

# 붉은머리오목눈이(*Paradoxornis webbianus*)의 종내 탁란<sup>1</sup>

김동원<sup>2</sup> · 이진원<sup>3</sup> · 유정철<sup>4\*</sup>

## Intraspecific Nest Parasitism of the Vinous-throated Parrotbill *Paradoxornis webbianus*<sup>1</sup>

Dong-Won Kim<sup>2</sup>, Jin-Won Lee<sup>3</sup>, Jeong-Chil Yoo<sup>4\*</sup>

### 요 약

1988년부터 2007년 사이에 수행된 붉은머리오목눈이(*Paradoxornis webbianus*)의 생태연구 과정에서 종내탁란으로 추정되는 현상은 4개 둥지(0.38%, n=1,062)에서 관찰되었다. 첫 번째는 1995년 경기도 양평군 부용리에서 붉은머리오목눈이의 한배산란수의 범위를 초과하는 9개의 알이 있는 둥지가 관찰되었다. 두 번째와 세 번째는 2001년과 2005년, 경기도 안산시 사동에서 하루 사이에 2개의 알이 산란된 둥지가 각각 관찰되었다. 마지막은 2007년 부용리에서 어미새의 산란 전에 어미새의 알과는 색이 다른 알이 하나 산란된 둥지가 발견되었다. 이러한 결과는 비록 낮은 빈도이지만 붉은머리오목눈이에서 종내탁란 현상이 나타나고 있음을 보여준다.

주요어: 산란, 탁란, 한배산란수

### ABSTRACT

In the Vinous-throated Parrotbill *Paradoxornis webbianus*, potential intraspecific nest parasitism was observed in four nests (0.38%, n=1,062) during twelve breeding seasons between 1988 and 2007. At first, a nest involved 9 white eggs was found in Puyong-ri, Yangpyong-gun, Kyonggi Province in 1995. This nest would be parasitized by the same species, given that this is out of range of normal clutch size (5 eggs) in Vinous-throated Parrotbills. The second and third cases were recorded in 2001 and 2005 in Sa-dong, Ansan City, Kyonggi Province, respectively. In these nests, two eggs were added to the clutch in a single day. The final observation was made in Puyong-ri in 2007, in which one white egg was laid in the nest at the pre-laying stage. The color of the egg was different from that of the original clutch (blue). The above four things suggest that intraspecific nest parasitism can occur in Vinous-throated Parrotbills although it is an uncommon phenomenon in their life history.

**KEY WORDS: CLUTCH SIZE, EGG LAYING, NEST PARASITISM**

1 접수 2009년 9월 16일, 수정(1차: 2010년 3월 9일, 2차: 2010년 8월 23일), 게재확정 2010년 8월 24일

Received 16 September 2009; Revised(1st: 9 March 2010, 2nd: 23 August 2010); Accepted 24 August 2010

2 국립환경과학원 자연자원연구과 Nature Conservation Research Division, National Institute of Environmental Research, Incheon(404-708), Korea

3 서울대학교 생명과학부 School of Biological Sciences, Seoul National University, Gwanak-gu, Seoul(151-742), Korea

4 경희대학교 한국조류연구소 Institute of Korean Ornithology, Kyung Hee University, Seoul(130-701), Korea

\* 교신저자 Corresponding author(jcyoo@khu.ac.kr)

## 서론

종내탁란은 자신과 같은 종의 동지에 알을 낳아 포란 또는 육추의 짐을 부과하는 독특한 번식전략이며, 최소 242종의 조류에서 종내탁란 현상이 나타나는 것으로 알려져 있다(Yom-Tov, 2001; Duda *et al.*, 2003; 2008; Bower and Ingold, 2004; Latif *et al.*, 2006; Vedder *et al.*, 2007). 탁란을 하는 어미는 직접 동지를 만드는 일반적인 번식방법과 동등한 이득이 있을 때, 또는 동지짓기에 실패한 후에 대체 방법으로써 동종의 동지에 산란하기도 하며, 자신의 동지를 짓고 번식을 하면서 기회적으로 탁란을 하는 경우도 있다(Davies, 2000). 이러한 종내탁란 현상은 부화 후 바로 걸어 다닐 수 있는 조성성(precocial) 조류에서 많이 보이며, 참새목에서와 같이 육추에 많은 에너지가 사용되는 만성성(altricial) 조류에서는 보다 적게 관찰된다(Yom-Tov, 2001). 종내탁란은 숙주 알의 소실 또는 제거(Weller, 1959; Lombardo *et al.*, 1989) 및 숙주 알의 부화율 감소(Yom-Tov, 1980)를 동반하여 숙주의 번식 결과에 영향을 끼칠 수 있으며, Lyon(2003)은 종내탁란으로 인해 발생하는 번식에서의 손실이 숙주로 하여금 알을 구별하는 능력을 발달시키는 중요한 요인이 되었을 것으로 제시하였다.

