

Fisk og iltmangel nær de danske kyster

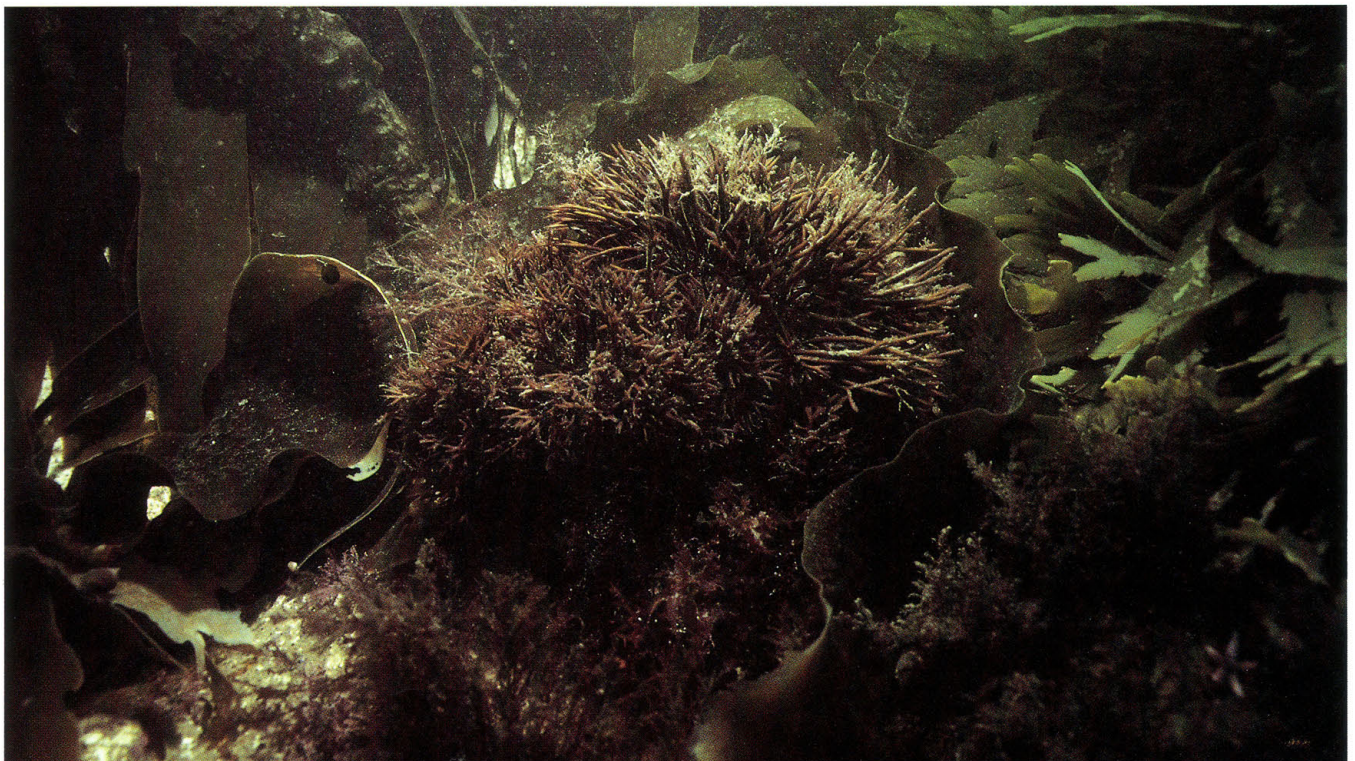
AF MOGENS L. GLASS OG JOHN FLENG STEFFENSEN

Iltsvind og fiskedød er blevet et fremtrædende emne i dagens debat. Det er ikke nyt, at lave iltkoncentrationer kan opstå i lavvandede havområder, specielt i løbet af de varme sommermåneder og det tidlige forår. Det nye og foruroligende er problemets betydelige og tiltagende udbredelse i de seneste år. Også i 1981 indtraf en række tilfælde af udbredt fiskedød på grund af iltmangel i kystnære områder ved Danmark. På den baggrund udarbejdede Miljøstyrelsen en rapport, som angiver en sammenhæng mellem iltsvind og forurening af lavtvandsområder med nærings-

salte af kvælstof og fosfor. Tilførsel af disse næringsalte kan føre til øget vækst af alger (planteplankton). Den øgede vækst (eutrofiering) kan blive årsag til iltsvind, bl.a. fordi ilt (O_2) bliver forbrugt, ved nedbrydning af dødt planteplankton.

