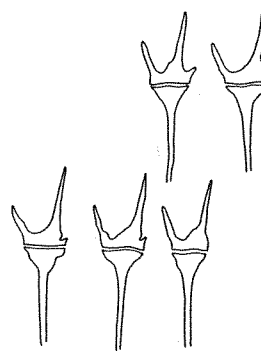
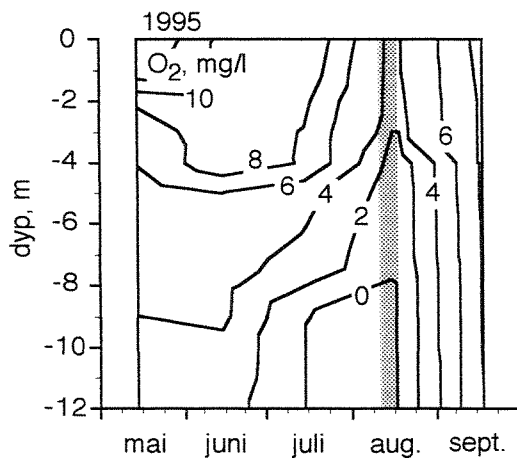
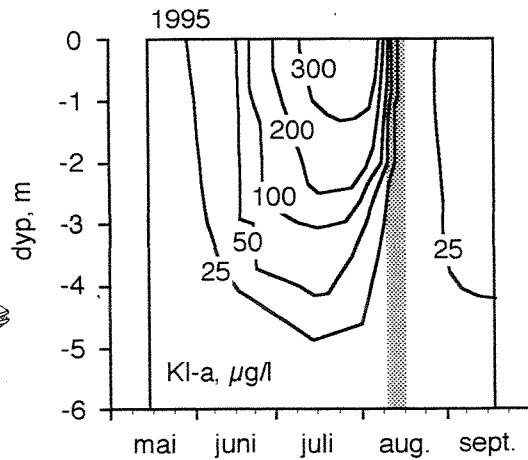
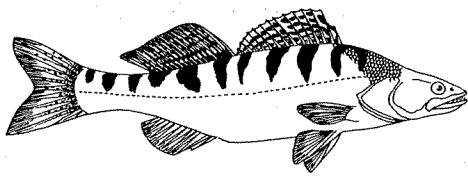


Episodisk fiskedød i Akersvannet, august 1995



NIVA - RAPPORT

Norsk institutt for vannforskning  NIVA

Prosjektnr.: O-95190	Undernr.:
Løpenr.: 3343:95	Begr. distrib.: FRI

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
--	---	--	---	--

Rapportens tittel: Episodisk fiskedød i Akersvannet, august 1995	Dato: 10.11.95	Trykket: NIVA 1995
Forfatter(e): Eirik Fjeld Dag Berge Olav Skulberg	Faggruppe: Vassdrag	Geografisk område: Vestfold
	Antall sider: 21	Opplag:

Oppdragsgiver: Fylkesmannen i Vestfold	Oppdragsg. ref.:
---	------------------

Ekstrakt:

I perioden 11–18. august 1995 inntraff en episode med akutt fiskedød i det sterkt eutrofe Akersvannet, Vestfold. Ved utløpet av perioden var omlag 5 tonn død fisk samlet opp. Av disse var omlag 95% gjørs, resten i hovedsak abbor og gjedde. Undersøkelser 16. august viste svært lave oksygennivåer i øvre vannlag ($3,2-0,7 \text{ mg O}_2\text{l}^{-1}$). Under 8 m var det oksygenfritt. Kombinasjonen av lite oksygen og høy temperatur ($20 \text{ }^\circ\text{C}$) førte trolig til respiratoriske problemer for fisken. Oksygenkrevende arter som gjørs vil bli rammet av omfattende fiskedød under slike miljøbetingelser. Forut for fiskedøden hadde det vært en kraftig oppblomstring av dinoflagellaten *Ceratium hirudinella*, hvor konsentrasjonen av klorofyll-a oversteg $300 \mu\text{g l}^{-1}$ i øvre vannlag. Under episoden med fiskedød var det svært lite planktoniske alger i vannmassene ($< 6 \mu\text{g kl-a l}^{-1}$). Trolig hadde *Ceratium*-populasjonen kollapset på grunn av oppbrukte næringssalter. Påfølgende oksygenkrevende mikrobiell nedbrytning av algebiomassen og liten fotosyntetisk aktivitet skapte derfor akutt oksygenmangel for fiskesamfunnet.

4 emneord, norske

1. fiskedød
2. gjørs
3. oksygenvinn
4. *Ceratium hirudinella*

4 emneord, engelske

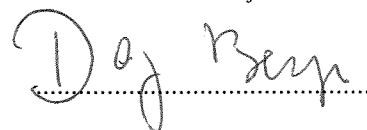
1. fish-kill
2. pikeperch
3. oxygen-depletion
4. *Ceratium hirudinella*

Prosjektleder



Eirik Fjeld

For administrasjonen



Dag Berge

ISBN 82-577-2872-1

Innholdsfortegnelse

Sammendrag	1
1 Innledning	2
2 Kort om Akersvannet og dets miljø	3
2.1 Generellt	3
2.2 Vannkjemi	4
2.3 Planteplankton	5
2.4 Fiskesamfunnet	6
3 Episoden med fiskedød	7
4 Vannkvalitet før og under episoden	9
4.1 Planteplanktonet	9
4.2 Temperatur	10
4.3 Oksygen	10
4.4 Klorofyll-a	10
4.5 Oppløste næringssalter	12
4.6 Ammonium	13
5 Årsakene til fiskedøden	14
5.1 Respirasjon under lave O ₂ -forhold	14
5.2 Oksygenkravene til de berørte artene	16
5.3 Samvirkende faktorer	17
5.4 Mulige årsaksforhold	17
6 Effekter av fiskedøden	18
7 Akersvannet - et økosystem i ubalanse	19
Referanser	21

Sammendrag

I perioden 11–18 august 1995 inntraff en episode med akutt fiskedød i Akersvannet, Vestfold. Ved utløpet av perioden var omlag 5 tonn død fisk samlet opp fra vannoverflaten. Av disse var 95 % gjørs, resten i hovedsak abbor og gjedde. Undersøkelser 16. august viste svært lave oksygennivåer i øvre vannlag (3,2–0,7 mg $O_2 \cdot l^{-1}$ i øvre 5 m), mens det under 8 m var oksygenfritt. Slike oksygennivåer, kombinert med høy temperatur, vil føre til respiratoriske problemer for mange mange arter ferskvannsfisk. Det er å forvente at oksygenkrevende arter som gjørs vil bli rammet av omfattende fiskedød under slike miljøbetingelser.

Forut for episoden hadde det vært en kraftig oppblomstring av algen *Ceratium hirudinella*, konsentrasjonen av klorofyll-a i overflatelaget var da over 300 $\mu g \cdot l^{-1}$. Under episoden med fiskedød var det svært lite planktoniske alger i vannmassene, og konsentrasjonen av klorofyll-a oversteg ikke 6 $\mu g \cdot l^{-1}$. Ingen bestand av giftalger ble observert. Trolig hadde *Ceratium*-populasjonen kollapset på grunn av oppbrukte reserver av næringssalter. Påfølgende oksygenkrevende mikrobiell nedbrytning av død algebiomasse, samt liten fotosyntetisk aktivitet, skapte akutt oksygenmangel for fiskesamfunnet. Det er derfor overveiende sannsynlig at fiskedøden skyltes akutt lave oksygenverdier, på grunn av sammenbrudd i algesamfunnet med påfølgende høyt oksygenforbruk og liten fotosyntetisk produksjon av oksygen.

Effektene av fiskedøden er uviss. Prøvefiske i oktober 1995 viste imidlertid at både ungfisk og gytefisk av gjørs hadde overlevd episoden med fiskedød. Gjørsbestanden bør derfor kunne bli fullstendig rehabilitert i løpet av en 10-års periode. Inntil så har skjedd vil predasjonstrykket på planktonspisende fisk være redusert. Dette kan indusere midlertidige forandringer i næringskjedene. Beiteeffekten av zooplankton på planteplanktonet vil trolig avta, og storvokste og lite beitebare alger som *Ceratium* vil kunne miste et viktig konkurransefortrinn.

