J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(2):000-000
DOI 10.18307/2027.0231
©2027 *by Journal of Lake Sciences*

热分层—低氧驱动水库鱼群生境压缩与空间聚集格局变化——以牛头山水库为例*

叶雨昕[1,2**]，邱志伟[1,2**]，姜渠浩[1,2]，史沛铄[1,2]，蔡依婷[1,2]，刘　越[1,2]，刘其根[1,2***]
(1：上海海洋大学农业农村部鱼类营养与环境生态研究中心，上海 201306)
(2：上海海洋大学农业农村部淡水水产种质资源重点实验室，上海 201306)

摘　要：为了解牛头山水库季节性热分层诱发的深水低氧如何影响鱼群在垂向与水平两个空间维度上的分布格局，本研究于2025 年开展水声学航测与刺网试捕，并结合水温/溶氧剖面监测，分析鱼群垂向生境压缩和空间聚集格局变化。针对传统相关分析难以区分鱼群垂向上移是否源于低氧回避的问题，本文构建零模型（null model），检验鱼群对低氧水层的占用是否低于随机期望；同时将水平鱼群聚集热点转化为站点尺度的聚集强度指标，通过多元线性回归模型（LM）分析其对水深结构和低氧程度的响应。结果表明，在垂向分布上，四个月份鱼群垂向分配结构存在显著差异（PERMANOVA，P=0.001，R^2=0.277）；分层期（5 月、10 月）鱼群分布垂向质心（Zc）显著变浅且离散度降低（中位数 7.54 m；混合期 12.19 m；ΔZc=-4.65 m），零模型分析表明，在 3 mg/L 低氧阈值下，鱼群对深水低氧层的利用总体低于随机期望。在水平分布上，鱼群聚集热点在多个月份出现在河库过渡带（S3 站点）；多元线性回归模型显示鱼群聚集强度与水深呈倒 U 型（最优水深 D∗≈14.4 m），且在控制水深结构与季节差异后，低氧胁迫亏缺量（DO_{def}）与鱼群聚集强度呈负向关系（β=-1.151±0.444，P=0.022）。本研究建立的零模型检验与聚集强度量化框架，为识别鱼群低氧回避及空间聚集响应提供了方向性证据，可为类似中深水山谷河道型水库分层期鱼类栖息地监测及低氧风险识别提供依据。
关键词：水体热分层；深水低氧；水声学；生境压缩；鱼群空间分布；河库过渡带；零模型

Thermal stratification–hypoxia drives fish habitat compression and changes in spatial aggregation patterns in reservoirs: A case study of Niutoushan Reservoir*

Ye Yuxin[1,2**], Qiu Zhiwei[1,2**], Jiang Quhao[1,2], Shi Peishuo[1,2], Cai Yiting[1,2], Liu Yue[1,2] & Liu Qigen[1,2***]
(1:*Centre for Research on Environmental Ecology and Fish Nutrition (CREEFN) of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai* 201306, *P.R.China*)
(2:*Key Laboratory of Freshwater Aquatic Genetic Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai* 201306, *P.R.China*)

Abstract: This study examined the effects of deep-water hypoxia induced by seasonal thermal stratification on the vertical and horizontal distribution of fish. In 2025, hydroacoustic surveys and gillnet sampling were conducted at Lake Niutoushan Reservoir, together with synchronous measurements of vertical profiles of water temperature and dissolved oxygen. We analyzed the compression of vertical fish habitat and changes in fish spatial aggregation patterns. Conventional correlation analysis could not effectively test whether the upward shift in fish distribution was driven by hypoxia avoidance. To address this issue, we constructed null models to test whether fish used hypoxic water layers less frequently than expected by chance. We also converted horizontal fish aggregation hotspots into station-scale aggregation intensity indices and applied multiple linear regression models (LMs) to examine the relationships between fish aggregation intensity and water depth structure and hypoxia intensity. Results

* 2026-04-27 收稿；2026-07-27 收修改稿；2026-07-31 录用。
2024—2025 年牛头山水库生态调查及保水渔业研究项目赞助.
** 并列第一作者。
*** 通信作者；E-mail：qgliu@shou.edu.cn。

showed that vertical fish distribution patterns differed significantly among the four survey months (PERMANOVA, $P = 0.001$, $R^2 = 0.277$). During the thermal stratification period (May and October), the vertical centroid depth (Zc) of fish distribution became significantly shallower and less dispersed, with a median depth of 7.54 m. In contrast, the median value was 12.19 m during the water mixing period, representing an upward shift of 4.65 m ($\Delta Zc = -4.65$ m). Null model analysis confirmed that fish used deep hypoxic layers less often than expected by chance under a dissolved oxygen threshold of 3 mg/L. Horizontally, fish aggregation hotspots consistently appeared in the river–reservoir transition zone (site S3) across multiple survey months. The LM results revealed an inverted U-shaped relationship between fish aggregation intensity and water depth, with an estimated optimal depth (D^*) of approximately 14.4 m. After controlling for water depth structure and seasonal differences, oxygen stress deficit (DO_{def}) showed a significant negative correlation with fish aggregation intensity ($\beta = -1.151 \pm 0.444$, $P = 0.022$). This study constructed an analytical framework combining null model testing and aggregation intensity quantification. The findings provide clear evidence for identifying fish avoidance behavior toward hypoxia and their spatial aggregation responses. This framework can support habitat monitoring and hypoxia risk assessment for fish communities in medium-to-deep valley-type reservoirs during thermal stratification periods.

Keywords: Water-column thermal stratification; deep-water hypoxia; hydroacoustics; habitat compression; fish spatial distribution; river–reservoir transition zone; null model

季节性热分层是驱动中深水山谷河道型水库垂向环境异质性的关键热力学过程[1]。在全球变暖与热浪频发背景下，水库深层水体脱氧现象日益加剧，成为威胁水质安全、鱼类栖息地完整性和水库生态系统稳定性的重要生态问题[2-3]。已有研究表明，分层形成后，温跃层抑制水体垂向混合与复氧，深水区容易发生低氧累积，从而改变鱼类可利用生境[14-6]；对于具有明显纵向水深梯度的河道型水库而言，热分层和低氧不仅可能压缩鱼群的垂向可利用水层，也可能通过改变不同水深带和河库过渡带的适宜含氧空间，进一步影响鱼群水平聚集格局。

近年来，湖库鱼类时空分布的生态研究已从资源量评估逐渐转向鱼群时空异质性、栖息地压缩及环境梯度响应机制的识别[7,10-11]。水声学调查为连续刻画鱼群垂向与水平分布提供了有效手段，并已广泛用于湖库鱼类资源评估和空间分布研究[8-9]。但现有研究多侧重鱼类资源量、密度热点或环境因子的统计相关，较少在同一观测框架下同时检验热分层—低氧对鱼群垂向生境压缩与水平热点重分配的联合作用。尤其是在分层期，鱼群垂向分布重心上移可能同时受到总水深、温跃层位置、食物资源和低氧边界等因素影响，仅依据鱼群分布与环境因子的相关关系，仍难以判断鱼群是否对低氧水层存在低于随机期望的实际回避。牛头山水库地处亚热带，属中深水山谷河道型水库，库区纵向延伸明显，水深梯度较大，具备形成季节性热分层的气候和地形基础。本文以牛头山水库为对象，结合水温—溶解氧剖面、水声学调查，并以刺网试捕结果辅助解释鱼类组成，分析热分层和氧分层背景下鱼群垂向与水平分布格局。针对鱼群垂向上移是否真正反映低氧回避这一问题，本文采用零模型检验观测到的低氧层占用比例是否低于随机期望[12-13]；并结合“阈值+连通域”的斑块化方法与多元线性回归模型(LM)，分析牛头山水库鱼群水平聚集格局及其对水深条件和低氧程度的响应[14]。

本文拟回答以下两个科学问题：（1）分层期深水低氧是否驱动鱼群垂向分布重心上移，鱼群对低氧层的占用是否低于随机期望？（2）鱼群水平聚集热点是否在河库过渡带等特定水深区域重复出现，其强度是否受水深条件与低氧程度的共同约束？

