Article

마이크로네시아 웨노섬의 맹그로브 숲에 서식하는 고등류 및 집게의 영양원에 대한 이해

¹한국해양과학기술원 심해저자원연구부 (426-744) 경기도 안산시 상록구 해안로 787 ²국립환경과학원 환경측정분석센터 (404-708) 인천시 서구 환경로 42

Understanding the Nutritional Sources of Gastropods and Anomura from the Mangrove Forest of Weno Island, Micronesia

Ah-Ra Ko¹, Min-Seob Kim², and Se-Jong Ju^{1*}

¹Deep-Sea & Seabed Resources Research Division, KIOST Ansan 426-744, Korea ²Fundamental Environment Research Department, NIER Incheon 404-170, Korea

Abstract : Carbon cycling and productivity within Weno Island of Micronesia enclosed by the coral reef may be likely self-maintained and insignificantly affected by the open ocean. Therefore, it is important to understand the role of the mangrove known as providing the organic matter and habitats for many organisms in this enclosed area. In order to trace the nutritional source of fauna (mostly invertebrates) in the mangrove forest of Weno island, we analyzed the fatty acid (FA) and carbon and nitrogen stable isotopes of potential nutritional sources (mangrove leaf & pneumatophore, seagrass leaf & root, surface sediment, and particulate organic matter (POM) in water) and consumers (4 gastropods and anomura). The mangrove and seagrass contained the abundance of $18:2\omega 6$, and $18:3\omega 3$, whereas FAs associated with phytoplankton and bacteria were accounted for a high proportion in the surface sediment and POM. FA composition of consumers was found to be similar to those of the surface sediment, mangrove, and seagrass. These were also confirmed through the mixing model of stable isotope for contribution of nutritional sources to consumers. Overall results with the feeding types of investigated mangrove fauna indicate that investigated mangrove fauna obtained their nutrition from the various sources, i.e. the mangrove for Littorina cf. scabra, the microalgae for Strombus sp., and omnivorous Pagurus sp. and Terebralia cf. palustris. However, it is obvious that the nutrition of most species living in the mangrove ecosystem is highly dependent on the mangrove, either directly or indirectly. More detail food-web structure and function of the mangrove ecosystem would be established with the analysis of additional fauna and flora.

Key words : mangrove, nutritional source, fatty acid, stable isotope, Chuuk

*Corresponding author. E-mail:sjju@kiost.ac

1. 서 론

전 세계 열대/아열대 지역의 해안 및 하구 생태계에서 반염 또는 고염에 적응하여 살아가는 맹그로브는 약 1,500만 헥타르의 거대한 면적에 분포해 있으며, 이 지역 에 서식하는 박테리아, 무척추동물, 넓게는 포유류까지 다 양한 생물의 주요 에너지 공급원이기도 하다(Feller et al. 1999; FAO 2004). 이러한 맹그로브는 평균적으로 약 2500 mgC/m²/d의 높은 생산력을 가지며, 열대/아열대 해 역에 영양염과 유기 탄소를 공급 및 저장함으로써 생지화 학적 순환에 중요한 역할을 한다(Lee 1995; Duarte and Cebrian 1996; Jennerjahn and Ittekkot 2002). 따라서 생지 화학적 측면에서 맹그로브에 관한 다양한 연구가 수행되 어 왔다. Reef et al. (2010)은 전 세계 맹그로브 숲에서 맹 그로브의 생산력(productivity)과 영양염(nutrient) 순환에 대해 보고하였으며, Suárez and Medina (2005)는 환경적 변화가 극심한 하구역에서의 맹그로브 생존 전략 등에 대 해서 연구하였다. 이러한 환경적인 요인(수온, 염분, 영양 염 등)과 기후(건/우기, 기온)의 변동에 따라 맹그로브 기 반의 생태계 구조 및 에너지 기원은 시·공간적인 차이를 보이는 것으로 알려져 있다(Meziane and Tsuchiya 2000). 따라서 맹그로브 생태계 구조를 이해하기 위해 우선적으 로 생산자와 상위 포식자를 연결시켜주는 무척추동물 (Sheaves and Molony 2000)의 유기물/에너지 기원을 추적 하고자 다양한 방법을 활용한 연구가 수행되고 있다 (Wafar et al. 1997; Meziane and Tsuchiya 2002; Gonneea et al. 2004).

생화학적 기법(지방 바이오 마커 및 안정동위원소)은 다양한 해양생태계에서의 먹이망 구조 및 유기물 기원을 추적하기 위한 연구에 활용되고 있다(Budge et al. 2008; Belicka et al. 2012; Lecea et al. 2013; McMeans et al. 2013). 일부 지방산은 생물의 생존과 성장에 필수적이며, 특정 생산자만이 합성할 수 있어서 소비자는 생산자를 통 해서만 이를 직간접적으로 획득할 수 있다. 또한 소비자로 전달되는 동안 다른 성분들에 비해 구조적 변화 정도가 적거나 일정하여, 생물의 먹이원을 추적하기에 매우 적합 하다(Parrish et al. 2000). 예를 들면, 20:5ω3은 주로 규조 류만이 합성할 수 있어서 규조류 기원, 22:6ω3은 와편모 조류 기원(Parrish et al. 2000), 홀수개의 탄소 사슬 지방 산(15:0, 17:0)은 박테리아 기원(Rajendran et al. 1993)으 로 구분되어지며, 이들을 포함한 다양한 지방산이 먹이 추 적자로 활용되고 있다. 그러나 최근에 와서 이러한 지방산 먹이 추적자 중 일부는 기존에 알려진 바와 달리 때때로 상위 포식자로 전달/축적되는 과정에서 변형되거나, 특정 생물기원이 아닌 것으로 밝혀지고 있다(Graeve et al. 1994; Dalsgaard et al. 2003; Ju and Harvey 2004). 더욱

이 지방산은 생체 내에서의 짧은 순환주기(일~주)로 장기 간의 먹이원을 대변하기에는 어려움이 있다(Cook 1991; Pond et al. 1995; Alfaro et al. 2006).

지방산과 더불어 탄소·질소 안정동위원소 비(δ¹³C, δ¹⁵N)는 생태계 구조와 기능을 이해하는데 널리 사용되고 있다. 안정동위원소간의 근소한 질량 차이로 인해 가벼운 동위원소가 무거운 동위원소보다 빠르게 반응한다. 탄소 안정동위원소는 물리화학적 분별작용(fractionation)이 큰 반면, 생물 특히 영양단계를 통한 분별작용은 매우 미미하 여 상위 영양단계에서도 생산자의 탄소기원을 추적하는데 적절하다. 질소 안정동위원소의 경우, 동물들은 가벼운 질 소(¹⁴N)를 우선적으로 배출하고 체내에 무거운 질소(¹⁵N) 를 축적한다. 따라서 상위 영양단계로 갈수록 무거운 질소 가 일정하게 농축되고, 질소 안정동위원소 비도 증가하게 된다. 이를 통해 생태계 구성생물들 사이의 영양단계를 추 정할 수 있다(Gu et al. 1996; Vizzini et al. 2002). 이뿐만 아니라, 맹그로브를 포함한 식물의 질소 안정동위원소 비 는 퇴적물에서의 식물과 미생물간 상호작용 및 질소 기원 등의 다양한 과정을 반영한다(Dawson et al. 2002). 그러 나 탄소·질소 안정동위원소 비 만을 통해서는 직접적인 생물 간의 포식-피식 관계를 파악하기는 어렵다. 또한 생 물 종마다 안정동위원소의 분별작용에 차이가 나타나고 있기 때문에, 안정동위원소 비를 이용한 연구의 신뢰성과 정확도를 향상시키기 위해서는 각 생물들의 안정동위원소 분별작용에 대한 이해가 선행되어야 한다. Loneragan et al. (1997)는 호주 하구역에서 안정동위원소를 통해 참새 우(penaeid prawn)의 유기 탄소가 맹그로브로부터 기원한 다고 보고하였다. 그러나 같은 기법을 활용한 다른 연구에 서는 맹그로브 생태계에 서식하는 참새우의 주 영양원이 맹그로브가 아닌 미세조류나 저서성 규조류일 것으로 보 고하기도 하였다(Stoner and Zimmerman 1986; Newell et al. 1995; Primavera 1996). 이처럼 복잡하고 환경변화가 심한 하구역에서는 다양한 기원의 물질이 유입 및 혼합되 기 때문에 단일한 방법을 통하여 정확히 물질순환을 이해 하기에는 한계가 있다. 따라서 최근에는 각각의 생화학적 방법들이 가진 취약점들을 보완하고, 복잡한 생태계에서 좀 더 정확히 구성생물들의 먹이(에너지)기원과 생태계 내 에서의 물질흐름, 그리고 구성생물의 영양학적 위치를 파 악하고자 두 개 이상의 생화학적 기법을 동시에 활용한 연구가 수행되고 있다. 예를 들면, Alfaro et al. (2006)은 지방산 바이오 마커와 안정동위원소를 활용하여 뉴질랜드 하구역에서 맹그로브를 비롯한 다양한 동/식물의 에너지 흐름 및 영양학적 위치를 연구하였다.

