creative commons

COMMONS DEED

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

dCollection

농학석사 학위논문

고도와 먹이 가용성이 곤줄박이(*Sittiparus varius*)의 번식 지표와 먹이 이용에 미치는 영향

The effect of elevation and food availability on the breeding performance and diet use of Varied Tits (*Sittiparus varius*)

2020 년 2 월

서울대학교 농업생명과학대학원

산림과학부 산림환경학 전공

김 은 정

고도와 먹이 가용성이 곤줄박이(*Sittiparus varius*)의 번식 지표와 먹이 이용에 미치는 영향

The effect of elevation and food availability on the breeding performance and diet use of Varied Tits (*Sittiparus varius*)

지도교수 이 우 신

이 논문을 농학석사 학위논문으로 제출함
2020년 2월

서울대학교 농업생명과학대학원
산림과학부 산림환경학 전공

김 은 정

김은정의 농학석사 학위논문을 인준함
2020년 2월

위 원 장 _____ 박 일 권 _____ (인)

부위원장 _____ 이 우 신 _____ (인)

위 원 _____ 어 수 형 _____ (인)

초 록

조류의 번식 성공은 생물적·비생물적 요인에 따른 환경 변화의 영향을 받으며, 서로 다른 번식 전략을 이용해 환경 변화에 적응하거나 이로부터 오는 제약을 만회하게 된다. 고도와 먹이 가용성은 생활사적 변화를 결정하는 주요 환경 변수로 번식 전략과 번식 지표의 변화를 유발하게 되며, 서로 동일한 번식 지표에 대하여 작용한다. 따라서 본 연구는 고도와 먹이 가용성이 국내의 대표적 산림성 조류인 곤줄박이(*Sittiparus varius*)의 번식 생태에 미치는 영향과 상대적 중요성을 파악하고자 하였다. 이를 위해 전라남도 광양에 위치한 백운산에서 2016년부터 2019년까지 서로 다른 고도에서 번식한 곤줄박이의 고도에 따른 한배산란수, 부화유조수, 이소유조수, 유조의 이소 시 몸무게의 경향을 파악하였다. 또 2019년에는 분변 수집망(frass trap)을 통해 번식기 곤줄박이의 주요 먹이인 나비목 유충의 가용량을 조사하였으며, 곤줄박이 유조의 혈액에서 탄소와 질소 안정성 동위원소의 비율을 분석하여 각 먹이원의 이용 비율을 추정하여 먹이 가용성에 따른 나비목 유충 이용 비율과 유조의 이소 시 몸무게의 경향을 파악하였다.

총 248개 둥지에서 번식한 105쌍에 대한 조사 결과, 곤줄박이의 한배산란수와 부화유조수는 고도에 따른 유의한 변화가 나타나지 않았다. 반면 각 둥지 당 고도가 증가할수록 이소유조수는 감소하다 증가하는 양상을 보였으며, 이소몸무게는 증가하다가 다시 감소하는 형태를 보였다. 먹이 가용량을 파악한 결과, 연구 대상지 내 나비목 유충 의 추정 생물량은 78.54-485.62 mg/day·㎡였으며, 번식 시기에 따라 이용할 수 있는 나비목 유충 가용량 간 차이는 크게 나타났다. 안정성 동위원소 비율 분석을 통해 유조는 나비목 유충을 주 먹이원으로 이용하며, 대체먹이원으로 메뚜기목을 이용하는 것을 확인하였으며,

유조의 먹이 이용에서 나비목 유충 이용 비율은 나비목 유충 가용량과 유의한 선형적 관계를 보이지 않았다. 유조의 이소 시 몸무게 또한 나비목 유충 가용량, 나비목 유충 이용 비율에 대하여 유의한 선형적 관계를 보이지 않았다.

백운산에서 번식하는 곤줄박이에서 주요 먹이의 가용성에 따른 번식 지표의 변화는 나타나지 않았으며, 이는 먹이 가용성이 부족한 환경에서 부모의 투자와 추가적인 노력을 통해 상대적으로 많은 양의 나비목 유충을 유조에게 급이함으로써 먹이 가용성의 영향은 상쇄될 수 있기 때문으로 판단된다. 반면 고도에 따라 곤줄박이의 번식 지표가 변하는 현상을 확인하였으며, 이는 고도에 의한 환경 조건이 번식에 불리하게 작용할 경우 곤줄박이는 많은 수의 유조를 양육해내기보다 유조의 이소 시 질을 높이는 것으로 해석되었다. 본 연구 결과는 곤줄박이의 번식 지표 변화에 먹이 가용성보다 고도의 효과가 더 크게 작용함을 확인하였으며, 특히 고도의 경향이 단순한 선형으로 나타나지 않는다는 결과는 산림성 조류의 번식 지표가 비생물적·생물적 요인에 대하여 비선형적인 경향을 가질 수 있음을 보여준다. 곤줄박이의 번식 생태는 고도와 먹이 가용성뿐만 아니라 다양한 비생물적·생물적 요인에 의해 복합적인 영향을 받을 것이므로, 곤줄박이의 번식 생태와 산림생태계의 역할을 이해하기 위해서는 향후 더 다양한 환경에서 번식하는 사례를 추가 수집하고 분석함으로써 복합접인 요인을 함께 고려하는 연구와 모니터링이 필요할 것으로 보인다.

주요어 : 고도, 먹이 가용성, 번식 전략, 번식 지표, 먹이 이용, 곤줄박이
학　번 : 2018-22100

목 차

Ⅰ. 서 론 1
1. 연구 배경 1
2. 연구 목적 4

Ⅱ. 연 구 사 5
1. 고도와 조류의 번식 생태 5
2. 먹이 가용성과 조류의 번식 생태 7
3. 곤줄박이에 대한 연구 10

Ⅲ. 재료 및 방법 12
1. 연구 대상종 12
2. 연구 대상지 14
3. 연구 방법 19
3.1 인공새집을 이용한 번식 조사 19
3.2 고도에 따른 번식 지표 변화 20
3.3 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 유조의 건강도 변화 21
3.3.1 나비목 유충 생물계절성 및 가용량 조사 21
3.3.2 안정성 동위원소 분석을 위한 잠재적 먹이원 및 혈액 수집 24
3.3.3 안정성 동위원소 시료 전처리 및 안정성 동위원소 분석 27
3.3.4 안정성 동위원소 혼합 모델을 이용한 먹이원 비율 추정 29
3.3.5 유조의 건강도 30
3.3.6 통계 분석 31

IV. 결 과 33
1. 고도에 따른 번식지표 변화 33
2. 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 유조의 건강도 변화 37
2.1 나비목 유충 생물계절성 및 가용량 37
2.2 안정성 동위원소 분석 및 먹이원 비율 추정 39
2.3 나비목 유충 가용량과 유조의 먹이 이용 간 관계 43
2.4 유조 건강도와 나비목 유충 가용량 및 먹이 이용 간 관계 46

V. 고 찰 49
1. 고도에 따른 번식지표 변화 49
2. 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 유조의 건강도 변화 52

VI. 종합 고찰 55

VII. 결 론 57

인용문헌 60

Abstract 76

List of Tables

Table 1. The description of study sites in different elevation..... 18
Table 2. Collected and analyzed samples of potential prey species for stable isotope analysis. 26
Table 3. Generalized linear mixed model to explain the effect of Lepidoptera (larvae) availability and estimated proporation of Lepidoptera (larvae) in diet on the weight of fledglings. Rate indicates the Lepidoptera (larvae) proportion of nestling's diet, while Biomass (mg/day·㎡) represents the avperaged food availability in one nest during breeding season. Nestlings represents the number of hatched nestlings in each nest and Nest ID was used as random effect. 32
Table 4. Result of Kruskal-Wallis test of clutch size, the number of hatched nestlings and fledglings, and fledglings' weight..... 34
Table 5. Carbon and nitrogen stable isotope values of Varied Tit (whole bloods), potential prey species 40
Table 6. Result of generalized linear mixed model on the effect of averaged food availability (Biomass) and the number of hatched nestlings in each nest (Nestling) on the proportion of lepidoptera(larvae) in the nestling's diet 44
Table 7. Top five models according to the Akaike's Information Criterion adjusted for small sample sizes(AICc) about the effect of the averaged food availability (Biomass) and the Lepidoptera proportion of nestling's diet (Rate), and the number of hatched nestlings in each nest (Nestling) on the weight of fledglings. Nest ID was used as random effect. ΔAICc, AICc weight, and degree of freedom (df) are given for each model 47

Table 8. Averaged model (ΔAICc <2) for the effect of the averaged food availability (Biomass), the Lepidoptera proportion of nestling's diet (Rate), and the number of hatched nestlings in each nest (Nestling) on the weight of fledglings..... 48

List of Figures

Figure 1. Varied Tits (*Sittiparus* varius) incubating its eggs in a nest box (left), and bringing caterpillars to its nestlings (right)..... 13

Figure 2. Location of four study sites in Mt. Baegunsan: 200m,400m, 800m, and 1,000m above sea level..... 16

Figure 3. Two grids showing the arrangement of artificial nestboxes in stalled at 800m elevation. Each intersection of grids is a position of an installed artificial nestbox. 17

Figure 4. Locations of frass traps (yellow trianlges) and artificial nestboxes (white circles) at 800m study stie in 1 ha..... 23

Figure 5. The number of clutch size (a) and the number of hatched nestlings (b) by elevation (m). Size and color of point means the number of nest which has the same cluth size and the number of hatched nestlings..... 35

Figure 6. The number of fledgling (a) and the weight of fledgling (b) by elevation (m). Size and color of point means the number of nest which has the same number of fledglings (a). The black line is a regression line of generalized additive model (GAM) and the grey band means a 95% confidence interval range..... 36

Figure 7. Change in the biomass of Lepidoptera (larvae) during the breeding season of Varied Tit (*Sittiparus varius*). Yellow point represents an averaged biomass of Lepidopetra (larvae) when a breeding nest at 800m elevation in 2019 has 13-day-old nestlings. Black line is regression line of GAM and dashed line is 95% confidence interval range..... 38

Figure 8. Distribution of carbon and nitrogen stable isotope values of Varied Tits (grey circle), and their potential prey species: Araneae

(black circle), Lepidoptera (larvae) (black triangle), Lepdioptera (moth) (black square), and Orthoptera (black cross). Discrimination rate is applied to carbon, nitrogen stable isotope values of potential prey species. 1.7‰ and 2.4‰ were added to carbon and nitrogen stable istope values of potential prey species, respectively 41

Figure 9. Scaled posterior density plot of the proportion of diet on Varied Tit nestlings at 800m elevation in 2019. Each black, grey, light grey, and white graph indicates density of the proportion of Lepidoptera (moth), Araneae, Orthoptera, Lepidoptera (larvae) 42

Figure 10. Scatter plot of the averaged food availability and the proportion of lepidoptera (larvae) in the nestling's diet. Each point represents a nestling's value..... 45

Ⅰ. 서 론

1. 연구 배경

조류의 번식은 다음 세대를 유지하기 위한 필수적인 과정으로 개체군을 형성하는데 바탕이 된다(Gill 2006; Comizzoli et al. 2009). 또한 개체의 번식 성공은 해당 개체가 더 많은 자손을 퍼뜨릴 수 있게 해주며 개체군 내에서는 각 개체의 번식 성공 여부가 개체군의 성장과 감소를 결정하게 된다. 이러한 번식 성공 여부는 위도, 고도, 기온, 먹이 가용성 등 생물적·비생물적 요인에서 오는 환경 변화의 영향을 받는 것으로 나타났으며(Moreau 1994, Badyaev 1997, Birkhead et al. 1983, Brooke 1978), 조류는 이러한 환경 변화에 대해 서로 다른 번식 전략을 이용해 적응하며 이로부터 오는 제약을 만회하게 된다(Badyaev 1997). 조류의 번식 생태에 영향을 주거나 번식 성공을 제한하는 생물적·비생물적 요인에 관한 연구는 꾸준히 이루어져 왔으나(Cody 1966; Brooke 1978; Birkhead et al. 1983; Bears et al. 2009) 서로 다른 요인 간의 상호관계와 각 요인이 번식 생태에 미치는 영향에 대한 상대적인 중요성은 아직 밝혀진 바가 적다(Schemske 2002; Chase & Leibold 2003).

산림생태계에서 고도의 변화는 기온, 생물계절성, 식생 등의 변화를 일으켜 작은 공간 규모 내에서도 큰 환경적 구배를 형성한다(Cody 1966; Badyaev 1997). 고도가 높아질수록 낮은 고도에 비해 평균 기온이 낮아지며, 번식 시기가 지연돼 번식 기간이 상대적으로 짧아지고, 생물계절성의 변화로 먹이 가용성에도 영향을 미치게 된다(Johnston 1954). 따라서 고도가 높아질수록 환경적 제약이 더 크게 작용해 번식 성공에도 영향을 미치게 되어 높은 고도에 서식하는 종은 낮은 고도에

서식하는 종과는 다른 번식 전략을 이용해 생애 전체의 번식 성공을 높이게 된다(Badyaev 1997; Badyaev & Ghalambor 2001). 선행 연구 결과 낮은 고도에 서식하는 종은 상대적으로 생식능력(fecundity)을 높여 상대적으로 많은 한배산란수를 가지며, 높은 고도에 서식하는 종은 적은 한배산란수를 가지는 대신 유조의 양육에 투자하여 유조의 이소 시 몸무게와 건강도 등 이소 시 유조의 질(quality)을 높이는 것으로 나타났다(Krementz & Handford 1984; Badyaev 1997). 다양한 고도에서 번식하는 종의 경우, 고도에 따라 서로 다른 환경을 마주하게 되므로 고도의 영향은 다른 고도에 서식하는 종 간뿐만 아니라 종 내에서도 작용할 수 있다. 따라서 종 내의 고도별 번식 전략의 변화가 나타나며(Dunmire 1960; Zammuto & Millar 1985), 이러한 고도별 번식 전략의 차이로 종 내에서 한배산란수, 이소유조수, 이소 시 몸무게 등의 번식 지표의 변화가 나타날 것으로 보인다.

번식기 동안 부모가 유조에게 급이하는 먹이의 양과 질은 유조의 질을 결정하는 것으로 알려져 있어(Pollock et al. 2017) 부모의 번식 성공과도 밀접하게 연관된다(Seki & Takano 1998; Naef-Daenzer et al. 2000). 그러나 온대지역 산림성 조류의 경우, 양질의 먹이원이 항상 풍부하게 제공되는 것은 아니므로(Perrins 1976) 유조에게 제공하는 먹이와 번식 성공 여부는 먹이 가용성(food availability)의 시공간적 변화에 따라 달라지게 된다. 따라서 먹이 가용성은 부모에게 번식 시기와 장소의 결정 및 번식 투자 정도에 대한 정보를 제공하여(Martin 1987) 번식 성공 여부를 결정하는 중요 요인 중 하나로 작용하게 된다(Noordwijk et al. 1995; Verboven et al. 2001). 먹이 가용성이 낮아질 경우 유조에게 제공할 먹이를 찾기 어려워(Perrins 1976; Garnett 1981) 이를 만회하기 위해 부모가 먹이를 구하는 데 더 많은 노력을 투자하거나 그렇지 못할 경우 유조의 건강도와 번식 성공의 저하를 야기할 수 있다(Seki & Takano 1998). 또한 먹이 가용성에 따라 한배산란수, 포란기, 육추기 등 번식 지표가 변하는 것으로 나타나(Martin 1996) 이는 한 해의 번식기뿐만 아니라 조류의 전반적인

생활사에도 영향을 미쳐 먹이 가용성에 따른 번식 지표의 일정한 경향이 나타날 것으로 판단된다(Ruffino et al. 2014).

최근 기후 변화와 같은 급격한 환경 변화에 따른 개체군 변동(dynamic)과 탄력성(resilience)을 이해하기 위해서는 조류의 번식 생태와 번식 성공을 결정하는 생물적·비생물적 요인에 대한 연구를 통해 각 요인의 영향 파악이 필요하다(Chevin et al. 2010). 특히 고도와 먹이 가용성은 서로 다른 환경에 서식하는 개체군 간의 생활사적 변화를 결정하는 주요 환경 변수이며(Cody 1966; Berven 1982; Badyeave 1997) 이에 따라 번식 전략과 번식 지표 간 차이가 발생하게 된다. 그러나 고도와 먹이 가용성이 서로 동일한 번식 지표에 대하여 함께 작용하므로 한 요인의 효과가 다른 요인에 의해 상쇄되거나 두 요인이 함께 작용해 더 큰 번식 지표의 변화를 야기할 수 있다. 따라서 이러한 복합적인 요인에 의한 번식 지표의 변화를 파악하기 위해서는 동일한 서식지 내에서 각 요인에 대한 영향 파악이 필요할 것으로 보인다.

2. 연구 목적

본 연구에서는 국내 산림에 폭넓게 분포하는 소형 산새이자 텃새인 곤줄박이(*Sittiparus varius*)를 대상으로 고도와 먹이 가용성에 따른 번식 지표와 먹이 이용의 변화를 살펴봄으로써 고도와 먹이 가용성이 곤줄박이 번식 생태에 미치는 영향 파악을 목적으로 하였다.

