

제주도산 까막전복의 해조류 섭식선호도와 섭식자극물질

이 준 백* · 김 보 영¹

제주대학교 해양과학대학 지구해양학과, ¹국립공원관리공단 공원계획부

Feeding Stimulants and Feeding Preference of *Haliotis discus* Reeve (Jeju Island) to Marine Algae

Joon-Baek Lee* and Bo-Young Kim¹

Department of Earth and Marine Sciences, College of Ocean Science, Jeju National University, Jeju 690-756, Korea

¹Park Planning & Concession Division, Park Management Department, Korea National Park Service, Seoul 121-717, Korea

Abstract - *Haliotis discus*, a useful abalone of herbivorous gastropod, shows feeding preference to marine algae depending upon their growth stage and recognition of taste. This study was carried out to investigate this abalone's algal preferences and the presence of feeding stimulants. In single-choice experiments the small (S) group generally preferred *Ulva pertusa* (Chlorophyta), whereas the medium (M) and large (L) group preferred both *Laminaria japonica* (Phaeophyta) and *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta). In multi-choice experiments using 4 algal species of *L. japonica*, *U. pertusa*, *U. pinnatifida* and *Ecklonia cava* (Phaeophyta), the results were same as in the single-choice experiments; the S group preferred *U. pertusa* the most, while the M and L group preferred both *U. pinnatifida* and *L. japonica*. However *E. cava* was not preferred by any groups. In order to examine the presence of feeding stimulant, chemical compounds from algae used as feed were isolated and identified. The abalone responded to water soluble matters of *L. japonica*, *U. pinnatifida* and *U. pertusa*, but those of *E. cava* and *Sargassum sagamianum* (Phaeophyta) were not attractive to them. In feeding stimulant experiments using fat soluble matters, the S group preferred the fat soluble matter of *U. pertusa* the most, while the M group and the L group preferred those of *U. pertusa* and *U. pinnatifida*, and those of *L. japonica*, respectively. However the fat soluble matter of *S. sagamianum* was not attractive to the abalone. The results of feeding stimulant experiments were same as those of single-choice or multi-choice experiments, which showed that compound lipids in fat soluble matter might act as feeding-stimulant.

Key words : abalone, feeding preference, feeding stimulant, *Haliotis discus*, marine algae

서 론

해양생태계 내에서 초식동물은 먹이경쟁과 공간경쟁

등을 통해 다양한 생물과 직·간접적으로 관련되어 생태적 지위를 유지한다 (Worm *et al.* 1999). 또한 이들의 초식작용은 생태계에서 다양한 생물군집을 유지시키는 중요한 과정으로서 어떤 해조류를 선호하는가는 초식동물의 분포와 생태에 매우 중요한 요소이다 (John *et al.* 1992). 초식동물 중 우리나라에 주로 서식하며 산업적으

* Corresponding author: Joon-Baek Lee, Tel. 064-754-3435, Fax. 064-725-2461, E-mail. jblee@jejuu.ac.kr

로 매우 중요한 전복류는 참전복(*Haliotis discus hannai*), 까막전복(*H. discus*), 말전복(*H. gigantea*), 시볼트전복(*H. sieboldi*)으로서 많은 연구자들에 의해 발생과정 및 유생기의 생활사가 규명되었고 산란에 대한 기초적인 연구가 이루어졌다(Pyen 1970; Rho *et al.* 1974; Jeong *et al.* 1994a, b). 또한 인위적인 산란과 수정을 통해 대량생산이 가능하게 되었으며, 다양한 중간육성방법이 개발되어 현재는 안정적인 생산 및 육성을 할 수 있게 되었다(Ji *et al.* 1988; Jeong *et al.* 1994a; Son *et al.* 2009).

그러나 국내에서는 생태학적인 측면에서의 연구는 미비한 실정이며, 특히 해조류 종류에 대한 섭식선호도(feeding preference) 연구는 섭식활동이 주로 야간에 이루어지는 전복의 특성상 직접 관찰·조사하기에는 현실적으로 매우 어렵다. 반면 외국에서는 간접적인 조사분석이 주로 실시되었는데 다른 초식동물의 경우 위내용물을 분석하거나 실내수조실험으로 섭식행동을 재연하여 섭식형태와 섭식량을 분석하는 연구가 주로 이루어졌다(Fleming 1995; Kim and DeWreede 1996; Daume *et al.* 1999).

까막전복의 섭식선호도에 영향을 미치는 가장 중요한 요인은 먹이원이 되는 주요 해조류의 특성이다. 해조류는 빛을 이용하여 광합성을 하고 물속의 각종 용존물질을 흡수하여 필요한 성분을 합성하므로 서식지의 수온, 수심과 장소에 따라 성분조성이 변화한다(Ishikawa *et al.* 1987; Ochiai *et al.* 1987). 또한 포식을 당하면 엽체에서 화학적 방어물질(CHCl₃, CHBr₃, CCl₄, CH₃I)을 방출하여 섭식을 저해하는 것도 있으며(McConnell and Fenical 1977; Fenical 1982; Taniguchi *et al.* 1991, 1992c; Faulkner 1992; Gribble 1994; Hay 1996), 해조류의 종류에 따라 엽체의 형태(Littler and Littler 1980; Hay 1981; Steneck 1986)와 엽체의 경도(Steneck and Watling 1982; Watson and Norton 1985; Norton *et al.* 1990)가 다르고 함유되어 있는

영양물질(Arrontes 1990)의 양도 다르기 때문에 이와 같은 요인들이 섭식선호도를 결정하는 것으로 알려져 있다.

까막전복은 다른 전복류보다 군집성이 강해 해중림 지역에서 군집을 이루며 생활하다가 산란기가 다가오면 깊은 곳으로 이동하는데, 서식지에서 촉각(antenna)과 퇴화된 눈으로만 먹이를 탐지하거나 모든 해조류를 직접 맛을 본 다음 섭식하기는 매우 어렵다. 그러므로 이들의 섭식활동에는 화학물질이 관여하고 독자적인 화학적 검출기관(촉각, 후각돌기)을 가지고 물을 통해 전달되는 화학정보를 인식한다고 보고되었다(Kitagawa and Fusetani 1989; Uchida *et al.* 2010). 따라서 각각의 해조류에 함유된 구성물질이 섭식선호도에 매우 중요한 요소로 작용할 것으로 생각된다.

이 연구에서는 자연생태계 내에서 까막전복의 성장에 따른 섭식행동 특성을 파악하기 위해 크기 그룹별 해조류 섭식 선호도를 조사하고 추출물 성분을 이용한 섭식 자극 생물실험을 통해 어떤 특정 해조류의 성분이 섭식을 유인·자극하는지를 파악하였다.

재료 및 방법

1. 시료의 채집과 수용

실험에 사용된 까막전복은 제주특별자치도 해양수산 연구원에서 2000년 11월, 2001년 5월과 11월에 인공적으로 산란·부화시킨 것으로 크기별로 1 cm(6개월령), 3 cm(12개월령), 5 cm(18개월령) 등 세 개의 그룹으로 선별하였고(Fig. 1), 각각 Small (S), Medium (M), Large (L) 그룹으로 명명하였다. 선별 수용된 전복의 각장(cm)과 체중(g)은 L 그룹 1개체의 평균체중이 20 g이었고(Fig. 1), 동일한 생물량의 그룹별 섭식량을 비교하기 위해 각

