

水库浮游植物自动监测数据解析：利用多周期时序分解方法解析群落结构多尺度动态*

李佳¹, 舒雅琦¹, 梁中耀^{1**}, 陈纪新², 陈能汪^{1,2}, 刘永³

(1: 厦门大学环境与生态学院, 福建省海陆界面生态环境重点实验室, 厦门 361102

2: 海洋生物地球化学全国重点实验室(厦门大学), 厦门 361102

3: 北京大学环境科学与工程学院, 北京 100871)

摘要: 探明浮游植物群落结构的时间变化特征对于理解水生态环境演变具有重要意义; 浮游植物类群的自动监测为揭示浮游植物群落结构的多时间尺度变化特征提供了基础数据, 然而, 高频监测数据往往具有多重周期叠加、异常值多见等特征, 使得传统时间序列分析方法面临周期分解不稳定的问题。本研究以九龙江北溪江东水库为案例地, 获取了 2017–2022 年绿藻、蓝藻、硅藻和隐藻 4 个类群生物量的逐小时自动监测数据, 采用多周期时间序列分解方法, 将各个类群生物量分解为趋势、年周期、昼夜节律和残差 4 个组分。该方法使得在同一分析框架下, 基于多年连续高频监测数据, 能够同时定量刻画浮游植物群落不同时间尺度上(尤其是昼夜节律)的变化特征。结果发现: (1) 绿藻类群生物量从 2020 年开始迅速上升, 于 2021 年达到顶峰并成为为优势类群; 其它类群总体呈现下降趋势。(2) 各类群均呈现明显的年周期特征, 且其年内波动在不同年份间具有较好的一致性, 其中隐藻振幅最大, 绿藻和蓝藻次之, 硅藻最小。(3) 各类群均存在稳定的昼夜变化节律, 且均在 12-16 时前达到峰值, 其中绿藻振幅最大, 蓝藻变化最为平缓。(4) 季节循环和长期趋势共同解释了群落丰度变异的主要部分, 而昼夜节律的贡献相对较小。研究表明, 绿藻和硅藻类群的变化主要体现为多年趋势与季节尺度的共同作用, 而蓝藻和隐藻类群的波动在季节尺度上的贡献更为突出。本研究明确了浮游植物在年际、季节和昼夜尺度的动态规律及各尺度的贡献权重, 可为有害藻华的早期预警和亚热带季风气候水库水生态系统管理提供科学依据。

关键词: 浮游植物; MSTL; 趋势演替; 群落结构; 多尺度分析

Analysis of Phytoplankton Automatic Monitoring Data in Reservoirs: Deciphering Multi-scale Dynamics of Community Structure Using Multi-period Time Series Decomposition Methods

Li Jia¹, Shu Yaqi¹, Liang Zhongyao^{1**}, Chen Jixin², Chen Nengwang^{1,2}& Liu Yong³

(1: College of Environment & Ecology Xiamen University, Fujian Provincial Key Laboratory for Coastal Ecology and Environmental Studies, Xiamen 361102, P.R.China;

2: State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen 361102, P.R.China;

3: College of Environmental Sciences and Engineering, Peking University, Beijing 100871, P.R.China)

Abstract: Exploring the temporal variation characteristics of phytoplankton community structure is of great significance for understanding the evolution of the aquatic ecological environment; automatic monitoring of phytoplankton communities provides fundamental data for revealing the multi-scale changes in phytoplankton community structure. However, high-frequency

* 2025-10-19 收稿; 2026-01-09 收稿。

国家自然科学基金项目(52409106)和福建省自然科学基金(2024J01047)联合资助。

** 通讯作者: Email: liangzhongyao@xmu.edu.cn

monitoring data often exhibit characteristics of multiple period superposition and frequent occurrence of outliers, which poses challenges to traditional time series analysis methods in terms of unstable period decomposition. This study takes Jiangdong Reservoir in Beixi of the Jiulong River as a case study, and obtains hourly automatic monitoring data on the biomass of four phytoplankton groups (Chlorophyta, Cyanobacteria, Diatoms, and Cryptophyta) from 2017 to 2022. Using Multiple Seasonal-Trend Decomposition using LOESS (MSTL), the biomass of each group was decomposed into four components: trend, annual period, diurnal rhythm, and residual. This method enables the quantitative characterization of the variation characteristics of phytoplankton communities at different time scales (especially diurnal rhythms) based on years of continuous high-frequency monitoring data within the same analytical framework. The results showed that: (1) The biomass of the Chlorophyta group increased rapidly from 2020, reached its peak in 2021, and became the dominant group; the overall trend of the other groups was declining. (2) All groups exhibited obvious annual periodic characteristics, and their intra-annual fluctuations showed good consistency across different years. Among them, Cryptophyta had the largest fluctuation amplitude, followed by Chlorophyta and Cyanobacteria, while Diatoms had the smallest. (3) All groups had stable diurnal rhythms, with their peaks occurring before 12:00–16:00, Chlorophyta showing the largest amplitude, and Cyanobacteria showing the smoothest changes. (4) Seasonal cycles and long-term trends jointly accounted for the main part of the variation in community abundance, while the contribution of diurnal cycles was relatively small. The research results indicate that the changes in Chlorophyta and Diatom groups are driven by both long-term background and seasonal factors, while the fluctuations in Cyanobacteria and Cryptophyta groups are more dependent on seasonal temperature and light cycles. This study clarifies the dynamic patterns of phytoplankton at annual, seasonal, and diurnal scales, as well as the contribution weights of each scale, which can provide a scientific basis for the early warning of harmful algal blooms and the management of aquatic ecosystems in subtropical monsoon climate reservoirs.

Key words: Phytoplankton; MSTL; Trend succession; Community structure; Multiscale analysis

浮游植物作为水生生态系统初级生产力的主要贡献者,在物质循环和能量流动中发挥着关键作用^[1-2],其群落结构变化对水环境质量和水生生态功能具有重要影响^[3]。受诸如水动力条件、温度、光照、营养盐浓度等多因子的综合驱动^[4-7],浮游植物群落结构呈现长期趋势、季节和昼夜规律波动以及短时快速变化的多时间尺度变化特征^[4,8-11]。由于气候变化的加速与人类活动扰动的增强,浮游植物群落结构在时间维度上的波动愈加剧烈,并伴随生态系统稳态转换,进一步增加了浮游植物群落变化的复杂性^[10,12-13]。采用科学合理的方法,探明浮游植物群落结构多时间尺度的变化特征,对于理解水生态环境演变具有重要意义,可为深究其驱动机制提供有用线索。