1 Innledning

I midten av august 1995 inntraff en episode med omfattende fiskedød i Akersvannet. Store mengder gjørs og noe annen fisk ble funnet død, flytende i vannmassene. Denne hendelsen var det foreløpige klimaks i en serie av forandringer som vannet har gjennomgått i de senere år. Akersvannet er nå tydelig inne i en økologisk ustabil tilstand. I produksjonssesongen 1992 og 1993 observerte man reaktivt ortofosfat i vannmassene, noe som gir en høyst ustabil situasjon for algesamfunnet. I løpet av de siste årene har da også algemengden i vannmassene (planteplanktonet) vist sterke årlige variasjoner, og i løpet av de siste to-tre årene har algesamfunnet forandret seg fra å være et typisk blågrønnalgesamfunn til å bli dominert av en tett populasjon av dinoflagellaten *Ceratium hirundinella*. I august 1995 brøt denne populasjonen sammen og episoden med fiskedød utviklet seg.

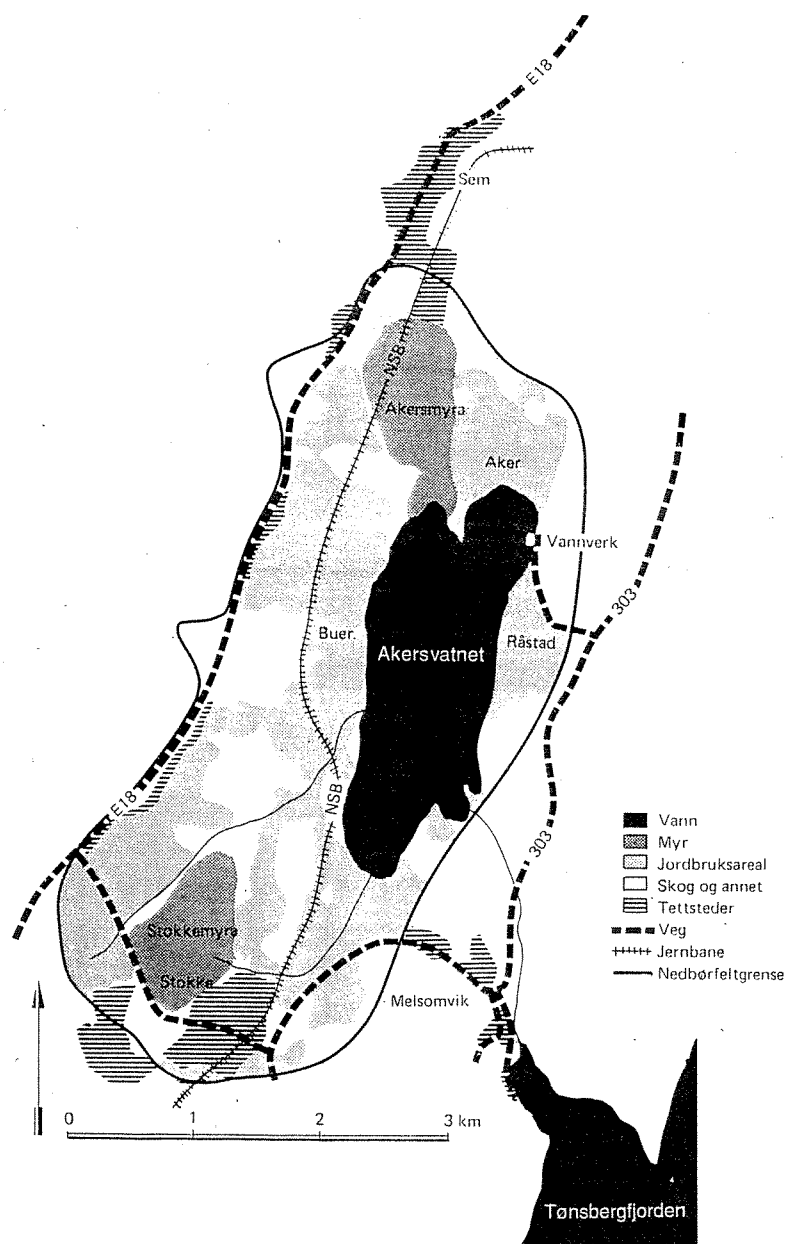
Ut fra de mange brukerinteressene som er knyttet til vannet (vannforsyning, rekreasjon og sportsfiske, naturvern) er det derfor et klart behov for å utrede episoden med sammenbrudd i algebestanden og fiskedød. Fylkesmannens miljøvernavdeling, sammen med Vestfold interkommunale vannverk (V.I.V.) og Tønsberg og Stokke kommuner har derfor bedt NIVA utarbeide en rapport hvor det redegjøres for de mulige årsaksforholdene og hvordan dette har påvirket situasjonen i Akersvannet. Videre ønskes det også at det blir gitt en vurdering av videre forskningsbehov, samt mulige tiltak og oppfølging for å hindre tilsvarende episoder.

I denne rapporten viser vi at det er overveiende sannsynlig at fiskedøden skyldes akutt lave oksygenverdier, på grunn av sammenbrudd i bestanden av algen *C. hirundinella* med påfølgende høyt oksygenforbruk og liten fotosyntetisk produksjon av oksygen. Sammenbruddet i bestanden av *C. hirundinella* mener vi skyldes at tilgjengelige reserver av næringssalter var uttømt. Årsaksforholdene omkring oppblomstringen av denne algen er under utredning, men den store bestanden av gjørs kan ha desimert bestandene av zooplankton-spisende fisk i en slik grad at økende beitetrykk fra zooplankton på algesamfunnet har favorisert en oppblomstringen av lite beibare alger som *C. hirundinella*.

2 Kort om Akersvannet og dets miljø

2.1 Generellt

Akersvannet ligger i Vestfold fylke, 5-6 km i sydvestlig retning fra Tønsberg (Figur 1). Vannet 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 14 km², hvorav nær halvparten utgjøres av dyrka mark. En inngående beskrivelse av nedbørfeltet, vannets morfometri og hydrologi finnes i Berge (1986).



Figur 1. Kart over Akervannet

2.2 Vannkjemi

Innsjøen er sterkt eutrof, dvs. den har store tilførsler av næringssalter som gir en høy produksjon av planteplankton. 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 innsjøen som sterkt forurenset.

pH i produksjonssesongen 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. Midlere kalsium og magnesium-konsentrasjoner er henholdsvis 14,5 og 4,8 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$, og vannet kan klassifiseres som middels kalkrikt. Vannet har en midlere fargeverdi på 21 $\text{mg Pt}\cdot\text{l}^{-1}$, og kan karakteriseres som lite humuspåvirket.

Det døde organiske materialet i vannmassene, som hovedsakelig er alger, vil for en stor del synke til bunns og nedbrytes av mikroorganismer. Dette krever oksygen. På tross av at Akersvannet er sterkt eutroft er det vanligvis ikke oksygenfrie forhold i vannmassene. Under stagnasjonsperiodene om sommeren og vinteren, når det er liten vertikal sirkulasjon i vannmassene, kan oksygenkonsentrasjonene reduseres betydelig i dypvannet. Fullstendig oksygenfritt synes det imidlertid ikke å bli (Berge 1985). Om sommeren er vannmassene vanligvis ikke stabilt sjiktet, da innsjøen er såvidt grunn og sterkt vindpåvirket. Det blandes da oksygenrikt overflatevann inn i dypvannet fra tid til annen. Sommerstid er det ikke uvanlig med overmetning av oksygen i de øvre vannsjikt på grunn av høy algevekst og tilhørende fotosyntetisk aktivitet.