이를 위해 1) 일반화 비선형 혼합 모델을 이용해 고도에 따른 한배산란수, 부화유조수, 이소유조수, 이소몸무게의 경향을 파악하였으며, 먹이 가용성의 영향을 보고자 2) 나비목 유충의 분변량을 통하여 나비목 유충의 생물 계절성과 가용량을 조사하였고, 3) 탄소, 질소 안정성 동위원소 분석을 통해 유조의 이용 먹이원을 정량적으로 파악하였다. 마지막으로 4) 일반화 선형 혼합 모델을 이용하여 먹이 가용량 변화에 따른 유조의 먹이 이용과 유조의 건강도의 변화를 파악하였다.

II. 연 구 사

1. 고도와 조류의 번식 생태

서로 다른 고도에서 번식하는 종은 상대적으로 작은 공간 규모의 변화로부터 매우 다른 환경 조건을 마주하게 되며(Bears et al. 2009) 다른 환경에 서식하는 종이나 개체군 간 광범위한 생활사적 변화를 나타나게 된다(Martin & Wiebe 2004; Zammuto & Millar 1985). 열대지역에서는 적응 가능한 환경이 온대지역보다 더 제한된 고도에서 형성되어 열대지역에서 번식하는 종은 온대지역의 종보다 번식하는 고도의 범위가 더 좁은 것으로 나타났다(Ghalambor et al. 2006). 넓은 고도 범위에 분포하는 일부 종에서는 개체 간 경쟁을 통해 선호하는 고도를 차지하기도 하나(Pearson & Rohwer 1998), 선호하는 특정 고도가 없이 다양한 고도에서 번식하는 종은 생애 전체의 번식 성공을 높이기 위해 고도별 다른 생활사 및 번식 전략을 채택하게 된다.

Cody (1966)는 환경의 변화가 적고, 안정적일수록 적은 한배산란수를 가지므로 높은 고도에서의 예기치 못한 기상 변화와 개체군 밀도 감소, 먹이 가용성의 제한으로 인해 고도가 높아질수록 한배산란수가 커질 것이라고 주장하였다. 그러나 고도의 증가로 인한 환경 변화는 유조의 생존에 불리하게 작용해(Clutton-Brock 1991) 부모는 새끼를 돌보고, 양육하는 데 더 많이 투자하게 되어 Cody (1966)의 주장과는 다른 결과를 갖는 것으로 나타났다. Sandercock et al. (2005a, b)은 같은 속의 뇌조(*Lagopus* spp.)가 낮은 고도에서는 생식능력을 높여 많은 한배산란수를 가지며, 높은 고도에서는 번식을 적게 하는 대신 부모의 생존율을 높이는 생활사적 특징의 변화를 갖는 것으로 확인하였다. Bears et al. (2009)는 Dark-eyed Junco (*Junco hyemalis*)의 서로

다른 두 고도에서의 번식 생태 변화를 파악한 결과, 높은 고도에서 번식을 위한 생식 구조의 발달이 지연되고 번식 기간이 짧아짐을 확인하였으며 적은 수의 유조를 양육하는 대신 낮은 고도보다 유조의 질이 좋은 것으로 나타났다. Badyaev & Ghalambor (2001)는 고도 차이에 따른 부모의 생존율 차이는 나타나지 않았으나, 높은 고도에서 번식할 경우 유조의 수에서 유조의 질로 번식 투자의 이동이 나타남을 확인하였다. 이런 선행연구를 통해 조류는 고도에 따라서 서로 다른 번식 전략을 이용하여 번식 지표의 변화가 나타나며, 같은 종일지라도 서로 다른 고도에 서식할 경우 이러한 번식 전략과 번식 지표의 변화가 나타날 것으로 보인다. 또한 종 내에서도 종 간 나타나는 번식 전략과 유사한 전략을 이용하게 될 경우 고도가 높아질수록 한배산란수와 이소유조수가 감소하지만, 유조의 이소 시 질이 높아지는 번식 지표의 변화가 일어날 것으로 예상된다.

2. 먹이 가용성과 조류의 번식 생태

먹이 가용성의 시공간적 변화는 조류의 먹이 이용, 번식 시기, 번식 성공을 결정하는 요인으로 작용해(Martin 1987 ;Noordwijk et al. 1995) 먹이 가용성과 번식 시기, 번식 성공 간의 관계를 파악하기 위한 연구가 이루어져 왔다(Holmes & Schultz 1986; Siikamäki 1998; Johnson & Sherry 2001; Crawford et al. 2006). Seward et al. (2014)는 Northern Weathear (*Oenanthe oenanthe*)를 대상으로 번식기 동안 일부 집단에 먹이를 추가로 제공하여 먹이 가용성에 따른 번식 지표의 변화를 살펴본 결과, 실험군과 대조군 간 한배산란수, 부화유조수, 이소유조수의 차이는 나타나지 않았으나 실험군에서 대조군보다 유조의 몸 크기가 더 크고 다음 번식기에 돌아오는 유조수가 많은 것으로 나타났다. Parasitic Jaeger (*Stercorarius parasiticus*)에 대한 연구에서도 먹이 가용성이 높을수록 번식 성공률이 높아지는 것으로 확인되었다(Davis et al. 2005). Perrins (1970)와 Verhulst & Tinbergen (1991)는 시기적으로 늦게 번식한 둥지의 이소유조수와 유조의 이소 후 생존율(recruitment rate)이 낮은 것은 번식 시기에 따른 먹이 가용성의 차이 때문일 것으로 예측하였다. 그러나 Hipfner (1997)는 실험을 통해 번식 시기에 따른 번식 성공률의 감소가 항상 나타나는 것은 아니며 부모에 의해 먹이 가용성의 영향이 상쇄될 수 있다고 주장하였다. 따라서 먹이 가용성의 영향은 종, 번식 단계, 환경 등에 따라 다르게 작용하는 것으로 나타나 이를 파악하기 위해 지속적인 연구가 필요하다고 판단된다.

박새류는 유조에게 나비목 유충(Lepidopteran larvae)을 주 먹이원으로 급이하나(Perrins 1991; Naef-Daenzer et al. 2000; Wilkin et al. 2009) 나비목 유충은 개엽 시기에 맞춰 부화해 어린잎을 섭식하며 점차 많아지다가 번데기로 변태하면서 줄어들게 되어 제한된 기간에만 이용할 수 있다(Perrins 1976; Visser et al. 2006; Smith et al.

2011). 또한 박새류는 부화 시 솜털만 나 있을 뿐 눈도 뜨지 않고 걸을 수 없어 어미의 보살핌이 절대적으로 필요한 만성성 조류(altricial bird)이자 6개 이상의 많은 한배산란수를 갖는다. 때문에 유조를 양육하고 먹이를 구하는 데 많은 노력이 필요하여(Perrins 1991, Tinbergen & Dietz 1994) 나비목 유충의 가용성은 박새류의 번식 시기와 번식 성공을 결정하는 주요 요인으로 작용하게 된다(Lack 1950; Högstedt 1980; Seki & Takano 1998). 유조를 성공적으로 양육하기 위해서는 나비목 유충이 풍부한 시기에 번식을 하는 것이 유리하며 특히 유조의 먹이 최대 요구 시기와 먹이원의 최대 발생 시기를 맞추는 것이 중요한 것으로 확인되었다(Hinks et al. 2015). 유조의 먹이 최대 요구 시기를 먹이원의 최대 발생 시기에 맞추지 못할 경우, 나비목 유충량 감소로 인해 나비목 유충을 대체할 다른 먹이원을 유조에게 급이하여 유조의 건강도, 이소율 등 번식 성공에 부정적인 영향을 끼치는 것으로 나타났다(Verboven et al. 2001; Tremblay et al. 2003; Visser et al. 2006).

먹이 가용성이 박새류 번식 생태에 미치는 영향을 파악하기 위해서는 먹이 가용량과 유조의 먹이 이용 변화를 함께 파악해 먹이 가용성-먹이 이용-번식 생태 간의 전체론적인 접근(holistic approach)이 필요하다(Pollock et al. 2017). 그러나 대부분의 선행 연구에서는 먹이 가용성이나 유조의 먹이 이용 등 한 요인과 번식 생태 간의 관계만을 다루었다(Siikamaki 1998; Johnson & Sherry 2001; Crawford et al. 2006; Heiss et al. 2009; Seward et al. 2014; Glądalski et al. 2015). 또한 유조에게 급이한 먹이를 파악하기 위한 카메라 촬영과 목줄을 이용한 먹이 회수법(칼라메소드; collar method) 등 기존의 연구 방법은 당시의 짧은 기간 동안 이용한 먹이원을 과대 또는 과소 평가하거나(Votier et al. 2001), 관찰자의 눈에 띄는 특정 먹이원으로의 편향된 측정이 이루어질 수 있다(Curri et al. 1996; Margalida et al. 2005). 따라서 먹이 가용성과 박새류 번식 생태 간 관계를 파악하기 위해 유조에게 급이한 먹이의 정확하고, 정량적인

파악과 전체론적인 접근의 적용이 필요할 것으로 보인다(Royama 1966; Kelly 2000; Inger & Bearhop 2008).

3. 곤줄박이에 대한 연구

곤줄박이는 참새목(Passeriformes) 박새과(Paridae)에 속하는 소형 산새로, 다른 박새류와 함께 전국적으로 폭넓게 분포하며 한국에서 쉽게 볼 수 있는 텃새이다. 이들은 산림생태계의 1차 및 2차 소비자로서 먹이 활동을 통해 종자 산포(Fujita & Takahashi 2009)와 산림성 곤충의 개체군을 조절(Dickson et al. 1979)하며 종자와 열매를 비롯한 식물성 먹이, 곤충과 각종 무척추동물, 상위 포식자로 이어지는 영양단계에서 중요한 연결고리의 역할을 수행한다. 또한 곤줄박이는 국내의 주요 산림에 우점하기 때문에 곤줄박이의 생태 연구는 산림 생태계의 구조와 기능 및 생태계 서비스를 유지하는 데 큰 역할을 하게 된다(Gaston & Fuller 2008; Sorte et al. 2017). 그러나 곤줄박이는 우리나라를 포함해 일본과 중국 일부에 서식하며 동아시아에 제한적으로 분포하고 있어(Mckay et al. 2014; Gosler et al. 2019) 다른 박새류에 비해 연구된 바가 적다.

곤줄박이는 분포의 특성상 많은 연구가 일본에서 이루어졌으며, 곤줄박이의 종자 산포(Sakakibara 1989), 행동권 (Higuchi 1976)과 세력권 (Higuchi 1976; Yamaguchi & Kawano 2001), 인공 먹이 급이(supplement food)에 따른 개체군 및 번식 쌍 내 유대 관계(pair bond)의 변화(Nakamura & Kubota 1998), 박새류 간 상호작용 및 종간 차이(Urata & Ueda 2003; Mizutani &Hijii 2002; Nomi et al. 2017), *S.v.varius*를 포함한 아종(*S.v.sunsunpi, S.v.namiyei, S.v.orii* 등)의 번식 차이(Higuchi 1976; Higuchi & Momose 1981)등 다양한 생태적 특성이 연구되었다. 국내에서 이루어진 곤줄박이의 번식 생태 연구로는 번식기 박새류와 곤충 및 식물의 상호 작용에 관한 연구(박찬열 2001), 박새류 유조의 성장률에 미치는 요인(조현준 2013), 부모의 몸 상태(body condition)에 따른 번식 행동 차이(탁성준 2017), 원격무선추적을 이용한 곤줄박이의 이소 직후 행동권에 대한

연구(김성열 외 2018) 등이 있다.

고도에 따른 곤줄박이 번식 생태 변화에 대한 국내 연구에 따르면, 이종구(2008)는 지리산에서 고도별 곤줄박이의 산란 시기, 알 크기와 한배산란수, 시간당 급이율을 비교하여 알 크기는 고도에 따른 차이를 보이지 않았으나 고도가 높아짐에 따라 한배산란수는 감소하고 첫 산란일이 늦어짐을 확인하였다. 또한 고도가 높아짐에 따라 부모의 급이율이 증가하는 경향을 보였으며 이는 고도에 따른 먹이 크기의 감소로 인한 것임을 확인하였다. 김동민과 오홍식(2013)은 한라산에 서식하는 박새류의 고도에 따른 번식생태의 변화를 확인한 결과 고도에 따른 산란일의 지연이 나타났으나, 한배산란수, 부화 성공률, 이소 성공률의 고도에 따른 경향은 나타나지 않았으며 미기후 요인과 먹이원 등의 추가적인 조사를 통해 보다 명확한 고도의 영향 파악의 필요성을 제시하였다.

곤줄박이 유조의 먹이 이용에 대한 연구는 일본에서 Eguchi (1979)와 Mizutani & Hijii (2002)가, 국내에서는 Won et al. (1965)에 의해 이루어졌다. Eguchi (1979)와 Mizutani & Hijii (2002)가 카메라를 이용하여 곤줄박이 유조의 연령에 따른 먹이 이용 변화를 관찰한 결과, 곤줄박이는 연령에 관계없이 주로 나비목 유충을 이용하는 것으로 나타났으며 Eugchi (1979)는 곤줄박이가 나비목 유충의 대체 먹이원으로 거미목을, Mizutani & Hijii (2002)는 메뚜기목을 대체 먹이원으로 이용함을 확인하였다. 국내에서는 칼라메소드(collar method)를 이용하여 곤줄박이는 주로 나비목 유충을 유조에게 급이하나 연령이 높아짐에 따라 거미목 등 다른 곤충의 비율이 높아짐을 확인하였다(Won et al. 1965). 위의 연구는 곤줄박이 유조의 먹이 이용에 대한 단순 파악만이 이루어졌으며, 연구에 따라 연령별 먹이 이용의 변화가 다르게 나타난 것은 서식지, 먹이 가용성 등 환경 요인의 차이 때문으로 보여 환경 변화에 따른 먹이 변화와 이에 따른 곤줄박이의 번식 생태를 파악하기 위해서는 추가적인 연구가 필요할 것으로 보인다.

III. 재료 및 방법

1. 연구 대상종

연구 대상종인 곤줄박이는 참새목 박새과에 속하며 국내 산림에 폭넓게 분포하는 소형 산새이자 텃새이다. 곤줄박이는 나무구멍에 둥지를 트는 2차 수동성 조류(secondoary cavity nester)로 인공새집을 이용해 번식 생태를 연구하기에 용이하며(Figure 1), 다양한 고도와 환경에서 서식하고 번식기의 나비목 유충 가용성이 번식에 중요한 영향을 미치는 것으로 알려져 있어 고도와 먹이 가용성 변화에 따른 번식 생태를 파악하기에 적합하다. 다른 박새류와 함께 국내에서 쉽게 볼 수 있는 종으로 국내 산림생태계를 구성하며, 산림생태계의 구조와 기능 및 서비스를 유지하는 데 중요한 역할을 담당하고 있음에도 불구하고(Gaston & Fuller 2008) 동아시아에 제한적으로 분포하고 있어 다른 박새류에 비해 연구된 바가 적다. 따라서 본 연구를 통해 곤줄박이의 고도와 먹이 가용성에 따른 번식 지표 변화를 파악함으로써 곤줄박이의 번식 생태를 이해할 수 있을 것으로 보인다.

Figure 1. Varied Tits (*Sittiparus* varius) incubating its eggs in a nest box (left), and bringing caterpillars to its nestlings (right)

2. 연구 대상지

본 연구의 대상지는 한반도 남쪽에 위치한 전라남도 광양에 위치한 백운산 지역(35° 07' 01.18" N, 127° 36' 10.43" E)으로 섬진강을 사이에 두고 지리산과 남북으로 위치해 있다. 백운산의 산림 면적은 9.74km² 이며, 조사기간 동안 연평균 기온은 12.3℃, 평균 총강수량은 2,060mm이다(기상청 2019). 신갈나무(*Quercus mogolica*)와 졸참나무(*Quercus serrata*)가 대표적인 군집을 이루고 고로쇠나무(*Acer puctum* var.*mono*), 층층나무(*Cornus controversa*) 등의 군집이 국지적으로 형성되어 있으며, 온대 낙엽활엽수림(temperate deciduous forest)에 속한다. 1993년에 자연생태계보전지역으로 지정되었으며, 1946년도에 서울대 남부학술림으로 지정되면서 다른 산림에 비해 자연 식생이 잘 보존되어있다.

인공새집 설치 지역은 백운산의 서울대 남부학술림 내 고도 200m, 400m, 800m, 1,000m인 4개 조사구이다(Figure 2). 전체 조사구에 설치된 인공새집은 총 248개로 각 조사구에 48개(6×8 grid)의 인공새집이 새집 간 간격이 15-20m가 되도록 설치되어있으며 800m 조사구는 먹이 가용성의 영향을 파악하고자 임도를 기준으로 양쪽에 각각 48개(6×8 grid), 56개(7×8 grid)씩 설치하였다(Figure 3).

