

Guðbjörg Ósk Jónsdóttir, Benóný Jónsson,
Magnús Jóhannsson og Arnar Pálsson

Uppeldissvæði laxfiska í Þingvallavatni og tengdum ám

UPPELDISSVÆÐI SEIÐA og ungra fiska veita þeim athvarf og fæðu og eru því mikilvæg fyrir líf einstaklingsins, stofninn og tegundina sem heild. Í Þingvallavatni lifa tvær tegundir af ætt laxfiska, urriði (*Salmo trutta*) og bleikja (*Salvelinus alpinus*), sem á íslensku hafa samheitið silungur. Hafa umfangsmiklar rannsóknir verið stundaðar á fullorðnum einstaklingum þessara tegunda, en minna farið fyrir athugunum á seiða- og ungstigi tegundanna. Vegna mikilvægis uppeldissvæða fyrir fiskana og þýðingu þeirra fyrir líffræðilegan fjölbreytileika var ákveðið að leitast með rannsókn við að varpa ljósi á dreifingu og þéttleika bleikju og urriðaseiða í fjöruvist Þingvallavatns og straumvötnum sem tengjast vatninu. Spurt var:

- 1) Hvar í vatninu og tengdum ám finnast seiði þessara tegunda?
- 2) Hefur þéttleiki og dreifing seiða bleikju og/ eða urriða breyst á síðustu tuttugu árum?
- 3) Er tenging milli umhverfisaðstæðna (ólífrænna (e. abiotic) og lífrænna (e. biotic) þátta) og tilvistar seiða?

Greind voru gögn úr vöktun Veiðimálastofnunar (nú Haf-rannsóknastofnunar) í Þingvallavatni og nærliggjandi ám frá 2000 til 2021. Samarið 2022 voru tíu svæði í Þingvallavatni könnuð, fiskar veiddir og mældir og umhverfisaðstæður kannaðar. Helstu niðurstöður eru að tegundirnar nýta ólík svæði. Urriðaseiði finnast helst í nærliggjandi ám og hefur þéttleiki aukist frá 2000 til 2021. Bleikjan er fyrst og fremst í vatninu sjálfu og hefur þéttleiki hennar lítið breyst, eða jafnvel aðeins dvínað. Árið 2022 fundust seiði á sex mögulegum uppeldissvæðum í Þingvallavatni. Á fjórum þeirra var bleikjan í miklum meirihluta en á tveimur var það urriðinn. Tegundirnar sköruðust lítið. Gróður á strandlengju var eini umhverfisþátturinn sem virtist hafa áhrif á það hvort seiði fundust. Í framhaldi af þessari rannsókn væri forvitnilegt að kanna nýtingu mismunandi afbrigða bleikju og arfgerða urriðans á ólíkum uppeldissvæðum og kanna samspil umhverfisþátta og gena við þroskun fullorðinna fiska og ýmsa eiginleika þeirra, svo sem stærð og fæðu- og búsvæðaþerli.



Net dregin úr Þingvallavatni. – Nets pulled from Lake Þingvallavatn. Ljósmynd./Photo: Arnar Pálsson

UPPELDISSVÆÐI FISKA OG MIKILVÆGI ÆIRRA

Mörg dýr skipta um búsvæði eftir æviskeiðum eða með árstíðarbundnu fari. Til dæmis hrygna sumir fiskar á tilteknum svæðum en taka út vöxt á öðrum svæðum.¹ Hér á landi hrygna laxfiskar, þ.e. urriði, bleikja og lax (*Salmo salar*), í ám og lækjum en ganga til vatna eða hafs þegar ákveðinni stærð er náð. Laxfiskar hrygna einnig í stöðuvötnum, svo sem urriðar í Veidivötnum, og vatnableikjur nýta hrygningarstöðvar í vötnum. Hrygning urriða er þó háðari rennandi vatni en hjá bleikju sem hrygnir jöfnum höndum í stöðu- og straumvatni. Í vötnum sem í eru bæði urriði og bleikja er skörun möguleg á hrygningarsvæðum og ef til vill einnig á uppeldissvæðum seiða.

Uppeldissvæði eru svæði sem veita athvarf, fæðu og hagstæðar aðstæður fyrir seiði margra fiskitegunda, og skar-

ast stundum, en ekki alltaf, við hrygningarsvæði. Samkvæmt skilgreiningu nýta seiði slík uppeldissvæði og eru þau því nauðsynleg fyrir afkomu bæði stofna og tegunda.^{2,3} Uppeldissvæði fiska eru því mikilvæg fyrir vistkerfi heimsins, menningu og hagkerfi.⁴ Góð uppeldissvæði auka vöxt og lífslíkur seiða og geta svæðin því haft mikil áhrif á fjölda fullorðna einstaklinga í næstu kynslóð.^{2,3} Rannsóknir í sjó hafa sýnt að verndun búsvæða með mikinn seiðafjölda eða lífþyngd getur haft jákvæð áhrif á viðkomandi fiskistofna með því að draga úr dánartíðni seiðanna.^{5,6} Heppileg hlutfallsleg stærð hrygningar- og uppeldissvæða, til dæmis miðað við svæði sem stálpaðir og fullorðnir fiskar sömu tegundar nýta, getur stuðlað að hámarks stofnstærð. Í ferskvatnsvistkerfum sést að vötn eða árkerfi með takmarkaðar hrygningar- eða uppeldisstöðvar geta ekki borið stóra stofna,

en einnig að stór uppeldissvæði geta staðið undir stórum stofnum og jafnvel ýtt undir hraðari þróun eða aðgreiningu í tvo eða fleiri undirstofna og afbrigði.^{7,8} Uppeldissvæði eru mikilvæg fyrir myndun og viðhald líffræðilegs fjölbreytileika, og einnig fyrir fjölbreytileika innan tegunda.⁹ Í stöðuvatninu Kronotskoje á Kamtsjatkaskaga lífa sjö samsvæða afbrigði kyrrahafsbleikju (*Salvelinus malma*), sem eru mjög fjölbreytileg í útliti og háttum.⁹ Rannsóknir benda til mögulegra tengsla milli svipfarsbreytileika meðal fullorðinna einstaklinga afbrigðanna og breytileika í umhverfisþáttum á uppeldissvæðum hvers afbrigðis.⁹ Hérlendis hafa flest samsvæða afbrigði bleikju fundist í Þingvallavatni, fjögur talsins, dvergbleikja, kuðungableikja, murta og sílableikja, mjög ólík í útliti og lífsháttum og hafa aðlagast mismunandi vistum í vatninu.^{8,10-12}

BLEIKJAN OG URRIDINN Í ÞINGVALLAVATNI

Í Þingvallavatni lifa sem áður segir tvær tegundir af ætt laxfiska, bleikja og urriði. Hornsíli er þriðja fisktegundin. Bleikjan hrygnir í vatninu en urriðinn nýtir að mestu svæði í straumvötnum sem í það renna til hrygningar og uppeldis, en áður hrygndi hann einnig í útfalli vatnsins.¹³ Bleikjan skiptist í fjögur ólík afbrigði, en undirgerðir þekkjast ekki meðal urriðanna. Rannsókn bendir þó til erfðaáhrifa frá stofni í Þverá sem rennur í Ölfusvatnsá og þaðan í vatnið (sjá umræður).¹⁴

Bleikjan finnst nyrst af tegundum ferskvatnsfiska. Hún lifir um allt norðurhvel jarðar, helst í straumvötnum tengdum hafi, og í stöðuvötnum og lækjum.¹ Samsvæða afbrigði bleikju í sama stöðuvatni finnast víða, svo sem í Noregi,¹⁵ Síberíu,¹⁶ á Grænlandi¹⁷ og héraendis. Algengast er að finna tvö afbrigði saman en dæmi um fleiri þekkjast,¹⁷ líkt og í Þingvallavatni þar sem afbrigðin eru fjögur og mjög ólík sem áður segir. Á Íslandi finnst bæði sjóbleikjur (göngu- stofnar) og staðbundnir stofnar vatn- bleikja.^{18,19} Bæði kynþroska og ókynþroska einstaklingar sjóbleikja stunda árstíðarbundið far milli ferskvatnskerfa og strandsvæða, dveljast í ám og stöðuvötnum yfir veturinn og hrygna þar.^{1,18,20} Vatnbleikjur geta á hinn bóginn sýnt far innan stöðuvatns, sem stundum tengist nýtingu ólíkra búsvæða eftir stærðar- eða aldursþópum, og í öðrum tilfellum í tengd straumvötn.¹ Almenn byrja seiði bæði sjó- og vatnbleikju að éta botnlæga fæðu en yfirleitt skipta þau yfir í sviflæga fæðu, svo sem sviflæga hryggleysingja eða aðra fiska, þegar þau stálpast.¹ Þó eru þess mörg dæmi að stofnar vatnbleikju halda sig meira eða minna við botnlæga fæðu allt sitt líf,¹ svo sem kuðungableikjan og dvergbleikjan í Þingvallavatni.^{11,12,21}

Náttúruleg heimkynni urriða eru við norðanvert Atlantshaf. Talið er að hann hafi upprunalega lifað í Evrópu, Norður- Afríku og vesturhluta Asíu, og einnig hér á Íslandi.²² Menn hafa flutt urriðastofna til að minnsta kosti 24 landa utan Evrópu og er urriðinn því talinn hafa hnattlæga dreifingu.^{1,13} Ein af ástæðunum fyrir góðum árangri urriðans á framandi slóðum er mikið umhverfisþol (e. environmental tolerance).¹ Hér á landi finnast bæði urriðastofnar sem ganga til hafs (sjóbirtingur) og stofnar sem eru allan lífsferilinn í ferskvatni og eru staðbundnir (lækjalonta, straum- urriði og vatnaurriði).^{13,18} Almenn hrygna urriðar í grjó- og malarbotn í ám en til eru líka urriðastofnar sem hrygna í stöðuvötnum.¹³ Seiði byrja á því að nærast að mestu á botnlægri bráð og gera það sum allt æviskeiðið²³ en önnur skipta yfir í sviflæga fæðu þegar þau fullorðnast. Í ferskvatni er algengast að urriðinn fari ekki að éta fisk fyrr en líkamslengd hans fer yfir um 15 cm.¹

Þingvallavatn er stærsta stöðuvatn Íslands, um 83 km² að yfirborðsflatarmáli, meðaldýpi ~34 m en dýpst ~114 m.²⁴ Fiskur gengur ekki í vatnið úr sjó, og hefur ekki gert í nokkur þúsund ár vegna ófiskgengra fossa, sér í lagi vegna Írafoss sem var stærstur þeirra. Við Írafoss og síðar við Ljósafoss og útfall Þingvallavatns í Efra-Sog voru reistar stíflur og byggðar virkjanir á sjötta áratug síðustu aldar og koma þær einnig í veg fyrir að fiskur gangi úr sjó í Þingvallavatn. Fiskstofnar í Þingvallavatni og tengdum ám ofan Steingrímsstöðvar eru því landluktir og staðbundnir. Vel þekkt hrygningarsvæði kuðungableikju í vatninu eru í Ólafsdreitti og murtu við Mjóanes og Svínanes.^{10,25} Nú á tímum virðist urriðinn hrygna helst í Öxará, Ölfusvatnsá og Villingavatnsá, sem allar renna í Þingvallavatn.²⁶⁻³⁰ Áður fyrr var mikilvægt hrygningarsvæði urriðans við útfall vatnsins í Efra-Sog.^{13,31} Tvö af

bleikjuafbrigðunum fjórum í vatninu eru botnlæg, dvergbleikjan og kuðungableikjan, og éta helst vatnabobba (*Radix peregra*) á strandgrunninu, en hin tvö eru sviflæg. Murtan er jafnt úti í vatnsbolnum og á strandgrunni þar sem hún heldur sig mest ofan við botninn og étur aðallega smágernt dýrasvif (krabbadýr). Síableikjan lifir mest á hornsilum (*Gasterosteus aculeatus*) sem hún finnur aðallega í kransþörungabelti á 10–20 m dýpi á strandgrunninu.^{7,11,12,21} Urriðinn er ásamt síableikjunni helsta fiskiætan í vatninu og étur bæði hornsíli og litla laxfiska, þar á meðal murtu.^{12,21,31} Urriðastofninn í Þingvallavatni hrundi um miðja 20. öld í kjölfar stíflugerðar í Efra-Sogi, sem eyðilagði hið mikilvæga hrygningarsvæði við útfallið.^{31,32,33} Hrygning og nýliðun urriða í Öxará jókst eftir að urriðaseiðum var sleppt í Þingvallavatn árin 2000 til 2004.³⁴ Nýlegar rannsóknir og vöktun benda til þess að urriði sé núna í mikilli uppsveiflu í vatninu en bleikju fari fækkandi³⁵ (Sigurður S. Snorrason, óbirtar niðurstöður). Ýmsar stofnanir og fyrirtæki hafa annast vöktun á vatninu, þar á meðal Hafrannsóknastofnun (áður Veidimálastofnun), Náttúrufræðistofa Kópavogs, Líffræðistofnun Háskóla Íslands og Laxfiskar ehf. Starfsmenn Náttúrustofunnar hafa vakt að hrygningarstofn murtunnar árlega. Hafrannsóknastofnun hefur vakt að silungastofnana í vatninu og tengdum ám reglulega, bæði fullorðna einstaklinga og seiði.^{35,34} Þrátt fyrir þessa vöktun vantar upplýsingar um dreifingu, fæðuöflun og kjörvist silungaseiðanna í Þingvallavatni. Talsvert er þó til af gögnum um seiði í ánum sem renna í vatnið (sjá síðar). Þessar upplýsingar eru sérstaklega aðkallandi á tímum loftslagsbreytinga sem virðast bleikjunni erfðar.³⁶ Uppeldis- svæði bleikju eru á grynningum meðfram strandlengju og er hún því einkar viðkvæm fyrir auknum hita.³⁷

