

东海浮游桡足类的摄食活动及其 对垂直碳通量的贡献*

王 荣 范春雷

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

提要 于 1993 年 10 月和 1994 年 4 月在东海进行了桡足类自然群体肠道色素含量测定, 1994 年 4 月还在 2 个 48h 连续观测站 (410, 111) 上进行肠道色素排空率实验。测定与实验分 3 个体长组: >1 000 μm (大型): 500—1 000 μm (中型): 和 200—500 μm (小型)。目的是了解东海桡足类自然群体的摄食活动, 并探讨其在碳的垂直转移过程中所起的作用。结果表明, 桡足类自然群体肠道色素含量与环境叶绿素含量分布趋势一致; 4 月桡足类自然群体对初级生产力的利用率很低, 410 站为 6.75%, 111 站为 4.86%; 根据肠道色素含量、肠道通过时间和生物量密度计算的粪便产生率, 以碳计两站分别为 4.56 和 7.44 $\text{mg} / (\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。在三个体长组内, 大型桡足类对浮游植物的消耗和粪便产生均高于中型和小型者。

关键词 桡足类 摄食 碳通量 东海

浮游动物的摄食活动决定着从初级生产到次级生产的转换, 在海洋食物链(网)中发挥着承前继后的作用。同样, 在生源要素的生物地球化学循环中它也扮演着重要角色。它们产生的大量粪便颗粒(fecal pellets)是海洋中沉降颗粒有机物的主要形式(Longhurst et al., 1990; 王荣, 1991), 是垂直碳通量的重要组成。植食性浮游动物, 主要是桡足类和被囊类, 其消耗大洋上的绝大部分初级产品。它们所形成的粪便颗粒相对于其他有机颗粒大而密实、且呈流线型, 沉降速度快(每天几十到几百米), 沉降过程中能抵御微生物的分解, 从而得以到达深层和海底。本文报告东海不同体长组的浮游桡足类的摄食率、对浮游植物的摄食压力和对初级生产力的利用率, 并对粪便产生率做了估计, 目的在于探讨东海浮游桡足类的摄食活动及其在碳的垂直转移中所做的贡献。

1 材料与方法

1.1 研究海域、断面及站位

于 1993 年 10 月和 1994 年 4 月在东海进行两次大范围的调查。其中 1994 年 4 月的调查共设 4 个断面, 生物海洋学常规调查设 45 个站, 桡足类肠道叶绿素观测设 25 个站(图 1)。并在 410(水深 90m), 111(水深 80m)两个 48h 连续观测站上进行浮游动物的昼夜垂直移动、摄食节律及桡足类肠道排空率的测定, 同步进行新生产力和初级生产力的测定。

