

Research Article

Open Access

포식자 - 피식자 모델을 이용하여 기후변화가 논습지를 이용하는 조류 개체군 동태에 미치는 영향 예측

이후승*

퀘벡주립대학교 생물학과

Effects of Climate-Changes on Patterns of Seasonal Changes in Bird Population in Rice Fields using a Prey-Predator Model

Who-Seung Lee* (Department of Biological Sciences, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, H3C 3P8, Canada) * Running title: Climate-change and bird population

Received: 28 August 2013 / Revised: 22 October 2013 / Accepted: 24 October 2013

© 2013 The Korean Society of Environmental Agriculture

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Abstract

BACKGROUND: It is well known that rice-fields can provide excellent foraging places for birds including seasonal migrants, wintering, and breeding and hence the high biodiversity of rice-fields may be expected. However, how environmental change including climate-changes on life-history and population dynamics in birds on rice-fields has not been fully understood. In order to investigate how climate-change affects population migratory patterns and migration timing, I modeled a population dynamics of birds in rice-fields over a whole year.

METHODS AND RESULTS: I applied the Lotka-Volterra equation to model the population dynamics of birds that have been foraging/visiting rice-fields in Korea. The simple model involves the number of interspecific individuals and temperature, and the model parameters are periodic in time as the biological activities related to the migration, wintering and reproduction are seasonal. As results, firstly there was a positive relationship between the variation of

seasonal population sizes and temperature change. Secondly, the reduced lengths of season were negatively related to the population size. Overall, the effects of the difference of lengths of season on seasonal population dynamics were higher than the effects of seasonal temperature change.

CONCLUSION(S): Climate change can alter population dynamics of birds in rice-fields and hence the variation may affect the fitness, such as reproduction, survival and migration. The unstable balances of population dynamics in birds using paddy rice field as affected by climate change can reduce the population growth and species diversity in rice fields. The results suggest that the agricultural production is partly affected by the unstable balance of population in birds using rice-fields.

Key words: Breeding, Climate-change, Foraging, Migration, Population dynamics, Wintering

서론

논습지는 사람에게 식량을 제공할 뿐만 아니라, 조류에게도 최적의 취식장소이다(Stafford *et al.* 2010). 대부분의 논

*교신저자(corresponding author),
Phone: +1-514-299-8963; Fax: +1-514-987-4647;
Email: whoseung@gmail.com

습지는 식량자원을 위해 인위적으로 조성된 습지이며, 독특하게도 영농형태에 따라 수생태계와 육상생태계가 반복적으로 나타난다(Fasola and Ruiz 1996). 이처럼 계절에 따라 바뀌는 논 지형적 특성은 번식지(breeding habitat), 중간기착지(stopover site) 그리고 월동지(wintering habitat)로서 도래하는 조류들에게 최적의 취식 및 서식지를 항상 제공할 수 있게 하였다(Fujioka *et al.* 2001; Elphick 2010; Kim *et al.* 2013). 비록 가을철 조류의 논습지 이용율이 낮음에도 불구하고(Nam *et al.* 2012), 최근 연구들은 논습지를 이용하는 조류의 종다양성이 높은 이유가 사계절 내내 논습지를 취식 및 서식지로 이용할 수 있기 때문인 것으로 고찰하고 있다(Nam *et al.* 2012; Kim *et al.* 2013). 그러나 논생태계 연구에서 조류는 매우 중요한 순위를 차지하고 있음에도 불구하고, 놀랍게도 아직 논습지에서의 조류생태와 개체군 동태에 대한 연구는 미흡하다.

조류의 생활사는 기후변화와 같은 환경변화에 의해 직, 간접적인 영향을 받는다(Lack 1968). 번식수행이나 서식지 이동과 같은 조류의 생활사는 서식지의 기후나 환경조건으로 최대의 적합도(예, 번식성공 또는 이동성공)를 이끌어내기 위한 최적의 생활사 선택에 의해 결정된다(Lack 1968; Roff 2002). 따라서 기후변화와 같은 예측불가능한 환경변화는 경험과 유전정보에 의한 최적선택의 결과인 적합도를 감소시키는 결과를 초래하였다(Møller *et al.* 2010; Reed *et al.* 2013). 예를 들어, 봄철 기온의 상승은 박새(*Parus major*)의 부화시기와 먹이가 되는 애벌레의 부화시기 일치하지 않아(빨리진 부화시기) 부화 및 번식성공률이 낮아졌으며(Reed *et al.* 2013), 봄철 바다의 수온하강은 재갈매기(*Larus argentatus*)의 먹이가 되는 열빙어(*Mallotus villosus*)의 도래시기를 늦추어 재갈매기의 번식성공을 낮추었다(Rodway and Regehr 1999). 기후변화로 인해 감소한 적합도는 장기적으로 조류의 개체수나 종 다양성의 감소를 유도할 수 있을 것이다(Møller *et al.* 2010). 하지만, 조류의 보호전략을 수립하는데 있어서 기후변화에 따른 번식시기나 이동시기와 같은 생활사적 전략의 적응변화가 아직 고려되고 있지 않으며(Clark *et al.* 2012), 아울러 이에 대한 장기적인 연구도 많이 부족하다.

계절의 평균기온이나 계절의 길이 변화 또는 온도구배(temperature gradient)와 같이 다양한 기후변화의 형태는 조류의 생활사 뿐만 아니라 논습지에서 성장하는 작물에게도 영향을 줄 수 있다(Horie *et al.* 1995; Lumpkin and Pearson 2013). 일반적으로 식물의 성장에 중요한 요인인 기후는 식물의 생육 단계별로 적합한 조건이 충족되어야 하며, 이를 만족시키지 못할 경우 생육은 정지되거나 비정상적으로 성장할 수 있다(Morison and Morecroft 2006). 이러한 이유로 기후변화가 식물에 미치는 영향에 대한 연구들은 주로 기후변화에 따른 식물 성장 패턴의 변이에 대해 주로 수행되고 있다(Reich and Oleksyn 2004; Morison and Morecroft 2006). 하지만 기후-식물-동물의 상호관계에 대한 연구는 아직 미흡하며, 특히 기후변화에 따른 동물 행동과 생활사 전략

의 변화가 식물의 성장패턴과 어떠한 관계가 있는지에 대해서는 잘 알려지지 않았다. 더욱이 그 관계가 기후변화에 따른 논습지 작물인 벼의 성장패턴 변화에 영향을 받을지 여부도 아직 불명확하다.

본 연구에서는 기후변화가 논습지를 이용하는 조류개체군 동태에 영향을 주는지 여부를 분석하기 위해 수학적 모델을 이용하여 예측 및 분석하였다. 첫번째로, Lotka-Volterra 방정식을 응용하여 기온과 관련된 조류 개체군의 도래 경향을 수학적 모델로 나타내었다. 두번째로, 이 모델을 이용하여 기후변화가 논습지를 이용하는 조류 개체군의 크기와 분포에 어떠한 영향을 주는지를 예측하였다. 특히, 본 연구에서는 계절에 따른 기온과 계절 길이의 변화와 관련된 10가지 기후시나리오를 이용하여 각각의 시나리오에 따른 조류 개체군 동태의 변화를 분석하였다. 세번째로, 예측된 논습지를 이용하는 조류 개체군 동태 자료를 통해, 논생태계에서 조류의 보전 전략을 수립하는데에 기후변화의 영향을 어떻게 고려해야 하는지를 고찰하였다. 또한 논습지에서의 조류의 종 다양성과 개체군 증가와 관련된 기후변화의 영향에 대해 고찰하였다.

