

基于 ADCP 回声的黑潮-亲潮混合区浮游动物昼夜垂直迁移研究*

李琦¹ 陈朝晖^{1,2}

(1. 中国海洋大学 深海圈层与地球系统前沿科学中心/物理海洋教育部重点实验室 山东青岛 266100; 2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室 山东青岛 266237)

摘要 利用深海潜标所搭载的声学多普勒流速剖面仪(acoustic doppler current profiler, ADCP)得到的后向散射强度 S_v , 研究了黑潮-亲潮混合区浮游动物的垂向分布、其昼夜垂直迁移(diel vertical migration; DVM)的基本特征、多时间尺度变化及对反气旋式中尺度暖涡的响应。结果表明: 该海区的浮游动物主要分布在 200 m 以浅的上层海洋和 300~800 m 之间的中层海洋。上层浮游动物受浮游植物影响, 生物量春秋多、夏冬少; 分布深度夏季最浅、秋冬逐渐加深。中层浮游动物受水温影响, 生物量春夏多、秋冬少; 分布深度春夏深、秋冬浅。400 m 层的浮游动物存在显著的 DVM 行为, 表现为昼沉夜浮, 年平均 DVM 幅度、时长和速度分别约为 200 m, 2 h 和 2.8 cm/s, 瞬时速度可高达 9 cm/s。DVM 具有显著的多时间尺度变化特征。季节上, 受浮游植物生物量和垂向分布的影响, DVM 强度春季最强、秋冬次之、夏季最弱, DVM 幅度(速度)夏季最大、春季次之、秋冬小。DVM 起止时间由光照控制, 与日落日出时刻的季节变化同步。季节内, DVM 强度的变化与水温 and 流速相关。DVM 强度随温度的升高(降低)而增强(减弱), 并受到水平强流的削弱。通过个例研究, 首次提出暖涡总体上抑制 DVM, 但涡旋不同位置对其影响不同: 暖涡边缘的水平强流减弱 DVM 强度, 而暖涡中心的高温减小 DVM 幅度。研究结果填补了黑潮-亲潮混合区浮游动物 DVM 研究的空缺, 为该海区生态模型的优化和渔业资源的评估与预测奠定了基础。

关键词 声学多普勒流速剖面仪回声; 黑潮-亲潮混合区; 浮游动物昼夜垂直迁移; 多时间尺度变化; 中尺度涡

中图分类号 P735 doi: 10.11693/hyhz20211000250

浮游动物的昼夜垂直迁移(diel vertical migration, DVM)是海洋和淡水生态系统中普遍存在的现象, 代表物种有海洋桡足类和淡水枝角类(刘顺会等, 2008)。浮游动物进行 DVM 的原因是多方面的, 主要是为了逃避捕食者, 以保证自身的生存和种群的维持(张武昌, 2000; Brierley, 2014; Thygesen *et al.*, 2019)。常规类型的 DVM 表现为昼沉夜浮: 浮游动物夜晚上升到表层摄食, 白天下沉到深层栖息。海洋浮游动物通常从

200~1 000 m 的海洋中层长距离迁移数百米至 200 m 以上的海洋表层, 该现象普遍发生在世界各大洋, 是地球上最大规模的生物迁移(Behrenfeld *et al.*, 2019)。作为食物链重要的一环, 浮游动物摄食浮游植物并被鱼类捕食(刘镇盛等, 2013), 通过 DVM 将海洋上层浮游植物固定的碳输送到深层, 然后在深层呼吸、代谢、排遗和被捕食, 成为碳的垂向输送以及海洋中层能量和物质补充的重要途径, 对海洋生态和生物地

* 中央高校基本科研业务费专项, 202172001 号; “鳌山人才”优秀青年学者计划项目, 2017ASTCP-ES05 号; 山东省“泰山学者”青年专家项目, tsqn201812022 号。李琦, 硕士研究生, E-mail: liqi6550@stu.ouc.edu.cn

通信作者: 陈朝晖, 教授, E-mail: chenchaohui@ouc.edu.cn

收稿日期: 2021-10-18, 收修改稿日期: 2021-11-28

球化学循环有重要的影响(Doney *et al.*, 2013; 孙栋等, 2017; Archibald *et al.*, 2019)。DVM 现象在约 200 a 前首次被观察到, 现今的研究手段包括浮游生物拖网、沉积物捕获器捕获、光学和声学设备探测等(孙栋等, 2017)。前两种研究方式效率低、范围窄且非实时, 光学和声学研究通过利用回波可进行大范围的高效探测。光波在海水中的穿透深度很浅, 仅限于海洋表层观测; 而声波的水体穿透能力强, 可对立体的海洋进行全方位探测, 因此被广泛应用于海洋渔业和生态学。早在二战期间, 人们利用声呐等声学仪器发现大洋中广泛存在声散射层, 在海洋中层和表层间发生垂直移动且日变化显著, 后续研究表明该现象与中层海洋动物的 DVM 有关(Benoit-Bird *et al.*, 2016)。

当前, 海洋观测中常用的声学设备包括鱼探仪、声学多普勒流速剖面仪(acoustic doppler current profiler, ADCP)和其他类型的声呐, 可搭载在固定或移动平台上进行观测。其中, ADCP 既可安装在船底进行走航观测, 获取大范围的回声剖面, 又可安装在潜标、浮标等固定平台上, 获取定点回声剖面的时间序列。以上两种方式可分别用于研究 DVM 的空间分布和时间变化。此外, ADCP 同步测得的海水流速以及船载或潜、浮标同步观测的水温、营养盐、叶绿素和生物量等要素, 可为研究 DVM 对水文、生物和化学环境变化的响应提供数据支撑。

船载观测通常结合高低频 ADCP 来分辨多种尺寸的海洋动物及其 DVM 的空间分布。比如, Luo 等(2000)结合船载 150 kHz ADCP 和 12 kHz 声呐, 发现中层鱼 DVM 的平均深度为 3~4 cm/s, 最大速度为 10~13 cm/s; 浮游动物 DVM 的平均速度为 2 cm/s, 最大速度为 8 cm/s。潜标通常搭载 75 kHz ADCP, 可用于研究 DVM 的长时间变化和对典型海洋-大气过程(如: 中尺度涡、台风等)的响应。Inoue 等(2016)基于西北太平洋副热带环流圈的生物地球化学潜标 S1 的观测, 发现与浮游动物 DVM 有关的上散射层深度随冬季混合层的加深而增加, 最深可达 200 m; 中尺度涡旋过境引起混合层的加深和再层化过程可显著影响上层浮游植物的分布, 从而影响浮游动物的 DVM 强度。Potiris 等(2018)在地中海观测到浮游动物 DVM 速度随风暴期间的海表降温、云量和风速的增加而减弱。Yang 等(2019)发现南海北部陆坡处浮游动物的 DVM 强度在强台风期间减弱, 浮游动物迁移到深层

以躲避强流。

国内采用声学方法研究海洋浮游动物的 DVM 起步较晚, 从 20 世纪 80 年代我国引入声学观测设备后才逐渐开始, 关注的海域主要为近海及边缘海上层水体, 代表性文章有: 李芳钰等(2012), 陈钊等(2016)和徐亚军等(2016)。有关深远海 DVM 的综合性研究较少(孙栋等, 2017)。作为距离我国最近的远洋渔业捕捞区, 黑潮-亲潮混合区(142°~160°E, 35°~40°N)营养物质丰富, 浮游动、植物的种类和数量多, 是秋刀鱼、柔鱼和鲑鱼等远洋经济鱼类重要的栖息地(马超等, 2018)。作为上述经济鱼类的饵料, 浮游动物在夜间垂直迁移到海洋上层, 吸引大量鱼群前来捕食, 有利于海洋鱼类的捕捞。因此, 厘清该海区浮游动物 DVM 的时空分布和强度变化, 对今后开展精准捕捞和提升捕捞效率具有重要的意义。此外, 黑潮-亲潮混合区的海洋动力过程丰富, 中纬度风暴频发(Qiu *et al.*, 2010), 特别是黑潮延伸体主轴常年向北甩出大量反气旋式的中尺度暖涡(Sugimoto *et al.*, 2017), 为研究水文和气象环境变化对浮游动物 DVM 的影响提供了良好的试验场。然而, 由于缺乏长期、系统的现场观测, 目前对该海区浮游动物 DVM 的基本特征及影响机制的认识较为匮乏。本文基于西北太平洋黑潮延伸体定点观测系统(Kuroshio extension mooring system, KEMS)的深海潜标所搭载的 ADCP 回声等数据, 综合研究了黑潮-亲潮混合区浮游动物的垂向分布、DVM 的基本特征、多时间尺度变化及其对暖涡的响应。

1 数据与方法

1.1 数据介绍

KEMS 现有 5 套横跨黑潮延伸体主轴的 6 000 m 级深海潜标(M1~M5, 图 1a)。其中, M2 潜标(39°N, 150°E)位于黑潮-亲潮混合区, 其时间跨度长(2016 年 4 月至今)、数据完整度高。潜标主浮体位于 500 m, 上面搭载了两台 Long Ranger 75 kHz ADCP, 分别设置为上打和下打。ADCP 的时间分辨率为 1 h, 观测量程为 640 m, 垂向分为 37 层, 每层厚度为 16 m。将上下两个 ADCP 拼接, 可获得上 1 000 m 的流速和回声强度数据。此外, 在潜标 100, 400, 1 500 和 5 500 m 处还安装有温盐深仪(conductivity temperature depth, CTD), 观测的时间分辨率为 5 min。为研究该海区浮游动物 DVM 的基本特征及其季节和季节内变化, 选

取 M2 潜标 2016 年 4 月至 2017 年 5 月共 1 年的连续观测数据。该时间段内有较多的中尺度涡过境, 适于开展不同海洋动力环境对 DVM 影响的研究。

此外, 通过哥白尼海洋环境监测中心(copernicus-marine environment monitoring service, CMEMS, <https://marine.copernicus.eu/>)获取了 2016 年日平均的海表面高度(sea surface height, SSH)、海表面温度(sea surface temperature, SST)和海表面叶绿素浓度(chlorophyll, CHL), 以展示黑潮-亲潮混合区的年平均动力和生态环境特征(图 1)。