* 国家自然科学基金资助项目, 49276295号。王 荣, 男, 出生于1934年5月, 研究员。

收稿日期: 1995年7月19日, 接受日期: 1997年7月5日。

1993年10月的航次因天气原因仅在9个测站做了桡足类肠道叶绿素测定。

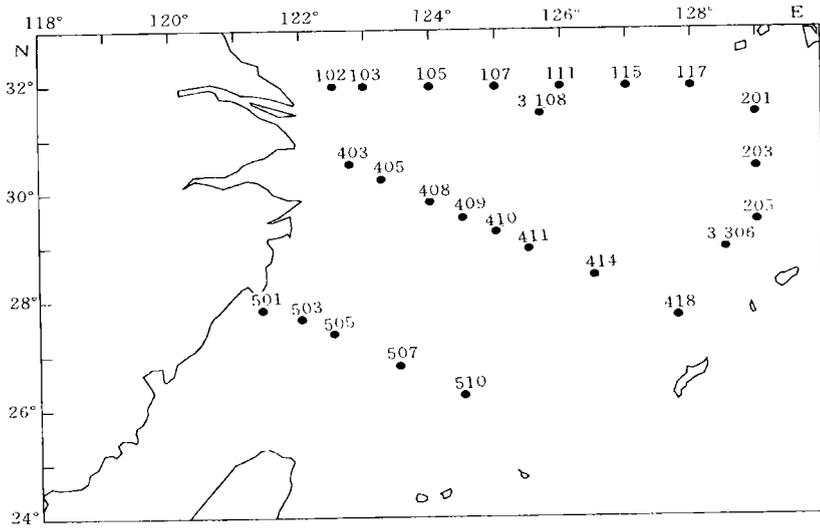


图1 1994年4月航次站位图

Fig.1 Stations of April 1994 cruise in the East China Sea

1.2 取样及样品的处理

用来测定浮游动物的种类组成及生物量的样品,由标准的浮游动物大、中网采得。每个取样站位从海底(水深超过200m时从200m深处起)到水面进行垂直拖网。样品置于5%福尔马林海水溶液中保存。用于测定肠道叶绿素的浮游动物样品,用同样的网具拖取,但拖网速度降低为0.5m/s,拖网结束时不冲洗网具(以免桡足类因惊吓而排便)。网底管中的所有浮游动物倒入盛有苏打过滤海水(1:5 V/V)的烧杯中,使之麻醉(Kleppel et al., 1988)。然后,将其分别滤过于1000 μ m、500 μ m和200 μ m的分样筛,分为大(>1000 μ m)、中(500—1000 μ m)、小(200—500 μ m)三个体长组。大、中体长组取自大网采集的样品,小体长组取自中网采集的样品。用过滤海水(GF/F滤膜过滤两遍)仔细冲洗浮游动物,将沾附体表的浮游植物冲洗干净。然后,将每一体长组的浮游动物分成两个平行样,滤于GF/C滤膜上,低温保存,待分析用。

1.3 排空率、摄食节律实验

排空率实验一般在夜间21:00—24:00之间进行。因为此时肠道色素含量较高,有利于排空率实验。浮游动物样品收集后随机分为6份,分别放入装有2L过滤海水的烧杯中,烧杯放入水浴缸中,用现场海水流动水浴,进行避光培养。从浮游动物采集后开始计时,在开始培养后0, 10, 20, 30, 60, 120min时各取一份样,用苏打海水麻醉,将浮游动物冲洗、分级、过滤、低温保存,待分析。与肠道色素分析不同,采用实验后麻醉分级。因为麻醉和分样时的机械刺激对动物可能有损伤,从而影响实验结果。在连续观测站,还进行桡足类昼夜摄食节律的观测,每3h取样一次,时间为00:00, 03:00, 06:00, ……24:00。动物同样经过麻醉、冲洗、分级、过滤、低温保存,用于以后的肠道色素分析。

1.4 实验室分析

对固定的浮游动物标本在实体显微镜下进行种类鉴定和计数测算生物量,用于计算总摄食量。肠道色素分析,依据 Mackas 等(1976)的方法,并参照 Wang 等(1986)所作改进,即用叶绿素 *a* 和脱镁叶绿酸 *a* 的绝对含量 (ng / ind) 取代原来的荧光指数。在暗光条件下,在实体显微镜下用镊子随机挑取浮游动物标本,一般大型 30 个、中型 40 个、小型 50 个。研磨后,用 90% 丙酮萃取 24h。然后用 Turner Designs 荧光计测定其酸化前、后的荧光读数,以计算桡足类肠道内叶绿素 *a* 和脱镁叶绿酸 *a* 的含量。

1.5 数据处理

1.5.1 桡足类自然群体肠道色素含量的计算 按王荣(1986)的计算公式计算:

$$\text{chl}a(\text{ng} / \text{ind}) = Fd \frac{r}{n(r-1)} (Rb - Ra)$$

$$\text{pha}a(\text{ng} / \text{ind}) = 0.6633 Fd \frac{r}{n(r-1)} (rRa - Rb)$$

式中, chl. *a*, 每个桡足类肠道内的叶绿素 *a* 含量; pha. *a*, 每个桡足类肠道内的脱镁叶绿酸 *a* 含量; *Rb*, *Ra*, 样品酸化前、后荧光计读数; *Fd*, 与所用仪器和选用的灵敏度等有关的换算因子(用提纯叶绿素 *a* 标定获得); *r*, 为纯叶绿素 *a* 的酸化比; *n*, 样品中桡足类的个数。

1.5.2 桡足类自然群体排空率和摄食率计算 认为在无食物条件下,桡足类自然群体肠道色素的排空是以指数形式进行的,即: $G_t = G_0 e^{-rt}$ 。式中, G_t 为 *t* 时刻的肠道色素含量, G_0 为实验开始时肠道色素含量, *r* 为肠道排空率。根据排空率实验中得出的不同时刻的肠道色素含量即可计算出肠道排空率。在环境条件稳定的情况下,桡足类的摄食被认为处于一种平衡状态,摄食率(*I*)应为: $I = G \times r$ 。

