



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

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

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

博士學位論文

쇠살모사 *Gloydus ussuriensis*의  
생태에 관한 연구



濟州大學校 大學院

生命科學科

金炳秀

2011年 2月

# 쇠살모사 *Gloydus ussuriensis*의 생태에 관한 연구

지도교수 김 원 택 · 이 선 령

金 炳 秀

이 論 文 을 理 學 博 士 學 位 論 文 으 로 提 出 함

2010年 12月

金 炳 秀 의 理 學 博 士 學 位 論 文 을 認 准 함

審 查 委 員 長

오 홍 식

委 員

계 명 찬

H.C. Se

委 員

송 재 영

委 員

金 源 澤

委 員

이 선 령

濟州大學校 大學院

2010年 12月

**A study on the ecology of the ussuri mamushi  
*Gloydius ussuriensis* from Jeju island, Korea**

**Byoung-Soo Kim**

**(Supervised by Professor Won-Taek Kim & Sun-Ryung Lee)**

**A dissertation submitted in partial fulfillment of the requirement for the degree  
of Doctor of Philosophy**

**December, 2010**

This dissertation has been examined and approved by

Hong Shik Oh

Chairperson of the Committee

MYUNG CHAN GYE

JAE YOUNG SONG

Won Taek Kim

SUN RYUNG LEE

Dec. 2010

Date

**Department of Life Science  
GRADUATE SCHOOL  
JEJU NATIONAL UNIVERSITY**

## 목 차

서 론 .....	1
조사 지역 .....	3
제 1 장 개체군의 몸길이 구성과 성적크기이형 .....	5
I. 서론 .....	5
II. 재료 및 방법 .....	6
1. 표본수집과 크기측정 .....	6
2. 통계처리 .....	9
III. 결과 및 고찰 .....	9
1. 지역 개체군간 크기 비교 .....	9
2. 개체군의 몸무게 분포와 성적 성숙 .....	12
3. 성적크기이형 .....	14
IV. 요약 .....	18
제 2 장 생식 주기 및 한 배 출산 수 .....	20
I. 서론 .....	20
II. 재료 및 방법 .....	21
1. 생식 주기 .....	21
2. 한 배 출산 수 .....	22
III. 결과 및 고찰 .....	24
1. 생식 주기 .....	24
2. 한배 출산수 .....	28
IV. 요약 .....	38

제 3 장 먹이 이용 .....	40
I. 서론 .....	40
II. 재료 및 방법 .....	41
III. 결과 및 고찰 .....	41
IV. 요약 .....	48
제 4 장 가파도 쇠살모사의 이동과 행동권 .....	50
I. 서론 .....	50
II. 재료 및 방법 .....	51
III. 결과 및 고찰 .....	52
IV. 요약 .....	60
제 5 장 가파도 쇠살모사의 성장률 .....	61
I. 서론 .....	61
II. 재료 및 방법 .....	62
III. 결과 및 고찰 .....	63
IV. 요약 .....	69
제 6 장 가파도 쇠살모사의 체온 조절 .....	70
I. 서론 .....	70
II. 재료 및 방법 .....	71
III. 결과 및 고찰 .....	72
IV. 요약 .....	76
적 요 .....	77
참고문헌 .....	79

## List of tables

Table 1. SVL comparison between Jeju island population and Gapa-do population of <i>G. ussuriensis</i> .....	10
Table 2. Results of t-tests on SVL difference between female and male in a diversity of populations of <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	15
Table 3. Results of ANCOVA on sex differences of different body components of <i>G. ussuriensis</i> of Jeju island.....	15
Table 4. Monthly change (Mean, SD and Range) of testis index for male <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	25
Table 5. Values of reproductive and related parameters of <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	30
Table 6. Results of the correlation analysis between reproduction and other related parameters of <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	34
Table 7. The sorts of confirmed preys of <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	42
Table 8. The sorts of confirmed preys of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	43
Table 9. The potential preys of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	44
Table 10. Annual individual number of <i>G. ussuriensis</i> marked on Gapa-do.....	53
Table 11. The movement distance of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	54
Table 12. Home range size of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	55
Table 13. The growth rate of <i>G. ussuriensis</i> inhabiting Gapa-do.....	66
Table 14. Means and ranges of diurnal body temperatures of <i>G. ussuriensis</i> and environmental temperatures (substrate & ambient) measured on Gapa-do.....	73

## List of figures

Fig. 1. The survey areas of Jeju island and its annex island.....	4
Fig. 2. The measurement parts of head size of <i>G. ussuriensis</i> .....	8
Fig. 3. Relative frequency distribution of male and female SVL of <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island (a) and Gapa-do (b).....	11
Fig. 4. Body mass (BM) according to SVL of male and female <i>G. ussuriensis</i> from Jeju island.....	12
Fig. 5. Body mass (BM) according to SVL of male and female <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	13
Fig. 6. The SVL distribution of pregnant female <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	13
Fig. 7. Monthly change of testis index for male <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	25
Fig. 8. Monthly fluctuation of male testis index.....	26
Fig. 9. Annual pattern of ovarian largest follicle length in female <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	27
Fig. 10. Distribution of total litter size (left, n = 33) and survival litter size (right, n = 33).....	29
Fig. 11. The relationship between RCM and MCPP1 and MCPP2 of <i>G.</i> <i>ussuriensis</i> in Jeju island.....	31
Fig. 12. The relationship between litter and maternal body size (SVL and body mass) of <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	35
Fig. 13. The relationship between litter and MCPP1 or MCPP2 of <i>G.</i> <i>ussuriensis</i> in Jeju island.....	36
Fig. 14. The relationship between litter size and neonate mass of <i>G.</i> <i>ussuriensis</i> in Jeju island.....	37
Fig. 15. Prey identification of <i>G. ussuriensis</i> by the palpation.....	41
Fig. 16. The preys' percentage of <i>G. ussuriensis</i> in Jeju island.....	43



Fig. 17. Correlation between the head length of <i>G. ussuriensis</i> and its preys diameter in Jeju island.....	47
Fig. 18. Individual marking methods of <i>G. ussuriensis</i> .....	51
Fig. 19. The habitat scene of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	57
Fig. 20. The home range size of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	58
Fig. 21. Individual growth trajectories for SVL of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	65
Fig. 22. Monthly change of body condition of <i>G. ussuriensis</i> on Gapa-do.....	67
Fig. 23. Relationship between SVL and growth rate of <i>G. ussuriensis</i> calculated from two successive captures on Gapa-do.....	68
Fig. 24. The scene measuring body temperature of <i>G. ussuriensis</i> .....	71
Fig. 25. Monthly average temperature fluctuation measured during daytime (09:00-18:00) from Jan. 2006 to Dec. 2007 on Gapa-do.....	72
Fig. 26. Monthly fluctuation of mean body temperatures of <i>G. ussuriensis</i> and environmental temperatures measured on Gapa-do during the snakes' activity season.....	73

## Abstract

This study was conducted from May 2006 to June 2009 to find out the 1) distribution of snout-vent length (SVL) and sexual size dimorphism, 2) reproductive cycle and litter size, 3) prey use, 4) movement and home range, 5) growth rate and 6) thermal regulation of the Ussuri mamushi *Gloydius ussuriensis* (Viperidae) populations in Jeju island and its annex island Gapa-do. In the case of SVL, on Jeju, the male population was 296–580mm (n = 63) and the female population 242–523mm (n = 100). In Gapa-do population male SVL was 215–430mm (n = 73) and the female was 205–395mm (n = 55). The SVL of the Gapa-do population was much smaller than that of Jeju island and the biggest individual in both populations was male. As to the SVL corresponding to the fertility rates of female snakes, the Jeju island and Gapa-do was over 400mm and 330mm, respectively. Sexual size dimorphisms including SVL, tail length (TL), body mass (BM), head length (HL), head width (HW), and inter eye length (IE) were examined among individuals above SVL 400mm in Jeju island population and individuals above SVL 330mm in Gapa-do population. In Jeju island population, the male showed up larger than the female in SVL, TL, HL, and IE. Female's BM was heavier than the male. In the Gapa-do population, the TL of males was longer than that of the female and the BM of females was heavier than that of the males. In offsprings, the male was longer than female in TL and heavier than female in BM. Together, sexual size dimorphisms in Jeju island population might be acquired. The litter size of *G. ussuriensis* was 3–9 ( $4.7 \pm 1.5$ ) including individuals which had stopped development or which were stillborn. Litter size was, in order, 4 neonates, 3 neonates, 6 neonates and so on. The total mass of a litter was 7.2–38.9g ( $19.4 \pm 7.5$ g), neonate SVL was 110–203mm ( $174.3 \pm 12.6$ mm), and neonate mass was 1.1–6.6g ( $4.3 \pm 0.7$ g). The individual below

1.1g in BM and 110mm in SVL was not a normal and died on the postnatal day. The smallest individual born healthy was 145mm in SVL and 2.1g in BM. The litter size was positively correlated with the maternal SVL, maternal mass of pre-parturition and post-parturition, and maternal body condition of pre-parturition and post-parturition. The reproductive cycle of males and females changed according to the season. A testis size of males increased from May to August. Testis sizes increased rapidly between June and July but decreased sharply between September and October. In female, ovarian follicle increased dramatically in May. Ovulation may have occurred in June because pregnant females were observed after June. The development of embryos is completed between mid-August and mid-September. Therefore, it is judged that birth occurs during this period. Adult females were in breeding as well as nonbreeding condition, suggesting that not all fertile females participate in reproduction every year. *G. ussuriensis* population of Jeju island feeds on a diversity of food including: Centipede, *Hynobius quepaertensis*, *Hyla japonica*, *Kaloula borealis*, *Rana dybowskii*, *Rana nigromaculata*, *Scincella vandenburghi*, *Amphiesma vibakari*, *Crosidure shantungensis*, *Sorex caecutiens hallamontanus*, *Apodemus chejuensis* and so on. However, Gapa-do population feeds on only two kinds of food, Centipede and *Scincella vandenburghi*. In stomach contents research, one individual was found to eat passerine bird. In Jeju island population, as the length of the head was longer, they take the large sized foods. In the result of mark-recapture, Gapa-do population seems to be characteristically sedentary, because it has extremely weak mobility and very small home range size of only 8-167m<sup>2</sup>. In the Gapa-do populaton, the individual growth rate was low and growing pattern was very irregular. This might be attributed to low food ability and restriction of feeding period. *G. ussuriensis* also actively regulates body temperature. Particularly, body temperature regulating activity was more active during the spring season than summertime and when the temperature was lower.

## 서 론

쇠살모사(*Gloydius ussuriensis*)는 파충강(Reptilia), 유린목(Squamata), 뱀아목(Serpentes), 살모사과(Viperidae), 살모사아과(Crotalinae), 살모사속(*Gloydius*)에 속하는 종으로(O'Shea, 2005), 우리나라를 비롯하여 중국 북동부, 극동 러시아에 걸쳐 분포하고 있다(Zhao and Adler, 1993).

유린목(Squamata)은 도마뱀류와 뱀류를 포함하는 파충류의 가장 큰 그룹이다(Pough *et al.*, 2004). 이 중 뱀아목에 속하는 살모사과는 위턱의 앞쪽에 접을 수 있는 한 쌍의 긴 독니를 가지고 있는 독사로(Zug, 1993), 오스트레일리아, 뉴질랜드 및 오세아니아주의 섬들을 제외하고, 아프리카, 유라시아, 아메리카 대륙에 걸쳐 폭 넓게 분포하고 있다(Pough, *et al.*, 2004; O'Shea, 2005).

살모사과는 Azemopinae (Fea's viper), Causinae (Night adder), Crotalinae (Pit viper), Viperinae (True viper) 등 4개의 아과(Subfamily)로 나누어지고 있으며, Fea's viper는 1속 1종, Night adders는 1속 6종, Pit vipers는 23속 183종, True vipers는 12속 80종이 알려져 있다(O'Shea, 2005). 쇠살모사가 포함되는 살모사아과의 뱀들은 코와 눈 사이에 적외선을 감지하는 온도 센서 기관인 피트기관(pit-organ)이 있는 것이 특징이다(Zug, 1993; Pough, *et al.*, 2004). 이 중 *Gloydius* 속은 온대 아시아와 극동 유럽에 걸쳐 분포하며(O'Shea, 2005), 북미 대륙의 *Agkistrodon* 속의 살모사류와 외형적으로 유사하여 *Agkistrodon* 속에 포함되어 왔으나, 미토콘드리아 DNA 염기서열을 이용한 계통분류학적 연구에 의해 유라시아 대륙의 종들과 북미 대륙 종들은 단계통(monophyletic)이 아닌 측계통(paraphyletic)인 것으로 확인되었다(Kraus *et al.*, 1996; Parkinson *et al.*, 1997). 이후 유라시아 대륙에 서식하는 종들을 북미 대륙에 서식하는 종들과 구분하여 속명을 *Gloydius*로 분리하여 사용하고 있다. 우리나라에는 살모사 *G. brevicaudus*, 까치살모사 *G. saxatilis*, 쇠살모사 *G. ussuriensis* 등 3종의 *Gloydius* 속에 속하는 뱀들이 서식하고 있으며, 제주도에만 쇠살모사 1종만 서식하고 있다(백남극 등, 1985; 송재영, 2007; 오홍식 등, 2007).

우리나라에 서식하는 과충류에 대한 연구는 Slevin (1925), Mori (1928), Dixon (1956), Shannon (1956), Szyndlar (1984, 1987) 등 주로 외국 학자들에 의한 과충류의 채집 및 현황에 대한 연구 등을 중심으로 진행되어 왔으며, Gloyd (1972)에 의한 한국산 살모사속의 분류학적 연구나 Chen 등(2001)에 의한 도마뱀 속 개체군에 대한 분류학적 연구와 같이 분류에 관한 연구도 일부 수행되어 왔다. 그러나 우리나라 학자들에 의한 연구는 백남극(1982)에 의한 한국산 뱀류에 대한 계통분류학적 연구 이후에야 본격적으로 과충류에 대한 연구가 진행되기 시작했으며, 대부분은 특정 지역의 과충류상에 대한 연구를 중심으로 진행되어 왔다(백남극 등, 1985; 박병상, 1999; Chang *et al.*, 2006; 송재영, 2007; 오홍식 등, 2007). 따라서 우리나라에 서식하는 과충류의 개별적인 종에 대한 심도 있는 연구는 아주 미미한 실정이다. 쇠살모사에 대한 연구도 과충류상을 조사할 때 포함되는 하나의 종으로만 목록에 포함되는 정도에 그치고 있다.

과충류는 변온동물이기 때문에 대사열을 이용하여 체온을 조절하는 조류와 포유류보다 에너지 전환 효율성이 훨씬 높기 때문에 생태계 내에서 에너지 흐름의 효율성을 증대시킬 수 있다(Pough *et al.*, 2004). 따라서 과충류의 다양성이 높은 생태계는 그 만큼 안정적일 수 있다. 또한 뱀류는 설치류의 천적으로 생태계에서 설치류의 개체수를 조절하여 주는 역할을 한다. 설치류는 곡류를 주로 먹기 때문에 설치류의 개체수 증가는 농업의 생산성을 감소시키는 결과를 초래하여 인류가 이용할 수 있는 식량 자원을 빈약하게 만든다. 이렇듯 과충류는 생태계에서 에너지 흐름의 효율성을 증대시키고 설치류의 개체군 증가를 억제함으로써 인류의 식량 자원을 보존해주는 중요한 역할을 담당하고 있으나, 우리나라에서는 이에 대한 다양한 생태학적 연구가 빈약한 실정이다.

본 연구에서는 우리나라에 서식하는 과충류 중에 제주도 본섬과 제주도의 부속섬인 가파도에 서식하는 쇠살모사 개체군을 대상으로 개체군의 몸길이 구성, 성적이형, 생식, 한배 출산수, 먹이 이용, 이동 거리와 행동권, 성장률 및 체온 조절 등에 대한 지역 간 비교 및 생태학적 접근을 통해 과충류에 대한 다양한 연구 가능성을 제시하고, 쇠살모사에 대한 생태학적 기초 자료를 제공하고자 한다.

## 조사 지역

제주도는 우리나라 최남단에 위치해 있는 섬으로 제주도 본섬과 63개의 부속도서(유인도 8개, 무인도 55개)를 포함하고 있으며, 면적은 부속도서를 포함하여 약 1,848.5km<sup>2</sup>이다(제주특별자치도, 2009). 제주도에 서식하는 쇠살모사의 생태학적 연구는 바로 제주도 본섬(이하 제주도)과 여러 부속도서 중 가파도에 서식하는 개체군을 대상으로 실시하였다.

제주도는 위도상 북위 33°11' 27"에서 33°33' 50"에 위치하고 있으며, 제주해협을 사이에 두고 목포와는 142km, 부산과는 255km 떨어져 있다. 경도상으로는 126°08' 27"에서 126°58' 50"에 위치하고 있으며 북동동-남서서 방향으로 가로놓인 타원형으로 남북간의 거리는 31km, 동서간의 거리는 73km이다(한국경관생태연구회, 2001).

제주도의 면적은 1,833km<sup>2</sup>로(제주특별자치도, 2009), 아시아 대륙 동쪽에 위치하여 몬순의 영향이 큰 대륙동안기후의 특징을 보일 뿐만 아니라 사면이 바다로 둘러싸여 있어 해양성기후의 요소도 현저하게 나타난다. 또한 섬의 중앙부에 위치한 해발고도 1950m의 한라산과 근해를 흐르는 해류가 중요한 기후인자로 작용하여 한반도와는 다소 상이한 기후를 형성하고 있다. 이와 같은 기후 인자인 주변의 해류와 한라산의 영향으로 해발 고도에 따라 경작지, 초지대, 낙엽활엽수림대, 침엽수림대의 순서로 수직적으로 배열되어 있는 식생대를 형성하고 있어(한국경관생태연구회, 2001), 야생동물의 다양한 서식 환경을 제공해 준다.

반면 가파도는 제주도 남서쪽에 위치해 있는 부속도서로 면적은 약 0.87km<sup>2</sup>로 제주도 면적의 약 1/2100에 불과한 작은 섬이다(제주특별자치도, 2009). 행정구역상 제주특별자치도 서귀포시 대정읍 가파리에 속하며, 위도상으로는 33°09' 35"에서 33°10' 30"에 사이에 있으며, 경도상으로는 126°15' 56"에서 126°16' 57" 사이에 위치해 있다.

가파도는 최단 거리로 제주도와 약 2.2km 정도 떨어져 있으며, 정기 여객편이 운항하는 서귀포시 대정읍에 위치한 모슬포항에서의 거리는 약 5.5km이다. 포슬

포항에서 가파도까지는 정기 여객선편으로 약 15-20분 정도 소요된다.

가파도는 제주도와는 달리 해발고도가 20m 내외로 평평한 편이고 일부 취락이 형성된 곳을 제외하면 대부분 경작지로 되어 있으며 섬의 가장자리를 중심으로 일부지역에 초지가 형성되어 있는 단순한 서식환경을 보이며, 실험은 가파도의 서쪽에 위치해 있는 초지가 형성된 곳으로 염소가 방목되고 있는 지역에서 수행되었다(Fig. 1).

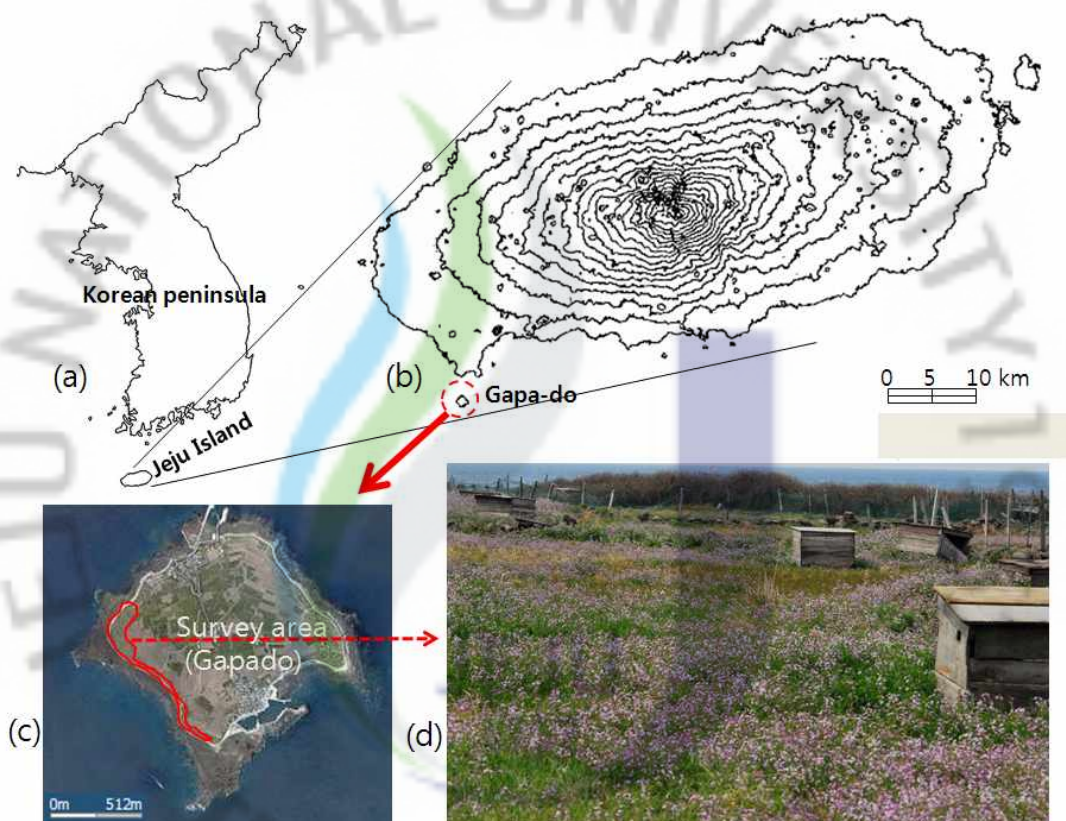


Fig. 1. The survey areas of Jeju island and its annex island. (a): Map of Korean peninsula and location of Jeju island from it, (b): Map of Jeju island and location of Gapa-do from it, (c): The section surrounded by solid line is research area of Gapa-do, (d): Landscape of research area of Gapa-do.

# 제 1 장 개체군의 몸길이 구성과 성적크기이형

## I. 서론

동물에서 몸 크기는 지역적인 차이와 성별의 차이 등 다양한 요인에 의해 나타난다. 베르그만의 법칙(Bergmann's rule)은 위도가 높아지고 추운지역으로 갈수록 동물의 체중이 증가한다는 것으로 널리 알려져 있으며, 주로 포유류와 조류에 적용되어 왔다. 뱀에서 몸 크기의 지역적 차이는 베르그만의 법칙에 따르기도 하고 그 반대로 적용되기도 한다(Ashton, 2001). 대륙과 섬에 서식하는 개체군들 간에도 크기의 차이가 생기며, 분류군에 따라 다양하게 나타난다(Lomolino, 2005; Whittaker and Fernández-Palacios, 2007). 섬 지역에 서식하는 뱀의 최대 크기와 최소 크기는 섬의 면적에 영향을 받기도 하며(Boback and Guyer, 2003), 섬에 서식하는 뱀이 본토에 서식하는 뱀에 비해 크거나 작은 것은 먹이의 이용성과도 관련이 있다(Madsen and Shine, 1993, 2000; Boback, 2003). 또한 지역 간 몸 크기의 경향에 있어서의 차이는 지역 개체군들 간의 사망률의 차이에 의해 생길수도 있다(Ashton, 2001). 그 이외에도 유사종 간의 거대서식지의 이용의 차이는 꼬리길이나 몸의 두께 등을 결정하는데 중요한 것으로 여겨진다(Martins *et al.*, 2001).

뱀에서 크기 차이는 성별에 의해서도 나타난다는 것은 일반적으로 잘 알려진 사실이며, 이러한 성적크기이형(sexual size dimorphism) 현상은 교미방식과 생식력(fecundity) 선택 등으로 인하여 진화되었다. 암컷보다 수컷의 크기가 큰 뱀은 종내 수컷 간의 경쟁에 있어서 유리하다(Shine, 1978). 암컷은 크기가 클수록 더 많은 자손을 생산할 수 있기 때문에(Andersson, 1994; Kamosawa and Ota, 1996; Pleguezuelos and Feriche, 1999; Brown and Shine, 2002; Bertona and Chiaraviglio, 2003; Bizerra *et al.*, 2005), 암컷에 있어서 보다 큰 몸으로 인한 생



식력의 이점은 성적크기이형에 영향을 미칠 수도 있다(Shine, 1994).

몸 크기 차이 이외에도 수컷은 암컷보다 긴 꼬리를 가지며, 몸길이에 비해 상대적으로 긴 꼬리를 갖는 수컷들은 짝짓기 기관인 반음경(hemipenes)이 길어 짝짓기 성공을 위한 성 선택(sexual selection)을 반영하기도 한다(Shine *et al.*, 1999). 또한 암·수간의 몸 크기의 차이나 머리 크기의 차이는 서로 다른 성간에 먹이의 종류나 크기를 달리한다(Houston and Shine, 1993; Vincent *et al.*, 2004).

한 종류의 뱀은 국지적으로만 분포할 수도 있고 다양한 환경에 걸쳐 보다 폭넓게 분포할 수도 있다. 쇠살모사 *Gloydius ussuriensis*는 우리나라와 중국 북동부, 극동 러시아에 걸쳐 분포하며(Zhao and Adler, 1993), 우리나라에서는 한반도 본토와 주변 섬 및 제주도 등에서 해안부터 경작지, 습지, 산지에 이르기까지 다양한 곳에 서식하고 있다. 따라서 쇠살모사는 다양한 서식환경에 적응하여 살아가면서 각 서식지에 따라 몸의 크기와 성적크기이형 정도를 달리하며 진화했을 것으로 생각된다.

본 연구에서는 제주도와 작은 부속섬인 가파도에 서식하는 쇠살모사의 지역 개체군간 몸의 크기와 성적크기이형 정도를 비교하고, 이에 영향을 미치는 요인에 대해 고찰하고자 한다.

## II. 재료 및 방법

### 1. 표본수집과 크기측정

연구에 사용된 모든 표본은 2006년 5월부터 2009년 6월까지 쇠살모사의 활동 시기에 야외조사를 통해 직접 수집하였다. 제주도 표본은 여러 지역에서 무작위로 수집하였고, 가파도의 표본은 배비늘 절단법과(ventral clipping)과 피하에

PIT tag (ID 162A, TROVAN)를 삽입하는 방법을 병행하여 표식-재포획 (mark-recapture) 연구를 수행하는 과정에서 포획된 첫 번째 개체들만을 이용하였다. 수집된 표본의 크기 측정은 교통사고로 인해 죽은 개체들을 제외하면 모두 야외에서 발견 즉시 살아 있는 상태에서 측정하였으며, 교통사고에 의해 죽은 개체 중에는 형태가 완전한 것만을 골라 실험에 사용하였다. 또한 수집된 표본의 체중은 복부 압박을 통해 먹이를 토해내게 한 후에 측정하였다.

새끼들의 암·수간 성적크기이형을 알아보기 위해 2008년 8-9월에 임신한 17 개체의 암컷을 포획하여 실험실에서 출산할 때까지 사육하였으며, 출산 후 24시간 이내에 측정을 마친 후 어미와 함께 최초 포획한 장소에 방사하였다.

지역 개체군간 크기와 성적크기이형(Sexual size dimorphism; SSD)을 비교하기 위한 형질로는 몸길이(Snout-vent length; SVL), 꼬리길이(Tail length; TL), 체중(Body mass; BM), 머리길이(Head length; HL), 머리 폭(Head width; HW), 눈 사이 길이(Inter eye length; IE) 등 6가지 형질을 이용하였다. 몸길이와 꼬리 길이는 5m 줄자를 이용하여 1mm까지 측정하였으며, 몸길이는 주둥이에서 항문판 바로 아래 부분까지 꼬리길이는 항문판 바로 아래 부분부터 꼬리 끝까지 측정하였다. 머리길이, 머리 폭 및 눈 사이를 측정할 때는 안전을 위해 투명한 관에 쇠살모사를 들어가게 하여 움직임을 제한시킨 후 전자캘리퍼스(CD-15CPX, Mitutoyo)를 이용하여 0.01mm까지 측정하였다. 머리길이는 주둥이에서 위턱뼈까지, 머리 폭은 머리의 가장 넓은 부분을 측정하였으며, 눈 사이의 거리는 좌우 두 눈 사이의 거리를 측정하였다(Fig. 2). 체중은 야외용 전자저울(KC-200)을 이용하여 0.1g까지 측정하였다.

