



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

박사학위논문

큰열매모자반, *Sargassum macrocarpum*의
번식생물학적 연구

제주대학교 대학원

해양생명과학과

고 신 자

2021년 8월

큰열매모자반, *Sargassum macrocarpum*의 번식생물학적 연구

지도교수 이 영 돈

고 신 자

이 논문을 이학 박사 학위 논문으로 제출함

2021년 8월

고신자의 이학 박사 학위 논문을 인준함

심사위원장	하 동 수	
위 원	여 인 규	
위 원	이 경 준	
위 원	박 상 율	
위 원	이 영 돈	

제주대학교 대학원

2021년 8월

**Study on the reproductive biology of
Sargassum macrocarpum (Fucales, Phaeophyta)**

Shin Ja Ko

(Supervised by professor Young Don Lee)

**A THESIS SUBMITTED IN PARTIAL
FULFILLMENT OF THE REQUIREMENT FOR THE DEGREE
OF DOCTOR OF PHILOSOPHY**

August 2021

**DEPARTMENT OF MARINE LIFE SCIENCE
GRADUATE SCHOOL
JEJU NATIONAL UNIVERSITY**

목 차

Abstract	i
List of figures	vii
List of tables	xii
I. 서론	1
II. 재료 및 방법	5
1. 큰열매모자반의 형태적 특징과 분류적 위치	5
1) 형태적 특징	5
2) 유전자 정보를 이용한 분자 종 동정	6
2. 큰열매모자반의 생장 패턴과 군집분석	8
1) 서식환경 분석	8
2) 생장 패턴과 군집분석	9
3) 형태와 형질 분석	9
3. 큰열매모자반의 번식시기와 자원배분	10
1) 생식엽장지수(RFLI), 생식엽중량지수(RFWI)	10
2) 성숙유효적산수온(Degree-days for the maturation)	10
3) 큰열매모자반의 자원배분(Resource allocation)	10
4. 큰열매모자반의 생식기관 형성과 성숙 특성	11
5. 큰열매모자반의 배우자 방출과 수정	12
1) 난과 정자 방출 유도	12
2) 종자(germling) 생산	13
6. 큰열매모자반의 배 발생과 종자의 발달 과정	14
7. 배양 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 발달	15
8. 부착기질 종류와 환경에 따른 종자의 생장과 착생	16
9. 큰열매모자반의 대량 생산과 환경적응 특성	17

1) 큰열매모자반의 종자의 실내 대량 배양	17
2) 수심에 따른 큰열매모자반 종자의 생장	17
3) 큰열매모자반 종자의 야외 양성	18
10. 통계분석	18
III. 결과	19
1. 큰열매모자반의 형태적 특징과 분류적 위치	19
1) 형태적 특징과 생활사	19
2) 유전자 정보를 이용한 분자 종 동정	23
2. 큰열매모자반의 생장 패턴과 군집 변화	24
1) 큰열매모자반의 서식환경	24
2) 큰열매모자반의 생장 패턴	26
(1) 형태와 형질 변화	26
(2) 생장 패턴	28
3) 큰열매모자반의 군집 변화	32
3. 큰열매모자반의 번식시기와 자원배분	33
1) 생식엽장지수(RFLI), 생식엽증량지수(RFWI)	33
2) 성숙유효적산수온(Degree-days for the maturation)	34
3) 큰열매모자반의 자원배분(Resource allocation)	35
4. 큰열매모자반의 생식기관 형성과 성숙 특성	36
1) 생식기관의 형성과정	36
(1) 생식기소(生殖器巢, conceptacle)의 분화	38
(2) 장란기(藏卵器, oogonium) 발달	42
(3) 장정기(藏精器, antheridium) 발달	45
2) 생식기탁(receptacle)의 성숙 특성	48
(1) 암생식기탁의 성숙	48
(2) 수생식기탁의 성숙	49
(3) 생식기탁의 성장지수(Receptacle growth index, RGI)	50
(4) 생식기탁과 방출한 난의 개수	51

(5) 생식기간 생식엽장지수(RFLI)와 생식엽중량지수(RFWI)	52
(6) 생식기간 큰열매모자반 서식지의 수온과 광주기	54
5. 큰열매모자반의 배우자 방출과 수정	55
1) 난 방출 유도	55
(1) 수온에 따른 난 방출 유도	55
(2) 광량에 따른 난 방출 유도	58
2) 정자 방출 유도	60
(1) 수온에 따른 정자 방출 유도	60
(2) 광량에 따른 정자 방출 유도	61
3) 종자(germling) 생산	62
6. 큰열매모자반의 배 발생과 종자의 발달 과정	63
1) 배(embryo) 발생과정	63
2) 종자(germling)의 발달 과정	67
7. 배양 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 발달	69
1) 수온에 따른 종자의 발달	69
2) 광량에 따른 종자의 발달	75
3) 광주기에 따른 종자의 발달	81
8. 부착기질 종류와 환경에 따른 종자의 성장과 착생	88
1) 수온에 따른 종자의 성장과 착생	88
(1) 종사줄과 수온에 따른 종자의 성장과 착생	88
(2) 현무암과 수온에 따른 종자의 성장과 착생	92
2) 광량에 따른 종자의 성장과 착생	95
(1) 종사줄과 광량에 따른 종자의 성장과 착생	95
(2) 현무암과 광량에 따른 종자의 성장과 착생	99
3) 광주기에 따른 종자의 성장과 착생	102
(1) 종사줄과 광주기에 따른 종자의 성장과 착생	102
(2) 현무암과 광주기에 따른 종자의 성장과 착생	106
9. 큰열매모자반의 대량 생산과 환경적응 특성	109
1) 큰열매모자반 종자의 실내 대량 배양	109

2) 수심에 따른 큰얼매모자반 종자의 생장	113
3) 큰얼매모자반 종자의 야외 양성	117
IV. 고찰	121
V. 요약	134
VI. 참고문헌	139

Abstract

Sargassum macrocarpum is a perennial species with a lifespan of more than 9 years and is widely inhabited in Korea and Japan. *S. macrocarpum* population forms canopies to provide habitat and spawning grounds for biological resources. These canopies also play an important ecological role as large-scale high-productivity biomass. In addition, *S. macrocarpum* extract is recently founded as a marine bioresource that promotes neurite growth and anti-inflammatory effects. Despite its positive health effects, there is limited biological data related to characteristics of *S. macrocarpum* that hinder the management, protection, as well as ecological and industrial utilization of the diminishing *Sargassum* population. Therefore, this study aims to provide information on reproductive biological research of *Sargassum* that can be utilized in *Sargassum* resource creation and aquaculture technology development. This study investigated an assessment of the ecology and reproductive characteristics of the *S. macrocarpum* population inhabiting the Jocheon coast of Jeju Island, Korea from April 2018 to October 2020.

1. Morphological classification characteristics of *S. macrocarpum*

S. macrocarpum has conical attachments, erect stems, and several main branches growing from the stem with denticle protuberances on both edges of the main stem. Leaves have serrated or double-serrated whereas the air bladder is spherical or elliptical with mucronate or coronal leaf. While the shape of the female receptacle is flat, it can also be either spatulate or ob lanceolate. The male receptacle is linear.

2. Growth pattern and population change of *S. macrocarpum*

The total length and weight of *S. macrocarpum* were the highest in June (135.3 cm, 2.5 kg wet-wt m⁻²) of 2018 and May (132.3cm, 3.6 kg wet-wt m⁻²) of 2019. The lowest values were found in August (water temperature 25.0°C) and September

(water temperature 23.5°C) of 2018 at 0.3 kg wet-wt m⁻². The average density and biomass of the *S. macrocarpum* population were 4.6 individuals m⁻² and 4.6 kg wet-wt m⁻².

3. Reproductive period and resource allocation of *S. macrocarpum*

Based on the evaluation of the growth and reproductive period of *S. macrocarpum*, the vegetative frond of the *S. macrocarpum* grew from October (water temperature 20.7°C) to January (water temperature 14.5°C), and reproductive frond grew from February (water temperature 14.1°C) to April (water temperature 16.1°C). Further, the maturation period of the receptacle was from May (water temperature 18°C) to June (water temperature 19.3°C), followed by the reproduction period was from June (water temperature 19.3°C) to July (water temperature 22.9°C). Consequently, the reproductive frond length index (RFLI) and reproductive frond weight index (RFWI) of *S. macrocarpum* were the highest during the reproduction period in July 2018 (RFLI 54.5, RFWI 62.3) and June 2019 (RFLI 62.3, RFWI 76.4). The maturation for *S. macrocarpum* is induced at 726.3 ± 105.6 °C days, and the average vegetative allocation index and reproductive allocation index from May 2018 to July 2019 were VAI 63.9 and RAI 36.1, respectively, indicating a high resource allocation for vegetative growth.

4. Reproductive organs formation and maturation characteristics of *S. macrocarpum*

S. macrocarpum is dioecious, and eggs and sperm are produced from the oogonium and antheridium of the conceptacle formed in the receptacle. It is noted that the oogonium and antheridium are created in the wall cells of the conceptacle. Each female conceptacle of *S. macrocarpum* forms 5 to 6 oogonia then 1 egg is produced per oogonium. The male conceptacle of *S. macrocarpum* produces multiple antheridia, which also results in the reproduction of multiple antherozoids.

The receptacles of *S. macrocarpum* are formed in April, and the receptacle growth index (RGI) of the female receptacle gradually increased from $RGI 20.85 \pm 5.53$ in

April to RGI 35.70 ± 5.8 in August. As the female receptacles grow, the ratio of width was higher than the ratio of length. However, the male receptacle was high ratio of length as they grow from RGI 4.12 ± 8.55 in April to RGI 10.9 ± 1.50 in August.

The number of receptacles per branch of *S. macrocarpum* was the highest in June at 22.2 ± 3.08 for females and 25.7 ± 1.89 for males. However, the receptacles sharply declined to 2.0 ± 0.82 for females and 3.36 ± 1.12 for males in August. It is also noted that the average number of eggs released from the mature female receptacle was 208.5 ± 32.90 based on a 60% egg release rate. In addition, the maturation of the female receptacle has an average length of 8.9 ± 3.01 mm, a width of 2.7 ± 0.38 mm, and a weight of 9.7 ± 3.69 mg in June. The male receptacle peaked in July with the length of 18.9 ± 5.95 mm, the width of 1.9 ± 0.31 mm, and the weight of 16.0 ± 6.84 mg. After releasing eggs and antherozoids, both female and male receptacles rapidly degenerated and disappeared in August.

5. Gamete release and fertilization in *S. macrocarpum*

The female receptacle of *S. macrocarpum* released 100% eggs at 3 days in water temperature (WT) 23°C condition, 7 days in WT 20°C, and 9 days in WT 17°C but perished in WT 26°C condition. The egg release rate per receptacle was higher at 89.5% in WT 17°C condition and 70% in WT 20°C condition. The female receptacle of *S. macrocarpum* released 100% at 6 days in $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ condition and at 8 days in $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ condition. The egg release rate per receptacle was higher at 87.5% in $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ condition and 85.0% in $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ condition.

The male receptacles of the *S. macrocarpum* released 100% of the antherozoid at 5 days in all water temperature and irradiance conditions. Both female and male receptacles were able to reproduce and germinate seeds at the water temperature of 23°C, 20°C, and 17°C with the irradiance of $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, or $20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

6. Embryogenesis and seed development of *S. macrocarpum*

The fertilized egg of *S. macrocarpum* was $291.7 \pm 7.53 \mu\text{m}$ on the long axis and $238.3 \pm 7.53 \mu\text{m}$ on the short axis and the embryogenesis process takes nearly 48 hours. After the embryo development, the size of seed from the fertilization membrane was $0.32 \pm 0.03 \text{ mm}$ on the long axis and $0.21 \pm 0.03 \text{ mm}$ on the short axis, the thallus pole and rhizoid pole of the seed initiated growth. The thallus pole expands in the horizontal direction whereas the rhizoid pole differentiates into holdfast.

The primary leaves of the *S. macrocarpum* seed were formed on the thallus pole to a length of $1.22 \pm 0.13 \text{ mm}$ on the 10th day of cultivation; the lengths rhizoid were also grown to $0.86 \pm 0.07 \text{ mm}$. Secondary leaves were formed on the 36th day of cultivation; the lengths of the thallus pole and rhizoid pole were extended to $3.4 \pm 0.32 \text{ mm}$ and $1.09 \pm 0.18 \text{ mm}$, respectively. After the formation of secondary leaves, the shape of the main axis becomes apparent with the development of the apical meristem and leaf primordium at the apical.

7. Development of *S. macrocarpum* seeds based on the culture environment

The water-temperature-controlled experiment revealed that the length of *S. macrocarpum* seeds was the longest at $12.29 \pm 0.33 \text{ mm}$ in WT 23°C condition and the shortest at $7.84 \pm 0.88 \text{ mm}$ in WT 14°C condition. Further, the holdfast hardness rate was 100% after 30 days in WT 26°C and 23°C conditions, 40 days in WT 20°C, 17°C and 14°C conditions.

In the irradiance-controlled experiment, the total length of *S. macrocarpum* seeds was the longest at $12.32 \pm 2.17 \text{ mm}$ with the irradiance of $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, and the shortest at with $3.44 \pm 0.15 \text{ mm}$ with the $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($P < 0.05$). The holdfast hardness rate was 100% after 30 days in irradiance of $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 40 days in $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, and 60 days in $20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ conditions. However, in irradiance of $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ condition, the rate

was 75.84% after 60 days.

In the light period-controlled experiment, the longest length of *S. macrocarpum* seeds was 11.16 ± 0.66 mm under 14L:10D condition. The shortest length was formed under 10L:14D at 8.94 ± 0.38 mm ($P < 0.05$). The holdfast hardness rate was 100% after 30 days under 14L:10D condition and 40 days under 12L:12D and 10L:14D conditions.

8. Seed growth and attach with attachment substrate and environment

Based on the water temperature and attachment substrates-controlled research, at 40 days cultivation, the leaf length of *S. macrocarpum* was 2.52 ± 0.25 mm on the seed line and 5.07 ± 0.25 mm on the basalt in WT 23°C condition. The leaf length in WT 23°C condition was higher than 26°C, 20°C, 17°C and 14°C conditions ($P < 0.05$). In the attachment rates, the WT 14°C condition on the seed line and the below WT 20°C condition on the basalt was higher than the other conditions ($P < 0.05$). Additionally, the daily growth rates of seed line and basalt in WT 23°C condition were $5.04\% \text{ day}^{-1}$ and $6.89\% \text{ day}^{-1}$, respectively.

In the irradiance and the attachment substrate-controlled study, at 40 days cultivation, leaf length of *S. macrocarpum* was 2.60 ± 0.22 mm on the seed line and 6.01 ± 1.77 mm on the basalt in irradiance $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ condition. The leaf length in $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ condition was higher than 40, 20 and 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ conditions ($P < 0.05$). In the attachment rates, the $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ condition on the seed line and basalt was higher than the other conditions ($P < 0.05$). The daily growth rates seed line and basalt in irradiance $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ conditions were $5.12\% \text{ day}^{-1}$ and $7.35\% \text{ day}^{-1}$, respectively.

At 40 days cultivation, the leaf lengths of *S. macrocarpum* based on light period and the attachment substrate were 2.57 ± 0.48 mm in the seed line and 5.0 ± 0.81 mm in the basalt under the 14L:10D of light period. The leaf length in 14L:10D of light period condition was higher ($P < 0.05$). In the seed line, the attachment rates in 12L:10D and 10L:14D of light period conditions were higher ($P < 0.05$). In the basalt,

the attachment rates was not significantly different in the all light period conditions. The daily growth rate was 5.09% day⁻¹ for the seed line and 6.86% day⁻¹ for the basalt under 14L:10D condition.

9. Mass production and environmental adaptation characteristics of *S. macrocarpum*

1) Indoor mass culture using natural seawater and underground seawater

Mass cultivation of *S. macrocarpum* seeds was carried out for 45 days under the natural seawater and underground seawater on the coast of Jeju Island, Korea. The recorded growth rates of *S. macrocarpum* seeds were 2.89 ± 0.62 mm in natural seawater with a survival rate of 31.9% and 2.19 ± 0.35 mm with a survival rate of 61.56% in underground seawater.

2) Seed growth and outdoor cultivation according to sea depth

The leaf length of *S. macrocarpum* seeds were 5.1 ± 1.9 mm at 1 m in sea depth, 4.8 ± 1.2 mm at 2 m depth, 4.2 ± 1.1 mm at 3m depth, 3.5 ± 0.9 mm at 4m depth, and 3.3 ± 0.8 mm at 5m depth. Subsequently, the survival rates for each study depth were 8.8% (1 m depth), 9.1% (2 m depth), 4.9% (3 m depth), 4.2% (4 m depth), and 4.5% (5 m depth), indicating that the survival rate of *S. macrocarpum* rises as the sea depth increases.

S. macrocarpum seeds were also field cultivated during the study period from November 2018 to July 2019 in the Hwabuk coast of Jeju Island, Korea. The density of field cultivated *S. macrocarpum* were determined to be reduced from 25.2 ± 5.1 individuals m⁻¹ to 6.7 ± 3.3 individuals m⁻¹ while the thallus growth flourished from 0.4 ± 0.1 mm to 10.5 ± 1.4 cm.

List of figures

Fig. 1. Diagram of <i>Sargassum macrocarpum</i> C. Agardh	5
Fig. 2. Sampling locations at Jocheon, Jeju Island, Korea	8
Fig. 3. Life cycle of <i>Sargassum macrocarpum</i> C. Agardh	20
Fig. 4. Physical characteristics of <i>Sargassum macrocarpum</i> from Jeju Island, Korea	21
Fig. 5. Morphological variation in leaves and vesicles of <i>Sargassum macrocarpum</i>	22
Fig. 6. Mean water temperature and photoperiod of <i>Sargassum macrocarpum</i> habitat in Jocheon, Jeju Island, Korea	24
Fig. 7. Monthly morphological features of <i>Sargassum macrocarpum</i>	27
Fig. 8. Monthly fluctuation of total length (a) and weight (b) in <i>Sargassum macrocarpum</i>	29
Fig. 9. Monthly variation of the length and weight on vegetative and reproductive fronds in <i>Sargassum macrocarpum</i>	30
Fig. 10. Monthly fluctuation of density (a) and biomass (b) in <i>Sargassum macrocarpum</i>	32
Fig. 11. Monthly change of reproductive fronds length index (RFLI) and reproductive fronds weight index (RFWI) of <i>Sargassum macrocarpum</i> in Jocheon, Jeju Island, Korea	33
Fig. 12. Monthly change of reproductive and vegetative allocation index in <i>Sargassum macrocarpum</i>	35
Fig. 13. Process of reproductive organs development of <i>Sargassum macrocarpum</i>	37
Fig. 14. Cross and longitudinal section of <i>Sargassum macrocarpum</i> receptacle	39
Fig. 15. Differentiation of conceptacle of <i>Sargassum macrocarpum</i>	40
Fig. 16. Diagram of the <i>Sargassum macrocarpum</i> conceptacle by types	41
Fig. 17. Oogonium development of <i>Sargassum macrocarpum</i>	43
Fig. 18. Released eggs on female receptacle of <i>Sargassum macrocarpum</i>	44
Fig. 19. Nuclear division in egg of <i>Sargassum macrocarpum</i>	44

Fig. 20. Antheridium development of <i>Sargassum macrocarpum</i>	46
Fig. 21. Released antherozoid from male receptacle of <i>Sargassum macrocarpum</i>	47
Fig. 22. Monthly change of the female receptacle size and weight in <i>Sargassum macrocarpum</i>	48
Fig. 23. Monthly change of the male receptacle size and weight in <i>Sargassum macrocarpum</i>	49
Fig. 24. Monthly change of the female and male receptacles RGI in <i>Sargassum macrocarpum</i>	50
Fig. 25. Number of the female and male receptacle per receptacle branch of <i>Sargassum macrocarpum</i>	51
Fig. 26. Monthly change of RFLI and RFWI on the female thallus in <i>Sargassum macrocarpum</i> during reproductive period	52
Fig. 27. Monthly change of RFLI and RFWI on the male thallus in <i>Sargassum macrocarpum</i> during reproductive period.	53
Fig. 28. Variation of water temperature and photoperiod in <i>Sargassum macrocarpum</i> habitat during reproductive period	54
Fig. 29. Egg release in <i>Sargassum macrocarpum</i> receptacles by water temperature ·	56
Fig. 30. Egg release rate per receptacle in <i>Sargassum macrocarpum</i> by water temperature	57
Fig. 31. Egg release in <i>Sargassum macrocarpum</i> receptacles by irradiance	58
Fig. 32. Egg release rate per receptacle in <i>Sargassum macrocarpum</i> receptacles by irradiance	59
Fig. 33. Antherozoid release in <i>Sargassum macrocarpum</i> receptacles by water temperature	60
Fig. 34. Antherozoid release in <i>Sargassum macrocarpum</i> receptacles by irradiance ..	61
Fig. 35. Embryology of <i>Sargassum macrocarpum</i> attached to receptacles	64
Fig. 36. Embryology of <i>Sargassum macrocarpum</i> detached from receptacles	65
Fig. 37. Schematic diagram of the early developmental stage of embryo in <i>Sargassum macrocarpum</i>	66

Fig. 38. Germination of <i>Sargassum macrocarpum</i>	68
Fig. 39. Effects of water temperature on number of leaf in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	70
Fig. 40. Effects of water temperature on main axis growth in <i>Sargassum</i> <i>macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	71
Fig. 41. Effects of water temperature on total length growth in <i>Sargassum</i> <i>macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	72
Fig. 42. Effects of water temperature on holdfast growth change in <i>Sargassum</i> <i>macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	73
Fig. 43. Effects of water temperature on holdfast hardness rate in <i>Sargassum</i> <i>macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	74
Fig. 44. Effects of irradiance on number of leaf in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	76
Fig. 45. Effects of irradiance on main axis growth in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	77
Fig. 46. Effects of irradiance on total length growth in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	78
Fig. 47. Effects of irradiance on holdfast length in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	79
Fig. 48. Effects of irradiance on holdfast hardness rate in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	80
Fig. 49. Effects of photoperiod on number of leaf in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	82
Fig. 50. Effects of photoperiod on main axis growth in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	83
Fig. 51. Effects of photoperiod on total length growth in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	84
Fig. 52. Effects of photoperiod on holdfast growth change in <i>Sargassum</i> <i>macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	85

Fig. 53. Effects of photoperiod on holdfast hardness rate in <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings during 60 days of culture	86
Fig. 54. Growth rate (% d ⁻¹) of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the seed string by water temperature during 40 days of culture	90
Fig. 55. Growth variation of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the seed string by water temperature during 40 days of culture	91
Fig. 56. Growth rate (% d ⁻¹) of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the stone by water temperature during 40 days of culture	93
Fig. 57. Growth variation of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the basalt by water temperature during 40 days of culture	94
Fig. 58. Growth rate (% d ⁻¹) of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the seed string by irradiance during 40 days of culture	97
Fig. 59. Growth variation of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the seed string by irradiance during 40 days of culture	98
Fig. 60. Growth rate (% d ⁻¹) of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the basalt under varying irradiance during 40 days of culture	100
Fig. 61. Growth variation of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the basalt by temperature during 40 days of culture	101
Fig. 62. Growth rate (% d ⁻¹) of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the seed string by photoperiod during 40 days of culture	104
Fig. 63. Growth variation of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the seed string by photoperiod during 40 days of culture	105
Fig. 64. Growth rate (% d ⁻¹) of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the basalt under varying photoperiod during 40 days of culture	107
Fig. 65. Growth variation of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings on the basalt by photoperiod during 40 days of culture	108
Fig. 66. Monthly change of water temperature in underground seawater and natural seawater	109
Fig. 67. Length of <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds in underground seawater and	

natural seawater	111
Fig. 68. Survival rate of <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds in underground seawater and natural seawater	112
Fig. 69. Monthly change of water temperature during nursery culture of <i>Sargassum macrocarpum</i> from September to November 2018 in Hwabuk, Jeju Island, Korea	113
Fig. 70. Change of leaf length in <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds on the seed string by water depth during nursery culture	114
Fig. 71. Survival rate of <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds on the seed string by water depth during nursery culture	115
Fig. 72. Monthly change of water temperature during main culture of <i>Sargassum macrocarpum</i> from September to November 2018 in Hwabuk, Jeju Island, Korea	117
Fig. 73. Growth in total length of <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds during main culture	118
Fig. 74. Survival rate of <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds during main culture	119

List of tables

Table 1. BLAST search results for <i>cox3</i> sequences of this study	23
Table 2. Seawater Temperature of <i>Sargassum macrocarpum</i> habitat in Jocheon, Jeju Island, Korea	25
Table 3. Pearson correlation coefficients analysis of <i>Sargassum macrocarpum</i> at the natural population in Jocheon, Jeju Island, Korea	31
Table 4. Calculation of degree-days for maturation of <i>Sargassum macrocarpum</i> in Jocheon, Jeju Island, Korea from September 2013 to June 2019	34
Table 5. The germling production of <i>Sargassum macrocarpum</i> by water temperature	62
Table 6. The germling production of <i>Sargassum macrocarpum</i> by irradiance	62
Table 7. Development of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings according to culture environment after 60 days of culture	87
Table 8. Growth and attachment rate of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings according to water temperature and attachment substrate	89
Table 9. Growth and attachment rate of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings according to irradiance and attachment substrate	96
Table 10. Growth and attachment rate of <i>Sargassum macrocarpum</i> germlings according to photoperiod and attachment substrate	103
Table 11. Water temperature condition of underground seawater and natural seawater	110
Table 12. Environments and growth of <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds during nursery culture in Hwabuk, Jeju Island, Korea	116
Table 13. Environments and growth of <i>Sargassum macrocarpum</i> seeds during the main culture in Hwabuk, Jeju Island, Korea	120

I. 서론

모자반류(*Sargassum* C. Agardh 1820)는 대형 갈조류로 온대에서 열대 및 아열대 해역에 광범위하게 분포하며(Yoshida 1983; Mattio et al. 2008), 전세계에는 약 400여종 그리고 한국에는 30여 종이 분포하고 있다(Oak & Lee 2006).

고착성 모자반 군락은 연안 생태계에서 ‘*Sargassum*-beds’ 또는 ‘*Sargassum* forest’로 불리며(Komatsu et al. 1982; Umezaki 1983, 1984; Gao & Umezaki 1988), 수관층을 형성하여 어류와 패류 등 연안 생물 자원의 서식지와 산란장을 제공하고(Yoshida et al. 1963), 대규모 바이오매스와 높은 생산성으로 중요한 생태적 역할을 한다(Murase & Kito 1998).

‘Golden-tide’로 알려진 부유성 모자반(pelagic *Sargassum*) 군락인 ‘Sargasso Sea’는 복족류와 연체동물을 포함한 무척추동물 145종과 어류 127여종뿐 아니라 바다거북, 새 등 포유류의 열대우림으로 묘사되는(Laffoley et al. 2011) 생물다양성의 보고이다(Choi et al. 2020). ‘Sargasso Sea’의 모자반류는 멕시코만에서만 연간 약 1백만톤의 *Sargassum*이 유동하며(Gower & King 2011), 해양 탄소격리의 주요 조절원으로 전세계 탄소 펌프(carbon pump)의 약 7%를 차지한다(Laffoley et al. 2011; Milledge & Harvey 2016).

중국 저장성 연안에서 유래하여 부유성 유조를 형성한 *Sargassum horneri* (팽생이모자반)는(Byeon et al. 2019; Xiao 2019) 동중국해, 제주해역을 포함한 한국 남서부해, 일본해역 등에 대량 유입되어 연안 어업과 관광 사업의 위축 등 경제적 손실과 사회적 문제를 야기하는 부정적 영향을 미치기도 한다(Komatsu et al. 2014; Hwang et al. 2016; Zhuang et al. 2021).

해양생태계에 기여하는 모자반 군락의 중요성은 많은 학자들의 관심과 연구활동을 촉진하였다. 모자반 군락의 구조와 특성에 대한 연구가 일본(Yoshida et al. 1963; Endo et al. 2010; Yoshida & Shimabukuro 2017), 필리핀(Ang 1986), 한국(Koh et al. 1993; Kim & Yoo 1994), 남아프리카(Gillespie & Critchley 1999), 스페인(Arenas & Fernandez 2000), 덴마크(Staeher et al. 2000), 남서태평양의 뉴칼레도

니아(Mattio et al. 2008) 등에서 이루어졌고, 계절에 따른 생장과 번식시기에 대한 연구는 미국 캘리포니아(Deysher 1984), 스페인(Arenas et al. 1995), 일본(Yoshida et al. 1998, 2001), 홍해의 Sheikh Said Island (Ateweberhan et al. 2005), 북대서양 동부의 Canary Islands (Di'az-Villa 2005), 인도 동부연안의 Visakhapatnam (Rao & Rao 2002) 그리고 중국 남부 Nanao Island (Zou et al. 2006)와 동부연안의 Lidao Bay (Liu et al. 2016)에서 수행하고 있다. 이 외에도, 모자반류 형태와 연령에 대한 연구로는 *Sargassum ringgoldianum* 부착기의 성장령(Yoshida 1960)과 줄기의 분기 패턴 변화(Umezaki 1985), *Myagropsis myagroides* (외톨개모자반) 개체군의 연령과 성장(Kim & Yoo 2003), 미얀마 Taninthay 지역 *Sargassum* spp.의 형태(Oo & Soe-Htun 2014) 그리고 *Sargassum thunbergii* (지충이)의 지리적 형태 변이(Kim et al. 2014) 등 많은 연구들을 볼 수 있다.

전통적으로, 모자반류는 식품, 사료 및 생리활성 물질을 활용한 치료제 등으로 이용하였고(Hwang et al. 2006; Redmond et al. 2014) 대부분이 천연자원에 의한 수확에 의존하였다(Yoshida et al. 2017). 그러나 해안 매립, 연안 수질 악화, 해수 온도 상승, 식해성 패류와 어류 등에 의한 영향(Baba 2011) 그리고 과도한 수확(Yoshida & Himabukuro 2017)으로 연안의 모자반 자원이 감소하고 있다.

전세계 해조류 생산량은 2015년 기준 약 3천만 톤이고 약 96% (29,363,158 wet-ton)가 양식에 의해 얻어진다(FAO 2018). 또한, 모자반류의 생산량은 0.64% (189,050 wet-ton)로 매우 낮은 비율을 보이고(FAO, 2018) 대부분 *Sargassum fusiforme* 1종이 점유하며, 해조류 양식으로 생산하고 있다.

모자반류의 양식기법에 관한 연구는 *Sargassum fusiforme* (돛) (Pang et al. 2005, 2008; Hwang et al. 2006), *Sargassum fulvellum* (모자반) (Hwang et al. 2006, 2007), *Sargassum horneri* (팽생이모자반) (Pang et al. 2009), *Sargassum naozhouense* (Xie et al. 2013), *Sargassum vachellianum* (Chai et al. 2014) 등 대부분 중국, 한국, 일본에서 수행하고 있다.

모자반류의 양식 방법은 엽체의 일부를 절단하거나 부착기를 밧줄에 끼워 양식하는 방법(Ito et al. 2008, 2009)에서 육상수조에서 유배를 채묘하고 배양하여 이용하는 방법(Hwang et al. 2006; Pang et al. 2008; Xie et al. 2013)으로 전환하며, 천연자원의 과도한 이용을 방지하는 방안들을 모색하고 있다.

한국의 해조류 양식 생산량은 2015년 기준 1,197,129 wet-ton으로 중국, 인도네시아, 필리핀에 이어 4번째의 해조류 생산국이다(FAO, 2018). 한국의 양식산업은 1600년대 *Pyropia* (김) 양식에서 시작되었고 1970년대 이후 합성그물을 이용한 양식시스템 개발로 확산하고 있다(Hwang & Park 2020).

2020년 한국의 해조류 양식 생산량은 1,761,255 metric ton (Ministry of Oceans and Fisheries 2020) 이고, 모자반 생산량은 약 1.66% (Ministry of Oceans and Fisheries 2020)로 미미한 수준이지만 경제적 가치는 1,250 천원 ton^{-1} 으로 전체 해조류 중 3위에 달한다. 하지만, 한국의 해조류 양식 생산량의 97% 이상은 다시마, 김, 미역류가 차지하고 있고, 모자반류는 *Sargassum fusiforme*와 *Sargassum fulvellum* 2종에 불과하여, 큰열매모자반 등 양식 대상종의 다양화가 요구되고 있다.

큰열매모자반은 *Sargassaceae* (모자반과), *Sargassum* (모자반속), *Bactrophyucus* 아속에 속하며(Yoshida 1983; Oak & Lee 2006), 수명이 9년 이상인 다년생 종(Murase & Kito 1998; Murase, 2001)이고 한국(Oak & Lee 2006)과 일본(Murase 2000; Murase et al. 2000) 지역에 광범위하게 분포한다. 일본 Fukawa Bay와 Wakasa Bay에서 조사한 큰열매모자반의 연간 순 생산량은 1,600 ~ 2,100 g dry weight m^{-2} 으로 육상식물 군집의 생산성과 동등하며(Murase et al. 2000; Yatsuya et al. 2005; Terada et al. 2020), 큰열매모자반에서 추출한 화합물인 sargachromenol, sargaquinoic acid는 신경 돌기의 성장 촉진과 보호(Kamaei & Tsang 2003; Tsang & Kamei 2004; Tsang et al. 2005; Yende et al. 2014) 역할을 하고 Sargafuran, SME, Tuberatolide B (TTB)는 항균 활성(Kamei et al. 2009)과 항염증 효과(Manzoor et al. 2014; Cheon et al. 2017; Kim et al. 2019)가 우수하여 해양 생물을 이용한 바이오 소재로서 주목받고 있다.

큰열매모자반에 대한 연구는 주로 일본에서 수행되었으며, 자연군락의 생장 변화(Murase & Kito 1998)와 생산성 분석(Murase 2000; Murase et al. 2000), 연령과 크기에 관한 형태학적 연구(Endo et al. 2013), 유배의 생장에 대한 광량과 수온의 영향(Yoshida et al. 1997), 부정배 발생에 대한 조사(Yoshida et al. 1999, 2001), 군락내 유엽의 광보상점과 임계 광량(Murase et al. 2000), 광량과 온도에 따른 광합성 효율 분석(Terada et al. 2020), 그리고 인의 요구와 흡수(Ohtake et al. 2020,

2021)에 대한 생리적 연구들을 진행하고 있다.

한국에서 큰열매모자반은 동해, 남해 그리고 제주 연안에 분포하지만 이에 대한 연구 자료는 찾아보기 힘들며, 모자반 군락의 감소와 천연자원의 보호를 위해 생태적·산업적 활용도 어려운 실정이다.

이 연구의 목적은 제주 연안에 서식하는 큰열매모자반의 생장과 성숙 특성에 대한 시계열성 분석, 유성생식에 대한 기초 연구, 종자의 대량 생산방법 그리고 종자의 환경 적응 특성 등 번식 생물학적 정보를 조사하여, 해양 생물 소재 이용과 생태 복원을 위한 큰열매모자반 자원조성과 양식 기술의 정보를 제공하고자 한다.

II. 재료 및 방법

1. 큰열매모자반의 형태적 특징과 분류적 위치

1) 형태적 특징

큰열매모자반의 형태적 특징은 2018년 5월부터 2019년 7월까지 월별 채집한 총 205개체를 분석하였다. 모자반류의 형태적 분류는 부착기, 줄기, 잎, 기낭의 형태에 기반을 두고 있다. 따라서 형태적 요소의 분석 항목은 큰열매모자반의 부착기(holdfast)와 엽체를 상·중·하부로 나누어 각 부위별 줄기(stem), 가지(branch), 잎(leaf) 그리고 기낭(vesicle)의 형태를 조사하였다(Fig. 1).

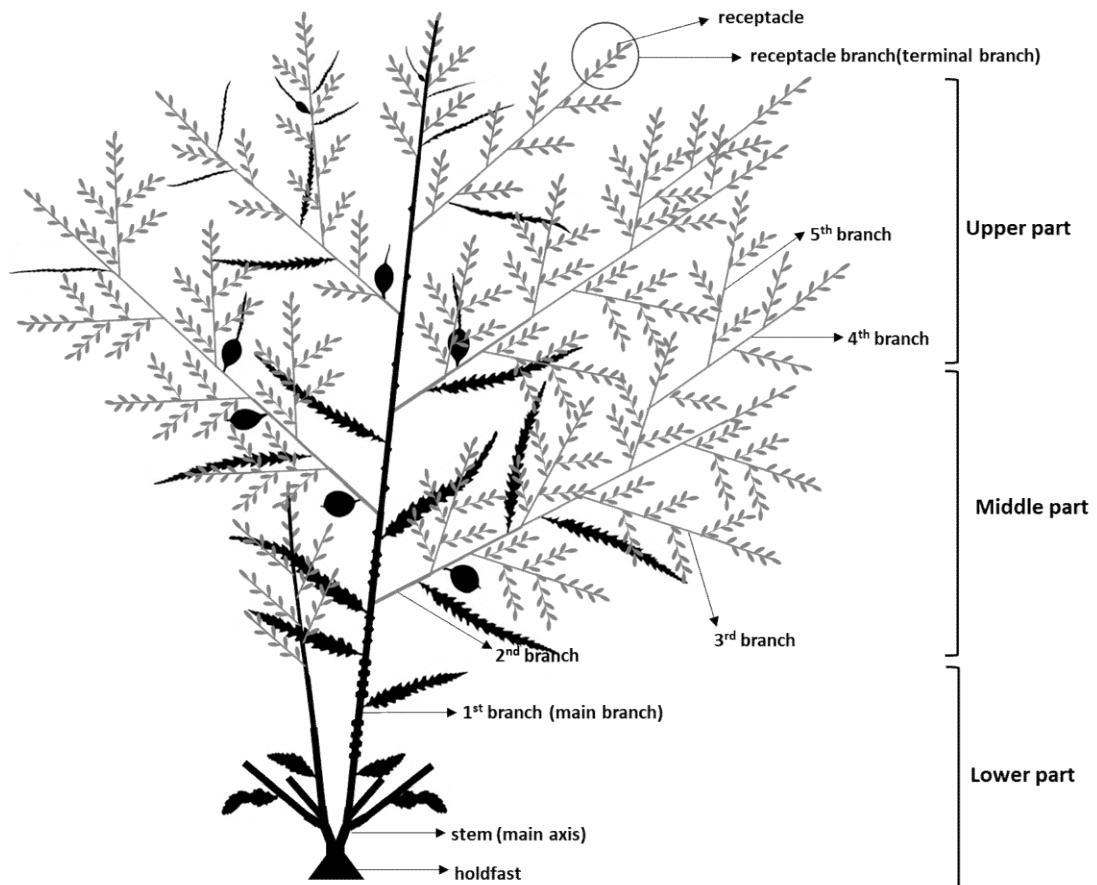


Fig. 1. Diagram of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh.

2) 유전자 정보를 이용한 분자 종 동정

(1) 시료 및 DNA 추출

분석 시료는 2018년 7월부터 2020년 10월까지 제주특별자치도 제주시 조천읍 조천리에서 채집한 큰열매모자반이다. 큰열매모자반 영양엽의 일부를 절개하여 DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Hilden, Germany)로 DNA를 추출하였다. 수집된 시료를 증류수와 70% ethanol로 소독한 후, 0.2g 정도로 취하여 nuclei lysis solution과 proteinase K를 첨하고 overnight 반응하였다. 용해된 수용액에서 micro-column filter로 DNA를 회수하고, 흡광도를 측정하여 A260/A280 비율이 1.8 이상인 DNA를 중합효소연쇄반응(polymerase chain reaction, PCR)을 위한 주형으로 이용하였다.

(2) PCR 증폭과 DNA 염기서열 결정

분자 종 동정을 위해 mtDNA *cox3* 유전자 절편을 PCR로 증폭하고 염기서열을 결정하였다. mtDNA *cox3* 영역(656-bp) 증폭을 위한 프라이머는 Boo et al. (2011)에 의해 보고된 C3F34 (5'-CCA TTT CAT TTA GTN GAY CCH AG-3')와 R20 (5'-AAC AAA RTG CCA ATA CCA KG-3')을 이용하였다. 추출한 DNA 용액, 멸균된 증류수, 프라이머, Multiplex PCR Mix (Qiagen, Hilden, Germany)를 혼합하여 20 µl가 되게 하였고, Mastercycler Nexus Gradient (Eppendorf, Germany)를 이용하여 증폭하였다. PCR 증폭을 위한 온도 조절은 초기 변성 95°C 3분 이후 95°C 1분 - 58°C 1분 - 72°C 1분의 연쇄반응을 35회 수행한 후, 72°C에서 10분간 최종 신장하였다. 증폭된 PCR 산물은 agarose gel 상에서 전개하여 확인한 후 여분의 프라이머와 영양염류를 제거하여 정제하였다. 정제된 PCR 산물을 주형으로 dye-terminator 방식으로 sequencing 반응을 수행한 후, ABI Prism 3730XL DNA Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA)로 전개하여 염기서열을 결정하였다.

(3) 분자 종 동정

결정된 mtDNA *cox3* 유전자 서열은 미국 국립생명공학정보센터(National Center for Biotechnology Information, NCBI)의 nucleotide database에서 Basic Local Alignment Search Tool (BLAST, <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)를 이용하여 기존에 보고된 서열들과의 유사도를 검색하였다.

2. 큰열매모자반의 생장 패턴과 군집분석

1) 서식환경 분석

큰열매모자반의 서식 환경 분석은 제주특별자치도 제주시 조천읍 조천리 (33°32'23"N, 126°37'44"E)의 큰열매모자반 군락지에서 실시하였다(Fig. 2). 조사기간은 2018년 5월부터 2019년 6월까지 수행하였고 환경분석을 위한 수중 수온자료는 Hobo UA-002-64 data logger (Onset, Bourne, MA, USA)를 서식지역 수중에 설치하여 1시간 간격으로 모니터링한 데이터를 이용하여 분석하였다. 일조시간은 한국천문연구원의 자료를 기준으로 하였다.

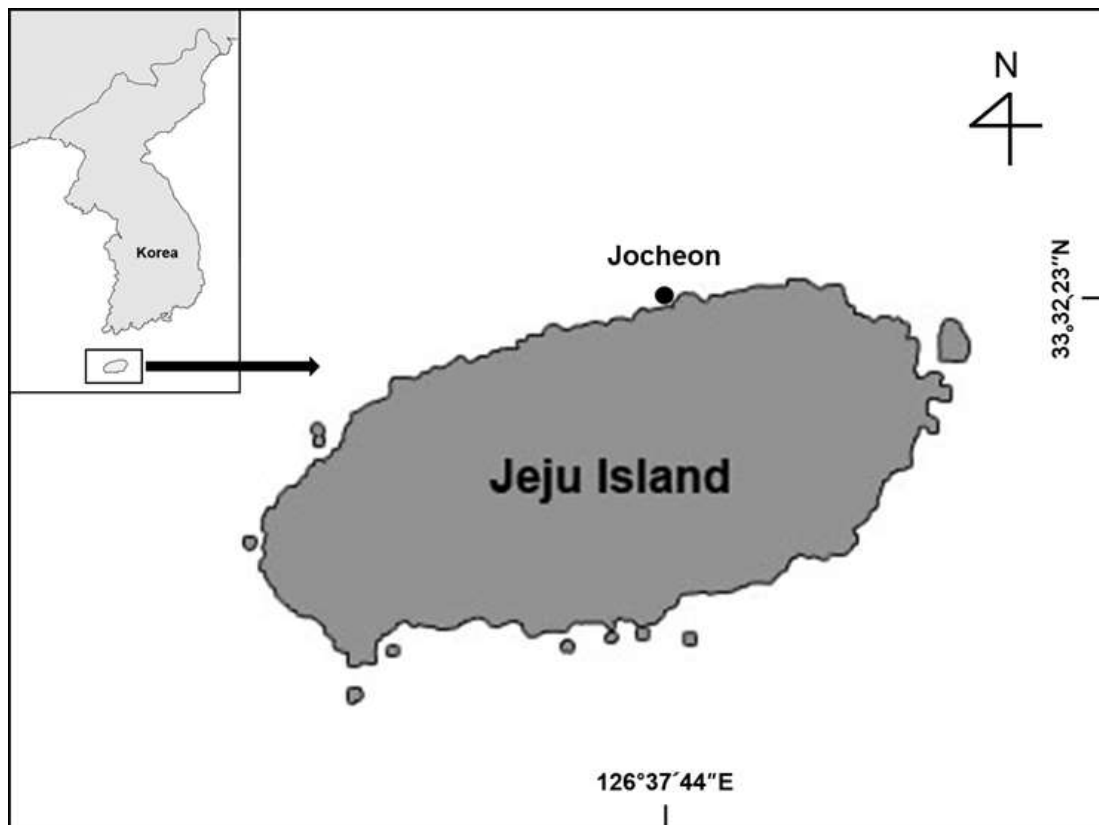


Fig. 2. Sampling location at Jocheon, Jeju Island, Korea. Closed circles represent the population of *Sargassum macrocarpum*.

2) 생장 패턴과 군집분석

큰열매모자반 생장 패턴과 군집분석은 2018년 5월부터 2019년 7월까지 매월 잠수조사를 통해 실시하였고 방형구법을 이용하여 정량 조사하였다. 시료채취는 방형구(1 m × 1 m)를 사용하였고, 3 반복하여 채집하였다. 정량적 항목은 개체수, 전장, 습중량, 밀도, 현존량을 분석하였다. 현존량 분석은 방형구별 큰열매모자반의 출현 개체수 및 중량을 단위면적당 밀도(individuals m⁻²) 및 습중량 (kg wet-wt m⁻²)으로 환산하였다.

생장패턴 분석을 위해 큰열매모자반의 엽체는 생식엽과 영양엽을 구분하여 측정하였다. 개체별 생식엽의 중량은 전체 엽체 중 생식기탁, 이를 지지하는 가지와 주지, 그리고 잎과 기낭을 모두 합하여 측정하였고, 엽장은 생식기탁이 존재하는 가장 긴 주지 부분의 길이로 나타내었다. 영양엽의 중량은 생식엽을 제외한 기존의 주지, 새롭게 만들어진 주지 그리고 잎, 기낭과 부착기를 포함하여 측정하였고, 엽장은 생식엽 부분을 제외하고 부착기를 포함한 영양엽 부분을 측정하였다.

3) 형태와 형질 분석

큰열매모자반의 형태와 형질 분석을 위해 매월 채집한 개체는 실내로 옮겨 조사하였다. 채집된 시료는 아이스박스에 넣어 즉시 실험실로 운반하고 유수식 수조(가로 2 m × 세로 3 m × 높이 2 m)에서 보관한 후 줄기, 가지, 생식기탁의 생성유무와 형태를 조사하였다.

3. 큰열매모자반의 번식시기와 자원배분

1) 생식엽장지수(RFLI), 생식엽중량지수(RFWI)

큰열매모자반의 번식시기와 성숙패턴을 정량화하기 위해 육상식물의 번식노력(reproductive effort) (Reekie & Bazzaz 1987)과 어류의 생식소 속도지수(gonadosomatic index)를 평가하는 방법(Lee et al. 2002)을 응용하여 생식엽장 지수와 생식엽중량지수를 구하였다. 생식엽장지수(Reproductive fronds length index, RFLI)와 생식엽중량지수(Reproductive fronds weight index, RFWI)는 다음과 같이 환산하였다.

$$RFLI = (\text{reproductive fronds length} / \text{total fronds length}) \times 100$$

$$RFWI = (\text{reproductive fronds weight} / \text{total fronds weight}) \times 100$$

2) 성숙유효적산수온(Degree-days for the maturation)

큰열매모자반의 성숙유효적산수온 추정에는 생장 및 현장수온 자료를 근거로 하여 월평균 수온이 가장 낮았던 14.1°C를 생물학적 영점수온으로 설정하였고, 조사 기간 동안 조사해역의 수중에 설치한 수온센서(Hobo UA-002-64 data logger)의 측정치와 제주 지역의 연안수온 관측치(2013년부터 2019년까지 6년간 큰열매모자반의 주생장기인 9월부터 6월까지의 누적치를 평균한 값)를 근거로 하여 1일 평균 생육수온에서 성숙유효하한수온(14.1°C)을 뺀 값을 누적하여 구하였다(Hwang et al. 2010, 2015).

3) 큰열매모자반의 자원배분(Resource allocation)

큰열매모자반의 자원배분에 대한 특성은 RFLI과 RFWI를 이용하여 추산하였다. 생식엽의 자원배분지수(Reproductive allocation index, RAI) 및 영양엽의 자원배분지수(Vegetative allocation, VAI)는 다음과 같이 환산하였다.

$$RAI = (RFLI + RFWI) / 2$$

$$VAI = 100 - RAI$$

4. 큰열매모자반의 생식기관 형성과 성숙 특성

큰열매모자반 생식기관의 형성과정과 생식기탁의 성숙 특성을 분석하였다. 조사에 사용한 큰열매모자반 암·수생식기탁은 2019년 4월부터 8월까지 제주특별자치도 조천 큰열매모자반 군락에서 채취한 암수 성체에서 절취하였다.

월별 채집한 암수엽체의 크기는 각각 4월에 암컷 125.0 ± 35.36 cm, 수컷 118.0 ± 11.31 cm, 5월에 암컷 123.3 ± 17.01 cm, 수컷 140.7 ± 20.31 cm, 6월에 암컷 123.8 ± 33.42 cm, 수컷 123.9 ± 15.43 cm, 7월에 암컷 96.8 ± 21.89 cm, 수컷 128.1 ± 38.60 cm, 8월에 암컷 67.6 ± 24.83 cm, 수컷 80.8 ± 18.38 cm이었다. 생식기탁의 성숙과정을 정량화하기 위해 엽체의 생식엽 말단부에 생성된 생식기탁 가지(receptacle branch)를 절취하고 생식기탁의 길이, 폭 그리고 무게를 측정하였고 생식기탁 가지당 형성한 암생식기탁의 개수, 생식기탁당 방출한 난의 개수 그리고 생식기탁의 성장지수(Receptacle growth index, RGI)를 구하였고 생식기간 서식지의 수온과 광주기 그리고 생식엽장지수와 생식엽중량지수를 분석하였다. 생식기탁 성장지수는 다음과 같이 계산하였다.

$$RGI = (\text{receptacle width/receptacle length}) \times 100$$

생식기탁의 조직학적 검경을 위해, 생식기탁은 1 μm 여과해수와 멸균해수를 이용하여 수회 세척한 후 생식기탁의 크기를 측정하고 10% 포르말린에 고정하였다.

슬라이드 표본 제작은 고정한 생식기탁을 수회 수세하고 탈수, 침투 그리고 paraffin 포매과정을 완료하고 마이크로톰(Leica RM2235, Leica Biosystems, Germany)을 이용하여 5 μm 로 섹션 하였고 일부 샘플은 동결마이크로톰(NK-101-II, Nippon Optical Works Co., Ltd., Japan)을 이용하였다. 조직염색은 Toluidine blue, Hema-Eosin, Anilin blue을 이용하였고 슬라이드 표본은 Canada balsam과 Corn syrup으로 봉입하여 형광현미경(BX53F, Olympus Co., Japan)으로 관찰하였다.

5. 큰열매모자반의 배우자 방출과 수정

1) 난과 정자 방출 유도

난과 정자 방출 유도를 위한 실험은 2019년 6월에 수행하였다. 성숙기에 있는 모조는 제주특별자치도 조천지역에서 채집하였고 실험실로 운반하여 실내수조에 서 1일간 순치하였다. 암수모조의 크기(엽장)는 각각 암컷 101 cm, 수컷 125 cm 이었다. 실험용 생식기탁은 엽체에서 생식기탁을 절제한 후 멸균해수에 수회 세척하여 페트리디시(직경 90 mm × 높이 20 mm)로 옮기고 PESI 20 ml를 첨가하여 배양하였다. 모든 실험은 3반복으로 실시하였고 각 페트리디시당 생식기탁은 10개체씩 수용하였다.

배양 수온 조건은 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 및 광주기 14L:10D에서 수온 17, 20, 23, 26°C, 배양 광량 조건은 수온 20°C, 광주기 14L:10D에서 광량 0, 10, 20, 40, 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 수행하였다.

광량측정은 LI-1500 데이터 로거(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)를 사용하여 멸균 된 페트리디시의 표면에서 조도를 측정하였고 모든 실험은 저온배양기(HB-103S, Hanbaek Scientific Co., Bucheon, Korea)를 사용하였다.

난 방출은 Kerrison & Le (2016)의 분석법을 응용하여 난을 방출한 생식기탁의 비율(% egg release, percentage of receptacles showing egg release)과 생식기탁당 방출한 난의 비율(egg release rate per receptacle)을 구하였다. 정자 방출은 정자를 방출한 생식기탁의 비율(% antherozoid release, percentage of receptacles showing antherozoid release)을 분석하였다. 각 항목은 다음과 같이 계산하였다.

$$\% \text{ egg release} = (\text{number of receptacles showing egg release} / \text{total receptacles}) \times 100$$

$$\text{egg release rate per receptacle} = (\text{percentage of egg release} / \text{receptacle})$$

$$\% \text{ antherozoid release} = (\text{number of receptacles showing antherozoid release} / \text{total receptacles}) \times 100$$

2) 종자(germling) 생산

종자 생산 조사는 2019년 7월 제주특별자치도 조천지역에서 채집한 암·수생식기탁을 이용하였다. 생식기탁은 채집한 생식기 가지에서 절단하여 멸균해수로 수회 세척하였다. 조사에 사용한 암생식기탁의 크기는 길이 9.47 ± 0.71 mm, 넓이 2.78 ± 0.11 mm이고 수생식기탁의 크기는 길이 12.96 ± 3.45 mm, 넓이 1.59 ± 0.18 mm이다. 페트리디시(직경 90 mm × 높이 20 mm)에 PESI 20 ml를 첨가하여 배양하였고 배양액은 매일 교환하였다. 배양 수온 조건은 광량 $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 및 광주기 14L:10D에서 수온 17, 20, 23, 26°C, 배양 광량 조건은 수온 20°C, 광주기 14L:10D에서 광량 0, 10, 20, 40, 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 에서 수행되었다. 종자 생산 조사는 저온배양기(HB-103S, Hanbaek Scientific Co., Bucheon, Korea)를 이용하였다. 각 실험구는 페트리디시에 암생기탁 8 개체와 수생식기탁 2 개체를 수용하고 3 반복하였다. 종자 생산은 수정과 배 발생 종료 후 가근을 형성한 개체를 기준으로 하였다.

