

Note

북서태평양에서 난수성 (*Pleuromamma* sp.) 과 냉수성 (*Neocalanus plumchrus*)
 요각류의 지방 함량 및 구성 분석을 통한 생리/생태 비교

고아라^{1,2} · 주세종^{2*} · 이창래²

¹한양대학교 과학기술학부 해양환경과학과
 (426-791) 경기도 안산시 상록구 사3동 1271

²한국해양연구원 해양생물자원연구부
 (425-600) 경기도 안산시 안산우체국 사서함 29

The Physiological and Ecological Comparisons between Warm
 (*Pleuromamma* sp.) and Cold Water Copepod Species
 (*Neocalanus plumchrus*) in the Northwestern Pacific
 Ocean Using Lipid Contents and Compositions

Ah-Ra Ko^{1,2}, Se-Jong Ju^{2*}, and Chang-Rae Lee²

¹Department of Environmental Marine Sciences Division of Science and Technology
 Hanyang University, Ansan 426-791, Korea

²Marine Living Resource Research Department, KORDI
 Ansan P.O Box 29, Seoul 425-600, Korea

Abstract : In an effort to better understand the physiological and ecological differences between warm and cold water copepod species in Korean waters using lipid contents and compositions, two species of copepods (*Pleuromamma* sp. as a warm water species and *Neocalanus plumchrus* as a cold water species) were collected from the Northwest Pacific and East Sea/Sea of Japan, respectively. The cold water species showed two fold higher lipid contents than the warm water species (11% vs. 5% of dry weight). Wax esters, known as one of the major storage lipid classes, were found to be the dominant lipid class (accounting for 64% of total lipids) in the cold water species, whereas, in the warm water species, phospholipids, which are known as membrane components, were the dominant lipid class (accounting for 43% of total lipids), with a trace amount of the storage lipids as a form of triacylglycerols ($\leq 1\%$ of total lipids). With regard to the fatty acid compositions, saturated fatty acids (SAFA), especially 16:0 (about 30% of total fatty acids), were most abundant in the warm water species, whereas the polyunsaturated fatty acids (PUFA), particularly eicosapentaenoic acid (EPA : 20:5(n-3)) ($\geq 16\%$ of total fatty acids), were most abundant in the cold water species. Among the neutral fraction of lipids, phytol, originating from the side chain of chlorophyll and indicative of active feeding on phytoplankton, was detected only in the warm water species. Significant quantities of fatty alcohols were detected in cold water species, particularly long-chain monounsaturated fatty alcohols (i.e. 20:1(n-9) and 22:1(n-11)), which are well known to abound in cold water herbivorous copepods. However, only trace amounts of short-chain fatty alcohols were detected in the warm water species. Twelve different kinds of sterols were detected in these copepod species, with cholest-5-en-3 β -ol (cholesterol) and cholesta-5, 24-dien-3 β -ol (desmosterol) dominating in cold and warm water species, respectively. In addition, for the warm water species (*Pleuromamma* sp.), we assessed the latitudinal gradients of lipid contents and compositions using samples from three different latitudinal regions

*Corresponding author. E-mail : sjuu@kordi.re.kr

(Philippine EEZ, Japan EEZ, and the East China Sea). Although no latitudinal gradients of lipid contents were detected, the lipid compositions, particularly dietary fatty acid markers, varied significantly with the latitude. The findings of this study confirm that the distribution of lipid contents and compositions in copepods may not only indicate their nutritional condition and diet history, but may also provide insights into their living strategies under different environmental conditions (i.e., water temperature, food availability).

Key words : *Pleuromamma* sp., *Neocalanus plumchrus*, Northwest Pacific, Lipid, Fatty acids

1. 서 론

동물플랑크톤은 해양생물먹이망(food web) 내에서 기초생산자로부터 상위포식자로 에너지를 전달해 주는 고전적인 역할(Sargent 1976; Sargent and Henderson 1986; Benson and Lee 1975; Bougis 1976) 뿐만 아니라, 표층에서 식물플랑크톤에 의해 고정된 대기 중의 이산화탄소를 해저바닥으로 전달해서 제거하는 중요한 역할을 하고 있다(Fowler and Knauer 1986). 또한, 동물플랑크톤의 장기적인 생체량 변동(Roemmich and McGowan 1995)과 난수 선호종의 지리적인 분포 변화(Beaugrand et al. 2002) 등의 결과를 통해 지구온난화에 대한 증거를 간접적으로 확인할 수 있는 기후 변화 지시자로도 이용되고 있다. 동물플랑크톤의 70% 이상을 차지하고 있는 요각류(Wimpenny 1966; Raymont 1983)는 1970년대부터 많은 과학자에 의해서 연구되었고, 이를 통해서 요각류를 포함한 많은 동물플랑크톤 종들이 지방을 이용하여 에너지를 축적, 저장하고 있으며, 그 함량 및 구성이 이들의 생활사와 서식환경 조건에 따라 큰 차이를 보이는 것으로 밝혀졌다(Littlepage 1964; Lee et al. 1970; Ikeda 1974).

지방은 모든 생물체의 필수적인 생화학적 구성요소로서, 생물들이 저장한 지방은 먹이공급이 낮은 시기에 에너지로 이용되며, 포식(predation), 수직이동(vertical migration) 등에 필요한 에너지를 공급해준다. 또한, 지방은 다른 영양소(단백질과 탄수화물은 약 17~18 kJ/g)에 비하여 높은 에너지 효율(약 39 kJ/g)을 가지며, 세포막, 호르몬 조절자, 항산화제, 부력조절자로서 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Lee et al. 2006). 뿐만 아니라, 지방을 구성하는 지방산이나 스테롤들 중에서 특정 성분들(긴 사슬 불포화 지방산 등)은 먹이를 통해서만 획득될 수 있기 때문에 생태계 내에서의 먹이 관계를 이해하는 연구에도 많이 활용되고 있다(Bottino 1974; Virtue et al. 1993; Cripps et al. 1999; Cripps and Atkinson 2000).

주요 지방 class로는 트리아실글리세롤(triacylglycerols), 왁스 에스테르(wax esters), 인지질(phospholipids)과 다이아실글리세롤 에테르(diacylglycerol ether) 등이 있다. 이중 트리아실글리세롤은 동물에 저장되는 지방의 가장 일반적인 형태로서, 거의 모든 동물플랑크톤에서 발견되며,

글리세롤(glycerol)에 3개의 지방산이 붙어있는 구조를 가지고 있다. 그리고 고위도 해역에 서식하는 일부 초식 동물플랑크톤은 왁스 에스테르의 형태로 지방을 저장한다(Lee et al. 2006). 인지질은 세포막을 구성하는 중요성분으로 비대칭 지방산을 가지고 있으며, 이러한 비대칭구조는 세포막의 구조와 기능에 중요한 역할을 한다. 하지만 특이하게도 고위도에 서식하는 크릴(krill)은 인지질 형태 중의 하나인 phosphatidylcholine을 저장 지방으로 축적하는 것으로 알려져 있다(Hagen et al. 1996; Alvessard and Mayzaud 2003; Mayzaud et al. 2003). 그리고 다이아실글리세롤 에테르는 극지 및 온대해역에 서식하는 동물플랑크톤에서 가끔 발견되는 지방의 형태로서 익족류(pteropod)의 주요 저장 지방으로 보고되고 있다(Kattner et al. 1998). 이와 같이 지방은 에너지 저장원으로서 생물체의 성장, 번식 등 생존과 밀접한 관계를 가지고 있기 때문에, 최근 들어 지방의 함량 및 구성 변화를 분석, 비교하여 해양 생물의 생존전략(월동, 먹이 생태) 및 생활사(산란, 성숙)를 이해하는데 활용되고 있다(Sargent et al. 1989; Lee et al. 2006; Budge et al. 2008).

