

한국 동남해안에서 다시마(*Laminaria japonica* Areschoug)의 성장, 성숙, 사망률 및 생산

강래선 · 고철환¹

한국해양연구소 해양생물자원연구개발센터,
¹서울대학교 해양학과 및 해양연구소

Growth, Reproduction, Mortality, and Production of *Laminaria japonica* Areschoug on the Southeastern Coast of Korea

RAE-SEON KANG AND CHUL-HWAN KOH¹

Marine Living Resources Research and Development Center, KORDI, Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea
¹Department of Oceanography and Research Institute of Oceanography, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea

대규모 다시마 양식장이 존재하는 동남해 일광 연안에서 다시마의 성장, 성숙, 사망 그리고 생산을 조사하였다. 실험을 위해 실험실에서 배양한 어린 포자체를 수심 3 m에 양성하였고, 1995년 12월부터 1996년 8월까지 조사하였다. 양성한 포자체는 이듬해 8월까지 모두 사망하였다. 엽폭, 엽두께, 그리고 습중량은 7월에 최대에 이르렀고, 모두 유사한 계절변화를 보였다. 반면 엽장은 5월에 가장 컸으나, 이후로는 감소하였다. 엽장과 중량의 평균치는 최대 199.8 cm와 333.0 g wet wt였다. 성장점에서 자라나는 조직의 총길이와 중량은 각각 384.0 cm와 393.6 g wet wt였다. 이 값을 토대로 계산한 길이와 중량의 절대성장률은 계절에 따라 변화하였다. 길이와 중량의 절대성장률은 3월(3.6 cm·d⁻¹)과 5월(3.8 g wet wt·d⁻¹)에 각각 최대에 이르렀다. 절대유실률은 2월부터 7월까지 지속적으로 증가하였다. 성장률과 유실률의 시간변화는 수온과 해수중의 질소농도와 상관이 있었다. 포자낭균을 지닌 성숙한 포자체는 4월부터 출현하기 시작하였고, 성숙률은 7월에 최대에 이르렀다. 생존율은 시간경과에 따라 지수함수적으로 감소하였고, 90% 이상의 개체들이 양성 후 56일 이내에 사망하였다. 2월 이후의 사망률은 엽장 30 cm 이하인 개체들을 중심으로 일어나는 크기 종속적 특성을 보였다. 생물량은 7월에 최대(285.6 kg wet wt·m⁻²)에 이르렀고, 이 해역에서 다시마의 연간생산량은 758.7 kg wet wt·m⁻²였다.

Growth, reproduction, mortality, and production of *Laminaria japonica* were experimentally studied at a cultivation ground on the coast of Ilkwang, where the largest amount of cultivated *Laminaria* has been produced in Korea. For this experiment, young sporophytes (0.33 cm in mean length) grown in the laboratory were transplanted at the depth of 3 m and field surveys on them were conducted twice a month from December, 1995 to August, 1996. Plants exhibited an annual life span; they were completely dead by August. Frond width, thickness, and wet weight showed similar pattern of seasonal growth and reached their maxima in July, but frond length showed no more increment after May. Maximum mean frond length and weight were 199.8 cm and 333.0 g wet wt., respectively. Overall meristematic growth in length and weight were 384.0 cm and 393.6 g wet wt., respectively. Absolute growth rates (AGR) which were calculated from the length of tissue developed from meristem varied seasonally; AGR of length and weight reached maxima in March (3.6 cm·d⁻¹) and May (3.8 g wet wt·d⁻¹), respectively. Absolute attrition rates gradually increased from February to July. Seasonal differences in growth and attrition rates appeared to be related to seawater temperature and nitrogen concentration in seawater. Reproductive sporophytes bearing sporangium sorus began to occur from April, and the ratio of sorus area to blade area reached its maximum in July (0.034). Survival rate was exponentially decreased; more than 90% of plants decayed within 56 days after outplanting. After February, mortality was size-specific; mortality of smaller plants less than 30 cm in length were relatively higher. Maximum biomass occurred in July (285.6 kg wet wt·m⁻²) and annual production was 758.7 kg wet wt·m⁻².

서론

우리 나라 동해 중부 연안에서 다시마(*Laminaria japonica*)는 조하대의 중요한 우점종이다. 다시마는 어류와 무척추동물을 포함한 다양한 생물군의 먹이가 되기도 하고, 서식지로서 역할도 하여 이들의 생산력을 높인다. 동해안 강릉 지역의 수심 3~20 m에서 조사한 다시마의 생물량은 최대 $6 \text{ kg wet wt} \cdot \text{m}^{-2}$ 로 대단히 높다(해양연구소, 1994). 또한 다시마는 식용 및 산업용으로서 그 수요가 계속 증가하여, 현재 동남해안과 같이 자연 개체군이 존재하지 않는 곳에서도 대량으로 양식되고 있다. 양식 다시마의 생산량은 연간 약 9,000 ton wet wt에 이르며(농림수산부, 1996), 최근에는 천연물 자원으로 가치를 새롭게 인정받고 있어 그 생산량은 더욱 증가할 것으로 예측된다.

다시마의 성장, 성숙, 사망률, 생산과 같은 개체군 생태에 관한 연구는 다시마 자원의 효율적인 관리와 양식을 통한 생산량 증대에 기여할 수 있다(Gendron, 1989). 일본에서는 이식과 성장(Matsuoka *et al.*, 1991; Sanbonsuga, 1978; Sanbonsuga and Torii, 1973, 1974; Torkko *et al.*, 1987; Yotsui and Nishikawa, 1968), 축성양식(Hasegawa, 1971; Sanbonsuga, 1984), 수확량과 양식환경(Sanbonsuga *et al.*, 1987) 등 다시마에 관해 다양한 연구가 수행되었다. 반면, 우리 나라에서는 연안에 자생하는 다시마 또는 양식되는 다시마의 발아, 성장, 생산에 관해서는 전혀 연구가 수행되지 않았다. 특히 개체의 성장 양상은 시·공간적인 차이에 따라 다양하게 변화하므로(Sanbonsuga and Torii, 1973, 1974; Sanbonsuga 1984) 일본 연안과 우리 연안에 분포하는 다시마의 성장양상이 동일하다고 볼 수 없다. 따라서 우리 나라 연안에 분포하는 다시마 자원의 효율적인 이용과 관리 또는 양식을 통한 생산량 증대를 위해서는 비록 어느 한 지역에 대해서라도 그 해역의 환경특성과 이에 따른 개체의 성장양상을 이해하는 연구가 시급히 수행되어야 할 것이다.

본 연구에서는 다시마 양식장이 대규모로 존재하는 동남해안의 일광 연안에서 어린 포자체를 실험적으로 양성하고, 시간에 따라 성장률, 성숙률, 사망률이 어떻게 변화하는지 조사하였다. 엽체의 성장은 개체를 둘러싼 환경요인(수온과 질소의 농도)과 연관하여 해석하였고, 엽체의 성숙과 사망률은 크기별로 어떻게 다른지 비교하였다. 또한 본 연구에서는 사망량과 유실량을 포함하여 성장기간중 생산할 수 있는 물질의 총량을 추정하였고, 이를 현존량과 비교하였다.

재료 및 방법

조사지역 및 시료의 양성

본 조사는 다시마의 최대 양식지인 부산광역시 기장군 일광면 이천리(35°15' N, 129°15' E) 해안으로부터 약 2 km 떨어진 다시마 양식장에서 실시하였다. 양식장은 조그마한 만의 입구에 위치하며, 수심은 15~18 m이다. 해저는 사니질이고, 겨울과 봄의 투명도는 4~5 m이다(Fig. 1).