6. 큰열매모자반의 배 발생과 종자의 발달 과정

큰열매모자반의 성숙한 암수생식기탁은 2020년 7월 제주특별자치도 조천리 연안에서 채취한 큰열매모자반 암수 각각 3개체에서 생식기탁을 절취하였다. 생식기탁의 크기는 암컷은 길이 8.5 ± 0.06 mm \times 폭 2.3 ± 0.11 mm이고 수컷은 16.3 ± 2.02 mm \times 1.6 ± 0.05 mm이다. 생식엽 가지에서 분리한 암·수생식기탁은 여과해수(1 μ m)와 멸균 해수(120 $^{\circ}$ C, 15 min)로 수회 세척하여 생식기탁 표면의 이물질을 제거하였다. 멸균 해수로 세척한 생식기탁은 페트리디시(직경 90 mm \times 높이 20 mm)에 수용하고 멸균 해수 20 ml를 넣어 배우자 방출과 수정을 유도하였다. 암수 생식기탁은 배우자 방출과 수정을 유도하기 위해 수온 20 $^{\circ}$ C, 광량 40 μ mol photons $m^{-2} s^{-1}$, 광주기 12L:12D 조건의 저온배양기(HB-103S, Hanbaek Scientific Co., Bucheon, Korea)에서 배양하였고 발생과정도 동일 조건에서 수행하였다. 조사기간 동안 배양 해수는 1 μ m 여과 해수를 사용하여 1~3일 간격으로 교환하였고 현미경 카메라(eXcope T300)가 부착된 실체현미경(Carl zeiss, Stemi SV11)을 이용하여 관찰하였다.

배 발생과정은 생식기탁에 부착한 상태의 종자와 생식기탁에서 인위적으로 탈락시킨 종자의 발생과정을 검경하였다. 배 발생 관찰 시간은 수정 후부터 배 발생 종료까지 1 ~ 2시간 간격, 배 발생 종료 후, 큰열매모자반 종자의 발달은 약 12 ~ 24 시간 간격으로 45일간 수행하였다.

7. 배양 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 발달

큰열매모자반 종자의 발달 조사는 2020년 6월 제주특별자치도 조천지역에서 채취한 암수생식기탁을 이용하였다. 성숙한 암·수생식기탁은 페트리디시(직경 150 mm × 높이 25 mm)에 수용하여 암수배우자 방출과 수정을 유도하였다. 실험에 사용한 개체는 수정과 배 발생을 완료하여 수정막에서 나온 종자들을 분리하여 이용하였다. 배양용기는 500 ml 배양병에 PESI 300 ml를 첨가하고 에어를 공급하였고 실험개체는 배양병당 20 ~ 30개의 종자를 넣은 후 무작위로 5 ~ 10개체의 생장과 분화정도를 분석하였다. 실험 기간은 60일간 저온배양기(HB-103S, Hanbaek Scientific Co., Bucheon, Korea)에서 수행하였고 10일 간격으로 분석하였다.

환경에 따른 큰열매모자반 종자의 발달은 엽상부와 부착부의 형태형성 과정을 분석하였다. 조사항목은 부착기를 포함한 전장, 엽상부의 분지 엽수, 주축의 길이를 조사하였고 부착부의 길이와 경화율을 분석하였다. 부착부의 경화율(holdfast hardness rate)은 다음과 같이 계산하였다.

$$\text{Holdfast hardness rate} = (\text{holdfast hardness length} / \text{holdfast total length}) \times 100$$

배양 수온 조건은 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 광주기 12L:12D에서 수온 14, 17, 20, 23, 26°C, 배양 광량 조건은 수온 20°C, 광주기 12L:12D에서 광량 0, 10, 20, 40, 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 그리고 배양 광주기 조건은 수온 20°C, 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 광주기 10L:14D, 12L:12D, 14L:10D으로 수행하였다.

8. 부착기질 종류와 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 성장과 착생

부착기질 종류와 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 성장과 착생 조사는 나일론과 폴리프로필렌 섬유로 만들어진 크레모나 42합사인 종사줄과 현무암 판석을 이용하였다. 큰열매모자반의 암수생식기탁은 2020년 6월 제주특별자치도 조천지역에서 채집하였다. 암·수모조의 크기는 각각 엽장 106 cm, 164 cm이었다. 수집한 생식기탁은 수회 멸균해수를 이용하여 세척하고 소형 수조(길이 30 cm × 폭 17 cm × 높이 15 cm)에 수용하여 수정을 유도하였다. 실험에 사용한 큰열매모자반 종자는 생식기탁에서 수정 후 분리한 유배를 부착기질인 종사줄(3 cm)과 현무암 판석(길이 3 cm × 폭 3 cm × 2 cm)에 부착하여 이용하였다. 배양용기는 500 ml의 배양병에 PESI medium (Tatewaki 1966) 300 ml를 첨가하여 폭기 배양하였고 배양액은 3 ~ 4일마다 교환하였다. 실험은 3 반복하였고 배양기는 저온배양기(HB-103S, Hanbaek Scientific Co., Bucheon, Korea)를 사용하여 배양조건을 제어하고 40 일간 수행하였다.

배양 수온 조건은 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 광주기 12L:12D에서 14, 17, 20, 23, 26°C, 배양 광량 조건은 수온 20°C, 광주기 12L:12D에서 0, 10, 20, 40, 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 그리고 배양 광주기 조건은 수온 20°C, 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 14L:10D, 12L:12D, 10L:14D으로 수행하였다.

분석 항목은 종자의 엽장과 엽폭 그리고 착생률을 측정하였고 종자의 일간생장율(daily growth rate)은 Yong et al. (2013)의 분석을 참고하여 다음과 같이 계산하였다.

$$\text{Daily growth rate (\% d}^{-1}\text{)} = [(W_t / W_0)^{1/t} - 1] \times 100\%$$

W_t 와 W_0 는 각각 배양 종료 시와 배양 시작 시의 엽장이며, t 는 배양 기간 일수이다. 착생률(attachment rate)은 다음과 같이 계산하였다.

$$\text{Attachment rate (\%)} = (A_a / A_b) \times 100\%$$

A_a 는 배양 종료 시의 착생 개체수이고, A_b 는 배양 시작 시의 착생 개체수이다.

9. 큰열매모자반의 대량생산과 환경적응 특성

1) 큰열매모자반의 실내 대량 배양

큰열매모자반의 실내 대량 배양을 위해 채묘틀을 이용하여 대량 채묘하였다. 큰열매모자반의 대량 채묘에 이용한 모조는 2018년 7월 제주특별자치도 조천지역에서 채취하였다. 채묘에 이용한 모조는 성숙한 암수성체의 생식엽 부분을 수중에서 채취하여 실내 수조(가로 2 m × 세로 1 m × 높이 1 m)로 운반하고 7일간 배양하였다. 암수모조의 크기는 각각 엽장 135.0 ± 30.3 cm, 135.5 ± 9.18 cm 이었고 실내 배양 기간 동안 평균수온은 $21.33 \pm 0.89^\circ\text{C}$ 이었고 자연광을 이용하였다. 암수 생식엽은 8:2의 비율로 수용하였고 암생식기탁에 부착한 수정란을 확인한 후 탈락시켰다. 탈락한 수정란은 메쉬 1000 μm 와 500 μm 의 망을 이용하여 분리하고 수회 세척한 후 고밀도로 모아 채묘하였다. 채묘방법은 붓을 이용하여 종사줄에 발라주는 건식법을 이용하였다. 유배를 바른 채묘틀은 약 30분 정도 건조하고 배양수조로 옮겨 2018년 7월부터 45일간 실내수조에서 배양하였다. 실내 배양에 사용한 수조는 가로 2 m × 세로 1m × 높이 1 m이었다. 각 수조당 채묘틀은 10개를 수용하였고 유수량은 40 L min^{-1} 을 유지하며 에어를 공급하였다. 배양해수는 자연해수와 지하해수 2가지를 사용하였다. 수온은 각 수조 내에 Hobo UA-002-64 data logger (Onset, Bourne, MA, USA)를 설치하여 측정하였고 광량은 그늘막을 사용하여 약 $64.4 \sim 96.6 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (매일 정오 수면에서 측정함)으로 유지하였다. 채묘틀은 총 길이 100 m의 종사줄(크레모나 42합사)이 감겨진 PVC 프레임(높이 45 cm × 너비 65 cm)을 이용하였다.

2) 수심에 따른 큰열매모자반 종자의 생장

수심별 종자의 생장 조사는 실내배양 3개월이 지난 채묘틀에 부착한 유엽을 이용하였다. 조사지역은 제주특별자치도 화북이었고 2018년 9월부터 11월까지 종자를 양성하였다. 수온은 Hobo UA-002-64 data logger (Onset, Bourne, MA, USA)를 수중에 설치하여 1시간 간격으로 체크하였다. 수심은 1 ~ 5 m 까지 1 m 간격으로 채묘틀을 설치하여 수심별 생장과 생존율을 조사하였다. 종자의 생장은 엽체의 전장(mm), 생존율은 종자의 밀도(individuals cm^{-1})로 나타냈다.

3) 큰열매모자반 종자의 야외 양성

큰열매모자반 종자의 야외 양성 기간은 2018년 11월부터 2019년 6월까지이고 제주특별자치도 화북지역에서 실시하였다. 수온은 Hobo UA-002-64 data logger (Onset, Bourne, MA, USA)를 양성장 수중에 설치하여 1시간 간격으로 모니터링한 데이터를 분석하였다. 실험 종자는 종사줄에 착생한 종자를 실내에서 3개월 배양한 후 양성로프 100 m에 감아 부착시켰고 양성로프는 플라스틱 부표를 사용하여 수심 약 3 m 지점에 설치하였다. 양성기간 동안 엽체의 전장(cm)과 생존율을 조사하였고 생존율은 양성줄에 착생한 종자의 밀도(individuals m⁻¹)로 나타내었다.

10. 통계분석

데이터는 일원 분산 분석(one-way ANOVA)을 이용하여 분석하였고 Levene의 검정을 사용하여 분산의 동질성을 확인했다. ANOVA가 유의성을 나타내면 ($P < 0.05$), 사후검정은 Scheffe test와 Tukey test를 적용하였다. 데이터는 SPSS ver. 8.0 및 SYSTAT ver. 9.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA)을 이용하여 분석하고 Pearson's 상관분석을 실시하였다.

Ⅲ. 결과

1. 큰열매모자반의 형태적 특징과 분류적 위치

1) 형태적 특징과 생활사

큰열매모자반은 자웅이체이며 복상의 생활사(diplontic life cycle)을 갖는다. 성숙한 엽체는 생식기에 암수생식기탁을 형성하고 각 생식기탁에서 만들어진 난자와 정자가 수정, 발아하여 성장한다(Fig. 3).

큰열매모자반의 부착기는 원추형(conical)이며 줄기(stem 또는 main axis)는 원주상(terete)으로 직립하고 1회 또는 몇 차례 분지하고 여러 개의 주지(main branch 또는 1st branch)를 생산한다(Fig. 4). 주지는 일반적으로 3차까지 분지하지만, 번식기가 되면서 4차 ~ 5차까지도 분지하여 무성해진다. 주지의 하부 형태는 줄기와 연결되는 부분은 원주형이며, 그 외 부분은 이능형(ancipitous)으로 양쪽 가장자리에 뿔뿔하거나 뾰족한 치상(denticle) 돌기(protuberances)를 갖는다. 주지의 중부는 평평하고 뾰족한 돌기가 듬성듬성 형성되며 말단 부분은 삼능형(triquetrous)이다(Fig. 4A-C).

암생식기탁의 형태는 평평하며 긴 주걱형(spatulate) 또는 도피침형(oblancoelate)으로 위쪽은 둥글고 하부 쪽으로 좁아지는 형태이고(Fig. 4D), 와이자(Y)형이 드물게 관찰되었다. 수생식기탁의 형태는 가늘고 약간 납작하며 선형(linear)이다(Fig. 4E).

잎의 형태는 피침형 또는 선형이며 두터운 피질 또는 막질의 질감을 갖는다. 하부의 잎은 거치가 없거나 얇은 거치를 갖으며, 중부의 잎은 거치가 뚜렷하고 이중 거치도 자주 형성된다. 상부의 잎은 폭이 좁아지며 중륵에 가까운 깊은 거치를 보인다(Fig. 5A-C). 기낭은 구형(spherical) 또는 타원형(elliptical)이며, 침상 돌기(mucronate)나 잎모양의 관상엽(coronal leaf)을 갖기도 한다(Fig. 5D-F).

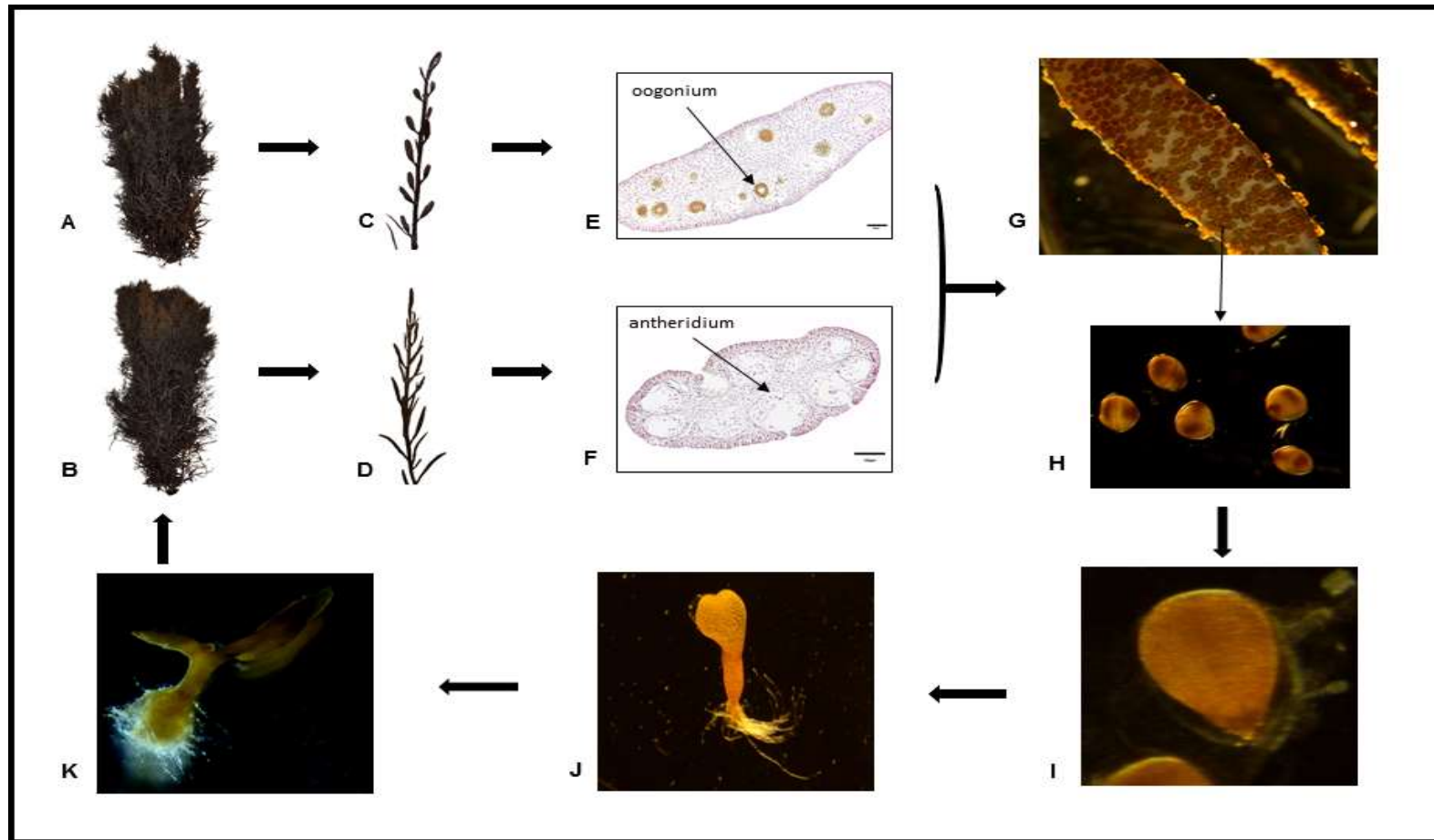


Fig. 3. Life cycle of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh. A. Female thallus; B. Male; C. Female receptacle; D. Male receptacle; E. Cross section of female receptacle; F. Cross section of male receptacle; G. Released egg on female receptacle; H. Two cell stage of zygote; I. Germling; J. Germlings after 10 days; K. Germlings after 35 days.

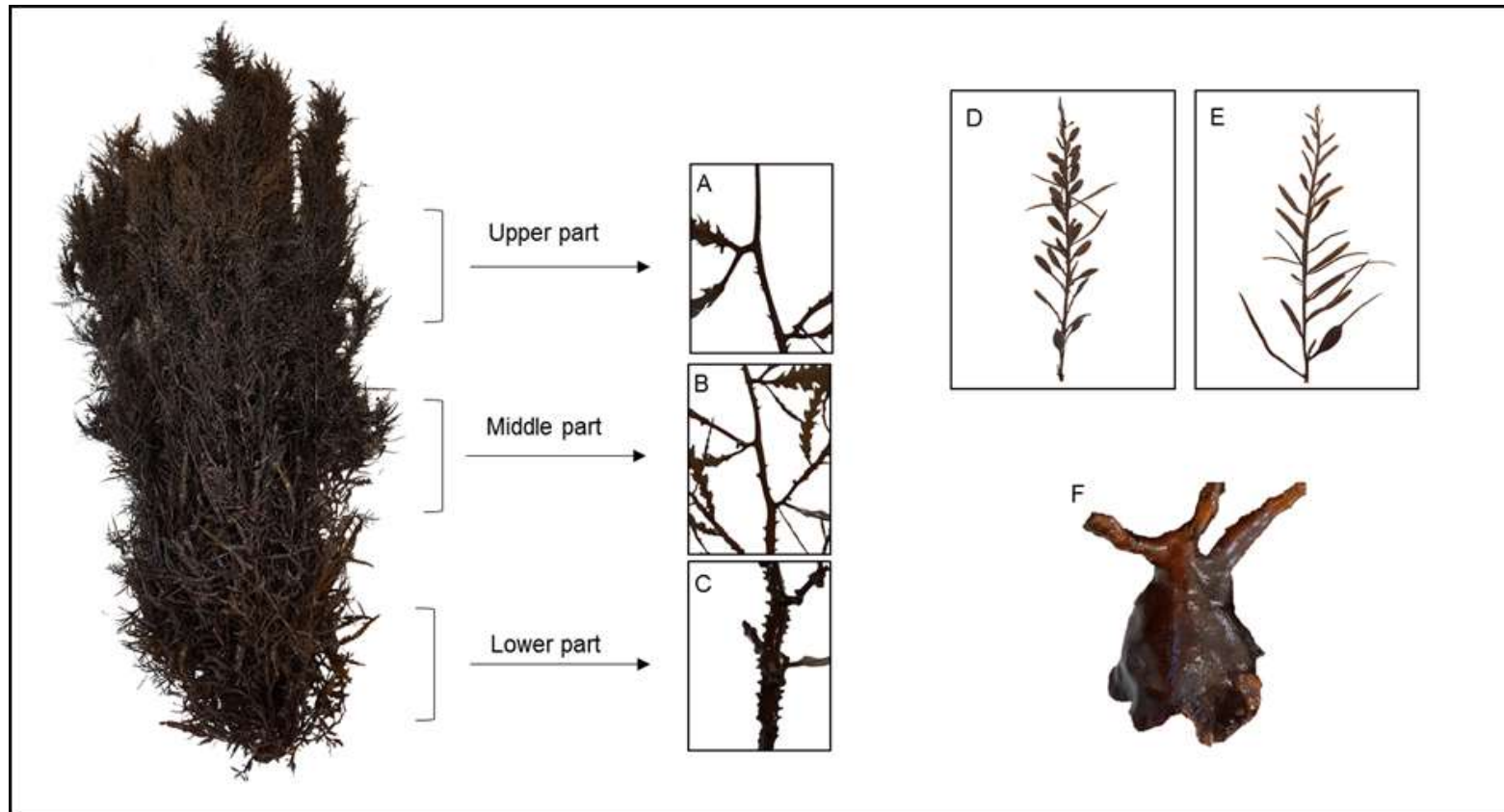


Fig. 4. Physical characteristics of *Sargassum macrocarpum* from Jeju Island, Korea. A. Upper part of main axis; B. Middle part of main axis; C. Lower part of main axis; D. Female receptacle of receptacle branch; E. Male receptacle of receptacle branch; F. Holdfast

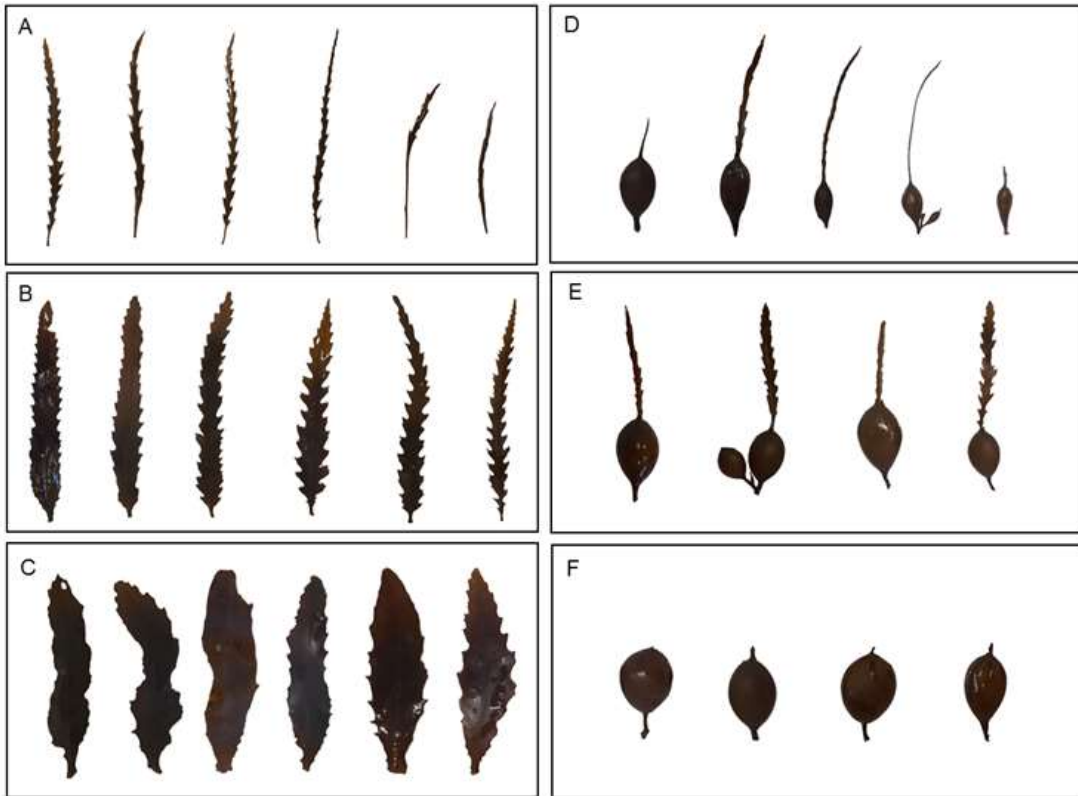


Fig. 5. Morphological variation in leaves and vesicles of *Sargassum macrocarpum*. A. Leaves of upper part; B. Leaves of middle part; C. Leaves of lower part; D. Vesicles of upper part; E-F. Vesicles of middle part.

2) 유전자 정보를 이용한 분자 종 동정

제주도 조천연안에서 수집한 모자반류(*Sargassum* sp.)의 mtDNA *cox3* 서열을 결정하였다. 15개 개체에서 결정된 서열은 BLAST 검색 결과, 큰열매모자반(*S. macrocarpum*)에서 보고된 JF931748 (Cho et al. 2012) 서열과 일치하였다(Table 1). 기존에 알려진 형태적 특성(Yoshida 1983; Oak & Lee 2006)과 유전자 정보를 종합하여, 이번 연구에서 결정된 서열들은 큰열매모자반으로 명명하였다.

Table 1. BLAST search results for *cox3* sequences of in *Sargassum macrocarpum* this study

Population	No. of sample	Species name of the most similar sequence ¹	Acc. no. ²	Length of sequence	Length of match	Identity (%)
Jocheon-ri	15	<i>S. macrocarpum</i>	JF931748	656	656	100

¹, all species names were cited from the NCBI database information.

², accession number at the NCBI nucleotide database.

2. 큰열매모자반의 성장 패턴과 군집 변화

1) 큰열매모자반의 서식환경

조사지역인 조천지역의 큰열매모자반 서식지는 수심 3 ~ 5 m 구간의 조하대 암반 지역으로 톱니모자반, 큰잎모자반, 팽생이모자반 등이 일부 혼재하여 서식하였다. 상부 조간대 지역에는 지충이, 톳, 파래, 우뚝가사리, 도박류 등의 해조상이 발달하고 있다.

큰열매모자반 군락의 연평균 수온은 18.7°C이고, 월평균 최고 수온은 8월 25°C, 최저 수온은 2월 14.1°C를 기록하였다(Table 2). 광주기는 5월에서 7월까지의 장일시기(14L)이고 11월에서 1월까지의 단일시기(10L)에 속하였다(Fig. 6).

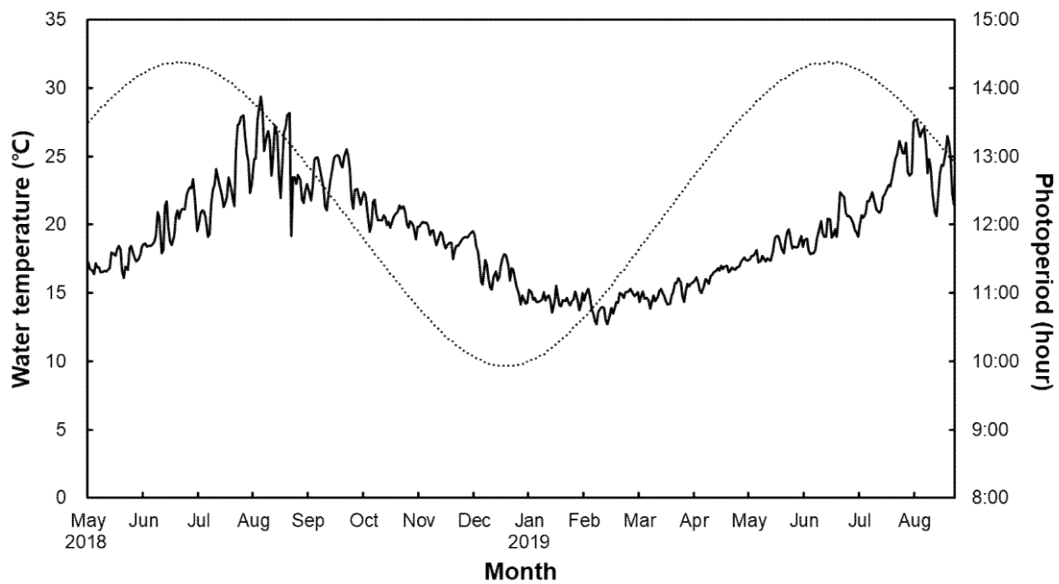


Fig. 6. Mean water temperature and photoperiod of *Sargassum macrocarpum* habitat in Jocheon, Jeju Island, Korea. The solid line indicates seawater temperature and dot line indicates photoperiod.

Table 2. Seawater temperature of *Sargassum macrocarpum* habitat in Jocheon, Jeju Island, Korea

Period	Mean±SD (°C)	Min (°C)	Max (°C)
May 2018	17.3±0.7	16.1	18.5
Jun	20.2±1.6	17.9	23.3
Jul	22.9±2.5	19.1	28.0
Aug	25.0±2.5	19.2	29.4
Sep	23.5±1.4	21.0	25.5
Oct	20.7±0.8	19.5	22.4
Nov	19.1±0.7	17.5	20.2
Dec	16.8±1.4	14.2	19.6
Jan 2019	14.5±0.4	13.5	15.6
Feb	14.1±0.8	12.7	15.3
Mar	14.9±0.5	13.8	16.1
Apr	16.1±0.7	14.3	17.0
May	18.0±0.8	16.9	19.7
Jun	19.3±1.2	17.8	22.4
Jul	21.8±1.7	18.4	26.1

2) 큰열매모자반의 생장 패턴

(1) 형태와 형질 변화

큰열매모자반의 형태는 Fig. 7에 나타난 것처럼 월별 변화가 비교적 뚜렷하였다. 2018년 5월(17.3°C, 14L)과 6월(20.2°C, 14L)은 2차, 3차 분지된 가지와 주지의 말단부분에 성숙하고 있는 생식기탁들이 무수히 형성되어 있었고 7월(22.9°C, 14L)은 난과 유배가 방출하여 생식기탁 위에 부착하고 있었다. 8월(25°C, 13L)은 생식기탁을 생성한 말단가지들이 거의 탈락 또는 소멸되었고 일부 주지에 새롭게 생성된 생식기탁이 모여나기로 붙어 있었으나 방출된 난은 관찰되지 않았다. 9월(23.5°C, 12L)은 생식기탁을 형성했던 2차, 3차 가지와 주지들은 대부분 퇴화하여 일부만 남아 있고 줄기에서 새롭게 생성된 주지들이 신장하였다. 10월부터 '19년 1월(14.5°C, 10L) 사이에는 영양엽이 성장하며 잎이 무성하였고 2월(14.1°C, 11L)과 3월(14.9°C, 12L)은 2차, 3차 가지가 분지되기 시작하였다. 4월(16.1°C, 13L)은 생식기탁 가지에 약 3 mm 이하의 생식기탁을 형성하였다. 2019년 5월(18°C, 14L)에서 6월(19.3°C, 14L) 사이에는 생식기탁의 성장과 성숙이 급속히 진행되고 '19년 6월말과 7월에는 암생식기탁에 부착한 난과 유배를 관찰하였다(Fig. 7).



Fig. 7. Monthly morphological features of *Sargassum macrocarpum*.

※ Data sources: Ko et al. 2019.

(2) 성장 패턴

큰열매모자반의 평균 엽장과 중량은 각각 92.5 cm, 1.1 kg wet-wt 였다(Fig 8). 엽장은 '18년 6월(135.3 cm) 최고이며 최저를 보인 10월(53.1 cm)까지 점점 낮아졌고, 11월부터 다음 해 5월(132.3 cm)까지 재생장하는 패턴을 보였다(Fig. 8). 엽체 중량은 '18년 6월(2.5 kg wet-wt)부터 점차 낮아져 8월과 9월에 0.3 kg wet-wt 으로 최저였고 10월부터 다시 증가하여 2019년 5월(3.6 kg wet-wt)에 최고에 도달하였다(Fig. 8).

생식엽의 길이와 중량은 평균 40.1 cm, 0.5 kg wet-wt이었다. 생식엽은 2월부터 4월까지 성장하고 이후 감소하여 10월에는 완전히 소멸하였다. 생식엽의 길이와 중량은 '18년 6월(72.1 cm, 1.5 kg wet-wt)과 '19년 5월(80.3 cm, 2.5 kg wet-wt)에 가장 높았다(Fig. 9). 전체 길이 중 영양엽의 길이와 중량은 평균 52.5 cm, 0.6 kg wet-wt이었고 영양엽의 길이는 8월에 33.4 cm로 낮았고 12월에 81.4 cm로 신장하였다. 영양엽의 중량은 5월, 6월, 11월이 약 1.0 kg wet-wt로 높았다(Fig. 9).

큰열매모자반의 엽장과 엽중량에 대한 생식기엽과 영양엽의 상관관계를 분석 (Pearson's)한 결과, 엽중량과 생식엽중량($r = 0.933, P < 0.01$), 엽장과 생식엽장 ($r = 0.797, P < 0.01$), 엽장과 중량 ($r = 0.713, P < 0.01$)의 순서로 높은 양의 상관관계를 보였다(Table 3).

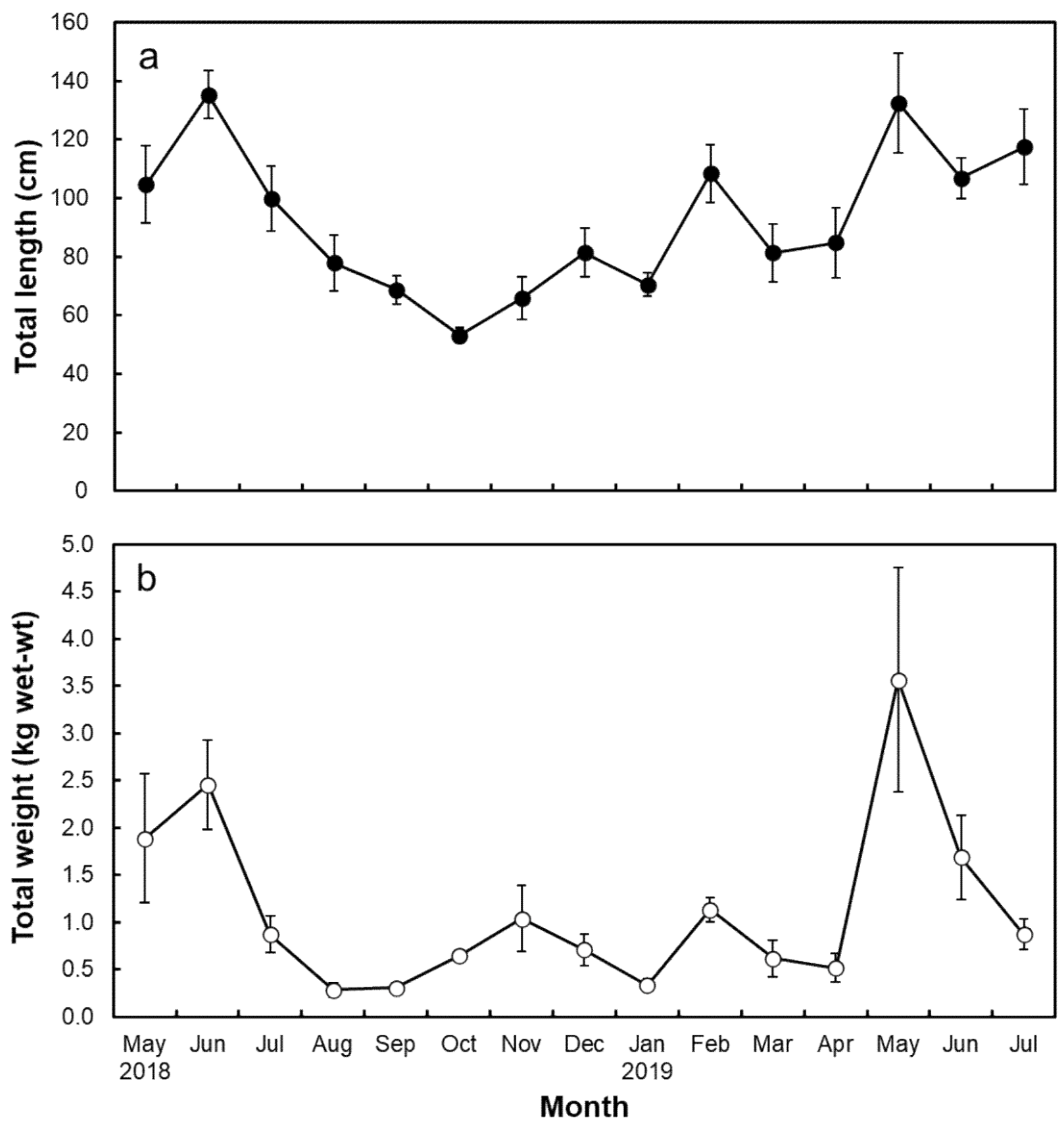


Fig. 8. Monthly fluctuation of total length (a) and weight (b) in *Sargassum macrocarpum*. The vertical bar represents standard deviations.

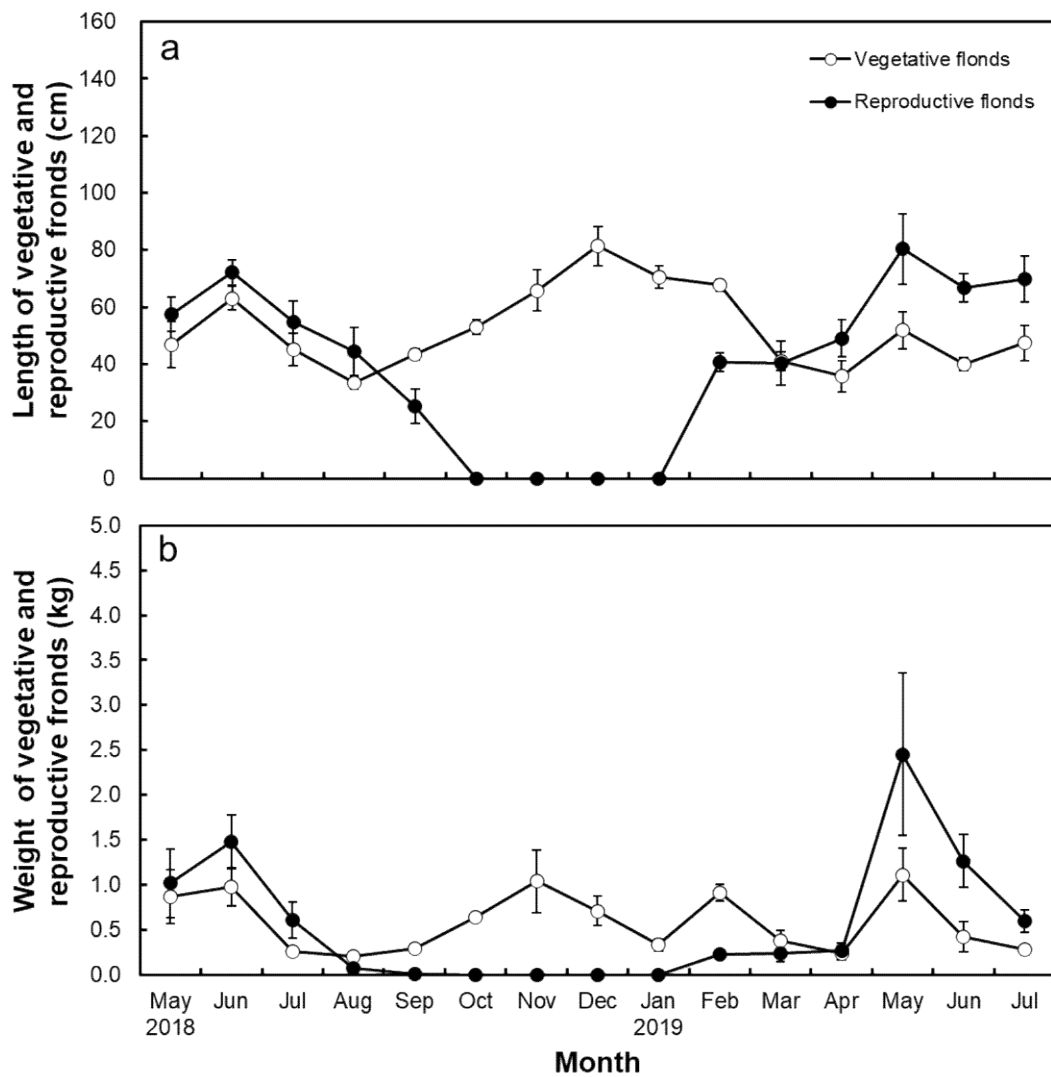


Fig. 9. Monthly variation of the length and weight on vegetative and reproductive fronds in *Sargassum macrocarpum*. The vertical bar represents standard deviations.

Table 3. Pearson correlation coefficients analysis of *Sargassum macrocarpum* at the natural population in Jocheon, Jeju Island, Korea

	Total length	Vegetative length	Reproductive length	Total weight	Vegetative weight	Reproductive weight
Total length	1					
Vegetative length	0.352**	1				
Reproductive length	0.797***	-0.284**	1			
Total weight	0.713***	0.228*	0.584***	1		
Vegetative weight	0.561***	0.509***	0.246**	0.813***	1	
Reproductive weight	0.677***	0.012	0.686***	0.933***	0.548***	1

*, $P < 0.1$; **, $P < 0.05$; ***, $P < 0.01$

※ Data sources: Ko et al. 2019.

3) 큰열매모자반의 군집변화

단위면적당 엽체의 평균밀도는 4.6 individuals m⁻²이고 '18년 6월 2.3 individuals m⁻²에서 '19년 4월 7.7 individuals m⁻² 까지 점차 증가하고 '19년 6월 1.7 individuals m⁻²로 가장 낮았다(Fig. 10). 현존량은 평균 4.6 kg wet-wt m⁻²이고 '19년 5월 17.8 kg wet-wt m⁻²로 가장 높았다(Fig. 10).

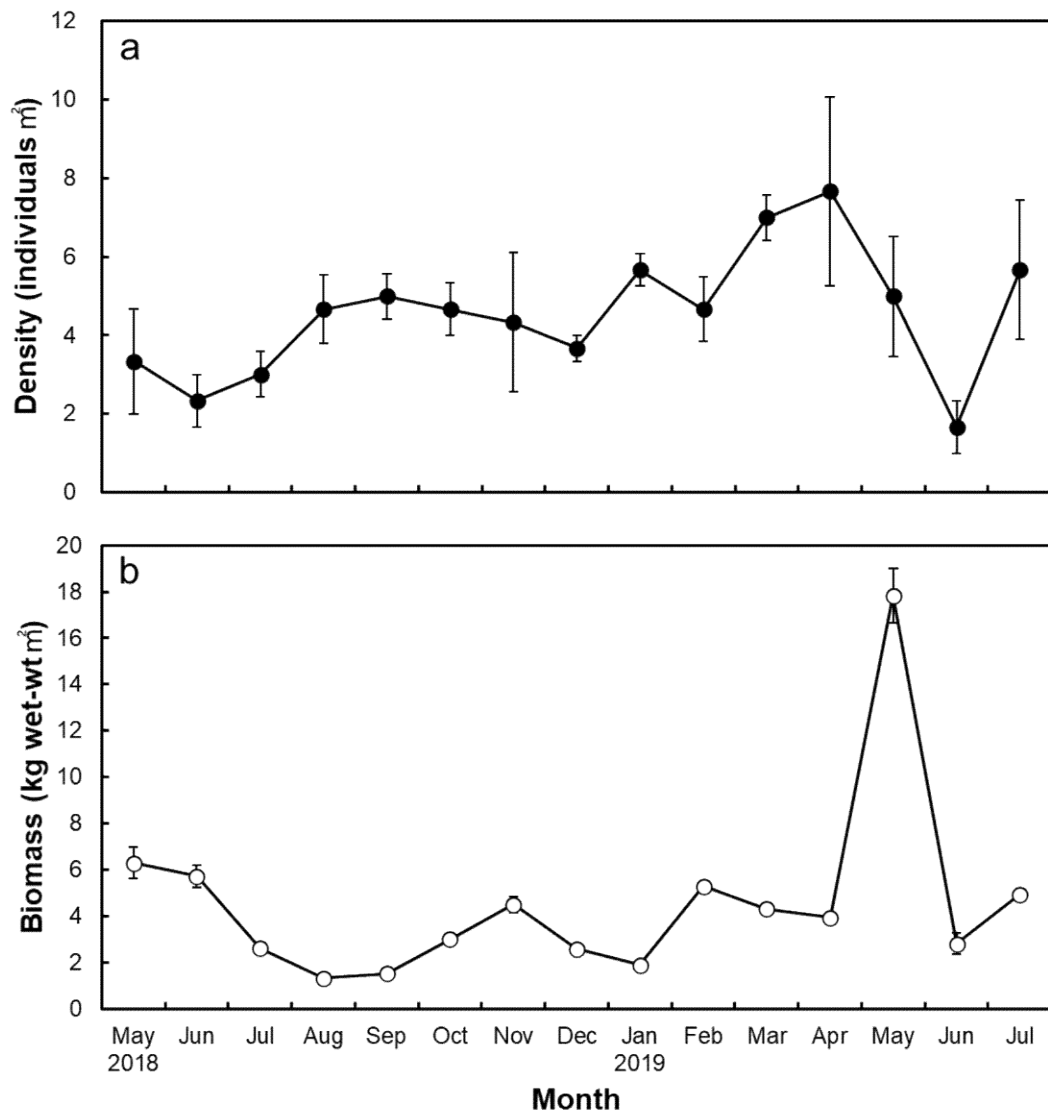


Fig. 10. Monthly fluctuation of density (a) and biomass (b) in *Sargassum macrocarpum*. The vertical bar represents standard deviations.

3. 큰열매모자반의 번식시기와 자원배분

1) 생식엽장지수(RFLI), 생식엽중량지수(RFWI)

큰열매모자반의 생식엽장지수(RFLI)는 2월(RFLI 37.3, temp. 14.1°C)부터 급격히 높아졌고 4월(RFLI 58.7, temp. 16.1°C)부터 8월(RFLI 53.4, temp. 25°C)까지는 거의 변동이 없었다. RFLI는 생식엽이 출현하지 않은 기간을 제외하면, '18년 9월(RFLI 32.6, temp. 23.5°C)이 낮았다(Fig. 11).

생식엽중량지수(RFWI)는 '18년 2월(RFWI 19.2, temp. 14.1°C)부터 점차 증가하기 시작하여 6월(RFWI 59.5, temp. 19.3°C)과 7월(RFWI 76.4, temp. 22.9°C)에 정점에 달하였고 8월 이후 급격히 저하되었다. RFWI는 생식엽이 출현하지 않은 기간을 제외하면 '19년 9월(RFWI 3.0, temp. 23.5°C)이 낮았다(Fig. 11). 큰열매모자반의 산란시기는 RFWI가 가장 높았던 6월 ~ 7월이었다.

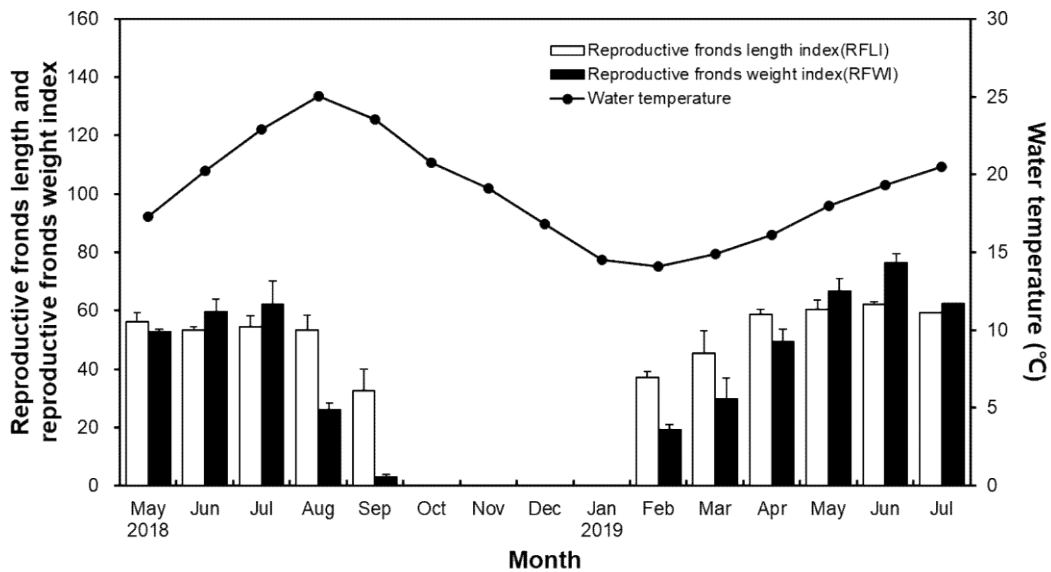


Fig. 11. Monthly change of reproductive fronds length index (RFLI) and reproductive fronds weight index (RFWI) of *Sargassum macrocarpum* in Jocheon, Jeju Island, Korea. The vertical bar represents standard deviations.

※ Data sources: Ko et al. 2019.

2) 성숙유효적산수온(Degree-days for the maturation)

본 조사지역의 큰열매모자반의 개체군의 생물학적 영점수온은 14.1°C이고 생식엽이 완전히 소멸한 10월부터 성숙피크인 6월까지의 성숙유효적산수온은 726.3 ± 105.6 degree-days이었다(Table 4).

Table 4. Calculation of degree-days for maturation of *Sargassum macrocarpum* in Jocheon, Jeju Island, Korea from September 2013 to June 2019

Periods (water temperature)	Degree days (°C day)	Remark
1st Oct 2013 (24.30°C)~30th Jun 2014 (21.16°C)	784.4	
1st Oct 2014 (22.62°C)~30th Jun 2015 (18.10°C)	518.8	
1st Oct 2015 (22.24°C)~30th Jun 2016 (19.90°C)	755.8	Developmental thresholds: 14.1°C
1st Oct 2016 (22.50°C)~30th Jun 2017 (19.50°C)	737.4	
1st Oct 2017 (23.80°C)~30th Jun 2018 (22.20°C)	746.4	
1st Oct 2018 (22.60°C)~30th Jun 2019 (20.90°C)	815.2	
Mean	726.3±105.6	

※ Data sources: Ko et al. 2019.

3) 큰열매모자반의 자원배분(Resource allocation)

생식엽과 영양엽의 자원배분은 시기별로 차이를 보여 생식배분지수는 2월(RAI 28.3)부터 점차 증가하기 시작하여 4월 ~ 7월은 RAI 54.1 ~ 69.3으로 생식에 대한 자원할당이 높았다.

영양엽에 대한 자원배분은 10월 ~ 1월이 VAI 100으로 가장 높고 생식엽이 출현하는 2월 ~ 9월의 영양배분지수는 평균 VAI 50.8이었다(Fig. 12).

'18년 5월부터 '19년 7월까지 평균 영양배분지수와 생식배분지수는 각각 VAI 63.9, RAI 36.1이었다(Fig. 12).

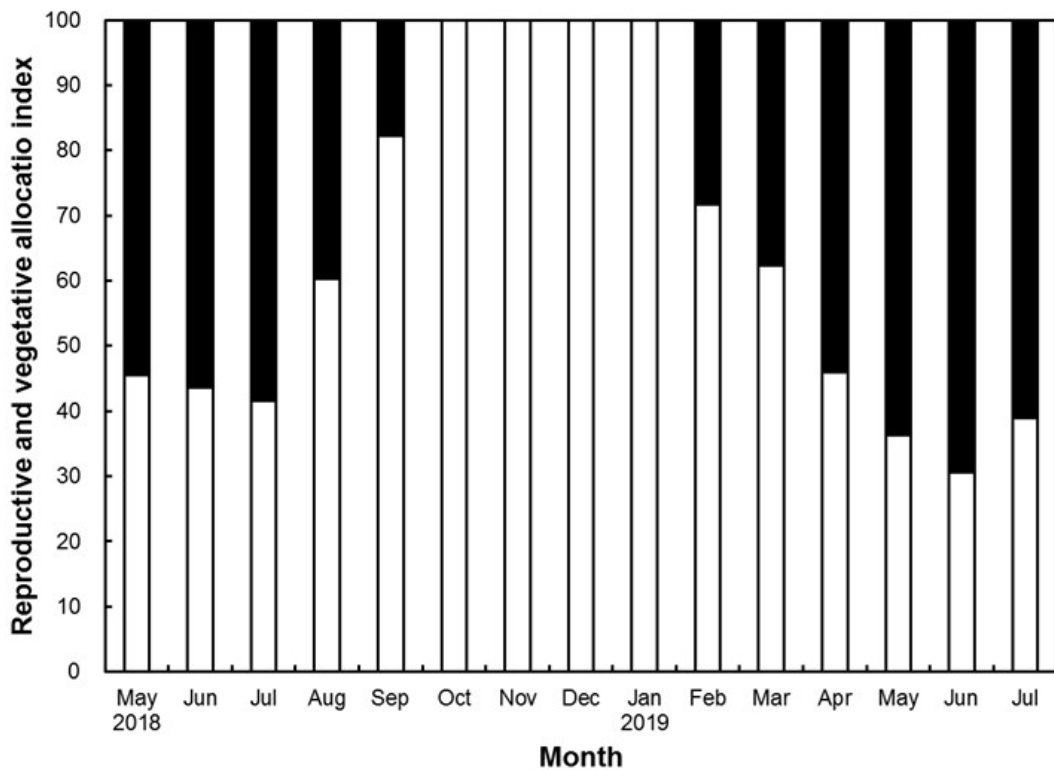


Fig. 12. Monthly change of reproductive and vegetative allocation index in *Sargassum macrocarpum*. The black box indicates reproductive allocation index and white box indicates vegetative allocation index.

※ Data sources: Ko et al. 2019.

4. 큰열매모자반의 생식기관 형성과 성숙 특성

1) 생식기관의 형성과정

큰열매모자반은 자웅이체이며, 큰열매모자반의 난(egg)과 정자(antherozoid)는 생식기관인 장란기(oogonium)와 장정기(antheridium)에서 만들어진다. 장란기와 장정기는 성숙한 엽체의 말단가지(terminal branch 또는 receptacle branch)에 발달하는 생식기탁(receptacle, 生殖器托) 내의 생식기소(conceptacle)에서 분화한다(Fig. 13). 생식기탁은 4월부터 출현하고 암생식기탁(female receptacle)은 평평하며 긴 주걱형(spatulate) 또는 도피침형(ob lanceolate)으로 위쪽은 둥글고 하부쪽으로 좁아지는 형태이고 수생식기탁은 가늘고 약간 납작한 선형(linear)이다(Fig. 13).

