

千岛湖水温垂直分布的季节演变对透明溞昼夜垂直迁移的影响

薛俊增¹, 蔡 桢^{1,2}, 姚建良³, 王宝强¹, 袁 林¹, 吴惠仙¹

1. 上海海洋大学水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室, 上海 201306

2. 浙江省湖州市环境监测中心站, 浙江湖州 313000

3. 浙江省桐庐县环境监测中心站, 浙江桐庐 311500

摘要 千岛湖位于钱塘江上游新安江主流上, 是中国北亚热带地区的大型深水水体, 水温具有明显的分层现象, 夏季出现温跃层。枝角类 (Cladocera) 是水库生态系统的重要类群, 具有垂直分布及昼夜迁移的特性。为阐明枝角类垂直分布格局及昼夜迁移对水温垂直分布的生态响应, 选择千岛湖坝前段超过 60m 水深的湖区于 2004 年 9 月至 2005 年 8 月按季节进行昼夜垂直分层采集, 以透明溞 (*Daphnia hyaline*) 为对象开展相关研究。结果显示, 透明溞是千岛湖坝前段湖区四季的优势种, 基本以聚合的模式 ($MI > 1$) 分布于垂直水柱中, 春、夏、冬 3 季有正常迁移现象, 秋季则无明显的昼夜垂直移动行为。千岛湖温跃层的出现加强了透明溞在垂直水柱中的聚集, 促进了其夜间的上迁运动, 使其成为坝前段湖区表底层水体物质交流的纽带。

关键词 千岛湖; 透明溞; 温跃层; 垂直分布; 昼夜垂直移动

中图分类号 Q958

文献标识码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2011.29.011

Influence of Seasonal and Vertical Distribution of Water Column Temperature on the Diel Vertical Migration of *Daphnia hyaline* in Qiandao Lake

XUE Junzeng¹, CAI Zhen^{1,2}, YAO Jianliang³, WANG Baoqiang¹, YUAN Lin¹, WU Huixian¹

1. Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2. Huzhou Environmental Monitoring Centre, Huzhou 313000, Zhejiang Province, China

3. Tonglu Environmental Monitoring Centre, Tonglu 311500, Zhejiang Province, China

Abstract Qiandao Lake located in the upper reaches of Qiantang River is a large deepwater reservoir in north subtropical zone of China. In the lake, the water temperature reportedly has the vertical stratification phenomenon, and it presents thermocline in the summer. Cladocera is an important group in the reservoir ecosystem, it is generally recognized that Cladocera possesses the behaviors of vertical distribution and diel migration. Then the area next to the dam (with the total water depth exceed 60m) was selected as the sampling site, the environment factors and cladocerans species in vertical layers were analyzed in four seasons (from September 2004 to August 2005). The specie *Daphnia hyaline* was chosen as the main research object in order to clarify the influence of seasonal and vertical distribution of water column temperature on the vertical distribution pattern and diel migration of cladocerans in Qiandao Lake. The results show that *D. hyaline* is the dominate specie all year around, and essentially has an aggregated distribution pattern ($MI > 1$) in water column, and with normal migration all year around except autumn. The thermocline in Qiandao Lake strengthens the aggregated distribution of *D. hyaline* in water column, promotes the upward-migration in the night. The fact makes the specie *D. hyaline* the important link between top and bottom waters for material interchange and energy flow.

Keywords Qiandao Lake; *Daphnia hyaline*; thermocline; vertical distribution; diel vertical migration

收稿日期: 2011-06-03; 修回日期: 2011-08-31

基金项目: 上海市教育委员会科研创新项目 (09YZ278); 上海市教育委员会重点学科建设项目 (J50701)

作者简介: 薛俊增, 教授, 研究方向为近海与流域生态学, 电子信箱: jzxue@shfu.edu.cn; 吴惠仙 (通信作者), 副教授, 研究方向为水域生态学和水产养殖学, 电子信箱: hxwu@shfu.edu.cn

0 引言

千岛湖也称为新安江水库,是一座多年调节型特大型水库,地处钱塘江上游新安江主流上,位于 118°34'—119°15'E, 29°22'—29°50'N。由于地处亚热带季风气候区的北缘,四季分明,水体滞留时间长,湖区水温呈现夏季分层;随季节更替产生的水体热分层现象使湖区水环境因水温的差异在垂直断面上分为 3 层:水表至 10m 左右为温水层,10—30m 为温跃层,30m 以下为滞温层^[1]。水体热分层现象(主要是温跃层)的出现,打破了水环境理化因子垂直断面上的均质性^[2-3],同时也影响着水生生物在水生态系统中的分布格局。枝角类(Cladocera)作为淡水生态系统垂直分布数量最多、水层最广的重要类群之一,正是“响应”这种水环境温度结构的主要群体^[4-5],往往会“依赖”水柱理化因子的空间异质性在垂直分布上形成独特的“分层型”迁移模式^[6-7]。