재료 및 방법

모델

본 연구에서는 계절에 따라 달라지는 논습지 이용 조류 개체군의 동태를 Lotka-Volterra 방정식을 응용하여 분석하였으며, 특히 기후변화(기온 변화, 계절의 길이의 변화)에 따른 논습지에서의 조류 개체군 동태의 변화를 예측하였다. Lotka-Volterra 방정식은 포식자-피식자간의 관계를 초기조건과 되먹임 현상(feedback, 먹고 먹히는 관계가 반복됨)을 이용하여 설명하는 생태수리적 모델이다(Murray 2003). 생태계에서 포식자와 피식자는 일반적으로 주기적인 파동을 연속적으로 보여주며, 특히 포식자와 피식자의 증가하고 감소하는 시기가 상호 교대로 반복된다(Huffaker 1958; Begon *et al.* 1996). 비록 취식과 휴식을 위해 논습지를 이용하는 조류 개체군들은 피식자와 포식자의 관계는 아니지만, 계절에 따라 논습지를 이용하는 개체군의 크기가 증가하고 감소하는 시기가 주기적으로 교차되고 반복되기 때문에 Lotka-Volterra 방정식의 응용은 본 연구에 적합하다(e.g., Nishimura and Kishida 2001; Wang and Wu 2012; Liu *et al.* 2012).

한반도에 도래하는 조류, 특히 논습지를 이용하는 조류는 계절별로 겨울철의 월동 조류, 봄과 가을철의 이동 조류 그리고 여름철의 번식조류로 구분할 수 있다(Kim *et al.* 2013, Fig. 1). 논습지를 이용하는 조류는 대부분 서식지 및 취식지로 이용하고 있기 때문에, 논습지를 이용하는 조류 개체군의 증감은 한반도에 도래하는 조류 개체군의 계절별 크기 변화에 비례한다(Nam *et al.* 2012). 비록 이동조류인 도요물떼새 일부가 가을에 논습지를 서식지로 이용하지만, 가을철 벼의 밀생으로 인한 논습지는 이동조류에게 취식지로 적합하지 않을 것이다(Nam *et al.* 2012). 따라서 본 연구에서는 가을 이동조류에 대해서는 고려하지 않았다.

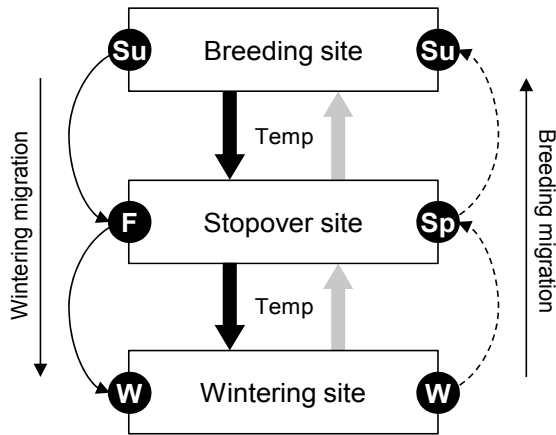


Fig. 1. Illustration of the changes in bird population migrating in Korea. *Su*, Summer; *F*, Fall; *W*, Winter; *Sp*, Spring. Thick arrow represents direction of temperature change: black arrow - decreasing temperature, grey arrow - increasing temperature. Solid and dashed thin arrows indicate the winter migration and the breeding migration, respectively.

일반적으로 계절별로 교대하는 조류 개체군은 계절의 초반에는 적은 개체수가 도래하지만, 이후 빠르게 증가하여 계절의 중간시점 (예를 들어, 여름 - 최고기온)에 개체수가 최대로 된 뒤, 다시 계절의 후반으로 갈 수록 개체수가 빠르게 감소한다. 조류의 이동시기는 기온과 바람과 같은 환경적인 변화에 민감하게 반응하기 때문에(Richardson 1978), 평년보다 기온이 높았는지 또는 낮았는지, 그리고 계절의 기간이 길었는지 또는 짧았는지의 차이는 조류 개체수의 증감 속도에 영향을 줄 수 있다(Lemoine and Böhning-Gaese 2003; Jonzén *et al.* 2007). 본 연구에서는 계절에 따라 교차되는 조류개체군의 증감이 서로에게 영향을 줄 수 있다고 가정하

였으며, 계절은 생물계절로 정의하였다. 예를 들어, 새로운 계절의 시작과 함께 도래하는 조류 개체수는 시간에 따라 증가하는데, 기후 변화에 따른 도래 및 이동 시기의 변동은 먹이 및 취식과 휴식장소에 대한 경쟁의 증가로 논습지를 이용하는 조류개체수의 증가속도를 늦추거나 개체군의 크기를 감소시킬 것이다(Both *et al.* 2006).

이러한 가정하에서, 시간 s 에서의 논습지를 이용하는 조류 개체수 X 는 계절이 시작할 때 처음 도래한 개체수 X_0 , 기온에 따른 조류 개체수의 증감에 대한 기온-조류 개체군 함수 $\rho(s)$, 그리고 다른 계절에 도래하는 개체군의 영향 α_{others} 을 통해 다음과 같이 기술할 수 있다(Table 1).

$$X' = X_0 \rho(s) X - \alpha_{others} Y \quad (1)$$

여기서, $\alpha_{others} > 0$ 이며, Y 는 논습지를 이용하는 다른 계절의 조류 개체수를 의미한다. 이 때, 기온-개체군 함수 $\rho(s)$ 는 계절의 최대기온 T_{MAX} , 일일 기온 $T(s)$ 그리고 계절의 기온 변이 σ_{TEMP} 에 의해 다음과 같이 기술할 수 있다.

$$\rho(s) = \frac{(T_{MAX} - T(s))^2}{2\sigma_{TEMP}} \quad (2)$$

본 연구에서는 기온변화가 논습지를 이용하는 조류 개체군의 크기변화에 어떠한 영향을 주는지에 대해 알아보는 것이 목적이기 때문에, 지역적 환경변이와 환경특이성은 고려하지 않았다. 따라서, 1961년부터 2010년까지 한반도 전체의 기온자료(Korea Meteorological Administration DB, <http://www.kma.go.kr>)를 이용하여 모델에 사용할 계절별

Table 1. Summary of variable and parameter definitions and the range of values used in simulations. Number in parentheses means the number of categories. Note that the asterisk indicates mean temperatures of wintering, migratory and breeding populations, respectively

Variables or Parameters	Description	Range or values
$W(s)$	Number of wintering birds at time s	0 - 100
$M(s)$	Number of migratory birds at time s	0 - 100
$B(s)$	Number of breeding birds at time s	0 - 100
$T(s)$	Temperature at time s	
X_0	Number of birds at initial time	10
T_{MAX}	Median temperature during each season	-15; 15; 36*
K_T	Variation of bird population during season	30
α_{others}	Natural growth rate of wintering bird population in the absence of migratory population	0.65 - 0.95 (30)
U^3	The universal set of bird population	

최대기온과 기온변이를 선택하였다: 겨울철 월동 조류는 $T_{MAX} = -15^{\circ}\text{C}$, 봄철의 이동조류는 $T_{MAX} = 15^{\circ}\text{C}$, 그리고 여름철 번식조류는 $T_{MAX} = 36^{\circ}\text{C}$ 로 주어졌다.