2.3 Planteplankton

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 vannkvalitetsproblemene i Akersvannet er rapportert av Dalin (1955). Her beskrives det vannblomst av blågrønnalger, trolig av slektene *Anabena* og *Aphanizomenon* (Skulberg 1994). I 1960-åra dominerte slekten *Oscillatoria* blant blågrønnalgene. Etter en vannstandssenkning i 1968 dominerte arter av slekten *Microcystis* fram til siste halvdel av 1980-åra. Denne utviklingstendens eller suksesjon 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 framtrødende i blågrønnalgevegetasjonen. Det bør også nevnes at en toksinproduserende stamme av *M. aeruginosa* var framtrødende blant blågrønnalgene på 1980-tallet. Senere avtok toksinproduksjonen i denne stammen, samtidig med at den mistet sin dominans blant blågrønnalgene. I sammenheng med episoden med fiskedød og kollaps av bestanden av *C. hirudinella* er det viktig å merke seg at det ikke har vært påvist toksinproduserende stammer av blågrønnalger etter 1991 (Skulberg 1994).

Flagellaten *C. hirudinella* har vært en vanlig komponent i Akersvannets plankton (Skulberg 1991). Vanligvis har den vært en ettersommerart, med størst forekomst i august. I 1994 og 1995 fikk man imidlertid massive og varige oppblomstringer av denne algen. Slike oppblomstringer har ikke tidligere vært observert i Akersvannet (Skulberg 1995). Oppblomstringene startet allerede om våren (i mai) og i 1994 varte den ut til september, mens man i 1995 fikk ett brått sammenbrudd i algepopulasjonen i midten av august.

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 karakteristisk 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 vanlig å finne i "biomanipulerte" eutrofe innsjøer, der nedbeitingen skjer forttere enn det planteplanktonet greier å bygge seg opp. Reaktivt fosfor i produksjonssjiktet gir ustabilitet. Så fort det dukker opp en lite beitbar algart, skyte algebiomassen i været. *C. hirudinella* er en slik art.

2.4 Fiskesamfunnet

Fiskesamfunnet i Akersvannet består av i alt 8 arter. I tabell 1 har vi vist den relative sammensetning av fiskesamfunnet basert på prøvegarnsfiske. Data fra 1985 er gitt av Per Pethon, Zoologisk museum, Oslo, og er rapportert i Berge (1985). Data fra 1992 er gitt av Magne Grande (NIVA) og er basert på et forholdsvis begrenset prøvefiske, tallene må derfor vurderes deretter. Som man ser av tabellen synes det å ha 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 da også i overenstemmelse med muntlige opplysninger fra grunneiere og sportsfiskere, som melder om en "eksplosjon" i gjørsbestanden. Gjørs er en forholdsvis ny art for Akersvannet. Den ble satt ut i 1975 som et fiskestellstiltak av fiskerikonsulenten 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 attraktiv sportsfiskevann på grunn av den storvokste og mangetallige bestanden av gjørs. Fisket er svært godt organisert med kortsalg, båtutleie og brygger med god tilgjengelighet.

Tabell 1. Overslag over fiskesamfunnet prosentvise sammensetning (individbasert).

art	1985 (%)	1992 (%)
gjedde	1-5	1
brasme	25-30	70
vederbuk	10-15	-
abbor	15-20	15
gjørs	1	14
ål	5-10	-

3 Episoden med fiskedød

Vi redegjør her kort for hvorledes episoden med fiskedød utviklet seg. Opplysningene er gitt av grunneiere, en lokal fiskeforening, og representanter for Fylkesmannens Miljøvernavdeling under en befarings NIVA gjorde 16. august.

- fredag 11. august Denne kvelden observerte sportsfiskere at fisken oppførte seg unormalt og tydelig var stresset. Den var oppe i overflaten og snappet etter luft i sørenden av vannet og ved utløpet av Grimestadbekken. Det meste av den observerte fisken var abbor, men det var også noe gjørs og gjedde. Mye yngel av ulike arter ble også sett mens de snappet etter luft. Ingen død fisk registrert.
- lørdag 12. august Det “kokte” med fisk i sørenden, og det sto tett med fisk i Grimestadbekken. Artsfordelingen var omlag som dagen før, men man så nå også ål som gikk med utspilte gjellelokk i overflaten. Noen store gjedder ble sett svømmende inn mot sivbeltene med hodet over vann. Noen døde gjørs ble funnet.
- søndag 13. august Død fisk ble funnet om morgenen, i hovedsak gjørs. Funnene ble gjort i sørenden, men også ved Melsomvikbekken, i nordenden og ved sivøya Storsiven. I alt ble tre sekker død fisk plukket opp, men store mengder død gjørs lå igjen på bunnen. Mye gjørs hadde trukket inn til sivbeltene, hvor de sto på omlag 0,5 m dyp. Langs sivbeltene svømte det mye stor gjedde med hodet over vannet. Over hele vannflaten var det småfisk som var oppe og snappet etter luft. Siktedypet var uvanlig bra, omlag 2 m.
- mandag 14. august Død fisk ble funnet flytende over store deler av innsjøen. Mye død fisk på bunnen også. Fisken som ble tatt opp var i hovedsak (95%) gjørs i størrelsen 2-8 kg, mens de resterende var gjedde og noe karpfisk (brasme og vederbuk). Ingen død ål, men mye sjuk ål med utspilte gjellelokk var oppe i vannskorpa ved sivkanten. Omlag 2 tonn død fisk ble plukket opp.
- tirsdag 15 august Fisken gikk noe dypere i vannet denne dagen og var tydelig mindre stresset. Imidlertid fløt det opp store mengder død fisk. Den døde fisken bestod for det meste av stor gjørs på 2-8 kg (85%), men mindre gjørs ned til 200 g ble også funnet (5%). Den resterende døde fisken var gjedde, abbor og noe karpfisk. Dette var første dagen det ble funnet død abbor i noen vesentlig grad. I alt ble det samlet opp 1,4 tonn med død fisk.

onsdag 16. august. Under befaringen denne dagen var det fortsatt mye død fisk som fløt opp. Vi fant også død ål og dammuslinger som hadde sluppet skallet. Fisken gikk dypere i vannet denne dagen, og det var tydelig at forholdene for fisken var bedret. Siktedypet var uvanlig godt - omlag 3 m. I beskyttede vik og bukter var vannoverflaten dekket av en tynn fettaktig hinne, og på slike steder luktet det tildels kraftig av død fisk. I alt ble det tatt opp 1 tonn død fisk denne dagen, arts- og størrelsesfordelingen var omlag som forrige dag.

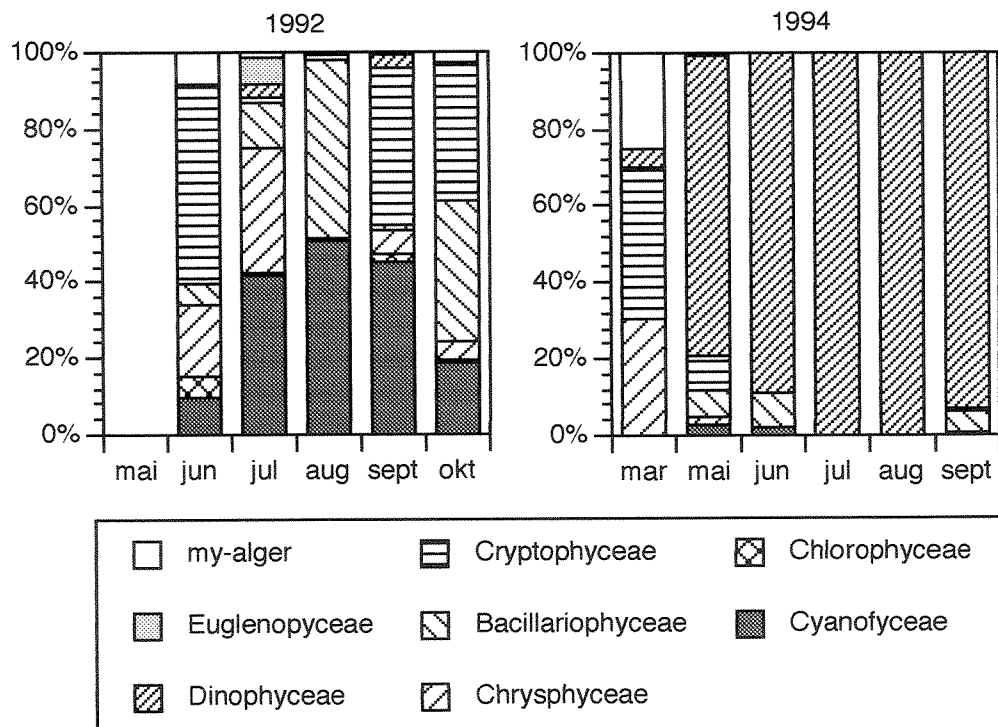
I de to påfølgende dager ble det fortsatt plukket opp noe død fisk (400 kg og 250 kg), det meste gjøres, men det var nå klart at episoden med fiskedød hadde kuliminert. Fisken var nå oppe og vaket som normalt, og gjedda hadde begynt å bite på sportsfiskerredskap. Det er på det rene at fiskedøden har vært svært omfattende. Fiskeforeningene og andre frivillige har gjort en stor innsats med å plukke opp død fisk, og det er beregnet at det i alt er tatt opp omlag 5 tonn. En må her merke seg at den innsamlede fisken er kun individer som har flytt opp eller som har vært lett tilgjengelig på bunn. Det er således opplagt at fiskedøden har vært mer omfattende enn det innsamlede kvantum indikerer, men hvilke mengder det er snakk om er uvisst.