MARKMIÐ RANNSÓKNAR

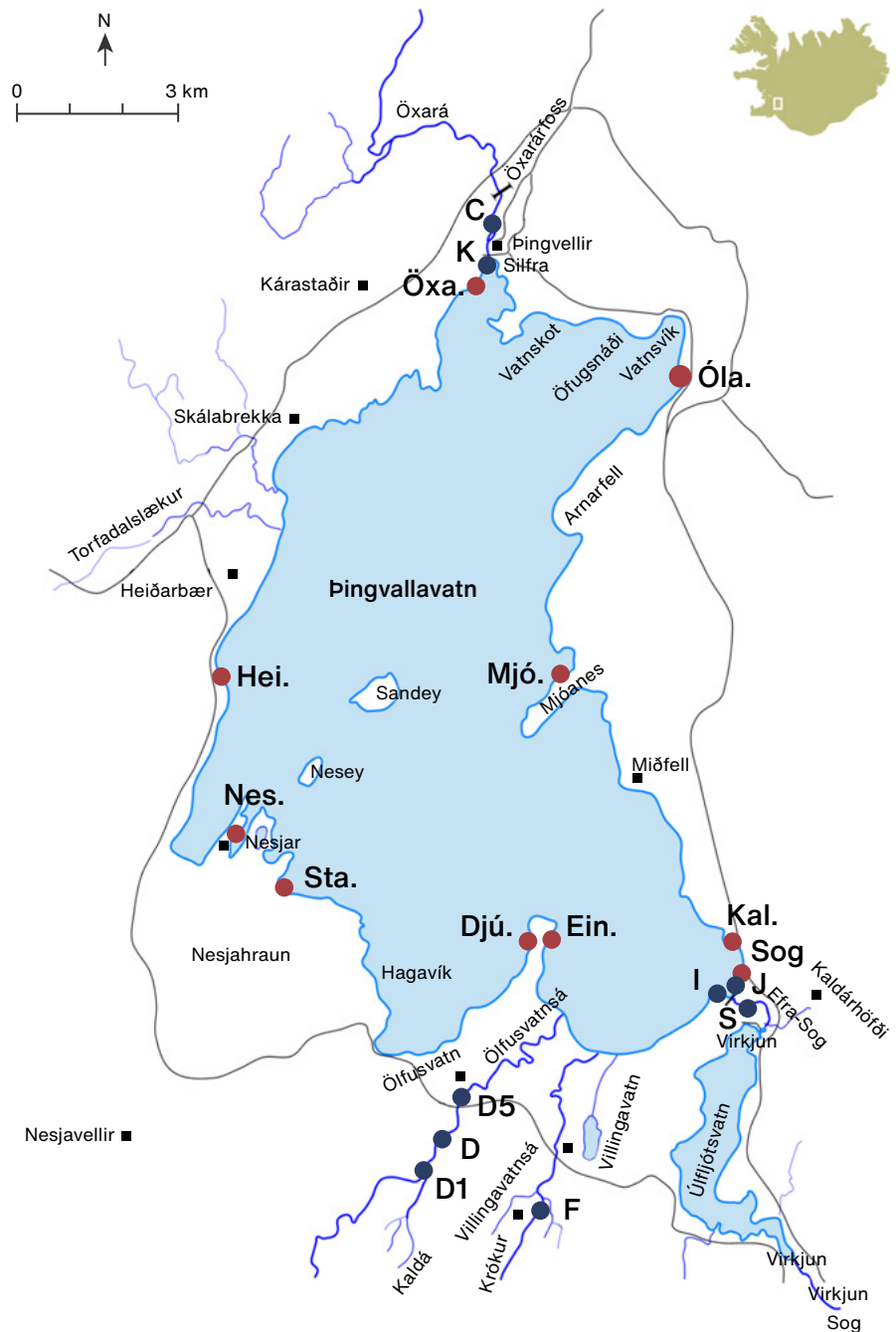
Í Norður-Evrópu eru greinanlegar breytingar í ferskvatnsvistkerfum. Hitaþolnar tegundir virðast vera í sókn en kulsælar á undanhaldi.^{38,36} Sambærilegar breytingar virðast eiga sér stað í Þingvallavatni þar sem urriðinn, sem þolir meiri hita en bleikja,^{1,39,40} virðist vera í vexti en bleikjunni, sérstaklega minni afbrigðunum, fer fækkandi (Sigurður S. Snorrason, óbirtar niðurstöður). Mögulega á bleikjan erfiðara með að laga sig að breytingum á hita og öðrum þáttum í vatninu, en sterkar vísbendingar eru um að vatnið hafi hlýnað og breytingar orðið í frumframleiðslu svifþörungum og framboði dýrasvifs.⁴¹ Markmið rannsókna okkar var að kortleggja dreifingu seiða silungstegundanna í ám sem tengjast Þingvallavatni og í fjöruborði á niður á 80 cm dýpi í vatninu, og varpa með því móti ljósi á kjöruppeldissvæði og umhverfisþætti sem henta hvorri tegund best. Rannsóknarspurningarnar voru:

Hvar á strandgrunni í vatninu og í tengdum straumvötnum finnast seiði bleikju og urriða helst? Er búsvæðanýting tegundanna ólík?

Hefur þéttleiki bleikju- og/eða urriðaseiða breyst í vatninu og nærliggjandi ám á síðustu tuttugu árum?

Er tenging milli umhverfisaðstæðna (ólífrænna (e. abiotic) og lífrænna (e. biotic) þátta) á svæðum og tilvistar seiða?

Til að svara þessum spurningum var notast við tvær gagnasýrur. Í fyrsta lagi voru gögn greind úr seiðaveiðum Hafrannsóknastofnunar frá um 20 ára tímabili, bæði í tengdum ám og meðfram strandlengju Þingvallavatns. Í öðru lagi voru seiði veidd meðfram strandlengju Þingvallavatns sumarið 2022.



1. mynd. Kort af Þingvallavatni og tengdum ám. Rafveiðistöðvar eru merktar inn á kortið með punktum, dökkbláum úr vöktun 2000 til 2020 og rauðum frá sumri 2022. Svæði eru merkt með skammstöfunum, sbr. 1. töflu. – Map of Þingvallavatn and nearby rivers. Fishing locations are shown with points. Dark blue: locations from the 2000 to 2020 survey; Red: from summer 2022. Locations are shown with single letter codes or abbreviations, see Table 1.

1. tafla. Veiðisvæðin sumarið 2022, GPS-hnit hvers svæðis, veiðidagur og veiðitími – Fishing locations for summer 2022 for the project, GPS coordinates for each location, fishing day and duration of fishing.

Svæði <i>Location</i>	Skammstöfun <i>Abbreviation</i>	GPS	Dagsetning (D. M. Á) <i>Date (D. M. Y)</i>	Tími dags og lengd veiða <i>Time of day and duration of fishing</i>
Öxará	Öxa	64°15'3"N, 21°7'43"W	08.07.22	10:30 - 11:42, 72 mín
Ólafsdrauttur	Óla	64°14'09"N, 21°02'42"W	01.06.22	10:30 - 14:00, 210 mín
Mjóanes	Mjó	64°11'11"N, 21°05'13"W	20.06.22	11:35 - 13:30, 115 mín
Kaldárhöfði	Kal	64°8'34" N, 21°1'46"W	28.06.22	13:44 - 15:20, 95 mín
Útfall í Efra-Sog	Sog	64°8'1" N, 21°1'40"W,	28.06.22	11:11 - 12:25, 74 mín
Einbúi	Ein	64°8'17" N, 21°6'8"W	05.07.22	11:12 - 11:38, 26 mín
Djúpavík	Djú	64°8'15" N, 21°6'37"W	05.07.22	11:45 - 12:33, 48 mín
Stapavík	Sta	64°9'7" N, 21°12'13"W	05.07.22	14:21 - 14:47, 26 mín
Nesjar	Nes	64°9'34" N, 21°13'13"W	05.07.22	13:56 - 14:10, 14 mín
Heiðabær	Hei	64°11'17"N, 21°13'37"W	08.07.22	13:36 - 14:09, 33 mín

AÐFERÐAFRÆÐI:

Sýnataka

Sýnataka fór fram annars vegar í leið-öngnum Veiðimálastofnunar/Hafrannsóknastofnunar árin 2000 til 2021 og hins vegar á okkar vegum sumarið 2022. Fyrst verður gerð grein fyrir lengri gagnasýrpunni.

Í stuttu máli var sýnataka hluti af vöktun urriðans í Þingvallavatni og nokkrum tengdum straumvötnum, sbr. skýrslur stofnunarinnar.^{26-30,34,42,43} Gögnin innihalda upplýsingar um laxfiskaseiði frá 18 svæðum (úr Ölfusvatnsá (D, D1, D2, D3, D4, D5, E), Kaldá (H), Villingavatnsá (G, F), Öxará (B, C), Efra-Sogi (S) og Þingvallavatni (I, J, J1, K, M)), í allt 97 gagnapunktur. Sýnin voru tekin á sumarmánuðum (helst ágúst og september), en ekki var farið á hverja stöð árlega. Á meðan veiðiátakið var staðlað var sýnataka mismunandi eftir árum. Farin var ein rafveiðiumferð um hvert svæði og stærð þess skráð. Seiðaþéttleiki var metinn (fjöldi seiða / 100 m² í einni rafveiðiumferð, sbr. skýrslur sem vitnað var til að ofan).

Sumarið 2022, frá 1. júní til 8. júlí, voru könnuð tíu mismunandi svæði í fjöruborði Þingvallavatns (tafla 1, 1. mynd), einu sinni hvert. Svæðin voru (1) við ós Öxará, (2) Ólafsdrauttur, þekkt hrygningarsvæði kuðungableikjunnar,¹⁰ (3) Mjóanes, þekkt hrygningarsvæði murtunnar,¹⁰ (4) Kaldárhöfði, (5) við Sogshorn, norðan við útfallið í Efra-

Sog úr Þingvallavatni, gamalt hrygningarsvæði urriðans,³² (6) Einbúi, horn sunnan á Lambhaganesinu, (7) Djúpavík, norðan á sama nesi, (8) við bátaskýli í Stapavík, (9) Nesjar, (10) við bátaskýli við Heiðarbæ. Sjá nánar 1. mynd 1 og töflu 1.

Á hverju svæði var rafveitt með LR-24 Electrofisher-rafveiðitæki frá Smith-Root. Ef ekkert veiddist fyrstu 15 mínúturnar var veiði hætt á því svæði. Allir fiskarnir voru taldir og svæfðir með 2-Phenoxyethanol (0,2 ml í 1 lítra af vatni),⁴⁴ og síðan tegundargreindir og ljósmyndaðir frá vinstri hlið (með Canon EOS 77D-myndavél). Lengd seiða (cm með 1 mm nákvæmni) var mæld og þau vegin (g) á Mettler Toledo-vog. Líkamsástand einstaklinga var metið með Fultons-holdastuðli (e. Fulton's condition factor (K)) samkvæmt jöfnunni:

$$K = \frac{W \times 100}{L^3}$$

þar sem W er þyngd einstaklingsins (g), og L er lengd einstaklingsins (cm).⁴⁵ Að mælingum loknum fengu seiðin að jafna sig í fersku vatni í fötu og var síðan sleppt aftur, að undanskildum 10–20 fiskum frá hverri stöð sem notaðir voru til frekari svipfars- og erfðagreiningar. Þeir fiskar voru valdir með slembiúrtaki (með rand() fallinu R-inu) nema þeir sem drápu við veiðar eða mælingar sem urðu hluti af þýðinu.

Hitastig á hverju veiðisvæði var mælt á þeim þremur stöðum þar sem þéttleiki fiska var mestur, á 30–80 cm dýpi, og meðalhitastig reiknað. Einnig var botngerð svæðisins og fleiri umhverfisþáttum lýst. Þrjár botngerðir voru skilgreindar, 1) sandbotn, 2) fingerður malarbotn og 3) grjótbót með stórum eða miðlungsstórum steinum. Botngróður var einnig flokkaður í þrennt: 1) enginn gróður eða þörungar á botni, 2) lítið af gróðri eða þörungum, og 3) mikið af gróðri eða þörungum. Tvær strandgerðir voru skilgreindar, gróin strandlengja eða ekki gróin.