동물플랑크톤 지방 함량 및 구성의 중요성에도 불구하고, 한반도 주변해를 포함한 북서태평양에서 출현하는 요각류의 지방 함량 및 구성에 대한 연구가 매우 부족한 실정이다(Hiroaki and Yuichi 2000). 그러므로 본 연구에서는 한반도 주변해역(동해 및 남해)에서 출현하는 대표적인 요각류의 지방 함량 및 구성의 특성을 중간(난수종과 냉수종), 그리고 쿠로시오 지표종인 *Pleuromamma* sp.의 서식환경(위도)별로 비교·분석하여, 이들의 생존전략과 생활사를 간접적으로 이해하고, 해양생태계에서 에너지 전달자로서의 역할(Sargent 1976; Sargent and Henderson 1986)을 파악하고자 하였다.

2. 재료 및 방법

시료 채집과 준비(Sample collection and preparation)

난수성 요각류인 *Pleuromamma* sp.는 2007년 9월 30일부터 10월 16일까지 한국해양연구원 온누리호를 이용하여 필리핀 EEZ 해역인 st.23, st.19와 오키나와 근해인 st.33, 동중국해인 st.26에서 채집되었다(Fig. 1). 요각류 시

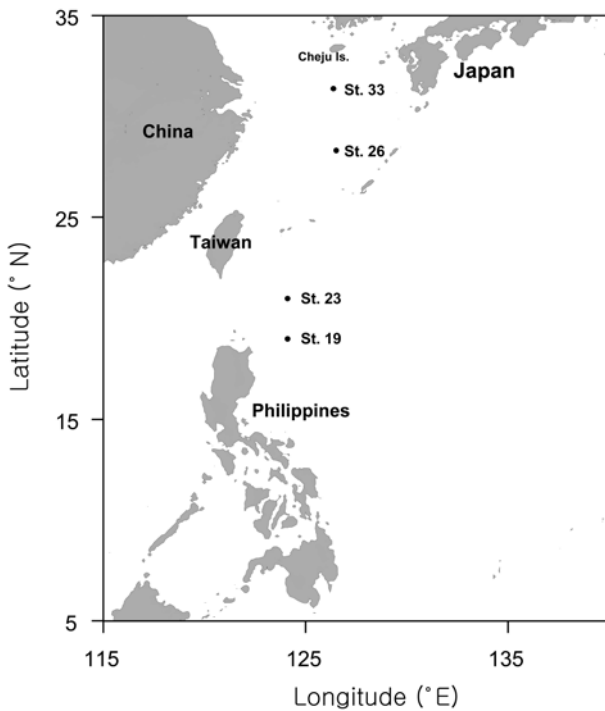


Fig. 1. Sampling stations of the warm water copepod species (*Pleuromamma* sp.) in the northwestern Pacific Ocean.

료는 봉고네트(Bongo Net; 네트 입구 60 cm, 망목 200 μ m)를 이용하여 수심이 깊은 필리핀 EEZ와 오키나와 근해에서는 수심 약 200~300 m 수층(wire out : 500 m, 경사채집)을, 상대적으로 수심이 낮은 동중국해에서는 100 m 내외 수층에서 채집되었다.

난수성과 냉수성 요각류 사이의 생리, 생태를 비교하기 위해 2006년 4월 동해 울릉분지 해역(북위 37°00', 동경 131°29')에서 냉수성 요각류인 *Neocalanus plumchrus*를 채집하였다. 채집한 시료는 지방의 손실을 막기 위하여 초저온 냉동고(-70°C)에 보관하였다. 실험실로 운반된 시료는 실온에서 해동시킨 후, 복서태평양 시료에서는 *Pleuromamma* sp. (*Pleuromamma abdominalis*, *P. gracilis*; 우, 성체)를, 동해 시료에서는 *Neocalanus plumchrus* (C4 stage)를 해부현미경을 사용하여 분류한 후, 40~50개체씩 모아서 유리병에 보관하였다. 그리고 지방 함량 측정에 필요한 건중량은 일부 요각류의 체장 길이를 측정 한 후, *Pleuromamma* sp. (Bennett and Hopkins 1989), *Neocalanus plumchrus* (Liu and Hopcroft 2006)의 길이-건중량의 관계식을 이용하여 환산하였으며, *N. plumchrus*의 C4 stage의 건중량은 Miller(1993)를 참고하였다.

지방 추출 및 분석(Lipid extraction and analysis)

지방분석을 위한 모든 유리용기는 혼합 유기용매

(Dichloromethane: Methanol(CH_2Cl_2 :MeOH) = 1:1)로 몇 번 헹구낸 후, 준비된 요각류 시료를 용기에 넣고 혼합 유기용매(CH_2Cl_2 :MeOH = 1:1)를 첨가하여 약 10분간 bath sonification하여 시료로부터 지방을 추출하였다. 그 다음 증류수를 첨가하여 용매의 최종비율이 CH_2Cl_2 :MeOH:H₂O = 1:1:0.8이 되도록 한 후, 잘 흔들어 혼합하고, 혼합액이 두 층으로 분리되면 지방을 포함하고 있는 아래층을 제거하여 새로운 시험관으로 옮겼다. 그리고 다시 제거한 양만큼 혼합 유기용매(CH_2Cl_2 :MeOH = 4:1)를 추가한 후 아래층을 제거하여 옮겼다. 이와 같은 과정을 2-3번 반복하여 추출된 지방을 완전히 분리, 추출하였다(Bligh and Dyer 1959). 이렇게 추출된 지방추출액의 유기용매는 질소가스로 완전히 제거된 후, 혼합 유기용매(CH_2Cl_2 :MeOH = 2:1)에 다시 용해시켜 지방 class와 지방 구성 성분인 지방산과 스테롤 분석에 사용되었다.

주요 지방 class는 Iatrosan Mark-V TLC-FID(Thin-Layer Chromatography with Flame-Ionization Detector; IATRON LABORATORIES, INC.)로 정량, 정성 분석되었다(Ju et al. 1997). 추출된 지방의 적당량(약 1-2 μ l)을 chromarod(Mitsubishi Kagaku Iatron)에 떨어뜨린 후, 혼합 유기용매(CH_2Cl_2 :MeOH = 1:1)로 농축(focusing)하여 비극성 유기용매(Hexane:Diethyl ether:Formic acid = 85:15:0.2)로 지방 class를 분리, 분석하였다. 이렇게 분리된 지방 class는 상업적으로 구입 가능한 주요 지방 class standard(Phospholipid는 1,2-Dipalmitoyl-rac-glycerol-3-phosphocholine hydrate; Sigma-Aldrich Co., Cholesterol은 cholesterol; Sigma-Aldrich Co., Free Fatty Acid는 n-Nonadecanoic acid; 동경화학공업주식회사, Triacylglycerol과 Wax ester는 각각 Glycerol trioleate와 Palmitoleic acid stearyl ester; Sigma-Aldrich Co.)와 비교하여 정성, 정량화하였다. 총 지방 함량은 정량화된 지방 class의 합으로 산출되었다.