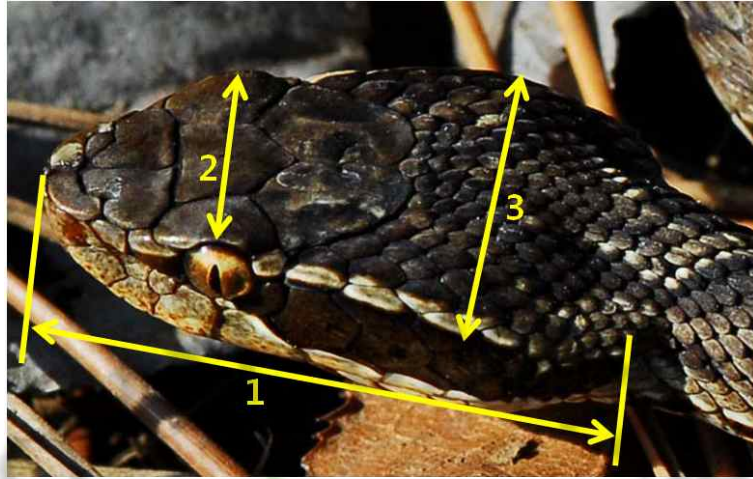


Fig. 2. The measurement parts of head size of *G. ussuriensis*.  
1: head length, 2: inter eye length, 3: head width.

제주도 개체군과 가파도 개체군 간의 몸길이 비교는 수집한 모든 표본의 몸길이를 활용하였으며, 성적크기이형을 분석하기 위해 사용된 표본은 어린 개체에 의한 영향을 제거하기 위해서 성적으로 성숙한 개체들만을 비교하였다. 성적으로 성숙하였다는 판단은 암컷이 본격적으로 임신하기 시작할 시점에서의 몸길이를 하였으며, 암컷이 수컷보다 체중이 갑자기 무거워지는 몸길이 나타날 때를 임신한 것으로 판단하였다.

제주도 개체군과 가파도 개체군 사이의 몸길이 증감률과 성적크기이형 지수(SSD index)를 계산하였으며, 몸길이의 증감률은 [(제주도의 가장 큰 개체의 몸길이-가파도의 가장 큰 개체의 몸길이)/제주도의 가장 큰 개체의 몸길이]×100의 식을 이용하여 계산하였고, 지역별 성적크기이형 지수는 Shine(1994)의 방법에 따라 [(크기가 큰 성의 평균 몸길이/크기가 작은 성의 평균 몸길이)-1]의 식을 이용하여 계산하였으며, 암컷이 수컷보다 큰 경우는 양(+)의 값으로 수컷이 암컷보다 큰 경우는 음(-)의 값으로 표현하였다.

## 2. 통계처리

몸길이는 성과 지역 간에 직접 비교하였으며, 유의성 검정은 t-test를 이용하였다. 몸길이 이외의 5가지 형질(꼬리길이, 체중, 머리길이, 머리 폭 및 눈 사이거리)의 비교는 공분산분석(ANCOVA)을 통해 유의성을 검정하였으며, 공변수(covariate)로는 몸길이를 이용하였다. 그리고 지역 간 몸길이 비교와 공분산분석을 위한 모든 변수(variable)들의 측정값은 자연대수 값( $\log_e$ )으로 변환해서 통계처리를 하였으며, 통계프로그램은 SPSS (ver. 12.0)를 사용하였다.

## Ⅲ. 결과 및 고찰

### 1. 지역 개체군간 크기 비교

제주도 개체군의 몸길이는 암컷이 242-532mm ( $422.0 \pm 46.7$ mm,  $n = 100$ ), 수컷은 296-580mm ( $434.5 \pm 51.7$ mm,  $n = 63$ )로, 가파도 개체군의 몸길이 암컷 205-395mm ( $335 \pm 43.6$ mm,  $n = 55$ ), 수컷 215-430mm ( $328 \pm 39.4$ mm,  $n = 73$ )의 범위에 들어있어서 제주도 개체군의 암·수 모두 가파도 개체군보다 컸다(암컷,  $t = 17.343$ ,  $df = 115$ ,  $P < 0.001$ ; 수컷,  $t = 19.128$ ,  $df = 101$ ,  $P < 0.001$ ). 성적크기이형지수(SSD)는 제주도 개체군은  $-0.03$ 으로 수컷이 크게 나타났고 가파도 개체군은  $0.02$ 로 암컷이 크게 나타났으나, 두 지역에서 가장 큰 개체는 모두 수컷이었다(Table 1). 몸길이(SVL)의 증감률은 암컷과 수컷 모두에서 가파도 개체군이 제주도 개체군보다 각각 25.8%와 25.9% 감소한 것으로 나타났다.

제주도 개체군에서 암컷은 몸길이가 400-440mm 구간에서 42%로 가장 빈도가 높게 나타났고, 수컷은 400-440mm 구간과 440-480mm 구간에서 동일하게 30.2%로

가장 높은 빈도를 보였다. 그리고 가장 빈도가 높은 이 두 구간(400-480mm)보다 몸길이가 작은 구간(200-400mm) 합계에서는 암컷의 빈도가 높게 나타났고, 가장 빈도가 높은 두 구간보다 몸길이가 큰 구간(480-600mm) 합계에서는 수컷의 빈도가 높게 나타났다(Fig. 3a).

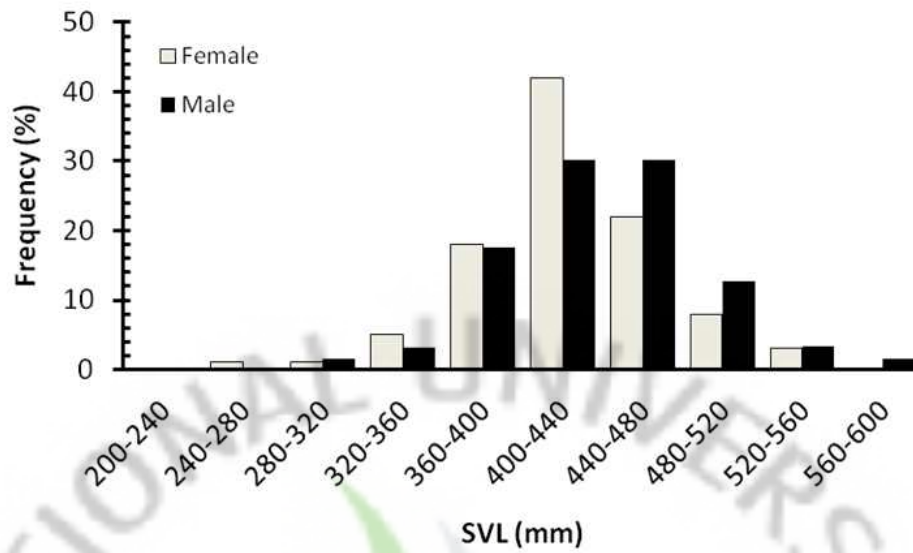
가파도 개체군에서 몸길이가 320-360mm와 360-400mm 두 구간에서만 암컷은 75%, 수컷은 66%의 빈도를 나타냈으며, 400mm 이상인 개체는 수컷 1개체를 제외하고는 확인되지 않았다(Fig. 3b).

Table 1. SVL comparison between Jeju island population and Gapa-do population of *G. ussuriensis*

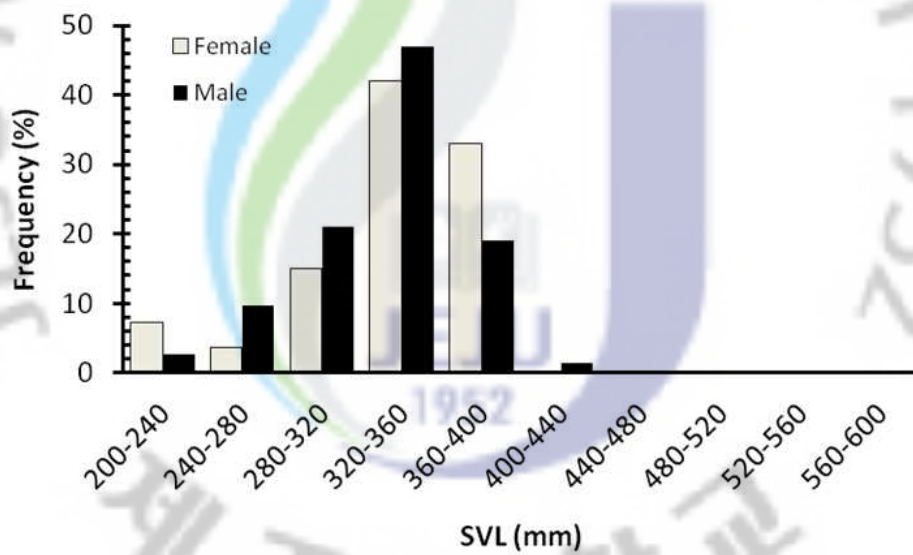
SVL(mm)	Jeju island population			Gapa-do population		
	F(n=100)	M(n=63)	SSD	F(n=55)	M(n=73)	SSD
Mean	422.0	434.5		335.1	327.7	
SD	46.7	51.7	-0.03	43.6	39.4	0.02
Range	242-532	296-580		205-395	215-430	

제주도와 가파도 개체군 간의 이러한 차이는 각기 다른 두 지역의 생태적 환경 차이에 적절한 바우플랜(bauplan or body plan)과 생태적 전략을 위한 최적 크기로 수렴한 결과일 수 있다고 생각된다(Lomolino, 2005).

특히 뱀의 크기는 먹이의 이용성과 사망률 등에 영향을 받으며(Madson and Shine, 1993; Ashton, 2001; Boback, 2003; Boback and Guyer, 2003), 가파도 개체군은 제주도 개체군에 비해 먹이의 이용성이 떨어지거나 사망률이 높을 수 있다.



(a)



(b)

Fig. 3. Relative frequency distribution of male and female SVL of *G. ussuriensis* in Jeju island (a) and Gapa-do (b). x-axis is SVL(mm) and y-axis is relative frequency(%).

## 2. 개체군의 몸무게 분포와 성적 성숙

쇠살모사의 체중은 몸길이에 대한 지수함수 그래프로 나타낼 수 있다(Fig. 4, 5). 뱀에서 성적으로 성숙하는 것은 연령보다는 몸길이에 영향을 받는 경우가 있다. Fig. 4는 제주도 개체군에 대한 체중의 분포를 나타낸 것으로 400mm 이상에서 비슷한 몸길이의 암컷과 수컷 또는 암컷과 암컷 간 체중의 차이가 크게 나타나는 것을 볼 수 있다. 일반적으로 임신한 뱀들은 산란이나 출산 시까지 체중이 크게 증가하는 것을 볼 수 있다. 즉, 제주산 쇠살모사인 경우 몸길이가 400mm 이상에서 비슷한 크기의 개체들에 비해 체중이 크게 증가하는 개체들이 나타나는 것은 이 시기에 본격적으로 임신이 이루어지는 것으로 판단된다. 따라서 몸길이가 400mm 이상인 개체들은 성적으로 성숙한 것으로 볼 수 있다.

실제 해부를 통한 생식선 조사 및 야외 조사 시 복부 압박을 통해 임신 여부를 확인한 결과 임신한 개체들 중 93.9%가 몸길이가 400mm 이상인 것으로 나타났다(Fig. 6).

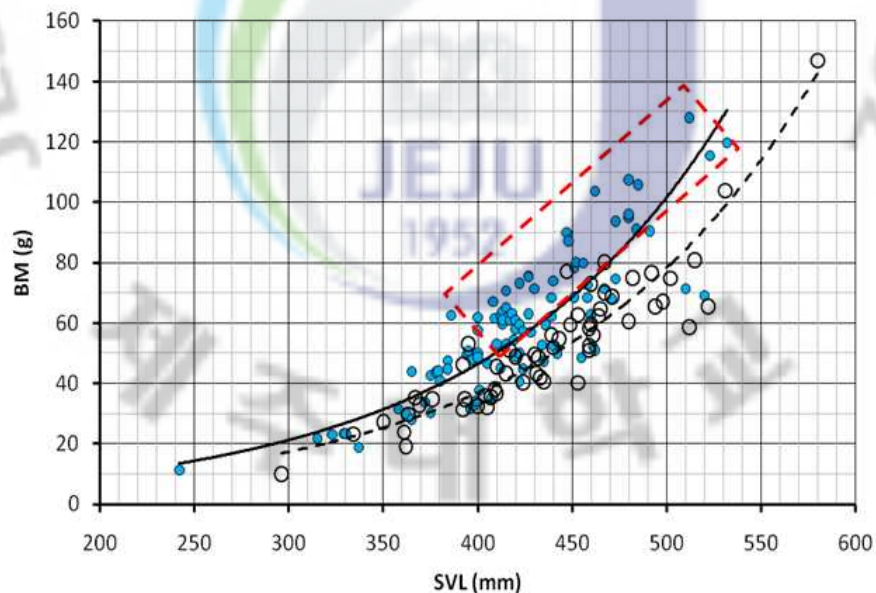


Fig. 4. Body mass (BM) according to SVL of male and female *G. ussuriensis* from Jeju island. Solid circles are females and open circles represent males. The individuals within rectangle are inferred pregnant females.

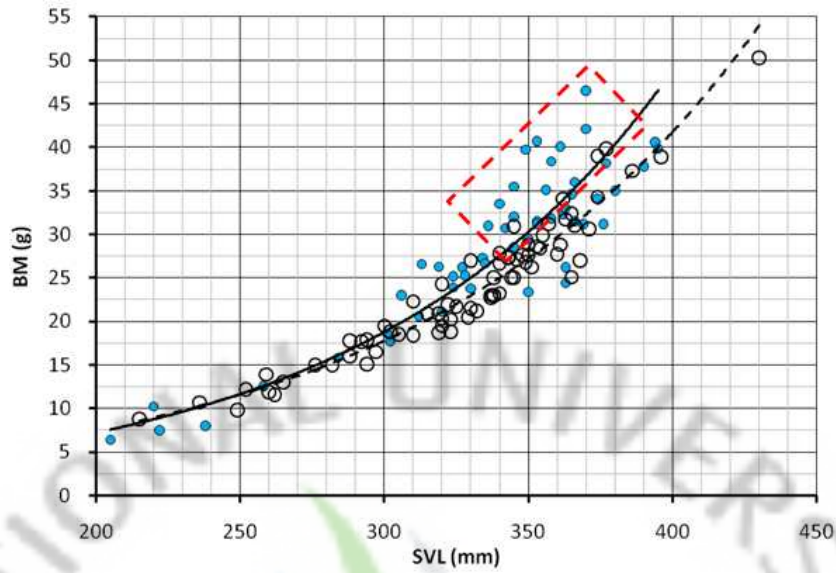


Fig. 5. Body mass (BM) according to SVL of male and female *G. ussuriensis* on Gapa-do. Solid circles are females and open circles represent males. The individuals in the rectangle are inferred pregnant females.

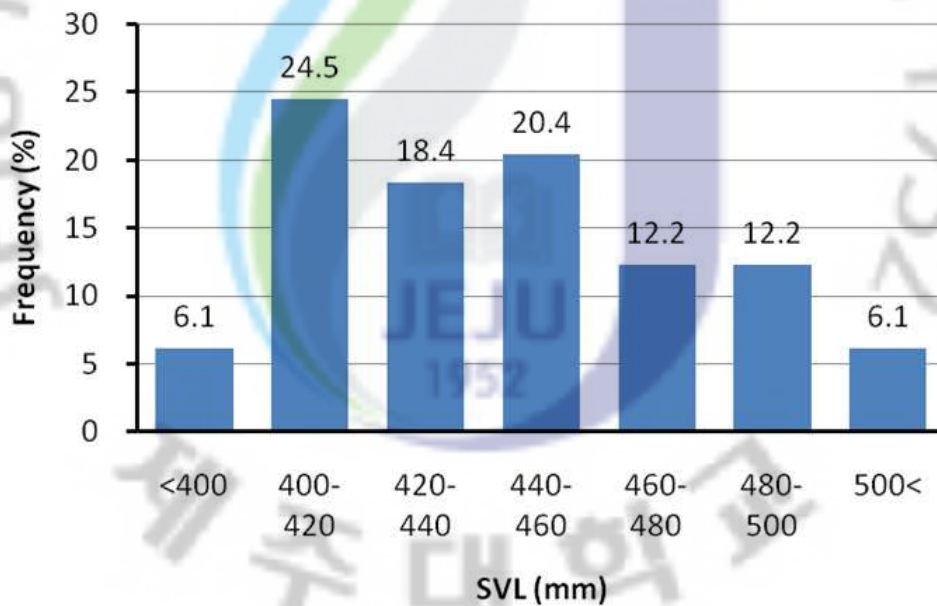


Fig. 6. The SVL distribution of pregnant female *G. ussuriensis* in Jeju island [n = 49, 384-540mm (443 ± 35mm)].

생식선 및 야외 조사를 통해 얻은 임신한 개체들은 총 49 마리로 몸길이는 384-540mm (Mean ± SD = 443 ± 35mm)이었다. 몸길이가 400mm 이하에서 임신한



개체들은 3개체인 6.1%에 불과하였으며, 이들 개체들도 384mm, 386mm 및 399mm로 거의 400mm에 근접한 크기였다. 반면, 400-420mm에서 임신한 빈도가 가장 높았으며 그 이상의 몸길이에서 빈도가 조금씩 낮아지는 경향을 보였고 500mm 이상이 차지하는 빈도는 6.1%이었다. 이는 성적으로 성숙한 이후 생식을 위해 습득한 에너지를 많이 사용하기 때문에 생장이 지연되고 사망하는 개체들이 생기기 때문인 것으로 판단된다.

Fig. 5는 가파도 개체군에서 몸길이에 따른 체중의 변화를 나타낸 그래프로 330mm 이상에서 암컷과 수컷 또는 암컷과 암컷 간의 체중의 차이가 커지는 것을 볼 수 있다. 결국, Fig. 4와 Fig. 6을 바탕으로 Fig. 5의 결과를 추정해보면 가파도 개체군에서는 몸길이가 330mm 이상에서 본격적으로 성적으로 성숙하여 임신이 가능한 것으로 판단된다.

대개 뱀에서 수컷의 성적 성숙은 암컷보다 작은 크기에서 일어나기 때문에 (Seigel *et al.*, 2001), 쇠살모사의 수컷도 암컷보다 작은 크기에서 성적으로 성숙할 것으로 예상된다.

### 3. 성적크기이형

쇠살모사의 성적크기이형을 조사하기 위해 제주도 개체군은 어린 개체들에 의한 영향을 제거하기 위해 몸길이가 400mm 이상의 개체들을 사용하였으며, 가파도 개체군에서는 330mm 이상의 개체들을 사용하였다. 또한 새끼에서도 성적 이형이 나타나는 지를 알아보기 위해 2008년도에 출산한 17마리의 새끼 74 마리(암컷 34 개체, 수컷 40 개체)를 비교하였다.

그 결과 제주도 개체군의 몸길이는 수컷이 암컷보다 다소 크게 나타났으나( $t = -2.011$ ,  $df = 117$ ,  $P < 0.05$ ), 가파도 개체군과 새끼에서는 암컷과 수컷 간에 유의한 차이는 없었다(Table 2). 꼬리길이는 다른 뱀류들과 마찬가지로 제주도 개체군과 가파도 개체군 및 새끼 모두에서 수컷이 암컷보다 크게 나타났다. 머리길이, 머리 폭, 눈 사이 거리 및 체중은 제주도 개체군인 경우 암컷과 수컷 간에 모두 유의한 차이를 보였으나, 가파도 개체군과 새끼에서는 체중에서만 암컷과

수컷 간에 유의한 차이를 보였다(Table 3). 제주도 개체군에서 머리길이, 머리 폭 및 눈 사이 거리는 수컷이 암컷보다 컸고, 체중은 암컷이 수컷보다 무거웠으나, 새끼에서는 수컷이 무겁게 나타났다. 가파도 개체군에서는 암컷이 수컷보다 무거웠다(Table 3).

Table 2. Results of t-tests on SVL difference between female and male in a diversity of populations of *G. ussuriensis* in Jeju island

Category	Population Jeju island population				Gapa-do population				Offspring			
	t	df	P	larger sex	t	df	P	larger sex	t	df	P	larger sex
SVL	-2.011	117	<b>0.047</b>	M	0	76	<b>0.340</b>	-	0.143	72	0.887	-

Table 3. Results of ANCOVA on sex differences of different body components of *G. ussuriensis* of Jeju island

Category	Population Jeju island population				Gapa-islet population				Offspring			
	df <sub>1,2</sub>	F	P	larger sex	df <sub>1,2</sub>	F	P	larger sex	df <sub>1,2</sub>	F	P	larger sex
TL	1, 111	238.488	<b>0.000</b>	M	1, 74	168.555	<b>0.000</b>	M	1, 72	67.733	<b>0.000</b>	M
HL	1, 117	6.318	<b>0.013</b>	M	1, 76	2.160	0.146	-	1, 72	0.003	0.953	-
HW	1, 117	8.0902	<b>0.005</b>	M	1, 76	1.560	0.216	-	1, 72	2.195	0.143	-
IE	1, 117	15.888	<b>0.000</b>	M	1, 75	2.217	0.274	-	1, 72	0.027	0.871	-
BM	1, 114	64.111	<b>0.000</b>	F	1, 76	17.812	<b>0.000</b>	F	1, 72	4.558	<b>0.036</b>	M

TL: tail length, HL: head length, HW: head width, IE: distance between right eye and left eye, BM: body mass.

뱀에서 몸길이에 대한 상대적인 꼬리길이는 중요한 성적이형을 보여주는 것으로 전형적으로 수컷이 암컷보다 길다(Shine, 1993). 쇠살모사 역시 다른 뱀들과 마찬가지로 수컷이 암컷에 비해 긴 꼬리를 갖고 있는 것으로 나타났다(Table 3). 뱀의 꼬리길이에 있어서 성적이형에 대한 몇 가지 가설이 있으나(Shine, 1993), 최근 연구에서 수컷의 몸길이에 비해 상대적으로 긴 꼬리를 갖는 개체들은 짝짓기 성공에 대한 성 선택(sexual selection)을 반영한다는 것을 지지하고 있다(Shine *et al.*, 1993).

체중은 새끼일 때 수컷이 더 많이 나가는 것으로 나타났으나( $F = 4.558$ ,  $df_{1,2} = 1,72$ ,  $P < 0.05$ ), 성체가 되었을 때는 제주도 개체군과 가파도 개체군 모두 암컷이 무거운 것으로 나타났다(제주도 개체군  $F = 64.111$ ,  $df_{1,2} = 1,114$ ,  $P < 0.001$ ; 가파도 개체군  $F = 17.812$ ,  $df_{1,2} = 1,76$ ,  $P < 0.001$ ).

암컷과 수컷 간 몸길이의 성적크기이형 정도는 종에 따라 0.00에서부터 0.50이 넘는 것까지 다양하게 나타난다(Shine, 1994). 체중은 몸길이에 지수적으로 영향을 미치기 때문에 몸길이의 차이가 클수록 체중의 차이는 훨씬 크게 나타났다(Fig. 4, 5). 쇠살모사의 성체의 몸길이에 대한 성적크기이형 정도는 제주도 개체군이  $-0.03$ 으로 수컷이 약간 크고, 가파도 개체군은  $0.02$ 로 암컷이 다소 컸으나(Table 1), 두 지역 모두 암컷이 무거운 것은 암컷인 경우 임신한 개체들을 다수 포함하고 있기 때문인 것을 판단된다.

새끼에서 성적크기이형 현상이 나타나지 않는 몸길이, 머리길이, 머리 폭 및 눈 사이 거리는 제주도 개체군에서는 모두 수컷이 암컷보다 컸다(Table 3). 따라서 제주도 개체군의 성적크기이형 현상은 성장하는 과정에서 후천적인 요인에 의해 영향을 받는 것으로 보인다.

제주도 개체군인 경우 수컷이 암컷보다 머리의 크기가 크기 때문에 입을 크게 벌릴 수 있어 먹이를 선택하는데 있어서 더 유리할 것으로 판단된다.

뱀류는 대부분 암컷이 수컷보다 크지만, 반대로 수컷이 암컷보다 큰 경우도 있다(Shine, 1994). 크기가 큰 개체들은 여러 가지 면에서 장점이 있을 수 있다(Rivas and Burghardt, 2001). 큰 개체는 작은 개체보다 1) 먹이의 종류와, 2) 먹이를 제압할 수 있는 능력이 증가될 수 있고, 3) 위험한 먹이를 먹을 빈도와 4) 포식자의 수가 적어질 수 있으며, 5) 단위 체중 당 낮은 에너지 비용이 들고 6) 안정적인 체온을 유지하는데 이점이 있을 수 있다. 암컷은 생식력이 증가되며 생존 가능성이 높고 큰 새끼를 낳을 수 있으며, 수컷은 짝짓기 접근을 위한 수컷 간의 물리적인 경쟁이 있다면 짝짓기의 수와 체력을 증가시킬 수 있다. 반면, 단점도 있을 수 있다(Rivas and Burghardt, 2001). 큰 개체는 1) 포식자에 더 쉽게 발견될 수 있고, 2) 더 많은 에너지가 필요하며, 3) 먹이의 눈에 더 잘 띠며, 4) 이동하는데 더 높은 비용이 든다. 특히 수컷은 짝짓기 계절 동안 이동과 암컷을 추적하는데 더 높은 비용이 들게 된다.

제주도 쇠살모사 개체군에서 수컷이 암컷보다 더 크게 자라는 것으로 나타났다. 뱀에서 수컷이 암컷보다 크게 자라는 종일 경우 그 반대인 경우보다 수컷 간에 싸움(combat)을 하는 경우가 많은데(Shine, 1978), 쇠살모사의 제주도 개체군에서는 수컷끼리 싸움을 하는 경우는 아직 관찰되지 않았다.



#### IV. 요약

제주도 개체군의 몸길이는 암컷 242-532mm ( $422.0 \pm 46.7$ mm,  $n = 100$ ), 수컷 296-580mm ( $434.5 \pm 51.7$ mm,  $n = 63$ )로, 가파도 개체군의 몸길이는 암컷 205-395mm ( $335 \pm 43.6$ mm,  $n = 55$ ), 수컷 215-430mm ( $328 \pm 39.4$ mm,  $n = 73$ )으로 암컷과 수컷 모두에서 제주도 개체군이 가파도 개체군에 몸길이가 크게 나타났다(암컷  $t = 17.343$ ,  $df = 115$ ,  $P < 0.001$ ; 수컷  $t = 19.128$ ,  $df = 101$ ,  $P < 0.001$ ). 성적크기이형 지수(SSD)는 제주도 개체군이  $-0.03$ 으로 수컷이 다소 크게 나타났고, 가파도 개체군은  $0.02$ 로 암컷이 다소 크게 나타났다. 제주도 개체군에서 암컷의 몸길이는 400-440mm 구간이 42%로 가장 빈도가 높게 나타났고, 수컷은 400-440mm 구간과 440-480mm 구간에서 30.2%로 가장 높은 빈도를 보였다. 가파도 개체군에서는 몸길이가 320-360mm, 360-400mm 두 구간에서 암컷과 수컷은 각각 75%, 수컷은 66%의 빈도를 보였다. 이러한 제주도 개체군과 가파도 개체군에서의 몸길이의 차이는 서로 다른 생태적 환경에 적응하면서 살아왔기 때문에 생긴 것으로 판단된다.

최살모사의 체중을 몸길이에 대한 지수함수 그래프로 나타낸 결과 제주도 개체군에서는 몸길이가 400mm 이상에서 암컷과 수컷 간의 체중의 차이가 크게 나타나기 시작했고, 가파도 개체군에서는 330mm 이상에서 암컷과 수컷 간의 체중의 차이가 크게 나타나기 시작했다. 이러한 차이는 암컷인 경우 제주도 개체군은 몸길이가 400mm 이상에서 가파도 개체군인 경우 몸길이가 330mm 이상에서 본격적으로 임신한 개체들이 나타나면서 암컷이 수컷보다 무겁게 나타나기 때문이다. 따라서 암컷이 성적으로 성숙하여 임신이 가능한 경우는 제주도 개체군은 몸길이가 400mm, 가파도 개체군은 몸길이가 330mm 이상에서 본격적으로 이루어지는 것으로 판단된다. 일반적으로 수컷인 경우 암컷보다 작은 크기에서 성적 성숙이 일어나기 때문에 제주도 개체군과 가파도 개체군 모두에서 암컷보다 작은 몸길이에 성적 성숙이 일어날 것으로 보인다.