4 Vannkvalitet før og under episoden

Dette kapittelet bygger på data som NIVA har samlet inn i forbindelse med overvåking av vannkvalitet og planteplankton på oppdrag fra Vestfold Interkommunale Vannverk. Data for 1995 er ikke publisert tidligere, mens data fram til 1994 er hentet fra Skulberg, 1994 og 1995

4.1 Planteplanktonet

Våren 1994 etablerte det seg en kraftig populasjon av algen *C. hirudinella* i Akersvannet. Den dominerte planteplanktonsamfunnet hele vegetasjonsperioden dette året. Det samme gjentok seg våren 1995, men populasjonen brøt sammen i august, samtidig med at episoden med fiskedød startet. *C. hirudinella* har på ingen måte vært uvanlig i algesamfunnet i Akersvannet. Den har vanligvis forekommet på seinsommeren eller høsten, og oppblomstringene har vært preget av hurtig vekst og fall. I figur 2 har vi framstilt algesamfunnets utvikling i 1993 og i 1994. Data fra 1995 er ennå ikke bearbeidet. Det framgår her at i 1993 var blågrønnalgene (*Cyanophyceae*) dominante utover sommersesongen, mens fureflagellatene (*Dinophyceae*) med *Ceratium* dominerte fra mai av i 1994.



Figur 2. Planteplanktonsamfunnets utvikling i 1992 og 1994. I 1994 ble *Ceratium hirudinella* dominerende art.

4.2 Temperatur

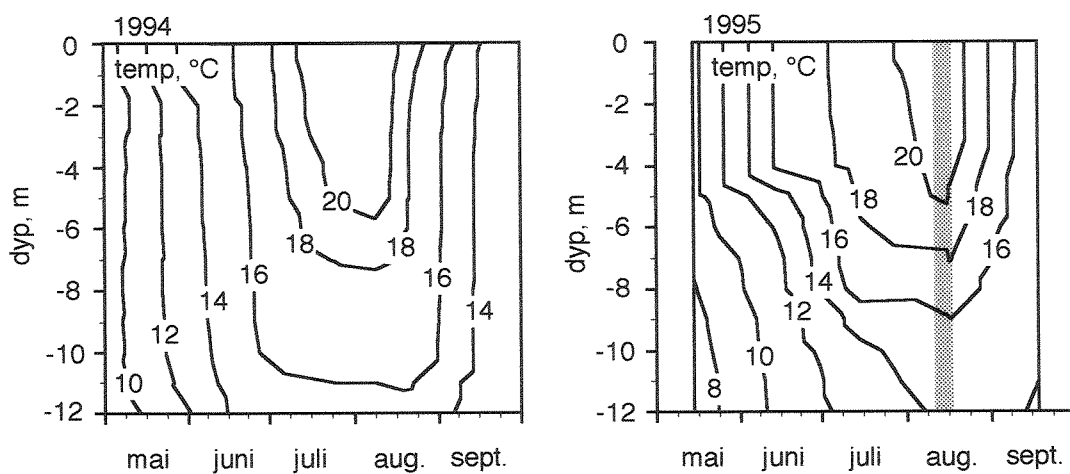
I figur 3 har vi vist temperaturutviklingen i vannmassene for sommerhalvåret for 1994 og 1995. Generellt synes de to sesongene å være like: termoklinen (termiske lagdelingen) var forholdsvis dårlig utviklet, og en finner maksimaltemperaturer på drøyt 20 °C i juli og august. I figuren for 1995 har vi markert fiskedødepisoden med et grått vertikalt bånd. Temperaturen i det øvre 5 m vannsjikt var da 21,5–20,4 °C.

4.3 Oksygen

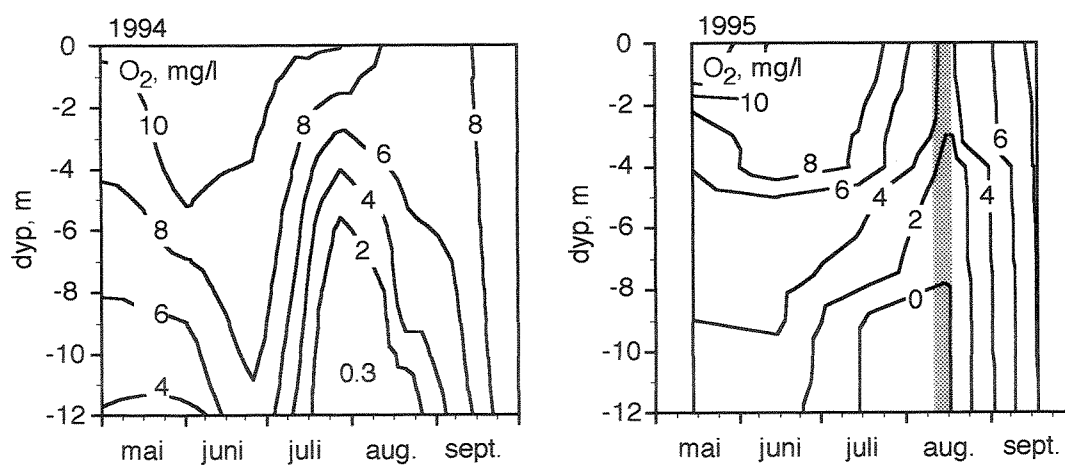
Det generelle mønsteret for utviklingen av oksygenprofilen i sommersesongen i Akersvannet er at det i de øvre vannmassene er rikelig med oksygen på grunn av høy fotosyntetisk aktivitet, mens oksygenet i de dypere vannlag forbrukes på grunn av mikrobiell respirasjon. Sesongen 1994, framstillt i figur 4, er et eksempel på dette. Utviklingen i oksygenkonsentrasjonen i 1995 var imidlertid svært spesiell. I midten av august — samtidig med at episoden med fiskedød fant sted — brøt den tette bestanden av algen *C. hirudinella* sammen. Det var da en svært liten fotosyntetisk produksjon av oksygen, samtidig med at mikrobiell nedbryting av den døde algebiomassen krevde oksygen. I det øvre 5 m vannsjikt var det da 3,4–0,7 mg O₂·l⁻¹, mens det under 8 m var oksygenfritt.