일반적으로 종내탁란을 파악하는 데에 있어서는 유전자 분석이 가장 확실한 방법이다(Andersson and Ahlund, 2001; Grønstøl *et al.*, 2006; Latif *et al.*, 2006). 하지만 비용이 많이 드는 유전자 분석 이외에 산란기 및 포란기의 한배 알들의 자세한 관찰을 통해서도 종내탁란을 파악할 수 있다. 예를 들어, 첫째, 한배산란수가 알려진 범위 이상으로 많이 형성되거나(Colwell, 1986; Yom-Tov, 2001), 둘째, 한배가 완성된 후에 몇 개의 알이 추가로 산란이 되어 있는 경우(Yom-Tov *et al.*, 1974), 셋째, 한배 안에서 알의 크기의 차이(Jackson, 1992; Calvo *et al.*, 2000) 및 색상의 차이(Colwell, 1986; Calvo *et al.*, 2000)가 나타나, 마지막으로 정상적인 산란주기보다 짧은 기간 동안 동지 안에 알이 형성되는 경우이다(Yom-Tov, 1980; Harms *et al.*, 1991; Jackson, 1992; Calvo *et al.*, 2000; Lyon, 2003).

붉은머리오목눈이(*Paradoxornis webbianus*)는 동아시아 지역에 제한적으로 분포하며(Robson, 2000), 우리나라 전역에서 관찰되는 흔한 텃새로, 주로 갈대나 덩굴지대에 무리를 지어 서식한다(Won and Gore, 1971). 붉은머리오목눈이의 알 색은 푸른색과 흰색이 존재하고(Park, 1991), 한 개체군 내에서도 푸른색과 흰색의 알 동지가 함께 나타나며(Kim *et al.*, 1995a), 암컷은 평생 한 가지 색의 알을 낳는 것으로 알려져 있다(Kim *et al.*, 1995a). 그리고 이들은 하루에 한 개의 알을 낳으며, 평균 한배산란수는 5개이다(Kim *et al.*, 1995b). 붉은머리오목눈이는 국내에서 빠꾸기

(*Cuculus canorus*)의 주요 탁란숙주로 알려져 있다(Kim *et al.*, 1995a).

붉은머리오목눈이에서 종내탁란 또는 종내탁란으로 추정되는 동지는 이전부터 연구자들에 의해 낮은 빈도로 관찰이 되었지만 지금까지 보고된 적은 없었다. 따라서 본 연구에서는 지금까지 붉은머리오목눈이를 대상으로 수행된 다양한 목적의 생태 연구를 수행하는 과정에서 직접적인 동지 관찰을 통해 확인된 붉은머리오목눈이의 종내탁란 현상을 정리하였으며, 각각의 사례들에 대해서 종내탁란의 가능성을 고찰할 것이다.

## 재료 및 방법

붉은머리오목눈이의 종내탁란 사례들을 확인하기 위해서, 붉은머리오목눈이의 연구 과정에서 필자가 관찰한 현상 뿐만 아니라 1988년부터 2007년 사이에 붉은머리오목눈이의 번식생태 및 빠꾸기 탁란 연구를 수행한 타 연구자들에게도 청문 조사하여 종내탁란이 의심되는 동지에 관한 내용을 파악하였다. 이 다양한 연구들의 연구자, 연구 시기와 지역 및 관찰된 동지 수는 Table 2에서와 같다.