각 조사구 별 상층부와 하층부 식생을 살펴본 결과, 1,000m 조사구의 상층부에는 신갈나무가 하층부에는 산철쭉(*Rhododendron yedoense* f. *poukhanense*), 노린재나무(*Symplocos sawafutagi*), 당단풍나무(*Acer pseudosieboldianum*)가 우점하고, 800m 조사구는 상층부에 신갈나무, 비목(*Lindera erythrocarpa*), 쪽동백(*Styrax obassis*)이, 하층부에는 비목, 산철쭉, 쪽동백이 우점하고 있다. 400m 조사구의 상층부는 굴참나무(*Quercus variabilis*)와 졸참나무가

하층부는 비목이 우점하고 있으며, 200m 조사구 상층부는 굴참나무가 하층부는 산철쭉과 쇠물푸레(*Fraxinus sieboldiana*)가 우점하고 있다(Table 1).

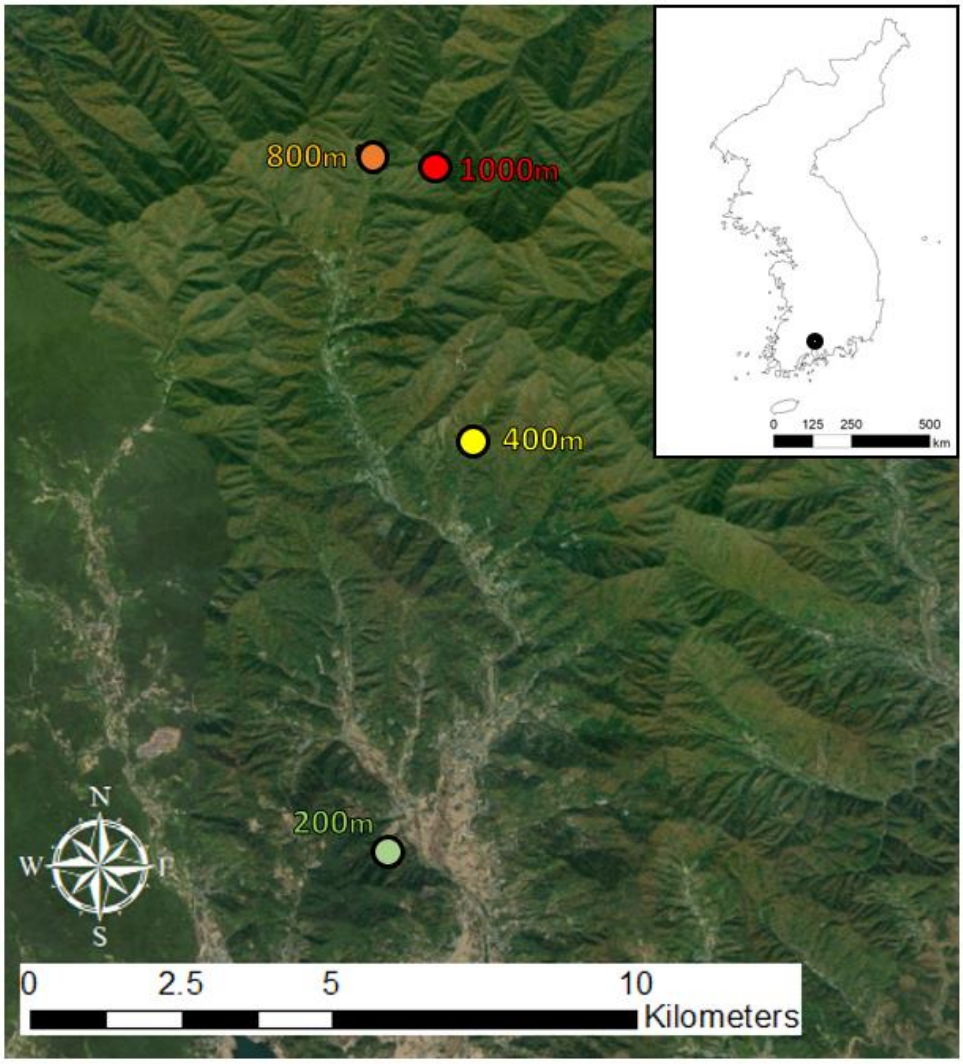

Figure 2. Location of four study sites at Mt. Baegunsan: 200m,400m, 800m, and 1,000m above sea level.

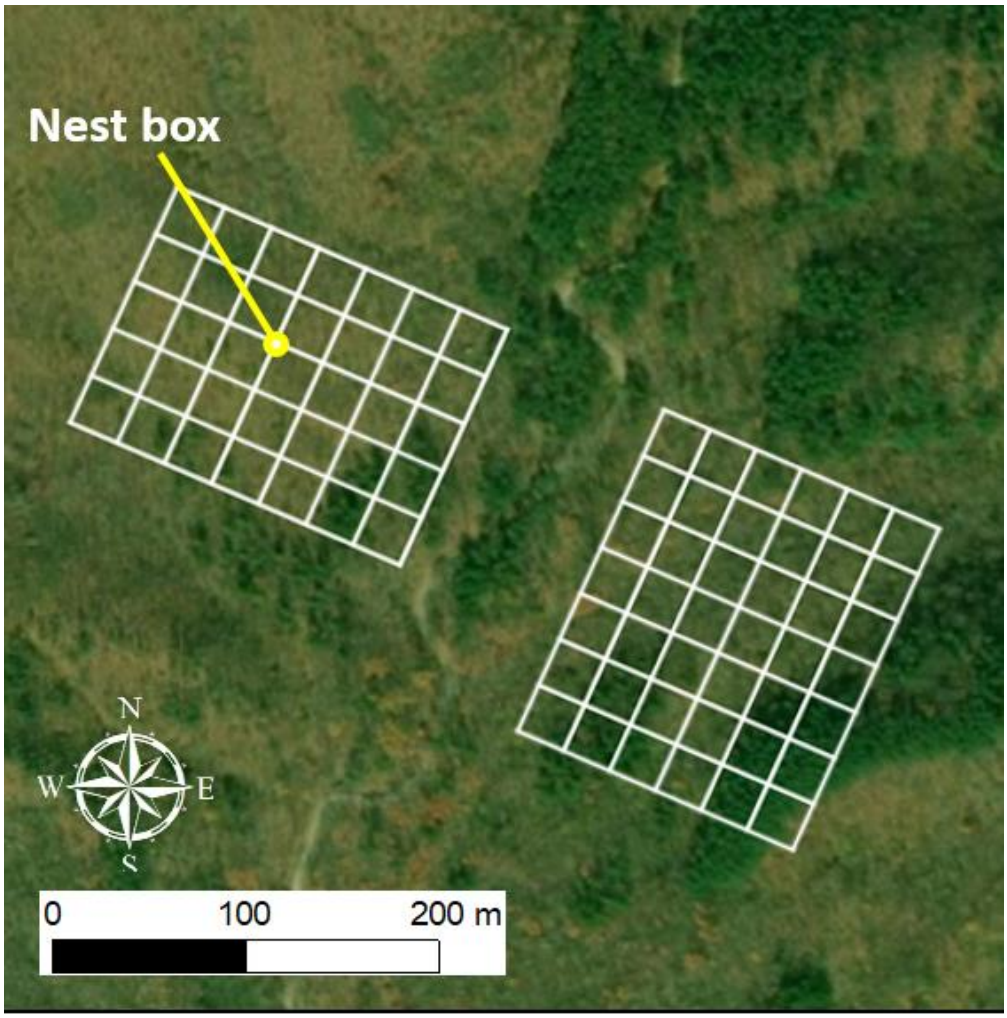

Figure 3. Two grids showing the arrangement of artificial nestboxes in stalled at 800m elevation. Each intersection of grids is a position of an installed artificial nestbox.

Table 1. The description of study sites in differenct elevation.

Parameter	200m	400m	800m	1000m
Latitude	N 35° 01' 50.58"	N 35° 04' 53.69"	N 35° 07' 1.09"	N 35° 06' 57.16"
Longitude	E 127° 36' 18.68"	E 127° 37' 2.89"	E 127° 36' 9.69"	E 127° 36' 41.50"
Elevation (m)	115-186	398-452	729-858	1,024-1,064
Dominant tree	*Quercus variabilis*	*Quercus variabilis* *Quercus serrata*	*Quercus mogolica* *Lindera erythrocarpa* *Styrax obassis*	*Quercus mogolica*
Dominant shrub	*Rhododendron yedoense* f. *poukhanense* *Fraxinus sieboldiana*	*Lindera erythrocarpa*	*Lindera erythrocarpa* *Rhododendron yedoense* f. *poukhanense* *Styrax obassis*	*Rhododendron yedoense* f.*poukhanense*

3. 연구 방법

3.1 인공새집을 이용한 번식 조사

2018년은 전체 조사구에 대하여 곤줄박이의 번식기인 3월 말부터 7월 초까지 일주일 간격으로 곤줄박이 번식 조사를 실시하여 번식 고도에 따른 번식 지표 변화를 파악하였다. 2019년은 전년도와 동일한 시기 및 간격으로 800m 조사구에서 번식 조사를 진행하였으며 먹이 가용성에 따른 번식 경향을 파악하기 위해 번식 조사와 함께 나비목 유충 가용성 조사를 추가적으로 실시하였다. 조사 기간 중 번식을 시작한 둥지는 일련의 번식 과정(둥지 및 산좌 형성, 포란, 부화 등)을 기록하였으며, 하루에 한 개씩 산란한다는 가정하에(Perrins 1965) 인공새집을 확인한 날의 알 갯수로부터 산란 시작시점을 추정하였다. 정확한 부화일과 부화 유조수를 확인하기 위해 한배산란수가 완성되고 포란을 시작한 지 12일이 된 시점부터 인공새집을 매일 방문하여 부화일과 부화한 유조수를 파악하였다. 부화일과 부화유조수를 확인한 후에는 간섭을 최소화하기 위해 이전과 동일하게 일주일 간격으로 확인하며 포식, 번식 포기 등의 번식 상황을 확인하였다. 곤줄박이 유조는 평균적으로 14-15일령 이후에 이소하기 때문에 이소한 유조수는 14-15일령 이후 번식 조사에서 인공 새집에 남아 있는 유조 사체 수를 통해 파악하였다.

3.2 고도에 따른 번식 지표 변화

2018년과 2019년 번식 조사를 통해 얻은 한배산란수, 부화유조수, 이소유조수, 첫 산란일, 이소 시 유조 몸무게와 함께 2016년과 2017년에 실시된 백운산 장기생태 모니터링 자료를 이용하여 고도에 따른 번식 지표 변화를 파악하였다.

각 번식지표에 대하여 정규성 검정을 실시하였으며 한배산란수, 부화유조수, 이소유조수, 산란일, 이소 시 유조 몸무게 모두 정규분포를 따르지 않아 고도에 따른 번식지표 변화의 경향을 파악하는데 일반화 비선형 모델(general additive model: GAM; mgcv package)을 이용하였다(Wood 2019). 2016-2019년도의 번식지표에 대하여 크러스칼-왈리스 검정(Kruskal-Wallis test)을 실시하여 연도에 따른 번식지표의 유의한 차이를 확인하였으며 연도 간 유의한 차이를 보일 경우 임의 효과에 년도가 포함된 일반화 비선형 모델을 이용하였다. 한배산란수, 부화유조수, 이소유조수는 고도를 고정 효과로 두었으며, 이소 시 유조 몸무게는 같은 둥지의 유조 간 독립적이지 않으며 둥지의 부화유조수에 영향을 받을 수 있기 때문에 고도와 부화유조수를 고정 효과로, 둥지 번호를 임의 효과로 지정하였다. 각 모델의 고정 효과인 고도에 대한 p 값(p-value)이 0,05이하일 경우 고도에 따른 번식지표의 경향이 유의하다고 판단하였다.

3.3 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 유조의 건강도 변화

3.3.1 나비목 유충 생물계절성 및 가용량 조사

나비목 유충은 번식기 동안 유조에게 급이하는 주 먹이원으로(Perrins 191; Naef-Daenser et al. 2000), 나비목 유충의 가용성은 박새류의 번식 시기와 번식 성공을 결정하는 주요 요인으로 작용하게 된다(Lack 1950). 본 연구에서는 2019년 번식 시기 동안 나비목 유충의 발생 기간, 최대 발생 시기 등 나비목 유충의 생물계절성 및 가용성을 조사하기 위해 분변 수집망(frass trap)을 이용하다. 나비목 유충의 분변량은 유충량과 높은 상관관계를 가져(Seki & Takano 1998), 나비목 유충량의 최대 발생시기, 시기적 변화 등의 생물계절적 특징을 파악하기에 적합하다(Perrins 1965; Van Balen 1973; Tinbergen 1960). 또한, 나뭇가지를 수집하거나(branch sampling) 나뭇가지를 쳐서(beating) 나비목 유충을 직접 수집하는 방법에 비해 조사하기 용이하며 잦은 빈도로 조사가 가능하기 때문에(Zandt 1994) 본 연구는 나비목 유충의 분변량으로부터 생물량(Biomass)을 추정하여(Tinbergen & Dietz 1994) 나비목 유충의 생물계절성과 가용성을 파악하였다.

분변 수집망은 다공성 재질의 천(felt)을 이용하여 직경 50cm의 원뿔 형태로 제작되었으며, 1ha 당 18개(3×6 grid) 씩 총 36개의 분변 수집망을 설치하여 분석에 이용하였다(Seki & Taka 1998; Figure 4). 나비목 유충의 분변 수집은 대상지 내 첫 번식 둥지의 산란일 이후인 4월 중반부터 모든 번식이 종료된 7월 초까지 3-4일 간격으로 실시하였다. 비가 오는 경우 분변이 녹아 나비목 유충량이 과소 평가될 수 있어(Southwood 1978) 비가 온 직후에 수거된 샘플을 제외하고 총 3-7일 간격의 12회 분을 이용하였다. 1㎜ 크기의 체를 이용하여 수집된 표본에서 잎, 잔 가지, 곤충 사체 등 크기가 큰 잔해물을 제거한 뒤 현미경을 통해 300㎛ 이상의 나비목 유충의 분변을 분류하였다. 분류된

분변을 60도로 48시간 동안 건조시킨 뒤, 분석용 전자 저울(오차 0.05mg)을 이용하여 분변 건중량을 측정하였으며 측정된 건중량을 각 표본의 수집간격으로 나누어 mg/day·㎡의 값으로 환산하였다(Seki & Takano1998; Zandt 1994; Hinks et al. 2015). 나비목 유충은 기온에 민감하게 반응하기 때문에 온도의 영향을 포함한 아래의 식(Tinbergen & Dietz 1994)을 이용하여 나비목 분변량으로부터 유충의 생물량을 추정하였다.

$$\text{Biomass}(\text{mg/day}\cdot\text{㎡}) = 24.38\times F - 0.767\times F\times T$$

(F: Weight of frass(mg/day·㎡), T: Temperature(℃))

위 생물량 추정에 이용된 온도는 1회 표본이 수집된 기간의 평균 온도로 인공새집에 설치된 소형 온도계(Thermochron iButton DS1921G-F5; Maxim Integrated products; USA)에서 측정된 값을 이용하였으며, 분변 수집시작일과 수거일의 평균 날짜에 추정된 나비목 유충 생물량을 갖는다고 가정하였다.

나비목 유충 생물량의 시기적 변화를 파악하기 위하여 R version 3.6.2 (R core team 2019) 프로그램에서 gamm4 package (Wood & Scheipl 2017)의 일반화 비선형 모델을 이용하였다. 독립변수로 분변 수집 시작일과 수거일의 평균 날짜를 이용하였으며, 4월 1일을 1일로 하는 율리우스 적일(積日, Julian date)로 평균 날짜를 계산하였다. 같은 조사지 내에 있더라도 발생할 수 있는 분변 수집망 간의 분변량 차이를 고려하여 분변을 임의 효과로 지정하였다. 추정된 생물계절성에서 나비목 유충의 생물량이 0이상인 기간을 나비목 유충의 발생 기간으로, 가장 높은 생물량을 갖는 시기를 나비목 유충의 최대 발생 시기로 선정하였다. 또한 유조가 이용할 수 있는 나비목 유충 가용량은 유조가 부화한 날로부터 안정성 동위원소 분석을 위해 혈액을 채취한 13일령까지 각 일자의 나비목 유충 생물량을 평균하여 계산하였고 같은 둥지 내의 유조들은 동일한 시기 동안 자라기 때문에 같은 나비목 유충 가용량 값을 갖게 된다.