自动监测设备的应用为水生生态系统研究提供了前所未有的连续观测能力^[14]。自动监测获得的浮游植物群落高时间分辨率数据,为浮游植物类群多时间尺度(包括昼夜节律、年周期和长期趋势)变化特征的精细刻画提供了基础数据,也对时间序列分析方法提出了挑战:高频监测数据的具有序列波动快、传感器缺测和存在异常值等问题,加大了数据质量控制、异常检测和长时间尺度信号分离的难度^[15];特别是浮游植物群落的高频监测数据同时具有年周期和昼夜节律的特征,传统时间序列分解方法往往在应对高频监测中多周期情形时,不同周期项在分解时易相互干扰,影响分解结果的稳定性与可解释性^[16]。近年来,已有研究者强调高频监测数据对于揭示浮游植物生物量和群落结构多时间尺度精细变化特征的重要性^[17],但仍然缺乏针对浮游植物群落结构高频监测数据进行多时间尺度特征分析的有效方法。

针对上述问题,本研究引入新兴的多周期时间序列分解方法(Multiple Seasonal-Trend decomposition using LOESS, MSTL)^[16],用于分析浮游植物群落多时间尺度变化特征。MSTL是在经典时间序列分解方法STL基础上的扩展。STL方法通过预先设定周期长度和局部加权回归(LOcally Estimated Scatterplot Smoothing, LOESS)迭代实现不同频次信息的有效剥离,已被广泛应用于水质和水生态指标的趋势和周期特征的识别^[18-22]。STL方法仅能分解得到单个周期项而难以用于多周期时间序列分析;MSTL通过多次应用STL分解算法,按从小到大的顺序依次处理多个不同的周期数,逐步剥离出各个周期组分,实现多周期时间序列分解。MSTL具有能够处理非平稳时间序列、对异常值具有稳健性、对缺失值可自动插补、分析结果准确可靠、计算效率高等优势^[16],适应于具有年周期、昼夜节律和趋势特征的浮游植物类群多时间尺

度变化特征识别。

本研究获取了福建省九龙江北溪江东水库 4 大浮游植物类群的 6 年高频监测数据，采用 MSTL 方法对浮游植物各类群生物量进行多时间尺度变化特征分析，获得浮游植物各类群生物量的昼夜节律、年周期、长期趋势和残余项，评估各组分对群落变异的贡献，并探讨优势类群多时间尺度演替现象^[23-24]，本研究旨在：（1）从年际、季节和昼夜等不同时间尺度解析亚热带季风水库浮游植物群落的变化特征，并评估各时间尺度对群落变异的贡献，为理解水生态系统的多时间尺度演变提供精细化证据；（2）展示 MSTL 在年周期和昼夜节律上的高频生态数据中的适用性，弥补现有研究在高频生态监测数据解析方法上的不足；（3）全面解析浮游植物群落结构变化的复杂动态过程，为浮游植物群落时间变化认知在高频频次上提供补充，为理解浮游植物群落动态提供了更加精细化的视角。

1 材料与方法

1.1 研究区与数据概况

江东水库位于福建省九龙江干流北溪中下游（图 1），是福建省重要的大型水库之一，兼具生活饮用水源、生态调蓄、农业灌溉和防洪排涝等多重功能，为厦门和漳州两地用水安全提供有利支撑。九龙江流域属于典型的亚热带季风气候区，年均气温约为 21 °C^[25]，降水主要集中在每年 5-9 月的汛期。强季节性降雨通过地表径流加剧了库区的营养盐输入^[12]；而水库由于水体面积较大、水动力交换相对较弱，具备较高的初级生产潜力，在外源营养盐增强和高温的共同作用下，浮游植物更易发生爆发性增长，呈现较高的季节性水华风险^[5,26]。调查研究表明，江东水库藻类群落存在季节性演替特征^[27-28]；基于浮游植物类群高频监测数据进行多时间尺度变化特征分析，对于揭示库区尤其是亚热带季风区饮用水水库浮游植物群落的多尺度变化和解读库区藻类水华的周期性特征尤为必要。

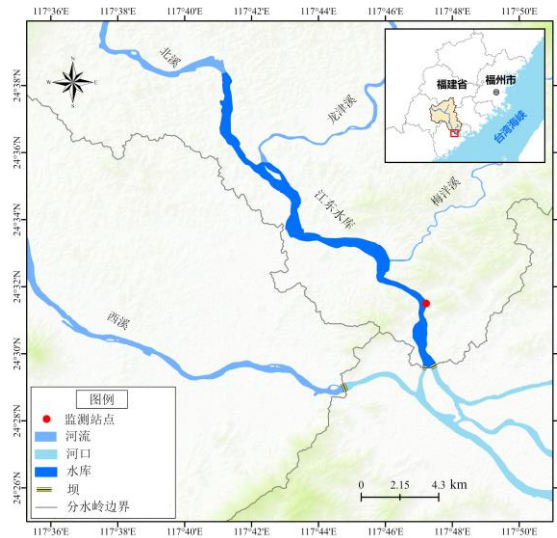


图 1 研究区位置示意图

Fig.1 Location map of the study area

本研究数据来源于部署在江东水库水质自动监测站的“水生态—颗粒有机碳在线监测系统”，其浮游植物监测模块以藻类荧光识别理论为基础，通过激发光源与类群特征色素之间的光谱响应关系实现浮游植物类群的实时识别^[29]。依托这一原理，厦门大学环境与生态学院陈能汪教授与陈纪新高工团队自主研发了浮游植物智能监测系统（AquaSOO）^[28]，其核心传感器采用 bbe Moldaenke（德国）公司的 AOA 固定波长光谱荧光计，采用五波长 LED 激发技术（450 nm、525 nm、570 nm、590 nm、610 nm），分别匹配主要藻类类群的特征色素吸收峰：450 nm 对应绿藻（叶绿素 a/b 及类胡萝卜素），525 nm 对应硅藻（叶绿素 a/c 与岩藻黄素），570 nm 对应隐藻（叶绿素 a/c 与藻红蛋白），610 nm 专用于蓝藻（藻蓝蛋白）识别。系统以 5 kHz 高频脉冲调制方式激发浮游植物，经短通滤光片抑制背景噪声后，再通过 685 nm 带通滤光片筛选特征荧光信号，最终由 Hamamatsu H6779 光电倍增管（PMT）进行高灵敏度采集。该系统安装于九龙江入库口下游

的厦门水质自动监测站（117°47'06"E, 24°31'03"N）表层 0.5–1 m 水深处。采样水体经去泡系统处理后进入不透明流通池，以避免光降解对荧光信号的干扰，并通过每日自动清洗与每两周人工维护减少生物污垢；人工比对校准使用便携式水质分析仪 Multi3630（WTW，德国），该测量方法以及数据质量已在多项工组中得到实际应用与验证^[28,30]。

本研究采集的浮游植物类群数据的时间范围为 2017 年 1 月 1 日至 2022 年 12 月 31 日，指标为绿藻、蓝藻、硅藻和隐藻 4 个类群的生物量（以 $\mu\text{g/L}$ 计）。为降低运算量，本研究取同一小时内浮游植物类群生物量中位数作为该小时的生物量，即时间频次为每小时一次。浮游植物类群时间序列具有昼夜节律、年周期和长期趋势特征，宜采用多周期时间序列分解方法进行分析。

