart, med størst forekomst i august. Berge (1986) rapporterer om en masseoppblomstring av arten i august 1985. Oppblomstringen varte imidlertid kun noen få uker og brøt brått sammen i slutten av måneden. Forekomster som i 1994 og 1995 har man ikke tidligere observert i Akersvannet (Skulberg 1995). Oppblomstringene startet da allerede i mai, og i 1994 varte den hele vegetasjonssesongen ut til september, mens algepopulasjonen i 1995 kollapset brått i midten av august — trolig på grunn av oppbrukte næringssaltreserver.



Figur 2. Algeutviklingen i Akersvannet vekstsesongen 1992.

Vi har tidligere rapportert at algesamfunnet i Akersvannet er inne i en ustabil fase (Berge og Fjeld 1995), kjennetegnet av store årlige svingninger i biomassen. Eksempelvis var middelverdien av klorofyll-a i vegetasjonsperioden i 1994 på $63 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, hvilket var 4 ganger så høyt som i 1992 og 1993 ($17 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$). Forsommerverdierne fra 1992 var spesielt lave, faktisk så lave at de var karakteristiske for næringsfattige innsjøer, mens de siste år har vist verdier karakteristisk for hypereutrofe (sterkt næringsbelastede) innsjøer. Samtidig er det observert reaktivt ortofosfat i vannmassene i produksjonssesongen de siste årene. Dette er uvanlig for innsjøer som Akersvannet hvor fosfor som regel er det begrensende næringsstoff for algeproduksjonen.

2.3 Blågrønnalgene

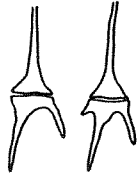
Blågrønnalgene (*Cyanophyceae*) er prokaryote organismer (mangler cellekjerne) som klassifiseres som bakterier (blågrønn-bakterier). De fleste slektene kan fikse det frie oppløste nitrogenet (N_2) som finnes i vannmassene. Dette gir blågrønnalgene et konkurransefortrinn i innsjøer med et lavt nitrogen-fosfor forhold (N/P-forhold).

Akersvannet har fra langt tilbake vært en innsjø med oppblomstringer av blågrønnalger. Jordbruket, det omkringliggende kulturlandskap og andre naturgitte forhold har skapt et miljø som favoriserer blågrønnalger (Skulberg 1994). Disse har skapt praktiske og næringsmiddelhygieniske problemer med bruken av Akersvannet som drikkevannskilde. De første limnologiske arbeidene med vannkvalitetsproblemer i Akersvannet er rapportert av Dalin (1955). Her beskrives det vannblomst av blågrønnalger, trolig av slektene *Anabaena* og *Aphanizomenon* (Skulberg 1994). I 1960-åra dominerte slekten *Oscillatoria* blant blågrønnalgene. Etter vannstandssenkningen i 1968 dominerte arter av slekten *Microcystis* fram til siste halvdel av 1980-åra. Denne utviklingstendens eller suksessjon i algesamfunnet tyder på en tiltagende eutrofiering. Trenden med tiltagende eutrofiering synes imidlertid å bli brutt fra begynnelsen på 1990-tallet, da arter av slekten *Aphanizomenon* igjen ble framtrædende i blågrønnalgevegetasjonen. Det bør også nevnes at en toksinproduserende stamme av *M. aeruginosa* var framtrædende blant blågrønnalgene på 1980-tallet. Senere avtok toksinproduksjonen i innsjøen, samtidig med at *Microcystis* mistet sin dominans blant blågrønnalgene. Det har ikke vært påvist toksinproduserende stammer av blågrønnalger i Akersvannet etter 1991 (Skulberg 1995).

Erfaringsmessig har de meteorologiske forholdene vært avgjørende for hvorvidt en oppblomstring av blågrønnalger har funnet sted i Akersvannet (Skulberg et al. 1989). Høy temperatur, moderat vannutsiftning og liten omrøring av vannmassene i vegetasjonsperioden synes å begunstige en oppblomstring.

2.4 *Ceratium hirundinella*

C. hirundinella er blant de største og mer særpregede artene i ferskvannets algeplankton. Sett under et mikroskop er den mørkebrun av farge, med flere horn og en sentral fure



(figur 3). Arten er vanlig forekommende i innsjøer i tempererte strøk, og i produktive sjøer her kan den i perioder dominere algebiomassen. Oppblomstringene kan være årvisse (Pollinger 1988), eller mer uforutsigbare hvor *Ceratium* konkurrerer med andre dinoflagellater eller blågrønnalger om dominans i algesamfunnet (Hickel, 1976 og 1985).

Figur 3. *Ceratium hirundinella* er blant de største og mer særpregede algene i ferskvannsplanktonet.

Systematisk sett tilhører *C. hirundinella* gruppen *Dinophyceae* eller dinoflagellatene. Dette er encellede alger som kan danne hvilestadier (ikke-bevegelige cyster) som overvintret i sedimentet. *C. hirundinella* er en storvokst, 90–450 μm lang, pansret dinoflagellat, utrustet med en tykk yttervegg stivet opp av cellulose-plater. Den har et par flageller (piskehaler) som gjør den bevegelig. Den er derfor i stand til å migrerer vertikalt i vannmassene. Slekten *Ceratium* har en vid global utbredelse. Den foretrekker ionerikt vann med en høy konsentrasjon av kalsium, og de tolererer et vidt spenn av miljømessige forhold. En nærmere diskusjon av dens økologi og miljøkrav finnes i Pollinger (1988).

Pollinger (1988) og Heaney og Talling (1980) legger vekt på følgende egenskaper hos *C. hirundinella* for å forklare dens suksess:

- Evnen til å danne hvilestadier (cyster) gjør at de vegetative cellene kan unngå perioder med ugunstige forhold. Dannelsen av cyster på høsten redusere nødvendigheten av overvintrende vegetative celler i planktonet.
- Algens store mobilitet gjør den i stand til å holde seg i den eufotiske sonen (sonen med tilstrekkelig lys for aktiv fotosyntese) og unngå sedimentering under rolige ikke-turbulente forhold. Den kan da aktivt regulere sitt dyp i vannsøylen, for å optimalisere sin posisjon i forhold til gradientene av lys, temperatur og næringssalter.
- På grunn av sin relativt store størrelse er beitetrykket fra filtrerende zooplankton neglisjerbart.
- Dens evne til luksusopptak (overskuddsopptak) av fosfor gjør at den kan dele seg to til tre ganger når fosfor ikke er tilgjengelig i vannmassene.

4.0 Krepssdyrplanktonet

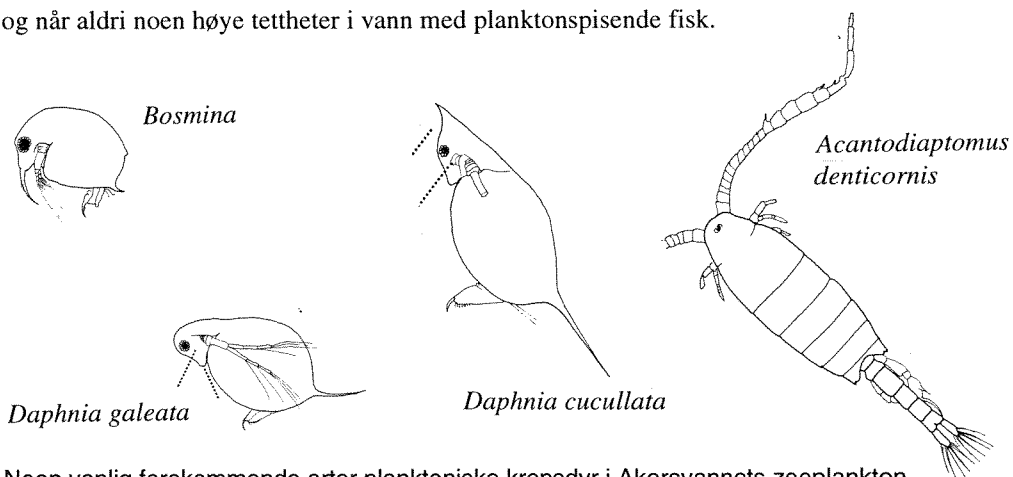
Sammensetningen av zooplanktonsamfunnet kan gi indikasjoner på om predasjons-trykket fra fisk har endret seg, og hvorvidt dette igjen har endret beitetrykket på fytoplanktonsamfunnet. Det er krepssdyrsamfunnets artssammensetning samt artenes størrelsesfordeling på forsommeren som er særlig interessant ut fra et beitekontroll-synspunkt. Planteplanktonet domineres da vanligvis av ulike kiselager (diatoméer), cryptomonader og grønnalger (*Chlorophyceae*). Mange av disse er velegnede fórganismer for beitende krepssdyrplankton. Blågrønnalgene, som er lite beitebare, blomstrer som regel først opp i juli/august.

4.1 Materiale

I alt 17 arkiverte håvtrekk-prøver, innsamlet av NIVA i perioden 1963–1995, ble analysert for krepssdyrplankton. Prøvene var samlet inn med uregelmessige mellomrom, og det var i hovedsak brukt 25 µm planktonhåv. Da prøvene ikke var tatt for kvantitative analyser var det ikke mulig å si noe om tetthetsvariasjoner mellom årene.

I alt ble det identifisert 18 ulike arter eller taksonomiske grupper av krepssdyr. De cyclopoide copepodene (en gruppe hoppekreps) ble bestemt til ulike taksonomiske nivå; to artsbestemte grupper, en ubestemt gruppe av adulte (voksne) og copepoditter (umodent stadium), og en gruppe med nauplius-larver (se tabell 1). Vi har i et eget appendiks gitt resultatene av samtlige opptellinger. I figur 4 har vi gitt noen illustrasjoner av de vanligst forekommende artene eller slektene i krepssdyrplanktonet.

Vi har valgt å ekskludere nauplius-larvene fra de videre analysene. Nauplius-larvene er såvidt små at de ikke representerer noe stort beitetrykk på planteplanktonet, og de er heller ikke noe preferert bytte for zooplanktonspisende fisk. Vi har heller ikke tatt med vannloppene *Leptodora kindtii* og *Polyphemus pediculus*. Disse artene er forholdsvis store rovformer som jakter på annet zooplankton. De er svært utsatt for fiskepredasjon, og når aldri noen høye tettheter i vann med planktonspisende fisk.



