

# Karaktertræk hos planter i nye danske søer.

## Kort review

Kaj Sand-Jensen<sup>1</sup>, Nadia Mikkeline Rasmussen<sup>1</sup>, Jonas Stage Sø<sup>1</sup> og Lars Båstrup-Spohr<sup>1</sup>

I Danmark og ud over hele Europa er utallige søer blevet udtørret og inddraget som landbrugsjord gennem de to seneste århundreder (Hansen 2008). I Danmark er mere end 200 søer større end 10 hektar forsvundet, men dertil kommer tabet af mange tusinde mindre søer og damme (Skriver 1981). For at kompensere for dette tab er der siden 1990 etableret omkring 100 nye søer større end 5 hektar (Sø 2018). De fleste nye søer er anlagt på landbrugsjord og ligner de fleste gamle søer ved at være lavvandede og næringsrige. De nye søer er for en stor dels vedkommende etableret for at fjerne næringsstoffer og mindske eutrofieringen af nedstrøms søer og kystvande. Men mange nye søer er også skabt for at øge biodiversiteten og de rekreative muligheder (Sand-Jensen et al. 2017).

Artsrigdommen af vandplanter stiger hurtigt i nye søer i løbet af de første ti år efter etableringen og når et maksimum, hvorefter den falder, når søerne bliver ældre end omkring 20 år (Sø 2018; Figur 1). Faldet i artsrigdom af vandplanter i ældre søer kan

tilskrives, at små arter udkonkurreres af store højt voksende vand- og sumpplanter (Sø 2018). Gradvis udvikling af en blød bund, som giver dårlig vækst og rodfæste for vandplanterne, kan også medvirke til tilbagegangen (Barko & Smart 1986; Schutten et al. 2005; Sand-Jensen & Møller 2013). Da analysen ikke inddrager forskelle i søernes egnethed for vandplanter eller forskelle i indvandringshastigheden betinget af høj eller lav tilførsel af frø og skud udefra til de nye søer, er variationen i vandplanternes artsrigdom betydelig medlem dem.

Arter, som indvandrer tidligt til nye søer, kan forventes – i lighed med successionen på jomfruelig landjord (Grime 1979; Westoby et al. 1992) – at have en effektiv spredning og etablering samt hurtig bestandsvækst i modsætning til arter, der indvandrer sent, men klarer sig bedre i konkurrencen mellem arterne i gamle naturlige søer. Hvis forholdene blandt vandplanter ligner dem, man kender fra landplanter, kan vi forvente, at de første indvandrere i

nye danske søer især er små arter med små frø, mens sene arter omvendt er større arter med store frø (Sand-Jensen et al. 2018).

### METODE

Artiklen bygger på nyere international litteratur, enkelte upublicerede rapporter og selvstændige analyser af data om nye danske søer og deres vandplanter i databaser og ”Danmarks Vandplanter” (Schou et al. 2017). Information om etablering af vandplanter var tilgængelig i Miljødatabasen for nye søer indsamlet på standard måde under NOVANA-programmet. Data blev benyttet til at belyse det overordnede tidsforløb i udviklingen af artsrigdommen af vandplanter i 89 nye søer i op til 40 år efter etableringen (Figur 1).

Af Miljødatabasen fremgår også, at arter med små hele eller findelte blade gennemgående indvandrer tidligt, mens arter med store hele blade indvandrer sent og derfor overvejende vokser i gamle naturlige søer. For fem udvalgte arter blandt statistisk set tidlige indvandrere og fem udvalgte arter blandt sene indvandrere fastlagde vi bladstørrelse og frøvolumen på baggrund af gennemsnitlige dimensioner angivet i Schou et al. (2017, Tabel 1). For skudhøjden benyttedes de angivne maksimale værdier. Data bekræftede, at de udvalgte tidlige arter havde mindre blade end sene indvandrere. Derefter undersøgte om tidlige indvandrere også havde mindre frø end sene indvandrere og frøstørrelsen således øgedes med arternes bladstørrelse.