1.2 多周期时间序列分解方法

本研究采用 MSTL 对 4 个浮游植物类群生物量时间序列进行分解。MSTL 的数学表达式为：

$$Y_t = \sum_{i=1}^n S_t^{(i)} + T_t + R_t$$

式中， i 为周期项次序， t 为时间索引（单位：小时）； Y_t 为原始时间序列， $S_t^{(i)}$ 为次序为 i 的周期项， T_t 为长期趋势项， R_t 为残余项； n 表示所包含的周期数。在本研究中， n 的值为 2（1 表示昼夜节律，2 表示年周期，分别对应昼夜节律 $S_t^{(1)}$ 与年周期 $S_t^{(2)}$ ，以刻画浮游植物群落结构在年尺度和日尺度的典型变化规律）。MSTL 为一种非参数方法，其关键参数为周期项平滑窗口的长度和趋势项平滑窗口的长度；对上述 3 个参数进行手动调整，参考模型的默认参数值，兼顾子序列的平滑性，最终确定昼夜节律平滑窗口、年周期平滑窗口和趋势项平滑窗口值分别为 31、8791 和 17520。经过不同参数组合结果的对比分析，发现上述参数设置可有效滤除年周期波动并稳健表征长期趋势。需要指出的是，MSTL 用于结构分解而非构建预测模型，因此自相关不会影响趋势与周期项的识别功能。该方法特别适用于同时存在年周期与昼夜节律的高频在线监测数据^[16]，能够快速量化各组分变化与贡献，以支撑取水时段优化、超阈值警告与巡测策略调整等，

为度量各分解分量对总体波动的相对贡献，先在全样本上分别计算其样本方差，并以分量方差之和为基准归一化得到方差占比，公式如下：

$$s_c = \frac{\text{Var}(C)}{\text{Var}(S^{(1)}) + \text{Var}(S^{(2)}) + \text{Var}(T_t) + \text{Var}(R_t)}$$

$$C \in \{S^{(1)}, S^{(2)}, T_t, R_t\}$$

式中， s_c 为分量 C 的方差占比； $\text{Var}(\cdot)$ 为样本方差运算。

全部数据处理与多周期时间序列分解均在 R 语言环境中完成（R version 4.4.2），代码在 RStudio 平台运行；MSTL 分解采用 forecast 包中的 mstl() 函数实现，时间序列构建与日期处理主要依托 zoo、lubridate 和 tidyverse，异常值识别与插补分别使用 isotree 和 imputeTS，其余统计分析基于 R 自带的 stats 包完成。

2 研究结果

2.1 浮游植物各类群长期趋势

江东水库 4 个浮游植物类群的在 2017–2022 年间的趋势特征如图 2 所示。绿藻生物量变化可分为 3 个阶段：在 2017–2019 年间稳定于 $2.0 \pm 0.3 \mu\text{g/L}$ ；从 2019 年中开始迅速攀升，至 2021 年初达到峰值 $6.2 \mu\text{g/L}$ ；其后生物量回落，并于 2022 年底接近 2017–2019 年水平。蓝藻、硅藻和隐藻生物量整体呈现下降趋势，但变化特征有所差异：蓝藻自 2017 年初的 $3.7 \mu\text{g/L}$ 缓慢下降至 2022 年的最低点 $2.0 \mu\text{g/L}$ 后，出现轻微回升；硅藻在 2017–2022 年呈现持续下滑的趋势；隐藻则在 2017–2019 年间缓慢积累至峰值，随后走势与硅藻呈现较为同步的下降趋势。

从图 3 的年际相对生物量变化（基于各类群在每一一年中的趋势分量计算年度平均并归一化后得到的比例）可知，2017–2019 年 4 个浮游植物类群比例较为均衡，绿藻、蓝藻、硅藻和隐藻的占比分别为 21.0%、28.1%、26.6% 和 24.3%，蓝藻略占优势。2020–2022 年间，绿藻的相对生物量迅速增加，成为优势种，至 2022 年相对生物量为 42.0%，较 2017 年的 18.8% 上升了 123.4%；蓝藻的相对生物量先降低再增加，至 2022

年相对丰度为 30.4%，与 2017 年水平（29.4%）相当；硅藻和隐藻的相对生物量均有所降低，至 2022 年相对生物量分别为 15.0%和 12.6%。

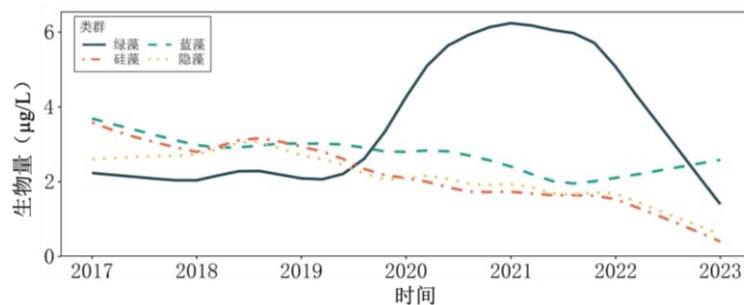


图 2 基于 MSTL 分解提取的各类群趋势组分时间序列

Fig.2 Time series of trend components extracted from various groups based on MSTL decomposition

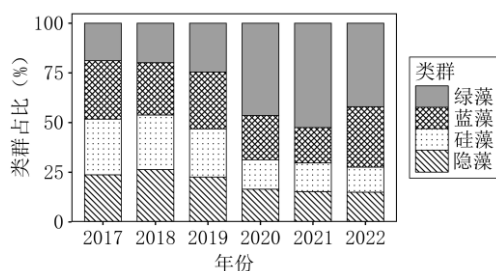


图 3 各类群年际相对生物量占比柱状图

Fig. 3 Bar chart of the proportion of interannual relative biomass of various groups

2.2 浮游植物各类群年周期特征

江东水库 4 个浮游植物类群均呈现明显的季节性周期特征（图 4）。从振幅上看，4 个类群存在隐藻 > 绿藻 > 蓝藻 > 硅藻的规律；周期项经过 LOESS 平滑之后（图中的拟合线），隐藻的振幅在 $3.6 \pm 0.3 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 附近，绿藻的振幅约为 $2.9 \pm 0.1 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ，蓝藻振幅（约为 $2.6 \pm 0.1 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ）稍低于蓝藻，硅藻振幅最小，仅为 $0.9 \pm 0.1 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 。在相位关系上，以极大值在一年内出现的时间点的早晚排序，存在蓝藻 < 绿藻 < 硅藻 < 隐藻的规律：隐藻极大值出现得最早，在春冬季 1 月，硅藻的极大值出现在春季 3 月附近，绿藻和蓝藻晚于硅藻，极大值分别出现在 7 月和 8 月。需要指出的是，从不同类群在一年内较高值出现的时间重叠情况来看，仅绿藻和蓝藻呈现出小部分重叠，4 个类群在年内的较高值区域并未有较大范围的重叠。