透明蚤(*Daphnia hyalina*)是千岛湖枝角类的优势种^[8-9],也是温带及北亚热带地区大多数深水湖库的常见种类^[10],枝角类是水库生态系统的重要组成部分,可作为鱼类的优质开口饵料,同时,滤食性枝角类能够起到调控藻类水华的作用。透明蚤普遍分布于垂直水柱的各个水层,且具有较明显的昼夜迁移行为^[11],促进着湖库表底层物质之间的交流与联系,是研究深水水体水温垂直变化对浮游动物影响的理想物种,在浮游动物垂直分布及昼夜垂直迁移研究中备受关注。曾有报道光照^[12]、食物水平^[13-14]及捕食压力^[15]对其昼夜垂直迁移行为的驱动作用,以及水温垂直分布对其生活史^[16]、繁殖发育^[17]及表型^[18]的影响,在千岛湖中也曾对其垂直分布做过描述^[19],但并未就透明蚤对水温热分层季节性演变的生态响应进行过系统研究。千岛湖垂直水体温跃层在 4 个采样季节存在演替,且透明蚤为四季优势种,因而本文探讨了温跃层的季节性演替对透明蚤垂直分布及昼夜垂直迁移的影响,在水库生态系统理论研究方面具有重要意义。此外还可为千岛湖的水生态环境保护提供指导,具有一定的现实意义。

1 材料与方法

1.1 采样点设置及采样方法

选取千岛湖(新安江水库)坝前段水深超过 60m 的水域(119°13'016"E, 29°29'267"N),于 2004 年 9 月至 2005 年 8 月,按季节采集昼夜垂直分层样品。每次样品采集均从 14:00 开始,至次日 10:00 结束,每隔 4h 进行一次垂直分层采样;垂直断面水层设置为 11 层,分别为 0.5, 2, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60m。定性样品使用 64μm 的浮游生物网由底层至水表垂直拖取;定量样品使用 5L 有机玻璃采水器各水层采水 15L, 113μm 浮游生物网现场过滤。所有生物样品均用 5% 的福尔马林液现场固定。水环境理化因子采用 YSI 6000 型多参数水质测定仪随生物样品采集时同步测定。

1.2 样品鉴定

依据《中国动物志·节肢动物门·甲壳纲·淡水枝角类》^[20]

对所有定性及定量样品镜检以进行种类鉴定。定量样品进行沉淀全计数以测算各时间段各水层枝角类的密度分布,并随机量取每个种类 60 个个体的体长,采用体长与体重的几何异速方程计算各种类湿重^[21-22]。

1.3 数据处理

透明蚤在垂直水层中的分布格局采用单样本离差指数(Morisita Index, MI)表示^[23],其公式为

$$MI = n \times (\sum X_i^2 - \sum X_i) / [(\sum X_i)^2 - \sum X_i]$$

其中, X_i 为水层 i 的某物种总个体数(样方体积为 15L); n 为总水层数。当指数值小于 1 时,为均匀分布;大于 1 时,为聚集分布;等于 1 时,为随机分布。

枝角类垂直移动的密度中心,采用群落平均滞留水深(Mean Residence Depth, MRD)进行计算^[24],其公式为

$$MRD = \frac{\sum n_i D_i}{\sum n_i}$$

其中, n_i 为水层 i 处某物种的密度 (L^{-1}); D_i 为水层 i 的水深 (m)。

浮游甲壳动物的密度 (n_i) 及相对密度 (a_i) 公式为

$$n_i = N_i / V_i$$

$$a_i = \frac{n_i}{N_i} \times 100\%$$

其中, N_i 为物种 i 在样方中的总个体数, V_i 为样方体积 (L)。

图形制作于 Excel 2003 和 Origin 7.5 软件包内完成,数据分析在 SPSS 16.0 软件包中进行。

2 结果与分析

2.1 千岛湖主要理化因子垂直分布的季节性演变规律

春季坝前段湖区表层水温在 22℃ 左右,底层水温约为 11.2℃ (图 1(a)),该季节水温的垂直分布已有分层现象,5m 开始至 25m 水温急速下降 ($P < 0.001$),水温最大的下降斜率为 0.704℃/m,未达到形成稳定温跃层的条件。夏季表层水温高达 30℃,而底层最低水温仅有 13.96℃,已形成明显的温跃层,深度为水下 10m 至 25m,该水层温度的下降斜率平均为 1.05℃/m,温跃层上界水温的下降斜率更达到了 1.19℃/m,且各时间段水温波动较小 ($P = 0.615$),温跃层存在较为稳定。秋季水柱均温为 18.32℃,水表至水下 20m 垂直水温几乎不变(均温为 19.44℃),20m 至 30m 水层温度微有波动,从 19.37℃ 下降至 16.93℃,30m 以下水层为滞温层,水温基本稳定在 16.5℃ 左右。冬季水柱均温仅为 10.82℃,水温垂直方向呈混合型分布,各水层水温几乎没有差异 ($P = 0.168$)。

溶解氧垂直分布的变化规律则有所不同(图 1(b)),春季垂直水柱呈现 10—25m 水层单高峰的趋势,该层溶解氧变化范围为 11.15—11.92mg/L,25m 以下水层溶解氧趋于稳定(均值为 10.68mg/L)。夏季,水体上层溶解氧值较低,0—10m 水层溶解氧均值仅为 7.60mg/L,10m 以下开始逐渐上升,至 30m 达 9.91mg/L;30m 以下滞温层溶解氧值则在 9.90mg/L 上下小范围波动。秋季,水体表层溶解氧为 8.63mg/L,略高于底层