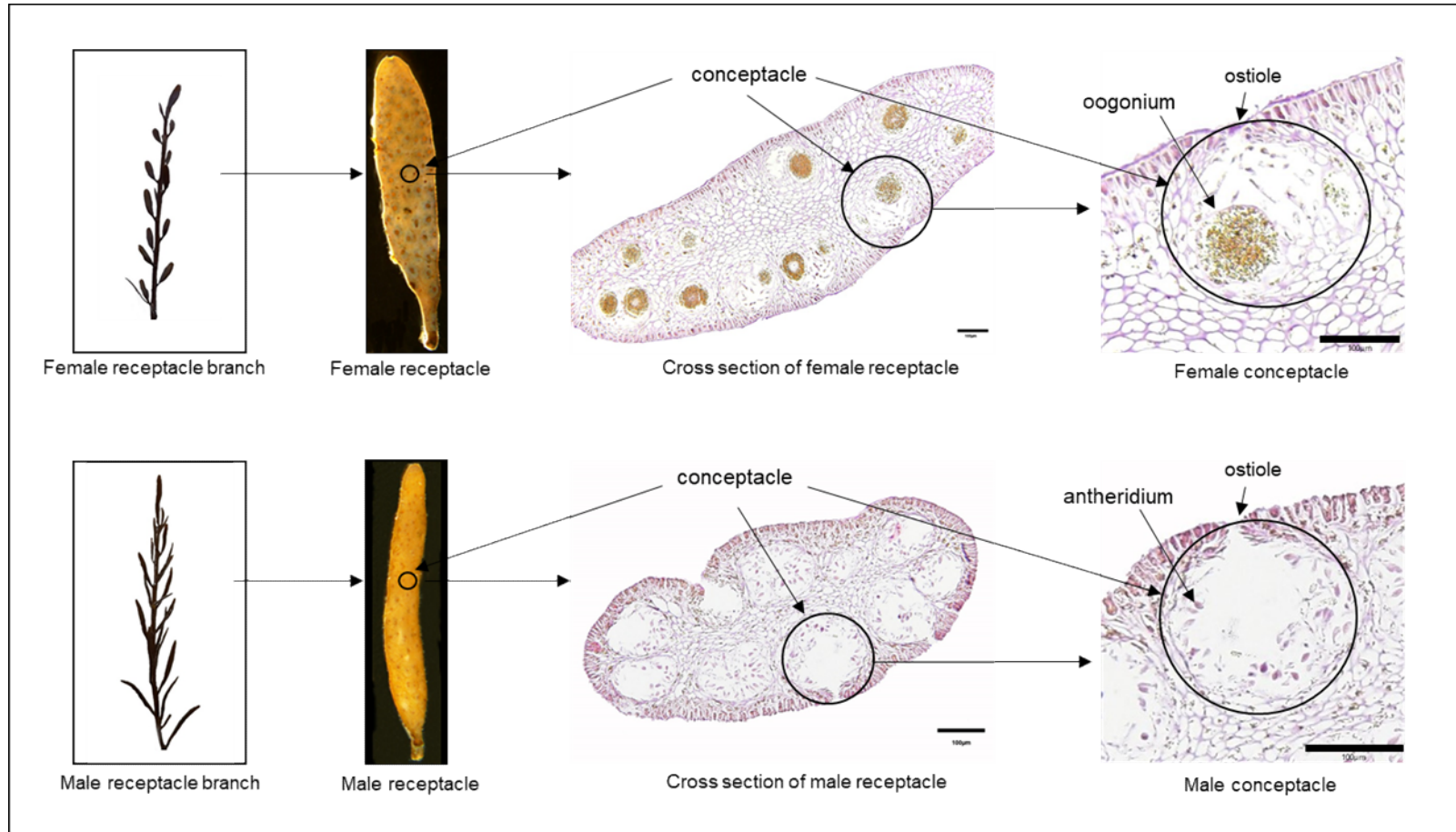


Fig. 13. Process of reproductive organs development of *Sargassum macrocarpum*.

(1) 생식기소(生殖器巢, conceptacle)의 분화

큰열매모자반의 생식기소는 생식기탁이 성장함에 따라 다수 형성된다. 생식기탁 조직은 점액표피층(mucilage cuticle layer), 표층세포층(epidermal cell layer), 피층세포층(cortex cell layer) 그리고 수층 세포층(medullary cell layer)을 구성하였고 생식기소(conceptacle)는 표층세포층(epidermal cell layer)과 피층세포층(cortical cell layer) 구간에 위치한다(Fig 14).

생식기탁의 표층세포에서 기원한 생식기소의 시원세포(initial cell)는 종단면에서 보았을 때 플라스크 형태로 상부는 좁고 하부는 넓은 형태이다. 시원세포의 분열과 분화과정은, 첫 번째 분열은 플라스크 모양의 세포가 비대칭으로 횡단 분열하였다(Fig. 15a). 하부의 거대세포는 종단으로 분열을 거듭하며 함몰하여 생식기소의 벽세포(wall cell) 또는 기저세포(basal cell)를 형성하였고 상부의 소형세포는 혀세포(tongue cell)로 횡단 분열하여 측사로 발달하였다(Fig. 15b-d). 생식기소의 형태는 작은 복주머니 형태이고 표층은 생식기공 덮개(ostiole sheath)로 차단되었다(Fig. 15d-e).

생식기소는 생식기탁의 성장에 따라 다수 생성하였고 벽세포의 종단분열로 크기가 커지며 발달하였다. 벽세포는 횡단분열하여 장란기와 장정기 그리고 측사(paraphyses)로 분화하였다.

큰열매모자반 생식기탁에 형성한 생식기소의 종류는 장란기 생식기소(Fig. 15f), 장정기 생식기소(Fig. 15g) 그리고 측사를 형성한 생식기소(Fig. 15h)의 3가지 형태이다(Fig. 16). 각 종류별 생식기소의 초기형성과정은 유사하였지만 측사는 장란기 생식기소와 장정기 생식기소 모두에 혼재하였고 측사만을 형성한 생식기소는 드물게 출현하였다.

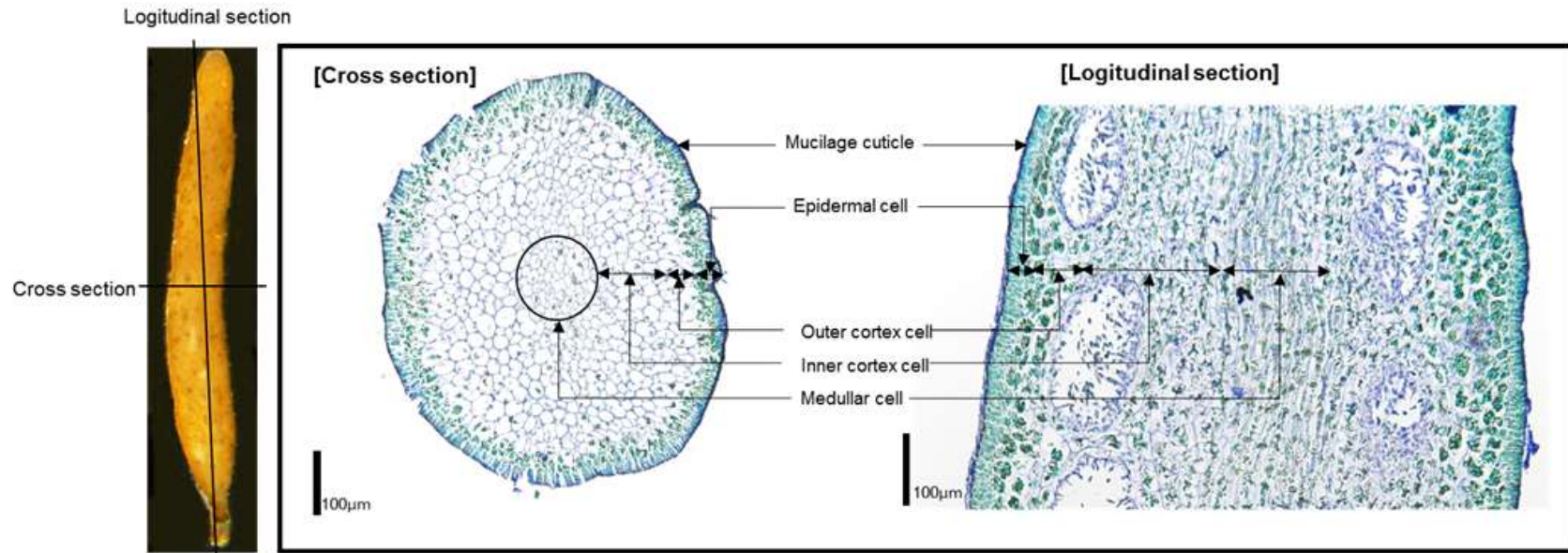


Fig. 14. Cross and longitudinal section of *Sargassum macrocarpum* receptacle.

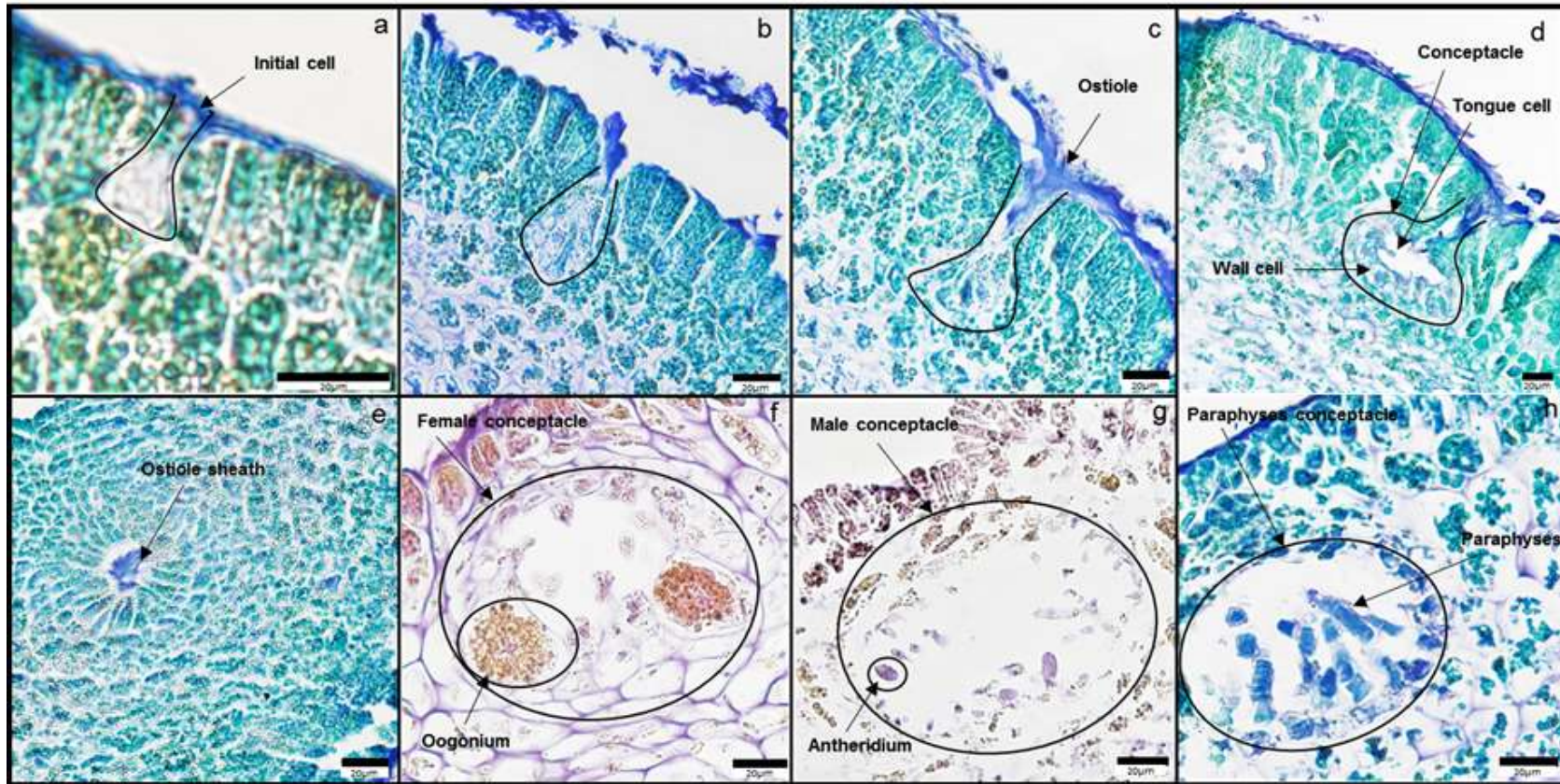


Fig. 15. Differentiation of conceptacle of *Sargassum macrocarpum*. a. Two celled stage; b. Four celled stage; c. Five celled stage; d Conceptacle with tongue cell; e. Ostiole sheath of conceptacle; f. Female conceptacle with oogonium; g. Male conceptacle with antheridium; h. Paraphyses conceptacle with paraphyses; a-e, and h. Toluidine blue stain; f-g. Hematoxyline-Eosin stain.

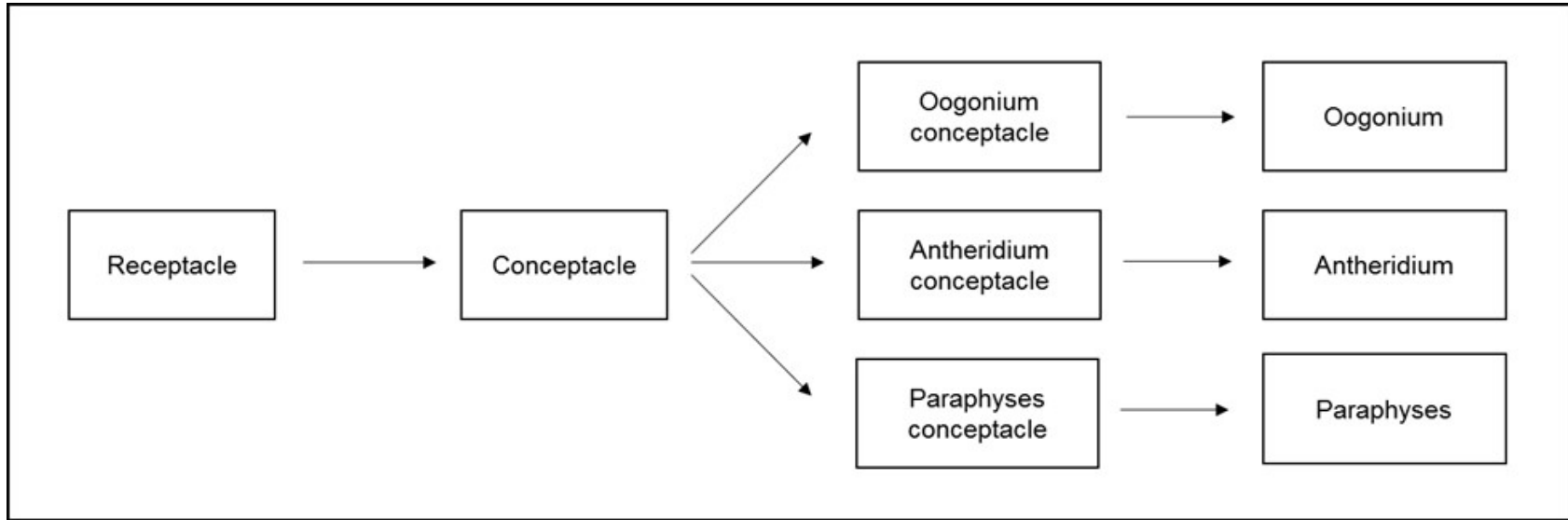


Fig. 16. Diagram of the *Sargassum macrocarpum* conceptacle by types.

(2) 장란기(藏卵器, oogonium) 발달

큰열매모자반의 장란기는 생식기소의 벽세포에서 발달하였다. 기저세포는 거의 균등하게 횡단 분열하여 상부의 세포가 장란기모세포(oogonial mother cell)로 분화한다(Fig. 17a). 장란기모세포는 더 이상의 분열 없이 저장물질을 축적하며 크기가 증대하여 성숙한 장란기(mature oogonium)로 발달한다(Fig. 17b-d).

큰열매모자반의 생식기소는 1개당 5~6개의 장란기를 형성하였고 장란기는 1개의 난(egg)을 포란하였다(Fig. 17e-f). 산란기에 접어들면, 성숙란들은 생식기공이 열리면서 점액질과 함께 방출한다(Fig. 18). 암생식기탁에서 방출한 난의 크기는 장경 $262.5 \pm 40.75 \mu\text{m}$, 단경 $205.97 \pm 35.97 \mu\text{m}$ 이고 암생식기탁의 생식기공 크기는 장경 $135.09 \pm 24.88 \mu\text{m}$, 단경 $109.82 \pm 27.55 \mu\text{m}$ 으로 생식기공의 크기는 난의 크기에 비해 작았다. 방출 직후의 난은 불투명하여 핵이 명확하지 않았지만, 차츰 핵이 2, 4, 8 개로 뚜렷하게 구분되었다(Fig. 19).

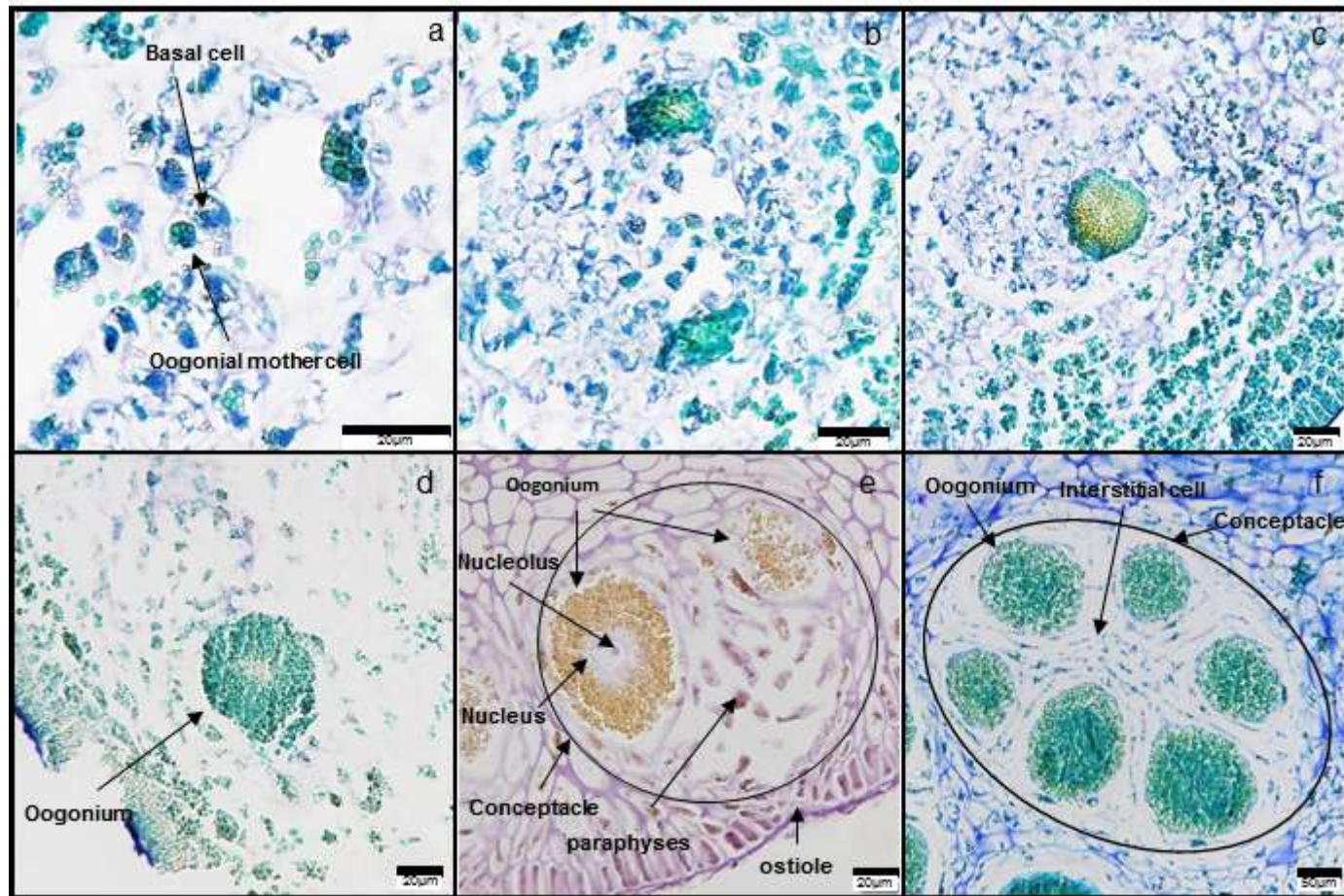


Fig. 17. Oogonium development of *Sargassum macrocarpum*. a. Oogonial mother cell; b-e. Development of oogonium; f. Mature oogonium; a-d, and f. Toluidine blue stain; e. Hematoxyline-Eosin stain.

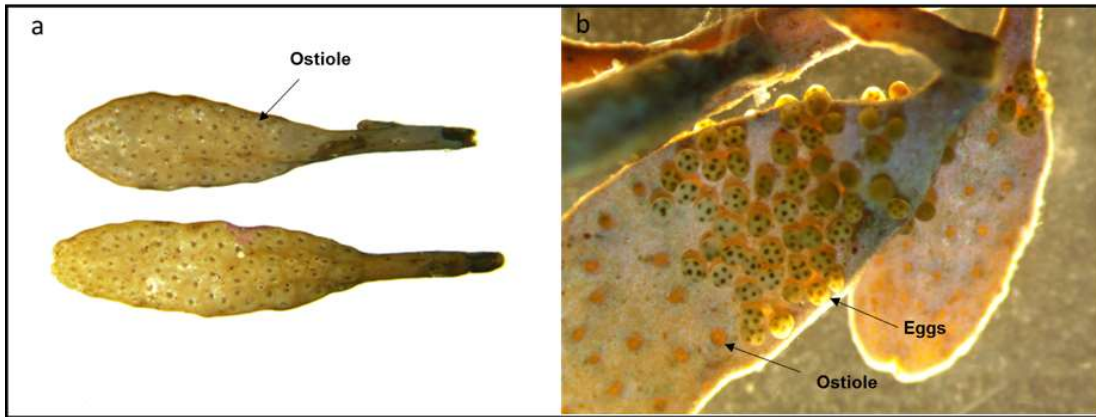


Fig. 18. Released eggs on female receptacle of *Sargassum macrocarpum*.

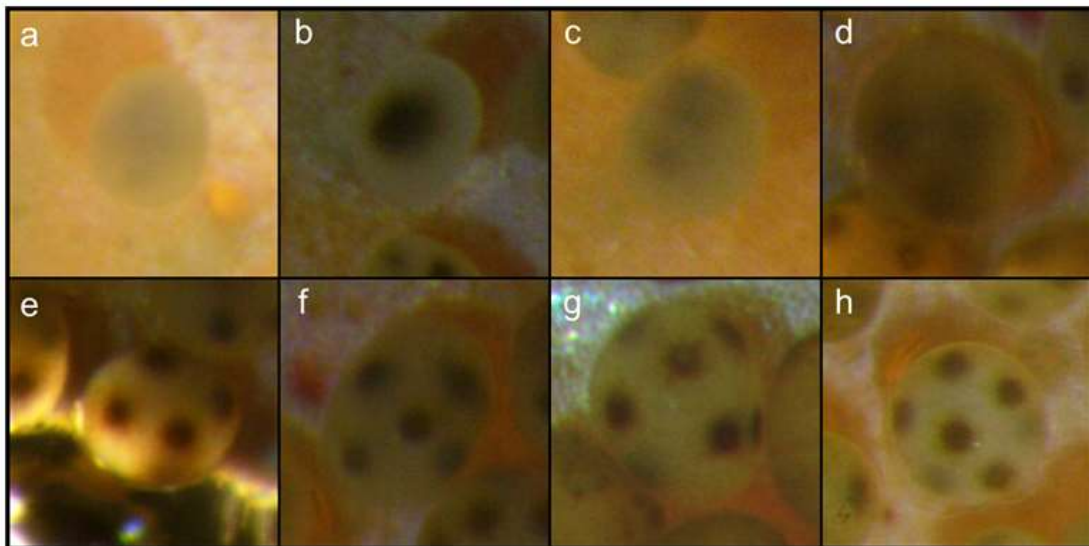


Fig. 19. Nuclear division in egg of *Sargassum macrocarpum*. a. Released egg; b. One nuclear; c. Two nuclear; d-e. Four nuclear; f-h. Eight nuclear.

(3) 장정기(藏精器, antheridium) 발달

큰열매모자반 장정기는 생식기소의 벽세포에서 발달하였다. 기저세포는 비대칭으로 횡단 분열하여 상부세포는 돌기 모양(papillae)의 형상을 한다(Fig. 20a). 상부세포는 조금 커진 후, 다시 횡단 분열하여 하부는 자루세포(stalk cell), 상부는 장정기모세포(antheridial mother cell)로 분화한다(Fig. 20b). 자루세포(stalk cell)는 장정기를 지지하기도 하지만 분지하여 또 다른 장정기모세포를 형성하기도 하였다(Fig. 20c). 장정기모세포는 크기가 증대하여 성숙한 장정기로 발달한다(Fig. 20c-d).

큰열매모자반의 생식기소는 다수의 장정기를 형성하였고 장정기 또한 다수의 정자를 생성하였다. 성숙한 장정기는 핵분열을 수회 선행하고(Fig. 19e) 난 후, 세포질분열이 일어난다(Fig. 20f).

방정기에 접어들면, 큰열매모자반 수생식기탁의 생식기소는 생식기공을 통해 정자무리를 내포하는 점액층의 정자소낭(antherozoid vesicle) 형태로 방정하고(Fig. 21). 이후 정자소낭 내의 점액질에 부착되었던 정자들은 편모와 활주운동에 의해 점액질에서 벗어나 주변을 유영하였다.

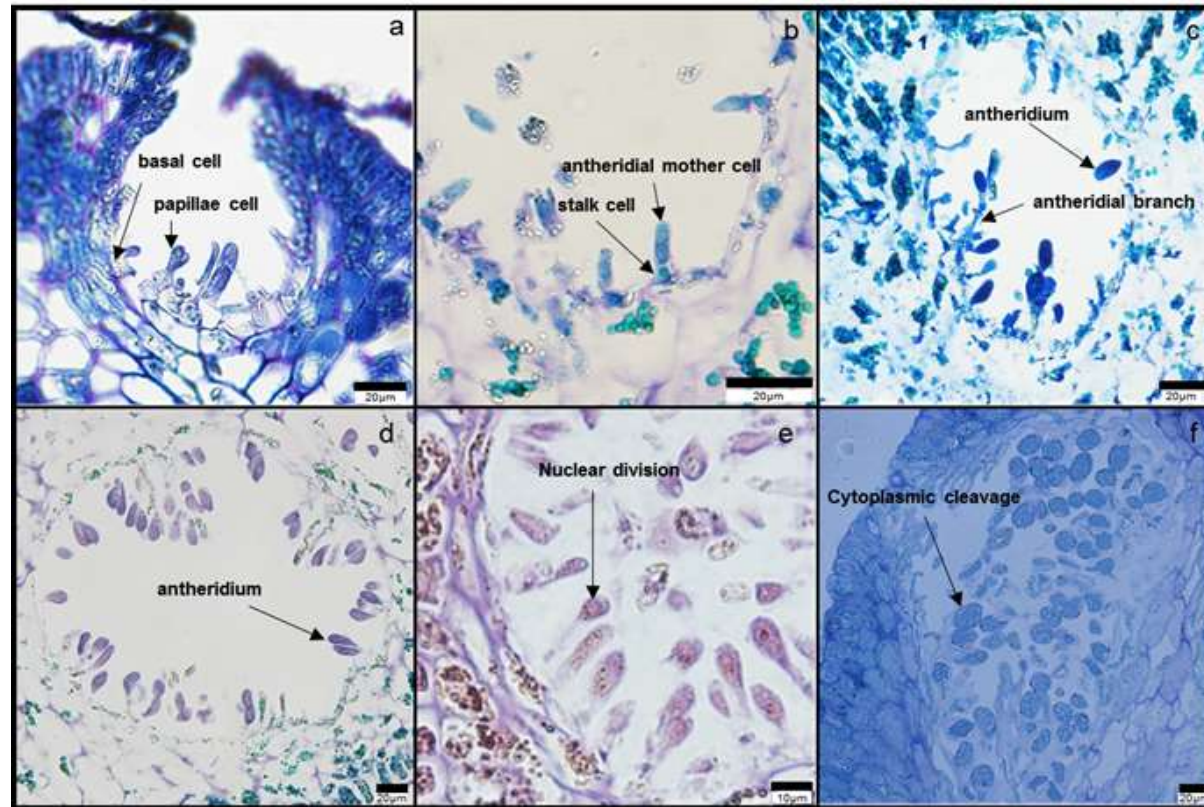


Fig. 20. Antheridium development of *Sargassum macrocarpum*. a. First division of antheridial basal cell; b. Antheridial mother cell; c. Antheridial branch with antheridial mother cell; d. Development of oogonium; e. Nuclear division of antheridium; f. Cytoplasmic cleavage of antheridium; a-b, and f. Toluidine blue stain; c. Methylene blue stain; d-e. Hematoxyline-Eosin stain.

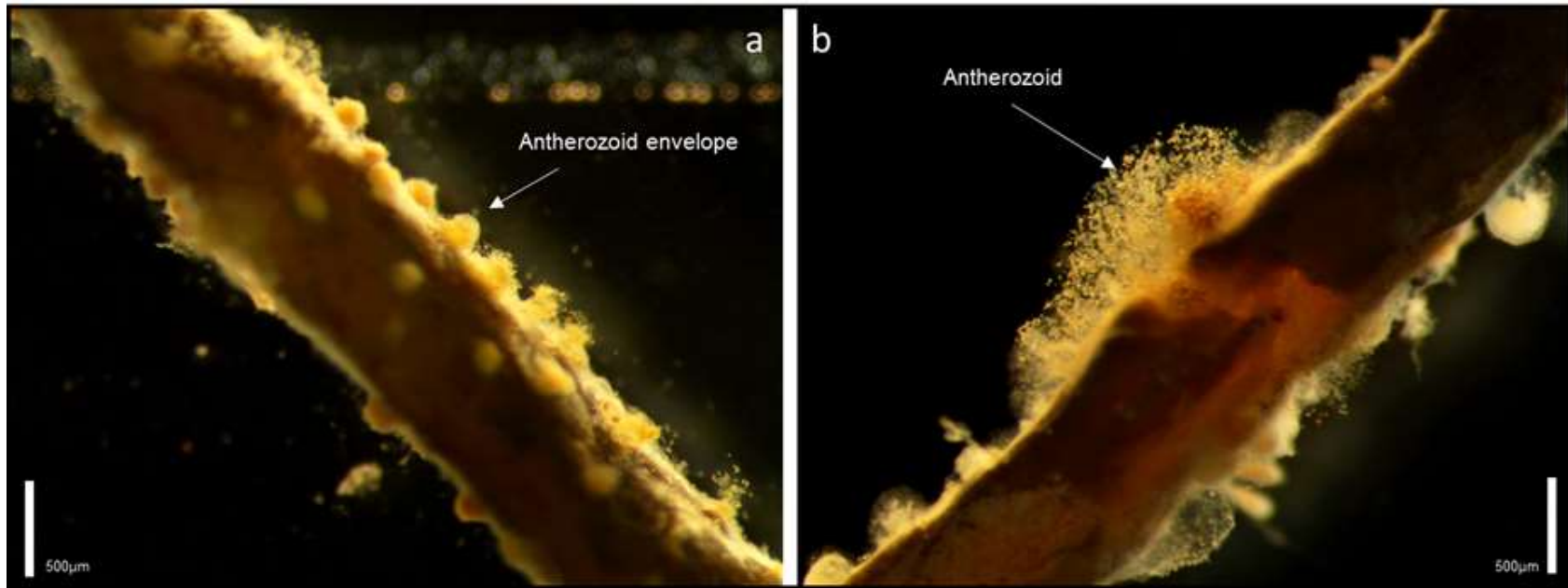


Fig. 21. Released antherozoid from male receptacle of *Sargassum macrocarpum*.

2) 생식기탁의 성숙 특성

(1) 암생식기탁의 성숙

큰열매모자반 암생식기탁은 4월에 형성되어 6월까지 크기와 중량이 급격하게 증가하며 성숙하였고 7월에는 생식기탁의 중량과 폭이 감소하였다. 암생식기탁의 길이는 4월 2.2 ± 1.45 mm에서 6월 8.9 ± 3.01 mm로 급격히 증가하고 7월 9.0 ± 3.85 mm를 유지한 후 8월 5.4 ± 1.3 mm로 낮아졌다. 암생식기탁의 폭은 4월 0.8 ± 0.24 mm에서 6월 2.7 ± 0.38 mm로 지속 증가하고 7월 2.2 ± 0.4 mm, 8월 1.9 ± 0.5 mm로 감소하였다. 암생식기탁의 중량은 4월은 1 mg 이하였고 5월 2.8 ± 1.41 mg, 6월 9.7 ± 3.69 mg으로 급격히 증가한 후 7월 7.2 ± 3.12 mg으로 감소하였다(Fig. 22). 난 방출은 6월말부터 발생하였고 8월에는 난 방출한 생식기탁들이 거의 퇴화하고 생식기탁 가지도 소멸하였다.

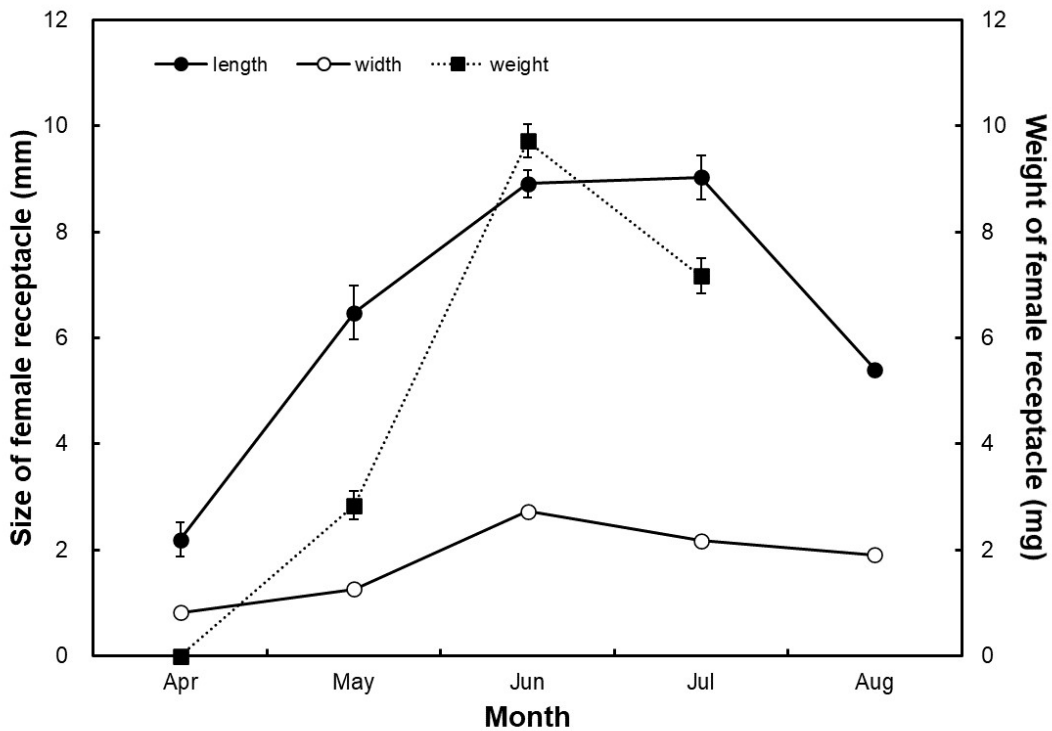


Fig. 22. Monthly change of the female receptacle size and weight in *Sargassum macrocarpum*. Values represent mean \pm standard error (n = 20 ~ 140).

(2) 수생식기탁의 성숙

큰열매모자반 수생식기탁은 4월에 형성되어 7월까지 크기와 무게가 증가하며 성숙하였다. 수생식기탁의 길이는 4월 2.5 ± 0.64 mm에서 7월 18.9 ± 5.95 mm로 지속 증가하고 8월 11.7 ± 3.3 mm로 낮아졌다. 수생식기탁의 폭은 4월 0.8 ± 0.14 mm, 5월 0.9 ± 0.19 mm, 6월 1.8 ± 0.24 mm, 7월 1.9 ± 0.31 mm, 8월 1.2 ± 0.3 mm로 6월과 7월이 높았다. 수생식기탁의 무게는 4월은 1.0 mg 이하였고 5월 1.8 ± 1.1 mg에서 6월 10.8 ± 4.0 mg, 7월 16.0 ± 6.84 mg으로 지속 증가하였다 (Fig. 23). 정자의 방출은 6월말부터 발생하였고 8월에는 난 방출한 생식기탁들이 거의 퇴화하고 생식기탁 가지도 소멸하였다.

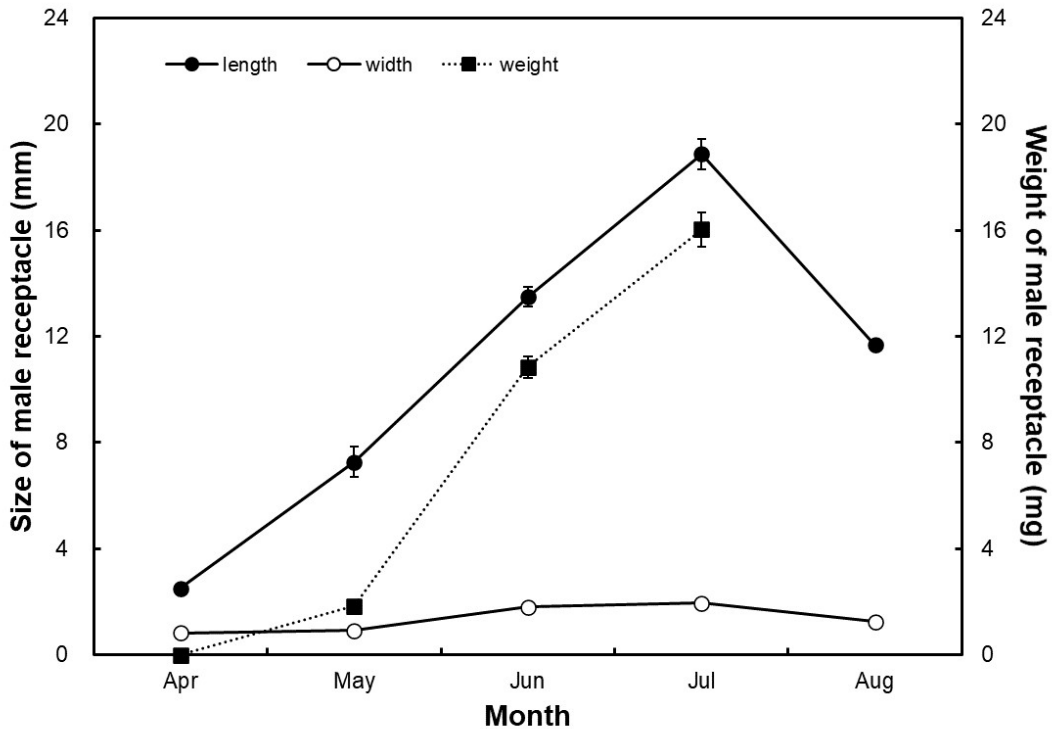


Fig. 23. Monthly change of the male receptacle size and weight in *Sargassum macrocarpum*. Values represent mean \pm standard error (n = 20 ~ 140).

(3) 생식기탁 성장지수(Receptacle growth index, RGI)

암생식기탁의 성장지수는 4월 RGI 20.85 ± 5.53 , 5월 RGI 20.08 ± 1.51 , 6월 RGI 33.40 ± 9.14 그리고 7월 RGI 27.70 ± 6.41 , 8월 35.70 ± 5.8 이었고 수생식기탁의 성장지수는 4월 RGI 34.12 ± 8.55 , 5월 RGI 14.48 ± 4.69 , 6월 RGI 14.31 ± 3.14 그리고 7월 RGI 11.15 ± 3.24 , 8월 RGI 10.9 ± 1.50 이었다(Fig. 24). 생식기탁의 성장지수 비교결과 암생식탁은 길이보다 폭의 비율이 증가하였고 수생식기탁은 폭보다 길이의 비율이 증가하며 성장하였다.

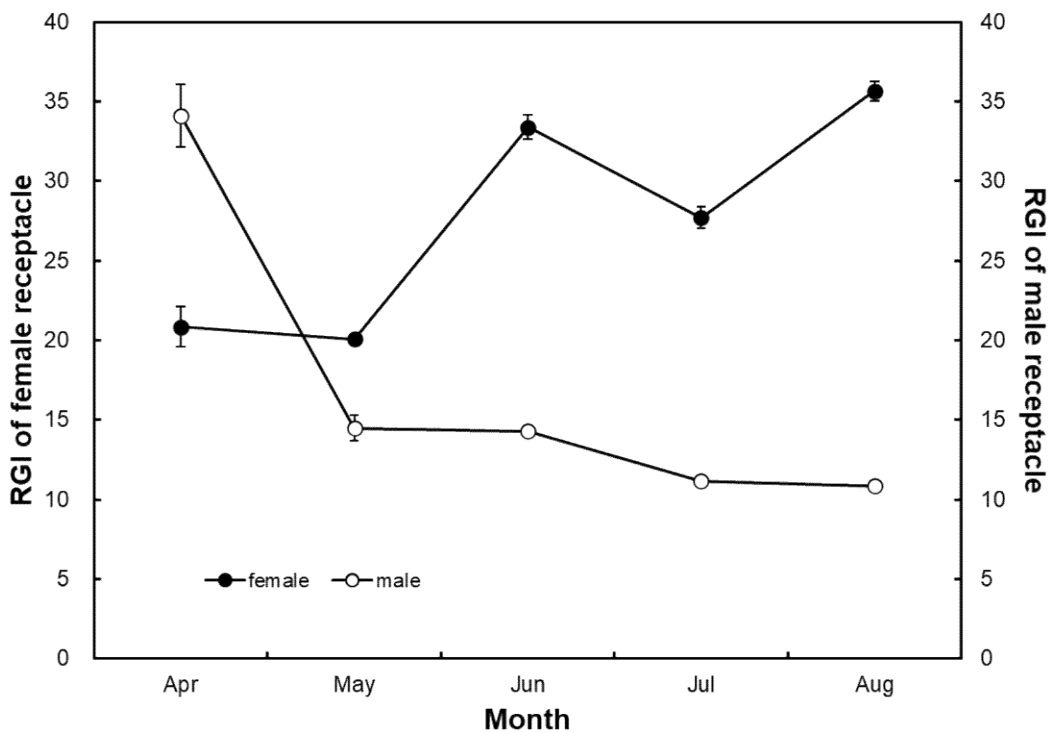


Fig. 24. Monthly change of the female and male receptacles RGI in *Sargassum macrocarpum*. Values represent mean \pm standard error (n = 20 ~ 140).

RGI. Receptacle growth index.

(4) 생식기탁과 방출한 난의 개수

큰열매모자반 생식기탁 가지(receptacle branch)당 형성한 암생식기탁의 개수는 4월 1.2 ± 0.56 개, 5월 16.1 ± 2.85 개, 6월 22.2 ± 3.08 개, 7월 20.9 ± 1.37 개, 8월 2.0 ± 0.82 개이었고 수생식기탁의 개수는 4월 1.19 ± 0.54 개, 5월 18.3 ± 3.16 개, 6월 25.7 ± 1.89 개, 7월 24.7 ± 1.64 개, 8월 3.36 ± 1.12 개이었다(Fig. 25). 8월은 생식기탁 대부분이 소멸하였고 극히 일부가 잔존하였다.

생식기탁 길이 9.0 ± 1.81 mm, 폭 3.0 ± 0.13 mm의 암생식기탁의 난방출율이 60%일 때, 암생식기탁은 평균 208.5 ± 32.90 개의 난을 방출하였다. 생식기탁의 생식기소 개수는 평균 135.8개이고 생식기소 1개당 방출한 난의 수는 평균 5 ~ 6 개이었다.

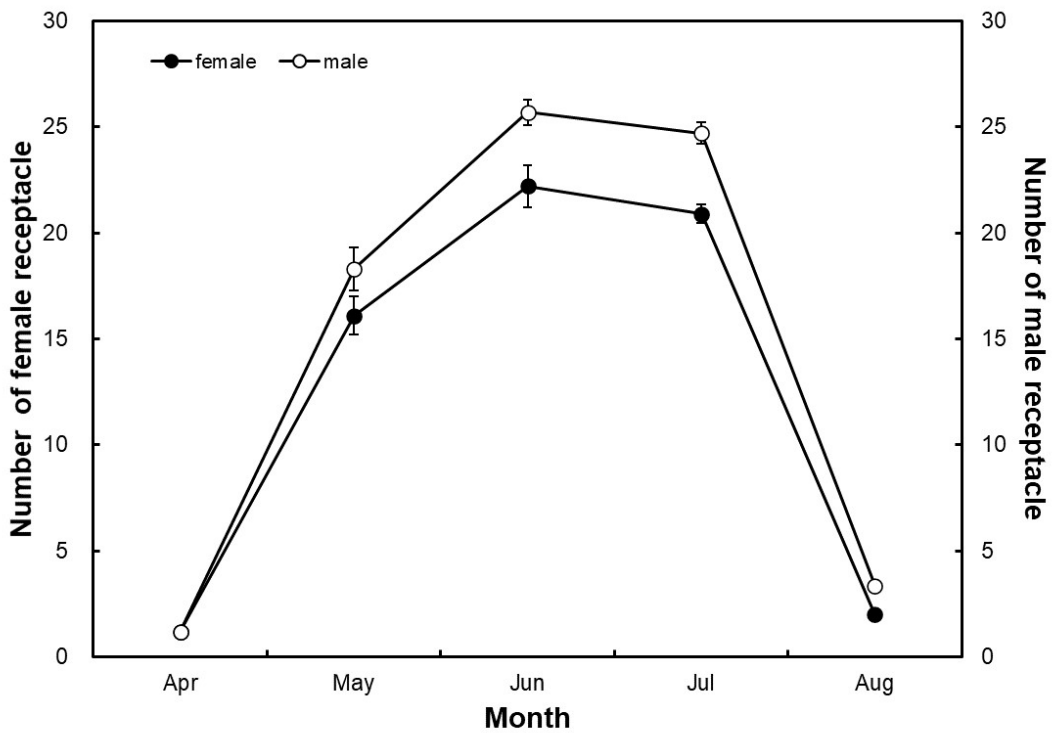


Fig. 25. Number of the female and male receptacle per receptacle branch of *Sargassum macrocarpum*. Values represented mean \pm standard error (n = 10).

(5) 생식기간 생식엽장지수(RFLI)와 생식엽중량지수(RFWI)

암생식기탁이 출현하는 시기인 4월부터 8월까지, 큰열매모자반 성체의 생식엽장지수(RFLI)는 4월 49.0 ± 12.7 , 5월 57.6 ± 5.4 , 6월 54.6 ± 4.8 , 7월 56.3 ± 3.1 , 8월 47.5 ± 13.0 로 5월에 증가하여 8월에 감소하였다. 생식엽중량지수(RFWI)는 4월 45.8 ± 0.1 , 5월 59.3 ± 10.3 , 6월 64.5 ± 9.7 , 7월 58.9 ± 16.5 , 8월 25.2 ± 7.4 으로 5월에 증가하고 8월에 급감하였다(Fig. 26).

수생식기탁은 4월부터 8월까지 출현하였고 큰열매모자반 수컷 성체의 생식엽장지수(RFLI)는 4월 55.1 ± 0.7 , 5월 60.3 ± 5.2 , 6월 58.5 ± 5.1 , 7월 62.1 ± 8.3 , 8월 56.5 ± 9.0 이었다. 생식엽중량지수(RFWI)는 4월 59.4 ± 1.7 , 5월 61.4 ± 8.5 , 6월 69.9 ± 10.9 , 7월 71.1 ± 15.9 , 8월 24.5 ± 2.0 으로 8월에 급감하였다(Fig. 27).

큰열매모자반은 8월에 생식기탁과 생식기탁가지 그리고 2차, 3차 분지한 가지들 대부분이 퇴화하여 소멸하고 1차가지의 줄기부분과 2차가지가 일부 잔존하였다.

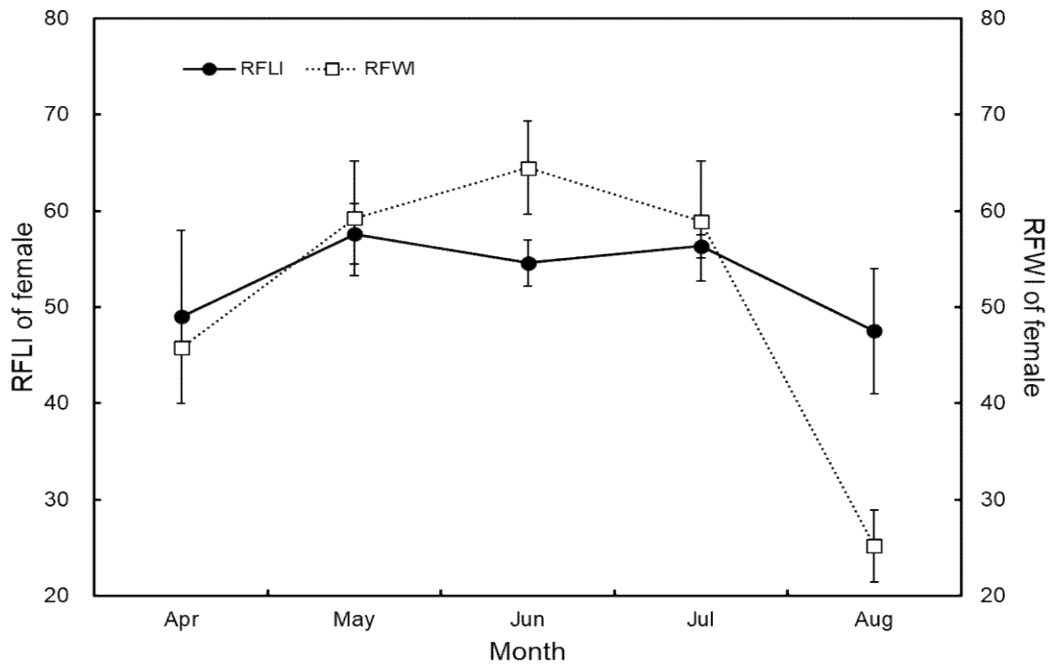


Fig. 26. Monthly change of RFLI and RFWI on the female thallus in *Sargassum macrocarpum* during reproductive period. RFLI. Reproductive fronds length index; RFWI. Reproductive fronds weight index.

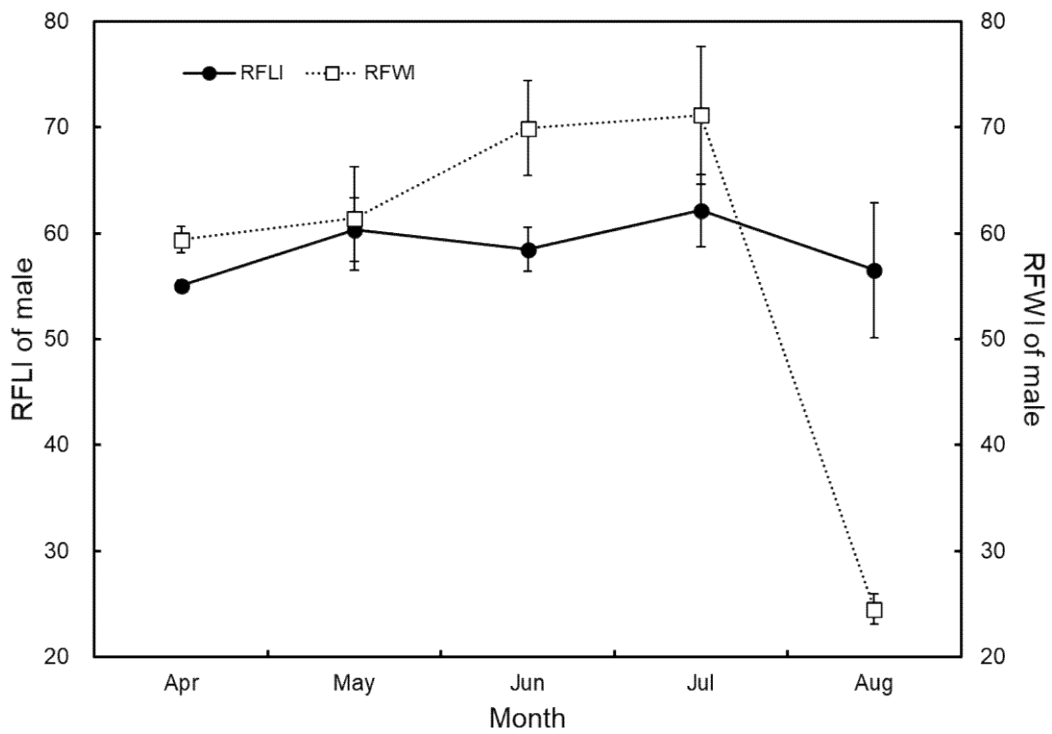


Fig. 27. Monthly change of RFLI and RFWI on the male thallus in *Sargassum macrocarpum* during reproductive period. RFLI. Reproductive fronds length index; RFWI. Reproductive fronds weight index.

(6) 생식기간 큰열매모자반 서식지의 수온과 광주기

생식기간인 4월에서 8월까지 큰열매모자반 서식지인 제주도 조천연안의 수온은 4월 16.1°C, 5월 18.0°C, 6월 19.3°C, 7월 22.9°C, 8월 25.0°C이었고 광주기는 4월 13L:11D, 5월에서 7월까지 14L:10D이었고 8월은 13L:11D이었다(Fig. 28).

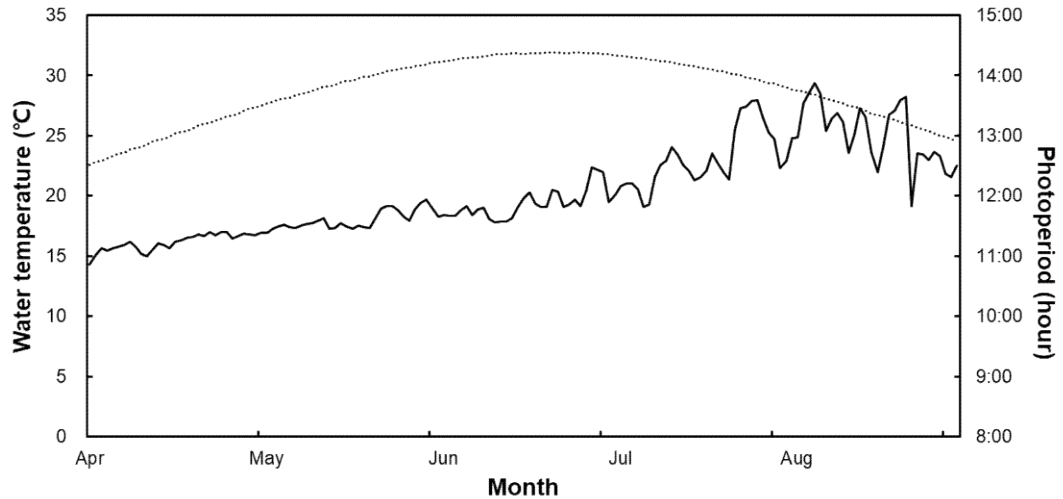


Fig. 28. Variation of water temperature and photoperiod in *Sargassum macrocarpum* habitat during reproductive period. The solid line indicates water temperature and dot line indicates photoperiod.

5. 큰열매모자반의 배우자 방출과 수정

1) 난 방출 유도

(1) 수온에 따른 난 방출 유도

큰열매모자반의 수온에 따른 난 방출 유도실험에서 난을 방출한 암생식기탁 비율은 수온 26°C 조건에서 2일에 100%이었고 수온 23°C 조건에서는 3일째, 수온 20°C 조건에서는 7일째 그리고 17°C의 조건에서는 9일에 100%이었다(Fig. 29). 그러나 수온 26°C에서 방출한 난은 1일째 폐사가 시작되어 2일째 모든 생식기탁이 난을 방출하였지만 전체가 폐사상태였다. 수온에 따른 생식기탁당 방출한 난의 비율은 수온 26°C 조건에서 53.8%, 23°C 조건에서 41.2%, 20°C 조건에서 70% 그리고 수온 17°C의 조건에서 89.5%이었다(Fig. 30).