## 결과 및 고찰

현재까지 붉은머리오목눈이의 번식생태(Park, 1991; Kim *et al.*, 1995a; Lee, 1996; Jang, 1999; Kim, 2006b)와 빠꾸기 탁란 및 알 구별 능력에 관한 연구(Lee, 2002; Kim, 2006a; Lee 2008b)를 수행하면서 동종에 의한 탁란이 의심되는 동지들은 모두 4회 발견되었다(Table 1).

붉은머리오목눈이에서 종내탁란이 의심되는 동지가 처음으로 관찰된 곳은 1995년 경기도 양평군 부용리(북위 37° 32', 동경 127° 20')에서이다(J.B. Lee; cited on Lee, 2002). 본 지역에서는 붉은머리오목눈이의 평균 한배산란수보다 훨씬 많은 한배산란수가 9개인 흰색 알 동지가 발견되었다.

두 번째 종내탁란 동지는 2001년 5월 18일 경기도 안산시 사동(북위 37° 16', 동경 126° 50') 지역에서 관찰되었다(Lee, 2002). 이 동지에서는 2001년 5월 16일에 첫 산란을 확인하였으며, 동지 안의 알은 푸른색이었다. 첫 산란을 확인 후 이틀 뒤(5월 18일)에 동지를 확인하였을 때, 예상했던 3개의 알이 아닌 4개의 푸른색 알이 있었다. 이 때 동지 안의 푸른색 알들 중 하나의 모양과 광택은 나머지 3개의 알들과 비교해서 약간의 차이가 있었다.

세 번째 동지는 두 번째의 동일한 지역에서 2005년 6월 17일에 관찰되었다(Kim, 2006a). 이 동지는 2005년 6월 15일 푸른색 알이 한 개 산란된 것을 확인한 후 이틀 후인 17일 15시 50분에 확인하였을 때 세 번째 알의 산란 기대와

는 달리 동지의 알은 2개뿐이었으며, 하루 뒤인 18일 14시에 확인하였을 때에는 24시간 안에 두 개의 알이 더 추가되어 4개의 알이 동지 안에 있었다. 다음날 방문 시 어미는 포란 중이었으며, 동지의 알은 5개가 되어 있었다. 그리고 포란 이후에 이틀 동안 2개의 알이 더 산란된 것을 확인하였다. 이 동지 안의 전체 알 수는 7개였으며, 15일과 17일 사이에 하나의 알이 알 수 없는 이유로 소실된 것으로 간주하면 8개로 추정된다. 하루에 두 개의 알이 생겼을 때 그 동지 안의 네 개의 알들은 육안으로는 차이가 없었으며, 어미의 포란 후 2개의 알이 더 낳아진 후의 동지 전체의 모습에도 알 색은 차이가 없어보였다.

마지막 탁란 동지는 2007년, 첫 번째와 동일한 부용리 지역에서 관찰되었다(Lee, 2008b). 이 동지는 동지를 짓는 과정부터 관찰되었으며, 동지 완성 후 2007년 4월 29일 푸른색 알 1개가 산란되었다. 그러나 다음날(4월 30일)에는 흰색 알 1개가 산란되었으며, 5월 1일 역시 흰색 알이 산란되었다. 그리고, 5월 3일까지 총 4개의 흰색 알이 산란되었다.

이 결과들은 붉은머리오목눈이에서도 종내탁란 현상이 발생하고 있음을 보여준 첫 국내기록들이며, 다음으로 이러한 종내탁란 현상들에 대해 다양한 관점에서 고찰하고자 한다.

2007년의 관찰 사례를 제외하고 붉은머리오목눈이에서 관찰된 3회의 현상은 앞서 언급한 종내탁란의 징후에 부합되기는 하지만, 그 현상 모두가 종내탁란으로 단정되기에는 몇 가지 고려해야 할 사항들이 있다. 우선 동지 안의 알의 수가 비정상적으로 많아지는 것에 관련해서는 종내탁란 뿐 아니라 여러 다른 원인에 기인할 수도 있다. 집단번식을 하는 갈매기과(Laridae)에서는 성비 불균형 등으로 인해 암컷-암컷 번식쌍이 나타나며(Conover, 1984), 검은머리물떼새(*Haematopus ostralegus*; Heg and Treuren, 1998) 및 쇠물닭(*Gallinula chloropus*; Gibbons, 1986)에서는 하나의 수컷과 두 암컷이 한 동지를 공유하는 협력적인 일부다처