1995년 10월 15일에 실내 배양을 통해 굵기 1.5 mm의 씨줄 위에 부착한 배우체로부터 어린 포자체를 받아시켰다. 포자

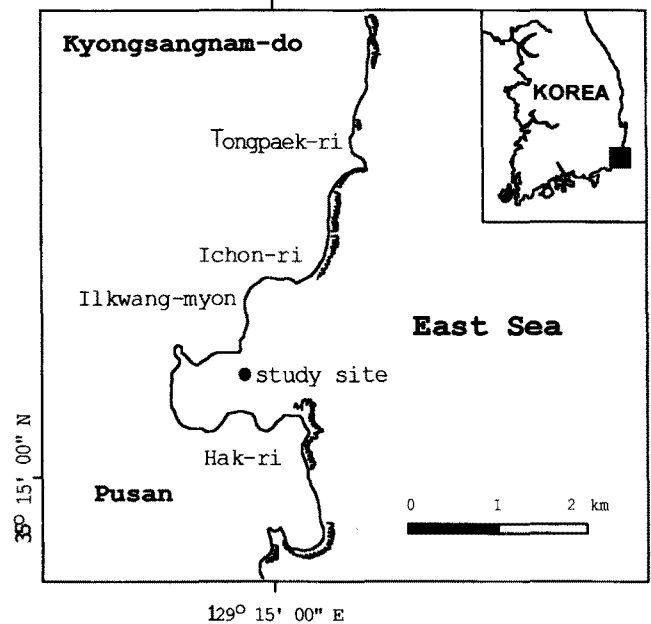


Fig. 1. Location of study site at Ilkwang on the southeastern coast of Korea.

체의 엽장이 $0.33 \pm 0.19 \text{ cm}$ 에 이르는 1995년 12월 14일에 포자체가 부착한 줄을 $25 \times 30 \text{ cm}^2$ 크기인 4개의 부착판에 감고, 부착판을 일광 연안 양식장으로 운반하여 양성줄에 결합하였다. 이 부착판을 앵커와 부이로써 수심 3 m에 떠있게 설치하였다.

크기와 종량

1995년 12월부터 엽체가 급속히 붕괴하는 이듬해 7월말까지 15~30일 간격으로 조사하였다. 매 조사시에 부착판을 갑판으로 들어내어 물통에 담아 엽장, 엽폭, 엽두께, 줄기의 길이와 폭, 습중량, 포자낭군의 면적, 그리고 개체수를 조사하였다. 엽폭으로는 띠모양의 엽상부 중에서 가장 폭이 넓은 부분을 측정하였고, 엽두께는 엽폭을 측정한 부위에서 측정하였다. 엽두께는 엽체가 충분히 성장하여 측정치의 오차가 최소한으로 줄어드는 3월부터 조사하였다. 줄기의 길이는 부착기로부터 엽상부가 펼쳐지는 부분까지의 거리이며, 줄기의 폭은 줄기의 중간 부분에서 원주상 단면 중 긴축의 길이이다. 습중량은 매 조사시에 부착판 주변에서 채집한 개체의 중량과 길이의 관계를 이용하여 추정하였다. 습중량은 엽체의 양면에 부착한 이물질과 부착생물을 완전히 제거한 후 측정하였다. 건중량은 엽체를 $70 \sim 80^\circ\text{C}$ 에서 48시간 건조시킨 후 측정하였다.

생장점에서의 성장량과 끝부분에서의 유실량

다시마가 성장하는 동안 엽상부 기부에 있는 생장점에서는 끊임없이 새로운 조직이 만들어지는 반면, 끝 부분에서는 오래된 조직이 녹아들기 때문에 매월 측정된 엽체의 길이는 그 시기까지 자라난 조직의 총량에서 유실된 양을 제외한 순성장량이다. 그러므로 기부에서 성장하는 양이 실제로 어느 정도인지를 알기 위해, 엽체에 구멍을 뚫을 수 있는 크기($34.4 \pm 4.5 \text{ cm}$)에 이른 1996년 2월초부터 천공법(hole-punch technique)으로 조사

하였다. 즉 매 조사시에 평균크기를 가지는 25개체를 선택하여 성장점으로부터 약 10 cm 지점에 직경 3 mm의 구멍을 뚫었고, 다음 조사시에는 구멍이 위로 이동한 거리를 측정하여 이 기간동안 자라는 길이를 조사하였다. 성장점에서의 절대성장률 (absolute growth rate, AGR)과 끝 부분에서의 유실률 (absolute attrition rate, AAR)은 다음과 같이 구하였다(Hunt, 1982; Gendron, 1989).

$$AGR = G / (t_2 - t_1) \quad (1)$$

$$AAR = ([L_1 + G] - L_2) / (t_2 - t_1) \quad (2)$$

여기서 G는 시간 t_1 - t_2 사이에 성장점에서 자라난 길이이다. L_1 과 L_2 는 각각 시간 t_1 과 t_2 에 측정된 엽체의 길이에서 줄기의 길이를 제외한 엽상부의 길이이다.

성장점에서 자라나는 조직과 끝 부분에서 유실되는 조직의 양은 매 조사시 엽체의 기부와 상부에서 측정된 단위길이당 습중량을 곱하여 추정하였고, 중량의 성장률과 유실률은 길이의 경우와 동일한 방법으로 구하였다(Mann and Kirkman, 1981).

수온과 질소량

엽체의 성장률과 유실률을 환경요인과 연관하여 해석하기 위해 다시마가 자라는 수심 3 m에서 매월 수온과 무기질소 (dissolved inorganic nitrogen) 총량을 조사하였다. 수온은 현장에서 ORION model EA 920 amplifier와 electrode로써 측정하였고, 무기질소는 500 ml 병에 채수한 해수를 실험실로 운반한 후 분석하였다.

성숙률

성숙률은 엽상부의 면적에 대한 포자낭군의 면적비를 의미하는 RSABA (ratio of sorus area to blade area)로 나타내었다. 다만 다시마의 포자낭군은 엽상부의 양면에서 형성되지만, 양면에 있는 포자낭군의 면적은 동일하다는 가정 하에서 하나의 엽면을 기준으로 포자낭군의 면적을 조사하였다(Kain, 1975). 또한 성숙연령에 도달한 개체들일지라도 크기별로 성숙도가 어떻게 다른지를 알기 위해 4월에 서로 다른 크기의 성숙률을 비교하였다. 5월부터는 끝녹음이 강하게 일어나 길이가 줄어드는 것과 동시에 상부에서 형성된 포자낭군이 많이 사라졌기 때문에 크기별 성숙률을 정확하게 파악할 수 없었다.

크기별 사망률

크기별 사망률에 대한 조사는 꼬리표 방법 (tagging method)으로 실시하였다. 꼬리표는 1996년 2월 8일에 엽장 30~80 cm와 100~150 cm에 속하는 각 20개체에 부착하였고, 4월 28일까지 20~30일 간격으로 조사하였다.

생산량 추정

성장기 동안 생산량은 소실량 합산법을 이용하여 추정하였다. 이 방법은 가입이후 이입과 이출이 없는 고착성 해조류의 생산량 추정에 적합하다(장, 1991). 본 연구에서는 생물량의 변동과 사망으로 인한 소실량 이외에도 특히, 엽상부 끝에서 일어나는 유실량을 포함하여 다음과 같이 계산하였다. 이 방법으로 구한

값은 시간 t_1 - t_2 동안의 순일차생산을 의미한다(Krebs, 1978).

$$P = \sum_{i=0}^t (\Delta B_i + E_i + A_i) \quad (3)$$

여기서 P는 전 조사기간중의 생산량이다. ΔB_i , E_i , A_i 는 각각 시간 $i-1$ 과 i 동안의 생물량의 변화, 사망량, 유실량을 의미한다. E_i 는 시간 $i-1$ 과 i 동안 사망한 개체수에 두 시간 사이의 평균 중량을 곱한 값이다. A_i 는 시간 $i-1$ 과 i 사이의 평균 개체수에 개체 당 평균 유실량을 곱하여 구하였다.

자료처리

엽장, 엽폭 등과 같은 각 부위간, 또는 엽체의 크기와 성숙도 간의 상관분석에서 사용한 자료들은 정규분포를 하는 집단에서 온 것이 아니었기 때문에 Spearman's rank correlation을 이용하여 두 변수간의 상관계수를 구하였다. 길이에 대한 중량의 관계는 식(4)에 적합시켜 구하였고, 시간에 따른 개체수의 변화는 식(5)에 적합시켰다. 비선형회귀의 유의성은 분산분석(ANOVA)을 통해 검정하였다(Zar, 1984).

$$W = a \cdot L^b \quad (4)$$

$$N_t = N_0 \cdot \exp(-rt) \quad (5)$$

결 과

엽체의 크기와 중량

다시마의 크기는 계절에 따라 뚜렷한 변화를 보였다. 1995년 12월 14일에 0.33 ± 0.19 cm의 크기로 양성한 다시마는 1월말까지는 천천히 자라 엽장이 4.9 ± 9.5 cm에 지나지 않았지만, 2월말부터 빠르게 자라 5월에 엽장이 199.8 ± 85.2 cm로 최대에 이르렀다. 5월 이후 엽장은 더 이상 증가하지 않았으며, 7월말에는 159.3 ± 68.7 cm로 오히려 작아졌다. 자료로써 제시하지 않았지만 8월 이후로는 엽체가 급속히 녹아버렸고, 부착판에서 완전히 탈락하였다(Fig. 2a).