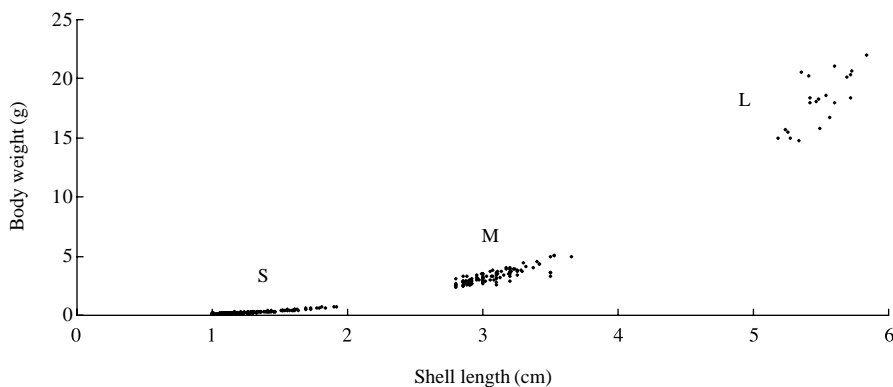
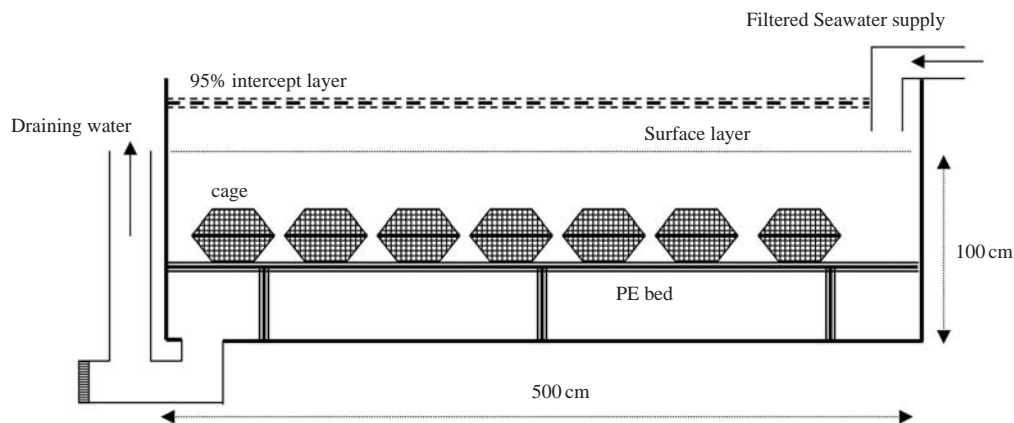


Fig. 1. Relationship between shell length and body weight of *H. discus* according to size group (S: small group, M: medium group, L: large group).

Table 1. Sampling locations of Jeju coast and marine algae used for feeding preference experiments of *H. discus*

Species name (Korean name)	Sampling site	Remark ¹
Phaeophyta		
<i>Ecklonia cava</i> Kjellman et Petersen (감태)	Sinyang	S, M, FS
<i>Undaria pinnatifida</i> (Harvey) Suringar (미역)	Pyosun	S, M, FS
<i>Sargassum horneri</i> ♂ (Turner) C. Agardh (괘쟁이모자반♂)	Sungsan	S
<i>Sargassum horneri</i> ♀ (Turner) C. Agardh (괘쟁이모자반♀)	Pyosun	S
<i>Sargassum sagamianum</i> Yendo (비틀대모자반)	Pyosun	S, FS
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derbes et Solier (불레기말)	Pyosun	S
<i>Laminaria japonica</i> Areschoug (다시마)	Wando	S, M, FS
Chlorophyta		
<i>Cladophora wrightiana</i> Harvey (갈색대마디말)	Pyosun	S
<i>Codium fragile</i> Hariot (청각)	Ojo	S
<i>Ulva pertusa</i> Kjellman (구멍갈파래)	Sinyang	S, M, FS
Rhodophyta		
<i>Gelidium amansii</i> Lamouroux (우뭇가사리)	Pyosun	S
<i>Gelidium elegans</i> Kutzing (가는참우뭇가사리)	Depo	S
<i>Meristotheca papulosa</i> (Montagne) J. Agardh (갈래곰보)	Ojo	S

S: Single-choice experiment, M: Multi-choice experiment, FS: Feeding-stimulant experiment

**Fig. 2.** Schematic representation of experimental containers in which small, medium and large abalones were housed during the experiment.

그룹별 체중이 20 g으로 될 수 있도록 개체수를 조정하였다. 따라서 L 그룹은 1개체, M 그룹은 4~5개체를 수용하였고, S 그룹은 개체의 평균중량이 0.3 g으로 동일한 생물량을 유지하려면 70~100개체를 수용해야하지만 실험밀도가 너무 높으면 실험구안에서 폐사하는 개체가 있을 것으로 판단되어 10개체를 수용한 후 실험결과를 20 g으로 환산하였다.

해조류는 2002년 4월 1일부터 5월 9일까지 제주도 연안의 수심 3~15 m에 서식하는 12종의 해조류를 채집하였으며 갈조류인 감태 (*Ecklonia cava*), 미역 (*Undaria pinnatifida*), 괘쟁이모자반♂ (*Sargassum horneri*♂), 괘쟁이모자반♀ (*Sargassum horneri*♀), 비틀대모자반 (*Sargassum sagamianum*), 불레기말 (*Colpomenia sinuosa*), 녹조류인 갈색대마디말 (*Cladophora wrightiana*), 청각 (*Codium fragile*), 구멍갈파래 (*Ulva pertusa*), 그리고 홍조류인 우뭇가사리

(*Gelidium amansii*), 가는참우뭇가사리 (*Gelidium elegans*), 갈래곰보 (*Meristotheca papulosa*) 등으로 동정되었다 (Table 1; Lee and Kang 2001; Lee 2008). 또한 제주도에는 서식하지 않지만 사료로 많이 이용되는 다시마 (*Laminaria japonica*)에 대한 섭식선호도를 알아보기 위해 전남 완도지역에서 양식된 다시마를 신속히 운반하여 실험에 사용하였다.

2. 실험구 설치 및 수조 환경

실험에 사용된 수조 (5×2×1 m, L×W×H)는 입자성 부유물질의 침전에 의한 오염과 저서성 미세생물에 의한 영향을 줄이기 위해 30 cm 높이의 PE (polyethylene) bed를 설치하였고 그 위에 실험구 (cage)를 올려놓았다 (Fig. 2). 각 실험구는 플라스틱바구니 (32×24×15 cm, L×W

×H) 2개를 이용하여 제작하였으며 모지망 (wool net, $\phi 2$ mm)을 씌워 크기가 작은 S 그룹의 탈출을 방지하고 섭식에 의해 잘려진 해조류가 빠져나가지 않게 하였다.

실험수조는 유수식으로 설치하였으며 연안해수를 고압 여과기 (pore size: 200 μ m)로 여과하여 수량을 조절하였고 충분한 산소공급을 위해 폭기장치를 하였다. 또한 강한 자연광에 의한 자극이나 미세조류의 혼입으로 인한 영향을 줄이기 위해 수조 상단에 차광막 (intercept rate: 95%)을 설치하여 표층조도가 100 Lux 이하가 되도록 조절하였다. 실험은 2002년 4월 초부터 6월 초까지 실시하였고 실험기간중 수조의 수온 범위는 15.1~17.9°C, 염분 범위는 30.8~33.2 psu이었고 해수는 하루 24회를 순환시켜 수온과 염분이 실험환경에 미치는 영향을 최소화하였다.

3. 단일 및 다중선택 섭식실험

단일선택 실험에서는 13종의 해조류 1종씩을 각 실험구 (7 replicates)에 넣었고, 다중선택 실험에서는 단일선택 실험에서 선호도가 높은 4종의 해조류를 같은 실험구 (7 replicates)에 넣고 크기 그룹별 섭식실험을 실시하였다.

실험에 사용된 전복은 실험실시전에 섭식한 먹이의 영향을 줄이고 실험의 효과를 높이기 위해 실험실시 전 3일 동안 절식을 시켰다. 섭식실험에 사용한 해조류는 2~3회 여과해수로 세척하고 염체에 붙어있는 부착생물과 표면수분을 제거하여 전자저울로 무게를 측정된 후 실험구에 넣고 4일 동안 섭식시킨 후 남은 해조류의 중량을 측정하여 섭식량을 계산하였다. 또한 해조류는 수중에서 자체적으로 성장과 소실을 하기 때문에 대조구로서 빈 실험구에 해조류만을 넣어 자체의 증감된 양을 측정하여 총 섭식량을 보정하였다.

4. 수용성 및 지용성 물질의 추출 및 정량

해조류에 함유된 성분이 까막전복의 섭식에 어떠한 영향을 미치는지를 알아보기 위하여 단일·다중선택 섭식실험의 결과에서 섭식선호도가 높은 3종의 해조류와 상대적으로 낮은 2종의 해조류를 이용하여 수용성 및 지용성 추출물을 추출하였다.