Ilthold i vand

Formålet med denne artikel er at forklare, hvordan lave O_2 -koncentrationer kan påvirke fisk fysiologisk og adfærdsmæssigt. Som baggrund er det vigtigt at forstå nogle fysiske forhold i vand.



Sundt stenrev i Kattegat med god algevækst, vand med højt iltindhold og rigt dyreliv. Foto: J.S. Laursen, BIOCONSULT.

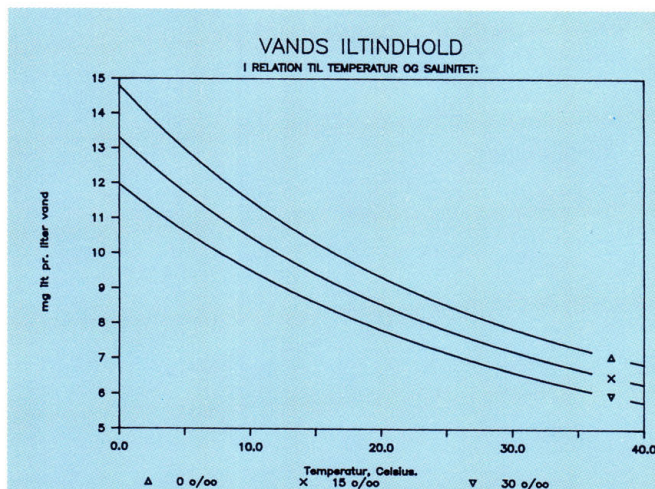


Fig. 1. Iltens opløselighed i vand aftager markant med stigende temperatur, således at det indeholder mindre ilt ved et givet iltryk (her 1 atmosfære). Opløseligheden aftager også med stigende saltholdighed.

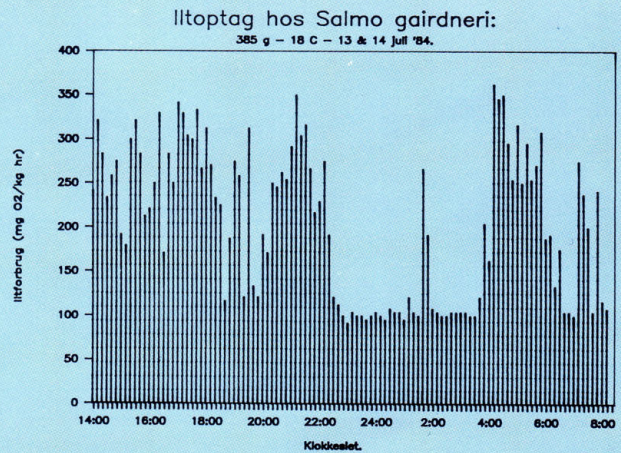


Fig. 2. Iltforbruget hos en ørred er her målt over et døgn (En computer tilsluttet måleudstyret beregner gennemsnitsforbruget for faste 10 min. perioder). Bemærk at fiskens iltforbrug stiger kraftigt morgen og aften, og varierer i løbet af dagen.

Ilt i havene stammer dels fra havplanternes og planktons fotosyntese, dels fra kontakt med atmosfæren. Sammenlignet med atmosfæren er havet under alle omstændigheder et iltfattigt miljø. Ved kontaktlaget i havoverfladen er iltens partialtryk det samme i luft og vand (ca. 155 mmHg ud af et barometertryk på 760 mmHg eller 1 atm.). Ved dette tryk indeholder en liter atmosfærisk luft 145 mg O₂, mens en liter havvand kun indeholder 6 til 15 mg O₂ afhængigt af temperatur og saltholdighed. Opløseligheden af O₂ falder, både når vandets temperatur stiger og med stigende saltindhold. Disse forhold er vist på fig. 1.

Afgørende for fisks gasudveksling er også, at mindre opblanding finder sted i havene end i atmosfæren. Det skyldes bl.a., at vands massefylde er omkring 1000 gange større end massefylden for atmosfærisk luft ved havoverfladen. Det er en af årsagerne til, at der kan opstå lokale og tidsmæssige variationer med hensyn til vandets iltindhold, således at forbruget lokalt kan overstige tilførslen. Et typisk mønster er, at iltindholdet stiger om dagen, men falder om natten. Det skyldes at O₂ produceres ved fotosyntese, som kun kan foregå i dagtimerne, mens O₂ bliver forbrugt både dag og nat af planter og dyr.