여러 개의 섬으로 구성된 마이크로네시아(Micronesia) 는 전 세계 맹그로브의 약 0.06%인 8,564헥타르의 맹그로 브 숲을 가지고 있다(Devoe and Cole 1998). 이들 중, 웨 노섬(Weno island)은 마이크로네시아의 축 주(Chuuk state)에 위치한 거대한 산호섬 및 화산섬으로써, 산호 군 락의 띠로 둘러싸여 외양과는 단절된 지형적인 특징을 나 타낸다. 이러한 지리적이고 환경적 요인으로 인해 웨노섬 주변 해역의 물질순환 및 기초 생산력이 대양과 달리, 산 호 군락 내에서의 독립된 생지화학적인 반응에 의해 이루 어질 것으로 추정된다. 따라서 웨노섬 주변 해역에서의 물 질순환을 이해하기 위해서는 우선적으로 웨노섬에 넓게 분포한 맹그로브가 생태계에 어떠한 영향을 미치는지 연 구되어야 한다. 그러나 웨노섬을 포함한 마이크로네시아 에서는 맹그로브 숲의 성장(Devoe and Cole 1998)과 자 리돔의 연간 재생산력(Choi et al. 2013) 등 일부 분야에서 제한된 연구만 수행되고 있을 뿐, 맹그로브 생태계에서의 에너지 흐름이나 먹이망 구조에 대한 연구는 전무한 실정 이다. 본 연구에서는 지방산 먹이 추적자와 안정동위원소 비를 활용하여 웨노섬 맹그로브 숲에 서식하는 일부 고둥 류 및 집게의 주 영양 공급원으로써 맹그로브의 역할과 중요성을 파악하고자 하였다.

2. 재료 및 방법

연구 지역 및 시료 채집

태평양 서북부에 위치한 마이크로네시아의 웨노섬은 산 호 군락으로 둘러싸여 있으며, 섬을 기준으로 남쪽과 북쪽 에 맹그로브 숲이 형성되어 있다. 본 연구에서는 웨노섬 주변의 맹그로브 숲 중, 접근성이 좋고 맹그로브 숲이 잘 발달되어 있는 북쪽 맹그로브 숲(151°53'E, 7°27'N; Fig. 1) 에서 2012년 우기(wet season; 5월)에 레드 맹그로브 (*Rhizophora stylosa* Griff) 잎(leaf)과 호흡근(pneumatophore; aerial root), 표층 퇴적물, 입자유기물(particulate organic matter), 잘피(seagrass; *Enhalus acoroides*) 잎과 뿌리 그 리고 고등류(*Littorina* cf. *scabra*, *Strombus* sp.1, *Strombus* sp.2, *Terebralia* cf. *palustris*) 및 집게(*Pagurus* sp.)를 채 집하였다. 살아있는 맹그로브 나무에서 잎과 호흡근을 채 집하였으며, 표층 퇴적물은 맹그로브 잎과 호흡근을 채집 한 부근에서 표층 약 2-3 cm를 긁어서 채집하였다. 또한 입자유기물은 맹그로브 숲에서 채수한 해수 1 L를 47 mm GF/F 여과지(pre-combustion at 450°C)로 여과하여 여과 지를 페트리디쉬에 보관하였다. 모든 시료는 분석하기 전 까지 -20°C 이하에서 냉동 보관하였으며, 시료의 오염을 예방하기 위해 채집한 생물들의 표면에 붙어있는 퇴적물 과 이물질을 분석 전에 증류수로 제거하였다.

지방산 구성

채집한 시료에서 지방을 추출하기 전, 맹그로브 잎과 호흡근, 잘피 잎과 뿌리, 고둥류와 집게 시료를 잘게 부수 어 시료 무게(맹그로브 잎 5-9 g, 호흡근 1-2 g, 퇴적물 2 g, 잘피 잎과 뿌리 2 g, 생물 100-200 mg)를 측정하였다. 이 때, 고둥류와 집게는 껍데기를 제거하고 근육 조직만 사용하였다. 모든 유리용기는 혼합 유기용매로 2-3번 헹구 어주었으며, 450°C에서 유기물을 제거하고 사용하였다. 준비된 각 시료를 유리용기에 넣고 혼합 유기용매 (Dichloromethane:Methanol(CH₂CL₂:MeOH)=1:1)로 초 음파 분해(gun sonication)하여 지방을 추출하였다(Bligh



Fig. 1. Map of the study site (square) located at the northern part of Weno Island, Micronesia in the Northwest Pacific

and Dyer 1959). 추출된 지방을 혼합 유기용매(CH₂CL₂: MeOH = 2:1)로 다시 용해시킨 후, 적정량(50-100 µl)을 새로운 유리용기에 넣고, 0.5N KOH/MeOH를 첨가하여 70°C에서 30분 동안 가열하였다. 혼합 유기용매(Hexane: Diethyl ether = 9:1)로 스테롤(sterol)과 알코올을 포함한 중성지방을 제거한 후, 염산을 넣어 KOH를 침전시켜, 혼 합 유기용매(Hexane:Diethyl ether = 9:1)로 지방산을 포함 한 극성 지방(polar lipid)을 추출하였다. 추출된 극성 지방 에 BF3/MeOH을 첨가하여 지방산을 에스테르화하였다. 이렇게 추출 및 에스테르화된 지방산(fatty acid methyl ester)은 Gas Chromatography-Flame Ionization Detector(GC-FID; Agilent 7890A)로 분리 및 분석되었다. 각 지방산 성 분을 정량화하기 위해 상업용 표준물질(n-Nonadecanoic acid; Sigma-Aldrich Co.)을 모든 시료에 첨가하여 분석하 였다. 분석에는 ZB-5ms 컬럼(길이 60 m, 직경 0.32 mm, 내부 코팅된 필름 두께 0.25 µm; Phenomenex)을 사용하 였다. 적용 온도 조건은 시료 주입구 250℃와 검출기 320°C이며, 오븐은 50°C에서 120°C까지 10°C/분으로, 120°C에서 300°C까지 4°C/분으로 설정하였다. 이동상 가 스는 헬륨(30 mL/분)을 사용하였으며, 각 지방산 성분의 peak는 표준물질과 비교하여 정량화되었다. 각 지방산의 정성화는 Gas Chromatography Mass-Spectrometry Detector (GC-MSD; Agilent 7890A GC, Agilent 5975C MSD)를 사용하여 70 eV에서 원자 질량 50~700 amu로 분석되었 고, 기타 조건들(컬럼, 온도, 이동상 가스)은 GC-FID와 동 일하게 설정되었다. 지방산 중 불포화 지방산의 이중결합 (double bond) 위치는 dimethyl disulphide(Nichols et al. 1986)를 첨가하거나 fatty acid picolinyl ester(Destaillats and Angers 2002)로 전환하여 GC-MSD로 확인되었다. 지 방산의 총 함량은 각 지방산 성분의 합으로 산출되었다.