미분방정식 (1)을 1계선형 미분방정식의 일반해를 이용하여 풀면 다음과 같다.

$$X = X_0 e^{\kappa_T \rho(s)} \left[\int -\alpha_{\text{others}} Y(s) e^{\kappa_T \rho(s)} ds + c \right] \quad (3)$$

Population in relation to temperature

Effect of temperature on population change of other season

여기서 κ_T 는 기온-개체군 증감계수이며, $e^{\kappa_T \rho(s)}$ 는 기온 변화에 따른 개체군의 증감을 나타낸다. $\int -\alpha_{\text{others}} Y(s) e^{\kappa_T \rho(s)} ds + c$ 는 다른 계절의 조류 개체군이 현 계절의 조류 개체군에 주는 영향을 나타낸다. 예를 들어, 2-3월이 평년보다 낮게 지속되면, 겨울 월동 조류의 이동시기가 늦춰지게 되고, 논습지에 도래한 봄철 이동조류와의 먹이 및 휴식 그리고 취식지 경쟁이 증가할 것이다. 본 연구에서 월동조류를 W , 이동조류를 M , 그리고 번식조류를 B 라하고, $\phi_T = \int -\alpha_{\text{others}} Y(s) e^{\kappa_T \rho(s)} ds + c$ 라 하면, 기온변화와 관련된 각 계절별 조류 개체군은 다음과 같은 변형된 방정식으로 나타낼 수 있다.

$$W = W_0 \phi_T e^{\kappa_T \rho(s)} \quad (4)$$

$$M = M_0 \phi_T e^{\kappa_T \rho(s)} \quad (5)$$

$$B = B_0 \phi_T e^{\kappa_T \rho(s)} \quad (6)$$

본 모델에서는 계절별 논습지를 이용하는 조류 개체군의 크기는 항상 0보다 크거나 같기 때문에, 전지구적 조류 개체군을 U^3 이라 정의했을 때에, $\{(A, B, C) | A \geq 0, B \geq 0, C \geq 0\} \subset U^3$ 로 월동조류(A), 이동조류(B), 번식조류(C)의 계절별 개체군의 크기를 제한하였다.

기후변화 시나리오

전지구적으로 화석연료와 같은 온실가스(이산화탄소, 메탄, 아산화질소 등)의 증가는 기온과 강수량 증감의 경향을 변화시켜 이상현상을 증가시켰다. 현재 유엔 산하 정부간기후변화협의체(IPCC)와 세계기후연구프로그램(WCRP)에서 전지구 기후변화 시나리오를 개발하고 있으며, 개발된 시나리오를 통해 전지구적인 생물다양성에 대한 연구가 수행되고 있다(Mearns *et al.* 2001). 본 연구는 논습지를 이용하는 조류 개체군에 대한 시공간적 기후변화의 영향이 아니라 계절이 바뀌는 패턴의 변화와 계절내에서의 기온의 변화가 조류 개체군의 크기와 구조에 미치는 영향을 알기 위함이 목적이다. 따라서, 계절의 패턴과 기온의 변화에 대해 10가지 가능한 시나리오를 적용하였다(Table 2). 적용한 시나리오는 기후변화의 정도에 따라 크게 1) 단일 계절의 변화(시나리오 A에서

D), 2) 두 계절의 변화(시나리오 E에서 H) 그리고 3) 계절의 극단적 변화(시나리오 I와 J)로 구분하였다(Table 2).

Table 2. Scenarios of seasonal temperature changes (climate-changes) in relation to dynamics of bird population on rice field. Symbols represent the variation in temperature over the specific season: black triangle, higher than control season; white triangle, a little higher; black inverted triangle, lower than control season; white inverted triangle; 'Longer', extending period; 'Shorter', reducing period

Scenario	Temperature			
	Winter	Spring	Summer	Fall
A	▲	△	-	△
B	▼	▽	-	▽
C	-	△	▲	△
D	-	▽	▼	▽
E	▲	△	▲	△
F	▼	▽	▼	▽
G	▲	-	▼	-
H	▼	-	▲	-
I	Longer	Shorter	Longer	Shorter
J	Shorter	Longer	Shorter	Longer

첫번째로 단일 계절의 변화는 겨울철 기온이 평균기온보다 높을 경우(시나리오 A)와 평균기온보다 낮을 경우(시나리오 B) 그리고 여름철 기온이 평균기온보다 높을 경우(시나리오 C)와 평균기온보다 낮을 경우(시나리오 D)이다. 여기서 봄과 가을의 단일 기온 변화는 시나리오 E와 F의 상황과 유사하므로 독립된 시나리오로 포함시키지 않았다. 두번째로 두 계절의 변화는 겨울철과 여름철 기온이 모두 평균기온보다 높을 경우(시나리오 E)와 평균기온보다 낮을 경우(시나리오 F)이다. 또한 겨울철 기온은 평균기온보다 높고 여름철 기온은 평균기온보다 낮을 경우(시나리오 G)와 겨울철 기온이 평균보다 낮고 여름철 기온이 평균보다 높을 경우(시나리오 H)로 구분된다. 참고로 비록 다른 환경의 영향이 존재하지만, 시나리오 G는 여름저온 겨울고온 현상의 엘니뇨의 상황을 설명할 수 있다. 다른 환경의 영향이 존재하지만, 끝으로 계절의 극단적 변화는 계절에 따른 평균 기온에는 변화가 없는 대신에, 겨울과 여름이 길어지고(5개월 이상) 봄과 가을이 짧아지는 경우(시나리오 I)와 겨울과 여름이 짧아지고(1개월 미만) 봄과 가을이 길어지는 경우(시나리오 J)이다. 본 연구에서는 계절별 월을 봄(3월-5월), 여름(6월-8월), 가을(9월-11월) 그리고 겨울(12월-2월)로 고려하였다.

