

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/250389327>

# Comparisons of Feeding Ecology of *Euphausia pacifica* from Korean Waters Using Lipid Composition

ARTICLE *in* OCEAN AND POLAR RESEARCH · JUNE 2010

DOI: 10.4217/OPR.2010.32.2.165

---

CITATION

1

---

READS

38

3 AUTHORS, INCLUDING:



Se-Jong Ju

Korean Institute of Ocean Science and Tec...

56 PUBLICATIONS 371 CITATIONS

SEE PROFILE

Article

한국 근해의 난바다곤쟁이 *Euphausia pacifica*의  
지방 조성에 의한 섭식 생태 비교

김혜선<sup>1</sup> · 주세종<sup>1\*</sup> · 고아라<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>한국해양연구원 심해해저자원연구부  
(425-600) 경기도 안산시 안산우체국 사서함 29  
<sup>2</sup>한양대학교 과학기술학부, 해양환경과학부  
(426-791) 경기도 안산시 상록구 사3동 1271

Comparisons of Feeding Ecology of *Euphausia pacifica* from  
Korean Waters Using Lipid Composition

Hye Seon Kim<sup>1</sup>, Se-Jong Ju<sup>1\*</sup>, and Ah-Ra Ko<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Deep-Sea & Marine Georesources Research Department, KORDI  
Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

<sup>2</sup>Department of Environmental Marine Sciences, College of Science and Technology  
Hanyang University, Ansan 426-791, Korea

**Abstract :** Dietary lipid biomarkers (fatty acids, fatty alcohols, and sterols) in adult specimens were analyzed to compare and understand the feeding ecology of the euphausiid, *Euphausia pacifica*, from three geographically and environmentally diverse Korean waters (Yellow Sea, East China Sea, and East Sea). Total lipid content of *E. pacifica* from Korean waters was about 10% dry weight (DW) with a dominance of phospholipids (>46.9% of total lipid content), which are known as membrane components. A saturated fatty acid, C16:0, a monounsaturated fatty acid, C18:1(n-9), and two polyunsaturated fatty acids, C20:5(n-3) and 22:6(n-3), were most abundant (>60% of total fatty acids) in the fatty acid composition. Some of the fatty acids showed slight differences among regions although no significant compositional changes of fatty acids were detected between these regions. Phytol, originating from the side chain of chlorophyll and indicative of active feeding on phytoplankton, was detected all samples. Trace amounts of various fatty alcohols were also detected in *E. pacifica*. Specifically, krill from the Yellow Sea showed relatively high amounts of long-chain monounsaturated fatty alcohols (i.e. 20:1 and 22:1), generally found in herbivorous copepods. Three different kinds of sterols were detected in *E. pacifica*. The most dominant of these sterols was cholest-5-en-3 $\beta$ -ol (cholesterol). The lipid compositions and ratios of fatty acid trophic markers are indicative of herbivory in *E. pacifica* from the Yellow Sea and East Sea (mainly feeding on dinoflagellates and diatoms, respectively). The lipid compositions and ratios of fatty acid trophic markers are indicative of carnivory or omnivory in *E. pacifica* from the East China Sea, mainly feeding on microzooplankton such as protozoa. In conclusion, lipid biomarkers provide useful information about krill feeding type. However, further analyses and experiments (i.e. gut content analysis, in situ grazing experiment, etc.) are needed to better understand the feeding ecology of *E. pacifica* in various marine environments.

**Key words :** *Euphausia pacifica*, Korean waters, total lipid content, fatty acid trophic markers, sterols

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

## 1. 서 론

난바다곤쟁이류(이하 ‘크릴’)중, *Euphausia pacifica*는 한국 근해를 포함하는 북태평양의 넓은 해역에 걸쳐 서식하고 있으며, 해양 생태계에서 일차생산자(식물플랑크톤)와 상위포식자 사이를 연결하는 핵심적인 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Mauchline and Fisher 1969; Mauchline 1980). 황해에서는 연중 출현하는 동물플랑크톤 중 단일종으로는 가장 많은 생체량을 차지하고 있어서 어류(멸치, 정어리 등)를 비롯한 상위포식자의 주요 먹이원으로 이용되고 있다(Huang 1986; Zhu and Iverson 1990).

일반적으로 크릴은 먹이 선택성을 갖는 잡식자이지만, 계절, 서식 환경 조건 및 성장 단계에 따라 그들의 섭식 전략을 바꾸는 것으로 알려져 있다(Mauchline 1980; Gurney et al. 2001). 실제로, 남빙해의 *Euphausia superba*는 극한 환경에서의 생존을 위하여 계절 및 서식 환경에 따라 해빙 생물상(Stretch et al. 1988; Daly 1990), 동물플랑크톤(Hopkins et al. 1993; Huntley et al. 1994), 유기 쇄설물(Kawaguchi et al. 1986) 등 다양한 종류의 먹이원을 이용하고 있다. 또한, 북동 일본 연안에서 *E. pacifica*는 식물플랑크톤 대발생이 일어나는 시기에는 초식성향을 강하게 갖지만, 그 외 계절에는 소형 동물플랑크톤을 섭식하는 것으로 보고되고 있다(Nakagawa et al. 2003). 이처럼 크릴의 섭식형태는 서식 환경의 먹이량과 구성에 따라 변화하기 때문에 그들의 섭식을 이해하는 것은 해양생태계 내에서의 에너지 흐름을 파악하는데 매우 중요하다.

지금까지 해양생태계에서 동물플랑크톤의 섭식 관계를 평가하기 위해 위내용물 분석과 실험실 섭식 실험을 통한 직접적인 접근 방법이 많이 사용되어 왔다(Hopkins 1985; Hopkins and Torres 1989). 이러한 직접적인 분석 결과에 따르면, 식물플랑크톤 대발생 시기에 크릴은 식물플랑크톤을 주요 먹이원으로 이용하지만, 그 외의 계절에는 소형 동물플랑크톤을 비롯한 다양한 종류의 먹이를 섭식하는 것으로 나타났다(Mauchline and Fisher 1969; Endo 1981; Ohman 1984; Nakagawa et al. 2001, 2003). 한국 근해에서 *E. pacifica*의 섭식에 관한 연구는 calyptopis 유생의 먹이섭식에 관한 것이 전부로서 위내용물 분석 결과 황해에서 calyptopis 유생은 주로 무정형의 유기 쇄설물 또는 입자를 섭식하는 것으로 나타났다(Suh et al. 1991). 그러나, 이러한 직접적인 방법을 통해서 크릴이 주로 어떠한 먹이를 섭식하였는지 정확히 파악하기에는 어려움이 있다. 위내용물 분석에서 일부 부드러운 먹이는 위에서 짧은 시간 내에 완전히 소화되는 반면 딱딱하거나 소화가 어려운 먹이는 장시간 위내에 머물러 있으므로 채집 당시의 위 내용물이 일정기간 동안 섭식한 먹이의 대표성이나 일반성을 가진다고 보기에는 어렵다(Boyd et al. 1984; Sano et

al. 2003). 또한, 실험실 섭식 실험 방법은 크릴의 섭식 생태뿐만 아니라 먹이 섭식률이나 선택성 등에 대한 자세한 섭식 정보를 얻을 수는 있지만 인위적 환경 조건에서의 실험이기에 아직 자연조건 하에서의 섭식생태를 대표한다고 볼 수는 없다(Boyd et al. 1984).

