

Produksjon og giftighet av ammoniakk hos fisk

Bendik Fyhn Terjesen¹
Bjørn Olav Rosseland^{2,3}

¹Nofima Marin, N-6600 Sunndalsøra. Email: bendik.terjesen@nofima.no

²Institutt for naturforvaltning, UMB, Boks 5003, 1432 Ås

³NIVA, Gaustadalléen 21, 0349 Oslo

Med den økende interessen for resirkulering av vann i norsk landbasert oppdrett er det viktig med fokus på produksjon og grenseverdier av ammoniakk og hva som påvirker disse faktorene. Her gis en kort oversikt over feltet, med fokus på laksefisk i ferskvann.

Det er stor interesse for resirkulering av vann, særlig i produksjonen av laksesmolt. Det har bakgrunn i bl.a. et vesentlig lavere forbruk av vann i forhold til anleggenes økende biomasse, og mulighet til å utnytte oppvarming av vann mer økonomisk. Noen av utfordringene med resirkulering i forhold til gjennomstrømning er krav til karhydraulikk, økt oksygentilsetning og fjerning av partikler og avfallstoffer, i første rekke nitrogenprodukter og CO₂. Resirkulering krever derfor en langt bedre miljøstyring og vannbehandling enn gjennomstrømningsanlegg, samtidig som teknologien kan gi gode, og i enkelte tilfeller kanskje bedre, vekstbetingelser enn tradisjonelle anlegg. I resirkulering er det særlig nitrogenproduktene (ammoniakk, nitritt og nitrat) og CO₂ som kan være begrensende og som krever godt dimensjonerte og drevne rensesystem. Et resirkuleringsanlegg er derfor i enda større grad enn gjennomstrømningsanlegg en levende helhet, hvor endring av én faktor kan virke inn på andre elementer i anlegget.

Ammoniakk kjemi og enheter for konsentrasjon

Ammoniakk foreligger i vann i en likevekt av en gass (ammoniakk-gass) og et ion, ammonium. Ammoniakk-gass er i overvekt den giftigste formen for fisk, og det er denne vi må ha hovedfokus på. Her bruker vi for enkelhet skyld ordet "ammoniakk" når vi omtaler emnet generelt, i tråd med engelsk språk og faglitteratur (ammonia). Når vi spesifikt mener de forskjellige forbindelsene, bruker vi ordet ammoniakk-gass eller formlene NH₃, og NH₃-N. For ionet brukes ordet ammonium-ion eller formlene NH₄⁺, og NH₄⁺-N.

Det er mange måter å uttrykke konsentrasjon av ammoniakk i vann på. Det kan være ved bruk av mol-begrepet og NH₃-partialtrykk, som er mest brukt i fysiologisk forskning, eller ved bruk av vektenheter, slik som mg/L eller µg/L. Det som er av overordnet betydning er at personell som jobber med ammoniakk i oppdrett, benytter samme enhet, eller kan konvertere mellom enhetene. En grei enhet å bruke i forbindelse med oppdrett er mengde nitrogen i form av ammoniakk-gass og ammonium-ion. TAN, total ammonium nitrogen, betyr summen av NH₃-N (nitrogen i ammoniakk-gass) og NH₄⁺-N (nitrogen i ammonium-ion). Ordet "ammonium" inne i TAN-uttrykket er noe villedende, siden TAN er summen av begge formene. Grunnen til valget er bare for enkelhet skyld, og reflekterer også at ved fysiologisk pH er mesteparten av TAN i form av NH₄⁺-N

En verdi på f. eks. 2 mg/L TAN, vil dermed bety 2 mg/L nitrogen, men inkluderer altså bare de nitrogenatomer som finnes i molekylene NH₃-N og NH₄⁺-N. Bruken av "-N" etter forbindelsene har ikke noe å gjøre med molekylformelen, men indikerer bare at det er nitrogenet som verdien henviser til. Den samme logikken gjelder også for nitritt og nitrat.