Forurening med næringssalte bevirker en vækst af algepopulationen (algeblomst). Derved opstår en større produktion af ilt om dagen, men

også i et stort iltforbrug om natten på grund af algernes respiration. Som nævnt kan forurening også forøge et lokalt iltforbrug på grund af nedbrydning af organisk materiale. Merforbruget kan blive kritisk, da ilttilgængeligheden i forvejen er lav, og som fig. 1 viser, vil stigende temperatur og saltholdighed forværre situationen.

Iltforbrug

Iltforbruget hos fisk er væsentligt lavere end hos pattedyr og fugle. Forbruget afhænger af fiskens vægt, således at det vægtspecifikke forbrug (dvs. O₂-forbruget pr. kg kropsvægt) bliver mindre, jo mere fisken vejer. Der kan være forskelle mellem arter m.h.t. behovet for ilt. For eksempel forbruger en tun omkring fire gange så meget O₂ som de fleste andre fisk med samme vægt. Iltforbruget stiger under aktivitet og – som et vigtigt punkt – med stigende temperatur. Fig. 2 viser en måling af iltforbruget for en ørred. Målingen illustrerer døgnvariationer i O₂-forbruget og viser netop virkningen af aktivitet.

Kropstemperaturen hos de fleste fisk er næsten identisk med vandets temperatur. Typisk stiger iltoptaget hos fisk 2 til 3 gange ved en temperaturstigning på 10 °C. Således stiger fisks behov for O₂ med øget temperatur, samtidig med at opløseligheden i vand falder. Vandtemperaturen bør derfor ubetinget tages med i betragtning, når

man vurderer virkningerne af nedsat ilttilgængelighed.

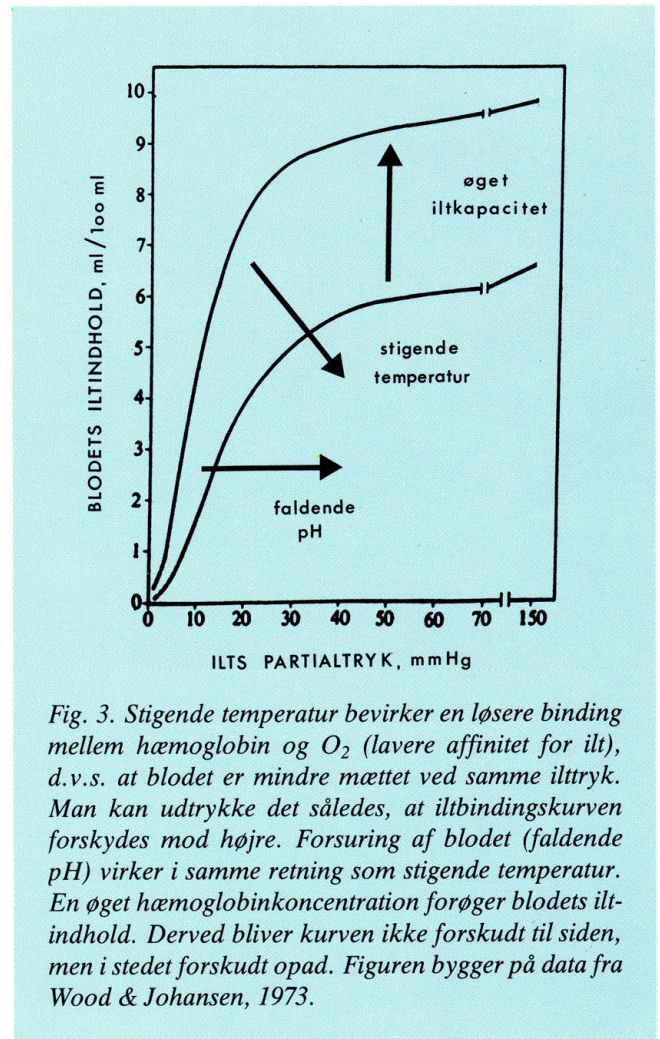
En anden væsentlig virkning af øget temperatur er, at et højere ilttryk er nødvendigt for at mætte blodet med ilt. Det skyldes at blodets temperatur påvirker det iltbærende hæmoglobin, således at dets affinitet for ilt (bindingen mellem hæmoglobin og ilt) falder med øget temperatur (Fig. 3).