엽폭은 엽장에 대해 높은 상관($r=0.92$, $p<0.001$)으로 변화하였다. 그러나 엽폭은 엽장이 증가하지 않는 5월 이후에도 지속적으로 증가하였고, 7월초에 14.8 ± 4.3 cm로 최대에 이르렀다. 3월부터 조사한 엽두께 또한 시간경과에 따라 지속적으로 증가하였고, 7월초에 2.35 ± 0.41 mm로 최대에 이르렀다. 이점은 다시마가 성장초기와 중기에는 대사작용을 통해 획득하는 에너지를 길이, 폭, 두께의 증가에 비교적 골고루 분배하지만, 성장후반기에는 획득한 물질의 대부분을 엽폭과 엽두께의 증가에 집중시키는 것을 의미한다. 7월말부터는 엽체가 생식세포를 방출한 이후 급속히 녹아들며 따라 엽폭과 엽두께 또한 감소하였다(Fig. 2b, c).

중량은 엽체의 부피를 결정하는 변수인 엽장, 엽폭, 엽두께에 대해 높은 상관을 지니며 변화하였다. 엽장과 엽폭에 대한 중량의 상관계수(r)는 각각 0.97 ($p<0.001$)과 0.98 ($p<0.001$)이었으며, 엽두께에 대한 상관계수는 3월 이후에만 0.99 ($p<0.001$)의 높은 값을 보였다. 특히 중량은 엽폭 및 엽두께와 마찬가지로 엽장이 증가하지 않는 5월 이후에도 지속적으로 증가하였고, 7월초에 333.0 ± 174.1 g wet wt로 최대에 이르렀다. 따라서 적어도 5월부터 7월 사이에 나타난 중량의 변화는 엽장 보다는 엽폭 또는

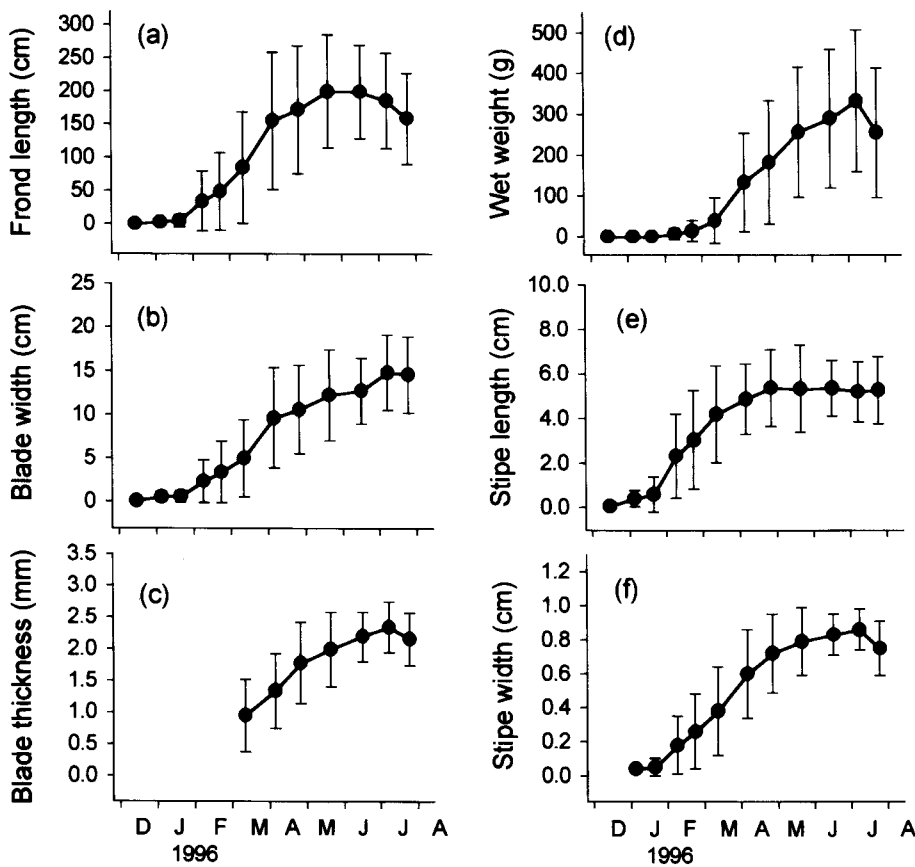


Fig. 2. *Laminaria japonica*. Seasonal variations in frond length, blade width, blade thickness, wet weight, stipe length, and stipe width of sporophytes cultivated at 3 m depth on the coast of Ilkwang, Korea from December, 1995 to July, 1996. Data are mean \pm 1 SD.

엽두께의 증가에 의해 큰 영향을 받았다는 것을 알 수 있었다 (Fig. 2d).

엽상부가 성장하면서 증가하는 부피와 중량을 지탱하기 위해 줄기의 길이와 넓이도 증가하였다. 엽장에 대한 줄기 길이와 넓이의 상관계수는 각각 0.94($p < 0.001$)와 0.96($p < 0.001$)이었고, 습중량에 대한 상관계수는 각각 0.89($p < 0.005$)와 1.00($p < 0.001$)이었다. 특히, 줄기의 길이는 4월말에 5.38 ± 1.72 cm로 최대에 이른 후 더 이상 증가하지 않았고, 그 넓이는 7월까지 지속적으로 증가하여 0.86 ± 0.12 cm에 이르렀다. 이는 줄기의 길이가 일정한 크기에 도달하면 엽상부에서 축적되는 동화물질의 양과는 관계없이 더 이상 증가하지 않는다는 것을 의미하는 동시에, 물질의 축적에 따라 증가된 중량을 지탱하기 위해서 그 넓이가 계속 증가한다는 것을 나타낸다. 이점은 줄기의 길이가 습중량에 대해 갖는 상관보다 그 넓이가 습중량에 대해 갖는 상관이 더 크다는 점에서도 엿볼 수 있다. 그리고 7월말부터 엽체의 끝 부분에서 일어나는 유실작용에 따라 일어나는 엽장, 엽폭, 엽두께의 감소와 마찬가지로 줄기의 넓이 또한 감소하였다(Fig. 2e, f).

천공법으로 추정한 총성장량과 유실량

엽상부의 기부에서 성장한 양(G)과 상부에서 유실된 양(A)을 추정한 결과는 Table 1과 같다. 2월초 이전까지는 천공법을 적용하지 않았기 때문에 이 시기까지의 총성장량(G-total)을 2월초에 측정된 길이(32.1 cm)와 무게(6.6 g wet wt)라고 가정하였다. 이 방법으로 구한 7월말까지 성장한 총길이와 중량은 각각 384.0 cm 및 393.6 g wet wt로 나타났다. 2월초부터 유실된 총

길이와 중량(A-total)은 각각 230.0 cm 및 125.8 g wet wt였다. 유실된 총길이와 중량을 성장한 총길이와 중량에 대한 비로 나타내 볼 때, 그 값은 각각 0.59 및 0.32로 나타났다.