Figur 4. Noen vanlig forekommende arter planktoniske krepssdyr i Akersvannets zooplankton

4.2 Artssammensetningen

I figur 5 har vi vist den prosentvise sammensetningen av krepsdyrplanktonet i en del håvtrekk gjort i perioden 1963–1995. Vi ser her at det på 1990-tallet har skjedd en kvalitativ forandring av zooplanktonets sammensetning. Vannloppen *Daphnia galeata* og hoppekrepsen *Acantodiaptomus denticornis* har kommet inn som nye arter i zooplanktonet, og antallsmessig dominerer *D. galeata* i et flertall av prøvene fra 1990-tallet. Dette står i kontrast til prøvene fra 1960- og 1980-tallet som domineres av vannloppene *Daphnia cucullata* og *Bosmina longirostris*.

Artssammensetningen i prøvene fra perioden 1963–1988 er typisk for zooplankton-samfunn i eutofe innsjøer med sterk fiskepredasjon. I en bredt anlagt undersøkelse av zooplanktonsamfunnet i mer enn 300 norske innsjøer, viste Hessen m. fl. (1995) at *D. cucullata* framsto som en eutrof spesialist, mens *B. longirostris* var vanlig i eutrofe innsjøer med mye planktonspisende karpefisk som mort og brasme.

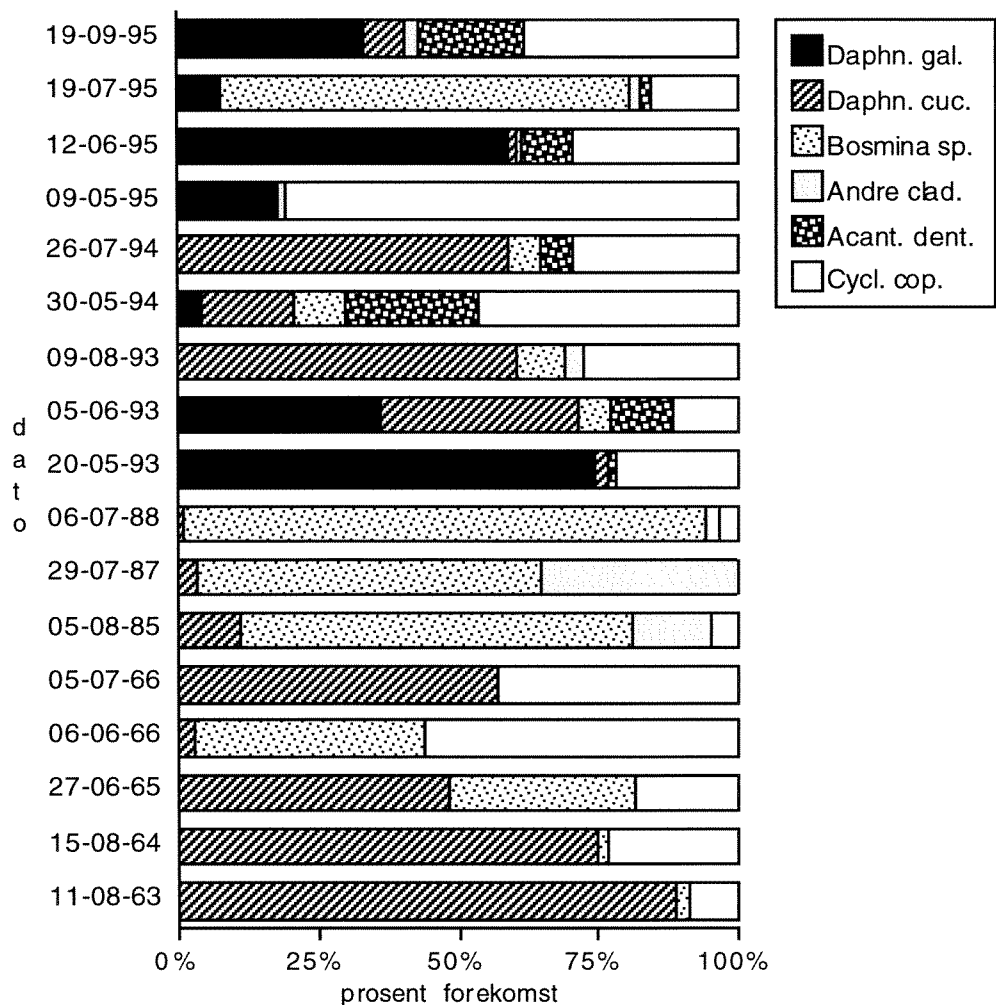
D. cucullata er i stand til å filtrere svært små næringspartikler fra vannmassene, og kan derfor effektivt utnytte det rike bakterieplanktonet som finnes i eutrofe sjøer. Dette anser Geller og Müller (1981) som den viktigste årsaken til *D. cucullatas* suksess i eutrofe sjøer. Et annet viktig moment er at den er forholdsvis liten, og derfor ikke er så utsatt for fiskepredasjon. *B. longirostris* er en lite effektiv bakteriefiltrator, men den er av enda mindre størrelse enn *D. cucullata* og er således lite utsatt for fiskepredasjon.

Tabell 1. Klassifisering av krepsdyrplanktonet funnet i Akersvannet.

Hovedgrupper	Art og stadium
Cyclopoide copepoder (hoppekreps)	<i>Mesocyclops leucarti</i> <i>Thermocyclops oithonoides</i> uidentifiserte copepoditter og adulte uidentifiserte naupliuslarver
Calanoide copepoder	<i>Acantodiaptomus denticornis</i>
Cladocera, (vannlopper)	<i>Daphnia galeata</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Bosmina coregoni</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Leptodora kindtii</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Polyphemus pediculus</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Ceriodaphnia</i> sp. <i>Scapholeberis mucronata</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Cydoridae</i> indet.

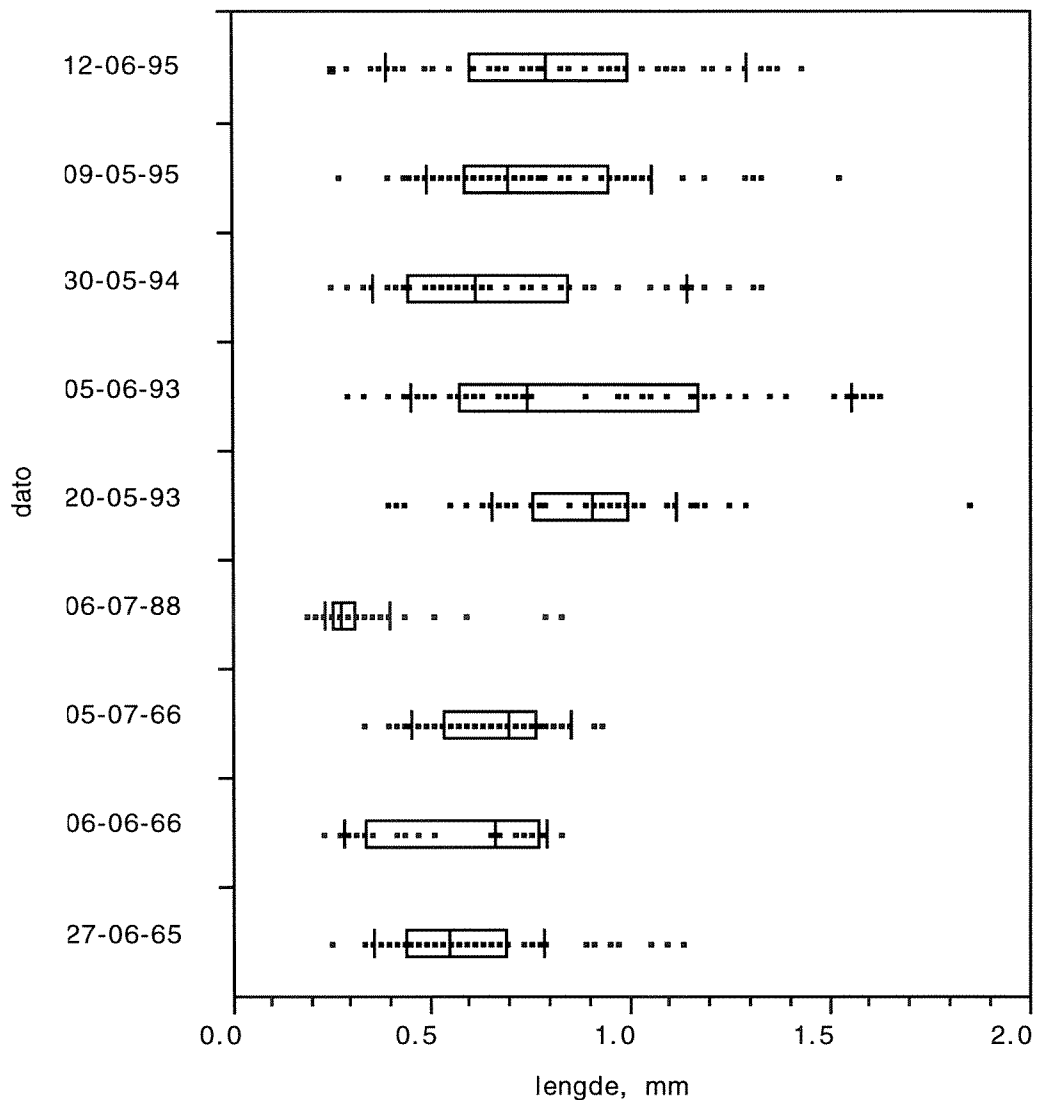
4.3 Størrelsesfordelingen

De to nye artene som kommer inn på 90-tallet, vannloppen *Daphnia galeata* og hoppekrepsen *Acantodiaptomus denticornis*, er begge forholdsvis store arter som vi ikke ville forvente å finne i betydelige mengder i sterkt fiskepredaterede zooplanktonsamfunn. Økologisk sett *D. galeata* skiller seg fra *D. cucullata* i optimal størrelse på næringspartikkelene. *D. galeata* er en lite effektiv bakteriefiltrator, men er en effektiv algebeiter som er i stand til å nyttegjøre seg av større algeceller enn *D. cucullata* (Geller og Müller, 1981). Hoppekrepsen *A. denticornis* er en omnivor organisme (både planteeter og rovdyr), som ernærer seg av større algeceller og mindre zooplankton (Lair og Hilal, 1992; Hartman et al., 1993). *D. galeata* og *A. denticornis* karakteriseres av Hessen et al. (1995) som predasjons-sensitive og typiske for mer produktive sjøer uten karpefisk.



Figur 5. Prosentvis forekomst av hovedgruppene i krepsdyrplanktonet i Akersvannet i perioden 1963–1995.