탄소 및 질소 안정동위원소 비

지방은 다른 생화학 성분에 비해 무거운 탄소비율이 높 다. 따라서 신체부위나 종에 따라 지방함량의 차이로 인한 탄소 안정동위원소 비가 다르게 나타날 수 있기 때문에, 이러한 차이를 배제하고자 지방을 제거하고 측정한다.

고등류 및 집게의 δ¹³C를 측정하기 위하여 유기용매로 지방을 제거한 후(Bligh and Dyer 1959), 1N 염산(HCl)으 로 무기탄소를 제거하였다. 또한 증류수로 염산을 제거하 고, 시료를 동결건조하여 분쇄기로 갈아주었다. 그러나 지 방 추출 및 염산 처리 과정이 질소 안정동위원소 비를 변 화시킬 수 있기 때문에 질소 안정동위원소 분석을 위한 시료 전처리 과정에서는 이 과정을 생략하고, 동결건조 및 분쇄하여 분석되었다(Bunn et al. 1995). 이밖에 맹그로브 잎과 호흡근 그리고 퇴적물의 경우에는 지방의 함량이 낮 아 전처리 과정에서 지방을 추출하지 않았으나, 탄산염을 제거하기 위해 염산 처리 후, 동결건조 및 분쇄하여 측정 하였다. δ¹³C 및 δ¹⁵N은 원소(Euro EA 3000-D, Italy)-질 량 분석기(Isoprime; GV Instrument, U.K.)를 이용하여 측 정되었다.

안정동위원소 비는 다음과 같은 방정식을 따라 계산되 었다.

$\delta X = [(R_{sample}/R_{standard}) - 1] \times 1000$ (‰)

X는 ¹³C 또는 ¹⁵N을, R은 ¹³C/¹²C 또는 ¹⁵N/¹⁴N을 나타 낸다. 탄소는 VPDB(Vienna PeeDee Belemnite), 질소는 대기 중 N₂를 표준물질로 사용하였으며, δ¹³C와 δ¹⁵N은 각각 0.2%와 0.5%의 정확도로 측정되었다.

3. 결과 및 토의

주요 영양 공급원의 지방산 구성

웨노섬 북쪽 맹그로브 숲에서 채집한 맹그로브 R. stylosa 잎과 호흡근의 지방산 분석 결과, 16:0, 18:206, 18:3ω3 지방산의 상대적 구성비가 가장 높게 나타났다 (Table 1). 특히 맹그로브 잎에서는 18:3ω3이 45.9%로 높 았고, 호흡근에서는 18:3ω3(15.6%)보다 18:2ω6의 구성비 가 46.5%로 가장 높았다. 이는 맹그로브 Avicennia marina 잎이 분해될수록 18:3ω3의 구성비가 접차 감소하는 것과 유사한 경향을 보였다(Alfaro et al. 2006). 이러한 지방산 을 탄소 포화도에 따라 그룹화하여 살펴보니, 맹그로브 잎 과 호흡근에서 다 불포화 지방산(Polyunsaturated fatty acid)이 총 지방산의 60% 이상으로 가장 높았으며, 포화 지방산(Saturated fatty acid)의 구성비도 약 30% 이상으로 나타났다. 본 연구에서 일부 지방산의 구성비는 맹그로브 잎과 호흡근에서 각각 차이를 보였으나, 그룹별 지방산은 유사하였다. 이와 달리 Wannigama et al. (1981)의 연구에 따르면, 같은 맹그로브 종 내에서는 잎과 호흡근의 지방산 구성, 특히 긴 사슬 지방산(Long chain fatty acid; 탄소수 24개를 초과하는 지방산) 구성의 차이는 나타나지 않았 다. 맹그로브와 더불어 웨노섬 주변에 넓게 분포한 잘피 E. acoroides 잎과 뿌리의 지방산 구성에서도 포화 지방산 인 16:0과 다 불포화 지방산인 18:2ω6과 18:3ω3이 가장 우점하였다(Table 1). 잘피 잎과 뿌리에서도 다 불포화 지 방산이 50% 이상으로 가장 높았으며, 포화 지방산은 약 40%로 나타나 잘피의 잎과 뿌리사이의 그룹별 지방산 차 이는 확인되지 않았다. 그러나 맹그로브 잎에서는 18:3ω3 이 많았으나 잘피 잎에서는 18:206이 더 많았고, 이와 반 대로 맹그로브 뿌리에서 18:206이 많았던 것과는 달리 잘 피 뿌리에서는 18:3ω3이 더 우점하였다. 동해(일본해)에 서 무척추동물의 에너지가 잘피로부터 기원한다고 보고한 Kharlamenko et al. (2001)의 연구에 따르면, 잘피 Zostera

Table 1. Relative abundance of fatty acids in mangrove leaf, pneumatophore (root), sediment, particulate organic matter (POM), seagrass leaf, and root collected at the northern part of Weno Island, Micronesia (% of the total fatty acids; standard deviations are shown in parentheses; non detected are denoted with a dash). SAFA: saturated fatty acid; MUFA: monounsaturated fatty acid; PUFA: polyunsaturated fatty acid; BrFA: branched fatty acid; LCFA: long-chain fatty acid

Fatty acids	Mangrove		C. Para and	DOM	Seagrass	
	Leaf	Root	- Sealment	POM	Leaf	Root
14:0	1.0	0.4	0.7	-	0.4	0.7
15:0	0.2	0.6	3.2	0.5	0.5	0.6
16:3	-	-	-	0.1	0.1	0.2
16:1ω9	0.3	0.2	1.5	5.1	0.5	0.6
16:1ω7	0.3	0.4	0.2	0.3	0.7	0.7
16:1w5	-	0.2	0.3	-	-	-
16:0	26.8	24.7	13.5	15.0	26.6	37.4
17:3	-	-	-	0.4	-	-
17:1	0.5	0.2	1.2	1.2	0.2	0.5
17:0	1.1	1.0	4.0	1.6	0.7	0.4
18:3w3	45.9	15.6	-	0.2	22.8	35.5
18:2ω6	18.1	46.5	1.2	1.5	36.6	17.4
18:1w9	-	-	2.8	9.4	-	-
18:1w7	-	-	6.6	15.1	-	-
18:1ω5	-	-	0.2	0.3	-	-
18:0	1.8	4.6	10.4	16.2	5.2	4.5
19:1	-	-	1.4	-	-	-
20:4ω6	-	-	-	0.7	-	-
20:5ω3	-	-	-	2.1	-	-
20:0	0.2	0.9	1.6	-	0.7	0.5
20:2	-	-	-	0.4	-	-
21:0	-	-	1.2	-	-	-
22:6w3	-	-	0.4	2.6	-	-
22:0	0.5	1.0	17.1	25.1	1.4	0.4
23:0	0.2	0.5	1.2	0.2	0.8	0.2
24:0	0.8	1.7	10.6	0.9	1.7	0.1
25:0	0.2	0.6	1.8	0.2	0.2	-
26:0	0.5	0.7	11.3	0.4	0.8	-
27:0	0.1	0.1	0.6	-	-	-
28:0	1.2	0.4	7.1	0.6	0.2	-
SAFA	33.5	35.4	75.9	58.5	44.0	38.0
MUFA	0.6	0.7	11.6	30.2	1.4	1.1
PUFA	64.1	62.1	1.6	7.6	53.1	59.5
BrFA	1.8	1.7	10.9	3.7	1.5	1.4
LCFA	2.0	1.8	20.8	1.2	0.1	1.2

marina은 주로 16:0, 18:2\u03c96, 18:3\u03c93의 지방산이 우점하였다. 특히 앞에서는 18:3\u03c93, 뿌리에서는 18:2\u03c96이 우 점하여, 본 연구에서의 잘피 지방산 구성과는 차이를 보였다. 본 연구에서는 맹그로브 잎과 호흡근 모두 긴 사슬 지방산의 구성비가 총 지방산의 2.0\u03c94 1.8\u03c9로 낮았으 며, 타 해역에서 잘피 기원으로 알려진 지방산인 18:2ω6 과 18:3ω3(Nichols et al. 1982; Khotimchenko 1993; Kharlamenko et al. 2001)이 긴 사슬 지방산보다 훨씬 우점 하여 출현하였다(Table 1, Fig. 2). Wannigama et al. (1981) 은 맹그로브 잎과 호흡근의 지방산 및 스테롤을 분석하였