최근에 이러한 단점을 보완하기 위해 생화학적 접근방법을 활용한 연구가 많이 진행되고 있다(Graeve et al. 1994a, 1994b; Falk-Petersen et al. 2000; Stübing and Hagen 2003). 그 중 지방먹이추적자(lipid biomarker)를 활용한 연구는 동물의 체내에 축적된 지방 성분 중 스스로 합성이 어렵고 먹이로부터만 기원하는 지방 성분을 통하여 일정 기간 동안(몇 주-몇 달) 크릴이 섭식한 주요 먹이원을 파악하는 것이 가능하다. 이렇게 먹이 추적자로 활용되는 지방 성분에는 체내에서 스스로 합성이 어려운 다불포화 지방산(polyunsaturated fatty acids; PUFA)이 다수 포함되어 있다. 예를 들어, 18:4(n-3) (stearidonic acid; SDA), 16:4(n-1), 16:1(n-7)과 20:5(n-3) (eicosapentaenoic acid; EPA)은 규조류에 풍부하며, 22:6(n-3) (docosahexaenoic acid; DHA)은 와편모조류에 우점하는 지방산 성분이다(Veefkind 2003; Dalsgaard et al. 2003; Falk-Petersen et al. 2000). 또한, 18:1(n-9)는 후생동물에서 흔하게 나타나는 지방산이며, 18:1(n-7)은 규조류 지시자 역할을 하는 지방산 16:1(n-7)의 사슬 연장(chain-elongation)으로부터 유래하기에 이들의 구성비는 동물플랑크톤의 섭식성향(육식, 초식 또는 잡식성)을 지시하는 지표로도 활용되고 있다(Hagen et al. 2007; Schmidt et al. 2006). 이와 같이 특정 지방산 비를 이용한 섭식 생태 추적은 해양 동물이 체세포 성장, 생식, 대사, 동화과정에 어떠한 먹이와 영양분을 주로 섭취하였는지를 지시해 주기도 한다(Brett et al. 2009). 이렇게 지방산 분석을 통해 얻어진 특정 지방산 또는 특정 지방산 비는 해양 생물의 섭식생태를 추정할 수 있는 중요한 정보를 제공할 수 있다(Sargent and Whittle 1981; Dunstan et al. 1992; Cripps et al. 1999). 이와 더불어, 지방은 모든 생물체의 필수 생화학적 구성 요소로서, 크게 극성지방(예 phospholipids, glycosylglycerides)과 비극성 지방(예 acylglycerols, sterols, free fatty acids, wax, steryl esters)으로 나누어진다. 극성지방과 스테롤은 세포막을 구성하는 주요 성분으로 세포막의 구조와 기능에 중요한 역할을 한다. 비극성지방 중, 트리아실글리세롤은 대사활동에 필요한 에너지를 빠르고 쉽게 제공하기 위한 중요 저장 지방 성분으로 거의 모든 동물플랑크톤에서 발견되며(Gurr et al. 2002), 왁스는 고위도 해역에 서식하는 초식 동물플랑크톤의 주요 저장 지방 형태로 알려져 있다(Lee et al. 2006).

이미 크릴의 생식(Clark 1984; Pond et al. 1995; Virtue et al. 1996)과 에너지 저장 메커니즘(Quetin and Ross

1991; Hagen et al. 1996; Falk-Petersen et al. 1999) 등에서 지방의 중요성에 관한 많은 연구가 수행되어 왔지만, 지방먹이추적자를 활용한 한국 근해 크릴의 섭식생태 연구는 아직 시도된 바가 없다. 따라서, 본 연구에서는 한국 근해의 *E. pacifica*의 지방 함량 및 구성에 관한 기본 정보를 제공하고, 지방 구성 성분을 통해 한국 근해의 *E. pacifica*의 섭식생태를 이해하고자 한다.

## 2. 재료 및 방법

크릴 시료는 한국 근해의 황해, 동중국해 및 동해에서 2008년과 2009년의 6월부터 10월 사이에 채집되었다 (Table 1). 채집한 시료는 지방의 손실 및 변형을 막기 위하여 초저온 냉동고(-40°C)에 분석 전까지 보관하였다. 실험실로 운반된 시료는 분석 전에 실온에서 해동시킨 후, 해부현미경(Olympus SZ40)을 사용하여 *E. pacifica* 성체만을 분류하여 체장(액각부터 꼬리마디까지의 직선거리, mm)을 측정 한 후, 4~5개체씩 유리용기에 옮긴 후 유기용매로 지방을 추출하였다. 그리고 지방 함량 측정에 필요한 건중량은 체장 길이를 측정 한 후, 길이-건중량의 관계식(식 (1)과 (2))을 이용하여 환산하였다. *E. pacifica*의 체장-중량간의 관계식은 한국 근해에서 채집된 시료 중 일부를 이용하여 체장과 습중량(wet weight; mg WW)을 측정하고, 동일 개체를 60°C에서 하루 동안 건조시켜 건중량(dry weight; mg DW)을 측정하여 구하였다(Fig. 1).

Table 1. Sampling data of *Euphausia pacifica* collected from three regions in Korean waters

Date	Region
Aug. 5, 2009	Yellow Sea (35°00'N, 124°30'E)
June 6, 2008	East China Sea (32°30'N, 127°30'E)
Oct. 13, 2008	East Sea (36°30'N, 130°00'E)

$$WW = 1.184e^{0.179TL} \quad (r^2 = 0.83) \quad (1)$$

$$DW = 0.219WW - 0.398 \quad (r^2 = 0.98) \quad (2)$$

지방분석을 위한 모든 유리용기는 증류수로 세척하고 연소(combustion)시킨 후 혼합 유기용매(Dichloromethane: Methanol (CH<sub>2</sub>CL<sub>2</sub>:MeOH) = 1:1)로 몇 번 헹구낸 후, 준비된 시료를 용기에 넣고 혼합 유기용매(CH<sub>2</sub>CL<sub>2</sub>:MeOH = 1:1)를 첨가하여 약 10분간 bathsonification하여 시료로부터 지방을 추출하였다(Bligh and Dyer 1959). 추출된 지방은 혼합 유기용매(CH<sub>2</sub>CL<sub>2</sub>:MeOH = 2:1)에 다시 용해시킨 후, 지방 class와 지방 구성 성분인 지방산, 알코올 및 스테롤 분석에 사용되었다. 주요 지방 class는 추출된 지방의 적당량(약 1-2 µl)을 chromarod(Mitsubishi Kagaku Iatron)에 떨어뜨린 후, 혼합 유기용매(CH<sub>2</sub>CL<sub>2</sub>:MeOH = 1:1)로 농축(focusing)하여 비극성 유기용매(Hexane:Diethyl ether:Formic acid = 85:15:0.2)로 지방 class를 분리하여 Iatroscan Mark-V TLC-FID (Thin-Layer Chromatography with Flame-Ionization Detector; IATRON LABORATORIES, INC.)로 분석되었다(Ju et al. 1997). 이렇게 분리된 지방 class는 상업적으로 이용 가능한 주요 지방 class standard (Phospholipid는 1, 2-Dipalmitoyl-rac-glycero-3-phosphocholine hydrate; Sigma-Aldrich Co., Cholesterol은 cholesterol; Sigma-Aldrich Co., Free Fatty Acid는 n-Nonadecanoic acid; 동경화성공업주식회사, 트리아실글리세롤은 Glycerol trioleate; Sigma-Aldrich Co.)와 비교하여 정성, 정량화하였다. 총 지방 함량은 정량화된 지방 class의 합으로 산출되었다.

