

밀도에 따른 다시마 (*Laminaria japonica* Areschoug)의 생장과 생존

강래선 · 고철환*

한국해양연구소 해양생물자원연구개발센터, *서울대학교 해양학과 및 해양연구소

Growth and Survival of *Laminaria japonica* Areschoug at different densities

Rae-Seon KANG and Chul-Hwan KOH*

Marine Living Resources Research and Development Center, KORDI, Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

*Department of Oceanography and Research Institute of oceanography, Seoul National University, 151-742, Korea

The effect of individual density on the growth and survival of *Laminaria japonica* was experimentally evaluated. Four density treatments of young sporophytes (0.63 cm in maximum length) grown in the laboratory were transplanted to the southeastern coast of Korea and their survivorship and growth rate were measured twice a month from January to July, 1996. Plants showed higher survivorship at low density. Final densities at three lowest densities were similar, ranging from 34 to 38 inds · 100 cm⁻². Plants at the highest density, however, suffered greater decline than at lower densities, and only 21 plants remained at the end of this study. Mean frond size (length and width) fluctuated throughout the study period at four densities. During the first two months after outplanting, mean frond size was negatively correlated with initial density, however, the size was density independent after three months. As stand density increased, size-frequency distribution through time tended to be more positively skewed. The 10 largest plants grew faster in frond size and attained larger size in the lower density. There was a positive relationship between plant size and relative growth rate (or survival). The slope of yield-density (Y-D) relationships at four densities ranged from -0.060 to -0.137. The study suggests that density can strongly affect the survival and growth of this alga. The density-dependent survival and growth patterns, however, were not strictly consistent with those of terrestrial plants.

Key words: *Laminaria japonica*, density dependence, growth, survival, self-thinning

서 론

식물을 대상으로 한 개체군 생태학적 지식은 대부분 육상식물에 대한 연구의 결과로부터 얻어진 것이다. 식물 개체군의 분포와 풍도는 주기적인 교란(perturbation)과 공간 경쟁에 의해 결정되기도 하지만, 종내 경쟁에 의해서도 많은 영향을 받는다. 특히 농업이나 임업을 목적으로 계획한 단일 개체군의 집단에서는 대개 높은 밀도로 개체들이 가입하기 때문에 종내 경쟁이 매우 심하게 일어난다. 그러므로 개체군의 밀도 종속적 사망률, 성장률, 번식률에 대해 많은 연구가 자연스럽게 집중되었고, 저밀도 집단에 존재하는 개체들의 생존율과 성장률이 상대적으로 높다는 결론을 얻어왔다 (Harper, 1977).

해조류의 경우, 밀도가 사망 및 성장과 같은 인구론적 특성에 미치는 영향에 대해서는 1980년 이후부터 연구되어 왔고, 개체의 사망은 여러 종에서 밀도 종속적으로 일어난다고 보고되었다 (Schiel and Choat, 1980; Chapman and Goudey, 1983; Chapman, 1984; Schiel, 1985; Dean et al., 1989). 그러나 성장에 미치는 밀도의 영향에 대해서는 많은 논란이 있었다. 즉 밀도가 높을수록 성장률은 높아진다는 결과 (Schiel and Choat, 1980; Schiel, 1985)와 반대로 낮아진다는 대립되는 결과 (Cousens and Hutchings, 1983; Reed, 1990)를 제시하였다. 물론 이러한 논란의 발단은 각 연구의 대상종 및 연구방법이 서로 상이하거나, 또는 밀도 종속적 요인의 영향을 검증할 수 있는 자료가 충분히 없었기 때문이다. 특히 해양 생태계에서 밀도 종속적 성장이나 사망은 광량이 충분하지 않은 조하대에 생육하는 대형 갈조류에서만 일어날 수 있으며 (Dean et al., 1989), 이들을 대상으로 삼더라도 해수유동 등 외적 환경요인이 밀도 종속적 영향의 평가를 모호하게 할 수

있다 (Schiel, 1985). 그러므로 Reed (1990)의 지적과 같이 빛, 수심, 영양염 등의 환경 조건을 종합적으로 고려한 실험적 연구를 통해 밀도의 영향을 정확하게 평가하여야 할 것이다. 그리고, 이러한 연구에서는 장기적으로 인구론적 조사를 통해 각 집단의 개체수 변화를 지속적으로 조사하고, 개체수가 변화하는 가운데 각 집단의 성장이 어떻게 다른지를 파악하여야 할 것이다.

본 연구에서는 대형 갈조류인 다시마 (*Laminaria japonica*)를 실험실에서 4단계의 밀도로 배양하고, 바다로 운반하여 동일한 수심에 양성한 후, 사망하기까지 서로 다른 밀도압에서 개체수의 변화, 변화한 밀도압 하에서 개체의 성장과 집단의 크기구조, 개체수의 변화와 성장에 따른 집단의 총중량을 조사하였다. 또한 실험 기간중 집단 내에서 일어나는 크기 빈도 분포의 불균형이 자원을 선점한 대형개체의 억압에 의한 것인지, 또는 대형 개체의 억압에 의해 소형개체가 사망하는지를 알기 위해 크기별 성장률 및 사망률을 조사하였다. 이상의 자료는 다시마의 경우에도 self-thinning rule (-3/2 power rule or Yoda's rule)에 따를 수 있는지를 검토하는데 이용하였다.

재료 및 방법

시료의 준비.

1995년 12월초에 실험실에서 영양성장을 하는 배우체를 균질분쇄기로 2~3세포로 만들어 8×14 cm² 크기인 12개의 아크릴 판에 서로 다른 밀도로 접종하였다. 배양 중에는 수온과 광량은 각각 15°C와 40 μE · m⁻² · s⁻¹로 유지하였고, 광주기는 14:10 h LD였다. 접종 후 약 40일이 경과한 1월 19일에는 배우체로부터 발달한

포자체의 길이가 최대 0.63 cm에 이르렀고, 엽체가 성장함에 따라 12개 부착판의 밀도는 422~163187 개체 · 100 cm⁻²로 변화하였다. 따라서 이 범위 내에서 4단계의 밀도로 나누고, 각 단계에 가장 유사한 밀도를 지닌 부착판을 선택하였다. 총 8개의 부착판을 선택하였고, 8개는 다시 각 복제구를 지닌 4단계의 밀도집단(D1: 542 ± 120, D2: 3900 ± 600, D3: 25280 ± 4720, D4: 138452 ± 24735 개체 · 100 cm⁻²)으로 구분하였다. 이때 각 밀도집단 내에서도 부착판간에 밀도의 차이가 약간 있었지만, 인위적인 속음(thinning)을 통해 밀도 차이를 좁히지 않았다. 그 이유는 개체의 크기가 너무 적어 세심하게 속을 수 없으며, 속는다하더라도 속음에 의해 가근에 상처를 주게되어 실험에 오류를 일으킬 수 있기 때문이었다.