지방산, 알코올 및 스테롤 분석

극성지방(지방산)과 중성지방(알코올, 스테롤) 성분 분석을 위해 앞서 추출된 지방의 일정량을 뽑아서 새로운 시험관에 옮겨 0.5 N KOH/MeOH를 넣고, 30분간 70°C로 가열한 후, 3회에 걸쳐 혼합 유기용매(Hexane:Diethyl ether = 9:1)로 중성지방을 분리, 추출하였다. 이렇게 추출된 중성지방은 10% pyridine으로 만들어진 bis(trimethylsilyl)trifluoro-acetamide(BSTFA; Sigma-Aldrich Co.)를 첨가하여 가열한 후, 중성지방을 trimethylsilyl(TMS) 에스테르 화하여 gas chromatography - flame ionization detector (GC-FID; Agilent 7890A)로 분리, 분석하였다. 지방산을 포함한 극성지방은 중성지방이 추출되고 남은 용액에 염산을 첨가하여 KOH를 침전시킨 후, 혼합 유기용매

(Hexane:Diethyl ether = 9:1)를 이용하여 추출되며, 추출된 지방산은 BF₃/MeOH로 에스테르화시켜 지방산 메틸에스테르(fatty acid methyl ester)로 유도하여 GC-FID로 분리, 분석되었다. 각 지방성분을 정량적으로 환산하기 위해 internal standard(중성지방에는 Cholestane, 극성지방에는 n-Nonadecanoic acid)를 각각의 시료마다 첨가하여 함께 분석하였다. 극성지방(지방산)과 중성지방(알코올, 스테롤)의 분리, 분석에는 HP-5 column(길이 60 m, 직경 0.32 mm, 내부 코팅된 필름 두께 0.25 μ m; Agilent Tech.)을 사용하였으며, 적용된 온도조건으로 시료주입구는 250°C, column 오븐은 50~120°C까지 10°C/분, 120~300°C까지는 4°C/분으로 프로그램하였다. 이동상 가스는 헬륨(30 ml/분)을 사용하였으며, 각 지방성분의 peak는 internal standard와 비교하여 정량화되었다. 각 지방성분의 정성분석은 gas chromatography-mass spectrometry detector(GC-MSD; Agilent 6870 GC-Agilent 5973 MSD)로 70 eV에서 원자 질량 50-700 amu 범위 내에서 분석되었으며, 그 외 조건들(column, 온도, 이동상 가스)은 정량 분석시와 동일하게 설정하였다. 지방산 중 불포화 지방산의 double bond 위치는 상업적으로 이용가능한 지방산 standard(FAME, unsaturated kit; Sigma-Aldrich Co.) 또는 FAME을 fatty acid picolinyl ester로 전환하여 GC-MS로 확인하는 Destailats and Angers(2002)의 방법을 사용하였다.

3. 결과 및 토의

난수성과 냉수성 요각류의 총 지방 함량 및 지방 class

난수성(*Pleuromamma* sp.)과 냉수성(*Neocalanus plumchrus*) 요각류의 총 지방 함량은 난수종이 45.7 μ g/mg dry weight(DW) (건중량의 4.6%), 냉수종이 107.5 μ g/mg DW (건중량의 10.7%)로, 냉수종의 지방 함량이 난수종의 지방 함량보다 약 2배 이상 높았다(Table 1). 이러한 난수종과 냉

Table 1. The relative abundance (%) of lipid classes in the warm (*Pleuromamma* sp.) and cold water copepod species (*Neocalanus plumchrus*)

| Lipid class | <i>Pleuromamma</i> sp. (n=3) | <i>Neocalanus plumchrus</i> (n=2) |
|------------------------|------------------------------|-----------------------------------|
| Phospholipid | 43.6 \pm 10.1 | 17.1 \pm 5.9 |
| Cholesterol | 11.0 \pm 1.8 | 4.7 \pm 1.7 |
| Free fatty acid | 20.8 \pm 4.2 | 14.7 \pm 1.6 |
| Triacylglycerol | 24.5 \pm 4.1 | ND |
| Wax ester | ND | 63.5 \pm 9.2 |
| Total (μ g/mg DW) | 45.7 | 107.5 |

ND: not detected

수종 간의 지방 함량 차이는 다른 연구 결과들과 유사하였는데, 이는 서식환경(수온, 섭식생태)에 따른 요각류의 일반적인 지방 함량의 차이로 볼 수 있다(Lee and Hirota 1973). TLC-FID를 이용하여 분리, 분석한 지방 class 성분을 살펴보면, 난수종은 세포막을 구성하는 인지질이 총 지방의 43.6%, 저장 지방인 트리아실글리세롤이 24.5%를 차지하였으며, 왁스 에스테르는 검출되지 않았다. 반면에 냉수종에서는 고위도에 분포하는 종에서 주로 발견되는 왁스 에스테르가 총 지방의 63.5%로 가장 많은 양을 차지하였으며, 트리아실글리세롤은 검출되지 않았다(Lee et al. 2006) (Table 1). 본 연구에서 측정된 난수종 *Pleuromamma* sp.의 지방 함량은 동태평양 열대해역에 서식하는 유사종보다 약간 낮았지만, 지방 class 구성은 인지질이 가장 우점하고 저장 지방으로는 트리아실글리세롤이 가장 우점하여 본 연구결과와 유사하였다. 특히 *Pleuromamma abdominalis*의 경우는 암수간의 지방 함량(♀: 건중량의 19%, ♂: 건중량의 6%) 차이가 뚜렷하여 암컷이 산란과 생식을 위해 더 많은 에너지를 지방으로 저장한다고 짐작할 수 있다(Lee and Hirota 1973). 그리고 냉수종 *N. plumchrus*의 경우, 이들의 지방 함량은 북태평양의 아극해역(수온 5°C 이하)에 서식하는 유사 또는 동일종(*Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus*와 *N. flemingeri*)에 비하여 약 3배 이상 낮았으며, 이들의 지방 class 성분 구성은 본 연구결과와 같이 왁스 에스테르(총 지방 함량의 >31%)가 가장 우점하였다(Evanson et al. 2000; Hiroaki and Yuichi 2000). 본 연구 결과에서 두 요각류의 지방 class 구성은 다른 연구결과와 유사하였으나, 지방함량은 낮았는데 이는 주로 몇 가지 요인에서 기인한다고 판단된다. 타 연구에서 관측된 요각류의 채집(서식)해역의 수온을 비교해 보면, Hiroaki and Yuichi(2000)와 Lee and Hirota(1973)의 연구에서 채집된 종들은 본 연구의 채집 해역보다 위도가 더 높았을 뿐만 아니라, 실제로 수온이 약 5°C 이상 낮은 해역에서 채집되었다. 따라서 수온이 상대적으로 낮은 해역에 서식하는 동일종의 *N. plumchrus*와 *Pleuromamma* sp.가 더 높은 지방 함량을 보인 것으로 추측할 수 있다(Batten et al. 2003). 또한 요각류의 지방 함량은 계절 및 생활사(life history)에 따라 큰 차이를 보이므로 채집시기의 차이에 의한 것으로도 볼 수 있다(Hagen and Auel 2001; Lee et al. 2006). 하지만 이러한 지방함량의 차이는 Ohman(1996)에 의해서 제기된 지방분석 전 채집, 보관, 종 분류 등 전처리 과정에서 발생할 수 있는 문제점으로 부터도 기인할 수 있다. 특히 요각류를 분석하는 과정에는 두 가지 과정이 있는데, 첫째는 현장에서 지방분석을 위한 종을 분류하여 지방분석 전까지 초저온 냉동고에 보관하는 것(sorting-freeze)이고, 둘째는 채집하여 냉동 보관 후 분석 전에 실험실에서 시료를 해동하여 종 분류를 한 후 지방분석을 하는 방

법(freezing-sort)이다. 이 두 과정 중 후자의 방법으로 요각류의 지방 분석을 할 경우 해동 후 중 분류 과정에서 요각류 체내의 지방이 항문이나 몸의 다른 구멍을 통해서 빠져나갈 수도 있다. 따라서 후자의 방법을 적용한 본 연구는 지방분석 전에 요각류로부터 지방이 손실되었을 가능성도 배제할 수 없다. 따라서 앞으로는 지방분석을 위한 요각류 시료는 채집 후에 현장 또는 선상에서 중을 분류하여 분석 전까지 냉동 보관한다면 이러한 지방의 손실 가능성을 최소화할 수 있을 것으로 본다.

