



## 저작자표시-비영리-동일조건변경허락 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

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

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



동일조건변경허락. 귀하가 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공했을 경우에는, 이 저작물과 동일한 이용허락조건하에서만 배포할 수 있습니다.

- 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](#)

농학박사 학위논문

기후변화가 곤줄박이  
(*Sittiparus varius*)의 번식생태와  
생물계절성 불일치에 미치는 영향

The effects of climate change on the breeding  
ecology and phenological asynchrony of  
the Varied Tit (*Sittiparus varius*) in Korea

2020년 2월

서울대학교 대학원  
산림과학부 산림환경학전공  
정 민 수

## 초 록

기후변화로 인한 영양단계간 생물계절성 불일치는 생태계 구성원간의 상호작용을 교란시킨다. 특히 산림성 조류와 곤충 먹이원의 생물계절성 변화 정도의 차이는 산림성 조류의 번식시기와 곤충 먹이원의 최대 가용시기 간의 불일치로 이어져, 조류의 번식에 부정적인 영향을 미치고 더 나아가 개체군 감소와 산림생태계의 기능 저하를 초래할 수 있다. 그러나 기후변화가 국내 산림성 조류의 생물계절성에 미치는 영향을 파악하기 위한 광역적 규모의 장기 모니터링 체계가 없는 상황이며, 조류의 생물계절성과 번식생태에 대한 기후변화의 영향을 파악하고 예측하는 연구 역시 부족한 실정이다.

본 연구는 박새(*Parus major*)와 곤줄박이(*Sittiparus varius*)를 대상으로 광역적 규모의 생물계절성 장기 모니터링에 적용이 가능한 번식시기 자동 모니터링 개발, 장기적 기온 변화와 생물계절성 불일치가 곤줄박이의 번식생태에 미치는 영향 파악, 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화 예측을 목적으로 수행되었다. 이를 위해 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산에서 고도가 다른 12개 조사구에 인공새집 576개를 설치하여 박새와 곤줄박이의 번식지표를 파악하고, 조사구별 기온을 측정하였다. 지리산에서는 2015년부터 2018년까지, 원주시 백운산과 광양시 백운산에서는 2016년부터 2018년까지 조사를 수행하였다.

첫째, 번식시기 자동 모니터링 개발을 위해 2016년부터 2018년까지 12개 조사구에서 소형 온도기록계를 통해 측정한 새집내부온도와 박새와 곤줄박이에 대한 인공새집 번식조사결과를 이용하였으며, 기계학습을 이용하여 번식상황 분류모형을 개발하고 산란일과 부화일을 추정하였다. 둘째, 장기적 기온 변화가 곤줄박이 번식생태에 미치는 영향을 파악하기 위하여, 구례군 지리산의 고도 300m, 900m, 1,300m에 위치한 3개 조사구에서 2015년부

터 2018년까지 인공새집 번식을 조사하고, 곤줄박이의 산란일, 한배산란수, 번식실패 등지 비율과 번식기 전 기온의 연도별 변화를 분석하였다. 셋째, 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화를 예측하기 위해, 2016년부터 2018년까지 12개 조사구에서 기록된 3월 기온(3월 10 - 21일)과 산란일(학습자료)을 이용하여 산란일 예측모형을 개발하였다. 또한 2006년부터 2015년까지 지리산 고도 300m, 900m 조사구의 3월 기온과 산란일(검증자료)을 이용하여 산란일 예측모형의 정확도를 검증하였으며, 산란일 예측모형을 통해 RCP (Representative Concentration Pathway) 4.5와 8.5 기후변화 시나리오에 따른 2100년까지의 산란일을 예측하였다. 이를 통해 산란일에 대한 기후변화 영향의 지역간 차이를 파악하고, 기후변화 완화(mitigation) 정도에 따른 산란일 변화 경향의 차이를 분석하였다. 넷째, 고도별 곤줄박이와 주요 먹이원인 나비목 유충 간의 생물계절성 일치도와 생물계절성 불일치가 곤줄박이 번식생태에 미치는 영향 파악을 위해 전라남도 광양 백운산의 4개 고도(200m, 400m, 800m, 1,000m)에 위치한 5개 조사구에서 현장조사를 실시하였다. 고도별 나비목 유충의 발생양상(최대 발생시기, 최대 발생량, 최대 발생기간)과 곤줄박이 유충의 최대 성장시기를 파악하고, 나비목 유충과 곤줄박이간 생물계절성 일치도를 파악하였다. 생물계절성 일치도에 따른 유충의 먹이원 비율과 이소 전 건강도 변화를 파악하기 위해, 곤충 및 기타 먹이원과 유충 혈액의 탄소 및 질소 안정성 동위원소비( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ )를 분석하여 등지별 먹이원 비율을 추정하였으며, 13일령 유충의 부척 길이와 체중을 측정하여 이소 전 건강도를 파악하였다.

연구 결과, 첫째, 박새와 곤줄박이에 대한 번식상황 분류모형의 정확도와 AUC (Area Under the Curve)가 모두 0.9이상으로 나타나, 모형의 수행능력이 뛰어난 것으로 확인되었다. 번식상황 추정결과를 이용하여 추정한 산란일과 부화일에 대한 평균 추정 오차(RMSE: Root Mean Square Error)는 박새 2.44 - 4.94일, 곤줄박이 1.31 - 3.03일로 나타나, 박새류에 대한 번식

시기 추정의 정확도가 상당히 높고, 중간 번식시기 추정의 정확도에도 차이가 없는 것으로 나타났다. 따라서 박새류로 대표되는 산림성 조류의 생물계절성에 대한 기후변화의 영향을 파악하기 위한 광역적 규모의 장기 모니터링에 온도기록계를 이용한 번식시기 자동 모니터링을 적용한다면, 인적 오류(human error)를 줄이고 조사 방법을 표준화하며, 조사 비용과 시간을 절감할 수 있을 것으로 기대된다.

둘째, 전라남도 구례군 지리산 고도 300m, 900m, 1,300m 조사구의 번식기 전 기온의 연도별 변화를 확인한 결과, 저지대의 기온 변화는 미미한 반면, 고지대에서는 뚜렷한 기온 상승이 확인되었다. 그러나 곤줄박이 산란일은 세 조사구 모두에서 뚜렷한 연도별 변화가 나타나지 않았다. 고지대에서 확인된 기온 상승은 기후변화의 영향이 고지대에서 저지대에 비해 더욱 빠르게 심화될 수 있음을 의미한다. 그러나 고지대에서의 번식기 전 기온과 산란일의 장기적 변화 경향의 차이가 나타났음에도 불구하고, 한배산란수 감소 또는 번식실패 등지 비율 증가 등 번식지표의 악화는 확인되지 않았다. 향후 곤줄박이 번식에 대한 기후변화의 영향을 파악하기 위해, 번식성공률 및 유조의 이소 전 건강도 등 다른 번식지표에 대한 추가적인 모니터링이 필요하다고 생각된다.

셋째, 곤줄박이 산란일 예측모형의 예측변수로는 3월 일평균기온의 평균과 일최고기온의 평균이 선정되었다. 검증자료와 학습자료에 대한 추정오차는 각각 5.21일, 5.60일로 큰 차이가 없었으며, 검증자료의 산란일과 검증자료의 3월 기온과 산란일 예측모형을 통해 추정된 산란일간 높은 상관관계가 나타났다. 기후변화 시나리오를 이용하여 곤줄박이의 산란일 변화를 예측한 결과, 이산화탄소 배출량이 현재 수준으로 유지될 경우(RCP 8.5), 2090년대의 산란일은 현재보다 10일 빨라질 것으로 나타났다. 반면 기후변화 완화를 통해 2100년 이산화탄소 농도를 540ppm까지 감축할 경우(RCP 4.5), 2090년대 산란일은 현재보다 4일 앞당겨질 것으로 예측되었다. 특히 RCP 8.5 시

나리오에서는 고위도 및 고지대의 산란일이 다른 지역에 비해 더욱 빨라지는 것으로 나타나, 국내 고위도 및 고지대 곤충박이 개체군에 대한 기후변화의 영향이 다른 지역에 비해 더욱 심화될 것으로 예측되었다.

넷째, 고도 상승에 따른 기온 저하로 인해 곤충박이 유충의 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기 모두 고도가 높아질수록 지연되었다. 그러나 나비목 유충의 최대 발생시기가 빠를수록 곤충박이 유충의 최대 성장시기는 유충 발생시기에 비해 상대적으로 늦어져, 기온 상승에 따라 나비목 유충과 곤충박이간의 생물계절성 불일치가 증가하였다. 나비목 유충의 최대 발생량은 고도가 높아질수록 감소했으나, 최대 발생기간은 고도에 따른 유의한 변화가 나타나지 않았다. 안정성 동위원소비 분석을 통해 곤충박이 유충의 먹이원 비율을 파악한 결과, 고도에 따라 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$ 가 증가하므로 나비목 유충 비율은 감소하고 메뚜기목과 거미목 비율이 높아질 것으로 추정되었다. 이는 나비목 유충의 출현이 늦고 발생량이 적은 고지대에서 번식하는 곤충박이는 나비목 유충의 일부를 다른 먹이로 대체하여 유조에게 제공한 결과로 생각된다. 유조 혈액의  $\delta^{15}\text{N}$ 는 번식시기가 늦어질수록 감소하였으며, 주요 먹이원의 비율을 재구성한 결과, 번식시기가 늦을수록 메뚜기목의 비율이 유의하게 증가하였다. 이는 최대 발생시기 이후 가용도가 감소하는 나비목 유충 대신 가을까지 가용도가 증가하는 메뚜기목을 더 많이 급이한 결과로 생각된다. 유조의 이소 전 건강도는 생물계절성 불일치가 증가할수록 저하되는 것으로 나타났으며, 따라서 유조의 최대 성장시기에 나비목 유충이 충분하게 제공되는 것은 유조의 성장에 중요한 것으로 판단된다. 그러나 안정성 동위원소비 및 먹이원 비율에 따른 유조의 이소 전 건강도의 변화는 나타나지 않았다. 결론적으로 기온이 상승할수록 나비목 유충과 곤충박이의 생물계절성 불일치가 증가하며, 이러한 생물계절성 불일치는 대체 먹이의 이용에도 불구하고 유조의 이소 전 건강도를 저하시켜 곤충박이의 번식에 부정적인 영향을 미칠 수 있는 것으로 확인되었다.

본 연구 결과, 고지대에서 번식하는 곤줄박이 개체군의 산란일과 번식기 전 기온의 장기적 변화 경향의 차이가 나타났으나, 한배산란수 감소 또는 번식 실패비율 증가 등의 뚜렷한 번식지표의 악화는 확인되지 않았다. 그러나 고도별 곤줄박이 유조의 최대 성장시기와 나비목 유충 최대 발생시기를 비교한 결과, 기온 상승에 따라 나비목 유충의 최대 발생시기가 앞당겨질수록 나비목 유충과 곤줄박이간의 생물계절성 불일치가 증가하며, 생물계절성 불일치의 증가는 유조의 이소 전 건강도에 부정적인 영향을 미치는 것으로 나타났다. 따라서 최근 10여년 동안 발생한 고지대에서의 급격한 기온 상승에 따라 곤줄박이와 나비목 유충간 생물계절성 불일치의 증가와 그로 인한 유조의 이소 전 건강도 저하가 발생했을 가능성이 있다고 판단된다. 기후변화 시나리오를 통해 예측된 곤줄박이의 산란일은 기후변화 완화정도에 관계없이 21세기 중반까지 지속적으로 앞당겨질 것으로 나타났으며, 또한 기후변화가 현재 속도로 진행될 경우에는 고위도 및 고지대에서의 기온 상승이 빠르게 진행될 것으로 예측되었다. 따라서 앞으로의 기온 상승으로 인해 나비목 유충과 곤줄박이간의 생물계절성 불일치 증가 및 그에 따른 유조의 이소 전 건강도 저하가 점차 심화될 가능성이 있다고 판단되며, 특히 고지대 및 고위도 개체군에 대한 영향이 더욱 클 것으로 예상된다.

곤줄박이와 같이 나비목 유충을 번식기 주요 먹이원으로 이용하는 산림성 조류와 나비목 유충간의 생물계절성 불일치 심화는 어린 새들의 건강도 저하, 나비목 유충 포식을 통한 잎 피해 저감 등 산림성 조류가 제공하고 유지하는 생태적 기능을 약화시켜, 산림생태계 전반에 부정적인 영향을 미칠 수 있다. 따라서 기후변화에 대한 산림성 조류와 산림생태계의 취약성을 평가하고 대응방안 마련을 위해, 나비목 유충과 산림성 조류간 생물계절성 불일치에 대한 지속적인 모니터링과 생물계절성 불일치로 인한 유조의 이소 전 건강도의 저하가 개체의 적응도와 개체군 동태에 미치는 영향 파악에 대한 연구가 추가적으로 수행되어야 할 것이다. 특히 장기자료를 통해 파악한 곤

줄박이 산란일의 연도별 변화와 기후변화 시나리오를 통해 예측된 산란일 변화 모두 지역간 차이를 보였으며, 곤줄박이와 나비목 유충 간 생물계절성 일치정도가 지역에 따라 달랐다는 점에서, 국내 산림성 조류에 대한 기후변화의 영향을 파악하기 위해서는 광역적 규모의 장기 모니터링을 통해 생물계절성 불일치의 시공간적 변이를 파악할 필요가 있다고 생각된다.

**주요어 :** 곤줄박이, 기후변화, 모니터링, 번식생태, 생물계절성, 생물계절성 불일치

**학 번 :** 2014-30382



# 목 차

## 제 1 장 서론

I. 연구 배경 및 필요성.....	2
II. 연구 목적 및 구성.....	9
III. 연구사	
1. 자동 기록장치를 이용한 조류 번식 모니터링.....	13
2. 산림성 조류 번식생태에 대한 기후변화의 영향.....	16
3. 기후변화에 따른 생물계절성 변화 예측.....	19
4. 곤충 먹이원과 산림성 조류간의 생물계절성 불일치.....	21
IV. 연구 방법	
1. 연구 대상종.....	25
2. 연구 대상지.....	28
3. 세부 연구별 연구 방법.....	39

## 제 2 장 온도기록계를 이용한 박새류 번식시기 자동 모니터링

I. 서론.....	45
II. 연구 방법	
1. 연구 기간 및 대상지.....	49
2. 인공새집 번식조사.....	50
3. 인공새집 내부온도 측정.....	51
4. 박새류 번식시기 자동 모니터링 개발 순서.....	52
5. 인공새집 번식조사를 통한 번식시기 및 번식상황 파악.....	53
6. 새집내부온도를 이용한 예측변수 산출.....	55

7. 번식상황 분류모형 개발 및 검증 .....	61
8. 번식시기 추정 및 정확도 검증 .....	70
III. 연구 결과	
1. 번식상황 분류모형 개발 및 검증 .....	71
2. 박새류 번식시기 추정 정확도 검증.....	82
3. 종간 번식시기 추정 정확도 비교 .....	91
IV. 고찰.....	97

### 제 3 장 고도별 기온 및 곤줄박이 번식지표의 장기적 변화

I. 서론.....	102
II. 연구 방법	
1. 연구 기간 및 대상지 .....	106
2. 곤줄박이 번식지표 .....	107
3. 기온자료 .....	111
4. 통계 분석 .....	114
III. 연구 결과	
1. 고도별 기온 및 산란일.....	117
2. 번식기 전 기온과 곤줄박이 평균 산란일.....	120
3. 번식기 전 기온의 연도별 변화 .....	124
4. 곤줄박이 번식지표의 연도별 변화.....	128
IV. 고찰.....	134

### 제 4 장 기후변화 시나리오에 따른 곤줄박이 산란일 변화 예측

I. 서론.....	139
II. 연구 방법	

1. 연구 기간 및 대상지 .....	143
2. 곤줄박이 산란일.....	144
3. 산란일 예측변수 산출.....	146
4. 곤줄박이 산란일 예측모형 개발 및 검증.....	148
5. 곤줄박이 산란일 변화 예측.....	151
III. 연구 결과	
1. 고도별 3 월 기온 및 산란일 .....	153
2. 곤줄박이 산란일 예측모형 개발 .....	157
3. 곤줄박이 산란일 예측모형 검증 .....	161
4. 기후변화에 따른 산란일 변화 예측.....	163
IV. 고찰.....	168

## 제 5 장 곤줄박이와 먹이원의 번식기 생물계절성 불일치

I. 서론.....	174
II. 연구 방법	
1. 연구 기간 및 대상지 .....	178
2. 나비목 유충의 발생양상 .....	179
3. 곤줄박이 유조의 최대 성장시기 및 생물계절성 일치도 .....	182
4. 곤줄박이 유조의 안정성 동위원소 및 먹이원 비율 분석 .....	183
5. 곤줄박이 유조의 이소 전 건강도.....	186
6. 통계 분석 .....	187
III. 연구 결과	
1. 고도별 기온, 곤줄박이 유조 성장시기, 나비목 유충 발생양상 .	190
2. 고도에 따른 생물계절성 일치도 변화 .....	195
3. 곤줄박이 유조 및 잠재 먹이원의 안정성 동위원소비.....	198
4. 곤줄박이 유조의 안정성 동위원소비 변화 .....	201

5. 곤줄박이 유조의 먹이원 비율 변화.....	207
6. 곤줄박이 유조 먹이원 비율과 이소 전 건강도.....	216
7. 생물계절성 일치도에 따른 곤줄박이 유조의 이소 전 건강도 변화 221	
IV. 고찰.....	225
제 6 장 종합 고찰 및 결론	
I. 종합 고찰.....	233
II. 결론.....	238
참 고 문 헌.....	241
Abstract .....	275

## List of Tables

Table 1-1 Study plots at Mt. Baegun in Wonju, Mt. Jiri in Gurye, and Mt. Baekwoon in Gwangyang. Temperature in March (mean $\pm$ standard deviation) indicates the average of monthly mean temperature between 10 and 31 March from 2016 to 2018.....	30
Table 1-2 Summary of the study species, sites, number of plots, study period, and used data by chapter of this study. ....	43
Table 2-1 Daily variables used for predictor variables in the breeding stage classification model. ....	60
Table 2-2 The number of samples of training data and test data for the two-breeding stage classification model. ....	67
Table 2-3 The number of samples of training data and test data for the three-breeding stage classification model.....	67
Table 2-4 Accuracy assessment for the two-breeding stage classification model.....	75
Table 2-5 Accuracy assessment for the three-breeding stage classification model.....	77
Table 2-6 Important predictor variables for the two-breeding stage classification model.....	80
Table 2-7 Important predictor variables in three-breeding stage classification model.....	81

Table 2-8 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's $r$ ) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated egg-laying date. .....	84
Table 2-9 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's $r$ ) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated hatching dates. .....	88
Table 2-10 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's $r$ ) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated egg-laying dates of Varied and Great Tits. ....	92
Table 2-11 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's $r$ ) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated hatching dates of Varied and Great Tits.....	95
Table 3-1 Number of breeding nests of Varied Tits for analyzing the annual trend of egg-laying date, clutch size, and proportion of failed nests at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri.....	110

Table 3-2 Mean egg-laying dates (mean  $\pm$  standard deviation; January 1st = 1) of Varied Tits from 2006 to 2018 and the periods of pre-breeding season at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri..... 113

Table 3-3 Model comparison results based on AICc of linear mixed-effect models for the mean egg-laying dates of Varied Tits. The effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of each fixed effect were given. All models included the study plot as a random effect..... 123

Table 3-4 The effect size and 95% confidence interval of annual trend of temperature variables during the pre-breeding period at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri..... 125

Table 3-5 The effect size and 95% confidence interval of annual trend of breeding parameter of Varied Tits at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri..... 130

Table 4-1 Results of model comparison based on AICc and effect size at 95 % confidence interval (CI) of the fixed effect of each candidate model. All candidate models included year and site as random effects. The two compatible best models with  $\Delta$ AICc < 2.0 in bold were averaged..... 158

Table 4-2 Model-averaged effect size, standard error (SE), and 95% confidence intervals (CI) for temperature variables affecting the egg-laying dates of Varied Tits..... 159

Table 4-3 Predicted egg-laying dates (mean $\pm$ standard deviation; January 1st = 1) of Varied Tits in South Korea.....	165
Table 5-1 The values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (mean $\pm$ standard deviation) of nestling Varied Tits and potential arthropod prey. ....	200
Table 5-2 The best models with $\Delta\text{AICc} < 2$ for the relationships between the $\delta^{13}\text{C}$ values of nestling Varied Tits and elevation, and synchrony index (synchrony). All candidate models included year, plot, and breeding pair as random effects. ....	202
Table 5-3 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the $\delta^{13}\text{C}$ values of nestling Varied Tits.....	203
Table 5-4 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between the $\delta^{15}\text{N}$ values of nestling Varied Tits and elevation, and synchrony index (synchrony). All candidate models included year, plot and breeding pair as random effects.....	205
Table 5-5 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Lepidoptera larvae in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot as random effects. The three compatible best models with $\Delta\text{AICc} < 2.0$ in bold were averaged. ....	208
Table 5-6 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the	



estimated proportion of Lepidoptera larvae in the diets of nestling Varied Tits.....	208
Table 5-7 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Araneae in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot as random effects. The two compatible best models with $\Delta AICc < 2.0$ in bold were averaged.....	210
Table 5-8 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the estimated proportion of Araneae in the diets of nestling Varied Tits. ....	210
Table 5-9 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot as random effects.....	212
Table 5-10 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits...	212
Table 5-11 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Lepidoptera adult in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot	

as random effects. The three compatible best models with  $\Delta AICc < 2.0$  in bold were averaged. .... 215

Table 5-12 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the estimated proportion of Lepidoptera adult in the diets of nestling Varied Tits..... 215

Table 5-13 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between  $\delta^{13}C$  values and residual body mass of nestling Varied Tits..... 218

Table 5-14 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between  $\delta^{15}N$  values and residual body mass of nestling Varied Tits..... 218

Table 5-15 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Lepidoptera larvae (L. larvae) in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits..... 219

Table 5-16 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Araneae in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits. .... 219

Table 5-17 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Orthoptera in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits. .... 220

Table 5-18 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Lepidoptera adult (L. adult) in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits..... 220

Table 5-19 Comparison of top 5 linear-mixed models for the body condition (residual body mass) of nestling Varied Tits. All candidate models included year, plot, and breeding pair as random effects. The four compatible best models with  $\Delta AICc < 2.0$  in bold were averaged..... 222

Table 5-20 Model averaged effect size, standard errors (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effect affecting body condition (residual body mass; g) of nestling Varied Tits. .... 223

## List of Figures

Fig. 1-1 The framework of this study.....	12
Fig. 1-2 Location of study plots (open squares) at three mountain areas (filled squares): (A) Mt. Baegun in Wonju, (B) Mt. Jiri in Gurye, and (C) Mt. Baekwoon in Gwangyang.....	29
Fig. 1-3 Location of study plots at Mt. Baegun in Wonju. ....	32
Fig. 1-4 Location of study plots at Mt. Jiri in Gurye.....	35
Fig. 1-5 Location of study plots at Mt. Baekwoon in Gwangyang. ...	38
Fig. 1-6 Flow chart of this study.....	42
Fig. 2-1 Changes in temperature from temperature data loggers placed in a breeding nestbox ( $T_{\text{nest}}$ ; pink line) and non-breeding nestboxes ( $T_{\text{nb}}$ ; skyblue line). A red line denotes the difference of temperature ( $T_{\text{dif}}$ ) between the breeding and non-breeding nestboxes. The egg-laying and hatching dates were confirmed by field observations, and the fledged date was estimated by field observations and temperature data. ....	57
Fig. 2-2 Schematic diagram of the decision tree.....	63
Fig. 2-3 Schematic diagram of the random forest: (A) model training and (B) classification prediction.....	64

Fig. 2-4 Accuracy of the two-breeding stage classification model with relation to the number of decision trees and the number of predictor variables. .... 72

Fig. 2-5 Accuracy of the three-breeding stage classification model with relation to the number of decision trees and the number of predictor variables. .... 73

Fig. 2-6 Receiver operating characteristic curve (ROC) of the two-breeding stage classification model. The diagonal line represents a model with no discriminatory power in estimating the breeding stage. .... 76

Fig. 2-7 Receiver operating characteristic curves (ROC) of the three-breeding stage classification model: non-breeding vs. egg-laying/incubation (black line); non-breeding vs. chick-rearing (red line); egg-laying/incubation vs. chick-rearing (green line). The diagonal line represents a model with no discriminatory power in estimating the breeding stage..... 78

Fig. 2-8 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) by the two-breeding stage classification model: (a) all data and (b) data without outliers. The solid line and dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively..... 85

Fig. 2-9 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) by the three-breeding stage classification model: (a) all data and (b) data without outliers. The solid line and

dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively..... 86

Fig. 2-10 Difference of temperature ( $T_{dif}$ ) between temperatures measured in non-breeding nestboxes ( $T_{nb}$ ) and a breeding nestbox ( $T_{nest}$ ). Black and red lines denote the non-breeding and breeding stages estimated by the breeding stage classification models, respectively. The egg-laying date was confirmed by nestbox observations. .... 87

Fig. 2-11 Comparison between observed and estimated hatching dates (January 1st = 1) and by the three-breeding stage classification model: (a) all data and (b) data without outliers. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively..... 89

Fig. 2-12 (a) Change in temperature of non-breeding nestbox ( $T_{nb}$ ; skyblue line) and a breeding nestbox ( $T_{nest}$ ; pink line). (b) Difference of temperature ( $T_{dif}$ ) between temperatures measured in non-breeding nestboxes and a breeding nestbox. Black and red parts in a solid line denote the egg-laying/incubation stage and chick-rearing stages estimated by the three-breeding stage classification model, respectively. Orange shading denotes a misclassified chick-rearing stage in the breeding stage classification model, which was confirmed as incubation stage by nestbox observations. The hatching date was documented from nestbox observations. .... 90

Fig. 2-13 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) of (a) Varied and (b) Great Tits by the two-breeding stage classification model. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively..... 93

Fig. 2-14 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) of (a) Varied and (b) Great Tits by the three-breeding stage classification model. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively..... 94

Fig. 2-15 Comparison between observed and estimated hatching dates (January 1st = 1) of (a) Varied and (b) Great Tits by the three-breeding stage classification model. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively..... 96

Fig. 3-1 (a) Mean temperature in April and (b) mean egg-laying dates (January 1st = 1) in Varied Tits at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri. The error bars with different letters indicate significantly difference ( $p < 0.05$ ) in the Tukey post-hoc test..... 118

Fig. 3-2 Overall mean of daily mean temperature during pre-breeding season (pre-breeding temperature) for Varied Tits at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri. The error bars with different letters indicate significantly difference ( $p < 0.05$ ) in the Tukey post-hoc test..... 119

Fig. 3-3 Relationship between maximum temperatures during the pre-breeding period and the mean egg-laying dates of Varied Tits at 300m (white), 900m (grey), and 1,300m (black) on Mt. Jiri. The dashed and solid line represent the regression lines for each study plot and all plots, respectively..... 121

Fig. 3-4 Relationship between mean temperature during the pre-breeding period and the mean egg-laying dates of Varied Tits at 300m (white), 900m (grey), and 1,300m (black) on Mt. Jiri. The dashed and solid line represent the regression lines for each study plot and all study plots, respectively..... 122

Fig. 3-5 The annual trend for maximum temperature during the pre-breeding period at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence interval, respectively..... 126

Fig. 3-6 The annual trend for mean temperature during the pre-breeding period at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively..... 127

Fig. 3-7 The annual trend of mean egg-laying dates of Varied Tits at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively..... 131

Fig. 3-8 The annual trend of mean clutch size of Varied Tits at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and



grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	132
Fig. 3-9 The annual trend of Proportion of failed nests of Varied Tits at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	133
Fig. 4-1 Relationship between the (a) mean and (b) maximum temperatures from 10 to 31 March, and the elevation at Mt. Baegun in Wonju (grey circles), Mt. Jiri in Gurye (open circles), and Mt. Baekwoon in Gwangyang (filled circles). The grey dashed line and black solid line represent the regression lines for each study region and all study plots, respectively.....	154
Fig. 4-2 Relationship between the mean egg-laying dates of Varied Tits and the elevation at Mt. Baegun in Wonju (grey circles), Mt. Jiri in Gurye (open circles), and Mt. Baekwoon in Gwangyang (filled circles). The grey dashed line and black solid line represent the regression lines for each study region and all study plots, respectively.....	155
Fig. 4-3 Mean egg-laying dates of Varied Tits at Mt. Baegun in Wonju in 2016 (filled circles), 2017 (open circles), and 2018 (grey circles). .....	156
Fig. 4-4 Relationship between the (a) mean and (b) max temperature from 10 to 31 March, and the egg-laying dates of Varied Tits. The	

dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively. ....	160
Fig. 4-5 Comparison between the observed and predicted egg-laying dates (January 1st = 1) of Varied Tits at 300m and 900m on Mt. Jiri from 2008 to 2015 based on the final averaged model. The solid line represents a regression line between the predicted and observed egg-laying dates, and the dashed diagonal line indicates a 1:1 relationship. ....	162
Fig. 4-6 Predicted egg-laying dates (January 1st = 1) of Varied Tits in South Korea under future climate conditions projected under a baseline scenario (RCP 8.5; left panels) and an intermediate mitigation scenario (RCP 4.5; right panels). ....	166
Fig. 4-7 Predicted egg-laying dates of Varied Tits in South Korea in the 2040s, 2070s, and 2090s compared with present dates under future climate conditions projected by a baseline scenario (RCP 8.5; left panels) and an intermediate mitigation scenario (RCP 4.5; right panels). ....	167
Fig. 5-1 Relationship between the elevation and the monthly mean temperature in March (temperature from 10 to 31 March; mean $\pm$ standard deviation). The black dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively. ....	192
Fig. 5-2 Relationship between the elevation and the peak dates of (a) growth of nestling Varied Tits (January 1st = 1) and (b) biomass of	

Lepidoptera larvae. The black dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	193
Fig. 5-3 Relationship between the elevation and the (a) peak biomass and (b) peak duration (day) of Lepidoptera larvae. The black dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	194
Fig. 5-4 The mean (filled circle) and range (error bar) of synchrony index between peak date of growth of nestling Varied Tits and biomass of Lepidoptera larvae (peak date of biomass = 0) at each study plot along the elevational gradient. The error bars with different letters indicate significantly difference ( $p < 0.05$ ) in the Tukey post-hoc test with the overall probability adjusted by Bonferroni-Holm method.....	196
Fig. 5-5 The relationship between the peak dates of biomass of Lepidoptera larvae and growth of nestling Varied Tits (mean $\pm$ range; January 1st = 1). The black solid line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, and the dashed diagonal line indicates a 1:1 relationship.....	197
Fig. 5-6 The mean and standard deviation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of nestling Varied Tits (black square) and potential arthropod prey (grey circle). LA: Lepidoptera adult, LL: Lepidoptera larvae, A: Araneae, O: Orthoptera. The isotopic values of potential arthropod	

prey were corrected by the fractionation factor ( $\delta^{13}\text{C} = 1.7\text{‰}$ , $\delta^{15}\text{N} = 2.4\text{‰}$ ) from Hobson and Bairlein (2003).....	199
Fig. 5-7 The $\delta^{13}\text{C}$ values (mean $\pm$ standard deviation) of nestling Varied Tits along with elevation gradient. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	204
Fig. 5-8 The $\delta^{15}\text{N}$ values of nestling Varied Tits in relation to the synchrony index between peak dates of growth of nestling Varied Tits and biomass of Lepidoptera larvae (peak date of biomass = 0). The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	206
Fig. 5-9 The estimated proportion of Lepidoptera larvae in the diets of nestling Varied Tits along the elevation gradients. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	209
Fig. 5-10 The estimated proportion of Araneae in the diets of nestling Varied Tits along the elevation gradients. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	211
Fig. 5-11 The estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits along the elevation gradients. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.....	213

Fig. 5-12 The relationship between the estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits and synchrony index between the peak dates of growth of nestling Varied Tits and biomass of Lepidoptera larvae (peak date of biomass = 0). The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively. .... 214

Fig. 5-13 Relationship between the synchrony index (difference between the peak date of growth of nestling Varied Tits and the peak date of Lepidoptera larvae biomass; peak of biomass = 0) and the body condition (residual body mass; g) of Varied Tit chicks in different number of chicks. .... 224

Chapter 1

제 1장 서론

# I. 연구 배경 및 필요성

기후변화로 인해 지구평균기온은 산업화 이전(1850 - 1900년)보다 1.1°C도 상승하였으며, 기후 변화에 관한 정부간 협의체(Intergovernmental Panel on Climate Change 2014: IPCC)는 2100년에는 기온이 최대 3.7°C까지 상승할 것으로 전망하였다. 이러한 전지구적 규모의 급속한 기온 상승은 인간 활동에 의한 온실가스 농도 증가로 인한 것으로 추정되며(IPCC 2014), 자연적 요인에 의한 기후 변동이나 지역적 수준의 기후변화와는 극명한 차이가 있는 것으로 나타났다(Neukom et al. 2019). 기존 연구 결과, 이러한 기후변화는 생물종의 생물계절성(phenology; McCleery and Perrins 1998, Crick and Sparks 1999), 형태(Guerin et al. 2012, McCauley et al. 2018), 지리적 분포(Parmesan 2006, Chen et al. 2011), 개체군 동태(Sillett et al. 2000, Clark et al. 2003) 등의 다양한 변화를 일으키고 있는 것으로 확인되었다. 또한 급속한 기후 환경의 변화는 서식지 소실 및 악화와 같은 다른 인위적 요인과 함께 생물다양성의 감소를 일으키는 것으로 나타나, 생태계 및 생물다양성 보전과 관리에 있어 기후변화의 영향 파악과 예측에 대한 필요성이 증가하고 있다(Bellard et al. 2012, Newbold 2018).

생태계 기능과 생물다양성의 유지는 여러 종간의 상호작용을 기초로 하기 때문에, 생물종의 생태적 변화는 이와 관련된 다른 종과 생태계 기능에 연쇄적인 영향을 미칠 수 있다(Fontúrbel et al. 2018). 따라서 생태계에 대한 기후변화의 영향 파악에 있어 생물종에 대한 기후변화의 영향에 대한 이해가 우선적으로 이루어져야 한다. 생태계내에서 널리 분포하며 개체수가 풍부한 일반종(common species)은 생물학적 또는 생태학적 현상을 파악하는데 있어 모델 종(model species)로서 많은 연구가 이루어지고 있다. 또한 일반종은 다른 종과의 다양한 상호작용을 통해 생태계 내의 물질 순환과 에너지 흐름에 중요한 영향을 미치며, 생태계 기능 유지에 필수적인 요인으로 확인되

었다(Gaston and Fuller 2008, Gaston 2011, Winfree et al. 2015). 따라서 일반종의 개체군 감소 또는 생태적 변화는 일반종과 관련된 여러 생물종과 생태계 기능에 연쇄적으로 영향을 미칠 것으로 예상되며(Gaston 2010), 일반종에 대한 기후변화의 영향 파악은 생태계에 대한 기후변화의 영향을 파악하고 예측하는데 중요한 자료를 제공할 것으로 생각된다.

생물계절성이란 식물의 개화와 개엽, 동물의 번식과 이동 등 주기적으로 반복되는 생활사의 시기를 의미하며, 생물의 번식기와 같이 먹이원에 대한 요구도가 증가하는 시기가 먹이원의 가용도가 최대가 되는 시기에 일치하는 것이 개체의 적응도(fitness)를 결정하는데 있어 중요한 것으로 알려져 있다(Reed et al. 2013). 일반적으로 생물계절성은 연도별 기온 및 강수 등 기상요인의 변화에 민감하게 반응하며(Buse et al. 1999, Perrins 2008), 따라서 최근의 기후변화로 인해 여러 생태계에서 전영양단계에 걸쳐 생물계절성의 변화가 발생하고 있는 것으로 확인되었다(Walther et al. 2002, Parmesan and Yohe 2003). 그러나 기후변화에 대한 생물계절성의 변화 정도는 생물종 및 영양단계에 따라 다양한 것으로 나타났으며(Thackeray et al. 2010, 2016; Kharouba and Vellend 2015), 그로 인해 육상 및 해양생태계 등에서 영양단계간 생물계절성의 불일치(phenological asynchrony)가 발생하고 있는 것으로 확인되었다(Visser et al. 1998, Harrington et al. 1999, Thackeray et al. 2010).

생물계절성의 불일치는 포식자와 피식자간의 상호작용을 교란시킴으로써 포식자의 적응도와 개체군 동태에 부정적인 영향을 미치며, 이와 관련된 생태계 기능을 약화시키는 것으로 확인되었다(Both et al. 2006, Fontúrbel et al. 2018). 따라서 생물종에 대한 기후변화의 영향을 파악하기 위해서는 생물계절성 외에도 다른 종과의 상호작용과 개체군 동태에 영향을 미칠 수 있는 여러 지표 등에 대한 종합적인 이해가 이뤄져야 한다. 또한 기후변화의 경향 및 속도는 시공간에 따라 매우 다양하기 때문에 생물종 및 생태계에 대한 기후변화의 영향은 지역에 따라 큰 차이가 있는 것으로 확인되었다(Visser et al. 2003, Both et al. 2004). 이에 따라 전지구적 규모의 기후변화가 생



태계에 미치는 영향을 파악하기 위한 광역적 규모의 체계적인 모니터링에 대한 필요성이 증가하고 있다. 이와 동시에, 생태계 보전 및 관리계획 수립에 있어 공간적 규모의 우선순위를 정하기 위한 기후변화 영향의 지역간 차이 파악 및 예측에 대한 필요성도 증가하고 있다(Malone and Engle 2011). 온대지역의 산림생태계에서 낙엽활엽수(deciduous tree), 식엽성 나비목 유충(herbivorous caterpillar), 식충성 산림성 조류(insectivorous forest songbirds)로 이어지는 먹이사슬은 산림생태계의 복잡한 먹이그물 내에서 종간 상호작용에 대한 기후변화의 영향을 파악하기 위해 단순화된 모델 시스템(model system)이다(Branston 2019). 먹이사슬 내 일차 생산자인 낙엽활엽수에서는 초봄에 새로운 잎이 자라나며, 잎이 성장함에 따라 나비목 유충에 대한 방어물질의 함량이 증가한다(Feeny 1970). 따라서 일차 소비자인 나비목 유충이 수목의 개엽 시기에 맞춰 부화하는 것이 유충의 성장과 생존에 있어 중요한 것으로 보고되었다(Feeny 1970). 나비목 유충의 생물량은 수목의 개엽 이후 일시적으로 급증했다가 성장이 끝난 이후에는 지면으로 내려가 번데기로 변태하기 때문에, 나비목 유충을 번식기 주요 먹이원으로 이용하는 산림성 조류의 번식기가 나비목 유충의 최대 발생시기에 일치하는 것이 조류의 번식 성공에 있어 중요한 것으로 알려져 있다(Wilkin et al. 2009, Burger et al. 2012). 또한 산림성 조류의 나비목 유충 이용은 수목에 대한 식엽 피해를 조절하여 수목의 성장과 적응도에 영향을 미치는 것으로 보고되었다(Berezki et al. 2014). 따라서 수목, 나비목 유충, 산림성 조류 간의 생물계절성 일치는 종간 상호작용을 유지하고 각 영양단계의 적응도를 결정하는 요인으로 알려져 있다.

산림성 조류와 같이 신체적 기능이 미성숙한 상태로 부화하는 만성성 조류(altricial species)는 이소 전까지 부모가 제공하는 먹이에 의존하며, 단기간 동안의 빠른 성장을 위해 높은 먹이원 요구도를 가진다. 나비목 유충의 경우, 최대 발생시기에는 가용도가 매우 높고, 유조의 성장과 기능 발달에 있어 중요한 단백질 및 기타 영양분이 풍부하며(Eeva et al. 2010, Razeng and Watson 2015), 유조의 최대 성장시기에 충분한 양의 나비목 유충을 제

공하는 것이 유조의 성장에 중요한 것으로 보고되었다(Naef-Daenzer et al. 2000, Wilkin et al. 2009). 그러나 유조의 최대 성장시기는 산림성 조류의 번식시작일, 즉 첫 산란일에 따라 주로 결정되며, 이는 산림성 조류가 나비목 유충과의 생물계절성 일치를 위해서는 번식시작전에 나비목 유충의 최대 발생시기를 예측하여 산란시기를 조절해야 한다는 것을 의미한다. 산림성 조류의 번식주기는 기본적으로 광주기(Photoperiod)에 따른 성호르몬 변화에 의해 조절되지만(Dawson et al. 2001), 광주기는 일년 단위로 고정되어 있어 나비목 유충 발생시기의 연간 변이를 예측하기에는 적합하지 않다. 따라서 조류는 나비목 유충과의 생물계절성 일치를 유지하기 위해 여러 환경 요인을 바탕으로 첫 산란일을 조절하며, 기존 연구에 의하면 번식기 전 기온이 번식시기를 조절하는 가장 중요한 요인인 것으로 보고되었다(Visser et al. 2009, Schaper et al. 2012).

최근 온대지역의 봄철 기온 상승으로 인해 낙엽활엽수의 개엽시기, 나비목 유충의 부화시기, 산림성 조류의 번식시기가 모두 앞당겨지고 있다(Crick and Sparks 1999, Menzel 2000, Burgess et al. 2018). 그러나 Buse et al. (1999)의 연구 결과, 기온 상승에 따른 산림성 조류 번식시기의 변화는 낙엽활엽수와 나비목 유충 생물계절성의 변화에 비해 느린 것으로 나타났다. 또한 Burgess et al. (2018)의 연구 결과, 기온이 상승할수록 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 산림성 조류 유조의 최대 성장시기가 늦어지는 것으로 확인되었다. 이러한 기존 연구 결과는 기후변화로 인해 먹이원과 산림성 조류간 생물계절성 불일치가 심화될 수 있음을 의미한다. 생물계절성 불일치로 인한 먹이 가용도의 감소는 굵이울 감소와 나비목 유충이 아닌 대체 먹이원의 비율 증가로 이어져(Naef-Daenzer et al. 2000, Samplonius et al. 2016), 유조의 성장 및 생존과 개체의 적응도에 부정적인 영향을 미칠 수 있는 것으로 보고되었다(Sanz et al. 2003, Reed et al. 2013). 따라서 기후변화는 산림성 조류의 생물계절성을 변화시킬 뿐만 아니라, 먹이원과의 상호작용을 교란시켜 산림성 조류의 개체군 감소와 산림성 조류와 관련된 생태계 기능을 약화시킬 수 있을 것으로 예상되고 있으며, 이에 따라 산림성 조

류에 대한 기후변화의 영향 파악 및 예측에 대한 연구의 필요성이 증가하고 있다.

산림성 조류에 대한 기후변화의 부정적 영향은 주로 번식기 이전 번식지의 환경에 대한 정보를 얻을 수 없으며, 월동지로부터의 이동으로 인해 첫 산란일의 조절이 제한되는 철새(migratory birds)에서 더욱 심각한 것으로 보고되었다(Both et al. 2006, Zurell et al. 2018). 그러나 기온 변화에 따른 산란일 조절을 위한 개체의 표현형 적응성(phenotype plasticity)은 유전되는 형질이며(Schaper et al. 2012), 환경 변화에 대한 적응 범위의 한계가 있는 것으로 보고되었다(DeWitt et al. 1998, Auld et al. 2010). 또한 표현형 적응성 또는 소진화(microevolution)를 통한 번식시기의 변화가 전례 없는 속도로 진행되고 있는 기후변화에 비해 충분하지 않을 가능성이 있는 것으로 확인되었다(Gienapp et al. 2013). 이 외에도 기후변화는 기상 요인의 주기적 패턴을 변화시키는 것으로 나타나 조류가 번식시기를 조절하기 위해 사용해왔던 기온 지표가 기후변화로 인하여 최대 발생시기를 예측하기에 적합하지 않게 될 가능성이 있다(Visser et al. 2004). 따라서 인간활동에 의한 급속한 기후변화는 철새 외에도 전체 생활사를 한 지역에서 서식하는 텃새의 번식에도 부정적인 영향을 미칠 수 있을 것으로 생각되며, 이에 대한 연구가 필요하다고 판단된다.

온대지역에 서식하는 산림성 조류에 대한 기후변화의 영향 파악은 여러 지역에서 장기간동안 모니터링되고 있으며, 이에 대한 많은 연구가 수행되고 있다(Visser et al. 1998, Gullett et al. 2013, Yanase et al. 2018). 그러나 광역적 및 장기적 규모에서 산림성 조류에 대한 기후변화 영향을 모니터링하는데 있어, 조사자에 의한 인적 오류를 최소화하고 동일한 방법으로 자료 수집 및 분석을 가능하게 하는 자동 모니터링 시스템의 개발 및 적용에 대한 연구는 아직 부족한 상황이다. 최근 전지구적으로 발생하고 있는 기후변화가 생태계 및 생물종에 미치는 영향 파악에 있어, 자동 기록장치와 인공지능(artificial intelligence: AI)기술을 이용해 광역적 규모의 모니터링을 수행하고, 기존 현장조사의 단점을 줄이기 위한 연구들이 증가하고 있다(Christin

et al. 2019). 따라서 산림성 조류의 생물계절성 변화를 파악하기 위한 광역적 규모의 장기 모니터링에 적용할 수 있는 자동 모니터링 방법을 개발할 필요가 있다고 판단된다.

기존 산림성 조류에 대한 기후변화의 영향 파악에 관한 연구들은 주로 한 지역에서 수행된 장기연구자료를 바탕으로 진행되었으며(Visser et al. 2006, Yanase et al. 2018), 여러 개체군을 대상으로 수행된 연구에서는 지역간 기온 변화의 차이가 조류의 생물계절성에 미치는 영향이 주로 분석되었다(Dunn and Winkler 1999, Visser et al. 2003, Both et al. 2004, Burgess et al. 2018). 반면 지역간 기온 변화의 차이가 생물계절성 외에 조류의 적응도 및 개체군 동태에 영향을 미칠 수 있는 다른 번식지표에 대한 연구는 비교적 미비한 상황이다. 또한 최근 산림생태계에서 고도가 높아질수록 기온 상승이 빠르게 발생하고 있는 것으로 확인되어, 고지대 조류 개체군에 대한 기후변화의 영향이 저지대보다 심각할 것으로 예측되고 있다(Wang et al. 2014, Pepin et al. 2015). 그러나 이러한 고도간 기온 변화의 속도 차이가 조류의 번식생태에 미치는 영향에 대한 연구는 부족한 상황이다.

기후변화로 인한 산림성 조류의 생물계절성 변화 정도는 지역간 서식 환경 및 기후변화 경향 차이에 따라 다른 것으로 확인되었다(Dunn and Winkler 1999, Both et al. 2004, Porlier et al. 2012). 또한 시간에 따른 기후변화의 경향은 앞으로의 기후변화 완화 노력에 따라 달라질 것으로 예측되고 있다(IPCC 2014). 따라서 산림성 조류에 대한 기후변화 영향에 대한 기후변화 완화의 효과와 지역간 차이를 예측하는 것은 산림성 조류의 취약성(vulnerability)을 평가하기 위한 기후변화에 대한 노출(exposure)정도에 관한 정보를 제공하여, 보전 및 관리방안 수립에 있어 공간적 규모의 우선순위를 정하는데 도움이 될 것으로 판단된다.

나비목 유충과 산림성 조류간 상호작용에 대한 연구는 기후변화로 인한 생물계절성 불일치가 조류 번식생태에 미치는 영향을 예측하기 위한 정보를 제공하고 있다(Naef-Daenzer and Keller 1999, Naef-Daenzer et al.

2000, García-Navas and Sanz 2011). 나비목 유충과 산림성 조류간 상호작용에 대한 연구는 낙엽활엽수림의 한 개체군을 대상으로 수행되거나, 아니면 침엽수림과 낙엽활엽수림, 상록활엽수림과 낙엽활엽수림 등 임상간 비교를 위주로 이루어졌다(Thomas 2001, Veen et al. 2010, Shiao et al. 2015). 기존 연구 결과, 임상간 나비목 유충의 발생양상 차이에 따라 나비목 유충과 산림성 조류 간의 생물계절성 불일치가 번식에 미치는 영향이 달라지는 것으로 확인되었다. 그러나 아직까지 낙엽활엽수림 내에서 지리적 환경 변화에 따른 나비목 유충 발생양상의 차이가 나비목 유충과 산림성 조류간 상호작용에 미치는 영향에 대한 연구는 거의 이뤄지지 않았다.

한반도 지역의 기온은 지구평균기온보다 빠르게 상승하고 있는 것으로 나타났다(기상청 2014), 이러한 기온 변화는 국내 산림성 조류의 번식생태에 변화를 일으켰을 것으로 예상된다. 그러나 현재까지 국내 서식하는 산림성 조류의 번식생태와 먹이원과의 생물계절성 불일치에 대한 기후변화의 영향 파악에 대한 연구는 이뤄지지 않았으며, 미래 기후변화의 영향 파악을 위한 광역적 규모의 모니터링의 체계 또한 부재한 상황이다. 따라서 본 연구는 낙엽활엽수, 나비목 유충, 산림성 조류로 이뤄진 모델 시스템을 기반으로 국내 전역에서 텃새로서 흔하게 서식하는 산림성 조류인 박새(Great Tit; *Parus major*)와 곤줄박이(Varied Tit; *Sittiparus varius*)를 대상으로 선정하고, 첫째, 온도기록계를 이용한 박새류 번식시기 자동 모니터링 개발, 둘째, 고도별 기온 및 곤줄박이 번식지표의 장기적 변화 파악, 셋째, 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화 예측, 넷째, 곤줄박이와 먹이원간 번식기 생물계절성 불일치의 영향 파악에 대한 연구를 수행하였다. 이를 통해 산림성 조류에 대한 기후변화의 영향을 광역적 규모에서 모니터링 할 수 있는 번식시기 자동 모니터링 방법 개발하고, 기후변화에 따른 기온 상승이 곤줄박이의 번식생태와 생물계절성 불일치에 미치는 영향을 파악하고, 국내 곤줄박이의 번식시기에 대한 기후변화 영향의 지역간 차이와 기후변화 완화 노력의 효과를 예측하여 국내 산림성 조류와 산림생태계에 대한 보전 및 관리를 위한 기초 자료를 제공하고자 하였다.

## II. 연구 목적 및 구성

기후변화는 생태계와 생물다양성 보전의 가장 큰 위협으로 대두되고 있으며, 이에 따라 생물종과 종간 상호작용에 대한 기후변화의 영향 파악과 예측의 필요성이 증가하고 있다. 온대지역의 산림생태계에서 산림성 조류는 먹이사슬의 고차 소비자로서 식엽성 곤충의 밀도 조절 및 식엽 피해 저감 등 생태계 유지에 있어 핵심적인 기능을 하는 것으로 알려져 있다. 그러나 최근 급속한 기후변화는 산림성 조류의 생물계절성의 변화를 일으키고 있으며, 생물계절성 불일치를 일으켜 산림성 조류의 번식과 개체군에 부정적인 영향을 미칠 수 있는 것으로 확인되었다.

본 연구는 국내 산림 전역에서 번식하는 산림성 조류인 박새와 곤줄박이를 대상으로 산림성 조류에 대한 기후변화 영향을 광역적 규모에서 모니터링할 수 있는 번식시기 자동 모니터링 방법을 개발하고, 기후변화가 곤줄박이의 번식생태와 먹이원과의 생물계절성 불일치에 미치는 영향 파악과 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화 예측을 통해 산림성 조류와 산림생태계 보전 및 관리를 위한 기초 자료를 제공하는 것을 목적으로 하였다.

본 연구는 총 네 개의 세부연구로 이루어져 있다. 첫째, 인공지능의 내부온도 측정과 기계학습(machine learning)을 통해 조사 빈도와 인적 오류를 줄일 수 있는 박새류 번식시기 자동 모니터링 방법을 개발하였으며, 둘째, 고도별 곤줄박이 번식기 전 기온과 산란일, 한배산란수, 번식실패등지비율의 장기적 변화 현황을 파악하였다. 셋째, 고해상도의 기후변화 시나리오를 통해 곤줄박이 산란일 변화를 예측하여, 곤줄박이 산란일에 대한 기후변화 영향에 대한 기후변화 완화의 영향과 기후변화 영향의 지역간 차이를 정량적으로 파악하였다. 넷째, 고도별 나비목 유충의 발생양상과 곤줄박이의 생물계절성 파악을 통해 기온 변화에 따른 나비목 유충과 곤줄박이 생물계절성 일치도 변화를 분석하였다. 또한 고도별 나비목 유충 발생양상 차이에 따라 생물계절성 불일치가 곤줄박이 유충의 먹이원 비율과 이소 전 건강도에 미

치는 영향에 차이가 있는지 분석하였다. 이를 위해 강원도 원주시 백운산 고도 200m, 600m, 600m, 800m에 위치한 4개 조사구, 전라남도 구례군 지리산 고도 300m, 900m, 1,300m에 위치한 3개 조사구, 전라남도 광양시 백운산 고도 200m, 400m, 800m, 800m, 1,000m 5개 조사구에서 현장 조사를 수행하였다. 구례군 지리산에서는 2015년부터 2018년까지, 원주시 백운산과 광양시 백운산에서는 2016년부터 2018년까지 조사를 수행하였다.

2장에서는 박새와 곤줄박이를 대상으로 번식시기 자동 모니터링 방법을 개발하기 위해 2016년부터 2018년까지 12개 조사구에서 인공새집 번식조사를 수행하였으며, 소형 온도기록계를 이용하여 새집내부온도를 측정하였다. 번식조사결과와 새집내부온도를 이용해 기계학습 분석을 실시하여, 번식상황(2단계: 번식, 비번식; 3단계: 비번식, 산란 및 포란, 육추)을 추정하는 번식상황 분류모형을 개발하였다. 번식상황 분류모형의 추정 결과를 통해 등지별 첫 산란일과 부화일을 추정하였으며, 번식조사를 통해 파악한 첫 산란일과 부화일과의 비교를 통해 번식시기 자동 모니터링 방법의 정확도를 평가하였다.

3장에서는 곤줄박이를 대상으로 번식기 전 기온과 번식지표(산란일, 한배산란수, 번식실패 등지 비율)의 장기적 변화를 파악하고자 하였다. 이를 위해 구례군 지리산 고도 300m, 900m, 1,300m의 3개 조사구에서 2006년부터 2013년까지의 장기생태연구와 2015년부터 2018년까지 본 연구에서 수행한 현장조사를 통해 수집한 인공새집 번식결과와 기온자료를 이용하였다. 고도 및 연도별 번식기 전 기온과 산란일을 이용하여 기온과 산란일간의 관계를 파악하고 고도별로 최근 약 10년 동안의 번식기 전 기온과 번식지표의 변화를 분석하였다.

4장에서는 기후변화에 따른 곤줄박이의 산란일 변화를 예측하기 위해 2016년부터 2018년까지 12개 조사구의 기온 및 곤줄박이 산란일 자료를 이용하여 3월 10일부터 3월 31일까지의 기온을 예측변수로 하는 산란일 예측모형을 개발하였다. 또한 산란일 예측모형의 검증을 위해, 구례군 지리산 고도 300m와 900m 조사구의 2006년부터 2015년까지의 기온 및 산란일 자료를

이용하여, 예측모형을 통해 예측된 산란일과 현장조사를 통해 기록된 산란일과 비교하였다. 기후변화 완화에 따른 곤줄박이 산란일 변화 경향의 차이를 예측하고 지역간 기후변화 영향의 차이를 파악하기 위하여, 2100년 이산화탄소 농도가 다른 1km 해상도의 두가지 기후변화 시나리오를 이용하여 국내 곤줄박이 산란일 변화를 예측하였다.

5장에서는 곤줄박이를 대상으로 고도별 기온 차이에 따른 나비목 유충과 곤줄박이간 생물계절성 일치도의 변화를 파악하고, 고도별 나비목 유충 발생 양상의 차이에 따라 생물계절성 불일치가 곤줄박이 번식에 미치는 영향이 달라지는지 파악하고자 하였다. 이를 위해 2016년과 2017년에 광양시 백운산의 고도가 다른 5개 조사구(고도 200m, 400m, 800m, 1,000m)에서 조사를 수행하였다. 나비목 유충 분변 조사와 인공새집 번식조사를 통해 고도별로 나비목 유충의 최대 발생시기, 최대 발생량, 최대 발생기간과 곤줄박이 유조의 최대 성장시기를 파악하고, 유조의 최대 성장시기와 유충 최대 발생시기를 비교하여 곤줄박이와 나비목 유충간의 생물계절성 일치도를 파악하였다. 또한 곤충 및 기타 먹이원과 곤줄박이 유조 혈액의 탄소 및 질소 안정성 동위원소비를 분석하여, 생물계절성 일치도에 따른 혈액의 안정성 동위원소비 변화와 동위원소 혼합모형을 통해 추정된 등지별 먹이원 비율의 변화를 분석하였다. 또한 생물계절성 불일치와 유조의 먹이원 비율이 유조의 이소전 건강도에 미치는 영향을 파악하기 위해, 13일령 유조의 부척 길이와 체중을 측정하여 이소전 건강도를 파악하였다.



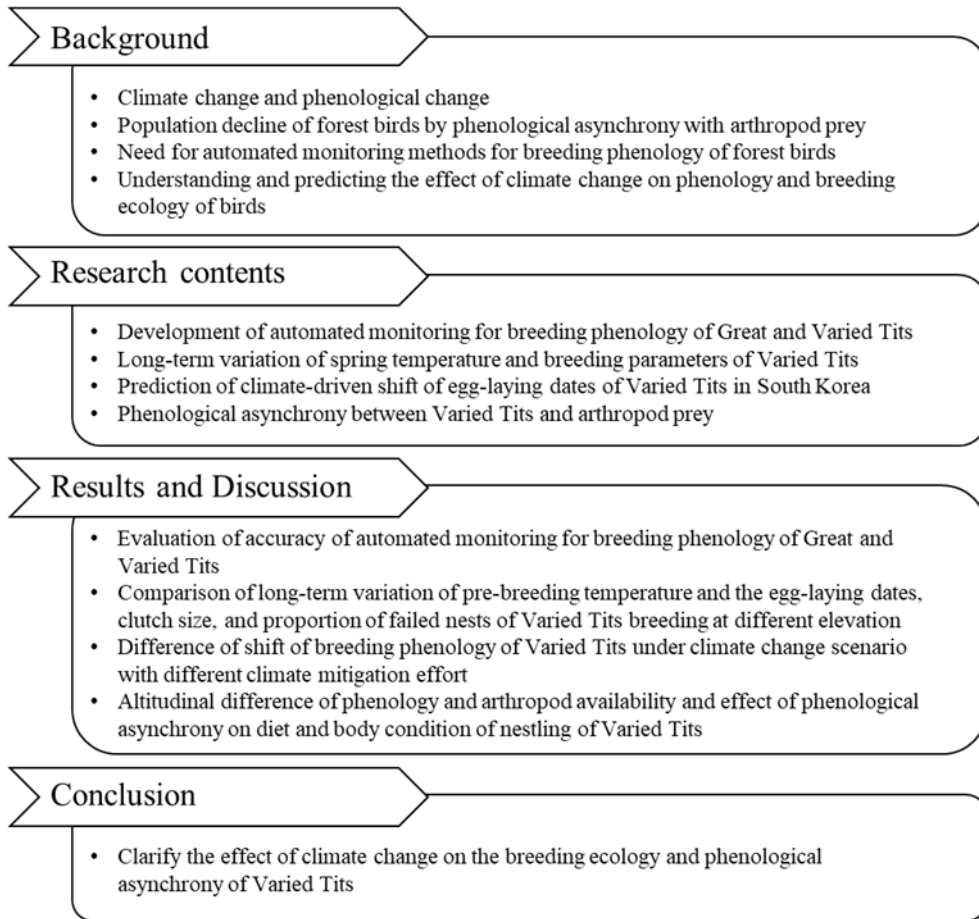


Fig. 1-1 The framework of this study.

### Ⅲ. 연구사

#### 1. 자동 기록장치를 이용한 조류 번식 모니터링

조류의 번식지표는 기상 및 먹이원의 가용도 등 다양한 환경 요인의 변화에 민감하게 반응하기 때문에, 서식지의 비생물 및 생물적 환경 요인의 변화를 파악하기 위한 지표로써 이용되고 있다(Zhao and Lei 2002, Fiedler 2009). 또한 조류 개체군의 보전 및 관리를 위해 서식지 환경 변화가 조류 개체군 동태에 미치는 영향을 파악하고 예측하기 위해서는 조류 번식지표에 대한 장기자료 축적 및 분석이 수행되어야 한다. 그러나 현장조사를 통한 번식지표 모니터링은 동지를 반복해서 방문해야 하기 때문에 많은 조사 인력 및 비용을 필요로 하며, 조사 시점의 동지 상황을 통해 번식지표를 기록하는데 있어 조사자의 주관적 판단이 개입될 가능성이 높다. 또한 현장 상황 기록, 자료 입력 등의 과정에서 인적 오류(human error)가 발생할 가능성이 높다는 단점이 있다. 이에 따라 여러 연구에서 현장조사에 필요한 인력 및 시간 소모와, 인적 오류를 줄이기 위해 다양한 자동 기록장치를 번식 모니터링에 적용해왔다.

무인 촬영장비를 이용한 번식 모니터링은 연속적으로 번식활동을 관찰할 수 있으며, 사진 및 영상을 기록하기 때문에 번식에 관련한 자세한 정보를 얻을 수 있다는 장점이 있다. 1950년대 이후 지속적으로 번식 모니터링에 적용되어(Gysel and Davis 1956, Royama 1959), 산란일, 포란일, 이소일 등의 번식시기나 한배산란수, 이소 유조 수 등의 번식지표를 파악을 위해 사용되었으며(McQuillen and Brewer 2000), 육추 행동(Cartar and Montgomerie 1987, Grundel 1987) 및 유조 행동(McRae et al. 1993, Nathan et al. 2001)을 파악하는데 적용되었다. 또한 유조에게 급이하는 먹이원(Hanula et al. 1995, Grønnesby and Nygard 2000)이나 포식자를 동

정(Hussell 1974, Thompson et al. 1999, Pietz and Granfors 2000)하기 위해 적용되었다. 그러나 무인 촬영장비의 배터리 교체를 위해서는 3일에서 7일정도의 간격으로 등지를 방문해야 하며, 촬영된 영상과 사진을 분석하기 위해서는 많은 시간이 걸린다는 단점이 있다(Cox et al. 2012). 또한 촬영을 위해서는 카메라뿐만 아니라 배터리, 케이블, 사진 및 영상 저장 장치 등 다양한 장비가 필요하여 비용이 높기 때문에, 여러 등지를 한번에 모니터링하기 어려우며, 장비의 휴대가 어렵다는 단점이 있다(Cox et al. 2012).

사진 및 영상으로 등지의 상태를 기록하는 것 외에 다른 기록장치를 이용하여 간접적으로 등지의 번식상황을 모니터링하는 연구들도 수행되었다. Freitag et al. (2001)와 Wilkin et al. (2009)의 연구에서는 인공새집에 번식하는 개미잡이(*Jynx torquilla*)와 박새를 대상으로 수동형 전자발신장치(passive integrated transponder tag: PIT tag)를 이용하여 육추기 급이 활동을 파악하였다. 이는 번식하는 성조에 PIT tag를 부착하고 인공새집 입구에는 인식기를 부착하여 성조가 새집을 출입할 때마다 tag의 고유번호와 출입시간을 기록되도록 하는 방법이다. PIT tag를 이용한 모니터링 방법은 교란 없이 조류의 등지 출입 횟수를 기록할 수 있다는 장점이 있으나, 성조를 포획해야 하며 인식기와 안테나, 전원 및 방수 장치 등 여러 장비를 등지에 설치하며 관리가 필요하다는 단점이 있다.