Fig. 2. Relative abundance of major source-specific fatty acids in mangrove, sediment, particulate organic matter (POM), and seagrass at the northern part of Weno Island

으며, 그 결과 긴 사슬 지방산이 맹그로브로부터 기원한다 고 발표하였다. 그러나 Kelly and Scheibling (2012)의 연 구에 요약된 저서 생태계에서의 지방산 먹이 추적자에 따 르면, 해역(온대지역, 열대/아열대지역, 심해, 열수지역, 남 극, 북극)별 차이를 보였다. 북 뉴질랜드 해역에서 맹그로 브 기원의 지방산은 긴 사슬 지방산(Alfaro et al. 2006)이 고, 잘피 기원의 지방산은 18:206과 18:303이었다. 하지 만 일본 오키나와 해역에서는 맹그로브 쇄설물 기원으로 16:1ω7, 18:1ω9, 18:2ω6, 18:3ω3이 제시되었다(Bachok et al. 2003). 이밖에도 호주 퀸즈 아일랜드에서의 연구에 서는 긴 사슬 지방산과 18:206, 18:303 지방산이 맹그로 브로부터 기원한다고 보고되었다(Meziane et al. 2006). 맹그로브 및 잘피 기원의 지방산이 해역에 따라 차이를 보이는 것처럼, 본 연구에서는 긴 사슬 지방산을 비롯하여 18:206과 18:303이 맹그로브 및 잘피에서 기원하는 것으 로 나타났다.

표층 퇴적물의 지방산 구성은 맹그로브 및 잘피의 지방 산 구성과는 달리 긴 사슬 지방산과 미생물 기원 지방산 이 우점하여 나타났다. 본 연구지역의 주요 기초 생산자로 고려되는 맹그로브와 잘피에는 미량으로 함유된 긴 사슬 지방산이 표층 퇴적물에서는 총 지방산의 20.8%를 차지 했으며, 이밖에도 박테리아 기원의 지방산(15:0, 15:1, 17:0, 17:1, 18:1ω7)이 총 지방산의 17.5%로 나타났다 (Fig. 2). 그러나 맹그로브와 잘피에 우점한 18:2ω6과 18:3ω3의 상대적 구성비는 약 1.2%로 매우 낮았다. 입자 유기물에서는 18:0과 22:0을 포함한 포화 지방산이 가장 우점하였으며, 박테리아 기원의 지방산도 다량 포함되어 있었다. 긴 사슬 지방산은 미량으로 나타났으나, 다른 기 초 생산자와는 달리 식물플랑크톤 즉 규조류 및 와편모조 류에 의하여 합성되는 것으로 알려진 20:5ω3과 22:6ω3 지방산이 2.1%와 2.6%로 검출되었다(Table 1). 표층 퇴적 물에는 대부분 근처에 서식하는 동 · 식물 기원의 유기물 이 쌓이면서 높은 미생물 생산력과 생체량이 나타나게 된 다(Benner and Hodson 1985; Mudge et al. 1998). 따라서 표층 퇴적물과 입자유기물에서 박테리아 기원의 지방산이 많이 검출되었으며, 반면에 긴 사슬 지방산의 일부는 섬 내륙의 유관식물로부터 유입되었음을 배제할 수는 없다. 그러나 타 지방산에 비해 난분해성인 긴 사슬 지방산이 맹그로브와 잘피에서 생성된 후 퇴적물로 유입되어 장기 간 분해되지 않고 축적되었기 때문으로 추정된다(Meziane et al. 1997; Hall et al. 2006). 일부 연구에서는 맹그로브 생태계에서 맹그로브뿐만 아니라 다른 기초 생산자, 즉 잘 피 또는 식물플랑크톤도 탄소와 물질 순환에 중요할 것이 라고 보고했다(de Boer 2000; Holmer and Olsen 2002). 그러나 타 해역과는 달리, 주요 영양공급원의 지방산 구성 에 따르면, 웨노섬 맹그로브 숲의 표층 퇴적물과 부유입자 의 유기물은 대부분 맹그로브 및 잘피, 그리고 이들의 쇄 설물로부터 기원했을 것으로 사료된다.

안정동위원소 비를 통한 유기물 기원 추적

에노섬 북쪽 맹그로브 생태계에서 에너지 공급원으로 추정되는 맹그로브, 표층 퇴적물, 그리고 입자유기물의 δ^{13} C와 δ^{15} N 분석 결과, 맹그로브 잎과 호흡근의 δ^{13} C는 각각 -31.6‰과 -28.2‰로 가장 낮았다. 그러나 δ^{15} N은 맹그로브 잎이 -1.1‰, 호흡근은 4.1‰로 맹그로브 잎과 호흡근 사이에 큰 차이를 보였다. 이러한 맹그로브의 δ^{13} C

와 δ¹⁵N은 다른 연구결과와 유사하게 나타났다. 탄자니아 연안의 맹그로브 숲에서 맹그로브 R. mucronata를 여러 부위(꽃, 열매, 잎, 호흡근 등)별로 δ^{13} C와 δ^{15} N을 분석해 본 결과, 잎의 δ¹³C와 δ¹⁵N은 -28.3‰과 -1.8‰이며, 호 흡근은 각각 -28.5‰과 1.9‰로 나타났다(Muzuka and Shunula 2006). 이는 본 연구에서 나타난 것처럼, 잎과 호 흡근의 δ¹³C는 유사하나, δ¹⁵N은 차이를 보였다. 이러한 차이는 맹그로브 잎에서 공생하는 박테리아에 의한 질소 고정 때문인 것으로 여겨지기도 한다(Toledo et al. 1995). 이러한 경우 박테리아에 의해 고정된 질소원의 δ^{15} N과 맹 그로브 잎의 δ¹⁵N이 유사하다(Hoering and Ford 1960; Delwiche and Steyn 1970; Hoefs 1987). Mckee et al. (2002)의 레드 맹그로브 R. mangle 연구에서도 맹그로브 잎에서 박테리아에 의한 질소 고정이 일어나며, 이때 잎과 호흡근의 δ¹⁵N이 차이를 보일 수 있다고 제안했다. 특히 맹그로브 숲의 퇴적물에서 미생물에 의하여 유기물이 분 해되며, 이때 방출된 암모니아 기체는 맹그로브 잎에서 흡 수된다(Jordan et al. 1997). 즉, 본 연구에서 맹그로브 잎 과 호흡근의 δ^{15} N 차이는 질소 고정 및 유기물 분해 과정

중, 잎에서 흡수하는 무기질소와 호흡근에서 흡수하는 무 기질소의 기원이 다르기 때문인 것으로 추정된다(Jordan et al. 1997). 웨노섬의 맹그로브 주변에서 표층 퇴적물의 δ¹³C와 δ¹⁵N은 -16.4‰과 1.8‰로 나타났으며, 이는 맹그 로브 잎의 δ¹³C와 δ¹⁵N보다 높았다(Fig. 4). 이처럼 맹그 로브보다 표층 퇴적물에서 δ¹³C와 δ¹⁵N이 높은 것은 대기 보다 ¹³C와 ¹⁵N이 높은 해양 기원의 질산염을 흡수한 생 물들(수생식물, 미생물, 저서미세조류)로부터 유기물이 유 입되었기 때문이다(Muzuka and Shunula 2006). 지방산 결과와 비교해 볼 때, 표층 퇴적물의 유기물들이 맹그로브 및 잘피의 쇄설물, 부유 플랑크톤, 미생물로부터 기원한 것으로 추정된다. 맹그로브 종에 따라 차이를 보이기는 하 지만, 대부분의 맹그로브 잎과 호흡근은 미생물에 의해 분 해되어 퇴적층에 축적됨으로써 높은 영양염을 공급하고, 이는 다시 어린 맹그로브가 성장할 수 있는 영양원이 된 다(McKee 2001).