성장률과 환경요인과의 관계

성장률을 토대로 구한 엽상부의 절대성장률(AGR)은 뚜렷한 계절성을 보였다. 길이의 성장률은 3월말에 $3.60 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$ 로 최대에 이르렀다. 3월말 이전에는 성장률이 지속적으로 증가하였으나, 3월말 이후로는 지속적으로 감소하였다. 7월의 성장률은 $0.77 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$ 이하로 대단히 낮았다. 중량의 절대성장률은 길이의 성장률과는 다른 변화를 보였다. 성장률은 3월말까지는 급속히 증가하였으나 3월부터 5월까지는 $3.19 \sim 3.80 \text{ g wet wt} \cdot \text{d}^{-1}$ 로 완만하게 증가하였다. 이후 성장률은 지속적으로 감소하였고, 7월말에는 $0.35 \text{ g wet wt} \cdot \text{d}^{-1}$ 의 낮은 값을 보였다(Fig. 3a). 엽상부의 끝 부분에서 일어나는 길이의 절대유실률(AAR)은 3월까지 $0.666 \sim 0.846 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$ 의 낮은 값을 보였으나, 5월 이후에는 $1.38 \sim 1.78 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$ 로 높았다. 유실률은 4월에 $2.18 \text{ cm} \cdot \text{d}^{-1}$ 로 최대치를 보였다. 중량의 절대유실률은 시간경과에 따라 지속적으로 증가하였다. 최대 유실률은 7월말에 $2.61 \text{ g wet wt} \cdot \text{d}^{-1}$ 였다(Fig. 3b). 이상으로 보아, 5월 이전까지는 성장점에서의 성장률이 끝부분에서 일어나는 유실량보다 많아 엽상부에 물질이 축적되는 성장기라고 볼 수 있으며, 5월 이후부터는 유실량이 성장량 보다 많은 노성기라고 볼 수 있다. 성장기 중에서도 3월부터 5월까지가 개체 당 물질의 축적량이 가장 많은 최적 성장기라고 판단된다.

Table 1. *Laminaria japonica*. Average actual blade length (L_t) and weight (W_t) and the amount of growth (G) and attrition (A) of sporophytes cultivated at 3 m depth on the coast of Ilkwang, Korea from December, 1995 to July, 1996. Meristematic growth was determined by using the hole-punch technique, and frond distal erosion was calculated by $A=(L_t+G)-L_0$. G and A in weight was estimated from biomass per centimeter in basal and distal part of frond at each site visit, respectively

Date	Blade length (cm)					Blade weight (g wet wt)				
	L_t	G	G -total	A	A -total	W_t	G	G -total	A	A -total
14 Dec., 1995	0.3				0.00					
4 Jan., 1996	2.4	ND		ND	0.05	ND		ND	ND	
20 Jan., 1996	4.3	ND		ND	0.18	ND		ND	ND	
8 Feb., 1996	32.1	ND	32.1 ¹	ND	6.6	ND	6.6 ¹	ND	ND	
23 Feb., 1996	45.9	24.5	56.6	10.7	14.4	4.8	0.1	0.1		0.1
13 Mar., 1996	80.8	52.2	108.7	28.0	39.8	19.8	11.4	0.2	0.2	0.3
7 Apr., 1996	150.6	90.0	198.7	48.1	133.1	79.7	31.2	1.5	1.5	1.8
28 Apr., 1996	167.1	62.8	261.5	94.4	182.6	74.7	110.8	9.1	9.1	10.9
23 May, 1996	194.5	63.6	325.0	130.6	257.2	95.1	185.6	13.7	13.7	24.6
19 Jun., 1996	194.0	38.5	363.5	169.5	289.4	74.0	280.6	34.5	34.5	59.1
11 Jul., 1996	180.8	16.9	380.5	199.7	333.0	32.6	354.6	35.9	35.9	95.0
28 Jul., 1996	154.1	3.5	384.0	230.0	255.1	6.3	387.2	30.9	30.9	125.8

¹Values assuming no distal erosion until January

다시마가 자라는 수심 3 m에서 수온과 무기질소의 총량은 Fig. 3c와 같다. 수온은 12월에 $11.2 \pm 0.1^\circ\text{C}$ 로 가장 낮았으나, 이후 서서히 증가하여 7월에는 $17.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$ 에 이르렀다. 7월부터 수온은 급속히 증가하였고, 8월의 수온은 $24.3 \pm 0.3^\circ\text{C}$ 에 이르렀다. 무기질소의 총량은 12월에 $16.7 \mu\text{g-at/l}$ 로 가장 높았고, 5월까지 시간경과에 따라 점진적으로 감소하였다. 그러나 5월부터 질소농도는 급속히 감소하였고, 7월말에는 $2.8 \pm 3.9 \mu\text{g-at/l}$ 에 불과하였다.

Fig. 3a, b, c를 종합해 볼 때, 다시마 성장률의 계절적인 변화는 수온과 질소의 농도에 의해 많은 영향을 받았던 것을 알 수 있다. 즉 5월 이후 엽체의 성장률이 둔화되고 유실량이 많아지는 것은 높은 수온과 낮은 질소농도에 의한 것으로 보인다. 반면, 2월 이전에는 낮은 수온과 높은 질소의 농도에도 불구하고 성장률이 낮은 것은 대부분 생물의 성장초기에서 나타나는 S자형의 성장양상에 의한 것으로 해석된다. 또한 3~5월에 성장률이 높은 것은 질소의 농도가 겨울철에 비해 큰 차이를 보이지 않고, 수온이 성장에 적합하였기 때문으로 판단된다. 이때의 수온은 $13 \sim 15^\circ\text{C}$ 였다.

단위 엽면적 당 습중량의 변화

단위 엽면적 당 습중량은 1월초에 $0.023 \pm 0.013 \text{ g wet wt} \cdot \text{cm}^{-2}$ 였고, 이후 시간경과에 따라 지속적으로 증가하여 7월말에 $0.192 \pm 0.041 \text{ g wet wt} \cdot \text{cm}^{-2}$ 로 최대에 이르렀다. 단위 면적 당 중량의 변동은 일차적으로 엽상부 두께의 지속적인 증가에 의

한 결과이다. 습중량에 대한 건중량의 비는 1월초에 0.027 ± 0.020 이었으나, 시간경과에 따라 지속적으로 증가하여 7월초에 0.162 ± 0.027 로 최대에 이르렀다. 이는 조직의 수분함량이 시간에 따라 변화한다는 것을 나타낸다(Table 2).

성숙률

포자낭균은 끝녹음이 강하게 일어나는 엽상부의 끝 부분에서 발생하기 시작하였다. 포자낭균은 4월초부터 관찰되었고, 이때 전체 엽상부의 면적에 대한 포자낭균의 면적 비(RSABA)는 약 0.014였다. 4월말부터 5월까지는 상부에서 형성된 포자낭균이 강한 끝녹음에 의해 사라짐에 따라 그 값은 0.01 이하로 감소하였다. 6월부터는 포자낭균이 엽체의 하부에서 줄무늬 형태로 나타났고, 줄무늬는 다시 전체로 확산되어 RSABA는 크게 증가하였다. 엽체가 붕괴되어 부착판에서 탈락되기 직전인 7월말에 그 값은 0.034 ± 0.068 로 최대에 이르렀다(Fig 4a). 이로 보아, 다시마의 성숙은 일정한 연령에 도달한 이후에 이루어짐을 알 수 있었다.

4월에 크기별 RSABA를 조사한 결과, RSABA는 엽장에 대해 낮은 상관($r=0.31$)을 보였으나, 개체의 크기가 증가함에 따라 높아짐을 볼 수 있었다($p < 0.001$). 반면, 엽장 120 cm 이하인 개체들의 RSAB는 0으로 엽체들이 전혀 성숙하지 않았다(Fig. 4b). 이점은 다시마가 일정한 연령에 도달하여야만 성숙한다는 것을 나타내지만, 성숙연령에 도달한 개체 중에서도 일정한 크기에 도달한 개체만이 성숙한다는 것을 나타낸다.

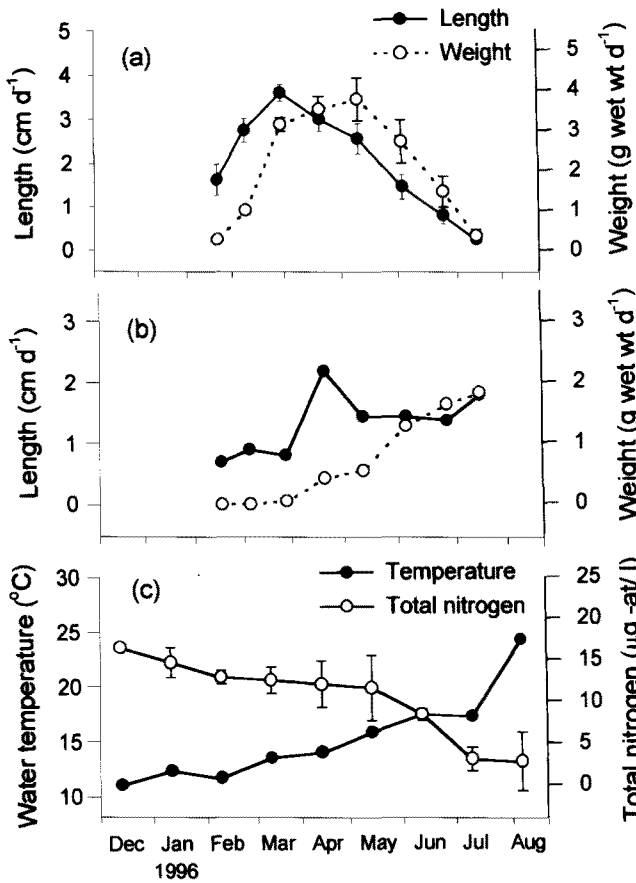


Fig. 3. *Laminaria japonica*. Seasonal variations in meristematic growth rates (a), attrition rates (b), and water temperature and total nitrogen content (c) at 3 m depth on the coast of Ilkwang, Korea. Vertical bar means standard deviation.

