

# 기후변화와 인간의 방해 및 종간경쟁이 두루미 월동생태와 이동에 미치는 영향<sup>1</sup>

홍미진<sup>2</sup> · 이후승<sup>3,4†</sup> · 유정철<sup>2\*</sup>

## Effects of weather change, human disturbance and interspecific competition on life-history and migration of wintering Red-crowned cranes<sup>1</sup>

Mi-Jin Hong<sup>2</sup>, Who-Seung Lee<sup>3,4†</sup>, Jeong-Chil Yoo<sup>2\*</sup>

### 요약

월동기간 동안 월동조류의 생리 및 영양학적 상태는 이후 번식지로의 이동성공과 번식성공에 영향을 줄 수 있음은 잘 알려져 있다. 그러나 환경적 요인들이 월동기간 동안 어떻게 몸 상태에 영향을 주어 장기적으로 이동과 번식에 영향을 주는지에 대해서는 아직까지 잘 알려져 있지 않다. 본 연구는 월동기간 동안 온도변화와 월동지에서의 인간 활동에 따른 방해가 개체수준에서의 월동하는 조류의 생활사에 미치는 영향과 번식지로의 이동 및 잠재적 번식 성공에 미치는 영향을 알아보기 위해 동적상태의존 월동 생활사 모델을 개발하였다. 모델에 사용된 지수는 월동개체군에 대한 연구가 잘 수행되어 있는 철원의 두루미 자료를 이용하였다. 모델은 온도 변화나 인간의 방해요인의 영향이 생존과 번식지로의 이동을 위한 에너지 축적 그리고 누적된 스트레스의 감소를 위한 자원 분배에 영향을 주는 것으로 예측하였다. 특히 월동지에 도래한 두루미 몸무게의 회복률은 기온변화가 적고 방해요인의 영향이 낮을수록 빨랐으며, 체내의 누적 스트레스는 기온변화가 크고 방해요인의 영향이 높을수록 회복속도가 낮을 것으로 예측되었다. 또한 월동지의 취식지를 공유하는 다른 종의 밀도가 높을수록 두루미의 몸무게 회복률이 낮은 것으로 예측되었다. 끝으로 모델의 예측된 결과를 통해 월동지에서의 월동조류 보전전략에 대해 고찰하였다.

주요어: 기후, 취식행동, 동적상태의존모델, 의사결정, 교환관계

### ABSTRACT

It is well documented that physiological and nutritional condition of wintering birds is strongly related to migration success to breeding sites, and also breeding success. However, how abiotic factors during winter affect the migration and breeding successes still remains unclear. Thus, this study developed a dynamic-state-dependent model for wintering life-history to identify the potential impact on the life-history,

1 접수 2015년 5월 22일, 수정(1차: 2015년 8월 25일), 게재확정 2015년 8월 26일

Received 22 May 2015; Revised (1st: 25 August 2015); Accepted 26 August 2015

2 경희대학교 생물학과 및 한국조류연구소, Dept. of Biology and Korean Institute of Ornithology, Kyung Hee Univ., Seoul 02453, Korea

3 미국 캘리포니아대학교 자원평가연구소, Center for Stock Assessment Research, Univ. of California Santa Cruz, California, 95060, USA

4 미국 국립해양대기청 남서수산과학센터, NOAA Southwest Fisheries Science Center, Santa Cruz, California, 95060, USA

† 공동주저자 Equal contribution

\* 교신저자 Corresponding author: Tel: +82-2-961-0849, Fax: +82-2-964-0591, E-mail: jcyoo@khu.ac.kr

success to breeding site and breeding success of wintering birds, which are related to temperature fluctuation, interspecific competition and human disturbance at the wintering sites. To find the best-fit-model, we referred to the existing research data on wintering ecology of Red-crowned cranes (*Grus japonensis*) in Cheolwon, Korea, which is well documented as a long-term wintering study. Our model predicted that the higher temperature fluctuation and a higher rate of human disturbance are negatively related to migration success to breeding sites and their fitness, ultimately breeding success via changing of proportion in resource allocation (for e. g., lower energy compensation or higher level of stress accumulation). Particularly, the rate of body mass compensation after arrival at wintering sites may be accelerated when there are less temperature fluctuations and a lower rate of human disturbance. In addition, the rate of interspecific competition sharing the wintering foraging sites is negatively related to the rate of body mass compensation. Consequently, we discussed the conservation strategies of wintering birds based on the outcomes of the model.

**KEY WORDS: WINTERING, FORAGING ACTIVITY, DYNAMIC-STATE-DEPENDENT MODEL, DECISION MAKING, TRADE-OFF**

## 서론

조류 월동지는 주어진 환경에서 적합도(fitness)를 최대로 할 수 있는 최적의 장소가 선택된다(Morris, 2003). 월동지는 먹이자원이 풍부하고 스트레스 즉 방해요인이 적은 곳이 선호되는 것으로 알려져 있는데(Borras *et al.*, 2010; Massé and Côté, 2012; Swanson, 2010), 월동지에서 조류는 체력을 회복하기 위해 휴식을 취하거나 다음해 번식지로의 이동 및 다음 번식을 위한 준비를 하기 때문이다(Martin, 1987; Newton, 2008). 예를 들어, 아메리카홍머리오리(*Anas americana*)는 다음해 번식을 위한 배우자를 월동지에서 선택하고 함께 번식지로 이동한다(Soutiere *et al.*, 1972). 월동지에서의 취식은 번식성공에 영향을 줄 수 있기 때문에, 월동도 번식의 한 과정으로 포함시켜야 한다(Robb *et al.*, 2008). 따라서 월동생태는 번식생태와 더불어 전지구적 조류 개체군의 동태를 이해하는 데 있어 함께 고려되어야 할 것이다(Sherry and Holmes, 2000). 그러나 지금까지 번식지에 대한 보전 전략과 번식생태에 대한 연구는 매우 활발히 진행되어 왔지만, 월동생태에 대한 연구는 상대적으로 많이 미흡한 실정이다.

월동지에서의 충분한 휴식과 먹이 취식은 장거리 비행에 따른 누적된 피로를 회복하고 향후 번식을 위한 에너지 보충에 중요하다(Newton, 2008). 예를 들어, 월동지에서의 누적된 스트레스는 번식과 생존에 영향을 줄 수 있는 새끼의 초기성장에도 직접적인 영향을 줄 수 있다(e.g., Bian *et al.*, 2011). 먹이가 풍부한 여름 번식시기와 달리 상대적으로 먹이도 부족하고 추위에 노출되는 겨울 월동 시기는 환경(예,

온도)의 작은 변화가 월동조류의 생존비용을 높일 수 있다. 예를 들어, 평년보다 낮아진 기온으로 인해 동결된 하천이나 강은 월동 수조류의 취식지로 적합하지 않기 때문에 먹이부족으로 인한 기아와 새로운 취식지로의 이동비용을 유발할 수 있다(Power and Mitchell, 1994). 또한, 영농기술과 기법의 변화에 따른 경작지 환경의 변화는 경작지에서 월동하는 조류의 취식과 생존에도 영향을 줄 수 있다(Guerrero *et al.*, 2012). Miller and Wylie (1995)은 농토를 갈아엎는 영농기법은 낙곡 양을 감소시켜 이곳을 취식지로 이용하는 월동조류의 생존에 영향을 줄 것이라고 주장했다. 그러나 취식지에서의 이러한 인간의 활동이 월동조류의 취식비용에 어떠한 영향을 줄 수 있는지에 대해서는 아직 많이 알려져 있지 않다.