고둥류 및 집게의 영양 공급원 추적

5종의 고등류 및 집게는 탄소 14~22개의 다양한 지방산

Table 2. Relative abundance of fatty acids in 4 gastropods (*Littorina* cf. scabra, Strombus sp.1, Strombus sp.2, and *Terebralia* cf. palustris) and anomura (Pagurus sp.) at northern part of Weno Island, Micronesia (% of the total fatty acids; non detected are denoted with a dash). SAFA: saturated fatty acid; MUFA: monounsaturated fatty acid; PUFA: polyunsaturated fatty acid; BrFA: branched fatty acid

Fatty acids	Littorina cf. scabra (n=8)	Strombus sp.1 (n=2)	Pagurus sp. (n=13)	Strombus sp.2 (n=4)	<i>Terebralia</i> cf. <i>palustris</i> (n=1)
14:0	1.5	5.5	4.2	6.2	3.3
15:0	0.5	2.5	-	-	12.3
16:2	0.2	0.4	1.2	0.6	1.1
16:1ω9	0.1	-	0.4	0.4	0.3
16:1ω7	0.9	1.1	7.6	7.9	2.1
16:1ω5	0.2	0.1	0.8	0.2	0.3
16:0	11.6	15.4	18.9	20.0	31.3
17:0	2.0	3.0	2.8	3.5	7.4
18:2ω6	12.7	4.1	5.0	2.6	1.3
18:1ω9	5.2	5.0	6.4	15.9	4.9
18:1w7	4.0	2.3	8.1	6.5	6.0
18:1w5	0.2	0.2	0.4	0.2	0.5
18:0	8.6	10.0	8.2	5.5	13.9
20:4ω6	28.0	22.8	12.4	7.9	5.2
20:5w3	6.3	8.6	13.9	14.6	3.6
20:2	11.5	8.8	1.8	0.9	1.2
20:1ω9	1.5	2.8	1.0	0.4	0.3
22:6w3	5.0	7.4	6.7	6.7	5.3
SAFA	21.7	30.9	31.3	31.7	48.5
MUFA	12.2	11.5	24.8	31.6	14.3
PUFA	63.6	52.1	41.1	33.2	17.6
BrFA	2.5	5.5	2.8	3.5	19.6

을 함유하고 있었으며, 각 생물에 따라 상대적 지방산 구 성비는 차이를 보였다(Table 2). 고등 L. cf. scabra에서는 18:2ω6과 20:4ω6을 포함한 다 불포화 지방산이 우점하였 으며, 포화 지방산인 16:0의 상대적 구성비도 높았다. 이 와 달리 고등 Strombus sp.1의 지방산 구성에서는 20:4ω6 과 16:0이 우점하였으며, 집게 Pagurus sp.와 고등 Strombus sp.2에서는 20:5ω3의 구성비가 다른 생물에 비해 높았다. 그러나 대부분의 생물에서는 박테리아 기원의 지방산이 미량으로 검출된데 반해, 고등 T. cf. palustris에서는 박테 리아 지방산이 총 지방산의 19.6%로 비교적 높은 구성비 를 보였다. 이동성을 가진 고등 L. cf. scabra와 집게 Pagurus sp.는 맹그로브의 줄기 또는 호흡근에 서식하며 (Stewart and Creese 2004), 이러한 서식 유형은 시료 채집 시 확인할 수 있었다. Alfaro et al. (2006)은 맹그로브 줄 기에서 채집한 쇠고둥 Lepsiella scobina이 다량의 긴 사 슬 지방산을 포함하고 있으며, 이는 맹그로브로부터 기원 한 것으로 추정하였다. 그러나 본 연구지역의 모든 고둥류 및 집게에서는 긴 사슬 지방산이 검출되지 않았다. 본 연 구지역에 서식하는 맹그로브와 잘피에서 긴 사슬 지방산 보다는 18:206와 18:303 지방산이 더 많이 함유되어 있 었다(Table 2). 특히, 맹그로브에 서식하는 고등 L. cf. scabra와 집게 Pagurus sp.에서 18:2w6 지방산이 각각 12.7%와 5.0%로 나타났고, 이는 맹그로브 또는 잘피로부 터 기원했을 것으로 보인다. 이뿐만 아니라, 고등 L. cf. scabra와 집게 Pagurus sp.의 지방산에서는 박테리아와 규조류 기원의 지방산도 발견되었다(Table 2, Fig. 3). 일 반적으로 고등류를 포함한 연체동물의 섭식 형태는 퇴적 물식자(deposit feeder), 부유물식자(suspension feeder), 유

기 쇄설물식자(detrital feeder) 등으로 나누어진다. 대부분 의 Littorina는 유기 쇄설물식자이나(Marples 1966), 고등 L. cf. scabra는 Littorina 중에서도 유일하게 수생식물을 비롯하여 맹그로브 잎을 직접 섭취하는 것으로 알려져 있 다(Macnae 1963). 또한 하구역에 서식하는 집게는 대부분 잡식성으로써, 유기 쇄설물식자이다(Caine 1975). 이들은 이동성이 활발하기 때문에 주로 동물의 사체를 섭취하지 만, 때때로 살아있는 미세 동물을 포식하기도 한다 (McLaughlin and Bailey-Brock 1975; Hazlett 1979). 그러 나 집게는 일부 종에 따라 여러 섭식 형태를 보인다. 예를 들어, Pagurus longicarpus는 얕은 물이 섞이면서 형성되 는 해수 표면의 포말(foam)에서 유기 쇄설물을 포집하기 도 한다(Scully 1978). 반면, P. bernhardus는 부유물식자 로써, 체내 기관을 통해 해수를 여과하여 플랑크톤을 섭취 하지만(Gerlach et al. 1976), 여과섭식(filter feeding)을 할 수 있기 때문에 유기 쇄설물로부터 동/식물의 사체를 흡수 하기도 한다(Yonge 1949). 고등 L. cf. scabra와 집게 Pagurus sp.의 δ¹³C는 -24.3‰과 -21.1‰이며, δ¹⁵N은 3.5‰와 2.6‰로 나타났다(Fig. 4). 이들의 δ¹³C는 맹그로 브 잎(-31.6‰)과 호흡근(-28.2‰)보다 더 높았으나, 5종 의 동물 중에서 고등 *L*. cf. scabra는 가장 낮은 δ^{13} C를 가 졌으며, 맹그로브와의 차이가 가장 적었다(Fig. 4). 먹이망 에서 같은 유기물의 기원을 가질 경우, 영양단계에 상관없 이 탄소원과 유사한 δ¹³C 값을 가지므로 탄소 기원을 추 적할 수 있다. 그러나 고등 L. cf. scabra와 집게 Pagurus sp.는 맹그로브보다 높지만, 퇴적물보다는 낮은 δ¹³C를 보 였기에, 이들의 영양분은 표층 퇴적물보다 맹그로브에서 더 많이 기원했을 것으로 추정된다. 이와 더불어 δ^{15} N은



Fig. 3. Relative abundance of major source-specific fatty acids in invertebrates collected at the northern part of Weno Island



Fig. 4. δ¹³C and δ¹⁵N of potential nutritional sources and consumers from Weno Island. Nutritional sources include mangrove (*Rhizophora stylosa*), seagrass (*Enhalus acoroides*), and sediment. Consumers include 4 gastropods (*Littorina* cf. scabra, Strombus sp.1, Strombus sp.2, and Terebralia cf. palustris) and anomura (Pagurus sp.)