1 材料与方法

1.1 研究区

牛头山水库（28°50′N，121°18′E）位于浙江省临海市，是一座以防洪、供水为主，兼顾灌溉与发电的大（II）型水库，集水面积 254 km²，总库容 3.03×10^8 m³。库区呈典型河道型峡谷特征，纵向水深梯度明显，具备形成稳定温跃层的中深水地形基础[1]。

为比较不同热结构状态下鱼群空间分布差异，沿库区纵向梯度布设 6 个固定监测断面（S1–S6，图 1），并使用声呐水深测量仪 (SM-5A) 测定每次采样各站点水深。河库过渡带的判定主要依据库区纵向地形、水深梯度和采样站点空间位置综合确定。

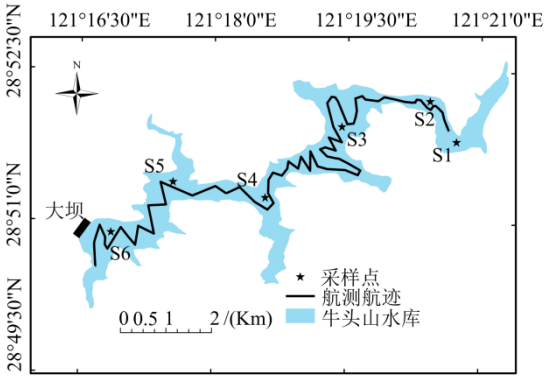

图 1 牛头山水库位置、环境与刺网试捕监测断面（S1~S6）及水声学航测样带

Fig.1 Location and environmental setting of the Niutoushan Reservoir, together with monitoring transects (S1–S6) for gillnet sampling and acoustic survey tracklines

1.2 数据获取

1.2.1 水声学探测　本研究使用 DT-X 分波束测深仪（BioSonics, Seattle, WA, USA）开展水声探测，并同步记录 GPS 坐标。于 2025 年 2、5、10 月与 11 月开展 4 次水声学航测。四次航测均使用同一台设备与同一换能器安装方式，且采集参数保持一致。每次航测开始前根据实测水温与 pH 等参数校正声速及吸收系数以降低环境差异对声波传播损失计算的影响[15]。水声学航测采用锯齿形样带（zigzag transects），航速控制在 7~9 km/h[9]（图 1）。各航次依据 Aglen[16]方法计算的覆盖度指数（degree of coverage，Λ）均大于 6（附录I），以保证对鱼群斑块化分布（Spatial patchiness）的高分辨率刻画能力[10]。在声学分析软件 Visual Analyzer 4.3 中对所有航次采用一致的单目标检测与回波处理参数，其中回波阈值（Echo Threshold）为-60 dB。对所有回声图进行人工检查与编辑，剔除表层/近底盲区（1 m）及船噪、气泡等高干扰回波[9]。

2.2.2 环境剖面获取与刺网调查　本研究于 2025 年全年在 S1~S6 采样站点开展水环境垂向剖面测定。现场使用 YSI ProDSS 多参数水质分析仪获取水温和溶解氧剖面数据，同时使用藻类野外荧光分析仪 BBE 获取叶绿素 a 剖面数据。测定时，将仪器探头由表层缓慢匀速下降至目标深度，在下降过程中连续记录水体垂向变化数据。为保证垂向剖面数据的分辨率和稳定性，每下降 1 m 记录 3 个样本点。温跃层依据水温垂向梯度进行判定。根据连续测定获得的水温剖面，计算相邻深度之间的水温变化率，并将水温随深度快速下降、垂向梯度明显增大的水层界定为温跃层。

在开展声学航测的月份，同步开展刺网调查，辅助解释该水库中的鱼类组成。于水深大于 2 m 站点的敞水区表层、中层和下层布设多网目刺网组合，布设深度分别为 0.5、5 和 10 m。为提高不同月份和站点间渔获数据的可比性，各站点采用相同规格的刺网组合。刺网组合包括单层刺网和三层刺网两类。其中，单层刺网由 13 种网目规格依次连接组成，网目规格分别为 1.00、1.25、1.60、2.00、2.50、3.10、3.90、4.80、5.80、7.00、8.60、11.00 和 13.80 cm。每种网目规格的网片长度为 10 m，高度为 2 m，整套单层刺网总长度为 130 m。三层刺网由 5 种网目规格依次连接组成，网目规格分别为 4、6、8、10 和 12 cm，每种网目规格的网片长度为 100 m，整套三层刺网总长度为 500 m，高度为 2 m。

1.3 数据处理

1.3.1 鱼群垂向分布指标计算　采用 Haversine[17]公式计算声学片段到固定站点的球面距离，考虑到站点归属的空间合理性，进一步设置声学片段归属到固定站点距离阈值为 1 km（站点间距中位数为 1.5 km）。本文以每个 30 min 声学片段为基本分析单元，基于鱼群体积密度 FPCM（ins./1000 ㎥）描述鱼群垂向分

布。首先将有效水柱按 2 m 深度间隔进行分箱，剔除表层和近底盲区后，计算各深度箱 FPCM 占该片段全水柱 FPCM 总量的比例，由此得到该片段的鱼群垂向分配结构。该结构反映鱼群在不同深度层中的相对利用比例，并用于比较不同采样月份鱼群垂向分布形态差异。不同月份间鱼群垂向分配结构的差异采用 PERMANOVA 检验[18]。

为表征鱼群垂向分布重心，本文进一步计算各声学片段的密度加权平均深度（Zc）：$Z_{c,i}=\frac{\sum_{j=1}^{n_i} FPCM_{ij} z_j}{\sum_{j=1}^{n_i} FPCM_{ij}}$式中，$Z_{c,i}$ 为第 (i) 个声学片段的鱼群垂向分布重心；($FPCM_{ij}$) 为第 (i) 个声学片段在第 (j) 个深度箱中的鱼群体积密度；(z_j) 为第 (j) 个深度箱的中心深度；(n_i) 为该声学片段的有效深度箱数。Zc 值越小，表示鱼群分布重心越靠近表层；Zc 值越大，表示鱼群分布重心越深。

同时，为描述鱼群主要分布水层范围，计算每个声学片段的 80% 核心分布区间。具体而言，在所有连续深度区间中，选取累计 FPCM 相对贡献比例达到或超过 80% 且区间宽度最小的深度范围，作为该片段鱼群的 80% 核心分布区间。该指标用于表征鱼群主要利用水层的上、下边界及其垂向压缩程度。为比较不同热结构状态下鱼群垂向分布重心变化，本文将热分层较明显月份（5 月和 10 月）与混合较充分月份（2 月和 11 月）的 Zc 中位数进行比较，并以二者差值表示鱼群垂向分布重心的变化幅度。当差值为负时，表示热分层较明显月份鱼群垂向分布重心较混合较充分月份更浅，即存在整体上移现象。

1.3.2 鱼群水平分布 IDW 插值可视化与高值斑块强度计算　在 ArcGIS 中，对水平密度 FPUA（ins./1000 ㎡）做反距离加权插值（IDW）以满足鱼群水平分布可视化[19-20]。相应设置为幂指数 p_{IDW}=2；可变邻域（最多 12 个点）；最大搜索半径 1000 m；输出像元大小约 21.197 m；水域边界作为掩膜。