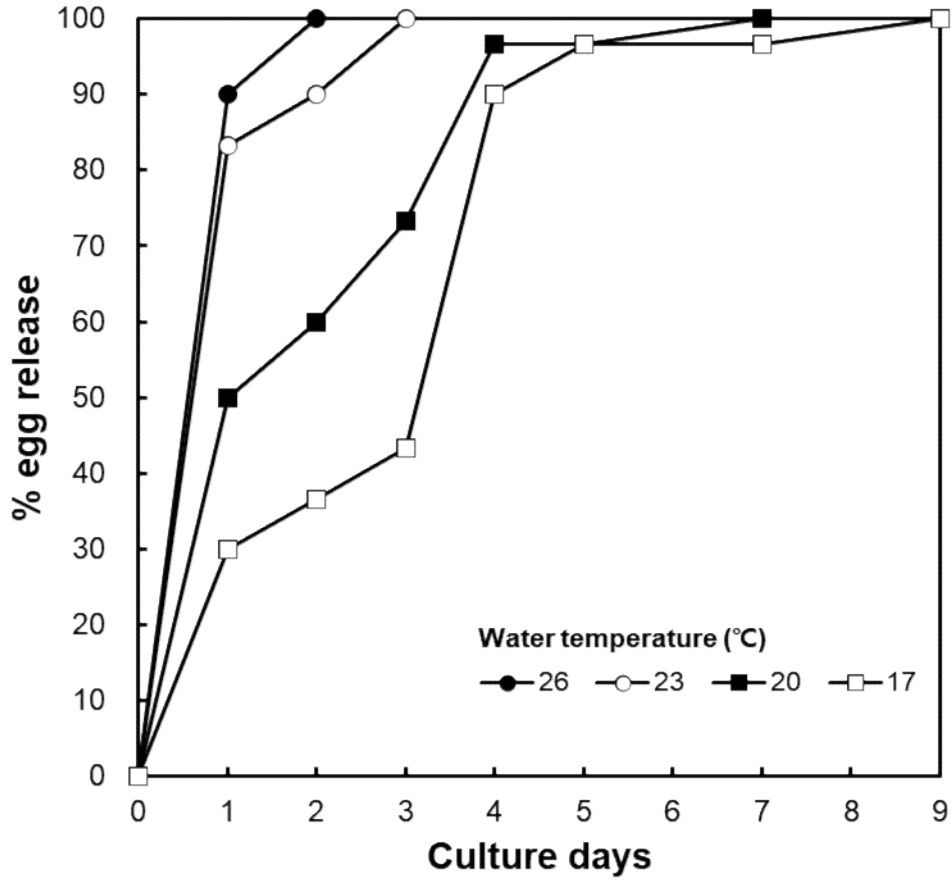


Fig. 29. Egg release in *Sargassum macrocarpum* receptacles by water temperature. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 14L:10D. Values represent mean \pm standard error (n = 10).

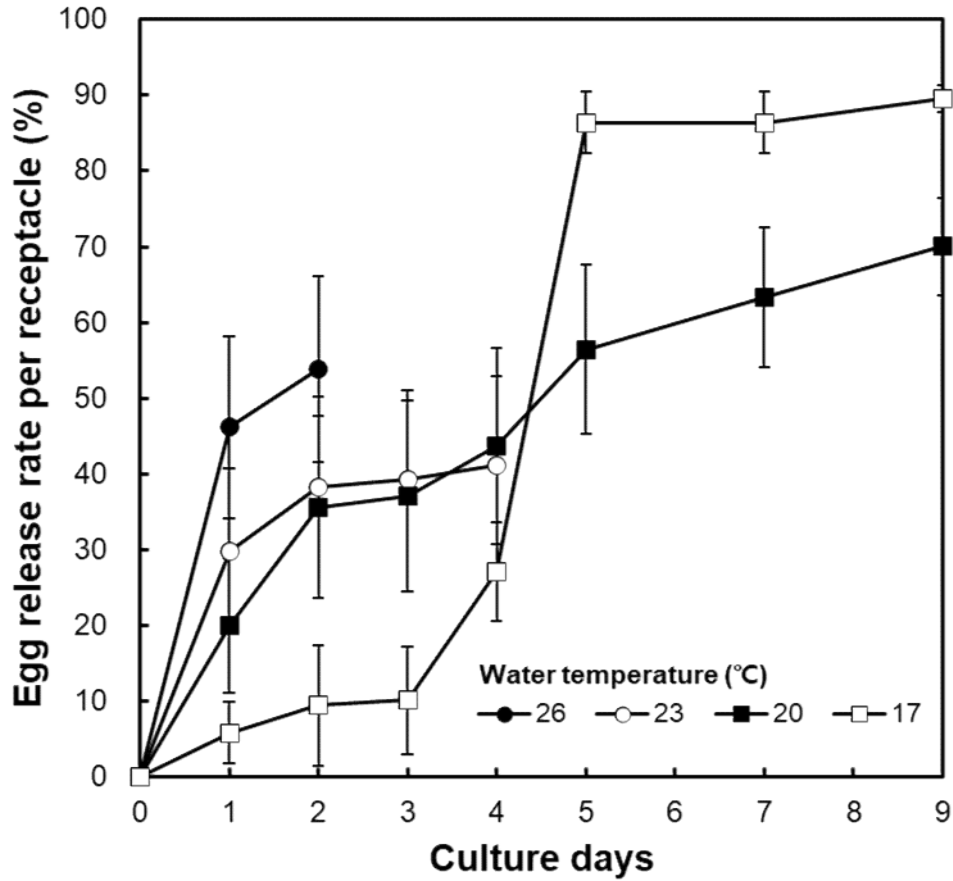


Fig. 30. Egg release rate per receptacle in *Sargassum macrocarpum* by water temperature. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 14L:10D. Values represent mean \pm standard error (n = 10).

* Data sources: Ko et al. 2020.

(2) 광량에 따른 난 방출 유도

큰열매모자반의 광량에 따른 난 방출 유도실험에서 난을 방출한 암생식기탁의 비율은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 6일에 100%이었고, 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 8일째, 광량 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 13일에 100%이었다(Fig. 31). 생식기탁당 방출한 난의 비율은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 과 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 각각 87.5%, 85%이고 광량 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 66.4%, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 22.9% 그리고 광량 0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 4.4%이었다(Fig. 32).

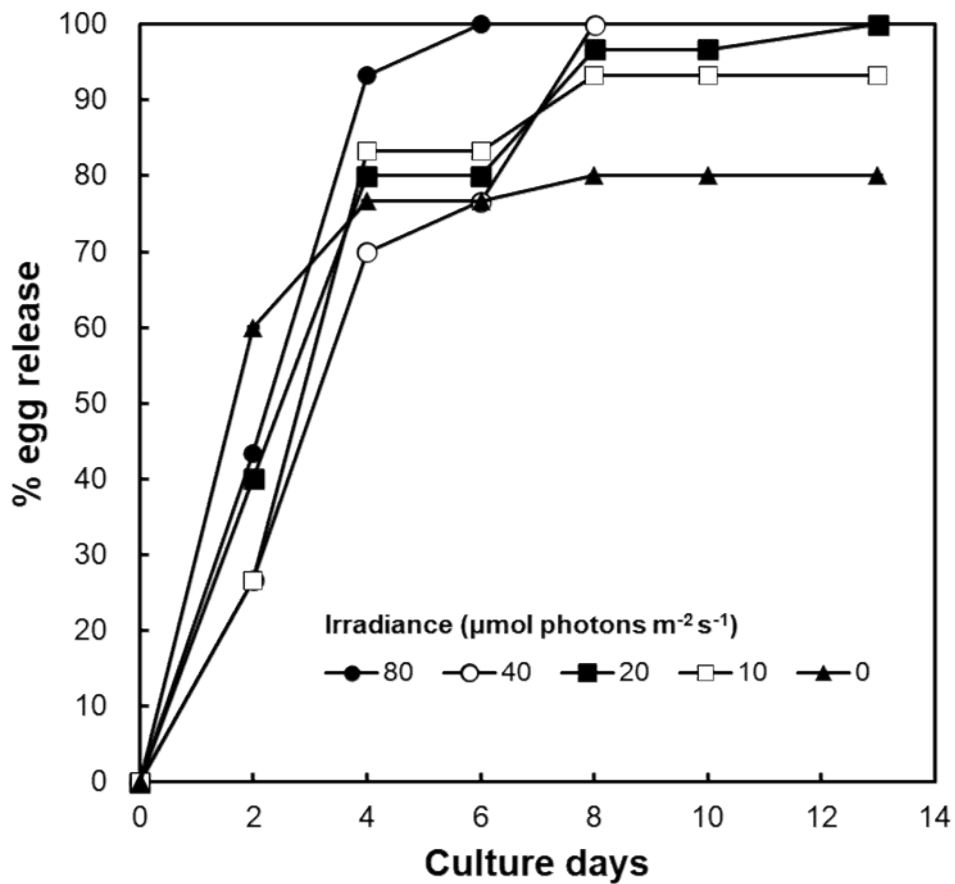


Fig. 31. Egg release in *Sargassum macrocarpum* receptacles by irradiance. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 14L:10D. Values represent mean \pm standard error (n = 10).

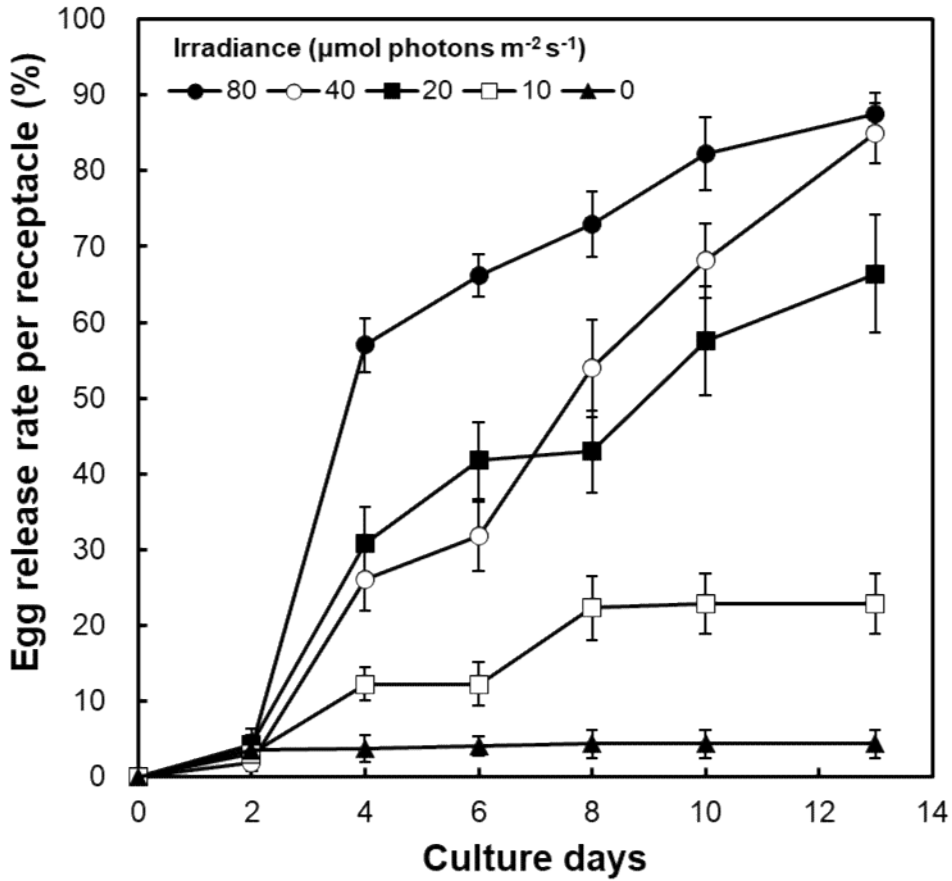


Fig. 32. Egg release rate per receptacle in *Sargassum macrocarpum* receptacles by irradiance. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 14L:10D. Values represent mean \pm standard error (n = 10).

* Data sources: Ko et al. 2020.

2) 정자 방출 유도

(1) 수온에 따른 정자 방출 유도

큰열매모자반의 수온에 따른 정자 방출 유도 실험에서 정자를 방출한 수생식 기탁의 비율은 3일째에 수온 26°C 조건에서 99.3%, 수온 23°C 조건에서 83.33%, 수온 20°C 조건에서 76.67% 그리고 17°C 조건에서 66.67%이었고 5일 이후에, 모든 수온 조건에서 100% 정자를 방출하였다(Fig. 33).

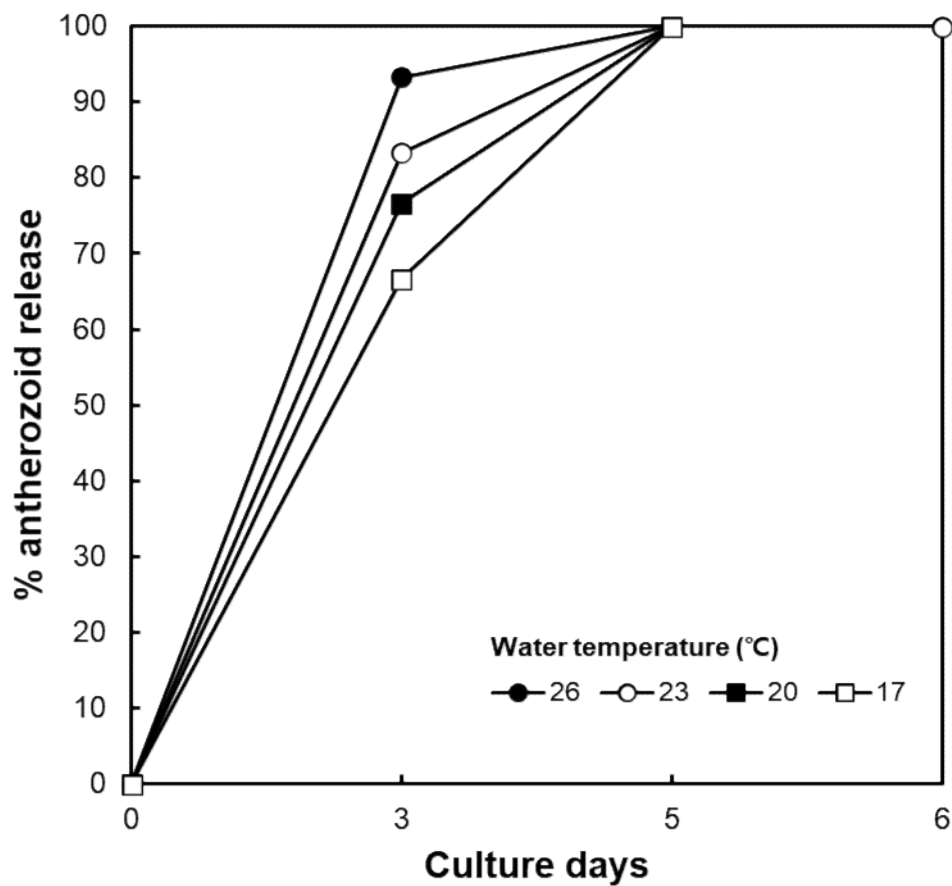


Fig. 33. Antherozoid release in *Sargassum macrocarpum* receptacles by water temperature. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 14L:10D. Values represent mean \pm standard error ($n = 10$).

(2) 광량에 따른 정자 방출 유도

큰열매모자반의 광량에 따른 정자 방출 유도 실험에서 정자를 방출한 수생식 기탁의 비율은 3일째에 광량 $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 96.7%, 광량 $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 93.3%, 광량 $20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 93.3%, 광량 $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 90% 그리고 $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 86.7%이었고, 5일 이후에 모든 광량 조건에서 100% 정자를 방출하였다 (Fig. 34).

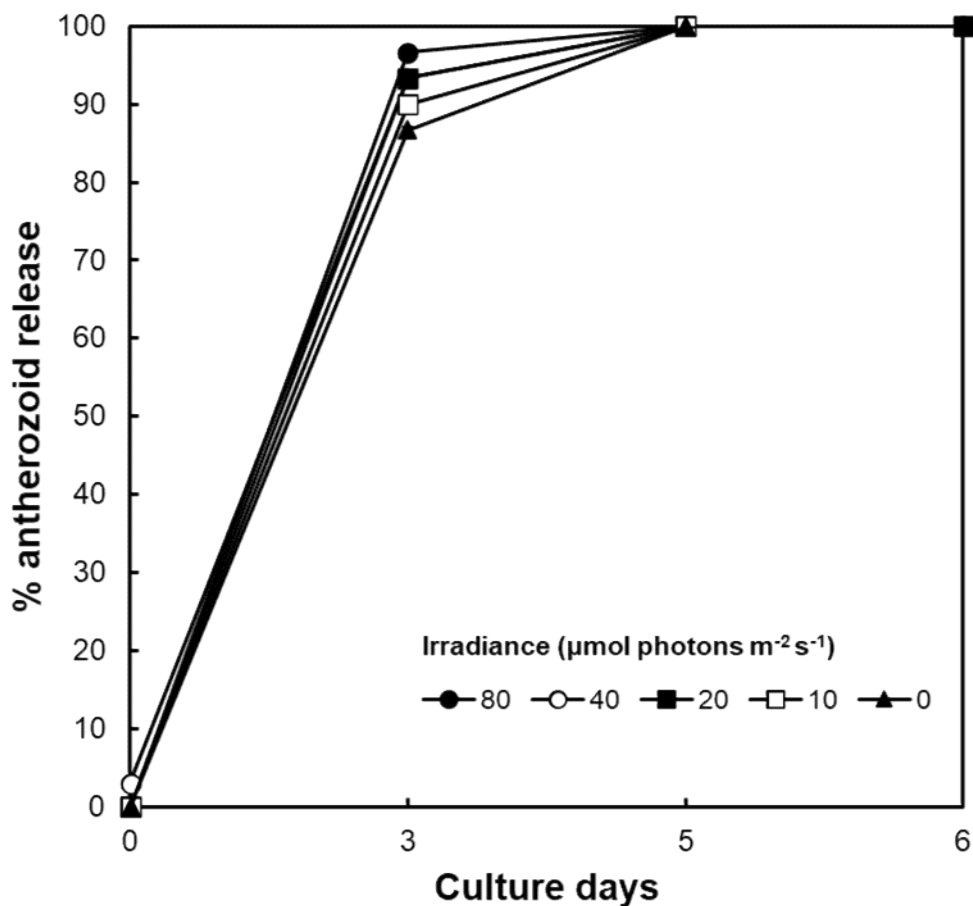


Fig. 34. Antherozoid release in *Sargassum macrocarpum* receptacles by irradiance. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 14L:10D. Values represent mean \pm standard error (n = 10).

3) 종자(germling) 생산

조천지역에서 채집한 큰열매모자반 암·수생식기탁을 PESI 20 ml를 첨가한 페트리디시에 암생기탁 8개체와 수생식기탁 2개체를 수용하여 수온에 따른 수정을 유도한 결과, 수온 26°C 조건에서는 수정이 유도되지 않았지만, 수온 23°C, 20°C, 17°C 조건에서는 각각 2일, 3일, 6일후에 수정이 유도되었고, 수정이 유도된 후 2일 후에 가근이 형성되어 종자로 발달하였다(Table 5).

광량에 따른 큰열매모자반 암·수생식기탁의 수정을 유도한 결과, 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 과 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 3일 후 수정이 유도되었고, 광량 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 은 4일 후 수정이 유도되었지만, 광량 10과 0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 수정이 유도되지 않았다. 수정이 유도된 후 2일 후에 가근이 형성되어 종자로 발달하였다(Table 6).

Table 5. The germling production of *Sargassum macrocarpum* by water temperature

Temperature \ Days	Days						
	1	2	3	4	5	6	7
26°C ¹⁾	-	-	-	-	-	-	-
23°C	fertilize		germling				
20°C	fertilize			germling			
17°C					fertilize		germling

Table 6. The germling production of *Sargassum macrocarpum* by irradiance

Irradiance \ Days	Days						
	1	2	3	4	5	6	7
80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$			fertilize		germling		
40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$			fertilize		germling		
20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$				fertilize		germling	
10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-	-	-	-	-	-	-
0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-	-	-	-	-	-	-

6. 큰열매모자반의 배 발생과 종자의 발달 과정

1) 배(embryo) 발생과정

큰열매모자반의 성숙한 미수정란은 세포질에 8개의 핵들이 분포하고 장경 $265.7 \pm 5.35 \mu\text{m}$, 단경 $210 \pm 11.55 \mu\text{m}$ 이다. 큰열매모자반의 배 발생은 암생식기탁에서 방출한 난이 점액질 층에 둘러싸여 부착한 상태에서 수정을 한다. 큰열매모자반의 난은 정자 방출 후 약 4시간 이내에 대부분 수정하였다. 수정 후, 정핵과 융합한 핵은 중심부에 모이고 난은 수정막을 형성하였다 (Fig. 35a-e, Fig. 36a-b). 수정란의 크기는 장경 $291.7 \pm 7.53 \mu\text{m}$, 단경 $238.3 \pm 7.53 \mu\text{m}$ 이었다.

첫 번째 난할은 수정후 약 6 ~ 8 시간 경과 후, 타원형 수정란의 중심부에서 핵질이 엽상극(thallus pole, 葉狀極)과 근상극(rhizoid pole, 根狀極)으로 분리, 이동하여 거의 균등한 위할을 하였다(Fig. 35f, Fig. 36f). 2번째 난할은 엽상극 부위는 균등하게 경할하고 근상극 부위는 대할구와 소할구로 위할하였다(Fig. 35g-h, Fig. 36g-h). 3번째 난할은 엽상극에서 경할로 분할하여 4세포가 되고 근상극은 대할구와 소할구가 경할로 4개의 할구를 만들었다(Fig. 35i, Fig. 36h). 배 발생의 4번째 분열은 엽상극은 위할, 근상극의 대할구는 경할, 소할구는 위할을 하였다(Fig. 35j, Fig. 36j).

이후, 5번째(Fig. 35k, Fig. 36k)와 6번째 분열(Fig. 35l, Fig. 36l)까지 형성한 세포는 엽상극과 근상극 각각 32개로 분할하였다. 이후 각 부위는 지속적으로 할구가 나뉘지면서 다세포체를 형성하였고 근상극의 하부는 점차 좁아지고 돌출하며 부착기 형태로 발달하였다(Fig. 35m-o, Fig. 36m-o). 배 발생의 종료는 근상극에 형성된 가근 세포들이 신장하고 엽상체 정단부분에서 수정막을 뚫고 배아가 빠져 나오는 것으로 확인하였다(Fig. 35o, Fig. 36o). 큰열매모자반 배 발생과정(Fig. 37)의 소요 시간은 2번째 분열(4세포기)까지 약 10시간, 4번째 분열(16세포기)까지 약 12시간, 6번째 분열까지 약 14시간이 걸리고 약 48시간 후 배 발생과정을 완료하고 수정막을 뚫고 나와 종자가 된다.

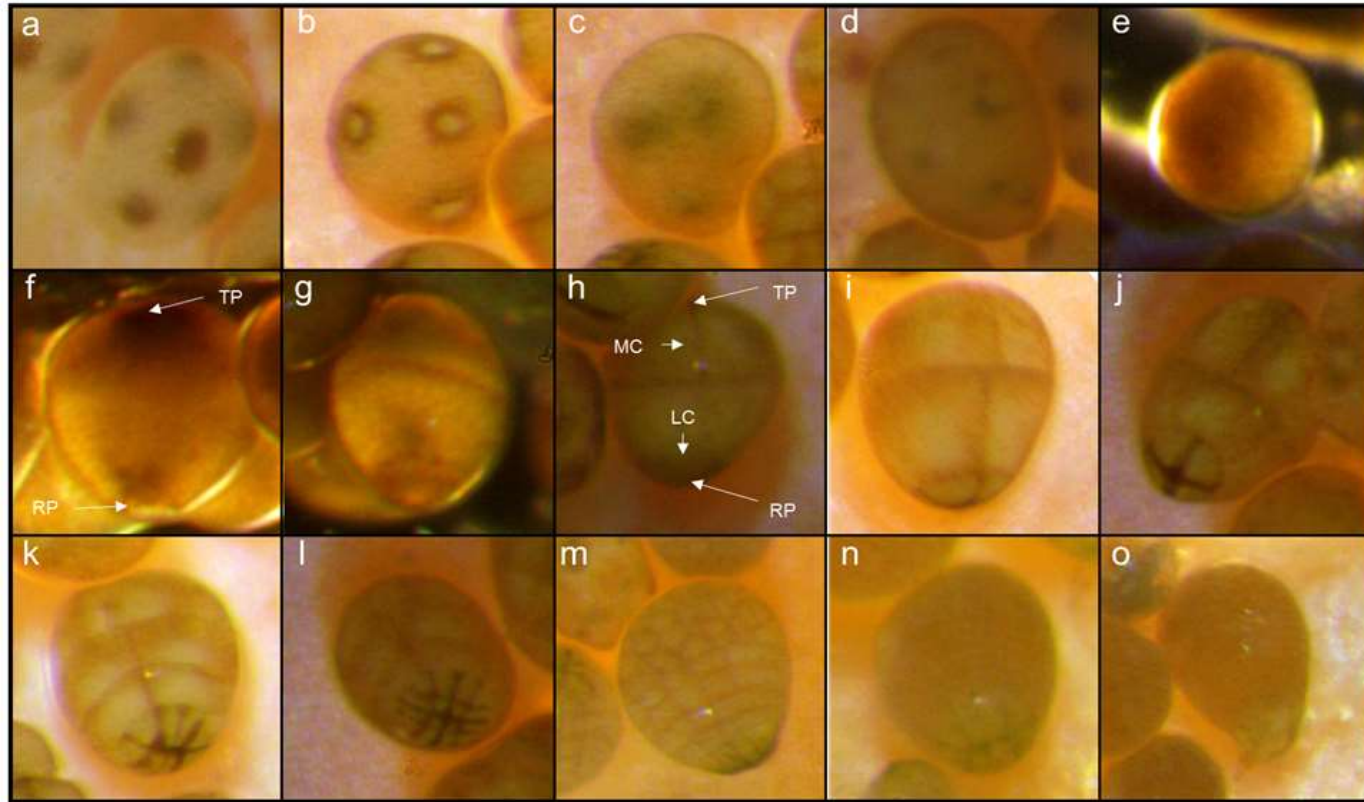


Fig. 35. Embryology of *Sargassum macrocarpum* attached to receptacles. a. Unfertilized egg; b-d. Fertilized egg; e. First division of zygote; f-g. Second division of zygote; h. Third division of zygote; i-j. Fourth division of zygote; k. Fifth division of zygote; l. Sixth division of zygote; m-n. Multiple division of zygote; o. Germling with rhizoid buds; Thallus pole (TP), Rhizoid pole (RP), Meridional cleavage (MC), Latitudinal cleavage (LC).

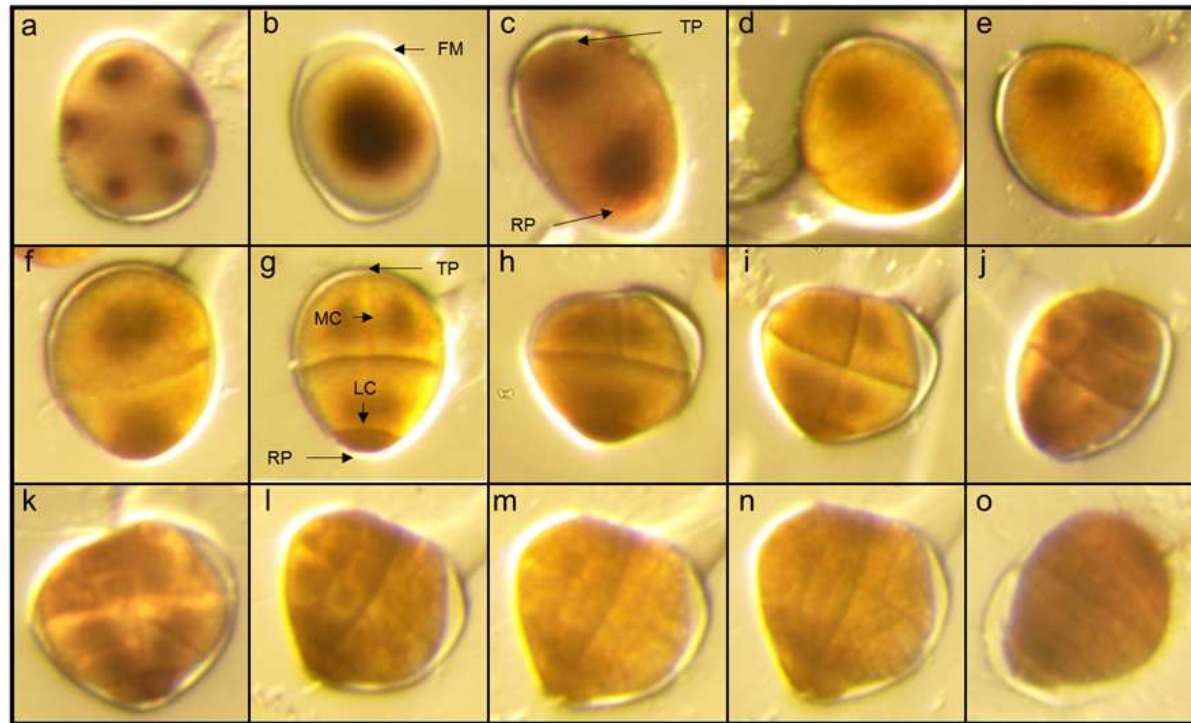


Fig. 36. Embryology of *Sargassum macrocarpum* detached from receptacles. a. Fertilized egg. b. Nuclei fusion of zygote with fertilized membrane (FM); c-d. First division of zygote; e-g. Second division of zygote; h. Third division of zygote; i. Fourth division of zygote; j. Fifth division of zygote; k-l. Sixth division of zygote; m-n. Multiple division of zygote; o. Germling with rhizoid buds; Thallus pole (TP), Rhizoid pole (RP), Meridional cleavage (MC), Latitudinal cleavage (LC).

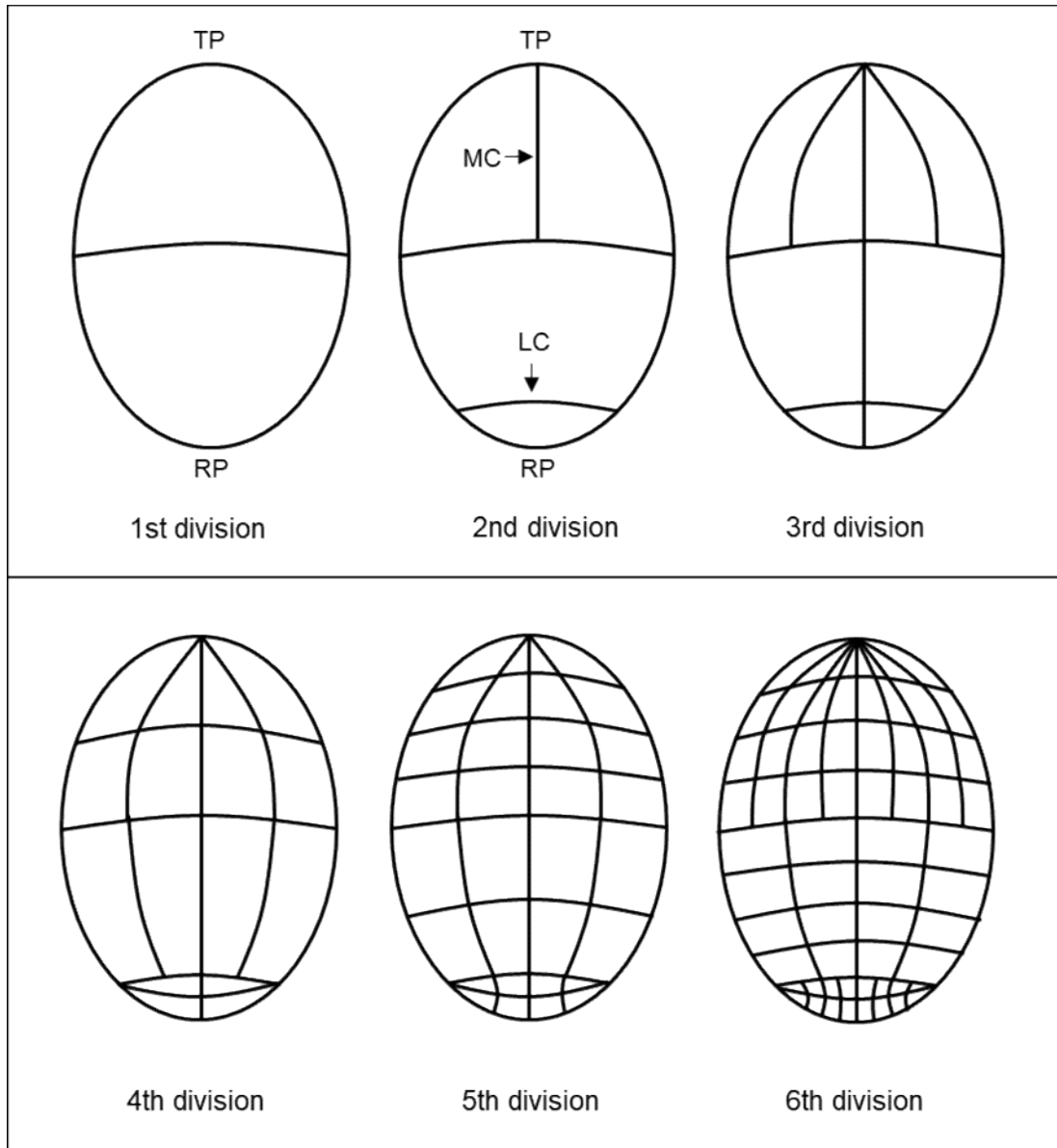


Fig. 37. Schematic diagram of the early developmental stage of embryo in *Sargassum macrocarpum*. Thallus pole (TP), Rhizoid pole (RP), Meridional cleavage (MC), Latitudinal cleavage (LC).

2) 종자(germling)의 발달 과정

큰열매모자반의 배는 발아하여 성장과 분화를 통해 유엽으로 발달한다. 배 발생 종료 후, 수정막에서 나온 종자(germling)의 크기는 장경 0.32 ± 0.03 mm, 단경 0.21 ± 0.03 mm이고 종자의 엽상부와 근상부는 성장을 개시하였다. 근상부의 근단 분열조직에서는 가근이 발달하기 시작하며, 약 18시간 후에 가근은 3 ~ 6개체가 돌출하며 신장하고 2일 후에는 약 28개체까지 관찰되었다(Fig. 38a-c). 배양 6일에 종자의 엽상부는 길이 0.85 ± 0.08 mm, 폭 0.28 ± 0.04 mm이고 근상부는 0.63 ± 0.13 mm이었다 (Fig. 38d-e). 1차엽은 선형형태의 중심부근에 형성된 정단분열조직을 중심으로 상부가 확장하는 형태를 갖추었다(Fig. 38f-g). 배양 10일에 엽상부와 부착부의 길이는 각각 1.22 ± 0.13 mm, 0.86 ± 0.07 mm이었고 배양 22일에 엽상부와 부착부의 길이는 각각 2.81 ± 0.24 mm, 1.09 ± 0.09 mm이었다 (Fig. 38f-g). 2차엽은 1차엽의 맞은 편 방향에서 정단분열조직의 외측이 융기하며 발달하였고, 36일째, 엽상부와 부착부의 길이는 각각 3.4 ± 0.32 mm, 1.09 ± 0.18 mm 이었다(Fig. 38h). 2차엽 생성후 주축(main axis, stem)은 뚜렷하게 형태를 갖추고 정단분열조직(apical meristem)과 엽원기(leaf primordium, phyllogen)가 발달한다(Fig. 38h-i). 3차엽은 뚜렷하게 융기한 정단분열조직에서 생성되며 1차엽과 2차엽의 약 1/2지점에서 융기한다. 배양후 24일째, 부착부의 가근은 길이 성장을 멈추고 가근들이 응축하기 시작하였고 차후 완전히 경화되었다(Fig. 38i).

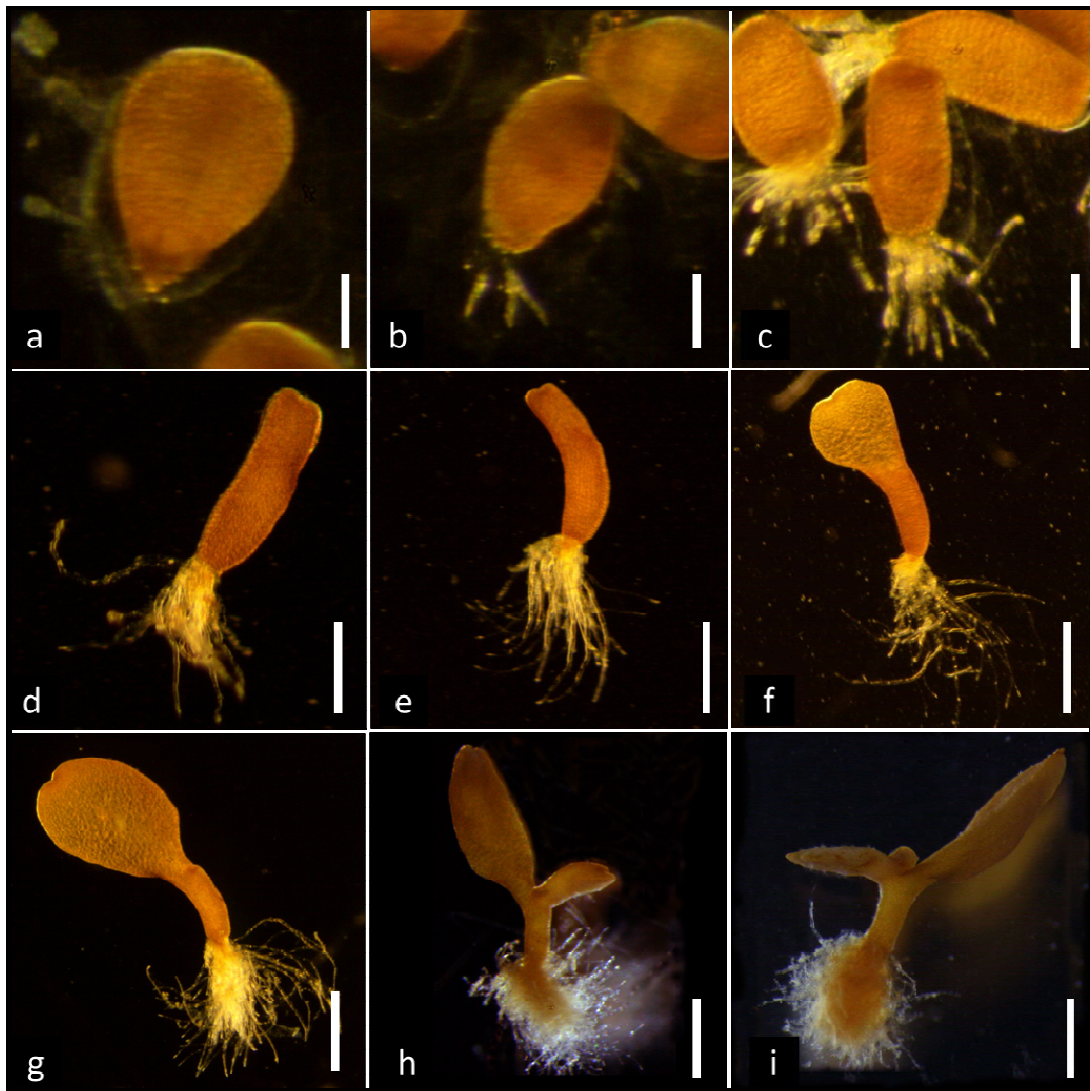


Fig. 38. Germination of *Sargassum macrocarpum*. a. Start of germination; b. Germlings after 18 hour; c. Germlings after 2 days; d. Germlings after 6 days; e. Germlins after 8 days; f. Germlings after 10 days; g. Germlings after 22 days; h. Germlings after 36 days; i. Germlings after 45 days. Bars = 100 μ m (a-c), 500 μ m (d-f). 1 mm (g-i).

7. 배양 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 발달

1) 수온에 따른 종자의 발달

수온에 따른 큰열매모자반 종자의 엽수는 배양 60일 후에 수온 26°C에서 4.2 ± 0.57 개, 23°C에서 3.7 ± 0.67 개, 20°C에서 3.4 ± 0.42 개, 17°C에서 3.1 ± 0.24 개, 14°C에서 2.7 ± 0.26 개 이었다(Fig. 39). 주축의 길이는 수온 26°C에서 1.33 ± 0.24 mm, 23°C에서 1.06 ± 0.26 mm, 20°C에서 1.39 ± 0.16 mm, 17°C에서 1.22 ± 0.28 mm, 14°C에서 1.05 ± 0.09 mm이고(Fig. 40) 전장은 26°C에서 9.85 ± 0.82 mm, 23°C에서 12.29 ± 0.33 mm, 20°C에서 10.59 ± 0.52 mm, 17°C에서 8.82 ± 0.78 mm, 14°C에서 7.84 ± 0.88 mm이었다(Fig. 41).

큰열매모자반 종자 가근의 길이는 수온 26°C와 23°C에서 10일째 각각 0.86 ± 0.09 mm와 0.92 ± 0.09 mm로 신장한 후 30일에 각각 0.4 ± 0.05 mm, 0.45 ± 0.09 mm까지 축소하고 재생장하여 60일에는 0.56 ± 0.08 mm과 0.77 ± 0.10 mm이었다. 수온 20°C, 17°C, 14°C에서는 20일까지 각각 1.06 ± 0.07 mm, 1.01 ± 0.08 mm, 0.94 ± 0.05 mm까지 성장하였고 이후 40일까지 축소하고 60일에는 각각 0.72 ± 0.16 mm, 0.61 ± 0.05 mm, 0.55 ± 0.15 mm으로 성장하였다(Fig. 42). 큰열매모자반 가근의 경화율은 수온 26°C와 23°C은 30일에 수온 20°C, 17°C, 14°C는 40일 이후에 100%였다(Fig. 43). 배양 후 60일 째 수온에 따른 종자의 발달을 조사한 결과, 종자의 엽수, 주축의 길이, 전장 그리고 종자 가근의 길이는 수온 23°C 조건이 다른 수온조건보다 높았다($P < 0.05$)(Table 7).

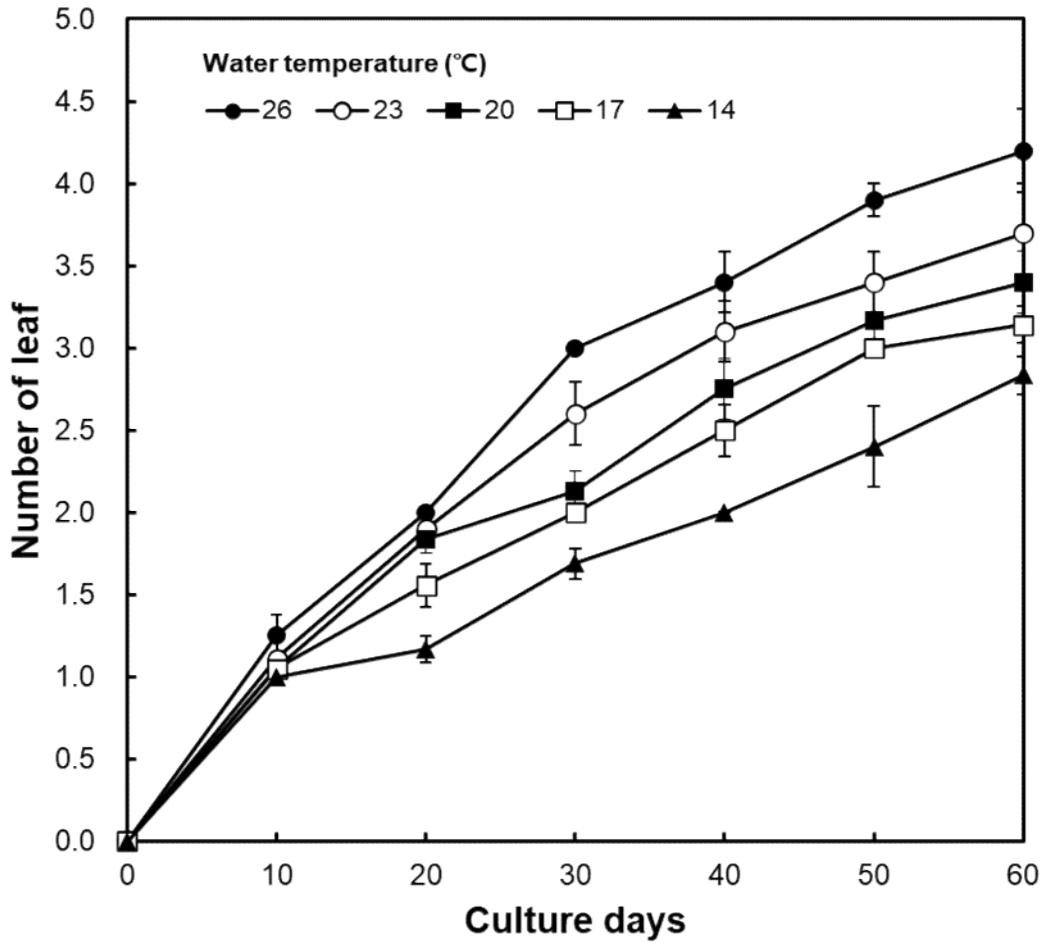


Fig. 39. Effects of water temperature on number of leaf in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error ($n = 8 \sim 10$).

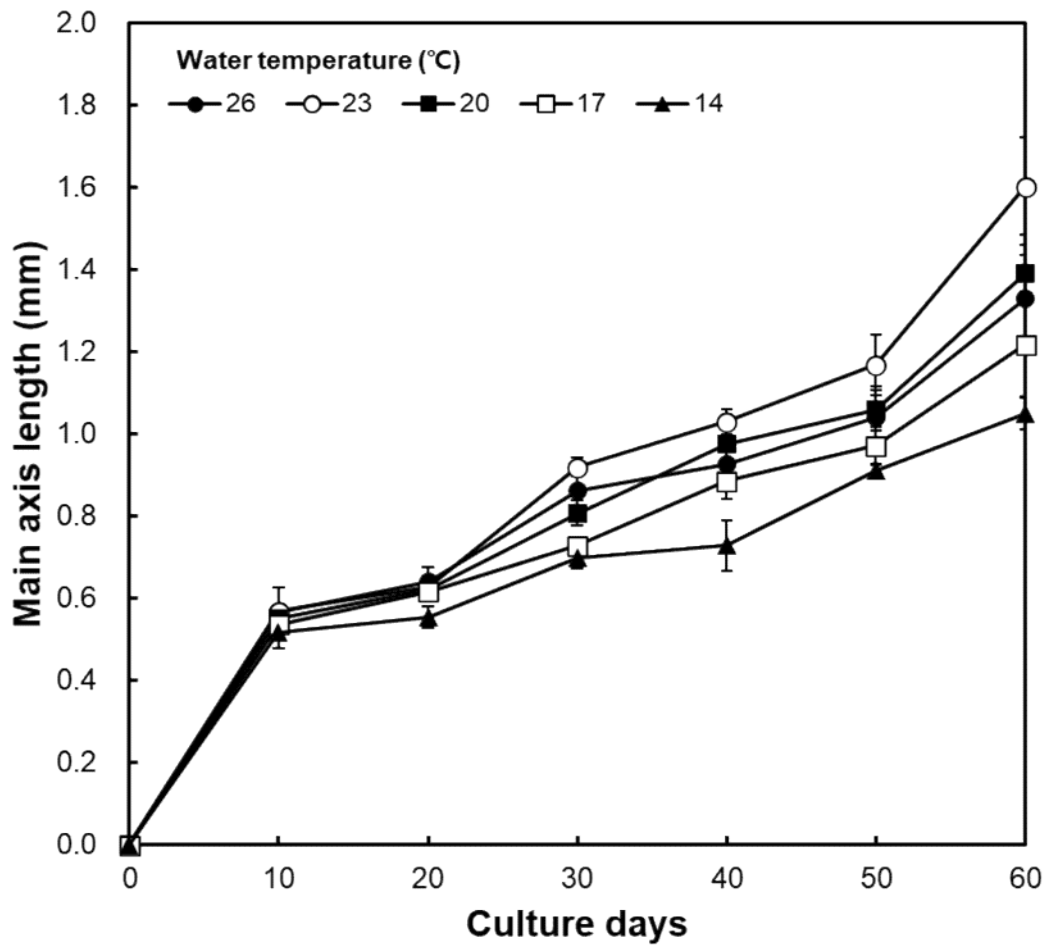


Fig. 40. Effects of water temperature on main axis growth in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error ($n = 8 \sim 10$).

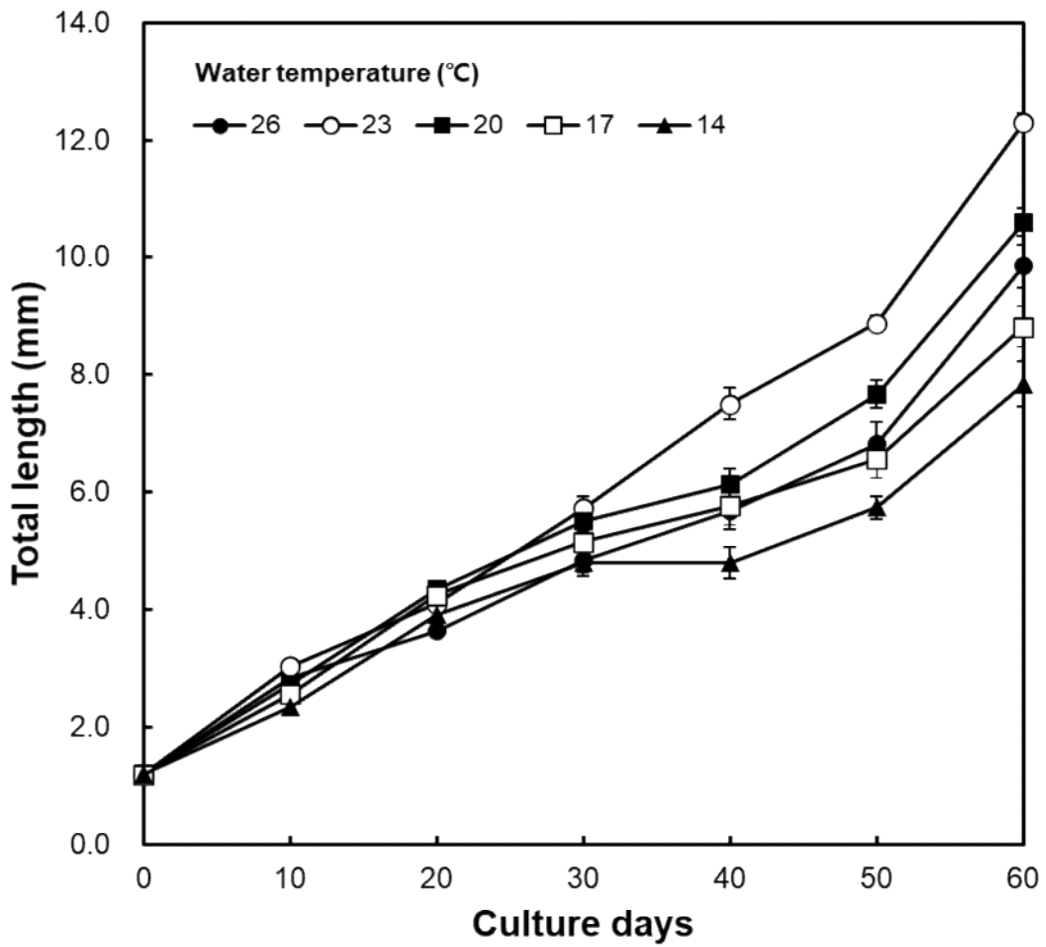


Fig. 41. Effects of water temperature on total length growth in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error ($n = 8 \sim 10$).

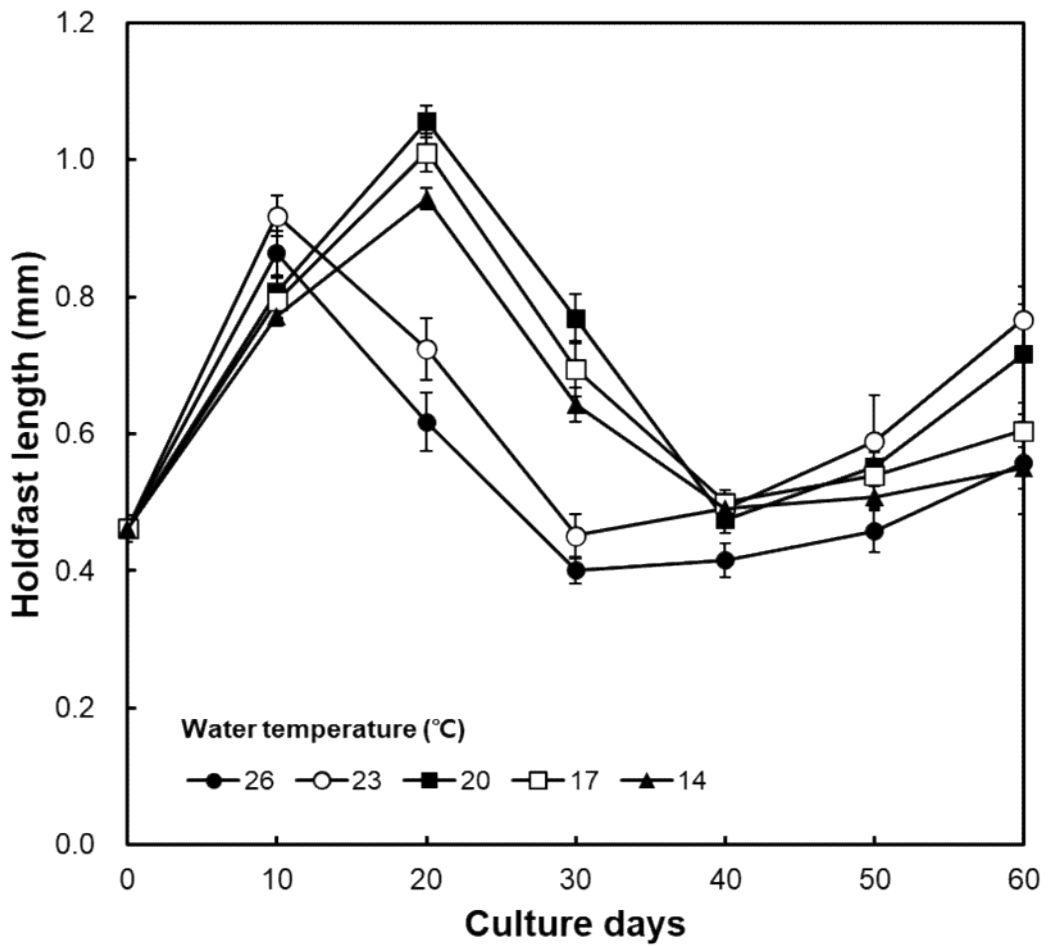


Fig. 42. Effects of water temperature on holdfast growth change in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error ($n = 8 \sim 10$).