먹이망에서 영양단계를 나타낸다. 영양단계마다 ¹⁵N이 증 가하여 영양단계와 영양단계 사이에서는 δ^{15} N이 약 3.0-3.4‰ 정도 차이를 보인다(DeNiro and Epstein 1981; McCutchan et al. 2003). 웨노섬에서 집게 Pagurus sp.는 맹그로브 잎과 약 3.7‰의 차이를 보였다. 그러나 고등 L. cf. scabra는 T. cf. palustris와 함께 본 연구에서 분석된 고등류 및 집게 시료중 가장 높은 δ^{15} N를 나타냈다. 퇴적 물 속에 서식하는 고등 T. cf. palustris는 고등류 및 집게 중에서 18:206이 총 지방산의 1.3%로 가장 낮았으며, 박 테리아 기원의 지방산이 가장 높았다(Table 2, Fig. 3). 이 들은 맹그로브 잎(특히, Rhizophoraceae 잎) 중에서도 떨 어진 잎을 주로 섭취하며, 토양에 서식하면서 일부 퇴적물 속에 있는 유기물을 흡수하기도 한다(Slim et al. 1997; Fratini et al. 2000). 이러한 지방산 구성과 더불어 서식 및 섭식 형태로부터 추정해 본 결과, 이들은 표층 퇴적물의 유기 쇄설물을 섭취하였을 것으로 사료된다. 지방산 구성 결과뿐만 아니라, 고등 T. cf. palustris(-16.9‰)의 δ¹³C는 표층 퇴적물(-16.4‰)과 거의 유사하게 나타났다. T. cf. palustris를 비롯하여 고등 Strombus sp.2(-16.6‰)도 표층 퇴적물의 δ^{13} C와 약 0.2‰의 차이를 보이며 거의 같은 비 를 가졌다. 일반적으로 고등 Strombus sp.는 퇴적물식자로 써, 미세조류와 유기 쇄설물을 섭취한다(Chapman and Connell 1986). 그러나 웨노섬에서 서식하는 *Strombus* sp. (*Strombus* sp.1 vs. 2)의 지방산 구성뿐만 아니라, δ¹³C와 δ¹⁵N는 두 종간에 차이를 보였다(Fig. 3, Fig. 4). 안정동위 원소 비를 통해서 그들의 정확한 영양 공급원을 파악하기 는 어려웠으나, 지방산 구성을 통해 이들이 주로 미세조류 로부터 유기물을 섭취하는 것으로 추정된다.

Loneragan et al. (1997)은 호주의 하구역에서 참새우의 유기탄소 기원을 추적하기 위해 안정동위원소의 혼합 모 델(mixing model)을 사용하였다.

$P_{A} = (\delta^{13}C_{\text{consumer}} - f - \delta^{13}C_{\text{sourceB}})/(\delta^{13}C_{\text{sourceA}} - \delta^{13}C_{\text{sourceB}})$

이 혼합 모델식에서 P_A는 먹이원 A에 대한 기여도이며, f는 동위원소 분별작용 비(‰)를 의미한다. 이는 소비자에 대한 추정 먹이원의 기여도를 파악하기 위한 것으로, 여러 가지 먹이원간의 비교는 할 수 없으나, 두 개의 먹이원 사 이에서 선호도를 표현할 수 있다. 이를 웨노섬에서 먹이원 으로 추정되는 맹그로브, 잘피, 표층 퇴적물, 그리고 본 연 구에서는 분석되지 않았지만, 타 지역에서의 입자유기물 에 적용하여 고등류 및 집게의 유기물이 어느 기원을 가 지는지 살펴보았다. 본 연구에서는 입자유기물의 안정동 위원소, 특히 질소 안정동위원소 측정시, 너무 미량이라서 분석기기에 감지되지 않아 측정할 수 없었다. 따라서 유사

열대해역에 서식하는 입자유기물의 δ^{13} C와 δ^{15} N을 사용 하여 비교하였다. 우선, 맹그로브 및 잘피 잎(-10.4‰)과 비교하였을 때, 맹그로브 잎은 L. cf. scabra와 Pagurus sp.에서 각각 0.7과 0.5로 나타나, 고등류 및 집게 중에서 가장 높은 기여도를 보였다. 그러나 이를 제외한 고둥류 (Strombus sp., T. cf. palustris)는 맹그로브보다 잘피와 표 층 퇴적물에 더 많이 의존하는 것으로 나타났다. 웨노섬의 고둥류 및 집게에서 규조류, 박테리아, 와편모조류 등의 다양한 지방산이 검출된 것처럼, δ¹³C를 활용한 혼합 모델 결과에서도 대부분 입자유기물(-22.3%; Bouillon et al. 2000)의 의존도 또한 높았다. 본 연구에서의 결과와 유사 하게, 뉴질랜드의 맹그로브 숲에 서식하는 여과식자와 유 기 쇄설물식자도 수층의 식물플랑크톤(와편모조류)에서 기원하는 지방산을 많이 함유하고 있었다(Alfaro et al. 2006). 와편모조류는 부유성 미세조류로써, 수층에서 여과 식자에게 직접적으로 쉽게 이용될 수 있다. 반면, 하구역 에서 규조류는 퇴적물의 표면에 많은 양이 존재하기 때문 에, 여과식자에 의하여 이용되기 위해서는 대부분 수층으 로 부유되어야 한다. 따라서 대부분의 하구 생태계에서 여 과식자의 지방산에는 와편모조류 마커가 규조류 마커보다 상대적으로 더 많은 비를 차지하게 된다(Alfaro et al. 2006). 하지만 웨노섬의 고둥류 및 집게는 와편모조류보다 규조류와 박테리아 지방산이 더 우점하였다. 이는 웨노섬 의 북쪽 맹그로브 숲에서는 해류나 생물에 의한 표층 퇴 적물의 재부유가 일어나고 있으며, 이를 통하여 일부 고둥 류와 집게가 영양분을 섭취하였을 가능성이 높다.

본 연구에서 웨노섬 고둥류 및 집게의 섭식 형태와 생 화학적 방법(지방산 바이오 마커, 안정동위원소)을 통해 확인된 그들의 먹이는 주로 맹그로브로부터 기원하는 것 으로 사료된다. 호주 embley 강 하구역에서 맹그로브 숲 에 서식하는 sesarmid 게는 떨어진 맹그로브 잎을 섭취하 고, 이들의 유충(larvae)은 어류의 중요한 먹이가 된다 (Robertson and Blaber 1992). 이러한 먹이사슬을 통해 맹 그로브 기원의 유기물들이 상위 포식자까지 전달될 수 있 다. 따라서 웨노섬 맹그로브 숲에서도 직접적으로 맹그로 브 잎을 섭취하는 고둥류 및 집게는 토양에 서식하면서 배출한 배설물이 토양에 축적되고, 표층 퇴적물에 축적된 배설물과 유기 쇄설물은 퇴적물식자나 유기 쇄설물식자에 의해 섭취된다. 이뿐만 아니라 맹그로브나 잘피에 비해서 는 미량이지만 수층 또는 표층 퇴적물에 서식하는 식물플 랑크톤도 유기 쇄설물식자와 부유물식자에 의해 소비될 것이다. 향후 웨노섬에서 입자유기물의 안정동위원소뿐만 아니라 추가적인 맹그로브 생물종들이 분석된다면 웨노섬 북쪽 맹그로브 생태계에서의 영양흐름 및 물질순환에 대 한 정확한 정보를 제공할 수 있을 것이다.