Dannelsen af fritsvømmende skud, vinterskud og vinterknopper blandt de ti udvalgte arter bygger på oversigter i Schou et al. (2017). Henvielse til fritsvømmende skuds flydeevne og roddannelse hos de ti arter over to uger og plantede skuds væksthastighed i nærings- og kalkrigt vand over

### Summary

#### Species traits of plants in new Danish lakes. Short review.

Insectivore birds and waders rapidly appear in newly established Danish lakes before dense populations of tall emergent plants on the shores and fish in the water become established and reduce their food availability. But what is the successional development of submerged plants? Broad-scale analyses show that plants species richness increases during the first 10 years in new Danish lakes and later declines when lakes grow older than about 20 years. Some species immigrate early, while other species immigrate late and are mainly restricted to natural lakes. Early immigrants tend to have smaller leaves, seeds and more vegetative propagules (short shoots and turions) than late immigrants. Early immigrants also tend to grow faster which should permit them to form a dense vegetation cover within few years. We review the morphological and biological traits as well as the ecological success characterizing early successional and late successional submerged plant species in lakes.

Keywords: New lakes, plants, species succession, species traits

<sup>1</sup> Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet, Universitetsparken 4, 3. sal, 2100 København Ø

tre uger i akvarier under udendørs forhold i juni med naturlig indstråling bygger på forsøg af Rasmussen (2018).

## RESULTATER OG DISKUSSION

### Tidlig eller sen indvandring og spredning

De fem udvalgte tidlige indvandrere havde ikke blot mindre blade end de sene indvandrere, men også markant mindre frø (Figur 2 og 3; Tabel 1). Sammenhængen mellem blad- og frøstørrelse var lineær på dobbelt-logaritmiske akser. Med samme energimæssige investering i frøproduktion danner tidlige indvandrere mange små frø, hvilket er en fordel, når de skal kolonisere en ny åben bund (Westoby et al. 1992). Blandt de udvalgte tidlige indvandrere er det gennemsnitlige frøvolumen fem gange mindre end hos de sene indvandrere, og den samme forskel i frøvolumen findes blandt den tidlige *Liden Vandaks* og den store sene *Langbladet Vandaks*. For samme investering i frø er der således energi til fem gange flere frø hos de tidlige end de sene indvandrere. Til gengæld kan større, men færre frø, være en fordel, når sene indvandrere skal etablere frøplanter, der kan klare sig i en veletableret vegetation med hårdere konkurrence om plads og lys.

Frø er vigtige for spredning af vandplanter over korte eller lange afstande med fugle (Brochet et al. 2009). Derfor er det afgørende, at frøene kan overleve ved passage gennem fuglenes tarmsystem (Lovas-Kiss et al. 2018). Der er eksempler på, at "ekso-tiske" arter pludseligt er dukket op i søer langs andefuglenes trækruter, fx. sjældenheden *Stor Najade* i Maribo-søerne. Der er også rapporter om, at vidtuddrede arters frø overlever bedre i fuglenes tarmsystem og derved har større chance for at komme frem i spiredygtig tilstand til fjerne søer end arter, der overlever dårligt og har begrænset udbredelse (de Vlaming & Proctor 1968). Den tætte pletvise opvækst af bl.a. *Græsbladet Vandaks* i den nye Filsø på steder, hvor ænder eller gæs havde ligget særlig tæt og skidt, understreger, at transport med vandfugle kan være vigtig for arternes spredning til nye søer (Sand-Jensen et al.



**Foto 1 og 2.** Vegetationen kan etablere sig meget hurtigt både på bredden og ude i vandet i nye søer og damme. Fotos fra nyetableret nøgent regnvandsbassin i sommeren 2013 (øverst) og helt tilvokset tre år senere i 2016 (nederst). Foto Bjarne Moeslund.

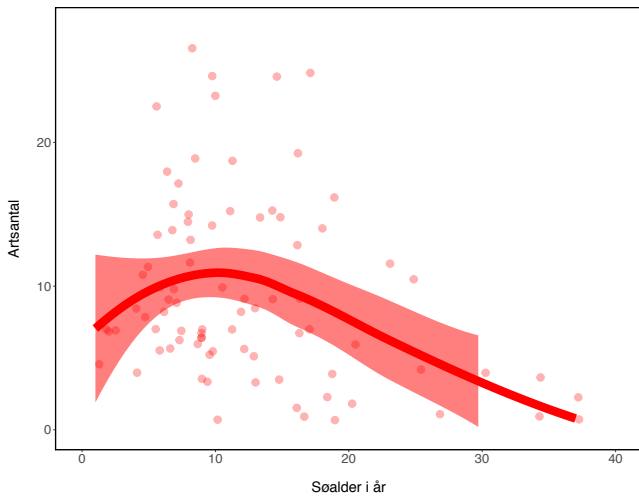
*Dense vegetation was established on the shores and in the water of this new small water basin after just three years.*

2014; Bastrup-Spohr et al. 2016). Filsø havde en usædvanlig stor tæthed af ænder, gæs og svaner (fx. op til ti tusinde krikænder) i søens første levetid. De mange fugle, der bevæger sig op og ned langs den jyske vestkyst, har sandsynligvis bidraget til den tidlige etablering og usædvanlige artsrigdom af vandplanter.