온도기록계를 이용한 번식 모니터링 방법은 조류가 등지내부에 있을 때 등지 온도가 상승한다는 점을 이용한다(Wiebe and Martin 1997, Martin and Ghalambor 1999). 최근 저렴한 독립형(self-contained) 소형 온도기록계가 개발되면서 온도기록계를 이용한 번식 모니터링 방법 개발 및 검증에 관한 연구는 점차 증가하고 있는 추세이며, 기존 연구들은 주로 온도 기록 간격을 짧게 하여(1 - 5분) 포란 행동을 파악하거나 등지의 생존 여부 및 번식 종료시기를 파악하였다(Hartman and Oring 2006, Weidinger 2006, Sutti and Strong 2014, Dallmann et al. 2016). 대부분의 기존 연구에서는 온도기록계를 이용하여 자동으로 조류의 번식활동에 관한 자료를 수집했지만, 도표를 직접 확인하여 번식지표를 파악하였다. 이러한 방법은 자료의 정리 및

분석, 번식지표 파악 과정에서 많은 시간이 소요되며 번식지표를 파악하는 과정에서 연구자의 판단이 개입될 가능성이 있다. 일부 연구에서는 이러한 단점을 줄이기 위해 포란기 등지내부온도를 이용하여 포란 시작 및 종료 시점과 포란 시간을 자동으로 파악할 수 있는 분석방법(Croston et al. 2018)이나 프로그램(Cooper and Mills 2005, Capilla-Lasheras 2018)을 개발하고 정확도를 검증하였다. 이와 같이 자동 분석을 통해 번식지표를 산출할 경우, 대용량의 자료를 한번에 분석하여 분석 시간을 줄일 수 있으며, 동일한 기준으로 번식지표를 산출할 수 있다는 장점이 있다.

Ueta et al. (2007)의 연구에서는 인공새집에 소형 온도기록계를 설치하여 박새와 곤줄박이를 대상으로 번식기 새집내 온도의 변화를 파악한 결과, 시간이 지남에 따라 새집내부온도의 패턴이 변화하는 것으로 확인되었다. 이 연구에서는 온도패턴과 실제 번식상황간의 비교는 수행되지 않았으나, 기존에 알려진 번식상황별 기간과 비교하였을 때, 온도패턴은 번식상황(비번식, 산란, 포란, 육추)에 따라 다른 것으로 추정되었다. 또한 Fu et al. (2012)의 연구에서 개방된 찻잔 형태의 둥지를 짓는 종(open-cup nester)인 Emei Shan Liocichla (*Liocichla omeiensis*)를 대상으로 온도패턴을 통해 추정된 번식상황과 현장조사를 통해 파악한 번식상황과 비교한 결과, 번식상황(비번식, 산란, 포란, 육추)에 따라 둥지내 온도패턴이 달라지는 것이 확인되었다. 이에 따라 둥지내부온도를 이용하여 산란일 및 부화일과 같은 번식시기 파악도 가능할 것으로 예측되었다. 그러나 두 연구 모두 동일한 기준으로 번식상황을 추정하기 위한 기준을 설정하지 않고, 새집내부온도 또는 둥지내부온도에 대한 도표를 이용하여 조사자의 판단에 따라 번식상황을 추정하였으며, 번식상황 추정에 대한 정확도 검증이 수행되지 않았다는 한계가 있다.

## 2. 산림성 조류 번식생태에 대한 기후변화의 영향

기후변화로 인한 지구평균기온의 지속적인 상승은 산림성 조류의 번식시기 뿐만 아니라, 번식성공률, 한배산란수 등 다양한 번식지표에 영향을 미치는 것으로 보고되고 있다(Winkler et al. 2002). 19세기 중반 이후 지속적인 기온 상승에 따른 산란일 변화는 유럽 및 미국을 중심으로 장기연구자료의 분석을 통해 확인되었다. Crick and Sparks (1999)의 연구 결과, 1975년부터 1995년까지 영국에 서식한 60종의 조류 중 20종에서 산란일이 앞당겨진 것으로 나타나, 기후변화에 따른 조류의 번식시기의 변화가 광역적 규모에서 산림성 조류를 포함한 다양한 분류군에서 발생하고 있는 것으로 나타났다. 또한 McCleery and Perrins (1998)는 1940년대부터 1990년대까지의 영국에 서식하는 박새의 산란일과 봄철 기온의 변화 경향을 분석한 결과, 박새의 산란일은 봄철 기온이 상승할수록 앞당겨졌으며, 1970년대 이후의 기온 상승에 따라 산란일이 앞당겨졌다는 것을 확인하였다. 핀란드에서는 Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)의 산란일이 1975년부터 1993년까지의 산란기 평균기온의 상승에 따라 앞당겨진 것으로 확인되었다(Järvinen 1996). 독일 북부에서는 1970년부터 1995년까지 박새, Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*), Pied Flycatcher의 산란일이 봄철 기온의 상승에 따라 앞당겨진 것으로 나타났다(Winkel and Hudde 1997).

넓은 지역적 규모에서 여러 개체군을 대상으로 기온과 산란일의 변화를 분석하여, 광역적 규모에서의 기후변화의 영향과 지역간 기후변화 영향의 차이를 파악하기 위한 연구도 수행되었다. 북미 지역에서 Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*)의 번식시기 변화를 분석한 결과, 봄철 기온 상승에 따라 번식시기는 전반적으로 빨라졌으나, 정도에 따라 산란시기 변화 정도가 다른 것으로 확인되었다(Dunn and Winkler 1999, Bourret et al. 2015). Visser et al. (2003)의 연구에서 유럽에 번식하는 박새와 Blue Tit의 지역별 기온 및 산란시기 변화를 분석한 결과, 개체군간 산란일 변화정도의 차이

는 지역간 기온 변화 차이에 의한 것으로 나타났다. Pied Flycatcher의 25개 개체군에 대하여 지역별 기온 및 번식시기 변화를 분석한 연구 또한 지역간 기온 변화 패턴의 차이로 개체군간 산란일 변화 정도의 차이가 나타난다는 것을 보여주었다(Both et al. 2004). 이러한 연구 결과들은 전지구적 기온 상승에 의해 조류 번식시기가 전반적으로 앞당겨지고 있으나, 지역간 기후변화의 경향 차이가 조류 개체군간 산란일 변화 경향의 차이를 일으킨다는 것을 의미한다.

기존 연구에서 기후변화에 따른 여러 번식지표의 장기적 변화를 분석한 결과, 기온 상승에 맞춰 산란일이 앞당겨진 개체군에서는 한배산란수 및 번식 성공률이 변화했다는 것을 확인하였다. Järvinen (1989)의 연구 결과, 19세기 중반에 비해 19세기 후반의 Pied Flycatcher의 산란일이 빠르고 한배산란수가 증가하는 것으로 확인되었다. 또한 Both et al. (2004)의 연구에서 25개 Pied Flycatcher 개체군의 산란일과 한배산란수의 변화를 분석한 결과, 기온 상승폭이 큰 지역에서는 산란일 변화와 함께 한배산란수의 증가가 확인되었다. 독일 북부의 Pied Flycatcher 개체군의 경우, 기온 상승에 따라 산란일이 앞당겨졌으며, 이와 함께 한배산란수와 번식성공률이 증가한 것으로 확인되었다(Winkel and Hudde 1997). 또한 유럽에서 텃새로 서식하는 Blue Tit의 한배산란수 또한 1980년부터 2007년까지의 기온 상승에 의한 산란일 변화에 따라서 증가한 것으로 확인되었다(Potti 2009).

그러나 일부 개체군에서는 기후변화로 인해 산림성 조류와 곤충 먹이원간의 생물계절성 불일치가 발생하여, 기후변화가 조류의 번식에 부정적인 영향을 미칠 수 있는 것으로 나타났다. 네덜란드에서 번식하는 박새의 경우, 봄철 기온이 상승했음에도 불구하고, 산란일이 앞당겨지지 않은 것으로 확인되었으며, 시간이 지남에 따라 번식시기가 늦은 개체들의 적응도가 감소하는 것으로 확인되었다(Visser et al. 1998). 또한 스페인의 Pied Flycatcher 개체군에 대한 연구 결과, 봄철 기온의 상승으로 수목의 개엽 시기가 앞당겨졌음에도 산란일과 한배산란수의 변화는 나타나지 않았으며, 그 결과 생물계절성 불일치로 인해 조류 번식성공률이 감소하는 것으로 나타났다(Sanz

et al. 2003). 영국에서 박새, Blue Tits, Pied Flycatcher의 번식시기와 나비목 유충의 최대 발생시기에 대한 장기자료를 분석한 결과, 기온이 높은 해일수록 세 종의 번식시기와 나비목 유충의 최대 발생시기간의 불일치가 증가하는 것으로 확인되었다(Burgess et al. 2018).

우리나라의 봄철 기온은 1900년대 초부터 현재까지 지속적으로 상승해온 것으로 확인되었다. 특히 2007년부터 2017년까지의 봄철 기온 상승이 뚜렷하며(국립기상과학원 2018), 2015년부터 2019년까지의 국내 평균기온은 2011 - 2015년에 비해, 0.3°C가 상승하여 지구평균기온보다 증가 폭이 0.1°C 큰 것으로 나타났다(기상청 2019). 따라서 산림성 조류의 번식시기에 영향을 미치는 번식기 전 기간의 기온도 국내 평균기온과 마찬가지로 상승했을 것으로 예상되며, 이에 따라 국내 산림성 조류의 산란시기가 앞당겨졌을 것으로 예상되고 있다. 그러나 아직까지 번식기 전의 기온과 산림성 조류의 번식시기, 한배산란수, 번식성공률과 같은 번식지표의 장기적 변화에 대한 연구는 이뤄지지 않은 상황이다.

### 3. 기후변화에 따른 생물계절성 변화 예측

기후변화로 인한 기온 상승 경향은 지역간 큰 차이를 보이고 있으며, 앞으로의 기후변화 완화 노력에 따라 다른 속도로 진행될 것으로 예측되었다(IPCC 2014). 따라서 기후변화가 생태계에 미치는 영향에 대한 기후변화 완화의 효과와 지역적 차이를 예측하는 것은 기후변화에 대한 생태계 취약성 평가와 보전 및 관리방안 수립에 있어 구체적인 정보를 제공할 수 있다. 기후변화 시나리오(climate scenarios)란 온실가스 배출과 같은 인위적 요인에 따른 기상 요인에 대한 예측정보를 의미하며, 이를 통해 생물계절성의 변화를 예측하여 생물종 및 생태계에 대한 기후변화 영향의 시공간적 변이를 파악하기 위한 연구가 수행되고 있다.

van Asch et al. (2007)의 연구에서는 Pedunculate Oak (*Quercus robur*)의 개엽시기와 Winter Moth (*Operophtera brumata*)의 부화시기에 대한 온도매개변수를 산출하였으며, 네덜란드를 대상으로 기후변화의 속도가 중간수준(intermediate)인 SRES (Special Report on Emissions Scenarios)-B2 시나리오에 따른 생물계절성 변화를 예측하였다. 김 외(2013)의 연구에서는 진달래(*Rhododendron mucronulatum*), 개나리(*Forsythia koreana*), 벚나무(*Prunus serrulata*)의 개화일에 대한 온도매개변수를 산출하고, 기후변화가 현재 속도로 진행되는 RCP 8.5 시나리오에 따른 한반도 지역의 개화일 변화와 지역간 변화정도의 차이를 예측하였다. 최 외 (2016)은 논에서 식하는 애물뽕뽕이(*Sternolophus rufipes*)와 잔물뽕뽕이(*Hydrochara affinis*)의 비행시기에 영향을 미치는 온도매개변수를 산출하고, 기후변화가 현재 수준으로 진행될 것으로 예측하는 RCP 8.5 시나리오를 이용하여 2100년까지의 국내 애물뽕뽕이와 잔물뽕뽕이의 비행시기 변화와 비행시기 변화정도의 지역간 차이를 예측하였다.

기후변화에 따른 조류 번식시기 변화 예측에 관한 연구는 주로 기온 및 산란일에 대한 장기연구자료를 이용하여 수행되었다. Visser et al. (2006)은



네덜란드에서의 20년동안 수행된 인공새집 번식조사자료와 기후변화 속도가 중간 수준인 SRES-B2 시나리오를 이용하며 2005년부터 2100년까지의 나비목 유충 최대 발생시기와 박새 산란일의 변화를 예측하였으며, 그 결과 기온 상승에 따라 18일, 15일씩 앞당겨질 것으로 예측되었다. Gienapp et al. (2013)은 네덜란드에서 25년 동안 기록된 박새의 산란일 및 나비목 유충의 최대 발생시기와 기후변화 속도가 느리게 진행되는 SRES-A1 시나리오를 바탕으로 산출한 세 단계(mild:SRES-A1, medium, extreme)의 시나리오를 이용하였다. 이를 통해 박새의 적응도가 최대가 될 수 있는 최적 산란시기(optimal egg-laying dates)의 변화와 미래 기온 변화에 따른 박새 산란일 변화를 예측한 결과, 기후변화 정도가 가장 낮은 수준(mild 시나리오)에서도 박새의 산란일은 최적 산란시기에 비해 느리게 변화하는 것으로 나타나, 기후변화가 박새의 번식에 부정적인 영향을 미칠 수 있는 것으로 확인되었다. Chmielewski et al. (2013)의 연구에서 1971년부터 2008년까지 독일에서 조사된 박새 산란일을 이용하여 기후변화 속도가 빠르게 진행되는 SRES-A1B 시나리오에 따른 산란시기 변화를 예측한 결과, 2071 - 2100년의 산란일은 1970 - 2000년 대비 13일 앞당겨지는 것으로 확인되었다.

한국 기후변화 평가보고서(기상청 2014)에 의하면, 국내 봄철 기온은 지속적으로 상승할 것으로 예측되었으나, 아직까지 기후변화에 따른 국내에 서식하는 산림성 조류의 생물계절성 변화 예측에 대한 연구는 이뤄지지 않았다. 현재 기상청에서는 남한지역을 대상으로 고해상도(1km) 기후변화 시나리오를 제공하고 있으며, 이를 바탕으로 국내 산림성 조류 생물계절성의 변화를 예측하고 기후변화 영향의 지역간 차이를 파악할 수 있을 것으로 예상된다. 국내 산림성 조류 생물계절성 변화에 대한 예측은 산림성 조류에 대한 보전 및 관리 계획 수립에 있어 기후변화에 대한 산림성 조류의 취약성을 평가하고 공간적 규모에서의 우선순위를 파악하는데 도움이 될 것으로 생각된다.

#### 4. 곤충 먹이원과 산림성 조류간의 생물계절성 불일치

기후변화에 의한 생물계절성 변화는 생물종 및 영양단계에 따라 다른 속도로 진행되고 있는 것으로 확인되었다(Thackeray et al. 2010, 2016). 특히 Thackeray et al. (2010, 2016)의 연구에 의하면, 일차 소비자(primary consumer)의 생물계절성 변화는 다른 영양단계에 비해 빠르게 일어나고 있는 반면, 이차 소비자(secondary consumer)의 생물계절성 변화는 가장 느리게 진행되고 있는 것으로 확인되었다. 이는 기후변화로 인해 나뭇잎을 주로 이용하는 식엽성 나비목 유충과 나비목 유충을 주요 번식기 먹이원으로 이용하는 산림성 조류 간의 생물계절성 변화정도가 다르게 진행될 가능성이 높음을 의미한다.

산림성 조류 개체군 내에서 먹이 요구도가 최대가 되는 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기와 일치하는 정도에 따른 동시간 번식지표 차이를 파악하는 것은 기후변화로 인한 생물계절성 불일치가 조류의 번식에 미치는 영향을 예측하기 위한 정보를 제공한다. 프랑스에 서식하는 Blue Tit 개체군에 대한 연구 결과, 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 유조의 최대 성장시기가 늦어질수록 산란된 알 중에서 유조가 이소하는 비율인 번식성공률(breeding success)과 부화한 유조 중 이소한 유조의 비율이 이소성공률(fledgling success)이 감소하며, 또한 유조의 이소 전 부척(tarsus) 길이와 체중이 감소하는 하는 것으로 확인되었다(Dias and Blondel 1996). 네덜란드에 서식하는 박새 개체군에 대한 연구 결과, 나비목 유충의 최대 발생시기와 유조 최대 성장시기간의 차이가 증가할수록 이소 유조 수와 유조의 이소 전 체중이 감소하는 것으로 확인되었다(Visser et al. 1998). 특히 유조의 이소 전 건강도는 이소 후의 생존률과 번식률에 영향을 미치는 것으로 알려져 있으며(Garnett 1981, Nur 1984, Tinbergen et al. 1986), 따라서 기존 연구에서는 생물계절성 불일치 증가에 따른 이소 전 부척 길이 및 체중과 같은 건강도 지표의 감소는 결과적으로 개체의 적응도에 부정적인 영향을 미칠 것으로 예상하였다. Reed et al. (2013)의 연구 결과, 네덜

란드 박새 개체군의 경우, 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생 시기보다 약 10일 정도 빠를 경우, 이차 번식 가능성, 한배산란수, 이소 유조수, 이소 한 유조가 다음해에 번식할 확률(recruitment rate) 등이 가장 높고, 성장시기가 늦어질수록 점차 감소하는 것으로 확인되었다.

생물계절성 불일치가 조류의 번식지표에 미치는 영향 외에도 성조의 먹이 활동과 유조에게 급이하는 먹이원 종류의 변화에 대한 연구도 수행되었다. 스위스에 서식하는 박새와 Blue Tit 개체군에 대한 연구 결과, 생물계절성 불일치가 증가할수록 성조의 먹이 탐색 시간이 증가했으며, 유조에게 급이되는 나비목 유충의 생물량도 감소하는 것으로 확인되었다. 또한 유조의 이소 전 체중은 급이되는 나비목 유충의 생물량에 따라 증가하는 것으로 나타났다(Naef-Daenzer and Keller 1999). Naef-Daenzer et al. (2000)의 연구 결과, 스위스에 서식하는 박새는 나비목 유충의 성장 초기에는 작은 크기의 나비목 유충 대신 거미목을 대신 급이하며, 약 10mg이상의 나비목 유충을 유조에게 급이하는 것으로 확인되었다. 그러나 유조의 성장률은 이용가능한 나비목 유충의 건중량이 증가할수록 높아지는 것으로 나타나, 나비목 유충이 일정 크기 이상 성장한 시기에 유조의 최대 성장시기가 일치하는 것이 유조의 성장에 중요한 것으로 확인되었다. 스페인에 서식하는 박새의 경우, 생물계절성 일치도가 높을수록 유조의 이소 전 부척 길이 대비 체중이 증가하며, 먹이원 중 나비목 번데기의 비율이 높을수록 건강도가 감소하는 것으로 확인되었다(García-Navas and Sanz 2011). Samplonius et al. (2016)의 연구 결과, 네덜란드에 서식하는 Pied Flycatcher의 경우, 생물계절성 불일치가 증가할수록 나비목 유충 대신 날벌레(flying insect)를 대신 급이하는 것으로 확인되었으며, 날벌레의 비율이 높을수록 이소 전 체중이 감소하는 것으로 확인되었다. 또한 유충의 최대 발생시기와 유조의 최대 성장시기간 차이가 큰 등지일수록 유조의 부척 길이가 짧은 것으로 확인되었다. 이러한 연구 결과들은 나비목 유충의 높은 가용도로 인해 유조에게 충분한 양의 먹이를 공급할 수 있을 뿐만 아니라, 대체 먹이원에 비해 나비목 유충이 유조의 성장에 영양적으로 더 적합할 수 있다는 것을 의미한다.

기존 연구 결과, 생물계절성의 불일치는 조류의 번식성공률의 감소로 이어질 수 있지만, 나비목 유충의 발생양상에 따라 생물계절성 불일치가 조류 번식생태에 미치는 영향의 정도가 달라 질 수 있음을 보여주었다. Veen et al. (2010)은 낙엽활엽수림에 번식하는 Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*)와 침엽수림에 번식하는 Pied Flycatcher를 대상으로 세력권내의 나비목 유충 발생양상과 번식지표의 변화를 파악하였다. 그 결과, 나비목 유충 가용도가 높은 기간이 짧은 서식지에 번식하는 Collard Flychater의 번식성공률은 생물계절성 불일치가 증가할수록 감소하는 반면, 서식지내 나비목 유충 가용도 변화가 없었던 Pied Flycatcher의 번식성공률은 생물계절성 일치도에 따른 차이가 없는 것으로 나타났다. Shiao et al. (2019)의 연구에서는 대만의 상록수림과 침엽수림에서 나비목 유충의 발생양상과 Green-backed Tit (*Parus monticolus*) 유조의 이소 전 부척 길이 대비 체중을 조사하였다. 그 결과, 상록수림에서는 나비목 유충의 생물량이 일시적으로 증가했다가 감소하고, 침엽수림에서는 상록수림에 비해 적은 양으로 큰 변화 없이 유지되는 것으로 나타났다. 유조의 이소 전 체중에 대한 분석결과, 상록수림에서는 일찍 번식한 등지의 유조의 체중이 늦게 번식한 유조에 비해 높은 반면, 침엽수림에서는 번식시기간 유조의 체중 차이가 없는 것으로 확인되었다. 또한 상록수림에서 일찍 번식한 등지의 유조의 체중이 침엽수림의 유조에 비해 높은 것으로 확인되었다.

산림생태계에서 고도에 따른 환경 변화는 생물의 생활사와 형태에 영향을 미치는 것으로 알려져 있으며, Boyce (1979)와 Chown and Klok (2003)에 따르면 고도 상승에 따라 곤충의 크기가 작아지는 것으로 나타났다. 또한 위도에 따른 나비목 유충 발생양상 비교한 결과, 위도 상승에 따라 유충의 최대 발생량은 감소하고, 시간에 따른 유충 발생량의 변이는 감소하는 것으로 확인되었으며(Smith et al. 2011), 따라서 고도 상승에 따라서도 비슷한 경향이 나타날 것으로 예상된다. 그러나 기존 낙엽활엽수림에서 생물계절성 불일치가 조류 번식에 미치는 영향에 대한 연구는 주로 한 개체군을 대상으로만 수행되어왔다. 따라서 기후변화에 따른 생물계절성 불일치가 조류 번식

에 미치는 영향 파악에 있어, 낙엽활엽수 내에서 나비목 유충 발생양상의 차이가 생물계절성 불일치가 조류의 번식에 미치는 영향에 대한 연구가 필요하다고 생각된다. 또한 고도에 따른 기온 차이는 산림성 조류와 나비목 유충 생물계절성의 변화로 이어질 것이며, 따라서 고도별 생물계절성 파악을 통해 향후 기온 변화에 따른 생물계절성 일치도의 변화를 간접적으로 예측할 수 있을 것으로 예상된다.

## IV. 연구 방법

### 1. 연구 대상종

본 연구의 대상종은 참새목(Passeriformes) 박새과(Paridae)에 속하는 박새(*Parus major*)와 곤줄박이(*Sittiparus varius*)이다. 박새는 유라시아 대륙과 아프리카 북부에 걸쳐 서식하며, 4개 그룹 43아종이 알려져있다. *P. m. minor*는 한국, 일본, 중국 서남부, 러시아 동남부에 걸쳐서 분포하며, 본 연구는 *P. m. minor*를 대상으로 수행되었다(박 2014, 이 외 2014, Gosler et al. 2019a). 곤줄박이는 한국, 일본, 대만, 쿠릴열도 남부에 분포하며 5아종이 기록되어 있다. 한국에는 *S. v. varius*가 서식하며, 본 연구는 해당 아종을 대상으로 연구가 수행되었다(박 2014, Gosler et al. 2019b).

두 종 모두 국내 전역의 산림 및 공원에서 흔하게 관찰되는 텃새로서, 저지대부터 각각 1,800m와 1,400m의 고지대까지 넓은 고도 범위에 걸쳐 분포하는 것으로 알려져 있다(박 2014, 이 외 2014, Gosler et al. 2019a, 2019b). 산림 서식지내에서 박새의 번식기 이동거리는 약 25m로 확인되었으며, 다른 기존 연구 따르면 평균 세력권의 면적은 0.67였다(Naef-Daenzer 1994, Hinks et al. 2015)

국내에서의 번식기는 3월부터 8월까지이며 한 번식기내에 첫번째 번식이 일찍 종료될 경우, 2차 번식을 시도하는 것으로 알려져 있다. 따라서 2차 번식의 시도 여부는 1차 번식의 번식시기에 영향을 받으며, 1차 번식의 산림성 조류 유조 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기의 일치가 개체의 적응도에 결정적인 영향을 미치는 것으로 확인되었다(Reed et al. 2013). 일반적인 산새류와 같이 박새와 곤줄박이의 산란시기는 번식기 전 기간의 기온에 따라 조절되는 것으로 알려져 있으며(Visser et al. 2009, Schaper et al. 2012, Yanase et al. 2018), 고도 및 위도별 기온 변화에 따라 번식시기

가 다른 것으로 나타났다(Jeong et al. 2019). 종별 한배산란수는 박새 6 - 10개, 곤줄박이 5 - 8개로 박새가 곤줄박이에 비해 많은 수의 알을 낳으며, 포란기간과 육추기간은 두 종 모두 각각 12 - 13일, 16 - 21일이다(박 2014).

두 종 모두 스스로 번식을 위한 동공(cavity)를 만들지 못하며, 딱다구리 또는 자연적 부후(decay)에 의해 형성된 수동, 인공새집, 또는 인공구조물의 틈사이에서 번식하는 2차 수동성 조류(secondary cavity nester)이다(Gosler et al. 2019a, 2019b). 기존 연구에 의하면 활엽수림에서 박새의 등지는 지면부터 4m 사이에 위치하며, 입구 직경이 28mm이상인 수동을 이용한다고 보고되었다(Nilsson 1984). 공원에서 번식하는 박새류에 대한 국내 연구 결과, 박새가 번식하는 수동의 평균 높이는 1.68m이며, 능수버들(*Salix pseudolasiogyne*), 단풍나무(*Acer palmatum*), 은행나무(*Ginkgo biloba*), 향나무(*Juniperus chinensis*), 왕벚나무(*Prunus yedoensis*), 느티나무(*Zelkova serrata*), 아까시(*Robinia pseudoacacia*), 일본목련(*Magnolia obovata*), 자작나무(*Betula platyphylla*), 은사시나무(*Populus tomentiglandulosa*), 칠엽수(*Aesculus turbinata*) 등 다양한 수종에서 번식했으며, 특정 수종에 대한 선호는 나타나지 않았다(박 2015).

번식기동안에는 박새와 곤줄박이 모두 유조에게 나비목 유충을 주로 급이하며, 그 외 나비목 성충, 거미목, 메뚜기목 등을 급이하는 것으로 알려져있다. Eguchi (1985)의 연구 결과, 상록수림에서 박새 유조의 먹이원 비율은 나비목 유충 58.5%, 나비목 성충 9.3%, 거미목 17.3%, 메뚜기목 5.6%이며, 곤줄박이 유조는 나비목 유충 42.8%, 나비목 성충 15.3% 거미목 23.1%, 메뚜기 10.8%로 확인되었다. Mizutani and Hijii (2002)의 연구에서 혼효림에 번식하는 박새와 곤줄박이의 먹이활동과 유조 먹이원의 비율을 조사한 결과, 두 종 모두 낙엽활엽수인 신갈나무와 개서어나무에서 주로 먹이활동을 하였으며, 곤줄박이 유조 먹이원의 경우 나비목 유충 비율이 76 - 94%로 가장 높고, 그 다음 메뚜기목 비율이 높은 것으로 확인되었다. 박새의 경우에는 나비목 유충(17- 51%)과 메뚜기목(42 - 75%)을 주로 이용하는 것으로 확인되었다. Gosler et al. (2019b)에 의하면 곤줄박이 성조는 번식기동안에 나

비목 유충과 거미목을 같이 이용하지만 유조에게는 나비목 유충을 주로 급이하며, 유조의 먹이원 비율은 나비목 유충 68%, 거미목 12%인 것으로 보고되었다. 또한 이 (2008)의 연구에서 고도가 다른 세 지역에서 낙엽활엽수림에 서식하는 곤줄박이 유조의 먹이원을 분석한 결과, 고도에 상관없이 나비목 유충이 유조 먹이원 중 가장 높은 비율을 차지하는 것으로 확인되었다. 또한 박새는 한번에 한 마리의 먹이만 급이하는 single-prey loader인 반면, 곤줄박이는 한번에 여러 마리의 먹이를 잡아 급이하는 multiple-prey loader로, 박새에 비해 곤줄박이가 작은 크기의 먹이원을 선호하는 것으로 보고되었다(Mizutani and Hijii 2002).

박새와 곤줄박이의 번식시기는 기온 변화에 민감하게 반응하며, 나비목 유충과의 생물계절성 일치가 번식에 중요하기 때문에, 많은 연구에서 생태계 내 상호작용에 대한 기후변화의 영향을 파악하기 위한 대상으로 선정되었다(Visser et al. 1998, Gienapp et al. 2013, Shutt et al. 2019). 특히 인공새집을 이용하여 번식지표 조사가 용이하다는 점에서, 국가 장기생태연구 및 국립공원 기후변화 생태계모니터링 등 장기 모니터링에서 산림성 조류를 대표하는 모델 종으로 선정되었으며(환경부 2007, 국립공원관리공단 2016), 시민과학을 통한 인공새집 모니터링도 활발하게 이루어지고 있다(Pillips et al. 2005). 박새의 경우에는 2010년 국립생물자원관에서 발표한 국가 기후변화생물지표 100종(국립생물자원관 2011)에 포함되었다. 또한 국내 산림 전역에서 서식하며 개체수가 많고 높은 밀도로 번식하기 때문에, 국내 산림 생태계에서 곤충 밀도 조절, 식엽 피해 저감 및 종자 산포 등 산림성 조류에 의한 생태계 기능을 유지하는데 중요할 것으로 생각된다. 따라서 박새와 곤줄박이의 생물계절성을 자동으로 모니터링하는 방법을 개발하는 것은 기존에 수행되고 있는 박새류 인공새집 모니터링의 조사 방법을 표준화하며, 정확도를 높이는데 도움이 될 것으로 기대된다. 또한 곤줄박이에 대한 기후변화의 영향 파악 및 예측에 관한 연구는 기후변화에 대한 국내 산림성 조류와 산림생태계 취약성 평가와 보전 및 관리방안 수립을 위한 기초 자료를 제공할 수 있을 것으로 생각된다.



## 2. 연구 대상지

본 연구는 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산 3개 지역내 고도가 다른 12개 조사구에서 수행되었다. 각 지역별로 4, 3, 5개의 조사구를 선정하였으며, 고도 200m부터 1,300m사이에 조사구를 설치하였다(Table 1-1, Fig. 1-2). 조사구별 면적은 약 2ha이며 조사구의 식생은 참나무류 중심의 낙엽활엽수림으로 이루어져 있다. 각 지역내에서 조사구 간 거리는 1km이상 떨어지도록 설치하였다. 기존 연구에 따르면 박새 번식기 행동권의 반경은 25m이며, 평균 행동권 면적은 0.67ha으로 나타났다(Naef-Daenzer 1994, Hinks et al. 2015). 또한 2016년 3월부터 7월까지 전라남도 광양 백운산의 고도 400m, 800m, 800m, 1,000m에 위치한 4개 조사구에서 성조의 개체 인식을 위해 유색 가락지를 부착하고, 인공새집을 이용하는 성조를 포획하거나 조사구내에 서식하는 개체의 가락지를 육안으로 확인한 결과, 다른 조사구로의 이동이 관찰되지 않았다. 따라서 이를 바탕으로 각 조사구에서 박새류의 번식이 독립적으로 이뤄진다고 가정하였다.

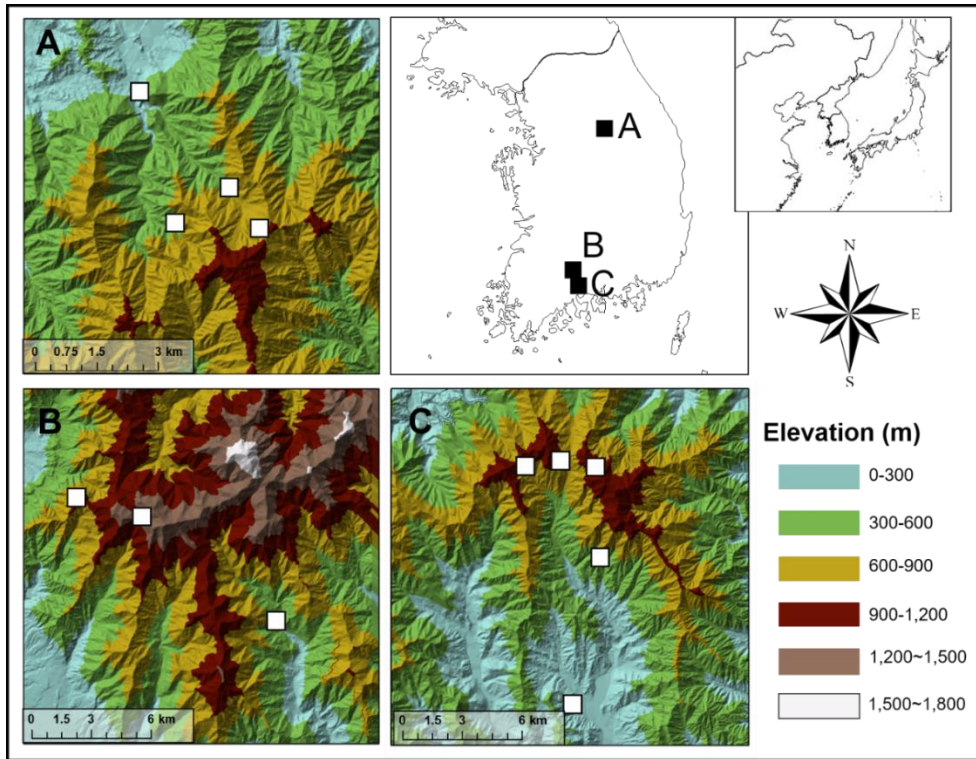


Fig. 1-2 Location of study plots (open squares) at three mountain areas (filled squares): (A) Mt. Baegun in Wonju, (B) Mt. Jiri in Gurye, and (C) Mt. Baekwoon in Gwangyang.

Table 1-1 Study plots at Mt. Baegun in Wonju, Mt. Jiri in Gurye, and Mt. Baekwoon in Gwangyang. Temperature in March (mean  $\pm$  standard deviation) indicates the average of monthly mean temperature between 10 and 31 March from 2016 to 2018.

Region	Elevation (m)	Latitude	Longitude	Temperature in March ( $^{\circ}$ C)
Mt. Baegun in Wonju	200	N 37 $^{\circ}$ 16' 40.52"	E 127 $^{\circ}$ 56' 39.25"	5.24 $\pm$ 1.03
	600	N 37 $^{\circ}$ 15' 18.86"	E 127 $^{\circ}$ 57' 04.38"	2.57 $\pm$ 0.95
	600	N 37 $^{\circ}$ 15' 35.51"	E 127 $^{\circ}$ 57' 51.65"	2.79 $\pm$ 0.69
	800	N 37 $^{\circ}$ 15' 19.71"	E 127 $^{\circ}$ 57' 59.82"	2.43 $\pm$ 0.83
Mt. Jiri in Gurye	300	N 35 $^{\circ}$ 15' 26.40"	E 127 $^{\circ}$ 34' 52.56"	6.94 $\pm$ 0.90
	900	N 37 $^{\circ}$ 18' 06.62"	E 127 $^{\circ}$ 29' 46.11"	3.91 $\pm$ 0.70
	1,300	N 37 $^{\circ}$ 17' 42.24"	E 127 $^{\circ}$ 31' 25.99"	0.78 $\pm$ 0.66
Mt. Baekwoon in Gwangyang	200	N 35 $^{\circ}$ 01' 50.24"	E 127 $^{\circ}$ 36' 18.14"	8.31 $\pm$ 0.69
	400	N 35 $^{\circ}$ 04' 53.94"	E 127 $^{\circ}$ 37' 03.99"	7.02 $\pm$ 0.75
	800	N 35 $^{\circ}$ 07' 03.35"	E 127 $^{\circ}$ 36' 07.97"	4.08 $\pm$ 0.72
	800	N 35 $^{\circ}$ 06' 50.50"	E 127 $^{\circ}$ 35' 06.83"	4.59 $\pm$ 0.73
	1,000	N 35 $^{\circ}$ 06' 57.65"	E 127 $^{\circ}$ 36' 40.89"	3.01 $\pm$ 0.66

## (1) 강원도 원주시 백운산

백운산은 행정구역상 강원도 원주시와 충청북도 충주시에 걸쳐 있는 해발 고도 1,078m의 고산으로, 최저 고도는 북단계곡의 250m이며, 최저에서 최고까지의 고도차는 830m이고, 고도 360m에서 900m까지의 범위가 전체면적의 70%이상에 해당한다(고 2009). 백운산의 임상은 침엽수림 30%, 활엽수림 60%, 혼효림 10%로 구성되어 있으며, 활엽수림의 경우 굴참나무(*Quercus variabilis*), 졸참나무(*Quercus serrata*), 신갈나무(*Quercus mongolica*) 등의 참나무류가 우점하는 것으로 보고되었다(고 2009).

본 연구는 참나무류가 우점하는 낙엽활엽수림을 대상으로 고도 200m, 600m, 600m, 800m에 약 2ha 면적의 조사구 4개를 설치하였으며, 모두 강원도 원주시 판부면 서곡리에 위치한다(Table 1-1, Fig. 1-3). 조사구 설치는 2015년 11월에 수행되었으며, 조사구마다 48개의 인공새집을 1.5 - 2m 높이에 설치하여 총 192개의 새집을 설치하였다. 또한 2016년 3월 초에 조사구 중심 2m 높이에 온도기록계(HOBO U23 Pro v2 temperature/relative humidity data logger, Onset Computer Corporation, USA)를 설치하였다.

백운산 정상에 위치한 방재기상관측지점(지점명: 원주 백운산, 지점번호: 832; 기상청 2019)에서 자동기상관측장비를 통해 측정된 2016년부터 2018년까지의 연평균기온은  $7.82 \pm 0.32^{\circ}\text{C}$ , 연강수량은  $1,041 \pm 222.10\text{mm}$ 이다. 조사구 중심에 설치한 온습도기록계를 통해 2016년부터 2018년까지 측정된 3월 평균기온(3월 10 - 31일)은 고도 200m 조사구에서  $5.24 \pm 1.03^{\circ}\text{C}$ , 고도 600m 조사구에서  $2.57 \pm 0.95^{\circ}\text{C}$ , 고도 600m 조사구에서  $2.79 \pm 0.69^{\circ}\text{C}$ , 고도 800m 조사구에서  $2.43 \pm 0.83^{\circ}\text{C}$ 로 확인되어, 고도가 높아질수록 기온이 낮아지는 것으로 확인되었다(Table 1-1).

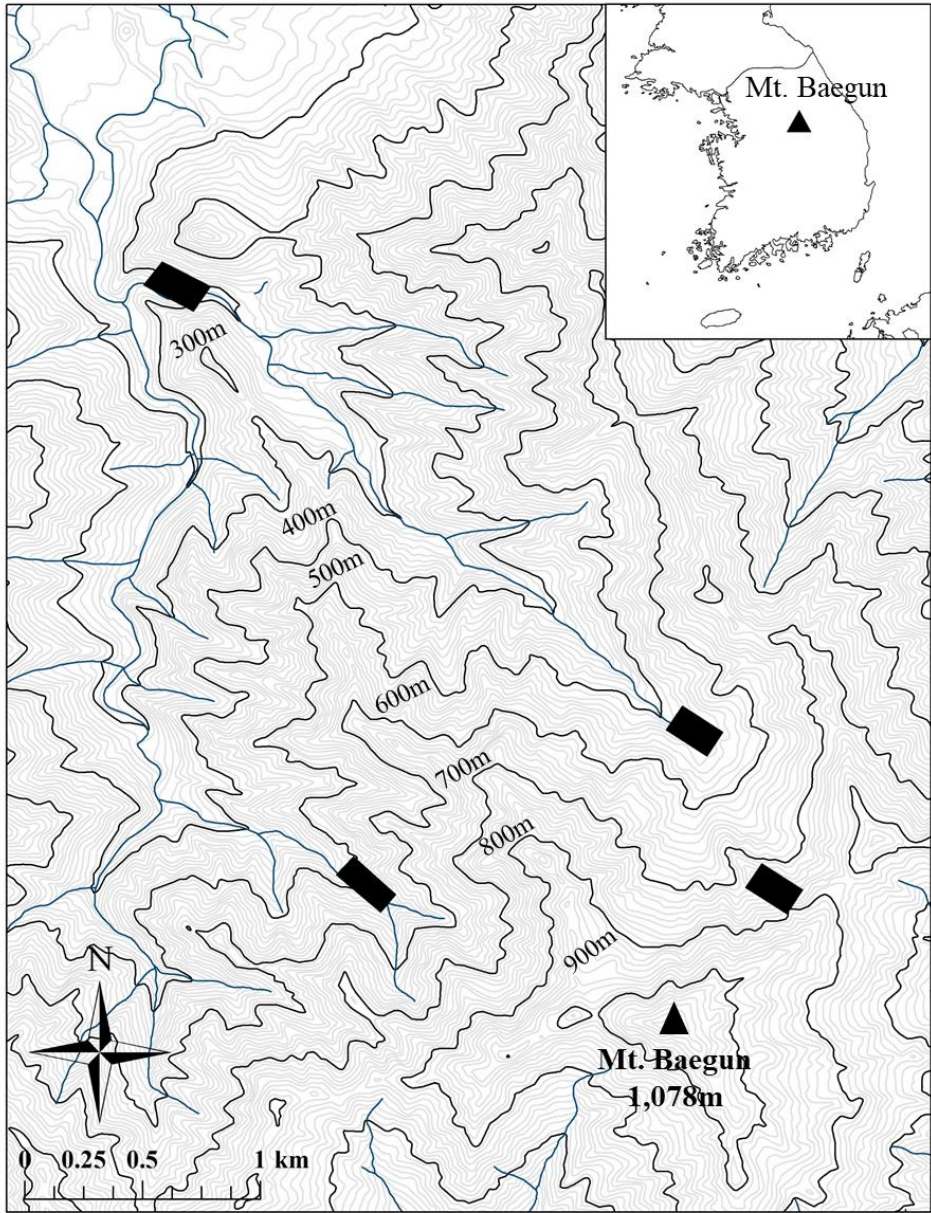


Fig. 1-3 Location of study plots at Mt. Baegun in Wonju.

## (2) 전라남도 구례군 지리산

지리산은 행정구역상 3개도(전라북도, 전라남도, 경상남도)에 걸쳐 있으며, 북위 35° 15'에서 35° 25'사이와 동경 127° 33'에서 127° 49'사이에 위치하고 있다. 전체 면적은 483,022km<sup>2</sup>이며, 주봉인 천왕봉(1,915m)을 중심으로 동북쪽에는 중봉(1,875m), 씨리봉(1,642m), 하봉(1,718m), 새재(1,258m)가 위치하며, 서쪽으로는 제석봉(1,806m), 촛대봉(1,703m), 형제봉(1,433m), 토기봉(1,533m), 반야봉(1,732m), 노고단(1,507m) 등이 위치한다. 지리산은 1967년 제 1호 국립공원으로 지정되었으며, 노고단에서 반야봉을 연결하는 주능선의 남쪽 피아골 계곡과 북동쪽 심원계곡 지역의 5,245ha가 서울대학교 남부학술림으로 지정되어 있다.

지리산에서는 환경 변화에 따른 박새류 번식생태의 장기적 변화와 번식생태의 고도간 비교를 위해 참나무류가 우점하는 낙엽활엽수림 지역을 대상으로 3개의 조사구가 2006년에 설치되었다(환경부 2007, 이 2008). 조사구의 고도는 300m, 900m, 1,300m이며, 각 조사구별 면적은 약 2ha이다(Table 1-1, Fig. 1-4). 조사구마다 48개의 인공새집이 1.5 - 2m 높이에 설치되었으며, 조사구 중심에 2m 높이로 온습도기록계(HOBO U23 Pro v2 temperature/relative humidity data logger, Onset Computer Corporation, USA)가 한 개씩 설치되었다.

고도 300m에 위치한 조사구는 전라남도 구례군 토지면 내동리의 피아골 계곡을 따라서 설치되었으며(Fig. 1-4), 상층부에는 때죽나무(*Styrax japonicus*), 서어나무(*Carpinus laxiflora*), 졸참나무가 우점하며, 하층부에는 상수리나무(*Quercus acutissima*), 까치박달(*Carpinus cordata*)등이 우점하는 것으로 보고되었다(이 2008). 고도 900m에 위치한 조사구는 전라남

도 구례군 광의면 방광리에 위치하며 시암재로부터 약 300m 떨어진 지역의 사면에 설치되었다(Fig. 1-4). 고도 900m 조사구에는 신갈나무와 당단풍 (*Acer pseudosieboldianum*)이 상하층에서 모두 우점하는 것으로 보고되었다(이 2008). 고도 1,300m에 위치한 조사구는 전라남도 구례군 산동면 좌사리에 위치하며 노고단 대피소로부터 약 200m 떨어진 곳에 설치되었다(Fig. 1-4). 조사구의 임상은 신갈나무, 당단풍, 철쭉(*Rhododendron schlippenbachii*)이 상층부에 우점하고 하층부에 신갈나무, 철쭉이 우점하는 것으로 보고되었다(이 2008). 이(2008)의 연구 결과, 고도 300m의 조사구에 흉고직경이 큰 교목이 가장 많이 서식하며, 고도 900m, 1,300m 조사구는 대체적으로 흉고직경이 작은 신갈나무와 당단풍이 밀집된 식생구조를 지니는 것으로 보고되었다.

고도 300m 조사구에서 약 300m 떨어진 곳에 위치한 기상청 방재관측지점(지점명: 피아골, 지점번호: 791; 기상청 2019)에서 자동기상관측장비를 통해 측정된 2016년부터 2018년까지의 연평균기온 및 연강수량은  $11.97 \pm 0.25^{\circ}\text{C}$ ,  $1,846.33 \pm 402.66\text{mm}$ 이며, 고도 900m 조사구에서 약 800m 떨어진 곳에 위치한 기상청 방재관측지점(지점명: 성삼재, 지점번호: 315; 기상청 2019)에서 측정된 2016년부터 2018년까지의 연평균기온 및 연강수량은  $8.47 \pm 0.25^{\circ}\text{C}$ ,  $1,814.67 \pm 419.96\text{mm}$ 이다. 각 조사구 중심에 설치된 온습도기록계를 통해 측정된 2016년부터 2018년까지의 3월 평균기온(3월 10 - 31일)은 고도 300m 조사구에서  $6.94 \pm 0.90^{\circ}\text{C}$ , 고도 900m 조사구에서  $3.91 \pm 0.70^{\circ}\text{C}$ , 고도 1,300m 조사구에서  $0.78 \pm 0.66^{\circ}\text{C}$ 로, 고도가 높아질수록 기온이 저하되는 것으로 나타났다.

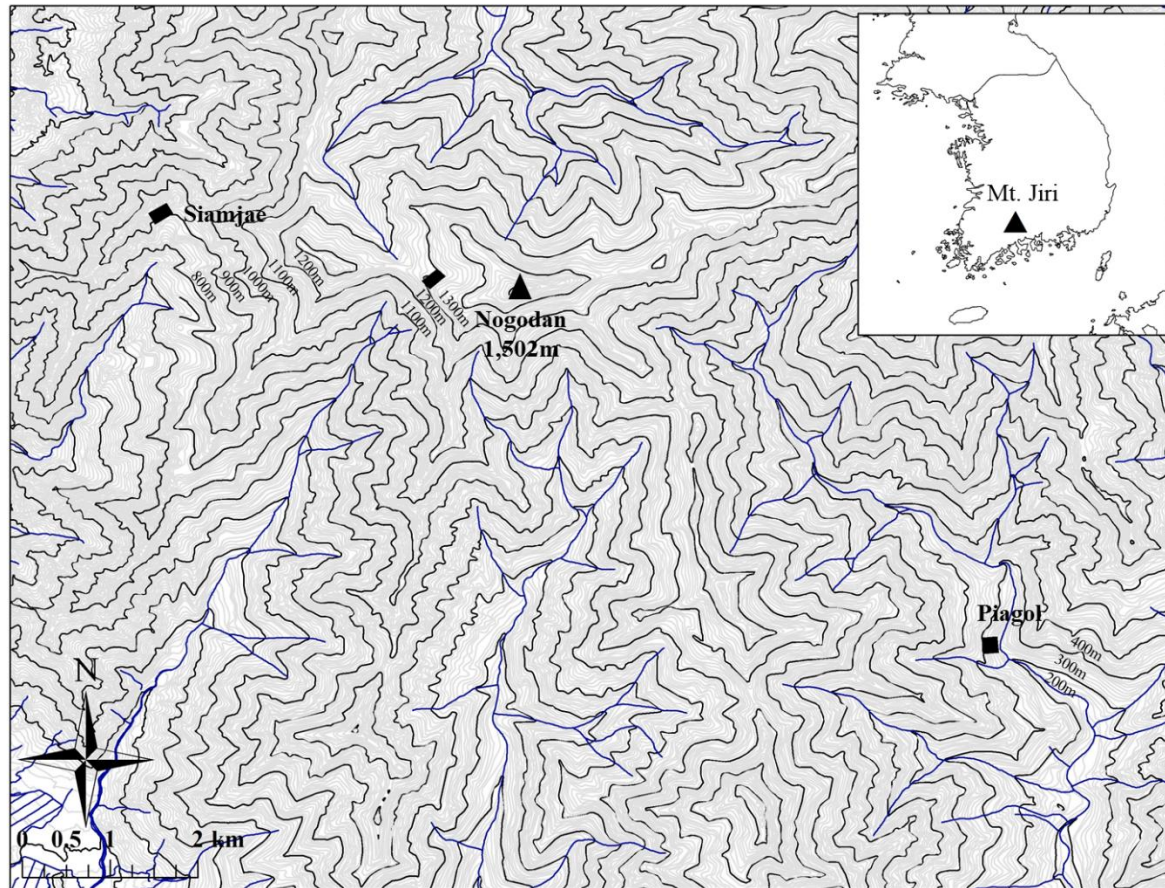


Fig. 1-4 Location of study plots at Mt. Jiri in Gurye.



### (3) 전라남도 광양시 백운산

백운산은 행정구역상 전라남도 광양시 다압면, 진상면, 옥룡면과 구례군 간전면의 경계지역에 위치한다. 정상지점의 해발고도는 1,222m이고 주봉을 중심으로 서쪽으로 도솔봉(1,123m), 형제봉(1,125m), 동쪽으로는 매봉(867m)이 위치하며, 남쪽으로 4개의 지맥이 뻗어있다. 백운산 정상을 중심으로 한재, 매봉, 역불봉의 삼각지구는 환경부에서 광양 백운산 자연생태계 보호구역으로 지정하여 보호하고 있으며, 전체 24,000ha 중 10,968ha가 서울대학교 남부학술림으로 지정되어 있다.

2015년 3월 초에 400m와 800m (800m-1) 고도에 약 2ha 면적의 조사구를 한 개씩 설치하였으며, 2015년 11월에 200m, 800m (800m-2), 1,000m 고도에 약 2ha 면적의 조사구를 한 개씩 설치하여, 총 5개의 조사구에서 조사가 수행되었다(Table 1-1, Fig. 1-5). 조사구마다 48개씩의 인공새집을 1.5m 높이에 설치하여 총 240개의 새집을 설치했으며, 2015년 11월과 2016년 3월 초에 조사구 중심에 2m 높이로 온습도기록계(HOBO U23 Pro v2 temperature/relative humidity data logger, Onset Computer Corporation, USA)를 설치하였다.

고도 200m에 위치한 조사구는 광양시 옥룡면 추산리에 위치하며(Fig 1-4), 상층부에는 굴참나무와 쇠물푸레나무(*Fraxinus sieboldiana*)가 우점하고 있었으며, 하층부에는 철쭉이 우점하는 것으로 확인되었다. 고도 400m 조사구는 광양시 옥룡면 동곡리에 위치하며, 백운산 남동쪽의 병암계곡을 따라서 설치하였다(Fig. 1-5). 고도 400m 조사구의 상층부는 굴참나무와 졸참나무가 우점하며, 하층부는 매죽나무, 개서어나무, 비목(*Lindera erythrocarpa*)이 우점하는 것으로 확인되었다. 고도 800m-1 조사구는 광

양시 옥룡면 동곡리에 위치하며 백운산 한재의 남서쪽 사면에 설치되었다 (Fig. 1-5). 고도 800m-1 조사구의 상층부는 신갈나무와 물푸레나무 (*Fraxinus rhynchophylla*)로 주로 이뤄져 있으며, 하층 식생은 철쭉이 우점하는 것으로 나타났다. 고도 800m-2 조사구는 백운산 남쪽지역의 따리봉과 도솔봉사이의 계곡 주변에 설치되었으며(Fig. 1-5), 상층부는 개서어나무와 졸참나무가 우점하며 하층부는 비목이 우점하는 것으로 확인되었다. 고도 1,000m에 위치한 조사구는 백운산 정상지점으로 뻗어있는 동쪽 능선을 따라서 설치하였다(Fig. 1-5). 고도 1,000m 조사구의 상층부는 신갈나무가 우점하며, 하층부는 철쭉이 우점하는 것으로 확인되었다.

백운산 내에 위치한 기상청 방재관측지점(지점번호: 856, 지점명: 광양 백운산; 기상청 2019)에서 자동기상관측장비를 통해 측정된 2016년부터 2018년까지의 연평균기온과 연강수량은  $12.13 \pm 0.15^{\circ}\text{C}$ ,  $1,986.33 \pm 687.85\text{mm}$ 이다. 조사구별로 설치된 온습도기록계에 측정된 2016년부터 2018년까지의 3월 평균기온(3월10 - 31일)은 고도 200m 조사구에서  $8.31 \pm 0.70^{\circ}\text{C}$ , 고도 400m 조사구에서  $7.02 \pm 0.75^{\circ}\text{C}$ , 고도 800m-1 조사구에서  $4.08 \pm 0.72^{\circ}\text{C}$ , 고도 800m-2 조사구에서  $4.59 \pm 0.73^{\circ}\text{C}$ , 고도 1,000m 조사구에서  $3.01 \pm 0.66^{\circ}\text{C}$ 으로, 고도가 높아질수록 기온이 낮아짐을 확인하였다.

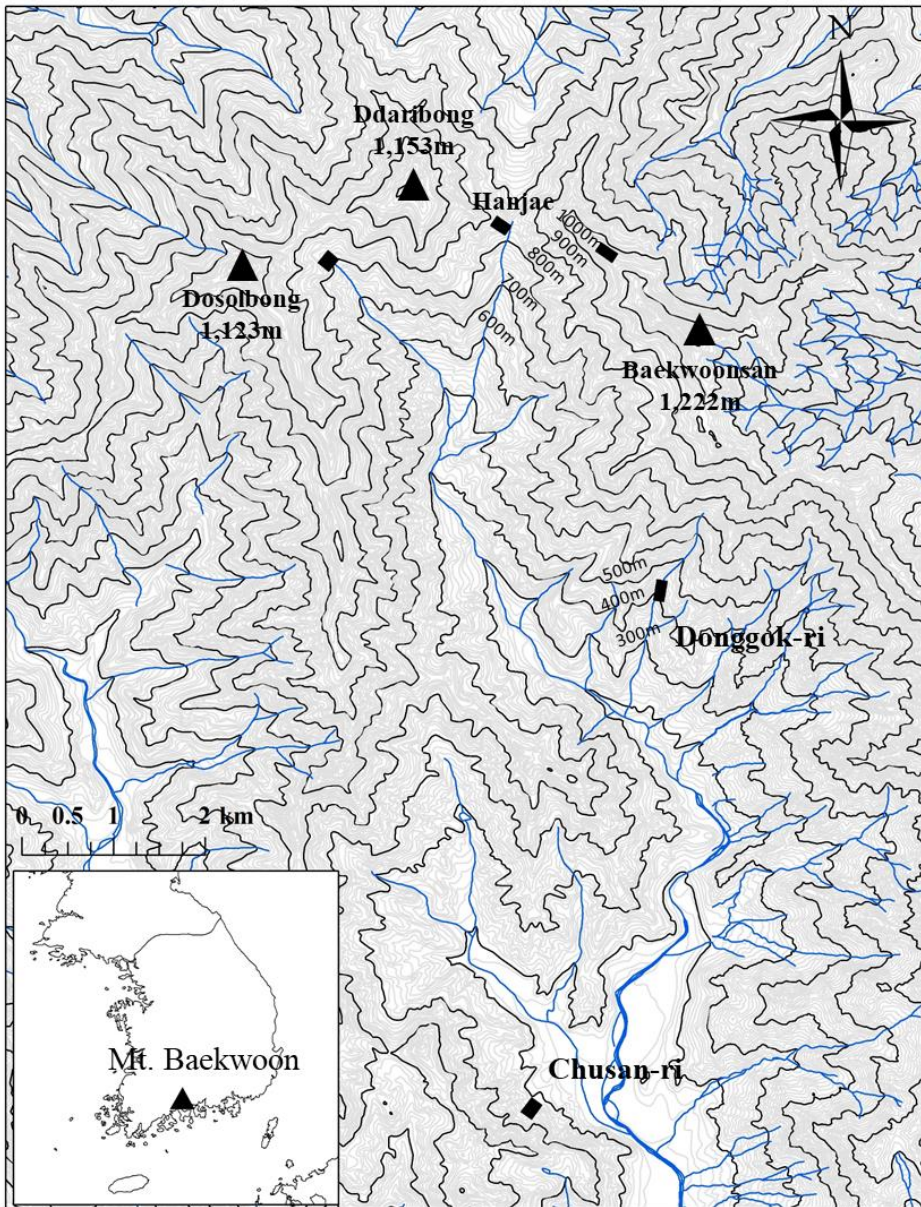


Fig. 1-5 Location of study plots at Mt. Baekwoon in Gwangyang.

### 3. 세부 연구별 연구 방법

본 연구는 2장 온도기록계를 이용한 박새류 번식시기 자동 모니터링, 3장 고도별 기온과 곤줄박이 번식지표의 장기적 변화, 4장 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화 예측, 5장 곤줄박이와 먹이원의 번식기 생물계절성의 불일치로 구성되어 있다. 본 연구를 위해 2015년부터 2018년까지 원주시 백운산, 구례군 지리산, 광양시 백운산의 12개 조사구에서 3월부터 7월까지 4회의 번식기동안 현장조사를 실시하였으며, 지리산의 3개 조사구에서 2006년부터 2013년까지 3월부터 7월까지 8회의 번식기동안 수집된 장기생태연구자료(환경부 2007, 2009, 2013)를 이용하였다(Fig. 1-6, Table 1-2). 또한 2장 온도기록계를 통한 박새류 번식시기 자동 모니터링을 통해 개발한 번식시기 추정방법을 이용하여 2016년부터 2018년까지 12개 조사구에서 번식한 곤줄박이의 산란일을 추정하였으며, 3장과 4장 연구에 이용하였다(Fig. 1-6, Table 1-2). 세부 연구별 연구 대상종, 연구 대상지, 연구 기간, 분석 자료는 표 1-2에 정리하였다(Table 1-2).

제2장의 온도기록계를 이용한 박새류 번식시기 자동 모니터링에 대한 연구는 2016년부터 2018년까지 원주시 백운산, 구례군 지리산, 광양시 백운산의 12개 조사구에서 수행된 인공새집 번식조사결과와 소형 온도기록계를 인공새집 내부에 설치하여 측정한 새집내부온도를 이용하여 수행되었다. 위 자료를 이용하여 기계학습을 통해 박새류 번식시기 추정방법을 개발하였으며, 박새류 번식시기 추정방법을 이용하여 2016년부터 2018년까지 곤줄박이의 산란일을 추정하고, 3장과 4장 연구에 이용하였다(Fig. 1-6, Table 1-2).

제3장 고도별 기온과 곤줄박이 번식지표의 장기적 변화 연구는 구례군 지리산의 고도 300m, 900m, 1300m 조사구를 대상으로 수행되었다. 2006년

부터 2018까지 조사구별 기온과 곤줄박이의 번식지표 변화를 파악하기 위해, 2006년부터 2014년까지의 인공새집 번식조사자료와 기온자료를 이용하였다(환경부 2007, 2009, 2013). 2015년부터 2018년까지의 번식지표 파악을 위해서는 본 연구에서 2015년부터 2018년까지 수행한 인공새집 번식조사결과와 2장에서 개발한 번식시기 추정방법을 통해 추정된 2016년부터 2018년까지의 곤줄박이 산란일을 이용하였다(Fig. 1-6, Table 1-2).

제4장 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화 예측 연구는 곤줄박이를 대상으로 수행되었다. 이를 위해 2장에서 개발한 번식시기 추정방법을 이용하여 추정된 2016년부터 2018년까지 12개 조사구에서 번식한 곤줄박이의 산란일을 추정하였으며, 각 조사구에서 측정된 3월 10일부터 3월 31일까지의 기온을 이용하여 산란일 예측모형을 개발하였다. 또한 구례군 지리산의 고도 300m와 900m 조사구에서 2008년부터 2014년까지 수집된 인공새집 번식조사자료(환경부 2009, 2013)와 2015년에 본 연구에서 수행한 인공새집 번식조사결과를 이용하여 산란일 예측모형에 대한 검증을 수행하였다(Fig. 1-6, Table 1-2). 또한 산란일 예측모형을 통해 기후변화 완화 정도가 다른 두 가지의 RCP 기후변화 시나리오(RCP 4.5, RCP 8.5)에 따른 2100년까지의 곤줄박이 산란일 변화를 예측하였다.

제5장에서 곤줄박이와 먹이원의 번식기 생물계절성의 불일치는 광양 백운산의 고도 200m, 400m, 800m(2개 조사구), 1,000m에 위치한 5개 조사구에서 2016년과 2017년 2회의 번식기동안 실시한 현장조사결과를 이용하여 수행하였다. 인공새집 번식조사를 통해 고도별 등지별 부화일과 유조의 최대 성장시기를 파악하였으며, 나비목 분변(frass) 수집 및 무게 측정을 통해 번식기동안의 나비목 유충 생물량 변화를 추정하여 최대 발생시기, 최대 발생량, 최대 발생기간을 파악하였다. 또한 유조의 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기간 차이를 산출하여 등지별 생물계절성 일치도를 파악

하였다. 유조 먹이원 조사와 문헌 조사를 통해 유조의 먹이원으로 확인된 나비목 성충 및 유충, 거미목, 메뚜기목을 채집하고, 13일령 유조의 혈액을 채취하여 탄소와 질소 안정성 동위원소비를 분석하였다. 또한 먹이원과 유조 혈액의 안정성 동위원소비와 베이저안 안정성 동위원소 혼합모형(Bayesian isotope mixing model)을 이용하여, 등지별 유조의 먹이원 비율을 추정하였다. 유조의 이소 전 건강도 파악을 위해서는 부화 13일 후의 부척 길이와 체중을 측정하여, 부척 길이와 체중간 회귀식의 잔차를 이소 전 건강도의 지표로 사용하였다(Fig. 1-6, Table 1-2).