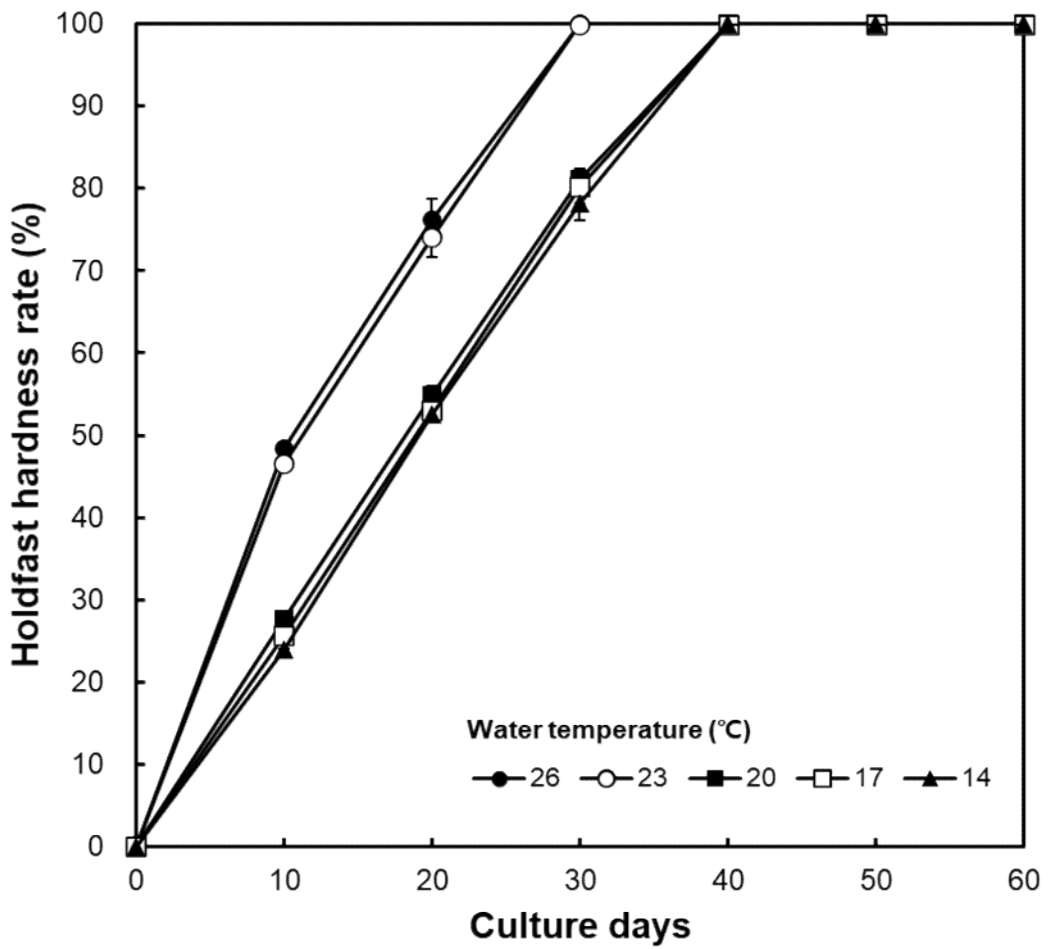


Fig. 43. Effects of water temperature on holdfast hardness rate in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error ($n = 8 \sim 10$).

2) 광량에 따른 종자의 발달

광량에 따른 큰열매모자반 종자의 엽수는 배양 60일 후에 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 4.4 ± 0.82 개, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 4.0 ± 0.00 개, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 2.2 ± 0.41 개, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 1.8 ± 0.29 개 이었고 0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 은 20일 이후 폐사하였다(Fig. 44). 주축의 길이는 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 1.51 ± 0.18 mm, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 1.32 ± 0.26 mm, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 0.72 ± 0.11 mm, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 0.75 ± 0.06 mm이고(Fig. 45) 전장은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 12.32 ± 2.17 mm, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 9.88 ± 0.4 mm, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 3.98 ± 0.54 mm, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 3.44 ± 0.15 mm이었다(Fig. 46).

큰열매모자반 종자 가근의 길이는 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 10일째 0.97 ± 0.09 mm로 최장 길이를 보였고 30일째 0.44 ± 0.08 mm로 축소하고 60일째 0.72 ± 0.08 mm로 재생장하였다. 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서는 20일째 0.91 ± 0.08 mm로 성장하고 40일째 0.46 ± 0.04 mm로 축소한 후 60일째 재생장하여 0.64 ± 0.1 mm이었다. 광량 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 과 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 는 20일째 각각 0.76 ± 0.03 mm, 0.72 ± 0.07 mm로 최대생장을 보이고 지속 축소하여 60일째 각각 0.32 ± 0.06 mm, 0.3 ± 0.04 mm이었다(Fig. 47). 큰열매모자반 종자 가근은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이 각각 30일, 40일, 60일에 100% 경화하였고 광량 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 은 60일에 75.84%이었다(Fig. 48). 배양 후 60일째 광량에 따른 종자의 발달을 조사한 결과, 종자의 엽수, 주축의 길이, 전장 그리고 종자 가근의 길이는 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 과 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건이 다른 광량 조건보다 높았다($P < 0.05$)(Table 7).

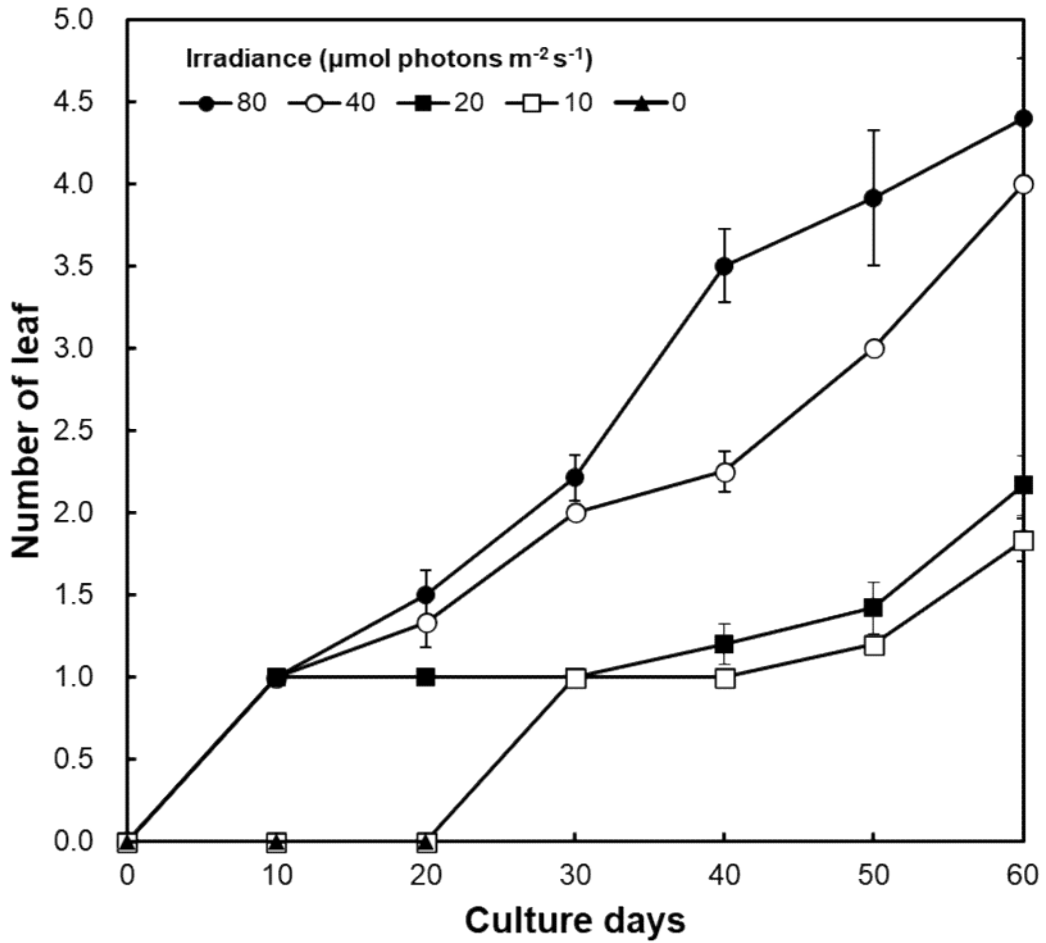


Fig. 44. Effects of irradiance on number of leaf in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

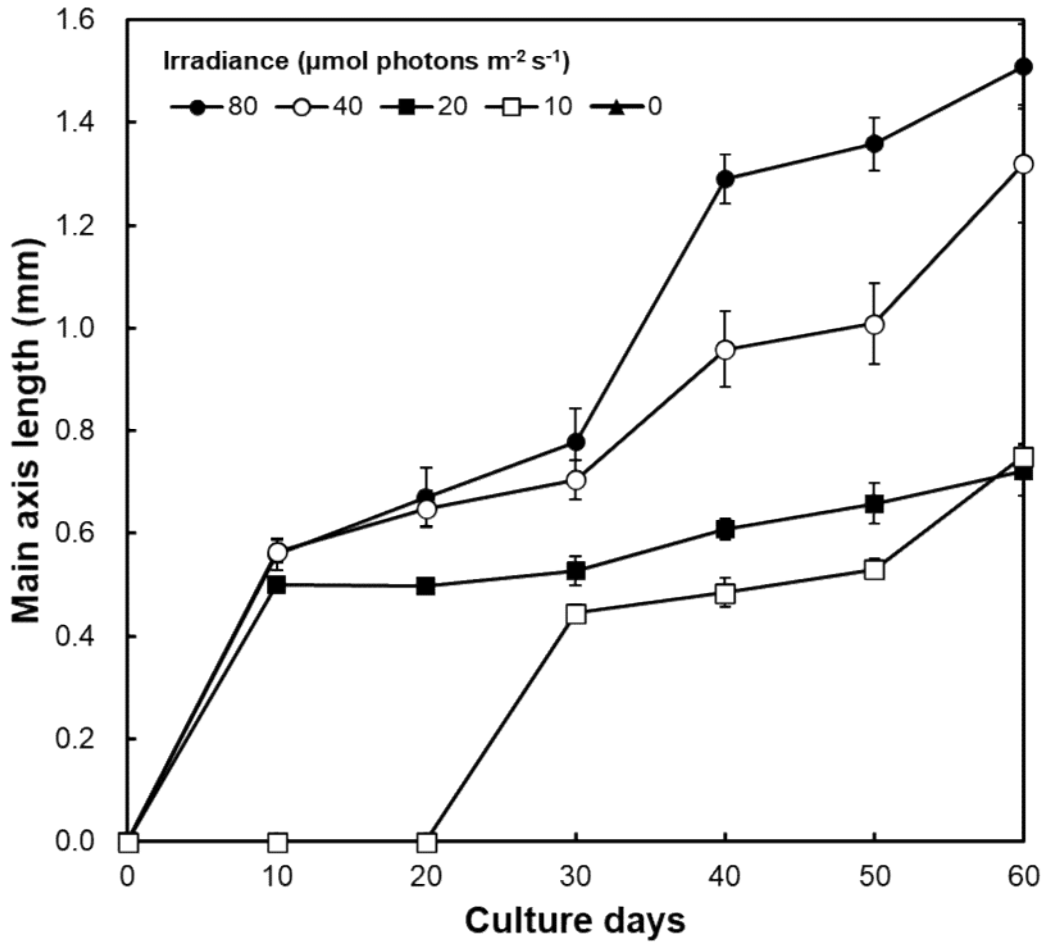


Fig. 45. Effects of irradiance on main axis growth in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

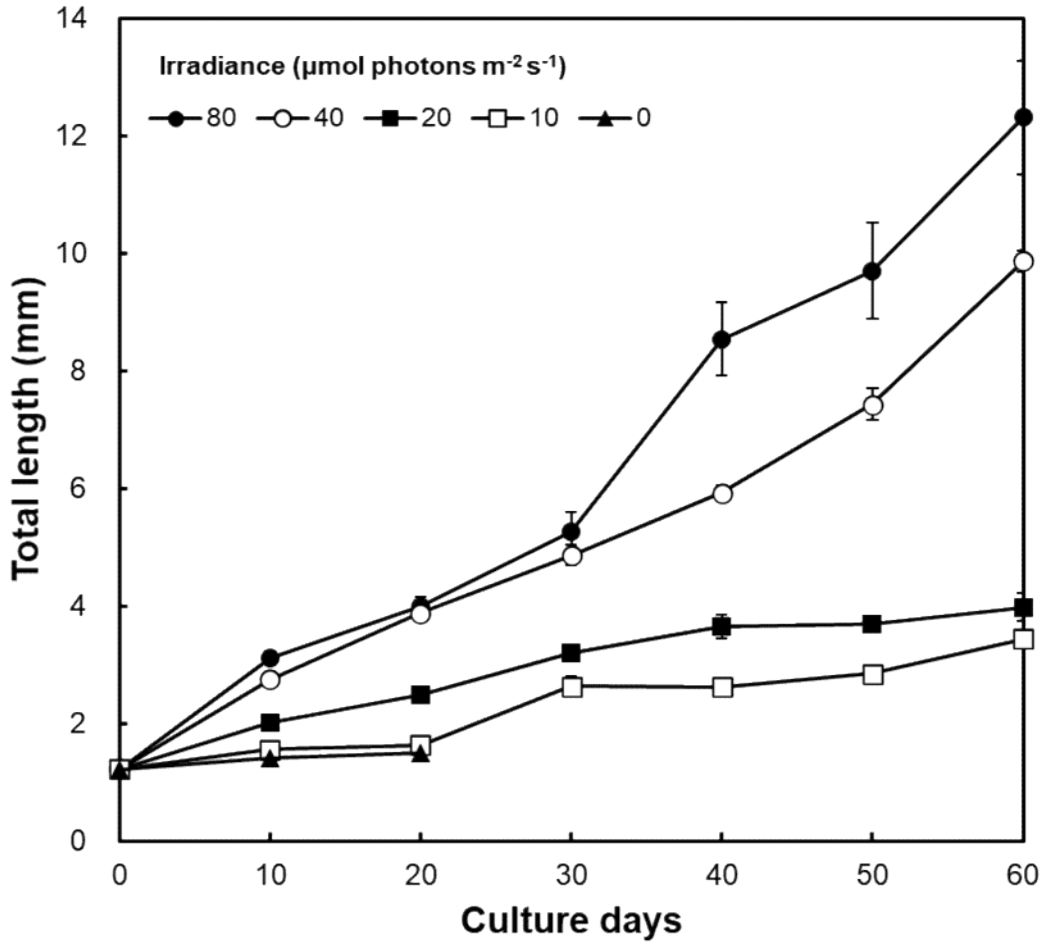


Fig. 46. Effects of irradiance on total length growth in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

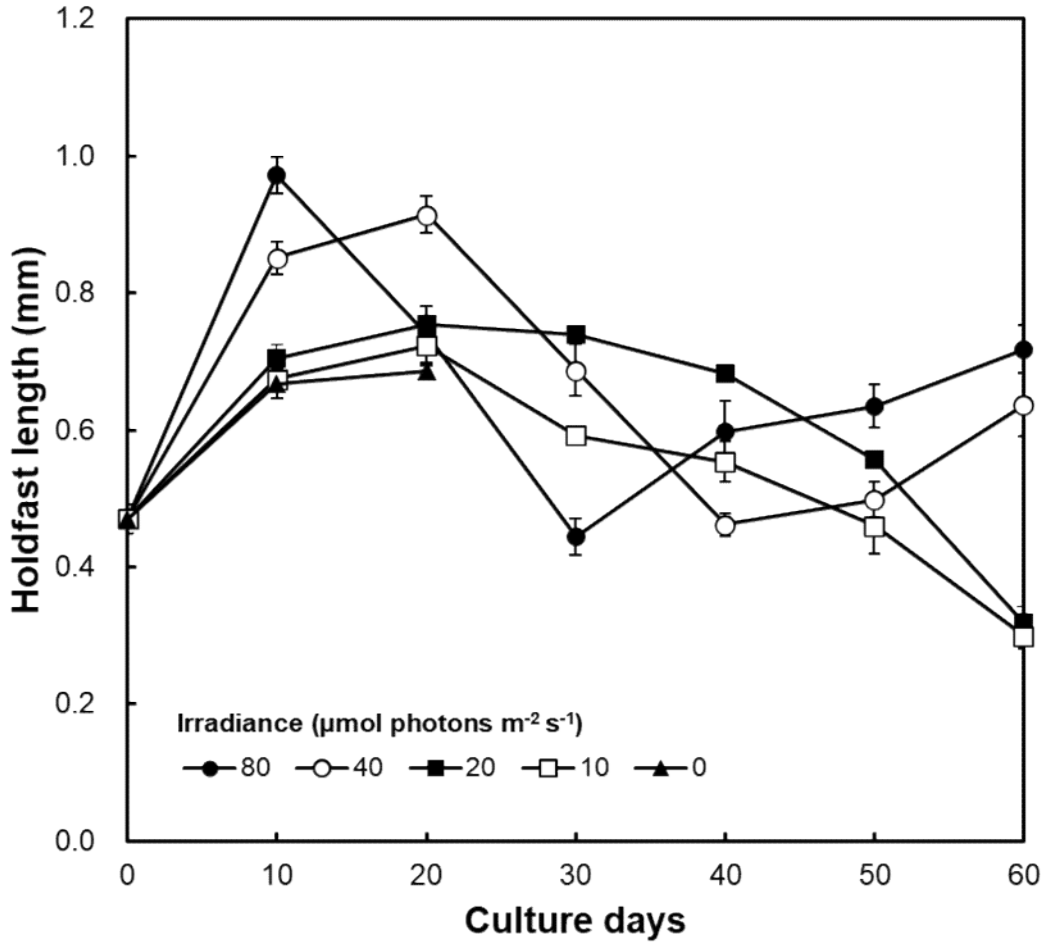


Fig. 47. Effects of irradiance on holdfast length in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

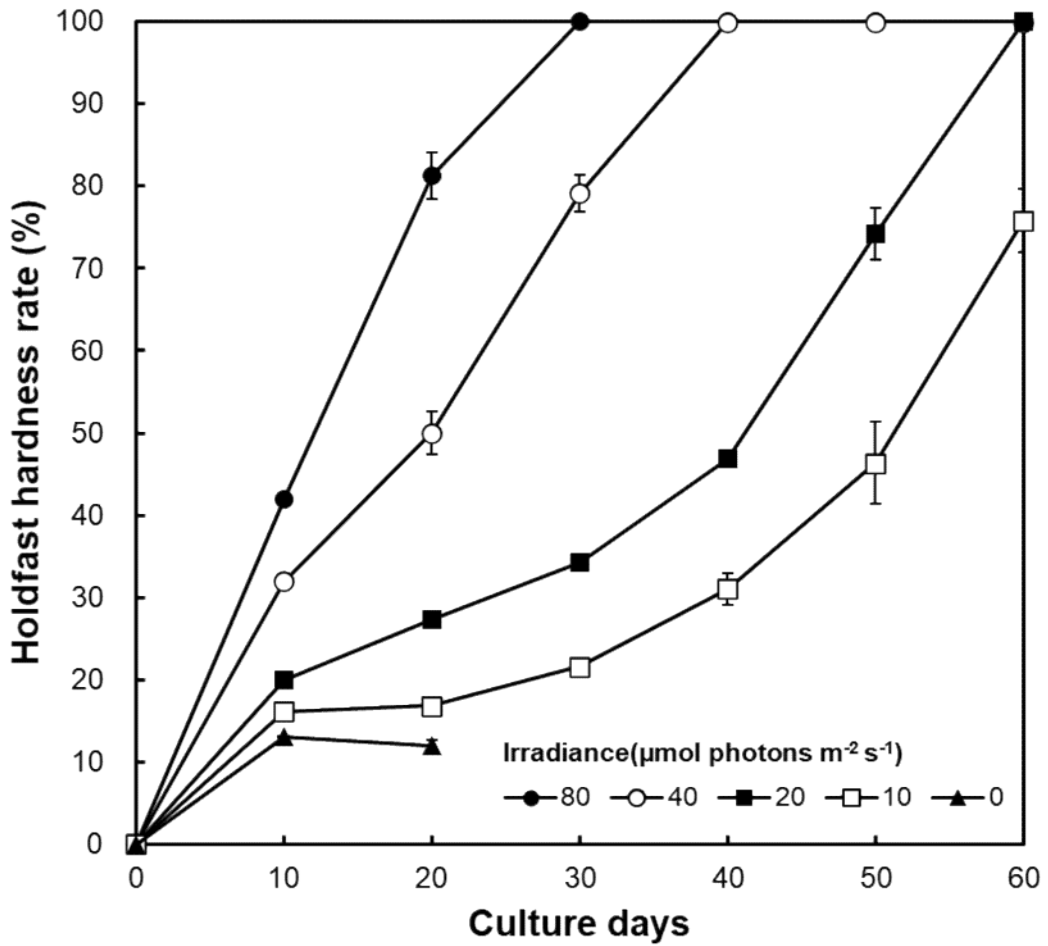


Fig. 48. Effects of irradiance on holdfast hardness rate in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 12L:12D. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

3) 광주기에 따른 종자의 발달

광주기에 따른 큰열매모자반 종자의 엽수는 배양 60일 후에 14L:10D가 4.0 ± 0.35 개, 12L:12D가 3.9 ± 0.22 개, 10L:14D가 3.7 ± 0.27 개이었다(Fig. 49). 주축의 길이는 14L:10D가 1.43 ± 0.17 mm, 12L:12D가 1.34 ± 0.13 mm, 10L:14D가 1.28 ± 0.18 mm이고(Fig. 50), 전장은 14L:10D가 11.16 ± 0.66 mm, 12L:12D가 9.92 ± 0.31 mm, 10L:14D가 8.94 ± 0.38 mm이었다(Fig. 51).

큰열매모자반 종자 가근의 길이는 14L:10D에서 10일째 0.94 ± 0.04 mm로 최장 길이를 보였고 30일째 0.42 ± 0.06 mm로 축소하고 60일째 0.69 ± 0.09 mm로 재생장하였다. 12L:12D와 10L:14D는 20일째 각각 0.93 ± 0.07 mm, 0.91 ± 0.1 mm로 성장하고 40일째 0.45 ± 0.02 mm, 0.46 ± 0.04 mm로 축소한 후 60일째 각각 0.64 ± 0.08 mm, 0.62 ± 0.13 mm로 재생장하였다(Fig. 52). 큰열매모자반 종자 가근의 경화율은 14L:10D가 30일, 12L:12D와 10L:14D가 40일에 100%이었다(Fig. 53). 배양 후 60일 째 광주기에 따른 종자의 발달을 조사한 결과, 종자의 엽수, 주축의 길이, 종자 가근의 길이는 광주기 조건별 유의적 차이가 없었으나, 전장은 광주기가 길어질수록 높은 경향을 보였다($P < 0.05$)(Table 7).

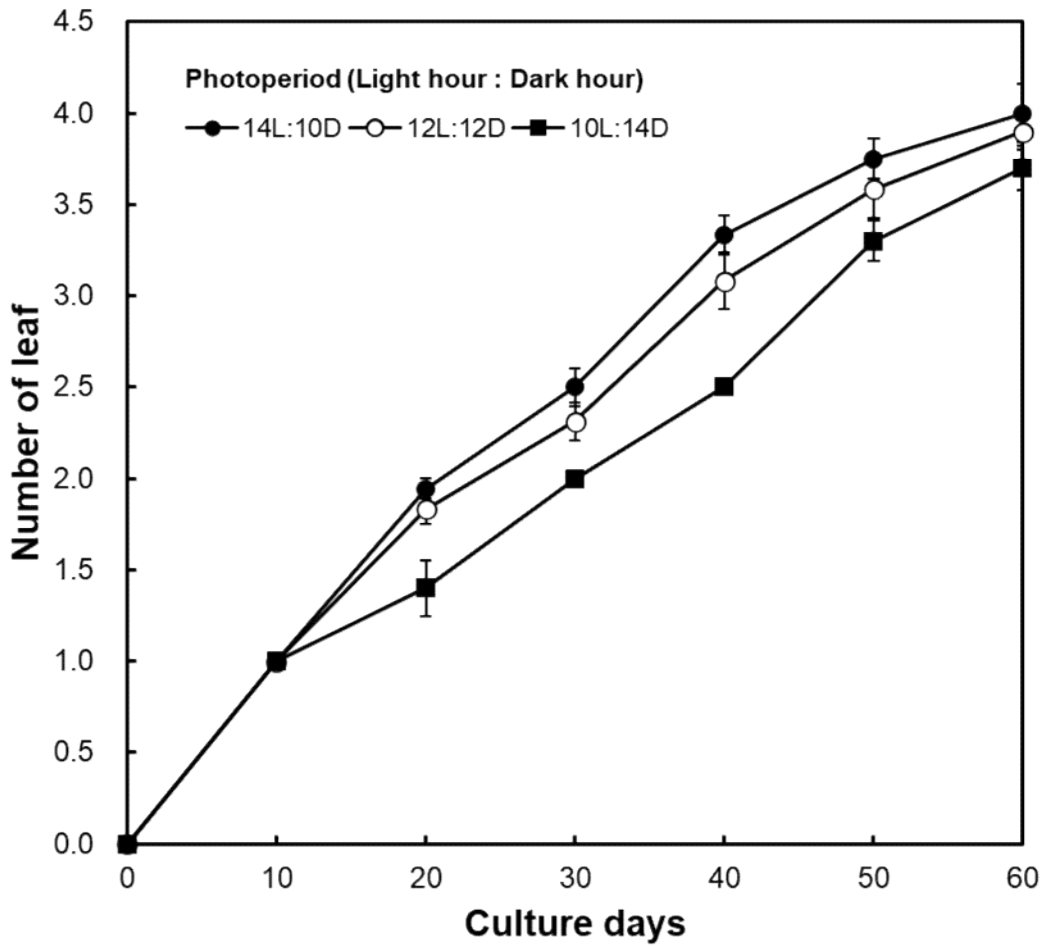


Fig. 49. Effects of photoperiod on number of leaf in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

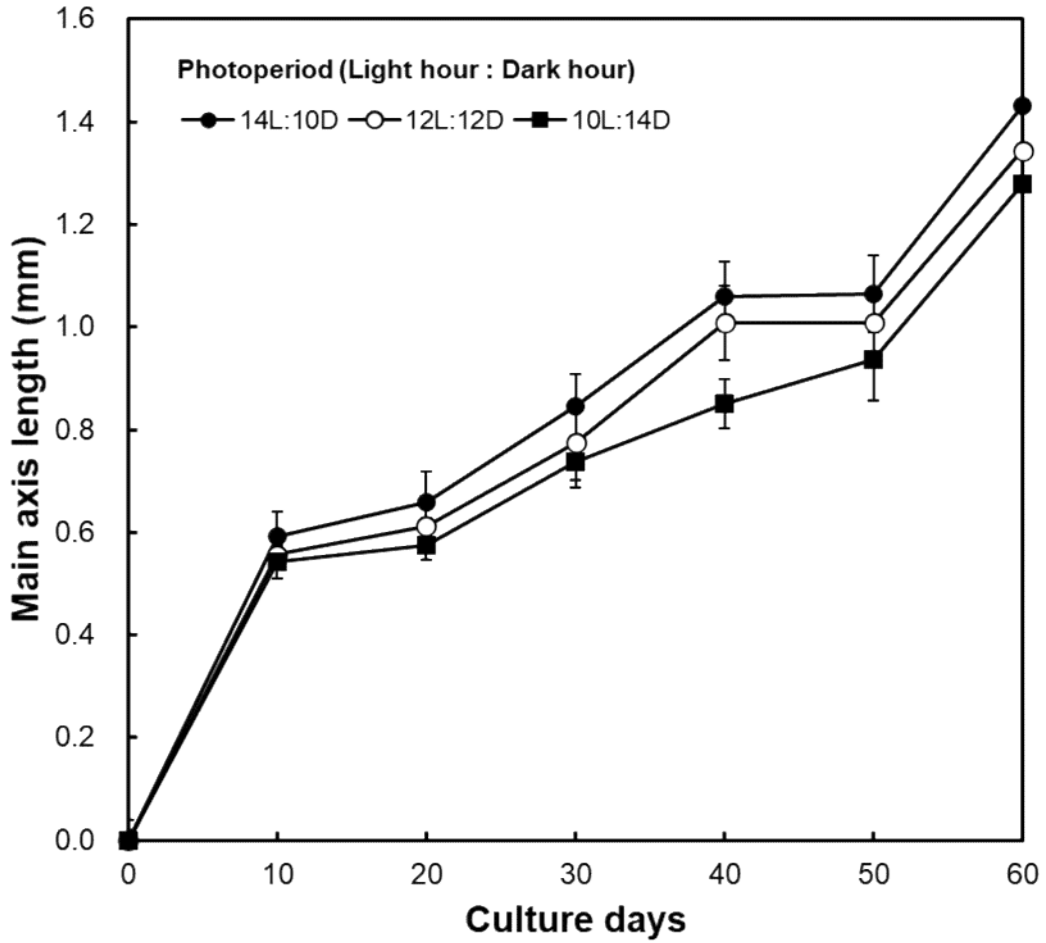


Fig. 50. Effects of photoperiod on main axis growth in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

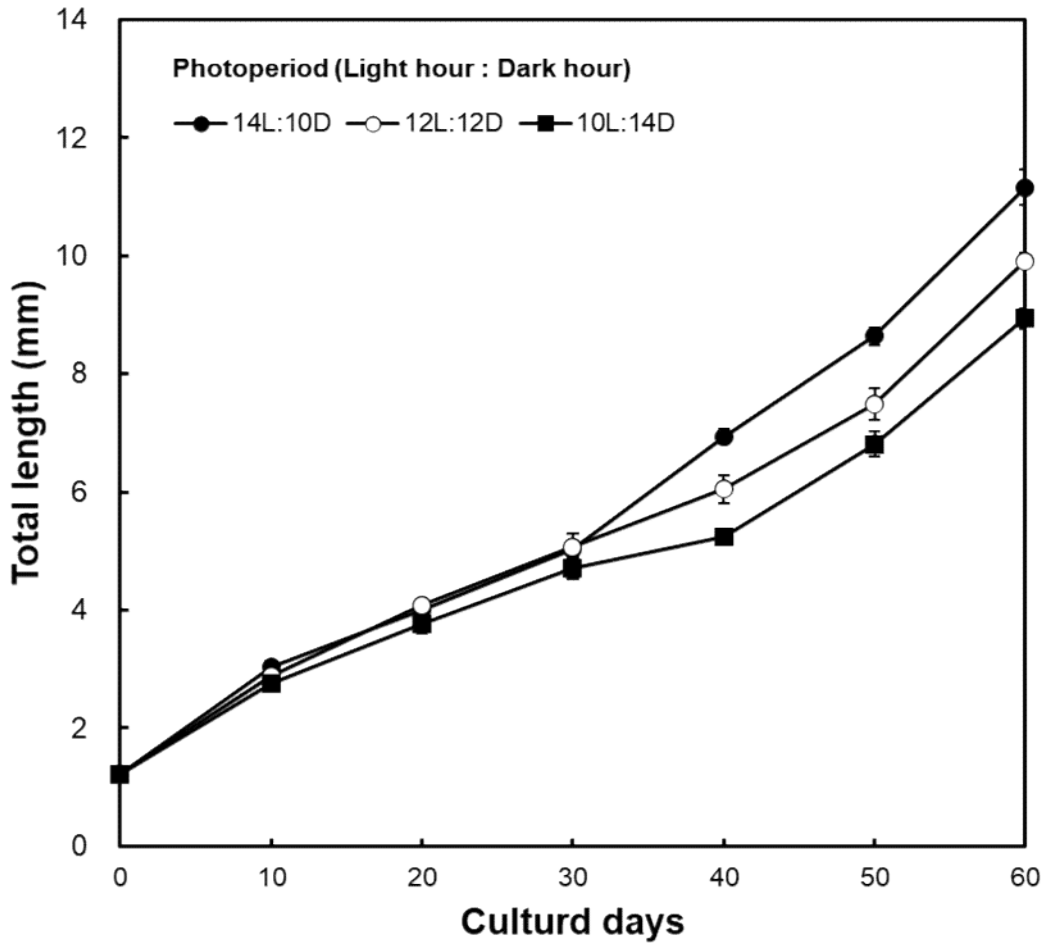


Fig. 51. Effects of photoperiod on total length growth in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

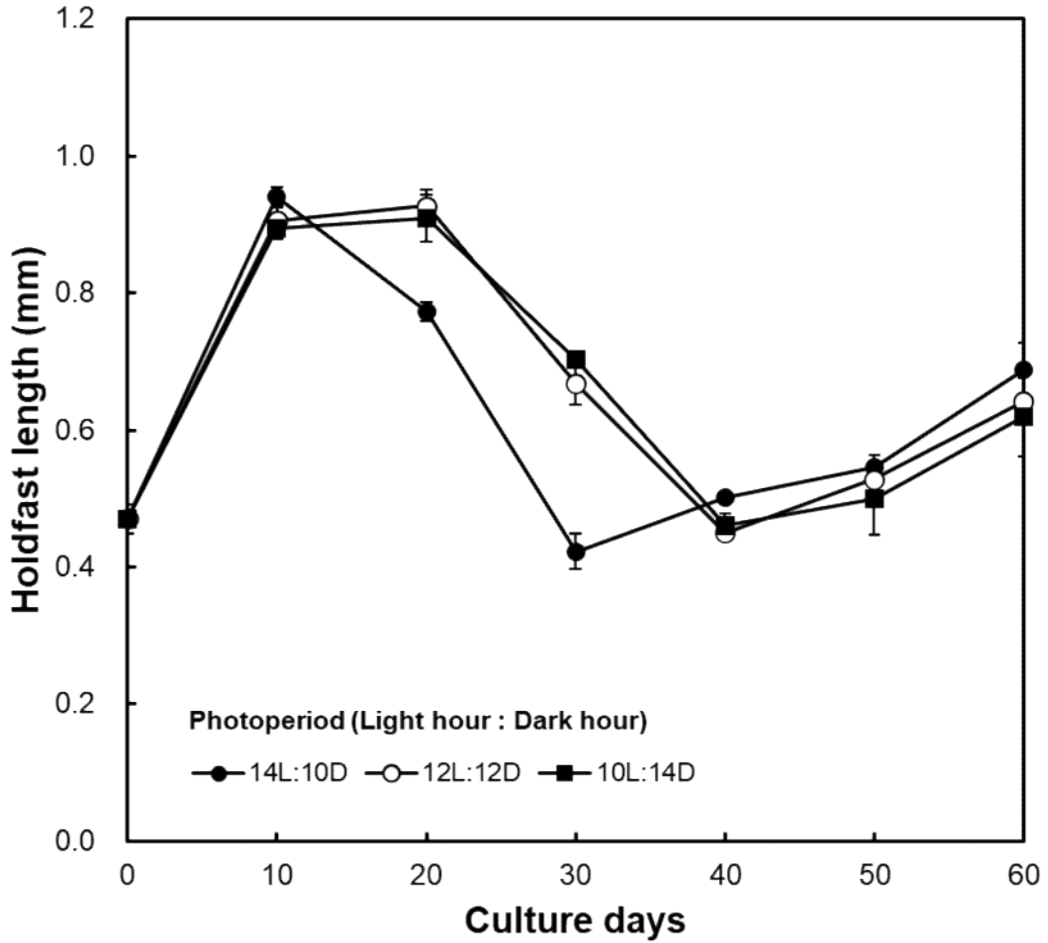


Fig. 52. Effects of photoperiod on holdfast growth change in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

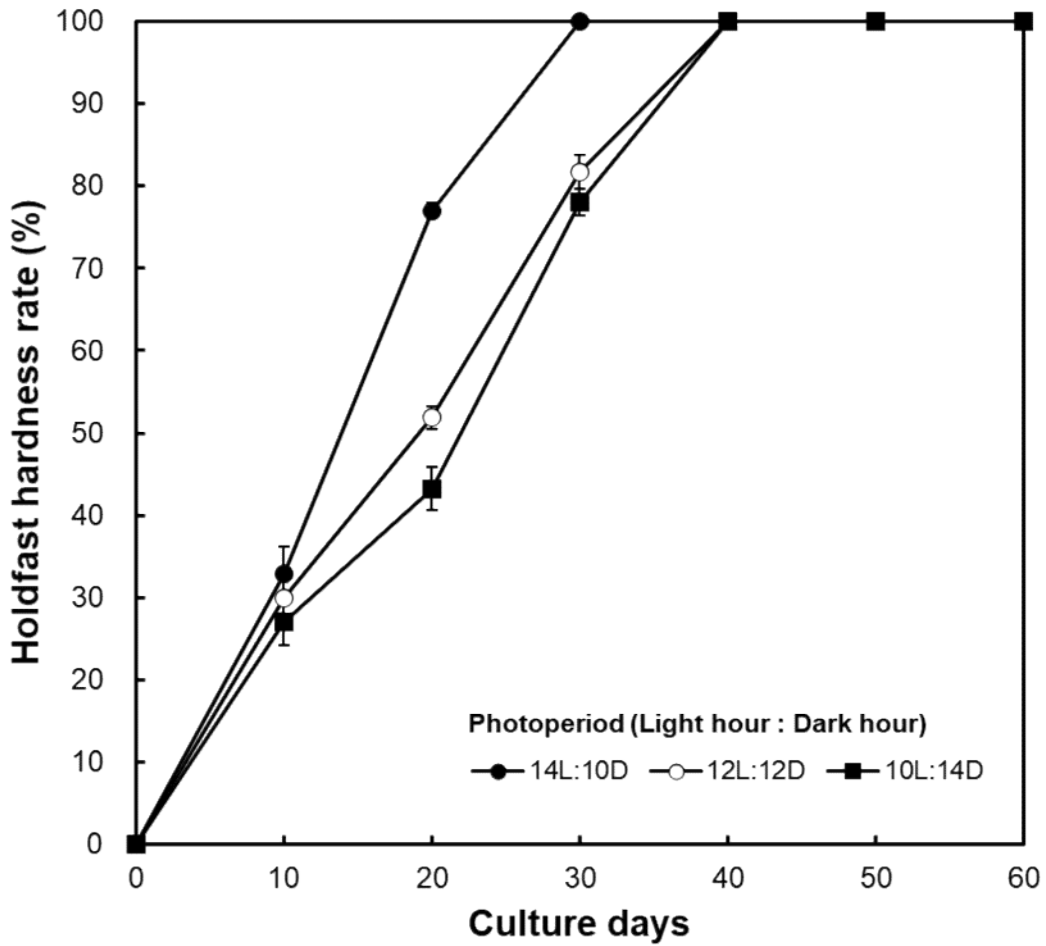


Fig. 53. Effects of photoperiod on holdfast hardness rate in *Sargassum macrocarpum* germlings during 60 days of culture. Culture conditions were 20°C and 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Values represent mean \pm standard error (n = 8 ~ 10).

Table 7. Development of *Sargassum macrocarpum* germlings according to culture environment after 60 days of culture

Trait	Water temperature					irradiance ($\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$)					Photoperiod		
	26°C	23°C	20°C	17°C	14°C	80	40	20	10	0	14L:10D	12L:12D	10L:14D
Number of leaf	4.2 $\pm 0.57^{\text{bc}}$	3.7 $\pm 0.67^{\text{b}}$	3.4 $\pm 0.42^{\text{ab}}$	3.1 $\pm 0.24^{\text{ab}}$	2.7 $\pm 0.26^{\text{a}}$	4.4 $\pm 0.82^{\text{b}}$	4.0 $\pm 0.00^{\text{b}}$	2.2 $\pm 0.41^{\text{a}}$	1.8 $\pm 0.29^{\text{a}}$	-	4.0 $\pm 0.35^{\text{a}}$	3.9 $\pm 0.22^{\text{a}}$	3.7 $\pm 0.27^{\text{a}}$
Main axis growth (mm)	1.33 $\pm 0.24^{\text{abc}}$	1.06 $\pm 0.26^{\text{c}}$	1.39 $\pm 0.16^{\text{bc}}$	1.22 $\pm 0.28^{\text{ab}}$	1.05 $\pm 0.09^{\text{a}}$	1.51 $\pm 0.18^{\text{b}}$	1.32 $\pm 0.26^{\text{b}}$	0.72 $\pm 0.11^{\text{a}}$	0.75 $\pm 0.06^{\text{a}}$	-	1.43 $\pm 0.17^{\text{a}}$	1.34 $\pm 0.13^{\text{a}}$	1.28 $\pm 0.18^{\text{a}}$
Total length growth (mm)	9.85 $\pm 0.82^{\text{b}}$	12.29 $\pm 0.33^{\text{c}}$	10.59 $\pm 0.52^{\text{b}}$	8.8 $\pm 0.78^{\text{a}}$	7.84 $\pm 0.88^{\text{a}}$	12.32 $\pm 2.17^{\text{c}}$	9.88 $\pm 0.40^{\text{b}}$	3.98 $\pm 0.54^{\text{a}}$	3.44 $\pm 0.15^{\text{a}}$	-	11.16 $\pm 0.66^{\text{c}}$	9.92 $\pm 0.31^{\text{b}}$	8.94 $\pm 0.38^{\text{a}}$
Holdfast growth (mm)	0.56 $\pm 0.08^{\text{ab}}$	0.77 $\pm 0.10^{\text{c}}$	0.72 $\pm 0.16^{\text{bc}}$	0.61 $\pm 0.05^{\text{ab}}$	0.55 $\pm 0.15^{\text{a}}$	0.72 $\pm 0.08^{\text{b}}$	0.64 $\pm 0.10^{\text{b}}$	0.32 $\pm 0.06^{\text{a}}$	0.3 $\pm 0.04^{\text{a}}$	-	0.69 $\pm 0.09^{\text{a}}$	0.64 $\pm 0.08^{\text{a}}$	0.62 $\pm 0.13^{\text{a}}$
Time of holdfast hardness complete	30 days	30 days	40 days	40 days	40 days	30 days	40 days	60 days	60 days or more	-	30 days	40 days	40 days

8. 부착기질 종류와 환경에 따른 종자의 성장과 착생

1) 수온에 따른 종자의 성장과 착생

(1) 종사줄과 수온에 따른 종자의 성장과 착생

큰열매모자반 종자의 엽장은 수온에 따른 차이를 보였다(Table 8). 배양 40일째, 수온 23°C에서 2.52 ± 0.25 mm, 20°C에서 2.33 ± 0.18 mm로 다른 수온조건보다 높은 경향을 보였다($P < 0.05$). 엽폭의 생장은 수온에 따른 차이가 없었고, 배양 후 40일째, 수온 23°C에서 0.99 ± 0.05 mm이고 14°C에서 0.87 ± 0.12 mm이었다(Table 8). 40일 후 종사줄에 착생한 종자의 일간생장율은 수온 26°C 조건에서 $4.44\% \text{ day}^{-1}$, 23°C 조건에서 $5.04\% \text{ day}^{-1}$, 20°C 조건에서 $4.83\% \text{ day}^{-1}$, 17°C 조건에서 $4.24\% \text{ day}^{-1}$, 14°C 조건에서 $3.98\% \text{ day}^{-1}$ 이었다(Fig. 54). 큰열매모자반 종자의 착생률은 수온 26°C 조건에서 9.46%, 23°C 조건에서 12.96%, 20°C 조건에서 18.39%, 17°C 조건에서 22.22%, 14°C 조건에서 26.13%이었다(Table 8).

수온별 큰열매모자반 종자의 성장과 착생을 조사한 결과, 생장은 수온 23°C 조건에서 높았고, 착생률은 수온 14°C 조건에서 높은 경향을 보였다($P < 0.05$)(Table 8, Fig. 55).

Table 8. Growth and attachment rate of *Sargassum macrocarpum* germlings according to water temperature and attachment substrate

Substrate		Seed string			Basalt		
		Leaf length (mm)	Leaf width (mm)	Attachment rate (%)	Leaf length (mm)	Leaf width (mm)	Attachment rate (%)
0 day	26 °C	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	23 °C	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	20 °C	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	17 °C	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	14 °C	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
10 days	26 °C	0.72±0.11 ^a	0.26±0.04 ^a	68.87±1.95 ^a	1.89±0.17 ^a	0.87±0.16 ^a	89.72±2.40 ^a
	23 °C	0.87±0.07 ^c	0.33±0.06 ^b	75.96±1.72 ^{ab}	1.99±0.15 ^a	0.93±0.09 ^a	92.20±10.04 ^a
	20 °C	0.85±0.02 ^{bc}	0.30±0.01 ^{ab}	76.07±12.49 ^{ab}	1.92±0.07 ^a	0.90±0.07 ^a	94.75±5.17 ^a
	17 °C	0.75±0.09 ^{ab}	0.31±0.04 ^{ab}	83.24±1.55 ^{bc}	1.81±0.12 ^a	0.85±0.11 ^a	96.66±2.90 ^a
	14 °C	0.68±0.08 ^a	0.29±0.02 ^{ab}	87.36±0.39 ^c	1.79±0.29 ^a	0.84±0.16 ^a	95.80±1.27 ^a
20 days	26 °C	1.15±0.19 ^{abc}	0.45±0.07 ^a	36.81±6.35 ^a	2.87±0.47 ^a	1.47±0.21 ^a	69.10±0.80 ^a
	23 °C	1.35±0.25 ^c	0.50±0.21 ^a	43.94±25.31 ^{ab}	2.98±0.20 ^a	1.54±0.05 ^a	72.38±8.91 ^a
	20 °C	1.29±0.03 ^{bc}	0.48±0.06 ^a	61.79±12.29 ^{ab}	2.94±0.19 ^a	1.51±0.19 ^a	78.41±8.43 ^a
	17 °C	1.11±0.17 ^{ab}	0.43±0.06 ^a	62.35±8.94 ^{ab}	2.67±0.38 ^a	1.48±0.21 ^a	81.83±13.41 ^a
	14 °C	0.97±0.18 ^a	0.39±0.15 ^a	64.78±3.38 ^b	2.55±0.58 ^a	1.43±0.38 ^a	81.52±5.63 ^a
30 days	26 °C	1.58±0.12 ^{ab}	0.66±0.06 ^a	13.76±0.88 ^a	3.58±0.41 ^a	1.81±0.11 ^a	47.04±1.37 ^a
	23 °C	1.89±0.20 ^c	0.79±0.11 ^a	19.24±5.95 ^a	4.04±0.47 ^a	1.91±0.31 ^a	55.12±3.39 ^a
	20 °C	1.70±0.07 ^{bc}	0.74±0.02 ^a	39.17±9.23 ^b	3.72±0.09 ^a	1.80±0.23 ^a	67.90±6.01 ^b
	17 °C	1.56±0.17 ^{ab}	0.69±0.12 ^a	39.93±7.44 ^b	3.48±0.38 ^a	1.78±0.07 ^a	71.59±12.31 ^b
	14 °C	1.43±0.09 ^a	0.65±0.04 ^a	43.73±4.35 ^b	3.53±0.67 ^a	1.81±0.49 ^a	69.45±2.67 ^b
40 days	26 °C	2.00±0.11 ^{ab}	0.90±0.07 ^a	9.69±6.54 ^a	4.43±0.37 ^{ab}	2.30±0.19 ^{ab}	42.69±3.24 ^a
	23 °C	2.52±0.25 ^c	0.99±0.05 ^a	12.87±2.23 ^{ab}	5.07±0.25 ^c	2.55±0.07 ^c	48.08±4.74 ^{ab}
	20 °C	2.33±0.18 ^{bc}	0.93±0.06 ^a	19.58±4.62 ^{ab}	4.65±0.37 ^{bc}	2.43±0.07 ^{bc}	60.52±9.37 ^b
	17 °C	1.86±0.10 ^a	0.90±0.11 ^a	22.17±11.92 ^{ab}	4.13±0.64 ^{ab}	2.32±0.12 ^{ab}	63.74±15.29 ^b
	14 °C	1.68±0.28 ^a	0.87±0.12 ^a	25.31±9.01 ^b	3.95±0.04 ^a	2.21±0.11 ^a	60.57±0.56 ^b

Values in the same row with different superscript letters are significantly different ($P<0.05$).

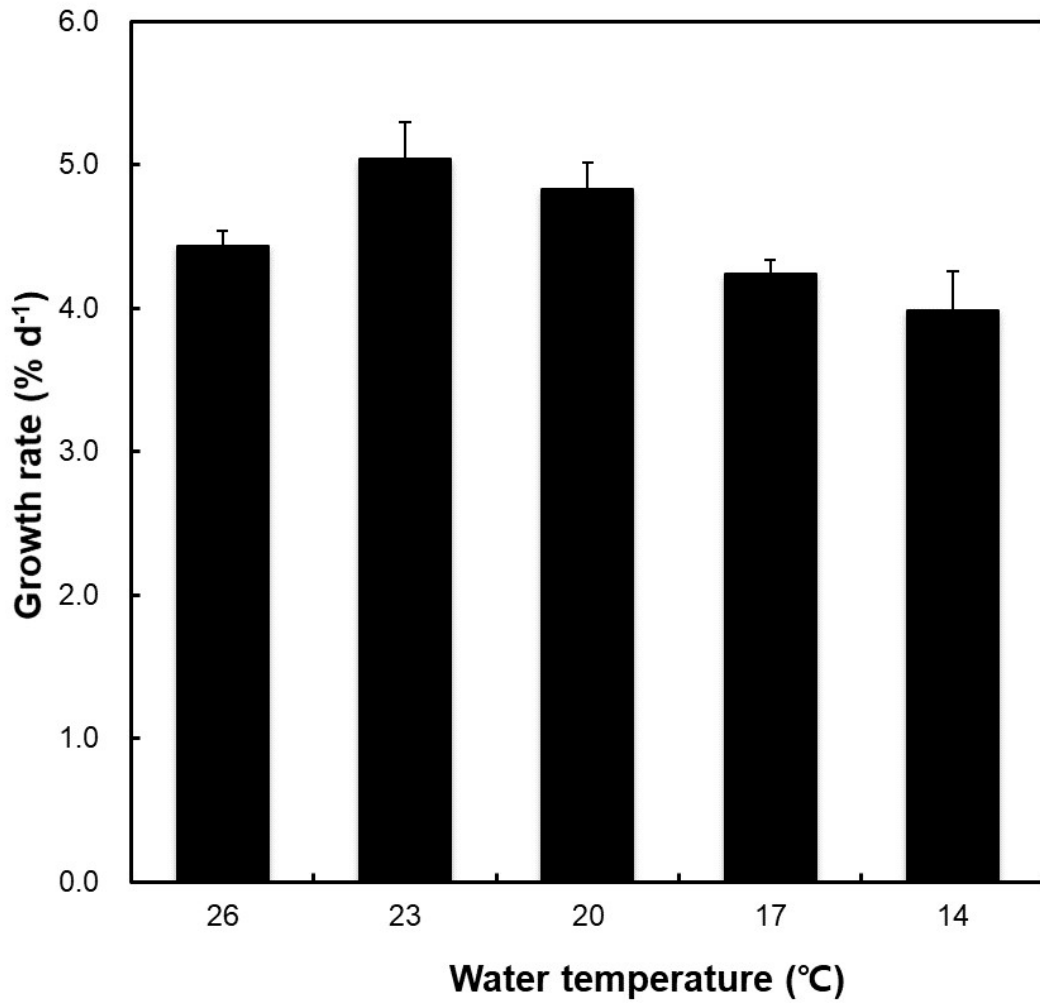


Fig. 54. Growth rate (% d⁻¹) of *Sargassum macrocarpum* germlings on the seed string by water temperature during 40 days of culture. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. The vertical bar represents standard deviations.

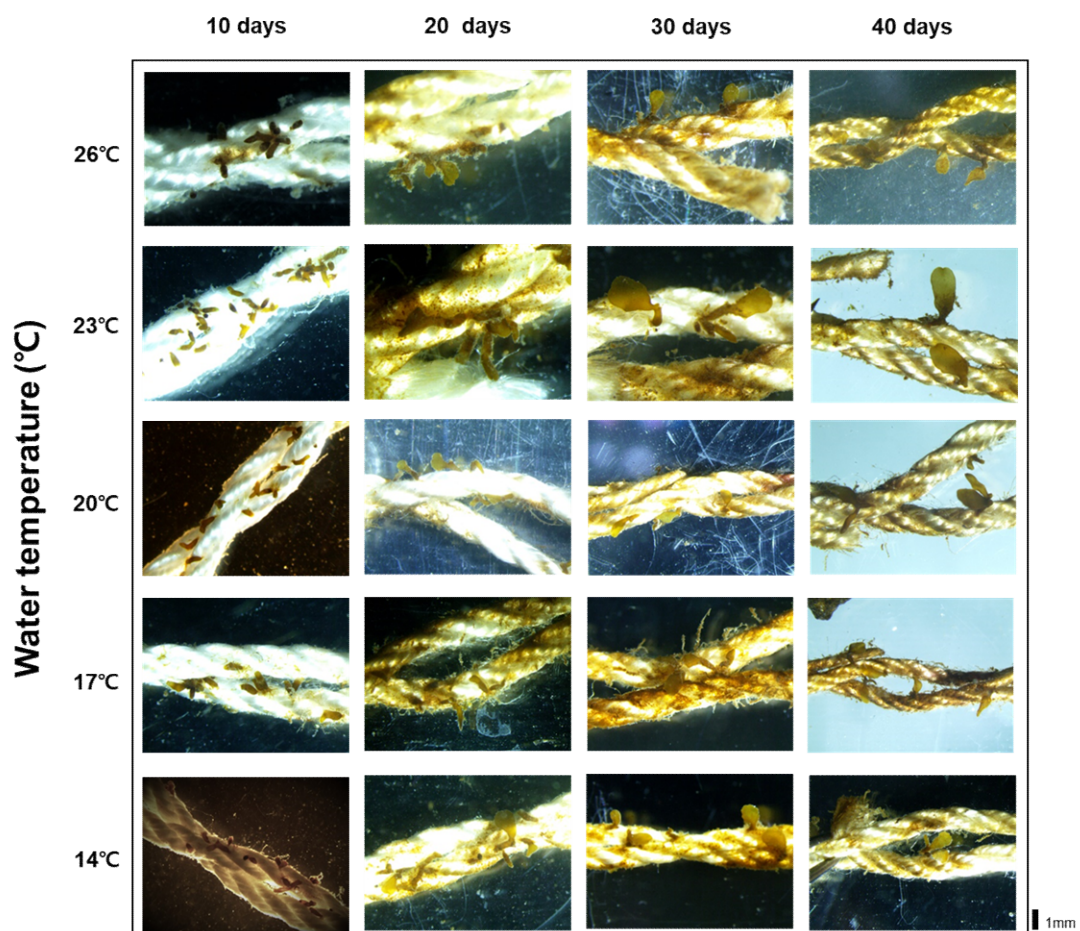


Fig. 55. Growth variation of *Sargassum macrocarpum* germlings on the seed string by water temperature during 40 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D.