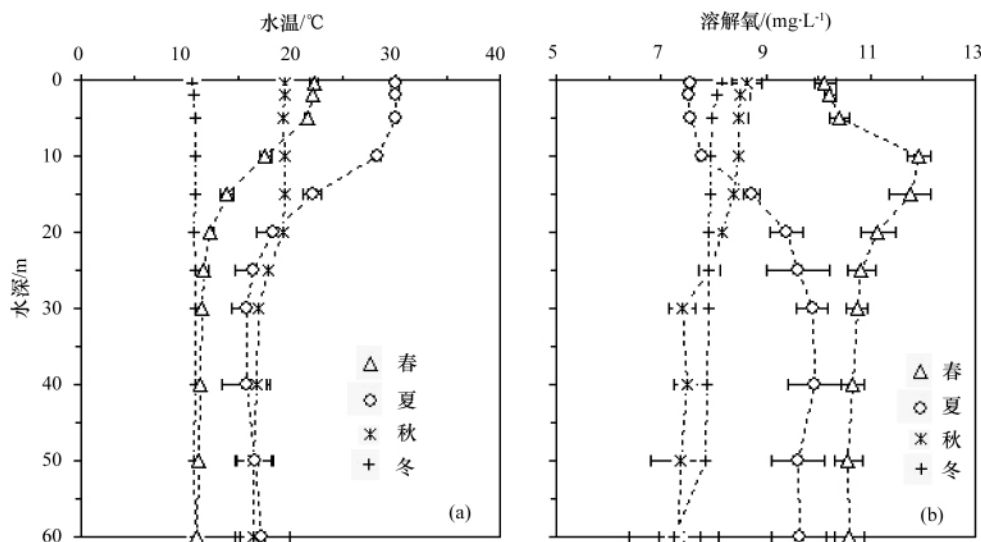


图 1 千岛湖水温(a)和溶解氧(b)垂直分布的季节性演变

Fig. 1 Seasonal and vertical distribution of water temperature (a) and dissolved oxygen (b) in Qiandao Lake

7.34mg/L, 随水深增加缓慢下降,20—30m 溶解氧下降较快,由 8.17mg/L 下降至 7.41mg/L。冬季,水柱溶解氧的均值为 7.89mg/L,表层稍高于底层,但差异不大($P=0.427$),表底层溶解氧的差值仅为 0.92mg/L。

2.2 透明溞垂直分布格局及昼夜迁移的四季变化

千岛湖坝前水体四季共采集到枝角类 5 科 8 种,分别为薄皮溞科(Leptodoridae)的透明薄皮溞(*Leptodora kindti*);仙达溞科(Sididae)的短尾秀体溞(*Diaphanosoma brachyurum*);溞科(Daphniidae)的蚤状溞(*Daphnia pulex*)、僧帽溞(*D. cucullata*)和透明溞(*D. hyaline*);象鼻溞科(Bosminidae)的筒弧象鼻溞(*Bosmina coregoni*)和长额象鼻溞(*B. longirostris*);盘肠溞科(Chydoridae)的点滴尖额溞(*Alona guttata*)。

透明溞在四季的各个水层均有出现,为四季优势种,其优势地位主要体现在春季(图 2)。春季,水柱平均密度为 $19.59L^{-1}$,午夜前后(22:00—2:00)数量较多,总密度约 $30.00L^{-1}$;个体数目最少的时间段则为 6:00,水柱总密度为 $11.33L^{-1}$ 。秋冬两季,透明溞的优势地位也较明显,水柱平均密度分别为 4.58 和 $5.43L^{-1}$ 。秋季水柱总密度最高和最低的时间段分别为 2:00 和 14:00,其值为 9.67 和 $0.40L^{-1}$;冬季水柱总密度最高和最低的时间段则分别为 22:00 和 6:00,这两个时间段的水柱总密度分别为 9.20 和 $2.20L^{-1}$ 。夏季透明溞的优势地位相对不明显,水柱平均密度仅为 $1.7L^{-1}$,各时间段在 1.33 至 $2.20L^{-1}$ 范围内波动,最高值出现在午夜前(22:00)。

千岛湖坝前透明溞的垂直分布在不同季节各具特点,迁移模式也大相径庭。春季(图 3(a)),透明溞主要分布在 5m 至 25m 的水层中($a_1=77.14\%$),垂直迁移模式呈现明显的正常迁移模式,即白天(6:00—18:00)主要栖息在 20m 的水体中层,午夜前(22:00)开始有部分个体上移至 10m 以上的表层水体,使整体的密度中心上升至 14.55m,午夜后(2:00)则开始回迁,