양성 및 개체의 크기 측정.

밀도별로 구분한 부착판은 하나의 양성판(50×100 cm²)에 결합하였고, 경상남도 양상군 일평면에 위치한 양식장으로 운반하여 수심 3 m에 양성하였다. 양식장의 위치와 지형적 특성은 Kang (1999)에 자세히 나타나 있다. 엽체가 급속히 성장함에 따라 이웃하는 집단에 영향을 미치기 시작하는 2월말부터는 밀도집단별로 각각 양성하였다. 각 밀도집단에서 생존하는 개체수와 엽체의 크기는 1월부터 7월말까지 매월 조사하였다. 조사시에는 양성판을 선상으로 들어내어 부착판을 분리하고, 큰 해수통에 담아 개체수와 엽폭 및 엽장을 조사하였다. 2월말까지도 평균 엽장이 5 cm 이하로 대단히 작아 중량을 측정할 수 없었기 때문에 개체의 무게에 대해서는 3월 이후부터 비파괴적으로 추정하였다. 즉, 양성판 주변에 수심 3 m에 별도로 설치한 부착판에 성장하는 개체들의 길이와 무게의 관계식으로 개체의 무게를 추정하였다. 무게는 엽면에 부착한 이물질과 부착생물을 완전히 제거한 후 측정하였다.

크기별 성장률 및 사망률.

밀도집단 D1을 대상으로 꼬리표를 부착할 정도로 엽체가 성장한 3월부터 실험하였다. 실험은 3월 13일과 4월 7일, 4월 7일과

5월 23일 사이에 두 차례 실시하였다. 3월 13일과 4월 7일에는 크기 20~40, 40~60, 60~80, 80~100 cm에 속하는 개체들을 각각 5 개체씩 선택하고 평균 엽장을 조사한 뒤, 크기 무리별로 서로 달리 표시된 플라스틱 꼬리표를 부착하였다. 각각 25일과 46일이 경과한 4월 7일과 5월 23일에는 크기 무리별로 개체수의 변화와 평균 엽장을 조사하였다. hole-punch technique으로 기부에서 자라는 길이를 측정하지 않았기 때문에 크기별 성장률은 t₁-t₂ 동안 변화한 길이를 이용하여 다음과 같이 상대성장률(relative growth rate)로 나타내었다.

$$RGR = (\ln L_2 - \ln L_1) / (t_2 - t_1) \dots\dots\dots (1)$$

여기서 L₁과 L₂는 실험전후의 평균엽장이고, t₂-t₁은 실험시 소요된 시간이다.

자료처리.

개체수의 변화는 다음의 식(2)에 적합시켰다. 밀도집단간 엽장과 엽폭의 차이는 분산분석(one-way ANOVA)을 통해 비교하였고, 두 집단간의 차이는 Turkey multiple comparison test로 비교하였다(Zar, 1984). 유의수준은 특별히 표시된 경우를 제외하고는 p=0.05를 기준하였다. 모든 자료는 mean ± 1 SD로 나타내었다.

$$N_t = N_0 \cdot \exp(-rt) \dots\dots\dots (2)$$

결 과

생존율.

생존율은 밀도에 의해 큰 영향을 받는 것으로 나타났다(Table 1). 엽체가 성장함에 따라 주어진 면적 내에서 생존할 수 있는 개체수를 의미하는 N_x는 2월 23일까지 고밀도 집단에서 많았다(D1: 395, D2: 2197, D3: 6890, D4: 30648). 그러나 2월말과 3월초

Table 1. *Laminaria japonica*. Survivorship of sporophytes in the four density conditions. Sporophytes were cultivated at 3 m depth in the coast of Ilkwang, Korea from January to July, 1996. The unit of N_x is given by inds. · 100 cm⁻².

date	D1		D2		D3		D4	
	N _x	l _x	N _x	l _x	N _x	l _x	N _x	l _x
19 Jan	542 ± 120	100.0	3900 ± 600	100.0	25280 ± 4720	100.0	138452 ± 24735	100.0
8 Feb	441 ± 61	82.9	2893 ± 138	75.4	17695 ± 788	71.9	69201 ± 13401	49.8
23 Feb	395 ± 58	74.2	2197 ± 639	55.1	6890 ± 1562	29.4	30648 ± 3508	22.4
13 Mar	149 ± 31	30.1	93 ± 17	2.5	89 ± 3	0.36	71 ± 13	0.06
7 Apr	84 ± 5	16.4	70 ± 2	1.8	65 ± 6	0.27	44 ± 3	0.03
28 Apr	64 ± 1	12.4	58 ± 1	1.5	56 ± 2	0.23	34 ± 9	0.03
23 Mar	57 ± 2	10.9	54 ± 5	1.4	51 ± 1	0.21	32 ± 7	0.03
19 Jun	54 ± 3	10.3	50 ± 3	1.3	47 ± 1	0.19	29 ± 4	0.02
11 Jul	43 ± 3	8.2	41 ± 1	1.1	41 ± 1	0.17	24 ± 0	0.02
28 Jul	38 ± 3	7.2	37 ± 2	1.0	34 ± 1	0.14	21 ± 0	0.02

Survivorship curves (adjusted to a starting value of 100)

D1: S_t = 100 · exp(-0.0164 · t) (r² = 0.92, p < 0.001)

D2: S_t = 100 · exp(-0.0260 · t) (r² = 0.89, p < 0.001)

D3: S_t = 100 · exp(-0.0325 · t) (r² = 0.92, p < 0.001)

D4: S_t = 100 · exp(-0.0413 · t) (r² = 0.89, p < 0.001)

사이에 고밀도 집단에서 많은 수가 사망함으로 인해, 3월 13일에는 D1~D4의 생존 개체수 (N_x)가 각각 149, 93, 89, 71 개체 \cdot 100 cm^{-2} 로 저밀도 집단에서 오히려 많았다. 3월 이후, 각 밀도집단의 생존 개체수는 점진적으로 감소하였고, 생존 개체수는 언제나 저밀도 집단인 D1에서 많았다. 7월 28일에 나타난 각 밀도집단의 생존 개체수는 각각 38, 37, 34, 21 개체 \cdot 100 cm^{-2} 였다. 이처럼 D1~D4간에는 양성초기에 최대 250배의 개체수 차이가 있었음에도, 7월말에는 그 차이가 최대 1.8배로 줄어든 이유는 동일하게 주어졌던 면적에서 최종적으로 수용될 수 있는 개체수는 제한되어 있는 가운데, 고밀도 집단일수록 엽체의 성장 일정에 따른 종내 경쟁이 심하게 작용했기 때문이다.