(2) 현무암과 수온에 따른 종자의 성장과 착생

현무암 판석에 착생한 큰열매모자반 종자의 엽장은 배양 30일까지 수온에 따른 차이가 없었으나, 배양 후 40일째 수온 23°C에서 5.07 ± 0.25 mm, 수온 14°C에서 3.95 ± 0.04 mm로 수온에 따라 차이를 보였다(Table 8). 엽폭의 생장은 수온 23°C에서 2.55 ± 0.07 mm, 14°C에서 2.21 ± 0.11 mm이었다(Table 8). 40일 후 현무암 판석에 착생한 종자의 일간생장율은 수온 26°C 조건에서 $6.53\% \text{ day}^{-1}$, 23°C 조건에서 $6.89\% \text{ day}^{-1}$, 20°C 조건에서 $6.66\% \text{ day}^{-1}$, 17°C 조건에서 $6.34\% \text{ day}^{-1}$, 14°C 조건에서 $6.23\% \text{ day}^{-1}$ 이었다(Fig. 56). 큰열매모자반 종자의 착생률은 수온 26°C 조건에서 42.65%, 23°C 조건에서 47.57%, 20°C 조건에서 60.22%, 17°C 조건에서 61.90%, 14°C 조건에서 60.64%이었다(Table 8).

수온별 큰열매모자반 종자의 성장과 착생을 조사한 결과, 생장은 수온 23°C 조건에서 5.07 ± 0.25 mm로 높았지만, 착생률은 수온 20°C조건 이하에서 높았다 ($P<0.05$)(Table 8, Fig. 57).

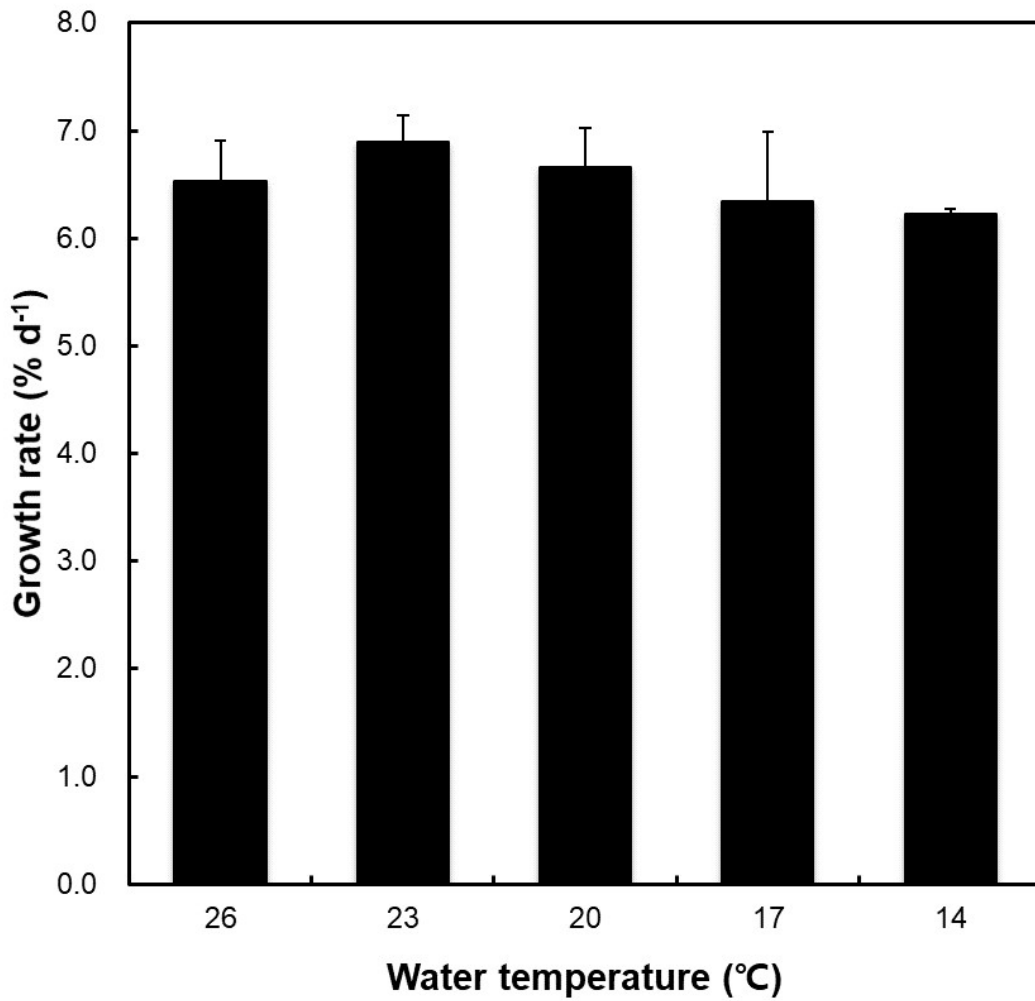


Fig. 56. Growth rate (% d⁻¹) of *Sargassum macrocarpum* germlings on the stone by water temperature during 40 days of culture. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 12L:12D. The vertical bar represents standard deviations.

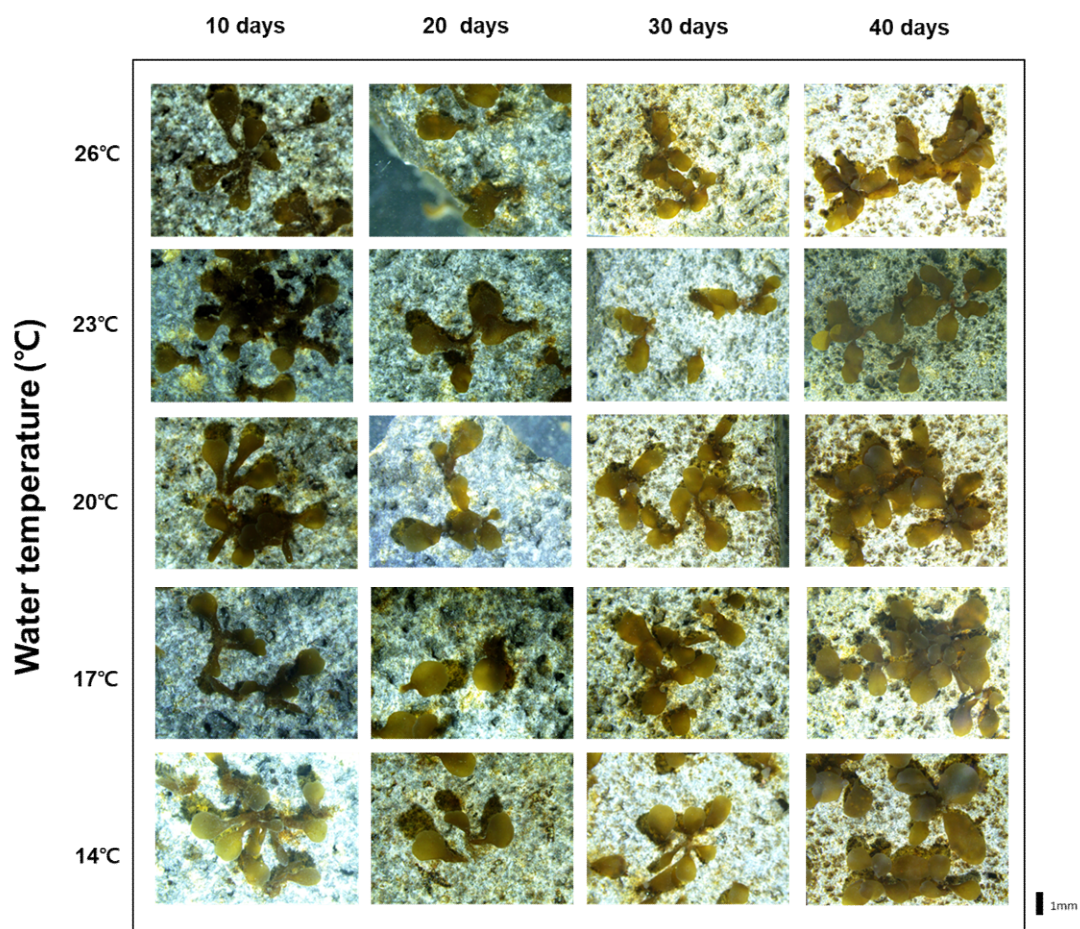


Fig. 57. Growth variation of *Sargassum macrocarpum* germlings on the basalt by water temperature during 40 days of culture. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D.

2) 광량에 따른 종자의 성장과 착생

(1) 종사줄과 광량에 따른 종자의 성장과 착생

큰열매모자반 종자의 엽장은 광량에 따른 차이를 보였다(Table 9). 배양 40일째, 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $2.60 \pm 0.22 \text{ mm}$, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $0.99 \pm 0.2 \text{ mm}$ 이고 광량 0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 배양 20일에 모두 폐사하였다(Table 9). 큰열매모자반 종자의 엽폭도 엽장의 발달과 유사하게 광량에 따른 차이를 보였다(Table 9). 배양 후 40일째, 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $1.18 \pm 0.14 \text{ mm}$ 으로 높고 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 $0.32 \pm 0.05 \text{ mm}$ 으로 낮았다(Table 9). 실험기간 동안 일간성장율(daily growth rate)은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $5.12\% \text{ day}^{-1}$, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $4.59\% \text{ day}^{-1}$, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $3.5\% \text{ day}^{-1}$, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $2.61\% \text{ day}^{-1}$ 이었다(Fig. 58).

큰열매모자반 종자의 착생률은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 14.06%, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 20.21%, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 10.76%, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 4.97%로 광량에 따른 차이를 보였다(Table 9).

광량별 큰열매모자반 종자의 성장과 착생을 조사한 결과, 생장은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건이 높았고, 착생률은 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건이 높았다 ($P < 0.05$)(Table 9, Fig. 59).

Table 9. Growth and attachment rate of *Sargassum macrocarpum* germlings according to irradiance and attachment substrate

Conditions \ Substrate		Seed string			Basalt		
		Leaf length (mm)	Leaf width (mm)	Attachment rate (%)	Leaf length (mm)	Leaf width (mm)	Attachment rate (%)
0 day	80	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	40	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	20	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	10	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	0	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
10 days	80	1.06±0.19 ^d	0.38±0.08 ^d	77.16±5.49 ^a	2.34±0.20 ^d	1.39±0.11 ^d	92.58±1.65 ^b
	40	0.87±0.10 ^c	0.31±0.03 ^c	80.33±8.01 ^a	1.93±0.28 ^c	1.02±0.12 ^c	92.28±2.48 ^b
	20	0.67±0.08 ^b	0.26±0.02 ^b	82.60±8.66 ^a	1.09±0.16 ^b	0.36±0.06 ^b	85.95±0.83 ^b
	10	0.62±0.08 ^{ab}	0.25±0.01 ^{ab}	74.33±6.71 ^a	1.07±0.12 ^b	0.36±0.09 ^b	85.47±5.76 ^b
	0	0.51±0.11 ^a	0.22±0.02 ^a	84.82±8.51 ^a	0.76±0.21 ^a	0.25±0.04 ^a	67.60±6.64 ^a
20 days	80	1.44±0.30 ^b	0.55±0.20 ^b	45.13±8.68 ^{ab}	3.34±0.45 ^d	1.88±0.25 ^d	65.81±6.13 ^{bc}
	40	1.32±0.24 ^b	0.50±0.09 ^b	57.18±5.37 ^b	2.95±0.32 ^c	1.58±0.24 ^c	80.71±4.67 ^c
	20	0.80±0.14 ^a	0.30±0.04 ^a	51.46±1.28 ^b	1.49±0.13 ^b	0.48±0.10 ^b	65.44±11.62 ^{bc}
	10	0.67±0.05 ^a	0.28±0.02 ^a	36.13±8.60 ^a	1.30±0.26 ^{ab}	0.42±0.14 ^{ab}	55.51±18.36 ^{ab}
	0	-	-	-	0.89±0.05 ^a	0.28±0.05 ^a	24.39±21.62 ^a
30 days	80	1.93±0.34 ^c	0.80±0.09 ^b	21.73±2.93 ^{ab}	4.06±0.34 ^d	2.19±0.14 ^d	44.49±5.08 ^{ab}
	40	1.58±0.32 ^{bc}	0.70±0.10 ^b	32.71±3.59 ^c	3.45±0.22 ^c	1.82±0.13 ^c	65.60±9.60 ^b
	20	1.19±0.25 ^{ab}	0.35±0.06 ^a	27.75±0.98 ^{bc}	1.84±0.24 ^b	0.67±0.09 ^b	52.91±14.05 ^{ab}
	10	0.83±0.12 ^a	0.29±0.02 ^a	15.20±6.81 ^a	1.50±0.33 ^a	0.54±0.10 ^a	36.50±13.46 ^a
	0	-	-	-	-	-	-
40 days	80	2.60±0.22 ^d	1.18±0.14 ^c	14.06±5.33 ^{bc}	6.01±1.77 ^c	3.12±0.58 ^c	40.38±9.06 ^{bc}
	40	2.12±0.21 ^c	0.93±0.10 ^b	20.21±2.65 ^c	4.49±0.82 ^b	2.34±0.39 ^b	57.48±8.04 ^c
	20	1.40±0.17 ^b	0.39±0.01 ^a	10.76±3.21 ^{ab}	2.31±0.35 ^a	1.07±0.12 ^a	38.24±10.52 ^{ab}
	10	0.99±0.20 ^a	0.32±0.02 ^a	4.97±1.53 ^a	1.87±0.28 ^a	0.68±0.11 ^a	21.15±8.88 ^a
	0	-	-	-	-	-	-

Condition: irradiance($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Values in the same row with different superscript letters are significantly different ($P < 0.05$).

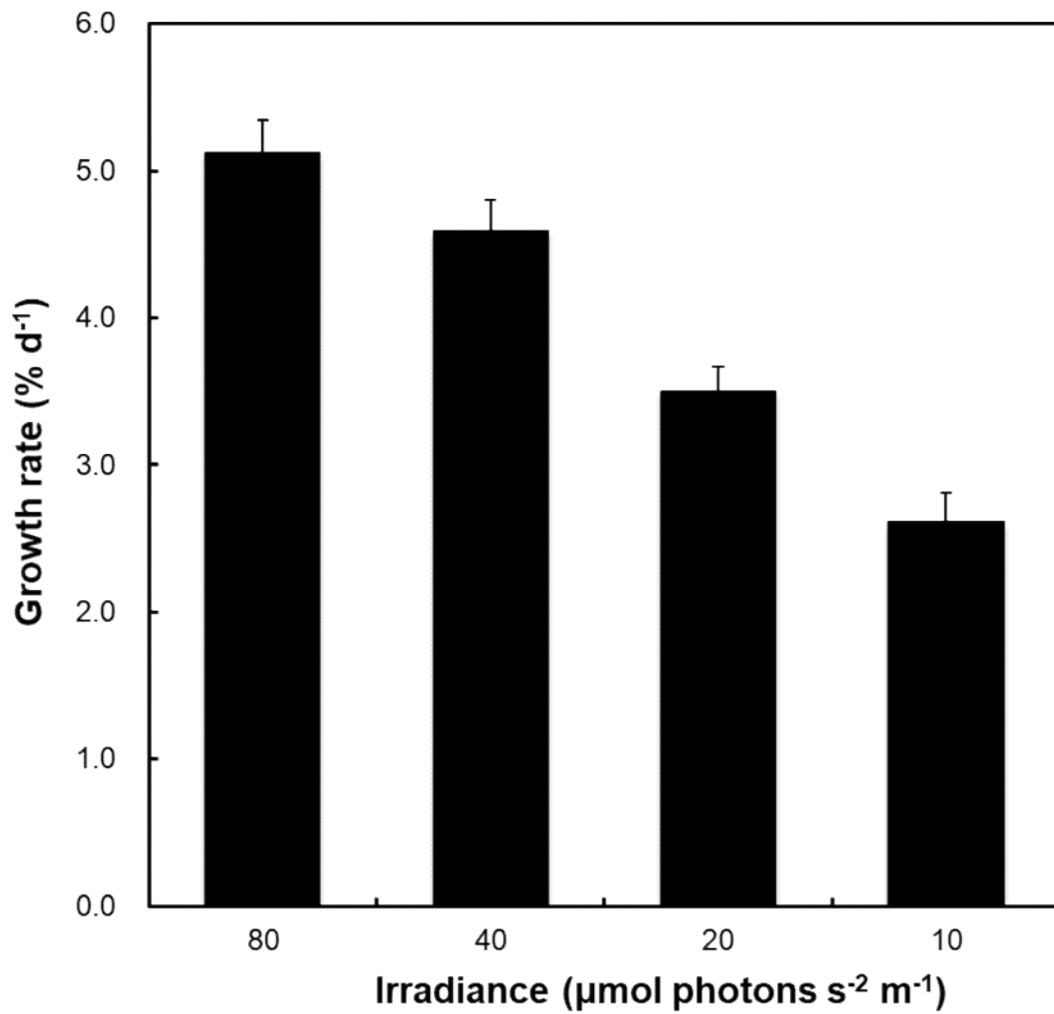


Fig. 58. Growth rate (% d^{-1}) of *Sargassum macrocarpum* germlings on the seed string by irradiance during 40 days of culture. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 12L:12D. The vertical bar represents standard deviations.

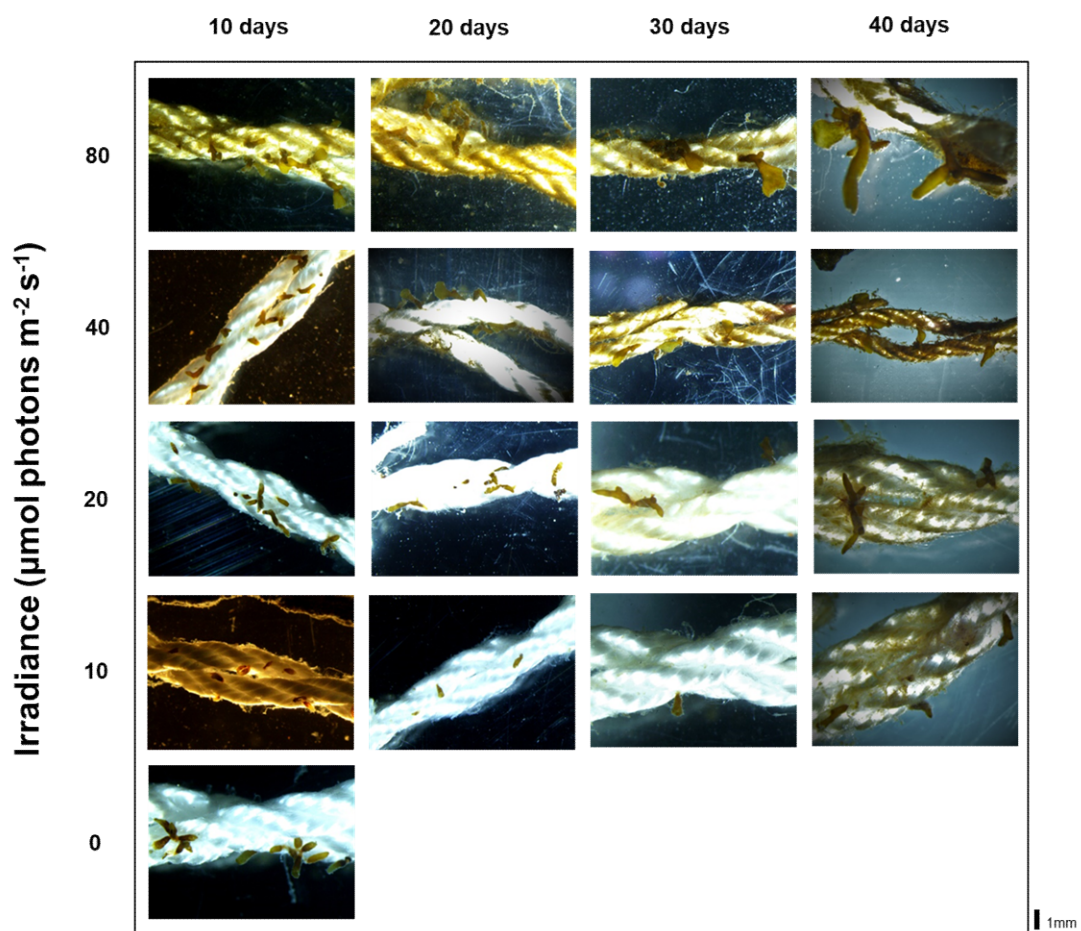


Fig. 59. Growth variation of *Sargassum macrocarpum* germlings on the seed string by irradiance during 40 days of culture. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D.

(2) 현무암과 광량에 따른 종자의 생장과 착생

현무암 관석에 착생한 큰열매모자반 종자의 엽장은 광량에 따른 차이를 보였다(Table 9). 배양 후 40일 째, 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 6.01 ± 1.77 mm로 높고 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 1.87 ± 0.28 mm로 낮았으며 0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서는 배양 30일에 모두 폐사하였다(Table 9). 큰열매모자반 종자의 엽폭도 엽장의 변화와 유사하게 광량에 따른 차이를 보였다. 배양 후 40일 째, 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 3.12 ± 0.58 mm로 넓고 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 0.68 ± 0.11 mm로 좁았다(Table 9). 배양 40일 후 일간생장율은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $7.35\% \text{ day}^{-1}$, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $6.57\% \text{ day}^{-1}$, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $4.81\% \text{ day}^{-1}$, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 $4.26\% \text{ day}^{-1}$ 이었다(Fig. 60).

큰열매모자반 종자의 착생률은 배양 후 40일 째, 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 40.38%, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 57.48%, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 38.24%, 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 21.15%이었다(Table 9).

광량별 큰열매모자반 종자의 생장과 착생 결과, 생장은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 높았고, 착생률은 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 높았다 ($P < 0.05$)(Table 9, Fig. 61).

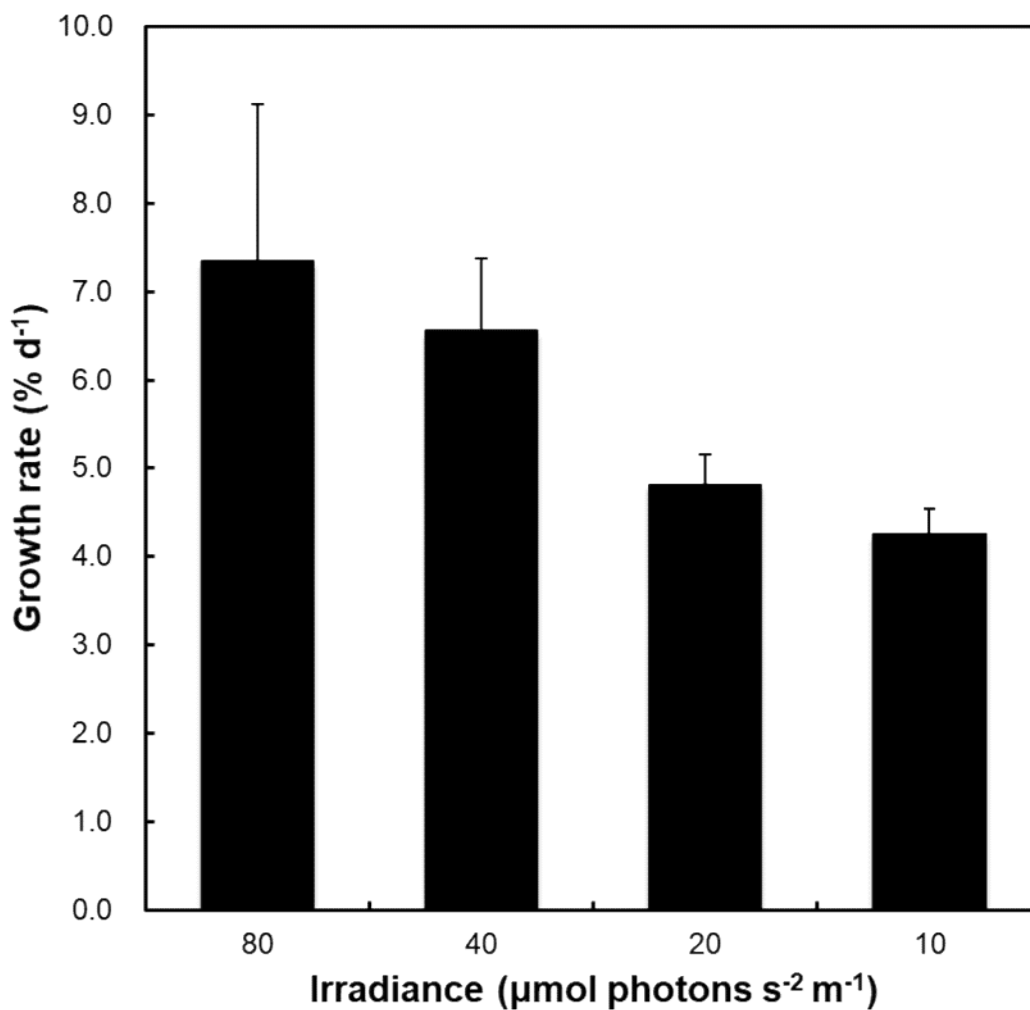


Fig. 60. Growth rate (% d^{-1}) of *Sargassum macrocarpum* germlings on the basalt under varying irradiance during 40 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. The vertical bar represents standard deviations.

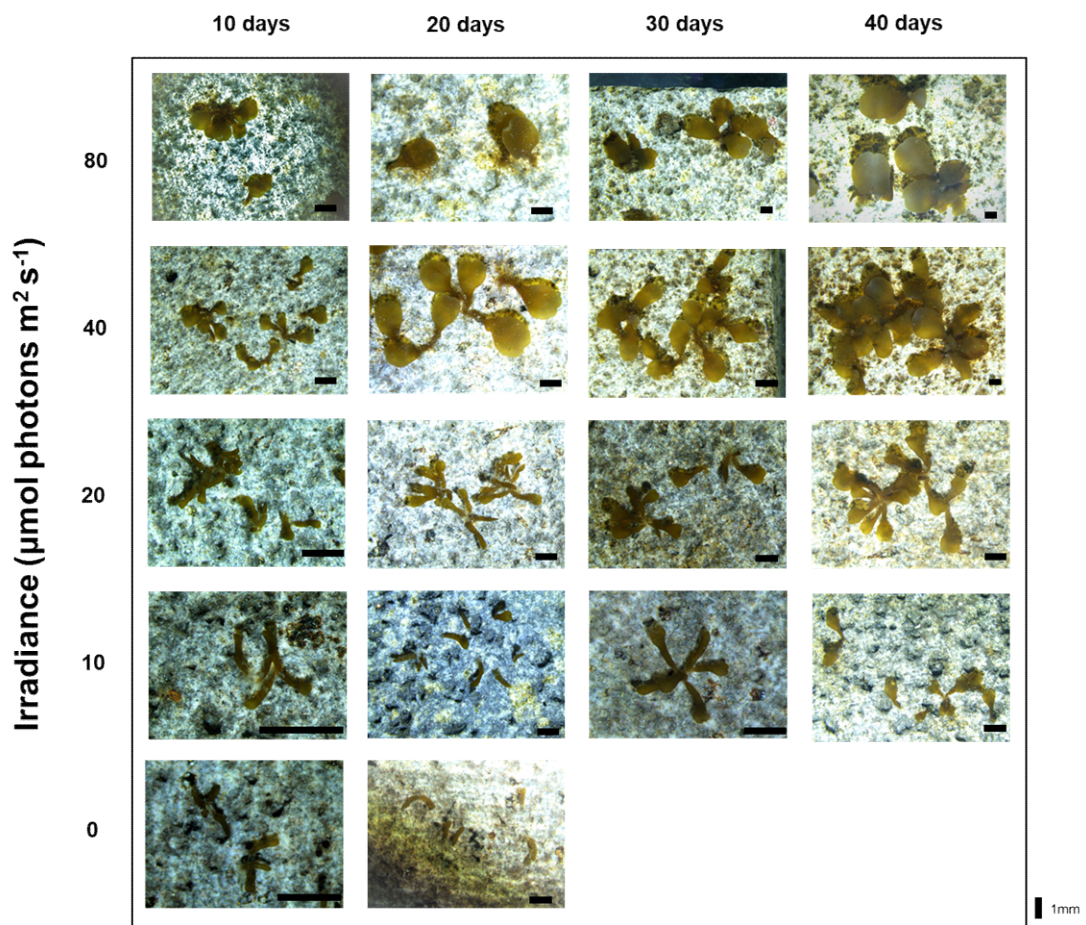


Fig. 61. Growth variation of *Sargassum macrocarpum* germlings on the basalt by temperature during 40 days of culture. Culture conditions were 40 μmol photons m⁻² s⁻¹ and 12L:12D. black bar 1mm.

3) 광주기에 따른 종자의 생장과 착생

(1) 종사출과 광주기에 따른 종자의 생장과 착생

큰열매모자반 종자의 엽장은 광주기에 따른 차이를 보였다. 배양 후 40일 쯤, 광주기 14L:10D에서 2.57 ± 0.48 mm, 12L:12D에서 2.14 ± 0.22 mm 그리고 10L:14D에서 1.79 ± 0.12 mm이었다(Table 10). 큰열매모자반 종자의 엽폭도 엽장과 유사하게 장일주기에서 더 넓은 경향을 보였다. 배양 후 40일 쯤, 광주기 14L:10D에서 1.04 ± 0.11 mm 12L:12D에서 0.93 ± 0.02 mm, 10L:14D에서 0.82 ± 0.06 mm이었다(Table 10). 조사기간 동안 일간생장율은 광주기 14L:10D 조건에서 $5.09\% \text{ day}^{-1}$, 12L:12D 조건에서 $4.61\% \text{ day}^{-1}$, 10L:14D 조건에서 $4.14\% \text{ day}^{-1}$ 으로 장주기조건(14L)에서 높았다(Fig. 62). 배양 40일 후, 광주기 조건에 따른 큰열매모자반 종자의 착생률은 광주기 14L:10D 조건에서 17.72%, 12L:12D 조건에서 26.01%, 10L:14D 조건에서 25.57%이었다(Table 10).

광주기에 따른 큰열매모자반 종자의 생장과 착생을 조사한 결과, 생장은 장주기인 14L:10D가 높았으나, 착생률은 12L:12D와 10L:14D조건에서 높았다 ($P<0.05$)(Table 10, Fig. 63).

Table 10. Growth and attachment rate of *Sargassum macrocarpum* germlings according to photoperiod and attachment substrate

Substrate		Seed string			Basalt		
		Leaf length (mm)	Leaf width (mm)	Attachment rate (%)	Leaf length (mm)	Leaf width (mm)	Attachment rate (%)
0 day	14L:10D	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	12L:12D	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
	10L:14D	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a	0.35±0.02 ^a	0.23±0.02 ^a	100 ^a
10 days	14L:10D	0.91±0.24 ^b	0.32±0.05 ^b	77.60±4.53 ^a	2.06±0.43 ^b	1.21±0.18 ^b	89.73±3.05 ^a
	12L:12D	0.85±0.03 ^{ab}	0.29±0.01 ^{ab}	83.88±6.96 ^a	1.88±0.05 ^{ab}	0.90±0.06 ^{ab}	94.48±4.21 ^a
	10L:14D	0.64±0.18 ^a	0.25±0.02 ^a	83.64±4.28 ^a	1.61±0.24 ^a	0.77±0.11 ^a	93.64±1.53 ^a
20 days	14L:10D	1.50±0.33 ^b	0.52±0.04 ^b	47.69±4.49 ^a	3.33±0.89 ^a	1.72±0.34 ^b	63.50±4.29 ^a
	12L:12D	1.25±0.22 ^{ab}	0.46±0.04 ^{ab}	65.20±7.44 ^b	2.87±0.14 ^a	1.47±0.14 ^{ab}	83.45±12.62 ^b
	10L:14D	1.06±0.17 ^a	0.43±0.06 ^a	65.24±4.93 ^b	2.56±0.36 ^a	1.29±0.11 ^a	81.84±0.92 ^b
30 days	14L:10D	1.97±0.10 ^b	0.80±0.03 ^b	27.00±3.57 ^a	4.37±0.91 ^a	2.10±0.20 ^b	51.78±6.76 ^a
	12L:12D	1.76±0.15 ^{ab}	0.73±0.11 ^{ab}	40.54±6.23 ^b	3.65±0.05 ^a	1.81±0.05 ^a	66.76±10.10 ^a
	10L:14D	1.50±0.42 ^a	0.66±0.10 ^a	38.19±3.61 ^b	3.37±0.67 ^a	1.76±0.17 ^a	64.56±2.07 ^a
40 days	14L:10D	2.57±0.48 ^b	1.04±0.11 ^b	17.72±3.23 ^a	5.00±0.81 ^b	2.62±0.55 ^a	43.80±6.04 ^a
	12L:12D	2.14±0.22 ^{ab}	0.93±0.02 ^{ab}	26.01±2.40 ^b	4.45±0.53 ^{ab}	2.27±0.18 ^a	55.63±6.52 ^a
	10L:14D	1.79±0.12 ^a	0.82±0.06 ^a	25.57±4.23 ^b	3.85±0.08 ^a	2.16±0.12 ^a	52.76±1.47 ^a

Values in the same row with different superscript letters are significantly different ($P<0.05$).

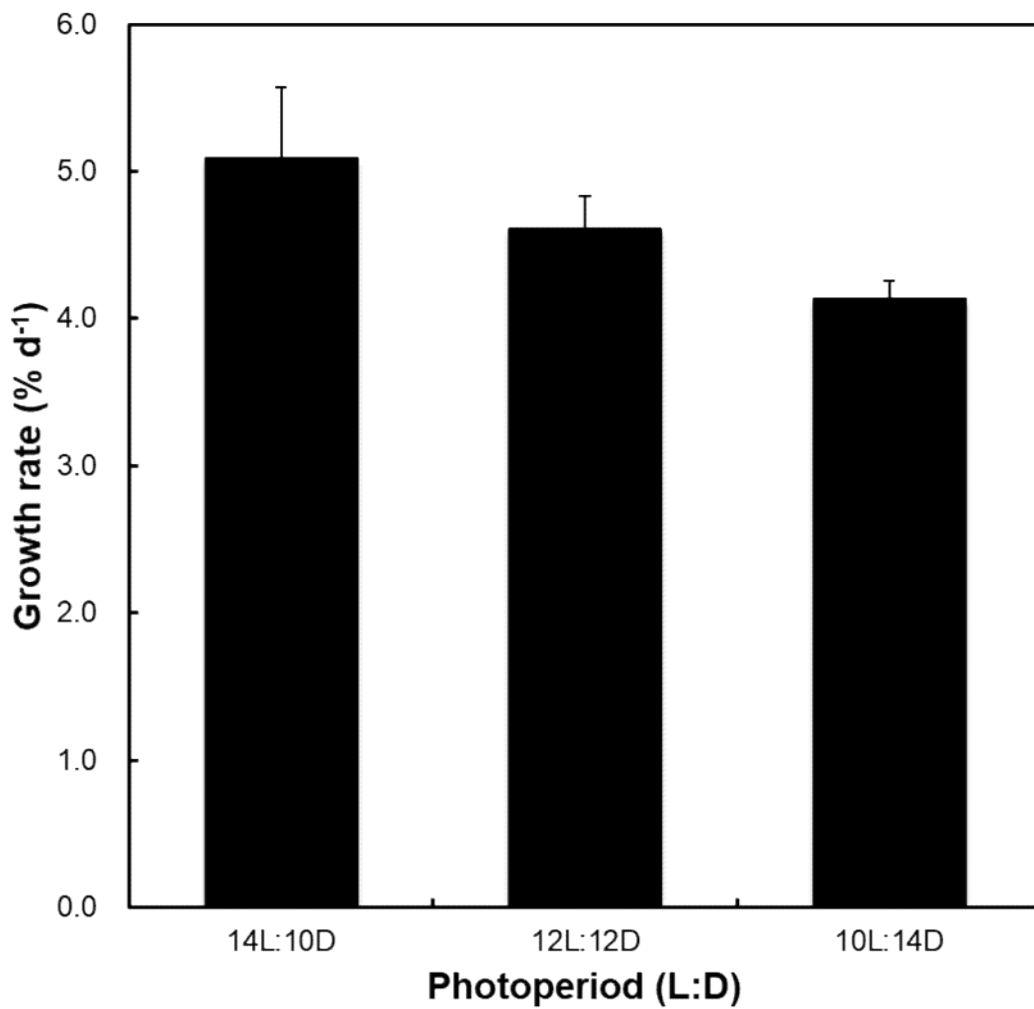


Fig. 62. Growth rate (% d⁻¹) of *Sargassum macrocarpum* germlings on the seed string by photoperiod during 40 days of culture. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D. The vertical bar represents standard deviations.

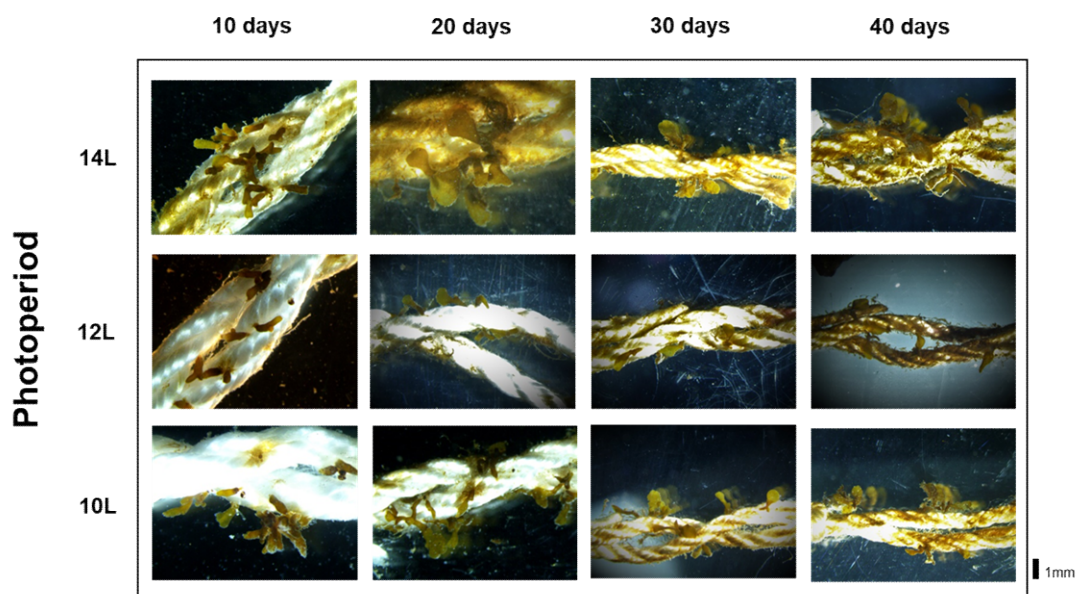


Fig. 63. Growth variation of *Sargassum macrocarpum* germlings on the seed string by photoperiod during 40 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D.

(2) 현무암과 광주기에 따른 종자의 생장과 착생

큰열매모자반 종자의 엽장은 배양 후 40일 쯤, 광주기 14L:10D, 12L:12D, 10L:14D에서 각각 5.00 ± 0.81 mm, 4.45 ± 0.53 mm, 3.85 ± 0.08 mm로 장일조건에서 높은 경향을 보였다(Table 10). 큰열매모자반 종자의 엽폭도 엽장과 유사하게 배양 후 40일 쯤, 14L:10D 조건에서 2.62 ± 0.55 mm, 12L:12D 조건에서 2.27 ± 0.18 mm 그리고 10L:14D 조건에서 2.16 ± 0.12 mm이었다(Table 10). 조사기간 동안 일간생장율은 광주기 14L:10D 조건에서 $6.86\% \text{ day}^{-1}$, 12L:12D 조건에서 $6.54\% \text{ day}^{-1}$, 10L:14D 조건에서 $6.16\% \text{ day}^{-1}$ 으로 장주기 조건(14L)에서 높았다(Fig. 64). 배양 40일 후, 광주기 조건에 따른 큰열매모자반 종자의 착생률은 광주기 14L:10D 조건에서 43.80%, 12L:12D 조건에서 55.63%, 10L:14D 조건에서 52.76%로 12L:12D 조건에서 높았다(Table 10).

광주기에 따른 큰열매모자반 종자의 생장과 착생 결과, 생장은 장주기인 14L:10D 조건에서 높았으나($P < 0.05$), 착생률은 광주기 조건에서 유의적 차이가 없었다(Table 10, Fig. 65).

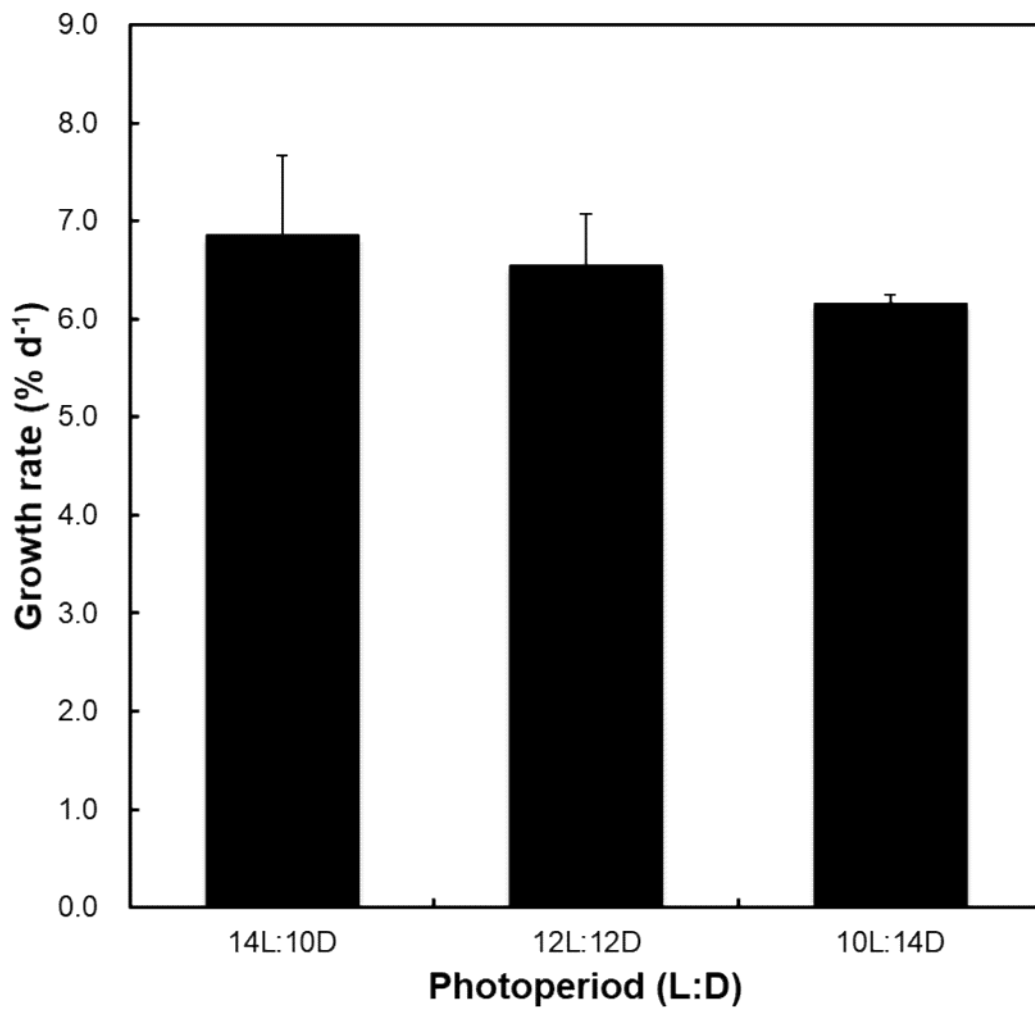


Fig. 64. Growth rate (% d⁻¹) of *Sargassum macrocarpum* germlings on the basalt under varying photoperiod during 40 days of culture. Culture conditions were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 12L:12D. The vertical bar represents standard deviations.

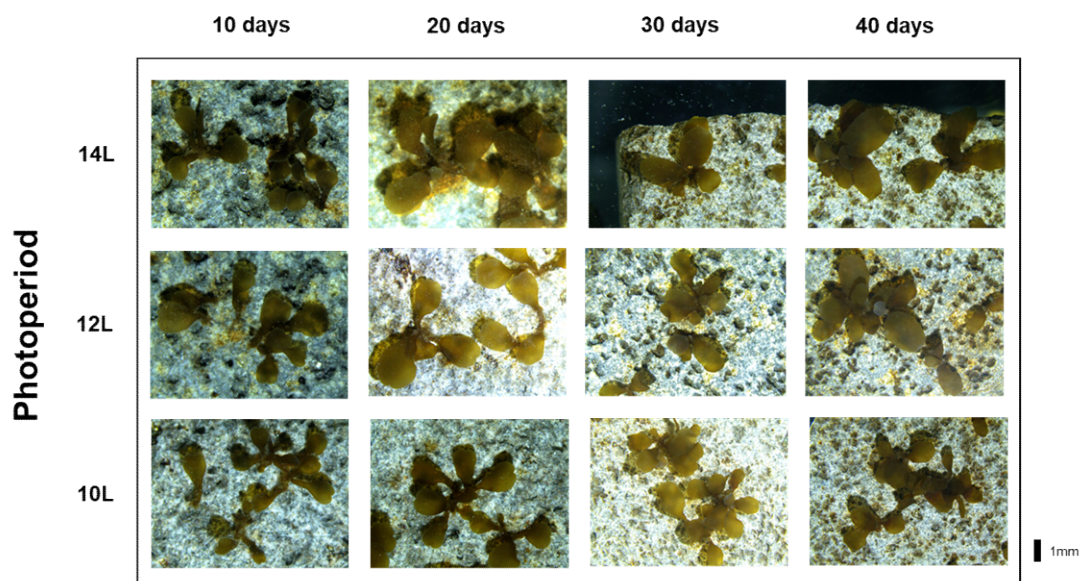


Fig. 65. Growth variation of *Sargassum macrocarpum* germlings on the basalt by photoperiod during 40 days of culture. Culture conditions were $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 12L:12D.

9. 큰열매모자반의 대량 생산과 환경적응 특성

1) 큰열매모자반 종자의 실내 배양

■ 자연해수와 지하해수를 이용한 실내배양

'18년 7월 24일부터 '18년 9월 7일까지 평균 배양수온은 자연해수 23.70 ± 2.0 $^{\circ}\text{C}$, 지하해수 $19.45 \pm 1.35^{\circ}\text{C}$ 로 자연해수가 약 4.25°C 높았다(Fig. 66). 자연해수의 실내배양 기간별 평균수온은 1 ~ 15일 $24.99 \pm 1.40^{\circ}\text{C}$, 15~30일 $23.48 \pm 2.81^{\circ}\text{C}$, 30 ~ 45일 $22.63 \pm 0.92^{\circ}\text{C}$ 이고 최고수온은 28.36°C , 최저수온은 18.62°C 이었다(Table 11). 지하해수의 평균수온은 1 ~ 15일 $19.38 \pm 0.72^{\circ}\text{C}$, 15 ~ 30일 $20.27 \pm 1.82^{\circ}\text{C}$, 30 ~ 45일 $18.70 \pm 0.72^{\circ}\text{C}$ 이고 최고수온은 24.26°C , 최저수온은 17.48°C 이었다(Table 11).

자연해수에서 큰열매모자반의 종자생장은 배양 후 15일 0.91 ± 0.31 mm, 30일 1.49 ± 0.47 mm, 45일 2.89 ± 0.62 mm이고 지하해수는 15일 0.87 ± 0.24 mm, 30일 1.32 ± 0.33 mm, 45일 2.19 ± 0.35 mm로 점차 증가하였다(Fig. 67). 큰열매모자반 종자의 생존율은 자연해수 31.9%, 지하해수 61.56%로 지하해수가 높았다(Fig. 68).

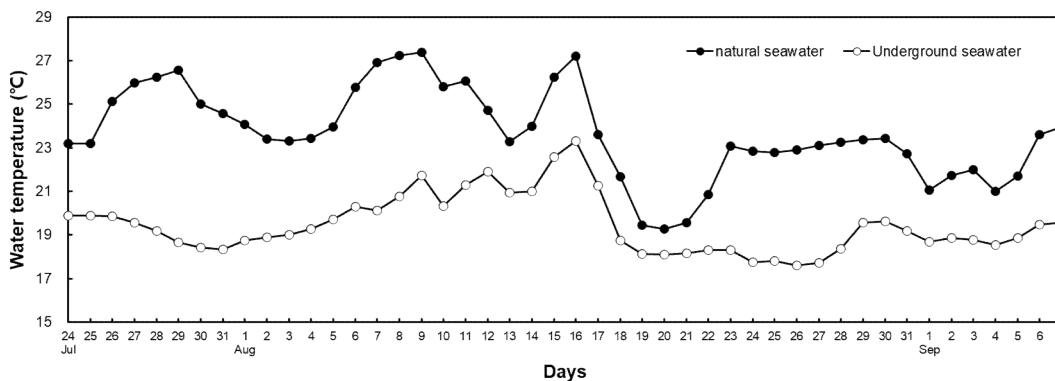


Fig. 66. Monthly change of water temperature in underground seawater and natural seawater.

Table 11. Water temperature condition of underground seawater and natural seawater

Period	Underground seawater temperature (°C)			Natural seawater temperature (°C)		
	min	max	mean±SD	min	max	mean±SD
Jul 24- Aug 07	18.05	22.62	19.38±0.72	22.53	27.37	24.99±1.40
Aug 08- Aug 22	17.86	24.26	20.27±1.82	18.62	28.36	23.48±2.81
Aug 23- Sep 06	17.48	20.90	18.70±0.72	20.23	25.32	22.63±0.92
overall			19.45±1.35			23.70±2.09

※ Data sources: Ko et al. 2018.

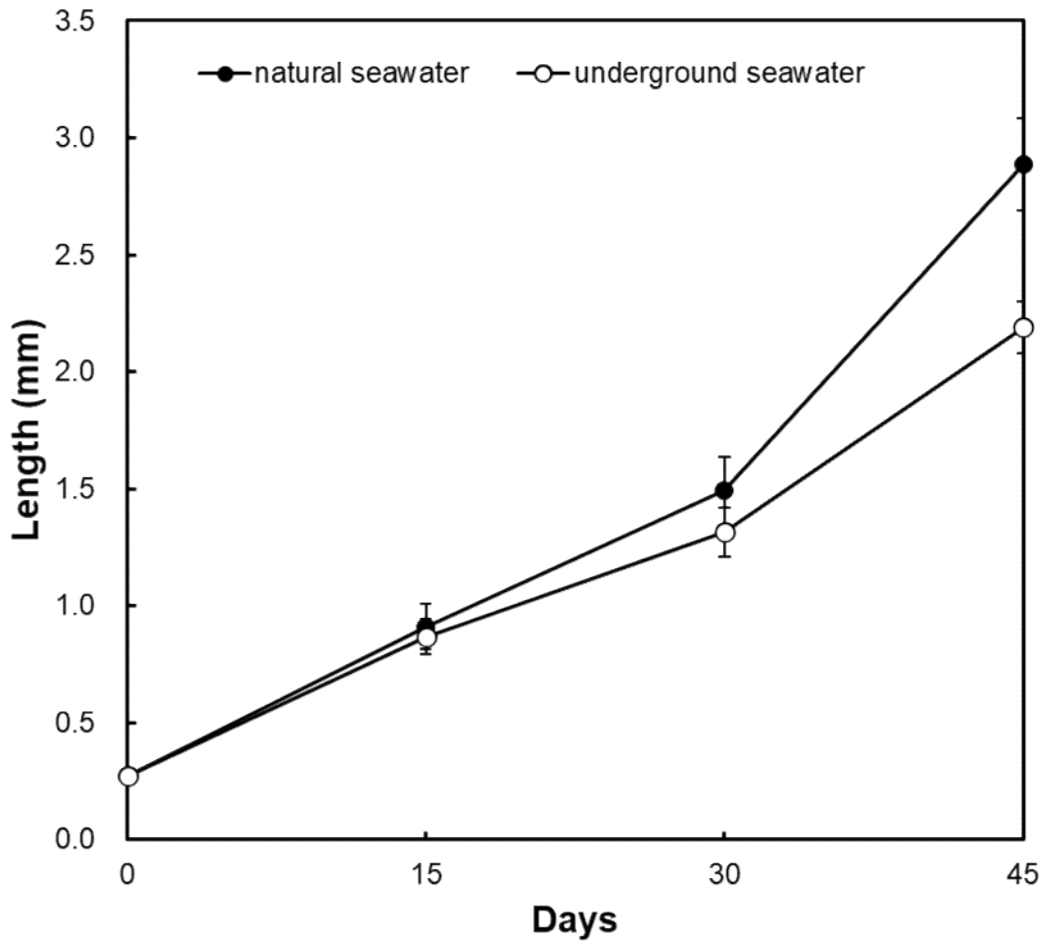


Fig. 67. Length of *Sargassum macrocarpum* seeds in underground seawater and natural seawater. Values represent mean \pm standard error (n = 10).

* Data sources: Ko et al. 2018.