Noen ganger blir konsentrasjoner oppgitt som mengde NH₃ eller NH₄⁺. I dette tilfellet, hvor det ikke er noen "-N" markert etter formlene, betyr det altså massen av hele molekylet,

inkludert hydrogenatomene. Det er enkelt å konvertere mellom disse to enhetene: For å konvertere fra NH_3 til $\text{NH}_3\text{-N}$, multipliserer vi mengde NH_3 med 0.822, som er ratio mellom mol-vekt for nitrogen (14.01) og NH_3 (17.03). For å konvertere fra NH_4^+ til $\text{NH}_4^+\text{-N}$, multipliseres mengde NH_4^+ med 0.776 (ratio 14.01/18.04). Det er altså viktig å presisere hva det menes med en verdi. Noen ganger skrives det ammoniumnitrogen, eller ammoniakknitrogen i litteraturen. Dette betyr henholdsvis $\text{NH}_4^+\text{-N}$ og $\text{NH}_3\text{-N}$ (og summen av de to er TAN). I Mattilsynets forskrift med veiledende vannkvalitetsverdier for settefiskproduksjon er dette til dels uklart. I teksten over tabellen i forskriften, står det total ammoniumnitrogen, mens det i selve tabellen står bare ammonium (2 mg/L). Det er dermed usikkert om det menes NH_4^+ , $\text{NH}_4^+\text{-N}$ eller TAN. I denne artikkelen er det forutsatt at Mattilsynet mener TAN.

Fordelingen mellom $\text{NH}_3\text{-N}$ og $\text{NH}_4^+\text{-N}$ i TAN i vann styres i hovedsak av pH, temperatur og salinitet.



pH hvor fordelingen er 50:50 for likevekten, er ca 9.7 ved 12 °C og ferskvann. Ved pH 7 og 12 °C er det bare ca. 0.2% $\text{NH}_3\text{-N}$ i TAN. Ved en økning på en pH enhet i området pH 7-8 øker $\text{NH}_3\text{-N}$ konsentrasjonen ca 10x i en gitt mengde TAN. Likevekten over forskyves altså mot høyre, ved økende pH. Økt temperatur, f. eks. fra 10 til 20 °C fører til ca. en dobling av $\text{NH}_3\text{-N}$. Salinitet har mindre innvirkning; en økning fører til en svak reduksjon av $\text{NH}_3\text{-N}$. Dette må ikke forveksles med $\text{NH}_3\text{-N}$ i sjøvann generelt. Sjøvann har ofte en høyere pH, noe som vil gi en kraftig økning i mengde $\text{NH}_3\text{-N}$ i forhold til situasjonen med samme mengde TAN i ferskvann.

I resirk bør det sammen med jevnlige registreringer av TAN, også regnes ut hvilken konsentrasjon $\text{NH}_3\text{-N}$ dette representerer. Dette fordi $\text{NH}_3\text{-N}$ er den giftigste komponenten, og de fleste grenseverdier oppgis med denne enheten. Likningssett for å regne ut $\text{NH}_3\text{-N}$ konsentrasjonen kan finnes i lærebøker, og det er flere kalkulatorer på nettet. Det vil også bli lagt ut slike likningssett på www.resirkforum.no.

Produksjon av nitrogen hos fisk

Fisk skiller ut nitrogen i form av flere forbindelser, men ammoniakk og urea dominerer. Fisk kan også skille ut små mengder kreatin, kreatinin, metylaminer, aminosyrer, og protein. Det har blitt funnet at når ekskresjonen av disse måles og sammenlignes med den totale N-ekskresjonen hos ørret i ferskvann (via separat N analysator), mangler det opp mot 20% (Kajimura et al., 2004). Dette viser at ørret skiller ut ukjente N-forbindelser, og at det mangler mye kunnskap om nitrogenomsetningen hos fisk.

I resirk er det spesielt viktig å vite hvilke faktorer som virker inn på fiskens utskillelse av N, siden konsentrasjonen av TAN i vannet og mengden som biofilteret må fjerne avhenger av dette. Åpenbare forhold er at når temperatur, fôringstyrke, mengde protein i fôret, stressfaktorer og svømmehastighet øker, så stiger også N-ekskresjonen. Videre vil ammoniakksutskillelsen stige i en periode etter fôring, der mengden og tidsforløpet kan avhenge av faktorene over og av fiskestørrelsen. Variasjonen i TAN-konsentrasjonen i vannet vil derfor avhenge av fôringsstrategien.