수용성 물질의 추출은 실험대상 해조류 200 g wet weight⁻¹를 각각 여과해수 200 mL와 혼합하여 해조류를 잘게 파쇄하고, 원심분리 (7000 rpm, 30 min; Mega 17R, Hanil)를 실시한 후 상등액을 추출하여 사용하였다. 추출물의 단백질 정량은 Lowry *et al.* (1951)의 방법을 응용한 분석세트 (RC DC Protein assay kit, Bio-Rad)를 이용하

였고 탄수화물 정량은 페놀-황산 정량법 (Dubois *et al.* 1956)을 사용하였다. 수분함량을 측정하기 위해 해조류를 -80°C에 급속냉동 (LF9017, Ilshin)시킨 후 동결건조 (-50°C, 5 m Torr; FD5510S, Ilshin)하여 수분을 제거한 후 시료의 무게를 정량하였다.

지용성 물질의 추출은 해조류 200 g wet weight⁻¹를 실내에서 자연 건조시킨 후 chloroform과 methanol 혼합액 (C:M=2:1)에 투입하여 충분히 추출되도록 유기용매를 3~4회 교환하면서 추출하였고, 추출된 총지질 (total lipid extract)은 회전농축기 (N-N series, Eyela)로 농축하여 사용하였다 (Folch *et al.* 1957). 추출된 총지질의 무게를 측정하기 위해 추출물의 일정량을 칭량병에 넣고 항온수조 (37±1°C; SB-651, Eyela)에서 질소가스로 chloroform을 증발시킨 후 desiccator에 넣어 3시간 동안 진공 건조하여 남은 시료의 무게를 전자저울 (BJ210S, Sartoriu)로 측정하였다.

섭식자극 효과가 높은 해조류의 지용성추출물은 흡착 크로마토그래피법을 이용하여 분별하였다. 시료는 컬럼 ($\Phi 2 \times 50$ cm)에 정제시킨 silica gel 60 ($\Phi 60 \sim 200$ μ m, Merck)을 채운 후 농축시료를 넣고 컬럼에 흘려보내 용출시켜 Fraction 1~4 (F1; chloroform 70~100 mL, F2; chloroform 300 mL, F3; acetone 200 mL, F4; methanol 200 mL)를 분별하였다. 분별된 지용성 추출물 중 섭식자극

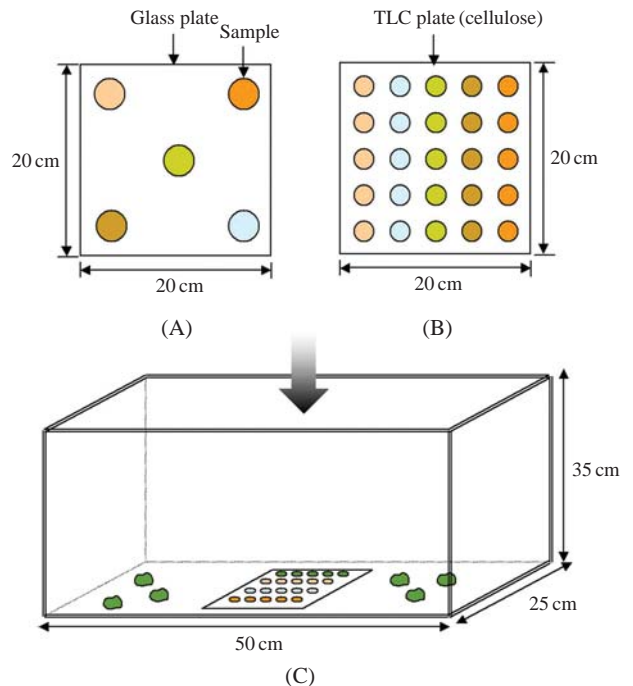


Fig. 3. Diagram of plate and tank used feeding-stimulant experiment (A: glass plate, B: TLC plate, C: tank).

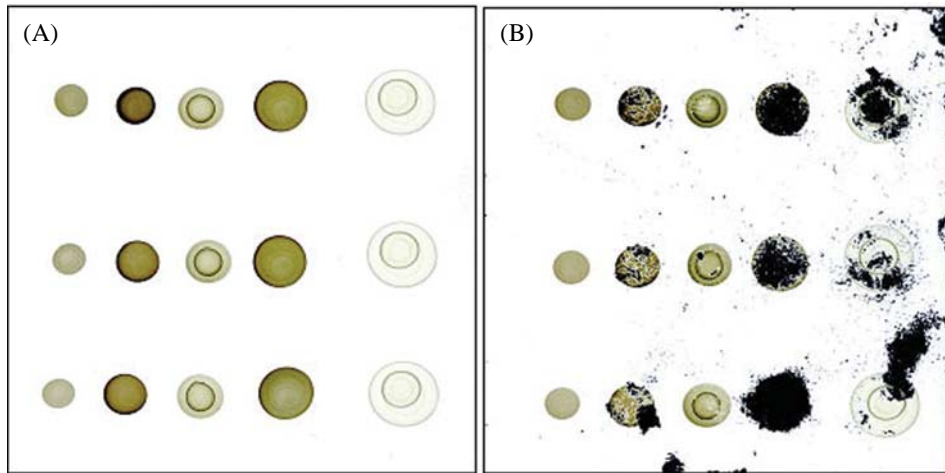


Fig. 4. Photographs of cellulose TLC plate used to feeding-stimulant experiment (A: before feeding, B: after feeding).

활성물질을 확인하기 위해 TLC (thin layer chromatography) plate (20×20 cm, 250 μm silica gel, Whatman)에 각 물질을 전개시킨 후 UV lamp (UVGL-58, UVP)를 이용하여 검출·동정하였다.

5. 섭식자극 생물실험

수용성 및 지용성 추출물을 이용한 섭식자극 생물실험도 세 개의 크기 그룹별로 나누어 실험하였다. 사용된 유리수조 (25×50×35 cm, W×L×H)는 안정된 실험환경을 위해 측면에 검정 차광막으로 빛을 차단하였다 (Fig. 3C). 크기별로 개체수는 예비실험을 통해 섭식자극 유무 확인에 알맞은 개체수인 L 그룹 4개체, M 그룹 6개체, S 그룹 40개체로 조절하여 수용하였고, 실험 실시 전 하루 동안 절식시킨 후 일몰시부터 다음 일출시까지 12시간 동안 섭식자극실험을 실시하였다. 수조의 해수순환은 병렬식 주수관을 이용하여 시간당 6회전이 되도록 조절하였다.

수용성추출물의 섭식자극 실험은 물에 용해되지 않게 수용성추출물을 1.5% soluble agar와 혼합한 후 Fig. 3A처럼 한 glass plate (20×20 cm) 위의 각 well에 다섯 종류의 해조류 추출물 시료를 떨어뜨려 냉장상태에서 굳힌 후 실험수조에 넣고 섭식자극 효과를 파악하였다 (Fig. 3A). 지용성 추출물의 섭식자극 실험은 다섯 종류의 해조류에서 추출된 총지질과 네 종류의 해조류에서 분별한 추출물 (Fraction 1~4)을 이용하여 각각 실험하였으며, cellulose를 입힌 TLC plate (20×20 cm; Avicel plate, Merck)에 떨어뜨려 흡착 건조시킨 후 실험수조에 넣고 섭식자극 효과를 파악하였다 (Fig. 3B).

섭식자극 효과의 유무는 Fig. 4와 같이 각 plate의 well

에 남겨진 치설활동 흔적을 판별하여 빈도수로 표시하였다. 수용성 추출물은 한 glass plate (Fig. 3A) 위 각 well의 섭식 흔적을 단순히 +, -로 표시하여 빈도수에 따라 Attraction Index (자극지수 AI)를 구하였다. 지용성 추출물도 TLC plate (Fig. 3B) 위 각 well의 섭식된 흔적을 보고 90% 이상, 50~90%, 10% 이하, 0%의 섭식자극으로 구분하였으며 각각 +++, ++, +, -로 표시하였다.

6. 자료분석

까막전복의 섭식선호도는 Tukey's HSD test를 사용하여 크기별 선호도 순위 (preference rank)와 순위집단을 분석하였다.