난수성과 냉수성 요각류의 지방산 및 스테롤 구성

난수성과 냉수성 요각류는 탄소원자 14~24개를 가진 다양한 포화지방산(Saturated fatty acids; SAFA), 단일 불포화지방산(Monounsaturated fatty acids; MUFA), 긴 사슬 불포화지방산(Polyunsaturated fatty acids; PUFA)을 함유하고 있다(Table 2). 총 지방산 함량은 난수종과 냉수종이 각각 20.2 $\mu\text{g}/\text{mg}$ DW, 70.7 $\mu\text{g}/\text{mg}$ DW로 총 지방 함량처럼 냉수성에서 더 높게 나타났다. 난수종에는 포화지방산 그룹이 가장 우점하였으며, 그 중에서도 16:0이 총 지방산의 37.8%로 가장 많았다(Fig. 2). 난수종 지방산 구성과는 달리 냉수종에서 가장 우점한 지방산은 긴 사슬 불포화지방산 그룹으로, 그 중에서도 규조류 기원이며 eicosanoid의 생산, 조절과 관련이 있는 20:5 (n-3)(EPA; eicosapentaenoic acid)(Nichols et al. 1993)와 와편모조류 기원인 22:6(n-3)(DHA; docosahexaenoic acid)(Graeve et al. 1994, Falk-Petersen et al. 2000)이 각각 16.3과 10.8%로 가장 우점하여 나타났다. 냉수종인 *N. plumchrus*에서는 단일 불포화지방산 중에서 20:1(n-9)과 22:1(n-11)이 상대적으로 높게 나타났는데, 이는 18:1(n-9)과 20:1(n-11)이 사슬(chain)연장을 통하여 20:1(n-9)과 22:1(n-11)로 생합성되었기 때문인 것으로 여겨진다(Sargent and Henderson 1986; Kattner and Hagen 1995). 이러한 냉수종의 지방산 구성 분포는 Evanson et al.(2000)와 El-Sabaawi et al.

Table 2. The relative abundance (%) of total fatty acids in the warm (*Pleuromamma* sp.) and cold water copepod species (*Neocalanus plumchrus*)

| Fatty acids | <i>Pleuromamma</i> sp. (n=3) | <i>Neocalanus plumchrus</i> (n=2) |
|---------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| <i>n-Saturates</i> | | |
| 14:0 | 4.0 \pm 2.9 | 16.1 \pm 3.6 |
| 16:0 | 30.8 \pm 5.9 | 13.6 \pm 2.3 |
| 18:0 | 7.3 \pm 4.1 | 0.9 \pm 0.1 |
| 20:0 | 0.6 \pm 0.3 | 0.1 \pm 0.0 |
| 22:0 | 0.3 \pm 0.3 | ND |
| 24:0 | 0.2 \pm 0.1 | ND |
| Total % SAFA | 43.2 \pm 13.7 | 30.8 \pm 6.0 |

Table 2. Continued

| Fatty acids | <i>Pleuromamma</i> sp. (n=3) | <i>Neocalanus plumchrus</i> (n=2) |
|-------------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| <i>Monounsaturates</i> | | |
| 16:1(n-9) | 0.3 \pm 0.3 | 0.1 \pm 0.1 |
| 16:1(n-7) | 4.8 \pm 2.7 | 3.3 \pm 0.1 |
| 16:1(n-5) | 0.2 \pm 0.2 | 0.1 \pm 0.1 |
| 16:1(n-3) | 0.3 \pm 0.0 | 0.5 \pm 0.1 |
| 18:1(n-9) | 5.4 \pm 0.6 | 2.6 \pm 0.4 |
| 18:1(n-7) | 3.3 \pm 0.8 | 0.7 \pm 0.1 |
| 18:1(n-5) | 0.2 \pm 0.0 | 0.1 \pm 0.0 |
| 20:1(n-9) | 0.9 \pm 0.2 | 2.2 \pm 0.3 |
| 20:1(n-7) | 0.2 \pm 0.2 | 0.7 \pm 0.1 |
| 22:1(n-11) | 0.3 \pm 0.2 | 6.1 \pm 5.2 |
| 22:1(n-9) | 0.2 \pm 0.2 | 0.1 \pm 0.1 |
| 24:1(n-9) | 3.7 \pm 3.3 | 0.7 \pm 0.1 |
| 24:1(n-7) | 0.4 \pm 0.6 | 0.0 \pm 0.0 |
| Total % MUFA | 20.2 \pm 9.3 | 18.2 \pm 6.7 |
| <i>Polyunsaturates</i> | | |
| 16:2(n-4) | 1.0 \pm 0.2 | 1.3 \pm 0.8 |
| 16:4(n-1) | ND | 2.8 \pm 0.8 |
| 18:2(n-6) | 1.7 \pm 0.3 | 0.7 \pm 0.1 |
| 18:2(n-3) | 0.4 \pm 0.2 | 0.2 \pm 0.1 |
| 18:3(n-3) | 0.4 \pm 0.5 | 0.3 \pm 0.0 |
| 18:4(n-3) | 0.1 \pm 0.0 | 0.1 \pm 0.0 |
| 20:2 ⁺ | 0.2 \pm 0.0 | 0.1 \pm 0.1 |
| 20:3 ⁺ | 0.1 \pm 0.0 | 0.2 \pm 0.1 |
| 20:4(n-6) | 1.0 \pm 0.4 | 2.0 \pm 0.0 |
| 20:4(n-3) | 0.3 \pm 0.2 | 1.1 \pm 0.0 |
| 20:5(n-3) | 5.5 \pm 3.1 | 16.3 \pm 1.1 |
| 22:5(n-3) | 1.2 \pm 0.7 | 0.2 \pm 0.0 |
| 22:6(n-3) | 11.9 \pm 7.9 | 10.8 \pm 1.9 |
| Total % PUFA | 23.7 \pm 13.3 | 36.1 \pm 5.0 |
| <i>Branched & odd-chain</i> | | |
| 15:0i | 0.4 \pm 0.2 | 0.6 \pm 0.2 |
| 15:0a | 0.2 \pm 0.1 | 0.2 \pm 0.0 |
| 15:0 | 2.6 \pm 0.9 | 0.7 \pm 0.2 |
| 16:0i | 0.4 \pm 0.1 | 1.3 \pm 0.2 |
| 17:0i | 0.3 \pm 0.1 | 0.2 \pm 0.0 |
| 17:0a | 0.2 \pm 0.1 | 0.1 \pm 0.0 |
| 17:0 | 4.4 \pm 1.6 | 0.3 \pm 0.0 |
| 17:1 ⁺ | 0.4 \pm 0.1 | 0.1 \pm 0.0 |
| 18:0i | 0.5 \pm 0.5 | 0.1 \pm 0.0 |
| 18:0a | 1.5 \pm 0.7 | 0.4 \pm 0.1 |
| 21:0 | 0.5 \pm 0.2 | ND |
| Total % BrFA | 11.4 \pm 4.7 | 3.9 \pm 0.8 |
| Total FA ($\mu\text{g}/\text{mg}$ DW) | 20.2 \pm 10.6 | 70.7 \pm 1.2 |

*The nomenclature of fatty acids: The first number identifies the number of carbons; the second number, the number of double bonds; and the last number, the position of the double bonds; Branched acids are indicated by iso and anteiso.

ND: not detected, +: all isomers included.

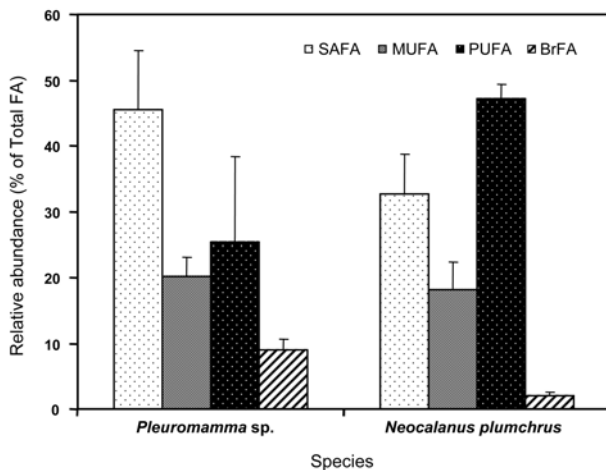


Fig. 2. The relative abundance (%) of grouped fatty acids in the warm (*Pleuromamma sp.*) and cold water copepod species (*Neocalanus plumchrus*).