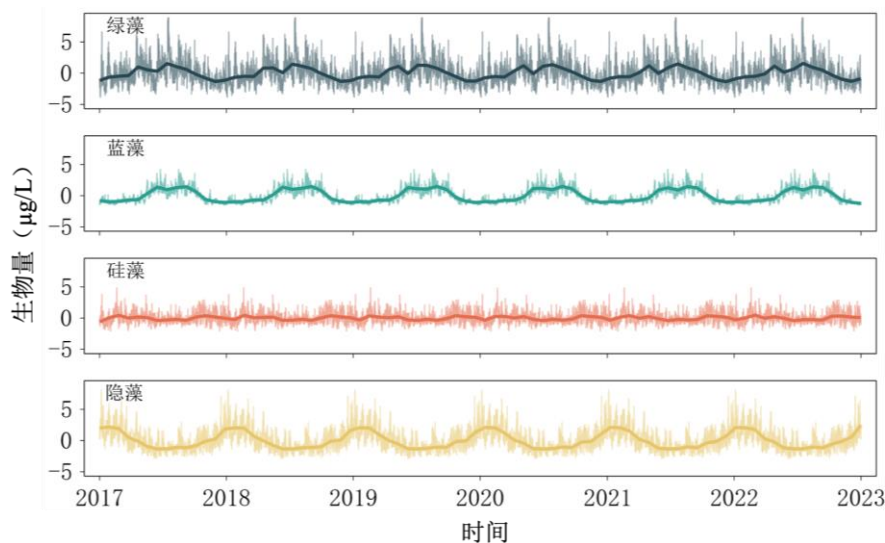


图 4 基于 MSTL 分解提取的各类群年周期组分时间序列

Fig.4 Time series of annual cycle components extracted using MSTL decomposition for various groups

2.3 浮游植物各类群昼夜节律特征

昼夜节律分析结果（图 5 与图 6）显示，四大类群在 24 h 内均出现可重复的日内振荡，振幅与峰值窗口存在差异。首先，从振幅角度看（图 5），存在绿藻 > 隐藻 ≈ 硅藻 > 蓝藻的规律：绿藻日内生物量波动最剧烈，高发期（2020–2021）峰谷差可达 $9.2 \mu\text{g L}^{-1}$ 。隐藻和硅藻次之，振幅分别为 $2.4 \pm 5.9 \mu\text{g L}^{-1}$ 和 $1.6 \pm 6.6 \mu\text{g L}^{-1}$ 。蓝藻最弱，仅 $0.8 \pm 4.0 \mu\text{g L}^{-1}$ 左右，日内变化最平缓。再结合图 6 昼夜节律平均曲线（基于昼夜节律组分在所有年内分别取每日平均，横轴为一日时间，纵轴为同一类群昼夜节律组分的平均值），可以看到振幅与波形特征的对应关系：绿藻的振幅最大，其峰顶集中在 13–16 h，峰宽约 8 h，极大值出现在 15 点附近，峰前后升降平缓。硅藻虽振幅低于绿藻，但平均曲线在 8–16 h 达到峰值，峰宽稍长，极大值出现在 14 点附近。隐藻振幅与硅藻相近，其平均峰同样出现在 8–16 h，峰宽略广，极大值出现在 15 点附近。蓝藻振幅最弱，其平均曲线在 14–18 h 有缓慢抬升，峰宽最短，极大值出现的最晚（约 16 点附近）。

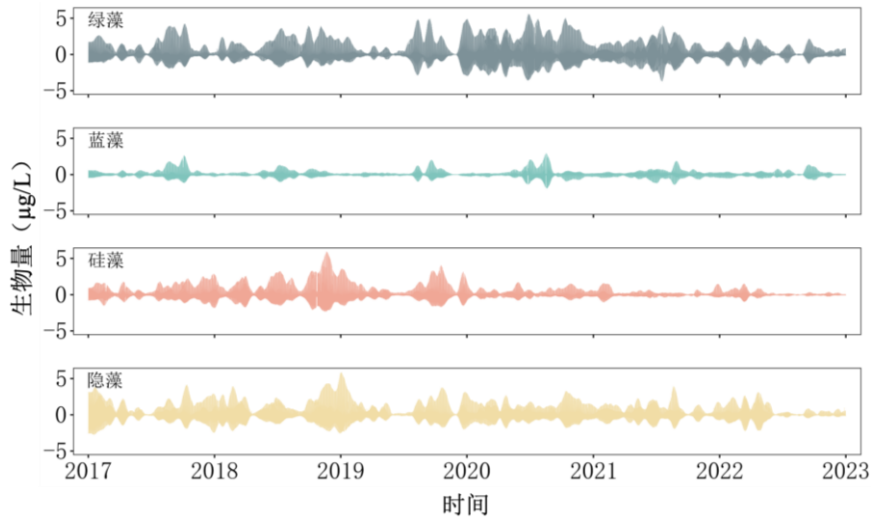


图 5 基于 MSTL 分解提取的各类群昼夜节律组分时间序列

Fig. 5 Time series of daily cycle components extracted based on MSTL decomposition

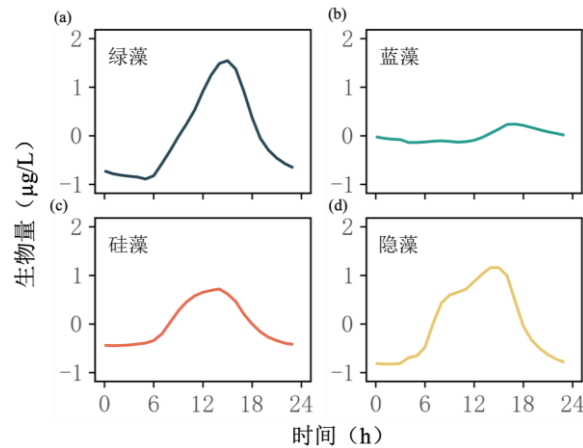


图 6 四个种群平均昼夜节律折线图

Fig.6 Line graph of average diurnal cycles across four populations

2.4 浮游植物各类群方差占比

浮游植物类群生物量分解后得到的各组分量占比如图 7 所示。整体来看，残差项是方差最主要的来源，占比均在 50%以上；其它 3 个组分量占比顺序为：年周期 > 趋势项 > 昼夜节律，且昼夜节律项对于 4 个类群的相对贡献普遍较小。不同类群间的方差组成结构差异较为清晰：绿藻与硅藻均呈趋势项与年周期项方差接近、昼夜节律项方差偏低的格局；蓝藻与隐藻表现为年周期项方差贡献高于趋势项。结合前述分析可知，各个类群呈现上述特征的主要原因各异：绿藻类群的趋势项波动较大，年周期波动振幅也较

