


Åben adgang | Udgivet: 9. maj 2015

Genopretning af danske kystøkosystemer efter reduktioner i næringsstofbelastning: En holistisk økosystemtilgang

[Bo Riemann](#) , [Jacob Carstensen](#), [Karsten Dahl](#), [Henrik Fossing](#), [Jens W. Hansen](#), [Hans H. Jakobsen](#), [Alf B. Josefson](#), [Dorte Krause-Jensen](#), [Stiig Markager](#), [Peter A. Stæhr](#), [Karen Timmermann](#), [Jørgen Windolf](#) & [Jesper H. Andersen](#)

Flodmundinger og kyster **39**, 82–97 (2016)

6003 Adgange | **102** citater | **26** Altmetrisk | [Metrics](#)

Abstrakt

I 1980'erne led danske kystfarvande under eutrofiering, og adskillige næringsstofplaner er gennemført gennem årene for at forbedre den økologiske status. Denne undersøgelse sigter mod at give et holistisk økosystemperspektiv på 25 års afbødende foranstaltninger. Vi rapporterer tendenser for næringsstofindgang og svarene på disse i forskellige kemiske og biologiske komponenter. Tilførsler af næringsstoffer fra jord blev reduceret med ~ 50% for nitrogen (N) og 56% for fosfor (P) siden 1990. Disse reduktioner resulterede i signifikante og parallelle fald i næringsstofkoncentrationer og initierede et skift i primærproducenternes dominans mod reduceret planteplanktonbiomasse (klorofyl *a*koncentration) og øget dækning af makroalger i dybere farvande. I de sidste 5 år har ålegræsengene også udvidet sig mod dybere vand som reaktion på at forbedre vandets klarhed. En forventet forbedring af iltforholdene i bundvand er ikke observeret,

formodentlig fordi hyppigere lagdeling og højere vandtemperaturer har modvirket de forventede positive virkninger af reducerede næringsstofindgange. Biomassen af den bentiske makrofauna faldt som forventet, men den var sammensat af en drastisk tilbagegang af filterfødere parallelt med en mere moderat stigning i deponeringsfoder. Dette skift blev sandsynligvis induceret af stigende stratificering. Den reducerede bentiske filtrering sammen med det begrænsede ålegræsdæksel holdt sandsynligvis relativt flere partikler i suspension, hvilket kan forklare, hvorfor forbedringer i Secchi-dybderne var beskedne. Samlet set viste flere økosystemkomponenter klare tegn på forbedring, hvilket tyder på, at mindst delvis genopretning kan opnås. På dette grundlag foreslår vi en konceptplan til genopretning af lave kystøkosystemer efter markante reduktioner i næringsstofindgangene.

Introduktion

Eutrofiering fra overberigelse af næringsstoffer har forværrer kystøkosystemer verden over (Conley et al. [2000](#) ; Cloern [2001](#) ; Boesch [2002](#) ; Kemp et al. [2005a](#) , [b](#)). Virkningerne inkluderer en række ændringer, der starter med øget pelagisk primærproduktion, som initierer en kaskade af processer, der fører til øget fytoplanktonbiomasse (Cloern [2001](#)), reduceret vandklarhed, reduceret bentisk primærproduktion (Sand-Jensen og Borum [1991](#) ; Duarte [1995](#)) og øget sekundærproduktion af benthos i områder, der ikke er ramt af iltmangel (Josefson og Rasmussen [2000](#)). Derudover stimulerer eutrofiering udviklingen af skadelige algeblomstringer, hypoxi i bundvande, tilknyttede fiskedræbninger og alvorlige ændringer i pelagisk og

bentisk fødevarestruktur, herunder nedsat artsrigdom i områder, der er ramt af iltmangel (f.eks. Conley et al. [2007](#)) og overordnede ændringer af biogeokemiske veje (Boesch et al. [2001](#); Kemp et al. [2005a](#), [b](#); Carstensen et al. [2014](#)). Alle disse ændringer i kystøkosystemernes funktion påvirker også økosystemtjenester og tilknyttede aktiviteter, herunder turisme og kommercielt og fritidsfiskeri.

Danske flodmundinger og kystfarvande blev markant påvirket af eutrofiering i det tyvende århundrede. Stigende næringsstofindgange fra landbrug, industri og byområder blev udledt i disse lave havmiljøer, der accelererede mellem 1950 og midten af 1980'erne og resulterede i alle de kendte tegn på eutrofiering (Conley et al. [2000](#); Carstensen et al. [2006](#); Conley et al. [2007](#)). Atmosfærisk aflejring var ubetydelig sammenlignet med andre kilder. Især begivenheder med udbredt iltudtømmning i 1980'erne førte til politisk handling. Siden 1985 er der gennemført en række danske afbødningsforanstaltninger for at reducere næringstab fra tre sektorer: (i) landbrug, (ii) byspildevandsrensingsanlæg og (iii) industrier med separat udledning. Den første nationale handlingsplan for vandmiljøet (APAE) blev vedtaget i 1987 efterfulgt af andre APAE'er i de følgende årtier, herunder mere effektive næringsstofhåndteringsforanstaltninger for at nå et overordnet mål om at reducere kvælstof (N) og fosfor (P) udledninger med 50 henholdsvis 80% (Kronvang et al. [2008](#)). Mens den første APAE effektivt var målrettet mod punktkilder, var de følgende handlingsplaner mere rettet mod diffuse kilder.

De danske APAE'er samt europæiske direktiver som vandrammedirektivet hviler på de grundlæggende principper om, at nedbrydning af økosystemet er en fuldstændig reversibel proces, og at økosystemer derfor kan gendannes til en sund tilstand efter fjernelse af tryk efter samme tryktilstand. forhold under nedbrydning og genopretning. Mens eutrofieringsprocessen, der fører til nedbrydning af økosystemet, er godt undersøgt og forstået, er vores viden om kystøkosystemgendannelse efter betydelige reduktioner af næringsstoffer begrænset og lider af knaphed på langvarige store økosystemundersøgelser. Eksisterende undersøgelser viser, at fuldstændig genopretning af kystøkosystemer til en tidligere baseline sjældent er en realistisk antagelse (Lotze et al. [2011](#) ; Duarte et al. [2015](#)) fordi nedbrydning og genopretning typisk følger forskellige ikke-lineære trykresponsveje, og samspillet mellem flere tryk kan føre til forskydninger i baseline-forhold (Duarte et al. [2009](#) ; Carstensen et al. [2011](#) ; Taylor et al. [2011](#)).

Alternative stabile regimer, dvs. differentieret respons på det samme trykniveau afhængigt af økosystemtilstand, er blevet identificeret som et udbredt fænomen i kystøkosystemer (Duarte et al. [2009](#) ; Kemp et al. [2009](#)), der kan forsinke genopretningen i årtier (Borja et al. [2010](#) ; Jones og Schmitz [2009](#)) eller endda århundreder (Gonzales-Correa et al. [2005](#)). En sådan hystereseeffekt skyldes eksistensen af stabile tilstande, der er bufret af feedbackmekanismer (Scheffer og Carpenter [2003](#) ; Duarte et al. [2009](#) ; Kemp et al. [2009](#)) og indebærer, at trykket skal reduceres ud over de tærskelniveauer, der oprindeligt forårsager nedbrydningen for at muliggøre genopretning. For eksempel eksisterer positive tilbagemeldinger mellem tætte havgræs enge,

sedimentstabilitet og vandklarhed og virker for at stabilisere havgræs tilstanden, men hvis enge går tabt, er den bare tilstand bufret af sediment resuspension og høj turbiditet, som hindrer genoprettelse af havgræs, og som et resultat kan der findes to alternative tilstande på samme trykniveau (Carr et al. [2010](#) ; van der Heide et al. [2011](#)). Andre eksempler på buffermekanismer inkluderer barrierer for intern genanvendelse af næringsstoffer og frigivelse af hydrogensulfid fra sedimenter (Carstensen et al. [2014](#)) og kontrol af algebiomasse af planteædere (Cloern et al. [2007](#)). Når først økosystemet er ændret ved hjælp af overberigelse af næringsstoffer, ændres buffringsprocessernes natur og derfor vanskeligt at genskabe (Kemp et al. [2005a](#) , [b](#)). Nedbrydning og genopretning følger derfor typisk forskellige ikke-lineære veje eller baner (Munkes [2005](#) ; Kemp et al. [2009](#) ; Villnäs et al. [2011](#)), med kun få eksempler på fuld restitution (Greening et al. [2011](#) ; Carstensen et al. [2013](#)) .

Derudover kan kystøkosystemer, der er ramt af eutrofiering, blive mere følsomme over for andet pres såsom klimaændringer og fiskeri (Justić et al. [1996](#) ; Baden et al. [2012](#)), hvilket reducerer genopretningshastigheden og sandsynligvis ændrer opnåelige genopretningsmål (Carstensen et al. . [2013](#)). Derfor mangler ofte brugen af konceptuelle og numeriske modeller til at teste genopretnings- og gendannelsesscenarier samt lovgivningsmæssige rammer, der fokuserer på specifikke mål, foranstaltninger og tålelige afvigelser, fra empiriske data til validering.

Her præsenterer vi en datadrevet langsigtet analyse og fortælling om genopretning af tempererede kystnære økosystemer i Danmark. Vi præsenterer resultater fra et

omfattende ernæringsreduktionseksperiment, der er igangsat gennem de danske APAE'er. Undersøgelsen dækker en periode, der starter med overdreven næringsstofindgang i 1980'erne (Conley et al. [2007](#)) og beskriver kystøkosystemets reaktioner på foranstaltninger, der er truffet for at reducere næringsstofindgangene (Kronvang et al. [2008](#)). I løbet af de sidste tre årtier har landbrugspraksis ændret sig, og spildevandsbehandling fra byområder og industrier er forbedret. Som et resultat er tilførslerne af næringsstoffer til de danske havområder reduceret betydeligt. Vi rapporterer tendenser og forsinkelser i reaktioner fra forskellige økosystemkomponenter på disse næringsstofreduktioner. Næsten tre årtier efter de første afbødende foranstaltninger blev implementeret, viser alle vigtige økosystemkomponenter (centrale kemiske og biologiske variabler) tegn på et gradvist sundere kystøkosystem.

Materialer og metoder

Undersøgelsessteder

Vi undersøgte 45 flodmundings- og kystområder spredt over hele Danmark, der regelmæssigt er blevet overvåget som en del af det danske nationale vandovervågnings- og vurderingsprogram (DNAMAP). Størstedelen af undersøgelsesstederne (29) stammer fra Kattegat og Belt Sea-områderne, dvs. overgangsområdet mellem det brakke Østersø og den salte Nordsø og Skagerrak (fig. [1](#)). De fem steder på Danmarks vestkyst er påvirket af nordstrømmende næringsrige farvande fra det sydlige Nordsø. To af disse steder er placeret i Vadehavet, og to andre steder repræsenterer lagunalsystemer, hvor udvekslingen med Nordsøen styres af sluser. I alt 10

steder er placeret i Limfjorden-komplekset, et lavt (gennemsnitligt dybde 5,5 m) sund, der forbinder Nordsøen mod vest og Kattegat mod øst. På grund af de dominerende vestlige vinde foregår transporten af vand generelt fra vest mod øst i dette system. Endelig er der en station nær Bornholm, en ø i det sydlige Østersø.