(2009)의 연구 결과와 유사하였다.

20개와 22개의 탄소를 가진 단일 불포화지방산은 초식성 요각류를 섭식하는 포식자의 먹이 추적자로도 활용되고 있으며(Sargent and Falk-Petersen 1981, 1988; Ju et al. 2004), 18:1(n-7)/18:1(n-9) 비율을 이용하여 동물플랑크톤의 섭식형태(육식 \leq 0.1 \leq 초식 또는 잡식)를 구별하기도 한다(Falk-Petersen et al. 1990, 2000; Graeve et al. 1997; Auel et al. 2002). 본 연구의 난수종과 냉수종은 18:1(n-7)/18:1(n-9) 비율이 약 0.6 과 0.3으로 나타나 두 종 모두 초식종인 것으로 추정할 수 있다(Dalsgaard et al. 2003). 그러나 이 비율은 먹이가 부족한 기간, 서식환경에 따라 변할 수도 있기 때문에 명확하게 섭식형태를 구별하기 위한 척도로 활용하기에는 아직 세심한 주의가 필요하다(Ederington et al. 1995; El-Sabaawi et al. 2009). 이밖에도 DHA/EPA 비율은 왜편모조류와 규조류의 섭식정도를 파악하는데 활용되기도 한다(Graeve et al. 1994; Auel et al. 2002). 특히하게도 냉수종에서는 난수종에서 검출되지 않은 16:4(n-1)가 미량(총 지방산의 약 2.8%) 검출되었다. 이 지방산은 보통 20:5(n-3) 등과 함께 규조류에서 생합성되는 지방산으로, 이 두 가지 지방산을 모두 가지고 있는 요각류는 규조류를 포함한 크기가 큰 식물플랑크톤을 주요 먹이원으로 활용하는 것으로 여겨진다(Morris et al. 1985; Kattner and Brockmann 1990; Mayzaud et al. 1990; Pond et al. 1998). 이에 반해 난수종에서는 일반적으로 박테리아 기원으로 알려진 odd chain(C₁₅, C₁₇, C₁₈, C₂₁)과 iso와 anteiso를 포함한 branched 형태의 지방산이 냉수종에 비해 상대적으로 높게 검출되었다(Kaneda 1991; Budge and Parrish 1998). 이는 난수종이 냉수종에 비하여 미생물을 섭식하는 편모조류를 그들의 먹이원으로 더 많이 활용하고 있음을 추측할 수 있다. 따라서 두 요각

류는 모두 초식성이지만, 두 종 모두 비선택적 섭식자(non-selective feeder)로써 그들이 서식하는 환경에 적응하여 각각의 환경에서 우점하게 존재하는 그룹의 플랑크톤을

Table 3. The relative abundance (%) of free and esterified sterols in the warm (*Pleuromamma sp.*) and cold water copepod species (*Neocalanus plumchrus*)

| Compound | <i>Pleuromamma sp.</i> (n=3) | <i>Neocalanus plumchrus</i> (n=2) |
|-------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|-----------------------------------|
| <i>n</i> -alcohols | | |
| 14:0 | 3.6 | 1.1 |
| 15:0 | 2.3 | 0.2 |
| 16:0 | 51.0 | 8.0 |
| 16:1* | ND | 7.0 |
| 17:0 | 22.0 | 1.0 |
| 17:1* | ND | 0.2 |
| 18:0 | 17.1 | 0.8 |
| 18:1* | ND | 6.2 |
| 18:2* | ND | 1.3 |
| 20:0 | 4.0 | 0.4 |
| 20:1* | ND | 33.0 |
| 21:0 | ND | 0.1 |
| 21:1* | ND | 0.2 |
| 22:0 | ND | 0.5 |
| 22:1* | ND | 38.9 |
| 24:1* | ND | 1.4 |
| Total <i>n</i> -alcohols (μ g/mg DW) | 0.09 \pm 0.02 | 58.1 \pm 11.5 |
| Phytol (μ g/mg DW) | 0.002 \pm 0.001 | ND |
| <i>Sterols</i> | | |
| 24-norcholesta-5, 22-dien-3 β -ol | 0.4 \pm 0.0 | ND |
| 27-nor-24 methylcholesta-5,22-dien-3 β -ol | 1.9 \pm 0.3 | 15.1 \pm 9.5 |
| cholesta-5, 22-dien-3 β -ol | 29.8 \pm 1.1 | ND |
| 5 α -cholesta-22-en-3 β -ol or cholesta-7, 22-dien-3 β -ol | 0.5 \pm 0.2 | ND |
| cholest-5-en-3 β -ol(cholesterol) | 59.5 \pm 2.9 | 36.7 \pm 0.2 |
| 5 α -cholestan-3 β -ol | 0.8 \pm 0.1 | ND |
| cholesta-5, 24-dien-3 β -ol (desmosterol) | 4.1 \pm 1.1 | 43.1 \pm 9.8 |
| 24-methylcholesta-5, 24(28)-dien-3 β -ol | 0.9 \pm 0.1 | 3.0 \pm 0.1 |
| 24-methylcholest-5-en-3 β -ol | 0.8 \pm 0.2 | ND |
| 24-ethylcholesta-5, 22-dien-3 β -ol | 0.3 \pm 0.0 | 2.2 \pm 0.2 |
| 24-methylcholesta-5, 7-dien-3 β -ol | 0.1 \pm 0.1 | ND |
| β -sitosterol | 0.9 \pm 0.1 | ND |
| Total sterols (μ g/mg DW) | 5.1 | 2.1 |

* : all isomers included. ; ND: not detected.

그들의 주요 먹이원으로 활용하는 것으로 판단된다(Frost et al. 1983; Schnetzer and Steinberg 2002).

Table 3에 나타난 것처럼 난수종에는 아주 미량의 알코올($\approx 0.1 \mu\text{g}/\text{mg DW}$)만이 검출되었는데, 이는 시료 채집과 전처리 과정에서 왁스 에스테르를 함유하고 있는 다른 요각류나 생물로부터의 영향 또는 난수종의 섭식과정에 소량의 알코올을 함유하고 있는 입자 또는 생물들이 섭취되어 위치에 잔존하여 출현한 것으로 여겨진다. 이와 반대로 냉수종에서는 난수종에 비해 상대적으로 많은 양의 알코올($58.1 \mu\text{g}/\text{mg DW}$)이 검출되었으며, 주로 20:1과 22:1이 각각 33%, 39%로 가장 우점하였다. 이러한 냉수종 *N. plumchrus*에서 다량의 알코올 검출은 주요 저장 지방인 왁스 에스테르를 구성하는 주요 성분으로서, 그 구성 분포는 다른 해역에 서식하는 유사종인 *N. cristatus*의 결과와 잘 일치하지만 *N. flemingeri*와는 약간의 차이가 나타났다(Hiroaki and Yuichi 2000). 일반적으로 저장 지방인 왁스 에스테르를 구성하는 주요 알코올 성분으로 14:0, 16:0, 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:1(n-9), 20:1(n-11), 22:1(n-11) 등이 알려져 있으며, 이 중에서 14:0과 16:0은 육식성과 잡식성 동물플랑크톤에서 많이 검출되고(Lee et al. 2006), 초식성 요각류에는 지방산 구성 분포와 유사하게 20개와 22개의 탄소를 가진 단일불포화 알코올(20:1(n-9), 22:1(n-11) 등)이 우점하게 나타나는 것으로 알려져 있다(Sargent and Henderson 1986; Kattner and Hagen 1995). 이에 따라 지방산 구성을 통하여 확인한 것처럼 냉수종인 *N. plumchrus*가 초식성 요각류라는 것을 재확인할 수 있었다. 이처럼 냉수성 요각류에 왁스 에스테르의 형태로 저장된 지방은 EPA, DHA와 같은 특정 지방산과 20, 22개의 탄소원자를 가진 단일 불포화지방산과 알코올을 합성하여 많이 함유하는 것으로 나타나(Sargent and Henderson 1986; Graeve et al. 1994), 이러한 특정 지방산과 알코올을 이용하여 먹이망 관계를 이해하는데 적극 활용할 수 있을 것이다(Sargent 1978; Falk-Petersen et al. 1987; Ju et al. 2004).