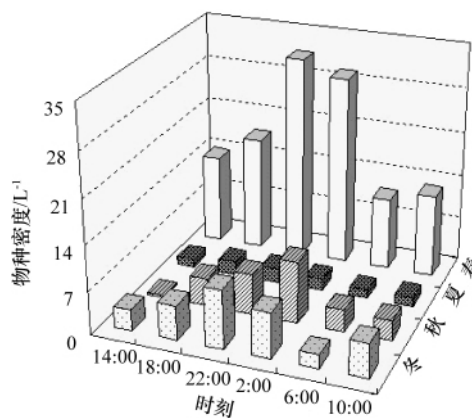


图 2 千岛湖透明溞水柱总密度的昼夜及季节变化

Fig. 2 Seasonal and diurnal variation of total column density of *D. hyaline* in Qiandao Lake

密度中心回至 17.24m。夏季(图 3(b)),透明溞出现量较少,部分个体有正常迁移行为,正午后至午夜前(14:00—22:00)表层水体有大量个体出现(a_1 在 34.38%—54.54%之间),其余时间段表层罕见透明溞个体。正午后(14:00)及午夜前(22:00)除了表层透明溞个体较多外,其余各水层透明溞分布较为均匀,而傍晚(18:00)除了表层 0.5m 有一个密度高峰外,在 20m 水层处也有一个密度高峰($a_2=18.75\%$)。午夜后(2:00)部分个体开始向下迁移,移动速度较快的个体在 40m 水层形成密度峰值($a_3=29.63\%$)。秋季(图 3(c)),透明溞并没有明显的昼夜垂直移动现象,各时间段各水层密度分布较平均;相对而言,密度中心白天($MRD=18.86m$)较夜间($MRD=24.85m$)稍高,午夜后(2:00)在底层水体有一个密度高峰($a_4=22.76\%$)。冬季(图 3(d)),透明溞在滞温层以上有昼沉夜浮的现象,白天(6:00—

14:00) 的密度中心在距离水面 30.61—35.11m 的水层, 夜间 (18:00—2:00) 的密度中心则在水面以下 18.13—26.92m, 同时, 该季节滞温层透明溞的个体数量相对其他季节略高 (a_i 在 10.28%—48.55% 之间)。