Kombinationen af lavt ilttryk i vandet og høj temperatur kan derfor medføre, at mætningen, og derfor iltindholdet, falder i det blod der pumpes fra gællerne til resten af kroppen. Virkningerne af lav ilttilgængelighed i vandet kan ikke alene forværres af øget temperatur, men også af stigende saltindhold. Det er et aspekt, som i de seneste år er undersøgt af de britiske forskere Bath og Eddy. De fandt, at både ilttrykket i det arterielle blod og O_2 optaget faldt hos regnbueørreder, der blev overført fra ferskvand til saltvand. Disse virkninger opstod ved, at gællernes »ledningsevne« (engelsk: transfer factor) for ilt blev mindre, fordi gællerne skrumpede i saltvand og gasudvekslingsarealet blev reduceret. Selvom virkningerne aftog efter nogen tid, viser undersøgelsen, at en kritisk situation kan opstå hos fisk der vandrer fra ferskvand til saltvand, hvis ilttilgængeligheden er lav.

Iltransport og adfærd i iltfattigt vand

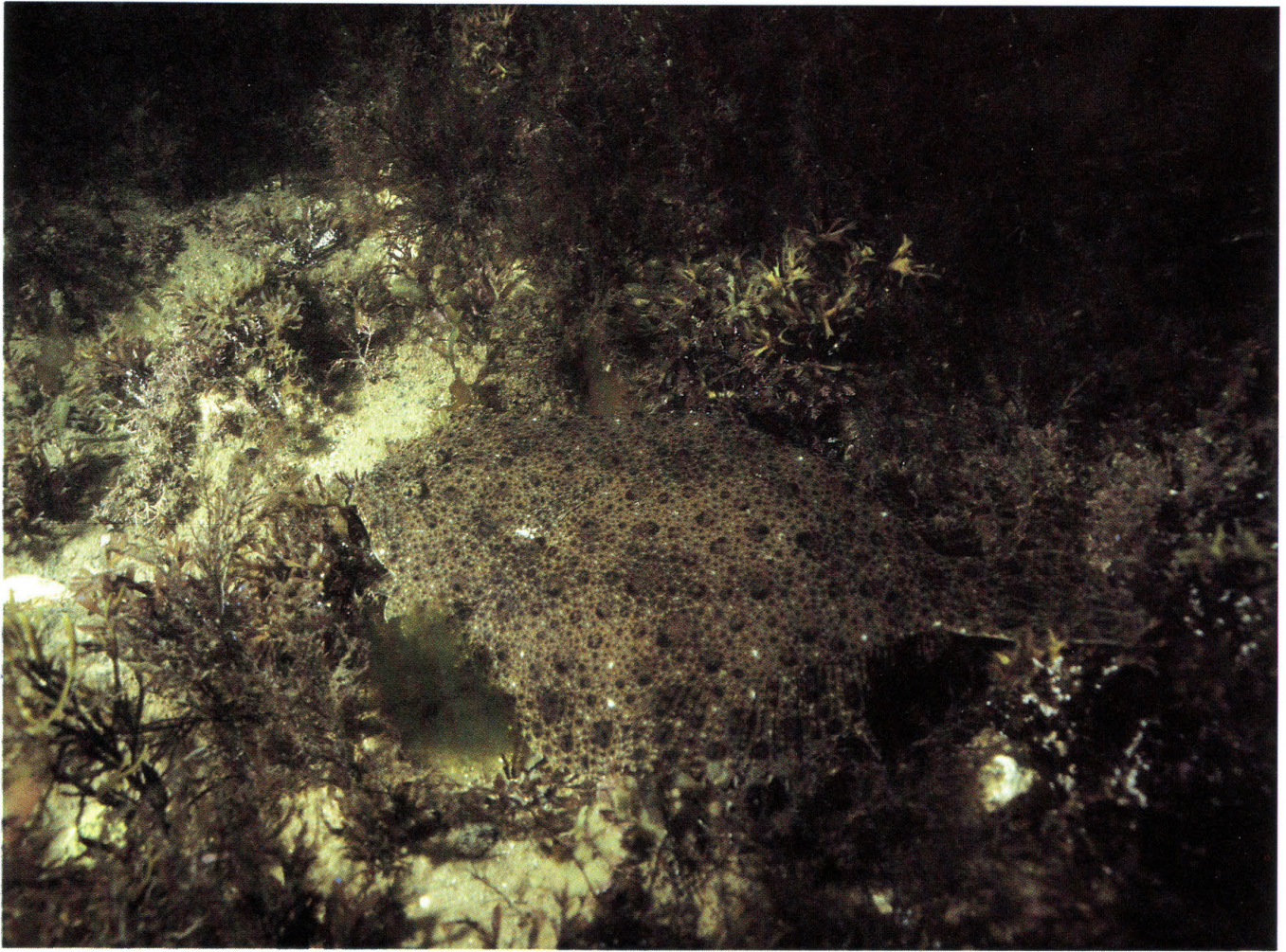
Vi vil nu se på, hvilke muligheder fisk har for at overleve på trods af nedsat ilttilgængelighed. En simpel løsning er at svømme væk fra det truede område. Denne mulighed er især undersøgt hos nogle arter af tun. Når tun møder iltfattigt vand, forøger de svømmehastigheden i et forsøg på at undvige. Løsningen er ikke ufarlig, da den forøgede svømmehastighed netop kræver et forhøjet O_2 -forbrug, som ilttilgængeligheden måske ikke tillader. Situationen kan sammenlignes med at køre igennem et særligt farligt vejkryds med stor hastighed for at overstå faren hurtigst muligt.