I figur 6 har vi vist lengdefordelingene av krepsdyrplanktonet i prøvene tatt på våren og tidlig på sommeren. Vi ser her at det var betydelig flere store individer i prøvene fra 1990-tallet enn i prøvene fra 1960-tallet. Eksempelvis var mindre enn 10% av planktonet fra 60-tallet større enn 0,8 mm, mens 25–50 % av individene fra 90-tallet tilhørte denne størrelsesgruppen. Middellengden for gruppen fra 60-tallet var $0,60 \pm 0,02$ mm ($n = 60$), mens middellengden for gruppen fra 90-tallet var $0,81 \pm 0,01$ mm ($n = 95$). Forskjellen var statistisk signifikant ($t = 9,11$, $p < 0,001$).



Figur 6. Lengdefordelingen av krepsdyrplanktonet i Akersvannet i første halvdel av vegetasjons-sesongen. Ved hver dato angir de ytre vertikale strekene henholdsvis 10 og 90 prosentilene, dvs. at henholdsvis 10 og 90% av observasjonene i en gitt prøve ligger til venstre for strekene. Boksen avgrensnes av 25 og 75 prosentilene, dvs at 50% av observasjonene faller innenfor denne. Medianverdiene (eller 50 prosentilen som deler prøvene i to like store deler) er angitt med en vertikal strek inne i boksene.

5.0 Fiskesamfunnet

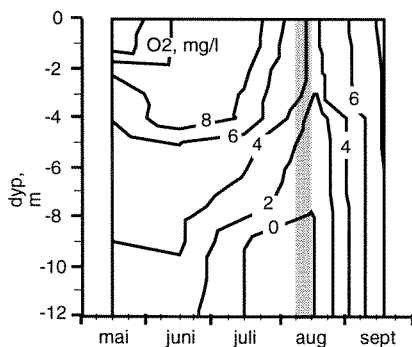
Dette kapitlet gir i første rekke resultatene fra et prøvafiske i Akersvannet, og disse resultatene vil danne grunnlaget for en videre overvåking av fiskesamfunnet. Kapitlet starter med en generell presentasjon av fiskesamfunnet. Denne gir leseren nødvendig bakgrunnsinformasjon for den seinere diskusjonen om årsakene til endringene i Akersvannets økosystem.

5.1 Generelt

Det finnes fram til nå ingen tilgjengelig faglig dokumentasjon om fiskesamfunnet i Akersvannet. I fiskekartet for Vestfold (Andersen et al. 1985) står det oppført at fiskesamfunnet består av 8 arter: abbor, gjørs, gjedde, brasme, sørv, vederbuk, ørekyte og ål. Tidligere summariske artsfordelinger fra prøvafisker i henholdsvis 1985 (rapportert av Berge, 1985) og i 1992 (upubliserte data gitt av Magne Grande, NIVA) viser at fiskesamfunnet ble dominert av brasme og abbor. Det har imidlertid vært en kraftig økning i mengden av gjørs fra midten av 1980-tallet og til 1992. Mens gjørs var sjelden i fangstene i 1985 (1%), utgjorde den hele 14 % i 1992. Dette er også i overensstemmelse med muntlige opplysninger fra grunneiere og sportsfiskere, som melder om en eksplosjon i gjørsbestanden tidlig på 90-tallet.

Gjørs er en forholdsvis ny art for Akersvannet. Den ble satt ut i 1975 som et fiskestellstiltak av fiskerikonsulentene for øst-Norge. Den er en attraktiv sportsfisk, som ernærer seg av mindre verdifull zooplanktonspisende fisk. Aktuelle byttfisk i Akersvannet er ungfisk av brasme, sørv og abbor. Akersvannet har utviklet seg til å bli et attraktivt sportsfiskevann på grunn av den storvokste og mangetallige bestanden av gjørs. Fisket er svært godt organisert med kortsalg, båtutleie og brygger med god tilgjengelighet.

I perioden 11–18 august 1995 inntraff en episode med fiskedød i Akersvannet, Vestfold. Under episoden med fiskedød ble det samlet opp omlag 5 tonn død fisk. Av



disse var 95% gjørs, resten i hovedsak abbor og gjedde. Episoden er beskrevet i Fjeld et al. (1995), og vi har her analysert årsakene til fiskedøden. Undersøkelser 16. august viste svært lave oksygenivåer i øvre vannlag (3,2–0,7 mg O₂·l⁻¹ i øvre 5 m), mens det under 8 m var oksygenfritt (figur 7). Slike oksygenivåer, kombinert med høy temperatur, vil føre til respiratoriske problemer for mange arter ferskvannsfisk.

Figur 7.

Oksygenforholdene i Akersvannet i 1995. Episoden med fiskedød er markert med et bånd.

5.2 Fiskeundersøkelsen i 1995

Høsten 1995 ble det gjort et prøvefiske i Akersvannet. Formålet med fisket var todelt. Først og fremst ønsket man svar på om den omfattende fiskedøden hadde uttrykket bestanden av gjørs, videre ønsket man også å kartlegge sentrale livshistoriske parametere hos utvalgte fiskebestander. Det siste er et viktig moment i et overvåkningsprogram for økosystemet i Akersvannet.

Prøvefisket ble utført med 14 bunn garn satt i lenker på fire stasjoner. Garna ble satt om ettermiddagen 13. oktober og ble trukket om morgenen dagen etter. Dimensjonene på garna er gitt i tabell 2. De småmaskede garna (21–45 mm) ble satt i nordenden utenfor pumpestasjonen på 1-9 m dyp. Denne stasjonen ble valgt for å gi et mest mulig typisk bilde av fiskesamfunnet. De grovmaskede garna ble satt på tre ulike steder, kjent som gode fiskeplasser for stor gjørs (se kartet, figur 1). Antallet fisk fanget på de enkelte stasjonene er gitt i tabell 3. Som man ser av tabellen var det et betydelig innslag av gjørs i fangstene ($\approx 13\%$), og bestanden må derfor ha vært svært kraftig forut for fiskedøden.

Man må merke seg at antallet fisk og artsfordelingen i fangstene ikke gir et helt representativt bilde av fiskesamfunnet, da garna har ulike fangstegenskaper ovenfor de enkelte artene og det er store aktivitetsforskjeller mellom artene. Av karpefiskene mangler vi sørv, og ellers er nok både brasme og vederbuk betydelig underrepresentert, da dette er varmekjære arter som er forholdsvis inaktive ved de temperaturforholdene som rådet under prøvefisket (omlag $9\text{ }^{\circ}\text{C}$ i overflaten).

Tabell 2. Garnutrustning brukt under prøvefiske i Akersvannet høsten 1995

antall	maskevidde (mm)	lengde (m)	høyde (m)
1	21	25	1.8
2	24	25	1.8
1	29	25	1.8
1	35	25	1.8
1	40	25	1.8
1	45	25	1.8
3	80	30	2.5
4	57	15	4.0

Tabell 3. Antallet fisk fanget på de enkelte garnstasjonene.

art	stasjon I	stasjon II	stasjon III	stasjon IV	sum
abbor	2	5	0	86	93
brasme	16	37	11	87	151
gjedde	2	3	0	0	5
gjørs	7	3	1	28	39
vederbuk	0	0	0	1	1
sum	27	48	12	202	289

På grunn av prosjektets begrensede midler har vi kun analysert materialet av gjørs, abbor og gjedde. Samtlige gjørs (39 stk.) ble analysert, mens vi av ressørshensyn begrenset oss til å analysere et tilfeldig utvalg på 29 abbor. Antallet gjedde var så lavt (5 stk.) at vi har nøyd oss med å presentere det i vedlegget. Brasme-materialet er arkivert, og kan analyseres seinere om det blir aktuelt.

Fiskens lengde, vekt, kjønn og stadium ble registrert i felt, umiddelbart etter at den ble tatt ut av garna. Hos abbor og gjørs ble gjellelokk (operculum) benyttet til aldersbestemmelse, mens skulderbeinet (cleitrum) ble brukt til aldersbestemmelse av gjedda.

Vi har beregnet fiskens vekst på to forskjellige måter; ut fra de observerte lengdene til de enkelte aldersgruppene (empirisk vekst), og ut fra vekstsonene i gjellelokkene (beregnet vekst). Empirisk vekst gir ofte en raskere vekst enn beregnet vekst. Dette såkalte "Lees fenomen" er velkjent og kan ha mange årsaker, men et viktig forhold kan være at hurtigvoksende fisk kjønnsmodnes og dør ved en yngre alder enn mer seintvoksende fisk.

Vi har tilpasset teoretiske vekstkurver til de beregnede vekstdataene. Kurvene baserer seg på von Bertalanffys vekstfunksjon:

$$L_t = L_{\infty}(1 - \exp(-K(t - t_0)))$$

hvor L_t er lengden ved tid t , og L_{∞} , K og t_0 er beregnede parametere (se Bagnal, 1978, for en diskusjon av vekstfunksjonen). Disse vekstkurvene vil være nyttige i overvåkingen av fiskebestandene, da et endret vekstmønster vil føre til lett påviselige forandringer i parameterverdiene.

5.3 Resultater - gjørs

Vekst Vi har gitt empiriske vekstdata i tabell 4. Aldersgruppene er her benevnt som 2+, 3+ osv. Dette er en innarbeidet praksis som brukes når man vil angi at fisken ennå ikke har avsluttet siste års vekstsesong. En fisk som benevnes 2+ er derfor inne i sin tredje, men uavsluttede vekstsesong. Fisken er imidlertid fanget mot slutten av vekstsesongen, og den ville derfor ikke ha vokst seg særlig større dette året. Vi fant ingen signifikante forskjeller i veksten mellom kjønnene, og vi har derfor behandlet dem samlet.