Table 2. *Laminaria japonica*. Seasonal variability of weight per unit blade area (g wet wt · cm⁻²) and dry/wet weight ratios from January to July, 1996

Date	weight per unit area	dry/wet weight ratio
4 Jan., 1995	0.023±0.013	0.027±0.020
20 Jan., 1996	0.031±0.008	0.057±0.033
8 Feb., 1996	0.038±0.019	0.105±0.055
23 Feb., 1996	0.048±0.023	0.106±0.008
13 Mar., 1996	0.071±0.026	0.110±0.034
7 Apr., 1996	0.099±0.029	ND
28 Apr., 1996	0.124±0.036	0.131±0.052
23 May, 1996	0.156±0.030	0.146±0.026
19 Jun., 1996	0.175±0.024	0.151±0.027
11 Jul., 1996	0.182±0.029	0.162±0.027
28 Jul., 1996	0.192±0.041	0.154±0.024

개체수 변화

포자체의 수는 양성 후 지수 함수적으로 감소하였다. 양성 후 56일 이내에 90% 이상이 사망하였고, 이후 연령이 증가함에 따라 사망률은 감소하였다. 개체수의 변화를 $N_t = N_0 \cdot \exp(-rt)$ 식에 적합시켰을 때, 순간사망계수는 0.051로 나타났다(Fig. 5). 가입초기의 높은 사망률이 일어났던 일차적인 원인은 초식작용이었다. 초식작용의 증거는 2월 이전 초기 성장 단계에서 초식

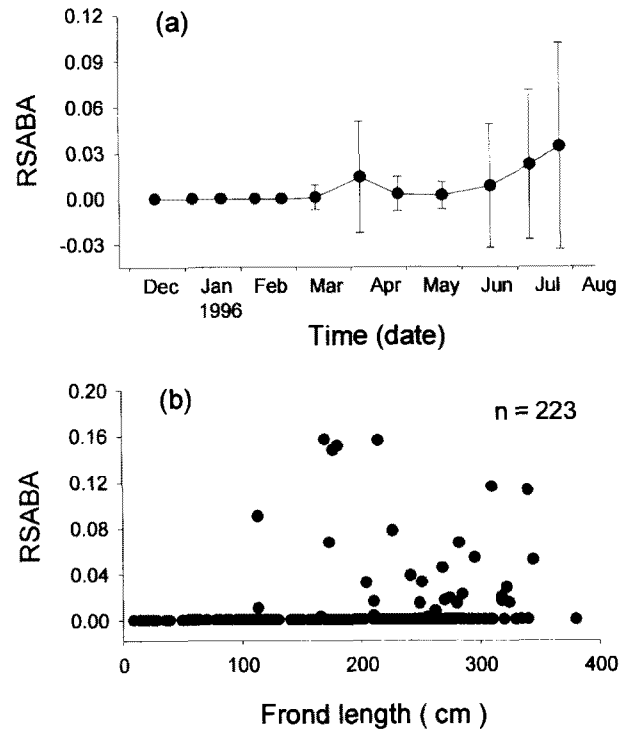


Fig. 4. *Laminaria japonica*. Seasonal variations in RSABA (ratio of sorus area to blade area) of sporophytes (a) and RSABA of individual sporophytes having different frond sizes in April (b). Vertical bar means standard deviation.

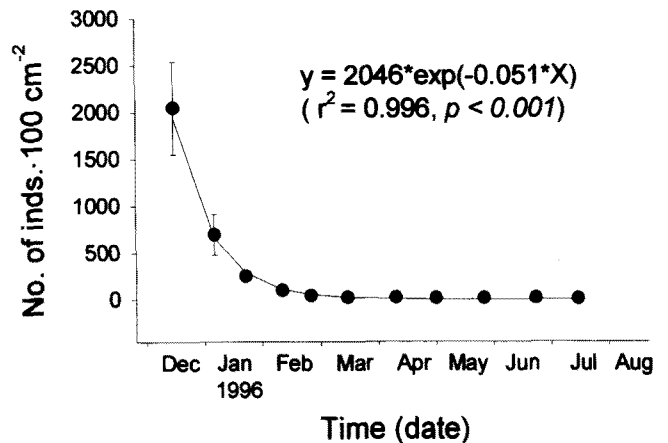


Fig. 5. *Laminaria japonica*. Survivorship of sporophytes cultivated at 3 m depth on the coast of Ilkwang, Korea. Data are mean ± 1 SD; n=4 for each data.

에 의해 엽상부의 상부가 없어진 개체들이 많이 발견된다는 것이다. 2월 이후에 일어나는 사망률의 원인은 종내 경쟁과 초식자의 복합적인 작용에 의해 일어났다. 즉 양성직후 어린 단계에서 엽상의 빈도분포는 우측으로 심하게 비대칭을 이루고 있었으나, 연령이 증가함에 따라 점차 정규분포의 형태를 이루었다. 그러나 2월까지 30 cm 이하 개체들의 빈도가 50%를 상회하였고, 7월말까지도 30 cm 이하 개체들이 출현함을 볼 수 있었다(Fig. 6). 엽체가 붕괴되기 직전까지도 엽장 30 cm이하의 개체

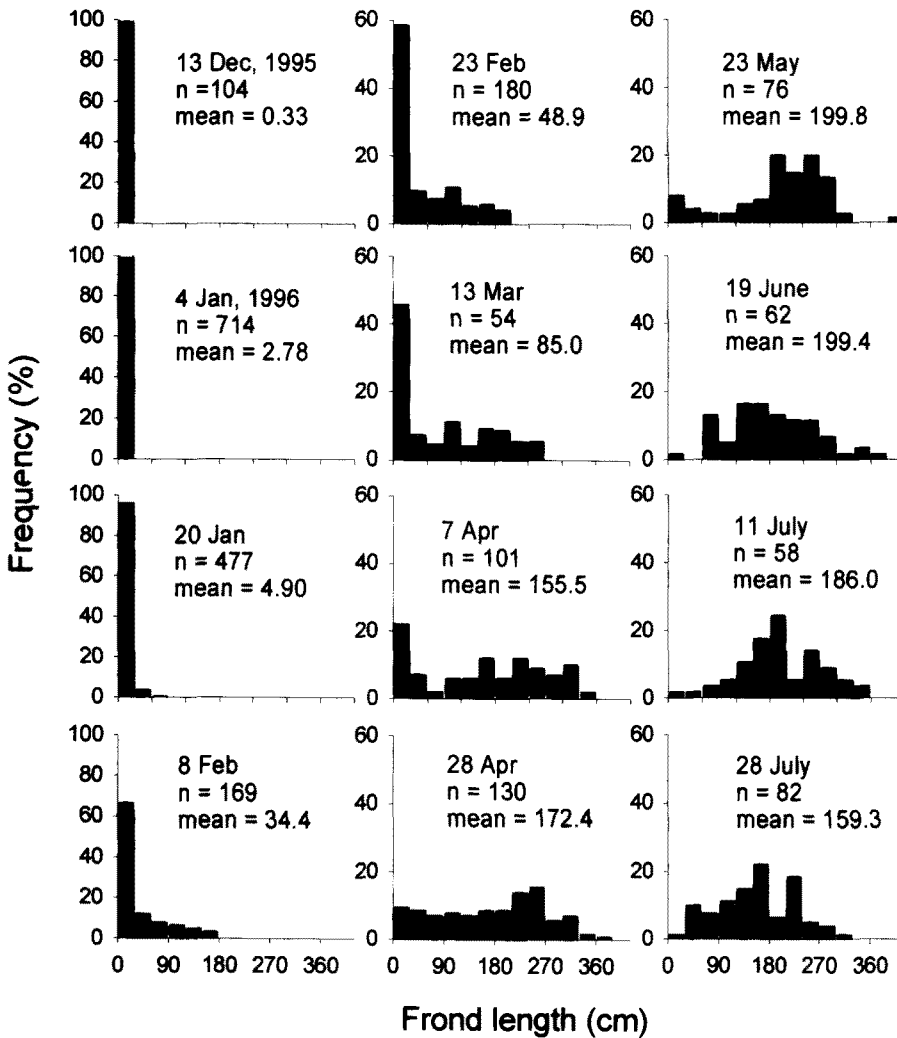


Fig. 6. *Laminaria japonica*. Size-frequency distribution of sporophytes at 3 m depth on the coast of Ilkwang, Korea. See the scale of Y axis is different.