월동지의 환경변화나 인간 활동의 증가는 월동조류의 취식과 휴식의 방해를 통해 간접적으로 개체군 동태에 영향을 줄 수 있다(Orioli *et al.*, 2011). 제한된 서식지 내에서의 안정적이고 생태적으로 균형 잡힌 개체군의 분포는 빠른 회복과 월동 및 번식지로의 이동성공을 높일 수 있다(Taylor *et al.*, 2007). 하지만, 월동지의 환경스트레스의 증가는 불균형한 개체군 동태를 유도하여 포식자에 대한 위협이나 개체군 밀도증가 그리고 먹이경쟁의 증가 등으로 회복과 이동에 부정적인 영향을 줄 수도 있을 것이다. 월동지의 환경요인과 월동조류의 개체군 동태와 개체군 분포 등에 대해서는 현재 많은 연구가 보고되었다(Jokimäki and Suhonen, 1998; Zuckerberg *et al.*, 2011; Paprocki *et al.*, 2014). 특히 다양한 기법 등을 이용한 시·공간적 개체군 분포 및 동태에 대한 연구가 수행되었고, 이를 통해 월동조류의 보전전략에 활용되고 있다(e.g., Yoo *et al.*, 2013). 그러나 개체군 동태

및 제한된 월동서식지 내에서의 동종 및 이종 간의 밀도 변화가 어떻게 월동조류의 생리적 회복과 이동성공 등에 영향을 줄 수 있는지, 그리고 개체군 동태가 환경변화에 의해 어떤 영향을 받게 될 것인지에 대한 연구는 아직까지 미흡한 실정이다.

월동지 환경 변화에 따른 조류 개체군의 영향에 대한 연구는 주로 개체군 단위에서 개체군 동태의 증감에 대해 주로 수행되어 왔다(e.g., Iverson and Esler, 2006). 하지만, 월동지에서의 기후 변화와 인간 활동 등에 대한 영향이 개체수준에서의 월동생태에 어떻게 영향을 주는지에 대한 연구는 아직 미흡하다. 특히 온도 변화와 같은 미세한 변화는 개체수준에서의 생리-생태적인 반응을 통해 그 영향을 확인하기가 유용하지만, 개체군 수준에서의 영향을 분석하기에는 어려움이 있다. 예를 들어, 기후변화 연구에서 기온이 2-3°C 상승하면 개체의 신진대사율과 먹이취식행동은 크게 영향을 받지만, 개체군 수준에서는 장기적인 모니터링의 결과를 통해서만 확인이 가능하기 때문에 개체수준에서의 연구가 최근 주목을 받고 있다(Clark *et al.*, 2012). 그리고 개체의 월동생활사에서, 환경의 영향은 직접적으로 유조의 성장과 다음 번식에 영향을 주기 때문에 개체수준에서의 분석과 접근은 월동개체군의 보전전략에서 매우 중요하다고 할 수 있다.

한반도에서 월동하는 조류는 모두 209 종으로 보고되어 있다(NIBR 2013). 이중 두루미류는 한반도를 월동지로 이용하는 대표적인 겨울철새로서, 다른 월동 수조류와 달리 철원과 한강하류를 주된 월동지로 이용한다(Pae *et al.*, 1996; Yoo *et al.*, 2009). 이중 사람의 출입이 제한되었던 철원지역은 최근 사람의 출입, 인위적인 구조물의 증가, 신설된 도로와 차량 통행량의 증가 및 영농방식의 변화로 이곳을 이용하는 두루미류의 월동생태 및 개체군 밀도 등에 영향을 준다는 보고가 증가하고 있다(Pae, 2000; Song, 2000; Yoon, 2000; Klein *et al.*, 1995; Lee *et al.*, 2001; Pae, 1994; Pae, 2000; Yoo *et al.*, 2012). 또한 서식지 모델을 통해 월동지의 환경변화에 따른 서식지 특성 분석과 두루미류의 공간적 분포 및 밀도에 대한 연구가 계속 수행되고 있다(Sillett *et al.*, 2012; Yoo *et al.*, 2013). 하지만, 환경 변화가 어떤 기작으로 두루미류의 취식행동에 영향을 주는 지, 그리고 그 영향이 두루미류 생존과 번식지로의 이동 그리고 번식성공에 지속적으로 영향을 줄 수 있는지에 대해서는 알려진 바가 없다.

본 연구에서는 월동지의 기후변화와 인간 활동에 따른 방해가 조류 개체의 월동생활사에 미치는 영향과 번식지로의 이동 및 번식성공에 미치는 영향을 알아보기 위해 동적상태의존모델을 이용한 월동 조류 생활사모델을 개발하였다. 모델의 생활사 및 생리적 요인들의 수치적 공간

(numerical space)과 계수범위(parameter range)는 이미 보고된 철원지역의 두루미류의 월동생활사를 기초하였다. 본 연구는 두루미류의 구체적인 월동생태의 예측보다는 특수한 지역 및 환경적 영향이 고려된 철원지역의 두루미 월동생태 문헌자료를 토대로 일반화된 월동조류생활사를 이해하는데 목적을 두고 있다. 따라서, 모델은 기후변화와 인간의 활동에 영향을 받는 취식빈도와 취식비행이 월동지에서 두루미류의 몸무게 증감과 생리적 스트레스의 증감에 어떠한 영향을 주는지를 분석하였고, 이를 통해 월동지에서의 생존과 번식지로의 이동에 미치는 영향을 예측하였다. 끝으로, 모델의 예측된 결과를 통해 월동지에서의 월동조류 보전전략에 대해 고찰하였다.

## 재료 및 방법

### 1. 동적상태의존모델

월동지에서의 두루미의 취식행동과 월동생활사(wintering life-history)는 생존율과 번식지로의 이동 성공률을 높이기 위해 전략적으로 선택될 것이다. 동적상태의존모델(dynamic-state-dependent-model) 기법을 이용한 두루미의 월동생활

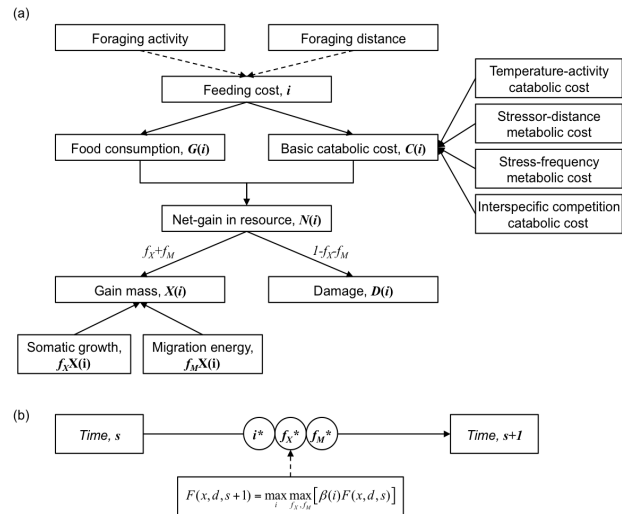


Figure 1. (a) Illustration of the resource allocation process in the model.  $X(i)$ , Gain mass;  $D(i)$ , accumulated damage level (or repaired level);  $N(i)$ , net-gain in resource;  $f_X$ , the fraction of resource allocated to somatic growth;  $f_M$ , the fraction of resources allocated to migration energy;  $1 - f_X - f_M$ , the fraction of resource allocated to repair; Note that  $0 \leq f_X + f_M \leq 1$ . (b) Scheme of the decision making in optimal feeding cost and optimal ratio of fractions

사모델을 통해 본 연구에서는 두루미의 월동생활사전략과 적합도에 대해 연구하였다. 먼저, 월동지에서 두루미의 몸무게  $X$  와 생리적 스트레스  $D$  를 두루미의 월동생활사 상태(wintering life-history state)로 정의하였다(Figure 1a). Gillooly *et al.* (2001)의 신진대사량 모델과 Lee *et al.* (2011)와 Lee (2012)의 생활사 모델을 결합하여, 취식행동  $i$ 에 따른 월동지에서 두루미 몸무게 변화를 예측하였다. 특히, 동적에너지모델(dynamic energy budget model)을 이용하여 월동 두루미의 취식과 생존과 관련된 생활사의 최적 선택과정을 이해하기 위해, 취식비용에 따른 먹이 섭취 및 에너지 소비에 대한 동적변이를 모델에 적용하였다(Mangel and Clark, 1988; Clark and Mangel, 2000).

