

NÁTTÚRU FRÆÐINGURINN

90. ÁRG. 1. HEFTI 2020

Hið íslenska
náttúrufræðifélag
Stofnað 1889

ÞINGVALLAVATN — þemahefti til heiðurs dr. Péttri M. Jónassyni

Líf í grunnvatni í
hraunalindum Íslands

Hreiðurgerð og hrygningar-
atferli hornsíla í Þingvallavatni

Efnabúskapur
Þingvallavatns

Hlýnun Þingvallavatns
og hitaferlar í vatninu

Fjölbreytni og þróun
bleikjunnar í Þingvallavatni





NÁTTÚRUFRAEÐINGURINN

Alþýðlegt fræðslurit um náttúrufræði

90. árgangur 1. hefti 2020

Efni

- 5) *Árni Hjartarson og Snorri Zophóníasson*
Öxará
 - 16) *Snæbjörn Pálsson, Ragnhildur Guðmundsdóttir og Bjarni K. Kristjánsson*
Líf í grunnvatni í hraunalindum Íslands
 - 23) *Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Þóra Hrafnisdóttir, Stefán Már Stefánsson og Kristín Harðardóttir*
Vöktun svifdýra í Þingvallavatni 2007–2016
 - 36) *Gísli Már Gíslason, Hilmar J. Malmquist og Sigurður S. Snorrason*
Vatnavistfræðingurinn og frumkvöðullinn Pétur M. Jónasson
 - 48) *Guðbjörg Ásta Ólafsdóttir*
Hreiðurgerð og hrygningaratferli hornsíla í Þingvallavatni
 - 57) *Gunnar Steinn Jónsson og Kesara Anamthawat-Jónsson*
Notkun rafeindasmásjár við tegundagreiningu svifþörunga í Þingvallavatni
 - 65) *Eydís Eiríksdóttir og Sigurður Reynir Gíslason*
Efnabúskapur Þingvallavats
 - 80) *Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur R. Ingvason, Stefán Már Stefánsson og Þóra Hrafnisdóttir*
Hlýnun Þingvallavats og hitaferlar í vatninu
 - 100) *Magnús Jóhannsson og Benóný Jónsson*
Fæða laxfiskaseiða í Sogi
 - 110) *Pétur M. Jónasson*
Þingvallavatn og Mývatn – gróðurvinjar á flekaskilum
 - 116) *Tryggvi Felixson*
Þingvallavatn og baráttan um veginn
 - 126) *Skúli Skúlason og Sigurður S. Snorrason*
Fjölbreytni og þróun bleikjunnar í Þingvallavatni
- 3) **Vatnið bjarta Þingvallavatn – Undraheimur í mótun**

MYND Á FORSIÐU:

Fjósagjá opnast suður í Þingvallavatn við Leirur, skammt austan við Þingvallabæinn. Úr gjánni streymir tært og kalt lindavatn, 3–4 °C, árið um kring. Ljósmynd: Mats Wibe Lund.

NÁTTÚRUFRAEÐINGURINN er félagsrit

Hins íslenska náttúrufræðifélags og tímarit Náttúruminjasafns Íslands. Að jafnaði eru gefin út fjögur hefti á ári.

RITSTJÓRI:

Álfheiður Ingadóttir líffræðingur
ritstjori@hin.is

ADSTOD VIÐ RITSTJÓRN:

Hrefna B. Ingólfssdóttir líffræðingur
Sigmundur Einarsson jarðfræðingur

RITSTJÓRN:

Droplaug Ólafsdóttir dýrafræðingur (formaður)
Esther Ruth Guðmundsdóttir jarðfræðingur
Hlynur Óskarsson vistfræðingur
Hrefna Sigurjónsdóttir líffræðingur
Sindri Gíslason sjávarlíffræðingur
Snorri Baldursson vistfræðingur
Tómas Grétar Gunnarsson dýravistfræðingur
Þóroddur F. Þóroddsson jarðfræðingur

PRÓFÖRK:

Mörður Árnason íslenskufraeðingur

FORMADUR HINS ÍSLENSKA

NÁTTÚRUFRAEÐIFÉLAGS:
Ester Rut Unnsteinsdóttir
spendýravistfræðingur

ADSETUR OG SKRIFSTOFA FÉLAGSINS ER HJÁ:

Náttúruminjasafni Íslands
Suðurlandsbraut 24, 108 Reykjavík
Sími: 577 1802

AFGREIÐSLUSTJÓRI

NÁTTÚRUFRAEÐINGSINS:
Anna Heiða Ólafsdóttir
dreifing@hin.is

ÚTLIT OG UMBROT:

Ingi Kristján Sigurmarsson

PRENTUN:

Ísafoldarprentsmiðja ehf.

ISSN 0028-0550

© Náttúrufræðingurinn 2020

ÚTGEFENDUR:

Hið íslenska náttúrufræðifélag og
Náttúruminjasafni Íslands



Vatnið bjarta Þingvallavatn – Undraheimur í mótun



Þingvallavatn er eitt stærsta stöðuvatn Íslands og með þeim allra dýpstu, björtustu og fiskisælustu. En Þingvallavatn er sannarlega miklu meira en þessar lýsingar segja til um. Þingvallavatn er heill heimur, sannkallaður undraheimur, þar sem fléttast saman einstök jarðfræði og líffræði sem á hvergi sinn líka. Hér á flekaskilum Mið-Atlantshafshryggjarins, eina staðnum þar sem ganga má á honum þurrum fótum, skiljast vestrið og austrið að, og nýtt land verður til í krafti eldvirkni á gosbeltinu sem sker landið í tvennt. Hér á Þingvallavatn heima – í ungu, lítt mótudu landi, landi tækifæra og nýsköpunar, á vettvangi nýmyndunar og þróunar lífs og jarðar.

En þessi undraheimur er ekki eyland. Þingvallavatn og vatnasvið þess er órofa hluti af stærri heild, Íslandi og jörðinni allri og fylgir margslungnu samspili efnis og orku, á sífelliði og hringrás. Frumefni Þingvallavatns, vetnis- og súrefnisatóm, og samband efnanna, vatnsmólikúlin, hafa frá árdögum jarðar ferðast um loft, láð og lög og munu gera áfram. Sum vetnisatómin sem nú má finna í Silfrú gætu hafa átt sér samastað í líkama risaedu fyrir um 65 milljón árum. Eftir tíu ár er ekki útilokað súrefnisatóm í hreisturplötu murtu verði bundin í kjarnsýru kórónaveiru.

Og enn stækkar heimurinn sem Þingvallavatn tilheyrir, nú í menningarsögulegu tilliti. Á Þingvöllum var stofnað eitt elsta löggjafarþing á Vesturlöndum árið 930. Síðan hafa Þingvellir verið samofnir sögu þjóðarinnar – friðlýstur helgistaður og sameiginlegur menningar- og náttúruarfur alls mannkyns, eins og fært hefur verið til bókar í Heimsminjaskrá Sameinuðu þjóðanna, fyrst árið 2004 og síðar 2011. Þingvallavatn innan þjóðgarðsins fellur hér undir – blámi vatnsins og fegurð, brunnur vatns og lífs.

Jónas Hallgrímsson skáld og náttúrufræðingur kallaði Þingvallavatn *bjarta vatnið fiskisæla* fyrir nær tveimur öldum. Það gerði hann í kvæðinu *Til herra Páls Gaimard* sem hann orti Fransmanninum til heiðurs og þakkaði fyrir framlag hans til rannsókna á náttúru Íslands. Með hinu bjarta vatni vísar Jónas vafalítið til tærleika Þingvallavatns, eins af megineinkennum vatnsins og lýsandi fyrir gerð þess og uppruna – hreint og tært lindavatn spröttið fram undan gropnum hraunum. Og lýsing Jónasar á gnægð fiskjar er einnig sannleiknum samkvæm. Mælingar með vísindalegum aðferðum nútímans hafa sýnt að vatnið getur gefið af sér um 45 kg af fiski af hverjum hektara á ári, alls um 380 tonn. Það er óvenju mikil fram-

leiðni fyrir stöðuvatn á svo norðlægum slóðum. Jónas gerir náttúru Þingvallasvæðisins einnig snilldarleg skil í kvæðinu um *Fjallið Skjaldbreið* þar sem hann lýsir af næmleik vatnanáttúru og sköpun jarðmyndana á svæðinu. Jónas nam náttúrufræði við Hafnarháskóla og það er ekki fjarri að kalla hann fyrsta íslenska vistfræðinginn, svo heildstætt sem hann skynjar náttúruna.

Annar vistfræðingur og nær okkur í tíma er Pétur M. Jónasson pófessor *emeritus* í vatnalíffræði við Hafnarháskóla. Pétur, sem verður 100 ára í ár, hefur á langri ævi helgað sig rannsóknum á sviði vatnavistfræða og fengist við athuganir á stöðu- og straumvötnum á Íslandi, Danmörku, Noregi og víðar. Þetta hefti Náttúrufræðingsins er helgað Þingvallavatni og gefið út Pétri til heiðurs fyrir hið stórmerka ævistarf hans og framlag á sviði vatnavistfræða og náttúruverndar, hér heima og erlendis. Sjónum er beint að Þingvallavatni og vatnasviði þess – vatninu sem Pétur kynntist ungur sem smali í Miðfelli og síðar meir sem forystumaður fyrir umfangsmiklum alþjóðlegum rannsóknum á vistfræði alls vatnasviðsins.

Rannsóknir á Þingvallavatni og vatnasviðinu hófust að frumkvæði og undir forystu Péturs um og upp úr



Pingvellir og Þingvallavatn. Almagnagjá til hægri, Flosagjá til vinstri og Hengill í bakgrunni. – View to southwest over Þingvellir and Lake Þingvallavatn. Almagnagjá fissure to the right, Flosagjá fissure to the left, and central volcano Hengill far south. Ljósmynd: Mats Wibe Lund.

1974 og stóðu fram til 1982–1984 þegar aðrir tóku við keflinu. Pétur fékk til liðs við sig öflugan hóp fræðimanna hér að heiman og utan, einkum frá hinum Norðurlöndunum, sérfræðinga á sviði jarðfræði, vedurfræði, vatnafræði, efnafræði og líffræði með áherslu á plöntu- og dýravistfræði í vatninu. Það sem einkennir rannsóknaverkefnið öðru fremur, sem jafnframt er lýsandi fyrir Pétur sem fræðimann, er að það tekur til margra ólíkra þátta og sviða náttúrufræðinnar, niðurstöðurnar eru tengdar og fléttadar saman og þannig hugað að viðfangsefninu á heildstæðan, vistfræðilegan hátt, ekki aðeins í Þingvallavatni heldur á öllu vatnasviðinu.

Afraksturinn af Þingvallavatnsrannsóknunum undir stjórn Péturs hefur verið birtur í ótal fagtímaritum og bókum, á ráðstefnum og málþingum, sem og í fjölmiðlum og á samfélagsmiðlum, jafnt fyrir almenning sem fræðasamfélagið. Það er og meðal kosta Péturs að kunna að miðla þekkingu og fróðleik með miklum ágætum til lærdra jafnt sem leikra. Rannsóknirnar hafa leitt fjölmargt nýtt og áhugavert í ljós – nýjar tegundir lífvera hafa verið uppgötvaðar, þekking eflað á þróunarfræðilegum þáttum að baki tegundamyndun, skilningur aukinn á flæði orku og efna í fæðuvef vistkerfa og nýju ljósi varpað á samspil jarðfræði-, vatnafræði- og líffræðiþátta, svo eitthvað sé nefnt.

Landsmenn eiga Pétri M. Jónassyni það að þakka að skilningur á Þingvallavatni, undrum þess og furðum er jafn djúpur og heildstæður og raun ber vitni. Þingvallavatn er ekki aðeins stórt, djúpt og fiskisælt stöðuvatn, heldur órofa hluti af lífheiminum og menningar- og náttúruarfi alls mannkyns. Fylgjum Pétri að máli – stöndum vörð um gersemina Þingvallavatn og náttúruna á öllu vatnasviðinu. Þá eykst lífshamingjan og komandi kynslóðir fá notið hennar í ríkari mæli en ella.

Hilmar J. Malmquist,
*vatnalíffræðingur og forstöðumaður
Náttúruvinnjafnabands Íslands*

Árni Hjartarson og Snorri Zóphóniásson

Öxará



1. mynd. Öxarárfoss og Almannagjá í ágúst 2015. Venjulegt sumarrennsli er í ánni. – Öxarárfoss waterfall and Almannagjá in August 2015. Ljós./Photo: Árni Hjartarson.

HÉR ER SAGA ÖXARÁR rakin frá ísaldarlokum til dagsins í dag. Hún var fyrst jökulá sem féll í allmikið jökullón, forvera Þingvallavatns. Jökullinn hvarf og áin breyttist í þá dragá sem hún er enn. Miklar breytingar urðu á Þingvallavatni og rennislíði Öxarár fyrir um 10.200 árum þegar Þingvallahraun rann og fyllti norðurhluta Þingvallalægðarinnar. Eftir það rann áin lengi suður með vesturjaðri hraunsins og til vatnsins nálægt Skálabrekku. Gliðnun jarðskorpunnar, landsig og myndun Almannagjár ollu því að áin tók að leita inn á hraunið og falla til Þingvalla. Um eða eftir stofnun alþingis árið 930 tók hún að renna að staðaldri til Almannagjár og Þingvalla. Ekkert mælir

gegn þeirri sögn að fornmenn hafi veitt henni þá leið þótt engin ummerki sjáist um það, hvorki garðar né veituleiðir. Létt verk var að veita henni um flóðfarvegi þessa leið. Rennsli Öxarár hefur aldrei verið mælt með nákvæmum hætti fyrr en nú. Áætlað meðalrennsli hennar er 2,5 m³/s en mælt rennsli hennar nálægt ósum við Þingvallavatn í apríl 2017 var 1,3 m³/s. Tölur um hæð Öxarárfoss hafa verið nokkuð á reiki í fræðiritum og hafa leikið á bilinu 8–15 m. Ný mæling sýnir að fossinn er rúmir 12 m frá fossbrún og niður í grjóturðina undir fossinum. Flúðin fram af urðinni er um tveggja metra há og því er fallhæðin um 14 m við venjulegt sumarrennsli í ánni (1. mynd).

INNGANGUR – LÝSING ÁRINNAR

Öxará er ein af þeim ám sem allir Íslendingar hafa heyrt nefnda og vita nokkur deili á enda á hún sér traustan sess í sögu og bókmenntum þjóðarinnar. Þrátt fyrir það hefur hún ekki verið mikið rannsökuð, rennsli hennar hefur aldrei verið mælt og rennslissveiflur hafa ekki verið skráðar skipulega. Tölur um hæð Öxarárfoss eru á reiki í fræðiritum og ýmislegt í sögu árinna er á huldu. Hér á eftir er fjallað um þessa þætti og birtar fyrstu nákvæmu rennslismælingarnar sem gerðar hafa verið í ánni (1. tafla). Einnig eru birtar mælingar á hæð Öxarárfoss. Reynt er að ráða í sögu árinna, breytingar á farvegum og rennsli um láglendið, hvenær hún fór að falla til Almagnagjár og hvað hæft sé í þeirri gömlu sögn að fornmenn hafi veitt henni til þingstaðarins og í leiðinni skapað Öxarárfoss.

Öxará á upptök sín í Myrkavatni, litlu stöðuvatni á mörkum Árnessýslu og Kjósarsýslu sunnan og vestan við Botnsúlur. Vatnið er 0,67 km² að flatarmáli og liggur í rúmlega 410 m hæð yfir sjó. Í því er urriði en ekki bleikja.¹ Úr vatninu fellur áin til suðausturs um Öxarárdal. Innarlega á dalnum bætist í hana árspræna sem kemur hátt úr hlíðum Botnsúlna og Súlnaá nefnist. Fallegur foss er skammt ofan ármótanna við Öxará en sjálf fellur hún þar um snotur gljúfur með svipmiklum klettamyndunum. Áin fellur til suðausturs norðan við Búrfell og síðan um Kjóavelli. Þar breiðir áin úr sér á fallegum eyrum sem lindalækir liðast um. Neðan við vellina eru ármót við Búrfellsá, sem er helsta þvera Öxará. Ofan við Brúsastaði tekur áin nánast 180° beygju fyrir svokallaðan Rana og fellur þar í fossum og flúðum niður á láglendið. Þarna lét Jón Guðmundsson bóndi á Brúsastöðum og bryti í Valhöll virkja Öxará upp úr 1930 eins og síðar verður rakið. Virkjunin starfaði í nokkra áratugi og sjást ummerki hennar enn vel. Neðan virkjunarinnar rennur áin meðfram hæðarhrygg og síðan út á flatlendið við Brúsastaði þar sem heitir Kerlingarhraun, sem er hluti af Þingvallahrauni. Þarna hefur hún hlaðið miklu efni á hraunið og myndað stóra framburðarkeilu úr sandi og mól. Um hana liggja margir farvegir, sem flestir eru þurrir, sumir til suðurs, í átt að Kárastöðum en aðrir í átt

að Almagnagjá. Farvegurinn sem hún fylgir nú virðist fremur ungur og lítt sorfinn en eldri farvegur sést í hrauninu nokkru sunnan árinna. Þessir farvegir sameinast nokkru ofan við Öxarárfoss. Hraunið er þversprungið og árfarvegurinn liggur yfir gjár og sprungur. Þar tapast allmikið vatn úr ánni. Einn slíkan stað má sjá nokkru upp af þjóðveginum og brúnni. Þar er allvið sprunga við ána full af vatni. Sprungan er gömul og að hluta til hulin jarðvegi en hér og hvar sér þó í hana. Þar er hægt að sjá vatnið streyma hægum straumi frá ánni og út í hraunið. Vatnsmagn árinna er sýnilega mun meira upp við virkjunina gömlu en það er við Öxarárfoss.

Í Öxarárfossi fellur áin fram af misgengisbrúnni sem myndar Almagnagjá. Mjög lítill gljúfurgröftur hefur átt sér stað þar í brúnni og sýnir það ljóslega að farvegurinn er ungur. Neðan við fossinn tekur áin 90° beygju og rennur eftir gjánni alllangan spöl undir háum hamraveggjum misgengisprungunnar. Þarna er árbotninn þakinn mól allt niður að Drekkjarhyl. Ofan við hylinn er stórgrýti og fram af því fellur áin í flúðum niður að hylnum. Vatnsborð Drekkjarhyla er um 12 m lægra en í hylnum undir Öxarárfossi (2. tafla).

Úr Drekkjarhyl fellur áin yfir berghaft og í flúð, sem nefnist Neðrifoss, út úr Almagnagjá og niður á vellina. Flúðin er um 5 m há og er undir Öxarárbrúnni gömlu, sem síðar verður rætt um. Á Völlunum dreifir áin úr sér og kvíslast milli hólma og eyra, straumhörd efst en lygn þar sem hún fellur til vatnsins. Öxará er fiskgeng að flúðinni neðan Drekkjarhyla sem er um 650 m ofan ósa.

GAMLIR FARVEGIR

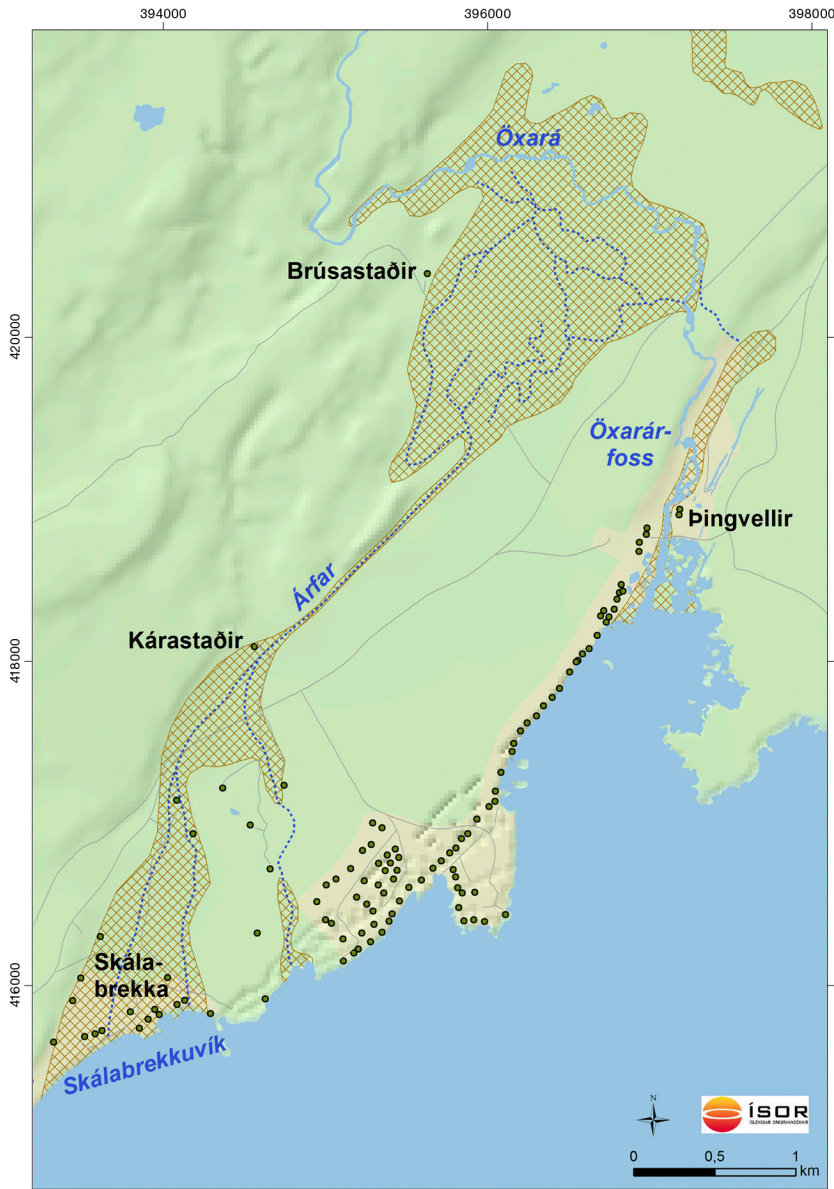
Gamlir farvegir í hrauninu neðan við Brúsastaði sýna að áin hefur áður runnið á þessum slóðum til suðvesturs um Kárastadahraun meðfram Stórhöfða og Kárastadaási, sums staðar úti á hrauninu, annars staðar milli hrauns og hlíða. Vatnsnið grjótt er þar í farveginum og sums staðar er hann nokkuð grafinn. Þarna nefnist hann Árfar eða Árför. Við Vinaskóg slær farvegurinn sér frá hlíðinni. Þar hefur áin borið talsverða malarfyllu út á hraunið og kaffært vesturjaðar þess í allþykkum

lögum af finnmól og sandi. Þegar nálgast vatnið og hina fornu árósa breikkar farvegurinn, klofnar upp og verður að sléttum grasgrundum en þýfðir móar eru á báðar hliðar, nokkru hærrí. Úti í vatninu er Árfarsgrynning. Öxará virðist hafa runnið til vatnsins á nokkrum stöðum í grennd við Skálabrekku og breytt sér frá einum tíma til annars. Mestu ummerkin eftir hana og mesti framburðurinn er í Skálabrekkuvík sunnan Skálabrekku. Þar upp af vikinni eru gamlar strandlínur, malarkambar og fleiri ummerki frá þeim tíma að yfirborð Þingvallavatns var 10–13 m hærra en nú er. Það var fyrir um 10.000 árum. Kristján Sæmundsson kannaði og mældi þessar strandlínur og skrifaði um þær í grein í Náttúrufræðingunni fyrir rúmlega hálfri öld.² Malarkambarnir teygja sig inn á Þingvallahraunið og eru yngri en það. Sagt er að áin hafi legið í Árfari á landnámstíð og verður vikið að því síðar. Ekki er ljóst hvar ósar hennar við vatnið voru þá en líklegast er að það hafi verið í Skálabrekkuvík. Á síðustu öldum hefur áin aldrei komist í Skálabrekkuvík í vatnavöxtum heldur runnið þvert yfir hraunið beint sunnan Kárastada. Þar hafa orðið landslagsbreytingar og sig á síðari tímum þannig að vatn gat flætt þá leið yfir hraunið. Farvegurinn er ekki auðsær en þó sjást vatnsnúnar klappir. Árósin sjálfur er sámilega greinilegur. Þarna rennur nú lítill lækur til vatnsins. Efnislitlar framburðarfyllur eru meðfram honum og við ströndina.

Ekki er ljóst hvenær Öxará hætti endanlega að fara í hinn gamla farveg sinn um Árfarið og til Skálabrekku. Á fyrri hluta 20. aldar átti hún það til, eða kvísl úr henni, að fara þessa leið. Þetta gerðist oftast í leysingum þegar krappa- og ísstíflur mynduðust í ánni. Í örnefnalýsingu frá 1939 segir svo:

„... stundum í leysingum stíflast Öxará af krapi og íshröngli fyrir innan Brúsastaði og flæðir þá vestur hraunið sunnan undir Stórhöfða og hefur myndað sér þar farveg greinilegan ...“³

Þetta sýnir að fram eftir 20. öld gat komið fyrir að áin leitaði í sinn gamla farveg í Árfari og til ósa við Skálabrekku. Nú er henni haldið stöðugri í farvegi sínum með uppruddum garði.



2. mynd. Öxará og fornir og nýir ósar hennar við Þingvallavatn. Framburðarkeilan hjá Brúsastaðum er sýnd með brúnni skraveringu, einnig gamlir árósar og árframburður á Þingvöllum. Einnig eru sýndir nokkrir gamlir farvegir sem liggja til Árfars og til ósa hjá Skálabrekku og víðar. Framburðarfyllurnar við Skálabrekku eru efnismeiri en framburður Öxarár á Þingvöllum og af þeim að dæma hefur hún runnið mun lengur til vatnsins í Skálabrekkuvík en við Þingvelli. Punktarnir tákna hús.

– A map showing ancient and recent deltas of Öxará along with old riverbeds (Árfar) and the extensive fluvial cone near Brúsastaðir farm. The deltas indicate a long lasting inflow to Þingvallavatn near Skálabrekka and shorter inflow near Þingvellir. The dots indicate houses.

Framburðarfyllurnar við Skálabrekku eru miklu efnismeiri en framburður Öxarár á Þingvöllum og af þeim að dæma hefur hún runnið mun lengur til vatnsins í Skálabrekkuvík en við Þingvelli (2. mynd). Þess ber þó að gæta að vegna mikils landsigs á Þingvöllum eru gamlir ósar Öxarár horfnir í vatnið og magn þess framburðar sem þar leynist er óþekktur.

LEIRALÆKUR

Norðan við Öxará koma saman lækir í giljum frá Botnssúlum og Ármannsfelli og mynda einn læk eða smáa sem Leiralækur nefnist. Á fyrri tíð féll hann óheftur niður á Leira, flatlendið þar sem söluskálinn og tjaldsvæðið eru nú. Þeir eru myndaðir af framburði lækjarins.

(Sumir tala um Leirur og nefna lækinn Leirulæk). Leiralækur á efstu upp-tök sín í Svartagili og Sláttugili vestan við eyðibýlið Svartagil og í Hrutagili, sem er nokkru vestar. Aurkeilur liggja frá giljunum og út á hraunið þar sem giljalækirnir sameinast. Eftir það nefnist lækurinn Hrutagilslækur. Neðar bætist Grímagilslækur við og eykur rennslið í Hrutagilslæk að mun. Nokkru neðan lækjamótanna hafa verið gerðar stíflur á hrauninu og hafa þær áhrif á lækjarrennslið. Rétt norðan við þjóðgarðsmörkin þar sem þjóðvegurinn liggur yfir Tæpastíg steypist lækurinn ofan í efstu misgengissprunguna í dálitlum fossi eða flúð. Þar skiptir hann um nafn og heitir Leiralækur eftir það. Efst rennur hann góðan spöl norður-

austur eftir þröngri sprungunni þar sem hann hverfur öðru hverju í hraunið en birtist svo á ný. Syðst í Hvannagjá tekur hann krappa beygju og snýr nánast við á ferð sinni uns hann streymir frjáls niður brekkurnar ofan við Leirana. Þar smýgur hann undir akveginn og hverfur loks í Leiragjá, sem hann hefur að mestu fyllt með mól og sandi. Leirarnir eru grónar flatir sem myndast hafa af framburði Leiralækjar en ekki er hægt að sjá að Öxará hafi nokkru sinni flætt þar um.

Í þurrkatíð er Leiralækur jafnan þurr og raunar getur Hrutagilslækur einnig horfið gersamlega.⁴ Þurrir farvegir sýna að fyrrum hefur Hrutagilslækur runnið til Öxarár og hefur þá aukið vatnsmagn hennar allnokkuð.



3. mynd. Öxarárfoss í miklum vatnavöxtum 25. febrúar 2013. – Öxarárfoss swelling on February 25, 2013. Ljósmynd/Photo: Einar Á.E. Sæmundsen.

VATNASVIÐ OG RENNSLI

Vatnasvið Öxarár er að mestu í fjalllendi Botnssúlna og þar í grennd. Vatnasvið hennar er 45 km² en áin sjálf er 15 km löng frá Þingvallavatni og upp að Myrkavatni.⁵ Ef hins vegar er miðað við upptök Súluár inni á Súlnadal, hátt í hlíðum Syðstusúlu, er hún 18 km löng.

Vatnaskilin liggja víða nærri sýslumörkum Árnessýslu og Kjósarsýslu. Handan vatnaskila eru upptakakvíslar Laxár í Kjós og Brynjudalsár.

Enginn rennislismælir er í ánni og afar fáar rennislismælingar hafa verið gerðar í henni. Meðalrennsli hennar hefur verið áætlað um 2,5 m³/s.⁶ Þessi tala er byggð á útreikningum miðað við úrkomumælingar á Þingvöllum og stærð og legu vatnasviðsins. Talan er líklega nokkuð nærri lagi ef miðað er við meðalrennslið þar sem áin kemur niður á láglendið við Brúsastaði. Nedar tapast allmikið vatn í hraunin eins og áður er nefnt svo að það vatnsmagn sem skilar sér með ánni til Þingvallavatns er nokkru minna.

Rennslið er mjög misjafnt. Í leysingum getur Öxará orðið foraðsstór og flæmist þá víða um hraunið inn af Brúsastöðum og niðri í Almanna-gjá fossar hún í sprungur og glufur þannig að vatn úr henni fer að flæða víðsvegar upp um gjár og gjótur í brekkunum ofan við Vellina og buna yfir vegi og stíga (3.–5. mynd).

Hinn 22. mars 2017 var farin mælingaferð að Öxará og hún mæld á þremur stöðum (1. tafla). Veður var gott, sólskin og kyrrt, vægt frost og snjóföl á jörðu. Frostið hélst allan daginn svo ólíklegt er að sólbráð hafi aukið á rennsli árinna svo nokkru nemi. Fyrsta mælingin var gerð norðan við Brúsastaði þar sem áin kemur ofan úr fjallendinu og fellur út á Þingvallahraunið. Þarna reyndist rennslið vera um 1410 l/s.

Næsta mæling var gerð skammt neðan við Þjóðveginn og ofan við Öxarárfoss. Þarna hefur áin runnið alllangan veg á Þingvallahrauni og yfir sprungur sem þvera hana. Rennslið mældist 1190 L/s sem þýðir að um 220 l/s hafa tap-

ast úr henni á leiðinni yfir hraunið og niður að fossi. Líklegt er að vatn haldi áfram að síga úr ánni þar sem hún fellur suður eftir gjánni allt niður fyrir Drekkingsarhyl.

Þriðja mælingin var gerð á völlum rétt á móts við Þingvallakirkju. Þarna reyndist rennslið 1300 l/s. Áin er greinilega tekin að bæta í sig á nýjan leik, enda er um 100 l/s lind við heimreiðina að Þingvallabænum. Þetta er vatn sem kemur frá Flosagjá og sígur gegn um hraunið til lindarinnar.

Á sem bætir jafnt og þétt í sig vatni frá grunnvatninu nefnist írennslisá (e. *influent stream*) en á sem tapar vatni niður til grunnvatnsins nefnist hripá eða úrennslisá (e. *effluent stream*). Öxará er írennslisá í fjallendinu ofan Brúsastaða og á völlum ofan Þingvallavatns en hripá á leið sinni yfir hraunið frá Brúsastöðum og niður fyrir Drekkingsarhyl. Á Völlum er hún orðin að írennslisá á ný.

1. tafla. Rennslismælingar í Öxará 22. mars 2017. – Discharge measurements in Öxará March 22, 2017.

Staður Locality	X	Y	°C	µS/cm	l/s	Aths. Comments
Við Brúsastaði Near Brúsastaðir Farm	396267	421128	0,8	52,7	1410	Mælt milli kl. 11 og 12 Time 11–12
Ofan við Öxarárfoss Upstream of Öxarárfoss	397243	420039	2,3	53,2	1190	Mælt um kl. 14 Time around 14
Við brúna á Völlunum The bridge at Þingvellir	397115	418972	3,1	60,6	1300	Mælt milli kl. 16 og 17 Time 16–17

FLÓÐ

Mikil flóð geta komið í Öxará eins og títt er í öllum dragám landsins (3.–4. mynd). Þau geta orðið af völdum mikilla rigninga eða mikilla snjóleysinga en mestu flóðin verða að líkindum þegar þetta tvennt fer saman, stórrigning og asahláka að vetri. Engar mælingar eru til um flóð í Öxará en ár á borð við hana geta auðveldlega tífaldað meðalrennsli sitt í flóðum. Flóð í Öxará geta líka stafað af klakastíflum samfara leysingum. Þá kemur fyrir að áin eða kvísl úr henni fari úr farvegi sínum og falli niður í Almannagjá norðan við Öxarárfoss. Í janúar 2012 urðu slík flóð í ánni. Þessa lýsingu má lesa í á vefsíðu Þjóðgarðsins um þann atburð:

„Í hlýindum og leysingum helgarnar varð til nýr Öxarárfoss. Klakastífla myndaðist rétt neðan við brúna á Öxará á Þjóðvegi 36 sem gerði það að verkum að leysingavatn leitaði norður með veginum og féll svo niður í Stekkjargjá. Töluvert vatn rennur um þennan tímabundna farveg og fellur tignarlega um 10 metra niður í afgangtæpa 300 metra norðan við Öxarárfoss. Vatnið rennur inn í Stekkjargjá og fellur niður með göngustíg sunnan við Furulundinn og breiðir úr sér yfir Efrivelli. Vellirnir voru umflotnir vatni í gær og erfitt fyrir ferðamenn að fara um. Vatn hefur sjatnað nokkuð en þó er mikið vatn á Efrivöllum fyrir neðan Furulundinn. Um tíma steptist leysingavatnið niður á vellina norðan megin við Furulundinn sem er frekar óvenjulegt. Meðan klaki er í jörðu og klakastíflan heldur við má búast við að vatnið leiti í þennan farveg.“⁷

Flóðið sem hér er lýst var ekki einstakur atburður því hinir sléttlendu Efrivellir eru allir myndaðir í slíkum flóðum.

PURRÐIR

Fyrirbæri sem tengjast Öxará eru svokallaðar þurrðir. Þá þverr áin verulega eða hverfur jafnvel alveg. Þetta stafar jafnan af þurrkum. Þá er það líklega einungis neðsti hluti árinna sem þornar, þ.e. kaflinn frá hrauninu neðan Brúsastaða og niður fyrir Drekkjarhyl.

Í ferðabók Eggerts og Bjarna er minnst á þurrðir í Öxará:

„Sannanlegt er að hún hefur þorrið nokkrum sinnum. ... Annar okkar hefur séð hana hverfa árið 1740. Þornaði áin þá um þingtímann, svo hægt var að ganga þurum fótum yfir hana milli kirkjuráðsins (e. Consistorium) og lögréttu. Einkennilegast var þó, að hún óx ekki smám saman, á sama hátt og hún minnkaði, heldur braust hún skyndilega fram einn morgun, á meðan þurrkarnir héldust. Allir, sem á Þingvöllum voru staddir, urðu undrandi og vissu ekki, hvaðan á sig stóð veðrið, þegar allt í einu heyrðist gnýr mikill, um leið og áin steptist í hinum þrönga farvegi sínum fram af klettunum ofan í Almannagjá. En óttinn hvarf af mönnum, þegar þeir sáu, að þetta var einungis Öxarárfoss, sem kominn var í sinn fyrri farveg, sem áin hefur síðan haldið.“⁸

Margir annálar segja einnig frá þessum atburði á svipaðan hátt.

Djáknaannáll 1740: „Öxará þornaði um þingtímann í 8 daga svo þurrt mátti ganga milli Þingvalla og Þingsins; einn morgun brautz hún fram allt í einu en ei smám saman.“⁹

Sauðlauksdalsannáll 1740: „Þerra-sumar hið mesta og heynýting bezta, grasvöxtur sæmilegur. Öxará þurr um alþing, kom þó fram seint og gaf hljóð áður, er hún hljóp fram úr gljúfrum.“¹⁰

Ölfusvatnsannáll 1740: „Svo miklir þerrar, að öngvir mundu þvilíka. Þá varð Öxará og margar aðrar smáar rennslur aldeilis þurrar, hverjar menn vissu ei nokkurn tíma þornað hafa, og víða drap sig fénaður í pyttum til að ná vatni.“¹¹

Af annálunum að dæma virðist sem áin hafi komið fram áður en þurrkunum linnu. Eðlilegasta skýringin á því er sú að rignt hafi til fjalla án þess að menn veittu því eftirtekt, hugsanlega að næturlagi, enda var það að morgni sem áin tók að fossa niður í gjána.

Ekki eru neinar heimildir um að áin hafi horfið gersamlega í seinni tíð, eftir 1740. Oft hefur þó minnkað það mikið í henni að auðvelt hefur verið að stikla yfir hana þurum fótum. Í apríl 2013 þvarr áin nánast og í frétt á vefsetri Þjóðgarðsins „Öxarárfoss ekki svipur hjá sjón“ birtust myndir af fossinum eins og hann var þá, vart nema um metri á breidd og til samantburðar mynd af honum í vatnavöxtum þar sem breidd hans er 25–30 m.¹²

ÖXARÁRFOSS

Enginn hefur lýst Öxarárfossi og umgjörð hans betur en Björn Th. Björnsson listfræðingur:

„Þótt Öxarárfoss sé ekki mikill í mælingum (13–15 m hár), er hann sérkennilega fagur, og ber margt til þess. Hann fellur af jafnri brún og hæfilega breiðri til að ljá honum einkar þokkafull hlutföll. Stórgryti er undir, en ekki hylur, og veldur það miklum úða. En þannig hagar hér við sól, að síðari hluta dags stendur hún skáhallt eftir gjánni og ljómar upp fosslöðrið, svo fágætt er að sjá. Umgerðin sem gjáhamrarnir mynda er ekki sísti fegurðaraukun, hvort heldur fossinn er í léttum sumarham eða í klakaböndum að vetri.“¹³

2. tafla. Nokkrir hæðarpunktar mældir með nákvæmu GPS-tæki. – Some GPS elevations.

Punktur Elevation point	m y.s. masl	Austur East	Norður North
Fossbrún Öxarárfoss <i>The edge of Öxarárfoss waterfall</i>	132,84	397361	419865
Stógrýti undir Öxarárfossi <i>Rocks at the toe of Öxarárfoss</i>	121,86	397362	419865
Hylur neðan Öxarárfoss <i>The plunge pool of Öxarárfoss (surface)</i>	119,05	397407	419875
Drekkingarhylur <i>Drekkingarhylur</i>	107,27	397150	419331
Áin neðan brúar við Drekkingarhyl <i>Öxará downstream of Drekkingarhylur bridge</i>	100,44	397244	419383
Peningagjá vatn <i>Peningagjá water surface</i>	100,18	397343	419055
Peningagjá brú <i>Peningagjá bridge</i>	103,50	397389	419058
Öxará neðan ræsis nálægt Þingvallabæ <i>Öxará near Þingvellir church</i>	100,01	397281	419027
Lok borholunnar VH-13 <i>VH-13 borehole cap</i>	102,51	397378	419645

Hér kemur fram að fossinn sé 13–15 m hár, sem er ekki nákvæm tala og Björn segir ekki hvernig hún er fengin. Mönnum ber raunar kynlega illa saman um hæð Öxarárfoss. Sigurjón Rist segir hann vera 9 m háan í bókum sínum Íslensk vötn¹⁴ og *Vatns er þörft*¹⁵ en Sigurður Þórarinnsson telur hann 8 m í skrá sinni *Fossar á Íslandi*.^{16,17} Hvorugur þeirra nefnir með hvaða hætti þeir mældu fossinn.

Matthías Þórðarson lýsir Þingvelli og umhverfi hans manna best í bók sinni Þingvöllur.¹⁸ Hann mældi fossinn hinn 14. nóvember 1928 og reyndist hann vera 12,5 m á hæð. Breidd hans, segir hann, mjög misjafna eftir vatnsmagni árinna. Þegar mikið er í ánni fylli hún út í skarðið í brún gjárinna sem er 26,5 m á breidd.

Miðað við þessar upplýsingar er fossinn einhvers staðar á bilinu 8–15 m hár. Það er auðvitað óviðunandi að hafa ekki öruggari vitneskju um fallhæðina á sjálfum Öxarárfossi, einum frægasta fossi landsins. Þess vegna var farið á vettvang og fossinn mældur nákvæmlega. Auðvelt er fyrir tvo menn að mæla hann með góðu málbandi. Annar fer á fossbrúnina norðan ár. Þar er auðvelt að athafna sig og ná mælingu niður nánast lóðréttan klettavegginn frá brún og niður í urðina undir fossinum. Hinn maðurinn tekur þar við málbandsendanum og ber hann að vatnsborðinu. Nákvæmnin er upp á 10 cm til eða frá.

Mælingin sýndi rúma 12 m, þ.e. svipada tölu og Matthías Þórðarson fékk enda hefur hann vafalítið beitt sömu aðferð á sama stað. Neðan við fossinn fellur áin síðan í flúð fram af urðinni og niður í botn gjárinna. Flúðin er um tveggja metra há. Þar með er komin sú fallhæð sem Björn Th. Björnsson nefnir. Heildarfallhæðin er sem sagt um 14 m samkvæmt mælingu með málbandi. Í 2. töflu eru gefnir upp nokkrir punktar sem mældir voru með nákvæmu GPS tæki. Þar sést að heildarfallhæðin við fossinn er 13,89 m.

VATNAVEITINGAR FORNMANNA

Í Landnámu segir frá því þegar Ketilbjörn gamli Ketilsson og Helga Þórðardóttir kona hans komu til Íslands þegar nokkuð var liðið á landnámsöld og land víða numið með ströndum fram. Þau komu á skipi sínu Elliða og lögðu því í ósa ána sem síðan fengu nafn skipsins. Fyrsta veturinn dvöldust þau hjá Þórði skeggja föður Helgu á Skeggjastöðum á Kjalarnesi. Um vorið fór Ketilbjörn að leita sér að jarðnæði undir bú. Hann fór austur yfir Mosfellsheiði með nokkra fylgdarmenn. Þeir virðast hafa skoðað sig vandlega um við Þingvallavatn en ekki litist nógu vel á og fóru því austur yfir Lyngdalsheiði. Þar kunnu þeir betur við sig og námu stór héruð og reistu bæ á Mosfelli. Í Landnámu segir um dvölinna við Þingvallavatn:

„Þeir höfðu náttból og gerðu sér skála. Þar heitir nú Skálabrekka. En er þeir fóru þaðan komu þeir að á þeirri, er þeir kölluðu Öxará. Þeir týndu þar öxi sinni.“ Sagnaritarinn virðist telja að Öxará hafi runnið skammt frá Skálabrekku á landnámsstíð.

Í Haukdælþætti Sturlungu er sama frásögn af Ketilbirni gamla og í Landnámu en þó nákvæmari því söguritari skýtur inn athugasemd um að áin renni ekki lengur þessa leið. Þar segir:

„En þeir gerðu sér skála þar er þeir höfðu náttból þar er þeir kölluðu að Skálabrekku. En er þeir voru þaðan skammt farnir þá komu þeir að áris og hjuggu á vök og felldu í öxi sína, og kölluðu hana af því Öxará. Sú á var síðan veitt í Almannagjá, og fellur nú eftir Þingvelli.“

Margir hafa velt fyrir sér hvort nokkur fótur sé fyrir þeirri sögn að fornmenn hafi veitt Öxará úr gömlum farvegi sínum og beint henni niður í Almannagjá. Engar fornar fyrirhledslur eru þekktar eða veituleiðir. Matthías Þórðarson telur að margt bendi til að Öxará hafi verið farin að falla til Almannagjár af og til löngu fyrir landnám og að Efrivellir og Nedrivellir hafi myndast af framburði úr ánni þótt áin hafi á landnámsstíð fallið vestan Almannagjár og um Árfarið



4. mynd. Flóð á Þingvöllum 25. febrúar 2013. – A flood in Öxará on February 25, 2013. Ljósmynd/Photo: Einar Á.E. Sæmundsen.

til vatnsins. Hann telur að fornmenn hafi veitt þessum farvegum athygli og hafi séð að hæglega mætti veita ánni til Þingvalla eftir þessum rásum. Tilgangurinn hafi verið sá að fá rennandi neysluvatn skammt frá þingbúðunum en það varð jafnframt til þess að auka mjög á fegurð staðarins, segir Matthías.¹⁹ Fleiri hugmyndir²⁰ (sjá bls. 21–23 og 56) hafa verið settar fram um tilgang þessa verks sem hér verða ekki raktar.

Þegar aðstæður eru skoðaðar á vettvangi kemur berlega í ljós að mjög lítið hefur þurft til að beina ánni úr farvegi sem leiddi hana í átt að Árfari við Skálabrekku og í nýjan farveg sem beindi henni til Almannaá. Hugsanlega hefur áin um þúsundir ára getað runnið til gjárinnar í vatnavöxtum þótt aðalfarvegurinn hafi verið annar. Hafi svo verið hefur ekki þurft miklar eða áberandi fyrirhleðslur í þessar vatnaveitingar og enga veituskurði.

Það er raunar engann vegin víst að ánni hafi verið veitt ofan í gjána. Hún gæti einfaldlega hafa fundið sér þennan farveg af náttúrulegum orsökum og farið að falla um Þingvelli á fyrstu árum þinghaldsins þar. Orð Sturlungu um vatnaveitingarnar væru þá seinni tíma skýring á breyttu rennsli árinna. Úr þessu verður tæpast skorið en segja má að ekkert mæli gegn því að frásögnin um vatnaveitingar fornanna sé sönn.

ÖXARÁ Á FORSÖGULEGUM TÍMA

Aðstæður við Þingvallavatn hafa tekið miklum breytingum á undan-gengnum þúsöldum og þar með farvegur Öxará. Það á þó einungis við láglendið. Í fjalllendi hefur hún runnið í föstum farvegi allt frá því ísa leysti af svæðinu. Fyrst eftir að jöklar hurfu, og áður en hraunin runnu, hefur áin líklega fossað niður í sigdældina innan við vatnið, sameinast þar jökulám sem komu úr norðri og fallið skamma leið til vatnsins. Yfirborð Þingvallavatns var þá mun lægra en nú en sjórinn stóð hærra við ströndina.²¹ Bleikja og sjóbirtingur gátu gengið úr sjó og upp í vatnið og þar með einnig lax.²² Nokkru seinna varð gríðarlegt hraungos á svæðinu þegar Þingvallahraun rann fyrir um 10.200 árum.²³ Það kom ekki úr Skjaldbreiði, eins og lengi var haldið, heldur frá gígum austan við Hrafnabjörg. Stærsti gígurinn þar nefnist Eldborg. Skjaldbreiður gaus nokkru síðar en hraun hans ná ekki að Þingvallavatni eða Öxará. Þau hafa þó vafalítið haft mikil áhrif á rennsli vatnsfalla og aðrennsli vatnsins.

Þingvallahraunið fyllti lægðina innan við vatnið og myndaði samfellda og óbrotna hraunbreiðu allt að undirhlíðum fjallanna vestan vatnsins. Almannaá og allar gjár og sprungur Þingvalla mynduðust síðar. Hraunið stíflaði útfall Sogsins úr vatninu og hækkaði vatnsborðið verulega.²⁴

Gamlar strandlínur og malarhjallar, sem teygja sig inn á hraunið, sýna að fyrst eftir gosið stóð yfirborð þess 10–13 m hærra en nú, eins og fyrr er getið. Hraunið breytti einnig farvegi Öxará og ummerki benda til að hún hafi fundið sér leið suður hjá Kára-stöðum og til vatnsins við Skálabrekku eða þar í grennd (2. mynd). Sömu sögu er að segja um Hrótagilslæk. Hann hefur fallið suður með hlíðunum hjá eyðibýlinu Bárúkoti og sameinast Öxará við hraunjaðarinn norðaustur af Brúastöðum. Áin og lækirnir hafa verið nokkuð staðföst í þessum farvegi fyrstu þúsaldirnir eftir gosið. Stöðugt landsig við vatnið og þar inn af olli því að Almannaá varð til og hraunið, sem í fyrstu hafði eðlilegan rennslishalla (1–3°) frá austri og upp að hlíðum fjallanna í vestri, seig einnig þannig að því tók að halla í átt að Almannaá. Öxará tók því að leita í þá átt og að því kom að hún fann sér leið ofan í gjána. Þangað bar hún með sér mól og sand og myndaði hina sléttu velli sem Þingvellir bera vitni um í nafni sínu og voru orðnir til áður en alþingi var stofnað, en kannski ekki löngu áður. Aðalfarvegur árinna var þó enn um sinn suður hjá Kára-stöðum um Árfarið og til ósa hjá Skálabrekku. Það var ekki fyrr en eftir stofnun alþingis árið 930 að áin fór að renna að staðaldri niður í Almannaá, hvort sem það var af völdum fornanna eða ekki.



5. mynd. Flóð og vegaskemmdir á Þingvöllum 25. febrúar 2013. – A flood in Óxará damaging the road in Almannagjá on February 25, 2013. Ljósmynd./Photo: Einar Á.E. Sæmundsen.

ÖXARÁ Á SÍÐARI ÖLDUM

Allar ár taka breytingum í aldanna rás, sumar breytast mikið frá kynslóð til kynslóðar en aðrar eru tiltölulega stöðugar. Óxará fyllir fyrri hópinn. Breytingar hennar eru bæði af náttúrunnar og manna völdum. Unglegir farvegir í hrauninu milli Brúsastaða og Almannagjár sýna ljóslega að áin hefur jafnan verið dyntótt og hún hefur oft skipt um rás. Mestu breytingarnar hafa líklega orðið árið 1789. Þá urðu miklar jarðhræringar í Árnesþingi. Gliðnunarhrina, sem upphaf átti í Henglinum, virðist hafa gengið yfir Þingvelli samfara miklum sprunguhreyfingum og landsigi. Hugsanlega hefur kvikuhlaup átt sér stað en eldsumbrota varð ekki vart. Umbrotin hófust 10. júní og fyrstu vikuna var aldrei kyrrt þannig að ekki liðu meira en 10 mínútur milli kippa. Virknin hélt áfram allt sumarið en dvínaði hægt og hægt. Jörð rifnaði og gliðnaði um allt að fjóra metra og miklar sprungur opnuðust á Þingvöllum.²⁵ Þar seig land svo vatn flæddi yfir veginn sem lá meðfram vatnsbakknum að vestan til Almannagjár. Eftir það var farið að nota Kárastadastíg sem leið niður á Vellina. Óxará var ekki ósnortin en flæmdist víða um Vellina og land blotnaði mjög í kring um þingbúðirnar. Þetta varð með öðru til þess að alþingisstaðurinn gamli leið undir lok nokkrum árum síðar. Þær stofnanir sem við tóku voru settar niður í Reykjavík.

Hólmar hafa jafnan verið í Óxará milli Nedrafoss og árosanna. Í fornritunum er víða minnst á Óxarárhólma en þar fóru fram hólmgöngur áður en þær voru bannaðar með lögum á Íslandi. Á síðari öldum hafa ýmsir hólmar í ánni fengið nöfn, Þorleifshólmi, Jakobsbólmi, Kagahólmi og Guðlaugshólmi. Allt eru þetta áreyrarhólmar sem taka sífelldum breytingum. Óxarárhólmi sem svo er nefndur í dag og er aðalhlómi árinna er örugglega ekki sami hólminn og hét því nafni á Þjóðveldisöld. Þorleifshólmi heitir eftir Þorleifi jarlsskáldi frá Brekku í Svarfaðardal, sem veginn var á alþingi einhvern tíma nálægt árinu 1000 og heygður var þar á völlum. Í dag er hólminn landfastur austan ár samkvæmt landakortum. Í dagbókum Eggerts og Bjarna er getið um þennan hólma og sagt frá því að þar hafi haugur Þorleifs verið en Óxará hafi sópaði honum á brott að mestu.²⁶

DREKINGARHYLUR

Drekkingarhylur er einn þekktasti staðurinn í Óxará. Þar er sagt að karlar hafi iðkað sund um þinghaldið að fornu og konur þvegið þvotta.²⁷ Þetta var fyrir kristnitöku og áður en dauðadómar voru leiddir í lög. Það var ekki fyrr en eftir siðbót Lúthers að tekið var að drekkja konum í hylnum. Eftir það fékk hann sitt núverandi nafn. Ekki er vitað hvað hann kallaðist áður. Á kynningarþjaldi við hylinn má lesa að 18 konum

hafi verið drekkt í hylnum, fyrst 1618 en síðast 1749. Þar eru nöfn kvennanna listuð upp en dauðasök þeirra var oftast tengd óleyfilegum barneignum, kynferðismálum eða galdri. Hylurinn var hátt í 100 m langur og 15 m á breidd. Til er lýsing frá 1772 á aftökuaðferðinni við Drekkingarhyl:

„Sökudólgurinn var bundinn í poka sem steipt var yfir höfuð honum og tók niður á miðjan legg. Reipi sem böðullinn hélt í handan hylsins, var bundið um konuna. Eftir að hún hafði staðið þannig um stund var henni kippt í vatnið og haldið niðri með stöng uns hún var dauð.“²⁸

Nú er Drekkingarhylur minni en áður var því grjóti var rutt í hann við vega- og brúargerð á síðari tímum. Árið 1897 var Óxará brúuð þegar vegur var lagður niður í Almannagjá hjá Hakinu, þar sem þjónustumiðstöðin er nú. Þetta var trébrú og var lögð yfir kletthaftið þar sem áin féll í stríðum streng úr hylnum. Árið 1911 var gerð ný steinsteypt brú í stað gömlu brúarinnar. Björn Th. Björnsson segir í Þingvallabók sinni að við það tækifæri hafi verið sprengt með dínamíti skarð í hraunhaftið undir brúnni þannig að verulega lækkaði í hylnum. Fossinn fagri undir brúnni hafi lækkað að sama skapi og orðið að flúð og svipur hjá sjón frá því sem áður var. Brúna sjálfa kallar Björn



6. mynd. Rústir Öxarárvirkjunar sem Jón Guðmundsson, bóndi á Brúsastöðum byggði árið 1932. – The ruins of the small power station in Öxará river built by the farmer at Brúsastaðir in the year 1932. Ljósmynd./Photo: Árni Hjartarson.

einhverja ófegurstu brú sem um getur. Árið 2002 lögðu þingmennirnir Mörður Árnason og Karl V. Matthíasson fram þingsályktunartillögu um endurheimt Drekkingarhyls í Almannagjá og vildu láta kanna hvernig hylurinn gæti endurheimt sinn forna svip.²⁹ Tillagan hlaut ekki samþykki alþingis þótt í raun væri ekki gert ráð fyrir öðru en könnun á því sem gera þyrfti til að hylurinn fengi sitt gamla útlit og hvað það kostaði. Baldur Þór Þorvaldsson, fyrrverandi starfsmaður Vegagerðarinnar og brúarsögu-sérfræðingur, kannaði þetta mál hins vegar á eigin spýtur.³⁰ Hann telur lýsingu Björns Th. mjög orðum aukna og að fullyrðing hans um að berghaftið hafi verið sprengt og lækkað hafi ekki við rök að styðjast. Hins vegar er hann sammála því að brúin sé ekkert augnauki og eigi að hverfa í núverandi mynd en léttbyggðari brú og aðkeyrsla að koma í staðinn. Jafnframt eigi að hreinsa burt grjót og fyllingarefni úr hylnum og færa hann þannig í því sem næst upprunalegt horf. Þessar tillögur virðast bæði þarfar og góðar. Því má bæta við að Þingvellir komust á heimsminjaskrá UNESCO árið 2004. Sérfræðinganefnd stofnunarinnar setti raunar nokkur skilyrði og benti á atriði sem unnið skyldi að. Meðal þeirra var að létt brú skyldi koma á Drekkingarhyl í stað núverandi brúar. Þessu hefur ekki verið sinnt sem skyldi.

VIRKJUN ÖXARÁR

Jón Guðmundsson, bóndi á Brúsastöðum, keypti Hótel Valhöll árið 1919. Þá stóð hótelið austan Öxarár á svokölluðum Köstulum. Þar kom hann upp raflýsingu árið 1927 og framleiddi rafmagnið með dísilvél til að byrja með.^{31,32} Árið 1929 var gamla hótellbyggingin tekin niður og endurbyggð vestan Öxarár þar sem hótelið stóð síðan allt til þess að það brann sumarið 2009. Á sama tíma og þessar framkvæmdir stóðu yfir íhugaði Jón að virkja Öxará enda var þá verið að reisa litlar vatnsaflsvirkjanir víða um land. Í umræðum um friðun Þingvalla á alþingi 1928 kemur fram að þá hafði Jón farið fram á leyfi til virkjunar.³³ Ljóst er af umræðunum að þingmönnum leist ekki á virkjun við Öxarárfoss og töldu að hún myndi spilla helgi staðarins og fegurð. Friðun Þingvalla var síðan samþykkt samhliða stofnun Þjóðgarðsins. Ekki er ljóst hvort Jón á Brúsastöðum hafði virkjun við Öxarárfoss einhvern tíma í huga. Þegar hann hóf virkjunarframkvæmdir 1932 var það í hans eigin landi, ofan við Brúsastaði þar sem Öxará fellur í flúðum og strengjum niður á jafnlendið.³⁴ Þarna byggði hann inntaksstíflu, lagði aðfærslupípur, reisti stöðvarhús, kom upp raflínu og brúaði meira að segja ána gegnt stöðvarhúsinu (6. mynd). Virkjuð fallhæð var 13 m og lengd pípu um 180 m. Rafallinn var 37 kw rakstraumsrafal frá ASEA í Svíþjóð en vatnshjólið var smíðað í Landssmiðj-

unni. Ekki hafa fundist nein mæligögn um rennsli árinna frá þessum tíma en vafalítið hafa menn þó reynt að meta það þegar lagt var á ráðin um vélar og búnað. Þetta var rennslisvirkjun án miðlunar og hafði lítil sem engin áhrif á rennsli Öxarár. Rafmagnið var leitt til Brúsastaða, Hótel Valhallar og í Þingvallabæinn. Nokkru síðar bættust sumararbústaðir í grenndinni við og einnig lét Jón lýsa upp Þingvallakirkju og fékk hún rafmagnið endurgjaldslaust. Raflínan til Þingvalla var 2,6 km að lengd. Þetta var mikil framkvæmd og dýr fyrir einstakling, kostaði 25.000 kr. á verðlagi ársins 1932. Margt var því af nokkrum vanefnum gert og reksturinn gekk bröðóttil til að byrja með. Línan gat ekki flutt nema takmarkaða orku og spennufall var oft óhóflegt vegna þess hve grönn línan var. Auk þess urðu ýmsar truflanir við stífluna af völdum framburðar og krops í ánni. Jón vann því stöðugt að endurbótum og hafði stækkun í huga. Árið 1942 endurnýjaði hann stífluinntakið og lét setja gildari víra í línuna og varð það til mikilla bóta. Með vaxandi umsvifum á Þingvöllum dugði þetta rafmagn ekki og fyrir lýðveldishátíðina 1944 var sett dísilrafstöð við Valhöll og notuð samhliða vatnsaflsstöðinni á sumrin fram til 1946. Þá var rekstri virkjunarinnar hætt en rafmagnið alfarið framleitt með olíu á vegum hlutafélags sem annaðist rekstur Valhallar frá 1944 til 1964 þegar Þingvellir fengu loks rafmagn

frá Sogsvirkjun. Mannvirki virkjunarinnar gömlu eru enn vel sýnileg við ána ofan Brúsastaða, stífla stöðvarhús og brúarstólpur.

VATNAVEITINGAR FYRIR ALÞINGISHÁTÍÐ

Í bók Sigrúnar Helgadóttur um Þingvelli er viðtal (bls. 51) við Einar B. Pálsson verkfræðing (1912–2011) þar sem fram kemur fróðleikur varðandi undirbúning alþingishátíðarinnar 1930.²⁰ Sumarið áður var Einar í vinnuflokki með nokkrum strákum við hátíðarundirbúninginn. Einn daginn voru þeir sendir upp með Öxará í þeim tilgangi að stífla hana og beina henni frá Þingvöllum. Þetta var kalsamt verk. Þeir ösluðu í ískaldri ánni með frumstæð verkfæri og hlóðu upp garði úr torfi og grjóti. Þannig veittu þeir ánni í gamla farveginn sem hún hafði runnið í á landnámstíð. Öxarárfoss hvarf og farvegirnir niðri á völlum þornuðu. Þetta var gert til þess að ná mætti mól úr ánni í alla þá vegi og stíga sem gera þurfti. Á Þingvöllum er lítið um mól og þetta sparadi gríðarlega efnisflutninga. Þegar búið var að malbera vegi og götur á hátíðarsvæðinu var stíflan rofin og Öxará rann á ný um vellina.

Viðtalið við Einar var tekið haustið 2009 svo þar rifjar hann upp atburði sem gerst höfðu 80 árum fyrr. Saga hans sýnir hversu auðvelt er að beina ánni til og frá á hrauninu ofan við Öxarárfoss og rennir í raun stóðum undir frásögn Landnámu af vatnaveitingum fornmanna.

NIÐURSTÖÐUR

Öxará á sér viðburðaríka fortíð hvort sem lítið er til jarðsögu eða þjóðarsögu Íslands. Þó hefur ekki fyrr verið skrifuð sérstök grein um ána þótt hennar sé víða getið í landlýsingum, sögum og kveðskap. Miklar breytingar urðu á Þingvallavatni og rennislíleið Öxarár fyrir um 10.200 árum þegar Þingvallahraun rann og fyllti norðurhluta Þingvallalægðarinnar. Eftir það rann hún lengi suður með vesturjaðri hraunsins og til vatnsins í Árfari nálægt Skálabrekku. Gliðnun jarðskorpunnar, landsig og myndun Almannagjár ollu því að áin tók að leita inn á hraunið og falla til Þingvalla. Fyrst í stað gerðist það í vatnavöxtum en aðalfarvegurinn var

áfram til suðurs neðan Kárastaða og til Skálabrekku. Þar setti áin af sér allmikla framburðarfyllu. Um eða eftir stofnun alþingis árið 930 tók hún að renna að staðaldri til Almannagjár og Þingvalla. Ekkert mælir gegn þeirri sögn að fornmennt hafi veitt henni þá leið þótt engin ummerki sjáist um það, hvorki garðar né veituleiðir. Létt verk hefur verið að veita henni um flóðfarvegi þessa leið.

Rennsli Öxarár hefur heldur aldrei verið mælt með nákvæmum hætti fyrr en í tengslum við þessi greinarskrif. Áin er dragá með öll einkenni sem slíkum ám fylgja, miklum sveiflum í rennsli, vatnshita og framburðarmagni. Í mestu þurrkum hefur hún þorrið gersamlega en í úrkomutíð og leysingum verður hún foraðsmikil. Áætlað meðalrennsli hennar er 2,5 m³/s en mælt rennsli hennar nálægt ósum við Þingvallavatn í apríl 2017 var 1,3 m³/s. Mælingar sýna að vatn hripar úr ánni á leið hennar yfir hraunin frá því að hún rennur inn á þau við Brúsastaði og þar til hún fellur úr Almannagjá við Drekkingarhyl.

Tölur um hæð Öxarárfoss hafa verið nokkuð á reiki í fræðiritum og handbókum, og hafa leikið á bilinu 8–15 m. Við mælingar í júní 2017 var fossinn rúmur 12 m frá vatnsborði árinna þar sem vatnið fellur fram af bjargbrúninni og niður í grjóturðina undir fossinum. Áin fellur síðan í flúð fram af urðinni og niður í botn Almannagjár. Flúðin er um tveggja metra há og því má segja að fallhæðin sé 14 m við venjulegt sumarrennsli í ánni.

ENGLISH SUMMARY

ÖXARÁ

Öxará is one of the most renowned rivers in Iceland. It has a special status in the geological history as well as in the national history. It has often been mentioned and praised in poetry and fiction, however, it has never been studied or described hydrologically, nor been the subject of a special written paper until now. During the Holocene the Þingvellir area has undergone dramatic changes and this has influenced the Öxará river itself. At the end of the last glaciation the river has most likely had a similar course as today, from the mountains across the lowland into the Þingvellir depression in Preboreal times with deltas at its NW end. The surface of the lake was considerably

lower at that time and the relative sea level was higher than today. Then trout, char and salmon could enter the lake from the sea, which they cannot do today. At the end of Preboreal, around 10,200 BP, a huge eruption occurred near Hrafnabjörg mountain and the vast Þingvellir lava filled up the northern and eastern part of the Þingvellir depression. This inevitably caused Öxará to change its course finding itself a way along the depression between the new lava and the mountain slopes towards south along Árfar near Kárastaðir farm and joining the lake at Skálabrekka where its deltas remained for some thousands of years afterwards. The spreading and subsidence of the Thingvellir area is a continuing process. First after the eruption, the lava, may be assumed to have had a gentle 1–3° slope towards the fault escarpment in the west, but then started to break up and subside and Almannagjá along with all the open fissures and faults of Þingvellir were created. In the process, Öxará changed the course again and started to flow across the lava. Some time before the settlement of Iceland it managed, during swellings, to flow all the way into Almannagjá and started to build up the flat fluvial plane where Alþingi, the ancient Parliament, later was established. The main course however remained towards south to the old deltas at Skálabrekka. According to the Book of Settlement and Sturlunga saga, Öxará was artificially diverted into Almannagjá via Öxarárfoss waterfall and across Þingvellir shortly after the establishment of Alþingi. After that this has been the main course of the river. Although no channels, dykes or diversion ditches have been found related to this ancient project the statement of the sagas may be true, because it seems to have been possible to trivially divert the river into Almannagjá with minor constructions.

ÞAKKIR

Einari Á.E. Sæmundsen þjóðgarðsverði á Þingvöllum þökkum við fyrir upplýsingar og margar ágætari myndir sem þrýða greinina og skýra. Einnig þökkum við Torfa Stefáni Jónssyni fyrir veittar upplýsingar um Þjóðgarðinn og not af BA-ritgerð hans.

HEIMILDIR

1. Þór Vigfússon 2003. Í Árnesþingi vestanverðu. Árbók FÍ 2003, 280 bls.
2. Kristján Sæmundsson 1965. Úr sögu Þingvallavatns. Náttúrufræðingurinn 35, 103–144.
3. Hjört Björnsson 1939. Örnefni á Mosfellsheiði. Árbók Hins íslenska fornleifafélags 1937–1939, 46 árg. bls. 164.
4. Axel Valur Birgisson 1999. Leirulækur ofan Þingvalla. Orkustofnun. Greinargerð AVB–99–02, 6 bls.
5. Sigurjón Rist 1990. Vatns er þörf. Menningarsjóður, 248 bls.
6. Árni Snorrason, 2002. Vatnafar á vatnasviði Þingvallavatns. Í: (Ritstj. Pétur M. Jónasson og Páll Hersteinsson.) Þingvallavatn. Undraheimur í mótun. Mál og Menning, Reykjavík 2002.
7. Vefsíða Þjóðgarðsins á Þingvöllum. Skoðað í janúar 2012 á <http://www.thingvellir.is/frettir/2012/01/nyr-oexarafoss.aspx>
8. Eggert Ólafsson 1975: Ferðabók Eggerts og Bjarna. Bókaútgáfan Örn og Örlygur.
9. Djáknaannálar 1731–1794. Annálar 1400–1800, sjötta bindi.
10. Sauðlauksdalsannáll 1400–1778. Annálar 1400–1800, sjötta bindi, bls. 333–482.
11. Ölfusvatnsannáll 1717–1762. Annálar 1400–1800, fjórða bindi, bls. 354–388.
12. Vefsíða Þjóðgarðsins á Þingvöllum. Skoðað í apríl 2013 á <http://www.thingvellir.is/frettir/2013/04/oexarafoss-ekki-svipur-hja-sjon.aspx>
13. Björn Th. Björnsson 1994. Þingvellir, staðir og leiðir. Mál og menning, Reykjavík, 195 bls.
14. Sigurjón Rist 1956. Íslensk vötn. Raforkumálastjóri, Vatnamælingar, 127 bls.
15. Sigurjón Rist 1990. Vatns er þörf. Menningarsjóður, 248 bls.
16. Sigurður Þórarinnsson, 1977: Fossar á Íslandi. Árbók Ferðafélags Íslands 1977: 158–173.
17. Sigurður Þórarinnsson, 1978: Fossar á Íslandi. Náttúruverndarráð, Fjölrit nr. 2, apríl. 50 bls.
18. Matthías Þórðarson 1945. Þingvöllur Alþingisstaðurinn forni 287 bls. + kort.
19. Matthías Þórðarson 1945. Þingvöllur Alþingisstaðurinn forni 287 bls. + kort.
20. Sigrún Helgadóttir 2011. Þingvellir. Þjóðgarður og heimsminjar. Opna, Reykjavík. 319 bls.
21. Kristján Sæmundsson 1965. Úr sögu Þingvallavatns. Náttúrufræðingurinn 35, 103–144.
22. Össur Skarphéðinsson 1998. Stuldur Öxarár og urriðinn við Skálabrekku. Í: (Ritstj. Hannes Hólmsteinn Gissurarson, Jón Steinar Gunnlaugsson og Þórarinn Eldjárn). Afmælisrit. Davíð Oddsson fimmtugur, 17. janúar 1998. Bls. 943–953.
23. Kristján Sæmundsson 1992. Geology of the Þingvallavatn area. Í: (Ritstj. Pétur M. Jónasson) Ecology of oligotrophic, subarctic Þingvallavatn. Oikos bls. 40–68.
24. Kristján Sæmundsson 1965. Úr sögu Þingvallavatns. Náttúrufræðingurinn 35, 103–144.
25. Páll Halldórsson, Sveinbjörn Björnsson, Júlíus Sólmes & Bjarni Bessason 2013. Suðurland. Í: (Ritstj. Júlíus Sólmes) Náttúruvá á Íslandi. Eldgos og jarðskjálftar. Viðlagatrygging Íslands/Háskólaútgáfan. Bls. 561–590.
26. Eggert Ólafsson & Bjarni Pálsson 2017. Ferðadagbækur 1752–1757 og önnur gögn. Sigurjón Páll Ísaksson bjó til prentunar og gaf út. 767 bls.
27. Sigurður Guðmundsson 1878. Alþingisstaður hinn forni við Öxará. Kaupmannahöfn: S.L. Möller.
28. Björn Þorsteinsson 1986. Þingvallabókin, handbók um helgistað þjóðarinnar. Örn og Örlygur.
29. Mörður Árnason & Karl V. Matthíasson 2002. Tillaga til þingsályktunar um endurheimt Drekkingarhyls í Almannagjá. 127. löggjafarþing 2001–2002. Þingskjal 662 – 405. mál. <http://www.althingi.is/alttext/127/s/0662.html>
30. Baldur Þór Þorvaldsson 2012. Drekkingarhylur, vegur í Almannagjá og brú yfir Öxará. Söguleg upprifjun og mögulegar útbætur á brú. Framkvæmdafréttir 18. tbl. 2012, nr. 596, bls. 4–7.
31. Harpa Hreinsdóttir bloggfaersla skoðuð 30.8. 2017 <http://www.harphaeins.com/blogg/2010/08/01/virkjun-oxarar-og-jon-a-brusastodum/>
32. Vísir 3.8. 1927 bls. 3.
33. Torfi Stefáni Jónsson. Aðdragandi að friðun Þingvalla 1930. BA-ritgerð frá Háskóla Íslands.
34. Guðmundur Marteinnsson 1970. Þróun rafmagnsmála á Suðurlandsundirlendinu frá öndverðu fram til ársloka 1969. Í: (Ritstj. Bjarni Bjarnason frá Laugarvatni). Suðri. Þættir úr framfarasögu sunnlendinga frá Lómagnúpi til Hellisheiðar II. Bls. 353–371.

UM HÖFUNDA



Árni Hjartarson (f. 1949) lauk B.Sc.-prófi í jarðfræði frá Háskóla Íslands 1974, M.Sc.-prófi í vatnajarðfræði frá sama skóla 1994 og Ph.D.-prófi frá Kaupmannahafnarháskóla 2004. Hann hefur lengst af unnið sem sérfræðingur hjá Orkustofnun og Íslenskum orkurannsóknnum en er nú sjálfstætt starfandi.



Snorri Zóphóniasson (f. 1949) lauk B.Sc. prófi í jarðfræði frá Háskóla Íslands 1973. Hann hefur unnið m.a. við gerð jarðfræðikorta, greiningu borkjarna og tengingu jarðlaga milli borhola, mælingar á bergleka, bergspennu og rekið vatnshæðarmælakerfi. Hann hefur unnið við rannsóknir á aurburði vatnsfalla og landmótun, fyrst í 36 ár hjá Orkustofnun og í 10 ár hjá Veðurstofnu Íslands.

ÞÓST- OG NETFÖNG HÖFUNDA / AUTHORS' ADDRESSES

Árni Hjartarson
Tjörn
Svarfaðardal
621 Dalvík
arni.hjartarson@isor.is

Snorri Zóphóniasson
Bakkavör 24
170 Seltjarnarnesi
snorrisopho@gmail.com

Líf í grunnvatni í hraunalindum Íslands

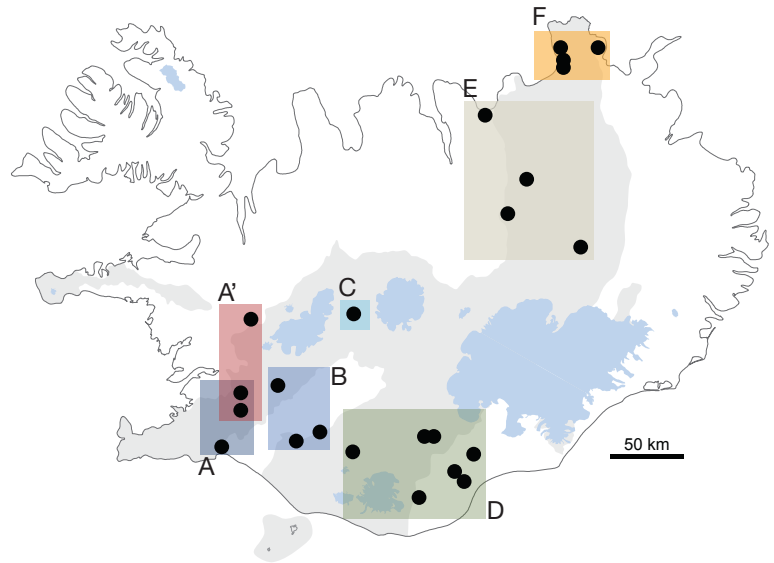


1. mynd. Grunnvatnsmarflóin Íslandsmarfló *Crangonyx islandicus*.
– The groundwater amphipod *Crangonyx islandicus*. Kvarði/Scale: 1 mm.
Ljósmynd./Photo: Ragnhildur Guðmundsdóttir.

VÖTN OG ÁR sem eiga uppruna sinn í uppsprettum á hraunsvæðum á Íslandi eru þekkt fyrir auðugt lífríki samanborið við önnur vatnasvið. Lífríkið í lindah- og grunnvatni hraunanna hefur þó lítið verið rannsakað og það var fyrst um aldamótin síðustu að þar fundust tvær áður óþekktar tegundir grunnvatnsmarflóa, Íslandsmarfló *Crangonyx islandicus* og Þingvallamarfló *Crymostygius thingvallensis*. Greiningar á erfðaefni Íslandsmarflóarinnar benda til að tegundin hafi aðgreinst á Íslandi í ólíka stofna fyrir allt að 4,8 milljónum ára og því lifað af undir jökli á jökulskeiðum Ísaldar. Tilvist þessara tegunda er einnig vitnisburður um að í grunnvatni hraunanna finnist fleiri lífverur og að þær tilheyri vistkerfi sem hafi þróað af undir jökli. Við smásjárathuganir á grunnvatnsmarflónum greindust nokkur byggingarform

sem bentu til örvera og við greiningu á sameindabreytileika marflónna fundust nokkrar tegundir bifdýra, skyldar þekktum bifdýrum sem eru ásætur á krabbadýrum. Raðgreiningar á erfðaefni baktería sem greindust í marflónum og úr umhverfi þeirra (e. environmental DNA, eDNA) sýna að marflærnar hafa aðrar bakteríur en þær sem algengastar eru í uppsprettunum þar sem marflærnar finnast. Tveir bakteríuhópar, *Halomonas* og *Shewanella*, eru áberandi í marflónum, en sú síðarnefnda er þekkt fyrir að vera efnatillífandi. Athuganir á efnabúskap hraunanna benda einnig til að lífræn efni geti borist í grunnvatnið frá yfirborði, alltént á Íslandi svæðum. Rannsóknir sem nú standa yfir á lífríki lindanna miðast að því að kortleggja betur þetta vistkerfi.

2. mynd. Fundarstaðir íslandsmarflóarinnar *Crangonyx islandicus* á Íslandi (●) og megin-hvatberastofnar (A-F).4 – Sampling location of *Crangonyx islandicus* (●) and main mitochondrial lineages (A–F).⁴



INGANGUR

Í inngangi að bók um rannsóknir á lífríki Þingvallavatns sem Pétur M. Jónasson stjórnadi og ritstýrði greindi hann frá þeirri viðteknu vitneskju að vötn á Íslandi sem ættu uppruna sinn í hraunum væru rík að lífi og fiski.¹ Grunnvatn er það vatn sem finna má neðanjarðar og kemur upp á yfirborð í lindum og myndar þá yfirborðsvatn. Á þessum tíma virðist engan hafa órað fyrir að í grunnvatni hraunanna þrifist líf, eða allt þar til grunnvatnsmarflær fundust í því um aldamótin síðustu. Enn í dag stoppa leiðsögumenn við uppsprettur á bökkum Þingvallavatns til að gefa ferðamönnum tækifæri á að smakka hið hreina vatn sem er talið eiga uppruna sinn í Langjökli. Ljóst er að vatnið er gott og tært, en í því má þó finna ýmsar lífverur. Um síðustu aldamót fundust þar grunnvatnsmarflærnar íslandsmarfló (*Crangonyx islandicus*)² (1. mynd) og þingvallamarfló (*Crymostygius thingvallensis*),³ tvær einlendar tegundir sem nú er talið að séu elstu lífverur landsins, og hafi verið hér frá því að Ísland myndaðist.^{4,5} Tegundirnar fundust við rafveidar, þar sem vægum rafstraumi er beitt til að lama marflær, rafstraumurinn berst nokkra tugi sentimetra inn í hraun við uppsprettur linda og dugar til þess að marflærnar fljóta út með vatnsstraumnum. Önnur aðferð sem hefur verið notuð við að safna flónum byggist á að hólkar eru reknir í gegnum hraunniður í grunnvatnið undir þeim og vatni síðan dælt upp og hellt í gegnum síur þar sem marflærnar safnast í.

Grunnvatnsmarflærnar tilheyra yfirætt grunnvatnsmarflóa, Crangonyctoidea, sem er nær eingöngu bundin við grunnvatn og sýna þær öll einkenni þess að hafa lifað lengi í grunnvatni, meðal annars hafa augun glatast. Ólíkar ættir innan Crangonyctoidea eru bundnar við mismunandi heimsálfur og virðast þær hafa aðgreinst með uppskiptingu Pangeu fyrir um 175 milljónum ára,⁶ en dreifigeta þessara grunnvatnstegunda er almennt takmörkuð.⁷ Ættin sem íslandsmarfló tilheyrir, Crangonyctoidea, finnst hins vegar beggja megin Norður-Atlantshafs, þó aðallega í Norður-Ameríku. Þingvallamarflóin myndar hins vegar nýja áður óþekkta ætt.^{8,9} Upphaf Norður-Atlantshafs er rakið til þess tíma að Evrasíuflekinn skildist frá Norður-Ameríkuflekanum fyrir um 54 milljónum ára, en landbrú tengdi flekana allt þar til fyrir um 33 til 25 milljónum ára.¹⁰ Athuganir á dreifingu steingervinga benda til að styttri tími sé liðinn síðan landbrúin rofnaði að fullu, eða undir 10 milljónum ára.^{11,12} Þegar landbrúin rofnaði beggja megin Frum-Íslands varð til eyja og er talið að tilvera hennar hafi byggst á möttulstróknum sem ennþá er undir Íslandi.¹³ Í grunnvatnskerfum þessa forvera Íslands virðast grunnvatnsmarflærnar hafa þrifist og náð að lifa af með því að nema stöðugt land í grunnvatni nýrra berglaga þegar eldri jarðlög sukku í sæ vestanlands og austan.

Saga grunnvatnsmarflónna á Íslandi er ekki eingöngu áhugaverð út frá tengingu þeirra við landrek. Frá upphafi ísaldar hefur landið hvað eftir annað

verið hulið jökli¹⁴ og því ljóst að flærnar hafa þurft að lifa af í grunnvatni undir ísþekjuni, mögulega í sprungum við flekaskilin. Íslandsmarflóin hefur fundist víða í uppsprettum í hraunasvæðum á gosbeltunum sem tengjast rekbelti Íslands (2. mynd), frá Hrauni í Ölfusi norður á Kjöl, við Heklu, frá Eldhrauni í Skaftafellssýslu norður í Aðaldal, Núpssveit og Melrakkaslétu,^{4,8} en ekki í lindum í hraunum á Snæfellsnesi eða í öðru grunnvatni fyrir utan rekbeltið. Þingvallamarflóin er bæði mun stærri (um 2 cm) og sjaldgæfari en íslandsmarflóin, fyrir utan að hafa fundist við Þingvallavatn þá hefur hún fundist í maga tveggja bleikja, einni frá Herðubreiðalindum⁸ og nýlega í annarri frá Skarðslæk í Landsveit (Agnes-Katharina Kreiling o.fl., í undirbúningi, 3. mynd). Athuganir á breytileika í hvatberaerfðaefni íslandsmarflóarinnar sýna að á Íslandi eru fimm vel aðgreindir hópar og fylgir aðgreiningin vel fjarlægðum milli staða. Aðgreining hvatberaerfðaefnisins bendir til að hóparnir hafa verið aðskildir í 4,8 milljónir ára og er mesta aðgreiningin milli hópsins í Norður-Þingeyjarsýslu og hinna hópanna.⁴ Athugun á erfðamörkum í kjarna gefur hins vegar aðeins aðra mynd og bendir til þess að fyrsta aðgreiningin hafi átt sér stað á milli sunnlenskra og norðlenskra hópa.^{15,16} Innan þeirra tveggja svæða hefur síðan orðið frekari aðgreining milli hópa í vestri og austri. Hin ólíku mynstur sem fást með þessum erfðamörkum má skýra með blöndun milli hópa á Norðurlandi.



3. mynd. Hálfmelt eintak af þingvallamarflónni, *Crumerythys thingvallensis*, sem fannst í maga bleikju sem veidd var í Skarðslæk í Landssveit. Stæð um 2 cm. – A half digested specimen of *Crumerythys thingvallensis*, found in the stomach of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, caught in Skarðslækur, South Iceland. Size 2 cm. Ljósmynd/Photo: Wim van Egmond 2018 fyrir/for Náttúruminjasafn Íslands/Icelandic Museum of Natural History.

Fundur grunnvatnsmarflónna og erfðamynstrin vekja upp ýmsar frekari spurningar. Hvernig lifðu þær til dæmis af kuldaskiði ísaldar á Íslandi? Hver er fæða tegundanna, hvaða aðrar lífverur lifa í vistkerfi þeirra, og eru til sníkjudýr og afræningjar sem lifa á marflónum í þessu áður óþekktu vistkerfi? Þekkt er að ásætur lifi á yfirborði krabbadýra, svo sem á marflóm og rækjum, og nærast ásæturnar meðal annars á hömum þeirra eftir hamskipti.

Í þessari grein verður greint frá niðurstöðum úr doktorsverkefni Etienne Kornobis¹⁷ og einnig nýlegri niðurstöðum sem Ragnhildur Guðmundsdóttur hefur aflað í doktorsverkefni sem hún vinnur að um bakteríur og bifdýr¹⁸ í vistkerfi grunnvatnsmarflónna.

AÐFERÐIR OG NIÐURSTÖÐUR

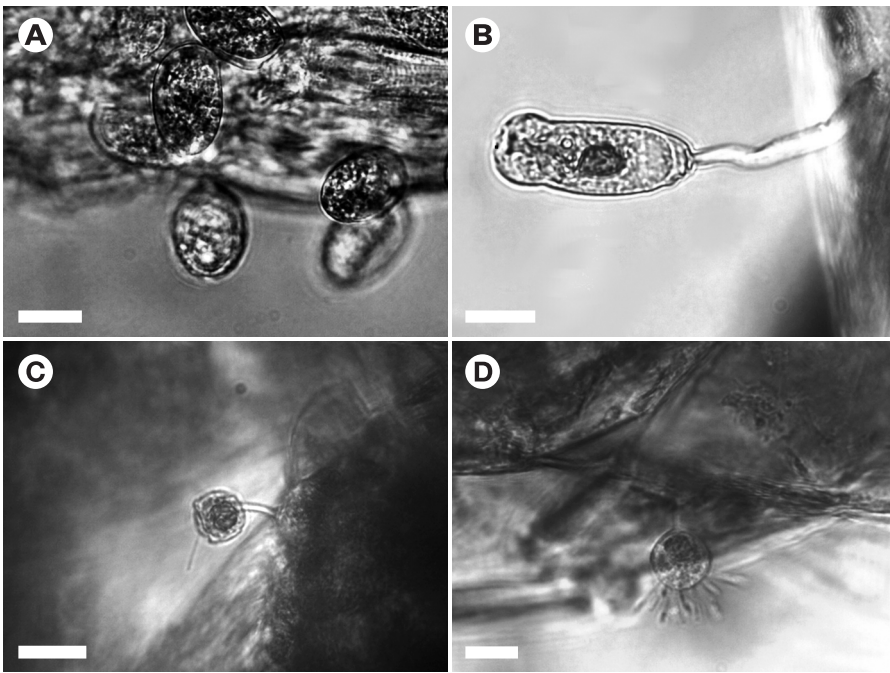
BIFDÝR

Við raðgreiningar á innröðum ribósómál-gena í íslandsmarfló (18S rRNA, 5S rRNA og 28S rRNA), sem þekktar eru sem ITS (e. Internal transcribed spacer),¹⁵ greindust í sumum tilvikum illlæsilegar DNA-raðir sem voru vegna ólíkra DNA-búta í sama raðgreinda sýni, í þeim tilvikum getur sama kirni komið fyrir í sama sæti t.d. G og A. Með

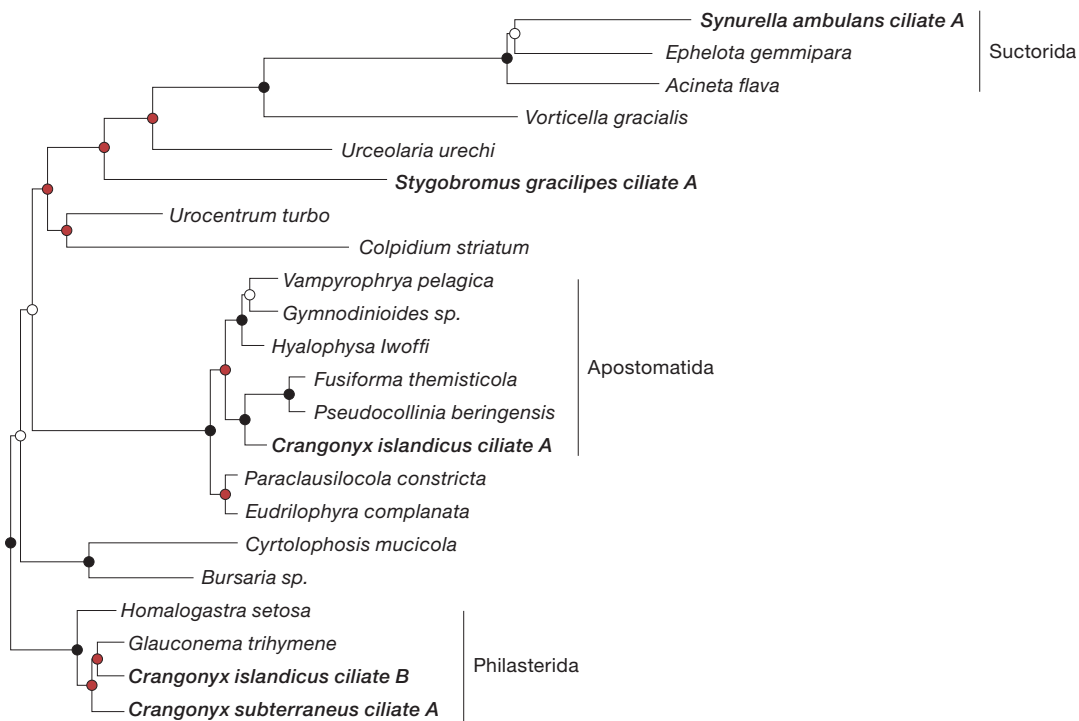
því að aðskilja DNA-bútana og raðgreina þá hvern í sínu lagi kom í ljós að í sýnunum voru DNA-raðir úr bæði bifdýrum og marflóm. Við nánari athugun á marflónum, bæði með venjulegri smásjá og rafeindasmásjá, fundust ólík byggingarform ásætna á marflónum (4. mynd).¹⁸ Algengasta formið var kúlulaga form á stilk og virtist það gefa sig við þrýsting þegar sýni voru undirbúin fyrir rafeindasmásjá. Yfirborð kúlunnar rofnaði og féll að kornóttu innihaldi og er hér mögulega um að ræða gróhirslu (e. sporocyst) (4. mynd A). Önnur útlitsform bentu til að um bifdýr væri að ræða (4. mynd B–D). Til að greina þennan breytileika í ásætum á yfirborði marflónna voru prófaðir þekktir þreifafarar sem hafa verið notaðir til að greina tegundir úr sveppum, bakteríum (16S rRNA) og bifdýrum (18S rRNA) en DNA magnaðist aðeins með bifdýraþreifurum. Í kjölfarið voru bifdýraþreifafarnir notaðir til að magna og raðgreina sýni af íslandsmarfló og af ýmsum tegundum marflóa innan sömu ættar, *Crangonyx subterraneus* frá Þýskalandi, *Synurella ambulans* frá Slóveníu, og *Crangonyx pseudogracilis* frá Frakklandi.¹⁸ Þá var einnig greindur landfræðilegur breytileiki í ITS-DNA-

röðum fyrir algengustu tegundina á Íslandi (af ættbálki Apostomatida), en ITS-raðir eru þekktar fyrir háan breytileika innan tegunda. Raðir fengust úr sýnum frá Suður- og Norður-Þingeyjarsýslum og frá Þingvöllum, en ekki gekk að fá raðir frá öðrum sýnum af Suðurlandi. Líkt og fyrir greiningar á ITS-röðunum í marflónum fannst mesta aðgreiningin ($p < 0,001$) á milli sýna frá Norðurlandi og Suðurlandi en einnig var munur á milli Suður- og Norður-Þingeyjarsýslu ($p = 0,049$) innan þessarar bifdýrategundar.

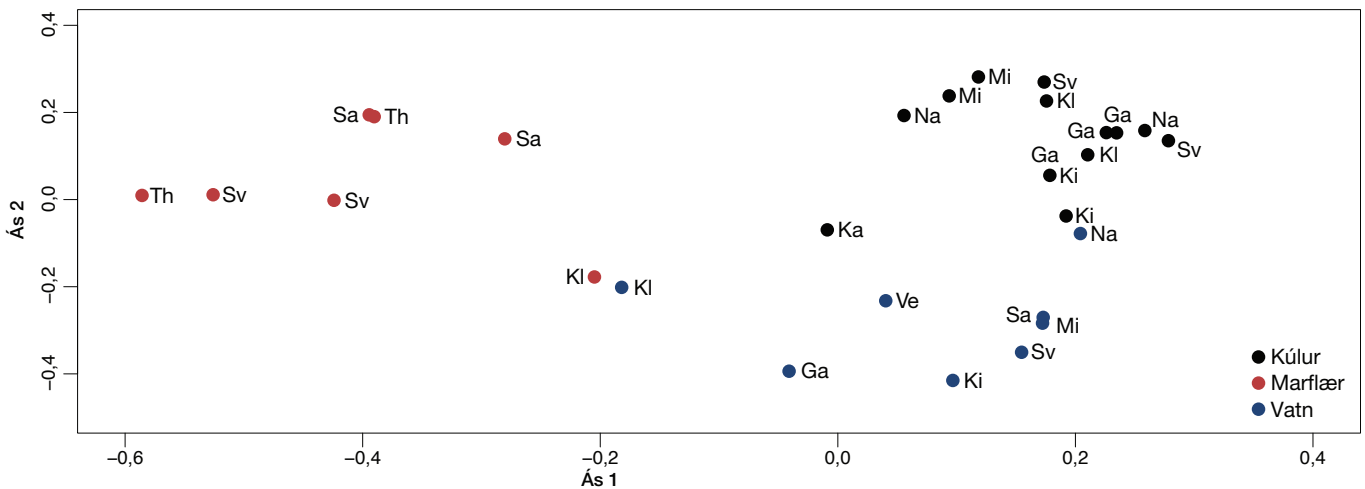
Flokkunarfræðileg greining, byggð á niðurstöðum úr 18S rRNA-röðum og sambærilegum röðum úr skyldum tegundum sem fengust úr genabanka (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), sýndi að á Íslandi eru að minnsta kosti tvær ólíkar tegundir, sem svipar til þekktra bifdýrategunda innan Apostomatida- og Philasteridea-ættbálkana (5. mynd).¹⁸ Apostomatida-bifdýr lifa á krabbadýrum og hömum þeirra en hafa hingað til eingöngu fundist í sjó.¹⁹ Innan Philasteridea-ættbálksins má finna fjölbreyttari lífsmáta en meðal Apostomatida-bálksins, bæði bifdýr sem stunda samlífi með ýmsum dýrahópum og bifdýr sem lifa sjálfstætt án slíks sambýlis.^{19,20}



4. mynd. Dæmi um ásætur á yfirborði íslandsmarfloarinnar *Crangonyx islandicus* (400x stækkun). A: Apostomatida, dvalarstig. Algengt hjá öllum skoðuðum einstaklingum. B: Bifdýraásæta af óþekktri tegund. Einungis þetta eina eintak fannst. C: Bifdýraásæta af óþekktri tegund. Einungis þetta eina eintak fannst. D: Bifdýraásæta af óþekktri tegund. Einungis þetta eina eintak fannst. Kvarði á myndum A, B og C = 20 µm, D = 10 µm. – Examples of epibionts on the surface of *Crangonyx islandicus* (400x magnification). A: Apostomatida sporocyte. Common on all inspected specimens. B: Unspecified ciliate. Only a single specimen was observed. C: Unspecified ciliate. Only a single specimen was observed. D: Unspecified ciliate. Only a single specimen was observed. Scale on figures A, B and C = 20 µm, D = 10 µm. Ljósmyndir: Photos: Ragnhildur Guðmundsdóttir. Endurbirt með leyfi Acta Zoologica./Republished from Acta Zoologica.



5. mynd. Flokkunartré bifdýra byggt á DNA-röð 18S rRNA-gena, ásamt DNA-röðum sem fundust í íslandsmarflo *Crangonyx islandicus* og víðar. Notuð var aðferð mesta sennileika (e. maximum likelihood). Tréð var rótað með skorupörungnum *Procoelocentrum panamensis* (GenBank: Y16233.1). Punktar á greinamótum gefa til kynna stuðning fyrir skiptingunni sem byggist á aðferð mesta sennileika (aLRT). Lóðrétt strik vísa í ættbálka bifdýra. Feitletuð nöfn vísa í raðir sem fengust úr rannsókn Ragnhildar Guðmundsdóttur o.fl.¹⁸ Aðrar raðir fengust úr GenBank (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). – Phylogenetic tree for ciliates based on 18S rRNA gene, including DNA sequences from *Crangonyx islandicus* and elsewhere. The tree reconstruction was based on the maximum likelihood method. The tree was rooted with *Procoelocentrum panamensis* (GenBank: Y16233.1). Numbers on nodes of the tree indicate the support for the branch based on maximum likelihood (aLRT). Vertical bars refer to ciliate orders. Names in bold refer to sequences obtained from Guðmundsdóttur et al.¹⁸ Other sequences were obtained from GenBank (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>).



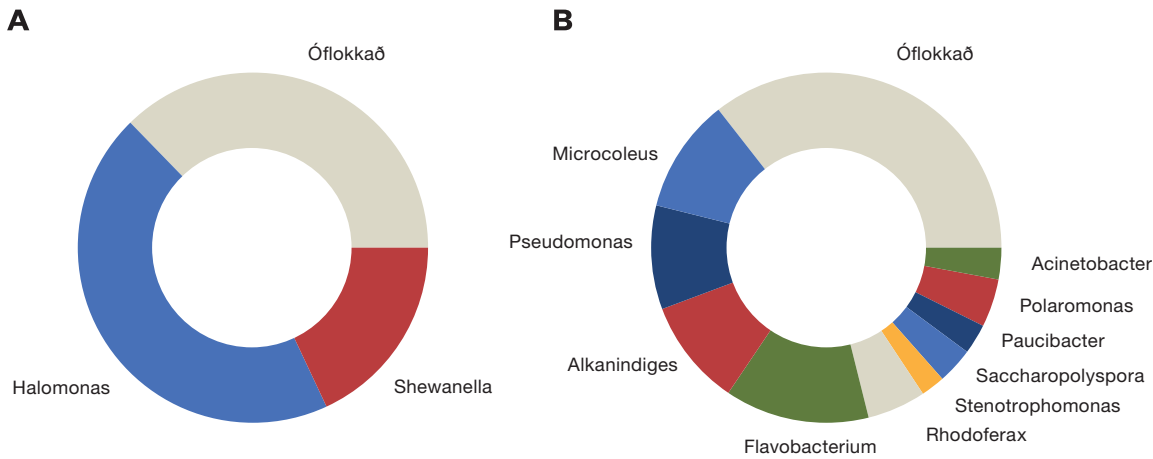
6. mynd. Aðgreining bakteríusýna frá islandsmarflónni *Crangonyx islandicus*, vatni og glerkúlum í uppsprettum á hraunasvæðum. Hnitunargreiningin (e. PCoA) er fengin með Bray-Curtis-fjarlægðum sem byggjast á tíðni flokkunareininga í ólíkum sýnum. Skammstafanir á mynd vísa í staðsetningar sýna: Th: Vatnsvík, Ve: Vellankatla, Na: Nautatangi (öll í Þingvallavatni), Ki: Kirkjubæjarklaustur, Ga: Galtalækur, Mi: Miðhúsaskógur (hvort tveggja á Suðurlandi), Sv: Svartárvatn, Sa: Sandur (hvort tveggja í Suður-Pingeyjarsýslu), Kl: Klapparós í Norður-Pingeyjarsýslu, Ka: Kaldalón í Ísafjarðardjúpi. (Ragnhildur Guðmundsdóttir o.fl., í undirbúningi). – Separation of bacteria samples from the groundwater amphipod *Crangonyx islandicus*, water and glass beads from springs of lava fields. The ordination is based on Principal Coordinate Analyses of Bray-Curtis distances based on frequencies of taxonomic units in different samples. The abbreviations refer to sample localities: Th: Vatnsvík, Ve: Vellankatla, and Na: Nautatangi (all in Lake Thingvallavatn), Ki: Kirkjubæjarklaustur, Ga: Galtalækur and Mi: Miðhúsaskógur (in South Iceland) Sv: Svartárvatn and Sa: Sandur (in South Thingeyjarsýsla, North Iceland), Kl: Klapparós (in North Pingeyjarsýsla, Northeast Iceland), Ka: Kaldalón in Ísafjarðardjúpi (Ragnhildur Guðmundsdóttir o.fl., in prep).