Figure 4. Locations of frass traps (yellow trianlges) and artificial nestboxes (white circles) at 800m study site in 1 ha

3.3.2 안정성 동위원소 분석을 위한 잠재적 먹이원 및 혈액 수집

화학 원소는 양성자 수는 같지만 중성자 수가 다른 동위원소를 갖고 있으며 그 중 방사성 붕괴를 일으키지 않고 자연에 존재하는 동위원소를 안정성 동위원소라고 한다(Rounick & Winterbourn 1986). 안정성 동위원소는 양성자 수가 같은 화학원소와 동일한 화학적 특성을 갖지만 서로 다른 질량수(mass number)차이로 화학적 반응에서 동위원소 간의 비율 차이를 형성하게 된다(Inger & Bearhop 2008). 이러한 과정을 동위원소 식별(isotopic discrimination)이라고 하며 식별 효과에 의해 생물체마다 서로 다른 안정성 동위원소 비율을 갖게 되어 이를 통해 이용 먹이원을 추론할 수 있다(Inger & Bearhop 2008). 또한 생물체 내에서 조직에 따라서도 안정성 동위원소 비율이 다른 속도로 합성 및 대체 되기 때문에 다양한 조직을 이용하여 원하는 시기에 소비자가 이용한 먹이원의 파악이 가능하다(Hobson & Clark 1992). 또한 적은 양(약 1mg)으로도 분석이 가능해 본 연구에서는 곤줄박이 유조의 혈액을 이용하여 안정성 동위원소 분석을 실시함으로써 먹이 이용을 파악하였다.

곤줄박이는 주 먹이원으로 나비목 유충을 이용하지만, 나비목 유충이 부족할 경우 다른 곤충 먹이원을 이용하는 것으로 알려져있다. 따라서 선행 연구(Eguchi 1979; Mizutani & Hijii 2002; Won et al. 1965)와 직접 관찰(예: collar method)을 바탕으로 나비목 유충, 메뚜기목, 거미목, 나비목 성충(나방)을 잠재적 먹이원으로 선정하여 조사 기간 동안 채집하였다. 조사 기간 내 번식 조사와 나비목 유충의 분변을 수집하는 과정에서 먹이원 채집을 함께 진행하였으며, 메뚜기목은 나무를 1회 두드려(tree beating) 부족한 먹이원을 추가로 채집하였다(Table 2). 채집된 잠재적 먹이원은 채집된 날짜와 장소를 함께 기록하였으며 개체별로 1.5ml 마이크로 튜브에 넣어 안정성 동위원소 분석 전까지 −20℃에서 보관되었다. 이후의 탄소, 질소

안정성 동위원소 분석에서는 채집된 잠재적 먹이원 중 일부를 임의 선택하여 분석에 이용하였다(Table 2).

안정성 동위원소 분석을 위해 잠재적 먹이원 수집과 함께 부화한지 13일 된 유조(13일령)로부터 혈액을 채취하였다. 곤줄박이 유조의 날개 안쪽에 위치한 상완정맥(Brachial veins)을 소독용 에탄올 스왑으로 소독·건조 시킨 뒤 30G (0.14㎜) 일회용 멸균주사침으로 천자(puncture)하여 헤파린이 처리되지 않은 유리모세관(Heinz micro hematocrit capillary tube 75㎕, Non-heparinized)을 이용해 조사 기간 내 모든 유조로부터 약 70-100㎕의 혈액을 채취하였다. 혈액은 마이크로피펫(Micropipetter)을 이용해 1.5㎖ 마이크로 튜브로 옮겨져 분석 전까지 -20℃에서 보관되었다.

Table 2. collected and analyzed samples of potential prey species for stable isotope analysis

Category	Year	Sampling period	Number of collected samples	Number of analysed samples
Lepidoptera (larvae)	2018	April 3rd – June 3th	89	32
	2019	May 3rd – June 27th		
Orthoptera	2018	April 30th – June 3th	56	31
	2019	April 30th – June 28th		
Araneae	2018	April 30th – June 3th	55	41
	2019	April 26th – June 6th		
Lepidoptera (moth)	2018	–	54	19
	2019	April 6th – June 25th		
Total			264	123

3.3.3 안정성 동위원소 시료 전처리 및 안정성 동위원소 분석

부모로부터 급이 된 곤줄박이 유조의 먹이원 비율을 파악하기 위해 잠재적 먹이원 123개, 곤줄박이 유조 67개체의 혈액 시료에 대해 탄소(δ^{13}C) 및(δ^{15}N)질소 안정성 동위원소 분석을 실시하였다.

탄소 안정성 동위원소의 경우 1차 생산자의 광합성 대사 과정에 의해 다양한 탄소 안정성 동위원소비 값을 갖게 되고, 영양 단계 간의 변화가 0~1‰로 크지 않아 소비자가 이용한 먹이원의 생태계 기저를 추론하는 데 이용된다(Kelly 2000). 따라서 C3, C4, CAM 식물의 서로 다른 광합성 과정에 따라 갖게 된 서로 다른 탄소 안정성 동위원소 비율이 상위 영양 단계에까지 유지되게 된다(Kelly 2000; Pollock et al. 2017). 질소 안정성 동위원소의 경우 이용 먹이원의 영양 단계를 파악하는 데 이용되며 먹이원의 동화과정에서 가벼운 ^{14}N은 질소 노폐물 형태로 빠져나가 영양 단계가 높아질수록 더 높은 질소 안정성 동위원소 비율을 갖게 된다. 따라서 영양 단계가 높아질수록 더 높은 질소 안정성 동위원소 비율을 갖게 되며 영양 단계 간 2~4‰의 질소 안정성 동위원소 비율 차이가 발생하게 된다(Post 2002).

곤줄박이 유조의 혈액은 60℃에서 48시간 동안, 잠재적 먹이원은 50℃에서 48시간 동안 건조되었으며 완전히 건조가 이루어지지 않은 시료의 경우 동일 온도에서 24시간 동안 추가 건조를 실시하였다. 잠재적 먹이원의 몸 표면에 묻어있는 오염물질(흙 입자, 이끼 등)로 인해 안정성 동위원소비에 영향을 미칠 수 있기 때문에, 건조하기 전 3차 증류수(triple distilled water)에 세척하여 오염물질을 제거하였다. 건조된 혈액과 잠재적 먹이원은 멸균된 스테인리스 가위를 이용하여 분쇄하여 균질화하였다.

혈액과 잠재적 먹이원 시료는 영국 Iso-Analytical의 원소분석-동위원소질량분석기(Elemental analysis-Isotope ratio mass spectrometry:EA-IRMS)를 사용하여 분석을 실시하였다. 탄소 및

질소 안정성 동위원소 구성비는 단위가 퍼밀(‰)인 델타값(δ)으로 나타나며 구하는 식은 아래와 같다.

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

X는 분석에 이용한 원소(C, N)를 나타내며, R sample은 표본의 동위원소비를, R standard는 표준물질(International standard material)의 동위원소비를 의미한다. δ는 표준물질에 대하여 표본과 표준물질 간의 동위원소비 차이를 나타낸 비율 값으로, 표준물질보다 질량수가 큰 동위원소가 적을 경우 δ는 음의 값을 갖게 된다. 반대로 표준물질보다 질량수가 큰 동위원소가 많을수록 양의 값을 갖게 된다. 탄소 안정성 동위원소의 표준물질로는 Peedee 강에서 발견된 전석(Peedee belemnite, PDB)이, 질소 안정성 동위원소의 표준 물질은 대기 중의 질소로 지정되어 있다(Craig 1957; Ehleringer & Rundel 1989).

3.3.4 안정성 동위원소 혼합 모델을 이용한 먹이원 비율 추정

곤줄박이 유조 혈액의 탄소, 질소 안정성 동위원소 비율로부터 유조에게 제공된 먹이원 비율을 추정하기 위하여 베이시안 동위원소 혼합 모델(Bayesian isotopic mixing model)을 이용하였다. 초기 안정성 동위원소 선형 혼합 모델(linear mixing model)은 선형 식을 통해 잠재적 먹이원 비율에 대한 점추정 값을 계산하나 분석에 이용할 수 있는 먹이원의 수가 제한되어 있고 추정값에 대한 신뢰 구간을 제공해주지 못한다는 한계가 있다(Inger & Bearhop 2008). 베이시안 모델의 경우 채집된 잠재적 먹이원의 안정성 동위원소 값으로부터 얻어진 탄소, 질소 동위원소 값의 분포를 통해 소비자가 이용한 잠재적 먹이원의 이용 비율의 분포를 얻어내는 방법으로 다수의 잠재적 먹이원을 지정할 수 있고 잠재적 먹이원의 비율에 대해 통계적 신뢰 구간을 제시해 준다. 또한 잠재적 먹이원과 분별 효과(discrimination effect)에 대한 불확실성(uncertainy)을 고려할 수 있다는 장점이 있다(Inger & Bearhop 2008). 따라서 본 연구에서는 베이시안 동위원소 혼합 모델을 바탕으로 한 R version 3.6.2의 MixSIAR (Stock & Semmens 2016; Stock et al. 2018) 패키지를 이용하여 번식 기간 내 유조의 잠재적 먹이원 비율을 개체별로 추정하였다.

잠재적 먹이원이 곤줄박이 유조의 조직에 동화되는 과정에서 잠재적 먹이원의 탄소, 질소 안정성 동위원소 값은 일정 비율로 증가하여 조직에 반영되게 된다. 선행 연구에서 곤줄박이의 조직, 먹이 이용에 따른 분별율(discrimination rate)이 연구된 바가 없고, 다양한 분류군의 다른 종 간 유사한 식별율을 가지는 것으로 나타나(Hobson & Bairlein 2003) 본 연구에서는 Garden Warbler (*Sylvia borin*)로부터 실험적으로 얻은 식별율을 바탕으로 잠재적 먹이원의 탄소 비율에는 1.7‰ 질소 비율에 2.4‰을 더해주어 혼합 모형에 이용하였다(Hobson & Bairlein 2003).

3.3.5 유조의 건강도

이소 시 몸무게는 이소 후 유조의 생존율에 영향을 미칠 뿐만 아니라, 이소 시 몸무게가 클수록 더 좋은 서식지를 차지하며 이소 후 번식율(recruitment rate)이 높다고 알려져있다. 따라서, 곤줄박이 유조의 이용 먹이원에 따른 유조의 건강도를 파악하기 위해 이소시 몸무게를 이용하였다. 곤줄박이 유조는 평균적으로 14~15일령 이후에 이소를 하나 유조 몸무게를 측정하는 과정 중에 이소 준비가 안된 유조들이 강제 이소를 하게 될 위험이 있어 본 연구에서는 13일령 유조의 몸무게를 측정하여 분석에 이용하였다. 유조의 몸무게는 오차 0.01g의 전자 저울(Pesola PPS200 Professional digital pocket scale; Pesola; Switzerland)을 이용하여 측정하였으며, 안정성 동위원소 분석을 위한 혈액 채취 시 함께 진행되었다. 곤줄박이 유조의 포획 및 측정·채혈 등 모든 과정은 대상지가 속한 광양시의 허가 아래에서 이루어졌으며, 유조에게 가해지는 간섭을 최소화하기 위해 선행 연구와 지침서를 참고하였다(Ralph et al. 1993; Owen 2011).

3.3.6 통계 분석

나비목 유충 가용량과 유조가 섭식한 나비목 유충 비율 간 경향을 파악하기 위하여 일반화 선형 혼합 모델(generalized linear mixed model: GLMM)을 이용하였다. 종속변수로는 안정성 동위원소 혼합 모형에서 얻은 유조의 나비목 유충 이용 비율을, 고정 효과로는 유조의 나비목 유충 가용량을 이용하였으며 같은 둥지 내의 유조는 독립적이지 않아 둥지 번호를 임의 효과로 지정하였다. 형성된 모델에서 고정 변수에 대한 p 값을 통해 나비목 유충 가용성과 이용 먹이원 간의 선형적 관계를 확인하였다.

유조의 이소 시 몸무게에 나비목 유충 가용량과 유조의 나비목 유충 이용 비율이 미치는 영향을 파악하기 위하여 고정 효과로 나비목 유충 가용량과 안정성 동위원소 혼합 모형에서 얻은 유조의 나비목 유충 이용 비율을 넣은 일반화 선형 혼합 모형을 이용하였다. 둥지 번호를 임의 효과로 지정하였으며 부화유조수를 고정 효과에 추가하였다. 형성된 모델에 대하여 작은 표본 수에 대한 아카이케 정보척도(Akaike's information criterion adjusted for small sizes: AICc)값이 가장 낮은 모델로부터 아카이케 정보척도 값 차이(⊿AICc, the difference in AICc compared to the best model)가 2 이하인 모델을 최적 모형으로 선정하였다. 또한 선정된 최적 모형을 이용해 평균 모델을 형성하여(Symonds & Moussalli 2011) 이소시 몸무게의 경향성을 가장 잘 설명하는 변수를 선택해 변수의 유의성을 확인하였다(Table 3).

본 연구에서 모든 통계 분석을 실시하기 전 모든 종속 변수들에 대하여 정규성 검정을 실시하였으며, 정규성 검정과 모든 통계 분석은 R version 3.6.2 (R core team 2019)를 이용하였다.

Table 3. Generalized linear mixed model to explain the effect of Lepidoptera (larvae) availability and estimated proportion of Lepidoptera (larvae) in diet on the weight of fledglings. Rate indicates the Lepidoptera (larvae) proportion of nestling's diet, while Biomass (mg/day·㎡) represents the averaged food availability in one nest during breeding season. Nestlings represents the number of hatched nestlings in each nest and Nest ID was used as random effect.

No. of model	Fized effect parameter	Random effect parameter	Type of model	N
1	Rate + Biomass + Nestling	Nest ID	Gamma GLMM	67
2	Rate + Biomass	Nest ID	Gamma GLMM	67
3	Rate + Nestling	Nest ID	Gamma GLMM	67
4	Biomass + Nestling	Nest ID	Gamma GLMM	67
5	Rate	Nest ID	Gamma GLMM	67
6	Biomass	Nest ID	Gamma GLMM	67
7	Nestling	Nest ID	Gamma GLMM	67
8	–	Nest ID	Gamma GLMM	67

Ⅳ. 결　　과

1. 고도에 따른 번식 지표 변화

2016-2019년의 각 번식 지표에 대하여 크러스칼-왈리스 검정을 실시하여 연도에 따른 번식지표 간 차이를 확인한 결과, 한배산란수, 부화유조수, 한배산란수의 년도 간 유의한 차이는 나타나지 않았다(한배산란수: χ^2=4.326, df=3, p=0.228; 부화유조수: χ^2=2.559, df=3, p=0.465; 이소유조수: χ^2=1.355, df=3, p=0.716) (Table 4). 이소몸무게는 연도 간 유의한 차이가 나타나(χ^2=35.219, df=3, p<0.001) (Table 4), 이후 연도를 임의 효과로 넣은 일반화 비선형 모델을 이용하여 고도에 따른 이소 몸무게의 경향을 파악하였다.

각 번식 지표에 대하여 일반화 비선형 모델을 이용하여 고도에 따른 경향을 파악한 결과, 한배산란수와 부화유조수는 고도에 따른 유의한 변화가 나타나지 않았다(한배산란수: R^2=0.024, F=1.708, p=0.217; 부화유조수: R^2=0.055, F=3.48, p=0.054) (Figure 5). 이소유조수는 고도에 따른 유의한 변화가 나타났으며(R^2=0.103, F=6.441, p=0.006) 이소몸무게 또한 고도에 따라 유의한 변화를 갖는 것으로 나타났다(R^2=0.076, F=9.268, p <0.001) (Figure 6).

Table 4. Result of Kruskal-Wallis test of clutch size, the number of hatched nestlings and fledglings, and fledglings' weight.

Parameter	χ^2	df	p
Clutch size	4.326	3	0.228
The number of hatched nestlings	2.559	3	0.465
The number of fledgings	1.355	3	0.716
The weight of fledglings	35.219	3	<0.001

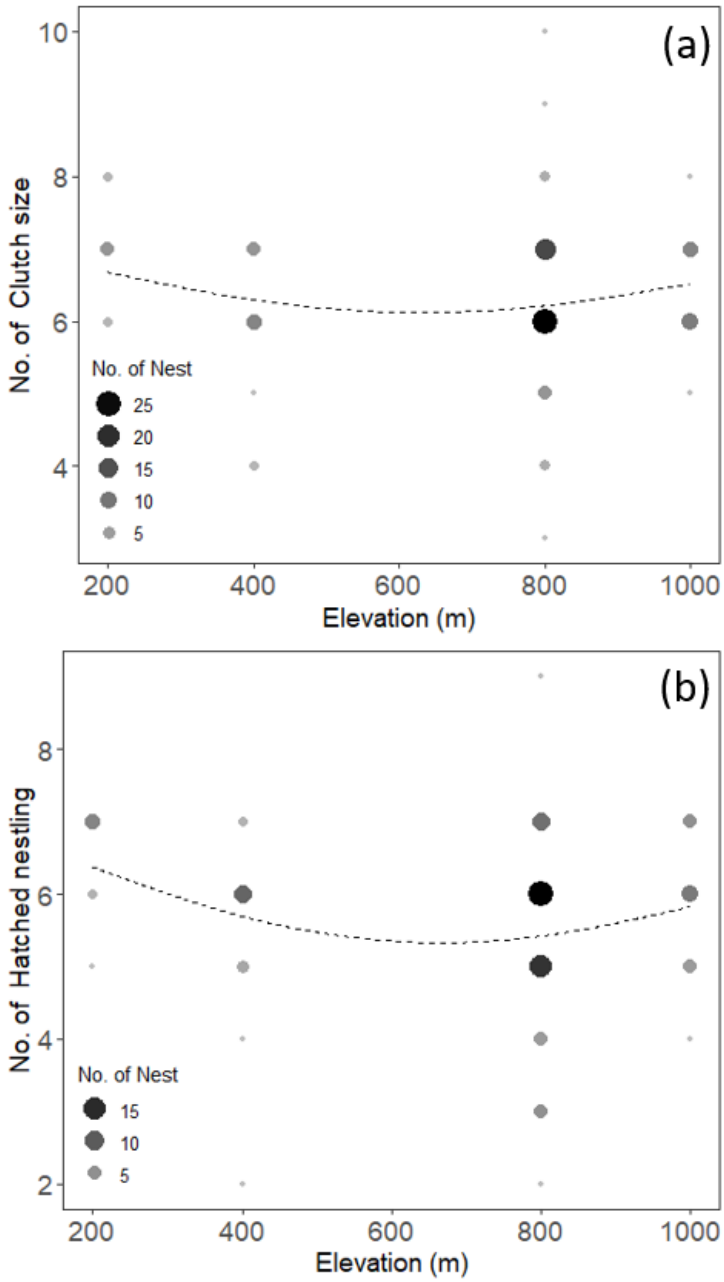

Figure 5. The number of clutch size (a) and the number of hatched nestling (b) by elevation (m). Size and color of point means the number of nest which has the same cluth size and the number of hatched nestlings.