결 과

1. 단일선택 섭식실험과 크기별 섭식형태

단일선택 섭식실험은 S, M, L 그룹의 생체량 20g 당 섭식량으로 각 그룹의 섭식량과 선호도를 비교하였고 (Tables 2~4), 그 결과 S 그룹은 구멍갈파래 (*U. pertusa*)를 41.21 ± 12.03 g으로 가장 많이 섭식하였으며 다시마 (*L. japonica*), 미역 (*U. pinnatifida*), 팽쟁이모자반♂ (*S. horneri*♂), 불레기말 (*C. sinuosa*) 순으로 섭식량이 줄어들었고, 녹조류인 갈색대마디말 (*C. wrightiana*)과 청각 (*C. fragile*), 홍조류인 갈래곰보 (*M. papulosa*)는 전혀 선호하지 않았다 (Table 2). M 그룹은 다시마 (*L. japonica*)를 8.45 ± 2.51 g 섭식하여 가장 높은 섭식량을 나타내었고 미역 (*U. pinnatifida*)과 구멍갈파래 (*U. pertusa*) 순으로 섭

Table 2. Mean algal consumption weight of 7 replicates of S (small) group of *H. discus* (biomass=20 g) on 13 marine algae for 4 days in single-choice experiment and preference rank (Tukey's HSD test)

Algal species	Division	Consumption weight (g) (mean \pm SD)	Rank* p < 0.05
<i>Ulva pertusa</i>	Chlorophyta	41.21 \pm 12.03	a
<i>Laminaria japonica</i>	Phaeophyta	16.67 \pm 7.41	b
<i>Undaria pinnatifida</i>	Phaeophyta	16.06 \pm 13.98	bc
<i>Sargassum horneri</i> ♂	Phaeophyta	13.60 \pm 9.51	bcd
<i>Colpomenia sinuosa</i>	Phaeophyta	12.19 \pm 5.78	bcd
<i>Gelidium amansii</i>	Rhodophyta	4.46 \pm 1.49	cde
<i>Sargassum sagamianum</i>	Phaeophyta	3.29 \pm 1.50	de
<i>Sargassum horneri</i> ♀	Phaeophyta	3.09 \pm 0.67	de
<i>Ecklonia cava</i>	Phaeophyta	2.18 \pm 1.14	de
<i>Gelidium elegans</i>	Rhodophyta	2.07 \pm 0.83	de
<i>Cladophora wrightiana</i>	Chlorophyta	-0.39 \pm 0.21	e
<i>Codium fragile</i>	Chlorophyta	-0.52 \pm 3.31	e
<i>Meristotheca papulosa</i>	Rhodophyta	-2.28 \pm 2.02	e

*Preference rank: a=highest rank group, e=lowest rank group

Table 3. Mean algal consumption weight of 7 replicates of M (medium) group of *H. discus* (biomass=20 g) on 13 marine algae for 4 days in single-choice experiment and preference rank (Tukey's HSD test)

Algal species	Division	Consumption weight (g) (mean \pm SD)	Rank* p < 0.05
<i>Laminaria japonica</i>	Phaeophyta	8.45 \pm 2.51	a
<i>Undaria pinnatifida</i>	Phaeophyta	5.22 \pm 2.45	b
<i>Ulva pertusa</i>	Chlorophyta	4.60 \pm 1.38	bc
<i>Sargassum horneri</i> ♀	Phaeophyta	3.86 \pm 0.83	bc
<i>Sargassum horneri</i> ♂	Phaeophyta	3.42 \pm 1.51	bcd
<i>Colpomenia sinuosa</i>	Phaeophyta	2.63 \pm 1.66	cde
<i>Sargassum sagamianum</i>	Phaeophyta	1.44 \pm 0.64	def
<i>Gelidium elegans</i>	Rhodophyta	0.91 \pm 0.59	ef
<i>Ecklonia cava</i>	Phaeophyta	0.87 \pm 0.70	ef
<i>Gelidium amansii</i>	Rhodophyta	0.81 \pm 0.66	ef
<i>Cladophora wrightiana</i>	Chlorophyta	0.12 \pm 0.25	f
<i>Codium fragile</i>	Chlorophyta	0.06 \pm 0.33	f
<i>Meristotheca papulosa</i>	Rhodophyta	0.04 \pm 0.43	f

* Preference rank: a=highest rank group, f=lowest rank group

Table 4. Mean algal consumption weight of 7 replicates of L (large) group of *H. discus* (biomass=20 g) on 13 marine algae for 4 days in single-choice experiment and preference rank (Tukey's HSD test)

Algal species	Division	Consumption weight (g) (mean \pm SD)	Rank* p < 0.05
<i>Laminaria japonica</i>	Phaeophyta	10.24 \pm 1.38	a
<i>Ulva pertusa</i>	Chlorophyta	5.49 \pm 2.49	b
<i>Undaria pinnatifida</i>	Phaeophyta	4.79 \pm 2.01	b
<i>Sargassum horneri</i> ♀	Phaeophyta	4.34 \pm 1.06	b
<i>Sargassum horneri</i> ♂	Phaeophyta	3.44 \pm 1.99	bc
<i>Colpomenia sinuosa</i>	Phaeophyta	3.31 \pm 1.29	bcd
<i>Sargassum sagamianum</i>	Phaeophyta	1.81 \pm 0.71	cde
<i>Gelidium amansii</i>	Rhodophyta	0.94 \pm 0.73	de
<i>Gelidium elegans</i>	Rhodophyta	0.84 \pm 0.43	e
<i>Codium fragile</i>	Chlorophyta	0.09 \pm 0.30	e
<i>Cladophora wrightiana</i>	Chlorophyta	0.04 \pm 0.06	e
<i>Meristotheca papulosa</i>	Rhodophyta	-0.06 \pm 0.78	e
<i>Ecklonia cava</i>	Phaeophyta	-0.39 \pm 1.16	e