Gagnavinnsla

Fyrir tölfraeðigreiningar var notast við R (sjá: <http://www.r-project.org/>), útgáfu R-4.2.1, 64-bit, niðurhlaðið á PC-tölvu 21.6.'22 (R Core Team, 2021) í Rstudio-umhverfinu (útgáfa 1.3.1093, niðurhlaðið 30.8.'21, RStudio Team, 2020). Fyrst voru útlagar (e. outliers) greindir í gagnasettinu með því að teikna upp punktarit með lógaritma lengdar á móti lógaritma þyngdar.

Úr gögnunum um seiðarannsóknir í Þingvallavatni og nærliggjandi ám frá 2000 til 2021 (sbr. að ofan) voru notaðar tölur um fjölda einstaklinga (á 100 m²) í aldursflokkum og eftir tegundum á hverjum stað. Aðeins þau svæði voru höfð með þar sem mælt hafði verið tvisvar eða oftár á tímabilinu, alls níu (Ölfusvatnsá (D, D1, D5), Öxará (C),



Kalina H. Kapralova and Marcos G. Lagunas austan megin Þingvallavatns. Rafveitt var í ferskvatnslindum við bakkann (vinstra megin). Kalina H. Kapralova and Marcos G. Lagunas on the east side of Lake Thingvallavatn. Electrofishing was conducted in freshwater springs near the shore (left on photo). Ljósmynd: Arnar Pálsson

Villingavatnsá (F), Efra-Sog (S), Þingvallavatn (I, J, K). Beitt var alhæfðri línulegri aðhvarfsgreiningu (e. generalized linear model, glm) og gert ráð fyrir Gaussian-dreifingu á fjölda fiska (log vörpun á fjölda/100 m²), til að kanna áhrifaþætti á þéttleika laxfiska-seiða. Einnig var notað formerkjapróf í safngreiningu.

Fyrir gögnin frá 2022 var prófað fyrir sambandinu milli veiðiátaks (tíma) og fjölda fiska með alhæfðri línulegri aðhvarfsgreiningu (quasi-poisson-dreifingu). Gert var kí-kvaðrat-próf til að meta hvort munur væri á hlutfalli tegunda milli svæðanna. Meðalhiti hvers svæðis var reiknaður, og metið hvaða tegund væri í meirihluta á hverju þeirra. Til þess að meta breytileika í lengd, þyngd og holdastuðli (K) milli tegunda og svæða var notast við línuleg líkön í R. Breytileikinn var metinn fyrir ólík gagnasett, til dæmis svæði þar sem tegundirnar sköruðust, eða sköruðust ekki. Fyrst var breytileiki í dreifni milli hópa metinn með Bartlett-prófi. Eftir það var fervika-prófið (ANOVA „aov“) framkvæmt til að kanna mun á meðaltölunum, og svo eftirápróf Tukeys („TukeyHSD“) til að kanna muninn á milli hópanna. Sambærilegar greiningar voru notaðar fyrir próf á hitastigi og mun á vistgerðum eða umhverfisþáttum.

NIÐURSTÖÐUR:

Þéttleiki seiða á árunum 2000 til 2021

Þéttleiki laxfiskaseiða var rannsakaður í þremur ám sem renna í Þingvallavatn (Ölfusvatnsá, Villingavatnsá og Öxará), einni á sem rennur úr því (Efra-Sogi) og á alls 29 stöðvum meðfram strandlengju vatnsins á árunum 2000 til 2022. Tvær gagnasýrpur voru greindar.

Fyrst var breytileiki í þéttleika metinn yfir 19 ára tímabil, fyrir níu stöðvar (97 gagnapunktur alls) og báðar tegundir, með línulegu líkani. Frá árinu 2001 til 2021 jókst þéttleiki urriðaseiða en minnkaði hjá bleikjuseiðum (2. mynd A). Þessi tilhneiging sést skýrast í yngstu tveimur aldurshópunum, hjá fyrsta árs (kallaðir núllarar) og eins árs seiðum, sem voru algengust í gagnasettinu (2. mynd B og C). Þar sem mjög fá seiði tveggja ára og eldri fundust (u.þ.b. 0,1 fiskur á 100 m² ef leiðrétt er fyrir veiðiátaki) var einkum notast við yngstu hópana í frekari greiningum. Breytileiki í þéttleika seiða tengdist nokkrum þáttum, og í vissum tilfellum samspili þeirra (tafla 2). Eins og áður sagði fjölgaði urriða og var breytingin marktæk (hallatala = 0,11, p = 0,001) en bleikju virtist fækka eða standa í stað (hallatala = -0,025, p = 0,24 – ath. hallatalan er neikvæð). Áberandi munur var á þéttleika tegunda eftir veiðistöðvum. Urriðinn var allsráðandi í straumvatni en bleikjan í stöðuvatninu (3. mynd).

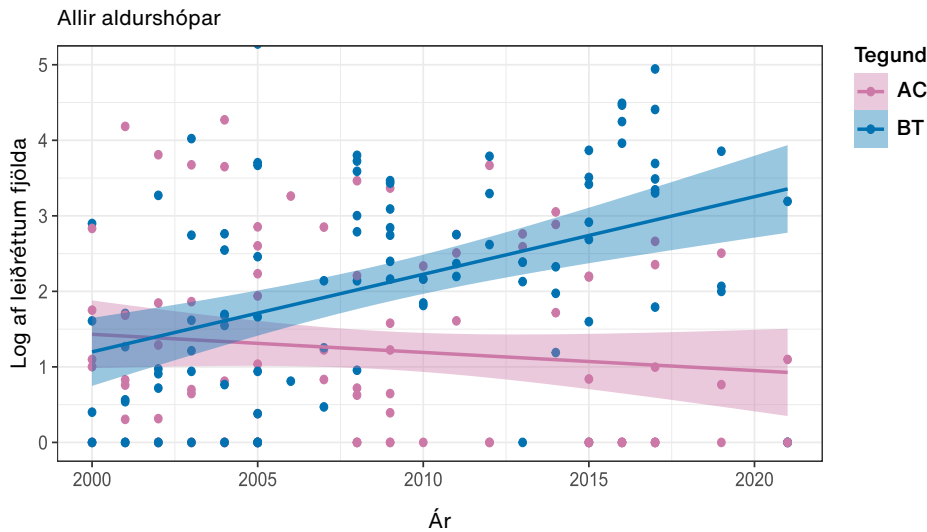
Leifar fyrir besta líkanið litu vel út og voru tilviljunarkennt dreifðar í kringum núllið á leifaritinu.

Þótt samspil árs, tegundar og veiðisvæðis væri ekki marktækt (p = 0,79) var skoðað hvernig þéttleiki breytist yfir tímabilið fyrir hvert svæði og tegund (tölur 3 og 4). Urriðum fjölgaði marktækt á sumum veiðisvæðum, en ekki á öllum (tafla 3). Þéttleiki urriða jókst mest í Ölfusvatnsá (stöðvar D, D1 og D5, fjölgun um u.þ.b. þrjú seiði hvert ár, p ≤ 0,035), Villingavatnsá (F, fjölgun um u.þ.b. 6 seiði hvert ár, p < 0,001) og Efra-Sogi (S, fjölgun um u.þ.b. 2 seiði hvert ár, p = 0,001). Urriða fjölgaði líka vestan við útfall Þingvallavatns (I: þar sem Efra-Sog hefst, um 1 seiði á hverjum tveimur árum, p = 0,002). Á öllum veiðistöðvunum níu var hallatala urriða yfir tíma jákvæð, sem sýnir að tilhneigingin er marktæk (samkvæmt formerkjaprófi, p = 0,004).

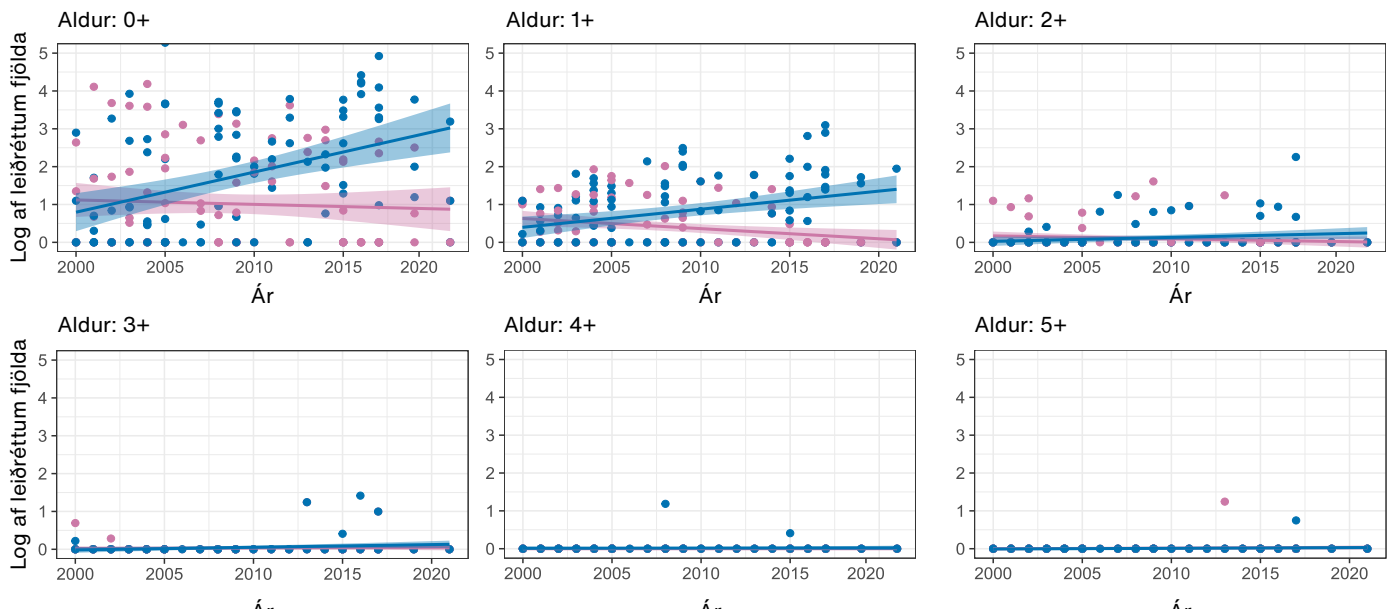
Bleikjunni fór marktækt fækkandi á tveimur svæðum (J, austan útfalls í Efra-Sog, fækkun um 0,1 seiði hvert ár (p = 0,01), og F, Villingavatnsá (fækkun um 0,05 seiði hvert ár, p = 0,01; tafla 4). Þótt breyting á þéttleika bleikju væri ekki marktæk á fleiri stöðum hafði þeim fækkað alls staðar (9 af 9 með neikvæða hallatölu), sem samkvæmt formerkjaprófi er ekki tilviljun (p = 0,004).

2. tafla. Áhrif nokkurra þátta á þéttleika seiða (log vörpuð gögn). Fervikagreining fyrir besta línulega líkanið fyrir þessar breytur og samspil þeirra. Metið með $\text{aov}(\text{glm}(\log(\text{fjöldi}) \sim \text{Ár} + \text{Stöð} + \text{Ár} * \text{Tegund} + \text{Stöð} * \text{Tegund} + \text{su}))$. – Results from Anova for the best fitted linear model for density of juveniles (log transformed). Model used: $\text{aov}(\text{glm}(\log(\text{amont}) \sim \text{Year} + \text{Station} + \text{Year} * \text{Species} + \text{Station} * \text{Species} + \text{error}))$.

Breyta Term	Frigráður Degrees of freedom	Frávik Deviance	Leifar frigráður Resid. Df	Leifar frávik Resid. Dev	p-gildi p-value
Ár / Year	1	12,490	192	371,43	< 0,001
Stöð / Station	8	65,301	184	306,13	< 0,001
Tegund / Species	1	38,468	183	267,67	< 0,001
Ár * Tegund Year * Species	1	31,822	182	235,84	< 0,001
Stöð * Tegund Station * Species	8	108,458	174	127,39	<< 0,001



2. mynd. Þéttleiki (log af fjölda seiða veiddra á 100 m²) urriðaseiða (BT, bláir punktar og lína) og bleikjuseiða (AC, bleikir punktar og lína) árin 2000 til 2021 á hverri veiðistöð, fyrir alla aldurshópana saman (efst) og hvern aldurshóp sér. Metið var línulegt aðhvarf fyrir hvora tegund um sig, og teiknuð besta lína með 96% vikmörkum. – The density (log of the amount corrected for sampling effort) of Brown trout (BT, blue points and lines) and Arctic charr (AC, pink points and lines) juveniles per sampling site, over the years 2000 to 2021, for all the age groups together and separately (aldur = age). The best fitted linear regression was evaluated for each species, represented as line with 95% confidence intervals.