(polygyny) 형태도 발생하는 것으로 알려져 있는데, 이런 경우에도 동지 안의 알의 수는 증가될 수 있다. 또한 협동번식을 하는 참새목 조류에서 도우미(helper)가 모성(maternity)을 가지는 경우에도 동지 내 알의 증가는 예상된다(Richardson *et al.*, 2001; Lundy *et al.*, 1998). 하지만 붉은머리오목눈이에서는 이제껏 협동번식 현상이 관찰되지 않았으며, 아울러 암컷들이 한 동지를 공유하는 번식 형태도 보고된 바 없다. 뿐만 아니라 참새목 조류에서 암컷-암컷 번식쌍의 형성 역시 현재까지는 보고되지 않았다. 따라서 1995년 붉은머리오목눈이에서 나타난 비정상적으로 많은 한배산란수가 형성된 동지는 암컷-암컷 번식쌍 및 일부이처의 결과라기보다는 종내탁란의 징후로 판단하는 것이 더 신빙성이 있는 예측이다.

그러나, 최근 Grønstøl *et al.*(2006)은 종내탁란이 발생하는 Northern Lapwing(*Vanellus vanellus*)을 대상으로 한 유전자 분석을 통해서 크기와 색이 다른 알이 산란되어 있거나 혹은 많은 수의 한배(super-normal clutch)가 형성되어서 종내탁란이 의심되는 경우에도 동지의 모든 알들이 한 어미에 의해 산란된 것임을 보였다. 따라서, 정확한 산란순서 등의 정보가 없는 한, 한배가 비정상적으로 많이 형성되었다 하더라도 동지 안의 모든 알이 한 암컷에 의해 산란되었을 가능성이 존재하기 때문에, 1995년에 관찰된 동지 안의 9개의 알이 낳아진 결과만으로 탁란을 확인할 수는 없다. 그러므로 정상적인 한배산란수보다 많은 알이 동지 안에 존재할 경우, 더욱이 알의 수가 해당 종의 한배산란수의 범위에서 크게 초과되지 않는 경우에, 탁란유무를 파악하기 위해서는 유전자 분석이 뒷받침되어야만 할 것이다. 하지만, 본 연구지역에서 이 경우를 제외한 붉은머리오목눈이의 한배산란수의 최대범위는 7개인 것을 감안할 때(Lee, 1996; Lee, 2008b), 1995년 관찰된 9개의 알은 지금까지 관찰된 한배산란수 중 유례없는 최대수이기 때문에 여전히 종내탁란의 가능성이 가장 크다고 볼 수 있다.

Table 1. Atypical clutch formation regarded as intraspecific nest parasitism in Vinous-throated Parrotbills

Nests(year)	Laying stages (days)						
	1	2	3	4	5	6	7-
Typical nest <sup>1</sup>	●	●●	●●●	●●●●	●●●●●	●●●●●●	●●●●●●●
	○	○○	○○○	○○○○	○○○○○	○○○○○	○○○○○
A(1995)	-	-	-	-	-	-	○○○○○○○○○
B(2001)	●	-	●●●●	-	-	-	-
C(2005)	●	-	●●	●●●●	●●●●●	●●●●●●	●●●●●●●
D(2007)	●	●○	●○○	●○○○	●○○○○	-	-