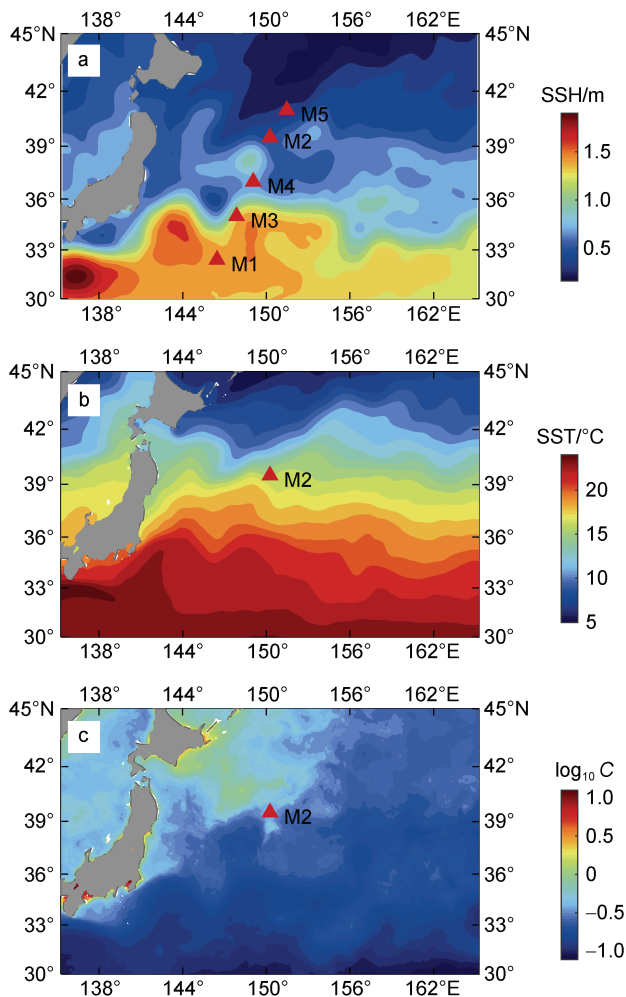


图 1 2016 年平均的黑潮-亲潮混合区动力和生态环境

Fig.1 Dynamical and ecological environments in the Kuroshio-Oyashio mixed zone in 2016

注: a: 海表面高度 (sea surface height, SSH); b: 海表面温度(sea surface temperature, SST); c: C 表示海表面叶绿素浓度(chlorophyll, CHL), 单位: mg/m^3

1.2 ADCP 数据处理

根据陈子飞等(2021)提出的深海锚系潜标 ADCP

数据处理方法, 依次通过旁瓣干扰、速度与良好率、横摇与纵摇和速度误差与相关幅值对数据进行质控。

ADCP 测得的垂向流速通常被近似为浮游动物 DVM 速度。由于 ADCP 随主浮体存在一定的垂向运动, 所以需要将测得的垂向流速减去 ADCP 自身的垂向运动速度, 从而得到实际的 DVM 速度 w (Luo *et al.*, 2000)。通过分析发现, 上 100 m 的垂向速度基本一致, 故将其深度平均值作为 ADCP 的垂向运动速度。进一步对 w 进行 1 d 的滑动平均, 再进行样条插值, 最终得到可用的 DVM 速度。此外, 由于 DVM 期间浮游动物的位置随时间和深度变化, 只出现在 ADCP 的部分观测层中, 所以选取迁移时间段内的最大速度作为 DVM 速度, 以避免通过时间平均对 DVM 速度的低估(Potiris *et al.*, 2018)。

通过直接插值连接上下两台 ADCP 数据会导致连接处出现偏小的数据带, 因此, 首先去除每台 ADCP 的第一层数据, 再进行插值得到垂向衔接平滑的剖面。由于潜标 ADCP 存在垂向的运动, 所以将不同时刻剖面的数据点统一插值到 50~1 000 m 之间间隔为 10 m 的深度层。最后, 将温盐剖面进行不等距的上层加密插值, 并将其时间间隔平均为 1 h, 以保证与 ADCP 采样频率一致。

1.3 声体积后向散射强度(volumetric backscattering strength; S_v)

ADCP 测流原理是捕捉水中各类悬浮粒子的声波散射, 其发射的声波波长一般为 mm 至 cm 量级, 主要被尺寸与声波长度相当或稍小的浮游动物及小尺寸鱼、气泡等散射。75 kHz ADCP 发射的声波波长为 20 mm, 足以分辨典型的海洋浮游动物, 如: 桡足类(~1 mm)、翼足类(~1 cm)和磷虾(~1 cm)等(Teledyne RD Instruments, 2011)。散射声波的粒子浓度越大, 后向散射的回声数越多, 仪器接收到的回声强度 E 越大。回声强度 E 受水体对声波的吸收影响, 随测量层到换能器距离的增大而减弱, 无法反映悬浮粒子浓度的真实情况, 因此, 需要转换为后向散射强度 S_v 。研究表明, S_v 和生物量成正比, 可作为表征生物量的指标(Inoue *et al.*, 2016)。 S_v 的计算参考 ADCP 厂商 TRDI 给出的最新公式(Mullison, 2017):

$$S_v = C + 10 \log_{10}[(T_x + 273.16 R^2)] - L_{\text{DBM}} - P_{\text{DBW}} + 2\alpha R + 10 \log_{10}[10^{k_c(E-E_r)/10} - 1] \quad (1)$$

公式(1)对前人给出的经典公式(Deines, 1999; Gostiaux *et al*, 2010)做了进一步的修正, 避免了随机误差的干扰, 适用于多种类型的后向散射水体环境。其中, C 为常数; L_{DBM} 是声脉冲发射长度; P_{DBW} 是声脉冲发射功率; 均与 ADCP 仪器自身有关。根据 Mullison (2017)提供的公式和参数, 本研究所用型号的 ADCP 的常数 C 取 -166.94 dB, P_{DBW} 取 23.8 dB, 而 L_{DBM} 通过声脉冲长度 X_{mt} 进一步计算得到 ($L_{\text{DBM}} = 10 \log_{10} X_{\text{mt}}$, X_{mt} 在 WinADCP 的 file details 中可查); T_x 是换能器测的温度($^{\circ}\text{C}$); α 为水体声吸收系数, 取典型值 0.023 ; R 是沿波束方向从测量层到换能器的声脉冲回路路径长度 $\left[R = \frac{R_1 + D/4 + (n-1)D}{\cos \theta} \right]$,

R_1 是第一层中心距换能器的距离, D 是层厚, n 是层数, θ 是换能器相对垂向的倾角; k_c 是声信号强度转换系数, 取 0.6 dB/count, count 是记录回声强度的特定单位; E_r 为换能器接收声脉冲信号强度本底噪声, 校准值为 50 dB, 这里取测量最小值, 以避免计算结果出现复数。

2 结果与分析

2.1 浮游动物的垂向分布特征

如图 2a 所示, 海洋上 1000 m 存在两个强声散射层, 分别主要位于 200 m 以浅的上层海洋和 $300 \sim 800$ m 之间的中层海洋, 对应不同种类的浮游动物。附近渔

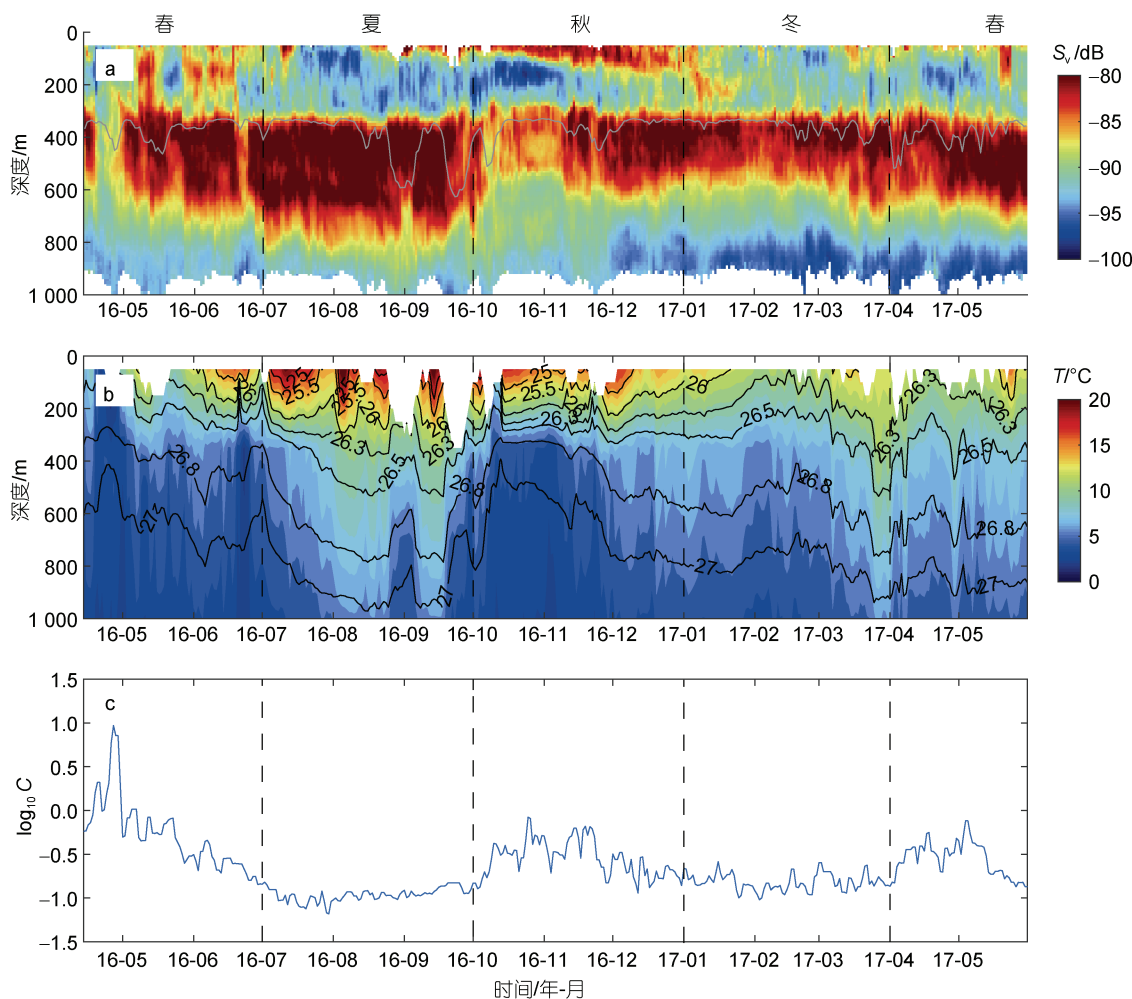


图 2 海洋上 1000 m 浮游动物和环境因子的时空分布

Fig.2 Temporal and spatial distributions of zooplankton and environmental factors above 1000 m