考虑到 IDW 插值法局限性，本研究参考水声学与 GIS 空间建模相结合的鱼类空间分布研究思路[14]，采用“阈值+连通域”的斑块化方法识别鱼群聚集热点。投影坐标系为 UTM 51N（EPSG:32651），对声学指标 FPUA，在全库范围内构建 100 m 网格。仅保留满足 FPUA（ins./1000 ㎡）≥0.1 的观测点。对每个非空格网，取其中 FPUA 的 90% 分位数作为该格网的鱼群高值强度记为V_g，以降低极端值对结果的影响。随后，在每个月份内，按格网高值强度排序，选取排名前 10% 的格网作为候选热点格网，并按照 8 邻域连通关系将相邻候选热点格网聚类为鱼群聚集热点斑块（p）。

$$SUMp = \sum_{g \in p} V_g \tag{1}$$

式中，SUMp 为热点斑块 (p) 的斑块强度；(g) 表示属于斑块 (p) 的候选热点格网。SUMp 越大，表示该热点斑块内鱼群高密度格网的累积强度越高。

进一步将热点斑块归属到采样站点，热点中心以格网强度加权质心表示，本文对斑块归属基准取 R=1km。在此基础上，为表征站点层面的鱼群聚集强度，计算鱼群分布累积斑块强度（cumulative patch intensity，CPI）。设月份 m、站点 s 下所有归属斑块集合为 B(m,s)，CPI 定义为

$$CPI(m,s)= \sum_{p \in (m,s)} SUMp \tag{2}$$

1.4 模型构建

1.4.1 零模型构建　为检验鱼群是否系统性回避低氧层，以上文定义的 FPCM 垂向分配结构为基础，分别以 3 和 5 mg/L 作为溶解氧阈值，计算各声学片段中 FPCM 位于阈值以下水层的比例。随后，在保持单个声学片段 FPCM 垂向分配形状基本不变的前提下，随机化其与溶解氧剖面的深度对应关系，生成零分布，并据此计算标准化效应量（standardized effect size，SES）[12-13]，SES 为观测低氧层占用比例与零模型期望均值之差，再除以零分布标准差。考虑到 Kalyuzhny[13]指出循环回接可能破坏原有结构并抬高假阳性风险，本文构建一组约束条件递进的零模型。

（1）整体循环位移零模型(cyclic-shift null model)，该模型借鉴生态学中沿有序轴实施 cyclic shift 随机化的思路，将每个声学片段的垂向分配向量视为首尾相接的循环序列，在保持分布形状和总量不变的条件下，对整个向量进行所有可能的循环位移。若声学片段共有 n 个有效深度箱，则位移量为$s = 0, 1, \cdots, n-1$。

（2）边界受限的非循环位移零模型（boundary-constrained non-cyclic shift null model）：该模型同样对整个垂向分配向量实施整体平移，但不允许在表层和底层发生循环回卷。位移量定义为 $s = -(n-1), \cdots, -1, 0, 1, \cdots, (n-1)$。每一次位移后，超出有效水柱范围的 FPCM 部分被剔除，仅保留仍位于有效水柱内的部分；随后对保留部分按其总和重新归一化，使其相对贡献之和为 1，并据此重新计算阈值以下水层占用比例。所有允许非循环位移状态下得到的阈值以下水层占用比例共同构成该声学片段在 M2 下的零分布。

（3）热结构自适应约束零模型（thermostructure-adaptive constrained null model） 该模型在前述基础上进一步引入热结构约束，对可识别出三个有效热结构层段的样本，将鱼群垂向分配向量划分为表混层、温跃层和下层滞温层；对仅识别出单一显著降温带、无法稳定划分为三个有效层段的样本，则将鱼群垂向分配向量划分为上下两层，在给定有效水层中循环位移。若样本被分成 K 个水层，第 K 层内部位移量定义为：$s_k = 0, 1, \cdots, n_k - 1$。

本文分别在不同溶解氧阈值和不同零模型下计算各声学片段的 SES，并统计 (SES<0) 的片段比例。进一步采用单侧二项检验检验 (SES<0) 的片段数是否显著高于随机期望（0.5）。若检验显著，则认为鱼群对阈值以下水层的实际利用低于零模型期望，存在方向一致的低氧回避信号。

1.4.2 多元线性回归模型（Multiple Linear Regression, LM）构建 为分析水深地形及环境因子对鱼群水平聚集强度的影响，以站点×月份尺度（2025 年 2、5、10 月和 11 月；S2~S6；n=20）的log1pCPI为响应变量（$y = \log1pCPI$），构建多元线性回归模型[21]。首先建立水深结构与季节背景的基准模型：

$$log1pCPI_{m,s} = \beta_0 + \beta_1 D_s + \beta_2 {D_s}^2 + \gamma_m + \varepsilon_{m,s}$$

其中，$CPI_{m,s}$ 为月份 m、站点 s 的累积斑块强度，β_0 为截距项；β_1 和 β_2 分别表示水深一次项和二次项的回归系数；γ_m 为月份固定效应，用于控制不同月份的季节背景差异；$\varepsilon_{m,s}$为随机误差项。最优水深 D* 的计算式为：

$$D^* = -\frac{\beta_1}{2\beta_2} \tag{2}$$

随后构建有限候选模型集：候选模型在 m0 上分别加入 DO_{def}、Chl_z(叶绿素 a 对数标准化值)、及Chl_z 与 DO_{def} 的组合变量。DO_{def} 为低氧胁迫亏缺量，定义为：$DO_{def} = \max(0, 5 - DO_{min})$。其中$DO_{min}$为站点×月份尺度的最低溶解氧。对$DO_{def}$变量采用留一法与 bootstrap 检验系数稳定性（附录V）[22]。候选模型比较采用AIC_c及ΔAIC_c评估相对支持度[23-24]。对候选模型进行嵌套对照检验：单因子模型报告该新增变量的 p；组合模型报告在包含DO_{def}后新增变量（Chl_z的增量 p）。

2 结果

2.1 牛头山水库的基本理化特征与鱼类组成

牛头山水库呈狭长河道型库形。2025 年各月实测水深显示，S1~S6 站点水深沿上游至坝前方向整体增加，S1~S2 为上游河流区浅水站点，S5~S6 为坝前湖相区深水站点。S3 和 S4 平均水深分别为（13.70±2.87）m 和（19.05±2.42）m，处于上游浅水河道型水域向坝前深水湖相区过渡的中等水深范围，因此可作为河库过渡带附近的代表性水域（表 1）。

全年尺度上，牛头山水库表底温差和平均溶解氧均表现出明显季节变化。4 月后表底温差开始扩大，5 月 S3~S6 站点温度变化率已达 0.73~1.16 ℃/m，表明水体进入较明显分层状态。7—10 月垂向热结构差异持续存在，至 11 月水温范围明显收窄，水体逐渐重新趋于混合（图 2）。平均溶解氧总体由 1—3 月较高水平逐渐下降。分层期站点尺度的溶解氧变化率显示，5 月 S3~S6 站点溶氧变化率为 0.21~0.91 mg/(L·m)，10 月为 0.35—0.67 mg/(L·m)，均出现较明显的溶解氧垂向分异（表 1）。

同时，叶绿素 *a* 浓度在不同站点呈现出较清晰的空间差异。5 月，S1、S2 和 S3 的剖面平均叶绿素 a 浓度分别为 35.67、22.97 和 20.55 μg/L，而中下游深水站点 S4~S6 的平均值为 9.13 μg/L，S3 约为 S4~S6 平均水平的 2.25 倍。10 月，S1、S2 和 S3 的剖面平均叶绿素 *a* 浓度分别为 42.28、34.05 和 15.03 μg/L，仍高于 S4~S6 的平均值 6.44 μg/L，S3 约为 S4~S6 平均水平的 2.33 倍（图 3）。

牛头山水库共记录鱼类 28 种，累计渔获 6561 尾，总生物量 630.69 kg。各月鱼类物种数为：2 月 26 种、5 月 20 种、10 月 18 种、11 月 19 种。鲢（*Hypophthalmichthys molitrix*）、鳙（*Hypophthalmichthys nobilis*）等大型滤食性鱼类占总生物量的 55.31%，栖息层类型以中上层（MU）物种占优势（12 种，42.86%）(附录Ⅳ)。

表 1 牛头山水库 S1~S6 站点水深及分层期温度、溶解氧垂向变化率

Tab.1 Water depth and vertical change rates of temperature and dissolved oxygen during stratified months at sites S1 – S6 in Niutoushan Reservoir

站点	全年平均水深/m	水深范围/m	水库纵向分区属性	5 月		10 月	
				温度变化率/(℃/m)	溶氧变化率/[mg/(L·m)]	温度变化率/(℃/m)	溶氧变化率/[mg/(L·m)]
S1	5.50±1.97	2.7–10.0	河流区	—	—	—	—
S2	7.19±2.17	3.4–11.2	河流区	0.86	0.55	0.14	0.28
S3	13.70±2.87	10.0–19.5	河库过渡带	1.16	0.91	0.34	0.67
S4	19.05±2.42	15.1–24.0	河库过渡带	0.83	0.42	0.33	0.44
S5	24.53±2.16	21.8–28.0	坝前湖相区	0.73	0.32	0.38	0.36
S6	28.04±3.34	23.5–34.1	坝前湖相区	0.73	0.21	0.52	0.35