제주도 개체군과 가파도 개체군 및 새끼의 성적크기이형을 조사한 결과 제주

도 개체군의 몸길이는 수컷이 암컷보다 다소 크게 나타났으나( $t = -2.011$ ,  $df = 117$ ,  $P < 0.05$ ), 가파도 개체군과 새끼에서는 유의한 차이가 나타나지 않았다. 제주도 개체군에서 머리길이( $F = 6.318$ ,  $df_{1,2} = 1,117$ ,  $P < 0.05$ ), 머리 폭( $F = 8.090$ ,  $df_{1,2} = 1,117$ ,  $P < 0.01$ ), 눈 사이 거리( $F = 15.898$ ,  $df_{1,2} = 1,117$ ,  $P < 0.001$ ) 및 꼬리의 길이( $F = 238.488$ ,  $df_{1,2} = 1,111$ ,  $P < 0.001$ )에서 수컷이 암컷보다 크게 나타났으며, 체중은 암컷이 수컷보다 무거웠다( $F = 64.111$ ,  $df_{1,2} = 1,114$ ,  $P < 0.001$ ). 가파도 개체군에서는 머리길이, 머리 폭, 눈 사이 거리에서는 암컷과 수컷 간에 유의한 차이는 없었고 꼬리 길이에서 수컷이 암컷보다 길었으며( $F = 168.555$ ,  $df_{1,2} = 1,74$ ,  $P < 0.001$ ), 체중은 암컷이 수컷보다 무겁게 나타났다( $F = 17.812$ ,  $df_{1,2} = 1,76$ ,  $P < 0.001$ ). 새끼에서는 머리길이, 머리 폭, 눈 사이 거리에서 유의한 차이가 없었으나, 꼬리 길이( $F = 67.793$ ,  $df_{1,2} = 1,72$ ,  $P < 0.001$ )와 체중( $F = 4.558$ ,  $df_{1,2} = 1,72$ ,  $P < 0.05$ )에서 수컷이 암컷보다 크게 나타났다. 새끼에서 성적 크기이형 현상이 나타나지 않는 몸길이, 머리길이, 머리 폭 및 눈 사이 거리는 제주도 개체군에서 모두 수컷이 암컷보다 크게 나타난 것으로 보아 제주도 개체군에서의 성적 크기이형 현상은 성장하는 과정에서 후천적인 요인에 의해 영향을 받을 것으로 보인다. 또한 제주도 개체군인 경우 수컷이 암컷보다 머리의 크기가 크기 때문에 먹이를 선택하는데 있어서 수컷이 유리할 것으로 판단된다.

## 제 2 장 생식 주기 및 한배 출산수

### I. 서론

온대 지역에 서식하는 뱀들의 생식주기는 계절성을 나타낸다. 대부분의 종들에서 암컷은 봄에 난황을 형성하는데, 난황 형성은 두 단계에 걸쳐 일어난다. 첫 번째는 난자의 크기가 5-10mm 정도까지 증가하는 단계로 2차 난황 형성이 일어날 때까지 유지된다. 두 번째 난황을 형성하는 단계에서는 난포에 수분, 칼슘, 지질 및 단백질 수준이 증가하게 되며, 난관과 난소의 크기와 형태 변화가 일어난다(Seigel *et al.*, 2001).

열대 지역에서도 계절성 생식(seasonal reproduction)이 흔하게 나타나지만, 계절에 관계없이 생식이 이루어지기도 한다. 열대 지역 뱀들의 생식주기에 결정적인 영향을 미치는 것은 자원 이용의 계절적 변화이며, 계절적으로 변화하는 먹이에 의존하는 경우는 계절성을 나타내고 거의 변화가 없는 먹이를 포식하는 뱀들은 계절에 관계없이 번식을 할지도 모른다(Seigel *et al.*, 2001). 이와 더불어 열대 지역에서는 토양이 최적의 배 발생을 유지할 수 있을 만큼의 습도 유지와 같은 무생물적인 요인도 계절적 생식을 촉진하게 된다(Brown and Shine, 2006).

또한 많은 종의 암컷 뱀들은 2년 혹은 그 이상의 생식주기(reproductive cycles)를 나타낸다. 그러한 긴 주기는 생식을 위해 에너지를 축적하는 암컷의 능력과 관련이 있다. 저장된 지방이 난황(yolk) 합성에 이용되며, 생식은 그 지방이 낮거나 고갈되었을 때 저해된다(Pough *et al.*, 2004).

뱀에서 한배 산란수나 새끼수는 종에 따라 다양하다. 1개의 알이나 새끼를 낳는 종에서부터 100개 이상 알이나 새끼를 낳는 종도 있다(Seigel *et al.*, 2001). 같은 종에서 한배 산란수나 새끼수는 어미의 크기(몸길이나 체중)나 몸 상태에 의해 영향을 받는 경우가 많지만(Kamosawa and Ota., 1996; Brown and Shine,

2002; Li-xin *et al.*, 2002; Bizerra *et al.*, 2005), 방울뱀의 일종인 *Crotalus atrox* 와 바다뱀인 *Emydocephalus ijimae*처럼 어미의 몸 크기와 한배 새끼수나 산란 수와의 유의성이 나타나지 않는 경우도 있다(Masunaga *et al.*, 2003; Taylor and Denardo, 2005). 또한 생식하는 해의 몸 상태(body condition) 뿐만 아니라 배란 전인 난황이 형성되는 시기에 섭취하는 먹이의 양에 의해 출산하는 새끼의 수가 영향을 받기도 하며(Bonnet *et al.* 2001; Lourdais *et al.*, 2003), 먹이의 풍부도와 날씨 조건도 생식에 영향을 준다(Lourdais *et al.*, 2002).

암컷이 자손을 생산하는데 있어 많은 자손을 낳을 것인가 수는 적지만 큰 개체의 자손을 낳을 것인가 하는 문제도 중요한데, 자손의 수와 개체의 크기 사이에 강한 교환 관계를 보이기도 한다(Li-xin *et al.*, 2002).

이처럼 다양한 요인이 뱀의 생식주기와 한배 산란수 및 새끼수에 영향을 미치고 있으며, 본 연구에서는 제주산 쇠살모사의 생식주기 및 한배 출산수에 영향을 미치는 요인에 대해 알아보고자 실시하였다.

## II. 재료 및 방법

### 1. 생식 주기

생식 주기를 조사하기 위해 제주도에서 2007년 5월부터 2008년 11월까지 총 109개체(암컷 59개체, 수컷 50개체)를 채집하였다. 채집한 개체들은 야외에서 채집 즉시 크기 측정 및 먹이를 확인한 후 실험실로 옮겨 10% 포르말린에 넣어서 보관하였다.

보관된 모든 샘플들은 생식 주기를 조사하기 위해 해부를 한 후 수컷은 정소의 크기를, 암컷은 난소에 들어 있는 난포(follicle)의 크기를 측정하였다. 정소와



난포의 크기는 전자캘리퍼스(CD-15CPX, Mitutoy)를 이용하여 0.01mm 크기까지 측정하였다. 수컷의 경우 오른쪽 정소의 장경과 단경을 측정하여 생식 주기를 파악하는데 이용하였으며, 암컷의 경우 좌우 난소에 들어 있는 난포 중에 가장 큰 난포의 장경과 단경을 측정하여 생식 주기를 파악하는데 이용하였다. 또한 암컷의 경우 임신한 개체가 있을 경우 좌우 난관에 들어있는 알의 개수도 함께 기록하였다.

수컷의 생식 주기는 월별 정소의 표면적의 크기 변화를 조사함으로써 추정하였으며, 정소의 표면적의 크기(Testis surface area; TS)는 '장경×단경'으로 계산하였다(Pleguezuelos *et al.*, 2007). 몸길이(SVL)에 따라 정소의 크기가 달라지므로 이를 보정하기 위하여 정소 크기의 log값을 몸길이의 log값으로 나눈 값을 정소 지수(TI: Testis index)로 하여 월별 정소의 크기 변화를 추정하는데 이용하였다.

$$\text{즉, } TI = \frac{\text{Log}(TS)}{\text{Log}(SVL)} \text{로 계산하였다.}$$

또한 월별에 따른 정소의 크기 변화에 대한 경향성은 SPSS (ver. 12.0) 통계프로그램을 이용한 2차 회귀분석을 통해 유의성 검정을 실시하였다.

암컷의 생식 주기는 월별 난포의 크기 변화와 임신 시점을 통해 난포의 성장, 배란 및 출산 시점들을 추정하였으며, 난관에 알이 들어 있는 경우를 임신한 것으로 판정하였다.

## 2. 한배 출산수

2006년부터 2008년까지 제주도에서 총 33마리의 임신한 쇠살모사를 포획하였다. 포획된 개체들은 즉시 몸길이와 체중 등의 측정을 마친 후 실험실로 옮겨 출산할 때까지 25cm×40cm×27cm 크기의 케이지에서 놓아두었다. 출산 여부를 매일 확인하였으며, 출산 후부터 24시간 이내에 어미의 몸길이, 체중, 새끼의 수, 새끼의 성별, 새끼의 몸길이, 새끼의 체중을 측정하였으며, 측정이 끝난 후에 어미와 새끼는 어미가 포획된 지점에 다시 방사하였다.

측정치를 토대로 한배 출산수(Total litter size; TLS), 한배 출산수 중에 살아 있는 개체수(Survival litter size; SLS), 한배 새끼의 전체 무게(Total litter mass; TLM), 한배 새끼들 중 살아 있는 개체들의 무게 합(Survival litter mass; SLM), 한배 새끼의 상대적 무게(Relative litter mass; RCM), 출산 전 어미의 몸 상태(Maternal condition of pre-parturition; MCPP1), 출산 후 어미의 몸 상태(Maternal condition of post-parturition; MCPP2), 새끼 한 개체의 무게(Neonate mass; NM), 및 새끼 한 개체의 몸길이(Neonate SVL; NS)에 대한 데이터를 얻어 한배 출산수에 영향을 미치는 요인에 대하여 분석하였으며, 각 요인들은 다음과 같이 계산하였다.

- TLS (Total litter size) : 발생이 중지된 알과 사산된 개체를 포함한 한배에서 출산한 새끼들의 수
- SLS (Survival litter size) : 한배에서 출산한 새끼들 중 태어났을 때 살아 있는 새끼들의 수
- TLM (Total litter mass) : 발생이 중지된 알과 사산된 개체를 포함한 한배에서 출산한 새끼들의 전체 체중
- SLM (Survival litter mass) : 한배에서 출산한 새끼들 중 살아 있는 새끼들의 전체 체중
- RCM (Relative litter mass) : TLM/출산 후 어미의 무게
- MCPP1 (Maternal body condition of pre-parturition) : 몸길이의 Ln 값에 대한 출산 전 체중의 Ln 값의 선형 회귀식으로부터 잔차
- MCPP2 (Maternal body condition of post-parturition) : 몸길이의 Ln 값에 대한 출산 후 체중의 Ln 값의 선형 회귀식으로부터 잔차
- NM(Neonate mass) : 새끼의 평균 체중
- NS(Neonate SVL) : 새끼의 평균 몸길이

그리고 한배 출산수에 영향을 미치는 요인들 간에 관련성을 알아보기 위해서 SPSS 통계프로그램(ver. 12.0)을 이용하여 Pearson 상관관계를 분석하였다.

### Ⅲ. 결과 및 고찰

#### 1. 생식 주기

##### 1) 수컷의 생식선 변화

쇠살모사의 정소의 크기는 계절적으로 뚜렷하게 변화하는 것으로 나타났다 (Table 4; Fig. 7, 8). TI(Testis index)는 5월부터 8월까지 증가하고 9월 중순 이후에 급격하게 감소하는 경향을 보였다( $F = 12.77$ ,  $df = 46$ ,  $P < 0.001$ ). TI의 월별 변화는 5월 0.50-0.73 ( $0.64 \pm 0.07$ ), 6월 0.60-0.75 ( $0.69 \pm 0.05$ ), 7월 0.69-0.78 ( $0.75 \pm 0.03$ ), 8월 0.73-0.81 ( $0.76 \pm 0.03$ ), 9월 0.63-0.82 ( $0.72 \pm 0.06$ ), 10월 0.58-0.69 ( $0.62 \pm 0.06$ )로 나타났다(Table 4). 5월과 6월에 TI가 각각 0.50과 0.60인 개체들이 존재하는데, 이들 개체들은 Fig. 7에서 보면 아래쪽에 동일한 달의 다른 개체들에 비해 아래쪽에 나타나 있다. 이 개체들은 몸길이가 각각 5월 24일과 6월 28일에 채집한 개체들로 몸길이가 350mm와 361mm로 다른 개체들에 비해 크기가 작았으며, 성적으로 미성숙한 개체들로 판단된다.

특히 TI의 월 평균 값의 변화는 6월에서 7월 사이에 크게 나타났고 7월과 8월 사이에는 비교적 안정된 크기를 보였으며 8월에서 9월 초순 사이에 가장 컸다 (Fig. 8). 이는 8월과 9월 초순 사이에 쇠살모사의 정자형성이 가장 활발하게 일어나고 있음을 반영하는 것이라 할 수 있다.

온대 지역에 서식하는 뱀의 정소의 크기는 계절적인 변화를 보이며, 가을에 최대가 되거나(postnuptial reproduction) 봄에 최대가 되는(prenuptial reproduction) 두 가지의 경우 중에 하나의 경우에 해당된다. 전자인 경우가 일반적인 경우이고 후자인 경우는 제한된 중에서 나타나며, 가을에 정소의 크기가 최대가 되는 경우는 늦여름과 가을에 최대의 정자활성을 반영하며, 봄이나 가을에 교미를 하거나 봄과 가을 모두에서 교미를 하는 경우가 있다(Seigel *et al.*, 2001).

유럽의 온대 지역에 서식하는 살모사의 일종인 *Vipera latastei*는 쇠살모사와

비슷한 시기인 8월에 정소의 크기가 최대가 되며 가을이나 봄에 또는 가을과 봄 두 계절 모두에서 교미를 하는 것으로 알려져 있는데(Pleguezuelos *et al.*, 2007), 쇠살모사인 경우 9월 중순에 교미하는 것이 확인되었으나 봄철에 교미하는 경우는 확인되지 않았다.

아열대나 열대에 서식하는 종들도 계절적인 생식주기를 보이는 경우가 많은데 (Seigel *et al.*, 2001), 일본의 류큐열도에 서식하는 바다뱀의 일종인 *Emydocephalus ijimae*는 11월에 정소의 크기가 최대가 되고 그 다음 달인 12월에 부정소에 저장된 정자의 농도가 가장 높게 나타나는 것으로 알려져 있다 (Maunaga *et al.*, 2003).

Table 4. Monthly change (Mean, SD and Range) of testis index for male *G. ussuriensis* in Jeju island

	Testis index					
	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct
Mean	0.64	0.69	0.75	0.76	0.72	0.62
SD	0.07	0.05	0.03	0.03	0.06	0.06
Range	0.50-0.73	0.60-0.75	0.69-0.78	0.73-0.81	0.63-0.82	0.58-0.69

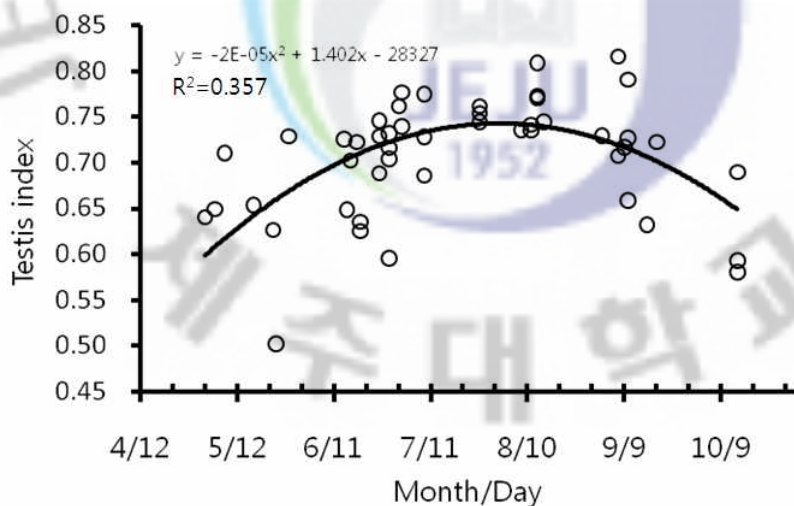


Fig 7. Monthly change of testis index for male *G. ussuriensis* in Jeju island. Testis index calculated by  $\text{Log}(\text{right testis size})/\text{Log}(\text{SVL})$ . Each data point represents one individual.

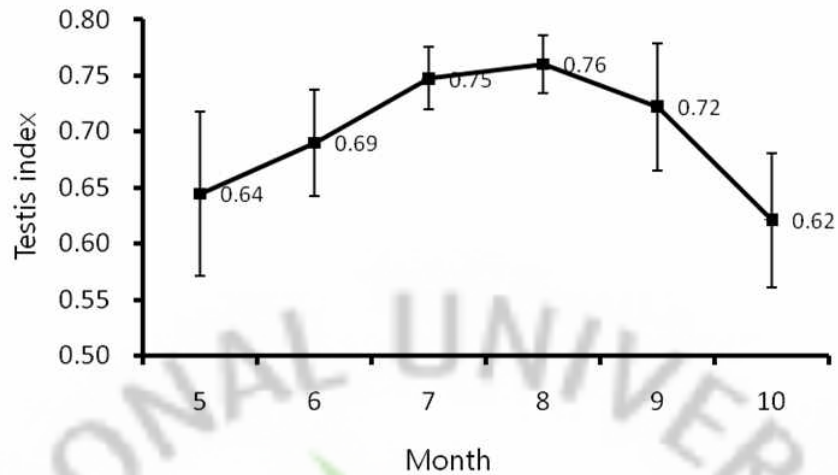


Fig. 8. Monthly fluctuation of male testis index. Solid rectangles are means and Horizontal lines represent standard deviation.

## 2) 암컷의 생식 주기 및 임신과 발생

암컷의 난소에 들어 있는 가장 큰 난포의 평균 길이는 6월(4.73mm)이 가장 작았으며, 7월 이후 아주 미미할 정도로 서서히 증가하다가 5월(18.07mm)에 급격하게 증가하는 것으로 나타났다(Fig. 9). 이러한 패턴이라면 4월인 경우 난포의 크기가 10월보다 클 것을 예상되지만 본 실험에서는 오히려 작게 나타났는데, 이는 표본을 수집하는 과정에서 우연하게 번식에 참여하지 않는 개체들만이 채집되었기 때문인 것으로 판단된다.

임신한 개체들은 6월부터 확인되고 있어 5월에 난황형성(vitellogenesis)이 집중적으로 이루어진 후 6월 이후 배란이 일어나고 수정되는 것으로 보인다. 임신한 개체들은 9월 초순까지 채집한 개체들에게서 확인되었으며 그 이후에 채집된 개체들에게서는 확인되지 않았다. 8월 중순이후에 거의 발생이 완료된 개체들이 확인되었고 9월에 채집한 개체들은 모두 출산이 임박한 개체들로 나타나, 출산은 8월 말부터 9월경에 주로 이루어지는 것으로 보인다.

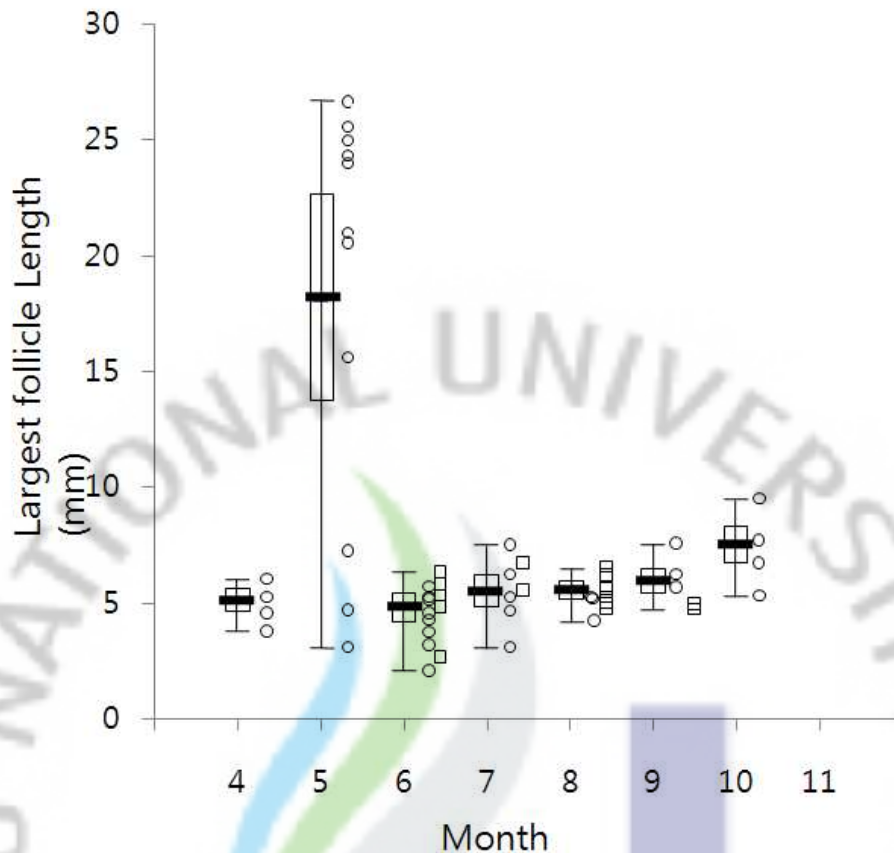


Fig. 9. Annual pattern of ovarian largest follicle length in female *G. ussuriensis* in Jeju island. Horizontal thick lines are means and thin horizontal lines and vertical bars represent standard deviation and ranges. Rectangles and circles represent individual data for gravid and non-gravid females, respectively.

이처럼 쇠살모사는 대부분의 뱀들과 같이 계절적인 생식주기를 나타내는 것으로 나타났다. 이러한 계절적인 생식 패턴은 온대 지역에서 일반적이며, 열대지역에서도 계절에 따라 자원의 이용이 달라지기 때문에 계절적 생식을 나타낸다 (Seigel *et al.*, 2001). 오스트레일리아의 열대 지역에 서식하는 뱀과(Couubridae)에 속하는 *Tropidonophis mairii*처럼 최적의 배 발생을 유지할 수 있을 만큼의 습도 유지와 같은 무생물적인 요인도 계절적인 생식을 촉진하게 된다(Brown and Shine, 2006). 또한 추운 기후에서는 배 발생을 위한 온도의 요구 조건 때문에 따뜻한 달에 번식이 제한된다(Shine, 2003). 특히 쇠살모사는 유럽의 이베리안 반도에 서식하는 *Vipera latastei* (Pleguezuelos *et al.*, 2007)와 북미 대륙의 방울

뱀의 일종인 *Crotalus atrox* (Taylor and Denardo, 2005)와 같이 태생인 살모사과의 생식주기와 비슷한 계절적인 생식 패턴을 보였다.

실험에 이용된 개체들은 성적으로 성숙한 개체로 6월에서 9월 사이에 임신한 개체들과 그렇지 않은 개체들이 동시에 관찰되는 것으로 보아 쇠살모사 암컷은 매년 번식에 참여하지는 않는 것으로 보인다. 많은 종류의 뱀들은 생식을 위해 에너지를 축적하는 기간을 갖기 때문에 2년에서 혹은 그 이상의 임신 빈도를 나타내며(Pough *et al.*, 2004), 동부 북아메리카의 숲 속에 널리 퍼져 있는 방울뱀인 *Crotalus horridus*는 첫 번째 생식을 한 후 다음 생식을 위해 최소 3년 이상 소요되기도 한다(Brown, 1991). 쇠살모사 역시 출산 이후에 다음 생식을 위한 에너지를 축적하는 시간이 필요한 것으로 보인다. 또한 암컷이 생식을 위해서는 여러 가지 면에서 비용이 수반되기 때문에(Shine, 1980), 가능한 많은 새끼를 낳을 수 있을 만큼의 에너지를 몸에 비축하기 전까지는 생식을 하지 않는다(Lourdais *et al.*, 2003; Shine, 2003).

쇠살모사의 암컷의 배란은 6월경에 일어나고 수컷의 정소의 크기는 8월에 최대가 되며 가을에 교미를 하는 것으로 나타나, 배란 시기와 교미가 일어나는 시기가 일치하지 않는 것으로 나타났다. 따라서 암컷은 가을철에 교미를 한 후 배란이 일어나는 시기인 6월경까지 정자를 저장하는 것으로 추정된다. 뱀에서 수컷이나 암컷에서 정자의 저장은 생식 주기의 필수적인 부분이며(Bull *et al.*, 1997), 이런 경우 짝짓기 시기와 배란 시기가 분리된다(Shine, 2003).

임신한 개체들의 난관에 들어 있는 알의 수는 3-7개( $4.4 \pm 1.3$ 개,  $n = 16$ )였으며, 왼쪽인 경우 1-3개( $1.8 \pm 0.5$ 개), 오른쪽인 경우 1-5개( $2.6 \pm 1.0$ 개)로 오른쪽 난관에 더 많은 알이 들어 있었다( $t = -2.721$ ,  $P < 0.05$ ).

## 2. 한배 출산수

### 1) 한배 출산수의 다양성 및 새끼의 성비

전체 한배 새끼수(TLS)는 3-9마리( $4.7 \pm 1.5$ 마리), 생존한 한배 새끼수(SLS)는

3-9마리( $4.4 \pm 1.7$ 마리), 한배 새끼의 전체 체중(TLM)은 7.2-38.9g ( $19.4 \pm 7.5$ g), 한배 새끼들 중 생존한 개체들의 체중(SLM)은 4.4-38.9g ( $19.0 \pm 7.9$ g), 임신한 암컷의 몸길이(SVL)는 384-532mm ( $446.1 \pm 38.5$ mm)로 대부분 400mm이상인 개체들이었으며, 출산 전 체중(MMPP1)은 44.8-130g ( $79.5 \pm 21.9$ g), 출산 후 체중(MMPP2)은 26.2-72.3g ( $46.6 \pm 13.5$ g), RCM은 0.18-0.79 ( $0.42 \pm 0.13$ ), 출산 전 어미의 몸 상태(MCPP1)은 -0.29-0.33 ( $0.00 \pm 0.13$ ), 출산 후 어미의 몸 상태(MCPP2)는 -0.36-0.66 ( $0.18 \pm 0.29$ ), 새끼의 평균 체중(NM)는 1.1-6.6g ( $4.3 \pm 0.7$ g), 새끼의 평균 몸길이(NS)는 110-203mm ( $174.3 \pm 12.6$ mm)로 나타났다(Table 5). 여기서 새끼의 체중이 1.1g이고 몸길이가 110mm인 경우는 정상적인 경우가 아닌 것으로 태어 난지 하루 만에 죽었다. 따라서 이를 제외하면 건강한 새끼들 중에 몸길이 145mm, 체중이 2.1g인 개체가 가장 작았다.

임신한 암컷 33마리에서 SLS는  $4.4 \pm 1.7$ 마리(1-9마리)로 TLS의 평균  $4.7 \pm 1.5$ 마리(3-9마리,  $n=33$ )보다 적었으나 통계적으로 유의한 차이는 없었다( $t = 0.685$ ,  $P > 0.05$ ; Fig. 10; Table 5). 또한 SLS는 난관에 들어 있는 알의 평균수  $4.4 \pm 1.0$ 과 거의 유사하게 나타났다( $t = 0.039$ ,  $P > 0.05$ ). 즉, 임신한 쇠살모사 암컷의 알의 수와 한배 출산수는 거의 일치하며, 이를 통해 배란이 일어난 알은 거의 완전하게 발생까지 진행되는 것으로 나타났다.

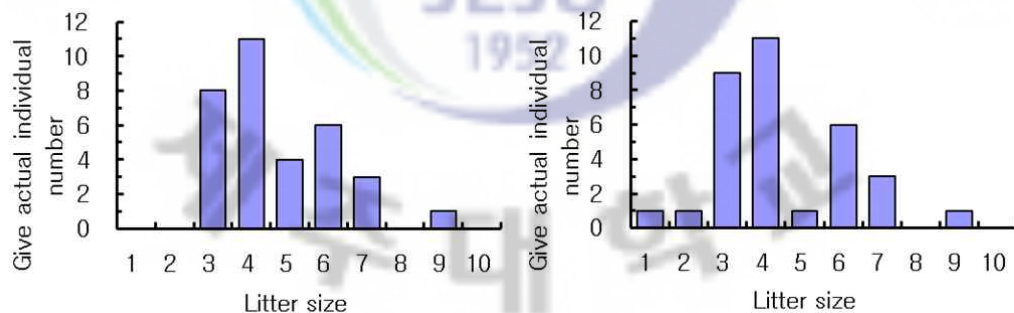


Fig. 10. Distribution of total litter size (left,  $n = 33$ ) and survival litter size (right,  $n = 33$ ).



Table 5. Values of reproductive and related parameters of *G. ussuriensis* in Jeju island

Parameters	No.	Mean	SD	Range
Total litter size (TLS) (number)	33	4.7	1.5	1-9
Survival litter size (SLS) (number)	33	4.4	1.7	3-9
Total litter mass (TLM) (g)	33	19.4	7.5	7.2-38.9
Survival litter mass (SLM) (g)	33	19.0	7.9	4.4-38.9
Maternal SVL (ML) (mm)	33	446.1	38.5	384-532
Maternal mass of pre-parturition (MMPP1) (g)	33	79.5	21.9	44.8-130
Maternal mass of post-parturition (MMPP2) (g)	33	46.6	13.5	26.2-72.3
MMPP1-MMPP2 (g)	33	33.0	11.3	17.7-58.2
Relative litter mass (RCM)	33	0.42	0.13	0.18-0.79
Maternal condition pre-parturition (MCP1)	33	0.00	0.13	-0.29-0.33
Maternal condition post-parturition (MCP2)	33	0.18	0.29	-0.36-0.66
Neonate mass (NM)(g)	146	4.3	0.7	1.1-6.6
Neonate SVL (NS)(mm)	146	174.3	12.6	110-203

뱀의 한배 산란수나 새끼수는 1개에서 100개 이상에 이르기 까지 다양하다 (Seigel *et al.*, 2001). 쇠살모사처럼 태생인 살모사과(Viperidae)에 속하는 많은 종 들은 주로 1-10마리의 새끼를 낳으며(Bonnet *et al.*, 2001; Li-xin *et al.*, 2002; Ford *et al.*, 2004; Taylor and Denardo, 2005; Pleguezuelos *et al.*, 2007), 쇠살모 사는 *Gloydus shedaensis*의 한배 새끼수 평균 4.2마리(Li-xin *et al.*, 2002)와 *Agkistrodon piscivorus leucostoma*의 한배 새끼수의 평균 4.2-4.8마리(Ford *et al.*, 2004), 방울뱀인 *Crotalus atrox*의 한배 새끼수의 평균인 4.5마리(Taylor and Denardo, 2005)와 유사하였다.