<sup>1</sup> Average clutch size of Vinous-throated Parrotbills: 5 eggs

Closed circle: blue egg of Vinous-throated Parrotbills

Open circle: white egg of Vinous-throated Parrotbills

2005년의 종내탁란이 관찰된 둥지에서 포란 후에 나타난 2개의 추가산란에 대해서도 둥지의 어미에 의해 낳아졌을 가능성을 배제할 수는 없다. 일반적으로 붉은머리오목눈이는 한배가 완성된 후에 포란을 시작하지만, 드물게는 한배가 완성되기 전에도 포란을 시작하는 경우도 있기 때문이다 (개별관찰). 뿐만 아니라, 해당 둥지에서 관찰된 알의 수 역시 붉은머리오목눈이의 한배산란수의 범위를 벗어나지 않는다. 따라서 2005년 관찰된 탁란둥지에서 탁란된 알로 확증되는 것은 18일에 생성된 2개의 알 중 하나이다. 비록 본 산란 결과가 관찰된 시점이 산란이 일어나는 새벽이나 아침 시간이 아닌 오후였지만, 하루 한 개의 알을 산란 (Park, 1991; Kim *et al.*, 1995a; Jang, 1999)하는 붉은머리오목눈이가 24시간 이내에 2개의 알을 산란하였을 가능성은 매우 희박하기 때문에 한 어미에 의한 산란으로 간주되긴 힘들다. 또한 이 둥지에서 6월 17일에 예상 산란수보다 하나의 알이 적었던 이유에 대해서는 어미의 산란이 지연되었거나 (Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* 의 예: Lindholm and Thomas, 2000; 붉은머리오목눈이의 예: 개별관찰), 탁란을 위한 빼꾸기의 숙주 알 제거 (Kim, 1995; Lee, 2002), 탁란을 위한 동종의 암컷에 의한 제거 (흰점찌르레기 *Sturnus vulgaris* 의 예: Lombardo *et al.*, 1989; Village Weaver *Ploceus cucullatus* 의 예: Victoria, 1972), 일부 알의 포식 (개개비 *Acrocephalus arundinaceus* 의 예: Antonov *et al.*, 2006; 붉은머리오목눈이에서의 전체 알포식의 예: Kim *et al.*, 1995a; Jang, 1999) 또는 사고에 의한 부분적 알손실 (Jang, 1999) 등 다양한 요인을 고려할 수 있을 것이다.

2001년 두 번째로 관찰된 사례에서는 비교적 쉽게 탁란된 알의 구분이 가능하였다. 예상 산란수보다 1개 많은 비정상적인 순서의 산란이 일어난 후에 나타난 둥지 안의 다른 3개의 알들과 구분되는 색과 광택이 다른 1개의 알이 다른 어미에 의해 산란된 알로 판단되었다. 붉은머리오목눈이 한배 안에서 색과 형태가 다른 알이 발생하는 경우도 있지만 (미발표 자료), 하루에 2개의 알이 형성된 시점에서 색과 광택이 다른 알의 존재는 탁란된 알로 간주하는 것이 가장 합리적인 판단이다.

따라서, 1995년부터 2005년 사이에 붉은머리오목눈이에서 관찰되었던 상기 사례 중 종내탁란으로 확실하게 판단할 수 있는 현상은 2001년과 2005년에 나타난 산란기 중 하루 동안에 2개의 알이 둥지 안에 형성되었던 사례뿐이다. 그리고, 2007년의 탁란 사례는 상기 기술된 탁란의 사례와는 다른 양상으로 이 둥지의 주인은 흰색 알을 낳는 것으로 보이며, 본래의 암컷이 산란하기 전 날 다른 암컷에 의해 푸른색 알이 탁란된 것으로 생각된다.

최근까지 우리나라에서 보고된 붉은머리오목눈이를 대

상으로 한 연구들에서 알 단계에서 관찰된 둥지의 수는 Table 2에서와 같다. 비록 상기 연구들에서 발견되었던 둥지 각각에서 종내탁란의 징후를 찾을 수 있는 정확한 산란 양상이 관찰되지 않은 경우도 있겠지만, 지금까지 많은 수의 둥지를 대상으로 한 연구 과정에서 종내탁란의 사례가 단 4회(0.38%, n=1,062) 발견되었다는 것은 붉은머리오목눈이 집단에서의 종내탁란의 발생빈도가 매우 낮음을 의미한다. 하지만, 결과적으로 이러한 사례들은 붉은머리오목눈이 집단에서도 지속적으로 종내탁란이 발생하고 있음을 보여주고 있다. 최근에 Lee(2008a)는 microsatellite DNA fingerprinting을 이용하여 붉은머리오목눈이에서 extrapair paternity(EPP)의 발생여부를 분석하였는데, 전체 50개 둥지의 246개체의 새끼들 중 단 1개체만이 둥지 번식쌍의 새끼가 아님을 확인하였으며, 이는 유전자 분석을 통해 입증된 종내탁란의 첫 사례이다.