1.5.3 桡足类自然群体对初级生产的利用 将各长度组的桡足类个体数(ind / m²)与其平均肠道色素含量和排空率相乘,得出每平方米海面下各长度组桡足类单位时间内的摄食量。3组相加,得出桡足类群体的总摄食量。按碳与叶绿素 *a* 比值为 43,将叶绿素 *a* 换算为碳,与初级生产力相比得出桡足类自然群体对初级生产的利用率。

1.5.4 粪便产量的计算 桡足类一天摄取的能量(*R*)去向有三:生物量的增长(*G*)、呼吸代谢的消耗(*M*)和随粪便排出的部分(*E*),即 $R = G + M + E$ 。又有 $G = AR - M$, *A* 为同化率。因此 $R = AR + E$ 或 $E = R(I - A)$ 。

这样我们可以根据摄食量和同化率去计算粪便的产量。一般植食性浮游动物的同化率为 0.6—0.9,肉食性浮游动物的同化率为 0.8—0.9(Conover, 1978)¹⁾。为了方便,假定 *R* 为常数,取值 0.75,则 $E = 0.25R$ 。

2 结果

2.1 浮游动物的优势种及生物量

浮游动物样品中桡足类占优势。由大网采集的浮游动物中,中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)占绝对优势,同时还有少量太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)。中网所获得的样品

1) Conover, R. J., 1978, Marine Ecology, ed. by Kinne, O., vol.4, pp. 221—301.

中,优势种为小拟哲水蚤(*Paracalanus porvus*)和中华哲水蚤的桡足幼体。浮游动物生物

表1 桡足类自然群体肠道色素含量

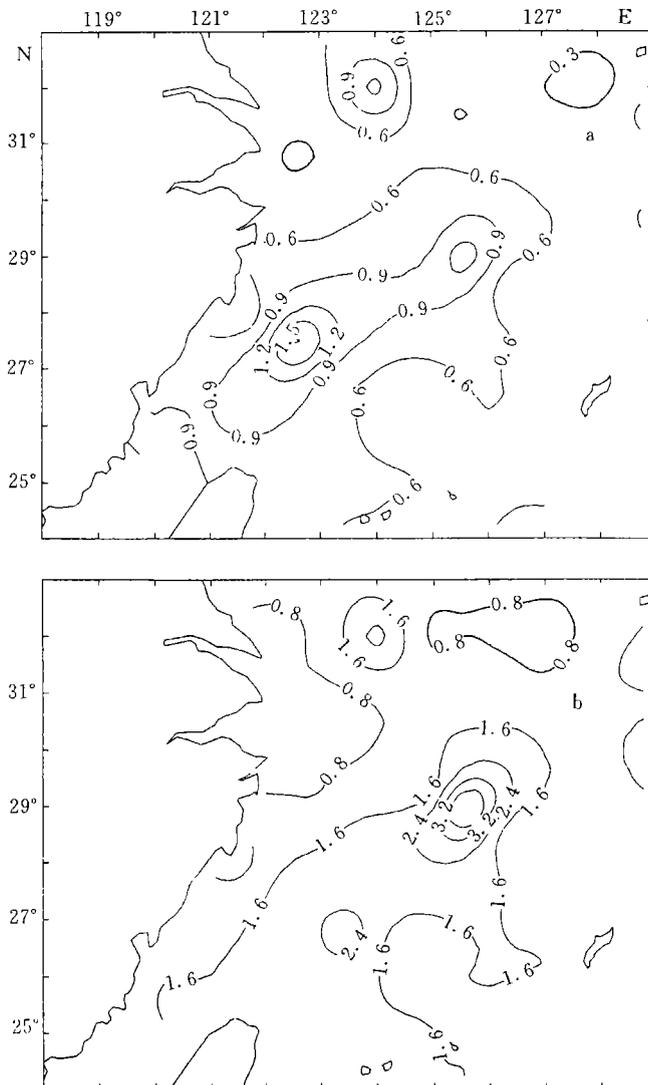
Tab.1 Gut pigments concentration of copepods assemblages in the East China Sea