水深为 2025 年各月现场实测值的均值±标准差；S1 在 5 月和 10 月有效剖面记录较少，因此不计算温度变化率和溶氧变化率。

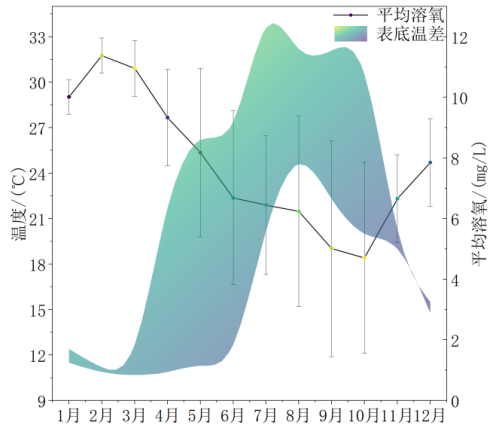

图 2 牛头山水库 2025 年表底温差及平均溶解氧的月际变化

Fig.2 Monthly variations in surface – bottom temperature difference and mean dissolved oxygen in Niutoushan Reservoir in 2025

2.2 鱼群垂向分布

四个月份间 FPCM 垂向分配结构差异显著（PERMANOVA 检验，P=0.001，R^2=0.277）。混合期（n=13）Zc 中位数为 12.19 m(IQR=7.30 m，取值范围为 7.87~27.57 m)；分层期（n=19）中位数为 7.54 m（IQR=1.19 m，取值范围为 4.34~13.92 m）。分层期相较混合期的效应量 ΔZc 为-4.65 m（图 4）。Zc 与温跃层上界深度（thermUpper）呈显著正相关（图 5），统计功效分析显示其正相关关系较为稳定，但效应量估计仍受

样本量限制。2 月鱼群垂向分布的 80%核心分布区间为 6~18 m，5 月该区间收缩至 4~10 m，11 月热分层结束，鱼群分布的 80%核心分布区间并未延伸至更深水层。10 月鱼群分布的峰值水层为 4~6 m，其余月份均为 8~10 m（图 6）。以鱼群 80% 核心分布区间的下边界为参照，2、5、10 月和 11 月对应 DO 中位数分别为 10.86、5.75、2.52 和 5.91 mg/L（图 7）。

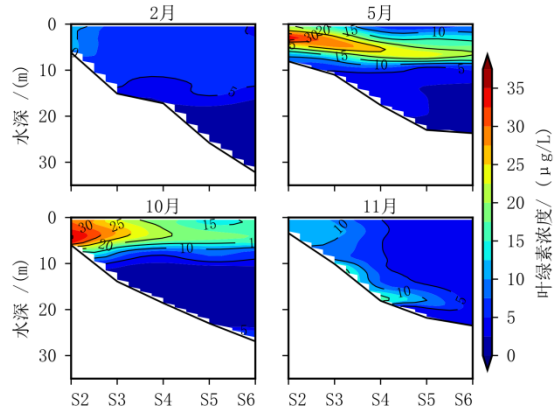

图 3 牛头山水库 2 月，5 月，10 月，11 月地形与叶绿素 a 浓度剖面

Fig.3 Bathymetric and chlorophyll profiles of Niutoushan Reservoir in February, May, October, and November.

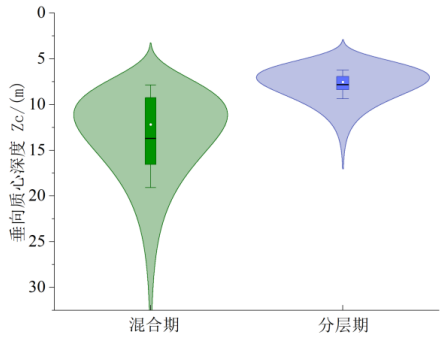

图 4 不同热结构状态下鱼群垂向质心深度（Zc）的分布差异。

Fig.4 Differences in the distribution of fish-school vertical centroid depth (Zc) under different water-column states.

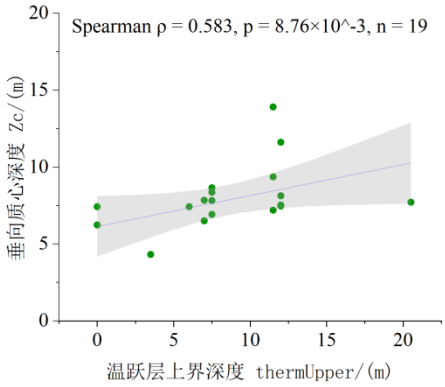

图 5 Zc 与温跃层上界深度（thermUpper）Spearman 检验

Fig.5 Spearman correlation test between Zc and the upper boundary depth of the thermUpper

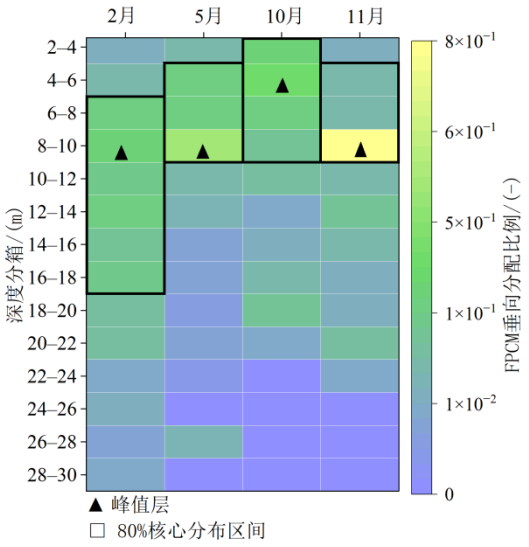

图 6 不同月份 FPCM 垂向分配比例的月平均热图及主分布特征。

Fig.6 Monthly mean heatmap of vertical FPCM allocation proportions and main distribution features across survey months.

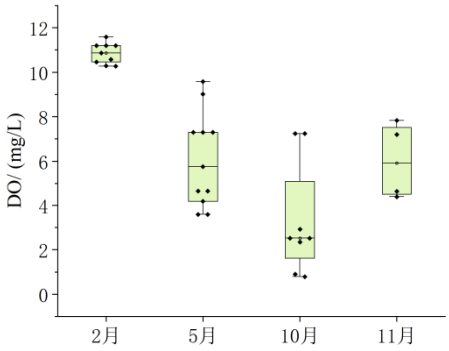

图 7 80% 核心分布区间的下边界处溶氧

Fig.7 Dissolved oxygen at the lower boundary of the 80% core distribution interval

2.3 鱼群水平分布

基于 IDW 插值的 FPUA 空间分布图显示，鱼群高值区在不同月份间具有一定空间重现性，河库过渡带附近整体表现为较高的水平聚集强度（图 8）。从“阈值 + 连通域”的斑块化方法识别鱼群聚集斑块看，4 个航次中 Top1 热点均为 S3（CPI:2 月 1005.3，5 月 3825.0，10 月 2357.3，11 月 1794.1），且 2 月，10 月，11 月次热点均为 S3 邻近站点。而 5 月 Top2 热点（S5）远离河库过渡带，其最大斑块强度（MaxSUMp）较 S3 高 9.5%。分层期（5 月，10 月）主斑块支配度（MaxSUMp/CPI）均值为 0.44，混合期（2 月，11 月）主斑块支配度（MaxSUMp/CPI）均值为 0.75，分层期较混合期鱼群分布更离散（表 2）。