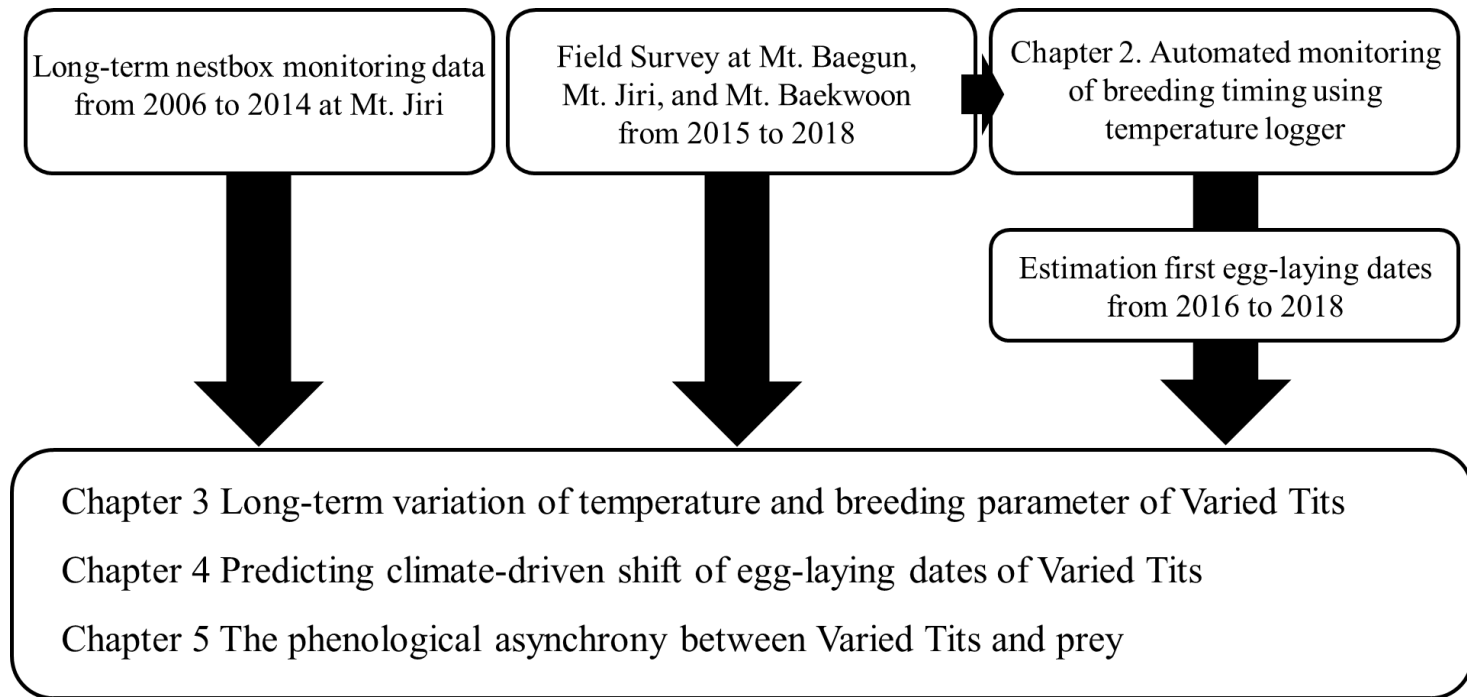


Fig. 1-6 Flow chart of this study.

Table 1-2 Summary of the study species, sites, number of plots, study period, and used data by chapter of this study.

Chapter	Study species	Study site	No. of plots	Study period	Data
2	Varied Tit Great Tit	Mt. Baegun Mt. Jiri Mt. Baekwoon	12	2016 – 2018	1) Nestbox temperature 2) Breeding records
3	Varied Tit	Mt. Jiri	3	2006 – 2018*	1) Egg-laying dates from 2016 to 2018 estimated by automated monitoring 2) Breeding records* 3) Ambient temperature
4	Varied Tit	Mt. Baegun Mt. Jiri Mt. Baekwoon	12	2008 – 2018*	1) Egg-laying dates from 2016 to 2018 estimated by automated monitoring 2) Breeding records* 3) Ambient temperature
5	Varied Tit	Mt. Baekwoon	5	2016 – 2017	1) Breeding records 2) Ambient temperature 3) Estimated biomass of Lepidoptera larva 4) Stable isotope ratio of potential prey and blood of nestlings 5) Tarsus length and weight of nestlings

\*Including the long-term nestbox monitoring data at Mt. Jiri (환경부 2007, 2009, 2013)



## Chapter 2 제 2장 온도기록계를 이용한 박새류 번식시기 자동 모니터링

# I. 서론

기후변화로 인한 생물계절성 불일치의 발생과 그로 인한 생태계 구성원간 상호작용의 약화는 생물다양성 감소와 생태계 기능의 저하로 이어질 것으로 예측되고 있으며(Thackeray et al. 2010), 이에 따라 기후변화가 생물계절성에 미치는 영향 파악을 위한 장기자료 축적의 중요성이 증가하고 있다. 그러나 기후변화의 경향은 지역간 상이하며, 이는 개체군간 생물계절성 변화 정도의 차이로 이어지는 것으로 확인되었다(Visser et al. 2003, Both et al. 2004). 또한 이 외에도 서식지 환경요인 등에 따라 개체군간 생물계절성 변화 정도가 달라지는 것으로 보고되었다(Porlier et al. 2012). 이는 국지적 규모(local scale)의 모니터링을 통해 기후변화가 생태계에 미치는 영향을 파악하고 일반화하는 것은 한계가 있음을 의미하며, 이에 따라 광역적 규모의 장기 모니터링을 통한 생태자료 수집의 필요성이 증가하고 있다.

현장조사를 통해 조류의 도래 및 산란시기, 수목의 개엽시기와 같은 생물계절성 지표를 정확하게 파악하기 위해서는 일단위의 반복조사가 수행되어야 한다. 그러나 현장조사만으로 광역적 규모의 생물계절성 모니터링을 수행하기 위해서는 많은 인력과 시간 소모가 필요하며, 이는 모니터링의 시간 및 공간적 규모를 제한할 수 있다. 또한 많은 수의 조사자가 참여하기 때문에 현장상황 기록, 자료 입력 및 관리 과정에서 인적 오류(human error)가 발생할 가능성이 높고, 조사자 간의 숙련도 차이가 조사결과에 영향을 미칠 수 있다는 단점이 있다. 최근 현장조사를 통한 생물계절성 모니터링의 단점을 극복하기 위해, 자동 기록장치를 이용하여 대상종의 상태를 지속적으로 기록하는 생물계절성 자동 모니터링 방법 개발 및 검증에 대한 연구가 활발하게 진행되고 있다(Fu et al. 2012, Ribeiro-Silva et al. 2018, Oliver et al. 2018). 생물계절성 자동 모니터링의 대표적인 예로는 타임랩스(time-

lapse)촬영 통한 식물 개엽시기 모니터링(Crimmins and Crimmins 2008, Ide and Oguma 2010, Sonnentag et al. 2012)과 자동 녹음기를 이용한 철새 도래시기 모니터링 등이 있으며(Kasten et al. 2012, Buxton et al. 2016, Oliver et al. 2018), 현재 미국 국립공원 생물계절성 모니터링과 phenocam network와 같은 광역적 규모의 장기 모니터링에 적용되고 있다(Tierney et al. 2013, Brown et al. 2016).

기후변화에 의한 산림성 조류 번식시기의 변화 정도는 지역간 기온 변화 경향 및 서식지 환경 요인 등에 따라 다양한 것으로 나타났다(Dunn and Winkler 1999, Visser et al. 2003, Both et al. 2004). 따라서 전지구적 규모의 기후변화가 산림성 조류의 번식기 생물계절성에 미치는 영향을 파악하기 위해서는 표준화된 조사 방법을 이용한 광역적 규모의 번식시기 장기 모니터링이 필요하다. 그러나 아직까지 산림성 조류 번식시기에 대한 지표인 산란일과 부화일은 주로 현장조사만을 통해서 모니터링이 수행되고 있다. 현장조사를 통해 산란일을 정확하게 파악하기 위해서는 영소기(nest building period)때부터 매일 둥지를 방문해야 하며, 부화일의 경우 대상종의 평균 포란 기간을 기준으로 부화예정일 이전부터 매일 둥지를 방문해야 한다. 이러한 잦은 빈도의 현장조사는 많은 인력과 비용을 필요로 하며, 또한 번식조사는 번식에 부정적인 영향을 미칠 수 있는 것으로 보고되었다(Major 1990, Götmark 1992). 산란일과 부화일 파악은 일반적으로 3 — 7일 간격의 둥지 확인을 통해 수행되고 있으나(Hartman and Oring 2006), 조사 간격이 증가할수록 번식시기 파악의 정확도는 감소할 수 있다. 특히 광역적 규모의 장기 모니터링에서 예산 및 현장상황에 따라 지역간 조사 간격이 다를 경우에는 지역간 번식시기 파악의 정확도 차이로 이어질 수 있다는 문제점이 있다. 따라서 광역적 규모에서도 표준화된 조사가 가능하며 인적 오류를 줄일 수 있는 산림성 조류 번식시기에 대한 자동 모니터링 방법이 필요하다고 판단된다.

조류가 번식둥지를 이용하는 동안에는 체온으로 인해 둥지내부의 온도가 기온보다 높아지며, 많은 연구에서 이를 바탕으로 자연둥지 또는 인공새집의 내부온도를 측정하여 포란 행동 및 번식 종료 시점을 파악하였다(Wiebe and Martin 1997, Martin and Ghalambor 1999). 특히 2000년대 초반에 저렴한 소형 온도기록계가 개발되어 많은 둥지에 온도기록계를 적용할 수 있게 되면서, 온도기록계를 적용한 번식 모니터링 방법 개발 및 검증에 대한 연구가 증가하는 추세이다(Hartman and Oring 2006, Sutti and Strong 2014, Dallmann et al. 2016, Croston et al. 2018). 특히 기존 연구에서 박새류가 번식하는 인공새집과 개방된 찻잔 형태의 둥지를 짓는 Emei Shan Liocihla 둥지의 내부온도를 측정한 결과, 두 연구에서 모두 번식상황(산란 및 포란, 육추, 이소)에 따라서 온도패턴이 다른 것으로 확인되었다(Ueta et al. 2007, Fu et al. 2012). 이러한 결과는 인공새집 및 자연둥지의 내부온도를 이용하여 산림성 조류의 번식상황과 번식시기를 파악할 수 있음을 의미한다. 그러나 기존 연구에서는 온도를 이용해 번식상황을 추정하는데 있어 동일한 기준 값을 설정하지 않고, 인공새집 및 자연둥지 내부온도의 선도표를 확인하여 번식상황을 추정하였으며, 번식상황 추정에 대한 정확도를 평가하지 않았다. 이러한 번식상황 추정방법은 조사자의 번식상황 추정기준의 차이에 따라 결과가 달라질 수 있다는 문제점이 있다. 따라서 인공새집 또는 자연둥지의 내부온도를 이용하여 번식상황 및 번식시기를 추정하기 위한 정량적인 분석방법의 개발과 정확도 검증이 필요하다고 생각된다.

광역적 또는 장기적 규모의 생태계 모니터링 자료의 분석에 있어 대용량의 자료를 동시에 분석하고, 분석과정에서 인위적 판단의 영향과 인적 오류를 줄이기 위한 기계학습(machine learning)의 적용이 증가하고 있다(Christin et al. 2019). 기계학습이란 기계가 사람처럼 생각하고 행동하게 하는 모든 기술을 뜻하는 인공지능(Russell and Norvig 2009)의 범주에 속하며, 알고

리즘을 이용해 자료를 학습하여, 학습한 내용을 기반으로 자료 분류 및 추정을 수행하는 분석방법을 의미한다(Kotsiantis 2007). 즉 의사결정기준을 연구자가 지정하는 것이 아닌 대량의 자료와 알고리즘을 통해 의사결정기준을 스스로 정하고 분류 수행방법을 익히는 것을 목표로 한다. 현재 생물종 및 생태계 모니터링 분야에서 기계학습은 종분포모형 개발을 통한 서식지 분포 예측(Botella et al. 2018), 자동 소리녹음기를 통해 녹음된 곤충 및 동물 소리 분류 및 동정(Potamitis 2015, Dugan et al. 2016, Salamon et al. 2017, Knight et al. 2017), 무인 카메라를 통해 촬영된 야생동물 사진 자료 분류 및 동정(Villa et al. 2017, Norouzzadeh et al. 2018, Tabak et al. 2019) 등에 적용되고 있다.

본 연구는 인공새집 내부의 온도패턴이 산림성 조류의 번식상황에 따라 차이가 있는 것으로 확인된 기존 연구에 근거하여(Ueta et al. 2007), 새집내부 온도 측정과 기계학습 분석을 통해 박새류의 번식상황을 자동으로 추정하는 분류모형을 개발하고 이를 통해 번식시기를 추정할 수 있을 것으로 판단하였다. 따라서 산림성 조류 생물계절성에 대한 광역적 규모의 장기 모니터링에 적용할 수 있는 번식시기 자동 모니터링을 개발하기 위해, 박새와 곤줄박이를 대상으로 새집내부온도와 기계학습을 이용한 번식상황 및 번식시기 추정방법을 개발하고자 하였다.

## II. 연구 방법

### 1. 연구 기간 및 대상지

본 연구는 박새와 곤줄박이를 대상으로 2016년부터 2018년 매년 3월부터 7월까지 3회의 번식기동안 실시한 현장조사결과를 이용하여 수행되었다. 연구 대상지는 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산의 12개 조사구이다. 번식시기 자동 모니터링 방법 개발을 위해 각 조사구에서 인공새집 번식조사를 실시하고, 인공새집 내부에 소형 온도기록계를 설치하여 새집내부온도를 측정하였다.

## 2. 인공새집 번식조사

박새와 곤줄박이에 대한 인공새집 번식조사는 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산의 12개 조사구에 설치된 총 576개의 인공새집을 대상으로 수행되었다. 원주시 백운산과 구례군 지리산에서는 2 - 3주 간격으로 인공새집 번식조사가 수행되었다. 광양시 백운산에서는 2016년부터 2018년까지 7일 간격으로 새집 확인을 실시하였으며, 포란 12일차부터 1 - 3일 간격으로 새집을 방문하여 유조의 부화일을 기록하였다. 번식조사를 통해 새집내부에 이끼 등의 등지재료나 낙엽 또는 종자 등의 설치류 이용 흔적, 번식 중, 알 수, 유조 수, 포식 흔적(깨진 알껍질, 유조 및 성조 사체), 이소 흔적(유조 배설물)등을 기록하였다.

### 3. 인공새집 내부온도 측정

인공새집 내부온도는 인공새집 번식조사를 수행한 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산의 12개 조사구의 576개 인공새집에 소형 온도기록계(Thermochron iButton DS1921G-F5, Maxim Integrated products, USA)를 설치하여 측정하였다. 매년 3월부터 4월까지 각 조사구의 번식기 이전에 인공새집 바닥에 소형 온도기록계를 한 개씩 설치하였으며, 매년 7월 마지막 인공새집 번식조사시에 수거하였다. 본 연구에서 사용한 소형 온도기록계의 측정범위는  $-40 - 85^{\circ}\text{C}$ 이며, 해상도(resolution)는  $0.5^{\circ}\text{C}$ , 정확도(accuracy)는  $\pm 1^{\circ}\text{C}$ 이다(Maxim Integrated Product 2015).

소형 온도기록계를 기록 간격은 45분으로 설정하였으며, 조사구별로 모든 인공새집의 내부온도가 같은 시간에 측정되도록 온도기록계의 기록 시작 시간을 동일하게 설정하였다. 새집내부온도는 5월 중순에 휴대용 다운로드 장치(TDHC 400, Thermodata, USA)을 이용하여 수집하였으며, 7월 인공새집에서 소형 온도기록계를 수거 후 전용 usb reader(iButton Reader for USB port, Maxim Integrated products, USA)를 이용하여 온도자료를 다운로드 하였다.



#### 4. 박새류 번식시기 자동 모니터링 개발 순서

인공새집 번식조사결과와 새집내부온도를 이용한 박새류 번식시기 자동 모니터링 방법 개발은 1) 번식조사결과를 이용한 번식시기 및 번식상황 파악 2) 새집내부온도를 이용한 예측변수 산출, 3) 번식상황 분류모형 개발 및 검증, 4) 번식시기 추정 및 정확도 검증 순으로 수행되었다.

첫째로 인공새집 번식조사결과를 이용하여 박새류 산란일 및 부화일을 파악하고, 일별 번식상황을 비번식, 번식 두 단계와 비번식, 산란 및 포란, 육추 세 단계로 나누어 분류하였다. 둘째, 인공새집 번식조사결과를 통해 파악한 번식시기와 새집내부온도를 비교하여 번식상황별 새집내부온도의 패턴을 파악했으며, 이를 바탕으로 새집내부온도를 이용해 예측변수를 산출하였다. 세 번째로 일별 번식상황 및 예측변수 자료의 70%를 이용해 랜덤 포레스트(random forest) 분석을 실시하여, 예측변수를 통해 번식상황을 추정하는 모형을 개발하였다. 추가적으로 랜덤 포레스트 매개변수의 변화가 모형의 정확도(accuracy)에 미치는 영향을 파악하였으며, 변수 선택(variable selection)을 통해 번식상황 분류모형에서 중요한 예측변수를 파악하였다. 번식상황 분류모형의 검증은 전체 자료의 30%를 이용하여, 모형을 통해 추정된 번식상황과 인공새집 번식조사를 통해 분류된 번식상황간의 비교를 통해 수행되었다. 마지막으로 번식상황 분류모형을 통해 추정된 일별 번식상황을 이용하여 박새류의 산란일과 부화일을 추정하였으며, 이를 인공새집 번식조사를 통해 확인된 번식시기와 비교하여 정확도를 검증하였다. 추가적으로 이상치(outlier) 검출을 통해 번식시기 추정 오류의 원인을 확인하였으며, 박새와 곤줄박이간 번식시기 추정의 정확도를 비교하였다.

## 5. 인공새집 번식조사를 통한 번식시기 및 번식상황 파악

### (1) 박새류 번식시기

새집내부온도를 통해 추정된 산란일 및 부화일의 검증을 위해 인공새집 번식조사결과를 이용하여 등지별 산란일과 부화일을 파악하였다. 첫 산란일(이하 산란일)을 파악하기 위해 박새류가 알을 하루에 1개씩 산란한다고 가정하고(Bourgault et al. 2010), 새집에서 처음 알이 기록된 날보다 다음 조사 시 확인된 알 수가 증가했을 경우, 첫번째 조사일로부터 알 수를 차감하여 산란일을 산출하였다. 반면 새집 확인 시 산란이 완료된 등지의 경우, 즉 알이 처음 기록된 날보다 알 수가 증가하지 않은 등지에 대해서는 산란일을 추정하지 않았다.

부화일을 파악하기 위해서는 광양시 백운산 지역의 5개 조사구에서는 포란 12일차부터 1 - 3일간격으로 새집을 방문하였다. 원주시 백운산 4개 조사구와 구례군 지리산 3개 조사구에서는 새집을 2- 3주 간격으로 방문하였기 때문에, 새집 확인 시 유조 연령이 3일령 이하로 추정되는 등지에 대해서만 부화일을 파악하였다.

## (2) 박새류 일별 번식상황

인공새집 번식조사결과와 산란일 및 부화일을 이용하여 각 날짜에 대한 번식상황을 분류하였다. 번식상황은 일차적으로 비번식(non-breeding: Non-BR)과 번식(breeding: BR) 두 단계로 분류하였으며, 그 다음 번식단계를 산란 및 포란(egg-laying and incubation: EL/IN)과 육추(chick-rearing: CR)단계로 나누어 번식상황을 세 단계로 분류한 자료를 만들었다.

번식상황을 번식과 비번식 두 단계로 구분하기 위해 첫째로 새집 확인 시 알 또는 유조가 확인되지 않은 날을 비번식 단계로 분류하였다. 그러나 새집에서 조류가 번식하지 않았더라도 조류 및 설치류에 의해 잠자리 및 휴식장소(roosting site)로 이용되었을 가능성이 있기 때문에, 비번식 단계로 분류된 일자 사이에 번식조사가 이뤄지지 않은 기간에 대해서는 번식상황을 분류하지 않고 분석에서 제외하였다. 산란일 또는 처음 알이 확인된 조사일로부터 마지막으로 알 또는 유조가 확인된 조사일까지의 전체 기간을 번식 단계로 분류하였다.

번식 단계로 분류된 날을 산란 및 포란과 육추 두 단계로 나누기 위해, 번식으로 분류된 기간 중 산란일 또는 알이 처음 확인된 날부터 부화일 하루 전까지의 기간을 산란 및 포란 단계로 분류하였다. 부화일이 추정되지 않은 등지에 대해서는 마지막으로 알이 확인된 조사일까지를 산란 및 포란 단계로 분류하였으며, 마지막으로 알이 확인된 조사일의 다음날부터 처음으로 유조가 확인된 조사일의 전날까지의 기간에 대해서는 번식상황을 분류하지 않고 분석에서 제외하였다. 육추의 경우 부화일 또는 처음 유조가 확인된 날로부터 마지막으로 유조가 확인된 날까지의 기간을 육추 단계로 분류하였다.

## 6. 새집내부온도를 이용한 예측변수 산출

### (1) 번식상황별 새집내부온도

박새류의 번식상황간 새집내부온도의 차이를 바탕으로 번식상황 분류모형 개발을 위한 예측변수를 산출하기 위해, 인공새집 번식조사를 통해 파악한 산란일 및 부화일과 새집내부온도를 비교하였다. 또한 기온의 영향을 제외하고, 박새류의 번식으로 인해 새집내부온도가 상승하는 정도가 번식상황에 따라서 어떻게 변화하는지 비교하였다. 이를 위해 각 연도 및 조사구별로 조류 및 설치류의 이용 흔적이 확인되지 않은 새집들의 평균온도( $T_{nb}$ )를 산출하였으며, 조사구별로 각 새집의 내부온도와 미사용 새집들의 평균온도간 온도 차이(이하  $T_{dif}$ )를 산출하였다.

번식상황에 따른 새집내부온도(이하  $T_{nest}$ )와  $T_{dif}$ 의 변화를 파악한 결과, 번식초기에는 산란으로 인해 주로 5시부터 7시 사이에만 일시적으로  $T_{nest}$ 와  $T_{dif}$ 가 증가하였다. 이후 번식이 진행됨에 따라 하루 중 온도가 높게 유지되는 시간이 길어지는 것으로 나타났으며, 이는 번식이 진행됨에 따라 포란 시간이 증가했기 때문으로 생각된다. 또한 유조의 부화이후 여러 일에 걸쳐서  $T_{dif}$ 의 상승이 뚜렷하게 나타났으며, 이소, 포식, 포기 등으로 인해 새집 내 번식 활동이 중단될 경우  $T_{nest}$ 가 미사용 새집들의 평균온도와 거의 비슷하게 내려가  $T_{dif}$ 가 0에 가깝게 유지되는 것으로 확인되었다(Fig. 2-1).

새집내부온도를 측정하기 위해 이용한 소형 온도기록계의 측정오차는  $\pm 1^{\circ}\text{C}$ 이나(Maxim Integrated Product 2015), 번식상황간  $T_{dif}$ 의 일평균값을 비교한 결과, 번식 단계의  $T_{dif}$ 는 비번식 단계에 비해  $5.47 \pm 0.07^{\circ}\text{C}$  높은 것으로 나타났다( $p < 0.001$ ; linear mixed-effect model). 또한 비번식 단계는 산란 및 포란과 육추 단계에 비해  $4.03 \pm 0.07^{\circ}\text{C}$ ,  $8.08 \pm 0.08^{\circ}\text{C}$ 씩 낮았

으며, 산란 및 포란 단계는 육추 단계에 비해  $4.05 \pm 0.08^{\circ}\text{C}$  낮은 것으로 나타났다( $p < 0.001$ ; linear mixed-effect model). 따라서 번식상황간 새집내 부온도의 차이가 연구에 사용한 소형 온도기록계의 측정오차보다 크다는 점에서 측정오차가 번식상황 추정에 있어 유의미한 영향을 주지 않을 것으로 가정하였다.

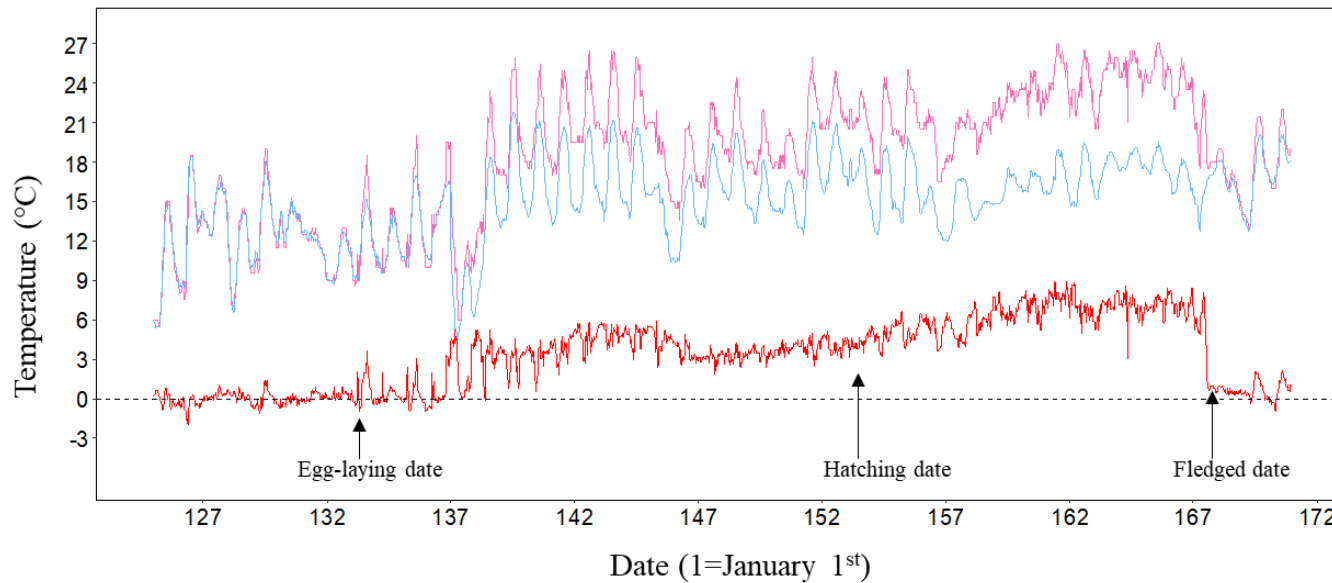


Fig. 2-1 Changes in temperature from temperature data loggers placed in a breeding nestbox ( $T_{nest}$ ; pink line) and non-breeding nestboxes ( $T_{nb}$ ; skyblue line). A red line denotes the difference of temperature ( $T_{dif}$ ) between the breeding and non-breeding nestboxes. The egg-laying and hatching dates were confirmed by field observations, and the fledged date was estimated by field observations and temperature data.

## (2) 새집내부온도를 이용한 예측변수 산출

번식상황 분류모형을 개발하기 위하여, 45분 간격의  $T_{\text{nest}}$ 와  $T_{\text{dif}}$ 를 이용하여 예측변수를 산출하였다. 예측변수는 산출방법에 따라 1) 일단위 변수 (Daily Variable: DV), 2) 이동 평균 (Moving Average: MA), 3) 이동 기울기 (Moving Slope: MS), 4) 시간에 따른 온도차이 (Temporal Difference of temperature: TD)의 네 종류로 구분하였다.

첫째, 일단위 변수는 각 날짜에 대해 하루 또는 하루 중 일정 시간 동안에 대한  $T_{\text{nest}}$ 와  $T_{\text{dif}}$ 를 이용하여 산출하였다. 하루단위(0 - 23시)로  $T_{\text{nest}}$ 와  $T_{\text{dif}}$ 를 이용하여 평균, 최대, 최소, 분산을 산출하였으며, 또한 시간대를 0 - 4시, 9 - 18시, 19 - 23시로 나누고, 각 시간대에 대한  $T_{\text{dif}}$ 의 평균을 산출하였다. 또한 산란기 초기에는 대부분 5시부터 8시 사이에 일시적으로  $T_{\text{nest}}$ 와  $T_{\text{dif}}$ 가 상승하는 것으로 나타나(Fig. 2-1), 5 - 8시 시간대에 대해서는  $T_{\text{nest}}$ 의 분산과  $T_{\text{dif}}$ 의 분산, 총합, 최고값과 최저값의 차이를 변수로 산출하였다. 결과적으로 총 15개의 일단위 변수를 산출하였다(Table 2-1).

일정 기간 동안의 온도 변화를 나타내는 예측변수를 산출하기 위해, 일단위 변수를 이용하여 3일과 5일 단위의 이동 평균 및 이동 기울기를 산출하였다. 이동 평균의 경우, 일단위 변수를 이용하여 각 날짜를 중심으로 3일 및 5일동안의 평균값을 산출하였으며 아래 공식으로 나타낼 수 있다.

$$MA_{3\text{day}} = \frac{v_{t-1} + v_t + v_{t+1}}{3}$$
$$MA_{5\text{day}} = \frac{v_{t-2} + v_{t-1} + v_t + v_{t+1} + v_{t+2}}{5}$$

위 공식에서  $v$ 는 일단위 변수를,  $t$ 는 날짜를 나타낸다. 이동 기울기는 각 날짜를 중심으로 3일 및 5일 동안의 일단위 변수에 대하여 일(day)와 온도 간

의 회귀식을 구한 후, 회귀식의 기울기를 이동 기울기로 이용하였다. 15개의 일단위 변수를 이용하여 3일 단위 이동 평균, 5일 단위 이동 평균, 3일 단위 이동 기울기, 5일 단위 이동 기울기를 산출하여 총 60개의 변수를 산출하였다.

번식으로 인한 새집내부온도의 증가정도는 등지 재료의 두께, 알 및 유조수, 외부 기온 등에 따라서 영향을 받지만, 번식상황에 따른 온도 변화는 새집간 유사하였으며, 따라서 한 등지내에서의 온도 변화를 나타내기 위한 변수가 필요하다고 판단하였다. 이를 위해 일단위 변수들을 이용하여 각 날짜로부터 3일과 5일 전의 온도와 차이의 차이와, 3일과 5일 후의 온도와 차이를 산출하였으며, 각각 아래 공식으로 나타낼 수 있다.

$$TD_{before\ 3day} = v_t - v_{t-3}$$

$$TD_{after\ 3day} = v_t - v_{t+3}$$

$$TD_{before\ 5day} = v_t - v_{t-5}$$

$$TD_{after\ 5day} = v_t - v_{t+5}$$

위 공식에서  $v$ 는 일단위 변수를,  $t$ 는 날짜를 나타낸다. 시간에 따른 온도차이에 대한 총 60개의 변수를 산출하였으며, 일단위 변수 15개, 이동 평균 및 이동 기울기 변수 60개를 더해 결과적으로 총 135개의 예측변수를 산출하였다.



Table 2-1 Daily variables used for predictor variables in the breeding stage classification model.

Time of day (hour)	T <sub>nest</sub>	T <sub>dif</sub>
0 – 23	Mean	Mean
	Variance	Variance
	Max	Max
	Min	Min
0 – 4	-	Mean
5 – 8	Variance	Sum
		Variance
		Difference between Max and min
9 – 18	-	Mean
19 – 23	-	Mean
No. of variables	5	10

## 7. 번식상황 분류모형 개발 및 검증

### (1) 랜덤 포레스트

본 연구에서는 지도기계학습(supervised machine learning) 알고리즘인 랜덤 포레스트를 이용하여 예측변수를 통해 박새류의 일별 번식상황을 추정하는 모형을 개발하였다. 지도기계학습이란 예측변수와 종속변수가 모두 포함된 학습자료(training data)를 이용하여, 주어진 알고리즘에 따라 예측변수를 통해 종속변수를 분류하는 기준을 스스로 학습하는 방식을 의미한다(Kotsiantis 2007).

랜덤 포레스트는 의사결정규칙을 나무 구조로 도표화하여 분류와 예측을 수행하는 의사결정나무(decision tree) 알고리즘을 발전시켜 개발된 알고리즘이다(Breiman 2001). 의사결정나무에서 각 마디(node)의 분리하는 하나의 예측변수를 통해 자식마디에 속하는 종속변수 자료의 순수도(purity)가 가장 크게 증가하도록 진행된다(Fig. 2-2). 그러나 의사결정나무를 통해서만 주어진 학습자료에 최적화된 하나의 분류 규칙만 학습되기 때문에, 새로운 자료에 대한 예측의 정확도가 낮다는 단점이 있다.

랜덤 포레스트는 학습과정에서 다수의 의사결정나무를 형성하며, 과적합의 발생가능성이 낮고 분류의 정확성과 안정성이 높다는 장점을 가진다(Fig. 2-3). Fig. 2-3A의 모식도에서와 같이 전체 학습자료로부터 중복을 포함한 표본 추출(bootstrap sampling)을 통해 다수의 하위학습자료를 생성하며, 각 의사결정나무는 서로 다른 하위자료를 바탕으로 분류 규칙을 학습한다. 이 과정에서 각 하위자료는 학습자료의 70%를 포함하며, 나머지 30%의 자료는 out of bag (OOB) 자료라고 하며 학습된 모형의 정확도 검증에 이용된다. 추가적으로 의사결정나무의 마디 분화시에

전체 예측변수 중 임의적으로 선택된 일부 예측변수만이 이용된다. 이러한 과정을 통해 의사결정나무간의 비상관화(decorrelation)가 이루어지며, 의사결정나무의 개별적인 분류결과 중에서 가장 빈도가 높은 범주가 최종 분류결과로 결정된다(Fig. 2-3B).

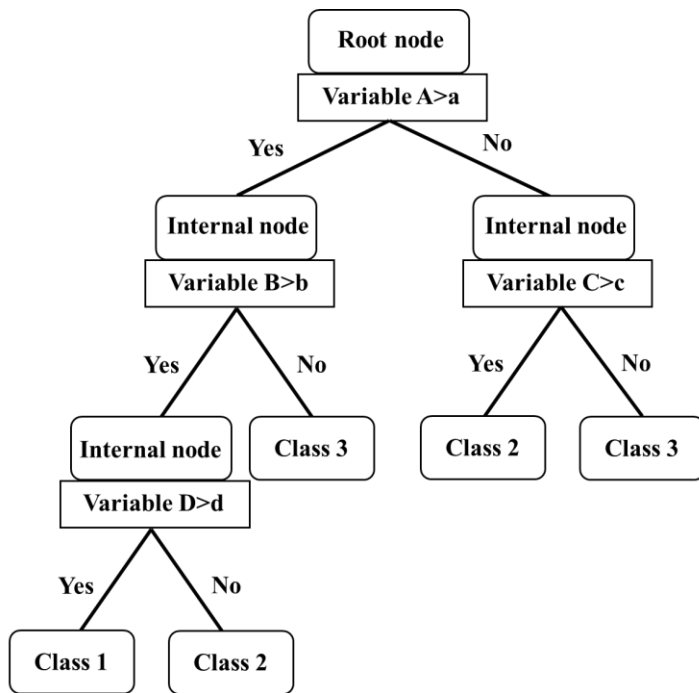


Fig. 2-2 Schematic diagram of the decision tree.

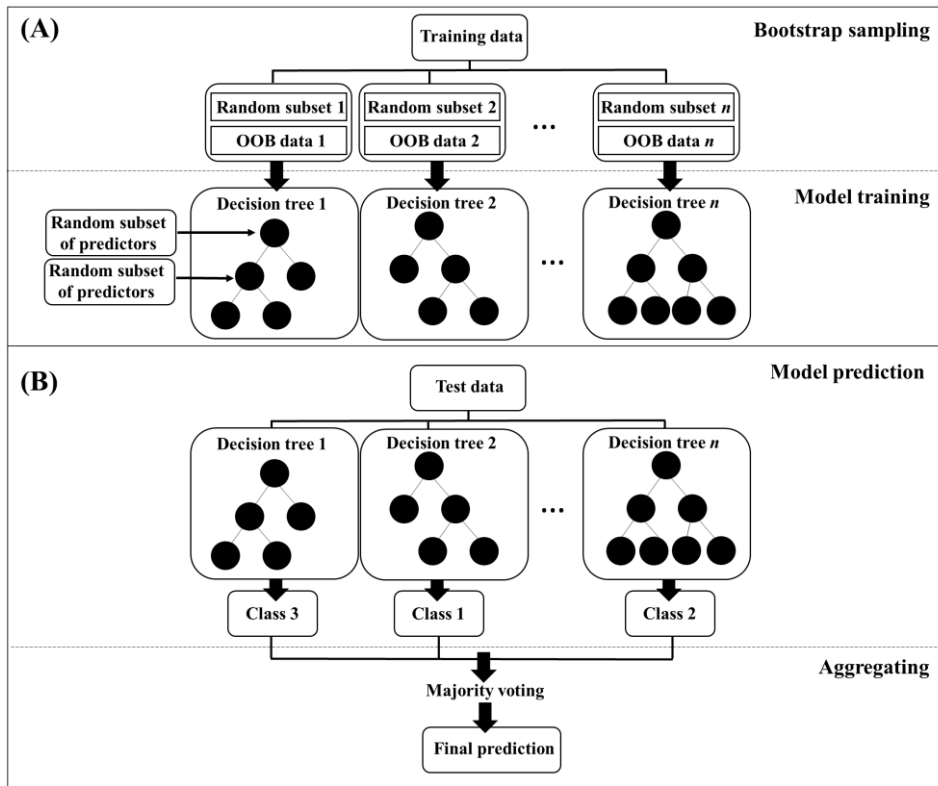


Fig. 2-3 Schematic diagram of the random forest: (A) model training and (B) classification prediction.

## (2) 번식상황 분류모형 개발 및 매개변수 최적화

번식상황 분류모형 개발을 위해, 2단계 및 3단계 번식상황자료를 각각 예측변수자료와 통합하여, 두 종류의 통합 자료를 생성하였다. 2단계 번식상황자료의 표본 수는 비번식 5,136일, 번식 5,088일 이었으며, 3단계 번식상황자료의 표본 수는 비번식 5,316일, 산란 및 포란 2,273일, 육추 1,161일 이었다. 각 통합 자료로부터 70%의 표본을 임의로 선택하여 2단계 및 3단계 번식상황 분류모형 개발을 위한 학습자료로 이용하였으며, 나머지 30%를 검증자료로 사용하였다(Table 2-2, 2-3).

랜덤 포레스트 학습과정에서 형성되는 의사결정나무의 수(number of decision tree)와 마디(node) 형성에 이용되는 예측변수의 수(number of variables)는 분류모형의 정확도에 영향을 미치는 매개변수이다 (Breiman 2001, Rodriguez-Galiano et al. 2012). 첫째, 랜덤 포레스트 분석과정에서 각각의 의사결정나무는 전체 학습자료와 예측변수의 일부만을 사용하여 학습되기 때문에 의사결정나무의 수가 너무 적을 경우, 예측의 정확도가 감소할 수 있다. Breiman (2001)은 안정적인 예측 결과를 얻기 위한 의사결정나무의 수의 기본값을 500으로 제안하였다. 두번째로, 예측변수의 수는 증가할수록 각 의사결정나무의 정확도는 증가하지만, 나무 간 상관성도 함께 증가하기 때문에 과적합이 발생할 가능성이 증가하며, 모형 전체의 안정성은 감소할 수 있다. 일반적으로 모형 개발에 사용되는 전체 예측변수 개수의 제곱근이 안정적인 분류모형을 개발하기 위한 기본값으로 이용된다(Breiman 2001).

번식상황 분류모형의 정확도에 대한 매개변수의 영향을 파악하고, 적합한 매개변수를 파악하기 위하여, 매개변수에 따른 정확도(accuracy)의 변화를 분석하였다. 이를 위해 2단계 및 3단계 번식상황 분류모형 개발 시,

의사결정나무의 수를 100부터 2000까지 100단위로, 변수의 수는 1부터 30까지 1단위로 설정하여 각 분류모형에 대해 매개변수가 다른 600개의 모형을 만들었다. 모형의 정확도는 5겹 교차검증(5-fold cross validation)을 통해 산출하였으며, 정확도는 전체 번식상황 추정결과 중 실제 번식상황과 일치하는 결과의 비율을 의미한다. 랜덤 포레스트 분석은 R 3.5.1. 프로그램(R core team 2018)과 randomForest 패키지(Liaw and Wiener 2018)와 caret 패키지(Kuhn 2018)를 이용하여 수행되었다.

Table 2-2 The number of samples of training data and test data for the two-breeding stage classification model.

Breeding stage	Training data	Test data	Total
Non-breeding	3,593	1,543	5,136
Breeding	3,563	1,525	5,088
Total	7,156	3,068	10,224

Table 2-3 The number of samples of training data and test data for the three-breeding stage classification model.

Breeding stage	Training data	Test data	Total
Non-breeding	3,770	1,546	5,316
Egg-laying/Incubation	1,577	716	2,273
Chick-rearing	852	309	1,161
Total	5,966	2,556	8,750



### (3) 번식상황 분류모형 수행능력 평가

번식상황 분류모형의 수행능력 평가는 매개변수인 의사결정나무의 수를 500, 변수의 수를 12 (전체 예측변수의 제곱근의 근사값)로 설정한 모형을 이용하여 수행되었다. 첫째로 2단계 및 3단계 번식상황 분류모형에 검증자료(전체 데이터의 30%)의 새집내부온도자료를 입력하여 번식상황을 추정하고, 실제 번식상황과의 비교를 통해 정확도(accuracy)와 AUC (Area Under Curve)를 산출하였다. AUC는 ROC 곡선(Receiver Operating Characteristic curve) 아래의 면적으로, 분류모형의 수행능력을 나타내는 ROC 곡선을 정량화한 지표이다. ROC 곡선은 이진 분류(binary classification)에서 1을 1로 분류하는 비율(참양성비율; true positive rate)과 0을 1로 분류하는 비율(허위양성비율; false positive rate)를 이용하여 모형의 수행능력을 나타낸다.

AUC는 0부터 1까지의 범위를 가지며, 0.9 - 1.0은 매우 뛰어남, 0.8 - 0.9는 뛰어남, 0.7 - 0.8은 분류 가능, 0.5는 분류 불가로 평가된다 (Mandrekar 2010). AUC는 이진 분류를 기본으로 하기 때문에 3단계 번식상황 분류모형에 대해서는 다중 비교(pairwise comparison)를 통해 각 번식단계에 대한 AUC를 구한 후 평균 AUC를 산출하였다(Hand and Till 2001). 분류모형의 정확도 및 AUC 산출은 R 3.5.1. 프로그램(R core team)과 caret 패키지(Kuhn 2018)와 pROC 패키지(Robin et al. 2011)를 이용하여 수행되었다.

#### (4) 번식상황 분류모형의 주요 예측변수 파악

랜덤 포레스트는 모형 학습에 이용되지 않은 OOB 자료를 이용하여 예측 변수의 중요도(variable importance)를 산출한다. 예측변수  $V_1$ 의 중요도는 OOB 자료에 대한 분류모형의 추정 오차와 분류모형에서 변수  $V_1$ 를 다른 변수로 치환했을 때의 추정 오차간의 차이를 이용하여 산출되며, 오차의 차이가 클수록 변수  $V_1$ 의 중요도가 높다는 것을 의미한다(Breiman 2001).

본 연구에서는 2단계 및 3단계 번식상황 분류모형에 대한 135개의 예측 변수 중 주요 예측변수를 파악하기 위하여, R 3.5.1. 프로그램(R core team 2019)에서 VSURF (Robin et al. 2018) 패키지를 이용하여 랜덤 포레스트 변수 선택(variable selection using random forests: VSURF) 분석을 실시하였다.

변수 선택 분석은 다음 과정을 통해 수행된다. 첫째, 변수의 중요도가 가장 높은 변수 하나만을 가지는 하위모형부터 순차적으로 중요도가 낮은 변수를 더해가며 전체 변수를 모두 가지는 모형까지 만든 다음, 그 중에서 OOB 자료에 대한 추정 오차가 가장 낮은 모형의 변수들을 일차적으로 선정한다. 둘째로, 위 변수들 중에서 주요 변수들을 선정하기 위해, 전체 예측변수를 가지는 모형과 앞서 선택된 하위모형간의 오차의 차이를 임계값으로 설정한다. 셋째, 앞서 선택된 변수들을 이용하여 같은 방법으로 하위모형을 만든 다음, 연속된 하위모형 간의 오차의 차이가 임계값을 넘을 경우, 추가된 변수를 주요 변수로 선정한다(Robin et al. 2018).

## 8. 번식시기 추정 및 정확도 검증

번식상황 분류모형을 통해 박새류의 산란일과 부화일을 추정하기 위하여, 2단계 및 3단계 번식상황 분류모형을 이용하여 전체 자료에 대해 번식상황을 추정하였다. 2단계 분류모형을 통해 각 새집에 대해 번식 단계로 추정된 날짜 중에서 가장 빠른 날을 산란일로 추정하였다. 3단계 분류모형을 통해 각 새집에 대해 산란 및 포란 단계로 추정된 날짜 중에서 가장 빠른 날을 산란일로, 육추 단계로 추정된 날짜 중 가장 빠른 날을 부화일로 추정하였다.

번식시기 추정결과와 정확도 검증을 위해 인공새집 번식조사를 통해 확인된 박새류의 산란일 및 부화일과 추정된 번식시기간의 상관분석과 선형회귀분석을 실시하여, 상관계수(Pearson's correlation coefficient), 결정계수(coefficient of determination), 평균 편향 오차(mean bias error), 평균 제곱근 오차(root mean square error)를 산출하였다.

산란일과 부화일 추정 오류의 원인을 파악하기 위해 추정된 박새류 번식시기와 인공새집 번식조사를 통해 확인된 번식시기간의 선형회귀분석을 실시하고, 스튜던트화 잔차(studentized residuals)와 쿡의 거리(cook's distances)를 산출하여 이상값(outlier)을 검출하였으며, 이상값에 해당하는 새집의  $T_{nest}$ 와  $T_{dif}$ 에 대한 선도표를 확인하였다. 또한 이상값을 제거한 자료를 이용하여 상관계수, 결정계수, 평균 편향 오류, 평균 제곱근 오차를 산출하였다. 추가적으로 번식시기 추정의 정확도가 박새와 곤줄박이간 차이가 있는지 파악하기 위하여, 앞서 이상값으로 검출된 산란일 및 부화일을 제외한 자료를 이용하여 곤줄박이와 박새 번식시기 추정에 대한 정확도 검증을 실시하였다.

### Ⅲ. 연구 결과

#### 1. 번식상황 분류모형 개발 및 검증

##### (1) 랜덤 포레스트 매개변수에 따른 정확도 비교

의사결정나무의 수와 예측변수의 수를 다르게 설정한 2단계 번식상황 분류모형들간 정확도를 비교한 결과, 모형의 정확도는 예측변수의 수가 1에서 10까지 증가할수록 높아지는 것으로 나타났다(Fig. 2-4). 정확도의 범위는 최저  $0.962 \pm 0.006$  (mean  $\pm$  SD; 의사결정나무의 수 = 1,000, 예측변수의 수 = 1), 최대  $0.969 \pm 0.006$  (의사결정나무의 수 = 1,000, 예측변수의 수 = 43)으로 나타났다(Fig. 2-4).

3단계 번식상황 분류모형 또한 변수의 수가 1에서 10까지 증가함에 따라 정확도가 증가하는 것으로 확인되었으며(Fig. 2-5), 모형간 정확도의 최대 차이는 0.019로 나타났다(최저: 정확도 =  $0.907 \pm 0.008$ , 의사결정나무의 수 = 1,300, 예측변수의 수 = 1; 최고: 정확도 =  $0.926 \pm 0.010$ , 의사결정나무의 수 = 400, 예측변수의 수 = 18; Fig. 2-5).

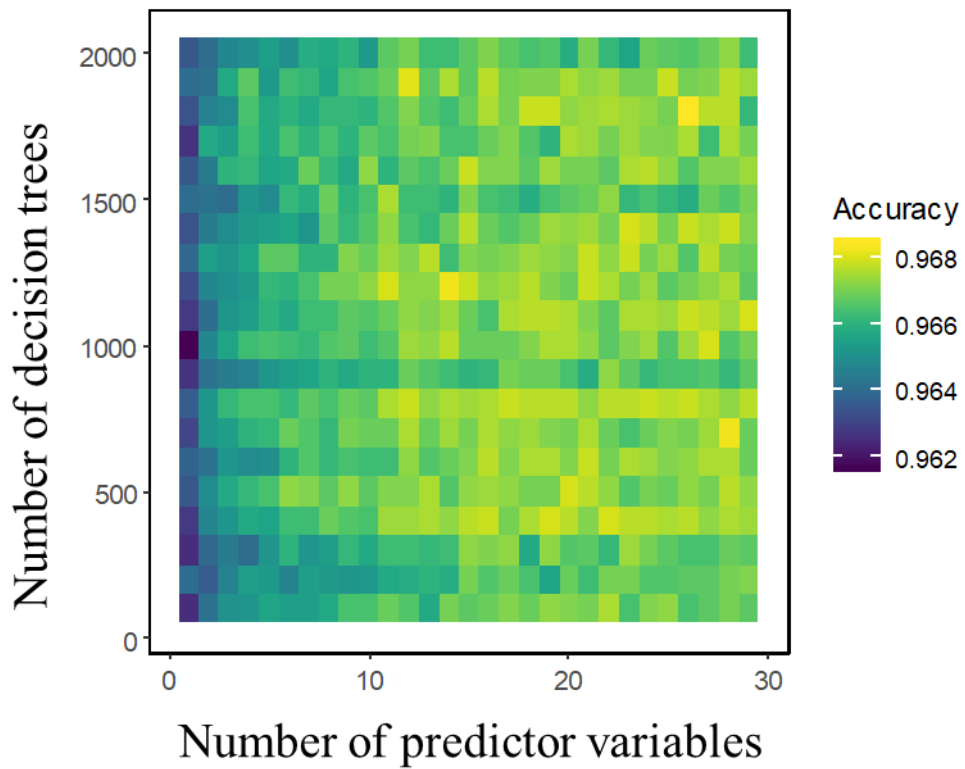


Fig. 2-4 Accuracy of the two-breeding stage classification model with relation to the number of decision trees and the number of predictor variables.

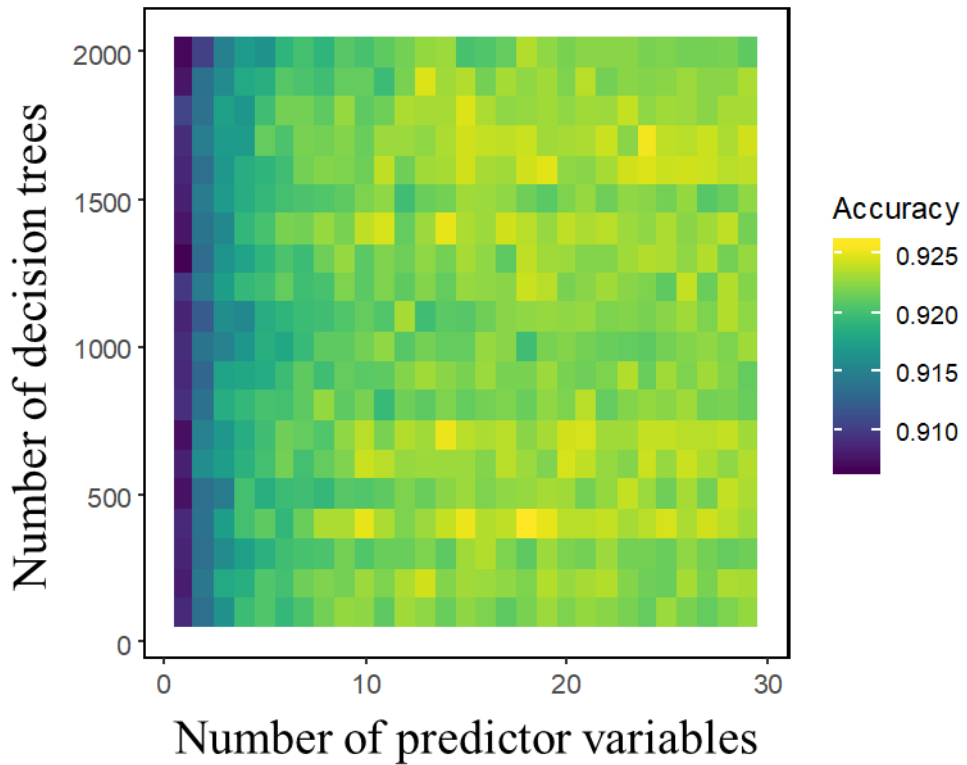


Fig. 2-5 Accuracy of the three-breeding stage classification model with relation to the number of decision trees and the number of predictor variables.

## (2) 번식상황 분류모형 수행능력 평가

검증자료를 이용하여 2단계 번식상황 분류모형의 수행능력을 평가한 결과, 비번식 단계 추정에 대한 정확도는 0.96, 번식 단계 추정에 대한 정확도는 0.98로 평균 정확도는 0.97로 나타났다. 비번식과 번식 단계 분류에 대한 AUC는 0.99였다(Table 2-4, Fig. 2-6).

3단계 번식상황 분류모형의 경우, 비번식, 산란 및 포란, 육추 단계 추정에 대한 정확도는 각각 0.96, 0.84, 0.92로 평균 0.92로 나타났다(Table 2-5). AUC의 경우, 비번식과 산란 및 포란 단계 분류에 대해서는 0.95, 비번식과 육추 단계 분류에 대해서는 0.99, 산란 및 포란과 육추 단계 분류는 0.85로, 평균 AUC는 0.93으로 확인되었다(Fig. 2-7).

Table 2-4 Accuracy assessment for the two-breeding stage classification model.

Class	Estimated breeding status		Accuracy
	Non-breeding	Breeding	
Non-breeding	1,475	68	0.96
Breeding	24	1,501	0.98
Overall accuracy (95% confidence interval)			0.97 (0.96 – 0.98)



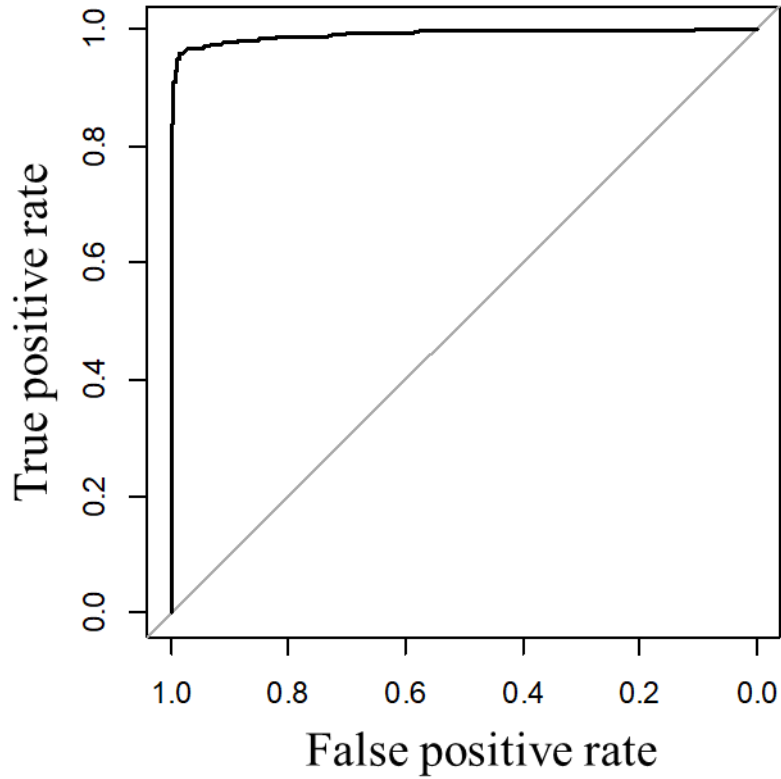


Fig. 2-6 Receiver operating characteristic curve (ROC) of the two-breeding stage classification model. The diagonal line represents a model with no discriminatory power in estimating the breeding stage.

Table 2-5 Accuracy assessment for the three-breeding stage classification model.

Class	Estimated breeding status			Accuracy
	Non-breeding	Egg-laying /incubation	Chick-rearing	
Non-breeding	1489	49	8	0.96
Egg-laying/Incubation	26	601	89	0.84
Chick-rearing	3	23	283	0.92
Overall accuracy (95% confidence interval)				0.92 (0.91 – 0.93)

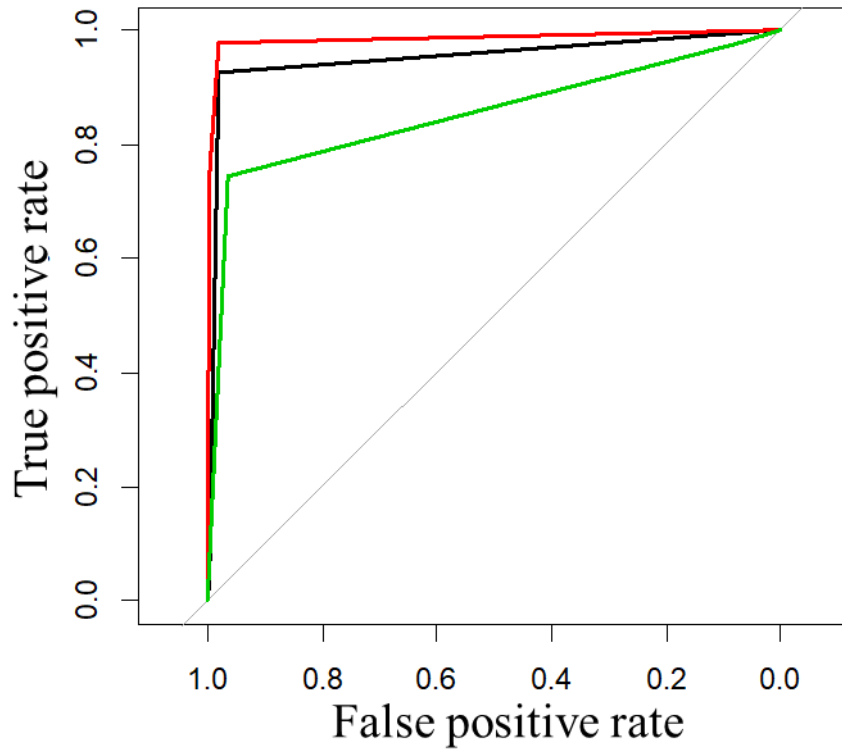


Fig. 2-7 Receiver operating characteristic curves (ROC) of the three-breeding stage classification model: non-breeding vs. egg-laying/incubation (black line); non-breeding vs. chick-rearing (red line); egg-laying/incubation vs. chick-rearing (green line). The diagonal line represents a model with no discriminatory power in estimating the breeding stage.

### (3) 번식상황 분류모형 주요 예측변수 파악

2단계 번식상황 분류모형의 전체 135개 예측변수 중 주요 예측변수를 파악하기 위해 변수 선택을 실시한 결과, 총 22개의 변수가 선정되었다. 가장 중요한 변수는 0시부터 23시까지  $T_{dif}$ 의 평균이며, 두번째로 중요한 변수는 5시부터 8시까지의  $T_{dif}$ 의 총합에 대한 3일 단위의 이동 평균으로 나타났다. 전체 22개 변수 모두  $T_{dif}$ 를 이용해 산출된 변수이며, 시간대별로 나눌 경우, 0 - 23시 12개, 5 - 8시 5개, 0 - 4시 4개, 19 - 23시 1개로, 9 - 18시 시간대에 대한 변수는 포함되지 않았다. 또한 산출방법에 따라 변수를 나눌 경우, 일단위 변수 7개, 이동 평균 8개, 이동 기울기 2개, 시간에 따른 온도 차이 5개로 확인되었다(Table 2-6).

3단계 번식상황 분류모형에 대해 변수 선택을 실시한 결과, 총 28개의 변수가 선정되었으며, 4개의 변수는  $T_{nest}$ 를 이용한 변수이며 나머지 24개는  $T_{dif}$ 를 통해 산출된 변수였다. 가장 중요한 변수는 0시부터 23시까지  $T_{dif}$ 의 평균이며, 두번째로는 0시부터 4시까지  $T_{dif}$ 의 평균으로 나타났다. 시간대별로 나눌 경우, 0 - 23시 14개, 0 - 4시 6개, 5 - 8시 5개, 9 - 18시 1개, 19 - 23시 2개로 확인되었다. 산출방법별로 나눌 경우, 일단위 변수 6개, 이동 평균 16개, 이동 기울기 1개, 시간에 따른 온도 차이 5개로 확인되었다(Table 2-7).

Table 2-6 Important predictor variables for the two-breeding stage classification model.

Rank	Temperature type	Variable type*	Statistics type	Time of day (h)
1	T <sub>dif</sub>	DV	Average	0-23
2	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Sum	5-8
3	T <sub>dif</sub>	DV	Sum	5-8
4	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Average	0-4
5	T <sub>dif</sub>	DV	Average	0-4
6	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Average	0-23
7	T <sub>dif</sub>	DV	Maximum	0-23
8	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Average	0-4
9	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Average	0-23
10	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Maximum	0-23
11	T <sub>dif</sub>	TD <sub>after5day</sub>	Average	0-23
12	T <sub>dif</sub>	TD <sub>after5day</sub>	Average	0-4
13	T <sub>dif</sub>	TD <sub>after5day</sub>	Average	5-8
14	T <sub>dif</sub>	DV	Minimum	0-23
15	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Average	19-23
16	T <sub>dif</sub>	MS <sub>5day</sub>	Average	0-23
17	T <sub>dif</sub>	TD <sub>before3day</sub>	Average	0-23
18	T <sub>dif</sub>	TD <sub>before3ay</sub>	Sum	5-8
19	T <sub>dif</sub>	MS <sub>5day</sub>	Minimum	0-23
20	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Difference between maximum and minimum	5-8
21	T <sub>dif</sub>	DV	Minimum	0-23
22	T <sub>dif</sub>	DV	Variance	0-23

\*Variable type: Daily Variable, DV; Moving Average, MA; Moving Slope, MS; Temporal Difference of nest temperature, TD

Table 2-7 Important predictor variables in three-breeding stage classification model.

Rank	Temperature type	Variable type	Statistics type	Time of day (h)
1	T <sub>dif</sub>	DV	Average	0-23
2	T <sub>dif</sub>	DV	Average	0-4
3	T <sub>dif</sub>	DV	Sum	5-8
4	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Sum	5-8
5	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Average	0-4
6	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Average	0-23
7	T <sub>dif</sub>	DV	Minimum	0-23
8	T <sub>dif</sub>	TD <sub>after5day</sub>	Average	0-23
9	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Sum	5-8
10	T <sub>dif</sub>	TD <sub>after5day</sub>	Average	0-4
11	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Average	0-23
12	T <sub>dif</sub>	DV	Maximum	0-23
13	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Average	0-4
14	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Minimum	0-23
15	T <sub>dif</sub>	MA <sub>3day</sub>	Maximum	0-23
16	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Variance	0-23
17	T <sub>dif</sub>	TD <sub>after5day</sub>	Average	9-18
18	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Average	19-23
19	T <sub>dif</sub>	MS <sub>5day</sub>	Average	19-23
20	T <sub>dif</sub>	TD <sub>before5day</sub>	Average	0-4
21	T <sub>nest</sub>	MA <sub>5day</sub>	Minimum	0-23
22	T <sub>dif</sub>	TD <sub>after3day</sub>	Average	0-4
23	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Difference between maximum and minimum	5-8
24	T <sub>nest</sub>	MA <sub>3day</sub>	Minimum	0-23
25	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Variance	5-8
26	T <sub>dif</sub>	MA <sub>5day</sub>	Average	0-23
27	T <sub>nest</sub>	DV	Average	0-23
28	T <sub>nest</sub>	MA <sub>5day</sub>	Variance	0-23

## 2. 박새류 번식시기 추정 정확도 검증

번식상황 분류모형을 이용한 산란일 추정의 정확도를 검증하기 위하여 인공새집 번식조사를 통해 확인된 산란일(관찰 산란일)과 추정된 산란일(추정 산란일)을 비교하였다. 그 결과, 결정계수와 상관계수 모두 높게 나타나 관측 산란일과 2단계 및 3단계 분류모형을 통해 추정된 산란일간 뚜렷한 양의 상관관계를 가지며, 높은 설명력을 가지는 것으로 나타났다(Table 2-8, Fig. 2-8, 2-9). 또한 두 모형 모두 이상값을 제거한 자료를 이용하여 산란일을 비교하였을 때, 상관계수와 결정계수가 증가하고, 평균 편향 오차와 평균 제곱근 오차가 감소하는 것으로 확인되었다(Table 2-8).