* Preference rank; a=highest rank group, e=lowest rank group

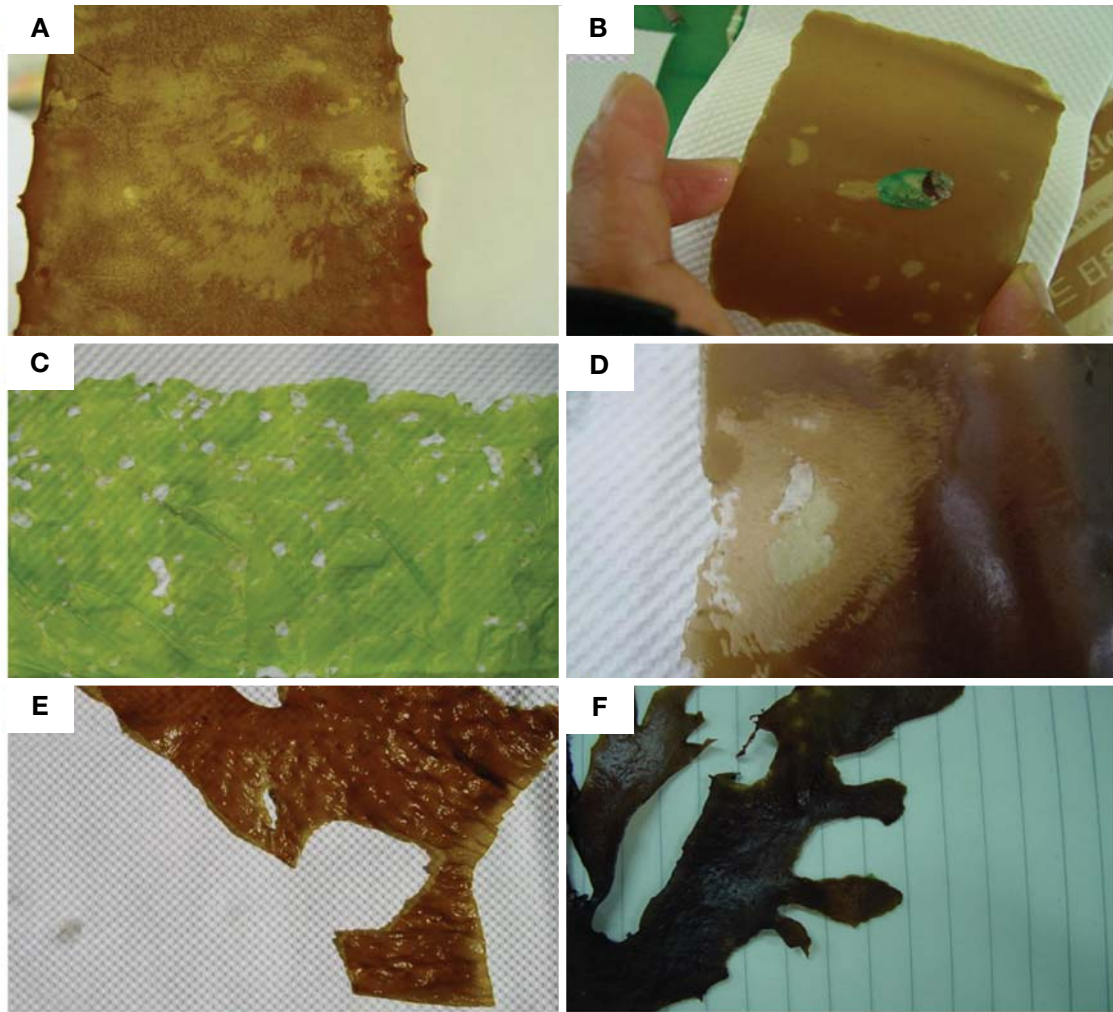


Fig. 5. Photographs of *Ecklonia cava* (A), *Laminaria japonica* (B), *Ulva pertusa* (C), fed by *Haliotis discus* Small group, *L. japonica* (D) fed by Medium group, and *Undaria pinnatifida* (E), *Meristotheca papulosa* (F) fed by Large group.

식하였다 (Table 3). L 그룹은 다시마 (*L. japonica*)를 가장 선호하여 10.24 ± 1.38 g을 섭식하였고 구멍갈파래 (*U. pertusa*), 미역 (*U. pinnatifida*), 팽생이모자반우 (*S. horneri* 우)을 각각 5.49 ± 2.49 g, 4.79 ± 2.01 g과 4.34 ± 1.06 g을 섭식하였다 (Table 4). 그러나 갈래곰보 (*M. papulosa*)와 감태 (*E. cava*)는 전혀 선호하지 않았다.

단일선택 섭식실험 후 크기별 해조류 표면의 섭식형태를 관찰한 결과, S 그룹은 감태 (*E. cava*; Fig. 5A)와 다시마 (*L. japonica*; Fig. 5B)의 표면을 주걱처럼 긁어먹었고, 구멍갈파래 (*U. pertusa*; Fig. 5C)는 표면에 여러 개의 작은 구멍을 만들면서 파먹었다. M 그룹은 다시마 (*L. japonica*; Fig. 5D)를 잘게 갈아먹었으며, L 그룹에서는 미역 (*U. pinnatifida*; Fig. 5E)과 갈래곰보 (*M. papulosa*; Fig. 5F)를 잘라먹어 표면적이 확연히 줄었다.

2. 다중선택 섭식실험

다중선택 섭식실험은 단일선택 실험에서 선호도가 높았던 다시마, 미역, 구멍갈파래와 제주도의 대표적인 대형 갈조류인 감태를 이용하여 S, M, L 그룹의 생체량 20 g 당 섭식량으로 비교하였다 (Fig. 6). 그 결과 S 그룹은 구멍갈파래 (*U. pertusa*)를 9.79 ± 3.38 g으로 가장 많이 섭식하였으며, 미역 (*U. pinnatifida*)과 다시마 (*L. japonica*)를 그 다음으로 섭식하였고 감태 (*E. cava*)는 상대적으로 가장 적었다 (Fig. 6 Small group). M 그룹은 미역 (*U. pinnatifida*)을 1.74 ± 1.60 g으로 가장 많이 섭식하였고 구멍갈파래 (*U. pertusa*)를 그 다음으로 섭식하였고, 다시마 (*L. japonica*)와 감태 (*E. cava*)는 상대적으로 적었다 (Fig. 6 Medium group). L 그룹은 다시마 (*L. japonica*)를 $6.27 \pm$

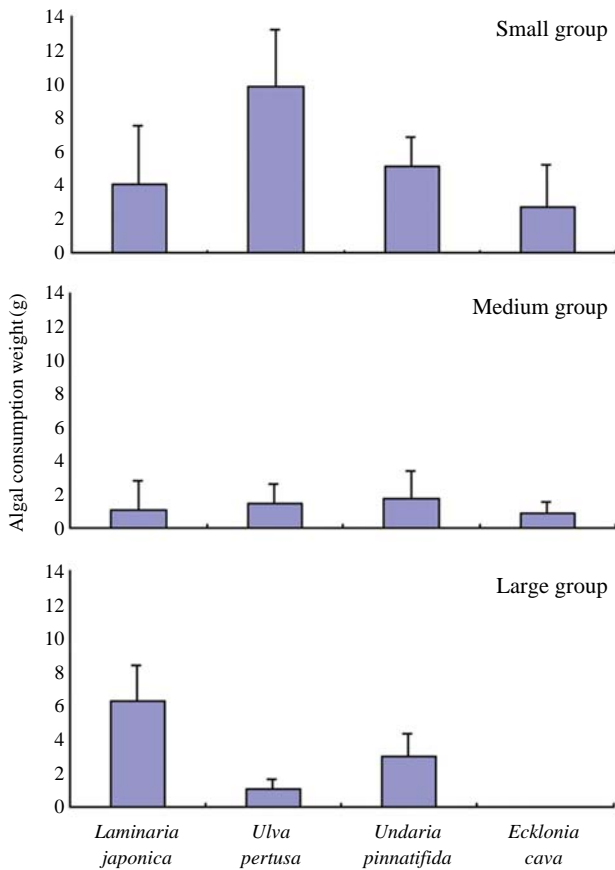


Fig. 6. Algal consumption weight (g) in multi-choice feeding experiment by *H. discus*. Data are means \pm SD of 7 replicates.

2.11 g으로 가장 많이 섭취하였고 미역 (*U. pinnatifida*)을 2.99 ± 1.37 g, 구멍갈파래 (*U. pertusa*)를 1.13 ± 0.57 g 순으로 섭취하였으며 감태 (*E. cava*)는 전혀 섭취하지 않았다 (Fig. 6 Large group).

3. 해조류의 수용성 및 지용성 구성 성분

해조류 5종의 수용성 추출물에 함유된 단백질을 정량한 결과 감태 (*E. cava*)가 2,345.4 mg으로 가장 많았고 다시마 (*L. japonica*)가 47.1 mg으로 가장 적었다 (Fig. 7A). 탄수화물은 구멍갈파래 (*U. pertusa*)가 5,114.4 mg으로 가장 많았고 다시마 (*L. japonica*)가 307.2 mg으로 가장 적었다 (Fig. 7A). 지용성 추출물인 총지질량은 비틀대모자반 (*S. sagamianum*)이 3,510 mg으로 가장 많았고 다시마 (*L. japonica*)가 802.5 mg으로 가장 적었다 (Fig. 7B). 해조류의 건조 중량은 감태 (*E. cava*)가 28.49 g으로 가장 많았고 다시마 (*L. japonica*)가 5.19 g로 가장 적었다 (Fig. 7C).