Fig. 1



Kort over Danmark med kystovervågningssteder. De *omringede områder* repræsenterer lokaliteter ved Vadehavet og ved Limfjorden

Undersøgelsesstederne er placeret i en tempereret klimazone på mellembreddegraden med en gennemsnitlig årlig vandtemperatur omkring 10 ° C. Gennemsnitlige saltholdigheder dækker et bredt interval fra 7 til 31 blandt lokaliteter på grund af blanding af brak Østersøvand med saltvand fra Skagerrak og tilførsler af lokalt ferskvand. Danske flodmundings- og kystøkosystemer er for det meste lavvandede med opholdstid fra få dage op til flere måneder (Conley et al. [2000](#)). Tidevandsindflydelse er lille (<0,5 m) bortset fra Vadehavsregionen (1,2-2,0 m), og vindforhold regulerer

generelt vandtransport og lodret blanding i disse lavvandede systemer. Stratifikationsmønstre varierer således meget mellem steder og over tid afhængigt af vanddybder, tæthedforskelle og vindeksponering.

Arealanvendelse i vandområderne domineres af landbruget (~ 65%; Windolf et al. [2012](#)) med flisebelagt jord i mange områder, hvilket forbedrer tabet af næringsstoffer til flodmundinger og kystregioner. Som følge heraf er danske flodmundinger og kystnære farvande næringsrige økosystemer med en stærk bentisk-pelagisk kobling på grund af deres lavhed, hvilket resulterer i høj biomasse af bunndyrfauna i flere af flodmundingerne (Conley et al. [2000](#) ; Josefson og Rasmussen [2000](#)).

I forbindelse med APAE blev der oprettet et nationalt akvatisk overvågningsprogram (DNAMAP), og et komplet program har kørt siden 1989 for at evaluere effektiviteten af de truffne foranstaltninger samt for at vurdere forventet genopretning af flodmundings- og kystøkosystemer.

Dataindsamling og analyse blev foretaget af lokale myndigheder efter fælles retningslinjer, som er løbende opdateret (<http://bios.au.dk/videnudveksling/til-myndigheder-og-saerligt-interesserede/fagdatacentre/fdcmarintny/ta2011-2015/>).

Data fra DNAMAP og regionale overvågningsprogrammer forud for DNAMAP (1981–2013) blev undersøgt for at beskrive ændringer i næringsstofindgang fra jord som følge af næringsstofhåndteringspolitikker og reaktioner fra flodmundings- og kystsystemer på disse ændringer. Vandkvalitets- og densitetsprofiler (for at udtrykke stratificering af vandsøjle) blev målt på alle 45 steder, mens ålegræs, makroalger og bunndyrfauna (detaljer

angivet nedenfor) blev overvåget på henholdsvis 39, 36 og 43 af lokaliteterne. Mens dataserier om fysisk-kemiske forhold startede i 1981, startede de fleste af de biologiske dataserier i 1989/1990.

Næringsindgange

Tilførsler af totalt kvælstof og fosfor (henholdsvis TN og TP) fra land til kystvande omfattede både diffuse og punktkilder. TN- og TP-koncentrationer er målt ved 169 ferskvandsstationer med en prøveudtagningsfrekvens på 12-26 pr. År. TN- og TP-koncentrationer blev bestemt ved hjælp af kolorimetrisk metode ([dansk referencelaboratorium](#)).

For de målte afvandinger (57% af det samlede areal) blev daglige koncentrationer af TN og TP estimeret ved lineær interpolation mellem gribeprov, og næringsstofindgangene blev beregnet ved at multiplicere daglige TN- og TP-koncentrationer med kontinuerligt målte ferskvandsudledninger. For det ungegede afvandsområde blev der leveret ferskvand fra den 3D-hydrologiske model MIKE SHE justeret for sæsonbestemt bias (Henriksen et al. [2003](#) ; Windolf et al. [2011](#)).

Bruttoudløb af TN og TP fra diffuse kilder blev beregnet ved at kombinere månedlige modellerede ferskvandsudledninger og udledningsvægtede månedlige koncentrationer af TN og TP fra empiriske modeller afledt af målte data fra 83 (N) og 24 (P) målestationer uden signifikante kloakfløb. (Windolf et al. [2011](#); Andersen et al. [2005](#)). Tilføjelse af afløb af næringsstoffer med spildevand i de ungegede afvandsområder og fratækning af estimeret næringsstofretention i vandløb og søer gav derefter den samlede månedlige

næringsstofbelastning fra ungauged afvandingsområder (Windolf et al., [2011](#) , [2012](#)).

Næringsstofindgange fra alle punktkilder blev også målt med en høj frekvens, hvilket gjorde det muligt at opdele næringsindgange til flod i diffuse og punktkilder. For perioden 1981-1989 blev TN- og TP-input fra punktkilder imidlertid estimeret som middel for hele perioden på grund af sparsomme data, og diffuse næringsstofindgange blev estimeret ved ekstrapolering (opskalering) fra fem større målte afvandinger. De anslåede næringsstofindgange fra disse tidligere år var således mere usikre end i de følgende år.

Vandkvalitetsmålinger

Prøveudtagning og målinger af TN, TP, klorofyl *a* , Secchi-dybden og ilt blev udført af forskellige institutioner og laboratorier, men fulgte et fælles sæt tekniske retningslinjer og procedurer. De 45 undersøgelsessteder (fig. [1](#)) blev udtaget 12-46 gange om året. TN- og TP-koncentrationer blev målt (ved kolorimetrisk metode), og klorofyl *a* blev analyseret på filtrerede prøver, ekstraheret i acetone (1981-1984) eller ethanol (1985 og fremefter) ifølge Strickland og Parsons ([1972](#)). Oxygen blev målt fra CTD-profiler og kalibreret ved Winkler-titrering for hver profil.

Benthisk vegetationsovervågning

Samlet makroalgal dækning og det kumulative dækning af makroalgal samfund blev estimeret langs dybdeforløb (steder) en gang hver sommer (maj – september) af dykkere. Dykkerne registrerede visuelt den procentvise dækning af det samlede oprejste makroalgiske samfund

og af individuelle oprejste alger (dvs. eksklusive de skorpedannende alger) i forhold til det hårde, stabile underlag inden for pletter på 25 m² havbund langs dybdeforløb (0-22 m). Det hårde underlag består primært af sten og kampesten, der er spredt på havbunden som et resultat af postglaciale erosionsprocesser. Den samlede algedækning blev vurderet som en procentdel mellem 0 og 100%, mens den kumulative dækning blev beregnet ved at summere dækningsprocentdelene for alle individuelle oprejste makroalgiske arter og oversteg 100%, når samfundet dannede flere lag. Kun data fra dybdeområder, hvor fysisk forstyrrelse blev anset for ikke at begrænse makroalgal dækning, blev inkluderet (se specifikationer i Krause-Jensen et al. [2007b](#)).

Dybdeudvidelsen af ålegræs (*Zostera marina*) enge på bløde / sandede havbund blev også estimeret en gang årligt mellem juni og september langs dybdeforløb (steder), der strækker sig fra kysten til den dybeste forekomst af ålegræs. Den maksimale dybdegrænse (dvs. dybden af den dybeste skyde) såvel som den maksimale dybde på 10% ålegræsdækning (hoveddybdegrænse) blev primært identificeret ved dykkerobservationer, men i de senere år i stigende grad ved undersøiske videoundersøgelser efter testning af, at denne ændring af metode påvirkede ikke signifikant resultaterne.

Benthic Macrofauna Monitoring

Makrofaunal biomasse blev overvåget på 43 af undersøgelsesstederne med replikation på gitterområder med op til 50 prøveudtagningspunkter. De anvendte prøveudtag var fra den kvantitative Van Veen-sampler, der

dækkede ca. $0,1 \text{ m}^2$ bundareal og det mindre HAPS
sampler, der dækker $0,012\text{-}0,014 \text{ m}^2$ bundareal.
Principielt blev der taget prøver i alle måneder af året,
men de fleste prøver (~ 50%) var fra maj. Ekstraktion af
fauna fulgte HELCOM-retningslinjerne (www.helcom.fi)
ved hjælp af sigter med 1 mm maske. Fauna blev bestemt
til den lavest mulige taxon, typisk art, opregnet og vejjet.
Biomasse blev genberegnet fra våd eller tør vægt
(inklusive skaller eller andre forkalkede strukturer) og
udtrykt som askefri tørvægt (gram AFDW m^{-2}) som
beskrevet af Josefson og Rasmussen ([2000](#)). Total
biomasse blev opdelt i filterfoderbiomasse repræsenteret
af toskallet biomasse og resterende biomasse, som i det
følgende benævnes deponeringsfodrende biomasse, da
den var domineret af deponeringsfodrende arter. Forud
for den statistiske analyse blev medianen af replikater
inden for gitterområder beregnet for at reducere den
store rumlige ujævnhed.

Statistiske analyser

For alle overvågningskomponenter blev data heterogent
fordelt over tid og rum på grund af ændringer i
overvågningsprogrammet over tid og ufuldstændig
prøveudtagning på grund af vejrforhold. Derfor anvendte
vi en statistisk metode (for detaljer, se Carstensen et al.
[2006](#)), der tegnede sig for denne heterogenitet ved at
nedbryde variationer i data til rumlig variation (mellem
steder såvel som overvågningsstationer / transekter, der
er indlejret inden for steder), sæsonvariation (mellem
måneders prøveudtagning) og tendens (mellem år med
prøveudtagning). For dækning af makroalger blev dybden
af observationer og mængden af hårdt substrat også

taget i betragtning som kovariater (detaljer i Krause-Jensen et al. [2007a](#)), og dækning blev modelleret til en fælles vanddybde på 10 m. Adskillelsen af variationskilder for de forskellige komponenter blev udført ved hjælp af generaliserede lineære modeller (GLM), hvor logtransformationer blev anvendt på næringsstoffer og klorofyl a - koncentrationer, kumulativ dækning af makroalger og makrofauna biomasse (variabler med en udtalt højre -skæv fordeling og variation skalering med middelværdien). Logistisk transformation blev anvendt på det totale algedække (variabelt begrænset til 0-100%), og der blev ikke anvendt nogen transformation til Secchi-dybde, iltkoncentration og ålegræsdybde. Tendenser for de forskellige komponenter blev fundet som de marginale fordelinger af de årlige middelværdier, der blev transformeret tilbage til deres oprindelige skala ved hjælp af den inverse transformation (Carstensen et al. [2006](#) , Krause-Jensen et al. [2007a](#) , [b](#)). Et 5-årigt glidende gennemsnit blev anvendt til de årlige midler til at vise en glat tendens for at illustrere de udviklende tendenser i tidsserien. Desuden blev dekadale ændringer i sæsonmønstret undersøgt fra GLM ved at lade de månedlige midler i modellen variere mellem årtier.

