

## 동굴성 박쥐 7종의 온도선호도와 동면처 선택

김선숙\* · 최유성<sup>1</sup> · 유정철<sup>2</sup>

국립생태원 생태보전연구본부 생태서비스연구팀

<sup>1</sup>국립생태원 기초생태연구본부 생태진화연구팀, <sup>2</sup>경희대학교 생물학과, 한국조류연구소

**The Thermal Preference and the Selection of Hibernacula in Seven Cave-dwelling Bats. Kim, Sun-Sook\*, Yu-Seong Choi<sup>1</sup> and Jeong-Chil Yoo<sup>2</sup> (Ecosystem Service Research Team, National Institute of Ecology, Seocheon 325-813, Korea; <sup>1</sup>Ecology & Evolution Research Team, National Institute of Ecology, Seocheon 325-813, Korea; <sup>2</sup>Korea Institute of Ornithology and Dept. of Biology, Kyung Hee University, Seoul, 130-701, Korea)**

**Abstract** Bats hibernating in caves and unused mines were surveyed during six hibernation periods (from December to February, 2005 and 2011) in Korea. We recorded 13,288 individuals of 11 species at 140 hibernacula (60 caves and 80 abandoned mines): *Rhinolophus ferrumequinum* (n=3,509), *Eptesicus serotinus* (n=6), *Hypsugo alaschanicus* (n=349), *Miniopterus fuliginosus* (n=5,919), *Murina hilgendorfi* (n=417), *Myotis aurascens* (n=294), *Myotis bombinus* (n=2), *Myotis formosus* (n=401), *Myotis macrodactylus* (M.mac, n=151), *Myotis petax* (n=2,131) and *Plecotus ognevi* (n=109). We studied the thermal preference and selection of hibernacula of seven dominant bat species. Four species (*Myotis petax*, *Hypsugo alaschanicus*, *Plecotus ognevi* and *Murina hilgendorfi*) hibernated mainly at the cold site below than 7°C, while three species (*Myotis formosus*, *Rhinolophus ferrumequinum* and *Miniopterus fuliginosus*) hibernated at warm site above than 7°C. *Rhinolophus ferrumequinum* had broad-ranged temperature zone for their hibernating site. The mean body temperature of each species was 2.64±0.98°C for *Murina hilgendorfi*, 2.76±1.68°C for *Hypsugo alaschanicus*, 2.78±0.98°C for *Plecotus ognevi*, 4.52±1.02°C for *Myotis petax*, 7.83±1.94°C for *Miniopterus fuliginosus*, 9.19±2.35°C for *Rhinolophus ferrumequinum* and 13.64±0.76°C for *Myotis formosus*, respectively. The body temperatures of hibernating bats were closely related to the rock surface temperatures rather than the ambient temperatures. In conclusion, the diversity of bats community in hibernacula were closely related to the range of inner ambient temperature of hibernacula, and more species of bats were occupied at sites presenting a broad range of ambient temperatures.

**Key words:** cave-dwelling bat, temperature, hibernation, thermal preference, wintering sites, distribution

## 서 론

온대지역에서 박쥐를 포함한 온혈동물이 선택하는 동

면(hibernation)은 제한된 에너지 문제에 대한 적응방식으로 이해된다(Lyman *et al.*, 1982; Nedergaard *et al.*, 1990). 따라서 박쥐류는 서로 다른 환경과 생활사 전략에 따라서 개체의 적합도를 높일 수 있는 다양한 생존 전략을 선택하고, 이러한 적응의 결과는 종특이적인 온도선호도(species-specific thermal preference)로 나타나게 된다(Webb *et al.*, 1996; Wilkinson and South, 2002).

Manuscript received 1 September 2014, revised 20 October 2014, revision accepted 21 October 2014  
\* Corresponding author: Tel: +82-11-9771-8834, Fax: +82-41-950-5934, E-mail: sskim108@hanmail.net

동면수행을 위하여 선호되는 온도는 조상종의 기원 (origin)이나 생물지리적인 분포의 차이를 반영하기 때문에 (Grigg and Beard, 2000; Lovegrove, 2000; Kokurewicz, 2004), 자연 상태에서 나타나는 박쥐류의 온도선호도는 종에 따라 차이가 있고 (McNab, 1974; Thomas *et al.*, 1990; Nagel and Nagel, 1991; Webb *et al.*, 1996; Arlettaz *et al.*, 2000), 지역 개체군이나 연령, 성에 따라 차이를 나타내기도 한다 (Kokurewicz, 2004; Boyles *et al.*, 2007).

박쥐류는 자연환경 조건에서 성공적인 동면수행을 위하여 입체체온(에너지 소비가 최소화되는 온도, critical temperatures)보다 생리적, 생태적으로 최적의 상태를 유지할 수 있는 최적온도(optimal temperature)를 선호한다 (Körtner and Geiser, 1998; Dunbar and Tomasi, 2006; Masing and Lutsar, 2007; Boyles *et al.*, 2011). 또한 박쥐를 포함한 소형 동물의 경우 동면기간 동안 미소서식지의 환경(온도)의 변화는 수면대사율(TMR, torpor metabolic rate)에 직접적으로 영향을 미치기 때문에 (Schmidt-Nielsen, 1997; Thomas *et al.*, 1990; Humphries *et al.*, 2002; Kokurewicz, 2004), 성공적인 동면수행을 위하여 선택한 동면처의 안정성은 생존에 직접적으로 영향을 준다 (Kokurewicz, 2004; Ruczyński *et al.*, 2005). 즉 중간 선호된 온도는 종의 분포와 잠자리 선택에 영향을 주며 (McNab, 1982; Geiser and Ruf, 1995; Webb *et al.*, 1996; Humphries *et al.*, 2002; Kim *et al.*, 2013), 지방저장량 (Speakman and Rowland, 1999), 수면대사율 (McNab, 1974; Thomas *et al.*, 1990; Song *et al.*, 1997; Speakman and Thomas, 2003), 에너지 배분 (Humphries *et al.*, 2002; Dunbar and Tomasi, 2006), 수면의 주기와 유형 (Geiser and Kenagy, 1988; Geiser, 2004), 동면기간 (Grinevitch *et al.*, 1995; Körtner and Geiser, 1998; Kim *et al.*, 2013) 등 동면전략 전반에 영향을 준다. 따라서 현재 박쥐가 출현된 동면장소는 대상 종의 적합한 서식지로 가정되어지며 (Ransome, 1968; Tidemann and Flavel, 1987; O'Donnell, 2000; Krebs, 2001; Kunz and Lumsden, 2003; Kim *et al.*, 2013), 현재의 분포 및 행동, 생리적 특성 등은 개체의 적합도를 최대화하는 단서로 이해된다 (Boyles *et al.*, 2007; Geiser and Stawski, 2011).

박쥐의 중간 온도선호도에 대한 연구들은 각 종의 생물학적 정보를 제공하여 종의 생태에 대한 이해를 증진시키고 (Tuttle and Kennedy, 2002), 서식지 관리계획 수립을 위한 정보를 제공한다 (Agosta, 2002; Tuttle, 2003; Wang *et al.*, 2003; Brack, 2007). 자연상태에서 박쥐의 동면장소는 대상 종에게 적합한 서식환경을 제공하기 때문에, 각 동면처에 출현된 박쥐 종의 온도선호도에 대한

정보는 대상 종의 서식지 요구나 동면생태를 이해할 수 있는 근거를 제공한다. 따라서 박쥐 군집의 종특이적인 온도선호도 및 서식지 요구에 대한 평가는 축적된 생태 정보와 지속적인 모니터링 결과를 기반으로 가능하다 (Racey, 2009).

동굴성 박쥐의 잠자리로 이용되는 동굴이나 폐광 같은 지하공간은 외부환경에 비해 안정적이지만, 물리적 구조(동굴의 외부 노출 정도, 입구의 수, 입구방향)와 대기순환에 의해 영향을 받기 때문에 단일 동굴에서도 다양한 온도환경이 조성된다 (Romero, 2009; Perry, 2013). 생물학적 관점에서 동굴환경의 특성은 동굴 내 다양한 미소서식지를 만들어 내고, 동굴 생물(cave fauna)의 분포와 풍부도에 영향을 준다 (Busotti *et al.*, 2006; Romero, 2009).

동굴을 잠자리로 이용하는 박쥐류의 분포 현황 및 분류학적 연구가 국내에서 진행되었지만 (Son, 1978, 1979, 1981, 1996; Lee *et al.*, 1987; Yoon and Son, 1989; Son *et al.*, 1991), 붉은박쥐 (Son *et al.*, 1987; Kim *et al.*, 2009, 2013)를 제외한 동굴성 박쥐의 동면생태에 관한 연구결과는 미흡한 실정이다. 또한 박쥐의 서식지 관리를 위한 중간 서식지 특성과 종특이적인 온도선호도에 관한 정량적인 자료는 제한적이다.