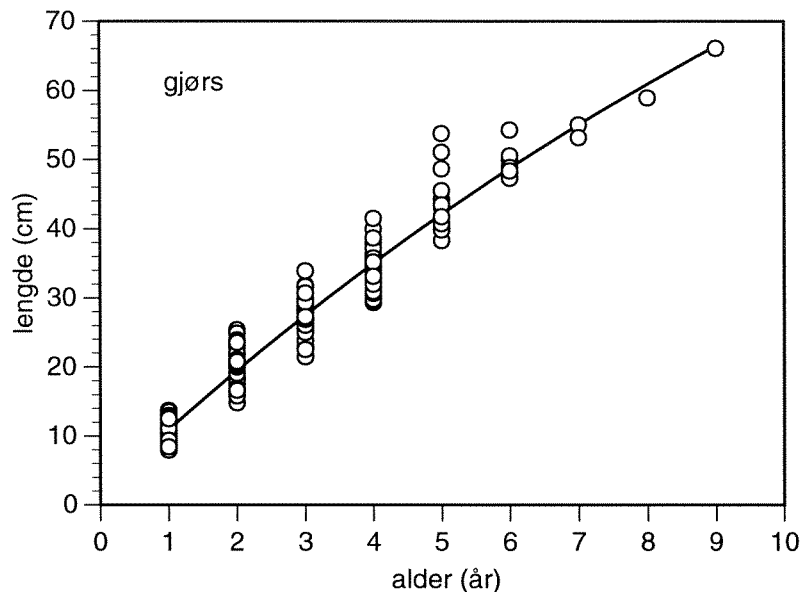
I figur 8 har vi plottet den teoretiske vekstkurven (von Bertalanffy-kurven) og de beregnede vekstdata er gitt i tabell 5. Parameterverdiene til vekstfunksjonen er gitt i tabell 6. Vi ser at den beregnede årlige tilveksten hos ungfisken er omlag 10 cm, mens den avtar til omlag 6–8 cm i de eldre aldersgruppene. Ut fra upubliserte norske data kan vi karakterisere bestanden i Akersvannet som relativt hurtigvoksende.

Tabell 4. Empirisk vekst hos gjørs fanget i Akersvannet høsten 1995.

aldersgruppe	antall	midlere lengde (cm)	standard feil (cm)
2+	2	29,0	0,00
4+	23	38,3	0,57
5+	8	53,9	1,76
6+	4	58,5	1,32
7+	1	62,0	•
9+	1	69,0	•

Tabell 5. Beregnet vekst hos gjørs fanget i Akersvannet høsten 1995

aldersgruppe (år)	antall	midlere lengde (cm)	standard feil (cm)
1	39	10,5	0,26
2	39	20,5	0,41
3	37	27,3	0,45
4	37	33,9	0,48
5	14	43,9	1,20
6	7	49,6	0,88
7	2	54,2	0,92
8	1	58,9	•
9	1	66,1	•



Figur 8. Beregnet vekst hos gjørs fra Akersvannet fanget høsten 1995. Kurven baserer seg på von Bertalanffys vekstfunksjon (tabell 6).

Tabell 6. Vekst hos gjørs, von Bertalanffy parametere, KI: konfidensintervall

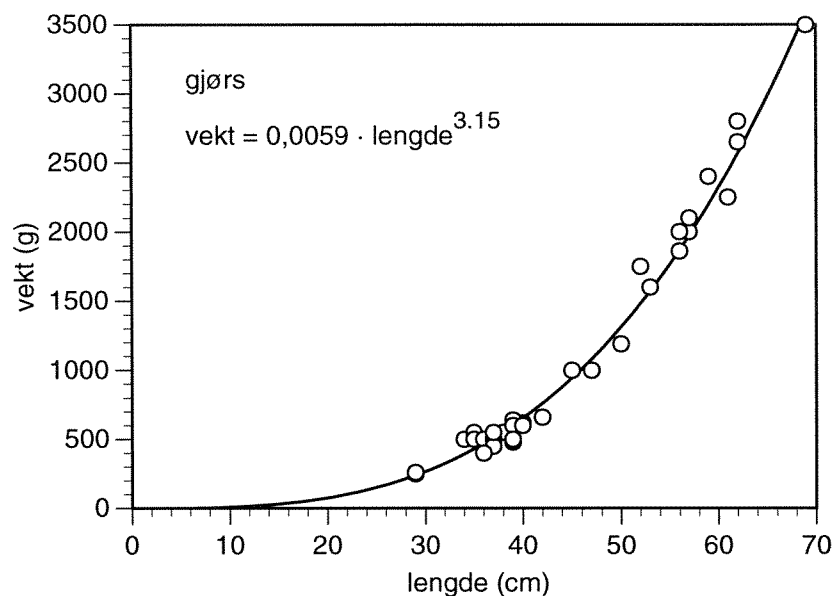
Parameter	Estimat	Standard feil (SE)	Nedre 95% KI	Øvre 95% KI
L_{∞}	153,4	33,85	109,2	292,5
K	0,062	0,0170	0,023	0,096
t_0	-0,200	0,0962	-0,407	-0,024

Lengde-vekt

Forholdet mellom lengde og vekt, som også kalles fiskens kondisjon, er et mål på fiskens ernæringsmessige status. En fisk i god kondisjon er tung i forhold til lengden. For fisk med kroppsproporsjoner som ikke endrer seg med lengden (isomorf vekst) er den såkaltte Fultons kondisjonsfaktor ($k = 100 \cdot \text{vekt} / \text{lengde}^3$) et velegnet mål på fiskens kondisjon. Hos gjørs er imidlertid ung fisk er slankere enn eldre fisk, og kondisjonen eller kroppsfasongen vil derfor dels være avhengig av fiskens lengde (allomorf vekst). For slik fisk er kondisjonsfaktoren uegnet som et generelt kondisjonsmål. Vi har derfor nøydt oss med å framstille lengde-vekt forholdet i en enkel figur, og beregnet en eksponentiell kurve som beskriver dette forholdet. Lengde-vekt forholdet vil være nyttig i overvåkningen av Akersvannet, da endret næringstilgang eller konkurranseforhold vil føre til lett påviselige forandringer i parameterverdiene i likningen som beskriver kurven. Lengde-vektforholdet beskrives av følgende likning:

$$w = 0,0059 \pm 0,0017 \cdot l^{3,15 \pm 0,07}$$

hvor w er vekta i gram og l er lengden i cm. Parameterverdiene er oppgitt med \pm standard feil.



Figur 9. Forholdet mellom lengde og vekt hos gjoers fra Akersvannet fanget høsten 1995.

Kjønns- modning

Alder ved kjønnsmodning hos fisk er avhengig av dens vekst. Under gode vekstvektbetingelser vil fisken kjønnsmodnes ved en yngre alder enn fisk som har hatt dårlig vekst. Vanligvis kjønnsmodnes hannene før hunnene, og dette synes også å gjelde for gjoers. I materialet fra Akersvannet tilhørte de yngste kjønnsmodne individene aldersgruppen 5+, og mer enn 50% av individene i denne aldersgruppen var kjønnsmodne (tabell 7). Disse individene skulle gyte påfølgende vår, ved en alder på 6 år. Materialet var imidlertid for lite til å kunne si noe om eventuelle kjønnsforskjeller i modningsalder, og vi har derfor ikke skilt kjønnene.

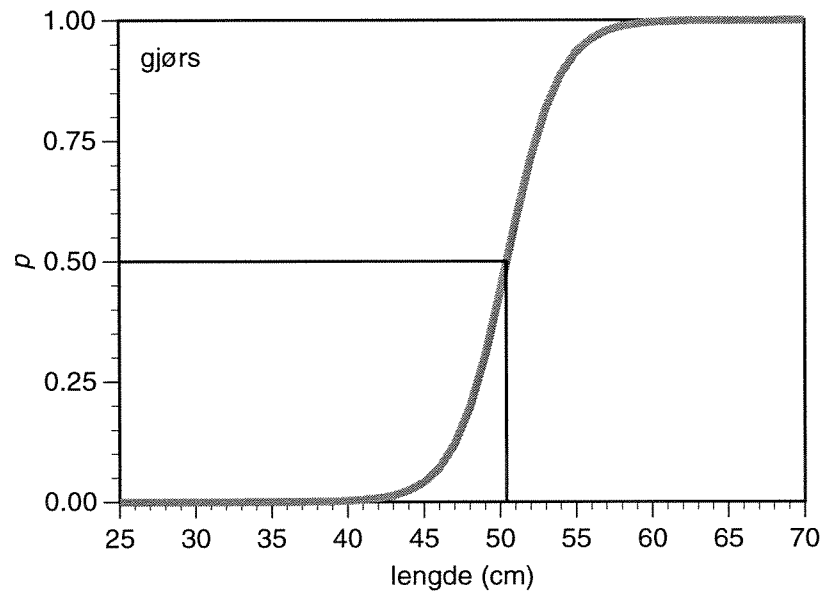
Tabell 7. Antallet umoden og kjønnsmoden gjoers i materialet fanget i Akersvannet høsten 1985.

aldersgruppe	umodne	modne	total
2+	2	0	2
4+	23	0	23
5+	2	6	8
6+	0	4	4
7+	0	1	1
9+	0	1	1
total	27	12	39

Lengden ved kjønnsmodning ble beregnet ved hjelp av en logistisk regresjon. Denne estimerer sannsynligheten for at en fisk skal være kjønnsmoden som funksjon av fiskelengden. Vi har gitt resultatene i figur 10, og denne kurven viser at det er 50% sannsynlighet for at en gjørs skal være kjønnsmoden når den er 50 cm lang. Kurven uttrykkes ved følgende likning:

$$p = 1/(1 + \exp(29,2 \pm 14,4 - 0,58 \pm 0,28 \cdot l))$$

hvor p er sannsynligheten for å være kjønnsmoden, og l er lengden i cm. Parameterverdiene er oppgitt med \pm standard feil.



Figur 10. Sannsynligheten for å være kjønnsmoden (p) som funksjon av fiskelengden hos gjørs fanget i Akersvannet høsten 1995.

5.4 Resultater – abbor

Vekst

Akersvannet har en typisk storvokst abborbestand. I fangstene var gjennomsnittslengden til 3-somrig fisk (står som aldersgruppe 2+ i tabell 8) drøye 20 cm. Beregnet vekst ga en noe lavere vekstrate; gjennomsnittslengden til en 3 år gammel fisk var omlag 17 cm (tabell 9). Årsaken til forskjellen mellom empirisk og beregnet vekst ligger i at de eldre individene har hatt en lavere vekstrate enn de yngre (Lees fenomen), og at disse eldre individene drar ned gjennomsnittlig vekstrate når veksten beregnes ut fra vekstsonene i gjellelokkene.