Et alternativ til at flygte fra iltfattige vandmasser er at opsøge de koldeste regioner af et område, således at behovet for ilt bliver nedsat. Muligheden er ikke systematisk undersøgt hos fisk. Derimod ved man, at en nedsat iltkoncentration i lungerne hos vekselvarme dyr (f.eks. krybdyr)



fører til, at et koldere opholdssted bliver foretrukket. At denne adfærd også findes hos fisk er meget sandsynligt. Især tyder nogle undersøgelser publiceret af Muus i 1967 på, at det er tilfældet hos rødspætter, idet han fandt, at de undgår lavvandede, varme brakvandsområder. Undtagelsesvis fandtes rødspætter dog i de samme områder om natten. Det fænomen forklarer Muus bl.a. som følge af, at temperaturen i de lavvandede områder falder om natten. En tysk biolog påviste i øvrigt allerede i 1954, at rødspætter ikke tåler en kombination af høj temperatur og lav salinitet. Skrubber derimod opsøger aktivt lokaliteter som f.eks. Kysing Fjord og Nivå Bugt, hvor høje temperaturer kan forekomme.

Hvis fisk foretrækker koldere vand over længere tid, vil den lavere temperatur føre til nedsat væksthastighed. Undersøgelser over dambrugsfisk viser desuden, at lav ilttilgængelighed ikke



Fint camoufleret pighvar på stenet bund i Kattegat. Foto: H.S. Laursen, BIOCONSULT.

blot kan nedsætte fiskenes væksthastighed, men ligefrem kan føre til ophør af vækst. Disse virkninger er klart uønskede fra et kommercielt synspunkt. I forbindelse med vækstproblemer skal det også nævnes, at iltmangel i alvorligere tilfælde kan reducere fisks fødegrundlag, idet bundfaunaen evt. kan udslettes helt, mens fisk stadig kan opholde sig højere i vandmassen.

Hvis fisk forbliver i et iltfattigt område kan de undertiden opnå et tilstrækkeligt O_2 -optag ved at forøge vandstrømmen over gællerne (gælleventilationen). Gælleventilationen hos fisk er ensrettet, idet fiskene suger vand ind gennem munden og derefter pumper det gennem gællerne. Bevægelser af mundgulv og gælledåbning indgår i pumpe-mekanismen. En forøget gælleventilation kan opnås dels ved at fisken forøger frekvensen af pumpebevægelserne, dels ved at de enkelte bevægelser bliver udført med et større slagvolumen. Ved

at forøge ventilationen til gællerne stiger den mængde O_2 , som pr. tidsenhed når gællernes gasudvekslingsarealer.

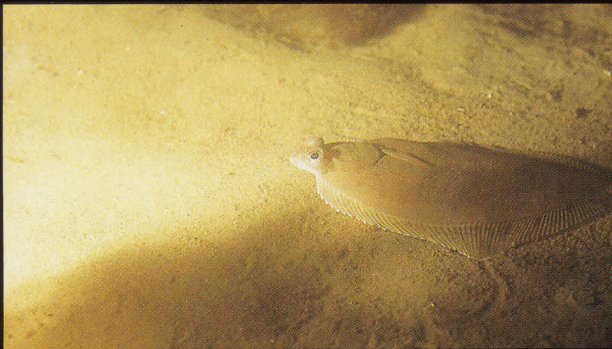
En af forfatterne (Steffensen) har i samarbejde med andre ved Zoofysiologisk Laboratorium undersøgt sammenhængen mellem gælleventilation hos rødspætter og skrubber og O_2 -koncentrationen i vandet. Fladfisk er meget velegnede til ventilationsmålinger, fordi de graver sig ned i sandbund, således at kun øjne, mund og gælleåbning er synlige. Man kan da måle gælleventilationen ved forsigtigt at placere en tragt over fiskens mund. Tragten er forsynet med en elektromagnetisk vandstrømningsmåler. Derved er det muligt at registrere både frekvens og volumen for de vandmængder, som fisken ventilerer. Undersøgelsen viste, at skrubber forøger gælleventilationen mere end rødspætter, når vandets iltindhold falder. Det viser sig da også, at skrubben bedre



Nær spildevandsudløb i Limfjorden. Havbundens sten og muslinger er fuldstændig dækket af organisk materiale. Foto: J.S. Laursen. BIOCONSULT.