제주산 쇠살모사의 RCM은  $0.42 \pm 0.13$  (0.18-0.79, n = 33)으로 나타났으며, MCP1이 좋을수록 RCM 값은 증가하는 경향을 보였다( $r = 0.467$ ,  $P < 0.01$ ; Table 5; Fig. 11). RCM 값과 MCP2는 약한 음의 상관관계를 보이나 통계적으로 유의한 값은 나타나지 않았다(Fig. 11).

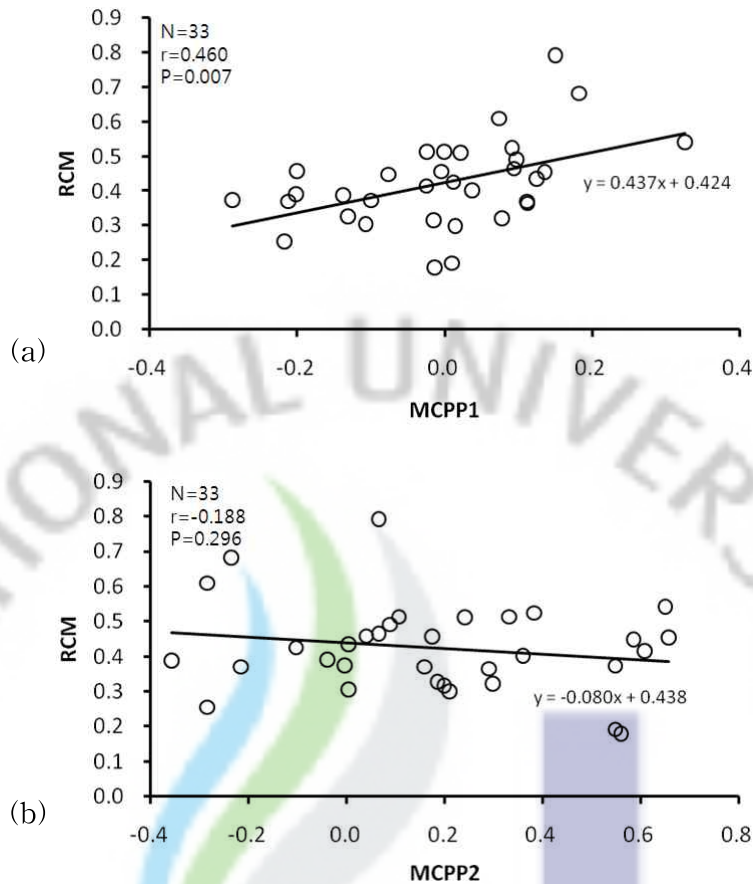


Fig. 11. The relationship between RCM and MCPP1 and MCPP2 of *G. ussuriensis* in Jeju island. RCM is positively affected by MCPP1 (a), but scarcely affected by MCPP2 (b). Each data point represents one individual.

RCM은 생식에 대한 암컷 쇠살모사의 에너지 지출량 (reproductive output)을 보여주는 것으로, MCPP1 값이 클수록 RCM이 증가하는 것으로 나타난 것은 출산 전 어미의 몸 상태가 좋을수록 생식에 더 많은 지출을 한다는 것이다. 중국 북동부의 작은 섬(Shedao island)에 서식하는 *G. shedaoensis*인 경우 생식에 높은 비용을 지불하는 것으로 알려져 있는데, 1990년과 1991년도의 연구 결과 RCM 값이 각각 0.88 (SD = 0.18)과 0.74 (SD = 0.20)로 쇠살모사의 RCM 값이 거의 두 배에 달하는 것으로 나타났다(Li-xin *et al.*, 2002). *G. shedaoensis*인 경우 한배 출산수는 쇠살모사와 유사하나 RCM 값이 훨씬 높게 나타난 것은 새끼 한 마리의 크기가 쇠살모사에 비해 훨씬 크다는 것이다. 이는 이들이 서식하는 곳에서 적응하기 위한 전략으로 먹이의 자원이 봄과 가을철에 이동하는 참새목

조류(Passerine birds)에 거의 한정되어 있어 이들을 포식하기 위해서는 크기가 커야 유리하기 때문이다(Li-xin *et al.*, 2002; Shine *et al.*, 2002b). 반면 생식에 지나친 비용을 투입할 경우 어미의 생존율을 낮출 수 있고(Shine, 1980), 다음번 생식에는 불리하게 작용할 수 있는 단점도 있다.

출산 시 뱀의 성비는 일반적으로 일부 종을 제외하고 1 : 1로 나타난다(Seigel *et al.*, 2001). 한배 출산수와 이에 영향을 미치는 요인을 알아보기 위해 채집한 임신한 개체들 중에 2008년도에 채집한 17개체에서 출생한 새끼들에 대해 성비를 조사한 결과, 쇠살모사의 출산 시 새끼들의 성비(수컷 : 암컷 = 1.15 : 1,  $n = 73$ )는 수컷이 다소 많았으나 통계적으로 유의한 차이를 보이지는 않았다( $\chi^2$ -test,  $\chi^2 = 0.342$ ,  $P > 0.5$ ). 많은 뱀에서 출산 시 성비는 암컷과 수컷 간에 차이가 없지만(Wang *et al.*, 2003; Taylor and Denardo, 2005) 성체가 되었을 때는 많은 차이를 보이는 경우가 있다. 일본 류큐 열도에 서식하는 바다뱀인 *Emydocephalus ijimae*는 수컷과 암컷의 비율이 거의 1.6 : 1로 수컷의 비율이 높게 나타나며(Masunaga and Ota, 2003), 대만에 서식하는 살모사의 일종인 *Trimeresurus stejegeri stejegeri*인 경우도 수컷의 관찰빈도가 훨씬 높게 나타난다(Wang *et al.*, 2003). 출산 시 암컷과 수컷의 성비는 차이가 없지만 성체가 되었을 때 성비의 차이가 많이 나는 것은 암컷인 경우 생식을 위해 수컷보다 많은 비용을 지불하기 때문에(Shine, 1980) 암컷의 사망률이 높게 나타나기 때문인 것으로 여겨진다(Wang *et al.*, 2003). 그러나 *Emydocephalus ijimae*는 어린 개체들의 성비의 차이를 보이고 있어 이미 출생 시에 수컷이 암컷보다 높은 비율로 출생을 한다고 추측하고 있다.

제주도 개체군에서의 표본을 수집할 때 번식 생태를 조사하기 위해 의도적으로 임신한 개체들을 집중적으로 포획한 측면이 있어, 성체에서의 암수의 출현 비율은 나타내지 않았다.

## 2) 한배 출산수에 영향을 미치는 요인

쇠살모사의 한배 출산수는 어미의 몸길기와 출산 전후의 체중 및 어미의 출산 전후의 몸 상태(MCPP1과 MCPP2)와 관련이 있는 것으로 나타났다(Table 6;

Fig. 12, 13). 즉, 어미의 몸길이가 길수록 더 많은 새끼를 낳을 수 있으며( $r = 0.540$ ,  $P < 0.01$ ,  $n = 33$ ), 출산 전후의 체중이 많이 나갈수록 더 많은 새끼를 낳을 수 있다는 것이다. 쇠살모사의 새끼의 전체 무게(litter mass) 역시 어미의 몸길기와 출산 전후의 체중 및 MCPP1과 MCPP2 값과 정의 상관관계를 나타냈다.

쇠살모사의 한배 새끼의 평균 체중은 어미의 출산 전 체중과 정의 상관관계를 보였으며( $r = 0.387$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 33$ ), 평균 몸길이는 어미의 몸길기( $r = 0.399$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 33$ ), 어미의 출산 전 체중( $r = 0.344$ ,  $P < 0.05$ ,  $n = 33$ )과 정의 상관관계를 나타냈다. 한배 새끼의 평균 체중과 어미의 몸길기 사이에는 유의미한 상관관계를 보이지 않았으나, 유의 확률이 0.067로 0.05에 근접하게 나타났다( $r = 0.323$ ,  $P > 0.05$ ,  $n = 33$ ). 이러한 결과로 볼 때 쇠살모사는 어미의 출산 전 체중이 많이 나갈수록, 어미의 몸길기가 클수록 더 큰 새끼를 낳을 수 있을 것으로 생각된다. 실제 유럽산 살모사의 일종인 *Vipera aspis*는 어미의 크기가 클수록 더 무거운 새끼를 낳은 것으로 나타났다(Bonnet *et al.*, 2001).

많은 뱀에서 생식력은 SVL에 비례하며(Kamosawa and Ota, 1996; Brown and Shine 2002; Li-xin *et al.*, 2002; Bizerra *et al.*, 2005; Taylor and Denardo, 2005), 제주도의 쇠살모사 역시 이러한 패턴을 따르는 것으로 나타났다. 그러나 일부 뱀에서 SVL과 한배 새끼 수(SLS)에 있어 아주 낮은 상관관계를 보이거나 상관관계가 나타나지 않기도 한다(Bonnet *et al.*, 2001; Masunaga *et al.*, 2003). 또한 뱀에서 생식력은 SVL 이외에도 에너지의 축적 정도도 크게 영향을 미친다(Li-xin *et al.*, 2002; Lourdais *et al.*, 2002; Lourdais *et al.*, 2003). 에너지의 축적 정도가 높을수록 체중이 많이 나가며 이는 어미의 몸 상태인 MCPP1과 MCPP2에도 긍정적으로 영향을 준다. 쇠살모사 역시 이러한 경향을 따르며 어미의 체중이 많이 나갈수록 MCPP1과 MCPP2가 한배 출산수와 한배 새끼의 전체 체중이 증가하는 것으로 나타났다(Fig. 12, 13). 또한 MCPP1이 높으면 MCPP2도 높게 나타나고 있어( $r = 0.889$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 33$ ), 출산 전 몸의 상태가 좋을수록 출산 후의 몸 상태도 좋게 유지되는 것으로 나타났다. 이러한 결과는 출산 전에 높은 에너지 축적은 출산 후에도 이어지고 다음 생식에도 유리하게 작용할 것으로 생각된다.

Table 6. Results of the correlation analysis between reproduction and other related parameters of *G. ussuriensis* in Jeju island

Dependent variable (Y)	Independent variable (X)	r value	p value	Regression equation
Litter size	Maternal SVL	0.540	<b>0.001</b>	Y=0.024X-6.287
Litter mass	Maternal SVL	0.620	<b>0.000</b>	Y=0.126X-37.352
Neonate mass	Maternal SVL	0.323	0.067	
Neonate SVL	Maternal SVL	0.399	<b>0.021</b>	Y=0.059X+ 128.660
Litter size	Maternal mass of pre-parturition	0.753	<b>0.000</b>	Y=0.059X-0.291
Litter mass	Maternal mass of pre-parturition	0.832	<b>0.000</b>	Y=0.299X-4.751
Neonate mass	Maternal mass of pre-parturition	0.387	<b>0.026</b>	Y=0.011X+ 3.415
Neonate SVL	Maternal mass of pre-parturition	0.344	<b>0.050</b>	Y=0.157X+ 162.294
Litter size	Maternal mass of post-parturition	0.558	<b>0.001</b>	Y=0.071X+ 1.094
Litter mass	Maternal mass of post-parturition	0.633	<b>0.000</b>	Y=0.370X+ 1.818
Neonate mass	Maternal mass of post-parturition	0.335	0.057	
Neonate SVL	Maternal mass of post-parturition	0.287	0.106	
Litter size	MCPP1	0.570	<b>0.001</b>	Y=7.220X+ 4.411
Litter mass	MCPP1	0.579	<b>0.000</b>	Y=33.549X+ 19.107
Neonate mass	MCPP1	0.250	0.160	
Neonate SVL	MCPP1	-0.030	0.870	
Litter size	MCPP2	0.551	<b>0.001</b>	Y=3.269X+ 3.815
Litter mass	MCPP2	0.625	<b>0.000</b>	Y=17.028X+ 16.011
Neonate mass	MCPP2	0.357	<b>0.041</b>	Y=0.777X+ 4.156
Neonate SVL	MCPP2	0.272	0.126	
Litter size	Neonate mass	0.119	0.508	

\* Litter size means survival litter size.

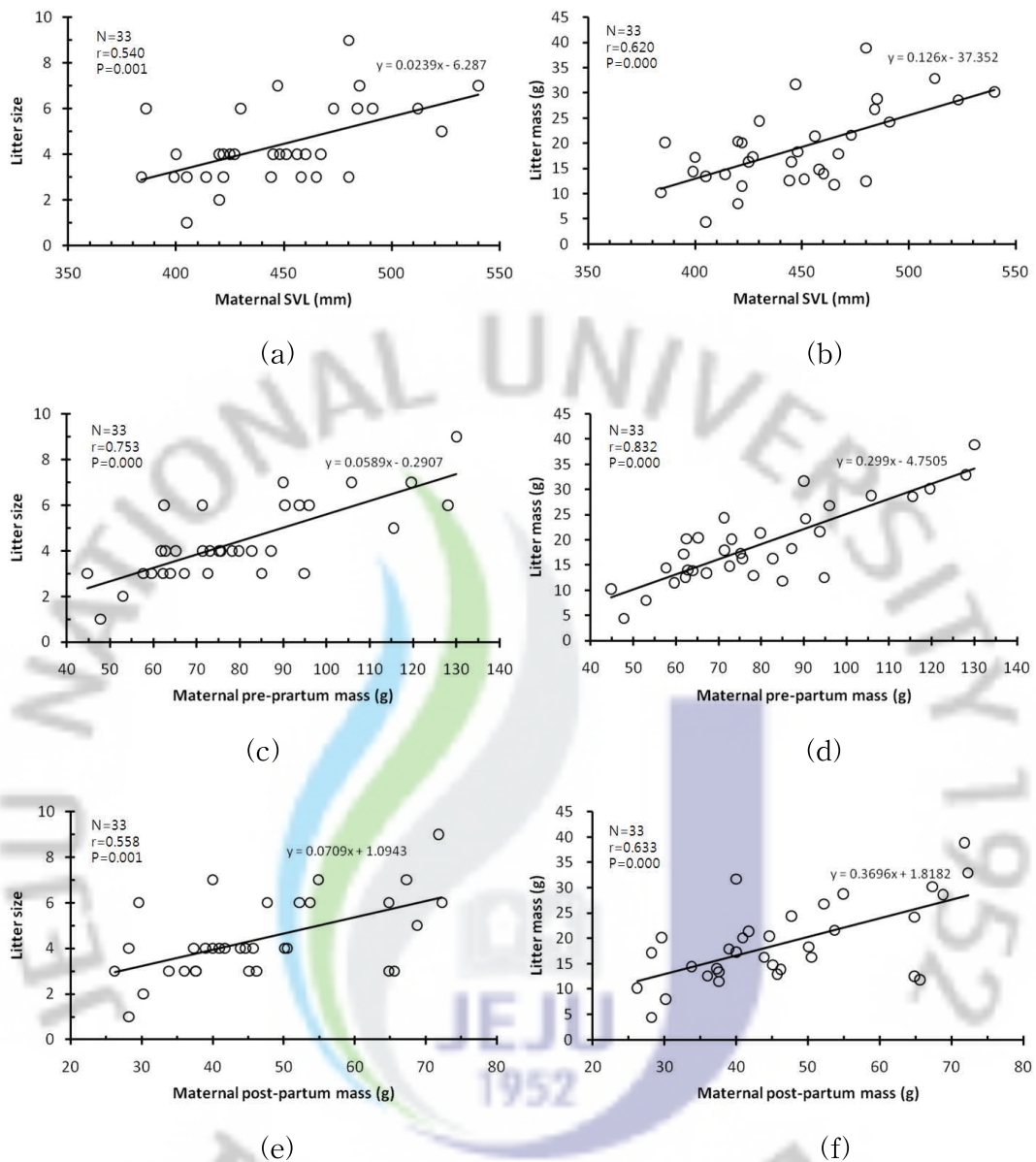


Fig. 12. The relationship between litter and maternal body size (SVL and body mass) of *G. ussuriensis* in Jeju island. Litter size (a, c and e) and litter mass (b, d and f) are positively affected by maternal SVL (a and b) and maternal mass(c, d, e and f).

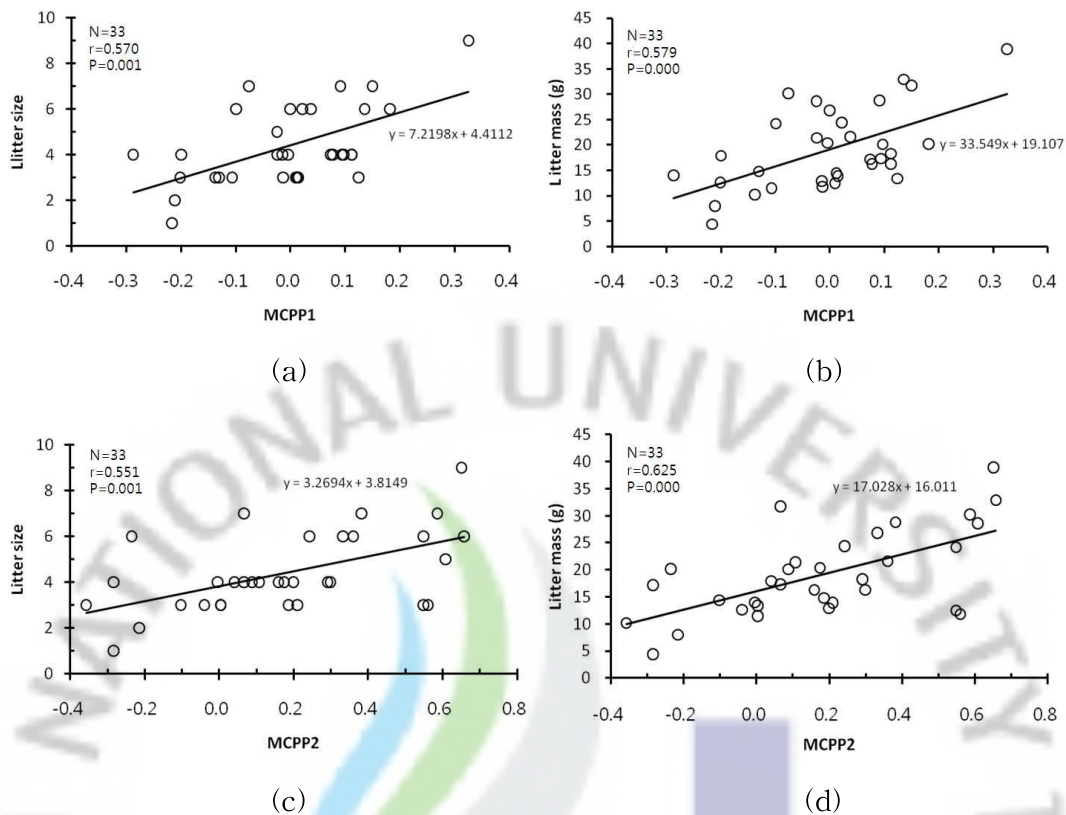


Fig. 13. The relationship between litter and MCPP1 or MCPP2 of *G. ussuriensis* in Jeju island. Both litter size (a and c) and litter mass (b and d) are positively affected by MCPP1 (a and b) and MCPP2 (b and c).

일부 뱀에서 한배 출산수와 새끼의 체중 사이에 음의 상관관계를 보이는 경우가 있다. 즉, 많은 수의 새끼를 낳을 때보다 적은 수의 새끼를 낳을 때 새끼 한 마리의 크기는 더 크다는 것이다. 유럽산 살모사의 일종인 *Vipera aspis*인 경우 한배 출산수와 새끼 한 마리의 체중 간에 약한 교환관계가 성립되며(Bonnet, *et al.*, 2001), 중국 북동부의 작은 섬에 서식하는 *Gloydus shedaoensis*인 경우는 교환관계가 뚜렷하게 나타나는 것으로 알려져 있다(Li-xin *et al.*, 2002). 이러한 교환관계는 어미의 크기가 한배 출산수에 미치는 영향 정도가 약한 경우에 나타나는 경우가 많으며(Bonnet *et al.*, 2001; Li-xin *et al.*, 2002), 어미의 크기와 한배 출산수 사이에 비교적 높은 상관관계를 보이는(Table 6) 제주산 쇠살모사에게서는 한배 출산수와 새끼의 체중 사이의 교환관계는 나타나지 않았다( $r = 0.119$ ,  $P > 0.5$ ,  $n = 33$ ; Fig. 14).

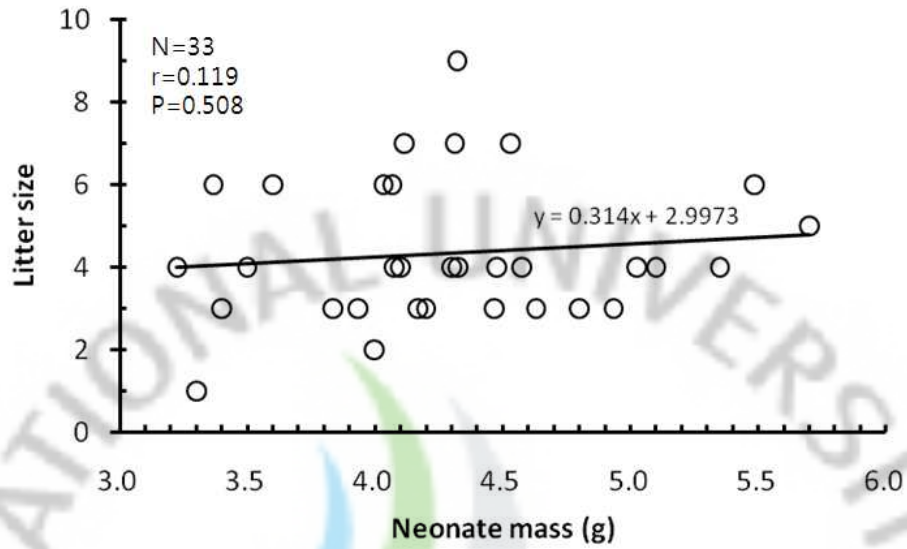


Fig. 14. The relationship between litter size and neonate mass of *G. ussuriensis* in Jeju island.



#### IV. 요약

쇠살모사의 수컷의 정소의 크기 변화와 암컷의 난포의 크기 변화는 계절적으로 뚜렷하게 변화하는 것으로 나타났다. TI는 5월  $0.64 \pm 0.07$  (0.50-0.73), 6월  $0.69 \pm 0.05$  (0.60-0.75), 7월  $0.75 \pm 0.03$  (0.69-0.78), 8월  $0.76 \pm 0.03$  (0.73-0.81), 9월  $0.72 \pm 0.06$  (0.63-0.82), 10월  $0.62 \pm 0.06$  (0.58-0.69)로 5월부터 8월까지 증가하고 9월 중순 이후에 급격하게 감소하는 경향을 보였다( $F = 12.77$ ,  $df = 46$ ,  $P < 0.001$ ). 특히 TI는 6월에서 7월 사이에 크게 변화하였고 7월과 8월에 안정된 크기를 보였으며, 8월에서 9월 초순 사이에 가장 컸다. 따라서 8월과 9월 초순 사이에 쇠살모사의 정자형성이 가장 활발하게 일어날 것으로 생각된다. 암컷의 난포의 크기는 6월 평균 4.73mm로 가장 작았으며, 7월 이후 아주 미미할 정도로 서서히 증가하다가 5월(평균 18.07mm)에 급격하게 증가하는 것으로 나타났다. 임신한 개체들은 6월에 확인되고 있어 5월에 난황이 집중적으로 형성된 후 6월에 배란이 일어나고 수정되는 것으로 보인다. 임신한 개체들은 9월 초순까지 채집한 개체들에게서 확인되고 있고, 그 이후에 채집한 개체들에게서는 확인되지 않았다. 쇠살모사의 임신 기간인 6-9월에 성적으로 성숙한 암컷들 중에는 생식에 참여하지 않는 개체들이 나타나며, 이는 쇠살모사 암컷이 매년 번식에 참여하지 않고 있음을 보여주고 있다. 임신한 개체들의 난관에 들어 있는 알의 수는 오른쪽( $2.6 \pm 1.0$ )이 왼쪽( $1.8 \pm 0.5$ )보다 많았다.

SLS는  $4.4 \pm 1.7$ 마리(1-9마리)로 TLS  $4.7 \pm 1.5$ 마리(3-9마리)보다 약간 적었으나 통계적으로 유의한 차이는 나타나지 않았다. 또한 난관에 들어 있는 알의 수와도 유사하게 나타났다( $t = 0.039$ ,  $P > 0.5$ ). 쇠살모사의 RCM은  $0.42 \pm 0.13$  (0.18-0.79,  $n = 33$ )으로 나타났으며, MCPPI이 좋을수록 증가하는 경향을 보였다. RCM은 생식에 대한 암컷 쇠살모사의 에너지 지출량을 보여주는 것으로 출산 전 몸 상태가 좋을수록 생식에 더 많은 지출을 하는 것으로 나타났다. 출산 시 새끼들의 성비는 수컷과 암컷 간에 유의한 차이는 없었다(수컷 : 암컷 = 1.15 : 1,  $n = 73$ ;  $\chi^2$ -test,  $\chi^2 = 0.342$ ,  $P > 0.5$ ). SLS와 SLM는 어미의 SVL, MMPP1,

MMPP2, MCPP1 및 MCPP2와 정의 상관관계를 보이고 있어, 어미의 크기가 클수록 더 많은 새끼를 낳는 것으로 나타났다. 쇠살모사의 한배 새끼의 평균 체중은 어미의 출산 전 체중( $r = 0.387, P < 0.05, n = 33$ )과, 평균 몸길이는 어미의 몸길이( $r = 0.399, P < 0.05, n = 33$ )와 MMP1( $r = 0.344, P < 0.05, n = 33$ )과 약한 상관관계를 나타냈다. 한배 새끼의 평균 체중과 어미의 몸길이 사이에는 유의미한 상관관계가 나타나지는 않았으나 유의 확률이 0.05에 근접하게 나타났다( $r = 0.323, P > 0.05, n = 33$ ). 이와 같은 결과는 쇠살모사인 경우 어미의 크기가 클수록 더 큰 새끼를 낳을 수 있다는 것을 보여주고 있다. 일부 뱀에서 한배 출산수가 많을수록 새끼 한 마리의 체중은 감소하는 경우가 있으나, 쇠살모사에서는 이러한 교환관계가 나타나지 않았다.

## 제 3 장 먹이 이용

### I. 서론

뱀은 주로 달팽이와 지렁이와 같은 무척추동물에서부터 어류, 양서류, 파충류, 조류 및 포유류에 이르기까지 다양한 척추동물들을 포식한다(Zug, 1993; Seigel *et al.*, 2001; Pough *et al.*, 2004). 뱀에서 먹이의 이용은 개체의 성장과 성적 성숙에도 영향을 미치며(Bronikowski and Arnold, 1999; Taylor and Denardo, 2005), 생식 주기와 한배 산란수나 새끼수에도 영향을 미친다(Bonnet *et al.*, 2001). 먹이의 이용은 크기와 관련이 깊으며(Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Keogh *et al.*, 2000; Rodríguez-Robles, 2002), 어린 개체와 성체는 크기 차이로 인하여 먹이의 종류나 크기를 달리하며(Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Shine *et al.*, 2002b), 작은 뱀들은 파충류를 선호하고 큰 뱀들은 조류나 포유류를 선호하기도 한다(Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Boback, 2003). 또한 많은 뱀에서 암컷과 수컷 간에도 크기의 차이가 나타나며, 이것으로 인해 암·수간 먹이의 선택에 차이가 생긴다.

뱀은 위턱과 아래턱을 분리할 수 있어 자신의 머리보다 큰 먹이를 섭취할 수 있으며, 머리가 큰 뱀은 입을 크게 벌릴 수 있어 큰 먹이를 먹는데 유리하게 작용한다. 대부분 같은 종의 뱀들은 비슷한 종류의 먹이를 포식하지만, 서식지에 따라 먹이의 종류가 아주 달라지기도 한다. 또한 뱀들은 특정한 먹이를 선호하는 경향이 있는가 하면, 보다 다양한 먹이를 먹는 경우도 있다(Pough *et al.*, 2004).

이처럼 먹이는 성장, 성적 성숙, 생태적 특성 등 다양한 요인에 영향을 미치는 중요한 요소이다. 따라서 본 연구에서는 제주도와 부속도서인 가파도에 서식하는 쇠살모사의 먹이를 분석하고 각 지역에 따라 먹이의 이용에 차이가 있는지 알아보고 그 차이가 어떻게 영향을 미치는지 알아보려고 한다.