Undervandsplanterne har gennemgående frø med høj massefylde, som hurtigt - indenfor minutter, timer eller eventuelt få dage - synker til søbunden og spirer eller transporteres videre med en bundstrøm af sediment (Soon et al. 2017; Figur 4). Sidder frøene på frøbærende skud, som

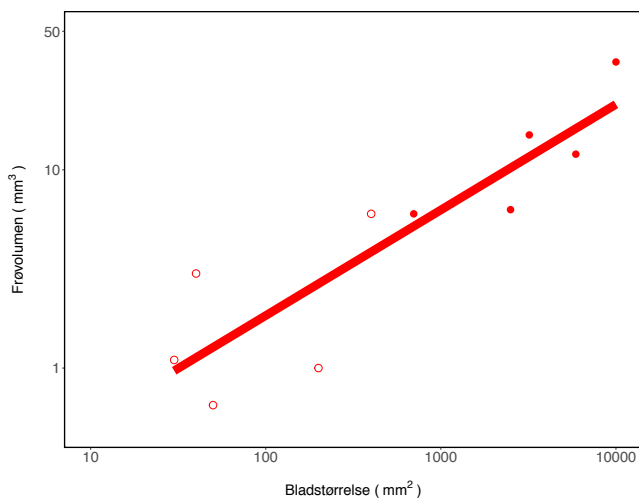
river sig løs og driver afsted, kan frøene dog spredes over lange afstande, inden de afkastes. Sumpplanternes frø synker derimod gennemgående langsommere over uger og måneder, så de har større chance for at skylle op på søbredden og dermed nå frem til nye gunstige voksesteder. Derfor! Frøspredning er nok præget af tilfældigheder, men der sker alligevel retningsbestemt spredning mod egnede voksesteder i kraft af, at frøene varierer i antal, størrelse samt evne til at flyde og overleve tarmpassage gennem fugle.

Grundige studier helt tilbage fra først i 1900-tallet har målt plantefrøes flyde-



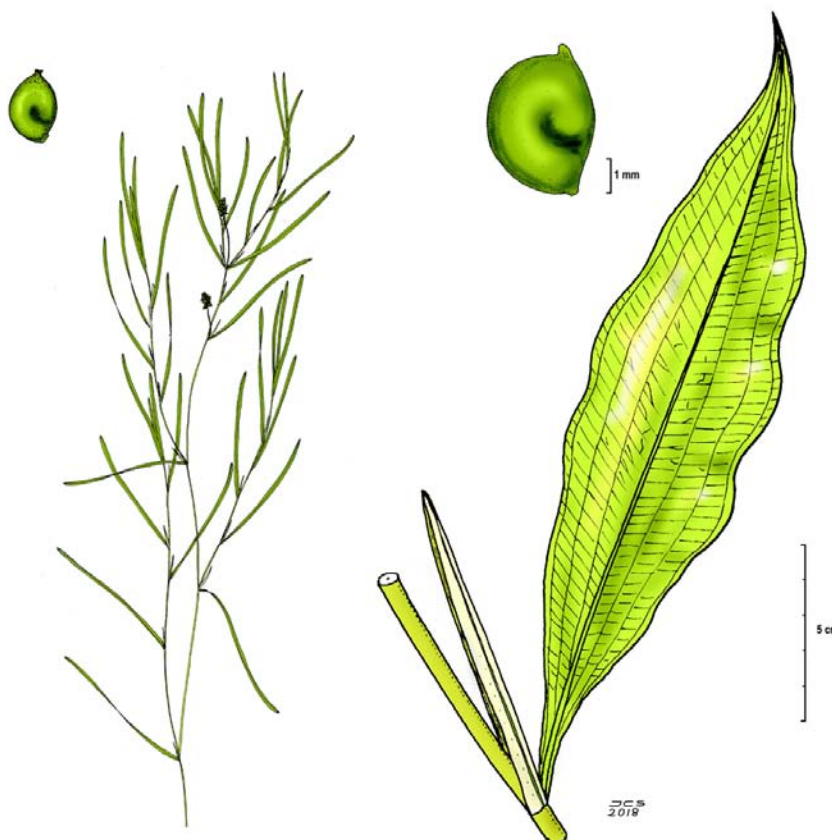
**Figur 1.** Vandplanternes artsrigdom i 89 nye danske søer som funktion af deres alder siden etableringen. Den store spredning på punkterne skyldes variation i søernes størrelse og egnethed for vandplanter. Den røde linie viser middeltendensen i udviklingen og det svagere røde område omkring linien angiver det statistiske 95%-sikkerhedsinterval.