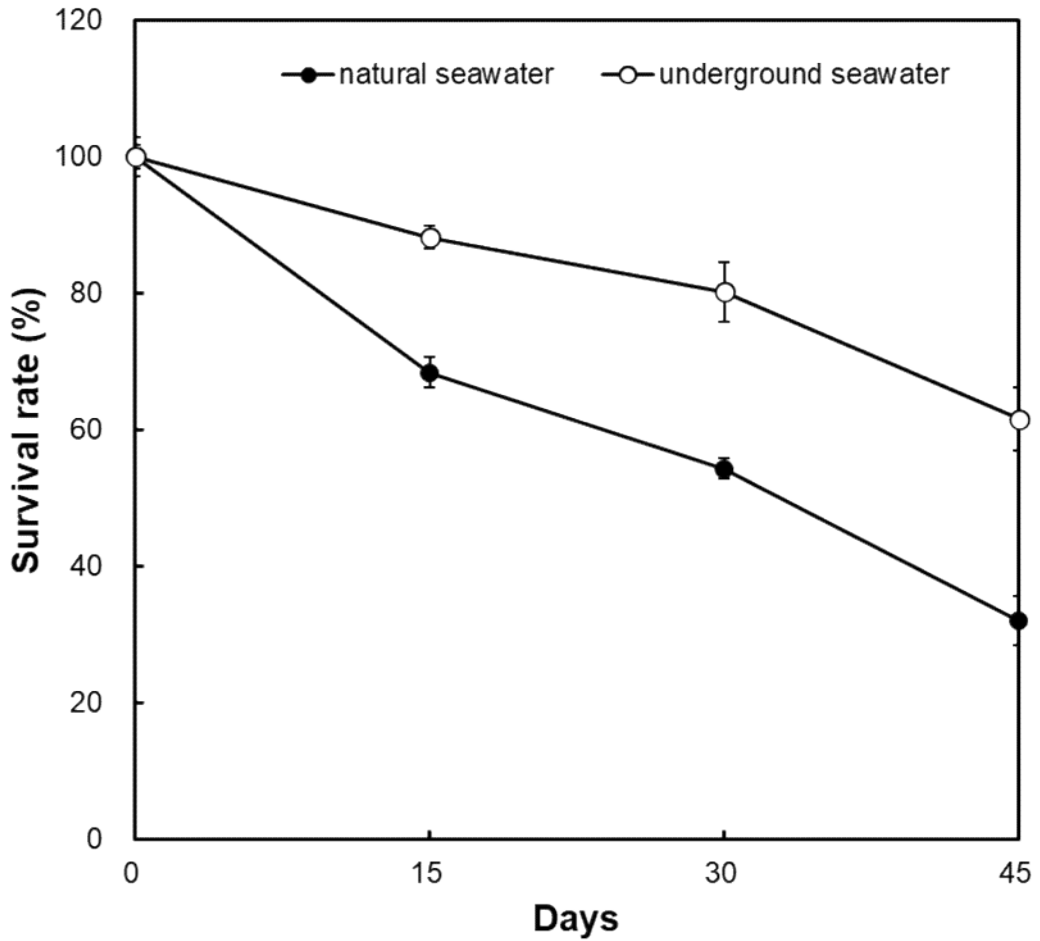


Fig. 68. Survival rate of *Sargassum macrocarpum* seeds in underground seawater and natural seawater. Values represent mean \pm standard error (n = 10).

* Data sources: Ko et al. 2018.

2) 수심에 따른 큰열매모자반 종자의 생장

수심에 따른 종자의 생장 반응 조사를 위한 제주도 화북 가이식 지역의 수온은 평균 20.99°C 이고 최고수온 25.90°C, 최저수온 15.66°C 를 보였다(Fig. 69). 큰열매모자반 종자의 수심별 생장은 각각 1 m에서 5.1 ± 1.9 mm, 2 m에서 4.8 ± 1.2 mm, 3 m에서 4.2 ± 1.1 mm, 4 m에서 3.5 ± 0.9 mm, 5 m에서 3.3 ± 0.8 mm이었다(Fig. 70). 큰열매모자반 종자의 수심별 생존율은 수심 1m에서 8.8%, 2m에서 9.1%, 3m에서 4.9%, 4m에서 4.2%, 5m에서 4.5%이었다(Fig. 71). 조사 기간 동안 전체 수심의 평균 엽장은 2.9 ± 0.5 mm에서 4.2 ± 1.2 mm로 신장하였고 평균밀도는 15.4 ± 6.7 individuals cm^{-1} 에서 2.2 ± 0.6 individuals cm^{-1} 로 감소하였다(Table 12).

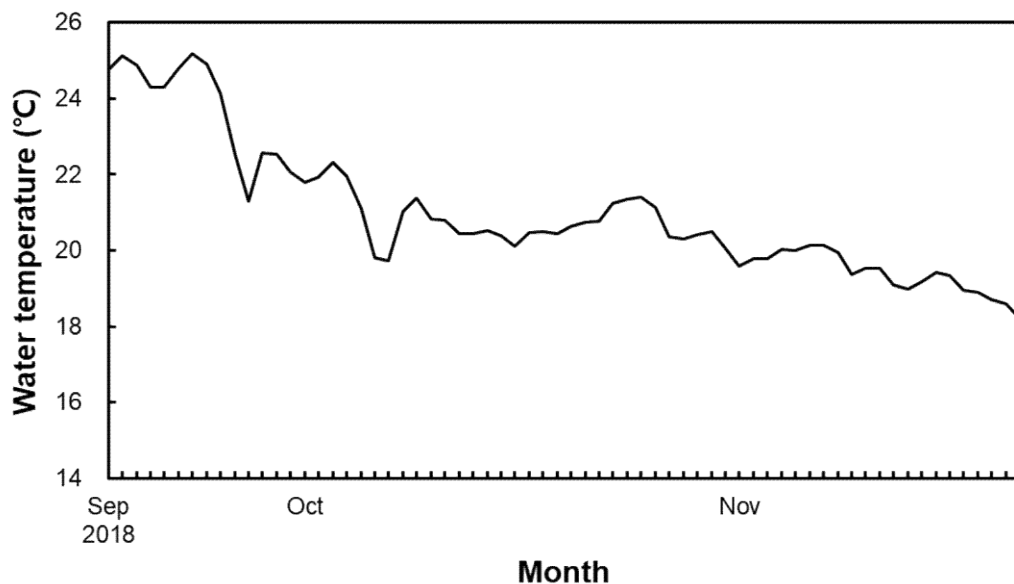


Fig. 69. Monthly change of water temperature during nursery culture of *Sargassum macrocarpum* from September to November 2018 in Hwabuk, Jeju Island, Korea

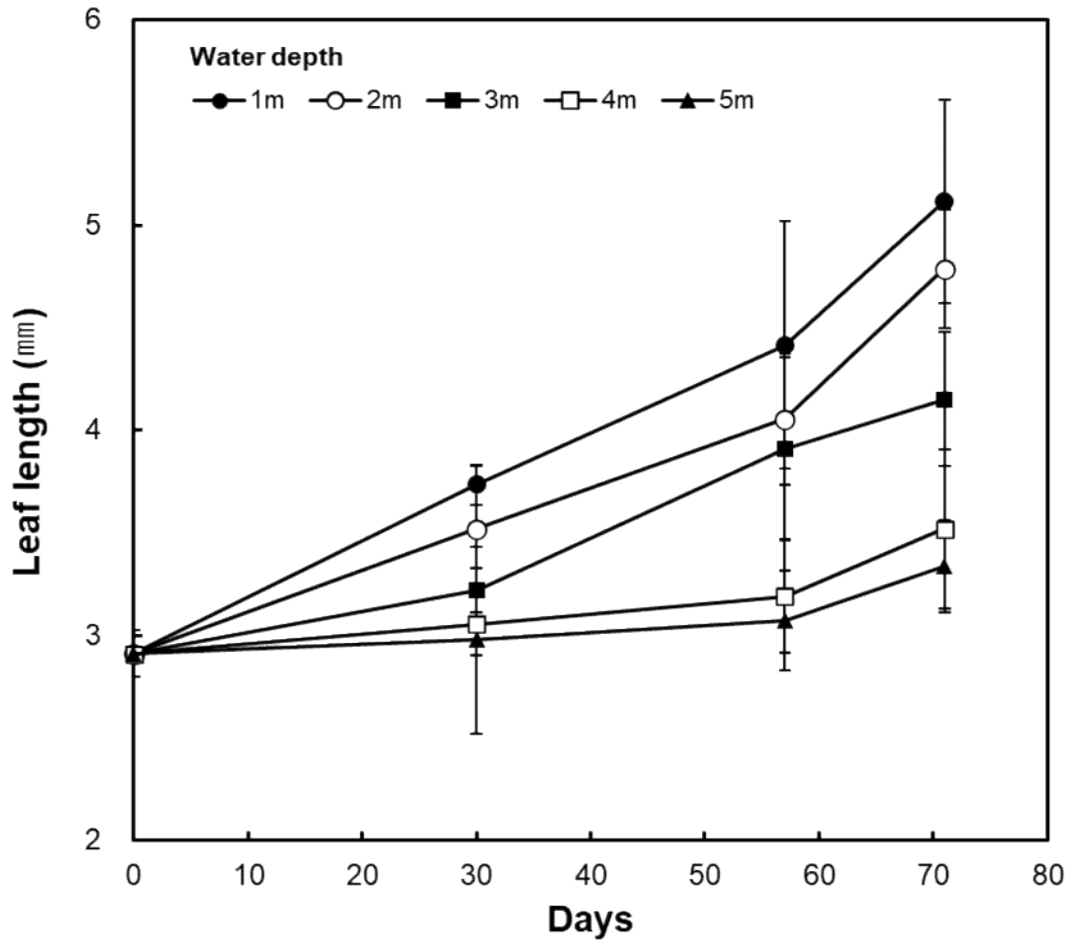


Fig. 70. Change of leaf length in *Sargassum macrocarpum* seeds on the seed string by water depth during nursery culture. Values represent mean \pm standard deviation.

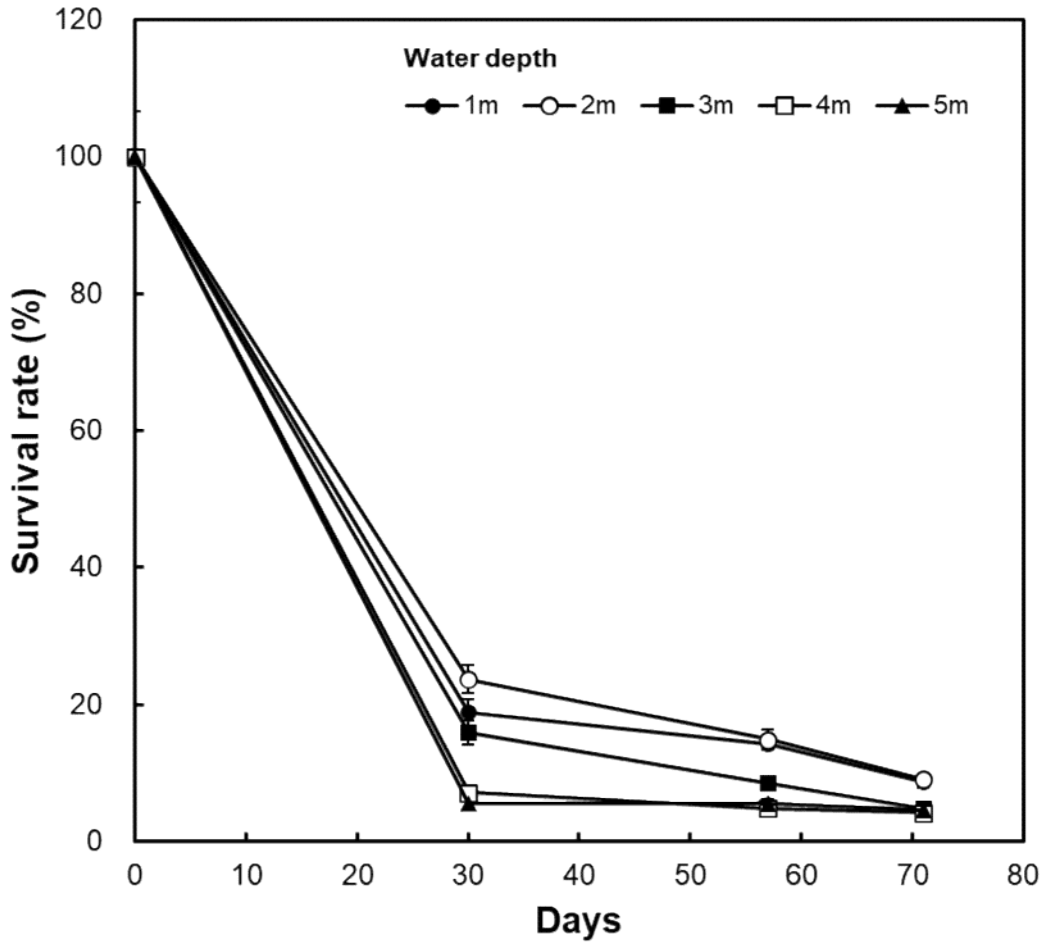


Fig. 71. Survival rate of *Sargassum macrocarpum* seeds on the seed string by water depth during nursery culture. Values represent mean \pm standard deviation.

Table 12. Environments and growth of *Sargassum macrocarpum* seeds during nursery culture in Hwabuk, Jeju Island, Korea

Day	Growth			Environment	
	Length ^a	No of laterals	Density ^b	Water temperature (°C)	Salinity (psu)
0	2.9±0.1	1.4±0.1	15.4±1.5	19.1 ~ 23.5	31.6 ~33.6
30	3.3±0.2	2.4±0.1	5.2±0.3		
60	3.6±0.4	2.8±0.1	3.5±0.2		
70	4.2±0.3	3.0±0.2	2.2±0.1		

Values represent mean ± standard deviation.

^a, Length of seeds (mm).

^b, Density of seeds on seed strings (individuals cm⁻¹).

※ Data sources: Ko et al. 2020.

3) 큰열매모자반 종자의 야외 양성

큰열매모자반의 야외 양성실험 기간인 '18년 11월부터 '19년 7월까지의 월평균 수온은 최저 14.7°C (2월), 최고 21.1°C (7월초)이었다(Fig. 72). 큰열매모자반 종자의 생장은 '18년 11월 0.4 ± 0.1 mm에서 '19년 3월 2.4 ± 0.5 cm, '19년 6월 10.5 ± 1.4 cm로 신장하였다(Fig. 73). 큰열매모자반 종자의 개체수(Table 13)는 '18년 11월 25.2 ± 5.1 individuals m^{-1} 에서 '19년 6월 6.7 ± 3.3 individuals m^{-1} 으로 26.5%가 생존하였다(Fig. 74)

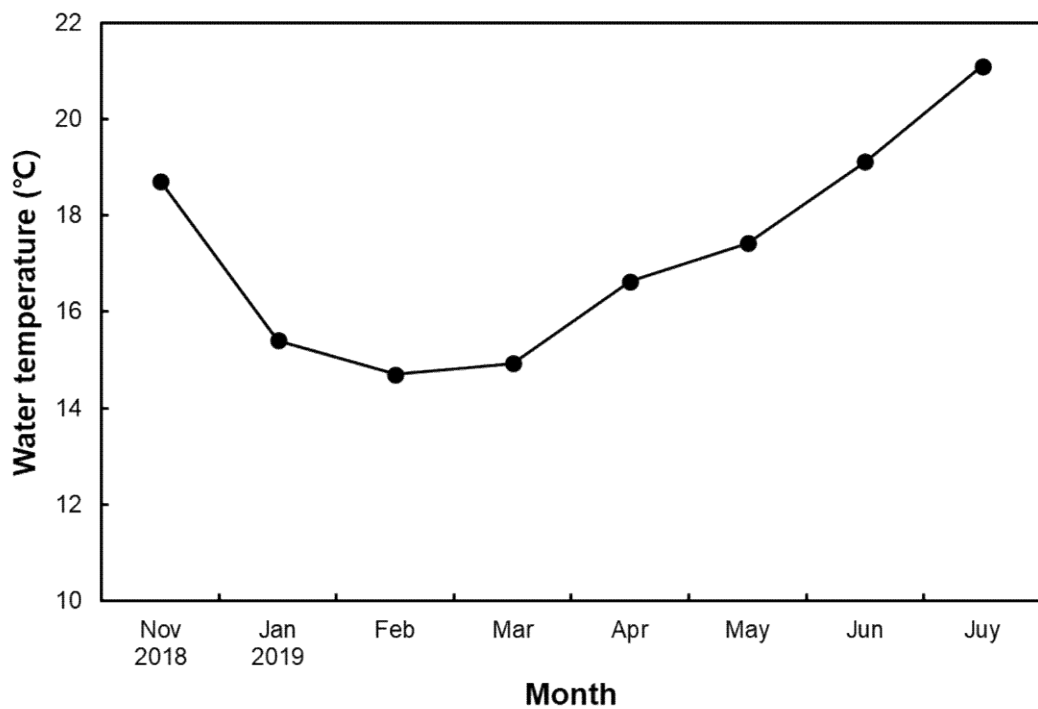


Fig. 72. Monthly change of water temperature during main culture of *Sargassum macrocarpum* from September to November 2018 in Hwabuk, Jeju Island, Korea

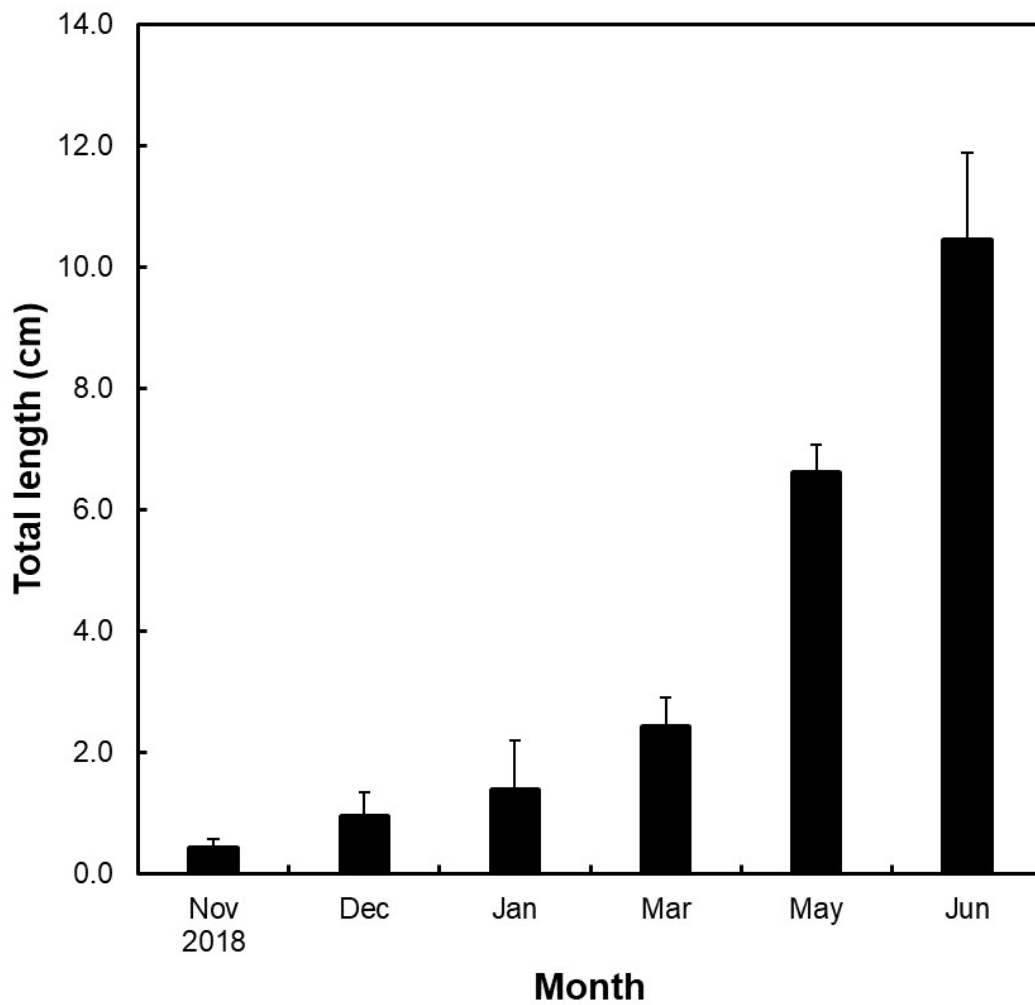


Fig. 73. Growth in total length of *Sargassum macrocarpum* seeds during main culture. Values represent mean \pm standard deviation.

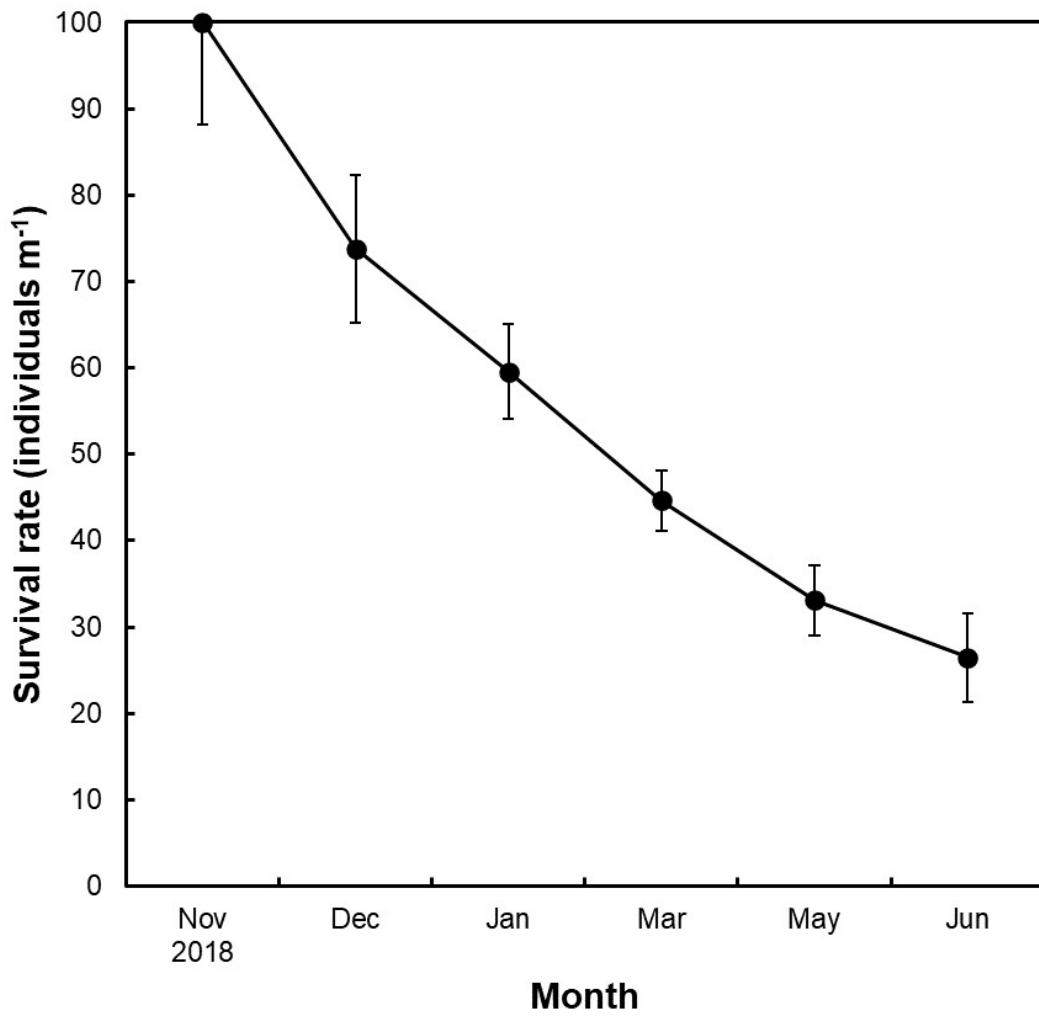


Fig. 74. Survival rate of *Sargassum macrocarpum* seeds during main culture. Values represent mean \pm standard deviation.

Table 13. Environments and growth of *Sargassum macrocarpum* seeds during the main culture in Hwabuk, Jeju Island, Korea

Month	Growth			Environment	
	Length ^a	No. of laterals	Density ^b	Water temperature (°C)	Salinity (psu)
November 2018	0.4±0.1	3.0±0.2	25.2±5.1	19.1±0.7	33.6±0.1
December	1.0±0.4	3.4±0.2	18.6±3.2	15.4±0.8	34.2±0.2
January 2019	1.4±0.8	3.9±0.2	15.0±5.5	14.5±0.4	34.2±0.2
March	2.4±0.5	4.6±0.3	11.3±3.5	14.9±0.5	33.2±0.2
May	6.6±0.5	6.7±1.5	8.3±4.1	18.0±0.8	33.4±0.1
July	10.5±1.4	8.5±2.1	6.7±3.3	20.5±1.2	33.1±0.3

Values represent mean ± standard deviation.

^a, Length of main axis (cm).

^b, Density of seeds on culture ropes (individuals m⁻¹).

※ Data sources: Ko et al. 2020.

IV. 고찰

1. 큰열매모자반의 형태적 특징과 분류적 위치

큰열매모자반은 Sargassaceae (모자반과), *Sargassum* (모자반속), *Bactrophyucus* 아속에 속한다(Yoshida, 1983; Oak & Lee, 2006). Agardh (1820)는 일본지역에서 채집한 큰열매모자반을 대상으로 특징을 정리하여 명명하였다. Yoshida (1983)는 모자반속의 줄기(stem), 주지(main branch) 그리고 생식기탁(receptacle)의 형태에 기반하여 *Bactrophyucus* 아속을 4개의 절(sect. *Spongocarpus* (Kützing) Yoshida, sect. *Teretia* Yoshida, sect. *Halochloa* (Kützing) Yoshida, sect. *Repentia* Yoshida)로 나누었고, Stiger et al. (2003)은 sect. *Hizikia*를 추가하여 5개의 절로 나누었다(Oak & Lee 2005). Mattio & Payri (2011)은 모자반속의 형태적 차이와 DNA 계통발생에 기반하여 4개의 아속(subgen. *Arthrophyucus*, *Bactrophyucus*, *Sargassum*, *Phyllotrichia*)과 12개의 절로 나누고 *Halochloa* 와 *Repentia* 절을 병합할 것을 제안했다. 큰열매모자반은 *Halochloa* 절에 속하며, Oak & Lee (2006)는 한국에 분포하고 있는 30여 종의 모자반류 중 sect. *Halochloa*에 속하는 7종에 대한 형태적 특징을 제시하였다.

Yoshida (1983)와 Oak & Lee (2006)는 *Halochloa* 절에서 큰열매모자반의 형태적 특징은 원추상의 부착기와 직립하는 줄기를 가지며 주지 가장자리에는 치상 또는 톱니 모양의 뚜렷한 돌기가 존재하고, 기낭은 원형에서 타원형이며 관상엽 또는 침상돌기를 갖기도 하며, 거치 또는 이중거치를 갖는 잎을 특징으로 보고하였다. 이 조사에서도 제주도 조천지역의 큰열매모자반은 유사한 특징을 보였다. 큰열매모자반 암생식기탁의 형태에 대하여, Yoshida (1983)은 도피침형에서 선형으로, Oak & Lee (2006)은 편압된 주걱모양으로 보고하였다. 이 조사에서 암생식기탁의 형태는 평평하며 긴 주걱형 또는 도피침형에 가까운 형태를 보였고 드물게 와이자형도 나타난 것으로 보아 서식환경에 따라 생식기탁의 미세한 형태적 다양성이 존재하는 것으로 보인다. 또한, 원추상 부착기는 생육기간이나 부착기질

에 따라 적응하여 전형적인 원추상에서 뭉툭한 다각형까지 여러가지 형태이었다.

모자반속의 분류는 형태적 특징을 기반으로 *Cox3*, *rDNA*, *ITS*, *rbcL* 등을 이용한 계통분류 연구들을 진행하고 있다.

2. 큰열매모자반의 성장 패턴과 군집 변화

모자반의 생장은 수온(Norton 1977), 광량(Hales & Fletcher 1989) 그리고 광주기(Uchida 1993) 등 환경요소의 영향을 받으며, 수심(depth)과 파도에 대한 노출(wave exposure) 등 서식장소에 따라 다양한 패턴을 나타낸다(Yoshida et al. 1963; Wernberg & Thomsen 2005; Endo et al. 2013).

모자반류의 성장 패턴은 엽장의 계절적 성장 특성으로 구분하고 있다. Umezaki (1983)는 주지의 최대 엽장을 기준으로 구분하여, 4월과 5월에 최대 엽장을 갖는 *S. serratifolium* (툽니모자반)과 *S. patens* (쌍발이모자반)은 봄형식물(spring plant), 7월과 8월에 최대 엽장을 갖는 *S. thunbergii* (지층이)와 *S. miyabei* (미아베모자반)는 여름형 식물(summer plant)로 나누었다. 이 기준에 따르면, 조천 연안의 큰열매모자반은 최대 엽장이 5월과 6월에 나타나 봄과 여름형의 중간단계에 속하여 초여름형 식물로 구분된다. 또한 Taniguchi & Yamada (1978)는 엽체의 성장변화를 기반으로, *S. patens*와 *S. serratifolium*의 계절적 양상을 sprouting period, elongating period, thickening period, mature period의 4단계로 구분하였고, Murase & Kito (1998)와 Murase et al. (2000)은 이를 적용하여 일본 Fukawa bay의 *S. macocarpum*은 각각 6 ~ 8월, 8 ~ 3월, 3 ~ 5월, 6월로 유사한 계절변화 패턴을 제시하였다.

대형갈조류에 속하는 큰열매모자반은 연령에 따라 엽체의 길이와 무게의 차이가 크고, 년주기로 주지를 재생산하므로(Murase 2001; Endo et al. 2013). 엽장과 엽중량 만으로 성장 변화를 분석하는 데 어려움이 있다. 따라서, 이 연구에서는 큰열매모자반의 성장패턴을 생식엽과 영양엽으로 구분하여 계측하고 형태와 형질변화를 분석하였다.

해조류의 서식위치는 유사한 서식대에 분포하는 종간의 상호경쟁으로 성장, 생

존 및 번식에 영향을 미치기도 하며(Wright et al. 2004), 서식지별 형태 변화의 원인이기도 하다(Fowler-Walker et al. 2006). Endo (2013)는 일본 Goshiki-hama 연안의 큰열매모자반 수심별 형태비교에서, 6 m의 수심의 개체는 10 m의 개체보다 길이가 짧고 무성한 형태 특징을 가지는 것을 알 수 있었다. 일본 Fukawa bay의 8 m 수심에 서식하는 큰열매모자반은 최대 성장을 나타낸 3 ~ 5월 사이에 170 ~ 190 cm였고(Murase & Kito 1998), 조천연안의 수심 약 3 ~ 5 m에 서식하는 큰열매모자반은 74.4 ~ 135.3 cm로 약 58% 낮았고 수심이 깊은 지역의 엽체의 생장이 더 높은 것으로 보아 Endo et al. (2013)의 결과와 유사하였다.

또한, 일본 Fukawabay의 큰열매모자반 군락의 현존량은 8월에 최저, 5월에 최고 높은 결과를 보여(Murase & Kito 1998), 조천연안의 큰열매모자반 군락과 유사한 성장 주기를 보였다. 하지만 밀도는 조천연안이 8배 이상 낮게 나타나, 큰열매모자반 군락은 서식 환경에 따라 밀도 차이가 있는 것으로 보여진다.

Endo et al. (2013)은 큰열매모자반의 연령과 수심별 형태비교에서 연령과 전장, 전중량이 상관관계가 깊음을 밝혔는데, 이 연구에서 큰열매모자반은 전장과 전중량에 상관관계가 가장 높은 것은 생식기엽으로 나타났다. 이는 연령이 산란율을 높일 수 있는 중요한 요소 중 하나임을 추측할 수 있다.

3. 큰열매모자반의 번식시기와 자원배분

해조류의 번식(reproduction), 성장(growth), 유지(maintenance)를 위한 생존전략으로 자원배분의 특성은 종의 생리와 번식 특성 그리고 생활사를 이해하는 방법의 일환이다. 자원배분은 식물의 구조나 대상 기관이 차지하는 수나 중량의 차이로 정량화하고 이를 통해 식물의 진화, 생태, 번식 특성을 분석하고 있다(Cody 1966; Stearns 1976; Tuomi et al. 1983; Bazzaz et al. 1987; Weiner 2004). 특히, 생식에 대한 자원배분은 reproductive allocation, reproductive effort, reproductive output 등의 개념을 적용하여 정량화하고 있다(Bazzaz & Reekie 1985; Bazzaz et al. 2000; Wenk & Falster 2015). 생식배분에 대한 추산은 개체의 생식구조에 포함되는 생식기관에 따라 달라진다. Harper & Ogden (1970)은 종자만을, Gadgil & Solber (1972)는 꽃, 꽃받침, 열매 등 관계되는 모든 기관을 생식기관에 포함시켰다.

Thompson & Stewart (1981)은 영양식물에서 발견되지 않는 모든 구조물을 생식 바이오매스로 간주하였고, Bazzaz & Reekie (1985)는 생식에 기인하는 지지 구조도 포함시켜야 한다고 제안했다. 또한 이러한 배분량을 측정하는 방법으로 건중량, 미네랄 함량, 탄소흡수 등 연구자들에 따라 다양한 방법을 적용하고 있다 (Hickman & Pitelka 1975; Thompson & Stewart 1981; Reekie & Bazzaz 1987). 해조류 분야에서도 이를 이용한 연구가 일부 이루어졌고(Ang 1991, 1992; Mathieson & Guo, 1992; Arenas et al. 1995; Aberg 1996; Gillespie & Critchley 2001; Chu et al. 2011), 대형 갈조류는 일반적으로 전체무게 중 생식기탁의 건중량 또는 생식기탁의 수로 생식배분을 추산하였다(Aberg 1990; Ang 1992; Arenas et al. 1995; Gillespie & Critchley 2001). 하지만 생식에 대한 자원배분을 정의하기 위한 해조류의 구조와 기능적 특성에 관해서는 아직 정립되지 않은 부분이 많다. 이 논문에서는 큰열매모자반의 생식기탁을 형성하고 소멸하는 가지들을 포함한 부분을 생식엽 그리고 그 외 부분을 영양엽으로 구분하여 생식엽장지수(RFLI)와 생식엽중량지수(RFWI)를 계산하고 성숙 패턴과 생식배분을 분석하는데 이용하였다.

조사기간 동안, 큰열매모자반의 생식엽장지수(RFLI)와 생식엽중량지수(RFWI)는 RFLI 38.3, RFWI 33.9로 평균 36.1의 자원이 생식부분에 투여되었다.

생식엽의 성장기인 2 ~ 4월은 RFLI 47.1, RFWI 32.9로 길이 성장이 우세하였고, 산란기인 6 ~ 7월은 RFLI 57.4, RFWI 65.2으로 중량이 높았다. RFLI은 생식엽이 성장하기 시작하는 2월부터 4월까지 37.3에서 58.7로 지속 증가하였으나 4 ~ 8월은 평균 57로 큰 변동을 보이지 않고 9월부터 급감하였다. 하지만 RFWI는 2월(RFWI 19.2)부터 난 방출기인 6 ~ 7월(RFWI 59.5 ~ 62.3)까지 19.2에서 76.4로 지속 증가하였고 이후 8월에 급락하였다. 따라서 큰열매모자반 생식엽의 자원배분 패턴은 2월부터 4월까지의 길이와 중량에 균일한 자원 투자가 이루어지며 성장하지만, 5월부터 산란기인 6 ~ 7월까지의 RFWI만 증가하여 생식엽 중량에 자원배분이 집중됨을 알 수 있다. 또한 RFLI의 상승이 멈추었던 4월은 생식기탁을 생성하는 시기였고 RFWI가 최고 값을 보인 '18년 7월(RFWI 62.3)과 '19년 6월(RFWI 76.4)은 그 해의 난 방출시기와 일치하였다. RFLI와 RFWI는 수온과 광주기가 증가하는 7월(22.9°C, 14L)까지 피크에 도달하고 일장이 낮아지고 최고수온인 8월(25°C, 13L)부터 낮아지기 시작했다. 이러한 생식엽의 자원배분

패턴은 번식을 위한 생식기탁의 생성, 성숙, 소멸과 관련이 깊은 것으로 추정된다.

RFLI와 RFWI를 기반으로 산출한 큰열매모자반의 자원 배분은 계절적 성숙시기별 차이를 가진다. 영양엽의 성장기(9월)부터 다음해 생식기탁이 생성되기 전(3월)까지는 영양자원배분(VAI) 88, 생식자원배분(RAI) 12로 영양엽에, 생식기탁 생성시기부터 산란기까지(4 ~ 7월)는 VAI 38.0, RAI 62.0로 생식엽에 집중되었다. 산란기인 '18년 7월(VAI 41.6, RAI 58.4)과 '19년 6월(VAI 30.7, RAI 69.3)은 생식엽에 자원이 집약되었다.

모자반류의 최대 성숙시기의 생식에 대한 자원배분은 *S. fusiforme* (돛)이 14% (Yoshida & Shimabukuro 2017)이며, *S. muticum* (경단구슬모자반)은 20 ~ 24% (Arenas & Fernández 1998) 그리고 일본 Fukawa bay의 큰열매모자반은 34% (Murase et al. 2000a)이다. 이 조사에서도 큰열매모자반 성숙피크인 6월의 생식배분지수는 RAI 56.4 ~ 69.3으로, 생식엽에 있는 잎과 기낭 등 부속기관들을 감안하더라도 큰열매모자반의 생식배분이 높았다.

모자반의 형태를 비교한 자원배분 연구에서, McCourt (1985)는 섬유상 부착기를 갖는 *S. herporhizum*은 영양부분에 자원배분이 높아 가까운 지역을 우점할 수 있는 기회가 높은 반면, 단단하고 조밀한 부착기를 갖는 *S. sinicola* var. *camouii* 과 *S. johnstonii*은 생식부분에 배분을 높여 보다 먼 거리로 확산 시킬 수 있는 능력을 높이는 번식전략을 갖음을 보고하였다. Gillepsie & Critchley (2001)도 원추상 부착기를 갖는 *S. incisifolium*이 섬유상 부착기를 갖는 *S. elegans*보다 생식에 더 집중한다고 밝혔다. 또한 Mathieson & Guo (1992)는 8종의 갈조류에 대한 생식 자원배분 패턴연구에서 파도에 보호된 내만 지역의 *Ascophyllum*에서 생식자원 배분은 72 ~ 84%로 연안역의 43.8% ± 5.5% 보다 높았다. 큰열매모자반은 원추상 부착기를 가졌고 군락의 서식지도 비교적 안정적인 내만 지역에 속하며 성숙피크의 생식배분도 58.4 ~ 69.3으로 높은 값을 보여 위의 연구결과들과 유사한 경향을 가졌다.

Brenchley et al. (1996)은 생식방법의 차이에 따른 자원배분을 비교하여, 다회산란(iteroparous)하는 *Fucus serratus*의 경우 생식배분은 첫번째 번식에 38.6%, 다음 번식에 50.5%이고 생애 1번 산란(semelparous)하는 *Himantalia elongata*는 98% 이

상 소요됨을 보고하였다. 큰열매모자반 또한 매년 산란하는 종이며 2018년과 2019년의 산란기(6 ~ 7월) 생식배분은 각각 58.4, 69.3으로 다음해에 증가하는 경향은 유사하였다. 하지만 *F. serratus*의 산란기간은 5월에서 9월이고 큰열매모자반은 1개월 내에 종결하여 생식배분 비율은 높지만 번식에 투자하는 기간은 짧게 나타났다. 다년생 식물은 해마다 생식에 자원을 할당하기 때문에 생식비용에 사용하는 에너지를 최소화하여 분배하여야 한다(Bogdanowicz et al. 2011). 대형갈조류 중, 큰열매모자반은 수명이 9년 이상 장수하며(Murase & Kito 1998) 산란기간은 1개월이고, *F. serratus*는 수명 3 ~ 4년이며 산란기간 5 ~ 9개월로 알려져 있어(Araújo et al. 2014), 생식에 투자하는 배분율뿐 아니라 생식 기간 또한 에너지 분배 방법의 하나로 수명에 영향을 줄 수 있다고 추정된다.

생식배분에 대한 연구는 서식 종의 생태, 생식, 수명, 분포에 대한 패턴과 전략을 이해할 수 있는 중요한 요소 중 하나이다. 이 연구에서 큰열매모자반의 생식엽에서 차지하는 생식기탁의 무게나 수 등이 정량화되지는 않았지만 큰열매모자반의 성숙 패턴과 자원할당 방식을 생식엽장지수(RFLI)와 생식엽중량지수(RFWI)로 추정할 수 있었다. 또한 이를 통해 큰열매모자반의 성장과 성숙 패턴을 분석한 결과, 영양엽의 성장은 RFLI 32.6, RFWI 3으로 급감하는 9월(23.5°C, 12L)부터, 생식엽의 성장은 RFLI 37.3, RFWI 19.2으로 증가하는 2월(14.1°C, 11L)부터 시작되었다. 생식기탁은 RFLI 증가 한계선인 4월부터 생성되었고 난 방출은 RFWI가 가장 높았던 '18년 7월(62.3, 22.9°C, 14L)과 '19년 6월(76.4, 19.3°C, 14L)에 나타났다. 따라서, 이들 지수는 큰열매모자반의 성장과 성숙패턴을 이해하는 지표로 이용할 수 있을 것으로 사료된다.

적산수온은 해조류의 번식에 필요한 누적수온으로 번식시기를 추산하는 방법의 일환이다. 성숙유효적산수온은 생물학적 영점수온을 적용하여 종별 성장과 성숙 등 각 발달 단계에 따라 누적된 수온의 총합(Baskerville & Emin 1969; Allen 1976)이며, 해조류 분야에서도 이를 이용한 연구가 일부 이루어지고 있다(Dring 1974; Rietma 1982; Hwang et al. 2003, 2010, 2015). 이 연구에서, 큰열매모자반은 다년생 부착기와 줄기(stem)에서 주지(main branch)가 해마다 생성되며 난 방출 후 생식기탁을 달고 있던 주지들은 퇴화하지만 새로운 주지가 지속 성장하여 다음 해에 다시 생식기탁을 형성하는 특성을 보였다. 또한, 휴지기인 8월을 제외하

고 모든 시기에 성장이 이루어지고 2018년 7월과 2019년 6월부터 난 방출이 이루어졌다. 따라서 큰열매모자반의 적산수온은 영양염이 성장하기 시작하는 9월부터 성숙피크에 도달한 6월까지를 기준으로 하였다. 지난 6년간 조천 연안 큰열매모자반의 연평균 적산수온은 $726.3 \pm 105.6^{\circ}\text{C day}$ 이었다. 이는 *Undaripsis peterseniana* (넓미역) 236°C day (Hwang et al. 2010), *Silvetia siliquosa* (뜸부기) 196°C day (Hwang et al. 2015), *Caulerpa okamurae* (옥덩굴) 270°C day (Hwang et al. 2003) 보다 매우 높은 값으로 다년생인 큰열매모자반의 특성으로 여겨진다.

이 연구에서 큰열매모자반의 난 방출시기는 '18년 7월과 '19년 6월에 발생했고 일본 Fukawa bay에서는 6월에만 난 방출이 일어났다(Murase & Kito 1998). 두 지역의 수온을 비교해본 결과 Fukawa bay가 6월 약 22°C , 7월 25°C 이고 제주도 조천 연안의 수온은 6월 $19.3 \sim 20.2^{\circ}\text{C}$, 7월 $21.8 \sim 22.9^{\circ}\text{C}$ 로 Fukawa bay보다 조천 연안의 수온이 약 2°C 낮았다. 또한, 조사기간 동안 적산수온은 2019년도가 2018년 보다 68.8°C day 높게 나타났고, 난 방출시기가 2018년 보다 2019년도가 1개월 빠른 것으로 보아 산란시기는 적산수온의 영향을 받은 것으로 추정된다.

4. 큰열매모자반의 생식기관 형성과 성숙 특성

모자반과의 생식기관에 관한 연구는 *F. vesiculosus*, *F. serratus*, 그리고 *Ascophyllum nodosum*의 장란기 발달과정(Farmer & Williams 1898), *Fucus*의 유사분열(Yamanouchi 1909)과 생식기소 발달(Roe 1916) 그리고 *Cystoseira*의 생식기소 발달(Dawson 1941)에 대한 연구들이 기반이 되었다. 이후, McCully (1968)는 생식조직의 세포 및 세포외 성분에 대한 조직학적 연구를 수행하고 Rao (1946)는 모자반(*Sargassum*) 속의 생식기소, 장란기와 장정기 발달과정 그리고 Blomquist (1945)는 *Turbinaria* 속의 생식기관 발달에 관한 연구를 보고하였다.

모자반목(Fucales)의 생식기소 발달과정은 분류학적으로 아속(subgenera)간의 관계를 특징 짓는 단서가 될 수 있고(Yoshida 1983) 모자반류의 생식기관 발달 특성을 이해할 수 있는 기초자료를 제공한다.

이 연구에서 큰열매모자반 생식기소의 시원세포는 표피세포층에서 분화하고 시원세포의 형태는 플라스크형이며 장란기와 장정기는 생식기소의 벽세포에서

분화 발달하는 양상을 보여, *S. filipendula* (Simons 1906)와 *S. tenerrimum* (Rao 1946) 의 시원세포, 장란기, 장정기의 분화 발달과정과 유사하였다.

*S. filipendula*는 장정기와 장란기를 모두 갖는 양성(bisexual) 생식기소와 장정기 또는 장란기만을 보유한 단성(unisexual) 생식기소가 혼재하지만(Simons 1906), 큰열매모자반의 경우, 암·수 생식기탁은 각각 장란기와 장정기로 구성하는 단성 생식기소이다.

모자반류 *S. tenerrimum*는 장란기에 자루세포를 형성하고(Rao 1946) *S. filipendula*는 장란기에 자루세포가 없는 구조(Simons 1906)이다. 큰열매모자반의 경우는 *S. filipendula*와 유사하게 장란기에 자루세포는 볼 수 없었다. 모자반류의 생식기소에서 장란기를 지지하는 자루세포 존재는 종에 따라 차이를 볼 수 있었다.

장란기의 난 형성 수는 종 특이적으로, *Fucus* 속의 장란기는 3번의 유사분열을 통해 8개의 난을 형성하며(Yamanouchi 1909), *Sargassum* 속의 장란기는 1개의 난만을 만든다(Rao 1946). 큰열매모자반은 장란기의 분열없이 1개의 난만을 형성하고 성숙에 따라 세포질에 영양물질을 축적하며 크기가 증가하였다.

McCully (1968)는 *Fucus* 속 장란기의 난과 세포외 기질에 다당류인 알긴산(alginic acid)과 푸코이딘(fucoidin)을 함유하며, 난 세포질 내에는 폴리페놀 함유 소포(polyphenol-containing vesicles)가 많아짐을 보고하였다. 이 연구에서도 큰열매모자반 장란기 조직은 세포외 기질에 산성점액 다당류가 많고 세포내에는 성숙할수록 페놀 화합물을 축적하면서 장란기의 크기가 증가하는 것을 볼 수 있어서 *Fucus*와 유사한 세포질 물질 축적 현상으로 사료된다.

큰열매모자반의 장정기는 수생식기소의 벽세포에서 분화하고 자루세포가 발달하여 장정기 가지(antheridial branch)를 형성하기도 한다. 수생식기소 내에 다수의 장정기가 발달하는 것은 *S. filipendula* (Simons 1906), *S. tenerrimum* (Rao 1946)에서도 볼 수 있다.

모자반류의 정자형성 양상은, *S. micracanthum* (잔가시모자반), *S. ringgoldianum* (큰잎모자반), *S. fulvellum* (모자반) 그리고 *S. kjellmanianum* (경단구슬모자반)의 장정기는 2번의 핵 감수분열과 4번의 핵 유사분열을 거친 후 마지막 세포질분열에 의해 64개의 정자를 생산한다(Oogawa 1974, 1976). 큰열매모자반 장정기는 핵

분열 수를 파악할 수 없었으나 다수의 핵분열 이후 마지막에 세포질분열이 일어나 정자를 형성하는 것을 볼 수 있었다.

이 연구에서 핵분열 수를 정확히 파악하지 못하였지만, 다수의 핵분열 이후 마지막에 세포질분열이 일어나는 것은 확인하여 Oogawa (1974, 1976)의 연구와 유사하였다.

5. 큰열매모자반의 배우자 방출과 수정

모자반류의 양식종자 생산을 위한 난과 정자의 확보는 다양한 환경요소에서 방란·방정 유도 조건을 탐색하고 있다.

모자반류의 난 방출 유도 연구에서, *S. fulvellum*은 수온 20 °C와 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서(Hwang 2006), *S. thunbergii*는 수온 20~23°C와 광량 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 난 방출율이 높았다(Liang et al. 2014). *S. muticum*은 생식기탁당 난 방출 수가 수온 20°C와 광량 50 ~ 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 가장 많고 수온 30°C에서 적었고, 전체 생식기탁당 난 방출한 생식기탁의 비율(% egg release)는 20°C와 광량 50 ~ 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 100%이다(Kerrison & Le 2016).

큰열매모자반은 배양 4일째, 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 모든 수온이 난 방출을 하였지만, 26°C는 폐사상태였고, 생식기탁당 난 방출율은 수온 17 ~ 20°C가 70 ~ 89.5%로 높았다. 수온 20°C 조건에서 배양 8일째, 광량 10 ~ 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이 90% 이상 난을 방출하였고, 생식기탁당 난 방출율은 40 ~ 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이 80% 이상으로 높았다.

위의 결과를 비교해보면, 큰열매모자반의 난 방출 유도 조건은 *S. thunbergii* 그리고 *S. muticum*과 유사하였고 수온 23°C 이상의 고수온은 큰열매모자반 난 방출 유도의 한계 수온으로 추정된다. 또한, 배양 13일째, 광량 10과 0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 생식기탁당 난 방출율은 각각 20%, 5% 이하로 낮아 극한 수온과 광량은 난 방출을 저해하는 요인으로 작용할 수 있는 것으로 보인다.

정자의 방출은 궁극적으로 종자(germling)를 확보하기 위한 필요조건이다. *S. ilicifolium*은 난 방출과 수정의 최적 온도는 25°C이며, 정자 방출에 영향을 미치는

것은 수온보다 광량임을 보고하였다(Yeh et al. 2020). 하지만, 큰열매모자반 정자는 배양 5일째, 수온 20°C 조건에서 전 광량이 그리고 광량 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 모든 수온이 정자를 방출하였다. 또한, 큰열매모자반 종자는 난 방출의 제약 조건인 수온 26°C와 광량 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이하를 제외한 전 조건에서 얻을 수 있었다. 따라서, 큰열매모자반 종자를 대량 확보하기 위한 배우자 방출 유도 조건은 난 방출율이 높았던 수온 17 ~ 20°C, 광량 40 ~ 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 유지하는 것이 효율적이라 사료된다.

6. 큰열매모자반의 배 발생과 종자의 발달

모자반류의 배 발생에서, 극성(polarity) 축 형성과 난할 양상은 종 특이적으로 다양하며 극성은 배 발생의 패턴과 분열의 방향을 결정한다(Quatrano & Shaw 1997).

Fucus 속은 수정 후 10 ~ 12시간 이내에 극성 축이 고정되어 근상극(rhizoid pole)을 형성하고 첫 번째 세포분열은 24시간 이내에 불균등하게 위할 한다(Goodner & Quatrano 1993). 큰열매모자반은 수정 후 약 8시간 이내에 엽상극과 근상극으로 균등하게 위할하여 *Fucus* 속과 배의 분열 형태가 달랐다

S. vachellianum (Yan & Zhang 2014)과 *S. muticum* (Kerrison & Le 2016)의 난할은 첫 번째 균등한 위할, 2번째 기저의 불균등한 위할로 대할구와 소할구로 나뉘지며 소할구는 가근으로 발달하였다. 큰열매모자반도 이와 유사하여 2번째 난할에서 발생한 근상극의 소할구는 가근으로 발달하였다.

배 발생 소요 시간은 *S. vachellianum*이 약 12시간 후에 종료하며 가근이 발생하였지만(Yan & Zhang 2014) 큰열매모자반은 약 24시간 후 배 발생이 종료되어 소요 시간이 길었다.

Inoh (1930, 1942)는 *Sargassum*, *Turbinaria*, *Cystophyllum*을 대상으로 가근의 발생학적 특징을 연구하여, 가근 세포의 발생유형을 3가지 양상으로 구분하였다. 첫 번째는 8셀 유형으로 가근 세포가 8개로 분열하여 8개의 가근이 자라는 유형, 2번째는 16셀 유형, 3번째는 방사형 8셀 유형이다. 또한, 가근의 수는 1차 가근 세포의 크기와 관련이 있고, 16셀 유형이 8셀 유형보다 난의 크기가 큼을 조사하

였다. 이에 따르면, 큰열매모자반은 16셀 유형에 속하며 난의 크기는 $265.7 \pm 5.35 \mu\text{m}$, 단경 $210 \pm 11.55 \mu\text{m}$ 으로 8셀 유형인 *S. confusum*, *S. hemiphyllum*의 난보다 크고 16셀 유형인 *S. serratifolium*이나 *S. ringgoldianum*과 유사하였다.

*S. oligocystum*은 배 발생 종료 후 1일째 정단부(apical part)가 발생하고, 7일째 첫 번째 잎이 발달하며, 30일째 피침형의 4번째 잎이 나왔고, 60일째 주걱형으로 발달하고, 90일째 넓은 주걱형으로 발달하였다(Noiraksar et al. 2017). 큰열매모자반은 2일째 가근이 발달하였고, 6일째 엽상극이 신장하여 선형의 형태를 갖추고, 10일째 넓은 주걱형의 1차엽이 발달하며, 36일째 주축의 형태를 갖추고 잎이 2개의 엽체 형태로 발달하였다. 따라서, 모자반 종의 배 발생과 초기 발달은 형태적 시간적 차이가 있는 것으로 보인다.

*F. vesiculosus*의 수정란은 탄소와 에너지 대사의 조절에 의해 지배되며, 수정 후 6 ~ 9일이 경과하면 이들의 대사활동은 성체의 대사활동 수준과 유사하여 대사 산물들을 축적하고 배의 크기를 증대시킨다(Tarakhovskaya et al. 2017). *S. cymosum* 배 발달에서, 골지체는 세포벽과 분극 형성, 세포성장 및 피소드의 방향성과 관련한 분자의 생성과 분비를 담당한다(Rover et al. 2020). 이러한 배의 세포질 내에 골지체와 피소드의 증가와 함께 배의 크기도 증가하여, *S. vachellianum*의 수정란의 크기는 장축 $186.1 \mu\text{m}$, 단축 $176.2 \mu\text{m}$ 에서 배 발생 종료 후 장축 $217.9 \mu\text{m}$ 와 단축 $188.0 \mu\text{m}$ 로 증대하였다(Yan & Zhang 2014). 큰열매모자반의 수정란 크기는 장경 $291.7 \pm 7.53 \mu\text{m}$, 단경 $238.3 \pm 7.53 \mu\text{m}$ 에서 배 발생 종료 후 장경 $320 \pm 30 \text{ mm}$, 단경 $210 \pm 30\text{mm}$ 로 신장하였다. 따라서, 큰열매모자반 수정란의 크기변화는 수정란의 대사활동의 결과로 추정할 수 있다.

7. 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 발달

모자반류 종자의 발달은 수온(Hales & Fletcher 1989), 광량(Hruby & Norton 1979; Arai & Miura 1991) 등 환경요소의 영향을 받으며, 모자반 종자의 성장 효율은 서식 환경에 따라 다양하다.