3. tafla. Línuleg fjölgun urriða yfir tímabilið, fyrir allar níu stöðvarnar saman og hvert svæði fyrir sig.
– Linear rise of Brown trout over the time period, for all 9 stations together and separately.

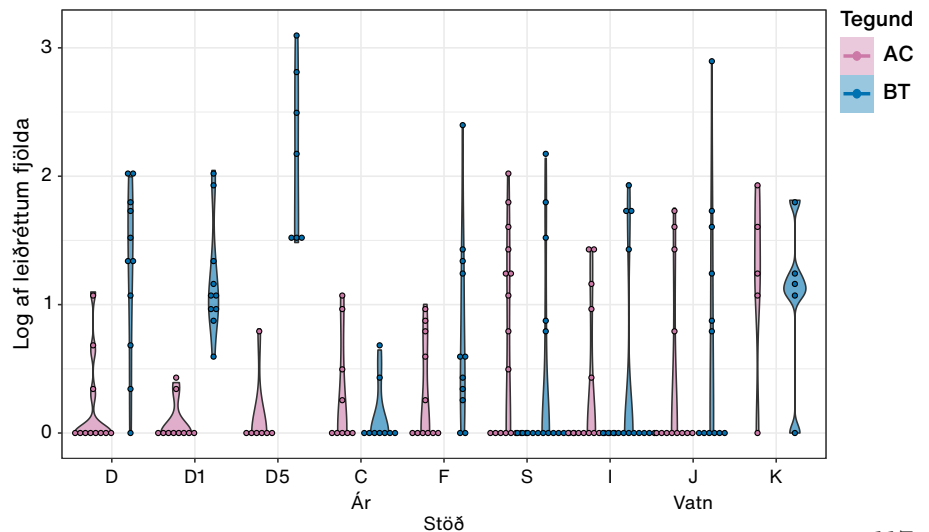
Gerð / Type	Stöðvar / Sites	Hallatala / Slope	SE _b ¹	t-gildi / t-value	p-gildi / p-value
	Allar / All	0,11	0,02	5,16	0,001
Á / River	C	0,07	0,12	0,61	0,564
Á / River	D	0,19	0,03	5,57	< 0,001
Á / River	D1	0,18	0,02	9,25	< 0,001
Á / River	D5	0,17	0,06	2,87	0,035
Á / River	F	0,27	0,03	10,45	< 0,001
Á / River	S	0,18	0,05	4,04	0,001
Vatn / Lake	I	0,13	0,04	3,74	0,002
Vatn / Lake	J	0,08	0,06	1,44	0,180
Vatn / Lake	K	0,01	0,13	0,11	0,918
Á / River	S	0,18	0,05	4,04	0,001

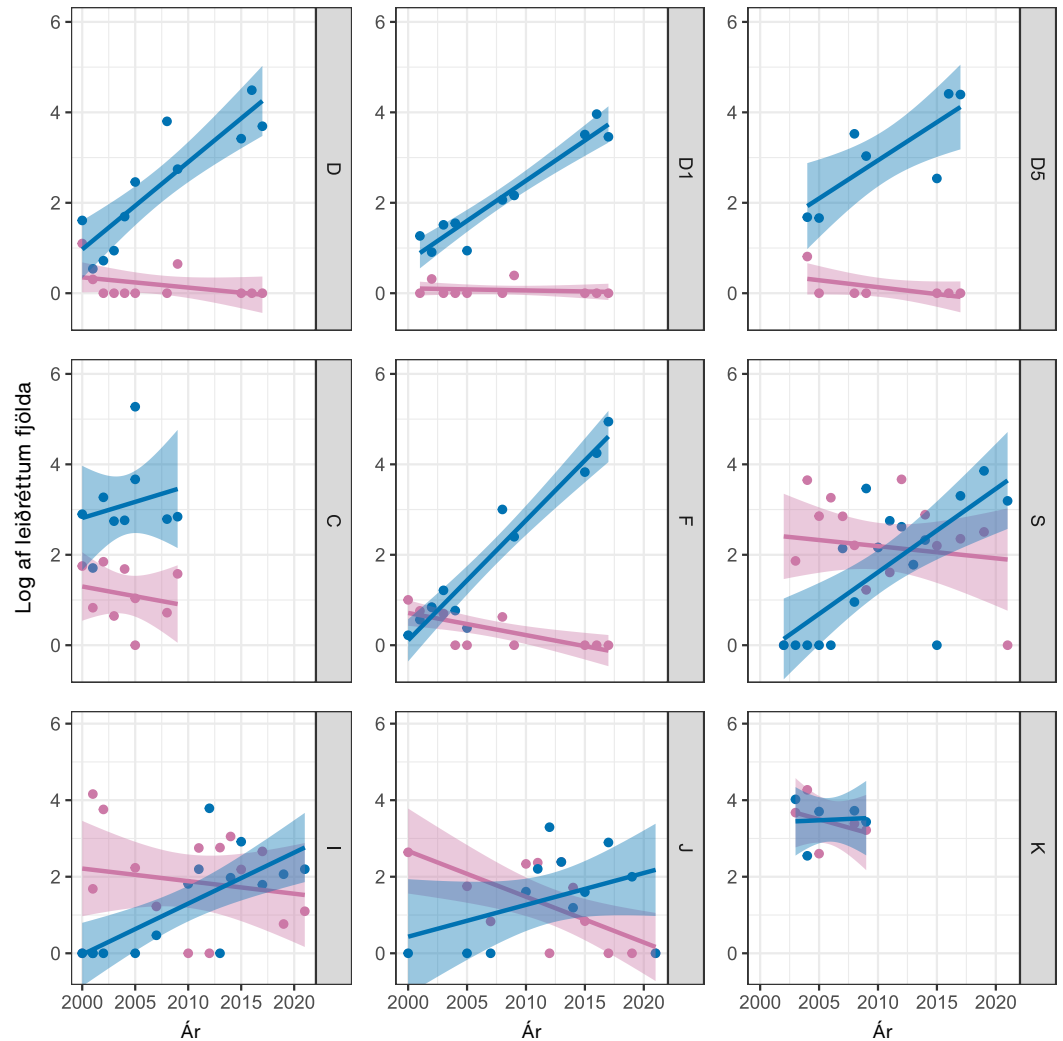
¹SE_b er staðalskekkan, þ.e. staðalfrávik meðaltals mælinganna.
– SE_b is the standard error, i.e. the standard deviation of the mean.

4. tafla. Smávægileg minnkun í þéttleika bleikju á öllum níu stöðvunum saman, og á hverju svæði um sig.
– Weak decrease in Arctic charr density; shown are results from glm model for all 9 stations together and separately.

Gerð / Type	Stöðvar / Sites	Hallatala / Slope	SE _b	t-gildi / t-value	p-gildi / p-value
	Allar / All	-0,03	0,02	-1,18	0,240
Á / River	C	-0,04	0,08	-0,56	0,594
Á / River	D	-0,02	0,02	-1,26	0,241
Á / River	D1	-0,01	0,01	-0,52	0,613
Á / River	D5	-0,03	0,02	-1,43	0,212
Á / River	F	-0,05	0,02	-3,17	0,011
Vatn / Lake	I	-0,03	0,05	-0,62	0,548
Vatn / Lake	J	-0,12	0,04	-2,80	0,012
Vatn / Lake	K	-0,09	0,13	-0,68	0,546
Á / River	S	-0,03	0,05	-0,56	0,584

3. mynd. Þéttleiki (log af fjölda seiða veiddra á 100 m²) urriðaseiða (BT, bláir punktar) og bleikjuseiða (AC, bleikir punktar) fyrir hvert veiðisvæði og öll árin. – Density (log transformed density corrected for sampling effort) for Brown trout (BT, blue points and lines) and Arctic charr (AC, pink points and lines) juveniles for each fishing location.





4. mynd. Breytileiki í þéttleika (fjölda seiða veiddra á 100 m²) urriðaseiða (BT, bláir punktar og lína) og bleikjuseiða (AC, bleikir punktar og lína) yfir tímabilið, fyrir rannsóknarsvæðin níu. Mismikið af gögnum var til fyrir staðina, Ölfusvatnsá (D, D1, D5), Öxará (C), Villingavatnsá (F), Efra-Sog (S) og Þingvallavatn (I, J, K). Metið var línulegt aðhvarf fyrir hvora tegund um sig, og besta lína með vikmörkum teiknuð á gröfin. Öll gröf hafa sömu X- og Y-ása til að auðvelda samanburð. – Changes in density (corrected for sampling effort) for Brown trout (BT, blue points and lines) and Arctic charr (AC, pink points and lines) juveniles over the fishing year, each station shown separately. The sampling effort varied by locations, Ölfusvatnsá (D, D1, D5), Öxará (C), Villingavatnsá (F), Efra-Sog (S) and Þingvallavatn (I, J, K). The best fitted linear regression was evaluated for each species, seen on images with confidence intervals. All graphs have the same X- and Y-axis for each comparison.

Seiði í fjöruborði vatnsins sumarið 2022

Á svæðunum tíu sem skoðuð voru sumarið 2022 fundust seiði (nýklakin og eldri) á sex svæðum, við ós Öxarár, í Ólafsdreitti, við Mjóanes, við Kaldárhöfða, við útfallið í Efra-Sog og í Djúpuvík – norðan á Lambhaga-totunni, norðvestan við Einbúa. Ekki var marktækt samband milli veiðiátaks og heildarfjölda laxfiska á svæðum sem þeir fundust á ($p > 0,05$). Dreifing tegundanna og hlutfall var ólíkt eftir svæðunum ($\chi^2 = 127,71$, $p < 0,001$). Flokka má svæðin í bleikjussvæði og urriðasvæði, eftir því hvor tegundin var ríkjandi. Bleikju-

svæðin voru Ólafsdreittur, Mjóanes, Kaldárhöfði og við útfallið í Efra-Sog, en urriðasvæðin við ós Öxarár og Djúpuvík. Á bleikjussvæðunum í Ólafsdreitti, við Mjóanes og Kaldárhöfða fannst einn urriði á hverju svæði, en bleikjurnar voru 41, 25 og 24 (í þessari röð, fjöldi á tíma var 0,2 fiskar á mínútu fyrir öll svæðin). Miðað við stærð voru urriðarnir líklegast tveggja ára eða eldri. Engin bleikjuseiði fundust á urriðasvæðunum tveimur, eingöngu ein fullorðin bleikja (dvergbleikja miðað við lit og höfuðlag) á hvoru svæði.

Að meðaltali voru urriðarnir lengri ($p < 0,001$, $F = 12,85$) og þyngri ($p = 0,001$,

$F = 11,22$) en bleikjurnar, en það endurspeglar nær örugglega mun í aldri. Meðallengd urriða var 6,56 cm, meðalþyngd 6,56 g og holdastuðullinn K að meðali 1,11. Hjá bleikjunni var meðallengd 4,86 cm, meðalþyngd 2,28 g og K að meðaltali 1,03.

Marktækur munur var á meðallengd ($p = 0,01$) og K-gildi ($p = 0,004$) bleikju milli svæðanna, en ekki þyngd ($p = 0,21$, 6. mynd). Þöruð próf sýndu að fyrir lengd var munur milli Ólafsdreittar og Kaldárhöfða ($p = 0,02$), og voru bleikjurnar við Kaldárhöfða almennt styttri. K-gildið sýndi annað munstur, því að þar skáru bleikjurnar frá útfallinu

5. tafla. Fjöldi bleikju og urriða á sýnatökusvæðum sumarið 2022. Meðaltal og staðalfrávik fyrir lengd (cm), þyngd (g) og K-gildi, fyrir hverja tegund/stað. Ath. að ekki er hægt að reikna staðalfrávik fyrir einn fisk. NA: engar stærðir fyrir engan fisk. – Number of Arctic charr (bleikja) and Brown trout (urriði) at each sampling location, as well as mean and standard deviation for length (cm), weight (g) and K-value for each species per location. Note, sd was not calculated for one fish. NA: could not calculate statistics for zero individual.