3 讨论

3.1 透明溞垂直分布格局与水柱温差的关系

水生生态系统中的物质很少是随意分布的^[25], 即使是扩散能力很强的浮游动物, 也会因生态系统内物理、化学和生

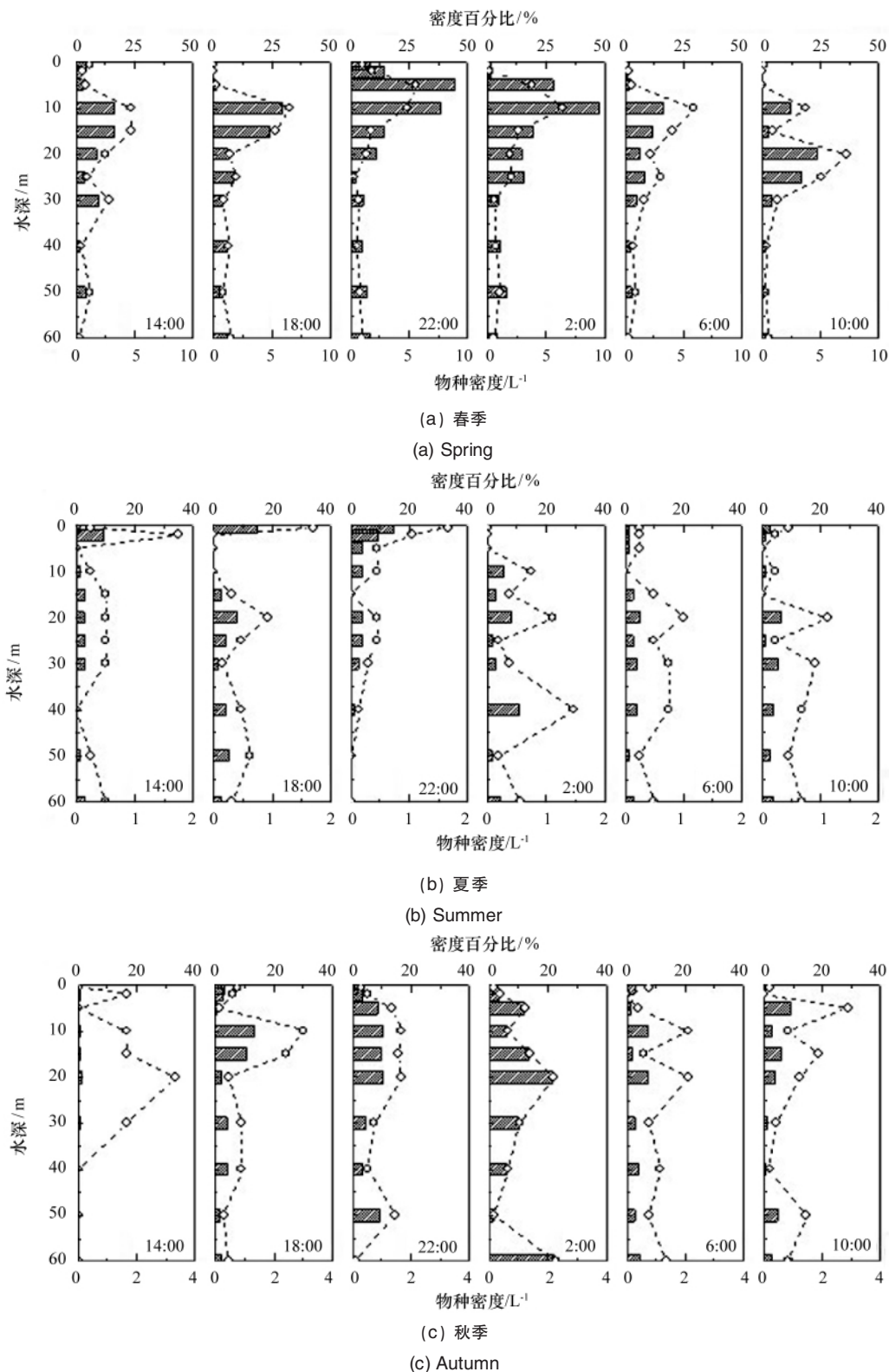


图 3 千岛湖透明溞垂直分布格局及季节性变化

Fig. 3 Seasonal and vertical distribution of *D. hyaline* in Diandao Lake

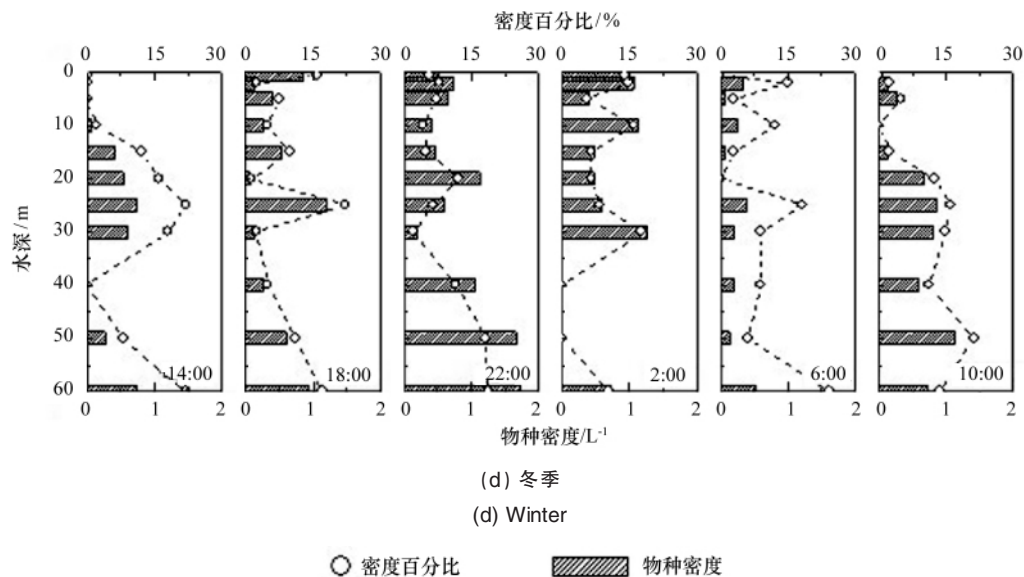


图3 千岛湖透明溞垂直分布格局及季节性变化(续)

Fig. 3 Seasonal and vertical distribution of *D. hyaline* in Qiandao Lake(continued)

物等环境因子的时空异质性而反映出特定的分布特点及行为模式^[26-29]。温带大部分地区由于四季更替,多数深水水体出现季节性分层的特殊温度结构现象,从而阶段性的改变水体的内部结构。淡水生态系统中水生生物的分布格局与水体温度结构密切相关,当水体处于热分层状态时,大量生物学上的相关因子会使得空间结构化,使水生生态系统也全面的结构化,一旦生物体遭遇这种特殊的生态环境,为了其种群的生存,生物体会聚合在一起,群体性地响应这种环境的骤变^[30]。这种生存机制直接将水温的垂直异质性与浮游动物聚集的分布格局联系起来^[31-32],而这种聚集的程度,则极大意义上依赖于温度的变化强度^[33]。Cooke^[28]等对一些热分层湖泊的研究得出,紫外线强度和温度会对浮游动物(枝角类、桡足类)昼夜垂直移动产生影响。

本文所研究千岛湖透明溞同样存在垂直分布和昼夜垂直移动,且垂直分布格局整体上呈聚集分布的模式(图4),春季聚集程度最高($MI_{均}=2.05$),昼夜各时间段聚集水平略有不同,四季没有固定的规律,但总体聚集水平不高。Pearson 相关分析显示,千岛湖垂直水柱温差的季节性变化对于透明溞垂直分布的聚集程度影响不大($r^2=0.305, P=0.148$),溶解氧的垂直分布仅在春季与该物种垂直分布格局呈现显著正相关关系($r^2=0.903, P=0.014$),其它季节没有明显关系($r^2=0.133, P=0.535$)。这表明了,千岛湖水温垂直分布的季节性演替对于透明溞的聚集有一定的促进作用,但这种促进作用仅间接地通过溶解氧垂直分布的异质性而阶段性地体现于温跃层开始形成期,对透明溞种群的生态压力不大,这也与千岛湖所出现的温跃层是一种常见且较弱的温跃层有关^[34]。