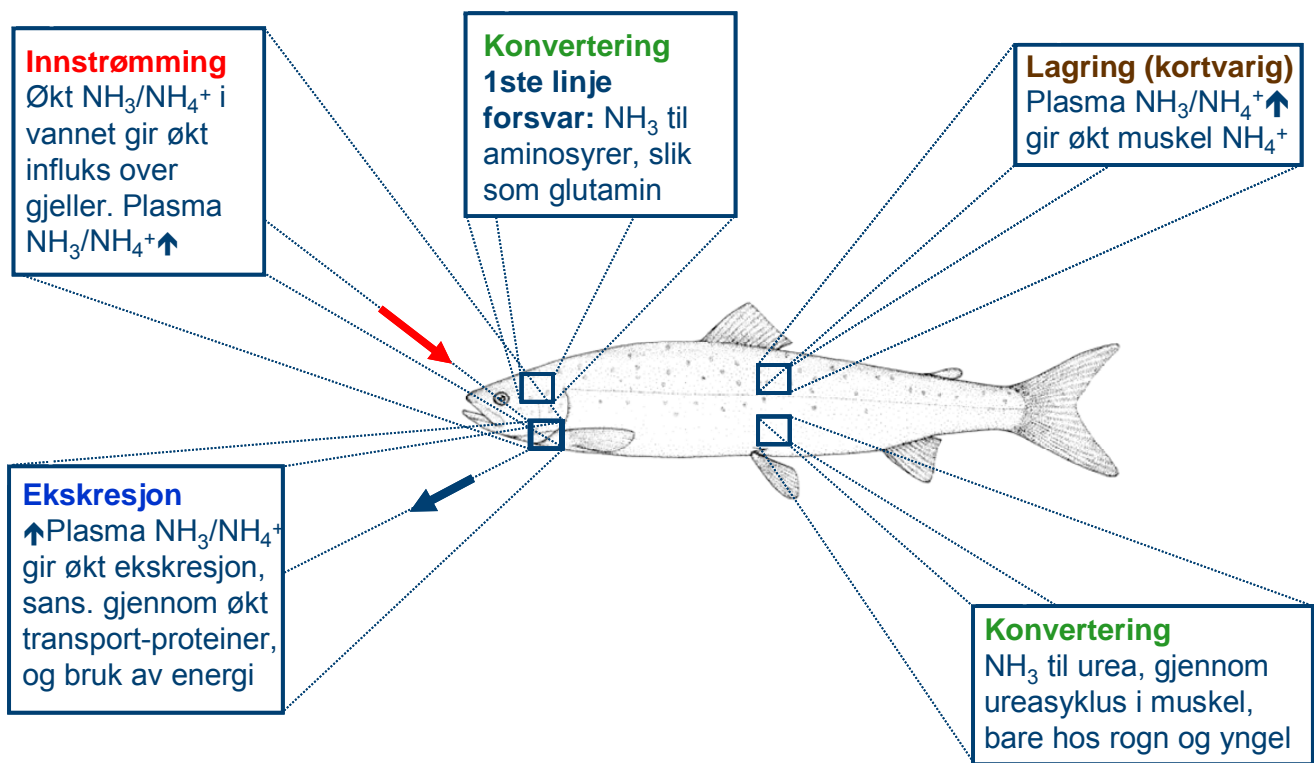


Fig. 1. Forenklet oversikt over antatte forløp og forsvarsmekanismer hos laksefisk i ferskvann ved sub-letal økning av TAN i miljøet (Terjesen, upublisert). Tegning av laks er gjenngitt fra www.fishbase.org, med tillatelse av R.M. McDowall.

Hvis det er ubalanse i aminosyre (AA) -profilen i føret, f. eks. en underdekning av essensielle AA, så øker også ekskresjonen. Dette fordi protein deponeres i fisken i.h.h.t RNA (ribonukleinsyre), og hvis det mangler en essensiell AA, så kan ikke andre AA brukes heller. Fisk kan ikke lagre ubrukte AA, og må derfor fjerne aminogruppene fra disse. Derfor er høykvalitetsfôr kanskje enda viktigere i resirk, der en høyere TAN-belastning må håndteres av biofilteret ved en suboptimal AA-profil.