Vi undersøgte stratifikationsmønstre over tid ved at beregne tæthedforskelle i vandsøjleprofiler ved hjælp af ændring i vandtæthed, $\Delta\sigma_T = 0,5$ som en tærskel for adskillelse mellem blandede og stratificerede forhold (Conley et al. [2007](#)). Sandsynligheden for at observere stratificerede forhold i sommerperioden (juni-september) blev beregnet med en GLM (som for næringsstoffer ovenfor) for hvert år under anvendelse af stratificeret versus blandet tilstand som en binomialvariabel, der tegner sig for forskelle i prøveudtagning mellem

lokaliteter og måneder. I lighed med de andre variabler blev den langsigtede tendens til hyppigheden af stratificering illustreret ved at køre et 5-årigt glidende gennemsnit over den årlige sandsynlighed for stratificering.

Ændringer over tid i de forskellige økosystemkomponenter blev testet ved hjælp af en General Additive Model (GAM), som undersøger betydningen af både lineære tendenser og højere ordretendenser ved hjælp af en spline-funktion. De forskellige tidsserier blev alle analyseret for tendenser ved hjælp af årlige midler fra de samme år (1990–2013) for at sammenligne forskellige reaktioner på næringsreduktioner, der hovedsagelig fandt sted fra starten af denne periode.

Resultater og diskussion

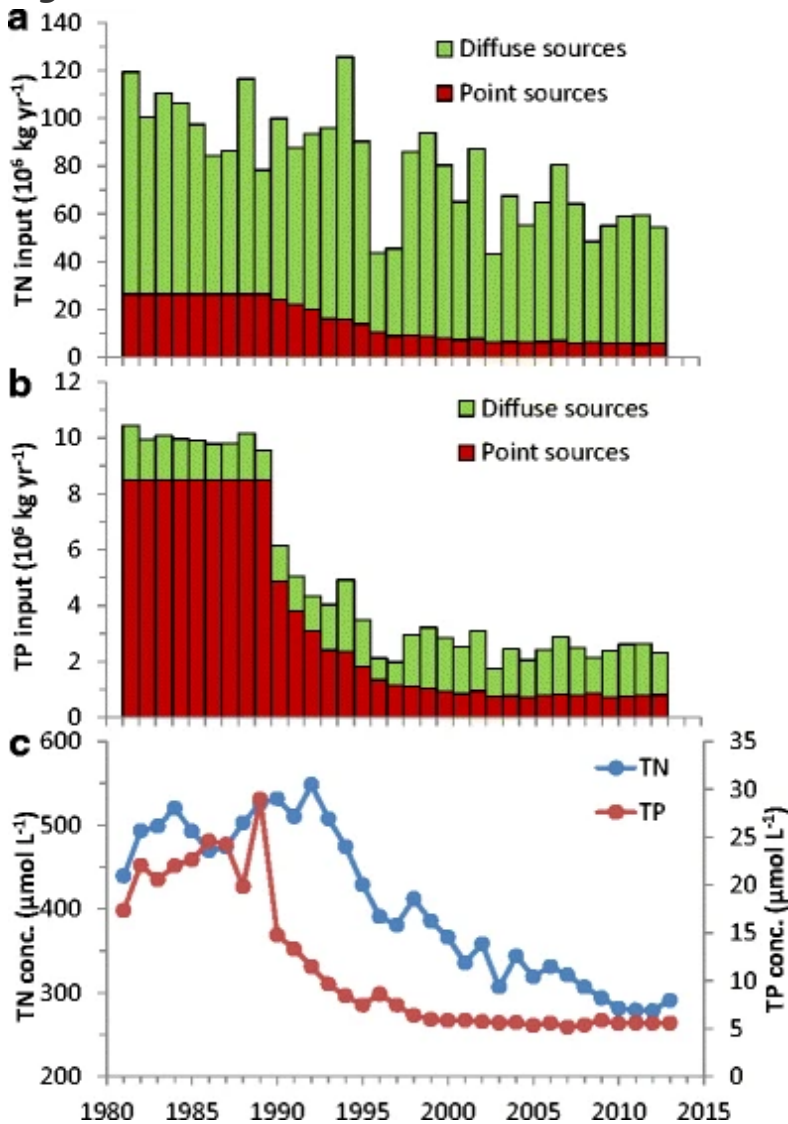
Tendenser i næringsindgange

Landbaseret TN- og TP-input til danske kystfarvande er reduceret markant i de sidste tre årtier (fig. [2](#), tabel [1](#)). I

1980'erne var TN-input $80\text{--}120.000 \text{ t N år}^{-1}$ ($19\text{--}28 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$) med cirka 75% fra diffust og 25% fra

punktkilder. Forbedret spildevandsrensning i 1990'erne reducerede kvælstofindgang fra punktkilder med $\sim 75\%$ til et nuværende niveau på $5\text{--}6000 \text{ t TN år}^{-1}$.

Nitrogenindgangene fra diffuse kilder blev mere gradvist reduceret mellem 1990 og 2013, hvilket resulterede i en samlet reduktion på 43%, når der blev justeret for den årlige variation i ferskvandsudledningen (figur [2c](#)).

Fig. 2

Tendenser i næringsstofindgange fra diffuse og punktkilder for **a** samlet kvælstof (*TN*), **b** totalt fosfor TP og **c** strømningstvægtede koncentrationer af TN og TP. Bemærk forskellig skalering i **c** . TN- og TP-input i løbet af 1981-1989 blev estimeret som middel for hele perioden på grund af sparsomme data, og diffuse næringsstofindgange blev estimeret ved ekstrapolering (opskalering) fra fem større sporvidder

Tabel 1 Tendenser som reaktion på planer for styring af næringsstoffer (1990–2013)

På landbrugsmarkniveau blev kvælstofoverskuddet halveret fra niveauer $> 400.000 \text{ t N år}^{-1}$ i begyndelsen af 1990'erne (Windolf et al. [2012](#) ; Blicher-Mathiesen et al. [2014](#)). Denne reduktion blev opnået gennem APAE-krav til gødningslagringskapacitet, regler for timing og påføringsteknik for gødning, maksimale grænser for mængden af N, der kan påføres forskellige afgrøder, og restaurering af vådområder, der øger N-tilbageholdelsen i overfladevand. I de fleste danske afvandingsområder er responstiderne fra foranstaltninger til effekter på strømkoncentrationer hurtige, selvom nogle få afvandingsområder viser forsinkede reaktioner (flere år til årtier) på grund af dominerende strømning gennem dybt grundvand (Windolf et al. [2012](#)).

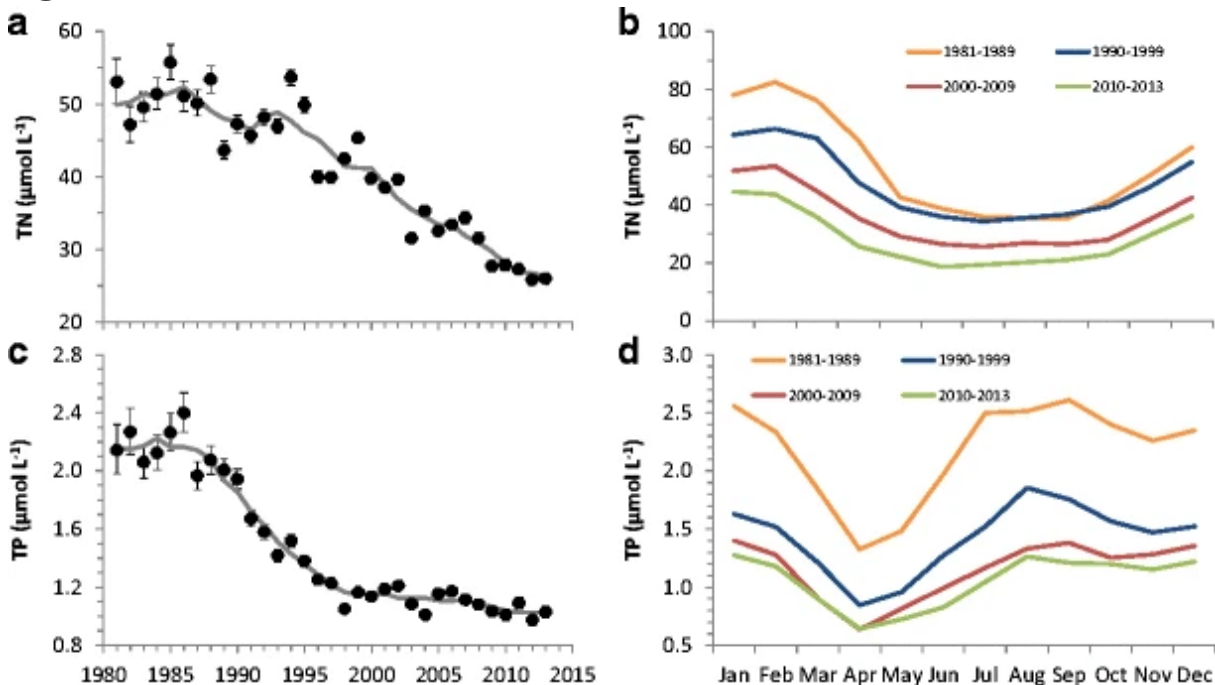
TP-input fra punktkilder blev signifikant reduceret med $> 90\%$ siden midten af 1980'erne på grund af forbedret spildevandsbehandling (fig. [2](#)), hvorimod input fra diffuse kilder ikke generelt er reduceret; skønt der blev observeret nogle indikationer på mindre reduktioner i diffus P-forurening i 14 ud af 31 mindre vandløb, der dræner landbrugsjord (Windolf et al. [2011](#)). Skønt reduktionen i både TN- og TP-input var betydelig, er de nuværende årlige input ($55.000 \text{ t N år}^{-1}$, 2400 t P år^{-1}) stadig markant højere end baseline-belastningerne af TN og TP anslået til $13.000 \text{ t N år}^{-1}$ og 730 t P år^{-1} (Kronvang et al., [Lpressen](#)).

Tendenser i næringsstofkoncentrationer

TN-koncentrationer i danske flodmundinger og kystfarvande fulgte stort set udviklingen i kvælstofindgang og faldt fra et næsten konstant niveau

omkring $50 \mu\text{mol L}^{-1}$ før 1995 til et nuværende niveau på ca. $25 \mu\text{mol L}^{-1}$ i 2013 (figur 3a). De faldende tendenser blev observeret gennem alle måneder af året, skønt reduktioner var størst om vinteren og foråret (figur 3b). De højeste TN-niveauer blev målt i februar og faldt fra et gennemsnit på $82 \mu\text{mol L}^{-1}$ i 1980'erne til $44 \mu\text{mol L}^{-1}$ i det seneste årti. Tilsvarende faldt TN-niveauer fra maj til oktober fra omkring 40 til $20 \mu\text{mol L}^{-1}$ over denne tidsperiode. Faldet i TN-koncentrationer var i overensstemmelse med reduktion i kvælstofindgange fra APAE'er, der målretter mod diffuse kilder.