난수종에서는 엽록소 α 에서 유래되는 미량의 phytol (3, 7, 11, 15- tetramethylhexadec-2-en-ol)을 함유하고 있었고, 냉수종에서는 phytol이 검출되지 않았다. 요각류에서 phytol이 발견되는 것은 요각류가 식물플랑크톤이나 이와 관련된 침전물 입자 또는 이를 섭취하는 초식동물을 채집 시기에 섭식하고 있었다는 사실을 지시하는 것으로 보고되었다(Ju and Harvey 2004). 특히 본 연구에서 시료 채집 시 난수종은 섭식활동이 왕성한 야간(채집 시간: 21:00-02:00)에 채집되었기 때문에 위 사실을 뒷받침해 준다.

난수종과 냉수종의 스테롤 구성에 따르면, 일반적으로 요각류의 스테롤은 습중량의 약 0.1%를 차지하는데(Ackman 1989), 본 연구에서는 이보다 훨씬 더 작은 양인

난수종이 약 $5.1 \mu\text{g}/\text{mg DW}$, 냉수종이 $2.1 \mu\text{g}/\text{mg DW}$ 이었다. 난수종에서는 총 12가지 종류의 스테롤이 검출되었으며, 그 중에서 cholest-5-en-3 β -ol (콜레스테롤)이 총 스테롤의 59.5%로 가장 우점하였고, 그 다음으로는 cholesta-5, 22-dien-3 β -ol이 약 29.8%로 많았다. 해양 미세조류의 식물성 스테롤이 요각류에 흡수되어 변형된 주요 형태인 cholesta-5, 24-dien-3 β -ol(desmosterol)은 총 스테롤의 약 4%로 비교적 적었다(Goad 1978; Barrett et al. 1995). 이와 달리 냉수종에서는 난수종보다 적은 수의 스테롤 종류가 검출되었으며, 출현 스테롤의 구성 분포는 desmosterol이 43.1%로 총 스테롤 중에서 가장 우점하였고, 그 다음으로는 콜레스테롤이 총 스테롤의 36.7%를 차지하였다. 특히 24-methylcholesta-5, 24(28)-dien-3 β -ol은 *Thalassiosira*, *Skeletonema*와 같은 규조류 속에 풍부하여 규조류 마커로 활용되며, 냉수종에서 24-methylcholesta-5, 24(28)-dien-3 β -ol과 24-ethylcholesta-5, 22-dien-3 β -ol(stigmaterol)이 각각 $3.0 \mu\text{g}/\text{mg DW}$, $2.2 \mu\text{g}/\text{mg DW}$ 로 나타나 규조류를 섭식하는 것으로 추측할 수 있다(Volkman et al. 1998).

난수종의 위도별 지방 함량 및 구성 비교

북서태평양에서 위도에 따라 세 개의 해역(필리핀 EEZ, 오키나와 근해, 동중국해)으로부터 채집된 난수성 요각류 *Pleuromamma* sp.의 지방 함량을 비교해 본 결과, 총 지방 함량은 필리핀 EEZ에서 $57.0 \mu\text{g}/\text{mg DW}$, 오키나와 근해에서 $37.4 \mu\text{g}/\text{mg DW}$, 동중국해에서 $42.6 \mu\text{g}/\text{mg DW}$ 로서 저위도로부터 고위도로 이동하면서 지방 함량의 위도 구배의 경향성을 찾을 수 없었다. 지방산 구성을 포화도에 따라 그룹별로 살펴보면, 대체로 필리핀 EEZ와 동중국해에서는 지방산 그룹 중 포화지방산과 긴 사슬 불포화지방산이 우점하였지만, 오키나와 근해에서는 포화지방산 그룹이 가장 우점하였다(Fig. 3). 이는 오키나와 근해에서 채집된 난수종의 섭식환경이 다른 두 조사해역에 비해 열악한 조건임을 추정해 볼 수 있다. 주요 지방산 및 스테롤의

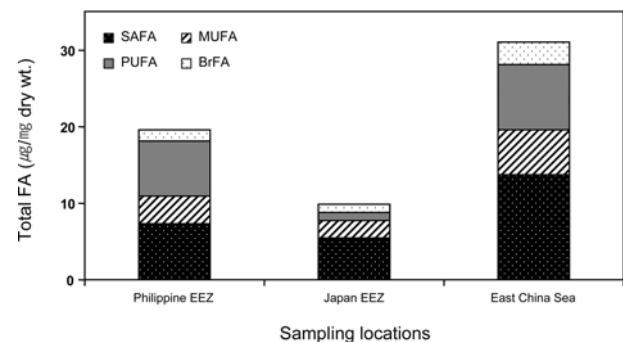


Fig. 3. The relative abundance (%) of grouped fatty acids in the warm water copepod species (*Pleuromamma* sp.) collected from three different regions.

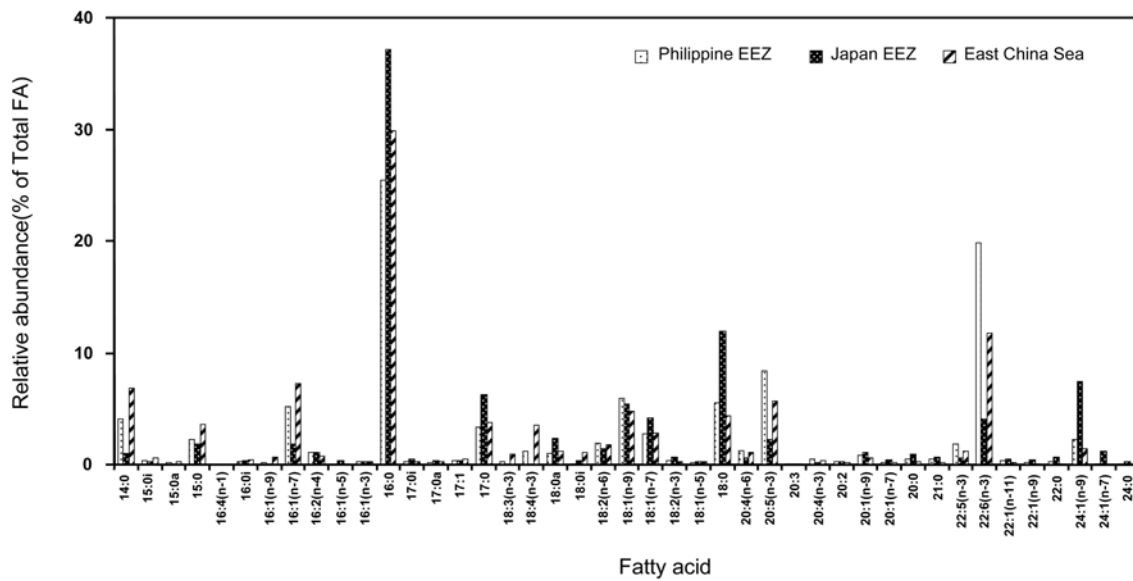


Fig. 4. The relative abundance (%) of fatty acids in the warm water copepod species (*Pleuromamma* sp.).