*Species richness as a function of age since establishment of 89 Danish lakes. The mean trend and confidence interval are shown. Jonas Stage Sø, original.*



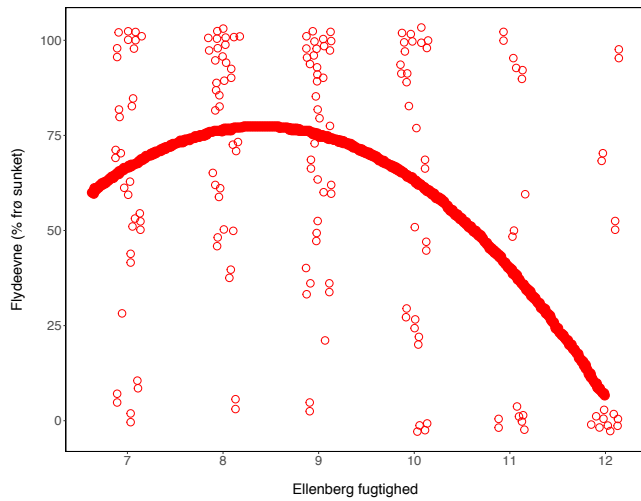
**Figur 2.** Sammenhængen mellem vandplanters bladstørrelse og estimeret frøstørrelse hos tidlige indvandrere (åbne cirkler) og sene indvandrere (lukkede cirkler).

*Relationship between leaf area (x) and estimated seed volume (y) for aquatic species of early (open circles) and late immigrants (closed circles). Data and estimates from Schou et al. (2017).*



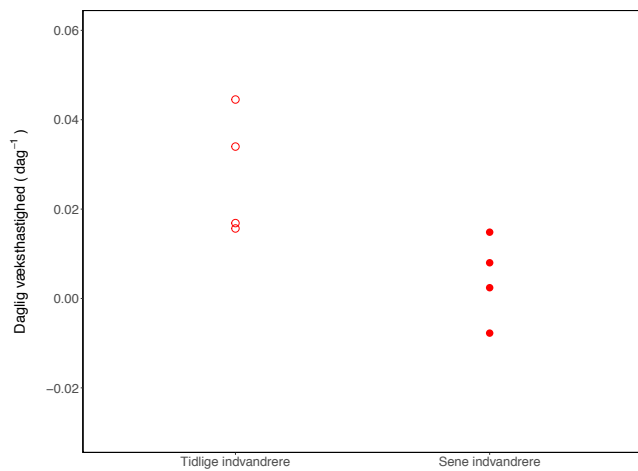
**Figur 3.** Liden Vandaks (tv) er en lille art med små blade og frø, der indvandrer tidligt i nye danske søer. Glinsende Vandaks (th) er en meget stor art med store blade og frø, der især vokser i gamle naturlige søer.

*Potamogeton berchtoldii (left) is a small species with small seeds and an early immigrant in new lakes, whereas Potamogeton lucens (right) is a large species with large seeds and a late immigrant. Art-work Jens Chr. Schou.*



**Figur 4.** Frøenes flydeevne hos arter af vandplanter (Ellenberg fugtighedsindeks, F: 12) og arter af sumpplanter og landplanter på voksesteder med faldende fugtighedsindeks fra 11 til 7. Flydeevnen er angivet som procent af frøene, som flyder efter en uge. Bemærk, at stort set alle vandplanter synker hurtigt, sumpplanter synker gennemgående langsomt, men sump- og landplanter opførsel varierer meget mellem arterne.

*Floatation ability (% of seeds floating after one week) among aquatic plants (Ellenberg's moisture index F = 12) and wetland plants (11) and other land plants (10 or less). Redrawn after Soon et al. (2017).*



**Figur 5.** Gennemsnitlig daglig væksthastighed hos vandplanterarter blandt tidlige indvandrere (venstre række) og sene indvandrere i nye søer (højre række).