시뮬레이션

수학적 모델을 통한 시뮬레이션에서는 일반적으로 관찰 및 실험적 자료에 기초한 모수와 계수의 값을 이용하는데, 본 연구에서는 가상실험접근법(virtual experiment)을 응용하

였다. 가상실험접근법은 모델을 기술하는데 사용한 모든 모수와 계수값의 전범위를 모델에 포함시키고, 몬테카를로 방법을 이용하여 임의로 값을 추출하여 결과를 예측하는 방법이다 (Lee 2012a;2013). 본 모델에서는 10가지 시나리오에 따른 기온변화와 계절에 따른 조류 개체군 변동모델에서의 계수를 결정하는데 이 방법을 이용하였다. 기상청 자료(1961년부터 2010년)에 기초한 겨울, 봄 그리고 여름의 평균기온(각각 -15°C, 15°C, 36°C)가 주어졌을 때를 대조군으로 정의하였다. 본 연구에 사용한 일별기온 $T(s)$ 는 방정식 (7)을 이용한 시뮬레이션 기온자료를 이용하였다(Lee, Mangel and Peres-Neto, unpublished data).

$$T(s) = \psi_1 + \psi_2 \sin(0.01715s - \psi_3) \quad (7)$$

여기서, ψ_1 는 기온과 관련된 상수, ψ_2 는 연간 기온 변화에 대한 계수 그리고 ψ_3 는 시간에 따른 기온 변화 계수이다. 대조군의 기온자료를 시뮬레이션하기 위해 $\psi_1=10$, $\psi_2=25$ 그리고 $\psi_3=1.4$ 를 이용하였다. 실험군은 10가지 시나리오에 따른 결과로 정의하였다. 먼저 각 시나리오에서의 기온의 변화는 대조군에서의 평균기온보다 $\pm 20\%$ 이내로 기온의 변화가 주어졌을때로 하였다. 또한 7개의 계수와 변수의 범위를 각각 30 개씩의 선택단위로 나누었다. 몬테카를로 방법에 의해 임의로 5,000번의 요인조합을 선택하여 예측하였고, 결과는 평균값을 이용하였다.

본 모델에서는 조류의 이동과 논습지를 이용하는 조류의 증감은 다른 환경의 영향도 존재하지만, 조류의 이동시기의 결정과 취식행동에 영향을 주는 기온 변화가 큰 영향을 준다고 가정하였다(Richardson 1978). 또한 논습지에서 먹이량은 항상 풍족하며 취식에 따른 종내 경쟁의 영향은 고려하지 않았다.

자료분석

기후변화 시나리오에 따라 논습지를 이용하는 계절별 조류 개체군의 크기는 0에서 1의 범위로 변환하였다. 변환된 값이 0이면 논습지를 이용한 개체수가 없다는 것을 의미하며, 1이면 논습지를 이용하는 개체수가 포화상태임을 의미한다. 뿐만아니라, 대조군의 환경상태에서는 변환된 값이 0이면 계절의 초기와 끝을 그리고 1이면 계절의 절정시기(예, 여름철 - 기온이 가장 높을 때, 겨울철 - 기온이 가장 낮을 때)를 간접적으로 의미할 수 있다. 예를 들어, 여름 번식조류는 초여름에 번식지에 도착하고 가을이 되기전에 월동지로 다시 이동을 한다. 따라서 계절의 초기와 끝에는 개체수가 0에 가까울 것이고 중간시기(=절정시기)에는 1에 가까울 것이다. 대조군과 각각의 기후변화 시나리오에서의 계절별로 기온과 논습지를 이용하는 조류 개체군과의 관계를 분석하였다. 본 모델의 시뮬레이션과 결과의 분석은 Matlab 2012b(Mathworks 2012)를 이용하였다.

결 과

Fig. 2는 기온 변화, 즉 계절이 바뀌에 따라 월동조류, 이동조류 그리고 번식조류가 서로 다른 시기에 논습지를 이용함을 보여주고 있다. 한국에서의 계절에 따른 전형적인 기온의 변화를 Fig. 2a처럼 주었을 때에, 겨울에 도래하는 월동개체군은 1일에서 68일까지 그리고 288일에서 365일까지 논습지를 이용하였고(Fig. 2b, f), 여름 번식 개체군은 109일에서 245일까지 이용하였다(Fig. 2d). 봄에 통과하는 이동개체군은 65일에서 140일까지 논습지를 이용하는 것으로 예측하였다(Fig. 2c, e). 특히, 이 시뮬레이션의 결과는 Nam 등 (2013)의 논습지를 이용하는 수조류의 조사결과와 일치하는데, 이동조류인 도요물떼새류는 4월에서 5월, 번식조류인 백로류는 4월에서 10월까지, 월동조류인 오리기러기류는 11월에서 3월까지 논습지를 이용하였다.

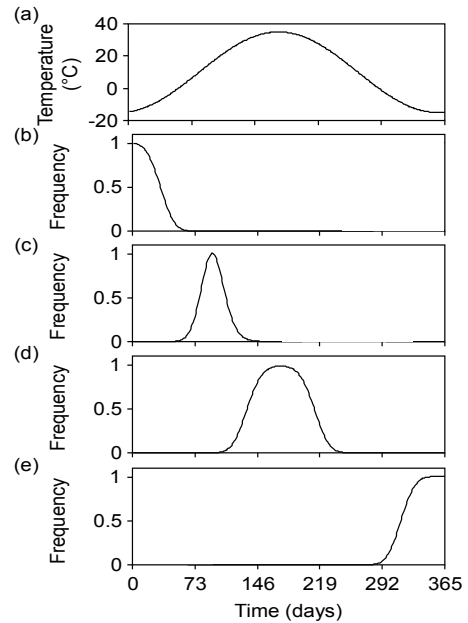


Fig. 2. Simulated annual pattern of temperature (a) and predicted seasonal abundance change of birds in the rice field: (b, e) wintering birds, (c) migration birds (used as stopover site in Korea) and (d) breeding birds.

계절에 따른 기온 변화는 논습지를 이용하는 조류 개체군 동태에 영향을 주었으며, 특히 기온 변화의 정도(시나리오 A에서 J)가 높아질 수록 조류 개체군 동태의 변화폭도 증가하였다(Figs. 3, 4, and 5). 우선 평년보다 겨울철이 따뜻한 경우(시나리오 A)는 논습지를 이용하는 여름 번식조류와 봄철 이동 조류의 개체수는 증가하였지만, 겨울 월동 조류의 개체수는 감소하였다 (Fig. 3a). 평년보다 겨울철이 추워진 경우(시나리오 B)는 겨울 월동조류의 이용기간 길어지고 개체수가 빠르게 늘어났지만, 가장 기온이 낮은 시기에는 개체수가 감소하였다. 봄의 이동 조류는 시나리오 A와 비슷하였지만,

여름 번식조류는 평년보다 개체수가 감소하였다(Fig. 3b). 평년보다 여름의 기온이 높아진 경우(시나리오 C)는 여름 번식 조류의 개체수는 증가하였지만, 기온이 높은 시기에 논습지를 이용하는 개체수는 감소하였다. 봄의 이동조류는 시나리오 A와 유사하였지만, 겨울 월동 조류의 이용 개체수는 감소하였다(Fig. 3c). 평년보다 여름철 기온이 낮은 경우(시나리오 D)는 논습지를 이용하는 여름 번식조류의 개체수가 크게 감소하였지만, 겨울 월동조류의 개체수는 증가하였다. 봄의 이동조류는 시나리오 A와 유사하였다.