Forsvarsmekanismer ved ammoniakkeksponering

Ferskvannsfisk som blir utsatt for en lett eksponering antas å ta i bruk flere forsvarsmekanismer (Figur 1). Ved økt eksponering i vannet er innstrømming av NH_3 størst, siden permeabiliteten er høyere for NH_3 enn for NH_4^+ . Dette forklarer også mye av forskjellen i giftighet. Fisken responderer fort på den økte TAN konsentrasjonen i plasma, ved å konvertere NH_3 og glutamat til glutamin. Glutamin syntetase er et enzym som har høy aktivitet i nervevev, som er vevstypen som er mest utsatt ved ammoniakk-forgiftning. Glutamin konsentrasjon i hjerne hos ørret øker også ved normal fôring (Wicks og Randall, 2002b). Etter hvert klarer ørret å skille ut ammoniakk mot konsentrasjonsgradienten, fordi plasma TAN har økt, og sannsynligvis fordi det blir uttrykt flere transportproteiner. En har trodd at ammoniakk i hovedsak skilles ut via enkel diffusjon av NH_3 , men det er nå vist at dette skjer gjennom rhesusglycoproteiner i gjellene, og ved hjelp av H^+ pumper som forsurer vannet rett utenfor (Nawata et al., 2007). Fisk har også evnen til å tolerere høye TAN nivåer i muskel, noe som muligens kan virke som en kortvarig buffer under mer akutt eksponering. Tidlige livsstadier har mulighet til å konvertere NH_3 til urea, som er mye mindre giftig enn NH_3 (Terjesen, 2008).

Tabell 1. Effekter av kronisk ammoniakk-eksponering (øverste del) og anbefalte øvre grenser for ammoniakk i vann (nederste del) for laksefisk i ferskvann. Merk at tabellen ikke er komplett.

Art	Størrelse/ stadium	Tidsrom	pH	Temp	Grenseverdi NH ₃ -N (µg/L)	Effekt	Referanse
Atlantisk laks	Rogn og pl.sekk	53 dager	6.7-7.6	13	60	Vekstreduksjon	(Samylin, 1969, sitert i US EPA, 1984)
Regnbueørret	Rogn og pl.sekk	67-75 dager	7.5	10-12	50	Vekstreduksjon	(Burkthaler og Kaya, 1977)
Regnbueørret	Rogn til startfôr	72 dager	7.4	15	21	Deformiteter	(Calamari et al., 1981)
Atlantisk laks	Pl.sekk og startfôr	-	-	17	8 til 74	Vekstreduksjon	(Samylin, 1969, sitert i US EPA, 1984)
Pukkellaks	Plommesekk	61 dager	6.3-6.5	4	2.4	Vekstreduksjon	(Rice og Bailey, 1980)
Regnbueørret	3 generasjoner	1825 dgr	7.7	9	36	Gjelleendringer	(Thurston et al., 1984)
Atlantisk laks	Smolt	8/28 dager	6.2-6.8	4	19	Glukoseøkning	(Fivelstad et al., 1993)
Coho laks	3.4 g	57 dager	7.2	18	16	Hb reduksjon	(Buckley et al., 1979)
Chinook laks	Parr	42 dager	7.8	6-14	5	Gjelleskader	(Burrows, 1964, sitert i US EPA, 1984)
FV-fauna	Generelt		-	-	16		(Environment Canada, 2000)
FV-fauna	Generelt		7	12	13		(US.EPA, 1999), fra CCC TAN grense
Laksefisk	Generelt		-	-	10		(EIFAC, 1993)
Atlantisk laks	Ferskvannfase		-	-	3 til 5		(Rosseland, 1999)
Atlantisk laks	Ferskvannfase		6.8	12	3		Mattilsynet, v/2 mg/L TAN (pH 6.8/12°C)