지방산, 알코올 및 스테롤 조성은 앞서 추출된 총지방의 일정량을 0.5 N KOH/MeOH를 넣고, 30분간 70°C로 가열한 후, 3회에 걸쳐 혼합 유기용매(Hexane:Diethyl ether = 9:1)로 알코올과 스테롤을 분리, 추출하였다. 이렇게 추출된 알코올과 스테롤은 10% pyridine으로 만들어

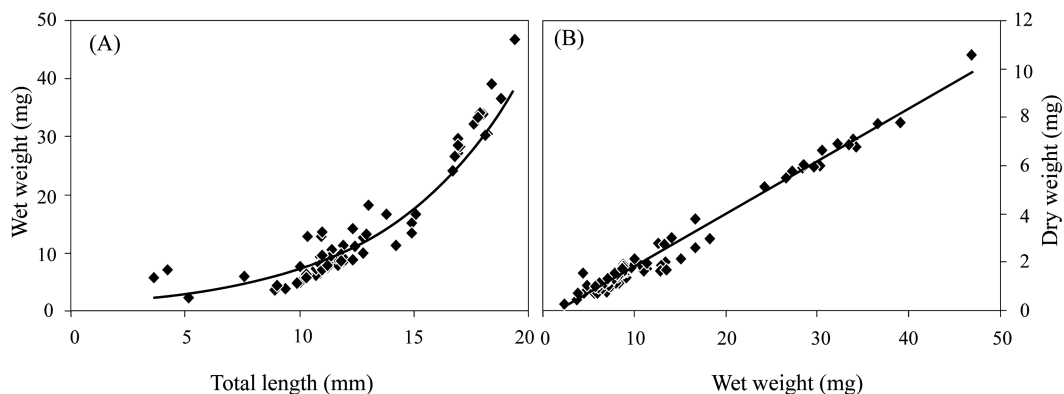


Fig. 1. Relationships (A) between wet weight (WW) and total length (mm) and (B) between dry weight (DW) and WW in *Euphausia pacifica* sampled from Korean waters

진 bis(trimethylsilyl)trifluoro-acetamide(BSTFA; Sigma-Aldrich Co.)를 첨가하여 가열한 후, trimethylsilyl(TMS)에스테르화하여 gas chromatography-flame ionization detector(GC-FID; Agilent 7890A)로 분리, 분석하였다. 지방산은 알코올과 스테롤이 추출되고 남은 용액에 염산을 첨가하여 KOH를 침전시킨 후, 혼합 유기용매(Hexane: Diethyl ether = 9:1)를 이용하여 추출되었으며, 추출된 지방산은  $\text{BF}_3/\text{MeOH}$ 로 지방산 메틸에스테르(fatty acid methyl ester)로 유도하여 GC-FID로 분리, 분석되었다. 각 지방성분을 정량적으로 환산하기 위해 internal standard(알코올과 스테롤에는 Cholestane, 지방산에는 n-Nonadecanoic acid)를 각각의 시료마다 첨가하여 함께 분석하였다. 지방산과 알코올, 스테롤의 분리, 분석에는 ZB-5MS column(길이 60 m, 직경 0.32 mm, 내부 코팅된 필름 두께 0.25  $\mu\text{m}$ ; Phenomenex)을 사용하였으며, 적용된 온도조건으로는 시료 주입구는 250°C, column 오븐은 50~120°C까지 10°C/분으로, 120~300°C까지는 4°C/분으로 프로그램 하였다. 이동상 가스는 헬륨(30 ml/분)을 사용하였으며, 각 지방성분의 peak는 internal standard와 비교하여 정량화되었다. 이렇게 정량화된 각 지방산, 알코올 및 스테롤은 모두 합산된 후 크릴의 건중량(mg DM)으로 나누어 총 함량으로 나타내었다. 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 이용 가능한 지방산 standard (FAME, unsaturated kit; Sigma-Aldrich Co.) 또는 FAME을 fatty acid picolinyl ester로 전환하여 GC-MSD로 확인하는 Destailats and Angers (2002)의 방법을 사용하였다.

또한, 서식해역에 따른 크릴의 체지방 함량의 차이를 알아보기 위해 SPSS(version 12.0) software를 이용하여 Kruskal-Wallis test를 행하였다.

### 3. 결과 및 토의

#### 체지방 함량 및 지방 class 구성

황해에서 채집된 크릴 성체의 체지방 함량은 건중량의 9.76%(97.6  $\mu\text{g}/\text{mgDW}$ ), 동중국해는 8.76%(87.6  $\mu\text{g}/\text{mgDW}$ ), 동해는 9.33%(93.3  $\mu\text{g}/\text{mgDW}$ )로서 서식 해역에 따라 체지방 함량의 뚜렷한 차이는 나타나지 않았다(Kruskal-Wallis test,  $p>0.05$ , Fig. 2). 이전 연구 결과에 따르면, 일본 오야시오 해역에 서식하는 *E. pacifica* 성체의 총 체지방 함량은 건중량의 5.1~11.6%(Kusumoto et al. 2004), 북

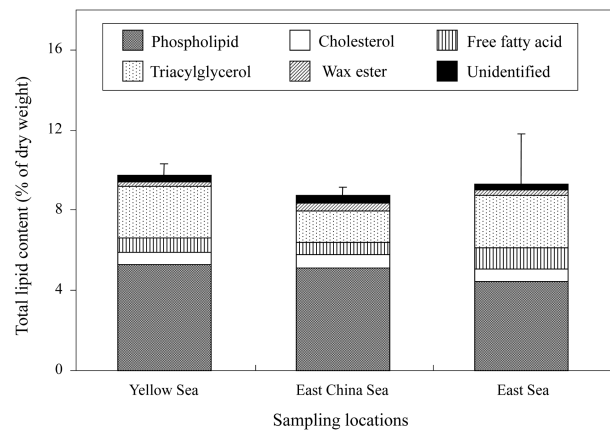


Fig. 2. The relative abundance (%) of total lipid content in *Euphausia pacifica* sampled from Korean waters. Bars represent standard error of *E. pacifica* in each region. The total lipid contents are not significantly different among regions (Kruskal-Wallis test,  $p>0.05$ )

동태평양의 캘리포니아 연안에 서식하는 *E. pacifica*는 건중량의 5~20%로 본 연구와 유사하게 나타났다(Ju et al. 2009). 그러나, 남빙해에 서식하는 크릴(*Euphausia superba*, *E. crystallorophias*, *Thysanoessa macrura*)은 봄철에는 총 체지방 함량이 건중량의 10% 이하로 감소하였으며 여름철이 되면서 지방 함량이 점점 증가하기 시작하여 초겨울에 최대값(건중량의 30~50%)을 나타냈다(Hagen 1988; Hagen and Kattner 1998; Kattner and Hagen 1998; Ju et al. 2009). 일반적으로, 극지를 포함하는 고위도 해역에 서식하는 크릴은 극한 환경 조건(예 수온, 해빙, 먹이농도 등)에 적응하기 위해 체내에 지방을 축적하여 대체로 높은 체지방 함량을 가진다(Falk-Petersen et al. 2000). 예를 들면, 남빙해에서 *E. superba*는 먹이 환경이 좋지 않은 겨울철 동안 체내에 저장된 지방을 소비하고 식물플랑크톤 대발생 시기인 봄철 동안 활발한 섭식활동을 통해 지방의 형태로 에너지를 재 저장한 후, 여름철에 산란과 생식을 하는 것으로 알려져 있다(Quetin et al. 1994). 한편 전형적인 초식자의 특징을 갖는 *E. crystallorophias*는 *E. superba*에 비해 좀 더 많은 지방을 축적하여 일부는 월동을 위해 사용하고 나머지 일부는 월동 후 초봄에 산란을 위해 사용한다. 이러한 과정을 통하여 초봄에 새롭게 태어난 유생은 먹이조건이 풍부한 식물플랑크톤 대발생 시기와 맞출 수 있게 되어 그들의 생존율과 성장률을 매우 높일 수 있다. 이와 같이 남빙해 크릴의 계절 변화에 따른 지방 함량과 구성의 차이는 그들의 생활전략과 밀접하게 관련되어 있다. 이와 더불어, 북극해와 아한대 해역의 크릴, *Thysanoessa inermis*, *T. raschii*, *Meganyctiphanes norvegica*는 봄철에 총 지방 함량이 건중량의 10~30%로