겨울과 여름 모두 평년보다 기온이 높아진 경우(시나리오 E)는 논습지를 이용하는 겨울 월동 조류 개체수가 감소하였다. 여름 번식조류의 개체수는 증가하였지만, 기온이 높은 시기의 개체수는 감소하였다. 봄의 이동 조류는 평년보다 개체수가 빠르게 증가하였고, 기온이 상승함에 따라 감소하였다(Fig. 4a). 평년보다 겨울과 여름철 기온이 낮아진 경우(시나리오 F)는 여름 번식 조류 개체수는 감소하였지만, 겨울 월동 조류는 평년보다 빠르게 개체수가 증가하였고 기온이 더 낮아짐에 따라 감소하였다. 봄의 이동조류는 시나리오 E와 유사하였다(Fig. 4b). 평년보다 겨울철 기온은 높아지고 반대로 여름철 기온이 낮아진 경우(시나리오 G)는 논습지를 이용하는 겨울 월동 조류와 여름 번식 조류의 개체수는 모두 감소하였지만, 봄의 이동조류는 평년보다 약간 증가하였다(Fig. 4c). 평년보다 겨울의 기온은 낮아지고 여름은 높아진 경우(시나리오 H)는 겨울 월동 조류와 여름 번식 조류의 개체수는 빠르게 증가하였지만, 겨울의 기온이 더 낮아지고 여름의 기온이 더 높아짐에 따라 개체수는 모두 감소하였다. 봄의 이동조류는 평년보다 약간 감소하였다(Fig. 4d).

계절에 따른 기온의 변화처럼 특정 계절의 길이 변화도 논습지를 이용하는 조류 개체군의 동태에 영향을 주었다(Fig. 5). 봄과 가을이 짧아지고 대신 겨울과 여름이 길어진 경우(시나리오 I) 봄의 이동 조류 개체군이 논습지를 이용하는 기간이 크게 짧아졌다. 흥미롭게도 겨울 월동 조류 개체군은 겨울의 초반과 후반을 제외하고는 항상 최대개체수가 논습지를 이용하였지만, 여름 번식개체군은 기온이 높았던 기간을 제외하고는 전체적으로 적은수만 이용하였다(Fig. 5a). 반대로 겨울과 여름이 짧아지고 대신 봄과 가을이 길어진 경우(시나리오 J)는 논습지를 이용하는 겨울 월동 조류와 여름 번식 조류는 거의 없었다. 하지만 봄의 이동 조류는 봄철 초반에는 평년보다 약간 많은 개체수가 논습지를 이용하였으며, 흥미롭게도 적은 개체수가 1년 내내 논습지에 머무는 것으로 예측되었다(Fig. 5b).

전체적으로 특정 계절의 기온변화가 있고, 다른 계절은 평년과 차이가 없을 경우에는, 해당 계절의 조류 개체군 동태만 기온에 따른 영향을 받았다(Fig. 2). 하지만, 두 계절 이상의 기온변화는 모든 계절의 조류 개체군 동태에 영향을 주었다(Figs. 3, and 4). 더욱이 계절의 길이 변화는 기온 변화보다 더 뚜렷한 개체군 동태의 변화를 유도하였다(Fig. 5).

고 찰

본 연구는 수학모델을 이용하여 기후변화가 논습지를 이용하는 조류 개체군 동태에 미치는 영향을 분석 및 예측하였다. 먼저 Lotka-Volterra 방정식을 응용한 수학모델은 계절에 따라 논습지를 이용하는 월동, 이동 그리고 번식 조류가 다르게 분포함을 보였으며, 야외에서 조사된 Nam 등 (2012)의 결과와 동일한 분포패턴으로 예측되었다. 특히, 계절에 따라 달라지는 기온 변화는 논습지를 이용하는 조류 개체군 동태 패턴에 영향을 주었는데, 각 계절마다의 평균 기온보다 높아지거나 또는 낮아질 경우, 논습지를 이용하는 조류개체군 크기도 함께 증가하거나 낮아졌다. 뿐만 아니라, 계절의 길이 변화, 즉 계절이 평균 이상으로 길어지거나 또는 짧아진 경우에도 논습지를 이용하는 조류개체군이 증가하거나 또는 감소하였다. 전체적으로 기온변화가 있었던 계절에 논습지를 이용하는 조류 개체군 동태만 영향을 받았던 것으로 보아, 기후변화의 패턴이 조류 개체군 동태에 큰 영향을 주는 것으로 사료된다(e.g., Fraser *et al.* 2013; Reed *et al.* 2013).

기후변화는 조류개체군이 논습지에 도래하는 또는 떠나는 시기에 영향을 주어, 논습지를 이용하는 조류개체군의 적합도, 즉 이동성공(월동 또는 이동조류)과 번식성공(번식조류)에 영향을 줄 수 있다. 생활사 전략이론에 의하면, 조류는 적합

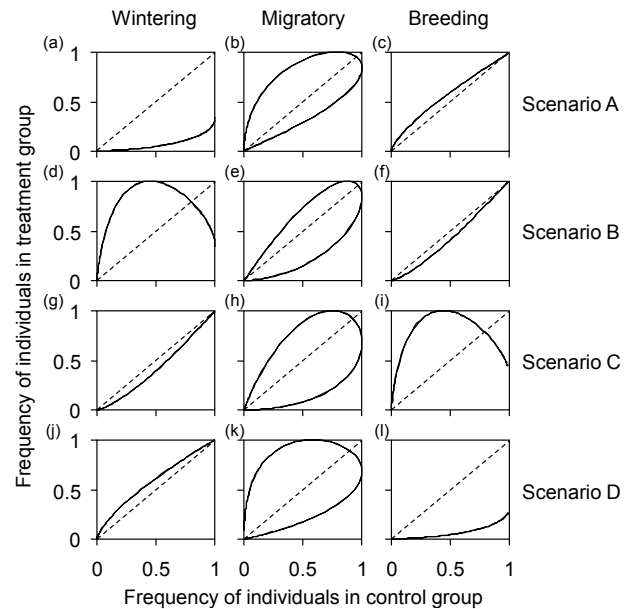


Fig. 3. Relationship in predicted frequency of individuals between control group (given mean temperature of each season) and treatment group (given temperature of Scenario A (a-c), Scenario B (d-f), Scenario C (g-i), and Scenario D (j-l)) in the Wintering birds (a, d, g, j), the migratory birds (b, e, h, k), and the breeding birds (c, f, i, l). Red line represents relationship between control and treatment group in each Scenario. Dashed line is that the correlation coefficient between control and treatment group is 1.