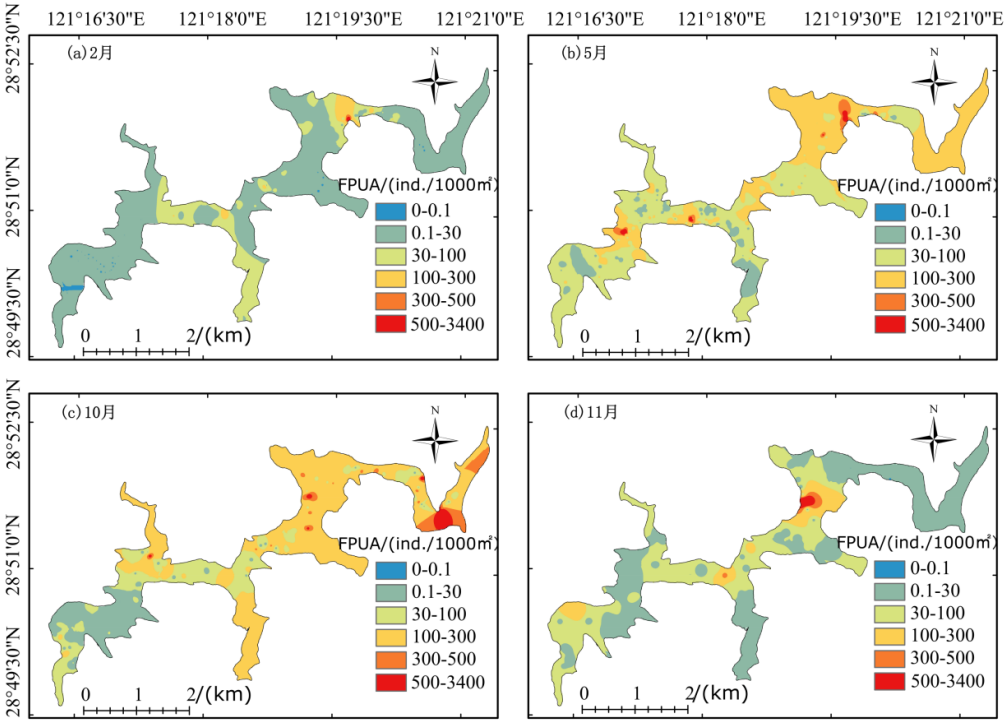

图 8 FPUA（ind./1000 ㎡）热力图。各子图分别对应 2025 年 2 月、5 月、10 月与 11 月。

Fig.8 FPUA（ind./1000 ㎡）heatmaps. Each panel corresponds to February, May, October, and November 2025, respectively.

表 2 各月份鱼群聚集主、次热点的累积斑块强度及主斑块支配度

Tab.2 Cumulative patch intensity, maximum patch intensity, and primary-patch dominance of primary and secondary fish aggregation hotspots across survey months

月份	Top1 热点		MaxSUMp/CPI	Top2 热点		MaxSUMp/CPI
	（CPI）	（MaxSUMp）		（CPI）	（MaxSUMp）	
2025-02	S3（1005.3）	S3（1005.3）	1.00	S4（554.8）	S4（243.5）	0.44
2025-05	S3（3825.0）	S3（1542.3）	0.40	S5（2432.4）	S5（1689.0）	0.69
2025-10	S3（2357.3）	S3（744.3）	0.32	S2（1938.6）	S2（651.4）	0.34
2025-11	S3（1794.1）	S3（1701.9）	0.95	S4（566.6）	S4（346.8）	0.61

注：累积斑块强度（CPI）用于判定主、次热点；最大斑块强度（MaxSUMp）为对应站点内最大单一聚集斑块强度；MaxSUMp/CPI 为主斑块支配度。

2.4 零模型结果

三种零模型均显示，鱼群位于低氧阈值以下水层的比例总体低于零模型期望，但偏差强度和方向一致性随阈值及模型约束方式而变化（图 9，表 3）。在 3 mg/L 阈值下，负偏差信号最为一致。M1 和 M3 的有效声学片段均全部表现为 SES<0，负偏差比例均为 100%，SES 中位数分别为 -1.632 和 -1.502，单侧二项检验均达到显著水平（P=0.015625）；M2 中 83.3% 的片段为负偏差，SES 中位数为 -0.531，但未达到显著水平（P=0.109375）。在 5 mg/L 阈值下，负偏差方向仍然存在，但模型间一致性减弱。M1 的负偏差比例为 94.1%，SES 中位数为 -0.938，方向一致性显著（P=0.000137）；M2 和 M3 的负偏差比例分别为 64.7% 和 71.4%，SES 中位数分别为 -0.354 和 -1.091。

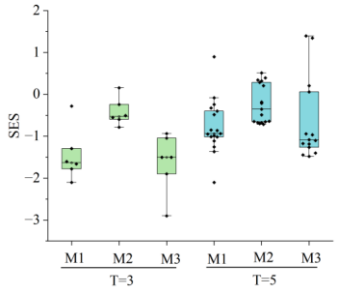

图 9 不同低氧阈值下三种零模型的 SES 分布

Fig.9 SES distributions of the three null models under different hypoxia thresholds

表 3 三个零模型在不同 DO 阈值下的结果汇总

Tab.3 Summary of results from the three null models under different DO thresholds

模型	DO 阈值（mg/L）	有效片段数 n	负 SES 比例 k/n	SES			单侧二项检验 p
				中位数	最小值	最大值	
M1	3	6	1.000	-1.632	-2.103	-0.281	0.015625
M1	5	17	0.941	-0.938	-2.100	0.896	0.000137
M2	3	6	0.833	-0.531	-0.784	0.152	0.109375
M2	5	17	0.647	-0.353	-0.715	0.510	0.166153
M3	3	6	1.000	-1.502	-2.900	-0.935	0.015625
M3	5	14	0.714	-1.091	-1.480	1.392	0.089783

注：M1 为整体循环位移零模型，M2 为边界受限非循环位移零模型，M3 为热结构自适应约束零模型。SES<0 表示观测到的阈值以下鱼群比例低于零模型期望；M3 仅包含分层期深水站中通过热结构识别规则筛选后的有效片段。

2.5 多元线性回归模型（Multiple Linear Regression, LM）结果

鱼群分布累积斑块强度与水深之间呈显著的二次关系，根据模型估计，最优水深(D^*)约为 14.4 m（95% CI：13.8—15.1 m）（图 10）。在此基础上，DO_{def} 的回归系数为负（$\beta = -1.151 \pm 0.444$，$p = 0.022$），低氧胁迫亏缺量增强时，鱼群分布累积斑块强度呈下降趋势。Bootstrap 分析显示，DO_{def}系数方向总体保持为负，但参数稳定性有限。行级 bootstrap 估计的 95%置信区间为[-2.108, 1.039]，包含零值；站点聚类 bootstrap 后，置信区间上限接近零（0.193），说明该负向关系存在一定不确定性。相比之下，加入 Chl_z 的候选模型未提供显著增量解释（$p = 0.351$），在包含 DO_{def} 后进一步加入 Chl_z也未显著改善模型（$p = 0.364$）。

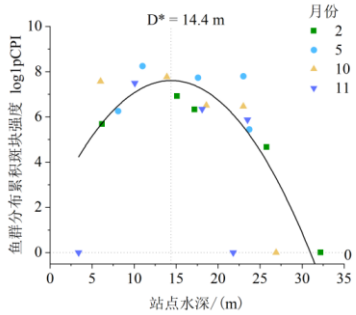

图 10 站点水深与累积斑块强度(log1pCPI)的关系。黑线为水深二次项拟合曲线，D^*为估计的最优水深

Fig.10 Relationship between site depth and log-transformed cumulative patch intensity [log1p(CPI)]. The black line represents the fitted quadratic relationship with water depth, and D^* indicates the estimated optimal depth

表 4 LM 模型候选集的 AICc 比较与新增项增量检验

Tab.4 AICc comparison and incremental tests of added terms for the candidate set of quadratic water-depth LM models

模型	模型结构	AIC_c	ΔAIC_c	新增项 p
m0	$y \sim D_c + D_c^2 + Month$	96.48	3.47	-
m1	$m_0 + DOdef$	93.01	0.00	0.022
m2	$m_0 + Chl_z$	99.97	6.96	0.351
m3	$m_0 + DOdef + Chl_z$	97.34	4.33	0.364

新增项 p 通过嵌套模型比较获得（LM 的部分 F 检验）。对单因子候选模型（m1–m2），p 为该新增变量相对于基准模型 m0 的增量检验；对包含 DO_{def} 的组合模型（m3，p 为在 m1（已包含DO_{def}）基础上新增变量的增量检验；DO_{def}的增量检验见 m1。