Svæði Location	Tegund Species	Fjöldi (N) Count (N)	Lengd ($\bar{Y} \pm sd$, í cm) length ($\bar{Y} \pm sd$, in cm)	Meðal þyngd ($\bar{Y} \pm sd$, í g) Mean weight ($\bar{Y} \pm sd$, in g)	Meðal K ($\bar{Y} \pm sd$) Mean K ($\bar{Y} \pm sd$)
Öxará	Bleikja	1	9,60	8,60	0,97
	Urriði	31	4,54 ± 1,23	1,26 ± 1,30	1,07 ± 0,25
Ólafsdraóttur	Bleikja	41	5,64 ± 2,31	2,93 ± 3,76	1,09 ± 0,19
	Urriði	1	9,90	10,00	1,03
Mjóanes	Bleikja	25	4,52 ± 2,32	2,09 ± 4,28	1,09 ± 0,15
	Urriði	1	8,50	7,10	1,16
Kaldárhöfði	Bleikja	24	4,00 ± 1,93	1,33 ± 2,68	0,97 ± 0,26
	Urriði	1	10,50	14,40	1,24
Útfallið í Efra-Sogið	Bleikja	11	3,98 ± 1,52	0,95 ± 1,12	0,85 ± 0,28
	Urriði	0	NA	NA	NA
Einbúi	Bleikja	0	NA	NA	NA
	Urriði	0	NA	NA	NA
Djúpavík	Bleikja	1	6,50	3,00	1,09
	Urriði	13	10,69 ± 3,27	18,29 ± 18,37	1,19 ± 0,11
Stapavík	Bleikja	0	NA	NA	NA
	Urriði	0	NA	NA	NA
Nesjar	Bleikja	0	NA	NA	NA
	Urriði	0	NA	NA	NA
Heiðabær	Bleikja	0	NA	NA	NA
	Urriði	0	NA	NA	NA

í Efra-Sog sig úr, með marktækt lægra K-gildi en bleikjurnar frá Mjóanesi ($p = 0,01$) og Ólafsdraótti ($p = 0,008$), sem gæti endurspeglað dreifingu afbrigða eða holdafar. Fyrir urriðann var marktækur munur milli svæðanna í lengd ($p < 0,001$) og þyngd ($p < 0,001$) en ekki K-gildum ($p = 0,11$). Ástæða þess að urriðarnir við ós Öxarár voru minni og léttari en urriðarnir í Djúpuvík er líklega sú að á fyrrnefndu stöðinni voru nýklakin seiði en að öllum líkindum eins eða tveggja ára fiskar á hinni síðarnefndu.

Sumarið 2022 var kannað hvort umhverfisþættir á svæðunum hefðu áhrif á fjölda fiska. Botngerð hafði ekki mark-

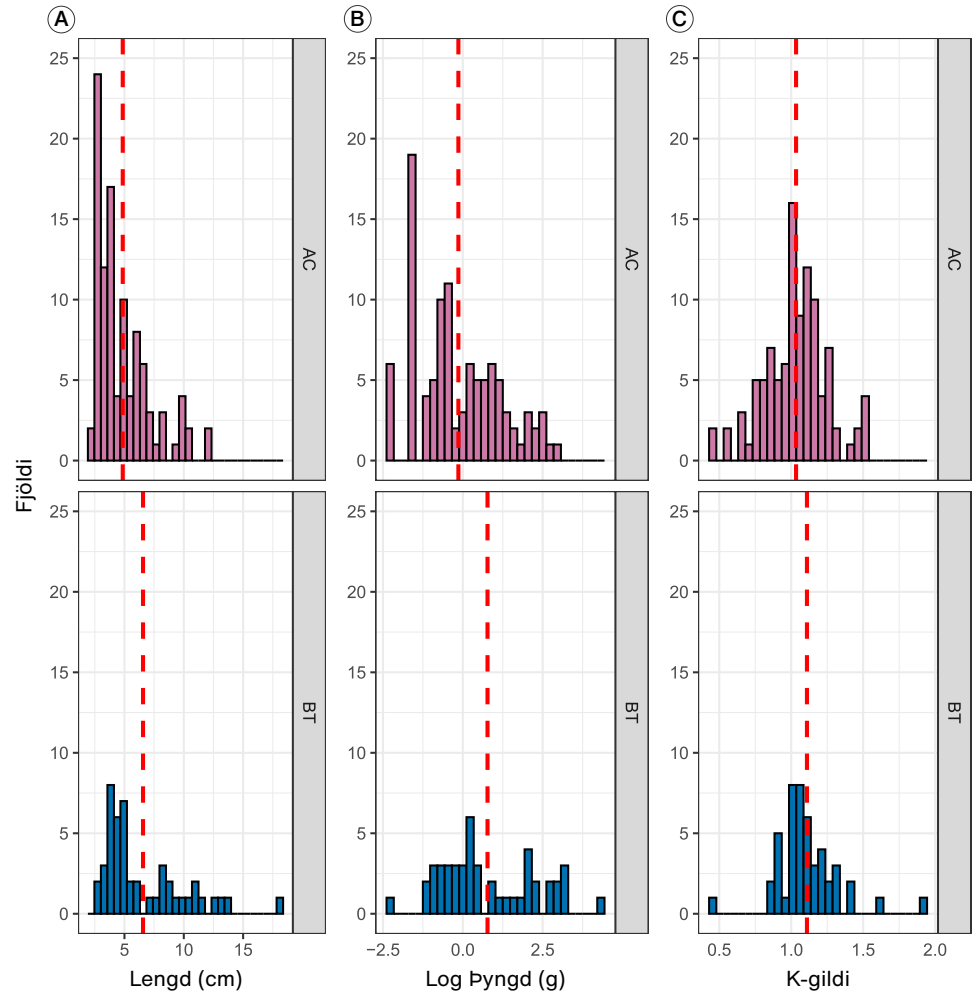
tæk áhrif á það hvort fiskar veiddust á svæði, hvorki hjá bleikju (p -gildi = 0,29, F -gildi = 1,26) né urriða ($p = 0,49$, $F = 0,52$). Sama á við um magn gróðurs eða þörungna á botninum, bæði fyrir bleikju ($p = 0,24$, $F = 1,78$) og urriða ($p = 0,49$, $F = 0,52$), og einnig um magn gróðurs á strandlengju (strandgerð, fyrir bleikju, $p = 0,16$, $F = 2,44$ og urriða, $p = 0,36$, $F = 0,93$). Tilhneigingin er samt sem áður áþekk hjá báðum tegundum. Þegar tegundir voru greindar saman fannst marktækur munur – fleiri laxfiskar fundust við gróna strandlengju en ógróna ($F = 6,47$, $p = 0,03$). Meðal-hita-stig bleikjusvæðanna var um 4,48°C en

um 6,30°C á urriðasvæðum, sem ekki er marktækur munur ($p = 0,59$). Aðeins tíu svæði voru skoðuð og var því ekki mikið afl til þessara greininga.

UMRÆÐUR:

Laxfiskar finnast í æði mörgum straum- og stöðuvötnum á Íslandi¹⁸ og fjölmargar rannsóknir hafa verið gerðar á fullorðnum fiskum í vötnunum. Þótt margt sé vitað um lífssögu og eiginleika þessara fisktegunda og afbrigða meðal þeirra^{46,47} er mun minna vitað um stöðu mála meðal seiða og ungvíða. Í rannsókn okkar var reynt að varpa ljósi á vistnýtingu og dreifingu urriða- og

5. mynd. Breytileiki í lengd (cm) (A), þyngd (log af g) (B) og K-gildi (C) bleikju (bleikt, AC) og urriða (blátt, BT) sem veiddust sumarið 2022. Brotna rauða línan táknar meðaltal hvers hóps. – Variation in length (cm) (A), log weight (g) (B) and K-value (C) for Arctic charr (pink, AC) and Brown trout (blue, BT) sampled in the summer 2022. The dashed red line stands for arithmetic mean per group.



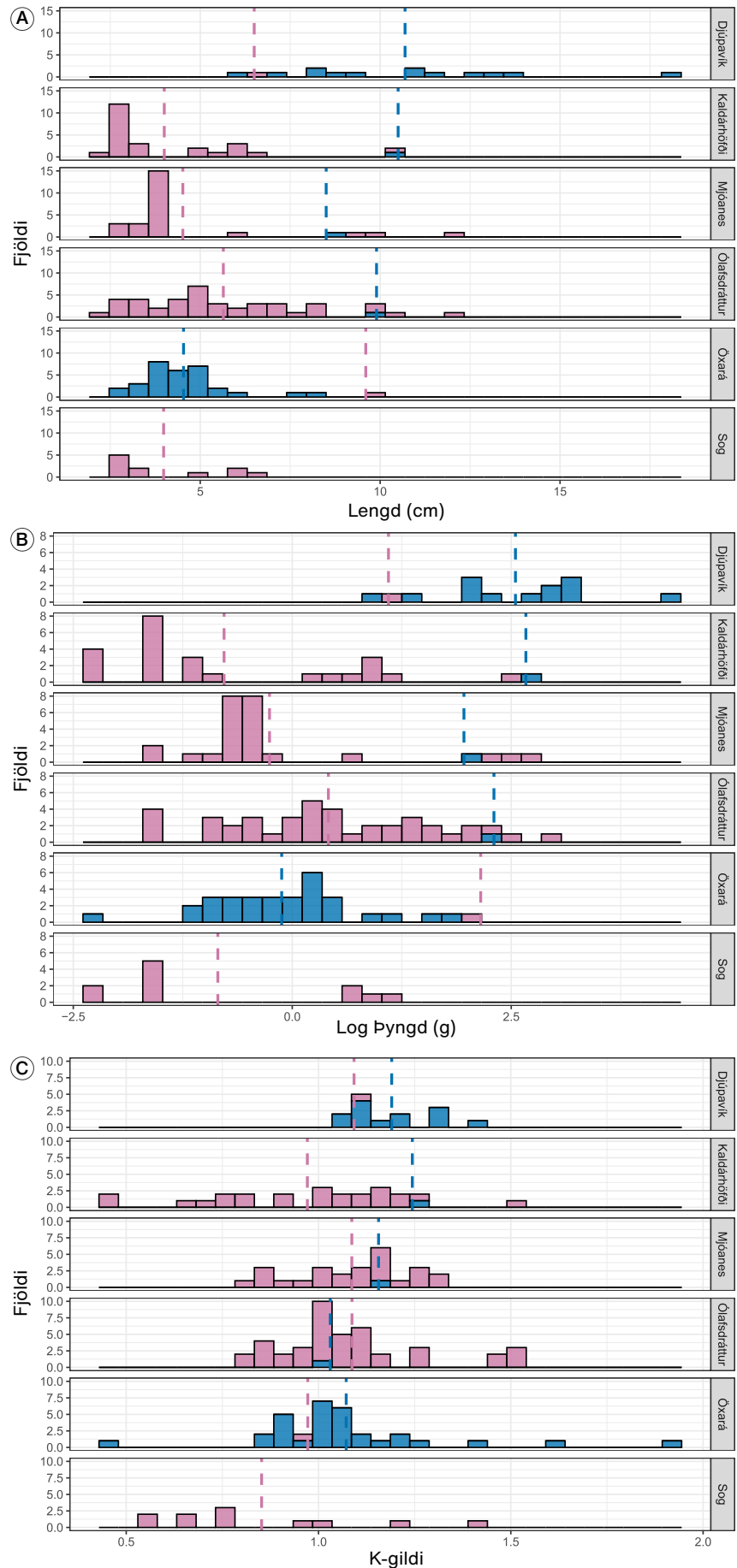
bleikjuseiða í Þingvallavatni og fjórum tengdum ám, þremur sem renna í vatnið og einni sem rennur úr því. Umfangsmiklar rannsóknir hafa farið fram á bleikjuafbrigðunum í Þingvallavatni um áratugaskeið, og hafa einkum beinst að eldri og kynþroska fiski en minna hefur verið hugað að vistfræði seiða og lífi fiskanna fyrstu tvö árin eða svo.^{11,32} Gögn okkar sýna greinilega að seiði urriða og bleikju nýta sér ólíka hluta vatnasviðsins. Urriðaseiði eru í mestum þéttleika í straumvatni, þ.e. í Ölfusvatnsá og Villingavatnsá, og töluverður þéttleiki smárra urriðaseiða (líklega nýklakinna) var í Öxará og við ós Öxarár í gögnum Veidimálastofnunar árin 2000 til 2009. Ekki var rafveitt í Öxará árið 2022 en töluvert fannst af urriðaseiðum við ós árinna það sumar. Í fjöruvist Þingvallavatns fundust sumarið 2022 urriða- og bleikjuseiði á sex svæðum, við Ólafsdrautt, við Mjóanes, í ósi Öxarár, við Kaldárhöfða, við útfallið í Efra-Sog og í Djúpuvík fremur stutt frá ósi Ölfusvatnsár. Öll svæðin eru nálægt þekktum

hrygningarsvæðum.^{10,13,25} Tvö svæðin eru þekkt hrygningarsvæði bleikju, kuðungableikjunnar í Ólafsdrautti og murtu og sílableikju milli Mjóanes og Svínanes. Við ós Öxarár má búast við urriðaseiðum því mikil hrygning er í ánni.⁴⁸ Urriðar fundust í Djúpuvík sem er frekar langt frá ósi Ölfusvatnsár, næstu ár sem hann hrygnir í. Hins vegar er líklegt að þarna séu nálægar hrygningarstöðvar urriða í vatninu sjálfu, enda þekkt að urriði hrygni á þessum slóðum.¹³ Aðeins einn af 16 urriðum úr Djúpuvík var minni en 3 cm. Hinir voru allir töluvert stærri og því líklega eldri. Þar sem aldursgreiningu vantar er ekki hægt að fullyrða um aldur þeirra. Út frá gögnunum er ólíklegt að Djúpuvík sé uppeldissvæði fyrir yngstu urriðaseiðin (á fyrsta sumri), eins og árnar og ós Öxarár virðast vera.