각 성분 구성은 지역적인 차이를 보였다. 예를 들어 동중국해에서는 규조류 기원의 16:1(n-7)과 18:4(n-3) 지방산 구성이 필리핀 EEZ 해역에서보다 상대적으로 높았다. 이는 동중국해에서 채집된 요각류가 필리핀 EEZ 해역에서 채집된 요각류보다 상대적으로 더 많은 규조류를 그들의 먹이원으로 이용하고 있음을 지시해준다. 또한 와편모조류와 규조류에서 기원하는 DHA/EPA의 비율은 필리핀 EEZ 해역에서 가장 높았다. 이러한 비율의 차이를 통해 필리핀 EEZ 해역의 난수종은 그들의 먹이원으로 와편모조류를 규조류보다 더 많이 이용하고 있음을 알 수 있다. 특히 하계도 오키나와 근해에서 채집된 난수종에는 상대적으로 많은 양의 원생동물이나 소형 동물플랑크톤 기원의 24:1(n-9) 지방산이 검출되었다. 이는 이 지역에 서식하는 요각류는 소형 원생동물이나 소형 동물플랑크톤을 먹이원으로 이용하고 있음을 반영한다(Fig. 4). 이러한 지방산 구성 분포의 차이를 현미경과 색소분석으로 밝혀진 실제 현장의 이용 가능 먹이원(식물플랑크톤)구성 결과와 비교해보면, 조사 당시 동중국해에서 식물플랑크톤의 생체량을 지시하는 엽록소 *a* 농도가 조사지역 중 가장 높았으며, 이 지역에서는 다른 해역에 비해 비교적 크기가 큰 규조류가 가장 우점하였다. 이와는 달리 필리핀 EEZ 해역에서는 규조류에 비해 와편모조류와 미소편모조류(nano-flagellate) 그리고 비교적 크기가 작은 초미소(0.2~20 μ m) 크기의 먹이원이 우점하였다(한국해양연구원 2008). 하지만 오키나와 근해의 자세한 먹이원 구성은 현미경 분석 자료가 없어서 오키나와 근해의 시료에 대해서는 비교 확인할 수는 없었지만, 난수성 요각류의 지방 함량 및 지방산 구성은 서식환경(위도)의 이용 가능한 먹이원(식물플랑크톤)에 크

게 영향을 받고 있음을 확인할 수 있었다. 하지만, 스테롤 함량 및 구성 분포에서는 지방산의 구성과 다르게 난수종이 채집된 해역(위도)에 따라 큰 차이를 보이지 않았다. 이는 난수종 체내의 스테롤 구성 분포 특성은 그들의 섭식환경보다는 난수종 자체의 생화학적 기작(스테롤 저장, 합성과 분해)에 의해 더 큰 영향을 받고 있는 것으로 추측된다.

4. 결 론

난수성(*Pleuromamma* sp.)과 냉수성(*Neocalanus plumchrus*) 요각류의 지방 및 지방산, 스테롤 함량 및 구성을 비교해 본 결과, 난수종과 냉수종 간에 큰 차이를 보였다. 총 지방 함량은 냉수종이 난수종보다 2배 이상 높았으며, 주로 왁스 에스테르의 형태로 지방을 저장하였다. 반면에 난수종은 인지질이 가장 우점하였고, 아주 극소량의 트리아실글리세롤을 함유하고 있었다. 지방산, 지방 알코올과 스테롤 구성 분포에 따르면 난수종과 냉수종 모두 초식성 종인 것으로 추측되며, 냉수종은 규조류와 같은 큰 크기의 식물플랑크톤을, 난수종은 소형 편모조류를 포함한 작은 크기의 플랑크톤을 주요 먹이원으로 하고 있음을 알 수 있었다. 난수종의 지방 함량 및 지방 class 구성은 위도 구배에 따른 경향성을 보이지 않았다. 하지만 지방산 구성 분포는 서식지의 먹이환경에 따라 중요한 차이를 보였다. 본 연구 결과, 요각류의 지방 함량 및 구성 분포는 요각류의 영양상태 뿐만 아니라 그들의 서식환경(수온, 먹이)에서의 생리/생태적 적응과 생존하기 위한 전략을 이해하는데 중요한 정보를 제공함을 알 수 있다.

사 사

식물플랑크톤 자료를 제공해주신 노재훈 박사님과 동물플랑크톤 시료를 제공해 주신 강형구 박사님께 감사드립니다. 이 논문은 한국해양연구원 과제인 '북서태평양이 한반도 주변해(대한해협)에 미치는 영향 연구(PP00720)' 및 '독도의 지속가능한 이용연구(PM53901)'의 지원을 받아 수행되었습니다.

참고문헌

- 한국해양연구원 (2008) 북서 태평양이 한반도 주변해(대한해협)에 미치는 영향연구. 770 p
- Ackman RG (1989) Nutritional composition of fats in seafoods. *Prog Food Nutr Sci* **13**:161-241
- Alvessard E, Mayzaud P (2003) Influence of the trophoclimatic environment and reproduction on the lipid composition of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* from the Ligurian Sea, the Clyde Sea and the Kattegat. *Mar Ecol Prog Ser* **253**:217-232
- Auel H, Harjes M, da Rocha R, Stbing D, Hagen W (2002) Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula*. *Polar Biol* **25**:374-383
- Barrett SM, Volkman JK, Dunstan GA (1995) Sterols of 14 species of marine diatoms (Baccillariophyta). *J Phycol* **31**:360-369
- Batten SD, Welch DW, Jonas T (2003) Latitudinal differences in the duration of development of *Neocalanus plumchrus* copepodites. *Fisheries Oceanogr* **12**:201-208
- Beaugrand G, Brander KM, Lindley JA, Souissi S, Reid PC (2002) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* **426**:661-664
- Bennett JL, Hopkins TL (1989) Aspects of the ecology of the calanoid copepod genus *Pleuromamma* in the eastern Gulf of Mexico. *Contributions in Mar Sci* **31**:119-136
- Benson AA, Lee RF (1975) The role of wax in oceanic food chains. *Sci Am* **232**:77-83
- Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J Biochem Physiol* **37**:911-917
- Bottino NR (1974) The fatty acids of Antarctic phytoplankton and euphausiids. Fatty acid exchange among trophic levels of the Ross Sea. *Mar Biol* **27**:197-204
- Bougis P (1976) *Marine Plankton Ecology*. Elsevier, New York, 169 p
- Budge SM, Springer AM, Iverson SJ, Sheffield G, Rosa C (2008) Blubber fatty acid composition of bowhead whales, *Balaena mysticetus*: Implication for diet assessment and ecosystem monitoring. *J Exp Mar Biol Ecol* **359**:40-46
- Budge SM, Parrish CC (1998) Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. II. Fatty acids. *Organic Geochem* **29**:1547-1559
- Cripps GC, Watkins JL, Hill HJ, Atkinson A (1999) Fatty acids content of Antarctic krill *Euphausia superba* at South Georgia related to regional populations and variations in diet. *Mar Ecol Prog Ser* **181**:177-188
- Cripps GC, Atkinson A (2000) Fatty acid composition as an indicator of carnivory in Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Canadian J Fish Aqua Sci* **57**:31-37
- Dalsgaard J, St John M, Kattner G, Miller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Adv Mar Biol* **46**:225-340
- Destailats F, Angers P (2002) Base-catalyzed derivatization methodology for FA analysis. application to milk fat and celery seed lipid TAG. *Lipids* **37**(5):527-532
- Ederington MC, McManus GB, Harvey HR (1995) Trophic transfer of fatty acids, sterols, and a triterpenoid alcohol between bacteria, a ciliate, and the copepod *Acartia tonsa*. *Limnol Oceanogr* **40**:860-867
- El-Sabaawi R, Dower JF, Kainz M, Mazumder A (2009) Characterizing dietary variability and trophic positions of coastal calanoid copepods: insight from stable isotopes and fatty acids. *Mar Biol* **156**:225-237
- Evanson M, Bornhold EA, Goldblatt RH, Harrison PJ, Lewis AG (2000) Temporal variation in body composition and lipid storage of the overwintering, subarctic copepod *Neocalanus plumchrus* in the Strait of Georgia, British Columbia(Canada). *Mar Ecol Prog Ser* **192**:239-247
- Falk-Petersen S, Hagen W, Kattner G, Clarke A, Sargent J (2000) Lipids, trophic relationships, and biodiversity in Arctic and Antarctic krill. *Canadian J Fish Aqua Sci* **57**:178-191
- Falk-Petersen S, Hopkins CCE, Sargent JR (1990) Trophic relationships in the pelagic, Arctic food web. In: Barnes M, Gibson RN (eds) *Trophic relationships in marine environments*. Proceedings of the 24th European marine biology symposium, Oban, Scotland, pp 315-333
- Falk-Petersen S, Sargent JR, Tande KS (1987) Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-Arctic food web. *Polar Biol* **8**:115-120
- Fowler SW, Knauer GA (1986) Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through