생존율 (I_x)은 초기에 투입한 개체들이 생존할 확률을 의미한다. 시간 t 의 개체수를 초기 개체수로 나누어 구한 D1~D4의 생존율을 $S_t = 100 \cdot e^{-rt}$ 식에 적합시켰을 때, 개체수의 감소계수 (r)는 각각 0.016, 0.026, 0.033, 0.041로 밀도가 높을수록 크게 나타났다. 시간변화에 따른 생존율은 모든 밀도집단에서 3월 13일까지 급속히 낮아졌다. 이 시기까지의 생존율은 고밀도 집단에 비해 저밀도 집단에서 현저하게 높았다 (D1: 30.1%, D2: 2.5%, D3: 0.36%, D4: 0.06%). 3월 이후의 생존율은 모든 밀도집단에서 서서히 감소하는 경향을 보였다. 7월 28일까지 가장 저밀도 집단인 D1의 생존율은 7.2%에 비해, 가장 고밀도 집단인 D4의 생존율은 0.016%에 지나지 않았다.

성장.

어린 포자체들이 발아하여 1개월이 경과한 1월 19일에 밀도집단 D1~D4에 생존하는 개체들의 평균엽장은 각각 0.43, 0.29, 0.20, 0.14 cm로 이미 밀도집단간에 차이가 있었다. 2월에도 D1~D4의 평균엽장은 4.38, 2.90, 1.70, 1.22 cm로 고밀도 집단에 비해 저밀도 집단이 큰 것으로 나타났다. 그러나 엽체가 급속히 성장하기 시작하는 3월에는, D1~D4의 평균엽장이 각각 20.0, 23.3, 22.8, 24.2 cm로 오히려 고밀도 집단에서 커졌다. 4월 역시 D1~D4의 평균엽장은 각각 40.3, 36.7, 32.1, 47.2 cm로 고밀도 집단인 D4에서 그 값이 약간 높았다. 다만, 3월에 평균엽장이 가장 작았던 D1의 경우 D2와 D3에 비해 평균엽장이 오히려 커졌다. 4월 이후로는 엽장은 증가하나 밀도집단간 크기의 차이는 4월과 크게 다르지 않았다. 5월과 7월의 밀도집단 D1~D4의 평균엽장은 각각 70.0~85.0 및 96.8~133.0 cm로 나타났다. D1~D4간 평균엽폭의 차이 또한 엽장과 동일한 변화를 보였다. 이것은 각 밀도집단에서 공통적으로 엽장의 증가만큼 엽폭 또한 비례적으로 증가하기 때문이었다. 7월말까지 D1~D4의 평균엽폭은 7.32~9.99 cm로 나타났다 (Fig 1).

D1~D4에서 평균크기의 시간변화는 생존 개체수가 시간에 따라 다양하게 변화하였기 때문이다. 즉 생존 개체수가 많으면 크기가 작아지는 것은 근본적으로 밀도압이 높은 집단일수록 개체군의 크기 구조가 우측으로 치우치는 불균형을 이루기 때문이다. 밀도 집단간 성장차이의 시간변화는 개체수 및 엽장의 빈도분포로써 보다 명확하게 설명할 수 있다 (Fig. 2). 1월에 각 밀도집단에서는 자원을 일찍 배분 받은 개체들로 인해 이미 크기의 계층화가

이루어져 있었고, 고밀도 집단일수록 소형 개체들의 빈도가 높아 우측으로 심한 불균형을 이루고 있었다. 이러한 빈도분포의 불균형은 D1~D4의 개체수가 뚜렷이 차이가 있는 2월까지도 나타났으며, 고밀도 집단인 D3과 D4에서 2 cm 이하 소형개체들의 빈도는 70% 이상이었다. 이것은 밀도가 낮은 집단에서는 개체들이 초기에 자원을 일찍 배분 받아 성장률이 높았으나, 밀도가 높은 집단일수록 대부분의 개체들이 자원을 배분 받지 못해 성장률이 낮았다는 것을 나타낸다. 2월부터는 각 밀도집단의 평균엽장은 급속히 증가하기 시작하며, 엽체가 성장함에 따른 종내 경쟁 등의 이유로 고밀도 집단인 D3과 D4에서 3월까지 대단히 많은 개체들이 사망하였다. 뿐만 아니라, 2월까지 밀도압이 상대적으로 적었던 D1과 D2에서도 제한된 공간 내에서 자원에 대한 경쟁이 더욱 심해져 이 기간중의 사망률이 많아졌다. 따라서 3월에는 D1~D4의 생존 개체수가 71~149 개체 \cdot 100 cm^{-2} 로 집단간 밀도차이가 현저히 줄어들었고, 오히려 저밀도 집단에서 생존개체수가 많아지는 동시에 10 cm 이하인 소형 개체들의 구성비가 높아져 평균엽장이 작아졌다. 물론 저밀도 집단인 D1에서 소형개체의 생존율이 높은 것은 D1의 개체들이 가입 초부터 성장률이 높아 사망 가능성이 고밀도 집단에 비해 상대적으로 낮았기 때문이었다. 그러나 2~3월 사이에 저밀도 집단에서 소형개체들의 사망률이 낮았던 것이 3월 이후로는 더 이상 장점이 되지 않았다. 3월에 밀도가 가장 높아진 D1에서는 개체들의 급속한 성장에 따라 종내 경쟁이 심해졌고, 5월까지 100개체 이상이 다시 사망함에 따라 D2 및 D3