调查时间 (年.月)	长度组	肠道色素含量 (ng/ind)		
		最小值	最大值	平均
1993.10	小	0.53	2.65	1.50
	中	0.55	4.57	1.78
	大	0.72	8.78	3.23
1994.04	小	0.17	2.33	0.58
	中	0.24	6.47	1.06
	大	0.50	9.94	1.99

量的分布: 陆架区域的生物量在 $100-417\text{mg}/\text{m}^3$; 外海区的生物量在 $23-103\text{mg}/\text{m}^3$, 410 站附近存在一个高生物量分布区 ($277\text{mg}/\text{m}^3$)。

2.2 桡足类的肠道色素含量

1993年10月和1994年4月对桡足类的肠道色素含量的测定结果见表1。表



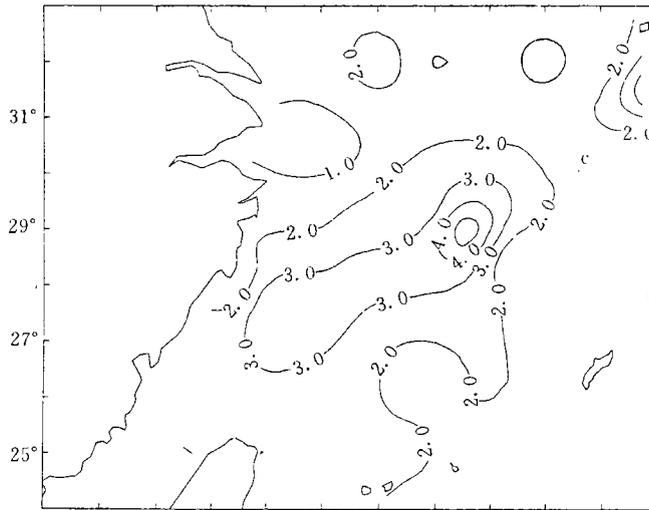


图2 3个长度组(a. 小型, b. 中型, c. 大型)桡足类自然群体肠道色素含量的平面分布

Fig.2 Distribution of gut pigments concentration of three size groups of copepods assemblages (a. small, 200—500 μm ; b. medium, 500—1 000 μm ; c. large, >1 000 μm) in the East China Sea

明,10月的含量高于4月。1994年4月各体长组桡足类肠道色素的平面分布见图2,色素含量水平在各体长组虽不相同,但分布趋势一致。

2.3 桡足类自然群体肠道排空率和摄食率及其对初级生产的摄食压力

桡足类自然群体的肠道排空率及肠道通过时间见表2。1994年4月在两个连续观测站的研究表明,桡足类群体存在着昼夜摄食节律,在一天内的不同时间,肠道色素含量不同。用于计算浮游动物摄食率的肠道色素含量为其一天24h内肠道色素的平均含量。排空率则采用各长度组的平均值。摄食率见表3,以每个个体每天摄入的色素量表示。色素是指肠道内叶绿素 *a*

与脱镁叶绿素 *a* 之和,求和前脱镁叶绿素 *a* 换算为相同当量的叶绿素 *a*。

2.4 桡足类自然群体粪便产生率

两个连续观测站实测的桡足类自然群体的日食量、粪便产量、沉积物捕捉器实测的碳通量、环境中的叶绿素含量、初级生产力和“*f*”比(新生产力与总初级生产力之比)列于表4。其中碳通量资料根据 Zhan(1994),初级生产力和“*f*”比资料由焦念志提供。为了便于比较,所有的量(环境中的叶绿素含量除外)均换算为相当的碳量表示。

表2 桡足类自然群体的肠道排空率及肠道通过时间
(1994年4月航次)

Tab.2 Evacuation rate and gut passage time of copepods assemblages (April 1994) in the East China Sea

站 位	长度组	排空率 (min^{-1})	肠道通过时间 (min)
410	小	0.0112	89
	中	0.0143	70
	大	0.0146	69
111	小	0.0087	115
	中	0.0116	86
	大	0.0125	80

表3 桡足类自然群体对初级生产的利用 (1994年4月航次)

Tab.3 Consumption of primary production by copepods assemblages (April 1994) in the East China Sea