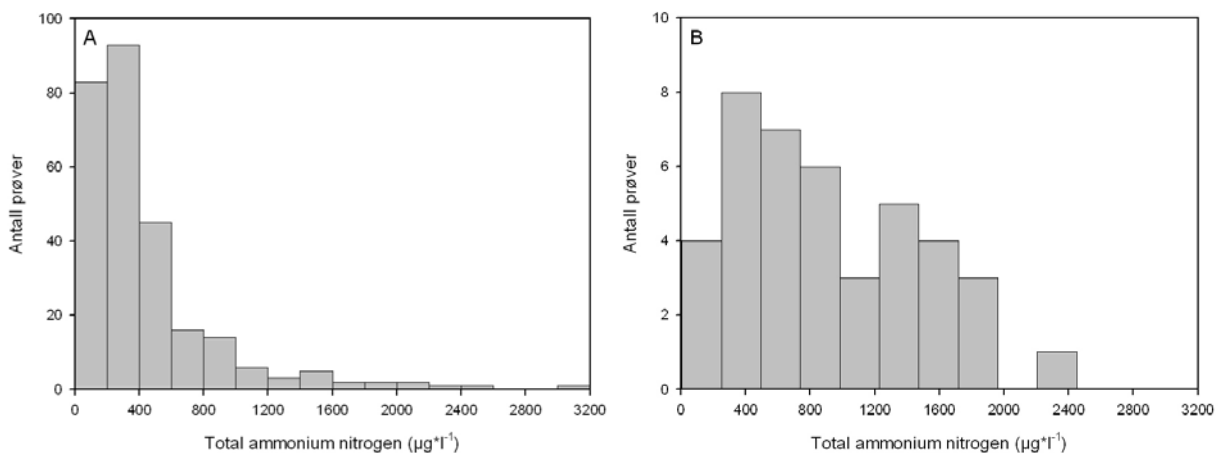
NH₃-N er i noen tilfeller estimert fra oppgitt TAN, pH, salinitet, og temperatur, ved bruk av formelverk i Whitfield (1974) og Fivelstad (1988). FV, ferskvann. Hb, hemoglobin. CCC, criterion continuous concentration.

Mekanismene skissert her bidrar til å stabilisere TAN nivå i fisken, men forbruker energi som heller kunne vært benyttet til vekst. Når kapasiteten overstiges, akkumulerer TAN ukontrollert og fisken viser symptomer på forgiftning. Toksiske mekanismer er ikke klarlagt hos fisk, men henger mulig sammen med overstimulering av *N*-methyl-d-aspartate type glutamat reseptorer i nervevev, som forårsaker kraftig innstrømning av Na⁺ og Ca²⁺ ioner og energimangel (Felipo og Butterworth, 2002). Derfor er ofte symptomene på forgiftningen nevrologiske, slik som redusert svømmekapasitet, skjelvinger og ubalanse i vannet.

Grenseverdier for laksefisk i ferskvann

U.S. EPA (1999) har foreslått en tosidig giftighetsmodell for ferskvannsfauna, i relasjon til pH. For det første skal det mye mindre TAN til ved høy pH, for å gi giftighet, enn ved lav pH: Dette p.g.a. av økt NH₃-N i TAN ved økt pH. For det andre skal det mindre NH₃-N til ved lav pH for å gi giftighet, fordi at den dominerende NH₄⁺ også har giftighet. I tillegg har NH₃-N større giftighet ved lave temperaturer, noe en må ta spesielt hensyn til under lukket transport og nedkjøling av transportvannet.