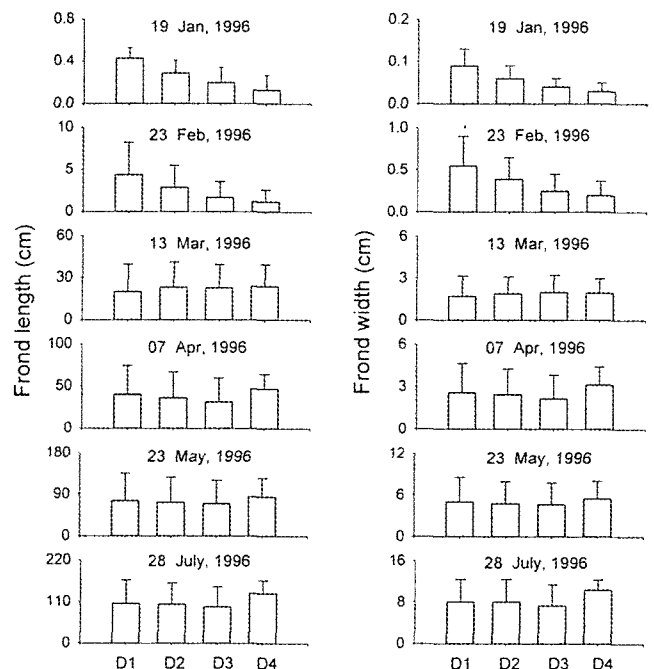


Fig. 1. *Laminaria japonica*. Frond length and width of sporophytes in the four density conditions. Sporophytes were cultivated at 3 m depth in the coast of Ilkwang, Korea. The initial densities of D1, D2, D3, and D4 were 542, 3900, 25280, and 138452 inds. \cdot 100 cm^{-2} , respectively. Vertical bar means standard deviation.

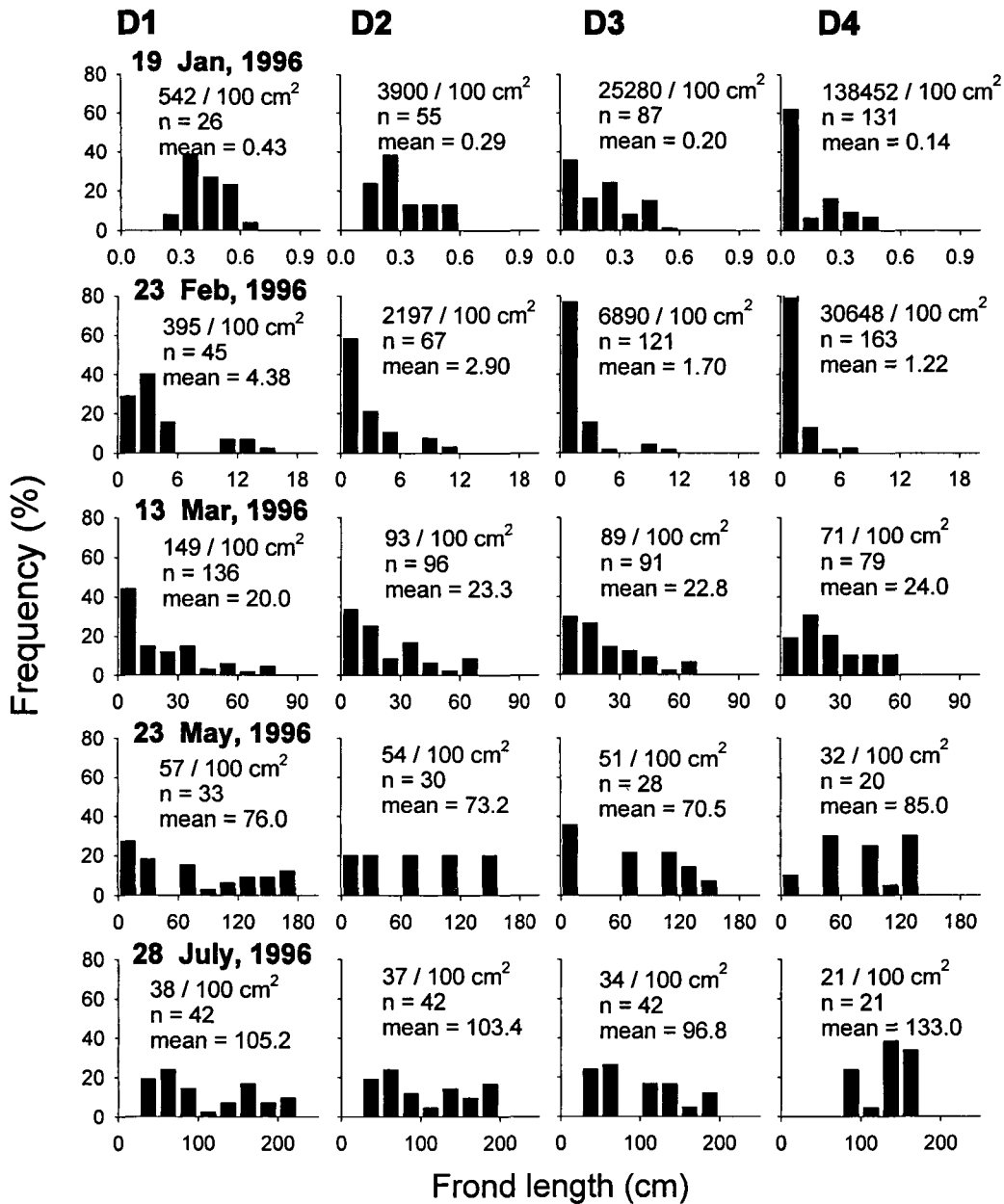


Fig. 2. *Laminaria japonica*. Size-frequency distributions of sporophytes in the four densities on the five different dates following experimental treatment.

와의 밀도차이가 거의 없어지는 동시에, 소형개체들의 구성비는 30% 이하로 낮아지며, 평균엽장은 D2와 D3에 비해 오히려 커지게 되었다. 반면, 3월부터 5월까지 D2~D4에서의 사망량은 38~39 개체로 집단간 유사하였기 때문에 D4에서의 밀도가 가장 낮은 상태로 유지되었고, 그 결과 평균엽장이 가장 큰 상태로 유지되었다. 5월부터 7월까지 D1~D4의 사망량 또한 각각 19, 17, 17, 11 개체 · 100 cm⁻²로 5월에 소형개체들의 구성비가 높은 집단일수록 사망량이 많았지만, D4에서 여전히 개체수가 가장 적고 소형개체들의 구성비가 낮아 평균엽장이 가장 컸다. 결국, 7월말까지 생존 개체수는 가입시 저밀도 집단일수록 많아지며, 저밀도 집단에서는 60 cm 이하 소형개체들의 구성비가 높았다.

집단 내에서 가장 큰 10개체의 크기 비교.