3 讨论

3.1 热分层与低氧驱动的鱼群空间响应

本研究发现，牛头山水库鱼群分布存在季节性的垂向分布与水平分布格局异质性。在鱼群垂向分布上，热分层形成后，鱼群垂向质心变浅，分层期 Zc 由 12.19 m 降到 7.54 m，ΔZc = -4.65 m。从鱼群水平分布格局来看，牛头山水库在河库过渡带等中等水深区域，存在季节性重复的鱼群分布热点。LM 模型显示鱼群分布累积斑块强度随水深呈倒 U 型变化，估计最优水深D^*约 14~15 m。该结果与 Lin 等[25]对三峡水库过渡带的研究报道相一致，即河流—库区过渡带在维持鱼类资源方面具有重要作用，且鱼类在空间上偏好 10~20 m 的弯曲深槽河段。刺网调查显示，牛头山水库中，鲢、鳙等大型滤食鱼类是主要生物量优势种群，本研究声学指标可能主要反映滤食性优势鱼群的响应，但由于单频声学无法完成声学分类，该解释存在不确定性[26]。

3.1.1 垂向栖息地压缩与低氧下界抬升　从水体热结构和溶解氧垂向分布看，牛头山水库鱼群垂向分布变化发生在典型的分层—低氧背景下。全年水温范围和分层期站点尺度垂向变化率表明，4 月后水体热分层逐渐发展，5 月进入较明显分层状态，10 月深水低氧累积更为突出，11 月水体重新趋于混合（图 2，表 1）。Zc 与温跃层上界深度（thermUpper）呈显著正相关，表明随着温跃层上界抬升，鱼群垂向分布重心也随之上移（图 5）。这一结果与 Flood 等[27]在温带分层湖泊中的观测高度一致，表明温跃层位置是塑造鱼类深度利用格局的普遍性因子。不同的是，Flood 等研究的湖泊水深相对均一，而本研究中的牛头山水库具有显著的纵向水深梯度，且在分层后期（10 月）形成明显的深水低氧累积。这为区分温跃层位置与深水低氧对鱼群分布的相对贡献提供了较好的环境梯度背景。10 月鱼群 80% 核心分布区间的下边界对应的 DO 中位数为 2.52 mg/L，说明鱼群主要栖息水层已接近甚至进入低氧胁迫区间。从零模型检验结果看，观测到的鱼群对低氧层占用比例总体上低于随机期望。溶解氧阈值对鱼类栖息地判别具有物种和情境依赖性，不同阈值可能对应不同程度的氧限制[28]。在 3 mg/L 阈值下，三类零模型均表现为负偏差方向，其中 M1 和 M3 达到统计显著水平，M2 虽呈相同趋势但未达到显著水平，可能反映了严格边界约束下零模型检验效能降低，假阴性风险增加。Brooks 等[29]关于鱼类个体运动的研究也表明，3 mg/L 溶氧深度可较好解释其空间利用变化。因此在牛头山水库这类中深水山谷河道型水库中，热分层诱发的深水低氧不仅驱动鱼群对低氧层的非随机回避，也压缩了其垂向可利用生境[5-6,29]。零模型对溶氧阈值具有一定敏感性，在 5 mg/L 阈值下，负偏差方向仍然存在，但 M2 和 M3 负偏差方向一致性下降，表明鱼群对较宽松氧胁迫阈值的回避并不恒定。其可能原因在于，3 mg/L 更接近明显低氧胁迫条件，能够反映鱼群对深水低氧层的直接回避；而 5 mg/L 更可能代表亚适宜或潜在氧胁迫区间，鱼类是否回避该水层还可能受到低氧持续时间、水温、食物资源、种类组成和局地水深结构等因素共同影响。

3.1.2 鱼群水平聚集热点变化　LM 模型结果显示，鱼群聚集强度与水深呈倒 U 型关系，对应的统计最优水深（D^*）约为 14.4 m（95% CI，13.8~15.1 m），表明在观测尺度下，该水深范围内可能形成较高强度的鱼群聚集。低氧胁迫亏缺量与鱼群水平维度的聚集强度呈负向关系（DOdef：β=-1.151±0.444，P=0.022），表明低氧可能会削弱鱼群对特定空间的使用，但统计结果受样本量限制。在 4 个调查月份中，S3 以及临近站点是主要的鱼群聚集区域，这可能和 S3 所在区域具有河库过渡带特征有关。5 月鱼群聚集热点出现由 S3 向 S5 扩展的现象，S5 站点为坝前湖相区。对比同期 YSI 环境剖面数据发现，S3 站点溶氧变化率为 0.91 mg/(L・m)，明显高于 S5 站点的 0.32 mg/(L・m)，说明 S3 水体溶解氧沿深度下降更快，适宜含氧空间受到更强压缩。相比之下，S5 尽管水深更大，但溶氧变化率较低，其中层至深层水体保留了相对更连续的适宜含氧空间，可能为鱼群提供了更稳定的垂向栖息地[5-6]。从生态机制上看，鱼类具有较强的移动能力，其摄食、避敌和栖息地选择过程会促使鱼群在多个生境斑块之间重新分配[30-31]。这一现象与 Brooks 等[29]关于氧热栖息地压缩下鱼类运动响应的认识相一致，即当局地栖息地受热分层和低氧共同限制时，鱼类可能重新分配到氧热条件相对更适宜的水体。与之不同的是，本文水声学指标反映的是鱼群在站点尺度上的聚集强度和空间斑块分布，而非单个个体的连续运动轨迹。国内湖库水声学研究也普遍表明，鱼群空间分布具有显著季节性和斑块性，热点位置常与水深、溶氧、季节背景及地形过渡带相关[11,32-33]。综合来看，水深是影响鱼群聚集格局的重要空间约束因素，同时季节性热分层通过改变深水溶氧结构，同时约束了鱼群的垂向栖息空间和水平聚集格局。

3.2 零模型对低氧回避识别的补充作用

水声学能够提供覆盖全水柱的高分辨率鱼群时空分布信息，已广泛应用于内陆水体鱼类监测、资源评估及分布格局研究[8-9,15]。已有研究较好揭示了鱼群分布的季节变化、空间热点及其与环境因子的统计关联，但在热分层和低氧共同作用的深水水库中，鱼群垂向重心上移既可能与低氧边界抬升有关，也可能同时受到总水深差异、温跃层位置变化及食物资源条件等因素影响[7,10-11,32-33]。仅依据垂向质心变化、深层利用比例下降或鱼群分布与环境因子的相关关系，仍难以区分低氧在其中所起的独立作用。

从方法学角度看，零模型的价值在于提供了“反事实”比较框架，使得传统相关分析中难以回答的方向性问题——即鱼群是否真正“回避”低氧而非仅仅“出现在浅水”——得以检验[12]。与以往研究仅依赖垂向质心变化或相关性分析不同，本文的零模型在控制垂向分布形状的前提下，通过随机化对齐方式，检验低氧层占用是否低于随机期望。三种递进式约束模型的一致性负偏差结果，增强了“低氧驱动”而非“水深或温跃层位置混杂”这一因果推断的稳健性。本文进一步表明，在同步环境剖面和垂向箱数据基础上，零模型能够用于检验鱼群对低氧边界是否存在超出随机预期的回避信号。本文采用的递进式零模型设计，回应了 Kalyuzhny[13]指出的循环位移可能因首尾回接而引入假阳性的批评，使机制辨析建立在更严格的约束比较之上。不同约束条件下负偏差方向总体一致，说明深层利用下降不能完全由整体平移或边界效应解释，低氧边界抬升可能是其中重要的约束因素。因此，该方法对于识别热分层—低氧背景下鱼群垂向压缩的潜在低氧约束作用具有较好的应用潜力[5-6,12-13,29]。