4.4 Klorofyll-a

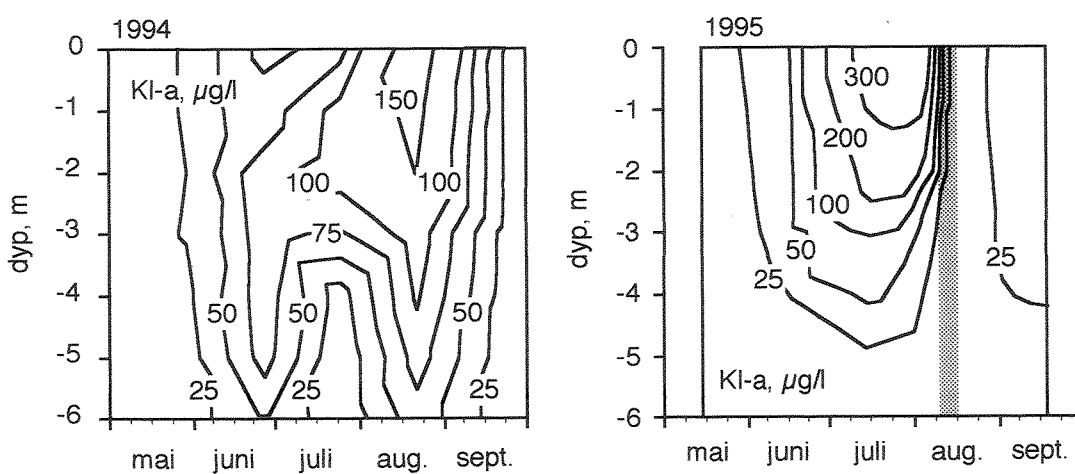
Klorofyll-a er et fotosyntetisk pigment som finnes i planteplanktonet, og mengden av dette gir et indirekte mål på algebiomassen. Vi har vist konsentrasjonen klorofyll-a for 1994 og 1995 i figur 5. I begge disse årene var algen *C. hirudinella* dominerende i plateplanktonet. I 1994 ble maksimalt nivå funnet i august, med konsentrasjoner på 150–180 µg·l⁻¹ i de øvre 2 m vannsjikt. Til sammenlikning ble det målt omlag dobbelt så høye verdier i juli 1995, man fant da konsentrasjoner på 200–360 µg·l⁻¹ i de øvre 2 m vannsjikt. Dette er ekstremt høye verdier. Ved måletidspunktet 16. august 1995 hadde imidlertid bestanden av *C. hirudinella* brutt sammen, og maksimal konsentrasjon klorofyll-a i vannmassene var ikke mer enn 6 µg·l⁻¹. Klorofyllmengden tok seg noe opp igjen i september, men det var da andre algegrupper enn *Ceratium* som dominerte planteplanktonet.



Figur 3. Temperaturforholdene i sommersesongen 1994 og 1995. Perioden med fiskedød er merket med et grått bånd.



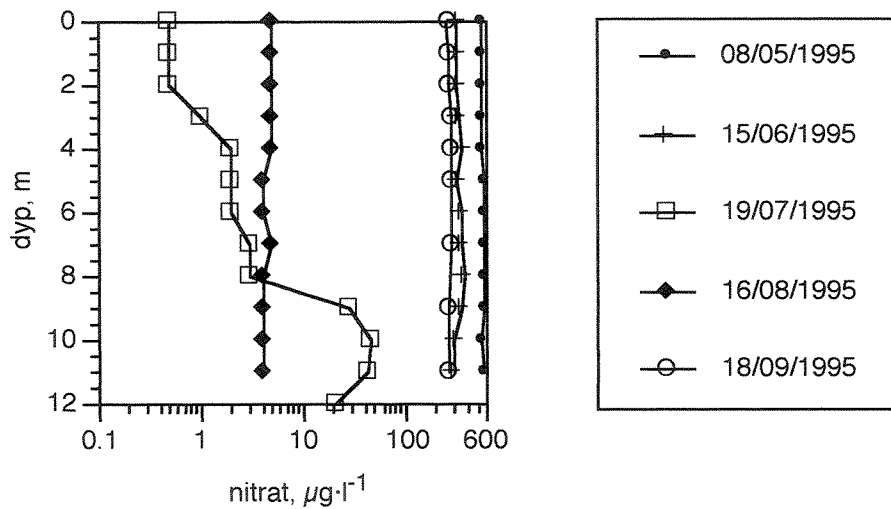
Figur 4. Oksygenforholdene i 1994 og 1995. Perioden med fiskedød er merket med et grått bånd.



Figur 5. Utviklingen av klorofyll-a i sommersesongene 1994 og 1995. Perioden med fiskedød er merket med et grått bånd.

4.5. Oppløste næringssalter

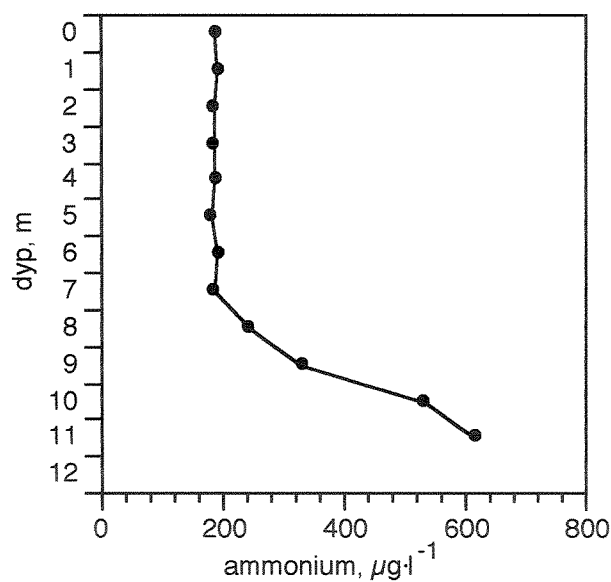
Av oppløste næringssalter har det rutinemessig blitt målt nitrat (NO_3^-) igjennom sommersesongen. Oppløst reaktiv fosfat (ortofosfat, PO_4^{3-}) har kun unntaksvis blitt målt, da det som regel er under deteksjonsgrensen. Nitratverdiene i vannlagene ned til 8 m gikk under $10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ i juli og august i 1995 (figur 6). Dette er så lave verdier at det er å forvente at populasjonen av *Ceratium* har lidd av næringsmangel. Sammenbruddet i populasjonen i august skyldes derfor trolig sult.



Figur 6. Nitrat-konsentrasjonen i Akersvannet, sommersesongen 1995.

4.6 Ammonium

Ammonium har tidligere ikke inngått i prøvetakingsprogrammet for Akervannet. Da det kan være et giftig stoff som dannes under nedbrytning av organisk materiale, tok vi ammoniumprøver under befaringen den 16. august 1995 (figur 8). Disse viser at konsentrasjonen lå omkring $190 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ fra 0–8 m, for så å øke til nærmere $620 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ like ved bunn (11 m). Dette er alle meget høye verdier. I friske eutrofe innsjøer er det sjelden å finne mer enn $20\text{--}30 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ i det øvre sirkulerende vannlag. Den kraftige akkumuleringen av ammonium i bunnlagene skyldes trolig i hovedsak sedimentert dekomponerende algebiomasse.



Figur 8. Ammonium-konsentrasjonen ved ulike dyp i Akersvannet, 16. august 1995.