Tidlige livsstadier av laksefisk er vesentlig mer tolerante overfor NH₃-N forgiftning enn senere stadier. Dette gjelder dødelighet under akutt eksponering, mens senvirkninger som deformiteter er lite kartlagt. Toleranse til NH₃-N synker dramatisk rundt slutten av plommesekkstadiet hos ørret, og sannsynligvis også hos laks, slik at mindre NH₃-N skal til for å gi dødelighet hos startfôringsyngel. Laks virker generelt mer sensitiv overfor NH₃-N enn ørret, målt som LC50. Det er et generelt problem at det har vært lite forskning på kronisk NH₃-N giftighet hos laks i ferskvann. Tidligere livsstadier av laksefisk etter klekking viser vekstreduksjon helt ned til 2.4 ug NH₃-N/L, men her var temperaturen lav (4°C), noe som øker giftighet (Tabell 1). Laksesmolt viser økning i plasma glukose over ca 19 ug NH₃-N/L, en typisk stressreaksjon, når eksponert ved 4°C (Fivelstad et al., 1993). Rosseland (1999) anbefaler på bakgrunn av velferdsindikatorer at NH₃-N bør være under 3 til 5 ug NH₃-N/L i settefiskfasen. Ammoniak er ikke ansett for å være et problem i gjennomstrømnings-anlegg med rent ferskvann, der fokus heller er overmetning av O₂ og CO₂ og metallene aluminium (Al) og jern (Fe) (Rosseland et al., 2005; 2007; Åtland et al., 2007). Likevel har vi gjennom "Vannkvalitetsundersøkelsen" (VK 1999-2006) sett at det i tidlig yngelfase kan være langt mer intensivt enn i smoltfasen (Figur 2), og der en i noen tilfeller kommer opp i grenseverdiene for NH₃-N (Rosten et al., 2007; Åtland et al., 2007; Kristensen et al., 2009). I anlegg der en bruker sjøvannsblanding til pH over 7.5, eller i lukkede transporter både med ferskvann og sjøvann, vil en raskt kunne overskride slike NH₃-N verdier (Rosten et al., 2000; Stefansson et al., 2007), noe som kan resultere i dramatiske dødeligheter i brønnbåter



Figur 2. Data fra VK-undersøkelsen 1999-2006. Total ammonium nitrogen (TAN, µg/L) i utløpet av kar i siste fase av smoltifisering (A) og i yngelfasen etter startfôring (B)(Rosten et al., 2007; Åtland et al., 2007; Kristensen et al., 2009).

ved vannskifte etter lengre periode med lukket transport (Hjeltnes et al., 2008).

Det finnes flere offisielle tilrådninger for TAN og NH₃-N (Tabell 1). US EPA (1999) gir tilrådninger som dekker all ferskvannsfauna, i relasjon til tidsaspekt, og oppgir ikke en enkelt TAN eller NH₃-N verdi, men en likning hvor en kan regne ut TAN på bakgrunn av pH og temperatur. Forutsatt at Mattilsynet sin veiledning er 2 mg/L TAN, vil det tilsvare 3 µg NH₃-N/L (pH 6.8/12°C), noe som bør gi beskyttelse for de fleste livsstadier. Men, det er da viktig at TAN verdien til Mattilsynet sees i relasjon til pH og temperatur. Ved pH 7.5 vil samme TAN verdi bety ca. 14 µg NH₃-N/L, som er høyt for kronisk eksponering.

Interaksjoner med andre oppdrettsbetingelser

Som nevnt kan en ikke se isolert på TAN, spesielt ikke i resirk. Det er vist at reduksjon i O₂ (Alabaster et al., 1979), økt CO₂ (Lloyd og Herbert, 1960), og høy svømme/vannhastighet (Wicks et al., 2002), gir økt giftighet av NH₃-N. Når det gjelder CO₂, fører en økning ofte til lavere vann pH. Derfor vil en gitt konsentrasjon av TAN være mindre giftig p.g.a. lavere NH₃-N. Men, en gitt NH₃-N konsentrasjon vil være mer giftig ved mye enn ved lite CO₂ i vannet (Lloyd og Herbert, 1960). Forholdet mellom NH₃-N og O₂ overmetning er heller ikke klarlagt. Effektene av føring på NH₃-N giftighet er uklare. Plasma TAN øker hos ørret som en naturlig konsekvens av føring, slik at en intuitivt skulle tro at føret fisk er mer utstatt ved ammoniakk eksponering. Imidlertid har forskning vist at føret ørret har en høyere 24 timer LC50 (er altså mer tolerant) ved eksponering enn fastet fisk (Wicks og Randall, 2002a). Videre viser ørret høyere veksthastighet når den føres til metning under mild TAN eksponering, enn når den føres restriktivt (Wood, 2004). Det finnes oss bekjent ikke rapporter om tilsvarende forsøk på laks. Totalt viser disse interaksjonene at en må ha god oversikt over det totale oppdrettsmiljøet, og at videre forskning kan gi interessante funn om hvordan dette "gamle" molekylet virker i oppdrett.