大，而其昼夜节律波动振幅虽相对于其它类群较大，但是相对于年周期仍然较小；蓝藻类群的昼夜节律项振幅很小，且趋势项波动不大；硅藻类群的年周期与昼夜节律波动相当，且趋势项波动不大；隐藻类群的年周期波动较大，昼夜节律波动也较为突出，趋势项波动则相对平稳。

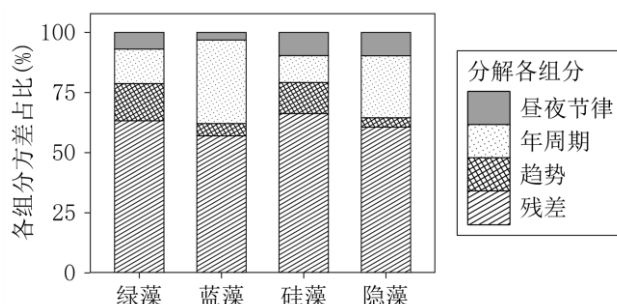


图 7 各类群中趋势、年周期、昼夜节律与残差组分对总体生物量的变异

Fig. 7 The variation of trends, annual cycles, daily cycles, and residual components in various groups on the overall biomass

3 讨论

研究结果揭示了 2017–2022 年福建省江东水库浮游植物 4 个类群在多时间尺度上的变化特征。长期趋势显示，绿藻自 2019 年中期迅速升高并于 2021 年达到峰值，而蓝藻和硅藻的轨迹在 2019 年前后出现分化。尽管缺乏高频营养盐数据的直接支持，但区域性研究显示，2019 年九龙江流域营养盐负荷较前一年有所增加^[31]。在水库—河流连续水系中，流域尺度的营养输入变化可能会在一定程度上影响下游水库的可利用营养水平。从而对藻类群落结构产生影响。营养输入的改变可能通过调节氮、磷及硅等关键元素比例，重塑不同藻类类群之间的资源竞争关系^[32]，在氮负荷增强的背景下，可能相对有利于生长速率较高的绿藻^[28,33-34]。值得注意的是，本研究中蓝藻对营养盐输入响应并不显著，除营养盐偏好差异外，水动力条件可能是更为关键的限制因素。江东水库（如图 1）位于九龙江北溪中下游，整体表现出典型的河道型水库特征，上游漳平水文站的多年实测结果显示，九龙江北溪来流具有较高的流速水平（年平均约 $0.72 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ），这一水动力背景可能持续影响江东水库的水动力稳定性，在此类条件下，库区水体停留时间相对较短，水体混合与更新过程较为频繁，即使在短时间尺度上营养盐供应相对充足，蓝藻仍可能因生长与积累时间不足而难以形成持续优势，从而表现出对营养盐变化响应不明显的特征^[35]。此外，2021 年华南地区经历的异常高温事件^[36]或水体分层结构与混合过程产生干扰，打破水体的稳定状态，从而不利于依赖稳定分层和浮力调节的蓝藻生长^[5,9,37]，而更有利于对混合环境适应性更强的绿藻短期占优^[34]。另需考虑固定深度监测可能受垂向迁移影响：蓝藻可通过浮力调节在水柱中上浮或下沉，可能在监测深度呈现“表现下降”^[38-39]。相对而言，绿藻更常分布于上层光照区而更易被固定深度探头记录^[40]。另外，蓝藻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收偏好可能促进其在短期下降后的恢复^[41]，而硅藻的恢复则可能受限于溶解性硅供给与 N:P:Si 计量偏离平衡^[42]而在 2022 年仍保持下降。总体而言，自 2019 年起群落结构的分化趋势，可能是流域营养输入变化、水动力条件约束以及极端气候事件等多重因素共同作用的结果，也反映了水生态系统在脉冲式营养扰动^[43]与后期恢复过程中的动态调节。其揭示的优势类群替代信息对水库管理预警及负荷调控策略制定具有一定参考价值。

年周期分析结果表明，各个类群的年周期波动保持稳定，但类群间相位差异构成了年内的生态位分隔格局。硅藻在春季率先爆发^[42]，利用早期的硅酸盐补给和较低水温快速增长^[9,34,44]，但是具有枯水期和平水期高，丰水期低的分布特征，1-7 月硅藻较繁盛，之后丰度下降^[28]。绿藻在中温与长光照条件下进入高峰^[34]。蓝藻则滞后于绿藻，在夏季中后期水温升至最适生长范围后迅速扩张^[13,45]。隐藻的高峰出现在秋末至初冬，利用其他类群衰退后的光照与营养空窗期^[34,46]。这一时间错峰利用的模式与经典的浮游植物演替模型一致，即通过季节性资源分配实现群落长期共存^[4]。此外，隐藻在年周期上的振幅高于其它类群，可能是由于其种群在季节过渡期对垂向混合过程高度依赖，从而在营养和光照条件改善时迅速达到高峰^[47]；同时，其混合营养型策略使其在光照不足和营养盐有限的环境下仍能通过摄食细菌和颗粒有机物等方式维持生长^[48-49]。这种双重适应机制导致其生物量在适宜条件下可急剧上升，而在不利条件下迅速衰退，从而形成较大的季

节性波动幅度。年周期的相位错峰对应不同类群的季节敏感时段，可据此分季设置预警阈值与巡检，避免“一刀切”阈值导致的误报或漏报。

昼夜节律分析结果表明，不同浮游植物类群在光照与温度的日内变化下表现出明显差异。绿藻的日振幅最大且峰宽也较长，反映其光合系统对中午强光具有较高耐受性，能够在强辐射时段维持较长的高效光合阶段，从而在竞争激烈的水体环境中保持较高生产力^[50-51]。硅藻和隐藻在中午前已达到较高生物量，呈现典型的“上午型”光合模式，即在低光照条件下光合效率较高，但对高温较为敏感，因此在日间高温时段（午后 14:00）生长受到一定限制^[52-53]。相比之下，蓝藻的高峰多集中在下午，并伴随较短的峰宽，其日内起伏较为平缓，主要归因于其浮力调节和生理适应特性，气泡囊使其类群能稳定停留在表层，减少了因水体混合造成的垂直迁移，从而维持相对恒定的光照环境^[54-55]。此外，蓝藻的光合系统在强光下易进入饱和，对光照变化反应较弱，并能通过储存碳水化合物和多聚磷酸盐在昼夜间调节能量供需^[12-13]，共同导致其昼夜节律振幅显著小于其他类群。这种日内高峰的时序错位表明，不同类群在日尺度上通过光照和温度资源的时间分隔降低了直接竞争，从而维持了群落的稳定性，同时由于午后（约 12-16 时）常见高值现象，建议在该时段优化取水策略并开展快速筛查，以快速判别异常并启动应对。