## II. 재료 및 방법

쇠살모사의 먹이 이용은 제주도와 가파도에서 야외 조사시 포획 즉시 복부 압박(palpation)을 가하여 먹이를 토해내게 한 후 먹이의 종류를 확인 하였으며 (Fig. 15), 토해낸 먹이는 70% 에틸알코올에 담아 실험실에 보관하였다. 머리의 크기가 큰 뱀은 큰 먹이를 삼키는데 유리하기 때문에 토해낸 먹이 중에 상태가 비교적 양호한 것들의 폭을 측정하여 머리의 크기에 따른 먹이의 크기와의 연관성을 파악하는데 이용하였다.

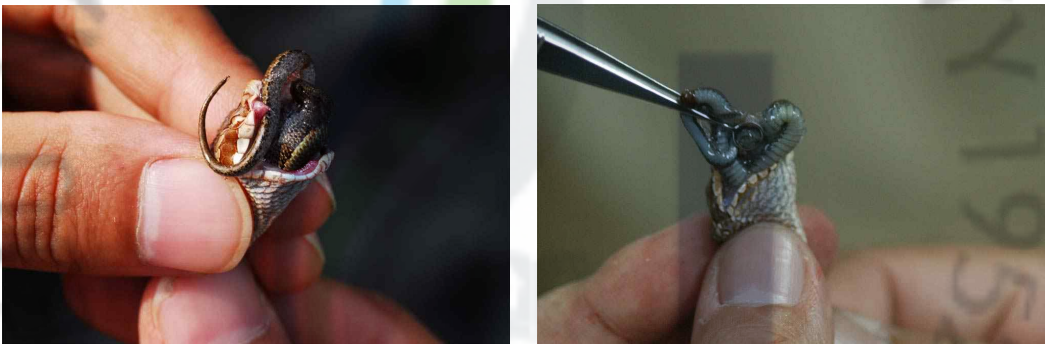


Fig. 15. Prey identification of *G. ussuriensis* by the palpation.

## III. 결과 및 고찰

제주산 쇠살모사의 먹이를 조사한 결과 제주도 개체군들에게 확인된 먹이는 지네류(Centipede), 제주도롱뇽 *Hynobius quelpaertensis*, 청개구리 *Hyla japonica*, 맹꽁이 *Kaloula borealis*, 북방산개구리 *Rana dybowskii*, 참개구리 *Rana nigromaculata*, 도마뱀 *Scincella vandenburghi*, 대륙유혈목이 *Amphiesma*

*vibakari*, 작은맛쥐 *Crosidure shantungensis*, 한라산뒤쥐 *Sorex caecutiens hallamontanus*, 제주등줄쥐 *Apodemus chejuensis* 등으로 양서류(Amphibians), 파충류(Reptiles) 및 포유류(Mammals) 등의 소형 척추동물들을 주로 포식하는 것으로 나타났으며, 무척추동물은 지네가 유일하게 확인 되었다(Table 7).

확인된 먹이 중에 양서류를 포식한 경우가 55.2%로 가장 높은 빈도를 보였으며, 포유류 20.7%, 지네류 13.8%, 파충류 10.3%의 빈도를 보였다(Fig. 16). 특히 양서류의 포식 빈도가 가장 높게 나타난 것은 양서류들이 많이 서식하는 연못 등 습지에서 많은 개체들을 포획한 것이 크게 영향을 미친 것으로 생각되나, 역으로 쇠살모사들은 한 번에 삼키기가 용이하고 습지에서의 서식 밀도가 높아 사냥을 하기에 비교적 쉬운 양서류를 포식하기 위해 습지를 많이 찾아오기 때문에 습지에서 많은 개체들이 포획된 것으로 볼 수 있다.

Table 7. The sorts of confirmed preys of *G. ussuriensis* in Jeju island

No.	Preys		Korean name	Number	Remark
	Sorts	Scientific name			
1	Centipede	Centipede	지네류	4	
2		<i>Hynobius quelpaertensis</i>	제주도롱뇽	2	
3		<i>Hyla japonica</i>	청개구리	9	
4	Amphibians	<i>Kaloula borealis</i>	맹꽁이	2	
5		<i>Rana dybowskii</i>	북방산개구리	1	
6		<i>Rana nigromaculata</i>	참개구리	2	
7		<i>Scincella vandenburghi</i>	도마뱀	1	
8	Reptiles	<i>Amphiesma vibakari</i>	대륙유혈목이	1	
9		Ventral scales of snake	뱀의 배비늘	1	Unidentification
10	Mammals	<i>Crosidure shantungensis</i>	작은맛쥐	1	
11		<i>Sorex caecutiens hallamontanus</i>	한라산뒤쥐	1	
12		<i>Apodemus chejuensis</i>	제주등줄쥐	2	
13		Furs of mammals	설치류 털	2	Unidentification
Sum				29	

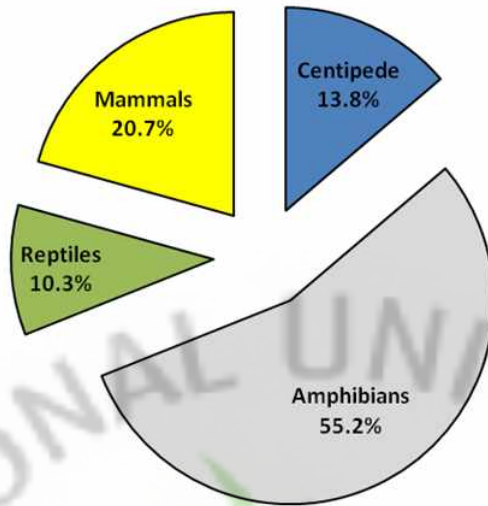


Fig. 16. The preys' percentage of *G. ussuriensis* in Jeju island.

제주도와는 달리 가파도의 쇠살모사 개체군에서는 조류의 깃털이 1회 확인된 것을 제외하면 지네와 도마뱀만을 먹는 것으로 나타났다(Table 8). 지네와 도마뱀은 크기가 작아 양서류나 소형 포유류에 비해 1회 포식으로 얻을 수 있는 에너지의 질이 떨어지기 때문에 제주도 개체군에 비해 성장이나 생식에 불리하게 작용할 것으로 보인다. 그렇다고 가파도에 양서류와 포유류가 서식하지 않는 것은 아니다. 가파도에는 쇠살모사가 먹을 수 있는 청개구리와 맹꽁이 등의 양서류와 작은땃쥐와 시궁쥐 *Rattus norvegicus* 등 소형 포유류뿐만 아니라 대륙유혈목이, 줄장지뱀, 누룩뱀 *Elaphe dione* 새끼와 작은 참새목 조류 등 비교적 다양한 먹이원이 서식하고 있는 것이 확인되었다(Table 9).

Table 8. The sorts of confirmed preys of *G. ussuriensis* on Gapa-do

No.	Preys		Korean name	Number	Remark
	Sorts	Scientific name			
1	Centipede	Centipede	지네	16	
2	Reptiles	<i>Scincella vandenburghi</i>	도마뱀	20	
3	Birds	Feathers of Birds	새의 깃털	1	Unidentification
Sum				37	

Table 9. The potential preys of *G. ussuriensis* on Gapa-do

No.	Preys		Korean name	Remark
	Sorts	Scientific name		
1	Centipede	Centipede	지네류	
2	Amphibians	<i>Hyla japonica</i>	청개구리	
3		<i>Kaloula borealis</i>	맹꽁이	
4		<i>Scincella vandenburghi</i>	도마뱀	
5	Reptiles	<i>Takydromus wolteri</i>	줄장지뱀	
6		<i>Amphiesma vibakari</i>	대륙유혈목이	
7		<i>Elaphe dione</i>	누룩뱀	Juvenile
8	Birds	Passerine birds	참새목 조류	
9	Mammals	<i>Crosidure shantungensis</i>	작은맛쥐	
10		<i>Rattus norvegicus</i>	시궁쥐	

섬에 서식하는 동물 종들은 특별한 바우플랜(bauplan or body plan)과 생태적 전략을 위해 최적 크기로 수렴하는 경향이 있으며(Lomolino, 2005), 제주도와 가파도의 쇠사모사 개체군은 서로 다른 생태적 환경에 적응하면서 진화하였기 때문에 크기의 차이가 생긴 것으로 여겨진다. 뱀의 크기는 다양한 요인에 의해 영향을 받으나 먹이의 이용성이 가장 큰 요인 중에 하나다(Madson and Shine, 1993; Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Keogh *et al.*, 2000; Ashton, 2001; Shine *et al.*, 2002b; Boback, 2003; Boback and Guyer, 2003). 즉, 가파도 개체군이 제주도 개체군보다 크기가 작은 것은(Fig. 3) 두 개체군 간에 먹이의 이용성에서 큰 차이가 있기 때문인 것이 크게 작용한 것으로 판단된다.

일반적으로 파충류를 포식하는 뱀들은 조류나 포유류를 주로 포식하는 뱀들에 비해 크기가 작으며(Rodríguez-Robles *et al.*, 1999; Boback, 2003), 가파도의 쇠살모사인 경우 도마뱀을 주로 포식하게 됨으로써 크기가 작아지는 쪽으로 적응된 것으로 생각된다. 이와는 반대로 중국 북동부의 작은 섬에 서식하는 살모사과의 *G. shedaoensis*는 봄과 가을철에 이동성 참새목 조류들만을 포식하는 것으로 알려져 있으며, 맹금류인 새매 *Accipiter nisus*와 같이 큰 먹이를 먹을 수 있을 정도로 크기가 커지는 쪽으로 적응되었다(Shine *et al.*, 2002a, 2002b). 특히 *G. shedaoensis*의 출산 직후 새끼의 평균 체중은 14g에 이를 정도로 큰 새끼를 낳

는 것을 알려져 있으며(Li-xin *et al.*, 2002), 이는 제주도산 쇠살모사의 평균 체중 4.3g에 비해 3배 정도 크다. 가파도의 쇠살모사는 도마뱀이나 지네와 같이 작은 크기의 먹이를 먹기 때문에 작은 크기의 새끼가 태어날 것으로 생각된다.

가파도의 쇠살모사는 이용할 수 있는 먹이원이 비교적 다양함에도 불구하고(Table 9), 도마뱀과 지네만을 포식하는 것은 다른 먹이원의 밀도가 낮거나 쇠살모사의 서식지와 불일치하거나 활동 시간이 쇠살모사의 먹이활동 시간과 불일치하기 때문일 수 있다.

청개구리는 주로 인가 부근에 울음소리와 우물터 등에서 성체와 유생이 발견되기는 하지만 쇠살모사가 서식하는 곳에서는 거의 발견하지 못하였으며, 맹꽁이는 장마철에 물이 고인 경작지 수로와 옛 우물터에서 유생이 관찰되기는 하지만 그 이외의 지역에서는 조사기간 동안 바위 밑에 은신해 있는 개체를 2회 관찰하는데 그쳤다. 양질이지만 밀도가 낮은 먹이를 먹기 위해서는 먹이를 찾기 위해 많은 노력을 해야 하기 때문에 먹이를 찾기 위해 소비하는 에너지의 양이 그만큼 증가할 수 있다. 도마뱀과 지네인 경우는 가파도 어디에서나 쉽게 관찰할 수 있었다. 따라서 도마뱀과 지네를 포식하는 것이 먹이의 질은 낮지만 양질의 먹이를 찾기 위해 소비되는 에너지를 최소화할 수 있어 도마뱀과 지네를 주요 먹이원으로 선택하는 것으로 생각된다.

그러나 가파도에서 줄장지뱀은 도마뱀보다 쉽게 관찰되는 종임에도 불구하고 쇠살모사의 위 내용물에서는 단 1건도 확인되지 않았다. 그것은 쇠살모사의 매복 장소나 먹이 활동 시간의 불일치로 인한 것으로 보인다. 즉, 줄장지뱀은 주로 초지에서 생활을 하는 반면 쇠살모사는 천적을 쉽게 피할 수 있는 돌담 아래에서 주로 매복을 한다(Fig. 19). 또한 연구 기간 동안 주간에 쇠살모사가 먹이 활동을 하는 경우는 단 1회밖에 관찰하지 못한 바 쇠살모사의 먹이 활동은 낮 시간 때보다는 대부분 야간 시간 때에 이루어지는 것으로 판단된다. 반면 도마뱀은 초지에서 관찰되기보다는 돌담 밑이나 그 주변에서 관찰되며 주간뿐만 아니라 야간에도 활동을 한다. 따라서 쇠살모사의 매복 장소와 먹이 활동 시간은 줄장지뱀보다는 도마뱀의 활동 장소와 시간과 일치하기 때문에 도마뱀을 포식하기에 유리한 조건을 가지게 된다.

가파도의 쇠살모사는 줄장지뱀을 충분히 사냥해서 먹을 수 있음에도 불구하고



이를 먹이원으로 선호하지 않기 때문에 위 내용물에서 확인이 안 될 수도 있다. 이를 확인하기 위해 가파도에서 쇠살모사를 포획하여 실험실에 옮겨 수조에 넣은 후 줄장지뱀을 공급하였더니 이를 잡아먹는 것을 확인할 수 있었다. 이러한 결과는 줄장지뱀도 쇠살모사의 먹이로 충분히 가능하다는 것을 보여주지만 이들 두 종간에는 서로 마주칠 수 있는 기회가 아주 낮기 때문에 쇠살모사의 위 내용물에서 줄장지뱀이 검출되지 않은 것으로 볼 수 있다.

결국 가파도에서 쇠살모사가 이용할 수 있는 먹이의 다양성에 비해 주로 지네와 도마뱀만을 선택적으로 포식하는 것은 다른 먹이의 밀도가 낮거나 먹이와의 활동 장소 및 활동 시간의 불일치 등에 의해 나타나는 것으로 판단된다.

일반적으로 뱀은 머리가 클수록 큰 먹이를 먹는데 유리하다. 제주도 쇠살모사 개체군에서 머리 크기와 먹이의 크기의 경향성을 알아보기 위해 머리의 길이와 먹이의 직경을 측정된 결과 머리의 크기가 클수록 큰 먹이를 먹는 것으로 나타났다( $n = 11$ ,  $r = 0.682$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 17). 먹이 직경의 측정은 소화가 이루어지지 않고 거의 온전한 상태의 것만을 이용하였기 때문에 표본수의 제한으로 암컷과 수컷 간에는 먹이의 크기의 차이를 직접 비교하는 데에는 어려움이 있지만 확인된 먹이 중에 가장 큰 먹이는 수컷이 포식한 것으로 나타났다(Fig. 17). 제주도 개체군에서 수컷이 암컷보다 머리의 크기가 크며(Table 3) 이러한 결과는 먹이를 선택하는 데도 영향을 미칠 것으로 생각된다. 그러나 가파도 개체군에서 쇠살모사의 머리의 크기는 암컷과 수컷 간에 차이가 없으며(Table 3), 먹이도 지네와 도마뱀 두 종류만을 주로 먹기 때문에 머리의 크기에 따른 먹이의 크기 간에는 상관관계가 성립하지 않았다( $n = 14$ ,  $r = 0.376$ ,  $P > 0.1$ ).

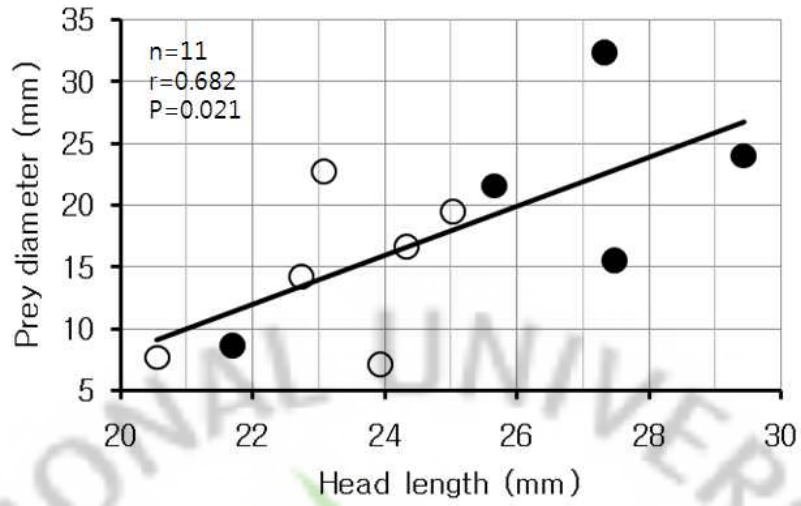


Fig. 17. Correlation between the head length of *G. ussuriensis* and its preys diameter in Jeju island. Solid circles are males and open circles represent females.



#### IV. 요약

제주산 쇠살모사의 먹이를 조사한 결과 제주도 개체군에서 확인된 먹이는 지네(Centipede), 제주도롱뇽 *Hynobius quepaertensis*, 청개구리 *Hyla japonica*, 맹꽁이 *Kaloula borealis*, 북방산개구리 *Rana dybowskii*, 참개구리 *Rana nigromaculata*, 도마뱀 *Scincella vandenburghi*, 대륙유혈목이 *Amphiesma vibakari*, 작은땃쥐 *Crosidure shantungensis*, 한라산뒤쥐 *Sorex caecutiens hallamontanus*, 제등줄쥐 *Apodemus chejuensis* 등으로 양서류, 파충류 및 포유류 등 소형 척추동물을 주로 포식하는 것으로 나타났다. 이 중 양서류를 포식한 경우가 55.2%로 가장 높은 빈도를 보였으며, 포유류 20.7%, 지네 13.8%, 파충류 10.3% 순이었다. 제주도와는 달리 가파도 개체군에서는 지네와 도마뱀만을 주로 먹는 것으로 나타났다. 지네나 도마뱀은 작은 크기로 인해 1회 포식을 얻을 수 있는 에너지의 질이 떨어지기 때문에 제주도 개체군에 비해 성장이나 생식에 불리하게 작용할 것으로 보인다. 섬에 서식하는 동물 종들은 특별한 바우플랜(bauplan or body plan)과 생태적 전략을 위해 최적 크기로 수렴하는 경향이 있는데, 먹이의 이용성이 가장 큰 요인 중에 하나다. 두 지역 개체군에서 먹이의 이용성의 차이는 바로 크기의 차이에 크게 영향을 미친 것으로 판단된다. 가파도 개체군이 이용할 수 있는 먹이원의 종류는 비교적 다양함에도 불구하고 도마뱀과 지네만을 주로 포식하는 것은 다른 먹이원의 밀도가 낮아 이를 찾기 위한 노력에 소비되는 에너지의 양을 최소화하기 위해 질은 낮지만 쉽게 구할 수 있는 먹이를 선택하는 것으로 보인다. 줄장지뱀인 경우 가파도 어디에서나 쉽게 만날 수 있으며 쇠살모사의 먹이원으로도 충분히 이용할 수 있지만 쇠살모사의 위 내용물에서는 전혀 확인되지 않았다. 이는 가파도의 쇠살모사의 매복 장소와 줄장지뱀의 활동 장소의 차이 및 쇠살모사의 주요 먹이활동 시간과 줄장지뱀의 활동 시간이 불일치하기 때문인 것으로 보인다. 뱀은 머리의 크기가 클수록 큰 먹이를 선택하는 경향이 있는데 제주도 개체군에서도 쇠살모사의 머리의 크기와 먹이의 직경 사이에 정의 상관관계를 나타냈다( $n = 11, r = 0.682, P < 0.05$ ). 표본 수의

제한으로 암컷과 수컷 간의 먹이 크기의 차이를 직접 비교하는 데는 어려움이 있지만 제주도 개체군의 위 내용물을 통해 확인한 결과 가장 큰 먹이는 수컷이 포식한 것으로 나타났다. 제주도 개체군인 경우 수컷이 암컷보다 머리가 크며, 이러한 결과는 먹이의 선택에도 어느 정도 영향을 미칠 것으로 생각된다. 반면 지네와 도마뱀만을 주로 포식하는 가파도 개체군에서는 머리의 크기와 먹이의 크기 간에는 유의한 차이를 보이지 않았다( $n = 14, r = 0.376, P > 0.05$ ).



## 제 4 장 가파도 쇠살모사의 이동과 행동권

### I. 서론

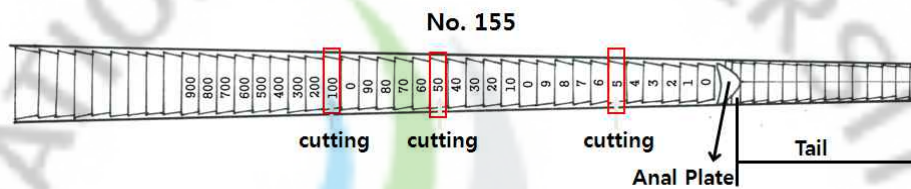
한 곳에서 다른 곳으로의 이동은 먹이와 물을 포함하는 자원의 획득, 짝짓기, 일광욕 혹은 동면지, 둥지 및 은신처와 생존이나 생식을 위해 요구되는 그 밖의 일들과 관련되어 있다. 이동은 에너지 소비와 불리한 환경상태나 포식자에게 노출될 수 있는 비용을 수반할 수 있어 대부분의 동물들은 절대적으로 필요할 때에만 이동을 하지만, 종에 따라 얼마나 자주 그리고 얼마나 멀리 이동하는지는 상당한 차이가 있다(Pough *et al.*, 2004).

뱀에서 이동의 패턴은 (1)구획을 정하기 어렵게 무작위로 돌아다니기 때문에 예측이 어렵거나 (2)활동이 집중되거나 그렇지 않을 수도 있는 좁은 지역에 제한되어 있는 정주성이 강한 두 가지 형태로 나타난다(Seigel *et al.*, 2001). 최근에는 무선추적을 통해 뱀들의 이동거리와 행동권이 밝혀지고 있으며, 종별, 시간대별, 성별, 계절적인 요인 등이 이에 영향을 미친다(Shine and Lambeck, 1985; Shine, 1987; Fitzgerald *et al.*, 2002; Brito, 2003; Shine *et al.*, 2003; Whitaker and Shine, 2003; Puente-Rolón and Bird-Picó, 2004; Diffendorfer *et al.*, 2005). 특히 쇠살모사와 같은 *Gloydius* 속에 속하며, 중국 북동부에 위치한 작은 섬에 서식하는 *Gloydius shedaensis*와 같이 정주성이 아주 강한 종이 있는 반면(Shine *et al.*, 2003), 미국에 서식하는 방울뱀의 일종인 *Crotalus adamanteus*와 같이 비교적 먼 거리를 이동하는 뱀들도 존재한다(Waldron *et al.*, 2006).

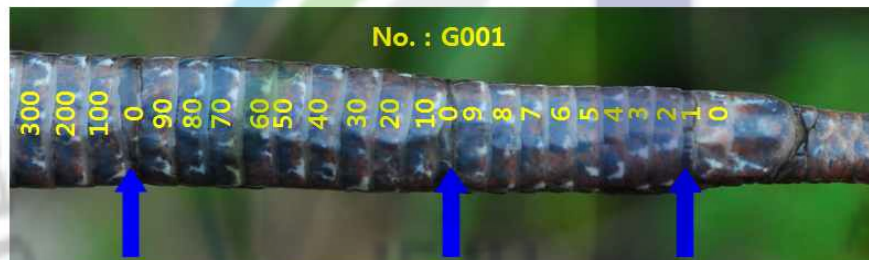
본 연구에서는 포획-재포획 방법에 의해 제주도의 작은 부속섬인 가파도에 서식하는 쇠살모사의 이동거리와 행동권을 조사하고 이에 영향을 미치는 요인을 알아보기 위해 실시하였다.

## II. 재료 및 방법

가과도에서 쇠살모사의 이동과 행동권 및 성장률을 알아보기 위해 표식-재포획(mark-recapture) 법을 이용하였다. 개체의 표식은 복부비늘을 절단(Ventral clipping)하는 방법과 피하에 PIT tag (Passive Integrated Transponder tag; ID 162A, TROVAN)를 삽입하는 방법을 병행하였다(Fig. 18).



(a)



(b)



(c)

Fig. 18. Individual marking methods of *G. ussuriensis*. Ventral clipping method (a) and its actual example (b) and PIT tag inserting method into hypodermic injection (c).

복부비늘 절단을 통한 개체 표식은 1의 자리(0-9), 10의 자리(0-90) 및 100의 자리(0-900)에 해당되는 비늘을 각각 1개씩 절단하여 표식하였다. 1의 자리는 항문 비늘(anal plate)과 바로 인접해 있는 복부비늘을 0으로 하고 머리 쪽으로 가면서 복부비늘 1개씩 1-9까지의 번호를 부여했으며, 10의 자리는 1의 자리 9번 복부비늘 바로 다음을 0으로 하고 머리 쪽으로 가면서 각 비늘을 10단위로 하여 90번까지 번호를 부여하였고, 90번 복부비늘 바로 다음을 다시 0으로 하고 머리 쪽으로 가면서 복부비늘 1개씩 100단위로 하여 100번에서 900번까지 번호를 부여하였다. Fig. 18a는 개체 번호가 155번인 경우 배비늘 절단 위치를 나타낸 것이고, Fig. 18b는 개체 번호 G001번이 재포획 되었을 때의 모습이다. Fig. 18c는 PIT tag를 피하에 삽입하는 방법이다.

포획 위치는 GPS (eTrex Vista® C, Garmin)를 이용하여 확인하였으며, 이동 거리와 행동권의 크기는 MapSource 프로그램(ver. 6.8, Garmin)을 이용하여 계산하였다. 행동권의 크기 결정은 3회 이상 포획된 개체를 대상으로 MCP (Minimum Convex Polygon)법을 이용하였다.

행동권의 크기와 이에 미치는 요인과의 상관관계의 분석을 위해서 통계프로그램인 SPSS (ver. 12.0)를 이용하여 Pearson 상관관계를 구하였다.

### III. 결과 및 고찰

2006년 6월부터 2009년 6월까지 제주도 남서쪽에 위치한 작은 부속섬인 가파도에서 총 131개체의 쇠살모에 대한 개체 표식을 실시하였다. 연도별 표식 개체 수는 2006년 13개체, 2007년 42개체, 2008년 61개체, 2009년 15개체로 2008년에 가장 많은 개체들을 표식하였다(Table 10).

개체 표식한 131개체 중 성별 표시가 누락된 2개체를 제외한 129개체 중에 암컷과 수컷은 각각 56개체와 73개체로 수컷이 차지하는 비율이 높았으나(수컷 :

암컷 = 1.30 : 1, n = 129), 통계적으로 유의한 차이는 없었다( $\chi^2$ -test,  $\chi^2 = 2.240$ ,  $P > 0.1$ ). 그러나 제주도 개체군에서 출산한 새끼의 성비(수컷 : 암컷 = 1.15 : 1)에 비해 수컷의 비율이 다소 높게 나타났다. 많은 뱀에서 출산 시 성비는 암컷과 수컷 간에 차이가 없지만(Wang *et al.*, 2003; Taylor and Denardo, 2005), 성체가 되었을 때 암컷인 경우 생식을 위해 많은 비용을 지불해야 하기 때문에(Shine, 1980), 사망률이 높아지게 된다. 대만에 서식하는 *Trimeresurus stejegeri stejegeri*인 경우가 좋은 예로 성체에서 수컷의 관찰빈도가 훨씬 높게 나타난다(Wang *et al.*, 2003). 이를 확인하기 위해서는 차후에 가파도 개체군에서 출산 시 성비에 대한 조사가 필요하다.

포획 개체들 중에 1회 이상 재포획된 개체는 22개체로 16.8%의 재포획률을 보였으며, 2회 이상 재포획된 개체들은 8개체로 6.1%의 재포획률을 나타내었다(Table 11). 이와 같은 재포획률은 일본의 류큐열도에 서식하는 바다뱀의 일종인 *Emydocephalus ijimae*의 50%에 가까운 재포획률(Masunaga and Ota, 2003)에 비해 아주 낮게 나타났다.

포획 및 재포획된 시점간의 기간은 1일-710일까지 다양했으나, 이동거리와 포획-재포획 사이의 기간과는 연관성이 나타나지 않았다( $n = 33$ ,  $r = 0.173$ ,  $P > 0.1$ ). G015인 경우 35일 동안 44m, 14일 동안 22m를 이동하였지만, G001, G009, G018, G023, G072, G091, G104 등은 300일이 넘는 기간 동안 위치 변화가 3-32m에 불과하였다. 그 이외의 다른 개체들도 포획-재포획 기간은 다양하지만 위치 변화의 차이는 거의 없었다(Table 11).