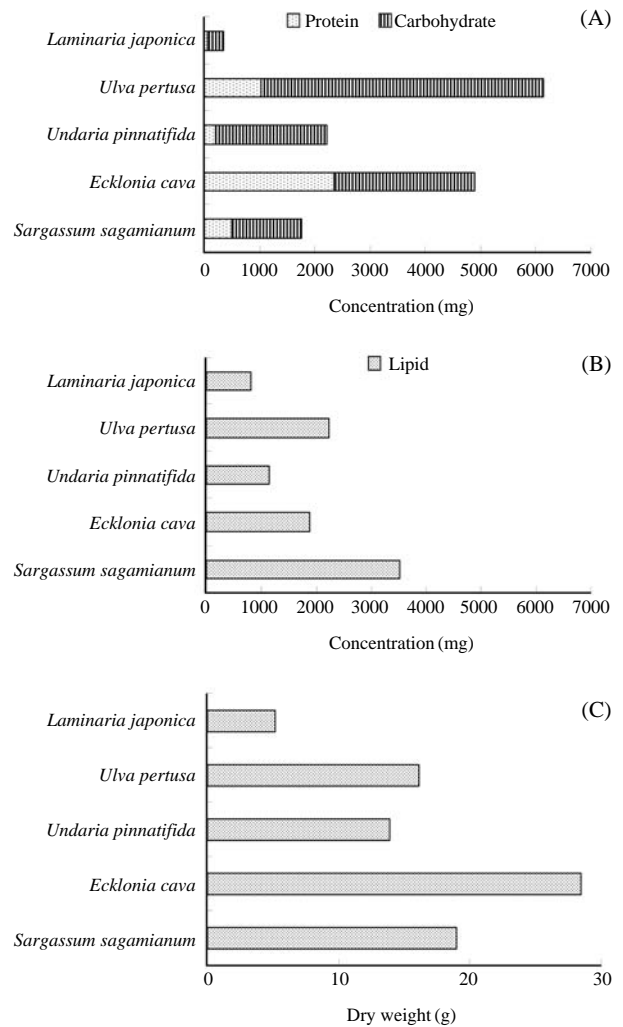


Fig. 7. Concentration of protein (mg), carbohydrate (mg), lipid (mg) and dry weight (g) detected from 200 g wet weight⁻¹ of five algal species (A: weight of protein and carbohydrate, B: weight of total lipid, C: dry weight).

4. 섭식자극 생물실험과 섭식자극 물질

수용성 추출물에 대한 섭식자극 효과의 유무를 파악한 결과, 모든 크기 그룹이 다시마 (*L. japonica*), 구멍갈파래 (*U. pertusa*), 미역 (*U. pinnatifida*)에 대하여 자극지수 (AI) 4 이상의 높은 값을 보였고, 단지 M 그룹이 미역 (*U. pinnatifida*)에서 2를 나타냈다 (Table 5). 그러나 감태 (*E. cava*)와 비틀대모자반 (*S. sagamianum*)에서는 1 이하의 낮은 값을 보였다 (Table 5).

총지질에 의한 지용성 추출물의 섭식자극 효과는 S 그룹이 구멍갈파래 (*U. pertusa*)에서 90% 이상의 높은 섭식자극을 나타내었고 다음으로 미역 (*U. pinnatifida*)과 다시마 (*L. japonica*)에서 50% 이상의 섭식자극을 보였다

Table 5. Feeding frequency (+, -) and Attraction Index (A. I.) of *H. discus* by feeding-stimulant experiment of water-soluble extract (replicate 1-5) from five algal species

Algal species	Size	Replicates					A. I.
		1	2	3	4	5	
<i>Laminaria japonica</i>	S	+	+	+	+	-	4
	M	+	+	+	+	+	5
	L	+	+	+	+	+	5
<i>Ulva pertusa</i>	S	+	+	+	+	+	5
	M	+	+	+	+	+	5
	L	+	+	+	+	+	5
<i>Undaria pinnatifida</i>	S	+	+	+	+	+	5
	M	-	-	+	-	+	2
	L	+	+	+	+	+	5
<i>Ecklonia cava</i>	S	-	-	-	-	-	0
	M	-	-	-	-	-	0
	L	-	-	-	-	-	0
<i>Sargassum sagamianum</i>	S	-	-	-	-	+	1
	M	+	-	-	-	-	1
	L	-	-	-	-	-	0

+: grazing, -: no grazing

Table 6. Feeding frequency (+, -) of *H. discus* of feeding-stimulant experiment by total lipid extract (replicate 1-7) from five algal species

Algal species	Size	Replicates						
		1	2	3	4	5	6	7
<i>Laminaria japonica</i>	S	+++	++	+	+++	-	+	-
	M	++	++	+	+	+	+	+
	L	+++	-	+	+	+++	++	+
<i>Ulva pertusa</i>	S	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+
	M	++	+++	++	+	+	+	++
	L	+++	-	-	++	+	+	+
<i>Undaria pinnatifida</i>	S	++	++	++	+++	+	-	+++
	M	+	++	+	++	+++	++	+
	L	-	-	+	+	++	++	+
<i>Ecklonia cava</i>	S	+	-	+	+	+	+	+
	M	+	+	-	++	-	+	+
	L	-	-	-	+	-	-	+
<i>Sargassum sagamianum</i>	S	-	-	-	-	-	-	-
	M	-	+	-	-	-	-	-
	L	-	-	-	-	-	-	-

+++ : grazing over 90%, ++ : grazing in 50~90%, + : grazing under 10%, - : no grazing

(Table 6). 반면 감태 (*E. cava*)는 섭식의 흔적이 있었으나 다른 해조류에 비해 10% 이하의 섭식자극을 보였고, 비틀대모자반 (*S. sagamianum*)에서는 섭식자극을 전혀 보이지 않았다 (Table 6). M 그룹은 구멍갈파래 (*U. pertusa*)와 미역 (*U. pinnatifida*)에서 50% 이상의 섭식자극을 보였고 (Table 6), 다시마 (*L. japonica*), 감태 (*E. cava*) 순으로 섭식자극이 줄어들었다. 반면 감태 (*E. cava*)는 대체적으로 10% 이하의 섭식자극을 보였지만 섭식하지 않은 경

우도 있었으며, 비틀대모자반 (*S. sagamianum*)에서는 섭식자극을 보이지 않았다 (Table 6). L 그룹은 다시마 (*L. japonica*)에서 2개 경우 90% 이상의 섭식자극을 보였고, 미역 (*U. pinnatifida*)과 구멍갈파래 (*U. pertusa*)에서는 대체적으로 50% 이하의 섭식자극을 보였다 (Table 6). 반면 감태 (*E. cava*)와 비틀대모자반 (*S. sagamianum*)은 전혀 섭식자극을 보이지 않았다 (Table 6).

섭식자극 효과가 없었던 비틀대모자반 (*S. sagamianum*)

Table 7. Feeding frequency (+, -) of *H. discus* of feeding-stimulant experiment by lipid fraction (F1-F4) extracted from four algal species

Algal species	Size	Lipid fraction			
		F1	F2	F3	F4
<i>Laminaria japonica</i>	S	-	-	-	+++
	M	-	-	+	++
	L	-	-	-	+++
<i>Ulva pertusa</i>	S	-	-	-	++
	M	-	-	+	+++
	L	-	-	-	+++
<i>Undaria pinnatifida</i>	S	-	-	-	++
	M	-	-	+	+++
	L	-	-	-	+++
<i>Ecklonia cava</i>	S	-	-	-	+
	M	-	-	+	++
	L	-	-	-	+++

+++ : grazing over 90%, ++ : grazing in 50~90%, + : grazing under 10%, - : no grazing

Table 8. Feeding-stimulant matters from fraction 4 (Table 7) extracted four algal species by identification using thin layer chromatography

Lipid	Algal species			
	<i>L. japonica</i>	<i>U. pertusa</i>	<i>U. pinnatifida</i>	<i>E. cava</i>
Compound lipid				
Monogalactosyl diglyceride	○	○		
Acylsteryl glycoside	○		○	○
Phosphaged acid		○	○	○
Neutrality lipid+Pigment	○	○	○	○
Glycolipid				
Sulfoquinovosyl diacylglycerol				○
Monoglycocol diglycerol			○	
Acylsterol glucoside	○		○	○
Phospholipid				
Phosphatidic acid				○
Lysophosphatidic acid				○

Expand solvent; diisobutyl ketone : acetic acid : water=40 : 25 : 4

을 제외한 나머지 해조류의 총지질의 분별 추출물에 대한 섭식자극 실험결과, 단순지질 성분인 Fraction 1과 2는 모든 해조류에서 섭식자극 효과가 없었고 (Table 7), Fraction 3은 M 그룹에서만 4 종 모두 10% 이하의 섭식자극을 보였다 (Table 7). 그러나 당지질과 인지질을 함유하고 있는 복합지질 성분인 Fraction 4에서는 감태 (*E. cava*)만 S 그룹에서 10% 이하 섭식자극을 보였고 그 외 모든 크기 그룹에서 50% 이상의 높은 섭식자극을 보였다 (Table 7).