Fig. 3



Tendenser i næringsstofkoncentrationer ved kysten. Årlige gennemsnitskoncentrationer af TN (a) og TP (c) er vist med 95% konfidensinterval og et 5-årigt glidende gennemsnit af midlerne. Ændringer i sæsonmønstret (månedligt middel) over forskellige årtier vises for TN (b) og TP (d). Et

5-årigt glidende gennemsnit vises med en *grå linje* i **a** og **c**

TP-koncentrationer fulgte også tendenser i fosforindgange, faldende fra et næsten konstant niveau omkring $2,2 \mu\text{mol L}^{-1}$ før 1990 og med et hurtigt fald i de næste 6-8 år efterfulgt af et mere beskedent fald til det nuværende niveau på omkring $1 \mu\text{mol L}^{-1}$ (fig. [3c](#)). De sæsonbetonede tendenser havde et markant højere TP-niveau i løbet af sensommeren (juli til september) i det første årti ($2,6 \mu\text{mol TP L}^{-1}$ i løbet af 1981–1989), men dette blev gradvist reduceret med 50% i de følgende årtier. Fosforindgange i 1980'erne var domineret af punktkilder, der viser et svagt sæsonmønster. Derfor var TP-stigningen i sensommeren primært drevet af sedimentudslip. I løbet af undersøgelsesperioden skiftede den dominerende fosforindgang fra land fra punkt til diffuse kilder (figur [2](#)), hvilket førte til relativt større input over vinteren. Således antyder den øgede TP-koncentration i sensommeren i de senere år, at der stadig er en betydelig intern tilførsel af fosfor på trods af at denne kilde er faldet over tid.

TN- og TP-koncentrationer viste forskellige tendenser, hvilket afspejlede reduktionsmønstrene i de landbaserede input (fig. [2](#), tabel [1](#)). Den første APAE gav forbedret spildevandsbehandling, som havde stor indflydelse på fosforkoncentrationerne, mens de følgende APAE'er hovedsageligt målrettede mod kvælstoftab fra landbruget og blev implementeret ca. 5 år senere og over længere perioder. Disse reduktioner uden for fasen ændrede N / P-forhold i flodmundinger og kystområder, skiftede mod

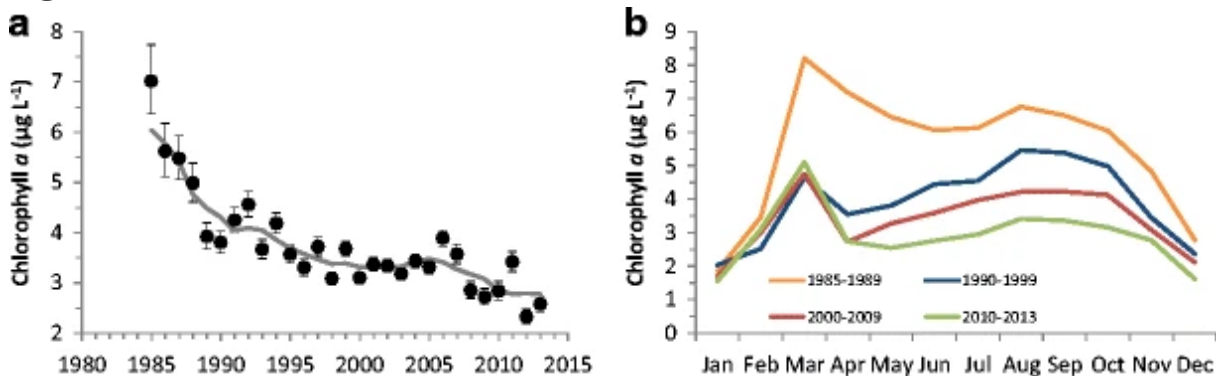
stærkere potentiel fosforbegrænsning i 1990'erne og øgede potentiel kvælstofbegrænsning derefter.

Tendenser i fytoplankton

Årligt viste gennemsnitlig klorofyl *a*- koncentrationer et maksimum ved $7 \mu\text{g L}^{-1}$ i 1985 med et jævnt fald derefter til det nuværende niveau på $\sim 2,5 \mu\text{g L}^{-1}$ (fig. [4a](#)). Den sæsonmæssige klorofyl *a* mønster i 1980'erne var næsten unimodal (fig. [4b](#)), efterligner sæsonbetingede ændringer i solens indstråling og temperatur. Denne unimodale form af klorofyl *a* sæsonmæssigt mønster blev sandsynligvis opretholdt af en kontinuerlig og høj tilførsel af næringsstoffer fra punktkilder gennem alle årstider i 1980'erne, skiftevis med perioder med næringsstofbegrænsninger. Indgange fra diffuse kilder er relativt lave i produktionsperioden. Dette antyder, at vækst af planteplankton ikke var stærkt begrænset af tilgængeligheden af næringsstoffer i disse år sammenlignet med formerne i de andre årtier. Desuden er det usandsynligt, at væksten af fytoplankton var let begrænset i produktionsperioden fra marts til oktober i disse lavvandede mikrotidale flodmundinger og kystfarvande, hvor Secchi-dybderne (se nedenfor) stort set matcher vanddybder (71% er mindre end 4 m dybe; Conley et al. [2000](#)). I 1990'erne og senere opstod der et mere karakteristisk bimodalt sæsonmønster med en udtalt forårsblomstring som forventet i næringsbegrænsede kystøkosystemer i mellembreddegraden (Wasmund et al. [1998](#)) og højere produktion i sensommeren og det tidlige efterår, når de blev regenereret næringsstoffer var tilgængelige. I kystøkosystemer er forårsblomsten for det meste drevet af ny produktion, der anvender

næringsstoffer akkumuleret i den lysbegrænsede vinterperiode, mens produktionen i de følgende måneder i stigende grad er baseret på regenererede næringsstoffer (Carstensen et al. [2003](#)).

Fig. 4



Tendenser i klorofyl *a* koncentrationer. **en** årlig gennemsnitskoncentration vises med 95% konfidensinterval og et 5-årigt glidende gennemsnit af de viste midler. Resultaterne fra de første 4 år (1981–1984) er udeladt i det 5-årige glidende gennemsnit på grund af forskellige ekstraktionsopløsningsmidler, se "[Materialer og metoder](#)". **b** Ændringer i sæsonmønsteret i klorofyl *a* (månedligt middel) over forskellige perioder. Et 5-årigt glidende gennemsnit vises med en *grå linje* i **en**

Ændringer i græssetryk, der udøves af filterfødere, kan medføre store ændringer i fytoplanktonsamfundet (Cloern et al. [2007](#); Petersen et al. [2008](#)), men sådanne ændringer ville være mest fremtrædende i de varmere sommermåneder og ikke i april – maj, hvor den største ændring i klorofyl *a* blev oplevet (fig. [4b](#)).

Mange danske flodmundinger viser fosforbegrænsning om foråret og skifter til kvælstofbegrænsning i forsommeren (Conley et al. [2000](#)). Opgradering af

rensingsanlæg reducerede kraftigt fosforindgang til flodmundinger og kystvande i Danmark, hvilket øger den potentielle fosforbegrænsning i løbet af foråret. Effekten af fosforbegrænsning om foråret understøttes yderligere af toppen af forårets blomstring, der faldt fra 1980'erne og forblev konstant bagefter; i overensstemmelse med ændringerne i TP-koncentrationer (fig. [3c](#)). På den anden side var det kontinuerlige fald i klorofyl *a* fra midten af 1990'erne og indtil nu hovedsageligt relateret til faldende kvælstofniveauer. Dette observeres ved faldende klorofyl *a*-koncentrationer i maj – oktober, hvor væksten af planteplankton hovedsageligt er kvælstofbegrænset. Faldende N / P-forhold som oplevet siden 1990'erne vil udvide kvælstofbegrænsningen om sommeren yderligere ind i forårstiden. Vores resultater viser, at kontrol med både kvælstof og fosfor er vigtig for at reducere virkningerne af eutrofiering (Conley et al. [2009](#)).

Tendenser i vandklarhed

Lys dæmpning og dermed vandets klarhed blev kvantificeret som Secchi dybde (fig. [5](#)). Secchi-dybden steg fra ca. 4,2 m i begyndelsen af 1980'erne til 5,1 m i 2013; Usikkerheden ved de gennemsnitlige estimater var imidlertid større i begyndelsen af perioden på grund af færre stationer og lavere samplingsfrekvens. Den mest markante stigning i Secchi-dybden fra 1980'erne til 1990'erne blev observeret i april-maj i overensstemmelse med faldende koncentrationer af klorofyl *a* (fig. [4b](#)). Begge observationer var i overensstemmelse med lave og begrænsende koncentrationer af uorganisk fosfor i løbet af foråret, og tidligere resultater har vist signifikante sammenhænge mellem P-belastning, primærproduktion, klorofylkoncentration og vandklarhed (Timmermann et

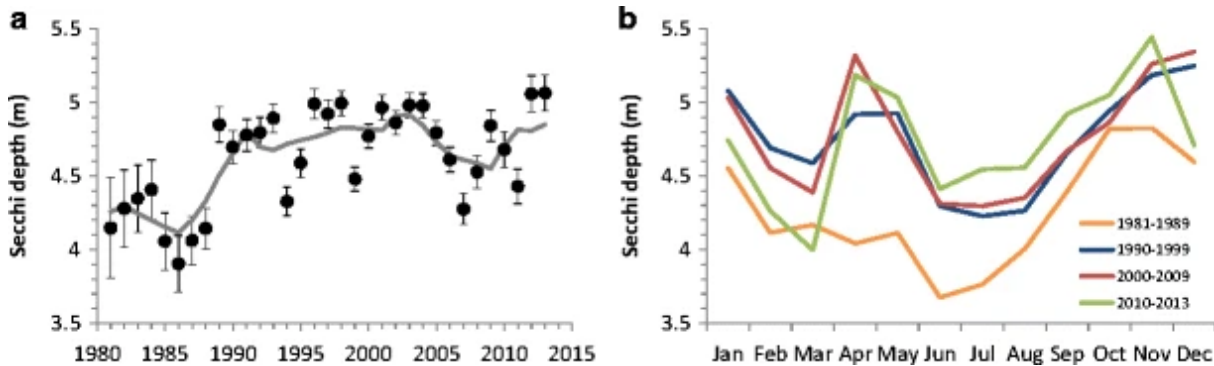
al.2014). Samlet set var der en rimelig overensstemmelse mellem tendenser for faldende klorofyl og forøgelse af Secchi-dybden. Dette betyder imidlertid ikke, at klorofyl var ansvarlig for de observerede ændringer i lysdæmpning. Faktisk har resultater vist, at klorofyl tegnede sig for en lille brøkdel, ofte mindre end 20% (Pedersen et al. 2014), af lysabsorption og dæmpning.

En anden mulighed er at måle vandets gennemsigtighed ved hjælp af en Secchi-skive og angive transparensen som sigtdybden. Secchiskiven "måler" det lys, som trænger ned gennem vandet, reflekteres fra skiven og når op til iagttagerens øje. Sigtdybden er den dybde, hvor skiven netop er synlig. Sigtdybdemålinger kan omsættes til K_d som:

$$\text{Secchidybde m} \times K \text{ m}^{-1} = d \{ \}$$

modsatte tendenser for klorofyl og Secchi-dybden skyldtes derfor sandsynligvis et fald i produktivitet og organisk materiale i systemerne.