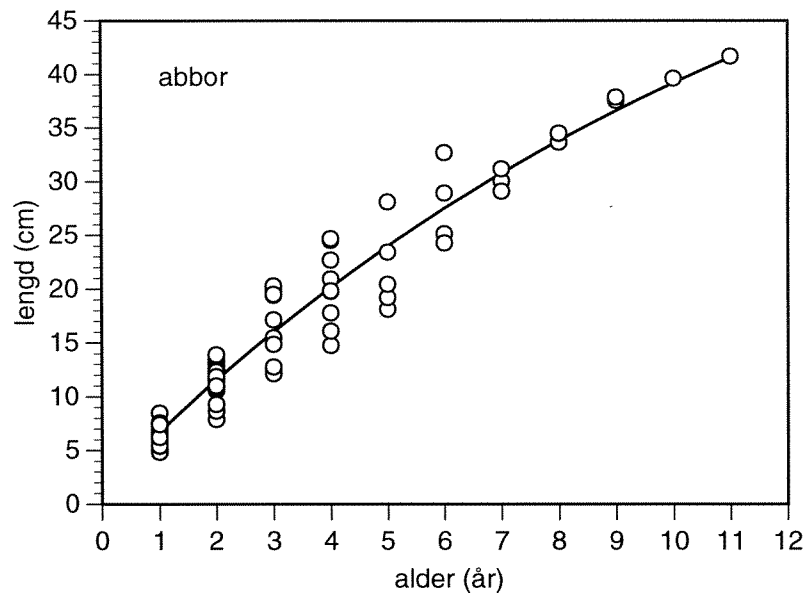
I figur 11 har vi plottet den teoretiske vekstkurven (von Bertalanffy-kurven) og de beregnede vekstdata, parameterverdiene til kurven er gitt i tabell 10. Vi ser her at den årlige tilveksten de første årene er omlag 5–7 cm, mens den avtar til omlag 3–4 cm i de eldre aldersgruppene. Vekstmønsteret er typisk for en fiskepisende abborbestand. Når abbor når en lengde på 17–20 cm blir den en effektiv fiskepredator, og såfremt det finnes tilgjengelig byttefisk, kan den opprettholde en god vekst. Uten tilgang på byttefisk ville veksten ha stagnert markert.

Tabell 8. Empirisk vekst hos abbor fanget i Akersvannet høsten 1995.

aldersgruppe	antall	midlere lengde (cm)	standard feil (cm)
1+	2	16,3	0,20
2+	15	20,3	0,23
3+	3	26,7	0,51
4+	4	28,7	1,22
6+	2	35,0	0,00
8+	1	36,3	•
9+	1	39,0	•
11+	1	43,0	•

Tabell 9. Beregnet vekst hos abbor fanget i Akersvannet høsten 1995.

alder (år)	antall	midlere lengde (cm)	standard feil (cm)
1	29	6,5	0,14
2	27	11,8	0,27
3	12	17,0	0,96
4	9	20,1	1,17
5	5	21,9	1,79
6	5	27,2	1,59
7	3	30,1	0,60
8	3	34,2	0,27
9	2	37,7	0,15
10	1	39,6	•
11	1	41,7	•



Figur 11. Beregnet vekst hos abbor fanget i Akersvannet høsten 1995. Kurven baserer seg på von Bertalanffys vekstfunksjon.

Tabell 10. Vekst hos abbor, von Bertalanffy parametere, KI: konfidensintervall

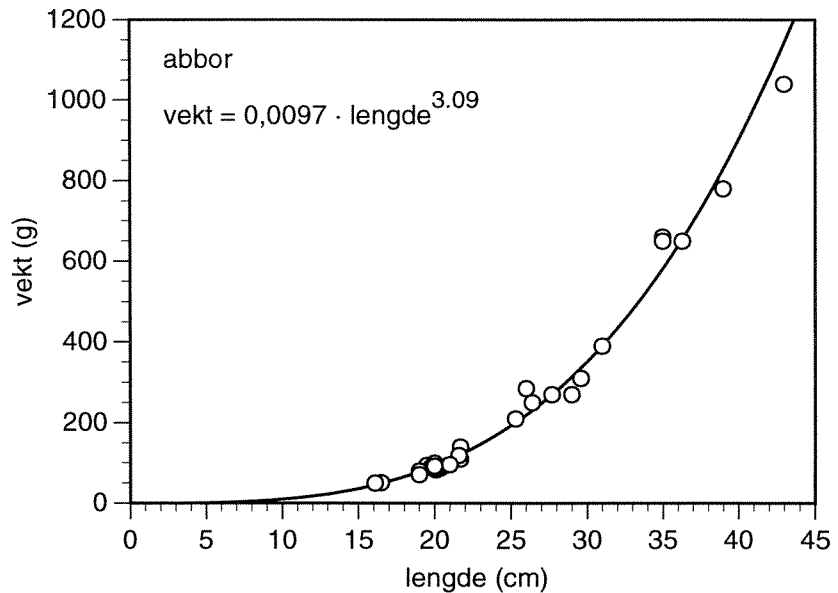
Parameter	Estimat	Standard feil (SE)	Nedre 95% KI	Øvre 95% KI
L_{∞}	71,5	12,72	54,1	121,6
K	0,077	0,020	0,038	0,118
t_0	-0,282	0,149	-0,622	-0,016

Lengde–vekt

I likhet med gjørs, forandrer kroppsproporsjonene til abbor seg med fiskelengden; stor fisk er høyere og rundere enn mindre fisk. Vi har derfor valgt å ikke vise kondisjonsfaktoren til abboren, men nøyer oss med å presentere lengde–vekt forholdet (figur 12). Dette forholdet vil være nyttig i den seinere overvåkingen av fiske-samfunnet i Akersvannet. Lengde-vekt forholdet beskrives av følgende likning:

$$w = 0,0097 \pm 0,0029 \cdot l^{3,09 \pm 0,08}$$

hvor w er vekta i gram og l er lengden i cm. Parameterverdiene er oppgitt med \pm standard feil.



Figur 12. Forholdet mellom lengde og vekt hos abbor fra Akervannet fanget høsten 1995.

Kjønnsmodning

De yngste kjønnsmodne individene i det innsamlede materialet tilhørte aldersgruppen 2+ (tabell 11). Det vil si at disse individene skulle gyte påfølgende år ved en alder på 3 år. Selv om materialet er spinkelt ser man en tydelig tendens til at hannene kjønnsmodnet før hunnene. Blant hunnene i aldersgruppe 2+ var ett av i alt 11 individer kjønnsmodent, mens tilsvarende tall for hannene var 3 av 4. Forskjellene var statistisk signifikante (Fishers exact test, $p = 0.03$).

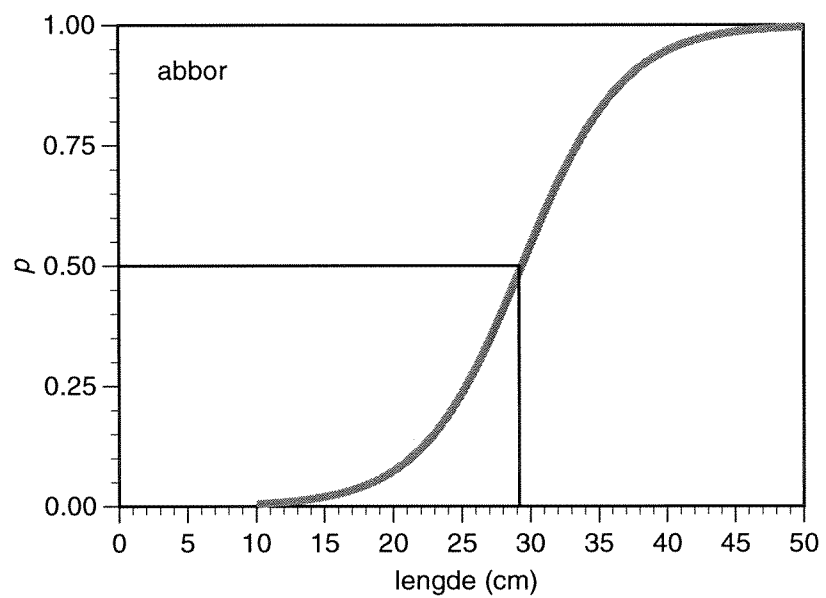
Lengden ved kjønnsmodning ble beregnet ved hjelp av en logistisk regresjon. Vi gjorde dette kun for hunnene, da antallet hanner var for lavt til slike beregninger. De yngste kjønnsmodne hannene (3 av 4 stk. i aldersgruppen 2+) var imidlertid 19–20 cm lange. Vi har framstilt den logistiske kurven i figur 13, og denne viser at det er 50% sannsynlighet for at en hunn-abbor skal være kjønnsmoden når den er 29 cm lang. Dette tilsvarer gjennomsnittlengden til aldersgruppen 4+. Kurven uttrykkes ved følgende likning:

$$p = 1/(1 + \exp(7,96 \pm 2,9 - 0,27 \pm 0,10 \cdot l))$$

hvor p er sannsynligheten for å være kjønnsmoden, og l er lengden i cm. Parameterv verdiene er oppgitt med \pm standard feil.

Tabell 11. Antallet umoden og kjønnsmoden abbor i et utvalg av fangsten fra Akersvannet høsten 1995.

alders- gruppe	hunner umodne	hunner modne	hanner umodne	hanner modne	sum
1+	2	0	0	0	2
2+	10	1	1	3	15
3+	1	2	0	1	4
4+	3	0	0	0	3
6+	0	2	0	0	2
8+	0	1	0	0	1
9+	0	1	0	0	1
11+	0	1	0	0	1
sum	16	8	1	4	29



Figur. 13. Sannsynligheten for å være kjønnsmoden (p) som funksjon av fiskelengden hos hunn-abbor fanget i Akersvannet høsten 1995.