본 연구에서는 동면기간 동안 한국에 서식하는 동굴성 박쥐류의 동면장소 분포 현황에 대하여 조사하였다. 동굴성 박쥐 가운데 우점된 7종(관박쥐 *Rhinolophus ferrumequinum*, 검은집박쥐 *Hypsugo alaschanicus*, 긴가락박쥐 *Miniopterus fuliginosus*, 관코박쥐 *Murina hilgendorfi*, 붉은박쥐 *Myotis formosus*, 물뿔수염박쥐 *Myotis petax*, 토끼박쥐 *Plecotus ognevi*; NIBR, 2012a, b)의 온도선호도와 동면장소 특성 및 동면생태, 동면장소의 온도특성과 박쥐 종 다양성과의 상관에 대하여 연구를 수행하였다.

## 연구 방법

### 1. 조사 시기 및 지역

동굴성 박쥐의 분포 및 중간 온도선호도를 연구하기 위하여 전국에 분포하는 자연동굴과 폐광을 대상으로 2005년부터 2011년까지 제주도를 제외한 전국에서 7차례의 동면기간 동안 조사를 수행하였다. 자연동굴은 NIER (2004)과 Youngwol-Gun (2001), Pyeongchang-Gun (2005), CHA (2004, 2006, 2008, 2009)를 참고하여

조사 대상지를 선정하였으며, 폐광의 경우 금속광산데이터베이스(<http://apec.kigam.re.kr>)를 참고하였다. 온대성 박쥐의 동면기간은 종 간, 지역 간 차이가 있지만 (Humphries *et al.*, 2002; Kim *et al.*, 2013), 일반적으로 온대성 박쥐의 동면기간으로 간주되는 12월부터 이듬해 2월까지 조사를 수행하였다(Kokurewicz, 2004; Boyles *et al.*, 2006).

## 2. 박쥐 모니터링 및 동면장소 온도 측정

### 1) 박쥐 종수 및 개체수 조사

2005년 12월부터 2011년 2월까지 조사한 동굴과 폐광 가운데 박쥐가 관찰된 140개의 동면처를 최소 2회 이상 방문하여 매 회 박쥐의 종수와 개체수를 확인하였으며, 최대 개체수를 기록하였다. 하지만 자연동굴의 구조적 특징으로 인해 정확한 개체수의 파악이 어렵기 때문에 최소 관찰 개체수와 종수를 결과에 제시하였다. 관찰된 박쥐의 외부형태의 특징에 기초하여 동정하였고(Albayrak, 1993; Yoon *et al.*, 2004), 종 명칭은 NIBR (2012b)에 따랐다. 단독 또는 소수의 무리를 지은 경우에는 한 마리씩 개체수를 산정하였고, 100개체 이상 무리를 짓는 경우에는 다량 개체수 측정방식을 따랐다(Kunz *et al.*, 1996, 2009).

### 2) 동면처의 온도 및 박쥐의 체온 측정

본 연구를 수행하기 위하여 두 가지를 가정을 하였다. 첫째, 동면수행을 위하여 선택하는 온도의 선호도는 일시적으로 변화되지 않기 때문에 매년 같은 장소에 대한 선호성이 높다(McNab, 1974; Webb *et al.*, 1996; Furman and Özgül, 2002). 둘째, 동면기 동안 동면처간 이동을 하더라도 각 종의 온도선호도는 동일하게 유지된다(Bogdanowicz and Urbańczyk, 1983; Valenciu, 1989; Jurczynszyn and Bajarczyk, 2001; Kokurewicz, 2004).

온대성 박쥐의 동면장소 선택은 온도와 밀접하게 관련되기 때문에(Hock, 1951), 종 간 온도선호도에 관한 연구수행을 위하여 동면장소의 대기온도와 암벽온도, 동면 중인 박쥐의 체온을 측정하였다. 동굴의 진행방향을 따라서 입구, 중간, 막장 3지점에서 동면처 내부의 대기온도와 암벽온도를 측정하였다. 박쥐의 체표면 온도는 체온을 대변하기 때문에(Barclay *et al.*, 1996), 동면 중인 박쥐의 체표면 온도를 측정하여 체온 자료로 이용하였다(Kim *et al.*, 2013). 동면처 내부에서 박쥐가 관찰되면 적외선 온도계(ST80, Raytek, USA)와 온·습도계(Testo 605-H1, Testo-171, Testo, Germany)를 이용하여 각 개체의 체온( $T_b$ , body surface temperature)과 주변의 암벽

온도( $T_r$ , rock surface temperature), 대기온도( $T_a$ , ambient temperature)를 측정하였다. 본 조사가 진행되는 동안 방해로 인해 동면 중인 박쥐가 깨어나지 않도록 주의하였으며, 박쥐조사를 위한 진행 및 조사방법은 유럽의 박쥐 모니터링 가이드라인을 준수하였다(Mitchell-Jones and McLeish, 2004).

## 3. 분석방법

동면 수행을 위하여 체내에 충분한 에너지를 확보한 박쥐는 동면 수행 중 과도한 에너지 소비가 예상될지도 보다 안정적인 환경을 선택함으로써 포식 등 동면 중에 직면되는 생리적, 생태적 위험과 절충할 수 있다(Humphries *et al.*, 2003; Boyles *et al.*, 2007, 2011). 따라서 박쥐가 동면 수행 중 포식이나 온도 변화로 인한 위험을 피하는 것이 가능하다면 현재 박쥐가 출현한 동면 장소는 개체에 적합한 환경으로 평가할 수 있다(Boyles *et al.*, 2007; Masing and Lutsar, 2007). 따라서 본 연구에서 동굴성 박쥐 7종의 온도선호도는 측정된 체표면 온도의 평균값으로 대표하였다(Kim *et al.*, 2009, 2013). 종 간 온도선호도의 차이는 Kruskal-Wallis test로 분석하였으며, 통계적으로 유의한 차이( $p < 0.05$ )가 있는 경우 사후검증(Dunn's test)을 실시하였다. 동면 중인 박쥐의 체온과 대기온도, 암벽온도와 관계는 상관분석(Spearman's rank correlation)으로 분석하였다. 동면장소에서 출현된 박쥐의 종수와 내부 온도범위와의 관계를 분석하였다. 박쥐의 출현이 확인된 140개 동면장소의 온도특성에 따라 LTR(동면처의 최고온도가 7°C 이하인 저온 특성), HTR(동면처의 최저온도가 7°C보다 높은 고온특성), WR(LTR을 포함하며 동면처의 온도범위가 9°C 이상) 3개 범주로 구분하였다. 본 연구에서 자료분석을 위하여 SPSS 18k를 이용하였으며 통계방법은 Zar(1999)의 지침을 따랐다.

## 연구 결과

### 1. 동굴성 박쥐의 분포 현황

2005년 12월부터 2011년 2월까지 6차례의 조사기간 동안 확인된 동굴성 박쥐의 동면장소 140 곳에서(자연동굴 60개소, 폐광 80개소)에서 박쥐목 2과 11종 13,288 개체를 확인하였다. 관박쥐과(Rhinolophidae) 관박쥐 3,509개체, 애기박쥐과(Vespertilionidae) 검은집박쥐 349개체, 긴가락박쥐 5,919개체, 관코박쥐 417개체, 붉은박

**Table 1.** Number of sites and individuals of 11 hibernating bat species in 140 hibernacula (60 caves and 80 abandoned mines) during 2005~2011 in Korea.

Species	No. sites	No. individuals
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	118	3,509
<i>Eptesicus serotinus</i>	4	6
<i>Hysugo alaschanicus</i>	23	349
<i>Miniopterus fuliginosus</i>	7	5,919
<i>Murina hilgendorfi</i>	39	417
<i>Myotis aurascens</i>	6	294
<i>Myotis bombinus</i>	1	2
<i>Myotis formosus</i>	48	401
<i>Myotis macrodactylus</i>	4	151
<i>Myotis petax</i>	38	2,131
<i>Plecotus ognevi</i>	17	109
Total	140	13,288

쥐 401개체, 물윗수염박쥐 2,131개체, 토끼박쥐 109개체 등을 관찰되하였으며, 이 외에도 문둥이박쥐(*Eptesicus serotinus*) 6개체, 대륙쇠큰수염박쥐(*Myotis aurascens*) 294개체, 흰배윗수염박쥐(*Myotis bombinus*) 2개체, 큰발윗수염박쥐(*Myotis macrodactylus*) 151개체가 각각 관찰되었다(Table 1, Appendix 1).