4. 결 론

마이크로네시아 웨노섬의 맹그로브 숲에 서식하는 동물 들의 먹이원(맹그로브, 잘피, 표층 퇴적물, 입자유기물)과 소비자(고등류 및 집게)의 지방산 구성 및 안정동위원소 비를 통해, 에너지원으로써 맹그로브의 중요성 및 다양한 무척추동물과의 관계를 확인할 수 있었다. 특히 18:2ω6, 18:3ω3 지방산은 웨노섬 하구 생태계에서 맹그로브 및 잘 피 기원을 추적할 수 있는 지방산으로써, 서식 동물들의 영양 공급원 추적에 유용한 것으로 사료된다. 고등류 및 집게는 맹그로브 및 잘피 기원의 지방산뿐만 아니라, 박테 리아와 미세조류 기원의 지방산도 다량 함유하였다. 먹이 원과 소비자 중, 맹그로브 잎의 탄소·질소 안정동위원소 비가 가장 낮았으며, 동 ·식물의쇄설물이 축적된 표층 퇴 적물은 유기물의 분해 과정을 거치면서 안정동위원소 비 가 증가한 것으로 보인다. 맹그로브 생태계 구성 생물들에 대해 종에 따른 서식 및 섭식 형태와 더불어, 생화학적 방 법(지방산 먹이 추적자, 안정동위원소)을 통해 고등류 및 집게의 영양원을 추적할 수 있었다. 고등 L. cf. scabra와 집게 Pagurus sp.는 맹그로브와 밀접한 관계가 있지만, 잡 식성인 Pagurus sp.와 T. cf. palustris는 맹그로브 기원 유 기물뿐만 아니라 입자유기물의 미세조류 및 유기 쇄설물 에서도 영양분을 흡수한다. 나머지 고등 Strombus sp.는 종에 따라 다양한 섭식형태를 나타내며, 웨노섬에서는 여 과섭식을 하면서 미세조류(규조류, 와편모조류)를 섭취한 다. 이는 안정동위원소의 혼합 모델을 통해서도 확인할 수 있었다. 그러나 웨노섬 맹그로브 생태계에서 생물들의 유 기물 섭취 경로는 다소 차이를 보이지만, 이들 유기물의 근원은 맹그로브로부터 기원하는 것으로 사료된다.

사 사

잘피 시료를 제공해주신 나공태 박사님과 고등류 및 집 게를 동정하는데 도움을 주신 윤건탁 박사님께 감사드립 니다. 또한 원소-질량분석기로 안정동위원소 비를 측정할 수 있도록 협조해주신 한양대학교 생지화학연구실에 감사 드립니다. 이 논문은 한국해양과학기술원 과제인 '열대 태 평양기지 자원생물 생산 및 기본 연구활동 지원(PE99161)' 의 지원을 받아 수행되었습니다.

참고문헌

Alfaro AC, Thomas F, Sergent L, Duxbury M (2006) Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. Estuar Coast Shelf Sci 70:271-286

- Bachok Z, Mfilinge PL, Tsuchiya M (2003) The diet of the mud clam *Geloina coaxans* (Mollusca, Bivalvia) as indicated by fatty acid markers in a subtropical mangrove forest of Lkinawa, Japan. J Exp Mar Biol Ecol **292**:187-197
- Belicka LL, Matich P, Jaffé R, Heithaus MR (2012) Fatty acids and stable isotopes as indicators of early-life feeding and potential maternal resource dependency in the bull shark Carcharhinus leucas. Mar Ecol Prog Ser **455**:245-256
- Benner R, Hodson RE (1985) Microbial degradation of the leachable and lignocellulosic components of leaves and wood from *Rhizophora mangle* in a tropical mangrove swamp. Mar Ecol Prog Ser **51**:221-230
- Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. Can J Biochem Phys **37**:922
- Bouillon S, Mohan PC, Sreenivas N, Dehairs F (2000) Sources of suspended organic matter and selective feeding by zooplankton in an estuarine mangrove ecosystem as traced by stable isotopes. Mar Ecol Prog Ser **208**:79-92
- Budge SM, Wooller MJ, Springer AM, Iverson SJ, McRoy CP, Divoky GJ (2008) Tracing carbon flow in an arctic marine food web using fatty acid-stale isotope analysis. Oecologia 157:117-129
- Bunn S, Loneragan N, Kempster M (1995) Effects of acid washing on stable isotope ratios of c and n in penaeid shrimp and seagrass: Implications for food-web studies using multiple stable isotopes. Limnol Oceanogr **40**:622-625
- Caine EA (1975) Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea). J Exp Mar Biol Ecol 18:277-301
- Chapman HF, Connell DW (1986) Uptake and clearance of diesel alkanes from sediments by the Great Barrier Reef gastropod *Strombus Iuhuanus*. Mar Biol **92**:15-19
- Choi YU, Lee DW, Yoon KT, Oh CH, Heo SJ, Kang DH, Park HS (2013) Annual reproductive cycle of female staghorn damselfish *Amblyglyphidodon curacao* in the Chuuk Lagoon, Micronesia. Ichthyol Res 60:198-201
- Cook HW, McMaster CR (1991) Fatty acid desaturation and chain elongation in eucaryotes. In: Vance DE and Vance JE (eds) Biochemistry of lipids, lipoproteins, and membranes. Elsevier, Amsterdam, pp 141-169
- Dalsgaard J, St 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

- Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, Templer PH, Tu KP (2002) Stable isotopes in plant ecology. Annu Rev Ecol Syst **33**:507-559
- de Boer W (2000) Biomass dynamics of seagrasses and the role of mangrove and seagrass vegetation as different nutrient sources for an intertidal ecosystem. Aquat Bot 66:225-239
- Delwiche CC, Steyn PL (1970) Nitrogen isotope fractionation in soils and microbial reactions. Environ Sci Technol 4:929-935
- DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochim Cosmochim Ac 45:341-351
- Destaillats F, Angers P (2002) One-step methodology for the synthesis of FA picolinyl esters from intact lipids. J Am Oil Chem Soc **79**:253-256
- Devoe NN, Cole TG (1998) Growth and yield in mangrove forests of the Federated States of Micronesia. Forest Ecol Manag **103**:33-48
- Duarte CM, Cebrian J (1996) The fate of marine autotrophic production. Limnol Oceanogr **41**:1758-1766
- FAO (2004) Status and trends in mangrove area extent worldwide. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 277 p
- Feller IC, Whigham DF, O'Neill JP, McKee KL (1999) Effects of nutrient enrichment on within-stand cycling in a mangrove forest. Ecology 80:2193-2205
- Fratini S, Cannicci S, Vannini M (2000) Competition and interaction between *Neosarmatium smithi* (Crustacea, Grapsidae) and *Terebralia palustris* (Mollusca, Gastropoda) in a Kenyan mangrove. Mar Biol 137:309-316
- Gerlach SA, Ekstrøm DK, Eckardt PB (1976) Filter feeding in the Hermit Crab, *Pagurus bernhardus*. Oecologia 24:257-264
- Gonneea ME, Paytan A, Herrera-Silveira JA (2004) Tracing organic matter sources and carbon burial in mangrove sediments over the past 160 years. Estuar Coast Shelf Sci 61:211-227
- Graeve M, Kattner G, Hagen W (1994) Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepod: Experimental evidence of trophic markers. J Exp Mar Biol Ecol **182**:97-110
- Gu B, Schelske CL, Hoyer MV (1996) Stable isotopes of carbon and nitrogen as indicators of diet and trophic structure of the fish community in a shallow hypereutrophic lake. J Fish Biol **49**:1233-1243
- Hall D, Lee SY, Meziane T (2006) Fatty acids as trophic tracers in an experimental estuarine food chain: tracer transfer. J Exp Mar Biol Ecol **336**:42-53