들이 존재한다는 것은 동일한 시기에 양성된 개체군내에서도 종 내 경쟁에 따른 자원의 분배가 매우 불균형적으로 이루어지며, 사망하는 개체들의 대부분이 소형 개체들이라는 것을 나타낸다. 크기 종속적인 사망에 대한 증거는 크기별 사망률에 대한 실험 결과에서 볼 수 있다. 즉 2월부터 4월 사이에 엽장 100~150 cm의 사망률은 7% 이하였으며, 3월 이후로는 사망하는 개체가 없었다. 엽장 30~80 cm의 사망률 또한 15% 이하였으며, 4월 이후로 사망하는 개체가 없었다(Fig. 7). 이렇듯 크기 30 cm 이상인 개체들의 생존율이 85% 이상이라는 것은 역설적으로 이 보다 작은 개체들이 대부분 사망한다는 것을 나타내며, 이 시기 동안에도 초식 당한 흔적을 지닌 소형 개체들이 흔하게 발견 된다.

생물량과 생산량

생물량의 변화와 소실량 합산법을 이용하여 추정된 연간 생산량은 Table 3과 같다. 생물량은 비록 개체수가 감소하더라도 개체 당 평균중량이 증가함에 따라 지속적으로 증가하였고, 7 월초에 최대 285.6 kg wet wt · m⁻²에 이르렀다. 조사기간 동안 증가한 생물량의 총합(Σ ΔB)은 285.5 kg wet wt · m⁻²였으며, 이 기간 중 사망한 개체들의 총중량(Σ E)은 371.7 kg wet

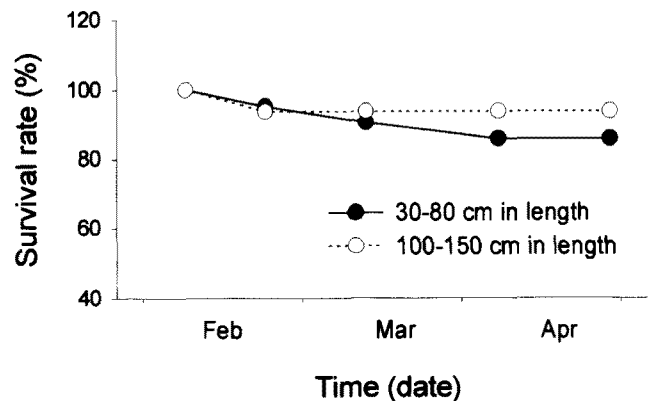


Fig. 7. *Laminaria japonica*. Comparison of survival rates between two size groups of sporophytes.

wt · m⁻²로 나타났다. 엽체의 끝부분에서 일어나는 유실량의 총합(Σ A)은 101.5 kg wet wt · m⁻²였다. 각 매개변수들의 합으로 구한 조사기간중의 생산량(annual production)은 758.7 kg wet wt · m⁻²였고, 이는 생물량의 최대치인 285.6 kg wet wt · m⁻²에 비해 2.7배에 높은 값이었다.

Table 3. *Laminaria japonica*. Biomass and annual production of sporophytes cultivated at 3 m depth on the coast of Ilkwang, Korea; W_t = mean frond weight (g wet wt) at time t, N_t =No. of individuals per square meter at time t, B_t =biomass (kg wet wt \cdot m⁻²) at time t, ΔB_t =increment of biomass between time t-1 and time t, E_t =weight loss by mortality between time t-1 and time t, A_t =weight loss by attrition between time t-1 and time t

Date	W_t	N_t	B_t	ΔB_t	E_t	A_t
14 Dec., 1996	0.00	204650	0.1			
4 Jan., 1996	0.05	69388	3.4	3.3	3.3	
20 Jan., 1996	0.18	25025	4.4	1.1	5.0	
8 Feb., 1996	6.57	9715	63.8	59.3	51.6	
23 Feb., 1996	14.4	3858	55.5	-8.3	61.4	0.5
13 Mar., 1996	39.8	2060	82.0	26.4	48.7	0.6
7 Apr., 1996	133.1	1606	213.8	131.9	39.2	2.98
28 Apr., 1996	182.67	1311	239.4	25.6	46.6	13.2
23 May., 1996	257.2	1085	279.0	39.6	49.7	16.4
19 June., 1996	289.4	963	278.6	-0.5	33.5	35.3
11 Jul., 1996	333.0	858	285.6	7.0	32.7	32.6
total annual production				285.5	371.7	101.5
production to maximum biomass ratio (P:B)						758.7 2.7:1

토 의

일광 연안에서 나타난 다시마의 성장양상은 일본 北海島에서 축성양식한 개체들의 성장양상과 매우 유사하다(Sanbonsuga, 1978, 1984; Sanbonsuga and Torii, 1973, 1974; Torkko *et al.*, 1987; Matsuoka *et al.*, 1991). 이들 연구에서도 엽체의 크기는 시간변화에 따라 S자 형태의 점근선적으로 변화하며, 6월 이후로는 그 크기가 감소한다. 물론 이 크기는 시간 t까지의 성장점에서 성장한 양에서 끝부분의 유실량을 제외한 절대순성장량이다. 본 연구의 Table 1에 나타난 길이자료(L_t)를 이용하여 절대순성장률을 계산하면 3월 13일에서 4월 7일 사이의 성장률이 2.79 $\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$ 로 가장 높고, 이 시기를 중심으로 성장률이 증감하는 것을 볼 수 있다. 이 값은 일본 有明海에 이식한 일년생 다시마(四井·西川, 1968)의 최대 성장률(4월초, 4.06 $\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$)에 비해 대단히 낮은 값이다. 이러한 차이는 각 연구해

역이 가지는 고유한 환경 특성의 작용에 의한 것으로 생각된다. 四井·西川(1968)의 결과에서는 수온 또는 질소량에 대한 자료가 제시되지 않아 본 조사지역과 환경특성의 차이를 직접 비교하기 어렵다. 그러나 다시마의 성장이 해역의 환경에 따라 달라질 수 있다는 것은 동일한 시기에 서로 다른 지역에 이식한 다시마의 성장이 지역에 따라 많은 차이를 나타낸다는 점에서 찾아 볼 수 있다(Sanbonsuga, 1978, 1984; Sanbonsuga and Torii, 1973, 1974).