이상값으로 검출된 추정 산란일은 모두 관찰 산란일보다 빠른 것으로 나타났다. 해당 새집의  $T_{dif}$ 에 대한 선도표를 확인한 결과, 인공새집 번식조사시에는 새집이 비었거나 또는 낙엽이 있었던 새집에서 야간에 새집내부온도가 상승한 것으로 나타났다. 따라서 산란일 추정의 오차는 번식상황 분류모형에서 조류 또는 설치류가 야간에 휴식처(roosting site)로 이용한 것을 번식 또는 산란 및 포란 단계로 추정하여 발생한 것으로 보인다(Fig. 2-10).

번식상황 분류모형을 이용한 부화일 추정의 정확도를 검증하기 위해 인공새집 번식조사를 통해 확인한 부화일(관찰 부화일)과 3단계 번식상황 분류모형을 이용하여 추정된 부화일(추정 부화일)을 비교하였다. 비교 결과, 관찰 부화일과 추정 산란일은 뚜렷한 양의 상관관계를 나타냈으며, 높은 설명력을 가지는 것으로 나타났다(Table 2-9, Fig. 2-11). 이상값에 해당하는 추정 부화일은 모두 관찰 부화일에 비해 빠른 것으로 나타났다. 해당 새집에 대한  $T_{nest}$  및  $T_{dif}$ 에 대한 선도표를 확인한 결과, 포란 중 기온 저하로 인해  $T_{dif}$ 가 다른 포란일보다 높아진 경우, 번식상황 분류모형에서 산란 및 포란

단계를 육추 단계로 잘못 추정된 것으로 확인되었다(Fig. 2-12). 그러나 이 상값을 제거하기 전과 후의 상관계수, 결정계수, 평균 편향 오차 및 평균 제공 오차가 거의 유사한 것으로 확인되었다(Table 2-9).



Table 2-8 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's  $r$ ) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated egg-laying date.

Classification model	Data	n	RMSE (day)	MBE (day)	Pearson's $r$ (95% CI)	$R^2$
Two-breeding stage classification model	All data	88	6.90	-2.36	0.91 (0.86 — 0.94)	0.83
	Data without outlier	86	3.37	-1.59	0.98 (0.97 — 0.99)	0.96
Three-breeding stage classification model	All data	88	6.81	-2.39	0.92 (0.87 — 0.94)	0.84
	Data without outlier	85	2.96	-1.49	0.99 (0.98 — 0.99)	0.98

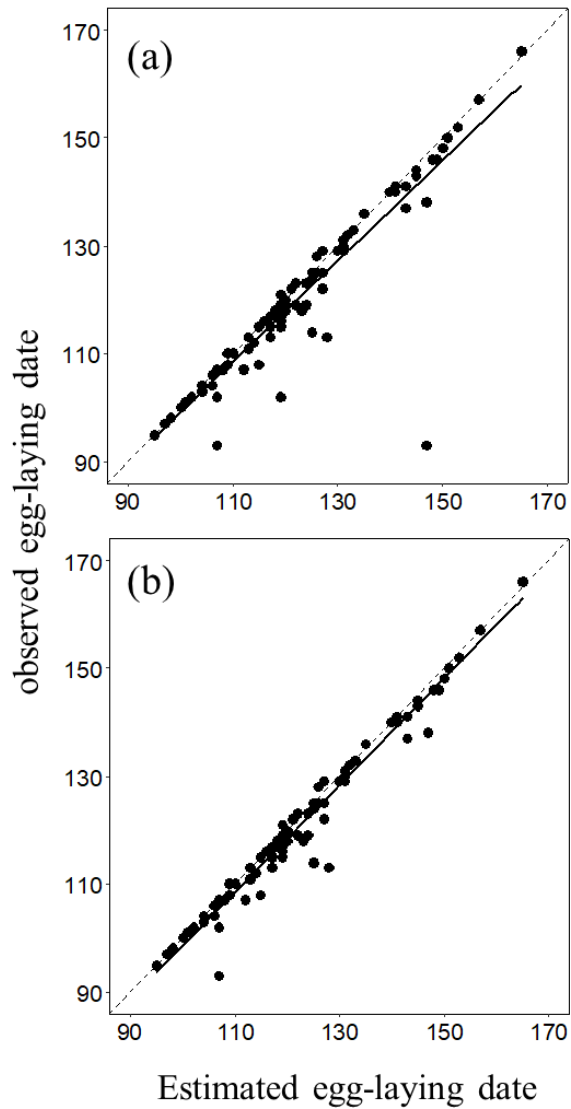


Fig. 2-8 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) by the two-breeding stage classification model: (a) all data and (b) data without outliers. The solid line and dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively.

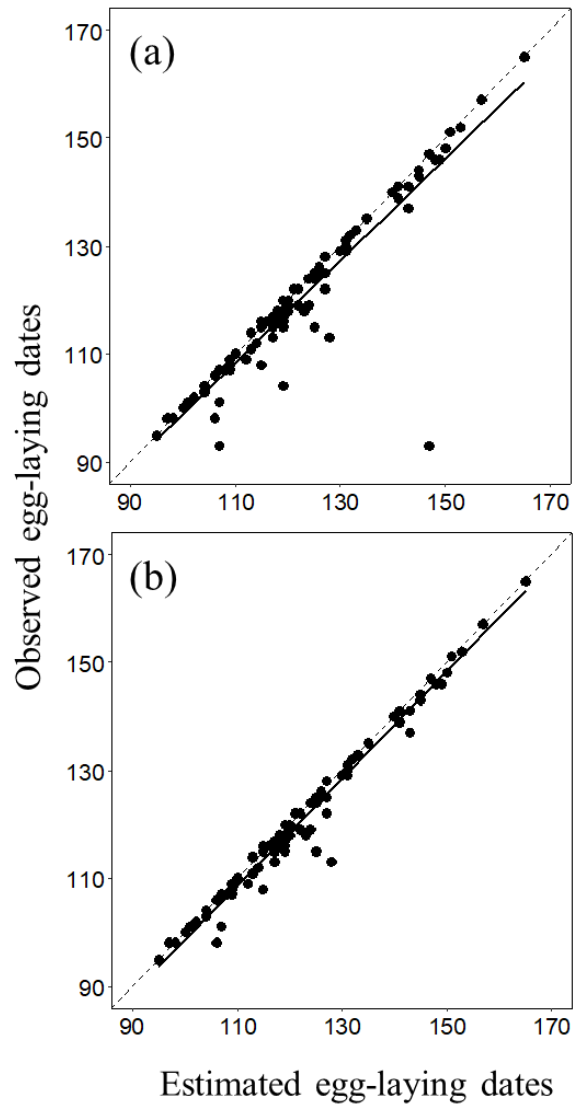


Fig. 2-9 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) by the three-breeding stage classification model: (a) all data and (b) data without outliers. The solid line and dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively.

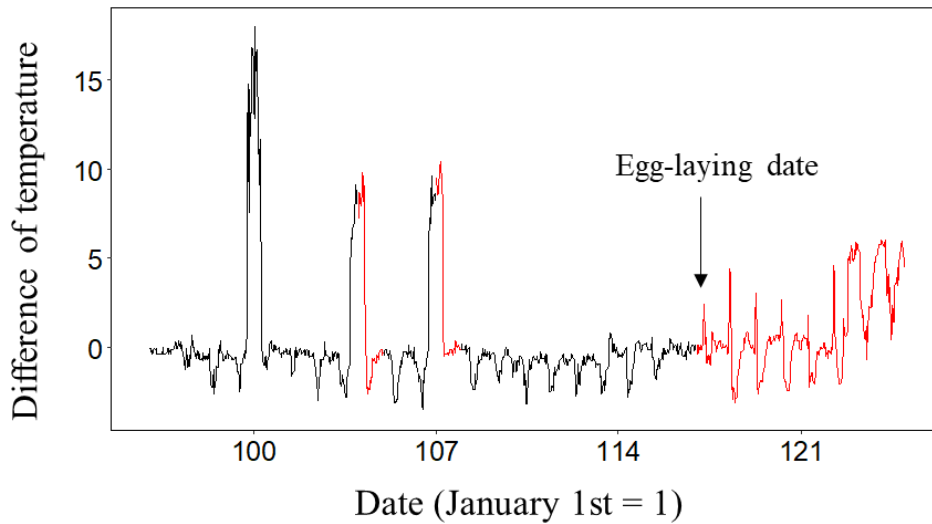


Fig. 2-10 Difference of temperature ( $T_{dif}$ ) between temperatures measured in non-breeding nestboxes ( $T_{nb}$ ) and a breeding nestbox ( $T_{nest}$ ). Black and red lines denote the non-breeding and breeding stages estimated by the breeding stage classification models, respectively. The egg-laying date was confirmed by nestbox observations.

Table 2-9 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's r) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated hatching dates.

Classification model	Data	n	RMSE (day)	MBE (day)	Pearson's r (95%CI)	$R^2$
Three breeding stage classification model	All data	92	2.37	-0.20	0.98 (0.97 – 0.99)	0.96
	Data without outliers	89	1.61	0.07	0.99 (0.98 – 0.99)	0.98

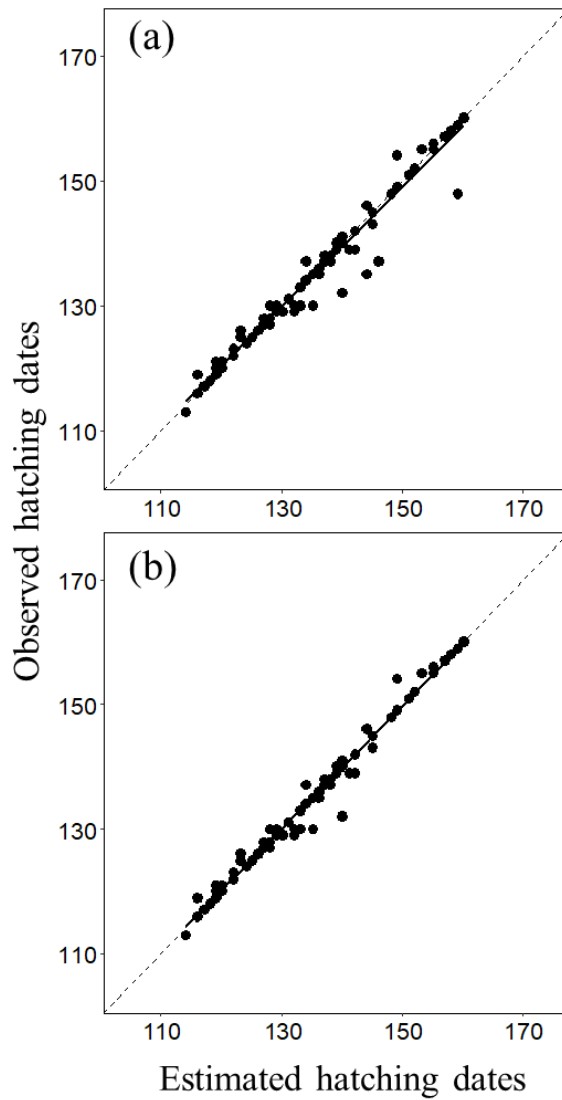


Fig. 2-11 Comparison between observed and estimated hatching dates (January 1st = 1) and by the three-breeding stage classification model: (a) all data and (b) data without outliers. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively.

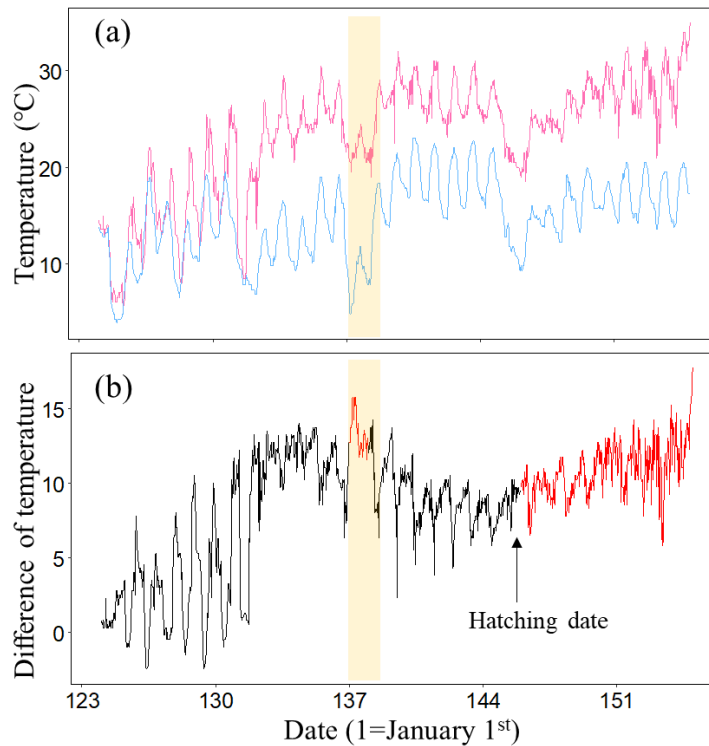


Fig. 2-12 (a) Change in temperature of non-breeding nestbox ( $T_{nb}$ ; skyblue line) and a breeding nestbox ( $T_{nest}$ ; pink line). (b) Difference of temperature ( $T_{dif}$ ) between temperatures measured in non-breeding nestboxes and a breeding nestbox. Black and red parts in a solid line denote the egg-laying/incubation stage and chick-rearing stages estimated by the three-breeding stage classification model, respectively. Orange shading denotes a mis-classified chick-rearing stage in the breeding stage classification model, which was confirmed as incubation stage by nestbox observations. The hatching date was documented from nestbox observations.

### 3. 종간 번식시기 추정 정확도 비교

번식시기 추정의 정확도가 박새와 곤줄박이간 차이가 있는지 파악하기 위하여, 종별로 인공새집 번식조사를 통해 추정된 번식시기와 번식상황 분류모형을 통해 추정된 번식시기를 비교하였다.

산란일 비교 결과, 2단계 및 3단계 번식상황 분류모형을 통해 추정된 산란일은 분류모형 및 종에 상관없이 관찰 산란일과 거의 일치하는 것으로 확인되었으며, 또한 평균 제공근 오차, 평균 편향 오차, 상관계수, 결정계수 모두 종간 차이를 보이지 않았다(Table 2-10, Fig. 2-13, 2-14).

부화일 비교 결과, 3단계 번식상황 분류모형을 통해 추정된 부화일은 종에 상관없이 관찰 산란일과 거의 일치하는 것으로 확인되었으며, 또한 평균 제공근 오차, 평균 편향 오차, 상관계수, 결정계수 모두 두 종간에 유사한 것으로 나타났다(Table 2-11, Fig. 2-15).



Table 2-10 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's  $r$ ) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated egg-laying dates of Varied and Great Tits.

Classification model	Species	n	RMSE (day)	MBE (day)	Pearson's $r$ (95% CI)	$R^2$
Two-breeding stage model	Varied Tit	68	3.03	-1.30	0.98 (0.97 - 0.98)	0.95
	Great Tit	14	4.94	-2.93	0.97 (0.91 - 0.99)	0.94
Three-breeding stage model	Varied Tit	68	2.99	-1.41	0.98 (0.97 - 0.99)	0.95
	Great Tit	14	4.77	-2.64	0.99 (0.81 - 0.92)	0.95

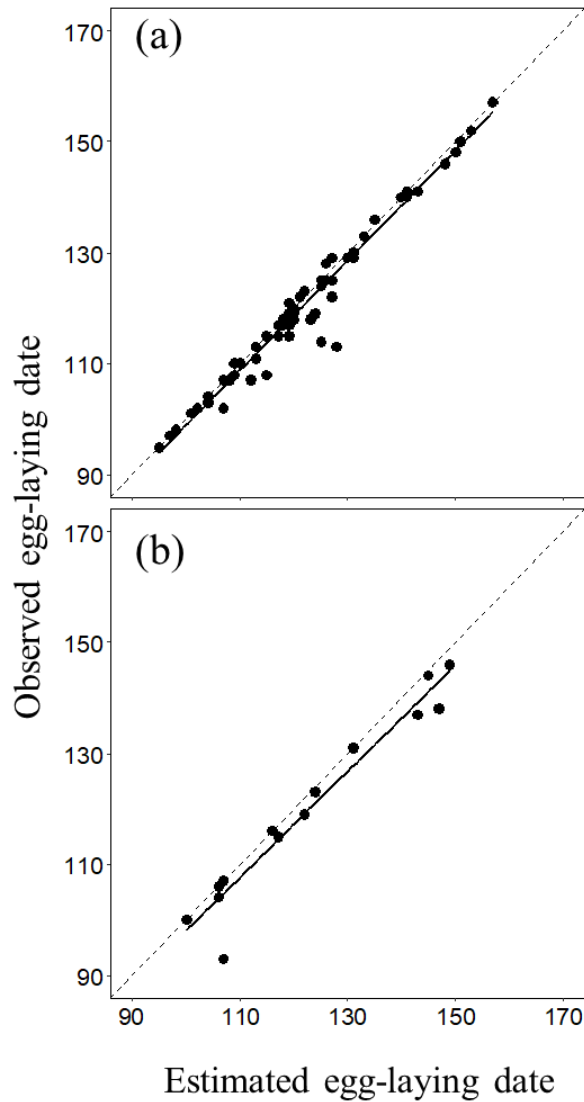


Fig. 2-13 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) of (a) Varied and (b) Great Tits by the two-breeding stage classification model. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively.

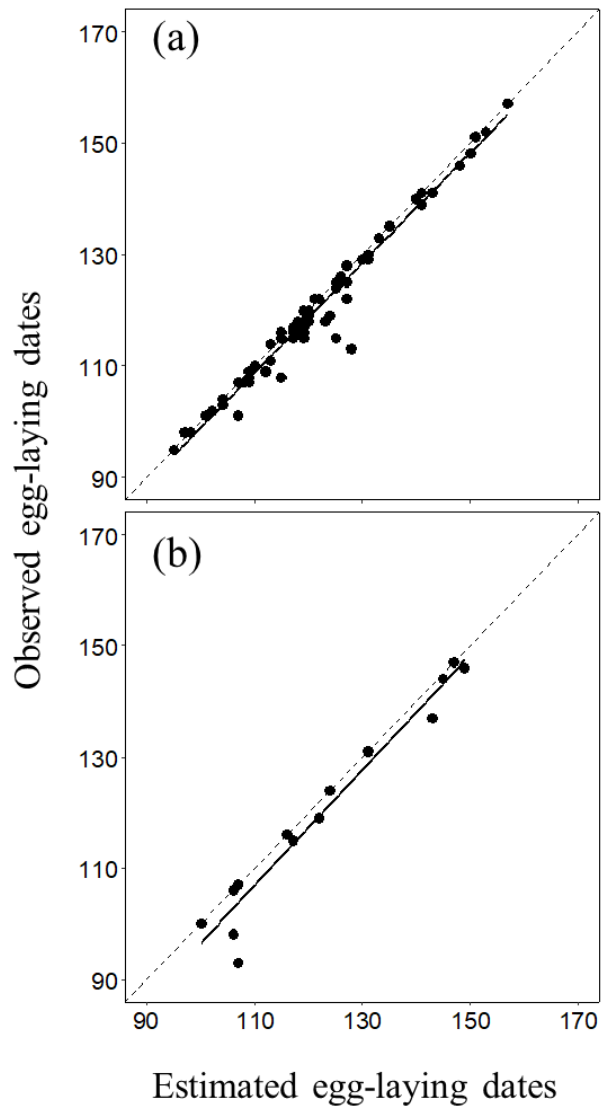


Fig. 2-14 Comparison between observed and estimated egg-laying dates (January 1st = 1) of (a) Varied and (b) Great Tits by the three-breeding stage classification model. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively.

Table 2-11 Root mean squared error (RMSE), mean bias error (MBE), Pearson's correlation coefficient (Pearson's r) with 95% confidence interval (CI), and coefficient of determination ( $R^2$ ) of the comparison between observed and estimated hatching dates of Varied and Great Tits.

Species	n	RMSE (day)	MBE (day)	Pearson's r (95% CI)	$R^2$
Varied Tit	71	1.31	0.11	0.99 (0.98 – 1.00)	0.98
Great Tit	18	2.44	-0.11	0.95 (0.86 – 0.98)	0.90

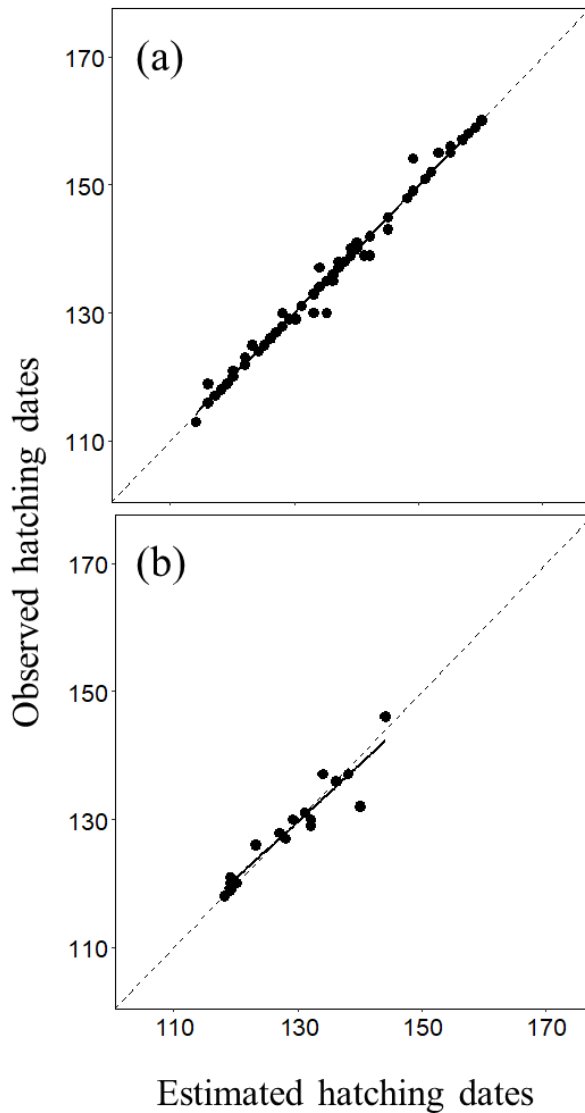


Fig. 2-15 Comparison between observed and estimated hatching dates (January 1st = 1) of (a) Varied and (b) Great Tits by the three-breeding stage classification model. The solid line and the dashed diagonal line represent a regression line and the 1:1 relationship, respectively.

## IV. 고찰

본 연구는 박새와 곤줄박이를 대상으로 번식시기 추정방법을 개발하여, 광역적 규모에서 장기적으로 표준화된 조사가 가능하고, 인적 오류 및 조사 비용을 절감할 수 있는 번식시기 자동 모니터링을 개발하고자 하였다. 번식시기 추정을 위해 첫째로 새집내부온도와 기계학습을 이용하여 박새와 곤줄박이의 번식상황을 추정하는 번식상황 분류모형을 개발한 결과, 번식상황을 비번식과 번식 단계로 추정하는 2단계 분류모형과 비번식, 산란 및 포란, 육추 단계로 추정하는 3단계 분류모형 모두 정확도와 AUC가 0.9 이상으로 나타났다. 이는 분류모형의 수행능력이 뛰어남을 의미하며, 박새류를 대상으로 하는 인공새집 모니터링에 새집내부온도와 번식상황 분류모형을 이용한 번식상황 추정을 일정간격의 현장조사와 함께 병행한다면, 박새류의 번식일정을 보다 정확하게 파악할 수 있을 것으로 예상된다.

번식상황 분류모형의 정확도에 대해 랜덤 포레스트의 매개변수인 의사결정나무의 수와 예측변수의 수의 변화가 미치는 영향을 파악한 결과, 매개변수에 따른 2단계 및 3단계 분류모형 정확도의 최대 차이는 각각 0.7%, 1.9%로 나타났다. 이는 매개변수의 변화가 모형의 정확도에 미치는 영향이 매우 미미함을 의미한다. 따라서 랜덤 포레스트를 통해 번식상황을 추정할 경우, 매개변수의 최적화(optimization)없이 Breiman (2001)에 의해 제안된 기본값(의사결정나무의 수=500, 변수의 수=전체 예측변수 개수의 제곱근)을 이용해도 번식상황 추정결과에 유의미한 영향을 미치지 않을 것으로 판단된다.

2단계 및 3단계 번식상황 분류모형의 전체 135개의 예측변수 중 번식상황 분류에 중요한 예측변수를 선정한 결과, 2단계 및 3단계 모형에 대해 22개와 28개의 예측변수가 선정되었다. 선정된 주요 예측변수 중 3단계 모형에

대한 4개의 변수를 제외한 나머지 변수는 미사용 새집들의 평균온도와 새집 내부온도의 차이( $T_{dif}$ )를 이용하여 산출한 변수인 것으로 나타났다. 새집 내부온도( $T_{nest}$ )는 기온 변화에 영향을 받아 지역 및 시기에 따라 새집간 온도 차이가 크기 때문에, 기온의 영향을 제외한  $T_{dif}$ 를 이용해 산출한 예측변수가 번식상황을 분류하는데 더 적합했을 것으로 생각된다. 주요 예측변수를 산출방법에 따라 나눈 결과, 일단위 변수 외에도 이동 평균, 이동 기울기 변수와 시간에 따른 온도 차이에 대한 변수들이 주요 변수로 포함되었다. 이는 등지재료의 높이 차이 등으로 새집간의  $T_{nest}$ 와  $T_{dif}$ 가 다르더라도, 번식상황별  $T_{dif}$ 의 패턴은 대부분의 새집에서 유사하기 때문에, 하루 동안에만 측정된  $T_{nest}$ 와  $T_{dif}$ 를 통해 산출한 예측변수만 가지고 번식상황을 분류하는 것 보다 일정 기간 동안의  $T_{dif}$ 를 이용하여 산출한 예측변수가 번식상황을 분류하기에 적합했기 때문으로 생각된다. 주요 예측변수들을 시간대별로 나눈 결과, 9 - 18시 시간대에 대한 예측변수는 2단계 분류모형의 주요 예측변수에는 포함되지 않았으며, 3단계 분류모형에는 1개만이 포함되었다. 9 - 18시 시간대에는 햇빛으로 인해 새집내부온도가 증가하는 정도가 새집마다 다를 것으로 추정되며, 따라서 9 - 18시 시간대에 측정된 새집내부온도를 통해 산출한 예측변수는 다른 시간대에 대한 변수에 비해 번식상황을 추정하는데 적합하지 않았을 것으로 생각된다.

2단계 및 3단계 번식상황 분류모형을 이용하여 추정된 산란일을 인공새집 번식조사를 통해 파악한 산란일과 비교한 결과, 분류모형에 관계없이 산란일 추정의 정확도가 상당히 높은 것으로 나타났다. 또한 3단계 번식상황 분류모형을 이용해 추정한 부화일 또한 인공새집 번식조사를 통해 파악한 부화일과 거의 일치하는 것으로 확인되었다. 그러나 이상치 검출 결과, 일부 새집의 경우, 추정된 산란일 및 부화일이 관찰된 번식시기보다 빠른 것으로 나타났다. 또한 산란일 추정에 오류가 있는 이상치를 제외했을 때 산란일 추정

의 정확도가 증가하는 것으로 나타났다. 따라서 새집내부온도와 번식상황 분류모형을 통한 산란일 및 부화일 추정의 정확도가 높은 것으로 나타났지만, 현장조사를 병행하여 번식시기 추정의 오류를 수정한다면 보다 정확한 결과를 얻을 수 있을 것으로 예상된다. 박새와 곤줄박이간 번식시기 추정의 정확도는 평균 제곱근 오차와 평균 편향 오차 모두 유사한 것으로 확인되어, 두 종의 새집내부온도를 통합하여 번식상황과 번식시기를 추정하는 것이 정확도에 영향이 미치지 않는 것으로 확인되었다. 이러한 결과는 박새와 곤줄박이 모두 번식에 의해 새집내부온도가 증가하며, 육추기에는 산란 및 포란기에 비해 새집내부온도가 상승하는 온도패턴이 동일하기 때문으로 판단된다.

새집내부온도와 기계학습을 이용한 번식상황 및 번식시기 추정의 정확도가 매우 높은 것으로 확인되었으며, 따라서 본 방법을 박새와 곤줄박이의 번식시기 모니터링에 적용할 수 있다고 판단된다. 특히 학습자료의 양이 증가할수록 분류모형의 수행능력이 증가하는 기계학습의 특성상, 광역적 규모의 장기 모니터링에 적용하여 번식상황 및 새집내부온도에 대한 자료가 축적된다면 본 연구 결과보다 정확한 번식상황 및 번식시기 추정이 가능할 것으로 예상된다. 또한 번식시기 자동 모니터링 방법은 동시에 여러 새집에 대한 자료를 동일한 기준으로 분석할 수 있다는 점에서 인위적 판단을 제외한 객관적인 번식상황 및 번식시기 추정이 가능하며, 분석 시간을 줄일 수 있다는 장점이 있다.

본 연구에서 확인된 박새와 곤줄박이가 번식하는 새집내부의 번식상황별 온도패턴은 Fu et al. (2012)의 연구에서 보고된 개방된 찻잔 형태의 둥지를 만들어 이용하는 Emei Shan Licichla 둥지내부온도의 패턴과 거의 유사한 것으로 나타났다. 따라서 본 연구에서 개발한 번식시기 추정방법을 다른 산새류 번식시기 모니터링에도 적용 가능할 것으로 예상되며, 추가 연구를



통해 인공새집이나 자연둥지에서 번식하는 다른 산림성 조류에 대한 번식시기 추정방법의 정확도를 파악할 필요가 있다고 판단된다.

인공새집을 이용한 이차 영소성 조류 번식 모니터링은 조사방법이 간단하며, 조류의 번식을 직접 관찰할 수 있기 때문에, 국내외 여러 시민과학 및 생태교육 프로그램에 적용되고 있다(Pillips et al. 2005, 국립산림과학원 2010). 특히 최근 국내에서 생태계 보전에 대한 인식 증진의 필요성이 높아짐에 따라 전국적으로 도시공원, 수목원, 자연휴양림 등에서 인공새집 설치와 인공새집을 이용한 번식 모니터링 프로그램이 진행되고 있다(국립산림과학원 2010, 한국생태복원협회 2016). 그러나 운영기관에 따른 조사방법 및 조사자의 숙련도의 차이로 인해 자료의 통합적인 분석이 어려우며, 과도한 번도의 인공새집 확인 및 숙련되지 않은 조사자에 의한 인공새집 번식조사가 조류의 번식에 부정적인 영향을 미칠 수 있다는 단점이 있다.

본 연구에서 개발한 번식시기 자동 모니터링의 경우, 소형 온도기록계 설치 및 자료 수집 방법이 매우 간단하며, 번식기 동안의 3-4회의 현장조사만으로도 새집내부온도의 연속적인 변화를 파악할 수 있다. 따라서 소형 온도기록계의 설치와 새집내부온도 측정을 현재 진행되고 있는 시민과학 및 생태교육 프로그램에 적용하여 병행할 수 있을 것으로 생각된다. 새집내부온도를 전국적 규모에서 수집하고, 번식상황 분류모형을 이용하여 산란일 및 부화일을 추정한다면, 박새류 번식시기에 대한 전국적 규모의 자료 수집이 가능한 동시에, 번식에 대해 현장조사로 인한 교란을 줄일 수 있을 것으로 예상된다. 또한 이러한 자료는 기후변화가 국내 산림성 조류 생물계절성에 미치는 영향 파악 외에도 지역 및 서식환경(도시공원 vs. 산림 또는 침엽수 vs. 활엽수)에 따른 기후변화 영향 차이 파악을 위한 연구에 이용될 수 있을 것이며, 결과적으로 기후변화에 대한 산림생태계와 산림성 조류의 취약성을 평가하고, 보전 및 관리전략을 수립하기 위해 이용될 수 있을 것으로 판단된다.

제 3장 고도별 기온 및 곤줄박이  
번식지표의 장기적 변화

## I. 서론

최근 기후변화로 인한 지구평균기온의 상승은 점점 가속화되고 있는 추세이며, 세계기상기구에 따르면 2015년부터 2018년의 지구평균기온은 기상 관측 이래 가장 높았던 것으로 확인되었다(Siegmund et al. 2019). 이와 같은 급속한 환경 변화는 생태계 교란 및 생물다양성 감소를 일으킬 것으로 예상되고 있으며, 따라서 기후변화는 생태계 보전에 있어 가장 큰 위협요인으로 대두되고 있다(Newbold 2018). 그러나 기후변화의 속도 및 경향은 지역에 따라 상이하며, 기후변화에 대한 적응능력 또한 생물종에 따라 다양한 것으로 확인되었다(Thackeray et al. 2010, 2016). 특히 기후변화로 인한 환경 변화가 생물의 번식 결과(reproductive output)에 영향을 미쳐, 개체의 적응도와 개체군 동태에까지 영향을 미치는 것으로 나타남에 따라(Sillett et al. 2000, Both et al. 2006), 생물종에 대한 기후변화 영향을 파악하고 예측하는데 있어 기후변화에 따른 번식지표 변화 파악에 대한 필요성이 증가하고 있다.

온대지역에서 번식하는 산림성 조류의 번식시기는 번식기 전 기간의 기온이 높은 해일수록 앞당겨지는 것으로 알려져 있으며, 이를 통해 주요 먹이원인 나비목 유충의 최대 발생시기와 유조의 최대 성장시기간의 일치를 유지하는 것으로 나타났다(Perrins 1991). 따라서 최근 기후변화로 인한 봄철 기온 상승으로 여러 종 및 개체군에서 번식시기가 장기간에 걸쳐 앞당겨지고 있는 것으로 확인되었다(McCleery and Perrins 1998, Crick and Sparks 1999). 그러나 지역별 기후변화 경향 및 서식지 환경 차이 또는 개체군별 번식전략의 차이로 인하여 조류 개체군에 따라 번식시기 변화 정도가 다른 것으로 나타났다(Dunn and Winkler 1999, Visser et al. 2003, Both et al. 2004). 따라서 지역적 수준에서 조류 개체군에 대한 기후변화의 영향 파악

을 위해서는 번식기 전 기간의 기온 변화와 그에 따른 산란일 변화 경향을 파악할 필요가 있다고 판단된다.

한배산란수는 암컷이 1회의 번식기동안 산란하는 알의 수를 의미하며, 한배산란수에 따라 이소에 성공할 유조 수의 최대값이 정해진다는 점에서 조류의 번식력(fecundity)에 영향을 미치는 번식지표이다. 많은 연구에서 조류의 한배산란수는 번식기내에서 산란일이 빠른 등지일수록 높고, 산란일이 늦어질수록 한배산란수가 감소하는 경향을 확인하였다(Crick et al. 1993, Rowe et al. 1994, Winkler and Allen 1996). 이러한 경향은 번식시기에 따른 환경 변화에 맞춰 번식성공률을 높이기 위해 한배산란수를 조절한 결과로 나타났다(Winkler and Allen 1996). 또한 Tree Swallow, Blue Tit, Pied Flycatcher 등에 대한 연구 결과, 번식기 전 기온이 높아 산란일이 빠른 해일수록 조류의 산란일이 전체적으로 앞당겨질수록 한배산란수가 증가하며, 그 결과 기후변화로 인해 산란일이 앞당겨짐에 따라 한배산란수가 장기간에 걸쳐 증가한 것으로 확인되었다(Winkler et al. 2002, Both et al. 2004, Potti 2009). 반면, 기온 상승에 맞춰 산란일을 앞당기지 못한 Pied Flycatcher 개체군에서는 한배산란수의 증가가 확인되지 않았다(Sanz et al. 2003). 따라서 기온 상승에 맞춰 조류의 산란일이 앞당겨진다면 한배산란수가 증가할 것으로 예상되지만, 기온 변화에 맞춰 산란일을 조절하지 못할 경우에는 한배산란수가 유지되거나 먹이원 가용도 감소 등의 번식 환경 악화로 인해 한배산란수가 감소할 것으로 예상된다.

조류의 번식실패는 먹이원의 가용도 및 기상 등의 서식지 환경과 성조 또는 알 및 유조의 포식에 영향을 받는 것으로 알려져 있다. 이상 기온에 의한 열 스트레스는 유조의 성장 및 생존에 부정적인 영향을 미치는 것으로 확인되었다(Belda et al. 1995, Geraert et al. 1996, Mainwaring and Hartley 2016). 또한 기후변화에 따라 나비목 유충과 조류의 생물계절성 변화 차이

로 인해 생물계절성 불일치가 발생할 경우, 박새의 번식이 실패할 확률이 증가할 것으로 예측되었다(Reed et al. 2013). Kubelka et al. (2018)의 연구 결과, 기후변화에 따라 도요물떼새 등지에 대한 포식률이 증가하고 있는 것으로 나타났으며, 이는 급격한 기온 상승이 포식자와 도요물떼새간 상호작용에 영향을 미친 결과로 판단되었다. 따라서 기후변화가 기상 환경 악화, 생물계절성 불일치 발생, 포식률 증가 등을 통해 조류의 번식에 부정적인 영향을 미칠 수 있을 것으로 생각된다.

산림 고지대는 전지구적 온난화로부터 여러 동식물에게 피난처(refugia)가 될 것으로 예상되고 있다(Randin et al. 2009). 그러나 최근 기후변화로 인한 온난화가 고도가 상승할수록 빠르게 일어나고 있다는 연구 결과가 보고되었으며(Wang et al. 2014, Pepin et al. 2015), 이는 기후변화 피난처로의 산림 고지대의 역할을 약화시킬 것으로 판단된다. 그러나 아직까지 한 지역내에서 조류 번식지표의 장기적 변화를 고도별로 조사한 연구와 고도에 따른 온난화 속도의 증가가 산림성 조류의 번식에 미치는 영향 파악에 대한 연구는 거의 이뤄지지 않은 상황이다.

2015 - 2019년의 국내 평균기온은 관측 이래 가장 높은 수준이었으며, 또한 이전 2011 - 2015년의 평균기온에 비해 0.3°C 상승한 것으로 나타났다(기상청 2019). 또한 최근 10년(2007 - 2017년)동안의 봄철 기온이 상승한 것으로 확인되었다(국립기상과학원 2018). 국내 기온 상승이 산림성 조류의 번식지표에 영향을 미쳤을 것으로 생각되지만 기후변화가 국내 산림성 조류의 번식지표 변화에 미치는 영향에 대한 연구는 이뤄지지 않은 상황이다. 따라서 본 연구에서는 2006년부터 2018년까지 전라남도 구례군 지리산 지역의 고도가 다른 세 조사구(300m, 900m, 1,300m)에서 수집된 인공새집 번식조사자료와 기온자료를 이용하여 번식기 전 기온과 곤줄박이 산란일간의 관계를 파악하고, 고도별 번식기 전 기온과 곤줄박이의 산란일, 한배산란수,

번식둥지 중에서 번식에 실패한 둥지의 비율의 연도별 변화를 파악하고자 하였다.

## Ⅱ. 연구 방법

### 1. 연구 기간 및 대상지

본 연구는 곤줄박이를 대상으로 전라남도 구례군 지리산 고도 300m, 900m, 1,300m에 위치한 3개 조사구에서 수행되었다. 곤줄박이 산란일과 번식기 전 기온간의 관계를 파악하고, 조사구별 곤줄박이의 번식지표(산란일, 한배 산란수, 번식실패 등지 비율)와 번식기 전 기온의 연도별 변화를 파악하기 위하여, 2006년부터 2018년까지의 인공새집 번식조사결과와 기온자료를 이용하였다.

## 2. 곤줄박이 번식지표

곤줄박이의 번식지표는 2006년부터 2018년까지, 2007년과 2014년을 제외한 11년동안의 인공새집 번식자료를 이용하여 수행되었다. 이를 위해 2006 - 2013년의 장기생태연구(환경부 2007, 2009, 2013)와 본 연구에서 2015 - 2018년에 수행한 인공새집 번식조사결과를 이용하였다. 인공새집 번식조사는 11회의 번식기동안 매년 3월 중순부터 7월 중순까지 수행되었으며, 2006 - 2015년에는 7일 간격으로, 2016 - 2018년에는 약 2 - 3주 간격으로 조사가 수행되었다. 이를 통해 새집내부에 이끼 등의 등지재료나 낙엽 또는 종자 등의 설치류 이용 흔적, 번식 종, 알 수, 유조 수, 포식 흔적(깨진 알껍질, 유조 및 성조 사체), 이소 흔적(유조 배설물)등을 기록하였다.

곤줄박이 산란일 파악에 있어 7일 간격으로 조사가 수행된 2006 - 2015년에 확인된 번식등지에 대해서는 인공새집 번식조사결과를 이용하였다. 곤줄박이가 하루에 알을 1개씩 산란하다고 가정하고(Bourgault et al. 2010), 번식이 처음 확인된 날의 알 수보다 다음 조사에 확인된 알 수가 많을 경우, 첫번째 조사일로부터 알 수를 차감하여 산란일을 추정하였다. 연속된 두번의 조사사이에 산란이 완료된 경우, 첫번째 조사일의 다음날과 두번째 조사일로부터 알 수를 차감한 날의 평균에 해당하는 날짜를 산란일로 추정하였다. 첫번째 조사일에는 알이 기록되지 않았으나 다음 조사일에는 알껍질과 같은 산란 및 포식 흔적이 기록된 경우, 첫번째 조사일의 다음날과 두번째 조사일 간 평균에 해당하는 날짜를 산란일로 추정하였다.

인공새집 번식조사를 20일 간격으로 수행한 2016 - 2018년에 기록된 번식등지에 대해서는 산란일을 추정하기 위해 소형 온도기록계를 통해 측정한 새집내부온도와 2장(온도기록계를 적용한 박새류 번식시기 자동 모니터링)



에서 개발한 번식상황 분류모형을 이용하였다. 새집내부온도를 이용하여 각 번식둥지의 일별 번식상황을 비번식, 번식 두 단계로 추정한 다음, 번식으로 추정된 일자 중 가장 빠른 날을 산란일로 추정하였다. 2006년부터 2018년까지 총 11년간 기록된 곤줄박이 둥지 수는 325둥지로 확인되었다. 2차 번식둥지를 제외하기 위해 각 연도 및 조사구별 첫 번식둥지의 산란일로부터 30일내 번식한 둥지만을 1차 번식둥지로 가정하였으며(Visser et al. 2003, Bourgault et al. 2010), 1차 번식둥지는 총 255둥지로 확인되었다(Table 3-1).

한배산란수는 1회의 번식기동안 암컷이 산란하는 알의 수를 의미하며, 포란기동안 확인된 알 수 중 가장 많은 수를 한배산란수로 가정하였다. 따라서 산란이 완료되기전에 포식 또는 번식 포기로 번식에 실패한 둥지는 분석에서 제외하였다. 1차 번식둥지 중 산란 완료 전의 번식실패로 한배산란수가 기록되지 않은 둥지를 제외한 결과, 총 188개 둥지에서 한배산란수가 기록된 것으로 확인되었다(Table 3-1).

번식실패 둥지 비율의 경우, 연도 및 조사구별 번식결과가 이소, 포기, 포식으로 추정된 둥지 중에서 포기 또는 포식으로 기록된 둥지의 비율을 산출하여 분석에 이용하였다. 인공새집 번식조사를 통해 번식이 실패한 둥지 중에서 알 또는 새끼가 훼손되지 않은 경우는 포기, 알 또는 새끼가 없어지거나 훼손된 상태로 발견된 경우는 포식으로 기록하였으나, 번식 포기 직후에도 설치류 등에 의해 둥지가 훼손되는 경우가 있기 때문에, 7일 또는 20일 간격의 조사로는 정확한 번식실패에 대한 원인 파악이 불가능하다고 판단하였다. 따라서 번식둥지 중 번식을 포기한 둥지와 포식당한 둥지의 비율을 따로 산출하지 않았다.

2006 - 2015년에 확인된 번식등지에 대해서는 번식실패여부를 판단하기 위해 인공새집 번식조사결과를 이용하였다. 산란일로부터 각 등지의 한배산란수와 곤줄박이의 포란기간(13일; 박 2014)을 더해 부화일을 추정하였으며, 유조가 부화 후 14일령 이전에 번식이 종료된 경우 번식이 실패한 것으로 가정하였다. 2016 - 2018년에 기록된 번식등지의 경우, 2장에서 개발한 2단계 번식상황 분류모형을 통해 추정된 일별 번식상황을 이용하였으며, 번식 단계로 추정된 날 중 마지막 날을 번식종료일로 가정하였다. 그 다음 산란일로부터 한배산란수와 포란 기간을 더해 부화일을 추정하고, 번식종료일이 부화 14일령 이전인 번식등지는 번식실패로 분류하였다. 총 255개의 1차 번식등지 중 2017년의 한 등지에서 소형 온도기록계 오류로 새집내부온도가 기록되지 않아 번식종료일을 파악하기 못하였으며, 따라서 해당 등지를 제외한 254개의 번식등지를 이용하여 연도 및 조사구별 번식실패 등지 비율을 산출하였다(Table 3-1).

Table 3-1 Number of breeding nests of Varied Tits for analyzing the annual trend of egg-laying date, clutch size, and proportion of failed nests at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri.

Elevation (m)	Egg-laying date	Clutch size	Proportion of failed nests
300	69	60	69
900	117	80	116
1,300	69	48	69
Total	255	188	254

### 3. 기온자료

고도 상승에 따른 기온 저하는 수목 및 곤충 생물계절성의 지연으로 이어지는 것으로 알려져 있으며(Fielding et al. 1999), 따라서 본 연구는 고도가 다른 세 조사구에서 번식하는 곤줄박이 개체군이 유조의 최대 성장시기를 나비목 유충의 최대 발생시기에 일치시키기 위해 서로 다른 기간의 기온을 이용하여 산란일을 조절할 것으로 예상하였다. 따라서 첫째, 조사구간 봄철 기온은 고도가 높아질수록 저하될 것이며, 둘째, 조사구별 번식기 전 기간 동안에 대한 기온(이하 번식기 전 기온)은 조사구간 차이가 없을 것으로 예상하였다. 조사구간 봄철 기온 비교를 위해서는 4월 1일부터 4월 30일까지의 일평균기온의 평균(4월 평균기온)을 이용하였다. 번식기 전 기간을 선정하기 위해 기존 박새류 산란일과 기온간 관계에 대한 기존 문헌을 조사한 결과, 곤줄박이를 포함한 박새류의 산란일은 산란기의 약 40 - 50일전부터 2 - 3주전까지의 기온에 의해 조절되는 것으로 확인되었다(Visser et al. 2009, Schaper et al. 2012, Yanase et al. 2018). 따라서 고도별로 2006 - 2018년에 확인된 모든 번식동지의 산란일을 이용해 전체 조사기간에 대한 평균 산란일을 산출하였으며, 평균 산란일로부터 44일전부터 14일전까지를 번식기 전 기간으로 가정하고, 30일 동안의 기온자료를 통해 번식기 전 기온변수를 산출하였다(Table 3-2).

지리산 고도 300m, 900m 조사구에는 2007년부터 온습도기록계가 설치되었으나, 2006 - 2018년의 조사기간 중 각각 2년과 6년 동안만 번식기 전 기간동안 기온이 측정되었다. 따라서 두 조사구에 대해서 각 조사구 근처에 위치한 기상청 방재기상관측지점의 자동기상관측장비(automatic weather system; AWS)를 통해 측정된 기온자료를 이용하였다. 고도 300m 조사구에 대해서는 약 300m 거리에 위치한 피아골 지점(위도: 35.27, 경도: 127.58,

고도: 413m)에서 2007 - 2018년, 12년동안의 기온자료를 사용하였으며, 2006년의 경우 3월과 4월 기온이 측정되지 않아 분석에서 제외하였다. 고도 900m 조사구에 대해서는 약 800m 거리에 위치한 성삼재 지점(위도: 35.31, 경도: 127.51, 고도: 1,089m)에서 2006 - 2018년까지 13년간 측정된 기온자료를 이용하였다.

고도 1,300m 조사구의 경우, 장기생태연구를 위해 조사구 중심에 설치한 온습도기록계(HOBO U23 Pro v2 temperature/relative humidity data logger, Onset Computer Corporation, USA; 해상도: 0.02°C, 정확도:  $\pm 0.21^\circ\text{C}$ ; Onset Computer Corporation 2016)를 통해 수집한 기온자료(2009 - 2013년; 환경부 2009, 환경부 2013)와 본 연구에서 2015년부터 2018년까지 동일한 장비를 이용하여 수집한 기온자료를 이용하였다. 그러나 2012년의 경우 4월 기온이 측정되지 않아 분석에서 제외하였으며, 따라서 총 9년 동안의 기온자료를 분석에 이용하였다. 9년 동안의 측정된 일평균 기온의 평균 및 일최고기온의 평균에 대한 표준편차는  $\pm 1.70^\circ\text{C}$ ,  $\pm 1.68^\circ\text{C}$ 로 사용된 온습도기록계의 측정오차(정확도)보다 높은 것으로 나타나, 따라서 연도별 기온 변화를 분석하는데 있어 온습도기록계의 측정오차가 연구 결과에 유의미한 영향을 미치지 않을 것으로 가정하였다.

기상청 자동기상관측장비에서는 1분 단위로 기온이 측정되었으나, 고도 1,300m 조사구에 설치한 온습도기록계는 기온을 1시간 간격으로 측정했기 때문에, 기상청 자동기상관측장비를 통해 측정한 기온자료 중 1시간 단위의 자료를 분석에 이용하였다.

Table 3-2 Mean egg-laying dates (mean  $\pm$  standard deviation; January 1st = 1) of Varied Tits from 2006 to 2018 and the periods of pre-breeding season at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri.

Elevation (m)	Mean egg-laying dates	Pre-breeding season
300	108.33 $\pm$ 9.35	64 – 94
900	120.65 $\pm$ 9.14	77 – 107
1,300	132.75 $\pm$ 9.70	89 – 119

## 4. 통계 분석

고도 상승에 따른 봄철 기온 저하 및 곤줄박이 산란일 변화를 파악하고, 번식기 전 기온이 조사구간 차이가 있는지 파악하기 위해, 조사구별 4월 평균 기온과 곤줄박이 평균 산란일, 번식기 전 기온에 대하여 선형혼합모형(linear-mixed effect model)분석을 실시하였다. 번식기 전 기온의 경우 번식기 전 기간 동안에 대한 일평균기온의 평균을 산출하여 분석에 이용하였으며, 4월 평균기온, 평균 산란일, 번식기 전 기온에 대하여 조사구를 고정효과(fixed effect)로 연도를 임의효과(random effect)로 설정하였다. 또한 Tukey 방법을 통해 사후검정(post-hoc test)을 실시하여 조사구간 4월 평균기온, 평균 산란일, 번식기 전 기온에 대해 다중비교를(pairwise comparison)을 수행하였다.

산림성 조류의 산란일과 기온 간 관계 파악에 관한 기존 연구들은 각각 다른 종류의 기온 변수를 사용하였으며(Visser et al. 2003, Wawrzyniak et al. 2015, Drake and Martin 2018), 박새에 대한 실험 연구 결과, 번식기 전 기간의 평균 또는 최고기온이 아닌 기온의 상승이 번식시기에 중요한 역할을 하는 것으로 확인되었다(Schaper et al. 2012). 따라서 번식기 전 기간 동안의 기온과 곤줄박이 산란일간의 관계를 파악하기 위해, 기존 연구를 바탕으로 번식기 전 기간 동안의 기온자료를 이용해 3개의 기온변수를 산출하고, 곤줄박이 산란일의 연도별 변화를 설명하는데 있어 기온변수의 적합도를 비교하고자 하였다. 이를 위해 첫째, 일평균기온의 평균(이하 평균기온; mean temperature), 둘째, 일최고기온의 평균(이하 최고기온; maximum temperature), 셋째, 기온 변화의 기울기(temperature slope), 세 종류의 기

온변수를 산출하였으며, 기온 변화의 기울기는 날짜와 일평균기온간의 선형 회귀분석을 실시한 후, 회귀식의 기울기를 이용하였다.

곤줄박이 산란일과 기온변수와의 관계를 파악하고 기온변수의 적합도를 비교하기 위해서 선형혼합모형분석과 정보이론(information theory)을 기반으로 한 모형 비교를 실시하였다. 종속변수로는 2006 - 2018년의 등지별 산란일을 이용해 산출한 연도 및 조사구별 평균 산란일을 사용하였다. 기온변수들은 서로 강한 상관관계를 보이기 때문에, 산란일에 대해 하나의 기온변수만을 고정효과로 가지는 3개의 경쟁모형을 개발하였다. 본 연구에서 곤줄박이의 평균 산란일은 각 조사구내에서 여러 해에 걸쳐 반복적으로 기록되었기 때문에, 기온 외 조사구별 환경요인의 차이가 곤줄박이 산란일에 영향을 미칠 수 있다. 따라서 3개의 경쟁모형과 고정효과가 없는 기본모형(null model)에 조사구를 임의효과로 설정하여 조사구별로 서로 다른 y절편(intercept)을 갖도록 하였다. 모형 비교는 적은 표본 수에 대한 아카이케 정보량 기준값(small-sample-size corrected Akaike information criterion; AICc)을 이용하였으며,  $\Delta AICc$ 가 2 이하인 모형에 포함된 기온변수를 최적변수로 선정하였다(Burnham and Anderson 2002).

2006년부터 2018년까지의 지리산 고도 300m, 900m, 1,300m 조사구의 번식기 전 기온, 평균 산란일, 평균 한배산란수, 번식실패 등지 비율의 연도별 변화를 파악하기 위하여, 조사구별로 기온변수와 각 번식지표에 대하여 선형모형분석을 실시하였다. 번식기 전 기온의 경우 앞서 모형 비교를 통해 최적변수로 선정된 기온변수에 대하여 연도별 변화를 분석하였다. 또한 번식실패 등지 비율의 경우, 이항분포를 따르기 때문에 일반화 선형모형(generalized linear model)분석을 실시하였다. 또한 고도 1,300m 조사구에서는 2009년부터 기온이 측정되었기 때문에, 동일한 기간 동안의 번식지



표 변화를 파악하기 위해 2009년부터 2018년까지의 평균 산란일, 평균 한배산란수, 번식실패 등지 비율의 변화를 추가로 분석하였다.

통계분석은 모두 R 3.5.1. 프로그램(R core team 2018)을 이용하여 수행되었으며, 선형혼합모형분석, 일반화 선형혼합모형분석, 모형 비교를 위해 lme4 패키지(Bates et al. 2015), glmm 패키지(Knudson 2018), MuMIn 패키지(Barton 2019)를 사용하였다.

### Ⅲ. 연구 결과

#### 1. 고도별 기온 및 산란일

4월 평균기온은 고도 300m 조사구에서 가장 높고 900m, 1,300m 조사구 순으로 나타났다. 고도 300m 조사구의 4월 평균기온은 고도 900m와 1,300m 조사구에 비해  $4.24 \pm 0.23^{\circ}\text{C}$ ,  $5.04 \pm 0.27^{\circ}\text{C}$ 씩 높은 것으로 확인되었다(고도 900m 조사구:  $df = 20.00$ ,  $t = 18.30$ ,  $p < 0.001$ ; 고도 1,300m 조사구:  $df = 20.24$ ,  $t = 18.84$ ,  $p < 0.001$ ). 고도 900m 조사구의 4월 평균기온은 고도 1,300m 조사구에 비해  $0.79 \pm 0.27^{\circ}\text{C}$  높은 것으로 나타났다( $df = 20.24$ ,  $t = 2.97$ ,  $p = 0.019$ ; Fig. 3-1).

곤출박이의 평균 산란일은 고도 300m 조사구에서 가장 빠르며, 고도 900m, 1,300m 조사구 순으로 확인되었다. 고도 300m 조사구의 곤출박이는 고도 900m와 1,300m 조사구에 비해 평균적으로  $12.29 \pm 1.75$ 일,  $22.25 \pm 1.95$ 일씩 일찍 산란하는 것으로 확인되었다(고도 900m 조사구:  $df = 20.00$ ,  $t = -6.32$ ,  $p < 0.001$ ; 고도 1,300m 조사구:  $df = 20.00$ ,  $t = -11.43$ ,  $p < 0.001$ ). 고도 900m 조사구의 평균 산란일은 고도 1,300m 조사구에 비해  $9.96 \pm 1.95$ 일 빠른 것으로 나타났다( $df = 20.00$ ,  $t = -5.12$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3-1).

번식기 전 기온은 조사구간 차이가 없을 것으로 예상했던 것과 다르게 조사구간 통계적으로 유의한 차이가 확인되었다. 번식기 전 기온은 고도 300m와 고도 1,300m 조사구간에는 차이가 없었으나(effect size =  $-0.48 \pm 0.40$ ,  $df = 19.49$ ,  $t = -1.19$ ,  $p = 0.474$ ), 고도 900m 조사구의 기온이 고도 300m와 1,300m 조사구에 비해  $1.75 \pm 0.34^{\circ}\text{C}$ ,  $1.28 \pm 0.40^{\circ}\text{C}$ 씩 낮은 것으로 확인되었다(고도 300m 조사구:  $df = 19.42$ ,  $t = 4.90$ ,  $p < 0.001$ ; 고도 1,300m 조사구:  $df = 19.80$ ,  $t = 3.20$ ,  $p = 0.012$ ; Fig. 3-2).

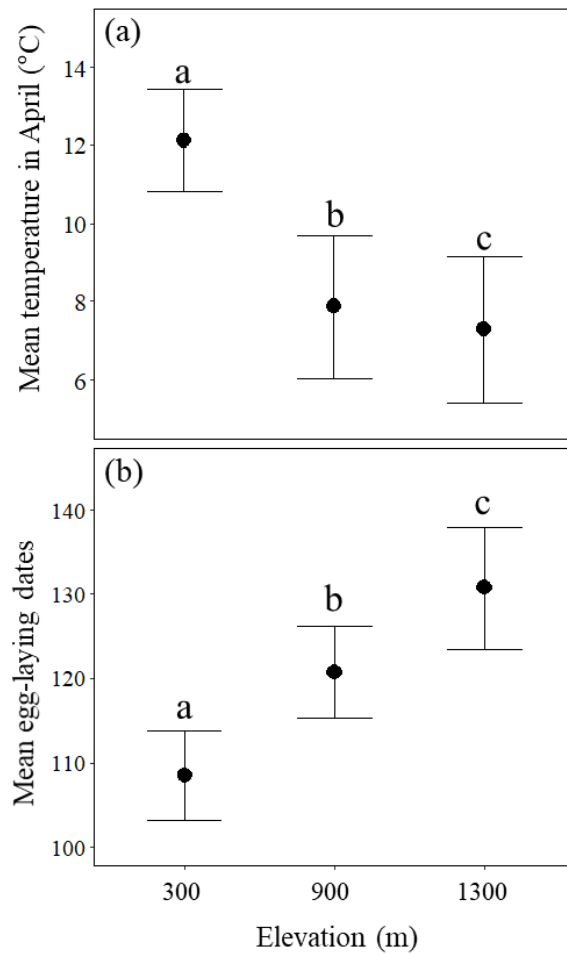


Fig. 3-1 (a) Mean temperature in April and (b) mean egg-laying dates (January 1st = 1) in Varied Tits at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri. The error bars with different letters indicate significantly difference ( $p < 0.05$ ) in the Tukey post-hoc test.

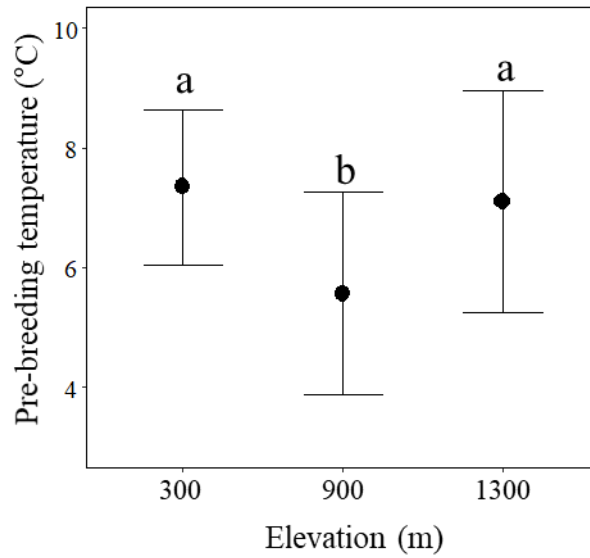


Fig. 3-2 Overall mean of daily mean temperature during pre-breeding season (pre-breeding temperature) for Varied Tits at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri. The error bars with different letters indicate significantly difference ( $p < 0.05$ ) in the Tukey post-hoc test.

## 2. 번식기 전 기온과 곤줄박이 평균 산란일

산란일에 대한 경쟁모형에 대해 모형 비교를 실시한 결과, 최고기온, 평균 기온을 변수로 하는 2개 경쟁모형의  $\Delta AICc$ 가 2이하로 나타나 두 기온변수가 산란일에 대한 최적변수로 선정되었다(Table 3-3).

최고기온과 곤줄박이 평균 산란일에 대한 모형 분석 결과, 조사구의 임의 효과는 전체 분산의 71.07%를 설명하는 것으로 확인되었다. 곤줄박이의 평균 산란일과 최고기온간의 관계를 도표를 통해 확인한 결과(Fig. 3-3), 세 조사구의 산란일과 최고기온간 회귀식의 y절편이 뚜렷한 차이를 보이며, 각 조사구내에서의 산란일은 최고기온이 높을수록 앞당겨지는 경향을 보였다. 2006년부터 2018년까지 세 조사구의 평균 산란일에 대한 최고기온의 효과 크기(effect size)는  $-1.93 \pm 0.59$ 로 나타나, 최고기온이  $1^\circ\text{C}$ 씩 상승할수록, 평균 산란일은 1.93일씩 앞당겨지는 것으로 확인되었다(Table 3-3; Fig. 3-3).

평균기온과 곤줄박이 평균 산란일에 대한 모형 분석 결과, 조사구의 임의 효과는 전체 분산의 68.66%를 설명하는 것으로 확인되었다. 도표를 통해 곤줄박이의 평균 산란일과 평균기온간의 관계를 확인한 결과(Fig. 3-4), 세 조사구의 산란일과 평균기온간의 회귀식의 y절편이 뚜렷한 차이를 보이며, 각 조사구내에서의 산란일은 평균기온이 높을수록 앞당겨지는 경향을 보였다. 2006년부터 2018년까지 세 조사구의 평균 산란일에 대한 평균기온의 효과 크기는  $-1.86 \pm 0.65$ 로 나타나, 평균기온이  $1^\circ\text{C}$ 씩 상승할수록, 평균 산란일은 1.86일씩 앞당겨지는 것으로 확인되었다(Table 3-3; Fig. 3-4).