평균엽장의 경우와는 달리 각 밀도집단에서 최종적으로 생존할 가능성이 가장 높은 대형 개체들의 크기는 언제나 가입시 저밀도 집단일수록 컸고, 이 크기의 순서는 개체수의 시간변화에 따라 거의 영향을 받지 않았다 (Fig. 3). 즉 양성시기인 1월 19일에 D1~D4의 개체들 중 가장 큰 10개체들의 엽장은 각각 0.53 ± 0.06, 0.48 ± 0.04, 0.45 ± 0.04, 0.43 ± 0.02로 저밀도 집단에서 유의하게 컸고, 이러한 차이는 시간에 따라 변화하지 않았다. 엽폭 또한 엽장에 비례하여 언제나 저밀도 집단에서 유의하게 컸다. 이점은 가입 직후의 밀도가 집단 내에서 생존할 가능성이 가장 높은 대형 개체들의 크기를 결정한다는 것을 의미한다. Fig. 2에서와 같이 이미

1월에도 각 밀도집단 내에는 다양한 크기를 지닌 개체들이 존재하며, 이중 대형 개체들의 크기는 저밀도 집단일수록 컸다. 어느 집단에서나 대형 개체들은 자원을 일찍부터 선점하여 자란 것들이기 때문에 주어진 면적 내에서 이들간에 밀도압을 느낄 수 있도록 자라기까지는 집단 내에서 밀도압을 거의 받지 않는다. 그러므로 이들의 성장은 외부에서 주어지는 자원의 양에 의해 지배될 수밖에 없고, 각 집단을 둘러싼 외적인 환경조건은 시간에 따라 동일하게 변화하므로 초기 밀도압 차이에 따른 대형 개체들의 크기 차이는 시간에 따른 개체수의 변화와는 무관하게 유지되는 것이다.

생물량.

3월부터 7월까지 조사한 생물량은 언제나 저밀도 집단일수록 높게 나타났다. 3~7월 사이의 D1~D4의 개체수와 평균크기를 비교해 볼 때, 개체수가 적은 D4에서 언제나 평균크기가 컸지만, 반면 D1~D3에 비해 개체수가 현저히 적었기 때문에 생물량이 낮았다. 실험이 시작된 1월의 밀도와 생물량을 대수로 변환하여 밀도에 대한 생물량의 회귀직선식을 월별로 구하였을 때, 관계식의 기울기는 0.060~0.137의 범위였고, 특히 각 직선식의 기울기는 시간에 따라 감소하는 경향을 보였다 (Table 2).

크기별 성장률 및 사망률.

3월부터 4월까지 엽장 20~80 cm 사이의 3개 크기무리의 상대 성장률 (RGR)은 0.009~0.012 cm · d⁻¹로 엽장이 클수록 성장률이 높았다. 4월부터 5월까지도 엽장 20~80 cm 사이의 4개 크기

무리의 상대성장률은 0.002~0.012 cm · d⁻¹로 엽장이 클수록 성장률이 높았다 (Fig. 4a). 두 시기에 조사한 엽장 40 cm 이상인 크기 무리의 생존율은 언제나 100%였으나, 20~40 cm의 생존율은 60%와 80%였다 (Fig. 4b). 이로 보아, 3~5월 사이에 일어나는 개체의 사망은 주로 40 cm 이하의 소형개체들을 중심으로 일어났음을 알 수 있다. 또한 이 결과는 각 밀도집단 내에서 소형 개체일수록 대형 개체들의 억압에 의해 자원을 배분 받지 못함으로써 성장률이 상대적으로 낮아지며, 낮은 성장률로 인해 대부분 사망한다는 것을 나타낸다.

Table 2. *Laminaria japonica*. Biomass and yield-density (Y-D) relationships of the four densities on the four different dates following experimental treatment. Y-D relationships were determined using the four initial densities (542, 3900, 25280, and 138452 inds. · 100 cm⁻²).

Date	Biomass (g wet wt · 100 cm ⁻²)				yield-density relationships
	D1	D2	D3	D4	
13 Mar, 1996	205.6	139.8	120.1	97.7	log B=2.64-0.129 log D (r ² =97.5, p<0.05)
7 Apr, 1996	571.1	385.4	285.4	272.5	log B=3.11-0.137 log D (r ² =92.8, p<0.05)
23 Mar, 1996	2080.7	1735.8	1488.4	1105.4	log B=3.64-0.113 log D (r ² =97.0, p<0.05)
28 Jul, 1996	4255.1	3900.1	3200.9	3004.6	log B=3.81-0.060 log D (r ² =97.5, p<0.05)

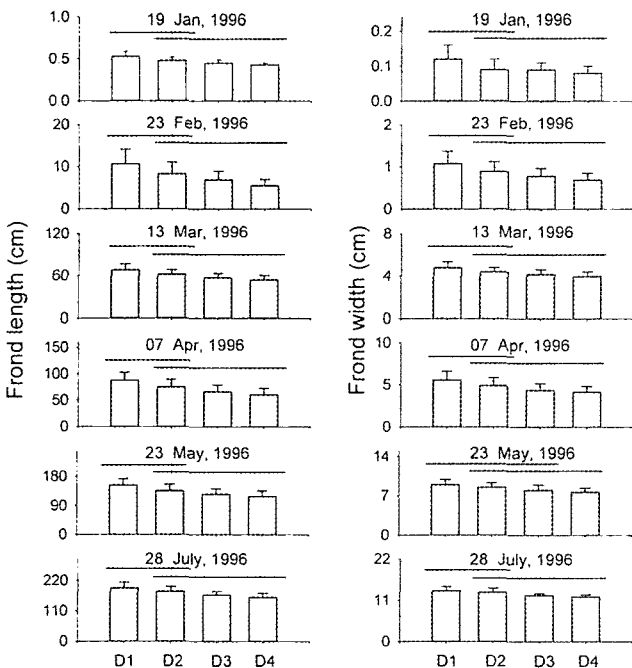


Fig. 3. *Laminaria japonica*. Frond length and width of 10 largest sporophytes in each density conditions. Vertical bar means standard deviation. Means connected by horizontal lines are not significantly different from each other using Turkey multiple comparison test (p<0.05).