注: S_v : 声体积后向散射强度, a 中灰线表示 ADCP 的位置, 竖直虚线为四季的分界线(春: 4~6 月, 夏: 7~9 月, 秋: 10~12 月, 冬: 1~3 月)下同; T : 温度, b 中黑色等值线为位势密度异常 σ_θ (单位: kg/m^3); C 表示海表面叶绿素浓度, 单位: mg/m^3 , 取以 M2 潜标为中心、 1° 范围内的平均值

场的表层生物采样表明, 该海区浮游动物以桡足类、背囊类、毛颚类及水母类为主要组成大类, 受高温高盐黑潮水的影响, 物种以广温广盐性暖水种居多(靳少非等, 2014)。同纬度日本沿岸的浮游动物采样发现, 0~150 m 之间以桡足类的真哲水蚤和太平洋长腹水蚤为主; 150~500 m 之间以 3 种哲水蚤为主, 具有明显的垂向迁移特征(Yamaguchi *et al.*, 2014)。

海洋上层和中层浮游动物的生物量和垂向分布均呈现明显的季节变化, 但两层的变化规律有所不同。海洋上层浮游动物的生物量春秋多、夏冬少, 与春秋两季叶绿素浓度的双峰分布一致(图 2a, 2c); 其分布深度夏季最浅, 位于 100 m 以上, 从 10 月开始直至次年的 1 月, 逐渐向下扩展到 200 m。浮游动物垂向分布加深的时间和深度与 Kobari 等(2008)在该海区观测的叶绿素浓度最大层的变化特征一致, 表明秋冬混合层的加深能够带来深层营养盐, 使浮游植物的垂向分布向下扩展, 浮游动物的分布深度随之加深(Inoue *et al.*, 2016)。上述分析表明, 上层海洋浮游动物的生物量和垂向分

布的季节变化直接受浮游植物的调控。

海洋中层浮游动物的生物量春夏多、秋冬少, 随水温的降低而减少(图 2a, 2b)。同纬度海区上 2 000 m 的浮游动物采样表明, 各物种数量在 500~1 500 m 之间最多; 物种尺寸随深度变化, 较大的物种分布在 500 m 以下; 500 m 以深水体中的物种数量从春季到秋季较大, 而在晚秋和早冬最小(Deevey *et al.*, 1977)。4 月底至 5 月初以及 10~11 月中旬期间, 冷水上涌, 生物量锐减, 很可能与亲潮水向南入侵有关。浮游动物分布深度的上限基本稳定在 300~400 m 之间, 而其下限与 $26.8\sigma_\theta$ 等密度线变化趋势一致, 呈现春夏深、秋冬浅的特征(图 2a, 2b)。该现象可能与春夏季水温升高, 部分物种(如: 太平洋长腹水蚤)为躲避暖水而迁移到深层有关(Sun *et al.*, 2011)。

2.2 DVM 的基本特征

如图 3 所示, 不同季节的 S_v 均呈现显著的日周期变化, 反映了浮游动物的 DVM。上 1 000 m 存在多个 DVM 层, 从浅到深依次为 200 m 层(春夏较为明显, 图 3a, 3b), 400 m 层和 800 m 层(春冬比较明显, 图 3a,

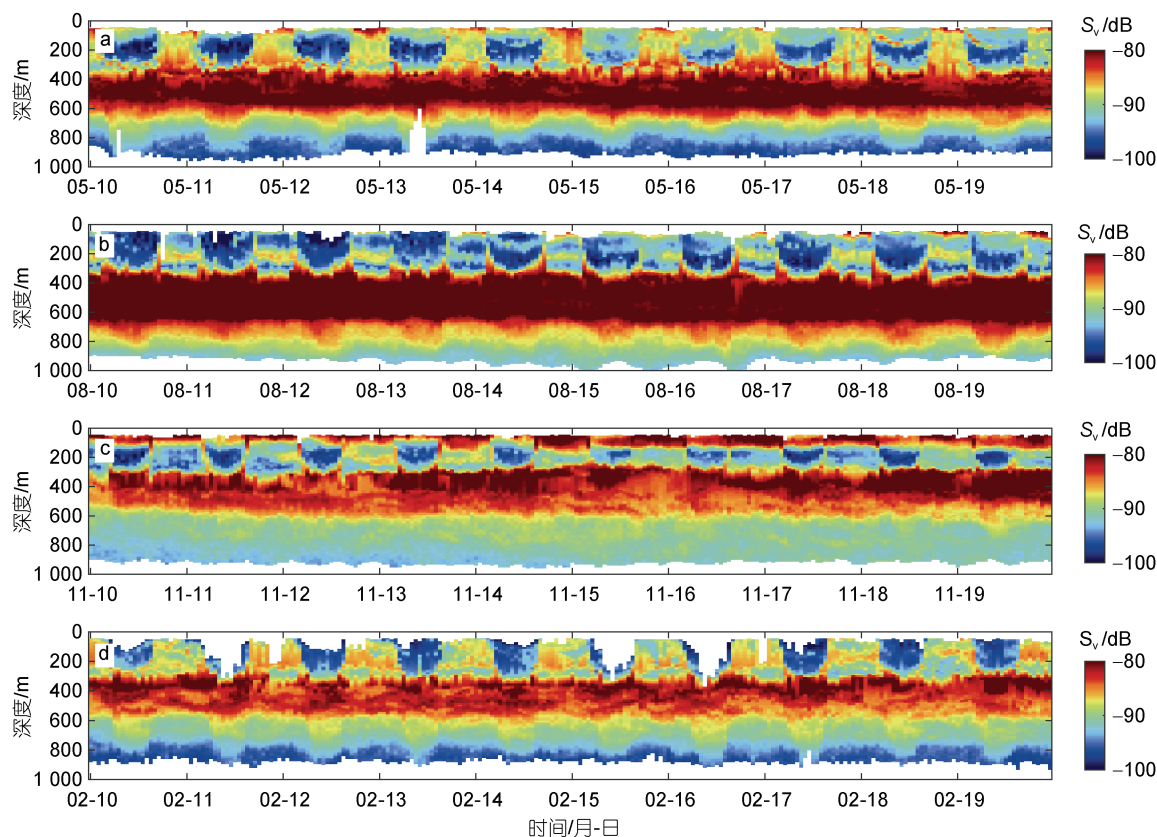


图 3 四季中间 10 d 的 S_v

Fig.3 S_v during 10 days in the middle of the four seasons

注: a: 春季(2017 年); b: 夏季(2016 年); c: 秋季(2016 年); d: 冬季(2017 年)

3d)。声学探测和生物采样结果表明,进行 DVM 的浮游动物在 400~500 m 间主要是蛇鼻鱼,600~800 m 间主要是灯笼鱼(Ariza *et al.*, 2016)。下面仅讨论全年都显著的 400 m 至表层的 DVM。

将每天相同时刻的 S_v 取平均,得到全年平均的 DVM 模式(图 4a)。上下散射层的平均位置分别位于

130 m 以上和 330 m 以下, DVM 轨迹位于 130~330 m 之间, DVM 幅度最小为 200 m。由 DVM 轨迹可知,浮游动物大约在傍晚 18:00~20:00 从白天所在的下散射层迁移到上散射层摄食,在天亮 4:00~6:00 向下迁移回到栖息层,垂向迁移基本上均在日落和日出时刻前后 2 h 内完成。

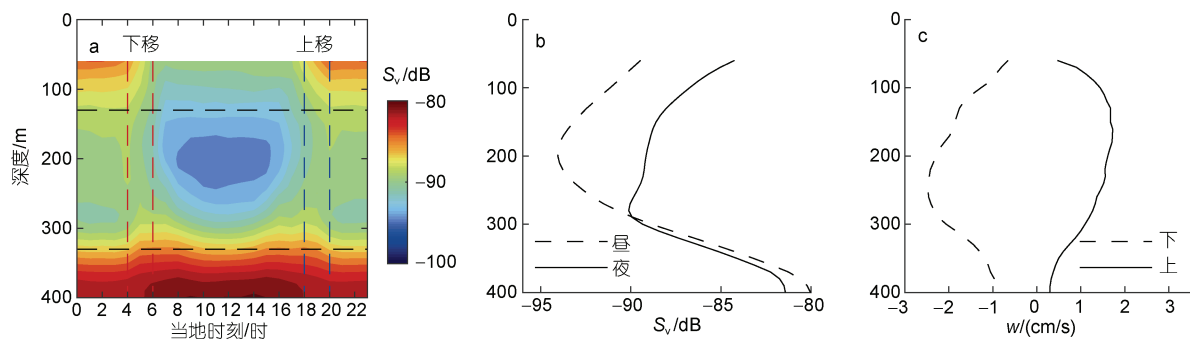


图 4 DVM 的基本特征

Fig.4 The main characteristics of DVM

注: a: 年平均的 DVM 模式(S_v 的日变化), 红色(蓝色)虚线从左到右分别表示向下(上)迁移的起、止时刻, 黑色虚线从上到下分别表示上散射层的下界和下散射层的上界, 向下(上)迁移的轨迹主要位于红色(蓝色)虚线和黑色虚线组成的矩形框内; b: 昼(夜)平均的 S_v 剖面, 夜间取日落 2 h 后到日出 2 h 前的时间段, 昼间取日出 2 h 后到日落 2 h 前的时间段; c: 向上和向下的 DVM 速度 w , 取 2 h 迁移时间段内的最大值

根据 DVM 起止时刻, 将一天分为昼(日出 2 h 后到日落 2 h 前)和夜(日落 2 h 后到日出 2 h 前)两个时间段, 分别得到昼和夜平均的 S_v 剖面(图 4b)。上散射层的 S_v 夜间大、白天小, 下散射层正好相反, 对应浮游动物昼沉夜浮的迁移特性。昼和夜的 S_v 剖面相交深度为 290 m, 是上下散射层的平均分界深度。