Table 10. Annual individual number of *G. ussuriensis* marked on Gapa-do

		Year			
		2006	2007	2008	2009
Marked number		13	42	61	15
Individual number	classification	G001-G013	G014-G055	G056-G116	G117-G131



Table 11. The movement distance of *G. ussuriensis* on Gapa-do

No.	Individual classification			Capture		SVL (mm)	Movement distance (m)	Remark
	Indi. No.	Tag cord	Sex	Times	Date			
1	G001	00066C6753	F	1st	3 June 2006		363	
				2nd	17 June 2007	379	364	13
				3rd	17 June 2008	366	367	9
2	G009	00066C24AE	M	1st	17 June 2006		330	
				2nd	17 June 2007	365	331	3
3	G015	000669831E (00066AC874)	M	1st	13 May 2007		361	
				2nd	17 June 2007	35	365	44
				3rd	26 October 2007	131	376	12
4	G018	00066C16C1	M	1st	13 May 2007		276	
				2nd	8 April 2008	331	284	3
				3rd	12 April 2008	4	284	12
5	G023	00066C3095	F	1st	23 May 2007		361	
				2nd	2 May 2009	710	374	22
6	G032	00066C7D59	M	1st	23 June 2007		377	
				2nd	8 April 2008	290	377	12
7	G047	968000004228453	M	1st	6 July 2007		343	
				2nd	4 April 2008	273	350	18
8	G056	968000004315834	M	1st	4 April 2008		350	
				2nd	15 April 2008	11	350	11
				3rd	31 May 2008	46	355	12
				4th	10 October 2008	132	358	3
				5th	19 April 2009	191	358	11
9	G065	968000004317555	F	1st	15 April 2008		327	
				2nd	26 May 2008	41	334	17
10	G067	968000004312736	M	1st	25 April 2008		365	
				2nd	16 May 2008	21	371	24
				3rd	10 June 2008	25	373	3
11	G071	968000004319549	F	1st	29 April 2008		390	
				2nd	31 May 2008	32	393	20
				3rd	27 June 2009	392	394	32
12	G072	968000004316800	F	1st	29 April 2008		356	
				2nd	18 May 2008	19	356	6
				3rd	31 May 2008	13	361	4
				4th	1 June 2008	1	361	3
13	G078	968000004318134	M	1st	6 May 2008		344	
				2nd	26 May 2008	20	344	7
14	G085	968000004308989	F	1st	16 May 2008		324	
				2nd	31 May 2008	15	329	5
				3rd	7 October 2008	129	332	6
15	G087	968000004221296	M	1st	16 May 2008		338	
				2nd	7 October 2008	144	350	4
16	G088	968000004225112	M	1st	18 May 2008		322	
				2nd	30 June 2008	43	340	11
17	G089	968000004222305	M	1st	18 May 2008		335	
				2nd	30 June 2008	43	346	18
18	G091	968000004218634	M	1st	22 May 2008		292	
				2nd	24 May 2009	367	305	30
19	G104	00066C53AB	F	1st	30 June 2008		349	
				2nd	9 May 2009	313	361	27
20	G105	00066C24C1	F	1st	30 June 2008		353	
				2nd	7 October 2008	99	356	18
21	G110	0006677783	M	1st	3 October 2008		349	
				2nd	27 June 2009	267	360	3
22	G128	968000004223661	M	1st	31 May 2009		362	
				2nd	14 June 2009	14	362	22

Table 12. Home range size of *G. ussuriensis* on Gapa-do

No.	Individual classification			SVL (mm)	Home range size (m <sup>2</sup> )	Remark
	Indi. No.	Tag cord	Sex			
1	G001	00066C6753	F	363	60	
2	G015	000669831E (00066AC874)	M	361	112	
3	G018	00066C16C1	M	276	12	
4	G056	968000004315834	M	350	95	
5	G067	968000004312736	M	365	44	
6	G071	968000004319549	F	390	167	
7	G072	968000004316800	F	356	12	
8	G085	968000004308989	F	324	8	

뱀에서 이동은 먹이와 물을 포함하는 자원의 획득, 짝짓기, 일광욕 혹은 동면 지, 둥지 및 은신처와 생존이나 생식을 위해 요구되는 그 밖의 일들과 관련되어 있으나(Pough *et al.*, 2004), 이동하는 과정에서 에너지의 손실이 발생할 수 있고 천적에게 노출되거나 다른 요인에 의한 사망률이 증가할 수 있다. 대개 연령에 따른 이동 거리의 차이로 인하여 사망률의 차이가 생길 수 있는데, 어린 뱀들은 부화 이후에 분산하는 과정에서 일차적으로 죽으며, 한 곳에 정주하는 아성체들은 일반적으로 낮은 사망률을 경험할 수 있다. 또한 성체 수컷은 짝짓기 계절 동안 짝짓기 상대를 찾기 위해 먼 거리를 이동하기 때문에 죽을 수 있으며, 난생인 성체 암컷은 알을 낳기 위해 이동하는 동안에 죽을 수 있다. 또한 정주성이며 매복을 통해 먹이를 사냥하는 종은 먼 거리를 이동하면서 먹이 활동을 하는 종에 비해 사망률이 낮다(Bonnet *et al.* 1999).

표식-재포획 결과에서 나타났듯이 가파도의 쇠살모사는 아주 극단적으로 한 곳에 머무르는 경향이 크며 멀리까지 이동하는 경우는 거의 없다. 이는 이동 과정에 발생하는 사망률을 줄일 수 있는 이점으로 작용할 수 있을 뿐만 아니라 먹이 자원의 이용성이 떨어지는 지역에서 이동에 사용되는 에너지의 양을 최소화할 수 있는 이점으로 작용할 수 있다.

MCP (Minimum Convex Polygon)법을 이용하여 3회 이상 포획된 8개체의 행

동권을 측정된 결과 가파도의 쇠살모사의 행동권은 8-167m<sup>2</sup> (64.0m<sup>2</sup> ± 57.0m<sup>2</sup>)로 행동반경이 아주 제한적인 것으로 나타났다(Table 12). 뱀에서 행동권 크기는 매우 다양하며(Pough *et al.*, 2004), 뱀의 행동권은 신호 발신기(transmitter)를 부착하여 무선 추적하는 방법을 많이 사용하고 있으며, 그 결과 몸의 크기, 계절적 요인, 성별, 생식, 생태적 특징 등에 의해 영향을 받는다는 것이 밝혀지고 있다(Shine, 1979; Shine and Lambeck, 1985; Fitzgerald *et al.*, 2002; Brito, 2003; Shine *et al.*, 2003; Whitaker and Shine, 2003; Puente-Rolón and Bird-Picó, 2004; Waldron *et al.*, 2006).

중국 북동부의 작은 섬(면적 0.73km<sup>2</sup>)에 서식하는 *G. shedaensis*처럼 정주성이 강하여 하루 동안의 위치 변화가 < 2m이고, 행동권은 암컷 평균 2429m<sup>2</sup>, 수컷 평균 2851m<sup>2</sup> (< 0.3ha)에 불과한 뱀이 있는가 하면(Shine *et al.*, 2003), 오스트레일리아 동부 해안을 따라 형성된 숲에 서식하는 코브라과(Elapidae)의 일종인 *Hoplocephalus stephensii*의 수컷과 같이 평균 20.2ha의 넓은 면적에 걸쳐 행동하는 뱀들도 있으며(Fitzgerald *et al.*, 2002), 미국의 South Carolina 남동부의 동소 지역에 서식하는 방울뱀의 일종인 *Crotalus adamanteus* (Eastern diamondback rattlesnake)와 *C. horridus* (canebrake rattlesnakes)의 수컷은 각각 84.82ha (16.91-310.48ha)와 48.38ha (8.6-107.5ha)의 아주 큰 행동권을 갖는다(Waldron *et al.*, 2006). 가파도에 서식하는 쇠살모사는 아주 강력하게 정주성을 나타내는 *G. shedaensis* 보다도 훨씬 행동권 크기가 작아 거의 한 곳에만 정착하는 것 같이 보인다. *G. shedaensis*가 서식하는 곳은 고립된 작은 섬이지만, 섬 자체가 참새목 조류의 이동경로 상에 위치하고 있어 봄과 가을철에 많은 조류들이 이곳을 거쳐 간다. *G. shedaensis*는 나무 위나 땅에서 매복을 하면서 이러한 이동성 조류들을 사냥하기 때문에(Shine *et al.*, 2002a, 2002b, 2002c), 먹이를 찾기 위해 멀리까지 이동하지 않는다. 가파도의 쇠살모사 역시 Fig. 19와 같이 돌담이나 그 인근에 매복해 있는 경우를 많이 볼 수 있다. 이렇게 돌담 부근을 매복지로 선택하는 것은 천적의 출현 등으로 위험이 닥쳤을 때 곧바로 몸을 숨길 수 있는 곳이기 때문이다. 가파도에는 나무가 거의 없기 때문에 개방되어 있는 초지에 나와 있는 경우에는 황조롱이 *Falco tinnunculus*와 같은 맹금류의 공격을 쉽게 받을 수 있다. 따라서 가파도의 쇠살모사는 위험이 닥쳤을 때 바로

대처할 수 있게 돌담 부근을 선호하는 것으로 생각되며, 이러한 은신처의 제한 요인은 이동거리와 행동권을 극단적으로 짧게 하는 하나의 요인인 것으로 판단된다.

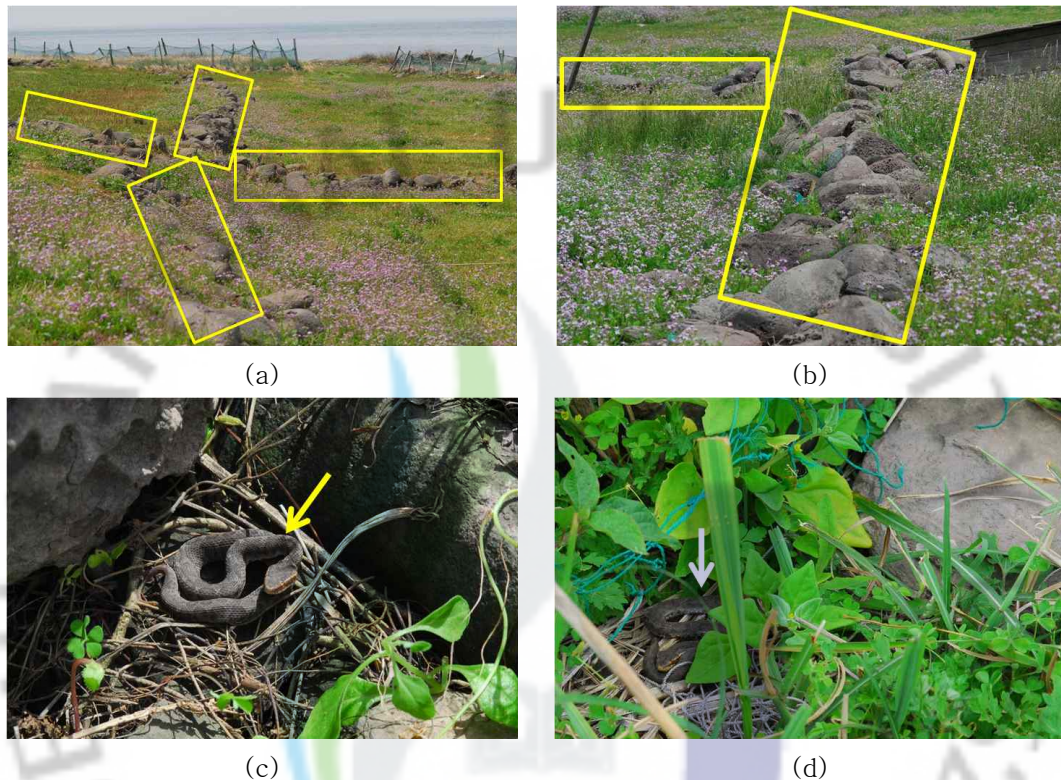


Fig. 19. The habitat scene of *G. ussuriensis* on Gapa-do. It is consisted of several compartments by a stone wall line (a and b). *G. ussuriensis* prefer beneath a stone wall (c) or it's right neighborhood (d) to grassland center for Ambush site.

뱀의 행동권은 성별에 따라서도 다양하게 나타난다. 중국 북동부의 작은 섬에 서식하는 정주성이 강한 *G. shedaoensis*는 암·수간의 행동권 차이가 거의 없는 데 반해(Shine *et al.*, 2003), 푸에르토리코(Puerto Rico)에 서식하는 보아뱀과(Boidae)의 일종인 *Epicrates inornatus*는 통계적으로는 유의한 차이는 없지만 행동권의 평균 크기는 암컷 평균 0.79ha (7,890m<sup>2</sup>), 수컷 평균 0.50ha (5,000m<sup>2</sup>)로 암컷이 수컷보다 크다는 연구 결과가 있다(Puente-Rolón and Bird-Picó, 2004). 오스트레일리아에 서식하는 코브라과(Elapidae)의 두 종인 *Pseudonaja textilis*와

*Hoplocephalus stephensii*처럼 암·수간의 행동권은 매우 큰 차이를 보이는 경우도 있다. 오스트레일리아의 남동쪽의 농업지역에 서식하는 종인 *Pseudonaja textilis*의 행동권은 수컷 11.79ha, 암컷 1.46ha로 암컷보다 수컷이 8배 이상 넓게 나타난다(Whitaker and Shine, 2003). 또한 오스트레일리아 동부해안 숲에 서식하는 *Hoplocephalus stephensii*인 경우는 수컷 평균 20.2ha, 암컷 평균 5.4ha로 4배에 가까운 차이를 보였다(Fitzgerald *et al.*, 2002). 그리고 방울뱀의 일종인 *C. adamanteus*인 경우 수컷 평균 84.82h, 임신하지 않은 암컷 평균 28.63ha로 약 3배의 행동권 크기 차이를 보이는 것으로 알려져 있다(Waldron *et al.*, 2006). 이와 같이 암·수간 행동권의 차이를 보이는 경우는 행동권의 크기가 큰 종에서 그 경향성이 잘 나타나는 것으로 보인다. 가파도의 쇠살모사의 행동권은 표본 수가 적어 통계적으로 유의성 검정을 하기에 무리가 있지만, 암컷 평균 62.0m<sup>2</sup> (n = 4), 수컷 평균 66.0m<sup>2</sup> (n = 4)로 거의 차이를 보이지 않았다(Table 12, Fig. 20). Table 12에서 보듯이 가파도의 쇠살모사는 멀리 이동하지 않고 한 곳에 머무르는 경향이 강하기 때문에 표본의 수가 충분히 확보되어 통계적인 검정이 가능할 수 있게 되더라도, 넓은 면적의 행동권을 갖는 뱀들과 달리 정주성이 강한 *G. shedaoensis*처럼 암·수간의 행동권 차이는 나타나지 않을 것으로 판단된다.

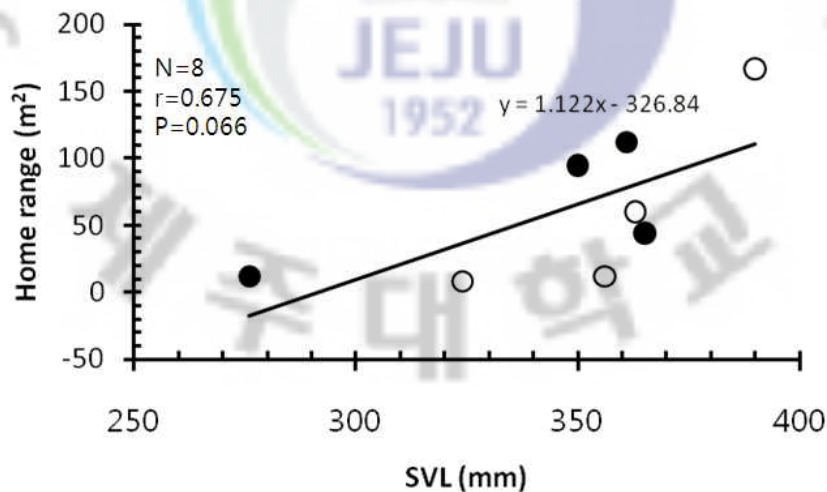


Fig. 20. The home range size of *G. ussuriensis* on Gapa-do. Solid circles are males and open circles represent female.

뱀의 행동권 크기는 몸의 크기가 클수록 커지는 경향이 있는데(Whitaker and Shine, 2003), 가파도의 쇠살모사인 경우도 몸길기와 행동권의 크기 간에 강한 상관관계( $r = 0.675$ )가 있었다(Fig. 20). 그러나 상관관계가 비교적 높음에도 불구하고 표본의 크기가 작아 상관관계에 대해 통계적으로 유의하지는 않았다( $P > 0.05$ ,  $n = 8$ ).

뱀의 행동권은 계절적인 요인이나 생태적 특징 및 암컷인 경우 임신의 여부 등에 따라서도 달라진다. 즉, 유럽산 살모사의 일종인 *Vipera latastei*의 수컷은 9월에 행동권의 크기가 증가되는 경향이 있으며(Brito, 2003), 중국 북동부의 작은 섬에 서식하며 매복을 통해 먹이를 사냥하는 살모사과(Viperidae)의 일종인 *G. shedaoensis*은 행동권의 크기가 매우 작다(Shine *et al.*, 2003). 또한 암컷 뱀은 임신 여부에 의해서도 행동권의 크기가 달라지는데 임신한 개체인 경우 임신하지 않은 개체보다 행동권의 크기가 작아지는 경향이 있다(Whitaker and Shine, 2003; Waldron *et al.*, 2006). 그러나 본 연구에서는 표본의 크기가 작아 이들 요인에 대한 차이는 분석할 수 없었다.

#### IV. 요약

2006년 6월부터 2009년 6월까지 총 131개체의 쇠살모사에 대해 개체 표식을 실시하였다. 성별 표시가 누락된 3개체를 제외한 129개체 중에 수컷과 암컷은 각각 73개체와 56개체로 수컷 : 암컷은 1.30 : 1로 나타났으나, 통계적으로 유의한 차이는 없었다( $\chi^2$ -test,  $\chi^2 = 2.240$ ,  $P > 0.1$ ). 표식 개체들 중에 1회 이상 재포획된 개체는 22개체로 16.8%, 2회 이상 재포획된 개체들은 8개체로 6.1%로 대체로 낮은 재포획률을 보였다. 포획 및 재포획된 시점간의 기간은 1일-710일까지 다양했으나, 다양한 포획-재포획 사이의 기간에도 불구하고 위치 변화에는 큰 차이가 없었기 때문에 이동거리와 포획-재포획 사이의 기간과는 연관성이 나타나지 않았다( $n = 33$ ,  $r = 0.137$ ,  $P > 0.1$ ). 뱀에서 이동은 먹이와 물을 포함하는 자원의 획득, 짝짓기, 일광욕 혹은 동면, 둥지 및 은신처와 생식을 위해 요구되는 그 밖의 일들과 관련되어 있으나, 이동과정에는 에너지의 소비 증가와 천적에게 노출이 증가 등 사망률을 증가 시키는 원인이 되기도 한다. 가파도의 쇠살모사인 경우 아주 극단적으로 한 곳에 머무르는 경향이 큰 데, 이는 이동 과정에서 발생하는 사망률을 줄일 수 있는 이점으로 작용할 수 있을 뿐만 아니라 먹이 자원의 이용성이 떨어지는 지역에서 이동에 사용되는 에너지의 양을 최소화 할 수 있는 이점으로 작용할 수 있다. MCP법을 이용하여 3회 이상 포획된 8개체의 행동권을 측정된 결과 8-167m<sup>2</sup> (64.0m<sup>2</sup> ± 57.0m<sup>2</sup>)로 아주 극단적으로 정주성이 강한 특성을 보이는 것으로 확인되었다. 이러한 강한 정주성은 사냥을 위한 매복 장소나 천적 등에 의한 위협으로부터 바로 대처할 수 있게 돌담 부근을 선호하기 때문에 나타나는 것으로 생각된다. 뱀에서 정주성이 강한 경우 암컷과 수컷 간의 행동권의 차이는 거의 없으며, 가파도의 쇠살모사인 경우 표본의 크기가 작아 유의성 검정을 하기에는 무리가 있지만 암컷 평균 62.0m<sup>2</sup> ( $n = 4$ ), 수컷 평균 66.0m<sup>2</sup> ( $n = 4$ )로 거의 차이를 보이지 않았다. 뱀의 행동권은 크기가 클수록 커지는 경향이 있는데, 가파도 개체군인 경우 표본의 크기가 작아 통계적인 유의성은 나타나지 않지만 강한 상관관계( $r = 0.675$ )를 보였다( $P > 0.05$ ,  $n = 8$ ).

## 제 5 장 가파도 쇠살모사의 성장률

### I. 서론

뱀의 성장률은 먹이와 같은 자원의 이용과 유전적 차이 등에 의해 영향을 받으며(Bronikowski, A. M., 2000; Madsen and Shine, 2000; Taylor and Denardo, 2005), 성별과 크기에 따라서도 차이가 나타난다(Masunaga and Ota, 2003; Hill and Beaupre, 2008). 일반적으로 뱀은 어린 개체가 성장함에 따라 성장률이 낮아 지지만, 갓 태어난 후 몇 달 보다 그 이후에는 빠르게 성장하는 특정한 시기가 있다(Fitch, 1960). 또한 성장률은 갓 태어난 유체의 크기가 큰 종일수록, 성체가 되었을 때 몸집이 큰 종일수록 높으며, 지리적, 분류학적 차이 및 성적으로 성숙하는 나이에 의해서도 영향을 받는다(Seigel *et al.*, 2001).

많은 뱀에서 수컷이 암컷보다 이른 시기에 성적으로 성숙하며 그때의 몸길이는 암컷보다 작다. 암컷은 대체로 출생 시 몸길이의 2-3배 정도 자란 시점에서 성적으로 성숙하고, 대부분의 뱀들은 최대 몸길이의 60-75%에서 성적으로 성숙한다(Seigel *et al.*, 2001). 성적으로 성숙한 개체는 성장보다는 배우자를 찾기 위해 이동하는데 에너지를 소비하는 양이 많아지거나 저장된 에너지를 난황 형성 등에 이용하기 때문에 성장 속도가 늦어진다.

자연 상태에서 뱀의 성장률 연구에는 배비늘 절단법(ventral clipping)이나 PIT tag를 이용한 표식-재포획 방법을 주로 이용하고 있다. 이런 방법을 이용하여 성장률을 조사하기 위해서는 재포획률이 높아야 효과적일 수 있다. 재포획률은 가능한 조사 횟수와 표식 개체수를 늘림으로써 높일 수 있으며, 또한 면적이 넓은 곳보다는 제한된 경계 내에서 조사가 이루어질 때 보다 효과적으로 재포획률을 높일 수 있다.

본 연구는 조사 범위를 한정시키기 위해서 제주도의 작은 부속섬인 가파도에



서 표식-재포획 방법을 이용하여 쇠살모사의 성장률을 조사하였다.

## II. 재료 및 방법

가과도에서 쇠살모사의 성장률을 알아보기 위해 표식-재포획(mark-recapture) 방법을 이용하였다. 개체의 표식은 이동거리와 행동권을 조사하는 방법과 동일하게 피하에 PIT tag (Passive Integrated Transponder tag; ID 162A, TROVAN)를 삽입하는 방법과 복부비늘을 절단하는 방법(Ventral clipping)을 병행하여 사용하였다(Fig. 18).

성장률은 포획 및 재포획 시점 사이에 몸길이 변화를 경과된 일수로 나누어 일일 성장률을 구하였으며, 이를 이용하여 개체간 몸길이에 따른 성장률의 차이를 비교하였다. 뱀의 성장률은 여러 요인에 의해 영향을 받을 수 있는데 특히 동면 기간 동안은 먹이활동을 하지 않기 때문에 포획과 재포획 시점 사이에 동면 기간이 포함되는 경우와 그렇지 않은 경우에 성장률에 있어서 큰 차이를 보이게 된다. 따라서 이러한 오차를 줄이기 위해 몸길이에 따른 성장률의 차이를 비교할 때는 포획과 재포획 사이에 동면 기간이 포함되고 그 기간이 270일 이상 경과된 개체들만을 대상으로 비교하였다. 또한 몸길이의 기준은 두 포획 시점 중에 첫 포획 시점에서의 몸길이를 기준으로 하였다.

또한 월별 몸의 상태(Body condition) 변화를 조사하였다. 몸 상태의 변화는 계절에 따른 각 개체의 체중의 변화로 몸길이가 길수록 체중이 많이 나가기 때문에 이를 보정하기 위해 각 개체의 체중과 몸길이에 대한 자연로그(LN) 값을 구한 후 체중을 몸길이로 나눈 값의 월별 변화에 대한 일차 회귀식을 구한 후 그에 대한 잔차(residual score) 값을 몸의 상태로 하였다.

### Ⅲ. 결과 및 고찰

2006년 6월부터 2009년 6월까지 가과도에서 개체 표식한 쇠살모사 중 1회 이상 재포획된 개체는 22개체로 성장률에 대한 결과는 Table 13과 같다. 가과도의 쇠살모사는 짧은 기간에 상대적으로 높은 성장률을 보이는 개체들이 일부 있었으나, 재포획된 개체들의 대부분은 1년 동안 거의 자라지 않거나 많이 자라도 10 mm 전후로 성장률 자체가 매우 낮은 것으로 나타났다.

Table 13에서 포획 및 재포획 기간 내 성장이 일어난 개체들만을 보면, 일일 성장률은 포획 및 재포획 간의 기간이 짧을수록 증가하는 경향을 보였다( $r = -0.648$ ,  $P < 0.01$ ,  $n = 24$ ). 이러한 결과는 포획 및 재포획 시점 간의 기간이 길 경우 동면과 같이 먹이 활동을 하지 않는 기간이 포함되게 되고 이러한 기간에는 성장이 일어나지 않기 때문이다.

그러나 Fig. 21에서 주목할 점은 2008년 4월부터 6월까지 포획 및 재포획된 개체들의 성장률로 점선의 사각형으로 표시되어 있는 부분이다. 몸길이에 따라 성장률의 차이는 있지만 이 기간에 직선의 기울기가 크게 나타나고 있는 것을 볼 수 있다. 이것은 가과도의 쇠살모사가 4-6월에 상대적으로 빠르게 성장하고 있음을 보여주고 있다. 뱀의 성장률은 먹이의 이용성이 클수록 빠르기 때문에(Taylor and Denardo, 2005), 성장이 빨리 일어나는 4-6월에는 먹이 활동이 다른 시즈에 비해 활발히 이루어지고 있는 것으로 추정된다.

계절에 따른 먹이활동의 차이가 생긴다면 이와 더불어 체중의 변화가 생길 것으로 예상된다. 즉, 먹이 활동이 활발히 일어나는 시기에는 체중이 증가할 것이고 먹이 활동이 거의 일어나지 않은 시기에는 체중이 감소할 것이다. 체중은 몸길이에 따라 차이를 보이기 때문에 이를 보정하기 위해서 단위 몸길이에 따른 체중을 구하여 이를 비교하였다. 단위 몸길이에 대한 체중을 쇠살모사의 몸의 상태로 하였으며, 몸의 상태는 계절에 따라 변화하는 양상을 보였다(Fig. 22). 그러나 계절에 따른 암컷과 수컷의 몸의 상태는 서로 다른 양상으로 나타났다. 전체 계절에 따른 몸의 상태는 암컷  $-0.34-0.30$  (Mean  $\pm$  SD =  $0.00 \pm 0.15$ )이었고, 수

컷  $-0.30-0.22$  (Mean  $\pm$  SD =  $0.00 \pm 0.10$ )로 암컷이 수컷보다 다양하게 나타났다. 4-6월인 경우 몸 상태는 암컷  $-0.34-0.30$  (Mean  $\pm$  SD =  $0.01 \pm 0.14$ ), 수컷  $-0.24-0.22$  (Mean  $\pm$  SD =  $0.01 \pm 0.10$ )로 수컷인 경우 그 폭이 더 좁았다. 암컷인 경우 4월에서 6월로 갈수록 몸의 상태가 좋은 개체와 나쁜 개체 간의 차이가 더욱 크게 벌어졌으며(Fig. 22a), 수컷은 4월에서 6월로 갈수록 몸의 상태가 한 쪽으로 집중되고 좋아지는 경향성을 보였다(Fig. 22b).

암컷인 경우 4-6월로 갈수록 개체들 간에 몸의 상태의 차이가 커지는 것은 생식에 참여하는 개체들과 그렇지 않은 개체들 간의 차이로 보인다. 생식에 참여하는 개체들은 비생식기에 있는 개체들에 비해 난포의 크기가 커지고 발생이 진행되는 동안 체중이 더 빨리 증가하기 때문이다. 반면, 수컷인 경우는 4월에서 6월로 갈수록 몸의 상태가 점점 좋아지는 양상을 보였는데( $r = 0.394$ ,  $P < 0.01$ ,  $n = 72$ ), 이는 4월부터 본격적인 먹이 활동을 시작하면서 동면 기간 동안 줄어든 체중이 회복되고, 이어진 먹이 활동으로 체중이 증가하는 것으로 생각된다.