*Mean daily growth rate of early immigrant species in new lakes (left column) and late immigrants (right column). Nadia M. Rasmussen, original.*

	Arter	Stængel højde [m]	Blad areal [mm <sup>2</sup> ]	Frø volumen [mm <sup>3</sup> ]	Vegetativ spredning	Præference for nye søer	Ellenberg-N index
Tidlige indvandrere	Kruset Vandaks	2	400	6	Vinterskud	Høj tendens	5
	Almindelig Vandpest	2	200		Skudstykker	Signifikant	7
	Almindelig Vandkrans	0.5	50	0.65		Signifikant	8
	Liden Vandaks	1	40	3	Vinterskud	Signifikant	5
	Aks-Tusindblad	3	30	1.1	Skudstykker	Signifikant	7
Sene indvandrere	Gul åkande	3	10000	35		Ingen	6
	Søogleaks	2	2500	6.3		Ingen	6
	Langbladet Vandaks	3	3200	15		Ingen	4
	Glinsende Vandaks	3	5900	12		Ingen	7
	Græsbladet Vandaks	1	700	6		Ingen	5

**Tabel 1.** Karaktertræk hos vandplanter blandt udvalgte arter af tidlige og sene indvandrere. Maksimal skudlængde (maximum shoot height), gennemsnitlig bladareal (leaf area) og frøstørrelse (seed volume) er udtrukket og estimeret fra Schou et al (2017), mens næringspræference er efter Ellenbergs (1988) 1-9-skala med 9, som de mest næringskrævende arter.

*Species traits of selected early immigrating species (upper five: Potamogeton crispus, Elodea canadensis, Zannichellia palustris,*

*Potamogeton berchtoldii and Myriophyllum spicatum) and late immigrating species (lower five: Nuphar lutea, Schoenoplectus lacustris, Potamogeton praelongus, P. lucens and P. gramineus) in new Danish lakes were extracted and estimated from Schou et al. (2017, morphological traits) and Ellenberg (1988, nutrient preference). Modes of vegetative dispersal by turions and short shoots and preference for new lakes are also shown.*



evne (Praeger 1913). De bekræfter, at undervandsplanternes frø generelt synker markant hurtigere end sumpplanternes. Til sammenligning rummer landplanter arter med frø, der enten synker hurtigt, langsomt eller meget langsomt, men her er vandspredning heller ikke tilsvarende vigtig og frøenes flydeevne er ikke tæt knyttet til fugtigheden på de foretrukne voksesteder. Arternes slægtskab har til gengæld stor indflydelse på synkehastigheden: eksempelvis synker alle 10 undersøgte sivarters frø i løbet af få minutter, mens 55 græsarters frø synker efter nogle dage, uden at synkehastigheden har tydelig sammenhæng med fugtigheden på voksestedet. Frøenes synkehastighed varierer således meget mellem arter med samme foretrukne fugtighed på land, hvorimod alle undervandsplanternes frø synker relativt hurtigt (Figur 4).

Spredning med stivelsesfyldte vinterskud og knopper, men især med skud afrevet pga. forstyrrelse, eller kortskud frigivet uden ydre påvirkning, er særlig vigtig for vandplanternes succes (Sculthorpe 1967, Madsen et al. 1980). Fritsvømmende skud kan således spredes over lange afstande i netværket af vandløb og søer (Andersson et al. 2000). For 100-150 år siden, da danske søer havde rent vand og mange undervandsplanter, berigede deres fritsvømmende skud de nedstrøms beliggende vandløb med arter; en berigelse, som forsvandt med søernes eutrofiering og vandplanternes forsvinden (Riis & Sand-Jensen 2001).

De vegetative skud risikerer ikke at tørre ud og dø, så længe de ikke skyller op på søbredden eller ligger længe i vandet og rådner. Det er vigtigt, at de inden for kort tid rammer søbunden, danner rødder og vokser frem. I flere undersøgelser af *Aks-Tusindblad*, *Kruset Vandaks* og *Almindelig Vandpest* har kortskud vist sig at være langt vigtigere end frø for at vedligeholde bestandene i søer (Graze & Wetzel 1978; Madsen et al. 1980; Rogers & Breen 1980). *Almindelig Vandpest* har som bekendt spredt sig effektivt gennem hele Europa

vha. kortskud (frø dannes ikke; Heikkinen et al. 2009) og i en sådan grad, at den er den hyppigste ferskvandsart i Danmark (Sand-Jensen & Lindegaard 2014).