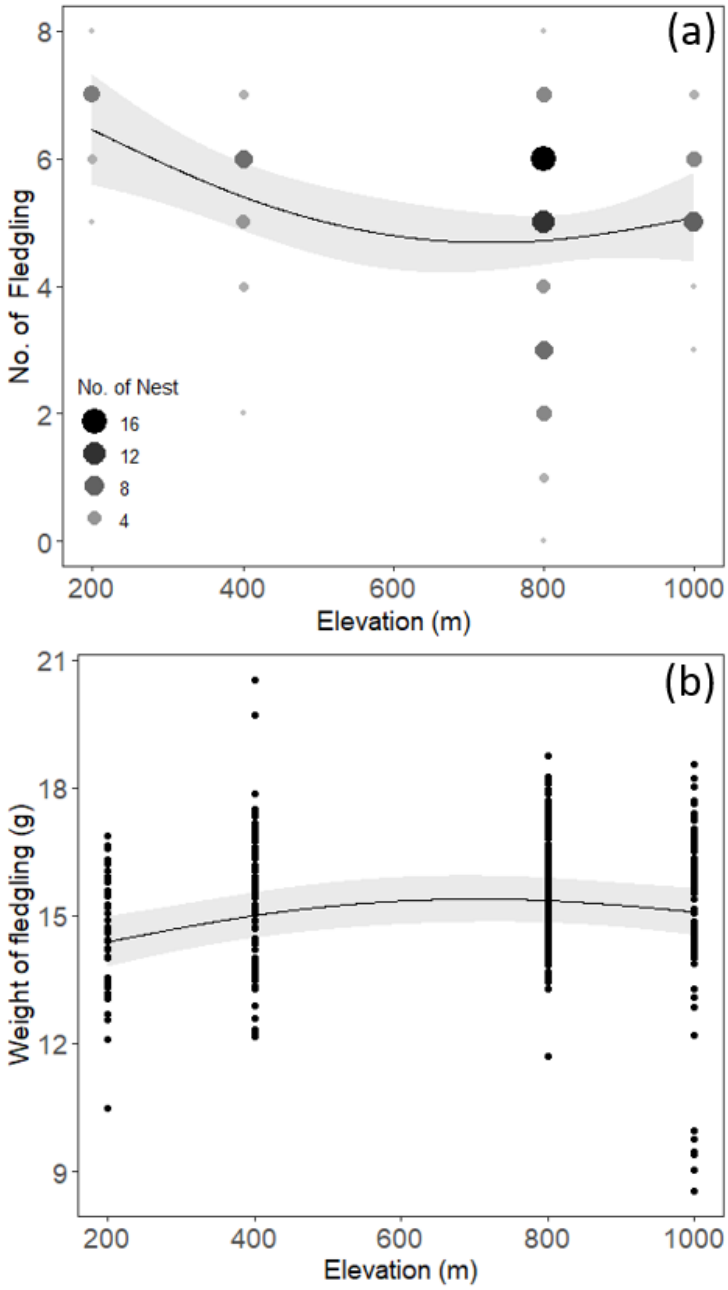

Figure 6. The number of fledgling (a) and the weight of fledgling (b) by elevation (m). Size and color of point means the number of nest which has the same number of fledglings (a). The black line is a regression line of generalized additive model (GAM) and the grey band means a 95% confidence interval range.

2. 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 유조의 건강도 변화

2.1 나비목 유충 생물계절성 및 가용량

2019년 번식 시기 동안 나비목 유충량은 시기가 지남에 따라 증가하다가 다시 감소하는 경향을 보이는 것으로 나타났다. 나비목 유충의 발생 기간은 4월 20일부터 7월 3일까지 75일간이며, 나비목 유충량이 최대가 되는 시기는 5월 26일로 나비목 유충 최대 발생 시기의 생물량은 510.68mg/day·㎡ (95% CI: 575.67–427.69mg/day·㎡)이다. 유조가 부화한 날로부터 13일령까지 각 일자의 나비목 유충 생물량을 평균하여 곤줄박이의 번식 시기에 따른 평균 먹이 가용량을 확인해 본 결과 최솟값은 78.54mg/day·㎡, 최댓값은 485.62mg/day·㎡로 번식 시기에 따라 이용할 수 있는 평균 가용량 간에 차이가 발생하였다(Figure 7).

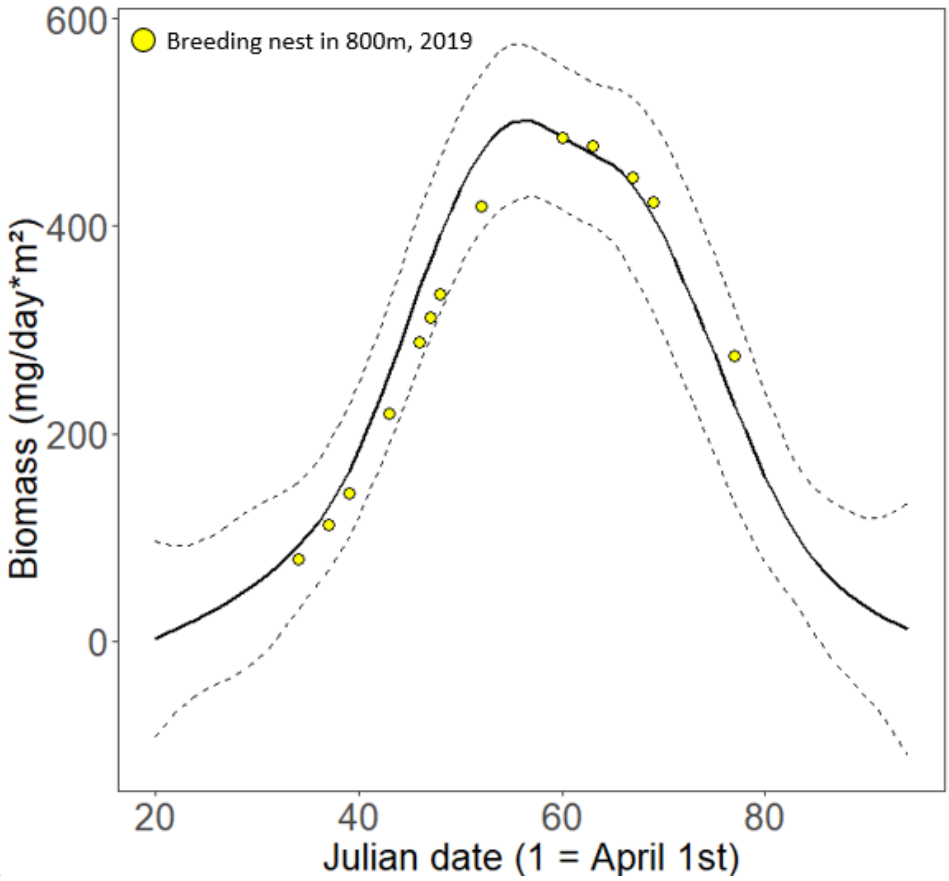

Figure 7. Change in the biomass of Lepidoptera (larvae) during the breeding season of the Varied Tit (*Sittiparus varius*). Yellow point represents an averaged biomass of Lepidopetra (larvae) when a breeding nest at 800m elevation in 2019 has 13-day-old nestlings. Black line is regression line of GAM and dashed line is 95% confidence interval range.

2.2 안정성 동위원소 분석 및 먹이원 비율 추정

안정성 동위원소 분석 결과, 곤줄박이의 탄소, 질소 안정성 동위원소 비율은 평균 −24.62±0.44‰ (Median: −24.67, Min: −25.73, Max: −23.81), 1.63±0.42‰ (Median: 1.65, Min: 0.82, Max: 3.12)로 나타났다. 잠재적 먹이원의 경우, 탄소 안정성 동위원소 비율은 나비목 성충(나방), 나비목 유충, 메뚜기목, 거미목 순서로 높게 나타났다. 질소 안정성 동위원소의 경우 거미목, 나비목 성충, 나비목 유충, 메뚜기목 순서로 낮게 나타났다(Table 5).

안정성 동위원소 분석을 통해 얻은 잠재적 먹이원과 곤줄박이 유조의 탄소, 질소 안정성 동위원소 비율에 대하여 분별계수(discrimination rate)를 적용하여 2019년에 번식한 전체 곤줄박이 유조에 대하여 각 먹이원에 대한 비율을 분석하였다(Figure 8) 나비목 유충 비율은 55.01% (CI:49.53~51.58)로 잠재적 먹이원 중 해당 먹이를 가장 많이 이용하는 것으로 나타났다. 나비목 유충 다음으로 메뚜기목을 30.54% (CI: 29.64~31.44), 거미목을 14.55% (CI: 13.70~15.40) 이용하며 나비목 성충을 4.35% (CI: 4.18~4.52)로 가장 적게 이용하는 것으로 나타났다(Figure 9).

Table 5. Carbon and nitrogen stable isotope values of Varied Tits (whole bloods), potential prey species

Category	n	Mean	SD	Median	Minimum	Maximum
Carbon ($\delta^{13}C$)						
Varied Tit	67	−24.62	0.44	−24.67	−25.73	−23.81
Lepidoptera (Larvae)	32	−27.35	1.70	−27.4	−30.87	−24.96
Orthoptera	31	−25.81	1.04	−25.59	−28.46	−23.49
Araneae	41	−25.60	0.71	−25.56	−26.93	−23.93
Lepidoptera (Moth)	19	−28.08	2.75	−27.71	−31.54	−22.55
Nitrogen ($\delta^{15}N$)						
Varied Tit	67	1.63	0.42	1.65	0.82	3.12
Lepidoptera (Larvae)	32	−1.06	1.42	−1.17	−3.65	1.52
Orthoptera	31	−2.16	1.65	−2.2	−5.73	1.87
Araneae	41	2.10	1.28	2.25	0.22	4.28
Lepidoptera (Moth)	19	1.38	2.26	0.995	−2.11	6.45

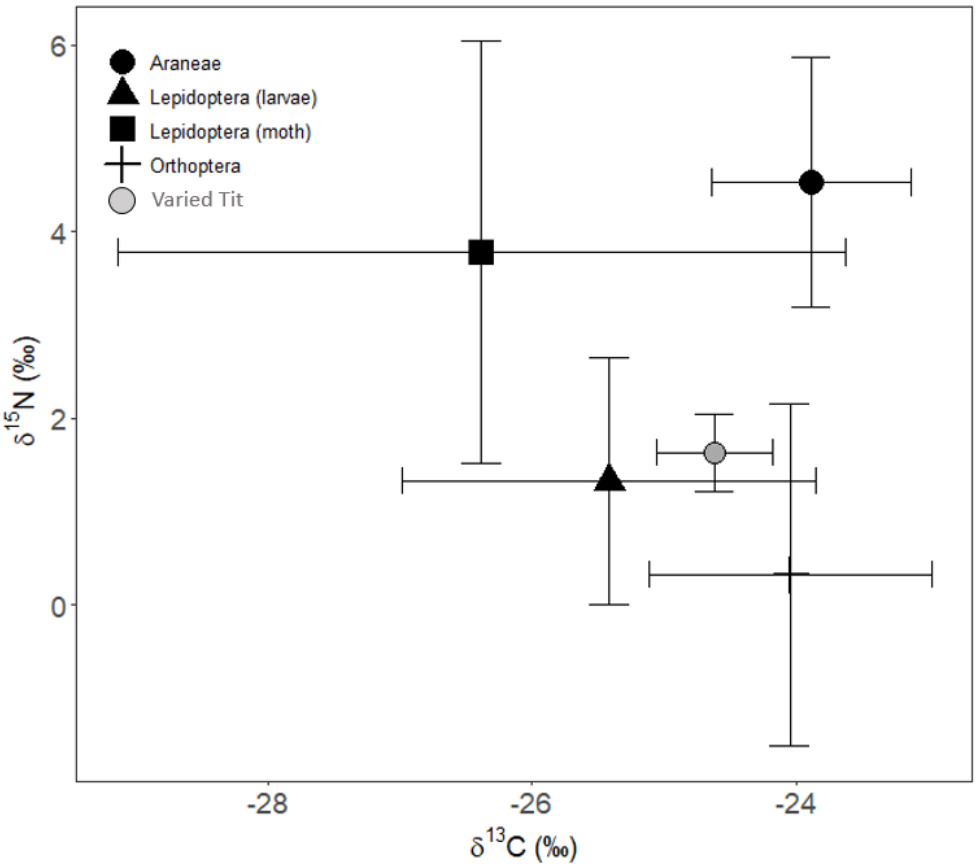

Figure 8. Distribution of carbon and nitrogen stable isotope values of Varied Tits (grey circle), and their potential prey species: Araneae (black circle), Lepidoptera (larvae) (black triangle), Lepdioptera (moth) (black square), and Orthoptera (black cross). Discrimination rate is applied to carbon, nitrogen stable isotope values of potential prey species. 1.7‰ and 2.4‰ were added to the carbon and nitrogen stable istope values of potential pery species, respectively.

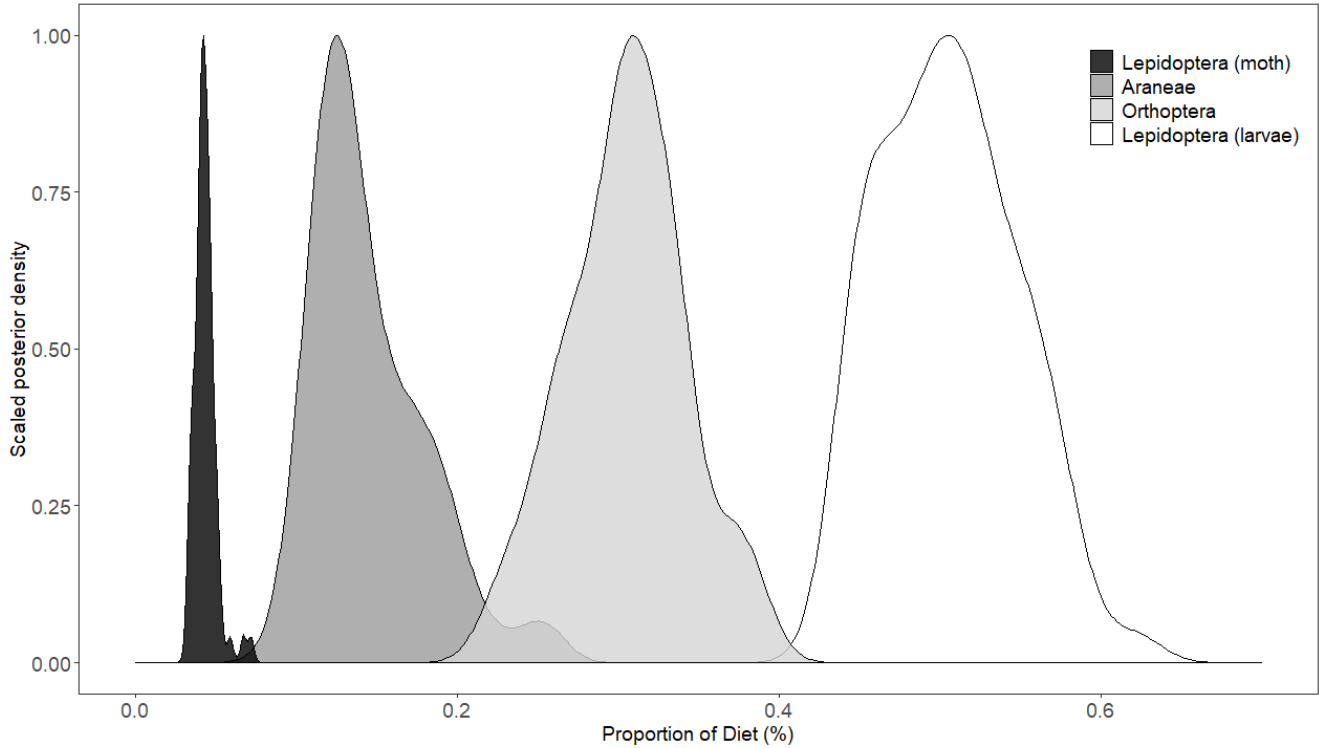

Figure 9. Scaled posterior density plot of the proportion of diet on Varied Tit nestlings at 800m elevation in 2019. Each black, grey, light grey, and white graph indicates density of the proportion of Lepidoptera (moth), Araneae, Orthoptera, and Lepidoptera (larvae).