가과도에서 포획된 쇠살모사의 개체들을 보면, 4-6월에 대부분 포획되었으며 7-9월 중에는 거의 포획되지 않았고, 가을철(주로 10월)에 일부 개체들이 포획되었다(Fig. 22b). 이러한 결과는 가과도의 쇠살모사는 겨울철 동면 기간과 본격적인 무더위가 시작되는 시기에는 활동을 거의 하지 않는 것으로 판단된다. 여름철 활동량의 감소는 먹이 활동의 감소로 이어지는 것 같다. 개체수는 적지만 1년 중 가장 무더운 7월부터 9월에 포획된 수컷들의 몸 상태가 점점 나빠지고 있으며, 이러한 패턴은 10월까지 이어지고 있다. 특히 수컷 뱀인 경우 짝짓기 계절에 암컷을 찾는데 많은 시간을 소비하기 때문에 먹이 활동이 감소하는 경향이 있다 (Seigel *et al.*, 2001). 쇠살모사는 가을에 짝짓기를 하기 때문에 이 기간 동안에 수컷은 암컷을 찾는데 시간을 많이 투자할 것으로 추정된다. 따라서 먹이 활동 시간이 줄어들고, 이는 가을철 수컷의 체중의 감소에 영향을 미치는 하나의 요인으로 작용하는 것 같다. 그러나 가을철에도 일부 개체들인 경우 평균 이상의 몸 상태를 유지하는 것으로 나타나, 개체에 따라서는 먹이 활동이 이루어지고 있음을 알 수 있었다.

가과도의 쇠살모사의 활동 시기는 주로 4-6월, 10-11월이지만, 11월인 경우 온도가 낮아지면서 동면에 들어갈 시기이므로 활동량은 10월에 비해 훨씬 감소할

것으로 보인다. 따라서 가파도의 쇠살모사의 본격적인 활동 시기는 주로 4-6월 및 10월로 4개월 정도로 추정할 수 있으며 이러한 활동기간의 제한은 이미 언급된 먹이 자원의 제한과 더불어 먹이활동을 할 수 있는 기간의 제한으로 나타나 전반적으로 성장률을 제한시키는 하나의 요인으로 작용하는 것 같다.

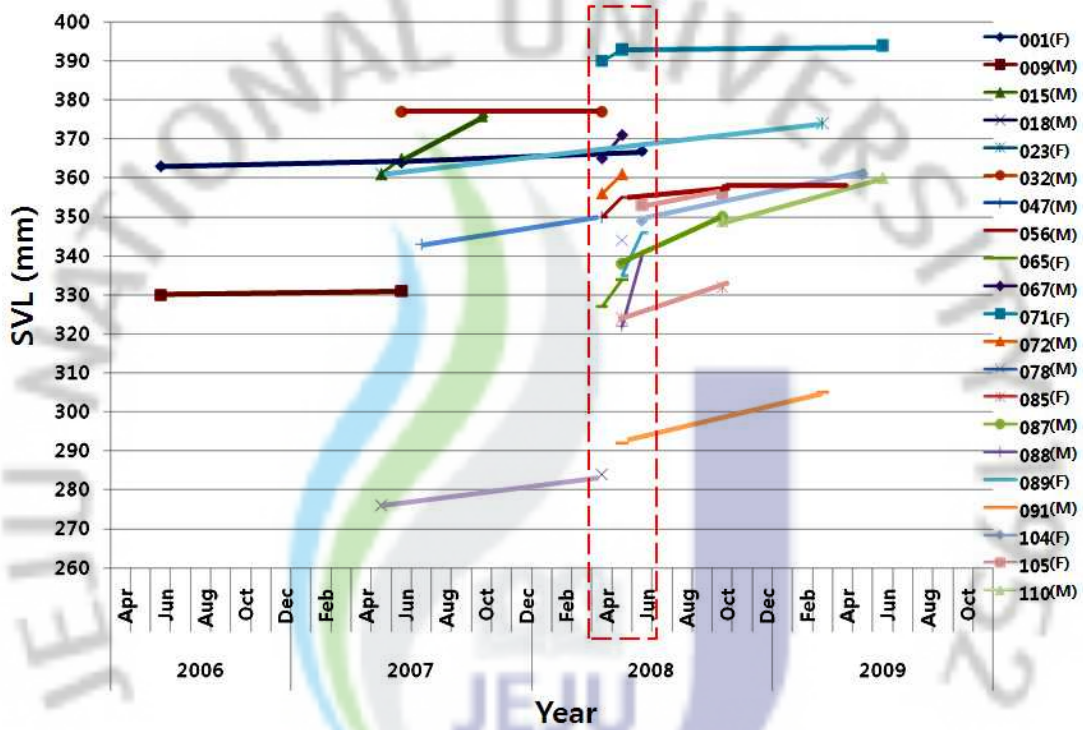
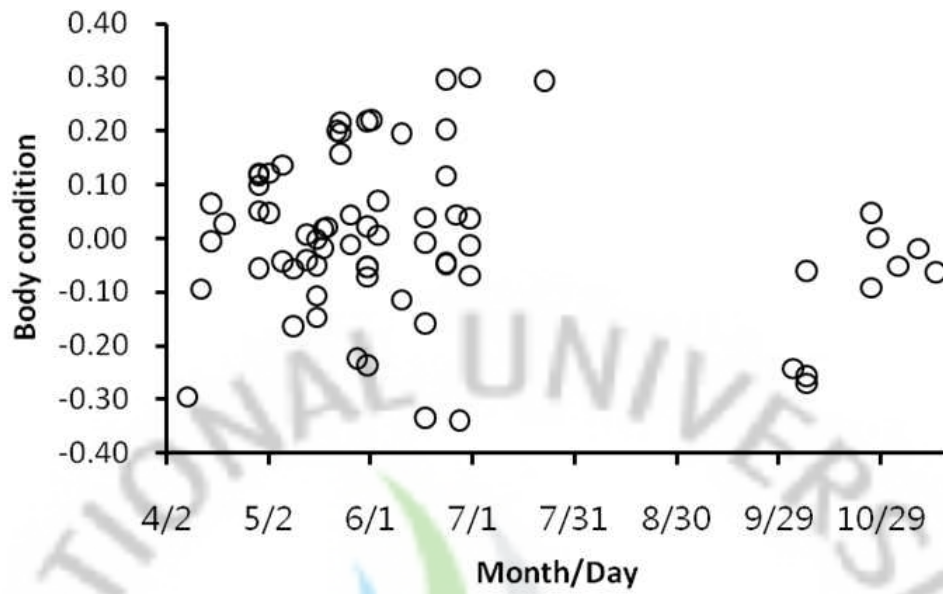


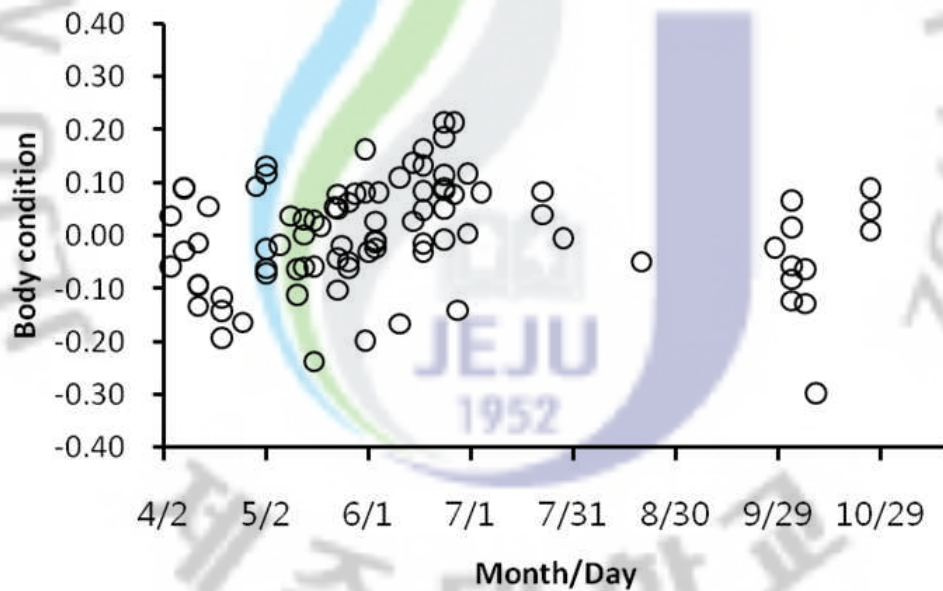
Fig. 21. Individual growth trajectories for SVL of *G. ussriensis* on Gapa-do.

Table 13. The growth rate of *G. ussuriensis* inhabiting Gapa-do

No.	Individual classification			Capture			SVL (mm)	Growth (mm)	Growth rate/day (mm)	Remark
	Indiv. No.	Tag cord	Sex	times	Date	Intervals (days)				
1	G001	00066C6753	F	1st	03-Jun-06		363			
				2nd	17-Jun-07	379	364	1	0.003	
				3rd	17-Jun-08	366	367	3	0.008	
2	G009	00066C24AE	M	1st	17-Jun-06		330			
				2nd	17-Jun-07	365	331	1	0.003	
3	G015	000669831E (00066AC874)	M	1st	13-May-07		361			
				2nd	17-Jun-07	35	365	4	0.114	
				3rd	26-Oct-07	131	376	11	0.084	
4	G018	00066C16C1	M	1st	13-May-07		276			
				2nd	08-Apr-08	331	284	8	0.024	
				3rd	12-Apr-08	4	284	0	0.000	
5	G023	00066C3095	F	1st	23-May-07		361			
				2nd	02-May-09	710	374	13	0.018	
6	G032	00066C7D59	M	1st	23-Jun-07		377			
				2nd	08-Apr-08	290	377	0	0.000	
7	G047	968000004228453	M	1st	06-Jul-07		343			
				2nd	04-Apr-08	273	350	7	0.026	
8	G056	968000004315834	M	1st	04-Apr-08		350			
				2nd	15-Apr-08	11	350	0	0.000	
				3rd	31-May-08	46	355	5	0.109	
				4th	10-Oct-08	132	358	3	0.023	
				5th	19-Apr-09	191	358	0	0.000	
9	G065	968000004317555	F	1st	15-Apr-08		327			
				2nd	26-May-08	41	334	7	0.171	
10	G067	968000004312736	M	1st	25-Apr-08		365			
				2nd	16-May-08	21	371	6	0.286	
11	G071	968000004319549	F	1st	29-Apr-08		390			
				2nd	31-May-08	32	393	3	0.094	
				3rd	27-Jun-09	392	394	1	0.003	
12	G072	968000004316800	F	1st	29-Apr-08		356			
				2nd	18-May-08	19	356	0	0.000	
				3rd	31-May-08	13	361	5	0.385	
				4th	01-Jun-08	1	361	0	0.000	
13	G078	968000004318134	M	1st	06-May-08		344			
				2nd	26-May-08	20	344	0	0.000	
14	G085	968000004308989	F	1st	16-May-08		324			
				2nd	31-May-08	15	329	5	0.333	
				3rd	07-Oct-08	129	332	3	0.023	
15	G087	968000004221296	M	1st	16-May-08		338			
				2nd	07-Oct-08	144	350	12	0.083	
16	G088	968000004225112	M	1st	18-May-08		322			
				2nd	30-Jun-08	43	340	18	0.419	
17	G089	968000004222305	M	1st	18-May-08		335			
				2nd	30-Jun-08	43	346	11	0.256	
18	G091	968000004218634	M	1st	22-May-08		292			
				2nd	24-May-09	367	305	13	0.035	
19	G104	00066C53AB	F	1st	30-Jun-08		349			
				2nd	09-May-09	313	361	12	0.038	
20	G105	00066C24C1	F	1st	30-Jun-08		353			
				2nd	07-Oct-08	99	356	3	0.030	
21	G110	0006677783	M	1st	03-Oct-08		349			
				2nd	27-Jun-09	267	360	11	0.041	
22	G128	968000004223661	M	1st	31-May-09		362			
				2nd	14-Jun-09	14	362	0	0.000	



(a)



(b)

Fig. 22. Monthly change of body condition of *G. ussuriensis* on Gapa-do. (a): Female, (b): Male. Each data point represents one individual.

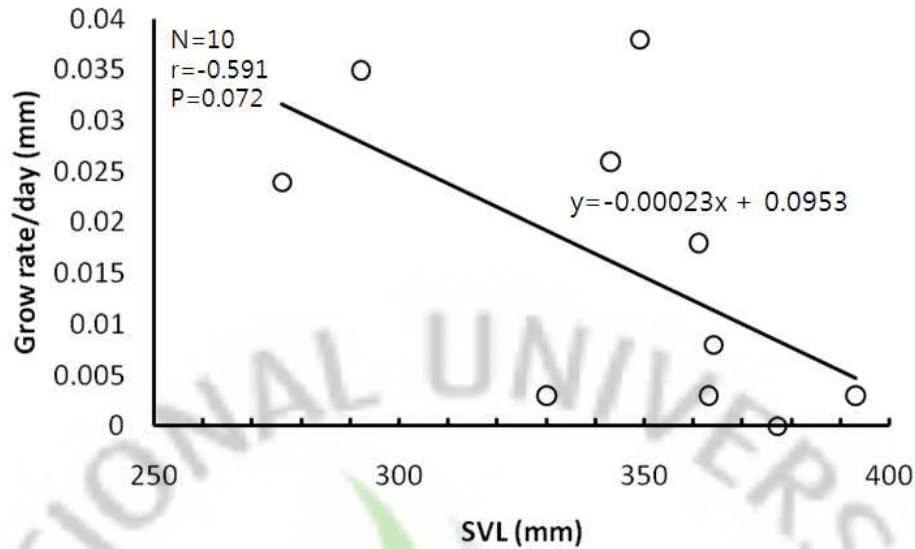


Fig. 23. Relationship between SVL and growth rate of *G. ussuriensis* calculated from two successive captures on Gapa-do.

뱀의 성장률은 연령에 의해서도 영향을 받는데 주로 생식 전 어린 개체일수록 성장률이 높고 생식 연령에 가까워질수록 성장률은 낮아진다(Fitch, 1960; Zug, 1993). 뱀의 연령은 몸길이를 통해 간접적으로 예측할 수 있으며, 몸길이가 길수록 연령이 많이 나간다. 일반적으로 연령이 높을수록(몸길이가 길수록) 성장률은 낮아지며, 이러한 경향은 Masunaga와 Ota(2003)에 의해 수행된 일본의 류우큐우 열도에 서식하는 바다뱀의 일종인 *Emydocephalus ijimae*의 표식-재포획법을 이용한 성장률에 대한 연구에서 잘 나타나고 있다.

가파도의 쇠살모사의 몸길이에 따른 성장률은 동면기간에 따른 영향을 제거하기 위해 포획 후 재포획 시점 사이에 동면 기간을 포함하며, 포획 후 재포획까지 270일 이상 경과한 개체들만을 대상으로 일일 성장률을 비교하였다. 그 결과 몸길이와 성장률과의 관계는 음의 상관관계를 보이는 경향성을 확인할 수 있었으나( $r = -0.591$ ,  $n = 10$ ), 표본수의 제한으로 인해 통계적인 유의성은 나타나지 않았다( $P > 0.05$ ; Fig. 23). 비록 통계적인 유의성은 나타나지 않았으나 유의 확률이 0.07로 0.05와 근접한 값을 보이고 있어 재포획률만 높일 수 있다면 통계적으로도 의미 있는 결과를 얻을 수 있을 것으로 판단된다.

#### IV. 요약

가과도의 쇠살모사는 짧은 기간에 상대적으로 높은 성장률을 보이는 개체들이 일부 있었으나, 재포획된 개체들의 대부분은 1년 동안 거의 자라지 않거나 많이 자라도 10mm 전후로 성장률 자체가 매우 낮은 것으로 나타났다. 특히 1년 중 4-6월 사이에 포획 및 재포획된 개체들의 성장률의 기울기가 급하게 나타나고 있어, 이 기간에 주로 성장하는 것으로 보인다. 뱀의 성장률은 먹이의 이용성과 큰 관련이 있는데 4-6월에 먹이활동이 다른 계절에 비해 활발히 일어나고 있음을 추측할 수 있다. 이를 간접적으로 확인하기 위해 몸 상태 변화를 측정하였다. 그 결과 암컷인 경우 4월에서 6월로 갈수록 몸의 상태가 좋은 개체와 나쁜 개체 간의 차이가 더욱 크게 벌어졌으며, 수컷은 4월에서 6월로 갈수록 기간 경과에 따른 몸의 상태가 한 쪽으로 집중되고 좋아지는 경향성을 보였다( $r = 0.394$ ,  $P < 0.01$ ,  $n = 72$ ). 이와 같은 현상은 암컷인 경우 번식 개체들과 비번식 개체들 간에 몸 상태가 크게 차이를 보이기 때문인 것으로 판단되며, 수컷인 경우 이 기간 동안 먹이 활동을 활발히 하여 몸의 상태가 점점 좋아지는 것으로 생각된다. 가과도에서 쇠살모사의 포획은 4-6월에 집중되고 있으며 7-9월에는 거의 포획되지 않았으며, 가을철에 일부 개체들이 포획되었다. 이러한 결과는 동면기간과 본격적인 무더위가 시작되는 시기에는 거의 활동을 하지 않기 때문인 것으로 판단된다. 즉 활동 시기가 주로 4-6월, 10-11월이지만 11월인 경우 온도가 낮아지면서 동면에 들어갈 시기로 본격적인 활동 시기는 주로 4-6월 및 10월로 4개월 정도로 추정할 수 있으며, 이러한 활동 기간의 제한은 먹이 자원의 제한과 더불어 먹이활동을 할 수 있는 기간의 제한으로 나타나 전반적으로 성장률을 제한시키는 하나의 요인으로 작용하는 것 같다. 뱀의 성장률은 연령이 증가할수록 낮아지는 경향이 있는데, 일반적으로 몸길이는 연령에 비례하기 때문에 몸길이에 따른 성장률을 조사한 결과 몸길이와 성장률은 음의 상관관계( $r = -0.591$ )를 보였으나 표본수가 적어 통계적으로 유의하지는 않았다( $P > 0.05$ ).



## 제 6 장 가파도 쇠살모사의 체온 조절

### I. 서론

양서류와 파충류는 외온성 동물로, 대부분의 종들은 그들의 체온을 전적으로 외부의 열원에 의존한다. 환경과의 열교환은 복사, 대류, 및 전도를 통해 일어난다. 외온성 동물은 태양으로부터 직접적으로 또는 반사된 태양 복사 에너지와 지면과 대기의 열로부터 간접적으로 복사 에너지를 받는다. 각 종들은 개체들이 생존 가능한 체온 범위(내성 범위: tolerance range; TR)와 정상적인 생명활동을 추구하는 또 다른 체온 범위(활동 온도 범위: activity temperature range; ATR)를 가진다. 내성 범위와 활동 온도 범위는 분류군의 습성이나 서식지 선택을 반영하며, 소수의 파충류는 20°C 이하의 범위에서 ATR을 갖지만, 대부분은 26-28°C가 ATR의 하한이고 34-36°C는 상한의 ATR이지만 일반적이지 않다(Zug, 1993).

뱀의 행동과 생리는 체온에 의존하며, 체온은 외부의 열원에 의해 전적으로 결정된다. 뱀의 체온은 물리적, 행동적 및 생리적 요인들의 조합에 밀접하게 연결되어 있어(Seigel *et al.*, 2001), 계절에 따라 체온을 끌어올리기 위한 행동(일광욕)을 변화시키기도 하며(Shine and Lambeck, 1990), 적절한 체온 유지를 위해 서식지 선택을 달리하기도 한다(Webb and Shine, 1998). 또한 계절적인 요인에 의해 먹이의 이용성이 떨어지면 대사 비용(metabolic cost)을 줄이기 위해 체온을 낮추기 위해 서식지를 달리 하기도 한다(Shine and Lambeck, 1990; Shine *et al.*, 2003).

## II. 재료 및 방법

뱀의 체온은 대기의 온도와 지면의 온도에 영향을 받기 때문에 표식-재포획에 의한 야외 조사시 디지털 온도계(IT-2000, AS one)를 이용하여 포획 즉시 체온(Body temperature; BT), 지면의 온도(Substrate temperature; ST) 및 대기의 온도(Ambient temperature; AT)를 측정하였다. 체온은 총배설강에서 복부쪽으로 온도 센서를 삽입하여 측정하였으며(Fig. 24), 지면의 온도는 포획 당시 쇠살모사가 있던 지면의 온도를 측정하였고, 대기의 온도는 쇠살모사가 있던 곳의 지면에서 1m 위쪽 지점의 온도를 측정하였다. 또한 모든 온도의 측정은 직사광선이 직접 온도계의 센서에 닿지 않도록 하여 실시하였다.

가과도에서의 야외 조사는 주간에 이루어졌기 때문에 기상청에서 주간(09:00-18:00)에 1시간 간격으로 측정한 2006년부터 2007년까지의 2년간의 온도 자료를 제공받아 가과도의 월별 주간 평균기온을 구하는데 활용하였다. 본 연구에서 언급된 월평균 기온은 주간 시간대의 월평균 기온을 의미한다.



Fig. 24. The scene measuring body temperature of *G. ussuriensis*.

### Ⅲ. 결과 및 고찰

가파도의 월평균 기온은 1월이 8.4℃로 가장 낮고, 8월이 29.6℃로 가장 높았다. 쇠살모사는 4월부터 11월까지 야외에서 관찰하는 것이 가능하였는데 이때의 월평균 기온은 14.6℃(4월)-29.6℃(8월)로 나타났다(Fig. 25).

가파도의 주간 시간 때의 쇠살모사의 체온은 최저 17.9℃, 최고 33.1℃로 측정되었으며, 월평균 24.2℃-27.5℃ 범위였다. 대부분의 파충류는 26℃-28℃ 범위에서 하한의 ATR(activity temperature range)를 갖고 34℃-36℃ 범위에서 상한의 ATR을 갖는 것으로 알려져 있으며(Zug, 1993), 가파도 쇠살모사의 월평균 체온 범위인 24℃-27.5℃는 대부분 파충류의 ATR 범위와 근접하게 나타났다. 또한 최고 체온은 33.1℃로 대부분 파충류의 상한 ATR 범위를 넘지 않았다. 쇠살모사의 체온을 측정할 때 대기의 온도는 16.8℃-32.2℃, 지면의 온도는 16.1℃-35.0℃ 범위로 측정되었다(Table 14).

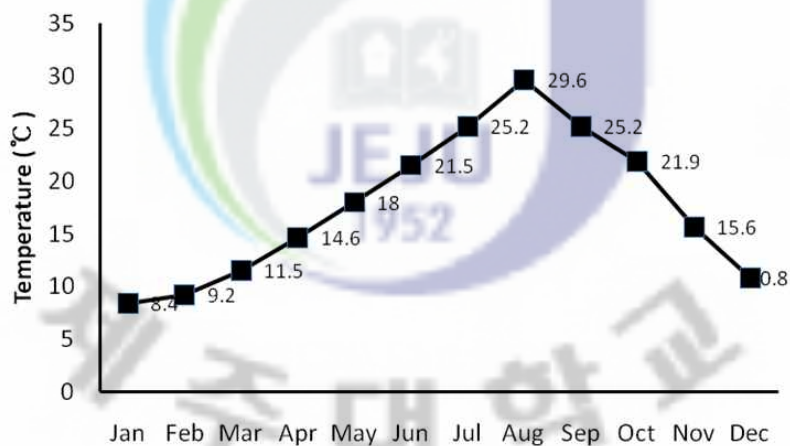


Fig. 25. Monthly average temperature fluctuation measured during daytime (09:00-18:00) from Jan. 2006 to Dec. 2007 on Gapa-do. Source: Jeju Regional Meteorological Administration.

체온은 항상 대기와 지면의 온도보다 높게 유지하는 것으로 나타났으며(Table 14; Fig. 26), 월별 체온 범위는 4월이 17.9℃-33.1℃로 그 차이는 15.2℃로 가장

켰고 월평균 기온이 상승할수록 체온 범위의 차이는 줄어들었다(Table 14). 그러나 11월인 경우 평균기온이 15.6°C로 비교적 낮게 나타났으나, 체온 범위는 24.4°C-25.6°C로 1.2°C 차이만을 보였다. 이는 11월의 표본수가 3개체로 체온을 끌어 올리는 과정에 있는 개체들의 다양한 체온을 반영하지 못했기 때문이다.

Table 14. Means and ranges of diurnal body temperatures of *G. ussuriensis* and environmental temperatures (substrate & ambient) measured on Gapa-do

Month	Temperature (°C)		
	Body	Substrate	Ambient
4	25.2 ± 3.4 (17.9-33.1)	22.5 ± 3.9 (16.1-35.0)	19.4 ± 1.5 (16.8-24.5)
5	27.5 ± 3.1 (20.2-32.9)	24.4 ± 3.1 (18.3-34.6)	21.7 ± 1.9 (17.3-26.1)
6	26.8 ± 2.8 (21.9-32.8)	24.8 ± 2.4 (19.2-31.1)	23.6 ± 2.3 (17.6-32.1)
7	27.1 ± 3.4 (22.8-30.6)	25.7 ± 2.5 (22.3-28.3)	25.4 ± 3.9 (22.3-32.2)
8	26.1	25.5	26.1
9	27.9	25.7	26.0
10	24.2 ± 2.8 (20.3-29.2)	22.9 ± 2.2 (18.6-27.5)	23.2 ± 2.4 (19.7-28.3)
11	24.9 ± 0.6 (24.4-25.6)	21.8 ± 2.2 (19.2-23.1)	20.8 ± 2.3 (19.3-23.5)

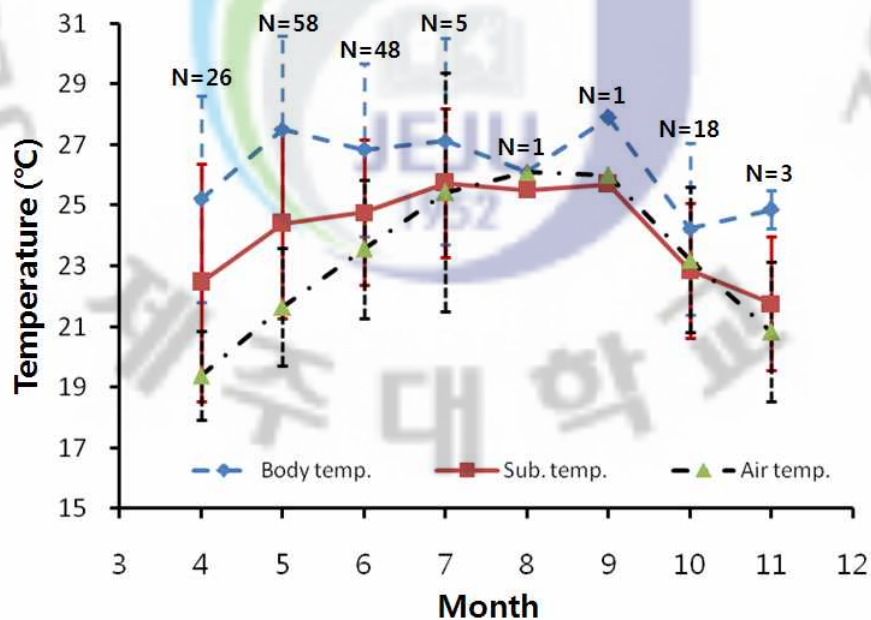


Fig. 26. Monthly fluctuation of mean body temperatures of *G. ussuriensis* and environmental temperatures measured on Gapa-do during the snakes' activity season. Vertical bars represent standard deviation.

뱀은 변온동물이기 때문에 체온은 일광욕이나 지면의 열 등의 외부 열원에 의해 전적으로 조절된다(Pough *et al.*, 2004). 가과도의 쇄살모사는 주로 일광욕을 통해 체온을 조절하는 것으로 보인다. 쇄살모사가 활동하기 위한 적정 체온보다 대기의 온도가 낮은 4-6월에 쇄살모사의 관찰빈도가 높게 나타나는데(Fig. 22), 체온 유지를 위해 햇빛이 비치는 곳에서 일광욕에 많은 시간을 할애하기 때문에 눈에 떨 확률이 높아지기 때문인 것으로 보인다. 쇄살모사의 관찰빈도는 평균 기온이 25°C 이상으로 높게 유지되는 7, 8, 9월에는 아주 낮아지는데(Fig. 22), 이때는 체온을 높이기 위해 일광욕을 할 필요가 없기 때문이다. 뱀은 기온이 높아지면 대사열에 의한 에너지 손실이 발생하기 때문에 활동량을 줄이고 체온을 낮게 유지할 수 있는 곳을 찾게 된다(Shine and Lambeck, 1990; Shine *et al.*, 2003). 가과도의 쇄살모사는 먹이의 이용성이 아주 낮은 상태에서 불필요한 에너지 손실을 막기 위해 여름철 활동량을 줄이는 것으로 판단된다. 특히 가과도에는 더운 여름에 체온을 낮추기 위해 필요한 나무그늘이나 물가가 전혀 없다. 직사광선이 직접 비추는 초지의 온도를 측정했을 때 30°C 이상 온도가 올라가는 것을 확인할 수 있었다.

또한 Table 14를 보면 가장 높은 체온(33.1°C)이 측정되는 달은 주간 평균기온이 가장 낮은 4월로 대기의 온도가 낮을수록 적극적으로 체온을 조절하고 있음을 알 수 있었다. 반면 여름철에는 체온을 측정할 수 있는 개체수가 제한적이기는 하지만 이들 개체의 체온은 대기의 온도와 크게 차이를 보이지 않았다(Fig. 26).