남빙해의 종에 비해 다소 높은 함량을 보이며 여름철부터 겨울철에 걸쳐 건중량의 약 20~60%로 증가하는 경향을 보였다(Falk-Petersen 1981). 이와는 달리, 북동태평양 해역에서 온대종 *E. pacifica*와 *Thysanoessa spinifera*는 겨울철 동안 다소 증가하는 지방함유량(건중량의 약 20%)을 갖지만 연중 건중량의 약 10% 정도로 다소 낮은 지방함량을 꾸준히 유지하였다(Ju et al. 2009). 북동태평양은 연안 용승 현상으로 인해 먹이의 공급이 활발하며 이로 인해 이 해역에 서식하는 크릴은 연중 산란을 하고 빠른 성장을 보인다(Smiles and Percy 1971; Brinton 1976). 그러나, 이 두 종은 먹이의 활용 방식이 다소 달랐다. *E. pacifica*의 경우는 먹이가 풍부한 7~9월에 주로 산란이 이루어지는(Feinberg and Peterson 2003) 반면, *T. spinifera*는 2~3월에 산란이 집중되어 있어 지방 함량이 약 건중량의 10% 정도로 낮았으나, 먹이가 풍부한 여름철에는 높은 성장률과 더불어 지방을 축적하여 연중 최대치의 지방 함량을 보였다. 이처럼 두 온대종 크릴에서도 총 지방 함량의 차이가 나타나는데 이는 주어진 환경에서 효율적으로 번식, 생존하기 위한 각 개체의 전략과 관계가 있는 것으로 판단된다(Ju et al. 2009). 특히, 계절적인 환경의 변화가 극심한 극지 해역의 크릴은 북동태평양의 크릴에 비해 2~3배 높은 지방 함량을 가지며 계절에 따른 지방 함량의 변화가 매우 크다. TLC-FID를 이용하여 분리, 분석한 지방 class 성분 구성을 살펴보면, 크릴 체지방의 45% 이상이 세포막의 주요성분인 인지질로 구성되어 있으며, 그 다음은 저장지방인 트리아실글리세롤, 유리지방산, 콜레스테롤, 왁스에스테르 순으로 나타났으며, 채집 해역 별로 뚜렷한 차이를 보이지는 않았다(Fig. 2). 본 연구결과와 유사하게 일본 오야시오 해역과 북동태평양에 서식하는 *E. pacifica*에서도 체지방 성분 중 인지질이 가장 우점하는 것으로 보고되었으며, 북대서양에 서식하는 *Meganctiphanes norvegica* 또한, 난형성과 난황형성 동안 인지질 형태로 지방을 저장하는 것으로 알려졌다(Cuzin-Roudy and Buchholz 1999; Albessard et al. 2001). 또한, 북태평양의 *E. pacifica*와 *T. spinifera*는 배 발생과정 동안 난의 전체 지방 class 중 약 60% 이상이 인지질로 구성되어 있었다(Ju et al. 2006). 이와 같이 인지질의 기능이 주로 세포막의 주요 구성요소로서 세포의 내, 외부를 분리해 주는 역할만이 알려져 왔으나, *E. pacifica*를 포함한 몇몇 크릴 종들은 월동과 생식을 위한 에너지원으로서도 인지질을 활용할 수 있는 것으로 보고하고 있다(Hagen et al. 1996; Albessard et al. 2001; Mayzaud et al. 2003). 이 외에도, 남빙해 크릴 중 *E. superba*는 트리아실글리세롤을, *E. crystallorophias*와 *Thysanoessa macrura* 그리고 북극해의 *T. inermis*는 왁스를 각각 주요 저장지방으로 활용하는 것으로 나타났다(Falk-Petersen et al. 2000; Hagen and

Kattner 1998; Kusumoto et al. 2004; Ju et al. 2009). 이와 같이 지방은 에너지 저장원으로서 생물체의 성장, 번식 등 생존과 밀접한 관계를 가지고 있으며, 서식 환경과 생활사에 따라 다양한 형태의 지방을 저장하는 것으로 추정된다(Sargent et al. 1989; Lee et al. 2006).

크릴의 지방 class 성분별 함량은 각 해역에 따라 약간의 차이가 나타났다. 특히, 동해의 크릴은 다른 두 해역에 비하여 상대적으로 낮은 양의 인지질과 높은 양의 유리지방산을 함유하였다. 이전 연구 결과에 따르면, 시료의 저장 기간이 길어지거나 보관 상태가 좋지 않을 경우 인지질의 양은 감소하는 반면 유리지방산의 양은 증가하는 경향을 보였다. Kolakowska (1988)에 따르면, 3°C에서 72시간 동안 보관된 남빙해 크릴, *E. superba*의 지방 구성 성분 중 인지질은 약 20% 정도 감소된 것에 반해, 유리지방산은 6% 정도가 증가하였다. 또한, Kusumoto et al. (2004) 역시 더 오랫동안 저장한 크릴에서 현저하게 높은 유리지방산과 낮은 인지질의 값이 나타났음을 보고하였다. 이러한 관점에서부터, 동해 크릴에서 상대적으로 높은 유리지방산의 검출은 해역 간의 환경, 생태의 차이에서 기인되었기 보다는 시료 채집 후 분석 전까지의 시료 보관 동안의 체지방 특히, 인지질의 가수분해로 인한 결과일 것으로 추정된다.

#### 지방산, 지방 알코올 및 스테롤 구성 분포 및 함량

한국 근해에서 서식하는 *E. pacifica*는 탄소 원자 14~24개를 가진 다양한 포화지방산(Saturated fatty acids; SAFA), 단일불포화지방산(Monounsaturated fatty acids; MUFA), 다불포화지방산(polyunsaturated fatty acids; PUFA)을 함유하며 유사한 분포양상을 보였다(Table 2). 하지만, 동해의 *E. pacifica*에서는 대부분 식물로부터 기원하는 것으로 고려되는 다불포화지방산의 함유량( $38 \pm 6.7\%$ )이 타 해역에 비해 다소 높게 나타났다. 황해와 동중국해의 *E. pacifica*에서는 일반적으로 미생물 기원으로 알려진 가지가 있거나 탄소사슬의 수가 홀수 형태의 지방산(branched and odd chain fatty acids)이 동해에 비해 상대적으로 높게 나타났다. 지방산 구성 성분 중 SAFA 16:0, MUFA 18:1(n-9), PUFA 20:5(n-3)와 22:6(n-3)는 전체 지방산의 60~64%를 차지하며 가장 우점하게 나타났다. 대체로 대부분의 지방산 조성 및 구성비는 해역간에 뚜렷한 차이를 보이지는 않았지만, 소수의 지방산 구성비는 해역에 따라 차이를 보였다(Table 2).