3.2 透明溞昼夜垂直移动与水体季节性热分层的关系

温度对于枝角类的个体发育速率、吸收作用和同化作用、出生和死亡率等都有决定性作用^[35-37],因此自然水体内所

发现的群体的某种分布模式可以解释为对温度的直接行为响应,其结果为群体选择性地聚集在生长发育最理想的水层内^[38]。一旦枝角类向最适水层的垂直迁移行为开始,温度垂直梯度的变化即成为其“深度决策”的主要决定因子^[39]。

千岛湖是典型的热分层型水体,春季开始,垂直断面即有较大的水温下降梯度出现,使湖区水体在垂直上分为0—5m的表层,5—25m的变温层,25—60m的滞温层;夏季水温垂直向分层更为剧烈,10—25m出现温跃层;秋季,温跃层逐渐消失;冬季水柱表层和底层水温一致。伴随着水柱物理结构的剧烈的变化,透明溞也形成了特定的垂直分布格局和季节演变模式。具体而言,温跃层开始形成的春季,透明溞大部分个体均滞留在变温层内,行正常迁移的昼夜垂直移动模式,平均滞留水深(即密度中心)的迁移幅度仅7.17m;温跃层稳定的夏季,垂直分布并不受温跃层的限制,正常迁移的幅度更大(21.48m);秋季,透明溞的平均滞留水深在15—25m水层内,虽然正常迁移的现象不明显,部分个体甚至有反向迁移的迹象,但整体密度中心的幅度变化较小;冬季,滞温层以上有明显的正常迁移行为,昼夜迁移的最大幅度为16.99m(图4)。Pearson 相关分析显示,千岛湖透明溞平均滞留水深的变化与水柱温差和水柱溶解氧差呈显著负相关关系($r^2=-0.414, P=0.044; r^2=-0.404, P=0.05$)。

深水水体温跃层出现以后,水生生物的垂直迁移受到温跃层内温度梯度变化的巨大阻碍作用,但这种作用并不是绝对的。对于千岛湖的透明溞而言,湖区温跃层形成初期,垂直水柱内环境因子逐渐形成的梯度有效的限制了透明溞垂直迁移的幅度及密度中心分布的范围;温跃层稳定后,垂直水柱环境因子的异质性加强,特别是温跃层对水体表底层物质交流的阻断使滞温层长期处于食物匮乏的状态,为了其种群的生存,部分透明溞个体扩大了其昼夜迁移的幅度,延长了