가을철에는 여름철보다는 많은 개체들이 관찰되기는 하지만 봄철보다 훨씬 적은 수가 관찰되었다. 봄철에는 활동을 하기 위해 체온을 올리기 위해서 일광욕을 하는데 많은 시간을 투자하기 때문에 많은 개체가 관찰될 수 있다. 이와 더불어 봄철에는 아직 풀들이 길게 자라지 않은 상태여서 쇄살모사를 관찰하기 위한 시야의 확보가 용이한 편이다. 그러나 가을철에는 여름철 내내 풀들이 많이 자라 쇄살모사를 관찰하기 위한 시야의 확보가 어려운 측면이 많이 작용한 것으로 보인다. 또한 수컷 뱀인 경우 체온이 높을 경우 짝짓기 상대를 찾거나 포식자를 탐색하는데 불리하기 때문에 수컷은 일광욕보다는 구애활동에 집중하는 경우도 있

다(Shine *et al.*, 2000). 따라서 가을철에 짝짓기를 하는 쇠살모사인 경우, 수컷은 일광욕을 하는데 시간을 많이 소비하기 보다는 짝짓기 상대를 찾는데 더 많은 시간을 투자하기 때문에 가을철에 관찰빈도가 낮게 나타난 이유로 작용한 것이라 판단된다.



#### IV. 요약

가파도의 주간 시간(09:00-18:00) 때의 월평균기온은 1월이 8.4℃로 가장 낮고, 8월이 29.6℃로 가장 높았다. 쇠살모사는 4월부터 11월까지 야외에서 확인이 가능하였으며, 이때 주간 시간 때의 월평균기온은 14.6℃(4월)-29.6℃(8월)로 나타났다. 가파도의 주간 시간 때의 쇠살모사의 체온은 최저 17.9℃, 최고 33.1℃로 측정되었으며, 월평균 24.2℃-27.5℃로 나타났다. 쇠살모사의 체온을 측정할 때 대기의 온도는 16.8℃-32.2℃, 지면의 온도는 16.1℃-35.0℃ 범위로 나타났다. 월별 체온 범위는 4월이 17.9℃-33.1로 변동의 폭이 가장 컸고, 월평균 기온이 상승할수록 체온 범위의 차이는 줄어들었다. 뱀은 변온동물로 외부 열원에 의해 전적으로 체온을 조절하며, 가파도의 쇠살모사는 활동하기 위한 적정 체온보다 대기의 온도가 낮은 4-6월에 관찰빈도가 높게 나타났는데 이는 체온 조절을 위한 일광욕을 하는데 많은 시간을 할애하기 때문이다. 쇠살모사의 관찰빈도는 주간 평균 기온이 25℃이상 유지되는 7, 8, 9월에는 아주 낮아지는데 이때는 체온을 높이기 위해 일광욕을 할 필요가 없기 때문인 것으로 보인다. 가장 높은 체온(33.1℃)이 측정된 달은 주간 평균기온이 가장 낮은 4월로 대기의 온도가 낮을수록 적극적으로 체온을 조절하고 있음을 알 수 있었다.

## 적 요

본 연구는 2006년 5월에서 2009년 6월까지 제주도와 부속섬인 가파도에 서식하는 쇠살모사 *Gloydus ussuriensis* 개체군을 대상으로 1)개체군의 몸길이 구성과 성적이형, 2)한배 출산수와 생식 주기, 3)먹이 이용, 4)이동 거리와 행동권, 5)생장률 및 6)체온 조절 등을 파악하기 위하여 이루어졌다. 몸길이는 제주도 개체군인 경우 암컷 242-532mm (n = 100), 수컷 296-580mm (n = 63), 가파도 개체군인 경우 암컷 205-395mm (n = 55), 수컷 215-430mm (n = 73)로 제주도 개체군보다 가파도 개체군의 몸길이가 작았으며, 두 개체군 모두 가장 큰 개체는 수컷이었다. 본격적인 가임기에 접어든 암컷의 몸길이는 제주도 개체군은 400mm 이상, 가파도 개체군은 330mm 이상으로 나타났다. 제주도 개체군에서는 몸길이가 400mm 이상, 가파도 개체군에서는 몸길이가 330mm인 개체들을 대상으로 몸길이, 꼬리 길이, 체중, 머리 길이, 머리 폭, 눈 사이 거리 등 6개의 형질에 대한 성적크기이형을 조사하였다. 그 결과 제주도 개체군은 몸길이, 꼬리 길이, 머리 길이, 머리 폭, 눈 사이 거리에서 수컷이 컸으며, 체중은 암컷이 무거웠다. 가파도 개체군에서는 꼬리 길이에서 수컷이 크게 나타났으며, 체중에서는 암컷이 무거웠으나 다른 형질은 암·수컷 차이가 없었다. 새끼에서는 수컷이 꼬리가 길고 무거웠으며, 그 외의 형질은 암·수컷 차이가 없었다. 따라서 제주도 개체군에서 나타나는 성적크기이형 현상은 후천적인 영향에 의해 나타난 것으로 보인다. 쇠살모사의 한배 출산수는 발생이 중지되거나 사산된 개체들을 포함하여 3-9 ( $4.7 \pm 1.5$ )마리였으며, 4마리, 3마리, 6마리 등의 순으로 출산 빈도가 높게 나타났다. 한배 새끼의 전체 무게는 7.2-38.9g ( $19.4 \pm 7.5$ g), 새끼 한 마리의 몸길이는 110-203mm ( $174.3 \pm 12.6$ mm), 체중은 1.1-6.6g ( $4.3 \pm 0.7$ g)로 나타났다. 몸길이가 110mm이면서 체중이 1.1g인 개체는 출생 후 하루 만에 사망하였으며, 건강하게 태어난 개체들 중 가장 작은 개체는 몸길이가 145mm이고 체중은 2.1g이었다. 한배 출산수는 어미의 몸길이, 어미의 출산 전후의 체중 및 몸 상태에 의해 양성적 관계가 있었다. 암컷과 수컷의 생식 주기는 모두 계절에 따라 변화하였다. 수컷의 정소



크기는 5월에서 8월까지 증가하였다. 6월에서 7월 사이에 증가 폭이 특히 크게 나타났으나, 9월에서 10월에 정소의 크기가 급격히 감소하였다. 암컷에서 여포의 크기는 5월에 급격하게 증가하는 것으로 나타났으며, 6월 이후에 임신한 개체들이 관찰되는 것으로 보아 6월경에 배란이 일어날 것으로 보인다. 8월 중순 이후부터 9월 중순 사이에 발생이 완성된 개체들이 확인되고 있어 이때 출산이 진행되는 것으로 판단된다. 성체 암컷인 경우 6-9월에 번식에 참여하는 개체와 번식에 참여하지 않는 개체들이 모두 확인되는 것으로 보아 가임기의 암컷이라도 매년 생식에 참여하지 않는 것으로 판단된다. 제주도 개체군은 지네류(Centipede), 제주도롱뇽 *Hynobius quekpartensis*, 청개구리 *Hyla japonica*, 맹꽁이 *Kaloula borealis*, 북방산개구리 *Rana dybowskii*, 참개구리 *Rana nigromaculata*, 도마뱀 *Scincella vandenburghi*, 대륙유혈목이 *Amphiesma vibakari*, 작은뱀취 *Crosidure shantungensis*, 한라산뱀취 *Sorex caecutiens hallamontanus*, 제주등줄쥐 *Apodemus chejuensis* 등 다양한 먹이를 먹는 것으로 나타났으나, 가과도 개체군은 참새목 조류의 깃털이 확인된 1개체를 제외하고 지네류와 도마뱀만을 먹는 것으로 나타났다. 또한 제주도 개체군은 머리의 길이가 클수록 더 큰 먹이(폭이 더 큰 먹이)를 먹는 것으로 나타났다. 표식-재포획 실험 결과, 가과도 개체군은 이동성이 약하고 행동권이 8-167m<sup>2</sup>로 매우 작아 정주성이 강한 특성을 나타냈다. 가과도 개체군에서 개체의 성장률은 아주 낮았고 성장 패턴도 불규칙적이었다. 이런 결과는 먹이의 이용성이 떨어지고 먹이 활동을 할 수 있는 기간이 짧기 때문인 것으로 추정된다. 또한 쇠살모사는 적극적으로 체온을 조절하는 것으로 나타났으며, 특히 여름철보다는 봄철에, 대기의 온도가 높을 때보다는 온도가 낮을 때 더 적극적이었다.

## 참고문헌

- 박병상. 1999. 한려해상국립공원 거제도 지역의 양서·파충류상. 한국환경생태학회지, **12(4)**: 381-388.
- 백남극. 1982. 한국산 사류의 계통분류학적 연구. 성균관대학교 대학원 박사학위 논문.
- 백남극, 김창한, 심재한. 1985. 한라산의 양서파충류상. 한라산학술조사보고서, 457-479.
- 송재영. 2007. 한국산 파충류의 현황과 분포. 한국환경생물학회지, **25(2)**: 124-138.
- 오홍식, 장민호, 김병수. 2007. 한라산 국립공원의 양서·파충류 현황 및 생물지리학적 고찰. 한국환경생태학회지, **21(2)**: 107-112.
- 제주특별자치도. 2009. 제주특별자치도 통계연보.
- 한국경관생태연구회. 2001. 경관생태학. 도서출판 동화기술.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Pp. 1-599. Princeton University Press.
- Ashton, K. G. 2001. Body size variation among mainland populations of the western rattlesnake (*Crotalus viridis*). *Evolution*, **55(12)**: 2523-2533.
- Bertona, M. and M. Chiaraviglio. 2003. Reproductive biology, mating aggregations, and sexual dimorphism of the Argentine Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*). *Journal of Herpetology*, **37(3)**: 510-516.
- Bizerra, A., O. A. V. Marques and I. Sazima. 2005. Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, **26**: 33-38.
- Boback, S. M. 2003. Body size evolution in snakes: Evidence from island populations. *Copeia*, **2003(1)**: 81-94.
- Boback, S. M. and C. Guyer. 2003. Empirical evidence for an optimal body size in snakes. *evolution*, **57(2)**: 345-351.

- Bonnet, X., G. Naulleau and R. Shine. 1999. The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation*, **89**: 39-50.
- Bonnet, X., G. Naulleau, R. Shine and O. Lourdais. 2001. Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* **92**: 297-308.
- Brito, J. 2003. Seasonal variation in movements, Home range, and habitat use by Male *Vipera latastei* in Northern Portugal. *Journal of Herpetology*, **37**(1): 155-160.
- Bronikowski, A. M. 2000. Experimental evidence for the adaptive evolution of growth rate in the Garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution*, **54**(5): 1760-1767.
- Bronikowski, A. M. and S. J. Arnold. 1999. The evolutionary ecology of life history variation in the Garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology*, **80**(7): 2314-2325.
- Brown, G. P. and R. Shine. 2002. Reproductive ecology of a tropical natricine snake, *Tropidonophis mairii* (Colubridae). *J. Zool. Lond.*, **258**: 63-72.
- Brown, G. P. and R. Shine. 2006. Why do most tropical animals reproduce seasonally? testing hypotheses on an Australian snake. *Ecology*, **87**(1): 133-143.
- Brown, W. S. 1991. Female reproductive ecology in a northern population of the timber rattlesnake. *Herpetologica*, **47**(1): 101-115.
- Bull, K. H., R. T. Mason and J. Whittier. 1997. Seasonal testicular development and sperm storage in tropical and subtropical population of the Brown tree snake (*Boiga irregularis*). *Australian Journal of Zoology*, **45**: 479-388.
- Chang, M. H., J. Y. Song, J. N. Lee and H. S. Oh. 2006. The current status of Korean lizards (Reptilia : squamata). *Kor. J. Env.*, **20**(3): 352-358.
- Chen, S. L., T. Hikida, S. H. Han, J. H. Shim, H. S. Oh and H. Ota. 2001. Taxonomic status of the Korean populations of the genus *Scincella*

- (Squamata: Scincidae). *J. Herpetol.*, **35**: 122-129.
- Diffendorfer, J. E., C. Rochester, R. N. Fisher and T. K. Brown. 2005. Movement and space use by Coastal Rosy Boas (*Lichanura trivirgata roseofusca*) in Coastal Southern California. *Journal of Herpetology*, **39**(1): 24-36.
- Dixon, J. R. 1956. A collection of Amphibians and Reptiles from West Central Korea. *Herpetologica*, **12**: 50-56.
- Fitch, H. S. 1960. Autecology of the Copperhead. *University of Kansas Publication, Museum of Natural History*, **13**(4): 85-288.
- Fitzgerald, M., R. Shine and F. Lemckert. 2002. Spatial ecology of arboreal snakes (*Hoplocephalus stephensii*, Elapidae) in an eastern Australian forest. *Austral Ecology*, **27**: 537-545.
- Ford, N. B., F. Brischoux and D. Lancaster. 2004. Reproduction in the western cottonmouth, *Agkistrodon piscivorus leucostoma*, in a floodplain forest. *The southwestern naturalist*, **49**(4): 465-471.
- Gloyd, H. K. 1972. The Korean snakes of the genus *Agkistrodon* (Crotalidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **85**(49): 557-578.
- Hill, J. G. and S. J. Beaupre. 2008. Body Size, Growth, and Reproduction in a population of Western Cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus leucostoma*) in the Ozark Mountains of Northwest Arkansas. *Copeia*, **2008**(1): 105-114.
- Houston, D. and R. Shine. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *Journal of Animal Ecology*, **62**: 737-748.
- Kamosawa, M. and H. Ota. 1996. Reproductive biology of the Brahminy blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) from the Ryukyu archipelago, Japan. *Journal of Herpetology*, **30**(1): 9-14.
- Keogh, J. S., W. R. Branch and R. Shine. 2000. Feeding ecology, reproduction and sexual dimorphism in the colubrid snake *Crotaphopeltis hotamboeia* in

- southern Africa. *African Journal of Herpetology*, **49(2)**: 129–137.
- Kraus, F., D. G. Mink and W. M. Brown. 1996. Crotaline intergeneric relationships based on mitochondrial DNA sequence data. *Copeia*, **1996**: 763–773.
- Li-xin, S., R. Shine, Z. Debi and T. Zhengren. 2002. Low costs, high output: reproduction in an insular pit-viper (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae) from north-eastern China. *J. Zool., Lond.*, **256**: 511–521.
- Lomolino, M. V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, **32**: 1683–1699.
- Lourdais, O., X. Bonnet, R. Shine, D. Denardo and G. Naulleau and M. Gullon. 2002. Capital-breeding and reproductive effort in a variable environment: a longitudinal study of a viviparous snake. *Journal of Animal Ecology*, **71**: 470–479.
- Lourdais, O., X. Bonnet, R. Shine and E. N. Taylor. 2003. When does a reproducing female viper (*Vipera aspis*) 'decide' on her litter size? *J. Zool., Lond.*, **259**: 123–129.
- Madsen, T. and R. Shine. 1993. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution*. **47**: 321–325.
- Madsen, T. and R. Shine. 2000. Silver spoons and snake body sizes: prey availability early in life influences long-term growth rates of free-ranging pythons. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 952–958.
- Martins, M., M. S. Araujo, R. J. Sawaya and R. Nunes. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (*Bothrops*). *J. Zool., Lond.*, **254**: 529–538.
- Masunaga, G. and H. Ota. 2003. Growth and Reproduction of the Sea Snake, *Emydocephalus ijimae*, in the Central Ryukyus, Japan: a Mark and Recapture Study. *Zoological Science*, **20**: 461–470.
- Masunaga, G., R. Matsuura, T. Yoshino and H. Ota. 2003. Reproductive

- biology of the viviparous sea snake *Emydocephalus ijimae* (Reptilia: Elapidae: Hydrophinae) under a seasonal environment in the northern hemisphere. *Herpetological Journal*, **13**: 113–119.
- Mori, 1928. On amphibians and reptiles of Quelpart Is. *J. Chosen Nat. Hist. Soc.*, **6**: 47–52.
- O'Shea, M. 2005. Venomous snakes of the world. Pp. 1–160. Princeton University Press.
- Parkinson, C. L., Moody, S. M. and Ahlquist, J. E. 1997. Phylogenetic relationships of the '*Agkistrodon* complex' based on mitochondrial DNA sequence data. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **70**: 63–78.
- Pleguezuelos, J. M. and M. Feriche. 1999. Reproductive ecology of the Horseshoe whip snake (*Coluber hippocrepis*). *Journal of herpetology*, **33(2)**: 202–207.
- Pleguezuelos, J. M., X. Santos, J. C. Birto, X. Parellada, G. A. Llorente and S. Fahd. 2007. Reproductive ecology of *Vipera latastei*, in the Iberian Peninsula: Implications for the conservation of a Mediterranean viper. *Zoology*, **110(2007)**: 9–19.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky and K. D. Wells. 2004. Herpetology. 3rd ed. Pp. 1–726. Prentice Hall, USA.
- Puente-Rolón, A. R. and F. J. Bird-Picó. 2004. Foraging Behavior, Home Range, Movements and Activity Patterns of *Epicrates inornatus* (Boidae) at Mata de Plátano Reserve. *Caribbean Journal of Science*, **40(3)**: 343–352.
- Rivas, J. A. and G. M. Burghardt. 2001. Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoes. *Animal behaviour*, **62**: F1–F6.
- Rodríguez-Robles, J. A. 2002. Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **77**: 165–183.

- Rodríguez-Robles, J. A., C. J. Bell and H. W. Greene. 1999. Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of erycine boas. *J. Zool., Lond.*, **248**: 49-58.
- Shannon, F. A. 1956. The reptiles and amphibians of Korea. *Herpetologica*, **12(1)**: 22-49.
- Seigel, R. A., J. T. Collins and S. S. Novak. 2001. Snakes: Ecology and evolutionary biology. Pp. 1-529. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey.
- Shine, R. 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia (Berl.)*, **33**: 269-277.
- Shine, R. 1979. Activity patterns in Australian elapid snakes (Squamata: Serpentes: Elapidae). *Herpetologica*, **35(1)**: 1-11.
- Shine, R. 1980. "Cost" of Reproduction in Reptiles. *Oecologia (Berl.)*, **46**: 92-100.
- Shine, R. 1987. Intraspecific variation in thermoregulation, movements and habitat use by Australian blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus* (Elapidae). *Journal of Herpetology*, **21(3)**: 165-177.
- Shine, R. 1993. Sexual dimorphism. In snakes: ecology and behavior (ed. R. Seigel and J. Collins), PP: 49-86. New York: McGraw-Hill.
- Shine, R. 1994. Sexual Size Dimorphism in snakes Revisited. *Copeia*, **1994(2)**: 326-346.
- Shine, R. 2003. Reproductive strategies in snakes. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**: 995-1004.
- Shine, R., L. Sun, E. Zhao and X. Bonnet. 2002a. A review of 30 years of ecological research on the Shedao pitviper, *Gloydius shedaoensis*. *Herpetological natural history*, **9(1)**: 1-14.
- Shine, R., L. Sun, M. Fitzgerald and M. Kearney. 2002b. Accidental altruism in insular pit-viper (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). *Evolutionary Ecology* **16**: 541-548.

- Shine, R., L. Sun, M. Fitzgerald and M. Kearney. 2003. A radiotelemetric study of movements and thermal biology of insular Chinese pit-viper (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). *OIKOS*, **100**: 342-352.
- Shine, R., L. Sun, M. Kearney and M. Fitzgerald. 2002c. Why do juvenile Chinese pit-viper (*Gloydius shedaoensis*) select arboreal ambush sites?. *Ehtology*, **108**: 897-910.
- Shine, R., M. M. Olsson, I. T. Moore, M. P. LeMaster and R. T. Mason. 1999. Why do male snakes have longer tails than females? *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266**: 2147-2151.
- Shine, R. and R. Lambeck. 1985. A radiotelemetric study of movements, thermoregulation and habitat utilization of arafura filesnakes (Serpentes: Acrochordidae). *Herpetologica*, **41(3)**: 351-361.
- Shine, R. and R. Lambeck, 1990. Seasonal shifts in the thermoregulatory behaviour of Australian blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus* (Serpentes: Elapidae). *J. therm. Biol.*, **15(3)**: 301-305.
- Shine, R., P. S. Harlow, M. J. Elphick, M. M. Olsson and R. T. Mason. 2000. Conflicts between courtship and thermoregulation: The thermal ecology of Amorous male Garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*, Colubridae). *Physiological and Biochemical Zoology*, **73(4)**: 508-516.
- Slevin, J. R. 1925. Contributions to oriental herpetology II. Korea or Chosen. *California Academy of Sciences*, **14(5)**: 89-100.
- Szyndlar, Z. 1984. A description of a small collection of amphibians and reptiles from the People's Democratic Republic of Korea with notes on the distribution of the herpetofauna in that country.
- Szyndlar, Z. 1987. Reptiles of the Democratic People's Republic of Korea. Part I. Serpentes. *Chinese Herpetol. Res.*, **1987**: 22-59.
- Taylor, E. N. and D. F. Denardo. 2005. Sexual Size Dimorphism and Growth Plasticity in Snakes: an Experiment on the Western Diamond-Backed Rattlesnake (*Crotalus atrox*). *JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY*,



303(A): 598-607.

- Vincent, S. E., A. Herrel and D. J. Irschick. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *J. Zool., Lond.*, **264**: 53-59.
- Waldron, J. L., S. H. Bennett, S. M. Welch, M. E. Dorcas, J. D. Lanham and W. Kalinowsky. 2006. Habitat specificity and home-range size as attributes of species vulnerability to extinction: a case study using sympatric rattlesnakes. *Animal Conservation*, **9**: 414-420.
- Wang, S., H. Lin and M. Tu. 2003. Skewed sex ratio of Chinese green tree viper, *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*, at Tsaochiao, Taiwan. *Zoological Studies*, **42(2)**: 379-385.
- Webb, J. K. and R. Shine. 1998. Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species. *Biological Conservation*, **86**: 233-242.
- Whittaker, P. B. and R. Shine. 2003. A radiotelemetric study of movements and shelter-site selection by free-ranging brownsnakes (*Pseudonaja textilis*, Elapidae). *Herpetological movement*, **17**: 130-144.
- Whittaker, R. J. and J. M. Fernández-Palacios. 2007. Island biogeography-ecology, evolution, and conservation. Pp. 1-401. Oxford university press.
- Zhao, E. and K. Adler. 1993. Herpetology of China. Pp. 1-522. Society for the Study of Amphibians and Reptiles in Cooperation with the Chinese Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford.
- Zug, G. R. 1993. Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. Pp. 1-527. Academic press, San Diego, California.

## 감사의 글

여러 사람들의 도움과 격려 속에 이 연구 결과물을 내놓게 되었습니다. 세상에 내놓기에는 부끄럽고 미흡한 점이 많은 것이 사실이지만, 파충류 생태 연구에 대한 걸음마를 막 시작하고 있는 우리나라에서 그것을 연구하고자 하는 분들에게 도움과 동기 부여가 되었으면 합니다. 또한 책임감을 갖고 부끄럽지 않은 연구자가 되기 위해 더욱 더 열심히 노력하는 계기로 삼겠습니다. 무엇보다 그동안 많은 도움과 격려를 아끼지 않으셨던 모든 분들께 고마운 마음을 전하고자 합니다.

우선 이 논문이 완성되기까지 부족했던 부분에 대한 조언과 지도 및 원고 수정에 시간을 기꺼이 허락해 주셨고, 논문의 기본과 학문적 가르침을 일깨워 주시고 올바른 길을 가도록 안내해 주신 김원택 교수님께 머리 숙여 감사드립니다. 공동 지도교수님으로 이 논문을 낼 수 있도록 적극적인 도움을 주신 이선령 교수님께도 감사드립니다. 올바른 연구의 방향을 제시해 주시고 논문의 내용을 꼼꼼히 분석해줬을 뿐만 아니라, 외국의 저명 파충류학자의 가르침을 받도록 물심양면으로 큰 도움을 주신 오홍식 교수님께도 깊은 감사를 드립니다. 학문 연구와 제자 양성을 위해 바쁘신 와중에도 서울과 제주를 오가면서 논문의 완성도를 높일 수 있도록 세심하게 심사를 해 주신 한양대학교 계명찬 교수님과 국립공원 연구원의 송재영 박사님께도 깊은 감사를 드립니다. 또한 일본과 한국을 오가면서 뱀의 생태에 대한 연구 방법을 직접 가르쳐 주시고 진정한 연구자의 자세를 몸소 보여주신 일본 효고대학의 Hidetoshi Ota 교수님께도 진심으로 감사드립니다. 연구 시작 초기에 실험실과 야외에서 실험 테크닉을 직접 시연해 주시고 실험에 대한 조언을 아끼시지 않았던 일본 류큐대학 박사과정에 있었던 Gen Masunaga 선생님께도 감사드립니다. 또한 뱀에 대한 연구에 불을 지펴 주시고 많은 관심과 학문적 조언을 아끼시지 않는 국립생물자원관의 한상훈 박사님께도 감사드립니다.

학부 과정부터 대학원 과정까지 학문적 가르침을 주신 제주대학교 생물학과 김문홍 교수님, 오덕철 교수님, 고석찬 교수님, 이화자 교수님, 김세재 교수님께도 감사드립니다. 학창시절부터 가까이에서 저를 지켜봐 주시고 학문적인 가르침과 더불어 인생에 대한 많은 가르침을 주셨던 과학교육과 정충덕 교수님, 이순동 교수님, 강동식 교수님, 강영봉 교수님, 이상철 교수님께도 감사드립니다. 늘 후배인 저를 걱정해 주시고 격려를 아끼시지 않는 제주민속자연사 박물관의 김완병 박사님, 현장조사를 위해 기꺼이 시간을 허락해 주고 밤늦게까지 같이 실험실에 남아 생활했던 장민호님, 김래욱님, 박수곤님, 학부생으로 실험

을 위해 귀중한 시간을 내준 홍성한님, 장영완님, 고호준님, 김준호님, 강수진님, 김정훈님, 강병석님, 이정환님, 강다훈님, 강보성님과 강택중 조교 선생님께도 감사드립니다. 실험에 대해 의견을 교환하고 야외 조사를 함께 해주신 고영민 선생님과 고상범 선생님께도 감사드립니다. 표본 수집에 많은 도움을 주신 제주생물종다양성 연구소의 양경식 연구원님을 비롯하여 곤충 생태학 실험실의 정상배 선생님, 전형식 선생님, 김성운님, 이가은님, 강민희님, 민동원님께도 감사드립니다. 실험을 도와주고 늘 관심을 보여준 난지농업연구소의 한상현 박사님, 삼성여고 김수철 선생님, 시카고주립대학의 김병석 박사님을 비롯한 과학교육과 동기들과 선후배님들께도 감사드립니다. 제주도의 야생동물에 대한 사랑과 지속적인 관심을 보여주시는 제주야생동물연구센터 강창완님, 김은미님, 한라일보 강희만님, 한라병원 지남준님, 한라산국립공원 신용만 선생님, 제주환경운동연합 고평렬 선생님, JIBS 강명철님, 난대림연구소의 박찬열 박사님, 국립환경과학원의 박진영 박사님, 국립생물자원관의 김화정 박사님께도 감사드립니다. 우리나라의 양서·파충류에 대한 연구에 열정을 쏟고 계시는 한국 양서·파충류학회 회장님이신 서울대학교 민미숙 박사님, 강원대학교 박대식 교수님, 이정현 선생님, 김현태 선생님을 비롯하여 학회의 발전을 위해 노력하시는 모든 분들께도 감사드립니다.

과학반 활동 지원 및 연구에 항상 관심과 격려를 아끼시지 않는 신성여자고등학교 박인숙 교장 수녀님, 윤여범 교감 선생님, 양평구 선생님, 황재홍 선생님, 이창옥 선생님, 김성룡 선생님, 김승언 선생님, 조창범 선생님을 비롯한 모든 교직원 여러분들께도 감사드립니다. 그리고 제주테크노파크 김기욱 박사님, 한종현 연구원님, 김봉석 연구원님, 고광효 연구원님을 비롯한 관심을 가져준 분들께도 감사드립니다. 가파도에서 실험 중 뱀에 물려 독이 퍼지면서 몸이 부어오를 때 신속히 치료를 받을 수 있도록 조치를 취해준 가파도 보건소 소장이셨던 고호준 어머님께도 감사드립니다. 그리고 고향인 고성리에서 어린 시절부터 함께해 온 벗들과 선후배님들께도 감사드립니다.

늘 막내인 저를 걱정해 주시고 무한한 사랑을 주시는 부모님, 형님들과 형수님들, 사랑하는 아내를 옆에 있게 해주신 장인어른과 장모님, 일가친지 분들께도 깊은 감사를 드립니다. 그 무엇보다 사랑스러운 아내 은주, 두 딸 민서와 서연에게도 주말에도 함께하지 못한 미안함과 그럼에도 불구하고 그것을 이해해준 것에 대한 고마운 마음을 전하며, 이 기쁨을 함께 나누고 싶습니다. 마지막으로 학부 때부터 많은 가르침을 주셨고 아버님과도 같으셨던 고 박행신 교수님께도 깊은 감사의 마음을 전합니다.

2010년 12월  
김 병 수 올림