단일불포화지방산 중, 주로 식물플랑크톤에서 기원하는 것으로 알려진 지방산 16:1(n-7)과 18:1(n-7) (Sargent et al. 1987; Falk-Petersen et al. 2000)은 동중국해의 개체에서 가장 낮게 나타났으나(약 3%), 외편모조류로부터 주로 기원하는 것으로 알려진 22:6(n-3) (Graeve et al. 1994b;

**Table 2.** The relative abundance (% of total fatty acids; mean with standard deviation) of fatty acids in *Euphausia pacifica* sampled from Korean waters

Fatty acids	Yellow Sea (n = 2)	East China Sea (n = 2)	East Sea (n = 2)
<i>n-Saturates</i>			
14:00	6.5±0.7	6.3±0.7	6.6±0.9
16:00	25.0±8.7	22.4±1.4	20.7±1.6
18:00	2.2±0.7	2.3±0.5	2.1±0.2
20:00	0.1±0.0	0.1±0.0	0.2±0.0
22:00	0.1±0.0	0.1±0.0	0.1±0.0
<b>Total % SAFA</b>	<b>33.9±10.5</b>	<b>31.2±9.4</b>	<b>29.8±8.7</b>
<i>Monounsaturates</i>			
16:1(n-9)	0.2±0.0	0.2±0.0	0.1±0.0
16:1(n-7)	5.0±1.4	3.5±0.2	10.3±0.7
16:1(n-5)	0.6±0.3	0.6±0.0	0.2±0.0
18:1(n-9)	12.8±1.3	14.9±0.5	8.7±1.2
18:1(n-7)	8.0±2.6	3.1±0.3	5.9±0.4
20:1(n-9)	0.6±0.0	0.8±0.3	0.3±0.0
22:1(n-9)	0.9±0.2	1.0±0.5	0.5±0.1
24:1(n-9)	0.2±0.0	0.1±0.1	0.2±0.0
<b>Total % MUFA</b>	<b>28.4±4.7</b>	<b>24.4±5.0</b>	<b>26.3±4.3</b>
<i>Polyunsaturates</i>			
16:3+	0.2±0.1	0.1±0.0	0.7±0.1
16:2+	0.8±0.3	0.5±0.1	0.9±0.0
18:2(n-6)	4.0±2.4	6.8±1.5	1.6±0.0
20:4+	1.3±0.5	1.8±0.0	3.2±0.2
20:5(n-3)	11.6±5.7	13.1±2.0	19.1±0.1
20:3+	0.1±0.0	0.1±0.0	0.3±0.1
20:2+	0.4±0.1	0.4±0.1	0.3±0.0
22:6(n-3)	10.6±8.7	13.5±0.6	11.9±0.5
<b>Total % PUFA</b>	<b>28.9±4.6</b>	<b>36.3±5.7</b>	<b>38.0±6.7</b>
<i>Branched &amp; odd-chain</i>			
15:0i	0.3±0.0	0.4±0.0	0.2±0.0
15:0a	0.1±0.0	0.1±0.0	0.1±0.0
15:0n	0.9±0.2	0.8±0.0	0.6±0.0
16:0a	0.5±0.1	0.3±0.1	0.5±0.0
17:0a	0.4±0.1	0.3±0.0	0.3±0.0
17:1+	0.5±0.1	0.4±0.0	0.4±0.0
17:0n	0.6±0.1	0.7±0.1	0.4±0.1
18:0a	5.4±0.7	5.1±0.1	3.4±0.6
<b>Total % BrFA</b>	<b>8.8±1.8</b>	<b>8.1±1.7</b>	<b>6.0±1.1</b>
<b>Total FA (μg/mg DM)</b>	<b>48.0±9.4</b>	<b>47.2±1.6</b>	<b>57.7±11.0</b>

Falk-Petersen et al. 2000)은 높게 나타나(13.5±0.6%)와 편모조류를 포함하는 미세조류가 채집 당시 동중국해 크릴의 주요 먹이원이었던 것으로 추정할 수 있다. 또한, 규조류 기원이며 eicosanoid의 생산, 조절과 관련이 있는

20:5(n-3) (Nichols et al. 1993)는 동해의 크릴에서 가장 높게 나타났다(19.1±0.1%). 또한, 육상채설물 또는 녹조류에서 기원하는 것으로 알려진 지방산 18:2(n-6) (Dalsgaard et al. 2003)은 동해에 비해 동중국해와 황해에서 비교적 높은 값을 나타냈다(>4%) (Table 2).

최근에는 동물플랑크톤의 섭식 습성을 추적하기 위해 특정 지방산 먹이 추적자 비가 사용되고 있다(El-Sabaawi et al. 2009). 그 중, 18:1(n-7)/18:1(n-9) 비율은 동물플랑크톤의 섭식 유형(육식≤0.1≤초식 또는 잡식)을 구별하기 위해 활용되고 있다(Cripps et al. 1999; Falk-Petersen et al. 2000; Dalsgaard et al. 2003). 18:1(n-7)은 규조류로부터 기원한 16:1(n-7)의 사슬연장으로부터 산출된 것이고, 18:1(n-9)는 동물, 특히 후생동물과 원생동물에서 흔하게 나타나는 지방산으로 알려져 있다(Falk-Petersen et al. 2000; Broglio et al. 2003). 본 연구의 황해-동중국해-동해에서 크릴의 18:1(n-7)/18:1(n-9)비율은 각각 0.62, 0.21, 0.68로 나타나 한국 근해의 크릴 섭식은 대부분 초식 또는 잡식 성향을 갖는 것으로 나타났으나, 동중국해의 크릴이 다른 두 해역에 비해 상대적으로 잡식 (또는 육식) 성향을 더 갖는 것으로 나타났다(Table 3). 일반적으로 *E. pacifica*는 식물플랑크톤 대발생시 그들의 먹이원으로써 식물플랑크톤을 풍부하게 섭식하지만, 계절의 변화에 따라 식물플랑크톤의 양이 감소하는 시기에는 주로 요각류를 비롯한 소형 동물플랑크톤을 섭식한다(Nakagawa et al. 2001). 또한, 동중국해는 양자강으로부터 유입되는 다량의 영양염으로 인해 높은 일차생산력과 식물플랑크톤 생체량을 보이지만, 양자강의 영향권에서 멀어질수록 영양염 감소에 따라 일차생산력과 식물플랑크톤 생체량이 점차 감소하는 경향을 보이고 있다(Gong et al. 2003; Chen et al. 2004). 채집 당시 동중국해에서 식물플랑크톤 생체량을 나타내는 엽록소-*a* 농도는 채집 정점의 전 수층에서 <1 μg/l(평균 0.35 μg/l)으로 낮게 나타났으나, 식물플랑크톤과 박테리아(미생물)를 먹이로 하는 부유 원생동물(Levinsen et al. 1999)은 높은 양이 출현하였다. 특히, >20 μm의 부유성 섬모충류와 종속영양 와편모조류가 우점하여 출현하였다(한국해양연구원 2008). 이 결과로부터, 채집 당시 동중국해의 크릴은 일차생산자의 부족으로 미세생물 고리의 최종 소비자인 원생동물을 포함한 미세동물플랑크톤을 주 먹이원으로 이용한 것으로 여겨진다. 따라서, 채집 당시 동중국해의 크릴은 다른 두 해역의 크릴에 비해 잡식(또는 육식)의 섭식형태를 가지고 있던 것으로 추정된다.

또한, 규조류에 풍부한 지방산 16:1(n-7), 20:5(n-3), 16PUFA와 와편모조류에 풍부한 22:6(n-3), 18:2(n-6), 18PUFA의 기원 특성으로 인해, 이들의 지방산 비율은 초식성 동물플랑크톤의 먹이 선호도(규조류/편모조류)를 추

**Table 3. Trophic and dietary fatty acid markers in *Euphausia pacifica* sampled from Korean waters**

Marker	Source	Yellow Sea	East China Sea	East Sea
18:1(n-7)/18:1(n-9)	Herbivory (or omnivory)/carnivory	0.62	0.21	0.68
20:5(n-3)/22:6(n-3) (EPA/DHA)	Diatoms/dinoflagellates	1.09	0.98	1.6
16PUFA/18PUFA <sup>a</sup>	Diatoms/flagellates	0.24	0.08	1.05
D/F <sup>b</sup>	Diatoms/flagellates	1.21	0.85	2.3

<sup>a</sup>16PUFA includes all PUFA containing 16 carbon atoms, and 18PUFA includes all PUFA containing 18 carbon atoms.