BAKTERÍUR

Til að athuga fæðu og tilvist örvera í grunnvatni og lindum hrauna þar sem marflærnar hafa fundist var safnað vatnssýnum (5 l) úr uppsprettum, þar sem grunnvatn kemur upp á yfirborðið. Einnig voru settar út dauðhreinsaðar glerkúlur í netapoka í miðju uppsprettanna. Kúlurnar voru þar í 8–10 vikur til að leyfa örveruþekju að vaxa. Vatnssýnin gefa upplýsingar um tegundasamsetningu örvera þegar sýnið er tekið, en örveruþekjan á kúlunum gefur mynd af samsetningunni yfir lengri tíma og endurspeglar jafnframt tegundir sem lifa á föstu undirlagi. Vatnssýnin voru síuð í 0,22 μm -síum (sterivex). Erfðaeftni var einangrað, bæði úr síunum og af kúlunum. Hlutar af 16S rRNA-genum baktería og fornbaktería, og af 18S rRNA-geni bifdýra voru raðgreindir til að greina tegundabreytileika úr sýnunum og einnig úr grunnvatnsmarflóm frá sama svæði, með svokallaðri umhverfis-metabarkóðunaraðferð (e. environmental metabarcoding).²¹ Skipanir úr OBITools (pakki með tölvuforritum fyrir greiningu eDNA-gagna)²² voru notaðar til að greina DNA-raðirnar, sambærilegar raðir voru flokkaðar og stilltar af út frá basaröðum,

raðir valdar sem uppfylltu ákveðin gæðaskilyrði og fundin tíðni einstakra raða innan sýna. Raðirnar voru síðan flokkaðar til tegundar, ættkvíslar, ættar eða ættbálks með því að para raðirnar við sambærilegar raðir í genabanka (SILVAngs <https://www.arb-silva.de/silvangs/>). Hér er eingöngu gerð grein fyrir niðurstöðum úr athugun á bakteríum. Út frá flokkunarfræðilegum upplýsingum fékkst samsetning á ættbálkum baktería í ólíkum sýnum, vatnssýnum, glerkúlum og marflóm.²³ Borin var saman tilvist þeirra og tíðni í sýnunum með því að reikna Bray-Curtis-fjarlægðir og meginásahnitunargreining (e. Principal Coordinate Analysis, PCoA) var notuð til að lýsa því hversu lík sýnin voru. Reikningarnir voru gerðir í vegan-tölfræðipakkanum²⁴ í R.²⁵ Þrjú megin-tegundasamfélög komu í ljós (6. mynd) og endurspeglar þau mun á sýnagerðunum. Mestan mun má sjá milli marflóasýnanna og hinna tveggja gerðanna, úr vatninu og af kúlunum. Við athugun á þeim tegundahópum sem eru einkennandi fyrir sýnin sést að *Shewanella*- og *Halomonas*-ættkvíslirnar eru einkennandi fyrir marflærnar en greinast ekki í vatninu (7. mynd A).

Þessar tvær ættkvíslir eru að mörgu leyti áhugaverðar. Meðal þeirra má finna bakteríur sem þekktar eru fyrir efnatillifun og hafa fundist við neðansjvárhveri, og geta mögulega náð sér í orku úr basalti.^{26,27} Ein tegund *Shewanella* er sambýlistegund túbuorma við neðansjvárhveri.²⁸ Auk þessara tveggja meginættkvísla greindust fjórar gerðir í lágrí tíðni (1% < p < 1,5%), þar á meðal *Propionibacterium*, sem hafa fundist í rækjugörnum.²⁹ Í vatnssýnunum og á glerkúlunum (7. mynd B) greindist mun meiri breytileiki og má þar finna þekktu hópa, svo sem *Alkanindiges*, sem finnst oft í skólpi og fannst einnig í litlum mæli í marflómum, *Flavobacterium*, sem eru algengar ferskvatns- og jarðvegsbakteríur og einnig í litlum mæli í marflómum, *Pseudomonas*, sem er hópur með víðfeðma útbreiðslu í ólíkum vistum, meðal annars í grunnvatni og basalti, og *Microcoleus*, sem eru blágrænabakteríur sem stunda ljóstíllifun og koma líklega frá yfirborðsvatni í kringum lindirnar.



7. mynd. Hlutfallsleg tíðni bakteríuhópa sem fundust í íslandsmarfló *Crangonyx islandicus* (A) og í vatnssýnum og á glerkúlum (B). Aðeins eru sýndir hópar með meiri tíðni en 0,1%. – Relative frequency of bacteria groups which were found in *Crangonyx islandicus* (A) and in water samples and on glass beads (B). The figures present groups which were in frequencies larger than 0.1%.

UMRÆÐUR

Fábreytt vistkerfi hefur greinst í grunnvatni í hraunalindum á eldvirkum svæðum Íslands, meðal annars þar sem grunnvatn rennur í Þingvallavatn. Í þessum búsvæðum finnast tvær tegundir grunnvatnsmarflóa, íslandsmarfló, sem skipta mætti jafnvel upp í tvær duldar tegundir,⁴ þ.e. erfðafræðilega ólíkar tegundir sem eru óaðgreinanlegar að útliti, og þingvallamarfló, eina tegundin í sinni ætt. Einnig hafa fundist nokkrar gerðir bifdýra og baktería. Fleiri tegundir þrífast í grunnvatnslindunum en ekki er ljóst hverjar af þeim eru bundnar við grunnvatnið og hverjar teljast einnig til yfirborðstegunda (Ragnheiður Guðmundsdóttir o.fl. í undirbúningi; Agnes-Katharina Kreiling, óbirt gögn). Þetta einfalda vistkerfi er ekki að fullu einangrað. Til dæmis er líklegt að næringarefni, svo sem nitursambönd, berist með regnvatni³⁰ í grunnvatnið í gegndræpum hraunum á Þingvöllum, en allt að 10% af grunnvatninu þar er talið eiga uppruna sinn í rigningrvatni sem fallið hefur á svæðinu innan árs.³¹ Undirstaða vistkerfisins er þó að öllum líkindum efnatillifandi bakteríur, sem eru möguleg fæða eða/og samþýlingar grunnvatnsmarflónna. Líklegt er að bif-

dýrin lifi á bakteríunum auk þess að nýta ham marflónna og sníkja með því á marflónum. Marflærnar sjálfar lifa hugsanlega að hluta hver á annarri auk þess að nærast á bifdýrunum og bakteríunum. Ef til vill má finna fleiri smásæjar tegundir í ferskvatni hrauna, þar á meðal krabbadýr, og er slík athugun hluti af doktorsverkefni Agnesar-Katharinu Kreiling sem hún stundar við Háskólann á Hólum og Háskóla Íslands.

ABSTRACT

UNEXPLORED BIODIVERSITY IN ICELANDIC LAVA FIELDS

Freshwater ecosystems which are fed by springs from lava fields are generally richer than other freshwater ecosystems in Iceland. The biota of the (spring- and) groundwater of the lava fields have though until recently not been studied, but at the turn of the last century two endemic groundwater amphipods, *Crangonyx islandicus* and *Crymostygious thingvallensis*, were discovered. Analyses of genetic variation within *C. islandicus* indicates that it has diverged within Iceland for millions of years and thus survived in subglacial refugia in Iceland during Ice age. This finding is also an

indication of an unexplored ecosystem in the groundwater of the lava fields. Through microscopic inspection of the amphipods surface, various microscopic organisms were observed and by analysis of DNA sequence variation different protozoan ciliates were identified. A phylogenetic analysis of the ciliate sequences revealed that they belong to families known to be epibionts on crustaceans. Analyses of DNA sequences of bacteria from the amphipods and their environment (eDNA) shows that the amphipods harbour different species than found in surrounding water, which may either reflect symbiotic bacteria or preferred food items. Two bacteria groups characterize the amphipods, *Halomonas* and *Shewanella*, both known for being chemolithotrophic. They may form the basis of the species poor ecosystem of the (spring- and) groundwater lava fields. Chemical analysis of the groundwater system of the porous lava fields suggest that it is influenced by input from the surface, at least in ice-free areas. Ongoing research on the biota of freshwater springs aim to explore better the subterranean ecosystem of the lava fields in Iceland.

HEIMILDIR

- Pétur M. Jónsson 1992. Iceland: An island astride the Mid-atlantic ridge. Bls. 8-13 í: Ecology of oligotrophic subarctic Thingvallavatn. Reprinted from a special issue of Oikos, vol. 62, no. 1-2 (ritstj. Pétur M. Jónsson). Fræðafélagið, Kaupmannahöfn. 539 bls. https://books.google.is/books/about/Ecology_of_Oligotrophic_Subarctic_Thingv.html?id=75RlQgAACAAJ&redir_esc=y
- Jörundur Svavarsson & Bjarni K. Kristjánsson 2006. *Crangonyx islandicus* sp. nov., a subterranean freshwater amphipod (Crustacea, Amphipoda, Crangonyctidae) from springs in lava fields in Iceland. Zootaxa 1365. 1-17.
- Bjarni K. Kristjánsson & Jörundur Svavarsson 2004. Crymostygiidae, a new family of subterranean freshwater gammaridean amphipods (Crustacea) recorded from subarctic Europe. Journal of Natural History 38. 1881-1894.
- Kornobis, E., Snæbjörn Pálsson, Bjarni K. Kristjánsson & Jörundur Svavarsson 2010. Molecular evidence of the survival of subterranean amphipods (Arthropoda) during Ice Age underneath glaciers in Iceland. Molecular Ecology 19. 2516-2530.
- Snæbjörn Pálsson 2013. Flær undir jökli. Elstu lífverur Íslands. Náttúrufræðingurinn 83. 61-64.
- Holsinger, J. 1992. Sternophysingidae, a new family of subterranean amphipods (Gammaridea: Crangonyctoidea) from South Africa, with description of sternophysinx calceola, new species, and comments on phylogenetic and biogeographic relationships. Journal of Crustacean Biology 12. 111-124.
- Trontelj, P., Douady, C.J., Fiser, C., Gibert, J., Goricki, V., Lefebure, T., Sket, B. & Zaksek, V. 2009. A molecular test for cryptic diversity in ground water: How large are the range of macro-stygobionts? Freshwater Biology 54. 727-744.
- Bjarni K. Kristjánsson & Jörundur Svavarsson 2007. Grunnvatnsmarflær á Íslandi. Náttúrufræðingurinn 76 (1-2). 22-28.
- Kornobis, E., Snæbjörn Pálsson, Sidorov, D.A., Holsinger, J., Jörundur Svavarsson & Bjarni K. Kristjánsson 2012. Molecular taxonomy and phylogenetic affinities of two groundwater amphipods, *Crangonyx islandicus* and *Crymostygius thingvallensis*, endemic to Iceland. Molecular Phylogenetics and Evolution 62. 579-580.
- Ellis, D. & Stoker, M.S. 2014. The Faroe-Shetland basin: a regional perspective from the Paleocene to the present day and its relationship to the opening of the North Atlantic ocean. Geological Society, London, Special Publications 397(1). 11-31.
- Denk, T., Friðgeir Grímsson, Zetter, R. & Leifur Símonarson 2011. Late cainozoic floras of Iceland. 15 million years of vegetation and climate history in the northern North Atlantic. Springer (Topics in Geology 35), Dordrecht. 854 bls.
- Árni Hjartarson, Ögmundur Erlendsson & Blichke, A. 2017. The Greenland-Iceland-Faroe ridge complex. Geological Society, London, Special Publications 447. 127-148.
- Sigurður Steinþórsson 2003. Er heitur reitur undir Íslandi? Vísindavefurinn. Sótt af <http://vissindavefur.is/svar.php?id=3811>
- Áslaug Geirsdóttir, Miller, G.H. & Andrews, J.T. 2007. Glaciation, erosion and landscape evolution in Iceland. Journal of Geodynamics 43. 170-186.
- Kornobis, E. & Snæbjörn Pálsson 2011. Discordance in variation of the ITS region and the mitochondrial COI gene in the subterranean amphipod *Crangonyx islandicus*. Journal of Molecular Evolution 73. 34-44.
- Eme, D., Westfalls, K.W., Bjarni K. Kristjánsson & Snæbjörn Pálsson 2017. Genetic variation of the groundwater amphipod *Crangonyx islandicus* Svavarsson et Kristjánsson, 2006, endemic to Iceland. Biodiversity Journal, 8 (2). 571-573.
- Kornobis, E. 2011. Groundwater amphipods in Iceland: Population structure and phylogenetics. Doktorsritgerð við Háskóla Íslands. 166 bls.
- Ragnhildur Guðmundsdóttir, Kornobis, E., Bjarni K. Kristjánsson & Snæbjörn Pálsson 2017. Genetic analysis of ciliates living on the groundwater amphipod *Crangonyx islandicus* (Amphipoda: Crangonyctidae). Acta Zoologica 99. 188-187.
- Lynn, D.H. 2008. The ciliated Protozoa: Characterization, classification and guide to the literature (3. útg.). Springer-Verlag. 605 bls.
- Gao, F., Katz, L.A. & Song, W. 2012. Insights into the phylogenetic and taxonomy of philasterid ciliates (Protozoa, Ciliophora, Scuticociliatia) based on analyses of multiple molecular markers. Molecular Phylogenetics and Evolution 64. 308-317.
- Hajibabaei, M., Shokralla, S., Zhou, X., Singer G.A.C. & Baird D.J. 2011. Environmental Barcoding: A next-generation sequencing approach for biomonitoring applications using river benthos. PLOS ONE: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0017497>
- Boyer, F., Mercier, C., Bonin, A., Taberlet, P. & Coissac, E. 2016. OBITools: a Unix-inspired software package for DNA metabarcoding. Molecular Ecology Resources 16(1). 176-182.
- Ragnhildur Guðmundsdóttir, Agnes-Katharina Kreiling, Bjarni K. Kristjánsson, Viggó Þór Marteinsson & Snæbjörn Pálsson 2019. Bacterial diversity in Icelandic cold spring sources and in relation to the groundwater amphipod *Crangonyx islandicus*. PLOS ONE: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222527>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. 2016. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-0. Slóð (skoðað 5.7. 2018): <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. Á vefsetri R Foundation for Statistical Computing, Vín, Austurríki. Slóð (skoðað 22.9. 2018): <https://www.R-project.org/>

- Bailey, B., Templeton, A., Staudigel, H. & Tebo, B.M. 2009. Utilization of substrate components during basaltic glass colonization by *Pseudomonas* and *Shewanella* isolates. Geomicrobiology Journal 26. 648-656.
- Homann, V.V., Sandy, M., Tincu, J.A., Templeton, A.S., Tebo, B.M. & Butler, A. 2009. Loihichelins A-F, a suite of amphiphilic siderophores produced by the marine bacterium *Halomonas* LOB-5. Journal of Natural Products 72(5). 884-888.
- Maltmann, C., Walter, G. & Yurkov, V. 2016. A diverse community of metal(loid) oxide respiring bacteria is associated with tube worms in the vicinity of the Juan de Fuca ridge black smoker field. PLOS ONE: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149812>
- Bojar, R. & Holland, K. 2004. Acne and propionibacterium acnes. Clinics in Dermatology 22(5). 375-379.
- Eydís Salome Eiríksdóttir & Sigurður Reynir Gíslason 2013. Efnasamsetning þingvallavatns 2007-2012. Raunvísindastofnun Háskólans (RH-16-2013), Reykjavík. 36 bls.
- Árný Erla Sveinbjörnsdóttir & Sigfús J. Johnsen 1992. Stable isotope study of the Thingvallavatn area. Groundwater origin, age and evaporation models. Oikos 64. 136-150.

UM HÖFUNDA



Snæbjörn Pálsson (f. 1963) er prófessor í stofnlíffræði við Líf- og umhverfsvísindadeild Háskóla Íslands. Hann lauk BS-prófi í líffræði frá Háskóla Íslands 1988, meistaraþrófi frá Vist- og þróunarfræðideild New York-háskóla í Stony Brook 1992 og doktorsþrófi í erfðafræði frá Uppsalaháskóla 1999. Árin 2000-2001 vann Snæbjörn hjá tölfraðideild Íslenskrar erfðagreiningar en frá 2002 hefur hann stundað rannsóknir og kennt m.a. þróunarfræði við Háskóla Íslands. Rannsóknir Snæbjarnar eru einkum á sviði stofnerfðafræði og hafa m.a. fjallað um uppruna tegunda á Íslandi, aðgreiningu stofna, kynblöndun og áhrif náttúrulegs vals á erfðabreytileika.



Ragnhildur Guðmundsdóttir (f. 1982) er doktorsnemi við Líf- og umhverfsvísindadeild Háskóla Íslands. Hún lauk BS-prófi í líffræði frá Háskóla Íslands 2005, meistaraþrófi frá Háskólann í Tromsø og Háskólasetríð á Svalbarða 2008 og diplómaþrófi í kennslufræðum frá Háskóla Íslands 2012. Doktorsverkefni hennar fjallar um vistfræði grunnvatnsmarflóarinnar *Crangonyx islandicus* með áherslu á örveruflórana í vist flónna. Ragnhildur hefur starfað við kennslu og á Hafrannsóknarstofnun 2004-2006.



Bjarni K. Kristjánsson (f. 1971) lauk BS-prófi í líffræði frá Háskóla Íslands árið 1994. Að prófi loknu stundaði hann rannsóknir á hrögnkelsaseiðum undir leiðsögn Agnars Ingólfssonar prófessors og lauk fjórða árs verkefni frá Háskóla Íslands 2007. Bjarni hóf störf við Hóla-skóla 1998 og starfar við rannsóknir á eðli og uppruna fjölbreytileika innan tegunda íslenskra ferskvatnsfiska. Bjarni lauk meistaranámi 2001 og doktorsnámi 2008 frá háskólanum í Guelph í Kanada og Hólaskóla.

PÓST- OG NETFÖNG HÖFUNDA / AUTHORS' ADDRESSES

Snæbjörn Pálsson
Líf- og umhverfsvísindadeild
Háskóla Íslands
Öskju, Sturlugötu 7
102 Reykjavík
snaebj@hi.is

Ragnhildur Guðmundsdóttir
Líf- og umhverfsvísindadeild
Háskóla Íslands
Öskju, Sturlugötu 7
102 Reykjavík
rag41@hi.is

Bjarni K. Kristjánsson
Háskólanum á Hólum
Hólum
551 Sauðárkróki
bjakk@holar.is

Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Þóra Hrafnadóttir,
Stefán Már Stefánsson og Kristín Harðardóttir

Vöktun svifdýra í Þingvallavatni 2007–2016



1. mynd. Legufæri á stöð 3 í Þingvallavatni. – Mooring buoy at station 3 in Lake Thingvallavatn. Ljósmynd./Photo: Finnur Ingimarsson.

Í ÞESSARI GREIN er fjallað um vöktun sem staðið hefur yfir frá árinu 2007 á lífríki og vatnsgæðum í vatnsbol Þingvallavatns (1. mynd). Umfjöllunin er tvíþætt. Annars vegar er gerð stuttlega grein fyrir heildarumfangi sýna og gagna sem aflað hefur verið á tímabilinu 2007–2016, en hins vegar er sjónum beint að einum afmörkuðum þætti, þ.e. niðurstöðum svifdýravöktunar. Alls voru 23 hópar svifdýra greindir, átta tegundir og hópar krabbadýra (Crustacea) og 15 tegundir og hópar þyrildýra (Rotifera). Allir hóparnir hafa fundist í fyrri rannsóknum í svifvist vatnsins og eru sömu hópar ríkjandi nú og áður þótt vísbendingar séu um að hlutdeild einstakra tegunda og hópa hafi breyst. Það á við um langhalafló, *Daphnia galeata*, svifdíli, *Leptodiptomus* tegund, augndíli, *Cyclops* tegundir, sólþrylluna *Conochilus unicornis*, slóða-

þrylluna *Filinia terminalis*, spaðabrylluna *Keratella cochlearis* og fjaðrabryllur, *Polyarthra* tegundir. Þéttleiki svifdýra var breytilegur á rannsóknartímabilinu, en ekki varð vart reglulegra sveiflna. Greining á sambandi svifdýrasamfélaga og umhverfisþátta leiddi í ljós að árstíðabundinn vatnshiti, magn blaðgrænu og dýpi hafa mótandi áhrif á samsetningu svifdýrasamfélagsins. Vegna hækkandi hitastigs í kjölfar hnattrænnar hlýnunar og aukinnar ákomu loftborins niturs á vatnið, hafa komið fram áhyggjur af framtíð vistkerfis Þingvallavatns. Niðurstöður vöktunarinnar benda til þess að vistkerfi Þingvallavatns hafi breyst í kjölfar hlýnunar. Orsakanna má meðal annars leita í því að hitalagskipting ræður miklu um það á hvaða dýpi frumframleiðni í svifvist vatnsins á sér stað að sumarlagi, og þar með hversu tært vatnið verður.

INNGANGUR

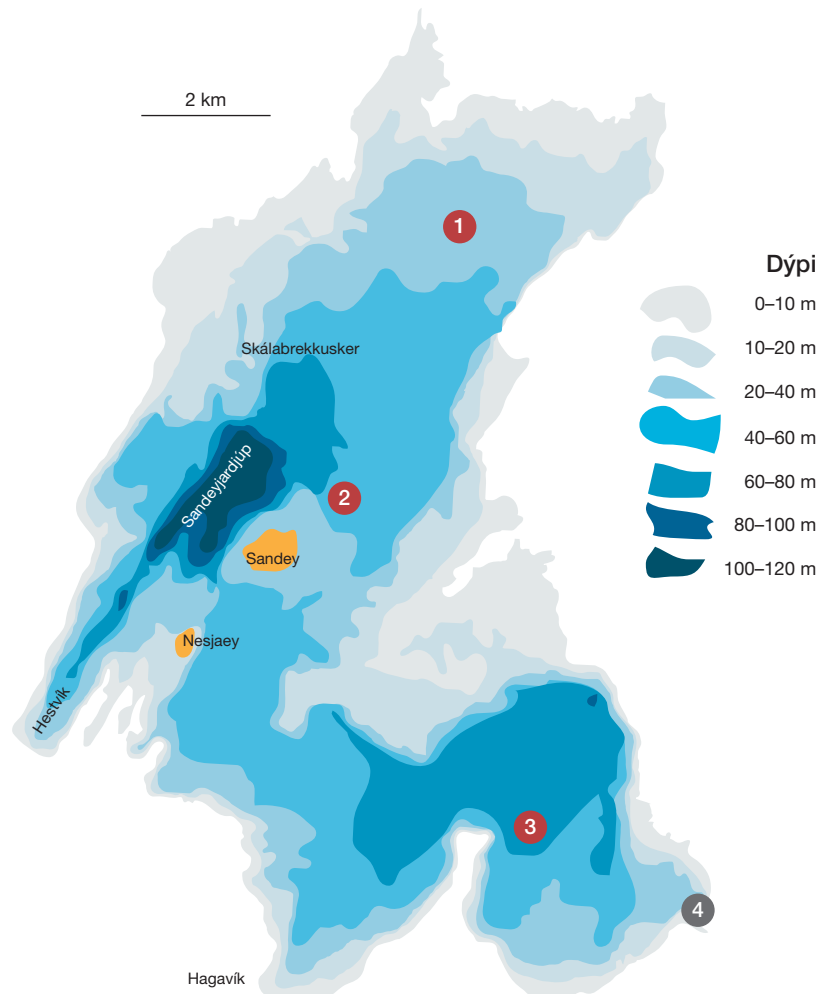
VÖKTUN Í VATNSBOL ÞINGVALLAVATNS

– SAGA OG UMFANG

Frá árinu 2007 hafa lífríki og vatnsgæði í vatnsbol Þingvallavatns verið vöktuð. Að verkefninu standa Umhverfisstofnun, Landsvirkjun, Orkuveita Reykjavíkur, Bláskógabyggð og Þjóðgarðurinn á Þingvöllum. Náttúrufræðistofa Kópavogs hefur vaktuð lífríki og efna- og eðlisþætti í vatnsbolnum og Jarðvísindastofnun Háskóla Íslands hefur sinnt mælingum á efna- og eðlisþáttum í innrennsli og útfalli vatnsins. Mælingar og sýnataka hafa að jafnaði farið fram fjórum sinnum á ári.

Vöktun (e. monitoring) felur í sér að fylgst er reglubundið og á samræmdan hátt með sömu þáttum yfir langt tímabil. Langtímagagnaraðir á borð við afurðir þessa verkefnis eru fremur fágætar og eykst verðmæti þeirra eftir því sem þær spanna fleiri ár. Gögn sem aflað hefur verið í þessari vöktun ná meðal annars til vatnshita sem mældur hefur verið á klukkustundarfresti á dýptarsniði (0–40 m) síðan árið 2010. Með því að vakta mismunandi þætti vistkerfis, svo sem stofnstærð lífvera, má greina breytingar í tíma og rúmi og kanna hugsanleg áhrif ytri þátta, meðal annars hitastigs.

Um Þingvallavatn gilda ýmis verndarákvæði laga og reglugerða sem grundvallast á því að í vatninu þrífst gróskumikið lífríki sem skapar því sérstöðu. Þekkt eru hin fjögur afbrigði bleikjunnar, ólík í útliti og lífnaðarháttum. Þar telja menn sig geta gert sér grein fyrir fyrstu stigum í myndun nýrra tegunda. Þingvallavatn hefur því mikið verndargildi og rík ástæða var til að koma á fót lágmarks-vöktun á lífríki þess. Frá 2007 hefur sjónum verið beint að svifvist vatnsins, meðal annars vegna þess að sú sýnataka er einfaldari og ódýrari í úrvinnslu en sýnataka úr öðrum búsvæðum vatnsins. Teknir hafa verið fyrir þrjár þættir; svifþörungur sem eru frumframleiðendur í vatnsbolnum, sviflæg smádýr sem nýta framleiðslu svifþörunganna og murta sem lifir að mestu á sviflægum krabbadýrum. Einnig hefur verið safnað upplýsingum um vatnshita, sýrustig, rafleiðni og helstu næringarefni hafa verið mæld. Ásamt veðurfari, loftslagi og samspili lífvera, þar með töldu svifdýraáti murta,^{1–3} móta þessir þættir að miklu leyti það umhverfi sem svifdýrin í vatnsbol Þingvallavatns búa við.



2. mynd. Staðsetning mælistöðva við vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns á árunum 2007–2016. – Location of sampling stations for the monitoring of water quality and zooplankton in Lake Þingvallavatn. Sampling at station 1 took place in 2007–2009, at station 2 in 2007–2015, at station 3 in 2007–2009 and 2015–2016, and at station 4 in 2008–2016. Water temperature has been logged at station 2 since 2010.

Nú þegar tíu ár eru liðin frá upphafi þessa vöktunarverkefnis þótti ástæða til að gera grein fyrir helstu niðurstöðum. Í þessari grein verður sagt frá niðurstöðum svifdýravöktunar. Fjallað er um samfélög svifdýra, tegundasamsetningu þeirra og þéttleika, og greint frá sambandi svifdýrasamfélaga og umhverfisþátta. Í þessu tölublaði Náttúrufræðingsins er einnig að finna sérstaka umfjöllun um hitastig í Þingvallavatni,⁴ um niðurstöður efnamælinga í innrennsli og útfalli Þingvallavatns,⁵ og um greiningar á plöntusvifi, þörungum í vatnsbolnum.⁶

SITT AF HVERJU UM SVIF

Smágerðar lífverur sem eru á reki eða synda um í vatni kallast sviflífverur eða einfaldlega svif.⁷ Þessi hópur skiptist í stórum dráttum í tvennt, plöntusvif og dýrasvif, en bakteríur tilheyra einnig svifinu. Plöntusvifið samanstendur af smásæjum þörungum af ýmsu tagi, sem ýmist lifa stakir eða í sambýli. Þörungarnir nýta orku úr birtu sólar til að binda uppleyst næringarefni sem þeir fá úr vatninu sér til vaxtar. Til dýrasvifsins teljast fjölfruma dýr, svo sem krabbadýr (vatnaflær og árfætlur) og smásæ þyril-dýr. Plöntusvifið er meginfæða svifdýra. Þau síá það úr vatninu og eru halafær til dæmis afkastamiklir síarar. Einnig finnast í þessum hópi rándýr sem lifa á

1. tafla. Heildaryfirlit yfir sýni og mælingar á vegum Náttúrufræðistofu Kópavogs við vöktun lífríkis í Þingvallavatni á stöð 1–4 á tímabilinu 2007–2016. Tölur í töflunni merkja fjölda sýna. Eðlisþættir sem mældir voru eru vatnshiti, sýrustig og rafleiðni vatns. Árlega voru farnar fjórar reglubundnar ferðir til sýnatöku og mælinga. Á stöð 1 voru sýni tekin á þremur dýpum (1, 5 og 25 m). Á stöð 2 voru sýni tekin á fimm dýpum (1, 5, 10, 25 og 35 m), að undanskildu árinu 2007 þegar þau voru tekin á þremur dýpum, þeim sömu og á stöð 1. Á stöð 3 voru sýni tekin á þremur dýpum árið 2007 (1, 5 og 25 m), á fjórum dýpum árin 2008 og 2009 (5, 10, 25 og 35 m) og á átta dýpum árin 2015 og 2016 (1, 5, 10, 25, 35, 45, 55 og 65 m). Á stöð 4 í útfalli Þingvallavatns voru sýni tekin á 1,5 m dýpi af stíflugarði Steingrímsstöðvar. Að auki var 10 hitasíritum komið fyrir á stöð 2 með jöfnu millibili frá 4 m dýpi og niður á 40 m dýpi. – Number of samples in the monitoring of water quality and zooplankton in Lake Þingvallavatn at stations 1–4 in 2007–2016, conducted by Náttúrufræðistofa Kópavogs. Sampling was conducted four times each year (May, July, August, October). Samples were taken at five different depths on a depth profile (1, 5, 10, 25 and 35 m).

Ár / Stöð Year / Station	Pörungasvif Phytoplankton				Blágræna-a Chlorophyll-a				Dýrasvif Zooplankton				Efnagreining Chemical factors				Eðlisþættir, sjóndýpi Physical factors, secchi depth			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
2007	12	24	12		12	12	12		12	12	12			3			x	x	x	
2008		19		4	9	20	16	4	9	19	16	4				1	x	x	x	x
2009		13		4	12	20	16	4	12	20	16	4					x	x	x	x
2010		15		10		25		12		25		4		6				x		x
2011		20		4		20		8		20		4		6				x		x
2012		25		5		25		11		25		5		4				x		x
2013		20		8		20		10		20		4		8				x		x
2014		20		10		20		10		20		6		8				x		x
2015		20	69	10		20	32	4		20	32	4		8	1			x	x	x
2016			71	4			44	4			35	4			8				x	x
Samtals	12	176	152	59	33	182	120	67	33	181	111	39		43	9	1				

öðrum svifdýrum. Svifdýrin eru síðan mikilvæg fæða stærri dýra á borð við fiska, svo sem murtunnar, sem er eitt bleikjuafbrigðanna í Þingvallavatni.

Sviflífliverur hafa allajafna fremur stuttan lífsferil og eru kynslóðaskipti því ör.^{8,9} Þær geta því náð miklum þéttleika á stuttum tíma við hagstæðar aðstæður. Margar tegundir þeirra eiga sér ákveðnar kjöraðstæður hvað varðar vatnshita og styrk næringarefna, og hægt er að miða við tilvist vissra tegunda, magn þeirra og/eða tegundasamsetningu svifsamfélaga þegar metin eru vatnsgæði og ástand vatna.¹⁰ Dæmi um þetta eru mælingar á magni blágrænu. Þær gefa vísbendingar um magn svifþörungna og eru notaðar beint sem mælikvarði á vatnsgæði.

Árin 1974–1977 fóru fram viðamiklar rannsóknir á svifvist Þingvallavatns.¹¹ Tegundir krabba- og þyrildýra voru greindar, og stofnstærð og vöxtur helstu tegunda metinn og mældur samfelt á rannsóknartímanum. Rannsóknir þessar skilðu ýtarlegum upplýsingum um líf-

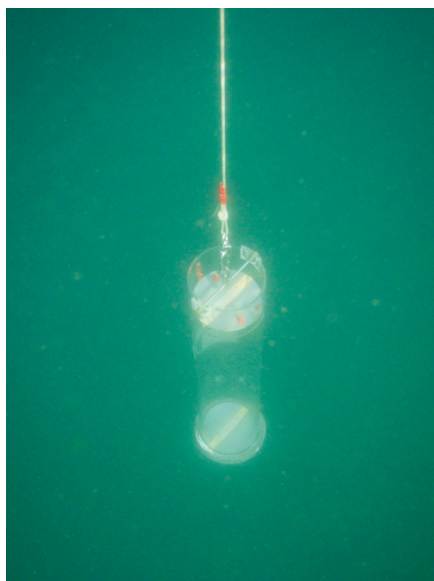
ríki og umhverfisaðstæður í vatninu og má nota þær til samanburðar við niðurstöður rannsóknarinnar sem hér segir frá.

AÐFERÐIR OG EFNIVIÐUR

Á upphafsárum vöktunarinnar, 2007–2009, fór sýnataka fram á þremur stöðvum í vatninu (2. mynd). Tekin voru sýni og mælingar gerðar á einu dýptarsniði á hverri stöð. Að þremur árum liðnum þótti ljóst að stöðvarnar þrjár endurspegluðu nokkuð vel hver aðra og var þá ákveðið að einfalda sýnatökuna og beina sjónum að einni stöð, stöð 2. Árið 2015 voru aftur tekin sýni bæði á stöð 2 og stöð 3. Var það gert til að færa sýnatökuna á meira dýpi og fylgjast með lífverum neðan 40 metra dýpis. Botndýpið á stöð 2 er 43 metrar en um 80 metrar á stöð 3. Árið 2016 voru sýni eingöngu tekin á stöð 3. Hitamælingar með síritum hafa þó frá árinu 2010 farið fram á stöð 2. Frá árinu 2008 voru sýni einnig tekin og mælingar gerðar í útfalli vatnsins, á stöð 4 (2. mynd). Árið 2015

varð jafnframt sú breyting á að Gunnar Steinn Jónsson þörungafraeðingur tók við greiningu svifþörungna,^{12,13} en fyrstu fjögur árin voru sýnin greind hjá Biolimno Research & Consulting í Kanada. Sýni frá árunum 2011–2014 hafa ekki verið unnin. Heildaryfirlit um sýnatökur á tímabilinu 2007–2016 má sjá í 1. töflu.

Framkvæmd verkefnisins hefur því þróast nokkuð í tímans rás og gerir væntanlega áfram, enda vekja fyrirbyggjandi niðurstöður upp spurningar, jafnframt því að varpa nýju ljósi á aðstæður í vatninu. Niðurstöður verkefnisins hafa verið gefnar út í árlegum skýrslum Náttúrufræðistofu Kópavogs fyrir árin 2007–2016 og í þeim má finna nánari lýsingu á sýnatökuaðferðum og niðurstöðum viðkomandi árs. Skýrslurnar er að finna á vefsetri Náttúrufræðistofu Kópavogs.¹⁴ Að auki kom út yfirlitskýrsla þar sem teknar voru saman niðurstöður fyrir fimm fyrstu ár vöktunarinnar, 2007–2012.¹⁵ Hér verður aðeins lýst aðferðum við sýnatöku og gögnum



3. mynd. Sýnataka í Þingvallavatni 2007–2016. Vatnssýni voru tekin með 10 lítra sýnataka sem festur var í línu og látinn síga niður á tiltekið dýpi. – Samples of zooplankton were taken with a 10 l watersampler at selected depths in Lake Þingvallavatn 2007–2016. Ljósmynd./Photos: Náttúrufræðistofa Kópavogs.

sem notuð voru í úrvinnslu þessa rannsóknarþátta. Vöktunin fór fram með stöðluðum hætti öll árin þannig að niðurstöður og mælingar eru samanburðarhæfar yfir rannsóknartímabilið.

SÝNATAKA

Á hverju ári hafa verið farnar fjórar ferðir til mælinga og sýnatöku í Þingvallavatni, samtals 40 ferðir. Vorferðir voru farnar á tímabilinu 8. maí til 2. júní, miðsumarsferðir á tímabilinu 27. júní til 7. júlí, síðsumarsferðir á tímabilinu 21. ágúst til 1. september og haustferðir á tímabilinu 8. til 26. október. Sýni voru tekin á fimm dýpum, 1 m, 5 m, 10 m, 25 m og 35 m, að undanskildu árinu 2007 þegar sýni voru tekin á 1 m, 5 m og 25 m dýpi.

Sýni voru tekin á bát (3 og 13. mynd). Vatnssýni voru tekin með 10 lítra vatnssýnataka sem festur var í kvarðaða línu og sendur niður á tiltekið dýpi. Þar lokaðist hann sjálfkrafa og var að því búnu dreginn upp og tæmdur í plastfötur. Hverju 10 lítra vatnssýni var skipt í tvennt, annars vegar til að mæla magn blaðgrænu (1 lítri) og hins vegar til að rannsaka dýrasvif (9 lítrar). Blaðgrænusýnunum var safnað í 1 l plastflöskur og þeim strax komið fyrir í myrkri og kulda (-5°C). Svifdýrasýnin voru síuð í gegnum 45 μm sigti og því sem eftir sat í sigtinu skolað niður í 100 ml dökkan glerflöskur og varðveitt með 7–10 dropum af 10% lúgol-joðlausn.

Eðlisþættir voru mældir á sama dýpi og vatnssýni voru tekin á. Fyrstu sex árin, 2007–2012, var notaður fjölþáttamælir af gerðinni YSI 650MDS/6600 með rúmlega 50 m löngum kapli. Hann nýttist til mælinga á dýptarsniði frá yfirborði og niður á um 40 m dýpi. Frá og með árinu 2013 hafa verið notaðir fjölþáttamælir með stuttum kapli (YSI 63 og YSI 1030 pro), og mælt í vatninu í sýnatakanum um leið og hann var dreginn um borð í bátinn. Eftirfarandi breytur voru mældar: Vatnshiti ($0,01^{\circ}\text{C}$ upplausn, $\pm 0,15^{\circ}\text{C}$ mælinákvæmni), sýrustig (pH $0,01 \pm 0,2$) og rafleiðni ($1 \mu\text{S}/\text{cm}$, $\pm 0,5\%$). Öll sýrustigs- og rafleiðnigildi voru leiðrétt fyrir 25°C .

GÖGN

Gagnaröð úr svifdýravöktuninni er hvað lengst frá stöð 2 (2. mynd) og spannar níu samfelld ár, eða tímabilið 2007–2015. Til þess að lengja gagnaröðina um eitt ár og ná tíu árum var bætt við sambærilegum niðurstöðum af samsvarandi dýpum frá stöð 3 árið 2016. Gagnaröðin samanstóð þannig af svifdýrum úr samtals 191 sýni, sem safnað var af fimm dýpum (1, 5, 10, 25 og 35 m) fjórum sinnum á ári á tíu ára tímabili. Fjöldi eðlisþáttamælinga og sýna til blaðgrænumælinga var samsvarandi. Hér er eingöngu notast við gögn frá stöð 2 nema árið 2016 frá stöð 3.

ÚRVINNSLA

Svifdýrasýnin voru skoðuð í kvörðuðu íláti undir víðsjá við allt að 90-falda stækkun og í stöku tilfellum í smásjá við allt að 400-falda stækkun. Krabbadýr og þyrildýr voru talin og greind til tegundar eða ættkvíslar, að undanskildum árfætlulirfum (náplíum). Fjöldi krabbadýra í sýnunum var að jafnaði lítill og því voru allir einstaklingar greindir og taldir. Fjöldi þyrildýra var hins vegar yfirleitt mikill og því tekið af þeim magnbundið hlutsýni til greininga, á þann hátt að þyrildýr úr ákveðnu hlutfalli af sýninu voru talin og greind, og talningin síðan heimfærð á heildarsýnið. Þéttleiki tegunda var reiknaður sem fjöldi einstaklinga í 10 lítrum vatns, sem samsvarar rúmmáli vatnssýnatakans. Við tegundargreiningu voru einkum notaðir greiningarlyklar eftir Alonso, Benzie, Nogrady og Segers og Helga Hallgrímsson.^{16–19}

Tegundargreining lífvera getur verið snúin og einstaklingsbreytileiki innan tegundar er oft mikill. Þetta á meðal annars við um langhalafló,²⁰ sem lengst af hefur verið greind sem ein tegund hér á landi, *D. longispina*. Jens Petter Nilssen, einn meðhöfunda greinarinnar sem hér var vísað til, er í hópi þeirra sem draga þá greiningu í efa. Nilssen, sem hefur unnið með íslensk svifdýrasýni í samstarfi við Náttúrufræðistofu Kópav-

2. tafla. Tíðni og meðalþéttleiki tegunda á meðal vatnaflóa, árfætlina og þyrildýra í sýnum úr vatnsbol Pingvallavatns á tímabilinu 2007–2016. Alls byggt á 191 sýni sem tekið var á stöð 2 (2007–2015) og stöð 3 (2016). – Frequency of occurrence (F %) and average density (no./10 l) of zooplankton taxa in Lake Pingvallavatn 2007–2016.

Tegund <i>Species</i>	Skammstöfun <i>Abbreviation</i>	Tíðni (%) <i>F (%)</i>	Meðalþéttleiki 2007–2016 (fjöldi í 10 l) <i>Average density 2007–2016 (no./10 l)</i>			
			maí <i>May</i>	júlí <i>July</i>	ágúst <i>August</i>	október <i>October</i>
Vatnaflær (Cladocera)						
Hjálmfló <i>Acroperus harpae</i> (Baird)		2,1	0,01	0,01	0	0,03
Mánafló <i>Alona guttata</i> Sars		0,5	0	0	0,04	0
Gárafló <i>Alonella nana</i> (Baird)	AlonNana	6,8	0	0,01	0,06	0,09
Ranafló <i>Bosmina coregoni</i> Baird	BosmCore	48,7	0,3	0,3	4,89	6,79
Kúlufló <i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)		2,1	0,03	0	0,01	0,01
Langhalafló <i>Daphnia galeata</i> Sars	DaphGale	80,1	2,41	12,1	54,6	34,6
Árfætlur (Copepoda)						
Svifdili <i>Leptodiptomus</i> sp.	LeptoSp	84,8	5,6	71,6	44,6	19,3
Augndili <i>Cyclops</i> spp.	CyclpSpp	75,9	37,3	40,4	20,4	13,7
Náplíur (lirfur árfætlina) / Nauplius larvae		85,9	101	6,4	3,1	98,8
Þyrildýr (Rotifera)						
Pokaþýrila <i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	AsplPrio	36,1	7,95	14,6	0,1	1,0
Sólþýrila <i>Conochilus unicornis</i> Rousset	ConoUnic	73,8	19,7	38,1	100	44,0
Sporðþýrilar <i>Euchlanis</i> spp.		1,0	0	0,3	0,01	0
Slóðaðþýrila <i>Filinia terminalis</i> (Plate)	FilnTerm	75,4	81,0	150	95,6	40,1
Spaðaðþýrila <i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	KertCoch	91,6	58,8	108	144	109
Spaðaðþýrila <i>Keratella quadrata</i> (Müller)	KertQuad	51,8	30,3	13,9	46,7	8,84
Mánaþýrilar <i>Lecane</i> sp.		0,5	0	0	0,02	0,3
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)		0,5	0	0	0	0,2
Svuntþýrila <i>Notholca foliacea</i> (Ehrenberg)	NothFoli	28,3	3,48	2,27	0,01	0,3
Svuntþýrila <i>Notholca squamula</i> (Müller)	NothSqua	5,8	0,9	0,1	0	0,01
<i>Ploesoma</i> spp.	PloesSpp	22,5	0,2	0,7	1,93	1,4
Fjaðraþýrilar <i>Polyarthra</i> spp.	PolyaSpp	98,4	185	859	215	72,3
Eyraþýrilar <i>Synchaeta</i> sp.	SynchSp	51,3	0,6	9,26	28,8	14,3
Skottþýrilar <i>Trichocerca</i> spp.	TrichSpp	26,7	0,1	1,20	1,02	36,3
<i>Trichotria</i> sp.		1,6	0	0	0,01	0,1
Ógreind þyrildýr / <i>Unidentified Rotifera</i>		81,7	106	35,3	71,9	21,9

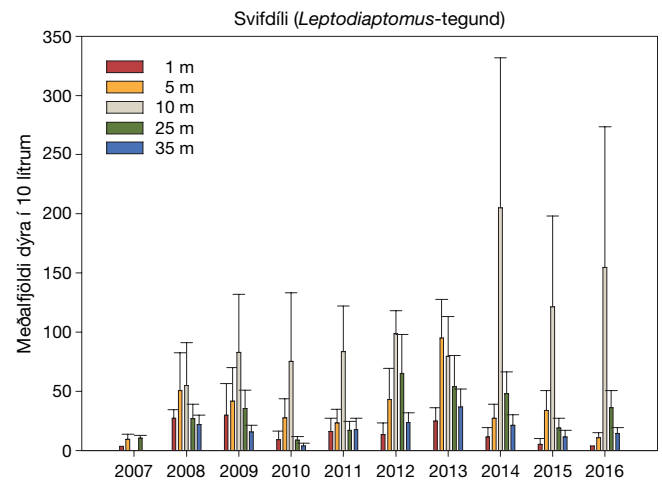
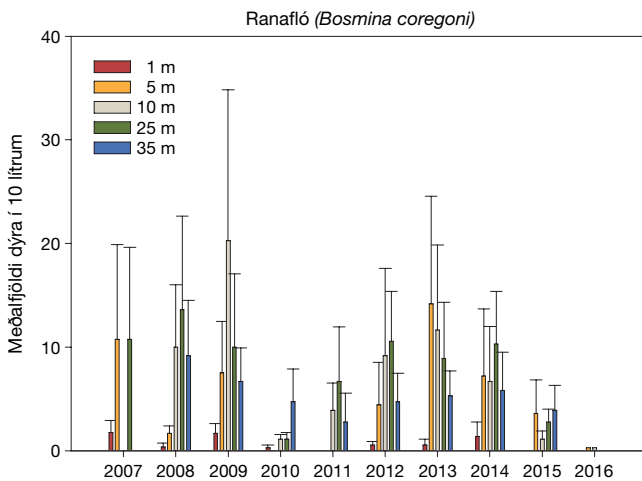
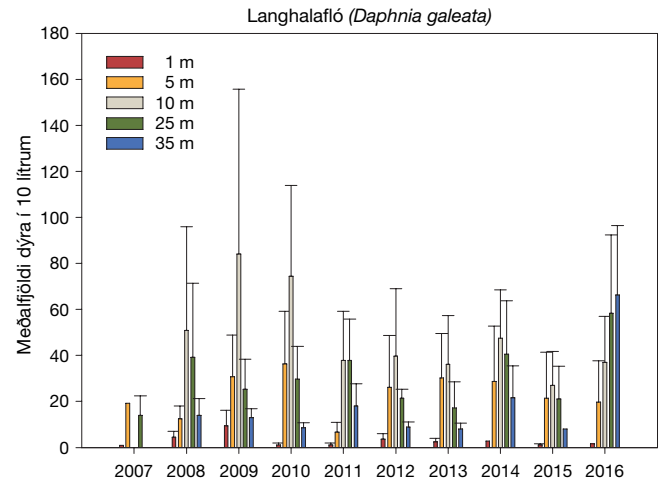
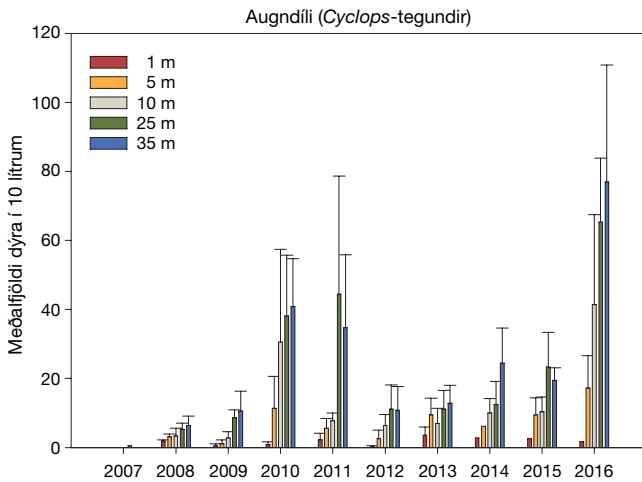
vogs, telur að um sé að ræða tegundina *D. galeata*. Niðurstöður greininga í þessari rannsókn styðja það. Þær greiningar eru byggðar á formfræðilegum (morfólógískum) einkennum og var beitt greiningarlyklum fyrir halafær.¹⁷ Hins vegar hefur ekki enn farið fram óbyggjandi tegundargreining þar sem

bæði er byggt á formfræðilegum og erfðafræðilegum einkennum.

Þegar óvissa er um nákvæma tegundargreiningu er gjarna brugðið á það ráð að fjalla um viðkomandi tegund sem hluta af hópi skyldra tegunda (complex). Vel má færa rök fyrir því að fjalla ætti um langhalaflóna með þeim

hætti, þ.e. sem *D. longispina* complex, þar til óbyggjandi greining hefur farið fram. Þá er heldur ekki útilokað að hér á landi finnst fleiri en ein tegund langhalaflóar þegar grannt er skoðað.

Við tölfræðilega úrvinnslu svifdýragagnanna var beitt hnitunargreiningu (e. ordination). Með hnitunargrein-



4. mynd. Þéttleiki krabbadýranna augndílis og ranaflóar í vatnsbol Pingvallavatns á tímabilinu 2007–2016, gögn frá stöð 2. Hvert ár er brotið upp í fimm mismunandi dýpi og fyrir hvert dýpi er sýnt meðaltal fjögurra mælinga (fjórar sýnatökur) ásamt staðalskekku. – Average density (no./10 l, SE) of two crustacean taxa; *Cyclops* spp. and *Bosmina coregoni* at five different depths in Lake Pingvallavatn in the period 2007–2016.

5. mynd. Þéttleiki krabbadýranna langhalaflóar og svifdílis í vatnsbol Pingvallavatns á tímabilinu 2007–2016. Hvert ár er brotið upp í fimm mismunandi dýpi og fyrir hvert dýpi er sýnt meðaltal fjögurra mælinga (fjórar sýnatökur) ásamt staðalskekku. – Average density (no./10 l, SE) of two crustacean taxa; *Daphnia galeata* and *Leptodiptomus* sp. at five different depths in Lake Pingvallavatn in the period 2007–2016.

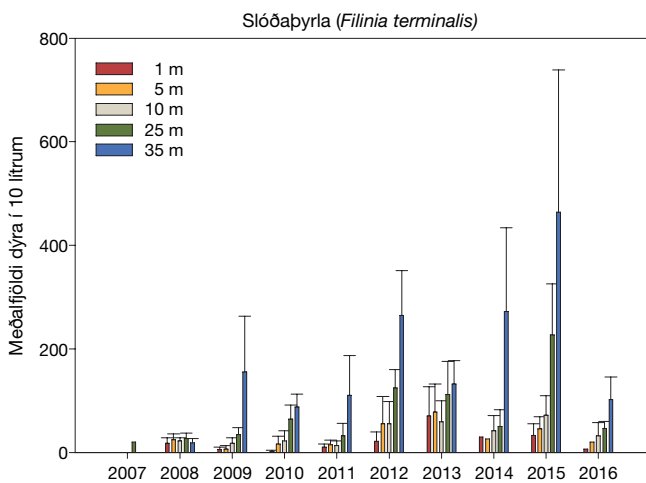
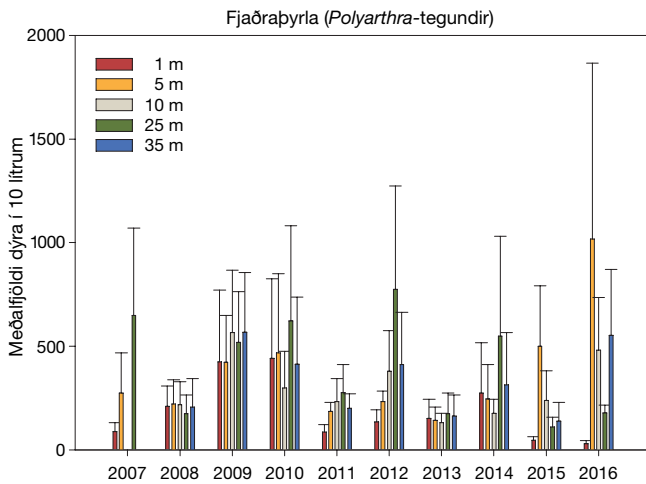
ingu er tegundasamsetning og vægi tegunda í einstökum sýnum notað til að finna mynstur í gögnunum, en jafnframt má kanna samband mynstursins og umhverfisbreytna. Valin var PCA-aðferð (höfuðþáttagreining, e. principal component analysis) til að skoða mynstur í svifdýragögnunum, og gefur aðferðin mynd af breytileikanum í gögnunum. Tegundagögnun var umbreytt með lógaritma, $\log(x+1)$, til að draga úr áhrifum skekktrar dreifingar. Tegundum sem komu fjórum sinnum eða sjaldnar fyrir var sleppt til að takmarka áhrif sjaldgæfra tegunda á niðurstöðurnar. Byggðist hnitunargreiningin á 17 hópum krabbadýra og þyrildýra. Til að kanna samband umhverfisþátta og breytileikans í tegundagögnunum var

beitt RDA-áðferð (e. redundancy analysis), en með þeirri áðferð finnast þær umhverfisbreytur sem skýra mest af breytileikanum sem fram kemur í svifdýragögnunum. Eftirfarandi umhverfisbreytur voru prófaðar: Vatnsdýpi (m), vatnshiti ($^{\circ}\text{C}$), sýrustigi (pH), rafleiðni vatns ($\mu\text{S}/\text{cm}$) og magn blaðgrænu ($\mu\text{g}/\text{l}$). Öllum umhverfisbreytum nema sýrustigi og vatnshita var umbreytt fyrir greiningu, $\log(x+1)$, til að draga úr vægi skekktrar dreifingar. Hnitunargreiningin var gerð með forritinu Canoco for Windows, útgáfu 5.03,²¹ sem jafnframt reiknar N_2 -fjölbreytileikastuðul fyrir hvert sýni. N_2 er andhverfa Simpsons-fjölbreytileikastuðuls. Því hærri sem gildin eru á þeim stuðli, þeim mun meiri er fjölbreytileikinn.²²

NIÐURSTÖÐUR

TEGUNDIR SVIFDÝRA

Alls hafa 23 hópar svifdýra verið greindir í sýnum úr svifvist Pingvallavatns á tímabilinu 2007–2016 (2. tafla). Þar af voru átta tegundir og hópar krabbadýra (Crustacea) auk árfætlulirfa, og 15 tegundir og hópar þyrildýra (Rotifera), auk hóps þyrildýra sem ekki reyndist unnt að greina til tegundar. Meðal krabbadýra eru langhalafló, *Daphnia galeata*, svifdíli (*Leptodiptomus* teg.) og augndíli (*Cyclops* teg.) ríkjandi (14. mynd), auk ranaflóar, *Bosmina coregoni*, sem kemur nokkuð oft fyrir en í litlum þéttleika. Meðal þyrildýra er sólþyrlan *Conochilus unicornis*, slóðapþyrlan *Filinia terminalis*, spaðapþyrlan *Keratella cochlearis* og fjaðrapþyrla (*Polyarthra* teg.) ríkjandi.



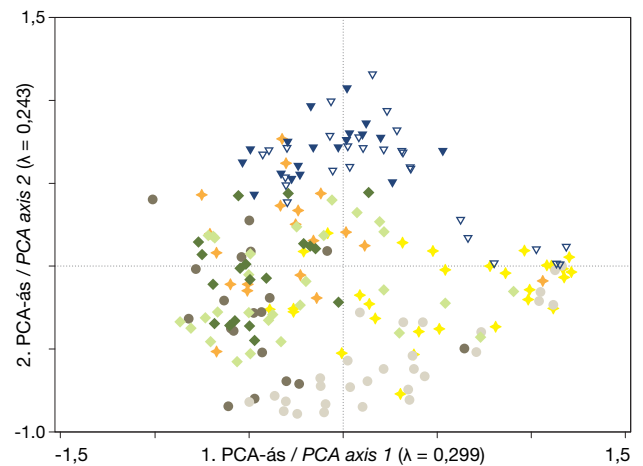
6. mynd. Þéttleiki þyrildýranna fjaðrabýrta og slóðabýrta í vatnsbol Pingvallavatns á tímabilinu 2007–2016. Hvert ár er brotið upp í fimm mismunandi dýpi og fyrir hvert dýpi er sýnt meðaltal fjögurra mælinga (fjórar sýnatökur) ásamt staðalskekku. – Average density (no./10 l, SE) of two taxa of Rotifera; *Polyarthra* spp. and *Filinia terminalis* at five different depths in Lake Pingvallavatn in the period 2007–2016.

Breytileiki er mikill í þéttleika algengustu svifdýranna á tímabilinu 2007–2016. Þó hafa ekki komið fram reglulegar sveiflur, enda er vöktunartímabilið frekar stutt. Þetta á bæði við um krabbadýr (4. og 5. mynd) og þyrildýr (6. mynd). Meðal krabbadýra er breytileiki í þéttleika hvað mestur hjá ranaflo og augndíli og sveiflast þéttleikinn þannig að þegar önnur tegundin er í hámarki er hin í lágmarki (4. mynd). Á tímabilinu er ekki að sjá breytingar í þéttleika eða stofnstærð hjá helstu krabbadýrategundunum nema hjá svifdílunni sem heldur fjölgar ($R^2=0,425$, $n=10$, $p=0,041$). Þrátt fyrir sveiflur í þéttleika virðast tegundirnar iðulega halda sig á ákveðnu dýpi. Sem dæmi má nefna að augndíli er í mestum þéttleika

á 25–35 m dýpi en svifdíli og langhalaflo eru fyrst og fremst á 10 m dýpi (4. og 5. mynd). Meðal þyrildýra ber helst að nefna slóðabýrta og fjaðrabýrta (6. mynd). Hin síðarnefnda finnst í hvað mestum þéttleika en virðist ekki hafa ákveðið kjördýpi. Þéttleiki slóðabýrta er mestur á 35 m dýpi og hefur henni farið fjölgandi á tímabilinu ($R^2=0,454$, $n=10$, $p=0,033$).

SVIFDÝR Í TÍMA OG RÚMI

Þegar niðurstöður svifdýravöktunarinnar á tímabilinu 2007–2016 eru skoðaðar kemur í ljós að munur er í tegundasamsetningu svifdýrasamfélaga eftir árstíma og dýpi (7. mynd). Svifdýrasamfélög í maí eru keimlík í grunnu og djúpu vatni. Í júlí og ágúst er greinilegur

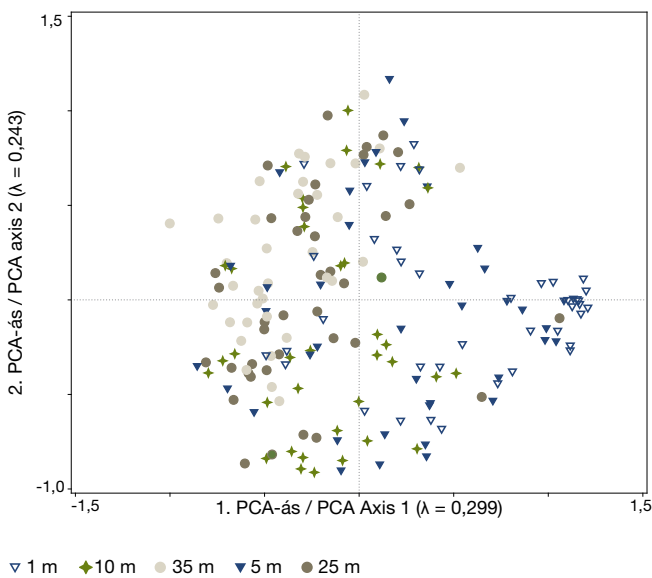


▼ maí – grunn
 ▼ maí – djúpt
 ◆ júlí – grunn
 ◆ júlí – djúpt
 ● ágúst – grunn
 ● ágúst – djúpt
 ◆ október – grunn
 ◆ október – djúpt

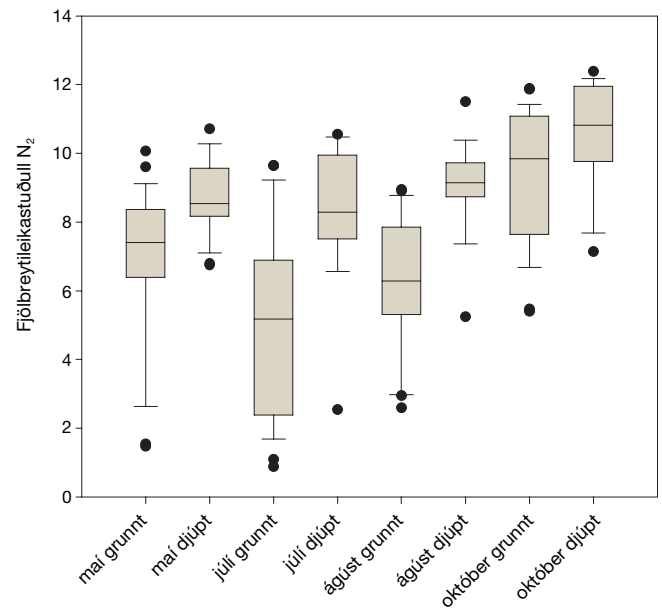
7. mynd. Niðurstöður PCA-hnitunargreiningar á tegundasamsetningu svifdýra í Pingvallavatni 2007–2016. Sérhvert tákn á myndinni sýnir svifdýrasamfélag á ákveðnum árstíma (maí, júlí, ágúst og október) annars vegar í grunnu (1, 5 og 10 m) og hins vegar í djúpu (25 og 35 m) vatni. Því lengra sem er á milli tákna á grafinu, því ólíkari er tegundasamsetningin. – Results of PCA-ordination for zooplankton communities in Lake Pingvallavatn 2007–2016. Each symbol represents a zooplankton community at a given time of year (in May, July, August and October) in shallow (grunn = 1, 5 and 10 m) or deep water (djúpt = 25 and 35 m). The longer the distance between symbols, the more different are the zooplankton communities.

munur á tegundasamsetningu svifdýra eftir dýpi. Í október eru svifdýrasamfélög á ný orðin keimlík með tilliti til dýpis og tegundasamsetningin líkist nú samfélögum á meira dýpi í júlí og ágúst. Þegar samfélög eru skoðuð eftir dýpi og óháð árstíma sést að tegundasamsetning svifdýrasamfélaga er stöðugri á 25 m og 35 m dýpi en í grynna vatni (8. mynd). Þetta endurspeglar í tegundafjölbreytileika (N_2). Hann er alla mánuðina almennt meiri í djúpu vatni en grunnu, vex eftir því sem líður á sumar og fram á haust og nær hámarki í október (9. mynd).

Þegar samband samfélagsgerðar svifdýra og umhverfisþátta er skoðað kemur í ljós að vatnshiti, magn blaðgrænu og dýpi eru áhrifamestu þættirnir



8. mynd. Niðurstöður PCA-hnitunargreiningar á tegundasamsetningu svifdýra eftir dýpi í Þingvallavatni 2007–2016. Sérhver tákni á myndinni sýnir svifdýrasamfélag á ákveðnu dýpi. Því lengra sem er á milli tákna á grafinu, því ólíkari er tegundasamsetningin í svifdýrasamfélagunum. – Results of PCA-ordination for zooplankton communities in Lake Þingvallavatn 2007–2016. Each symbol represents a zooplankton community at a given depth. The longer the distance between symbols, the more different are the zooplankton communities.



9. mynd. Tegundafjölbreytileiki (N_2) í svifdýrasamfélögum eftir árstíma og dýpi í Þingvallavatni 2007–2016. Línan innan hvers kassa sýnir miðgildi en efri og neðri mörk hvers kassa sýna hvar 75% og 25% gildanna liggja. Öryggismörk að ofan og neðan sýna hvar 90% og 10% gildanna liggja og punktar sýna útgildi. Grunnt er 1 m, 5 m og 10 m; djúpt er 25 m og 35 m. – Species diversity (N_2 or the inverse of Simpson's index) of zooplankton communities by time of year and depth in Lake Þingvallavatn 2007–2016. The boxes indicate the 25th and 75th percentiles and the line within the median. Whiskers below and above indicate the 10th and 90th percentiles respectively and dots represent outliers. Grunnt (shallow) is 1 m, 5 m og 10 m deep water; djúpt (deep) is 25 m and 35 m deep.

og saman skýra þeir tæplega 38% af breytileikanum í svifdýragögnunum (10. mynd). Greinilegt er að árstíðabundinn vatnshiti og dýpi, sem eru tengdir þættir, hefur áhrif á gerð samfélaganna, eins og áður hefur komið fram. Þannig er vægi árfætlulirfa, augndílis og spaðapýrlna mest á vorin. Á haustin er vægi langhalaflóa, ranaflóa, sólþýrlna, spaðapýrlna og skottþýrlna (*Trichocerca* teg.) mest (11. mynd). Yfir sumarmánuðina (júlí og ágúst) er þéttleiki svifdílís og eyraþýrlna (*Synchaeta* teg.) mestur á grynna vatni (1, 5 og 10 m), en þéttleiki slóðapýrlna, sólþýrlna og spaðapýrlunnar mestur á 25 og 35 m dýpi.

Svo virðist sem hitalagskipting í vatninu⁴ hafi áhrif á tegundasamsetningu svifdýrasamfélaga (12. mynd). Þetta kemur í ljós þegar borin eru saman tvö ár þar sem mikill munur er á styrk hitaskila í vatninu, annars vegar árið 2012 sem var mjög hlýtt og hægviðrasamt og eru hitaskilin þá með

þeim sterkustu sem mynduðust á rannsóknartímabilinu, og hins vegar árið 2013 sem var svalara og vindasamara og hitaskilin með veikasta móti. Árið 2012 má sjá greinilegan mun á samfélögum svifdýra eftir dýpi í maí, júlí og ágúst (12. mynd), en árið 2013 er hins vegar minni munur á samfélagsgerð svifdýra eftir dýpi í sömu mánuðum.

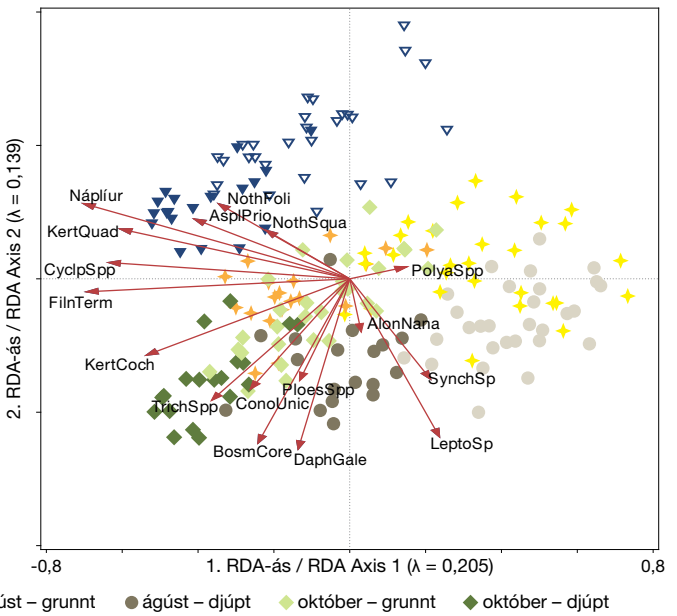
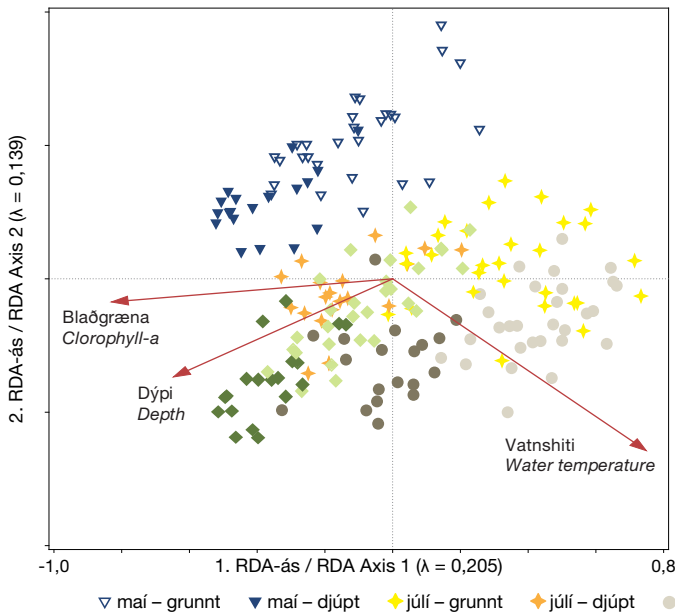
UMRÆÐUR

SVIFDÝR FYRR OG NÚ

Þeir 23 hópar krabbadýra og þýrildýra sem fundust í vatnsbol Þingvallavatns á tímabilinu 2007–2016 hafa allir fundist áður í svifvist vatnsins. Í rannsókn sem fram fór á árunum 1974–1977 í Þingvallavatni¹¹ fundust 44 tegundir svifdýra, þ.e. tíu tegundir krabbadýra, þar af tvær sjaldgæfar tegundir sem ekki fundust í vöktuninni 2007–2016, og 34 tegundir þýrildýra, heldur fleiri tegundir en í vöktuninni nú. Skýrist þetta meðal annars af því að

tegundargreining þýrildýra var ýtarlegri í rannsókninni 1974–1977. Í vöktuninni nú var sjónum á hinn bóginn einkum beint að þeim tegundum þýrildýra sem komu fyrir í mestum þéttleika.

Þegar á heildina er litið er tegundasamsetning svifdýra í vöktuninni nú í nokkuð góðu samræmi við það sem var árin 1974–1977. Meðal krabbadýra eru sömu hópar ríkjandi nú og þá, þ.e. langhalafló, svifdíli og augndíli. Sama má segja um þýrildýr, þar sem sólþýrla, spaðapýrla og fjaðrapýrla eru meðal ríkjandi tegunda. Eyraþýrla er sjaldgæfari nú en þá. Skúfþýrlan *Collotheca mutabilis* og spjótþýrlan *Kellicottia longispina* voru þá nokkuð algengar, en koma ekki fyrir nú. Þess ber að geta að spjótþýrlan hefur fundist í sýni sem tekið var í útfalli vatnsins. Spaðapýrlan *Keratella hiemalis* var þá einnig nokkuð algeng, en í vöktuninni nú var ekki greint á milli hennar og svipaðrar tegundar, *K. quadrata*. Slóðapýrlan er



10. mynd. Niðurstöður RDA-hnitunargreiningar með umhverfisbreytum sem mestu ráða um samfélagsgerð svifdýra í Þingvallavatni 2007–2016. Sérhvert tákn á myndinni sýnir svifdýrasamfélag á ákveðnum árstíma í grunnu (1, 5 og 10 m) og djúpu (25 og 35 m) vatni. Því lengra sem er á milli tákna á grafinu, því ólíkari er tegundasamsetningin. Því lengri sem örin er, því betur skýrist breytileikinn í svifdýragögnunum af viðkomandi umhverfisbreytu. – Results of RDA-ordination for environmental variables that best describe the variation in the zooplankton communities in Lake Þingvallavatn 2007–2016. Each symbol represents a zooplankton community at a given time of year at shallow (grunnt = 1, 5, 10 m) or deep water (djúpt = 25 and 35 m). The longer the distance between symbols, the more different are the zooplankton communities. Long arrows explain more of the variance in the species data than short arrows.

11. mynd. Niðurstöður RDA-hnitunargreiningar á tegundum svifdýra í Þingvallavatni 2007–2016. Sérhvert tákn á myndinni sýnir svifdýrasamfélag á ákveðnum árstíma (í maí, júlí, ágúst og október) í annars vegar grunnu (1, 5 og 10 m) og hins vegar djúpu (25 og 35 m) vatni. Því lengra sem er á milli tákna á grafinu, því ólíkari er tegundasamsetningin. Örvar benda í átt að kjöraðstæðum hverrar tegundar (sjá skammstöfun tegundaheita í 2. töflu). – Results of RDA-ordination of zooplankton communities in Lake Þingvallavatn 2007–2016. Each symbol represents a zooplankton community at a given time of year (in May, July, August and October) in shallow (grunnt = 1, 5 and 10 m) or deep water (djúpt = 25 and 35 m). The longer the distance between symbols the more different are the zooplankton communities. Each species arrow points in the direction of the steepest increase of the value for the corresponding species (abbreviations for species' names in table 2).

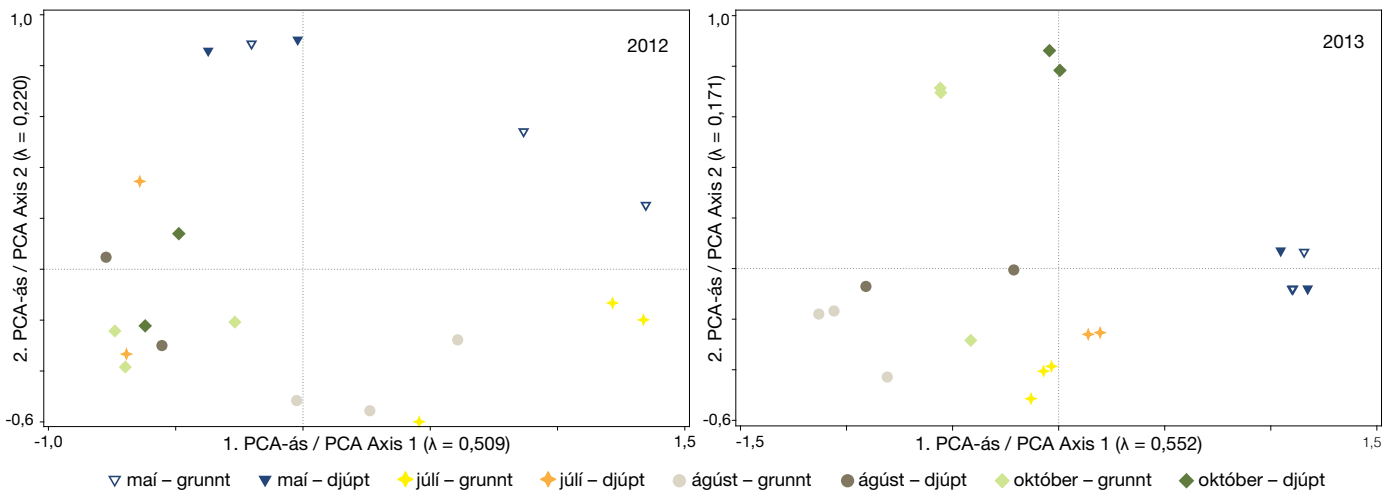
algeng bæði nú og þá og hefur sótt í sig veðrið á vöktunartímabilinu. Þó er ekki víst að þéttleiki slóðabyrllu hafi aukist í vatninu því kjördýpi tegundarinnar er mikið. Sýnataka á 45, 55 og 65 m dýpi árin 2015 og 2016 leiddi í ljós að þéttleiki slóðabyrllu var mestur á 65 m dýpi.²³ Svipuð breyting á þéttleika slóðabyrllu kom fram í rannsóknum í Bracciano-vatni á Ítalíu 1998–1999, en slóðabyrllu hafði ekki fundist í rannsóknum þar á áttunda áratugnum.²⁴ Eins og flest þyrildýr nærast spjótþyrllu og eyraþyrllu með því að sía þörunga og aðrar smásæjar agnir úr vatninu. Afkoma og frjósemi þessara tegunda gæti byggst á mismunandi samsetningu þessara agna, auk samkeppni við aðrar tegundir þyrildýra. Þannig eru vísbendingar um að smásæir þörungar (<20 μm) séu mikilvægir þegar kemur að frjósemi (e. rotifer egg ratio) hjá spjótþyrllu. Bakteríur virðast hins vegar skipta eyraþyrllu meira máli.²⁵ Bakteríur og agnarsmáir þörungar eru

neðst í fæðuvef vatnsins og þar gæti verið að finna skýringa á breytingum í samsetningu þyrildýrasamfélagsins í Þingvallavatni.

Þéttleiki krabbadýra í vöktuninni nú og árin 1974–1977 verður ekki borinn beint saman þar sem sýnataka og útreikningar voru með ólíkum hætti. Sýni í eldri rannsókninni voru tekin með jöfnu millibili frá yfirborði og niður á botn (74 m dýpi) og þéttleiki dýra reiknaður sem fjöldi á fermetra.¹¹ Hins vegar má út frá línuritum fara nærri um tölugildi fyrir þéttleika krabbadýra í apríl til september árin 1976 og 1977, á sambærilegasta tímabili samfelldra mælinga. Langhalfló heldur sinni hlutdeild í heildarþéttleikanum þegar niðurstöður vöktunarinnar nú eru bornar saman við rannsóknirnar 1974–1977. Hins vegar hafa orðið umskipti á hlutföllum í þéttleika svifdílís og augndílís. Svifdili hefur sótt í sig veðrið á kostnað augndílís og er meðalþéttleiki svifdílís

nú mestur af þessum þremur tegundum.

Augndili er þekkt úr vötnum af öllum gerðum, allt frá tjörnum sem þorna upp til stórra vatna, næringarefnaríkra eða næringarefnasnaudra (e. eutrophic; oligotrophic).^{7,26,27} Svifdilið *Leptodiptomus minutus* er amerísk tegund og er héraðs á austurjaðri útbreiðslu sinnar.¹¹ Svifdilið lifir í næringarefnasnaudum vötnum af ýmsum stærðum og dvelst einkum ofan hitaskilalags.²⁸ Sams konar dýptardreifingu má sjá í þessari vöktun.²³ Hugsanlega tengjast þessi umskipti hjá svifdílunum hækkandi vatnshita Þingvallavatns á undanförunum 30–35 árum.⁴ Með hærri hita gæti gerð og eðli hitaskilanna í vatninu hafa breyst, líklega eflst, með þeim afleiðingum að efra ljóstillífunarlag vatnsins hlýnar. Þá eru einnig vísbendingar um aukna frumframleiðslu svifþörunga í vatninu, sem kæmi fram í auknu magni blaðgrænu-a, einkum að haustlagi, miðað við áttunda áratug



12. mynd. Niðurstöður PCA-hnitunargreiningar á tegundasamsetningu svifdýra í Þingvallavatni árið 2012 og 2013. Sérhvert tákn á myndinni sýnir svifdýrasamfélag á ákveðnum árstíma í grunnu (1, 5 og 10 m) og djúpu (25 og 35 m) vatni. Því lengra sem er á milli tákna á grafinu, því ólíkari er tegundasamsetningin. – Results of PCA-ordination for zooplankton communities in Lake Þingvallavatn 2012 and 2013. Each symbol represents a zooplankton community at a given time of year in shallow (grunnt = 1, 5 and 10 m) or deep water (djúpt = 25 and 35 m). The longer the distance between symbols the more different are the zooplankton communities.

síðustu aldar.^{15,4} Aðrar skýringar koma til greina, svo sem að afrán murtu setji mark sitt á stofna krabbadýra í vatninu.^{29,30,3} Vert er því að gefa þessu gaum næstu árin og huga að hugsanlegum orsökum þessara breytinga með ýtarlegri vöktun.

SAMFÉLAGSMÓTANDI ÞÆTTIR OG FRAMTÍÐARHORFUR

Niðurstöður svifdýravöktunarinnar 2007–2016 gefa til kynna að árstíðabundinn vatnshiti hafi mótandi áhrif á samsetningu svifdýrasamfélaganna í Þingvallavatni. Sumar tegundirnar koma fram snemma árs og aðrar eiga sitt hámark síðsumars. Er það í góðu samræmi við fyrri rannsóknir í Þingvallavatni.¹¹ Jafnframt er ljóst að í júlí og ágúst er samsetning svifdýrasamfélaga önnur í grunnu vatni en djúpu, sem skýrist af mismunandi vatnshita eftir dýpi. Eftir því sem munur á vatnshita verður meiri, til dæmis ef hitaskil myndast, eykst munur á samfélagsgerðum svifdýra. Þennan mun mætti skýra þannig að í hlýjum árum, þegar efra lag vatnsins nær að hitna mikið, leiti svifdýr á meira dýpi og niður fyrir hitaskilin til að flýja hitann og mögulegan fæðuskort í kjölfar næringarefnaburrðar í efra laginu.

Lýst hefur verið áhyggjum af því hvaða afleiðingar hækkandi hitastig í kjölfar hnattrænnar hlýnunar, og aukin ákoma niturs sem hlýnuninni fylgir, getur haft á vistkerfi Þingvallavatns.³¹ Þar sem nitur er takmarkandi næringarefni fyrir vöxt ljóstillífandi lífvera í Þingvallavatni hefur aukin ákoma niturs að öllum líkindum í för með sér aukna framleiðslu þörunga. Slík framleiðsla í efra lagi vatnsins getur gefið því grænleitan blæ sem væri nokkuð annað en hinn rómaði blámi þess nú, en hann er fylgifyskur næringarefnasnauds ástands. Með hækkandi hitafari má gera ráð fyrir aukinni tíðni og meiri styrk hitaskila í Þingvallavatni. Hitaskilin liggja á 10–25 m dýpi og skipta vatnsbolnum í tvo hluta. Skilin styrkjast allajafna og færast dýpra þegar líður á sumarið.⁴ Varmi og næringarefni berast mjög illa á milli þessara tveggja vatnshluta, en einnig má ætla að allt hið kalda vatn sem streymir inn með lindum í Þingvallavatni norðanverðu leiti undir heitara lagið. Þetta kalda innrennsli ber með sér næringarefni sem þörungar geta nýtt sér. Frumframleiðsla getur átt sér stað í neðra laginu svo fremi ljós berist niður í djúpið, og verður framleiðsla ofan hitaskila þá afar lítil þar sem þörungar

éta upp næringarefnin. Tærleiki í efra laginu eykst við þetta þar sem ögnum í vatninu fækkar við minni framleiðslu. Ljós ætti því að eiga greiðari leið niður í neðra lagið en ella, og eykur þar sjón-dýpi og framleiðslu.

Þessi sviðsmynd er þó háð því að hitaskil nái að myndast. Þegar það gerist ekki, svo sem í svölum og vinda-sömum árum, má vænta nokkurrar blöndunar og verða næringarefni þá aðgengilegri en ella í efra lagi vatnsins. Þau ár má því vænta meiri framleiðslu svifþörunga í efra lagi vatnsins og þar með meira gruggs. Það dregur síðan úr þeirri birtu sem nær til neðra lagsins og dregur þá úr frumframleiðslu á dýpra vatni.

Niðurstöður vöktunarinnar benda því til þess að vistkerfi Þingvallavatns geti orðið sveiflukenndara með hlýnun og aukinni niturákomu, þar sem frumframleiðni í svifvist vatnsins, og þar með tærleiki þess, stjórnast fyrst og fremst af styrk hitalagskiptingarinnar. Slíkar sveiflur hafa ekki einungis áhrif í svifvistinni heldur einnig á frumframleiðslu á botni. Þar er meðal annars að finna gróskumikil belti stórvaxinna kransþörunga sem fósra mikið líf, svo sem hornsíli sem hafa lagast sérstaklega að þessu búsvæði.



13. mynd. Á leið til fyrstu sýnatöku að vori með margvíslegan búnað. Þar á meðal eru legufæri til að marka fastan sýnatökupunkt á stöð 3.
– Approaching sampling station in spring. Ljósmynd./Photo: Finnur Ingimarsson.

LOKAORÐ

Niðurstöður vöktunarinnar gefa til kynna að svifdýrasamfélög í Þingvallavatni séu háð flóknu samspili hita, dýpis og næringarefna. Myndun hitaskila á sumrin stuðlar að því að vatnsmassinn ofan skilanna einangrast frá neðri hluta vatnsins. Allajafna klárast þá næringarefnin í efra laginu sem dregur úr framleiðslu þörungna þar. Kemur það meðal annars þannig fram að sjóndýpi mælist meira í vatninu yfir sumarmánuðina en að vori og hausti. Sterkari hitaskil í kjölfar loftslagshlýnunar gætu því stuðlað að því að halda við hinni tæru og bláu ásýnd vatnsins að sumri, að því tilskildu að auknir vindar komi ekki í veg fyrir að hitaskil nái að myndast. Næringarefni berast fyrst og fremst í Þingvallavatn með hinu mikla magni grunnvatns sem streymir inn um lindirnar í því norðanverðu.⁵ Einnig er nokkur loftborin ákoma með úrkomu á vatnið, svo og ákoma tengd starfsemi í nálægð við vatnið, svo sem vinnsla jarðvarma, landbúnaði og ferðamennsku.³²

Á hlýjum sumrum þegar hitaskil eru til staðar má ætla að kalt og eðlisþungt innstreymið úr lindunum leiti með botni niður í dýpra lag vatnsins og blandist að mjög litlu leyti við efra lagið sem er hlýrra og eðlisléttara. Vatnshitamæl-

ingar sýna að oft eru hitaskilin það sterk að allnokkurn vind þarf til að hræra upp í vatninu⁴ og skilin rofna sjaldan að fullu fyrr en að hausti þegar þau brotna upp vegna kólnunar efri laganna.

Rannsóknir á áhrifum hnattrænnar hlýnunar á norðurslóðum eru mjög í deiglu um þessar mundir og beinast meðal annars að því hver áhrifin eru og verða á stöðuvötn á norðlægum breiddargráðum. Í þeim hópi hefur Þingvallavatn sérstöðu vegna landmótunar, vatnafræðilegrar gerðar og þróunarfræðilegra undra á borð við bleikju-gerðirnar fjórar. Því er afar mikilvægt að vakta vatnsgæði og vistkerfi vatnsins og á það við um öll búsvæði þess.

SUMMARY

MONITORING OF ZOOPLANKTON IN LAKE ÞINGVALLAVATN 2007–2017

Monitoring of water quality and zooplankton has been conducted in Lake Þingvallavatn since 2007. Here we present data on the zooplankton community during a ten-year period. In total 23 groups of zooplankton were identified, 8 taxa of Crustacea and 15 taxa of Rotifera. All taxa have previously been reported in the lake with similar dominance of species as in studies from the eighties of the last century, but with

notable exceptions. The most dominant taxa are *Daphnia galeata*, *Leptodiptomus* sp., *Cyclops* spp., *Conochilus unicornis*, *Filinia terminalis*, *Keratella cochlearis* and *Polyarthra* sp. Irregular density fluctuations were observed with indications of species shift from earlier times, i.e. of *Leptodiptomus* sp. increasing in density at the expense of *Cyclops* spp. There is also an apparent decline among rotifers, with *F. terminalis* on the increase but *Keratella hiemalis*, *Collotheca mutabilis* and *Kellicottia longispina* on the decrease. The environmental variables that explained most of the variance in the zooplankton data were water temperature, chlorophyll-a concentrations and depth. Concerns have been raised regarding the effects of lake warming, due to global warming, and increase in airborne nitrogen load on the biota and pristine blue colour of Lake Þingvallavatn. Results of the monitoring project indicate that the zooplankton community in Lake Þingvallavatn might fluctuate more with enhanced lake warming and thermal stratification. Thermal stratification directly affects the depth of primary production in the pelagic zone during summer and therefore determines whether the lake stays pristine blue or not.



14. mynd. Myndin sýnir þrjá algengustu hópa svifkrabbadýra í Þingvallavatni. Efst til vinstri eru tvö svifdili (*Leptodiatomus* teg.) og neðan þeirra er augndíli (*Cyclops* teg.). Til hægri eru tvö fullvaxin kvendýr langhalafloar (*Daphnia* teg.) ásamt karldýri (efst). Sjá má egg/ungviði undir skildi kvendýranna, þau eru um 1,5 mm með hala. – The picture shows three most common groups of planktonic crustaceans from Lake Þingvallavatn. Top left, two *Leptodiatomus* sp., below one *Cyclops* sp. Right are two females of *Daphnia galeata* and one male at the top. The females are about 1.5 mm total length. Ljósmynd./Photo: Náttúrustofa Kópavogs.

ÞAKKIR

Við þökkum Jóhanni Jónssyni og Rósu B. Jónsdóttur í Mjóanesi kærlega fyrir velvild og margháttaða aðstoð í gegnum árin. Einnig hinum fjölmörgu sem hafa aðstoðað við sýnatöku á Þingvallavatni. Hafrannsóknarstofnun, áður Veiðimálastofnun, eru færðar bestu þakkir fyrir gott samstarf.

HEIMILDIR

- Hilmar J. Malmquist, Sigurður S. Snorrason & Skúli Skúlason 1985. Bleikjan í Þingvallavatni. I. Fæðuhættir. Náttúrufræðingurinn 55. 195–217.
- Hilmar J. Malmquist, Sigurður S. Snorrason, Skúli Skúlason, Sandlund, O.T., Jonsson, B. & Pétur M. Jónasson 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology*. 61. 21–35.
- Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist & Skúli Skúlason 2002. Bleikjan. Bls. 179–196 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík. 303 bls.
- Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnisdóttir 2019. Hlýnun Þingvallavatns og hitaferlar í vatninu. Náttúrufræðingurinn 90 (1). 80–89
- Eydís Salome Eiríksdóttir & Sigurður Reynir Gíslason 2019. Efnabúskapur Þingvallavatns. Náttúrufræðingurinn 90 (1). 65–79.
- Gunnar Steinn Jónsson & Kesara Ananthawat-Jónsson 2019. Notkun rafeindasmásjár við tegundagreiningu svifþörungna í Þingvallavatni. Náttúrufræðingurinn 90 (1). 57–64.
- Helgi Hallgrímsson 1979. Veröldin í vatninu. Handbók um vatnalíf á Íslandi. Askur, Reykjavík. 215 bls.
- Galassi, D., Marmonier, P., Dole-Olivier, M.-J. & Rundle, S. 2002. Microcrustacea. Bls. 135–175 í: Freshwater meiofauna. Biology and ecology. (ritstj. Rundle, S.D., Robertson, A.L. & Schmid-Araya, J.M.). Backhuys, Leiden.
- Wallace, R.L. & Ricci, C. 2002. Rotifera. Bls. 15–44 í: Freshwater meiofauna. Biology and ecology. (ritstj. Rundle, S.D., Robertson, A.L. & Schmid-Araya, J.M.). Backhuys, Leiden.
- Jeppesen, E., Nøges, P., Davidson, T.A., Haberman, J., Nøges, T., Blank, K., Lauridsen, T.L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L.S., Bjerring, R. & Amsinck, S.L. 2011. Zooplankton as indicators in lakes: A scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia* 676. 279–297.
- Úlfar Antonsson 1992. The structure and function of zooplankton in Thingvallavatn, Iceland. *Oikos* 64. 188–221.
- Gunnar Steinn Jónsson 2017. Rannsókn á svifþörungum í Þingvallavatni 2015–2017. Gunnar Steinn Jónsson, Reykjavík. 25 bls.

13. Gunnar Steinn Jónsson 2018. Rannsóknir á svifþörungum í Þingvallavatni 2017. Gunnar Steinn Jónsson, Reykjavík. 21 bls.
14. Náttúrufræðistofa Kópavogs. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns. Slóð (skoðað 24.4. 2019): <https://natkop.kopavogur.is/utgefing/efni/skyrslur/voktunarverkefni/voktun-a-lifriki-og-vatnsgaedum-thingvallavatns/>.
15. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnisdóttir 2012. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns. Yfirlit yfir fimm fyrstu vöktunarárin 2007–2011 og samanburður við eldri gögn. Náttúrufræðistofa Kópavogs (fjölrit nr. 3-2012). 67 bls. (English summary).
16. Alonso, M. 1996. Crustacea, Branchiopoda. Fauna Ibérica 7. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. 486 bls.
17. Benzie, J.A.H. 2005. Cladocera: The genus *Daphnia* (including *Daphniosis*) (Anomopoda: Daphniidae). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 21. Backhuys, Leiden. 376 bls.
18. Nogrady, T. & Segers, H. (ritstj.) 2002. Rotifera. Volume 6: Asplanchnidae, Gastrotrichidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeriidae and *Filinia*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 18. Backhuys, Leiden. 264 bls.
19. Helgi Hallgrímsson 1979. Veröldin í vatninu. Handbók um vatnalíf á Íslandi. Askur, Reykjavík. 215 bls.
20. Petrussek, A., Hobæk, A., Nilssen, J.P., Skage, M., Erny, M., Brede, N. & Schwenk, K. 2008. A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda). *Zoologica Scripta* 37: 507–519.
21. ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 2012. Canoco reference manual and user's guide: Software for ordination (version 5.0). Microcomputer Power, Ithaca. 496 bls.
22. Magurran, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell, Oxford. 256 bls.
23. Haraldur Rafn Ingvason, Finnur Ingimarsson, Stefán Már Stefánsson, Þóra Hrafnisdóttir & Kristín Harðardóttir 2017. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns. Gagnaskýrsla fyrir árið 2016 ásamt viðbótargögnum fyrir árið 2015. Náttúrufræðistofa Kópavogs (fjölrit nr. 2-2017). 22 bls.
24. Ferrara, O., Vagaggini, D. & Margaritora, F.G. 2002. Zooplankton abundance and diversity in Lake Bracciano, Latium, Italy. *Journal of Limnology* 61 (2). 169–175.
25. Devetter, M. & Sed'a, J. 2003. Rotifer fecundity in relation to components of microbial food web in a eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* 504 (1–3). 167–175.
26. Nilssen, J.P. & Elgmork, K. 1977. *Cyclops abyssorum* – life cycle dynamics and habitat selection. *Memorie dell'istituto italiano di idrobiologia* 34. 197–238.
27. Jersabek, C.D., Brancelj, A., Stoch, F. & Schabetsberger, R. 2001. Distribution and ecology of copepods in mountainous regions of the Eastern Alps. *Hydrobiologia* 453/454. 309–324.
28. Torke, B. 2001. The distribution of calanoid copepods in the plankton of Wisconsin lakes. *Hydrobiologia* 453/454. 351–365.
29. Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist, Jonsson, B., Pétur M. Jónasson, Sandlund, O.T. & Skúli Skúlason 1994. Modifications in life history characteristics of planktivorous arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*. 25. 2108–2112.
30. Sigurður S. Snorrason, Guðbjörg Ásta Ólafsdóttir, Finnur Ingimarsson & Hilmar J. Malmquist 1999. Sveiflur í stærð og kynþroskaaldri murtu í Þingvallavatni. Veggspjald og útdráttur. Í: (Ritstj. Sigurður S. Snorrason & Róbert A. Stefánsson) Líffræðirannsóknir á Íslandi. Afmælisráðstefna Líffræðifélags Íslands og Líffræðistofnunar Háskólans. Hótel Loftleiðum 18.–20. nóvember 1999. Háskólaútgáfan og Háskóli Íslands, Reykjavík.
31. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson (ritstj.) 2002. Þingvallavatn. Undraheimur í mótun. Mál og menning, Reykjavík. 303 bls.
32. Gunnar Steinn Jónsson 2016. Þingvallavatn – ákoma og afrennsli. Umhverfis- og auðlindaráðuneytið, Reykjavík. 31 bls.

UM HÖFUNDA



Finnur Ingimarsson (f. 1967) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1993 og 4. árs verkefni við sama skóla 2002. Hann hóf störf á Náttúrufræðistofu Kópavogs 1993 og starfaði þar og á Líffræðistofnun HÍ til 1998. Finnur var ráðinn forstöðumaður Náttúrufræðistofunnar 2015.



Haraldur Rafn Ingvason (f. 1969) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1996 og MS-prófi við sama skóla 2002, þar sem sjónum var beint að fæðu og afkomu mýflugulirfa í Mývatni. Í millitíðinni var hann m.a. í hlutastarfi á Líffræðistofnun HÍ. Árið 2002 hóf hann störf á Náttúrufræðistofu Kópavogs.



Þóra Hrafnisdóttir (f. 1963) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1988 og MS-prófi í vatnalíffræði við Hafnarháskóla 2003. Þóra hefur starfað við rannsóknir á Líffræðistofnun HÍ, Náttúrufræðistofnun Íslands og Náttúrufræðistofu Kópavogs. Hún hóf störf á Náttúruminjasafni Íslands um mitt ár 2018.



Stefán Már Stefánsson (f. 1976) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands árið 2000 og MS-prófi við sama skóla 2005, þar sem samfélög og lífsferlar rykmýs í dragám voru til rannsóknar. Stefán starfaði á Líffræðistofnun HÍ á árunum 2000–2005 og á Veidimálastofnun fyrir hluta ársins 2006. Stefán hóf störf á Náttúrufræðistofu Kópavogs um mitt ár 2006.



Kristín Harðardóttir (f. 1966) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands árið 1992 og MS-prófi í fiskifræði við Björgvinjarháskóla 2001. Kristín hefur m.a. starfað við fiskirannsóknir á Hafrannsóknastofnun og við mat á losun gróðurhúsalofttegunda á Umhverfisstofnun. Árið 2013 hóf hún störf á Náttúrufræðistofu Kópavogs. Í upphafi árs 2019 hóf hún störf á Náttúruminjasafni Íslands.

PÓST- OG NETFÖNG HÖFUNDA / AUTHORS' ADDRESSES

Finnur Ingimarsson
Náttúrufræðistofu Kópavogs
Hamraborg 6a
200 Kópavogi
finnur@natkop.is

Stefán Már Stefánsson
Náttúrufræðistofu Kópavogs
Hamraborg 6a
200 Kópavogi
stefanmar@natkop.is

Haraldur Rafn Ingvason
Náttúrufræðistofu Kópavogs
Hamraborg 6a
200 Kópavogi
haraldur@natkop.is

Kristín Harðardóttir
Náttúruminjasafni Íslands
Suðurlandsbraut 24
108 Reykjavík
kristin.harardottir@nmsi.is

Þóra Hrafnisdóttir
Náttúruminjasafni Íslands
Suðurlandsbraut 24
108 Reykjavík
thora.k.hrafnisdottir@nmsi.is

Vatnavistfræðingurinn og frumkvöðullinn Pétur M. Jónasson

PÉTUR M. JÓNASSON, vatnavistfræðingur og prófessor emerítus, fæddist í Reykjavík fyrir hartnær hundrað árum og er enn að við rannsóknir og skriftir. Hann kynntist ungur gjöfum og töfrum Þingvallavatns sem smali á Miðfelli við vatnið austanvert. Á löngum og glæstum starfsferli hefur Pétur sem náttúruvísindamaður og brautryðjandi í vatnavistfræði verið einstaklega iðinn við að fræða bæði almenn og vísindasamfélagið um lífverur og vistkerfi í vötnum á norðurhveli jarðar. Rannsóknir Péturs og samstarfsmanna hans ná til nokkurra landa en eru einna umfangsmestar á Íslandi, á Mývatni og Þingvallavatni. Samhliða vísindastarfi og útgáfu rita hefur Pétur unnið ötullega að verndun vatnavistkerfa sem hann hefur rannsakað. Það er Pétri öðrum fremur að þakka að bæði Mývatn og Laxá og Þingvallavatn eru vernduð með sérlögum sem koma eiga í veg fyrir

að vistkerfin með hinum einstöku náttúruundrum sínum spillist af völdum manna. Pétur hefur einnig unnið einarðlega að verndun Esrom-vatns, næststærsta stöðuvatns Danmerkur. Auk framlags Péturs á sviði náttúruvísindasóknar, og þar að lútandi útgáfu og miðlun, hefur Pétur lagt drjúgt fram til varðveislu menningararfs þjóðarinnar með veglegum bóka- og tímaritagjöfum til landsmanna. Þar er einkum um að ræða náttúrufræðirit, mest frá Evrópu, sem mörg hver eru gömul, fágæt og dýrmæt. Pétur hefur sannað með góðu fordæmi og á árangursríkan hátt hversu miklu einstaklingur getur áorkað til aukins skilnings á náttúrunni og mikilvægi skynsamlegrar umgengni við hana, þegar saman fara vísindaleg nákvæmni, rökhyggja, fróðleiksporsti og færni til að miðla bæði þekkingu og væntumþykju um undur náttúrunnar.

INNGANGUR

Á síðustu áratugum hafa náttúruvernd og sjálfbær nýting náttúruauðlinda öðlast æ mikilvægari sess í lífi okkar. Þetta endurspeglast meðal annars í nýjum lögum og margvíslegum breytingum á eldri lögum, svo og í bættri stjórnsýslu hvað þessi mál varðar. Þekking á náttúrunni og skilningur á ferlum náttúrulegra breytinga eru einar af höfuðforsendum þess að stjórnvöld geti tekið skynsamlegar ákvarðanir um nýtingu og vernd náttúruverðmæta. Um miðja síðustu öld óx úr grasi kynslóð náttúruvísindamanna sem gerðu sér ljósa grein fyrir þessu. Jafnframt var þeim ljóst að gera þyrfti stóráttak við að kortleggja og rannsaka íslenska náttúru. Einn þessara vísindamanna er Pétur M. Jónasson, sem þetta sérstaka tölublað Náttúrufræðingsins um Þingvallavatn er tileinkað.

MÓTUN VÍSINDAMANNS

Pétur Mikkel Jónasson fæddist 18. júní 1920 í Reykjavík. Á unga aldri dvaldist hann hjá afa sínum og ömmu í Miðfelli á bökkum Þingvallavatns og þar drakk hann í sig stórbrotna náttúru Þingvallaveitar. Hann tók þátt í írekstri kviðsiginna djúpleikja, hlustaði á vatnið krauma á lygnum haustkvöldum þegar murtan gekk á grunn til hrygningar og á átti fótum fjör að launa þegar snæugla sótti að honum við Prestastein undir fellinu. Síðar átti það fyrir Pétri að liggja að helga sig rannsóknum á náttúru vatna, ekki síst Mývatns og Þingvallavatns.