Blandt de udvalgte fem tidlige indvandrere producerer de fire arter mange kortskud eller vinterskud, mens ingen af de fem sene indvandrere gør (Tabel 1). Afrevne flydende skud falder også langt overvejende til bunds indenfor en forsøgstid på 14 dage (Rasmussen 2018). Skud af *Aks-Tusindblad* og *Almindelig Vandpest* faldt allerede til bunds efter fire dage og fik rodfæste efter seks dage. Kun et enkelt skud blandt en art af tidlige indvandrere flød stadigt efter 14 dage. Derimod flød alle de afrevne skud hos arterne af sene indvandrere fortsat ved afslutningen af forsøget efter 14 dage, på nær et enkelt skud. De tidlige arter har således større chance for såvel spredning som etablering med vegetative skud end sene arter.

Hos landplanter er de tidlige indvandrere med ruderalet træk sædvanligvis små lave arter sammenlignet med de meget højere sene indvandrede arter med konkurrencemæssige træk og evnen til at vokse de tidlige arter over hovedet og udskygge dem (Grime 1979). Det er dog ikke tilfældet blandt de ti undersøgte vandplanter. Blandt såvel tidlige som sene indvandrere optræder arter, som bliver op til 3 m høje (Tabel 1). Det indebærer, at de tidlige vandplantearter i konkurrencen om lys og evnen til at strække sig til vandoverfladen ikke generelt er underordnet de sene indvandrere. De tidlige arter er derfor også i mange tilfælde i stand til at opretholde bestande over tid. De tidlige og sene indvandrere adskiller sig heller ikke signifikant i næringskrav ifølge Ellenberg-N værdier, der i begge grupper varierer fra middel (4-5) til meget næringskrævende (7-8) mellem arterne (Tabel 1).

#### Tilvækst hos tidlige og sene indvandrere

Når en art er kommet vel frem til en ny sø og har slået rod på den bare søbund, afhænger dens videre succes således snarere af, at den vokser hurtigt og erobrer

pladsen, inden andre arter kommer frem og blander sig i kapløbet. De tidlige indvandrere havde samlet set en signifikant hurtigere tilvækst end de sene indvandrere (Figur 5). Den hurtigst voksende art, *Aks-Tusindblad* blandt de tidlige indvandrere voksede dagligt i forsøg med 4,5 % mod 1,5 % hos den hurtigste art, *Glinsende Vandaks* blandt de sene indvandrere. Over fem sommermåneder med uindskrænket vækst kan *Aks-Tusindblad* øge biomassen næsten 1000 gange mod blot 10 gange for *Glinsende Vandaks*.

Hvad betyder væksthastigheden? Et enkelt nyt fasthæftet skud af *Aks-Tusindblad* dækker skønsmæssigt et areal med en radius på omkring 5 cm. Antager vi, hypotetisk, at dækningen af bunden kan følge den uindskrænkede tilvækst i biomassen, kan et skud vokse ud til en bestand med en radius på knap 1,6 m og et areal på 7,7 m<sup>2</sup> på 5 sommermåneder. Det er en optimistisk vurdering af spredningen. En lille ny sø på 5 hektar og et gunstigt areal på 1 hektar for vandplanter langs bredden kan således opnå fuldstændig dækning med 1300 nye skud, som etablerer sig på bunden med en fast indbyrdes afstand på 3,1 m. En tilsvarende beregning og vækstrate kan laves for *Vandpest*, som ofte optræder mere massivt i små søer end *Aks-Tusindblad* (se foto).

Eksemplet understreger, at der ikke skal så voldsomt mange nye rodfæstede skud til for at skabe en dækkende vegetation i løbet af én eller to sæsoner; i fuld overensstemmelse med, hvad vi har set i felten. Der tilføres næppe 1300 skud udefra, som rodfæster i søen, med mindre den modtager vand fra et planterigt vandløb. Men er der først etableret nogle få bestande i søen i det første år, kan de det næste år frigive mange kortskud. Eksemplet viser også, hvor uendeligt meget sværere, det er at erobre pladsen på kort tid med en markant langsommere tilvækst som hos *Glinsende Vandaks*. Når først *Aks-Tusindblad* er i god vækst er det næsten umuligt at stoppe den, som man forgæves forsøgte under artens



**Foto 3.** Almindelig Vandpest spredter sig hurtigt og effektivt til nye søer med kortskud og danner tætte bestande. Foto Jens Chr. Schou.