方差分解结果为上述分析提供了支持。绿藻与硅藻的变异主要由长期趋势与年周期驱动，昼夜节律贡献相对较小，反映出它们的生物量变化更多受控于多年营养累积与季节性气候模式。蓝藻与隐藻的丰度变异主要由年周期驱动，而非长期趋势或昼夜节律，这是因为二者对季节性温度与光照条件的依赖性更强^[12,52]，相较之下，它们的长期变化趋势不如绿藻和硅藻明显，尤其是蓝藻的日内波动也因光饱和与代谢缓冲机制而相对平缓，从而使年周期成为最主要的变异来源。组分残差占比较高的结果表明，除去昼夜节律、年周期和趋势项特征外，或存在影响浮游植物类群波动的重要驱动因子。另外大量研究表明，在湖库与海洋等水生态系统的高频监测数据中，STL 或 MSTL 分解后的残差项通常占据主导成分，并非算法缺陷，而是由混合、扰动、径流脉冲、风生湍流等快速生态过程引起的真实非周期性变异^[19,21-22]而或是浮游植物群落的快速演替，种间的差异化响应掩盖了特定种类的周期性^[56-57]。Hynes 等人^[17]与 Marcé 等人^[14]进一步指出，高频浮游植物监测中短期非平稳波动往往超过季节与昼夜周期的贡献，因此残差占比大是生态系统本身的特征，而非分解方法的局限。总之，方差分解表明年周期与趋势为主、昼夜节律为辅，据此建议其他研究者，尤其在亚热带水库的浮游植物模型建构与指标体系设计中，应优先纳入季节性与营养—水动力背景变量，再辅以日内过程监测以增强响应效率。

总体而言，四大类群在不同时间尺度上的动态模式体现了生理特性、资源利用策略与环境适应性的多维耦合驱动。绿藻依靠较长的日间活跃期和快速响应能力，在营养盐上升期迅速扩张；蓝藻凭借高温适应性和浮力调节在竞争劣势期后重建种群；硅藻和隐藻则通过年内与日内的时间错峰利用光照和营养，在动态变化的水环境中维持生态位稳定。4 个类群在长期趋势尺度上体现出了竞争关系，但在昼夜节律和年周期上则表现出资源分配利用的互补关系，为理解富营养化水体的群落演替提供了多时间尺度的机制性解释。

研究结果对于江东水库的藻类水华暴发风险提供支撑。从长期趋势的角度，应特别重视绿藻带来的群落结构变化及其带来的特定类群的急剧增长，注意结合生态位分隔理论和“脉冲—恢复”理论对可能发生的群落演替进行科学预判。结合不同类群的昼夜节律和年周期特征，绿藻和蓝藻在春夏季节的下午时段具有最高的风险，硅藻在早春季节的正午时段，而隐藻则在春冬季节的下午时段。综合考虑长期趋势和周期性特征，应特别注意 14-16 点时段的蓝藻暴发，且应认识到蓝藻暴发在全天均可保持较高生物量，警惕其对生态系统的持续性危害；而其它时段的绿藻、硅藻和隐藻暴发也不容忽视。

本研究基于多年连续高频监测数据，构建统一的分析框架，实现了对浮游植物群落年际、季节和昼夜等多重时间尺度动态的同步解析与定量刻画。通过时间尺度分解，不仅有效分离不同时间尺度的生态信号，还量化各时间尺度对不同类群变异的贡献程度。结果表明，不同时间尺度的生态信号在群落变异中具有差异化贡献，昼夜尺度虽在总变异中占较低，但在刻画不同类群日内时间特征方面具有重要意义，该类信息在传统低频采样或单一时间尺度的分析中极易被掩盖，凸显了高频监测数据与多时间尺度分析方法在揭示水库浮游植物群落动态复杂性与内在节律方面的重要价值。需要指出的是，MSTL 方法主要用于时间序列的结构分解，以识别并量化不同时间尺度的变异贡献。尽管自相关可能会对预测结果产生影响，但通常不

会改变趋势项和周期项的识别与主要解释结论。

4 结论

本研究基于江东水库 2017–2022 年连续逐小时高频监测数据,采用 MSTL 方法系统解析了绿藻、蓝藻、硅藻和隐藻 4 个类群在长期趋势、年周期和昼夜节律尺度上的动态特征,并定量评估了不同时间尺度对类群变异的贡献。与传统低频监测相比, MSTL 方法在处理高频数据方面展现出较高适用性,能够同时捕捉年际变化与日内波动。研究方法能够有效揭示浮游植物群落演替的内在规律,研究结果可为富营养化水体尤其是亚热带季风水库中优势类群替代和藻华风险预测提供科学依据。然而,本研究仍存在残差偏大等问题,虽在可理解范围内,但提示模型对异常过程或更高频扰动的刻画仍有限;为了提升对复杂生态情境下浮游植物群落动态的预测与驱动机制识别能力,应引入其它驱动变量构建更加精确的模拟模型。

5 参考文献

- [1] Xiao YN, Cheng JH, Mo XC et al. Spatio-temporal variation of phytoplankton community and its relationship with environmental factors in Danjiangkou Reservoir. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(03): 821–832. DOI: 10.18307/2023.0306. [肖玉娜, 程靖华, 莫晓聪等. 丹江口水库浮游植物群落时空变化及其与环境因子的关系. *湖泊科学*, 2023, 35(03): 821–832.]
- [2] Liu A, Wang C, Han MJ et al. Health evaluation of alpine urban wetland ecosystems based on phytoplankton biointegrity index: A case study of Lhalu Wetland in Lhasa. *Journal of Lake Sciences*, 2025, 37(06): 2173–2188. DOI: 10.18307/2025.0632. [刘傲, 王陈, 韩梦姣等. 基于浮游植物生物完整性指数的高寒城市湿地生态系统健康评价:以拉萨拉鲁湿地为例. *湖泊科学*, 2025, 37(06): 2173–2188.]
- [3] Shan K, Ma HL, Zhou ZJ et al. Study on Spatial Distribution Characteristics and Diversity of Phytoplankton Community Structure in Sanmenxia Reservoir of the Yellow River. *Yellow River*, 2023, 45(10): 78–83+89. DOI:10.3969/j.issn.1000-1379.2023.10.014 [单凯, 马红亮, 周子俊等. 黄河三门峡库区浮游植物群落结构空间分布特征及多样性. *人民黄河*, 2023, 45(10): 78–83+89.]
- [4] Sommer U, Adrian R, Domis LD et al. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43: 429–448. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251.
- [5] Huisman J, Codd GA, Paerl HW et al. Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(8): 471–483. DOI: 10.1038/s41579-018-0040-1.
- [6] Adrian R, O'Reilly CM, Zagarese H et al. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(6): 2283–2297. DOI: 10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283.
- [7] Wei ML, Li FY, Hong TY et al. Spatio-temporal differences of phytoplankton communities and their driving factors in the Yingwuzhou Wetland and its surrounding canals, Shanghai. *Journal of Lake Sciences*, 2025, 37(02): 429–445. DOI: 10.18307/2015.0216. [韦梦琳, 李法云, 洪天宇等. 上海鸚鵡洲湿地与外围河道浮游植物群落时空差异及其影响因子. *湖泊科学*, 2025, 37(02): 429–445.]
- [8] Cram JA, Chow CET, Sachdeva R et al. Seasonal and interannual variability of the marine bacterioplankton community throughout the water column over ten years. *The ISME Journal*, 2015, 9(3): 563–580. DOI: 10.1038/ismej.2014.153.
- [9] Wang C, Dong Y, Denis M et al. Diel variations in planktonic ciliate community structure in the northern South China Sea and tropical Western Pacific. *Scientific Reports*, 2023, 13(1): 3843. DOI: 10.1038/s41598-023-30973-6.
- [10] Eyring S, Reyes M, Merz E et al. Five years of high-frequency data of phytoplankton, zooplankton and limnology from a temperate eutrophic lake. *Scientific Data*, 2025, 12(1): 653. DOI: 10.1038/s41597-025-04988-9.
- [11] Wang SX, Wei L, Wang S et al. Seasonal changes of phytoplankton community structure and its influencing factors in lakes and reservoirs adjacent to water sources in Shanghai. *Journal of Lake Sciences*, 2022, 34(04): 1127–1139. DOI: 10.18307/2022.0407. [王三秀, 魏莱, 王爽等. 上海水源地毗邻湖库浮游植物群落结构的季节变化及其影响因子. *湖泊科学*, 2022, 34(04): 1127–1139.]
- [12] Paerl HW, Otten TG. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial Ecology*, 2013, 65(4): 995–1010. DOI: 10.1007/s00248-012-0159-y.