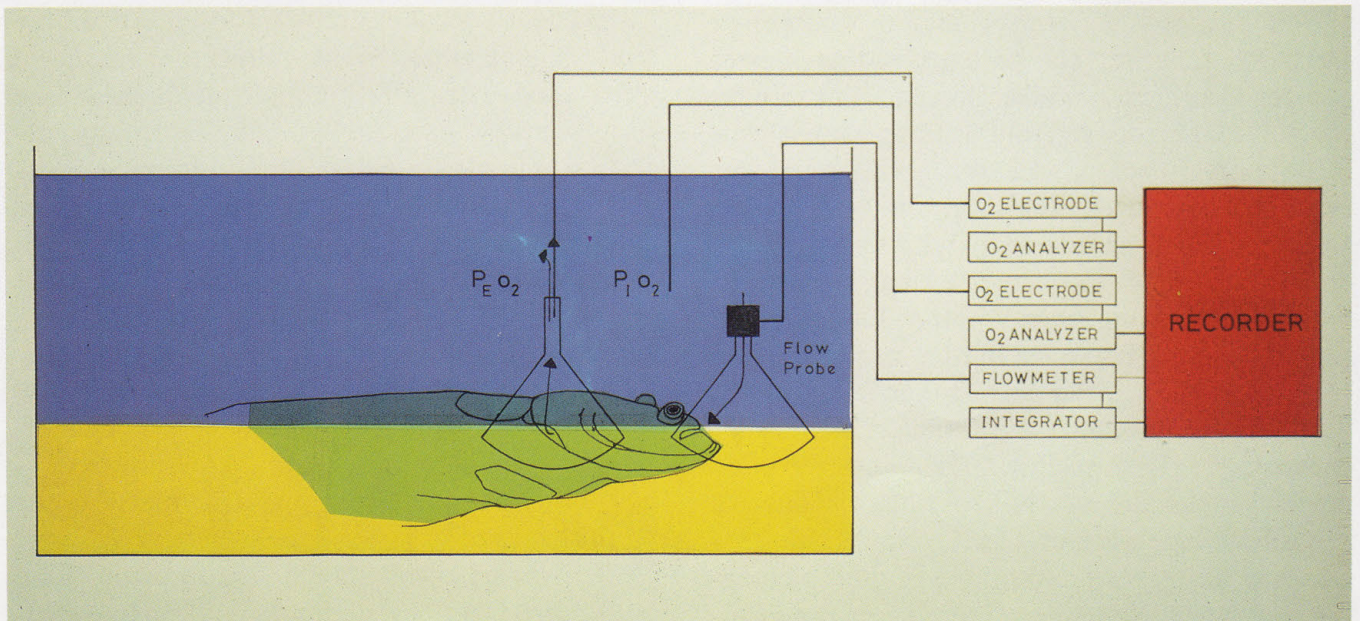
Havkarudse ved havnemole. Foto: J. Møller.



Rødspætte på sandbund. Foto: J. Møller.



Panserulke. Foto: J. Møller.



Måling af fladfisks gælleventilation og iltforbrug. Ved disse målinger er fisken nedgravet i sandet. En tragt forsynet med en vandstrømningsmåler er placeret over fiskens mund. Derved kan ventilationsfrekvens og volumen registreres. En anden tragt placeret over fiskens gællelæg gør det muligt at bestemme iltindholdet i udåndingsvandet. Iltforbruget kan derefter beregnes.

end rødspætten kan opretholde et tilstrækkeligt O_2 -optag i et iltfattigt miljø (Fig. 4 og 5). Denne forskel er sikkert en del af forklaringen på, hvorfor skrubber er hyppigere end rødspætter i lavtvandsområder med store døgnvariationer i vandets iltindhold.

Gælleventilation hos fisk reguleres først og fremmest af iltryk-følere, som har kontakt med det arterielle blod. Imidlertid tyder undersøgelser på at fisk også kan have denne type sanseorganer i mundhulen. Generelt er opretholdelsen af et tilstrækkeligt O_2 -optag det primære mål for åndedrætsreguleringen hos fisk. Hos luftåndende hvirveldyr derimod, har reguleringen af blodets syre-base status oftest den højeste prioritet. Forskellen afspejler uden tvivl, at atmosfæren er et iltrigt miljø i forhold til vand.