140개의 동면장소 가운데 관박쥐가 출현된 곳은 118개소로 동면장소별 출현 비율은 84.3%로 가장 높았고, 다음으로 붉은박쥐 34.2% (48개소), 관코박쥐 27.8% (39개소), 물윗수염박쥐 27.1% (38개소), 검은집박쥐 16.4% (23개소), 토끼박쥐 12.1% (17개소), 긴가락박쥐 4.3% (6개소), 대륙쇠큰수염박쥐 4.3% (6개소), 큰발윗수염박쥐 2.8% (4개소), 문둥이박쥐 2.8% (4개소), 흰배윗수염박쥐 0.7% (1개소) 순으로 나타났다. 11종 가운데 가장 많은 개체수가 관찰된 긴가락박쥐의 경우 6개소에 출현되어 동면장소별 출현비율은 낮았으나, 각 동면처에서 관찰된 동면 집단의 규모는 7~3,511개체로 특정 동굴에 밀집되는 현상을 나타냈다.

**2. 동굴성 박쥐 7종의 동면기 체온**

동면기간 동안 측정된 동굴성 박쥐 7종의 체온( $T_b$ )은 종 간 차이를 보였다(Kruskal-wallis test,  $H_6=1210.61$ ,  $p<0.001$ , Table 2). 동굴성 박쥐 7종 가운데 붉은박쥐의 평균 체온은  $13.64 \pm 0.76^\circ\text{C}$  ( $n=178$ ,  $11.1 \sim 14.8^\circ\text{C}$ )로 가장 높았고, 다음으로 관박쥐와 긴가락박쥐의 평균 체온은  $9.19 \pm 2.35^\circ\text{C}$  ( $n=502$ ,  $1.8 \sim 14.3^\circ\text{C}$ )와  $7.83 \pm 1.94^\circ\text{C}$  ( $n=247$ ,  $6.8 \sim 11.6^\circ\text{C}$ )였다. 관박쥐의 경우 동면을 위하여 선택한 체온의 범위는  $1.8 \sim 14.3^\circ\text{C}$ 로 7종 가운데 가장 넓게 나타났다. 반면 물윗수염박쥐, 관코박쥐, 검은

**Table 2.** The body temperature of hibernating bats of seven species from 2005 to 2011.

Species	N	$T_b$ ( $^\circ\text{C}$ )*	Range ( $^\circ\text{C}$ )
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	502	$9.19 \pm 2.35^b$	1.8~14.3
<i>Hysugo alaschanicus</i>	172	$2.76 \pm 1.68^c$	2.7~6.2
<i>Miniopterus fuliginosus</i>	247	$7.83 \pm 1.94^b$	6.8~11.6
<i>Murina hilgendorfi</i>	103	$2.64 \pm 0.98^c$	1.7~5.4
<i>Myotis formosus</i>	178	$13.64 \pm 0.76^a$	11.1~14.8
<i>Myotis petax</i>	277	$4.52 \pm 1.01^c$	2.7~7.6
<i>Plecotus ognevi</i>	79	$2.78 \pm 0.98^c$	1.3~5.8

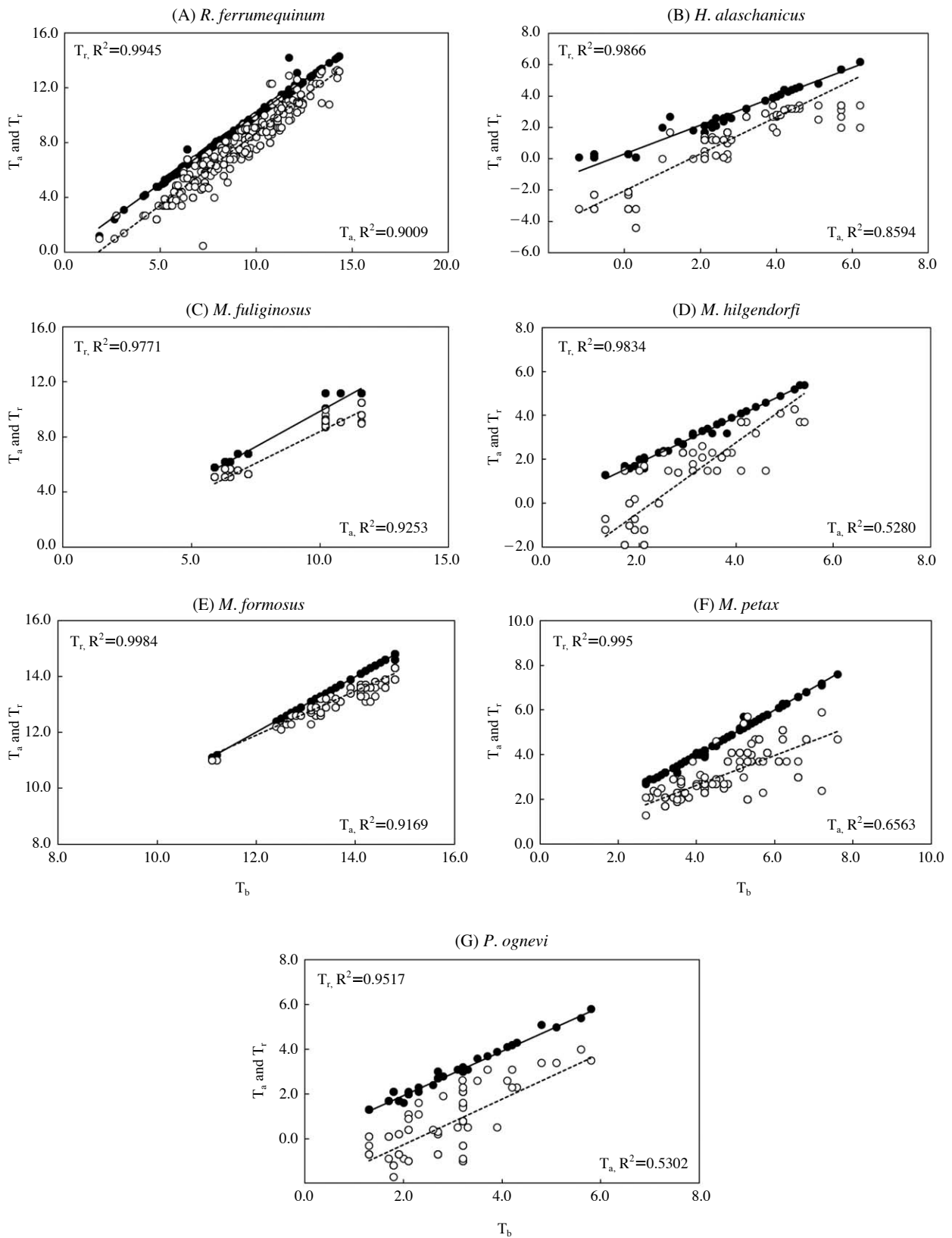
\*Kruskal-wallis test,  $H_6=1210.6$ ,  $p<0.001$ , the species with the same letter were not significantly different based on pots-hoc Dunn's test ( $p>0.05$ ). Data are presented as mean  $\pm$  SD.

집박쥐, 토끼박쥐 등 4종은 7종 가운데 낮은 온도를 선호하는 것으로 나타났다. 동면을 위하여 선택한 관코박쥐의 체온은  $2.64 \pm 0.98^\circ\text{C}$  ( $n=103$ ,  $1.7 \sim 5.4^\circ\text{C}$ ), 토끼박쥐는  $2.78 \pm 0.98^\circ\text{C}$  ( $n=79$ ,  $1.3 \sim 5.2^\circ\text{C}$ ), 검은집박쥐는  $2.76 \pm 1.68^\circ\text{C}$  ( $n=172$ ,  $2.7 \sim 6.2^\circ\text{C}$ ), 물윗수염박쥐는  $4.4 \pm 1.1^\circ\text{C}$  ( $n=277$ ,  $2.7 \sim 7.6^\circ\text{C}$ )로 다른 3종(붉은박쥐, 긴가락박쥐, 관박쥐)의 온도선호도와 차이를 나타냈다.