2.3 나비목 유충 가용량과 유조의 먹이 이용 간 관계

나비목 유충 가용성과 유조의 이용 먹이원 간 경향을 확인하기 위하여 일반화 선형 혼합을 이용한 결과, 나비목 유충 가용성과 유조의 실제 이용 먹이원 간에 유의한 선형적 관계는 나타나지 않았다 (p=0.078) (Table 6). 나비목 유충 가용성과 이용 먹이원 비율에 대한 산점도에서 나비목 유충 가용성이 증가함에 따라 유조가 이용한 먹이원 비율이 증가하는 듯 보이지만, 나비목 유충 가용성의 변화에 대한 이용 먹이원 비율 증가 정도가 크지 않아 유의한 경향이 나타나지 않은 것으로 보인다(Figure 10).

Table 6. Result of generalized linear mixed model on the effect of averaged food availability (Biomass) and the number of hatched nestlings in each nest (Nestling) on the proportion of Lepidoptera (larvae) in the nestling's diet

Parameter	Estimate	Standard error	t	*p*
(Intercept)	3.8876	0.189	20.531	<0.001
Biomass	0.00025	0.00014	1.765	0.078
Nestling	−0.0073	0.031	−0.236	0.813

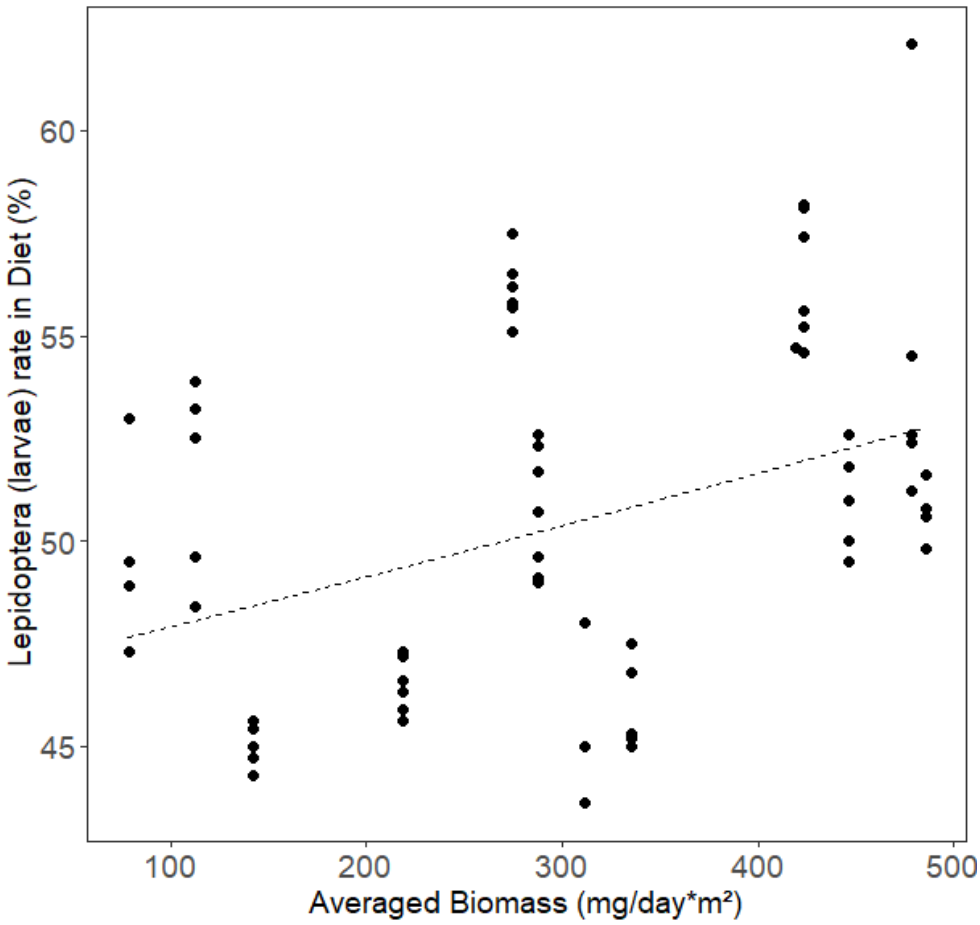

Figure 10. Scatter plot of the averaged food availability and the proportion of Lepidoptera (larvae) in the nestling's diet. Each point represents a nestling's value.

2.4 유조의 건강도와 나비목 유충 가용량 및 먹이 이용 간 관계

나비목 유충 가용성과 유조의 이용 먹이원이 이소 시 몸무게에 미치는 영향을 파악하기 위하여 일반화 선형 모델을 이용하여 작은 표본수에 대한 아카이케 정보척도 값이 낮으며 아카이케 정보척도 값 차이가 2이하 인 모델이 선택되었다(Table 7). 선택된 각 모델에 대하여 AICc 가중치를 반영하여 평균한 모델에서 선택된 변수는 부화한 유조수, 둥지의 평균 먹이 가용성량, 유조가 이용한 나비목 유충 비율이었다. 각 변수에 대하여 유의한 변수는 나타나지 않았다(Table 8).

Table 7. Top five models according to the Akaike's Information Criterion adjusted for small sample sizes(AICc) about the effect of the averaged food availability (Biomass) and the Lepidoptera proportion of nestling's diet (Rate), and the number of hatched nestlings in each nest (Nestling) on the weight of fledglings. Nest was used as random effect. ⊿AICc, AICc weight, and degree of freedom (df) are given for each model.

No. of Model	Fixed effect	Random effect	df	AICc	⊿AICc	AICc weight
1	(Null)	Nest	3	181.6	0.00	0.330
5	Nestling	Nest	4	182.8	1.19	0.183
3	Rate	Nest	4	183.4	1.81	0.133
2	Biomass	Nest	4	183.5	1.91	0.127
6	Biomass, Nestling	Nest	5	184.7	3.10	0.070

Table 8. Averaged model (⊿AICc <2) for the effect of the averaged food availability (Biomass), the Lepidoptera proportion of nestling's diet (Rate), and the number of hatched nestlings in each nest (Nestling) on the weight of fledglings.

Parameter	Estimate	Standard error	Adjusted Standard error	*z*	*p*
(Intercept)	2.827	0.1232	0.1248	22.653	<0.001
Nestling	−0.0065	0.0171	0.0173	0.378	0.706
Rate	−0.0004	0.0015	0.0015	0.242	0.809
Biomass	0.00001	0.00005	0.00005	0.236	0.813

V. 고 찰

1. 고도에 따른 번식 지표 변화

고도가 높아짐에 따라 기온이 낮아지고, 번식 기간이 제한되며, 생물계절성과 먹이 가용성에서 큰 변동이 나타나는 등(Kovshar 1981c)의 환경 변화에 의해 높은 고도에서 번식하는 곤줄박이는 낮은 고도에서 번식하는 곤줄박이와는 다른 번식 전략을 이용할 것으로 예상하였다. 따라서 고도가 높아질수록 많은 한배산란수를 가지는 대신 유조의 양육에 투자해 유조의 이소 시 질을 높이게 되어 한배산란수와 이소유조수는 감소하고, 이소 시 몸무게는 증가하는 번식 지표의 변화가 나타날 것으로 예상하였다. 그러나 2016-2019년에 번식한 곤줄박이의 각 번식 지표에 대하여 고도에 따른 경향을 파악한 결과, 한배산란수와 부화유조수는 고도에 따른 유의한 변화가 나타나지 않았으며(Figure 5), 고도가 높아짐에 따라 이소유조수는 감소하다가 다시 증가하고 이소몸무게는 증가하다가 감소하는 형태를 보였다(Figure 6).

Zang (1982)의 연구에 따르면 곤줄박이와 함께 박새과에 속하는 박새류(*Parus major, Parus caeruleus*)를 대상으로 본 연구와 유사한 고도(*Parus major*: 120-900m; *Parus caeruleus*: 120-540m)에서 한배산란수의 경향을 살펴본 결과, 서로 다른 고도에서 한배산란수의 유의한 변화는 나타나지 않았다. 또한 국내 한라산의 600m, 900m, 1,300m 고도에서 번식한 곤줄박이의 한배산란수 간에도 유의한 차이를 보이지 않는 것으로 나타났다(김동민과 오홍식 2013). 그러나 본 연구 대상지인 백운산과 인접한 지리산에서 실시된 연구(이종구 2008)에 따르면 고도가 높아짐에 따라 곤줄박이의 한배산란수가 감소하여 본 연구 및 다른 선행 연구와는 다른 결과를 갖는 것으로 나타났다.

지리산의 연구 대상지 중 가장 높은 지역인 노고단(1,400m)과 가장 낮은 지역인 피아골(300m)에서 번식한 곤줄박이의 평균 한배산란수 간 차이는 0.79개로 본 연구에서 평균 한배산란수 간 차이가 가장 크게 나타나는 200m (한배산란수: 6.89±0.60개)와 400m (한배산란수: 6.12±0.95개)조사구의 평균 한배산란수 간 차(0.77개)와 유사한 값을 갖는 것으로 나타났다. 또한 고도에 따른 한배산란수의 차이에 대하여 낮은 통계적 유의성(p= 0.091)을 갖는 것으로 나타나 고도가 높아짐에 따라 한배산란수가 유의하게 감소한다고 보기에는 어려움이 있다. 따라서 본 연구와 선행 연구를 통해 1,000m 이하의 산간지대에서 곤줄박이의 한배산란수는 고도에 따른 유의한 변화를 보이지 않으며 이는 산간지대 내에서 고도가 곤줄박이의 한배산란수에 중요한 영향을 미치는 요인이 아닐 수 있음을 시사한다(Krementz & Handford 1984).

고도에 따른 번식지표의 경향이 선형적 결과를 가질 것으로 예상하였으나 본 연구에서는 이소유조수와 이소몸무게에 대하여 이차곡선 형태를 띠는 것으로 나타났다. 고도에 따른 번식 지표의 변화는 서로 다른 고도에서의 먹이 가용성, 포식율, 개체군 변화에 따른 종간 및 종내 경쟁 등 번식에 직·간접적으로 영향을 미치는 요인간 차이에 의해 나타나게 된다(Cody 1966; Boyce 1979; Krementz & Handford 1984; Badyaev & Ghalambor 2001). 본 연구가 실시된 대상지에서 고도가 높아짐에 따라 먹이 가용성이 선형적으로 감소하는 것으로 나타났으며(정민수 미간행 박사학위논문), 인공새집에서 번식한 박새류의 포식율에 대하여 고도 간 유사한 비율을 갖는 것으로 나타나, 이는 고도에 따른 이소유조수와 이소몸무게의 비선형적 경향이 먹이 가용성과 포식율에 의해 나타난 것이 아님을 의미한다. 종 내 및 종 간 경쟁은 개체군 밀도의 영향을 받으며(Mougeot et al. 2003), 고도에 따른 번식기 산림성 조류의 종 풍부도와 개체군 밀도는 중간 고도에서 가장 높아지는 이차곡선 형태를 갖는 것으로 나타났다(Kim et al. 2018). 따라서 고도가 높아짐에 따라 개체군 밀도가 높아져 종 간 및 종 내 경쟁이 심화되다가 일정 고도 이상에서 개체군 밀도와 종 간 및 종 내

경쟁이 다시 감소하게 될 것으로 보이며, 이러한 종 간 및 종 내 경쟁의 영향으로 본 연구에서 이소유조수와 이소몸무게의 고도에 따른 경향이 이차곡선 형태를 띤 것으로 판단된다.

이소유조수와 유조의 이소 시 몸무게는 고도에 대하여 서로 반대되는 경향을 갖는 것으로 나타났다. 따라서 적은 이소유조수를 가질 경우 유조의 이소 시 몸무게는 높아지고 이소유조수가 많을 경우 이소 시 몸무게는 낮아졌으며, 중간 고도에서 가장 높은 이소 시 몸무게와 가장 적은 이소유조수를 갖는 것으로 나타났다. 유조의 이소 시 몸무게는 이소 후 유조의 생존율과 다음 번식기의 세력권 형성 및 번식 능력에 영향을 미치는 것으로 알려져 있으며(Perrins 1965; Garnett 1981; Drent 1984), 종 내 형태적 차이가 3% 이상일 경우 생태적으로 유의한 의미를 가지는 것으로 나타났다(Boag 1987). 중간 고도에서 개체군 밀도와 종 간 및 종 내 경쟁이 가장 높아지며 1,000m에서 200m와 유사한 이소유조수, 이소몸무게 경향을 갖는 것으로 나타났기 때문에, 다른 고도에서보다 중간 고도에서의 환경 조건이 곤줄박이 번식에 불리하게 작용한 것으로 보인다. 또한 본 연구에서 800m 고도에서의 곤줄박이 유조의 평균 이소 시 몸무게가 200m 고도에서의 곤줄박이 유조의 평균 이소 시 몸무게보다 1.2g 더 나가는 것으로 나타났으며, 이는 조사 시기 동안 이소한 유조의 평균 이소몸무게(약 15.49g)의 약 7.7%에 달한다. 따라서 곤줄박이는 환경 조건이 번식에 불리하게 작용할 경우 많은 수의 유조를 양육해내기보다 유조의 이소 시 질을 높임으로써 번식 성공을 높이는 것으로 판단된다(Krementz & Handford 1984).

2. 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 유조의 건강도 변화

조사구의 첫 번식 둥지의 산란일 이후부터 번식이 종료된 시기까지 일정 간격으로 분변을 수집하여 이를 바탕으로 생물량을 추정한 결과, 나비목 유충량은 시기가 지남에 따라 증가하다가 다시 감소하며 선행 연구와 동일한 경향을 갖는 것으로 나타났다. 이러한 경향은 나비목 유충이 어린잎을 섭식하기에 개엽 시기에 맞춰 부화해 점차 많아지다가 번데기가 되면서 줄어드기 때문이며(Perrins 1976; Smith et al. 2011; Visser et al. 2006), 시기에 따라 나비목 유충량이 달라지기 때문에 곤줄박이가 이용할 수 있는 나비목 유충 가용량이 최소 78.54mg/day·㎡에서 최대 485.62mg/day·㎡로 번식 시기에 따른 차이가 크게 나타났다(Figure 7).

탄소, 질소 안정성 동위원소 분석을 통해 곤줄박이 유조의 먹이 이용을 살펴본 결과 나비목 유충을 55.01% (CI:49.53~51.58)로 가장 많이 이용하였으며 다음으로 메뚜기목을 30.54% (CI: 29.64~31.44), 거미목을 14.55% (CI: 13.70~15.40) 이용하며 나비목 성충을 4.35% (CI: 4.18~4.52)로 가장 적게 이용하는 것으로 나타났다(Figure 9). 위 결과를 통해 곤줄박이는 유조에게 주 먹이원으로 나비목 유충을 급이하며(Perrins 1991) 나비목 유충에 대한 대체 먹이원으로 메뚜기목을 이용하고 약 30%의 높은 비율을 이용함을 확인하였다. 조사 시기 동안 나비목 유충의 분변과 잠재적 먹이원을 채집하는 과정에서 거미목은 곤줄박이의 첫 번식이 시작한 이후부터 번식이 완전히 끝날 때까지 꾸준히 관찰되었음에도 거미목이 아닌 메뚜기목을 나비목 유충 다음으로 많이 이용 한 것으로 보아 대체 먹이원으로 메뚜기목을 더 선호하는 것으로 추측된다. Eguchi (1979)와 Mizutani & Hijii (2002)의 연구에서 곤줄박이가 전체 먹이 이용 중 나비목 유충이 차지하는 비율은 서로 다르게 나타났으며, Mizutani & Hijii (2002)의 연구에서 나비목

유충이 차지하는 비율은 약 75%로 본 연구의 비율보다 상대적으로 높게 나타났다. 이러한 차이는 서식지와 먹이 이용 변화를 살펴본 기간이 달랐기 때문으로 보인다. 본 연구에서 실시한 안정성 동위원소 분석은 분석에 이용하는 생물체의 조직에 따라 서로 다른 시기에 이용한 먹이를 반영한다. 혈액은 장기간 소비자가 이용한 먹이에 대한 정보를 제공하기 때문에 유조가 태어나서부터 이소 전까지 전체 기간에 대한 먹이 이용을 반영하게 된다(Hobson & Clark 1993). 반면 선행 연구에서는 카메라 촬영을 이용하여 번식 둥지에 어미가 물어오는 먹이원으로부터 이용 비율을 계산하였기 때문에 촬영이 이루어진 단기간의 먹이원 이용에 대하여 나타났을 것으로 보인다.