Referanser

Referanseliste kan bli tilsendt ved henvendelse.

Alabaster, J. S., Shurben, D. G. og Knowles, G. (1979). The effect of dissolved oxygen and salinity on the toxicity of ammonia to smolts of salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* **15**, 705-712.

Buckley, J. A., Whitmore, C. M. og Liming, B. D. (1979). Effects of prolonged exposure to ammonia on the blood and liver glycogen of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Comp. Biochem. Physiol. [C]* **63C**, 297-303.

Burkthaler, D. E. og Kaya, C. M. (1977). Effects of prolonged exposure to ammonia on fertilized eggs and sac fry of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Transactions of the American Fisheries Society* **106**, 470-474.

Burrows, R. (1964). Effects of acclimated excretory products on hatchery-reared salmonids. In *Research Report 66. Fish and Wildlife Service, U.S. Dept. Interior, Washington, D.C.*, pp. 12.

Calamari, D., Marchetti, R. og Vailati, G. (1981). Effects of long-term exposure to ammonia on the developmental stages of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* **178**, 81-86.

Canada, E. (2000). Canadian water quality guidelines for the protection of aquatic life: Ammonia. , vol. Excerpt from Publication No. 1299; ISBN 1-896997-34-1 (ed. W. Canadian Council of Ministers of the Environment), pp. 8.

EIFAC. (1993). Water quality and fish health. *EIFAC Technical paper 54*, pp 71.

Felipo, V. og Butterworth, R. (2002). Neurobiology of ammonia. *Progress in Neurobiology* **67**, 259-279.

Fivelstad, S. (1988). Waterflow requirements for salmonids in single-pass and semi-closed land-based seawater and freshwater systems. *Aquacultural eng.* **7**, 183-200.

Fivelstad, S., Kallevik, H., Iversen, H. M., Møretrø, T., Våge, K. og Binde, M. (1993). Sublethal effects of ammonia in soft water on Atlantic salmon smolts at a low temperature. *Aquaculture International* **1**, 157-169.

Hjeltnes, B., Finstad, B., Rosseland, B. O., Rosten, T., Stefansson, S. og Waagbø, R. (2008). Transportation of fish within a closed system. In *Opinion of the Panel on Animal Health and Welfare of the Norwegian Scientific Committee for Food Safety*, pp. 63.

Kajimura, M., Croke, S. J., Glover, C. N. og Wood, C. M. (2004). Dogmas and controversies in the handling of nitrogenous wastes: The effect of feeding and fasting on the excretion of ammonia, urea and other nitrogenous waste products in rainbow trout. *Journal of Experimental Biology* **207**, 1993-2002.

Kristensen, T., Rosten, T., Rosseland, B. O., Urke, H. og Åtland, Å. (2009). Transition from Current Technology to Recirculation in Atlantic Salmon Smolt Production: Water Quality, Water Utilization and Feasibility. In *Proceedings of the Aquacultural Engineering Society's Fourth Issues Forum. Submitted to Aquaculture Engineering*.

Lloyd, R. og Herbert, D. W. M. (1960). The influence of carbon dioxide on the toxicity of un-ionized ammonia to rainbow trout (*Salmo gairdnerii* Richardson). *Annals of Applied Biology* **48**, 399-404.

Nawata, C. M., Hung, C. C. Y., Tsui, T. K. N., Wilson, J. M., Wright, P. A. og Wood, C. M. (2007). Ammonia excretion in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): evidence for Rh glycoprotein and H⁺-ATPase involvement. *Physiological Genomics* **31**, 463-474.

Rice, S. og Bailey, J. (1980). Survival, size, and emergence of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, alevins after short- and long-term exposures to ammonia. *Fish. Bull.* **78**, 641-648.

Rosseland, B. O. (1999). Vannkvalitetens betydning for fiskehelsen. In *Fiskehelse og fiske sykdommer*, (ed. T. Poppe): Universitetsforlaget.