섭식자극 효과가 가장 높은 Fraction 4에 대한 성분분

석 결과를 Table 8에 표시하였으며, 네 종의 모든 해조류가 중성지질과 색소를 함유하고 있었고, 두 종 이상의 해조류에서 공통적으로 복합지질인 Monogalactosyl diglyceride, Acylsteryl glycoside, Phosphaged acid 그리고 당지질인 Acylsterol glucoside가 검출되었다.

토 의

1. 크기별 섭식선호도 변화와 섭식형태

13종의 해조류 각각에 대한 단일선택실험에서 까막전복의 섭식량과 선호도 (preference rank in Tables 2~4)을 비교하면 S 그룹은 구멍갈파래를 가장 선호하여 섭식량이 압도적으로 많았고, M 그룹은 다시마, 미역, 구멍갈파래 순으로 선호하였고 갈조류인 감태, 홍조류인 우뚝가사리, 가는참우뚝가사리, 갈래곰보, 녹조류인 갈색대마디말, 청각은 섭식량이 1g도 되지 않아 선호하지 않는 것으로 판단된다. L 그룹은 M 그룹처럼 다시마를 가장 선호하였으며 감태와 갈래곰보는 전혀 섭식하지 않았고 구멍갈파래를 제외한 녹조류와 홍조류는 1g 이하의 섭식량을 보여 역시 선호하지 않는 것으로 생각된다. 또한 Tables 2와 4에서 선호도가 낮은 종들에 대한 섭식량은 음(-)의 값을 보여 실험구와 대조구의 해조류가 오히려 짧은 실험기간 중에도 무게가 증가한 결과를 보였다. 그러나 단일선택 섭식실험에서는 해조류 1종씩에 대한 섭식량과 선호도는 비교할 수 있지만, 실지 여러 종류의 해조류가 혼재하는 자연상태에서의 섭식선호도를 파악하기는 어렵다고 생각된다. 이를 보완하기 위해 단일선택 실험에서 선호도가 높았던 다시마, 미역, 구멍갈파래와 선호도는 낮았지만 제주도의 대표적인 대형 갈조류인 감태를 이용하여 다중선택실험을 실시하였다.

다중선택실험의 크기 그룹별 선호도변화를 살펴보면 S 그룹에서는 구멍갈파래를 선호하다가 M 그룹, L 그룹으로 성장할수록 미역과 다시마를 선호하는 것을 알 수 있었으며 미역은 크기 그룹에 관계없이 꾸준한 선호도를 나타내었고, 감태는 S 그룹에서 조금 선호하다가 성장할수록 선호하지 않는 것으로 나타났다. Han *et al.* (1986)은 까막전복 치패의 해조류 9종에 대한 먹이선택성 실험에서 미역, 미역쇠 및 구멍갈파래가 각각 24.5%, 18.8%, 14.5%로 나타났으며, 우뚝가사리가 4.5%로서 가장 낮았다고 보고하여, 본 실험에서 구멍갈파래와 미역이 S 그룹과 L 그룹에서 각각 가장 선호도가 높은 결과와 같았다. 따라서 제주도 해역에는 다시마가 서식하지

않기 때문에 자연 상태의 어린 까막전복은 구멍갈파래를 섭식하다가 크기가 성장하여 성체가 되면 주로 미역을 섭식하는 것으로 판단할 수 있다. 한편 제주에 서식하는 갈조류의 대표종인 감태는 전복이 성장하면서 점점 선호하지 않기 때문에 먹이원보다는 서식·생육장으로 이용된다고 생각된다.

크기별 까막전복의 치설활동이 확연하게 관찰된 해조류는 엽상이 넓은 다시마와 미역이었다. Kawamura *et al.* (2001)은 전복이 유생기를 거쳐 성장하면서 치설(radula)의 성장과 치아의 증가에 따라 굵어먹는 형태에서 얇아먹는 형태로 변하며, 성숙개체는 치아의 각도가 예리해지고 톱니모양으로 변해 잘라먹는 섭식형태로 전환된다고 보고하였다. 따라서 까막전복의 경우에도 S 그룹은 완전한 치설발달이 이루어지지 않아 해조류의 표면을 섭식하는 형태를 나타내었고, L 그룹에서는 해조류 엽상을 잘라먹는 섭식형태를 나타낸 것이라고 생각된다.

2. 추출물과 섭식자극

단일 및 다중선택 섭식실험 결과만으로 까막전복이 특정 해조류를 선호하는 이유에 대하여 설명할 수 없으며 해조류가 함유 또는 방출하는 화학적 성분이 섭식을 자극하는 것으로 판단된다. Paine and Vadas (1969)는 둥근성게 (*Strongylocentrotus purpuratus*, *S. franciscanus*)를 대상으로 섭식선호도를 조사한 결과 해조류의 에너지함량 (Kcal/ash-free dry weight)은 먹이의 선호순위와는 무관하며 오히려 함량이 낮은 다시마를 선호한다고 보고하였는데, 본 실험의 결과에서도 단백질 함량이 가장 낮은 다시마에 대한 섭식자극이 높았고, 오히려 단백질 함량이 가장 높은 감태에는 전혀 섭식자극이 없었다. 따라서 단백질과 같은 수용성 추출물은 섭식자극을 유도하는 중요한 물질이 아닌 것으로 생각된다.

반면 다시마, 구멍갈파래, 미역의 지용성추출물에 대한 섭식자극은 높았으며, 감태와 비틀대모자반은 섭식자극이 전혀 없었다. Taniguchi *et al.* (1991, 1992a, b, 1993)은 갈조류에는 폴리페놀화합물이 함유되어 참전복의 섭식을 저해한다고 보고하고 있어, 본 실험에서도 갈조류에 속하는 감태와 비틀대모자반의 경우 섭식자극 효과가 나타나지 않은 것은 이와 같은 섭식저해물질을 함유하고 있을 가능성도 있다고 생각된다.

3. 섭식자극 성분 요인

Harada *et al.* (1996)은 allspice에서 추출한 지용성물질인 essential oil에 함유된 β -elemene ($C_{15}H_{24}$)이 까막전복

의 유인에 효과적이었다고 보고하였으며, Kitagawa and Fusetani (1989)도 미역 (*Undaria sp.*)에서 추출한 지용성 물질 중 Digalactosyl diacylglycerol (DGDG)과 Phosphatidyl cholin (PC)같은 복합지질이 까막전복 치패의 섭식을 자극한다고 보고하였다. 본 연구의 결과에서도 복합지질 성분으로 이루어진 Fraction 4에 대한 섭식자극 효과가 가장 높게 나타나 이들 성분이 까막전복의 섭식을 유인·자극하는 것으로 생각되며, 특히 검출된 성분 중 해조류 두 종 이상에서 공통적으로 함유하고 있는 성분들이 복합적으로 까막전복의 섭식을 자극하는 효과를 나타내고 있다고 생각된다.

그러나 해조류는 계절과 생육장소에 따라 함유된 성분 조성이 변화하고 엽체의 부위별로도 조성의 차이가 있어 (Ishii *et al.* 1980; Nishide *et al.* 1988), 한 시점에 채집된 해조류로 이루어진 실험의 결과로는 까막전복의 성장에 따른 섭식활동을 단정 짓기에는 무리가 있다. 또한 해조류가 포식을 당하면 손상된 부위에서 방어물질을 분비하는 기작(secondary chemical defense)이 있다고 생각되므로 향후 이에 대한 연구가 필요하다고 생각된다.

결 론

단일·다중선택 섭식실험의 결과 S 그룹은 구멍갈파래를 선호하고 M 그룹과 L 그룹은 다시마와 미역을 선호하고 있었다. 이런 결과는 해조류의 수용성 및 지용성 추출물의 섭식자극 실험과 같은 결과를 보였다. 즉 수용성 추출물은 크기 그룹에 관계없이 다시마, 구멍갈파래, 미역에서 섭식자극을 보이고 있지만 감태와 비틀대모자반에서는 섭식자극을 보이지 않았다. 지용성 추출물도 다시마, 구멍갈파래, 미역에 대하여 섭식자극 효과를 보였다. 그러나 수용성 추출물보다는 지용성 추출물이 섭식자극에는 더 높은 효과를 보이고 있다고 생각되며, 특히 복합지질 성분이 까막전복의 섭식을 유인·자극하는 것으로 생각된다.