Að loknu stúdentsprófi við Menntaskólann í Reykjavík árið 1939 hélt Pétur til náms við Hafnarháskóla og lagði þar stund á líffræði. Það var einkum faðir Péturs sem hvatti hann til skólagöngu og utanfarar þrátt fyrir lítil efni og

þröngan kost. Seinni heimsstyrjöldin skall á þegar Pétur var á leið til Kaupmannahafnar um borð í Brúarfossi og þar ílentist hann og dvaldist öll stríðsárin við kröpp kjör.

Í fyrstu stóð hugur Péturs til náms í fiskifræði og hafði hann sérstakan áhuga á að vinna með ýsu (*Melanogrammus aeglefinus*). Á þessum tímum var stækkun landhelgi Íslands mjög til umræðu og meðal annars borið við nauðsyn þess að grípa til verndaraðgerða vegna ofveiði botnvörpunga, eins og þá hétu, á flatfiski og ýsu.¹ Haft er eftir Pétri að þetta hafi haft áhrif á hann. Það ýtti enn frekar undir áhuga Péturs á fiskifræði að á útstíminu með Brúarfossi, sem kom við á Norðfirði til að taka frosinn fisk, sá Pétur til breskra togara á veiðum, nánast uppi í harða landi. Þegar hann kom í Hafnarháskóla var C.G. Johannes Petersen prófessor í sjávarlíffræði nýlega



Miðfell og samnefndur bær. Hér var Pétur M. Jónasson smali í tólf sumur hjá móðurforeldrum sínum, Guðmundi Jónssyni Ottesen og Þuríði Þorláksdóttur, og hér kynntist hann fyrst Þingvallavatni. Fjær sést til Þórisjökuls, Hrafnabjarga, Kálfstinda og Reyðarbarms.

fallinn frá og fiskifræði var ekki lengur kennd við skólann. Vatnalíffræði var hins vegar orðin mjög öflug fræðigrein undir stjórn Carl J. Wesenberg-Lund prófessors og Kaj Berg, sem tók við af honum 1939. Hugur Péturs beindist í kjölfarið að líffræði stöðuvatna og að loknu þriggja ára almennu námi skráði hann sig í mastersnámi í vatnalíffræði. Pétur lauk mastersprófi í dýrafræði frá Hafnarháskóla árið 1952 og var aðalrannsóknarverkefni hans vistfræði Susá-árinna á Sjálandi.² Í kjölfarið hóf Pétur

rannsóknir á vistfræði stöðuvatna með áherslu á stofnvistfræði og framleiðni lykiltegunda hryggleysingja á mismunandi búsvæðum á botninum og vægi þeirra í orkuflæði vistkerfisins. Valdi hann Esrom-vatn á Sjálandi til þeirra rannsókna og varði síðar doktorsritgerð (dr. scient.) um vatnið við Hafnarháskóla árið 1972.³ Hann gerðist kennari við Hafnarháskóla 1956 og gegndi störfum adjunkts og lektors við skólann þar til hann var skipaður forstöðumaður Vatnalíffræðistofnunar Hafnar-

háskóla (Københavns Universitets Ferskvandsbiologisk Laboratorium) í Hillerød árið 1977 og síðan prófessor í vatnalíffræði árið 1979. Pétur gegndi því starfi þar til hann varð sjötugur árið 1990. Hann starfaði áfram sem prófessor emerítus við skólann fram til ársins 2017. Pétur var jafnframt eini prófessorinn í vatnalíffræði í Danmörku á árabílinu 1972–1990 og fyrsti íslenski prófessorinn við Hafnarháskóla í öðrum greinum en íslenskum og norrænum fræðum.



Áð í Vatnsvíkinu á alþingishátíðinni 1930. Frá vinstri: Pétur Ottesen, Guðmundur, móðurafi Péturs, Púriður, móðuramma Péturs, Jónas Guðmundsson Ottesen, faðir Péturs, Þorlákur Guðmundsson Ottesen, Halldóra Guðmundsdóttir, stúlka óþekkt (fluttist til Kaupmannahafnar) og Pétur M. Jónasson.

BRAUTRYÐJANDI Í VATNALÍFFRÆÐI

Pétur M. Jónasson er þekktasti vistfræðingur og vatnalíffræðingur sem Ísland hefur alið. Grunninn að yfirgripsmikilli vistfræðiþekkingu sinni lagði Pétur með rannsóknum í dönskum vatnakerfum um og upp úr miðri síðustu öld. Þar ber hæst rannsóknirnar á Susá, stærsta vatnsfalli Sjálands, og Esromvatni, sem einnig er á Sjálandi og annað stærsta stöðuvatn Danmerkur. Rannsóknir Péturs á samfélögum og vistfræði botndýra í Susá teljast til brautryðjendaverka í rannsóknum á vistfræði straumvatna. Niðurstöður rannsóknanna í Susá birtu Pétur í fræðiritinu *Folia Limnologica Scandinavia* árið 1948² og má segja að sú umfjöllun sé hin fyrsta sinnar tegundar um dýrasamfélög í ám á Norðurlöndum og reyndar einu rannsóknir á vistkerfum straumvatna í heiminum á þessum tíma. Sá þráður

var raunar ekki tekinn upp aftur fyrr en á sjöunda áratugnum, eða meira en 20 árum síðar.⁴ Til þessara rannsókna er jafnan vitnað þegar samfélög hryggleysingja í ám á laufskógabelti Norðurlanda eru borin saman við samfélög í ám á öðrum gróðurbeltum, barrskógabeltinu og heimsskautatúndrunni.⁴

Rannsóknirnar í Esromvatni urðu doktorsverkefni Péturs. Hann varði ritgerð sína við Hafnarháskóla árið 1972² og beindi sjónum að samfélagi botndýra, einkanlega að rykmýinu *Chironomus anthracinus*.³ Á daginn kom að mýið hafði mikil áhrif á virkni vistkerfisins í vatninu. Með rannsóknunum sýndi Pétur meðal annars fram á mikilvægi umhverfisþátta á borð við súrefnisstyrk við mótun lífshátta hjá rykmýinu. Framlag Péturs til fræðanna laut einnig að bættum aðferðum við sýnatöku. Hann endurbætti sýnatökutækni og lét meðal

annars útbúa nýjar gerðir af gildrum og sigtum til að safna botnhryggleysingjum.⁵ Rannsóknir Péturs á botndýrunum í Esromvatni voru mjög umfangsmiklar og vandaðar og enn í dag eru þær skólabókardæmi við kennslu í vatnalíffræði á háskólastigi.⁶

Árið 1971 hófst Pétur handa við rannsóknir á vistkerfi Mývatns. Þessar rannsóknir settu mark sitt á náttúrufræðirannsóknir á Íslandi. Þetta voru fyrstu kerfisbundnu rannsóknirnar á vistkerfi stöðuvatna hér á landi og jafnframt fyrstu rannsóknir sem Danir og frændþjóðir okkar á Norðurlöndum tóku þátt í í einhverjum mæli eftir síðari heimsstyrjöldina. Þær voru rökrétt framhald af rannsóknum Péturs á vistkerfi Esromvatns en með þeim lagði hann mikilvægan grunn að aðferðafræði sem enn er höfð til hliðsjónar í rannsóknum á vexti og framleiðni lífvera í stöðuvötnum.³



Sýnataka á Esrom-vatni, Sjálandi. Pétur heldur á svokölluðu kajakröri, tæki sem notað er til að taka sýni úr botnseti vatna og er kennt við pólska vatnalíffræðinginn Zdzisław Kajak.



Pétur við sýnatöku á Esrom-vatni um borð í vatnabát sem bróðir hans, Jón Örn Jónasson (1923–1983) skipasmiður, smíðaði. Báturinn var fluttur til Íslands 1974 og notaður í mörg ár við rannsóknir á Þingvallavatni. Þetta fley var völundarsmið og kallaður „Jón á ellefu“, í höfuðið á bátasmíðnum sem ólst upp á Framnesvegi 11 í Reykjavík. Til gamans má geta þess að Jón var afar knár knattspyrnumaður, eindreginn KR-ingur, markakóngur Íslandsmótsins 1943 og lék í fyrsta knattspyrnulandsliði Íslendinga gegn Dönum árið 1946.

Þegar frumrannsóknir á Mývatni lauk og aðrir tóku við keflinu þar, þá sneri Pétur sér að Þingvallavatni, og voru rannsóknir á vistkerfi Þingvallavatns aðalviðfangsefni hans frá miðjum áttunda áratugnum og fram á hinn tíunda.⁷

Rannsóknir Péturs og samstarfsmanna hans á Mývatni og Laxá og Þingvallavatni,^{7,8} sem og Esromvatni,³ voru óvenju heildstæðar og sérstakar að því leyti að samtímis var hugað að fjölmörgum atriðum sem mynda umgjörð þessara vatna og móta náttúru þeirra. Rannsóknirnar tóku til jarðfræði, veðurfræði, vatnafræði, eðlis- og efnafræði og grasa- og dýrafræði og var reynt að tengja þessa þætti saman til að skilja betur gangverk náttúrunnar og orsakasambandi. Slík vinnubrögð eru grundvöllur markvissrar umræðu og ákvarðana um sjálfbæra nýtingu og verndun náttúruauðlinda.

Enn í dag standa fáar vistfræðirannsóknir jafnfætis þeim sem Pétur M. Jónasson veitti forstöðu um Mývatn og Þingvallavatn fyrir 20–40 árum. Þar kemur margt til, þar á meðal hæfileikar Péturs við að fá til liðs við sig hóp manna af ólíkum fræðasviðum, iðulega frá ýmsum löndum. Úr varð hugmyndaleg deigla sem eflist af ólíkri sýn og bakgrunni þátttakenda. Gott dæmi er rannsóknarhópurinn sem stóð að Þingvallavatnsrannsóknunum 1974–1992. Þar unnu saman um fimmtíu vísindamenn frá öllum norrænu ríkjum ásamt Kanada. Annar hæfileiki Péturs sem skiptir miklu máli í þessu sambandi var á sviði fjármála. Af mikilli elju og útsjónarsemi aflaði Pétur fjármuna úr ýmsum sjóðum til rannsóknarverkefnanna, jafnt á Íslandi sem erlendis.

Það er eftirtektarvert að frumrannsóknir Péturs og samstarfsmanna hans á Mývatni og Þingvallavatni á áttunda og níunda áratug síðustu aldar urðu síðar kveikja að fjölda rannsóknar- og vöktunarverkefna sem skilað hafa auknum skilningi á vistkerfum og þróun fjölbreytileika lífvera í þessum einstæðu vötnum. Einnig hlutu margir vísindamenn, þar á meðal íslenskir, framhaldsmenntun sína við þessar rannsóknir, og urðu síðan forsvarsmenn rannsókna í vatnalíffræði.

NÁTTÚRUVERNDARMAÐURINN

Það þætti gott æviverk að hafa kannað vistfræðilega leyndardóma þriggja ólíkra stöðuvatna, Esromvatns, Mývatns og Þingvallavatns. Af Péturs hálfu var hins vegar ljóst að þarna var einungis hálf vísa kveðin. Niðurstöður rannsókna skyldu vera grunnur að



Hér stendur Pétur á svölum eins af húsunum sem hýstu Vatnalíffræðistofnun Hafnarháskóla við Helsingørsgade í Hillerød. Þar hafði stofnunin aðsetur í meira en 100 ár, frá 1908 til 2013 þegar hún var flutt til Kaupmannahafnar. Pétur stýrði stofnuninni á árunum 1977–90. Útsýnið er ekki af verri endanum, með Friðriksborgarhöll og Slotsøen í bakgrunni.

mótun stefnu um umgengni og nýtingu og vernd þeirra margbrotnu gæða sem í vistkerfi vatnanna felast. Hér er vísað til framlags Péturs á sviði náttúruverndar á Íslandi, sem verður seint fullþakkað.

Í kjölfar rannsókna á Mývatni var vatnasvið Mývatns friðað með lögum 1974 (nr. 36/1974) og átti Pétur þar mikinn þátt því að rannsóknir hans og samstarfsmanna hans voru grundvöllur að lagasetningunni. Þarna sýndi sig hve framsýnn Pétur er. Hann sá til þess að allt svæðið sem hefur áhrif á vistfræði vatnsins var friðlýst, og það er einmitt þessi heildarsýn á náttúrufrýrbrigði og umgjörð þeirra sem nú er lögð áhersla á í mörgum ríkjum, og endurspeglast meðal annars í Vatnatilskipun Evrópu. Þó að þinghelgi Þingvalla hafi verið friðuð árið 1928 til að halda skipulagi Alþingishátíðarinnar í föstum skordum, þá var og er Pétur enn ötull talsmaður þess að stækka þjóðgarðinn og friðlýsa Þingvallavatn og allt vatnasvið þess. Á grundvelli þekkingarsköpunar Péturs

og fyrir atbeina hans má þakka honum að verulegu leyti setningu nýrra laga um þjóðgarðinn á Þingvöllum (nr. 47/2004) og laga um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess (nr. 85/2005). Í 4. grein laganna um þjóðgarðinn er fjallað sérstaklega um verndun Þingvallavatns, þ.e. þess hluta vatnsins sem er innan marka þjóðgarðsins. Þar segir að innan þjóðgarðsins sé „óheimilt að gera nokkuð það sem getur spillt eða mengað vatn þar, bæði vatn á yfirborði og grunnvatn“. Ennfremur: „Vernda skal lífríki Þingvallavatns og gæta þess að raska ekki búsvæðum og hrygningarstöðvum bleikjuafbrigða og urriðastofna sem nú lifa í vatninu.“ Þá er Þingvallanefnd „heimilt að setja sérstakar reglur til að framfylgja þessum ákvæðum um vatnsvernd innan þjóðgarðsins“. Tilgreint er um heimildarákvæði fyrir setningu sérstakra reglna í 7. grein laganna að þau geti átt við í tengslum við meðferð spilliefna, frárennsli og flutning á mengandi efnum innan þjóðgarðsins.

Líkt og í lögnum um þjóðgarðinn er í lögnum um verndun Þingvallavatns og vatnasviðsins, sem og í tilheyrandi reglugerð (650/2006), að finna ákvæði sem augljóslega eru ættuð beint úr ranni Péturs. Skýr dæmi um þetta er að finna í 5. og 18. grein reglugerðarinnar um framkvæmd verndunar vatnasviðs og lífríkis Þingvallavatns. Í 5. grein, sem er eins konar lykilgrein að verndun vatnsins, er Þingvallavatn og vatn á verndarsvæðinu skilgreint sem „viðkvæmur viðtaki“ og tiltekið að það skuli falla í „flokk A sem ósnortið vatn, sbr. reglugerð um varnir gegn mengun vatns“ (þ.e. nr. 796/1999). Þá segir í 18. grein að Heilbrigðisnefnd Suðurlands skuli gera grein fyrir flokkun Þingvallavatns í samræmi við reglugerð nr. 796/1999 miðað við fyrirliggjandi gögn og þar er tekið fram, sem er eftirtektarvert, að „Þingvallavatn telst viðkvæmt fyrir köfnunarefnismengun, sbr. reglugerð um varnir gegn mengun vatns af völdum köfnunarefnissambanda frá landbúnaði



Eldhuginn lætur ekki deigan síga, langt kominn á tíræðisaldurinn. Hér situr Pétur við skriftir á heimili sínu í Hillerød 2015. Ljósmynd: Álfheiður Ingadóttir.

og öðrum atvinnurekstri“. Hér skína í gegn áhyggjur Péturs af hættunni sem lífríki Þingvallavatns stafar af aukinni ákomu niturs (köfnunarefnis) en uppsprettur þess tengjast einkum bruna jarðefnaeldsneytis og fráveitu og losun skólps. Nitur er, einkum í formi upp-leysts nitrats (NO_3), það næringarefni sem helst er af skörnum skammti fyrir þörunga og plöntur í stöðuvötnum á Íslandi^{8,9} og því kann aukning í ákomu niturs að leiða til breytinga á frumframleiðnikerfum vatnsins, með ófyrirsjáanlegum afleiðingum fyrir vistkerfið í heild. Hér byggir Pétur ekki aðeins á rannsóknarniðurstöðum í sjálfu Þingvallavatni og vatnasviði þess, heldur nýtir hann einnig þekkingu sína á vötnum erlendis sem glíma við afleiðingar niturmengunar.

Barátta Péturs fyrir hreinu og tæru Þingvallavatni hefur verið einörð og allt lagt undir til að forða því að vatnið mengist frá sumarhúsaþbyggð og aukinni umferð.¹⁰ Nýjustu rannsóknir í Þing-

vallavatni renna stöðum undir áhyggjur Péturs af aukinni niturákomu í vatnið^{11,12} og er brýnt að bregðast við.

Við þetta má bæta að rannsóknir Péturs og samstarfsmanna hans áttu mikinn þátt í að Þingvellir og nyrsti hluti Þingvallavatns voru samþykkt á Heimsminjaskrá UNESCO árið 2004 sem menningararfleifð. Árið 2011 var skref tekið til frekari verndar vatnsins og vatnasviðsins. Stjórnvöld lögðu þá fram tillögu til Heimsminjanefndar Sameinuðu þjóðanna þess efnis að Þingvallavatn og allt vatnasviðið verði sett á yfirlitsskrá um þá staði sem ætlunin er að tilnefna sem heimsminjar UNESCO vegna einstakrar náttúruarfleifðar. Þegar þetta er ritið hefur þessi tilnefning ekki gengið eftir.

MIÐLUN ÞEKKINGAR

Á sviði útgáfu og miðlunar rannsóknarniðurstæðna hefur Pétur verið afar afkastamikill. Auk náms- og prófritgerða liggja eftir hann ríflega eitt

hundrað vísindagreinar, bókarkaflar og bækur um vatnavistfræði og náttúruvernd (sjá ritaskrá í viðauka). Efninu hafa að mestu leyti verið gerð skil í erlendum fagritum sem eru misaðgengileg almenningi og einkum ætluð vísindasamfélaginu. En Pétri er ekki síður annt um að fræða og upplýsa almenning og opna augu hans fyrir náttúrunni og undrum hennar. Í þessu skyni stóð Pétur ásamt Páli Hersteinssyni að útgáfu bókarrinnar *Þingvallavatn: Undraheimur í mótun*, veglegu riti fyrir almenning sem hlaut Íslensku bókmenntaverðlaunin árið 2002 í flokki fræðiritra. Í bókinni er fjöldi ritgerða um vatnið, mótunarsögu og lífríki þess og vatnasviðsins alls, svo og greinar eftir Pétur sjálfan um verndargildi vatnsins og vatnasviðsins. Síðasta afrek Péturs á sviði almenningsfræðslu var unnið árið 2011 þegar út kom bókin *Lake Þingvallavatn – a world evolving* á vegum bókaútgáfunnar Opnu.¹³ Bókin er 326 blaðsíður og ætluð enskumælandi náttúruvinnendum.



Við opnun sýningar Náttúruminjasafns Íslands, Vatnið í náttúru Íslands, 1. desember 2018. Þar var Pétur M. Jónasson heiðursgestur. Frá vinstri: Lars Løkke Rasmussen, forsætisráðherra Danmerkur, og Sólrún Jákupsdóttir, Eliza Jean Reid, eiginkona forseta Íslands, Katrín Jakobsdóttir forsætisráðherra, Guðni Th. Jóhannesson forseti Íslands, Lilja D. Alfreðsdóttir mennta- og menningarmálaráðherra, Pétur M. Jónasson og Hilmar J. Malmquist forstöðumaður Náttúruminjasafns Íslands. Ljós.: Viktor Richardsson.

VEGLEGAR GJAFIR TIL ÍSLENDINGA

Pétur hefur reitt fram óvenju umfangsmikil vísindaleg verk um náttúru Íslands, sem hann hefur sjálfur unnið að og búið til. Framlag hans til menningar- og náttúruarfs þjóðarinnar felst einnig í veglegum bóka- og tímaritagjöfum til landsmanna. Fyrst ber að geta rausnarlegrar gjafar frá Vatnalíffræðistofnun Hafnarháskóla í Hillerød til Náttúrufræðistofu Kópavogs haustið 2011. Pétur átti frumkvæði að gjöfinni sem samanstendur af handbókum og alþjóðlegum tímaritum á sviði vatnalíffræði og var safnkosturinn hluti af bókasafni Vatnalíffræðistofnunarinnar. Vegna flutnings stofnunarinnar frá Hillerød til Kaupmannahafnar og plássleysis í nýjum húsakynnum bauðst einum höfundum þessarar greinar, Hilmar J. Malmquist, sem stundaði nám við stofnunina á árunum 1985–1992, að eignast stóran hluta bókasafnsins. Það var þegið með þökkum og safnkosturinn

fluttur til Íslands á haustdögum 2011. Nú hefur Náttúruminjasafn Íslands tekið við safnkostinum. Bókartitlarnir eru alls 495 en bækurnar um 560 talsins. Tímaritin eru 23 og fjöldi eintaka rúmlega 840. Flest verkin eru gömul og voru gefin út á tímabilinu 1850–1950. Elsta bókin er frá 1805 en alls eru 68 bækur frá tímabilinu 1805–1900. Á meðal bókana eru fágæt og verðmæt verk, auk langra tímaritarada á sviði vatnalíffræði sem hvergi eru til hér á landi og óvída annars staðar í Evrópu.

Í annan stað ber að geta gjafar Péturs úr einkasafni hans til Náttúruminjasafnsins sem Pétur og dætur hans, Margrét og Kristín, afhentu við hátíðlega athöfn í Veröld – húsi Vigdísar Finnbogadóttur sunnudaginn 2. desember 2018. Afhendingin stóð í tengslum við opnun sýningar Náttúruminjasafns Íslands, *Vatnið í náttúru Íslands*, í Perlunni daginn áður, á 100 ára fullveldisafmæli Íslands, þar sem Pétur var heiðursgestur. Gjöf Péturs

fyllir þrjú trébreitti og eru þar um 500 náttúrufræðileg rit eftir evrópska náttúrufræðinga, frá ofanverðri 17. öld og fram á 21. öld. Margt þessara verka er mikið fágæti og afar dýrmætt. Elsta bókin, *Anatome Animalium*, kom út í Amsterdam árið 1681 og er eftir hollenska lækninn og líffærafræðinginn Gerard Blasius (1627–1682). Bókin er hinn mesti dýrgripur, um 500 blaðsíður, bundin í skinn og ríkulega myndskreytt.

FÉLAGSSTÖRF OG VIÐURKENNINGAR

Pétur hefur um langt skeið verið félagi í ýmsum vísindafélögum, meðal annars Konunglega danska vísindafélaginu (Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab), Norsku vísindaakademíunni (Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab) og Vísindafélagi Íslendinga. Hann var forseti Alþjóðasamtaka vatnalíffræðinga (Societas Internationalis Limnologiae, SIL) tímabilið 1989–1995 og í mörg ár varaforseti Norræna



Vigdís Finnbogadóttir, fyrrverandi forseti Íslands, og Pétur M. Jónasson hafa verið vinir um langt skeið. Vigdís hefur sýnt rannsóknnum Péturs mikinn áhuga og lagt honum lið með ýmsum hætti. Hún skrifaði meðal annars formála í Þingvallabækur hans sem út komu 1992, 2002 og 2011. Myndin er tekin í desemberbyrjun 2018 í Veröld – húsi Vigdísar þegar Náttúruminjasafn Íslands veitti viðtöku veglegri bóka- og tímaritagjöf úr einkasafni Péturs. Ljós.: Álfheiður Ingadóttir.

vistfræðiráðsins (Nordisk kollegium för ekologi). Hann var um tíma aðalritstjóri *Zoology of Iceland*, ritröð um íslenskar dýrategundir sem Dýrafræðisafnið í Kaupmannahöfn (Zoologisk Museum) gefur út. Seinustu árin hefur hefur hann skipað eitt af þremur sætum í ritnefnd tímaritsins.

Pétur hefur hlotið ýmsar viðurkennningar á starfsferli sínum. Auk Verðlauna Jóns Sigurðssonar sem hann hlaut árið 2012 má nefna riddarakross hinnar íslensku fálkaorðu og riddarakross af Dannebrog. Árið 1987 veitti vísindasamfélagið honum ædsta heiðursmerki vatnalíffræðinga, Neuman-Thinemann-orðuna, sem kennd er við stofnendur Alþjóðasamtaka vatnalíffræðinga. Árið 2012 hlotnaðist Pétri sá heiður að vera tilnefndur til Náttúru- og umhverfisverðlauna Norðurlandaráðs. Verðlaunin eru veitt norrænni stofnun, fyrirtæki eða einstaklingi sem sett hefur fordæmi með því að samþætta virðingu fyrir umhverfinu í starfi sínu, eða með því að sýna

frumkvæði á annan hátt að sértækum aðgerðum umhverfinu til góða.

Pétur er heiðursdoktor við Hafnarháskóla og Háskóla Íslands og heiðursfélagi í Hinu íslenska náttúrufræðifélagi. Auk þess að vera í forystusveit vatnalíffræðinga um langt árabíl hefur Pétur reynst ötull liðsmaður hugvísinda. Þar ber ekki síst að nefna starf hans sem forseta Hins íslenska fræðafélags í Kaupmannahöfn. Það má meðal annars þakka dugnaði Péturs og brennandi áhuga að það tókst að gefa út í ljósprenti öll ellefu bindi Jarðabókar Árna Magnússonar og Páls Vídalíns ásamt tveimur viðbótarbindum (1980–1988).

LOKAORÐ

Eitt er að kunna vel til verka og sinna fræðimannsferli af alúð, og annað að vera fær um að hagnýta vísindagögn og niðurstöður þannig að eftir sé tekið. Pétri hefur auðnast hvort tveggja. Framlag hans til varðveislu menningar- og náttúruarfs þjóðarinnar er bæði óeig-

ingjarnt og ómetanlegt. Frumkvöðlinum og eldhuganum Pétri M. Jónassyni eigum við mikið að þakka.

Pétur kvæntist Dóru Gunnarsdóttur í Hellerup árið 1964 og eignuðust þau tvær dætur, Margræti viðskiptafræðing og Kristínu lögfræðing, báðar búsettar í Danmörku. Lengst af bjuggu Pétur og Dóra í Hillerød í nágrenni við Vatnalíffræðistofnunina. Mikill gestgangur var á heimili þeirra og heimboð fræðimanna og fræðihópa tíð með fullbúnum matarveislum og eldamennsku af bestu gerð. Dóra lést 2. febrúar 2018 á 92. aldursári. Pétur býr nú í þjónustuíbúð aldraðra í Nærum og fæst enn við fræðastörf og málefni náttúruverndar.

RITASKRÁ PÉTURS M. JÓNASSONAR

1948–1960

- Pétur M. Jónasson 1948. Quantitative studies of the bottom fauna of the river Susaa. *Folia Limnologica Scandinavica* 4. 204–287.
- Pétur M. Jónasson 1949. A quantitative river study. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 10. 232–235.
- Pétur M. Jónasson 1954. An improved funnel trap for capturing emerging aquatic insects, with some preliminary results. *Oikos* 5. 179–188.
- Pétur M. Jónasson 1955. The efficiency of sieving techniques for sampling freshwater bottom fauna. *Oikos* 6. 183–208.
- Pétur M. Jónasson 1955. Aug. Thienemann: Chironomus. *Entomologiske Meddelelser* 27. 96–98.
- Pétur M. Jónasson 1957. The mesh factor in sieving techniques. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 13. 806–867.
- Pétur M. Jónasson & Mathiesen, H. 1959. Measurements of primary production on two Danish eutrophic lakes, Esrom Sø and Furesø. *Oikos* 10. 137–167.

1961–1970

- Pétur M. Jónasson 1961. Masseforekomst af mosdyr i nogle danske søer. *Ferskvandsfiskeribladet* 59(2). 48–54.
- Pétur M. Jónasson 1961. Population dynamics in *Chironomus anthracinus* Zett. in the profundal zone of Lake Esrom. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 14. 196–203.
- Pétur M. Jónasson, Berg, K. & Ockelmann, K.W. 1962. The respiration of some animals from the profundal zone of a lake. *Hydrobiologia* 19. 1–40.
- Pétur M. Jónasson 1963. The growth of *Plumatella repens* and *P. fungosa* (Bryozoa Ectoprocta) in relation to external factors in Danish eutrophic lakes. *Oikos* 14. 121–138.
- Pétur M. Jónasson 1964. The relationship between primary production and production of profundal bottom invertebrates in a Danish eutrophic lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 15. 471–480.
- Pétur M. Jónasson & Berg, K. 1965. The oxygen consumption of profundal lake animals at low oxygen content of the water. *Hydrobiologia* 26. 131–143.
- Pétur M. Jónasson 1965. Factors determining population size of *Chironomus anthracinus* in Lake Esrom. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen* 13. 139–162.
- Pétur M. Jónasson 1965. Esrom Sø og dens fredning. *Danmarks natur* 4. 104–114.
- Pétur M. Jónasson & Kristiansen, J. 1967. Primary and secondary production of Lake Esrom: Growth of *Chironomus anthracinus* in relation to seasonal cycles of phytoplankton and dissolved oxygen. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 52. 163–217.
- Pétur M. Jónasson 1969. Biologisk undersøgelse af recipienter. *Bls.* 28–34 í: Supplement – Spildevandsrensning. Teknisk Forlag, Kaupmannahöfn.
- Pétur M. Jónasson 1969. Bottom fauna and eutrophication. Í: *Eutrophication: Causes, consequences, correctives. Proceedings of a Symposium* (ritstj. G.A. Rohlich). National Academy of Science, Washington. 274–305.
- Pétur M. Jónasson 1969. Dyrelivet på barbunden. *Danmarks natur* 5. 281–302.

1971–1980

- Pétur M. Jónasson 1971. Population studies of *Chironomus anthracinus*. Í: *Dynamics of populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on "Dynamics of numbers in populations"*, (ritstj. den Boer, P.J. & Gradwell, G.R.), Oosterbeek 7–18 September 1970. Pudoc, Wageningen. 220–232.
- Pétur M. Jónasson 1972. Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Esrom. *Oikos* (Suppl. 14). 1–146.
- Pétur M. Jónasson 1972. Recipientforhold i søer. *ATV's Forureningskonferencer* 1971. Akademiet for de Tekniske Videnskaber, Lynby. 86–88.
- Pétur M. Jónasson 1972. Søers økologi. *Magisterbladet* 22. 16–17.

Plagens, U; E.J. Fittkau; Pétur M. Jónasson & G. Braunitzer 1972. Vergleichende Untersuchungen der Hämoglobine verschiedener Chironomiden. *Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. VI International Symposium über Struktur und Bau der Erythrocyten* 19.–22. ágúst 1970, (ritstj. Fittkau, E.J. & Braunitzer, G.). 183–190.

Pétur M. Jónasson & Thorhauge, F. 1972. Life cycle of *Potamothenis hammoniensis* (Michaelsen) (Oligochaeta, Tubificidae) in the profundal of Lake Esrom, Denmark. *Oikos* 23. 151–158.

Pétur M. Jónasson 1972. Kaj Berg. *Bls.* 115–119 í: Københavns Universitets Festskrift november 1972.

Pétur M. Jónasson 1974. Esrom Sø – Danmarks største ferskvandsbassin. *Naturens Verden* 58. 216–224.

Pétur M. Jónasson 1975. Population ecology and production of benthic detritivores. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19. 1066–1072.

Pétur M. Jónasson 1975. Mývatn – en oase ved polarcirklen. *Naturens Verden* 1975. 305–327. Kaupmannahöfn.

Pétur M. Jónasson 1975. Kaj Berg. *Archiv für Hydrobiologie* 76. 256–264.

Pétur M. Jónasson, Lastein, E. & Rebsdorf, A. 1975. Production, insolation and nutrient budget of eutrophic Lake Esrom. *Oikos* 25. 255–277.

Pétur M. Jónasson & Lindegaard-Petersen, C. 1975. Life cycles of *Chironomus hyperboreus* Staeger and *Tanytarsus gracilentus* Holmgren (Chironomidae, Diptera) in Lake Mývatn, Northern Iceland. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19. 3155–3163.

Pétur M. Jónasson & Thorhauge, F. 1976. Population dynamics of *Potamothenis hammoniensis* in the profundal of eutrophic Lake Esrom with special reference to environmental and competitive factors. *Oikos* 27. 193–203.

Pétur M. Jónasson & Thorhauge, F. 1976. Production of *Potamothenis hammoniensis* in the profundal of eutrophic Lake Esrom. *Oikos* 27. 204–209.

Pétur M. Jónasson 1977. Lake Esrom research 1967–1977. *Folia Limnologica Scandinavica* 17. 67–89.

Pétur M. Jónasson 1977. Zoobenthos of lakes. *Edgardo Baldi Memorial Lecture. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 20. 13–38.

Pétur M. Jónasson, Hákon Aðalsteinsson, Hunding, C., Lindegaard, C. & Jón Ólafsson 1977. Limnology of Iceland. *Folia Limnologica Scandinavica* 17. 111–123.

Pétur M. Jónasson (ritstj.) 1979. Ecology of eutrophic, subarctic Lake Mývatn and the River Laxá. *Oikos* 32. 1–308.

Pétur M. Jónasson 1979. Lake Mývatn: Introduction. *Oikos* 32. 1–16.

Pétur M. Jónasson 1979. The Lake Mývatn ecosystem. *Oikos* 32. 289–305.

Pétur M. Jónasson 1979. The River Laxá ecosystem. *Oikos* 32. 306–308.

Lindegaard, C. & Pétur M. Jónasson 1979. Abundance population dynamics and production of zoobenthos in Lake Mývatn, Iceland. *Oikos* 32. 202–227.

Pétur M. Jónasson 1979. Lake Thingvallavatn – a Nordic project in Iceland. *Nord Ecol Newsletter* 5. 5–7.

Pétur M. Jónasson & Lindegaard, C. 1979. Zoobenthos and its contribution to the metabolism of shallow lakes. *Archiv für Hydrobiologie. Beihefte. Ergebnisse der Limnologie* 13. 162–180.

Pétur M. Jónasson & Hákon Aðalsteinsson 1979. Phytoplankton production in shallow eutrophic Lake Mývatn, Iceland. *Oikos* 32. 113–138.

Pétur M. Jónasson 1980. Energy flow in Lake Mývatn. *Nord Ecol Newsletter* 12. 3–4.

Pétur M. Jónasson 1980. Esrom søs økosystem. *Miljøvern* 6. 11–16.

1981–1990

Pétur M. Jónasson 1981. Energy flow in a subarctic, eutrophic lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 21. 389–393.

Pétur M. Jónasson 1981. Københavns Universitets Ferskvandsbiologiske Laboratorium. *Bls.* 249–253 í: *Bogen om Hillerød* (ritstj. Andersen, J.). Mentor, Hillerød.

Holopainen, I.J. & Pétur M. Jónasson 1983. Long-term population dynamics and production of *Pisidium* (Bivalvia, Sphaeriidae) in the profundal of Lake Esrom. *Oikos* 40. 99–117.

- Pétur M. Jónasson 1983. Advarsel: Esrom Sø trues af forurening. Frederiksborg Amts Avis 3. júlí, bls. 21–22.
- Pétur M. Jónasson 1984. Decline of zoobenthos through five decades of eutrophication in Lake Esrom. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 22. 800–804.
- Pétur M. Jónasson 1984. Oxygen demand and long term changes of profundal zoobenthos. Hydrobiologia 15. 121–126.
- Pétur M. Jónasson 1984. The ecosystem of eutrophic Lake Esrom. Bls. 177–204 í: Lakes and Reservoirs (ritstj. Goodall, D.W. & Taub, F.B). (Ecosystems of the world 2). Elsevier Science, Amsterdam.
- Dall, P.C., Lindegaard, C., Erlendur Jónsson, Gunnar Steinn Jónsson & Pétur M. Jónasson 1984. Invertebrate communities and their environment in the exposed littoral zone of Lake Esrom, Denmark. Archiv für Hydrobiologie (Suppl. 69). 477–524.
- Pétur M. Jónasson 1984. Forsuring af ferskvandets økosystemer. Naturens Verden 1984. 106–115.
- Sandlund, O.T., Jonsson, B., Hilmar J. Malmquist, Gydemo, R., Lindem, T., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason & Pétur M. Jónasson 1987. Habitat use of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn. Environmental Biology of Fishes 20. 263–274.
- Kairesalo, T., Karin Gunnarson, Gunnar Steinn Jónsson & Pétur M. Jónasson 1987. The occurrence and photosynthetic activity of epiphytes on the tips of *Nitella opaca* AG (Charophyceae). Aquatic Botany 28. 333–340.
- Pétur M. Jónasson 1987. De vogter søer og åer. Søs miljø og dyreliv 1908–1983. 1–49.
- Pétur M. Jónasson 1987. De vogter søer og åer. Frederiksborg Amts Avis 10. maí 1987, bls. 6.
- Pétur M. Jónasson 1989. Nostalgiske minder fra Suserup-laboratoriet i fyrrerne. Festskrift for Suserup-laboratoriet, Hillerød.
- Jonsson, B., Sandlund, O.T., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist, Pétur M. Jónasson, Gydemo, R. & Lindem, T. 1988. Life history variation of polymorphic Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Lake Thingvallavatn, Iceland. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45. 1537–1547.
- Sandlund, O.T., Jonsson, B., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist, Gydemo, R., Lindem, T. & Pétur M. Jónasson 1988. Density, length distribution and diet of age-0 Arctic charr *Salvelinus alpinus* in the surface zone of Thingvallavatn. Environmental Biology of Fishes 23. 183–195.
- Dall, P.C., Lindegaard, C. & Pétur M. Jónasson 1988. Water pollution in Denmark: A review with special reference to freshwater resources. Vatten 44. 96–103.
- Pétur M. Jónasson & Lindegaard, C. 1988. Ecosystem studies of North Atlantic Ridge lakes. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte 23. 394–403.
- Holopainen, I.J. & Pétur M. Jónasson 1989. Bathymetric distribution and abundances of *Pisidium* (Bivalvia, Sphaeriidae) in Lake Esrom from 1954 to 1988. Oikos 55. 324–334.
- Holopainen, I.J. & Pétur M. Jónasson 1989. Reproduction of *Pisidium* (Bivalvia, Sphaeriidae) at different depths in Lake Esrom, Denmark. Archiv für Hydrobiologie 116. 85–95.
- Sandlund, O.T., Jonsson, B., Pétur M. Jónasson, Hilmar J. Malmquist, Skúli Skúlason & Sigurður S. Snorrason 1989. Reproductive investment patterns in the polymorphic Arctic charr of Thingvallavatn, Iceland. Physiology and Ecology Japan. Special Volume 1. 383–392.
- Sigurður S. Snorrason, Skúli Skúlason, Sandlund, O.T., Hilmar J. Malmquist, Jonsson, B. & Pétur M. Jónasson 1989. Shape polymorphism in Arctic Charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. Physiological Ecology Japan. Special Volume 1. 393–404.
- Kairesalo, T., Gunnar Steinn Jónsson, Karin Gunnarson & Pétur M. Jónasson 1989. Macro- and microalgal production within a *Nitella opaca* bed in oligotrophic, subarctic Lake Thingvallavatn, Iceland. Journal of Ecology 77. 332–342.
- Pétur M. Jónasson 1989. Zoobenthos og omsætning af organisk stof i søer. Ferskvandsbiologisk laboratorium, Hillerød. 29 bls.
- Hamburger, K., Dall, P.C. & Pétur M. Jónasson 1990. The role of *Dreissena polymorpha Pallas* (Mollousca) in Lake Esrom energy budget. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 24. 621–625.
- Dall, P.C., Lindegaard, C. & Pétur M. Jónasson 1990. In-lake variations in the compositions of zoobenthos in the littoral of Lake Esrom, Denmark. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 24. 613–620.
- Pétur M. Jónasson, Lindegaard, C. & Hamburger, K. 1990. Energy budgets of Lake Esrom, Denmark: Interactions between energy flow in the pelagic, profundal and littoral zone. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 24. 632–640.
- Pétur M. Jónasson, Lindegaard, C., Dall, P.C., Hamburger, K. & Hákon Aðalsteinsson 1990. Ecosystem studies on temperate Lake Esrom and the subarctic lakes Mývatn and Thingvallavatn. Limnologica 20. 259–266.
- Pétur M. Jónasson, Lindem, T., Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist, Sandlund, O.T., Jonsson, B., Kristinn P. Magnússon, Skúli Skúlason & Gydemo, R. 1990. Feeding pattern of planktivorous Arctic charr. Í: (Ritstj. Poppoff, I.G. o.fl.) Proceedings. International mountain watershed symposium. Subalpine processes and water quality. Lake Tahoe 8.–9. júní 1988. Tahoe Resource Conservation District, South Lake Tahoe. 505–515.

1991–2000

- Hákon Aðalsteinsson, Pétur M. Jónasson, Gunnar Steinn Jónsson & Sigurjón Rist 1991. Physical characteristics of Thingvallavatn. Oikos 64. 121–135.
- Sandlund, O.T., Jonsson, B., Pétur M. Jónasson, Hilmar J. Malmquist, Skúli Skúlason & Sigurður S. Snorrason 1991. The biology of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. in Thingvallavatn. Oikos 64. 365–370.
- Sandlund, O.T., Karin Gunnarsson, Pétur M. Jónasson, Jonsson, B., Lindem, T., Kristinn P. Magnússon, Hilmar J. Malmquist, Hrefna Sigurjónsdóttir, Skúli Skúlason & Sigurður S. Snorrason 1991. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Thingvallavatn. Oikos 64. 305–351.
- Pétur M. Jónasson, Hákon Aðalsteinsson & Gunnar Steinn Jónsson 1991. Production and nutrient supply of phytoplankton in subarctic, dimictic Thingvallavatn. Oikos 64. 162–187.
- Pétur M. Jónasson 1991. Einer Steemann Nielsen. Bls. 133–141 í: Oversigt over selskabets virksomhed 1990–1991. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Kaupmannahöfn.
- Sigurður S. Snorrason, Lindem, T., Gydemo, R., Pétur M. Jónasson, Hilmar J. Malmquist, Jonsson, B., Sandlund, O.T. & Skúli Skúlason 1991. Population dynamics of the planktivorous arctic charr, *Salvelinus alpinus* (“murta”) in Thingvallavatn. Oikos 64. 352–364.
- Kairesalo, T., Gunnar Steinn Jónsson, Karin Gunnarsson, Lindegaard, C. & Pétur M. Jónasson 1991. Metabolism and community dynamics within *Nitella opaca* (Charophyceae) beds in Thingvallavatn. Oikos 64. 241–256.
- Pétur M. Jónasson (ritstj) 1992. Ecology of oligotrophic, subarctic Thingvallavatn. Oikos 64. 1–437.
- Pétur M. Jónasson 1992. Exploitation and conservation of the Thingvallavatn catchment area. Oikos 64. 32–40.
- Pétur M. Jónasson 1992. Iceland – an island astride the Mid-Atlantic Ridge. Oikos 64. 9–14.
- Pétur M. Jónasson 1992. The ecosystem of Thingvallavatn. Oikos 64. 405–434.
- Pétur M. Jónasson 1992. Thingvallavatn research history. Oikos 64. 15–32.
- Pétur M. Jónasson 1992. Continental rifting – energy pathways of two contrasting rift lakes. Presidential address. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 25. 1–14.
- Hilmar J. Malmquist, Sigurður S. Snorrason, Skúli Skúlason, Jonsson, B., Sandlund, O.T. & Pétur M. Jónasson 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn. Journal of Animal Ecology 61. 21–35.
- Pétur M. Jónasson 1992. SIL: Retrospect and future prospects. SIL News 7. 1–2.
- Pétur M. Jónasson 1993. Lakes as a basic resource for development: The role of limnology. Memorie dell’Istituto italiano di Idrobiologia 52. 9–26.
- Pétur M. Jónasson, Jonsson, B. & Sandlund, O.T. 1994. Continental rifting and habitat formation: Arena for resource polymorphism in Arctic Charr. AMBIO 9. 162–169.
- Pétur M. Jónasson 1994. Einer Steemann Nielsen. Archiv für Hydrobiologie 131. 253–254.

Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist, Jonsson, B., Pétur M. Jónasson, Sandlund, O.T. & Skúli Skúlason 1994. Modifications in life history characteristics of planktivorous arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 25. 2108–2112.

Sigurður S. Snorrason, Skúli Skúlason, Jonsson, B., Hilmar J. Malmquist, Pétur M. Jónasson, Sandlund, O.T. & Lindem, T. 1994. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): Morphological divergence and ontogenetic niche shifts. Biological Journal of The Linnean Society of London 52. 1–18.

Pétur M. Jónasson 1995. G. E. Hutchinson 1993. A treatise on Limnology ... (ritdómur). Limnology and Oceanography 40. 839–841.

Pétur M. Jónasson 1996. Limits for life in the lake ecosystem. Presidential adress. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 26. 1–33.

Lindegaard, C., Dall, P.C. & Pétur M. Jónasson 1997. Long-term patterns of the profundal fauna in Lake Esrom. Bls. 39–51 í: Freshwater biology: Priorities and development in Danish research (ritstj. Sand-Jensen, K. & Pedersen, O.). Gad, Kaupmannahöfn.

Pétur M. Jónasson 1997. Sigurd Olsen (1908–1980) and macrophyte studies at mid-century. Limnologia 27. 145–148.

2001–2010

Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson (ritstj.) 2002. Þingvallavatn – Undraheimur í mótun. Mál og menning, Reykjavík. 303 bls.

Pétur M. Jónasson 2002. Hvaða þýðingu hafa Þingvellir fyrir þjóðina? (Formáli). Bls. 13–15 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Undraheimur í mótun. Bls. 19–32 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Rannsóknir í Þingvallavatni. Bls. 32–37 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Veðurfar á Þingvöllum. Bls. 65–66 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Gunnar F. Guðmundsson & Pétur M. Jónasson 2002. Saga Þingvallaafréttar. Bls. 86–96 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Hákon Aðalsteinsson & Pétur M. Jónasson 2002. Svifið og forsendur lífs í vatnbolnum. Bls. 144–158 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Gunnar Steinn Jónsson, Karl Gunnarsson & Pétur M. Jónasson 2002. Gróður og dýralíf á botni. Bls. 159–176 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Veiðisaga Þingvallavatns. Bls. 212–217 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Líf í stríðum straumi. Bls. 220–223 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Vistkerfið í heild. Bls. 238–247 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Verndun Þingvalla og Þingvallavatns. Bls. 250–283 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2002. Eftirmáli. Bls. 286–287 í: Þingvallavatn – Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2003. Benthic Invertebrates. Bls. 341–416 í: The Lakes Handbook I. Limnology and limnetic ecology (ritstj. O'Sullivan, P.E. & Reynolds, C.S.). Blackwell, Oxford.

Pétur M. Jónasson 2003. Hypolimnetic eutrophication of N-limited dimictic Lake Esrom 1908–1998: Pelagic-benthic coupling effects between phytoplankton and profundal zoobenthos, its growths, respiration and survival. Archiv für Hydrobiologie – Supplement – Monographical Studies 139. 449–512.

Pétur M. Jónasson 2004. Um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess. Fylgiskjal I með frumvarpi til laga um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess. 131. löggjafarþing 2004–2005. Bs. 7–22. Þskj. 322, 295. mál á 131. löggjafarþingi 2004–2005. Slóð: <https://www.althingi.is/altext/131/s/0322.html>

2011–2020

Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson (ritstj.) 2011. Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site. Opna, Reykjavík. 326 bls.

Pétur M. Jónasson 2011. Why study Thingvallavatn. (Formáli). Bls. 13–15 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. Introduction: Iceland – an island astride the Mid-Atlantic Ridge. Bls. 19–46 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. Climate of the Thingvallavatn area. Bls. 71–73 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. The agricultural history of the Thingvellir catchment. Bls. 93–100 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Hákon Aðalsteinsson & Pétur M. Jónasson 2011. Plankton and conditions for life in the lake. Bls. 150–162 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Gunnar Steinn Jónsson, Karl Gunnarsson & Pétur M. Jónasson 2011. Life on the lake bottom. Bls. 163–179 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. Fishing of Lake Thingvallavatn. Bls. 216–222 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. Life in racing river. Bls. 224–227 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. The ecosystem of Lake Thingvallavatn: A synthesis. Bls. 244–254 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. Conservation of Thingvellir and Lake Thingvallavatn. Bls. 255–292 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. The UNESCO World Heritage Conservation. Bls. 293–308 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson 2011. Epilogue 1; 2; 3. Bls. 309–315 í: Thingvallavatn – A unique world evolving: A world heritage site (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.

Pétur M. Jónasson, Hamburger, K., Lindegaard, C., Lastein, E. & Dall, C.P. 2015. Respiratory adaptation of zoobenthos to access to oxygen and habitat structure in dimictic eutrophic lakes affecting vertical distribution. Scientia Danica, Series B, Biologica 5. 38 bls.

HEIMILDIR

1. Jón Þ. Þór 1991. Landhelgi Íslands 1901–1952. Sagnfræðistofnun Háskóla Íslands (Rit 29), Reykjavík. 100 bls.
2. Pétur M. Jónasson 1948. Quantitative studies of the bottom fauna of the river Susaa. *Folia Limnologica Scandinavica* 4. 204–287.
3. Pétur M. Jónasson 1972. Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Esrom. *Oikos (Suppl. 14)*. 1–146.
4. Petersen, R.C. Jr., Gísli Már Gíslason & Vought, L.B.-M. 1995. Rivers of the Nordic countries. Bls. 295–341 (10. kafli) í: *Ecosystems of the world 22. River and stream ecosystems* (ritstj. Cushing, C.E., Cummins, K.W. & Minshall, G.W.). Elsevier Press, Amsterdam.
5. Pétur M. Jónason 1954. An improved funnel trap for capturing emerging aquatic insects, with some preliminary results. *Oikos* 5. 179–189.
6. Moss, B. 2018. *Ecology of freshwaters: Earth's bloodstream*. 5. útg. Wiley, Hoboken. 560 bls.
7. Pétur M. Jónasson (ritstj.) 1979. Ecology of eutrophic, subarctic Lake Mývatn and the River Laxá. *Oikos* 32. 1–308.
8. Pétur M. Jónasson (ritstj.) 1992. Ecology of oligotrophic, subarctic Thingvallavatn. *Oikos* 64. 437 bls.
9. Gunnar Steinn Jónsson 2016. Þingvallavatn – ákoma og afrennsli. Skýrsla tekin saman fyrir umhverfis- og auðlindaráðuneytið. Umhverfis- og auðlindaráðuneytið, Reykjavík. ISBN 978-9935-9143-2-3. 31 bls.
10. Tryggvi Felixson 2020. Þingvallavatn og baráttan um veginn. *Náttúrufræðingurinn* 90 (1). 116–125.
11. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur R. Ingvason, Stefán Már Stefánsson og Þóra Hrafnadóttir 2020. Hlýnun Þingvallavatns og hitaferlar í vatninu. *Náttúrufræðingurinn* 90 (1). 80–89.
12. Eydís Salóme Eysteinsdóttir og Sigurður Reynir Gíslason 2020. Efnabúskapur Þingvallavatns. *Náttúrufræðingurinn* 90 (1). 65–79.

UM HÖFUNDA

Höfundar þessarar greinar hafa allir unnið með Pétri og kynnst honum á vettvangi vatnalíffræðirannsókna hér á landi og í Hillerød í Danmörku þar sem hann bjó og veitti Vatnalíffræðistofnun Hafnarháskóla forstöðu um árabíl.



Gísli Már Gíslason (f. 1950) lauk BS-prófi í vatnalíffræði 1973 við Háskóla Íslands, eins árs framhaldsnámi í sjávarvistfræði við sama skóla og PhD-prófi frá Háskólanum í Newcastle upon Tyne 1978. Hann er prófessor í vatnalíffræði við Háskóla Íslands og hefur stundað vistfræðirannsóknir á straumvötnum og á síðari árum rannsóknir á áhrifum loftslagsbreytinga á lífríki þeirra.



Hilmar J. Malmquist (f. 1957) lauk BS-prófi í líffræði frá Háskóla Íslands 1982, BS-eins árs framhaldsnámi í líffræði frá sama skóla 1983, MS-prófi í vatnalíffræði frá Hafnarháskóla 1989 og PhD-prófi í vatnavistfræði frá sama skóla árið 1992. Hilmar hefur sinnt rannsóknum í vatnavistfræði, einkum á árunum 1992–2013 þegar hann veitti forstöðu Náttúrufræðistofu Kópavogs. Í september 2013 var Hilmar skipaður forstöðumaður Náttúru-minjasafns Íslands.



Sigurður S. Snorrason (f. 1951) lauk BS-prófi frá Háskóla Íslands árið 1974 og doktorsprófi í dýrafræði frá Háskólanum í Liverpool árið 1982. Sigurður hefur lengst af starfað sem kennari í líffræði við Raunvísindadeild, nú Líf- og umhverfisvísindadeild, Háskóla Íslands, fyrst samhliða sjálfstæðum vísindastörfum en síðan sem fastráðinn kennari í þroskunarfræði frá 1989 og prófessor frá 2005. Undanfarna áratugi hefur hann helgað sig rannsóknum á afbrigða- og tegundamyndun norrænna vatnafiska.

PÓST- OG NETFANG HÖFUNDAR
/ AUTHOR'S ADDRESS**Gísli Már Gíslason**

Líf- og umhverfisvísindadeild
Háskóla Íslands
Askja, Stulugötu 78
102 Reykjavík
mg@hi.is

Hilmar J. Malmquist

Náttúru-minjasafni Íslands
Suðurlandsbraut 24
108 Reykjavík
hilmar.j.malmquist@nmsi.is

Sigurður S. Snorrason

Líf- og umhverfisvísindadeild
Háskóla Íslands
Askja, Stulugötu 78
102 Reykjavík
sigsnor@hi.is

Gunnar Steinn Jónsson og Kesara Anamthawat-Jónsson

Notkun rafeindasmásjár við tegundagreiningu svifþörunga í Þingvallavatni

HÉR ERU BIRTAR MYNDIR úr SEM-rafeindasmásjá (e. Scanning Electron Microscope) af nokkrum algengum svifþörungum í Þingvallavatni. Þeir eru sýndir í meiri stækkun og í betri upplausn en áður hefur verið unnt. Það hjálpar til við að minnka óvissu um flokkun þeirra og tegundarheiti. Einnig eru raktar eldri upplýsingar um tegundirnar eða ættkvíslir þeirra í vatninu. Niðurstöður rannsóknanna sem hér eru birtar eru árangur samstarfs um myndatöku með rafeindasmásjá og liður í endurskoðun greiningar til tegunda í þörungasvifi Þingvallavatns.

Rafeindasmásjármyndirnar birtast hér til þess að aðrir sérfræðingar geti dregið ályktanir á eigin forsendum við greiningu. Vegna vistfræðilegra rannsókna, svo sem þörungatalninga við litla stækkun, er einnig mikilvægt að hægt sé að vísa til niðurstaðna rannsókna í rafeindasmásjá varðandi þörungaform sem verið er að vinna með, en ekki er unnt að greina til tegundar í ljóssmásjá.

INNGANGUR

Nýlega var í *Náttúrufræðingnum* gerð grein fyrir sögu svifþörungarannsókna í Þingvallavatni.¹ Danirnir Carl Hansen Ostenfeld og Carl Wesenberg-Lund rannsökuðu vatnið árin 1902–1903.² Þeir nafngreindu 28 tegundir svifþörunga og birtu teikningar af nokkrum þeirra. Þessir svifþörungar tilheyrðu fylkingum kísilþörunga, gullþörunga, skorubörunga, grænþörunga og blágrænna baktería. Á árunum 1974 til 1987 voru gerðar yfirgripsmiklar rannsóknir í Þingvallavatni og í kjölfar þeirra voru nafngreindar 34 tegundir svifþörunga af sömu fylkingum og áður, auk dulþörunga.³ Náttúrufræðistofa Kópavogs sendi sýni til greiningar hjá kanadíska fyrirtæki á árunum 2007–2010 og nafn-

greinir í framhaldinu 80 tegundir þörunga í svifi Þingvallavatns.⁴ Tólf af þeim er rétt að skilgreina sem slæðinga af botni. Að þessu sinni bættust við þörungar úr fylkingum augnþörunga og haftþörunga.

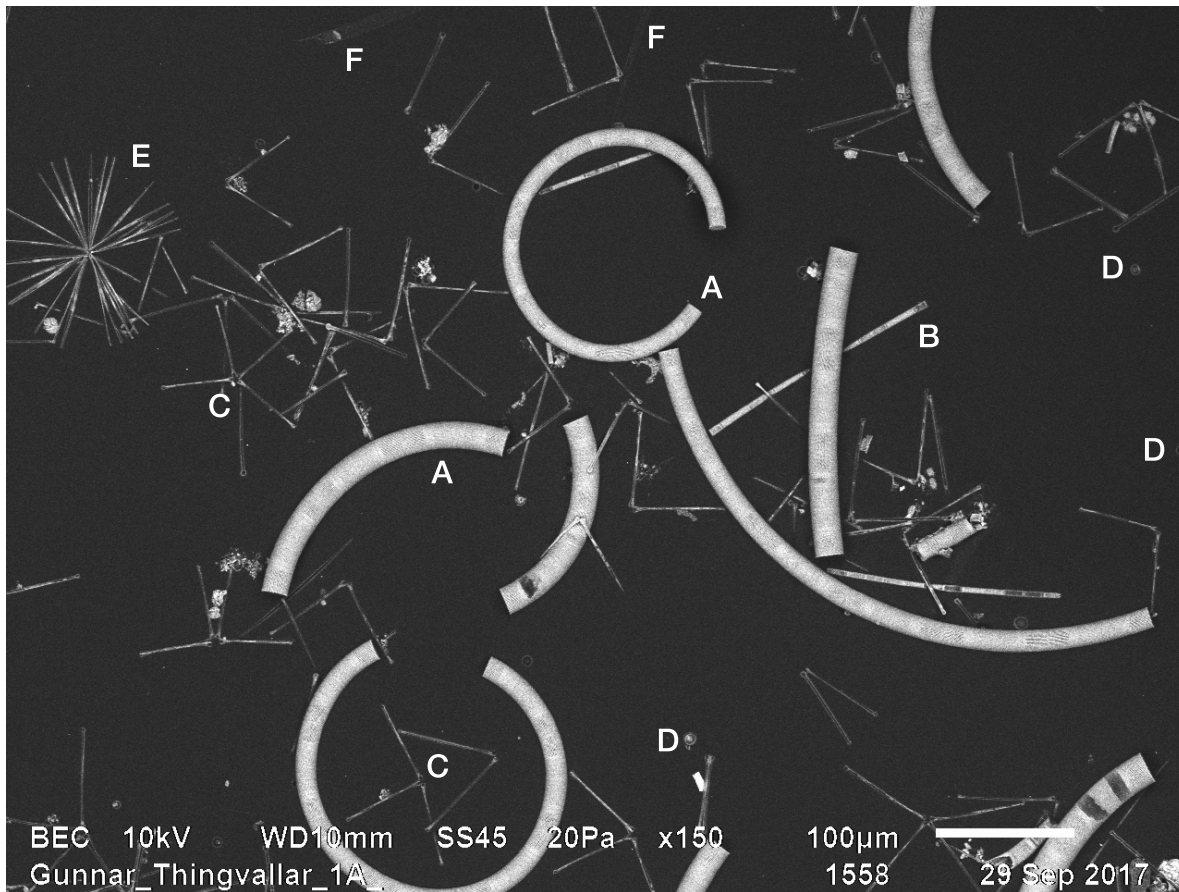
Sífelld aukinn fjöldi svifþörunga-tegunda í sýnum leiddi til þess að hafin var skipulögð rannsókn og greiningarendurskoðun á þörungum í Þingvallavatni. Fyrra tegundalistar og eldri gögn, þar með taldar ljósmyndir og teikningar, eru hafðir til hliðsjónar við rannsóknina og tegundarheiti endurmetin eftir atvikum. Markmiðið er að fyrir liggja gagnablöð fyrir alla þörunga vatnsins, með ljósmyndum og upplýsingum, sem styrki ákvarðanir

um tegundarheiti. Nú þegar liggur fyrir listi og gagnablöð fyrir 56 þörunga í svifi Þingvallavatns, 47 sem eru nafngreindir til tegunda og níu til ættkvísla.⁵ Viðfangsefni þessarar greinar eru átta tegundir kísilþörunga og ein tegund gullþörunga af þeim lista. Hliðstæð gagnablöð verða gerð fyrir botnþörunga vatnsins.

AÐFERÐIR

SÖFNUN OG VARÐVEISLA SÝNA

Árin 2015 til 2017 var 100 ml sýnum safnað reglulega við útfallið við Steingrimsstöð. Í hvert sýni var bætt um 15 dropum af sterkri joðlausn til varðveislunar. Unnið var úr þessum sýnum sem mest jafnóðum og þau ekki geymd lengur en



1. mynd. Fjölbreytni kísilþörunga í Þingvallavatni 4. apríl 2017. a: *Aulacoseira islandica*, b: *A. subarctica*, c: *Asterionella formosa*, d: *Stephanodiscus minutulus*, e: *Nitzschia holsatica* og f: *Urosolenia* sp. – Diatom diversity in Lake Thingvallavatn April 4, 2017, a: *Aulacoseira islandica*, b: *A. subarctica*, c: *Asterionella formosa*, d: *Stephanodiscus minutulus*, e: *Nitzschia holsatica* and f: *Urosolenia* sp. Rafeindasmásjá / SEM.

örfáar vikur. Þessi sýnasöfnun var ætluð til greiningar með fasasmásjá. Á tímabilinu frá mars til október 2017 var einnig safnað sérstaklega eins lítra sýnum til myndatöku í rafeindasmásjá. Strax eftir sýnatöku voru þörungarnir botnfelldir. Þörungum úr eins lítra sýni var þjappað niður í um 2 ml sýni með botnfellingu í stöðugt minni glerilátum og að lokum varðveitt í 2 ml lokuðum sýnaglösum. Þessi sýni voru geymd í kæli.

ÚRVINNSLA SÝNA

Ljósasmásjár

Notuð var „Utermöhl-aðferð“ við smásjárskoðun svifþörunganna úr Þingvallavatni.⁶ Fimm tíu ml hlutsýni var hellt í sívalning og þörungarnir látnir falla til botns í „Hydro Bios“-talningarbúnaði (e. counting chamber) í tvo sólarhringa. Smásjáin sem notuð var í þetta verkefni er OPTIKA XDS-2 viðsnúin fasasmásjá (e. phase contrast) þar sem hlutglerin (e. objective) eru undir sýn-

inu. Svifþörungar voru greindir og taldir með hlutgleri með 20× stækkun og sjóngleri (e. ocular) með 10× stækkun. Myndir voru teknar í gegnum hlutglerið en einnig í gegnum 60× hlutgler við hefðbundna lýsingu (e. bright field). Það hlutgler er frá óþekktum framleiðanda en gefur sæmilega góðan fókus og ljósbrotsáhrif í því eru lítil.

SEM-rafeindasmásjá

Lítilsháttar vökvamagn var dregið upp með pípettu úr 2 ml glösum og einn til tveir dropar settir á koltöflur. Koltöflurnar voru 12 mm í þvermál, af gerðinni Adhesive Carbon Tabs G3347N (frá Agar Scientific Ltd. í Bretlandi). Vökvadropinn var síðan látinn þorna í um eina viku við stofuhita. Þörungarnir sem sitja eftir á töflunum þurfa helst að hafa nokkuð jafna dreifingu, ekki of gisna og ekki of þétta. Sjö slíkum töflum var komið fyrir á sleða sem rennt var í sýnahólf rafeindasmásjárinnar

til skönnunar og myndatöku með rafeindageislum við lágan þrýsting (30 PA) og háa spennu (10 kV).

Með rafeindasmásjónni sem notuð var í þessari rannsókn, JEOL model JSM-6610LV, má skanna og mynda óhúðuð og ekki rafleiðandi lífræn sýni undir lágum þrýstingi við lofttæmi. Hægt er að ná mikilli upplausn á afmörkuðu svæði sem er til skoðunar. Tæknilega getur smásjáin spannað 5× til 300.000× stækkun og náð hámarksupplausn á bilinu 3 til 4 nm við 30 kV spennu. Hefðbundin SEM-tækni getur náð upplausn á bilinu 50 til 100 nm og stækkun á bilinu 20× til um það bil 30.000×. Í þessari rannsókn var notuð 10 kV spennu til rafeindahröðunar. Við þá spennu er upplausnin ennþá mikil og hentaði vel til að skoða uppbyggingu og smáatriði í skel einfruma kísilþörunga, sem eru almennt á bilinu 5 til 40 µm að stærð. Við þessa spennu skilar rafeindasmásjáin einnig myndum með

1. tafla. Listi yfir tegundir sem eru til umfjöllunar í þessari grein. Hámarksfjöldi frumna sem talinn hefur verið af viðkomandi tegund, talningarár og -mánuður, ásamt þeim aðstæðum sem virðast henta þeim best.. – List of species examined in the present study, with information on plankton density, seasonal maximum and optimal conditions for growth.

Algengar svifþörungategundir <i>Common phytoplankton species</i>	Hámarksfjöldi frumna í lítra <i>Maximum number of cells per litre</i>	Hámarksþéttni, ár og mánuður <i>Year and month of maximum density</i>	Kjöraðstæður til vaxtar <i>Optimal growth conditions⁷</i>
Kísilþörungar / Bacillariophyceae			
<i>Aulacoseira islandica</i>	1.300.000	Mái 2015	Vitt svið <i>Indifferent</i>
<i>A. subarctica</i>	1.100.000	Mái 2018	Í lítið til miðlungi næringarríku vatni <i>Oligo-mesotrophic</i>
<i>Stephanodiscus</i> sp.	20.400	Júní 2017	
<i>S. minutulus</i>	152.000	Júní 2017	Í ofauðguðu vatni <i>Hyper eutrophic</i>
<i>Urosolenia eriensis</i> + <i>U. longiseta</i>	97.000	Apríl 2017	Í miðlungi næringarríku vatni <i>Mesotrophic</i> Í miðlungi til vel næringarríku vatni <i>Meso-eutrophic</i>
<i>Asterionella formosa</i>	840.000	Mái 2017	Í miðlungi til vel næringarríku vatni <i>Meso-eutrophic</i>
<i>Nitzschia holsatica</i>	312.000	Mái 2017	Ekki þekkt <i>Unknown</i>
Gullþörungar <i>Chrysophyceae</i>			
<i>Dinobryon sociale</i>	21.200	Júlí 2018	

góðri dýptarskerpu sem er sérstaklega gagnlegt í rannsókn sem þessari, til dæmis við að greina að líkar tegundir innan sömu ættkvíslar. Góð dýptarskerpa næst vegna þess að smásjáin er búin skynjurum fyrir bæði afleitt (e. secondary electron, SE) rafeindaflæði og endurkastað (e. back-scattered, BSE).

NÍÐURSTÖÐUR OG UMRÆÐUR

Fjallað er um sex tegundir kísilþörungunga (1. mynd) í þremur ættkvíslum með hringlaga öskju (e. centric). Tvær tegundir eru af hverri ættkvísl: *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Stephanodiscus minutulus*, *Stephanodiscus* sp., *Urosolenia eriensis* og *U. longiseta*. Einnig er fjallað um tvær tegundir kísilþörungunga með staflaga öskju (e. pennate): *Asterionella formosa* og *Nitzschia holsatica*. Loks er fjallað um eina tegund gullþörungunga (Chrysophyta / Chrysophyceae), *Dinobryon sociale*, sem nýlega hefur bæst í svifþörunguaflóru vatnsins.

Mikilvægi tegundanna þegar kemur að hámarksfjölda í Þingvallavatni má sjá í meðfylgjandi töflu (1. tafla). Þar er gefinn fjöldi frumna í lítra og árið og mánuðurinn þegar viðkomandi tegundir voru taldar í mestum fjölda. *Aulacoseira*-tegundirnar og *Asterionella formosa* eru algengustu svifþörungategundir í Þingvallavatni.

KÍSILÞÖRUNGAR

(Bacillariophyta / Bacillariophyceae)

Aulacoseira G.H.K. Thwaites

Áður hefur verið fjallað um *A. islandica* og *A. subarctica* í Náttúrufræðingnum.¹ Hér eru nýjar og betri myndir en áður hafa birst af þessum tegundum úr Þingvallavatni.

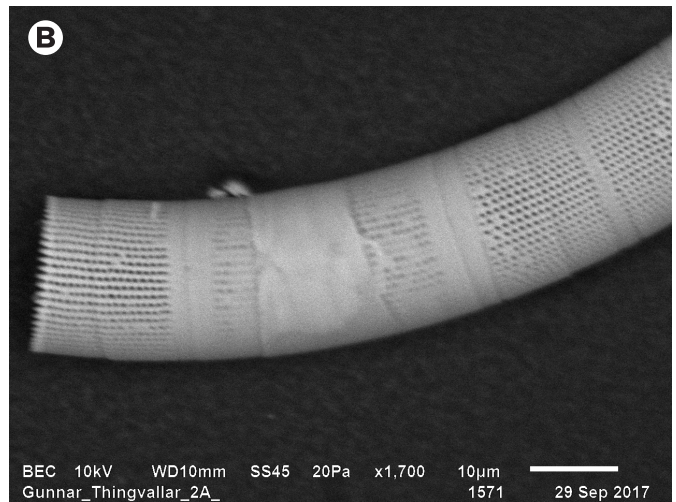
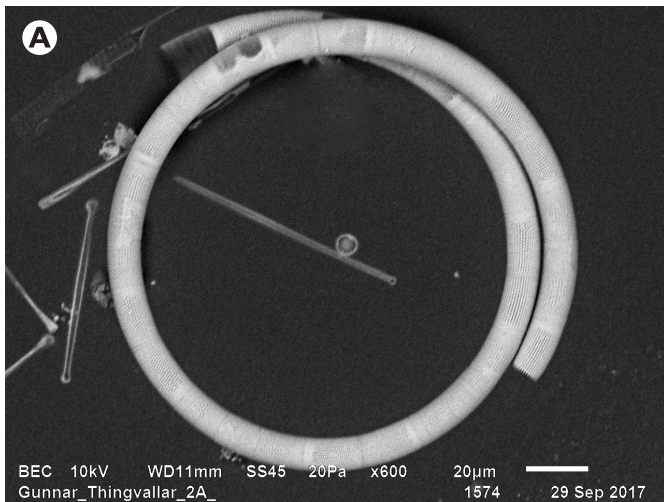
A. islandica (O. Müller) Simonsen úr Þingvallavatni (2. mynd a og b). Hæð frumna 36 µm, þvermál 12 til 19 µm. Punktur (e. areolae): 10,5 til 11 punktaráðir á hverja 10 µm, 11,5 til 12,5 punktar

á 10 µm í hverri röð.

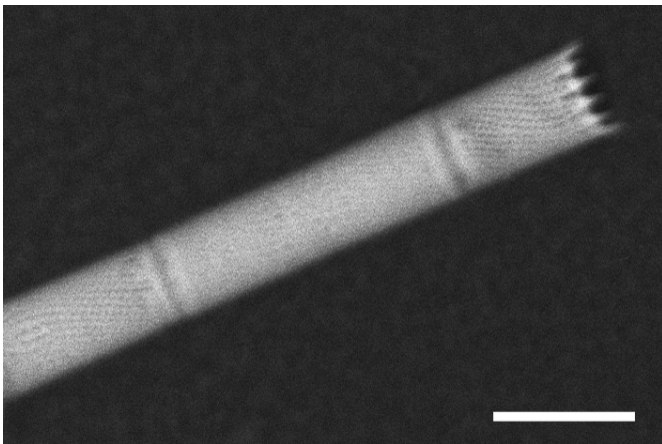
A. subarctica (O. Müller) E.Y. Haworth í Þingvallavatni (3. mynd). Hæð frumna 22 µm, þvermál 6,7 µm. Punktur: 15 til 16 punktaráðir á hverjum 10 µm, 17 til 20 punktar á 10 µm í hverri röð. Eitt greiningareinkenni tegundarinnar er að hver gaddur kemur frá tveimur punktaröðum.¹ Á meðfylgjandi mynd (3. mynd) er reyndar dæmi um frávik, þ.e. gaddur virðist koma frá þremur punktaröðum.

Stephanodiscus Ehrenberg

Ostenfeld og Wesenberg-Lund² fundu skifulaga tegund í Þingvallavatni og nefndu hana *Cyclotella comta*. Þvermálið gefa þeir sem 7 til 17 µm. Ættkvíslin *Cyclotella* hefur miðjusvæði ólíkt randsvæðinu (þ.e. punktaráðirnar halda ekki áfram inn á miðjusvæðið).⁶ Sýndist þeim þetta vera raunin og birtu dæmi um litlar skeljar og stærri skeljar. Pétur M. Jónasson og félagar³ greindu tegundina sem *Stephanodiscus astraea*



2. mynd (a og b). *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen úr Þingvallavatni.
– *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen from Lake Thingvallavatn. Rafeindasmásjá / SEM.



3. mynd. *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) E.Y. Haworth úr Þingvallavatni. Hver gaddur við enda frumu kemur frá tveimur punktaröðum (einn frá þremur). – *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) E.Y. Haworth from Lake Thingvallavatn. Each spine at cell end emerges from two (one from three) areolae rows. Rafeindasmásjá / SEM. Mælikvarði / Scale bar = 10 μm.

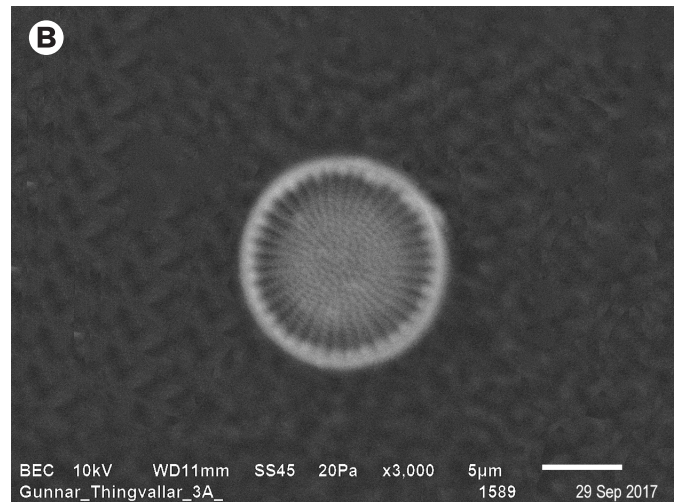
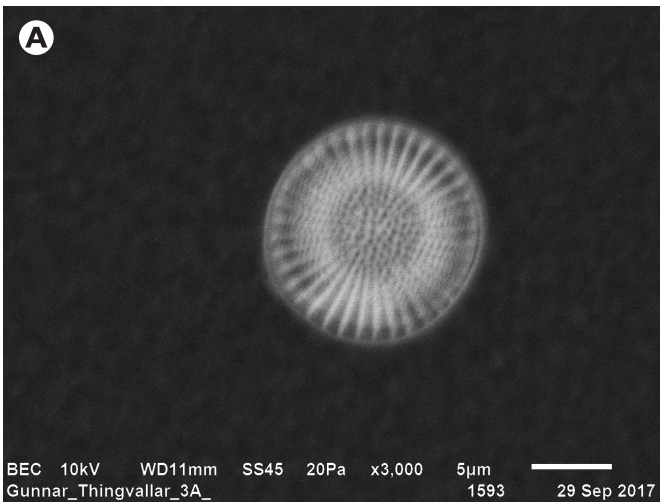
var. *minutula*, sem nú er talið samheiti fyrir *S. minutulus* (Kützing) Cleve & Möller.⁶ Þrjár tegundir af ættkvíslinni *Stephanodiscus* eru taldar upp í yfirlitsskýrslu Náttúrufræðistofu Kópavogs fyrir árin 2007–2011:⁴ *S. minutulus*, *S. parvus* og *S. alpinus*. Eins og fram kemur hjá Ostenfeld og Wesenberg-Lund eru skifulaga skeljar í tveimur stærðarflokkum í vatninu. Stærri flokkurinn er stærri en Krammer og Lange-Bertalot⁸ gefa fyrir *S. minutulus* og *S. parvus* en innan stærðarmarka fyrir tegundina *S. alpinus*, sem nefnd er í yfirlitsskýrslu Náttúrufræðistofu Kópavogs.

Á SEM-myndum sem teknar voru af þessum stærri skeljum (4. mynd) eru rákirnar mjög sýnilegar við jadarinn þar sem þær samanstanda af fleiri en einni

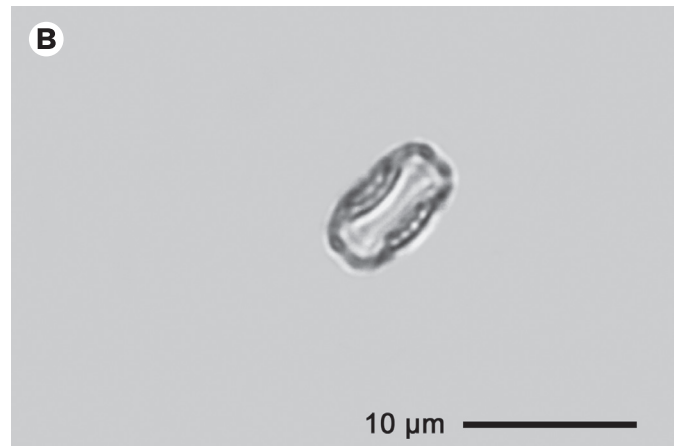
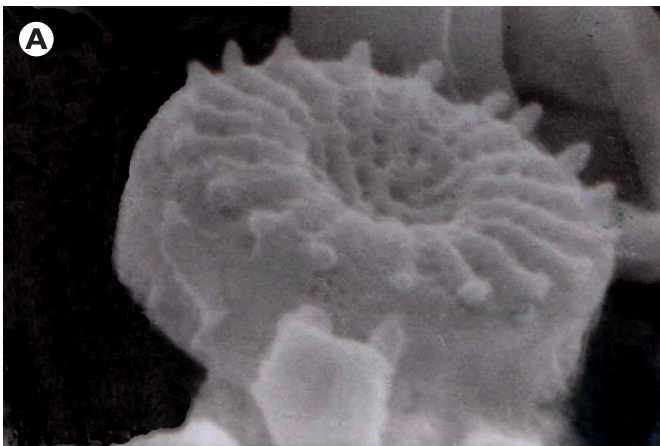
punktaröð. Þeim fækkar í eina punktaröð þegar nær dregur miðjussvæðinu. Þar radast punktarnir óreglulegar og eru grófari. Einnig hafa frumurnar kúpt miðjussvæði á annarri hliðinni (4. mynd a) og íhvolft á hinna (4. mynd b). Þetta hvort tveggja staðfestir að stærri skeljararnar tilheyra tegund af ættkvíslinni *Stephanodiscus* og gæti hún verið sama tegund og nefnd er *S. alpinus* Hustedt í yfirlitsskýrslu Náttúrufræðistofu Kópavogs. Gaddar sjást reyndar ekki fyrir víst á myndunum (4. mynd) en gaddar eru á *S. alpinus*.⁸ Þvermál mældra frumna var um 13 til 15 μm. Þykkt frumna var mæld um 4 μm. Rákir voru 9 til 11 á hverja 10 μm, mælt við jadarinn. Höfundar telja að greiningin þarfnist frekari skoðunar.

S. minutulus (Kützing) Cleve & Möller (5. mynd). Þvermál mældra frumna í Þingvallavatni var um 7 til 9 μm. Krammer og Lange-Bertalot⁸ gefa þvermál *S. minutulus* á bilinu 2 til 12 μm. Þykkt frumna mælist um 4 μm. Rákir mældust 9 til 11 á hver 10 μm, mælt við jadarinn.

S. minutulus og *S. parvus* eru álíka stórar og liggur munur þeirra aðallega í miðjussvæðinu. Hjá báðum halda rákirnar áfram inn að miðjussvæðinu (5. mynd a) en *S. minutulus* hefur kúpt (e. convex) miðjussvæði á annarri hliðinni og íhvolft (e. concave) miðjussvæði á gagnstæðri hlið.⁸ *S. parvus* hefur slétt miðjussvæði.⁸ Eintök sem skoðuð hafa verið í þessari rannsókn við allt að 1.000× stækkun í ljósmásjá, og enn frekar í rafeindasmásjá, hafa haft



4. mynd. (a og b). *Stephanodiscus* sp. úr Þingvallavatni.
– *Stephanodiscus* sp. from Lake Thingvallavatn. Rafeindasmásjá / SEM.



5. mynd (a og b). *Stephanodiscus minutulus* (Kützting) Cleve & Möller úr Þingvallavatni. – *Stephanodiscus minutulus* (Kützting) Cleve & Möller from Lake Thingvallavatn. (a) Rafeindasmásjármynd tekin í Hafnarháskóla um 1979. Kvarða vantar. / SEM image taken at University of Copenhagen in 1979. Scale bar missing. (b) Ljóssmásjármynd. / Micrograph from brightfield microscope.

kúpt miðjús væði á annarri hliðinni og íhvolft á hinn (5. mynd a og b). Höfundar hafa ekki séð eintök sem benda sterklega til *S. parvus* í Þingvallavatni.

Urosolenia Round & R.M. Crawford Ostenfeld og Wesenberg-Lund² fundu tvær tegundir af *Rhizosolenia* (nú *Urosolenia*) í Þingvallavatni (6. mynd). Önnur þeirra var *R. eriensis* H.L. Smith. Hina greindu þeir með tilvísun í lýsingu Otto Zacharias⁹ sem *R. stagnalis* Zacharias (misritað í grein þeirra sem *R. paludosa*). Zacharias¹⁰ dró lýsinguna á *R. stagnalis* til baka ári síðar og skilgreindi formið sem undirtegund af *R. longiseta* (*R. longiseta* var. *stagnalis* Zacharias). Í gagnagrunninum AlgaeBase¹¹ er nafnið *R. longiseta* var. *stagnalis* O. Zacharias sagt flokkunarfræðilega viðurkennt en

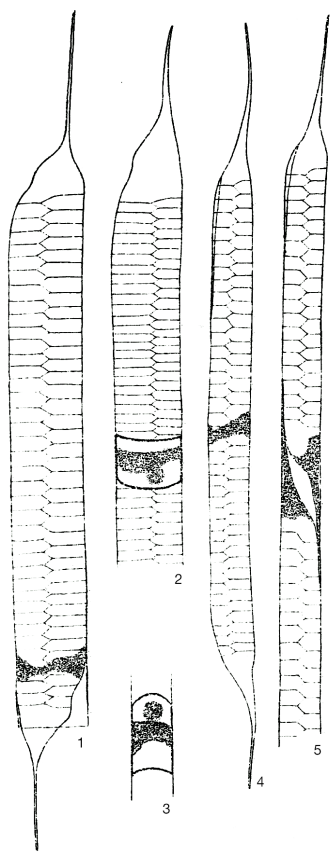
R. stagnalis Zacharias óendurskoðað. Sennilega á það við í báðum tilvikum, þar sem ættkvíslarnafninu hefur ekki verið breytt. Krammer og Lange-Bertalot⁸ gefa aðeins tvo greiningarmöguleika, *U. longiseta* og *U. eriensis*, og í yfirlitsskýrslu Náttúrufræðistofu Kópavogs⁴ eru *U. longiseta* og *U. eriensis* báðar nefndar.

Almennt voru *U. longiseta* úr Þingvallavatni (7. mynd a) mjórri og lengri en *U. eriensis* (7. mynd b), og með lengra bil á milli þverráka. Ostenfeld og Wesenberg-Lund² mældu breidd *U. longiseta* á bilinu 4 til 8 µm. Í þessari rannsókn mældist hún um 6,5 µm á breidd, burstinn a.m.k. 29 µm og með 4,5 þverrákir á hverja 10 µm. Í lýsingu Zacharias⁹ er lengd bursta sögð um 50 µm (sameig-

inleg lengd beggja bursta) og fruman dálítið bogin. Samkvæmt Krammer og Lange-Bertalot⁸ er burstinn hjá *U. longiseta* álíka langur eða lengri en sjálf fruman, þ.e. undirtegundin er með styttri bursta.

Ostenfeld og Wesenberg-Lund² mældu lengd *U. eriensis* á bilinu 100 til 180 µm með bursta (e. setae) og var hvor bursti um 14 til 24 µm. Breiddin var á bilinu 8 til 12 µm. Í þessari rannsókn mældist *U. eriensis* vera um 13 µm á breidd og um 103 µm á lengd að bursta, burstinn a.m.k. 21 µm og með 6 þverrákir á hverja 10 µm.

Skeljar bæði *U. eriensis* og *U. longiseta* eru sporöskjulaga.⁸ Myndir af skeljunum (7. mynd a og b) í Þingvallavatni voru ávallt mjög daufar. Það



Teikning 1–3: *Urosolenia eriensis* (H.L. Smith) Round & R.M. Crawford (*Rhizosolenia eriensis* H.L. Smith)

Teikning 4–5: *Urosolenia longiseta* (O. Zacharias) Edlund & Stoermer (*Rhizosolenia stagnalis* Zacharias / *R. longiseta* var. *stagnalis* Zacharias)

6. mynd. *Urosolenia* Round & R.M. Crawford úr Þingvallavatni. – *Urosolenia* Round & R.M. Crawford from Lake Thingvallavatn. Teikning/Drawing: Ostenfeld & Wesenberg-Lund 1906.²

er eitt af einkennum ættkvíslarinnar að lítill kísill er í skeljnum. Þær sáust varla í ljóssmásjá og birtust eins og skuggi í rafeindasmásjá. Þess vegna þarf að auka skerpu bæði við myndatöku og myndvinnslu til að geta séð innanfrumna-eiginleika eins og þverrákir hjá þessum þörungum (7. mynd). Það er því bæði erfitt að greina ættkvíslina í Þingvallavatni og að greina tegundir hennar að við talningu.

Asterionella Hasall

Ostenfeld og Wesenberg-Lund² nefna *A. formosa* Hasall sem eina af fáum tegundum svifþörungum í Þingvallavatni. Pétur M. Jónasson og félagar³ telja hana mikilvæga sumartegund. Hún er auðgreinanleg og frumurnar eru ýmist tengdar saman á endunum í stjörnulaga þyrpingu (8. mynd, t.v.) eða stakar. Þessi

rannsókn hefur leitt í ljós að hún er ein algengasta tegundin í svifinu. Óvenjulegt ástand var í Þingvallavatni árið 2016 og hurfu *Aulacoseira*-tegundirnar og *A. formosa* nánast úr svifinu um sumarið og haustið. Þegar dag fór að lengja í mars 2017 tók *A. formosa* vaxtarkipp og varð algengasta tegundin í vorhámarkinu (1. tafla) það árið.

Lengd mældra einstaklinga í Þingvallavatni var á milli 60 og 73 µm og þykktin á milli 2,2 og 3,1 µm. Frumurnar voru stundum stakar en oftast tengdar saman á endunum í einkennandi stjörnulaga þyrpingu. Fruma *A. formosa* er frábrugðin frumu hinnar tegundarinnar af svifþörungum með staflaga öskjur (þ.e. *Nitzschia holsatica* sem fjallað er um á eftir), meðal annars á þann hátt að fruma *A. formosa* er línuleg (e. linear) með kúlulaga þykkun (e. capitata) við endana en *N. holsatica* mjókkar til endanna (e. lanceolate).

Nitzschia Hassall

N. holsatica Hustedt er algeng í svifinu að vori og um sumarið. Frumurnar eru ýmist tengdar saman á endunum í stjörnulaga þyrpingu (8. mynd, t.h.) eða stakar. Skeljar ættkvíslarinnar hafa mjóa rifu (e. raphe) eftir endilangri skelinni. Oftast nær rifan frá báðum endum að miðju. Þar er þykkun í skelinni (e. central nodule). Rifan er í upphleypum kili og er einn kjölur á hvorum skeljarhluta. Þvert á rifuna í kilinum eru þverbönd á skelinni (e. fibulae).¹²

Ostenfeld og Wesenberg-Lund² sáu þessa tegund og greindu hana sem *Synedra acus* f. *delicatissima*. Pétur M. Jónasson og félagar³ greindu ættkvíslina til *Nitzschia* Hassall og tegundina sem *N. holsatica* Hustedt. Lengd mældra eintaka í Þingvallavatni var á milli 30 og 90 µm. Fjöldi þverbanda mældist oftast á milli 16 og 18 á hverja 10 µm og var lengra á milli miðjuþverbanda en annarra. Því miður náðist það einkenni ekki á mynd við þessa rafeindasmásjárttöku og er það því verkefni til framtíðar. Mjög erfitt er að sjá greiningareinkenni tegundarinnar í ljóssmásjá og því mikilvægt að hafa rafeindasmásjármyndir til hliðsjónar. Krammer og Lange-Bertalot¹² telja að *N. holsatica* sé samheiti fyrir *N. paleacea* Grunow in Van Heurck, en í gagnagrunninum AlgaeBase¹¹ er *N. holsatica* skráð sem viðurkennt tegundarheiti.

GULLÞÖRUNGAR

(Chrysophyta / Chrysophyceae).

Dinobryon Ehrenberg

Ostenfeld og Wesenberg-Lund² taka sérstaklega fram að þeir hafi ekki fundið tegundir af ættkvíslinni *Dinobryon* í vatninu 1902 til 1903. Pétur M. Jónasson og félagar³ geta ættkvíslarinnar ekki, en í yfirlitsskýrslu Náttúrufræðistofu Kópavogs 2012⁴ eru fimm *Dinobryon*-tegundir nafngreindar. Það að tegundir af ættkvíslinni *Dinobryon* finnast nú í vatninu gæti verið ein vísbending um að breytingar á tegundasamsetningu séu að eiga sér stað.

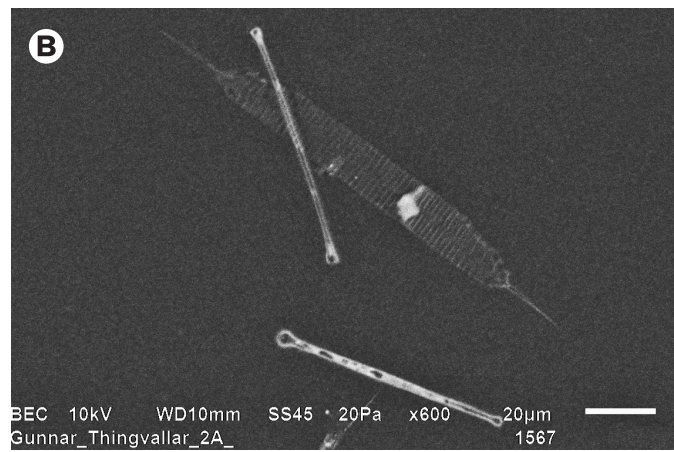
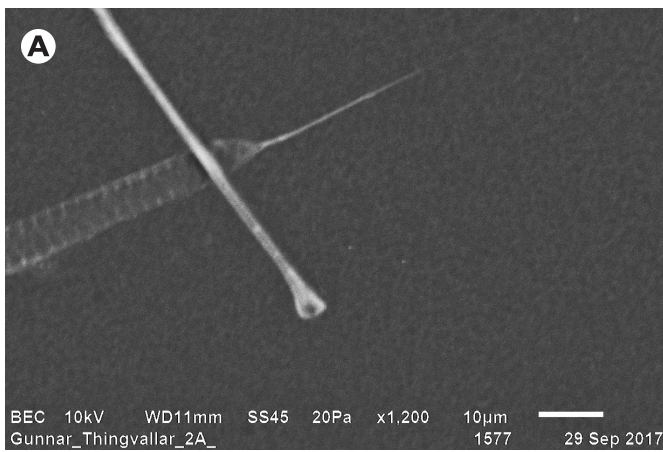
D. sociale (Ehrenberg) Ehrenberg er keilulaga (e. conical), eins og blómavasi, 30 til 70 µm á lengd og 8 til 10 µm á breidd.¹³ Í Þingvallavatni (9. mynd) mældist hún 50 til 60 µm á lengd og breiddin var um 7 til 10 µm við miðju.

ÁLYKTANIR

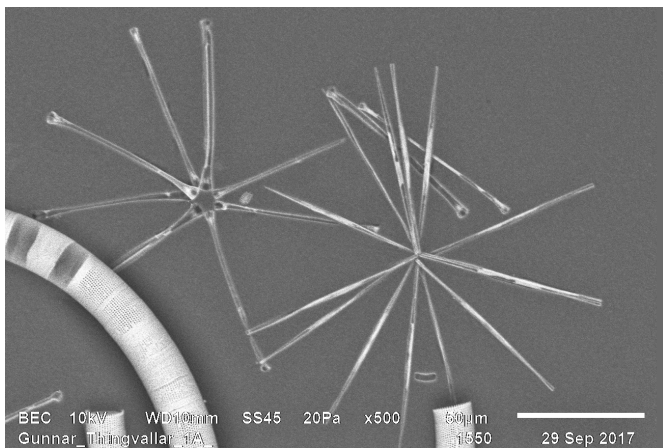
Eins og dæmin í þessari grein sýna er algengt að tegundarheiti sem smásæir kísilþörungur hafa fengið við greiningu í ljóssmásjá taki breytingum þegar sömu tegundarform eru skoðuð í rafeindasmásjá. Skoðun sýna í rafeindasmásjá þarf að vera hluti þörungarannsóknar, að minnsta kosti þegar örsmáar tegundir eru til rannsóknar, því að með rafeindasmásjanni er unnt að greina á milli tegunda sem virðast svipaðar í ljóssmásjá.

SEM-rafeindasmásjain er hentugt tæki til þess að draga fram stækkaða mynd af yfirborði og uppbyggingu einfruma þörungum sem greindir eru á grundvelli yfirborðseinkenna og útlits. Smásjain sem notuð var í þessari rannsókn hefur nokkra kosti fram yfir hefðbundnar SEM-rafeindasmásjár. Í hefðbundinni SEM-rafeindasmásjá verða sýni að vera rafleiðandi á yfirborðinu, og því þarf að húða þau með efni á borð við gull, blöndu úr gulli og palladíum, platínu og osmíum, sem er kostnaðarsamt.¹⁴ Þá getur húðun hulið örsmá útlitseinkenni á sýninu og dregið þannig úr gildi niðurstaðna. Í þessari SEM-rafeindasmásjá verða sýni ekki að vera rafleiðandi og sýnin sem notuð voru í rannsókninni voru ekki húðuð eða rafleiðandi.

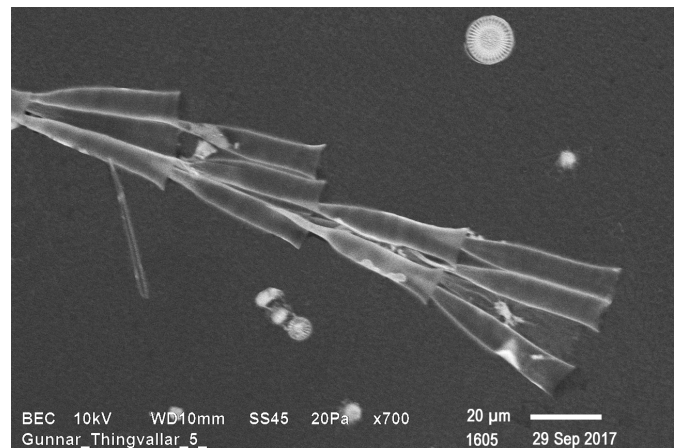
Með þessari nýju kynslóð SEM-rafeindasmásjár hafa höfundar tekið rafeindasmásjármyndir af smásæjum



7. mynd. *Urosolenia longiseta* (O. Zacharias) Edlund & Stoermer (a) og *Urosolenia eriensis* (H.L. Smith) Round & R.M. Crawford (b) úr Þingvallavatni – *Urosolenia longiseta* (O. Zacharias) Edlund & Stoermer (a) and *Urosolenia eriensis* (H.L. Smith) Round & R.M. Crawford (b) from Lake Thingvallavatn. Þvert yfir *U. longiseta* (a) og *U. eriensis* (b) liggja ljósari frumur tegundarinnar *Asterionella formosa*, sem fjallað verður um hér á eftir. Eru þær ljósari vegna hærrí kílísstyrks. Cells of *Asterionella formosa* (discussed here below) lie across the *U. longiseta* (a) and *U. eriensis* (b) cells. They appear brighter because of higher silica content. Rafeindasmásjía / SEM.



8. mynd. Stjörnulaga þyrpingar *Asterionella formosa* Hassall (t.v.) og *Nitzschia holsatica* Hustedt (t.h.) úr Þingvallavatni. – Star-forming colonies of *Asterionella formosa* Hassall (left) and *Nitzschia holsatica* Hustedt (right) from Lake Thingvallavatn. Rafeindasmásjía / SEM.



9. mynd. *Dinobryon sociale* (Ehrenberg) Ehrenberg úr Þingvallavatni. – *Dinobryon sociale* (Ehrenberg) Ehrenberg in Lake Thingvallavatn. Rafeindasmásjía / SEM.

kísilþörungum í Þingvallavatni. Myndirnar hafa góða upplausn og góða dýptarskerpu og henta vel til að greina erfið þörungasýni til tegunda.

Hér hefur sjónum verið beint að svifþörungum í Þingvallavatni. Þess er vænst að botnþörungur vatnsins verði athugaðir á hliðstæðan hátt.

ENGLISH SUMMARY

THE USE OF SCANNING ELECTRON MICROSCOPY (SEM) FOR THE IDENTIFICATION OF PHYTOPLANKTON TAXA IN LAKE ÞINGVALLAVATN

A research and monitoring project of phytoplankton species in Lake Thingvallavatn was re-established in 2015.¹ The last major phytoplankton

programme was executed in the seventies and the eighties³ and before that in 1902 to 1903.² One goal of the project is to revise and update the phytoplankton taxa list. A database with photographs and general information about identified species is under construction, and currently a list of 56 phytoplankton species with photographs and biological information is available.⁵ The database will be of value for future research and monitoring in the lake and the next step is to expand the project to include diatoms from the lake's bottom. In this paper, eight phytoplankton-diatom (Bacillariophyceae) species in Lake Thingvallavatn were examined with scanning electron microscopy (SEM)

and the identification of these taxa evaluated. Additionally, the paper includes one golden algal (Chrysophyceae) species that has been a recent arrival to the lake. Images from light and electron microscopy together with historical information relevant to the identification of these species in the lake are presented.

HEIMILDIR

- Gunnar Steinn Jónsson 2015. Kísilþörungarnir *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen og *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) E.Y. Haworth og rannsóknir í Þingvallavatni. Náttúrufræðingurinn 85 (3–4). 134–139.
- Ostenfeld, C.H. & Wesenberg-Lund, C. 1906. A regular fortnightly exploration of the plankton of the two Icelandic lakes, Thingvallavatn and Myvatn. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 25 (2). 1092–1167.
- Pétur M. Jónasson, Hákon Aðalsteinsson & Gunnar Steinn Jónsson 1992. Production and nutrient supply of phytoplankton in subarctic, dimictic Thingvallavatn, Iceland. *Bls. 162–187 í: Pétur M. Jónasson (ritstj.) 1992. Ecology of oligotrophic, subarctic Thingvallavatn. Hið Íslenska Fræðafélag í Kaupmannahöfn, (Einnig í Oikos 64 (1–2)), Óðinsvéum.*
- Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnadóttir 2012. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Yfirlit yfir fimm fyrstu vöktunarárin 2007–2011 og samanburður við eldri gögn. Unnið fyrir Landsvirkjun, Orkuveitu Reykjavíkur, Umhverfisstofnun og Þjóðgarðinn á Þingvöllum. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit 3). 67 bls.
- Gunnar Steinn Jónsson 2018. Þörungagróður í Þingvallavatni: Ljósmyndir af 56 tegundum svíförunga og 125 tegundum smásærra kísilþörunga á botni Þingvallavatns. Rorum (nr. 2018 001) og Náttúruvinnuáskafn Íslands, Reykjavík. 89 bls.
- ÍST EN 15204:2006. Water quality – Guidance standard on the enumeration of phytoplankton using inverted microscopy (Utermöhl technique). Staðlaráð Íslands, Reykjavík. 42 bls.
- Van Dam, H., Mertens, A. & Sinkeldam, J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28. 117–133.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 2000. Bacillariophyceae. 3. Teil / Part 2. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 2/3. Frumútg. 1991. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg og Berlín. 599 bls.
- Zacharias, O. 1898. Ueber einige interessante Funde im Plankton sächsischer Fischteiche. *Biologisches Zentralblatt* XVIII. 714–718.
- Zacharias, O. 1899. Zur Kenntnis des Planktons sächsischer Fischteiche. *Forschungsberichte aus der biologischen Station zu Plön* VII. 78–95.
- Guiry, M.D., in Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2019. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=102682, http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=121033 og http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=39216 (skoðað 23. febrúar 2019).
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1997. Bacillariophyceae. 2. Teil / Part 2. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 2/2. (Endurpr. 2008). Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg og Berlín. 611 bls.
- Kristiansen, J. & Preisig, H.R. 2011. Phylum Chrysophyta (Golden algae). *Bls. 281–317 í: The freshwater algal flora of the British isles: An identification guide to freshwater and terrestrial algae (ritstj. John, D.M., Whitton, B.A. & Brook, A.J.). Cambridge University Press, Cambridge (Brl.)*
- Belz, G.T., Auchterlonie, G.J. 1995. An investigation of the use of chromium, platinum and gold coating for scanning electron microscopy of casts of lymphoid tissues. *Micron* 26 (2). 141–144.