조사구 내 번식 시기에 따라 곤줄박이가 이용할 수 있는 나비목 유충 가용량 간 차이가 크게 나타났기 때문에 나비목 유충 가용량이 많을수록 유조가 이용한 먹이에서 나비목 유충의 비율이 증가하며, 나비목 유충 비율의 증가가 유조의 이소 시 몸무게에도 영향을 미쳐 이소 시 몸무게가 증가할 것으로 예상하였다. 그러나 곤줄박이 유조가 섭식한 나비목 유충의 비율은 나비목 유충 가용량에 따른 유의한 변화를 보이지 않았으며, 이소 시 몸무게도 나비목 유충 가용량과 유조의 나비목 유충 이용 비율에 대하여 유의한 차이를 보이지 않았다. 먹이 가용성은 곤줄박이가 유조에게 제공할 먹이원을 구하는데 영향을 미쳐 유조의 먹이 이용의 차이를 가져오게 된다(Perrins 1991; Tinbergen & Dietz 1994). 그러나 곤줄박이 유조는 만성성으로 직접 먹이원을 사냥하지 않고, 부모가 제공하는 먹이에 절대적으로 의존하게 된다. 따라서 부모의 추가적인 노력에 의해 먹이 가용량이라는 환경의 제약이 상쇄될 수 있으며(Seki & Takano 1998). Tremblay et al. (2005)는 먹이 가용성이 낮은 환경에서 번식한 부모는 먹이원을 찾기 위해 먹이 가용성이 높은 환경보다 더 넓은 서식지를 이용하였으나, 두 서식지에서 유조에게 제공한 나비목 유충의 비율과 생물량 간의 차이는 없는 것으로 나타났다. 본 연구에서 부모가 들이는 투자에 대해 정량적으로 수치화할 수 있는 조사가 함께 이루어지진 않았으나 이러한 과정이 유조의 나비목

유충 이용 비율에 반영된 것으로 보인다. 번식 시기에 따른 나비목 유충의 가용량이 많게는 6배씩 차이가 났으나 유조의 나비목 유충 이용률의 변화는 48-64%로 작았으며(Figure 10) 나비목 가용성이 100mg/day·㎡미만으로 상대적으로 부족한 환경에서도 전체 이용 먹이의 약 50%를 나비목 유충으로 이용함을 확인하였다. 따라서 번식 시기에 따라 달라지는 나비목 유충 가용성에 대해 더 넓은 서식지에서 나비목 유충을 찾거나 급이 횟수를 늘리는 등 부모의 추가적인 노력을 통해 만회하였을 것으로 보이며, 본 연구에서 유조의 나비목 유충 이용 비율의 변화가 작았기 때문에 유조의 이소시 몸무게에서도 유의한 변화가 나타나지 않은 것으로 판단된다(Cichon et al. 1995).

유조의 이소시 몸무게에 대하여 아카이케 정보척도 값이 가장 낮으며, 아카이케 정보척도 값 차이가 2이하인 모델을 바탕으로 평균 모델을 형성한 결과 이소시 몸무게의 경향성을 가장 잘 설명하는 변수로 먹이 가용성과 유조의 나비목 유충 이용 비율이 선택되었다. 따라서 먹이 가용성과 곤줄박이 유조의 건강도 간의 관계를 파악하기 위해서는 나비목 유충 가용성뿐만 아니라 이에 따른 유조의 먹이 이용 변화를 함께 고려한 전체론적인 접근이 필요할 것으로 보이며, 대체 먹이원인 메뚜기목의 이용 비율이 높게 나타났기 때문에 대체 먹이원의 가용성도 함께 파악될 경우 먹이 가용성에 따른 곤줄박이 유조 건강도의 변화에 대한 폭넓은 이해가 가능할 것으로 판단된다.

Ⅵ. 종합 고찰

조류의 번식 생태는 생물적·비생물적 요인에서 오는 환경 변화에 영향을 받으며 서로 다른 번식 전략을 이용함으로써 이에 대한 변화에 적응하게 된다(Brooke 1978; Johnston 1954). 특히 고도와 먹이 가용성은 조류의 번식 생태에 영향을 주는 주 요인이며(Cody 1966; Lack 1954), 동일한 번식 지표에 작용하게 되므로 한 요인의 효과가 다른 요인에 의해 상쇄되거나 두 요인이 함께 작용하여 더 큰 번식 지표의 변화를 일으키게 된다. 따라서 본 연구에서는 먹이가용성과 고도에 따른 번식 지표 변화를 파악함으로써 먹이 가용성과 고도가 곤줄박이 번식에 미치는 영향을 파악하고자 하였다.

고도에 따른 곤줄박이의 한배산란수와 부화유조수의 변화는 나타나지 않았으며, 이는 1,000m 이하의 산간지대에서 고도가 곤줄박이의 한배산란수와 부화유조수에 중요한 영향을 미치는 요인으로 작용하지 않는다는 선행연구(Krementz & Handford 1984)와 유사한 결과이다. 반면 고도의 영향이 확인된 이소유조수와 유조의 이소몸무게는 서로 반대되는 경향을 갖는 것으로 나타났으며, 고도가 높아짐에 따라 이소유조수는 감소하다가 다시 증가하고, 이소 몸무게는 증가하다가 다시 감소하면서 이차곡선 형태를 보였다. 이는 중간 고도에서의 환경조건이 곤줄박이 번식에 불리하게 작용하였으며, 이에 대해 많은 수의 유조를 양육하기보다 적은 수의 건강한 유조를 양육하는 고도별 다른 번식 전략을 이용하였음을 나타낸다.

본 연구에서 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 이소 몸무게의 변화는 나타나지 않았으며 먹이 가용성이 부족한 환경에서도 높은 나비목 유충을 급이하는 것으로 나타나 먹이 가용성의 영향은 부모의 투자와 추가적인 노력에 상쇄될 수 있음을 확인하였다(seki & Takano 1998; Tremblay et al. 2005). 또한 먹이 가용성에 따른 곤줄박이의 번식

생태를 파악하기 위해서 서식지 내 먹이 가용성만을 이용할 경우 부모의 투자와 추가적인 노력의 영향이 반영되지 않아 곤줄박이 유조의 건강도에 대한 정확한 해석이 어려울 것으로 보이며, 대체 먹이원의 가용성과 어미가 들이는 투자를 정량적으로 수치화할 수 있는 추가적인 조사가 함께 이루어질 경우 먹이 가용성과 부모의 투자에 따른 번식 성공과 이후의 영향을 파악하는데 용이할 것으로 판단된다.

본 연구를 통해 번식 지표인 이소유조수와 이소몸무게의 고도에 따른 증감은 확인하였으나, 먹이 가용성에 따른 먹이 이용과 번식 지표의 변화는 나타나지 않았다. 이는 곤줄박이의 번색 생태에 먹이 가용성보다 고도의 효과가 더 크게 작용함을 의미한다. 특히 본 연구에서 고도에 따른 경향이 단순한 선형으로 나타나지 않고 일정 고도 이상에서 바뀌며 이차곡선 형태를 갖는 것으로 나타나, 곤줄박이를 포함한 산림성 조류들의 번식지표는 다른 비생물적·생물적 요인에 대하여 비선형적인 경향을 가질 수 있을 것으로 판단된다(Kim et al. 2018; Patricio 2018).

번식 전략과 번식 지표의 변화는 다양한 요인의 영향을 받으며, 종에 따라서도 달라지기 때문에(Krementz & Handford 1984), 곤줄박이의 번식 생태 또한 고도와 먹이 가용성뿐 아니라 다양한 비생물적·생물적 요인의 영향을 받으며, 다른 종과는 다른 번식 전략과 번식 지표의 변화를 보일 수 있다. 따라서 각 요인이 곤줄박이 번식 생태에 미치는 상대적인 중요성과 상호 작용 및 관계를 파악하고, 곤줄박이의 산림생태계 내에서의 역할을 이해하기 위해서는 더 다양한 환경에서 곤줄박이 번식 조사가 이루어져야 할 것으로 보이며, 이와 함께 서식지 내 박새류의 개체군과 기온, 식생, 먹이 가용성 등의 서식지 정보를 추가 수집하고 분석함으로써 복합적인 요인을 함께 고려한 장기적인 연구와 모니터링이 필요할 것으로 보인다.

Ⅶ. 결　　론

고도와 먹이 가용성이 곤줄박이의 번식 생태에 미치는 영향을 파악하기 위해 고도에 따른 번식 지표와 먹이 가용성에 따른 유조의 건강도, 먹이 이용의 변화를 살펴본 결과는 다음과 같다.

1. 전라남도 광양에 위치한 백운산에서 2016 년부터 2019 년까지 서로 다른 고도(200m, 400m, 800m, 1,000m)에서 번식한 곤줄박이의 한배산란수, 부화유조수, 이소유조수, 유조의 이소시 몸무게의 고도에 따른 경향을 살펴본 결과, 한배산란수와 부화유조수는 고도에 따른 유의한 변화가 나타나지 않아 1,500m 이하 산간지대에서 고도는 곤줄박이의 한배산란수와 뷰화유조수 변화에 영향을 미치는 중요 요인이 아님을 확인하였다.

2. 이소유조수와 이소시 몸무게는 고도에 대하여 서로 반대되는 경향을 갖는 것으로 나타났으며 고도가 높아짐에 따라 이소유조수는 감소하다가 증가하고, 이소시 몸무게는 증가하다가 감소하는 이차곡선 형태를 띠는 것으로 나타났다. 또한 중간 고도에서 적은 이소유조수를 갖는 대신 유조의 이소시 몸무게를 높이는 것으로 나타나 곤줄박이는 환경 조건이 번식에 불리하게 작용할 경우 많은 수의 유조를 양육하는 대신 유조의 이소 시 질을 높이는 것을 확인하였다.

3. 2019 년 800m 조사구에서 나비목 유충의 분변을 통하여 서식지의 나비목 유충 가용량을 파악한 결과, 나비목 유충의 발생 기간은 4 월 20 일부터 7 월 3 일까지 75 일간이며,

나비목 유충의 최대 발생 시기는 5 월 26 일로, 510.7mg/day · ㎡ (95% CI: 575.7~427.7mg/day · ㎡)로 나타났다. 번식 시기에 따른 나비목 유충 가용량의 범위는 78.5 – 485.6mg/day · ㎡으로 번식 시기에 따라 큰 차이가 발생함을 확인하였다.

4. 123 개의 잠재적 먹이원과 67 개체의 곤줄박이 유조 혈액에 대해 탄소, 질소 안정성 동위원소 분석과 혼합 모형을 이용하여 곤줄박이 유조의 먹이 이용을 확인한 결과, 나비목 유충 55.01%, 메뚜기목 30.54%, 거미목 14.55%, 나비목 성충 4.35%로 나타나 주 먹이원을 나비목 유충으로 이용하며, 이에 대한 대체먹이원으로 메뚜기목을 이용하는 것으로 나타났다.

5. 번식 시기에 따른 나비목 유충 가용량 차이가 크게 나타났으나 곤줄박이 유조의 나비목 유충 이용률은 나비목 유충 가용량에 따른 유의한 변화를 보이지 않았다. 또한 이소시 몸무게의 경향성을 가장 잘 설명하는 변수로 먹이 가용성과 나비목 유충 이용률이 선택되었으나 먹이 가용성과 나비목 유충 이용률에 따른 유의한 변화는 나타나지 않았다. 이는 나비목 유충 이용률의 변화가 48-64%로 작았기 때문으로 판단되며 먹이 가용성에서 오는 환경적 제약이 부모의 추가적인 노력에 의해 상쇄될 수 있어 먹이 가용성과 곤줄박이 번식 생태의 관계를 파악하기 위해서는 서식지내 먹이 가용성과 실제 먹이 이용의 파악이 함께 이루어져야 한다.

6. 먹이 가용성에 따른 번식 지표의 변화는 나타나지 않았으나, 고도에 따라서는 서로 다른 번식 전략을 이용하여 번식 지표의 변화를 유발하는 것으로 나타났다. 따라서

곤줄박이의 번식 생태에 먹이 가용성보다 고도의 효과가 더 크게 작용함을 의미한다.

곤줄박이의 번식 생태는 고도와 먹이 가용성뿐만 아니라 다양한 비생물적·생물적 요인의 영향을 받을 수 있어 곤줄박이의 번식 생태는 단순한 선형적 경향을 갖는 것이 아닌 더 복잡한 관계를 가질 것으로 판단되며, 곤줄박이의 번식 생태와 산림생태계의 역할을 이해하기 위해서는 향후 더 다양한 환경에서 번식하는 사례를 추가 수집하고 분석함으로써 복합접인 요인을 함께 고려하는 연구와 모니터링이 필요할 것으로 보인다.

인용 문헌

김동민, 오홍식. 2013. 고도와 기온변화에 따른 박새류의 번식생태. 한국환경생태학회지. 27 (6), 666-675.

김성열, 김휘문, 송원경, 형은정. 2018. 원격무선추적을 이용한 곤줄박이(*Parus varius*)의 이소직후 행동권 분석. 한국환경복원기술학회. 21 (1), 95-102.

박찬열. 2001. 번식기 박새류와 곤충과 식물의 상호작용 네트워크. 서울대학교 대학원 박사학위 논문, 서울.

이우신, 박찬열, 임신재, 허위행, 정옥식, 최창용, 박용수, 이은재. 2017. 야생동물 생태 관리학. 라이프사이언스, 서울.

이종구. 2008. 지리산 곤줄박이 개체군의 고도와 성별에 따른 급이율의 변화, 서울대학교 대학원 석사학위 논문, 서울.

정민수. 2020. 기후변화가 곤줄박이(*Sittiparus varius*)의 번식 생태와 생물계절성 불일치에 미치는 영향. 서울대학교 대학원 미간행 박사학위 논문, 서울.

조현준. 2013. Factors affecting the growth rate of nestlings in the Oriental Tit *Parus minor* and the Varied Tit *Parus varius*. 서울대학교 대학원 석사학위 논문, 서울.

탁성준. 2017. Relation between body condition and performance in Varied Tits (*Sittiparus varius*). 서울대학교 대학원 석사학위 논문, 서울.

Badyaev, A. V. 1997. Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with Cardueline finches. Oecologia. 111, 35-374.

Badyaev, A. V., & Ghalambor, C. K. 2001. Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity. Ecology. 82 (10), 2948-2960.

Barbeito, I., Dawes, M. A., Rixen, C., Senn, J., & Bebi, P. 2012. Factors driving mortality and growth at treeline: a 30-year experiment of 92,000 conifers. The Ecological Society of America. 93 (2), 389-401.

Bears, H., Martin, K., & White, G. C. 2009. Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. Journal of Animal Ecology. 78 (2), 365-375.

Berven, K. A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the Wood frog *Rana synatiea*. I. An experimental analysis of life history tratis. Evolution. 36 (5), 962-983.

Birkhead, B. Y. M., Bacont, P. J., & Waltert, P. 1983. Factors affecting the breeding success of the Mute Swan *Cygnus olor*. Journal of Animal Ecology. 52 (3), 727-741.

Boag, P. T. 1987. Effects of nestling diet on growth and adult size of Zebra Finches (*Poephila guttata*). The Auk. 104 (2), 155-166.

Boyce, M. S. 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. The American Naturalist. 114, 569−583.

Brooke, M. De L. 1978. Some factors affecting laying date, incubation and breeding success of the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus*. Journal of Animal Ecology. 47 (2), 477−495.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. 2003. Ecological niches. University of Chicago Press, Chicago.

Chevin, L. M., Lande, R., & Mace, G. M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. PLoS Biology. 8 (4), 1−8.

Cichon, M., & Linden, M. (1995). The timing of breeding and offspring size in Great Tits *Parus major*. Ibis. 137 (3), 364-370.

Clutton−Brock, T. H. 1991. Evoloution in age−structured populations. Cambridge University Press, Princeton, New Jersy, USA.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution. 20 (2), 174−184.

Comizzoli, P., Crosier, A. E., Songsasen, N., Gunther, M. S., Howard, J. G., & Wildt, D. E. 2009. Advances in reproductive science for wild carnivore conservation. Reproduction in Domestic Animals. 44 (SUPPL. 2), 47-52.

Craig, H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. Geochim. Cosmochim. Acta. 12, 133-149.

Crawford, R. J. M., Barham, P. J., Underhill, L. G., Shannon, L. J., Coetzee, J. C., Dyer, B. M., Leshoro, T. T., & Upfold, L. 2006. The influence of food availability on breeding success of African penguins *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa. Biological Conservation. 132 (1), 119-125.

Currie, D., Nour, N., & Adriaensen, F. 1996. A new technique for filming prey delivered to nestlings, making minimal alterations to the nest box. Bird Study. 43 (3), 380-382.

Davis, S. E., Nager, R. G., & Furness, R. W. 2005. Food availability affects adult survival as well as breeding success of Parasitic Jaegers. Ecology. 86 (4), 1047-1056.

Dickson, J. G., Connor, R. N., Fleet, R. R., Jackson, J. A., & Kroll, J. C. 1979. The role of insectivorous birds in forest ecosystems. New York.

Drent, P. J. 1984. Mortality and dispersal in summer and its consequences for the density of Great Tits *Parus major* at the onset of autumn. Ardea. 55 (1-2), 127-162.