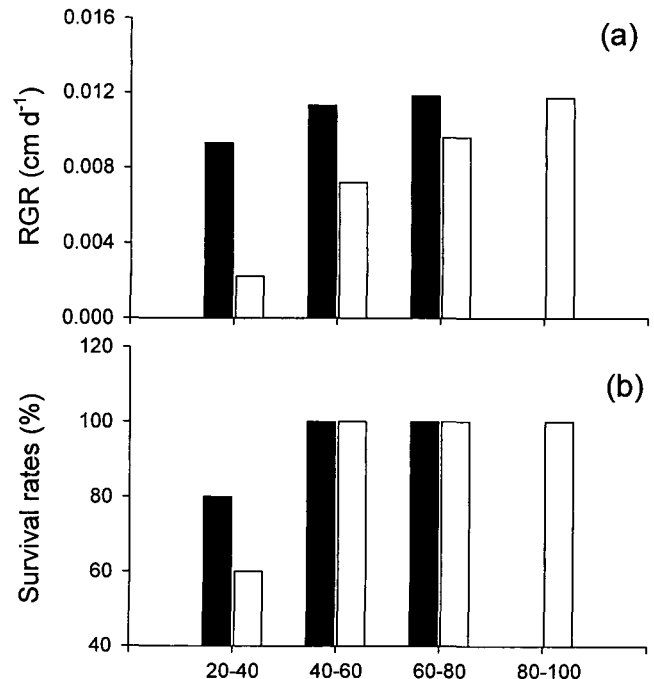


Fig. 4. *Laminaria japonica*. Relative growth rates (a) and survival rates (b) of the four different size groups of sporophytes. Growth and survival rates were separately estimated for the two time intervals (13 Mar-7 Apr: filled blocks, 7 Apr-23 May: empty blocks).

고찰

생존율.

본 연구의 결과는 육상식물 (Antonovics and Levin, 1980; Schmitt et al., 1987)과 일부 해조류 (Black, 1974; Schiel, 1985; Dean et al., 1989; Reed, 1990)에서도 나타난 바 있는 밀도 종속적 사망이 다시마에서도 매우 중요하게 작용한다는 것을 보여준다. 다시마에서 사망률은 성장초기에 대단히 높고, 사망률은 밀도 종속적으로 일어나며, 최종적으로 남는 개체수는 집단간 뚜렷한 차이가 없었다 (Table 1). 성장초기에 밀도 종속적으로 일어나는 높은 사망률은 다른 해조류에서도 흔하게 볼 수 있다. *Egregia laevigata*에서 self-thinning은 초기 성장 단계에서만 심하게 일어나며,엽체가 성장한 3개월 이후부터는 밀도 종속적 사망이 더 이상 나타나지 않는다 (Black, 1974). *Pterygophora californica*에서는 착생한 포자수와 어린 포자체로의 가입량은 음의 상관성이 있으나, 1년 이상의 연령을 지닌 성체에서는 밀도집단간에 사망률의 차이가 없어진다 (Reed, 1990). *Sargassum sunclairii*와 *Carpophyllum maschalocarpum*에서도 엽체가 급속히 성장하는 시기에 사망률이 급속히 증가한다 (Schiel, 1985). 최종적으로 생존하는 개체수가 밀도집단간에 뚜렷한 차이가 없다는 점은 *Macrocystis*에서 볼 수 있다. 가입시 10배의 밀도차이로 지냈던 *Macrocystis*의 여러 집단은 성장초기의 밀도 종속적 사망률에 따라 엽체가 성장한 이후 단지 2배의 차이만을 나타낼 뿐이다 (Dean et al., 1989).

Schiel (1985)과 Dean et al. (1989)은 성장초기에 고밀도 집단일수록 사망률이 높지만, 최종적으로 생존할 수 있는 개체수는 고밀도 집단에서 항상 많다고 하였다. 이들 연구에서는 이미 성장한 개체들을 대상으로 실험하였지만, 본 연구에서는 최대 길이 0.63 cm의 어린 개체들을 대상으로 실험하였다. 따라서 성장초기에 고밀도 집단에서 사망률이 대단히 많음으로서 최종적으로 생존할 수 있는 개체수는, 비록 미미한 차이지만, 저밀도 집단에서 오히려 많았다. 고밀도 집단에서 일어난 성장초기의 대량 사망은 상대적으로 높은 밀도압과 이로 인한 개체의 크기차이에서 비롯되었다. 즉 2월 이전에는 밀도압에 의해 고밀도 집단일수록 평균엽장이 작았고, 엽장의 빈도분포가 우측으로 심한 불균형을 이루고 있었다. 또한 D1~D3의 대형개체들은 이미 12 cm에 이르는 반면 가장 고밀도인 D4에 존재하는 대형개체는 8 cm 이하에 불과하였다. 그러므로 이 시기에 빈번하게 일어나는 폭풍 또는 초식자의 섭식작용 하에서 엽체의 크기가 작은 고밀도 집단의 개체들이 생존할 수 있는 가능성은 저밀도 집단의 개체에 비해 상대적으로 낮았을 수 밖에 없었을 것이다.

밀도 종속적 사망에 대한 연구는 육상식물에서 광범위하게 이루어졌다 (Harper, 1977; Antonovics and Levin, 1980). 특히 동일한 시기에 가입된 하나의 연급군 내에서 크기의 계층화는 종내 경쟁에 의해 심화된다 (the 'dominance-surpression' hypothesis). 이 가설의 개념은 하나의 연급군 내에서 일부 개체들이 유전적인 차이, 가입시기, 미소환경의 차이에 의해 가입초기부터 일찍 자라고, 이러한 크기의 차이는 자원의 획득에 있어 이웃하는 개체들을 능가한다는 것이다. 그러므로 크기가 작은 개체들은 초식압과 같은 'stress'에 의해 사망하고, 결국 큰 개체들만 살아남게 된다

(Reed, 1990). 이 가설을 검증하는 한 가지 방법은 동일한 연령으로 서로 다른 밀도에서 자라는 개체들의 크기 빈도 분포를 비교하는 것이다. 만약 이 가설이 중요하다면, 고밀도 집단일수록 크기구조가 더욱 계층화 될 것이다. 보다 직접적인 방법으로서 서로 다른 밀도집단에서 자라는 개체들에 대해 엽체의 크기와 상대 성장률간의 관계를 비교하는 것이다. 만약 대형개체의 억압이 종내 경쟁의 증가에 따라 커진다면, 밀도압이 증가할수록 크기에 대한 성장률의 관계식에서 그 기울기가 보다 커질 것이다. 또 다른 방법은 self-thinning이 일어나는 집단에서 개체의 사망률이 크기 종속적인지를 조사하는 것이다 (Schmitt et al., 1987). 이와 같은 시각에서 다시마의 사망은 dominance-surpression에 따른 self-thinning의 결과라고 볼 수 있다. 즉 집단간 밀도 차이가 뚜렷한 3월 이전의 엽장의 빈도 분포에서는 고밀도 집단일수록 우측으로 심한 불균형을 이루고 있었다 (Fig. 2). 또한 Fig. 4는 엽체의 크기가 클수록 자원을 선점함으로써 성장률이 좋아 self-thinning을 당할 가능성이 매우 낮고, 반면 소형 개체일수록 낮은 성장률로 인해 대부분 사망한다는 것을 나타내고 있다.