<sup>b</sup>D refers to the sum of all diatom markers [16:1(n-7) + 20:5(n-3) and 16PUFA], whereas F refers to the sum of all flagellate markers [22:6(n-3), 18:2(n-6), 18PUFA].

정하는데 유용하게 활용되고 있다(Sargent and Whittle 1981; Sargent et al. 1987; Nichols et al. 1993; Phleger et al. 2002). 18:1(n-7)/18:1(n-9) 비율의 결과로부터 추정된 비교적 초식 성향이 강한 황해와 동해 크릴의 규조류/편모조류 비율(20:5(n-3)/22:6(n-3))은 각각 1.09와 1.60으로 나타났다. 이 지방산 비율에 따르면 특히 채집 당시 황해의 크릴은 동해에 비해 편모조류를 상대적으로 더 선호하여 섭취한 것으로 나타났다. 실제, 본 연구기간 동안 황해의 채집정점에서의 엽록소-*a* 농도는 <1 µg/l이며, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros compressus*, *Thalassiosira gravida*, *Paralia sulcata* 등의 규조류가 우점하여 출현하였다. 엽록소-*a* 농도와 규조류 분포와 밀접한 관계를 가지는 *E. pacifica* 유생(calyptopis와 furcilia 단계)과는 달리(Yoon et al. 2000; Liu and Sun 2010), *E. pacifica* 성체의 편모조류에 대한 선호적 섭취는 유생의 생존과 성장을 위해 유생이 선호하는 먹이원인 규조류보다는 편모조류를 더 선택적으로 섭취한 결과로 추정할 수 있다(한국해양연구원 2010). 그러나, 먹이추적에 사용된 특정 지방산 비율은 서식 환경과 계절에 따라 변할 수 있기 때문에 명확한 섭식 형태를 이해하기 위한 절대적으로 사용하기에는 아직 많은 주의가 필요하다(Stübing and Hagen 2003; El-Sabaawai et al. 2009).

Table 4는 한국 근해의 *E. pacifica*에서 검출된 알코올과 스테롤 구성을 나타낸 것이다. 지방산 구성에 비하여 매우 단순하지만 몇몇 성분은 미량임에도 불구하고, 그들의 기원이 매우 한정되어 있고 turnover time이 길어서 장기간(몇 달 - 계절)의 먹이습성을 추적하는데 유용하다. 한국 근해 크릴, *E. pacifica*에서 검출된 알코올 함량은 1.1~1.6 µg/mg DM로 나타나 해역에 따라 차이를 보이지는 않았다(Table 4). 특히 황해의 크릴은 알코올 성분 중 초식성 요각류의 주요 저장 지방인 왁스 에스테르를 구성하는 주요 성분으로 알려져 있는 22:1과 20:1이 우점하여 출현하였는데, 이는 황해의 *E. pacifica*가 초식성 요각류(즉, *Calanus sinicus*) 또한 그들의 먹이원으로 활용하였을 가능성을 시사하고 있다(Sargent and Henderson 1986; Kattner and Hagen 1995).

추가적으로 엽록소-*a*에서 유래하는 phytol의 검출은 모

**Table 4. The relative abundance (%) of alcohols and sterols in *Euphausia pacifica* sampled from Korean waters**

Compounds	Yellow Sea	East China Sea	East Sea
	(n = 2)	(n = 2)	(n = 2)
<i>n-alcohols</i>			
14:00	1.5±0.5	5.4±1.2	7.4±0.5
15:00	0.7±0.2	0.9±0.1	2.1±0.4
16:00	17.1±2.2	33.4±7.4	62.68±0.4
17:00	3.1±1.3	1.5±0.3	3.0±0.4
18:00	3.7±0.2	4.3±0.4	5.9±0.5
18:1*	3.8±0.1	-	-
20:00	0.7±0.3	21.9±2.4	-
20:1*	28.8±1.1	-	5.7±0.6
22:00	-	31.1±6.5	-
22:1*	40.7±2.8	1.6±0.3	13.3±1.1
<b>Total <i>n</i>-alcohols (µm/mg DM)</b>	1.6±0.8	1.2±0.4	1.1±0.2
<b>Phytol (µm/mg DM)</b>	0.2±0.1	0	0.1±0.0
<i>Sterols</i>			
cholesta-5, 22-dien-3β-ol	0.3±0.0	2.0±0.1	0.7±0.2
cholest-5-en-3β-ol (cholesterol)	99.4±0.3	97.4±0.3	98.7±0.2
5α-cholestan-3β-ol	0.4±0.1	0.6±0.3	0.6±0.0
<b>Total sterols (µm/mg DM)</b>	6.1±1.9	7.2±0.1	6.3±2.4

\*All isomers included.

든 *E. pacifica*이 식물플랑크톤과 관련된 먹이(유기체설물, 식물플랑크톤 등)를 섭취하였음을 시사하고 있다(Table 4). 일반적으로 스테롤은 동물플랑크톤에서 아주 미량(습중량의 <0.1%)만이 발견된다(Ackman 1989). 이들 미량의 스테롤은 대부분이 콜레스테롤(>90%)이며, 그 외에 아주 미량의 몇몇 식물플랑크톤 기원의 스테롤들이 검출되기도 한다. 콜레스테롤은 절지동물에서 발견되는 가장 풍부한 스테롤의 한 형태로서(Goad 1981), 육식동물은 먹이로부터 쉽게 콜레스테롤을 공급받지만, 초식동물은 그들의 먹이원인 대부분의 식물이 아주 미량의 콜레스



테롤만을 합성하기 때문에 먹이를 통하여 직접적으로 많은 콜레스테롤을 섭취하기는 어렵다(Veron et al. 1998). 본 연구에서 황해-동중국해-동해의 *E. pacifica*에서는 총 스테롤이 각각 6.1, 7.2와 6.2 µg/mg DM으로 아주 미량만이 검출되었고, 검출된 3종의 스테롤 중 cholest-5-en-3β-ol (cholesterol)이 >97%으로 가장 우점하는 전형적인 절지동물의 특징을 나타냈다(Table 4).

크릴은 서식 환경과 계절에 따라 그들의 먹이뿐만 아니라 지방함량과 구성이 변할 수 있기 때문에 본 연구 결과와 같이 특정 지방산 및 스테롤 구성으로부터 그들의 섭식 형태를 명확하게 이해하기에는 아직 많은 제한이 있다. 이러한 문제점을 보완하기 위해서는 채집 당시의 먹이 환경을 대표하는 식물, 동물플랑크톤을 포함한 부유물의 지방 지시자 분석과 크릴의 위 내용물 분석을 병행한다면 크릴의 섭식 생태와 생활전략을 좀 더 정확히 파악할 수 있을 것이다.