Fig. 5



Tendenser i Secchi-dybden. Årlige middelværdier (**a**) vises med 95% konfidensinterval og et 5-årigt glidende gennemsnit af middelværdien. **b** Ændringer i sæsonmønsteret i Secchi-dybden (månedligt middel) over forskellige perioder. Et 5-årigt glidende gennemsnit vises med en *grå linje* i **en**

Selvom de seneste forbedringer i Secchi-dybden har været beskedne, kan brugen af Secchi-dybden som et mål for vandets klarhed faktisk overvurdere forbedringen af lysniveauet i dybden. Pedersen et al. (2014) viste, at der i Roskilde Fjord (et af undersøgelsesstederne) har været en systematisk stigning i produktet af lysdæmpningskoefficienten og Secchi-dybden ($K_d \times Z_{SD}$), der afspejler procentdelen af overfladelys ved Secchi

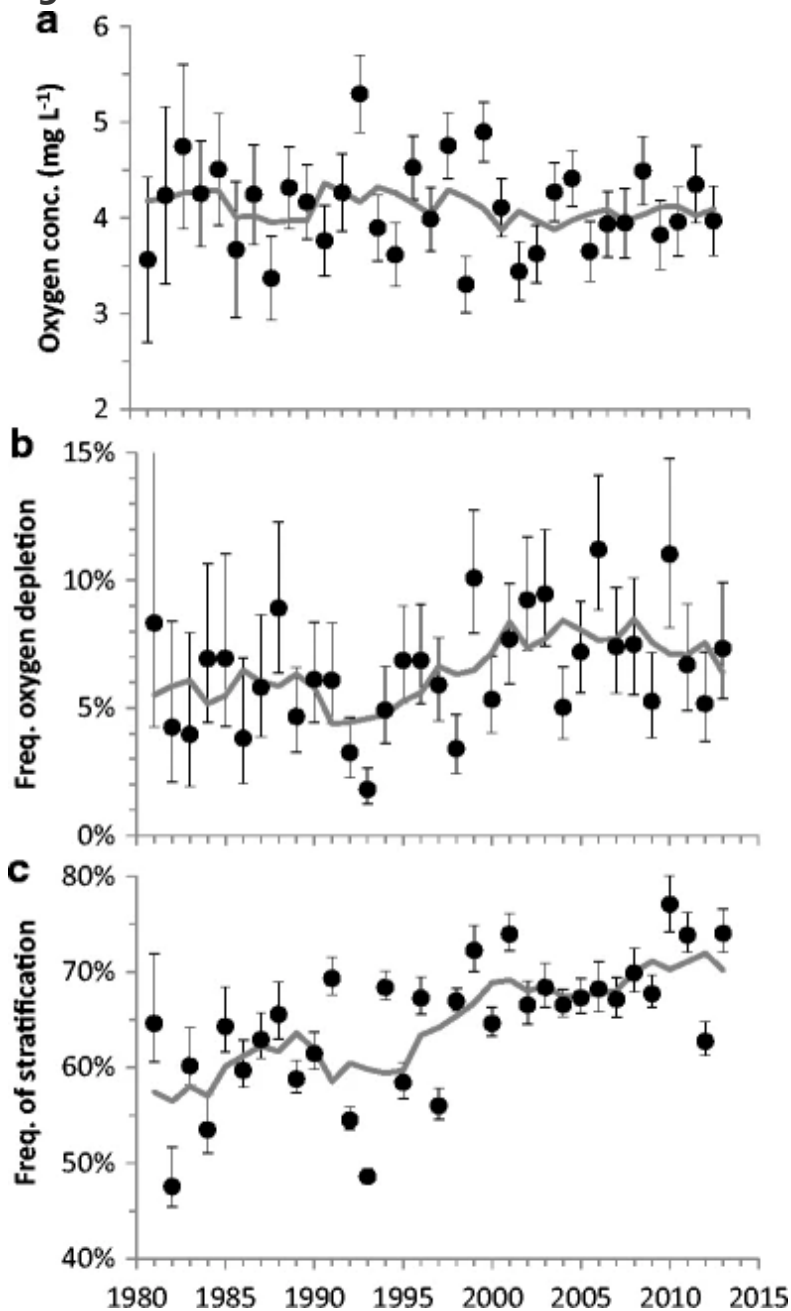
dybden. I Roskilde Fjord steg dette dimensionsløse produkt fra 1,8 til 2,2 mellem 1985 og 2008–09, hvilket antydede, at der var mindre lys i Secchi-dybden i 2008/9 sammenlignet med 1985. Denne ændring afspejlede et fald i spredning på grund af lavere koncentrationer af partikler (Pedersen et al. [2014](#)). Implikationen af dette relative skift i lysdæmpning mellem spredning og absorptions er, at bentisk flora sandsynligvis vil ændre sig mindre end forbedringer i Secchi-dybden kan forudsige. Et stort fald i partikelformet organisk stof efter reduktion af næringsstoffer blev også rapporteret i Limfjorden, mens uorganiske partikler steg sandsynligvis på grund af tab af ålegræs enge og bentiske filterfødere (Carstensen et al. [2014](#)). Disse undersøgelser understøtter, at reduktion af næringsstoffer generelt forbedrer vandets klarhed, men disse tendenser kan forveksles med ændringer i andre lysdæmpende stoffer. For foråret var der imidlertid et direkte og øjeblikkeligt svar mellem vandklarhed og P-belastning.

Tendenser i bundvand ilt

På trods af signifikante reduktioner i næringsstofindgangene var der ingen signifikante ændringer i iltkoncentrationen om sommeren i farvande under pycnoklin (fig. [6a](#)). Faktisk steg hyppigheden af iltudtømmning i 1990'erne (figur [6b](#)), sandsynligvis på grund af hyppigere lagdeling af vandsøjlen i denne periode (figur [6c](#)). Stærkere stratificering kan forklares med et samlet fald i sommerens vindhastighed, og stigende bundvandstemperaturer stimulerer yderligere iltforbrug og iltudtømmning (Conley et al. [2007](#)). Dette antyder, at den forventede forbedring i iltkoncentrationen fra reduktioner af næringsstoffer kan have været

modvirket af skiftende klima. Den potentielle effekt af vind og temperatur kan eksemplificeres ved relativt høj iltkoncentration i det blæsende (dvs. lav frekvens af lagdeling) og den kolde sommer 1993, selvom store kvælstofindgange kan have stimuleret produktionen og efterfølgende iltforbruget.

Fig. 6



Trends in mean annual values of **a** bottom water oxygen concentration during stratification ($\Delta \sigma_T > 0.5$) for June–September, **b** frequency of oxygen depletion (< 4 mg/L) for June–September, and **c** frequency of stratification (Δ

$\sigma_T > 0.5$) for June–September. *Error bars* show the 95 % confidence intervals. The *gray lines* show a 5-year moving average

Most of the shallow estuaries and coastal areas in Denmark are intermittently stratified (Conley et al. [2000](#)), and during periods of stratification oxygen in bottom waters is gradually utilized due to the high respiration rates in the sediments during summer. If the bottom layer is thin, the oxygen pool may deplete within a few days. The lower average wind speed observed since 1990 (Conley et al. [2007](#)) not only increased the frequency of stratification, but most likely also increased the periods with stratified conditions. However, the mean oxygen concentration (June–September) remained stable around 4 mg L^{-1} during the study period despite an expected longer duration of stratified conditions, which suggests that oxygen consumption may have decreased since 1990.

Trends in Benthic Flora

The relatively long life-span of benthic macroalgae and seagrasses implies that they can integrate and reflect the ecological quality over multiple years. Light energy is the main regulator of the abundance of vegetation in deeper waters, determining the depth extension of the plants (Markager and Sand-Jensen [1992](#)). Hence, macroalgal cover in deeper water and the depth limit of eelgrass depends on light attenuation in the water column as well as on the abundance of epiphytes and drifting algae, which is generally favored by high nutrient supply (Duarte [1995](#); Cloern [2001](#); Kemp et al. [2005a, b](#)).

Macroalgal vegetation is typically dense and multilayered in moderately exposed areas where incident light levels exceed 10–15 % of surface irradiance and gradually thinner towards the boundary of the photic zone. On average for the studied ecosystems, total macroalgal cover at 10 m depth ranged between 54 and 86 % and cumulative cover between 69 and 148 % with minimum levels recorded in 1994 and 2004 and maximum levels in 2006 (Fig. [7a,b](#)). Macroalgal cover exhibited an overall increase from 1990 to 2013 despite marked year-to-year variation; total cover increased by 0.69 % per year and cumulative cover by 1.49 % per year over this period (Table [1](#)). This increase in algal cover mirrored the observed decline in TN and chlorophyll *a* concentrations (Figs. [3](#) and [4](#)) and occurred even though the Secchi depths solely increased during the most recent years and not during the period 1990–2013 as a whole (Fig. [5](#), Table [1](#)). Probably, macroalgal cover was favored by reduced cover of drifting macroalgae (Rasmussen et al. [2014](#)) and epiphytes during this period. The positive coupling between macroalgal cover and total N concentration matches findings from earlier studies in the region (Krause-Jensen et al. [2007a, b](#)).

Fig. 7

Trends of benthic plant cover. **a** macroalgae total cover, **b** cumulative macroalgal cover, **c** eelgrass maximum depth limits, and **d** main depth limits of eelgrass. Annual means are shown with the 95 % confidence interval. *Gray lines* are a 5-year moving average of the means

The shallow and relatively protected Danish coastal waters with predominantly soft and sandy seafloors constitute a key habitat area for eelgrass despite marked declines in area distribution and depth extension over the past century (Boström et al. [2014](#)). On average, eelgrass meadows occur from the shore to maximum water depths of 3–4 m with the deepest shoots generally extending 0.3–0.4 m deeper (Fig. [7c](#)) than the edge of the meadows as defined by 10 % cover (Fig. [7d](#)). The average annual depth extension was associated with a large standard error reflecting a marked variation among coastal areas with eelgrass not extending deeper than 1.6 m in the most turbid inner estuaries and growing deeper than 7 m in the clearest outer estuaries and open coastal areas. Across the period 1990–2013, eelgrass depth limits showed no significant trend (Table [1](#)). However, while the meadows tended to gradually retract to shallower waters from 1989 until 2007/2008, they have extended to increasingly deeper waters over the past 5 years and in 2013 they were very close to the maximum extension for the entire monitoring period. The light regime is the most important factor regulating eelgrass depth limits (Stæhr and Borum [2011](#)), and this positive development is likely a consequence of the increase in water clarity in recent years (Fig. [5](#)), possibly also stimulated by reduced cover of drifting macroalgae in the meadows (Rasmussen et al. [2014](#)).

Trends in Benthic Macrofauna

Inter-annual changes in benthic macrofauna biomass over the period 1989–2013 were substantial (Fig. [8](#)), displaying significant decreasing trends for the filter feeders and total macrofauna community and significant increasing

trend for deposit feeders (Table 1). Total macrofauna biomass decreased gradually from around 14 to 10 AFDW m⁻² (Fig. 8a). Filter feeders (mainly *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*, and *Cardium spp.*) dominated the total macrofauna biomass in the 1990s, but the biomass of this group decreased by factor of 3, from about 9 g AFDW m⁻² in 1989 to approximately 3 g AFDW m⁻² in recent years (Fig. 8b), whereas the biomass of deposit feeders (mainly polychaetes and *Hydrobia spp.*) almost doubled from the 1990s to the most recent decades (Fig. 8c).