지금까지의 관찰에서 둥지의 어미새가 산란을 한 이후에 나타난 탁란 현상에서는 둥지 안의 알과 같은 색 알이 탁란된 둥지들만이 관찰되었을 뿐, 다른색 알이 탁란된 둥지는 관찰되지 않았다. 이는 붉은머리오목눈이의 종내탁란이 매우 낮은 빈도로 발생되어 관찰된 사례가 적기 때문일 수도 있으며, 혹은 탁란을 시도하는 어미가 자신의 알 색을 인지하고, 같은 알 색을 가진 둥지에 탁란을 하였을 가능성도 있다. 현재까지 붉은머리오목눈이를 대상으로 수행된 알 구별 연구 및 탁란 반응 연구에서 보면, 붉은머리오목눈이의 알 구별 능력은 정교하게 발달되어 있으며 (Lee and Yoo, 2004; Lee *et al.*, 2005; Kim, 2006a; Lee, 2008b), 자신의 알과 색이 다른 알은 대부분 제거됨을 알 수 있다 (Lee and Yoo, 2004; Kim, 2006a; Lee 2008b). 따라서, 붉은머리오목눈이 집단에 존재하는 색이 모방되지 않은 알에 대한 구별능력과 제거 성향으로 인해 둥지의 알과는 다른 색의 알이 탁란 되었을 경우에는 탁란된 알은 대부분 제거될 위험에 노출되어 있다. 그리고 Lee(2008b)는 동종의 알을 이용한 반응 연구에서 암컷이 자신의 알 색을 인지할 뿐 아니라 색이 다른 동종의 알을 제거하는 것을 실험을 통해 증명하였는데, 이 결과를 바탕으로 유추해보면 탁란을 하는 암컷 역시 자신의 알 색을 알고 있으며 다른 색의 알에 대한 거부 성향을 가지고 있는 것으로 가정할 수 있다. 그러므로 붉은머리오목눈이의 집단 및 개체 차원에서 나타나는 알 인식, 알 구별 및 알 제거 능력의 보유 자체가 탁란을 시도하는 암컷으로 하여금 둥지 안의 알 색이 자신의 알 색과 유사하여 거부감이 덜 드는 둥지만을 대상으로 선택적으로 탁란을 시도하도록 작용할 가능성이 높을 것으로 판단된다. 아직까지 붉은머리오목눈이의 종내탁란의 관찰이 매우 적음을 고려하면 이들 종내탁란 현상이 탁란을 번식전략으로 삼는 암컷들이 집단 내에 존재하여 나타나는 전략이라기보다는

Table 2. The area, the year and the number of observed nests on the research about Vinous-throated Parrotbills in Korea(ROK)

Study area <sup>1</sup>	Study year	Number of nests	Data retrieved from
A	1988-1989	53	Kim <i>et al.</i> , 1995a
	1989-1990	26	Park, 1991
	1993-1994	62	Kim <i>et al.</i> , 1995a
	1994-1995	98 <sup>2</sup>	Lee, 1996
B	1998	21	Jang, 1999
	2005	88	Lee, 2008b
	2006	89	Lee, 2008b
	2007	94 <sup>2</sup>	Lee, 2008b
	2007	65	Kim, 2008
	1998	53	Jang, 1999
C	2000	93	Lee, 2002
	2001	97 <sup>2</sup>	Lee, 2002
	2005	51	Kim, 2006b
	2005	172 <sup>2</sup>	Kim, 2006a
	Total number of nests		1,062

<sup>1</sup> Study area: (A) Dongguk University Forests at Namyangju-gun, (B) Puyong-ri at Yangpyong-gun, and (C) Sa-dong at Ansan-city in Kyonggi-do, South Korea(ROK)

<sup>2</sup> The occasion that the sign of intraspecific nest parasitism was observed.

산란이 임박한 어미새가 둥지파괴 등의 요인으로 다른 둥지에 알을 낳을 수밖에 없는 불가피한 상황으로 인한 결과일 것으로 생각된다. 또한 붉은머리오목눈이가 월동기 뿐 아니라 번식기 때에도 집단을 이루며(Kim, 1998), 이 집단이 일정 세력권을 형성하는 성향으로 미루어 탁란을 하는 개체는 둥지 주인이 속한 집단에 속해있는 암컷일 가능성이 높을 것으로 유추되며, 붉은머리오목눈이에서 나타나는 종내탁란의 성향을 자세히 파악하기 위해서는 더욱 많은 종내탁란 사례의 축적을 통한 추후 연구가 요구된다.