다시마에서 dominance-surpression에 따른 self-thinning은 빛 이외의 여러 가지 요인의 복합적인 작용에 의한 것으로 판단된다. 이것은 육상식물과 다른 점이다. 육상식물에서 self-thinning은 대형개체에 의해 자원 (빛)을 배분 받지 못하는 소형 개체들의 동화율이 결정점 이하로 떨어져 사망하게 되는 과정 속에서 이루어진다 (Schmitt et al., 1987). 물론 kelp류인 *Pterygophora*의 경우에도 고밀도 집단의 수관 (canopy)은 투과하는 빛의 95%를 차단한다고 알려져 있다 (Reed and Foster, 1984). 만약 다시마에서 빛이 중요하게 작용한다면, 대형 개체의 수관 아래에서 소형 개체는 동화율이 결정점 이하로 떨어져 사망하여야 할 것이다. 그러나 실제 발달하는 대형 개체의 수관 하에서도 10 cm 이하의 소형 개체들이 여전히 생존하는 것을 볼 수 있다 (Fig. 2, May). *Carpophyllum*에서도 160 cm에 이르는 대형 개체가 수관을 이룸에도 20 cm 이하의 소형 개체들이 대량 존재하는 것을 볼 수 있다 (Schiel, 1985). 다시마에서 self-thinning에 대한 주요 원인은 파문힘과 초식이라고 생각된다. 즉 5월 이후로는 집단의 대형 개체가 성장함에 따라 부착기가 발달하여 꼬인 층을 이루고, 이 층 속에 대부분의 소형 개체들이 파문히는 것을 볼 수 있었다. 또한 파문하지 않는 개체들 중 대부분이 초식자에 의해 초식된 흔적을 지니고 있었다. 파문힘에 의한 소형개체의 사망은 *Carpophyllum* (Schiel, 1985)에서도 볼 수 있으며, 미소 초식자에 의한 사망 가능성은 Brawley and Adey (1981)와 Schiel (1985)에서 이미 보고된 바 있다.

성장.

다시마에서 밀도집단의 평균크기는 초기밀도와는 큰 관련이 없었다 (Fig 1). 이 결과는 대부분의 육상식물의 경우와 지금까지 해조류에 대해 보고한 결과와 많은 차이가 있다. 육상식물의 경우에는 고밀도 집단일수록 생존개체수가 많기 때문에 크기 빈도 분포가 우측으로 치우치며 (Schmitt et al., 1987), 해조류에서도 높은 밀도에서 평균엽장이 크거나 (Schiel and Choat, 1980; Schiel, 1985) 또는 작다고 알려져 있다 (Cousens and Hutchings, 1983; Reed, 1990). 본 연구가 이들 결과와 달랐던 근본적인 원인은 각

집단의 생존 개체수가 시간에 따라 다양하게 변화하였기 때문이다. 즉 각 밀도집단에서 생존하는 소형개체의 수가 집단의 평균크기에 영향을 미치게 되는데, 밀도압이 높은 집단일수록 개체군의 크기 구조가 우측으로 치우치는 불균형을 이루기 때문에 평균크기가 작아지게 된다. 그 예로, 2월까지의 고밀도 집단일수록 개체수가 많아 소형개체의 구성비가 높았으나, 3월 이후로는 D1에서 생존 개체수가 가장 많고 소형 개체의 구성비가 높아졌기 때문에 평균크기가 작아졌다 (Fig. 2). 이처럼 밀도집단간에 생존 개체수가 뒤바뀔 수 있는 것은 해양이 갖는 환경 때문이다. 육상과는 달리 해양에서는 많은 초식자와 격렬한 해수유동이 self-thinning에 못지 않게 생존율에 큰 영향을 미친다 (Reed, 1990). 또한 어떤 연령에 속하는 엽체를 실험재료로 삼았는가도 매우 중요하다. 본 조사에서는 고밀도 집단에서 사망률이 높게 나타났지만, *Pterygophora* (Reed, 1990)에서는 이러한 변화를 볼 수 없다. 그 이유는 실험대상인 *Pterygophora*의 연령이 일년 이상인 대형으로 생존이 밀도압에 의해 영향을 받지 않아 개체수가 집단간 일정한 차이로 변화하였기 때문이다.

self-thinning rule의 적합성에 대한 검토.

self-thinning rule ($-3/2$ power rule or Yoda's rule)은 동일한 연령으로 밀도가 높고 성장이 왕성하게 이루어지는 식물 개체군에서 밀도에 대해 생물량을 log-log로 나타내었을 때, 각 점들은 그 기울기가 -0.5 인 직선식을 나타낸다는 것이다 (Weller, 1987). 즉 사망률이 밀도 종속적으로 일어나는 서로 다른 밀도를 지닌 집단에서 초기에는 사망률이 낮아 생체량이 증가되나, 시간에 따라 사망률이 증가함으로써 최종적으로 집단의 총중량은 self-thinning line 위에 놓이게 된다. 이때, 각 집단의 총중량은 시간에 따라 점근선적으로 변화하며 고밀도 집단일수록 총중량이 낮아지기 때문에 기울기는 음의 값을 나타내게 되며, 어떠한 종류의 밀도 집단일지라도 최종적으로는 기울기 -0.5 인 직선식의 아래쪽 경계역에 위치한다는 것이다 (Osawa and Sugita, 1989). 이 법칙은 식물 개체군 생태학에서 오랫동안 매우 일반화된 원칙으로 받아들여 왔다. 그러나 이 법칙을 재검토하고자 하는 최근의 해석에서는 구해진 기울기가 원래 제안된 값보다 훨씬 다양하게 변동할 수 있으며, 직선식은 법칙이라기 보다는 특수한 경우일 수도 있으며, 기울기는 대상 종의 생물학적 특성에 의해 달라질 수 있다고 결론짓고 있다 (Londale, 1990). 해조류의 경우, 이 법칙이 적용될 수 있는지에 대한 지금까지 연구는 Schiel and Choat (1980)뿐이다. New Zealand 연안의 조하대에 서식하는 *Sargassum sinclairii*와 *Ecklonia stolonifera*에서는 엽체의 성장률이 고밀도 집단에서 높게 나타나, 밀도에 대한 집단의 총중량은 양의 상관관계를 가진다고 하였다. 따라서 이들은 밀도에 대한 반응은 해조류와 육상식물간에 차이가 있다고 결론지었다. 본 연구의 결과에서 다시마의 생물량은 3월부터 7월까지 언제나 저밀도 집단일수록 높게 나타났고, 실험이 시작된 1월의 밀도와 생물량을 대수로 변환하여 초기밀도에 대한 총중량의 회귀직선식을 월별로 구하였을 때, 관계식의 기울기는 $-0.060 \sim -0.137$ 의 범위였다 (Table 2). 그러므로 다시마의 경우는 self-thinning rule에 정확히 따르는 않는 것으로 보인다. 특히 본 조사에서 그 기울기가 -0.5 에 훨씬 미치지 못하는 것은 저밀도