5 Årsakene til fiskedøden

Ut fra beskrivelsen av fiskens atferd umiddelbart før og under episoden med fiskedød, og de lave oksygenverdiene NIVA målte i dagene etterpå, er det nærliggende å framsette hypotesen om at lavt oksygeninnhold (hypoxi) er hovedårsaken til fiskedøden. Vi skal derfor redegjøre for hvorledes fisk i alminnelighet reagerer på lave oksygennivåer, og hvilke oksygenkrav de berørte artene har, før vi konkret vurderer de mulige årsaksforholdene. For en mer detaljert innføring i økofysiologien til fisk i hypoxisk miljø, se Jensen m. fl. (1993) samt Fritche og Nilsson (1993)

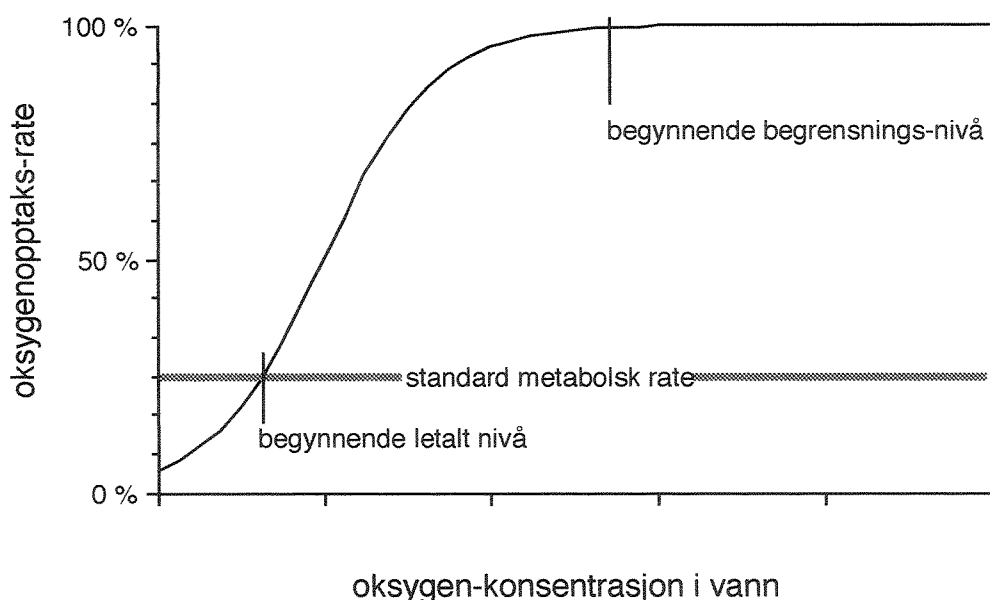
5.1 Respirasjon under lave O₂-konsentrasjoner

Episoder med fiskedød på grunn av lavt oksygeninnhold i vannmassene kan inntreffe i grunne næringsrike innsjøer under stagnasjonsperiodene om sommeren eller vinteren. Nedbrytningen av organisk materiale kan da kreve så mye oksygen at vannmassenes oksygenreserver blir uttømt og fisken får respiratoriske vansker. De høye temperaturene sommerstid forsterker problemet, da løseligheten av oksygen i vann synker ved økende temperatur, mens fiskens metabolisme og oksygenkrav øker. Videre reduseres hemoglobinet (oksygenbindende pigmenter i røde blodlegemer) affinitet til O₂ ved høye temperaturer. Oksygenkrevende arter kan derfor ha vansker med å tilfredsstille sitt oksygenbehov ved høy vanntemperatur.

Når oksygenkonsentrasjonen i vannet avtar har fisk en rekke fysiologiske og atferdsmessige mekanismer som kan tre i kraft for å opprettholde den nødvendige respirasjonen. Første lettkjennelige respons på synkende oksygenkonsentrasjoner er en økning i ventilasjonsvolumet over gjellene, dvs. fisken kompenserer for lavere oksygenkonsentrasjon i vannet ved pumpe mer vann over gjellene. Dette skjer ved en økning i åndingsfrekvensen (munnen og gjellelokkens åpning og lukking) og volumet per ånding. Sammen med andre sirkulatoriske forandringer bidrar dette til at fisken kan dekke sitt oksygenbehov på tross av minskende oksygenkonsentrasjoner i vannet. Er disse kompensatoriske mekanismene utilstrekkelige eller energetisk sett for kostbare, blir fisken urolig og søker etter andre oppholdssteder. Den beveger seg opp i øvre vannlag, kan gå inn i vegetasjonsbelter, inn mot bekkemunninger og opp i bekker hvor oksygenforholdene er mer gunstige. Ved kritisk lave verdier blir fisken ofte svært aktiv, går opp i overflaten og snapper etter luft eller utnytter den O₂-rike overflatefilmen på vannet (Gee et al. 1977). Den vil da bli tvunget over på anaerob metabolisme hvor energi frigjøres ved at glykogenet i musklene omdannes til laktat (melkesyre), uten at oksygen inngår i reaksjonen. Fisken vil da opparbeide seg en oksyngjeld som den må dekke seinere. Kun spesialiserte arter kan klare seg lenge med anaerob respirasjon, for de fleste fisk er dette en fysiologisk mekanisme som er beregnet på hjelpe dem ut av en kortvarig kritisk situasjon. Ved langvarig anaerob respirasjonen vil blodets pH-verdi falle på grunn av økt laktatnivå. En markert senkning av pH i blodet kan hos mange arter føre til en drastisk reduksjon i hemoglobinet oksygenbindende kapasitet (Root-effekten). Umiddelbart fører det til at blodets

mindre effektivt i å oppta oksygen over gjellene. Hemoglobinet til fisk tilpasset oksygenfattige habitater har en forholdsvis liten Root-effekt. Når oksygenkonsentrasjon i blodet blir for lav til å opprettholde den nødvendige respirasjonen, mister fisken etterhvert koordineringssansen og balanseevnen, den tipper rundt med buken i været, mister bevisstheten og vil eventuelt dø etter noen sterke krampeanfoll. Symptomatisk for fisk som har dødd av oksygenmangel er stiv og litt bakoverbøyd kropp, sterkt utspilte gjellelokk og fullåpen munn, og blod med redusert pH på grunn av økt laktatnivå.

I figur 9 har vi gitt en skjematisk framstilling av oksygenopptaket til fisk ved ulike oksygenkonsentrasjoner. Ved minkende konsentrasjoner holder oksygenopptaket seg stabilt inntil det begynner å avta ved et gitt nivå. Dette nivået kalles “begynnende begrensings-nivå”. Fram til dette kan fisken kompensere for avtakende oksygenkonsentrasjoner. Senkes oksygenivået ytterligere vil oksygenopptaket reduseres, og metabolismen blir avhengig av vannets oksygenverdier. Ved ytterligere reduksjon av oksygenkonsentrasjonen passeres “begynnende letale nivå”. Ved dette punktet er oksygenopptaket kun tilstrekkelig til å dekke livsviktige kroppsfunksjoner. Under dette nivået kan fisken leve for en tid, men vil tilslutt dø såfremt oksygenforholdene ikke bedres.



Figur 9. Det generelle forholdet mellom oksygenkonsentrasjonen i vann og oksygenopptaksraten til fisk. Standard metabolsk rate er lik energiforbruket til en hvilende fisk, og er her satt til en vilkårlig verdi. Se teksten for forklaring av begreper.

5.2 Oksygenkravene til de berørte artene

Den europeiske innlandsfiske-kommisjonen, EIFAC, har utarbeidet forslag til minstekrav for oksygenkonsentrasjoner til europeisk ferskvannsfisk (WHO 1973). Minstekravene er generelle og er ment å være tilstrekkelige til at fisken kan gjennomføre sin normale livssyklus under ellers gunstige miljøbetingelser. For å sikre overlevelsen til ungfisk og voksen fisk i mer enn ett døgn, anbefaler kommisjonen at oksygennivået skal være 3 mg O₂·l⁻¹ eller høyere. I en studie over oksygenkravene til kandiske ferskvannsfisk angir Davis (1975) 4,0 mg O₂·l⁻¹ som et minstekrav for å unngå skader på blandede populasjoner uten laksefisk, mens han angir 2,5 mg O₂·l⁻¹ som et nivå hvor en stor andel av en gitt fiskepopulasjon eller fiskesamfunn blir skadet. Slike minstekrav er imidlertid lite egnet til å analysere årsakene til fiskedøden i Akersvannet, da de ikke tar hensyn til artsforskjellene eller andre faktorer som kan påvirke oksygenbehovet til fisk. Det er velkjent at oksygenkravene varierer fra art til art, alt etter miljøet de er tilpasset. Visse arter, så som mange av karpefiskene, er godt tilpasset et liv i næringsrike vann hvor oksygennivåene kan bli lave under stagnasjonsperiodene. Andre arter er tilpasset mer oksygenrike forhold i store innsjøer eller rennende vann. Laksefisk tilhører denne gruppen, men også gjørs er kjent for kreve gode oksygenforhold. Det er vanskelig å angi de eksakte oksygenkravene for en gitt art, da disse influeres av en rekke miljøforhold og fysiologiske faktorer så som temperatur, vannkvalitet, størrelse, stadium, aktivitet og ernæringsmessig status.