### 감사의 글

본 내용에 대해 논의를 해주신 국립환경과학원 생태조사단의 김창희 박사님께 감사드립니다. 2007년 탁란 관찰에 대한 정보의 게재를 흔쾌히 허락해 주신 국립환경과학원 이윤경님과 서울대학교 장병순님께도 감사드립니다.

### 인용문헌

Andersson, M. and M. Ahlund(2001) Protein fingerprinting: a new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology* 82: 1433-1442.

Antonov, A., B.G. Stokke, A. Moksnes, O. Kleven, M. Honza and E. Røskoft(2006) Eggshell strength of an obligate brood parasite: a test of the puncture resistance hypothesis. *Behav. Ecol.*

*Sociobio.* 60: 11-18.

Bower, A.R. and D.J. Ingold(2004) Intraspecific brood parasitism in the Northern Flicker. *Wilson Bull.* 116(1): 94-97.

Calvo, J.M., J.A. Pascual, B. Deceuninck and S.J. Peris(2000) Intraspecific nest parasitism in the spotless starling *Sturnus unicolor*. *Bird Study* 47: 285-294.

Colwell, M.A.(1986) Intraspecific brood parasitism in three species of prairie-breeding shorebirds. *Wilson Bull.* 98: 473-475.

Conover, M.R.(1984) Occurrence of supernormal clutches in the *Laridae*. *Wilson Bull.* 96: 249-267.

Davies, N.B.(2000) Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats. T & A D Poyser, London, pp. 211-240.

Duda, N., W. Chętnicki and P. Jadwyszczak(2003) Intra-specific nest parasitism in black-headed gull *Larus ridibundus*. *Ardea* 91: 122-124.

Duda, N., W. Chętnicki, P. Waldeck and M. Andersson(2008) Multiple maternity in black-headed gull *Larus ridibundus* clutches as revealed by protein fingerprinting. *J. Avian Biol.* 39: 116-119.

Gibbons, D.W.(1986) Brood parasitism and cooperative nesting in the moorhen, *Gallinula chloropus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 221-232.

Grønstøl, G., D. Blomqvist and R.H. Wagner(2006) The importance of genetic evidence for identifying intra-specific brood parasitism. *J. Avian Biol.* 37: 197-199.