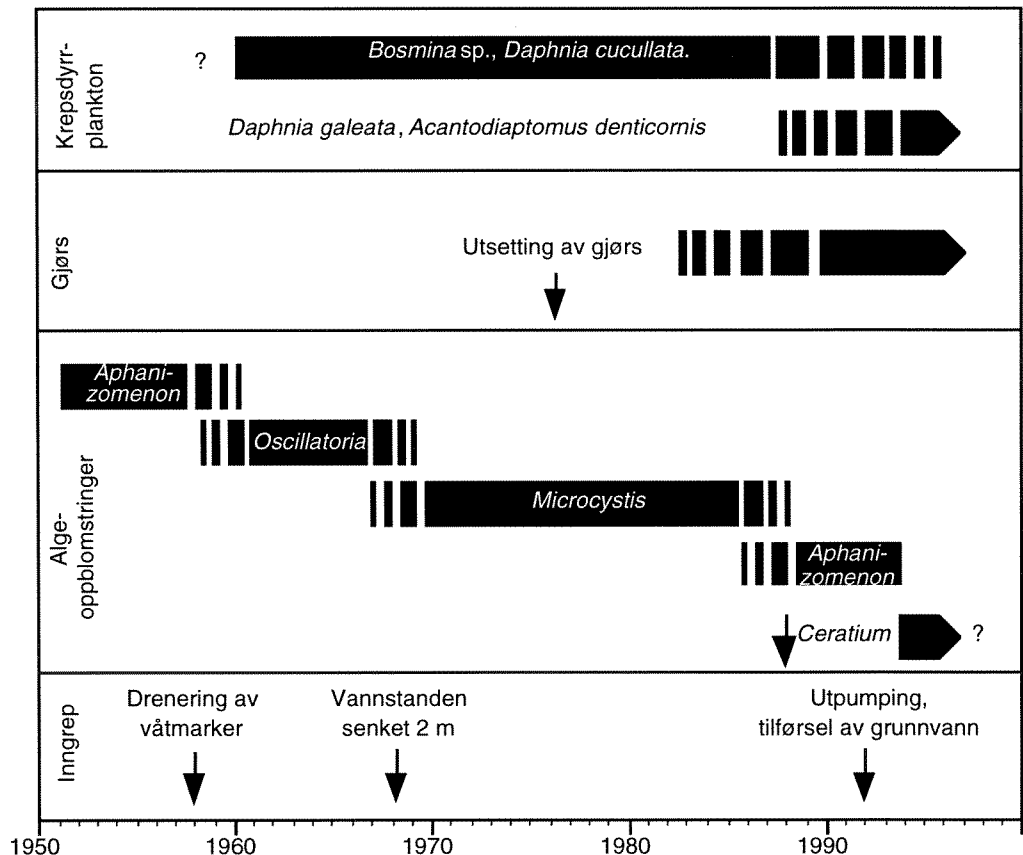
6.0 Akersvannet — endringer og årsaksforhold

Vi vil i dette kapittelet lage en sammenfattende oppsummering av de endringer som har skjedd i Akersvannet, for så å diskutere mulige årsaksforhold til masseoppblomstringen av *Ceratium*.

6.1 Endringer i økosystemet

Økosystemet i Akersvannet har forandret seg i flere henseender de siste 30 år (Skulberg 1994). I figur 14 har vi illustrert hovedtrekkene i tidsutviklingen til algesamfunnet, krepsdyrplanktonet og gjørsbestanden, samt tidspunktet for ulike tekniske inngrep som har influert vannkvaliteten.

Fram til dreneringen av våtmarkene i 1958 dominerte blågrønnalger av slektene *Aphanizomenon* og *Anabaena* (sistnevnte er ikke oppført i figuren). På 60-tallet tiltok eutrofieringen og algesamfunnet ble dominert av *Oscillatoria*-arter. Etter vannstands-senkningen i 1968 inntrådte et påfallende skifte i blågrønnalgevegetasjonen med større dominans av arter i slekten *Microcystis*. Disse dominerte i 1970-årene og fram til midten av 1980-tallet. *Microcystis* fikk deretter en mer tilbaketrukket plass i algesamfunnet og *Aphanizomenon flos-aqua* ble mengdemessig den mest betydningsfulle arten.

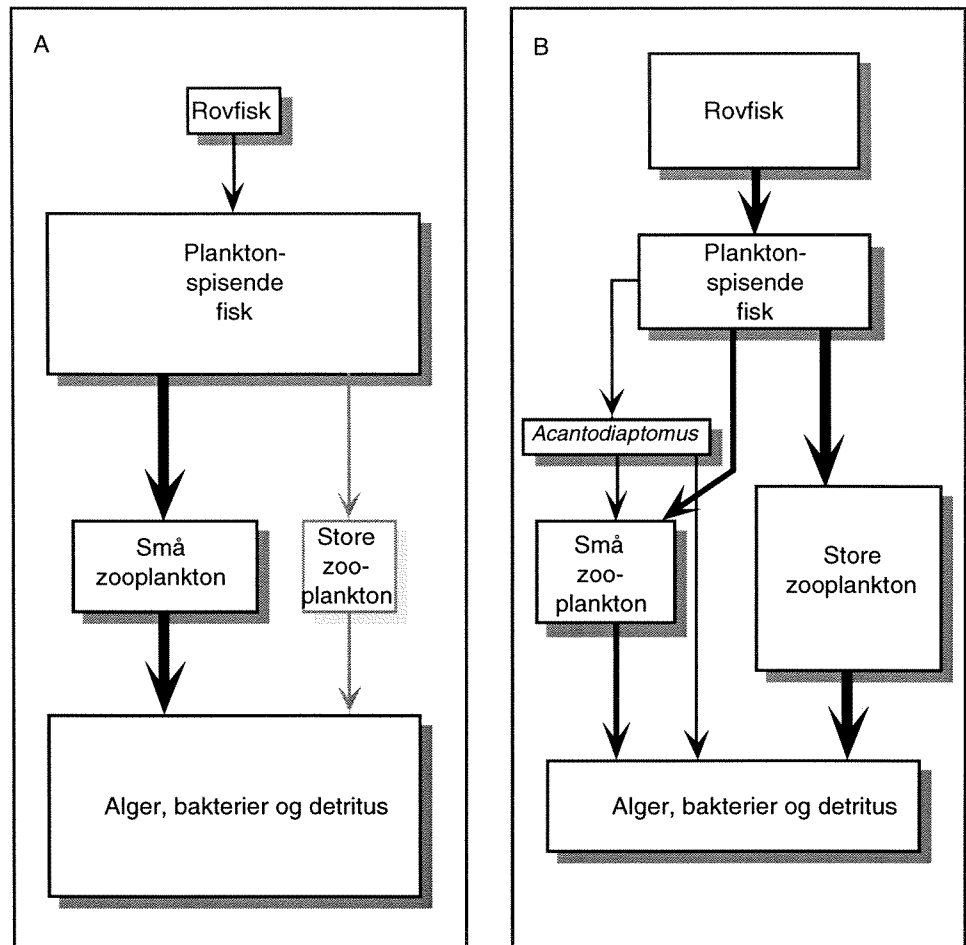


Figur 14. Skjematisert illustrering av de viktigste endringene i Akersvannets økosystem.

Den kortvarige masseoppblomstring av *Ceratium* i august 1985 har vi markert med en pil i figuren, og videre ser vi at de store og langvarige masseoppblomstringene av *Ceratium* inntraff to år etter at prosjektet med vinterpumpingen av vann startet.

Ser vi på krepsdyrplanktonets utvikling finner vi at de mer storvokste og predasjonssensitive artene *D. galeata* og *A. denticornis* kommer inn i planktonet på et tidspunkt da gjørsbestanden rapporteres å være i kraftig vekst. Sammenfallet av disse hendelsene er neppe tilfeldig, men indikerer at etableringen av en kraftig gjørsbestand har ført til redusert predasjonstrykk fra zooplanktonspisende fisk. Dette kan i perioder ha skapt situasjoner da veksten i algesamfunnet var under beitekontroll av krepsdyrplanktonet. Skulberg (1994) formidler da også et slikt inntrykk i sammenfatningen av årsrapporten for overvåkingen av Akersvannet i 1992 og 1993: « I tidspunktet fra vårfullsirkulasjonen og frem til når blågrønnalgene får stor fremvekst i planktonet, er tilstanden i Akersvannet gjennomgående preget av forholdsvis blankt vann med akseptabel råvannskvalitet. Det er da en stor produksjon av alger, men en tallrik bestand av zooplankton sørger for effektiv nedbeiting.» En liknende vurdering finner man i overvåkningsrapporten for Grimestadbekken og Akersvannet for 1994 (Fylkesmannen i Vestfold, 1995)

I figur 15 har vi skjematisk illustrert forandringene i næringskjedene. I panel A har vi vist strukturen i næringskjedene i et økosystem dominert av en tett planktonspisende fiskebestand. Krepsdyrplanktonet er sterkt predatert og domineres av små former. Disse er lite effektive beitere på plankteplanktonet, og man har en situasjon med stor algebiomasse. I panel B har vi skissert en situasjon med mye rovfisk og et desimert zooplanktonspisende fiskesamfunn. Krepsdyrplanktonet er velutviklet, og domineres av store former som er effektive gressere. Man har her en situasjon hvor algeproduksjonen er under beitekontroll. Vi har også fått en situasjon hvor invertebrate predatorer kan gjøre seg gjeldende. Dette har vi markert ved ved å sette opp den omnivore hoppekrepseren *Acantodiaptomus denticornis* som en egen funksjonell gruppe i figuren.



Figur 15.

Strukturen i Akersvannets næringskjeder synes å ha endret seg. Figur A viser et økosystem dominert av zooplanktonspisende fisk og små former av zooplankton. Figur B viser et økosystem med mye rovfisk, lite planktonspisende fisk og større zooplankton. Algeproduksjonen i B er periodevis under beitekontroll.

6.2 Årsaksforhold

Masseoppblomstringen av *C. hirundinella* i 1994 og 1995 har neppe noe enkelt årsaksforhold. Det vil alltid være et komplekst samspill av eksterne miljøfaktorer og biologiske mekanismer som er utslagsgivende for et slikt fenomen. Det har i to tidligere NIVA-rapporter vært foreslått at effektene av vinterpumpingen (Skulberg 1995) eller endringer i næringskjedene (Fjeld et al. 1995) har hatt en kritisk betydning for masseoppblomstringen. Disse hypotesene er ikke gjensidig ekskluderende, og vi skal i det følgende diskutere de i forhold til hverandre.

Skulberg (1995) trekker fram tre forhold som synes å kunne være av betydning for det aktuelle hendelsesforløpet i Akersvannet:

- I august 1993 var det en stor forekomst av *C. hirundinella* i planteplanktonet. Denne populasjonen dannet dinocyster som overvintret i bunnsedimentene.

- Vinterpumpingen av vann medførte en økt grunnvannstilstrømning til innsjøen. Direkte og indirekte kan dette ha påvirket oppodningen med *C. hirundinella* fra dinocystene i bunnsedimentene.
- Vannkvaliteten i innsjøen som ble betinget av vinterpumpingen, var gunstig for utviklingen av *C. hirundinella* (Bruno og Mclaughlin 1977).

I en seinere rapport foreslår vi også at årsaken til oppblomstringen av *C. hirundinella* kunne ligge i endrede konkurranseforhold i algesamfunnet på grunn av økt beitekontroll fra krepsdyr planktonet (Fjeld et al. 1995). Vi hadde på det tidpunktet ingen kjennskap til endringene i krepsdyrplanktonet. Hypotesen var derimot basert på funn av påviselige mengder av reaktivt orthofosfat i produksjonssjiktet forsommerene tidlig på 1990-tallet. Dette, kombinert med liten algebiomasse og godt siktedyp, var en uvanlig situasjon som kunne minne om forholdene i biomanipulerte sjøer, der nedbeitingen skjer fortere enn det algebiomassen klarer å bygge seg opp.