Når O_2 kommer i kontakt med gællerne, sker O_2 -optaget ved en passiv diffusion gennem gælle vævet, som adskiller vand og blod. Diffusionsafstanden i fiskegæller er af størrelsesordenen 1/1000 mm. Den finske biolog Soivio og andre har vist, at fisk kan forkorte diffusionsafstanden og desuden forøge gasudvekslingsarealet, når de opholder sig i iltfattigt vand. Det sker ved at hjertet pumper blod til gællerne med et øget tryk, således at blodtrykket yderligere strækker og udspiler gasudvekslingsoverfladerne.

Den mængde O_2 , som blodet pr. tidsenhed fører fra gællerne, kan forøges ved at hjertet pumper kraftigere. Blodets iltkapacitet kan også stige, dvs. at blodet ved fuldmætning har et større indhold af O_2 per ml. En forøget O_2 -kapacitet kan fremkomme ved, at koncentrationen af røde blodceller stiger. Blodcellerne er discos-formede og indeholder det O_2 -bærende hæmoglobin. En undersøgelse foretaget af Wood & Johansen ved Zoofysiologisk Laboratorium viste allerede i 1973, at åleblod får en øget O_2 -kapacitet, når ål opholder sig i iltfattigt vand. Imidlertid afhænger den mængde O_2 , som blodet indeholder ved et givet iltryk ikke alene af O_2 -kapaciteten, men også af hæmoglobins affinitet for O_2 (se Fig. 3). Affiniteten afhænger bl.a. af surhedsgraden i hæmoglobins omgivelser, således at en forsuring (faldende pH) medfører en løsere binding (lavere affinitet) mellem hæmoglobin og O_2 . Dette er ensbetydende med et fald i blodets indhold af O_2 ved

et givet iltryk. Det modsatte gør sig gældende, hvis blodet bliver mere basisk (pH stiger). Denne virkning er i øvrigt kendt som »Bohr-effekten«, opkaldt efter den danske fysiolog Christian Bohr.

En række undersøgelser, inklusive det omtalte ålearbejde, har vist at Bohr-effekten spiller en rolle hos fisk, som opholder sig i iltfattigt vand: som svar på den nedsatte ilttilgængelighed bliver miljøet i de røde blodceller mere basisk. Derved bliver bindingen mellem hæmoglobin og O_2 fastere, og blodet kan optage mere O_2 , når det passerer gællerne. Vi skal ikke i detaljer beskrive, hvordan det »indre miljø« i de røde blodceller bliver reguleret. Blot skal vi nævne, at en række nye undersøgelser har afsløret mekanismer, der både er spændende og komplicerede. F.eks. afhænger affiniteten mellem hæmoglobin og O_2 også af tilstedeværelsen af nogle bestemte organiske fosfater (ATP og GTP hos fisk). Disse fosfater kan binde sig til hæmoglobinkmolekylet, hvis rumlige orientering da ændrer sig. Når mængden af GTP og ATP falder i hæmoglobins omgivelser, vil iltaffiniteten stige.

Undersøgelser af Tetens og Lykkeboe ved Zoofysiologisk Laboratorium har vist, at fosfatkoncentrationerne falder hurtigt efter at ørreder kommer i kontakt med iltfattigt vand. Yderligere sker der en omgående sænkning af surhedsgraden i de røde blodceller som følge af en udveksling over cellemembranen af cellulære protoner i bytte med extracellulære natriumioner. Begge processer udløses af en øgning i blodets koncentration af nogle stresshormoner (adrenalin og noradrenalin). Resultatet er en hurtig forbedring af blodets iltaffinitet, når ørreder udsættes for iltfattigt vand.