UM HÖFUNDA



Gunnar Steinn Jónsson (f. 1951) lauk BS-prófi í líffræði frá Háskóla Íslands árið 1975, BS-fjórða árs námsgráðu frá sama skóla árið 1978, cand. scient.-prófi (MS) frá Hafnarháskóla árið 1980 með áherslu á grasfræði vatna (þörungafraði). Gunnar Steinn lauk Ph.D.-prófi frá vatnalíffræðistofnun sama skóla árið 1990. Gunnar hefur á ný hafið rannsóknir á þörungum, aðallega í Þingvallavatni, eftir liðlega 25 ára hlé.



Kesara Anamthawat-Jónsson (f. 1951) lauk BS-prófi í grasfræði frá Chulalongkorn-háskóla í Taílandi árið 1973, meistaraþrófi í grasfræði frá Kansas-háskóla árið 1979 og doktorsprófi í plöntufræði frá Cambridge-háskóla í Bretlandi 1992. Kesara er prófessor í plöntulífeðlis- og erfðafræði við Háskóla Íslands síðan 1996. Hún hefur m.a. nýtt smásjártækni í rannsóknnum sínum, sérstaklega ljós-, flúr- og rafeindasmásjártækni. Frá 2014 hefur Kesara verið forseti Norrænu smásjár-samtakanna, SCANDEM (Scandinavian Society for Electron Microscopy).

PÓST- OG NETFÖNG HÖFUNDA
/ AUTHORS' ADDRESSES**Kesara Anamthawat-Jónsson**

Háskóli Íslands
Öskju
Sturlugötu 7
IS-102 Reykjavík
kesara@hi.is

Gunnar Steinn Jónsson

Rorum ehf.
Sundaborg 5
IS-104 Reykjavík
gsj@rorum.is

Eydís Salome Eiríksdóttir og Sigurður Reynir Gíslason

Efnabúskapur Þingvallavatns

RANNSÓKN Á EFNABÚSKAP ÞINGVALLAVATNS hefur staðið yfir frá árinu 2007. Heildarstyrkur leystra efna bendir til þess að megnið af innflæði vatnsins hafi svipaða efnaeiginleika og Silfru. Styrkur næringarefnanna kísils, köfnunarefnis og fosfórs var lægri í útfallinu en í lindunum sökum upptöku ljóstillífandi lífvera. Köfnunarefni er það næringarefni sem getur verið takmarkandi fyrir ljóstillífun í Þingvallavatni þar sem leystur fosfór er í ríkum mæli í lindarvatninu. Samanburður við gögn frá 1975 bendir til þess að styrkur nítrats hafi aukist í innstreymi Þingvallavatns, en ekki er hægt að merkja þá aukningu í útfalli vatnsins þar sem ljóstillífandi lífverur taka upp allt nítrat á dvalartíma vatnsins í Þingvallavatni. Hins vegar minnkaði styrkur kísils og fosfórs í útfallinu á rannsóknartímabilinu sem hér er greint frá, 2007–2014, sem bendir til aukinnar frumframleiðni í Þingvallavatni. Á sama tíma varð vart aukinnar sólblettavirkni, og er hugsanlegt að beint samband sé á milli vaxtar kísilþörungna og sólblettavirkni. Minni styrkur kísils og fosfórs í Þingvallavatni bendir sterklega til þess að frumframleiðni í vatninu hafi aukist á rannsóknartímabilinu, vegna ljóstillífunar í dýpri lögum vatnsins þar sem styrkur köfnunarefnis er hærri en í yfirborði þess, vegna aukinnar ákomu köfnunarefnis á vatnasviðinu og/eða vegna aukinnar virkni köfnunarefnisbindandi blágrænna baktería í vatninu. Aukin ákoma köfnunarefnis í Þingvallavatn veldur aukinni frumframleiðni í vatninu, þar sem nægilegt framboð er af fosfór. Það getur minnkað gegnsæi vatnsins og haft neikvæð áhrif á botngróður sem hefur mikla þýðingu fyrir dýralíf í vatninu. Það er því ljóst að takmarka þarf ákomu köfnunarefnis á vatnasviðið, hvort sem hún er staðbundin eða lengra að komin.

INNGANGUR

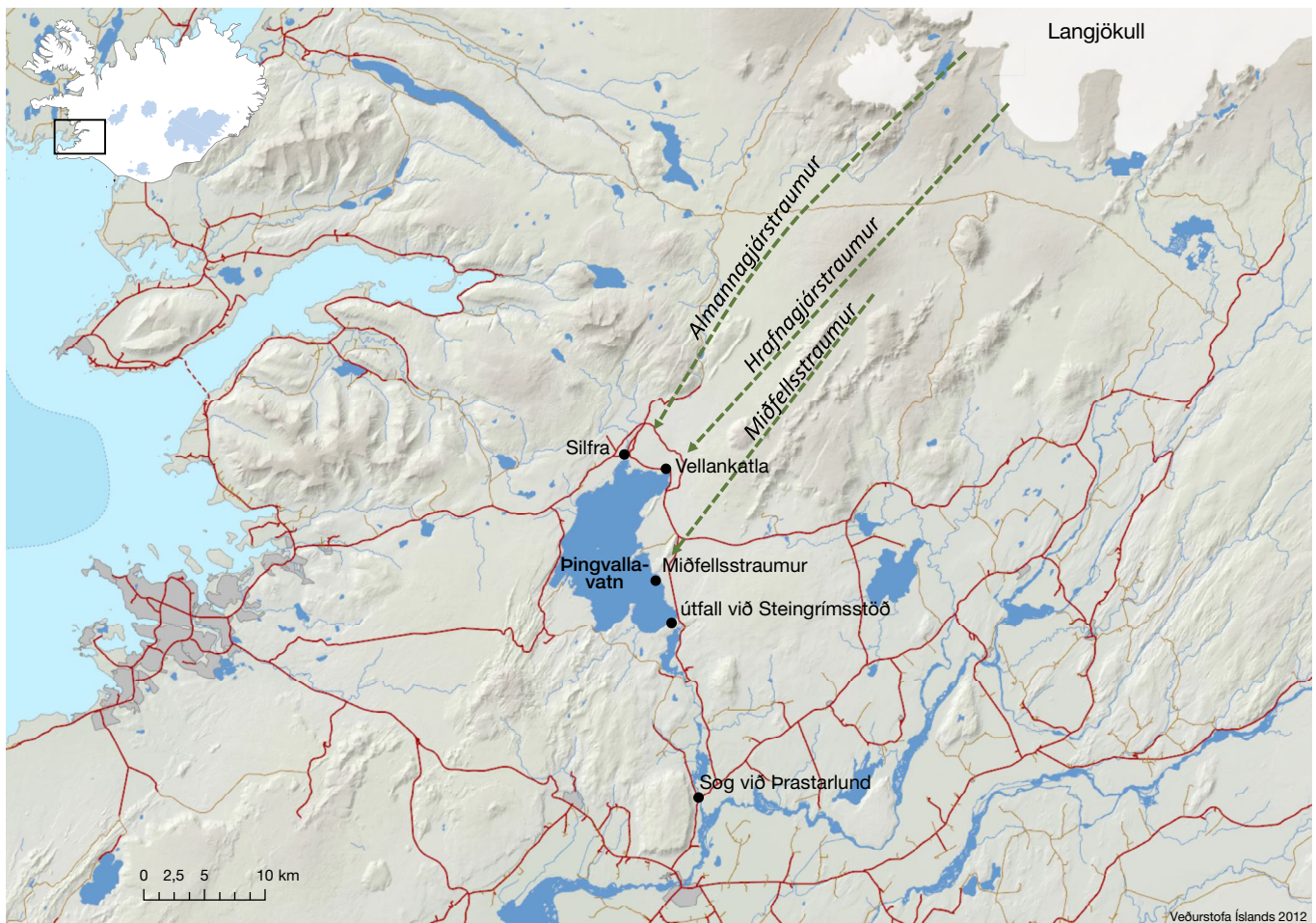
Sigdalurinn á Þingvöllum sker grunnvatnsborðið þannig að vatn safnast í Þingvallalægðina og myndar Þingvallavatn. Þingvallavatn er 84 km² að flatarmáli. Meðaldýpi er um 34 m, en mesta dýpi allt að 100 m¹. Heildarrúmmál vatnsins er 3 km³ og meðalrennsli úr vatninu er um 100 m³/s. Dvalartími vatnsins í Þingvallavatni er því 1 ár. Meðalrennsli grunnvatns til vatnsins er um 90 m³/s en yfirborðsvatns 5 m³/s. Úrkoma sem fellur á vatnið reiknast vera 4 m³/s.¹

Árný Erla Sveinbjörnsdóttir og Sigfús J. Johnsen² segja um 90% vatnsins upprunið í lindum sem falla í norðanvert vatnið en að rennsli á yfirborði í vatnið sé um 10%. Um helmingur þess kemur úr Öxará^{1,3} og hinn helmingurinn úr Villingavatnsá og Ölfusvatnsá. Grunnvatnið á rætur að rekja allt til Langjökuls. Það hefur runnið um langan veg neðanjarðar og ber með sér í stöðuvatnið leyst efni úr bergi og jarðvegi.^{3,4} Grunnvatnið kemur upp í miklum uppsprettum norðan við vatnið og úti í því norðanverðu.^{2,5} Auk leystra efna sem berast í vatnið með

grunnvatnsstraumum eru þar sjávarættuð efni sem koma inn á vatnasviðið með úrkomu og önnur efni sem berast með yfirborðsvatni, sum vegna náttúrulegra ferla en önnur ekki.

Samkvæmt grein Hákonar Aðalsteinssonar og féлага⁴ kemur um 64% af innstreymi í vatnið úr Silfru og um 20% úr Vellankötlum og öðrum lindum í Vatnsvíki. Freysteinn Sigurðsson og Guttormur Sigbjarnason⁵ telja hins vegar að lindarvatnið skiptist í þrjá meginstrauma, Almannagjárstraum (Silfru) 30 m³/s, Hrafnagjárstraum (Vellankötlum) um 20 m³/s og Miðfellsstraum um 25 m³/s. Hann fellur í austanvert vatnið sunnan undan Miðfelli. Auk þessara strauma renna um 5–10 m³/s í vatnið um opnar sprungur. Efnastyrkur í Miðfellsstraumi hefur lítið verið kannaður.⁵ Niðurstöður sýnatöku á því svæði árið 2015 benda til að um sé að ræða lindarvatn með svipaða efnaeiginleika og vatnið úr Silfru (1. mynd).⁶

Óhvarfgjörn efni ferðast með vatnsmassanum að útfalli Þingvallavatns og berast til sjávar. Hvarfgjörn efni og næringarefni tefjast innan stöðuvatnsins sökum efnahvarfa og upptöku lífvera í vatninu. Hér verður gerð grein fyrir mælingum á leystum efnem í lindum Þingvallavatns og útfalli við Steingrímsstöð frá 2007 til 2014 og eru til samanburðar notuð gögn um leystan kísil úr sambærilegri rannsókn í Sogi við Þrastarlund frá 1998 til 2014. Markmið rannsóknarinnar var að safna upplýsingum um styrkbreytingar á leystum efnem innan árs og á milli ára og greina áhrif lífríkis og hugsanleg áhrif á efnastyrk í vatninu af mannavöldum.



1. mynd. Sýnatökustaðirnir við Þingvallavatn og Sogi. Brotnu línurnar tákna grunnvatnsstrauma eins og þeir voru skilgreindir af Freysteini Sigmundssyni og Guttormi Sigbjarnasyni.⁵ – A map showing the location of sampling spots in Lake Þingvallavatn and River Sogi. The broken lines represent groundwater flow as described by Freysteinn Sigmundsson and Guttormur Sigbjarnason.⁵

AÐFERÐIR

Hér verða kynntar niðurstöður greininga á efnasamsetningu innflæðis í Þingvallavatn og útstreymis úr því á árunum 2007 til 2014.⁶ Lindarvatnsýnum var á tímabilinu safnað einu sinni á ári úr Silfru og Vellankötlu við norðurenda vatnsins, og fjórum sinnum á ári, vetur, sumar, vor og haust, úr útfalli vatnsins við Steingrímsstöð. Söfnunarstaðirnir í vatninu eru sýndir á korti á 1. mynd, en auk þess eru ljósmyndir af lindunum tveimur, Silfru og Vellankötlu á 2. mynd. Sambærileg vöktun á efnainnihaldi vatns í Sogi við Þrastarlund hefur staðið yfir frá 1998 og eru gögn þaðan birt til samanburðar við niðurstöður um vatnið í útfallinu.

Öll vatnssýnin voru síuð með 0,2 µm Cellulose Acetate síum og Sartorius teflon-síuhaldara. Vatni úr Silfru og Vellankötlu var dælt beint úr lindunum í sýnaglösin gegnum síubún-

aðinn. Slanga var látin síga niður í Silfru í næstu sprunguopnu ofan við köfunarpallinn. Vatni úr Vellankötlu var safnað með því að láta slöngu síga ofan í sprungu í klöpp stutt frá staðnum þar sem vatnið vellur upp úr Vellankötlu sjálfri úti í Þingvallavatni. Það var gert til að forðast blöndun lindarvatnsins við Þingvallavatnið sjálf.

Vatni var safnað af stíflunni við Steingrímsstöð (hér á eftir kallað útfall eða útfall við Steingrímsstöð) og úr Sogi af brú við Þrastarlund var safnað í sama söfnunarleiðangri. Eru sýnin því sambærileg hvað varðar tímasetningar og söfnunaradferðir. Í útfallinu við Steingrímsstöð var vatni safnað framan við opna botnloku á stíflunni. Sýnunum var safnað í brúsa sem síað var úr innan 30 mínútna frá söfnun.

Styrkur uppleystra efna var greindur á Jarðvísindastofnun Háskólans, hjá ALS Scandinavia í Svíþjóð og hjá

Umeå Marina Forskningscentrum í Svíþjóð. Styrkur aðalefna var greindur með jónaskilju og spanglóðartæki (ICP-OES) og styrkur snefilefna með spanglóðartæki með massagreini (ICP-MS). Styrkur næringarefna var greindur með sjálfvirkum litrófsmæli. Basavirkni (e. alkalinity) og súrustig (pH-gildi) vatnsins voru mæld daginn eftir söfnun með rafskauti og títrun. Leyst lífrænt kolefni var mælt með frumefnagreini.

Meðaltal efnagreiningarniðurstaðna frá árunum 2007 til 2014 er sýnt í viðauka. Árstíðabundið meðaltal var, ásamt staðalfrávik, reiknað fyrir niðurstöður úr sýnum úr útfallinu við Steingrímsstöð og eru gefin upp fjögur gildi, fyrir vetur, vor, sumar og haust. Vetrarsýni eru þau sem safnað var frá desember til mars, vorsýni frá því í apríl og maí, sumarsýni frá júní til ágúst og haustsýni frá september til nóvember. Þessi leið er



2. mynd. Vinstri myndin sýnir sýnatöku í Silfru á Þingvöllum. Söfnunarslanga var látin síga á nokkurt dýpi í vatnið og vatni dælt beint í gegn um síunarbúnað í söfnunarflöskur. Hægri myndin er af Vellankötlu þar sem hún streymir upp í Vatnsvíki – Figure to the left shows water sampling in Silfra at Þingvellir. The water was pumped directly from the spring through a filter into sampling bottles. Figure to the right shows the upwelling of Vellankatla in Vatnsvík, just off the NE-bank of Lake Þingvallavatn. Ljósmyndar: Daði Þorbjörnsson.

farin til að geta gert grein fyrir árstíðabundnum sveiflum í efnasamsetningu vatnsins, svo sem sökum árstíðabundinna lífrænna ferla í vatninu. Sýnum úr lindunum var safnað að hausti, nema hvað sýnataka sem fara átti fram haustið 2013 frestaðist fram að vori 2014.

NIÐURSTÖÐUR OG ÁLYKTANIR

STYRKUR LEYSTRA AÐALEFNA

Til aðalefna í vatni teljast kísill (Si), natríum (Na), kalíum (K), kalsíum (Ca), magnesíum (Mg), súlfat (SO_4), klór (Cl), flúor (F) og leyst ólífrænt kolefni (DIC, e. dissolved inorganic carbon). Aðalefnin eru allt að 99% af magni leystra efna í vatninu og oft er samanlagður styrkur þeirra (TDS, e. total dissolved solids) notaður til að gera grein fyrir mismunni vatna (1. viðauki).

Heildarstyrkur leystra efna (TDS) í vatni úr Silfru og útfallinu við Steingrímsstöð var svipaður, frá 60 til 68 mg/l, en minni í Vellankötlu, frá 48 til 51 mg/l. Það bendir til þess að megnið af innflæði vatnsins eigi sér uppruna í Silfru eða öðrum lindum með svipaða efnaeiginleika og Silfru (1. viðauki).

Gildi pH í lindunum Silfru og Vellankötlu var á milli 9 og 9,5 sem er dæmigert fyrir lindarvatn í basískum berggrunni (1. viðauki og 3. mynd).⁷⁻⁹

Hátt pH-gildi í lindarvatni hér á landi stafar af efnaskiptum vatns og basalts í jarðlagastaflanum, þar sem koltvíoxíð (CO_2) úr andrúmslofti nær ekki til vatnsins. Vatnið súrnar (pH-gildi þess lækkar) á nokkrum mínútum eftir að grunnvatnið kemst í snertingu við andrúmsloft vegna leysingar koltvíoxíðs úr andrúmsloftinu í vatninu.⁸

Í útfallinu við Steingrímsstöð var pH-gildið mun lægra en í lindunum, eða á milli 7,29 og 8,04. Það sveiflast árstíðabundið vegna ljóstillifunar, sem tekur H^+ jónir (sem valda sýringu vatns) úr lausn og skilur vatnið eftir snauðara af H^+ og þar með basískara. Því er pH í útfallinu hærra á sumrin en á veturna (1. viðauki).

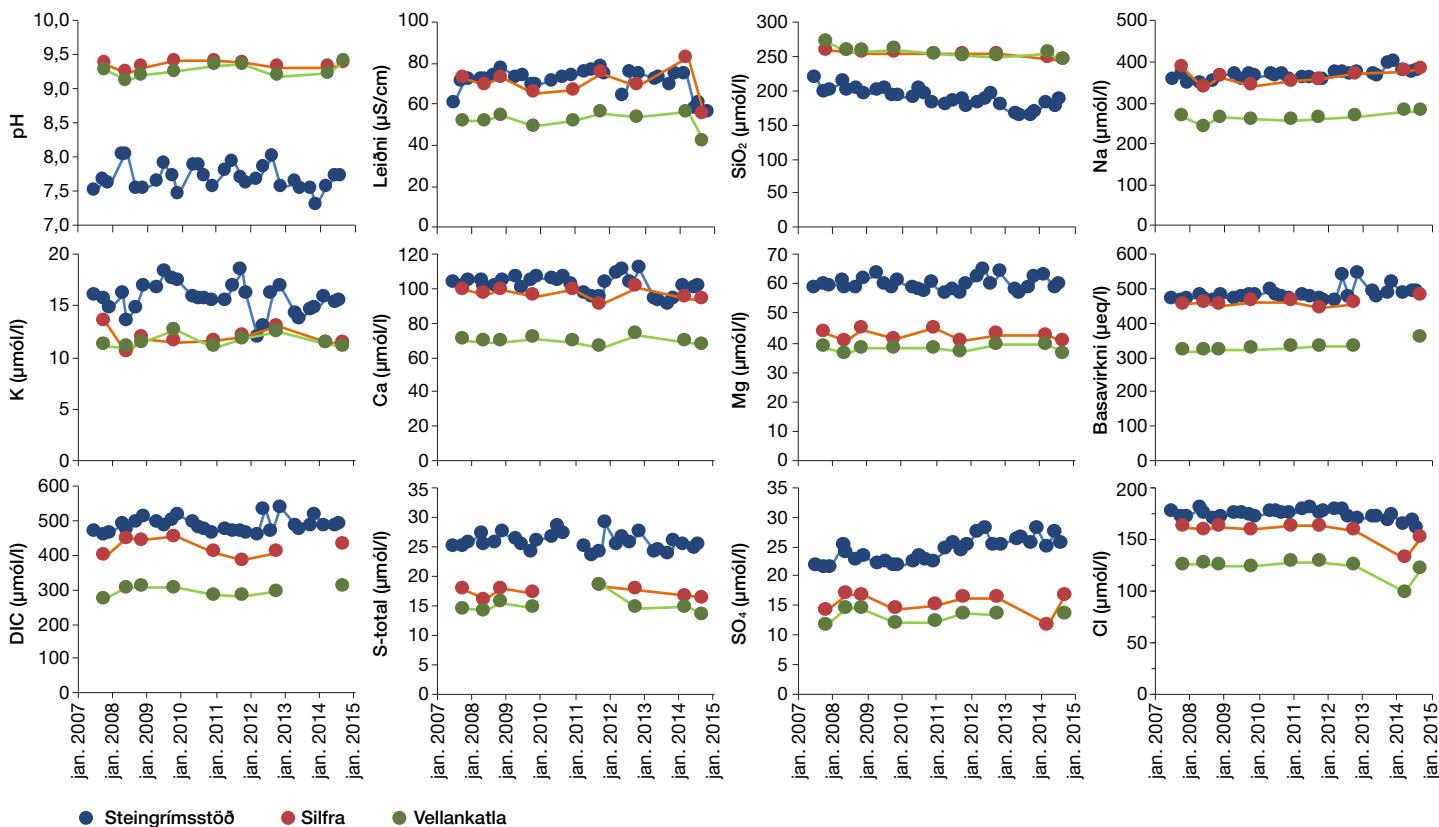
Þegar styrkur efnis eykst á dvalartíma vatnsins er líklegt að efnið hafi borist á vatnasviðið með úrkomu eða svifryki (þurrákomu) en þegar styrkur efnis minnkar á leið vatnsins frá lindunum er líklegt að efnið sé hvarfgjarnt og/ eða hafi minnkað vegna upptöku í lífrænum ferlum.

Styrkur Na, Ca, Cl og F var svipaður í Silfru og í útfallinu við Steingrímsstöð, en minni í Vellankötlu. Styrkur SiO_2 var svipaður í lindunum tveimur en minni í útfallinu sökum næringarefnanáms kísilþörungna. Styrkur Mg, SO_4 og K var

svipaður í lindunum tveimur en meiri í útfallinu. Styrkur aðalefna var mjög svipaður í útfalli Þingvallavatns og í Sogi við Þrastarlund á sama tímabili.^{6,10}

Ef vel er að gáð má sjá á 3. mynd að styrkur kísils (SiO_2) hefur minnkað marktækt ($p < 0,01$; $R^2 = 0,68$) í útfallinu við Steingrímsstöð frá því að sýnataka hófst en styrkur SiO_2 hefur haldist stöðugur í lindarvatninu. Þegar niðurstöðurnar eru bornar saman við sambærilegar efnagreiningar í Sogi við Þrastarlund, sem er neðar á vatnasviðinu, má sjá sams konar minnkun á tímabilinu 2007 til 2014 (4. mynd). Þegar einnig er litið til eldri gagna úr Sogi má þó sjá einhvers konar sveiflu í styrk leysts kísils með lægð á árunum 2000 til 2003, aukningu frá 2003 til 2007 og svo aftur lægð frá 2007 til 2013. Gögnin frá 2014 benda til að styrkurinn sé aftur að aukast, en ekki er hægt að fullyrða um það. Styrkurinn sveiflast frá 170 til 220 $\mu\text{mol/l}$ á þessu tímabili (4. mynd).

Styrkur kísils í vatni er háður ýmsum þáttum. Leysing kísils úr bergi eykur styrk kísils í lausn og upptaka kísilþörungna til að byggja kísilskeljar sínar, minnkar styrk kísils í lausn. Þar sem styrkur kísils í lindunum er svo til alveg stöðugur yfir tímabilið (3. mynd) er nærtækara að líta á virkni kísilþörungna og upptöku þeirra á leystum kísli.



3. mynd. Niðurstöður mælinga á leiðni og pH-gildi og greininga á styrk uppleystra aðalefna í lindunum Silfru og Vellankötlum og í útfallinu við Steingrímsstöð á árunum 2007 til 2014. – Measured conductivity and pH and the concentration of dissolved major constituents determined in the springs Silfra and Vellankatla and in the outlet of Lake Þingvallavatn. Basavirkni: alkalinity; Leiðni: conductivity.

Á tímabilinu 1962 til 2011 hefur Þingvallavatn hlýnað og virðist hitabúskapurinn fylgja árlegum meðallofthita á Íslandi. Á sama tíma hefur ísaldögum á vatninu fækkað.^{11,12} Leysing efna úr bergi við veðrun er háð lofthita og úrkomu.¹³⁻¹⁵ Til dæmis jókst árlegur efnaframburður leysts kísils í straumvötnum á Austurlandi á tímabilinu 1962–2004 um 5 til 16 prósent við hverja einnar gráðu hækkun árlegs meðallofthita.¹⁴ Þessi áhrif loft-hita á veðrun geta ekki skýrt sveifluna í styrk kísils í útfalli Þingvallavats og Sogs, þar sem styrkur leysts kísils í lindarvatninu hefur verið stöðugur (3. og 4. mynd). Hugsanlega er þessi sveiflukenni styrkur kísils í útfallinu tilkominn vegna mismikillar virkni kísilþöruna í takt við breytingar á ísaldögum á Þingvallavatni. Ís takmarkar birtu í yfirborðslögum stöðuvatna og minnkar þar með ljóstillífun í vötnum. Á tímabilum þegar ísaldög eru takmörkuð á Þingvallavatni ætti upptaka leysts kísils að vera meiri vegna meiri kísilþöruna-virkni. Það ætti að minnka styrk kísils í vatninu, að því gefnu að önnur næring-

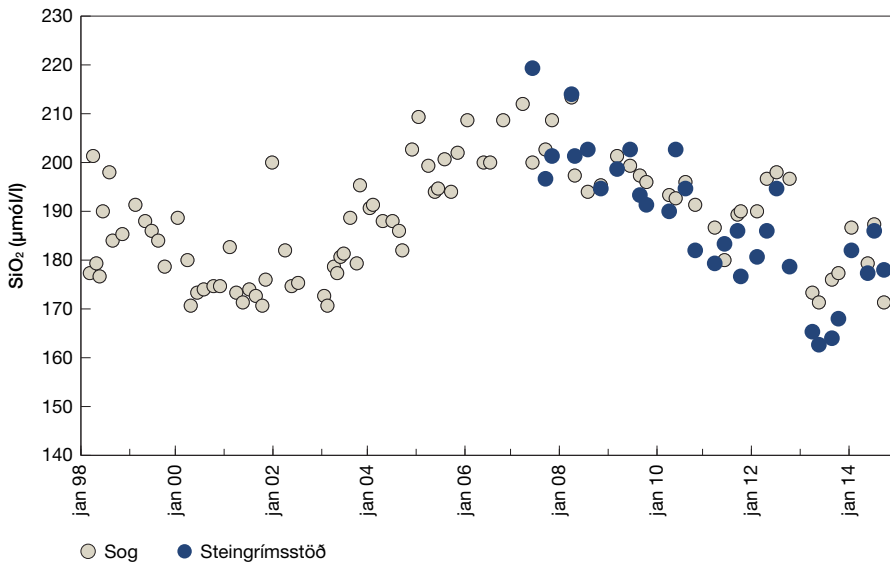
arefni séu í nægum styrk. Að sama skapi ætti kísilþörunavirkni og upptaka kísils úr vatninu að minnka á tímabilum þegar ísaldög eru meiri.

Einnig er líklegt að mismunandi virkni sólar og áhrif hennar á loftslag á jörðinni hafi áhrif á ljóstillífun þar sem ljóstillífun stjórnast fyrst og fremst af því ljósi sem í boði er. Samband á milli fjölda sólbletta¹⁶ og meðalstyrks kísils í Þingvallavatni er sýnt á 5. mynd. Sjá má að fylgnin er sterk á milli þessara tveggja þátta ($R^2=0,72$) og því er ekki ólíklegt að breytileiki kísilstyrks í Þingvallavatni stafi af áhrifum sólblettavirkni á vöxt kísilþöruna og þar með á upptöku kísils úr vatninu. 5. mynd sýnir að styrkur leysts kísils í vatninu minnkar með aukinni tíðni sólbletta, og stafar það líklega af því að kísilþörunarnir taki upp meiri kísil úr vatninu þegar sólblettavirkni er mikil. Ekki var neitt samband á milli fjölda árlegra sólbletta og meðalárshita í Reykjavík eða á Þingvöllum.¹⁷ Rannsóknir hafa sýnt öfugt samband á milli sólblettavirkni og magns geimgeisla sem ná til jarðar, og gæti það haft áhrif

á skýjafar á jörðinni.¹⁸ Fylgnin á milli þessara þátta er þó ekki sterk og við seinni rannsóknir hefur komið fram önnur skýring á sambandi sólblettavirkni og skýjafars, þ.e. tölfræðilega marktækt samband á milli inngeislunar frá sólu og myndunar lágskýja^{19,20} sem byggist á magni útfjólublárra geisla í heiðhvolfinu. Samband árlegs fjölda sólbletta og leysts kísils verður skýrt frekar hér á eftir í kaflanum um næringarefni.

STYRKUR LEYSTRAR SNEFILEFNA

Eins og sjá má á 6. mynd var styrkur margra snefilefna svipaður í lindunum og í útfallinu. Mörg þeirra efna voru einnig í mjög litlum styrk og nálægt greiningarmörkum. Styrkur áls (Al) og vanadíums (V) var meiri í lindunum en í útfallinu sem þýðir að efnin hvarfast og falla úr lausn á dvalartíma vatnsins, vegna ólífræna og/eða lífræna ferla. Styrkur járn (Fe), strontíums (Sr), mangans (Mn), mólýbdens (Mo) og títans (Ti) var meiri í útfallinu en í lindunum og merkir það að styrkur þeirra eykst á dvalartíma vatnsins.



4. mynd. Styrkur kísils í Sogi við Þrastarlund og í útfalli Þingvallavatns við Steingrímsstöð. Sýnaröðin í Sogi nær yfir tímabilið 1998–2014 en 2007–2014 í útfallinu. Út frá þessum gögnum virðist styrkur leysts kísils í útfalli Þingvallavatns og í Sogi vera sveiflukenndur. – Concentration of dissolved silica in the outlet of Lake Þingvallavatn and in the River Sog at Þrastarlundur. The dataset from Sog is from 1998 to 2014 while the one from the outlet is from 2007 to 2014. The concentration of dissolved silica was fluctuating during the research period.

Breytingin á styrk málma í vatninu eftir að það streymir úr lindunum getur stafað af þeirri pH-breytingu sem verður eftir að lindarvatnið kemst í snertingu við andrúmsloft. Leysni margra málma er mjög háð pH-gildi vatnsins og styrk lífræns leysts kolefnis (DOC) við lágt pH (<7). Til dæmis stjórnast styrkur áls fyrst og fremst af pH-gildi vatnsins því að leysni álsteinda er mjög pH-háð. Leysni álhýdroxíðs er minnst við pH 6–7 en eykst við lægra og hærra pH-gildi. Því er líklegt að samfara lækun pH-gildis eftir að lindarvatnið streymir fram minnki styrkur leysts áls (6. mynd) þar sem álið fellur út sem agnir og síast í burtu við sýnasöfnunina.

Styrkur króms (Cr) var mun meiri í Silfru en í Vellankötlunni og við Steingrímsstöð. Silfra dregur vatn af stóru svæði alla leið upp til Langjökuls. Annað vatnsfall sem á upptök sín á svipuðum slóðum er Hvítá í Borgarfirði en krómstyrkur í vatni hennar er mikill miðað við önnur vatnsföll á Íslandi.^{6,10,21,22} Meðalstyrkur Cr í Silfru var 46 nmól/kg (2,3 µg/l) og 25 nmól/kg (1,4 µg/l) í Hvítá í Borgarfirði. Styrkur Cr virðist vera meiri í vatnsföllum sem renna af gosbeltinu en þeim sem renna af eldra bergi,^{6,10,21,22} en krómstyrkur í bergi er meiri í frumstæðu bergi en þróðu.

Grunnvatnsstraumurinn sem kemur upp í Vellankötlunni, Hrafnagjárstraumurinn (1. mynd), er upprunninn á öðrum stað en Almannagjárstraumurinn, og rennur því um annars konar berggrunn. Kann það að skýra muninn á þessum tveimur grunnvatnsstraumum.

Styrkur leysts vanadíums (V) hefur minnkað lítillega í vatni í útfallinu við Steingrímsstöð frá 2011 til 2014. Breytingin er þó ekki marktæk ($p=0,08$; $R^2=0,1$) Vanadíum er eins og járn (Fe) og mólýbden (Mo) nauðsynlegt næringarefni fyrir köfnunarefnisbindandi lífverur, til framleiðslu á ensími sem hvatar bindingu N_2 yfir á efnaform NO_3 og NH_4 , sem eru aðgengileg ljóstíllífandi lífverum. Þessi minnkun vanadíums nær að hluta til yfir sama tímabil og minnkun leysts kísils (4 og 5. mynd) og fosfórs (7. mynd) í útfallinu og getur hugsanlega stafað af aukinni lífvirkni köfnunarefnisbindandi þörunga í Þingvallavatni. Þó verður að taka fram að breytingin er ekki marktæk. Tilvist *Nostoc* blágræubaktería í vatninu er ótvírætt merki um að þar bindist köfnunarefni úr andrúmslofti, sem nýtist lífríki vatnsins. Að auki sýna nýlegar rannsóknir á lífríkinu í Þingvallavatni fram á að í vatninu lifa blágræubakteríur (cyanobacteria)^{11,12,23} í samlífi með ákveðnum tegundum kísilþör-

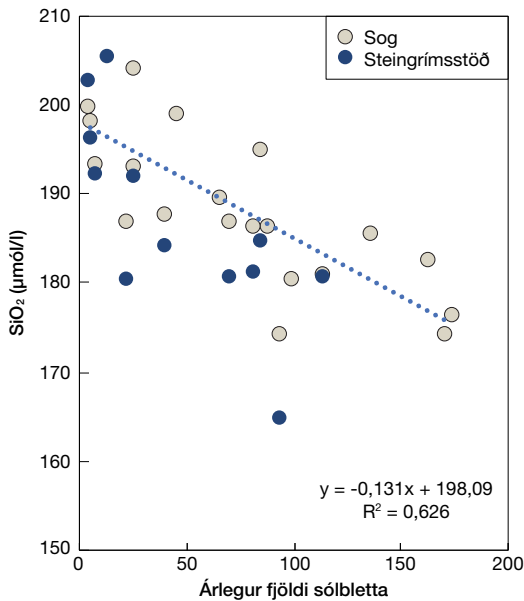
unga. Þeir hagnast á samlífinu þar sem gerlarnir leggja til nýmyndað bundið köfnunarefni sem kísilþörungarnir geta nýtt.²³

Styrkur leystra snefilefna í lindunum Silfru og Vellankötlunni og í útfallinu við Steingrímsstöð flokkast sem „ósnortið vatn“ (ástandsflokkur A), í reglugerð 796/1999 um varnir gegn mengun vatns, nema styrkur Cr í Silfru sem lendir í ástandsflokk B (reglugerð 796/1999).¹¹ Eins og sagði að ofan virðist mikill styrkur Cr í vatninu vera af náttúrulegum orsökum og stafar líklega af efnahvörfum vatnsins við krómrikt berg á vatnasviðinu.

STYRKUR LEYSTRA NÆRINGAREFNA

Ljóstíllífandi lífverur, frumframleiðendur, þarfnast sólarljóss og næringarefna til vaxtar og viðgangs. Næringarefni sem þurfa að vera til staðar í miklu magni eru auk kolefnis (C) köfnunarefni (N) og fosfór (P), og kísill (Si) þegar um kísilþörunga er að ræða. Að auki þurfa fjölmörg næringarefni að vera til staðar í snefilmagni, svo sem S, K, Mg, Ca, Fe, Mo og V.²⁴ Ljóstíllífun er samfelld við aðstæður þar sem sólarljós, næringarefni og hiti er nægilegt. Ef eitt þeirra næringarefna sem nauðsynleg eru frumframleiðendum klárast hins vegar úr umhverfinu, stöðvast ljóstíllífunin og þörungarnir taka að rotna. Við það skilast næringarefnin aftur inn í vistkerfið og geta nýst öðrum frumframleiðendum. Þannig myndast hringrás næringarefna innan vistkerfa og aðeins hluti þeirra skolest út úr kerfinu með straumvötnum.

Köfnunarefni og fosfór eru til staðar á lífrænu og ólífrænu formi, í lausn og í ögnum. Í rannsókninni var mældur styrkur þriggja leystra ólífrænna köfnunarefnissambanda, NO_3 , NO_2 og NH_4 . Einnig var mældur heildarstyrkur leystra lífrænna og ólífrænna köfnunarefnissambanda (N-total eða TDN, e. total dissolved nitrogen). Munurinn á N-total og samanlögðum styrk ólífrænu efnasambandanna NO_3 , NO_2 og NH_4 gefur til kynna styrk leysts köfnunarefnis á lífrænu formi. Styrkur lífræns köfnunarefnis og kolefnis sem var fast í ögnum (PON, e. particulate organic nitrogen; POC, e. particulate organic carbon) var einnig mældur. Einnig var mældur heildarstyrkur leysts fosfórs, P-total, og styrkur helsta ólífræna leysta efnasam-



5. mynd. Samband árlegs fjölda sólbletta og árlegs meðalstyrks leysts kísils (SiO_2) í Þingvallavatni. Styrkur leysts kísils í vatninu er í öfugu línulegu sambandi við árlegan fjölda sólbletta.¹⁶ Þetta getur skýrt með aukinni virkni kísilþörunga á tímabilum þegar fjöldi sólbletta er mikill. Kísilþörungur taka til sín kísil úr vatni til byggingar skelja sinna og minnka þannig þann styrk kísils sem eftir er í vatninu. – Annual number of sunspots versus annual average concentration of dissolved SiO_2 in Lake Þingvallavatn. The negative covariation of sunspot activity and silica concentration in the lake can be explained by increased production of diatoms in the lake during times of high sunspot activity.¹⁶ Diatoms consume silica from the lake and therefore have an effect on the silica concentration of the water.

bands fosfórs, PO_4 . Mismunur á styrk P-total og PO_4 gefur vísbendingu um styrk leysts lífræns fosfórs. Styrkur þessara efnasambanda er sýndur í viðauka.

Heildarstyrkur leysts ólífræns köfnunarefnis (DIN, e. dissolved inorganic nitrogen) var meiri á veturna en á öðrum árstíðum. Heildarstyrkur leysts lífræns köfnunarefnis (DON, e. dissolved organic nitrogen) jókst smám saman þegar leið á árið og náði hámarki að hausti. Styrkur ólífræns köfnunarefnis var alltaf meiri en lífræns köfnunarefnis í Vellankötlum og Silfrum, en vegna upptöku á ólífrænu köfnunarefni vegna ljóstíllífunar breyttust þessi hlutföll á dvalartíma vatnsins frá lindunum að útfallinu (1. viðauki). Heildarstyrkur DIN í útfallinu var 72% af DON á veturna og minnkaði niður í 24% á haustin (DIN/DON, 1. viðauki).

Heildarstyrkur leysts fosfórs (P-total) minnkaði jafnt og þétt frá vetri til hausts og bendir það til stöðugar upptöku fosfórs á meðan birtustig er nægilegt.

Þörungur í vatni eru þurftarfrekari á köfnunarefnissambönd en á fosfór og þurfa 16 mól af köfnunarefni á móti 1 móli af fosfór.²⁵ Í innflæði og útfalli Þingvallavatns er mólhlutfall leysts köfnunarefnis og fosfórs (N/P) lægra en 16/1 (8. mynd) sem þýðir að köfnunarefni er takmarkandi fyrir vöxt ljóstíllífandi lífvera, líkt og þekktist um næringarefnabúskap í gosbeltinu á Íslandi.^{26–28} Það stafar af því að fosfór er bergættað efni sem leysist hratt úr ungu glerjuðu basalti á gosbeltunum, en köfnunarefni berst inn á vatnasviðin með úrkomu. Þetta veldur því að köfnunarefni (aðallega NO_3 sem er aðgengilegast ljóstíllífandi lífverum) gengur til þurrðar í vatninu vegna næringarefnanáms ljóstíllífandi lífvera. Vöxtur köfnunarefnisbindandi baktería er hins vegar óháður leystu köfnunarefni í vatni og því geta þær þrífist þótt leyst köfnunarefni hafi gengið til þurrðar, að því gefnu að fosfór sé til staðar ásamt nauðsynlegum snefilefnum, svo sem járn, mólýbdeni og vanadíumi.

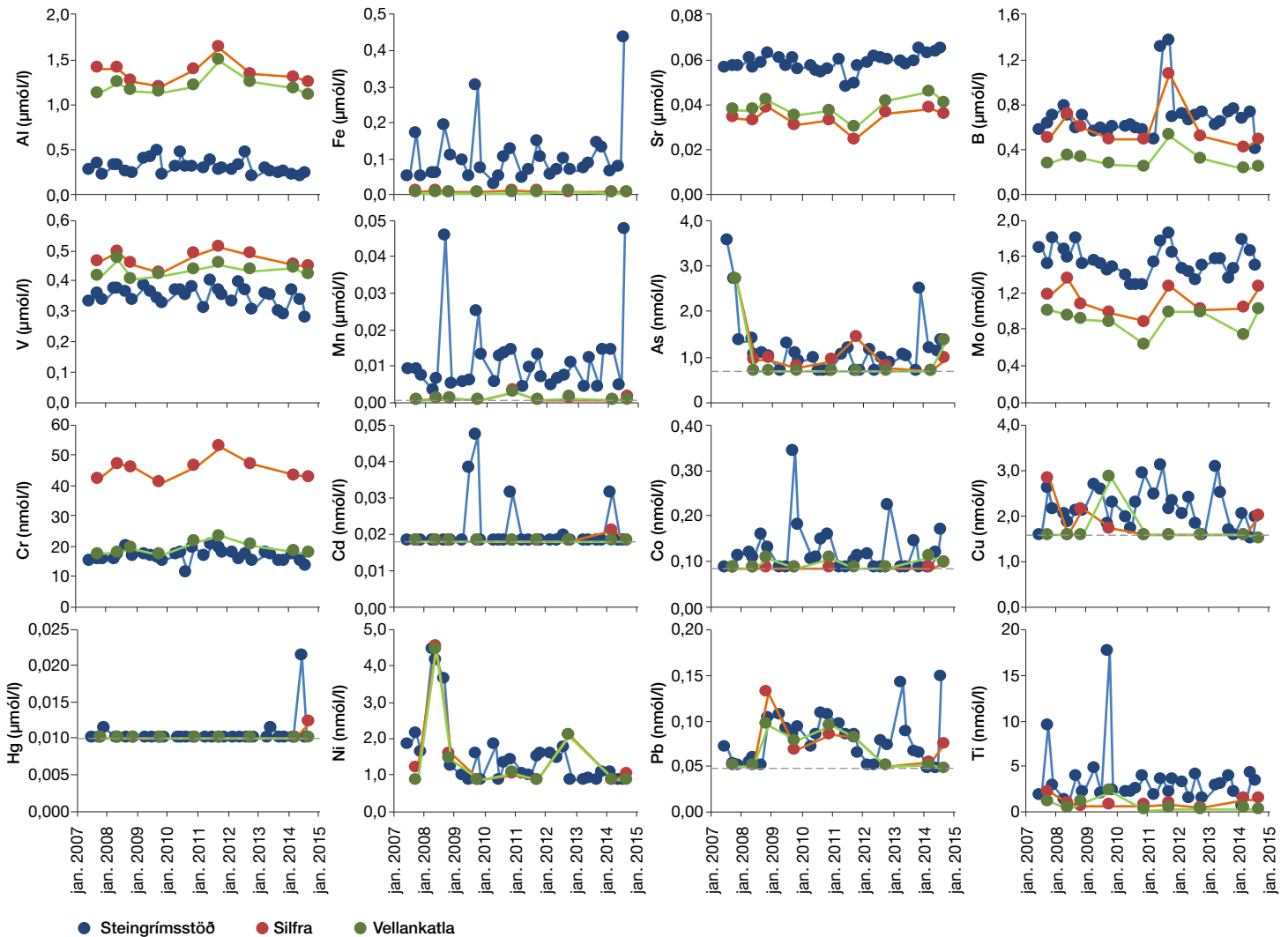
Styrkur NO_3 minnkar verulega á dvalartíma vatnsins í Þingvallavatni sökum upptöku ljóstíllífandi lífvera (8. mynd). Styrkur NO_2 og NH_4 virðist ekki breytast á dvalartíma vatnsins, en styrkur NO_2 var oftast við greiningarmörk í útfallinu. Meðalstyrkur NH_4 var um sjö sinnum minni en meðalstyrkur NO_3 í lindunum en tvöfalt til þrefalt meiri en meðalstyrkur NO_3 í útfallinu. Rannsókn sem gerð var í Mývatni bendir til þess að innflæði köfnunarefnis um botn sé fyrst og fremst á formi NH_4 sökum rotnunar lífrænna leifa.²⁹ Þar sem köfnunarefni (NO_3) er það næringarefni sem takmarkar ljóstíllífun í Þingvallavatni og minnkar styrkur þess sökum ljóstíllífunar niður að greiningarmörkum frá því að vatnið streymir úr lindunum þar til það fer um útfallið. Því er ekki hægt að nota styrk NO_3 í útfalli Þingvallavatns til að meta breytingar á innflæði og ákomu NO_3 í vatnið.

Styrkukvæming köfnunarefnis í vatninu, svo sem sökum mengunar, eykur frumframleiðni í Þingvallavatni með tilheyrandi breytingum á lífríkinu.^{30,31} Styrkur köfnunarefnis í innstreymi Þingvallavatns þyrfti að aukast um það bil þrefalt til að jafna Redfield-hlutfallið

(brotna línan á 8. mynd) og myndi sú aukning valda aukinni ljóstíllífun í vatninu. Aukning köfnunarefnis fram yfir það myndi ekki auka ljóstíllífun í vatninu þar sem fosfór yrði þá takmarkandi næringarefni fyrir ljóstíllífun. Aukin virkni blágrænubaktería, sem binda köfnunarefni úr andrúmslofti, myndi hafa sömu afleiðingar og auknið innstreymi köfnunarefnis með lindarvatni og aukin ákoma þess með úrkomu.

Mynd 8C sýnir á einfaldaðan hátt hvernig styrkur ólífræns köfnunarefnis og fosfórs þróast í Þingvallavatni frá innflæði til útfalls miðað við veginn meðalstyrk næringarefnanna í Silfrum og Vellankötlum ásamt meðalstyrk þeirra í útfallinu við Steingrímsstöð. Miðað er við styrk efnanna í útfallinu við Steingrímsstöð og er upphafsstyrkur þeirra reiknaður út frá rennslisvegnum meðalstyrk efnanna í lindum, og gert ráð fyrir að 60% vatnsins séu komin úr Silfrum og 40% úr Vellankötlum. Hér verður mynd 8C útskýrð í þremur liðum sem vísa til númeranna á myndinni: 1) Styrkur næringarefnanna minnkar vegna ljóstíllífunar eftir að lindarvatnið streymir inn í Þingvallavatn. Styrkminnkun er í hlutföllunum 16/1 þar til allt ólífrænt leyst N er uppuríð. 2) Styrkur N eykst vegna köfnunarefnisbindingar og/eða ákomu en styrkur P-total helst óbreyttur. 3) Styrkur næringarefna minnkar vegna ljóstíllífunar í hlutfallinu 16/1 þar til efnasamsetning er komin niður í meðalstyrk leysts N og P í útfalli Þingvallavatns. Miðað við þetta einfalda líkan er samanlagt magn þess köfnunarefnis sem blágrænubakteríur binda í vatninu og þess sem fellur á vatnið um 20% meira en það magn köfnunarefnis sem flæðir inn til Þingvallavatns um lindir.

Heildarstyrkur leysts fosfórs (P-total) minnkaði marktækt í útfallinu við Steingrímsstöð ($p < 0,01$; $R^2 = 0,49$) frá því að vöktun hófst árið 2007 til ársloka 2014 (7. og 8. mynd), og á sama tíma kom fram minnkun kísilstyrks (4. mynd). Þessi tvö efni eru næringarefni og styrklækkun þeirra bendir til aukinnar frumframleiðni og upptöku næringarefna í Þingvallavatni á tímabilinu. Mælingar á PO_4 í sýnum sem safnað var á árunum 2007 og 2008 eru óáreiðanlegar sökum tækjabilunar og voru niðurstöður úr þeim mælingum ekki teknar með í útreikninga á meðalstyrk PO_4 í 1. viðauka. Næringarefnin



6. mynd. Styrkur snefilefna í Silfru, Vellankotlu og útfalli Þingvallavatns við Steingrímsstöð frá 2007 til 2014. – Concentration of dissolved trace elements in the spring water inlet, Silfra and Vellankatla, and the outlet of Lake Þingvallavatn at Steingrímsstöð from 2007 to 2014.

fosfór og kísill eru ekki takmarkandi fyrir ljóstillífun í Þingvallavatni og minnkandi styrkur þeirra í útfalli vatnsins á rannsóknartímabilinu 2007–2014 (SiO_2 á 4. mynd og P-total á 7. mynd) gefur til kynna aukna upptöku þeirra vegna vaxtar ljóstillífandi lífvera. Slík aukning er ekki hugsanleg nema vegna aukins aðgengis frumframleiðenda að köfnunarefni. Það er mögulegt á tvo vegu: 1) Ljóstillífun á sér stað í dýpri lögum vatnsins þar sem köfnunarefni er enn til staðar³ eða 2) að aukning hefur orðið á styrk bundins köfnunarefnis í vatninu.

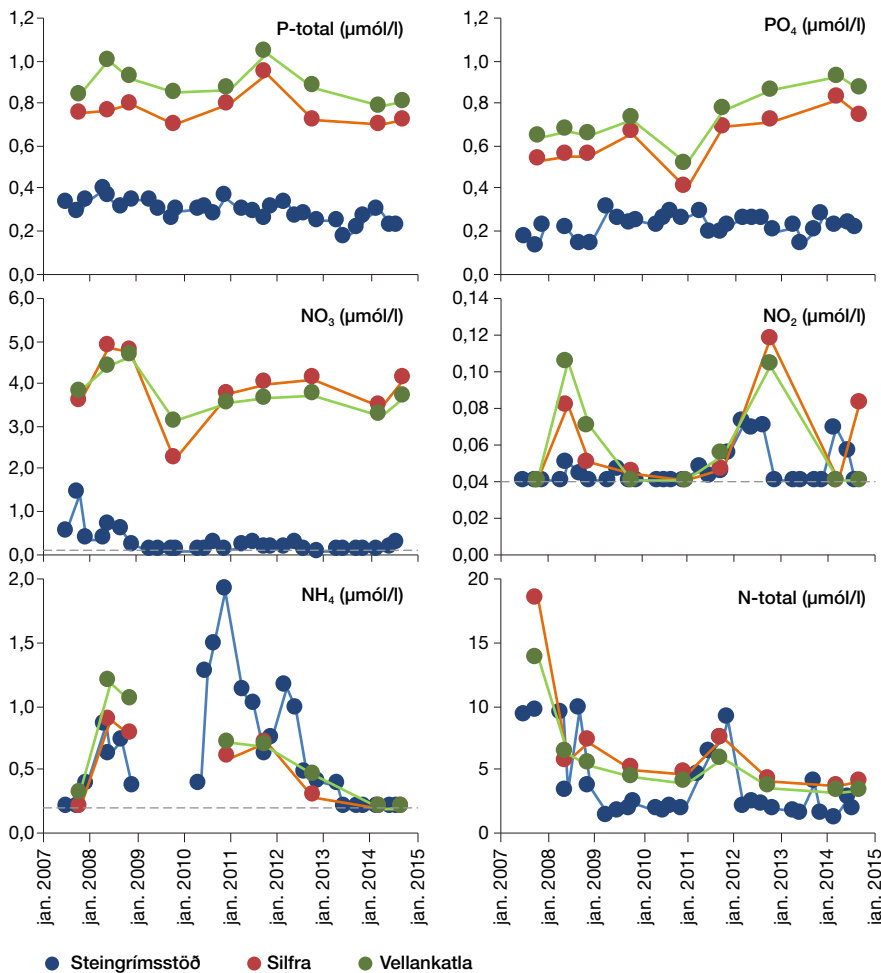
Þær ályktanir sem draga má af framangreindu eru tvíþættar. Í fyrsta lagi að aukin sólblettavirkni valdi því að ljósbylgjur komast dýpra niður í vatnsbolinn, sem veldur því að frumframleiðni getur átt sér stað í stærri hluta vatnsbolsins og á

meira dýpi, þar sem styrkur NO_3 er hlutfallslega hár og ekki takmarkandi fyrir frumframleiðni. Niðurstöður greininga NO_3 í sýnum sem safnað var á stöð 7 í Þingvallavatni þann 3. júlí 1975³ benda til að styrkur köfnunarefnis aukist með dýpi í vatninu frá 0,3 $\mu\text{mol/l}$ í yfirborði vatnsins til 1,5 $\mu\text{mol/l}$ á 20 m dýpi.³ Í öðru lagi gæti aðgengi frumframleiðenda að bundnu köfnunarefni hafa aukist vegna aukningar á styrk köfnunarefnis í Þingvallavatni, þótt ekki sé hægt að finna neina slíka styrk aukningu í útfalli Þingvallavatns. Aukinn styrkur bundins köfnunarefnis gæti stafað af aukinni ákomu köfnunarefnis á vatnasviðið og/eða vegna aukinnar virkni köfnunarefnisbindandi blágrænna baktería í vatninu.

Í ljósi þess að sterk tengsl eru á milli kísilstyrks í vatninu og fjölda sólbletta á

rannsóknartímabilinu (5. mynd) er líklegast að aukinn vöxtur ljóstillífandi lífvera á tímabilinu tengist sólblettavirkni, þá annað hvort vegna ljóstillífunar á meira dýpi í vatnsbolnum og/eða vegna aukinnar virkni köfnunarefnisbindandi baktería í vatninu sem lifa í nánnum tengslum við kísilþörunga²³ og stuðla að auknum vexti þeirra.

Uptaka köfnunarefnis vegna ljóstillífunar breytir ólífrænum köfnunarefnissamböndum í lífræn efnasambönd. Það veldur töfum á framburði næringarefna þar sem þau safnast upp í lífrænum vefjum plantna og sviþþörunga. Við rotnun þeirra brotna lífrænir vefir niður í styttri keðjur lífrænna efnasambanda sem með tímanum verða að ólífrænum efnasamböndum sem nýttast öðrum lífverum til ljóstillífunar.



7. mynd. Styrkur næringarefnanna fosfórs og köfnunarefnis í Silfru, Vellankötlu og útfalli Þingvallavatns við Steingrímsstöð. Athugið að kvarðinn á lóðréttá ásnum er mismunandi eftir efnum. – Concentration of dissolved nutrients in the spring water inlet, Silfra and Vellankatla, and the outlet of Lake Þingvallavatn at Steingrímsstöð. Note that the scale of the vertical axis varies from one dissolved constituent to another.

Sökum ljóstíllifunar var samanlagður meðalstyrkur ólífræna köfnunarefnissambanda (NO₃, NO₂ og NH₄ = DIN, 1. viðauki) um 80% minni í útfallinu við Steingrímsstöð en í lindunum. Styrkur ólífræna köfnunarefnissambanda í Vellankötlu og Silfru var tvöfalt og fjórfalt meiri en styrkur lífræna köfnunarefnissambanda. Vegna viðstöðu vatnsins og ljóstíllifunar í Þingvallavatni breyttust hlutföll lífræna og ólífræna köfnunarefnissambanda (DIN og DON, 1. viðauki) frá lindunum að útfallinu við Steingrímsstöð og var styrkur lífræna köfnunarefnissambanda í útfallinu orðinn þrisvar sinnum meiri en styrkur hinna ólífrænu.

SAMANBURÐUR VIÐ ELDRI GÖGN

Árin 1975–1991 fór fram viðamikil rannsókn á Þingvallavatni³ og var

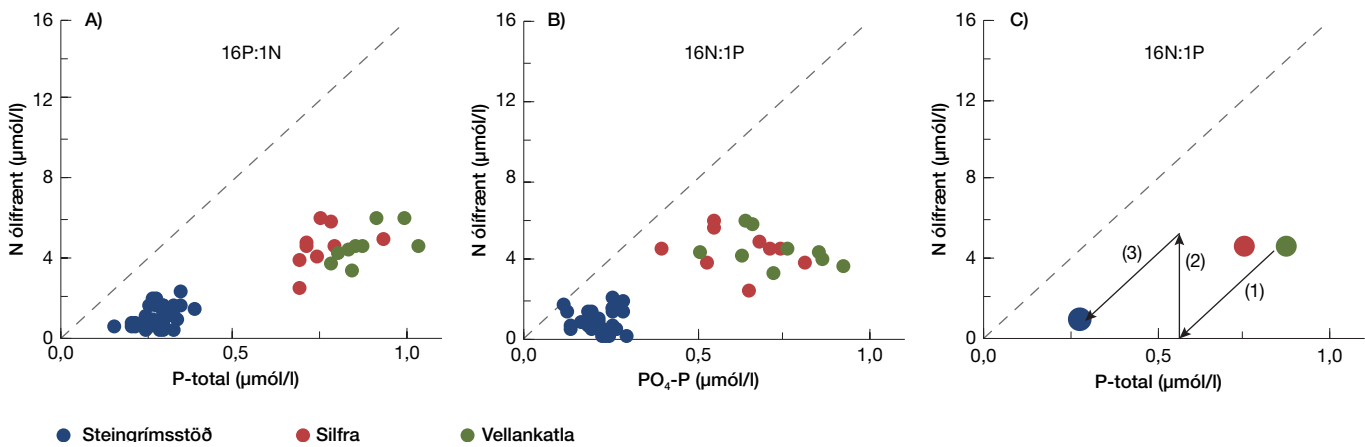
sýnum safnað úr lindum og víða í vatnsbol Þingvallavatns. Gögn frá þessum tíma eru mikilvæg til samanburðar við þau gögn sem aflað hefur verið á rannsóknartímabili því sem hér er greint frá. Árið 1975 var safnað úr Flosagjá og úr nokkrum lindum í Vatnsvíki, þar á meðal úr Vellankötlu. Í þessari grein eru niðurstöður greininga á sýnum úr Flosagjá teknar til samanburðar við niðurstöður úr Silfru, og niðurstöður úr Vatnsvíki við niðurstöður úr Vellankötlu. Sama ár var sýnum safnað á nokkrum stöðum í Þingvallavatni á mismunandi dýpi. Einn þessara sýnatökustaða, Stöð 1, var nálægt útfallinu við Steingrímsstöð og eru niðurstöður yfirborðssýna þaðan notuð til samanburðar við niðurstöður úr útfallinu. Sýnin frá Stöð 1 eru aðeins fimm, safnað frá mars til september 1975. Því eru engin vetrarsýni í saman-

burðarsýnunum. Sýnin úr Vatnsvíki frá 1975 eru alls sex og úr Flosagjá tvö.^{3,11}

Hlutföll efnastyrks eru gagnleg þegar bera á saman gögn frá mismunandi stöðum og tímabilum. Á 9. mynd eru sýnd hlutföll styrks klórs og nokkurra valinna leystra efna. Opnir hringir tákna niðurstöður greininga á sýnum sem safnað var frá 2007 til 2014. Fylltir hringir tákna niðurstöður frá 1975. Lítirnir endurspeglar samanburðarstaðina. Eins og sjá má er styrkur Na og Ca (einnig SiO₂) í Flosagjá meiri en í Silfru. Þetta eru efni sem ekki ættu að taka miklum styrkbreytingum með tíma í lindunum þar sem þau eru tiltölulega stöðug í lausn. Það vekur upp spurningar um hvort sýni úr Flosagjá séu sambærileg við sýni úr Silfru, þrátt fyrir að gjárnar tvær séu á sömu sprungurein. Styrkur þessara efna í sýnum frá Vatnsvíki árið 1975 er alltaf á milli styrks þeirra í sýnum úr Vellankötlu og útfallinu við Steingrímsstöð frá 2007 til 2014 og bendir það til þess að lindarvatnsýnin frá 1975 séu lítillega blönduð vatni úr Þingvallavatni.

Hnattrænn styrkur brennisteins í andrúmslofti, og þar af leiðandi í úrkomu, hefur minnkað síðan á áttunda áratug síðustu aldar í kjölfar takmörkunar á brennisteinslosun af mannavöldum.³² Það endurspeglast í því að styrkur súlfats (SO₄) er mun minni í sýnum úr lindunum í núverandi rannsókn en í sýnum frá 1975.

Styrkur fosfórs í sýnum frá Vatnsvíki og Vellankötlu var svipaður, en var meiri í Flosagjá en í Silfru. Heildarstyrkur köfnunarefnis (N-total) í sýnum frá 2007–2014 var sambærilegur við styrk þeirra í sýnum frá 1975 en styrkur NO₃ var meiri. Hnattrænn styrkur bundins köfnunarefnis í andrúmslofti hefur aukist síðan fyrir iðnbyltingu og mest hefur aukningin verið síðustu áratugi vegna aukinnar brennslu við orkuöflun, við útblástur frá bílaumferð og iðnaði, og við áburðarframleiðslu og -notkun.³³ Losun oxaðs köfnunarefnis (NO_x) til andrúmslofts vegna athafna manna jókst um 50% frá 1970 til 2010.³⁴ Efnaferli valda því að NO_x hvarfast við andrúmsloft og myndar gas, N₂O, sem getur leyst upp í úrkomu. Við það myndast bundið köfnunarefni í úrkomunni (NO₃) sem er aðgengilegt ljóstíllifandi lífverum. Styrkur N₂O í andrúmslofti



8. mynd. Á myndum A–C má sjá hlutföll leysts fosfórs, A) P-total (TDP), B) PO_4 (DIP), C) P-total (TDP), á móti styrk leysts ólífræns köfnunarefnis (DIN) í lindum og útfalli Þingvallavatns við Steingrimsstöð. Brotalínan táknar það hlutfall næringarefna sem er nauðsynlegt ljóstillífanði lífverum (Redfield-hlutfallið). Neðan línunnar takmarkar köfnunarefni (N) vöxt þörunga en ofan línunnar takmarkar fosfór (P) vöxtinn. Mynd 8C sýnir á einfaldaðan hátt hvernig frumframleiðni (1 og 3) og köfnunarefnisákoma og/eða binding úr andrúmslofti (2) hefur áhrif á P og N á dvalartíma vatnsins í Þingvallavatni, og má skýra styrkbreytingar efnanna með þessu. – The ratio of dissolved phosphorus and nitrogen. The broken line represents the Redfield ratio, which is the elements molar N/P ratio needed in photosynthesis. Below the line the photosynthesis is limited by nitrogen (N) and above the line by phosphorus (P). Figure 8C shows a simple model that can explain how primary productivity (1 and 3) and nitrogen influx and /or nitrogen fixation by cyanobacteria (2) affects P/N ratio during the residence time of the water in the lake.

jókst um 16% frá því fyrir iðnbyltingu til 2005³⁵ og samkvæmt gögnum frá Umhverfisstofnun Bandaríkjanna (EPA) jókst losun N_2O um 8% frá 1990 til 2013. Spár benda til þess að N_2O aukist um 5% frá 2005 til 2020 í Bandaríkjunum, mestmegnis vegna aukinnar losunar frá landbúnaði.³⁶ Aukinn styrkur N_2O í andrúmslofti veldur auknum styrk NO_3 í úrkomu. Það veldur aftur auknu næringarefnaframboði á landi sem getur haft alvarlegar afleiðingar fyrir ferskvatnslífríki á svæðum þar sem ljóstillífun takmarkast af köfnunarefni, svo sem í Þingvallavatni, og getur leitt til aukinnar þörungamyndunar sökum ofauðgunar í vatninu.

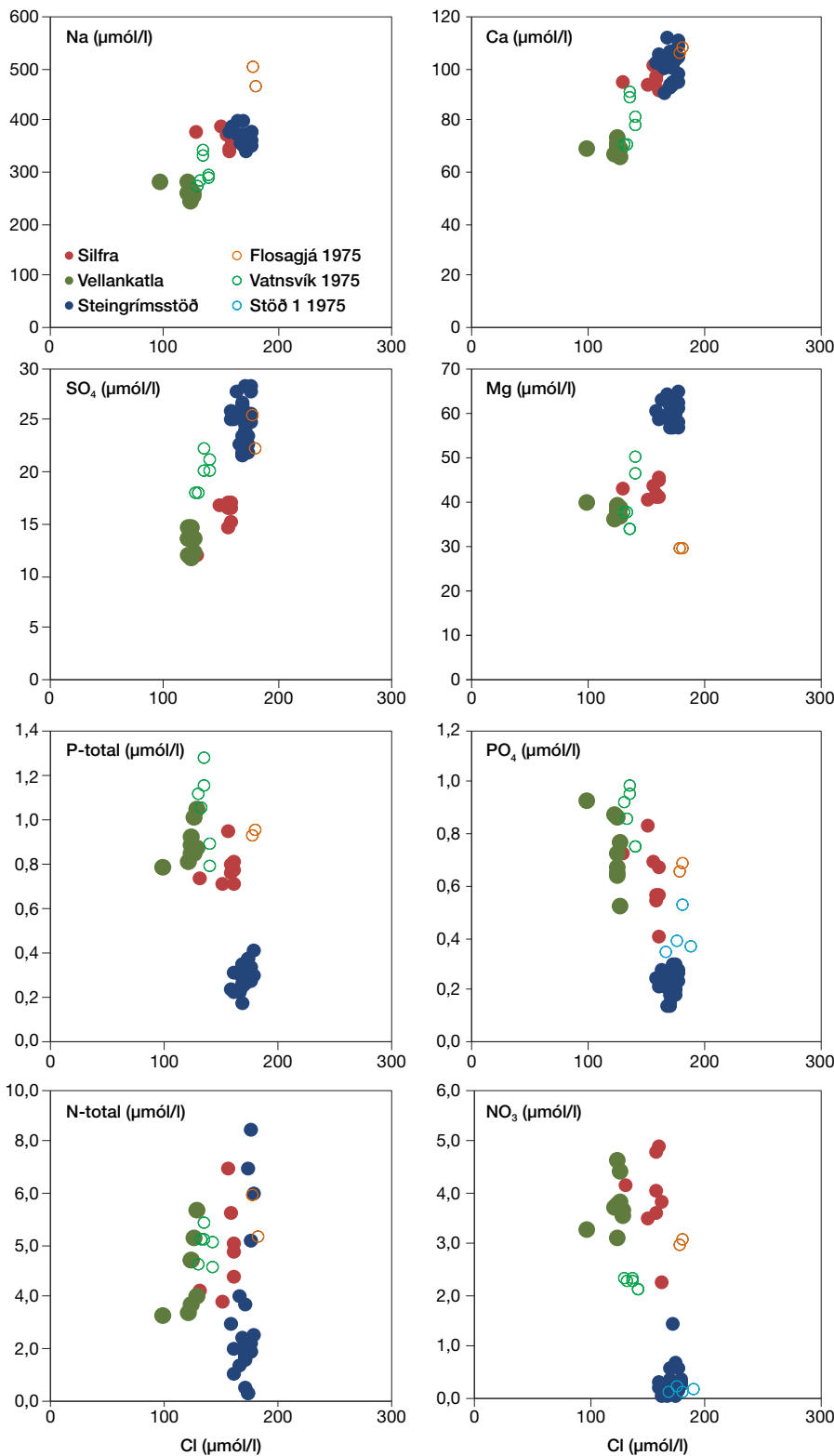
Greiningar á köfnunarefni í úrkomu á Mjóanesi við Þingvallavatn frá 2008 til 2012 og á Írafossi frá sama tíma gefa ekki til kynna styrkbreytingar á NO_3 og NH_4 á þessu stutta tímabili.³⁷ Styrkur þeirra er þó mjög breytilegur yfir rannsóknartímabilið. Styrkur NO_3 og NH_4 var mestur á sumrin þegar vindstyrkur var lítill og heildarefnastyrkur uppleystra efna (TDS) í úrkomunni var lítill. Styrkur NH_4 var minni en styrkur NO_3 í 35% sýnanna en allt að fimm sinnum meiri í 50% sýnanna. Í 15% úrkomusýnanna var styrkur NH_4 meira en fimm sinnum hærri en styrkur NO_3 . Hæsti styrkur NH_4 í úrkomusýnunum frá Mjóanesi fellur saman við óvenjuháan styrk brennisteins,

en brennisteinn í úrkomu á þessu svæði er bæði ættaður úr sjó og úr jarðhita. Því má telja líklegt að NH_4 berist yfir vatnsviðið með jarðhitagufum frá Nesjavöllum og/eða Hellsisheiði.

Á 9. mynd er sýndur samanburður á styrk efna í sýnum frá 1975³ og 2007–2014. Þar sést að tvö efnasambönd, SO_4 og NO_3 , skera sig úr og er styrkur þeirra ólíkur á báðum þeim stöðum sem hér eru bornir saman, Flosagjá 1975/Silfru 2007–2014 og Vatnsvíki 1975/Vellankötlu 2007–2014. Styrkur annarra efna í Vatnsvíki 1975 er sambærilegur við styrk þeirra í Vellankötlu og útfallinu við Steingrimsstöð en þessi efnastrýkur var ólíkur í Flosagjá og Silfru og bendir það til þess, eins og áður kom fram, að vatn úr þeim sé ef til vill ekki samanburðarhæft. Styrkur SO_4 í sýnum úr lindunum frá 1975 var að meðaltali 34% meiri en úr sýnum frá 2007–2014. Sigurður Reynir Gíslason og Peter Torssander³² sýndu fram á allt að 43% minnkun á styrk SO_4 í Sogi við Þrastarlund vegna minnkandi hnattrænnar mengunar frá 1973 til 2004. Það endurspeglast í þeim breytingum sem orðið hafa á styrk SO_4 á lindarsvæði Þingvallavatns. Styrkur NO_3 í lindarsýnum frá 1975 var hins vegar umtalsvert minni en í lindarsýnum frá 2007 til 2014. Tölfræðigreiningar á þessum gagnasöfnum sýna að um marktæka breytingu er að

ræða.¹¹ Þessi styrkukning NO_3 í Silfru og Vellankötlu hefur orðið á sama tíma og hnattræn aukning við losun NO_x ³⁴ og á styrk N_2O í andrúmslofti.³⁵

Mólhlutföll NO_3/PO_4 (N/P) í lindunum hafa breyst frá 1975 (10. mynd) úr 4,5 í 6,4 (Flosagjá/Silfru) og úr 2,6 í 5,3 (Vatnsvík/Vellankatla). Aukningin í Vellankötlu er þó líklega ekki alveg svona mikil þar sem mæld gildi úr Vatnsvíki 1975 liggja á milli niðurstaðna greininga úr Vellankötlu og útfallinu við Steingrimsstöð 2007–2014, og bendir það til þess að sýnin úr Vatnsvíki 1975 hafi verið blönduð vatni úr vatnsbol Þingvallavatns (9. mynd), ólíkt sýnum úr Vellankötlu 2007–2014 sem safnað var utan áhrifasvæðis vatnsins. Hækkandi N/P-hlutfall í lindarvatninu gefur til kynna aukið framboð köfnunarefnis í innflæði Þingvallavatns. Hlutfall N/P var herra í útfallinu við Steingrimsstöð á árunum 2009 til 2014 (sýnum frá 2007 og 2008 var sleppt vegna tækjabilunar) en á Stöð 1 árið 1975, fyrst og fremst vegna þess að fosfórstyrkur þar var meiri árið 1975 en í útfallinu árin 2009 til 2014. Vatnið á Stöð 1 er þó ekki alveg sambærilegt við vatnið í útfallinu, þar sem um 3 km eru á milli söfnunarstaðanna. Það þýðir að dvalartími vatns í útfallinu er lengri en á Stöð 1. Því má gera ráð fyrir að upptaka næringarefna hafi verið meiri í vatninu í útfallinu en á Stöð 1.



9. mynd. Hlutföll klórstyrks og styrks nokkurra valinna efna og efnasambanda í sýnum úr innflæði og útfalli Þingvallavatns í sýnum frá 1975³ og frá 2007–2014. Sýni úr Flosagjá eru tekin til samanburðar við sýni úr Silfru og sýni úr Vatnsvíki eru tekin til samanburðar við sýni úr Vellankötlu. Niðurstöður á styrk PO₄ og NO₃ í sýnum frá Stöð 1 í Þingvallavatni frá 1975³ eru tekin til samanburðar við sýni úr útfallinu við Steingrímsstöð. – The ratio of a selected chemical components and Cl in samples from the spring water inlet and the outflow of Þingvallavatn since 1975 and this study (2007–2014). Samples from Flosagjá 1975³ are compared with samples from Silfra 2007–2014 and samples from Vatnsvík 1975³ are compared with samples from Vellankatla 2007–2014. Results from Station 1 (Stöð 1) in Lake Þingvallavatn (PO₄ and NO₃) are taken for comparison with the outlet in Steingrímsstöð.

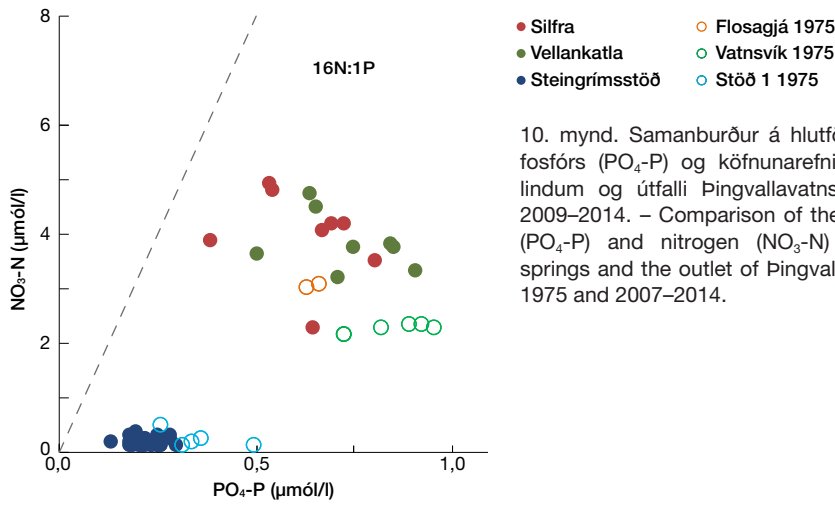
ÁHRIF AUKINNAR ÁKOMU NÆRINGAREFNA Á LÍFRÍKI ÞINGVALLAVATNS

Frumforsenda ljóstillífunar er að ljósmagn sé nægilegt. Í stöðuvötnum fer tærleiki vatns, og þar með gegnsæi, eftir því hve mikið er af ögnum í vatninu. Agnirnar geta verið af ólífrænum og lífrænum toga. Svifþörungar mynda stóran hluta lífrænna agna í stöðuvötnum og þegar þéttleiki þeirra er mikill minnkar gegnsæi vatnanna sökum tvístrunar ljóss og ísogun þess í agnir.^{4,39} Þar með minnka möguleikar botnlægra þörungategunda til frumframleiðni.

Lindarvatnið sem streymir inn í norðanvert Þingvallavatn ber með sér 1,8 g N/m² og 0,9 g P/m².⁴ Hlutföll efnanna benda til þess að köfnunarefni (N) sé takmarkandi fyrir ljóstillífun í vatninu, eins og kom fram í kaflanum um styrk næringarefna hér að framan, og aukning á innstreymi N myndi því hafa í för með sér meiri frumframleiðni í vatninu.

Þingvallavatn er þekkt fyrir tærleika og mikla framleiðslu botnlægra þörungategunda, sem er undirstaða fjölskrúðugs dýralífs í vatninu.^{30,38} Aukin frumframleiðni sökum aukins innstreymis köfnunarefnis í Þingvallavatn myndi minnka gegnsæi vatnsins og við það ætti ljós ekki eins greiða leið inn í vatnsbolinn og verið hefur. Minna gegnsæi myndi minnka virkni botnlægra þörungategunda sem nú standa undir stórum hluta frumframleiðni í Þingvallavatni.³⁰ Sérstaklega má telja að þetta eigi við um ákomu köfnunarefnis í efri lögum vatnsins, með úrkomu, svifryki beint á vatnið eða afrennsli af túnum og/eða rotþróum. Hins vegar myndi aukið innstreymi með lindarvatni um gjár á botni að líkindum auka frumframleiðni botnlægra tegunda á meðan rými leyfir á botninum.

Eins og áður hefur verið fjallað um (sjá m.a. Hákon Aðalsteinsson og félagar⁴) þarf að takmarka ákomu köfnunarefnis í Þingvallavatn til að viðhalda tærleika vatnsins og þar með núverandi lífríki þess. Nauðsynlegt er að stjórna innstreymi köfnunarefnis beint af vatnasviðinu, svo sem frá landbúnaði og rotþróum, en einnig þarf að huga að síaukinni NO_x-mengun í andrúmslofti af mannavöldum og þar þarf alþjóðlega samvinnu til. Hringrás köfnunarefnis í lofti er fremur löng, og NO_x berst oft langar leiðir áður en það fellur aftur til



10. mynd. Samanburður á hlutföllum styrks fosfórs ($\text{PO}_4\text{-P}$) og köfnunarefnis ($\text{NO}_3\text{-N}$) í lindum og útfalli Þingvallavatns 1975 og 2009–2014. – Comparison of the phosphate ($\text{PO}_4\text{-P}$) and nitrogen ($\text{NO}_3\text{-N}$) ratio from springs and the outlet of Þingvallavatn since 1975 and 2007–2014.

jarðar sem mengun. Líkanreikningar sem byggðar eru á mælingum frá Íslandi sýna til dæmis að aðeins 8% af loftbornu NO_x og um 30% af NH_x sem verður til á Íslandi fellur aftur hér á landi.³⁸ Afgangurinn berst burt frá landinu og fellur annaðhvort á Norður-Atlantshaf eða í Evrópu. Langt að borin köfnunarefnismengun á Íslandi veldur því stórum hluta þess næringarefnaálags sem hér er.^{4,39,40} Þessi mengun veldur aukinni frumframleiðni í ferskvatni á Íslandi þar sem ljóstíllifun takmarkast af köfnunarefni í mörgum vötnum á landinu, sérstaklega í gosbeltinu.^{6,10,22}

SAMANTEKT

Rannsókn á styrk efna í Þingvallavatni sem hér er greint frá hefur staðið yfir frá 2007 til dagsins í dag. Hér eru birt gögn frá árunum 2007 til 2014. Vatnssýnum var safnað úr tveimur lindum sem renna inn í norðanvert vatnið, Silfru og Vellanköttlu, og úr útfalli þess við Steingrímsstöð.

Heildarstyrkur leystra efna (TDS) í vatni úr Silfru og útfallinu við Steingrímsstöð var svipaður en minni í Vellanköttlu, og bendir það til þess til þess að megnið af innflæði vatnsins eigi uppruna í Silfru eða öðrum lindum með svipaða efnaeiginleika og Silfru.

Gildi pH í lindunum Silfru og Vellanköttlu var á milli 9 og 9,5 sem er dæmigert fyrir lindarvatni í basískum berggrunni. Hátt pH í lindarvatni hér á landi stafar af efnaskiptum vatns og basalts í jarðlagastaflanum, þar sem koltvíoxíð úr andrúmslofti nær ekki til vatnsins. Gildi pH lækkar (vatnið súrnar) á nokkrum mínútum eftir að grunnvatnið kemst í snertingu við andrúmsloft vegna leysingar

koltvíoxíðs úr andrúmslofti í vatnið.

Leysni margra málma er háð pH-gildi vatnsins og það hefur til dæmis áhrif á styrk uppleysts Al sem minnkar við pH-breytinguna eftir að lindarvatnið streymir fram. Styrkur leysts Al var því minni í útfallinu en í lindarvatninu.

Styrkur næringarefnanna kísils, köfnunarefnis og fosfórs var minni í útfallinu en í lindunum sökum upptöku ljóstíllifandi lífvera í vatninu. Kísilþörungur nota kísil sem byggingarefni í skeljar sínar en köfnunarefni og fosfór eru nauðsynleg til ljóstíllifunar ásamt mörgum öðrum efnunum í snefilmagni. Köfnunarefni er það efni sem getur verið takmarkandi fyrir ljóstíllifun í Þingvallavatni. Fosfór er hins vegar í ríku mæli í lindarvatninu, þar sem hann er auðleystur úr ungu fersku basalti sem er einkennandi fyrir berggrunninn á vatnasviðinu.

Samantölur við gögn frá 1975 benda til minni styrks brennisteins í innstreymi Þingvallavatns sökum alþjóðlegra aðgerða sem ætlað var að takmarka losun brennisteins út í andrúmsloftið frá því á áttunda áratug síðustu aldar. Samantölur við gögnin frá 1975 bendir hins vegar til þess að styrkur NO_3 hafi aukist í lindum norðan Þingvallavatns og valdið hækkun á N/P-hlutfalli lindarvatnsins, sem gefur til kynna aukið framboð köfnunarefnis.

Samantölurinn gefur vísbendingar um aukinn styrk NO_3 í lindarvatni síðan 1975 en ekki er hægt að merkja þá aukningu í útfallinu þar sem allt NO_3 er nýtt til ljóstíllifunar á dvalartíma vatnsins í Þingvallavatni á tímabilinu. Hins vegar hefur styrkur kísils og fosfórs minnkað í útfallinu á rannsóknartímabilinu, sem

bendir til til aukinnar frumframleiðni í Þingvallavatni á tímabilinu. Minnkun leysts kísils í vatninu fellur saman við aukna sólblettavirkni, sem bendir til að beint samband kunni að vera á milli vaxtar kísilþörungum og sólblettavirkni. Aukinn vöxtur kísilþörungum hefur í för með sér aukna upptöku á leystum kísli og öðrum næringarefnum úr vatninu og við það verður vatnið snauðara af efnunum.

Minnkandi styrkur kísils og fosfórs í Þingvallavatni yfir rannsóknartímabilið 2007–2014 bendir sterklega til þess að frumframleiðni í vatninu hafi aukist, annað hvort vegna ljóstíllifunar í dýpri lögum vatnsins vegna aukinnar sólblettavirkni, vegna aukins framboðs á bundnu köfnunarefni í vatninu og/eða vegna aukinnar virkni köfnunarefnisbindandi blágrænna baktería í vatninu. Skortur á leystu köfnunarefni í vatninu takmarkar ekki virkni þeirra frumframleiðenda sem eru sjálfum sér nógir um köfnunarefni og framleiða það úr andrúmsloftinu (blágrænar bakteríur). Þessar lífverur nota mólýbden (Mo), járn (Fe) og vanadíum (V) til að hvata niðurbrot N_2 úr andrúmslofti. Í Þingvallavatni hafa fundist köfnunarefnisbindandi bakteríur sem lifa í sambyli við nokkrar tegundir kísilþörungum og stuðla að auknu framboði nýmyndaðs bundins köfnunarefnis sem kísilþörungarnir geta notfært sér.

Aukin ákoma köfnunarefnis í Þingvallavatni veldur aukinni frumframleiðni í vatninu þar sem nægilegt framboð er af fosfór. Aukin frumframleiðni getur dregið úr gegnsæi í vatninu og þar með skert það ljósmagn sem berst niður í vatnsbolinn. Það hefur áhrif á möguleika botnlægra þörungum til vaxtar, en botngróðurinn hefur mikla þýðingu fyrir dýralíf í vatninu. Það er því ljóst að takmarka þarf losun köfnunarefnis á vatnasviðinu. Þó er aðeins hluti aukinnar köfnunarefnisákomu ætlaður beint af vatnasviðinu, frá landbúnaði, rotþróum á svæðinu og bílaumferð. Mikill hluti hennar er langt að kominn, og veldur það ákveðnum vandamálum þar sem loftmassar hlýða engum landamærum frekar en fyrri daginn. Aukinn styrkur köfnunarefnisoxíðs í andrúmslofti veldur ofauðgun víða um lönd og er auk þess mikilvirk gróðurhúsalofttegund. Það þarf því alþjóðlega samvinnu til að stemma stigu við styrk þess í andrúmslofti, á sama hátt og brennisteins-tvíoxíðs og koltvíoxíðs.

SUMMARY**CHEMICAL CHARACTERISTICS
OF LAKE ÞINGVALLAVATN**

Monitoring of the concentration of dissolved elements and particulate organic carbon and nitrogen has been conducted in Lake Þingvallavatn since 2007. Samples were collected from two springs in the northern part of the lake, Silfra and Vellankatla, and from the outlet of Lake Þingvallavatn at Steingrímsstöð (the outlet). Here we present and discuss the results from 2007 to 2014.

The concentration of total dissolved solids in Silfra and the outlet was similar, and lower in Vellankatla, which indicates that most of the inflow to the lake is from Silfra or other springs with a similar chemical composition as Silfra.

The pH in the spring water was between 9 and 9.5, which is typical for spring water in basaltic bedrock due to water-rock interaction in the bedrock in the absence of atmospheric-, soil- or magmatic-derived CO₂. The pH of the spring water decreases in few minutes after it comes in contact with the atmosphere.

The concentration of many metals is related to dissolved oxygen concentration and pH of the water. The oxygen concentration affects the solubility of metals like Fe and Mn. In reducing conditions, the dissolved concentration of these metals is relatively high, but decreases when the water comes in contact with the atmosphere. This is likely to influence the metal concentration in Lake Þingvallavatn but the concentration of these metals is higher in the spring water inflow than in the outlet water.

The concentration of the dissolved nutrients silica, nitrogen and phosphorus was higher in the spring water inflow than in the outlet of the lake due to uptake by primary producers in the lake. Silica diatoms use silica as the building

material for their shells, but nitrogen and phosphorus are essential for photosynthesis along with many other micro nutrients. Nitrogen is a major nutrient and it is the limiting nutrient in Lake Þingvallavatn since dissolved phosphorus is there in a relatively high concentration in the spring water, draining the soluble, glassy basalt of the Icelandic volcanic zone.

Comparison between data collected in 1975 and the present study indicates a sulphur concentration decrease in the inflow to Lake Þingvallavatn due to North-America and Europe's restrictions on sulphur emissions since the late 1970's. The comparison also suggests a fixed nitrogen concentration increase in the spring-fed inflow, resulting in a rising N/P ratio in the water, which further demonstrates the increase in the fixed dissolved nitrogen concentration, the limiting nutrient in the lake.

Despite evidence of an increased NO₃ concentration in the spring water since 1975 it is not possible to determine changes in NO₃ concentration at the outlet of Lake Þingvallavatn since most of the NO₃ available is consumed by photosynthesis during the water's residence time. However, a marked decline with time was detected in the concentration of the nutrients silica and phosphorus at the outlet during 2007–2014, demonstrating increased photosynthesis with time. The silica concentration decrease in the lake water is correlated to the annual number of sunspots, which seems to be affecting the diatom productivity. The increased uptake of silica and phosphorus strongly suggests increased primary production of diatoms, either due to photosynthesis at deeper levels in the lake, increased supply of fixed nitrogen in the lake due to anthropogenic effects on the catchment and/or increased production of N-fixing bacteria in the lake. Primary production of N-fixing bacteria is independent of the

fixed nitrogen concentration in the lake since they can fix N₂ from the atmosphere. They use molybdenum, iron or vanadium to produce enzymes to break the chemical bonds of N₂. The dataset collected from 2007 to 2014 indicates a decrease in vanadium concentration, possibly because of an increased uptake of N-fixing bacteria, which has been identified in the lake. Recent studies show that there is a symbiosis between N-fixing bacteria and a few species of silica diatoms in Lake Þingvallavatn, increasing the supply of nitrogen to the silica diatoms.

Increased influx of nitrogen into Lake Þingvallavatn due to anthropogenic activities will cause increased primary productivity in the lake since there is an excess of phosphorus in the water with respect to the Redfield ratio, which describes the nutrient ratio needed by primary producers. Increased primary production can cause decreased transparency in the water which reduces the penetration of light into the lake and thus the primary production by the benthic flora, which is important for biological activity in the lake. Thus, the influx of nitrogen has to be restricted by reducing the direct influx from agriculture and sewage. A large part of the nitrogen influx to the lake, however, originates from long distance air masses which bring transboundary pollution. Increased nitrogen concentration in the atmosphere causes increased influx of nitrogen into freshwater systems and can cause eutrophication in lakes where nitrate is the limiting nutrient for primary productivity. International co-operation is needed to control atmospheric nitrogen concentration, similar to what was done regarding sulphur emission restrictions in North-America and Europe in the 1980's and carbon emissions during the last decades.

ÞAKKIR

Umhverfisstofnun, Þjóðgarðurinn á Þingvöllum, Orkuveita Reykjavíkur og Landsvirkjun kostuðu þetta verk. Við þökkum fulltrúum þessara stofnana og fyrirtækja fyrir þann áhuga og stuðning sem þeir hafa sýnt rannsókninni. Einnig þökkum við starfsmönnum Væðurstofunnar, sem staðið hafa að rannsókninni með okkur, fyrir samstarfið í gegnum tíðina og má þar sérstaklega nefna þær stóllur Svövu Björk Þorlákadóttur og Jórúnni Harðardóttur. Héðinn Valdimarsson sviðstjóri á umhverfissviði Hafrannsóknastofnunar fær sérstakar þakkir fyrir að benda okkur á möguleg áhrif sólblettavirkni á frumframleiðni í Þingvallavatni. Kærar þakkir fá þeir Halldór Ármannsson og Hilmar J. Malmquist fyrir yfirlestur á handriti greinarinnar og góðar ábendingar við vinnslu hennar.

HEIMILDIR

1. Árni Snorrason 2002. Vatnafar á vatnasviði Þingvallavatns. Bls. 110–119 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.
2. Árný E. Sveinbjörnsdóttir & Sigfús J. Johnsen 1992. Stable isotope study of the Thingvallavatn area. Groundwater origin, age and evaporation models. *Oikos*, 64. 136–150.
3. Jón Ólafsson 1992. Chemical characteristics and trace elements of Thingvallavatn, Iceland. *Oikos* 64. 151–161.
4. Hákon Aðalsteinsson, Pétur M. Jónasson & Sigurjón Rist 1992. Physical characteristics of Thingvallavatn, Iceland. *Oikos* 64. 121–135.
5. Freysteinn Sigurðsson & Guttormur Sigbjarnason 2002. Grunnvatnið til Þingvallavatns. Bls. 120–135 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.

6. Eydis Salome Eiríksdóttir & Sigurður Reynir Gíslason 2015. Efnasamsetning Þingvallavatns 2007–2014. Skýrsla Raunvísindastofnunar Háskólans, RH-04-2015, Reykjavík. 40 bls.
7. Sigurður Reynir Gíslason & Eugster, H.P. 1987a. Meteoric water-basalt interactions. I. A laboratory study. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 51. 2827–2840.
8. Sigurður Reynir Gíslason & Eugster, H.P. 1987b. Meteoric water-basalt interactions. II. A field study in NE Iceland. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 51. 2841–2855.
9. Sigurður Reynir Gíslason, 1993. Efnafræði úrkomu, jökla, árvatns, stöðuvatna og grunnvatns á Íslandi. Náttúrufræðingurinn 63. 219–236.
10. Eydis Salome Eiríksdóttir, Svava Björk Þorlákssdóttir, Jórunn Harðardóttir & Sigurður Reynir Gíslason 2015. Efnasamsetning, rennsli og aurburður straumvatna á Suðurlandi XVIII. Gagnagrunnur Jarðvísindastofnunar og Veðurstofunnar. Jarðvísindastofnun Háskólans, RH-03-2015, Reykjavík. 65 bls.
11. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnadóttir 2012. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns. Yfirlit fyrir fimm fyrstu vöktunarárin 2007–2011 og samanburður við eldri gögn. Náttúrufræðistofa Kópavogs, Fjölrit nr. 3. Kópavogi. 68 bls.
12. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnadóttir 2020. Hlýnun Þingvallavatns og hitaferlar í vatninu. Náttúrufræðingurinn 90 (1). 80–89.
13. Sigurður Reynir Gíslason, Oelkers, E.H., Eydis Salome Eiríksdóttir, Kardjilov, M.I., Guðrún Gísladóttir, Bergur Sigfússon, Árni Snorrason, Sverrir Ó. Eilefen, Jórunn Harðardóttir, Torssander, P. & Niels Óskarsson 2009. Direct evidence of the feedback between climate and weathering. *Earth and Planetary Science Letters* 277. 213–222.
14. Eydis Salome Eiríksdóttir, Sigurður Reynir Gíslason & Oelkers, E.H. 2013. Does temperature or runoff control the feedback between chemical denudation and climate? Insights from NE Iceland. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 107. 65–81.
15. Eydis Salome Eiríksdóttir, Sigurður Reynir Gíslason & Oelkers, E.H. 2015. Direct evidence of the feedback between climate and nutrient, major, and trace element transport to the oceans. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 166. 249–266.
16. WDC-SILSO 2017. Royal Observatory of Belgium, Brussels. World Data Center for the production, preservation and dissemination of the international sunspot number. Slóð (skoðað 10.8.2018) <http://www.sidc.be/silso/home>
17. Veðurstofa Íslands 2018, 28. febrúar. Meðaltalstölur, veðurfar á Íslandi. Slóð (skoðað 10.8.2018): <http://www.vedur.is/vedur/vedurfur/medaltalstoflur/>
18. Svensmark, H. & Friis-Christensen, E. 1997. Variation of cosmic ray flux and global cloud coverage. A missing link in solar climate relationships. *The Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics* 59. 1225–1232.
19. Jón Egill Kristjánsson, Staple, A. & Kristiansen, J. Kaas E. 2002. A new look at possible connections between solar activity, clouds and climate. *Geophysical research letters* 29, no. 23, 2107, doi: 10.1029/2002GL015646
20. Jón Egill Kristjánsson, Kristiansen, J. & Kaas, E. 2004. Solar activity, cosmic rays, clouds and climate – an update. *Advances in Space Research* 34. 407–415.
21. Eydis Salome Eiríksdóttir, Sigurður Reynir Gíslason, Jórunn Harðardóttir, Svava Björk Þorlákssdóttir & Kristjana G. Eypórsdóttir 2012. Efnasamsetning, rennsli og aurburður straumvatna á Vesturlandi VI. Gagnagrunnur Jarðvísindastofnunar og Veðurstofunnar. Raunvísindastofnun Háskólans, H-07-2012, Reykjavík. 35 bls.
22. Eydis Salome Eiríksdóttir, Sigurður Reynir Gíslason, Árni Snorrason, Jórunn Harðardóttir, Svava Björk Þorlákssdóttir, Árný E. Sveinbjörnsdóttir & Neely, R.A. 2014. Efnasamsetning, rennsli og aurburður straumvatna á Austurlandi XI. Gagnagrunnur Jarðvísindastofnunar og Veðurstofunnar. Raunvísindastofnun Háskólans, RH-05-2014, Reykjavík. 126 bls.
23. Gunnar Steinn Jónsson 2012. Þingvallavatn. Ákoma og afrennsli köfnunarefnis. Umhverfisstofnun, Reykjavík, 12 bls.
24. Berner, E.K. & Berner, R.A. 2012. Global environment. Water, air and geochemical cycles. 2. útg. Princeton University Press, New Jersey. 443 bls.
25. Redfield, A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46 (3). 205–221.
26. Sigurður Reynir Gíslason, Stefán Arnórsson & Halldór Ármannsson 1996. Chemical weathering of basalt in Southwest Iceland. Effects of runoff, age of rocks and vegetative/glacial cover. *American Journal of Science* 296. 837–907.
27. Sigurður Reynir Gíslason & Eydis Eiríksdóttir 2003. Molybdenum control of primary production in the terrestrial environment. Í: (Ritstj. Wanty, R.) *Eleventh International Symposium on Water-Rock Interaction*, June, 27th–July 2nd 2004. Saratoga Springs, Balkema. 1119–1122.
28. Sigríður Magna Óskarsdóttir, Sigurður Reynir Gíslason, Árni Snorrason, Stefánía Guðrún Halldórsdóttir & Guðrún Gísladóttir 2011. Spatial distribution of dissolved constituents in Icelandic river waters. *Journal of Hydrology* 397. 175–190.
29. Eydis Salome Eiríksdóttir, Ingunn María Þorbergsdóttir, Sigurður Reynir Gíslason, Jórunn Harðardóttir, Peter Torssander og Árný E. Sveinbjörnsdóttir 2018. Áhrif lífríkis á efnastyrk í Mývatni. Náttúrufræðingurinn 88 (3-4). 130–149.
30. Sigurður Reynir Gíslason, Eydis Eiríksdóttir & Jón S. Ólafsson 2004. Chemical composition of interstitial water and diffusive fluxes within the diatomaceous sediment in Lake Mývatn, Iceland. *Aquatic Ecology* 38. 163–175.
31. Gunnar Steinn Jónsson, Karl Gunnarsson & Pétur M. Jónsson 2002. Gróður og dýralíf á botni. Bls. 159–175 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónsson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.
32. Pétur M. Jónsson 2002. Höldum Þingvallavatni bláu og tæru. Bls. 276–281 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónsson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.
33. Sigurður Reynir Gíslason & Torssander, P. 2006. Response of sulfate concentration and isotope composition in Icelandic rivers to the decline in global atmospheric SO₂ emissions into the North Atlantic region. *Environmental Science & Technology* 40. 680–686.
34. Galloway, J.N. 2004. The global nitrogen cycle. Bls. 557–583 í: *Biogeochemistry* (Ritstj. Schlesinger, W.H.) VIII. Treatise on Geochemistry (Ritstj. Holland, H.D. & Turekian, K.K.). Elsevier – Pergamon, Oxford.
35. IPCC 2014. Climate change 2014. Mitigation of climate change. Working group III contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental panel on climate change. Ritstj. Edenhofer, O., Pichs-Madruga, R., Sokona, Y., Minx, J.C., Farahani, E., Kadner, S., Seyboth, K., Adler, A., Baum, I., Brunner, S., Sclömer, S., Stechow, C. & Zwickel, T. Cambridge University Press, Cambridge. 1464 bls.
36. IPCC 2007. Climate change 2007. The physical science basis. Contribution of working group I to the Fourth assessment report of the Intergovernmental panel on climate change. Ritstj. Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. & Miller, H.L. Cambridge University Press, Cambridge, Bretl., og New York.
37. EPA e.d. Nitrous Oxide Emission. Slóð (skoðað 13.8.2018): <https://www.epa.gov/ghgemissions/overview-greenhouse-gases#nitrous-oxide>
38. Eydis Salome Eiríksdóttir & Árni Sigurðsson 2014. Efnasamsetning úrkomu á Mjóanesi við Þingvallavatn 2008–2012. Raunvísindastofnun Háskólans, RH-01-2014, Reykjavík. 45 bls.
39. Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson, Stefán Már Stefánsson, Þóra Hrafnadóttir & Kristín Harðardóttir 2017. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns. Gagnaskýrsla fyrir árið 2016 ásamt viðbótargögnum fyrir árið 2015. Verkháttur nr. 2. Lífríki og efna- og eðlisþættir í vatnsbol. Náttúrufræðistofa Kópavogs, Fjölrit nr. 2-2017, Kópavogi. 22 bls.
40. Klein, H., Benedictow, A., Fagerli, H. 2007. Transboundary air pollution by main pollutants (S, N, O₃) and PM. Iceland. MSC-W Data Note 1/2007. Veðurstofa Noregs (Meteorologisk institutt), Ósló. 26 bls.
41. Skrifstofa OSPAR-samningsins 2007. Atmospheric nitrogen in the OSPAR convention area in 1990–2004. Eutrophication series. London. 55 bls.

UM HÖFUNDA



Eydis Salome Eiríksdóttir (f. 1972) lauk BS-prófi í jarðfræði frá Háskóla Ísland 1994, og masters- og doktorsgráðu frá sama skóla árin 2006 og 2016. Hún starfaði við rannsóknir á jarðefnafræði á Jarðvísindastofnun á árunum 1996 til 2016 en hefur starfað á Hafnarrannsóknastofnun (áður Veidimálastofnun) frá árinu 2016, einkum við rannsóknir á efnafræði ferskvatns.



Sigurður Reynir Gíslason (f. 1957) lauk doktorsprófi í jarðefnafræði frá Johns Hopkins-háskólanum í Bandaríkjunum árið 1985. Síðan þá hefur hann starfað við rannsóknir og kennslu við Háskóla Íslands. Hann er forseti Evrópusambands jarðefnafræðinga og einn forsvarsmanna CarbFix-verkefnisins, sem er alþjóðlegt vísindaverkefni um bindingu kolefnis í bergi. Sigurður hlaut The C.C Patterson Award frá Jarðefnafræðisamtökum Bandaríkjanna árið 2018 fyrir tímamótarrannsóknir í jarðefnafræði sem eru mikilvægar fyrir umhverfi og samfélag manna á jörðinni. Verðlaunin voru veitt fyrir rannsóknir á bindingu koltvíoxíðs í bergi og á áhrifum eldgosa á umhverfið.