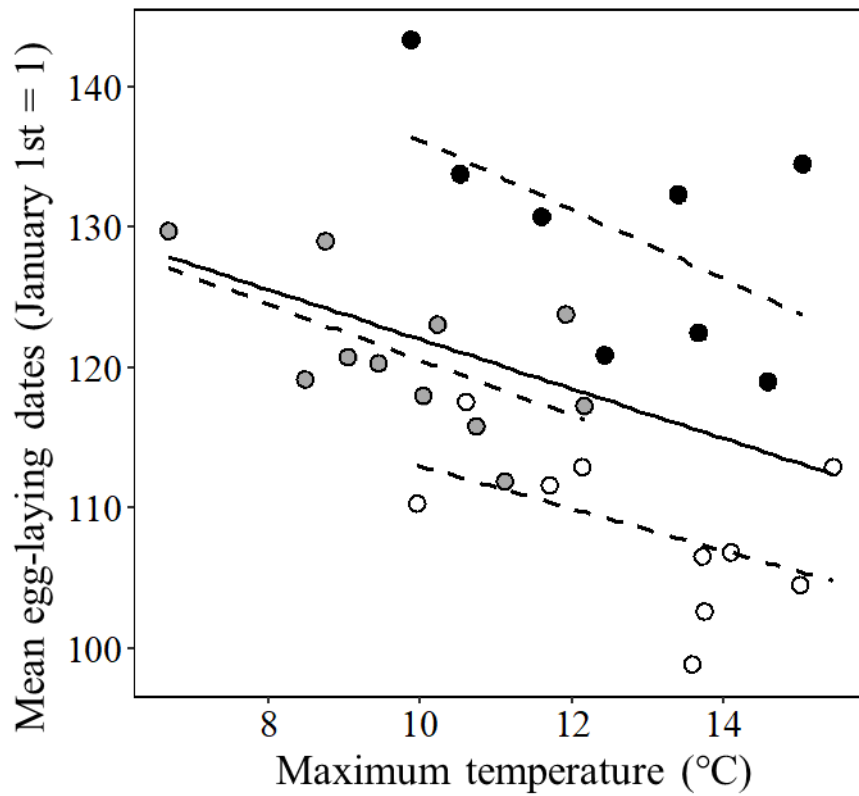


Fig. 3-3 Relationship between maximum temperatures during the pre-breeding period and the mean egg-laying dates of Varied Tits at 300m (white), 900m (grey), and 1,300m (black) on Mt. Jiri. The dashed and solid line represent the regression lines for each study plot and all plots, respectively.

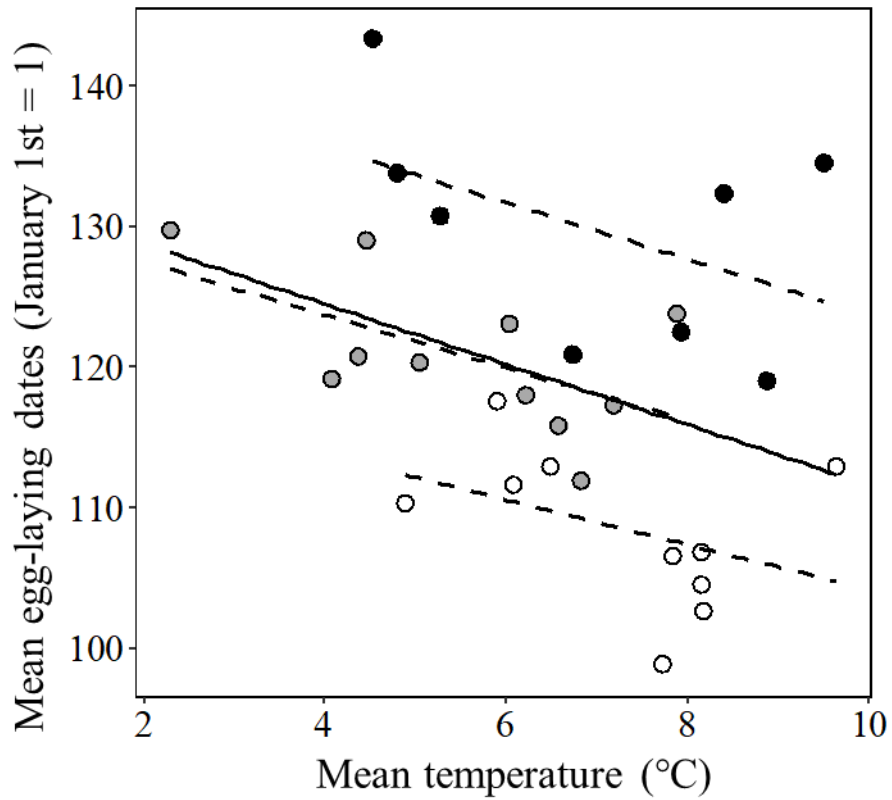


Fig. 3-4 Relationship between mean temperature during the pre-breeding period and the mean egg-laying dates of Varied Tits at 300m (white), 900m (grey), and 1,300m (black) on Mt. Jiri. The dashed and solid line represent the regression lines for each study plot and all study plots, respectively.

Table 3-3 Model comparison results based on AICc of linear mixed-effect models for the mean egg-laying dates of Varied Tits. The effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of each fixed effect were given. All models included the study plot as a random effect.

Model	Effect size ± SE	95% CI	AICc	ΔAICc	Weight
Maximum temperature	-1.93 ± 0.59	-3.11 – -0.73	198.8	0.00	0.700
Mean temperature	-1.86 ± 0.65	-3.19 – -0.54	200.8	1.96	0.263
Null	—	—	205.2	6.37	0.029
Temperature slope	-3.95 ± 11.1	-26.78 – 18.55	207.8	8.95	0.008



### 3. 번식기 전 기온의 연도별 변화

조사구별 번식기 전 기온의 연도별 변화를 파악하기 위하여, 최적변수로 선정된 최고기온과 평균기온의 연도별 변화를 분석한 결과, 조사구에 따라 연도별 기온 변화의 경향이 다른 것으로 확인되었다.

고도 300m 조사구에서는 최고기온과 평균기온 모두 연도에 따른 변화가 확인되지 않았다(최고기온:  $df = 10$ ,  $t = 1.26$ ,  $p = 0.236$ ; 평균기온:  $df = 10$ ,  $t = 1.280$ ,  $p = 0.230$ ; Table 3-4; Fig. 3-5, 3-6). 반면, 고도 900m 조사구에서 최고기온과 평균기온의 연도별 변화는 모두 경계적 유의성(marginal significance)을 가지며, 1년에 평균 0.23°C, 0.24°C씩 상승한 것으로 추정되었다(최고기온:  $df = 11$ ,  $t = 2.15$ ,  $p = 0.055$ ; 평균기온:  $df = 11$ ,  $t = 2.13$ ,  $p = 0.057$ ; Table 3-4; Fig. 3-5, 3-6). 고도 1,300m 조사구에서는 최고기온과 평균기온이 상승한 것으로 확인되었으며, 1년에 평균 0.43°C, 0.45°C씩 상승한 것으로 확인되었다(최고기온:  $df = 7$ ,  $t = 2.94$ ,  $p = 0.022$ ; 평균기온:  $df = 7$ ,  $t = 3.03$ ,  $p = 0.019$ ; Table 3-4, Fig. 3-5, 3-6).

Table 3-4 The effect size and 95% confidence interval of annual trend of temperature variables during the pre-breeding period at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri.

Elevation (m)	Number of years	Maximum temperature (°C)	Mean temperature (°C)
300	12 <sup>a</sup>	0.17 (-0.13 - 0.48)	0.14 (-0.10 - 0.37)
900	13 <sup>b</sup>	0.23 (-0.01 - 0.47)	0.24 (-0.01 - 0.48)
1,300	9 <sup>c</sup>	0.43 (0.08 - 0.77)	0.45 (0.10 - 0.79)

a: 2006 - 2018 except for 2007

b: 2006 - 2018

c: 2009 - 2018 except for 2012

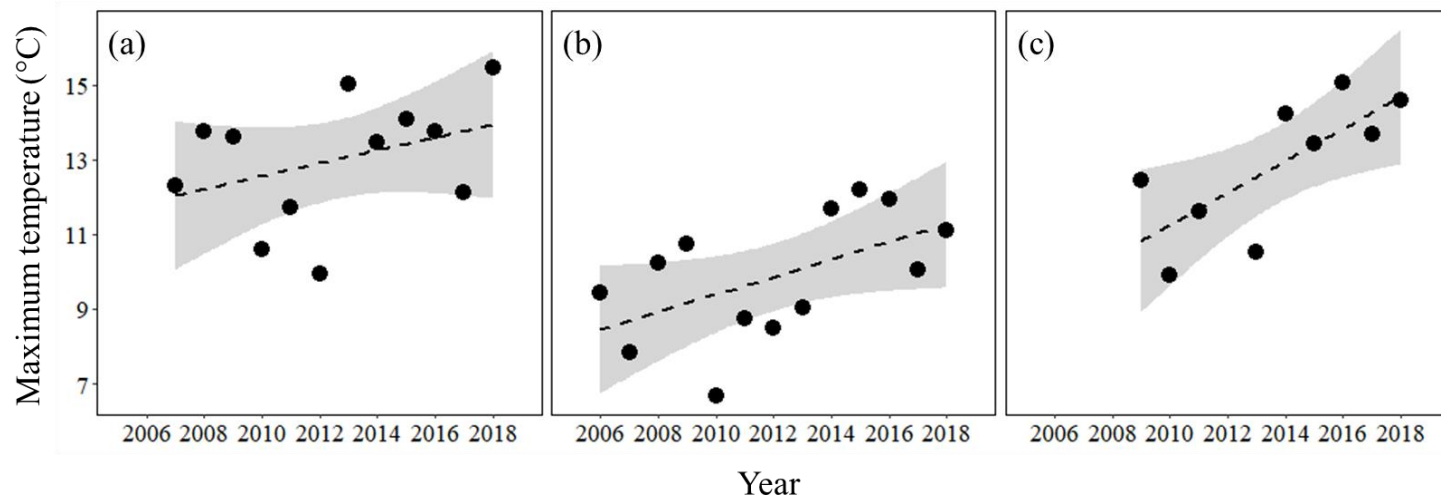


Fig. 3-5 The annual trend for maximum temperature during the pre-breeding period at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence interval, respectively.

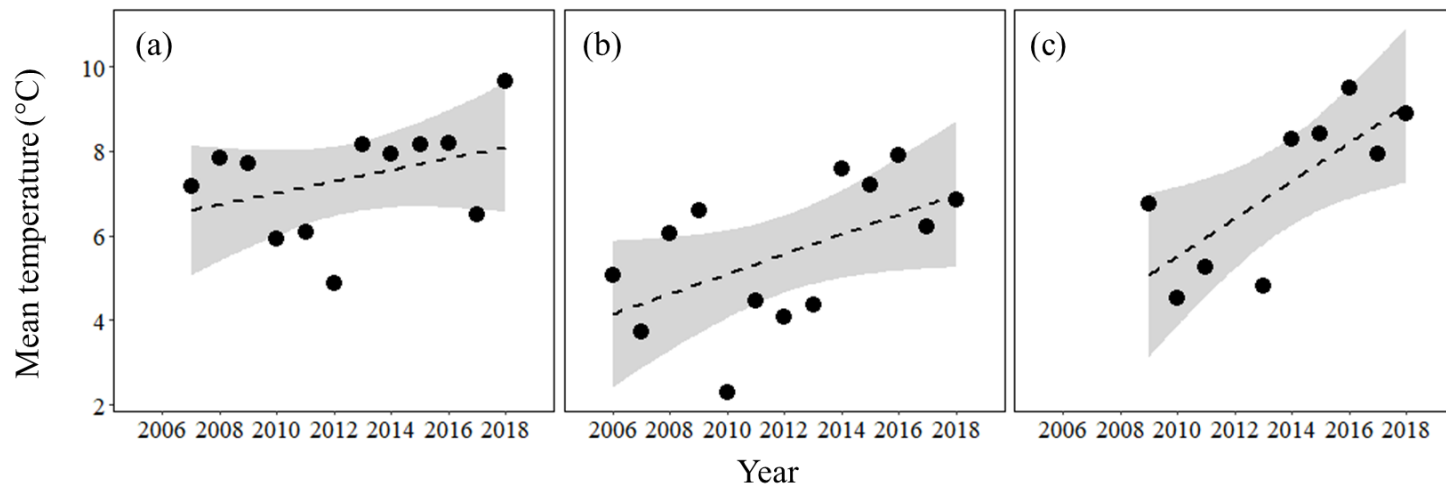


Fig. 3-6 The annual trend for mean temperature during the pre-breeding period at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively.

#### 4. 곤줄박이 번식지표의 연도별 변화

2006년부터 2018년까지 곤줄박이 평균 산란일의 연도별 변화를 파악하기 위해 선형모형분석을 실시하였다. 평균 산란일의 연도별 변화에 대한 평균 추정치는 고도 300m 조사구 0.19일, 고도 900m 조사구 -0.55일, 고도 1,300m 조사구 -0.76일로, 고도가 상승할수록 평균 산란일 더 빨라진 것으로 추정되었다(Table 3-5). 그러나 세 조사구에서 모두 평균 산란일의 변화는 통계적으로 유의하지 않은 것으로 확인되었다(고도 300m 조사구:  $df = 9$ ,  $t = 0.41$ ,  $p = 0.689$ ; 고도 900m 조사구:  $df = 9$ ,  $t = -1.30$ ,  $p = 0.225$ ; 고도 1,300m 조사구:  $df = 7$ ,  $t = -1.05$ ,  $p = 0.331$ ; Table 3-5; Fig. 3-7).

평균 한배산란수의 연도별 변화를 분석한 결과, 고도 300m 조사구의 평균 한배산란수 변화는 경계적 유의성을 갖는 것으로 나타났으며( $df = 9$ ,  $t = 1.98$ ,  $p = 0.079$ ), 1년에 평균 0.10개씩 증가하는 것으로 추정되었다(Table 3-5; Fig. 3-8). 고도 900m 조사구에서의 한배산란수의 변화는 통계적으로 유의하지 않은 것으로 확인되었다( $df = 9$ ,  $t = 0.11$ ,  $p = 0.918$ ; Table 3-5; Fig. 3-8). 고도 1,300m 조사구의 경우, 두 분석기간동안(2006 - 2018년, 2009 - 2018년)에 대하여 모두 한배산란수의 유의한 변화가 확인되지 않았다(2006 - 2018년:  $df = 9$ ,  $t = -1.59$ ,  $p = 0.146$ ; 2009 - 2018년:  $df = 7$ ,  $t = -1.54$ ,  $p = 0.168$ ; Table 3-5; Fig. 3-8).

번식실패 등지 비율은 2006년부터 2018년까지 고도 300m, 900m, 1,300m 조사구에서 각각 1년에 평균 1%, 6%, 7%씩 증가하는 것으로 추정되었으나, 모두 통계적으로 유의하지 않은 것으로 확인되었다(고도 300m 조사구:  $df = 9$ ,  $t = 0.19$ ,  $p = 0.857$ ; 고도 900m 조사구:  $df = 9$ ,  $t = 1.00$ ,  $p = 0.345$ ; 고도 1,300m 조사구:  $df = 9$ ,  $t = 0.963$ ,  $p = 0.361$ ; Table 3-5; Fig. 3-9).

고도 1,300m 조사구의 2009년부터 2018년까지 번식실패 등지 비율의 연도별 변화 또한 통계적으로 유의하지 않는 것으로 나타났다( $df = 7, t = 0.58, p = 0.853$ ; Table 3-5, Fig. 3-9).

Table 3-5 The effect size and 95% confidence interval of annual trend of breeding parameter of Varied Tits at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri.

Elevation (m)	Number of years	Mean egg-laying dates	Mean clutch size	Proportion of failed nests
300	11 <sup>a</sup>	0.19 (-0.83 - 1.21)	0.10 (-0.01 - 0.21)	0.01 (-0.13 - 0.15)
900	11 <sup>a</sup>	-0.55 (-1.50 - 0.40)	0.01 (-0.12 - 0.13)	0.06 (-0.06 - 0.19)
1,300	11 <sup>a</sup>	-0.76 (-2.04 - 0.47)	-0.08 (-0.20 - 0.04)	0.07 (-0.07 - 0.21)
1,300	9 <sup>b</sup>	-0.89 (-2.90 - 1.12)	-0.11 (-0.29 - 0.06)	0.06 (-0.14 - 0.26)

a: 2006 - 2018 except for 2007 and 2014

b: 2009 - 2018 except for 2014

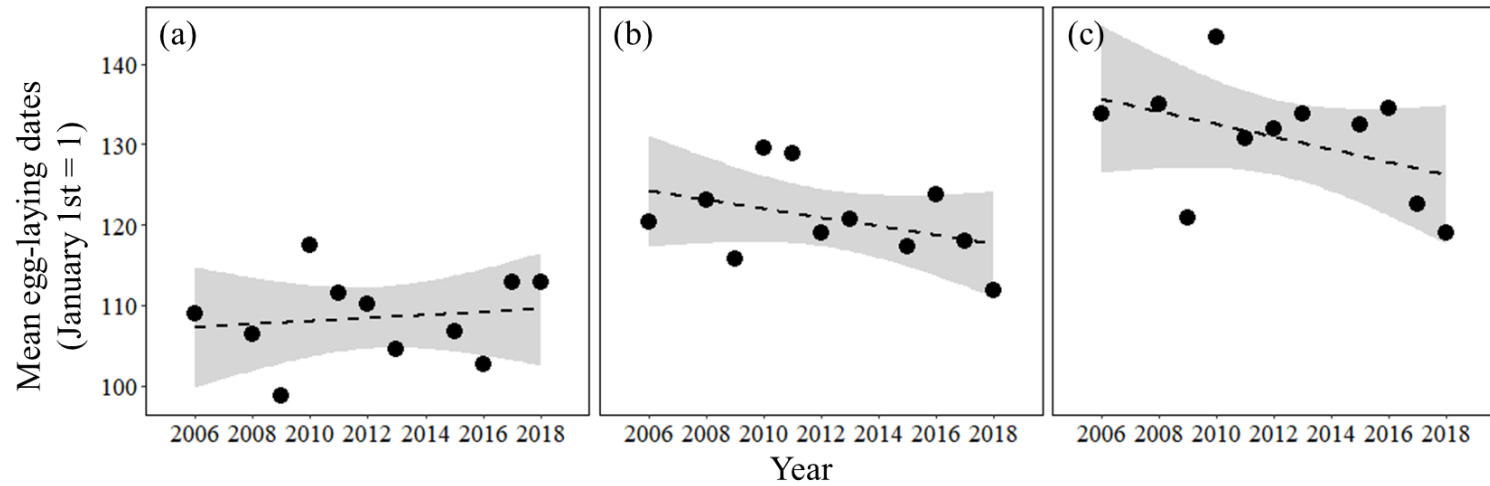


Fig. 3-7 The annual trend of mean egg-laying dates of Varied Tits at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively.



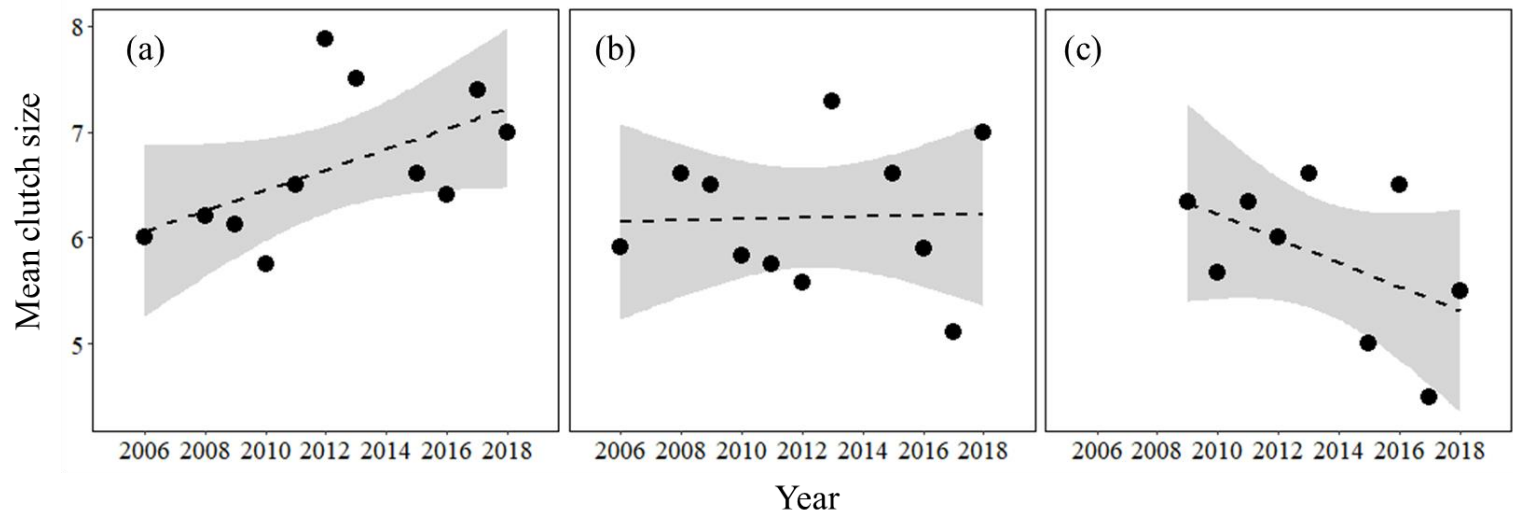


Fig. 3-8 The annual trend of mean clutch size of Varied Tits at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively.

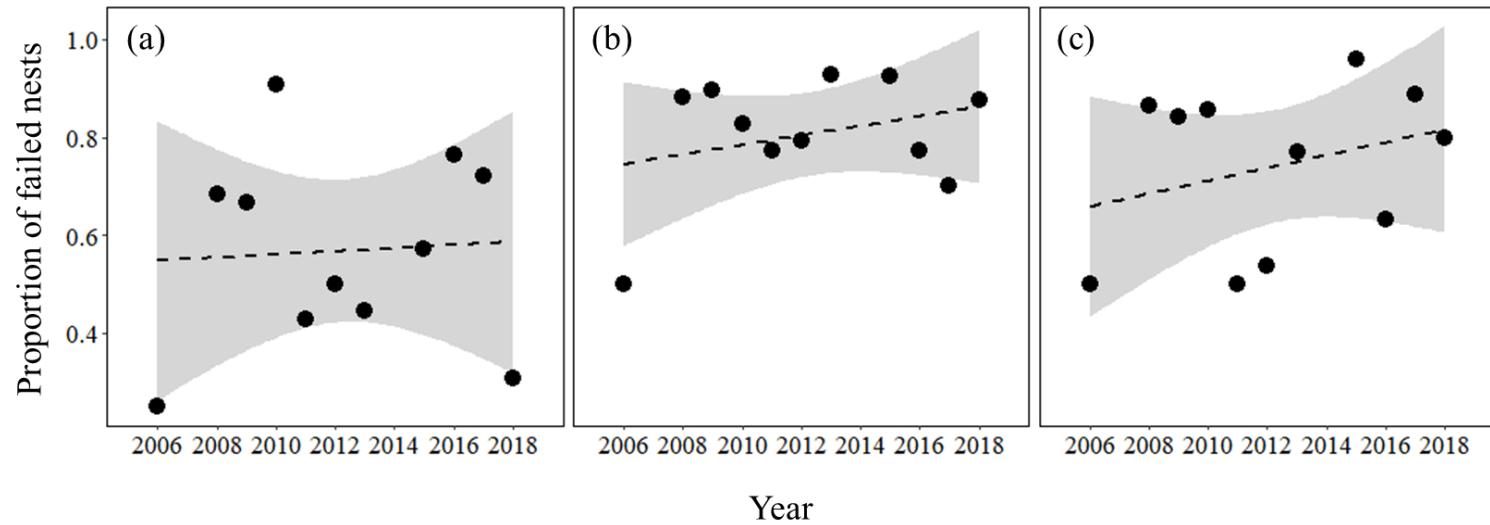


Fig. 3-9 The annual trend of Proportion of failed nests of Varied Tits at (a) 300m, (b) 900m, and (c) 1,300m on Mt. Jiri. The dashed line and grey shading represent the regression line and 95% confidence intervals, respectively.

## IV. 고찰

전라남도 구례군 지리산 지역의 고도가 다른 세 조사구에서 4월 평균기온, 곤줄박이 평균 산란일, 번식기 전 기온을 비교한 결과, 고도가 높아질수록 4월 평균기온은 저하되고, 곤줄박이의 평균 산란일은 지연되는 것으로 확인되었다. 그러나 번식기 전 기온을 조사구별 전체 조사기간 동안에 대한 평균 산란일로부터 약 30일 이전기간의 기온을 이용하여 산출하여, 고도가 높아질수록 늦은 시기의 기온을 이용하였음에도 불구하고, 고도 900m 조사구의 기온이 다른 두 조사구에 비해 낮은 것으로 확인되었다. 이는 곤줄박이에 대해 산란시작일부터 마지막 유조의 이소일까지의 번식기 기온은 고도간 차이가 없었다는 기존 연구와 다른 결과이다(Lee et al. 2016). 이는 고도 900m 조사구에 번식하는 곤줄박이 개체군이 고도 300m와 1,300m 조사구에 번식하는 개체군과 기온에 대한 민감도(sensitivity)가 다르거나 더 낮은 기온에서 번식을 할 가능성을 의미한다. 그러나 본 연구에서 고도 300m와 1,300m 조사구에 대해서는 각 조사구의 고도 범위내에 위치한 지점에서 측정된 기온을 이용하여 번식시 전 기온을 산출하였으나, 고도 900m 조사구의 경우 2006년부터 2014년까지의 기온자료 부족으로 조사구의 최대 고도(945m)보다 100m정도 높은 지점에 위치한 자동기상관측장비(고도 1,089m)의 기온을 사용하였기 때문에, 조사구간의 차이가 발생했을 가능성이 높다고 판단된다.

번식기 전 기온과 곤줄박이 산란일 간의 관계에 대해 분석한 결과, 곤줄박이의 산란일은 번식기 전 기간 동안의 최고기온 또는 평균기온이 상승할수록 앞당겨지는 것으로 확인되었으며, 곤줄박이 산란일에 대한 두 변수간 적합도는 유사한 것으로 나타났다. 또한 곤줄박이의 평균 산란일은 조사구간

차이를 보였으며, 조사구내에서 기온 상승에 따라 산란일이 앞당겨지는 것으로 확인되었다. 번식기 전 기온 상승에 따른 산란일 변화는 다른 박새류 및 곤줄박이에 대한 연구와 유사한 결과이다(Visser et al. 2006, Potti 2009, Yanase et al. 2018)

곤줄박이 번식기 전 기온의 연도별 변화를 분석한 결과, 고도 300m 조사구의 기온은 뚜렷한 변화가 나타나지 않은 반면, 고도 900m와 1,300m 조사구에서는 기온이 상승한 것으로 확인되었다. 이러한 저지대와 고지대 간의 기온 변화 경향의 차이는 기존 연구에서 전지구적으로 고도 상승에 따라 기온 상승이 증가하는 것으로 보고된 것과 유사한 결과로(Wang et al. 2014, Pepin et al. 2015), Wang et al. (2014)의 연구 결과, 최근 50년동안 여러 산림지대에서 고도 800m 이상의 고지대에서 저지대에 비해 기온이 더 크게 상승한 것으로 확인되었다. 기존 연구 결과, 봄철 온도가 높을수록 먹이원이 가용도가 최대가 되는 기간이 짧아지며, 박새류 번식시기의 나비목 유충 먹이원의 발생시기 간의 생물계절성 불일치가 증가하는 것으로 보고되었다(Buse et al. 1999, Smith et al. 2011, Burgess et al. 2018). 따라서 고지대에서의 빠른 기온 상승은 고지대에 번식하는 곤줄박이 개체군과 나비목 유충 간 상호작용을 교란시킴으로써, 곤줄박이의 번식 결과에도 부정적인 영향을 미칠 수 있을 것으로 생각된다.

곤줄박이 평균 산란일의 변화는 기온 상승 정도에 따라 고도 1,300m, 900m, 300m 조사구 순으로 큰 것으로 추정되었으나, 연도별 기온 변화와 달리 세 조사구의 평균 산란일의 변화는 모두 통계적으로 유의하지 않은 것으로 나타났다. 고도 900m와 1,300m 조사구의 연도별 기온 변이에도 불구하고 최근 약 10년동안의 기온 상승이 확인된 것과 달리, 평균 산란일의 연도별 변화가 나타나지 않은 것은 두 조사구의 곤줄박이 개체군이 기온 변화에 맞춰 산란일을 조절하지 못했음을 보여주는 결과이다. 만약 Thackeray

et al. (2010, 2016)의 연구와 같이 하위영양단계의 생물계절성이 기온변화에 더 민감하게 반응한다면, 곤줄박이의 번식시기와 나비목 유충의 최대 발생시기 간의 불일치가 발생할 수 있다는 것을 의미한다. 기존 Pied Flycatcher에 대한 연구 결과, 30년 동안의 기온 상승에 따라 수목의 개엽시기가 앞당겨졌음에도 불구하고, 산란일이 앞당겨지지 않았으며, 그 결과 생물계절성 불일치로 인하여 번식성공률이 감소한 것으로 나타났다(Sanz et al. 2003). 따라서 지리산 고지대의 두 조사구에서 나타난 기온 및 산란일 변화 정도의 차이가 생물계절성 불일치로 이어지는지 파악하기 위해서는 개엽시기 또는 나비목 유충의 최대 발생시기에 대한 연구가 추가적으로 수행되어야 할 것으로 판단된다.

평균 한배산란수의 연도별 변화를 분석한 결과, 기온 및 산란일의 변화가 나타나지 않은 고도 300m 조사구에서만 한배산란수가 증가하는 경향이 확인되었다. 반면 번식기 전 기온은 상승한 것으로 확인되었으나, 산란일이 변하지 않은 고도 900m와 1,300m 조사구에서는 한배산란수의 변화가 확인되지 않았다. 고도 900m, 1,300m 조사구의 결과는 기온 상승에도 Pied Flycatcher의 산란일과 한배산란수의 변화하지 않은 것으로 확인된 기존 연구와 유사하다(Sanz et al. 2003). 반면, 고도 300m 조사구에서 기온 및 산란일 변화가 없었음에도 한배산란수가 증가하였으며, 이는 전년도의 번식성공률, 포식률, 또는 서식지 환경 등 기존 한배산란수에 영향을 미치는 다른 요인과 관련이 있을 것으로 판단된다(Perrins 1990). 따라서 지속적인 모니터링을 통해 곤줄박이 한배산란수의 변화 경향을 파악하고, 이에 영향을 미치는 요인에 대한 연구가 필요하다고 생각된다.

곤줄박이의 번식실패 등지 비율에 대한 연도별 변화를 분석한 결과, 고도 300m 조사구 뿐만 아니라, 번식기 전 기온과 산란일간 변화 경향 차이가 확인된 고도 900m와 1,300m 조사구에서도 번식실패 등지 비율의 변화가 확

인되지 않았다. 이는 기온과 산란일간 변화 경향의 차이가 나타나는 동시에 번식성공률이 확인된 Pied Flycatcher 개체군에 대한 연구와는 다른 결과이다(Sanz et al. 2003). 그러나 번식실패 등지 비율은 성조가 번식을 포기한 등지와 포식을 당한 등지를 모두 포함한 비율이며, 부화성공률 또는 이소성공률에 상관없이 유조가 한 마리라도 이소 한 등지를 모두 번식 성공으로 가정하였기 때문에 생물계절성 불일치가 곤줄박이의 번식 성공률에 미치는 영향을 정확하게 파악하기에는 한계가 있다고 판단된다. 기존 연구에 따르면 조류의 육추기와 나비목 유충의 최대 발생시기 간의 불일치는 유조의 건강도 저하와 육추기 동안의 성조의 에너지 소모 증가 등을 통해 개체의 생존율에 부정적인 영향을 미치는 것으로도 보고되었다(Naef-Daenzer et al. 2000, Sanz et al. 2003, Reed et al. 2013). 따라서 본 연구를 통해 확인된 기온과 산란일 변화의 차이가 곤줄박이 고지대 개체군에 미치는 영향을 파악하기 위해서는 등지별 번식성공률 및 유조 건강도 등 다른 번식지표에 대한 모니터링이 추가적으로 필요하다고 판단된다.

본 연구 결과, 최근 약 10년동안 곤줄박이의 번식기 전 기온은 저지대에 비해 고지대에서 더 많이 상승하였으나, 고지대 곤줄박이 산란일은 기온 상승에 맞춰 앞당겨지지 않은 것으로 확인되었다. 하지만 기온과 산란일간 연도별 변화 경향의 차이에도 한배산란수의 감소 또는 번식실패 등지 비율의 증가와 같은 번식지표의 악화는 확인되지 않았다. 그러나 기온과 산란일간의 경향 차이는 지리산 고지대의 곤줄박이의 번식시기가 나비목 유충에 비해 늦어지고 있을 가능성을 의미하며, 따라서 추후 나비목 유충의 생물계절성 및 번식성공률 및 유조 건강도 등에 대한 모니터링을 통해 고지대에서의 기온과 산란일 변화의 불일치가 곤줄박이 번식에 미치는 영향을 파악할 필요가 있다고 판단된다.

Chapter 4 제 4 장 기후변화 시나리오에 따른  
곤줄박이 산란일 변화 예측

## I. 서론

기후변화에 관한 정부간 협의체(IPCC)는 제 5차 평가보고서를 통해 인간의 활동에 의한 온실가스 배출 증가로 인해 전례 없는 수준의 온난화가 발생하고 있으며, 2100년 지구평균기온이 산업화 이전 대비 최대 3.7°C까지 상승할 것이라고 전망하였다(IPCC 2014). 이와 같이 자연적 범위를 벗어난 기온 상승은 생물다양성과 생태계에 심각한 영향을 미칠 것으로 예측되고 있으며(Sala et al. 2000, Thomas et al. 2004), 따라서 생태계 보전 및 관리에 있어 기후변화에 대한 취약성 평가와 이를 통한 적응대책 수립에 대한 필요성이 증가하고 있다(Weißhuhn et al. 2018).

기후변화에 대한 취약성 평가는 생태계 또는 생물종이 기후변화의 부정적 영향에 얼마나 취약한지를 평가하는 것을 의미하며, 일반적으로 기후변화에 대한 노출(exposure), 민감도(sensitivity), 적응능력(adaptive capacity) 등을 기준으로 평가된다(Weißhuhn et al. 2018). 따라서 생물종의 생태적 특성과 기상 요인간의 관계를 파악하는 것은 기후변화에 대한 생물종의 취약성 평가에 있어 민감도에 대한 정보를 제공할 수 있을 것이다. 또한 기후변화에 따른 기온 상승 경향은 지역에 따라 상이하며, 앞으로의 기후변화 완화 노력에 따라 달라질 것으로 전망되고 있다(IPCC 2014). 따라서 기후변화에 대한 노출 정도를 파악하기 위해서는 기후변화 영향의 지역적 차이와 기후변화 완화 노력의 효과에 대한 정량적 평가가 필요하다고 판단된다.

조류의 번식기는 세력권 형성, 산란 및 포란, 육추 등의 과정에서 많은 에너지 소모가 필요한 시기이다(Lack 1968). 따라서 먹이원의 가용도가 주기적으로 변화하는 환경에서 조류의 번식시기는 번식성공률과 성조의 생존에 영향을 미쳐 개체의 적응도를 결정하는 요인으로 알려져 있다(Perrins 1970,



Thomas 2001, Verhulst and Nilsson 2008). 온대지역의 낙엽활엽수림에서 번식하는 산림성 조류에 있어, 유조의 주요 먹이원인 나비목 유충의 가용도는 개엽이후 일시적으로 증가했다가 감소하며, 따라서 나비목 유충의 최대 발생시기와 유조의 최대 성장시기가 일치하는 것이 산림성 조류의 성공적인 번식을 위해 중요한 것으로 확인되었다(Visser et al. 2006). 산림성 조류의 번식시기는 기본적으로 광주기에 의한 성호르몬 변화에 따라 조절되지만(Dawson et al. 2001), 번식지의 연도별 환경 변화에 맞춰 나비목 유충의 최대 발생시기에 유조의 최대 성장시기를 일치시키기 위해 여러 환경요인을 이용하여 산란일을 조절하는 것으로 보고되었다(Visser et al. 2009, Bourgault et al. 2010).

현재까지의 실험 및 관찰 연구 결과, 산림성 조류의 번식기 전 기간의 기온이 번식시기를 결정하는 가장 중요한 환경 요인인 것으로 알려져 있다(Visser et al. 2009, Schaper et al. 2012). 아직까지 기온을 통한 산란일 조절 기작은 정확하게 밝혀지지 않았으나, 야생 개체군에 대한 장기연구결과 산란일은 번식기 이전 기간의 평균기온 또는 최고기온의 상승에 따라 앞당겨지는 것으로 확인되었다(Winkel and Hudde 1997, McCleery and Perrins 1998, Visser et al. 2003, Both et al. 2004). 반면 박새에 대한 실험 연구에서는 번식기 전 기간 동안의 기온 상승이 산란일과 관련이 있는 것으로 나타났다(Schaper et al. 2012). 최근의 기후변화에 의한 온대지역의 봄철 기온 상승으로 박새, Tree Swallows, Pied Flycatcher 등의 여러 산림성 조류의 산란일이 앞당겨지고 있는 것으로 보고되었다(Dunn and Winkler 1999, Visser et al. 2003, Both et al. 2004, Both and te Marvelde 2007). 그러나 산란일의 변화는 지역간 서식 환경 및 기후변화 경향의 차이 또는 종 및 개체군 간의 번식전략에 따라 차이가 있는 것으로 나타났다(Dunn and Winkler 1999; Visser et al. 2003; Both et al. 2004;

Both and te Marvelde 2007). 따라서 기후변화에 대한 지역적 수준의 산림성 조류 보전 및 관리계획을 수립하기 위해서는 기후변화에 대한 대상종의 민감도와 기후변화 영향의 지역간 차이를 파악할 필요가 있다고 판단된다.

남한지역의 봄철 기온은 최근 106년동안 2.4°C 상승한 것으로 보고되었으며(1912 - 2017년; 국립기상과학원 2018), 기후변화 시나리오에 따르면 한반도 지역의 평균기온은 지구평균기온보다 빠르게 상승할 것으로 전망되었다(기상청 2014). 이는 국내 서식하는 산림성 조류의 번식시기가 기온 상승에 따라 앞당겨지고 있을 가능성 높다는 것을 의미하지만, 아직까지 국내 산림성 조류 번식시기에 대한 자료는 제한적이며, 기후변화가 조류 번식시기에 미치는 영향 평가 및 예측에 관한 연구는 거의 이뤄지지 않은 상황이다. 고도에 따른 기온 저하는 지표면에서 가열된 공기가 상승하면서 주변 기압 감소에 의한 단열 팽창과 내부 에너지 감소로 인해 발생하는 현상이며, 평균적으로 고도 100m 상승시마다 0.65°C씩 저하되는 것으로 알려져 있다. 이러한 현상은 산림생태계에서 고도 상승에 따른 생물계절성 지연으로 이어지며(Lee et al. 2011), 이는 고도별 기온 및 생물계절성 파악을 통해 단기간의 제한된 공간적 규모에서도 기온과 생물계절성간의 관계를 파악할 수 있음을 의미한다. 여러 연구에서 산림에서의 고도별 생물계절성 및 기온자료 수집을 통해 기온과 생물계절성과의 관계 파악 및 생물계절성에 대한 기후변화의 영향 예측을 수행하였으며(Fielding et al. 1999), 본 연구에서도 고도에 따른 기온 및 조류의 생물계절성의 변화를 이용하여 국내 산림성 조류에 대한 기후변화의 영향을 예측하고자 하였다.

기후변화 시나리오란 미래의 온실가스 배출 농도, 인구 밀도, 토지 이용 등에 관한 시나리오를 기반으로 전망된 기후 정보를 의미하며, 기후변화가 생태계 및 인간 활동에 미치는 영향을 평가하고 완화 계획을 수립하기 위해 이용되고 있다(Kim et al. 2013, Kim et al. 2015). IPCC에서는 제 5차 평가

보고서에서 미래 온실가스 배출 농도 경로에 대한 RCP (Representative Concentration Pathways, 대표 농도 경로) 시나리오를 도입하였다(IPCC 2014). RCP 시나리오에 따르면 앞으로 온실가스 배출량이 감소하지 않는다면 지구평균기온은 21세기 동안 지속적으로 상승할 것으로 예측되었다(Riahi et al. 2011, Knutti and Sedláček 2013). 반면, 기후변화 완화 노력을 통해 온실가스 배출량이 감소한다면, 기온 상승은 21세기 후반으로 가면서 안정화될 것으로 예측되었다(Knutti and Sedláček 2013).

따라서 본 연구는 국내 산림 전역에 흔하게 번식하는 곤줄박이를 대상으로 봄철 기온과 곤줄박이 산란일의 관계를 파악하고, 곤줄박이 산란일에 대한 기후변화 영향의 지역적 차이와 기후변화 완화 노력의 영향을 예측하여, 국내 산림성 조류 및 산림생태계에 대한 기후변화의 영향을 정량적으로 평가할 수 있는 기초자료를 제공하는 것을 목적으로 하였다. 이를 위해 고도별 봄철 기온과 곤줄박이의 산란일을 파악하여 봄철 기온을 예측변수로 이용하는 산란일 예측모형을 개발하고, 기후변화 시나리오를 통해 현재 수준의 기후변화가 지속되는 시나리오와 중간 수준의 기후변화 완화 정책이 시행되는 시나리오에서의 국내 곤줄박이의 산란일 변화를 예측하여, 기후변화 완화 노력의 효과와 지역간 산란일 변화 정도의 차이를 예측하고자 하였다.

## II. 연구 방법

### 1. 연구 기간 및 대상지

본 연구는 곤줄박이를 대상으로 수행되었으며, 2016년부터 2018년까지 3회의 번식기(3 - 7월)동안 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산에 설치된 12개 조사구에서 번식한 곤줄박이의 산란일과 기온자료를 이용하여 산란일 예측모형을 개발하였다. 또한 산란일 예측모형의 검증을 위해 2014년을 제외한 2008년부터 2015년까지 7회의 번식기동안 구례군 지리산 고도 300m와 900m 조사구의 곤줄박이 산란일과 기온자료를 이용하였다(환경부 2009, 2013).

## 2. 곤줄박이 산란일

본 연구는 2016년부터 2018년까지 12개 조사구에서 번식한 곤줄박이의 산란일을 파악하기 위해 2장(온도기록계를 적용한 박새류 번식시기 자동 모니터링)에서 개발한 번식상황 분류모형을 이용하였다. 산란일 파악을 위해 소형 온도기록계(Thermochron iButton DS1921G-F5, Maxim Integrated products, USA)를 통해 측정된 새집내부온도와 번식상황 분류모형을 이용하여 각 번식둥지의 일별 번식상황을 비번식, 번식 두 단계로 추정한 다음, 번식 단계로 추정된 일자 중 가장 빠른 날을 산란일로 추정하였다.

산란일 예측모형의 정확도를 검증하기 위해 2008년부터 2013년까지 구례군 지리산 고도 300m와 900m 조사구에서 수행된 장기생태연구의 인공새집 번식조사결과(환경부 2009, 2013)와 2015년에 본 연구에서 동일한 조사구에서 수행한 인공새집 번식조사결과를 이용하여 곤줄박이의 산란일을 파악하였다. 인공새집 번식조사는 7일 간격으로 조사가 수행되었으며, 새집 내부에 이끼 등의 둥지재료나 낙엽 또는 종자 등의 설치류 이용 흔적, 번식 종, 알 수, 유조 수, 포식 흔적(깨진 알껍질, 유조 및 성조 사체), 이소 흔적(유조 배설물)등을 기록하였다. 번식둥지의 산란일 파악을 위해 곤줄박이가 하루에 알을 1개씩 낳는다고 가정하였으며(Bourgault et al. 2010), 번식이 처음 확인된 날의 알 수보다 다음 조사에 확인된 알 수가 많을 경우, 첫번째 조사일로부터 알 수를 차감하여 산란일을 추정하였다. 만약 연속된 두번의 조사 사이에 산란이 완료되었을 경우, 첫번째 조사일의 다음날과 두번째 조사일로부터 알 수를 차감한 날의 평균에 해당하는 날짜를 산란일로 추정하였다. 첫번째 조사일에는 알이 기록되지 않았으나 다음 조사일에는 알껍질과

같은 산란 및 포식 흔적이 기록된 경우, 첫번째 조사일의 다음날과 두번째 조사일 간 평균에 해당하는 날짜를 산란일로 추정하였다.

2016년부터 2018년까지 3회의 번식기동안 12개 조사구에서 기록된 번식둥지는 298둥지였으며, 2008년부터 2015년까지 구례군 지리산의 고도 300m와 900m 조사구에서 7회의 번식기동안 기록된 번식둥지는 총 163둥지였다. 전체 461둥지 중에서 2차 번식둥지를 제외하고 산란일 예측모형 개발 및 정확도 검증을 수행하기 위해, 조사구 및 연도별로 첫번째 번식한 둥지의 산란일로부터 30일 이후에 번식한 둥지는 2차 번식둥지로 가정하였다 (Bourgault et al. 2010). 2차 번식둥지를 제외한 결과, 2008년부터 2015년까지 구례군 지리산 2개 조사구에서 기록된 1차 번식둥지는 총 122둥지이며, 2016년부터 2018년까지 기록된 1차 번식둥지는 242둥지로 확인되었다.

### 3. 산란일 예측변수 산출

기후변화에 의한 곤줄박이 산란일의 변화를 예측하는 모형을 개발하기 위해 2016년부터 2018년도까지의 12개 조사구에서 측정된 기온자료를 이용하여 예측변수(predictor variables)를 산출하였다. 기존 연구 결과, 곤줄박이를 포함한 박새류의 산란일은 산란기의 약 40 - 50일전부터 2 - 3주전까지의 기온에 의해 조절되는 것으로 보고되었다(Visser et al. 2009, Schaper et al. 2012, Yanase et al. 2018). 2008년부터 2018년까지 연구 대상지에서 기록된 연도 및 조사구별 평균 산란일은 4월 7일부터 5월 17일 까지로 확인되었으며, 이는 각 조사구의 곤줄박이 개체군이 서로 다른 기간의 기온을 이용하여 산란일을 조절할 가능성이 높음을 의미한다. 그러나 본 연구의 목적은 특정 기간의 기온을 예측변수로 이용하여 기온 변화에 따른 남한 전역에서의 곤줄박이 산란일 변화를 예측하는 것이므로, 모든 조사구에 대해 동일한 기간을 번식기 전 기간으로 가정하고 해당 기간의 기온자료를 이용하여 예측변수를 산출하였다. 이를 위해 모든 조사구의 평균 산란일 이전인 3월을 번식기 전 기간으로 가정하였으며, 2016년에 일부 조사구에서 3월 10일부터 기온 측정이 시작되었기 때문에, 3월 10일부터 3월 31일까지의 기온을 이용하여 예측변수를 산출하였다.

예측변수는 조사구 중심에 설치된 온습도기록계(Hobo U23 Pro v2 Temperature/relative humidity logger, Onset Computer Corporation, USA; 해상도: 0.02°C, 정확도:  $\pm 0.21^\circ\text{C}$ ; Onset Computer Corporation 2016)를 통해 1시간 간격으로 측정된 기온자료를 이용하여 산출하였다. 기온의 평균값, 극값(최고기온), 또는 기온의 변화정도 중 곤줄박이의 산란일에 대해 적합도가 가장 높은 변수를 예측변수로 이용하기 위하여, 첫째, 일평균기온의 평균(이하 평균기온; mean temperature), 둘째, 일최고기온의

평균(이하 최고기온; maximum temperature), 셋째, 기온 변화의 기울기 (temperature slope)를 산출하였다. 기온 변화의 기울기는 날짜와 일평균기온간의 선형회귀분석을 실시한 후, 회귀식의 기울기를 변수로 이용하였다. 조사구별 평균기온과 최고기온의 표준편차는  $\pm 2.46^{\circ}\text{C}$ ,  $\pm 2.89^{\circ}\text{C}$ 로 본 연구에 사용한 온습도기록계의 측정오차(정확도)보다 큰 것으로 확인되었다. 따라서 조사구간 3월 기온의 차이를 이용하여, 산란일 예측모형을 개발하는데 있어 온습도기록계의 측정오차가 산란일 예측결과에 유의미한 영향을 미치지 않을 것으로 가정하였다.

산란일 예측모형의 정확도 검증을 위해 기상청의 방재기상관측지점의 자동 기상관측장비를 통해 측정된 기온자료를 이용하여 2008 - 2015년 구례군 지리산 고도 300m, 900m 조사구에 대한 예측변수를 산출하였다. 고도 300m 조사구에 대해서는 약 300m 거리에 위치한 피아골 지점(위도: 35.27, 경도: 127.58, 고도 413m)의 기온자료와 고도 900m 조사구에 대해서는 약 800m 거리에 위치한 성삼재 지점(위도 35.31, 경도 127.51, 고도 1,089m)의 기온 자료를 이용하였다. 산란일 예측모형 개발에 사용된 온습도기록계의 기온자료는 1시간 단위로 측정되었기 때문에, 방재기상관측지점의 자료 중 시간 단위의 기온자료를 이용하여 예측변수를 산출하였다.



#### 4. 곤줄박이 산란일 예측모형 개발 및 검증

2016년부터 2018년도까지 12개 조사구에 대한 산란일 및 기온자료를 산란일 예측모형 개발을 위한 학습자료(training data)로 이용하였으며, 2008년부터 2015년까지 구례군 지리산 2개 조사구에 대한 산란일 및 기온자료를 산란일 예측모형의 정확도 검증을 위한 검증자료(test data)로 이용하였다.

지역별로 고도에 따라 설치한 12개 조사구에서 수집한 기온과 산란일 자료를 이용하여 기온을 예측변수로 하는 산란일 예측모형을 개발하기에 앞서, 실제 고도에 따라 기온 저하와 산란일 지연이 발생하는지 파악하고자 하였다. 이를 위해 선형혼합모형을 이용하여, 2016년부터 2018년까지의 3월(3월 10 - 31일)동안의 일평균기온의 평균, 일최대기온의 평균과 평균 산란일에 대해 고도를 고정효과로 설정하였다. 또한 기온 및 산란일에 대한 고도의 영향을 파악하는데 있어 지역(원주시 백운산, 구례군 지리산, 광양시 백운산) 간 서식지 환경 차이와 연도별 환경 변화의 영향을 제외하기 위하여 지역과 연도를 임의효과로 설정하였다.

산란일 예측모형 개발은 선형혼합모형을 통해 수행되었으며, 학습자료의 곤줄박이 산란일( $n=242$ )을 종속변수로 설정하였다. 예측변수의 적합도를 비교하고 최적 예측변수를 선정하기 위해, 각 예측변수를 고정효과로 하는 3개의 경쟁모형과 고정효과가 없는 기본모형을 만들고 정보 이론을 기반으로 한 모형 비교를 실시하였다. 또한 산란일과 예측변수간의 관계를 파악하는데 있어 동지별 산란일에 대한 조사구간 서식지 환경 차이와 연도별 환경 변화의 영향을 제외하기 위하여 경쟁모형과 기본 모형에 모두 연도와 조사구를 임의효과로 설정하였다. 모형 비교는 적은 표본 수에 대한 아카이케 정보

량 기준값(small sample size corrected Akaike information criterion; AICc)을 이용하였으며,  $\Delta AICc$ 가 2이하인 모형에 포함된 예측변수를 최적 예측변수로 선정하였다(Burnham and Anderson 2002). 아카이케 가중치(Akaike weight)를 통해 각 모형이 최적모형이 될 확률을 파악하였으며, 모형 비교의 불확실성을 제거하기 위해 선정된 최적모형을 이용하여 평균모형(averaged model)을 만들어 산란일 예측모형으로 사용하였다(Burnham and Anderson 2002).

산란일 예측모형을 검증하기 위해 구례군 지리산 고도 300m와 900m 조사구에서 수집된 검증자료(기온 및 산란일)를 이용하였다. 두 조사구에 대해 3월 기온은 각각 한 지점에서 측정되었기 때문에, 기온자료와 산란일 예측모형을 통해 연도(7년) 및 조사구(2개)별로 평균 산란일(예측 산란일)을 예측하였으며, 이를 인공새집 번식조사를 통해 파악한 연도 및 조사구별 평균 산란일(관찰 산란일)과 비교하였다( $n = 14$ ). 관찰 산란일과 예측 산란일간에 대해 상관분석을 실시하여 상관계수(Pearson's correlation coefficient)를 산출하고, 선형회귀분석을 실시하여 결정계수(coefficient of determination)와 잔차를 산출하였다. 또한 잔차를 이용하여 평균 제곱근 오차(root mean square error), 평균 편향 오차(mean bias error)를 산출하였다.

산란일 예측모형이 학습자료에 과적합(overfitting)되어있는지 파악하기 위해, 학습자료(2016 - 2018년 기온 및 산란일)의 기온자료와 산란일 예측모형을 이용하여 연도(3년) 및 조사구(12개)별 평균 산란일(예측 산란일)을 예측하였다( $n = 36$ ). 예측 산란일과 새집내부온도와 번식상황 분류모형 통해 파악한 연도 및 조사구별 평균 산란일(관찰 산란일)간 선형회귀분석을 통해 잔차를 산출하고, 이를 통해 평균 제곱근 오차와 평균 편향 오차를 산출하여 검증자료에 대한 오차와 비교하였다.

산란일 예측모형 개발 및 검증은 모두 R 3.5.1 프로그램(R core team 2018), lme4 패키지(Bates et al. 2015)와 MuMIn 패키지(Barton 2019)를 이용하여 수행되었다.

## 5. 곤줄박이 산란일 변화 예측

기후변화에 따른 산란일 변화를 예측하기 위하여, RCP 시나리오를 기반으로 하는 1km 해상도의 남산 상세 기후변화 시나리오(기상청)를 이용하였으며, 네 단계의 RCP 시나리오 중 RCP 8.5와 RCP 4.5 시나리오를 사용하였다. RCP 시나리오의 숫자는 온실가스 등에 의한 지구 단위면적당 에너지의 변화율을 의미하는 복사 강제력( $W/m^2$ )을 나타내는 숫자이다. RCP 8.5 시나리오(기준 시나리오; baseline scenario)는 온실가스 배출이 현재와 같은 수준으로 유지되는 시나리오로써 2100년의 복사 강제력과 온실가스 농도( $CO_2$  기준)는  $8.5W/m^2$ , 940ppm에 도달할 것으로 예측되었다(Riahi et al. 2011). RCP 4.5 시나리오(완화 시나리오; intermediate mitigation scenario)의 경우 기후변화 완화 정책이 상당히 실현된 시나리오로, 2100년의 복사 강제력과 온실가스 농도는  $4.5 W/m^2$ , 540ppm으로 예측되었다(Smith and Wigley 2006, Clarke et al. 2007, Wise et al. 2009).

기후변화 시나리오는 2001년부터 2100년까지의 일평균기온 및 일최고기온을 제공하며, 번식기 전 기간(3월 10 - 31일)동안의 기온자료를 이용하여 연도 및 격자별로 모형 비교를 통해 선정된 예측변수를 산출하였다. 예측변수를 산란일 예측모형에 입력하여 2011 - 2020년(2010년대), 2041 - 2050년(2040년대), 2071 - 2080년(2080년대), 2091 - 2100년(2090년대)에 대한 연도별 산란일을 예측하고, 이를 이용하여 10년 단위의 평균 산란일을 예측하였다. 현재까지 곤줄박이 산란일에 대한 전국 자료가 없기 때문에, 현재와 미래 산란일의 차이를 비교하기 위해 2010년대의 산란일을 현재의 산란일로 가정하고 미래 시간대와의 차이를 산출하였다. 위 분석은 모두 R 3.5.1

프로그램(R core team 2018), raster 패키지(Hijmans 2019), rgdal 패키지 (Bivand et al. 2019)를 통해 수행되었다.

### Ⅲ. 연구 결과

#### 1. 고도별 3월 기온 및 산란일

3월 10일부터 3월 31일까지의 일평균기온의 평균은 고도가 100m 상승할수록  $0.53 \pm 0.12^{\circ}\text{C}$ 씩 감소하는 것으로 나타났다( $df = 10.00$ ,  $t = -4.45$ ,  $p = 0.001$ ; Fig. 4-1). 또한 일최고기온의 평균은 고도가 100m 상승할수록  $0.69 \pm 0.12^{\circ}\text{C}$ 씩 감소하는 것으로 확인되었다( $df = 10.00$ ,  $t = -5.57$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 4-1). 또한 도표(Fig. 4-1)를 통해 지역별(원주시 백운산, 구례군 지리산, 광양시 백운산) 고도 상승에 따른 일평균기온의 평균과 일최고기온의 평균의 변화를 확인한 결과, 지역별 고도에 따른 기온 변화 경향은 유사한 것으로 확인되었다(Fig. 4-1).

고도 상승에 따른 곤줄박이 산란일의 변화를 파악한 결과, 곤줄박이 산란일은 고도가 100m 상승할수록  $1.31 \pm 0.49$ 일씩 앞당겨지는 것으로 확인되었다( $df = 10.00$ ,  $t = 2.70$ ,  $p = 0.022$ ; Fig. 4-2). 그러나 지역별 고도 상승에 따른 산란일 변화를 도표(Fig. 4-2)를 통해서 확인한 결과, 구례군 지리산과 광양시 백운산의 경우 고도 상승에 따른 산란일 변화 경향이 유사하였으나, 원주시 백운산의 경우, 고도에 따른 산란일 지연 경향이 뚜렷하지 않은 것으로 나타났다(Fig. 4-2). 원주시 백운산 지역의 연도 및 조사구별 평균 산란일을 확인한 결과, 2016년과 2017년의 경우 고도 600m와 800m에 위치한 조사구의 평균 산란일이 고도 200m에 비해 늦었으나, 2018년의 경우 고도 200m 조사구의 산란일이 가장 늦었던 것으로 확인되었다(Fig. 4-3).

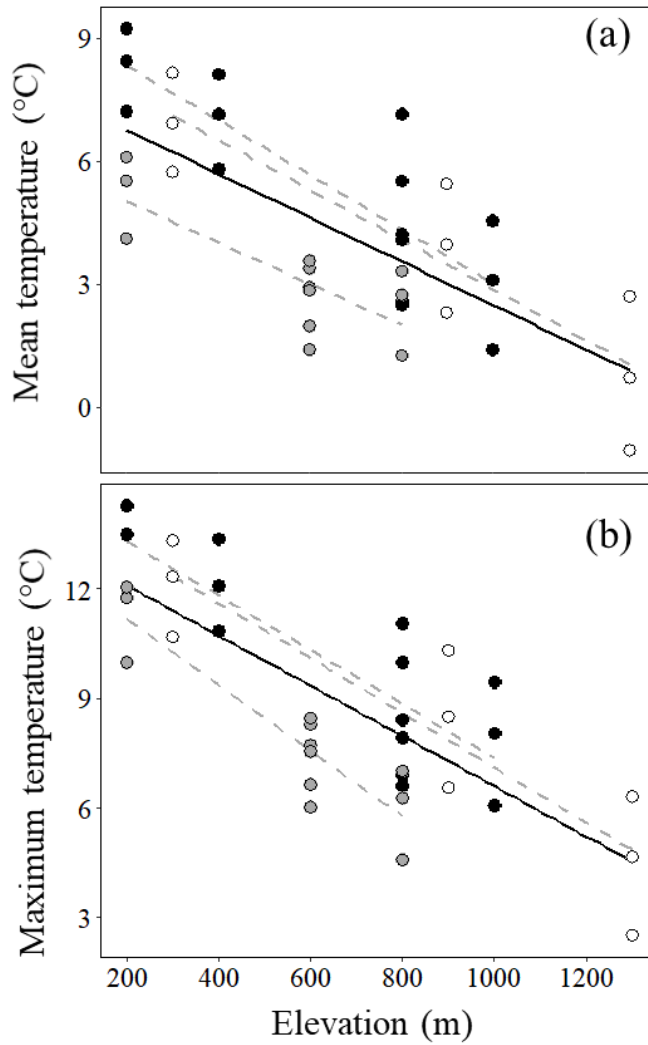


Fig. 4-1 Relationship between the (a) mean and (b) maximum temperatures from 10 to 31 March, and the elevation at Mt. Baegun in Wonju (grey circles), Mt. Jiri in Gurye (open circles), and Mt. Baekwoon in Gwangyang (filled circles). The grey dashed line and black solid line represent the regression lines for each study region and all study plots, respectively.

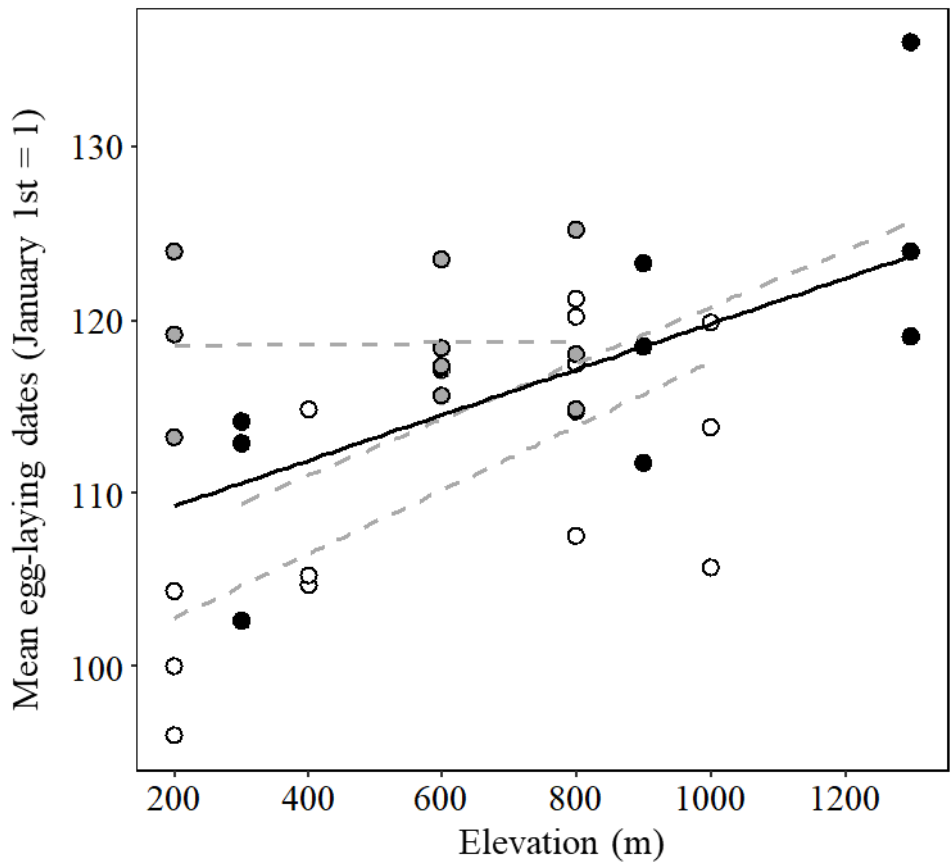


Fig. 4-2 Relationship between the mean egg-laying dates of Varied Tits and the elevation at Mt. Baegun in Wonju (grey circles), Mt. Jiri in Gurye (open circles), and Mt. Baekwoon in Gwangyang (filled circles). The grey dashed line and black solid line represent the regression lines for each study region and all study plots, respectively.