- the oceanic water column. *Prog Oceanogr* **16**: 147-194
- Frost BW, Landary MR, Hassett RP (1983) Feeding behavior of large calanoid copepods *Neocalanus cristatus* and *N. plumchrus* from the subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res I* **30**:1-13
- Goad LJ (1978) The sterols of marine invertebrates: Composition, biosynthesis and metabolites. In: Scheure PJ (ed) *Marine natural products*. Academic Press, New York, pp 74-172
- Graeve M, Kattner G, Hagen W (1994) Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers. *J Exp Mar Biol Ecol* **182**:97-110
- Graeve M, Kattner G, Piepenburg D (1997) Lipids in Arctic benthos: Does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? *Polar Biol* **18**: 53-61
- Hagen W, Van Vleet ES, Kattner G (1996) Seasonal lipid storage as overwintering strategy of Antarctic krill. *Mar Ecol Prog Ser* **134**:85-89
- Hagen W, Auel H (2001) Seasonal adaptations and the role of lipids in oceanic zooplankton. *Zoology* **104**:313-326
- Hiroaki S, Yuichi K (2000) Lipids of four boreal species of calanoid copepods: Origin of monoene fats of marine animals at higher trophic levels in the grazing food chain in the subarctic ocean ecosystem. *Mar Chem* **71**:69-82
- Ikeda T (1974) Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem Fac Fish Hokkaido Univ* **22**:1-97
- Ju SJ, Harvey HR (2004) Lipids as markers of nutritional condition and diet in the Antarctic krill *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias* during austral winter. *Deep-Sea Res II* **51**:2199-2214
- Ju SJ, Kucklick JR, Kozlova T, Harvey HR (1997) Lipid accumulation and fatty acid composition during maturation of three pelagic fish species in Lake Baikal. *J Great Lakes Res* **23**(3):241-253
- Ju SJ, Scolardi K, Daly KL, Harvey HR (2004) Understanding the trophic role of the Antarctic ctenophore, *Callianira antarctica*, using lipid biomarkers. *Polar Biol* **27**:782-792
- Kaneda T (1991) Iso- and anteiso-fatty acids in bacteria : biosynthesis, function, and taxonomic significance. *Microbiol Rev* **55**(2):288-302
- Kattner G, Hagen W, Graeve M, Albers C (1998) Exceptional lipids and fatty acids in the pteropod *Clione limacina* (Gastropoda) from both polar oceans. *Mar Chem* **61**:219-228
- Kattner G, Hagen W (1995) Polar herbivorous copepods - different pathways in lipid biosynthesis. *ICES J Mar Sci* **52**:329-335
- Kattner G, Brockmann UH (1990) Particulate and dissolved fatty acids in an enclosure containing a unialgal *Skeletonema costatum* (Greve) Cleve culture. *J Exp Mar Biol Ecol* **141**:1-13
- Lee RF, Nevenzel JC, Paffenhfer GA (1970) Wax esters in marine copepods. *Sci* **167**:1510-1511
- Lee RF, Hagen W, Kattner G (2006) Lipid storage in marine zooplankton. *Mar Ecol Prog Ser* **307**:273-306
- Lee RF, Hirota J (1973) Wax esters in tropical zooplankton and nekton and the geographical distribution of wax esters in marine copepods. *Limnol Oceanogr* **18**(2): 227-239
- Littlepage JL (1964) Seasonal variation in lipid content of two Antarctic marine crustacean. In: Carrick R, Holdgate M, Prevost J (eds) *Biologie antarctique*. Hermann, Paris, pp 463-479
- Liu H, Hopcroft RR (2006) Growth and development of *Neocalanus flemingeri/plumchrus* in the northern Gulf of Alaska: validation of the artificial-cohort method in cold waters. *J Plankton Res* **28**:87-101
- Mayzaud P, Claustre H, Augier P (1990) Effect of variable nutrient supply on fatty acid composition of phytoplankton growth in an enclosed experimental ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* **60**:123-140
- Mayzaud P, Boutoute M, Alonzo F (2003) Lipid composition of the Antarctic euphausiids *Euphausia vallentini* and *Thysanoessa macrura* during summer in the Indian sector of the Southern ocean. *Antarctic Sci* **15**:463-475
- Miller CB (1993) Development of large copepods during spring in the Gulf of Alaska. *Prog Oceanogr* **32**:295-317
- Morris RJ, McCartney MJ, Joint IR, Robinson HA (1985) Further studies of a spring phytoplankton bloom in an enclosed experimental ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* **86**:151-170
- Nichols DS, Nichols PD, Sullivan CW (1993) Fatty acid, sterol and hydrocarbon composition of Antarctic Sea ice diatom communities during spring bloom in McMurdo Sound. *Antarctic Sci* **5**(3):271-278
- Ohman MD (1996) Freezing and storage of copepod samples for the analysis of lipids. *Mar Ecol Prog Ser* **130**:295-298
- Pond DW, Sargent JR (1998) Lipid composition of the pelagic tunicate *Doliolletta gegenbauri* (Tunicata, Thaliacea). *J Plankton Res* **20**:169-174
- Raymont JEG (1983) *Plankton and productivity in the oceans, vol 2, zooplankton*. Pergamon Press, Oxford, 824 p
- Roemmich D, McGowan J (1995) Sampling zooplankton: correction. *Science* **268**:352-353

- Sargent JR (1976) The structure, metabolism and function of lipids in marine organisms. Biochemical and biophysical perspectives in *Mar Biol* **3**:150-212
- Sargent JR (1978) Marine wax esters. *Sci Prog* **65**:437-457
- Sargent JR, Henderson J, Tocher DR (1989) The lipids. In: Halver, JE (ed) *Fish nutrition*. Academic Press, San Diego, pp 153-218
- Sargent JR, Falk-Petersen S (1981) Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, Northern Norway : lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschi* and *T. inermis* during mid-winter. *Mar Biol* **62**:131-137
- Sargent JR, Falk-Petersen S (1988) The lipid biochemistry of calanoid copepods. *Hydrobiologia* **167/168**:101-114
- Sargent JR, Henderson RJ (1986) Lipids. In: Corner EDS, O'Hara SCM (eds) *The biological chemistry of marine copepods*, vol 1. Clarendon Press, London, pp 59-108
- Schnetzer A, Steinberg DK (2002) Natural diets of vertical migrating zooplankton in the Sargasso Sea. *Mar Biol* **141**:89-99
- Virtue P, Nichols PD, Nicol S, McMinn A, Sikes EL (1993) The lipid composition of *Euphausia superba* Dana in relation to the nutritional value of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim. *Antarctic Sci* **5**:169-177
- Volkman JK, Barrett SM, Blackburn SI, Mansour MP, Sikes EL, Gelin F (1998) Microalgal biomarkers: a review of recent research developments. *Geochem* **29**:1163-1179
- Wimpenny RS (1966) *The Plankton of the sea*. Faber and Faber Ltd, London, 426 p

Received Feb. 3, 2009

Accepted Feb. 18, 2009