ADCP 测得的 DVM 速度 w 表明, 向上和向下的迁移速度最大可达 9.0 cm/s。DVM 轨迹上的全年平均上移速度在 0.7~1.9 cm/s 之间, 最大值位于 160 m; 下移速度在 1.4~2.6 cm/s 之间, 最大值位于 250 m (图 4c), 下移速度总体比上移速度大, 与 Potiris 等(2018)的观测结果一致。根据 200 m 的最小 DVM 幅度和 2 h 的平均 DVM 时长, 估计得到平均迁移速度最小为 2.8 cm/s。在相应的深度范围 130~330 m, ADCP 测得的深度平均垂向速度为 2.0 cm/s, 比估计值小约 1 cm/s。这主要是因为 ADCP 采样频率较低(1 次/h), 在 DVM 期间最多观测到 2 个剖面, 难以测到最大 DVM 速度, 从而低估了真实的 DVM 速度(Potiris *et al.*, 2018)。已有研究表明, 浮游动物 DVM 的平均速度在 2~5 cm/s, 最高可达 10 cm/s (Luo *et al.*, 2000; Jiang *et al.*, 2007; Ariza *et al.*, 2016; 徐亚军等, 2016;

Potiris *et al.*, 2018)。因此, 本文中 ADCP 测得的平均和最大 DVM 速度均在合理范围内。

2.3 DVM 的多时间尺度变化及其影响因素

2.3.1 季节变化 上散射层(50~290 m)深度平均的夜间 S_v 多用于开展 DVM 随时间的变化研究(Inoue *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2019)。然而, 本文处理后的数据在上 150 m 有不同程度的连续空缺(图 5a), 直接插值会造成高频信号的缺失。由图 6a 可知, 150~250 m 深度平均的夜间 S_v 在整个时间段内连续且与其上散射层平均值的变化趋势一致, 因此被作为 DVM 强度来表征进行 DVM 的浮游动物生物量。如图 5a 和图 6a 所示, DVM 强度春季最强、秋冬次之、夏季最弱, 与浮游植物生物量的季节变化一致。春季光照的增加和秋冬混合层的加深都有助于浮游植物的生长, 浮游动物生物量增加(Jiang *et al.*, 2007; Inoue *et al.*, 2016), DVM 强度随之增强。夏季, 水体层结增强, 由于营养物质的消耗和被捕食, 浮游植物生物量减少(Xing *et al.*, 2021), 浮游动物生物量随之减少, DVM 强度减弱。此外, 早秋 10 月 DVM 强度的减弱与冷水上涌引起中层浮游动物生物量锐减有关, 而不是季节变化导致的。

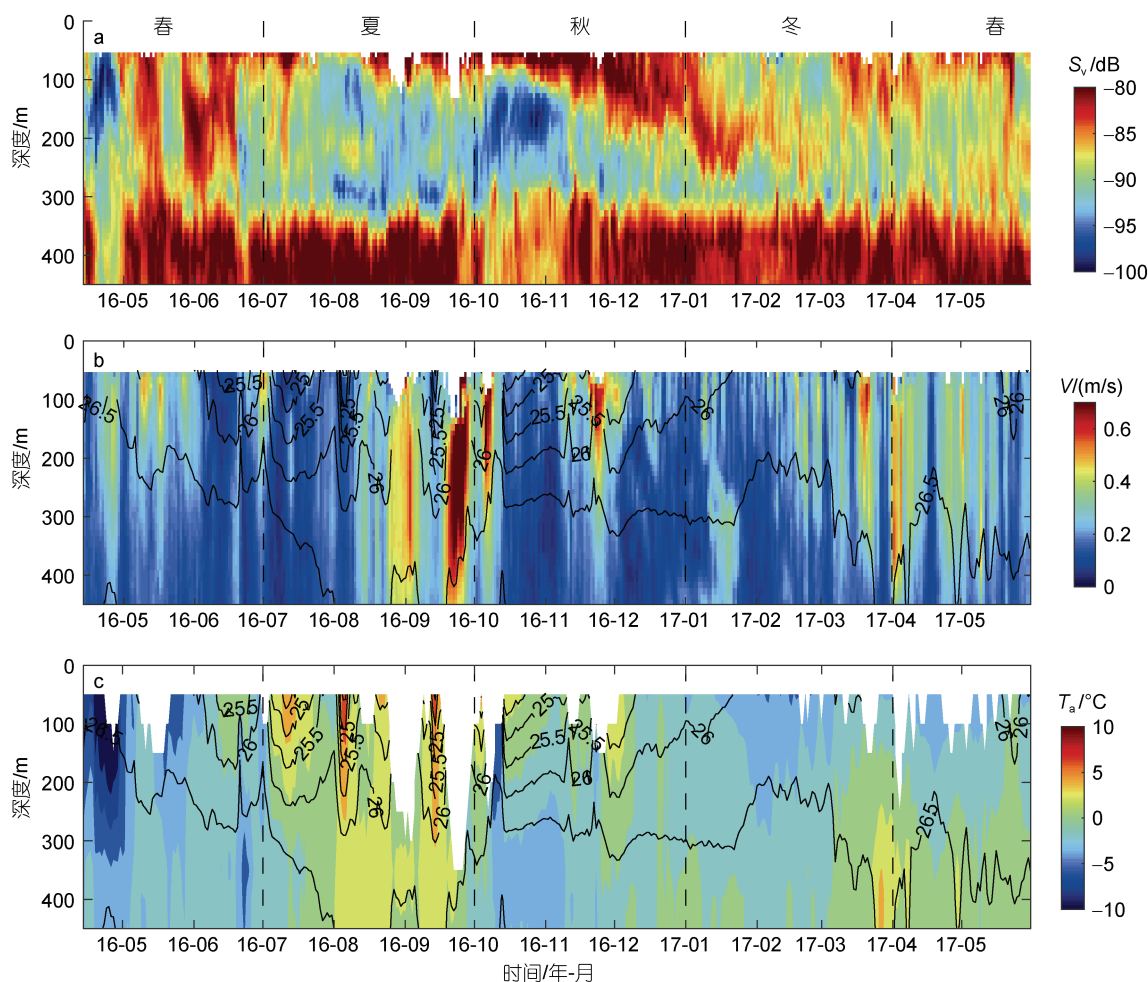


图 5 DVM 和相关环境因子的时空变化

Fig.5 Temporal and spatial variations of DVM and relevant environmental factors

注: a: 夜间 S_v ; b: 流速 V , 黑色等值线为位势密度异常 σ_θ (单位: kg/m^3); c: 温度异常 T_a , 由温度减去其时间平均值得到

将不同季节每天相同时刻的 S_v 取平均, 得到季节平均的 DVM 模式(图 7), 发现 DVM 的幅度和起止时间也存在显著的季节变化。根据上下散射层的深度范围和 DVM 轨迹可知(图 5a 和图 7), DVM 幅度夏季最大、春季次之、秋冬较小, 与浮游植物分布深度的季节变化一致。夏季, 海洋表层水温增高, 水体层结增强, 混合层变浅, 浮游植物随营养盐的垂向分布被局限在海表(Kobari *et al.*, 2008), 浮游动物的摄食深度变浅, 导致 DVM 幅度增大。秋冬, 中纬度风暴频发, 混合层加深, 营养盐上涌, 浮游植物的垂直分布范围向深处扩展(Inoue *et al.*, 2016), 浮游动物摄食的深度范围扩大, 导致 DVM 幅度减小。春季, 随着温度的增加, 表层海洋快速层化, DVM 幅度相比秋冬有所增大。

DVM 起止时间与日落和日出时刻的季节变化同

步(图 8, 李芳钰等, 2012; Potiris *et al.*, 2018)。春分和秋分昼夜等长(12 h), 日出和日落时间为 6:00 和 18:00。从夏季到冬季, 昼长夜短逐渐变为昼短夜长, DVM 的起止时刻分别逐渐提前和推迟, 浮游动物夜间摄食时间随之延长, 最长可达 15 h。从冬季到夏季的变化则相反。上述特征说明浮游动物 DVM 是在太阳光照长期调节下形成的生物节律, 光照强度是激发 DVM 的信号(Bianchi *et al.*, 2013; Brierley, 2014)。

2.3.2 季节内变化 如图 6 所示, 小波谱表明 DVM 强度还具有显著的季节内变化, 谱峰值从高到低分别位于 100, 60, 30 和 15d 周期附近。季节内变化在时间上不连续, 具有偶然性发生的特点, 推测与海洋动力过程引起的环境变化有关(Jiang *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2019)。该海区位于地形平坦的深海大洋, 潮汐相对较弱(Zhao *et al.*, 2016), 且中纬度风暴频发,