**3. 박쥐 체온과 동면처의 대기온도, 암벽온도와의 상관관계**

동면중인 박쥐 7종의 체온은 동면처의 대기온도, 암벽온도와 각각 상관관계를 나타냈다(Fig. 1). 종 간 차이를 나타낸 7종의 체온은 대기온도( $T_a$ )에 비해 암벽온도( $T_r$ )와 밀접하게 상관되었다. Spearman's rank correlation, 관박쥐 ( $T_r : r_s=0.998$ ,  $T_a : r_s=0.958$ ,  $p<0.001$ ), 검은집박쥐 ( $T_r : r_s=0.984$ ,  $T_a : r_s=0.888$ ,  $p<0.001$ ), 관코박쥐 ( $T_r : r_s=0.960$ ,  $T_a : r_s=0.769$ ,  $p<0.001$ ), 긴가락박쥐 ( $T_r : r_s=0.987$ ,  $T_a : r_s=0.844$ ,  $p<0.001$ ), 붉은박쥐 ( $T_r : r_s=0.999$ ,  $T_a : r_s=0.941$ ,  $p<0.001$ ), 물윗수염박쥐 ( $T_r : r_s=0.993$ ,  $T_a : r_s=0.743$ ,  $p<0.001$ ), 토끼박쥐 ( $T_r : r_s=0.951$ ,  $T_a : r_s=0.641$ ,  $p<0.001$ ). 몸을 노출시킨 채 동굴의 천정이나 암벽에 매달려 잠을 자는 붉은박쥐, 관박쥐의 체온과 대기온도와의 상관은 암벽에 밀착하여 잠을 자는 종들에 비해(검은집박쥐, 관코박쥐, 긴가락박쥐, 물윗수염박쥐, 토끼박쥐)에 비해 높았다.

동굴성 박쥐 7종에 의해 선택된 동면장소의 대기온도와 암벽온도의 차이는 종 간 차이를 나타냈다. 7종 가운데 온도선호도가 가장 높았고, 몸을 드러낸 채 천정과 벽에 단독으로 매달려 잠을 자는 붉은박쥐의 경우 암벽온도와 대기온도의 차이는  $0.44 \pm 0.24^\circ\text{C}$ 로 가장 적었다. 반면 온도선호도가 낮고 암벽 틈 속에서 잠을 자는 검은



**Fig. 1.** The relationship between body temperature ( $T_b$ ), ambient temperature ( $T_a$ , open circle and dotted line) and rock surface temperature ( $T_r$ , solid circle and solid line) in seven species of bats.



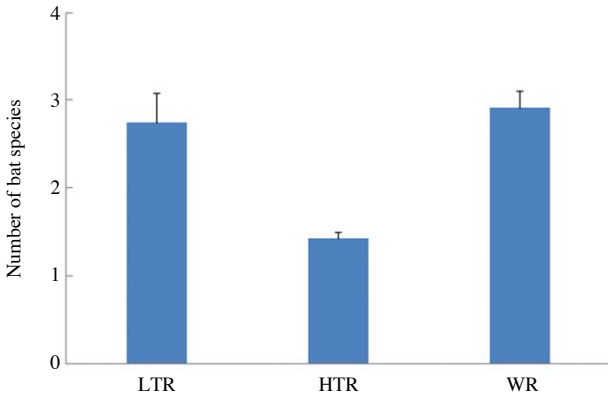


Fig. 2. The number of species was significantly different by temperature pattern among each winter sites. LTR; Low temperature (high temperature < 7°C with narrow range), HTR; High temperature (low temperature > 7°C with narrow range), and WR; temperature with broad rang).

집박쥐, 관코박쥐, 토끼박쥐의 경우 암벽온도와 대기온도의 차이는,  $1.64 \pm 0.90^\circ\text{C}$ ,  $1.75 \pm 0.96^\circ\text{C}$ ,  $2.18 \pm 0.96^\circ\text{C}$ 였다. 동면집단을 형성하여 천정이나 벽면에 매달려 잠을 자는 관박쥐와 긴가락박쥐의 경우 대기온도와 암벽의 차이는  $1.35 \pm 0.76^\circ\text{C}$ 와  $1.24 \pm 0.48^\circ\text{C}$ 로 붉은박쥐에 비해 큰 차이를 나타냈다(Kruskal-Wallis test,  $H_6=222.1$ ,  $p < 0.001$ ).

4. 동면장소의 온도 특성과 출현된 종수의 관계

동굴성 박쥐 7종의 동면장소별 출현된 박쥐의 종수는 동면장소의 온도특성에 의해 차이를 나타냈다. 또한 동면장소의 온도가 고온특성을 나타내고 대기온도 범위가 좁은 동면장소(HTR, 동면처의 최저온도가 7°C 이상)에 출현된 박쥐 종수는  $1.44 \pm 0.53$ 로 가장 낮았지만, 동면장소의 온도가 저온특성이고 대기온도 범위가 좁은 동면장소(LTR, 동면처의 최고온도가 7°C 이하인 곳)에서 출현된 박쥐의 종수는  $2.77 \pm 1.72$ 였다. 동면장소의 온도가 저온과 고온특성을 모두 포함하는 대기온도 범위가 넓은 동면장소(WR)에서  $3.02 \pm 1.36$ 종으로 가장 높게 나타났다(One Way ANOVA test,  $F_{2,138}=30.869$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 2).

고찰

온대지역에서 박쥐 종의 지리적 분포는 에너지 공급이 제한되는 동절기 동안 동면장소의 온도특성에 의해 제한되어지며(Humphries et al., 2002), 동면 수행을 위하여

박쥐가 선택하는 온도는 종-특이적으로 나타낸다(e.g., *Myotis lucifugus* 2°C, Hock, 1951; *Myotis sodalis* 4~6°C, Richter et al., 1993; *Lasiurus borealis* 5~10°C, Dunbar and Tomasi, 2006; Dunbar and Brigham, 2010; *Myotis formosus* 12~14°C, Kim et al., 2013). 박쥐의 동면장소로 선택된 미소서식지의 환경은 박쥐의 분포와 밀접하게 연관되어 생존에 영향을 준다(Sandel et al., 2001; Kokurewicz, 2004; Boyles et al., 2007). 이처럼 종 간 선호된 온도는 동면 수행과정에 직접적으로 영향을 주거나 다른 요인들과의 상호작용 결과 종 간 동면전략의 차이로 나타나는데(Humphries et al., 2002), 궁극적으로 개체의 적합도를 높이게 된다(Fleming and Eby, 2003; Geiser, 2004; Boyles et al., 2007).

본 연구 결과에서 동굴성 박쥐 7종이 동면수행을 위하여 선택한 온도는 종 간 차이가 있음을 제시하였다(Table 2). 140개의 동면장소에서 측정된 동굴성 박쥐 7종의 온도선호도는 이들이 동일지역에 서식하지만 종 간 차이를 나타냈고, 토끼박쥐와 물윗수염박쥐의 온도선호도는 고위도지역인 Estonia 개체군에 비해 높았다(Masing and Lutsar, 2007; *Plecotus auritus*,  $0.21^\circ\text{C}$  ( $2.5 \sim 3.8^\circ\text{C}$ ); *Myotis daubentonii*,  $0.32^\circ\text{C}$  ( $-2 \sim 4.5^\circ\text{C}$ ), Tallinn, Estonia). 종 간과 종 내 온도선호도 차이를 나타낸 7종의 종-특이적인 온도는 서로 다른 생존전략으로 환경에 적응된 결과이며, 즉 생태적 요구조건을 충족시키는 조건으로 이해되어질 수 있다(Tidemann and Flavel, 1987; Humphries et al., 2002; Kunz and Lumsden, 2003).

온대성박쥐의 종특이적인 온도선호도는 종의 기원과 지리적 분포, 현재 분포된 지역의 기후조건에 의해 영향을 받고(Arlettaz et al., 2000; Kim et al., 2013), 동면처 선택에 영향을 줄 뿐만 아니라 수면대사율과 밀접하게 연관되어 성공적인 동면수행에 기여한다(McNab, 1974; Thomas et al., 1990; Nagel and Nagel, 1991; Speakman and Thomas, 2003; Dunbar and Tomasi, 2006). 종 간 선호되는 특정 온도조건 속에서 에너지 대사는 최소화되기 때문에(Thomans et al., 1990; Humphries et al., 2002; Geiser, 2004), 동면처의 온도환경이 종특이적인 온도범위에서 벗어날 경우 수면대사율은 급증된다(Thomas et al., 1990; Humphries et al., 2002; Geiser, 2004; Boyles et al., 2007). 따라서 온대성 박쥐의 동면전략은 에너지를 최대화할 수 있는 온도의 선택, 즉 각 종의 온도선호도와 일치되는 동면처 선택에 집중한다(에너지소비: McNab, 1974, 동면처 온도변화와 각성주기의 상관: Speakman and Racey, 1989; Thomas et al., 1990, 종특이적 온도선호도: Arlettaz et al., 2000; Kokurewicz, 2004;

Kim *et al.*, 2013). 결과에 제시된 동굴성 박쥐 7종의 온도 선호도는 각 종이 선택한 동면처 특성과 밀접하게 연관되었고, 또한 동면장소 내 출현된 박쥐의 종수는 동면장소의 온도 특성과 밀접하게 상관되었다.