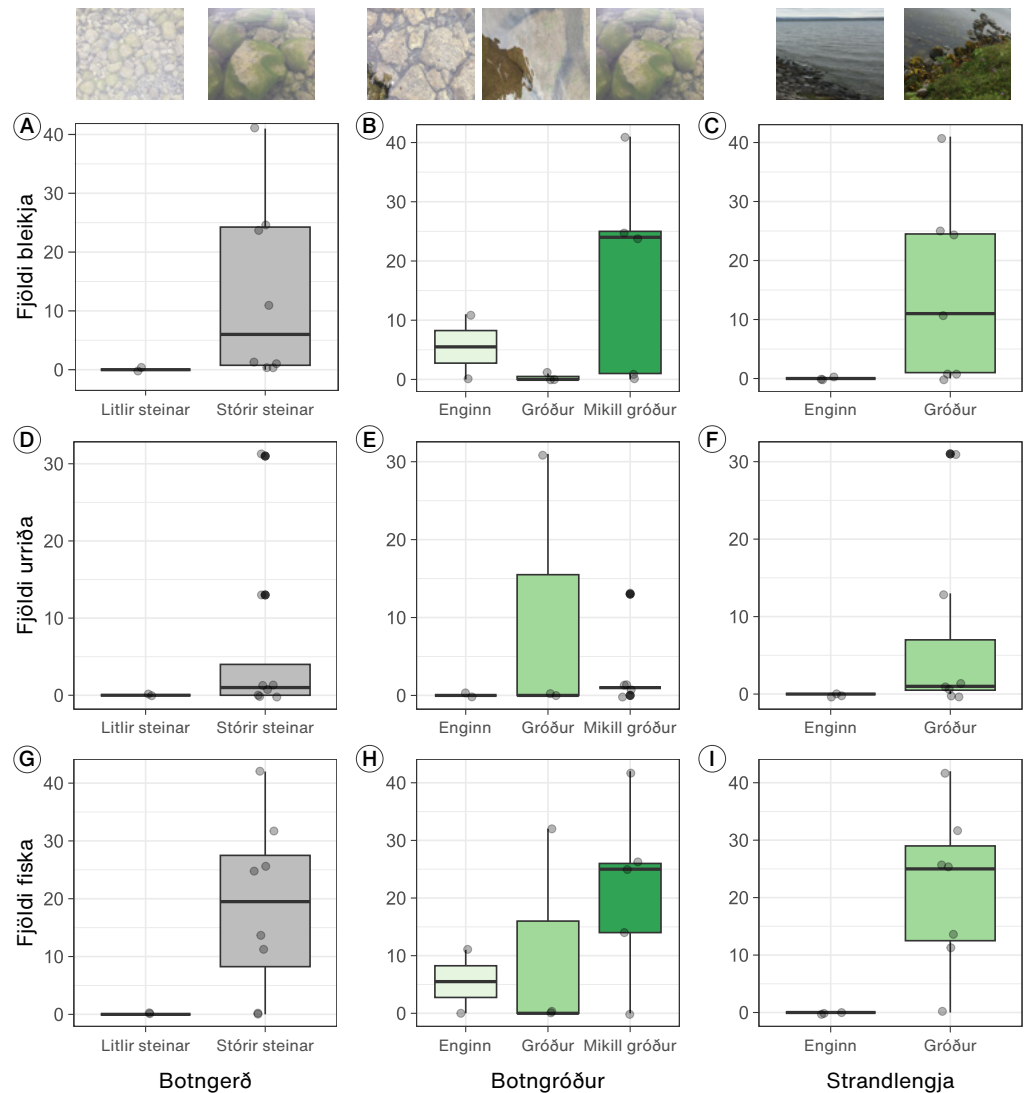
Bleikjuseiði voru í mestum þéttleika á þekktum hrygningarsvæðum, í Ólafsdrautti og víkinni milli Mjóanes og Svínanes. Af stærðinni að dæma virðast flest seiðin hafa verið á fyrsta ári. Á

báðum stöðum fannst einn smáurriði (8 og 9 cm). Sumarið 2020 rafveiddi einn höfunda ásamt Kristjáni Þórhallssyni fjóra urriða í sömu vík við Mjóanes, alla af svipaðri stærð (Arnar Pálsson & Kristján Þórhallsson, óbirt gögn). Engin þekkt straumvötn eða klakstöðvar urriða eru austan til í vatninu, og er líklegast að seiðin komi úr Öxará. Bleikjuseiði voru einnig í merkjanlegum þéttleika við Efra-Sog og Kaldárhöfða, nokkuð fjarri þekktum hrygningarsvæðum tegundarinnar og afbrigða hennar. Bleikjur eru taldar hrygna á hraunbotni, sem er víða í vatninu, en ýtarlega kortlagningu vantar. Vitað er að dvergbleikjur (og murtur) hrygna á að minnsta kosti fimm svæðum í vatninu.⁴⁹ Bleikjuseiði eru þekkt við útfallið í Efra-Sog (3. og 4. mynd).^{26,30} Sennilega eru önnur (minna rannsökuð) hrygningarsvæði dvergbleikju og murtu víða meðfram strandgrunni vatnsins.^{10,49} Bleikjuseiðin á uppeldissvæðum við útfallið í Efra-Sog og við Kaldárhöfða eru því líklega komin frá óþekktum hrygningarsvæðum í nágrenninu.

6. mynd. Breytileiki í lengd (cm) (A), log þyngd (g) (B) og K-gildi (C) milli svæðanna og tegundanna fyrir sumarið 2022. Bleikjur eru táknaðar með bleikum lit (AC) og urriðar með bláum (BT). Brotnu línurnar tákna meðaltal. – Variation in length (cm) (A), log weight (g) (B) and K-value (C) between the locations and species, for the 2022 summer sampling. Arctic charr are shown with the pink colour (AC) and Brown trout with the blue (BT). The dashed lines stand for arithmetic means.



Erfðafræði og uppruni urriðans í Þingvallavatni hefur lengi verið á huldu. Nýleg rannsókn með rúmlega 2.000 breytilegum stöðum í erfðamengi urriða í Þingvallavatni og tengdum straumvötnum afhjúpaði uppskiptingu innan stofnsins.¹⁴ Fiskar úr Öxará voru erfðafræðilega einsleitir, og aðgreinanlegir frá öðrum hreinum stofni staðbundinna urriða í Þverá, sem er austan til í Henglinum og er auðguð af heitu lindarvatni. Urriðarnir þar eru smá-vaxnir og er stofninn einangraður fyrir ofan foss í Þverá, sem rennur í Ölfusvatnsá. Mörg seiði úr Ölfusvatnsá og Villingavatnsá, sem og urriðar veiddir úr Þingvallavatni og Úlfjótavatni, bera þó merki um erfðablöndun milli undirstofna Þverár og Öxarár. Engin erfðagreining var gerð á fiskum í þessari rannsókn, en í framhaldinu væri athyglisvert að kanna hvort stærð, útlit og lögun seiða eða fullorðinna urriða er mismunandi eftir uppeldisstað og/ eða erfðasamsetningu.



7. mynd. Breytileiki í fjölda fiska eftir umhverfisþáttum svæðanna tíu. Fyrsta röðin sýnir bleikju (A-C), önnur urriða (D-F) og sú þriðja báðar tegundir saman (G-I). Sýndar eru dreifingar fyrir botngerð (A, D og G), botngróður (B, E og H) og gróður strandlengju (C, F og I). Bara strandlengjugróður tengdist marktækt ($p = 0,03$) heildarfjöldi laxfiska. – Variation in number of fish by environmental conditions for the 10 locations. The first line shows differences in Arctic charr (A-C), second line Brown trout (D-F) and the third combined data (G-I). Shown are numbers by bottom type (A, D and G), bottom vegetation (B, E and H) and shoreline vegetation (C, F and I). Only shoreline vegetation had a significant effect (p -value = 0.03) on the total number of salmonids.

Betur þekkt eru afbrigði bleikjunnar í Þingvallavatni, sem eru ólík í útliti, fæðu- og búsvæðavali og lífssögu.^{7,10,11,21} Murtur, kuðungableikjur og dvergbleikjur má greina sundur á grundvelli arfgerðar.⁵⁰ Hugsanlega mætti erfðagreina seiði til að kanna hvort afbrigði bleikju skipta með sér ungvíðisbúsvæðum eða samnýta þau fram eftir aldri. Rannsóknir með veiðum staðfesta reyndar að strax á fyrsta ári á sér stað búsvæðasérhæfing meðal seiða bleikjuafbrigðanna, þar sem murtuseiði (meðallengd 1,8–4,7 cm) hafa veiðst síðsumars langt úti í svifvist Þingvallavatns í efstu 15–20 metrum

vatnsins.^{10,51} Svæðin í okkar rannsókn voru afar ólík hvað varðar gróður og hitastig (meðal annars fyrir tilverknad kaldra linda austan til í vatninu), og því er líklegt að framboð fæðudýra sem ung silungsseiði nýta sé ólíkt.^{10,51} Hér skulu reifaðar tvær sviðsmyndir í þessu samhengi. Fyrri sviðsmyndin lýtur að því að eiginleikar lífvera mótast bæði af umhverfi og erfðum, sem og sértæku samspili gena og vissra umhverfisþátta. Það er mjög erfitt að greina og skilgreina þessa þætti, en kynni að verða kleift ef afbrigðin nýta ólík svæði sem ungvíði. Hægt væri að prófa hvort fiskar með

ákveðna arfgerð, jafnvel á ákveðnum genum, eigi auðveldara en aðrir með að nýta vissa vistgerð sem ungvíði. Sterkar vísbendingar um sérhæfingu af þessu tagi, þ.e. mismunandi hæfileika, getu og eða hvata til að nýta tiltekin fæðudýr, hafa verið staðfestar í fæðuatferlistilraunum bæði á seiðastigi meðal dvergbleikju, murtu og sílableikju⁵² og á meðal uppvaxinnar dvergbleikju og murtu.^{11,21} Arfbundinn munur í auðlindanýtingu silungsseiða gæti birst sem mismunur í tíðni ákveðinna erfðarþátta milli aldursþópna innan afbrigðis. Kapralova og félagar prófuðu slíka tilgátu á



Kuðungableikjur á hrygningarslóð í Ólafsdraúttir. – Large benthic adults on the spawning site in Ólafsdraúttir. Ljósmynd: Kalina H. Kapralova and Quentin L. Horta

ónæmisgeni í bleikjunni, en fundu ekki stöðugt samband yfir árganga.⁵³

Hin sviðsmyndin felur í sér þá tilgátu að sílableikjur séu framan af ævi murtur sem breyti fæðuvali sínu þegar þær eru fullvaxnar, skipti úr áti smágerðs dýrasvifs yfir í hornsíli og taki við það vaxtarkípp. Erfðafræðilega eru flestar sílableikjur eins og murtur⁵⁰ og báðar bleikjurgerðirnar eru að stærð undanskilinni keimlíkar að lögun og lit, ljósar yfirlitum, jafnmynntar og rennilegar.^{711,54} Annar möguleiki er að sílableikjan sé mjög nýleg þróunarlega, og hafi aðskilist frá murtu fyrir tiltölulega fáum kynslóðum. Það flækir raunar myndina að sumar sílableikjur bera merki erfðablöndunar við kuðungableikju.⁵⁰ Þriðji möguleikinn er sá að einhverjar fullorðnar sílableikjur makist við kuðungableikur. Kuðungableikjur hrygna í ágúst (í Ólafsdraútti a.m.k.) en sílableikjur í október. Sennilegast er að hængar kuðungableikju séu enn með virk svil í október og að genaflæðið sé þannig háð kyni. Þetta er hægt að greina með því að skoða stökkbreytingar í hvatberum sem greina milli afbrigðanna.⁵⁵ Þannig gæti erfðagreining seiða af ólíkum aldri á tilteknum stöðum varpað ljósi á þetta þroskastökk og um leið á uppruna sílableikjunnar.

ÞÉTTLEIKI URRIÐASEIÐA HEFUR AUKIST Á SÍÐUSTU TUTTUGU ÁRUM

Gögnin sýna skýrt að þéttleiki urriðaseiða hefur aukist á síðustu tuttugu árum, sérstaklega í Ölfusvatnsá og Villingavatnsá sem renna í Þingvallavatni. Aukningin er meiri í ánum en í vatninu sjálfu, fyrir utan eina stöð vestan við útfallið í Efra-Sog (I). Á hinn bóginn virðist þéttleiki bleikjuseiða heldur hafa minnkað frá aldamótum. Greining ferskvatnssviðs Hafrannsóknastofnunar (sömu gögn og hér) benda til uppsveiflu urriðastofnsins,³⁵ og ungum urriðum virðist líka hafa fjölgað vestan (og austan) við útfallið frá árinu 2000.