#### 4. 결 론

한국근해에 서식하는 크릴, *Euphausia pacifica*의 총 체지방 함량은 주로 세포막의 주요구성성분인 인지질로서 건중량의 10% 내외로 해역간의 차이는 나타나지 않았다. 지방먹이추적자 분석을 통하여 살펴본 크릴의 식성은 대부분 초식 또는 잡식 성향인 것으로 나타났다. 동중국해 크릴은 원생동물을 포함한 미세동물플랑크톤을 주 먹이원으로 이용하는 잡식성으로 나타나 주요 에너지가 미세생물 고리를 통해 전달되는 것으로 사료된다. 그러나, 황해와 동해의 크릴은 동중국해 크릴에 비해 초식 성향을 가지는 것으로 나타났으며, 채집시기에 황해의 크릴은 편모조류를 더 선호하는 반면, 동해의 크릴은 규조류를 선호하는 것으로 추정된다. 따라서 크릴은 서식지 환경에 따라 그들의 먹이원을 선택하는 것으로 판단된다. 그러나, 먹이추적에 사용된 특정 지방산 비율은 서식 환경과 계절에 따라 변할 수 있기 때문에 명확하게 크릴의 먹이생태를 이해하기 위한 추적자로 활용시 아직 많은 주의가 요구된다. 그러므로, 지방먹이추적자와 함께 채집 당시 먹이환경을 대표하는 식물, 동물플랑크톤을 포함한 먹이생물의 지방 구성과 위 내용물 분석을 병행한다면 한국 근해에 서식하는 *E. pacifica*의 섭식 생태를 좀 더 정확하게 이해할 수 있을 것이다.

#### 사 사

현장조사에 도움을 주신 이어도호의 선장과 승무원들에게 깊은 감사를 드립니다. 또한, 동중국해와 동해 시료를 제공해 주신 이창래 박사님께 감사드립니다. 본 연구는 한

국해양연구원 기본사업(PE98443와 PE98445)과 국토해양부 R&D 사업(PM55400)의 지원을 받아 수행되었습니다.

#### 참고문헌

- 한국해양연구원 (2008) 북서 태평양이 한반도 주변해(대한해협)에 미치는 영향 연구. 한국해양연구원, 770 p
- 한국해양연구원 (2010) 황해저층냉수괴의 거동과 생태계에 미치는 영향 연구. 한국해양연구원, 138 p
- Ackman RG (1989) Nutritional composition of fats in seafoods. *Prog Food Nutr Sci* **13**:161-241
- Albessard EP, Mayzaud P, Cuzin-Roudy J (2001) Variation of lipid classes among organs of the Northern krill, *Meganyctiphanes norvegica*, with respect to reproduction. *Comp Biochem Physiol* **129A**:373-390
- Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J Biochem Physiol* **37**:911-917
- Boyd CM, Heyraud M, Boyd CN (1984) Feeding behaviour of krill. *J Crust Biol* **4**:123-141
- Brett MT, Müller-Navarra DC, Persson J (2009) Lipids in Aquatic Ecosystems. 6. Crustacean Zooplankton Fatty Acid Composition. Springer, pp 115-146
- Brinton E (1976) Population biology of *Euphausia pacifica* off southern California. *Fish Bull* **74**:733-762
- Broglio E, Jónasdóttir SH, Calbet A, Jakobsen HH, Saiz E (2003) Effects of heterotrophic versus autotrophic food on feeding and reproduction of the calanoid copepod *Acartia tonsa*: Relationship with prey fatty acid composition. *Aquat Microb Ecol* **31**:267-278
- Chen YL, Chen H-Y, Gong G-C, Lin Y-H, Jan S, Takahashi M (2004) Phytoplankton production during a summer coastal upwelling in the East China Sea. *Cont Shelf Res* **24**:1321-1338
- Clark A (1984) Lipid content and composition of Antarctic krill *Euphausia superba* Dana. *J Crust Biol* **4**:285-294
- 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
- Cuzin-Roudy J, Buchholz F (1999) Ovarian development and spawning in relation to moult cycle in Northern krill, *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea: Euphausiacea), along a climatic gradient. *Mar Biol* **133**:236-249
- Dalsgaard J, John M, Kattner G, Müller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Adv Mar Biol* **46**:225-340
- Daly KL (1990) Overwintering development, growth, and feeding of larval *Euphausia superba* in the Antarctic

- marginal ice zone. *Limnol Oceanogr* **35**:1564-1576
- Destailats F, Angers P (2002) Base-catalyzed derivatization methodology for FA analysis, application to milk fat and celery seed lipid TAG. *Lipids* **37**:225-340
- Dunstan GA, Volkmann JK, Jeffrey SW, Barret SM (1992) Biochemical composition of microalgae from the green algal classes Chlorophyceae and Prasinophyceae. 2. Lipid classes and fatty acids. *J Exp Mar Biol Ecol* **161**:115-134
- 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
- Endo Y (1981) Ecological studies on the euphausiids occurring in the Sanriku waters with special reference to their life history and aggregated distribution. Ph.D. Thesis, Tohoku University, Sendai, 166 p (in Japanese with English abstract)
- Falk-Petersen S (1981) Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway: Seasonal changes in body weight and the main biochemical composition of *Thysanoessa inermis* (Krøyer), *Thysanoessa raschii* (M. Sars), and *Meganctiphanes norvegica* (M. Sars) in relation to environmental factors. *J Exp Mar Biol Ecol* **49**:103-120
- Falk-Petersen S, Hagen W, Kattner G, Clarke A, Sargent J (2000) Lipid, trophic relationships, and biodiversity in Arctic and Antarctic krill. *Can J Fish Aquat Sci* **57**:178-191
- Falk-Petersen S, Sargent JR, Lønne OJ, Timofeev S (1999) Functional biodiversity of lipids in Antarctic zooplankton: *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Thysanoessa macrura* and *Euphausia crystallorophias*. *Polar Biol* **21**:37-47
- Feinberg LR, Peterson WT (2003) Variability in duration and intensity of euphausiid spawning off central Pregon, 1996-2001. *Prog Oceanogr* **57**:363-379
- Goad LJ (1981) Sterol biosynthesis and metabolism in marine invertebrates. *Pure Appl Chem* **51**:837-852
- Gong G-C, Wen Y-H, Wang B-W, Liu G-J (2003) Seasonal variation of chlorophyll *a* concentration, primary production and environmental conditions in the subtropical East China Sea. *Deep-Sea Res II* **50**:1219-1236
- Graeve M, Hagen W, Kattner G (1994a) Herbivorous or omnivorous? On the significance of lipid compositions as trophic markers in Antarctic copepods. *Deep-Sea Res I* **41**:915-924
- Graeve M, Kattner G, Hagen W (1994b) 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
- Gurney LJ, Froneman PW, Pakhomov EA, McQuaid CD (2001) Trophic position of three euphausiid species from the Prince Edward Islands (Southern Ocean): Implications for the pelagic food web structure. *Mar Ecol Prog Ser* **217**:167-174
- Gurr MI, Harwood JL, Frayn KN (2002) *Lipid Biochemistry. An Introduction*, 5th ed. Blackwell, Oxford, 320 p
- Hagen W (1988) On the significance of lipids in Antarctic zooplankton. *Ber Polarforsch* **49**:1-117
- Hagen W, Kattner G (1998) Lipid metabolism of the Antarctic euphausiid *Thysanoessa macrura* and its ecological implications. *Limnol Oceanogr* **43**:1894-1901
- 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, Yoshida T, Virtue P, Kawaguchi S, Swadling KM, Nicol S, Nocols PD (2007) Effect of a carnivorous diet on the lipids, fatty acids and condition of Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Antarct Sci* **19**:183-188
- Hopkins TL (1985) Food web of an Antarctic midwater ecosystem. *Mar Biol* **89**:197-212
- Hopkins TL, Lancraft TM, Torres JJ, Donelley J (1993) Community structure and trophic ecology of zooplankton in the Scotia Sea marginal ice zone in winter (1988). *Deep-Sea Res I* **40**:81-105
- Hopkins TL, Torres JJ (1989) Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the western Weddell Sea. *Deep-Sea Res* **36**:543-560
- Huang SM (1986) Zooplankton ecology. In: Anon (ed) *Comprehensive survey and research report on the areas adjacent to the Changjiang River Estuary and Chejudo Island*. *J Shandong Coll Oceanol* **16**(2):55-72 (in Chinese with English abstract)
- Huntley ME, Nordhausen W, Lopez MDG (1994) Elemental composition, metabolic activity and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* during winter. *Mar Ecol Prog Ser* **107**:23-40
- Ju S-J, Gómez-Gutiérrez J, Peterson WT, Harvey HR (2006) The role of lipid during embryonic development and sedimentation in eggs of the euphausiids *Euphausia pacifica* and *Thysanoessa spinifera*. *Limnol Oceanogr* **51**(5):2398-2408
- Ju S-J, Kang H-K, Kim WS, Harvey HR (2009) Comparative lipid dynamics of euphausiids from the Antarctic and Northeast Pacific Oceans. *Mar Biol* **156**:1459-1473