박쥐 7종의 온도선호도는 동면처의 출현 및 동면처 내 분포에 영향을 주었고, 동굴 내 박쥐의 군집과 밀접하게 상관되었다. 각 종에게 선호된 온도 범위를 벗어난 동면장소에서 종의 출현은 불가능하였으며, 결과에 제시된 7종의 온도선호도와 일치된 동면장소에 출현하였다. 박쥐의 온도선호도와 연관된 종의 분포 및 동면처 선택의 기준은 복합적이기 때문에 대상 종의 생태와 에너지 요구에 의한 생물학적, 비생물학적 요인을 포함한 종합적인 관점에서 고려되어야 한다(Sandel *et al.*, 2001). 동면처의 최저 온도는 그 지역의 겨울 기온과 밀접하며(Richter *et al.*, 1993; Solick and Barclay, 2007), 동면장소의 항온구역의 온도는 지역의 연평균 온도와 일치된다(Dwyer, 1971; McNab, 1974; Romero, 2009; Perry, 2013). 우리나라에 분포된 동굴의 경우 항온구역의 대기 온도는 10~14°C 범위로 나타난다(Korea Meteorological Administration, 2012; Perry, 2013). 동면처 내부의 온도 범위는 다양한 종의 박쥐에게 선호되는 온도 범위를 포함하여 보다 넓은 온도 범위가 형성되지만(Webb *et al.*, 1996), 동면처 내에서 박쥐의 잠자리 선택은 대상 종의 온도선호도에 의해 제한된다(Sandel *et al.*, 2001). 본 결과에서도 동굴성 박쥐 7종의 온도선호도는 동면처의 온도 범위를 벗어나지 않았고, 7종의 잠자리 위치는 종 간 선호된 온도와 일치되는 미소서식지 내에 위치되었다. 동면장소 내 박쥐의 분포는 동면처의 환경과 밀접한 상관을 나타냈기 때문에(Raesly and Gates, 1987; Thomas, 1995), 박쥐 종의 출현 유무를 통해 동면장소의 온도환경에 대한 유추가 가능하다. 따라서 동굴성 박쥐의 종특이적인 온도선호도는 동굴환경을 대변하는 동굴 환경 지표(indicator)로서 활용이 가능하다. 동면처 내부의 온도범위가 특정 종에 의해 선호되는 온도를 포함하거나 일치된다면 대상 종의 출현 가능성은 높아진다. 결과에 제시된 것처럼 동면장소의 온도범위가 1~14°C라면 국내 서식하는 동굴성 박쥐 대부분이 출현 가능할 것으로 예상되고, 박쥐류의 군집다양성은 높아진다. 가장 높은 온도를 선호한 붉은박쥐를 제외한 6종의 동굴성 박쥐의 온도선호도는 2.6°C에서 9.2°C로 Brack (2007)의 제안처럼 10°C 이내에 포함된다. 동굴 내 박쥐 군집의 다양성은 저온 특성을 나타내는 동면장소에서 상대적으로 높았고, 저온을 포함한 넓은 온도범위를 갖는 동면장소에서 박쥐 종 수가 높게 나타난 것은 온도선호도가

박쥐류의 동면장소 선택에 영향을 준 것으로 해석된다.

온대성 박쥐의 동면기간중 수면 주기(torpor duration) 동안 박쥐의 체온은 환경에 의존된다(Körtner and Geiser, 1998; Geiser, 2004; Geiser and Stawski, 2011). 선행 연구결과에 의하면 동면중인 박쥐의 수면대사율은 체온이 안정적으로 유지되는 환경에서 최소화된다(Thomas *et al.*, 1990; Geiser, 2004). 따라서 박쥐의 동면전략이 동면처 선택에 집중되는 이유는 에너지 극대화를 위하여 안정적인 조건을 선호할 것으로 가정된다(McNab, 1974; Boyles *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2010, 2013). 동면중인 박쥐의 체온은 동면처의 온도환경과 밀접하게 상관되지만, 보다 안정적인 암벽온도와 높은 상관을 나타낸 것을 이러한 사실을 입증한다. 동면처의 대기온도는 동굴의 물리적 구조와 외부 환경과의 상호작용에 의해 영향을 받는다(McNab, 1974; Raesly and Gates, 1987; Perry, 2013). 동굴의 암벽온도는 대기온도에 비해 안정적이며, 동절기엔 동굴의 암벽온도는 대기온도를 상승시키며(warm effect), 하절기엔 대기온도를 낮추는(cool effect) 역할을 한다(McNab, 1974; Perry, 2013). 이때 박쥐의 체온은 암벽온도와 대기온도 사이의 열 평형에 의해 결정되어지기 때문에 동면장소의 암벽온도와 대기온도는 박쥐의 체온에 영향을 미치며, 동면중인 박쥐의 체온은 암벽온도와 높은 상관을 나타낸다(McNab, 1974; Geiser and Ruf, 1995; Boyles *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2013). 본 결과에서 동굴성 박쥐 7종의 체온이 동면장소의 대기온도보다는 암벽온도와 밀접하게 연관된 것은 이러한 것을 입한다(Fig. 1). 온대성 박쥐의 동면전략이 생리적, 생태적 기능을 적합화하는 것이라면(Boyles *et al.*, 2011; Geiser and Stawski, 2011), 동면박쥐의 체온은 대기온도에 비해 안정적인 암벽온도와 일치시킬 때 환경 변화로 인한 에너지 소비로 인한 위험은 감소된다.

종 간 선호된 온도와 일치된 동면장소의 미소서식지의 환경 특성은 대상 종의 수면행동과도 연관된다. 동면 박쥐의 수면행동은 잠자리의 온도환경과 연관되는데, 온도 환경에 따라 큰 무리의 동면집단을 형성하거나 단독으로 잠자리를 선택한다(McNab, 1974; Boyles *et al.*, 2008). 7종 가운데 온도선호도가 가장 높았던 붉은박쥐의 경우, 암벽 틈이나, 작은 구멍 속에 들어가 지 않고 대기 중에 몸을 노출시킨 채 매달려 잠을 자기 때문에(Kim, 2005) 안정적인 대기온도가 요구된다. 따라서 붉은박쥐는 12~14°C의 대기온도가 안정적으로 유지되는 곳을 동면장소로 선호하였다(Kim *et al.*, 2009, 2013). 관박쥐와 긴가락 박쥐의 경우 붉은박쥐에 비해 대기온도의 변화폭은 컸지만, 체온은 암벽온도와 일치시켰고, 동면집단을 형성함

으로써 온도변화로 인한 에너지 소비를 줄일 수 있다 (Humphries *et al.*, 2005; Boyles *et al.*, 2008).

반면 낮은 온도를 선호하는 검은집박쥐, 관코박쥐, 물윗수염박쥐, 토끼박쥐 등은 동굴 입구 근처의 온도가 낮은 곳에서 암벽의 틈을 잠자리로 선호하였다. 대기온도의 변화는 컸지만, 저온을 선호하는 종들은 대기온도에 비해 비교적 안정적인 암벽온도에 의존함으로써 보다 효율적인 에너지 전략을 선택하는 것으로 설명할 수 있다.

박쥐의 종 간 온도선호도에 관한 실험연구와 현장 자료가 상호 보완된 선행 연구결과들은 동면기간 동안 직면된 에너지 문제 해결에 대해 보다 유연성을 가지며 다양한 종의 동면전략에 대한 이해를 증진시킨다 (Geiser and Stawski, 2011; Boyles *et al.*, 2011; Kim *et al.*, 2013). 또한 온대성 지역에서 박쥐종 출현과 분포에 영향을 주는 동굴 환경은 종의 분포에 대한 단서를 제공하기 때문에 (Humphries *et al.*, 2002), 종특이적인 온도선호도에 관한 연구뿐만 아니라 보전관리를 위한 중요한 생태정보로 활용된다. 종특이적인 온도선호도, 종 간 동면처 선택의 차이, 동면처 내 미소환경 등에 관한 정량적인 생태 자료는 박쥐 종의 보전과 서식지 보호관리를 위한 토대를 이루게 된다. 서식지 충실도가 높은 동굴성 박쥐의 동면처 관리는 개체군 유지를 위한 보호지침이 되며 (Tuttle, 2003; Racey, 2009), 박쥐의 군집 다양성이 높은 동면장소의 현재 구조와 환경 특성을 유지시키는 것이 보전의 핵심 항목이 될 수 있다.