Fig. 8

Trends of benthic macrofauna. Annual means of **a** total biomass, **b** biomass of filter feeders, and **c** other benthic fauna (mainly deposit feeders). Error bars are 95 % confidence intervals and each mean is based on a varying number of samples taken either in a sampling grid or at point stations. Gray lines are a 5-year moving average of the means

The observed trends in macrofauna biomass during the last two decades are results of decreasing nutrient inputs (Fig. 2) and lower phytoplankton biomass (Fig. 4). Lower nutrient inputs reduces primary production and hence food supply for benthos (both filter feeders and deposit feeders), with a lower standing stock of macrofauna as a consequence (Pearson and Rosenberg 1978; Josefson and Rasmussen 2000; Nixon and Buckley 2002). Hypoxic conditions also have a large impact on macrofauna biomass, but oxygen concentrations remained rather stable over the study period (Fig. 6a). Mussel dredging

may also have impacted the macrofauna community, but mussels are harvested only from a subset of the coastal monitoring sites and decreasing trends were also observed in areas not exposed to mussel dredging (data not shown). Therefore, it is most likely that the decreasing macrofauna biomass resulted from nutrient reductions.

However, the shift between decreasing biomass of filter feeders and increasing biomass of deposit feeders is intriguing. Filter feeders are decoupled from their food source during periods of stratification, and the large decline in filter feeder biomass is probably linked to a combination of lower phytoplankton biomass (Fig. 4) and increasing stratification in summer (Fig. 6c). The reduced filter effect implies that more particles are kept in suspension in the water column, which affects light conditions negatively. This could explain why the Secchi depths did not respond more clearly to lower nutrient inputs and phytoplankton biomass (Figs. 2 and 4). Particles in the water column eventually reach the seafloor, increasingly by sedimentation over time, delivering food to deposit feeders. Thus, deposit feeders have benefitted from the increasing stratification, despite an overall decrease of food availability.

Synthesis

Our results document long-term trends in physicochemical and biological ecosystem components in Danish estuaries and coastal waters during a 25-year period of reductions in nutrient inputs. Overall, the ecosystems exhibited trends of recovery towards better environmental status, and pathways of recovery differed among ecosystem components (Figs. 9 and 10).

Fig. 9

Relative responses of **a** physical and chemical conditions and **b** biological components in Danish coastal waters (1990–2013). *Curves* are derived from the smooth GAM (General Additive Model) trends applied to the annual means in Figs. [2–8](#) using 1990 as reference for all components

Fig. 10

Simplified sketch showing the interpretation of how reduced nutrient loads to the marine environment affect the measured parameters shown as *boxes* (same colors used as in Fig. [9a, b](#)). Primary processes and functions shown as *black thick arrows between boxes* and additional key couplings are shown by *gray thin arrows*. Chemical/physical parameters comprise nutrient load to the water body (*stipulated black box*), water column nutrient concentrations (*black box*), and the Secchi depth (i.e., light penetration; *blue box*). Biological parameters comprise chlorophyll (i.e., microalgae; *green box*), eelgrass (*olive box*), macroalgae (*brown box*), deposit feeders (*orange box*), and filter feeders (*yellow box*). *Downward and upward solid arrows* show decreasing and increasing values, respectively, resulting from the reduced nutrient load. Water column stratification (*red box*), uncoupled from nutrient load has increased during the reporting period as a

result of lesser wind and higher water temperatures

Direct Effect of Nutrient Reductions

The first recovery pathway was a direct response of reduced nutrient concentrations (Fig. [3a,c](#)), mimicking the reduction patterns of the inputs (Fig. [2a,b](#)). TP inputs dropped substantially during the 1990s, as a response to the improvements in the urban waste water treatment plants and industries with separate discharge, but the relative reductions in TP concentrations were not as large as the reductions of inputs from land (Fig. [9a](#)). This difference in trends during the 1990s suggests that other inputs of phosphorus became increasingly important over time, i.e., imports from the open waters and releases of iron-bound phosphate from the sediments during periods of low oxygen concentrations (Conley [2000](#); Carstensen et al. [2014](#)). Since 2000, however, TP concentrations in the open coastal waters and, thus, the import of phosphorus from this source have remained relatively constant (Hansen [2012](#)). However, TP concentrations continued to decrease after 2000, particularly during the summer-autumn period (Fig. [3d](#)), suggesting a continued gradual depletion of the internal phosphorus pool. This depletion process may continue for some time still, but the small difference in the seasonal patterns in water column concentrations in the last two decades (Fig. [3d](#)) indicates that the internal inputs are also stabilizing.

TN inputs from land and TN concentrations in estuarine and coastal waters decreased almost in parallel, although the trends suggest a delay in the response of TN concentrations from the beginning of the period until

2009 (Fig. [9a](#)). Moreover, whereas the TN inputs have stabilized over the last 5 years (Fig. [2a](#)), TN concentrations continue to decrease (Fig. [3a](#)), underlining the delay in response. This delay is most likely due to continued reduction in internal N-inputs from sediments (ammonium and nitrate) in combination with decreasing TN inputs from the open waters which show continued reduction in TN concentrations (Hansen [2012](#)). Lower concentrations of particulate nitrogen in the water column, as reflected by the trends in TN and chlorophyll *a* concentrations (Figs. [3a](#) and [4a](#)) contribute to reducing the nitrogen pool in the sediments.

Combined Effect of Nutrient Reduction and Increasing Stratification

The second recovery pathway describes the combined effect of nutrient reductions and increasing stratification. Chlorophyll *a* concentrations decreased following reductions in nutrient concentrations, but the decline was relatively smaller than for nutrient concentrations (Fig. [9a](#)). This may be due to increased stratification during the same period. When the water column is mixed, filter feeders possess the capacity to filter the entire water column up to several times per day, removing a large fraction of particles ranging from nanometer to millimeter scale (Petersen [2004](#); Riisgård et al. [1995](#)). However, increasing stratification acts to decouple filter feeders from phytoplankton and thereby results in reduced benthic grazing and, consequently, higher chlorophyll *a* concentrations. On the other hand, it is also possible that the increasing stratification caused a shift from benthic to pelagic grazers such as ciliates and copepods.

Increased stratification of the water column reduces the supply of oxygen from the productive surface layers to bottom layers and hence acts to reduce oxygen concentrations below the pycnocline. Warming amplifies this effect by stimulating respiration rates and reducing the solubility—and hence the concentration of oxygen (Rabalais et al. [2009](#)). However, as mean oxygen concentrations during summer remained stable over the study period, the negative effects of increased stratification and warming must have been counter-balanced by declining oxygen demands over the study period. The declining trends in chlorophyll concentrations (Fig. [4](#)) reflect declining phytoplankton primary production which likely resulted in reduced oxygen demand from degradation of organic material (Conley et al. [2007](#)). Decreasing total macrofauna biomass (Fig. [8](#)) also suggests that less organic material was produced in the water column over the study period.

We further hypothesize that increased stratification caused the change in composition of the benthic macrofauna from dominance of filter feeders towards dominance of deposit feeders (Fig. [8](#)), with possible ramifications for sediment stability (see below).

Feedback Effects from Sediment Resuspension

The third recovery pathway described feedback mechanisms acting through the sediments. Surprisingly, the Secchi depth did not improve after 1990 despite decreases in chlorophyll *a* concentrations (Fig. [9](#), Table [1](#)). Consequently, the concentration of other light-attenuating substances must have increased. Carstensen et al. ([2013](#)) reported unaltered levels of total organic

carbon (TOC) in the water column in the Skive Fjord (one of the sites used in the overall analysis) despite almost 50 % reductions in nutrient levels and increasing levels of inorganic suspended solids (mostly silt and clay particles). TOC is mostly dissolved material originating from autochthonous sources (Carstensen et al. [2013](#)).

Increasing trends in TOC and inorganic suspended solids can be linked to three mechanisms: (1) more particles remain suspended in the water column due to decreasing filtration from benthic filter feeders, (2) enhanced releases of dissolved organic material, and (3) enhanced sediment resuspension. The first mechanism has already been discussed in the previous section. As for the second mechanism, organic material stored in the sediments can be mobilized by activity of many deposit feeder species (Rhoads and Boyer [1982](#); Probert [1984](#)), and the increasing abundance of deposit feeders may have enhanced the release of dissolved organic material from sediments.

Regarding the third mechanism, the shallow and decreasing eelgrass depth limits up to 2008 probably contributed to enhanced sediment resuspension and poor water clarity. Dense eelgrass meadows have a stabilizing effect on sediments by dissipating wave energy and thereby promoting particle trapping and water clarity (Carr et al. [2010](#)). Hence, dense meadows facilitate their own existence and expansion via positive feedback effects (van der Heide et al. [2011](#); McGlathery et al. [2012](#)). The meadows also stimulate carbon and nutrient retention as well as habitat and biodiversity, and hence, in several ways contribute to resilience and functionality of the coastal ecosystem (Gutiérrez et al. [2011](#); van der Heide et al. [2011](#); McGlathery et al. [2012](#)). By contrast, resuspension of

sediments in periods of reduced eelgrass cover, as was the case in Danish coastal waters after decades of substantial eutrophication, hampers reestablishment of the meadows (Carr et al. [2010](#); Krause-Jensen et al. [2012](#); Carstensen et al. [2013](#)). Eutrophication also changes the sediment composition towards higher organic content and finer particles which render the sediments less suitable for anchoring and growth of eelgrass (Koch [2001](#); Valdemarsen et al. [2010](#); Krause-Jensen et al. [2011](#)). High cover of drifting algae in eelgrass meadows during the 1990s (Rasmussen et al. [2014](#)) may have contributed further to the delayed reestablishment.

A more detailed analysis of changes in the Danish eelgrass meadows showed that the first signs of improvements in depth extension upon reduced nutrient inputs and improved water clarity were observed for the most well-established meadows in the outer parts of the fjords, where the positive feedbacks were likely strongest (Hansen [2012](#)). This pattern is in accordance with the findings of van der Heide et al. ([2011](#)) that the seagrass-sediment-light feedback is a dominant mechanism in exposed coastal areas. The well-established meadows also extended to deeper waters where resuspension was likely less pronounced and may have contributed to their faster recovery. In the current study, macroalgal cover responded faster to reductions in nutrient inputs than did eelgrass (Fig. [9](#)), and this difference in response might also be explained by the algal community representing deeper waters (7 m) and hard bottom substrates where resuspension is less pronounced and water clarity probably responds faster to reduced nutrient levels than at the shallow eelgrass sites. The deeper extension of the macroalgal community is due to the much lower light

requirements than for eelgrass (Sand-Jensen et al. [2007](#)). Macroalgae which reproduce via spores also have the capacity to recover faster (from year to year, e.g., Moy and Christie [2012](#)) while eelgrass depends on slow vegetative expansion or sexual reproduction with seedling survival as an important bottle neck (Olesen and Sand-Jensen [1994](#)).