Respirasjonen til gjørs og gjedde er imidlertid forholdsvis godt studert av Dolinin (1974). For hvilende gjørs ved 20 °C fant han at oksygenopptaket begynte å bli redusert i det konsentrasjonen falt under 6,9 mg O₂·l⁻¹. Videre falt effektiviteten i O₂-opptaket (målt som % av oksygenet som passerer gjellene) hurtig i det konsentrasjonen sank under 4,2 mg O₂·l⁻¹, og oksygenopptaket stanset helt opp ved 1,4 mg O₂·l⁻¹. Tilsvarende konsentrasjoner hos gjedde var betydelig lavere: 4,5; 1,9 og 0,5 mg O₂·l⁻¹. Forsøkene varte i 4-6 timer, og ble utført på fisk som veide 500-800 g. Ut fra disse resultatene er det rimelig å anta at gjørs og gjedde i naturen vil kunne bli betydelig stresset av oksygenmangel ved konsentrasjoner under henholdsvis 4,2 og 1,9 mg O₂·l⁻¹. Ved slike oksygennivåer kan fisken vanskelig opprettholde et normalt aktivitetsnivå uten å opparbeide seg et oksygenunderskudd på grunn av anaerob metabolisme.

Det har ikke lyktes oss å finne tilsvarende nøyaktige data for de andre fiskeartene i Akersvannet, men i et forsøk med abbor viste Downing og Merken (1957) at letale konsentrasjoner etter 7 døgns eksponering ved 20 °C var 1,0-1,2 mg O₂·l⁻¹.

5.3 Samvirkende faktorer

Når en stor bestand av planteplankton brått bryter sammen vil det sette i gang en hel kjede av hendelser og kvalitetsmessige forandringer i innsjøens økosystem. For det første vil den fotosyntetiske produksjonen av oksygen opphøre. Dernest vil autolyse (spontan oppløsning av cellene) frigjøre oppløst organisk materiale til vannmassene. Den påfølgende mikrobielle dekomponering av død algebiomasse og oppløst organisk materiale er oksygenkrevende og vil frigjøre karbondioksid (CO_2), en rekke andre intermediære organiske nedbrytningsprodukter, samt ammonium eller ammoniakk (NH_4^+ eller NH_3). Frigjøringen av disse substansene vil kunne påvirke fisken negativt, og minske deres toleranse ovenfor hypoksi.

En økning i oppløst fritt CO_2 i vannmassene vil kunne ha en ugunstig innvirkning på blodets oksygenbærende kapasitet. En miljømessig betinget økning i partialtrykket av CO_2 i vannmassene (såkalt hypercapnia) vil nesten øyeblikkelig bli overført til det arterielle blodet på grunn av fiskens store gjelleareal (for en oversikt, se Heisler 1993). For en stresset fisk i oksygenfattig miljø, med surt blod på grunn av forhøyede laktatkonsentrasjoner, vil en økning av CO_2 -konsentrasjonen i blodet kunne føre til en ytterligere forsuring som kan indusere en dødelig Root-effekt.

Fra damoppdrett er det velkjent at frigjøring av ammonium fra dekomponerende organisk materiale kan føre til toksiske tilstander for fisk. Effekten er imidlertid svært pH-avhengig, da giftigheten av ammonium er størst i basisk miljø når den foreligger i udisosiert form som ammoniakk.

5.4 Mulige årsaksforhold

Ut fra de lave oksygenverdiene og høye temperaturene som ble målt i dagene etter episoden med fiskedød er det klart at fiskesamfunnet har vært i en tilstand av respiratorisk stress (hypoxia). Store deler av de dypere liggende vannmassene (fra 7-8 m og nedover) var fullstendig oksygenfrie, mens overflatelaget fra 0-4 m hadde konsentrasjoner mellom 3,2–1,7 $\text{mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$. Konsentrasjonsområdet som WHO (1973) og Davies (1975) angir som kritisk for fiskesamfunn i ferskvann ligger innenfor dette intervallet.

Når vi vet at gjørs ved 20 °C får alvorlige respiratoriske problemer når oksygenkonsentrasjonen faller under 4,2 $\text{mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$, og at den får akutt stans i oksygenopptaket ved en konsentrasjonen på 1,4 $\text{mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$, er det å forvente at bestanden av denne i Akersvannet ville bli rammet av massiv fiskedød. Trolig har gjørsen blitt tvunget til å kompensere for de lave oksygennivåene ved å ta i bruk anaerob metabolisme, som over tid har ført den inn i en dødelig situasjon med høy oksyngjeld og kraftig akkumulasjon av melkesyre i blod og muskelvev (acidose).

Årsaken til at det døde betydelig færre gjedde og abbor enn gjørs finner vi ved å sammenlikne

disse artenes oksygenkrav. Ved de rådende temperaturforholdene vil gjedda først få alvorlige respiratoriske problemer ved oksygenkonsentrasjoner under $1,9 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$, mens abbor synes å kunne tåle langvarige konsentrasjoner helt ned til $1,2 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$.

Frigjøring av nedbrytningsprodukter fra den døde algebiomassen har trolig forverret situasjonen med lave oksygenverdier. Mikrobiell produksjon av karbondioksid har ført til en reduksjon av pH ned til et område hvor den dels foreligger som fritt oppløst CO_2 . I Akersvannet sank pH i overflatesjiktet fra 9,4 til 7,2 etter sammenbruddet i *Ceratium*-bestanden. Hovedårsaken til et slikt fall i surhetsgraden er økt mikrobiell produksjon av CO_2 . Ved en pH-verdi på 9,4 foreligger alt CO_2 som bikarbonat og karbonat (HCO_3^- og CO_3^{2-}). Ved pH 7,2 vil en ikke ubetydelig del ($\approx 20 \%$) av CO_2 foreligge som fritt oppløst CO_2 . Som tidligere nevnt vil dette kunne forsterke de respiratoriske vanskene til en hypoksisk fisk.

Vi finner det lite sannsynlig at konsentrasjonen av ammonium i vannmassene har medvirket til fiskedøden. I det øvre 6 m vannsjikt var konsentrasjonen av total ammonium omlag $190 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Giftigheten av ammonium er størst i basisk miljø når den foreligger i udisosiert form som ammoniakk. Under de pH- og temperaturforhold som vi målte etter fiskedøden (pH: 7,2–7,4; temp: $\approx 20 \text{ }^\circ\text{C}$) vil kun 0,6–1 % av ammoniumet finnes som giftig ammoniakk (NH_3). Ammoniakk-konsentrasjonen må opp i omlag $200 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ for at man skal få skadelige effekter av en kortvarig eksponering hos følsom fisk (Alabaster og Lloyd, 1982).

6 Effekter av fiskedøden

Hvilke effekter fiskedøden vil ha på økosystemet i Akersvannet kan man vanskelig ha noen velbegrunnet formening om uten at man kjenner nærmere til hvilke kvanta og arter av fisk som har blitt rammet. Ut fra det innsamlede kvanta død fisk — nærmere 5000 kg død gjørs — er det innlysende at bestanden av gjørs har blitt kraftig desimert. Hvilke kvanta død fisk som ble liggende på bunn vet man imidlertid ikke. Bestanden av gjørs har imidlertid ikke blitt utryddet, da prøvefiske i oktober viste at både ungfisk og gytefisk har overlevd fiskedøden.