*Elodea canadensis disperses very rapidly to new lakes and forms dense stands.*

Vestjylland har flere søer med gode bestande med vandplanter, der sikrer et bedre grundlag for spredning af mange arter til nye søer som Filsø. Denne regionale effekt arbejder vi blandt andet med netop nu i et flerårigt projekt om nye danske søer støttet af Aage V. Jensens Naturfond.

### TAK

Studiet er et led i projektet: "Optimal design af nye danske søer", som er støttet af Aage V. Jensens Naturfond.

### CITERET LITTERATUR

- Andersson E, Nilsson C & Johansson M G 2000. Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora. *Journal of Biogeography* 27: 1095-1100.
- Baastrup-Spohr L, Kragh T, Petersen K, Moeslund B, Schou J.C. & Sand-Jensen, K. 2016. Remarkable richness of aquatic macrophytes in 3-years old re-established Lake Fil, Denmark. *Ecological Engineering* 95: 375-383.
- Barko JW & Smart RM 1986. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submerged macrophytes. *Ecology* 67: 1328-1341.
- Brochet AL, Guillermain H, Fritz H, Gauthier-Clerc M & Green AJ 2009. The role of migratory birds in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography* 32: 918-928.
- De Vlaminck V & Proctor VW 1968. Dispersal of organisms: viability of seeds recovered from the droppings of captive killdeer and mallard duck. *Botany* 55: 20-26.
- Ellenberg H 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grace JB & Wetzel RG 1978. The production biology of Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Aquatic Plant Management* 16: 1-11.
- Grime JP 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York.

invasive spredning i USA (Wetzel and Grace 1978). Det ville være helt anderledes for de storbladede arter, *Glinsende Vandaks* og *Langbladet Vandaks*, hvis bestande ikke engang tåler, at man indsamler dem hver uge som prydblade til sit akvarium, eller at ænder og svaner får særlig smag for den.

To fotos taget henholdsvis umiddelbart efter etablering af et mindre regnvandsbassin og tre år senere illustrerer udviklingen af en fuldt dækkende vegetation på søbredden såvel som ude i vandet over det korte åremål. Faktisk var vegetation allerede dækkende efter to år. Også i Filsø har vi set udvikling af en tæt bred- og undervandsvegetation efter to-tre år (Sand-Jensen et al. 2014).

### Arterne i nye søer og naturlige søer

De fleste nye søer er anlagt på landbrugsjord, ofte på steder, der har været intensivt drænet, og hvor jorden er sunket sammen og blevet vandlidende. De nyanlagte søer er derfor gennemgående næringsrige eller meget næringsrige stammende fra den gødede jord eller fra tilløb. Gruppen af nye søer rummer ikke dybe næringsfattige og middel-næringsrige søer som de naturlige Esrum Sø og Nors Sø. Derfor varierer vandplanternes artssammensætning mindre i nye søer og præges i højere grad af næringskrævende arter end naturlige søer (Sø 2018).

De fem tidlige arter – *Aks-Tusindblad*, *Vandpest*, *Almindelig Vandkrans*, *Kruset* og *Liden Vandaks* – optræder med statistisk overvægt i nye søer sammen med *Børsteblandet Vandaks* og *Ru Kransnål* (Sø 2018). Oprettes en ny sø oven på jorden fra en tidligere afvandet sø, kan der fortsat være

levedygtige sporer af netop kransnålalger på stedet, selvom det er mere end et hundrede år siden, at vandhullet blev begravet under den dyrkede jord. Kransnålalger har meget robuste sporer og spredt af fugle dukker de også tidligt op i nygravede damme og regnvandsbassiner langs motorvejene og i byerne.

I naturlige søer er artudbudet større end i nyanlagte søer (Sø 2018). I naturlige kalkfattige søer findes flere sjældne små arter, herunder *Strandbo* og *Lobelie*, mens de store Vandaksarter: *Glinsende*, *Græsbladet*, *Hjertebladet* og *Langbladet Vandaks* overvejende vokser i kalkrige, uforurende søer (Sø 2018).