Rosseland, B. O., Bjerknes, V., Guldberg, B., Håvardson, B., Kroglund, F., Kvellestad, A., Litlabø, A., Rosten, T., Teien, H.-C., Toften, H. et al. (2007). Episoder med dårlig vannkvalitet som har ført til produksjonslidelser eller tap av fisk. In *Vannkvalitet og smoltproduksjon*, (ed. V. Bjerknes), pp. 9-56: Juul Forlag.

Rosseland, B. O., Rosten, T., Salbu, B., Kristensen, T., Åtland, Å., Kroglund, F., Teien, H.-C., Heier, L. S., Tollefsen, K.-E. og Bæverfjord, G. (2005). Documentation of fish welfare: freshwater quality criteria as basis for fish welfare strategies in intensive production of salmonides. In *Aquaculture Europe 2005. Lessons from the past to optimise the future*, vol. 35, pp. 390-391. Trondheim, Norway: European Aquaculture Society, Special publication

Rosten, T., Rosseland, B. O. og Salbu, B. (2000). Vannkvalitet og gjellefunksjoner under brønnbåttransport av smolt. Pilotstudie vår/høst 1999. In *Rapport NIVA, KPMG, NLH (konfidensiell)*.

Rosten, T., Urke, H. A., Åtland, Å., Kristensen, T. og Rosseland, B. O. (2007). Sentrale drifts- og vannkvalitetsdata fra VL Laks – undersøkelsene fra 1999 – 2006. In *NIVA Rapport, Lnr. 5352-2007*, pp. 16. ISBN 82-577-4918-4.

Samylin, A. (1969). Effect of ammonium carbonate on early stages of development of salmon. *Uchen. Zap. Leningr. Gos. Pedagog. Inst. Im. A.I. Gertsena* **422**, 47-62 (English translation).

Stefansson, S., Bjerknes, V., Bjørn, P. A., Bæverfjord, G., Finn, R. N., Finstad, B., Fivelstad, S., Handeland, S., Hosfeld, C. D., Kristensen, T. et al. (2007). Fysiologiske egenskaper ved rogn, yngel og smolt. In *Vannkvalitet og smoltproduksjon*, (ed. V. Bjerknes), pp. 94-124: Juul Forlag.

Terjesen, B. F. (2008). Nitrogen excretion. In *Fish Larval Physiology*, eds. R. Finn and B. Kapoor, pp. 263-302. New York: Science Publishers.

Thurston, R. V., Russo, R. C., Luedtke, R. E., Smith, C. E., Meyn, E. L., Chakoumakos, C. og Wang, K. C. (1984). Chronic Toxicity of Ammonia to Rainbow Trout. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**, 56-73.

US.EPA. (1999). 1999 Update of ambient water quality criteria for ammonia. pp 153.

Whitfield, M. (1974). The hydrolysis of ammonium in sea water - a theoretical study. *J. Mar. Biol. Assn. UK* **54**, 565-580.

Wicks, B. J., Joensen, R., Tang, Q. og Randall, D. J. (2002). Swimming and ammonia toxicity in salmonids: the effect of sub lethal ammonia exposure on the swimming performance of coho salmon and the acute toxicity of ammonia in swimming and resting rainbow trout. *Aquatic Toxicology* **59**, 55-69.

Wicks, B. J. og Randall, D. J. (2002a). The effect of feeding and fasting on ammonia toxicity in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquatic Toxicology* **59**, 71-82.

Wicks, B. J. og Randall, D. J. (2002b). The effect of sub-lethal ammonia exposure on fed and unfed rainbow trout: the role of glutamine in regulation of ammonia. *Comparative Biochemistry and Physiology* **132A**, 275-285.

Wood, C. M. (2004). Dogmas and controversies in the handling of nitrogenous wastes: Is exogenous ammonia a growth stimulant in fish? *Journal of Experimental Biology* **207**, 2043-2054.

Åtland, Å., Bæverfjord, G., Heier, L. S., Rosseland, B. O. og Rosten, T. (2007). Vannkvalitet i norske settefiskanlegg. Problem og tiltaksvurdering. In *Vannkvalitet og smoltproduksjon*, (ed. V. Bjerknes), pp. 125-158: Juul Forlag.