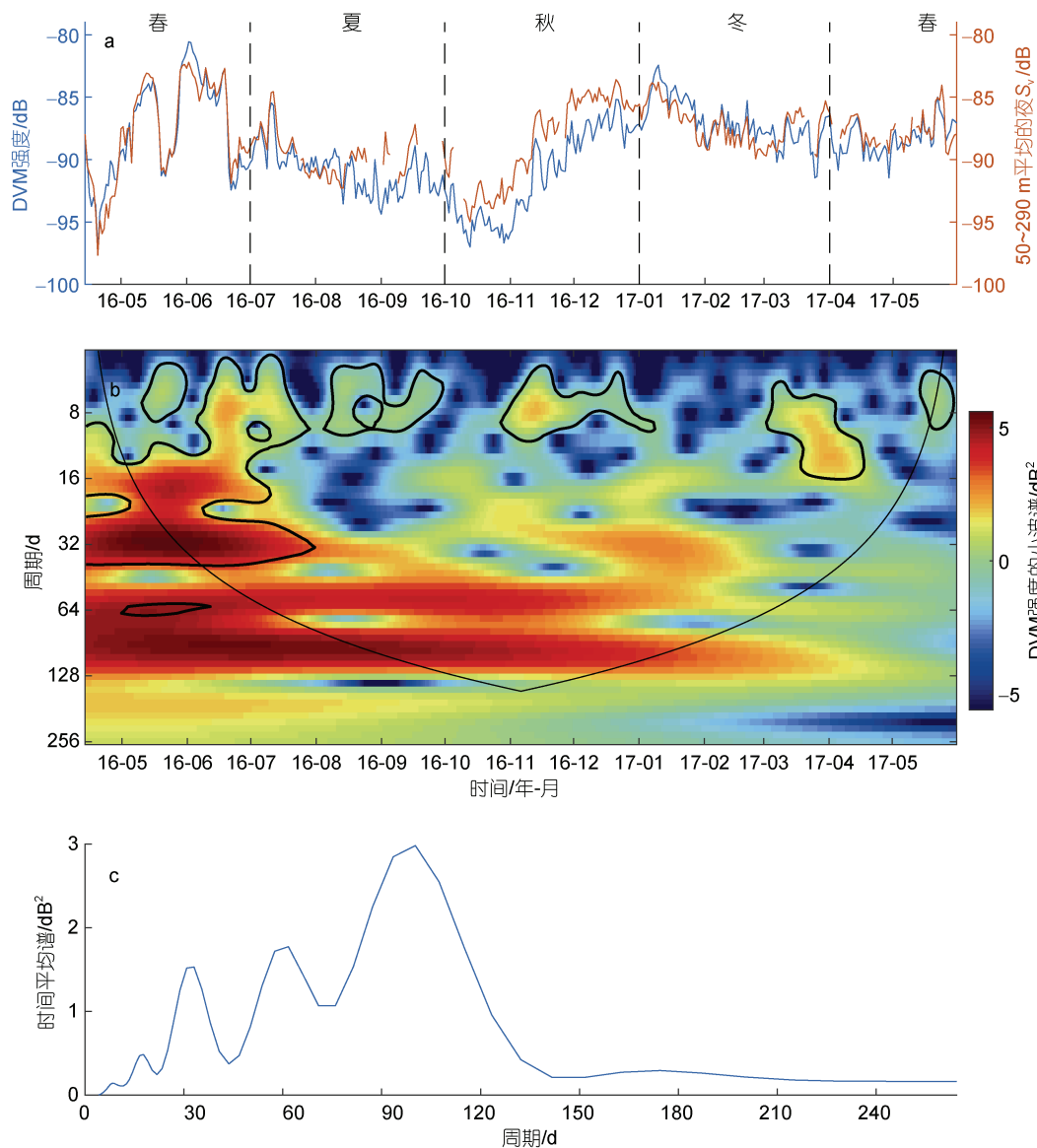


图 6 DVM 强度及其小波谱

Fig.6 DVM strength and its wavelet spectra

注: a: DVM 强度(150~250 m 深度平均的夜间 S_v)和 50~290 m 深度平均的夜间 S_v 的时间序列; b: DVM 强度的小波谱, DVM 强度先后经过了标准化和 5~128 d 的带通滤波, 粗黑色等值线为 95% 信度线, 细黑色曲线下方区域表示受边界效应影响的区域; c: DVM 强度小波谱的时间平均谱

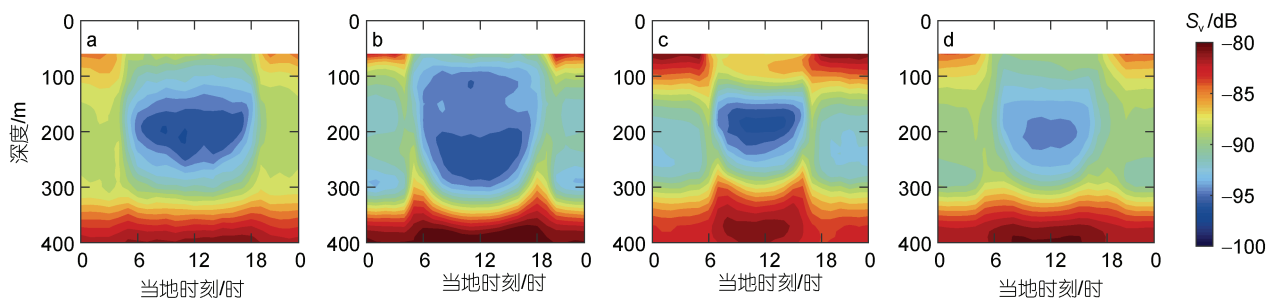


图 7 季节平均的 DVM 模式

Fig.7 Seasonal-averaged patterns of DVM

注: a: 春季(2017 年 4~6 月); b: 夏季(2016 年 7~9 月); c: 秋季(2016 年 10~12 月); d: 冬季(2017 年 1~3 月)

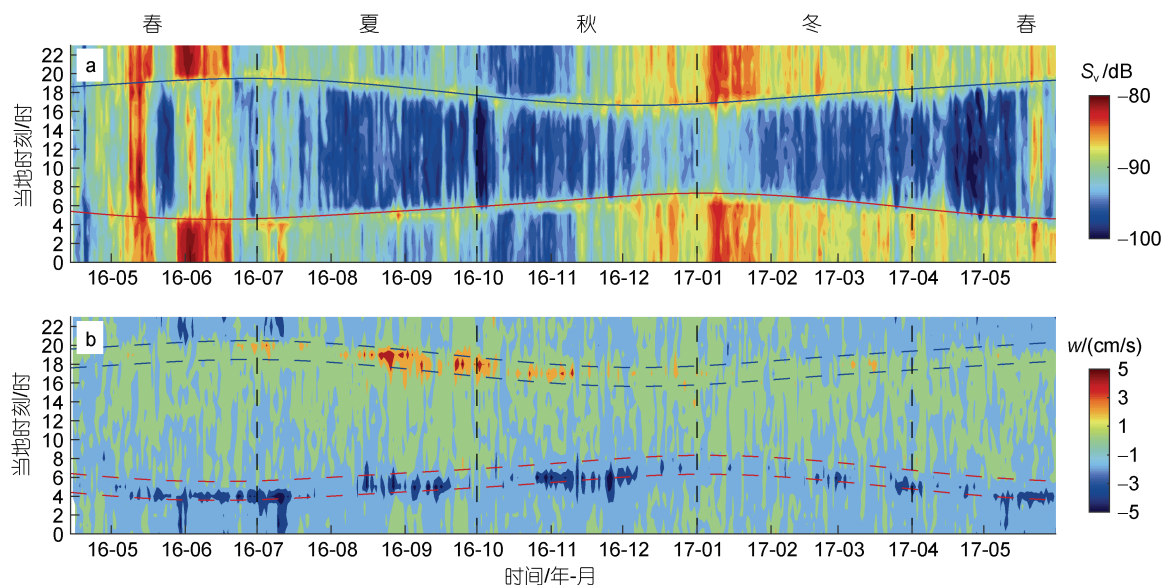


图 8 DVM 强度和速度的时刻-日期图

Fig.8 Hour vs day plot of DVM strength and velocity

注: a. 150~250 m 深度平均的 S_v , 红色和蓝色实线分别表示日出和日落时刻; b. DVM 速度 w , 红(蓝)色虚线从上到下分别表示日出(日落)之后和之前 1 h

阴雨天气占主, 月光多被云遮挡, 使得海表接收到的月光强度变化微弱。因此, 月光和潮汐对 DVM 的影响相对较弱。相反, 该海区中尺度涡旋活跃, 能引起海洋环境的强烈变化, 从而显著影响浮游动物的行为, 使 DVM 呈现偶然性变化。

通过时间序列的对比可知(图 9), DVM 强度的季节内变化与流速和温度有关。对各变量时间序列进行 3~120 d 的带通滤波, 发现 DVM 强度的变化与温度呈正相关, 整体同期相关系数为 0.52, 在流速较弱的时间段内(如 2016 年 4~7 月)局部相关系数高达 0.8。相比温度, DVM 强度与流速的整体相关性较低, 但在流速剧烈增大的时期(如 2016 年 8~10 月, 2017 年 3~4 月), DVM 强度表现出随流速的增强而减弱的变化。

2.4 暖涡对 DVM 的影响

由图 5 中的流速和温度异常可知, 2016 年 8~10 月和 2017 年 3~4 月期间有暖涡过境, 下面针对这两次暖涡事件, 分析暖涡对浮游动物 DVM 的影响。

如图 10 和图 11 所示, 暖涡过境期间, DVM 路径仍清晰可见, 但由于暖涡边缘和涡中心分别以强流(水平流速, 下同)和高温特征为主, 涡边缘和涡中心的 DVM 模式有所不同。当涡边缘的强流经过时, DVM 强度出现不同程度的减弱。对于 2016 年的暖涡, 流速增强伴随温度的减弱, 无法排除 DVM 强度的减

弱来自温度的减弱。对于 2017 年的暖涡, 流速增强期间, DVM 强度显著减弱。两次暖涡中心的高温过境时, DVM 强度相比强流期间都有所增强。相比强流的影响, 2016 年的暖涡高温中心处的上散射层强度增强且分布深度向下扩大, 并在次表层($25.5\sigma_\theta \sim 26\sigma_\theta$)出现了强散射层。当 2017 年的暖涡高温中心经过时, 强流期间减弱的 DVM 强度基本恢复到正常水平。此外, 涡中心的高温引起等密度面的下凹, 上散射层(次表层散射层)下凹程度大于下散射层, 从而导致 DVM 幅度有所减弱。

以上两个暖涡的个例分析进一步说明, DVM 强度与温度呈正相关, 且还受到强流的削弱作用。暖涡总体上抑制 DVM, 但涡旋不同位置对其影响不同: 暖涡边缘的强流减弱 DVM 强度, 而暖涡中心的高温减小 DVM 幅度。

3 讨论

3.1 温度和流速对 DVM 的影响

DVM 的变化受多种因素包括内因(性别、年龄、体长和生理节律等)和外因(光照、摄食者、饵料丰度、流、温度、盐度、氧气等)的影响(张武昌, 2000)。温度和流速一般是通过影响浮游植物间接影响浮游动物。因此, 温度或流速与 DVM 强度之间可能存在一