취식행동  $i$  에 따라 두루미가 취득한 총 먹이량  $G$  와 소비한 먹이량  $C$  를 통해 두루미 개체의 순취식량(net-gain of resource)은 자원분배전략(resource allocation strategy)에 따라 장거리 비행을 통해 감소한 몸무게의 회복과 누적된 스트레스의 감소를 위해 사용된다고 가정하였다. 따라서 취식행동  $i$  일 때의 순취식량  $N(i)$  은 다음과 같이 기술하였다.

$$N(i) = G(i) - C(i) \quad (1)$$

감소한 몸무게 회복을 위해 할당된 에너지는 다시 생존을 위한 에너지와 비행을 위한 에너지(번식지-월동지를 오고 가기 위한 에너지)로 분배된다고 가정하였다. 만약  $f_X$  를 생존을 위한 에너지(순취식량)의 분배비율( $0 \leq f_X \leq 1$ )이라 하고,  $f_M$  을 장거리 비행을 위한 에너지의 분배비율( $0 \leq f_M \leq 1 - f_X$ ) 이라 가정하면, 시간  $(s + 1)$  에서 개체의 몸무게  $X$  는 다음과 같이 기술 할 수 있다.

$$X(s + 1) = X(s) + f_X N(i) + f_M N(i) \quad (2)$$

한편, 스트레스 회복을 위해 할당된 에너지는  $1 - f_X - f_M$  으로 나타낼 수 있다. 그리고 시간  $(s + 1)$  에서의 누적스트레스  $D$  는 회복효율  $\rho$  과 스트레스 유발하지 않는 취식비용  $i_D$ , 취식행동과 스트레스를 연결해주는 계수  $\phi$  를 통해 다음과 같이 나타낼 수 있다.

$$D(s + 1) = D(s) - (1 - f_X - f_M)N(i)\rho + \phi(i - i_D) \quad (3)$$

Table 1. Summary of variable and parameter definitions and the range of values used in simulations

Variable or parameter	Description	Range or values
Parameters for gaining mass:		
$X_G$	Weight coefficient for food consumption	1.115-1.135 (30)
$\zeta$	Maximum rate of energy gain	0.6-0.8 (30)
$\kappa$	Half-saturation of food consumption	0.17-0.21 (30)
$\epsilon_R$	Normalization constant for temperature-activity cost	0.1-0.3 (30)
$\epsilon_P$	Normalization constant for stressor-distance cost	0.2-0.4 (30)
$\epsilon_Q$	Normalization constant for stressor-frequency cost	0.15-0.3 (30)
$\epsilon_C$	Normalization constant for interspecific competition cost	0.1-0.3 (30)
$\nu_Q$	Stressor-frequency coefficient for metabolic cost	3.2-4.6 (30)
$E$	Average activation energy of the respiratory complex	0.4-0.6 (30)
$\nu_C$	Interspecific competition coefficient for metabolic cost	1.5-3.2 (30)
$m_R$	Reduction in metabolic cost due to resting	0.005-0.01 (30)
Parameters for damage:		
$\rho$	Energy to damage conversion	0.015-0.035 (30)
$\phi$	Parameter for damage accumulation	0.265-0.315 (30)
$i_D$	Activity level at zero damage	0.002-0.01 (30)
Parameters for mortality:		
$\mu$	Mortality rate when active	0.003-0.012 (30)
$\mu_R$	Mortality rate when resting	0.001-0.005 (30)
$\mu_D$	Mortality rate due to damage	0.001-0.005 (30)
$\mu_M$	Mortality rate during migration to breeding site	0.01-0.03 (30)

본 모델에서 두루미가 먹이를 취득하기 위해서는 반드시 취식비용을 소비해야 한다고 가정하였으며(Mangel and Munch, 2005; Lee *et al.*, 2011), 개체의 취식행동은 항상 순취식량이 최대가 되기 위한 취적의 선택으로 결정된다고 가정하였다. 취식행동  $i$  에 따라 두루미가 취득한 총 먹이량  $G$  은 취식과 관련된 몸무게 계수  $X_G$  와 섭취한 먹이의 동화작용에 미치는 취식행동의 영향  $A(i)$  을 통해 다음과 같이 기술 할 수 있다(Table 1).

$$G(i) = x_G A(i) X^{0.75} \quad (4)$$

여기서 두루미 몸무게에 대한 0.75의 지수승은 취득한 에너지가 순환시스템을 통해 체내로 분배되는 속도를 의미한다(West *et al.*, 1997). 동화작용에 대한 취식행동의 영향  $A(i)$  은 두루미가 취득한 먹이를 통해 얻을 수 있는 에너지의 최대 비율  $\zeta$  과 에너지 반포화지수 (half-saturation)  $\kappa$  에 의해 다음과 같이 나타낼 수 있다(Mangel and Munch, 2005).

$$A(i) = \frac{\zeta i}{i + \kappa} \quad (5)$$

두루미의 취식행동  $i$  은 취식에 따른 개체의 생리적 소비 비용  $C$  에 영향을 주는데, 취식행동  $i$  에 따라 특이대사비용(specific metabolic cost)  $\alpha_s(i)$ , 온도와 관련된 표준화 상수  $\epsilon_R$ , 활성에너지 계수  $E$ , 볼츠만 상수  $k$ , 절대온도  $T(s)$ , 방해요인과의 거리와 관련된 표준화 상수  $\epsilon_P$ , 시간  $s$  에서 방해요인과의 거리  $p(s)$ , 방해를 받지 않는 안전거리  $P$ , 방해요인의 출현 빈도와 관련된 표준화 상수  $\epsilon_Q$ , 시간  $s$  에서 방해요인의 출현 빈도  $q(s)$ , 방해요인 출현빈도와 관련된 신진대사 계수  $\nu_Q$ , 개체수밀도와 관련된 표준화 상수  $\epsilon_C$ , 시간  $s$  에서 개체 주변에 있는 다른 개체수밀도  $n(s)$  그리고 개체수밀도와 관련된 신진대사 계수  $\nu_C$ 에 의해 다음과 같이 기술하였다.

$$C(i) = \alpha_s(i) \left[ \epsilon_R e^{-E/kT(s)} + \epsilon_P \left( \frac{1}{1 + e^{-(p(s)-P)^2}} \right) + \epsilon_Q (1 - e^{-\nu_Q q(s)}) + \epsilon_C (1 - 0.5e^{-\nu_C n(s)}) \right] X^{0.75} \quad (6)$$

여기서  $\epsilon_R e^{-E/kT(s)}$  는 온도에 따른 신진대사 또는 생물학적 활동에너지를 의미하며(Brown *et al.*, 2004),

$\epsilon_P \left( \frac{1}{1 + e^{-(p(s)-P)^2}} \right)$  는 방해요인과의 거리에 따른 신진대사에너지,  $\epsilon_Q (1 - e^{-\nu_Q q(s)})$  는 방해요인의 출현빈도에 따른 신진대사에너지, 그리고  $\epsilon_C (1 - 0.5e^{-\nu_C n(s)})$  는 종간 경쟁에 따른 신진대사 에너지, 즉 먹이경쟁에 따라 발생하는 비용을 의미한다(방정식 (7)). 본 연구에서 두루미가 방해요인으로부터 영향을 받지 않는 안전거리는, Yoo *et al.* (2009)이 보고한 두루미의 취식지점과 도로유형별에 따른 평균거리 100m를 적용하였다. 또한 도로유형에 따라 방해요인의 빈도(차량이동)가 차이가 있기 때문에(West *et al.*, 1997) 방해요인의 빈도와 거리를 구별하였다.

$$\underbrace{\epsilon_R e^{-E/kT(s)}}_{\text{Temperature-activity catabolic cost}} + \underbrace{\epsilon_P \left( \frac{1}{1 + e^{-(p(s)-P)^2}} \right)}_{\text{Stressor-distance metabolic cost}} + \underbrace{\epsilon_Q (1 - e^{-\nu_Q q(s)})}_{\text{Stressor-frequency metabolic cost}} + \underbrace{\epsilon_C (1 - 0.5e^{-\nu_C n(s)})}_{\text{Interspecific competition metabolic cost}} \quad (7)$$