## 적 요

동굴을 잠자리로 이용하는 동굴성 박쥐의 동면생태에 관한 연구를 위하여 2005년부터 2011년까지 6회의 동면기간 동안 수행하였다. 조사기간 동안 박쥐가 출현된 140개의 동면장소에서 관박쥐, 문둥이박쥐, 검은집박쥐, 긴가락박쥐, 관코박쥐, 대륙쇠큰수염박쥐, 흰배윗수염박쥐, 붉은박쥐, 큰발윗수염박쥐, 물윗수염박쥐, 토끼박쥐 등 총 13,288개체를 확인하였다. 동굴성 박쥐 7종의 온도선호도는 종 간 차이를 나타냈다. 동굴성 박쥐 7종 가운데 붉은박쥐의 평균 체온은  $13.64 \pm 0.76^{\circ}\text{C}$ 로 가장 높았고, 다음으로 관박쥐와 긴가락박쥐의 평균 체온은  $9.19 \pm 2.35^{\circ}\text{C}$ 와  $7.83 \pm 1.94^{\circ}\text{C}$ 였다. 반면 저온을 선택한 관코박쥐의 체온은  $2.64 \pm 0.98^{\circ}\text{C}$ , 토끼박쥐는  $2.78 \pm 0.98^{\circ}\text{C}$ , 검은집박쥐는  $2.76 \pm 1.68^{\circ}\text{C}$ , 물윗수염박쥐는  $4.4 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$ 로 다른 3종(붉은박쥐, 긴가락박쥐, 관박쥐)의 온도선호도와 차이를 나타냈다. 종 간 차이를 나타낸 7종의 체온

은 대기온도( $T_a$ )에 비해 암벽온도( $T_r$ )와 밀접하게 상관되었다. 동굴성 박쥐 7종의 동면장소 별 출현된 박쥐의 종 수는 동면장소의 온도특성에 의해 차이를 나타냈다. 동면장소의 온도가 고온특성을 나타내고 대기온도 범위가 좁은 동면장소(HTR, 동면처의 최저온도가  $7^{\circ}\text{C}$  이상)에 출현된 박쥐 종수는  $1.44 \pm 0.53$ 로 가장 낮았지만, 동면장소의 온도가 저온특성이고 대기온도 범위가 좁은 동면장소(LTR, 최고온도가  $7^{\circ}\text{C}$  이하인 곳)에서 출현된 박쥐의 종수는  $2.77 \pm 1.72$ 였다. 동면장소의 온도가 저온과 고온특성을 모두 포함하는 대기온도 범위가 넓은 동면장소(WR)에서  $3.02 \pm 1.36$ 종으로 가장 높게 나타났다.

## 사 사

조사기간 동안 험난한 동굴 조사를 동참해주신 김봉현 선생님(한국동굴연구소)께 감사드립니다. 국내 천연동물 자료 공유와 원활한 조사진행을 위해 협조해주신 김련 부소장님(한국동굴연구소) 또한 감사드립니다.

## REFERENCES

Agosta, S.J. 2002. Habitat use, diet and roost selection by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*) in North America: A case for conserving an abundant species. *Mammal Review* **32**: 179-198.

Albayrak, I. 1993. The bats of Western Turkey and their distribution (Mammalia: Chiroptera). *Turkish Journal of Zoology* **17**: 237-257.

Arlettaz, R., C. Ruchet, J. Aeschmann, E. Brun, M. Genoud and P. Vogel. 2000. Physiological traits affecting the distribution and wintering strategy of the bat *Tadarida teniotis*. *Ecology* **81**(4):1004-1014.

Barclay, R.M., M.C. Kalcounis, L.H. Crampton, C. Stefan, M.J. Vonhof, L. Wilkinson and R.M. Brigham, 1996. Can external radio transmitters be used to assess body temperature and torpor in bats? *Journal of Mammalogy* **77**: 1102-1106.

Bogdanowicz, W. and Z. Urbańczyk. 1983. Some ecological aspects of bats hibernating in city of Poznan. *Acta Theriologica* **28**: 371-385.

Boyles, J.G., B. Smit and A.E. McKechnie. 2011. Does use of the torpor cut-off method to analyze variation in body temperature cause more problems than it solves? *Journal of Thermal Biology* **36**(7): 373-375.

Boyles, J.G., J.J. Storm and V. Brack Jr. 2008. Thermal benefits of clustering during hibernation: a field test of competing



- hypotheses on *Myotis sodalis*. *Functional Ecology* **22**: 632-636.
- Boyles, J.G., M.B. Dunbar and J.O. Whitaker. 2006. Activity following arousal in winter in North American vespertilionid bats. *Mammal Review* **36**: 267-280.
- Boyles, J.G., M.B. Dunbar, J.J. Storm and V. Brack. 2007. Energy availability influences microclimate selection of hibernating bats. *Journal of Experimental Biology* **210**: 4345-4350.
- Brack Jr, V. 2007. Temperatures and locations used by hibernating bats, including *Myotis sodalis* (Indiana bat), in a limestone mine: Implications for conservation and management. *Environmental Management* **40**: 739-746.
- Busotti, S., A. Terlizzi, S. Frascchetti, G. Belmonte and F. Boero. 2006. Spatial and temporal variability of sessile benthos in shallow Mediterranean marine caves. *Marine Ecology Progress Series* **325**: 109-19.
- CHA. 2004. The report of caves in Chungcheongbuk-do I.
- CHA. 2006. The report of caves in Chungcheongbuk-do II.
- CHA. 2008. The report of caves in Chungcheongbuk-do III.
- Dunbar, M.B. and R.M. Brigham, 2010. Thermoregulatory variation among populations of bats along a latitudinal gradient. *Journal of Comparative Physiology B* **180**: 885-893.
- Dunbar, M.B. and T.E. Tomasi. 2006. Arousal patterns, metabolic rate, and an energy budget for eastern red bats (*Lasiurus borealis*) in winter. *Journal of Mammalogy* **87**: 1096-1102.
- Dwyer, P.D. 1971. Temperature regulation and cave-dwelling in bats: an evolutionary perspective. *Mammalia* **35**: 424-455.
- Fleming, T.H. and P. Eby. 2003. Ecology of bat migration. *Bat ecology*, p. 156-208. In: *Bat Ecology* (Kunz T.H. and M.B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Furman, A. and A. Özgül. 2002. Distribution of cave-dwelling bats and conservation status of underground habitats in the Istanbul area. *Ecological Research* **17**: 69-77.
- Geiser, F. 2004. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annual Review of Physiology* **66**: 239-274.
- Geiser, F. and C. Stawski. 2011. Hibernation and torpor in tropical and subtropical bats in relation to energetics, extinctions, and the evolution of endothermy. *Integrative and Comparative Biology* **51**: 337-348.
- Geiser, F. and G.J. Kenagy. 1988. Torpor duration in relation to temperature and metabolism in hibernating ground squirrels. *Physiological Zoology* **61**(5): 442-449.
- Geiser, F. and T. Ruf. 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology* **68**: 935-966.
- Grigg, G. and L. Beard. 2000. Hibernation by echidnas in mild climates: hints about the evolution of endothermy. p. 5-19. In: *Life in the Cold* (Heldmaier, G. and M. Klingenspor, eds.). Springer, Berlin Heidelberg.
- Grinevitch, L., S.L. Holroyd and R.M.R. Barclay. 1995. Sex differences in the use of daily torpor and foraging time by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive season. *Journal of Zoology* **235**: 301-309.
- Hock, R.I. 1951. The metabolic rates and body temperatures of bats. *The Biological Bulletin* **101**: 289-299.
- Humphries, M.M., D.W. Thomas and D.L. Kramer. 2003. The role of energy availability in mammalian hibernation: a cost benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology* **76**: 165-179.
- Humphries, M.M., D.W. Thomas and J.R. Speakman. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature* **418**: 313-316.
- Humphries, M.M., S. Boutin, D.W. Thomas, J.D. Ryan, C. Selman, A.G. Mcadam, D. Berteaux and J.R. Speakman. 2005. Expenditure freeze: the metabolic response of small mammals to cold environments. *Ecology Letters* **8**: 1326-1333.
- Jurczyszyn, M. and R. Bajaczyk. 2001. Departure dynamics of *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Mammalia, Chiroptera) from their hibernaculum. *Mammalia* **65**: 121-130.
- Kim, S.S., Y.S. Choi, B.H. Kim and J.C. Yoo. 2009. The current distribution and habitat preferences of hibernating *Myotis formosus* in Korea. *Journal of Ecology and Field Biology* **32**: 191-195.
- Kim, S.S. 2005. Hibernation Ecology of *Myotis formosus*. M.Sc. Thesis, Kyung Hee University. 66p.
- Kim, S.S. 2010. Winter roosting ecology and behavior of seven cave-dwelling species of bats in Korea. D. Ph. Thesis, Kyung Hee University. 167p.
- Kim, S.S., Y.S. Choi and J.C. Yoo. 2013. Thermal preference and hibernation period of Hodgson's bats (*Myotis formosus*) in the temperate zone: how does the phylogenetic origin of a species affect its hibernation strategy?. *Canadian Journal of Zoology* **91**: 47-55.
- Kokurewicz, T. 2004. Sex and age related habitat selection and mass dynamics of Daubenton's bats *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) hibernating in natural conditions. *Acta Chiropterologica* **6**: 121-144.
- Korea Meteorological Administration. 2012. The climate atlas of Korea. Seoul.
- Körtner, G. and F. Geiser. 1998. Ecology of natural hibernation in the marsupial mountain pygmy-possum (*Burramys parvus*). *Oecologia* **113**: 170-178.
- Krebs, C.J. 2001. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Benjamin Cummings, San Francisco, California, USA.
- Kunz, T.H. and L.F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. p. 3-89. In: *Bat Ecology* (Kunz, T.H. and M.B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Kunz, T.H., D.W. Thomas, G.C. Richards, C.R. Tidemann, E.D. Pierson and P.A. Racey. 1996. Observational techniques for bats. Measuring and monitoring biological diversity:

- standard methods for mammals 105-114.
- Kunz, T.H., M. Betke, N.I. Hristov and M. Vonhof. 2009. Methods for assessing colony size, population size, and relative abundance of bats, p. 133-157. *In: Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H. and S. Parsons, eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, .
- Lee, S.I. and S.W. Son. 1987. An Investigation on the distribution of bats in Chöllanam-buk Do. *Theses collection, Kyungnam University* **2**: 177-187.
- Lovegrove, B.G. 2000. Daily heterothermy in mammals: coping with unpredictable environments. p. 29-40. *In: Life in the Cold* (Heldmaier, G. and M. Klingenspor, eds.). Eleventh International Hibernation Symposium. Springer-Verlag, Berlin.
- Lyman, C.P., J.S. Willis, A. Malan and L.C.H. Wang, eds. 1982. Hibernation and Torpor in Mammals and Birds. Academic Press, New York.
- Masing, M. and L. Lutsar. 2007. Hibernation temperatures in seven species of sedentary bats (Chiroptera) in northeastern Europe. *Acta Zoologica Lituanica* **17**: 47-55.
- McNab, B.K. 1974. The behavior of temperate cave bats in a subtropical environment. *Ecology* **55**: 943-958.
- McNab, B.K. 1982. Evolutionary alternative in the physiological ecology of bats. p. 151-196. *In: Ecology of Bats* (Kunz, T.H., ed.). Plenum Publishing Corporation, New York.
- Mitchell-Jones, A.J. and A.P. McLeish, 2004. Bat workers' manual, 3rd edn. Joint Nature Conservation Committee.
- Nagel, A. and R. Nagel. 1991. How do bats choose optimal temperatures for hibernation? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* **99**: 323-326.
- Nedergaard, J., B. Cannon and R. Jaenicke. 1990. Mammalian hibernation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* **326**: 669-686.
- NIBR. 2012a. National List of Species of Korea "Vertebrates".
- NIBR. 2012b. DNA Barcode system for Korean indigenous species.
- NIER. 2004. The report of caves survey in Korea.
- O'Donnell, C.F.J. 2000. Conservation status and causes of decline of the threatened New Zealand long-tailed bat *Chalinolobus tuberculatus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammal Review* **30**: 89-106.
- Perry, R.W. 2013. A review of factors affecting cave climates for hibernating bats in temperate North America. *Environmental Review* **21**: 28-39.
- Pyeongchang-Gun. 2005. The report of caves investigation in Pyeongchang-gun.
- Racey, P.A. 2009. Bats: status, threat and conservation success-Introduction. *Endangered Species Research* **8**: 1-3.
- Raesy, R.L. and J.E. Gates. 1987. Winter habitat selection by north temperate cave bats. *American Midland Naturalist* **118**: 15-13.
- Ransome, R.D. 1968. The distribution of the greater horse-shoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, during hibernation, in relation to environmental factors. *Journal of Zoology* **154**: 77 -112.
- Richter, A.R., S.R. Humphrey, J.B. Cope and V. Brack, Jr. 1993. Modified cave entrances: thermal effect on body mass and resulting decline of endangered Indiana bats (*Myotis sodalis*). *Conservation Biology* **7**: 407-415.
- Romero, A. 2009. Cave Biology: Life in Darkness. Cambridge University Press.
- Ruczyński, I., I. Ruczyńska and K. Kasprzyk. 2005. Winter mortality rates of bats inhabiting man-made shelters (northern Poland). *Acta Theriologica* **50**: 161-166.
- Sandel, J.K., G.R. Benetar, K.M. Burke, C.W. Walker, T.E. Lacher, Jr. and R.L. Honeycutt. 2001. Use of selection of winter hibernacula by the Eastern Pipistrelle (*Pipistrellus subflavus*) in Texas. *Journal of Mammalogy* **82**: 173-178.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. Animal physiology: adaptation and environment. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Solick, D.I. and R.M.R. Barclay. 2007. Geographic variation in the use of torpor and roosting behaviour of female western long-eared bats. *Journal of Zoology* **272**: 358-366.
- Son, S.W. 1978. An Investigation on the distribution of the South-West Kyung Nam Bats. *Theses collection, Kyungnam University* **6**: 349-361.
- Son, S.W. 1979. An Investigation on the distribution of bats in South and North Kyung Sang Nam Buk Do. *Theses collection, Kyungnam University* **6**: 460-476.
- Son, S.W. 1980. The collection list chiroptera from Korea. *Theses collection, Kyungnam University* **1**: 175-181.
- Son, S.W. 1981. Notes on some bats from the JeaJoo Islands. *Theses collection, Kyungnam University* **8**: 161-168.
- Son, S.W. 1996. The geographical distribution of the bats (Chiroptera) in Kangwon-Do. *The Journal of the Basic Science Research Institute* **10**: 211-217.
- Son, S.W., G.S. Oh, S.I. Lee and J.H. Lee. 1991. The geographical distribution of the bats (Chiroptera) in Ch'ungch' ōnam-buk Do. *Institute of Environment Research, Kyungnam University* **13**: 69-79.
- Son, S.W., M.H. Yoon, T. Mori and T.A. Uchida. 1987. Sperm storage in the reproductive tract and prolonged survival of the Graafian follicle in the female orange whiskered bat, *Myotis formosus* tsuensis of Korea. *Journal of Mammalogical Society of Japan* **12**: 1-14.
- Song, X., G. Körtner and F. Geiser. 1997. Thermal relations of metabolic rate reduction in a hibernating marsupial. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **273**: R2097-R2104.
- Speakman, J.R. and A. Rowland. 1999. Preparing for inactivity: how insectivorous bats deposit a fat store for hibernation. *Proceedings of the Nutrition Society* **58**: 123-131.
- Speakman, J.R. and P.A. Racey. 1989. Hibernation ecology of the pipistrelle bat: energy expenditure, water requirements and

- mass loss, implications for survival and the function of winter emergence flights. *Journal of Animal Ecology* **58**: 797-813.
- Speakman, J.R. and D.W. Thomas. 2003. Physiological ecology and energetics of bats, p. 430-490. *In: Bat Ecology* (Kunz, T.H. and M.B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Thomas, D.W. 1995. Hibernating bats are sensitive to nontactile human disturbance. *Journal of Mammalogy* **76**: 940-946.
- Thomas, D.W., M. Dorais and J.M. Bergeron. 1990. Winter energy budgets and cost of arousals for hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* **71**: 475-479.
- Tidemann, C.R. and S.C. Flavel. 1987. Factors affecting choice of diurnal roost site by tree-hole bats (Microchiroptera) in southeastern Australia. *Wildlife Research* **14**: 459-473.
- Tuttle, M.D. 2003. Estimating population sizes of hibernating bats in caves and mines, p. 31-39. *In: Monitoring trends in bat populations of the United States and territories: problems and prospects* (O'shea, T.J. and M.A. Bogan, eds.). U.S. Geological Survey.
- Tuttle, M.D. and D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats, p. 105-150. *In: Bat Ecology* (Kunz, T.H. and M.B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Tuttle, M.D. and J. Kennedy. 2002. Thermal requirements during hibernation. p. 68-78. *In: The Indiana Bat: Biology and Management of an Endangered Species* (Kurta, A. and J. Kennedy, eds.). Bat Conservation International.
- Valenciuc, N. 1989. Dynamics of movements of bats inside some shelters. p. 511-517. *In: European bat research* (Hanák, V., I. Horáček and J. Gaisler, eds). Charles University Press, Praha.
- Webb, P.I., J.R. Speakman and P.A. Racey. 1996. How hot is a hibernaculum? A review of the temperatures at which bats hibernate. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 761-765.
- Wilkinson, G.S. and J.M. South. 2002. Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell* **1**: 124-131.
- Willis, C.K. and R.M. Brigham. 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: forest-dwelling big brown bats (*Eptesicus fuscus*) conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour* **68**: 495-505.
- Yeongwol-Gun. 2001. The report of caves investigation in Yeongwol-gun.
- Yoon, M.H. 2009. A New Record of *Nyctalus furvus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Korea, and the description of *Tadarida teniotis* (Chiroptera: Molossidae), a rarely collected Bat in Korea. *Animal Systematics, Evolution and Diversity* **25**: 87-93.
- Yoon, M.H. and S.W. Son. 1989. Studies on Taxonomy and of Bats Inhabiting Korea I. Taxonomical review of one rhinolophid and six vespertilionid bats, and the Korean microchiropteran faunal succession. *Korean Journal of Zoology* **32**: 374-392.
- Yoon, M.H., S.H. Han, H.S. Oh and J.G. Kim. 2004. The mammals of Korea. Seoul.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis, 4th ed. Prentice Hall International, London.