The reduction in filter feeder density, e.g., reduced cover of mussel banks, may also have enhanced sediment resuspension by exposing more of the sediment surface area to near bottom water currents. Moreover, it is known that some deposit feeders by their reworking activities may destabilize the surface sediments (Rhoads and Boyer [1982](#); Probert [1984](#)). However, more firm conclusions on whether or not destabilization due to deposit feeders is the case here, must await a more detailed study of species composition.

Conceptual Management Framework for Recovery

Duarte et al. ([2009](#)) outlined a range of conceptual models for the degradation and recovery of coastal ecosystems that included trend reversal, shifting baselines, and regime shifts. Our results fit well within this framework by illustrating all these recovery trajectories as explained in detail below (Fig. [10](#)).

Nutrient trends were reversed with a direct and almost proportional response in nutrient concentrations to the nutrient management plans. These results demonstrate that nutrients in coastal ecosystems are tightly coupled to watershed processes and that nutrient concentrations can be controlled quite effectively by regulating the sources.

Although our results indicate minor delays in nutrient responses, these time lags are small compared to the time frames of implementing nutrient reduction measures.

Increasing stratification during the study period changed the baseline of the chlorophyll *a* response by reducing the benthic grazing pressure. This shift in baseline could be due to a change in the regional wind patterns from climate change or it could be part of a decadal oscillation in the dominant summer wind regimes. We do not know if the present frequency of stratification represents a general change or an anomaly. Recovery is likely to accelerate if summer wind conditions increases in the future, since this will increase the benthic filtration and enhance the light regime, allowing eelgrass to spread more widely and establish deeper populations. On the other hand, it is also possible that the generally windier summers of 1980s partly dampened the negative effects of eutrophication, i.e., eutrophication effects would have been much worse if the stratification pattern had been similar to that observed in the most recent decade. Thus, frameworks for nutrient management should also consider changes in other ecosystem pressures, even though some of these might be uncontrollable.

Positive feedbacks between eelgrass distribution, sediment resuspension, and light conditions are likely to maintain a turbid state for longer periods, despite reductions in phytoplankton biomass observed over the last couple of decades. Similarly, an alternative clear state may exist for the same nutrient pressure, sustained by the same positive feedbacks between widespread eelgrass meadows, low sediment resuspension, and clear water. The constant Secchi depth since 1990, while large

decreases in nutrient inputs have occurred, suggests that two alternative stable states could exist. Whether the current light regime will remain stable over longer periods of time with the current nutrient pressure is not known, but the recent improvements in eelgrass depth limits may indicate that a transition from turbid to clear water is ongoing. Feedback processes are likely to accelerate recovery, implying that such a transition can happen over shorter periods of time, maybe within a decade. This recovery was even further accelerated with lower frequency of stratification and increasing benthic filtration. Thus, the combination of feedback processes and shifting baselines have delayed eelgrass recovery considerably, but it is plausible that the positive tendency over the last 5 years signals a beginning regime shift towards a clearer state. However, such transition can be sensitive to climatic perturbations that may either slow down or accelerate the recovery process. The extent to which important coastal ecosystem components, such as eelgrass meadows, will maintain or even extend their key role in Danish coastal waters is therefore not easily predicted, but requires continued monitoring.

Our analysis is focused on bottom-up effect of nutrients in the control of the coastal ecosystems and has less emphasis on top-down effects of grazing and food web changes as the monitoring data do not allow large-scale analysis of top-down control. We acknowledge that top-down processes via changes in the food web can affect the ecological quality as well (Carpenter et al. [1987](#); Nielsen and Richardson [1996](#); Scheffer et al. [2001](#)) via grazing and predation by fish, jellyfish, and zooplankton. While data on the importance of pelagic food webs would have strengthened our analysis of long-term changes, our

results strongly support that excessive increases and decreases in nutrient inputs from land have been the key driver of changes in Danish coastal ecosystems.

References

1. Andersen, H.E., B. Kronvang, and S.E. Larsen. 2005. Development, validation and application of Danish empirical phosphorus models. *Journal of Hydrology* 304: 355–365.
2. Baden, S., A. Emanuelsson, L. Pihl, C.J. Svensson, and P. Åberg. 2012. Shift in seagrass food web structure over decades is linked to overfishing. *Marine Ecology Progress Series* 451: 61–73.
3. Blicher-Mathiesen, G., H.E. Andersen, J. Carstensen, C.D. Børgesen, B. Hasler, and J. Windolf. 2014. Mapping of nitrogen risk areas. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 195: 149–160.
4. Boesch, D.F. 2002. Challenges and opportunities for science in reducing nutrient over-enrichment of coastal ecosystems. *Estuaries* 25: 886–900.
5. Boesch, D., E. Burreson, W. Dennison, E. Houde, M. Kemp, V. Kennedy, R. Newell, K. Paynter, R. Orth, and R. Ulanowicz. 2001. Factors in the decline of coastal ecosystems. *Science* 293: 1589–1590.
6. Borja, A., D.M. Dauer, M. Elliott, and C.A. Simenstad. 2010. Medium- and long-term recovery of estuarine and coastal ecosystems: patterns, rates and restoration effectiveness. *Estuaries and Coasts* 33: 1249–1260.

7. Boström, C., S. Baden, A.C. Bockelmann, K. Dromph, S. Fredriksen, C. Gustafsson, D. Krause-Jensen, T. Möller, S.L. Nielsen, B. Olesen, J. Olsen, L. Pihl, and E. Rinde. 2014. Distribution, structure and function of Nordic seagrass ecosystems: implications for coastal management and conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 410–434. doi:[10.1002/aqc.2424](https://doi.org/10.1002/aqc.2424).
8. Carpenter, S.R., J.F. Kitchell, J.R. Hodgson, et al. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structures. *Ecology* 68: 1863–1876.
9. Carr, J., P. D’Odorico, K. McGlathery, and P. Wiberg. 2010. Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *Journal of Geophysical Research* 115, G03011. doi:[10.1029/2009JG001103](https://doi.org/10.1029/2009JG001103).
10. Carstensen, J., D.J. Conley, and B. Müller-Karulis. 2003. Spatial and temporal resolution of carbon fluxes in a shallow coastal ecosystem, the Kattegat. *Marine Ecology Progress Series* 252: 35–50.
11. Carstensen, J., D.J. Conley, J.H. Andersen, and G. Ærtebjerg. 2006. Coastal eutrophication and trend reversal: a Danish case study. *Limnology and Oceanography* 51: 398–408.
12. Carstensen, J., D. Krause-Jensen, S. Markager, K. Timmermann, and J. Windolf. 2013. Water clarity and eelgrass responses to nitrogen reductions in the eutrophic Skive Fjord, Denmark. *Hydrobiologia* 704: 293–309. doi:[10.1007/s10750-012-1266-y](https://doi.org/10.1007/s10750-012-1266-y).

13. Carstensen, J., D.J. Conley, E. Bonsdorff, B.G. Gustafsson, S. Hietanen, U. Janas, T. Jilbert, A. Maximov, A. Norkko, J. Norkko, D.C. Reed, C.P. Slomp, K. Timmermann, and M. Voss. 2014. Hypoxia in the Baltic Sea: biogeochemical cycles, benthic fauna, and management. *Ambio* 43: 26–36.
14. Carstensen, J., M. Sánchez-Camacho, C.M. Duarte, D. Krause-Jensen, and N. Marbà. 2011. Connecting the dots: responses of coastal ecosystems to changing nutrient concentrations. *Environmental Science and Technology* 45: 9122–9132.
15. Cloern, J.E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology-Progress Series* 210: 223–253.
16. Cloern, J.E., A.D. Jassby, J.K. Thompson, and K.A. Hieb. 2007. A cold phase of the East Pacific triggers new phytoplankton blooms in San Francisco Bay. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 18561–18565.
17. Conley, D.J. 2000. Biochemical nutrient cycles and nutrient management strategies. *Hydrobiologia* 410: 87–96.
18. Conley, D.J., J. Carstensen, G. Ærtebjerg, P.B. Christensen, T. Dalsgaard, J.L.S. Hansen, and A.B... Josefsen. 2007. Long-term changes and impacts of hypoxia in Danish coastal waters. *Ecological Applications* 17: S165–S184.
19. Conley, D.J., H. Kaas, F. Møhlenberg, B. Rasmussen, and J. Windolf. 2000. Characteristics of Danish

estuaries. *Estuaries* 23: 820–837.

20. Conley, D.J., H.W. Paerl, R.W. Howarth, D.F. Boesch, S.P. Seitzinger, K.E. Havens, C. Lancelot, and G.E. Likens. 2009. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. *Science* 323: 1014–1015.
21. Danish Referencelaboratory. <http://www.reference-lab.dk/metodedatablade/metodedatablade-kemiske.aspx>). In Danish (www.reference-lab.dk).
22. Duarte, C.M. 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41: 87–112.
23. Duarte, C.M., D.J. Conley, J. Carstensen, and M. Sanchez-Camacho. 2009. Return to neverland: shifting baselines affect eutrophication restoration targets. *Estuaries and Coasts* 32: 29–36.
24. Duarte, C., A. Borja, J. Carstensen, M. Elliot, D. Krause-Jensen, and N. Marba. 2015. Paradigms in the recovery of estuarine and coastal ecosystems. *Estuaries and Coasts*. doi:[10.1007/s12237-013-9750-9](https://doi.org/10.1007/s12237-013-9750-9).
25. Gonzales-Correa, J.M., J.T. Bayle, T.J.L. Sánchez-Lizaso, C. Valle, P. Sánchez-Jerez, and J.M. Ruiz. 2005. Recovery of deep *Posidonia oceanica* meadows degraded by trawling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 320: 65–76.
26. Greening, H.S., L.M. Cross, and E.T. Sherwood. 2011. A multiscale approach to seagrass recovery in Tampa Bay, Florida. *Ecological Restoration* 29: 1–2.

27. Gutiérrez, J.L., C.G. Jones, J.E. Byers, K.K. Arkema, K. Berkenbusch, J.A. Commito, et al. 2011. Physical ecosystem engineers and the functioning of estuaries and coasts. *Treatise on Estuarine and Coastal Science* 7: 53–81.
28. Hansen, J.W. (Ed.) 2012. Marine areas 2011 (In Danish). Aarhus University, DCE, 154 pp. – Scientific Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy, no. 34.
<http://www.dmu.dk/Pub/SR34.pdf>
29. Henriksen, H.J., L. Trolborg, P. Nyegaard, T.O. Sonnenborg, J.C. Refsgaard, and B. Madsen. 2003. Methodology for construction, calibration and validation of a national hydrological model for Denmark. *Journal of Hydrology* 280: 52–71.
30. Jones, H.P., and O.J. Schmitz. 2009. Rapid recovery of damaged ecosystems. *PLoS ONE* 4(5): e5653.
31. Josefson, A.B..., and B. Rasmussen. 2000. Nutrient retention by benthic macrofaunal biomass of Danish estuaries: importance of nutrient load and residence time. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 205–216.
32. Justić, D., N.N. Rabalais, and R.E. Turner. 1996. Effects of climate change on hypoxia in coastal waters: a doubled CO₂ scenario for the northern Gulf of Mexico. *Limnology and Oceanography* 41: 992–1003.
33. Kemp, W.M., W.R. Boynton, J.E. Adolf, D.F. Boesch, W.C. Boicourt, G. Brush, J.C. Cornwell, T.R. Fisher, P.M. Glibert, J.D. Hagy, L.W. Harding, E.D. Houde, D.G.