站 位	长度组	摄食率 [ng/(ind·d)]	生物量 (ind/m ²)	桡足类群体摄 食率[mg/(m ² ·d)]	对初级生产的 利用率(%)	三组累积 (%)
410	小	5.99	41 614	0.249	0.45	6.75
	中	26.33	24 746	0.652	1.17	
	大	89.32	31 869	2.847	5.13	
111	小	5.68	31 017	0.176	1.24	4.86
	中	9.49	12 042	0.114	0.80	
	大	25.44	15 741	0.401	2.82	

可以清楚地看出,两个站桡足类自然群体对初级生产力的利用率很低。410站为6.89%,111站为4.66%。111站的粪便产量[7.44mg/(m²·d)]大于沉积物捕捉器实测的沉积通量[4.56mg/(m²·d)]。这是可以理解的,产生的粪便只有部分到达海底。不可思议的是,410站的沉积通量远大于桡足类自然群体的粪便产量。其可能原因随后将讨论。

表4 桡足类自然群体的日食量、粪便产量与实测碳通量等参量 (1994年4月航次)

Tab.4 Daily food ingestion and fecal pellets production of copepods assemblages, observed carbon flux, chl.a, primary production and "f" ratio (April 1994) in the East China Sea

站位	体长组	日食量 [mg/(m ² ·d)]	粪便产量 [mg/(m ² ·d)]	粪便产量 三组累积 [mg/(m ² ·d)]	碳通量 [mg/(m ² ·d)]	叶绿素 (µg/L)	初级生产力 [mg/(m ² ·d)]	"f"比
410	小	10.72	2.68	40.29	213.8	1.0007	2 338.8	0.56
	中	28.02	7.01					
	大	122.40	30.62					
111	小	7.58	1.90	7.44	4.56	0.6123	638.2	0.11
	中	4.91	1.23					
	大	17.22	4.31					

3 讨论与结论

从实验数据看,桡足类自然群体肠道色素含量都要明显低于实验室摄食良好的桡足类。尽管浮游动物群体在生理上可以有很高的摄食率,但环境条件往往不能支持如此高的摄食率(Dagg, 1993)。三个体长组的桡足类的肠道色素含量有着相似的平面分布(图2),说明浮游动物的摄食是受相同的环境因子制约的,主要是水体内的饵料生物浓度。

近年来的研究表明,许多情况下浮游动物摄入的叶绿素a不仅降解为脱镁叶绿酸a,还会部分地进一步降解为无荧光物质(Conover et al., 1986; Dagg et al., 1987; Head, 1992)。因此,荧光法测定的桡足类肠道色素含量,可能产生对色素含量的低估。Conover等(1986)和Kiorboe等(1987)估计,叶绿素a在浮游动物的肠道中可以有30%被降解成无荧光物质,从而对浮游动物的摄食率低估10%左右。

4月,东海桡足类自然群体的摄食量同浮游植物的生物量及初级生产力相比,明显偏

低。在同步进行了桡足类摄食与初级生产力测定的两个连续观测站上,桡足类每天的摄食量只占了初级生产力的 5% 左右(表 4)。这在春季陆架海域是一个较为普遍的现象,主要是因为浮游动物的生物量偏低。近海环境条件季节变化大,春季随着光照增强、表层水温的升高,浮游植物迅速繁殖,而浮游动物种群数量的增长则相对慢得多。Lane 等(1994)曾指出,近海生态系统同大洋生态系统相比,浮游动物对初级生产的利用明显偏低。Morales 等(1991)在北大西洋的实验结果也说明在春季浮游植物的生产量只有很少的一部分(1%—2%)被浮游桡足类所摄食。Dagg(1993)也认为浮游桡足类的直接摄食不能阻止浮游植物形成水华。表 4 显示,被摄食部分主要是被大型桡足类摄食,占 58%—76%;中型桡足类占 16%—17%;小型桡足类占 6%—25%。

在碳的垂直转移过程中,浮游动物起着重要作用。植食性浮游动物的同化率一般为 60%—90%,也就是说摄食的浮游植物大约有 25% 以粪便的形式被排出体外,其中一部分将沉降海底,成为底栖生物的能量来源。陆架区水浅,沉降到海底的比例将更大。