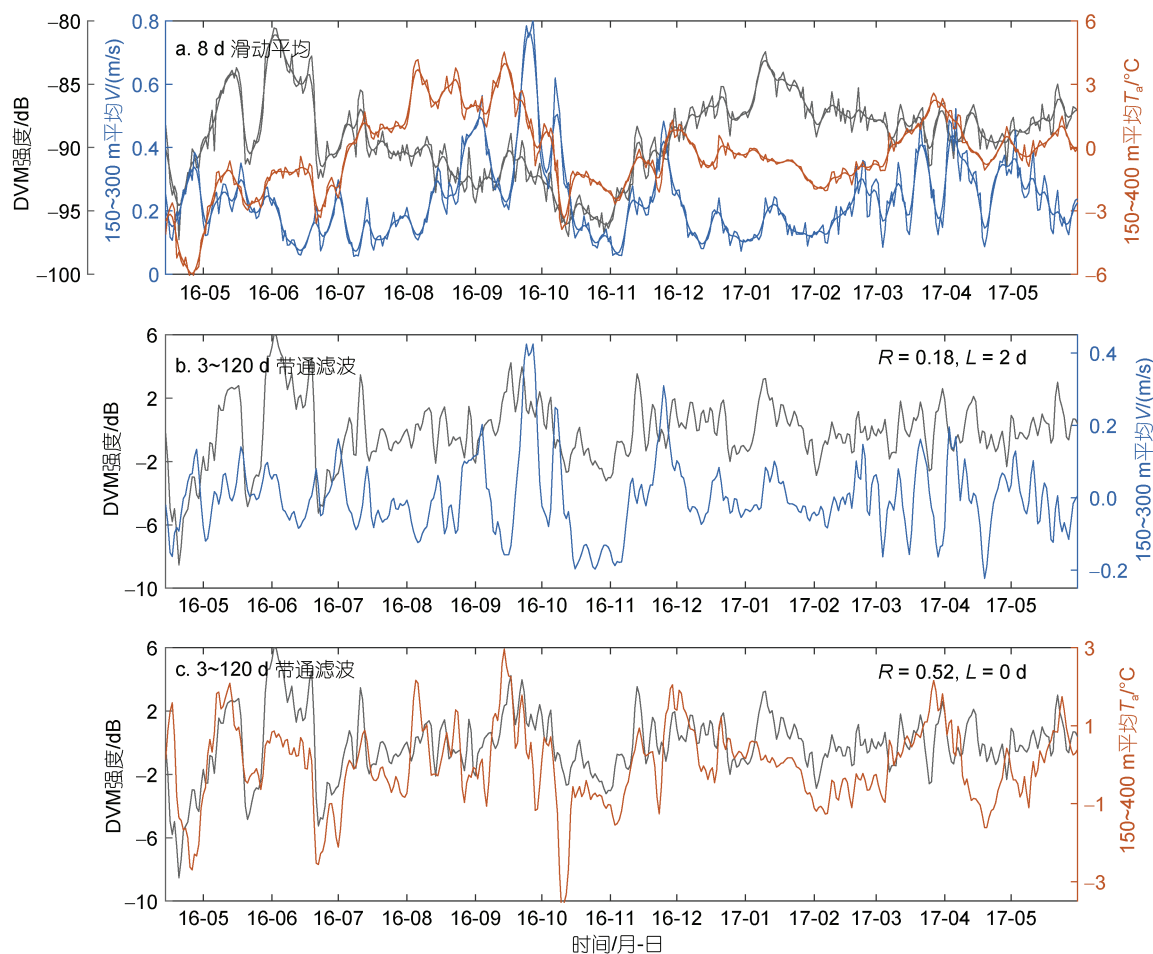


图9 DVM 强度、流速 V 和温度异常 T_a 的时间序列

Fig.9 Time series of DVM strength, current, and temperature anomaly

注: a: 流速 V 取 150~300 m 深度平均, 温度数据点较少, 取 150~400 m 平均(下同), 细线和粗线分别为各变量的原始和 8 d 滑动平均的时间序列; b: 3~120 d 带通滤波后的 DVM 强度和流速, R 为时间序列的相关系数, L 表示 DVM 强度滞后流速(温度异常)的时间(下同); c: 3~120 d 带通滤波后的 DVM 强度和温度异常

定的相关性, 但不能代表二者之间存在直接的因果关系。比如, Jiang 等(2007)发现, 浮游动物生物量与温度成反比, 温度升高伴随着叶绿素浓度的降低, 浮游动物生物量随之下降。Yang 等(2019)观测到, 台风期间流速增大, 温度下降, 浮游动物 DVM 减弱。而本文研究结果表明, 在季节尺度内, 温度升高(降低), DVM 强度随之增强(减弱); 而水平流速增强, DVM 强度随之减弱。

3.2 中尺度涡对 DVM 的影响

中尺度涡在海洋中普遍存在, 对浮游动物分布和群落结构有重要影响。一方面, 中尺度涡裹挟着封闭的水体移动, 将其中的浮游植物和浮游动物输送到不同海区(Chelton *et al.*, 2011; Saito *et al.*, 2014; Condie *et al.*, 2016); 另一方面, 涡旋通常与中尺度和

亚中尺度动力过程有关(McWilliams, 2016), 影响涡旋内营养盐和氧气等化学要素的分布, 从而改变浮游植物的生物量和分布(Labat *et al.*, 2009; Hauss *et al.*, 2016; Karstensen *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2022), 最终影响浮游动物的分布和群落结构。通常认为, 冷涡的上凸等密度面在涡中心引起上升流, 带来高营养, 有利于浮游植物生长; 暖涡的下凹等密度面在涡中心引起下降流, 将浮游植物带到深水中, 由于营养消耗过多且光照不足, 浮游植物消亡, 浮游动物生物量相应减少(Labat *et al.*, 2009; Chang *et al.*, 2017)。而在涡旋边缘, 锋面造成的次级环流补充了营养盐, 浮游动物生物量较多(Jiang *et al.*, 2007; Labat *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2020)。浮游植物是决定浮游动物分布和生物量的决定性因素。因此一些观测发现在反气旋暖涡内, 由

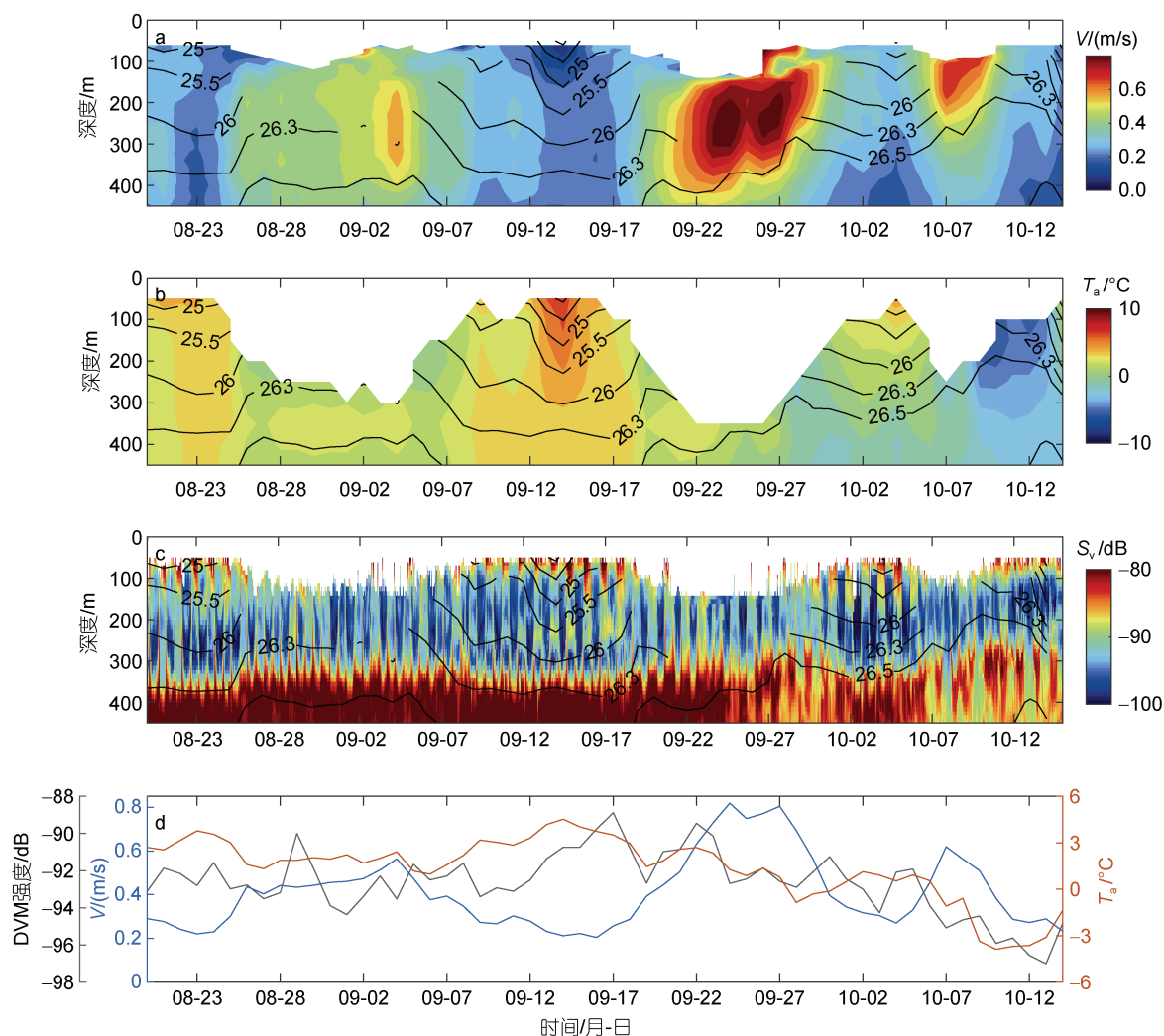


图 10 暖涡过境期间(2016 年 8 月 20 日至 10 月 14 日)DVM 和环境因子的时空变化

Fig.10 Temporal and spatial variations of DVM and the environmental factors during the pass of the warm eddy form August 20 to October 14, 2016

注: 黑色等值线为位势密度异常 σ_θ (单位: kg/m^3); d: 3~120 d 带通滤波后的 DVM 强度、流速和温度异常的时间序列

于叶绿素浓度高, 浮游动物生物量反而更高(Jiang *et al.*, 2007; Saito *et al.*, 2014)。此外, Xue 等(2021)在黑潮延伸体海区的走航观测发现 S_v 与温度有关, 北部亲潮冷水区的生物量少, 而南部黑潮暖水区的生物量多, 且暖涡高温中心的生物量比涡边缘多, 这与早期 Aoki 等(1992)在该海区的观测结果一致。

本文分别针对暖涡边缘的水平强流和暖涡中心的高温对 DVM 的影响进行了分析, 首次提出涡边缘的强流减弱 DVM 强度, 而涡中心的高温减小 DVM 幅度。由于缺乏同步的生化要素观测, 上述结论尚无法揭示温度和强流影响 DVM 的途径(比如, 改变浮游植物的生物量和垂向分布)。因此, 研究涡旋对浮游动物的影响, 不仅要考虑海洋动力过程, 还要结合生化要素(特