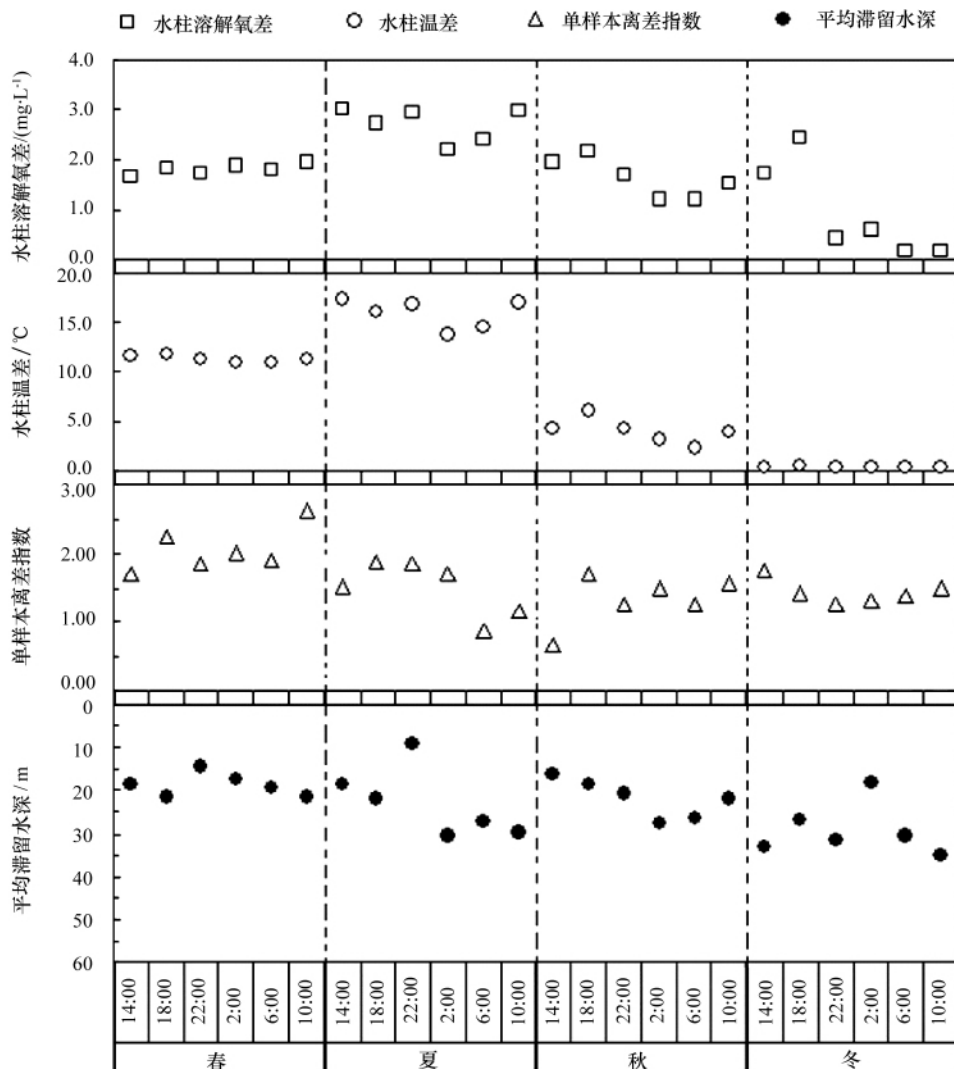


图 4 千岛湖垂直水柱环境因子差异及透明溞平均滞留水深、MI 值的季节变化

Fig. 4 Seasonal variation of WCTD (water column temperature difference), WCDD (water column dissolved oxygen difference) and MRD, MI of *D. hyaline* in Qiandao Lake

注: 水柱温差=水柱温度最高值-水柱温度最低值; 水柱溶解氧差=水柱溶解氧最高值-水柱溶解氧最低值

Notes: WCTD= $T_{\max \text{ value in column}}-T_{\min \text{ value in column}}$; WCDD= $\text{DO}_{\max \text{ value in column}}-\text{DO}_{\min \text{ value in column}}$

其夜间在表层水体摄食的时间,以便日间在贫瘠的深水中禁食。可见千岛湖透明溞的昼夜垂直迁移行为并没有随着温跃层的出现而停止,反而随温跃层的加强,促进了其夜间“主动”向上迁移的行为。这种对于温跃层季节性演替的响应,不断地将被阻断在温跃层以上的物质带到深水水层中,推动千岛湖温跃层时期表底层水体间的物质交流和能量流动。

4 结论

透明溞是千岛湖坝前段湖区四季的优势种,基本以聚合的模式($MI>1$)分布于垂直水柱中,四季中除秋季无明显的昼夜垂直移动行为,其他三季均存在正常迁移现象。千岛湖温跃层的出现加强了透明溞在垂直水柱中的聚集,促进了其夜

间的上迁运动,推动了坝前段湖区表底层水体物质的交流与联系。

参考文献 (References)

- [1] 栗运华. 新安江水库水温分层及其规律探讨 [J]. 水资源保护, 1987(4): 21-29.
Li Yunhua. *Water Resources Protection*, 1987(4): 21-29.
- [2] Ruttner F. *Fundamentals of Limnology* [M]. Pennsylvania: University of Toronto Press, 1963.
- [3] Hecky R E, Kling H J. The phytoplankton and the protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition biomass chlorophyll content and spatial-temporal distribution [J]. *Limnology and Oceanography*, 1981, 26(3): 548-564.