- Kimmel, W.D. Miller, R.I.E. Newell, M.R. Roman, E.M. Smith, and J.C. Stevenson. 2005a. Eutrophication of Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series* 303: 1–29.
34. Kemp, W.M., et al. 2005b. Eutrophication in Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series* 303: 1–29. doi:[10.3354/meps303001](https://doi.org/10.3354/meps303001).
35. Kemp, W.M., J.M. Testa, D.J. Conley, D. Gilbert, and J.D. Hagy. 2009. Temporal responses of coastal hypoxia to nutrient loading and physical controls. *Biogeosciences* 6: 2985–3008.
36. Koch, E.M. 2001. Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries* 24: 1–17.
37. Krause-Jensen, D., A.L. Middelboe, J. Carstensen, and K. Dahl. 2007a. Spatial patterns of macroalgal abundance in relation to eutrophication. *Marine Biology* 152: 25–36.
38. Krause-Jensen, D., J. Carstensen, and K. Dahl. 2007b. Total and opportunistic algal cover in relation to environmental variables. *Marine Pollution Bulletin* 55: 114–125.
39. Krause-Jensen, D., J. Carstensen, S.L. Nielsen, T. Dalsgaard, P.B. Christensen, H. Fossing, and M.B. Rasmussen. 2011. Sea bottom characteristics affect depth limits of eelgrass *Zostera marina*. *Marine*

40. Krause-Jensen, D., S. Markager, and T. Dalsgaard. 2012. Benthic and pelagic primary production in different nutrient regimes. *Estuaries and Coasts* 35: 527–545.
41. Kronvang, B., H.E. Andersen, C. Borgesen, T. Dalgaard, S.E. Larsen, J. Bøgestrand, and G. Blicher-Mathiasen. 2008. Effects of policy measures implemented in Denmark on nitrogen pollution of the aquatic environment. *Environmental Science & Policy* 11: 144–152.
42. Kronvang, B., J. Windolf, S.E. Larsen, and J. Bøgestrand (in press): Background concentrations and loadings of nitrogen in Danish surface waters. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*.
43. Lotze, H.K., M. Coll, A.M. Magera, C. Ward-Paige, and L. Airoidi. 2011. Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 595–605.
44. Markager, S., and K. Sand-Jensen. 1992. Light requirements and depth zonation of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 88: 83–92.
45. McGlathery, KJ, LK Reynolds, LW Cole, RJ Orth, SR Marion og A. Schwarzschild. 2012. Gendannelsesbaner under statskift fra bare sediment

til ålgræsdominans. *Marine Ecology Progress Series* 448: 209–221.

46. Moy, FE og H. Christie. 2012. Storskiftet skifte fra sukker tang (*Saccharina latissima*) til kortvarige alger langs Norges syd- og vestkyst. *Marine Biology Research* 8: 309–321.
47. Munkes, B. 2005. Eutrofiering, faseskift, forsinkelsen og det potentielle tilbagevenden i Greifswalder Bodden, Østersøen. *Akvatiske videnskaber* 67: 372-381.
48. Nielsen, E. og K. Richardson. 1996. Kan ændringer i fiskeriet i Kattegat (1950–1992) knyttes til ændringer i primærproduktionen? *ICES Journal of Marine Science* 53: 988–994.
49. Nixon, SW og BA Buckley. 2002. En påfaldende rig zone-næringsstofberigelse og sekundær produktion i kystnære marine økosystemer. *Flodmundinger* 25: 782–796.
50. Olesen, B. og K. Sand-Jensen. 1994. Patchdynamik af ålegræs *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series* 106: 147–147.
51. Pearson, TH og R. Rosenberg. 1978. Makrobenthisk arv i forhold til organisk berigelse og forurening af havmiljøet. *Oceanografi og havbiologi : En årlig gennemgang* 16: 229–311.
52. Pedersen, TM, K. Sand-Jensen, S. Markager og SL Nielsen. 2014. Optiske ændringer i en eutrofisk flodmunding under reduceret næringsstofbelastning.

53. Petersen, JK 2004. Græsning på pelagiske primærproducenter: rollen som fodring af bentiske suspensioner i flodmundinger. I *Estuarine-næringsstofcyklung: indflydelse fra primære producenter* , red. SL Nielsen, GT Banta og MF Pedersen, 129–152. Dordrecht: Kluwer.
54. Petersen, JK, JW Hansen, MB Laursen, P. Clausen, J. Carstensen og DJ Conley. 2008. Regime skifter i et kystnært økosystem. *Økologiske anvendelser* 18: 497–510.
55. Probert, PK 1984. Forstyrrelse, sedimentstabilitet og trofisk struktur af blødbundssamfund. *Tidsskrift for havforskning* 42: 893–921.
56. Rabalais, NN, RE Turner, RJ Diaz og D. Justic. 2009. Globale ændringer og eutrofiering af kystfarvande. *ICES Journal of Marine Science* 66: 1528-1537.
57. Rasmussen JR, K. Dromph, D. Krause-Jensen og C. Göke. 2014. Reduceret dækning af drivende makroalger efter reduktion af næringsstoffer i danske kystfarvande. *Flodmundinger og kyster* , i pressen.
58. Riisgård, H.U., P.B. Christensen, N.J. Olesen, et al. 1995. Biological structure in a shallow cove (Kertinge Nor, Denmark)—control by benthic nutrient fluxes and suspension-feeding ascidians and jellyfish. *Ophelia* 41: 329–344.

59. Rhoads, D.C., and L.F. Boyer. 1982. The effects of marine benthos on physical properties of sediments: a successional perspective. In *Animal-sediment relations: the biogenic alteration of sediments*, ed. P.L. McCall and M.J.S. Tevesz, 336. New York: Plenum Press.
60. Sand-Jensen, K., and J. Borum. 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137–175.
61. Sand-Jensen, K., T. Binzer, and A.L. Middelboe. 2007. Scaling of photosynthetic production of aquatic macrophytes—a review. *Oikos* 116: 280–294.
62. Scheffer, M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Foley, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591–596.
63. Scheffer, M., and S.R. Carpenter. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observations. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 648–656.
64. Stæhr, P.A., and J. Borum. 2011. Seasonal acclimation in metabolism reduces light requirements of eelgrass (*Zostera marina*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407: 139–146.
65. Strickland, J.D.H., and T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 167: 1–310.

66. Taylor, D.I., C.A. Oviatt, and D.G. Borkman. 2011. Non-linear responses of a coastal aquatic ecosystem to large decreases in nutrient and organic loadings. *Estuaries and Coasts* 34: 745–757.
doi:[10.1007/s12237-010-9312-3](https://doi.org/10.1007/s12237-010-9312-3).
67. Timmermann, K., G.E. Dinesen, S. Markager, L. Ravn-Johnsen, M. Bassompierre, E. Roth, and J.G. Støttrup. 2014. Development and use of a bio-economic model for management of mussel fisheries under different nutrient regimes in the temperate estuary Limfjorden, Denmark. *Ecology and Society* 19: 14.
68. Valdemarsen, T., V. Canal, E. Kristensen, M. Holmer, M.D. Kristiansen, and M.R. Flindt. 2010. Vulnerability of *Zostera marina* seedlings to physical stress. *Marine Ecology Progress Series* 418: 119–130.
69. van der Heide, T., E.H. van Nes, M.M. van Katwijk, H. Olf, and A.J.P. Smolders. 2011. Positive feedbacks in seagrass ecosystems—evidence from large-scale empirical data. *PLoS ONE* 6: e16504.
doi:[10.1371/journal.pone.0016504](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016504).
70. Villnäs, A., J. Perus, and E. Bonsdorff. 2011. Structural and functional shifts in zoobenthos induced by organic enrichment—implications for community recovery potential. *Journal of Sea Research* 65: 8–18.
71. Wasmund, N., G. Nausch, and W. Matthäus. 1998. Phytoplankton spring blooms in the southern Baltic Sea—spatio-temporal development and long-term trends. *Journal of Plankton Research* 20: 1099–1117.

72. Windolf, J., G. Blicher-Mathiesen, J. Carstensen, and B. Kronvang. 2012. Changes in nitrogen loads to estuaries following implementation of Governmental Action Plans in Denmark: a paired catchment and estuary approach for analyzing regional responses. *Environmental Science & Policy* 24: 24–33.

73. Windolf, J., H. Thodsen, L. Troldborg, N.B. Ovesen, and B. Kronvang. 2011. A distributed modelling system for simulation of monthly runoff and nitrogen sources, loads and sinks for ungauged catchments in Denmark. *Journal of Environmental Monitoring* 13: 2645–2658.

Acknowledgments

This work is a contribution from a funding from the dean at the Faculty of Science and Technology, Aarhus University to Bo Riemann. This work is a contribution from the COCOA project under the BONUS program funded by the EU 7th framework program and the Danish Research Council. We thank all the personnel from regional authorities who collected samples under the Danish Nationwide Aquatic Monitoring and Assessment Program.

Author information

Affiliations

1. Department of Bioscience, Aarhus University, Frederiksborgvej 399, 4000, Roskilde, Denmark

Bo Riemann, Jacob Carstensen, Karsten Dahl, Hans H. Jakobsen, Alf B. Josefson, Stiig Markager, Peter A.

Stæhr & Karen Timmermann

2. Department of Bioscience, Aarhus University,
Vejlshøvej 25, 8600, Silkeborg, Denmark

Henrik Fossing, Jens W. Hansen, Dorte Krause-
Jensen & Jørgen Windolf

3. NIVA Denmark Water Research, Ørestads Boulevard
73, 2300, Copenhagen S, Denmark

Jesper H. Andersen

Corresponding author

Correspondence to [Bo Riemann](#).

Additional information

Communicated by Marianne Holmer

Rights and permissions

Open Access This article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made.

[Reprints and Permissions](#)

About this article

Cite this article

Riemann, B., Carstensen, J., Dahl, K. *et al.* Recovery of Danish Coastal Ecosystems After Reductions in Nutrient Loading: A Holistic Ecosystem Approach. *Estuaries and Coasts* **39**, 82–97 (2016). <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9980-0>

- Received 04 February 2015
- Revised 23. april 2015
- Accepteret 28. april 2015
- Udgivet 9. maj 2015
- Udstedelsesdato Januar 2016
- DOI <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9980-0>

Del denne artikel

Enhver, som du deler følgende link med, kan læse dette indhold:

[Få delbart link](#)

Leveret af Springer Nature SharedIt-delingsinitiativ

Nøgleord

- Bentisk makrofauna
- Ålegræs
- Makroalger
- Næringsstoffer
- Oligotrofiering
- Genopretning
- Vandkvalitet

Ikke logget ind - 176.21.93.18

Ikke tilknyttet

SPRINGER NATURE

© 2021 Springer Nature Switzerland AG. En del af [Springer Nature](#) .