- [13] Carey CC, Ibelings BW, Hoffmann EP et al. Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research*, 2012, 46(5): 1394–1407. DOI: 10.1016/j.watres.2011.12.016.
- [14] Marcé R, George G, Buscarinu P et al. Automatic high frequency monitoring for improved lake and reservoir management. *Environmental Science & Technology*, 2016, 50(20): 10780–10794. DOI: 10.1021/acs.est.6b01604.
- [15] Hunter-Cevera KR, Neubert MG, Solow AR et al. Diel size distributions reveal seasonal growth dynamics of a coastal phytoplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(27): 9852–9857. DOI: 10.1073/pnas.1321421111.
- [16] Bandara K, Hyndman RJ, Bergmeir C. MSTL: A seasonal-trend decomposition algorithm for time series with multiple seasonal patterns. *International Journal of Operational Research*, 2025, 52(1): 79–98. DOI: 10.1504/IJOR.2025.143957.
- [17] Hynes AM, Winter J, Berthiaume CT et al. High-frequency sampling captures variability in phytoplankton population-specific periodicity, growth, and productivity. *Limnology and Oceanography*, 2024, 69(11): 2516–2531. DOI: 10.1002/lno.12683.
- [18] Cleveland RB, Cleveland WS, McRae JE, Terpenning I. STL: A seasonal-trend decomposition procedure based on loess. *Journal of Official Statistics*, 1990, 6(1): 3–73.
- [19] Cristina S, Cordeiro C, Lavender S et al. MERIS Phytoplankton Time Series Products from the SW Iberian Peninsula (Sagres) Using Seasonal-Trend Decomposition Based on Loess. *Remote Sensing*, 2016, 8(6): 449. DOI: 10.3390/rs8060449.
- [20] Hu Y, Lyu L, Wang N et al. Application of hybrid improved temporal convolution network model in time series prediction of river water quality. *Scientific Reports*, 2023, 13(1): 11260. DOI: 10.1038/s41598-023-38465-3.
- [21] Zhou J, Liang Z, Liu Y et al. Six-decade temporal change and seasonal decomposition of climate variables in Lake Dianchi watershed (China): stable trend or abrupt shift? *Theoretical and Applied Climatology*, 2015, 119(1-2): 181–191. DOI: 10.1007/s00704-014-1098-y.
- [22] Liang ZY, Liu Y, Sheng H et al. Identification of water quality trends in Lake Dianchi using an integrated STL and RSI approach. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2014, 34(3): 754–762. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2014.0129. [梁中耀, 刘永, 盛虎等. 滇池水质时间序列变化趋势识别及特征分析. *环境科学学报*, 2014, 34(3): 754-762.]
- [23] Karpowicz M, Pasztaleniec A, Grabowska M et al. Deep chlorophyll maximum in temperate lakes with different trophic conditions—a rare or common phenomenon? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2024, (425): 1. DOI: 10.1051/kmae/2023024.
- [24] Coello-Camba A, Agustí S. Picophytoplankton niche partitioning in the warmest oligotrophic sea. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 651877. DOI: 10.3389/fmars.2021.651877.
- [25] Su YP, Zhong YP, Lin J et al. Research on seasonal microalgae community structure in the sediments of Jiulong River in Southeast China. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2016, 36(7): 2389–2396. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2015.0785. [苏玉萍, 钟燕平, 林佳等. 福建省九龙江东库区沉积物微藻分布研究. *环境科学学报*, 2016, 36(07): 2389–2396.]
- [26] Kosten S, Huszar VLM, Bécares E et al. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*, 2012, 18(1): 118–126. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x.
- [27] Chen CC, Rao L, Huang JL et al. Seasonal Variation on Nutrient Limitation for Phytoplankton Growth in a Coastal River-Reservoir System, Southeast China. *Environmental Science*, 2015, 36(9): 3238–3247. DOI: 10.13227/j.hjcx.2015.09.01. [陈聪聪, 饶拉, 黄金良, 白敏冬. 东南沿海河流-水库系统藻类生长营养盐限制季节变动. *环境科学*, 2015, 36(9): 3238–3247.]
- [28] 周秀满. 基于高频观测的九龙江东库区和河口湾浮游植物群落动态研究[学位论文]. 厦门: 厦门大学, 2018.
- [29] Richardson TL, Lawrenz E, Pinckney JL et al. Spectral fluorometric characterization of phytoplankton community composition using the Algae Online Analyser®. *Water Research*, 2010, 44(8): 2461–2472. DOI: 10.1016/j.watres.2010.01.012.
- [30] Qu F, Wang YT, Yu D et al. High-frequency monitoring reveals phytoplankton succession patterns and the role of cryptophyte in a subtropical river reservoir. *Algal Research*, 2024, 82: 103680. DOI: 10.1016/j.algal.2024.103680.
- [31] Hong XY. Analysis of the Long-term dynamics of nutrients linking to terrestrial pollution in Xiamen Bay. *Journal of Applied Oceanography*, 2022, 41(2): 249–258. DOI: 103969/J.ISSN.2095-4972.2022.02.009. [洪雄业. 厦门湾营养盐长期动态变化与陆源污染关系分析. *应用海洋学学报*, 2022, 41(2): 249–258.]
- [32] Andersen IM, Williamson TJ, González MJ et al. Nitrate, ammonium, and phosphorus drive seasonal nutrient limitation of