Aukningu í urriðanum má setja í eftirfarandi samhengi: Aukinn þéttleiki urriðaseiða kemur fram á sama tíma og hrygningarstofn Öxarár hefur stækkað verulega⁴⁸ og veiði einnig aukist á urriða í Þingvallavatni (Sigurður S. Snorrason, óbirt gögn)⁵⁶ og er líklegt að þessa þróun megi rekja til aukinnar hrygningar urriða úr Þingvallavatni (stækkandi hrygningarstofn). Ástæðuna fyrir því að hrygningarstofn urriða stækkar má líklega að hluta rekja til til fiskræktar. Árið 1993 var sleppt um 10 þúsund urriðaseiðum í vatnið⁵⁷ og á árunum 2000–2004 var gert sérstakt átak í að fjölga ur-

riðum í Þingvallavatni og ám sem í það renna. Um 123 þúsund urriðaseiðum frá klakfiski úr Öxará var þá sleppt í vatnið og um 1.000 í Ölfusvatnsá. Að auki voru grafin hrogn í Ölfusvatnsá og við útfallið.⁴³ Aukning sást í urriðastofninum í vöktunarverkefni sumarið 2019, sem Sigurður S. Snorrason (Háskóla Íslands) og Finnur Ingimarsson (Náttúrustofu Kópavogs) stóðu að (Sigurður S. Snorrason o.fl., óbirtar niðurstöður). Samfara því virðast smærri bleikjuafbrigðin láta undan, sérstaklega murtan. En hvað veldur? Sigrar urriðinn í samkeppni um fæðu eða stundar hann afrán á murtu og dvergbleikju? Visbending um samkeppni um uppeldissvæði er úr ósi Öxarár. Bleikjur sáust þar fyrir rúmum áratug^{29,30,34} en engar fundust sumarið 2022. Ljóst er að seiði urriða eru í sókn á mörgum svæðum, sérstaklega í Villingavatnsá og Ölfusvatnsá. Einnig eru dæmi um unga urriða (1+) á búsvæðum sem ungleikjur nýta sér. Þekkt er að urriðinn étur bleikju á grunnslóð og hafa urriðaseiði allt niður í um 8 cm fundist með bleikjuseiði í maga.²⁷ Í rannsókninni þar sem þessi seiði fundust kom ekki fram mikil skörun á fæðu urriðasleppiseiða og bleikjuseiða. Samkeppni og afrán kunna að skýra fækkun bleikjuseiða, en frekari greining á maga-



Zophonías O. Jónsson siglir út víkina milli Mjóness og Svínanes síðla í desember. – Zophonías O. Jonsson steers the boat out of the cove between Mjóanes and Svínanes late in December. Ljósmynd: Arnar Pálsson

innihaldi urriðaseiða (eða stöðugum samsætum) á grynningum vatnsins gæti varpað ljósi á hvað þau éta og hvort þau éta bleikjuseiði svo einhverju nemi. Stærri urriði étur murtu⁴² og kann að hafa áhrif á stofnstærð hennar ef um umtalsvert át er að ræða. Þá hefur Þingvallavatn hlýnað á síðustu árum.⁴¹ Vera kann að það komi niður á þrifum bleikju í vatninu, bæði vegna óbeinna áhrifa gegnum breytingar af völdum hækkandi vatnshita í fæðuvefnum⁴¹ og vegna beinna hitaáhrifa þar sem hún er hánorræn og kuldakær tegund.¹ Hér skiptir einnig máli að sókn í netaveiði í Þingvallavatni hefur minnkað mikið og murtuveiði er nánast aflögð. Töluvert af urriða veiddist áður í net. Sókn í stangveiði hefur hins vegar stóraukist en stærstum hluta af urriða sem veiddist á stöng er sleppt aftur.⁴³

Sumarið 2022 var gert einfalt mat á umhverfisþáttum á grynningum Þingvallavatns. Þar sem fáir staðir voru skoðaðir er ekki hægt að draga sterkar ályktanir. Mælingar á vatnshita benda til að búsvæði bleikju séu kaldari (4 til 5°C) en urriðasvæðin (6,2 til 6,5°C), en munurinn er ekki marktækur. Aðrar rannsóknir sýna að hitastig skiptir máli fyrir laxfiska, og að bleikja þolir

almennt kaldara vatn en urriði.¹ Gróðurþekja á strandlengju hafði marktæk áhrif á það hvort seiði fundust, og eru seiði frekar á svæðum með vel gróna strandlengju. Niðurstöður benda til að botngerð og gróðurmagn á botni hafi ekki sterk áhrif á seiðabéttleika, en lítil sýnastærð er líklega að gera höfundum skráveifu. Í þessari rannsókn voru umhverfisþættir grófflokkad, hvert svæði sett í einn flokk og þar með ekki gert ráð fyrir misleitni innan svæða. Rétt er að endurtaka þessa rannsókn með fleiri svæðum, og ef til vill á smærri skala, því í sumum tilfellum var umtalsverður munur á vatnshita yfir nokkurra metra spönn (svo sem í lindum við bakkann í Vatnsvíkinu).

LOKAORÐ

Skýrustu niðurstöður þessarar rannsóknar eru að urriðaseiði nýta árnar mun meira en bleikjuseiði, sem aftur nýta fjöruvist Þingvallavatns mun meira, sem og að umtalsverð aukning hefur orðið á þéttleika urriðaseiða frá síðustu aldamótum. Af svæðunum sex í Þingvallavatni voru bleikjuseiði ráðandi, hvað þéttleika varðar, í þremur, í Ólafsdreppi, við Mjóanes og við Kaldárhöfða. Má skilgreina þessi svæði sem

uppeldissvæði bleikjunnar. Urriði nýtir fyrst og fremst eitt þessara sex svæða, við ós Öxarár. Eins og áður segir væri forvitnilegt að kanna eiginleika, aldur og erfðafræðilegan uppruna seiða eftir svæðum, bæði urriða og bleikjuafbrigða. Einnig væri áhugavert að meta fæðunám og vistnýtingu seiða með stöðugum samsætum. Árangursríkt gæti veri að kanna nánar samspil fæðunáms bleikjuungviðis og þroskun fæðuöflunarfæra, svo sem neðri kjálkabeina og höfuðlags. Finnur Ingimarsson sýndi fyrstur fram á breytileika í lögum beina neðri kjálkans milli botnlægra og svíflægra afbrigða og fyrsti höfundur staðfesti það í meistara ritgerð sinni með stærra sýni.^{58,59} En hvenær kemur munurinn í neðrikjálkabeinum fram? Það væri hægt að finna með því að greina form og erfðasamsetningu seiða af ólíkum aldri, sem og fóstur sem ekki hafa klakist.

Þá er mikilvægt að afla meiri þekkingar á hæfileikum og viðbrögðum silungsseiðanna við náttúruhamförum á bord við loftslagsbreytingar og kanna meðal annars með tilraunum hvernig tegundirnar bregðast við breytingum í vatnshita. Rannsóknir á bleikju í háfjallavötnum í Ölpunum benda til að hækkun hitastigs dragi úr lífslíkum og



Útsýni suður úr Davíðsgjá á Þingvallavatn, Arnarfell í fjarska. – View south from Davíðsgjá rift toward Arnarfell mountain, over Þingvallavatn. Ljósmynd: Arnar Pálsson

vexti seiða, en einnig að áhrif hita séu háð öðrum umhverfisþáttum.³⁷ Rannsóknir á bleikju í Elliðavatni gefa einnig til kynna að ungfiskar kunni að eiga í erfiðleikum við hækkandi vatnshita, bæði beinlínis vegna hás hitastigs og vegna óbeinna áhrifa, meðal annars af völdum sníkjudýrs sem fer á kreið þegar vatnið hefur náð ákveðnum hita.^{38,60} Nánari rannsóknir á fleiri lífskeiðum laxfiska og svörun þeirra við umhverfisþáttum eru mikilvægar, sérstaklega í ljósi loftslagsbreytinga sem hafa áhrif á klak-, uppeldis- og búsvæði þeirra. Augljóslega er þörf á reglulegri vöktun á seiðum beggja tegunda í Þingvallavatni og víðar til að fylgjast betur með ástandi stofna og breytingu á þeim.

ABSTRACT

Nursery grounds of juvenile fish provide them shelter and food making them essential for the life of an individual, the population and species as a whole. In Lake Þingvallavatn, Iceland, two species of salmonids inhabit the lake, Brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). Extensive biological studies have been conducted on adult fish of both species in the lake and its catchment area, but

much less is known about the biology of age-0 fish and the ecology of their first 1–2 years in the life. Given the critical importance of nursery areas for the existence of fish populations and their contribution to biological diversity, research was undertaken to examine the distribution of charr and trout juveniles in the surf zone of Lake Þingvallavatn and in streams connected to the lake. The research questions were, 1) Where in the lake and connected streams are juvenile fish found? 2) Has the density of charr and trout juveniles changed in the last twenty years? 3) Is there a connection between the environmental conditions and the presence of juvenile fish? Data from Veidimálastofnun (now Hafrannsóknastofnun) surveys of salmonid juveniles in Þingvallavatn and adjacent rivers, spanning 2000 to 2021, were analyzed. In the summer of 2022, ten locations in Þingvallavatn were surveyed, fish were caught and measured, and several environmental factors were assessed using electrofishing. Fish were counted, identified by species, and measured for length and weight. Additionally, environmental factors, including the lake bottom composition and shoreline vegetation, were docu-

mented. The results show that the two species utilize different juvenile habitats, trout predominantly occupy river habitats, whereas charr are more abundant in the surf zone of the lake. There was a significant increase in density of the Brown trout over the 19-year period, but density of Arctic charr remained relatively stable with a sign of subtle decline. In 2022, six possible nursery sites were documented in the surf zone, four with majority of Arctic charr and two with mainly Brown trout. There was little overlap in the species distribution. Vegetation on the shoreline was the only environmental factor significantly correlated with the presence or absence of juvenile fish on a given site. Further studies on juvenile fish biology in the lake and adjacent streams and river might explore the interplay of environmental factors and genetics in shaping the size and morphology of adult fish in both species' populations. This is particularly relevant for Arctic charr, which features four distinct sub-populations (or morphs) differing in size, shape, trophic morphology and ecology.

PAKKIR

Við þökkum Samuel Tersigni, Anthony Curtat og Ruhilu Goswani fyrir hjálp við sýnatöku. Einnig þökkum við Torfa S. Jónssyni og Einari Á.E. Sæmundsen við Þingvallabjórðgarð og sérstaklega hinum einstaka og frábæra Jóhanni Jónssyni bónda á Mjóanesi. Aðrar góðar þakkir fá umsjónarmenn, landeigendur og veiðréttarhafar, Sigurður Guðjónsson og Matthildur M. Guðmundsdóttir (Landsvirkjun), Einar Sveinsson (Lambhaga), Örn Jónasson (Nesjum), fulltrúar Veiðifélags Þingvallavatns og Jóhannes Sveinbjörnsson (Heiðarbæ), fyrir góð viðbrögð og ráðleggingar, sem og aðgang að bókum vatnsins. Nýsköpunarsjóði námsmanna, Orkuveitunni og Landsvirkjun er þökkud fjármögnun.

Framlag höfunda var sem hér segir: Magnús og Benóný öfluðu allra sýna frá 2000 til 2021, greindu og skráðu, og útbjuggu 1. mynd. Guðbjörg og Arnar öfluðu sýna sumarið 2022, greindu og skráðu. Guðbjörg annaðist tölfræðigreiningar, gerði allar myndir og ritaði fyrstu drög greinar. Arnar umskrafaði síðan greinina og Benóný og Magnús lásu yfir og leiðréttu.