3.3 管理启示与研究局限

3.3.1 管理启示　牛头山水库近年来通过增殖放流等手段发展保水渔业。在全球湖泊脱氧背景下，分层期深水低氧不仅是水质风险源（如底泥释放），也是鱼类栖息的生态胁迫源[3,34-36]。基于本研究发现，建议将深层低氧水层的抬升纳入分层期生态风险监测的核心指标体系，并将约 14~15 m 水深带与 S3 站点邻域作为重点监测单元。建议在分层发展期（5 月）与低氧峰值期（10 月）提高剖面与声学巡测频次，为水位调度与增氧/混合等措施评估提供依据[37-38]。在满足防洪与供水安全前提下，尽量避免大幅度水位变化与低氧高风险期重叠。与其他中深水或深水型水库研究相比，牛头山水库鱼群空间响应具有一定共性。已有研究表明，水库热分层可促进深层低氧累积，并通过改变水体的适宜含氧空间影响鱼类栖息地利用[4-6]；同时，鱼群聚集高值区往往与河库过渡带、弯曲深槽或特定水深地形单元有关[7,25]。本研究提出分析框架和相关结论可为同类型水库分层期鱼类栖息地风险识别和重点监测单元划定提供参考。对于浅水型、水体混合频繁、低氧不明显或鱼类群落以底栖耐低氧种类为主的水库，具体的主要栖息水层、低氧回避阈值和热点位置仍需结合各水库的地形、水动力过程和鱼类群落组成重新校准。

3.3.2 研究局限性　总体而言，本文主要结论在合理阈值设定、零模型约束条件和替代分析框架下保持一致，说明核心判断具有较好的稳健性；但部分统计量，尤其是宽松阈值条件下的偏差强度和局地环境因子的增量解释度，仍可能受样本量和规则设定限制。已有研究表明，滤食性鱼类放养和生物操纵过程会改变浮游植物群落结构和叶绿素 a 水平，鲢、鳙等大型滤食鱼类与初级生产过程之间存在密切联系[11,33,39]。尽管局地叶绿素水平在不同水域之间表现出较稳定差异趋势，但在本文中 log(Chl.a)并未对 LM 模型提供显著增量解释（ΔAICc = 6.96，P = 0.351）。其原因可能是，在鲢、鳙等占全物种总生物量 55.31% 的情况下，声学指标（FPCM、FPUA）存在一定偏差[8,26,40]。同时也受限于样本量（n=20），LM 模型难以进一步探究叶绿素水平对鱼群分布解释度的增量作用。在牛头山水库中，鱼群对 3 mg/L 低氧阈值表现出较一致的低氧回避信号，但受水声学方法局限，物种间差异无法通过单一频声学数据区分[36,41-42]。未来应结合 eDNA 宏条形码[43]、鱼类遥测（如声学标记）[44]或多频声学分类技术[45]，解析不同功能群鱼类对热分层与低氧梯度的差异化响应[36,41,46]。此外，本研究仅开展了 4 个航次的水声学调查，这些航次可作为不同热结构状态下的代表性观测月份，但仍难以捕捉热分层演变过程中鱼群分布的连续动态响应[47-48]。未来可结合高频自动剖面站或固定式声学监测设备，实现对热分层—低氧动态过程与鱼群迁移行为的高时间分辨率追踪[30,47]。

4 结论

1）牛头山水库鱼群空间分布表现出“热分层—深水低氧—垂向压缩—水平热点重分配”的响应特征。分层期鱼群垂向分布重心显著上移，Zc 中位数由混合期的 12.19 m 降至分层期的 7.54 m，80%核心分布区间同步变浅并收缩，表明深水低氧抬升对鱼群垂向栖息空间具有明显约束作用。水平分布上，鱼群聚集热点在河库过渡带及其邻近中等水深区域重复出现，鱼群分布累积斑块强度与水深呈倒 U 型关系，最优水深约为 14.4 m；在控制水深结构和季节差异后，低氧胁迫亏缺量对鱼群分布累积斑块强度呈负向关系，说明热分层—低氧不仅压缩鱼群垂向可利用水层，也可能削弱鱼群对局地空间的持续利用强度，并促使鱼群在不同热—氧条件的生境斑块之间重新分配。

2）本文基于同步水声学调查、水温—溶解氧剖面和站点尺度热点斑块识别，形成了一个同时观测低氧在垂向和水平两个维度上生态效应的分析框架。在垂向维度上，零模型通过构建随机期望基线，检验观测到的低氧层占用比例是否低于随机预期，从而为鱼群对深水低氧的回避提供了传统相关分析难以获得的方向性证据；在水平维度上，累积斑块强度（CPI）将鱼群热点由空间图像转化为可比较的站点尺度指标，使低氧程度对鱼群聚集强度的影响能够被进一步量化。该框架有助于将“鱼群是否回避低氧层”和“低氧是否改变水平聚集热点”两个问题纳入同一观测体系，可为中深水山谷河道型水库分层期鱼类栖息地压缩、低氧风险识别和重点监测单元划定提供方法参考。

5 附录

附录 I~V 见电子版（DOI 10.18307/2027.0231）。

6 参考文献

[1] Boehrer B, Schultze M. Stratification of lakes. *Reviews of Geophysics*, 2008, **46**(2): 2006RG000210. DOI: 10.1029/2006rg000210.

[2] Jansen J, Simpson GL, Weyhenmeyer GA *et al*. Climate-driven deoxygenation of northern lakes. *Nature Climate Change*, 2024, **14**(8): 832-838. DOI: 10.1038/s41558-024-02058-3.

[3] Zhang YB, Shi K, Woolway RI *et al*. Climate warming and heatwaves accelerate global lake deoxygenation. *Science Advances*, 2025, **11**(12): eadt5369. DOI: 10.1126/sciadv.adt5369.

[4] Li N, Yang B, Huang TL *et al*. Hypolimnetic *Anoxia* and sediment oxygen demand during stratification in a drinking water reservoir. *Journal of Soils and Sediments*, 2021, **21**(10): 3380-3391. DOI: 10.1007/s11368-021-02976-1.

[5] Eby LA, Crowder LB. Hypoxia-based habitat compression in the Neuse River Estuary: Context-dependent shifts in behavioral avoidance thresholds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2002, **59**(6): 952-965. DOI: 10.1139/f02-067.

[6] Kraus RT, Knight CT, Farmer TM *et al*. Dynamic hypoxic zones in Lake Erie compress fish habitat, altering vulnerability to fishing gears. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2015, **72**(6): 797-806. DOI: 10.1139/cjfas-2014-0517.

[7] Meng ZH, Hu FF, Xiang M *et al*. Spatiotemporal dynamics of fish density in a deep-water reservoir: Hydroacoustic assessment of aggregation patterns and key drivers. *Animals*, 2025, **15**(7): 1068. DOI: 10.3390/ani15071068.

[8] Pollom RA, Rose GA. A global review of the spatial, taxonomic, and temporal scope of freshwater fisheries hydroacoustics research. *Environmental Reviews*, 2016, **24**(3): 333-347. DOI: 10.1139/er-2016-0017.

[9] Draštík V, Godlewska M, Balk H *et al*. Fish hydroacoustic survey standardization: A step forward based on comparisons of methods and systems from vertical surveys of a large deep lake. *Limnology and Oceanography*: *Methods*, 2017, **15**(10): 836-846. DOI: 10.1002/lom3.10202.

[10] Hao L, Lin HB, Cui SK *et al*. Spatial and temporal distribution patterns of fish in large deep-water lakes and their association with environmental factors assessed through hydroacoustic methods: A case study of Qiandao Lake, China. *Water*, 2024, **16**(24): 3543. DOI: 10.3390/w16243543.

[11] Huang G, Cao JQ, Heng WJ *et al*. The characteristics of spatio-temporal distributions of fish resources in the Danjiangkou Reservoir based on hydroacoustic assessment. *J Lake Sci*, 2025, **37**(3): 963-987. DOI: 10.18307/2025.0333. [黄耿, 曹俊启, 衡武警等. 基于水声学探测的丹江口水库鱼类资源时空分布特征. 湖泊科学, 2025, **37**(3): 963-987.]

[12] Gotelli NJ, Ulrich W. Statistical challenges in null model analysis. *Oikos*, 2012, **121**(2): 171-180. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x.

[13] Kalyuzhny M. Null models for community dynamics: Beware of the cyclic shift algorithm. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, **29**(6): 1085-1093. DOI: 10.1111/geb.13083.