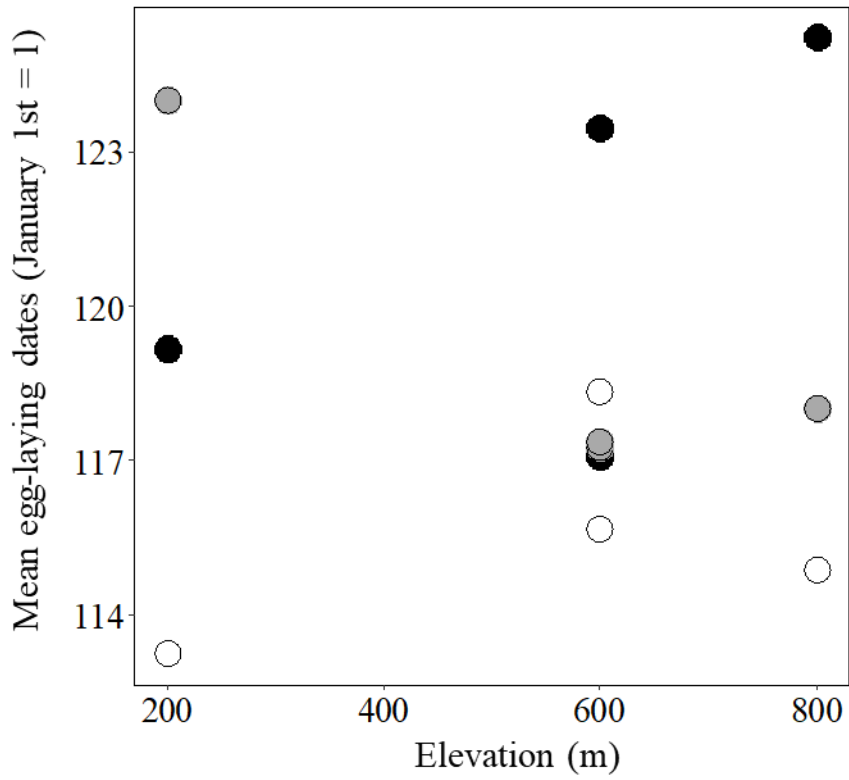


Fig. 4-3 Mean egg-laying dates of Varied Tits at Mt. Baegun in Wonju in 2016 (filled circles), 2017 (open circles), and 2018 (grey circles).

## 2. 곤줄박이 산란일 예측모형 개발

곤줄박이 산란일 예측모형 개발을 위해 모형 비교를 실시한 결과, 평균 기온을 고정효과로 가지는 모형의  $\Delta AICc$ 가 가장 낮았으며, 해당 모형이 산란일에 대한 최적모형이 될 확률은 73%로 확인되었다. 평균기온 모형에 대한 분석결과, 평균기온이 1°C 상승함에 따라 산란일이 2.42일씩 앞당겨지는 것으로 나타났다(Table 4-1, Fig. 4-4). 두번째로는 최고기온을 고정효과로 가지는 모형의  $\Delta AICc$ 가 가장 낮았으며, 최적모형이 될 확률은 37%로 확인되었다. 최고기온 모형에 따르면, 최고기온이 1°C 상승할 경우 산란일은 1.95일 빨라지는 것으로 나타났다 (Table 4-1, Fig. 4-4). 나머지 두 모형은  $\Delta AICc$ 가 2 이상으로 나타나 이후 분석에서 제외하였다.

평균기온 및 최고기온 모형을 이용하여 산란일 예측모형을 개발한 결과, 곤줄박이의 산란일은 평균기온과 최고기온이 상승할수록 1.76, 0.53일씩 앞당겨지는 것으로 확인되었다(Table 4-2).

Table 4-1 Results of model comparison based on AICc and effect size at 95 % confidence interval (CI) of the fixed effect of each candidate model. All candidate models included year and site as random effects. The two compatible best models with  $\Delta AICc < 2.0$  in bold were averaged.

Variable	Effect size (95% CI)	AICc	$\Delta AICc$	Weight
<b>Mean temperature</b>	<b>-2.42 (-3.29 – -1.54)</b>	<b>1728.2</b>	<b>0.00</b>	<b>0.73</b>
<b>Maximum temperature</b>	<b>-1.95 (-2.71 – -1.18)</b>	<b>1730.1</b>	<b>1.94</b>	<b>0.27</b>
Null	-	1745.8	17.59	0.00
Slope	2.72 (111.55 – 120.19)	1747.7	19.50	0.00

Table 4-2 Model-averaged effect size, standard error (SE), and 95% confidence intervals (CI) for temperature variables affecting the egg-laying dates of Varied Tits.

Variable	Effect size $\pm$ SE	95% CI
Intercept	127.96 $\pm$ 3.98	120.15 – 135.76
Mean temperature	-1.76 $\pm$ 1.13	-3.97 – 0.46
Maximum temperature	-0.53 $\pm$ 0.89	-2.27 – 1.20

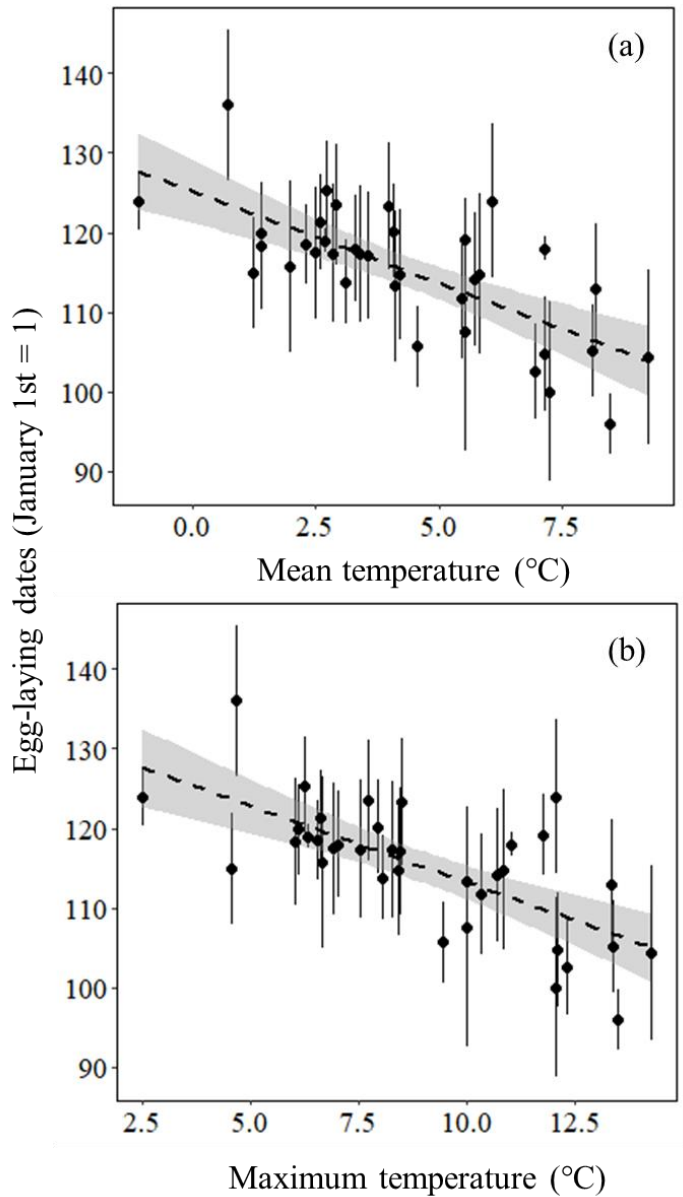


Fig. 4-4 Relationship between the (a) mean and (b) max temperature from 10 to 31 March, and the egg-laying dates of Varied Tits. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

### 3. 곤줄박이 산란일 예측모형 검증

2006년부터 2015년까지 구례군 지리산 고도 300m, 900m 조사구에서 인공새집 번식조사를 통해 확인된 평균 산란일(관찰 산란일)과 산란일 예측모형을 통해 예측된 평균 산란일(예측 산란일)을 비교한 결과, 모형의 평균 편향 오차는 0.64일, 평균 제공근 오차는 5.21일로 확인되었다. 상관계수는 0.80으로 나타나 관찰 산란일과 예측 산란일간의 강한 양의 상관관계가 있는 것으로 나타났으며, 결정계수는 0.65로 확인되었다(Fig. 4-5). 학습자료에 대한 평균 편향 오차와 평균 제공근 오차는 각각 5.60일, 0.35일로 확인되어 검증자료에 대한 오차와 유사한 것으로 나타났다.

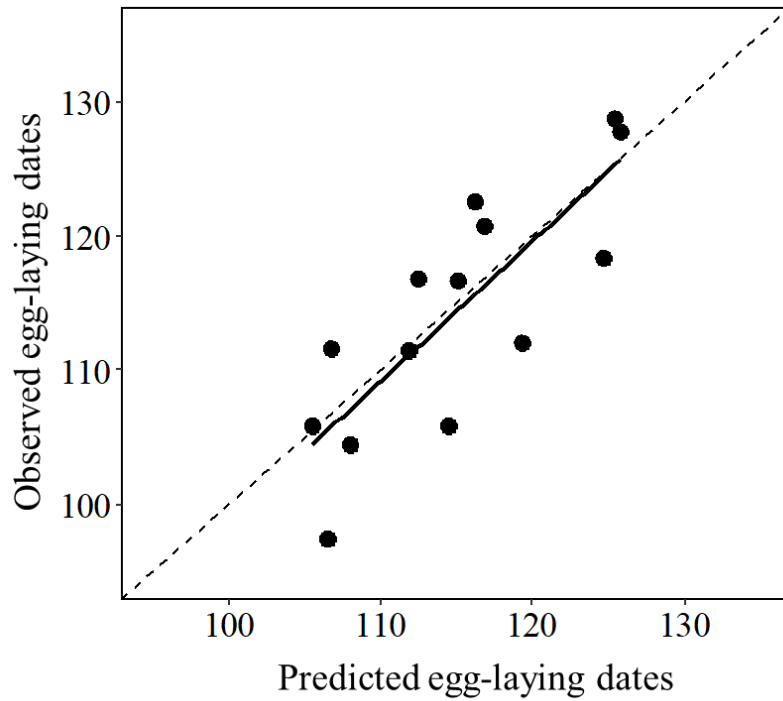


Fig. 4-5 Comparison between the observed and predicted egg-laying dates (January 1st = 1) of Varied Tits at 300m and 900m on Mt. Jiri from 2008 to 2015 based on the final averaged model. The solid line represents a regression line between the predicted and observed egg-laying dates, and the dashed diagonal line indicates a 1:1 relationship.

#### 4. 기후변화에 따른 산란일 변화 예측

기후변화 시나리오에 따른 산란일 예측 결과, 산란일은 두 시나리오에서 모두 앞당겨지지만, 기준 시나리오 하에서 더욱 빠르게 앞당겨지는 것으로 나타났다(Fig. 4-6). 시간대별로 시나리오간 산란일 차이를 산출한 결과, 기준 시나리오에서의 산란일이 완화 시나리오에 비해 2040년대  $1.83 \pm 0.29$ 일, 2070년대  $4.26 \pm 0.33$ 일, 2090년대  $6.65 \pm 0.49$ 일씩 빠른 것으로 나타나, 시간에 따라 시나리오간 산란일 차이가 증가하는 것으로 나타났다(Table 4-3, Fig. 4-6).

기준 시나리오 하에서 곤줄박이의 산란일이 현재의 산란일(2010년대 예측 산란일)에 비해 얼마나 빨라지는지 파악하기 위해, 현재와 각 시대 간의 차이를 산출하였다. 그 결과, 2040년대와는  $3.27 \pm 0.28$ 일, 2070년대와는  $8.65 \pm 0.44$ 일, 2090년대와는  $10.63 \pm 0.67$ 일 차이가 나타나는 것으로 확인되었다. 2090년대에 곤줄박이의 산란일은 남한의 83.58%에서 현재보다 10일 이상 앞당겨지는 것으로 나타났으며, 특히 남한내 고위도 및 고지대 지역에서 산란일이 더욱 빨리 앞당겨질 것으로 예측되었다(Fig. 4-7).

완화 시나리오의 경우, 2040년대까지는 현재의 산란일과 큰 차이를 보이지 않았다. 또한 남한의 27.14%에서는 현재에 비해 산란일이 평균  $0.33 \pm 0.33$ 일 빨라지지만, 나머지 지역은 현재와 동일하거나 더 느릴 것으로 나타났다( $-0.32 \pm 0.23$ 일). 2070년대와 2090년대에서 가장 산란일이 빠른 격자에서는 산란일이 현재에 비해 3.70일, 3.77일이 앞당겨질 것으로 예측되었다. 그러나 남한 전지역에 대해 현재와의 산란일 차이를 비교한 결과, 2070년대의 경우 평균  $2.80 \pm 0.17$ 일, 2090년대는  $2.39 \pm 0.39$ 일로 나타나, 전국규



모에서는 2090년대보다 2070년의 산란일이 현재보다 더 빠른 것으로 예측 되었다(Fig. 4-7).

Table 4-3 Predicted egg-laying dates (mean  $\pm$  standard deviation; January 1st = 1) of Varied Tits in South Korea.

Scenario	Egg-laying dates			
	2011 – 2020	2041 – 2050	2071 – 2080	2091 – 2100
Baseline scenario without mitigation	110.68 $\pm$ 4.56	107.41 $\pm$ 4.60	102.03 $\pm$ 4.38	100.05 $\pm$ 4.22
Intermediate mitigation scenario	109.09 $\pm$ 4.35	109.23 $\pm$ 4.56	106.29 $\pm$ 4.36	106.70 $\pm$ 4.51

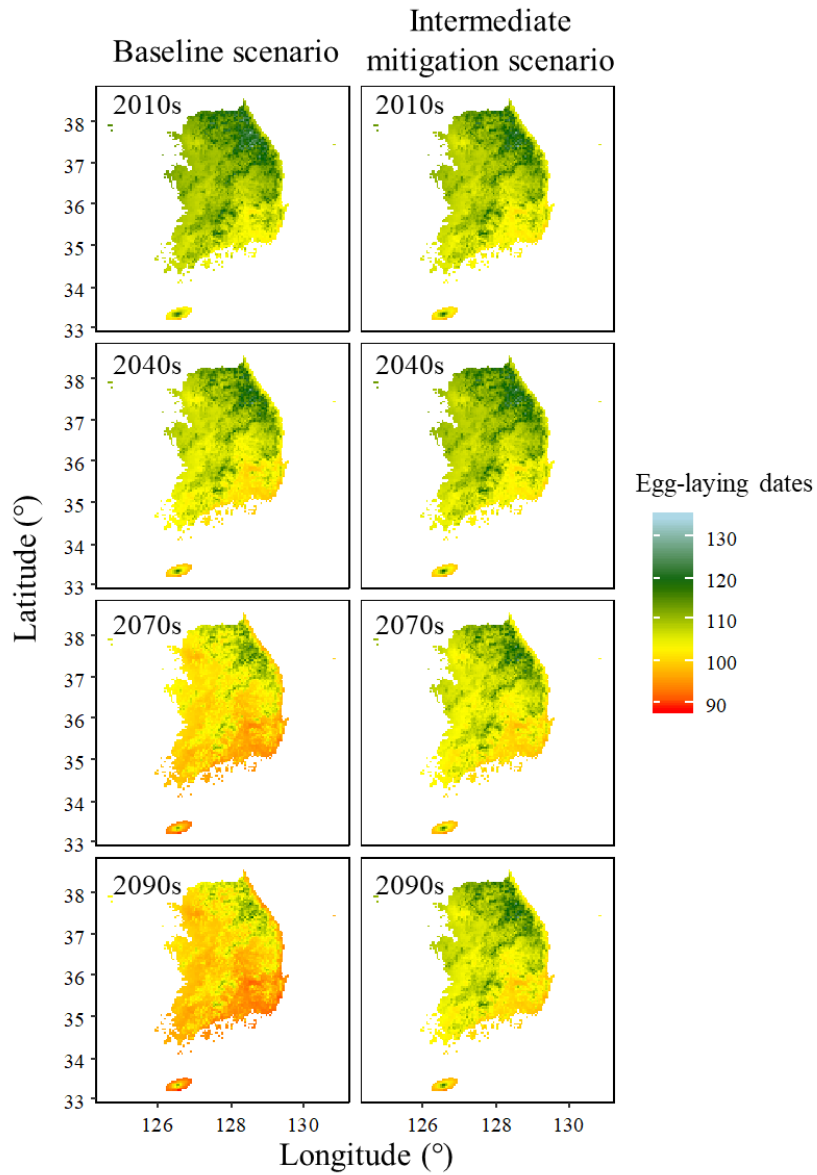


Fig. 4-6 Predicted egg-laying dates (January 1st = 1) of Varied Tits in South Korea under future climate conditions projected under a baseline scenario (RCP 8.5; left panels) and an intermediate mitigation scenario (RCP 4.5; right panels).

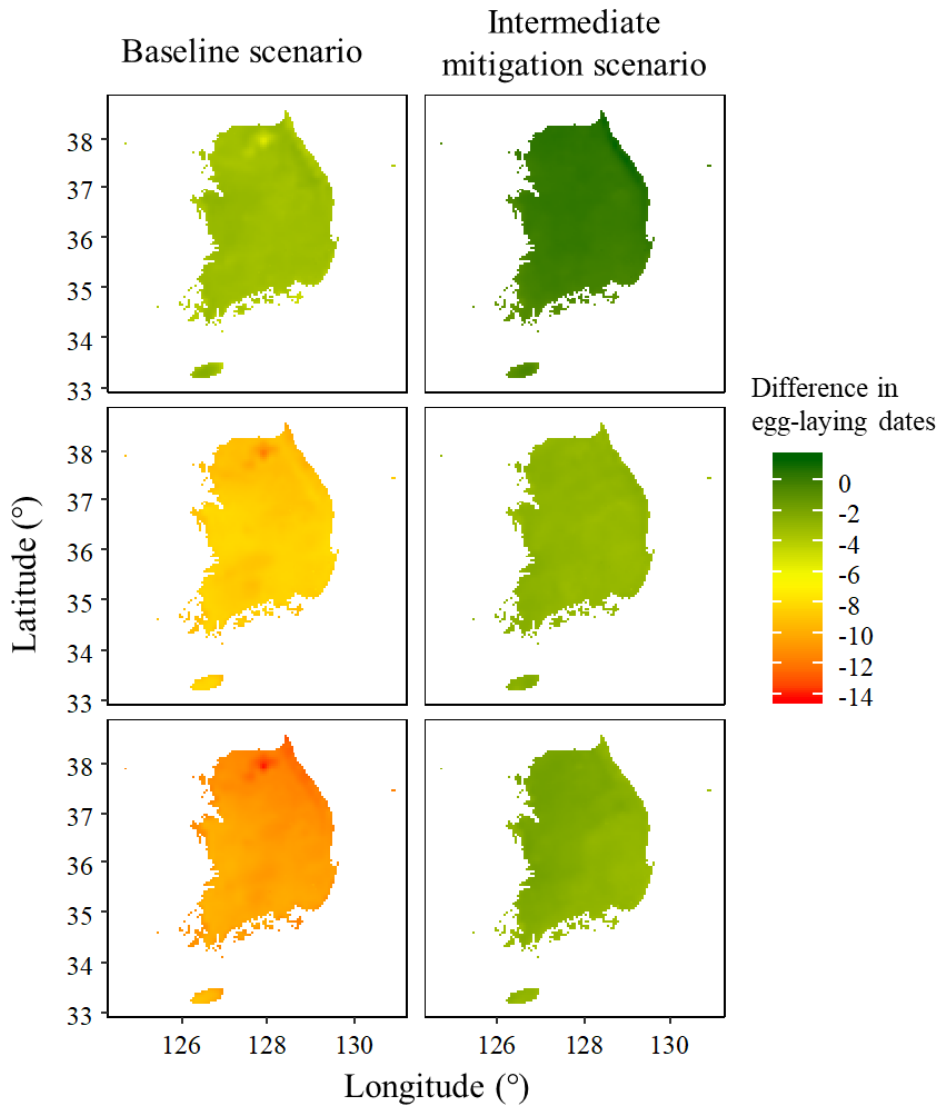


Fig. 4-7 Predicted egg-laying dates of Varied Tits in South Korea in the 2040s, 2070s, and 2090s compared with present dates under future climate conditions projected by a baseline scenario (RCP 8.5; left panels) and an intermediate mitigation scenario (RCP 4.5; right panels).

## IV. 고찰

본 연구는 고도 상승에 따른 기온과 생물계절성의 변화를 이용하여 곤줄박이에 대한 산란일 예측모형을 개발하고, 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화를 예측하기 위해, 원주시 백운산, 구례군 지리산, 광양시 백운산에서 고도별 기온 및 곤줄박이 산란일 자료를 수집하였다. 연구 결과, 고도 상승에 따른 3월 평균기온과 최고기온의 저하는 고도 100m 당 평균  $0.53^{\circ}\text{C}$ ,  $0.69^{\circ}\text{C}$ 로 추정되어 표준단열감률(standard adiabatic lapse rate;  $0.65^{\circ}\text{C}/100\text{m}$ )과 유사한 것으로 나타났다. 곤줄박이의 산란일은 고도 상승에 따라서 1.31 일씩 지연되는 것으로 확인되었으며, 이는 기존 고도 상승에 따른 조류 생물계절성 지연을 확인한 기존 연구 결과와 유사한 결과이다(Lee et al. 2011).

그러나 고도 상승에 따른 산란일 변화를 분석한 결과, 고도가 높아질수록 산란일이 지연되는 것으로 나타난 구례군 지리산과 광양시 백운산과 달리, 원주시 백운산에서는 고도 상승에 따른 산란일 변화 경향이 연도간 다른 것으로 확인되었다. 특히 2018년 원주시 백운산의 경우, 고도 200m 조사구의 산란일이 고도 600m와 800m에 위치한 세 조사구의 산란일보다 느린 것으로 확인되었다. 본 연구가 수행된 12개 조사구는 모두 참나무류가 우점하는 낙엽활엽수림이며, 따라서 지역 및 연도간 고도에 따른 산란일 변화 경향의 차이는 서식 환경보다는 다른 요인과 관련이 있을 것으로 생각된다. 본 연구에서 1차 번식동지만을 분석에 이용하기 위해 번식시기를 1차와 2차로 구분하는데 있어, 개체구분 없이 특정 날짜(연도 및 조사구별 첫 산란일 이후 30일 이전)를 기준으로 사용하였다. 따라서 만약 번식기 초반에 번식 실패율이 높아 2차 번식을 시도하는 동지가 많았을 경우, 2차 번식동지도 1차 번식동지로 분류되어 조사구의 평균 산란일이 지연되었을 가능성이 있다고 생각된다.

곤줄박이의 산란일은 3월 10일부터 3월 31일까지의 평균기온과 최고기온이 상승함에 따라 빨라지는 것으로 확인되었다. 이는 여러 온대지역에서 최근 수십년 간의 봄철 기온 상승으로 인해 조류의 산란일이 앞당겨졌다는 기존 연구와 일치하는 결과이다(Crick and Sparks 1999, Dunn and Winkler 1999, Both et al. 2004). 평균기온 모형과 최고기온 모형을 이용하여 개발한 산란일 예측모형에 대해 정확도 검증을 실시한 결과, 2008 - 2015년 지리산 두 조사구에 대한 예측 산란일과 관찰 산란일은 강한 상관관계를 나타내는 것으로 확인되었다. 따라서 3월 기온을 이용한 산란일 예측모형이 독립적인 시간대에 대한 산란일 변화를 예측하는데 있어 상당히 높은 정확도를 가지는 것으로 판단된다. 또한 검증자료와 학습자료에 대한 평균 제공근 오차와 평균 편향 오차가 유사하게 나타났으며, 이는 산란일 예측모형이 학습자료에 과적합되어 있지 않다는 것을 의미한다. 그러나 기존 연구 결과, 서식지 식생 및 활엽수림과 상록수림간 곤충 먹이원 발생양상의 차이에 따라 기후변화에 대한 박새류 번식시기의 변화 정도가 다른 것으로 확인되었다(Porlier et al. 2012). 본 연구는 낙엽활엽수림에서만 곤줄박이 산란일을 파악했기 때문에, 다른 서식지를 포함하는 넓은 지역적 규모에 대한 산란일 예측은 보다 낮은 정확도를 가질 것으로 생각된다. 따라서 향후 산란일 예측모형의 정확도를 높이기 위해서는 여러 서식지 환경에서 산란일을 파악하여, 산란일에 대한 서식 환경의 영향을 포함하는 예측모형 개발이 필요하다고 생각된다.

기후변화 시나리오를 이용한 산란일 예측 결과, 두 시나리오에서 모두 산란일이 앞당겨질 것으로 예측되었다. 그러나 기준 시나리오에서 산란일은 보다 더 많이 앞당겨지며, 시간이 지남에 따라 완화 시나리오와의 격차가 증가하는 것으로 확인되었다. 완화 시나리오에서 산란일은 최대 4일정도 빨라질 것으로 나타났으며, 21세기 중반부터 후반까지는 산란일의 변화가 거의 없

는 것으로 확인되었다. 반면 기준 시나리오 하에서 산란일은 지속적으로 빨라져, 21세기 후반에는 남한 대부분의 지역에서 10일 이상 빨라질 것으로 예측되었으며, 특히 고위도 및 고지대에서 산란일 변화가 더욱 큰 것으로 확인되었다. 이는 최근 수십년 동안 전세계적으로 위도 및 고도가 높아질수록 기온이 빠르게 상승하고 있으며, 미래에도 비슷한 경향이 나타날 것이라고 예측된 것과 유사한 결과이다 (Wang et al. 2014, Pepin et al. 2015).

박새에 대한 기존 연구 결과, 기온 상승에 따라 조류의 산란일이 앞당겨져도, 나비목 유충의 부화시기가 빨라지는 동시에 성장속도가 증가하여, 산란일에 비해 나비목 유충의 최대 발생시기의 변화속도가 더 빠를 수 있음을 보여주었다(Buse et al. 1999). 또한 박새, Blue Tit, Pied Flycatcher의 경우 기온이 높은 해일 수록 나비목 유충과의 생물계절성 불일치가 증가하는 것으로 보고되었다(Burgess et al. 2018). 이는 기온 상승 속도가 빠를수록 생물계절성 불일치가 발생할 가능성이 높다는 것을 의미하며, 따라서 기준 시나리오와 같이 온실가스 농도가 지속적으로 증가한다면 기온 상승에 따라 생물계절성 불일치가 발생할 가능성이 높아지며, 특히 고위도 및 고지대의 개체군이 이러한 기후변화의 영향에 더욱 취약할 것으로 생각된다. 그러나 아직까지 곤충박이를 포함한 국내 산림성 조류에 대해 기온 변화가 곤충 먹이원과의 상호작용에 미치는 영향에 대한 연구는 거의 이뤄지지 않은 상황이다. 따라서 앞으로의 기후변화가 곤충박이와 먹이원간 생물계절성 일치도에 영향을 미치는지 파악하기 위해서는 나비목 유충 생물계절성에 대한 기온 변화의 영향 파악 및 예측이 함께 수행되어야 할 것이다.

완화 시나리오에 따르면 지구평균기온은 21세기 중반까지 상승하다가 안정화될 것으로 예측되었다(Knutti and Sedláček 2013). 그러나 기준 시나리오의 경우, 지구평균기온은 21세기 말과 그 이후까지 지속적으로 상승할 것으로 예측되었다(Riahi et al. 2011, Knutti and Sedláček 2013). 이는

온실가스의 배출 저감이 이뤄지지 않는다면 기온 상승에 맞춰 조류의 산란일은 지속적으로 앞당겨져야 한다는 것을 의미한다. 조류의 번식시기는 일차적으로 연간 변이가 없는 광주기에 따른 성호르몬 분비와 생식선(gonad) 발달에 의해 결정되는 것으로 알려져 있다(Dawson et al. 2001, Sharp 2005). 따라서 지속적인 기온 상승이 발생하더라도, 광주기에 의한 생리적인 변화가 발생하지 않는다면 곤줄박이가 기온 상승에 따라 산란일을 충분히 앞당기지 못할 가능성이 있다고 생각된다. 또한 기온이 조류의 열적 한계(thermal tolerance) 이상으로 상승하게 된다면, 이는 조류의 대사율과 에너지 소비에도 영향을 미치며, 다른 생태적 특징에도 영향을 미칠 것으로 예상된다(Jiguet et al. 2006, Khaliq et al. 2014). 여러 기존 연구에서 기후변화에 의한 온난화로 인해, 조류의 분포가 기온이 낮은 고위도 및 고지대로 옮겨가고 있으며, 이에 따라 고지대에 서식하는 조류의 분포가 심각하게 줄어들고 있음을 보고하였다(Hitch and Leberg 2007, Sekercioglu et al. 2008). 그러나 자연적 변동을 초과하는 기온 상승에 대한 조류의 반응을 예측하기 위한 기초적인 정보는 부족하며, 이를 위해서는 열적 한계 및 번식시기 조절 기작 등 조류의 생리적 특성에 대한 이해가 필요하다고 생각된다.

본 연구 결과, 곤줄박이의 산란일은 온실가스 배출 감축정도에 상관없이 2000년대 중반까지는 지속적으로 앞당겨지는 것으로 확인되었다. 따라서 기후변화 완화 노력을 통해 온실가스 배출 속도가 감소하더라도 주요 먹이원인 나비목 유충과 곤줄박이간 상호작용에 미치는 기후변화의 영향 파악이 필요할 것으로 판단된다. 또한 현재 수준의 온실가스 배출이 지속될 경우, 완화 시나리오에 비해 곤줄박이 생물계절성에 대한 기후변화의 영향이 심화될 것이며, 특히 고위도 및 고지대의 산란일 변화가 클 것으로 예측되었다. 따라서 산림성 조류에 대한 기후변화 영향을 완화하기 위한 기후변화 완화 정



책 시행과 함께 고위도 및 고지대 조류 개체군을 우선순위로 하는 취약성 파악 및 보전 및 관리계획 수립이 이뤄져야 할 것이다.

한글서체

## 제 5장 곤줄박이와 떡이원의 번식기 생물계절성 불일치

## I. 서론

번식기 먹이원의 가용도는 조류의 번식을 제한하는 요인으로 작용하며, 따라서 번식시기를 먹이원의 가용도가 풍부한 시기에 일치시키는 것은 개체의 적응도에 결정적인 역할을 하는 것으로 알려져 있다(Drent and Daan 1980, Martin 1987). 최근 급격한 기후변화로 인해 전 영양단계에 걸쳐 생물계절성이 변화하고 있을 뿐 아니라, 영양단계간 생물계절성 변화정도의 차이로 인해 먹이원과 포식자간 생물계절성의 불일치가 발생하고 있는 것으로 확인되었다(Thackeray et al. 2016, Renner and Zohner 2018). 온대지역에 번식하는 산림성 조류에 있어, 유조의 주요 먹이원인 나비목 유충의 가용도는 수목의 개엽이후 일시적으로 증가했다가 감소하기 때문에, 유조의 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기가 일치하는 것이 유조의 성장과 생존에 중요하다(Dias and Blondel 1996, Visser et al. 2006, Reed et al. 2013). 따라서 기후변화로 인해 나비목 유충 먹이원과 산림성 조류간의 생물계절성 불일치가 발생한다면 개체의 적응도와 개체군 동태에 부정적인 영향을 미칠 것으로 예상되고 있으며, 이에 따라 기온 변화에 의한 산림성 조류와 먹이원간 생물계절성 일치도의 변화와 생물계절성 불일치가 조류의 번식에 미치는 영향 파악에 대한 필요성이 증가하고 있다(Visser and Both 2005).

개체군 내에서 산림성 조류와 나비목 유충간 생물계절성 일치도에 따른 번식지표의 차이를 파악하는 것은 생물계절성 불일치가 조류 번식에 미치는 영향을 예측하기 위한 정보를 제공한다(Thomas 2001, Veen et al. 2010, Samplonius et al. 2016). 기존 연구 결과, 시간에 따른 나비목 유충 가용도의 변화가 뚜렷한 낙엽활엽수림에서는 유조의 최대 성장시기와 나비목 유충

의 최대 발생시기 간의 불일치가 증가할수록 성조의 먹이 탐색시간이 증가하며, 유조에 급이되는 나비목 유충의 생물량이 감소하는 것으로 확인되었다(Naef-Daenzer 1994, Naef-Daenzer and Keller 1999). 이는 결과적으로 유조의 성장에 부정적인 영향을 미쳐 불일치가 큰 등지일수록 유조의 이소 전 건강도 또는 번식성공률이 감소하는 것으로 확인되었다(Naef-Daenzer 1994, Dias and Blondel 1996, Naef-Daenzer and Keller 1999, Burger et al. 2012). 또한 생물계절성의 불일치가 큰 등지일수록 나비목 유충 대신 파리목 및 나비목의 번데기를 급이하는 것이 확인되었으나, 이러한 대체 먹이원의 비율이 증가할수록 유조의 이소 전 건강도가 감소하여, 나비목 유충이 유조에 있어 중요한 먹이원인 것으로 확인되었다(García-Navas and Sanz 2011, Samplonius et al. 2016).

그러나 생물계절성의 불일치가 산림성 조류의 번식에 미치는 영향은 서식 환경간 나비목 유충 발생양상의 차이에 따라 다른 것으로 보고되었다(Veen et al. 2010, Burger et al. 2012, Shiao et al. 2015). 낙엽활엽수림과 달리 나비목 유충 가용도의 시간적 변이가 적은 침엽수림에서는 조류의 번식시기가 번식결과에 영향을 미치지 않는 것으로 확인되었다(Veen et al. 2010, Burger et al. 2012). 또한 Shiao et al. (2015)의 연구에서 침엽수림과 활엽수림간 나비목 유충 발생양상과 Green-backed Tit(*Parus monticolus*) 유조의 이소 전 건강도를 비교한 결과, 활엽수림에서만 생물계절성 일치도에 따른 유조의 이소 전 건강도 차이가 확인되었으며, 활엽수림의 생물계절성 일치도가 높은 등지의 유조가 침엽수림에서 번식한 등지의 유조보다 건강한 것으로 확인되었다.

산림생태계에서 고도 상승에 따른 기온 저하는 생물의 형태 및 생물계절성과 같은 생활사적 특성에 영향을 미친다(Hopkins 1920, Boyce 1979). 특히 온대와 같이 계절성이 큰 지역에서는, 고도가 상승함에 따라 곤충의 크기가 감소하는 것으로 보고되었다(Boyce 1979, Chown and Klok 2003).

Smith et al. (2011)의 연구에서 낙엽활엽수림을 대상으로 위도에 따른 나비목 유충 발생양상의 변화를 파악한 결과, 위도가 내려갈수록 나비목 유충의 최대 발생량은 증가하며, 유충 발생량이 보다 짧은 시간동안 증가했다가 감소하여 최대 발생기간이 단축되는 것으로 확인되었다. 이러한 위도에 따른 나비목 유충 발생양상의 변화는 고도 구배에 따라서도 유사하게 나타날 것으로 예측되며, 나비목 유충과 산림성 조류간 상호작용에도 영향을 미칠 수 있을 것으로 판단된다. 그러나 낙엽활엽수림 내에서 지리적 환경 변화에 따른 나비목 유충 발생양상의 차이가 조류 번식에 미치는 영향에 대한 연구는 부족한 상황이다.

미래 기후변화에 따라 곤충 먹이원의 발생시기는 앞당겨질 것으로 예상되며, 각 종의 분포는 현재보다 고위도 및 고지대로 이동할 것으로 예상되고 있다(Harrington et al. 2001, Illán et al. 2012). 그러나 풍부도의 경우, 분류군 및 종에 따라 기후변화에 대해 다르게 반응하며, 다른 종과의 상호작용 등 다양한 요인에 영향을 받기 때문에 이에 대한 정확한 예측은 어려운 상황이다(Harrington et al. 2001). 따라서 곤충 먹이원의 발생양상이 다른 지역에서 조류 번식에 대한 생물계절성의 불일치의 영향을 파악하는 것은 나비목 군집 풍부도 변화에 대한 다양한 시나리오 하에서 생물계절성 불일치가 조류 번식에 미치는 영향을 예측하기 위한 기초 자료를 제공할 것으로 판단된다. 또한 고도에 따른 기온 변화에 대한 나비목 유충과 산림성 조류의 생물계절성 일치도의 변화를 파악하는 것은 기후변화로 인한 생물계절성 일치도의 변화를 예측하기 위한 정보를 제공할 수 있을 것으로 판단된다.

본 연구는 곤줄박이를 대상으로 고도별 나비목 유충의 발생양상, 곤줄박이 유충의 최대 성장시기, 생물계절성 일치도를 파악하고, 생물계절성 불일치가 조류 번식에 미치는 영향이 고도별 나비목 유충 발생양상에 따라 달라지는지 파악하고자 하였다. 이에 대해 고도 상승에 따른 기온 저하로 인해 나비목 유충의 최대 발생시기가 지연되고, 최대 발생량은 감소하며, 최대 발생

기간은 길어질 것으로 예상하였으며, 유조의 최대 성장시기는 유충 최대 발생시기에 맞춰 지연될 것으로 예상하였다. 생물계절성 불일치가 곤충박이 번식에 미치는 영향의 경우, 유충 최대 발생시기와 유조 최대 성장시기간의 차이가 증가할수록, 유조 먹이원 비율 중 나비목 유충 비율이 감소하며, 유조의 이소 전 건강도가 저하될 것으로 예상하였으며, 유조의 이소 전 건강도는 유조의 먹이원 비율 중 나비목 유충의 비율이 높을수록 증가할 것으로 예측하였다. 또한 고도가 상승할수록 먹이원의 최대 발생기간이 증가함에 따라, 생물계절성 일치도에 따른 유조 먹이원 중 나비목 유충의 비율과 이소 전 건강도의 차이는 나비목 유충 가용도의 변화가 큰 저지대에서 고지대에 비해 더욱 뚜렷하게 나타날 것으로 예상하였다.

## II. 연구 방법

### 1. 연구 기간 및 대상지

본 연구는 곤줄박이를 대상으로 2016년, 2017년 3월부터 7월까지 2회의 번식기동안 전라남도 광양시 백운산 지역의 5개 조사구에서 수행되었다. 각 조사구는 고도 200m, 400m, 800m, 1,000m에 위치하며, 고도 800m에는 2개의 조사구(이하 800m-1, 800m-2)를 설치하였다.

## 2. 나비목 유충의 발생양상

나비목 유충의 분변 무게는 유충의 생물량을 간접적으로 파악하기 위한 지표로서 사용되고 있다(van Noordwijk et al. 1995, Visser et al. 2006, Hinks et al. 2015). 따라서 나비목 유충 분변을 반복적으로 수집하여, 곤충 박이 번식기동안 시간에 따른 나비목 유충 가용도의 변화를 파악하고, 이를 통해 최대 발생시기, 최대 발생량, 최대 발생기간을 파악하고자 하였다.

나비목 유충 분변 조사를 위해 지름 50cm의 분변 트랩 8개를 격자형태로 설치했으며, 분변 트랩 반경 5m주변의 상층 및 중층 식생을 조사하였다. 고도 200m 조사구의 상층 식생은 굴참나무와 쇠물푸레나무가 우점하여, 중층에는 철쭉이 우점하는 것으로 확인되었다. 고도 400m 조사구의 상층 식생은 굴참나무와 졸참나무가 우점하며, 중층 식생은 때죽나무, 개서어나무, 비목이 우점하는 것으로 확인되었다. 고도 800m-1 조사구의 상층식생은 신갈나무와 물푸레나무가, 중층 식생은 철쭉이 우점하였으며, 고도 800m-2 조사구의 상층 식생은 개서어나무와 졸참나무가 우점하며, 중층 식생은 비목이 우점하는 것으로 확인되었다. 고도 1,000m의 상층 식생은 신갈나무가 우점하며, 중층 식생은 산철쭉이 우점하는 것으로 확인되었다.

조사구간의 식생 차이는 나비목 곤충 군집의 차이로 이어질 수 있으나, 낙엽활엽수림의 경우, 식생에 관계없이 산림성 조류의 번식기동안 나비목 유충의 생물량은 일시적으로 한번 증가했다가 감소하는 패턴을 보였으며 (Veen et al. 2010, Shiao et al. 2015), 산림성 조류 유조의 먹이원 비율 및 번식지표(번식성공률, 이소성공률, 유조의 이소 전 건강도)등은 나비목 유충의 생물량에 관계가 있는 것으로 보고되었다(Visser et al. 2006, Veen et al. 2010). 따라서 본 연구의 대상지에서도 나비목 유충의 생물량은 번식기



동안 한번 증가했다가 감소하며, 나비목 유충과의 생물계절성 일치도가 곤  
줄박이 유초의 먹이원 비율 및 이소 전 건강도와 관계가 있을 것으로 예상하  
였다.

4월 중순부터 6월 중순까지 2 - 8일간격으로 트랩을 방문하여 분변을 수  
집하였으며, 조사구 및 연도별로 10개씩의 분변 표본을 분석에 이용하였다.  
수거한 표본은 300 $\mu$ m 크기의 체(sieve)에 걸러 300 $\mu$ m 이하 크기의 입자들  
은 분석에서 제외하였으며, 현미경( $\times 10$ 배율)을 이용해 나비목 유충의 분변  
을 분류하였다. 유충 분변은 0.0001g 단위까지 무게를 측정했으며, 측정된  
무게를 통해 수집 시작일부터 수거일의 평균날짜에 대한 분변 무게  
(mg/day $\times$ m<sup>2</sup>)를 산출하였다. 나비목 유충의 분변량은 기온에 영향을 받는  
것으로 알려져 있으며, 따라서 각 표본의 수집기간 동안의 일평균기온의 평  
균과 분변 무게를 이용하여 아래 공식을 통해 유충의 생물량을 추정하였다  
(Tinbergen and Dietz 1994).

$$\text{Biomass} = 24.38 \times \text{frass weight} - 0.767 \times \text{frass weight} \times \text{temperature}$$

나비목 유충 분변 수집기간 동안의 일평균기온의 평균은 조사구 중심에 설  
치한 온습도기록계(HOBO U23 Pro v2 temperature/relative humidity  
data logger, Onset Computer Corporation, USA)를 통해 측정된 기온을  
이용하여 산출하였다.

추정된 생물량에 대해 general additive model (GAM) 분석을 실시하여, 조  
사기간 동안의 일별 생물량을 추정하였으며, 생물량이 가장 높은 날을 최대  
발생시기(peak date)로 정의하였다. 최대 발생일의 생물량을 최대 발생량  
(peak biomass)으로, 추정된 생물량이 최대 생물량의 70%보다 많은 기간  
을 최대 발생기간(peak duration)으로 정의하였다(Visser et al., 2006,  
Smith et al., 2011). 나비목 유충 생물량 추정을 위한 GAM 분석은 R 3.5.1

프로그램(R core team 2018)과 gamm4 패키지(Wood and Scheipl 2017)를 이용하여 수행되었다.

### 3. 곤줄박이 유조의 최대 성장시기 및 생물계절성 일치도

산림성 조류의 번식기 중 먹이원에 대한 요구도가 가장 높은 시기는 유조의 성장률이 최대가 되는 시기로 알려져 있다(García-Navas and Sanz 2011, Reed et al. 2013). 따라서 곤줄박이 유조의 최대 성장시기를 파악하기 위해 2016년과 2017년 백운산 5개 조사구에서 7일 간격으로 인공새집 조사를 실시하여, 번식 종과 번식상황, 알 및 유조 수 등을 기록하였다. 포란 시작 12일 후부터 인공새집을 1 - 3일 간격으로 확인하여 부화일을 기록하였다.

곤줄박이 유조 체중은 부화 후 8 - 10일 사이에 가장 많이 증가하는 것으로 보고되었으며(Lee et al. 2016), 다른 박새류 유조의 성장률 및 먹이 요구도 또한 부화 후 9일 경에 최대가 되는 것으로 보고되었다(Henrich-Gebhardt 1990, Keller and van Noordwijk 1994). 따라서 곤줄박이 유조 부화 9일 후를 유조의 최대 성장시기(peak date of growth of nestlings)로 가정하고 기록된 부화일로부터 9일을 더하여 유조의 최대 성장시기를 산출하였다. 2016년과 2017년에 확인된 번식동지 중 유조가 부화 후 9일령까지 생존한 51동지 대하여 유조의 최대 성장시기를 파악하였다.

생물계절성 일치도는 유조의 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기가 일치하는 정도를 의미하며, 동지별 곤줄박이 유조의 9일령 날짜와 조사구의 나비목 유충의 최대 발생시기와의 차이를 일치지수(synchrony index)로 이용하였다(Visser et al. 2006, García-Navas and Sanz 2011). 일치지수가 음수일 경우, 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충 최대 발생시기보다 빠른 것을 의미하며, 양수일 경우, 유조의 최대 성장시기가 최대 발생시기보다 늦다는 것을 의미한다.

#### 4. 곤줄박이 유조의 안정성 동위원소 및 먹이원 비율 분석

생물계절성 일치도에 따른 곤줄박이 유조 먹이원 비율의 변화를 파악하기 위해, 잠재 먹이원과 곤줄박이 유조 혈액의 탄소 및 질소 안정성 동위원소비( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ )를 분석하였다. 안정성 동위원소비 분석을 이용한 먹이원 비율 추정은 먹이원의 동위원소비가 소비자의 동위원소비에 반영된다는 점을 이용하며, 조류를 포함한 동물의 섭식 생태 연구에 널리 적용되고 있다(Kelly 2000).  $\delta^{15}\text{N}$ 은 영양단계를 따라서 약 2 - 3‰씩 상승하기 때문에 먹이원의 영양단계를 나타내는 것으로 알려져 있다(Deniro and Epstein 1981).  $\delta^{13}\text{C}$ 는 광합성 과정의 차이로 인해 일차 생산자간 다른 값을 가지며, 따라서 먹이원이 속하는 먹이 그물(food web)을 반영한다(Hobson and Clark 1992). 또한 산림생태계내에서는 나뭇잎, 초본, 화밀, 목질 등의  $\delta^{13}\text{C}$ 가 다르며, 특히 나뭇잎의  $\delta^{13}\text{C}$ 가 다른 식물성 먹이원에 비해 낮은 것으로 보고되었다(Cerling et al. 2004). Bishop et al. (2014)의 연구 결과, 산림에 서식하는 곤충의 분류군별 섭식생태에 따라  $\delta^{13}\text{C}$  및  $\delta^{15}\text{N}$ 가 다른 것으로 나타났기 때문에, 안정성 동위원소비를 이용하여 유조의 먹이원 비율을 추정할 수 있을 것으로 판단하였다.

소형 참새목 조류 혈액(whole blood)의 안정성 동위원소는 2 - 3주동안의 먹이원을 반영한다(Hobson and Bairlein 2003). 곤줄박이의 육추기는 17 - 18일 정도이나(박 2014), 곤줄박이 유조의 최대 성장시기는 9 - 10일령으로 보고되었으며(Lee et al. 2016), 이소 직전의 유조 포획은 미성숙한 유조의 조기 이소를 유발할 수 있기 때문에, 부화 후 13일령의 유조로부터 혈액을 채취하였다. 따라서 본 연구에서 분석한 혈액의 안정성 동위원소비는 부화 후부터 13일령까지의 먹이원을 반영한다고 가정하였다. 이를 위해 전체

51등지 중 46등지의 유조 232개체로부터 30G 주사침과 모세관을 이용하여 상완정맥(brachial vein)에서 개체당 70 $\mu$ l의 혈액을 채취하였다. 혈액은 24시간동안 60°C에서 건조시킨 후 스테인레스 가위를 이용하여 균질화 하였다.

잠재 먹이원의 안정성 동위원소비 분석을 위해, 곤충박이 유조 먹이원에 대한 기존 연구를 확인한 결과, 나비목 유충(Lepidoptera larvae), 나비목 성충(Lepidoptera adult), 메뚜기목(Orthoptera), 거미목(Araneae)을 주로 이용하며, 다른 분류군의 비율은 약 5%에 불과한 것으로 보고되었다(Eguchi 1985, Mizutani and Hijii 2002, Gosler et al. 2019). 또한 2017년 5월에 고도 200m와 800m-1 조사구의 5개 등지에서 유조 목에 실을 감아 먹이원을 직접 확인하는 collar method 조사를 실시한 결과, 급이된 모든 먹이원이 나비목 유충과 메뚜기목으로 확인되었다. 따라서 나비목 유충, 나비목 성충, 메뚜기목, 거미목을 곤충박이 유조의 잠재 먹이원으로 선정하였다. 먹이원은 2017년 5월 중순 각 조사구별 8개 지점에서 나무를 흔들어 떨어지는 개체를 채집하였으며, 추가로 2019년 5월부터 6월까지 고도 800m-1 조사구의 나비목 유충 분변 트랩에 떨어진 개체를 채집하였다. 안정성 동위원소비 분석을 위해 채집한 먹이원을 3차 증류수에 세척하고 24시간동안 60°C에서 건조한 후, 스테인레스 가위를 이용하여 균질화 하였다.

먹이원과 곤충박이 혈액의 안정성 동위원소비 분석은 서울대학교 농생명과학 공동기기원(NICEM)의 안정성 동위원소 실험실의 안정성 동위원소 분석기(stable isotope ratio mass spectrometer system with elemental analyzer: SIRMS, Micromass Ltd., UK)를 통해 수행되었다. 안정성 동위원소비는 아래의 식을 통해 계산되며, 아래 식에서 X는  $^{13}\text{C}$ 와  $^{15}\text{N}$ 을 의미하며, R sample은 표본의 동위원소비를, R standard은 표본 물질(isotope standard reference material)의 동위원소비를 의미한다.  $\delta^{13}\text{C}$ 의 표본물질

은 PDB(Pee Dee Belemnite)로,  $\delta^{15}\text{N}$ 의 표본물질은 공기 내 질소가스로 지정되어 있다.

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

등지별 곤줄박이 유조의 먹이원 비율을 추정하기 위해 잠재 먹이원과 곤줄박이의 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$  및  $\delta^{15}\text{N}$ 을 이용하여 베이지안 안정성 동위원소 혼합모형(Bayesian stable isotope mixing model; 이하 동위원소 혼합모형)을 이용하였다. 먹이원이 소비자 조직에 동화되는 과정에서 발생하는 동위원소 분별 작용(isotope fractionation)로 인해 소비자의 조직은 먹이원에 비해 높은 안정성 동위원소비를 가진다. 따라서 동위원소 혼합모형 분석을 위해서 분별 효과를 보정하기 위해 소형 산새류 혈액에 대한 분별 계수(fractionation factor)를 이용하였다( $\delta^{13}\text{C} = 1.7\%$ ,  $\delta^{15}\text{N} = 2.4\%$ ; Hobson and Bairlein 2003). 동위원소 혼합모형을 이용한 먹이원 비율 추정은 R 3.5.1 프로그램(R core team 2018)과 simmr 패키지(Parnell 2016)를 이용하여 수행되었다.

## 5. 곤줄박이 유조의 이소 전 건강도

생물계절성 일치도가 곤줄박이 유조의 성장에 미치는 영향을 파악하기 위해, 총 51등지의 유조 264개체에 대해 외부 측정을 실시하여 유조의 이소 전 건강도를 파악하였다. 유조의 영양 및 건강상태는 체중에 비례하는 것으로 알려져 있지만, 체중은 개체의 크기에 따라 영향을 받기 때문에 부척 길이를 보정한 체중을 유조의 이소 전 건강도로 이용하였다(García-Navas and Sanz 2011). 이를 위해 부화 13일차 유조의 부척 길이를 버니어 캘리퍼스를 이용하여 0.01mm단위까지 측정하였으며, 전자저울을 이용해 무게를 0.01g 단위까지 측정하였다. 그 다음 독립변수를 부척 길이, 종속변수를 체중으로 하는 선형회귀분석을 실시한 다음, 회귀선과 개체별 체중간의 차이인 잔차 체중(residual body mass)을 산출하여 유조의 이소 전 건강도를 나타내는 지표로 사용하였다.

## 6. 통계 분석

고도 상승에 따른 번식기 이전 기간의 기온 저하와 나비목 유충 발생양상 및 곤충박이 유조의 최대 성장시기의 변화를 파악하기 위해 선형혼합모형 분석을 수행하였다. 고도에 따른 기온 변화를 파악하기 위해, 조사구 중심에 설치된 온습도기록계(HOBO U23 Pro v2 temperature/relative humidity data logger, Onset Computer Corporation, USA; 해상도: 0.02°C, 정확도:  $\pm 0.21^\circ\text{C}$ ; Onset Computer Corporation 2016)를 통해 측정된 기온을 이용하여 조사구별 3월 기온(3월 10 - 31일)에 대한 일평균기온의 평균을 산출하였다. 2016년, 2017년 2회의 번식기동안 5개의 조사구에서 측정된 3월 기온의 표준편차는  $\pm 2.39^\circ\text{C}$ 로 본 연구에서 사용된 온습도기록계의 측정오차보다 큰 것으로 확인되었다. 따라서 온습도기록계의 측정오차가 고도간 기온 차이를 파악하는데 있어 유의미한 영향을 미치지 않을 것으로 가정하였다. 3월 기온, 나비목 유충의 최대 발생시기, 최대 발생량, 최대 발생기간, 동지별 곤충박이 유조의 최대 성장시기에 대해 고정효과를 고도로 설정하였으며, 연도와 조사구를 임의효과로 설정하였다.

조사구간 나비목 유충과 곤충박이간 생물계절성 일치도를 비교하기 위해, 동지별 일치지수에 대해 조사구를 고정효과로 연도를 임의효과로 설정하여 선형혼합모형분석을 실시하고, Tukey 방법을 통해 사후검정을 실시하였다. 또한 나비목 유충의 최대 발생시기와 곤충박이 유조의 최대 성장시기가 고도별 기온 차이에 따라 동일한 속도로 변화하는지 파악하기 위해, 선형혼합모형분석을 이용하여 연도 및 조사구별 곤충박이 유조의 평균 최대 성장시기를 종속변수로 나비목 유충의 최대 발생시기를 고정효과로 설정하고 연도 및 조사구를 임의효과로 설정하였다.



고도별 생물계절성 일치도에 따른 곤줄박이 유조의 먹이원 비율 변화를 파악하기 위하여 곤줄박이 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ 와 동위원소 혼합모형을 통해 추정된 등지별 먹이원의 비율을 이용하였다.  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ 의 변화를 파악하기 위해, 개체별  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ 을 종속변수로 사용하였으며, 일치지수와 고도를 고정효과로 설정하였다. 기존 연구 결과, 유조의 먹이원 중 나비목 유충의 비율은 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충 최대 발생시기 이전부터 최대 발생시기에 가까울수록 증가하다가 감소하는 경향을 보였으며, 따라서 일치지수의 이차항(일치지수<sup>2</sup>)을 고정효과에 추가하였다(García-Navas and Sanz 2011, Samplonius et al. 2016). 또한 고도와 일치지수간 교호작용, 고도와 일치지수<sup>2</sup>간의 교호작용을 고정효과로 설정하였다. 임의효과에는 연도, 조사구, 번식 쌍을 설정하였다. 고도별 생물계절성 일치도에 따른 유조의 먹이원 비율 변화를 파악하기 위해 동일한 고정효과를 설정하고, 등지별 먹이원 비율을 종속변수로 사용하였으며, 조사구와 연도를 임의효과로 설정하였다.

표본 크기에 비해 너무 많은 독립변수로 인한 모형의 복잡도 증가는 과적합(overfitting)을 일으키며, 따라서 각 종속변수에 대한 가장 간결한 최적모형을 선정하고자 정보 이론(information theory)에 기반한 모형 비교를 수행하였다. 이를 위해 각 모형에 대해 고정효과의 조합으로 이뤄진 하위모형과 임의효과만 있는 기본 모형을 생성하고, 적은 표본 수에 대한 아카이케 정보 기준(Akaike's information criterion adjusted for small sample size; AICc; Burnham and Anderson 2002)을 이용하여 모형 비교를 실시하였다. 모형 비교를 통해  $\Delta\text{AICc}$ 가 2이하로 나타난 모형을 최적모형으로 선정하였으며, 모형 비교의 불확실성을 제거하기 위해 선정된 최적모형을 이용하여 평균모형(averaged model)을 만들고, 고정효과의 통계적 유의성을 검증하였다(Burnham and Anderson 2002).

고도별 나비목 유충의 최대 발생시기와 곤충박이 유조의 최대 성장시기간 일치도가 유조의 이소 전 건강도에 미치는 영향을 파악하기 위해, 개체별 잔차 체중을 종속변수로 이용하였다. 일치지수, 일치지수<sup>2</sup>, 한배유조수, 고도를 고정효과로 설정하였으며, 또한 일치지수와 고도간의 교호작용, 일치지수와 한배유조수와의 교호작용, 일치지수<sup>2</sup>와 고도간의 교호작용, 일치지수<sup>2</sup>와 한배유조수간의 교호작용 또한 고정효과에 추가하였다. 임의효과로는 연도, 조사구, 번식 쌍을 설정하였다. 유조의 잔차 체중에 대한 모형에 대해서도 고정효과의 조합으로 이루어진 하위모형과 기본모형을 생성하고 AICc를 이용하여 모형 비교하였으며, 선정된 최적모형을 통해 평균모형을 만들어 고정효과의 통계적 유의성을 검증하였다.

곤충박이 유조의 먹이원 비율이 이소 전 건강도에 영향을 미치는지 파악하고자, 유조의 잔차 체중에 대해 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ 와 네 종류의 먹이원 비율을 독립변수로 하는 6개의 선형혼합모형을 만들었다. 또한 동지내 유조수의 증가는 먹이자원에 대한 경쟁 증가로 이어져 유조의 건강도에 영향을 미칠 수 있기 때문에, 한배유조수와 한배유조수와 안정성 동위원소비 또는 먹이원 비율간의 교호작용을 고정효과에 추가하였다. 또한 연도, 조사구, 번식 쌍을 임의효과로 설정하였다.

통계분석은 모두 R 3.5.1 프로그램(R core team 2018), lme4 패키지(Bates et al. 2015)와 MuMIn 패키지(Barton 2019)를 이용하여 수행되었다.

### Ⅲ. 연구 결과

#### 1. 고도별 기온, 곤줄박이 유조 성장시기, 나비목 유충 발생 양상

연도 및 조사구별 3월 기온은 2016년과 2017년 모두 고도 200m 조사구에서 가장 높고, 고도 1,000m 조사구에서 가장 낮았으며, 고도가 100m 상승함에 따라  $0.72 \pm 0.02^{\circ}\text{C}$ 씩 감소하는 것으로 나타났다(95% CI =  $-0.77 - -0.68$ ,  $df = 7.00$ ,  $t = -32.63$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 5-1).

연도 및 조사구별 곤줄박이 유조의 최대 성장시기는 2016년과 2017년 모두 고도 200m 조사구에서 가장 빨랐던 것으로 나타났다. 유조의 최대 성장시기가 가장 느린 조사구는 2016년 고도 800m-2 조사구, 2017년 고도 1,000m 조사구로 확인되었다. 고도에 따른 유조의 최대 성장시기 변화를 분석한 결과, 고도가 100m 상승함에 따라 유조의 최대 성장시기가  $2.10 \pm 0.59$ 일씩 지연되는 것으로 확인되었다 (95% CI =  $0.75 - 3.56$ ; Fig. 5-2).

고도별 나비목 유충의 최대 발생시기를 파악한 결과, 2016년과 2017년 모두 고도 200m 조사구의 최대 발생시기가 가장 빨랐으며, 고도 800m-1 조사구에서 가장 늦었던 것으로 확인되었다. 고도에 따른 나비목 유충의 최대 발생시기의 변화를 파악한 결과, 고도가 100m 상승함에 따라 나비목 유충의 최대 발생시기가  $3.26 \pm 0.43$ 일씩 지연되는 것으로 확인되었다 (95% CI =  $2.43 - 4.09$ ,  $df = 5$ ,  $t = 7.55$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 5-2).

고도에 따른 나비목 유충 먹이원의 최대 발생량과 최대 발생기간의 변화를 파악한 결과, 최대 발생량의 경우, 고도가 100m 상승함에 따라  $28.26 \pm$

9.05mg (95% CI = -44.50 - -12.03, df = 4.79, t = -3.12, p = 0.028)씩 감소하는 것으로 나타났다(Fig. 5-3). 최대 발생기간의 경우, 2016년과 2017년 모두 고도 200m 조사구에서 가장 짧았으며, 고도 800m-1 조사구에서 가장 길게 나타났으나, 고도에 따른 최대 발생시기의 변화는 뚜렷하지 않는 것으로 나타났다(effect size =  $1.69 \pm 1.24$ , 95% CI = -0.26 - 3.63, df = 4.98, t = 1.36, p = 0.233; Fig. 5-3).