- [4] Burns C W, Mitchell S F. Seasonal succession and the vertical distribution of zooplankton in Lake Hayes and Lake Johnson [J]. *Journal of Marine and Freshwater Research*, 1980, 14(2): 189–204.
- [5] Marcogliese D J, Esch G W. Alterations of vertical distribution and migration of zooplankton in relation to temperature[J]. *American Midland Naturalist*, 1992, 128(1): 139–155.
- [6] Hofmann W. The influence of spring circulation on zooplankton dynamics in Plussee [J]. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 1975, 19(2): 1241–1250.
- [7] Miracle M R. Migration, patchiness, and distribution in time and space of planktonic rotifers[J]. *Arch Hydrobiol Beih*, 1977, 8: 19–37.
- [8] 李共国, 虞左明. 大型深水湖泊——千岛湖枝角类的多样性 [J]. 动物学杂志, 2002, 37(3): 41–44.
Li Gongguo, Yu Zuoming. *Chinese Journal of Zoology*, 2002, 37(3): 41–44.
- [9] 盖建军, 王丽卿, 刘其根, 等. 千岛湖浮游甲壳类群落结构特征初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(6): 560–565.
Gai Jianjun, Wang Liqing, Liu Qigen, et al. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2007, 16(6): 560–565.
- [10] 林娟, 韩博平. 富营养化水体中自然食物对透明溞(*Daphnia hyaline*) 生长与繁殖影响的初步实验[J]. 生态科学, 2006, 25(2): 116–121.
Lin Xian, Han Boping. *Ecologic Science*, 2006, 25(2): 116–121.
- [11] Weider L J, Stich H B. Spatial and temporal heterogeneity of *Daphnia* in Lake Constance; intra- and interspecific comparisons [J]. *Limnology and Oceanography*, 1992, 37(6): 1327–1334.
- [12] Gool E V. Light-induced swimming of *Daphnia*: Can laboratory experiments predict diel vertical migration? [J]. *Hydrobiologia*, 1997, 360(1–3): 161–167.
- [13] Stich H B, Lampert W. Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration[J]. *Oecologia*, 1984, 61(2): 192–196.
- [14] Reichwaldt E S, Stibor H. The impact of diel vertical migration of *Daphnia* on phytoplankton dynamics[J]. *Oecologia*, 2005, 146(1): 50–56.
- [15] Gliwicz Z M, Maszczyk P. *Daphnia* growth is hindered by chemical information on predation risk at high but not at low food levels[J]. *Oecologia*, 2007, 150(4): 706–715.
- [16] Reichwaldt E S, Wolf I D, Stibor H. Effects of a fluctuating temperature regime experienced by *Daphnia* during diel vertical migration on *Daphnia* life history parameters[J]. *Hydrobiologia*, 2005, 543(1): 199–205.
- [17] Geller W. The energy budget of two sympatric *Daphnia* species in Lake Constance: Productivity and energy residence times[J]. *Oecologia*, 1989, 78(2): 242–250.
- [18] Manca M, Tognota A G. Seasonal changes in morphology and size of *Daphnia hyaline* Leydig in Lago Maggiore [J]. *Hydrobiologia*, 1993, 264(3): 159–167.
- [19] 王先云, 王丽卿, 盖建军, 等. 千岛湖浮游甲壳动物垂直分布与昼夜垂直移动[J]. 生态学杂志, 2010, 45(5): 95–104.
Wang Xianyun, Wang Liqing, Gai Jianjun, et al. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 45(5): 95–104.
- [20] 蒋燮治, 堵南山. 中国动物志·节肢动物门·甲壳纲·淡水枝角类[M]. 北京: 科学出版社, 1979.
Chiang Siehchih, Du Nanshan. *Fauna sinica crustacea freshwater cladocera* [M]. Beijing: Science Press, 1979.
- [21] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法 [M]. 北京: 科学出版社, 1991.
Zhang Zongshe, Huang Xiangfei. *Freshwater plankton research methods* [M]. Beijing: Science Press, 1991.
- [22] 张觉民, 何志辉. 内陆水域渔业自然资源调查手册[M]. 北京: 农业出版社, 1991.
Zhang Juemin, He Zhihui. *The survey manual of fisheries resources in inland water*[M]. Beijing: Agriculture Press, 1991.
- [23] Thackeray S J, George D G, Jones R I, et al. Statistical quantification of the effect of thermal stratification on patterns of dispersion in a freshwater zooplankton community [J]. *Aquatic Ecology*, 2006, 40(1): 23–32.
- [24] Cruz Pizarro L. Comparative vertical zonation and diurnal migration among Crustacea and Rotifera in the small high mountain lake La Caldera (Granada, Spain)[J]. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, 1978, 20: 1026–1032.
- [25] Taylor L R. Aggregation, variance and the mean [J]. *Nature*, 1961, 189: 732–735.
- [26] Bollens S M, Frost B W, Cordell J R. Chemical, mechanical and visual cues in the vertical migration behavior of the marine planktonic copepod *Acartica hudsonica*[J]. *Journal of Plankton Research*, 1994, 16(5): 555–564.
- [27] Meester L D. Genotype, fish-mediated chemicals, and phototactic behavior in *Daphnia Magna*[J]. *Ecology*, 1993, 74(5): 1467–1474.
- [28] Cooke S L, Williamson C E, Leech D M, et al. Effects of temperature and ultraviolet radiation on diel vertical migration of freshwater crustacean zooplankton [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2008, 65(6): 1144–1152.
- [29] Huber A M R, Peeters F, Lorke A. Active and passive vertical motion of zooplankton in a lake[J]. *Limnol Oceanogr*, 2011, 56(2): 695–706.
- [30] Begon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology: Individuals, populations and communities*[M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1990.
- [31] Kersting, K. Annual and diel oxygen and temperature regime of the Lakes Maarsseveen[J]. *Aquatic Ecology*, 1981, 15(1–2): 10–28.
- [32] Orcutt J D, Porter K G. Diel vertical migration by zooplankton: Constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*[J]. *Limnology and Oceanography*, 1983, 28(4): 720–730.
- [33] Matsumura-Tundisi T, Tundisi J G, Tavares L S. Diel migration and vertical distribution of Cladocera in Lake Helvecio (Minas Gerais, Brazil)[J]. *Hydrobiologia*, 1984, 113(1): 299–306.
- [34] Dodson, S I. *Introduction to Limnology* [M]. New York: McGraw-Hill College Press, 2003.
- [35] Hofmann W. The influence of spring circulation on zooplankton dynamics in Plussee [J]. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 1975, 19(2): 1241–1250.
- [36] Work K A, Gophen M. Factors which affect the abundance of an invasive cladoceran, *Daphnia lumholtzi*, in U.S. reservoirs[J]. *Freshwater Biology*, 1999, 42(1): 1–10.
- [37] Hall C J, Burns C W. Mortality and growth responses of *Daphnia carinata* to increases in temperature and salinity[J]. *Freshwater Biology*, 2002, 47(3): 451–458.
- [38] Halsband-Lenk C, Hirche H J, Carlotti F. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 271(2): 121–153.
- [39] Kessler K, Lampert W. Fitness optimization of *Daphnia* in a trade-off between food and temperature[J]. *Oecologia*, 2004, 140(3): 381–387.

(责任编辑 马骁骁)