중국 칭다오 Huiquan Bay에 서식하는 *S. thunbergii* 종자의 최적 성장 조건은 25°C , $44 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이며(Zhao et al. 2008), *S. muticum* 종자는 수온 20°C ,

광량 $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었고(Kerrison & Le 2016), *S. vachellianum* 종자는 수온 24°C , 광량 $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었다(Yan & Zhang 2014).

또한, 열대성 모자반류인 *S. ilicifolium* 종자의 최적 성장조건은 $25 \sim 30^{\circ}\text{C}$ 로 온대성 모자반류의 최적 성장조건 $20 \sim 25^{\circ}\text{C}$ 보다 높았다(Haraguchi 2018). 큰열매모자반 종자는 수온 $20 \sim 23^{\circ}\text{C}$ 조건에서 성장율이 높아, 온대성 모자반류의 성장조건에 속하였다.

Murase (2001)는 큰열매모자반 유배에서부터 발아 후 20일 동안의 초기 배양 실험 결과, 잎의 성장은 광량 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 의 조건에서 수온 25°C 일 때 3.6 mm 로 가장 좋았고, 수온 20°C 에서 2.6 mm , 수온 15°C 에서 2.4 mm 의 순으로 성장하였다. 그리고 광량 $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 조건에서는 수온 25°C 에서 2.1 mm , 20°C 에서 1.8 mm , 15°C 와 30°C 에서 1.6 mm 의 성장을 보였다. 그리고 Yoshida et. al. (1997)의 연구에서도 큰열매모자반 엽면적의 증가는 광량 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 수온 25°C 조건에서 최고값을 보였다. 이 연구에서 큰열매모자반은 광량 $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 조건에서 생장이 높아 Murase (2001)의 결과와 유사하였다.

8. 부착기질 종류와 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 성장과 착생

모자반류의 대량 양식에서, 채묘줄에 부착된 종자의 생존율은 양식의 성패를 좌우할 만큼 중요하고, 이는 엽체의 성장과 부착기의 안정화에 의해 좌우된다. Yoshida et al. (1997)의 큰열매모자반 유배 배양 결과, 부착기의 면적은 광량 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 조건과 수온 15°C 가 높았다. 이번 연구에서 큰열매모자반의 경우에도, 부착기질에 따른 생존율이 고수온보다 저수온인 14°C 가 높아 저수온이 부착기 면적 증가에 유리한 것으로 보인다.

필리핀 지역 *Sargassum* 종자의 대량 생산 실험에서, 점토판(clay)과 석회석(limestone)은 나일론 소재의 종사줄보다 평균 밀도가 높았다(Largo et al. 2020). 큰열매모자반의 부착기질 비교 실험에서, 종자의 평균 엽장은 현무암 4.45 mm , 종사줄 2.08 mm 이었고, 평균 부착율은 현무암 54.6% , 종사줄 17.8% 로 현무암 판석이 성장율과 생존율 모두 높게 나타났다. 따라서 종사줄보다 평평한 기질이 엽

체의 성장과 부착기질 안정화에 효율적으로 사용할 수 있다고 사료된다.

9. 큰열매모자반의 대량 생산과 환경적응 특성

모자반류의 천연자원 복원과 지속적인 활용을 위한 모자반류 양식 연구는 *S. fusiforme* (Pang et al. 2005), *S. fulvellum* (Hwang et al. 2006), *S. thunbergii* (Zhao et al. 2008), *S. horneri* (Pang et al. 2009), *S. naozhouense* (Xie et al. 2013), *S. vachellianum* (Chai et al. 2014) 등이 수행되었다.

큰열매모자반 종자의 대량 생산을 위한 제주 지하해수와 자연해수의 실내 배양 결과, 종자의 생장은 평균수온 $23.70 \pm 2.09^{\circ}\text{C}$ 의 자연해수 조건에서 높았고 생존율은 평균수온 $19.45 \pm 1.35^{\circ}\text{C}$ 의 지하해수에서 높았다. 이들 결과에서, 큰열매모자반 종자 대량 생산을 위해 제주의 지하해수를 활용하여 종자 생산 효율을 높일 수 있을 것으로 보인다.

*S. fulvellum*은 바다양식에서 적정 수심은 1 ~ 1.5 m이며 수중광량 $332 \sim 845 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었고(Ha 2007), 큰열매모자반의 경우도 수심 1m에서 엽장 $5.1 \pm 1.9 \text{ mm}$ 로 생장이 높게 나타나 유사한 결과를 보였다.

Hizikia fusiformis (*S. fusiforme*)는 바다 양식 1개월 후 평균 3.5 mm 로 성장했고 3개월 후 약 5 cm였다 (Pang et al. 2008). 큰열매모자반은 1개월 후 $1.0 \pm 0.4 \text{ cm}$, 3개월 후 $2.4 \pm 0.5 \text{ cm}$, 8개월 후 $10.5 \pm 1.4 \text{ cm}$ 로 성장하였다. 자연 상태에서의 성장 차이는 수심에 따른 광량의 영향으로 여겨지며, 향후 수심별 광량과 광합성 수율에 관한 연구가 요구된다.

V. 요약

큰열매모자반은 수명이 9년 이상인 다년생 종이고 한국과 일본지역에 광범위하게 분포한다. 큰열매모자반 군락은 수관층을 조성하여 연안 생물자원의 서식지와 산란장을 제공하고, 대규모 바이오매스를 형성하여 생태적으로 매우 중요한 역할을 한다. 최근 큰열매모자반의 추출물은 신경돌기 성장 촉진과 항염증 효과가 알려지면서 새로운 바이오 소재로서 주목받고 있다. 하지만 아직까지 큰열매모자반에 대한 생물학적 특성에 대한 연구 자료는 미비하며, 최근 모자반 군락의 감소와 자원의 보호를 위한 관리가 제대로 이루어지지 않아 큰열매모자반의 생태적·산업적 활용도 어려운 실정이다. 그러므로 이 연구는 큰열매모자반의 번식 생물학적 연구를 기반으로 모자반 자원조성과 양식 기술개발을 위한 기본 정보를 제공하는 것을 목적으로 수행하였다. 이를 위해 2018년 4월부터 2020년 10월까지 제주도 조천 연안에 서식하는 큰열매모자반 군락을 대상으로 생장, 번식 그리고 환경적응 특성을 조사하였다.

1. 큰열매모자반의 형태 분류적 특징

큰열매모자반은 원추형 부착기와 직립하는 줄기 그리고 줄기에서 분지한 여러 개의 주지를 가지며, 주지의 양쪽 가장자리에 치상 돌기를 갖는다. 잎은 거치 또는 이중거치를 가지며, 기낭은 구형 또는 타원형으로 돌기나 잎모양의 관상엽을 갖는다. 암생식기탁의 외형은 평평하며 긴 주걱형 또는 도피침형이고 수생식기탁의 외형은 선형이다.

2. 큰열매모자반의 생장패턴과 군집 변화

큰열매모자반 엽장과 엽중량의 연중 최고값은 '18년 6월(수온 20.2°C, 135.3 cm, 2.5 kg wet-wt m²)과 '19년 5월(수온 18°C, 132.3 cm, 3.6 kg wet-wt m²)이었고 '18년 8월(수온 25°C)과 9월(수온 23.5°C)이 0.3 kg wet-wt m²으로 낮았다. 큰열매모자반 군락의 단위면적당 평균밀도는 4.6 individuals m⁻²이었고, 현존량은 평균 4.6 kg wet-wt m⁻²이었다.

3. 큰열매모자반의 번식시기와 자원배분

큰열매모자반의 성장과 번식시기 조사 결과, 큰열매모자반의 영양엽은 10월(수온 20.7°C) ~ 1월(수온 14.5°C)에 성장하고, 생식엽은 2월(수온 14.1°C) ~ 4월(수온 16.1°C)에 성장한다. 생식기탁의 성숙기간은 5월(수온 18°C) ~ 6월(수온 19.3°C)이고, 산란 시기는 6월(수온 19.3°C) ~ 7월(수온 22.9°C)이었다.

큰열매모자반의 생식엽장지수(RFLI)와 생식엽중량지수(RFWI)는 산란시기인 '18년 7월(RFLI 54.5, RFWI 62.3)과 '19년 6월(RFLI 62.3, RFWI 76.4)에 가장 높다. 큰열매모자반 번식을 위한 성숙유효적산온도는 726.3 ± 105.6 °C days이고, '18년 5월부터 '19년 7월까지 평균 영양배분지수(VAI)와 생식배분지수(RAI)는 각각 VAI 63.9, RAI 36.1으로 영양성장에 대한 자원배분이 높았다.

4. 큰열매모자반의 생식

큰열매모자반은 자웅이체이며, 난과 정자는 생식기탁에서 생성된 생식기소의 장란기와 장정기에서 만들어지고, 이들은 생식기소의 벽세포에서 발달한다. 큰열매모자반의 암생식기소는 1개당 5 ~ 6개의 장란기를 형성하고, 장란기는 1개의 난(egg)을 포란한다. 큰열매모자반의 수생식기소는 다수의 장정기를 형성하고, 장정기 또한 다수의 정자를 생성한다.

큰열매모자반의 생식기탁은 4월에 형성되었고, 생식기탁 성장지수(RGI)를 조사하였다. 암생식기탁은 4월 RGI 20.85 ± 5.53 에서 8월 RGI 35.70 ± 5.80 으로 점차 증가하여 성장할수록 길이의 비율보다 폭의 비율이 높아졌다. 수생식기탁은 4월 RGI 4.12 ± 8.55 에서 8월 RGI 10.90 ± 1.50 으로 길이의 비율이 높았다.

큰열매모자반의 생식기탁 가지당 만들어진 생식기탁의 수는 6월에 암컷 22.20 ± 3.08 개와 수컷 25.70 ± 1.89 개로 가장 많았고, 8월에 암컷 2.00 ± 0.82 개와 수컷 3.36 ± 1.12 개로 급격히 감소하였다. 성숙한 암생식기탁의 난 방출 개수는 난 방출율 60% 기준으로 평균 208.50 ± 32.90 개를 나타냈다.

생식기탁의 성숙시기를 조사한 결과, 암생식기탁은 6월(길이 8.9 ± 3.01 mm, 폭 2.7 ± 0.38 mm, 중량 9.7 ± 3.69 mg), 그리고 수생식기탁은 7월(길이 18.9 ± 5.95 mm, 폭 1.9 ± 0.31 mm, 중량 16.0 ± 6.84 mg)에 길이와 중량이 가장 높았다. 또한 암·수생식기탁은 난과 정자를 방출한 후 8월에 급격히 퇴화하여 소멸하였

다.

5. 큰열매모자반의 배우자 방출과 종자 생산

수온 조건에 따른 배우자 방출 실험 결과, 암생식기탁은 수온 23°C에서 3일, 20°C에서 7일 그리고 17°C에서 9일 후에 100% 난을 방출하였지만, 26°C에서는 폐사하였다. 생식기탁당 방출한 난의 비율은 수온 17°C에서 89.5%, 20°C에서 70.0%로 높았다.

광량에 따른 암생식기탁의 난 방출은 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 6일, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 8일 후에 100% 난을 방출하였고, 생식기탁당 방출한 난의 비율은 각각 87.5%와 85.0%로 나타났다.

수온과 광량에 따른 큰열매모자반의 수생식기탁은 5일째 모든 수온과 광량에서 100% 정자를 방출하였다.

큰열매모자반의 종자 생산은 수온 23°C, 20°C, 17°C 조건과 광량 80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 20 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 조건에서 이루어졌다.

6. 큰열매모자반의 배 발생과 종자의 발달

큰열매모자반 수정란의 크기는 장경 $291.7 \pm 7.53 \mu\text{m}$, 단경 $238.3 \pm 7.53 \mu\text{m}$ 이었으며, 배 발생과정의 소요 시간은 약 48시간이었다. 배 발생 종료 후, 수정막에서 나온 종자의 크기는 장경 $0.32 \pm 0.03 \text{ mm}$, 단경 $0.21 \pm 0.03 \text{ mm}$ 이었고, 종자의 엽상극(thallus pole)과 근상극(rhizoid pole)은 생장을 개시하였다. 엽상부는 종축으로 신장하고 근상부는 가근으로 분화하였다. 큰열매모자반 종자의 1차엽은 엽상부에서 배양 10일째 형성하고, 엽상부와 부착부의 길이는 각각 $1.22 \pm 0.13 \text{ mm}$, $0.86 \pm 0.07 \text{ mm}$ 이었다. 2차엽은 배양 36일째 형성하였고 엽상부와 부착부의 길이는 각각 $3.4 \pm 0.32 \text{ mm}$, $1.09 \pm 0.18 \text{ mm}$ 이었다. 2차엽 생성후 주축(main axis, stem)은 뚜렷하게 형태를 갖추었고, 정단부에 정단분열조직(apical meristem)과 엽원기(leaf primordium, phyllogen)가 발달하였다.

7. 배양 환경에 따른 큰열매모자반 종자의 발달

수온에 따른 큰열매모자반 종자의 발달을 조사한 결과, 전장은 수온 23°C 조건에서 12.29 ± 0.33 mm로 가장 길었으며, 14°C에서 7.84 ± 0.88 mm로 가장 짧았다($P < 0.05$). 가근의 경화율은 수온 26°C와 23°C 조건에서 30일, 수온 20°C, 17°C, 14°C 조건에서 40일 이후에 100%이었다.

광량에 따른 큰열매모자반 종자의 전장은 광량 $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 12.32 ± 2.17 mm로 가장 길었으며, $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에서 3.44 ± 0.15 mm로 가장 짧았다($P < 0.05$). 가근의 경화율은 광량 $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 각각 30일, 40일, 60일 이후에 100% 경화하고 광량 $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 60일 이후에 75.84%이었다.

광주기에 따른 큰열매모자반 종자의 전장은 14L:10D 조건에서 11.16 ± 0.66 mm로 가장 길었고, 10L:14D 조건에서 8.94 ± 0.38 mm로 가장 짧았다($P < 0.05$). 가근의 경화율은 14L:10D에서 30일, 12L:12D와 10L:14D에서 40일에 100%를 나타냈다.

8. 부착기질과 환경에 따른 종자의 생장과 착생

부착기질과 수온에 따른 큰열매모자반의 엽장은 배양 40일 째 수온 23°C 조건에서 종사줄 2.52 ± 0.25 mm, 현무암 5.07 ± 0.25 mm으로 26°C, 20°C, 17°C, 14°C 조건에 비해 높은 성장을 보였다($P < 0.05$). 착생률은 종사줄의 경우 수온 14°C 조건, 현무암의 경우 수온 20°C 이하 조건에서 높은 경향을 보였다($P < 0.05$). 종사줄과 현무암의 일간생장률은 23°C에서 각각 $5.04\% \text{ day}^{-1}$, $6.89\% \text{ day}^{-1}$ 이었다.

부착기질과 광량에 따른 큰열매모자반의 엽장은 배양 40일 째 광량 $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 종사줄 2.60 ± 0.22 mm, 현무암 6.01 ± 1.77 mm으로 40, 20, $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건에 비해 높은 성장을 보였다($P < 0.05$). 착생률은 종사줄과 현무암 모두에서 광량 $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 조건이 높았다($P < 0.05$). 종사줄과 현무암의 일간생장률은 $80 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 종사줄 $5.12\% \text{ day}^{-1}$, 현무암 $7.35\% \text{ day}^{-1}$ 이었다.

부착기질과 광주기에 따른 큰열매모자반의 엽장은 배양 후 40일째 광주기 14L:10D에서 종사줄 2.57 ± 0.48 mm, 현무암 5.00 ± 0.81 mm으로 가장 높은 값을 보였다($P < 0.05$). 착생률은 종사줄의 경우 12L:12D와 10L:14D 조건에서 높았으

나($P<0.05$), 현무암의 경우 광주기 조건에서 유의적 차이가 없었다. 종사줄과 현무암의 일간생장률은 14L:10D에서 종사줄 $5.09\% \text{ day}^{-1}$, 현무암 $6.86\% \text{ day}^{-1}$ 이었다.

9. 큰열매모자반의 대량 생산과 환경적응 특성

1) 자연 해수와 지하 해수를 이용한 실내 대량 배양

제주연안 자연 해수와 지하 해수를 이용한 실내 대량 배양 실험 결과, 큰열매모자반 종자의 생장은 자연 해수에서 $2.89 \pm 0.62 \text{ mm}$, 지하 해수에서 $2.19 \pm 0.35 \text{ mm}$ 이었고 생존율은 자연해수 31.90%, 지하해수 61.56%이었다.

2) 바다 수심에 따른 종자의 생장과 야외양성

바다 수심에 따른 큰열매모자반 종자의 생장과 생존율을 조사한 결과, 수심 1m에서 종자의 전장은 $5.1 \pm 1.9 \text{ mm}$, 수심 5 m에서 $3.3 \pm 0.8 \text{ mm}$ 으로 수심이 낮을수록 종자의 생장이 높았다. 생존율은 수심 1 m에서 8.8%, 수심 5 m에서 4.5%로 수심이 깊을수록 높았다.

큰열매모자반을 '18년 11월부터 '19년 7월까지 야외 양성한 결과, 종자의 밀도는 $25.2 \pm 5.1 \text{ individuals m}^{-1}$ 에서 $6.7 \pm 3.3 \text{ individuals m}^{-1}$ 으로 감소하였고, 엽체의 생장은 $0.4 \pm 0.1 \text{ cm}$ 에서 $10.5 \pm 1.4 \text{ cm}$ 로 신장하였다.

VI. 참고문헌

- Aberg, P. 1990. Measuring size and choosing category size for a transition matrix study of the seaweed *Ascophyllum nodosum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63: 281-287.
- Aberg, P. 1996. Patterns of reproductive effort in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 138: 199-207.
- Allen, J.C. 1976. A modified sine wave method for calculating degree days. Environmental Entomology 5(3): 388-396.
- Ang Jr, P.O. 1986. Analysis of the vegetation structure of a *Sargassum* community in the Philippines. Mar. Ecol. Prog. Ser. 28: 9-19.
- Ang Jr, P.O. 1991. Natural dynamics of a *Fucus distichus* (Phaeophyceae, Fucales) population: reproduction and recruitment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 78: 71-85.
- Ang Jr, P.O. 1992. Cost of reproduction in *Fucus distichus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 89: 25-35.
- Arai, A. & Miura, A. 1991. Effects of salinity and light intensity on the growth of brown algae, *Sargassum ringgoldianum*. Suisanzoshoku 39(3): 315-319.
- Araújo R.M., Serrão, E.A., Sousa-Pinto, I. & Åberg, P. 2014. Spatial and temporal dynamics of furoid populations (*Ascophyllum nodosum* and *Fucus serratus*): A comparison between central and range edge populations. PLOS ONE 9(3): 1-10.
- Arenas, F. & Fernández, C. 1998. Ecology of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) on the North coast of Spain III. Reproductive ecology. Botanica Marina 41: 209-216.
- Arenas, F. & Fernández, C. 2000. Size structure and dynamics in a population of *Sargassum muticum* (Phaeophyceae). J. Phycol. 36: 1012-1020.
- Arenas, F., Fernández, C., Rico, J.M., Fernández, E. & Haya, D. 1995. Growth and reproductive strategies of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt and *Cystoseira nodicaulis* (Whit.) Roberts. Sci. Mar. 59(1): 1-8.

- Ateweberhan, M., Bruggemann, J.H. & Breeman, A.M. 2005. Seasonal dynamics of *Sargassum ilicifolium* (Phaeophyta) on a shallow reef flat in the southern Red Sea (Eritrea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 292: 159-171.
- Baba, M. 2011. Effect of Temperature on the Growth and Survival of *Sargassum ringgoldianum* and *S. thunbergii* in Laboratory Culture. *Rep. Mar. Ecol. Res. Inst.* 14: 1-8.
- Baskerville, G.L. & Emin, P. 1969. Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures. *Ecology* 50(3): 514-517.
- Bazzaz, F.A., Ackerly, D.D. & Reekie, E.G. 2000. Reproductive allocation in plants. Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International 1-29.
- Bazzaz, F.A., Chiariello, N.R., Coley, P.D. & Pitelka, L.F. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience* 37(1): 58-67.
- Bazzaz, F.A. and Reekie, E.G. 1985. The meaning and measurement of reproductive effort in plants. In: White, J. (ed.) *Studies on Plant Demography: a Festschrift for John L. Harper*. Academic Press, London, pp. 373-387.
- Blomquist, H.L. 1945. Development of reproductive structures in the brown alga *Turbinaria turbinata*. *Bot. Gaz.* 106(3): 290-304.
- Bogdanowicz, A.M., Olejniczak, P., Lembicz, M. & Żukowski, W. 2011. Costs of reproduction in life history of a perennial plant *Carex secalina*. *Cent. Eur. J. Biol.* 6(5): 870-877.
- Brawley, S.H. & Robinson, K.R. 1985. Cytochalasin treatment disrupts the endogenous currents associated with cell polarization in Furoid zygotes: Studies of the role of F-actin in embryogenesis. *J. Cell Bio.* 100: 1173-1184.
- Brenchley, J.L., Raven, J.A. & Johnston, A.M. 1996. A comparison of reproductive allocation and reproductive effort between semelparous and iteroparous fucoids (Fucales, Phaeophyta). *Hydrobiologia* 326(1): 185-190.
- Byeon, S.Y., Oh, H.J., Kim, S., Yun, S.H., Kang, J.H., Park, S.R. & Lee, H.J. 2019. The origin and population genetic structure of the 'golden tide' seaweeds,

- Sargassum horneri*, in Korean waters. Sci. Rep. 9: 1-13.
- Chai, Z., Huo, Y., He, Q., Huang, X., Jiang, X. & He, P. 2014. Studies on breeding of *Sargassum vachellianum* on artificial reefs in Gouqi Island, China. Aquaculture 424-425: 189-193.
- Cheon, J.M., Kim, H.S., Choi, E.O., Kwon, D.H., Choi, Y.H., Kim, B.W. & Hwang, H.J. 2017. Anti-inflammatory activities of an ethanol extract of *Sargassum macrocarpum* in lipopolysaccharide (LPS)-stimulated RAW 264.7 macrophages. J. Life Sci. 27: 1437-1444.
- Choi, S.K., Oh, H.J., Yun, S.H., Lee, H.J., Lee, K.H., Han, Y.S., Kim, S.I. & Park, S.R. 2020. Population Dynamics of the ‘Golden Tides’ Seaweed, *Sargassum horneri*, on the Southwestern Coast of Korea: The Extent and Formation of Golden Tides. Sustainability. 12: 1-15.
- Chu, S., Zhang, Q., Liu, S., Zhang, S., Tang, Y., Lu, Z. & Yu, Y. 2011. Trade-off between vegetative regeneration and sexual reproduction of *Sargassum thunbergii*. Hydrobiologia 678: 127-135.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20: 174-184.
- Dawson, A.E.E. 1941. Some observations on *Cystoseira foeniculacea* (L.) Grev. Emend. Sauvageau. 316-325.
- Deysher, L.E. 1984. Reproductive phenology of newly introduced populations of the brown alga, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. Hydrobiologia 116/117: 403-407.
- Di'az-Villa, T., Sansón, M. & Afonso-Carrillo, J. 2005. Seasonal variations in growth and reproduction of *Sargassum orotavicum* (Fucales, Phaeophyceae) from the Canary Islands. Botanica Marina 48: 18-29.
- Dring, M.J. 1974. Reproduction. In Steward, W.D.P. (Eds.) Algal Physiology and Biochemistry. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 814-837.
- Endo, H., Nishigaki, T., Yamamoto, K. & Takeno, K. 2013. Age- and size-based morphological comparison between the brown alga *Sargassum macrocarpum* (Heterokonta; Fucales) from different depths at an exposed coast in northern

- Kyoto, Japan. J. Appl. Phycol. 25: 1815-1822.
- Endo, H., Yamamoto, K., Nishigaki, T. & Takeno, K. 2010. Vertical distribution of fucoid beds on subtidal rocky shore of Kyoto Prefecture, Japan Sea coast of central Honshu, Japan. Bulletin of the Kyoto Institute of Oceanic and Fishery Science 32: 13-16.
- Falace, A., Kaleb, S., De La Fuente, G., Asnaghi, V. & Chiantore, M. 2018. Ex situ cultivation protocol for *Cystoseira amentacea* var. *stricta* (Fucales, Phaeophyceae) from a restoration perspective. PLoS One 13: e0193011.
- Farmer, J.B. & Willians, J.L. 1898. X. Contributions to our knowldege of the Fucaceae: their life-history and cytology. Phil. Trans., B. 190: 623-645.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2018. The global status of seaweed production, trade and utilization. Globfish Research Programme. Rome, 124: 120 pp.
- Fowler-Walker MJ, Wernberg T and Connel SD. 2006. Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities; morphologically plastic or fixed traits? Marine Biology 148: 755-767.
- Gadgil, M. & Solbrig, O.T. 1972. The Concept of *r*- and *K*-Selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Am. Nat. 106: 14-31.
- Gao, K. & Umezaki, I. 1988. Comparative photosynthetic of the leaves of upper and lower parts of *Sargassum* Plants. Botanica Marina. Vol 31: 231-236.
- Gillespie, R.D. & Critchley, A.T. 1999. Phenology of *Sargassum* spp. (Sargassaceae, Phaeophyta) from Reunion Rocks, KwaZulu-Natal, South Africa. Hydrobiologia 398/399: 201-210.
- Gillespie, R.D. & Critchley, A.T. 2001. Reproductive allocation and strategy of *Sargassum elegans* Suhr and *Sargassum incisifolium* (Turner) C. Agardh from Reunion Rocks, KwaZulu-Natal, South Africa. Botanica Marina 44: 231-235.
- Gower, J.F.R. & King, S.A. 2011. Distribution of floating *Sargassum* in the Gulf of Mexico and the Atlantic Ocean mapped using MERIS. International Journal of Remote Sensing 32(7): 1917-1929.

- Ha, D.S. 2007. Physiological study for cultivation of *Sargassum fulvellum* (Turner) C. Agardh. Ph.D. dissertation. Dong-Eui University. Busan 126 pp.
- Hales, J.M. & Fletcher, R.L. 1989. Studies on the recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. IV. The effect of temperature, irradiance and salinity on germling growth. *Botanica Marina* 32: 167-176.
- Haraguchi, H., Murase, N., Imoto, Z. & Okuda, K. 2018. Culture and field studies on the temperature related growth rates of a tropical *Sargassum* species, *Sargassum ilicifolium* (Turner) C. Agardh in Kochi Prefecture, southwestern Japan. *Algal resources* 11: 1-10.
- Harper, J. L., & J. Ogden. 1970. The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.*: 681-698.
- Hickman, J.C. & Pitelka, L.F. 1975. Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia* 21: 117-121.
- Hruby, T. & Norton, T.A. 1979. Algal colonization on rocky shores in the Firth of Clyde. *J. Ecology* 67(1): 65-77.
- Hwang, E.K., Baek, J.M. & Park, C.S. 2007. Assessment of optimal depth and photon irradiance for cultivation of the brown alga, *Sargassum fulvellum* (Turner) C. Agardh. *J. Appl. Phycol.* 19: 787-793.
- Hwang, E.K., Gong, Y.G. & Park, C.S. 2010. Ecological characteristics of the endangered brown alga, *Undariopsis peterseniana* (Kjellman) Miyage et Okamura, at Jeju Island, Korea: Growth and maturation. *Kor. J. Fish. Aquat. Sci.* 43(1): 63-68.
- Hwang, E.K., Lee, S.J., Ha, D.S. & Park, C.S. 2016. *Sargassum* Golden Tides in the Shinan-gun and Jeju Island, Korea. *Korean J. Fish. Aquat. Sci.* 49(5): 689-693.
- Hwang, E.K. & Park, C.S. 2020. Seaweed cultivation and utilization of Korea. *Algae* 35(2): 107-121.
- Hwang, E.K., Park, C.S. & Baek, J.M. 2006. Artificial seed production and cultivation of the edible brown alga, *Sargassum fulvellum* (Turner) C. Agardh:

- Developing a new species for seaweed cultivation in Korea. *J. Appl. Phycol.* 18:251-257.
- Hwang, E.K., Park, C.S., Han, J.W., Shin, W.J, Choi, C.G. & Sohn, C.H. 2003. Growth and maturation of al green alga, *Caulerpa okamurae* Weber van Bosse. *Algae* 18(3): 217-223.
- Hwang, E.K., Yoo, H.C., Ha, D.S. & Park, C.S. 2015. Growth and maturation period of *Silvetia siliquosa* in the natural population in Jindo, South Korea. *Kor. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(5): 745-751.
- Inoh, S. 1930. Embryological studies on *Sargassum*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Imperial Univ. Ser. 5. Botany* 1(2): 423-438.
- Inoh, S. 1942. Embryological studies on *Turbinaria* and *Cystophyllum*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Imperial Univ. Ser. 5. Botany* 5(3): 199-214.
- Ito, R., Terawaki, T., Satuito, C.G. & Kitamura, H. 2008. Cultivation of Hiziki, *Sargassum fusiforme*, on culture ropes using naturally growing plants. *Aquaculture Sci.* 56(1): 97-103.
- Ito, R., Terawaki, T., Satuito, C.G. & Kitamura, H. 2009. Storage, cutting and culture conditions of filamentous roots of Hiziki *Sargassum fusiforme*. *Aquaculture Scil.* 57(4): 579-585.
- Kamei, Y., Sueyoshi, M., Hayashi, K., Terada, R. & Nozaki, H. 2009. The novel anti-Propionibacterium acnes compound, Sargafuran, found in the marine brown alga *Sargassum macrocarpum*. *J. Antibiotics* 62: 259-263.
- Kamei, Y. & Tsang, C.K. 2003. Sargaquinoic acid promotes neurite outgrowth via protein kinase A and MAP kinases-mediated signaling pathways in PC12D cells. *Int. J. Devel. Neurosci.* 21: 255-262.
- Kerrison, P. & Le, H.N. 2016. Environmental factors on egg liberation and germling production of *Sargassum muticum*. *J. Appl. Phycol.* 28: 481-489.
- Kim, E.A., Kim, S.Y., Kim, J., Oh, J.Y., Kim, H.S., Yoon, W.J., Kang, D.H. & Heo, S.J. 2019. Tuberatolide B isolated from *Sargassum macrocarpum* inhibited LPS-stimulated inflammatory response via MAPKs and NF-κB signaling pathway

- in RAW264.7 cells and zebrafish model. *J. Funct. Foods* 52: 109-115.
- Kim, Y.H. & Yoo, J.S. 1994. Patterns of Algal Succession in a *Sargassum thunbergii* (Phaeophyta) Dominated Rocky Intertidal Community. *Korean J. Phyco.* 9(1): 59-65.
- Kim, N.G. & Yoo, J.S. 2003. Structure and Function of Submarine Forest 1. Age and Growth of *Myagropsis myagroides* (Phaeophyta) at Tongyeong. *Algae.* 18(4): 289-294.
- Kim, S., Oh, Y.S., Won, N.I. & Park, S.R. 2014. Geographical Variations of *Sargassum thunbergii* Morphology in Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 32(4): 353-362.
- Ko, S.J., Hong, S.W., Kang, M.S., Kim, D.J. & Lee, Y.D. 2018. Growth of artificial seeds of *Sargassum macrocarpum* using underground seawater and seawater. *Bull. Mar. Sci. Inst. Jeju Nat. Univ.* 42: 15-21.
- Ko, S.J., Kim, Y.K., Hong, S.W., Kang, M.S., Hwang, E.K. & Lee, Y.D. 2019. Application of reproductive allocation index to the analysis of growth and maturation patterns of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh in Jeju Island, Korea. *Korean J. Environ. Biol.* 37(4): 672-681.
- Ko, S.J., Kim, Y.K. Hong, S.W., Kang, M.S., Park, C.S., Hwang, E.K. & Lee, Y.D. 2020. Artificial seed production and cultivation of *Sargassum macrocarpum* (Fucales, Phaeophyta). *Algae* 35(2): 123-131.
- Koh, C.H., Kim, Y.H. & Kang, S.G. 1993. Size distribution, growth and production of *Sargassum thunbergii* in an intertidal zone of Padori, west coast of Korea. *Hydrobiologia* 260(261): 207-214.
- Komatsu, T., Ariyama, H., Nakahara, H. & Sakamoto, W. 1982. Spatial and temporal distributions of water temperature in a *Sargassum* forest. *Journal of the Oceanographical Society of Japan.* *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 38: 63-72.
- Komatsu, T., Fukuda, M., Mikami, A., Mizuno, S., Kantachumpoo, A., Tanoue, H. & Kawamiya, M. 2014. Possible change in distribution of seaweed, *Sargassum*

- horneri*, in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish. *Marine Pollution Bulletin* 85: 317-324.
- Laffoley, D.d'A., Roe, H.S.J., Angel, M.V., Ardron, J., Bates, N.R., Boyd, I.L., Brooke, S., Buck, K.N., Carlson, C.A., Causey, B., Conte, M.H., Christiansen, S., Cleary, J., Donnelly, J., Earle, S.A., Edwards, R., Gjerde, K.M., Giovannoni, S.J., Gulick, S., Gollock, M., Hallett, J., Halpin, P., Hanel, R., Hemphill, A., Johnson, R.J., Knap, A.H., Lomas, M.W., McKenna, S.A., Miller, M.J., Miller, P.I., Ming, F.W., Moffitt, R., Nelson, N.B., Parson, L., Peters, A.J., Pitt, J., Rouja, P., Roberts, J., Roberts, J., Seigel, D.A., Siuda, A.N.S., Steinberg, D.K., Stevenson, A., Sumaila, V.R., Swartz, W., Thorrold, S., Trott, T.M., & V., Vats. 2011. The protection and management of the Sargasso Sea: The golden floating rainforest of the Atlantic Ocean. Summary Science and Supporting Evidence Case. Sargasso Sea Alliance, 44 pp.
- Largo, D.B., Rance, G.M.S., Diola, A.G. & Aaron-Amper, J. 2020. Method for the mass production of seedlings of the tropical brown seaweed *Sargassum* (Phaeophyceae, Ochrophyta). *MethodsX* 7: 1-7.
- Lee, Y.D, Park, S.H., Takemura, A. & Takano, K. 2002. Histological observations of seasonal reproductive and lunar-related spawning cycles in the female honeycomb grouper *Epinephelus merra* in Okinawan waters. *Fisheries Science* 68: 872-877.
- Liu, W., Wu, H., Zhan, D. & Duan, D. 2016. Phenological study of *Sargassum thunbergii* (Fucales, Phaeophyta) in Lidao Bay, Rongcheng, China. *Chin. J. Ocean. Limnol.* 34(3): 498-506.
- Manzoor, Z., Mathema, V.B., Chae, D.B., Yoo, E.S., Kang, H.K., Hyun, J.W., Lee, N.H., Ko, M.H. & Koh, Y.S. 2014. Extracts of the Seaweed *Sargassum macrocarpum* Inhibit the CpG-induced inflammatory response by attenuating the NF- κ B pathway. *Food Sci. Biotechnol.* 23(1): 293-297.
- Mathieson, A.C. & Guo, Z. 1992. Patterns of Furoid reproductive biomass allocation. *Br. Phycol. J.* 27: 271-292.

- Mattio, L., Dirberg, G., Payri, C.E. & Andréfouët, S. 2008. Diversity, biomass and distribution pattern of *Sargassum* beds in the South West lagoon of New Caledonia (South Pacific). *J. Appl. Phycol.* 20(5): 361-373.
- Mattio, L. & Payri, C.E. 2011. 190 years of *Sargassum* taxonomy, facing the advent of DNA phylogenies. *The Botanical Review* 77: 31-70.
- McCully, M.E. 1968. Histological studies on the genus *Fucus* III. fine structure and possible functions of the epidermal cells of the vegetative thallus. *J. Cell. Sci.* 3: 1-16.
- McCourt, R.M. 1985. Reproductive biomass allocation in three *Sargassum* species. *Oecologia* 67: 113-117.
- Milledge, J.J. & Harvey, P.J. 2016. Golden tides: Problem or golden opportunity the valorisation of *Sargassum* from beach inundations. *J. Mar. Sci. Eng.* 4(60): 1-19.
- Murase, N. 2000. Ecology of *Sargassum macrocarpum*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 66(4): 754-755.
- Murase, N. 2001. Ecological study of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh (Fucales, Phaeophyta). *J. National Fisheries Univ.* 49(4): 131-212.
- Murase, N. & Kito, H. 1998. Growth and maturation of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh in Fukawa Bay, the Sea of Japan. *Fisheries Science* 64(3): 393-396.
- Murase, N., Kito, H., Mizukami, Y. & Maegawa, M. 2000. Productivity of a *Sargassum macrocarpum* (Fucales, Phaeophyta) population in Fukawa Bay, Sea of Japan. *Fish. Sci.* 66: 270-277.
- Noiraksar, T., Manthachitra, V., Ogawa, H., Lewmanomont, K. & Hayashizaki, K. 2017. Morphogenesis and growth in the early life stages of *Sargassum oligocystum* Montagne from fertilized eggs to juveniles examined in culture. *La mer.* 55: 25-35.
- Norton, T.A. 1977. The growth and development of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 26: 41-53.
- Oak, J.H. & Lee, I.K. 2005. Taxonomy of the Genus *Sargassum* (Fucales,

- Phaeophyceae) from Korea I. Subgenus *Bactrophyucus* Section *Teretia*. *Algae* 20(2): 77-90.
- Oak, J.H. & Lee, I.K. 2006. Taxonomy of the genus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from Korea II. Subgenus *Bactrophyucus* section *Halochloa* and *Repentia*. *Algae* 21: 393-405.
- Ohtake, M., Kurita, R., Tsunogai, M., Nishihara, G.N. & Toda, T. 2021. Storage capacity for phosphorus during growth and maturation in a brown alga *Sargassum macrocarpum*. *Science of the Total Environment* 750: 141-221.
- Ohtake, M., Nishihara, G.N., Inoue, Y., Tshuchiya, K. & Toda, T. 2020. Phosphorus demand and uptake during growth and maturation of the brown alga *Sargassum macrocarpum*. *Phycological Research* 68: 277-289.
- Oo, H.M. & Soe-Htun, U. 2014. The morphotaxonomy and phytogeographical distribution of the Genus *Sargassum* C. Agardh (Fucales, Phaeophyta) from Kampani coastal areas. *Mawlamyine University Research Journal*. 6(1): 143-168.
- Oogawa, H. 1974. On the antheridium development of *Sargassum micracanthum* and *S. ringgoldianum*. *Marine Biology* 27: 21-26.
- Oogawa, H. 1976. Antheridium development of *Sargassum fulvellum* and *S. kjellmanianum*. *Marine Biology* 38: 163-168.
- Pang, S.J., Chen, L.T., Zhuang, D.G., Fei, X.G., Sun, J.Z. 2005. Cultivation of the brown alga *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura: enhanced seedling production in tumbled culture. *Aquaculture* 245: 321-329.
- Pang, S.J., Gao, S.Q. & Sun, J.Z. 2006. Cultivation of the brown alga *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura: controlled fertilization and early development of seedlings in raceway tanks in ambient light and temperature. *J. Appl. Phycol.* 18: 723-731.
- Pang, S.J., Liu, F., Shan, T.F., Gao, S.Q. & Zhan, Z.H. 2009. Cultivation of the brown alga *Sargassum horneri*: sexual reproduction and seedling production in tank culture under reduced solar irradiance in ambient temperature. *J. Appl. Phycol.* 21: 413-422.

- Pang, S.J., Shan, T.F., Zhang, Z.H. & Sun, J. Z. 2008. Cultivation of the intertidal brown alga *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura: mass production of zygote-derived seedlings under commercial cultivation conditions, a case study experience. *Aquaculture Research* 39: 1408-1415.
- Quatrano, R. & Shaw, S. 1997. Role of the cell wall in the determination of cell polarity and the plane of cell division in *Fucus* embryos. *Trends in plant science. reviews.* 2(1): 15-21.
- Rao, C.S.P. 1946. A contribution to the morphology and life-history of *Sargassum tenerrimum* J. Ag. *Proceedings of the indian academy of sciences section B.* 23: 39-51.
- Rao, A.S. & Rao, M.U. 2002. Seasonal growth in *Sargassum polycystum* C. Agardh (Phaeophyta, Fucales) occurring at Visakhapatnam, east coast of India. *Indian Journal of Marine Sciences* 31(1): 26-32.
- Redmond, S., Kim, J.K., Yarish, C. Pietrak, M & Bricknell, I. 2014. Culture of *Sargassum* in Korea: Techniques and Potential for Culture in the U.S. Orono, ME: Maine Sea Grant College Program. 1-13.
- Reekie, E.G. & Bazzaz, F.A. 1987. Reproductive effort in plants. 1. carbon allocation to reproduction. *Am. Nat.* 129(6): 876-896.
- Rietema, H. 1982. Effects of photoperiod and temperature on macrothallus initiation in *Dumontia contorta* (Rhodophyta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 187-196.
- Rover, T. Bouzon, Z.L. & Simioni, C. 2020. Effect of Brefeldin a on the development of *Sargassum cymosum* zygotes (Phaeophyceae, Fucales): Structural and ultrastructural analysis. *American Journal of Plant Sciences* 11: 245-261.
- Simons, E.B. 1906. A morphological study of *Sargassum filipendula*. *Bo. Gaz.* 41(3): 161-182.
- Stæhr, P.A., Pedersen, M.F., Thomsen, M.S., Wernberg, T. & Krause-Jensen, D. 2000. Invasion of *Sargassum muticum* in Limfjorden (Denmark) and its possible impact on the indigenous macroalgal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207: 79-88.

- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *Quart. Rev. Bio.* 51(1): 3-47.
- Stiger, V., Horiguchi, T., Yoshida, T., Coleman, A.W. & Masuda, M. 2003. Phylogenetic relationships within the genus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae), inferred from ITS-2 nrDNA, with an emphasis on the taxonomic subdivision of the genus. *Phycological Research* 51: 1-10.
- Széchy, M.T.M., Galliez, M. & Marconi, M.I. 2006. Quantitative variables applied to phenological studies of *Sargassum vulgare* C. Agardh (phaeophyceae-Fucales) from ilha grande Bay, state of rio de Janeiro. *Brazilian Journal of Botany* 29(1): 27-37.
- Tahara, M. 1913. Oogonium liberation and the embryogeny of some Fucaceae Algae. *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo.* 32: 1-13.
- Taniquchi, K. & Yamada, H. 1978. Ecological study on *Sargassum patens* C. Agardh and *S. serratifolium* C. Agardh in the sublittoral zone at Iida Bay of Noto Peninsula in the Japan Sea. *Bull. Jpn. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 29: 239-253.
- Taniguchi, K. & Yamada, H. 1988. Annual variation and productivity of the *Sargassum horneri* population in Matsushima Bay on the Pacific Coast of Japan. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 50: 59-65.
- Tarakhovskaya, E., Lemesheva, V., Bilova, T. & Birkemeyer, C. 2017. Early embryogenesis of brown alga *Fucus vesiculosus* L. is characterized by significant changes in carbon and energy metabolism. *Molecules* 22: 1509.
- Terada, R., Nakashima, Y., Borlongan, I.A., Himabukuro, H., Kozono, J., Endo, H., Shimada, S. & Nishihara, G.N. 2020. Photosynthetic activity including the thermal- and chilling-light sensitivities of a temperate Japanese brown alga *Sargassum macrocarpum*. *Phycological Research* 68: 70-79.
- Thompson, K. & Stewart, A. 1981. The measurement and meaning of reproductive effort in plants. *Am. Nat.* 117: 205-211.
- Tsang, C.K., Ina, A., Goto, T. & Kamei, Y. 2005. Sargachromenol, a novel nerve growth factor-potentiating substance isolated from *Sargassum macrocarpum*,

- promotes neurite outgrowth and survival via distinct signaling pathways in PC12D cells. *Neuroscience* 132: 633-643.
- Tsang, C.K. & Kamei, Y. 2004. Sargaquinoic acid supports the survival of neuronal PC12D cells in a nerve growth factor-independent manner. *European Journal of Pharmacology*. 488: 11-18.
- Tseng, C.K., Yoshida, T. & Chiang, Y.M. 1985. East Asiatic species of *Sargassum* subgenus *Bactrophyucus* J. Agardh (Sargassaceae, Fucales), with keys to the sections and species. In: Abbott, I.A. and Norris, J.N., eds. *Taxonomy of economic seaweeds, with reference to some Pacific and Caribbean species*. California Sea Grant College Program, University of California, La Jolla, California. 1-14.
- Tuomi, J., Hakala, T. & Haukioja, E. 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *Amer. Zool.* 23: 25-34.
- Uchida, T. 1993. The life cycle of *Sargassum horneri* (Phaeophyta) in laboratory culture. *J. Phycol.* 29: 231-235.
- Umezaki, I. 1983. Ecological Studies of *Sargassum miyabei* YENDO in Maizuru Bay, Japan Sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 49: 1825-1834.
- Umezaki, I. 1984. Ecological studies of *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 50(7): 1193-1200.
- Umezaki, I. 1985. Growth of the Stem in *Sargassum ringgoldianum* Harv. Subsp. *coreanum* (J. Ag.) Yoshida in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 51(9): 1441-1445.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. 2004. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 6: 207-215.
- Wenk, E.H. & Falster, D.S. 2015. Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and Evolution*. 5(23): 5521-5538.
- Wernberg, T. & Thomsen, M.S. 2005. The effect of wave exposure on the morphology of *Ecklonia radiata*. *Aquat. Bot.* 83: 61-70.

- Wright, J.T., Williams, S.L., Dethier, M.N. 2004. No zone is always greener: variation in the performance of *Fucus gardneri* embryos, juveniles and adults across tidal zone and season. *Mar. Biol.* 145: 1061-1073.
- Xiao, J. 2019. Final report on progress of drifting *Sargassum horneri* in Yellow Sea (Seasonality and inter-annual variability of the floating *Sargassum horneri* in western Yellow Sea and the environmental drivers for the increasing blooms in recent years). UNDP/GEF YSLME Phase II Project. 1-30.
- Xie, E.Y., Liu, D.C., Jia, C. Chen, X.L. & Yang, B. 2013. Artificial seed production and cultivation of the edible brown alga *Sargassum naozhouense* Tseng et Lu. *J. Appl. Phyco.* 25: 513-522.
- Yamanouchi, S. 1909. Mitosis in *Fucus*. *Bot. Gaz.* 47: 193-197.
- Yan, X.H. & Zhang, Y.J. 2014. Embryology of zygote and development of germling in *Sargassum vachellianum* Greville (Fucales, Phaeophyta). *J. Appl. Phycol.* 26: 577-585.
- Yatsuya, K., Nishigaki, T., Douke, A. & Wada, Y. 2005. Annual net production of the five Sargassaceae species in Yoro, western Wakasa Bay, sea of Japan. *Fisheries Science* 71: 1098-1106.
- Yeh, H.Y., Lee, M.C., Libatique, M.J.A. & Liao, Z.H. 2020. The effects of seawater temperature and irradiance on the sexual reproduction of *Sargassum ilicifolium* (Sargassaceae, Phaeophyta). *J. Appl. Phycol.* 32: 661-670.
- Yende, S.R., Harle, U.N. & Chaugule, B.B. 2014. Therapeutic potential and health benefits of *Sargassum* species. *Pharmacognosy Rev.* 8(15): 1-7.
- Yoshida, G., Arima, S. & Terawaki, T. 1998. Growth and maturation of the 'autumn-fruiting type' of *Sargassum horneri* (Fucales, Phaeophyta) and comparisons with the 'spring-fruiting type'. *Phycological Research* 46: 183-189.
- Yoshida, G. & Shimabukuro, H. 2017. Seasonal population dynamics of *Sargassum fusiforme* (Fucales, Phaeophyta), Suo-Oshima Is., Seto Inland Sea, Japan—development processes of a stand characterized by high density and productivity. *J. Appl. Phycol* 29: 639-648.

- Yoshida G, Yoshikawa, K. & Terawaki, T. 2001. Growth and maturation of two populations of *Sargassum horneri* (Fucales, Phaeophyta) in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea. Fish. Sci. 67: 1023-1029.
- Yoshida T. 1960. On the growth rings found in the root of *Sargassum ringgoldianum* Harvey (Fucales). Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 26(7): 673-678.
- Yoshida, T. 1983. Japanese species of *Sargassum* subgenus *Bactrophyucus* (Phaeophyta, Fucales). Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 5, Botany, 13(2): 99-246.
- Yoshida, T, Sawada, T. & Higaki, M. 1963. *Sargassum* vegetation growing in the sea around Tsuyazaki, North Kyushu, Japan. Pacific Science 17: 135-144.
- Zhao, Z., Zhao, F., Yao, J., Lu, J., Ang, Jr, P.O. & Duan, D. 2008. Early development of germlings of *Sargassum thunbergii* (Fucales, Phaeophyta) under laboratory. J. Appl. Phycol. 20: 925-931.
- Zhuang, M., Liu, J., Ding, X., He, J., Zhao, S., Wu, L., Gao, S., Zhao, C., Liu, D., Zhang, J. & He, P. 2021. *Sargassum* blooms in the East China Sea and Yellow Sea: Formation and management. Marine Pollution Bulletin 162: 1-8.
- Zou, D., Gao, K. & Ruan, Z. 2006. Seasonal pattern of reproduction of *Hizikia fusiformis* (Sargassaceae, Phaeophyta) from Nanao Island, Shantou, China. J Appl. Phycol. 18: 195-201.

감사의 글

뒤늦게 시작한 박사과정이었습니니다. 인생에 있어, 또 다른 도전이라 즐거운 마음으로 시작했지만 학위과정을 수행하며 체력적인 한계와 미흡한 역량으로 어려움도 많았습니다. 하지만 연구에 매진하며 얻어지는 성취감과 깨달음은 또 다른 즐거움과 보람이 되어 제게 큰 기쁨을 주었습니다. 돌이켜 생각해 보니 이 모든 것들은 결코 저 혼자만의 노력으로 해낼 수 없다는 것을 다시 한 번 느끼게 해주는 귀중한 시간이었습니다. 이렇게 박사과정을 무사히 끝마칠 수 있었던 것은 많은 분들이 보내주신 따뜻한 격려와 힘찬 응원 그리고 각별한 지도 덕분이었습니다. 온 마음을 다해 모든 분들께 감사 인사를 드립니다.

먼저, 너무도 많이 부족한 저에게 박사과정의 길을 열어주시고 지도해주신 이영돈 교수님 진심으로 감사드립니다. 고분고분하지 못한 후배이자 제자라 어찌지도 못하고 기다려주시며 전진할 수 있도록 밀어주시고 때론 앞에서 당겨주시는 지혜로움이 저를 여기까지 오게 한 것 잘 알고 있습니다. 교수님께서 일깨워 주신 ‘修學好古實事求是’의 연구 태도를 다시 한 번 마음에 새기며 교수님께 감사의 마음을 전합니다. 또한, 학위논문 심사에 기꺼이 심사위원장을 맡아주시며 논문의 완성도를 높일 수 있도록 조언해 주신 하동수 박사님, 세심한 심사와 조언으로 부족한 부분을 채울 수 있도록 격려해 주신 여인규 교수님, 이경준 교수님, 박상울 교수님께도 진심으로 감사드립니다. 대학시절 해조류 분야를 처음 접하게 해주시고 석사과정에서 해조류 연구의 기본자세를 지도해 주신 고 이기완 교수님, 올곧은 성품으로 조용히 지지해주시던 교수님께 존경과 감사의 마음을 전합니다. 그리고 항상 후배의 만학의 길을 독려해주신 신중암 선배님, 김형근 선배님, 강법세 선배님, 정우건 선배님께 감사드립니다. 박사학위 과정 동안 격려와 지도를 아끼지 않으신 황은경 박사님, 언제나 연구실 문을 활짝 열어주며 아낌없이 실험실을 사용하도록 해주던 벗 김명숙 교수님과 강정찬 박사를 비롯한 실험실원들께도 감사드립니다. 연구조사와 실험에 적극 협조해 주신 제주도 해양수산연구원 홍성완 박사님, 현재민 박사님, 김필연 연구사님, 강민수 주무관님 그리

고 잠수조사와 실험에 많은 도움을 주신 김대중 대표님, 이성훈 대표님과 잠수팀에도 감사의 말씀 드립니다.

이루 다 표현할 수 없을 정도로 많은 도움을 주고 응원을 해주는 해양연구소의 아끼는 동료이자 후배님들, 이치훈 박사, 김유경 박사, 김병훈 박사, 문영건 박사, 강창협 팀장, 부문수 팀장, 이보람님, 최송희님, 김민석님, 안성원님, 정희경님, 가끔씩 췌하고 나타나 조언을 아끼지 않으시는 한상현 박사님 정말 고맙습니다. 여러분과 함께 동고동락하는 시간은 저에게 항상 기쁘고 즐거움의 연속이었고 여러분들의 도움이 있었기에 무사히 마무리할 수 있었습니다. 연구소가 원활히 가동되도록 항상 도움을 주시는 김승필 선생님, 고영진 선생님, 김은수 선생님, 김성미 선생님, 윤태석 이모님께도 깊은 감사를 드립니다. 그리고 항상 힘찬 응원을 보내주는 엄마 박준기님, 광명옥 언니, 권기순 언니, 고희 언니, 김성신 언니 그리고 친우들에게도 감사의 마음 전합니다. 일일이 열거하진 못하지만 존경하고 사랑하는 선배님들과 소중한 나의 동기들 모두 고맙습니다.

아버지, 젊은 시절 박사 학위 과정을 계속 매진하고자 했을 때는 그렇게도 만류하시더니 세월이 흘러 백발이 되어서야 박사 학위 가진 자식 하나 없어 아쉽다며 어렵사리 속내를 보이셨던 아버지, 2년만 기다려 달라고 했는데, 뭐가 또 그리 급하셨는지... 지금이나마 그 영전에 이 학위 논문을 바칩니다. 그리고 누구보다도 학위 받기를 기다리셨을 어머니, 여생 막내딸이 더욱 효도하겠으니 부디 건강만 하십시오. 나의 부모님 존경하고 사랑합니다. 학위 과정 하느라 바쁘고 힘들다며 대신 많은 집안일을 돕고 마음 써준 작은 언니와 미국에 있으면서 부족한 영문 작업을 도와준 조카 김자영, 그리고 열거하지 못한 가족 모두에게도 감사 인사를 전합니다. 늘 아낌없는 지원과 진심 어린 응원을 해준 가족과도 같은 후배 김지연 그리고 김수경 아버지, 이귀숙 어머니, 김지영, 김지선, 김학현 가족분들 모두 감사합니다.

다시 한번 모든 분들에게 감사의 말씀을 드립니다. 앞으로도 항상 긍정적이고 즐거운 마음으로 모든 일에 최선을 다하며, 조금이나마 보답하는 삶을 살아가도록 노력하겠습니다.

2021년 7월 하늘은 맑고 공기는 시원한 새벽녘, 고신자 올림