본 연구에서 성장점에서 자란 조직의 길이(G)로 계산한 절대 성장률은 3월 13일에서 4월 7일 사이에 3.6 $\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$ 로 최대에 이르렀다. 이 값은 Table 4에 제시된 북대서양 연안의 *L. longicruris*와 *L. saccharina*의 최대 성장률(1.0~3.4 $\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$)에 비해 높고, 최대 성장률을 보이는 시기 또한 1~2개월 빠르다. 이러한 차이는 본 연구의 대상종이 양식 다시마라는 것이다. 다시마에 대해 성장점에서 자라는 조직의 양으로 성장률을 조사

Table 4. Comparison of maximum growth rates in Laminarian species

Species	Location	Month	Growth rate ($\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$)	Source
<i>L. longicruris</i>	Nova Scotia, Canada	May/June	1.0	Chapman & Craigie (1977)
<i>L. longicruris</i>	Nova Scotia, Canada	May/June	1.0	Gerard & Mann (1979)
<i>L. longicruris</i>	Quebec, Canada	June	2.3	Gendron (1985)
<i>L. longicruris</i>	Quebec, Canada	June/July	3.4	Anderson <i>et al.</i> (1981)
<i>L. longicruris</i>	Long Island Sound, USA	May	2.5	Egan & Yarish (1990)
<i>L. saccharina</i>	Scotland	April	1.7	Parke (1948)
<i>L. saccharina</i>	Long Island Sound, USA	May	1.1	Lee and Brinkhuis (1986)
<i>L. japonica</i>	Ilkwang, Korea	March	3.6	Present study

Table 5. Comparison of production estimates for Laminarian species

Species	production (kg wet wt · m ⁻² · yr ⁻¹)	biomass (kg wet wt · m ⁻²)	P:B	site	source
<i>L. longicruris</i>	14.2	1.37	10.4	Nova Scotia, Canada	Mann(1972)
<i>L. longicruris</i>	8.6-11.9	-	2.7-1.6	Nova Scotia, Canada	Gerard and Mann (1979)
<i>L. longicruris</i>	4.4	1.3	3.4	Nova Scotia, Canada	Smith (1987)
<i>L. digitata</i>	2.4	1.9	1.3	Nova Scotia, Canada	Smith (1987)
<i>L. longicruris</i>	10.6	2.2-24.0	-	Long Island Sound, USA	Egan and Yarish (1990)
<i>L. japonica</i>	758.7	285.6	2.7	Ilkwang, Korea	Present study

한 연구는 본 연구를 제외하고 없다. 그러나 앞서 언급한 다시마의 절대순성장률이 최대 4.06 cm · d⁻¹에 이른다는 점을 볼 때(四井 · 西川, 1968), 성장점에서의 성장률은 이 보다 더 클 것이며, 양식장의 환경조건에 따라 성장률은 많은 차이가 있을 것으로 추측된다.

다시마속 식물에서 시간에 따른 성장률의 변화는 개체를 둘러싼 환경요인의 계절변화와 매우 밀접한 관계가 있다. 특히 지금까지의 연구에서는 성장과 질소농도의 변화간에 상관관계를 찾아 하려는 노력들이 많았고, 계절적인 성장은 해수중의 질소농도와 높은 상관관계를 가지고 있다고 보고하였다(Chapman and Craigie, 1977; Gagn *et al.*, 1982; Chapman and Lindley, 1980; Gendron, 1989). 또한 Wheeler and Weindner(1983)는 *L. saccharina*에서 해수 중의 질소농도는 체내의 질소고정효소의 활성도를 높여 성장률을 증가시킨다고 하였다. 다시마의 경우에도 해수중의 질소농도가 5월 이후로 급속히 감소함으로써 엽체의 성장을 저하하고 유실량의 증가에 많은 영향을 미쳤던 것으로 판단된다. 물론 이 시기동안의 성장률 감소에는 질소농도만 작용한 것이 아니라, 수온 또한 많은 영향을 미쳤다고 생각된다. 다시마의 성장적온에 대해 지금까지 보고된 자료는 없지만, Bolton and Lünning(1982)이 보고한 다시마속 식물의 성장적온이 10~15°C임을 고려해 볼 때, 일광 연안에서 5월 이후 수온이 16°C 이상으로 상승하는 것은 다시마의 성장률을 억제하는 한 요인이 되었을 것이다. 반면, 3월 이전에는 질소농도가 높고 수온이 낮았음에도 절대성장률이 낮았던 것은 엽체의 크기가 작음으로 인해 개체 당 축적되는 물질의 양이 적었기 때문이다.

다시마의 유실량은 엽체가 노성함에 따라 증가하는 것으로 나타났다. 성장기간 중 유실되는 총길이는 생장점에서 증가한 총길이의 59%였다. 연령증가에 따른 유실량의 증가는 Scotland의 *L. saccharina*(Parke, 1948)와 Canada Quebec의 *L. longicruris*(Gendron, 1989)에서도 볼 수 있다. 일광연안에서 7개월간 양성시킨 다시마의 총성장량에 대한 유실량의 비는 *L. saccharina*(30~40%)와 *L. longicruris*(38%)에 비해 대단히 높다. 이러한 차이는 다시마를 축성 양식하는 본 조사의 경우와는 달리 *L. saccharina*와 *L. longicruris*는 다년생으로 일 년째 성장단계에서는 엽체가 다량으로 유실되지 않기 때문이다.

포자체의 성숙은 엽체의 계절적인 성장, 연령, 형태, 그리고 탄소와 질소의 함량과 같은 여러 가지 요인이 복합적으로 연관되어 일어나는 생물학적 현상이다(Kain, 1979). *L. saccharina*에서 엽체는 생장점에서 형성된 조직이 새롭게 자란 조직에 의해 상부로 이동한 후에만 성숙하며, 형성된 조직이 생장점에서 상부로 이동하기까지 소요되는 기간은 약 6개월이다(Parke,

1948). 일본 北海島에 분포하는 *L. longicruris*의 경우에는 크기 5 cm 미만의 엽체가 5개월 정도 성장하여만 포자낭관을 가지며(Kawashima, 1972), 본 연구에서도 양성 후 약 4개월 이후부터 성숙한 개체들이 출현하였다. 이것은 다시마의 성숙은 일정한 연령에 도달하여야만 이루어진다는 것을 나타낸다. 그러나 다시마의 성숙이 반드시 연령에 종속적인 것만은 아니다. 4월에 조사한 크기별 RSABA는 엽체에 대해 비록 낮은 상관관을 갖지만, 개체의 크기가 증가함에 따라 높아짐을 볼 수 있었다. 반면, 엽장 120 cm 이하의 소형 개체들은 전혀 성숙하지 않았다(Fig. 4). 특히 Fig. 6에서 나타나는 것처럼 동일한 시기에 가입하였더라도 종내 경쟁에 의해 자원을 거의 배분 받지 못해 소형개체들이 존재하는 개체군에서는 엽체의 성숙은 크기 종속적으로 일어날 가능성이 더욱 높아질 것으로 판단된다. 따라서 일광 연안에서 다시마의 성숙은 연령 종속적인 특성을 보이는 것과 동시에 크기 종속적으로 이루어질 가능성을 배제할 수 없다.

일광 연안에 양성한 다시마의 개체수는 지수함수적으로 감소하였다. 순간사망계수는 0.051로 *L. longicruris*의 0.058(Kawashima, 1972)과 매우 유사하며, 56일 이내에 90% 이상이 사망한다는 점 또한 이 결과와 유사하다. 성장 초기에 발생하는 높은 사망률은 초식작용이라고 판단되며, 이 시기에는 초식 당한 개체들이 흔하게 발견된다. 일본 北海島에서 축성양식되는 다시마에서는 특히 단각류(*Ceinina japonica*)에 의한 초식작용이 심각하다고 알려져 있다(Sanbonsuga, 1984). 반면, 엽체의 크기가 35.4 cm에 이르는 2월 이후의 사망은 종내 경쟁과 초식자의 복합적인 작용에 의한 것으로 볼 수 있다. 특히 사망하는 개체들이 종내 경쟁에 의해 자원의 분배받지 못한 소형개체들임을 볼 때, 다시마에서 사망률은 크기 종속적으로 일어날 수 있음을 강하게 시사한다. 종내 경쟁에 의한 사망은 "dominance and suppression hypothesis"에 의해 이미 잘 알려져 있다. 즉 하나의 cohort내에서도 어린 포자체 단계에서 일부 개체들이 유전적인 차이, 가입시기, 미소환경의 차이에 의해 가입 초기부터 일찍 자라며, 크기가 작은 개체들은 초식압과 같은 스트레스에 의해 사망한다고 보고되어 있다(Schmitt *et al.*, 1987).