HEIMILDIR

- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F. & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): A review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12(1). 1–59.
- Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childer, D.L., Eggleston, D.B., Gillander, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F. & Weinstein, M.P. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *BioScience* 51. 633–641.
- Gibson, R.N. 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* 32. 191–206.
- Sheaves, M., Baker, R., Nagelkerken, I. & Connolly R.M. 2015. True value of estuarine and coastal nurseries for fish: Incorporating complexity and dynamics. *Estuaries and Coasts* 38. 410–414.
- Horwood, J.W., Nichols, J.H. & Milligan, S. 2008. Evaluation of closed areas for fish stock conservation. *Journal of Applied Ecology* 35. 893–903.
- Le Quesne, W.J.F., Hawkins, S.J. & Shephard, J.G. 2007. A comparison of no-take zones and traditional fishery management tools for managing site-attached species with a mixed larval pool. *Fish and Fisheries* 8. 181–195.
- 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. 1–18.
- Skúli Skúlason, Hilmar J. Malmquist & Sigurður S. Snorrason. 2002. Þróun fiska í Þingvallavatni. Bls. 207–211 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík. 303 bls.
- Esin, E.V., Markevich, G.N. & Pichugin, M.Y. 2018. Juvenile divergence in adaptive traits among seven sympatric fish ecomorphs arises before moving to different lacustrine habitats. *Journal of Evolutionary Biology* 31. 1018–1034.
- Sandlund, O.T., Karl Gunnarsson, Pétur M. Jónasson, Jonsson, B., Lindem, T., Kristinn P. Magnússon, Hilmar J. Malmquist, Hrefna Sigurjónsdóttir, Skúli Skúlason & Sigurður S. Snorrason. 1992. The Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn. *Oikos* 64. 305–351.
- 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, Sigurður S. Snorrason & Skúli Skúlason. 1985. Bleikjan í Þingvallavatni. I. Fæðuhættir. *Náttúrufræðingurinn* 55(4). 195–217.
- Össur Skarphéðinsson. 1996. Urriðadans. Ástir og örlög stóururriðans í Þingvallavatni. Mál og menning, Reykjavík. 296 bls.
- Lagunas, M., Arnar Pálsson, Benóný Jónsson, Magnús Jóhannsson, Zophonías O. Jónsson & Sigurður S. Snorrason. 2023. Genetic structure and relatedness of brown trout (*Salmo trutta*) populations in the drainage basin of the Ölfusá river, South-Western Iceland. *PeerJ* 11:e15985. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.15985>
- Østbye, K., Hassve, M.H., Peris Tamayo, A.-M., Hagenlund, M., Vogler, T. & Præbel, K. 2020. "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. *Evolutionary Applications* 13(6). 1240–1261.
- Alekseyev, S.S., Bajno, R., Gordeeva, N.V., Reist, J.D., Power, M., Kirillov, A.F., Samusenok, V.P. & Matveev, A.N. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis. *Journal of Fish Biology* 75. 368–392.
- Dönz, 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*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1992>
- Guðni Guðbergsson & Þórólfur Antonsson. 1996. Fiskar í ám og vötnum. Landvernd, Reykjavík. 191 bls.
- Woods, P.J., Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Bjarni K. Kristjánsson, Finnur Ingimarsson & Hilmar J. Malmquist. 2013. Variability in the functional role of Arctic charr *Salvelinus alpinus* as it relates to lake ecosystem characteristic. *Environmental Biology of Fishes* 96(12). 1361–1376. <https://doi.org/10.1007/s10641-013-0114-x>
- Dempson, J.B. & Green, J.M. 1985. Life history of anadromous arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Fraser River, northern Labrador. *Canadian Journal of Zoology* 63. 315–324.
- Hilmar J. Malmquist. 1992. Phenotype-specific feeding behaviour of two arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia* 92. 354–361.
- MacCrimmon, H.R., Marshall, T.L. & Gots, B.L. 1970. World distribution of brown trout, *Salmo trutta*: Further observations. *Journal of the Fisheries Research of Canada* 27. 811–811.
- Magnús Jóhannsson & Benóný Jónsson. 2017. Smádyralíf og fæða fiska í Veiðivötnum. Bls. 158–63 í: Gunnar Guðmundsson. Veiðivötn á Landmannafrétti. Bókhláða Gunnars Guðmundssonar, Hella.
- Hákon Adalsteinsson, Pétur M. Jónasson & Sigurjón Rist. 1992. Physical characteristics of Thingvallavatn, Iceland. *Oikos* 64. 121–135.
- Skúli Skúlason, Sigurður S. Snorrason, Noakes, D., 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.
- Magnús Jóhannsson & Benóný Jónsson. 2000. Seiðarannsóknir í Öxará, Ölfusvatnsá, Villingavatnsá og útfalli Þingvallavatns árið 2000. Veiðimálastofnun, Selfossi. 17 bls.
- Magnús Jóhannsson & Benóný Jónsson. 2002. Seiðarannsóknir í Öxará, Ölfusvatnsá, Villingavatnsá og útfalli Þingvallavatns árið 2001. Veiðimálastofnun, Selfossi. 15 bls.
- Magnús Jóhannsson & Benóný Jónsson. 2003. Seiðarannsóknir í Öxará, Ölfusvatnsá og Villingavatnsá ásamt urriðarannsóknunum í Þingvallavatni. Veiðimálastofnun, Selfossi. 20 bls.
- Magnús Jóhannsson, Ingi Rúnar Jónsson & Benóný Jónsson. 2004. Seiðarannsóknir í Öxará, Ölfusvatnsá, Villingavatnsá og Efra-Sogi ásamt urriðarannsóknunum í Þingvallavatni árið 2004. Veiðimálastofnun, Selfossi. 20 bls.
- Magnús Jóhannsson, Benóný Jónsson & Ingi Rúnar Jónsson. 2005. Seiðarannsóknir í Öxará, Ölfusvatnsá, Villingavatnsá, Þingvallavatni og Efra-Sogi ásamt urriðarannsóknunum í Þingvallavatni árið 2005. Veiðimálastofnun, Selfossi. 22 bls.
- Hilmar J. Malmquist & Jóhannes Sturlaugsson. 2002. Urriði í Þingvallavatni. Bls. 197–202 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík. 303 bls.
- Pétur M. Jónasson. 1992. The ecosystem of Thingvallavatn: A synthesis. *Oikos*. 64. 45–434.
- Hilmar J. Malmquist. 2002. Urriðinn forðum í Efra-Sogi. Bls. 224–236 í: Þingvallavatn. Undraheimur í mótun (ritstj. Pétur M. Jónasson & Páll Hersteinsson). Mál og menning, Reykjavík. 303 bls.
- Magnús Jóhannsson, Benóný Jónsson, & Guðni Guðbergsson. 2009. Rannsóknir á urriða í Öxará, Ölfusvatnsá, Villingavatnsá og Þingvallavatni árið 2008. Veiðimálastofnun, Selfossi. 12 bls.
- Benóný Jónsson & Magnús Jóhannsson. 2021. Vöktun laxfiska í Þingvallavatni 2020. Hafrannsóknastofnun, Hafnarfirði. 4 bls.
- Svenning, M.-A., Falkegård, M., Dempson, J.B., Power, M., Bärtsden, B.-J., Guðni Guðbergsson & Fauchald, P. 2021. Temporal changes in the relative abundance of anadromous Arctic charr, brown trout and Atlantic salmon in northern Europe: Do they reflect changing climates? *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/fwb.13693>
- Mari, L., Garaud, L., Evanno, G. & Lasne, E. 2016. Higher temperature exacerbates the impact of sediments on embryo performance in a salmonid. *Biology Letters* 12(12). 20160725.
- 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., Ragnarsson Stabo, H., Tarvainen, M., Ventelä, A.-M., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L. & Meerhof, M. 2012. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. *Hydrobiologia* 694. 1–39.
- Baroudy, E. & Elliott, J.M. 1994. The critical thermal limits of juvenile Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* 45(6). 1041–1053.

40. Ojanguren, A.F., Reyes-Gavilán, F.G. & Braña, F. 2001. Thermal sensitivity of growth, food intake and activity of juvenile brown trout. *Journal of Thermal Biology* 26(3). 165–170.
41. Hilmar J. Malmquist, Finnur Ingimarsson, Haraldur R. Ingvason, Stefán Már Stefánsson & Þóra Hrafnadóttir. 2020. Hlýnun Þingvallavatns og hitaferlar í vatninu. Náttúrufræðingurinn 90(1). 80–99.
42. Magnús Jóhannsson & Benóný Jónsson. 2002. Aldursrannsóknir, merkingar og heimtur á urriða úr Óxará árin 2000–2001. Veidimálastofnun, Selfossi. 15 bls.
43. Magnús Jóhannsson & Benóný Jónsson. 2018. Fiskrannsóknir á Ölfusvatnsá í Grafningi 2015–2017. Hafrannsóknastofnun, Reykjavík. 14 bls.
44. Ackerman, P.A., Morgan, J.D. & Iwama, G.K. 2005. Anesthetics. Viðauki við: The care and use of fish in research, teaching and testing. Canadian Council on Animal Care (CCAC), Ottawa. 22 bls. https://ccac.ca/Documents/Standards/Guidelines/Fish_Anesthetics.pdf
45. Htun-Han, M. 1978. The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea: Gonadosomatic index, hepatosomatic index and condition factor. *Journal of Fish Biology* 13(3). 351–377.
46. Frank, B.M., Piccolo, J.J., Baret, P.V. 2011. A review of ecological models for brown trout: Towards a new demogenetic model. *Ecology of Freshwater Fish* 20(2). 167–198.
47. Weinstein, S.Y., Gallagher, C.P., Hale, M.C., Loewen, T.N., Power, M., Reist, J.D. & Swanson, H.K. 2024. An updated review of the post-glacial history, ecology, and diversity of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden (*S. malma*). *Environmental Biology of Fishes* 107. 121–154.
48. Jóhannes Sturlaugsson. 2014, 31.12. Þingvallauriði – fréttir af hrygningarslóð 2014. Á vefsetrinu Laxfiskar – fiskirannsóknir í ám, vötnum og sjó. Slóð (sótt 26.11. 2024): http://www.laxfiskar.is/index.php?option=com_content&view=article&id=169&Itemid=179&lang=is
49. Kapralova, K.M., Morrissey, M.B., Bjarni K. Kristjánsson, Guðbjörg Á. Ólafsdóttir, Sigurður S. Snorrason & Ferguson, M.M. 2011. Evolution of adaptive diversity and genetic connectivity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Iceland. *Heredity* 106(3). 472–487.
50. Jóhannes Guðbrandsson, Kapralova, K.H., Sigríður Rut Franzdóttir, Þóra Margrét 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.
51. 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. 183–195.
52. 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.
53. 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 *MHCIIa* and *Cath2* loci in sympatric *Salvelinus alpinus* resource morphs in Lake Thingvallavatn. *Plos One* <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069402>
54. Sigurður S. Snorrason, Skúli Skúlason, Sandlund, O.T., Hilmar J. Malmquist, Jonsson, B. & Pétur M. Jónasson. 1989. Shape polymorphism in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Physiology and Ecology Japan*. Special volume 1. 393–404.
55. Jóhannes Guðbrandsson, Pashay Ahi, E., Sigríður Rut Franzdóttir, Kapralova, K.H., Bjarni K. Kristjánsson, Steinhäuser, S.S., Maier, V.H., Ísak M. Jóhannesson, Sigurður S. Snorrason, Zophonías O. Jónsson & Arnar Pálsson. 2016. The developmental transcriptome of contrasting Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) morphs. *F1000Research* 4:136. <https://doi.org/10.12688/f1000research.6402.3>
56. Guðmunda Þórðardóttir & Guðni Guðbergsson. 2023. Lax- og silungveiðin 2022. Hafrannsóknastofnun, Hafnafirði. 26 bls.
57. Guðni Guðbergsson & Sigurður Guðjónsson 1993. Rannsóknir á fiskistofnum Þingvallavatns 1992. Veidimálastofnun, Selfossi. 2 bls.
58. Finnur Ingimarsson. 2002. Breytileiki í höfuðbeinum bleikjuafbrigða í Þingvallavatni. Óbirt lokaverkefni í fjórðaársnámi í líffræði við Háskóla Íslands.
59. Guðbjörg Ósk Jónsdóttir, von Elm, L.-M., Finnur Ingimarsson, Tersigni, S., Sigurður S. Snorrason, Arnar Pálsson & Steele, S.E. 2024. Diversity in the internal functional feeding elements of sympatric morphs of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Plos One* 19(5). e0300359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0300359>
60. Hilmar J. Malmquist, Þórólfur Antonsson, Haraldur R. Ingvason, Finnur Ingimarsson & Friðbjófur Árnason. 2009. Salmonid fish and warming of shallow Lake Elliðavatn in Southwest Iceland. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 30. 1127–1132.

UM HÖFUNDA



Guðbjörg Ósk Jónsdóttir (f. 1997) er doktorsnemi í líffræði við Líf- og umhverfisvísindadeild Háskóla Íslands og rannsakar breytileika í lögum laxfiska og höfuðbeinum þeirra.

goj14@hi.is



Arnar Pálsson (f. 1970) er með doktorspróf í erfðafræði. Hann starfar sem prófessor í lífupplýsingafræði við Líf- og umhverfisvísindadeild Háskóla Íslands, og rannsakar þróun, þroskun og erfðir.

apalsson@hi.is



Benóný Jónsson (f. 1968) er með BS-próf í líffræði. Hann starfar hjá Hafrannsóknastofnun við rannsóknir á lífríki ferskvatns.

benony.jonsson@hafogvatn.is



Magnús Jóhannsson (f. 1954) er með cand. scient.-próf í vatnalíffræði. Hann starfar hjá Hafrannsóknastofnun við rannsóknir á lífríki ferskvatns með sérstakri áherslu á ferskvatnsfiska.

magnus.johannsson@hafogvatn.is