- chlorophytes, cyanobacteria, and diatoms in a hyper-eutrophic reservoir. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(5): 962–978. DOI: 10.1002/lno.11363.
- [33] Jensen JP, Jeppesen E, Olrik K et al. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1994, 51(8): 1692–1699. DOI: 10.1139/f94-170.
- [34] Reynolds CS. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- [35] Davis DC, Facey JA, Brooks AJ, et al. Critical flow velocity thresholds for preventing persistent thermal stratification and cyanobacterial blooms in rivers. *Harmful Algae*, 2025, 149: 102962. DOI: 10.1016/j.hal.2025.102962.
- [36] Ding T, Li X, Gao H. An unprecedented high temperature event in southern China in autumn 2021 and the essential role of the mid-latitude trough. *Advances in Climate Change Research*, 2022, 13(6): 772–777. DOI: 10.1016/j.accre.2022.11.002.
- [37] Ma LY, Maldonado JFG, Zamyadi A et al. Monitoring of cyanobacterial breakthrough and accumulation by in situ phycocyanin probe system within full-scale treatment plants. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2023, 195(9):1042. DOI: 10.1007/s10661-023-11657-0.
- [38] Hunter PD, Tyler AN., Willby NJ et al. The spatial dynamics of vertical migration by *Microcystis aeruginosa* in a eutrophic shallow lake: A case study using high spatial resolution time-series airborne remote sensing. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(6): 2391–2406. DOI: 10.4319/lno.2008.53.6.2391.
- [39] Zhu W, Li M, Luo YG et al. Vertical distribution of *Microcystis* colony size in Lake Taihu: Its role in algal blooms. *Journal of Great Lakes Research*, 2014, 40(4): 949–955. DOI: 10.1016/j.jglr.2014.09.009.
- [40] Levin G, Yasmin M, Liveanu V ,et al. A desert *Chlorella* sp. that thrives at extreme high-light intensities using a unique photoinhibition protection mechanism. *The Plant Journal*, 2023, 115: 510–528. DOI: 10.1111/tpj.16241.
- [41] Andersen IM, Williamson TJ, González MJ et al. Nitrate, ammonium, and phosphorus drive seasonal nutrient limitation of chlorophytes, cyanobacteria, and diatoms in a hyper-eutrophic reservoir. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(5): 962–978. DOI: 10.1002/lno.11363.
- [42] Lin L, Xu WF, Liu LH et al. Assessment of impacts of river nutrient input and structural changes on estuarine eutrophication potential. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(6): 1990–1999. DOI: 10.18307/2023.0626. [林玲, 许文锋, 刘丽华等. 河流营养物质输入及结构变化对河口富营养化潜力的影响. *湖泊科学*, 2023, 35(06): 1990–1999.]
- [43] Luo D, Huang WQ, Ding MM et al. Effects of increased nutrient loading and water level caused by extreme flooding on *Hydrilla verticillata*, periphyton and water properties. *Journal of Lake Sciences*, 2025, 37(01): 184–193. DOI: 10.18307/2025.0132. [罗东, 黄文强, 丁明明等. 极端洪水导致的外源营养和水位升高对黑藻(*Hydrilla verticillata*)、附着藻类和水质的影响. *湖泊科学*, 2025, 37(01): 184–193.]
- [44] Tilman D, Kilham SS, Kilham P. Phytoplankton community ecology-the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 349–372. DOI: 10.1146/annurev.es.13.110182.002025.
- [45] Paerl HW, Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, 2009, 1(1): 27–37. DOI: 10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x.
- [46] Kalinowska K, Napiórkowska-Krzebietke A, Bogacka-Kapusta E et al. Algae-zooplankton relationships during the year-round cyanobacterial blooms in a shallow lake. *Hydrobiologia*, 2024, 851(8): 2025–2040. DOI: 10.1007/s10750-023-05435-9.
- [47] Salonen K, Järvinen M, Aalto T et al. Dynamic adaptation of phytoplankton vertical migration to changing grazing and nutrient conditions. *Hydrobiologia*, 2024, 851(15): 3639–3663. DOI: 10.1007/s10750-024-05526-1.
- [48] Schenone L, Aarons ZS, García-Martínez M et al. Mixotrophic protists and ecological stoichiometry: connecting homeostasis and nutrient limitation from organisms to communities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2024, 12: 1505037. DOI: 10.3389/fevo.2024.1505037.
- [49] Yoo YD, Seong KA, Jeong HJ et al. Mixotrophy in the marine red-tide cryptophyte *Teleaulax amphioxica* and ingestion and grazing impact of cryptophytes on natural populations of bacteria in Korean coastal waters. *Harmful Algae*, 2017, 68: 105–117. DOI: 10.1016/j.hal.2017.07.012.

- [50] Girolomoni L, Cazzaniga S, Pinnola A et al. LHCSR3 is a nonphotochemical quencher of both photosystems in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(10): 4212–4217. DOI: 10.1073/pnas.1809812116.
- [51] Levin G, Kulikovskiy S, Liveanu V et al. The desert green alga *Chlorella ohadii* thrives at excessively high light intensities by exceptionally enhancing the mechanisms that protect photosynthesis from photoinhibition. *The Plant Journal*, 2021, 106(5): 1260–1277. DOI: 10.1111/tpj.15232.
- [52] Camoying MG, Trimborn S. Physiological response of an Antarctic cryptophyte to increasing temperature, CO₂, and irradiance. *Limnology and Oceanography*, 2023, 68: 1880-1894. DOI: 10.1002/lno.12392.
- [53] Wirth C, Limberger R, Weisse T et al. Temperature × light interaction and tolerance of high water temperature in the planktonic freshwater flagellates *Cryptomonas* (Cryptophyceae) and *Dinobryon* (Chrysophyceae). *Journal of Phycology*, 2019, 55(2): 404-414. DOI: 10.1111/jpy.12826.
- [54] Wu T, Gao R, Tang XX et al. Light limitation during a compound drought and heat event inhibited algal blooms in a nutrient-rich shallow lake. *Harmful Algae*, 2025, 142: 102796. DOI: 10.1016/j.hal.2024.102796.
- [55] Xue ZP, Zhu W, Zhu YY et al. Influence of wind and light on the floating and sinking process of *Microcystis*. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 5655. DOI: 10.1038/s41598-022-08977-5.
- [56] Vasseur DA, Gaedke U. Spectral analysis unmasks synchronous and compensatory dynamics in plankton communities. *Ecology*, 2007, 88(8): 2058–2071. DOI: 10.1890/06-1899.1.
- [57] Fu H, Yuan GX, Özkan K et al. Patterns of seasonal stability of lake phytoplankton mediated by resource and grazer control during two decades of re-oligotrophication. *Ecosystems*, 2021, 24(4): 911–925. DOI: 10.1007/s10021-020-00557-w.