집단일수록 생존 개체수가 많았으나 (Table 1), 저밀도 집단에서는 소형 개체의 구성비가 높았기 때문에 집단의 평균크기가 고밀도 집단에 비해 적었고 (Fig. 1, 2), 집단 내 대형 개체의 크기가 고밀도 집단에 비해 유의하게 크다고는 하나 기울기 -0.5 를 유도할 만큼 차이가 없었기 때문이다 (Fig. 3).

이상을 종합해 볼 때, 다시마의 생존과 성장에는 밀도압이 확실히 영향을 미치는 것으로 판단된다. 그러나 이 종의 밀도 종속적 생존과 성장 유형은 육상식물과는 다소 차이가 있었다. 그러므로 초기밀도에 대한 평균크기가 육상식물과 같이 음의 관계를 가지는지 또는 육상식물과는 본질적으로 다른 것인지를 알기 위해서는 각 밀도집단의 초기 성장단계에서 일어나는 대량사망을 보다 상세히 이해하는 연구가 필요하며, 이를 통해 self-thinning rule의 적합성을 검토하여야 할 것이다.

요 약

실험실에서 배양한 어린 포자체 (최대길이 0.63 cm)를 밀도 4 단계로 조절하여 경남 일광연안에 양성하고, 1996년 1월부터 7월까지 성장과 생존을 조사하였다. 서로 다른 밀도로 양성한 포자체는 저밀도에서 높은 생존율을 보였다. 실험된 4개의 밀도집단 중 3개의 저밀도 집단에서 최종적으로 생존한 개체의 수는 $34 \sim 38$ 개체 $\cdot 100 \text{ cm}^{-2}$ 의 범위로 유사하였다. 그러나 가장 고밀도 집단에서는 사망률이 다른 집단에 비해 상대적으로 높아 7월 말에는 단지 21 개체 $\cdot 100 \text{ cm}^{-2}$ 개체만이 생존하였다. 양성 후 2개월 이전에는 각 밀도집단의 엽체의 크기는 초기 밀도가 높을수록 작았으나, 집단간 밀도차이가 없어지는 3개월 이후로는 크기 차이가 없어졌다. 집단의 밀도가 높아질수록 엽체의 빈도분포가 오른쪽으로 심한 비대칭을 이루었다. 각 집단에서 가장 큰 10개의 크기는 언제나 저밀도 집단에서 높았다. 엽체의 크기가 클수록 상대성장률과 생존율이 높았다. 3월부터 7월까지 yield-density 관계식의 기울기는 -0.060 에서 -0.137 의 범위였다. 이 결과들로부터 밀도가 다시마의 성장과 생존에 심각하게 영향을 미침을 알 수 있었으나, 밀도 종속적 성장과 사망유형은 육상식물의 경우와는 일치하지 않았다.

참 고 문 헌

- Antonovics, J. and D.A. Levin. 1980. The ecological and genetic consequences of density dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 11, 411~452.
- Black, R. 1974. Some biological interactions affecting intertidal populations of the kelp *Egregia laevigata*. *Mar. Biol.*, 28, 189~190.
- Brawley, S. and W. Adey. 1981. Micrograzer may affect macroalgal density. *Nature*, 292, 177.
- Chapman, A.R.O. 1984. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in southwest Nova Scotia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 78, 99~109.
- Chapman, A.R.O. and C.L. Goudey. 1983. Demographic study of the macrothallus of *Lethesia difformis* (Phaeophyta) in Nova Scotia. *Can. J. Bot.*, 61, 319~329.

- Cousens, R. and M.J. Hutchings. 1983. The relationship between density and mean frond weight in monospecific seaweed stands. *Nature*, 301, 240~241.
- Dean, T.A., K. Thies and S.L. Lagos. 1989. Survival of juvenile giant kelp: the effects of demographic factors, competitors, and grazers. *Ecology*, 70, 483~495.
- Harper, J.R. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, England.
- Kang, R.S. 1999. A study on the germination, growth, and production of *Laminaria japonica* Areschoug (Phaeophyta) from the eastern coast of Korea. Ph. D. Thesis, Seoul National University, Korea, 152 pp.
- Lonsdale, W.M. 1990. The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology*, 71, 1373~1388.
- Osawa, A. and S. Sugita. 1989. The self-thinning rule: Another interpretation of Weller's results. *Ecology*, 70, 279~283.
- Reed, D.C. 1990. An experimental evaluation of density dependence in a subtidal algal population. *Ecology*, 71, 2286~2296.
- Reed, D.C. and M.S. Foster. 1984. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) forest. *Ecology*, 65, 937~948.
- Schiel, D.R. 1985. Growth, survival, and reproduction of two species of marine algae at the different densities in natural stands. *J. Ecol.*, 73, 199~217.
- Schiel, D.R. and J.H. Choat. 1980. Effects of density on macrospecific stands of marine algae. *Nature*, 285, 324~326.
- Schmitt, J., J. Eccleston and D.W. Ehrhardt. 1987. Dominance and suppression, size-dependent growth and self-thinning in a natural *Impatiens capensis* population. *J. Ecol.*, 75, 651~665.
- Weller, D.E. 1987. A reevaluation of the -3/2 power rule of plant self-thinning. *Ecol. Monogr.*, 57, 23~43.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall Inc., N. J., U.S.A., 718 pp.

1999년 3월 17일 접수
1999년 6월 30일 수리