111 站的粪便产量 [$7.44\text{mg} / (\text{m}^2 \cdot \text{d})$] 大于沉积物捕捉器实测的沉积通量 [$4.56\text{mg} / (\text{m}^2 \cdot \text{d})$]。这是可以理解的,产生的粪便只有部分到达海底。不好理解的是,410 站(水深 90m)实测沉积通量竟高达 $213.8\text{mg} / (\text{m}^2 \cdot \text{d})$,而桡足类粪便产量只有 $40.29\text{mg} / (\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。410 站初级生产力和“ f ”比都很高(表 4),大量浮游植物未被利用,是否直接沉降到底层呢?对沉积物捕捉器收集物的显微镜检查发现,浮游植物细胞很少,浮游植物直接沉降所占份额极小。99% 以上的收集物为较大的颗粒物,呈不规则的球形,直径在 70—300 μm 。Zhan(1994)的资料说明,这些收集物的碳氮比更接近生源物质的。因此可以认为它们是来自水层的生物生产。410 站现场实测并未提供如此多的颗粒有机物,它们是从哪里来的呢?极可能是来自潮混合造成的已沉降颗粒有机物的再悬浮、再沉降的反复过程。

赵保仁(1986)在南黄海透光度与环流关系的研究中曾指出,潮流的搅拌作用是沉积物再悬浮的动力。赵的资料还表明,底部浑浊层的离底高度与最大潮流流速成正相关。Tanaka 等(1987)和 Hoshika 等(1994)在东海都曾观测到底部浑浊层(bottom turbid layer)的存在。底部浑浊层的上界往往就是密跃层的下界,浊度随深度增加而增加,在底部达到最大值(Hoshika et al., 1994)。Kusakabe 等 1994 年 7—8 月在东海的 PN-8 站(相当于本文的 410 站)所做的水下摄影图象分析表明,大于 200 μm 的颗粒物在底部浑浊层的浓度(V/V)高达 $2.9—13.6 \times 10^{-6}$,而密跃层以上浓度不到 1×10^{-6} 。虽然摄影图象分析不能确定颗粒的性质,这么多悬浮的大颗粒物(如本文镜检所见)不可能是泥沙等无机颗粒,应当是结构松散密度略大于海水的有机颗粒物。除再悬浮外,由于密度跃层的阻隔,迟滞了上层颗粒有机物的沉降过程,在跃层以下有可能形成堆积,从另一个方向加强了底部浑浊层。海水的密度梯度能滞留粪便颗粒长达 4—10d(Allderge et al., 1987)。也就是说,沉积物捕捉器收集的有机物不一定是“实时”的或最近的,特别是布放期间短(我们的沉积物捕捉器仅布放 48h)的话。另外,平流作用不容忽视。Heussner(1994)指出,由于平流的作用,颗粒的沉降轨迹实际上是一条接近水平的斜线。410 站现场实测流速(包括潮流和余流)比较强,在沉积物捕捉器布放期间表层(22m)最大流速为 43.1cm/s,底层(72m)最大流速为 32.5cm/s。在 48h 的布放期间内所收集的沉降物来自相当大的一个范围。

参 考 文 献

- 王 荣, 1986, 海洋科学, **10**(3): 1—5.
- 王 荣, 1991, 海洋科学, **15**(1): 18—21.
- 赵保仁, 1986, 海洋与湖沼, **27**(27): 9—105.
- Allderge, A. L. et al., 1987, *Deep-Sea Research.*, **34**: 1641—1652.
- Conover, R. J. et al., 1986, *Limnol. Oceanogr.*, **31**: 878—887.
- Dagg, M. J. and Walser, W. E., 1987, *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 178—188.
- Dagg, M., 1993, *Prog. Oceanogr.*, **32**: 163—168.
- Head, E. J. H., 1992, *Marine Biology*, **112**: 83—592.
- Heussner, S., 1994, Proc. 1994 Sapporo IGBP Symp., M&J International (Yokohama, Japan), pp. 183—188.
- Hoshika, A. et al., 1994, Proc. 1994 Sapporo IGBP Symp., M&J International (Yokohama, Japan), pp. 171—176.
- Kiorboe, T. and Tiselius, P. T., 1987, *J. Plankt. Res.*, **9**: 525—534.
- Kleppel, G. S., Pieper, R. E. and Trager, G., 1988, *Marine Biology*, **97**: 185—190.
- Kusakabe, M. et al., 1994, Proc. 1994 Sapporo IGBP Symp., M&J International (Yokohama, Japan), pp. 165—170.
- Lane P. V. Z. et al., 1994, *Deep-Sea Research*, **41**: 437—457.
- Longhurst, A. R. et al., 1990, *Deep-Sea Research*, **37**: 685—694.
- Mackas, D. and Bohere, R., 1976, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **25**: 77—85.
- Morales, C. E. et al., 1991, *J. Plankt. Res.*, **13**: 455—472.
- Tanaka, K. et al., 1987, *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, **64**: 13—23.
- Wang, R. and Conover, R. J., 1986, *Limnol. Oceanogr.*, **31**: 867—877.
- Zhan, B. Q., 1994, Proc. 1994 Sapporo IGBP Symp., M&J International (Yokohama, Japan), pp. 177—182.