Reaktivt fosfor i produksjonssjiktet gir ustabile forhold i algesamfunnet. Så fort det dukker opp en lite beitbar algeart, skyter algebiomassen i været. Både *C. hirundinella* og blågrønnalger er lite beitbare for zooplankton. *C. hirundinella* er for stor til at filtrerende zooplankton kan utnytte den, mens blågrønnalgene danner gelatinøse tråder eller kolonier som tetter igjen filterapparatet. Blågrønnalger er imidlertid ikke i stand til å danne masseforekomster om forsommeren i Akersvannet da de krever forholdsvis høye temperaturer og stabile vannmasser (Skulberg et al. 1989).

C. hirundinella har en mer vid temperaturløselighet enn blågrønnalgene. I innsjøer i den tempererte sonen synes *C. hirundinella* å ha to distinkte temperaturoptima: 12–13° C og 16–23° C (Pollinger 1988). De relativt vide temperaturkravene gjør *C. hirundinella* i stand til å etablere seg tidlig i vekstsesongen, selv om den vanligvis når sitt maksimum på sensommeren.

En gjennomgang av kvantitative algetellinger fra Akersvannet viser at *C. hirundinella* ofte kommer inn i planktonsamfunnet i mai. Trolig skjer excytering (utviklingen av cyster) når temperaturen stiger under vårsirkulasjonen. Da algen ikke beites ned av filtrerende zooplankton, vil den i situasjoner med betydelig beitepress kunne ha en avgjørende konkurransefordel framfor de mindre og beitesensitive artene i forsommerplanktonet. Endringene i krepsdyrplanktonet i Akersvannet - mot større og mer effektive gressere - har derfor lagt forholdene til rette for en tidlig etablering og framvekst av en kraftig *Ceratium*-bestand. Vi anser dette som en viktig forutsetning for masseoppblomstringene i 1994 og 1995.

Effektene vinterpumpingen har hatt på *Ceratium*-utviklingen er usikker. Utpumpingen kan ha forsterket situasjonen ved at den økte grunnvannstilstrømningen har frigjort cyster fra sedimentet. Pollinger (1988) påpeker det trengs turbulens for å hvirvle opp

de sedimenterte cystene som skal danne utgangspopulasjonen av *Ceratium*. Det grunne og eksponerte Akersvannet har imidlertid en lang sirkulasjonsperiode om våren, og man skulle forvente at vinddrevne strømmer og bølgeslag i utgangspunktet la forholdene vel tilrette for resuspensjon av klekkende cyster.

Vinterpumpingen kan også ha forandret vannkvaliteten til å bli mer gunstig for *Ceratium*. Skulberg (1995) bemerker at den økte innstrømmning av grunnvann synes å ha ført til et noe mer ionerikt vann med høyere kalsiuminnhold, og at dette kan ha stimulert *Ceratium*-utviklingen. Den naturlige grunnvannspåvirkningen til ra-sjøene i Vestfold kan imidlertid variere betydelig alt etter temperatur og nedbør. Årene 1992 og 1993 var forholdsvis tørre og man skulle forvente at dette ville øke den relative innflytelse av grunnvann kontra overflateavrenning. Videre viste overvåkinger av nedbørfeltet til Grimstadbekken at det var en stor positivt differanse mellom beregnet avrenning og akkumulert nedbør i 1994. Er denne forskjellen reell, tyder det på at det dette året har vært et betydelig grunnvannstilsig fra magasinet i raet (Eggestad 1995). Vi kan derfor vanskelig gi noen entydige konklusjoner om de kvantitative effektene vinterpumpingen har hatt på ledningsevnen og kalsiuminnholdet i Akersvannet, men forholdet bør fortsatt være gjenstand for undersøkelse.

I et omfattende søk i internasjonal faglitteratur har vi kun funnet én episode som har likhetstrekk med masseoppblomstringen og sammenbruddet av *Ceratium*-bestanden i Akersvannet. Nicholls et al. (1980) rapporterer om en massiv oppblomstring av *C. hirundinella* i den eutrofe innsjøen Heart Lake i Canada. Innsjøen var tidligere dominert av blågrønn-alger, men disse forsvant etter at det i 1975 ble igangsatt en kunstig sirkulering av vannmassene. Samtidig med at blågrønn-algene forsvant inntraff det også en tre-dobling i biomassen av herbivort (planteplanktonspisende) krepsdyrplankton (*Daphnia pulex*). Disse kontrollerte utviklingen av mindre, beitebare former av planteplanktonet (cryptomonader og grønnealger) og innsjøen oppnådde en akseptabel vannkvalitet. Året etter at den kunstige sirkulasjonen ble igangsatt inntraff en massiv oppblomstring av *C. hirundinella*. Bestanden kollapset brått etter omlag to måneder på grunn av oppbrukte reserver av uorganisk nitrogen. Den etterfølgende dekomponeringen av algebiomasse forbrukte det oppløste oksygenet i vannmassene og resulterte i en omfattende fiskedød. Vi mener denne episoden støtter vår antagelse om beitekontroll som en viktig faktor i *Ceratium*-oppblomstringen i Akersvannet.

Forholdet mellom nitrogen og fosfor i Akersvannet har de seneste 10 årene ligget på mellom 20 og 40, hvilket skulle tilsi at fosfor generelt er den begrensende faktor for algeproduksjonen. Selv om det periodevis synes å ha vært beitekontroll på algeproduksjonen er dette ingen stabil situasjon; fosforkonsentrasjonen er fortsatt altfor høy til at effekten av beitingen kan bringe algebiomassen ned på et stabilt lavere nivå. Skal et biomanipuleringstiltak lykkes må det resultere i - eller være fulgt av - en reduksjon i forforkonsentrasjonen (Benndorf 1987). Uten betydelige reduksjoner i fosforkonsentrasjonen vil derfor Akersvannet fortsatt ha en uakseptabel vannkvalitet.

Litteratur

- Andersen, R., G. Hagenlund, T. Kildal og J.H. L'Abée-Lund. 1986. Fiskekart for Vestfold. Fylkesmannen i Vestfold, Miljøvernavdelingen.
- Benndorf, J. 1987. Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Z. Hydrol.* 49: 237–248.
- Berge, D. 1986. Bruksplan for Akersvannet. Bakgrunnsundersøkelser og tiltak. NIVA-rapport 1878. 107 s.
- Berge, D. og E. Fjeld. 1995. En enkel overvåkning av Akersvannet 1994 i tilknytning til Grimestadbekk-prosjektet. NIVA-rapport O-84116. 14 s.
- Dillon, P. J. og F. H. Riegler. 1974. The chlorophyll – phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 19: 467–773.
- Fjeld, E., D. Berge og O. Skulberg. 1995. Episodisk fiskedød i Akersvannet. NIVA rapport 3343. 21 s.
- Hartman, H., H. Taleb, L. Aleya og N. Lair. Predation on Ciliates by the Suspension-Feeding Calanoid Copepod *Acanthodiptomus denticornis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1382–1393.
- Heaney, S. J. og J. F. Talling. 1980. *Ceratium hirundinella* – ecology of a complex, mobile and successful plant. *Rep. Freshwat. Biol. Ass.* 48: 27–39.
- Lair, N. og M. Hilal. *Acanthodiptomus denticornis* another omnivorous calanoid copepod: description of its mouth appendages and feeding experiments on animal prey. *Hydrobiologia* 248: 137–142.
- Nicholls, K. H., W. Kennedy, og C. Hammet. 1980. A fish-kill in Heart Lake, Ontario, associated with the collapse of a massive population of *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae). *Freshwat. Biol.* 10: 553–561.
- Skulberg, O. 1989. Giftproduserende blågrønnalger i Vestfold. Undersøkelser utført i 1987 og 1988. NIVA-rapport 2254. 30 s.
- Skulberg, O. 1991. Akersvannet. Blågrønnalger – vannkvalitet, resultater av undersøkelsene i 1989 og 1990. NIVA-rapport O-90086. 56 s.
- Skulberg, O. 1994. Akersvatnet. Hydrobiologisk vannkvalitet og kontrollert utskiftning av vannmasser. Observasjoner 1992 og 1993. NIVA-rapport 3007. 72 s.
- Skulberg, O. 1995. Akersvatnet. Hydrobiologisk vannkvalitet og kontrollert

vannutskiftning av vannmassene. Observasjoner 1994. NIVA rapport 3230. 75 s.

Pollinger. U. 1988. Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction strategies, and population dynamics. I: Sandgren, C. (ed), Growth and reproduction strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge Press, pp 134–174.

Vedlegg

Vedlegg

Data fra prøvefisket i Akersvannet, 13. – 14. oktober 1995. Lengde er oppgitt i cm, vekt er oppgitt i g. Hanner er kodet som 1, hunner som 2. Umodne fisk er kodet som 2, kjønnsmodne som 4. Kolonnene merket *lng. 1 – 11* er tilbakeberegnet lengde ved avsluttet vintersesong 1 – 11.

Litteratur

- Andersen, R., G. Hagenlund, T. Kildal og J.H. L'Abée-Lund. 1986. Fiskekart for Vestfold. Fylkesmannen i Vestfold, Miljøvernavdelingen.
- Benndorf, J. 1987. Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Z. Hydrol.* 49: 237–248.
- Berge, D. 1986. Bruksplan for Akersvannet. Bakgrunnsundersøkelser og tiltak. NIVA-rapport 1878. 107 s.
- Berge, D. og E. Fjeld. 1995. En enkel overvåkning av Akersvannet 1994 i tilknytning til Grimestadbekk-prosjektet. NIVA-rapport O-84116. 14 s.
- Dillon, P. J. og F. H. Riegler. 1974. The chlorophyll – phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 19: 467–773.
- Fjeld, E., D. Berge og O. Skulberg. 1995. Episodisk fiskedød i Akersvannet. NIVA rapport 3343. 21 s.
- Hartman, H., H. Taleb, L. Aleya og N. Lair. Predation on Ciliates by the Suspension-Feeding Calanoid Copepod *Acanthodiantomus denticornis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1382–1393.
- Heaney, S. J. og J. F. Talling. 1980. *Ceratium hirundinella* – ecology of a complex, mobile and successful plant. *Rep. Freshwat. Biol. Ass.* 48: 27–39.
- Lair, N. og M. Hilal. *Acanthodiantomus denticornis* another omnivorous calanoid copepod: description of its mouth appendages and feeding experiments on animal prey. *Hydrobiologia* 248: 137–142.
- Nicholls, K. H., W. Kennedy, og C. Hammet. 1980. A fish-kill in Heart Lake, Ontario, associated with the collapse of a massive population of *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae). *Freshwat. Biol.* 10: 553–561.
- Skulberg, O. 1989. Giftproduserende blågrønnalger i Vestfold. Undersøkelser utført i 1987 og 1988. NIVA-rapport 2254. 30 s.
- Skulberg, O. 1991. Akersvannet. Blågrønnalger – vannkvalitet, resultater av undersøkelsene i 1989 og 1990. NIVA-rapport O-90086. 56 s.
- Skulberg, O. 1994. Akersvatnet. Hydrobiologisk vannkvalitet og kontrollert utskiftning av vannmasser. Observasjoner 1992 og 1993. NIVA-rapport 3007. 72 s.
- Skulberg, O. 1995. Akersvatnet. Hydrobiologisk vannkvalitet og kontrollert

vannutsiftning av vannmassene. Observasjoner 1994. NIVA rapport 3230. 75 s.