[14] Muška M, Tušer M, Frouzová J *et al*. Real-time distribution of pelagic fish: Combining hydroacoustics, GIS and spatial modelling at a fine spatial scale. *Scientific Reports*, 2018, **8**: 5381. DOI: 10.1038/s41598-018-23762-z.

[15] Simmonds J, MacLennan D. Fisheries Acoustics: Theory and Practice. Chichester: Wiley, 2005 DOI: 10.1002/9780470995303.

[16] Aglen A. Empirical results on precision-effort relationships for acoustic surveys. ICES CM, 1989, **13**: 30.

[17] Sinnott R W. Virtues of the Haversine. *Sky and Telescope*, 1984, **68**(2): 158.

[18] Anderson MJ, Walsh DCI. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing *Ecological Monographs*, 2013, **83**(4): 557-574. DOI: 10.1890/12-2010.1.

[19] Li J, Heap AD. A review of spatial interpolation methods for environmental scientists. Canberra: Geoscience Australia, 2008.

[20] Hengl T. A practical guide to geostatistical mapping. Amsterdam: Hengl, 2009.

[21] Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 2010, **1**(1): 3-14. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.

[22] Tibshirani R J, Efron B. An introduction to the bootstrap. London: Chapman & Hall, 1993: 1-436.

[23] Hurvich CM, Tsai CL. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 1989, **76**(2): 297-307. DOI: 10.1093/biomet/76.2.297.

[24] Guthery FS, Burnham KP, Anderson DR. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. *The Journal of Wildlife Management*, 2003, **67**(3): 655. DOI: 10.2307/3802723.

[25] Lin PC, Chen L, Gao XC *et al*. Spatiotemporal distribution and species composition of fish assemblages in the transitional zone of the Three Gorges Reservoir, China. *Water*, 2020, **12**(12): 3514. DOI: 10.3390/w12123514.

[26] Kerschbaumer P, Tritthart M, Keckeis H. Abundance, distribution, and habitat use of fishes in a large river (Danube, Austria): Mobile, horizontal hydroacoustic surveys *vs*. a standard fishing method. *ICES Journal of Marine Science*, 2020, **77**(5): 1966-1978. DOI: 10.1093/icesjms/fsaa081.

[27] Flood B, Wells M, Dunlop E *et al*. Vertical oscillations of the thermocline caused by internal waves modify coldwater pelagic fish distribution: Results from a large stratified lake. *Journal of Great Lakes Research*, 2021, **47**(5): 1386-1399. DOI: 10.1016/j.jglr.2021.06.010.

[28] Plumb JM, Blanchfield PJ. Performance of temperature and dissolved oxygen criteria to predict habitat use by lake trout (*Salvelinus namaycush*)This paper is part of the series “Forty Years of Aquatic Research at the Experimental Lakes Area”. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2009, **66**(11): 2011-2023. DOI: 10.1139/f09-129.

[29] Brooks JL, Lédée EJI, Larocque SM *et al*. The influence of thermal and hypoxia induced habitat compression on walleye (*Sander vitreus*) movements in a temperate lake. *Movement Ecology*, 2025, **13**(1): 1. DOI: 10.1186/s40462-024-00505-6.

[30] Cooke SJ, Martins EG, Struthers DP *et al*. A moving target—incorporating knowledge of the spatial ecology of fish into the assessment and management of freshwater fish populations. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2016, **188**(4): 239. DOI: 10.1007/s10661-016-5228-0.

[31] Schindler DE, Scheuerell MD. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos*, 2002, **98**(2): 177-189. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.980201.x.

[32] Sun MB, Gu XH, Zeng QF, *et al*. Seasonal and daily spatial distribution of fish in Lake Tianmu based on the hydroacoustic method. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(17): 5597-5605. DOI: 10.5846/stxb201401010001. [孙明波，谷孝鸿，曾庆飞等. 基于水声学方法的天目湖鱼类季节和昼夜空间分布研究. 生态学报, 2015, **35**(17): 5597-5605.]

[33] Song D, Du X, Jin X *et al*. The characteristics of spatial-temporal distributions of fish resources in Lake Jingpo based on hydroacoustic assessment. *J Lake Sci*, 2022, **34**(6): 2095-2104. DOI: 10.18307/2022.0630. [宋聃，都雪，金星等. 基于水声学探测的镜泊湖鱼类时空分布特征及资源量评估. 湖泊科学, 2022, **34**(6): 2095-2104.]

[34] Jane SF, Hansen GJA, Kraemer BM *et al*. Widespread deoxygenation of temperate lakes. *Nature*, 2021, **594**(7861): 66-70. DOI: 10.1038/s41586-021-03550-y.

[35] Guan HP, Chen XQ, Jin Y *et al*. Hypolimnetic oxygen depletion by sediment-based reduced substances in a reservoir formerly affected by acid mine drainage. *Ecological Indicators*, 2023, **151**: 110301. DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.110301.

[36] Pollock MS, Clarke LMJ, Dubé MG. The effects of hypoxia on fishes: From ecological relevance to physiological effects. *Environmental Reviews*, 2007, **15**: 1-14. DOI: 10.1139/a06-006.

[37] Beutel MW, Horne AJ. A review of the effects of hypolimnetic oxygenation on lake and reservoir water quality. *Lake and Reservoir Management*, 1999, **15**(4): 285-297. DOI: 10.1080/07438149909354124.

[38] Mi CX, Rinke K, Shatwell T. Optimizing selective withdrawal strategies to mitigate hypoxia under water-level reduction in Germany's largest drinking water reservoir. *Journal of Environmental Sciences*: *China*, 2024, **146**: 127-139. DOI: 10.1016/j.jes.2023.06.025.

[39] Zhang CS, Mei F, Luo B *et al*. Phytoplankton control by stocking of filter-feeding fish in a subtropical plateau reservoir, southwest China. *Frontiers in Marine Science*, 2023, **10**: 1251469. DOI: 10.3389/fmars.2023.1251469.

[40] Guo AH, Yuan JL, Chu TJ *et al*. Hydroacoustic assessment of fish resources in three reservoirs: The effects of different management strategies on fish density, biomass and size. *Fisheries Research*, 2019, **215**: 90-96. DOI: 10.1016/j.fishres.2019.03.002.

[41] Wang ZX, Pu DC, Zheng JS *et al*. Hypoxia-induced physiological responses in fish: From organism to tissue to molecular levels. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, **267**: 115609. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2023.115609.

[42] McBryan TL, Anttila K, Healy TM *et al*. Responses to temperature and hypoxia as interacting stressors in fish: Implications for adaptation to environmental change. *Integrative and Comparative Biology*, 2013, **53**(4): 648-659. DOI: 10.1093/icb/ict066.

[43] Xiong F, Shu L, Zeng HH *et al*. Methodology for fish biodiversity monitoring with environmental DNA metabarcoding: The primers, databases and bioinformatic pipelines. *Water Biology and Security*, 2022, **1**(1): 100007. DOI: 10.1016/j.watbs.2022.100007.

[44] Cooke SJ, Midwood JD, Thiem JD *et al*. Tracking animals in freshwater with electronic tags: Past, present and future. *Animal Biotelemetry*, 2013, **1**(1): 5. DOI: 10.1186/2050-3385-1-5.

[45] Gugele SM, Widmer M, Baer J *et al*. Differentiation of two swim bladdered fish species using next generation wideband hydroacoustics. *Scientific Reports*, 2021, **11**: 10520. DOI: 10.1038/s41598-021-89941-7.

[46] Rosenfeld J, Lee R. Thresholds for reduction in fish growth and consumption due to hypoxia: Implications for water quality guidelines to protect aquatic life. *Environmental Management*, 2022, **70**(3): 431-447. DOI: 10.1007/s00267-022-01678-9.

[47] Zhang YN, Gao XP, Sun BW *et al*. Tracking thermal structure evolution: An objective practice in a stratified reservoir based on high-frequency measurements. *Journal of Hydrology*: *Regional Studies*, 2022, **39**: 100989. DOI: 10.1016/j.ejrh.2022.100989.

[48] Brooks JL, Midwood JD, Smith A *et al*. Internal seiches as drivers of fish depth use in lakes. *Limnology and Oceanography*, 2022, **67**(5): 1040-1051. DOI: 10.1002/lno.12055.