别是叶绿素浓度、初级生产力和物种类型)的综合影响, 从而厘清海洋动力过程影响浮游动物的途径。

3.3 展望

全球海洋范围内, 有关浮游动物 DVM 的研究主要集中在入海口和近海(Yang *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2020), 大西洋(Labat *et al.*, 2009; Ariza *et al.*, 2016), 尤其是湾流区(Jiang *et al.*, 2007; Eden *et al.*, 2009), 地中海(van Haren, 2014; Potiris *et al.*, 2018)和阿拉伯海(Luo *et al.*, 2000; Ashjian *et al.*, 2002), 而黑潮-亲潮混合区的相关观测和研究都很少。本文为该海区浮游动物的垂向分布和 DVM 研究提供了一定的参考, 为该海区生态模型的优化和改进以及渔业资源评估和预测奠定了基础(Lehodey *et al.*, 2015)。当前, KEMS 已

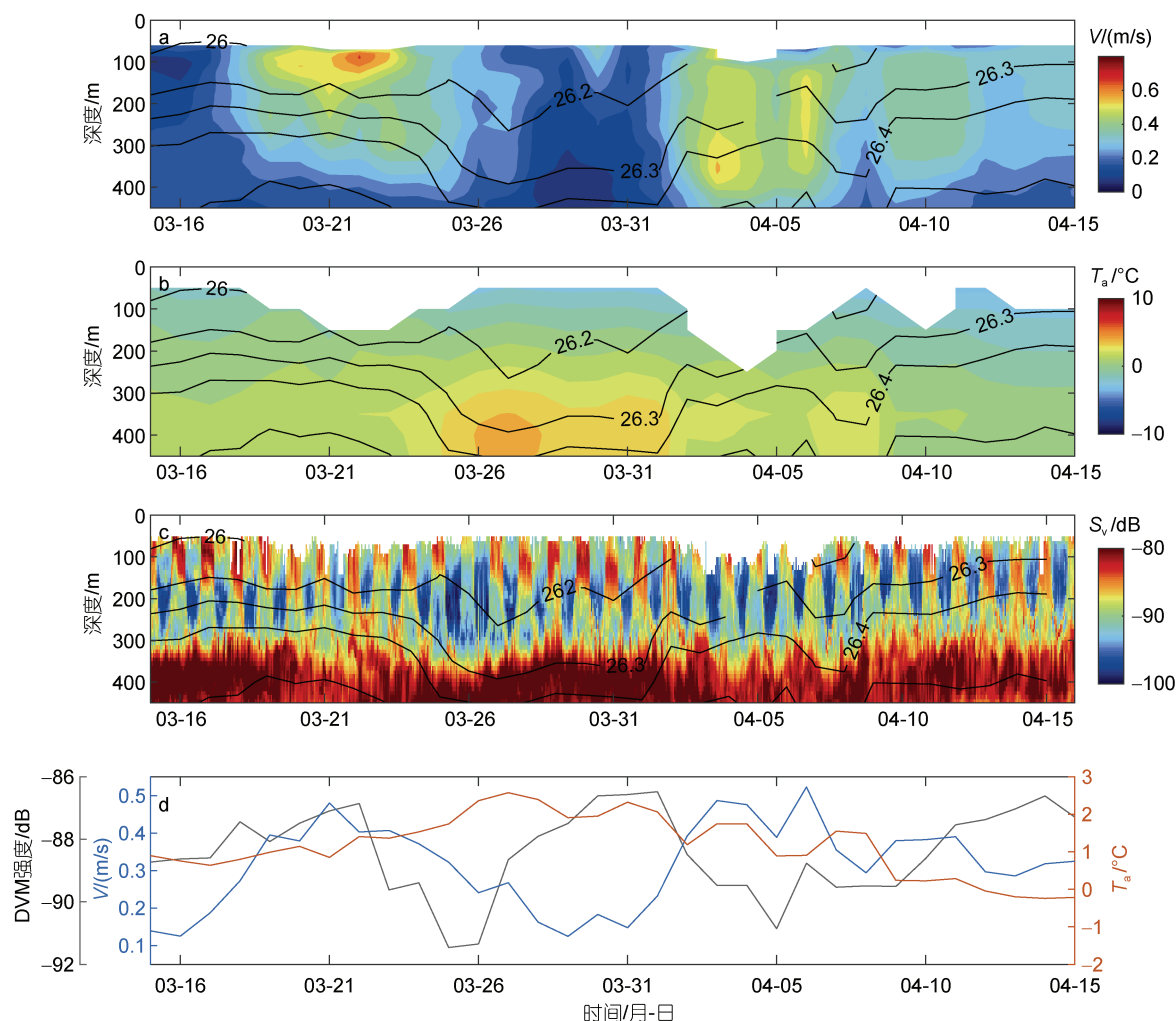


图 11 暖涡过境期间(2017 年 3 月 15 日至 4 月 15 日) DVM 和环境因子的时空变化

Fig.11 Temporal and spatial variations of DVM and the environmental factors during the pass of the warm eddy from March 15 to April 15, 2017

注: a, b, c 中黑色等值线为位势密度异常 σ_θ (单位: kg/m^3); d: 3~120 d 带通滤波后的 DVM 强度、流速和温度异常的时间序列

经积累了多年的潜标观测的回声、流速和温盐数据, 可用于研究涡旋、锋面(Labat *et al*, 2009)甚至更长时间尺度的海洋动力过程和气候变化(Chiba *et al*, 2009, 2013)等对浮游动物的分布、群落结构和 DVM 的影响。然而, 对于研究浮游动物 DVM 在生态和生物地球化学循环中的作用, 还需要物理(温度、盐度、海流等)、化学(营养盐、溶解氧、碳等)和生物(浮游动物采样)的同步观测数据作为支撑。

4 结论

通过分析黑潮-亲潮混合区深海潜标所搭载的 ADCP 得到的后向散射强度 S_v , 本文发现: (1) 该海区上 1 000 m 存在两个浮游动物组成的强散射层, 分别位于 200 m 以浅的上层海洋和 300~800 m 之间的中

层海洋, 具有显著的季节变化。上层浮游动物的生物量春秋多、夏冬少, 随叶绿素浓度的升高而增加; 其分布深度夏季最浅, 秋冬随混合层的加深逐渐向下扩展到 200 m, 总体上分别受浮游植物生物量和垂向分布的影响。中层浮游动物的生物量春夏多、秋冬少, 随水温的降低而减少; 其分布深度春夏深、秋冬浅, 随水温的升高而加深; 总体上与水温的季节变化一致。(2) 400 m 层的浮游动物存在显著的 DVM 行为, 表现为: 日落时向上迁移到表层, 日出时向下迁移回到白天的栖息层。年平均的 DVM 幅度、时长和速度分别 200, 2 h 和 2.8 cm/s, 瞬时 DVM 速度可高达 9.0 m/s。(3) DVM 具有显著的多时间尺度变化。季节上, DVM 强度春季最强、秋冬次之、夏季最弱, DVM 幅度(速度)夏季最大、春季次之、秋冬小, 二者分别

受浮游植物生物量和垂向分布的影响。DVM 起止时间则受光照的调控,与日落日出的季节变化同步。季节内,DVM 强度的变化与温度和流速相关。DVM 强度随温度的升高(降低)而增强(减弱),同期相关系数整体为 0.52,局部高达 0.8。DVM 强度还受到水平强流的削弱作用,在强流期间显著减弱。(4) 暖涡总体上抑制 DVM,但涡旋不同位置对其影响不同:暖涡边缘的水平强流减弱 DVM 强度,而暖涡中心的高温减小 DVM 幅度。

参 考 文 献

- 马超, 庄之栋, 刘勇, 等, 2018. 西北太平洋公海灯光敷网渔获组成及主要种类渔业生物学特性研究[J]. 渔业研究, 40(2): 141-147.
- 刘顺会, 孙松, 韩博平, 2008. 浮游动物昼夜垂直迁移机理的主要假说及其研究进展[J]. 生态科学, 27(6): 515-521.
- 孙栋, 王春生, 2017. 深远海浮游动物生态学研究进展[J]. 生态学报, 37(10): 3219-3231.
- 李劳钰, 王辉武, 吕连港, 2012. 基于声学方法的南黄海浮游动物垂直迁移季节变化研究[J]. 海洋科学, 36(9): 96-101.
- 张武昌, 2000. 浮游动物的昼夜垂直迁移[J]. 海洋科学, 24(11): 18-21.
- 陈子飞, 任强, 南峰, 等, 2021. 深海锚系潜标 ADCP 数据处理的质量控制研究[J]. 海洋技术学报, 40(4): 54-61.
- 陈钊, 吕连港, 杨光兵, 等, 2016. 基于船载 ADCP 和 LADCP 观测的南海声散射层[J]. 海洋科学进展, 34(2): 240-249.
- 徐亚军, 赵亮, 原野, 2016. 基于声学仪器与粒径分析仪研究东海浮游动物昼夜垂直迁移过程[J]. 海洋学报, 38(8): 123-130.
- 靳少非, 唐峰华, 戴立峰, 等, 2014. 2010 年北太平洋柔鱼渔场浮游动物多样性[J]. 海洋环境科学, 33(4): 503-508.
- AOKI I, INAGAKI T, 1992. Acoustic observations of fish schools and scattering layers in a Kuroshio warm-core ring and its environs [J]. Fisheries Oceanography, 1(2): 137-142.
- ARCHIBALD K M, SIEGEL D A, DONEY S C, 2019. Modeling the impact of zooplankton diel vertical migration on the carbon export flux of the biological pump [J]. Global Biogeochemical Cycles, 33(2): 181-199.
- ARIZA A, LANDEIRA J M, ESCÁNEZ A, *et al*, 2016. Vertical distribution, composition and migratory patterns of acoustic scattering layers in the Canary Islands [J]. Journal of Marine Systems, 157: 82-91.
- ASHJIAN C J, SMITH S L, FLAGG C N, *et al*, 2002. Distribution, annual cycle, and vertical migration of acoustically derived biomass in the Arabian Sea during 1994-1995 [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 49(12): 2377-2402.
- BEHRENFELD M J, GAUBE P, PENNA A D, *et al*, 2019. Global satellite-observed daily vertical migrations of ocean animals [J]. Nature, 576(7786): 257-261.
- BENOIT-BIRD K J, LAWSON G L, 2016. Ecological insights from pelagic habitats acquired using active acoustic techniques [J]. Annual Review of Marine Science, 8: 463-490.
- BIANCHI D, GALBRAITH E D, CAROZZA D A, *et al*, 2013. Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals [J]. Nature Geoscience, 6(7): 545-548.
- BRIERLEY A S, 2014. Diel vertical migration [J]. Current Biology, 24(22): R1074-R1076.
- CHANG Y L, MIYAZAWA Y, OEY L Y, *et al*, 2017. The formation processes of phytoplankton growth and decline in mesoscale eddies in the western North Pacific Ocean [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 122(5): 4444-4455.
- CHELTON D B, SCHLAX M G, SAMELSON R M, 2011. Global observations of nonlinear mesoscale eddies [J]. Progress in Oceanography, 91(2): 167-216.
- CHIBA S, DI LORENZO E, DAVIS A, *et al*, 2013. Large-scale climate control of zooplankton transport and biogeography in the Kuroshio-Oyashio Extension region [J]. Geophysical Research Letters, 40(19): 5182-5187.
- CHIBA S, SUGISAKI H, NONAKA M, *et al*, 2009. Geographical shift of zooplankton communities and decadal dynamics of the Kuroshio-Oyashio currents in the western North Pacific [J]. Global Change Biology, 15(7): 1846-1858.
- CONDIE S, CONDIE R, 2016. Retention of plankton within ocean eddies [J]. Global Ecology and Biogeography, 25(10): 1264-1277.
- DEEVEY G B, BROOKS A L, 1977. Copepods of the Sargasso sea off Bermuda: species composition, and vertical and seasonal distribution between the surface and 2000 M [J]. Bulletin of Marine Science, 27(2): 256-291.
- DEINES K L, 1999. Backscatter estimation using Broadband acoustic Doppler current profilers [C] // Proceedings of the IEEE Sixth Working Conference on Current Measurement (Cat. No.99CH36331). San Diego, CA, USA: IEEE: 249-253.
- DONEY S C, STEINBERG D K, 2013. The ups and downs of ocean oxygen [J]. Nature Geoscience, 6(7): 515-516.
- EDEN B R, STEINBERG D K, GOLDTHWAIT S A, *et al*, 2009. Zooplankton community structure in a cyclonic and mode-water eddy in the Sargasso Sea [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 56(10): 1757-1776.
- GOSTIAUX L, VAN HAREN H, 2010. Extracting meaningful information from uncalibrated backscattered echo intensity data [J]. Journal of Atmospheric and Oceanic Technology, 27(5): 943-949.
- HAUSS H, CHRISTIANSEN S, SCHÜTTE F, *et al*, 2016. Dead zone or oasis in the open ocean? Zooplankton distribution and migration in low-oxygen modewater eddies [J]. Biogeosciences, 13(6): 1977-1989.
- INOUE R, KITAMURA M, FUJIKI T, 2016. Diel vertical migration of zooplankton at the S1 biogeochemical mooring revealed from acoustic backscattering strength [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 121(2): 1031-1050.
- JIANG S N, DICKEY T D, STEINBERG D K, *et al*, 2007. Temporal variability of zooplankton biomass from ADCP