Pollinger. U. 1988. Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction strategies, and population dynamics. I: Sandgren, C. (ed), Growth and reproduction strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge Press, pp 134–174.

Vedlegg

Data fra prøvefisket i Akersvannet, 13. – 14. oktober 1995. Lengde er oppgitt i cm, vekt er oppgitt i g. Hanner er kodet som 1, hunner som 2. Umodne fisk er kodet som 2, kjønnsmodne som 4. Kolonnene merket *lng.* 1 – 11 er tilbakeberegnet lengde ved avsluttet vintersesong 1 – 11.

Lnr	Art	lengde	vekt	kjønn	stadium	alder	lng.1	lng. 2	lng. 3	lng. 4	lng. 5	lng. 6	lng. 7	lng. 8	lng. 9	lng 10	lng 11
1	gjørs	52	1750	1	4	5	10.4	19.8	28.9	35.9	44.3	•	•	•	•	•	•
2	gjørs	62	2800	1	4	7	8.4	18.1	25.8	32.0	38.3	48.1	55.0	•	•	•	•
3	gjørs	57	2000	1	4	5	9.2	23.7	31.8	40.0	51.1	•	•	•	•	•	•
4	gjørs	56	1860	1	4	6	9.0	14.8	22.8	30.4	40.1	47.3	•	•	•	•	•
5	gjørs	57	2000	1	4	5	8.5	18.4	25.5	34.0	40.7	49.9	•	•	•	•	•
6	gjørs	53	1600	1	2	5	10.3	20.2	28.0	33.5	43.1	•	•	•	•	•	•
7	gjørs	56	2000	1	4	5	11.3	19.0	28.6	38.1	48.7	•	•	•	•	•	•
8	gjørs	50	1190	2	4	5	10.2	16.4	25.4	33.6	39.8	•	•	•	•	•	•
9	gjørs	62	2650	2	4	6	13.3	20.3	31.5	37.8	45.5	54.3	•	•	•	•	•
10	gjørs	59	2400	1	4	6	12.1	19.2	27.3	35.4	43.1	50.6	•	•	•	•	•
11	gjørs	69	3500	1	4	9	8.3	15.8	26.2	36.3	43.5	48.9	53.2	58.9	66.1	•	•
12	gjørs	42	660	2	2	4	11.8	25.4	31.7	37.2	•	•	•	•	•	•	•
13	gjørs	39	480	2	2	4	8.6	21.8	26.6	33.0	•	•	•	•	•	•	•
14	gjørs	39	480	1	2	4	12.5	23.7	28.6	33.8	•	•	•	•	•	•	•
15	gjørs	39	600	1	2	4	11.6	23.9	29.9	35.1	•	•	•	•	•	•	•
16	gjørs	40	620	1	2	4	9.1	22.1	27.8	34.7	•	•	•	•	•	•	•
17	gjørs	38	550	1	2	4	11.3	21.1	27.1	32.7	•	•	•	•	•	•	•
18	gjørs	34	500	2	2	4	9.7	17.5	22.9	29.4	•	•	•	•	•	•	•
19	gjørs	45	1000	1	2	5	11.3	18.1	28.4	35.8	40.8	•	•	•	•	•	•
20	gjørs	36	500	1	2	4	11.3	20.0	25.0	31.0	•	•	•	•	•	•	•
21	gjørs	35	550	1	2	4	8.0	19.1	21.5	29.5	•	•	•	•	•	•	•
22	gjørs	40	600	2	2	4	10.3	22.9	28.7	34.5	•	•	•	•	•	•	•
23	gjørs	35	500	2	2	4	11.5	20.1	23.8	29.8	•	•	•	•	•	•	•
24	gjørs	38	550	1	2	4	13.7	20.4	27.1	33.4	•	•	•	•	•	•	•
25	gjørs	29	250	2	2	2	13.5	23.2	•	•	•	•	•	•	•	•	•
26	gjørs	36	500	2	2	4	10.7	20.0	25.0	30.7	•	•	•	•	•	•	•
27	gjørs	57	2100	1	4	6	10.6	16.9	22.5	30.8	41.8	48.4	•	•	•	•	•
28	gjørs	38	550	2	2	4	8.7	21.7	27.1	33.7	•	•	•	•	•	•	•
29	gjørs	39	640	2	2	4	10.5	22.0	27.8	33.2	•	•	•	•	•	•	•
30	gjørs	37	500	1	2	4	9.8	20.7	26.8	32.3	•	•	•	•	•	•	•
31	gjørs	39	600	1	2	4	10.9	21.1	27.2	32.9	•	•	•	•	•	•	•
32	gjørs	37	450	2	2	4	8.7	20.0	26.1	31.3	•	•	•	•	•	•	•
33	gjørs	61	2250	2	4	5	13.0	24.9	33.9	41.5	53.8	•	•	•	•	•	•
34	gjørs	40	600	1	2	4	12.7	23.9	29.4	35.2	•	•	•	•	•	•	•
35	gjørs	37	550	2	2	4	11.1	23.6	27.2	30.9	•	•	•	•	•	•	•
36	gjørs	36	400	1	2	4	9.1	20.4	26.9	32.0	•	•	•	•	•	•	•
37	gjørs	29	260	2	2	2	12.5	20.4	•	•	•	•	•	•	•	•	•
38	gjørs	47	1000	1	2	4	9.4	16.6	30.7	38.7	•	•	•	•	•	•	•
39	gjørs	39	500	1	2	4	8.4	20.8	27.3	33.1	•	•	•	•	•	•	•
1	gjedde	103	8000	2	4	9	15.2	26.2	37.4	56.5	68.7	79.8	84.8	90.9	98.0	•	•
2	gjedde	97	6000	2	4	9	17.8	29.0	43.5	58.0	66.9	73.6	80.3	87.0	60.2	•	•
3	gjedde	107	7000	2	4	9	19.6	27.8	42.2	56.6	68.9	78.2	86.4	92.6	98.8	•	•
4	gjedde	97	5500	2	4	7	17.2	30.2	47.4	60.4	71.1	84.1	90.5	•	•	•	•
5	gjedde	95	5200	2	4	10	12.8	23.5	34.2	43.8	55.5	64.0	70.5	75.8	84.3	•	•
1	abbor	43	1040	2	4	11	6.2	10.6	12.4	14.8	18.1	25.1	30.1	33.7	37.6	39.6	41.7
2	abbor	35	660	2	4	6	6.3	10.9	15.5	19.8	28.1	32.7	•	•	•	•	•
3	abbor	39	780	2	4	9	5.1	7.9	12.2	17.8	19.2	25.1	29.1	34.5	37.9	•	•
4	abbor	36.3	650	2	4	8	4.9	8.7	12.8	16.1	20.4	24.3	31.2	34.5	•	•	•

Lnr	Art	lengde	vekt	kjønn	stadium	alder	lng.1	lng. 2	lng. 3	lng. 4	lng. 5	lng. 6	lng. 7	lng. 8	lng. 9	lng 10	lng 11
5	abbor	21.7	140	2	2	2	6.6	12.4	•	•	•	•	•	•	•	•	•
6	abbor	19.5	94	1	2	2	5.9	11.6	•	•	•	•	•	•	•	•	•
7	abbor	21.7	110	2	2	2	6.8	13.8	•	•	•	•	•	•	•	•	•
8	abbor	20.4	88	2	2	2	5.4	12.1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
9	abbor	26.4	250	2	2	3	6.4	13.1	19.4	•	•	•	•	•	•	•	•
10	abbor	20	90	2	4	2	6.3	13.4	•	•	•	•	•	•	•	•	•
11	abbor	27.7	270	2	4	3	6.6	13.2	19.8	•	•	•	•	•	•	•	•
12	abbor	21.6	119	2	2	2	7.2	12.9	•	•	•	•	•	•	•	•	•
13	abbor	29	270	2	2	4	8.5	11.7	20.2	22.7	•	•	•	•	•	•	•
14	abbor	25.3	210	1	4	4	6.1	9.3	17.2	20.9	•	•	•	•	•	•	•
15	abbor	20.1	83	2	2	2	6.5	12.1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
16	abbor	21	96	2	2	2	6.8	12.6	•	•	•	•	•	•	•	•	•
17	abbor	16.5	51	2	2	1	7.1	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
18	abbor	26	285	2	4	3	6.0	13.9	20.3	•	•	•	•	•	•	•	•
19	abbor	16.1	50	2	2	1	7.6	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
20	abbor	19.8	90	2	2	2	7.1	12.4	•	•	•	•	•	•	•	•	•
21	abbor	20	85	2	2	2	6.4	12.1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
22	abbor	20	92	2	2	2	6.1	10.9	•	•	•	•	•	•	•	•	•
23	abbor	19	80	1	4	2	6.4	11.4	•	•	•	•	•	•	•	•	•
24	abbor	20	100	2	2	2	7.3	11.8	•	•	•	•	•	•	•	•	•
25	abbor	29.6	310	2	2	4	6.8	12.1	20.3	24.5	•	•	•	•	•	•	•
26	abbor	31	390	2	2	4	5.5	12.3	19.5	24.7	•	•	•	•	•	•	•
27	abbor	19	71	1	4	2	6.4	11.7	•	•	•	•	•	•	•	•	•
28	abbor	20	92	1	4	2	6.2	11.9	•	•	•	•	•	•	•	•	•
29	abbor	35	650	2	4	6	7.4	11.0	14.9	19.8	23.4	28.9	•	•	•	•	•

Norsk institutt for vannforskning

Postboks 173 Kjelsås
0411 Oslo

Telefon: 22 18 51 00
Telefax: 22 18 52 00

Ved bestilling av rapporten,
oppgi løpenummer 3494-96.

ISBN 82-577-3034-3