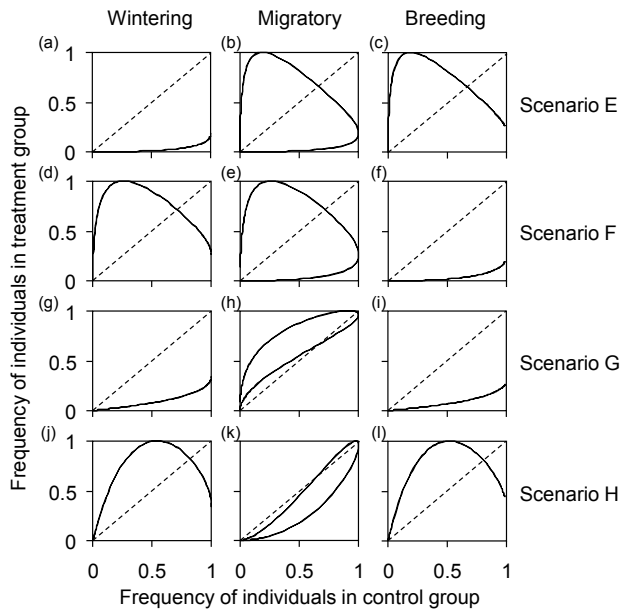


Fig. 4. Relationship in predicted frequency of individuals between control group (given mean temperature of each season) and treatment group (given temperature of Scenario E (a-c), Scenario F (d-f), Scenario G (g-i), and Scenario H (j-l)) in the Wintering birds (a, d, g, j), the migratory birds (b, e, h, k), and the breeding birds (c, f, i, l). Red line represents relationship between control and treatment group in each Scenario. Dashed line is that the correlation coefficient between control and treatment group is 1.

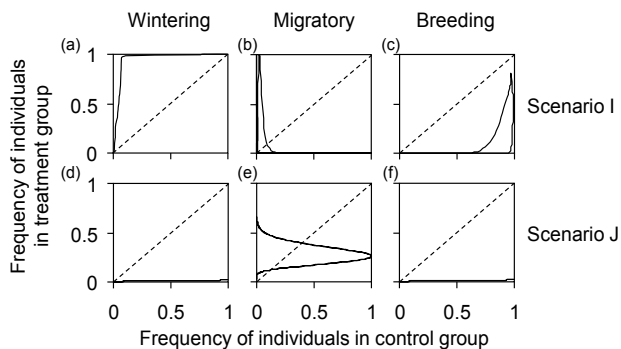


Fig. 5. Relationship in predicted frequency of individuals between control group (given mean temperature of each season) and treatment group (given temperature of Scenario I (a-c) and Scenario J (d-f)) in the Wintering birds (a, d), the migratory birds (b, e), and the breeding birds (c, f). Red line represents relationship between control and treatment group in each Scenario. Dashed line is that the correlation coefficient between control and treatment group is 1.

도를 극대화시키기 위해 주어진 환경에서 전략적으로 최적 선택을 선호하도록 적응되어 왔다(Roff 2002). 예를 들어, Lack (1968)은 조류 암컷은 번식지에 도착하는 시기와 첫 알을 산란하는 시기를 새끼의 먹이가 되는 애벌레의 최대 부화 시기와 일치하도록 적응되어왔다고 고찰하였으며, 특히 전략

적으로 시기를 잘 선택한 개체의 번식성공이 가장 높다고 설명하였다. 하지만 경험과 유전적 정보에 의한 최적시기선택은 기후변화와 같은 예측불가능한 환경변화의 방해로 이동 및 번식성공을 감소시키는 결과를 초래할 수 있을 것이다(Lee 2012b). 최근 Fraser 등 (2013)은 아마존에서 월동하는 암척색 큰제비(*Progne subis*)가 기후변화로 번식지인 미국 텍사스 지역의 봄이 빨라짐으로 인하여, 최근 5년동안 비슷한 시기에 아마존에서 출발했음에도 불구하고 번식성공율이 감소하고 있다고 보고하였다. 기후변화로 예상보다 빨라진 봄으로 인해 앞당겨진 애벌레의 최대부화시기가 암척색 큰제비의 먹이경쟁과 서식지 경쟁을 증가시켜, 번식성공율의 감소를 유도했기 때문이다. 그러나 조류의 전략적 내성(strategic tolerance)으로 인해, 일시적으로 기후변화의 영향이 생활사에 영향을 없는 것처럼 분석될 수도 있다. Reed 등 (2013)은 기후변화가 박새의 알과 애벌레의 부화시기 불일치를 유도해 번식성공을 감소시켰음에도 불구하고, 개체군의 성장속도는 경년변화(interannual variation)의 영향으로 기후변화의 영향을 받지 않았다. 결국 단기적인, 즉 특정 계절에 단편적으로 수행되는 모니터링은 자칫 잘못된 결과(전략적 내성에 의한)로 분석되어질 수 있기 때문에, 모든 계절에 대한 지속적인 꾸준한 모니터링이 수행되어야 할 것이다.

기후변화로 인한 조류개체군 동태의 불안정성은 생리적 스트레스를 증가시켜 논습지의 조류 중 다양성을 감소시킬 수 있다. 기후변화로 논습지를 이용하는 개체군의 크기가 커지면, 먹이 및 서식지 경쟁의 증가로 생리적 스트레스, 즉 산화스트레스 또는 코티졸 호르몬 양이 증가할 것이다(e.g., Kitaysky *et al.* 2003). 반대로 개체군의 크기가 작아지면, 경쟁은 감소하지만 포식압의 증가로 스트레스는 증가할 것이다(e.g., Trompeter and Langkilde 2011). 결국 논습지가 허용할 수 있는 개체군의 최적크기에서 최소의 스트레스를 유도하여 최상의 적합도를 얻을 수 있을 것이다(e.g., Graham *et al.* 2010). 최근 Saino 등 (2011)은 유럽에 도래하는 117종의 이동조류가 기후변화(겨울철과 봄철의 기온 상승)에 인한 도래지의 빠른 기온상승으로 개체군의 크기가 크게 감소함을 보고하였다. 기온 상승에 따른 도래시기의 불일치(즉, 서로 다른시기에 도래하는 조류가 같은 시기에 함께 공존)는 생리적 스트레스를 증가시켜 적합도를 감소시키고(Nilsson and Sandell 2009), 결국 개체군이 감소하는 결과를 초래하였다(Saino *et al.* 2011). 또한 기후변화에 의한 개체군 동태의 불균형은 번식초기의 모계 스트레스(maternal stress)를 증가시켜, 부화한 새끼의 초기 성장과 생존에 부정적인 영향을 줄 수 있다(Groothuis *et al.* 2008; Love and Williams 2008). 예를 들어, Haussmann 등 (2012)은 산란 시기에 높은 스트레스를 받은 암탉(*Gallus domesticus*)의 알에서 부화한 새끼의 코티졸호르몬 지수는 높고 텔로미어의 길이는 짧았기 때문에, 번식직전 암컷의 스트레스는 새끼의 수명을 단축시키는 한 요인으로 고찰하였다. 따라서, 개체수준에서 스트레스 기작에 따라 생활사가 변화된다는 결과는 논습지를 이용하는 조류 개체군의 크기와 다양성에도 영향을

미칠 수 있을 것이다.