PÓST- OG NETFÖNG HÖFUNDA / AUTHORS' ADDRESSES

Eydis Salome Eiríksdóttir
Hafnarrannsóknastofnun
Skúlagötu 4
101 Reykjavík
eydis.salome.eiriksdottir@hafogvatn.is

Sigurður Reynir Gíslason
Jarðvísindastofnun Háskólans
Sturlugötu 7
101 Reykjavík
sigr@hi.is

1. viðauki. – 1. Appendix.

Meðaltal mældra eðlisþátta, styrks leystra efna og lífrænna agna í innflæði og útfalli Þingvallavatns frá 2007 til 2014. – The average measured physical properties and concentrations of dissolved elements and suspended organic particles in the spring water inflow and the outlet of Lake Þingvallavatn from 2007 to 2014.

	Útfall við Steingrimsstöð								Vellankatla		Silfra	
	Vetur / Winter		Vor / Spring		Sumar / Summer		Haust / Autumn		Meðaltal	σ	Meðaltal	σ
	Meðaltal	σ	Meðaltal	σ	Meðaltal	σ	Meðaltal	σ				
n	5		10		9		8		9		9	
Vatnshiti water T °C	4,44	1,19	3,94	3,42	9,92	2,01	6,74	2,29	2,80	0,05	3,38	0,08
Lofthiti / air T °C	1,16	4,18	7,03	5,39	16,01	3,24	6,40	4,24	5,39	4,47	6,07	4,09
pH	7,58	0,09	7,78	0,19	7,78	0,16	7,60	0,14	9,26	0,09	9,34	0,06
Tref °C	21,2	0,9	21,4	1,1	21,0	1,0	21,3	1,1	20,9	1,2	21,2	1,2
Leiðni / Conductivity μS/sm	70,5	7,5	72,8	1,6	67,7	7,7	70,9	3,1	51,7	4,4	69,8	7,6
SiO ₂ mmól/l	0,187	0,010	0,187	0,014	0,190	0,018	0,184	0,014	0,255	0,008	0,253	0,005
Na mmól/l	0,362	0,013	0,367	0,014	0,366	0,008	0,374	0,017	0,264	0,011	0,363	0,017
K mmól/l	0,0161	0,001	0,0150	0,002	0,0155	0,002	0,0160	0,001	0,0115	0,001	0,012	0,001
Ca mmól/l	0,104	0,001	0,101	0,005	0,101	0,006	0,101	0,007	0,0693	0,002	0,096	0,003
Mg mmól/l	0,0598	0,001	0,0596	0,002	0,0590	0,002	0,0591	0,002	0,0378	0,001	0,042	0,002
Basavirkni Alkalinity meq./kg	0,473	0,010	0,478	0,011	0,484	0,022	0,486	0,028	0,315	0,044	0,425	0,095
DIC mmól/l	0,485	0,025	0,481	0,012	0,484	0,021	0,491	0,027	0,280	0,045	0,390	0,101
S-total mmól/l	0,0265	0,002	0,0253	0,001	0,0254	0,002	0,0253	0,001	0,0150	0,002	0,017	0,001
SO ₄ mmól/l	0,0231	0,002	0,0247	0,002	0,0250	0,002	0,0240	0,002	0,0131	0,001	0,015	0,002
δ ³⁴ S ‰	7,82	0,029	8,32	0,434	6,82		7,88	2,17	10,06	0,837	9,63	1,20
Cl mmól/l	0,171	0,005	0,173	0,005	0,173	0,006	0,171	0,003	0,122	0,009	0,157	0,010
F μmól/l	3,60	0,276	3,65	0,365	3,57	0,329	3,58	0,218	2,55	0,498	3,23	0,489
P-total μmól/l	0,308	0,052	0,304	0,045	0,263	0,056	0,255	0,027	0,884	0,085	0,763	0,075
PO ₄ -P* μmól/l	0,216	0,041	0,248	0,035	0,220	0,044	0,205	0,059	0,734	0,132	0,628	0,129
DOP* μmól/l	0,058		0,033		0,028		0,018		0,150		0,135	
NO ₃ -N μmól/l	<0,181	0,112	<0,169	0,205	<0,167	0,162	<0,312	0,477	3,757	0,493	3,868	0,780
NO ₂ -N μmól/l	<0,042	0,006	<0,048	0,013	<0,052	0,013	<0,041	0,002	0,059	0,027	0,060	0,027
NH ₄ -N μmól/l	<0,715	0,690	<0,599	0,355	<0,565	0,479	<0,504	0,464	0,599	0,373	0,482	0,291
N-total μmól/l	3,73	3,03	3,14	2,61	3,27	2,90	4,47	3,57	5,54	3,25	6,68	4,55
DIN* μmól/l	0,938		0,808		0,784		0,857		4,41		4,41	
DON* μmól/l	2,79		2,33		2,49		3,61		1,13		2,27	
DIN/DON mól	0,336		0,347		0,315		0,237		3,91		1,94	
DIN/N-total mól	0,252		0,257		0,240		0,192		0,796		0,660	
Al μmól/l	0,256	0,036	0,317	0,066	0,335	0,094	0,296	0,090	1,210	0,116	1,351	0,127
Fe μmól/l	0,149	0,142	0,071	0,022	0,069	0,014	0,193	0,070	0,007	0,001	0,009	0,002
B μmól/l	0,608	0,117	0,653	0,090	0,719	0,244	0,700	0,266	0,311	0,090	0,589	0,200
Mn μmól/l	0,015	0,016	0,005	0,001	0,009	0,003	0,022	0,013	0,001	0,001	0,001	0,001
Sr μmól/l	0,059	0,004	0,060	0,003	0,058	0,005	0,058	0,005	0,039	0,005	0,034	0,004
As nmól/l	<0,931	0,065	<1,052	0,145	<1,45	0,988	<1,365	0,743	0,966	0,675	1,11	0,621
Cd nmól/l	<0,02	0,005	<0,018	0,001	<0,022	0,008	<0,21	0,010	0,018	0,000	0,018	0,001
Co nmól/l	<0,144	0,030	<0,103	0,014	<0,091	0,013	<0,162	0,087	0,094	0,011	0,081	0,018
Cr nmól/l	16,3	2,12	16,7	0,92	17,1	1,82	15,8	2,72	19,2	2,16	45,4	3,57
Cu nmól/l	<2,28	0,34	<2,12	0,47	<2,133	0,56	<1,97	0,37	1,70	0,43	1,83	0,42
Ni nmól/l	<1,25	0,33	<1,82	1,40	<1,16	0,36	<1,53	0,91	1,47	1,20	1,56	1,20
Pb nmól/l	<0,09	0,03	<0,071	0,03	<0,072	0,02	0,08	0,02	0,07	0,02	0,07	0,03
Hg nmól/l	<0,01	0,00	<0,010	0,00	<0,011	0,00	<0,010	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00

1. viðauki frh. – 1. Appendix cont.

		Útfall við Steingrímsstöð								Vellankatla		Silfra	
		Vetur / Winter		Vor / Spring		Sumar / Summer		Haust / Autumn		Meðaltal	σ	Meðaltal	σ
		Meðaltal	σ	Meðaltal	σ	Meðaltal	σ	Meðaltal	σ				
Mo	nmól/l	1,53	0,17	1,47	0,12	1,56	0,17	1,55	0,20	0,90	0,14	1,12	0,16
Ti	nmól/l	<2,94	0,71	<2,87	1,45	2,47	1,19	5,25	5,62	0,62	0,68	0,98	0,54
V	μmól/l	0,331	0,034	0,345	0,027	0,362	0,024	0,330	0,032	0,432	0,021	0,469	0,027
TDS	mg/kg	63,9	1,90	63,6	1,55	63,8	2,30	64,1	1,98	48,4	2,97	59,8	6,49
DOC	mmól/l	0,030	0,009	0,046	0,022	0,053	0,047	0,045	0,013	0,043	0,036	0,034	0,020
POC	μg/kg	666	967	350	94,3	433	213	341	103	n.a.		n.a.	
PON	μg/kg	44,2	40,2	36,7	13,1	38,1	19,4	35,2	11,2	n.a.		n.a.	
C/N	mól	13,7	6,66	11,6	2,30	14,5	7,51	11,9	4,06	n.a.		n.a.	

DIN* leyst ólífrænt köfnunarefni / *dissolved inorganic nitrogen* ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{NH}_4$)

DON* leyst lífrænt köfnunarefni ($\text{N}_{\text{total}} - \text{DIN}$)

$\text{PO}_4\text{-P}^*$ sýnum frá 2007 og 2008 sleppt í meðaltalsreikningum / *samples from 2007 and 2008 skipped*

DOP* leyst lífrænt fosfór ($\text{P}_{\text{total}} - \text{PO}_4$)

TDS = heildarstyrkur leystra efna / *total dissolved solids*

Meðaltal = *average*

n = fjöldi sýna / *number of samples*

σ = staðalfrávik / *standard deviation*

Tref = hitastig sem pH er mælt við

n.a. = ekki mælt / *not analysed*

Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur R. Ingvason,
Stefán Már Stefánsson og Þóra Hrafnadóttir

Hlýnun Þingvallavatns og hitaferlar í vatninu

FJALLAD ER UM MÆLINGAR á vatnshita í útfalli Þingvallavatns og lofthita á vatnasviðinu á 55 ára tímabili, frá 1962 til 2017. Einnig er greint frá vatnshitamælingum sem hófust árið 2007 og varpa ljósi á lóðrétt hitaferla í vatnsbolnum. Rannsóknirnar staðfesta að Þingvallavatn hefur hlýnað umtalsvert á síðastliðnum 30 árum eða svo, frá lokum kuldaskiðs sem stóð milli 1965 og 1985–1986, og fellur hlýnun vatnsins vel að hækkandi lofthita á vatnasviðinu. Ársmeðalhiti í vatninu hefur hækkað að jafnaði um $0,15^{\circ}\text{C}$ á áratug, sem er álíka hlýnun og í öðrum stórum og djúpum vötnum á norðlægum slóðum. Mest er hlýnunin að sumri til (júní–ágúst) með $1,3\text{--}1,6^{\circ}\text{C}$ hækkun á meðalhita mánaðar á árabili 1962–2016. Fast á hæla fylgja haust- og vetrarmánuðirnir (september–janúar) með hækkun á meðalhita mánaðar á bilinu $0,7\text{--}1,1^{\circ}\text{C}$. Vegna hlýnunarinnar leggur Þingvallavatn bæði sjaldnar og seinna en áður og ís brotnar fyrr upp. Hlýnun vatnsins virðist einnig hafa eflit hitaskil og lagskiptingu í vatnsbolnum. Hugað er að afleiðingum hlýnunarinnar fyrir lífríki vatnsins. Sumar hverjar virðast þegar vera mælanlegar, svo sem aukin frumframleiðsla, og sverja þær sig í ætt við breytingar í vistkerfum í vötnum annars staðar á norðurslóð. Nýlega hafa fordæmalausar breytingar átt sér stað í svifþörungaflóru vatnsins með tilliti til tegundasamsetningar og vaxtarferils á ársgrunni, og kunna þær breytingar að stafa af samverkandi áhrifum frá hlýnun og aukinni ákomu næringarefna í vatnið.

INGGANGUR

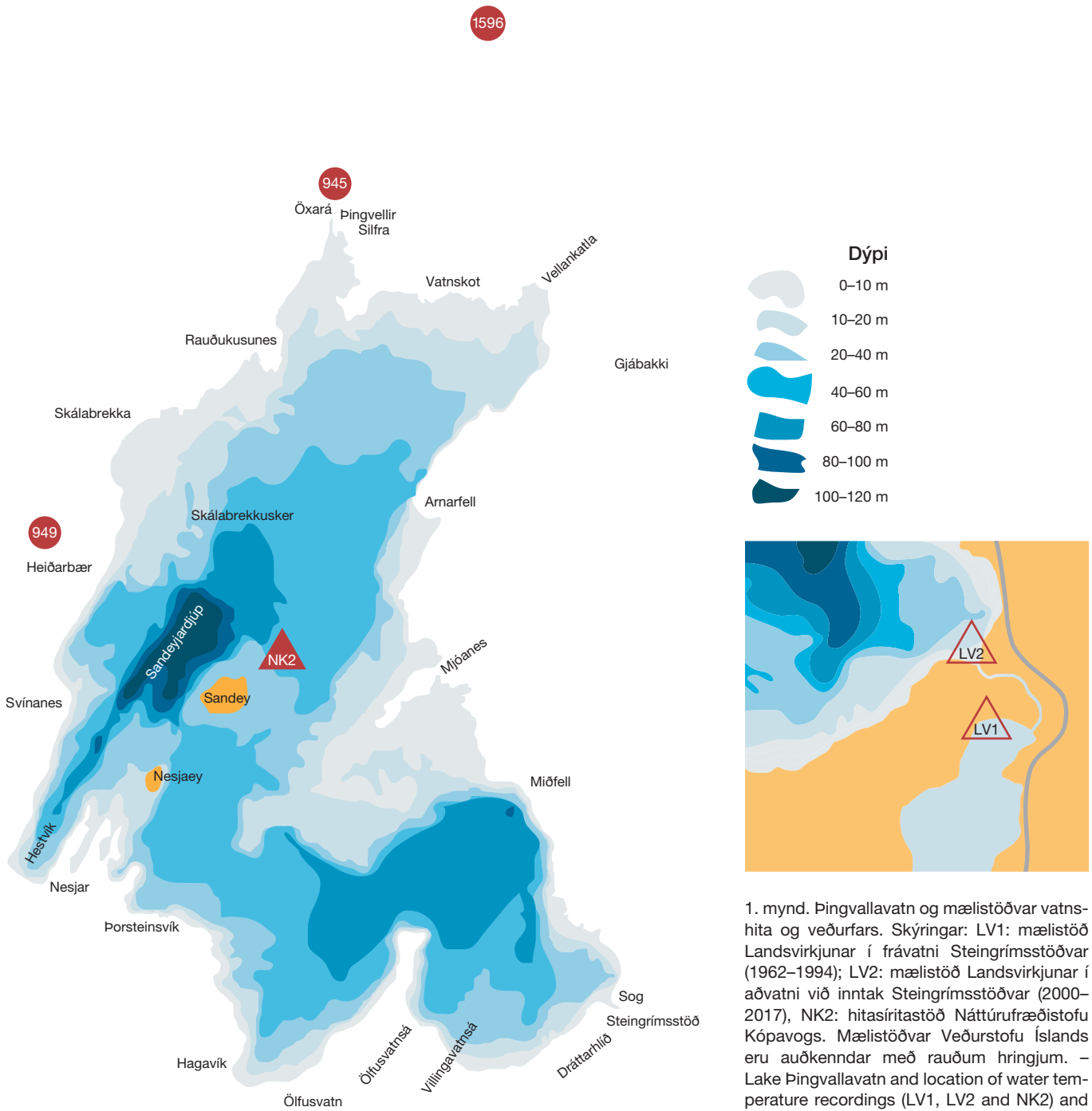
Loftslag á Íslandi hefur hlýnað umtalsvert á undanförunum tveimur öldum eða svo, um $0,8^{\circ}\text{C}$ á öld á tímabilinu 1798–2007. Þetta er í takt við hnattræna hlýnun jarðar.¹ Hlýnunin hefur þó verið skrykkjótt. Kulda- og hlýskeið skiptast á og á síðustu 30–40 árum hefur hlýnunin verið nokkru meiri hér á landi en á hnattræna vísu, um $0,47^{\circ}\text{C}$ á áratug.

Ummerki hlýnunarinnar eru víða greinileg í náttúru landsins. Einna skýrust eru áhrifin í bráðnun og rýrnun jökla með tilheyrandi auknu afrennsli, að minnsta kosti tímabundið.^{1,2} Afleiðingar hlýnunar í hafinu virðast einnig vera nokkuð skýrar. Sjórn hefur hlýnað og súrnað vegna aukins koltvíldis og líf-

ríkið hefur breyst.^{3,4} Sumar tegundir fiska hafa aukið útbreiðslu sína, nýjar kulvísar tegundir hafa bæst við en kaldsjávartegundir hörfað norður á bóginn.^{5,6} Fækkun í stofnum margra sjófugla hefur einnig verið rakin til hlýnunar og afleiðinga hennar, einkum breytinga í fæðuframboði.¹ Afleiðingar hlýnunar á gróður og dýralíf á landi eru einnig til staðar en gagngerar rannsóknir þar að lútandi eru ekki margar. Vísbendingar eru um að vöxtur og framleiðni gróðurs hafi aukist við aukið magn koltvíldis og hækkandi lofthita og sjást þess líklega hvað best merki í birki sem vex nú bæði betur og ofar í landi en það gerði fyrir um hálfri öld.^{1,7}

Rannsóknir í vatnalíffræði sem beinast gagnert að langtímamælingum á vatnshita og áhrifum loftslagshlýnunar á vistkerfi stöðu- og straumvatna á Íslandi eru af skornum skammti. Höfundum er aðeins kunnugt um þrjú stöðuvötn þar sem vatnshiti hefur verið vaktadur reglulega til langs tíma samhliða athugunum á vatnalífriksþáttum – Elliðavatn, Mývatn og Þingvallavatn, þar sem nokkurra áratuga samfelldar gagnamælingar liggja fyrir. Með hliðsjón af vistfræðilegu og samfélagslegu mikilvægi ferskvatnsauðlindarinnar^{8–10} skýtur skökku við að ekki skuli vera meiri gróska en raun ber vitni í þess konar rannsóknum í stöðuvötnum.

Ýmsar ógnir steðja að ferskvatnsauðlindinni og eru afleiðingar loftslagshlýnunar meðal alvarlegustu vandamála sem við er að glíma.^{8,9,11} Afleiðingar hlýnunar eru mismunandi í straum- og stöðuvötnum og í jökul- og lindarvötnum, og staðbundnir þættir, dýpi, hæð yfir sjó, landslag o.fl., ráða oft miklu. Í stöðuvötnum á norðurslóð er almennt reiknað með að hlýnun leiði til aukinnar ákomu næringarefna, sem eykur frumframleiðslu, sér í lagi í svifvistinni.^{12,13} Í djúpum vötnum má búast við öflugri hitaskilum og lagskiptingu í vatnsbolnum milli hlýs yfirborðslags (ljóstíllifunarlags) og kaldara undirlags. Skörp skil milli vatnslaga stuðla að einangrun hvors um sig, og kunna að hafa í för með sér skort á súrefni í undirlaginu og skort á næringarefnum í ljóstíllifunarlaginu vegna þess að þörungar taka þau upp. Einkum er hætt við þessu



síðsumars yfir aðalvaxtartímann, með tilheyrandi rýrnun í frumframleiðslu og verri skilyrðum fyrir fyrstastigsneytendur.^{10,12} Þá er búist við að kul-sæknar tegundir lífvera láti undan síga og að útbreiðsla þeirra dragist saman. Á meðal fiska sem virðast vera sérstaklega viðkvæmir fyrir hlýnuninni, einkanlega þó í grunnum vötnum, er bleikja (*Salvelinus alpinus*) og eru skýr dæmi um fækkun hennar hér á landi.^{13–15}

Í rannsókninni sem hér um ræðir er gerð grein fyrir langtímamælingum á vatnshita í Þingvallavatni. Gögnin eru að miklu leyti fengin frá Landsvirkjun sem mælt hefur vatnshita nær daglega í útfalli Þingvallavatns um langt árabíl á allt að klukkustundar fresti. Fjallað hefur verið um hluta þessara vatnshitagagna áður og tók sú rannsókn til ára 1962–1993 og 2002–2011.¹⁶ Hér eru gögnin aukin og uppfærð og taka til

árána 1962–1994 og 2000–2017. Auk þess er rýnt í tengsl vatns- og lofthita á vatnasviði Þingvallavatns, skoðaðir lóðréttir hitastigsferlar og lagskipting, ísalagnir og ísabrot. Einnig er hugað að tengslum vatnshita og vindstyrks og rætt um vatnshita í öðrum stöðuvötnum. Að endingu er vikið að hugsanlegum afleiðingum hlýnunar fyrir lífríki og vistfræði Þingvallavatns.

	Hitasírar / Temperature recordings						
	Stöð LV2 Station LV2	Stöð NK2 Station NK2					
Dýpi / Depth		4 m	8 m	16 m	24 m	32 m	40 m
Meðaltal / Mean	8,6	8,8	8,6	8,3	7,7	7,2	6,8
Staðalskekkja / SE	0,09	0,09	0,09	0,08	0,06	0,06	0,06
Lágmark / Min	3,2	3,3	3,2	3,2	3,3	3,3	3,3
Hámark / Max	13,7	13,2	13,1	12,8	10,1	9,8	9,6
t-próf / t-test		<0,001	0,107	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
r		0,938	0,935	0,864	0,626	0,449	0,356
p		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

1. tafla. Samtímamælingar á vatnshita ($^{\circ}\text{C}$) í aðvatni á stöð LV2 og á sex mismunandi dýpum á stöð NK2 í vatnsbol Þingvallavatns. t-próf sýnir marktækni-gildi (p) í samanburði á meðaltalsvatnshita í aðvatni og viðkomandi dýpi. r er Pearsons fylgnistuðull milli vatnshita í aðvatni og viðkomandi dýpis, p er marktæknigildi r. – Simultaneous recordings of water temperature at outlet station LV2 and at 6 different depths at pelagic station NK2. Based on 596 daily means of 24 recordings during summer–autumn 2012–2015.

STAÐHÆTTIR

ÞINGVALLAVATN

Þingvallavatn er næststærsta stöðuvatn landsins að fermetratali og með þeim dýpstu. Það er í um 100 m h.y.s., flatarmálið um 83 km², meðaldýpi 34 m og hámarksdýpi nær 114 m.^{17,18} Rúmtak vatnsins er um 2,9 km³ (~ 2900 Gl). Vatnasviðið er um 1.300 km², að mestu leyti í óbyggðum á hálendinu norður af Þjóðgarðinum á Þingvöllum. Vatnasviðið teygir sig yfir suðvesturhluta Langjökuls sem svarar til um 100 km² að fleti og 17 km³ að rúmmáli.¹⁹ Þórisjökull er einnig á vatnasviði Þingvallavatns og til samans leggja jöklarnir tveir Þingvallavatni til vatn af um 120 km² svæði.

Vatnsbúskapur Langjökuls ræður miklu um gegnumstreymi vatns og viðstöðutíma þess í Þingvallavatni.¹⁹ Því örur sem jökullinn bráðnar, þeim mun meira er afrennslið til Þingvallavatns. Nú á tímum er framlag Langjökuls til rennslis í Þingvallavatn áætlað 15–20 m³/s, eða 15–20% af heildarírennslinu. Er talið að það taki grunnvatnið um áratug að renna frá jöklinum suður í norðurenda vatnsins þar sem vatnsmestu lindirnar eru.²⁰ Reiknað er með að Langjökull bráðni allur á næstu 100 árum ef hlýnun hér á landi verður 0,2–0,5 $^{\circ}\text{C}$ á áratug.¹ Ef þetta gerist eykst írennsli í Þingvallavatn hratt að öðru óbreyttu, og mikið framan af, en síðan dregur úr því og það minnkar að lokum verulega.²

Heildarírennsli til Þingvallavatns er um 100 m³/s og úr vatninu suðaustanverðu renna um Efra-Sog að jafnaði um 100 m³/s. Samkvæmt þessu rennsli og rúmmáli Þingvallavatns reiknast viðstöðu- eða endurnýjunartími vatnsins um 330 dagar. Það tekur vatnið sem sagt tæpt ár að endurnýja sig. Allt að 90% af rennslinu í Þingvallavatn berst sem grunnvatn með uppsprettum, aðallega á strandgrunninu innan Þjóðgarðsins. Lindarvatnið er kalt allt árið um kring, 2,7–4,0 $^{\circ}\text{C}$.²⁰ Úr suðvestri berast til vatnsins um 15 m³/s, þar af líklega nær 2 m³/s að sunnan gegnum Nesjahraun. Er það grunnvatn umtalsvert mengað af heitu affallsvatni frá Nesjavallavirkjun.^{21,22}

GÖGN OG AÐFERÐIR

VATNSHITAMÆLINGAR

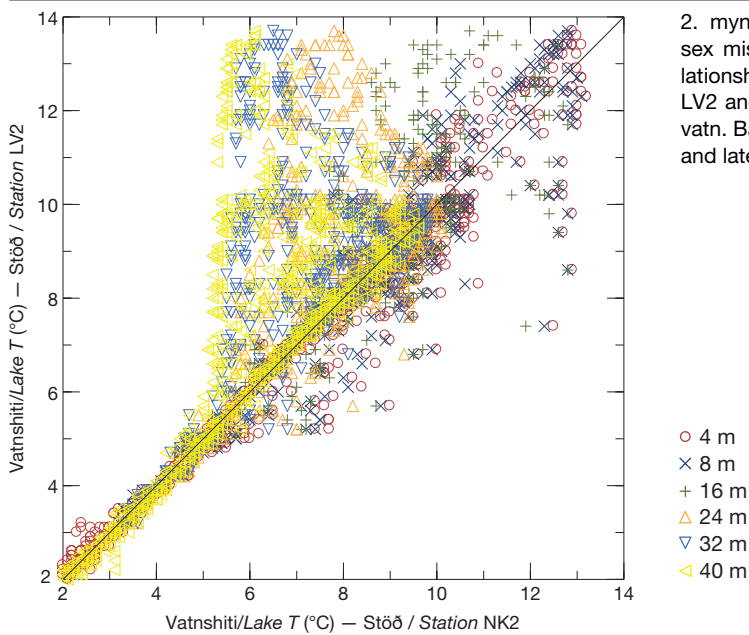
Vatnshitagögn Landsvirkjunar sem hér eru notuð taka til mælinga á tveimur tímabilum, 1962–1994 og 2000–2017.^{23,24} Mælingarnar fóru fram á tveimur stöðum (1. mynd). Á tímabilinu 1. janúar 1962 til 31. október 1994 var mælt í frávatni Steingrímsstöðvar á um 1,5 m dýpi í rennslirás sem veitir vatni úr Þingvallavatni í Úlfjótuvatn (stöð LV1). Frá þessum mælistað eru til alls 30.326 mæligildi vatnshita. Á tímabilinu 19. maí 2000 til 17. mars 2017 fóru mælingar fram í aðvatni Steingrímsstöðvar á 1,5 m dýpi við stíflugarð virkjunarinnar (stöð LV2). Frá þessum mælistað eru til alls 286.627 mæligildi.

Ekki eru til vatnshitagögn hjá Landsvirkjun úr að- eða frávatni Steingrímsstöðvar frá tímabilinu 1995–1998 (Helga P. Finnsdóttir, tölvupóstur 16. og 17. mars 2017). Þá ná gögn fyrir árið 1999 aðeins til 77 mælinga frá 14 dögum í júní, og mælingar árin 1994, 2000 og 2001 eru slitróttar (sjá 1. viðauka). Gögn frá 1999 eru ekki notuð í þessari rannsókn. Kvikasilfursmælar með 0,1 $^{\circ}\text{C}$ mælinæmni eru á báðum mælistöðunum.

Á tímabilinu 1962–1967 var mælt að jafnaði fjórum sinnum á sólarhring (kl. 8, 12, 16 og 20). Frá 1968 til 1991 var mælt að jafnaði þrisvar á dag (kl. 8, 12 og 16), einu sinni á dag 1992–1994 (kl. 12) og á tímabilinu 2000–2017 var jafnan mælt einu sinni til tvisvar á klukkustund, þ.e. 24–48 mælingar á sólarhring.

Fyrir hvern dag í gögnum Landsvirkjunar voru reiknuð út dagsmeðaltöl í vatnshita, og byggðust þau í langflestum tilvikum á 3–48 mælingum á sólarhring. Í þremur tilvikum, í desember 2005, nóvember 2013 og janúar 2014, voru dagsmeðaltöl reiknuð út frá fleiri mælingum en 48 (sjá 1. viðauka). Dagsmeðaltölin voru notuð við útreikninga á mánaðarmeðaltölum og ársmeðaltölum.

Við útreikninga á ársmeðalvatnshita voru notuð ár með samfelldum daglegum mælingum, 1962–1993 og 2002–2016, alls 47 ár. Engar mælingar voru til fyrir febrúar 1963, en til að missa ekki það ár úr langtímasamanburði



2. mynd. Samtímamælingar á vatnshita í aðvatni á stöð LV2 og á sex mismunandi dýpum á stöð NK2 í vatnsbol Þingvallavatns. – Relationship between simultaneous temperature recordings at station LV2 and six different depths at pelagic station NK2 in Lake Þingvallavatn. Based on 596 daily means (1 record every hour) during early June and late October 2012–2015.

var ákveðið skjóta inn í þennan mánuð útreiknuðum gildum sem byggðust á meðaltali allra mælinga í janúar og mars 1963. Útreiknaða meðaltalið fyrir febrúar var 1,8°C (n = 248) og var alls bætt við 112 slíkum gildum fyrir þann mánuð (28 dagar, 4 mælingar á dag). Meðalvatnshiti í janúar 1963 var 1,6°C (n = 124) og 2,2°C í mars það ár (n = 124). Í samanburði ársmeðalvatnshita, sem nær sem fyrr segir til 47 ára, liggja til grundvallar alls 304.678 mælingar og 17.153 dagsmeðaltöl.

Til að ganga úr skugga um notagildi vatnshitamælinga Landsvirkjunar við Efra-Sog sem metil á vatnshita úti í Þingvallavatni voru mælingar í aðvatni (aðrennslisvatni) á stöð LV2 bornar saman við mælingar sem gerðar voru samtímis á vegum Náttúrufræðistofu Kópavogs í vatnsbol Þingvallavatns.

Vatnshitamælingar Náttúrufræðistofu Kópavogs úti í vatnsbolnum hófust árið 2007 og fara þær fram á fástri mælistöð úti fyrir miðju vatninu (stöð NK2, 1. mynd). Fram til maí 2010 var mælt með handvirkum fjölþáttamæli í vettvangsferðum en frá og með júní 2010 hafa mælingar verið gerðar með siritandi mælum á 4–10 mismunandi dýpum.^{16,25,26}

Síritarnir hafa skráð hitann í vatnsbolnum á einnar klukkustundar fresti, frá 4 m og niður á 40 m dýpi, en botndýpi á stöðinni er um 43 m. Í umfjölluninni hér er horft til árána 2011–2016 og valið tímabilið frá 1. júní til 30. október. Mæl-

ingar sýna að vatnshitinn í vatnsbolnum er meira eða minna eins frá yfirborði og niður á botn frá því í byrjun nóvember og fram undir júníbyrjun.^{16,26–29}

Við samanburð mælinganna voru notuð gögn úr siritunum þar sem þau eru mun ytarlegri en úr fjölþáttamælinum. Þá er tíðni siritamælinganna álíka og á stöð LV2 í aðvatninu, skráning á klukkustundar fresti. Við samanburðinn var beitt línulegum aðhvarfsgreiningum á dagsmeðaltöl vatnshita í aðvatninu og úr siritum á stöð NK2 af 4 m, 8 m, 16 m, 24 m, 32 m og 40 m dýpi. Alls tóku siritagögnin til 596 sólarhringsmeðaltala fyrir hvert dýpi á tímabilunum 5.6.–24.10. 2012, 6.6.–14.10. 2013, 9.5.–24.10. 2014 og 23.5.–25.10. 2015.

Síritarnir eru af gerðinni TidbiT-v-2-Temp (Part # UTBI-001) frá Onset Computer Corporation og mæla þeir með 0,2°C nákvæmni.^{16,26}

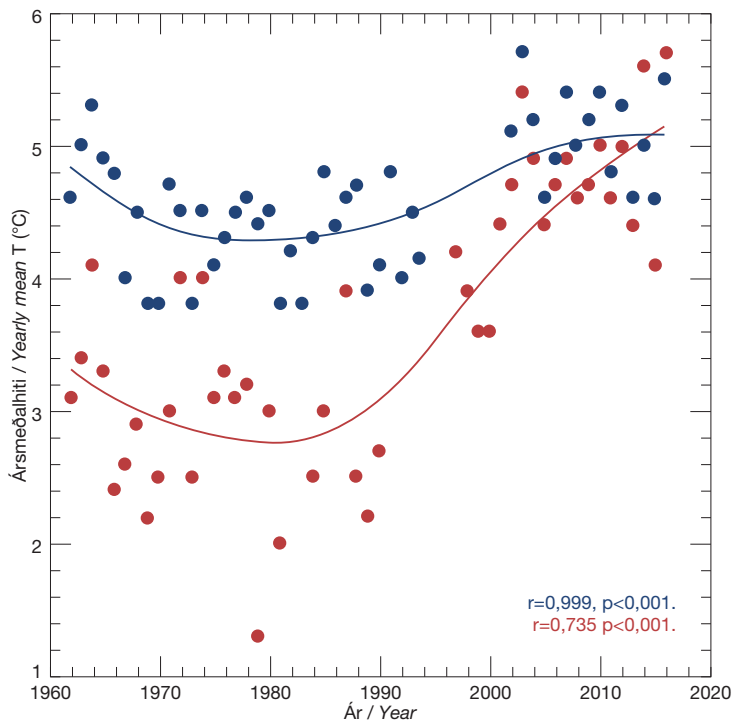
ÍSADAGAR Á ÞINGVALLAVATNS

Gögn um ísalagnir, ísabrot og ísadaga á Þingvallavatni taka til árána 1974–2017 og eru sótt í þrjár heimildir eftir mismunandi tímabilum.^{30–33} Með ísadögum er átt við fjölda daga sem allt Þingvallavatn hefur verið ísi lagt, með landfastan ís á miðju vatni þvert yfir að sunnan og norðan Sandeyjar, en vakir við kaldavermsl ásamt opnu suðvestan Nesjeyjar.³²

LOFTHITI OG VINDSTYRKUR

Gögn um lofthita voru fengin frá Veðurstofu Íslands og taka til tímabilsins 1962–2016. Ekki eru til samfelld gögn frá einni og sömu veðurstöðinni á vatnasviði Þingvallavatns fyrir allt tímabilið sem vatnshitagögnin ná til og voru því notaðar mælingar frá þremur veðurstöðvum sem ná yfir mismunandi tímabil (1. mynd), Þingvöllum (stöð nr. 945, 1962–1982), Heiðarbæ (stöð nr. 949, 1984–1991) og Leirum (stöð nr. 1596, 1995–2016). Ársmeðaltöl lofthita voru reiknuð út frá mánaðarmeðaltölum viðkomandi árs og aðeins notuð gögn frá þeim árum þegar mælt var alla mánuði ársins. Árin 1982–1983, 1986, 1991, 1996 og 2013 voru ekki fyrir hendi mælingar alla 12 mánuðina. Við þetta má bæta að engin gögn um lofthita voru tiltæk frá veðurstöðvunum þremur fyrir árin 1992–1995. Gögn með mánaðarmeðaltölum frá veðurstöðvum nr. 1, 945 og 949 voru sótt á heimasíðu Veðurstofunnar³⁴ en gögn frá Leirum voru sér unnin hjá Veðurstofunni.³⁵

Til að athuga nánar tengsl vindstyrks og vatnshita í vatnsbol Þingvallavatns, sér í lagi hvað varðar þróun lóðréttra hitaskila, var stuðst við vindmælingar frá veðurstöðinni á Leirum og notast við sólarhringsmeðaltöl í vindstyrk (m/s), mesta vindhraða (hæsta 10 mín. gildi á síðustu klst., m/s) og mestu hviðu (hæsta 3–5 sek.-gildi á síðustu klst.).³⁶ Tengsl vinds og vatnshita voru könnuð á



3. mynd. Ársmeðalhiti í Þingvallavatni (blátt) á stöð LV1 (1962–1994) og LV2 (2002–2016) og ársmeðallofthiti á vatnasviði Þingvallavatns (rautt). Vegnar línur eru dregnar milli mæligilda með aðferð minnstu kvaðrata (þanstuðull = 1,00), r er Pearson's fylgnistuðull. – Yearly mean water temperature in Lake Þingvallavatn (blue) and yearly mean air temperature in the catchment area (red) during 1962–1994 and 2002–2016. r is Pearson's correlation coefficient.

tímabilinu frá byrjun júní til loka október á árunum 2011 til 2016, sem er það tímabil sem vatnshitagögn úr síritunum taka til.

Auk framangreindra veðurfarsgagna var stuðst við lofthitagögn frá stöð 1 í Reykjavík frá tímabilinu 1962–2016. Þau gögn voru notuð til að varpa ljósi á feril lofthita á vatnasviði Þingvallavatns í tengslum við þróun lofthita almennt í landinu. Reykjavík varð fyrir valinu vegna nálægðar við Þingvallavatn og vegna góðra gagna. Þaðan fást mælingar sem ná samfelld yfir allt tímabilið sem hér um ræðir. Þróun lofthita í Reykjavík svipar auk þess mjög vel til þess sem á við um landið í heild.^{1,37}

NIÐURSTÖÐUR

GÓÐUR VÍSBENDILL

Niðurstöður línulegra aðhvarfsgreininga sýna allgóða samsvörun milli vatnshita í aðvatninu á stöð LV2 og vatnshita sem mældur er samtímis úti í vatnsbolnum á stöð NK2 á 4 m, 8 m og 16 m dýpi (1. tafla, 2. mynd). Samsvörunin minnkar síðan eftir því sem dýpi eykst, sem kemur fram með lækkandi fylgnistuðlum með vaxandi dýpi (1. tafla). Minnkandi samsvörun lýsir sér

einnig í dreifingu mæligilda á þá vegu að því dýpra sem mælt er, þeim mun lengra til vinstri leita mæligildin frá miðlínunni sem sýnir fullkomna samsvörun milli vatnshita í aðvatni og vatnsbol (2. mynd). Jafnframt breytist samsvörunin árstíðabundið, þ.e. er góð á vorin og veturinn þegar vatnið er vel blandað og kalt, en minnkar eftir því sem yfirborðslag vatnsins hlýnar. Þetta kemur vel fram í mun minni dreifingu mæligilda um og undir 5,5°C en í mæligildum þar fyrir ofan (2. mynd).

Framangreindar niðurstöður um tengsl milli vatnshita í aðvatni og úti í vatnsbolnum eru keimlíkar eldri mælingum á vatnshita í aðvatni og vatnsbol. Á árunum 1979, 1981 og 1982 var vatnshiti mældur samtímis í aðvatni og á 0–2 m dýpi á Miðfellsdýpi og var fylgnin á sama róli og nú á 4 m og 8 m dýpi.¹⁷

Að teknu tilliti til framangreindra niðurstöðna er ljóst að vatnshitamælingar Landsvirkjunar í aðvatni á stöð LV2 endurspeglar vel vatnshita í yfirborðslagi vatnsbolsins í Þingvallavatni allan ársins hring og þar með mögulegar vatnshitabreytingar af völdum loftslagshlýunar.

VATNIÐ HLYNAR

Þingvallavatn hefur hlýnað umtalsvert á tímabilinu 1962–2016 (3. mynd). Ársmeðalhiti í vatninu hefur hækkað um 0,81°C á tímabilinu 1962–2016, eða um 0,15°C að meðaltali á áratug, og er hlýnunin tölfræðilega marktæk. Lægstur var ársmeðalvatnshitinn 3,8°C á árunum 1969–1970, 1973, 1981 og 1983, en hæstur mældist hann 5,7°C árið 2003 (sjá einnig 1. viðauka).

Hlýnun vatnsins er mismikil eftir árstímum (2. tafla, 4. mynd) en mest er hún að sumri til, um haust og framan af vetri, þ.e. á tímabilinu júní–janúar. Sumarmánuðirnir júní, júlí og ágúst skera sig nokkuð úr, með 1,3–1,6°C hækkun mánaðarmeðalhita yfir tímabilið 1962–2016. Hlýnunin er mest í ágúst og svarar hún til rétt tæprar 0,3°C hækkunar að jafnaði á áratug þau 55 ár sem gögnin spanna. Hlýnunin yfir haust- og vetrarmánuðina, september–janúar, er á bilinu 0,7–1,1°C. Maí hefur hlýnað hvað minnst af þeim mánuðum sem hafa hlýnað, um 0,6°C. Í febrúar, mars og apríl er ekki um marktækur breytingar að ræða í meðalhita á fyrrgreindu tímabili.

2. tafla. Línulegar aðhvarfsgreiningar á mánaðarmeðaltölum vatnshita í Þingvallavatni á árabílinu 1962–2017. Engar mælingar eru tiltækar frá árunum 1995–1998 og aðeins suma mánuði árin 1994 og 1999–2001 (sjá 1. viðauka). Skýringar: h er hallatala, b er skurðpunktur við y-ás, r er Pearsons fylgnistuðull, p er marktæknigildi. Meðal (°C) er mánaðarmeðaltal vatnshita en lág- og hámark segja til um meðaltal lægsta og hæsta vatnshita viðkomandi mánaðar. Breyting sýnir mismun í meðalhita viðkomandi mánaðar milli ársins 1962 og 2016 (eða 2017) samkvæmt jöfnunni $y = hx + b$ (x tekur gildið 1962 og 2016 eða 2017). Feitletrun merkir marktæka breytingu í vatnshita. – Linear regressions on monthly mean temperature in Lake Þingvallavatn during 1962–2017. For some years no measurements are available (see appendix 1). Only shown are months with recordings every day. H is slope, b is intercept, r is Pearson's correlation coefficient, and p is significance of r. Mean is mean water temperature and Min and Max denote minimum and maximum mean temperature. Change shows the difference in mean temperature between year 1962 and 2016 (or 2017) according to the equation $y = hx + b$.

Mánuður Month	b	h	r	F	p	n	Meðal Mean (°C)	Lágmark Min (°C)	Hámark Max (°C)	Breyting Change (°C)
Janúar	-26,612	0,014	0,370	7,603	0,008	50	1,0	0,1	3,1	0,77
Febrúar	-5,806	0,003	0,129	0,806	0,374	50	0,7	0,1	2,0	0,17
Mars	4,445	-0,002	0,061	0,178	0,675	50	0,9	0,1	2,4	-0,11
Apríl	-3,217	0,002	0,071	0,241	0,626	49	1,5	0,5	3,2	0,11
Maí	-19,509	0,011	0,281	4,128	0,048	50	3,1	1,6	4,9	0,59
Júní	-41,464	0,024	0,387	8,261	0,006	49	6,2	4,3	9,0	1,30
Júlí	-48,331	0,029	0,418	9,943	0,003	49	9,1	7,0	12,3	1,57
Ágúst	-49,506	0,030	0,522	17,615	<0,001	49	9,9	7,9	11,9	1,62
September	-20,396	0,015	0,448	11,817	0,001	49	8,7	7,6	10,0	0,81
Október	-19,361	0,013	0,349	6,532	0,014	49	7,0	5,3	8,2	0,70
Nóvember	-31,603	0,018	0,410	9,310	0,004	48	4,6	3,0	6,0	0,97
Desember	-38,135	0,020	0,421	10,115	0,003	49	2,4	0,7	4,3	1,08
Allir/All	-24,330	0,015	0,493	14,438	<0,001	47	4,6	3,8	5,7	0,81

Þróun vatnshitans á ársgrunni fylgir mjög vel þróun lofthita á vatnasviði Þingvallavatns á tímabilinu sem um ræðir, 1962–2016 (3. mynd). Lofthiti fór marktækt hækkandi á vatnasviðinu á umræddu tímabili og hefur ársmeðallofthitinn vaxið um 2,43°C, sem svarar að jafnaði til um 0,45°C hækkunar á áratug. Fram undir 1965 má greina lokin á hlýskeiðinu sem hófst hér á landi um 1920,³⁷ en eftir 1965 tekur við kuldaskið sem varaði til um 1985–1986 þegar hlýna tók á ný. Frá miðjum níunda áratugnum hafa bæði ársmeðalvatnshiti og ársmeðallofthiti farið upp á við, lofthitinn þó öllu meira en vatnshitinn undir það síðasta.

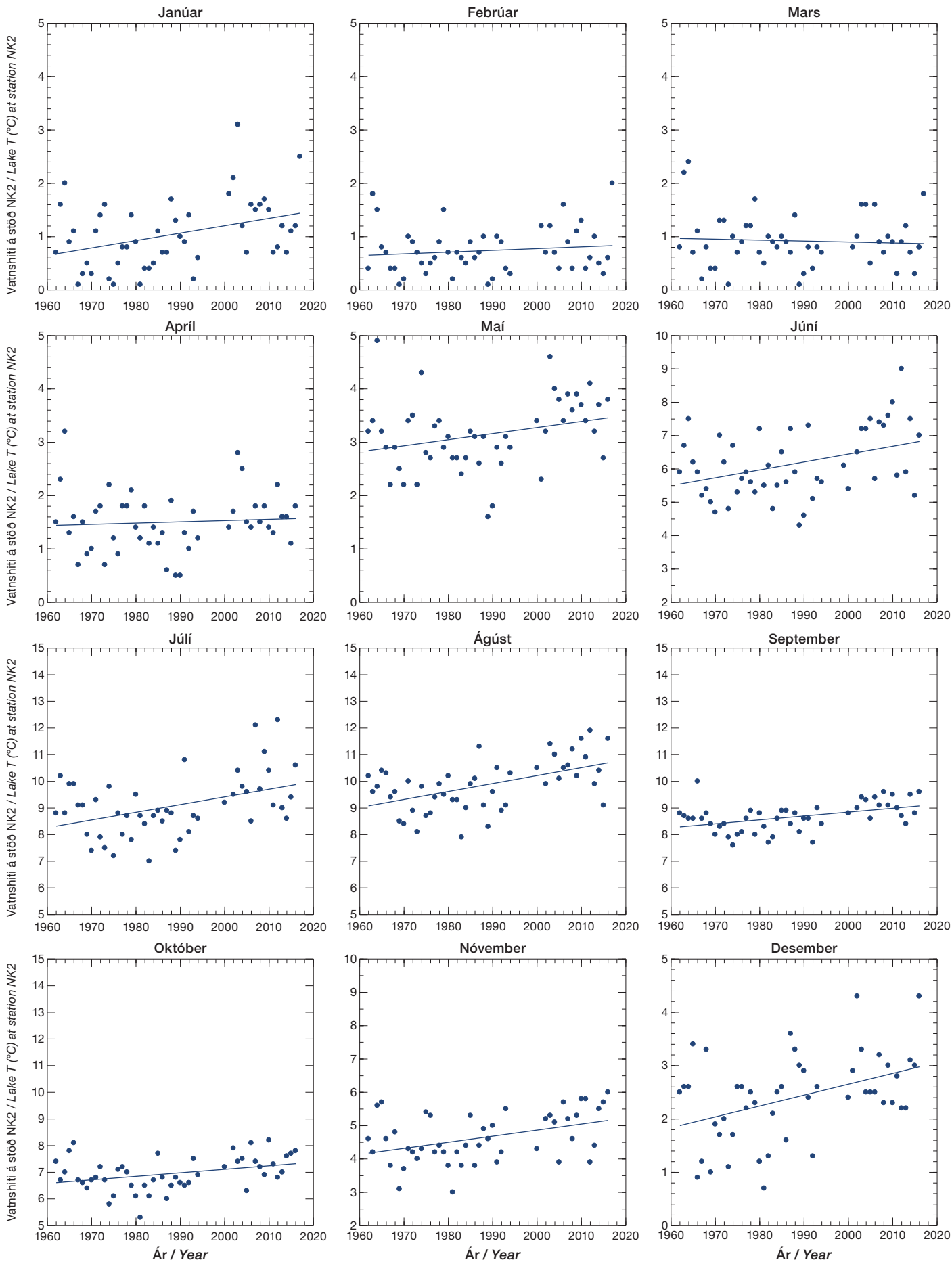
Náin tengsl vatnshita Þingvallavatns og lofthita á vatnasviðinu koma afar skýrt fram þegar samband þessara tveggja breytna var athugað með línulegri aðhvarfsgreiningu (5. mynd).

Eins og fram hefur komið fylgir óvissa túlkun lofthitamælinganna á vatnasviði Þingvallavatns vegna þess að mælingarnar fóru fram á þremur stöðum á tímabilinu sem um ræðir. Óvissan stafar af mismunandi veðurfarslegum aðstæðum á mælistöðvunum. Á móti kemur að þróun lofthitans á vatnasviðinu er keimlík því sem gerist í Reykjavík (6. mynd), sem jafnframt svipar mjög vel til þess sem á við um landið í heild.^{1,37}

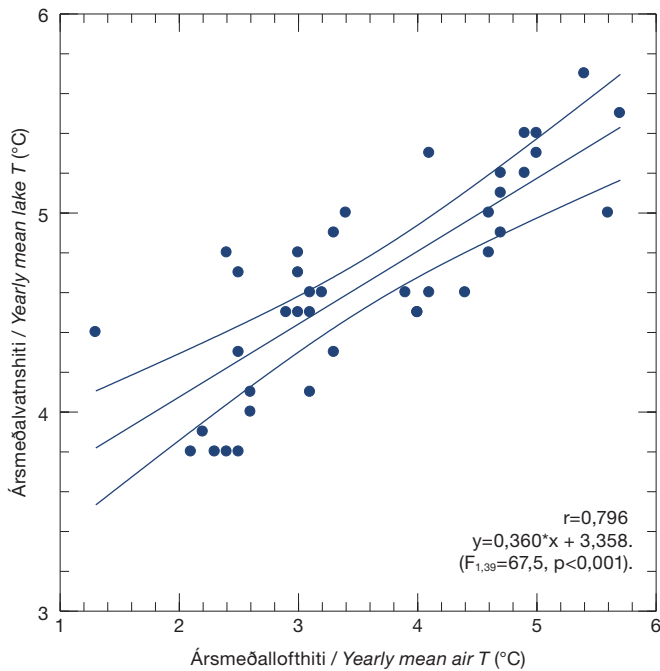
HITASKIL OG LAGSKIPTING

Mælingar með hitasíritunum úti í vatnsbolnum staðfesta að allglögg hitaskil myndast í Þingvallavatni seinnipart sumars á 15–25 m dýpi þegar ákveðinn lofthiti og vindstyrkur eru fyrir hendi (7. mynd). Sumrin 2012 og 2016 mynduðust allskýr hitaskil og vörðu í 4–9 vikur en sumrin 2011 og 2013–2015 voru þau veik eða vart fyrir hendi.

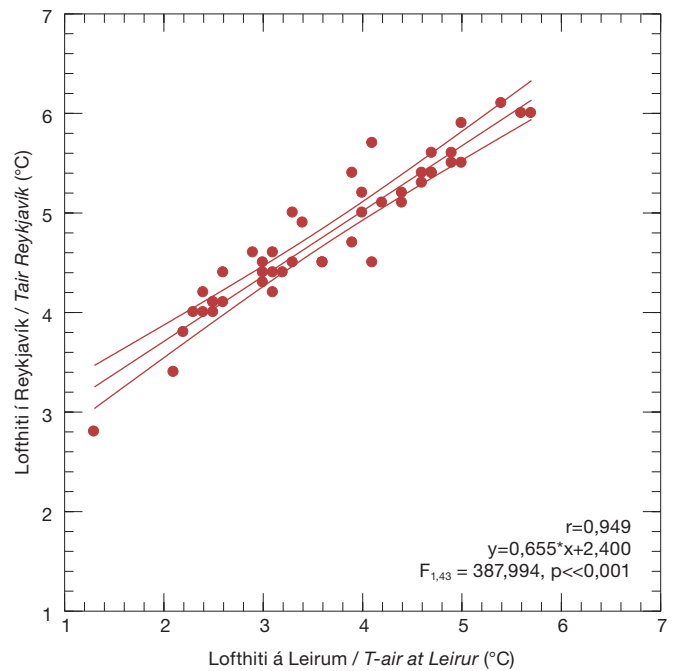
Sumarið 2012 mynduðust gleggstu hitaskilin í vatninu þau sex ár sem hér eru til samanburðar. Aðstæður til lagskiptingar voru með besta móti þar sem saman fóru langvarandi hlýviðriskafar og fremur hægur vindur. Hámarks-



4. mynd. Mánaðarmeðaltöl vatnshita í Þingvallavatni á árunum 1962–2016 (2017, jan., feb. og mars). Sýndar eru línulegar aðhvarfslínur, sjá einnig 2. töflu. – Monthly mean temperature with regression lines in Lake Þingvallavatn during 1962–2016 (2017, Jan., Feb. and March), see Table 2.



5. mynd. Ársmeðallofthiti á vatnasviði Þingvallavatns og ársmeðalvatnshiti í Þingvallavatni 1962–1994 og 2002–2016. Sínd er aðhvarfslína ásamt 95% öryggismörkum í línulegri aðhvarfsgreiningu á vatnshita (y) gegn loft-hita (x). – Yearly mean temperature of Lake Þingvallavatn versus yearly mean air temperature in the catchment area 1962–1994 and 2002–2016. Linear regression of lake T (y) against air T (x) with 95 c.l. lines.



6. mynd. Ársmeðallofthiti (°C) á vatnasviði Þingvallavatns og stöð 1 í Reykjavík á tímabilinu 1962–2016. Relationship between yearly mean airtemperature (°C) in Lake Þingvallavatn catchment area and Reykjavík capital of Iceland during 1962–2016.

hiti í yfirlaginu (<25 m) mældist 13,6°C hinn 17. júlí og vikum saman lá vatnshitinn milli 12–13°C á 4–8 metra dýpi. Í nokkrum tilvikum mældust 13°C allt niður á 16 m dýpi. Bera fór á lagskiptingu á 15–25 m dýpi upp úr miðjum júní og stóðu hitaskilin fram í byrjun september, í um átta vikur. Á tímabilinu 15.6.–31.8. var vatnshitinn í yfirlaginu að meðaltali 10,1°C (6,3–13,2°C) en 6,3°C (5,2–8,8°C) í undirlaginu (> 25 m). Marktækur munur var á meðalvatnshita á þessu tímabili milli yfirborðslagsins og undirlagsins (Mann-Whitney próf, $U = 9161$, $ft. = 78$, $p < 0,001$).

Nær allan tímann sem lagskiptingin var fyrir hendi sumarið 2012, einkanlega þó í ágúst, var vindur tiltölulega aðgerðalítill og áhrif lítil sem engin á lagskiptinguna. Þó má sjá skammvinn áhrif vinds þegar hann belgdi sig í tvígang í skamman tíma en gekk svo hratt niður. Annars vegar 23. og 24. júlí þegar meðalvindhraði sólarhrings mældist 8,4 m/s og 8,7 m/s, mesti vindhraði 13,7–14,5 m/s og einstaka hviður fóru á 22,1–24,7 m/s. Hins vegar 11. ágúst þegar sólarhringsmeðaltalið mældist 6,4 m/s, mesti vindhraði 8,4 m/s og mesta hviða 13,2 m/s.

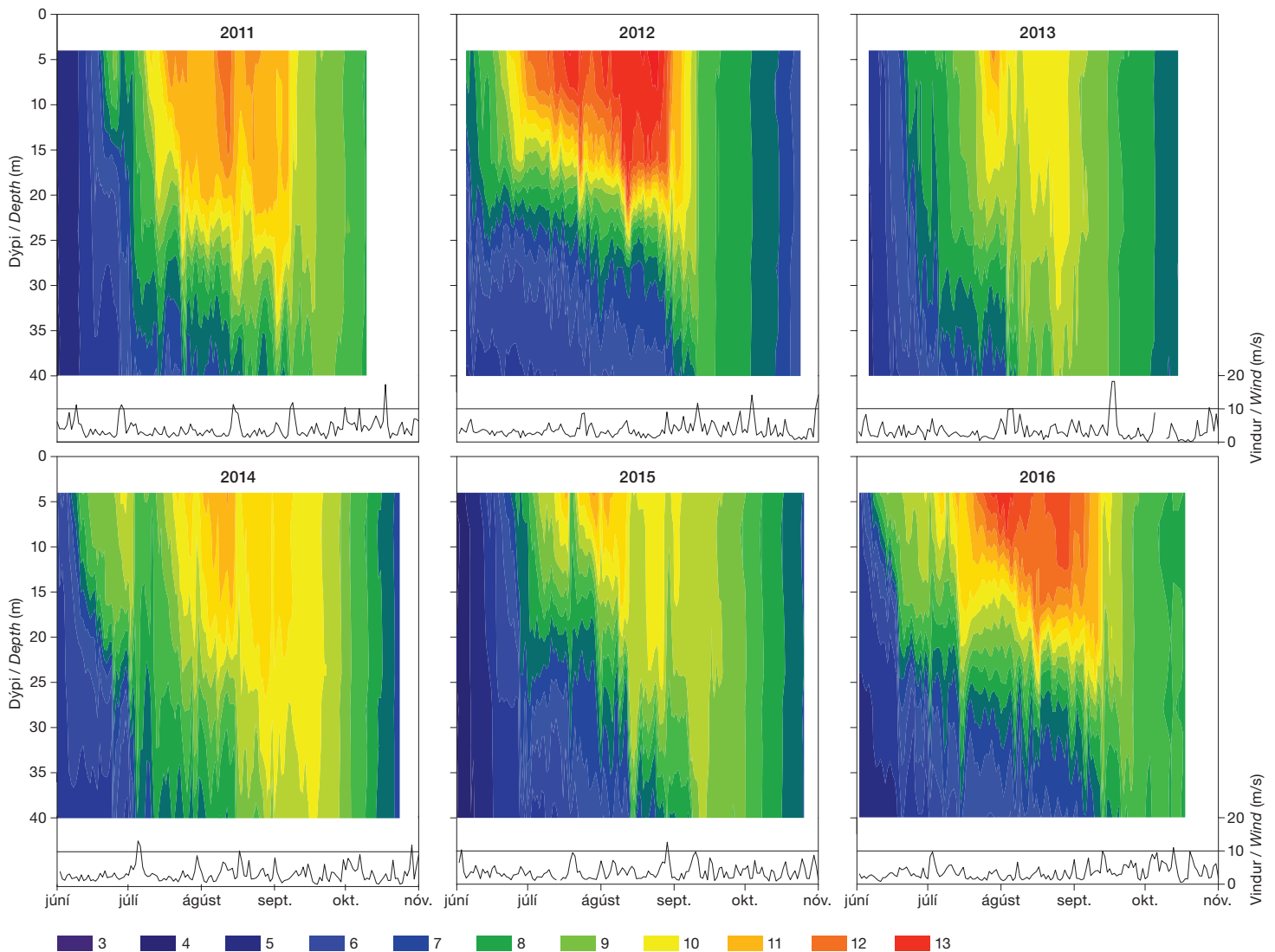
Sterk áhrif vinds á lagskiptinguna koma aftur á móti vel fram þegar haustvindar fara að blása af alvöru og kólnun efra lagsins veikir skilin. Hinn 28. ágúst rauk meðalvindhraðinn úr 2,5 m/s í 9,0 m/s, mesti vindhraði fór úr 6,6 m/s í 15,3 m/s og einstaka hviður mældust allt að 21,4 m/s. Við þennan hvell blandaðist vatnið umtalsvert og vatnshitinn varð býsna jafn frá botni og upp úr. Algjör blöndun varð svo í vatnsbolnum um viku síðar þegar meðalvindhraðinn náði 7–12 m/s um nokkurra daga skeið, mesti meðalvindhraði var 18–20 m/s og einstaka hviður náðu 27–30 m/s.

Sumarið 2013 var fremur svalt og lagskipting vart eða ekki fyrir hendi (7. mynd). Vatnshiti í yfirlaginu mældist 4,9–11,5°C á tímabilinu 15.7.–15.10. 2013 og engin eindregin hitaskil voru til staðar í vatnssúlunni. Meðalvatnshiti á þessu tímabili var 9,4°C (8,0–11,5°C) í yfirlaginu (<25 m) og 8,3°C (6,6–9,5°C) í undirlaginu (>25 m). Áhrif vinds á hitaferilinn má vel greina þrátt fyrir að tíðarfarið hafi verið svalt og ekkert sérstaklega vindasamt. Þetta kemur ágætlega fram í byrjun ágúst (3.–5.8. 2013) þegar meðalvindhraði dags rauk í 10,1 m/s og var á bilinu 10,3–10,5 m/s næstu

tvo daga en datt svo niður eftir það og var á bilinu 1,3–8,8 m/s fram til 15. september. Við þennan vindstyrk hlýnaði undirlagið um 1°C eða svo en síðan fór að örlla aftur á hitaskilum, mjög veikum. Þegar fyrsti haustvellurinn skall á 15. september með 11,8 m/s blandaðist allur vatnsmassinn á ný og vatnshitinn varð jafn alls staðar í vatnssúlunni, um 8°C.

ÍSADAGAR

Þróun ísalagna og ísabrota á Þingvallavatni á undanförunum 40 árum eða svo rímar vel við hlýnun vatnsins samkvæmt mælingum við Steingrímsstöð (8. mynd, 2. viðauki). Þingvallavatn leggur núorðið bæði sjaldnar og seinna en áður og ís brotnar fyrr. Fækkun ísadaga er nokkuð áberandi um og upp úr aldamótunum síðustu og hefur íslausum árum fjölgað síðan. Fjöldi ísadaga fyrir aldamótin 2001 (1974–2000) var að meðaltali 81 ($\pm 6,4$ st.sk., $n=26$) en 23 dagar ($\pm 6,1$, $n=16$) eftir aldamótin (2001–2017) og er munurinn þarna á milli marktækur ($t = 6,156$, $ft. = 40$, $p < 0,001$).



7. mynd. Jafnhitagröf vatnshita (°Celsius) í vatnsbol Þingvallavatns á stöð NK2 á 8–10 mismunandi dýpum og meðalvindhraði á Leirum (stöð 1596) á árunum 2011–2016. – Isographs of mean water temperature (°Celsius) at 8–10 different depths at pelagic station NK2 in Lake Þingvallavatn and mean wind speed at station 1596. Data is based on 24 hour recordings from early June to late October 2011–2016.

UMRÆÐUR

HLÝNUN ÞINGVALLAVATNS

Þingvallavatn hefur hlýnað marktækt á undanförunum 55 árum, 1962–2016, og fylgir hlýnunin allnáið hækkanði loft-hita á vatnasviðinu. Ársmeðalhiti í vatninu hefur hækkað að jafnaði um tæpar 0,2°C á áratug og ársmeðallofthiti á vatnasviðinu um tæpar 0,5°C á áratug. Hlýnandi veður á vatnasviðinu fellur jafnframt vel að þeirri þróun sem átt hefur sér stað í lofthita almennt á Íslandi síðastliðna hálfu öld og rakinn er til hlýnandi loftslags á jörðinni.^{1,37} Hlýnun lofts virðist þó vera ívið meiri á vatnasviði Þingvallavatns en í Reykjavík, sem lesa má úr lofthitagögnunum á ársgrunni frá þessum tveimur stöðum (sjá 6. mynd).

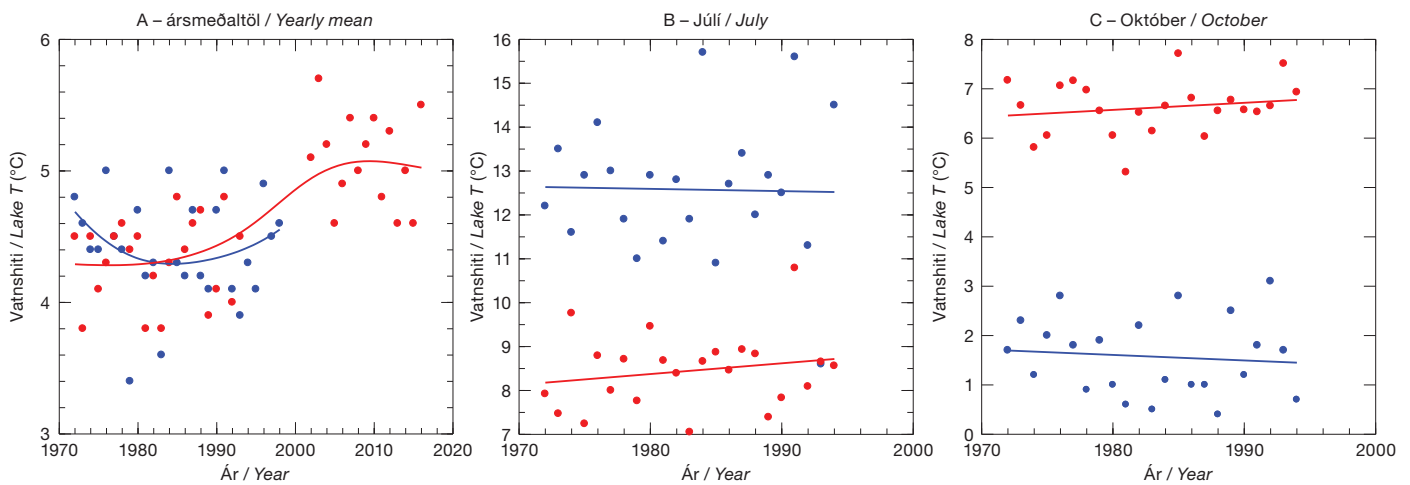
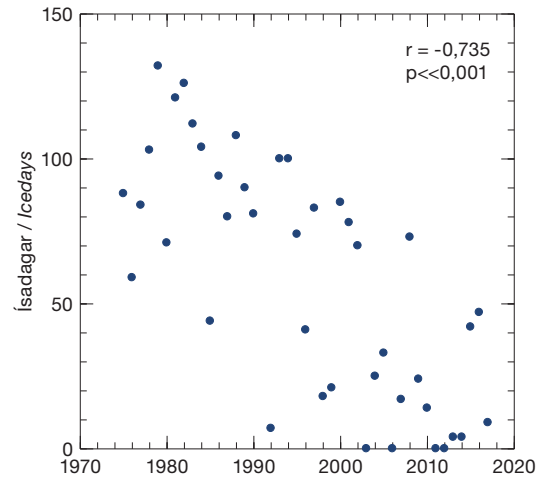
Við þetta má bæta að hlýnun veður-fars á Íslandi undanfarna 4–5 áratugi er nokkru meiri en hnattræn hlýnun á sama tímabili. Þá er reiknað með að hlýnunin hér á landi næstu áratugina verði á landsvísi allt að 0,47°C á áratug.¹

Fram undir miðjan sjöunda áratuginn mótar í Þingvallavatni fyrir lokum hlýskeiðsins sem hófst hér á landi um 1930.^{1,37} Frá 1965 og fram undir miðjan níunda áratuginn kólnaði loftslag á ný og kemur það vel fram í vatnshita Þingvallavatns. Um og upp úr 1983 fór veður hlýnandi á ný, einkum þó eftir aldamótin 2000, og kemur það skýrt fram í hækkanði ársmeðalhita Þingvallavatns, að minnsta kosti fram undir 2010, en eftir það hefur dregið úr hlýnuninni.

Enda þótt hlýnun Þingvallavatns hangi vel saman við hækkan lofthita, og megi rekja til áhrifa sólar, vinds og útgeislunar um yfirborð vatnsins, verður að taka með í reikninginn hugsanleg áhrif vegna mögulegrar hlýnunar grunnvatnsins sem streymir í stöðuvatnið. Mælingar þar að lútandi eru því miður mjög stopular og þau takmörkuðu gögn sem eru fyrir hendi^{38,39} gefa ekki tilefni til að ætla að hitastig írennslisvatnsins hafi breyst með marktækum hætti.

Þrátt fyrir mikið dýpi og rúmtak Þingvallavatns og stöðugt innstreymi af köldu grunnvatni hitnar bæði vatnið og kólnar fljótt. Þetta á einkum við um ljóstíllifunarlagið sem nær niður á 25–35 m dýpi. Áhrif lofthita koma iðulega að

8. mynd. Ísadagar á Þingvallavatni. Fjöldi daga með fastan ís á öllu vatninu veturna 1974–2017. r er Pearsons fylgnistuðull. — Number of days with comple ice cover on Lake Þingvallavatn during 1974–2017. r is Pearsons correlation coefficient.



9. mynd. (A) Ársmeðalhiti í Mývatni (blátt) á árabílinu 1972–98 og í Þingvallavatni (rautt) 1972–2016. (B) Meðalhiti 1972–98 í júlí í Mývatni (blátt) og Þingvallavatni (rautt). (C) Meðalhiti 1972–98 í nóvember í Mývatni (blátt) og Þingvallavatni (rautt). Gögn frá Mývatni ná til áráanna 1972–98 og mælt í Geirastaðaskurði.³⁸ Vegnar línur eru dregnar milli mæligilda með aðferð minnstu kvaðrata (þanstuðull = 1,00). (A) Yearly mean water temperature in Lake Mývatn (blue) and Lake Þingvallavatn (red) during 1972–2016. (B) Monthly mean temperature 1972–1998 in July in Mývatn (blue) and Þingvallavatn (red). (C) Monthly mean temperature 1972–1998 in November in Mývatn (blue) and Þingvallavatn (red).³⁸ Lines are drawn by method of distance-weighted-least-squares with (tension = 1.0).

fullu fram sama ár og breytingarnar eiga sér stað í veðrinu. Þau ár sem skera sig úr með mjög lágan ársmeðallofthita á vatnasviðinu, svo sem 1969 (2,3°C), 1973 (2,4°C), 1981 (2,1°C) og 1989 (2,2°C), sem eru meðal fimm köldustu ára á tímabilinu, eru jafnframt meðal fimm köldustu ára í sjálfu vatninu – 1969 (3,8°C), 1973 (3,8°C), 1981 (3,8°C) og 1989 (3,9°C). Ár sem skera sig úr með hlýindum í ársmeðallofthita, svo sem 2003 (5,4°C), 2010 og 2012 (5,0°C), 2014 (5,6°C) og 2016 (5,7°C), sem eru fimm hlýjustu árin á vatnasviðinu, eru jafnframt öll, að árinu 2014 undanskildu, meðal hlýjustu ára í Þingvallavatni – 2003 (5,7°C), 2010 (5,4°C), 2012 (5,3°C), 2014 (5,0°C) og 2016 (5,5°C).

Árið 1979 er langkaldasta árið á vatnasviði Þingvallavatns á tímabilinu 1962–2016, með 1,3°C í ársmeðallofthita. Við fyrstu sýn skýtur það eilítið skökku við að það ár skuli ársmeðalvatnshitinn í Þingvallavatni ekki hafa verið lægri en raun ber vitni, þ.e. 4,4°C. Skýringin á þessu er líkast til sú að árið 1979 lagði vatnið snemma, strax 3. janúar, og hélst ís lengi á vatninu, allt fram í miðjan maí. Það gerir 132 ísadaga, sem er mesti skráði fjöldi ísadaga á vatninu frá upphafi mælinga árið 1974 (2. viðauki).^{31,32} Vegna íssins var Þingvallavatn einangrað frá beinum áhrifum kólnunar af völdum lofts og vinda, sem ella hefur mikil áhrif á vatnshitabúskap stöðuvatna.³¹

SAMANBURÐUR VIÐ MÝVATN OG ELLIÐAVATN

Þau eru ekki mörg stöðuvötnin á Íslandi þar sem vatnshiti hefur verið skráður með jafn-ýtarlegum hætti og til jafn-langs tíma og í Þingvallavatni. Aðeins Mývatn og Elliðavatn komast nálægt Þingvallavatni í þessu samhengi. Í útfalli Mývatns í Geirastaðaskurði hefur vatnshiti verið skráður á fjögurra klukkustunda fresti síðan í febrúar 1972 og hafa gögn þar að lútandi verið birt fyrir tímabilið 1972–1998.^{38,40,41} Í útfalli Elliðavatns við stíflugarðinn hefur vatnshiti verið skráður að jafnaði á fjögurra klukkustunda fresti síðan síðla í ágúst 1988.^{14,42}



10. mynd. Sérkennilegt munstur, svokallaðir fingraflekar mynduðust á ísnum á Þingvallavatni í mars 2017. Fingraflekar myndast nær eingöngu þegar ís er þunnur. Engar sögur fara af fingraflekum í Þingvallavatni frá fyrri tíð og kann myndun þeirra nú að stafa af hlýnun vatnsins. – Finger rafted ice in Lake Þingvallavatn in March 2017, first ever record known in the lake for the past century. The phenomenon is linked mainly with thin ice. Ljósmynd: Einar Á. E. Sæmundsen.

Mývatn er eindregið lindarvatn eins og Þingvallavatn, og nær allt vatn sem berst til Mývatns, um $33 \text{ m}^3/\text{s}$, er grunnvatn að uppruna.⁴¹ Vatnshagur Mývatns er frábrugðinn Þingvallavatni að því leyti meðal annars að í það berst hlutfallslega mun meira magn af vatni af náttúrulegum, heitum toga og undir áhrifum jarðvarma. Í Ytriflóa berst volgt og heitt grunnvatn, um $7 \text{ m}^3/\text{s}$ af $6\text{--}26^\circ\text{C}$ vatni, sem svarar til um 20% af heildarírennslinu, en í Syðriflóa er vatnið jafnan kalt og stöðugt og á bilinu $5\text{--}7^\circ\text{C}$.^{40,41} Það flækir einnig samanburð milli þessara vatna að vatnshiti í Geirastaðaskurði er talinn endurspeglar vel hitafar í Mývatni að sumarlagi en ekki um vetur þegar Mývatn er ísлагт.^{40,41} Og vel að merkja, umtalsverður hluti Mývatns er ísлагður frá október til maí, eða í 189 daga að

jafnaði á vetri,⁴¹ sem eru ríflega 100 fleiri ís dagar en að jafnaði á Þingvallavatni á svipuðum tíma fyrir aldamótin 2000, að meðaltali 81 ís dagar á ári á tímabilinu 1974–1999.

Hvað sem flóknum vatnshag Mývatns líður kemur upp úr kafinu að þróun vatnshita á ársgrunni í Mývatni er með nánast sama sniði og í Þingvallavatni á því tímabili sem birt vatnshitagögn beggja vatna skarast, 1972–1994 (9. mynd a). Á þessu tímabili, sem fellur undir kuldaköstin milli 1965 og 1986 og 1992–1995,³⁷ hlýnar hvorugt vatnið né kólnar. Sem fyrr segir fór veður hlýnandi á ný á landinu upp úr 1983 og endurspeglar það vel í hlýnandi Þingvallavatni. Hvað Mývatn áhrærir verður áhugavert að sjá hvernig þróunin þar hefur verið frá byrjun níunda áratugar-

ins þegar gögn um það verða birt. Að öðru leyti er vatnshagur Mývatns allfrábrugðinn því sem á við um Þingvallavatn. Mývatn er mun hlýrra á vorin og sumrin (apríl–ágúst) en mun kaldara á haustin og framan af vetri (september–desember) (9. mynd b og c).

Munurinn í varmahag Mývatns og Þingvallavatns lýsir sér í mun meiri ársveiflu í vatnshitunum í Mývatni. Þetta má rekja til tveggja samverkandi þátta. Annars vegar er Mývatn mun grynna en Þingvallavatn, með meðaldýpi um 2 m á móti 35 m og þar eru vatnsskipti mun örari, um 28 dagar á móti 330 dögum í Þingvallavatni. Varmaflutningur milli lofts og lagar í Mývatni er því greiðari en ella. Hins vegar er veðurfar við Mývatn umtalsvert öðruvísi en við Þingvallavatn. Við Mývatn gættir meginlands-

loftslags í meira mæli en annars staðar á landinu og hvergi í öðrum landshlutum er munurinn meiri á meðalhita kaldasta og heitasta mánaðar hvers árs.⁴¹ Við þetta bætist að Mývatnssvæðið er eitt hið sólríkasta á landinu.

Líkt og Þingvallavatn hefur Elliðavatn hlýnað svo um munar. Hlýnunin er raunar öllu meiri í Elliðavatni á ársgrunni en í Þingvallavatni. Á tímabilinu 1989–2010 hlýnaði Elliðavatn að jafnaði um 1,4°C á áratug,^{13–15} sem er nærri því tífalt meiri hlýnun en í Þingvallavatni. Þessi mikli munur kemur ekki á óvart þegar hugað er að því hve grunnt Elliðavatn er og rúmmál vatnsins lítið. Rúmmál Elliðavatns er aðeins um 2 Gl, nær 1/1500 af rúmmáli Þingvallavatns, og meðaldýpið er aðeins um 1 m, sem er um 1/35 af meðaldýpi Þingvallavatns. Varmaflutningar milli lofts og vatns í Elliðavatni og færsla varma í vatninu eru því mun skilvirkari og víðtækari en í Þingvallavatni. Viðstöðutími Elliðavatns er margfalt styttri en í Þingvallavatni, 5–10 dagar á móti 330 dögum, en á móti kemur að um 50% af innstreyminu í Elliðavatn er af tiltölulega heitum dragavatnstoga mestan partinn úr ári, borið saman við um 10% írennsli af dragatoga í Þingvallavatn. Þá bætist við að Elliðavatn liggur um 25 m lægra yfir sjó en Þingvallavatn.

HLÝNUN VATNA Á NORÐLÆGUM SLÓÐUM

Hlýnun Þingvallavatns er sambærileg við hlýnun annarra stórra og djúpra vatna á norðlægum slóðum og vatna sem eru hátt upp til fjalla sunnar í Evrópu. Hlýnunin í Þingvallavatni, um 0,15°C á áratug, virðist þó ívið minni en flestra þessara vatna, en líta ber til þess að samanburður er oft erfiður vegna staðbundinna þátta og ólíkra mæliaðferða. Sem dæmi um hlýnun vatna af framangreindu tagi í útlöndum má nefna stóru vötnin tvö í Svíþjóð, Vänern og Vättern, Bodenvatn og Genfarvatn í Ölpunum og Windermerevatn á Englandi. Stærð þessara vatna spannar allt frá 15 km² til 5.649 km², meðaldýpið frá 25 m til 153 m og hæð y.s. 39–400 m. Hlýnun vatnanna á tímabilinu 1970–2010 hefur leikið á bilinu 0,20°C á áratug (Genfarvatn) til 0,63°C á áratug (Vänern).¹³ Í Genfar- og Windermerevötnum hefur lagskipting bæði eflst og lengst vegna hlýnunar.^{13,43}

HITASKIL OG LAGSKIPTING

Mælingarnar með hitasíritunum í vatnsbol Þingvallavatns staðfesta að allskörp hitaskil geta myndast í vatninu síðsumars, upp úr miðjum júlí og út ágúst, þegar ákveðin skilyrði eru fyrir hendi, þ.e. hlýtt veður og fremur stillt um tiltekinn tíma. Sumrin 2012 og 2016 voru í hlýrri kantinum, sem og árið 2010,⁴⁴ og þá mynduðust skörp skil með afgerandi hitamun á afmörkuðum kafla, í millilaginu (e. metalimnion, thermocline) á milli yfirborðs- og undirlagsins á 15–25 m dýpi.

Þegar vatnshitinn fellur um og yfir 1,0°C á hvern dýptarmetra á skilunum milli hlýja yfirborðslagsins og kalda undirlagsins, í millilaginu, eins og var í Þingvallavatni í júlí-ágúst 2010, 2012 og 2016, er jafnan talað um skörp eða eindregin hitaskil (e. direct stratification⁴⁵). Slík eindregin hitabundin lagskipting (e. thermal stratification) er vel þekkt í djúpum stöðuvötnum erlendis⁴⁵ en höfundum er ekki kunnugt um að hitaskil af þessu tagi hafi verið mæld í öðru íslensku stöðuvatni en Þingvallavatni.

Fyrri vatnshitamælingar á dýptarsniði í vatnsbol Þingvallavatns, gerðar seint á síðustu öld, gefa tilefni til að ætla að varmahagurinn hafi breyst með tilliti til hitaskila. Sumrin 1975, 1976, 1979, 1981, 1982 og 1984 var vatnshitinn mældur á lóðréttu sniði á Miðfellsdýpi sem er ríflega 70 m (1. mynd),¹⁷ flest árin í maí-september. Niðurstöður þessara mælinga sýna að hitaskilin voru almennt veikari þá en nú. Hámarks-hiti í yfirborðslaginu á 1 m dýpi öll sex árin mældist 9,6–10,6°C og fór að því er virðist aldrei yfir 10°C fyrir neðan 5 m dýpi. Árin 2007–2016 mældist vatnshitinn á 1 m dýpi aftur á móti 9,6–13,6°C. Nokkrum sinnum náði vatnið 10–12°C hita allt niður á 20 m dýpi (2010, 2012 og 2016) og í einu tilfelli, 10. ágúst 2012, náði vatnshitinn 12°C á 24 m dýpi.⁴⁴ Munurinn á vatnshita milli yfirborðs- og undirlags var að sama skapi lítill á fyrria tímabilinu, í mesta lagi 4–5°C miðað við efsta 40 m dýptarkaflann. Hlýju árin 2010, 2012 og 2016 var munurinn á bilinu 5–7°C.

Hitaskil í Þingvallavatni virðast því hafa eflst í seinni tíð frá því sem var fyrir 30–40 árum. Staður hitaskilanna virðist aftur á móti vera svipaður bæði tímabilin, þ.e. á 15–25 m dýpi. Þá virðist

tíminn sem hitaskilin vara vera svipaður bæði tímabilin, 5–6 vikur, ef undan er skilið sumarið 2012 þegar þau vöruðu í um átta vikur. Styrking hitaskila í Þingvallavatni í kjölfar hlýnunar er í takti við breytingar víða í vötnum í Evrópu.^{43,46}

Staður hitaskilanna í vatnsbolnum á 15–25 m dýptarkaflanum er breytilegur og aðallega háður lofthita og vindum. Því stilltara sem veður er, þeim mun dýpra liggja hitaskilin. Til að hræra upp í vatninu og jafna út vatnshitann þarf vindur að blása hvasst og ná um tíma að minnsta kosti 8–10 m/s meðalstyrk yfir sólarhring. Mæliniðurstöður úr fyrri rannsóknum á tengslum vindstyrks og þróun hitaferla í vatnsbol Þingvallavatns eru nokkuð á sömu lund og hér er lýst og benda til þess að vind þurfi að hreyfa með um og yfir 8 m/s til að jafna út hita milli yfir- og undirlags.¹⁷

Fari loftslag áfram hlýnandi og Þingvallavatn hitnar enn frekar má búast við að öllu öðru óbreyttu að hitaskil í vatninu og lagskipting á sumrin styrkist. Hér skiptir þó miklu hvernig vindar blása, sérstaklega að sumri til. Það bíður frekari rannsókna hvernig sú þróun verður á ólíkum árstíðum og hver áhrifin verða á lagskiptinguna.

ÍSINN HVERFUR

Vegna hlýnunar leggur Þingvallavatn nú orðið sjaldnar og seinna en áður og ísa leysir fyrr af vatninu. Ábúendur við Þingvallavatn segja að á tímabilinu 1950–1985 hafi vatnið jafnan lagt í annarri viku janúar, og var þá hægt að hefja netaveiðar undir ís.³⁰ Íðulega stóð ísinn við í þrjá mánuði og eru ísabrot (ísalausnir) oftast talin hafa verið í annarri viku apríl. Eftir aldamótin síðustu er nær lagi að ísalagnir séu um mánaðamótin janúar-febrúar og ísabrot á tímabilinu frá miðjum febrúar til miðs mars, ef vatnið leggur á annað borð.

Fyrir síðustu aldamót er ekki kunnugt um marga íslausa vetur á Þingvallavatni. Þó voru með vissu tveir vetur íslausir á þriðja áratug aldarinnar sem leið, veturnir 1922–1923 og 1928–1929.^{30,31} Frá aldamótum hefur vatnið aftur á móti verið íslaut fjórum sinnum, veturna 2002–2003, 2005–2006, 2010–2011 og 2011–2012.

Það er ekki einasta að Þingvallavatn leggi nú sjaldnar og ísinn liggja skemur á vatninu heldur bendir flest til þess að

ísinn sé í seinni tíð mun þynnri en áður (10. mynd). Fyrir síðustu aldamót og sér í lagi á kuldaskiðinu 1965–1986 heyrði til undantekninga að ísinn næði ekki að minnsta kosti 10–15 cm þykkt og héldi mönnum uppi við netaveiðar og iðkun skautaiþróttar sem hvort tveggja var stundað í nokkrum mæli á vatninu fram yfir miðja öldina.³⁰ Þá var algengt að ísinn úti á miðju vatni næði 40–45 cm þykkt og dæmi eru um 70–80 cm þykkán ís, meðal annars veturna 1935–1936 og 1982–1983. Eftir síðustu aldamót heyrir til undantekninga að ísinn sé mannheldur og iðulega er hann örþunnur, um og undir 5 cm, og í mesta lagi um 25 cm þykkur (2. viðauki).³³

AFLEIÐINGAR HLÝNUNAR FYRIR LÍFRÍKI

Vistkerfi ferskvatna hafa verið sett í flokk með þeim vistkerfum jarðar sem hvað mest ógn stöðjar að af mannavöldum og er hlýnun vatna vegna gróð-urhúsaáhrifa og loftslagsbreytinga eitt af helstu vandamálunum.^{8,11} Afleiðingar hlýnunar í stöðuvötnum eru margvíslegar og oft flóknar, meðal annars vegna þess að áhrifin hríslast um margslunginn vef efna- og orkuflæðis og, ekki síður, vegna óbeinna áhrifa sem fylgja írennslisvatni af vatnasviði stöðuvatnanna.

Rannsóknir á ferskvatnsvistkerfum á norðurslóðum benda almennt til þess að vatnsborin ákoma næringar- og snefilefna aukist í kjölfar hlýnunar vegna aukins efnarofs og afrennslis á vatnasviðum.^{15,46,47} Tengsl af þessu tagi milli lofthita og efnastyrks hafa verið staðfest hér á landi á vatnasviðum nokkurra straumvatna á Norðausturlandi.⁴⁸ Vísbendingar eru einnig um þetta í stöðuvötnum á höfuðborgarsvæðinu^{44,49} og í Þingvallavatni.^{16,50}

Eldri mælingar á efnastyrk í Þingvallavatni eru ekki miklar um sig en samanburður við nýleg gögn bendir þó til þess með nokkuð eindregnum hætti að styrkur nitrats (NO_3^-) í írennslis Þingvallavatns sé nú umtalsvert hærri en hann var fyrir um 40 árum. Árið 1975 mældist nítratstyrkur að meðaltali 33,4 $\mu\text{g/l}$ (29–42 $\mu\text{g/l}$, $n=8$) í Vellankötlu og Flosagjá^{16,51} en á árunum 2007–2016 var hann að jafnaði 50,1 $\mu\text{g/l}$ (27–68 $\mu\text{g/l}$, $n=22$) í Vellankötlu og Silfru.³⁹ Þarna skeikar um 52% í meðaltölum milli tímabilanna og er munurinn mjög

marktækur ($t=-4,115$, $ft.=28$, $p<<0,001$). Þegar eingöngu er borinn saman styrkur nitrats í Vellankötlu, þar sem flest sýnin voru tekin, er munurinn einnig marktækur ($t=-4,176$, $ft.=15$, $p=0,001$). Árið 1975 mældist meðalstyrkur nitrats í Vellankötlu 30,8 $\mu\text{g/l}$ ($n=6$) en 51,3 $\mu\text{g/l}$ ($n=11$) á árunum 2007–2016. Athyglisvert er að nítratstyrkur í Mývatni virðist þróast á sömu lund og í Þingvallavatni. Mælingarniðurstöður í köldum lindum sem streyma í Mývatn í Grjótvogi og Garðsvogi sýna að á tímabilinu 1969–2012 jókst nítratstyrkur að jafnaði um 55%, þ.e. frá 22–35 $\mu\text{g/l}$ á tímabilinu 1969–1975 í 35–54 $\mu\text{g/l}$ á tímabilinu 2000–2010.⁵²

Vegna takmarkaðs fjölda mælinga í tengslum við efnabúskap Þingvallavatns er erfitt að skera úr um orsakir að baki breyttri niturákomu í vatnið.⁵⁰ Löng gloppa milli mælitímabila og skortur á upplýsingum um árstíðabundinn breytileika í efnabúskapnum spillir töluvert fyrir. Skortur loftgæðamælinga á vatnasviðinu torveldar einnig túlkun gagna. Breytingar í ákomu nitrats í Þingvallavatni eru á hinn bóginn í samræmi við þróun sem hefur átt sér stað í ákomu niturs í stöðuvötn víða á norðurlhveli. Einkum er þetta áberandi í næringarefnasnaudum vötnum í öbyggðum og upp til fjalla í norðanverðri Ameríku og Evrópu þar sem loftborin og langtadkomin niturákoma af mannavöldum hefur stórukist frá því á sjötta og sjöunda áratug síðustu aldar.^{53–55} Þessi vötn og Þingvallavatn eiga það sameiginlegt að nitur, fremur en fosfór, er takmarkandi þáttur í frumframleiðslunni.^{17,50,56} Vegna aukningar í niturákomu vatnanna, hliðstæðrar þeirri sem áætluð hefur verið fyrir loftborinn nitur á vatnasviði Þingvallavatns,⁵⁰ hefur frumframleiðsla í vötnunum aukist og tegundasamsetning frumframleiðenda jafnframt breyst.

Framangreindar breytingar hafa í mörgum tilfellum verið raktar bæði til hlýnunar og aukinnar niturákomu, enda fer þetta tvennt oft saman.^{15,46,55} Þróunin hefur almennt verið á þá vegu að frumframleiðsla hefur aukist og fjölgað þörungategundum sem eru kulvísar og elskar að fremur háum styrk næringarefna. Einkum fjölga smágerðum kísilþörungum af ættkvísl hringeskja (*Cyclotella*), en þeim tegundum fækkar

sem eru kuldakærar og þrífast vel við næringarefnasnaud skilyrði, svo sem stórvöxnum og sviflægum kísilþörungum af ættkvísl sáldeskja (*Aulacoseira*) og smágerðum, botnlægum kísilþörungum af ættkvísl gjardeskja (*Fragilaria*).^{57,58}

Vísbendingar af framangreindu tagi má þegar merkja í Þingvallavatni.^{16,26,29} Þannig mælist magn blaðgrænu-a umtalsvert meira nú en fyrir 40 árum. Blaðgrænumælingar eru óbeinn mælikvarði á magn þörungna í svifi. Munurinn er mestur á haustin í vatninu en minnstur að sumri til. Á fyrra tímabilinu var magn blaðgrænu-a á vorin að meðaltali 1,5 $\mu\text{g/l}$ (0,5–3,9 $\mu\text{g/l}$, $n=26$) en á árabílinu 2007–2014 og árið 2016 er það að jafnaði nær 3,0 $\mu\text{g/l}$ (0,5–4,6 $\mu\text{g/l}$, $n=63$). Á haustin var magn blaðgrænu-a á fyrra tímabilinu að meðaltali 1,0 $\mu\text{g/l}$ (0,8–1,6 $\mu\text{g/l}$, $n=4$) en á því seinna að jafnaði 4,6 $\mu\text{g/l}$ (2,40–6,8 $\mu\text{g/l}$, $n=63$).

Árið 2016 kvæð við allt annan tón en á tímabilinu 2007–2014. Allt árið 2016 var magn blaðgrænu-a afar lítið og á pari við það sem var árin 1979, 1981 og 1982. Athygli vekur að hvorki kom fram vor- eða hausthámark að heitið getur, sem er gjörbreyting frá því sem verið hafði í Þingvallavatni lengst af. Það vekur ekki síður athygli að á sama tíma og lágmarkið mældist í lífþyngd þörungna (magn blaðgrænu-a) úti í svifvistinni benda talningar á þörungum og tegundagreining þeirra í sýnum sem tekin voru í útfalli vatnsins til þess að hrúnið í frumframleiðslunni megi fyrst og fremst rekja til þess að þær kísilþörungategundir sem jafnan hafa borið uppi frumframleiðslu í svifvist Þingvallavatns séu nær horfnar úr vatninu.⁵⁹ Hér er einkum um að ræða hin stórvöxnu sáldeski af ættkvísl *Aulacoseira* (*A. islandica*, *A. italica* o.fl.) ásamt stjarneskinu *Asterionella formosa*. Þessar tegundir hafa um áratugaskeið verið ríkjandi í svifþörungaflóru vatnsins vor og haust, iðulega með 65–95% hlutdeild í heildarlífþyngd svifþörungna.¹⁶ Hrun þessara tegunda árið 2016 er því að öllum líkindum einsdæmi og bendir ýmislegt til að atburðinn megi rekja til samverkandi áhrifa af völdum hlýnunar vatnsins og breytinga í framboði næringarefna, rétt eins og þekkt er um þessar kísilþörungategundir í öðrum vötnum á norðurslóð.^{57,58}

Samkvæmt athugunum árið 2017 höfðu framangreindar þörungategundir þá náð sér aftur nokkuð vel á strik.⁵⁹ Vegna óvissu um framhaldið er mikilvægt að fylgjast áfram grannt með þróun þörungaflórunnar í vatninu, rétt eins og á við um vöktun Þingvallavatns í heild. Ástand vistkerfisins nú kann að vera viðkvæmara og sveiflukenndara en áður vegna hlýnunar og annarra samverkandi þátta. Til þessa benda einnig niðurstöður vöktunar á svifdyrafánu Þingvallavatns sem greint er frá annars staðar í þessu hefti.⁶⁰

ENGLISH SUMMARY

WARMING OF LAKE ÞINGVALLAVATN AND THERMAL PROCESSES IN THE LAKE

In this study we account for the thermal evolution of Lake Þingvallavatn, SW-Iceland, on a yearly basis over a 55 year period, during 1962–2017. We also look on thermal stratification processes in the lake, with monitoring data available for the period 2011–2016.

Lake Þingvallavatn is the second largest lake in Iceland, 83 km², 2.9 km³ in volume, with a mean depth of 34 m and max depth of 114 m. The lake is fed mainly by spring-water inlets, amounting to ca. 90% of the total inlet, 100 m³/s. The catchment is 1,300 km², composed largely of lava bedrock from Holocene, and reaching north on to the glacier Langjökull in the highlands. Presently, the glacial component of the lake's inlet is estimated to be 15–20 m³/s, and the water is estimated to take a decade or so to reach the lake. Most of the spring-water entering the lake is 2.7–4.0°C all year round. The retention time is estimated to be around 330 days.

Measurements of water temperature at the lake outlet were obtained at two stations from the National Power Company of Iceland, with a minimum of 1–4 records per day every year over the period 1962–1994 and 2000–2017 (Fig. 1), covering 47 years. During 2000–2017, measurements were done 24–48 times per day. Analyses of lake temperature were done on daily means, usually calculated from 3–48 recordings per day, and daily means were used to calculate monthly and annual means. In all, 304.678 temperature recordings, giving 17.153 daily means, were used for comparison of annual means over the 47-year period with recordings.

To verify the reliability of the lake outlet temperature as an indicator of the water temperature within the lake itself, we performed linear regression analyses on temperature recordings performed simultaneously at the outlet (station LV2) and at the pelagic station (NK2) in middle of the lake (Figs. 1 and 2, Table 1). At the pelagic station, measurements were done by data loggers at 1 hour interval, at 4, 8, 16, 24, 32 and 40 m depth during 5.6.–24.10. 2012, 6.6.–14.10. 2013, 9.5.–24.10. 2014 and 23.5.–25.10. 2015. This data, in all 596 measurements, defined the data set for the linear regression. We also used measurements from the data loggers to analyse thermal stratification development in the lake in the period 2011–2016.

Temperature of Lake Þingvallavatn has increased significantly for the past 30 years, from the end of the cold wave that lasted between 1965–1986 and onwards, congruent with a rise in air temperature in the catchment area (Figs. 3 and 4). Annual mean lake temperature has risen on average by ca. 0.15°C per decade, similar to warming observed in other large, deep lakes in the northern hemisphere.^{13,43}

Temperature has risen in all months, except February–May, with the most profound warming occurring in summer (June–August), with an increase of 1.3–1.6°C per month on average during 1962–2016, closely followed by autumn and winter (September–January), with a rise of 0.7–1.1°C on average per month (Table 2). Because of warming, freezing of Þingvallavatn occurs less frequently than before (Fig. 6). If the lake freezes, it does so nowadays later in the winter and ice breaks up sooner in the spring than 30 years or so ago. Warming of the lake may also have resulted in stronger thermal stratification of the lake, as observed by greater temperature difference between epi- and hypolimnion during 2010–2016 compared to 1974–1981.

The ecological consequences of warming of Lake Þingvallavatn are discussed, some of which may already have been verified, e.g. by increased primary production in the lake as measured by chlorophyll-a concentrations.^{16,26,29} Also, in relation to warming and response of primary producers, nitrogen loads

to Lake Þingvallavatn appear to have increased, measuring 29–42 µg/l NO₃ in inlet springs of the lake in 1975, compared to 27–68 µg/l NO₃ in the years 2007–2016.³⁹ The aforementioned changes are in line with those observed in freshwater ecosystems elsewhere at northerly latitudes.^{15,46,53–55}

Recent changes, without precedent, have also taken place in species composition of phytoplankton in Þingvallavatn. Populations of large diatoms of the genus *Aulacoseira* (*A. islandica* and *A. italica*), along with *Asterionella formosa*, the principal species in primary production in the lake for decades, suddenly crashed in 2016 and the species were not found in monitoring samples.^{26,59} Similar changes in lake diatom communities in northern latitudes have been ascribed to concurrent effects of warming and eutrophication.^{57,58}

ÞAKKIR

Bestu þakkir fá Helga P. Finnsdóttir, Landsvirkjun, fyrir vatnshitagögn, Þórunna Pálsdóttir og Guðrún Þórunn Gísladóttir, Veðurstofu Íslands, fyrir loft- hita- og vindgögn, Einar Á. Sæmundsen Þjóðgarðsvörður fyrir dýptarkort af Þingvallavatni og Árni B. Stefánsson augnlæknir með meiru fyrir upplýsingar um ís á Þingvallavatni. Kærar þakkir fyrir margvíslega aðstoð í gegnum tíðina frá einnig Jóhann Jónsson og Rósa B. Jónsdóttir, bændur í Mjóanesi.