Fremtidsperspektiver

Det har kun været muligt at belyse enkelte aspekter af fisks tilpasninger til iltfattigt vand. Imidlertid fremgår det forhåbentligt, at tilpasningsmekanismerne kan være talrige og raffinerede. Mange væsentlige aspekter er endnu ikke undersøgt. Det gælder især de kombinerede virkninger af iltindhold, temperatur og saltholdighed. Som eksempel kan nævnes, at en række undersøgelser har behandlet forholdet mellem vandets iltindhold og gælleventilationen hos forskellige fisk. Imidlertid

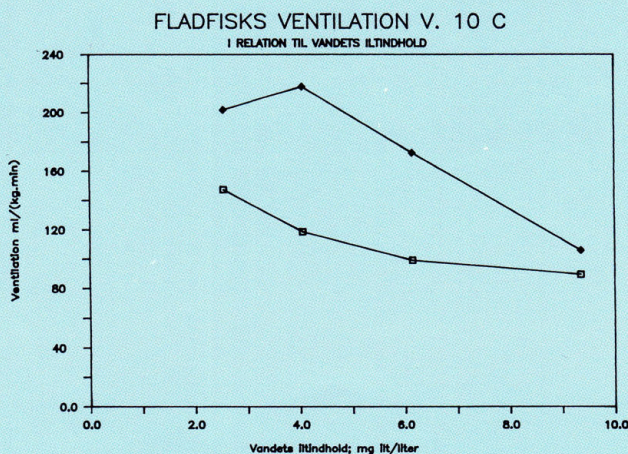


Fig. 4. Som reaktion på faldende iltindhold i vandet øger både skrubber (◆) og rødspætter (□) ventilationen af gællerne, men stigningen er størst hos skrubber.

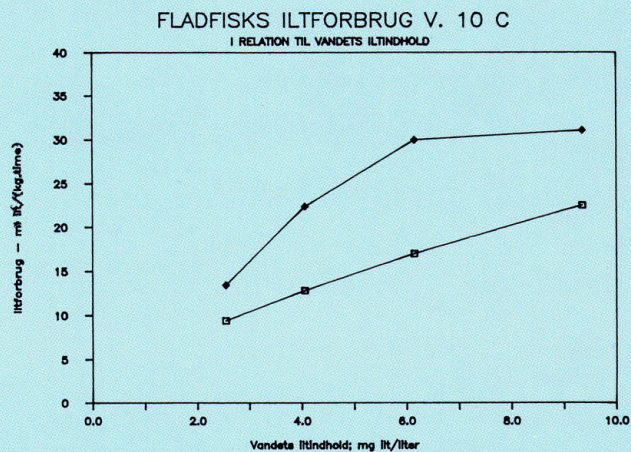


Fig. 5. I iltfattigt vand er skrubber (◆) bedre end rødspætter (□) til at opretholde et højt iltoptag.

indgår temperaturændringer ikke i forsøgene, selv om både O_2 -optaget og gælleventilationen er temperaturafhængige.

Som det ses i Fig. 4 er det ofte således hos fisk, at selvom vandets iltindhold falder en del i forhold til normalværdien, stiger gælleventilationen ikke væsentligt. Når iltindholdet falder til en kritisk lav værdi, stiger ventilationen kraftigt. Ved endnu lavere iltindhold er den forøgede ventilation ikke tilstrækkelig til at opretholde det nødvendige O_2 -optag (Fig. 5), og fisken kan dø.

Et lignende forløb gælder også for andre reguleringsmekanismer hos fisk. På denne baggrund er det vigtigt at kunne fastlægge grænser, således at man ud fra målinger af vandets iltindhold, temperatur og saltholdighed kan forudsige, hvor meget og hvordan forskellige fiskearter vil påvirkes af iltvind. Dette er særligt vigtigt i forbindelse med genopretning af forurenede områder, hvor man skal fastlægge normer for vandkvaliteten. Disse normer må nødvendigvis blandt andet fastlægges ud fra en viden om fisks fysiologi. Det er grundforskning at undersøge, hvordan fisk reage-

rer på iltmangel, men de tider er forbi, da emnet kun havde akademisk interesse.

En række projekter ved Zoofysiologisk Laboratorium vedrører fisks reaktioner på iltfattigt vand og finansieres bl.a. gennem midler fra Statens Naturvidenskabelige Forskningsråd, Thomas B. Thriges Fond, Carlsbergfondet, samt Henry & Mary Skovs Fond.

Litteratur:

- Iltsvind og fiskedød i 1981: Omfang og årsager. Miljøstyrelsen 1984, 247 pp.
- Muus, B.J. (1967). The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in shallow reaches of the mesohaline zone. Medd. fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser. 316 pp.
- Steffensen, J.F., Lomholt, J.P. og Johansen, K. (1982). Gill ventilation and oxygen extraction during graded hypoxia in two ecologically distinct species of flatfish, the flounder, *Platichthys flesus*, and the plaice, *Pleuronectes platessa*. *Env. Biol. Fish.* 7; 157-163.
- Wood, S.C. og Johansen, K. (1973). Blood oxygen transport and acid-base balance in eels during hypoxia. *American Journal of Physiology.* 225; 849-851.