논습지에서의 작물(예, 벼)의 생산량은 기후변화에 의한 조류개체군 동태의 불균형으로 감소할 수 있을 것이다. 지속 가능한 논 농업과 작물생산성은 논생태계, 즉 벼와 수생생물 그리고 조류 및 포유류의 생태적 관계와 균형이 유지되어야 한다고 알려져 있다(Roger 1991; Xie *et al.* 2011). 예를 들어, 논습지에 서식하는 미꾸라지 같은 어류는 벼의 생장을 방해하는 잡초와 해충을 제거할 수 있으며(Ahmed and Garnett 2011; Berg *et al.* 2012), 오리와 같이 논에서 취식하는 조류는 논바닥을 부리로 쪼아 흙탕물을 일으켜 햇빛 투과를 막아 잡초의 발아와 성장을 억제하여 생산량을 향상시킬 수 있다(Hossain *et al.* 1992; Su *et al.* 2012). 하지만 기후변화로 인한 조류개체군 동태의 불안정성은 논습지의 먹이사슬과 중간 생태적 네트워크(예, 중간 최적 개체수의 비율)의 균형을 깨뜨려 농업생산성의 감소를 유도할 수 있을 것이다. 최근 UNDP (2010)도 지속가능한 논농업을 유지하기 위해 우선적으로 논습지를 이용하는 농작물-동물간의 상호관계(crop-animal interaction)가 안정되게 유지되어야 함을 강조하였다. 따라서 기후변화와 관련하여 논습지를 이용하는 조류생태에 대한 모니터링 계획과 보전전략의 수립은 조류종 보호 뿐만 아니라 농업생산성도 함께 고려되어야 할 것이다.

끝으로, 기후변화와 관련된 논습지를 이용하는 조류개체군의 보호를 위해서는 국제적인 네트워크의 활성화가 필요할 것이다. 한반도에서 기온이 세계 평균보다 빠르게 상승하거나, 여름 또는 겨울 기간이 길어지고 봄가을이 짧아지는 경우에 한반도 이외 지역의 기후변화 또한 논습지를 이용하는 조류개체군의 변화에 영향을 줄 수 있다. 예를 들어, 겨울과 여름이 길어짐으로 인한 여름번식 개체군의 감소는 (시나리오 I) 한반도의 기후변화 뿐만 아니라, 한반도에 도래하기전 서식하는 지역의 기후변화에 따른 결과일 수 있기 때문이다. 따라서 지속적인 국제적 네트워크를 통한 조류와 기후변화 정보에 대한 교류가 활성화되어야 할 것이다.

본 연구에서는 기온변화와 종간의 관계와 관련된 조류개체군 동태를 수학적 모델로 개발하여, 논습지를 이용하는 조류개체군 동태가 기후변화에 영향을 받을 수 있음을 제안한 11가지 기후시나리오를 통해 예측 및 분석하였다. 또한 예측된 기후변화에 의한 조류개체군 동태의 변이결과를 이용하여 조류의 보전전략 수립의 필요성과 농업생산성과 관련된 조류개체군의 영향에 대해 고찰하였다. 하지만 기후변화와 논습지를 이용하는 조류개체군 동태의 관계는 장기적인 모니터링이 추가로 진행되어야 하며, 특히 논습지에서의 조류생활사에 대한 연구가 개체수준에서 추가로 진행되어야 할 것이다. 또한 기후변화가 논습지를 이용하는 생물의 먹이사슬과 생태구조에 어떠한 영향을 주는지 그리고 그 영향이 지속가능한 논농업에 미치는 영향에 대해서도 추가적인 연구가 필요하다. 뿐만 아니라, 논습지는 1년 주기로 급격히 변화하는 공간으로 급격한 환경변화에 따라 조류의 도래 패턴이 제한될 수 있으므로 분석에 이러한 요인들을 고려해야 할 것으로 사료된다.

요 약

본 연구는 수학적 모델(Lotka-Volterra 방정식)을 이용하여 기후변화가 논습지를 이용하는 조류 개체군의 크기와 구조에 미치는 영향에 대해 분석 및 예측하였다. 특히 논습지를 이용하는 조류 개체군 동태에 영향을 주는 기후변화에 대해, 1) 계절 내 최고 및 최저 기온의 변화와 2) 계절 길이의 변화를 조합하여 11가지 가능한 기후변화시나리오를 모델시물레이션에 이용하였다. 본 연구의 수학적 모델은 기온 변화, 즉 계절이 바뀔 때 따라 월동, 이동, 그리고 번식조류가 일정한 시기에 그리고 일정한 분포패턴으로 논습지를 취식 및 서식지로 이용하고 있음을 보였다. 기후변화 시나리오의 결과, 기온 변화의 폭이 커질 수록 조류 개체군 동태의 변이는 증가하였으며, 계절의 길이 변화, 특히 계절이 짧아진 경우에 논습지를 이용하는 기간도 크게 짧아져 전체적으로 개체군 동태를 감소시켰다. 전체적으로 한 계절 내의 기온변화가 발생하고, 다른 계절은 평년 기온을 유지할 경우에는, 해당 계절의 조류개체군 동태만 기온변화에 영향을 받았다. 더욱이 계절의 길이 변화는 계절 내 기온 변화보다 더 뚜렷한 개체군 동태의 변화를 유도하였다.

Acknowledgement

This research was supported by Canada FQRNT Postdoctoral Research Fellowship (Dossier-168744). I thank Professor Marc Mangel and Hyung-Kyu Nam for providing helpful comments, and two referees for suggestions that improved an earlier version of the manuscript.

References

- Ahmed, N., Garnett, S.T., 2011. Integrated rice-fish farming in Bangladesh: meeting the challenges of food security, *Food Sec.* 3, 81-92.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*, pp. 214-264, Blackwell Science Ltd, Cambridge, MA.
- Berg, H., Berg, C., Nguyen, T.T., 2012. Integrated rice-fish farming: safeguarding biodiversity and ecosystem services for sustainable food production in the mekong delta, *J. Sustain. Agr.* 36, 859-872.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E., 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird, *Nature* 441, 81-83.
- Clark, J.S., Bell, D.M., Kwit, M., Stine, A., Vierra, B., Zhu, K., 2012. Individual-scale inference to anticipate climate-change vulnerability of biodiversity, *Philos. T. Roy. Soc. B* 367, 236-247.
- Elphick, C.S., 2010. Why study birds in rice fields?