HEIMILDIR

- Halldór Björnsson, Bjarni D. Sigurðsson, Brynhildur Davíðsdóttir, Jón Ólafsson, Ólafur S. Ástþórsson, Snjólaug Ólafsdóttir, Trausti Baldursson & Trausti Jónsson 2018. Loftslagsbreytingar og áhrif þeirra á Íslandi: Skýrsla vísindanefndar um loftslagsbreytingar. Veðurstofa Íslands, Reykjavík. 235 bls.
- Helgi Björnsson 2009. Jöklar á Íslandi. Opna, Reykjavík. 479 bls.
- Jón Ólafsson, Sólveig Rósa Ólafsdóttir, Benoit-Cattin, A., Magnús Danielsen, Þórarinn S. Arnarson & Takahashi, T. 2009. Rate of Iceland Sea acidification from time series measurements. *Biogeosciences* 6. 2661–2668.
- Ólafur S. Ástþórsson, Ástþór Gíslason & Steingrímur Jónsson 2007. Climate variability and the Icelandic marine ecosystem. *Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography* 54. 2456–2477.
- Ólafur S. Ástþórsson, Héðinn Valdimarsson, Ásta Guðmundsdóttir & Guðmundur J. Óskarsson 2012. Climate-related variations in the occurrence and distribution of mackerel (*Scomber scombrus*) in Icelandic waters. *ICES Journal of Marine Science* 69(7). 1289–1297.
- Silva, T., Ástþór Gíslason, Licandro, P., Guðrún Marteinsdóttir, Ferreira, A.S.A., Kristinn Guðmundsson & Ólafur S. Ástþórsson 2014. Long-term changes of euphausiids in shelf and oceanic habitats southwest, south and southeast of Iceland. *Journal of Plankton Research* 36(5). 1262–1278. doi:10.1093/plankt/fbu050
- Raynolds, M., Borgþór Magnússon, Sigmar Metúsalemsson & Sigurður H. Magnússon 2015. Warming, sheep and volcanoes: Land cover changes in Iceland evident in satellite NDVI trends. *Remote Sensing* 7(8). 9492–9506. doi:10.3390/rs70809492
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.H., Soto, D., Stiassny, M.L. & Sullivan, C.A. 2006. Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81(2). 163–182.
- Carpenter, S.R., Stanley, E.H. & Vander Zanden, M.J. 2011. State of the world's freshwater ecosystems: Physical, chemical, and biological changes. *Annual Review of Environment and Resources* 36. 75–99.
- Dokulil, M.T. 2016. Climate impacts on ecohydrological processes in aquatic systems. *Ecohydrology & Hydrobiology* 16. 66–70. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecohyd.2015.08.001
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Reidy Liermann, C. & Davies, P.M. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467. 555–561. doi:10.1038/nature09440
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R.W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Pael, H. & Scheffer, M. 2011. Allied attack: Climate change and eutrophication. *Inland Waters* 1. 101–105.
- Jeppesen, E., Mehner, T., Winfield, I.J., Kangur, K., Sarvala, J., Gerdeaux, D., Rask, M., Hilmar J. Malmquist, Holmgren, K., Volta, P., Romo, S., Eckmann, R., Sandström, A., Blanco, S., Kangur, A., Stabo, H.R., Tarvainen, M., Ventelä, A.-M., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L. & Meerhoff, M. 2012. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. *Hydrobiologia* 694. 1–39.
- Hilmar J. Malmquist, Þórólfur Antonsson, Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson & Friðþjófur Árnason 2009. Salmonid fish and warming of shallow Lake Elliðavatn in Southwest Iceland. *Verhandlungen des Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 30. 1127–1132.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S.A.J., De Meester, L., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., Conde-Porcuna, J.M., Mazzeo, N., Iglesias, C., Reizenstein, M., Hilmar J. Malmquist, Liu, Z., Balaya, D. & Lazzaro, X. 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia* 646. 73–90.
- Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur R. Ingvason, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnisdóttir 2012. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Yfirlit yfir fimm fyrstu vöktunarárin 2007–2011 og samanburður við eldri gögn. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 3-2012). 67 bls. (English summary).
- Hákon Aðalsteinsson, Pétur M. Jónsson & Sigurjón Rist 1992. Physical characteristics of Thingvallavatn, Iceland. *Oikos* 64. 121–135.
- Árni Snorrason 2002. Vatnafar á vatnasviði Þingvallavatns. Bls. 110–119 í: Þingvallavatn: Undraheimur í móton (ritstj. Pétur M. Jónsson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.
- Helgi Björnsson 2002. Langjökull: Forðabúr Þingvallavatns og Hengilsins. Bls. 136–143 í: Þingvallavatn: Undraheimur í móton (ritstj. Pétur M. Jónsson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.
- Freysteinn Sigurðsson & Guttormur Sigbjarnarson 2002. Grunnvatnið til Þingvallavatns. Bls. 120–135 í: Þingvallavatn: Undraheimur í móton (ritstj. Pétur M. Jónsson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.
- Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist, Hrefna B. Ingólfssdóttir, Þórey Ingimundardóttir & Jón S. Ólafsson 2011. Effects of geothermal effluents on macrobenthic communities in a pristine sub-arctic lake. *Inland Waters* 1. 146–157.
- Þórólfur H. Hafstað 2014. Nesjallavirkjun: Hitamælingar á afallssvæði í nóvember 2014. ÍSOR (ÍSOR-14072), Reykjavík. 22 bls.
- Landsvirkjun 2012. Vatnamælingakerfi Landsvirkjunar (ritstj. Laufey B. Hannesdóttir). Tvær gagnaskrár (Steingrímsstöð v-inntak Tw.xlsx (220 KB) og Þingvallavatn Tw.xlsx (63 KB)), afhentar Náttúrufræðistofu Kópavogs 5. júní 2012.
- Landsvirkjun 2017. Wiski-gagnagrunnur. 15.3. 2017 – M00328.
- Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason & Stefán Már Stefánsson 2008. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Gagnaskýrsla fyrir árið 2007: Verkbáttur nr. 2: Lífríki og efna- og eðlisþættir í vatnsbol. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 2-08). 38 bls. (English summary).
- Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson, Stefán Már Stefánsson, Þóra Hrafnisdóttir & Kristín Harðardóttir 2017. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Gagnaskýrsla fyrir árið 2016 ásamt viðbótargögnum fyrir árið 2015: Verkbáttur nr. 2: Lífríki og efna- og eðlisþættir í vatnsbol. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 2-2017). 22 bls.
- Finnur Ingimarsson, Haraldur R. Ingvason, Stefán Már Stefánsson, Þóra Hrafnisdóttir & Hilmar J. Malmquist 2013. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Gagnaskýrsla fyrir árið 2012: Verkbáttur nr. 2: Lífríki og efna- og eðlisþættir í vatnsbol. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 4-2013). 19 bls. (English summary).
- Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson, Stefán Már Stefánsson, Þóra Hrafnisdóttir & Hilmar J. Malmquist 2014. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Gagnaskýrsla fyrir árið 2013: Verkbáttur nr. 2: Lífríki og efna- og eðlisþættir í vatnsbol. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 2-2014). 25 bls. (English summary).
- Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnisdóttir 2015. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Gagnaskýrsla fyrir árið 2014: Verkbáttur nr. 2: Lífríki og efna- og eðlisþættir í vatnsbol. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 1-2015). 25 bls. (English summary).
- Sigurjón Rist & Guðmann Ólafsson 1986. Ísar Þingvallavatns. Náttúrufræðingurinn 56(4). 239–258.
- Einar Sveinbjörnsson 2009. Vetrarís á Þingvallavatni: Gagnlegur veður-farsmæli. Náttúrufræðingurinn 78. 66–76.
- Árni B. Stefánsson 2012. Bréf til Náttúrufræðistofu Kópavogs dagsett 17. nóvember 2012 með upplýsingum um ísalagnir og ísabrot á Þingvallavatni á tímabilinu 1991–2012, samkvæmt dag- og gestabók í sumarhúsi í Grjótnesi í landi Kárastaða, Bláskógabyggð. 3 bls.
- Árni B. Stefánsson 2017. Bréf til Náttúrufræðistofu Íslands dagsett 20. júní 2017 með upplýsingum um ísalagnir og ísabrot á Þingvallavatni á tímabilinu 2013–2017, samkvæmt dag- og gestabók í sumarhúsi í Grjótnesi í landi Kárastaða, Bláskógabyggð. 2 bls.
- Veðurstofa Íslands (án ártals). Mánaðar meðaltöl fyrir valdar veðurstöðvar. Skoðað í apríl 2017 á <http://www.vedur.is/Medaltastoflur-txt/Manadargildi.html>
- Þórunna Pálsdóttir 2017. Veðurfarsgögn frá Veðurstofu Íslands (Þingvellir-mánaðargildi.xlsx (24 KB)). Tölvupóstur til Náttúrufræðistofu Íslands 18. apríl 2017 með tölvupósti.
- Guðrún Þórunn Gísladóttir 2017. Verkefni nr. 50153. Veðurfarsgögn frá Veðurstofu Íslands. Sent 11. og 12. desember 2017 með tölvupósti. Gögn fyrir 2011–2012 (Þingvellir_vindur.xlsx (24 KB)) og fyrir 2013–2016 (2_thingvellir_vindur.xlsx (37)).
- Trausti Jónsson (án ártals). Hitafar á Náttúrufræðistofu Íslands 18. október 2017 á vefsetri Veðurstofu Íslands: <http://www.vedur.is/loftslag/loftslag/fra1800/hitafar/>
- Jón Ólafsson 1999. Connections between oceanic conditions off N-Iceland, Lake Mývatn temperature, regional wind direction variability and the North Atlantic oscillation. *Rit Fiskideildar* 16. 41–57.
- Eydís Salome Eiríksdóttir, Clark, D. & Sigurður Reynir Gíslason 2017. Efnasamsetning Þingvallavatns 2007–2016. Raunvísindastofnun Háskólans (RH-04-2017), Reykjavík. 47 bls.
- Jón Ólafsson 1979. Physical characteristics of Lake Mývatn and River Laxá. *Oikos* 32. 38–66.

UM HÖFUNDA

41. Jón Ólafsson 1991. Undirstöður lífríkis í Mývatni. Bls. 140–165 í: Náttúra Mývatns (ritstj. Arnþór Gardarsson & Árni Einarsson). Hið íslenska náttúrufræðifélag, Reykjavík.
42. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson & Haraldur Rafn Ingvason 2004. Vöktun á lífríki Elliðavatns: Forkönnun og rannsóknatillögur. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 1-04). 43 bls.
43. Feuchtmayr, H., Thackeray, S.J., Jones, I.D., De Ville, M., Fletcher, J., James, B. & Kelly, J. 2012. Spring phytoplankton phenology – are patterns and drivers of change consistent among lakes in the same climatological region? *Freshwater Biology* 57. 331–344.
44. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason & Stefán Már Stefánsson 2011. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Gagnaskýrsla fyrir árið 2010: Verkjáttur nr. 2: Lífríki og efna- og eðlisþættir í vatnsbol. Náttúrufræðistofa Kópavogs (Fjölrit nr. 1-11). 43 bls. (English summary).
45. Moss, B. 1998. *Ecology of fresh waters: Man and medium, past to future* (3. útg.). Blackwell, Oxford. 557 bls.
46. Jeppesen, E., Moss, B., Bennion, H., Carvalho, L., DeMeester, L., Feuchtmayr, H., Friberg, N., Gessner, M.O., Hefting, M., Lauridsen, T.L., Liboriussen, L., Hilmar J. Malmquist, May, L., Meerhoff, M., Jón S. Ólafsson, Soons, M.B. & Verhoeven, J.T.A. 2010. Interaction of climate change and eutrophication. Bls. 119–151 í: *Climate change impacts on freshwater ecosystems* (ritstj. Kernan, M., Battarbee, R.W. & Moss, B.). Wiley-Blackwell, Blackwell Publishing Ltd., Oxford. doi:10.1002/9781444327397.ch6
47. Blenckner, T., Adrian, R., Livingstone, D.M., Jennings, E., Weyhenmeyer, G.A., George, D.G., Jankowski, T., Järvinen, M., Aonghusa, C.N., Noges, T., Straile, D. & Teubner, K. 2007. Large-scale climatic signatures in lakes across Europe: A meta-analysis. *Global Change Biology* 13. 1314–1326.
48. Sigurður R. Gíslason, Oelkers, E.H., Eydís S. Eiríksdóttir, Kardjilov, M.I., Guðrún Gísladóttir, Bergur Sigfússon, Árni Snorrason, Sverrir Elefsen, Jórunn Harðardóttir, Torssander, P. & Niels Óskarsson 2009. Direct evidence of the feedback between climate and weathering. *Earth and Planetary Science Letters* 277. 213–222.
49. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason & Stefán Már Stefánsson 2010. Climate change and its effects on lakes in SW-Iceland. Í: *Proceedings of the 14th International Workshop on Physical Processes in Natural Waters* (ritstj. Hrud Ó. Andradóttir). Háskóli Íslands, Reykjavík. 34. <http://hdl.handle.net/1946/15660>
50. Gunnar Steinn Jónsson 2016. Þingvallavatn – ákoma og afrennsli: Skýrsla tekin saman fyrir umhverfis- og auðlindaráðuneytið. Umhverfis- og auðlindaráðuneytið, Reykjavík. 31 bls. ISBN 978-9935-9143-2-3.
51. Jón Ólafsson 1992. Chemical characteristics and trace elements of Thingvallavatn. *Oikos* 64. 151–161.
52. Gunnar Steinn Jónsson 2016. Mývatn – ákoma og afrennsli: Skýrsla tekin saman fyrir umhverfis- og auðlindaráðuneytið. Umhverfis- og auðlindaráðuneytið, Reykjavík. 38. bls. ISBN 978-9935-9143-3-0.
53. Bergström, A.K. & Jansson, M. 2006. Atmospheric nitrogen deposition has caused nitrogen enrichment and eutrophication of lakes in the northern hemisphere. *Global Change Biology* 12. 635–643.
54. Elser, J.J., Andersen, T., Baron, J.S., Bergström, A.K., Jansson, M., Kyle, M., Nydick, K.R., Steger, L. & Hessen, D.O. 2009. Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science* 326. 835–837.
55. de Wit, H. & Lindholm, M. 2010. Nutrient enrichment effects of atmospheric N deposition on biology in oligotrophic surface waters – a review. NIVA Report No. 6007-2010. ICP Waters report 101/2010. 39 bls.
56. Hákon Aðalsteinsson & Pétur M. Jónasson 2002. Plankton and conditions in the lake. Bls. 150–162 í: *Thingvallavatn – A unique world evolving – A World Heritage site* (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.
57. Rühland, K., Paterson, A.M. & Smol, J.P. 2008. Hemispheric-scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes. *Global Change Biology* 14. 2740–2754.
58. Weckström, K., Weckström, J., Huber, K., Kamenik, C., Schmidt, R., Salvenmoser, W., Rieradevall, M., Weisse, T., Psenner, R. & Kurmayer, R. 2016. Impacts of climate warming on Alpine lake biota over the past decade. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 48(2). 361–376.
59. Gunnar Steinn Jónsson 2017. Rannsókn á svifþörungum í Þingvallavatni 2015–2017. Umhverfisráðuneytið, Reykjavík. 25 bls.
60. Finnur Ingimarsson, Haraldur Rafn Ingvason, Þóra Hrafnadóttir, Stefán Már Stefánsson og Kristín Harðardóttir 2019. Vöktun svifdýra í Þingvallavatni 2007–2016. Náttúrufræðingurinn 90 (1). 23–35.



Hilmar J. Malmquist (f. 1957) lauk BS-prófi í líffræði frá Háskóla Íslands 1982, BS-eins árs framhaldsnámi í líffræði frá sama skóla 1983, MS-prófi í vatnalíffræði frá Hafnarháskóla 1989 og PhD-prófi í vatnavistfræði frá sama skóla árið 1992. Hilmar hefur sinnt rannsóknum í vatnavistfræði, einkum á árunum 1992–2013 þegar hann veitti forstöðu Náttúrufræðistofu Kópavogs. Í september 2013 var Hilmar skipaður forstöðumaður Náttúruminjasafns Íslands.



Þóra Hrafnadóttir (f. 1963) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1988 og MS-prófi í vatnalíffræði við Hafnarháskóla 2003. Þóra hefur starfað við rannsóknir á Líffræðistofnun HÍ, Náttúrufræðistofnun Íslands og Náttúrufræðistofu Kópavogs. Hún hóf störf á Náttúruminjasafni Íslands um mitt ár 2018.



Haraldur Rafn Ingvason (f. 1969) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1996 og MS-prófi við sama skóla 2002, þar sem sjónum var beint að fæðu og afkomu mýflugulirfa í Mývatni. Í millitíðinni var hann m.a. í hlutastarfi á Líffræðistofnun HÍ. Árið 2002 hóf hann störf á Náttúrufræðistofu Kópavogs og hefur starfað þar síðan.



Finnur Ingimarsson (f. 1967) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1993 og 4. árs verkefni við sama skóla 2002. Hann hóf störf á Náttúrufræðistofu Kópavogs 1993 og starfaði þar og á Líffræðistofnun HÍ til 1998. Finnur var ráðinn forstöðumaður Náttúrufræðistofunnar 2015.



Stefán Már Stefánsson (f. 1976) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands árið 2000 og MS-prófi við sama skóla 2005, þar sem samfélög og lífsferlar rykmýs í dragám voru til rannsóknar. Stefán starfaði á Líffræðistofnun HÍ á árunum 2000–2005 og á Veiðimálastofnun fyrri hluta ársins 2006. Stefán hóf störf á Náttúrufræðistofu Kópavogs um mitt ár 2006 og hefur starfað þar síðan.

PÓST- OG NETFÖNG HÖFUNDA / AUTHORS' ADDRESSES

Hilmar J. Malmquist
Náttúruminjasafni Íslands
Suðurlandsbraut 24
108 Reykjavík
hilmar.j.malmquist@nmsi.is

Finnur Ingimarsson
Náttúrufræðistofu Kópavogs
Hamraborg 6a
Kópavogi
finnur@natkop.is

Haraldur Rafn Ingvason
Náttúrufræðistofu Kópavogs
Hamraborg 6a
Kópavogi
haraldur@natkop.is

Stefán Már Stefánsson
Náttúrufræðistofu Kópavogs
Hamraborg 6a
Kópavogi
stefanmar@natkop.is

Þóra Hrafnadóttir
Náttúruminjasafni Íslands
Suðurlandsbraut 24
108 Reykjavík
thora.k.hrafnadottir@nmsi.is

1. viðauki. – 1. Appencix.

Mánaðarmeðaltöl vatnshita (°C) í Þingvallavatni mældur í frávatni Steingrímsstöðvar (stöð LV1) á árunum 1962–1994 og aðvatni Steingrímsstöðvar (stöð LV2) á árunum 1999–2017. Frumgögn frá Landsvirkjun eru gefin upp á broti úr gráðu. St.sk. er staðalskekka meðaltals. FM eru fjöldi mælinga og FMD fjöldi mældidaga. – Monthly mean water temperature (°C) at station LV1 (1962–1994) and LV2 (1999–2017) in Lake Þingvallavatn. SE is standard error of the mean. NMM denotes number of measurements and NDM number of days measured.

Ár / Year	Janúar	Febrúar	Mars	Apríl	Maí	Júní	Júlí	Ágúst	September	Október	Nóvember	Desember	Ársméðaltal Yearly mean	FM / NMM	FMD / NDM
1962	0,7	0,4	0,8	1,5	3,2	5,9	8,8	10,2	8,8	7,4	4,6	2,5	4,6	1.464	365
1963	1,6	1,8	2,2	2,3	3,4	6,7	10,2	9,6	8,7	6,7	4,2	2,6	5,0	1.455	365
1964	2,0	1,5	2,4	3,2	4,9	7,5	8,8	9,8	8,6	7,0	5,6	2,6	5,3	1.456	366
1965	0,9	0,8	0,7	1,3	3,2	6,2	9,9	10,4	8,6	7,8	5,7	3,4	4,9	1.445	365
1966	1,1	0,7	1,1	1,6	2,9	5,9	9,9	10,3	10,0	8,1	4,6	0,9	4,8	1.456	365
1967	0,1	0,4	0,2	0,7	2,2	5,2	9,1	9,4	8,6	6,7	3,8	1,2	4,0	1.304	365
1968	0,3	0,4	0,8	1,5	2,9	5,4	9,1	9,6	8,8	6,6	4,8	3,3	4,5	1.204	366
1969	0,5	0,1	0,4	0,9	2,5	5,0	8,0	8,5	8,4	6,4	3,1	1,0	3,8	1.184	365
1970	0,3	0,2	0,4	1,0	2,2	4,7	7,4	8,4	8,0	6,7	3,7	1,9	3,8	1.335	365
1971	1,1	1,0	1,3	1,7	3,4	7,0	9,3	10,0	8,3	6,8	4,3	1,7	4,7	1.053	365
1972	1,4	0,9	1,3	1,8	3,5	6,2	7,9	8,9	8,4	7,2	4,2	2,0	4,5	903	366
1973	1,6	0,7	0,1	0,7	2,2	4,8	7,5	8,1	7,9	6,7	4,0	1,1	3,8	938	365
1974	0,2	0,5	1,0	2,2	4,3	6,7	9,8	9,8	7,6	5,8	4,3	1,7	4,5	835	365
1975	0,1	0,3	0,7	1,2	2,8	5,3	7,2	8,7	8,0	6,1	5,4	2,6	4,1	857	365
1976	0,5	0,5	0,9	0,9	2,7	5,7	8,8	8,8	8,1	7,1	5,3	2,6	4,3	865	366
1977	0,8	0,6	1,2	1,8	3,3	5,9	8,0	9,4	8,6	7,2	4,2	2,2	4,5	802	365
1978	0,8	0,9	1,2	1,8	3,4	5,6	8,7	9,9	8,9	7,0	4,4	2,5	4,6	865	365
1979	1,4	1,5	1,7	2,1	2,9	5,3	7,8	9,5	8,0	6,5	4,2	2,3	4,4	825	365
1980	0,9	0,7	0,7	1,4	3,1	7,2	9,5	10,2	8,8	6,1	3,8	1,2	4,5	844	366
1981	0,1	0,2	0,5	1,2	2,7	5,5	8,7	9,3	8,3	5,3	3,0	0,7	3,8	816	365
1982	0,4	0,7	1,0	1,8	2,7	6,1	8,4	9,3	7,7	6,5	4,2	1,3	4,2	807	365
1983	0,4	0,6	0,9	1,1	2,4	4,8	7,0	7,9	7,9	6,1	3,8	2,1	3,8	758	365
1984	0,5	0,5	0,8	1,4	2,7	5,5	8,7	9,0	8,6	6,7	4,4	2,5	4,3	759	366
1985	1,1	0,9	1,0	1,1	3,2	6,5	8,9	9,9	8,9	7,7	5,3	2,6	4,8	694	365
1986	0,7	0,6	0,9	1,3	3,1	5,6	8,5	10,1	8,9	6,8	3,8	1,6	4,4	734	365
1987	0,7	0,7	0,7	0,6	2,6	7,2	8,9	11,3	8,4	6,0	4,4	3,6	4,6	729	365
1988	1,7	1,0	1,4	1,9	3,1	5,9	8,8	9,1	8,8	6,5	4,9	3,3	4,7	721	366
1989	1,3	0,1	0,1	0,5	1,6	4,3	7,4	8,3	8,1	6,8	4,6	3,0	3,9	724	365
1990	1,0	0,2	0,3	0,5	1,8	4,6	7,8	9,6	8,6	6,6	5,0	2,9	4,1	716	365
1991	0,9	1,0	0,8	1,3	2,9	7,3	10,8	10,5	8,6	6,5	3,9	2,4	4,8	721	365

1. viðauki frh. – 1. Appendix cont.

Ár / Year	Janúar	Febrúar	Mars	Apríl	Maí	Júní	Júlí	Ágúst	September	Október	Nóvember	Desember	Ársmeðaltal Yearly mean	FM / MMM	FMD / NDM
1992	1,4	0,9	0,4	1,0	2,6	5,1	8,1	8,9	7,7	6,6	4,2	1,3	4,0	453	366
1993	0,2	0,4	0,8	1,7	3,1	5,7	8,7	9,1	9,0	7,5	5,5	2,6	4,5	362	365
1994	0,6	0,3	0,7	1,2	2,9	5,6	8,6	10,3	8,4	6,9				242	241
Engar mælingar / No measurements in 1995–1998															
1999						6,1								77	14
2000					3,4	5,4	9,2	10,5	8,8	7,2	4,3	2,4		5.458	228
2001	1,8	1,2	0,8	1,4	2,3							2,9		2.968	124
2002	2,1	0,7	1,0	1,7	3,2	6,5	9,5	9,9	9,0	7,9	5,2	4,3	5,1	11.267	363
2003	3,1	1,2	1,6	2,8	4,6	7,2	10,4	11,4	9,4	7,4	5,3	3,3	5,7	17.506	365
2004	1,2	0,7	1,6	2,5	4,0	7,2	9,8	11,0	9,3	7,5	5,1	2,5	5,2	16.961	366
2005	0,7	0,4	0,5	1,5	3,8	7,5	9,6	10,1	8,6	6,3	3,9	2,5	4,6	17.406	365
2006	1,6	1,6	1,6	1,4	3,4	5,7	8,5	10,5	9,4	8,1	5,7	2,5	4,9	18.996	365
2007	1,5	0,9	0,9	1,8	3,9	7,4	12,1	10,6	9,1	7,4	5,2	3,2	5,4	16.032	365
2008	1,6	0,4	0,7	1,5	3,6	7,3	9,7	11,2	9,6	7,2	4,6	2,3	5,0	17.110	363
2009	1,7	1,1	1,0	1,8	3,9	7,6	11,1	10,2	9,1	6,9	5,3	3,0	5,2	17.500	365
2010	1,5	1,3	0,9	1,4	3,7	8,0	10,4	11,6	9,5	8,2	5,8	2,3	5,4	16.933	359
2011	0,7	0,4	0,3	1,3	3,4	5,8	9,1	10,9	9,0	7,3	5,8	2,8	4,8	17.486	365
2012	0,8	0,6	0,9	2,2	4,1	9,0	12,3	11,9	8,7	6,8	3,9	2,2	5,3	17.352	364
2013	1,2	1,0	1,2	1,6	3,2	5,9	9,0	9,9	8,4	7,0	4,4	2,2	4,6	18.825	364
2014	0,7	0,5	0,7	1,6	3,7	7,5	8,6	10,4	9,5	7,6	5,5	3,1	5,0	36.320	365
2015	1,1	0,3	0,3	1,1	2,7	5,2	9,4	9,1	8,8	7,7	5,7	3,0	4,6	17.433	365
2016	1,2	0,6	0,8	1,8	3,8	7,0	10,6	11,6	9,6	7,8	6,0	4,3	5,5	17.467	366
2017	2,5	2,0	1,8											3.530	74
Alls Total	50	50	50	49	50	50	49	49	49	49	48	49	47	316.953	17.834
FMD NDM	1.550	1.390	1.508	1.470	1.505	1.484	1.500	1.519	1.470	1.519	1.424	1.494			
Meðal Mean	1,0	0,7	0,9	1,5	3,1	6,2	9,1	9,9	8,7	7,0	4,6	2,4	4,6		
St.sk. SE	0,09	0,06	0,07	0,08	0,09	0,14	0,16	0,14	0,08	0,09	0,11	0,12	0,07		
Lágmark Min	0,1	0,1	0,1	0,5	1,6	4,3	7,0	7,9	7,6	5,3	3,0	0,7	3,8		
Hámark Max	3,1	2,0	2,4	3,2	4,9	9,0	12,3	11,9	10,0	8,2	6,0	4,3	5,7		

2. viðauki. – 2. Appendix.

Ísalagnir, ísabrot og ísadagar á Þingvallavatni á árunum 1974–2017. – Date of freezing (Ice on), ice break (Ice off) and number of days with complete ice cover (Ice days) in Lake Þingvallavatn during 1974–2017.

Vetur <i>Winter</i>	Ísalögn <i>Ice on</i>	Ísabrot <i>Ice off</i>	Ísadagar <i>Icedays</i>	Athugasemd <i>Comment</i>	Heimild <i>Reference</i>
1974–75	22.12.1974	19.3.1975	88		31
1975–76	13.1.1976	12.3.1976	59		30
1976–77	18.1.1977	12.4.1977	84		30
1977–78	2.1.1978	15.4.1978	103		30
1978–79	3.1.1979	15.5.1979	132		30
1979–80	2.1.1980	13.3.1980	71		30
1980–81	2.1.1981	3.5.1981	121		30
1981–82	13.12.1981	18.4.1982	126		30
1982–83	19.1.1983	11.5.1983	112		30
1983–84	13.1.1984	26.4.1984	104		30
1984–85	23.1.1985	8.3.1985	44		30
1985–86	19.1.1986	23.4.1986	94		30
1986–87	12.2.1987	3.5.1987	80	Ísabrot ónákvæm / <i>Ice off uncertain</i>	31
1987–88	20.1.1988	8.5.1988	108	Ísabrot ónákvæm / <i>Ice off uncertain</i>	31
1988–89	16.2.1989	13.5.1989	90	Ísabrot ónákvæm / <i>Ice off uncertain</i>	31
1989–90	20.2.1990	12.5.1990	81	Ísabrot ónákvæm / <i>Ice off uncertain</i>	31
1990–91	12.1.1991			Örfáir dagar / <i>Very few days</i>	31
1991–92	13.3.1992	20.3.1992	7		32
1992–93	6.1.1993	15.4.1993	100	Óvissa / <i>Uncertainty ± 10 dagar/days</i>	32
1993–94	22.12.1993	1.4.1994	100	Óvissa / <i>Uncertainty ± 12 dagar/days</i>	32
1994–95	15.1.1995	30.3.1995	74	Óvissa / <i>Uncertainty ± 10 dagar/days</i>	32
1995–96	21.12.1995	30.1.1996	41	Óvissa / <i>Uncertainty ± 7 dagar/days</i>	32
1996–97	7.1.1997	30.3.1997	83	Óvissa / <i>Uncertainty ± 7 dagar/days</i>	32
1997–98	17.1.1998	3.2.1998	18	Óvissa / <i>Uncertainty ± 7 dagar/days</i>	32
1998–99	8.1.1999	28.1.1999	21	Óvissa / <i>Uncertainty ± 7 dagar/days</i>	32
1999–2000	20.01.00	14.4.2000	85	Óvissa / <i>Uncertainty ± 7 dagar/days</i>	32
2000–01	27.12.2000	15.3.2001	78	Óvissa / <i>Uncertainty ± 7 dagar/days</i>	32
2001–02	5.2.2001	15.4.2001	70	Óvissa / <i>Uncertainty ± 4 dagar/days</i>	32
2002–03			0		32
2003–04	31.1.2004	2.3.2004	25	Íslaust / <i>No ice 17.2.–22.2.2004</i>	32
2004–05	7.1.2005	8.2.2005	33	Óvissa / <i>Uncertainty ± 3 dagar/days</i>	32

2. viðauki frh. – 2. Appendix cont.

Vetur <i>Winter</i>	Ísalögn <i>Ice on</i>	Ísabrot <i>Ice off</i>	Ísadagar <i>Icedays</i>	Athugasemd <i>Comment</i>	Heimild <i>Reference</i>
2005–06			0		32
2006–07	5.2.2007	21.2.2007	17	Óvissa / <i>Uncertainty</i> ± 3 dagar/days	32
2007–08	1.2.2008	23.4.2008	73	Íslaust / <i>No ice</i> 26.2.–6.3.2008	32
2008–09	2.2.2009	8.3.2009	24	Íslaust / <i>No ice</i> 21.2.–3.3.2009	32
2009–10	3.1.2010	12.2.2010	14	Íslaust / <i>No ice</i> 10.1.–5.2.2010	32
2010–11			0		33
2011–12			0		33
2012–13	14.02.13	17.02.13	4	Hámark / <i>Max</i> 4 cm	33
2013–14	18.02.14	22.02.14	4	Hámark / <i>Max</i> 5 cm	33
2014–15	28.01.15	06.04.15	42	Hámark / <i>Max</i> 12 cm	33
2015–16	06.02.16	23.03.16	47	Hámark / <i>Max</i> 25 cm	33
2016–17	01.03.17	10.03.17	9	Hámark / <i>Max</i> 4 cm	33

Magnús Jóhannsson og Benóný Jónsson

Fæða laxfiskaseiða í Sogi



1. mynd. Laxaseiði úr Sogi. Lax er ríkjandi tegund laxfiska í ánni. Seiðin hafa langa eyrugga sem gerir þeim kleift að halda sig á straumþungum svæðum. – Atlantic salmon parr from River Sog. Salmon is the dominating species of salmonids in Sog. The parr has long pectoral fins which improves station-holding in strong water current. Ljósmynd. /Photo Magnús Jóhannsson.

Í Sogi lifa allar þrjár tegundir íslenskra laxfiska, lax, urriði og bleikja, og er lax ríkjandi tegund. Árlegar rannsóknir á fiskum hafa farið fram í Sogi frá 1985 á vegum Veidimálastofnunar (nú Hafrannsóknastofnunar). Hér er greint frá niðurstöðum úr fæðurannsóknum árána 1986–2016 á laxfiskaseiðum í Sogi með megináherslu á laxaseiði. Smádýr á botni, einkum skordýralirfur, eru þýðingarmikil fæða laxfiskaseiða í Sogi. Lirfur bitmýs höfðu mest vægi hjá laxaseiðum, bæði ofarlega og neðarlega í Sogi. Það helgast af því að bitmýslirfur eru ríkjandi smádýr á botni Sogsins. Þrátt fyrir mikinn fjölda krabba-dýra á reki í Sogi fundust þau ekki í fæðu seiðanna. Fæðuna virðast seiðin taka bæði á reki og af botni. Bitmýslirfur hafa mest vægi í fæðu laxaseiða á fyrsta ári (0⁺) en eftir því sem seiðin eldast og stækka verður fæðan fjölbreyttari og fæðudýr stærri. Vorflugulirfur voru aðalfæða elstu og stærstu laxaseiðanna (2⁺). Munur var á fæðusamsetningu seiða í Sogi eftir tegundum og var munurinn mestur milli laxa- og bleikjuseiða en minnstur milli urriða- og laxaseiða og urriða- og bleikjuseiða. Rannsóknir á fæðu og fæðuvali laxfiskaseiða í íslenskum ám hafa verið fremur fáar til þessa og er frekari rannsókna þörf.

INNGANGUR

Frumframleiðsla er oft mikil í lindarvötnum og eru Þingvallavatn og Mývatn dæmi um það.¹ Hluta frumframleiðslunnar rekur úr vatninu og nýttist meðal annars síurum í útfallsánum, svo sem bitmýslirfum. Botndýrasamfélög í íslenskum straumvötnum eru almennt fremur einsleit (fáar tegundir) og einkennast af rykmýs- og bitmýslirfum.^{2,3} Lífríki straumvatna mótast af umhverfi þeirra og í útfallsám er lífríkið að verulegu leyti háð þessu aðflutta lífræna efni og er það allajafna undirstaða auðugs dýralífs í ánum.⁴ Þéttleiki bitmýs getur verið mjög mikill í útfallsám gróskumikilla stöðuvatna.⁵ Magn lífrænna agna á reki stjórna stofnstærð og framleiðslu bitmýs.⁵ Í Sogi er þéttleiki bitmýslirfna mikill og eru þær algengasti dýrahópur á botni og á reki.^{6,7,8}

Í Sogi, sem fellur úr Þingvallavatni, lifa allar tegundir íslenskra ferskvatnsfiska, lax (*Salmo salar*), urriði (*Salmo trutta*), bleikja (*Salvelinus alpinus*), hornsíli (*Gasterosteus aculeatus*) og áll (*Anguilla anguilla*). Lax er ríkjandi tegund (1. mynd) og hefur mesta efnahagslega þýðingu vegna veiðinytja.⁸ Veiðimálastofnun (nú Hafrannsóknastofnun) hefur gert árlegar rannsóknir á fiskum í Sogi frá árinu 1985.⁸ Þar hefur meðal annars verið mæld útbreiðsla og þéttleiki laxfiskeiða. Auk þess hefur verið fylgt með aldursdreifingu fullvaxins lax. Samhliða hafa farið fram rannsóknir á fæðu seiða og reglulegar mælingar á tegundasamsetningu og þéttleika botndýra frá 1997. Niðurstöður þeirra sýna að þéttleiki laxaseiða hefur farið minnkandi. Ástæðan er ekki þekkt.⁸ Smádyrasamfélög á botni Sogs einkennast öðru fremur af lirfum bitmýs og rykmýs. Hlutdeild þessara tveggja skordýrahópa af heildarfjölda á tímabilinu 2003–2008 var á bilinu 62–90%, hlutur bitmýs flest ár yfir 60%. Lirfurnar, einkum bitmýslirfurnar, eru mikilvæg fæða fyrir laxfiska í Sogi.⁸

Seiði laxfiska alast upp í ám og lækjum þar sem þau helga sér ódal á árbotninum, leita skjóls og taka til sín fæðu.⁹ Sýnt hefur verið fram á að umtalsverður hluti af fæðu laxaseiða eru dýr sem eru á reki,¹⁰ en seiðin geta einnig tekið fæðu beint af botninum.^{11–14}

Seiðin velja sér yfirleitt búsvæði þar sem straumur er mikill og von er á ríkulegu fæðuframboði.^{13,15} Nokkur munur er á búsvæðavali milli tegunda laxfiska. Laxaseiði halda sig oft á straummiklum svæðum í ám en urriða- og bleikjuseiði eru á lygnari svæðum og ræðst fæða seiðanna meðal annars af þessum mun á vali búsvæða.¹³ Fæða seiða endurspeglar allajafna framboð auðtekinnar fæðu og er framboðið breytilegt eftir svæðum og árstíðum.¹³ Fæðan getur einnig breyst með aldri og stærð seiðanna. Þannig sækja stærri seiðin frekar í stærri dýr sem fæðu.^{12,16} Í mörgum tilfellum eru skordýralirfur mikilvægasta fæðan. Oft er fæða smæstu laxaseiðanna (0+, <6 cm) einkum smáar rykmýs- og bitmýslirfur, eins og í ánni Vosso í Noregi.¹³ Fæða stærri seiða er fjölbreyttari og stærri fæðudýr þýðingarmeiri, svo sem bitmýslirfur, vorflugulirfur og steinflugugyðlur.¹³

Niðurstöður rannsókna á fæðu laxfiskeiða í ám á Íslandi sýna að skordýralirfur eru í flestum tilvikum uppistaða fæðunnar.^{16–23} Flestar þessar rannsóknir hafa farið fram í fremur vatnslitlum ám. Í fæstum tilfellum hefur fæða seiða verið borin saman við framboð fæðudýra.

Í þessari grein er greint frá niðurstöðum rannsóknar á fæðu laxfiskeiða í Sogi með megináherslu á lax. Rannsóknin nær til gagna sem safnað var á árunum 1986–2016. Markmið rannsóknarinnar var að 1) kanna hvort fæðan væri breytileg á milli tegunda laxfiska og milli mismunandi aldurs hópa, 2) gera samanburð á breytileika í fæðugerðum milli ára og sýnatökustöðva í Sogi, og 3) gera samanburð á dýrareki í Sogi og samsetningu í fæðu laxaseiða. Í lið 1 og 2 voru notaðar gagnaraðir árunum 1986–2016 en árunum 2005–2008 í lið 3.

STAÐHÆTTIR

Sog á upptök sín í Þingvallavatni og fellur til Hvítar við Alviðru (2. mynd). Að uppruna er það að mestu lindarvatn og er náttúrulegt rennsli þess því tiltölulega jafnt allt árið. Eftir að Sog og Hvítá sameinast heitir áin Ölfusá og fellur til sjávar við Óseyrarnes. Lengd Sogs er um 20 km. Meðalrennsli Sogs fyrir árin 1940–1984 var 108 m³/sek og er Sog vatnsmesta lindá landsins.²⁴

Í Sogi eru þrjár virkjanir, efst er Steingrímsstöð sem er við útfallið úr Þingvallavatni – þar er vatni miðlað, þá Ljósafossstöð og Írafossstöð neðst (2. mynd). Við byggingu Steingrímsstöðvar árið 1959 var afrennsli Þingvallavatns um Efra-Sog þurrkað upp.

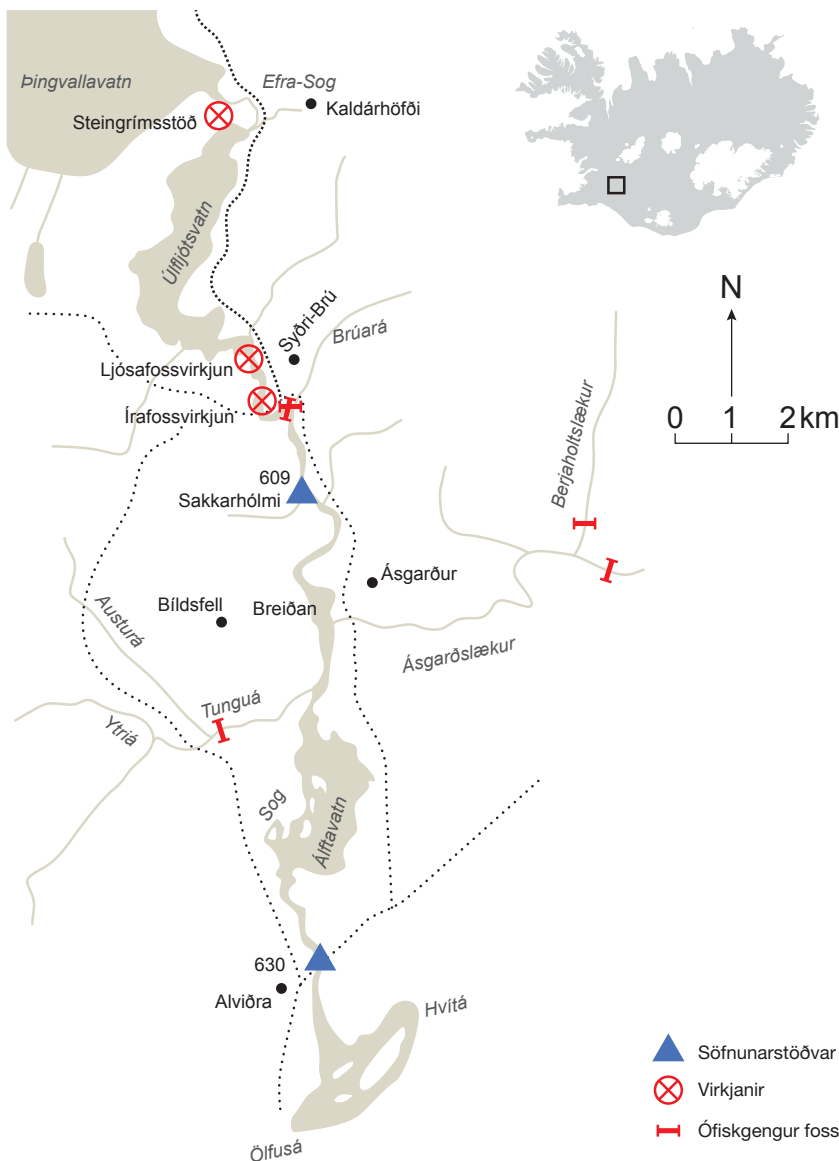
Úlfljótsvatn er neðan Efra-Sogs, um 3,6 km² að flatarmáli, og er mesta dýpi þess 34,5 m.²⁴ Eftir að Ljósifoss var virkjaður árið 1937 og Írafoss árið 1953 fellur vatn úr Úlfljótsvatni um Ljósafoss- og Írafossstöð. Með tilkomu Írafossstöðvar fór kaflinn að Kistufossi á þurrt en fyrir virkjun var þar gróskumikið lífríki.²⁵ Fiskgengur hluti Sogs er nú 12,6 km langur.

Um 5 km neðan Írafossstöðvar fellur Sog um Álftavatn og sameinast Hvítá um 3,5 km neðan þess. Álftavatn er í farvegi Sogs og er það um 2,5 km² að flatarmáli.²⁴ Vatnsmestar þveráa sem renna í Sog eru Ásgarðslækur og Tunguá (2. mynd). Meðalrennsli hvorrar um sig er um eða innan við 1 m³/s. Lax gengur í þessar hliðarár og eru 1,3 km fiskgengir í Tunguá og 7,3 km í Ásgarðslæk.⁸

EFNIVÍÐUR OG AÐFERÐIR

Seiði til fæðugreiningar voru veidd með rafmagni í Sogi á árabílinu 1986 til 2016. Við rafveiðarnar var notaður 220 V riðstraumur sem breytt var í 300 eða 600 V jafnspennu í spennuboxi sem gefur frá sér um 0,5 A straum. Við veiðarnar var notað hlutlaust bakskaut og forskaut sem leitt er í málmhring á enda rafveiðistafs. Með honum er farið yfir rafveiðisvæðið. Lamast seiði tímabundið í rafsviðinu sem myndast við málmhringinn og eru þá háfuð upp.

Seiðin voru veidd við Sakkarhólma (stöð 609), sem er ofarlega í Sogi, og við Alviðru (stöð 630), sem er neðarlega í ánni (2. mynd, 3. mynd). Seiðin voru veidd einu sinni á ári á tímabilinu 3. ágúst til 28. október ár hvert. Fiskar voru greindir til tegundar og lengd þeirra mæld frá snoppu í sporðsýlingu ($\pm 0,1$ cm). Til aldursgreiningar var stuðst við kvarnir og hreistur. Fiskarnir voru krufnir, magafylling metin og innihald fæðu í maga greint í hópa eða til tegundar. Fæða í sýnum frá 1986–1999 var greind með sjónmati á staðnum en sýni frá öðrum árum voru varðveitt í frysti til síðari úrvinnslu og greiningar undir víðsjá.



2. mynd. Yfirlitsmynd af hluta af vatnasviði Sogsins. Fram koma staðir og númer söfnunarstöðva til fædurannsóknna. – Map over part of Sog watershed. Location and number of sampling stations for food analysis are shown.

Á árunum 2005–2008 var fæða seiðanna borin saman við smádyr í reki í Sogi við Alviðru. Árin 1986–1998 var fæðan flokkuð í aðal- og aukafæðu. Aðalfæða er sú fæða sem tók mest rúmmál í maga viðkomandi seiðis, önnur fæða var flokkuð sem aukafæða. Frá 1999 hefur hlutfallslegt rúmmál allra fæðugerða verið metið. Til að samræma langtímagögnin voru fæðugögn árunna 1999–2016 einnig flokkuð í aðal- og aukafæðu. Við framsetningu þessara langtímagagna var miðað við tíðni fiska með viðkomandi fæðuflokk sem aðalfæðu í maga (fæða í mestu rúmmáli).²⁶ Skörun í fæðusamsetningu mismun-

andi aldursþópa seiða og mismunandi tegunda var reiknuð með eftirfarandi formúlu:²⁷

$$a = 100 \left[1 - 0,5 \sum_i^n (p_{xi} - p_{yi}) \right]$$

Í formúlunni er e (overlap index) skörun í hundradshlutum milli fisktegunda eða aldursþópa x og y og p_{xi} og p_{yi} er tíðni fiska x og y með viðkomandi fæðugerð sem aðalfæðu i í prósentum og n er fjöldi fiska með fæðugerð i sem aðalfæðu. Skörunarstuðullinn getur lægstur verið 0 (engin skörun á fæðugerðum) og hæstur 100% (allar

fæðugerðir hafa jafnmikið vægi milli tegunda eða aldursþópa). Þegar skörunarstuðullinn er hærra en 60% er talað um marktækni á skörun fæðunnar.²⁸

Við samanburð dýrareks og fæðu seiða var metið rúmmálshlutfall fæðu í maga seiða og var rúmmálshlutfall dýra í reki metið á sama hátt. Stuðull var fundinn með sjónmati, og með hliðsjón af mæligildum úr öðrum rannsóknum, til umbreytingar úr fjölda í reki í rúmmál fyrir hverja fæðugerð.^{20,29} Niðurstaðan var sú að hver einstaklingur meðal krabbadýra í reki væri að jafnaði 100 sinnum minni en hver bitmýslirfa.

Sýnum af dýrum á reki í árvatninu var safnað með rekháfum við Alviðru frá 2005 til 2008. Sýnunum var safnað á sama tíma og á sama stað og söfnun seiða til fæðugreiningar fór fram. Markmiðið með sýnatökum úr reki var að fá mælikvarða á magn dýra sem væru á reki í Sogi og þar með mögulegt fæðuframboð fyrir seiði. Magn smádyra í reki var staðlað með tilliti til rúmmáls vatns sem um háfana fór og var meðaltal þeirra tveggja eða fjögurra sýna sem tekin voru notað til samanburðar. Sýni voru varðveitt í 70% etanóli. Háfarnir voru látnir safna í 10 til 30 mínútur. Háfarnir eru gerðir úr plasthólkum (Ø 10,2 cm) með áföstum netpoka sem hefur 250 µm möskvastærð. Straumhraði var mældur með Flow Tracker-mæli (Son Tek) og rúmmál þess vatns reiknað sem síað var. Sýnum var safnað í allnokkrum straumi eða frá 0,67–1,05 m/sek. Margfeldi straumhraða m/s, flatarmáls plasthólksopsins (m²) og síunartíma (s) gefur magn þess vatns (m³) sem síað var úr. Sýnin voru skoðuð undir víðsjá á rannsóknarstofu og dýrin talin og greind til tegundahópa.

NIÐURSTÖÐUR

FÆÐA SEIÐA VIÐ SAKKARHÓLMA

Fæða var greind úr samtals 128 seiðum sem rafveidd voru við Sakkarhólma (stöð 609, 2. og 3. mynd) í ágúst til september árin 1997–2016. Þar af voru 42 laxaseiði, 24 urriðaseiði og 62 bleikjuseiði. Seiðin voru öll á fyrsta ári nema þrjú laxaseiði og eitt bleikjuseiði sem voru eins árs. Við Sakkarhólma voru bitmýslirfur aðalfæða 78,6% laxaseiða (2,8–9,7 cm), en rykmýslirfur og fullorðin skordýr voru aðalfæða 9,5% og 11,9% seiðanna (4. mynd A). Lirfur bit-

mýsins töldust aðalfæða 50,0% urriðaseiða á fyrsta ári (3,6–5,9 cm, 0⁺), en rykmýspúpur voru aðalfæða 20,8% seiða. Fullorðin skordýr og aðrar fæðugerðir voru aðalfæða 16,7% urriðaseiðanna. Af fullorðnum skordýrum var vægi bitmýsflugna mest, eða 12,5%. Rykmýspúpur voru aðalfæða 32,3% bleikjuseiða (3,8–8,3 cm) en bitmýslirfur voru aðalfæða 29,0% seiðanna og flugur aðalfæða 17,7% seiðanna. Sviflæg krabbadýr fundust einungis í einu bleikjuseiði sem veitt var við Sakkarhólma. Skörun fæðusamsetningar var rétt undir marktækni milli urriða- og laxaseiða, eða 59,5%. Hún var allnokkur en ekki marktæk milli laxa- og bleikjuseiða (48,1%) og urriða- og bleikjuseiða (57,9%) (1. tafla).

FÆÐA SEIÐA VIÐ ALVIÐRU

Fæða var greind úr samtals 420 seiðum sem rafveidd voru við Alviðru (stöð 630, 2. og 3. mynd) í ágúst til október á árunum 1986–2016. Af þeim voru 343 laxaseiði, 68 urriðaseiði og 9 bleikjuseiði. Flest voru laxaseiðin á fyrsta ári (0⁺) eða 196, 115 voru eins árs (1⁺) og 32 voru tveggja ára (2⁺). Lengd þeirra var á bilinu 2,9–14,5 cm. Aldur urriðaseiða var 0⁺ (46 seiði) og 1⁺ (22 seiði), og þau voru 3,2–15,5 cm löng. Bleikjuseiðin voru á sama aldursbili og urriðaseiðin, 8 á fyrsta ári og 1 eins árs, og var lengd þeirra 4,9–11,7 cm. Aðalfæða 68,8% laxaseiða sem veidd voru við Alviðru var bitmýslirfur (*Simuliidae*) (4. mynd B). Vorflugulirfur (*Trichoptera*) voru aðalfæða 14,3% laxaseiða. Fæða urriðaseiða var fyrst og fremst púpur rykmýs (*Chironomidae*). Hjá 38,2% urriðaseiða voru rykmýspúpur aðalfæða, hjá 14,7% seiða voru það vorflugulirfur, hjá 16,2% seiða bitmýslirfur og hjá 16,2% urriðaseiða var aðalfæðan fullorðin skordýr sem tekin voru á vatnsyfirborði eða við það. Fullorðin skordýr og rykmýspúpur voru hvort um sig aðalfæða 33,3% bleikjuseiða, en bitmýslirfur voru aðalfæða 22,2% bleikjuseiða. Skörun () fæðusamsetningar milli lax og urriða var ómarktæk, eða 47,2%, og einnig milli lax og bleikju, eða 34,2%. Skörunin var hins vegar marktæk, eða 66,4%, milli urriða og bleikju. Skörunin milli þeirra er mest í rykmýspúpum og bitmýslirfum.

Meðal annarra dýra sem fundust í maga laxfiskaseiða í Sogi, og flokkuð voru sem aðrar fæðugerðir, voru vatna-

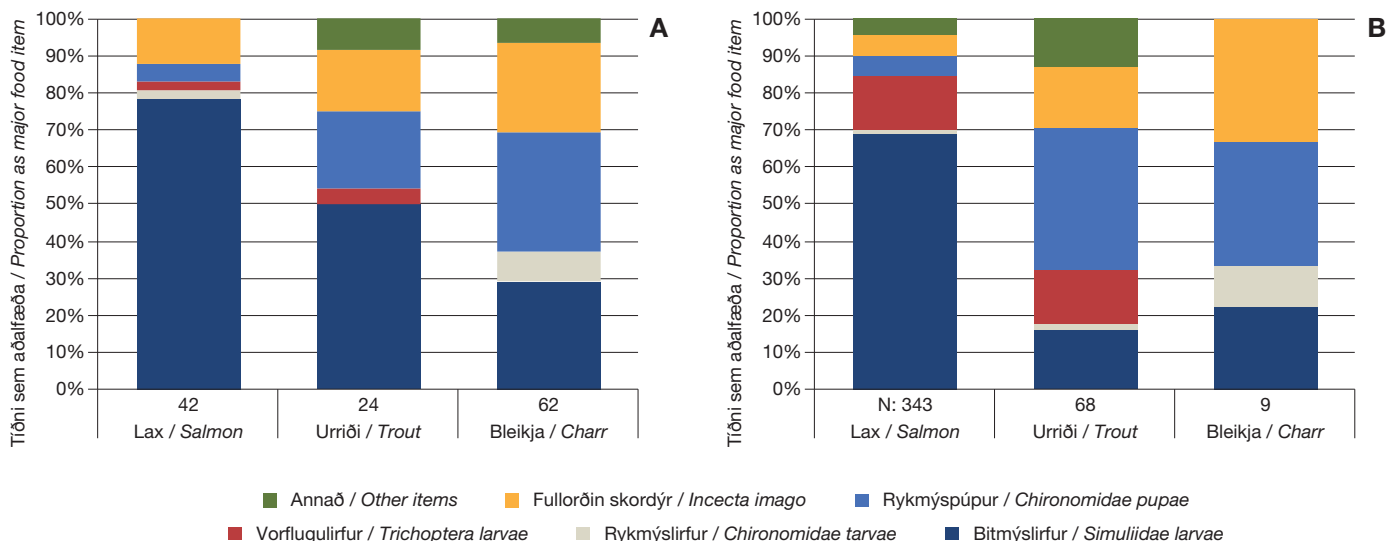


3. mynd. Sýnum til fæðurannsókna var safnað í Sogi við Sakkarhólma (Stöð 609, efri mynd) ofarlega í ánni og við Alviðru (Stöð 630, neðri mynd) neðarlega í ánni. – Sampling sites in River Sog were at Sakkarhólmi (upper), in upper reaches, and at Alviðra (lower) in lower reaches. Ljós./Photos Veiðimálastofnun.

bobbar (*Radix peregra*), tvívængjulirfur (*Diptera*), ánar (*Oligochaeta*), vatnamítlar (*Hydracarina*) og köngulær (*Araneae*), auk ógreinanlegra fæduleifa.

Vægi mismunandi fæðuflokka í fæðu laxaseiða í Sogi við Alviðru, skipt eftir aldri seiðanna, sýnir að nokkur munur var á fæðu eftir aldri (stærð) (5. mynd). Hjá langmestum hluta laxaseiða á fyrsta ári (0⁺, 2,9–5,9 cm) voru bitmýslirfur aðalfæðan, eða hjá 84,2% seiða. Að sama skapi voru bitmýslirfur aðalfæða í meirihluta (56,5%) seiða á öðru ári (1⁺, 5,6–11,4 cm), en hjá 22,6% laxaseiða

voru vorflugulirfur aðalfæðan og meðal 8,7% 1⁺ seiða voru fullorðin skordýr aðalfæðan. Vorflugulirfur voru aðalfæða 53,1% laxaseiða á þriðja ári (2⁺, 8,8–14,5 cm), en hjá 18,8% 2⁺ seiða voru bitmýslirfur aðalfæðan. Skörun (α) fæðusamsetningar milli aldurshópa 0⁺ og 1⁺ laxaseiða var marktæk, eða 69,0%, en ekki á milli 1⁺ og 2⁺, eða 51,8%, og mjög lítil og ómarktæk milli 0⁺ og 2⁺, 27,4% (1. tafla). Skörun milli 0⁺ og 1⁺ var mest í bitmýslirfum og rykmýspúpum, en var hins vegar í ýmsum fæðugerðum milli 1⁺ og 2⁺.



4. mynd. Hlutfallsleg tíðni (%) laxa-, urriða- og bleikjuseiða í Sogi við Sakkarhólma (A) og Alviðru (B) með viðkomandi fæðugerð sem aðalfæða (aðalfæða er sú fæðugerð sem er í mestu magni í maga). Sýnum frá Sakkarhólma var safnað í ágúst til september 1997–2016 og frá Alviðru frá ágúst til október 1986–2016. Seiðin við Sakkarhólma voru öll 0+ nema þrjú laxaseiði og eitt bleikjuseiði sem voru 1+. Seiðin við Alviðru voru frá 0+–2+. Neðan hvarrar súlu er skráður fjöldi seiða hvarrar fisktegundar. – Frequency of occurrence (%) of salmonid juveniles by age in River Sog at Sakkarhólmi (A) and Alviðra with food items as main food item that is in greatest volume in stomach. Based on fish sampled at Sakkarhólmi in August to September 1997–2016 and at Alviðra in 1986–2016. All juveniles from Sakkarhólmi, except three salmon and one charr, were age 0+. Juveniles from Alviðra were 0–2+. Numbers of fish inspected for food analysis are shown below bars.

Hlutfall laxaseiða á fyrsta ári við Alviðru, þar sem bitmýslirfur voru aðalfæðan, var nokkuð stöðugt frá 2002 og hefur öll ár fram til 2016 verið yfir 56% (57–100%), en í 9 af 14 árum yfir 80% (6. mynd). Magasýni úr eldri laxaseiðum eru það fá á hverju ári að ekki er raunhæft að greina breytileika á milli ára í fæðusamsetningunni.

REK OG FÆÐA

Við samanburð á rúmmálshlutfalli smádyrahópa á reki við Alviðru og í fæðu laxaseiða á sama stað og sama tíma árin 2005–2008 má greinilega sjá að munur var á því sem í boði var í rekinu og því sem síðan fannst í maga seiðanna, hvort heldur það voru 0+ eða 1+ og 2+ seiði (7. mynd). Mestur rúmmálshluti dýra á reki voru lirfur skordýra og voru lirfur bitmýs og rykmýs í mestu rúmmáli. Einnig voru púpur rykmýs og tvívængjur (flugur) nokkuð áberandi. Allnokkur breytileiki var þó á milli ára í vægi einstakra dyrahópa. Önnur smádyr á reki voru fyrst og fremst krabbadýr. Hluttur þeirra var oftast innan við 10% af rúmmáli í rekinu en þau fundust ekki í fæðu seiðanna. Sé litið til fjölda var hluttur krabbadýra langmestur af dýrum í

reki eða að jafnaði 70,4% (frá 34 til 97%). Vorflugulirfur fundust aðeins í reksýnum árið 2005 og voru þá 0,1% af fjölda dýra í reki. Í fæðu 0+ laxaseiða voru lirfur bitmýs öll árin yfir 60% af rúmmáli fæðunnar (62–83%). Hjá eldri og stærri seiðum voru bitmýslirfur einnig í mestu rúmmáli flest árin (34–67%), en vorflugulirfur voru einnig áberandi (12–46%). Þrátt fyrir mikinn fjölda krabbadýra á reki fundust þau ekki í fæðu laxaseiðanna.

Marktækt hærra hlutfall bitmýslirfna var í maga laxaseiða en í reksýnunum við Alviðru (Kruskal-Wallis; $P=0,021$, $n=4$). Á það ekki síst við um 0+ seiðin (7. mynd). Að sama skapi var mun lægra hlutfall rykmýslirfna í maga laxaseiðanna en mældist í reksýnunum (Kruskal-Wallis; $P<0,001$, $n=4$). Ekki reyndist marktækur munur fyrir rykmýspúpur (Kruskal-Wallis; $P=0,131$, $n=4$). Eitt af því eftirtektarverða við þennan samanburð er hve hátt hlutfall vorflugulirfna var í maga laxaseiða, einkum eldri seiðanna, í samanburði við það sem veiddist af vorflugulirfum í reki við Alviðru (Kruskal-Wallis; $P=0,019$, $n=4$).

UMRÆÐA

Smádyr á botni, einkum skordýralirfur, eru þýðingarmikil fæða laxfiskaseiða í Sogi. Þetta líkist niðurstöðum rannsókna á fæðu seiða í öðrum ám á Íslandi.^{19,22} Lirfur bitmýs höfðu mest vægi hjá laxaseiðum bæði við Sakkarhólma og við Alviðru. Þetta helgast trúlega af því að smádyrasamfélög á botni Sogs einkennast öðru fremur af bitmýslirfum, en jafnframt eru rykmýslirfur áberandi botndýr⁸ þótt þeirra gætti lítið í fæðunni. Bitmýslirfur eru síarar sem nýta sér lífrænt rek úr stöðuvötnum.⁴ Í Bugðu í Kjós, fremur vatnslítilli á (meðalrennsli um 3 m³/s) sem rennur úr Meðalfellsvatni, voru lirfur bitmýs langþýðingarmesta fæða laxaseiða næst útfallinu en lirfur rykmýs voru þýðingarmeiri þegar neðar kom í ána.¹⁹ Þetta er og í samræmi við það sem fram kom í fæðurannsókn laxfiskaseiða í Úlfarsá¹⁶ og í Elliðaánum^{18,22} sem báðar eiga upptök sín í stöðuvötnum. Lirfur vorflugna voru í allnokkrum mæli í fæðu laxaseiða í Sogi. Hluttur þeirra jókst með stærð og aldri seiða og voru þær þýðingarmesta fæða tveggja ára seiða við Alviðru. Í Elliðaánum hefur verið bent á að auk bitmýs hafi vorflugulirfur og

1. tafla. Skörunarstuðull (hlutfall skörunar) fæðu laxfiskaseiða við Alviðru og Sakkarhólma.
– Diet overlap index for food of salmonids at Alviðra and Sakkarhómi.

	Urriði <i>Trout</i>	Bleikja <i>Charr</i>	Lax <i>Salmon</i> 1*	Lax <i>Salmon</i> 2*
Alviðra:				
Urriði / <i>Trout</i>			52,5	50,0
Bleikja / <i>Charr</i>	66,4		37,0	37,5
Lax / <i>Salmon</i>	47,2	34,2		
Lax / <i>Salmon</i> 0*	31,1	31,4	69,0	27,4
Lax / <i>Salmon</i> 1*				51,8
Sakkarhólmi:				
Urriði / <i>Trout</i>		57,9		
Lax / <i>Salmon</i>	59,5	48,1		

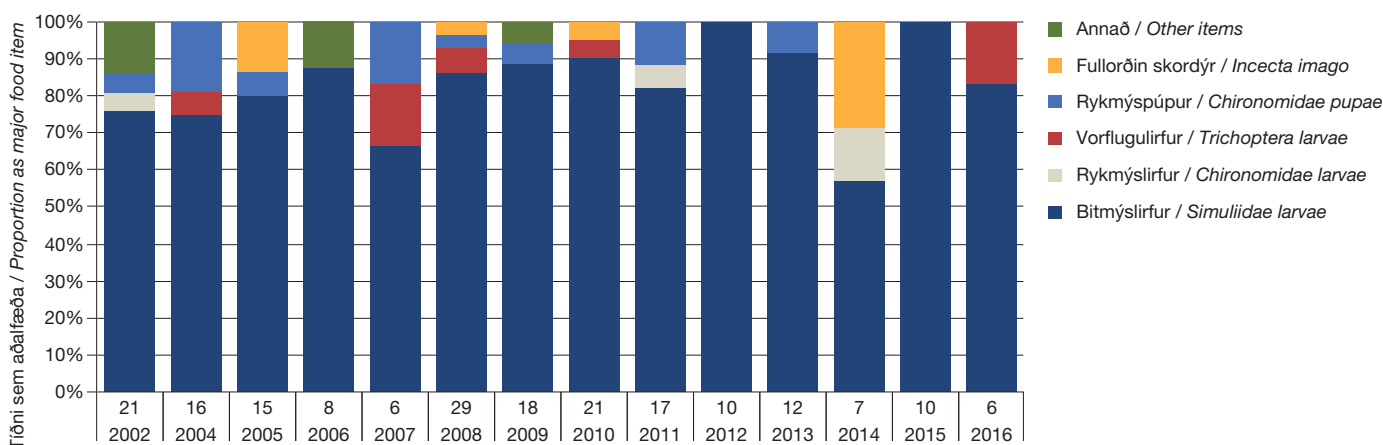
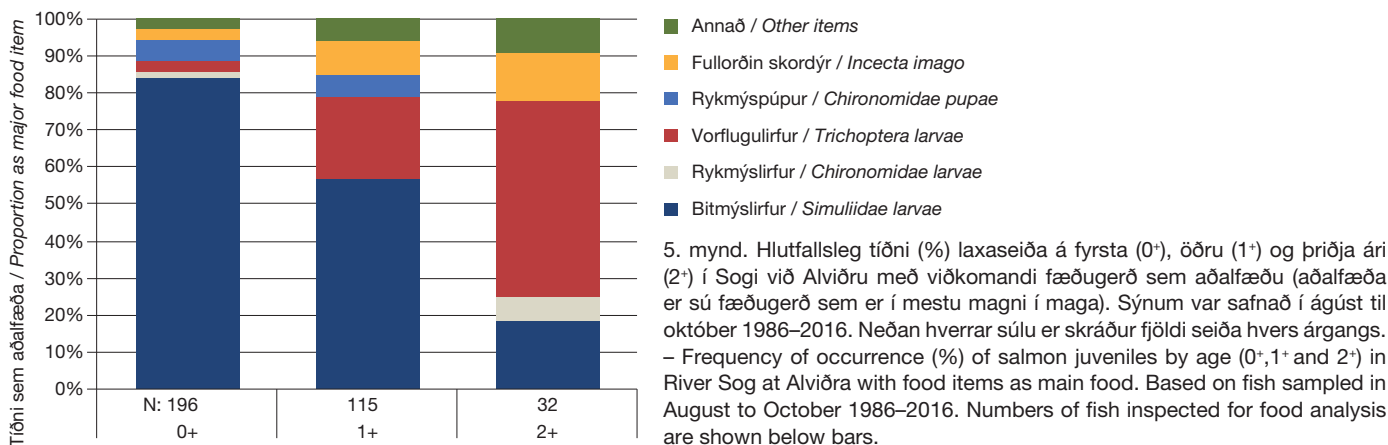
vatnabobbar líklega mikla þýðingu sem fæða laxaseiða.²² Í Sogi voru lirlfur bitmýs í mestum mæli í maga laxaseiða á fyrsta ári. Eftir því sem seiðin eldast og stækka virðast þau leita meira í stærri fæðu, svo sem vorflugulirlfur og fullorðin skordýr. Fjölmargar rannsóknir hafa sýnt að laxfiskaseiði velja stærri fæðu eftir því sem þau stækka.^{30,31,13} Rannsókn á fæðu urriða í Laxá í Mývatnssveit sýndi að bitmýslirlfur voru aðalfæðan og þar sást að fiskurinn velur stærri lirlfur og stærri fæðudýr, svo sem vatnabobba, með vaxandi stærð.²⁰ Í rannsókn í ánni Vosso í Vestur-Noregi reyndist haustfæða laxaseiða aðallega vera lirlfur vorflugna og steinflugugyðlur en vor- og sumarfæðan var rykmýs- og bitmýslirlfur.¹³ Í ánni Tana í Norður-Noregi éta eldri laxaseiðin síður smáar púpur og lirlfur bitmýs, gyðlur steinflugna og dægurflugna en vorflugulirlfur og fljúgandi skordýr höfðu meira vægi.³⁰

Rek dýra og fæða seiðanna var könnuð um miðjan dag. Alþekkt er að miklar dægursveiflur eru bæði á magni reks og hlutfalli þeirra dýra sem eru á reki á hverjum tíma.³¹ Því má gera ráð fyrir að dægursveiflna sé að vænta í reki og fæðunámi seiða í Sogi.

Laxaseiðin í Sogi völdu síður yfirborðsfæðu, svo sem flugur, og ekki krabbadýr. Hvort tveggja var þó í miklum mæli í reksýnunum, sérstaklega krabbadýrin, þegar litið er á fjölda dýra. Svifkrabbar af ættkvíslunum *Bosmina* og *Daphnia* hafa hins vegar fundist í nokkrum mæli í maga hornsílis við Sakkarhólma (Hafrannsóknastofnun, óbirt gögn).

Sambærilegar niðurstöður komu fram í Bugðu í Kjós þar sem krabbadýr sem voru í miklu magni á reki úr Meðalfellsvatni fundust vart í fæðu laxaseiða en lirlfur bitmýs voru yfirgnæfandi í fæðunni.¹⁹ Niðurstöður rannsókna á hlutfalli bitmýs annars vegar í reki og hins vegar í fæðu benda til að seiðin taki bitmýslirlfur ekki bara úr reki heldur einnig beint af botninum. Bitmýslirlfur sitja á botninum og síá þar fæðu sem berst með árstraumnum og eru því líklega aðgengilegar seiðum. Rykmýslirlfur haga sér ekki á þennan hátt, þær skríða yfirleitt um á undirlaginu og því er sennilega erfðara að ná þeim. Í ám sem renna úr stöðuvötnum í Kanada var fæða seiða ferskvatnsfisksins harra (*Thymallus arcticus*) aðallega bitmý og rykmý þótt krabbadýr væru yfirgnæfandi í rekinu.³³ Í ánni Alta í Noregi fundust krabbadýr

ekki í fæðu laxaseiða þrátt fyrir að vera í miklum mæli á reki.³⁴ Í þessum rannsóknum var talið að krabbadýrin væru sniðgengin vegna þess hversu smá þau voru en einnig virðist skipta máli hvert framboðið var af öðrum fæðudýrum.¹³ Þannig voru krabbadýr úr reki algeng í fæðu laxaseiða samkvæmt rannsókn í ánni Suldalslágen í Vestur-Noregi.³⁵ Skýringin á því kann að liggja í því að í Suldalslágen var þéttleiki smádyra á botni lítill (100–600 dýr/m²) en meðalþéttleiki í Sogi við Alviðru mældist hins vegar 110 þús. dýr/m² og 231 þús. dýr/m² við Sakkarhólma á árunum 1997–2008. Það er vel þekkt að seiði laxfiska velja sér fæðu eftir stærð hennar.^{36,31,20} Sýnt hefur verið fram á mikilvægi bitmýslirlfna í fæðu laxfiska, einkum í ám sem koma úr stöðuvötnum.^{16,17,19,37,38} Komið hefur fram að fæðunám laxaseiða byggist aðallega á reki lífvera^{31,12} en einnig hefur verið sýnt fram á að laxfiskar nýta sér fæðu beint af botni.^{11,20,29,34} Athygli vekur hve mikilvæg fæða vorflugulirlfur eru fyrir seiði í Sogi enda þótt þær komi vart fram í reksýnum og aðeins í litlum mæli í botnsýnum.³⁹ Að sama skapi var hlutur rykmýslirlfna, sem eru tiltölulega smáar, minni í fæðu en reki. Í Tana í Norður-Noregi voru vorflugur aðalfæðan hjá



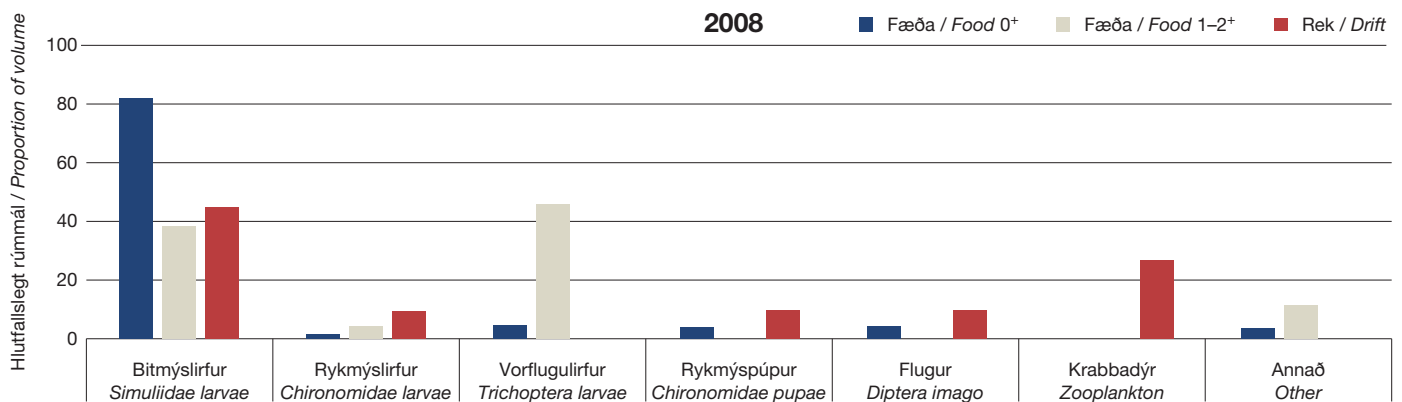
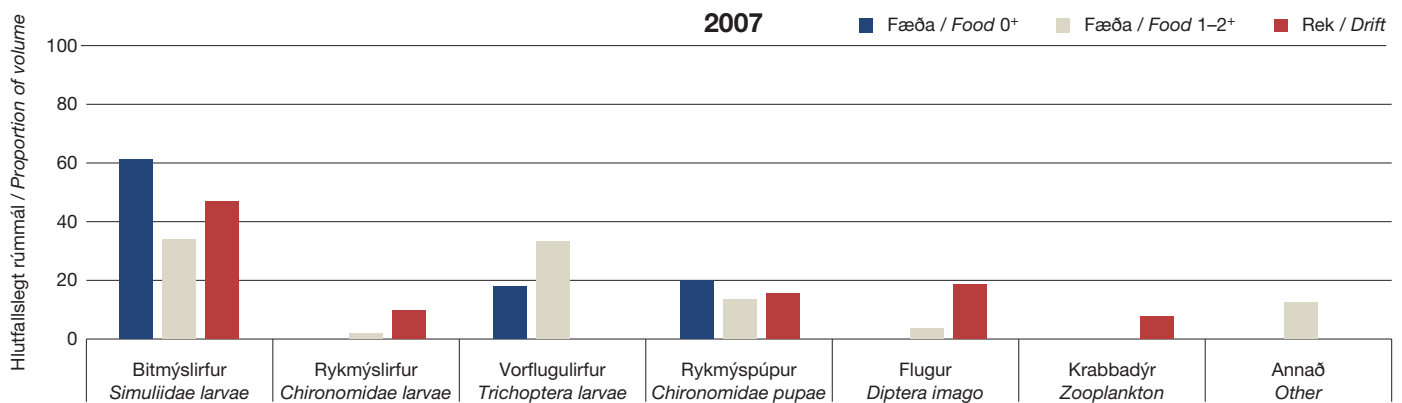
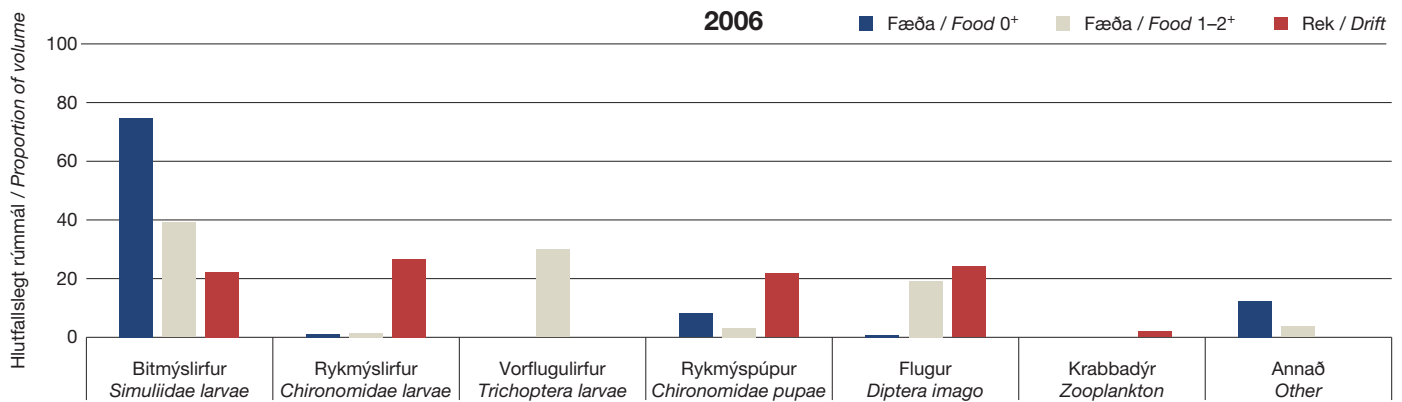
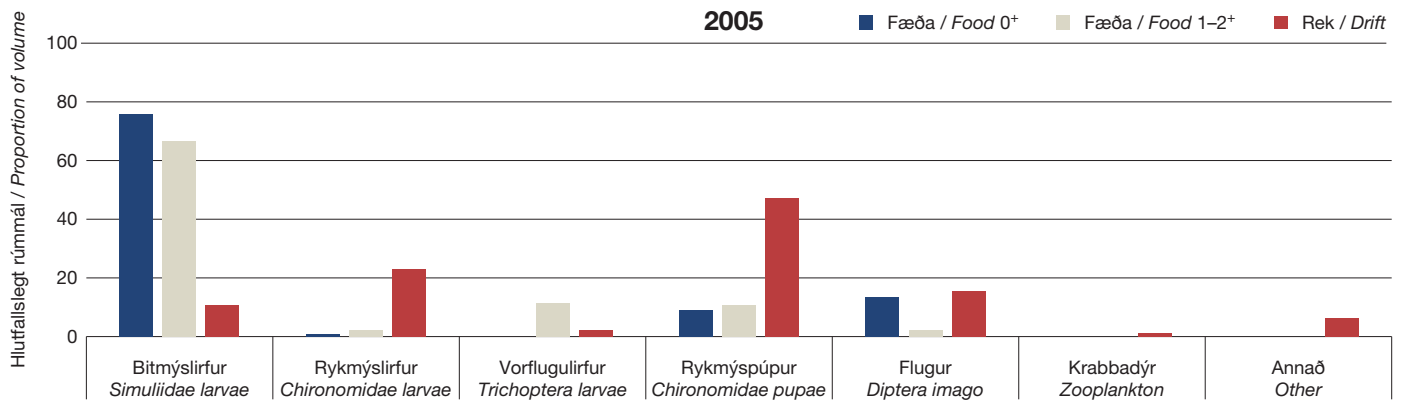
laxaseiðum enda þótt þær fyndust í mjög litlum mæli í rekinu og á botni.³⁰ Það er því greinilegt að laxaseiðin velja fæðudýr og stærðin skiptir mestu máli. Tiltölulega stór aðgengileg dýr eru tekin fram yfir smærri dýr. Þetta verður meira áberandi eftir því sem seiðin stækka.

Munur var á fæðusamsetningu seiða í Sogi eftir tegundum. Mestur var munurinn (minnsta skörunin) milli laxa- og bleikjuseiða en minnstur (mesta skörun) milli urriða- og laxaseiða og urriða- og bleikjuseiða. Einkum var þetta áberandi við Alviðru. Laxaseiðin áttu mest bitmýslirfur en urriðaseiðin tóku meira vorflugulirfur og rykmýspúpur og algengasta fæða bleikjuseiðanna var flugur og rykmýspúpur. Skörunin milli bleikju og urriða var mest í rykmýspúpum og bitmýslirfum.

Í ánni Reisa í Norður-Noregi kom fram skýr munur á fæðusamsetningu laxa- og bleikjuseiða og voru bleikjuseiðin meira í yfirborðsfæðu en laxaseiðin.⁴⁰ Í fæðu seiða í Elliðaánum kom ekki fram mikill munur á fæðu milli laxa- og urriðaseiða.²² Helsti munurinn var að hjá urriða voru bitmýslirfur í mun minna mæli í fæðunni og fullorðnar tvívængjur í meira mæli. Fæðuvæði markast trúlega mjög af atferli seiðanna og búsvæðavali. Rannsóknir á atferli laxfiskaseiða í íslenskum ám hafa sýnt að þótt algengast sé að seiðin leiti að bráð úr kyrrstöðu og taki fæðuna af stuttu færi er áberandi munur á milli tegunda. Bleikjuseiði hafa reynst mun hreyfanlegri við fæðunám en bæði laxaseiði og urriðaseiði.¹⁴ Einnig var greinilegur munur á vali búsvæða eftir straum-

hraða. Lax valdi búsvæði í mestum straumhraða og bleikja í minnstum straumhraða.¹⁴ Bleikjuseiðin taka því að líkindum meira af fæðunni af yfirborði ofar í vatnssúlunni og við yfirborð en laxa- og urriðaseiði.⁴⁰ Munur er einnig á búsvæðavali innan tegunda eftir aldri. Stærri seiði kjósa yfirleitt að vera á meira dýpi en hin minni, í meiri straumi og við grófari botngærd.⁴⁰ Búsvæðavalið endurspeglar síðan í fæðu seiðanna.⁴²

Frá 2002 var hlutfall laxaseiða á fyrsta ári, þar sem bitmýslirfur voru aðalfæðan, nokkuð stöðugt og alltaf yfir 56% (57–100%) og flest ár yfir 80%. Það er athyglisvert og sýnir mikilvægi bitmýslirfna sem fæðu seiða snemma á æviskeiði þeirra. Það er athyglisvert og sýnir mikilvægi bitmýslirfna sem fæðu seiða snemma á æviskeiði þeirra. Þekkt



7. mynd. Hlutfallslegt rúmmál smádyra á reki í Sogi við Alviðru í samanburði við fæðu laxaseiða 0⁺ og 1⁺–2⁺ á sama stað í ágúst og september 2005–2008. – Proportion of volume of invertebrates drifting in River Sog at Alviðru in comparison with food of juvenile salmon age 0⁺ and 1⁺–2⁺.

er að breytileiki getur verið allnokkur á milli ára í fæðusamsetningu laxaseiða.²² Þótt nokkur breytileiki hafi komið fram í þéttleika bitmýslirfna á botni við Alviðru⁸ virðist hann ekki koma fram í fæðusamsetningu seiða á fyrsta ári milli ára. Fæðuframboðið getur hins vegar haft áhrif á vöxt og afkomu seiðanna.^{19,43}

Við Sakkarhólma í Sogi náðust eingöngu seiði á fyrsta ári til greiningar. Líkt og við Alviðru var fæða yngstu laxaseiðanna þar aðallega bitmýslirfur. Þetta sýnir mikilvægi bitmýslirfnanna fyrir smæstu seiðin bæði ofan og neðan til í Sogi. Urriðaseiðin við Sakkarhólma tóku bitmýslirfur í meira mæli en við Alviðru og kann munurinn að tengjast því að urriðaseiðin við Alviðru voru eldri og stærri en við Sakkarhólma. Lítil munur var á fæðusamsetningu bleikju-seiða efst og neðst í Sogi. Bleikja virðist ekki taka fæðu beint af botni heldur úr vatnsbolnum og af yfirborði.

Smádýr á botni, einkum skor-dýralirfur, eru þýðingarmikil fæða lax-fiskaseiða í Sogi. Lirfur bitmýs höfðu mest vægi hjá laxaseiðum bæði ofarlega og neðarlega í Sogi. Það helgast af því að

bitmý er ríkjandi smádýr á botni Sogs-ins. Þrátt fyrir mikinn fjölda krabba-dýra á reki í Sogi voru þau ekki í fæðu seiðanna. Fæðan virðist tekin bæði á reki og af botni og seiðin velja fæðuna eftir stærð dýra. Bitmýslirfur hafa mest vægi í fæðu fyrir yngstu seiðin, en eftir því sem seiðin stækka verður fæðan fjölbreyttari og stærri fæðudýr koma fram í maga þeirra. Frekari rann-sókna er þörf á fæðu og fæðuvæli fiska í íslenskum ám. Þar gætu greiningar á stöðugum samsætum og DNA-greining komið að gagni.

SUMMARY

FOOD OF SALMONIDS IN RIVER SOG

All three salmonids species that live in Iceland, Atlantic salmon, brown trout and Arctic charr, can be found in River Sog, Atlantic salmon being the dominant species. Fish have been monitored in River Sog annually since 1985. This paper presents the results of research of the food of salmonid juveniles with the main aim on Atlantic salmon. Benthic invertebrates, especially insect larvae, were the most common food items

of salmonids in Sog. Simuliidae larvae were the main food item of salmon juveniles, both in the upper and lower reaches of Sog. This can be explained by the dominance of simuliidae larvae in the benthic invertebrate community, feeding on organic drift from Lake Þingvallavatn. Despite of a great number of drifting crustaceans they were not found in the diet of salmonids. Prey items seem to be taken both from the drift and directly from the bottom. Simuliidae larvae were the main food item of young salmon fry (0⁺), but as they grow the diet was more diverse and with greater food items. Trichopteran larvae were the main food items of two years old salmon parr (2⁺). Differences were found in the diet between species, where the diet of salmon and charr juveniles was significantly different but less difference was in the diet between trout and salmon and trout and charr. Studies on the diet and food selection of salmonids in Icelandic rivers are still few and further studies on this topic are needed.

ÞAKKIR

Landsvirkjun hefur að miklu leyti kostað rannsóknir í Sogi ásamt Veidifélagi Árnesinga. Höfundar færa fyrirtækinu og félaginu bestu þakkir fyrir framlag sitt. Við þökkum Guðna Guðbergssyni fyrir yfirllestur greinarinnar og Jóni S. Ólafssyni fyrir yfirllestur og hjálp við tölfraeðingurinn.

HEIMILDIR

- Pétur M. Jónasson & Lindegaard, C. 1988. Ecosystem studies of North Atlantic Ridge lakes. Verhandlungen des Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 23. 394–403.
- Hilmar J. Malmquist 1998. Ár og vötn á Íslandi: Vistfræði og votlendistengsl. Bls. 37–55 í: Íslensk votlendi, verndun og nýting (ritstj. Jón S. Ólafsson). Háskólaútgáfan, Reykjavík.
- Gísli Már Gíslason, Jón S. Ólafsson & Hákon Aðalsteinsson 1999. Macroinvertebrate communities in rivers in Iceland. Í: (Ritstj. Friberg, N. & Carl, J.D.) Biodiversity in benthic ecology. Proceedings from Nordic benthological meeting in Silkeborg, Denmark, 13–14 November 1997. NERI technical report no. 266. National environmental research Institute, Árósum. 53–61.
- Gísli Már Gíslason 1991. Lífríkið í Laxá. Bls. 219–235 í: Náttúra Mývatns (ritstj. Arnþór Garðarsson & Árni Einarsson). Hið íslenska bókmenntafélag, Reykjavík.
- Gísli Már Gíslason & Vigfús Jóhannsson 1985. Bitmýið í Laxá í Suður-Þingeyjar-sýslu. Náttúrufræðingurinn 55(4). 175–194.
- Magnús Jóhannsson, Benóný Jónsson & Ragnhildur Magnúsdóttir 2004. Fisk- og botndýrarrannsóknir ásamt búsvæðamati í Sogi og þverám þess 2003. Veidimálastofnun (VMST-S/04004), Reykjavík. 34 bls.
- Magnús Jóhannsson, Benóný Jónsson & Ragnhildur Magnúsdóttir 2005. Fisk- og botndýrarrannsóknir í Sogi og þverám þess árið 2004. Veidimálastofnun (VMST-S/05002), Reykjavík. 30 bls.
- Magnús Jóhannsson, Guðni Guðbergsson & Jón S. Ólafsson 2011. Lífríki Sogs. Samantekt og greining á gögnum frá árunum 1985–2008. Veidimálastofnun (VMST/11049; LV-2011/089), Reykjavík. 112 bls.
- Kalleberg, H. 1958. Observation in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). Reports of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 39. 55–99.
- Keeley, E.R. & Grant, J.W.A. 1995. Allometric and environmental correlates of territory size in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52. 186–196.
- Chapman, D.W. & Bjornn, T.C. 1969. Distribution of salmonids in streams, with special reference to food and feeding. Bls. 153–176 í: Salmon and trout in streams (ritstj. Northcote, P.G.). University of British Columbia, Vancouver.
- Wankowski, J.W.J. & Thorpe, J.E. 1979. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) juveniles. Journal of Fish Biology 14. 239–247.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2011. Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat as a template for life histories. Springer, New York. (Einkum vísað til kaflans „Habitat use“, bls. 67–137).
- Tunney, T.D. & Stefán Óli Steingrímsson 2012. Foraging mode variation in three stream-dwelling salmonid fishes. Ecology of Freshwater Fish 21. 570–580.
- Stefán Óli Steingrímsson, Tunney, T.D. & Guðmundur Smári Gunnarsson 2015. Fæðu- og óðalsatferli ungra laxfiska í íslenskum ám. Náttúrufræðingurinn 85(1–2). 28–36.
- Tumi Tómasson 1975. Undersökning av juvenila lax- og öringpopulationer i Úlfarsá, en liten isländsk älv. Námsverkefni við háskólann í Uppsöllum. 22 bls.
- Þórólfur Antonsson 1983. Vöxtur, fæða og fæðuframboð laxa- og urriðaseiða í Leirvoggsá 1981. Prófrítgerð framhaldsnáms við líffræðiskor Háskóla Íslands. 54 bls.
- Finnur Garðarsson 1983. Tetthet, vekst og produksjon av lakseyngel (*Salmo salar* L.) i elven Ellidaár og Hólmsá på Island. Cand. scient.-ritgerð við Óslóarháskóla. 75 bls.
- Magnús Jóhannsson 1984. Ernæring, tetthet og vekst hos ársyngel av laks (*Salmo salar* L.) i elven Bugða i Island. Cand. scient.-ritgerð við Óslóarháskóla. 82 bls.
- Stefán Óli Steingrímsson & Gísli M. Gíslason 2002. Body size, diet and growth of landlocked brown trout, *Salmo trutta*, in the subarctic River Laxá, North-East Iceland. Environmental Biology of Fishes 63. 417–426.

21. Magnús Jóhannsson, Benóný Jónsson, Ragnhildur Magnúsdóttir & Jón S. Ólafsson 2015. Stóra-Laxá í Hreppum: Vatnalíf, veiðinytjar og virkjun. Veiðimálastofnun (VMST/15005, LV-2015-128). Reykjavík. 81 bls.
22. Þórólfur Antonsson 2015. Fæða laxa-, urriða og bleikjuseiða: Gögn úr Vesturdalsá, Hofsa og Selá í Vopnafirði og úr Elliðaám og Leirvogsa í Faxaflóa. Veiðimálastofnun (VMST-S/15024), Reykjavík. 21 bls.
23. Jónína Herdís Ólafsdóttir, Jón S. Ólafsson & Sigurður Már Einarsson 2017. Fæða fiska í vatnsföllum á Vestfjörðum. Hafrannsóknastofnun (Haf- og vatnarrannsóknir HV 2017-010), Reykjavík. 12 bls.
24. Sigurjón Rist 1990. Vatns er þörf. Bókaútgáfa Menningarsjóðs, Reykjavík. 248 bls.
25. Finnur Guðmundsson & Geir Gígja 1941. Vatnakerfi Ölfusár-Hvitár. Atvinnu- deild Háskólans (Rit Fiskideildar 1941), Reykjavík. 78 bls.
26. Hynes, H.P.N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology* 19. 36–58.
27. Schoener, T.W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51. 408–418.
28. Wallace, R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society* 110. 72–76.
29. Úlfar Antonsson 1992. The structure and function of zooplankton in Thingvalvatn, Iceland. *Oikos* 64. 188–221.
30. Amundsen, P.A., Gable, H.M. & Riise, L.S. 2001. Intraspecific food resource partitioning in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in a subarctic river. *Aquatic Living Resources* 14(4). 257–265.
31. Keeley, E.R. & Grant, J.W.A. 1997. Allometry of diet selectivity in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54. 1895–1902.
32. Nicholas E.J., William, M.T. & Scrimgeour, G.J. 2003. Selective feeding of age-0 Arctic grayling in lake-outlet streams of Northwest Territories, Canada. *Environmental Biology of Fishes* 67. 169–178.
33. Johansen, M., Thorstad, E.B., Rikardsen, A.H., Koksvik, J.I., Ugedal, O., Jensen, A.J., Saksgard, L. & Næsje, T.F. 2010. Prey availability and juvenile Atlantic salmon feeding during winter in a regulated subarctic river subject to loss of ice cover. *Hydrobiologia* 644. 217–229.
34. Lillehammer, A. 1973. An investigation of the food of one to four month old salmon fry (*Salmo salar* L.) in river Suldalslågen, West Norway. *Norwegian Journal of Zoology* 21. 17–24.
35. Wankowsky, J.W.J. 1979. Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* 14. 89–100.
36. Jón Kristjánsson 1991. Fiskurinn í Mývatni og Laxá. Bls. 257–277 í: Náttúra Mývatns (ritstj. Arnþór Garðarsson og Árni Einarsson). Hið íslenska bókmenntafélag, Reykjavík.
37. Gisli Már Gíslason & Stefán Óli Steingrímsson 2004. Seasonal and spatial variation in the diet of brown trout (*Salmo trutta* L.) in subarctic River Laxá, north-east Iceland. *Aquatic Ecology* 38. 263–270.
38. Magnús Jóhannsson, Benóný Jónsson, Ragnhildur Þ. Magnúsdóttir & Jón S. Ólafsson 2007. Fisk- og botndýrarrannsóknir í Sogi og Þverám þess árið 2006. Veiðimálastofnun (VMST/07016), Reykjavík. 33 bls.
39. Sánchez-Hernández, J., Gable, H.M. & Amundsen, P.A. 2016. Food resource partitioning between stream-dwelling Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.), Atlantic salmon *Salmo salar* L. and alpine bullhead *Cottus poecilopus* Heckel, 1836: An example of water column segregation. *Hydrobiologia* 783. 105–115.
40. Heggnes, J., Saltveit, S.J., Bird, D. & Grew, R. 2002. Static habitat partitioning and dynamic selection by sympatric Atlantic salmon and brown trout in south-west England streams. *Journal of Fish Biology* 60. 72–86.
41. Giller, P. & Greenberg, L. 2015. The relationship between individual habitat use and diet in brown trout. *Freshwater Biology* 60. 256–266.
42. Mills, D. 1991. Ecology and management of Atlantic salmon. Chapman & Hall, London. 361 bls.

UM HÖFUNDA



Magnús Jóhannsson (f. 1954) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1978 og cand. scient.-prófi frá háskólanum í Osló árið 1984. Árið 1986 hóf Magnús störf á starfsstöð Veiðimálastofnunar (nú Hafrannsóknastofnun) á Selfossi og hefur starfað þar síðan.



Benóný Jónsson (f. 1968) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1992. Benóný hefur starfað á Veiðimálastofnun (nú Hafrannsóknastofnun) frá árinu 2000.

PÓST- OG NETFANG HÖFUNDA / AUTHOR'S ADDRESSES

Magnús Jóhannsson
Hafrannsóknastofnun
Rannsókn- og ráðgjafastofnun hafs og vatna
Austurvegi 3–5
800 Selfossi
magnus.johannsson@hafogvatn.is

Benóný Jónsson
Hafrannsóknastofnun
Rannsókn- og ráðgjafastofnun hafs og vatna
Austurvegi 3–5
800 Selfossi
benony.jonsson@hafogvatn.is

Pétur M. Jónasson

Pingvallavatn og Mývatn

– gróðurvinjar á flekaskilum

ORÐTAKIÐ SEGIR: *Frjó eru vötn er falla undan hraunum.*

Ísland á tvö stór stöðuvötn sem þetta á við um og glitra sem gimsteinar: Pingvallavatn og Mývatn. Ég hef rannsakað bæði vötnin ásamt hópi 59 sérfróðra vísindamanna frá sex þjóðum sem hafa lagt fram mikla og vandaða fræðilega þekkingu á vistkerfi Pingvallavatns og Mývatns og vatnasviði þeirra á alþjóðlegum vettvangi vísindanna.

Listaskáldið góða og náttúrufræðingurinn Jónas Hallgrímsson var einna fyrstur til að kanna Pingvallavatn. Hann spurði: „Höfum við gengið til góðs götuna fram eftir veg?“ Vísindahópurinn getur galdið jáyrði við spurningunni. Við höfum fetað í fótspor Jónasar, frænda míns, gefið út fimm bækur, alls um 1.700 síður í um 15 þúsund eintökum, komið upp fjöldanum öllum af fræðingum með meistara- og doktorspróf, birt nær 200 tímaritsgreinar og haldið fjölda erinda um allan heim til þess að kynna sérstöðu og undur Mývatns og Pingvallavatns, hraunkögraðra vatna á flekaskilum á Íslandi.

MÝVATNSRANNSÓKNIR 1970–1979

Rannsóknir okkar á Íslandi hófust með Mývatns- og Laxárdeilunni 1970 þegar ríkisstjórnin bað mig sem hlutlausan aðila að takast þær á hendur ásamt Jóni Ólafssyni, prófessor í haf-fræði. Fyrirhugað var að Laxárvirkjun, sem var í eigu Akureyrarbæjar, reisti 34 metra háa stíflu við Brúar og Þrjár stíflur ofar í Laxá, alls 184 metra háar, á hæð á við hálfan þriðja Hallgrímskirkjuturn. Mývatn átti að verða uppistöðulón, með tilheyrandi vatnsborðssveiflum og eyðileggingu á lífríki. Auk þess voru uppi áætlanir um að flytja Skjálfandafljót um Suðurá og Kráká í Laxá. Þá hefði Skjálfandafljót getað flætt í Mývatn í vorleysingum. Dagar þess sem stöðuvatns hefðu verið taldir.

Rannsóknirnar hannaði ég frá upphafi þannig að lítið var á vistkerfi og lífríki Mývatns og Laxár sem eina heild. Með stórhug Þingeyinga og Ólafs Jóhannessonar, þáverandi forsætisráðherra, var hvort tveggja,

Mývatn og Laxá, friðað með lögum 2. maí 1974 á forsendum vísindalegra niðurstaðna. Það var þá stærsta friðaða svæði í Evrópu og náði frá norðri í Skjálfanda suður í Vatnajökul, alls 2.300 km². Þetta var í fyrsta sinn á Íslandi og í Evrópu sem heilt vistkerfi var friðað og því var friðun Mývatns og Laxár grundvallarskref í náttúruvernd á Íslandi.

Fimm árum síðar gáfum við út Mývatnsbók sem dreift var um allan heim í 2.000 eintökum. Mývatn varð heimsfrægt og sérstök rannsóknastöð, Náttúruvannsóknastöðin við Mývatn, var sett á laggirnar og starfar í nánú samstarfi við Háskóla Íslands.

PINGVALLARANNSÓKNIR 1974–1992

Mývatnsrannsóknir höfðu tekist vel og þess vegna fór Eysteinn Jónsson, forseti sameinaðs Alþingis og formaður Þingvallanefndar, þess á leit við mig að kanna Pingvallavatn og vatnasvið þess, eitt stærsta vatn landsins við

helgasta stað þjóðarinnar, strax eftir þjóðhátíðina 1974. Það vakti athygli að á þjóðhátíðinni var Pingvallavatn nýtt sem uppistöðulón fyrir Sogsvirkjanir og vatnsborðinu stjórnað sem slíku. Afleiðingin var átakanleg sjónmengun með alinháum (um 60 cm) hvítum borða af dauðum þörungum umhverfis allt vatnið. Njálsbúð og hluti af þinghelginni voru á kafi vegna þjónkunar við virkjunina. Silungsveiðin rýrnaði því að vatnsborðið sveiflaðist og silungsfæðan drapst. Nú er vatnsborði Pingvallavatns haldið stöðugu, það sveiflast lítið og Njálsbúð er ekki lengur færð reglulega í kaf. Það tók 18 ár að fá því breytt.

ÁRANGUR

PINGVALLARANNSÓKNANNA

Rannsóknirnar leiddu meðal annars í ljós að hinn einkennandi blámi og tærleiki hins djúpa Pingvallavatns um hásumarið stafar af því að vatnið er niturvana. Einnig að vatnið sem var áður álitid „ískalt og ófrjótt“ er óvenju gróskumikið miðað við stöðuvötn á svipaðri breiddargráðu og reyndar jafnfrjótt og hið grunna Mývatn. Framleiðni í báðum vötnum er um 130 g C/m² á ári.

Jurta- og dýrategundir í Þingvallavatni, þörungar, plöntur, hryggleysingjar og hryggdýr, eru um 300 talsins. Þeirra á meðal eru ellefu einlend dýr og afbrigði sem hvergi finnast annars staðar á hnettinum. Með rafeindasmásjá fundust 16 tegundir glærra gullþörunga – þar af 14 nýjar tegundir fyrir Ísland. Í Þingvallavatni finnast einnig lifandi afkomendur elstu dýra Íslands – tvær einlendar tegundir krabbadýra, hvítleitar, blindar grunnvatnsmarflær sem hafast við ofan í gjám og sprungum. Þær hafa líklega lifað ísaldirnar af í



Vatnsvík við norðaustanvert Þingvallavatn. Þar koma fram margar ferskvatnslindir og er Vellankatla þeirra mest. Vatnið er um 3°C þar sem það vellur fram og leggst svo með talsverðum straumi fram í vatnið svo þar festir nánast aldrei ís að vetri. Vatnið í Vellanköttlu er ættað ofan úr Langjökli, og er aldur þess reiknaður 1450 til 2450 ár. Ljósmynd. Wim van Egmond.

ferskvatnsgeyminum. Þær rekja ættir sínar 50–100 milljónir ára aftur í tímann og eru því álíka gamlar og sjálf frumgerð Íslands!

Þingvallavatn er eina þekktu vatn jarðar sem hýsir fjórar mjög ólíkar gerðir eða afbrigði heimsskautableikju sem hafa þróast í vatninu eftir að síðustu ísöld lauk. Þá þrífst í vatninu fágætur stofn ísaldarurriða sem lokaðist af þegar land reis í kjölfar hops jökla eftir ísaldarlok.

Þingvallavatn og vatnasviðið prýða einnig nýju vestrænar tegundir; himbriminn *Gavia immer*, húsöndin *Bucephala islandica*, straumöndin *Histrionicus histrionicus*, bitmýið *Simulium vittatum*, smádílið *Leptodiptomus minutus*, eyrarrósinn *Chamerion latifolium*, friggjargrasið *Platanthera hyper-*

borea, gráviðirinn *Salix callicarpaea* (nú fjallaviðir *Salix arctica*) og gulstörin *Carex lyngbyei* – allt tegundir sem finna má í Norður-Ameríku en hvergi annars staðar í Evrópu utan Íslands.