본 조사에서 나타난 다시마의 생물량과 생산량은 기존에 보고된 값에 비해 대단히 높았다(Table 5). 이러한 차이는 연구 대상의 차이에 의한 것으로 생각된다. 본 조사에서는 실내배양을 통해 0.33 cm의 크기로 성장시킨 포자체를 조사대상으로 삼았으나, 기존의 연구에서는 자연 군집에 가입하는 개체들을 조사대상으로 삼았다. 실내 배양된 어린 포자체의 생존율은 다양한 초식자와 경쟁자들이 밀생하는 자연 군집에 가입하는 개체들에 비해 대단히 높다. 그 예로, 본 연구에서는 7월말까지 생

존하는 개체수가 858 개체 · m²였으나, 자연군집에서는 가입된 수백 만개의 어린 포자체에서 눈으로 식별할 크기로 성장하는 개체는 단지 40 개체 · m²에 불과하다. 그리고 이중에서도 성체로 자랄 수 있는 개체는 단지 1.2~24 개체 · m²에 지나지 않는다(Chapman, 1984). 일반적으로 실내배양 후 양성된 다시마의 밀도는 대단히 높다. 충분히 성장한 개체를 기준하여 5 cm 굵기의 양성줄에 부착하는 개체수는 최대 200 개체 · m⁻¹에 이른다(Sanbonsuga *et al.*, 1987).

생산량 및 생물량과 마찬가지로 본 조사에서 나타난 P:B 값 또한 기존의 결과와 다소 차이를 보였다. P:B 값은 기존의 결과들간에도 많은 차이를 보이며, 이러한 차이는 생산량을 추정하는 방법이 서로 다르기 때문이다(Smith, 1987). Smith(1987)를 제외한 대부분의 연구에서는 천공법으로 구한 길이의 성장량에 기부에서 측정된 무게자료를 곱하여 중량의 증가량을 구하고, 이 값을 토대로 생산량을 구하였다(Mann, 1972; Mann and Kirkman, 1981; Egan and Yarish, 1990). 그러나 천공법은 길이 성장을 측정하는 데에는 유용한 방법이 될 수 있지만, 엽상부에서 증가되는 총중량을 직접적으로 반영할 수 없다(Mann and Kirkman, 1981). 또한 이 방법은 특별히 조사대상으로 정한 적은 수의 표본으로부터 얻어진 값을 이용하기 때문에 연령이 동일하고 크기가 유사한 개체군에서는 유용하나, 본 연구와 같이 다양한 크기가 존재하는 집단의 중량변화를 대표할 수 없다고 판단된다. 그럼에도, 지금까지 다시마속 식물의 생산량 추정에 이 방법을 주로 적용한 것은 수중에서 짧은 잠수 시간 동안 대상 개체군의 사망률, 유실량 등 생산량 추정에 필요한 매개변수를 정확하게 추정하기 어려웠기 때문이라고 생각된다. 반면 본 조사에서는 부착관으로 실험하여 이들 매개변수를 비교적 손쉽게 추정할 수 있었고, 육상식물에서 흔히 적용되는 소실량 합산법을 이용하였기 때문에 기존의 연구에 비해 추정된 P:B 값이 보다 정밀할 것으로 사료된다.

참고문헌

- 농림수산부, 1996. 농수산통계연보. pp. 249-426.
- 장창익, 1991. 수산자원생태학. 우성문화사, 서울, pp. 194-202.
- 해양연구소, 1994. 영동화력발전소인근 어촌계 공동어장조사. BSPI 00181-692-2, pp. 439-482.
- Anderson, M.R., A. Cardinal and J. Laroche, 1981. An alternate growth pattern for *Laminaria longicruris*. *J. Phycol.*, **17**: 405-411.
- Bolton, J.J. and K. L. ning, 1982. Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture. *Mar. Biol.*, **66**: 89-94.
- Chapman, A.R.O., 1984. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in Southwestern Nova Scotia. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **78**: 99-109.
- Chapman, A.R.O. and J.S. Craigie, 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.*, **40**: 197-205.
- Chapman, A.R.O. and J.E. Lindley, 1980. Seasonal Growth of *Laminaria solidungula* in the Canadian High Arctic in relation to irradiance and dissolved nutrient concentrations. *Mar. Biol.*, **57**: 1-5.
- Egan, B. and C. Yarish, 1990. Productivity and life history of *Laminaria longicruris* at its southern limit in the western Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **67**: 263-273.
- Gagné, J.A., K.H. Mann and A.R.O. Chapman, 1982. Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicruris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. *Mar. Biol.*, **69**: 91-101.
- Gendron, L., 1985. Conversion of blade length increments into biomass production estimates in *Laminaria longicruris*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**: 33-37.
- Gendron, L., 1989. Seasonal growth of the kelp *Laminaria longicruris* in Baie des Chaleurs, Quebec, in relation to nutrient and light availability. *Bot. Mar.*, **32**: 345-354.
- Gerard, V.A. and K.H. Mann, 1979. Growth and production of *Laminaria longicruris* (Phaeophyta) populations exposed to different intensities of water movement. *J. Phycol.*, **15**: 33-41.
- Hasegawa, Y., 1971. Forced cultivation of *Laminaria*. Proc. Intl. Seaweed Symp., **7**: 391-393.
- Hunt, R., 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold, London, 248 pp.
- Kain, J.M., 1975. The biology of *Laminaria hyperborea*. VII. Reproduction of the sporophyte. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **55**: 567-582.
- Kain, J.M., 1979. A view of the genus *Laminaria*. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **17**: 101-161.
- Kawashima, S., 1972. A study of life history of *Laminaria angusta* Kjellm. var. *longissima* Miyabe by means of concrete block. In: Contributions to the Systematics of Benthic Marine Algae of North Pacific, edited by Abbott, I.A. and M. Kurogi, Kobe, Japan, pp. 93-109.
- Krebs, C.J., 1978. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Harper international edition, New York, 678 pp.
- Lee, J.A. and B.H. Brinkhuis, 1986. Reproductive phenology of *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. (Phaeophyta) at the southern limit of its distribution in the northwestern Atlantic Ocean. *J. Phycol.*, **22**: 276-285.
- Mann, K.H., 1972. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Mar. Biol.*, **14**: 199-209.
- Mann, E.H. and H. Kirkman, 1981. Biomass method for measuring productivity of *Ecklonia radiata*, with the potential for adaptation to other large brown algae. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **32**: 297-304.
- Matsuoka, M., M. Ohno and T. Akizuki, 1991. Growth of transplanted *Laminaria japonica* Areschoug in the culture ground of the Naruto Straits in temperate waters. *Suisanzoshoku*, **39**: 267-271.
- Parke, M., 1948. Studies on the British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **27**: 651-709.
- Sanbonsuga, Y., 1978. On the morphological characteristics of *Laminaria japonica* var. *japonica* studied by transplanting experiments II. On the varieties of *Laminaria japonica*

- Areschoug. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, **43**: 79–88.
- Sanbonsuga, Y., 1984. Studied on the growth of forced *Laminaria*. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, **49**: 1–76.
- Sanbonsuga, Y., Y. Machiguchi and N. Saga, 1987. Productivity estimation and evaluation of the cultivation factors in biomass production of *Laminaria*. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, **51**: 45–50.
- Sanbonsuga, Y. and S. Torii, 1973. On the morphological characteristics of *Laminaria japonica* var. *japonica* studied by transplanting experiments I. On local forms of *Laminaria japonica* var. *japonica*. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, **39**: 61–82.
- Sanbonsuga, Y. and S. Torii, 1974. On the local variation of morphological characteristics in *Laminaria japonica* Areschoug var. *japonica*. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, **40**: 48–59.
- 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.
- Smith, B.D., 1987. Comparison of productivity estimates for *Laminaria* in Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquatic. Sci.*, **45**: 557–562.
- Torkko, K.C., T. Ioriyama, Y. Aruga and K. Iwamoto, 1987. Growth of *Laminaria japonica* Areschoug transplanted in Tyoko Bay far from its natural habitat. *Jpn. J. Phycol.*, **35**: 10–18.
- Wheeler, W.N. and W. Weindner, 1983. The effects of external inorganic nitrogen concentration on the metabolism of growth and activities of key carbon and nitrogen assimilatory enzymes of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) in culture. *J. Phycol.*, **19**: 91–96.
- Yotsui, Y. and H. Nishikawa, 1968. On the growth of *Laminaria japonica* at Ariake Sea. *Suisanzoshoku*, **15**: 23–32.
- Zar, J.H., 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc., New Jersey, 718 pp.
- 四井敏雄, 西川博, 1968. 有明海におけるマコムブの成長について水産増殖, **15**: 99–119.

1999년 3월 18일 원고 접수

1999년 6월 25일 수정본 채택