**Human disturbance**

취식행동  $i$  에 따른 특이대사비용  $\alpha_s(i)$  은 몸무게 변화에 따른 이화비율  $\alpha$  과 두루미가 휴식(또는 수명)시 소비한 신진대사비용  $m_R$  을 통해 다음과 같이 기술할 수 있다.

$$\alpha_s(i) = i\alpha + (1-i)\alpha m_R \quad (8)$$

본 모델에서 두루미 개체의 생존률은 취식행동과 누적된 스트레스에 영향을 받는다고 가정하였다(Mangel and Munch, 2005; Lee *et al.*, 2011; Lee, 2012). 생존률  $\beta(i)$  은 취식행동에 따른 사망률  $\mu$ , 휴식하는 동안의 사망률  $\mu_R$ , 그리고 스트레스 누적에 따른 사망률  $\mu_D$  을 통해 다음과 같이 기술할 수 있다.

$$\beta(i) = e^{-\mu i - \mu_R(1-i) - \mu_D} \quad (9)$$

다음으로 본 두루미 월동생태모델에 주어진 모든 계수와 변수의 최적값을 결정하기 위해, 월동지에서 번식지로 출발하는 임의의 마지막 시간  $S$  에서의 적합도 (번식지로의 최대 이동 성공률)  $F(x, d, S)$  는 월동지를 떠날 수 있는 임계 몸무게  $x_C$ , 월동지를 떠날 때 몸무게와 관계되는 상대변수  $\varphi$ , 번식지로 이동하는 동안의 사망률  $\mu_M$  와 누적스트레스  $d$  를 이용하여 다음과 같이 기술 할 수 있다.

$$F(x, d, S) = (x - x_C)^\varphi e^{-\mu_M d} \quad (10)$$

여기서 누적스트레스  $d$  를 곱해준 이유는, 월동지를 떠날 때 체내에 누적된 스트레스 양은 최종 목적지인 번식지에 도착할 때까지, 생존에 직접적인 영향을 줄 수 있기 때문이다. 한편, 시간  $s$ 에서의 적합도는 항상 최댓값이 되기 위한 최적 취식비용의 선택과 취득 자원의 최적 분배전략에 의해 정의됨으로 다음과 같이 나타낼 수 있다.

$$F(x, d, s) = \max_i \max_{f_X, f_M} \left[ \beta(i) F \left( \begin{array}{l} x + f_X N(i) + f_M N(i), \\ d - (1 - f_X - f_M) N(i) \rho + \phi(i - i_D), \\ s + 1 \end{array} \right) \right] \quad (11)$$

우선 역순환과정(backward iteration)을 이용하여 본 두루미 월동생활사 방정식의 최적 전략선택을 계산하였다(Mangel and Clark, 1988; Clark and Mangel, 2000). 이를 통해, 각 시간과 상태(몸무게, 누적스트레스)가 주어졌을 때, 적합도를 최대로 하는 최적의 취식행동  $i^*(x, s)$  과 최적 분배전략  $f_X^*(s)$  와  $f_M^*(s)$  을 계산하였다. 다음으로 전방몬테카를로 시뮬레이션(forward Monte Carlo simulation, Mangel and Clark, 1988; Clark and Mangel, 2000) 을 이용하여 월동지에 도착한 시간  $s=1$  에서의 몸무게  $X(1)$ , 누적스트레스  $D(1)$  가 주어졌을 때, 이를 이용한 최적 취식행동  $i^*(x, s)$  을 방정식 (11)에 대입하여  $s=2$  에서의 몸무게와 누적스트레스를 계산하였다.

## 2. 온도구배

본 연구에서 온도구배(Temperature gradient)는 시간  $s$  에서  $s+1$  까지의 온도변화로 정의하였다. 온도구배가 커질수록 예측하기 어려운 온도변화를 의미하며, 낮아질수록 일정하고 예측할 수 있는 온도변화를 의미한다(Lee and Peres-Neto, Unpublished data). 시간  $s$  에서 두루미의 월동생활사에 영향을 주는 온도구배는 온도와 관련된 상수  $\psi_{Temp}$ , 연간 온도변화에 대한 계수  $\psi_{Annual}$ , 시간과 관련된 온도 계수  $\psi_{Time}$ , 그리고 온도구배 계수를 이용하여 다음과 같이 기술하였다.

$$T(s) = \psi_{Temp} + \psi_{Annual} \sin(0.2s - \psi_{Time}) + \theta_{Gradient} (-1)^2 \quad (12)$$

## 3. 가상실험(virtual experiment)과 시뮬레이션

전형적인 생태학적 연구는 자연생태계에 존재하는 생물 자료를 무작위 추출법으로 수집하여 분석하는데, 이때, 모

든 생물 자료를 전체집합으로 가정하면, 수집된 자료는 부분집합으로 간주할 수 있다(Hilborn and Mangel, 1997). 보편적으로 모델에 사용되는 최적의(수집 자료와 모델결과의 차이가 적은) 계수와 변수의 값들은 실험이나 관찰을 통해 수집된 자료를 이용하여 결정하는 방법을 주로 이용하였다(Mangel, 2006). 그러나 실험 및 관찰 자료의 한계로 인해 최근 몬테카를로 방법을 이용한 가상실험기법의 활용이 증가하고 있다(Munch and Mangel, 2006; Lee, 2012). 이 가상실험기법은 모델에 포함된 모든 계수와 상수의 전범위를 모형에 포함시키고, 몬테카를로 방법을 이용하여 임의로 계수와 상수를 선택하여 모델을 계산한다. 본 연구에서는 모델에 사용된 각 계수와 상수값들은 두루미가 월동지에 도착한 시간 ( $s=1$ ) 에서 번식지로 떠나는 시간 ( $S$ ) 동안에 개체의 생존률이 '0'이 아닌 범위로 제한하였다. 이러한 제한은 본 연구의 목적이 월동지에서의 기온변화, 방해요인 그리고 종간 경쟁의 증감이 두루미 월동생태와 이동 성공에 미치는 영향을 알아보는데 있기 때문이다.

먼저 가상 실험을 위해 모델에 사용된 18개의 계수, 상수 그리고 변수의 범위를 각각 30개의 선택단위로 나누었다(Table 1). 모델에 사용된 18개 요인들의 수치적 공간(numerical space)은 한꺼번에 계산하기에 매우 큰 범위가므로(가능한 요인 조합의 수는  $>10^{18}$ ), 몬테카를로 방법에 의해 임의로 10,000번의 요인조합을 선택해 계산하였다. 선택된 조합이 비현실적인 결과(예: 생존이 불가능한 몸무게)를 예측하면 선택된 조합을 버리고 새로운 조합을 주어진 범위 내에서 다시 선택하여 예측하였다(Munch and Mangel, 2006; Lee, 2012).

본 모델은 Microsoft Visual Basic 2010 (Microsoft, 2010)을 이용하여 구현하였으며, 결과의 분석은 Matlab 2012a (Mathworks, 2012)을 이용하여 계산하였다.

## 결 과

월동지에 도래한 두루미는 장거리 비행에 따른 에너지 손실을 회복하기 위해 빠르게 몸무게를 증가시켰다(Figure 2a). 그러나 온도구배의 증가와 몸무게의 회복률은 서로 음의 상관관계를 보였다(Figure 2a): 온도변화의 폭이 클수록(높은 온도구배) 회복률은 느렸으며, 온도변화가 일정할수록(낮은 온도구배) 몸무게의 회복속도는 빨랐다. 몸무게의 증가와 관련하여 예측된 평균 최적취식행동  $i^*$  은 온도구배가 클수록 높고, 온도구배가 낮을수록 낮았는데(Figure 2e), 월동지에서의 온도변화가 두루미의 취식비용, 즉 취식을 위한 이동과 취식의 빈도에 영향을 주기 때문인 것으로 사료된다. 또한 두루미 체내의 생리적 스트레스도 월동지의 온도변화에 영향을 받았다(Figure 2i): 온도구배가 낮을수록

누적 스트레스의 양이 빠르게 감소하였는데, 몸무게가 빨리 회복되면 취득한 에너지를 체내에 쌓인 스트레스를 회복하는데 더 많이 사용하도록 분배하기 때문인 것으로 사료된다.