- backscatter time series data at the Bermuda Testbed Mooring site [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 54(4): 608-636.
- KARSTENSEN J, SCHÜTTE F, PIETRI A, *et al*, 2017. Upwelling and isolation in oxygen-depleted anticyclonic modewater eddies and implications for nitrate cycling [J]. Biogeosciences, 14(8): 2167-2181.
- KOBARI T, MOKU M, TAKAHASHI K, 2008. Seasonal appearance of expatriated boreal copepods in the Oyashio-Kuroshio mixed region [J]. ICES Journal of Marine Science, 65(3): 469-476.
- LABAT J P, GASPARINI S, MOUSSEAU L, *et al*, 2009. Mesoscale distribution of zooplankton biomass in the northeast Atlantic Ocean determined with an Optical Plankton Counter: relationships with environmental structures [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 56(10): 1742-1756.
- LEHODEY P, CONCHON A, SENINA I, *et al*, 2015. Optimization of a micronekton model with acoustic data [J]. ICES Journal of Marine Science, 72(5): 1399-1412.
- LIU Y L, GUO J S, XUE Y H, *et al*, 2022. Seasonal variation in diel vertical migration of zooplankton and micronekton in the Andaman Sea observed by a moored ADCP [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 179: 103663.
- LIU H J, ZHU M L, GUO S J, *et al*, 2020. Effects of an anticyclonic eddy on the distribution and community structure of zooplankton in the South China Sea northern slope [J]. Journal of Marine Systems, 205: 103311.
- LUO J G, ORTNER P B, FORCUCCI D, *et al*, 2000. Diel vertical migration of zooplankton and mesopelagic fish in the Arabian Sea [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 47(7/8): 1451-1473.
- MCWILLIAMS J C, 2016. Submesoscale currents in the ocean [J]. Proceedings of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 472(2189): 20160117.
- MULLISON J, 2017. Backscatter estimation using broadband acoustic Doppler current profilers-updated [C] // Proceedings of the ASCE Hydraulic Measurements & Experimental Methods Conference. Durham, NH, USA: 1-5.
- POTIRIS E, FRANGOULIS C, KALAMPOKIS A, *et al*, 2018. Acoustic Doppler current profiler observations of migration patterns of zooplankton in the Cretan Sea [J]. Ocean Science, 14(4): 783-800.
- QIU B, CHEN S, 2010. Eddy-mean flow interaction in the decadal modulating Kuroshio Extension system [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 57(13/14): 1098-1110.
- SAITO R, YAMAGUCHI A, YASUDA I, *et al*, 2014. Influences of mesoscale anticyclonic eddies on the zooplankton community south of the western Aleutian Islands during the summer of 2010 [J]. Journal of Plankton Research, 36(1): 117-128.
- SUGIMOTO S, AONO K, FUKUI S, 2017. Local atmospheric response to warm mesoscale ocean eddies in the Kuroshio-Oyashio Confluence region [J]. Scientific Reports, 7(1): 11871.
- SUN S, TAO Z C, LI C L, *et al*, 2011. Spatial distribution and population structure of *Euphausia pacifica* in the Yellow Sea (2006-2007) [J]. Journal of Plankton Research, 33(6): 873-889.
- Teledyne R D, 2011. Acoustic Doppler current profiler principles of operation a practical primer [R]. San Diego: RD Instruments.
- THYGESEN U H, PATTERSON T A, 2019. Oceanic diel vertical migrations arising from a predator-prey game [J]. Theoretical Ecology, 12(1): 17-29.
- VAN HAREN H, 2014. Internal wave-zooplankton interactions in the Alboran Sea (W-Mediterranean) [J]. Journal of Plankton Research, 36(4): 1124-1134.
- XING X G, BOSS E, CHEN S L, *et al*, 2021. Seasonal and daily-scale photoacclimation modulating the phytoplankton chlorophyll-carbon coupling relationship in the mid-latitude northwest pacific [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 126(10): e2021JC017717.
- XUE M H, TONG J F, TIAN S Q, *et al*, 2021. Broadband characteristics of zooplankton sound scattering layer in the Kuroshio-Oyashio confluence region of the northwest Pacific Ocean in summer of 2019 [J]. Journal of Marine Science and Engineering, 9(9): 938.
- YAMAGUCHI A, MATSUNO K, ABE Y, *et al*, 2014. Seasonal changes in zooplankton abundance, biomass, size structure and dominant copepods in the Oyashio region analysed by an optical plankton counter [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 91: 115-124.
- YANG C H, XU D F, CHEN Z Z, *et al*, 2019. Diel vertical migration of zooplankton and micronekton on the northern slope of the South China Sea observed by a moored ADCP [J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 167: 93-104.
- ZHAO Z X, ALFORD M H, GIRTON J B, *et al*, 2016. Global observations of open-ocean mode-1 M_2 internal tides [J]. Journal of Physical Oceanography, 46(6): 1657-1684.

DIEL VERTICAL MIGRATION OF ZOOPLANKTON IN THE KUROSHIO-OYASHIO MIXED ZONE BASED ON ADCP ECHO

LI Qi¹, CHEN Zhao-Hui^{1,2}

(1. Frontier Science Center for Deep Ocean Multispheres and Earth System (FDOMES) and Physical Oceanography Laboratory, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 2. Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China)

Abstract The backscattering strength S_v is calculated with echo intensity measured by acoustic doppler current profilers (ADCPs) that are mounted on a subsurface mooring in the Kuroshio-Oyashio mixed zone. Based on S_v derived from ADCP, we studied the vertical distribution of zooplankton, the basic feature of its diel vertical migration (DVM), and the multi-time scale variations and response to anticyclonic warm-core mesoscale eddy of DVM. Results show that the zooplankton are mainly distributed in the upper layer above 200 m and the intermediate layer between 300 and 800 m. Zooplankton in the upper layer is controlled by phytoplankton, with high biomass in spring and autumn while low in summer and winter, and the depth of distribution is the shallowest in summer and gradually deepening from autumn to winter. Differently, zooplankton in the intermediate layer is closely related to water temperature, with its biomass and depth of distribution both elevated in spring and summer and decreased in autumn and winter. It was found that zooplankton show significant DVM behavior in the depth of 400 m, which is characterized by daytime sinking and nighttime floating, with the average mean DVM amplitude, duration and velocity of about 200 m, 2 h and 2.8 cm/s, respectively, and a instantaneous velocity as high as 9.0 cm/s. The DVM shows apparent multi-time scale variations. Affected by the biomass and vertical distribution of phytoplankton, the DVM intensity is the strongest in spring, second strong in autumn and winter, and weak in summer, and the DVM amplitude is the largest in summer, second large in spring, and small in autumn and winter. The starting and ending time of DVM is controlled by the sunlight, and synchronously follows the change of sunset and sunrise, respectively. The intra-seasonal variation of DVM strength is correlated to the changes of water temperature and current. The DVM strength enhances (reduces) as the water temperature increases (decreases) and weakens as the horizontal current gets strong. Based on case analysis, it is first proposed that the warm eddies generally suppress DVM, with different influence on DVM in different parts of eddy: the strong horizontal current at the eddy periphery damp the DVM intensity, and the high temperature at the eddy center reduce DVM amplitude. The results in this paper fill in the gap of zooplankton DVM research in the Kuroshio-Oyashio mixed zone, and lays a foundation for the optimization of ecological model and the evaluation and prediction of fishery resources in this area.

Key words ADCP echo; Kuroshio-Oyashio mixed zone; diel vertical migration of zooplankton; multi-time scale variations; mesoscale eddy