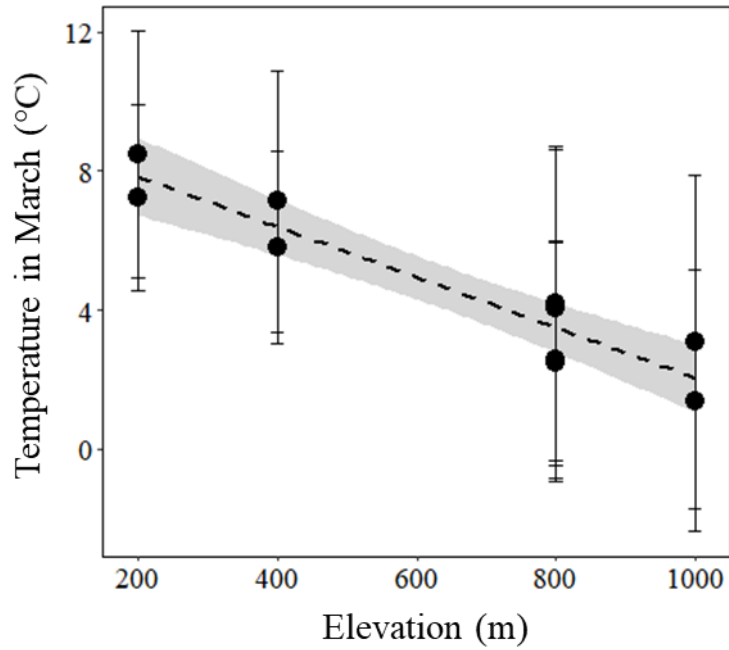


Fig. 5-1 Relationship between the elevation and the monthly mean temperature in March (temperature from 10 to 31 March; mean  $\pm$  standard deviation). The black dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

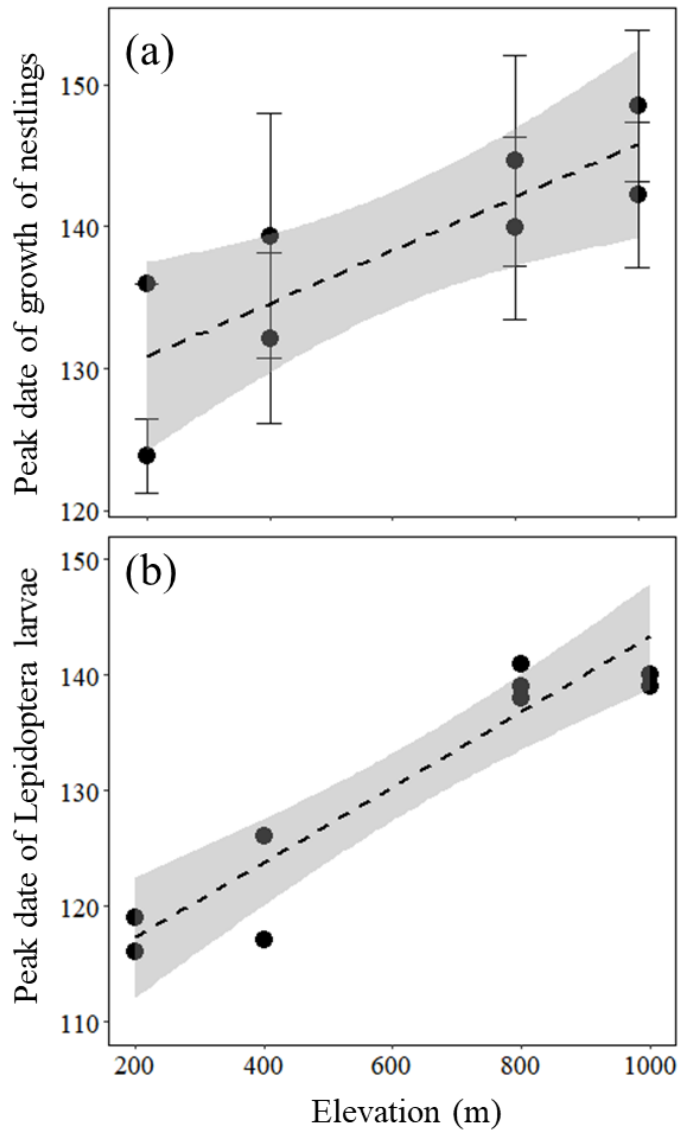


Fig. 5-2 Relationship between the elevation and the peak dates of (a) growth of nestling Varied Tits (January 1st = 1) and (b) biomass of Lepidoptera larvae. The black dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

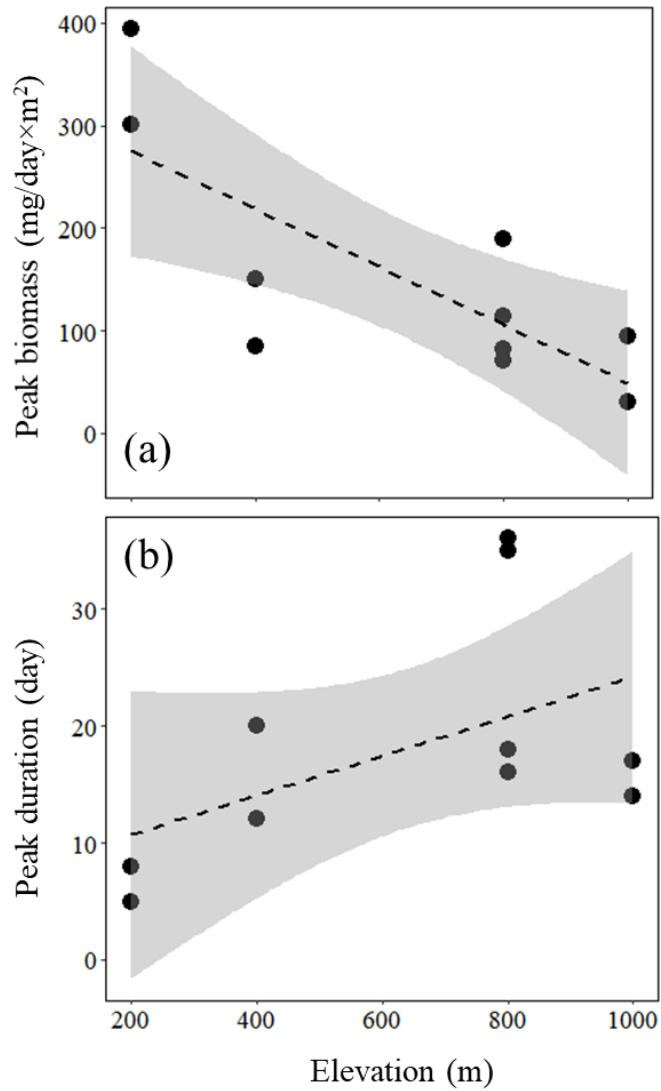


Fig. 5-3 Relationship between the elevation and the (a) peak biomass and (b) peak duration (day) of Lepidoptera larvae. The black dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

## 2. 고도에 따른 생물계절성 일치도 변화

곤줄박이 번식동지의 생물계절성 일치지수를 산출한 결과, 고도 800m-1과 1,000m 조사구를 제외한 200m, 400m, 800m-2 조사구의 경우 모든 동지의 유조 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 늦는 것으로 확인되었다(Fig. 5-4).

조사구간 일치지수를 비교한 결과, 고도 800m-1와 1,000m 조사구의 일치지수가 0에 가장 가까운 것으로 나타났다. 고도 800m-2 조사구의 경우, 고도 800m-1 조사구에 비해 일치지수가 높은 것으로 나타나, 고도 800m-1 조사구에 비해 곤줄박이 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 늦었던 것으로 확인되었다. 고도 200m, 400m 조사구의 경우, 고도 800m-1, 1,000m 조사구에 비해 일치지수가 높은 것으로 확인되어, 고도 800-1, 1,000m 조사구에 비해 곤줄박이 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 늦었던 것으로 나타났다(Fig. 5-4).

곤줄박이 유조의 최대 성장시기는 나비목 유충 최대 발생시기가 하루 앞당겨질수록  $0.55 \pm 0.19$ 일씩 앞당겨지는 것으로 확인되어( $df = 3.84, t = 2.88, p = 0.047$ ), 나비목 유충의 최대 발생시기가 앞당겨는 것에 비해 유조의 최대 성장시기의 변화가 적은 것으로 나타났다(Fig. 5-5).



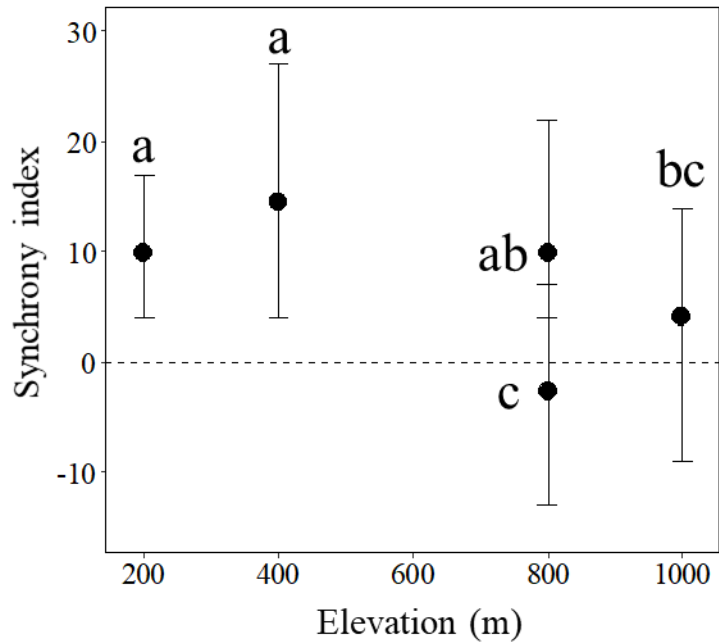


Fig. 5-4 The mean (filled circle) and range (error bar) of synchrony index between peak date of growth of nestling Varied Tits and biomass of Lepidoptera larvae (peak date of biomass = 0) at each study plot along the elevational gradient. The error bars with different letters indicate significantly difference ( $p < 0.05$ ) in the Tukey post-hoc test with the overall probability adjusted by Bonferroni-Holm method.

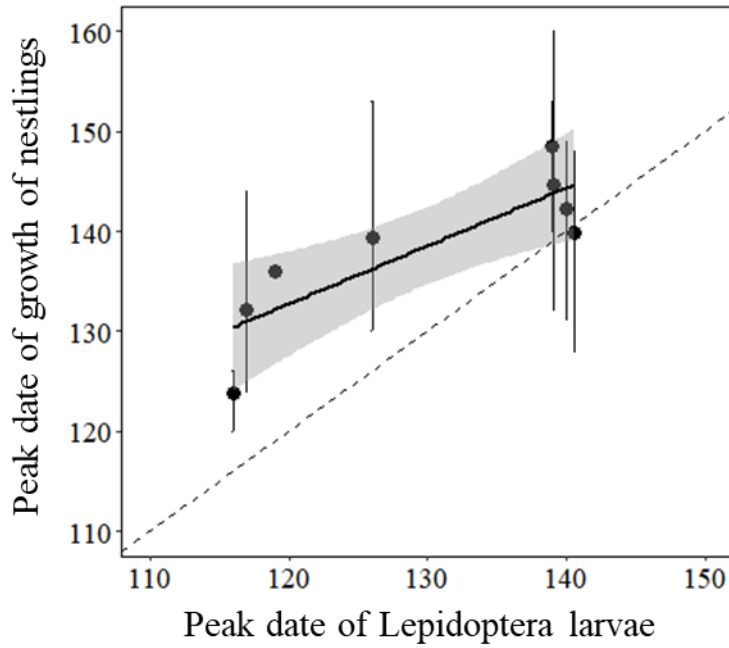


Fig. 5-5 The relationship between the peak dates of biomass of Lepidoptera larvae and growth of nestling Varied Tits (mean  $\pm$  range; January 1st = 1). The black solid line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, and the dashed diagonal line indicates a 1:1 relationship.

### 3. 곤줄박이 유조 및 잠재 먹이원의 안정성 동위원소비

곤줄박이 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ 를 분석한 결과,  $\delta^{13}\text{C}$ 의 범위는  $-26.22 - -22.94\%$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ 의 범위는  $0.52 - 2.33\%$ 로 나타났으며, 곤줄박이 혈액의 안정성 동위원소비는 분별계수를 보정한 잠재 먹이원의 안정성 동위원소비의 범위 안에 포함되는 것으로 확인되었다(Fig. 5-6).

잠재 먹이원 분류군별 평균  $\delta^{13}\text{C}$ 는 나비목 유충이 가장 낮은 값을 가지며 나비목 성충, 메뚜기목, 거미목 순으로 나타났다. 분류군간  $\delta^{13}\text{C}$ 를 비교한 결과, 나비목 유충과 나비목 성충간의 유의한 차이는 없었으며( $p > 0.05$ ), 나비목 유충의  $\delta^{13}\text{C}$ 는 메뚜기목 및 거미목에 비해 낮은 것으로 확인되었다( $p < 0.01$ ). 나비목 성충, 메뚜기목, 거미목의  $\delta^{13}\text{C}$ 는 통계적으로 유의한 차이가 나타나지 않았다( $p > 0.05$ ; Fig. 5-6, Table 5-1).

잠재 먹이원 분류군별 평균  $\delta^{15}\text{N}$ 는 거미목에서 가장 높고 나비목 성충, 나비목 유충, 메뚜기목 순으로 나타났다. 거미목의  $\delta^{15}\text{N}$ 는 나비목 성충과는 통계적으로 유의한 차이가 없었으나( $p > 0.05$ ), 나비목 유충과 메뚜기목에 비해 높은 값을 가지는 것으로 나타났다( $p < 0.001$ ). 나비목 유충의  $\delta^{15}\text{N}$ 는 나비목 성충과 유의한 차이가 확인되지 않았으나( $p > 0.05$ ), 메뚜기목에 비해 높은 것으로 확인되었다( $p < 0.01$ ; Fig. 5-6, Table 5-1).

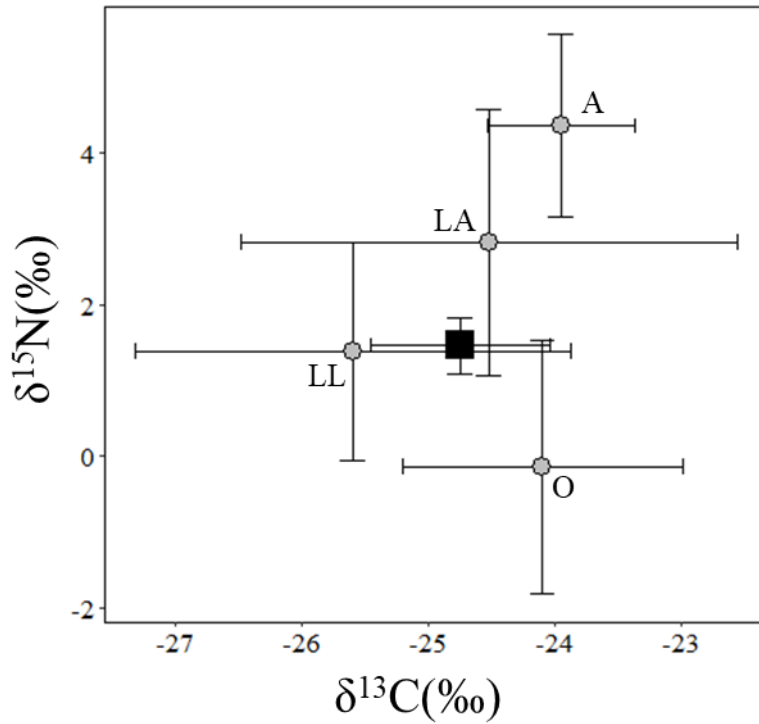


Fig. 5-6 The mean and standard deviation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of nestling Varied Tits (black square) and potential arthropod prey (grey circle). LA: Lepidoptera adult, LL: Lepidoptera larvae, A: Araneae, O: Orthoptera. The isotopic values of potential arthropod prey were corrected by the fractionation factor ( $\delta^{13}\text{C} = 1.7\text{‰}$ ,  $\delta^{15}\text{N} = 2.4\text{‰}$ ) from Hobson and Bairlein (2003).

Table 5-1 The values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  (mean  $\pm$  standard deviation) of nestling Varied Tits and potential arthropod prey.

Taxa	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Varied Tit	232	$-24.75 \pm 0.71$	$1.45 \pm 0.38$
Arthropod prey			
Lepidoptera larvae	29	$-27.3 \pm 1.73^{\text{a}}$	$-1.02 \pm 1.45^{\text{b}}$
Lepidoptera adult	7	$-26.2 \pm 1.97^{\text{ab}}$	$0.42 \pm 1.76^{\text{ab}}$
Orthoptera	22	$-25.8 \pm 1.11^{\text{b}}$	$-2.54 \pm 1.67^{\text{c}}$
Araneae	25	$-25.7 \pm 0.59^{\text{b}}$	$1.96 \pm 1.21^{\text{a}}$

a – c: Different superscripts in the same column indicate significant statistical differences ( $p < 0.05$ , Tukey post-hoc test)

#### 4. 곤줄박이 유조의 안정성 동위원소비 변화

곤줄박이 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$ 에 대하여 고도와 생물계절성 일치도의 영향을 파악하고자, AICc을 이용하여 모형 비교를 실시한 결과, 고도, 일치지수, 일치지수<sup>2</sup>, 고도와 일치지수<sup>2</sup>간의 교호작용을 변수로 하는 모형을 포함하여 총 5개의 모형이 최적모형으로 선정되었다(Table 5-2). 선정된 최적모형을 이용하여 평균모형을 산출한 결과,  $\delta^{13}\text{C}$ 는 고도가 100m 상승함에 따라  $0.12 \pm 0.05\%$ 씩 증가하는 것으로 추정되었으며,  $\delta^{13}\text{C}$ 에 대한 고도의 영향은 통계적 유의성을 보였다(Table 5-3, Fig. 5-7). 고도 외 다른 고정효과의 영향은 매우 미미한 것으로 확인되었다(Table 5-3).

곤줄박이 유조 혈액의  $\delta^{15}\text{N}$ 에 대하여 모형 비교를 실시한 결과, 일치지수를 변수로 가지는 모형이 최적모형으로 선정되었다(Table 5-4). 곤줄박이 유조 혈액의  $\delta^{15}\text{N}$ 은 일치지수가 증가함에 따라  $0.01 \pm 0.01\%$ 씩 감소하는 것으로 추정되었다(95% CI = -0.03 - -0.00,  $t = -2.37$ ,  $p = 0.022$ ; Fig. 5-8).

Table 5-2 The best models with  $\Delta AICc < 2$  for the relationships between the  $\delta^{13}C$  values of nestling Varied Tits and elevation, and synchrony index (synchrony). All candidate models included year, plot, and breeding pair as random effects.

Models	AICc	$\Delta AICc$	Weight
Elevation + Synchrony + Synchrony <sup>2</sup> + Elevation×Synchrony <sup>2</sup>	215.9	0.00	0.245
Elevation + Synchrony	216.9	0.94	0.153
Elevation + Synchrony+ Synchrony <sup>2</sup> + Elevation×Synchrony	216.9	0.94	0.153
Elevation + Synchrony <sup>2</sup> + Elevation×Synchrony <sup>2</sup>	216.9	1.00	0.148
Elevation + Synchrony + Elevation×Synchrony	217.3	1.33	0.126

Table 5-3 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the  $\delta^{13}\text{C}$  values of nestling Varied Tits.

Fixed Effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	<i>z</i>	<i>p</i>
Elevation	0.12 $\pm$ 0.05	-0.01 – 0.25	1.82	0.069
Synchrony	-0.01 $\pm$ 0.49	-0.11 – 0.09	0.17	0.869
Synchrony <sup>2</sup>	-0.00 $\pm$ 0.00	0.00 – 0.00	0.50	0.614
Elevation $\times$ Synchrony <sup>2</sup>	0.00 $\pm$ 0.00	0.00 – 0.00	0.83	0.406
Elevation $\times$ Synchrony	0.00 $\pm$ 0.01	-0.01 – 0.02	0.58	0.560



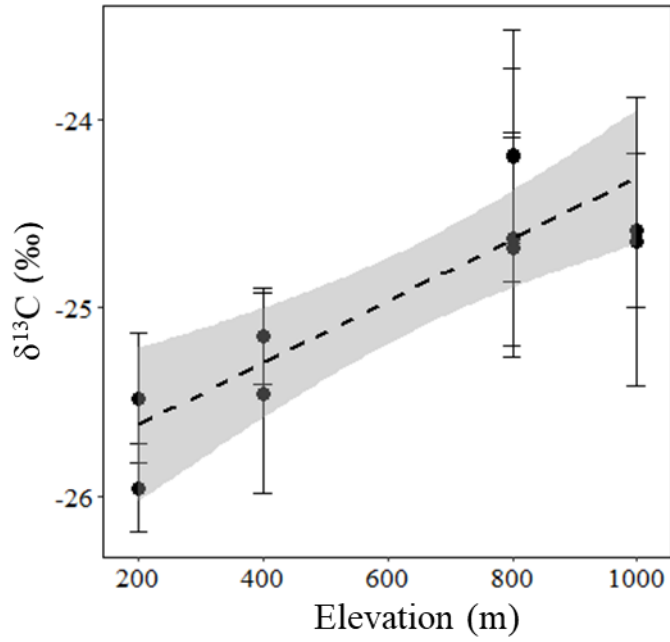


Fig. 5-7 The  $\delta^{13}\text{C}$  values (mean  $\pm$  standard deviation) of nestling Varied Tits along with elevation gradient. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

Table 5-4 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between the  $\delta^{15}\text{N}$  values of nestling Varied Tits and elevation, and synchrony index (synchrony). All candidate models included year, plot and breeding pair as random effects.

Models	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Weight
Synchrony	-101.4	0.00	0.336
Elevation + Synchrony	-99.3	2.11	0.117
Synchrony + Synchrony <sup>2</sup>	-99.2	2.12	0.116
Null	-98.8	2.62	0.091
Synchrony <sup>2</sup>	-98.7	2.71	0.087

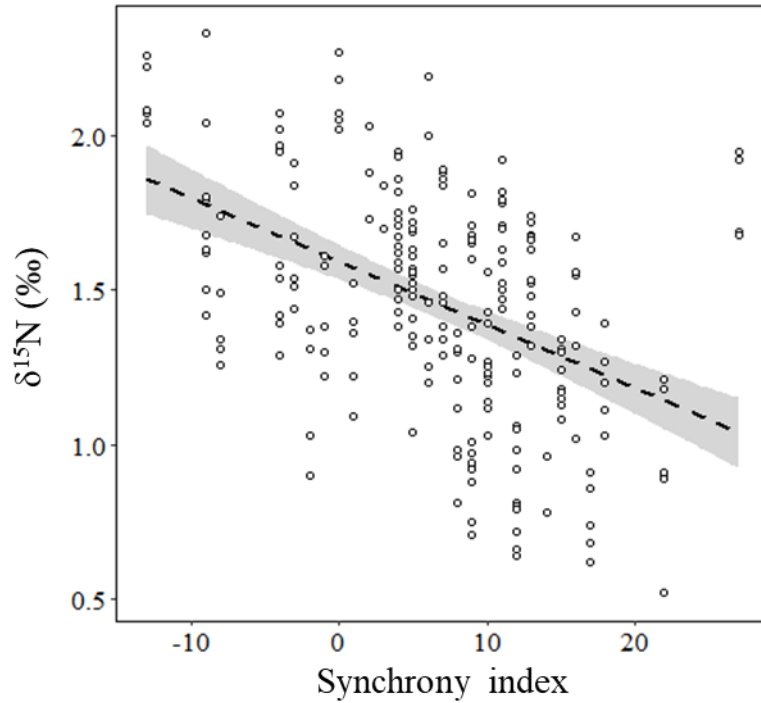


Fig. 5-8 The  $\delta^{15}\text{N}$  values of nestling Varied Tits in relation to the synchrony index between peak dates of growth of nestling Varied Tits and biomass of Lepidoptera larvae (peak date of biomass = 0). The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

## 5. 곤충박이 유조의 먹이원 비율 변화

곤충박이 유조의 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기간 일치도와 고도에 따른 나비목 유충 먹이원의 비율 변화를 파악하기 위해 모형 비교를 실시한 결과, 고도와 일치지수를 변수로 갖는 모형을 포함하여 3개의 모형이 최적모형으로 선정되었다(Table 5-5). 이를 통해 평균모형을 산출한 결과, 고도 100m 상승 시 나비목 유충 비율이  $2.62 \pm 0.58\%$ 씩 증가하는 것으로 나타났다(Table 5-6, Fig. 5-9). 나비목 유충 비율은 일치지수에 따라  $0.11 \pm 0.16\%$ 씩 감소하는 것으로 추정되었으나, 통계적으로는 유의하지 않는 것으로 나타났다(Table 5-6).

거미목 비율에 대해 모형 비교를 실시한 결과, 고도와 일치지수를 변수로 갖는 모형과 고도와 일치지수<sup>2</sup>를 변수로 갖는 모형이 최적모형으로 선정되었다(Table 4-7). 최적모형을 이용하여 평균모형을 산출한 결과, 거미목 비율은 고도가 100m 상승할수록  $1.11 \pm 0.43\%$ 씩 증가하는 것으로 나타났으며, 일치지수<sup>2</sup>의 영향은 매우 미미한 것으로 확인되었다(Table 5-8, Fig. 5-10). 메뚜기목 비율의 경우, 고도와 일치지수를 변수로 갖는 모형만이 최적모형으로 선정되었다(Table 5-9). 메뚜기목 비율은 고도가 100m 상승할수록  $1.72 \pm 0.57\%$ 씩 증가하는 것으로 확인되었으며, 일치지수가 증가함에 따라  $0.39 \pm 0.13\%$ 씩 증가하는 것으로 나타났다(Table 5-10, Fig. 5-11, 5-12). 나비목 성충 비율에 대해 모형 비교를 실시한 결과, 고정효과가 없는 기본모형을 포함한 3개의 모형이 최적모형으로 선정되었다(Table 5-11). 평균모형을 산출한 결과, 나비목 성충 비율에 대한 고도, 일치지수, 일치지수<sup>2</sup>, 고도와 일치지수<sup>2</sup>간 교호작용의 영향 모두 통계적으로 유의하지 않은 것으로 확인되었다(Table 5-12).

Table 5-5 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Lepidoptera larvae in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot as random effects. The three compatible best models with  $\Delta AICc < 2.0$  in bold were averaged.

Model	AICc	$\Delta AICc$	Weight
<b>Elevation + Synchrony</b>	<b>324.2</b>	<b>0.00</b>	<b>0.309</b>
<b>Elevation</b>	<b>324.8</b>	<b>0.58</b>	<b>0.231</b>
<b>Elevation + Synchrony<sup>2</sup></b>	<b>325.8</b>	<b>1.60</b>	<b>0.139</b>
Elevation + Synchrony+	326.5	2.36	0.095
Elevation×Synchrony			
Elevation + Synchrony + Synchrony <sup>2</sup>	326.9	2.72	0.079

Table 5-6 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the estimated proportion of Lepidoptera larvae in the diets of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	z	p
Elevation	-2.62 $\pm$ 0.58	-3.79 – -1.44	4.36	<0.001
Synchrony	-0.11 $\pm$ 0.16	-0.43 – 0.19	0.73	0.467
Synchrony <sup>2</sup>	-0.00 $\pm$ 0.00	-0.01 – 0.01	0.38	0.706

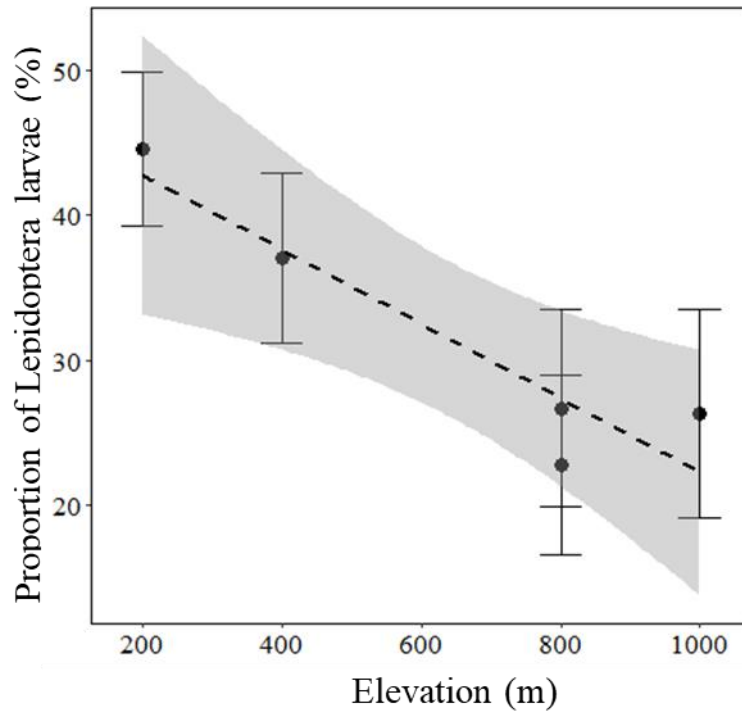


Fig. 5-9 The estimated proportion of Lepidoptera larvae in the diets of nestling Varied Tits along the elevation gradients. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

Table 5-7 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Araneae in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot as random effects. The two compatible best models with  $\Delta\text{AICc} < 2.0$  in bold were averaged.

Model	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Weight
<b>Elevation</b>	<b>283.0</b>	<b>0.00</b>	<b>0.364</b>
<b>Synchrony<sup>2</sup></b>	<b>284.9</b>	<b>1.92</b>	<b>0.139</b>
Elevation + Synchrony	285.2	2.16	0.124
Null	285.4	2.33	0.113
Synchrony <sup>2</sup>	286.8	3.81	0.054

Table 5-8 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the estimated proportion of Araneae in the diets of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	z	p
Elevation	0.48 $\pm$ 0.47	0.25 – 1.97	2.52	0.011
Synchrony <sup>2</sup>	-0.00 $\pm$ 0.00	-0.01– 0.01	0.36	0.721

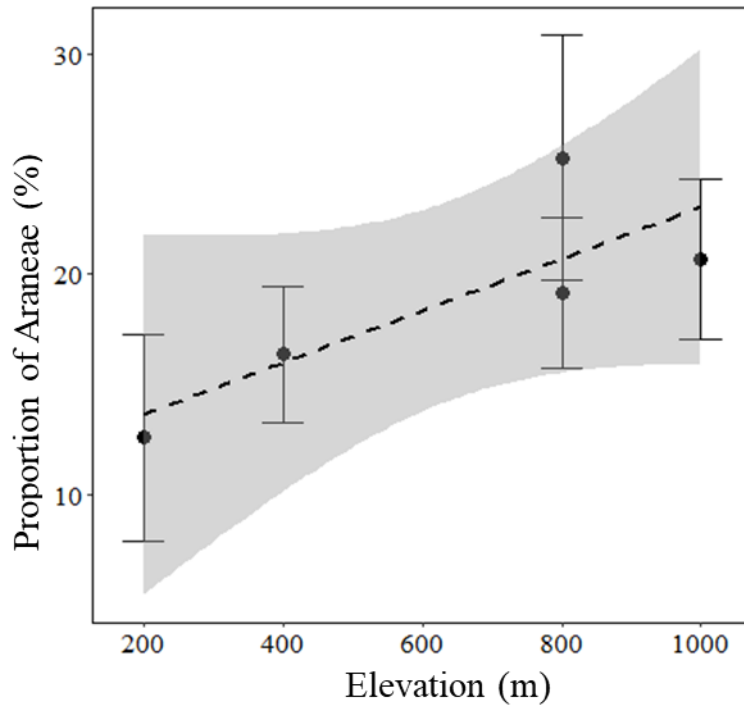


Fig. 5-10 The estimated proportion of Araneae in the diets of nestling Varied Tits along the elevation gradients. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.



Table 5-9 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot as random effects.

Model	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
Elevation+ Synchrony	320.8	0.00	0.341
Elevation + Synchrony + Synchrony <sup>2</sup>	323.3	2.54	0.096
Synchrony	323.5	2.68	0.089
Elevation + Synchrony + Elevation×Synchrony	323.5	2.77	0.085
Elevation + Synchrony <sup>2</sup>	323.9	3.11	0.072

Table 5-10 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	Z	p
Elevation	1.72 $\pm$ 0.57	0.35 – 2.95	3.02	0.018
Synchrony	0.39 $\pm$ 0.13	0.10 – 0.67	2.93	0.005

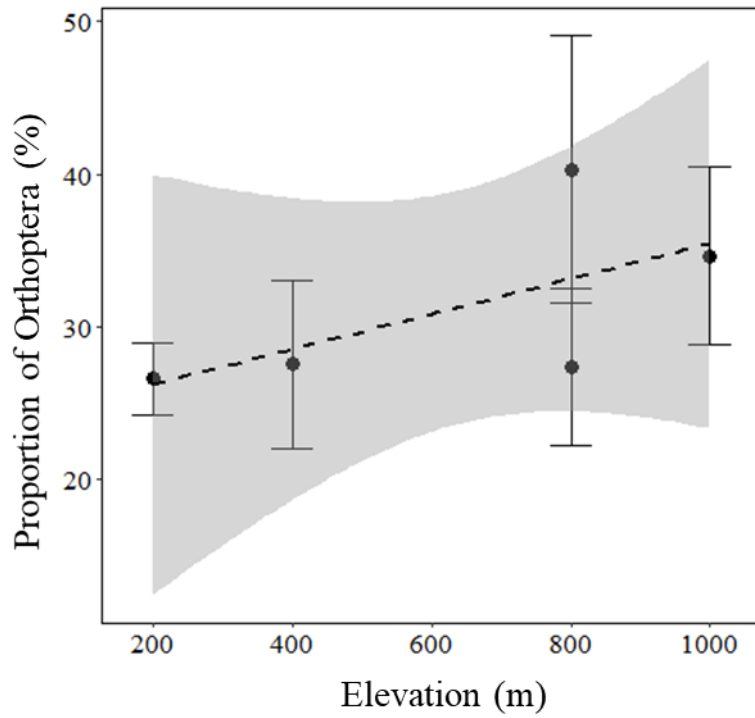


Fig. 5-11 The estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits along the elevation gradients. The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

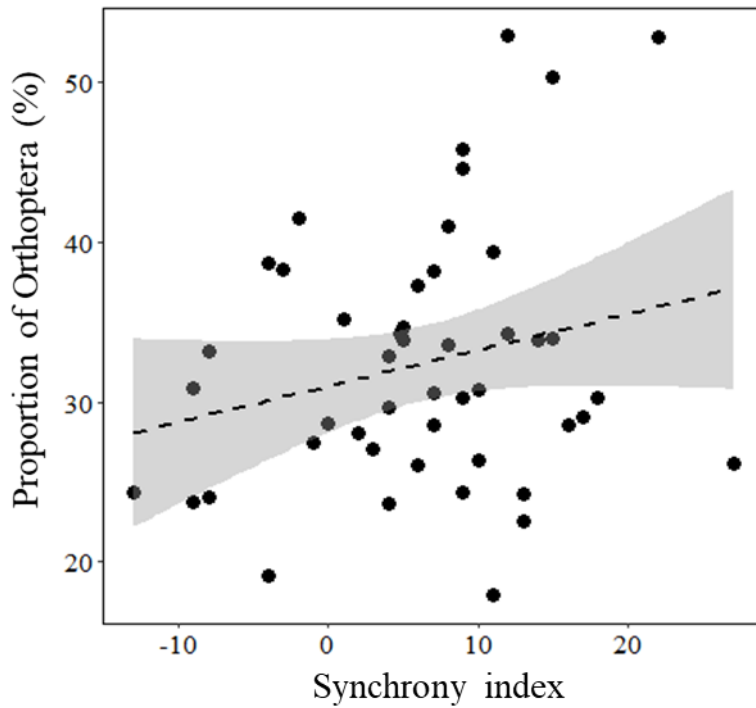


Fig. 5-12 The relationship between the estimated proportion of Orthoptera in the diets of nestling Varied Tits and synchrony index between the peak dates of growth of nestling Varied Tits and biomass of Lepidoptera larvae (peak date of biomass = 0). The dashed line and grey shading represent a regression line and 95% confidence intervals, respectively.

Table 5-11 Comparison of top five linear-mixed effect models for the relationships between elevation and synchrony index (synchrony), and the estimated proportion of Lepidoptera adult in the diets of nestling Varied Tits. All candidate models included year and plot as random effects. The three compatible best models with  $\Delta AICc < 2.0$  in bold were averaged.

Model	AICc	$\Delta AICc$	Weight
<b>Null</b>	<b>215.6</b>	<b>0.00</b>	<b>0.349</b>
<b>Synchrony</b>	<b>216.9</b>	<b>1.28</b>	<b>0.184</b>
<b>Elevation</b>	<b>217.4</b>	<b>1.79</b>	<b>0.142</b>
Synchrony <sup>2</sup>	217.9	2.23	0.114
Elevation + Synchrony	219.3	3.68	0.055

Table 5-12 Model averaged effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) for the fixed effects affecting the estimated proportion of Lepidoptera adult in the diets of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	z	p
Elevation	-0.01 $\pm$ 0.03	-0.08 - 0.05	0.44	0.661
Synchrony	0.04 $\pm$ 0.11	-0.20 - 0.28	0.31	0.759

## 6. 곤줄박이 유조 먹이원 비율과 이소 전 건강도

곤줄박이 유조의 먹이원 비율에 따른 이소 전 건강도의 변화를 파악하기 위해 먹이원을 반영하는  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ 와 동위원소 혼합모형을 이용해 추정된 먹이원 비율에 따른 유조 잔차 체중의 변화를 분석하였다.

$\delta^{13}\text{C}$ 에 따른 잔차 체중의 변화를 분석한 결과,  $\delta^{13}\text{C}$ 가 증가할수록 잔차 체중은  $-1.45 \pm 0.92\text{g}$ 씩 감소하는 것으로 추정되었으나, 95% 신뢰구간이  $-3.28 - 0.37\text{g}$ 으로 나타나,  $\delta^{13}\text{C}$  증가에 따른 잔차 체중의 감소 경향은 통계적으로 유의하지 않은 것으로 확인되었다. 또한 한배유조수,  $\delta^{13}\text{C}$ 와 한배유조수간 교호작용에 영향 모두 통계적으로 유의하지 않은 것으로 확인되었다 (Table 5-13).

유조의 잔차 체중과  $\delta^{15}\text{N}$ 간의 관계에 대한 분석 결과, 잔차 체중은  $\delta^{15}\text{N}$ 이 증가할수록  $1.92 \pm 1.79\text{g}$ 씩 증가하는 것으로 추정되었으나, 95% 신뢰구간이  $-1.69 - 5.45\text{g}$ 로 확인되어,  $\delta^{15}\text{N}$  증가에 따른 잔차 체중의 증가 경향은 통계적으로 유의하지 않는 것으로 나타났다. 이외에 한배유조수,  $\delta^{15}\text{N}$ 와 한배유조수 간 교호작용에 의한 이소 전 건강도의 변화 또한 유의하지 않는 것으로 확인되었다 (Table 5-14).

추정된 먹이원 비율과 유조 잔차 체중의 관계를 비교한 결과, 잔차 체중에 대한 유조의 먹이원 중 나비목 유충의 비율의 효과 크기는  $12.97 \pm 11.81\text{g}$ , 95% 신뢰구간  $-10.72 - 36.76\text{g}$ 으로 나비목 유충 비율에 따른 잔차 체중의 증가 경향은 매우 미미한 것으로 확인되었다. 또한 한배유조수, 나비목 유충 비율과 한배유조수간 교호작용 또한 통계적으로 유의하지 않는 것으로 확인되었다 (Table 5-15).

유조의 먹이원 중 거미목 비율의 변화가 잔차 체중에 미치는 영향을 분석한 결과, 거미목 비율의 효과 크기는  $3.82 \pm 18.87\text{g}$ , 95% 신뢰구간  $-33.77 - 41.62\text{g}$ 으로 추정되어, 거미목 비율에 따른 이소 전 건강도의 변화가 거의 없는 것으로 확인되었다. 또한 한배유조수, 거미목 비율과 한배유조수간 교호작용도 통계적으로 유의하지 않는 것으로 확인되었다(Table 5-16).

유조의 잔차 체중에 대한 메뚜기목 비율의 효과 크기는  $-16.40 \pm 10.19\text{g}$ , 95% 신뢰구간  $-36.83 - 4.01\text{g}$ 으로 추정되어, 메뚜기목 비율 증가에 따른 잔차 체중의 감소 경향은 뚜렷하지 않는 것으로 확인되었다. 또한 한배유조수, 메뚜기목 비율과 한배유조수간 교호작용도 통계적으로 유의하지 않는 것으로 확인되었다(Table 5-17).

유조의 먹이원 중 나비목 성충 비율의 변화가 잔차 체중에 미치는 영향을 분석한 결과, 나비목 성충 비율의 효과 크기는  $25.67 \pm 40.23\text{g}$ , 95% 신뢰구간  $-54.72 - 106.04\text{g}$ 로 추정되었다. 따라서 나비목 성충 비율에 따른 잔차 체중의 증가 경향은 매우 미미하며, 또한 한배유조수, 거미목 비율과 한배유조수간 교호작용도 통계적으로 유의하지 않는 것으로 확인되었다 (Table 5-18).

Table 5-13 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between  $\delta^{13}\text{C}$  values and residual body mass of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	t	p
$\delta^{13}\text{C}$	$-1.45 \pm 0.92$	$-3.28 - 0.37$	-1.58	0.117
No. chick	$5.67 \pm 3.71$	$-1.65 - 13.00$	1.53	0.129
$\delta^{13}\text{C} \times \text{No. chicks}$	$0.24 \pm 0.15$	$-0.06 - 0.54$	1.59	0.115

Table 5-14 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between  $\delta^{15}\text{N}$  values and residual body mass of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	t	p
$\delta^{15}\text{N}$	$1.92 \pm 1.79$	$-1.69 - 5.45$	1.07	0.286
No. of Chick	$-0.06 \pm 0.45$	$-0.98 - 0.84$	-0.12	0.903
$\delta^{15}\text{N} \times \text{No. of Chick}$	$-0.14 \pm 0.30$	$-0.74 - 0.47$	-0.47	0.642

Table 5-15 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Lepidoptera larvae (L. larvae) in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size ± SE	95% CI	t	p
L. Larvae	12.97 ± 11.81	-10.72 – 36.76	1.10	0.279
No. of Chick	0.35 ± 0.50	-0.64 – 1.35	0.71	0.483
L. Larvae× No. of Chick	-2.12 ± 1.84	-5.82 – 1.58	-1.15	0.256

Table 5-16 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Araneae in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size ± SE	95% CI	t	p
Araneae	3.82 ± 18.87	-33.77 – 41.62	0.20	0.841
No. of Chick	-0.21 ± 0.67	-1.54 – 1.13	-0.31	0.756
Araneae× No. of Chick	0.08 ± 3.21	-6.34 – 6.47	0.03	0.979



Table 5-17 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Orthoptera in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size ± SE	95% CI	t	p
Orthoptera	-16.40 ± 10.19	-36.83 – 4.01	-1.61	0.114
No. of Chick	-1.03 ± 0.56	-2.15 – 0.09	-1.84	0.072
Orthoptera× No. of Chick	2.44 ± 1.60	-0.76 – 5.64	1.53	0.134

Table 5-18 Effect size, standard error (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effects of linear mixed-effect model for the relationship between the estimated proportion of Lepidoptera adult (L. adult) in the diets and residual body mass of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size ± SE	95% CI	t	p
L. adult	25.67 ± 40.23	-54.72 – 106.04	0.64	0.526
No. of Chick	0.69 ± 1.35	-2.02 – 3.39	0.51	0.615
L. adult× No. of Chick	-4.61 ± 6.97	-18.55 – 9.33	-0.66	0.512

## 7. 생물계절성 일치도에 따른 곤줄박이 유조의 이소 전 건강도 변화

생물계절성 일치도와 곤줄박이 유조의 이소 전 건강도간의 관계를 파악하기 위해 모형 비교를 실시한 결과, 유조의 잔차 체중에 대해 일치지수, 일치지수<sup>2</sup>, 한배유조수, 고도를 변수로 하는 모형을 포함한 4개의 모형이 최적모형으로 선정되었다(Table 5-19).

평균모형을 산출한 결과, 일치지수<sup>2</sup>의 효과가 통계적으로 유의하며, 잔차 체중에 대한 일치지수<sup>2</sup>의 효과 크기는  $-0.03 \pm 0.01\text{g}$ 으로 추정되었다(Table 5-20, Fig. 5-13). 따라서 유조의 이소 전 건강도는 일치지수에 따라 이소 전 건강도가 증가했다가 감소하는 이차 곡선을 따르는 것으로 나타났다. 도표를 통해 일치지수에 따른 잔차 체중의 변화를 확인한 결과, 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충 최대 발생시기 이전(일치지수 < 0)일때부터 최대 발생시기가 일치하는 시기까지 잔차 체중이 증가했다가, 최대 성장시기가 최대 발생시기보다 늦어질수록(일치지수 > 0) 감소하는 것으로 확인되었다(Fig. 5-13).

유조의 잔차 체중은 한배유조수가 증가할수록 평균  $0.71 \pm 0.17\text{g}$ 씩 감소하는 것으로 나타났다(Table 5-19, Fig. 5-13). 한배유조수와 일치지수<sup>2</sup>간 교호작용의 효과크기는  $0.01 \pm 0.00\text{g}$ 으로 추정되어 한배유조수가 증가할수록 이소 전 건강도에 대한 일치지수<sup>2</sup>의 효과가 감소하는 것으로 나타났다(Table 5-20, Fig. 5-13).

Table 5-19 Comparison of top 5 linear-mixed models for the body condition (residual body mass) of nestling Varied Tits. All candidate models included year, plot, and breeding pair as random effects. The four compatible best models with  $\Delta AICc < 2.0$  in bold were averaged.

Model	AICc	$\Delta AICc$	Weight
<b>Synchrony + Synchrony<sup>2</sup> + No. of chick + Elevation + Elevation×Synchrony</b>	<b>852.8</b>	<b>0.00</b>	<b>0.266</b>
Synchrony + Synchrony <sup>2</sup> + No. of chick	853.5	0.71	0.186
Synchrony + Synchrony <sup>2</sup> + No. of chick + Elevation + Elevation×Synchrony <sup>2</sup>	854.0	1.27	0.141
Synchrony + Synchrony <sup>2</sup> + No. of chick + Elevation	854.7	1.91	0.102
Synchrony+ Synchrony <sup>2</sup> + No. of chick + Elevation+ Elevation×No. of chick + Elevation×Synchrony	854.9	2.13	0.091

Table 5-20 Model averaged effect size, standard errors (SE) and 95% confidence interval (CI) of fixed effect affecting body condition (residual body mass; g) of nestling Varied Tits.

Fixed effects	Effect size $\pm$ SE	95% CI	z	p
Synchrony	-0.02 $\pm$ 0.11	-0.23 – 0.20	0.14	0.890
Synchrony <sup>2</sup>	-0.03 $\pm$ 0.01	-0.05 – -0.02	3.94	<0.001
No. of chick	-0.71 $\pm$ 0.17	-1.04 – -0.39	4.28	<0.001
Synchrony <sup>2</sup> $\times$ No. of chick	0.01 $\pm$ 0.00	0.00 – 0.01	4.14	<0.001
Synchrony $\times$ Elevation	-0.00 $\pm$ 0.00	-0.00 – 0.00	0.67	0.501
Synchrony <sup>2</sup> $\times$ Elevation	-0.00 $\pm$ 0.00	-0.00 – 0.00	0.42	0.675

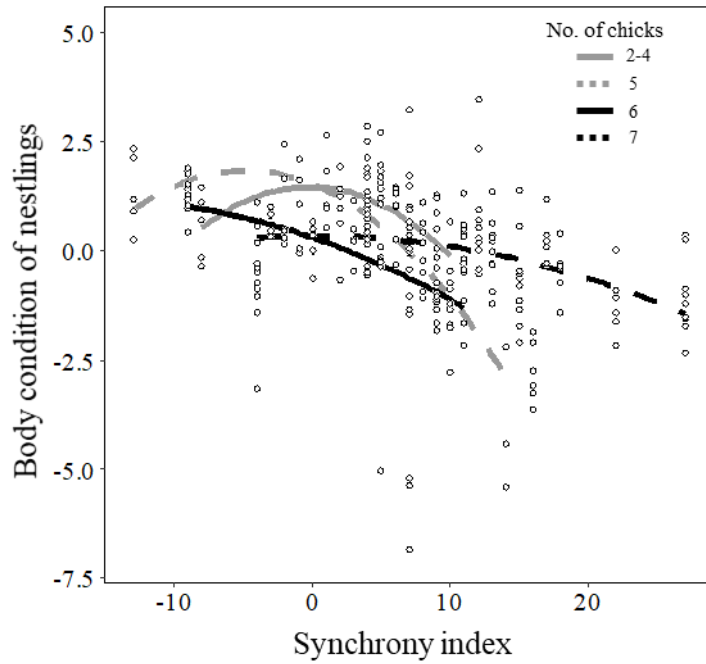


Fig. 5-13 Relationship between the synchrony index (difference between the peak date of growth of nestling Varied Tits and the peak date of Lepidoptera larvae biomass; peak of biomass = 0) and the body condition (residual body mass; g) of Varied Tit chicks in different number of chicks.

## IV. 고찰

고도 상승에 따른 기온 저하는 생물의 형태 및 생활사에 영향을 미치는 것으로 알려져 있으며, 이를 통해 기온 변화에 대한 생물종과 생태계의 반응을 파악하고 예측하기 위한 연구가 지속적으로 수행되고 있다(Fielding et al. 1999, Bourgault et al. 2010, Lee et al. 2016). 본 연구 결과, 기존 연구와 유사하게 고도가 높아질수록 3월 기온이 저하되며, 나비목 유충 최대 발생 시기 및 곤충박이 유충 최대 성장시기가 지연됨을 확인하였다. 나비목 유충의 최대 발생량은 예측대로 고도가 높아질수록 감소하는 것으로 나타났으며, 이는 기존 연구에서 보고되었던 고도 상승에 따른 곤충 크기 감소와 나비목 유충 풍부도의 감소와 일치하는 결과이다(Boyce 1979, Chown and Klok 2003, 이 2008).

나비목 유충의 최대 발생기간의 경우, 위도가 내려가거나, 기온이 높을수록 유충의 성장속도가 증가하여 유충 생물량이 일시적으로 증가하는 기간이 짧아지는 것으로 보고되었다(Buse et al. 1999, Smith et al. 2011). 따라서 저지대로 갈수록 나비목 유충 생물량이 일시적으로 증가하는 기간이 짧아짐에 따라 유충의 최대 발생기간이 단축될 것으로 예상했으나, 통계적으로 유의한 변화는 확인되지 않았다. 또한 나비목 유충의 최대 발생기간은 같은 고도(800m)에 위치한 두 조사구간에도 큰 차이가 있었으며, 800m-1 조사구의 최대 발생기간은 2016년 38일, 2017년 40일로 다른 조사구에 비해 길었던 것으로 확인되었다. 고도 800m에 위치한 조사구간 최대 발생기간의 차이는 본 연구에서 수행한 나비목 유충 분변 조사 간격이 일정하지 않아, 나비목 유충 발생량의 시간적 변이에 대한 파악이 제대로 이뤄지지 않았기 때문일 가능성이 있다. 그러나 2016년과 2017년에 모든 조사구에서 같은 방

법으로 조사를 수행한 결과, 같은 조사구에서 연도별 최대 발생기간이 유사하다는 점에서, 고도 800m-1 조사구의 긴 최대 발생기간은 조사 방법에 의한 오차보다는 조사구 내 나비목 유충 생물량의 시간적 변이가 다른 조사구에 비해 특히 낮았기 때문으로 판단된다. 동일한 고도에서 시간에 따른 나비목 유충 생물량의 변화 경향의 차이는 조사구간 식생 및 나비목 군집 차이와 관련이 있을 것으로 생각되며, 향후 이에 대한 추가적인 연구가 필요하다고 생각된다.

연도 및 조사구별 생물계절성 일치도를 파악한 결과, 고도 800m-1와 1,000m 조사구의 경우, 등지별 곤충박이 유충의 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기 이전부터 분포되어 있는 것으로 나타났다. 그러나 고도 200m, 400m, 800m-2 조사구는 모든 등지의 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기 이후인 것으로 확인되었다. 또한 나비목 유충의 최대 발생시기와 곤충박이 유충의 최대 성장시기를 비교한 결과, 유충의 최대 발생시기가 빨라질수록 곤충박이 유충의 최대 성장시기가 유충의 최대 발생시기에 비해 늦어지는 것으로 확인되었다. 따라서 나비목 유충의 최대 발생시기가 곤충박이 유충 최대 성장시기보다 기온 상승에 민감하게 반응하는 것으로 판단되며, 향후 기후변화로 인한 기온 상승 시, 나비목 유충과 곤충박이간 생물계절성 불일치가 증가할 것으로 예상된다. 이는 박새, Blue Tit, Pied Flycatcher에 대한 연구 결과, 세 종 모두 기온이 높고 나비목 유충 발생시기가 빠를수록 나비목 유충 발생시기와 유충의 성장시간 차이가 증가한 것과 유사한 결과이다(Burgess et al. 2018).

고도와 생물계절성 일치도에 따른 곤충박이 유충 혈액의 안정성 동위원소비의 변화를 분석한 결과, 고도에 따라서  $\delta^{13}\text{C}$ 가 증가하는 경향이 확인되었다. 그러나 생물계절성 일치도에 따른  $\delta^{13}\text{C}$ 의 변화와 생물계절성 일치도에 따른  $\delta^{13}\text{C}$  변화정도의 고도간 차이는 확인되지 않았다. 잠재 먹이원의 분류

군별  $\delta^{13}\text{C}$ 는 나비목 유충이 가장 낮고, 거미목과 메뚜기목이 높은 것으로 나타났다. 따라서 곤충박이 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$  증가는 고도가 높아질수록 유조 먹이원 중 나비목 유충의 비율이 감소하고 메뚜기목 및 거미목 비율이 증가할 수 있음을 의미한다. 동위원소 혼합모형을 통해 유조의 먹이원 비율을 추정 한 결과, 고도에 따라 나비목 유충 비율이 감소하고 거미목 비율이 증가하는 것으로 확인되었으며, 이는 나비목 유충의 발생량이 적은 고지대의 곤충박이가 다른 먹이원으로 나비목 유충의 일부를 대체하여 급이한 결과로 생각된다. 고도별 먹이원 비율 차이가 고도간 먹이원 가용도의 차이와 관련이 있는지 정확하게 파악하기 위해서는 고도별 메뚜기목 및 거미목 가용도의 차이를 파악할 필요가 있다. 그러나 국내에서 수행된 기존 연구 결과 고도별 곤충 및 거미목의 풍부도는 지역에 따라 다른 것 확인되었으며(전 외 2012, 김 2016), 본 연구는 나비목 유충의 가용도 대해서만 조사가 수행되었다는 한계가 있다. 따라서 향후 나비목 유충 외에 다른 먹이원의 가용도 차이가 육추기 곤충박이 먹이원 이용에 미치는 영향에 대한 연구가 필요하다고 판단된다.

곤충박이 유조 혈액의  $\delta^{15}\text{N}$ 의 경우, 일찍 번식한 등지의 유조가 높은  $\delta^{15}\text{N}$ 를 가지며, 번식시기가 지남에 따라  $\delta^{15}\text{N}$ 가 감소하는 것으로 확인되었다. 그러나 고도에 따른  $\delta^{15}\text{N}$ 의 변화와 번식시기에 따른  $\delta^{15}\text{N}$ 의 변화정도의 고도간 차이는 나타나지 않았다. 유조 혈액의  $\delta^{15}\text{N}$ 는 나비목 유충과 메뚜기목의  $\delta^{15}\text{N}$ 과 유사하며, 나비목 유충보다 메뚜기목의  $\delta^{15}\text{N}$ 이 낮은 것으로 나타났다. 따라서 번식시기에 따른  $\delta^{15}\text{N}$ 의 감소는 번식이 늦은 등지일수록  $\delta^{15}\text{N}$ 가 높은 나비목 유충의 비율이 감소하고 메뚜기목의 비율이 증가할 가능성이 있음을 의미한다. 동위원소 혼합모형을 통해 유조 먹이원 비율을 추정한 결과, 번식시기에 따라 나비목 유충 비율은 변화하지 않았으나, 메뚜기목 비율은 증가하는 것으로 확인되었다. 이는 스페인에 서식하는 Blue Tit에서 번식



시기에 따라 나비목 유충이 아닌 다른 곤충 먹이원의 비율이 증가한 것과 유사한 결과이다(García-Navas and Sanz 2011). 메뚜기목은 주로 5월부터 7월사이에 부화하여 불완전변태를 통해 성장하며, 따라서 메뚜기목의 풍부도는 5월 이후부터 가을까지 증가하는 것으로 알려져 있다(김 1998). 본 연구 대상지에서도 메뚜기목의 풍부도는 번식시기가 늦어질수록 증가했을 것으로 생각되며, 따라서 번식시기에 따른 메뚜기목 비율의 증가는 번식시기가 늦어질수록 나비목 유충 가용도가 감소함에 따라 메뚜기목을 대체 먹이원으로 유조에게 급이한 결과로 판단된다.

나비목 유충은 산림성 조류 유조의 성장과 기능 발달에 있어 중요한 단백질 및 기타 영양분이 풍부하며(Eeva et al. 2010, Razeng and Watson 2015), 유조의 최대 성장시기에 충분한 양의 나비목 유충을 급이하는 것이 유조의 성장에 중요한 것으로 보고되었다(Naef-Daenzer et al. 2000, Wilkin et al. 2009). 또한 Blue Tit과 Pied Flycatcher에 대한 연구 결과, 생물계절성 불일치 증가에 따른 나비목 유충 가용도 감소로 인해 유조의 먹이원 중 나비목의 번데기 또는 파리목과 같은 대체 먹이원이 비율이 증가할수록 유조의 이소 전 건강도가 감소하는 것으로 확인되었다(García-Navas and Sanz 2011, Samplonius et al. 2016). 따라서 본 연구 결과 확인된 것과 같이 기온 상승에 의해 생물계절성 불일치가 증가하여 나비목 유충의 가용도가 감소한다면, 성조가 유조에게 나비목 유충이 아닌 대체 먹이원을 더욱 많은 비율로 급이할 것이며, 이러한 먹이원 비율 변화가 유조의 성장에 부정적인 영향을 미칠 수 있을 것으로 예상된다. 특히 본 연구에서 나비목 유충의 대체 먹이원으로 확인된 메뚜기목과 거미목의 경우, 번식시기에 따른 가용도의 변화가 크지 않거나 번식시기가 늦어짐에 따라 가용도가 증가하는 것으로 보고되었다는 점에서(김 1998, Naef-Daenzer et al. 2000), 생물계절성 불일치로 인해 나

비목 유충의 가용도가 감소할수록 거미목 및 메뚜기목 먹이의 비율이 증가할 것으로 예상된다.

본 연구는 먹이원 중 나비목 유충의 비율이 높을수록, 나비목 유충과의 생물계절성 일치도가 높을수록 유조의 이소 전 건강도가 증가할 것으로 예측하였다. 또한 생물계절성 일치도에 따른 유조의 이소 전 건강도의 변화 정도는 고도간 나비목 유충 발생양상의 차이에 따라 저지대로 갈수록 증가할 것으로 예상하였다. 연구 결과, 이소 전 건강도는 유조의 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기에 근접할수록 증가하고, 멀어질수록 감소하여, 생물계절성 불일치가 클수록 저하되는 것으로 확인되었다. 그러나 생물계절성 일치도에 따른 유조의 이소 전 건강도 변화정도의 고도간 차이는 확인되지 않았으며, 유조의 이소 전 건강도는 혈액의 안정성 동위원소비 또는 추정된 네 종류의 먹이원 비율과는 모두 관계가 없는 것으로 확인되었다. 생물계절성 불일치 증가에 따른 유조의 이소 전 건강도의 감소는 유조 최대 성장시기동안 나비목 유충의 높은 가용도가 중요하며, 따라서 유조의 최대 성장시기에 나비목 유충이 중요한 먹이원임을 의미한다. 또한 이러한 경향이 고도간 차이가 없는 것으로 나타나, 고도간 최대 발생량의 차이에 상관없이 생물계절성의 일치가 곤충박이의 번식에 중요한 것으로 판단된다. 그럼에도 불구하고 유조의 먹이원 비율에 따른 이소 전 건강도 변화가 나타나지 않은 것은 먹이원 비율 추정에 이용한 유조 혈액의 안정성 동위원소비가 유조의 최대 성장시기가 아닌 전체 성장기간 동안의 먹이원을 반영하는 것과 관련이 있을 것으로 생각된다.

산림성 조류 유조 먹이원에 대한 기존 연구 결과, 유조의 성장단계에 따라 성조가 급이하는 먹이원의 비율이 달라지는 것으로 확인되었다. 박새와 Blue Tit의 경우, 부화 초기에는 최대 성장시기(7 - 10일령)에 비해 거미목 또는 파리목의 비율이 높은 것으로 급이하는 것으로 보고되었다(Cowie and

Hinsley 1988). 또한 Pied Flycatcher 유조의 이소 전 건강도는 유조 최대 성장시기와 나비목 유충 최대 발생시기의 일치도와 관련이 있는 것으로 확인되었으나, 먹이원 중 나비목 유충 비율 외에도 부화 초의 거미목 비율과도 관련이 있는 것으로 나타났다(Samplonius et al. 2016). 이와 같은 연령에 따른 먹이원 비율 변화는 성장단계에 따라 필요한 영양소가 다르기 때문으로 생각되고 있다(Ramsay and Houston 2003, García-Navas et al. 2013). 따라서 성장에 따른 먹이원 변화와 부화 초기의 먹이원 비율이 이소 전 건강도에 미치는 영향으로 인하여 유조의 최대 성장시기에 나비목 유충 비율이 유조의 이소 전 건강도에 미치는 영향이 성장시기 전체를 반영하는 혈액 안정성 동위원소를 통해 뚜렷하게 나타나지 않았을 가능성이 있다고 생각된다. 따라서 향후 먹이원 비율과 유조 건강도 간의 관계를 파악하기 위해서는 실험 및 관찰 연구를 통해 먹이원 비율이 이소 전 건강도에 미치는 영향에 대한 추가 연구가 필요하다고 판단된다. 산림성 조류의 혈장(blood plasma)의 안정성 동위원소는 채취 0.4 - 1.7일 이전의 먹이원을 반영하는 것으로 알려져 있으며(Hobson and Clark 1993), 따라서 개체에 대한 혈장의 안정성 동위원소 비율을 반복적으로 측정함으로써 연령에 따른 먹이원 비율 변화를 파악할 수 있을 것으로 판단된다.

결과적으로 고도에 따른 기온 변화에 의해 나비목 유충 발생시기 및 곤충박이 유조의 최대 성장시기가 달라지는 것으로 확인되었으나, 나비목 유충의 발생시기와 곤충박이의 유조의 최대 성장시기를 비교한 결과, 나비목 유충의 최대 발생시기가 빠를수록 유충 발생시기에 비해 곤충박이 유조의 최대 성장시기가 늦어지는 것으로 확인되었다. 또한 고도에 상관없이 유조의 최대 성장시기와 유충의 최대 발생시기의 차이가 증가함에 따라 유조의 이소 전 건강도가 저하되는 것으로 나타나 나비목 유충과 곤충박이간 생물계절성 불일치가 번식에 부정적인 영향을 미치는 것으로 나타났다. 이소 전 유

조의 건강상태는 이소 후의 생존율과 번식율에 영향을 미치기 때문에 개체의 적응도를 반영하는 요인으로 알려져 있다(Garnett 1981, Nur 1984, Gebhardt-Henrich and van Noordwijk 1991). 따라서 생물계절성 불일치 심화에 따른 이소 전 건강도 저하는 이소 후 생존율 및 번식율 감소와 나비목 유충 발생시기에 유조 최대 성장시기를 일치시키지 못하는 개체들의 적응도 감소로 이어질 수 있을 것으로 생각된다. 또한 기후변화로 인한 기온 상승이 지속될수록 생물계절성 불일치가 심화되고, 그로 인해 유조의 이소 전 건강도 저하가 일어날 수 있을 것으로 예상된다. 향후 곤충박이 개체군 동태에 대한 기후변화의 영향 파악을 위해서는 유조의 이소 전 건강도 저하가 이소 후의 생존율과 번식율에 미치는 영향 파악에 대한 연구가 수행되어야 할 것이다.

Chapter 6

## 제 6장 종합 고찰 및 결론

## I. 종합 고찰

기후변화로 인한 영양단계간 생물계절성 불일치는 생태계 구성원 간의 상호작용을 교란시킴으로써, 개체군 감소와 생태계 기능 저하를 일으키고 있다. 특히 산림성 조류의 번식기 주요 먹이원인 나비목 유충은 수목의 개엽이 후 일시적으로 증가했다가 감소하기 때문에, 기후변화로 인한 나비목 유충과 산림성 조류 간의 생물계절성 불일치의 심화는 조류의 번식과 개체군에 부정적인 영향을 미칠 수 있는 것으로 확인되었다.

본 연구는 국내 산림 전역에 높은 밀도로 번식하는 박새와 곤줄박이를 모델종으로 선정하여, 첫째, 광역적 규모의 박새류 번식시기 장기 모니터링을 위한 번식시기 자동 모니터링 개발, 둘째, 고도별 기온 및 곤줄박이 번식지표(산란일, 한배산란수, 번식실패 등지 비율)의 장기적 변화 파악, 셋째 미래 기후변화에 따른 곤줄박이 산란시기 변화 예측, 넷째, 곤줄박이와 나비목 유충 간 생물계절성 불일치가 곤줄박이의 번식생태에 미치는 영향 파악을 목적으로 연구를 수행하였다.

2장에서 2016년부터 2018년까지 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산의 12개 조사구에서 수행한 인공새집 번식 조사와 새집내부온도 측정을 통해, 일별 번식상황을 비번식/번식 2단계 및 비번식/산란 및 포란/육추 3단계로 추정하는 번식상황 분류모형을 개발하였다. 번식상황 분류모형의 정확도 및 AUC 모두 0.9이상으로 나타나 모형의 수행능력이 뛰어난 것으로 확인되었다. 또한 추정된 일별 번식상황을 이용해 각 등지별 산란일 및 부화일을 추정하고 현장조사를 통해 파악한 번식시기와 비교한 결과, 평균 추정 오차가 박새 2.44 - 4.94일, 곤줄박이 1.31 - 3.03일로 나타나 번식시기 추정의 정확도가 높고, 중간 번식시기 추정의 정확도가 유사한 것으로 나타났다. 따라서 본 연구에서 개발한 번식시기 자동 모니터링을 기후변화가 박새류 번식시기에 미치는 영향 파악을 위한 광역적

장기 모니터링에 적용한다면 조사방법을 표준화하며, 인적 오류와 조사 비용을 줄이는데 도움이 될 것으로 판단된다.