- Hazlett BA (1979) Individual distance in Crusacea. IV. Distance and dominance hierarchies in *Pagurus pollicaris*. Mar Behav Physiol 6:225-242
- Hoefs J (1987) Stable Isotope Geochemistry, third ed. Springer-Verlag, Berlin, 241 p
- Hoering TC, Ford HT (1960) The isotope effect in the fixation of nitrogen by Azotobacter. J Am Chem Soc **82**:376-378
- Holmer M, Olsen AB (2002) Role of decomposition of mangrove and seagrass detritus in sediment carbon and nitrogen cycling in a tropical mangrove forest. Mar Ecol Prog Ser 230:87-101
- Jennerjahn TC, Ittekkot V (2002) Relevance of mangroves for the roduction and deposition of organic matter along tropical continental margins. Naturwissenschaften **89**:23-30
- Jordan MJ, Nadelhoffer KJ, Fry B (1997) Nitrogen cycling in forest and grass ecosystems irrigated with treated wastewater enriched in ¹⁵N. Ecol Appl **7**:864-881
- Ju S-J, 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
- Kelly JR, Scheibling RE (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. Mar Ecol Prog Ser **446**:1-22
- Kharlamenko VI, Kiyashko SI, Imbs AB, Vyshkvartzev DI (2001) Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur isotope ratio and fatty acid analyses. Mar Ecol Pro Ser **220**:103-117
- Khotimchenko SV (1993) Fatty acids and polar lipids of seagrasses from the Sea of Japan. Phytochemistry 33: 369-372
- Lecea AM, Fennessy ST, Smit AJ (2013) Processes controlling the benthic food web of a mesotrophic bight (KwaZulu-Natal, South Africa) revealed by stable isotope analysis. Mar Ecol Prog Ser 484:97-114
- Lee SY (1995) Mangrove outwelling: a review. Hydrobiologia 295:203-212
- Loneragan NR, Bunn SE, Kellaway DM (1997) Are mangroves and seagrass sources for penaeid prawns in a tropical Australian estuary? A multiple stable-isotope study. Mar Biol 130:289-300
- Macnae W (1963) Mangrove swamps in South Africa. J Ecol 51:1-25
- Marples TG (1966) A radionuclide tracer study of arthropod food chains in a *Spartina* salt marsh ecosystem. Ecology **47**:270-277

- McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos **102**:378-390
- McKee K, Feller I, Popp M, Wanek W (2002) Mangrove isotopic (δ^{15} N and δ^{13} C) fractionation across a N vs. P limitation gradient. Ecology **83**:1065-1075
- McKee KL (2001) Root proliferation in decaying roots and old root channels: a nutrient conservation mechanism in oligotrophic mangrove forests? J Ecol **89**:876-887
- McLaughlin PA, Bailey-Brock JH (1975) A new Hawaiian hermit crab of the genus *Trizopagurus*(Crustacea, Decapoda, Diogenidae), with notes on its behavior. Pac Sci 29:259-266
- McMeans BC, Rooney N, Arts MT, Fisk AT (2013) Food web structure of a coastal Arctic marine ecosystem and implications for stability. Mar Ecol Prog Ser **482**:17-28
- Meziane T, Bodineau L, Retiere C, Thoumelin G (1997) The use of lipids markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal saltmarch-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. J Sea Res 38:47-58
- Meziane T, d'Agata F, Lee SY (2006) Fate of mangrove organic matter along a subtropical estuary: small-scale exportation and contribution to the food of crab communities. Mar Ecol Prog Ser **312**:15-27
- Meziane T, Tsuchiya M (2000) Fatty acids as tracers of organic matter in the sediment and food web of a mangrove/intertidal flat ecosystem, Okinawa, Japan. Mar Ecol Prog Ser **200**:49-57
- Meziane T, Tsuchiya M (2002) Organic matter in a subtropical mangrove-estuary subjected to wastewater discharge: Origin and utilisation by two macrozoobenthic species. J Sea Res **47**:1-11
- Mudge SM, East JA, Bebianno MJ, Barreira LA (1998) Fatty acids in the Ria Formosa Lagoon, Portugal. Org Geochem 29:963-977
- Muzuka ANN, Shunula JP (2006) Stable isotope compositions of organic carbon and nitrogen of two mangrove stands along the Tanzanian coastal zone. Estuar Coast Shelf Sci **66**:447-458
- Newell RI, Marshall N, Sasekumar A, Chong V (1995) Relative importance of benthic macroalgae, phytoplankton, and mangrove sources of nutrition for penaeid prawns and other coastal invertebrates from Malaysia. Mar Biol **123**:595-606
- Nichols PD, Johns RB, Klumpp DW (1986) Lipid components and utilization in consumers of a seagrass community: an indication of carbon source. Comp Biochem Phys B 83:103-113

- Nichols PD, Klumpp DW, Johns RB (1982) Lipid components of the seagrasses *Posidinia australis* and *Heterozostera tasmanica* as indicators of carbon source. Phytochemistry 21:1613-1621
- Parrish CC, Abrajano TA, Budge SM, Helleur RJ, Hudson ED, Pulchan K, Ramos C (2000) Lipid and phenolic biomarkers in marine ecosystems: analysis and applications. In: Wangersky P (ed), The handbook of environmental chemistry, Part D, Marine chemistry. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 193-233
- Pond CM, Mattacks CA, Gilmour I, Johnston M, Pillinger C, Prestrud P (1995) Chemical and carbon isotopic composition of fatty acids in adipose tissue as indicators of dietary history in wild arctic foxes (*A lopex pagopus*) on Svalbard. J Zool 236:611-623
- Primavera JH (1996) Stable carbon and nitrogen isotope ratios of penaeid juveniles and primary producers in a riverine mangrove in Guimaras, Philippines. B Mar Sci 58:675-683
- Rajendran N, Suwa Y, Urushigawa Y (1993) Distribution of phospholipids ester-linked fatty acids biomarkers for bacteria in the sediment of Ise Bay. Mar Chem 42:39-56
- Reef R, Feller IC, Lovelock CE (2010) Nutrition of mangroves. Tree Physiol **30**:1148-1160
- Robertson AI, Blaber SJM (1992) Plankton, epibenthos and fish communities. In: Robertson AI, Alongi DM (eds) Tropical mangrove ecosystems, American Geophysical Union, Washington DC, pp 173-224
- Scully EP (1978) Utilization of surface foam as a food source by the hermit crab, *Pagurus longicarpus* Say, 1817. Mar Behav Physiol 5:159-162
- Sheaves M, Molony B (2000) Short-circuit in the mangrove food chain. Mar Ecol Prog Ser **199**:97-109

Slim FJ, Hemminga MA, Ochieng C, Jannink NT, Cocheret

de la Morinire E, van dre Velde G (1997) Leaf litter removal by the snail *Terebralia palustris* (Linnaeus) and sesarmid crabs in an East African mangrove forest (Gazi Bay, Kenya). J Exp Mar Biol Ecol **215**:35-48

- Stewart MJ, Creese RG (2004) Feeding ecology of whelks on an intertidal sand flat in north-eastern New Zealand. New Zeal J Mar Fresh 38:819-831
- Stoner AW, Zimmerman RJ (1986) Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. Fish Bull US 86:543-555
- Suárez N, Medina E (2005) Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove, *Avicennia germinans* L. Trees **19**:722-728
- Toledo G, Bashan Y, Soeldner A (1995) Cynobacteria and black mangroves in Northwestern Mexico: colonization, and diurnal and seasonal nitrogen fixation on aerial roots. Can J Microbiol **41**:999-1011
- Vizzini S, Sara G, Michener RH, Mazzola A (2002) The role and contribution of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. Acta Oecol 23:277-285
- Wafar S, Untawale AG, Wafar M (1997) Litter fall and energy flux in a mangrove ecosystem. Estuar Coast Shelf Sci 44:111-124
- Wannigama GP, Volkman JK, Gillan FT, Nichols PD, Johns RB (1981) A comparison of lipid components of the fresh and dead leaves and pneumatophores of the mangrove *Avicennia marina*. Phytochemistry 20:659-666 Yonge CM (1949) The sea shore. London, Collins, 311 p

Received Sep. 9, 2013 Revised Oct. 30, 2013 Accepted Nov. 22, 2013