Appendix 1. Continued.

Province	County	Site	Type	Coordinates	Rfe	Ese	Hal	Mfu	Mhi	Mau	Mbo	Mfo	Mma	Mpe	Pog
Chungnam	Jincheon	Geumseong	mine	N36°49'16.9" E127°22'37.1"	45							42			
Chungnam	Seosan	Yonghyeon	mine	N36°45'04.6" E126°36'25.0"								22			
Gangwon	Chuncheon	Deokduwon	mine	N37°53'24.5" E127°38'01.2"	60	7			53						1
Gangwon	Hwacheon	Gama 1	mine	N38°04'37.7" E127°40'06.0"	15				1						4
Gangwon	Hwacheon	Gama 2	mine	N38°04'36.5" E127°40'08.2"	1				1						
Gangwon	Hwacheon	Gama 3	mine	N38°05'21.3" E127°39'33.6"	5				1						
Gangwon	Hwacheon	Gama 4	mine	N38°05'18.7" E127°39'31.8"	2				2						1
Gangwon	Hwacheon	Woncheon 1	mine	N38°05'20.5" E127°40'09.7"	11				4			1			2
Gangwon	Hwacheon	Woncheon 2	mine	N38°05'20.5" E127°40'09.7"	57				6			3			4
Gangwon	Hwacheon	Yongho	mine	N38°04'13.0" E127°46'49.4"	40	12			74	224			142	473	9
Gangwon	Jeongseon	Sanho	cave	N37°26'44.9" E128°45'05.4"	4										
Gangwon	Pyeongchang	Baikgol	cave	N37°07'50.9" E128°36'45.2"	18									3	
Gangwon	Pyeongchang	Baiklyong	cave	N37°16'19.7" E128°34'46.1"	56	11			11	5				103	2
Gangwon	Pyeongchang	Balam	cave	N37°20'09.6" E128°29'05.9"	1										
Gangwon	Pyeongchang	Eoleum	cave	N37°29'06.1" E128°24'59.0"	5										
Gangwon	Pyeongchang	Galgol	cave	N37°22'22.6" E128°31'12.5"	9							1			1
Gangwon	Pyeongchang	Gwangcheon	cave	N37°31'10.6" E128°26'53.0"	27	50					2			26	
Gangwon	Pyeongchang	Jangam	cave	N37°23'52.9" E128°25'30.5"	5	3			2					2	
Gangwon	Pyeongchang	Jangseong	cave	N37°24'56.9" E128°25'30.4"	8										
Gangwon	Pyeongchang	Jeolteogol	cave	N37°30'33.9" E128°24'33.2"	22										
Gangwon	Pyeongchang	Metdunje	cave	N37°20'07.0" E128°30'42.0"	15	1	62		4				2	15	6
Gangwon	Pyeongchang	Neulgol	cave	N37°31'13.6" E128°29'21.2"	5				1					3	
Gangwon	Pyeongchang	Salang	cave	N37°20'44.9" E128°30'49.7"	8	2	20		1						1
Gangwon	Pyeongchang	Seob	cave	N37°23'55.1" E128°25'41.5"	18		6		1			2		1	
Gangwon	Pyeongchang	Seokjang 1	cave	N37°27'21.9" E128°27'53.4"	12							1			
Gangwon	Pyeongchang	Seokjang 2	cave	N37°27'25.4" E128°27'55.2"	4									16	
Gangwon	Pyeongchang	Seongai	cave	N37°29'15.0" E128°20'28.6"	8	6									
Gangwon	Pyeongchang	Ssang	cave	N37°18'35.8" E128°31'39.7"	98									3	
Gangwon	Pyeongchang	Utan	cave	N37°20'41.6" E128°31'38.9"	3.0	2	23	3,511	3						
Gangwon	Samcheok	Hwanseon	cave	N37°19'31.4" E129°01'01.3"	10										
Gangwon	Taibaik	Gumun	mine	N37°05'37.4" E129°02'14.5"	34							7			1
Gangwon	Taibaik	Gumunso	cave	N37°05'34.3" E129°02'32.1"	14										8
Gangwon	Taibaik	Gumunso	cave	N37°19'21.0" E128°57'49.2"	9				12					1	
Gangwon	Taibaik	Suhanchon	cave	N37°05'06.3" E129°01'34.0"	84				12					1	
Gangwon	Wonju	Guirai	mine	N37°09'22.1" E127°49'36.5"	1										
Gangwon	Wonju	Hoiook	cave	N37°14'10.0" E128°05'57.4"	14										
Gangwon	Wonju	Younghwa 1	mine	N37°09'34.4" E127°49'28.8"	9										
Gangwon	Wonju	Younghwa 3	mine	N37°09'34.5" E127°49'28.5"	1										
Gangwon	Wonju	Younghwa 6	mine	N37°09'39.6" E127°49'23.9"	1										
Gangwon	Youngwol	Bakjuui	cave	N37°12'01.9" E128°13'08.7"					2						





Appendix 1. Continued.

Province	County	Site	Type	Coordinates	Rfc	Ese	Hal	Mfu	Mhi	Mau	Mbo	Mfo	Mma	Mpe	Pog
Joennam	Hampyeong	Gogul	mine	N35°05'44.4" E126°32'16.7"								22			
Joennam	Hampyeong	Jeongchang	mine	N35°05'58.0" E126°31'59.3"								59			
Joennam	Hampyeong	Jeongchang (L)	mine	N35°06'17.5" E126°32'07.8"	13										
Joennam	Hampyeong	Jeongchang (R)	mine	N35°06'16.1" E126°32'09.4"								8			
Joennam	Hampyeong	Jukjang	mine	N35°07'51.1" E126°27'34.3"	84							9			
Joennam	Hampyeong	Myodong	mine	N35°07'19.0" E126°27'40.3"	26							2			
Joennam	Hampyeong	Sanggang	mine	N35°05'14.1" E126°32'21.3"	36										
Joennam	Hampyeong	Seoho	mine	N35°06'34.2" E126°32'44.6"	15							8			
Joennam	Hampyeong	Songsan	mine	N35°05'45.5" E126°33'00.9"	22							1			
Joennam	Hampyeong	Yeonam 1	mine	N35°07'45.5" E26°32'11.5"	13							57			
Joennam	Hampyeong	Yeonam 2	mine	N35°07'46.4" E126°31'35.8"	15										
Joennam	Hampyeong	Yongseong 1	mine	N35°06'44.2" E126°30'49.8"	17										
Joennam	Hampyeong	Yongseong 2	mine	N35°06'44.3" E126°30'50.1"	6										
Joennam	Jindo	Deungdai	mine	N34°17'29.8" E126°02'04.0"	70							1			
Joennam	Jindo	Noseungbong	mine	N34°17'24.7" E126°02'18.6"	260										
Joennam	Muan	Changmai	mine	N35°03'52.1" E126°17'31.4"	15							2			
Joennam	Muan	Gangjeong 1	mine	N35°07'09.2" E126°15'51.4"	25							23			
Joennam	Muan	Gangjeong 2	mine	N35°06'40.1" E126°15'57.3"								6			
Joennam	Muan	Iseong	mine	N35°06'43.8" E126°19'22.3"	10							4			
Joennam	Sinan	Jobi	mine	N35°04'40.1" E126°10'39.2"	13							27			
		Number of sites			118	4	23	7	39	6	1	48	4	38	17
		Number of bats			3,509	6	349	5,919	417	294	2	401	151	2,131	109

Species code: Rfc: *Rhinolophus ferrumequinum*, Ese: *Eptesicus serotinus*, Hal: *Hsugo alaschaniacus*, Mfu: *Miniopterus fuliginosus*, Mhi: *Murina hilgendorfi*, Mau: *Myotis aurascens*, Mbo: *Myotis bombinus*, Mfo: *Myotis formosus*, Mma: *Myotis macrodactylus*, Mpe: *Myotis petax*, Pog: *Plecotus ognevi*