- Waterbirds* 33, 1-7.
- Fasola, M., Ruíz, M., 1996. The value of rice fields as substitutes for natural wetlands for waterbirds in the Mediterranean region, *Colon. Waterbird*. 19, 122-128.
- Fraser, K.C., Silverio, C., Kramer, P., Mickle, N., Aeppli, R., Stutchbury, B.J.M., 2013. A trans-hemispheric migratory songbird does not advance spring schedules or increase migration rate in response to record-setting temperatures at breeding sites, *PLoS One* 8, e64587.
- Fujioka, M., Armacost Jr, J.W., Yoshida, H., Maeda, T., 2001. Value of fallow farmlands as summer habitats for waterbirds in a Japanese rural area, *Ecol. Res.* 16, 555-567.
- Graham, L.K., Yoon, T., Kim, J.J., 2010. Stress impairs optimal behavior in a water foraging choice task in rats. *Learn Mem.*, 17, 1-4.
- Groothuis, T.G.G., Carere, C., Lipar, J., Drent, P.J., Schwabl, H., 2008. Selection on personality in a songbird affects maternal hormone levels tuned to its effect on timing of reproduction, *Biol. Lett.* 4, 465-467.
- Hausmann, M.F., Longenecker, A.S., Marchetto, N.M., Juliano, S.A., Bowden, R.M., 2012. Embryonic exposure to corticosterone modifies the juvenile stress response, oxidative stress and telomere length, *Proc. Biol. Sci. B* 279, 1447-1456.
- Horie, T., Nakagawa, H., Nakano, J., Hamotani, K., Kim, H.Y., 1995. Temperature gradient chambers for research on global environment change. III. A system designed for rice in Kyoto, Japan, *Plant. Cell Environ.* 18, 1064-1069.
- Hossain, S.T., Sugimoto, H., Ahmed, G.J.U., Islam, M.R., 1992. Effect of integrated rice-duck farming on rice yield, farm productivity, and rice-provisioning ability of farmers., *Asian J. Agr. Dev.* 2: 79-86.
- Huffaker, C.B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations, *Hilgardia* 27, 343-383.
- Jonzén, N., Hedenström, A., Lundberg, P., 2007. Climate change and the optimal arrival of migratory birds, *Proc. Biol. Sci. B* 274, 269-274.
- Kim, M., Nam, H.-K., Kim, M.-H., Cho, K.-J., Kang, K.-K., Na, Y.-E., 2013. Status of birds using a rice paddy in south korea, *Korean J. Environ. Agric.* 32, 155-165.
- Kitaysky, A.S., Kitaiskaia, E.V., Piatt, J.F., Wingfield, J.C., 2003. Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks, *Horm. Behav.* 43, 140-149.
- Lack, D., 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*, pp. 1-34. Methuen, London.
- Lee, W.-S. 2012a. Effect of environmental stressors in stopover sites on the survival and re-migration using a dynamic-state-dependent model, *Kor. J. Orni.* 19, 277-291.
- Lee, W.-S. 2012b. Climate change and individual life history., *Ocean and Polar Res.* 34, 275-286.
- Lee, W.-S. 2013. Effects of climate and human aquatic activity on early life-history traits in fish, *Kor. J. Ecol. Environ.* 46, 395-408.
- Lemoine, N., Böhning-Gaese, K., 2003. Potential impact of global climate change on species richness of long-distance migrants, *Conserv. Biol.* 17, 577-586.
- Liu, Z., Zhong, S., Teng, Z. 2012. N species impulsive migration model with markovian switching. *J. Theor. Biol.* 307, 62-69.
- Love, O.P., Williams, T.D., 2008. The adaptive value of stress-induced phenotypes: effects of maternally derived corticosterone on sex-biased investment, cost of reproduction, and maternal fitness, *Am. Nat.* 172, E135-149.
- Lumpkin, H.A., Pearson, S.M., In Press. Effects of exurban development and temperature on bird species in the Southern Appalachians, *Conserv. Biol.*
- Matheworks, T., 2012 Matlab 2012b. Matheworks, Natick, MA.
- Mearns, L.O., Hulme, M., Carter, T.R., Leemans, R., Lal, M., Whetton, P., Hay, L., Jones, R.N., Katz, R., Kittel, T., Smith, J., Wilby, R., Mata, L.J., Zillman, J., 2001 Climate scenario development, in: Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., van der Linden, P.J., Dai, X., Maskell, K., Johnson, C.A. (Edspp. 739-768). *In: Climate change 2001: the scitific basis* (J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell and C.A. Johnson eds.). Cambridge University Press, Published Place, UK, pp. 739-768.
- Nishimura, K., Kishida, O. 2001. Coupling of two competitive systems via density dependent migration., *Ecol. Res.* 16, 359-368.
- Møller, A.P., Fiedler, W., Berthold, P., 2010. *Effects of climate change on birds*, pp. 113-128, Oxford University Press, Oxford.
- Morison, J.I.L, Morecroft, M.D., 2006. *Plant growth and climate change*, pp. 12-25, Willey-Blackwell, London.
- Murray, J.D., 2003. *Mathematical biology I: an introduction*, pp. 79-114, Springer-Verlag, New York.
- Nam, H.-K., Choi, S.-H., Choi, Y.-S., Yoo, J.-C., 2012. Patterns of waterbirds abundance and habitat use in

- rice fields, *Korean J. Environ. Agric.* 31, 359-367.
- Nilsson, A.L.K., Sandell, M.I., 2009. Stress hormone dynamics: an adaptation to migration? *Biol. Lett.* 5, 480-483.
- Reed, T.E., Grøtan, V., Jenouvrier, S., Sæther, B., Visser, M.E., 2013. Population growth in a wild bird is buffered against phenological mismatch, *Science* 340, 488-491.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 11001-11006.
- Richardson, W., 1978. Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review, *Oikos* 30, 224-272.
- Rodway, M.S., Regehr, H.M., 1999. Habitat selection and reproductive performance of food-stressed herring gulls, *Condor* 101, 566-576.
- Roff, D.A., 2002. *Life history evolution*, pp. 93-150, Sinauer, Sunderland.
- Roger, P.A., 1991 Biodiversity and sustainability of wetland rice production: role and potential of microorganisms and invertebrates, In: Hawksworth, D.L. (Ed), *The biodiversity of microorganisms and invertebrates: its role in sustainable agriculture*, CAB International, Oxford, UK, pp. 117-136.
- Saino, N., Ambrosini, R., Rubolini, D., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Huppopp, K., Huppopp, O., Lehikoinen, A., Lehikoinen, E., Rainio, K., Romano, M., Sokolov, L., 2011. Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds, *Proc. Biol. Sci. B* 278, 835-842.
- Stafford, J.D., Kaminski, R.M., Reineche, K.J., 2010. Avian foods, foraging and habitat conservation in world rice fields, *Waterbirds* 33, 133-150.
- Su, P., Liao, X.L., Zhang, Y., Huang, H., 2012. Influencing factors on rice sheath blight epidemics in integrated rice-duck system, *J. Integr. Agric.* 11, 1462-1473.
- Trompeter, W.P., Langkilde, T., 2011. Invader danger: lizards faced with novel predators exhibit an altered behavioral response to stress, *Horm. Behav.* 60, 152-158.
- UNDP, 2010 *Sustainable rice production systems: scoping paper*, pp. 1-20, United Nations Development Programme, New York.
- Wang, X.-S., Wu, J. 2012. Seasonal migration dynamics: periodicity, transition delay and finite-dimensional reduction, *Proc. R. Soc. A* 468, 634-650.
- Xie, J., Hu, L.L., Tang, J.J., Wu, X., Li, N.N., Yuan, Y.G., Yang, H.S., Zhang, J.E., Luo, S.M., Chen, X., 2011. Ecological mechanisms underlying the sustainability of the agricultural heritage rice-fish coculture system, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, E1381-E1387.