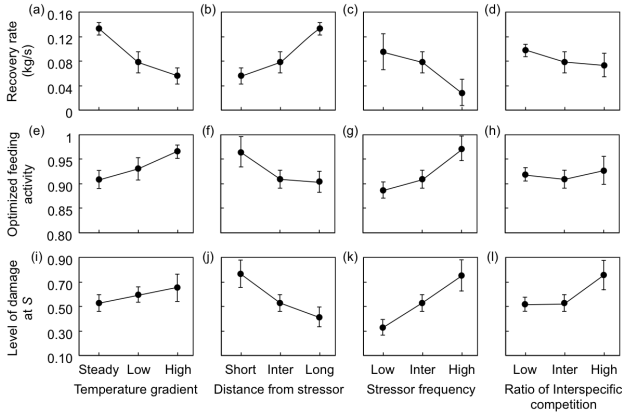


Figure 2. Predicted (a-d) recovery rate (kg/s), (e-h) mean optimized feeding activity,  $i^*$  and (i-l) level of damage at the final time,  $S$  in relation to (a,e,i) temperature gradient, (b,f,j) distance from stressor, (c,g,k) stressor frequency and (d,h,l) ratios of interspecific competition. Data is the average of 10,000 iterations tested for 18 parameters combination

월동지 주변의 방해요인들도 두루미의 월동생활사에 영향을 주었다(Figure 2b). 먼저, 방해요인과의 거리가 가까울수록 몸무게의 회복속도는 낮았으며, 안전거리 이상으로 멀리 떨어져 있을수록 몸무게의 회복속도는 빨랐다(Figure 2b). 평균 최적취식행동의 경우, 거리가 가까우면 취식행동이 증가하였지만, 거리가 멀어지면서 감소하고, 안전거리 이상으로 멀어지면, 취식행동은 서서히 감소하였다(Figure 2f). 누적스트레스의 양도 방해요인과의 거리가 가까울수록 높았으며, 안전거리 이상 멀어질수록 낮았다(Figure 2j). 다음으로 방해요인의 출현 빈도(예, 차량이동 빈도)도 두루미의 월동생활사에 영향을 주었는데, 출현빈도가 높을수록 몸무게의 회복률은 낮았고, 출현빈도가 낮을수록 빨랐다(Figure 2c). 평균 최적취식행동은 방해요인의 출현빈도가 높을수록 높았으며, 출현빈도가 낮을수록 낮았다(Figure 2g). 방해요인이 두루미의 취식지 주변에 빈번하게 출현하면(예, 차량이동이 높으면), 두루미의 경계행동이나 취식비행 그리고 취식행동의 빈도가 증가하기 때문인 것으로 사료된다. 또한 누적스트레스의 양은 방해요인의 출현 빈도가 높을수록 증가하였으며, 출현빈도가 낮을수록 감소하였다(Figure 2k).

월동지의 취식지를 공유하는 다른 종과의 관계(예, 먹이 경쟁)도 두루미의 월동생태에 영향을 주었는데, 같은 취식지에 있는 다른 종의 밀도가 높을수록 회복률은 느리고, 다른 종의 밀도가 낮을수록 회복률은 빨랐다(Figure 2d). 그러나 온도구배나 방해요인의 영향보다는 회복률에 큰 영향을 주지 않았다(Figure 2d). 평균 최적취식행동은 다른 종의 밀도가 높을수록 높았지만, 온도구배나 방해요인의 영향보다는 차이가 작았다(Figure 2h). 누적스트레스의 양은 다른 종의 밀도가 높을수록 증가하였고, 낮을수록 감소하였다(Figure 2l).

월동지에서 번식지로 이동하기 위한 비행에너지는 몸무게가 먼저 회복된 이후에 체내에 축적되기 시작하였다(Figure 3). 온도구배와 방해요인의 영향 그리고 취식지를 공유하는 다른 종의 밀도가 비행에너지 증가에 영향을 주었다(Figure 3a): 온도구배가 낮을수록 비행에너지의 증가속

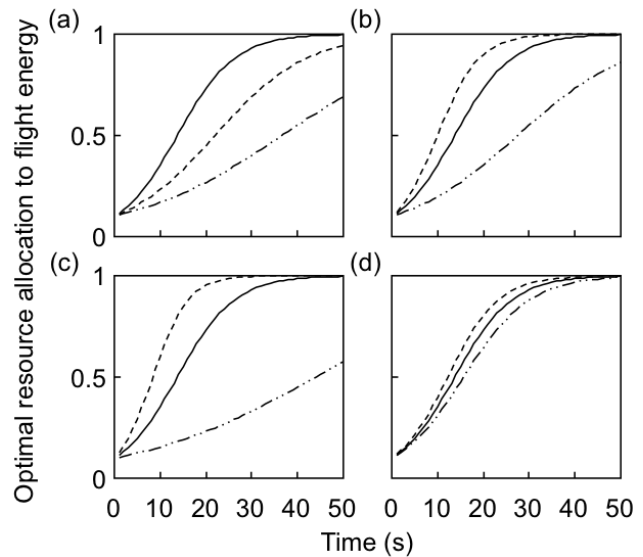


Figure 3. Optimal resource allocation to flight energy  $f_M^*$  in relation to (a) temperature gradient (solid line - steady gradient, dashed line - low gradient, and double dashed line - high gradient), (b) distance from stressor (solid line - safety distance, dashed line - longer distance than safety, and double dashed line - shorter than safety distance), (c) stress frequency (solid line - intermediate frequency, dashed line - low frequency, and double dashed line - high frequency) and (d) ratios of interspecific competition (solid line - intermediate ratio, dashed line - low ratio, and double dashed line - high ratio). Data is the average of 10,000 iterations tested for 18 parameters combination. See Method for detailed description

도가 빨랐으며, 온도구배가 높을수록 비행에너지의 증가속도가 느리고, 특히 이동시기 때의 축적된 비행에너지가 부족하였다. 또한 방해요인과의 거리가 가까워질수록 비행에너지의 축적이 느리고 부족하였지만, 안전거리 이상 멀어질수록 비행에너지의 축적이 빨랐다(Figure 3b). 뿐만 아니라 방해요인의 출현빈도가 높을수록 비행에너지의 축적이 느리고 이동시기 때에 축적된 비행에너지가 낮았지만, 출현빈도가 낮을수록 비행에너지 축적의 속도는 빨랐다(Figure 3c). 같은 서식지를 공유하는 다른 종과의 관계는 비행에너지 축적에는 영향을 주지 않았다(Figure 3d).

본 연구에서 두루미의 적합도를 번식지로의 이동성공률로 정의하였는데, 예측된 적합도는 온도구배와 방해요인의 영향 그리고 취식지를 공유하는 다른 종의 밀도 변화에 영향을 받았다(Figure 4). 먼저, 온도구배가 높아지고 방해요인과의 거리가 가까워질수록 적합도는 낮았으며, 온도구배가 낮고, 방해요인과의 거리가 안전거리 이상이면 적합도는 증가하였다(Figure 4a). 방해요인과의 거리가 가까울 때에는 방해요인의 출현빈도에 상관없이 적합도는 매우 낮았으며, 방해요인과의 거리가 안전거리 이상일 경우에 방해요인의 출현빈도가 증가할수록 적합도는 낮았다(Figure 4b). 방해요인의 출현빈도가 높고 온도구배가 높을수록 적합도는 낮았으며, 출현빈도가 낮고 온도구배가 낮을수록 적합도는 빠르게 증가하였다(Figure 4c). 월동지의 취식지를 공유하는 다른 종(즉, 경쟁종)의 밀도가 낮아지고 온도구배가 낮을

수록 적합도는 증가하였지만, 종의 밀도가 높아지고 온도구배가 높아질수록 적합도는 빠르게 감소하였다(Figure 4d): 경쟁종의 밀도가 높으면, 온도구배의 변화는 적합도 증감에 덜 영향을 주었다.