- Ju S-J, 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**:241-253
- Kattner G, Hagen W (1998) Lipid metabolism of the Antarctic euphausiid *Euphausia crystallorophias* and its ecological implications. *Mar Ecol Prog Ser* **170**:203-213
- Kattner G, Hagen W (1995) Polar herbivorous copepods - different pathways in lipid biosynthesis. *ICES J Mar Sci* **52**:329-335
- Kawaguchi K, Ishikawa S, Matsuda O (1986) The overwintering strategy of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) under the coastal fast ice off the Ongul Islands in Lützow-Holm Bay, Antarctica. *Mem Natl Inst Polar Res, Spec Iss* **44**:67-85
- Kolakowska A (1988) Changes in lipids during the storage of krill (*Euphausia superba* Dana) at 3°C. *Z Lebensm-Unters-Forsch* **186**:519-523
- Kusumoto N, Ando Y, Matsukura R, Mukai T (2004) Lipid profile of krill *Euphausia pacifica* collected in the Pacific Ocean near Funka Bay, Hokkaido, Japan. *J Oleo Sci* **53**:45-51
- Lee RF, Hagen W, Kattner G (2006) Lipid storage in marine zooplankton. *Mar Ecol Prog Ser* **307**:273-306
- Levinsen H, Nielsen TG, Hansen BW (1999) Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during the stratified summer situation. II. Heterotrophic dinoflagellates and ciliates. *Aquat Microb Ecol* **16**:217-232
- Liu H-L, Sun S (2010) Diel vertical distribution and migration of a euphausiid *Euphausia pacifica* in the Southern Yellow Sea. *Deep-Sea Res II* **57**:594-605
- Mauchline J (1980) The biology of the euphausiids. *Adv Mar Biol* **18**:373-623
- Mauchline J, Fisher LR (1969) The biology of the euphausiids. *Adv Mar Biol* **7**:1-454
- Mayzaud P, Boutoute M, Alonzo F (2003) Lipid composition of the euphausiids *Euphausia vallentini* and *Thysanoessa macrura* during summer in the southern Indian Ocean. *Antarct Sci* **15**:463-475
- Nakagawa Y, Endo Y, Sugisaki H (2003) Feeding rhythm and vertical migration of the euphausiid *Euphausia pacifica* in coastal waters of northeastern Japan during fall. *J Plankton Res* **25**:633-644
- Nakagawa Y, Endo Y, Taki K (2001) Diet of *Euphausia pacifica* Hansen in Sanriku waters off northeastern Japan. *Plankton Biol Ecol* **48**:68-77
- Nichols DS, Nichols PD, Sullivan CW (1993) Fatty acid, sterol and hydrocarbon composition of Antarctic sea ice diatom communities during the spring bloom in McMurdo Sound. *Antarct Sci* **5**(3):271-278
- Ohman MD (1984) Omnivory by *Euphausia pacifica*: the role of copepod prey. *Mar Ecol Prog Ser* **19**:125-131
- Phleger CF, Nelson MM, Mooney BD, Nichols PD (2002) Interannual and between species comparison of the lipids, fatty acids and sterols of Antarctic krill from the US AMLR Elephant Island survey area. *Comp Biochem Physiol* **131B**:733-747
- Pond D, Warkins J, Priddle J, Sargent J (1995) Variation in the lipid content and composition of Antarctic krill *Euphausia superba* at South Georgia. *Mar Ecol Prog Ser* **117**:49-57
- Quetin LB, Ross RM (1991) Behavioural and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Am Zool* **31**:49-63
- Quetin LB, Ross RM, Clarke A (1994) Krill energetics: seasonal and environmental aspects of the physiology of *Euphausia superba*. In: El-Sayed SZ (ed) *Southern Ocean ecology: the BIOMASS perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 165-184
- Sano M, Omori M, Taniguchi K (2003) Predator-prey systems of drifting seaweed communities off the Tohoku coast, northern Japan, as determined by feeding habit analysis of phytal animals. *Fish Sci* **69**:260-268
- Sargent JR, Henderson RJ (1986) Lipids. In: Corner EDS and O'Hara SCM (eds) *The biological chemistry of marine copepods*. Clarendon, pp 59-108
- Sargent JR, Henderson J, Tocher DR (1989) The lipids. In: Halver JE (ed) *Fish Nutrition*. pp 153-218
- Sargent JR, Parkes RJ, Mueller-Harvey I, Henderson RJ (1987) Lipid biomarkers in marine ecology. In: Sleight MA (ed) *Microbes in the sea*. Ellis Horwood, Chichester, pp 119-138
- Sargent JR, Whittle KJ (1981) Lipids and hydrocarbons in the marine food web. In: Longhurst AR (ed) *Analysis of marine ecosystems*. Academic, London, pp 491-533
- Schmidt K, Atkinson A, Petzke K-J, Voss M, Pond DW (2006) Protozoans as a food source for Antarctic krill, *Euphausia superba*: Complementary insights from stomach content, fatty acids, and stable isotopes. *Limnol Oceanogr* **51**(5):2409-2427
- Smiles MC, Percy WG (1971) Size structure and growth rate of *Euphausia pacifica* off the Oregon coast. *Fish Bull* **69**:79-86
- Stretch JJ, Hamner PP, Hamner WM, Michel WC, Cook J, Sullivan CW (1988) Foraging behavior of Antarctic krill *Euphausia superba* on sea ice microalgae. *Mar Ecol Prog Ser* **44**:131-139

- Stübing D, Hagen W (2003) Fatty acid biomarker ratios—suitable trophic indicators in Antarctic euphausiids? *Polar Biol* **26**:774-782
- Suh H-L, Toda T, Terazaki M (1991) Diet of calyptopes of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the Yellow Sea. *Mar Biol* **111**:45-48
- Veefkind R (2003) Carbon isotope ratios and composition of fatty acids: tags and trophic markers in pelagic organisms. Ph.D. Thesis, University of Victoria, Canada
- Veron B, Dauguet JC, Billard C (1998) Sterolic biomarkers in marine phytoplankton. II. Free and conjugated sterols of seven species used in mariculture. *J Phycol* **34**:273-279
- Virtue P, Nichols PD, Nicol S, Hosie GW (1996) Reproductive trade-off in male Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Mar Biol* **126**:521-527
- Yoon WD, Cho SH, Lim D, Choi YK, Lee Y (2000) Spatial distribution of *Euphausia pacifica* (Euphausiacea: Crustacea) in the Yellow Sea. *J Plankton Res* **22**(5):939-949
- Zhu D, Iverson A (1990) Anchovy and other fish resources in the Yellow Sea and East China Sea November 1984-April 1988. *Mar Fish Res* **11**, 143 p (in Chinese with English abstract)
- 
- Received May 6, 2010*  
*Revised Jun. 9, 2010*  
*Accepted Jun. 15, 2010*