Den nye Filsø er et eksempel på, at der alligevel kan opstå en usædvanlig høj artrigdom af vandplanter med forskellige tilpasninger, selv om vandet er næringsrigt og uklart. I Filsø vokser både små rosetplanter (fx. *Strandbo* og *Krybende Ranunkel*), fem arter af kransnålalger og mange små og store Vandaksarter, fordi søbredderne holdes åbne og høje arter i rørsumpen holdes nede af intensiv græsning, hvorved der sikres og bevares plads til de små arter på bredden og det lave vand (Sand-Jensen et al. 2014).

Så nye søer kan med fordel oprettes rundt i landet under næringsfattige forhold og på steder med sandede søbredder og gunstige rekruteringsforhold. Men udviklingen i Filsø understreger, at der selv under næringsrige forhold kan etableres en høj artsrigdom af vandplanter, hvis fysisk forstyrrelse pga. bølger eller svingende vandstand og effektiv græsning holder den tætte rørsump nede. Det er endvidere sandsynligt, at

- Hansen K 2008. Det Tabte Land. Gad, København.
- Heikkinen RK, Leikola N, Fronzek S, Lampinen R & Toivonen H 2009. Predicting distribution patterns and recent northern range shifts of an invasive aquatic plant, *Elodea canadensis*. *BioRisk* 2: 1-32.
- Lovas-Kiss A, Vizi B, Vincze O, Molnar AV & Green AJ 2018. Endozoochory of aquatic ferns and angiosperms by mallards in Central Europe. *Journal of Ecology* 106: 1714-1723.
- Madsen J, Eichler LW & Breen CM 1980. Predicting invasion success of Eurasian Watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management* 26: 47-50.
- Praeger RL 1913. On the buoyancy of the seeds of some Britannic plants. *The Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society*, Dublin.
- Rasmussen NM 2018. Udvalgte makrofyters karaktertræk af betydning for deres spredningsevne. BC-thesis. Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Biologisk Institut, Københavns Universitet.
- Riis T & Sand-Jensen K 2001. Historical changes in species composition and richness accompanying perturbation and eutrophication of Danish lowland streams over 100 years. *Freshwater Biology* 46: 269-280.
- Riis T & Sand-Jensen K 2006. Dispersal of plant fragments in small streams. *Freshwater Biology* 51: 274-286.
- Rogers KH & Breen CM 1980. Growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in a South African lake. *Journal of Ecology* 68: 561-571.
- Sand-Jensen K, Bruun HH, Nielsen TF, Christensen DM, Hartvig P, Schou JC & Baastrup-Spohr L 2018. The dangers of being a small, oligotrophic and light-demanding freshwater plant across a spatial and historical eutrophication gradient in southern Scandinavia. *Frontiers in Plant Science*. Doi: 10.3389/fpls.2018.00068.
- Sand-Jensen K, Kragh T, Borum J, Baastrup-Spohr L, Egemose S, Jensen H ... Søndergaard M 2017. Nye danske søer – optimalt design for økologisk kvalitet og biodiversitet. *Vand & Jord* 24: 65-69.
- Sand-Jensen K, Kragh T, Petersen K, Baastrup-Spohr L, Schou JC, Moeslund B & Holm P 2014. Miraklet i Vestjylland – den genoprettede Filsø. *Urt* 38.4: 114-123.
- Sand-Jensen K & Lindegaard C 2014. *Ferskvandsøkologi*. Gads Forlag.
- Sand-Jensen K & Møller CL 2013. Reduced root anchorage of freshwater plants in sandy sediments enriched with fine organic matter, *Freshwater Biology*. FWB. doi.org/10.1111/fwb12275
- Schou JC, Moeslund B, Baastrup-Spohr L & Sand-Jensen K 2017. Danmarks Vandplanter. BNF's Forlag, Klitmøller.
- Schutten J, Dainty J & Davy AJ 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00980.x
- Sculthorpe CD 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. William Clowes, London.
- Skriver P 1981. Data om damme, moser og søer i Aarhus Kommune. Et naturhistorisk studie af 1345 vandhuller. Eget Forlag, Aarhus.
- Soons MB, de Groot GA, Ramrez MTC, Fraaije RGA, Veroeven JTA & de Jager M 2017. Directed dispersal by an abiotic vector – wetland plants disperse their seeds selectively to suitable sites along the hydrological gradient via water. *Functional Ecology* 31: 499-508.
- Sø JS 2018. Temporal development of biodiversity of submerged plants in new Danish lakes. BC-thesis. Freshwater Biological Laboratory, University of Copenhagen.
- Westoby M, Jurado E & Leishman M 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 368-372.