3장에서 2006년부터 2018년까지 전라남도 구례군 지리산 고도 300m, 900m, 1,300m에 위치한 세 조사구에서 번식한 곤줄박이를 대상으로 번식기 전 기온과 산란일간의 관계를 분석한 결과, 곤줄박이의 산란일은 번식기 전 기간의 평균기온 및 최고기온이 상승할수록 앞당겨지는 것으로 확인되었다. 번식기 전 기온과 산란일의 연도별 변화를 분석한 결과, 고도 300m 조사구에서는 기온과 산란일 모두 변화가 없었던 것으로 나타났다. 그러나 고지대인 고도 900m와 1,300m 조사구에서는 최근 약 10년간의 기온 상승에 비해, 곤줄박이의 산란일 변화는 미미한 것으로 확인되었다. 이러한 고도별 기온 변화 경향의 차이는 최근 전세계적으로 고도 상승에 따라 기온 상승 속도가 증가한 것으로 확인된 것과 유사한 결과이다(Wang et al. 2014, Pepin et al. 2015). 그러나 고지대에서 기온과 산란일 변화 경향의 차이가 나타났음에도, 한배산란수 감소 및 번식실패비율 증가 등의 번식지표의 악화는 나타나지 않았다. 현재 국내의 봄철 기온은 지속적으로 상승할 것으로 예측되고 있으며(기상청 2014), 따라서 기온과 산란일 변화 경향의 차이가 증가하는지 파악하기 위해 지속적인 모니터링이 이루어져야 한다고 판단된다. 또한 이러한 차이가 번식성공률 및 유조의 성장률 등 다른 번식지표에 미치는 영향을 파악할 필요가 있다고 생각된다.

4장에서 2016년부터 2018년까지 강원도 원주시 백운산, 전라남도 구례군 지리산, 전라남도 광양시 백운산의 12개 조사구에서 번식한 곤줄박이를 대상으로 조사구별 3월 기온과 산란일을 이용하여 산란일 예측모형을 개발한 결과, 평균기온과 최고기온이 예측변수로 선정되었다. 산란일 예측모형을 이용하여 2008년부터 2015년까지 구례군 지리산의 고도 300m와 900m에 위치한 조사구의 산란일을 예측하고 현장조사를 통해 파악한 산란일과 비교한 결과, 예측된 산란일은 관찰된 산란일과 높은 상관관계를 가지는 것으로 나타났다. 산란일 예측모형과 남한지역에 대한 RCP 기후변화 시나리오를 이용하여 2100년까지의 산란일 변화를 예측한 결과, 완화 시나리오에서도 21

세기 중반까지 산란일이 약 4일 빨라지며, 그 이후로는 기후변화의 영향이 안정화되는 것으로 예측되었다. 그러나 온실가스 배출농도가 현재수준으로 유지되는 기준 시나리오의 경우, 2100년까지 산란일이 지속적으로 앞당겨져 2090년대에는 현재보다 10일정도 산란일이 빨라지며, 특히 고위도와 고지대의 산란일 변화가 다른 지역에 비해 큰 것으로 예측되었다.

5장에서 전라남도 광양시 백운산 지역의 고도 200m, 400m, 800m, 1,000m에 위치한 5개 조사구에서 곤줄박이 유조의 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기를 파악한 결과, 고도 상승에 따른 기온 저하로 인해 최대 성장시기와 나비목 유충의 최대 발생시기 모두 지연된 것으로 나타났다. 그러나 기온 상승에 따라 나비목 유충의 최대 발생시기가 빨라질수록, 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 곤줄박이 유조의 최대 성장시기가 늦어져, 생물계절성의 불일치가 증가하는 것으로 확인되었다. 나비목 유충의 최대 발생량은 고도가 상승함에 따라 감소했으나, 최대 발생기간은 변화가 없는 것으로 확인되었다. 고도 및 생물계절성 일치도에 따른 곤줄박이 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$  및  $\delta^{15}\text{N}$ 과 동위원소 혼합모형을 통해 추정된 잠재 먹이원 비율의 변화를 분석한 결과,  $\delta^{13}\text{C}$ 의 경우, 고도가 상승할수록 증가하여, 고도 상승에 따라 나비목 유충의 비율 감소 및 거미목의 비율이 증가하는 것으로 추정되었다.  $\delta^{15}\text{N}$ 의 경우, 번식시기가 늦어질수록 감소하여, 번식시기에 따라 메뚜기목의 비율이 증가하는 것으로 확인되었다. 곤줄박이 유조의 이소 전 건강도는 생물계절성 불일치가 증가할수록 저하되는 것으로 확인되어, 유조의 최대 성장시기동안 나비목 유충의 높은 가용도가 유조의 성장에 중요한 것으로 나타났다. 그러나 유조의  $\delta^{13}\text{C}$  및  $\delta^{15}\text{N}$ 과 추정된 먹이원 비율에 따른 유조의 이소 전 건강도의 변화는 확인되지 않았다. 또한 생물계절성 일치도에 따른 유조의 먹이원 비율 및 이소 전 건강도의 변화 정도의 고도간 차이는 확인되지 않았다. 결과적으로 기온 상승에 따라 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 곤줄박이 유조의 최대 성장시기가 늦어져 생물계절성 불일치가 심화되는 것으로 나타났으며, 생물계절성 불일치가 심화될수록 유조의 이소 전 건강도의 저하되는 것으로 확인되었다. 따라서 기후변화로 인한 기온 상



승은 생물계절성 불일치의 심화와 그에 따른 유조의 이소 전 건강도의 저하를 일으켜 곤줄박이의 번식에 부정적인 영향을 미칠 것으로 예상된다.

본 연구를 통해 개발한 박새류 번식시기 자동 모니터링 방법은 정확도가 높고, 박새, 곤줄박이는 국내외에서 산림성 조류에 대한 기후변화 영향 파악을 위한 장기 모니터링의 대상종으로 연구되고 있기 때문에, 기존 모니터링 적용한다면 조사 결과의 오류를 줄이는데 도움이 될 것으로 판단된다. 특히 소형 온도기록계를 이용한 새집내부온도 측정 방법이 매우 간단하며, 적은 조사 횟수로도 연속적인 온도자료를 수집할 수 있기 때문에, 시민과학 및 생태교육 프로그램과 병행이 가능할 것으로 생각된다. 따라서 국내 여러 지역에서 진행중인 인공새집을 이용한 시민과학 프로그램 및 생태교육과 연계하여 번식자료와 함께 새집내부온도를 수집하고, 번식상황 분류모형을 통해 번식시기를 파악한다면, 기후변화가 국내 산림성 조류 생물계절성에 미치는 영향 파악을 위한 광역적 규모의 모니터링이 가능할 것으로 생각된다.

또한 생물다양성 및 생태계에 미치는 기후변화의 부정적 영향에 대한 우려가 증가함에 따라, 보전 및 관리 전략 수립에 있어 기후변화에 대한 생물종 및 생태계의 취약성 평가의 필요성이 증가하고 있다. 산림성 조류를 포함한 생물종의 취약성 평가의 경우, 기후변화에 대한 노출정도, 중간 상호작용에 대한 의존성, 특정 먹이원에 대한 의존성 등에 대한 여러 항목이 포함되어 있다(Siegel et al. 2014, Borges et al. 2019). 따라서 본 연구 결과 확인된 기온과 곤줄박이의 번식지표간의 관계와 곤줄박이 번식생태에 대한 생물계절성 불일치의 영향 등은 기후변화에 대한 곤줄박이의 취약성 평가를 위한 근거 자료로 이용될 수 있을 것으로 판단된다.

결과적으로 본 연구는 고도별 나비목 유충과 곤줄박이 생물계절성 비교를 통해, 기온 상승에 따른 나비목 유충의 최대 발생시기 변화에 곤줄박이 유충의 최대 성장시기가 늦어져 생물계절성 불일치가 증가함을 확인하였다. 따라서 구례군 지리산 고지대에서의 최근 10년간의 기온 상승에 비해 산란일이 앞당겨지지 않은 곤줄박이 개체군의 경우, 기온 상승에 따라 곤줄박이의

유조 최대 성장시기가 나비목 유충의 최대 발생시기에 비해 늦어졌을 가능성이 높다고 생각된다. 비록 이러한 기온과 산란일간 장기적 변화 경향의 차이가 한배산란수와 번식실패 동지 비율에는 부정적 영향을 미치지 않은 것으로 나타났으나, 광양시 백운산에서 생물계절성 불일치가 곤충박이 번식에 미치는 영향을 연구한 결과, 생물계절성 불일치가 증가할수록 유조의 이소 전 건강도가 저하되는 것으로 확인되었다. 따라서 영양단계간 생물계절성 불일치는 유조의 성장을 저하시켜 번식에 부정적인 영향을 미칠 것으로 예상되며, 향후 기후변화에 따른 산림성 조류에 대한 영향을 파악하기 위해서는 유조의 이소 전 건강도에 대한 모니터링과 이소 전 유조 건강도의 저하가 개체의 적응도와 개체군 동태에 미치는 영향 파악에 대한 연구가 이루어져야 할 것이다.

또한 장기자료를 통해 파악한 곤충박이 산란일의 연도별 변화정도와 기후 변화 시나리오를 통해 예측된 산란일 변화 모두 지역간 차이를 보였으며, 곤충박이와 나비목 유충 간 생물계절성 일치정도가 조사구에 따라 다른 것으로 나타났다. 따라서 국내 산림성 조류에 대한 기후변화의 영향을 파악하고, 산림성 조류와 산림 생태계에 대한 보전 및 관리의 우선순위를 정하기 위해서는 광역적 규모의 장기 모니터링을 통해 생물계절성 불일치의 시공간적 변이에 대한 연구가 수행되어야 한다고 생각된다. 또한 광역적 규모의 장기 모니터링을 표준화된 방법으로 수행하고, 인적 오류를 줄이기 위해서는 소형 온도기록계, 자동 녹음기와 같은 기록장치를 이용한 산림성 조류의 번식 지표에 대한 자동 모니터링을 적용해야 한다고 판단된다.

## II. 결론

박새와 곤줄박이에 대한 번식시기 자동 모니터링 방법 개발 및 기후변화가 곤줄박이의 번식생태, 먹이원과의 생물계절성 불일치에 미치는 영향에 대한 연구결과는 다음과 같이 나타났다.

1. 박새와 곤줄박이를 대상으로 새집내부온도를 이용한 산란일 및 부화일 추정 방법을 개발하기 위해, 랜덤 포레스트 분석과 새집내부온도를 통해 번식상황을 추정하는 번식상황 분류모형을 개발하였다. 번식상황 분류모형의 정확도와 AUC는 0.9 이상으로 모형의 수행능력이 뛰어난 것으로 확인되었으며, 모형 정확도에 대한 랜덤 포레스트 매개변수의 영향은 미미한 것으로 확인되었다. 번식상황 분류모형으로 추정한 번식상황을 이용하여 산란일과 부화일을 추정하여, 현장조사를 통해 파악한 번식시기와 비교한 결과, 산란일과 부화일 추정의 평균 오차가 곤줄박이 1.31 - 3.03일, 박새 2.44 - 4.94일로 나타나 번식시기 추정의 정확도가 높으며, 종간 차이를 보이지 않았다.
2. 구례군 지리산 지역에 번식하는 곤줄박이의 산란일은 번식기 전 기간의 평균기온 및 최고기온의 상승에 따라 앞당겨지는 것으로 확인되었다. 그러나 고도 900m 1,300m 조사구에 번식하는 개체군의 경우, 최근 약 10년 동안의 기온 상승에도 산란일 변화가 나타나지 않았다. 그러나 기온 및 산란일간의 변화 경향 차이에도 한배산란수와 번식실패 등지 비율 등의 번식지표에 대한 부정적인 영향은 확인되지 않았다.

3. 원주시 백운산, 구례군 지리산, 광양시 백운산의 12개 조사구에서 고도별 3월 기온과 곤줄박이 산란일을 이용하여, 기온을 예측변수로 하는 산란일을 예측하는 모형을 개발하였다. 3월 평균기온과 최고기온이 모형의 예측변수로 선정되었으며, 독립적인 시간대에 대하여 산란일을 예측하여 현장조사를 통해 확인한 산란일과 비교한 결과 상관계수 0.80, 평균 제곱근 오차 5.21일로 확인되었다. 기후변화 완화 시나리오에 따라 예측된 곤줄박이 산란일은 현재에 비해 4일 앞당겨질 것으로 추정되었다. 반면, 기준 시나리오에 따르면 산란일은 현재보다 10일정도 앞당겨질 것이며, 특히 고위도 및 고지대에서 더욱 빨리 앞당겨질 것으로 예측되었다.
  
4. 광양시 백운산 지역에서 고도별 나비목 유충의 발생양상과 곤줄박이 유조의 최대 성장시기를 확인한 결과, 고도에 따라 나비목 유충의 최대 발생시기와 곤줄박이 유조의 최대 성장시기가 지연되는 것으로 확인되었다. 그러나 기온 상승에 따라 나비목 유충의 최대 발생시기가 빨라질수록 곤줄박이 유조의 최대 성장시기가 유충 발생시기에 비해 늦어지는 것으로 확인되었다. 고도 상승 따라 나비목 유충의 최대 발생량은 감소하였으나, 최대 발생시기는 차이가 없는 것으로 나타났다. 곤줄박이 유조 혈액의  $\delta^{13}\text{C}$ 는 고도에 따라 증가하여, 고도에 따라 나비목 유충 비율이 감소하고 메뚜기목 및 거미목 비율이 증가하는 것으로 추정되었다. 유조 혈액의  $\delta^{15}\text{N}$ 는 번식시기가 늦어질수록 감소하여, 번식이 늦을수록 메뚜기목 비율이 증가하는 것으로 추정되었다. 유조의 이소 전 건강도는 생물계절성 불일치가 증가할수록 감소하였으나, 혈액 내  $\delta^{13}\text{C}$  및  $\delta^{15}\text{N}$ 와 먹이원 비율과는 관련이 없는 것으로 확인되었다.

본 연구는 광역적 규모의 기후변화 영향 파악을 위한 산림성 조류 생물계절성 모니터링에 적용할 수 있는 번식시기 자동 모니터링을 개발하였으며 기온 변화가 곤줄박이의 번식생태와 먹이원간의 상호작용에 미치는 영향을 파악하고, 기후변화에 따른 곤줄박이 산란일 변화를 예측하였다. 본 연구에서

개발한 박새와 곤줄박이에 대한 번식시기 자동 모니터링은 번식시기 추정 정확도가 높고, 조사방법이 간단하다는 점에서, 기존 박새와 곤줄박이를 대상으로 수행되고 있는 장기 번식 모니터링과 시민과학연구에 적용할 수 있을 것으로 생각된다. 또한 이를 통해 광역적 규모에서 표준화된 방법으로 산림성 조류의 번식시기를 장기적으로 파악한다며, 국내 산림성 조류에 대한 기후변화의 전반적 영향을 파악할 수 있을 것으로 예상된다.

곤줄박이의 번식생태에 대한 기온 변화와 나비목 유충간의 생물계절성 불일치의 영향을 파악하고 기후변화에 따른 산란일 변화를 예측한 결과, 기후변화로 인한 기온 상승은 생물계절성 불일치 심화와 유조의 이소 전 건강도 저하로 이어져 조류 번식에 부정적인 영향을 미칠 것으로 확인되었다. 또한 곤줄박이의 번식기 전 기온은 저지대에 비해 고지대에서 더욱 빠르게 상승한 것으로 확인되었으며, 앞으로의 기후변화 완화 정도에 따라 곤줄박이 산란일에 대한 기후변화의 영향은 기후변화 완화 정도에 따라 시공간적 변이를 보이는 것으로 나타났다. 따라서 향후 기후변화에 대한 국내 산림성 조류의 취약성 평가와 보전 및 관리계획의 수립을 위해서는 산림성 조류와 곤충 먹이원간 생물계절성 일치도의 시공간적 변이를 파악해야 할 것으로 판단된다. 또한 광역적 규모에서 장기간 동안의 정량적인 자료 수집과 인적 오류 및 조사 비용 절감을 위해 자동 기록장치를 이용한 모니터링이 수행되어야 할 것이다.

## 참 고 문 헌

고연섭. 2009. 자연휴양림 임도의 산림경관 분석: 국립 백운산 자연휴양림 임도를 중심으로. 상지대학교 석사학위논문, 원주.

국립공원관리공단. 2016. 2016 기후변화 생태계 모니터링. 국립공원관리공단, 원주.

국립기상과학원. 2018. 한반도 100년의 기후변화. 국립기상과학원, 서귀포.

국립산림과학원. 2010. 환경생태연구. 국립산림과학원, 서울.

기상청. 2014. 한국 기후변화 평가보고서 2014, 기후변화 과학적 근거. 기상청, 서울.

기상청. 2019. 가속화되는 지구 온난화, 전 세계가 주목해야... [2019. 10. 13]

[http://www.kma.go.kr/notify/press/kma\\_list.jsp?bid=press&mode=view&num=1193786&page=2&field=&text=](http://www.kma.go.kr/notify/press/kma_list.jsp?bid=press&mode=view&num=1193786&page=2&field=&text=)

김석영. 2016. 고도에 따른 곤충 다양성 연구. 경북대학교 석사학위논문, 대구.

김정환. 1998. 한국의 잠자리 메뚜기. 교학사, 서울.

김진희, 천정화, 윤진일. 2013. 신 기후변화시나리오 조건에서 한반도 봄꽃 개화일 전망. 한국농림기상학회지 15:50-58.

- 박성진. 2015. 도시숲 박새류의 등지자원과 세력권 특성. 서울대학교 박사 학위논문, 서울.
- 박종길. 2014. 야생조류 필드 가이드. 자연과 생태, 서울.
- 이우신, 구태희, 박진영. 2014. 한국의 새. LG 상록재단, 서울.
- 이종구. 2008. 지리산 곤줄박이 개체군의 고도와 성별에 따른 급이율 변화. 서울대학교 석사학위논문, 서울.
- 전성재, 조영호, 한용구, 김영진, 최민주, 박영준. 2012. 계룡산 국립공원의 나비류 군집에 관한 연구. 한국환경생태학회 26:348-361.
- 최순균, 김명현, 최락중, 어진우, 방혜선. 2016. RCP 8.5 기후변화 시나리오를 적용한 논 서식 애물뽕뽕이(*Sternolophus rufipes*)와 잔물뽕뽕이(*Hydrochara affinis*)의 비행시기 예측. 한국농림기상학회지 18:16-29.
- 한국생태복원협회. 2016. 2016 생태놀이터 사례집 생태놀이터 아이뜨락. 한국생태복원협회, 서울.
- 환경부. 2007. 국가장기생태연구사업. 환경부 국립환경과학원, 인천.
- 환경부. 2009. 국가장기생태연구사업Ⅱ. 환경부 국립환경과학원, 인천.
- 환경부. 2013. 국가장기생태연구사업Ⅲ. 환경부 국립환경과학원, 인천.
- Auld, J. R., A. A. Agrawal, and R. A. Relyea. 2010. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1681):503-511.
- Barton, K. 2019. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1):1–48.
- Bauer, Z., M. Trnka, J. Bauerová, M. Možný, P. Štěpánek, L. Bartošová, and Z. Žalud. 2010. Changing climate and the phenological response of Great Tit and Collared Flycatcher populations in floodplain forest ecosystems in Central Europe. *International Journal of Biometeorology* 54(1):99–111.
- Belda, E. J., P. Ferrandis, and J. A. Gil-Delgado. 1995. Clutch size variation and nest failure of the Serin *Serinus serinus* in orange groves. *Ardeola* 42(1):1–10.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, and F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15(4):365–377.
- Bereczki, K., P. Ódor, G. Csóka, Z. Mag, and A. Báldi. 2014. Effects of forest heterogeneity on the efficiency of caterpillar control service provided by birds in temperate oak forests. *Forest Ecology and Management* 327:96–105.
- Bishop, M. R., R. C. Drewes, and V. T. Vredenburg. 2014. Food web linkages demonstrate importance of terrestrial prey for the threatened California Red-legged Frog. *Journal of Herpetology* 48(1):137–143.
- Bivand, R., T. Keitt, and B. Rowlingson. 2019. rgdal: bindings for the 'geospatial' data abstraction library. R package version 1.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>



- Borges, F. J. A., B. R. Ribeiro, L. E. Lopes, and R. Loyola. 2019. Bird vulnerability to climate and land use changes in the Brazilian Cerrado. *Biological Conservation* 236:347–355.
- Botella, C., A. Joly, P. Bonnet, P. Monestiez, and F. Munoz. 2018. A deep learning approach to species distribution modelling. In: Joly, A., S. Vrochidis, K. Karatzas, A. Karppinen, and P. Bonnet. (eds.). *Multimedia tools and applications for environmental & biodiversity informatics*. Springer International Publishing, Cham. pp.169–199.
- Both, C., A. V. Artemyev, B. Blaauw, R. J. Cowie, A. J. Dekhuijzen, T. Eeva, A. Enemar, L. Gustafsson, E. V. Ivankina, A. Jarvinen, N. B. Metcalfe, et al. 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271(1549):1657–1662.
- Both, C., S. Bouwhuis, C. M. Lessells, and M. E. Visser. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441(7089):81–83.
- Both, C., and L. te Marvelde. 2007. Climate change and timing of avian breeding and migration throughout Europe. *Climate Research* 35:93–105.
- Bourgault, P., D. Thomas, P. Perret, and J. Blondel. 2010. Spring vegetation phenology is a robust predictor of breeding date across broad landscapes: a multi-site approach using the

- Corsican Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*). *Oecologia* 162(4):885–892.
- Bourret, A., M. Bélisle, F. Pelletier, and D. Garant. 2015. Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a Tree Swallow population facing climate change. *Evolutionary Applications* 8(10):933–944.
- Boyce, M. S. 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *The American Naturalist* 114(4):569–583.
- Branston, C. J. 2019. The effects of climate and habitat on breeding Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*) and their prey. Master thesis, Durham University, Durham.
- Breiman, L. 2001. Random forests. *Machine Learning* 45(1):5–32.
- Brown, T. B., K. R. Hultine, H. Stelzer, E. G. Denny, M. W. Denslow, J. Granados, S. Henderson, D. Moore, M. SanClements, A. Sánchez-Azofeifa, O. Sonnentag, and A. D. Richardson. 2016. Using phenocams to monitor our changing Earth: toward a global phenocam network. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14(2):84–93.
- Burger, C., E. Belskii, T. Eeva, T. Laaksonen, M. Mägi, R. Mänd, A. Qvarnström, T. Slagsvold, T. Veen, and M. E. Visser. 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in Pied Flycatcher diet depending on habitat variation. *Journal of Animal Ecology* 81(4):926–936.

- Burgess, M. D., K. W. Smith, K. L. Evans, D. Leech, J. W. Pearce-Higgins, C. J. Branston, K. Briggs, J. R. Clark, C. R. du Feu, K. Lewthwaite, R. G. Nager, et al. 2018. Tritrophic phenological match–mismatch in space and time. *Nature Ecology & Evolution* 2(6):970–975.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer-Verlag, New York, NY.
- Buse, A., S. J. Dury, R. J. W. Woodburn, C. M. Perrins, and J. E. G. Good. 1999. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits. *Functional Ecology* 13(S1):74–82.
- Buxton, R. T., E. Brown, L. Sharman, C. M. Gabriele, and M. F. McKenna. 2016. Using bioacoustics to examine shifts in songbird phenology. *Ecology and Evolution* 6(14):4697–4710.
- Capilla-Lasheras, P. 2018. incR: a new R package to analyse incubation behaviour. *Journal of Avian Biology* 49(8):e01710.
- Cartar, R. V., and R. D. Montgomerie. 1987. Day-to-day variation in nest attentiveness of White-rumped Sandpipers. *The Condor* 89(2):252–260.
- Cerling, T. E., J. A. Hart, and T. B. Hart. 2004. Stable isotope ecology in the Ituri Forest. *Oecologia* 138(1):5–12.

- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy, and C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333(6045):1024–1026.
- Chmielewski, F. M., K. Blümel, C. Scherbaum–Heberer, B. Koppmann–Rumpf, and K. H. Schmidt. 2013. A model approach to project the start of egg laying of Great Tit (*Parus major L.*) in response to climate change. *International Journal of Biometeorology* 57(2):287–297.
- Chown, S. L., and C. J. Klok. 2003. Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* 26(4):445–455.
- Christin, S., É. Hervet, and N. Lecomte 2019. Applications for deep learning in ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 10(1):1632–1644.
- Clark, R. A., C. J. Fox, D. Viner, and M. Livermore. 2003. North Sea Cod and climate change – modelling the effects of temperature on population dynamics. *Global Change Biology* 9(11):1669–1680.
- Clarke, L., J. Edmonds, H. Jacoby, H. Pitcher, J. Reilly, and R. Richels. 2007. CCSP synthesis and assessment product 2.1, Part A: scenarios of greenhouse gas emissions and atmospheric concentrations. US Government Printing Office, Washington DC.
- Cooper, C. B., and H. Mills. 2005. New software for quantifying incubation behavior from time–series recordings. *Journal of Field Ornithology* 76(4):352–356.

- Cowie, R. J., and S. A. Hinsley. 1988. Feeding ecology of Great Tits (*Parus major*) and Blue Tits (*Parus caeruleus*), breeding in suburban gardens. *Journal of Animal Ecology* 57(2):611–626.
- Cox, W. A., M. S. Pruett, T. J. Benson, S. J. Chiavacci, and F. R. Thompson III. 2012. Development of camera technology for monitoring nests. In: Ribic, C. A., and and F. R. Thompson III. (eds.). *Video surveillance of nesting birds*. University of California Press, Berkeley, CA. pp.185–198.
- Crick, H. Q., D. W. Gibbons, and R. D. Magrath. 1993. Seasonal changes in clutch size in British birds. *Journal of Animal Ecology* 62(2):263–273.
- Crick, H. Q. P., and T. H. Sparks. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399(6735):423–424.
- Crimmins, M. A., and T. M. Crimmins. 2008. Monitoring plant phenology using digital repeat photography. *Environmental Management* 41(6):949–958.
- Croston, R., C. A. Hartman, M. P. Herzog, M. L. Casazza, and J. T. Ackerman. 2018. A new approach to automated incubation recess detection using temperature loggers. *The Condor* 120(4):739–750.
- Dallmann, J. D., L. C. Anderson, E. J. Raynor, L. A. Powell, and W. H. Schacht. 2016. iButton® temperature loggers effectively determine Prairie Grouse nest absences. *Great Plains Research* 26(2):117–123.

- Dawson, A., V. M. King, G. E. Bentley, and G. F. Ball. 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms* 16(4):365–380.
- Deniro, M. J., and S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45(3):341–351.
- DeWitt, T. J., A. Sih, and D. S. Wilson. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 13(2):77–81.
- Dias, P. C., and J. Blondel. 1996. Breeding time, food supply and fitness components of Blue Tits *Parus caeruleus* in Mediterranean habitats. *Ibis* 138(4):644–649.
- Drake, A., and K. Martin. 2018. Local temperatures predict breeding phenology but do not result in breeding synchrony among a community of resident cavity-nesting birds. *Scientific Reports* 8(2756):1–10.
- Drent, R. H., and S. Daan. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 55(1–2):225–252.
- Dugan, P. J., C. W. Clark, Y. A. LeCun, and S. M. V. Parijs. 2015. Phase 2: DCL system using deep learning approaches for land-based or ship-based real-time recognition and localization of marine mammals. Bioacoustics Research Program, Cornell University Ithaca, NY.

- Dunn, P. O., and D. W. Winkler. 1999. Climate change has affected the breeding date of Tree Swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266(1437):2487–2490.
- Eeva, T., S. Helle, J. P. Salminen, and H. Hakkarainen. 2010. Carotenoid composition of invertebrates consumed by two insectivorous bird species. *Journal of Chemical Ecology* 36(6):608–613.
- Eguchi, K. 1985. Food size, energy intake and nutrient intake of nestling tits, *Parus varius* and *Parus major*. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 17(2):74–83.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by Winter Moth caterpillars. *Ecology* 51(4):565–581.
- Fiedler, W. 2009. Chapter 9 – bird ecology as an indicator of climate and global change. In: Letcher, T. M. (ed.), *Climate Change*. Elsevier, Amsterdam. pp.181–195.
- Fielding, C. A., J. B. Whittaker, J. E. L. Butterfield, and J. C. Coulson. 1999. Predicting responses to climate change: the effect of altitude and latitude on the phenology of the Spittlebug *Neophilaenus lineatus*. *Functional Ecology* 13(s1):65–73.
- Fontúrbel, F. E., A. Lara, D. Lobos, and C. Little. 2018. The cascade impacts of climate change could threaten key ecological interactions. *Ecosphere* 9(12):e02485.

- Freitag, A., A. Martinoli, and J. Urzelai. 2001. Monitoring the feeding activity of nesting birds with an autonomous system: case study of the endangered Wryneck *Jynx torquilla*. *Bird Study* 48(1):102–109.
- Fu, Y., S. D. Dowell, and Z. Zhang. 2012. The Application of temperature data loggers for remotely, monitoring the nests of Emei Shan Liocichla (*Liocichla omeiensis*). *Zoological Science* 29(6):373–376.
- García-Navas, V., E. S. Ferrer, and J. J. Sanz. 2013. Prey choice, provisioning behaviour, and effects of early nutrition on nestling phenotype of titmice. *Écoscience* 20(1):9–18.
- García-Navas, V., and J. J. Sanz. 2011. The importance of a main dish: nestling diet and foraging behaviour in Mediterranean Blue Tits in relation to prey phenology. *Oecologia* 165(3):639–649.
- Garnett, M. C. 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among Great Tits, *Parus Major*. *Ibis* 123(1):31–41.
- Gaston, K. J. 2010. Valuing common species. *Science* 327(5962):154–155.
- Gaston, K. J. 2011. Common ecology. *BioScience* 61(5):354–362.
- Gaston, K. J., and R. A. Fuller. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23(1):14–19.
- Gebhardt-Henrich, S. G., and A. J. van Noordwijk. 1991. Nestling growth in the Great Tit I. heritability estimates under different



environmental conditions. *Journal of Evolutionary Biology* 4(3):341–362.

Geraert, P. A., J. C. F. Padilha, and S. Guillaumin. 1996. Metabolic and endocrine changes induced by chronic heat exposure in broiler chickens: growth performance, body composition and energy retention. *British Journal of Nutrition* 75(2):195–204.

Gienapp, P., M. Lof, T. E. Reed, J. McNamara, S. Verhulst, and M. E. Visser. 2013. Predicting demographically sustainable rates of adaptation: can Great Tit breeding time keep pace with climate change? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368(1610):1–10.

Gosler, A., P. Clement, and D. A. Christie. 2019. Great Tit (*Parus major*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. and de Juana, E. (eds.). *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/59900> on 17 May 2019).

Gosler, A., P. Clement, and G. M. Kirwan. 2019. Varied Tit (*Sittiparus varius*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. and de Juana, E. (eds.). *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/59870> on 18 May 2019).

Götmark, F. 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds. In: Power, D. M. (ed.). *Current ornithology*. Springer, Boston, MA. pp.63–104.

- Grønnesby, S., and T. Nygard. 2000. Using time-lapse video monitoring to study prey selection by breeding Goshawks *Accipiter gentilis* in central Norway. *Ornis Fennica* 77(3):117–129.
- Grundel, R. 1987. Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee. *The Condor* 89(2):319–328.
- Guerin, G. R., H. Wen, and A. J. Lowe. 2012. Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters* 8(5):882–886.
- Gullett, P., B. J. Hatchwell, R. A. Robinson, and K. L. Evans. 2013. Phenological indices of avian reproduction: cryptic shifts and prediction across large spatial and temporal scales. *Ecology and Evolution* 3(7):1864–1877.
- Gysel, L. W., and E. M. Davis. 1956. A simple automatic photographic unit for wildlife research. *The Journal of Wildlife Management* 20(4):451–453.
- Hand, D. J., and R. J. Till. 2001. A simple generalization of the area under the ROC curve for multiple class classification problems. *Machine Learning* 45(2):171–186.
- Hanula, J. L., K. E. Franzreb, and K. E. Fanzreb. 1995. Arthropod prey of nestling Red-cockaded Woodpeckers in the upper coastal plain of South Carolina. *The Wilson Bulletin* 107(3):485–495.
- Harrington, R., R. A. Fleming, and I. P. Woiwod. 2001. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate

regions: can they be predicted? *Agricultural and Forest Entomology* 3(4):233–240.

Harrington, R., I. Woiwod, and T. Sparks. 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 14(4):146–150.

Hartman, C. A., and L. W. Oring. 2006. An inexpensive method for remotely monitoring nest activity. *Journal of Field Ornithology* 77(4):418–424.

Henrich-Gebhardt, S. G. 1990. Temporal and spatial variation in food availability and its effects on fledgling size in the Great Tit. In: Blondel, J., A. Gosler, J. D. Lebreton and R. McCleery. (eds.). *Population biology of passerine birds: an integrated approach*. Springer Science & Business Media, Berlin Heidelberg. pp.175–185.

Hijmans, R. J. 2019. raster: geographic data analysis and modeling. R package version 2.8–19. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>

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

Hitch, A. T., and P. L. Leberg. 2007. Breeding distributions of North American bird species moving north as a result of climate change. *Conservation Biology* 21(2):534–539.

- Hobson, K. A., and F. Bairlein. 2003. Isotopic fractionation and turnover in captive Garden Warblers (*Sylvia borin*): implications for delineating dietary and migratory associations in wild passerines. *Canadian Journal of Zoology* 81(9):1630–1635.
- Hobson, K. A., and R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *The Condor* 94(1):181–188.
- Hobson, K. A., and R. G. Clark. 1993. Turnover of  $^{13}\text{C}$  in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *The Auk* 110(3):638–641.
- Hopkins, A. D. 1920. The bioclimatic law. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 10(2):34–40.
- Hussell, D. J. T. 1974. Photographic records of predation at Lapland Longspur and Snow Bunting nests. *Canadian Field-Naturalist* 88:503–506.
- Ide, R., and H. Oguma. 2010. Use of digital cameras for phenological observations. *Ecological Informatics* 5(5):339–347.
- Illán, J. G., D. Gutiérrez, S. B. Díez, and R. J. Wilson. 2012. Elevational trends in butterfly phenology: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology* 37(2):134–144.
- IPCC. 2014. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of

the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva.

Järvinen, A. 1989. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 131(4):572–577.

Järvinen, A. 1996. Correlation between egg size and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in cold and warm summers. *Ibis* 138(4):620–623.

Jeong, M. S., C. Y. Choi, H. K. Kim, and W.S. Lee. 2019. Predicting climate-driven shifts in the breeding phenology of Varied Tits (*Sittiparus varius*) in South Korean forests. *Animal Cells and Systems* 23(6):422–432.

Jiguet, F., R. Julliard, C. D. Thomas, O. Dehorter, S. E. Newson, and D. Couvet. 2006. Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters* 9(12):1321–1330.

Kasten, E. P., S. H. Gage, J. Fox, and W. Joo. 2012. The remote environmental assessment laboratory's acoustic library: An archive for studying soundscape ecology. *Ecological Informatics* 12:50–67.

Keller, L. F., and A. J. van Noordwijk. 1994. Effects of local environmental conditions on nestling growth in the Great Tit *Parus major* L. *Ardea* 82:349–362.

- Kelly, J. F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78(1):1–27.
- Khaliq I., C. Hof, R. Prinzinger, K. Böhning-Gaese, and M. Pfenninger. 2014. Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1789):1–8.
- Kharouba, H. M., and M. Vellend. 2015. Flowering time of butterfly nectar food plants is more sensitive to temperature than the timing of butterfly adult flight. *Journal of Animal Ecology* 84(5):1311–1321.
- Kim, J. S., J. S. Choi, C. L. Choi, and S. Y. Park. 2013. Impacts of changes in climate and land use/land cover under IPCC RCP scenarios on streamflow in the Hoeya River Basin, Korea. *Science of The Total Environment* 452–453:181–195.
- Kim, K. H., J. P. Cho, Y. H. Lee, and W. S. Lee. 2015. Predicting potential epidemics of rice leaf blast and sheath blight in South Korea under the RCP 4.5 and RCP 8.5 climate change scenarios using a rice disease epidemiology model, EPIRICE. *Agricultural and Forest Meteorology* 203:191–207.
- Knight, E., K. Hannah, G. Foley, C. Scott, R. Brigham, and E. Bayne. 2017. Recommendations for acoustic recognizer performance assessment with application to five common automated signal recognition programs. *Avian Conservation and Ecology* 12(2):14.

- Knudson, C. 2018. glmm: generalized linear mixed models via monte carlo likelihood approximation. R package version 1.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=glmm>
- Knutti, R., and J. Sedláček. 2013. Robustness and uncertainties in the new CMIP5 climate model projections. *Nature Climate Change* 3(4):369–373.
- Kotsiantis, S. B. 2007. Supervised machine learning: a review of classification techniques. *Informatica* 31:249–368.
- Kubelka, V., M. Šálek, P. Tomkovich, Z. Végvári, R. P. Freckleton, and T. Székely. 2018. Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds. *Science* 362(6415):680–683.
- Kuhn, M. 2018. caret: classification and regression training. R package version 6.0–81. <https://CRAN.R-project.org/package=caret>
- Lack, D. L. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen and Co Ltd., New York, NY.
- Lee, J. K., O. S. Chung, and W.S. Lee. 2011. Altitudinal variation in parental provisioning of nestling Varied Tits (*Poecile varius*). *The Wilson Journal of Ornithology* 123(2):283–288.
- Lee, J. K., W. S. Jang, O. S. Chung, and W.S. Lee. 2016. The relationships between prey size, nestling age, provisioning rate, and elevation in the Varied Tit *Parus varius*. *Ornithological Science* 15(1):29–36.
- Liaw, A., and M. Wiener. 2018. Classification and regression by randomForest, *R News* 2(3):18–22.

- Mainwaring, M. C., and I. R. Hartley. 2016. Local weather conditions have complex effects on the growth of Blue Tit nestlings. *Journal of thermal biology* 60:12–19.
- Major, R. E. 1990. The effect of human observers on the intensity of nest predation. *Ibis* 132(4):608–612.
- Malone, E. L., and N. L. Engle. 2011. Evaluating regional vulnerability to climate change: purposes and methods. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 2(3):462–474.
- Mandrekar, J. N. 2010. Receiver operating characteristic curve in diagnostic test assessment. *Journal of Thoracic Oncology* 5(9):1315–1316.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18(1):453–487.
- Martin, T. E., and C. K. Ghalambor. 1999. Males feeding females during incubation. I. required by microclimate or constrained by nest predation? *The American Naturalist* 153(1):131–139.
- Maxim Integrated Product. 2015. DS1921G-F5 datasheet. Maxim Integrated Product, San Jose, CA.
- McCauley, S. J., J. I. Hammond, and K. E. Mabry. 2018. Simulated climate change increases larval mortality, alters phenology, and affects flight morphology of a dragonfly. *Ecosphere* 9(3):1–14.
- McCleery, R. H., and C. M. Perrins. 1998. Temperature and egg-laying trends. *Nature* 391(6662):30–31.



- McQuillen, H. L., and L. W. Brewer. 2000. Methodological considerations for monitoring wild bird nests using video technology. *Journal of Field Ornithology* 71(1):167–172.
- McRae, S. B., P. J. Weatherhead, and R. Montgomerie. 1993. American Robin nestlings compete by jockeying for position. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33(2):101–106.
- Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *International Journal of Biometeorology* 44(2):76–81.
- Mizutani, M., and N. Hijii. 2002. The effects of arthropod abundance and size on the nestling diet of two *Parus* species. *Ornithological Science* 1(1):71–80.
- Naef-Daenzer, B. 1994. Radiotracking of Great and Blue Tits: new tools to assess territoriality, home-range use and resource distribution. *Ardea* 82:335–347.
- Naef-Daenzer, B., and L. F. Keller. 1999. The foraging performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology* 68(4):708–718.
- Naef-Daenzer, L., B. Naef-Daenzer, and R. G. Nager. 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.

- Nathan, A., S. Legge, and A. Cockburn. 2001. Nestling aggression in broods of a siblicidal kingfisher, the Laughing Kookaburra. *Behavioral Ecology* 12(6):716–725.
- Neukom, R., N. Steiger, J. J. Gómez-Navarro, J. Wang, and J. P. Werner. 2019. No evidence for globally coherent warm and cold periods over the preindustrial Common Era. *Nature* 571(7766):550–554.
- Newbold, T. 2018. Future effects of climate and land-use change on terrestrial vertebrate community diversity under different scenarios. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285(1881):1–9.
- Nilsson, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15(3):167–175.
- Norouzzadeh, M. S., A. Nguyen, M. Kosmala, A. Swanson, M. S. Palmer, C. Packer, and J. Clune. 2018. Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(25):E5716–E5725.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding Blue Tits I. adult survival, weight change and the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53(2):479–496.
- Oliver, R. Y., D. P. W. Ellis, H. E. Chmura, J. S. Krause, J. H. Pérez, S. K. Sweet, L. Gough, J. C. Wingfield, and N. T. Boelman. 2018. Eavesdropping on the Arctic: automated bioacoustics reveal

dynamics in songbird breeding phenology. *Science Advances* 4(6):1–9.

Onset Computer Corporation. 2016. HOBO<sup>®</sup> Pro v2 Loggers. Onset Computer Corporation, Bourne, MA.

Parnesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37(1):637–669.

Parnesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421(6918):37–42.

Parnell, A. 2016. *simmr*: a stable isotope mixing model. R package version 0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=simmr>

Pepin, N., R. S. Bradley, H. F. Diaz, M. Baraer, E. B. Caceres, N. Forsythe, H. Fowler, G. Greenwood, M. Z. Hashmi, X. D. Liu, J. R. Miller, et al. 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5(5):424–430.

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

Perrins, C. M. 1990. Factors affecting clutch-size in Great and Blue Tits. In: Blondel, J., A. Gosler, J.D. Lebreton and R. McCleer. (eds.). *Population biology of passerine birds*. Springer Science & Business Media, Berlin Heidelberg. pp.121–130.

Perrins, C. M. 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133(s1):49–54.

- Pietz, P. J., and D. A. Granfors. 2000. Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras. *The Journal of Wildlife Management* 64(1):71–87.
- Pillips, T., L. Lewenstein, and R. Bonney. 2005. A case of citizen science. *International Symposium on Public Communication of Science and Technology*, Beijing. pp.24.
- Porlier, M., A. Charmantier, P. Bourgault, P. Perret, J. Blondel, and D. Garant. 2012. Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time: between- and within-population comparisons: variation in plasticity among populations. *Journal of Animal Ecology* 81(5):1041–1051.
- Potamitis, I. 2015. Unsupervised dictionary extraction of bird vocalisations and new tools on assessing and visualising bird activity. *Ecological Informatics* 26:6–17.
- Potti, J. 2009. Advanced breeding dates in relation to recent climate warming in a Mediterranean montane population of Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Ornithology* 150(4):893–901.
- Ramsay, S. L., and D. C. Houston. 2003. Amino acid composition of some woodland arthropods and its implications for breeding tits and other passerines. *Ibis* 145(2):227–232.
- Randin, C. F., R. Engler, S. Normand, M. Zappa, N. E. Zimmermann, P. B. Pearman, P. Vittoz, W. Thuiller, and A. Guisan. 2009. Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology* 15(6):1557–1569.

- Razeng, E., and D. M. Watson. 2015. Nutritional composition of the preferred prey of insectivorous birds: popularity reflects quality. *Journal of Avian Biology* 46(1):89–96.
- R Core Team. 2018. R: language and environment for statistical computing. Version 3.5.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- Reed, T. E., S. Jenouvrier, and M. E. Visser. 2013. Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology* 82(1):131–144.
- Renner, S. S., and C. M. Zohner. 2018. Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49(1):165–182.
- Riahi, K., S. Rao, V. Krey, C. Cho, V. Chirkov, G. Fischer, G. Kindermann, N. Nakicenovic, and P. Rafaj. 2011. RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change* 109(1-2):33–57.
- Ribeiro-Silva, L., D. F. Perrella, C. H. Biagolini Jr, P. V. Q. Zima, A. J. Piratelli, M. N. Schlindwein, P. M. Galetti Junior, M. R. Francisco, L. Ribeiro-Silva, D. F. Perrella, C. H. Biagolini Jr, et al. 2018. Testing camera traps as a potential tool for detecting nest predation of birds in a tropical rainforest environment. *Zoologia* 35:1–8.

- Robin, X., N. Turck, A. Hainard, N. Tiberti, F. Lisacek, J. C. Sanchez, and M. Müller. 2011. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics* 12(77):1-8
- Robin G., P. Jean-Michel, and T. M. Christine. 2018. VSURF: Variable Selection Using Random Forests. R package version 1.0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=VSURF>
- Rodriguez-Galiano, V. F., B. Ghimire, J. Rogan, M. Chica-Olmo, and J. P. Rigol-Sanchez. 2012. An assessment of the effectiveness of a random forest classifier for land-cover classification. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 67:93-104.
- Rowe, L., D. Ludwig, and D. Schluter. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist* 143(4):698-722.
- Royama, T. 1959. A device of an auto-cinematic food-recorder. *Japanese Journal of Ornithology* 15(74):172-176.
- Russell, S., and P. Norvig. 2009. *Artificial Intelligence: A Modern Approach*. 3rd edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, and A. Kinzig. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287(5459):1770-1774.
- Salamon, J., J. P. Bello, A. Farnsworth, and S. Kelling. 2017. Fusing shallow and deep learning for bioacoustic bird species

- classification. 2017 IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing. New Orleans, LA. pp.141–145.
- Samplonius, J. M., E. F. Kappers, S. Brands, and C. Both. 2016. Phenological mismatch and ontogenetic diet shifts interactively affect offspring condition in a passerine. *Journal of Animal Ecology* 85(5):1255–1264.
- Sanz, J. J., J. Potti, J. Moreno, S. Merino, and O. FRÍAs. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9(3):461–472.
- Schaper, S. V., A. Dawson, P. J. Sharp, P. Gienapp, S. P. Caro, and M. E. Visser. 2012. Increasing temperature, not mean temperature, is a cue for avian timing of reproduction. *The American Naturalist* 179(2):E55–E69.
- Sekercioglu, C. H., S. H. Schneider, J. P. Fay, and S. R. Loarie. 2008. Climate change, elevational range shifts, and bird extinctions. *Conservation Biology* 22(1):140–150.
- Sharp, P. J. 2005. Photoperiodic regulation of seasonal breeding in birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1040(1):189–199.
- Shiao, M. T., M. C. Chuang, H. W. Yuan, and Y. Wang. 2015. Effects of weather variation on the timing and success of breeding in two cavity-nesting species in a subtropical montane forest in Taiwan. *The Auk* 132(3):671–684.

- Shutt, J. D., I. B. Cabello, K. Keogan, D. I. Leech, J. M. Samplonius, L. Whittle, M. D. Burgess, and A. B. Phillimore. 2019. The environmental predictors of spatio-temporal variation in the breeding phenology of a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 286(1908):1–9.
- Siegel, R., P. Pyle, J. Thorne, A. Holguin, C. Howell, S. Stock, and M. Tingley. 2014. Vulnerability of birds to climate change in California's Sierra Nevada. *Avian Conservation and Ecology* 9(1):1–17.
- Siegmund, P., J. Abermann, O. Baddour, P. Canadell, C. Anny, C. Derksen, A. Garreau, H. Stephen, M. Huss, K. Isensee, J. Kennedy, et al. 2019. *The Global Climate in 2015–2019*. World Meteorological Organization, Geneva.
- Sillett, T. S., R. T. Holmes, and T. W. Sherry. 2000. Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* 288(5473):2040–2042.
- Smith, K. W., L. Smith, E. Charman, K. Briggs, M. Burgess, C. Dennis, M. Harding, C. Isherwood, I. Isherwood, and J. Mallord. 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.
- Smith, S. J., and T. M. L. Wigley. 2006. Multi-gas forcing stabilization with minicam. *The Energy Journal* 27:373–391.



- Sonnentag, O., K. Hufkens, C. Teshera-Sterne, A. M. Young, M. Friedl, B. H. Braswell, T. Milliman, J. O'Keefe, and A. D. Richardson. 2012. Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 152:159–177.
- Sutti, F., and A. M. Strong. 2014. Temperature loggers decrease costs of determining bird nest survival: temperature loggers and nest monitoring. *Wildlife Society Bulletin* 38(4):831–836.
- Tabak, M. A., M. S. Norouzzadeh, D. W. Wolfson, S. J. Sweeney, K. C. Vercauteren, N. P. Snow, J. M. Halseth, P. A. D. Salvo, J. S. Lewis, M. D. White, B. Teton, et al. 2019. Machine learning to classify animal species in camera trap images: applications in ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 10(4):585–590.
- Thackeray, S. J., P. A. Henrys, D. Hemming, J. R. Bell, M. S. Botham, S. Burthe, P. Helaouet, D. G. Johns, I. D. Jones, D. I. Leech, E. B. Mackay, et al. 2016. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* 535(7611):241–245.
- Thackeray, S. J., T. H. Sparks, M. Frederiksen, S. Burthe, P. J. Bacon, J. R. Bell, M. S. Botham, T. M. Brereton, P. W. Bright, L. Carvalho, T. Clutton-Brock, et al. 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16(12):3304–3313.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A.

- Grainger, L. Hannah, L. Hughes, et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427(6970):145–148.
- Thomas, D. W. 2001. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291(5513):2598–2600.
- Thompson, F. R., W. D. Dijak, and D. E. Burhans. 1999. Video identification of predators at songbird nests in old fields. *The Auk* 116(1):259–264.
- Tierney, G., A. Mitchell, J. Miller–Rushing, E. Katz, C. Denny, Brauer, A. D. Donovan, M. Richardson, A. Toomey, J. Kozlowski, K. Weltzin, et al. 2013. Phenology monitoring protocol: northeast temperate network. Natural Resource Report NPS/NETN//NRR—2013/681. National Park Service, Fort Collins, CO.
- Tinbergen, J. M., and M. W. Dietz. 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):563–572.
- Tinbergen, J. M., P. J. Drent, J. H. Van Balen, J. Den Boer–Hazewinkel, J. A. L. Mertens, and A. J. Cavé. 1986. Population dynamics and cost–benefit analysis an attempt to relate population dynamics via lifetime reproductive success to short–term decisions. *Netherlands Journal of Zoology* 37(2):180–213.

- Ueta, M., S.I. Seki, and S. Koike. 2007. Utility of a small temperature logger to monitor the breeding phenology at nest boxes of passerine bird species. *Bird Research* 3:3–11.
- van Asch, M., P. H. van Tienderen, L. J. M. Holleman, and M. E. Visser. 2007. Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Global Change Biology* 13(8):1596–1604.
- van Noordwijk, A. J., R. H. McCleery, and C. M. Perrins. 1995. Selection for the timing of Great Tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *The Journal of Animal Ecology* 64(4):451.
- Veen, T., B. C. Sheldon, F. J. Weissing, M. E. Visser, A. Qvarnström, and G. P. Sætre. 2010. Temporal differences in food abundance promote coexistence between two congeneric passerines. *Oecologia* 162(4):873–884.
- Verhulst, S., and J. Å. Nilsson. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1490):399–410.
- Villa, A. G., A. Salazar, and F. Vargas. 2017. Towards automatic wild animal monitoring: identification of animal species in camera-trap images using very deep convolutional neural networks. *Ecological Informatics* 41:24–32.
- Visser, M. E., F. Adriaensen, J. H. van Balen, J. Blondel, A. A. Dhondt, S. van Dongen, du F. Chris, E. V. Ivankina, A. B. Kerimov, J. de

- Laet, E. Matthysen, et al. 2003. Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(1513):367–372.
- Visser, M. E., and C. Both. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1581):2561–2569.
- Visser, M. E., C. Both, and M. M. Lambrechts. 2004. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research* 35:89–110.
- Visser, M. E., L. J. M. Holleman, and S. P. Caro. 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1665):2323–2331.
- Visser, M. E., L. J. M. Holleman, and P. Gienapp. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147:164–172.
- Visser, M. E., A. J. van Noordwijk, J. M. Tinbergen, and C. M. Lessells. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265(1408):1867–1870.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein.

2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879):389–395.
- Wang, Q., X. Fan, and M. Wang. 2014. Recent warming amplification over high elevation regions across the globe. *Climate Dynamics* 43(1):87–101.
- Wawrzyniak, J., A. Kaliński, M. Gładalski, M. Bańbura, M. Markowski, J. Skwarska, P. Zieliński, I. Cyżewska, and J. Bańbura. 2015. Long-term variation in laying date and clutch size of the Great Tit *Parus major* in Central Poland: a comparison between urban parkland and deciduous forest. *Ardeola* 62(2):311–322.
- Weidinger, K. 2006. Validating the use of temperature data loggers to measure survival of songbird nests. *Journal of Field Ornithology* 77(4):357–364.
- WeiBhuhn, P., F. Müller, and H. Wiggering. 2018. Ecosystem vulnerability review: proposal of an interdisciplinary ecosystem assessment approach. *Environmental Management* 61(6):904–915.
- Wiebe, K. L., and K. Martin. 1997. Effects of predation, body condition and temperature on incubation rhythms of White-tailed Ptarmigan *Lagopus leucurus*. *Wildlife Biology* 3(3/4):219–227.
- Wilkin, T. A., L. E. King, and B. C. Sheldon. 2009. Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in Great Tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 40(2):135–145.

- Winfree, R., J. W. Fox, N. M. Williams, J. R. Reilly, and D. P. Cariveau. 2015. Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology Letters* 18(7):626–635.
- Winkel, W., and H. Hudde. 1997. Long-term trends in reproductive traits of tits (*Parus major*, *P. caeruleus*) and Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 28(2):187–190.
- Winkler, D. W., and P. E. Allen. 1996. The seasonal decline in Tree Swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment? *Ecology* 77(3):922–932.
- Winkler, D. W., P. O. Dunn, and C. E. McCulloch. 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(21):13595–13599.
- Wise, M., K. Calvin, A. Thomson, L. Clarke, B. Bond-Lamberty, R. Sands, S. J. Smith, A. Janetos, and J. Edmonds. 2009. Implications of limiting CO<sub>2</sub> concentrations for land use and energy. *Science* 324(5931):1183–1186.
- Wood, S., and F. Scheipl. 2017. gamm4: Generalized Additive Mixed Models using 'mgcv' and 'lme4'. R package version 0.2-5. <https://CRAN.R-project.org/package=gamm4>
- Yanase, K., M. Mizutani, T. Sato, Y. Arakida, M. Matsui, K. Takatoku, and M. Saiki. 2018. Elucidation of long-term trends in reproductive characteristics of *Poecile varius* and *Parus minor* using nest-box surveys. *Chubu Forestry Research* 66: 45–48.

Zhao, H., and F. Lei. 2002. Birds as monitors of environmental change. *Chinese Journal of Zoology* 37(6):74–78.

Zurell, D., C. H. Graham, L. Gallien, W. Thuiller, and N. E. Zimmermann. 2018. Long-distance migratory birds threatened by multiple independent risks from global change. *Nature Climate Change* 8(11):992–996.

The effects of climate change on  
the breeding ecology and phenological asynchrony  
of the Varied Tit (*Sittiparus varius*) in Korea

Min-Su Jeong

Forest Environmental Science, Department of Forest Sciences

The Graduate School

Seoul National University

Climate change can alter and disrupt the phenological interaction between organisms from various trophic levels in ecosystems. In temperate forests, breeding populations of forest birds are particularly susceptible to climate change because their reproductive timing and the peak abundance of arthropod prey must be tightly synchronized. Phenological asynchrony between forest birds and arthropod prey due to climate change can therefore lead to a decline in the population of forest birds and negatively affect the functional associations the function of the forest ecosystem. In Korea, there is no broad-scale, long-term monitoring system to determine the effect of climate change on the breeding phenology of forest birds. Few studies have focused on quantitative analysis of the effect of climate change on the breeding ecology and phenological synchrony of forest birds.



This study was aimed at developing automated monitoring system of the timing of breeding in the Great (*Parus major*) and Varied Tits (*Sittiparus varius*), investigating the effect of climate change on the breeding ecology of Varied Tits and phenological synchrony between Varied Tits and arthropod prey, and predicting shifts in the breeding phenology of Varied Tits. A nestbox survey was conducted to record breeding data of Great and Varied Tits in 576 nestboxes on Mt. Baegun in Wonju (four study plots), Mt. Jiri in Gurye (three study plots), and Mt. Baekwoon in Gwangyang (five study plots). The ambient temperature was also measured at all 12 study plots using a temperature/relative humidity data logger. The field survey was conducted between 2015 and 2018 on Mt. Jiri and between 2016 and 2018 on Mt. Baegun and Mt. Baekwoon.

The breeding stages classification models were developed through machine learning using the breeding data and the nestbox temperature recorded by a small temperature data logger (TDL) from 2016 to 2018, thereby creating an automated monitoring system for the breeding timing of the two bird species. The first egg-laying dates and hatching dates were estimated through the classification models and, compared with the dates recorded from nestbox surveys. The annual trends of pre-breeding temperature, egg-laying dates, clutch size, and proportion of failed nests of Varied Tits at three study plots located at 300m, 900m, and 1,300m on Mt. Jiri were analyzed using the long-term nestbox monitoring data (2006 – 2013) and the breeding data from nestbox survey (2015 – 2018). The predictive model for the egg-laying dates was developed by using the egg-laying dates and ambient temperature in March at the 12 study plots from 2016 to 2018 as training data. Also, validation of the model was conducted by

comparing observed and predicted egg-laying dates using data from 300m and 900m study plots on Mt. Jiri from 2008 to 2015 as the test data. The egg-laying dates were predicted until 2100 based on the Representative Concentration Pathway (RCP) 4.5 and 8.5 climate change scenarios to investigate how they were affected by climate change and the regional differences observed when climate change mitigation was applied. Further investigation was also conducted on the phenological synchrony between Varied Tits and Lepidoptera larvae along with elevation gradient, and its effects on the breeding ecology of Varied Tits. This was performed using records of the temporal pattern of availability of Lepidoptera larvae (peak date, peak biomass, and peak duration), and the peak date of growth of nestling Varied Tits at five study plots (200m, 400m, 800m, 1,000m) on Mt. Baekwoon (Gwangyang). The proportion of potential prey species in the diets of nestlings was estimated by using carbon and nitrogen stable isotope ratio ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) in the whole blood of nestlings and potential prey. The body condition index was then calculated using the weight and tarsus length of nestlings to investigate the effect of phenological asynchrony on the proportion of diets and body condition of nestlings.

The accuracy and area under the curve (AUC) of breeding stage classification models were over 0.9, indicating that the performance of the classification model was excellent. In addition, the root mean square error (RMSE) for the estimation of egg-laying dates and hatching dates was 2.44 – 4.94 days for Great Tits and 1.31 – 3.03 days for Varied Tits, which suggested high accuracy in the estimation of breeding timing for both species. The automated monitoring of breeding timing using TDL may therefore be adapted to the broad-

scale and long-term monitoring to decrease human error, reduce the cost for field surveys, and standardize the monitoring methods.

The rise of pre-breeding temperature was strong in the higher-elevation plots at 900m and 1,300m on Mt. Jiri, but relatively stable in the low-elevation plot on Mt. Jiri over the last decade. Although the mean egg-laying dates shifted more in plots experiencing a greater increase in the pre-breeding temperature, the shift was subtle during the study period. Although there was a difference in the annual trend of pre-breeding temperature and egg-laying dates, there was no evidence of a decrease in clutch size or an increase in the proportion of failed nests.

Overall mean of daily mean temperature and daily maximum temperature in March were selected as predictor variables in the predictive model of egg-laying dates of Varied Tits. The RMSE of prediction in the training and test data was 5.60 and 5.21 days, respectively. The observed egg-laying dates of the test data highly correlated with those estimated using the predictive model and temperature in March. Prediction based on the RCP climate change scenario showed that egg-laying dates would be advanced by more than 10 days compared to the present if no mitigation is undertaken (RCP 8.5). On the other hand, under the intermediate mitigation (RCP 4.5), the egg-laying dates were predicted to advance by about 4 days compared to the present. In addition, under the baseline scenario with no mitigation, the egg-laying dates will occur earlier in the higher elevation and latitude regions of South Korea, where the temperature will increase faster.

The peak date of growth of the nestling Varied Tits and biomass of Lepidoptera larvae at the five study plots on Mt. Baekwoon in Gwangyang were delayed along the elevation gradient. However, with advancing peak dates of biomass of Lepidoptera larvae, the peak date of growth of the nestlings occurred later, indicating that the phenological asynchrony could increase along with rising temperature. Analysis of stable isotope in the blood of nestlings and potential prey showed that the values of  $\delta^{13}\text{C}$  of blood of nestlings increased with elevation gradient. Estimation of the proportion of potential prey through stable isotope mixing model indicated that such an increase in the values of  $\delta^{13}\text{C}$  were related to decreasing proportions of Lepidoptera larvae and increasing proportion of Araneae and Orthoptera. On the other hand, the values of  $\delta^{15}\text{N}$  in the blood of nestlings decreased over the breeding season. Estimating the proportion of potential prey showed a decrease in the proportion of Orthoptera in the nestlings of late breeding pairs. The body condition of nestlings decreased as phenological asynchrony increased but did not significantly change along with the change in the values of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of blood of nestlings and the estimated proportion of potential prey. Consequently, the results indicated that the phenological asynchrony could increase along with a rise in temperature, which could lead to the decrease in body condition of nestlings.

This study showed that the advancement of egg-laying dates in Varied Tits was negligible at high elevation plots on Mt. Jiri, where the pre-breeding temperature rose significantly in the past decade, without significant decrease in breeding parameters (clutch size, proportion of failed nest). In comparison with the growth of nestlings along elevation gradient, the peak date of biomass of Lepidoptera

larvae and growth of nestlings along with elevation gradients indicated that as peak date of biomass of Lepidoptera larvae advanced with the rise of temperature and, the phenological asynchrony increased, which negatively affected the body condition of nestlings. The inferred increase in phenological asynchrony might have led to the decrease in the body condition of nestlings at higher elevation regions on Mt. Jiri over the past decades. Predicted egg-laying dates of Varied Tits for the coming decades indicated that reproductive phenology would advance under both climate change scenarios (RCP 4.5 and RCP 8.5), and the egg-laying dates would occur earlier in the regions with higher elevation and latitude in South Korea where the temperature would increase faster. Therefore, warming temperature due to climate change may cause an increase in phenological asynchrony, and hence negatively affect the body condition of nestlings of Varied Tit. Such effects may be more severe in the breeding population at higher elevations and latitudes.

Phenological asynchrony between forest songbirds and arthropod prey can negatively affect the functions of songbirds such as the top-down control of the density and interactions of leaf-eating Lepidoptera larvae. This can subsequently result in the disruption of structure, function, and services of the forest ecosystem. Therefore, the monitoring of the phenological synchrony between birds and prey should be conducted in order to assess vulnerability and develop a conservation and management strategy for forest birds and ecosystem. Studies on phenological-asynchrony-related decreases in body condition of nestlings and its effects on the population dynamics of birds are also warranted. Additionally, this study showed the regional differences in the annual trend of pre-breeding temperature in the past

decade and the predicted shift of egg-laying dates during the 21st century. Broad-scale and long-term monitoring of phenology of forest songbirds should therefore be conducted to evaluate the effect of climate change on the forest songbirds in Korea.

Keywords: breeding ecology, climate change, monitoring, phenological asynchrony, phenology, Varied Tits

*Student Number: 2014-30382*