## 고찰

본 연구는 월동조류인 두루미의 기초생태자료를 이용한 동적상태의존모델을 이용하여 기후변화와 인간 활동의 영향이 두루미의 월동생활사에 미치는 영향을 예측 및 분석하였다. 월동지에 도래한 두루미 몸무게의 회복률은 기온변화가 적고 방해요인의 영향이 낮을수록 빨랐다. 또한 평균 최적취식행동은 기온변화가 크고 방해요인의 영향이 높을수록 빈번하였다. 체내의 세포 또는 생리적 누적 스트레스는 기온변화가 크고 방해요인의 영향이 높을수록 회복속도(스트레스 감소)가 낮았다. 철원에 월동하는 두루미의 월동생태자료에 기초한 본 월동생활사 모델은 월동지에서 번식지로의 이동성공률을 최대화하기 위해, 취득한 에너지를 생존을 위한 몸무게 증가와 비행을 위한 에너지 축적을 위해 분배한다고 가정하였다. 흥미롭게도 기온변화나 방해요인의 영향이 생존과 번식지로의 이동을 위한 에너지 축적 그리고 누적된 스트레스의 감소를 위한 분배전략에 영향을 주는 것으로 모델은 예측하였다. 전체적으로 불규칙적이고 불안정한 기온의 변화와 가까운 거리에서 빈번하게 출현하는 방해요인에 의한 스트레스의 증가는 번식지로의 이동성공률, 즉 적합도의 감소를 유도하는 것으로 모델은 분석하였다.

서식지의 기후와 같은 환경 변화는 조류의 취식행동에 직·간접적인 영향을 줄 수 있다. 특히, 서식지의 식생이나 경관요소와 같은 물리적 환경상태와 달리 온도, 습도, 비와 눈과 같은 기후환경요인들은 시간과 장소에 따라 확률적으로(stochastic) 바뀐다(e.g., Keith *et al.*, 2008). 따라서 최적의 적합도를 위해 선택된 최적 월동지에서 경관요소들과 무관한 기후요인들의 변화는 이러한 최적 선택에 따른 생태적 결과(ecological consequence)에 영향을 줄 수 있을 것이다(Martin, 1987; Mangel, 1990). 예를 들어, 서식지의 미소 기후 변화는 조류의 신진대사에 영향을 주어 취식에 따른 비용을 증가시킬 수 있으며(Grubb, 1975), 취식 빈도에 영향을 주어 추가적인 비용의 증가를 야기할 수 있다(Lee *et al.*, 2011). 뿐만 아니라, 온도변화에 따른 취식빈도의 증가는 포식자로부터의 위협(predator pressure/risk)을 높일 수 있으며, 비행에 따른 추가적인 비용의 증가를 초래할 수 있다(Cresswell *et al.*, 2009). Jacobs *et al.* (2013)은 취식지인 하천이나 강 등이 얼었을 때, 취식비용이 증가하여 새끼의 성장과 생존에 영향을 줄 수 있음을 보였다. 따라서, 환경변

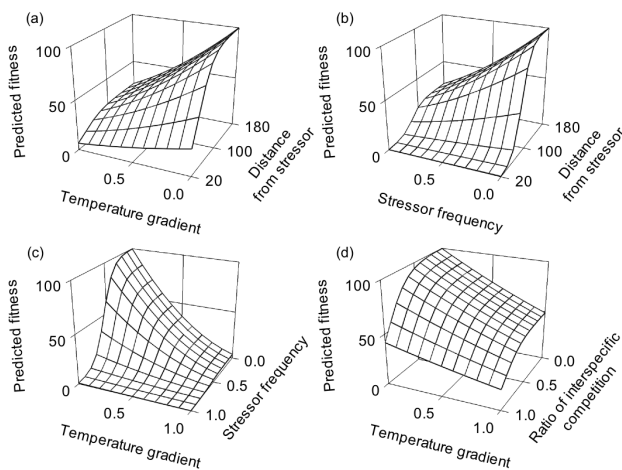


Figure 4. Predicted fitness in relation to (a) temperature gradient and distance from stressor, (b) stress frequency and distance from stressor, (c) temperature gradient and stress frequency, and (d) temperature gradient and ratio of interspecific competition. Data is the average of 10,000 iterations tested for 18 parameters combination



화에 따른 개체수준에서의 취식행동에 대한 지속적인 관찰은 월동조류의 생존과 미래의 번식을 위해 필요하다고 할 수 있다.

월동지 주변의 인위적 방해요인의 증가는 월동생태의 적합도 즉, 번식지로의 이동성공률에 영향을 줄 수 있을 것이다. 두루미나 기러기류 등과 같은 월동조류의 월동지는 번식 및 장거리 비행에 의해 증가된 스트레스의 감소를 유도할 수 있거나(Swanson, 2010), 월동이후 다음해에 번식성공을 높일 수 있는 장소를 선택하도록 적응되어 왔다(Martin, 1987). 일반적으로 조류가 선호하는 월동지역은 포식자와 같은 생물학적 방해요인이 낮고, 먹이자원과 휴식장소가 충분하며, 인간의 간섭이 최대한 낮은 지역이 선호된다. 예를 들어, Borrás *et al.* (2010) 은 스페인 카탈로니아(Catalnia, Spain)에서 월동하는 Citril finch (*Serinus citronella*) 개체군의 37년간(1972-2009년) 장기모니터링을 통해, 먹이자원의 빈도에 따라 월동서식지가 매년 바뀌게 됨을 증명하였다. 또한 Massé and Côté (2012) 도 이용 가능한 먹이자원의 정도가 White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) 개체군이 최적 월동서식지를 결정하는 중요한 요소라고 보고하였다. 하지만 월동지 주변에서의 인간 활동 (예, 관광, 건설, 도로 신설로 인한 통행 차량의 증가 등)은 빈번한 취식지의 변경으로 인 이동에너지의 증가와 간섭 즉, 인간 활동에 따른 신진대사 및 스트레스의 증가로 월동조류의 월동생태에 부정적인 영향을 줄 수 있을 것이다(e.g., Fernandez-Juricic and Telleria, 2000; Jokimaki *et al.*, 2002). 즉, 월동조류는 종종 서식지와 취식지를 서로 다르게 하는 전략을 통해 환경변화와 같은 스트레스의 영향을 최소화하는 전략을 선택하지만, 예상치 못한 인간 활동에 따른 스트레스의 증가는 월동조류의 휴식과 생존을 위협하여 결국 번식지로의 이동성공을 감소시킬 수 있을 것이다.

조류에 있어 경쟁, 특히 먹이에 대한 경쟁은 생존과 번식에 직·간접적인 영향을 줄 수 있다. 월동지에서의 취식은 번식지 및 중간기착지와 달리 상대적으로 계절과 같은 기후적인 영향으로 서식 환경 상태가 취약하기 때문에, 작은 기온의 변화와 영농기법의 변화 같은 취식지에서의 인간 활동에 월동조류는 민감하게 반응하는 것으로 알려져 있다(Tucker, 1992). 예를 들어, 겨울철 하천의 결빙은 수생먹이의 취득을 방해하며, 취식비용을 증가시킬 수 있다(Power and Mitchell, 1994). 또한 논갈이나 쪼단 수거와 같은 영농방법의 변화는 논이나 밭에서 취식하는 월동조류의 취식율 감소와 취식비행비용을 증가시켜 다음해 번식을 위해 필요한 충분한 에너지를 획득하는데 어렵게 할 수 있을 것이다(Fuller, 2000; Atkinson *et al.*, 2005). 뿐만 아니라, 번식 및 중간기착지보다 월동지에서는 계절적 원인에 의해 취식이 가능한 지역의 제한성이 상대적으로 높기 때문에, 먹이

또는 휴식지역에 대한 종 내 및 종간 경쟁을 상승시킬 수 있으며(Gossustard *et al.*, 1995), 결국 월동조류의 번식지로의 이동에 부정적인 영향을 줄 수 있을 것이다 본 연구에서 월동지에서의 먹이경쟁 증가는 높은 스트레스의 증가를 유도하는 것으로 예측하였다. 제한된 먹이를 취득하기 위해 조류는 빠른 취식행동이 요구되며, 이것은 결국 체내의 신진대사와 산화스트레스를 증가시켜 월동지에서의 에너지 회복에 부정적인 영향을 줄 수 있을 것으로 생각된다.