Harms, K.E., L.D. Beletsky and G.H. Orians(1991) Conspecific

- nest parasitism in three species of new-world blackbirds. *Condor* 93: 967-974.
- Heg, D. and R.V. Treuren(1998) Female-female cooperation in polygynous oystercatchers. *Nature* 391: 687-691.
- Jackson, W.M.(1992) Estimating conspecific nest parasitism in the northern masked weaver based on within-female variability in egg appearance. *Auk* 109: 435-443.
- Jang, B.S.(1999) Breeding ecology of the Vinous-throated Parrotbill *Paradoxornis webbiana*. M. Sc. thesis, Univ. of Kyung Hee, Seoul, Korea.
- Kim, C.H.(1995) Behavioral characteristics between the parasite and host: Crow Tits *Paradoxornis webbiana* and Common Cuckoos *Cuculus canorus*. *Kor. J. Orni.* 3(1): 51-57.
- Kim, C.H.(1998) Social behavior of the Crow Tit *Paradoxornis webbiana* during the breeding season. *Kor. J. Orni.* 5(1): 17-26.
- Kim, C.H., S. Yamagishi and P.O. Won(1995a) Egg-color dimorphism and breeding success in the Crow Tit (*Paradoxornis webbiana*). *Auk* 112: 831-839.
- Kim, C.H., S. Yamagishi and P.O. Won(1995b) Breeding biology of the Crow Tit *Paradoxornis webbiana*. *Kor. J. Orni.* 2: 1-10.
- Kim, D.W.(2006a) Egg discrimination ability of *Paradoxornis webbiana* and antiparasitic behavior against brood parasitism. M. Sc. thesis, Univ. of Kyung Hee, Seoul, Korea.
- Kim, K.H.(2006b) Breeding ecology and analysis of nest environment that affect breeding of the Crow Tit (*Paradoxornis webbiana*) in Siwhaho reedy marsh park. M. Sc. thesis, Korea National Univ. of Education, Chung-buk, Korea.
- Kim, M.S.(2008) Incubation pattern of Vinous-throated Parrotbills *Paradoxornis webbiana* in relation to predation risk. M. Sc. thesis, Univ. of Kyung Hee, Seoul, Korea.
- Latif, Q.S., J.L. Grenier, S.K. Heath, G. Ballard and M.E. Hauber(2006) First evidence of conspecific brood parasitism and egg ejection in Song Sparrows, with comments on methods sufficient to document these behaviors. *Condor* 108: 452-458.
- Lee, J.B.(1996) General trend of reproduction and factors affecting between-individual variation within breeding populations of Crow Tit *Paradoxornis webbiana*. M. Sc. thesis, Univ. of Kyung Hee, Seoul, Korea.
- Lee, J.W. and J.C. Yoo(2004) Effect of host egg color dimorphism on interactions between the Vinous-throated Parrotbill (*Paradoxornis webbiana*) and Common Cuckoo (*Cuculus canorus*). *Korean J. Biol. Sci.* 8: 77-80.
- Lee, J.W.(2002) Egg color dimorphism of Vinous-throated Parrotbills *Paradoxornis webbiana* and brood parasitism by cuckoos *Cuculus canorus*. M. Sc. thesis, Univ. of Kyung Hee, Seoul, Korea.
- Lee, J.W.(2008a) Behaviour, Genetics and Social organisation of the Vinous-throated Parrotbill *Paradoxornis webbiana*. Ph. D. thesis, Univ. of Sheffield, Sheffield, U.K.
- Lee, J.W., D.W. Kim and J.C. Yoo(2005) Egg rejection by both male and female Vinous-throated Parrotbills *Paradoxornis webbiana*. *Integrative Biosciences* 9: 211-213.
- Lee, Y.K.(2008b) Egg discrimination by the Vinous-throated Parrotbill, a host of the Common Cuckoo that lays polychromatic eggs. M. Sc. thesis, Univ. of Manitoba, Winnipeg, Canada.
- Lindholm, A.K. and R.J. Thomas(2000) Differences between populations of Reed Warblers in defences against brood parasitism. *Behaviour* 137: 25-42.
- Lombardo, M.P., H.W. Power, P.C. Stouffer and L.C. Romagnano(1989) Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 217-223.
- Lundy, K.J., P.G. Parker, A. Zahavi(1998) Reproduction by subordinates in cooperatively breeding Arabian babblers is uncommon but predictable. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 173-180.
- Lyon, B.E.(2003) Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature* 422: 495-499.
- Park, E.M.(1991) Breeding biology of Crow Tit *Paradoxornis webbiana fulvicauda* (Campbell) in Korea. M. Sc. thesis, Univ. of Kyung Hee, Seoul, Korea.
- Richardson, D.S., F.L. Jury, K. Blaakmeer, J. Komdeur and T. Burke(2001) Parentage assignment and extra-group paternity in a cooperative breeder: the Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Molecular Ecology* 10: 2263-2273.
- Robson, C.(2000) A Guide to the Birds of Southeast Asia. Princeton University Press, Princeton, pp. 472-473
- Vedder, O., S-A. Kingma, N. von Engelhardt, P. Korsten, T.G.G. Groothuis and J. Jan Komdeur(2007) Conspecific brood parasitism and egg quality in blue tits *Cyanistes caeruleus*. *J. Avian Biol.* 38: 625-629.
- Victoria, J.K.(1972) Clutch characteristics and egg discriminative ability of the African village weaverbird, *Ploceus cucullatus*. *Ibis* 114: 367-376.
- Weller, M.W.(1959) Parasitic egg laying in the redhead *Aythya americana* and other North American Anatidae. *Ecol. Monogr.* 29: 333-365.
- Won, P.O. and M.E.J. Gore(1971) The Birds of Korea. Taewon. Seoul.
- Yom-Tov, Y.(1980) Intraspecific nest parasitism in birds. *Biol. Rev.* 55: 93-108.
- Yom-Tov, Y.(2001) An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133-143.
- Yom-Tov, Y., G.M. Dunnet and A. Anderson(1974) Intraspecific nest parasitism in the Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 116: 87-90.