Þessi einstaka náttúra er orsök þess að Þingvallavatn og vatnasvið þess er nú eitt af frægustu vötnum heims, friðað sem hluti af heimsarfinum af hálfu Mennta-, menningar- og vísindastofnunar Sameinuðu þjóðanna, UNESCO, fyrir allt mannkyn.¹

FRÍÐUN ÞINGVALLA OG ÞINGVALLAVATNS

Þjóðhátíðarlögin frá 1928 voru langt á undan sinni samtíð. Með þeim var stofnað til fyrsta þjóðgarðs á Íslandi, Þingvallabjóðgarðs, þá 27 km² að stærð. Í lögnum segir að Þingvellir við Öxará

og nágrenni þeirra skuli frá ársbyrjun 1930 vera „friðlýstur helgistaður allra Íslendinga“. Lögin voru tákn aukins sjálfstæðis Íslands og um leið var fagnað 1000 ára afmæli Alþingis, hins elsta í okkar heimshluta, og íslenska þjóðveldisins, sem hófst með stofnun þess og setningu sameiginlegra laga. Þá voru Þingvellir eins og í fornöld og alþingishátíðin 1930 er mér ógleymanleg. Þá var landið gamalt menningarland – búland – ómengað en beitt af sauðfé. Nýfriðað. Í dag er allt breytt.

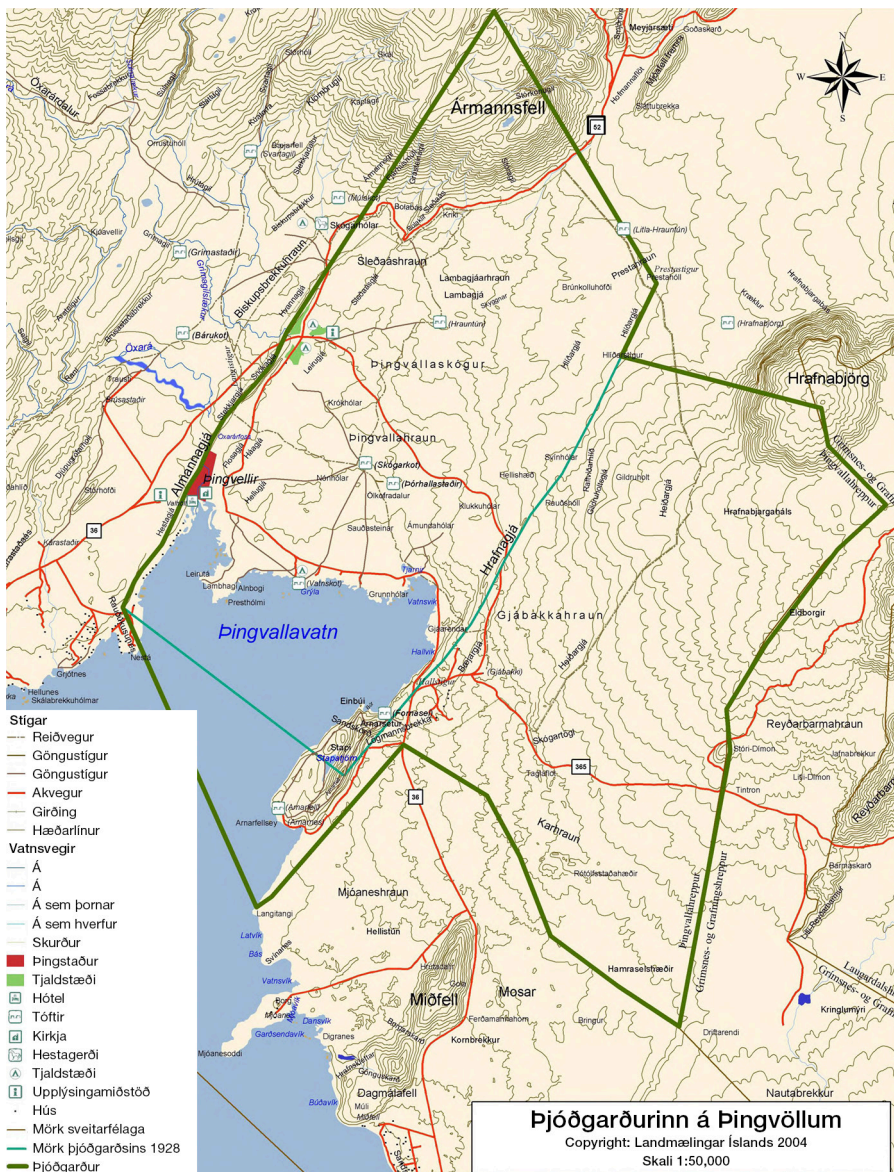
Rannsóknir okkar á vistkerfi Þingvallavatns sköpuðu áhuga fyrir stækkun þjóðgarðsins og aukinni friðun vatnasviðsins, því að á þeim tíma var orðið ljóst að það var tilgangslítið að tæplega 30 km² ferhyrningur væri friðaður án tillits til umhverfisins í stærra samhengi.

¹ Um heimildir vísast m.a. og einkum til:

Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson (ritstj.) 2002. Þingvallavatn – Undraheimur í mótun. Mál og menning, Reykjavík. 303 bls. (2. útg. 2007).
Pétur M. Jónasson 2004. Um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess. Fylgiskjal I í þingskjali nr. 322/2004–2005, frumvarpi til laga um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess (stjórnarfrumvarp, umhverfisráðherra). Slóð frv. og grg.: <http://www.althingi.is/altxt/131/s/0322.html>
Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson (ritstj.) 2011. Þingvallavatn – A unique world evolving. Opna, Reykjavík. 326 bls.

EINLEND DÝR OG AFBRIÐI Í ÞINGVALLAVATNI

- Fjögur afbrigði bleikjunnar *Selvelinus alpinus*: Dvergbleikja, kuðungableikja, murta og sílableikja.
- Tvö afbrigði hornsíla *Gasterosteus aculeatus*: Tjarnarnálsíli og hraunsíli.
- Tvær tegundir ferskvatnsmarflóa: Þingvallamarfló *Crymostigius thingvallensis* og íslandsmarfló *Crangonyx islandicus*.
- Tvær tegundir rykmýs: Stóra toppfluga *Chironomus islandicus* og ránmýið *Procladius islandicus*.
- Urriði, *Salmo trutta*, einn örfárna eftirlifandi stofna ísaldarurriða í Evrópu, stofn sem lokaðist af í vatninu við lok ísaldar fyrir um 10 þúsund árum og hefur lifað þar einangraður síðan.



Þjóðgarðurinn á Þingvöllum. Heimsmínjasvæði. Ljósgrænu línurnar sýna útlínur þjóðgarðsins frá 1930–2004, dökkgrænu línurnar stækkunina. Kort af vef Heimsmínjaráðsins (síð: <http://whc.unesco.org/en/documents/117746>). Landmælingar Íslands 2004.

Frá því að lögin um friðun Þingvalla voru sett 1928 höfðu viðhorf til náttúruverndar gjörbreytt og umferð um þjóðgarðinn var miklu meiri en áður. Reynir Vilhjálmsson og Einar E. Sæmundsen, landslagsarkitektar Þingvallaneftdar, lögðu til á árinu 1988 að allt Eldborgahraunið skyldi friðað. Í kjölfarið árið 1994 lét Skipulagsstofnun vinna skýrslu, „Þingvellir og verndun vatnasviðs Þingvallavatns.“ Höfundar voru Pétur M. Jónasson, Guðrún Jónsdóttir og Auður Sveinsdóttir. Það var þó ekki fyrr en á árinu 2004 að lögin frá 1928 voru endurskoðuð með lögum nr. 47/2004 og hið friðhelga land á Þingvöllum stækkað í 228 km². Jafnframt flutti umhverfisráðherra sérstakt frumvarp um að vernda lífríki Þingvallavatns og vatnasviðs þess, sem er ein stærsta grunnvatnsauðlind á Íslandi. Var ég fenginn til að skrifa greinargerð sem fylgdi frumvarpinu sem varð að lögum nr. 85/2005.

ÞINGVELLIR Á HEIMSMINJASKRÁ

Í júlí 2004 samþykkti heimsmínjaráð UNESCO að skrá þjóðgarðinn á Þingvöllum á heimsmínjaskrá sem menningarminjar. Með skráningunni er staðfest einstakt menningarlegt gildi Þingvalla sem Íslendingum ber að varðveita fyrir gjörvalla heimsbyggðina. Umsóknin um Þingvelli var lögð fram í febrúar 2003, ári áður en lög nr. 47/2004 um stækkun þjóðgarðsins voru samþykkt á alþingi, en vernd UNESCO nær einnig til stækkunarinnar, þar á meðal til Arnarfellsins og Þingvallavatns, eins og síðar verður vikið að. Umsókninni fylgdi verndaráætlun sem endurnýja skal á fimm ára fresti. Frá 2011 hafa íslensk stjórnvöld stefnt að því að tilnefna Þingvallavatn og vatnasviðið allt á heimsmínjaskrána sem náttúruminjar. Það mál er í biðstöðu.

ÞINGVALLAVATN NÝTUR FRIÐUNAR UNESCO

UNESCO-verndin tekur til þjóðgarðsins alls eftir stækkun með með lögunum frá 2004, til gamla þingstaðarins og til um 50 tófta þingbúða úr torfi og steini. Til heimsmínjastaðarins telst einnig Þingvallakirkja og Þingvallabærinn, sem og **bleikjan í Þingvallavatni**. Með því að UNESCO-verndin tekur sérstaklega til bleikjustofna vatnsins nýtur búsvæði bleikjurgerðanna fjögurra, sem er Þingvallavatn allt, sömu verndar.



FRÍÐUNARTEXTI UNESCO

Stutt lýsing Heimsminjaráðsins (World Heritage Centre) á Þingvallabjörggarði:²

Þingvellir er þjóðgarður þar sem allsherjarþingi Íslendinga var komið á fót árið 930. Kom þingið þar saman undir berum himni allt til 1798. Þing stóð yfir í tvær vikur í senn og á þeim tíma settu þingmenn lög, miðluðu málum og kváðu upp dóma. Þingvellir hafa djúpstæða sögulega og táknræna merkingu fyrir íslensku þjóðina. Heimsminjastaðurinn er á virku gosbelti og innan hans er Þingvallabjörggarður og leifar Alþingis sjálfs, þar sem sjá má tóftir um 50 búða sem byggðar voru úr torfi og steini. Talið er að finna megi á staðnum mannvistarleifar allt frá 10. öld neðan moldar. Til heimsminjastaðarins heyra leifar af búsetulandslagi frá 18. og 19. öld, Þingvallakirkja og við hlið hennar Þingvallabær, og bleikjan í Þingvallavatni (e. ... and the population of arctic char in Lake Þingvallavatn). Í þjóðgarðinum má sjá ummerki um það hvernig landið var mótað til landbúnaðar í rúm 1000 ár. (Lbr. höf.).

UNESCO setti fram þýðingarmiklar kröfur í fimm liðum í bókun við verndaráætlun þjóðgarðsins 2004–2014. Þar er mælt til þess (e. recommended) að stjórnvöld beiti sér skjótt til að framfylgja áætlunum (e. act quickly to give effect to various programmes), m.a. með aðgerðaáætlun um stigvaxandi uppkaup sumarhúsa í þjóðgarðinum, ströngu eftirliti með frárennsli frá mannvirkjum sem liggja að Þingvallavatni og aðgerðaáætlun um að fjarlægja bartré af erlendum uppruna úr öllum þjóðgarðinum (nema danska minningarlundinn, Furu-lundinn) og gróðursetja í stað þeirra upprunalegar íslenskar tegundir.

² Þýðing höfundar á texta UNESCO: Lýsing heimsminjastaðar nr. 1152 á vefsvæði Heimsminjaráðsins, World Heritage Centre (Þingvellir National Park – Brief synthesis). Slóð: <https://whc.unesco.org/en/list/1152>

GRÍPA ÞARF TIL AÐGERÐA TIL VERNDAR ÞINGVALLAVATNI

Niturmengun og hlýnun ógna bláma og tærleika Þingvallavatns. Hitamælingar allt frá 1962 sýna að Þingvallavatn hefur hlýnað umtalsvert auk þess sem nitur berst í æ meira magni út í vatnið og virkar sem áburður fyrir þörungagróðurinn. Í ljósi þessara staðreynda eru eftirfarandi kröfur UNESCO sér í lagi þýðingarmiklar:

- Allt Þingvallavatn er verndað sem hluti af heimsarfinum vegna bleikjuafbrigðanna fjögurra sem þar þrífast.
- Öll bartré skulu fjarlægð – níu tegundir alls – og upprunalegur gróður í þjóðgarðinum skal verndaður.
- Fjarlægja ber alla sumarbústaði innan þjóðgarðsins.

AF HVERJU ERU KRÖFUR UNESCO RÉTTMÆTAR?

NITURMENGUN AF MANNAVÖLDUM

Bæði Mývatn og Þingvallavatn eru menguð af seyru – sem stafar af frárennsli frá sumarbústöðum, landbúnaði, hótélum, ferðamannafjölda sem er yfir einni milljón á ári, og vaxandi bílaumferð sem spýtir út nitri. Þekkt er leirlosið í Mývatni,

þegar þykk súpa af blágrænbakteríunni *Anabaena* myndast í yfirborðinu og lokar fyrir allt ljós niður í vatnið og til botnsins. Niturmagnið eykst ört því *Anabaena* bindur og nýtir nitur úr andrúmsloftinu. Þetta á sér einnig stað í Þingvallavatni, en í minna mæli en í Mývatni. Nitur berst einnig í Þingvallavatn vegna umferðar um þjóðgarðinn. Hún hefur aukist verulega vegna hraðbrautarinnar sem lögð var yfir Lyngdalsheiði. Vegagerðin hefur svikist um að mæla bílamengun af loftbornu nitri þrátt fyrir að umhverfisráðherra hafi sett það sem skilyrði við leyfisveitingu fyrir hraðbrautinni 2007.

Efnaskipti í Þingvallavatni eru flóknari en í Mývatni enda er vatnið gríðarstórt. Engu að síður eru hættumerkin greinileg: Niturmagn í Þingvallavatni 25-faldadist á tímabilinu 1980–2010. Magn þörungasvifs er marktækt meira nú en fyrir 3–4 áratugum og er aukningin tvö- til fjórföld. Ef svo heldur fram sem horfir er hætt við að blámi og tærleiki Þingvallavatns víki fyrir vaxandi þörungagróðri. Ef þörungum fjölga minnkar rýni og ljósið nær ekki jafn langt niður í vatnið. Þá gæti Þingvallavatn breyst úr tæru og bláu vatni í grænt og gruggugt eins og dæmi eru um erlendis.

Rotþrær duga ekki. Hvers vegna ekki? Rotnunin er of hæg og raunar nánast engin, enda frost í hraunnum næstum hálfri árið. Seyran safnast því upp og sytrar út í niturvana vatnið í gegnum gisið og gegndræpt hraunið. Það verður að skipta rotþróum út fyrir tanka úr stáli eða plasti og flytja seyru út fyrir vatnasviðið, seyru sem kemur frá yfir 500 sumarbústöðum umhverfis vatnið og frá einni milljón gesta sem heimsækja Þingvallavatn árlega. Aðeins þannig verða skilyrði UNESCO um verndun Þingvallavatns, búsvæðis bleikjunnar, uppfyllt.

SUMARHÚS Í EINKAEIGU

Sorglegt er virðingarleysi yfirvalda fyrir friðun þjóðgarðsins. Fljótlega eftir stofnun hófst mikil úthlutun sumarbústaðalóða innan þjóðgarðsins, og einnig á Kárastadanesi og í landi Heiðarbæjar. Um leið og Gjábakkinn var tekinn inn í þjóðgarðinn hófst úthlutun lóða þar. Þegar möguleikarnir voru þrotnir á nefndum stöðum var farið í Kaldárhöfðaland, sem er ríkisjörð, og lóðum úthlutað á Eldborgahrauni. Þegar það var stöðvað var úthlutun flutt suður fyrir Sog að Úlfjótavatni í Grímsnesi.

Við síðustu talningu voru sumar- bústaðir umhverfis Þingvallavatn á sjötta hundrað talsins. Í Þjóðgarðinum sjálfum eru enn um 70 bústaðir í einkaeigu þó að Þingvallanefnd hafi á liðnum áratug leyst til sín tæplega 20 lóðir, meðal annars allar sem voru í landi Gjábakka. Enn er hér mikið verk óunnið áður en kröfum UNESCO verður fullnægt.

NYTJASKÓGUR Í ÞJÓÐGARÐI

Á velmegunarárnum Íslands tók nýja- brumið heljarstökk þegar skógræktar- mönnum tókst að sannfæra Alþingi og þar með Þingvallanefnd um að gróður- setja barrskóga sem nytjaskóga í sjálfum Þjóðgarðinum. Þótt gróðursetningu barrtrjáa hafi nú verið hætt í Þjóð- garðinum gengur illa að fækka þeim og margar tegundir sá sér nú sjálfar um víðan völl. Grisjun dugir skammt því hún eykur skóginn og eflir vöxt hans.

Rannsóknir okkar hafa sýnt að barr- skógarnir valda ekki aðeins sjónmengun heldur einnig niturmengun og eru þar með bæði eyðileggjandi fyrir Þjóð- garðinn og Þingvallavatn. Sitkagrenið í Þjóðgarðinum – reitirnir í Skógarkoti og á Hrafnagjárnarm – stórmengar Þing- vallavatn með nítrati sem gerir vatnið grænt og gruggugt. Nítratmengun sitka- grenis er svo alvarleg að hún jafngildir niturmagni í allri rigningu sem rignir á vatnið, 6,5 tonnum á ári.

Nú þegar gestir á Þingvöllum eru yfir milljón árlega, þá koma þeir einnig frá löndum þar sem gefur að líta víð- áttumikla barrskóga. Barrskógar Þing- vallabjörggarðs eru því engin nýjung fyrir þessa gesti. Þeir eru komnir til að sjá hvernig Alþingi, elsta Þjóðþingið, leit út þegar það var stofnað árið 930. Þessir gestir koma til að sjá sprungu- beltin sem voru hluti af sjálfu þinginu. Þeir koma til að sjá mosavaxið hraunið og birkikjarrið með hinum fagra botngróðri, *bláskógana* sem voru hluti þingsins, ekki barrtré.

NÁMUVINNSLA VIÐ BÆJARDYRNAR

Ágætir embættismenn hjálpuðu mér við að vernda landið kringum Þjóðgarðinn, svo sem þegar þáverandi vegamálastjóri stöðvaði námuvinnslu Vegagerðarinnar í Dímon, sem er stór- skemmdur inn í stál, en rís enn tignar- legur yfir Eldborgahrauninu. Vega- gerðin gróf sig á sama hátt inn í Mið-

féllið, sérlega ólívínrikt fell, sem glitrar í grænum og bláum lit. Miðfellsættin fór í mál út af námugreftrinum og tapaði málinu. Vegagerðin fékk leyfi til að taka 35.000 rúmmetra en gerði sér hins vegar lítið fyrir og tók 105.000 rúmmetra, þ.e. þrefalt meira en hið leyfða magn. Þegar hér var komið sögu stöðvaði samgöngu- ráðuneytið námugróftinn að minni kröfu. Því miður tókst ekki að bjarga fálkahreiðri Miðfellsins undan námu- greftrinum, né heldur áningarstaðnum Prestasteini sem hafði verið þar frá fornöld.

HVER ER ÞÁ FRAMTÍÐ ÞING- VALLA OG ÞINGVALLAVATNS?

Í vísindum gildir að vera fyrstur og kanna ný sjónarsvið. Vísindamenn sem hafa unnið við Mývatns- og Þing- vallavatnsrannsóknir undir minni stjórn hafa sem áður segir skrifað fimm bækur í 15 þúsund eintökum og birt um 200 vísindagreinar í erlend fagtimarit ásamt prófritgerðum, og kynnt um allan heim.

Samstarfsmenn mínir – 59 talsins – eru fremstu fulltrúar fjölda fræði- greina og þannig nýjustu þróunar innan vatnalíffræðinnar. Okkur hefur tekist að skapa heildarsýn á hin sérstæðu vötn okkar á flekaskilum Íslands og vatna- svið þeirra, Þingvallavatn og Mývatn. Árangurinn er að bæði vötnin eru meðal best könnuðu stöðuvatna jarðar.

Vinnan við Mývatn og Þingvalla- vatn hefur verið aðaláhugamál mitt síðan 1970. Hin hraunkögruðu vötn eru um 10–20 sinnum frjórri en vötn á sömu breiddargráðu á meginlands- flekunum, mælt í framleiðslu jurtasvifs með geislakolsaðferð, og þeim gjörólík. Þingvallavatn er óvenju frjótt vatn hér á norðurslóðum, með um 300 jurta- og dýrategundum og frumframleiðslu þör- unga sem slagar upp í 30 þúsund tonn af þurrefni á ári.

Hinar umfangsmiklu rannsóknir okkar á flekaskilum Atlantshafshryggi- arins, sem Ísland tilheyrir og umkringir vatnasvið Þingvallavatns og Mývatns, hafa sannað sérstöðu flekaskilanna fyrir hin einstæðu vistkerfi vatnanna og vatnasviða þeirra. Takmark okkar var að tengja saman í eina heild hinn sérstæða uppruna á náttúru Þing- vallasvæðisins og sögulegan uppruna Alþingis samkvæmt frásögn Ara fróða af Grími geitskór og öðrum traustum

heimildum fornum, og það hefur tekist. UNESCO-friðunin á Þingvallasvæðinu og vistkerfi Þingvallavatns er sönnun á sérstöðu þess fyrir allt mannkyn, og er á pari við heimsminjaskráningu UNESCO á Baikalvatni og Malavívatni.

Ísland er eina eyjan á Atlantshafs- hryggnum sem rís úr sjó þar sem flekaskil milli austurs og vesturs sjást berum augum ofanjarðar. Lífríki Þing- vallavatns ber greinileg merki þessa, og hefur þess vegna verið kallað *Galapagos norðursins* eftir hinum frægu eyjum í Kyrrahafi þar sem Charles Darwin sótti efnivið í þróunarkenningu sína.

Þjóðin verður að standa vörð – fyrir heimsbyggðina alla – um þessar einstöku menningarsögulegu og nátt- úrufræðilegu gersemar sem henni hefur verið treyst fyrir á Þingvöllum, í Þingvallavatni og á vatnasviðinu. Slysni hafa þegar gerst og blikur eru á lofti sem stefna heilbrigði og gæðum vistkerf- anna í hættu, jafnt af staðbundnum sem hnattrænum völdum.

Hvernig tryggjum við best þessi gæði svæðisins til framtíðar? Það verður ekki gert öðruvísi en með samhentun átaki náttúruvísindamanna, íbúa, lands- manna og stjórnvalda, og með heild- stæða sýn að leiðarljósi þar sem horft er til varðveislu Þjóðgarðsins, Þingvalla, Þingvallavatns og alls vatnasviðsins sem einnar samhangandi heildar. Látum af bútafriðun og horfum heildstætt á sviðið í vistfræðilegu samhengi.

TILLÖGUR UM AÐGERÐIR TIL VERNDAR ÞINGVALLAVATNI:

- Stöðva niturmengun Þingvalla- vatns. Hætta þarf notkun rotþróa sem hleypa nitri víðstöðulaust út í Þing- vallavatn. Aka þarf öllu frárennsli og skólpi frá salernum á vatnasviði Þing- vallavatns í burtu til hreinsistöðva í Reykjavík.
- Stækka þarf Þjóðgarðinn og friða Eldborgahraunið sem stendur fyrir 75% af innrennsli til Þingvallavatns. Friðun Miðfellsjarðarinnar mundi tryggja vatnsgæði Þingvallavatns og hrygningarsvæði urriðans, bleikju og lífríki meðfram norðausturströnd vatnsins, þar með talið í landi Mið- fells og Kaldárhöfða, sem er ríkisjörð.
- Þessi verndun þýðir flutning Lyng- dalsheiðarhraðbrautar austur fyrir

heiðina til að forða Þingvallavatni frá niturmengandi bifreiðaumferð.

- Fara að kröfum UNESCO um að fjarlægja barrtré og barrlundi úr þjóðgarðinum og halda áfram uppkaupum á sumarþústöðum í einkaeign.
- Stjórnvöld verða að senda formlega umsókn um skráningu náttúru Þingvallasvæðisins – þar með talins vatnasviðsins – á heimsminjaskrá UNESCO. Grundvöllur slíkrar skráningar er meðal annars einstök landslagsheild og lífríki, sýnileiki plötuskilanna og virkni þeirra nú á tímum, fjögur bleikjuafbrigði og nýlega fundin krabbadýra af tveimur tegundum sem hvergi hafa fundist annars staðar í heiminum.

LITÍÐ UM ÖXL

Höfundur hefur þekkt og fylgst með þróun Þingvallasvæðisins í tæpa öld. Ég var smali á Eldborgahrauninu í tíu sumur og sem vísindamaður notaði ég tækifærið til að mæla flestallt sem mæl-

anlegt er í vistkerfi Þingvallavatns og vatnasviðs. Örlögin höguðu því þannig að ég gat notað reynslu mína frá veiði í Þingvallavatni í æsku til rannsókna síðar. Sem prófessor í vatnalíffræði við Kaupmannahafnarháskóla gafst mér tækifæri til að gera heildstæða vistfræðirannsókn á Þingvallavatni og vatnasviði þess. Vatnalíffræðistofnun Hafnarháskóla er sú næstelsta á sínu sviði í veröldinni og ein af mest virtu vatnalíffræðistofnunum heims með stóran hóp starfsmanna sem fást við hinar ólíku greinar vatnalíffræðinnar.

Án samstarfs við Alþingi, Landsvirkjun, Orkuveitu Reykjavíkur og fjölda annarra íslenskra og erlendra aðila hefðu hinar umfangsmiklu rannsóknir á Þingvallavatni ekki verið mögulegar. Vatnalíffræðideild Kaupmannahafnarháskóla lagði fram sérstaklega stóran skerf til rannsóknanna og hafði á að skipa mörgum sérfræðingum og tæknifólki. Nú er slíkur möguleiki tæplega fyrir hendi.

UNESCO-HEIÐURINN ER ÓMETANLEGUR!

Ég vona að Alþingi standi við alþjóðlegar skuldbindingar gagnvart UNESCO og láti ekki Þingvallavatn verða niturmengun að bráð eins og nú er að gerast. Slíkt tekst aldrei að endurbæta.

Nýlega fór ég um Þingvallaskóg – þann hluta sem er án barrtrjáa – aldrei hef ég séð eins mikið blómahaf bláskóganna: Árangurinn af 85 ára friðun frá sauðfjárbeit í þjóðgarðinum.

Látum ekki taka frá okkur heiðurinn af UNESCO-friðun Þingvallavatns. Slíkt hefur áður gerst annars staðar, ef ekki er farið að reglum.

ÞAKKIR

Ég þakka Alþingi og öllum vísindamönnum sem komu að rannsóknunum fyrir frábært og áhugavert samstarf í 45 ár. Ennfremur þakka ég Landvernd og Tryggva Felixsyni framkvæmdastjóra fyrir að hafa átt frumkvæði að því að hjálpa mér að fara með lagningu hinnar niturmengandi hraðbrautar Vegagerðarinnar fyrir héraðsdóm. Augljóst var að vegurinn mundi vera niturmengandi og þar með eyðileggjandi fyrir lífríki Þingvallavatns. Vegagerðin hafði ekki sinnt niturmælingum sem umhverfisráðherra kvað á um að skyldu gerðar. Dómurinn var neikvæður – verndaði hvorki vatnasvið né vatn.

Höfundur þessarar greinar áfrýjaði dómi héraðsdóms til hæstaréttar til þess að fá álit æðsta dómstóls Íslands á íslenskri náttúruvernd fram í dagsljósið og sannreyna þannig virðingu hans fyrir náttúru landsins og náttúruvernd á einum allra helgasta og dýrmætasta stað þjóðarinnar og raunar mannkyns, þjóðargerseminni Þingvelli og umhverfi. Þessi staða svæðisins í menningarsögulegu og náttúrufræðilegu tilliti er byggð á og staðfest með yfirgrípsmiklum alþjóðlegum vísindarannsóknum. Dómurinn var neikvæður. Ég þakka Ragnheiði H. Þórarinsdóttur frá Eιδum, sérfræðingi í mennta- og menningarmálaráðuneytinu, sem bauð mér til Íslands til að ræða við friðunarsérfræðinga UNESCO, dr. Phillips og dr. Grayt. Það hafði afgerandi áhrif á árangur á friðun Þingvallavatns, vatnasviðsins og lífríkis vatnsins, þar eð stofnar bleikjugerðanna voru friðaðir og þar með allt Þingvallavatn.

Ég þakka Helga Bjarnasyni í Landsvirkjun og Einari Gunnlaugssyni hjá Orkuveitu Reykjavíkur frábært samstarf frá upphafi rannsókna. Ég þakka Jóhannesi Nordal fyrrverandi seðlabankastjóra og Ágústu Johnson skrifstofustjóra hjá Seðlabanka Íslands fyrir frábæran stuðning. Án tengsla þeirra við Landsvirkjun hefði farið litíð fyrir rannsóknum okkar.

UM HÖFUNDINN



Pétur M. Jónasson (f. 1920) er einn ötlasti vatnalíffræðingur Íslands. Hann lauk magistersprófi frá háskólanum í Kaupmannahöfn 1952 og var styrkþegi Danska vísindaráðsins 1953–1957. Árið 1956 hóf hann hóf hann kennslu í vatnalíffræði við Hafnarháskóla, lauk doktorsprófi 1972 og var skipaður prófessor í vatnalíffræði við skólann 1977 og jafnframt forstöðumaður Vatnalíffræðistofnunar Kaupmannahafnarháskóla. Pétur lét af kennslu 1990, en hélt áfram að vinna að rannsóknum til dagsins í dag. Pétur er félagi í ýmsum samtökum fræðimanna, þar á meðal vísindaakademíum Dana og Norðmanna og Vísindafélagi Íslendinga. Hann var um tíma formaður Alþjóðafélags vatnalíffræðinga og Hins íslenska fræðafélags í Kaupmannahöfn. Á Íslandi er Pétur kunnastur fyrir rannsóknir sínar og samstarfsmanna sinna á lífríki Mývatns og Þingvallavatns og hafa niðurstöður þeirra meðal annars verið birtar í bókinni *Þingvallavatn – Undraheimur í mótn* í ritstjórn Péturs og Páls Hersteinssonar. Bókin hlaut íslensku bókmenntaverðlaunin árið 2002. Bætt og aukin útgáfa bókarrinnar *Thingvallavatn – a unique world evolving* kom út á ensku 2011. Pétur M. Jónasson var sæmdur heiðursdoktorsnafnbót við Háskóla Íslands árið 2001. Hann hlaut verðlaun Jóns Sigurðssonar forseta árið 2012 fyrir að hafa með framúrskarandi fræðistörfum á sviði vatnalíffræði í Danmörku og á Íslandi lagt fram mikilvægan skerf til að styrkja vísindasamstarf þjóðanna.

PÓSTFANG HÖFUNDAR / AUTHOR'S ADDRESS

Pétur M. Jónasson
Lendemosevej 4, A111
Gl Holte
2850 Nærum
Danmörku

Tryggvi Felixson

Pingvallavatn og baráttan um veginn



1. mynd. Kónsvegurinn liggur yfir Mosfellsheiði, austur að Laugarvatni og að Geysi og áfram að Þjórsárbrú. Hér hlykkjast hann um Þingvallabjörgarö. Neðst á myndinni er Hrafnagjá þar sem Kónsvegurinn fer yfir á hafti í gjánni. Síðan liggur stígurinn frá Hrafnagjánni niður hallann gegnum barrskóginn og áfram heldur stígurinn niður á bílvegin og kemur inn á hann við Vatnsvíkið. Bílvegurinn sést í sveig um Vatnsvíkið og áfram til vinstri í átt til Gjábakka. Ljós. Ragnar Th. Sigurðsson.

INNGANGUR

Vigdís Finnbogadóttir segir í aðfaraorðum bókar Péturs M. Jónassonar og Páls Hersteinssonar um Þingvallavatn¹ að vatnið sé gersemi Íslands, geislandi af náttúruvegurð og vafið ljóma sögunnar. Þjóðargersemi og því sem næst helgur staður í hugum flestra landsmanna, mætti bæta við þessi orð Vigdísar. Við þetta vatn ólst Pétur M. Jónasson upp. Það hafði mótandi áhrif á líf hans og viðhorf til náttúruverndar. Þjóðhátíðarárið 1974 gerir Pétur, þá prófessor í vatnalíffræði við Kaupmannahafnarháskóla og vísindamaður sem nýtur alþjóðlegar viðurkenningar, samning við formann Þingvallanefndar, Framsóknarmanninn Eysteín Jónsson, um rannsóknir á vatninu. Næstu þrjátíu ár helgar Pétur sig þessum rannsóknum. Rannsóknirnar leiða í ljós að Þingvallavatn á sér fáa líka í veröldinni. Vatnið er náttúruundur sem getur sagt okkur sögu um framvindu lífsins og þróun tegundanna. Það hefur alþjóðlegt vísindalegt gildi en þar birtist Mið-Atlantshafshryggurinn á þurru landi, sjálf skilin á milli tveggja heimsálfa. Á Þingvöllum er fyrsti þjóðgarður landsins, stofnaður á fyrrihluta síðustu aldar og færður á heimsminjaskrá UNESCO í upphafi þessarar aldar. Það liggur ljóst fyrir að stjórnvöld gera það sem í þeirra valdi stendur til að vernda Þingvelli og vatnið. Nema hvað? Hinn 27. mars 2008 gerir Pétur M. Jónasson kunnugt að hann þurfi að höfða mál á hendur vegamálastjóra til ógildingar úrskurði umhverfisráðherra um mat á umhverfisáhrifum Gjábakkegar í Árnessýslu (1. mynd). Sama vor auglýsir Vegagerðin eftir tilboðum í vegaframkvæmdir.² Hvað hefur brugðist?

Úr fylgiskjali Péturs M. Jónassonar með greinargerð við frumvarp til laga um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess, sem umhverfisráðherra lagði fram haustið 2004 og varð að lögum vorið eftir.^{3,4}

Þingvallavatn er ein af gersemum Íslands, glitrandi af feegurð. Heið-blátt, djúpt, kalt og tært vatnið kemur alla leið úr Langjökli en við barm þess getur að líta eitt gjöfulasta hverasvæði Íslands. Eldfjöll fjallahringsins birtast í öllum regnbogans litum og endurspeglast í vatninu og auka á unað þess og töfra. Vatnið er miðdepill landslagsins og skapar úr því heild. Bláskógar með ilm birkiskógarins og litahaf botngróðursins með blágresi, engjarós, undaflfum og maríustökkum, bláberja-, beiti- og krækiberjalyngi, víðikjarr, fjalldrapa og skófum í öllum regnbogans litum ásamt víðáttumiklum sléttum grámosans, sem sífellt breyta um lit, skapar litasinfóníu sem á fáar sér líkar — að ógleymdu litskrúði haustsins þar sem eldrautt bláberjalyngið og heiðgulur víðirinn teygja sig upp fjallshlíðarnar og gefa fjöllumum nýjan svip. Það er því ekki að furða þótt þessi heimur hafi seitt til sín flesta íslenska listmálara til að túlka töfraitina á léreft. ...

Við Þingvallavatn mætast gróður og dýralíf tveggja heimsálfa – austurs og vesturs – og vatnið er vettvangur þróunar nýrra tegunda. Engan hafði óráð fyrir því að fjórar bleikjugerðir hefðu þróast á 10.000 ára ferli vatnsins. Það er veraldarundur. Og fyrir nokkrum árum átti sér stað heimsviðburður á sviði náttúrufræði. Í Þingvallavatni fannst áður óþekkt marfló sem líklega hefur lifað þar af ísaldir, í hellum í berginu undir ísnum, hugsanlega í 10 milljón ár. Þetta er að öllum líkindum elsta vatnadýr landsins og eina helladýr Norður-Evrópu. Samfelld saga lífs á svæðinu spannar því milljónir ára. Þingvallavatn er nú að nokkru á heimsminjaskrá UNESCO, ásamt Malawivatni í Austur-Afríku sem er á sama gliðnunarbelti og Þingvallavatn, ásamt Bækalvatni í Síberíu, vegna lífríkis síns: 4 gerðir silungsafrígða.

VEGUR 365

Í febrúar 1994 leggja þingmennirnir Guðni Ágústsson og Eggert Haukdal fram þingsályktunartillögu⁵ um að Vega-gerð ríkisins geri „athugun á kostnaði og þýðingu þess fyrir uppsveitir Árnes-sýslu að gera brú yfir Hvítá við Bræðratungu og *uppbyggðan veg með slitlagi frá Laugarvatni að Gjábakka*, frá Felli að Múla og yfir Torfastaðaheiði [leturbr. höf].“ Tillagan varð ekki útrædd og sú athugun sem lýst var eftir fór ekki fram.

Tæplega 10 árum síðar birtist „365 Gjábakkavegur“ í samgönguáætlun frá Alþingi með 100 milljóna króna framlagi árin 2003 og 2004. Vegagerðin tilkynnir Skipulagsstofnun þessa ráðagerð 16. júlí 2004.⁶ Í samgönguáætlun fyrir árin 2005–2008⁷ birtist vegurinn aftur, en nú sem „365 Lyngdalsheiðarvegur (af Laugarvatnsvegi hjá Laugarvatni, á Þingvallaveg við Gjábakka)“ og hefur fjárveitingin vaxið í 437 milljónir króna. Í vegaáætlun 2009–2012 segir að lengd vegarins sé 15 km og kostnaður líðlega einn milljarður króna. Hinn 15. október 2010 er vegurinn opnaður fyrir umferð.

MEÐ OG Á MÓTI

Í þeim gögnum sem höfundur hefur kynnt sér virðast helstu rök fyrir lagningu vegarins hafa verið:

- Styttu leið skólaaksturs barna úr Þingvallasveit að Laugarvatni og bæta forsendur fyrir vegasamgöngum að vetri til.

- Flýta fyrir umferð frá höfuðborgarsvæðinu austur í Laugardal og Biskupstungur. Þar er mikil frístundahúsabyggð. Væntanlegur sölu-eda leiguhagnaður af frekari frístundahúsalóðum.

- Tenging höfuðborgarinnar við fullburða veg yfir Kjöl, upphleyptan og klæddan, sem eigi að glæða og greiða alla umferð milli höfuðborgarsvæðisins og Suðurlands annars vegar, og Norðurlands hins vegar.

- Auka verslun og viðskipti við ferðamenn og frístundahúsþúa að Laugarvatni.

Helstu atriði sem mæltu gegn vegi 365 voru þessi:

- Stóraukin umferð. Henni fylgir ýmiss konar mengun í útblæstri bíla, mögulegur olíuleki, slysaætta, hávaði og annað það ónæði sem umferð hefur yfirleitt í för með

sér. Staðbundin aukning mengunar var talin hafa neikvæð áhrif á viðkvæmt lífríki Þingvallavatns. Gegnumstreymisumferð í þjóðgarðinum eykst umtalsvert.

- Vegurinn liggur um grunnvatns-svæði austan Þingvallavatns. Þar gæti orðið framtíðarvatnsöflunar-svæði höfuðborgarsvæðisins þegar grunnvatn fer að þrjóta á núverandi svæðum. Með veginum er vatnsauðlindinni stefnt í hættu.

- Vegurinn er breiður og upphækk-aður og sker Eldborgahraunið austan Þingvallavatns sem band og nær bein lína og spillir landslagi í Þingvallasveit og við jaðar þjóðgarðsins.

- Gjábakkavegur leggst af sem ferðamannavegur. Af honum er víða stórkostlegt útsýni yfir Þingvallasveit og er hann því afar hentugur sem hægfarinn ferðamannavegur.

- Vegurinn getur torvelað eða jafnvel komið í veg fyrir að skrá megi Þingvallavatn á heimsminjaskrá sem náttúruarf.

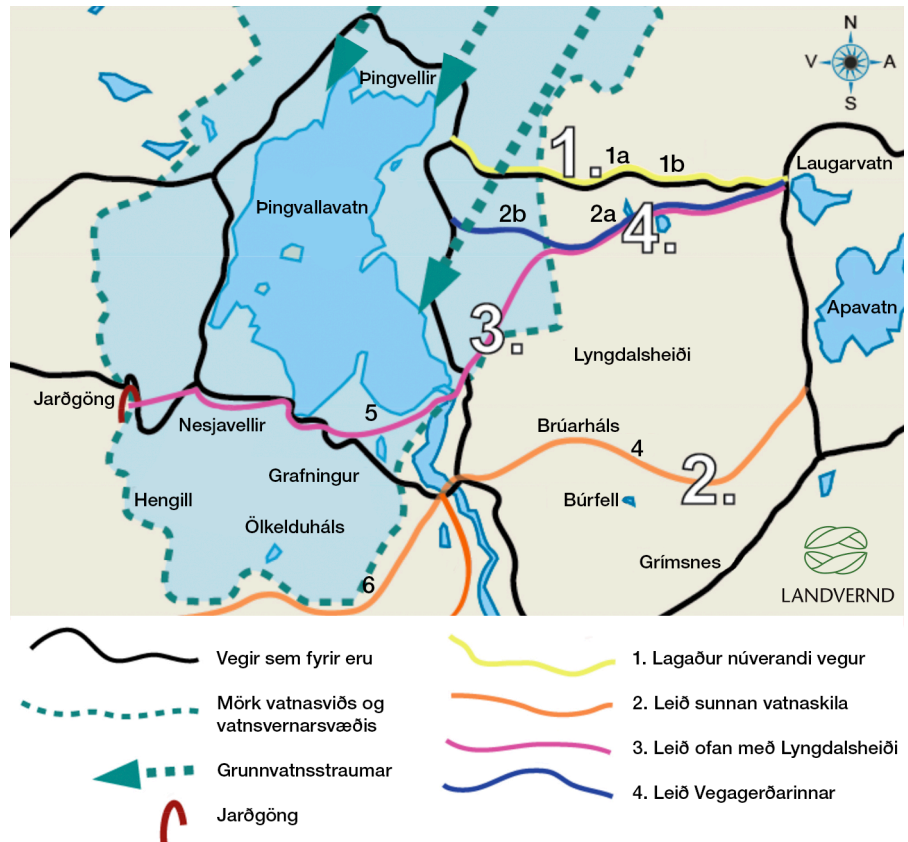
AÐRAR HUGMYNDIR UM VEGSTÆÐI

Þeir sem gagnrýna vegstæði eru oft afgreiddir með hraði sem andstæðingar samgöngubóta. Sá stimpill er ekki gott veganesti í rökræðum við stjórnvöld. Pétur M. Jónassyni þótti því mikilvægt að benda á aðrar lausnir á samgönguvanda svæðisins. Höfundur þessarar greinar fór meðal annars með Pétur til fundar við þá fyrrverandi ráðuneytisstjóra í samgönguráðuneytinu, sem var einnig um langt árabil stjórnandi hjá Vegagerðinni, til að ræða aðrar leiðir til að bæta samgöngur á svæðinu. Umræddur reynslubolti taldi að ráðagerð Vegagerðarinnar um veg 365 væri „veg-tæknilega út í hött“ þar sem verið væri að beina umferð frá beinum breiðum vegi með 90 km/klst. hámarkshraða inn á veg í þjóðgarði sem er lagður að landslagi og með hámarks-hraðann 50 km/klst. Í kjölfar þessa fundar setti Pétur fram tillögu að vegi sem færi yfir Lyngdalsheiði á mótis við virkjanirnar í Soginu (sjá leið 3 á 2. mynd).

Freysteinn Sigurðsson, þáverandi varaformaður Landverndar, skrifaði í mars 2008 greinargerð fyrir samtökin um vegalagningu á svæðinu þar sem skoðaðir voru margir valkostir.⁸ Þar segir á bls. 8:

[R]ökin fyrir þörfinni á Gjábakka-vegi [eru] afar veigalítil, og réttlæta á engan hátt svona dýra framkvæmd, hvernig sem á málið er lítið. Vegur þessi virðist því vera hrein og bein þarfleysa. Yfirlýstri gagnsemi hans ... má ná með öðrum hætti, eins og hér síðar greinir. Ekki nóg með það, að hann sé þarflaus, hann getur valdið meiri háttar spjöllum á umhverfinu, sem vega miklu þyngra en það litla gagn, sem að honum gæti verið.

Í greinargerð Landverndar eru kynntir fjórir meginvalkostir um samgöngubætur á svæðinu í stað áforma Vegagerðarinnar um veg 365, og tvær hugmyndir um nýjar leiðir frá svæðinu sem tengt gætu það við þjóðvegakerfið. Skoðanakönnun á netinu sýndi mikinn stuðning við þá valkosti sem Landvernd kynnti. Þessir kostir koma fram á 2. mynd.



2. mynd. Fjórir valkostir sem Landvernd kynnti í stað áforma Vegagerðarinnar um legu vegar 365. Kort á bls. 4 í greinargerð Landverndar um valkosti í vegagerð við Pingvallavatn.⁸

MATSFERLIÐ

Samkvæmt lögum var hinn ráðgerði 365 það mikill að umfangi að meta þurfti umhverfisáhrif (3. mynd).

UMHVERFISMAT I – SIGUR!

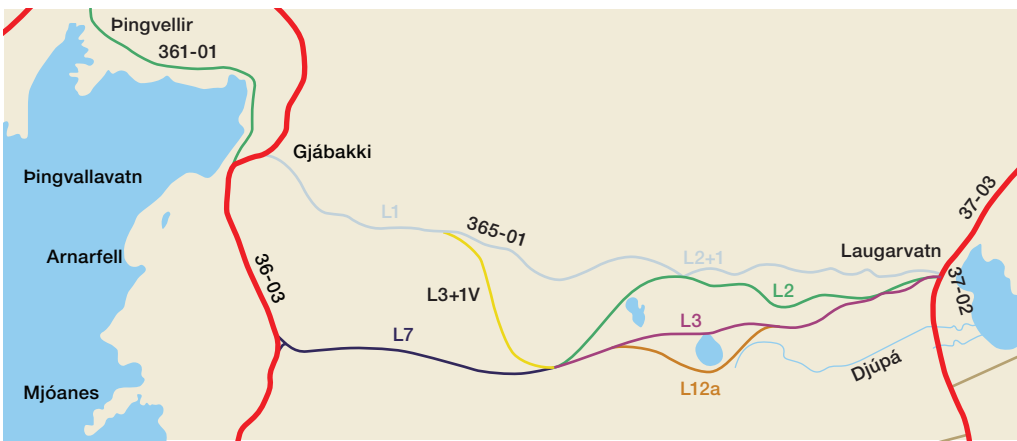
Vegur 365 kemur fram í Aðalskipulagi Laugardalshrepps 2000–2012.¹⁰ Árið 2004 lítur fyrra umhverfismat Vegagerðarinnar dagsins ljós og er þar greint frá „fjórur raunhæfum kostum“.¹¹ Kostur 1 (leið 1 á 3. mynd), sem er lagfæring á þáverandi Gjábakka-vegi (sem er hluti af gamla Kóngsveginum), var þó ekki metinn þar sem Vegagerðin taldi hann ekki „raunhæfan kost“. Hinn 11. nóvember 2004 fellst Skipulagsstofnun á framkvæmdina.⁶ Þann úrskurð kæra Pétur M. Jónasson, Náttúruverndarsamtök Íslands og Landvernd til umhverfisráðherra. Sú kæra leiddi til þess að umhverfisráðherra féldi úrskurð skipulagsstjóra úr gildi 28. júní 2005 með þeim rökum að meta beri endurbyggingu Gjábakka-vegar sem raunhæfan kost.¹²

UMHVERFISMAT II

– NIÐURSTAÐA MEÐ SKILYRÐUM SEM EKKI VORU UPPFYLLT

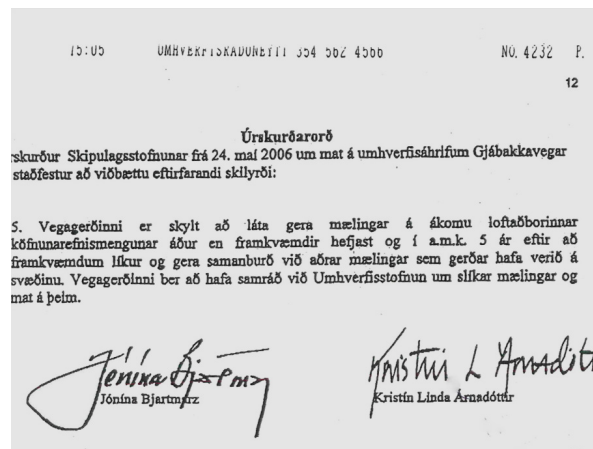
Vegagerðin leggur ekki árar í bát. Nýtt mat hefst án tafar og í maí 2006 fellst Skipulagsstofnun á áform um að leggja veginn samkvæmt leið 7 (sjá kort Vegagerðar, 3. mynd). Pétur M. Jónasson kærir þann úrskurð til umhverfisráðherra í bréfi 26. júní 2006. Í umsögn frá 10. október 2006 um stjórnsýslukæruna tekur Umhverfisstofnun undir sjónarmið Péturs. Tæplega ári síðar, í maí 2007, úrskurðar umhverfisráðherra Vegagerðinni í hag, en með skilyrðum um mælingar á ákomu loftaðborinnar köfnunarefnismengunar áður en framkvæmdir hæfust og í fimm ár eftir að framkvæmdum lyki. Mælingar skyldi skipuleggja í samráði við Umhverfisstofnun (4. mynd).¹³

Pétur heldur málinu áfram í þeirri von að nýr umhverfisráðherra, sem tók við sumarið 2007, líti málið öðrum augum. Hinn 8. ágúst 2007 sendir Pétur ráðherranum bréf með ósk um að málið verði tekið upp aftur vegna þess að ráðuneytið



3. mynd. Kort Vegagerðarinnar yfir möguleg vegstæði. Kortið sýnir leiðir sem fjallað var um í síðara umhverfismatinu frá 2005. Vegstæðin L7 og L3 sýna þá leið sem að endingu varð ofan á. Kort: VSÓ Ráðgjöf fyrir Vegagerðina.⁹

Rök fyrir því að halda í þáverandi vegstæði (Gjábakkeg með lagfæringum) voru m.a.: Góður ferðamannavegur með útsýni yfir Pingvallavatn. Kemur í veg fyrir hraðakstur og gegnumstreymisumferð sem eykur niturmengun vatnsins og gæti stuðlað að ofauðgun þess. Hindrar eyðileggingu á verðmætu vatnssuþtökusvæði undir Eldborgahrauni og röskun á landslagi.



4. mynd. Staðfesting umhverfisráðuneytis, 10. maí 2007, á mati um umhverfisáhrif og skilyrði um mælingar á loftaðbornu köfnunarefni.

hafi ekki sinnt rannsóknarskyldu sinni. Þessu hafnar ráðuneytið liðlega mánuði síðar, 26. september 2007.

Tilgangurinn með því að mæla ákomu loftaðborinnar köfnunarefnismengunar var að greina áhrif staðbundinnar umferðar. Einnig hefðu mælingar af því tagi hugsanlega getað greint áhrif frá iðnaðarstarfsemi í Hvalfirði. Það lá fyrir að mælingar á úrkomu gætu ekki greint þessi áhrif. Til dæmis segir í skýrslu Raunvísindastofnunar Háskólans um efnasamsetningu í úrkomu á landinu að eftir að hafa skoðað gögn byggð á mælingum á úrkomu við Þingvallavatn sé ekki hægt að sjá samhengi á milli staðbundinnar umferðar og efna í úrkomu.¹⁴ Ein augljós ástæða er sú að umferðin er mest þegar veður er bjart og úrkoma engin. Engu að síður varð það niðurstaða samráðs Vegagerðarinnar og Umhverfisstofnunar að mæla köfnunarefni í úrkomu en ekki í

andrúmslofti eins og kveðið var á um. Þegar höfundur kallaði eftir gögnum um forsendur fyrir þessari niðurstöðu kom hann að tómun kofunum. Því sendi Pétur M. Jónasson 17. júlí 2008 stjórnsýslukæru til umhverfisráðuneytisins vegna vanefnda framkvæmdaraðila (Vegagerðarinnar) á fullnægingu skilyrða í úrskurði umhverfisráðherra um mælingar.

Umhverfisstofnun hafði fallist á áætlun Vegagerðarinnar um mælingar á úrkomu en ekki loftaðborinni ákomu eins og kveðið var á um í úrskurði ráðherra frá því í maí 2007.¹³

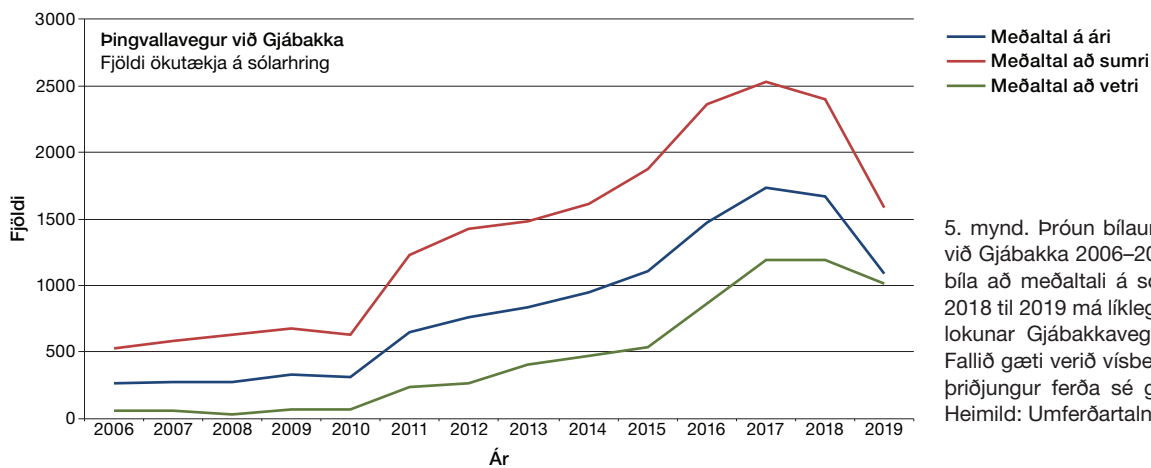
Umhverfisráðuneytið vísaði kærinni frá 27. október 2008 þar sem ráðuneytið taldi að ummælin um samráð við Umhverfisstofnun væru ekki stjórnvaldsákvörðun heldur ráðleggingar. Skilyrði um að mæla loftaðborna mengun var því ekki uppfyllt, hvorki áður en framkvæmdir hófust né fimm árum eftir að

þeim lauk. Ráðuneytið var upplýst um málið en greip ekki til aðgerða þótt framkvæmdir við veginn væru hafnar.

Málarekstur hélt áfram þrátt fyrir mótætið. Í júní 2008 hóf Pétur málarekstur gegn áformum Vegagerðarinnar um eignarnám vegna vegalagningar um land Miðfells (bréf 12. apríl og 30. júní). Pétur var einn fjölmargra landeigenda. Kæra hans (JP lögmenn 6. nóvember) til samgönguráðuneytisins vegna ákvörðunar um eignarnám var án árangurs.

Pétur sendi umboðsmanni Alþingis kvörtun 5. október þar sem samgönguráðuneytið hafði ekki fallist á þá fráomu ósk hans að beita sér fyrir frestun framkvæmd við veginn þar til ákvörðun dómstóla lægi fyrir. Umboðsmaður kemst að þeirri niðurstöðu 24. nóvember 2008 að samgönguráðherra hafi haft valdheimildir til að verða ekki við ósk um frestun framkvæmda.

⁹ Pétur segir meðal annars um þetta í bréfi til höfundar frá 4. nóvember 2016: „Ég fékk Jónínu Bjartmarz ráðherra [umhverfisráðherra júní 2006 til maí 2007] til að fara með mér á Eldborgahraunið til að stöðva veginn. Hún tók aðstoðarráðherrann með sér, sem er veðurfræðingur. Sem framsóknarráðherra vildi hún ekki stöðva veginn, en úrskurðaði loftbornar niturmælingar áður en framkvæmdir hefjast og 5 ár á eftir.“



5. mynd. Þróun bílaumferðar á Þingvallavegi við Gjábakka 2006–2019. Myndin sýnir fjölda bíla að meðaltali á sólarhring. Minni umferð 2018 til 2019 má líklega rekja til endurbóta og lokunar Gjábakkegar innan Þjóðgarðsins. Fallið gæti verið vísbending um að a.m.k. um þriðjungur ferða sé gegnumstreymisumferð. Heimild: Umferðartalning Vegagerðarinnar.¹⁵

STEFNA

Í mars 2008 stefnir Pétur M. Jónsson Vegagerðinni. Guðjón Ólafur Jónsson hæstarrettarlögmaður flytur málið.¹⁶ Þess er krafist að úrskurður umhverfisráðherra frá 10. maí 2007 verði ógiltur. Til vara að hann verði ógiltur hvað varðar leið 7 vestur Eldborgahraun að Þingvallavegi.

Málaferlin

Málatilbúnaður fyrir dómstólum var bæði lagatæknilegur og efnislegur.

Aðalkrafan – ógilding á úrskurði

Lögum um mat á umhverfisáhrifum var breytt 24. maí 2005 og tóku breytingarnar gildi 1. október sama ár.

Í fyrsta lagi var því krafist ógildingar vegna þess að matið hafði ekki farið fram samkvæmt gildandi lögum, en Vegagerðin hóf seinna mat vegar 365 á vordögum 2005 og skilaði skýrslu 30. september sama ár. Vegagerðin óskaði eftir því að matið færi eftir gömlu lögnum en ekki þeim sem tóku gildi degi síðar. Hins vegar kom í ljós að skýrslan var ófullburða skjal og þurfti því að breyta henni og bæta við hana eftir skilatímamann til þess hún yrði matstæk. Viðbætur og lagfæringar sem fylgdu í kjölfarið voru svo umfangsmiklar að lögmanni Péturs þóttu þær benda sterklega til þess að skýrslan sem skilað var fyrir 1. október hafi í raun verið málamyndagjörningur.

Í öðru lagi var krafist ógildingar matsins vegna meints vanhæfis skipulagsstjóra sem undirritaði úrskurðinn og umsagnir til umhverfisráðherra í eft-

irfarandi kærufarli. Sonur þáverandi skipulagsstjóra hafði umsjón með matsferlinu fyrir hönd verkfræðistofu sem vann á vegum Vegagerðarinnar að málinu. Þessi vensl voru tilefni efasemda um hæfi skipulagsstjóra. Efasemdir um hæfi eru nægjanleg forsenda til að ógilda niðurstöðu.

Í þriðja lagi voru færð rök fyrir því að andmælaréttur Péturs M. Jónssonar í kærufarli hefði verið brotinn þar sem hann fékk ekki tækifæri til að kynna sér og tjá sig um efni sem höfðu verulega þýðingu fyrir afgreiðslu málsins.

Í fjórða lagi var krafist ógildingar þar sem rannsóknarreglan hefði verið brotin. Í kærufarli hafði ekki verið leitað umsagnar mikilvægra aðila á borð við Þingvallanefnd, Náttúrufræðistofnun Íslands, Ferðamálaráð og Náttúrufræðistofu Kópavogs sem sér um vöktun vatnsins. Ráðherra sinni ekki heldur áskorunum og aðvörunum nær allra vatnafræðinga og vatnalíffræðinga sem á þeim tíma störfuðu á landinu.

Í fimmta og síðasta lagi var krafist ógildingar þar sem umhverfisráðherra byggði úrskurð sinn meðal annars á reglugerð, um verndun Þingvallavatns, sem ekki var í gildi þegar sjálft matið fór fram.

Varakrafa – fella úr gildi mat á leið 7 yfir Eldborgahraun

Varakrafa var gerð um að úrskurður umhverfisráðherra yrði ógiltur hvað varðar leið 7 vestur Eldborgahraun að Þingvallavegi. Hún var studd fjölmörgum efnislegum rökum um veruleg

óafturkræf umhverfisáhrif vegarins og um að þær fullyrðingar stæðust ekki efnisleg rök að vegurinn bætti samgöngur í Bláskógabyggð og yki umferðaröryggi og aðgengi ferðamanna og gesta frístundabyggðar. Meðal annars var vísað til þess að rök um akstur skólabarna úr Þingvallasveit að Laugarvatni væru ekki haldbær og sama væri að segja um styttingu ferðatíma. Tilgreind voru sennileg áhrif á einstakt lífríki Þingvallavatns, svo sem á dverg- og kuðungableikju í Ólafsdraetti þar sem vaxandi bílaumferð myndi auka niturmengun og þar með þörungablóma. Hætta á mengun á framtíðarvatnsbóli suðvesturhluta landsins og óafturkræf spjöll á Eldborgahrauninu voru einnig tilgreind. Bent var á að allir fagaðilar á sviði umhverfis- og náttúrumála hefðu tekið undir þessi sjónarmið.

DÓMUR

Hinn 5. desember 2008 liggur fyrir dómur héraðsdóms.¹⁷ Dómarar fallast hvorki á lagatæknileg né efnisleg rök. Vegagerðin er sýknuð, bæði af aðalkröfu og varakröfu. Málskostnaður er felldur niður.

Lögverndarsjóður náttúru og umhverfis vegna lögfræðilegra álitamála^b hafði staðið undir kostnaði við málaferlin. Þegar lagt var mat á rökstuðning dómsins og fjárhagsstöðu sjóðsins var ekki talið mögulegt að halda þeim stuðningi áfram. Pétur var þó ekki á sama máli og lögmaður hans taldi ekki óhugsandi að niðurstaða Hæstaréttar gæti orðið önnur. Ein skýring

^b Lögverndarsjóður náttúru og umhverfis var stofnaður árið 2002 í því skyni að veita fjárhagsstuðning til að fá úrlausn vegna lögfræðilegra álitamála sem snerta náttúru- og umhverfisvernd. Stofnendur voru meðal annars Landvernd og Fluglavernd.



6. mynd. Vegna fjölgunar erlendra ferðamanna og vaxandi gegnumstreymisumferðar eftir að Lyngdalsheiðarvegur var opnaður hefur umferð um þjóðgarðinn fimmfaldast. Pétur taldi að nýi vegurinn myndi kalla á óauðsynlega og óæskilega gegnumstreymisumferð og þar með meiri loftmengun sem bærist í vatnið. Það hefði frekari ofauðgun í för með sér sem spillti lífríki þess, eins og mörg dæmi eru um. Ljós. Einar Á. E. Sæmundsen.

Péturs á niðurstöðum héraðsdóms var að einn dómara átti ættir að rekja til Laugarvatns. Pétur taldi að sá dómari hefði sýnt sér óvirðingu þegar hann afþakkaði boð um að fá leiðsögn um það landsvæði sem til umfjöllunar var.

Pétur vildi ekki gefast upp og lagði sjálfur til það fé sem þurfti til að taka málið fyrir í Hæstarétti. Dómur var kveðinn upp í málinu 1. október 2009.¹⁸ Niðurstaða héraðsdóms var staðfest og úrskurðað að hvor aðili um sig skyldi bera sinn kostnað af málinu.

HEIMSMINJASKRÁ UNESCO

Þingvellir voru samþykktir á heimsminjaskrá Menningarmálastofnunar Sameinuðu þjóðanna, UNESCO, árið 2004 sem menningarminjar. Á þeim tíma var það stefna íslenskra stjórnvalda að svæðið kæmist einnig á skrá UNESCO sem náttúruminjar. Það kom skýrt fram af hálfu UNESCO að ekki kæmi til greina að skrá svæðið sem náttúruminjar á heimsvísu nema verndun næði til vatnsins alls. Í bréfi frá ICOMOS (International Council on Monuments and Sites) til Sigríðar Snævarr sendiherra Íslands í París 1. apríl 2004 segir meðal annars að nefndin hafi mótttekið bréf sem staðfesti að íslensk stjórnvöld hafi samþykkt að stækka verndarsvæðið („extend the Buffer Zone“) til að það nái til vatnsins alls. Í sama bréfi segir að áformaður vegur megi ekki leiða til meiri umferðar, halda beri ökuhraða innan við 50 km á klukkustund og banna beri flutning á hættulegum efnum.

Sú stefna íslenskra stjórnvalda að Þingvellir kæmst einnig á skrá UNESCO sem náttúruminjar var meginástæðan fyrir því að Alþingi setti lög um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess í maí 2005.⁴ Verndarsvæðið náði til vatnsins alls og vatnasviðs þess og er því margfalt stærra en sjálfur þjóðgarðurinn (7. mynd). Vegur 365 er augljóslega í andstöðu við inntak og anda laganna. Þar segir meðal annars í 3 gr.: „Innan verndarsvæðisins er óheimilt að gera nokkuð það sem getur spillt vatni eða mengað það, bæði yfirborðsvatn og grunnvatn.“

Vegagerðin gerði sér greinilega ljóst að það var á brattann að sækja gagnvart UNESCO. Í nóvember 2007 skrifaði Vegagerðin því Heimsminjaskrifstofu UNESCO (e. The World Heritage Centre). Bréfið undirritar vegamála- stjóri og er yfirskriftin: „Status of Þingvellir on the UNESCO World Heritage list: The road Gjábackavegur [Staða Þingvalla á heimsminjaskrá UNESCO: Gjábackavegur].“ Þar segir meðal annars: „Við mat á umhverfisáhrifum gerði Umhverfisstofnun, sem er lögbundinn umsagnaraðili, engar athugasemdir vegna niturmengunar.“^c Þessi fullyrðing Vegagerðarinnar er ekki sannleikanum samkvæm. Í bréfi Umhverfisstofnunar til Vegagerðarinnar frá 10. október 2006 segir um þetta: „Umhverfisstofnun tekur undir það með kæranda [Pétur M. Jónassyni] að rannsóknir á vistkerfi Þingvallavatns sýni ótvírætt hvernig niturmengun virkar og ljóst að aukning í magni köfn-

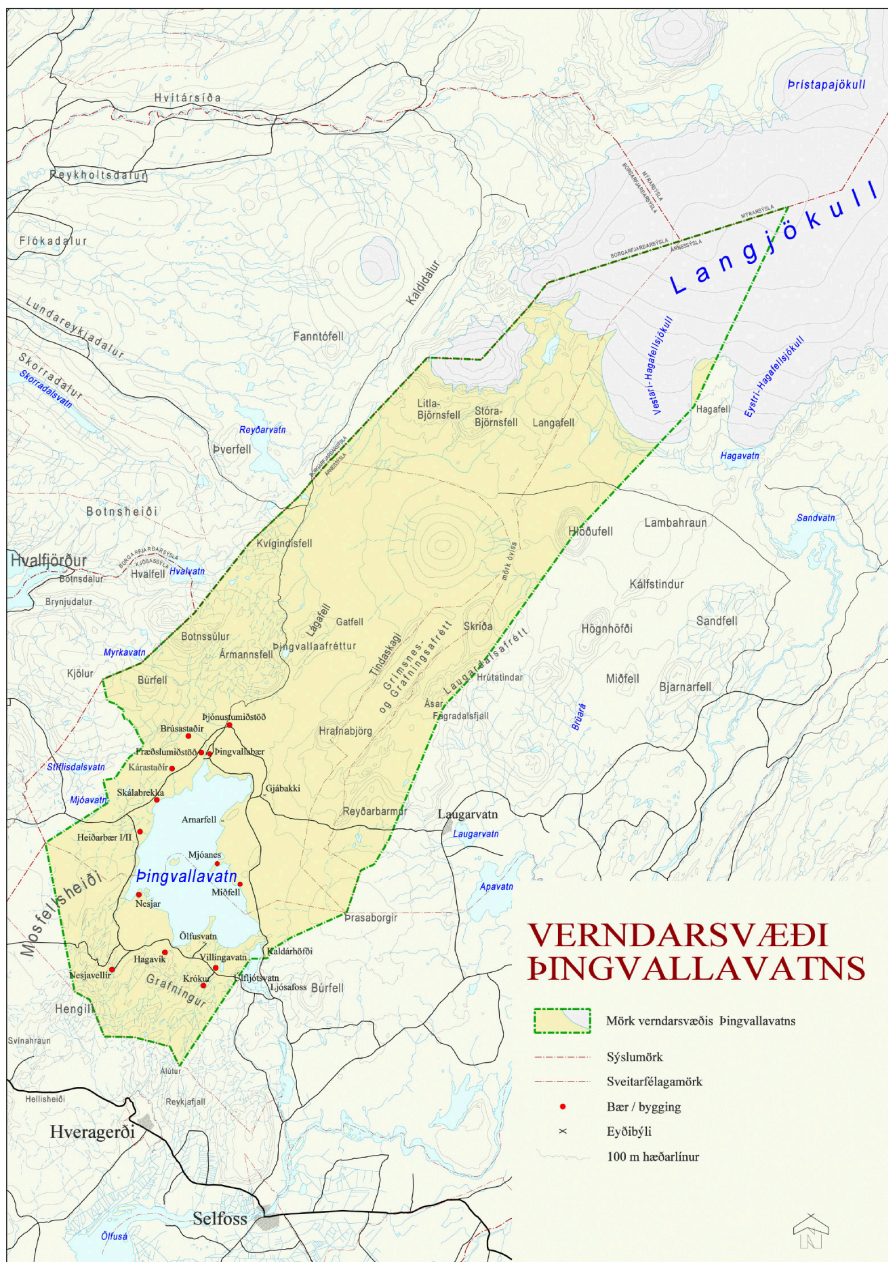
Helstu rök sem komu fram í kæruferlum gegn framkvæmdinni: Helstu fagstofnanir segja í umsögnum að framkvæmdin hafi afar neikvæð áhrif á landslag, náttúru svæðisins og lífríki vatnsins. Allt eru þetta verðmæti sem eru einstök á heimsvísu. Bent er á að gegnumstreymisumferð aukist (sjá 5. og 6. mynd) og Heimsminjanefnd Íslands mælir gegn framkvæmdum af þeim sökum. Hætta á að verðmætum grunnvatnsstraumi verði spillt. Framkvæmdin er ekki í samræmi við lög um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess.³ Aðrir og betri valkostir eru fyrir hendi.

unarefnis (niturs) getur raskað jafnvægi í lífríki Þingvallavatns. Það er mat Umhverfisstofnunar að náttúran eigi að njóta vafans í þessum efnunum og að við lagningu Gjábackavegar eigi að velja þann valkost sem er í mestri fjarlægð frá þekktum hrygningarsvæðum.“

Þegar Vegagerðin var beðin að leiðrétta villandi erindi til UNESCO var svarið að Vegagerðin hefði ekki vitað betur (bréf til Umhverfisstofnunar 21. desember 2007). Vegagerðin neitaði einnig að senda leiðréttingu til UNESCO. Sá sem þetta ritar sá sig því knúinn til að skrifa UNESCO og upplýsa að Vegagerðin hefði veitt stofnuninni villandi upplýsingar.

Vegagerðin fékk fleiri erindi þar sem reynt var að sýna fram á þá hættu sem gæti fylgt nýjum vegi á þessum stað. Á bls. 123 er texti úr bréfi til Vegagerðarinnar frá 22. febrúar 2007. Það sendu Ragnheiður H. Þórarins-

^c Þýð. höf. Textinn í bréfi Vegagerðarinnar: „However, during the environmental impact assessment the Environment and Food Agency of Iceland, which is a statutory consultee for such assessments, raised no objections concerning nitrogen pollution.“



7. mynd. Kort sem sýnir verndarsvæði Þingvallavatns og vatnasviðs þess, sbr. lög 85/2005.³

dóttir og Árni Bragason fyrir hönd Heimsminjanefndar Íslands. Þar segir að staða Þingvalla sem menningarminja á skrá UNESCO séu í hættu vegna áformads vegar, og möguleikar til að fá svæðið skráð sem náttúrminjar minnki.^d

ÞÉTUR OG UNESCO

Pétur gerði sér grein fyrir því að UNESCO gæti leikið lykhillutverk við að koma í veg fyrir áformadar vegfrákvæmdir að Þjóðgarðinum. Hann

fór því til Parísar í maí 2008 til að ræða við forráðamenn heimsminjaskrifstofunnar.^e Áður, 10. júlí 2007, hafði Pétur skrifað Mechthild Rössler framkvæmdastjóra á aðalskrifstofu heimsminjaskrárinnar, og bent á að vegurinn setti skarð í óraskað hraun á hápunkti Mið-Atlantshafshryggjarins, spillti einstöku útsýni, beindi óæskilegri umferð um Þjóðgarðinn og mengaði vatnið. Pétur bendir einnig á að það finnst önnur leið fyrir þennan veg, sem

allir aðilar ættu að geta sætt sig við.^f Við starfi Rössler tók um þessar mundir Francesco Bandarin sem Pétur átti síðan samskipti við. Eftir fund sinn hjá UNESCO í maí 2008 skrifar Pétur aftur og hvetur til tafarlausa aðgerða af hálfu UNESCO (29. maí og 10. júní 2008). Í bréfinu frá 29. maí segir Pétur meðal annars að traust vernd Þingvallavatns og nágrennis hefði einnig þann kost að geta leitt til annarra verndarsvæða á Mið-Atlantshafshryggnum þar sem við Þingvelli væri eini yfirborðshluti hryggjarins með vatnasviði.^g

Íslensk stjórnvöld eru greinilega á tánum gagnvart UNESCO. Þannig skrifar menntamálaráðuneytið UNESCO 26. september 2007 og lýkur því með þessum orðum [þýð. höf.]: „Íslensk stjórnvöld telja ekki að nýi vegurinn muni hafa nokkur áhrif á menningarlegt gildi Þjóðgarðsins á Þingvöllum.“

Málflutningur Péturs hjá UNESCO hafði auðsýnilega áhrif. Þannig sendir UNESCO bréf til sendiherra Íslands í Frakklandi, Tómasar Inga Olrichs, 16. júní 2008 og óskar eftir upplýsingum frá stjórnvöldum um hvað standi til á heimsminjasvæðinu.

Áhyggjum íslenskra stjórnvalda linnir ekki þótt framkvæmdir við veginn séu komnar vel á veg. Mennta- og menningarmálaráðuneytið skrifar 21. janúar 2010 bréf til UNESCO og er það svar við bréfum UNESCO dags. 16. júní 2008 og 27. apríl 2009 (það tók greinilega nokkra stund að svara). Í bréfinu segir meðal annars að vegurinn verði utan þess svæðis sem skráð er sem heimsminjar og að ráðuneytið geti því miður ekki veitt upplýsingar um mat á umhverfisáhrifum á ensku þar sem matsskýrslur séu eingöngu til á íslensku. Af þessu bréfi má ráða að stjórnvöld höfðu þá gefið upp á bátinn áform um að fá Þingvelli skráða sem náttúruminjar á heimsvísu.

ÞINGVALLANEFND

Þingvellir eru verndaðir með sérstökum lögum (47/2004)¹⁹ og Alþingi kýs sjö þingmenn í Þingvallanefnd sem skal fara með málefni staðarins undir yfirstjórn umhverfisráðherra. Í lögnum segir meðal annars að „land

^d Heimsminjanefnd Íslands (e. The Icelandic World Heritage Committee) var skipuð af menntamálaráðherra í byrjun árs 2005 og leysti hún af hólmi samráðshóp sem settur var á fót árið 2000.

Úr bréfi Heimsminjanefndar Íslands til Vegagerðarinnar í febrúar 2007 [leturbr. höf.]:

Meðal þeirra verkefna sem heimsminjanefnd Íslands er ætlað í nánustu framtíð er að undirbúa tilnefningu Þingvallasvæðisins á heimsminjaskrána sem náttúrustaðar, sbr. ákvörðun ríkisstjórnarinnar 4. desember 2001. Af þeim sökum hefur nefndin *endurskoðað afstöðu* sína til spurninga Vegagerðarinnar og þeirra vegastæða sem til umræðu voru. Áhyggjur nefndarinnar felast fyrst og fremst í því að með lagningu Þjóðveggar með 90 km hámarks- hraða megi búast við stórauðinu umferð í gegnum Þingvallabjörggarð umfram það sem eðlilegt getur talist vegna fjölgunar ferðamanna, sem heimsækja Þingvelli. Með aukinni umferð um Þjóðgarðinn getur skapast sú hættu, að Þingvellir verði settir á lista yfir heimsminjar í hættu, m.a. þar sem umferðarþungi og umferðarhraði mun væntanlega stórukast í gegnum Þjóðgarðinn. Enn fremur eru vísbendingar frá heimsminjaskrifstofu UNESCO um að með því að beina aukinni umferð mjög nálægt vatninu og í gegnum Þjóðgarðinn gætu möguleikar Íslands á að fá Þingvelli inn á heimsminjaskrána sem náttúruminjar minnkað.

Þjóðgarðsins skal vera friðað í því skyni að varðveita ásýnd þess sem helgi- staðar Þjóðarinnar og til að viðhalda eins og kostur er hinu upprunalega náttúrufari [3. gr.]^e. Í Þingvallavatns- lögunum (85/2005)⁴ segir ennfremur: „Innan Þjóðgarðsins er óheimilt að gera nokkuð það sem getur spillt vatni eða mengað það, bæði yfirborðsvatn og grunnvatn [3. gr.]. ... Vernda skal lífríki Þingvallavatns og gæta þess að raska ekki búsvæðum og hrygningarástöðvum bleikjuafbrigða og urriðastofna sem nú lifa í vatninu [4. gr.]“^f. Ákvæðin eru mjög skýr um verndun lífríkisins í vatninu og því hefði mátt búast við að nefndin léti til sín taka þegar í matsferlinu kom fram rökstuddur grunur um að vegur 365 hefði neikvæð áhrif á lífríki vatnsins. Svo að segja allir þar til bærir vísindamenn á landinu voru sammála um það. Rannsóknir bentu til þess að vatnið væri þegar undir áhrifum ofauðgunar og að vaxandi bílaumferð, samkvæmt spá Vegagerðarinnar, myndi óhjákvæmilega auka það álag. Reynslan sýnir að ofauðgun getur haft mikil áhrif á búsvæði og afkomu fjölda tegunda í vatninu.

Ef marka má fundargerðir Þingvallanefndar var þetta mál á dagskrá nefndarinnar á níu fundum frá 17. desember 2002 til 29. nóvember 2010.^h Fundargerðirnar staðfesta að Þing-

vallanefnd sinni ekki því lögformlega hlutverki sínu að vernda lífríki Þingvallavatns og gæta þess að búsvæðum og hrygningarástöðvum bleikjuafbrigða og urriðastofna í vatninu yrði ekki raskað. Nefndin skipti sér eingöngu af þeim þætti málsins sem sneri að vegarlagningu innan Þjóðgarðsins og kom reyndar í veg fyrir að vegurinn næði inn í Þjóðgarðinn eins og til stóð á tímabili og að þungaflutningar og flutningar með olíu og önnur spilliefni yrðu leyfðir. Þannig sagði Björn Bjarnason, þá formaður Þingvallanefndar, í tölvupósti til höfundar þessarar greinar 21. mars 2008: „Ég er ekki málsvari Vegagerðarinnar, afskiptum Þingvallanefndar af þessu máli lauk þegar vegurinn var færður út fyrir Þjóðgarðinn.“ Formaðurinn taldi það greinilega ekki vera hlutverk Þingvallanefndar að vernda Þjóðgarðinn gegn spjöllum sem stöfuðu af framkvæmdum *utan* Þjóðgarðsins, þótt augljóst væri að þær hefðu mikil áhrif innan Þjóðgarðsins. Líklegt er að ef nefndin hefði tekið afstöðu í samræmi við fyrirmæli laga um „að vernda lífríki vatnsins“ hefðu mál þróast á annan og betri veg fyrir náttúru svæðisins.

Athyglisvert er að lesa fundargerð Þingvallanefndar frá 29. janúar 2004. Á þann fund koma fulltrúar sveitarstjórnar Bláskógabyggðar á fundinn og lýsa

sig reiðubúna að taka höndum saman við Þingvallanefnd um stækkun Þjóðgarðsins til austurs og norður frá núverandi mörkum, sem hljóti að vera umsókn til heimsminjaskrárnefndar UNESCO til framdráttar. Formaður segir þá samkvæmt fundargerð að „nefndin sækist ekki eftir frekara svæði en það [svo] sem er afmarkað“. Þannig virðist Þingvallanefnd þegar á árinu 2004 hafa verið búin að gefa upp á bátinn hugmynd um að fá vatnið og Þingvelli skráða á heimsminjaskrá sem náttúruminjar og ekki séð neina þörf á stækkun Þjóðgarðsins.

LÆRDÓMUR

Gjábakkavegur er hluti vegar sem áður var nefndur *Kóngsvegur*, og var lengi stærsta einstaka framkvæmd Íslendinga, einn elsti vegur landsins á nútímavísu, upphaflega reiðvegur sem hestvagnar komust einnig um. Hann var lagður árið 1907 til að auðvelda ferð Friðriks VIII Danakonungs frá Reykjavík til Þingvalla og áfram austur að Geysi og Gullfossi. Áður var kominn vagnfær vegur frá Reykjavík til Þingvalla. Kóngsvegur var aðlagður landi og náttúru og er enn í dag vitnisburður um það erfiði og þá útsjónarsemi sem þurfti að beita við vegagerð fyrir tíma stórvirkra vinnuvéla (8. mynd). Þetta var löngu áður en hugtakið mat á umhverfisáhrifum varð til. Nú á dögum telja menn veginn sjálfsagðan hluta af Þingvallasvæðinu og er hann friðlýstur sem mannvirki eldra en 100 ára (Ólafur Örn Haraldsson, munnl. uppl. vor 2020).

Lyngdalsheiðarvegur er hins vegar lagður úr takti við landið og umhverfi sitt og er áberandi landslagslýti í áður óröskuðu hrauni. Hann er lagður yfir einhverja mestu vatnsauðlind landsins og beinir umferð um helstu náttúruminjar Þjóðarinnar, stuðlar að frekri gegnumstreymisumferð um viðkvæmt svæði og Þjóðgarð og bætir í þá mengun sem hugsanlega gæti eytt því einstaka lífríki sem Þingvallavatn býr yfir. Sýnt var með haldbærum rökum að til voru aðrir kostir til að bæta vegasamgöngur á svæðinu.

^e Fyrir fundinn skrifaði Pétur ýtarlega greinargerð um málið. „Stage of conservation of Thingvellir national park, Iceland, an area on UNESCO's heritage list,“ dagsetta 7. apríl 2008.

^f Í bréfinu stendur einnig m.a. „It is urgent, because the Road Authorities are starting the construction work up now. Please give the Icelandic government your warning as soon as possible ... In fact the highway is a threat against the unique biodiversity of the sub-arctic area on the top of “the Mid-Atlantic Ridge” as well as to a National Park which is on the World heritage list.“

^g „... this has the value that it would be the first of the serial conservation of The Mid-Atlantic Ridge because it is the only lake system right on the top.“

^h Fundargerðir Þingvallanefndar frá þessum tíma eru varðveittar á skrifstofu Þingvallanefndar, en hafa ekki verið gerðar aðgengilegar á vefnum.



8. mynd. Kanthleðsla Kónsvegarins þar sem hann liggur úr vestri að brúnni yfir Flosagjá. Kanthleðslurnar sitt hvorum megin Kónsvegarins að brúnni komu í ljós þegar unnið var að framkvæmdum við útsýnissvæði. Ákveðið var að varðveita hleðsluna og var hún löguð lítillega undir stjórn Minjastofnunar. Ljós. Republik.

Hvernig mátti það vera að ákveðið var að leggja þennan veg? Veg sem tæknilega var meingallaður og allar stofnanir og sérfræðingar á sviði umhverfis- og náttúruvísinda töldu óráð? Veg sem ógnaði helgasta stað þjóðarinnar sem búið var að skrá á heimsminjaskrá?

Svarið er í senn einfalt og flókið. Ein meginástæðan fyrir því að svo fór sem raun ber vitni er að bæði svokallaðir heimamenn og þingmenn svæðisins töldu vegarlagninguna vera heillaráð. Því komst málið á dagskrá Alþingis 1994 og síðar á vegaáætlun 2003. Ekki verður séð að hugað hafi verið að hugsanlegum neikvæðum áhrifum þegar ákvörðun var tekin, og kostnaðurinn var stórlega vanmetinn. Þegar heimamenn, Alþingi og Vegagerðin hafa komið sér saman um eitthvað sýnir reynslan að því verður trauðla breytt þótt fram komi traust rök fyrir hinu gagnstæða.

Þeir sem höfðu það lögbundna hlutverk að halda uppi vörnum fyrir Þingvallavatn, landslag og náttúru, tóku það hlutverk ekki nægjanlega alvarlega. Þingvallanefnd skilgreindi hlutverk sitt með afar þröngum hætti og aðhafðist

því lítið. Umhverfisstofnun veitti talsverða viðspyrnu á meðan matsferlið fór fram en gerði lítið gagn þegar fylgja átti eftir skilyrði umhverfisráðuneytis um mælingar á loftaðborinni mengun. Umhverfisráðuneytið hafði á tímabili mörg gögn í hendi til að stöðva málið vegna umtalsverðra umhverfisáhrifa en nýtti það tækifæri ekki. Náttúran fékk hreinlega ekki að njóta vafans. Það fékk hins vegar vegurinn.

Um tíma leit út fyrir að UNESCO gæti stoppað vegagerðina þar sem íslensk stjórnvöld höfðu hug á að skrá Þingvallavatn og Þingvelli sem náttúruminjar á heimsminjaskrá. Það ferli var síðan stöðvað, vegurinn var í meiri metum en einstök náttúra svæðisins og ávinningur af því að þetta einstaka náttúrusvæði væri á heimsminjaskrá.

Sögur um vegagerð sem veldur eyðileggingu náttúruverðmæta á Íslandi eru margar. Sagan um veg 365 væri því sjálfsagt ekki merkileg ef ekki væri Pétur M. Jónasson. Barátta Péturs gegn vegi 365 á sér ekki mörg fordæmi. Pétur er kominn á efri ár þegar áformin um veginn koma fram í dagsljósið en það brennur eldur í brjósti hans þegar hann

sér í hvert stefnir við vatnið sem hann er uppalinn við og sem hann hefur gert þekkt í vísindaheiminum.

Höfundur þessarar greinar var samferða Pétri á þessari vegferð og fann fyrir sannfæringarkraftinum og voninni um að þetta færi vel. Pétur trúði því að stjórnvöld tækju vísindin alvarlega, að vísindaleg rök hefðu að lokum betur en misvitrir stjórnámálemenn, hinir einsýnu „heimamenn“ og mistækar opinberar stofnanir. Því miður reyndist það ekki rétt. En á þessari vegferð eignaðist Ísland hetju. Hetju sem stenst fyllilega samjöfnuð við hina bestu manndáð sem Jónas Hallgrímsson hafði í huga þegar hann með skírskotun til Þingvalla orti: Hvar er þín fornaldar-frægð?

BRÉF, KÆRUR OG UMSAGNIR SEM VITNAÐ ER TIL Í TÍMARÖÐ

1. apríl 2004. ICOMOS til sendiherra Íslands í París.
26. júní 2006. Pétur M. Jónasson. Kæra til umhverfisráðherra.
10. október 2006. Umhverfisstofnun til Vegagerðarinnar. Umsögn um stjórn-sýslukæru vegna úrskurðar um mat á umhverfisáhrifum Gjábackavegar.
22. febrúar 2007. Heimsminjanefnd Íslands til Vegagerðarinnar.
10. júlí 2007. Pétur M. Jónasson til Mechthild Rössler, Heimsminjaskrifstofu UNESCO, París.
8. ágúst 2007. Pétur M. Jónasson til umhverfisráðherra. Ósk um endurpötu máls um Gjábackaveg.
26. september 2007. Umhverfisráðuneytið til Péturs M. Jónassonar. Endurpötu máls um Gjábackaveg hafnað.
26. september 2007. Menntamálaráðuneytið til Heimsminjaskrifstofu UNESCO, París.
26. nóvember 2007. Vegagerðin til Heimsminjaskrifstofu UNESCO, París.
21. desember 2007. Vegagerðin til Umhverfisstofnunar. Athugasemdir við tölvupösta Tryggva Felixsonar 15. desember 2007 til 15. mars 2008.
21. mars 2008. Björn Bjarnason, formaður Þingvallanefndar, til höfundar (tölvupóstur).
12. apríl 2008. Pétur M. Jónasson til Vegagerðarinnar. Um eignarnám í landi Miðfells.
29. maí 2008. Pétur M. Jónasson til Heimsminjaskrár UNESCO.
10. júní 2008. Pétur M. Jónasson til Mechthild Rössler, Heimsminjaskrifstofu UNESCO, París.
16. júní 2008. Francesco Bandarin, Heimsminjaskrifstofu UNESCO, til íslenska sendiherrans í París.
30. júní 2008. Pétur M. Jónasson til Vegagerðarinnar. Um eignarnám í landi Miðfells.
17. júlí 2008. Pétur M. Jónassonar til umhverfisráðuneytisins. Stjórnsýslukæra vegna vanefnda Vegagerðar á skilyrðum um mælingar á loftbornu nitri.
5. október 2008. Pétur M. Jónasson til umboðsmanns Alþingis. Kvörtun vegna framhalds framkvæmda við Gjábackaveg.
27. október 2008. Umhverfisráðuneytið til Péturs M. Jónassonar. Svar við stjórnsýslukæru.
6. nóvember 2008. JP Lögmenn til samgönguráðherra. Kæra vegna eignarnáms lands undir veg og jarðefnis úr landi Miðfells.
24. nóvember 2008. Umboðsmaður Alþingis til Péturs M. Jónassonar. Frávísun erindis.
27. apríl 2009. Heimsminjaskrifstofa UNESCO, París, til menntamálaráðuneytisins.
21. janúar 2010. Mennta- og menningarmálaráðuneytið til Heimsminjaskrifstofu UNESCO, París.
4. nóvember 2016. Pétur M. Jónasson til höfundar.

HEIMILDIR

1. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson (ritstj.) 2011. Thingvallavatn – A unique world evolving. Reykjavík: Opna. 303 bls.
2. Vegagerðin 2008, 20.5. Lyngdalsheiðarvegur (365), Þingvallavegur – Laugarvatnsvegur. Auglýsing. Sótt í apríl 2020 á: <http://www.vegagerdin.is/framkvamdir/utbod/nidurstodur-utboda/nr/3550>
3. Pétur M. Jónasson 2004. Um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess. Fylgiskjal I í þingskjali nr. 322/2004–2005, frumvarpi til laga um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess (stjórnarfrumvarp, umhverfisráðherra). Slóð frv. og grg.: <http://www.althingi.is/altext/131/s/0322.html>
4. Lög um verndun Þingvallavatns og vatnasviðs þess nr. 85/2005. Slóð: <https://www.althingi.is/lagas/149b/2005085.html>
5. Þingskjal nr. 525/1993–1994. Tillaga til þingsályktunar um samgöngubætur í uppsveitum Árnassýslu (flutningsmenn Guðni Ágústsson og Eggert Haukdal). Slóð: <http://www.althingi.is/altext/117/s/0525.html>
6. Skipulagsstofnun 2004. Gjábackavegur (365): Laugarvatn – Þingvellir, Bláskógabyggð. Úrskurður Skipulagsstofnunar um mat á umhverfisáhrifum, 11. nóvember 2004. Slóð: <https://www.skipulag.is/media/attachments/Umhverfismat/758/2004060001.PDF>
7. Þingsályktunum um fjögurra ára samgönguáætlun fyrir árin 2005–2008. Sótt í apríl: <https://www.althingi.is/altext/131/s/pdf/1441.pdf>
8. Landvernd [2008, mars]. Gjábackavegur. Greinargerð Landverndar um valkosti í vegagerð við Þingvallavatn. Reykjavík: Landvernd. 15 bls. Slóð: <https://drive.google.com/file/d/1K9IgeYBKQ3bpPRZJpYYF40VvD2GKCS32/view?usp=sharing>
9. VSÓ Ráðgjöf 2005, desember. Mat á umhverfisáhrifum. Ný matsskýrsla. Gjábackavegur (365): Laugarvatn – Þingvellir. (Unnið fyrir Vegagerðina). Reykjavík: VSÓ ráðgjöf. 141 bls. Slóð: [https://www.vegagerdin.is/vefur2.nsf/Files/Gjab2005skyrsla/\\$file/Skyrsla_Gjabbackavegur.pdf](https://www.vegagerdin.is/vefur2.nsf/Files/Gjab2005skyrsla/$file/Skyrsla_Gjabbackavegur.pdf)
10. Landform 2001. Aðalskipulag Laugardalshrepps 2000–2012. Sótt í apríl 2020 á: <https://landform.is/portfolio/ask-laugardalur/>
11. VSÓ Ráðgjöf 2004, júlí. Gjábackavegur (365): Laugarvatn – Þingvellir. Mat á umhverfisáhrifum: Matsskýrsla; Kort og myndir. (Unnið fyrir Vegagerðina). Reykjavík: VSÓ Ráðgjöf og Vegagerðin. 102+[23] bls. (Varðveitt á skjallasafni Vegagerðarinnar).
12. Umhverfisráðuneytið 2005. Mál 04110052 (úrskurður ráðuneytisins frá 28. júní 2005 um mat á umhverfisáhrifum Gjábackavegar). Slóð: <https://www.stjornarradid.is/default.aspx?pageid=0e3c47f7-5369-11e8-9428-005056bc4d74&newsid=f482d46e-600e-11e8-942c-005056bc530c&cname=Úrskurdir%20umhverfisraduneytis>
13. Umhverfisráðuneytið 2007. Mál 06050132 (úrskurður ráðuneytisins 10. maí 2007 um kæru Péturs M. Jónassonar vegna úrskurðar Skipulagsstofnunar, frá 24. maí 2006, um mat á umhverfisáhrifum Gjábackavegar). Slóð: <https://www.stjornarradid.is/efst-a-baugi/frettir/stok-frett/2007/05/18/Mal-06050132/>
14. Eydís S. Eiríksdóttir 2008. Efnasamsetning úrkomu á Íslandi: Samantekt gagna frá Rjúpnahæð, Írafossi, Vegatungu, Litla-Skarði og Langjökli. Reykjavík: Raunvísindastofnun Háskólans (RH-01-08). Á vefsetri Hafrannsóknastofnunar, slóð: <https://www.hafogvatn.is/is/midlun/utgafa/ritaskra/efnasamsetning-urkomu-a-islandi-samantekt-gagna-fra-rjupnahaed-ira-fossi-vegatungu-litla-skardi-og-langjokli>
15. Vegagerðin 2020. Umferð á þjóðvegum. Slóð: <http://www.vegagerdin.is/upplysingar-og-utgafa/umferdin/umfthjodvegum/>
16. Pétur M. Jónasson 2008. Stefna (lögð fram í Héraðsdómi Reykjavíkur 27. mars 2008; á hendur vegamálastjóra fh. Vegagerðarinnar). Á vefsetri Landverndar, slóð: <https://drive.google.com/file/d/1Um8u-pUqtB7kxyMFefRBD7z2cJKPrTVf/view?usp=sharing>
17. Héraðsdómur Reykjavíkur 2008. Dómur Héraðsdóms Reykjavíkur 5. desember 2008 (fylgir dómi Hæstaréttar í máli 696/2008, sjá næstu tilvísunargrein).
18. Hæstiréttur 2009, 1. október. Dómur. Mál nr. 696/2008. Slóð: <https://www.haestirettur.is/default.aspx?pageid=347c3bb1-8926-11e5-80c6-005056bc6a40&id=24eb8159-2491-49cf-8cb4-402a7b29e086>
19. Lög um þjóðgarðinn á Þingvöllum nr. 47/2004. Slóð: <https://www.althingi.is/lagas/150b/2004047.html>

UM HÖFUNDINN



Tryggvi Felixson er menntaður auðlindahagfræðingur og starfaði sem slíkur bæði við Seðlabanka Íslands og í fjármálaráðuneytinu. Hann starfaði einnig í umhverfisráðuneytinu, var framkvæmdastjóri Landverndar 1999–2006, og ráðgjafi og stjórnandi hjá Norrænu ráðherranefndinni og Norðurlandaráði í tæplega 17 ár með aðsetur í Kaupmannahöfn. Tryggvi var kjörinn formaður Landverndar í apríl 2019. Hann starfar nú sem ráðgjafi og leiðsögumaður.

PÓST- OG NETFANG HÖFUNDAR / AUTHOR'S ADDRESS

Tryggvi Felixson
Reynihvammi 25
200 Kópavogi
tryggvifel@gmail.com

Skúli Skúlason og Sigurður Sveinn Snorrason

Fjölbreytni og þróun bleikjunnar í Þingvallavatni

ALLMARGAR RANNSÓKNIR hafa farið fram á tilurð og líffræðilegri stöðu fjögurra afbrigða bleikju í Þingvallavatni, og jukust mjög í viðamiklu rannsóknarverkefni sem hófst á áttunda áratug síðustu aldar undir stjórn Péturs M. Jónassonar. Fjölmargir hafa komið að þessum rannsóknum, ekki síst nemendur í framhaldsnámi, og niðurstöður hafa vakið mikla athygli. Í ljós hefur komið að bleikjuafbrigðin hafa próast innan vatnsins síðan það myndaðist í lok síðasta jökulskeiðs, og er aðgreining þeirra nátengd fjölbreytni búsvæða og fæðu. Vegna lítillar samkeppni við aðrar tegundir um þessar auðlindir – samhliða mikilli samkeppni innan bleikjustofnsins sem upphaflega kom í vatnið – má gera ráð fyrir að rjúfandi náttúrulegt val hafi samhliða auknum breytileika svipgerða leitt til upphaflegrar þróunar afbrigðanna, og þau síðan að miklu leyti myndað æxlunarlega einangraða stofna. Þróun afbrigðanna hefur leitt til þess að bleikjan nýtir nú allar meginvistir vatnsins og hefur þannig haft mikil áhrif á vistkerfi þess. Rannsóknirnar hafa gefið okkur mikilvæga innsýn í þroskaferlana sem búa að baki breytileikum tiltekinna svipfarsþátta, og hvernig samspili þessa breytileika og náttúrulegs vals er háttað. Þannig virðast áhrif umhverfisþátta á þroska svipgerða hafa verið mikil í upprunalega stofninum en slíkur mótanleiki síðan minnkað eftir því sem afbrigðin greindust að og aðlöguðust mismunandi vistum. Auðlindafjölbreytni bleikjanna í Þingvallavatni á sér hliðstæðu í ýmsum öðrum tegundum ferskvatnsfiska, sérstaklega á norðurslóðum, en á síðustu áratugum hafa rannsóknir á þessu sviði stórukið skilning á þróun líffræðilegrar fjölbreytni og myndun nýrra tegunda. Í þessari grein veitum við yfirlit um rannsóknir á afbrigðum Þingvallahleikjunnar, tengjum það við almenna þekkingu í vist-, þróunar- og þroskafræði, og þýðingu alls þessa fyrir framtíðaráætlanir um skynsamlega nýtingu og verndun Þingvallavatns og vistkerfisins sem þar hrærist.