월동지에서의 월동조류에 대한 보호전략은 크게 열악한 기후상황에서 생존율을 높일 수 있는 서식환경의 개선과 부족한 먹이자원의 보충의 방법으로 진행되고 있다(Wilson, 1994; Smith, 2007). 예를 들어, 철원평야의 겨울 철새 도래지에서는 1990년대부터 먹이를 공급하여 꾸준한 개체군을 유지하도록 노력하고 있다 (Lee *et al.*, 2000). 하지만, 최근 철새 도래지역의 개발과 그에 따른 인간 활동의 증가 그리고 영농기술 발달에 따른 서식지 환경의 변화는 월동조류인 두루미와 기러기류의 생존에 위협을 줄 수 있다고 보고되고 있다(Pae, 2000; Song, 2000; Yoon, 2000; Klein *et al.*, 1995; Lee *et al.*, 2001; Pae, 1994; Pae, 2000; Yoo *et al.*, 2012). 본 연구도 철원에서 월동하는 두루미에게 영향을 줄 수 있는 인간의 활동 및 환경변화 그리고 월동생태 적합도 자료를 기초한 모델을 통해 인간의 활동이 기후변화처럼 직접적으로 월동조류의 스트레스를 증가시켜 생존과 적합도(이동성공 및 번식성공)를 감소시킬 것이라 예측하였다. 뿐만 아니라, 월동조류에게 스트레스를 유도할 수 있는 월동지에서의 인간 활동은 간접적으로 월동조류의 취식분포(밀도)에 영향을 주어 취식경쟁의 증가와 같은 생존과 휴식에 부정적인 영향을 초래할 것으로 예측하였다. 따라서 월동조류에 대한 보호전략은 월동기 동안의 제한적 개발과 취식 및 서식지 주변에 대한 거리확보를 통해 스트레스 유도를 최소화하는 방향으로 진행되어야 할 것이다. 뿐만 아니라, 먹이 보충에 있어서도 월동지역 내에 적절한 분배를 통해 중간 또는 종 내의 먹이 경쟁이나 먹이 급이를 위한 이동에너지 소모를 최소화하도록 해야 할 것으로 생각된다.

본 연구에서 보았듯이, 월동지에서의 월동조류의 생태도 번식지와 중간기착지와 더불어 종 보전에 매우 중요한 위치에 있음을 확인하였다. 특히, 다양한 생물학적(종간경쟁) 그리고 비생물학적(기후, 인간 활동) 영향이 모두 월동조류의 생존과 휴식 그리고 이동 성공과 밀접한 관련이 되고 있으며, 결국 번식지에서의 성공과도 연관될 수 있는 것으로 분석되었다. 수학적 모델에 의한 분석방법은 월동지역의 환경변화에 따른 월동조류 생활사에 영향을 줄 수 있음을 예측할 수 있었다. 그러나 월동지역에서 누적된 스트레스의 양이 번식지로 이동하면서 어떻게 변화가 되는지, 이러한 스트레스의 누적이 번식성공과 생존에 영향을 줄 수 있는지

등에 대해서는 추가적인 실험연구가 수행되어야 할 것이다. 뿐만 아니라, 월동조류의 보호전략을 위해서는 서식환경과 월동조류의 분포 및 개체군 동태에 대한 관찰이 꾸준히 지속되어야 할 것으로 생각된다.

## 감사의 글

논문에 대해 많은 시간을 들여 심사와 의견을 주신 편집위원과 익명의 심사위원들께 진심으로 감사드립니다. 또한 논문을 위해 조언을 아끼지 않으신 University of California Santa Cruz의 Marc Mangel 교수님께 고마운 마음을 전합니다.

## REFERENCES

- Atkinson, P. W., R. J. Fuller, J. A. Vickery, G. J. Conway, J. R. B. Tallowin, R. E. N. Smith, K. A. Haysom, T. C. Ings, E. J. Asteraki, and V. K. Brown (2005) Influence of agricultural management, sward structure and food resources on grassland field use by birds in lowland England. *J. Appl. Ecol.* 42:932-942.
- Bian, J.-h., Y. Wu, L. L. Getz, Y.-F. Cao, F. Chen, and L. Yang (2011) Does maternal stress influence winter survival of offspring in root voles *Microtus oeconomus*? A field experiment. *Oikos* 120:47-56.
- Borras, A., J. C. Senar, F. Alba-Sánchez, J. A. López-Sáez, J. Cabrera, X. Colomé, and T. Cabrera (2010) Citril finches during the winter: patterns of distribution, the role of pines and implications for the conservation of the species. *Anim. Biodivers. Conserv.* 33:89-115.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771-1789.
- Clark, C. W., and M. Mangel (2000) *Dynamic state variable models in ecology: methods and applications*. Oxford University Press, Oxford. 304 pages.
- Clark, J. S., D. M. Bell, M. Kwit, A. Stine, B. Vierra, and K. Zhu (2012) Individual-scale inference to anticipate climate-change vulnerability of biodiversity. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367:236-246.
- Cresswell, W., J. A. Clark, and R. Macleod (2009) How climate change might influence the starvation-predation risk trade-off response. *Proc. R. Soc. B* 276:3553-3560.
- Fernandez-Juricic, E., and J. L. Telleria (2000) Effects of human disturbance on spatial and temporal feeding patterns of Blackbird *Turdus merula* in urban parks in Madrid, Spain. *Bird Study* 47:13-21.
- Fuller, R. J. (2000) Relationships between recent changes in lowland British agriculture and farmland bird populations: an overview. *Ecology and Conservation of Lowland Farmland Birds – Proceedings of the 1999 BOU Spring Conference*. pp5-16.
- Gillooly, J. F., J. H. Brown, G. B. West, V. M. Savage, and E. L. Charnov (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248-2251.
- Gossuscuard, J. D., R. T. Clarke, S. E. A. L. D. Durell, R. W. G. Caldow, and B. J. Ens (1995) Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. II. Model predictions. *J. Appl. Ecol.* 32:337-351.
- Grubb, T. C. (1975) Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor* 77:175-182.
- Guerrero, I., M. B. Morales, J. J. Oñate, F. Geigerb, F. Berendseb, G. de Snoob, S. Eggersc, T. Pärtc, J. Bengtssonc, L. W. Clementd, W. W. Weisserd, A. Olszewskic, P. Ceryngierf, V. Hawrof, J. Liirag, T. Aavikg, C. Fischerh, A. Flohreh, C. Thiesh, and T. Tscharnkteh (2012) Response of ground-nesting farmland birds to agricultural intensification across Europe: Landscape and field level management factors. *Bio. Conserv.* 152:74-80.
- Hilborn, R., and M. Mangel (1997) *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Iverson, S. A., and D. Esler (2006) Site fidelity and the demographic implications of winter movements by a migratory bird, the harlequin duck *Histrionicus histrionicus*. *J. Avian Biol.* 37:219-228.
- Jacobs, S. R., K. H. Elliott, and A. J. Gaston (2013) Parents are a drag: long-lived birds share the cost of increased foraging effort with their offspring, but males pass on more of the costs than females. *PLoS One* 8:e54594.
- Jokimaki, J., P. Clergeau, and M. L. Kaisanlahti-Jokimaki (2002) Winter bird communities in urban habitats: a comparative study between central and northern Europe. *J. Biogeogr.* 29:69-79.
- Jokimäki, J., and J. Suhonen (1998) Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. *Landscape and Urban Planning* 39:253-263.
- Keith, D. A., H. R. Akcakaya, W. Thuiller, G. F. Midgley, R. G. Pearson, S. J. Phillips, H. M. Regan, M. B. Araujo, and T. G. Rebelo (2008) Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biol. Lett.* 4:560-563.
- Klein, M. L., S. R. Humphrey, and H. F. Percival (1995) Effect of ecotourism on distribution of waterbirds in a wildlife refuge. *Conser. Biol.* 9:1454-1465.
- Lee, W.-S. (2012) Effect of environmental stressors in stopover sites on the survival and re-migration using a dynamic-state-dependent model. *Kor. J. Ornith.* 19:277-291.
- Lee, W.-S., N. B. Metcalfe, P. Monaghan, and M. Mangel (2011) A