사 사

이 논문은 2013년 제주대학교 학술진흥연구비 지원사업에 의하여 출판되었음. 아울러 본 연구를 위한 실험 공간과 재료를 제공해 주신 제주특별자치도 해양수산연구원께 감사의 말씀을 드립니다.

REFERENCES

- Arrontes J. 1990. Diet, food preference and digestive efficiency in intertidal isopods inhabiting macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 139:231-249.
- Daume S, S Brand-Gardner and WJ Woelkerling. 1999. Preferential settlement of abalone larvae: diatom films vs. non-geniculate coralline red algae. *Aquaculture* 174:243-254.
- Dubois M, KA Gilles, JK Hamilton, PA Rebers and F Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28:350-356.
- Faulkner DJ. 1992. Marine natural products. *Nat. Prod. Rep.* 9: 323-364.
- Fenical W. 1982. Natural products chemistry in the marine environment. *Science* 215:923-928.
- Fleming AE. 1995. Growth, intake, feed conversion efficiency and chemosensory preference of the Australian abalone, *Haliotis rubra*. *Aquaculture* 132:297-311.
- Folch JM, GH Lees and S Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226:497-509.
- Gribble GW. 1994. Natural organohalogens. *J. Chem. Educ.* 71: 907-911.
- Han SJ, JE Lee, BG Kim, EO Kim and KY Yang. 1986. On the food values of nine kinds of marine algae on the young abalone *Haliotis discus* Reeve. *Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Inst. Korea* 39:127-133. (in Korean)
- Harada K, T Miyasaki, S Kawashima and H Shiota. 1996. Studies on the feeding attractants for fishes and shellfishes. XXIV. Probable feeding attractants in allspice *Pimenta officinalis* for black abalone *Haliotis discus*. *Aquaculture* 140: 99-108.
- Hay ME. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62: 739-750.
- Hay ME. 1996. Marine chemical ecology: what's known and what's next? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 200:103-134.
- Ishii T, Y Suzuki, M Matsuba and T Koyanagi. 1980. Determination of trace elements in marine organisms - III Distribution of trace elements in marine algae. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 46:185-189. (in Japanese)
- Ishikawa M, G Izawa and T Omori. 1987. Annual variations of elemental quantities in brown sea algae hiziki *Hizikia fusiforme*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 53:853-859.
- Jeong SC, YJ Jee and PW Son. 1994a. Indoor tank culture of the abalone *Haliotis discus hannai* I. Effects of tank shape and stocking density on the growth of young abalone. *J. Aquacul.* 7:77-87. (in Korean)
- Jeong SC, YJ Jee and PW Son. 1994b. Indoor tank culture of the abalone *Haliotis discus hannai* II. Effects of diets on the growth of young abalone. *J. Aquacul.* 7:77-87. (in Korean)
- Ji YJ, SK Yoo, S Rho and SH Kim. 1988. The stocking density and growth of young abalone *Haliotis discus hannai* Ino cultured in the Hanging net cage. *Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Inst. Korea* 42:59-69. (in Korean)
- John DM, SJ Hawkins and JH Price. 1992. *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Oxford University Press, New York, 570 p.
- Kawamura T, H Takami, RD Roberts and Y Yamashita. 2001. Radula development in abalone *Haliotis discus hannai* from larva to adult in relation to feeding transitions. *Fish. Sci.* 67: 596-605.
- Kim JH and RE DeWreede. 1996. Distribution and feeding preference of a high intertidal Littorinid. *Bot. Mar.* 39:561-569.
- Kitagawa I and N Fusetani. 1989. *Chemical Signal of Marine Organisms*. Kodansha, Tokyo, Japan 204 p.
- Lee YP and SY Kang. 2001. *A catalogue of the seaweeds in Korea*. Jeju National University Press, Jeju, 662 pp. (in Korean)
- Lee YP. 2008. *Marine algae of Jeju*. Academy Press, Seoul, 477 pp. (in Korean)
- Littler MM and DS Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am. Nat.* 116:25-44.
- Lowry OH, NJ Rosenbrough, AL Farr and RJ Randall. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193:265-275.
- McConnell OJ and W Fenical. 1977. Halogen chemistry of the red alga *Asparagopsis*. *Phytochemistry* 16:367-374.
- Nishide E, Y Kinoshita, H Anzai and N Uchida. 1988. Distribution of hot-water extractable material, water-soluble alginate and alkali-soluble alginate in different parts of *Undaria pinnatifida*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54:1619-1622. (in Japanese)
- Norton TA, SJ Hawkins, NL Manley, GA Williams and DC Watson. 1990. Scraping a living: a review of littorinid grazing. *Hydrobiologia* 193:117-138.
- Ochiai Y, T Katsuragi and K Hashimoto. 1987. Proteins in three seaweeds, "Aosa" *Ulva lactuca*, "Arame" *Eisenia bicyclis*, and "Makusa" *Gelidium amansii*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 53:1051-1055.
- Paine RT and RL Vadas. 1969. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnol. Oceanogr.* 14:710-719.
- Pyen CK. 1970. Studies on the propagation of abalone. *Bull. Korea Fish. Soc.* 3:177-186. (in Korean)

- Rho S, CK Park and CK Pyen. 1974. Studies on the propagation of the abalones (I) The spring spawning of *Haliotis discus hannai* INO in the adjacent seas of Yeosu. Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Inst. Korea 13:77-92. (in Korean)
- Son MH, JU Lee, MW Park, HK Lim, DJ Kim and HG Hwang. 2009. State of optimal rearing technique on the abalone (*Haliotis discus hannai*) juvenile. Kor. J. Fish. Aquat. Sci. 42:621-627. (in Korean)
- Steneck RS and L Watling. 1982. Feeding capabilities and limitations of herbivorous molluscs: a functional group approach. Mar. Biol. 68:299-319.
- Steneck RS. 1986. The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17:273-303.
- Taniguchi K, J Yamada, K Kurata and M Suzuki. 1993. Feeding-deterrents from the brown alga *Dictyopteris undulate* against the abalone *Haliotis discus hannai*. Nippon Suisan Gakkaishi 59:339-343. (in Japanese)
- Taniguchi K, K Kurata and M Suzuki. 1991. Feeding-deterrent effect of phlorotannins from the brown alga *Ecklonia stolonifera* against the abalone *Haliotis discus hannai*. Nippon Suisan Gakkaishi 57:2065-2071. (in Japanese)
- Taniguchi K, K Kurata and M Suzuki. 1992a. Feeding-deterrent activity of some laminariaceos brown algae against the ezo abalone. Nippon Suisan Gakkaishi 58:577-581. (in Japanese)
- Taniguchi K, K Kurata and M Suzuki. 1992b. Feeding-deterrent activity of diterpenes from the brown alga *Dilophus okamurai* against the abalone *Haliotis discus hannai*. Nippon Suisan Gakkaishi 58:1931-1936. (in Japanese)
- Taniguchi K, Y Akimoto, K Kurata and M Suzuki. 1992c. Chemical defense mechanism of the brown alga *Eiseniabi cyclis* against marine herbivores. Nippon Suisan Gakkaishi 58:571-575. (in Japanese)
- Uchida K, G Kawamura, T Kasedou, T Onoue and V Archdale. 2010. Chemoreception in the abalone *Haliotis discus hannai* (Ino) and its role in inducing feeding. Nippon Suisan Gakkaishi 76:185-191. (in Japanese)
- Watson DC and TA Norton. 1985. Dietary preferences of the common periwinkle, *Littorina littorea* (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 88:193-211.
- Worm B, HK Lotze, C Boström, R Engkvist, V Labanauskas and U Sommer. 1999. Marine diversity shift linked to interactions among grazers, nutrients and propagule banks. Mar. Ecol. Prog. Ser. 185:309-314.

Received: 7 August 2013

Revised: 31 October 2013

Revision accepted: 26 November 2013