INNGANGUR

Bleikja (*Salvelinus alpinus*) er mikilvægur hluti af vistkerfi Þingvallavatns. Er það ekki síst vegna þess að þar finnast fjögur bleikjuafbrigði sem hafa þróast í vatninu frá lokum síðasta jökulskeiðs¹⁻⁴ fyrir 10–12 þúsund árum.⁵ Þannig nýtir bleikjan sér fæðu í öllum búsvæðum vatnsins, á strandbotninum, í kransþörungabeltinu, á djúpbotni og úti í vatnsbolnum.⁶⁻⁸

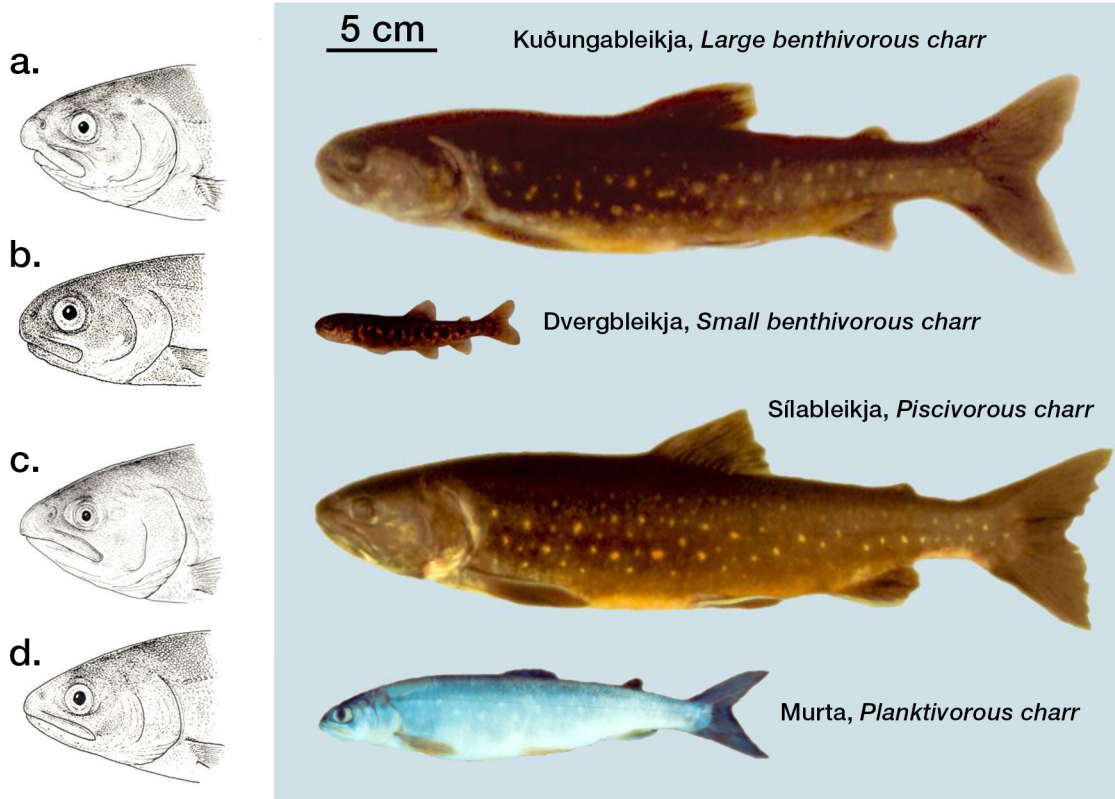
Víst má telja að frá fornu fari hafi bændur sem höfðu nytjar af Þingvallavatni vitað af fjölbreytni bleikj-

unnar í vatninu, en elsta ritheimild þar sem bleikjuafbrigða er getið er grein sem Arthur Feddersen ritaði um laxveiðar og silungveiðar á Íslandi og birtist árið 1885.⁹ Í kjölfarið stunduðu Bjarni Sæmundsson¹⁰⁻¹³ og síðan Árni Friðriksson¹⁴ rannsóknir á bleikjuafbrigðunum. Þegar Þingvallavatnsrannsóknir undir stjórn Péturs M. Jónassonar hófust á áttunda áratug síðustu aldar var fljótlega hafist handa við skipulegar rannsóknir á bleikjunni.^{6,15-17} Í stuttu máli markaði þetta upphaf viðamikilla rann-

sókna á vist-, þróunar-, þroskafræði og erfðafræði bleikjunnar og eru þær enn í fullum gangi. Niðurstöður þeirra hafa verið birtar víða, en meginþorra þess efnis er að finna í alþjóðlegum tímaritum eða bókum. Frá því að hið viðamikla rit *Þingvallavatn – undraheimur í mótun* kom út árið 2002 hefur lítið verið ritað um bleikjuafbrigðin á íslensku, en þeim mun meira í á ensku. Mikill fjöldi fólks, íslenskt og erlent, hefur komið að þessum rannsóknum, þar af margir nemendur í meistara- og doktorsnámi við íslenska og erlenda háskóla.

Óhætt er að segja að bleikjuafbrigðin í Þingvallavatni hafa vakið mikla athygli og eru þau meðal annars höfð sem kennslubókardæmi um þróun fjölbreytni innan tegunda og myndun nýrra tegunda,^{18,19} sem og kynnt á opinberum náttúrusýningum; sjá sýningu Náttúruminjasafns Íslands um *Vatnið í náttúru Íslands* (<https://nmsi.is/vatnid-i-natturu-islands/>) og sýningu í gestastofu Þjóðgarðsins á Þingvöllum, *Hjarta lands og þjóðar* (<https://www.thingvellir.is/thjonusta/gestastofa/>).

Á allra síðustu árum hafa komið fram sífellt fleiri dæmi um myndun bleikjuafbrigða í vötnum sem urðu til á svæðum huldum ís á síðasta jökulskeiði. Hér má nefna þrjú afbrigði í Skogsfjordsvatni í Norður-Noregi,²⁰ fjögur í Tinnsjön í Noregi sunnanverðum²¹ og fimm í vötnunum Tasersuaq og Saqqaata Tasia á Vestur-Grænlandi.²² Í Kronotskoje-vatni á Kamtsjatkaskaga austast í Síberíu hafa myndast sjö afbrigði af Dolly Vardenbleikju, *Salvelinus malma*.²³ Sambærileg afbrigðamyndun hefur átt sér stað hjá ýmsum öðrum norðlægum tegundum ferskvatnsfiska.²⁴ (viðauka)



1. mynd. Bleikjuafbrigðin fjögur í Þingvallavatni: a.) 30 cm löng kuðungableikja, b.) 8,5 cm löng dvergbleikja, c.) 35 cm löng sílableikja, og d.) 19 cm löng murta. Allir fiskarnir eru kynþroska. Teikningarnar sýna mismunandi lögun höfuðs og kjálka. Murtan og sílableikjan eru jafnmynntar með oddmjótt trýni en dverg- og kuðungableikjurnar sýna ungæðisleg einkenni, með kúpt trýni og undirmynntar. – Four morphs of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Thingvallavatn, Iceland: a.) large benthivorous charr (33 cm), b.) small benthivorous charr (8.5 cm), c.) piscivorous charr (35 cm), and d.) planktivorous charr (19 cm). All are sexually mature. Drawings show the differences in head morphology, with the planktivorous and piscivorous morphs displaying the presumed ancestral characteristics, pointed snout and terminal mouth, and the benthivores displaying a derived, paedomorphic condition, blunt snout and subterminal mouth. Teikningar/Drawings: Eggert Pétursson.

VISTFRÆÐI BLEIKJUAFBRIGÐANNA

Vistfræðileg aðgreining bleikjuafbrigðanna fjögurra er grunnur þess að skilja uppruna þeirra og aðskilnað. Þetta kemur meðal annars í ljós í heitum þeirra – sílableikja, murta, kuðungableikja og dvergbleikja (eða gjámurta),⁶ sem vísa annars vegar til fæðuvals og hins vegar til líkamsvaxtar (1. mynd). Þannig endurspeglar mismunandi svipfar bleikjanna – útlit, lífssaga og atferli – búsvæði þeirra og fæðu.^{2,7,8,25} Það kemur því ekki á óvart að hugtakið auðlinda-fjölbreytni (e. resource polymorphism) er gjarnan notað til að lýsa þess háttar breytileika innan tegunda.^{26–28} Slíkur breytileiki er fullt eins mikilvægur og tegundafjölbreytni þegar kemur að því að meta verðmæti vistkerfa.²⁹

Borið saman við önnur vötn þar sem bleikjuafbrigði finnast, héraendis og erlendis, eru afbrigðin í Þingvallavatni óvenjulega mörg (oft finnast einungis tvö afbrigði í vötnum) og vistfræðileg

aðgreining þeirra mjög skýr og stöðug, bæði innan ársins og milli ára.^{3,4,30,31} Seiði allra afbrigðanna hefja virkan lífsferil sinn á milli steina á strandbotninum þar sem þau lifa aðallega á lirfum og púpum rykmýs.^{1,32–34} Síðla sumars fara murtuseiðin að leita út í vatnsbolinn þar sem dýrasvif er meginfæðan, aðallega langhalafló (*Daphnia longispina*) og rykmýspúpur. Kuðungableikjan og dvergbleikjan halda sig áfram við hraunbotninn á síðari ævistigum og éta aðallega vatnabobba og skordýralirfur. Það skilur þær hins vegar að dvergbleikjan getur í krafti smæðar sinnar betur nýtt sér glufur, gjótur og gjár á botninum. Lítið er vitað um ungstig sílableikjunnar en þegar hún hefur náð tiltekinni stærð fer hún að éta hornsili (*Gasterosteus aculeatus*), sem er aðalfæða hennar upp frá því (2. mynd).^{7,32,35} Ólík snirkjudýrafána bleikjuafbrigðanna endurspeglar fæðu þeirra og búsvæði.^{35,36} Af ofangreindu má

sjá að það er ekki að ósekju að Bjarni Sæmundsson og Árni Friðriksson lýstu sumum þessara afbrigða sem sérstökum undirtegundum.^{13,14}

ÞRÓUNARSAGA BLEIKJUAFBRIGÐANNA

Tilgátur um tilurð og viðhald bleikjuafbrigðanna í Þingvallavatni endurspeglar almennari spurningar og kenningar um aðlögun og tegundamyndun. Þess vegna geta rannsóknir á afbrigðamynduninni í Þingvallavatni varpað ljósi á orsakasamhengi hraðrar aðlögunar og tegundamyndunar. Liggur beint við að spyrja hvaða ytri þættir hafi ráðið mestu um þróunina þar. Hugmyndir Charles Darwins og Alfreds Wallace um náttúrulegt val og þróun byggðust að umtalsverðu leyti á því hvernig umhverfisþættir hafa áhrif á útbreiðslu, fjölda, æxlun og fjölbreytni lífvera. Kenningar um vistfræðilegan uppruna auðlinda-fjölbreytni eiga þannig rætur í

hugsun Darwins og Wallace um þróun. Þessar hugmyndir gera ráð fyrir því að lítil samkeppni milli tegunda, sem felur í sér vistfræðileg tækifæri, samhliða mikilli samkeppni innan tegundar sé ein meginforsenda þess að ólík afbrigði þróist út frá einni tegund. Þetta hefur verið stutt með rannsóknum.^{24,26,28,37}

Í Þingvallavatni finnast einungis þrjár tegundir fiska, hornsíli og urriði (*Salmo trutta*) auk bleikju. Því má ætla að samkeppni milli tegunda um búsvæði og fæðu hafi lengstum verið lítil, einkum þegar borið er saman við ferskvatnskerfi meginlandanna beggja vegna Atlantshafsins, þar sem tegundir fiska eru mun fleiri, til dæmis um 56 í Skandinavíu.³⁸ Aftur á móti má leiða að því líkur að fljótlega eftir að bleikjan haslaði sér völl í Þingvallavatni hafi mikil samkeppni milli einstaklinga og hópa bleikjunnar orðið drifkraftur afbrigðamyndunar. Þetta má hugsanlega rekja til þess að grunnbotninn býður upp á víðáttumikil hrygningar- og seiðabúsvæði. Hafi þetta átt við strax eftir landnám bleikju í vatninu hefur seiðafjöldinn haft í för með sér harða samkeppni uppaxandi fisks og fullorðins fisks. Þessi áhrif eru enn greinileg í murtustofninum. Þar svara stórir seiðarárgangar aukinni samkeppni um fæðu með því að verða kynþroska fyrr og við minni líkamsstærð, en eldri og stærri einstaklingar fara halloka.^{39,40}

Auk harðrar samkeppni um auðlindir vatnsins koma fjölmargir aðrir vistfræðilegir þættir við sögu. Hugsanlega hefur skipt máli að í vatninu eru vel aðgreind búsvæði með ríkulegum og nokkuð stöðugum samfélögum hryggleysingja. Þá hefur víðáttumikill og margbreytilegur hraunbotn líkast til stuðlað að sérstæðri aðlögun kuðunga- og dvergbleikju – snubbóttu trýni og stuttum neðri kjálka.² Sams konar búsvæði einkenna ótal lindarvötn á eldvirka beltinu og þar er iðulega að finna smávaxna bleikju með slíkum einkennum.⁴¹

Fleira kemur til. Afrán fiska og fugla hefur vafalítið haft mótandi áhrif á afbrigðin, svo sem afrán urriða á murtu, enda eru búsvæði þeirra gerólik hvað snertir möguleika til að verjast árásum.^{39,42} Þá hefur ólík sníkjudýrafána bleikjuafbrigðanna áhrif á afkomu þeirra og hegðun.^{35,43} Ólífrænar þættir,

svo sem vatnshiti, ekki síst innstreymi kalds lindarvatns, hafa einnig þýðingu fyrir bleikjuafbrigðin, til dæmis þegar velja þarf hentug hrygningarsvæði og tryggja fæðuframbod fyrir ungvíði sem klekst á miðjum vetri.^{32,34}

SKYLDLEIKI OG UPPRUNI BLEIKJUAFBRIGÐANNA

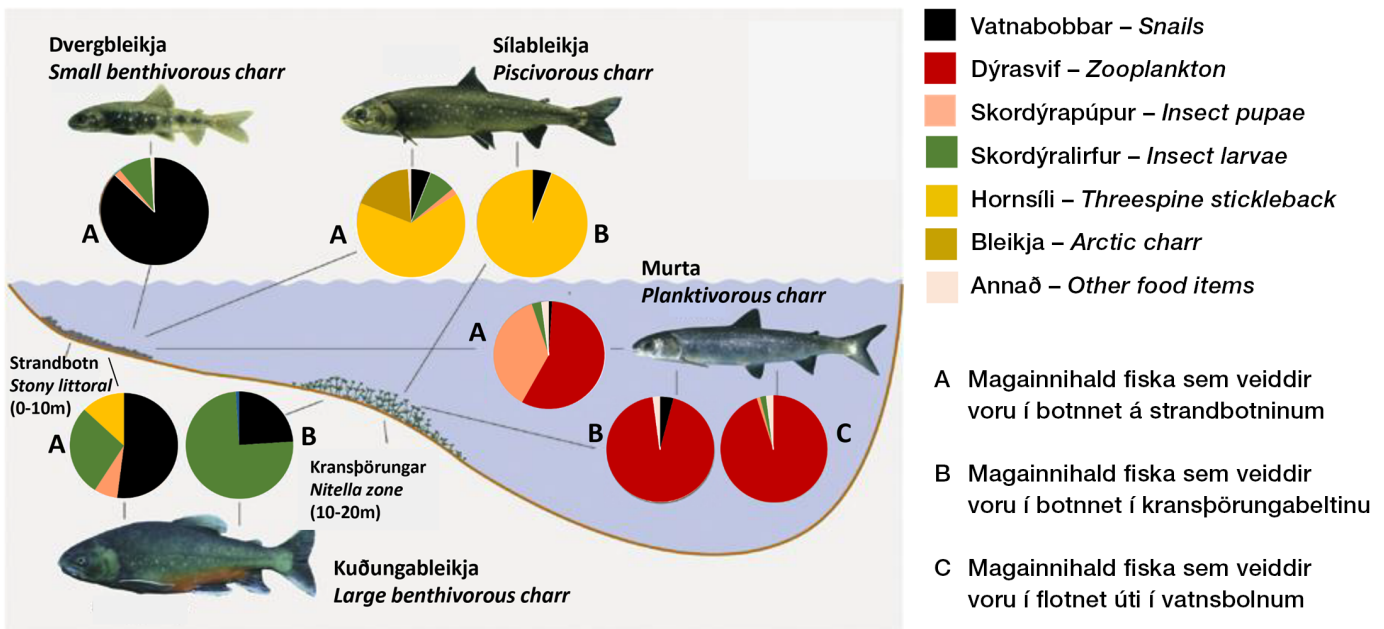
Umtalsverðar rannsóknir hafa verið gerðar á skyldleika bleikjuafbrigðanna. Í fyrstu beindust þær að breytileika tveggja ensíma og sýndu að afbrigðin voru náskyld.⁴⁴ Á síðustu tveim áratugum hafa stórstígar framfarir á sviði erfðagreiningar gert okkur kleift að gera mun nákvæmari greiningar á erfðabreytileikanum. Þær sýna hve mikið bleikjuafbrigðin æxlast innbyrðis, og hvernig stofnarnir hafa mögulega greinst að. Í ljós hefur komið að kuðungableikja, dvergbleikja og murta blandast lítið.^{45,46} Þá styðja gögnin tilgátu um að sumar sílableikjur séu upphaflega murtur sem læra að éta hornsíli² en aðrar séu blendingar slíkra fiska og kuðungableikju.^{45,47} Við vikjum nánar að þessu síðar í tengslum við æxlunarlíffræði afbrigðanna. Í öðru lagi er ljóst að afbrigðin í Þingvallavatni eru skyldari hvert öðru en svipuðum afbrigðum í öðrum vötnum.^{46,48} Þetta sýnir að afbrigðin eiga sér sameiginlegan uppruna í fiskum sem hafa sest að í vatninu í lok síðasta jökulskeiðs og einangrast þar þegar ófiskgengir fossar mynduðust í Soginu. Rannsóknir benda eindregið til þess að bleikjan sem haslaði sér völl á Íslandi þegar ísaldarjökullinn hopaði hafi verið sjóbleikja sem lifði ísöldina af á ákveðnum svæðum Evrópumegin hafsins.^{49,50} Það er í samræmi við niðurstöður margra annarra rannsókna, hér heima og erlendis, á tilurð samsvæða afbrigða bleikju og annarra ferskvatnsfiska.^{51,52} Af öllu þessu má álykta að bleikjuafbrigðin hafi aðskilist í vatninu á síðustu 10 þúsund árum eða svo, og að sú þróun tengist mjög þeim vistfræðilegu aðstæðum sem þar eru. Þetta er mjög mikilvægt, því að sú staðreynd að bleikjuafbrigði hafa þróast hratt, og í samræmi við aðstæður í hverju vatni fyrir sig, gefur ómetanlegt tækifæri til að rannsaka hlut vistfræðilegra þátta í þróun bleikjuafbrigðanna.

ÞRÓUNARFERLI AFBRIGÐAMYNDUNAR

YTRI DRIFKRAFTAR

Þróunarvistfræði snýst um að greina áhrif hins vistfræðilega umhverfis á þróun fjölbreytni⁵³ en hin síðari ár hefur komið í ljós að slík þróun getur verið mun hraðari en áður var talið.⁵⁴ Áhrif vistfræðilegra þátta á þróun afbrigða, tegunda og fjölbreytni lífvera geta verið með tvennum hætti. Annars vegar hafa vistfræðileg öfl áhrif á afkomu og æxlunarmöguleika, og stuðlað þannig að vali svipgerða milli kynslóða og haft áhrif á þróun svipfarsbreytileika innan stofna og milli stofna. Þetta gerist aðeins ef svipfar erfist milli kynslóða, vegna beinna tengsla við breytileika erfðaefnisins (DNA), vegna erfðaþátta sem hafa áhrif á *virgni* þess eða vegna upplýsinga sem miðlað er milli kynslóða með öðrum hætti, svo sem með hormónum í forða eggja eða beinum áhrifum foreldra á afkvæmi sem hafa áhrif á svipgerð þeirra. Síðarnefndu atriðin njóta sívaxandi athygli.^{55,56} Hins vegar hafa umhverfisþættir, svo sem hiti og fæða, mótandi áhrif á *þroska* svipgerða; útlit, vöxt, atferli o.fl.. Slíkur mótanleiki (einnig nefnt sveigjanleiki) svipfars/svipgerða (e. phenotypic plasticity) er nú talinn mikilvægur þáttur við þróun fjölbreytni, myndun afbrigða og nýrra tegunda.^{57,58} Þessir tveir þættir, náttúrulegt val og mótanleiki, spila saman. Svipfarsbreytileiki innan stofna er forsenda þess að náttúrulegt val geti átt sér stað. Það þarf að vera eitthvað að velja úr. Ef hluti þess breytileika stafar af mótanleika innan kynslóða getur hann haft áhrif á þróunarferlið.^{24,57,59} Mótanleiki er lífverunni oftast ekki „hagstæður“, og getur aukid lífslíkur hennar og æxlunargetu.^{60 o.v.} Það gæti bent til þess að þau frumulíffræðilegu kerfi sem mótanleikinn byggist á séu aðlaganir byggðar á undangenginni þróun, enda er hann breytilegur innan tegundar og milli tegunda.^{61 o.v.} Á hinn bóginn getur mótanleiki einnig haft öfug áhrif og dregið úr mikilvægum hæfnisþáttum.⁶²

Lítum nánar á samband vistfræðilegra þátta og náttúrulegs vals við þróun bleikjuafbrigðanna. Ólík svipgerð afbrigðanna virðist vissulega endurspeglar umhverfi þeirra, búsvæði og fæðuval, svo sem rennilegt útlit murtu og sílableikju, og undirmyndir



2. mynd. Fæðuval og búsvæðaskipting bleikjuafbrigðanna í Þingvallavatni. Skífuritín sýna magainnihald fiska (A) veiddra í botnnet á strandbotninum (2–8 m dýpi), í (B) kransþörungabeltinu (12–10 m dýpi) og (C) úti í vatnsbolnum (0–72 m dýpi) síðsumars (ágúst-september). Skífuritín eru byggð á óskúfríri þurrvigt fæðuhópa í magainnihaldi bleikju veiddra 1983 og 1984.^{7,8} – Diet and habitat use of the four charr morphs in Thingvallavatn, Iceland. The pie-charts show the average stomach content of fish caught in bottom nets on (A) the littoral bottom (2–8 m depth), in the *Nitella* zone (12–20 m depth), and in floating nets in the pelagic zone (0–72) in late summer (August–September). The pie charts are based on the ash free dry weight of prey groups in the stomach samples.^{7,8}

skoltar dverg- og kuðungableikju (1. og 2. mynd). Rannsóknir, bæði athuganir á vistkerfum og tilraunir, á aðskilnaði ferskvatnsfiskafbrigða sýna að samband er milli umhverfisþátta annars vegar og afkomu og svipgerðarbreytileika hins vegar. Þetta eru sterkar vísbendingar um að náttúrulegt val hafi verið að verki við þróun afbrigðanna.^{37,63,64} Þessar rannsóknir hafa til að mynda stutt kenningar um mikilvægi samkeppni innan tegunda sem forsendu *rjúfandi vals* (e. disruptive selection) við þróun auðlindafjölbrigðni fiska.^{63,64} Slíkt val á sér til dæmis stað þegar fjölgun ákveðinnar svipgerðar í stofni leiðir til mikillar samkeppni, svo sem um fæðu. Þá njóta svipgerðir sem eru ólíkar þeirri algengustu aðstöðumunarins og tíðni þeirra eykst í stofninum. Þegar slík atburðarás er heimfærð upp á afbrigðin í Þingvallavatni má gera ráð fyrir því að stofninn sem upprunalega settist að í vatninu hafi verið með eina algenga svipgerð (líklega dæmigerð sjóbleikju) en vegna hagstæðra skilyrða hafi stofninn vaxið hratt og samkeppni milli einstaklinga um búsvæði og fæðu hardnað stig af stigi. Óvenjulegir einstaklingar, t.d. fiskar með óvenju rennilegan lík-

amsvöxt eða óvanalega undirmyndir fiskar, lærðu að nýta sér búsvæði eða fæðu sem hentaði þeim vel. Það dró úr neikvæðum áhrifum samkeppni við algengari svipgerðir og jók hlutfallslega hæfni þeirra sem voru ólíkir upphaflegu svipgerðinni. Þetta skiladi sér með tímanum í mismunandi afbrigðum. Rjúfandi val hefur átt sér stað.

Það er mjög erfitt að mæla náttúrulegt val í villtum stofnum, og krefst gagna um lifun og æxlunarárangur. Vaxtarhraði fiska getur þó verið nokkuð áreiðanlegur mælikvarði á þessa hæfnisþætti.⁶⁵ Með því að bera saman þrjá árganga fiska hefur reynst unnt að meta samband vaxtarhraða, sem hæfnismetils, við líkamslögun, fæðu og sníkjudýrabýrði murtu og dvergbleikju í Þingvallavatni. Af samanburðinum má leiða nokkuð öruggar líkur að því að rjúfandi val er að verki við aðskilnað afbrigðanna. Ekki er þó um einfalt samband fæðu og útlits að ræða, heldur flókið samspil þar sem sníkjudýr og mögulega afránshætta (t.d. urriða á dvergbleikju) kemur við sögu.³⁵ Rannsóknir á bleikjuafbrigðunum sem og öðrum fiskum hafa sýnt að hlutur sníkjudýra og afránshættu í rjúfandi vali getur verið

umtalsverður.^{66–68} Þegar á heildina er litið sýna þessar rannsóknir að samband svipgerðar, búsvæða, fæðu og sníkjudýra við þróun bleikjuafbrigðanna er mikilvægur þáttur.^{2,7,8,30,36,42,69,70,71} Höfum í huga að allt bendir til að bleikjuafbrigðin séu nú vel aðlöguð búsvæðum sínum og fæðu. Það minnir okkur á að á fyrri stigum aðskilnaðarins hefur eðli rjúfandi vals mjög líklega verið annað en við sjáum núna.

ÞROSKUNARFRÆÐILEG UNDIRSTADA SVIPFARSBREYTTILEIKA

Víkjum nú að tilurð svipgerðarbreytileikans sem náttúrulegt val getur verkað á. Það er sameiginlegt viðfangsefni þroskunar- og þróunarfræðinnar.^{72,73} Hér er viðfangsefnið breytileiki í svipgerð milli einstaklinga innan hvernar kynslóðar. Hann getur verið fólgin í mismun í lögun höfuðs og kjálka, í því hversu straumlinu- eða kubbslaga einstaklingarnir eru, hvernig vexti og kynþroska er háttad og í mismunandi atferli einstaklinga. Líklegt er að allir þessir þættir hafi áhrif á árangur fiskanna í lífshlaupinu. Hvers vegna er þroskaferlið breytilegt? Hvernig verður frjóvgað hrogn að kynþroska bleikju? Í

stuttu máli einkennist þroskun einstaklinga af samspili vaxtar (þ.e. frumuskiptinga), sérhæfingu frumna og myndunar líffæra og líkamshluta og skipanar þeirra í starfandi líkama.⁷⁴ Þroskinn ræðst af flóknu samspili milli gena og tengdra lífefnafræðilegra þátta og ferla í frumum, sem og af aðstæðum sem samhliða skapast innan og milli frumna og vefja, aðstæðum sem geta mótast af margvíslegum innri og ytri umhverfisþáttum. Til hæðarauka má lýsa þessu sem flóknu samskiptaferli þar sem eðli skilaboða, túlkun þeirra og varðveisla ræður þeim leiðum sem þroskinn fer. Það er síðan breytileikinn – eða frávikin (e. bias) – í þessum samskiptum og þroskaleiðum tiltekinna frumna eða frumuhópa sem á endanum ræður svipgerð hvers einstaklings og því hvernig mismun milli einstaklinga er háttad.^{75,76} Það sem skiptir máli fyrir þróun er að einstaklingar í stofni eru ekki allir eins. Sá breytileiki getur jafnvel stafað af smávægilegum breytingum eða „truflun“ í atburðarás þroskunarinnar.^{76–78} Í sumum tilfellum geta þessar breytingar verið umtalsverðar og birst sem vansköpun, en stundum geta stórar breytingar verið hagstæðar og haft mikla þýðingu fyrir þróun stofns.^{75,79} Frávik, lítil eða stór, geta tengst stökkbreytingum í genum eða stýriröðum þeirra, eða breytilegum umhverfisþáttum í þroskaferlinu (sjá fyrri umfjöllun um mótanleika). Þetta ítrekar mikilvægi þess að skoða ætíð samspil þessara þátta. Okkur er samt að tala um „umhverfi“ og „erfðir“ sem aðskilda áhrifaþætti en þegar kemur að þroska svipgerða er þessi aðgreining ekki gagnleg og getur valdið misskilningi.^{80,81} Hægt er að aðgreina magnbundna erfða- og umhverfisþætti innan stofns og milli stofna með tölfræðilegum aðferðum stofnerfðafræðinnar. Þegar kemur að því að skilja eðli einstaklingsþroskunar og breytileika þeirra í stofnum er á hinn bóginn óhjákvæmilegt að ganga út frá samvirkni margra þátta.^{24 o.v.}

ÞROSKUN BLEIKJUAFBRIGÐANNA

Undanfarin ár hefur þekking á boðskiptaferlum þroskunar stóruakist, meðal annars vegna nýrra og öflugra rannsóknaraðferða, og þetta hefur haft spennandi áhrif á rannsóknir á bleikjuafbrigðunum. Eins og fram hefur komið

mælist greinilegur munur á erfða-breytileika bleikjuafbrigðanna, og staðfestir hann að þau eru að aðskiljast sem sérstakir stofnar.^{45,46} Vera má að hér séum við að verða vitni að upphafi tegundamyndunar en lítið er hægt að segja um líkurnar á að slíkt ferli gangi til enda í vatninu (sjá þó ^{22,51}). Þessi greining er aðallega byggð á hlutlausum erfðabreytileika sem gefur tækifæri til að mæla skyldleika afbrigðanna, en í sumum tilfellum geta ákveðnar arfgerðir tengst svipgerðarbreytileika sem hefur þýðingu fyrir afkomu viðkomandi einstaklinga.⁴⁵ Nýlegar rannsóknir hafa sýnt að breytileiki í þroskun svipgerða er nátengdur því hvenær í þroskaferlinu, hvar í fóstrinu og við hvaða ytri og innri aðstæður (e. context) tiltekin gen eru tjáð (e. gene-expression).^{24,82} Oft er talað um „genastjórnun“ í þessu sambandi, en það orð getur verið villandi, meðal annars vegna þess að „ákvarðanir“ um virkni tiltekinna gena byggjast hverju sinni á ferlum og víxlverkunum í viðkomandi frumum.⁸³ Genamengið er þannig í svipuðu hlutverki og önnur líffæri frumunnar, sem saman ákvarða starfsemi hennar. Þær ákvarðanir felast meðal annars í að varðveita skilaboð úr umhverfi frumunnar, túlka þau og bregðast við þeim.^{84,85}

Margar tilraunir með að ala afkvæmi bleikjuafbrigðanna úr Þingvallavatni við aðstæður þar sem umhverfisþáttum eins og hita og ljósi er stýrt hafa sýnt að þótt þau séu alin við sambærileg skilyrði hafa þau sterka tilhneigingu til að líkjast foreldrum sínum. Mikilvægt er að útlitsmunur afkvæmahópanna, og þá sérstaklega lögun og kölkun kjálka- og höfuðbeina, kemur fram hjá fóstrum og ungum seiðum.^{86–90} Svipgerðarmunur kemur einnig fram í atferli seiða, vexti og kynþroskaaldri.^{42,91} Gerðar hafa verið eldistilraunir með afkvæmahópa afbrigðanna úr Þingvallavatni þar sem líkt er eftir aðstæðum þeirra í vatninu. Hefur þá verið borin saman útlitsþroskun afkvæma sem fá sviflæga og botnlæga fæðu. Niðurstöðurnar sýna að seiði sem fá botnlæga fæðu þroska einkum útlit sem líkist botnbleikjunum, en seiði sem fá sviflæga fæðu líkjast sviflægum bleikjum.^{92–94} Þetta er í samræmi við útkomu svipaðra tilrauna á öðrum bleikjuafbrigðum,^{95, 96} og á afbrigðum annarra ferskvatnsfiska (sjá samantekt

Parsons og Robinson, 2006⁹⁷). Þessar rannsóknir staðfesta að þroskun svipgerða getur mótast af umhverfinu og líklegt er að þessi mótanleiki skipti máli fyrir afkomu bleikjuafbrigðanna.²⁴

Í eldistilraununum hefur komið í ljós, meðal annars með raðgreiningu RNA, að breytileiki í þroskaferli milli afkvæmahópa afbrigða kemur fram snemma á fósturstigi og snertir mörg kerfi þroskunar fiskanna.⁹⁸ Áhugavert er að skoða útlitsþroskann sérstaklega, en eins og fram hefur komið benda tilraunir til að rúnnað trýni og stuttur neðri kjálki hjá afkvæmum tengist því að höfuðbeinin þroskast (þ.e. kalki) hlutfallslega snemma á fósturstigi.^{86,90,91,99,100} Rannsóknir og tilraunir Parsons o.fl. á sikliðum úr Malavívatni í Afríku¹⁰¹ sýna að snemmbroskun beina festir seiðaeinkenni höfuðkúpunnar í sessi, sem síðan einkenna svipgerð fisksins síðar. Þetta má heimfæra á dvergbleikju og kuðungableikju, sem líkjast seiðum og jafnvel fóstrum meira en murtur og sílableikjur.⁸⁸ Slík þróun útlitseinkenna nefnist yngingarþróun (e. paedomorphosis).¹⁰² Snemmbroskun beina getur tengst virkni gena sem tengjast svokölluðum glúkórtík-óíð-efnaferlum (e. glucocortico (GC) pathway), en virkni þeirra er meiri í fóstrum dverg- og kuðungableikju en fóstrum murtu.⁸⁷ Glúkórtíkóíð-efnaferlin hafa áhrif á virkni svokallaðs Wnt-boðefnaferlis, sem vitað er að hefur áhrif á beinaþroskun fóstra.¹⁰³ Það var einmitt aukin Wnt-virkni sem tengdist snemmbroska beina og festingu fóstureinkenna sikliða í ofangreindum tilraunum Parsons o.fl.¹⁰¹ Gera má ráð fyrir að oftast tengist samspil innri og ytri áhrifaþátta á þroska beina virkni tiltekinna gena. Þannig hafa umhverfisþættir Malaví-sikliða, bæði snemmfæða og öndunarhreyfingar (fela í sér núning beina), áhrif á tjáningu *ptcl*-gensins sem tengist kölkunarhraða kjálkabeina.^{104,105} Rannsóknir sem þessar gefa vissulega innsýn í atburðarás þroskunar og mótanleika tiltekinna svipfarseinkenna, en form og eðli skilaboðanna og viðbragða við þeim þarfnast frekari skoðunar. Nýlega hófust viðamiklar eldistilraunir á afkvæmahópum (hreinir afkvæmahópar og blendingar) afbrigða Þingvallyableikjunnar til að kanna hvort og þá hvernig breytilegt fæðuumhverfi

mótar þroskaferli útlitseinkenna, svo sem ferli sem ráða lögun trýnis og hlutfallslegri lengd neðri kjálkans, og hvort hægt er að tengja slíkar breytingar við virkni tiltekinna gena.¹⁰⁶

Sambærilegar rannsóknir á þróun smæðar og hægum vexti dvergbleikjunnar í Þingvallavatni og nokkrum öðrum lindarvötnum hafa leitt í ljós að þetta tengist mismikilli virkni í svokölluðum mTOR-boðskiptaferlum. Virkni þessara ferla í fumum ungvíðis endurspeglar framboð næringar í umhverfi fisksins. Breyting í virkni mTOR-boðskiptaferlanna hefur varanleg áhrif á próteínframleiðslu sem tengist vöðvavexti, jafnvel þótt næg fæða sé til staðar.¹⁰⁷ Minni sveigjanleiki í virkni þessara boðskiptaferla í botnbleikjuafbrigðunum bendir til skordunar (e. canalization) þroskaferilsins, sem styður þá tilgátu að botnbleikjuafbrigðin í Þingvallavatni séu síður mótanleg en murtan og sílableikjan hvað vaxtarferil snertir. Ofangreindar eldistilraunir Parsons o.fl.^{92,93} studdu líka þessa tilgátu og sýndu enn fremur að bleikjuafbrigðin í Vatnshlíðarvatni í Skagafjarðarsýslu eru ekki aðeins mun minna svipfarslega aðskilin en bleikjuafbrigðin í Þingvallavatni, heldur einnig mótanlegri. Verið er að rannsaka hversu mótanleg sjóbleikjan er í samanburði við bleikjurnar í Þingvallavatni.¹⁰⁶

ÁHRIF HROGNASTÆRÐAR

Líkt og aðrir laxfiskar hefur bleikja frekar stór hrogn, en stærðin ákvarðast að langmestu leyti af forða sem fóstrin nýta sér til vaxtar og þroska. Auk forðans er þarna að finna margs konar efni, svo sem hormón, sem taka þátt í upphafsferlum fósturþroskans. Áhrifin sem þetta innra umhverfi getur haft á fóstur- og seiðaþroska eru kölluð móðuráhrif (e. maternal effects). Þar sem svipgerðarmunur afbrigðanna kemur fyrst fram á fósturstigi (sjá síðasta kafla) er eðlilegt að spyrja hvort mismikill forði í hrognum geti tengst mótanleika fósturþroska og þannig skipt máli fyrir afbrigðamyndun. Stærð fóstra og seiða bleikju er að hluta tengd stærð hrognanna sem þau koma úr.^{108,109} Ýtarleg athugun á vexti og kynþroska bleikjuafbrigðanna, og eldistilraun á afkvæmahópum þeirra, sýndi að afbrigðin voru misstór snemma á

ævinni og vöxtur þeirra og kynþroskaaldur ólíkur.^{25,91} Þessi munur getur að hluta stafað af því að fóstur afbrigðanna koma úr misstórum hrognum og samsetning eggfordans er að einhverju leyti ólík milli afbrigðanna.^{91,109,110} Atferli seiða er líka tengt hrognastærð. Seiði úr hlutfallslega stórum hrognum hreyfa sig meira, um og eftir fyrsta fæðunám, en þau sem koma úr minni hrognum.^{108,111} Þetta getur haft mikla þýðingu fyrir allra fyrstu skrefin í búsvæða- og fæðuvali seiða í vatninu og hefur hugsanlega ýtt undir aðskilnað afbrigðanna í árdaga.¹⁰⁸ Afkvæmi bleikju úr litlum hrognum reyndust einnig líkari botnbleikjum í útliti en afkvæmi úr stórum hrognum, sem bendir til þess að mismikill forði hrognans tengist með einhverjum hætti þroskun höfuðbeina.¹¹² Þá hefur og komið í ljós að munur er á virkni tiltekinna gena milli fóstra úr misstórum hrognum, sem bendir ótvírætt til þess að samspil forðans og fóstursins geti haft mótandi áhrif á svipgerðir strax á fyrstu stigum afbrigðaaðskilnaðar.¹¹⁰

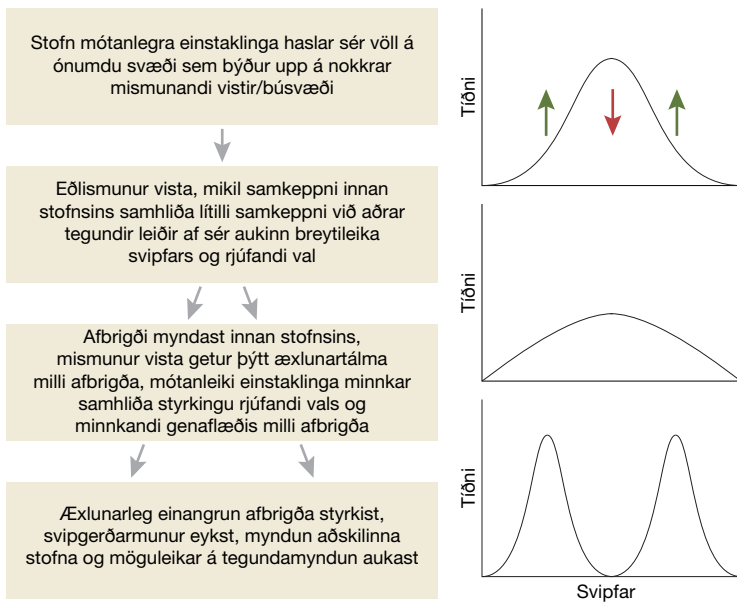
LÍKAN UM ÞRÓUN AFBRIÐA

Aukin þekking um þroskun svipgerða skiptir höfuðmáli til að skilja hvernig þróun breytileika í náttúrunni á sér raunverulega stað, og þá einkum hvernig samspili svipgerðarbreytileika og náttúrulegs vals er háttáð,^{61,84} til dæmis þar sem aðskilin afbrigði eru að þróast.²⁷ Sett hefur verið fram hugmyndalíkan um þróun bleikjuafbrigða^{3,31,113} þar sem gert er ráð fyrir að stofn sem fyrst kemur í stöðuvatn eftir ísöld samanstandi af einstaklingum sem séu tiltölulega mótanlegir. Þannig hafi umhverfisþættir, t.d. þættir tengdir fæðuvali, líklega áhrif á útlit þeirra á fyrstu stigum aðskilnaðar. Í vötnum þar sem fyrir hendi eru mismunandi búsvæði og fæða, eins og í Þingvallavatni, getur svipfarsbreytileiki aukist verulega, og ef samkeppni um fæðu er hörð leiðir það til rjúfandi vals og hraðrar aðlögunar að hinum ólíku vistum. Líkanið spáir að með tímanum, þegar aðskilnaður afbrigða er orðinn greinilegur, skordist þroskaferli þeirra og mótanleiki minnki. Samanburðarannsóknir á afbrigðum í öðrum vötnum styðja þessar niðurstöður.^{92,93} Þær sýna að mótanleiki afbrigðanna í Þingvallavatni er minni en í Vatnshlíðarvatni, þar sem bleikjuafbrigðin eru skemur á leið

komin í aðgreiningu. Ofangreint líkan hefur verið þróað frekar til að skýra mögulega þróun fjölbrigðni hjá öðrum tegundum ferskvatnsfiska á norður-slóðum, þar sem leitast er við að greina samspil vist-, þróunar- og þroskunarfræðilegra ferla á öllum stigum aðskilnaðarins (sjá einfalda útgáfu í 3. mynd).²⁴ Rétt er að taka fram að sambærileg líkön til að skýra þróun afbrigða og jafnvel nýrra tegunda hjá lífverum, sérstaklega mikilvægi mótanleika á fyrri stigum aðskilnaðarins, eiga sér langa sögu¹¹⁴ o.v. en á síðari árum hefur áhugi á þessum ferlum aukist jafnt og þétt^{82,115,116} o.v. og er talið að þeir geti skýrt mikilvæg skref í þróunarsögunni, til dæmis þegar hryggdýr aðlöguðust fyrst lífi á þurrlendi.⁷⁹ Hugum nú að því hvernig æxlunarleg einangrun afbrigða tengist líkaninu um afbrigðamyndun og mögulega tilurð nýrra tegunda.

ÆXLUNARLEGUR AÐSKILNAÐUR

Í öllum líkönum um aðskilnað afbrigða og mögulega tegundamyndun skiptir miklu máli að hve miklu leyti afbrigði æxlast innbyrðis, með öðrum orðum hversu mikið genaflæði milli afbrigða er á hverju stigi aðskilnaðar. Líkanið sem hér er sett fram gerir ráð fyrir þessu (3. mynd). Ljóst má vera að möguleikar á mökun og æxlun milli afbrigða geta oft ráðist af atferlislegum þáttum, svo sem mismunandi tíma-setningu í fæðuframboði eða fari milli fæðu- og mökunarsvæða. Þá getur munur á atferlislegum yfirburðum í samkeppni um maka vegið þungt.¹¹⁷ Afbrigði sem upphaflega myndast vegna vistfræðilegra áhrifa, náttúrulegs vals og/eða mótanleika, geta samhliða eða í kjölfarið einangrast æxlunarlega (e. reproductive isolation).^{58,118-121} Eðli og atburðarás þessara ferla getur haft mikil áhrif á þróun aðskilnaðarins. Til dæmis getur minnkandi mótanleiki – þ.e. meiri skordun þroskaferla ólíkra afbrigða – orðið til þess að samhæfing þroskaferla í kynblendingum raskast og hæfni þeirra minnkar.⁵³ Slík atburðarás verður til að ýta undir rjúfandi val milli afbrigða. Æxlunarlegi aðskilnaðurinn getur orðið svo afgerandi að rétt sé að tala um myndun nýrra tegunda,¹²² sem gæti vel átt við um aðskilnað bleikjuafbrigðanna í Galta-bóli á Auðkúluheiði.^{51,123}



3. mynd. Tilurð auðlindafjölbregðni innan stofns. Líkanið lýsir atburðarás aðskilnaðar afbrigða sem aðlagast ólíkum auðlindum, í formi búsvæða og fæðu, og vísar til samspils vist- og þroskunarfræðilegra þátta. Línuritinn til hægri gefa til kynna hvornig dreifing svipfars sem tengist nýtingu mismunandi auðlinda gæti breyst eftir því sem ferlinu vindur fram. Hjá bleikjunni í Þingvallavatni gæti svipfarið til dæmis verið hlutfallsleg lengd neðri kjálka og lögum trýnis. Þetta ferli getur leitt til styrkingar á æxlunarlegum aðskilnaði vegna ytri æxlunarhindrana og/eða galla í þroskun hjá afkvæmum blendinga. Ferlið getur verið kvíkt (dýnamískt) og viðkvæmt fyrir ýmsum breytingum í vistkerfi, bæði breytingum á öðrum stofnum sem og umhverfisbreytingum, svo sem hitastigi. Grænu örvarnar sýna val fyrir svipgerðum og þær rauðu val gegn svipgerðum. – Evolution of resource polymorphism in a population. The model shows the steps in the divergence of morphs adapting to different resources in the form of habitats and diet emphasizing the interaction of ecological and developmental factors. The diagrams to the right illustrate how the distribution of a phenotypic characters related to resource use could change through the process. In the case of the charr morphs in Thingvallavatni these characters could for instance be the shape of the snout and the proportional length of the lower jaw. Reproductive isolation can stem from ecological and behavioural prezygotic barriers; and in later stages postzygotic isolation mechanisms may evolve, thus strengthening the selection against hybrids and enhancing reproductive isolation amongst morphs. Such a system of divergence can be highly dynamic and sensitive to ecological perturbations, both changes to other populations and environmental changes, such as increased temperature. The green arrows denote selection for and the red arrows selection against particular phenotypes.

Margt bendir til að bleikjuafbrigðin í Þingvallavatni séu á síðari stigum aðskilnaðar samkvæmt ofangreindu líkani (sjá einnig hjá Hendry, 2009¹²²). Vistfræðilegur aðskilnaður þeirra er afgerandi og margþættur, og virðist nokkuð stöðugur milli árstíða og ára,^{8,35} og þau eru mjög ólík hvað varðar útlit og lífssögu.^{2–4,25} Bleikjuafbrigðin eru líka að talsverðu leyti æxlunarlega aðskilin. Það sést á samanburði erfðabreytileika milli þeirra^{45,46} og á staðsetningu hrygningarsvæða, árlegum hrygningartíma og mökunaratferli. Bleikjan hefur eins og aðrir laxfiskar útvortis frjógung og kemur hrognunum fyrir í malar- eða grjótbolti.¹²⁴ Þannig hrygnir kuðungableikjan í júlí og ágúst og velur til þess svæði þar sem kalt lindarvatn streymir

upp. Þekktasti staðurinn er Ólafsdraóttur við norðausturströnd vatnsins.^{34,125} Hrygningartími dvergbleikjunnar spannar margra mánaða tímabil, allt frá ágúst og fram í desember, en hrygningartími murtunnar er nokkuð afmarkaður, hefst oftast um miðjan september og stendur í um fjórar vikur. Bæði þessi afbrigði hrygna við ströndina víða um vatnið. Sílableikja hrygnir að hausti víða um vatnið, en minna er vitað um ákveðna staði.^{3,4,34} Þessi mismunur í tíma og staðsetningu hrygningar getur vel skýrst af vistfræðilegum aðskilnaði afbrigðanna. Þannig má annars vegar hugsa sér að kuðungableikju, og að hluta dvergbleikju, sé kleift að þroska kynkerfi snemma á árinu vegna þess að þá er fullvaxinn vatnabobbi, sem er aðalfæða

þeirra, aðgengilegastur.¹²⁶ Hins vegar má benda á að seiðin njóta þess, að minnsta kosti í Ólafsdraótti, að fyrir seiði sem koma úr hrygningu í júlí-ágúst og þurfa að leita sér fæðu um veturinn er fæðuframboð hlutfallslega mikið á þessum árstíma á lindasvæðum vatnsins.³⁴ Aftur á móti er framboð langhalaflóar – sem er aðalfæða murtunnar – langmest síðla sumars og fram á haust,¹²⁷ sem gerir henni kleift að þroska kynkerfi sem verða tilbúin síðla í september. Fóstrin þroskast síðan í botngrjóttinu allan veturinn en klekjast og fara að leita sér fæðu þegar vorar og framboð hennar í umhverfi þeirra eykst.³⁴

Við getum nefnt þennan aðskilnað í stað og tíma hrygningar vistfræðilegar hindranir (e. pre-zygotic reproductive barriers) á æxlun afbrigðanna sín á milli. Önnur æxlunarhindrun er makaval á hrygningarslóð, sem oftast er ekki tengist svipgerðarmun, oftast stærðarmun og/eða litskrúði. Þetta er vel þekkt uppspretta æxlunarlegs aðskilnaðar, ekki síst hjá sikliðum^{120,128} og hornsílum.^{129,130} Athuganir á kynatferli kuðungableikjunnar í Ólafsdraótti gefa ástæðu til að ætla að atferli skipti máli fyrir aðskilnað bleikjuafbrigðanna, þar sem kuðungableikjuhrygnur ráku áhugasama dvergbleikjuhænga burt af hörku.¹²⁵ Sú æxlunarhindrun sem líklega skiptir mestu máli við myndun nýrra tegunda er þegar blendingar geta af sér einstaklinga sem hafa einkenni sem gera þeim erfitt að lifa og tímgast í því umhverfi sem þeir fæðast inn í (e. post-zygotic reproductive barriers).¹¹⁸ Þetta er fyrirbæri sem getur komið til sögunnar á síðari stigum aðskilnaðar, samanber ofangreint líkan, (sjá 3. mynd).¹¹⁹ Æxlunartilraunir með bleikjuafbrigðin í Þingvallavatni benda til að þó að fóstur og seiði blendinga milli afbrigða séu lífvænleg, og þroskist að því er virðist á sambærilegan hátt og hreinræktaðir afkvæmahópar, er svipfar þeirra nokkuð frábrugðin.⁸⁸ Þannig er lögum höfuðbeina blendinga oft eins konar millistig þess sem er hjá hreinræktuðum afkvæmum afbrigðanna, en í sumum tilfellum er um mun meiri þroskafrávik að ræða.^{89,131} Þetta getur minnkað hæfni blendinganna og ýtt undir rjúfandi val. Viðamiklar rannsóknir standa nú yfir á öllum ofanræddum æxlunarhindrunum hjá bleikjuafbrigðunum í Þingvallavatni.¹³²

MIKILVÆGI ÞEKINGAR FYRIR SKYNSAMLEGA NÝTINGU OG VERNDUN

Eins og fram hefur komið í þessari grein hafa rannsóknir á bleikjuafbrigðunum í Þingvallavatni verið umfangsmiklar og eru enn. Að lokum ætlum við að ræða um framtíðina, og þá ekki síst mikilvægi þess að vakta vistkerfi vatnsins með víðtækum hætti, meðal annars í ljósi áhrifa mannsins í náttúrunni, svo sem loftslagsbreytinga. Þekking á vistkerfinu og bleikjuafbrigðunum er afar mikilvæg þegar kemur að áætlunargerð um skynsamlega nýtingu og verndun Þingvallavatns og umhverfis þess. Hér er á ferðinni málaflokkur sem um árábil hefur verið Péttri M. Jónassyni afar hugleikinn.^{133 ox.}

Í almennri umræðu um mikilvægi líffræðilegrar fjölbreytni hefur á undanförunum árum verið lögð mikil áhersla á tilvist stofna og afbrigða sem finnast innan tegunda. Þannig hefur verið sýnt fram á að fjölbreytni innan tegundar getur skipt jafnmiklu máli og fjölbreytni milli tegunda þegar kemur að starfsemi vistkerfa,^{29,134,135} sem síðan getur haft áhrif á seiglu vistkerfa og möguleika þeirra til að bregðast við umhverfisbreytingum eins og hlýnun loftslags.^{136,137} Hér getur skipt miklu máli á hvaða stigi aðskilnaðarferli afbrigðanna er, hvaða þróunar- og þroskarlegu ferlar eru að verki og hversu viðkvæmir þeir eru fyrir umhverfisbreytingum, (sbr. 3. mynd).¹³⁸ Í vistkerfi Þingvallavatns leika bleikjuafbrigðin fjögur lykilhlutverk. Þau eru aðalþátttakendur í fæðuvef þess og hafa því mikil áhrif á alla starfsemi vistkerfisins, sem og á útbreiðslu og afkomu lífvera í og við vatnið.

Yfirstandandi loftslagsbreytingar af mannavöldum hafa þegar haft margvísleg áhrif á lífríki norðurlóða, ekki hvað síst á vistkerfi ferskvatns.^{139,140} Þetta lýsir sér meðal annars með fækkun í stofnum eða tilfærslu tegunda vegna breyttra aðstæðna, svo sem hitabreytinga sem hafa bein áhrif á afkomu eða óbein áhrif vegna breytinga á vistkerfum, eða vegna breyttra vatnsfarvega. Margt bendir til að héraendis hafi bleikjan sums staðar látið undan síga í kjölfar hlýnunar,¹⁴¹⁻¹⁴⁴ og á sama tíma hafi urriði haslað sér völl, til dæmis í ám á Norðurlandi þar sem bleikja var áður ríkjandi.^{143,144} Síðan árið 2007 hafa vatnsgæði og ákveðnir þættir í lífríki Þingvallavatns verið vaktaðir.¹⁴⁵ Þessi gögn og eldri upplýs-

ingar um meðalhita Þingvallavatns sýna 1,3–1,6°C hækkun á meðalhita mánaðar á árabílinu 1962–2016, og enn fremur að á síðari árum hafa oftar myndast afgerandi hitaskil í vatnsbolnum á sumrin.¹⁴⁶ Nýlega hafa orðið ákveðnar breytingar á samfélagi svifþörungna sem rekja má til hlýnunar vatnsins og aukinnar ákomu næringarefna.¹⁴⁶ Árið 2019 hófst skipuleg vöktun á fiskstofnum vatnsins. Fyrstu niðurstöður, sem og almenn reynsla veiðibænda við vatnið, sýna að urriða hefur fjölgað mikið í vatninu.¹⁴⁷ Ástæður þessa eru ekki að fullu ljósar en tengjast líklegast ræktunaráttaki sem fór aðallega fram á árunum 1999–2004. Þá var sleppt alls 119 þúsund sumaröldum og tæplega 4 þúsund árgömlum seiðum af Öxarárstofni í vatnið.¹⁴⁸ Í þessu sambandi verður einnig að geta annarra breytinga sem orðið hafa á vistkerfi vatnsins hin síðari ár og stafa af hnattrænni loftslagsröskun eins og áður var vikið að.¹⁴⁶ Leiða má líkur að því að hitabreytingar í Þingvallavatni geti ásamt tengdum þáttum haft áhrif á tilvist og framtíð bleikjuafbrigðanna. Gera má ráð fyrir að aðlögunarhæfni þeirra og mótanleiki geri þeim kleift að bregðast við breytingunum að vissu marki¹⁴⁹⁻¹⁵¹ en breytingar á hitastigi geta haft afdrifaríkar afleiðingar fyrir aðstæður í búsvæðum, ekki síst við hrygningu og uppvöxt seiða. Þannig sýndi rannsókn á afbrigðum bleikju (*Salvelinus fontinalis*) í vötnum í Québec, Kanada, að ferðir bleikjuafbrigða innan stöðuvatns afmörkuðust meira eftir að vatnið hlýnaði vegna loftslagsbreytinga.¹⁴⁹ Það er afar mikilvægt að huga nánar að áhrifum hlýnunar og annarra umhverfisbreytinga af völdum mannsins á Þingvallavatn, ekki síst á tilvist og þróun bleikjunnar. Nauðsynlegt er að koma á fót skipulegum áætlunum um umgengni og verndun vistkerfisins til framtíðar. Sú þekking sem nú liggur fyrir um vistkerfi vatnsins og bleikjuafbrigðin er afar verðmæt í þessu skyni, og ef vel tekst til geta ofangreindar áætlanir orðið fyrirmynd víða um heim.

SUMMARY

VARIABILITY AND EVOLUTION OF ARCTIC CHARR MORPHS IN LAKE ÞINGVALLAVATN

In the last decades we have seen renewed emphasis in studies of the origin and evolution of biological novelty and diversity. In this respect studies on north-

ern freshwater fishes have been very valuable revealing multiple examples of rapid intraspecific divergences in the post-glacial era. Studying these systems is of great value in unravelling the various processes involved in adaptation and speciation. Here we review studies of a system where four resource morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, have evolved in a single lake, Thingvallavatn in SW-Iceland, in the last 10–11 thousand years. We propose a model for the evolution of resource polymorphism, where colonizing charr encountered diverse and novel niches but little competition from other species. Intense intraspecific competition then led to broadening of phenotypic distributions via plastic responses and frequency-dependent disruptive selection, involving phenotypic characters related to acquisition of the diverse resources, such as food, habitat and mating opportunities. The resulting resource morphs are now very distinct in terms of morphology, life history, behaviour and ecology and three of the four clusters tightly genetically indicating a high degree of reproductive isolation. As a result the Arctic charr are, at present, effectively utilizing all the major habitats of the lake and are influencing the structure and function of the lake's ecosystem. In recent years studies have offered important insights into the developmental processes that generate variation in key phenotypic traits, and how this may be acted upon by natural selection. For example, the results suggest that the colonizing charr were in many respects very plastic but as the morphs diverged and adapted to different niches some aspects of plasticity decreased or were lost, e.g. through canalization of development. At present, research focuses on determining potential isolation mechanisms among the morphs, as well as the processes behind the differential developmental trajectories, e.g. the underlying genetic and epigenetic dynamics. The scientific and cultural value of resource polymorphic systems calls for their consideration in any plans of sustainable use and conservation of lakes like Thingvallavatn and its ecosystem.

ORÐSKÝRINGAR

Arfgerð (e. genotype) – Í víðasta skilningi má segja að arfgerð einstaklings „taki til heildarerfðasamsetningar (e. genetic constitution) einstaklings“.¹⁵²

Auðlindafjölbrigðni (e. resource polymorphism) – Fjölbrigðni sem tengist eiginleikum sem endurspeglar mismunandi nýtingu auðlinda (oftast fæðu og/eða búsvæði).

Búsvæði (e. habitat) [lífveru] – Tiltekið svæði þar sem lífvera dvelst. Einkenni þess markast af því lífverusamfélagi sem þar er auk allra annarra umhverfisþátta. Búsvæði lífveru/tegundar geta verið mjög breytileg, og geta t.d. verið ólík eftir því á hvaða lífsskeiði lífveran er. Oft skipta dýr um búsvæði eftir árstíðum.

Fjölbrigðni (e. polymorphism; phenotypic polymorphism) – Í ströngum skilningi merkir fjölbrigðni í stofni ósamfelldan breytileika í einkenni (t.d. litamynstri, lögun líkamshluta, og/eða tiltekinni hegðun), enda séu svipfarsafbrigðin tiltölulega algeng í stofninum.

Mótanleiki svipfars/svipgerða (e. phenotypic plasticity) – Mótanleiki svipfars er oft skilgreindur sem eiginleiki einstaklings til að svara mismunandi umhverfi með því að framkalla mismunandi svipfar. Orðið *sveigjanleiki* hefur einnig verið notað um hugtakið. Þetta hugtak var lengstum notað um byggingareinkenni (morphology) en er nú einnig notað um lífssöguleg og lífeðlisfræðileg einkenni, svo og atferli. Sum þessara viðbragða eru varanleg (t.d. ýmis útlitseinkenni) en önnur tímabundin.

Siklíðar (e. cichlids) – Fiskar af ættinni Cichlidae. Sums staðar, t.d. í stóru vötnunum í Afríku (Malaví-, Tanganyika- og Viktoríuvatni), hafa siklíðar myndað fjölmargar tegundir sem eru aðlagðar mismunandi gerðum fæðu. Hefur þessi þróun orðið á tiltölulega stuttum tíma.^{153 o.v.}

Skorðun svipfars (e. canalization) – Conrad Waddington⁷⁷ notaði þetta hugtak til að ná utan um þá almennu staðreynd að þroskaferlar, eins og við sjáum þá í lífverum (og eru mótadár af náttúrulegu vali), eru stilltir þannig að útkoman er í stórum dráttum sú sama þótt minni háttar sveiflur eigi sér stað í umhverfinu. Nú má segja að hugtakið lýsi því hvernig megindrættir í þroskun svipfars eru lítt næmir fyrir breytingum í umhverfi og/eða erfðaeefni (því minni næmni því meiri skorðun).

Strandbotn (e. littoral zone) – Almenn merkir þetta botninn næst ströndinni. Í umfjöllun um Þingvallavatn höfum við notað hugtakið yfir grjót- og malarbotn niður að þeim mörkum þegar sandur og leðja taka við. Dýptarmörkin eru breytileg, geta verið frá fjöruborði niður á um 10 m á stöðum þar sem öldugangur getur orðið mestur en niður á um 5 m á skjólsælli stöðum.

Svipgerð eða svipfar (e. phenotype) – „[Tekur] til allra [lýsanlegra] þátta í formi, lífeðli, atferli og vist einstaklings.“¹⁵²

Vatnsbolur (e. water column) – Sé litið á hugtakið út frá skiptingu í búsvæði má segja að vatnsbolurinn sé allt vatnið utan þess sem er næst botni. Hversu nálægt botni vatnsbolurinn nær er breytilegt; t.d. má nefna að síðla sumars geta kransþörungur orðið um eins metra háir. Í Þingvallavatni hýsir vatnsbolurinn afkastamesta framleiðsluferfi vatnsins og murtan byggir afkomu sína á því að miklu leyti.¹⁵⁴

Æxlunarlegur aðskilnaður (e. reproductive isolation) – Samkvæmt hinu **líffræðilega tegundahugtaki** (e. biological species concept) er **tegund** (species) skilgreind sem náttúrulegur stofn lífvera þar sem einstaklingarnir *geta æxlast saman* (ef þeir fá tækifæri til þess) en geta ekki æxlast með einstaklingum annarra (skyldra) tegunda.¹⁵⁵ Tegundirnar eru þá sagðar æxlunarlega aðskildar.

PAKKIR

Höfundar þakka boð Náttúrufræðingsins um að skrifa þessa yfirlitsgrein. Við þökkum öllum þeim nemendum og samstarfsfólki sem hafa unnið með okkur við þær rannsóknir sem hér er greint frá. Öllum þeim sem hafa greitt götu rannsóknanna við Þingvallavatn er þakkað, og þá sérstaklega Jóhanni Jónssyni og Rósu Jónsdóttur í Mjóanesi og starfsfólki Þjóðgarðsins á Þingvöllum. Við þökkum Arnari Pálssyni, Bjarna K. Kristjánssyni og Davíð Gíslasyni, sem og tveimur ritrynum, fyrir yfirllestur handrits og margar góðar athugasemdir og tillögur sem bættu greinina. Síðast en ekki síst þökkum við Pétri M. Jónassyni fyrir einstakt samstarf, röggsama stjórnun Þingvallavatnsrannsókna um árabíl, og þrotlausa árvekni hans og virðingu fyrir vistkerfi Þingvallavatns og nágrennis þess.

HEIMILDIR

- Sandlund, O.T., Karl Gunnarsson, Pétur M. Jónasson, Jonsson B., Lindem T., Kristinn P. Magnússon, Hilmar J. Malmquist, ... & Sigurður S. Snorrason 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn. *Oikos* 64(1/2). 305–351. doi:10.2307/3545056
- Sigurður S. Snorrason, Skúli Skúlason, Jonsson, B., Hilmar J. Malmquist, Pétur M. Jónasson, Sandlund, O.T. & Lindem, T. 1994. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): Morphological divergence and ontogenetic niche shifts. *Biological Journal of the Linnean Society* 52(1). 1–18.
- Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist & Skúli Skúlason 2002. Bleikjan. Bls. 179–196 í: Þingvallavatn: Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík.
- Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist & Skúli Skúlason 2011. The Arctic charr. Bls. 182–199 í: Thingvallavatn: a unique world evolving (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.
- Halldór G. Pétursson, Hreggviður Norðdahl & Ólafur Ingólfsson 2015. Late Weichselian history of relative sea level changes in Iceland during a collapse and subsequent retreat of marine based ice sheet. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 41(2). 261–277. doi:10.18172/cig.2741
- Hilmar J. Malmquist, Sigurður S. Snorrason & Skúli Skúlason 1985. Bleikjan í Þingvallavatni. I. Fæðuhættir. *Náttúrufræðingurinn* 55. 195–217.
- Hilmar J. Malmquist, Sigurður S. Snorrason, Skúli Skúlason, Jonsson, B., Sandlund, O.T. & Pétur M. Jónasson 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology* 61(1). 21–35.
- Sandlund, O.T., Jonsson, B., Hilmar J. Malmquist, Gydemo, R., Lindem, T., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason & Pétur M. Jónasson 1987. Habitat use of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Lake Thingvallavatn, Iceland. *Environmental Biology of Fishes* 20. 263–274.
- Feddersen, A. 1885. Laxveiðar og silungsveiðar á Íslandi: Nokkur orð um rannsóknarferðina 1884 (þýð. Bertel E.Ó. Þorleifsson). *Andvari* 11. 109–154 [um Þingvallavatn 136–398].
- Bjarni Sæmundsson 1904. Fiskirannsóknir 1902. *Andvari* 29. 80–102.
- Bjarni Sæmundsson 1900. Fiskirannsóknir 1899. *Andvari* 25. 36–83.
- Bjarni Sæmundsson 1917. Fiskirannsóknir 1915 og 1916. *Andvari* 42. 71–129.
- Bjarni Sæmundsson 1926. Fiskarnir (*Pisces Islandiae*). Bókaverslun Sigfúsar Eymundssonar, Reykjavík. 588 bls.
- Árni Friðriksson 1939. Um murtuna í Þingvallavatni með hliðsjón af öðrum silungstegundum í vatninu. *Náttúrufræðingurinn* 9. 1–30.
- Hilmar J. Malmquist, Sigurður S. Snorrason & Skúli Skúlason 1986. Bleikjan í Þingvallavatni. II. Bandormasýking. *Náttúrufræðingurinn* 56. 77–87.
- Skúli Skúlason 1983. Útlit, vöxtur og æxlunarlíffræði mismunandi gerða bleikjunnar *Salvelinus alpinus* (L.) í Þingvallavatni. *Prófrítgerð framhaldsnáms við líffræðiskor Raunvísindadeildar Háskóla Íslands*. 204 bls.
- Hilmar J. Malmquist 1983. Fæðuhættir, sníkjudýrabyrði og vöxtur mismunandi gerða bleikjunnar *Salvelinus alpinus* (L.) í Þingvallavatni. *Prófrítgerð framhaldsnáms við líffræðiskor Raunvísindadeildar Háskóla Íslands*. 112 bls.
- Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E. & Bowen, B.W. 2009. The diversity of fishes: Biology, evolution, and ecology (2. útg.). Wiley-Blackwell, Oxford. 736 bls.
- Moss, B.R. 2018. Ecology of freshwaters: Earth's Bloodstream. Wiley, Hoboken. 544 bls.
- Skoglund, S., Siwertsson, A., Amundsen, P.-A. & Knudsen, R. 2015. Morphological divergence between three Arctic charr morphs – the significance of the deep-water environment. *Ecology and Evolution* 5(15). 3114–3129. doi:10.1002/ece3.1573
- Østbye, K., Hassve, M.H., Peris, A.-M.T., Hagenlund, M., Vogler, T. & Præbel, K. 2019. “And if you gaze long into an abyss, the abyss gazes also into thee”: Four morphs of Arctic charr adapting to a depth-gradient in Lake Tinnsjøen. *bioRxiv*. Slóð: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/817866v1.full>
- Doenz, C.J., Krähenbühl, A.K., Walker, J., Seehausen, O. & Brodersen, J. 2019. Ecological opportunity shapes a large Arctic charr species radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286(1913). doi.org/10.1098/rspb.2019.1992
- Markevich, G., Esin, E. & Anisimova, L. 2018. Basic description and some notes on the evolution of seven sympatric morphs of Dolly Varden *Salvelinus malma* from the Lake Kronotskoe Basin. *Ecology and Evolution* 8(5). 2554–2567. doi:10.1002/ece3.3806
- Skúli Skúlason, Parsons, K.J., Svanbäck, R., Räsänen, K., Ferguson, M.M., Adams, C.E., Amundsen, P.-A., ... & Sigurður S. Snorrason 2019. A way forward with eco evo devo: An extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems. *Biological Reviews* 94(5). 1786–1808. doi:10.1111/brv.12534
- Jonsson, B., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Sandlund, O.T., Hilmar J. Malmquist, Pétur M. Jónasson, Gydemo, R. & Lindem, T. 1988. Life history variation of polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(9). 1537–1547. doi:10.1139/f88-182
- Skúli Skúlason & Smith, T.B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* 10(9). 366–370. doi:10.1016/S0169-5347(00)89135-1
- Smith, T.B. & Skúli Skúlason 1996. Evolutionary significance of resource polymorphism in fishes, amphibians, and birds. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27(1). 111–133. doi:10.1146/annurev.ecolsys.27.1.111
- Pfennig, D.W. & Pfennig, K.S. 2012. Development and evolution of character displacement. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1256(1). 89–107. doi:10.1111/j.1749-6632.2011.06381.x
- Raffard, A., Santoul, F., Cucherousset, J. & Blanchet, S. 2019. The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: A meta-analysis. *Biological Reviews* 94(2). 648–661. doi:10.1111/brv.12472
- Woods, P.J., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Bjarni K. Kristjánsson, Hilmar J. Malmquist & Quinn, T.P. 2012. Intraspecific diversity in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Iceland: II. Which environmental factors influence resource polymorphism in lakes? *Evolutionary Ecology Research* 14(8). 993–1013.
- Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason & Jonsson, B. 1999. Sympatric morphs, populations and speciation in freshwater fish with emphasis on Arctic charr. Bls. 70–92 í: *Evolution of Biological Diversity* (ritstj. Magurran, A.E. & May, R.M.). Oxford University Press, Oxford.
- Sandlund, O.T., Hilmar J. Malmquist, Jonsson, B., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Pétur M. Jónasson, Gydemo, R. & Lindem, T. 1988. Density, length distribution, and diet of age-0 Arctic charr *Salvelinus alpinus* in the surf zone of Thingvallavatn, Iceland. *Environmental Biology of Fishes* 23(3). 183–195. doi:10.1007/BF00004909
- Skúli Skúlason 1986. Embryo size and early head shape in four sympatric morphs of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland. *MS-ritgerð við University of Guelph*. 125 bls.
- Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Noakes, D.L.G., Ferguson, M.M. & Hilmar J. Malmquist 1989. Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology* 35. 225–232.
- Franklin, O.D., Skúli Skúlason, Morrissey, M.B. & Ferguson, M.M. 2018. Natural selection for body shape in resource polymorphic Icelandic Arctic charr. *Journal of Evolutionary Biology* 31(10). 1498–1512. doi:10.1111/jeb.13346
- Frandsen, F., Hilmar J. Malmquist & Sigurður S. Snorrason 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology* 34(2). 281–297. doi:10.1111/j.1095-8649.1989.tb03309.x
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, Oxford. 300 bls.
- Lehtonen, H., Rask, M., Pakkasmaa, S. & Hesthagen, T. 2008. Freshwater fishes, their biodiversity, habitats and fisheries in the Nordic countries. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 11(3). 298–309. 2008. doi:10.1080/14634980802303634
- Sigurður S. Snorrason, Pétur M. Jónasson, Jonsson, B., Lindem, T., Hilmar J. Malmquist, Sandlund, O.T. & Skúli Skúlason 1992. Population dynamics of the planktivorous Arctic charr *Salvelinus alpinus* (‘murta’) in Thingvallavatn. *Oikos* 64(1–2). 352–364.
- Sigurður S. Snorrason, Hilmar J. Malmquist, Jonsson, B., Pétur M. Jónasson, Sandlund, O.T. & Skúli Skúlason 1994. Modifications in life history characteristics of planktivorous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 25. 2108–2112.
- Bjarni K. Kristjánsson, Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason & Noakes, D.L. 2012. Fine-scale parallel patterns in diversity of small benthic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in relation to the ecology of lava/groundwater habitats. *Ecology and Evolution* 2(6). 1099–112. doi:10.1002/ece3.235
- Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Ota, D. & Noakes, D.L.G. 1993.

- Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of Arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Animal Behavior* 45(6). 1179–1192. doi:10.1006/anbe.1993.1140
43. Kapralova, K.H., Jóhannes Guðbrandsson, Sigrún Reynisdóttir, Santos, C.B., Baltanás, V.C., Maier, V.H., Sigurður S. Snorrason & Arnar Pálsson 2013. Differentiation at the MHCII and Cath2 loci in sympatric *Salvelinus alpinus* resource morphs in Lake Thingvallavatn 2013. *PLoS ONE* 8(7). e69402. doi:10.1371/journal.pone.0069402
 44. Kristinn P. Magnússon & Ferguson, M.M. 1987. Genetic analysis of four sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from Thingvallavatn, Iceland. *Environmental Biology of Fishes* 20. 67–73.
 45. Jóhannes Guðbrandsson, Kapralova, K.H., Sigríður R. Franzdóttir, Þóra M. Bergsveinsdóttir, Völundur Hafstað, Zophonías O. Jónsson, Sigurður S. Snorrason & Arnar Pálsson 2019. Extensive genetic differentiation between recently evolved sympatric Arctic charr morphs. *Ecology and Evolution* 9(19). 10964–10983. doi:10.1002/ece3.5516
 46. Xiao, H. o.fl., í vinnslu.
 47. Davíð Gíslason 1998. Genetic and morphological variation in polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from Icelandic lakes. MS-ritgerð við University of Guelph.
 48. Kapralova, K.H., Morrissey, M.B., Bjarni K. Kristjánsson, Guðbjörg Á. Ólafsdóttir, Sigurður S. Snorrason & Ferguson, M.M. 2011. Evolution of adaptive diversivcharr, *Salvelinus alpinus*, from Icelandic lakes. MS-ritgerð við University of Guelph.
 49. Brunner, P.C., Douglas, M.R., Osinov, A., Wilson, C.C. & Bernatchez, L. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 55(3). 573–586.
 50. Wilson, A.J., Davíð Gíslason, Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Adams, C.E., Alexander, G., Danzmann, R.G. & Ferguson, M.M. 2004. Population genetic structure of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales. *Molecular Ecology* 13(5). 1129–1142. doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02149.x
 51. Davíð Gíslason, Ferguson, M.M., Skúli Skúlason & Sigurður S. Snorrason 1999. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56(12). 2229–2234. doi:10.1139/cjfas-56-12-2229
 52. Lu, G. & Bernatchez, L. 1999. Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): Support for the ecological speciation hypothesis. *Evolution* 53(5). 1491–1505.
 53. Hendry, A.P. 2017. *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton University Press, Princeton. 397 bls.
 54. Schoener, T.W. 2011. The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science* 331(6016). 426–429. doi:10.1126/science.1193954
 55. Bonduriansky, R. & Day, T. 2018. *Extended heredity: A new understanding of inheritance and evolution*. Princeton University Press, Princeton. 280 bls.
 56. Heckwolf, M.J., Meyer, B.S., Häslér, R., Höppner, M.P., Eizaguirre, C. & Reusch, T.B.H. 2020. Two different epigenetic information channels in wild three-spined sticklebacks are involved in salinity adaptation. *Science Advances* 6(12). eaaz1138. doi:10.1126/sciadv.aaz1138eaaz1138
 57. West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, New York. 793 bls.
 58. Pfennig, D.W., Wund, M.A., Snell-Rood, E.C., Cruickshank, T., Schlichting, C.D. & Moczek, A.P. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in ecology and evolution* 25(8). 459–467. doi:10.1016/j.tree.2010.05.006
 59. Moczek, A.P., Sultan, S., Foster, S., Ledón-Rettig, C., Dworkin, I., Nijhout, H.F., Abouheif, E. & Pfennig, D.W. 2011. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1719). 2705–2713. doi:10.1098/rspb.2011.0971
 60. Robinson, B.W. & Parsons, K.J. 2002. Changing times, spaces, and faces: Tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern post-glacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59. 1819–1833.
 61. Gibson, G. & Dworkin, I. 2004. Uncovering cryptic genetic variation. *Nature Reviews Genetics* 5(9). 681–690. doi:10.1038/nrg1426
 62. Ghalambor, C.K., McMay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21(3). 394–407.
 63. Bolnick, D.I. & Lau, O.L. 2008. Predictable patterns of disruptive selection in stickleback in postglacial lakes. *The American Naturalist* 172(1). 1–11.
 64. Svanbäck, R. & Persson, L. 2009. Population density fluctuations change the selection gradient in Eurasian perch. *The American Naturalist* 173(4). 507–516.
 65. Franklin, O.D. & Morrissey, M.B. 2017. Inference of selection gradients using performance measures as fitness proxies. *Methods in Ecology and Evolution* 8(6). 663–677. doi:10.1111/2041-210X.12737
 66. Doucette, L.I., Skúli Skúlason & Sigurður S. Snorrason 2004. Risk of predation as a promoting factor of species divergence in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 82(2). 189–203. doi:10.1111/j.1095-8312.2004.00323.x
 67. Svanbäck, R. & Eklöv, P. 2011. Catch me if you can—predation affects divergence in a polyphenic species. *Evolution* 65(12). 3515–3526.
 68. Karvonen, A., Bjarni K. Kristjánsson, Skúli Skúlason, Lanki, M., Rellstab, C. & Jokela, J. 2013. Water temperature, not fish morph, determines parasite infections of sympatric Icelandic threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology and Evolution* 3(6). 1507–1517.
 69. Hilmar J. Malmquist 1992. Phenotype-specific feeding behaviour of two Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia* 92(3). 354–361. doi:10.1007/BF00317461
 70. Woods, P.J., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Bjarni K. Kristjánsson, Hilmar J. Malmquist & Quinn, T.P. 2012. Intraspecific diversity in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Iceland: I. Detection using mixture models. *Evolutionary Ecology Research* 14(8). 973–992.
 71. Bjarni K. Kristjánsson & Leblanc, C.A.-L. 2018. Variation in the magnitude of morphological and dietary differences between individuals among populations of small benthic Arctic charr in relation to ecological factors. *Ecology and Evolution* 8(3). 1573–1581.
 72. Hendrikse, J.L., Parsons, T.E. & Benedikt Hallgrímsson 2007. Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evolution & Development* 9(4). 393–401.
 73. Moczek, A.P., Sears, K.E., Stollewerk, A., Wittkopp, P.J., Diggie, P., Dworkin, I., Ledon-Rettig, C., ... & Extavour, C.G. 2015. The significance and scope of evolutionary developmental biology: A vision for the 21st century. *Evolution & Development* 17(3). 198–219. doi:10.1111/ede.12125
 74. Gilbert, S.F. & Barresi, M.J.F. 2016. *Developmental biology* (11. útg.). Sinauer, Sunderland, Br. 500 bls.
 75. Uller, T., Moczek, A.P., Watson, R.A., Brakefield, P.M. & Laland, K.N. 2018. Developmental bias and evolution: A regulatory network perspective. *Genetics* 209(4). 949–966.
 76. Parsons, K.J., McWhinnie, K., Pilakouta, N. & Walker, L. 2020. Does phenotypic plasticity initiate developmental bias? *Evolution & Development* 22(1–2). 56–70. doi:10.1111/ede.12304
 77. Waddington, C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150 (3811). 563–565. doi:10.1038/150563a0
 78. Waddington, C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7(2). 118–126.
 79. Standen, E.M., Du, T.Y. & Larsson, H.C.E. 2014. Developmental plasticity and the origin of tetrapods. *Nature* 513. 54–58.
 80. Keller, E.F. 2010. *The mirage of a space between nature and nurture*. Duke University Press, Durham & London. 120 bls.
 81. Moczek, A.P. 2012. The nature of nurture and the future of evodevo: toward a theory of developmental evolution. *Integrative and Comparative Biology* 52(1). 108–119. doi:10.1093/icb/ics048
 82. Schneider, R.F. & Meyer, A. 2017. How plasticity, genetic assimilation and cryptic genetic variation may contribute to adaptive radiations. *Molecular Ecology* 26. 330–350.
 83. Lewontin, R.C. 2000. *The triple helix. Gene, organism, and environment*. Harvard University Press, Cambridge. 136 bls.
 84. Sultan, S.E. 2015. *Organism and environment: Ecological development, niche construction, and adaptation*. Oxford University Press, Oxford. 248 bls.
 85. Gilbert, S.F. 2016. *Ecological developmental biology: Interpreting developmental signs*. *Biosemiotics* 9. 51–60. doi:10.1007/s12304-016-9257-4
 86. Ahi, E.P., Steinhäuser, S.S., Arnar Pálsson, Sigríður R. Franzdóttir, Sigurður S. Snorrason, Maier, V.H. & Zophonías O. Jónsson 2015. Differential expression of the aryl hydrocarbon receptor pathway associates with craniofacial polymorphism in sympatric Arctic charr. *Evodevo* 6(27). doi:10.1186/s13227-015-0022-6
 87. Ahi, E.P., Kapralova, K.H., Arnar Pálsson, Maier, V.H., Jóhannes Guðbrandsson, Sigurður S. Snorrason, Zophonías O. Jónsson & Sigríður R. Franzdóttir 2014. Transcriptional dynamics of a conserved gene expression network associated with craniofacial divergence in Arctic charr. *Evodevo* 5(40). doi:10.1186/2041-9139-5-40
 88. Skúli Skúlason, Noakes, D.L.G. & Sigurður S. Snorrason 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland. *Biological Journal of the Linnean Society* 38(3). 281–301. doi:10.1111/j.1095-8312.1989.tb01579.x
 89. Guðni M. Eiríksson, Skúli Skúlason & Sigurður S. Snorrason 1999. Heterochrony in skeletal development and body size in progeny of two morphs of Arctic charr from Thingvallavatn, Iceland. *The Journal of Fish Biology* 55(SA). 175–185. doi:10.1111/j.1095-8649.1999.tb01054.x
 90. Guðni M. Eiríksson 1999. Heterochrony in bone development and growth in two morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., from Þingvallavatn, Iceland. MS-ritgerð við Raunvísindadeild Háskóla Íslands. 104 bls.
 91. Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Noakes, D.L.G. & Ferguson, M.M. 1996. Genetic basis of life history variations among sympatric morphs of Arctic char

- Salvelinus alpinus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53(8). 1807–1813. doi:10.1139/cjfas-53-8-1807
92. Parsons, K.J., Skúli Skúlason & Ferguson, M. 2010. Morphological variation over ontogeny and environments in resource polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). Evolution & Development 12(3). 246–257. doi:10.1111/j.1525-142X.2010.00410.x
 93. Parsons, K.J., Sheets, H.D., Skúli Skúlason & Ferguson, M.M. 2011. Phenotypic plasticity, heterochrony and ontogenetic repatterning during juvenile development of divergent Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). The Journal of Evolutionary Biology 24(8). 1640–1652. doi:10.1111/j.1420-9101.2011.02301.x
 94. Küttner, E., Parsons, K.J., Easton, A.A., Skúli Skúlason, Danzmann, R.G. & Ferguson, M.M. 2014. Hidden genetic variation evolves with ecological specialization: The genetic basis of phenotypic plasticity in Arctic charr ecomorphs. Evolution & Development 16(4). 247–257. doi:10.1111/ede.12087
 95. Andersson, J. 2003. Effects of diet-induced resource polymorphism on performance in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). Evolutionary ecology research 5(2). 213–228.
 96. Adams, C.E. & Huntingford, F.A. 2002. Inherited differences in head allometry in polymorphic Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. Journal of Fish Biology 60(3). 515–520.
 97. Parsons, K.J. & Robinson, B.W. 2006. Replicated evolution of integrated plastic responses during early adaptive divergence. Evolution 60(4). 801–813.
 98. Jóhannes Guðbrandsson, Sigríður R. Franzdóttir, Bjarni K. Kristjánsson, Ahi, E.P., Maier, V.H., Kapralova, K.H., Sigurður S. Snorrason, ... & Arnar Pálsson 2018. Differential gene expression during early development in recently evolved and sympatric Arctic charr morphs. PeerJ 6. e4345 doi:10.7717/peerj.4345
 99. Esin, E.V., Markevich, G.N. & Pichugin, M.Y. 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish eco-morphs arises before moving to different lacustrine habitats. The Journal of Evolutionary Biology 31(7). 1018–1034. doi:10.1111/jeb.13283
 100. Kapralova, K.H., Zophonias O. Jónsson, Arnar Pálsson, Sigríður R. Franzdóttir, Le Deuff, S.N., Bjarni K. Kristjánsson & Sigurður S. Snorrason 2015. Bones in motion: Ontogeny of craniofacial development in sympatric Arctic charr morphs. Developmental Dynamics 244(9). 1168–1178. doi:10.1002/dvdy.24302
 101. Parsons, K.J., Taylor, A.T., Powder, K.E. & Albertson, R.C. 2014. Wnt signalling underlies the evolution of new phenotypes and craniofacial variability in Lake Malawi cichlids. Nature Communications 5(3629). 1–11.
 102. Gould, S.J. 1977. Ontogeny and phylogeny. Belknap Press, Cambridge, Br. 501 bls.
 103. Brugmann, S.A., Powder, K.E., Young, N.M., Goodnough, L.H., Hahn, S.M., James, A.W., Helms, J.A. & Lovett, M. 2010. Comparative gene expression analysis of avian embryonic facial structures reveals new candidates for human craniofacial disorders. Human Molecular Genetics 19(5). 920–930.
 104. Parsons, K.J., Concannon, M., Navon, D., Wang, J., Ea, I., Groveas, K., Campbell, C. & Albertson, R.C. 2016. Foraging environment determines the genetic architecture and evolutionary potential of trophic morphology in cichlid fishes. Molecular Ecology 25(24). 6012–6023. doi:10.1111/mec.13801
 105. Hu, Y. & Albertson, R.C. 2017. Baby fish working out: An epigenetic source of adaptive variation in the cichlid jaw. Proceedings Biological Science 284(1860). doi:10.1098/rspb.2017.1018
 106. Arnar Pálsson, Steele, S.E. o.fl., í vinnslu.
 107. Macqueen, D.J., Bjarni K. Kristjánsson, Paxton, C.G.M., Vieira, V.L.A. & Johnstone, I.A. 2011. The parallel evolution of dwarfism in Arctic charr is accompanied by adaptive divergence in mTOR-pathway gene expression. Molecular Ecology 20(15). 3167–3184. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05172.x
 108. Leblanc, C.A.-L., Benhaïm, D., Broddi R. Hansen, Bjarni K. Kristjánsson & Skúli Skúlason 2011. The importance of egg size and social effects for behaviour of Arctic charr juveniles. Ethology 117(8). 664–674. doi:10.1111/j.1439-0310.2011.01920.x
 109. Leblanc, C.A.-L., Bjarni K. Kristjánsson & Skúli Skúlason 2016. The importance of egg size and egg energy density for early size patterns and performance of Arctic charr *Salvelinus alpinus*. Aquaculture Research 47. 1100–1111. doi:10.1111/are.12566
 110. Beck, S.V., Räsänen, K., Ahi, E.P., Bjarni K. Kristjánsson, Skúli Skúlason, Zophonias O. Jónsson & Leblanc, C.A.-L. 2019. Gene expression in the phenotypically plastic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): A focus on growth and ossification at early stages of development. Evolution & Development 21(1). 16–30.
 111. Benhaïm, D., Skúli Skúlason & Broddi R. Hansen 2003. Behavioural variation in juvenile Arctic charr in relation to body size. Journal of Fish Biology 62. 1326–1338.
 112. Leblanc, C.A.-L. 2011. The importance of egg size for the diversity of salmonids. Doktorsritgerð við Háskóla Íslands og Oregon State University. Slóð: <http://hdl.handle.net/1946/10867>
 113. Sigurður S. Snorrason & Skúli Skúlason 2004. Adaptive speciation in northern freshwater fishes. Bls. 210–228 í: Adaptive Speciation (ritstj. Dieckmann, U., Doebeli, M., Metz, J.A.J. & Tautz, D.). Cambridge University Press, Cambridge.
 114. West-Eberhard, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 20. 249–278.
 115. Schlichting, C.D. & Wund, M.A. 2014. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: An assessment of evidence for genetic accommodation. Evolution 68(3). 656–672.
 116. Levis, N.A. & Pfennig, D.W. 2016. Evaluating ‘plasticity-first’ evolution in nature: Key criteria and empirical approaches. Trends in Ecology and Evolution 31(7). 563–574. doi:10.1016/j.tree.2016.03.012
 117. Uy, A.J.C., Irwin, D.E. & Webster, M.S. 2018. Behavioral isolation and incipient speciation in birds. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 49. 1–24.
 118. Nosil, P. 2012. Ecological Speciation. Oxford University Press, Oxford. 304 bls.
 119. Skúli Skúlason & Bjarni K. Kristjánsson 2016. The origin and significance of reproductive isolation for processes of divergence. Bls. 3–25 í: Evolutionary biology of the Atlantic salmon (ritstj. Vladi, T. & Petersson, E.). CRC Press, Boca Raton.
 120. Seehausen, O. & Wagner, C.E. 2014. Speciation in freshwater fishes. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 45. 621–651.
 121. Nonaka, E., Svanbäck, R., Thibert Plante, X., Englund, G. & Brännström, Å. 2015. Mechanisms by which phenotypic plasticity affects adaptive divergence and ecological speciation. The American Naturalist 186(5). E126–E143.
 122. Hendry, A.P. 2009. Ecological speciation! Or the lack thereof? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 66. 1383–1398.
 123. Coyne, J.A. & Orr, H.A. 2004. Speciation. Sinauer, Sunderland, Br. 480 bls.
 124. Balon, E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32. 821–864.
 125. Hrefna Sigurjónsdóttir & Karl Gunnarsson 1989. Alternative mating tactics of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. Environmental Biology of Fishes 26(3). 159–176. doi:10.1007/bf00004814
 126. Sigurður S. Snorrason 1982. The littoral ecosystem and the ecology of *Lymnaea peregra* in lake Thingvallavatn, Iceland. Ph.D.-ritgerð við University of Liverpool.
 127. Úlfar Antonsson 1992. The structure and function of zooplankton in Thingvallavatn, Iceland. Oikos 64(1–2). 188–221.
 128. Seehausen, O., Terai, Y., Magalhaes, I.S., Carleton, K.L., Mrosso, H.D.J., Miyagi, R., van der Sluijs, ... & Okada, N. 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. Nature 455(7213). 620–626. doi:10.1038/nature07285
 129. Guðbjörg Á. Ólafsdóttir, Ritchie, M.G. & Sigurður S. Snorrason 2006. Positive assortative mating between recently described sympatric morphs of Icelandic sticklebacks. Biology Letters 2(2). 250–252.
 130. Conte, G.L. & Schluter, D. 2013. Mate preference via phenotype matching in a stickleback species pair. Evolution 67(5). 1477–1484. doi:10.1111/evo.12041
 131. Kapralova, K.H. 2014. Study of morphogenesis and miRNA expression associated with craniofacial diversity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs. Doktorsritgerð við Háskóla Íslands. 167 bls.
 132. Kapralova, K.H., Horta-Lacueva, Q.J.B. o.fl., í vinnslu.
 133. Pétur M. Jónasson 2011. What does a UNESCO World Heritage conservation of Thingvellir and Thingvallavatn mean? Bls. 295–307 í: Thingvallavatn: A unique world evolving (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Opna, Reykjavík.
 134. Des Roches, S., Post, D.M., Turley, N.E., Bailey, J.K., Hendry, A.P., Kinnison, M.T., Schweitzer, J.A. & Palkovacs, E.P. 2018. The ecological importance of intraspecific variation. Nature Ecology & Evolution 2(1). 57–64. doi:10.1038/s41559-017-0402-5
 135. Raffard, A., Cucherousset, J., Santoul, F., Di Gesu, L. & Blanchet, S. 2018. Intraspecific variation and warming have comparable effects on eco-evolutionary dynamics. bioRxiv, 2018, doi:10.1101/332619 (Greinin er birt sem vinnuhandrit og hefur ekki fengið ritrýni.)
 136. Michel, L. & de Mazancourt, C. 2013. Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. Ecology Letters 16. 106–115. doi:10.1111/ele.12073
 137. IPBES 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Skrifstofa IPBES, Bonn.
 138. Campbell, C.S., Adams, C.E., Bean, C.W. & Parsons, K.J. 2017. Conservation evo-devo: Preserving biodiversity by understanding its origins. Trends in Ecology & Evolution 32(10). 746–759. doi:10.1016/j.tree.2017.07.002
 139. Meltofte, H. (ritstj.) 2013. Arctic biodiversity assessment, status and trends in Arctic biodiversity. Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri.
 140. Laske, S.M., Amundsen, P.-A., Christoffersen, K.S., Erkinaro, J., Guðni Guðbergsson, Hayden, B., Heino I., ... & Zimmerman, C.E. 2019. Circumpolar patterns of Arctic freshwater fish biodiversity: A baseline for monitoring. Freshwater Biology 1–19. doi:10.1111/fwb.13405
 141. Hilmar J. Malmquist, Þórolfur Antonsson, Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson & Friðbjófur Árnason 2009. Salmonid fish and warming of shallow Lake Elliðavatn in Southwest Iceland. Verhandlungen des Internationalen Vereinigung für Limnologie 30(7). 1127–1132. doi:10.1080/03680770.2009.11902317
 142. Jeppesen, E., Mehner, T., Winfield, I.J., Kangur, K., Sarvala, J., Gerdeaux, D., Rask, M., ... & Meerhoff, M. 2012. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. Hydrobiologia 694(1). 1–39. doi:10.1007/s10750-012-1182-1

143. Guðni Guðbergsson 2016. Catch statistics for Atlantic salmon, Arctic charr and brown trout in Icelandic rivers and lakes 2015. *Veiðimálastofnun*, Reykjavík. 32 bls.
144. Ferguson A., Adams, C.E., Magnús Jóhannsson, Kelly, F., King, R.A., Maitland, P., McCarthy, ... & Winfield, I.J. 2019. Trout and char of the North Atlantic isles. Bls. 313–350 í: *Trout and char of the world* (ritstj. Kershner, J.L., Williams, J.E., Gresswell, R.E. & Lóbon-Cerviá, J.). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, Br.
145. Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson & Stefán M. Stefánsson 2019. Vöktun á lífríki og vatnsgæðum Þingvallavatns: Gagnaskýrsla fyrir árið 2018. Náttúrufræðistofa Kópavogs (fjölrit 2-2019), Kópavogi.
146. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur R. Ingvason, Stefán M. Stefánsson & Þóra Hrafnadóttir 2020. Hlýnun Þingvallavatns og hitaferlar í vatninu. *Náttúrufræðingurinn* 90(1). 80–89.
147. Sigurður S. Snorrason o.fl., í vinnslu.
148. Magnús Jóhannsson, Benóný Jónsson & Ingi R. Jónsson 2005. Seiðarannsóknir í Öxará, Ölfusvatnsá, Villingavatnsá, Þingvallavatni og Efra-Sogi ásamt urriðarannsóknnum í Þingvallavatni árið 2005. *Veiðimálastofnun* (VMST-S/05005), Reykjavík. 22 bls.
149. Goyer, K., Bertolo, A., Pépino, M. & Mangan, P. 2014. Effects of lake warming on behavioural thermoregulatory tactics. *PloS ONE* 9(3). e92514. doi:10.1371/journal.pone.0092514
150. Crozier, L.G. & Hutchings, J.A. 2014. Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evolutionary Applications* 7(1). 68–87. doi:10.1111/eva.12135
151. Pilakouta, N., Killen, S.S., Bjarni K. Kristjánsson, Skúli Skúlason, Lindström, J., Metcalfe, N.B. & Parsons, K.J. 2020. Multigenerational exposure to elevated temperatures leads to a reduction in standard metabolic rate in the wild. *Functional Ecology*. doi.org/10.1111/1365-2435.13538
152. Einar Árnason 2010. Gen, umhverfi og svipfar lífveru. Bls. 53–71 í: *Arfleifð Darwins: Þróunarfræði, náttúra og menning* (ritstj. Arnar Pálsson, Bjarni K. Kristjánsson, Hafdis H. Ægisdóttir, Snæbjörn Pálsson & Steindór J. Erlingsson). Hið íslenska bókmenntafélag, Reykjavík.
153. Meier, J.I., Marques, D.A., Mwaiko, S., Wagner, C.E., Excoffier, L. & Seehausen, O. 2017. Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations. *Nature Communications* 8(14363). doi:10.1038/ncomms14363
154. Pétur M. Jónasson 1992. The ecosystem of Thingvallavatn: A synthesis. *Oikos* 64(1–2). 405–434
155. Mayr, E. 2000. The biological species concept. Bls. 17–29 í: *Species concepts and phylogenetic theory* (ritstj. Wheeler, Q.D. & Meier, R.) Columbia University Press, New York.

UM HÖFUNDA



Skúli Skúlason (f. 1958) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands 1981, fjórðaársnámi í líffræði við sama skóla 1983, meistaraþrófi 1996 og doktorsþrófi í dýrafræði 1991 við Háskólann í Guelph, Kanada. Hann var nýdoktor við Háskólann í Kaliforníu, Berkeley, Br., 1991. Hann hefur síðan starfað sem kennari og síðar skóla-meistari Hólaskóla og rektor Háskólans á Hólum. Hann er nú prófessor við Fiskeldis- og fiskalíffræðideild skólans, og frá 2019 einnig við Náttúruminjasafn Íslands. Skúli hefur helgað sig rannsóknum í þróunarfræði með áherslu á norðlæga vatnafiska.



Sigurður S. Snorrason (f. 1951) lauk BS-prófi í líffræði við Háskóla Íslands árið 1974 og doktorsþrófi í dýrafræði við Háskólann í Liverpool, Englandi, árið 1982. Sigurður hefur lengst af starfað sem kennari í líffræði við Raunvísindadeild, nú Líf- og umhverfisvísindadeild, Háskóla Íslands, fyrst samhliða sjálfstæðum vísindastörfum en síðan sem fastráðinn kennari í þroskunarfræði frá 1989 og prófessor frá 2005. Undanfarna áratugi hefur hann helgað sig rannsóknum á afbrigða- og tegundamyndun norðlæga vatnafiska.

PÓST- OG NETFANG HÖFUNDA / AUTHOR'S ADDRESSES

Skúli Skúlason prófessor

Fiskeldis- og fiskalíffræðideild
Háskólans á Hólum
Hólum í Hjaltadal, 551 Sauðárkróki
skuli@holar.is
og
Náttúruminjasafni Íslands
Suðurlandsbraut 24, 108 Reykjavík
skuli.skulason@nmsi.is

Sigurður Sveinn Snorrason prófessor

Líf- og umhverfisvísindadeild
Háskóla Íslands
Öskju, Sturlugötu 7, 101 Reykjavík
sigsnor@hi.is

Hið íslenska
náttúrufræðifélag
Stofnað 1889

The Icelandic
Natural History
Society

Suðurlandsbraut 24, 108 Reykjavík, Iceland — www.hin.is / hin@hin.is

STJÓRN FÉLAGSINS 2020–2021 / BOARD MEMBERS 2020–2021

stjorn@hin.is

Ester Rut Unnsteinsdóttir

formadur@hin.is

formaður / Chairman

Náttúrufræðistofnun Íslands / The Icelandic Institute of Natural History, Garðabær

Hrefna Sigurjónsdóttir

varaformaður / Vice-chairman

Háskóli Íslands / University of Iceland, Reykjavík

Snæbjörn Guðmundsson

gjaldkeri@hin.is

gjaldkeri / Treasurer

Náttúruminjasafn Íslands / Icelandic Museum of Natural History, Reykjavík

Gróa Valgerður Ingimundardóttir

ritari@hin.is

ritari og vefstjóri / Secretary

Lundarháskóli, Svíþjóð / Lund University, Sweden

Anna Heiða Ólafsdóttir

felagsvordur@hin.is

félagsvörður / Board member

Hafrannsóknastofnun / Marine and Freshwater Research Institute, Reykjavík

Helena Óladóttir

kynning@hin.is

fræðslustjóri / Board member

Háskóli Íslands / University of Iceland, Reykjavík

Bryndís Marteinsdóttir

meðstjórnandi / Board member

Landgræðsla ríkisins / Soil Conservation Service, Hella

Tilgangur félagsins er að efla íslensk náttúruvísindi, glæða áhuga og auka þekkingu manna á öllu er snertir náttúrufræði. Innganga í félagið er öllum heimil.

Einstaklingsárgjald er 5.800 kr. Í því er fólgin áskrift að Náttúrufræðingnum.

Hjónaárgjald er 6.500 kr. og nemendagjald 4.000 kr.

Annual dues, which include the subscription of the society's journal, are 5.800 ISK.

Yfir vetrarmánuðina stendur félagið fyrir fræðslu- og umræðu-fundum og verða þeir og aðrir viðburðir, svo sem stuttar gönguferðir og annað sem tengist náttúrunni, auglýstir á heimasíðunni.

Náttúruminjasafn Íslands

Náttúruminjasafn Íslands er eign íslenska ríkisins, höfuðsafn á sviði náttúrufræða og heyrir undir mennta- og menningarmálaráðuneytið. Hlutverk Náttúruminjasafns Íslands eru skilgreind í Náttúruminjasafnslögum nr. 35/2007 og Safnalögum nr. 141/2011. Náttúruminjasafnið er fræðslu- og vísindastofnun, ætlað að gegna miðlægu hlutverki við miðlun þekkingar og upplýsinga um náttúrufræðileg efni og vera ráðgefandi gagnvart öðrum söfnum landsins sem sýsla með náttúruna. Stofnunin byggir starfsemi sína á rannsóknum og gagnaöflun á eigin vegum og í samstarfi við aðra, og á miðlun þekkingar og upplýsinga með staf- og rafrænni útgáfu, ráðgjöf, fyrirlestur og sýningahaldi.

The Icelandic Museum of Natural History

The Icelandic Museum of Natural History is the property of the Icelandic state, a public institution appertaining to the Ministry of Education, Science and Culture. The primary roles of the museum are to shed light on Icelandic nature, natural history, use of natural resources and nature conservation, and thereby promote conservation of natural heritage in Iceland and sustainable use of nature. The museum implements its functions by exhibitons, publication and research.

ISSN 0028-0550



9 770028 055009