- comparison of dynamic-state-dependent models of the trade-off between growth, damage, and reproduction. *Am. Nat.* 178:774-786.
- Lee, W. S., C. H. Kim, S. J. Rhim (2000) Study on migratory birds and their habitat protection and management measures. Ministry of Environment. Seoul (in Korean)
- Lee, W. S., S. J. Rhim and C. R. Park (2001) Habitat use of cranes in Cheolwon basin, Korea. *Kor. J. Ecol.* 24:77-80
- Mangel, M. (1990) A dynamic habitat selection game. *Math. Biosci.* 100:241-248.
- Mangel, M. (2006) The theoretical biologist's toolbox: quantitative methods for ecology and evolutionary biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 390 pages.
- Mangel, M., and C. W. Clark (1988) Dynamic modeling in behavioral ecology. Princeton University Press, New York. 320 pages.
- Mangel, M., and S. B. Munch (2005) A life-history perspective on short- and long-term consequences of compensatory growth. *Am. Nat.* 166:E155-E176.
- Martin, C. (1987) Habitat selection in birds. Academic Press, London. 558 pages.
- Massé, A., and S. D. Côté (2012) Linking alternative food sources to winter habitat selection of herbivores in overbrowsed landscapes. *J. Wildl. Manage.* 76:544-556.
- Matheworks, T.(2012) Matlab 2012b. Matheworks, Natick, MA.
- Microsoft (2010) Microsoft Visual Basic 2010. Microsoft Cooperation, Redmond, WA.
- Miller, M. R., and G. D. Wylie (1995) Sidebar: residual rice seed is critical food for waterfowl. *Cal. Agric.* 49:61.
- Morris, D. (2003) Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136:1-13.
- Munch, S. B., and M. Mangel (2006) Evaluation of mortality trajectories in evolutionary biodemography. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 103:16604-16607.
- NIBR (2013) Winter Bird Census of 2013. National Institute of Biological Resources, Ministry of Environment, Incheon (in Korean)
- Newton, I. (2008) The migration ecology of birds. Academic Press, London. 984 pages.
- Orioli, R. V., D. Massimino, and L. Bani (2011) Identification of putative wintering areas and ecological determinants of population dynamics of Common House-Martin (*Delichon urbicum*) and Common Swift (*Apus apus*) breeding in northern Italy. *Avian Conserv. Ecol.* 6:3.
- Pae, S. H. (2000) A study on habitat use of wintering cranes in DMZ, Korea - with carrying capacity and spatial distribution analysis using GIS. M. Sc. Thesis, Kyung Hee University. 77pp. (in Korean with English abstract)
- Pae, S. H., Kaliher Frances, J. B. Lee, P. O. Won, and J. C. Yoo (1996) Current status of wintering cranes in Korea. *Bul. Kor. Insti. Ornith.* 5:13-20.
- Pae, S. H. (1994) Wintering ecology of Red-crowned Crane *Grus japonensis* and White-naped Crane *Grus vipio* in Cholwon basin, Korea. M. Sc. Thesis, Kyung Hee University. 43pp.
- Paprocki, N., J. A. Heath, and S. J. Novak (2014) Regional distribution shifts help explain local changes in wintering raptor abundance: implications for interpreting population trends. *PLoS One* 9:e86814.
- Power, G., and J. Mitchell (1994) The influence of river ice on birds and mammals. in Proceedings of the Workshop on Environmental Aspects of River Ice, Saskatoon, Sask. National Hydrology Research Institute, Saskatoon, Sask.
- Robb, G. N., R. A. McDonald, D. E. Chamberlain, S. J. Reynolds, T. J. E. Harrison, and S. Bearhop (2008) Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. *Bio. Lett.* 4:220-223.
- Sherry, T. W., and R. T. Holmes (2000) Demographic modeling of migratory bird populations: the importance of parameter estimation using marked individuals. Pages 211-219 in R. Bonney, D. N. Pashley, R. J. Cooper, and L. Niles, editors. Strategies for bird conservation: the partners in flight planning process. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Sillett, S. T., R. B. Chandler, J. A. Royle, M. Kéry, and S. A. Morrison (2012) Hierarchical distance-sampling models to estimate population size and habitat-specific abundance of an island endemic. *Ecol. Appli.* 22:1997-2005.
- Smith, P. G. R (2007) Characteristics of urban natural areas influencing winter bird use in southern Ontario, Canada. *Env. Manage.* 39:338-352.
- Song, I. H. (2000) The ecology and current status of Red-crowned cranes and White-naped cranes in Cholwon basin area. M. Sc. Thesis, Korea National University of Education. 41pp. (in Korean with English abstract)
- Soutiere, E. C., H. S. Myrick, and E. G. Blolen (1972) Chronology and behavior of American widgeon wintering in Texas. *J. Wildl. Manage.* 26:752-758.
- Swanson, D. L (2010) Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates. *Curr. Ornithol.* 17:75-129.
- Taylor, C. M., D. B. Lank, A. C. Pomeroy, and R. C. Ydenberg (2007) Relationship between stopover site choice of migrating sandpipers, their population status, and environmental stressors. *Isr. J. Ecol. Evol.* 53:245-261.
- Tucker, G. M. (1992) Effects of agricultural practices on field use by invertebrate-feeding birds in winter. *J. Appli. Ecol.* 29:779-790.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist (1997) A general model

- for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122-126.
- Wilson, W. H. (1994) The distribution of wintering birds in central Maine - the interactive effects of landscape and bird feeders. *J. Field Ornith.* 65:512-519.
- Yoo, S.-H., K.-S. Lee, J.-H. Hur, W.-H. Hur, and C. H. Park (2012) The change trend of wintering habitat use of cranes in Cheorwon, Korea: wintering periods from 2002 to 2012. *Kor. J. Ornith.* 19:115-125.
- Yoo, S.-H., K.-S. Lee, I.-K. Kim, T.-H. Kang, and H.-S. Lee (2009) Research on the size, formation and tendency to evade the road of the feeding flocks of crane species. *Kor. J. Environ. Ecol.* 23:41-49.
- Yoo, S.-H., K.-S. Lee, and C. H. Park (2013) MCP, kernel density estimation and LoCoH analysis for the core area zoning of the red-crowned crane's feeding habitat in Cheorwon, Korea. *Kor. J. Environ. Ecol.* 27:11-21.
- Yoon, T. H. (2000) Some factors affecting population fluctuation of wintering White-naped and Red-crowned cranes in Cholwon Basin. Ph.D. Thesis, Kyung Hee University. 51pp.(in Korean with English abstract)
- Zuckerberg, B., D. N. Bonter, W. M. Hochachka, W. D. Koenig, A. T. DeGaetano, and J. L. Dickinson (2011) Climatic constraints on wintering bird distributions are modified by urbanization and weather. *J. Ani. Ecol.* 80:403-413.