Dersom bestanden av rovfisk i Akersvannet har blitt betydelig desimert, vil man kunne forvente at predasjonstrykket på plankonspisende småfisk er redusert. Dette vil kunne føre til økt populasjonstetthet av slike, samt at de tar i bruk deler av habitatet som de tidligere måtte unngå. Vertikalmigrasjon er en vanlig strategi blant plankonspisende fisk for å unngå rovfisk. Om dagen kan de stå inaktiv i mørket nær bunn, for om natta så trekke opp i de øvre vannlag. Her er det godt om zooplankton, og mørket beskytter småfisken mot visuelt jaktende rovfisk (ss. gjørs). Fiskedøden kan derfor indusere forandringer i næringskjedene ved at predasjonstrykket på zooplanktonet øker, med det resultat at beiteeffekten på planteplanktonet avtar. Dette vil kunne fjerne en kritisk konkurransefordel som lite beitebare arter av planteplankton har hatt, og kan resultere i at *Ceratium* mister sin dominans i planteplanktonet. Det hefter imidlertid betydelig usikkerhet til dette siste momentet, da årsakene til oppblomstringen av *Ceratium* ikke

er klarlagt (Skulberg 1995).

Gjørø har et høyt reproduktivt potensiale, man regner med at en hunnfisk har omlag 200 000 rognkorn per kg fiskevekt. Da det fortsatt finnes gytefisk vil bestanden hurtig kunne ta seg opp igjen. Under gode vekstbetingelser blir gjørø gytmoden på 3-4 år. I løpet av 10 år bør derfor bestanden kunne bli fullstendig rehabilitert, og oppnå tilnærmet samme antall og aldersfordeling som forut episoden med fiskedød. Hvorvidt dette er en stabil populasjonsstruktur vites ikke. Ut fra fangstbeskrivelsene fra sportsfiskere kan man stille spørsmål om den sto i et balansert forhold til produksjonen av byttefisk, eller om det var en "akkumulert" bestand med mye gammel fisk som ble rekruttert før bestandene av byttefisk ble desimert. Dette er et åpent spørsmål som man kun kan få svaret på gjennom en systematisk overvåkning av fiskesamfunnet.

7 Akersvannet — et økosystem i ubalanse

Fiskedød på grunn av kraftige algeoppblomstringer i innsjøer er beskrevet mange steder i litteraturen. Ofte dreier det seg om episoder fra ekstremt næringsrike vann, hvor respirasjonen fra algesamfunnet og andre mikroorganismer om natta krever så mye oksygen at fisken dør av akutt oksygenmangel. I et litteratursøk har vi imidlertid kun funnet én beskrivelse av fiskedød på grunn av kollaps i populasjoner av algen *C. hirudinella* (Nicholls m. fl. 1980). Episoden har mange likhetstrekk med den i Akersvannet. Fra en liten eutrof innsjø i Canada rapporteres det om en hurtig kollaps i algebestanden, og en tilhørende nedbrytning av organisk materiale som forbrukte det oppløste oksygenet og resulterte i en massiv fiskedød. Innsjøen var tidligere dominert av blågrønn-alger, men disse forsvant etter at det ble igangsatt en kunstig sirkulering av vannmassene. Samtidig med at blågrønn-algene forsvant inntraff det også en tre-dobling i biomassen av herbivort (planteplanktonspisende) zooplankton (*Daphnia pulex*). Disse kontrollerte utviklingen av mindre, beitbare former av planteplanktonet (cryptomonader og grønnalger). Forfatterene antar da at *Ceratium* kunne blomstre opp på grunn av svak konkurranse fra andre arter, og fordi de er for store til å bli beitet ned av zooplanktonet. Årsaken til sammenbruddet av *Ceratium*-bestanden synes å være relatert til oppbrukte reserver av uorganisk nitrogen.

Et liknende scenario kan tenkes for Akersvannet: Økosystemet i Akersvannet har i de senere år vist tegn til å være i ubalanse. Utsettingen av gjørø må ha ført til et økt predasjonstrykk på zooplanktonspisende småfisk (i første rekke brasme og abbor). Dette kan i sin tur ha ført til bedre livsvilkår for zooplanktonet, og større og effektive herbivore former kan ha dukket opp. Samtidig med at gjørøbestanden tok seg kraftig opp på 90-tallet, har NIVA målt store variasjoner i algebiomassen mellom de ulike årene. Dette, sammen med at det har vært målt reaktivt oppløst ortofosfat i øvre vannlag om sommeren, kan være indikasjoner på at beitetrykket fra zooplanktonsamfunnet har tatt seg opp, og periodevis har vært såvidt kraftig at

nedbeitingen har skjedd raskere enn det planteplanktonet har greid å bygge seg opp ved fotosyntese. Som et tiltak for å bedre vannkvaliteten i Akersvannet har det siden 1992 hver seinvinter vært pumpet ut vann fra omlag 3 m dyp, for at dette skulle bli erstattet med friskt grunnvann. En slik utpumping kan ha ført til at hvilecyster av *Ceratium* har blitt hvirvlet opp fra sedimentet, og gitt arten muligheter til en tidlig oppblomstring. Samtidig kan innstrømming av grunnvann ha forandret vannkvaliteten til å bli mer gunstig for utviklingen av *Ceratium*. Dette har vært diskutert av Skulberg (1995). Da zooplanktonet bare i liten grad kan utnytte *Ceratium*, vil denne arten også kunne ha fått en slik konkurransefordel at den utviklet seg til å bli dominerende i algesamfunnet. De høye næringssaltkonsentrasjonene i Akersvannet tillot bestanden å bygge seg opp til høye tettheter, og bestanden kollapset når næringssaltene var oppbrukt.

Ved å studere tidligere innsamlet zooplankton-materiale fra Akersvannet kan man få indikasjoner på om beitehypotesen har noe for seg. En eventuell reduksjon i predasjonstrykket fra zooplanktonspisende fisk ville ha ført til en suksessjon i zooplanktonsamfunnet fra små og lite beitebare former og til større former. En slik studie, kombinert med prøvefiske og en mer systematisk overvåkning av næringssalter, planteplankton og zooplankton, vil kunne gi svar på om det har skjedd strukturelle forandringer i Akersvannets næringskjeder som kan føre til ustabilitet og gjentatte episoder med sammenbrudd i algebestanden og tilhørende fiskedød. På oppdrag fra Fylkesmannen i Vestfold, miljøvernavdelingen, skal et slikt undersøkelses- og overvåkningsprogram igangsettes.

Referanser

Alabaster, J. S. og R. Lloyd. 1982. Water quality criteria for freshwater fish. Butterworths, London. 361 s.

Andersen, R., G. Hagenlund, T. Kildal og J.H. L'Abée-Lund. 1986. Fiskekart for Vestfold. Fylkesmannen i Vestfold, Miljøvernavdelingen.

Berge, D. 1986. Bruksplan for Akersvannet. Bakgrunnsundersøkelser og tiltak. NIVA-rapport O-85118, Lnr. 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.

Davies, J. C. Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review. J. Fish. Res. Bd. Can. 32: 2295–2332.

Dolinin, V. A. 1974. J. Ichtyol. 123–132.

Fritsch, R. og S. Nilsson. 1993 Cardiovascular and ventilatory control during hypoxia. s. 180–199. I: J. C. Rankin og F. B. Jensen [red.] Fish Ecophysiology. Chapman and Hall, London.

Heisler, N. 1993. Acid-base regulations in response to changes of the environment: characteristics and capacity. s. 207–230. I: J. C. Rankin og F. B. Jensen [red.] Fish Ecophysiology. Chapman and Hall, London.

Jensen, F. R., M. Nikinmaa og R. E. Weber. 1993. Environmental perturbations of oxygen transport in teleost fishes: causes, consequences and compensation. s. 161–175. I: J. C. Rankin og F. B. Jensen [red.] Fish Ecophysiology. Chapman and Hall, London.

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 hirudinella* (Dinophyceae). Freshwat. Biol. 10: 553–561.

WHO. 1973 . Water quality criteria for European freshwater fish. Report on dissolved oxygen in inland fisheries. EIFAC technical paper 19, 10 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 O-92040, Lnr. 3007. 72 s.

Skulberg, O. 1995. Akersvatnet. Hydrobiologisk vannkvalitet og kontrollert vannutskiftning av vannmassene. Observasjoner 1994. NIVA rapport O-92040, Lnr. 3230. 75 s.

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 3343:95

ISBN 82-577-2872-1