COPEPODS FEEDING ACTIVITIES AND ITS CONTRIBUTION TO DOWNWARDS VERTICAL FLUX OF CARBON IN THE EAST CHINA SEA

Wang Rong, Fan Chunlei

(*Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071*)

Abstract The work reported here was done during two cruises to the East China Sea in October 1993 and in April 1994. In addition to routine measurements (CTD, nutrients, chlorophyll, POC, ATP, primary production, new production etc.) observations and experiments on copepods gut pigments diurnal feeding rhythms, evacuation rates and diurnal migration were conducted during the cruises. The purposes of this work is to understand better the copepods feeding and its contribution to downwards vertical flux of carbon in the East China Sea.

The body size approach was used to deal with the diversity of species and developmental stages of copepod assemblages. Zooplankton samples for gut pigments, taxonomic composition and abundance were collected by vertical tows from bottom (or from 200m where the depth was greater than 200m) to the surface with a 80cm diameter conical net of 500 μ m mesh size for the large (> 1000 μ m) and medium (500—1000 μ m) size groups, a modified Bogorov net of 200 μ m mesh size was used

for the small ($< 500\mu\text{m}$) size group. Only the cod end content was immediately poured into soda / seawater solution (1:5, V/V) to anaesthetize; the animals were then sieved through 1000 μm , 500 μm and 200 μm meshes, and the resultant fractions were filtered onto GF/C filters. The filters were frozen and kept at -20°C for subsequent analysis. Samples for evacuation experiments were taken at 0, 10, 20, 30, 60, 120min. during the evacuation experiments using the same method for gut pigment analysis, but anaesthetic was not used before experiments. Gut pigments were measured at 9 stations in 1993 cruise, and at 25 stations in 1994 cruise. Evacuation experiments were undertaken on board at two time-series stations, where the diurnal feeding rhythms of copepod assemblages (by gut pigments measurement), primary production and new production were also observed. The results show that mean level of gut pigments increases with increasing size, but is relatively low. The same distribution pattern of gut pigment contents was found in all the three groups, although the absolute value are quite different, which implies that grazing of the 3 size groups were affected by the same environmental factors (food availability, temperature, etc.). The large size group of copepod assemblages (dominated by *Calanus sinicus*) performed clear diurnal feeding rhythms with maximum level at midnight and with minimum level at noon time. The medium size group (dominated by *Paracalanus parvus* and early copepodid stages of *Calanus sinicus*) showed the same rhythms, but with a smaller amplitude. Feeding cycles were not apparent in the small size group (mainly *Oithona* spp.). The fact that the small size group is associated with relatively weak feeding rhythms is probably related to the diurnal vertical migration. Large copepods, like *Calanus sinicus*, feed in the upper layer during the night and migrated to the deep layer during the day time. However this is not the case for small copepods. In spring the fraction of primary production consumed daily by the copepod assemblages was relatively small 6.75% at St. 410 and 4.86% at St. 111 (Tab.4). This is probably due to the high primary production and low biomass of copepods. Daily consumption of phytoplankton was mainly caused by grazing of the large size group (58%—76%). Grazing by the medium size group accounted for only 16%—17%. Grazing by the small size group was 6%—25% (Tab.4). The daily fecal pellets production carbon estimated at the two stations were 4.56 and 7.44 $\text{mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, respectively (Tab.4). Among the three size groups the large size group plays a more important role in phytoplankton consumption and in fecal pellets production.

There might be some sources of underestimation in the present results. Pigment destruction in gut by digestion may occur. Evacuation may occur before anaesthetization caused by disturbance during the sampling. The underestimation may also be caused by the decrease of evacuation rate under starved condition.

Key words Copepods Feeding Carbon flux East China Sea