Dunmire, W. W. 1960. An altitudinal survey of reproduction in *Peromyscus Maniculatus*. Ecology. 41 (1), 174-182.

Eguchi, K. 1979. Food and food consumption of nestling tits, *Parus major minor* and *Parus varius varius*, in the ever-green broad

leaved forests in northern Kyushu. Journal of the Yamashina Institute for Ornithology. 11 (1), 1-18.

Ehleringer, J. R., & Rundel, P. W. 1989. Stable isotopes: history, units, and instrumentation. Stable Isotopes in Ecological Research. Edited by Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., & Nagy, K. A. Springer−Verlag. New York. 1−16.

Fujita, K., & Takahashi, T. 2009. Ecological role of the Great Tit *Parus major* as a seed disperser during winter. The Ornithological Society of Japan. 8, 157−161.

Gaston, K. J., & Fuller, R. A. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. Trends in Ecology & Evoloution. 23 (1), 14−19.

Garnett, M. C. 1981. Body size, its heritability and influence of juvenile survival among Great Tits, *Parus major*. Ibis. 123, 31−41.

Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? janzen's hypothesis revisited. Integrative and Comparative Biology. 46 (1), 5-17.

Gill, F. B. 2006. Ornithology. New York.

Glądalski, M., Bańbura, M., Kaliński, A., Markowski, M., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Piotr, Z., Cyżewska, I., & Bańbura, J. 2015. Variation in haematocrit of nestling Blue Tits (*Cyanistes*

caeruleus) in central Poland. Avian Biology Research, 8 (3), 179-184.

Gosler, A., Clement, P., & Kirwan, G. M. 2019. Varied Tit (*Sittiparus varius*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the birds of the world alive. Lynx Edicions, Barcelona. edition.

Heiss, R. S., Clark, A. B., & McGowan, K. J. 2009. Growth and nutritional state of American Crow nestlings vary between urban and rural habitats. Ecological Applications. 19 (4), 829–839.

Higuchi, H. 1976. Ecological significance of the larger body sizes in an island subspecies of the Varied Tit, *Parus varius*. Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology. 12, 78–86.

Higuchi, H. 1976. Home range and pair duration in the Varied Tit *Parus varius*. Japanese Journal of Ornithology. 25 (100), 69–80.

Higuchi, H., & Momose, H. 1981. Deferred independence and prolonged infantile behaviour in young Varied Tits, *Parus varius*, of an island population. Animal Behaviour. 29 (2), 523-528.

Hinks, A. E., Cole, E. F., Daniels, K. J., Wilkin, T. A., Nakagawa, S., & Sheldon, B. C. 2015. Scale–dependent phenological synchrony between songbirds and their caterpillar food source. American Naturalist. 186 (1), 84-97.

Hipfner, J. M. 1997. The effects of parental quality and timing of breeding on the growth of nestling Thick-Billed Murres. The Condor. 99 (2), 353-360.

Hobson, K. A., & Bairlein, F. 2003. Isotopic fraction and turnover in captive Garden Warblesrs (*Sylvia borin*): implications for delineating dietary and migratory associations in wild passerines. Canadian Journal of Zoology. 81, 1630-1635.

Hobson, K. A., & Clark, R. G. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. The Condor. 94 (1), 189-197.

Hobson, K. A. & Clark, R. G. 1993. Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. The Auk. 110, 638-641.

HÖgstedt, G. 1980. Evoloution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. Science. 210 (4474), 1148-1150.

Holmes, R. T., & Schultz, J. C. 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. Canadian Journal of Zoology. 66 (3), 720-728.

Inger, R., & Bearhop, S. 2008. Applications of stable isotope analyses to avian ecology. Ibis. 150 (3), 447-461.

Jin-Young Kim, Sanghun Lee, Man-Seok Shin, Chang-Hoon Lee, Changwan Seo, & Soo Hyung Eo. 2018. Altitudinal patterns in breeding bird species richness and density in relation to

climate, habitat heterogeneity, and migration influence in a temperate ontane forest (South Korea). PeerJ.

Johnson, M. D., & Sherry, T. W. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. Journal of Animal Ecology. 70 (707), 546-560.

Johnston, R. F. 1954. Variation in breeding season and clutch size in Song Sparrows of the Pacific Coast. The Condor. 56 (5), 268-273.

Kelly, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and in the study of avian and mammalian trophic ecology. Canadian Journal of Zoology. 78 (1), 1-27.

Kovshar, A. F. 1981c. Peculiarities of the bird reproduction in subalpine: on the material of Passeriformes in the Tien Shan. Academy of Sciences of the Kazakh SSR, Alma-Ata, USSR.

Krementz, D.G., & Handford, P. 1984. Does avian clutch size increase with altitude? Oikos. 43 (2), 256-259.

Lack, D. 1950. The breeding seasons of European birds. Ibis. 92, 288-316.

Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, London.

Margalida, A., Bertran, J., Boudet, J., & Boudet, J. 2005. Assessing the diet of nestling bearded vultures: a comparison between direct observation methods. Journal of Field Ornithology. 76 (1), 40-45.

Martin, K., & Wiebe, K. L. 2004. Coping mechanisoms of alpine and arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. Integrative and Comparative Biology. 44 (2), 177−185.

Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life−history perspective. Annual review of ecology and systematics. 18, 453−487.

Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? Journal of Avian Biology. 27, 263−272.

Mckay, B. D., Mays, H. L., Yao, C. Te, Wan, D., Higuchi, H., & Nishiumi, I. 2014. Incorporating color into integrative taxonomy: analysis of the Varied Tit (*Sittiparus varius*) complex in East Asia. Systematic Biology. 63 (4), 505-517.

Mizutani, M., & Hijii, N. 2002. The effects of arthropod abundance and size on the nestling diet of two Parus species. Ornithological Science. 1 (1), 71-80.

Moreau, R. 1944. Clutch size: A comparative study, with special reference to African birds. Ibis. 86, 286−357

Mougeot, F., Redpath, S. M., Moss, R., Matthiopoulos, J., & Hudson, P. J. 2003. Territorial beheviour and population dynamics in Red Grouse *Lagopus lagopus scoticus*. Ⅰ. Population experiments. Journal of Animal Ecology. 72 (6), 1073−1082.

Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B., & Nager, R. G. 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. Journal of Avian Biology. 31 (2), 206-214.

Nakamura, M., & Kubota, H. Food supply in early spring and stability of pair bonds in the Varied Tit *Parus varius*. Journal of Avian Biology. 29 (2), 201-205.

Nomi, D., Yuta, T., & Koizumi, I. 2017. Breeding biology of four sympatric Tits in Northern Japan. The Wilson Journal of Ornithology. 129 (2), 294-300.

Noordwijk, A. J. Van, McCleery, R. H., & Perrins, C. M. 1995. Selection for the timing of Great Tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. The Journal of Animal Ecology. 64 (4), 451.

Owen, J. C. 2011. Collecting, processing, and storing avian blood: a review. Journal of Field Ornithology. 82, 339-354.

Patricio, A. R., Varela, R. M., Broderick, A. C., Airaud, M. B. F., Godley, B. J., Regalla, A. Tilley, D., & Catry, P. 2018. Nest site selection repeatability of Green Turtles, *Chelonia mydas,* and consequences of offspring. Animal Behavior. 139, 91-102.

Pearson, S. F., & Rohwer, S. 1998. Influence of breeding phenology and clutch size on hybridization between Hermit and Townsend's Warblers. The Auk. 115 (2), 739-745.

Perrins, C. M. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major L.* Journal of Animal Ecology. 34 (3), 601-647.

Perrins, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. Ibis. 112 (2), 242-255.

Perrins, C. M. 1976. Possible effects of qualitative changes in the insect diet of avian predators. Ibis. 118, 580-584.

Perrins, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. Ibis. 133, 49-54.

Pollock, C. J., Capilla-Lasheras, P., McGill, R. A. R., Helm, B., & Dominoni, D. M. 2017. Integrated behavioural and stable isotope data reveal altered diet linked to low breeding success in urban-dwelling Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*). Scientific Reports. 7(1), 1-14.

Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods and assumptions. Ecology. 83, 703-718.

Pyong-Oh Won, Sang-Wook Kim, & Chung-hyun Kim. 1965. Breeding biology and chick food of Varied Tit *Parus varius* in Korea. Journal of the Yamashina Institute for Ornithology. 4 (3-4), 198-207.

Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., & DeSante, D. F. 1993. Handbook of field methods for monitoring landbirds. General Technical Report. U.S.

R Core Team. 2019. R: a language and environment for statistical computiong. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http//www.R-project.org/. Accessed Septermber 2019.

Rounick, J. S., & Winterbourn, M. J. 1986. Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. BioScience, 36 (3), 171-177.

Royama, T. 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tit *Parus major*. Ibis. 108 (3), 313-347

Ruffino, L., Salo, P., Koivisto, E., Banks, P. B., & Korpimäki, E. 2014. Reproductive responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. Frontiers in Zoology. 11 (1), 1-13.

Sandercock, B. K., Martin, K., & Hannon, S. J. 2005a. Life history strategies in extreme environments: comparative demography of arctic and alpine Ptarmigan. Ecology. 86 (8), 2176-2186.

Sandercock, B. K., Martin, K., & Hannon, S. J. 2005b. Demographic consequences of age-structure in extreme environments: population models for arctic and alpine ptarmigan. Oecologia, 146 (1), 13-24.

Sakakibara, S. 1989. The rold of the Varied Tit, *Parus varius* T. and S., in the seed dispersal of Japanese yew, *Taxus cuspidate* S. and Z. Journal of the Japanese Forestry Sociesty. 71(2), 41 - 49.

Schemske, D. W. 2002. Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. Foundation of Tropical Forest Biology, ed. RL Chazdon, TC Whitmore. 163–173. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Sekercioglu, C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. Trends in ecology & evolution. 2l (8), 464–471.

Seki, S. I., & Takano, H. 1998. Caterpillar abundance in the territory affects the breeding performance of Great Tit *Parus major minor*. Oecologia. 114 (4), 514–521.

Seward, A. M., Beale, C. M., Gilbert, L., Jones, T. H., & Thomas, R. J. 2014. The impact of increased food availability on reproduction in a long–distance migratory songbird: implications for environmental change? PLoS ONE. 9 (10).

Siikamäki, P. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. Ecology. 79 (5), 1789–1796.

Smith, K. W., Smith, L., Charman, E., Briggs, K., Burgess, M., Dennis, C., Harding, M. Isherwood, C., Isherwood, C. & Mallord, J. 2011. Large–scale variation in the temporal patterns of the frass fall of defoliating caterpillars in oak woodlands in Britain: Implications for nesting woodland birds. Bird Study. 58 (4), 506–511.

Sorte, C. J. B., Davidson, V. E., Franklin, M. C., Benes, K. M., Doellman, M. M., Etter, R. J., Hanningan, R. E., Lubchenco, J., & Menge, B. A. 2017. Global change biology. 23 (1), 341–352.

Southwood, T. R. E. 1978. Ecological methods. Chapman and Hall, London.

Stock, B.C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C. Phillips, D. L., Semmens, B. X. 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. PeerJ.

Stock, B. C., Semmens, B. X. 2016. MixSIAR GUI User Manual. Version 3.1.

Symonds, M. R. E., & Moussalli, A. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. Behavioral Ecology and Sociobiology. 65 (1), 13-21.

Tinbergen, J. M. & Boerlijst, M. C. 1990. Nestling weight and survival in individual Great Tits (*Parus major*). Journal of Animal Ecology. 59 (3), 1113-1127

Tinbergen, J. M., & Dietz, M. W. 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the Great Tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. Functional Ecology. 8 (5), 563.

Tremblay, I., Thomas, D. W., Lambrechts, M. M., Blondel, J., & Perret, P. 2003. Variation in Blue Tit breeding performance across gradients in habitat richness. Ecology. 84 (11), 3033-3043.

Tremblay, I., Thomas, D., Blondel, J., Perret, P., & Lambrechts, M. M. 2005. The effect of habitat quality on foraging patterns,

provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. Ibis. 147 (1), 17-24.

Urata, A., & Ueda, K. 2003. Comparison of feeding behavior between coexisting tit species: the Varied Tit *Parus varius* and the Great Tit *P. major*. Japanese of Journal of Ornithology. 52 (2), 107-111.

Van Balen, J. H. 2002. A comparative sudy of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. Ardea. 55 (1-2), 1-93.

Verboven, N., Tinbergen, J. M., & Verhulst, S. 2001. Food, reproductive success and multiple breeding in the Great Tit *Parus major*. Ardea. 89(2), 387-406.

Verhulst, S., & Tinbergen, J. M. 1991. Experimental evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the Great Tit *Parus m. major*. Journal of Animal Ecology. 60 (1), 269-282.

Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Gienapp, P. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. Oecologia. 147 (1), 164-172.

Votier, S. C., Bearhop, S., Ratcliffe, N., & Furness, R. W. 2001. Pellets as indicators of diet in Great Skuas *Catharacta skua*. Bird Study. 48 (3), 373-376.

Wilkin, T. A., King, L. E., & Sheldon, B. C. 2009. Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in Great Tits *Parus major*. Journal of Avian Biology. 40 (2), 135-145.

Wood, S., & Scheipl, F. 2017. gamm4: Generalized Additive Mixed Models using 'mgcv' and 'lme4'. R package version 0.2-5. https://cran.r-project.org/web/packages/gamm4/index.html

Wood, S. 2019. mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation. R package version 1.8-31. https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/index.html

Yamaguchi, N., & Kawano, K. K. 2001. Effect of body size on the resource holding potential of male Varied Tits *Parus varius*. Japanese Journal of Ornithology. 50 (2), 65-70.

Zammuto, R. M., & Millar, J. S. 1985. Environmental predictability, variability, and *Spermophilus columbianus* life history over an elevational gradient. Ecology. 66 (6), 1784-1794

Zang, V. H. 1982. D e r Einfluß der H ö h e n l a g e auf Alterszusammensetzung und Brutbiologie bei Kohl- und Blaumeise *(Parus major, P. «aerMeus)* im Harz. Journal of Ornithology. 123, 145-154.

Abstract

The effect of elevation and food availability on the breeding performance of diet use of Varied Tits (*Sittiparus varius*)

Eun-jeong Kim
Major in Forest Environmental Science
The Graduate School
Seoul National University

Avian reproduction is often affected by diverse biotic and abiotic environmental factors, and birds use different breeding strategies to adapt to or overcome many constraints from environmental gradients. Elevation and food availability are key environmental factors that determine life histories of birds, cause changes in breeding strategies, and control breeding performance. This study aimed to investigate the influence and the relative importance of elevation and food availability on the breeding ecology of Varied Tits (*Sittiparus vairus*). Therefore, the detailed components of their breeding performance including the clutch size, the number of hatched nestlings and fledglings, and fledglings' weight were monitored from 2016 to 2019 at four study sites in different elevation (200m, 400m, 800m, and 1,000m above sea level) of Mt. Baegunsan, Gwangyang, in the Republic of Korea. In 2019, the biomass of lepidoptera (larvae) was estimated by frass traps to estimate the availability of the main prey

of Varied Tits in the study site. In addition, carbon and nitrogen isotopes in bloods of the nestlings were also used to estimate the proportion of major food resources in nestlings' diets.

According to the field data from 105 active nests out of a total 248 installed nestboxes, there was no significant change of clutch size and number of hatched nestlings along the elevation. However, the number of fledglings and fledglings' weight changed along the elevation; the number of fledglings increased and then decreased as the elevation increased, whereas the weight of fledglings showed the inversed pattern of the fledglings' number. The availability of lepidoptera (larvae) ranged from 78.54 mg/day·㎡ to 485.62 mg/day·㎡, showing a significant temporal change in the availability of lepidoptera (larvae) in a breeding season. However, interestingly, there was no significant linear relationship between the availability of lepidopteran larvae in the study site and the actual use of lepidopteran larvae or the weight of fledglings, and according to the proportion of major food resources estimated by carbon and nitrogen stable isotopes, nestlings used lepidopteran larvae as main prey source and orthoptera as an alternative prey of caterpillar.

In this study, there was no change in the breeding performance of Varied Tits according to the food availability, but the breeding performance changed along the elevation. This means that the effects of food availability can be offset by parental investments and additional efforts feeding relatively large amounts of lepidopteran larvae to the nestlings, and when environmental conditions along the elevation adversely affect avian reproduction, birds may take an alternative breeding strategy increasing the quality of nestlings rather than raising a large number of nestlings. Therefore, the elevation is a more important environmental factor than food

availability on the breeding ecology of Varied Tits, and the ecological effects of elevation on the breeding ecology of Varied Tits are probably greater in moderate elevation zones. This study emphasizes that various abiotic and biological factors affect breeding ecology of Varied Tits, and that the impacts of such environmental factors may occur non-linearly along the environmental gradient. It is necessary to monitor a combination of more factors in order to fully understand the breeding ecology of Varied Tits and their ecological services in forest ecosystems in the Republic of Korea.

Keywords: breeding performance, breeding strategy, diet use, elevation, lepidoptera availability, Varied Tit (*Sittiparus varius*)

Student Number: 2018-22100