

## 쇠살모사의 생식주기와 한배의 출산수<sup>1a</sup>

김병수<sup>2</sup> · 오홍식<sup>3\*</sup>

### Reproduction Cycle and Litter Size of Red-tongued viper snake (*Gloydius ussuriensis*)<sup>1a</sup>

Byoung-Soo Kim<sup>2</sup>, Hong-Shik Oh<sup>3\*</sup>

#### 요약

본 연구는 제주도에 서식하는 쇠살모사의 생활사 전략을 밝히기 위하여 생식주기, 한배의 출산수 및 이에 미치는 요인을 조사하였다. 야외조사는 2006년 5월부터 2008년 11월까지 제주도 본섬에서 이루어졌으며, 생식주기는 2009년 3월에서 2010년 12월 사이에 실험실에서 정소와 난포의 크기를 측정하여 분석하였다. 연구결과, 쇠살모사의 정소와 난포의 크기는 계절적으로 뚜렷하게 변화하는 것으로 나타났다. 난관에 들어있는 알의 수는 오른쪽(2.6±1.0개, n=16)이 왼쪽(1.8±0.5개, n=16)보다 많았다(t=-2,721, p<0.05). 생존한 새끼의 수(SLS)는 4.4±1.7마리(1~9마리)로 총 새끼의 수(TLS) 4.7±1.5마리(3~9마리)보다 약간 적었으나, 통계적으로 유의한 차이는 없었고, 난관에 들어 있는 알의 수와도 유사하였다(t=0.039, P>0.05). 상대적인 새끼의 체중(RCM)은 0.42±0.13 (0.18~0.79, n=33)으로 나타났으며, 출산전 어미의 몸 상태(MCPP1)가 양호할수록 증가하는 경향을 보였다. 출산시 새끼의 성비는 암수간 유의한 차이는 없었다(♂:♀ = 1.15:1, n=73 ;  $\chi^2$ -test,  $\chi^2=0.342$ , P>0.5). 한배 새끼의 체중은 출산전 어미의 체중(MMPP1, r=0.387, P<0.05, n=33)과, 몸길이는 어미의 몸길이(r=0.399, P<0.05, n=33) 및 MMPP1(r=0.344, P<0.05, n=33)과 약한 상관관계를 보였다. 또한 새끼의 평균 체중과 어미의 몸길이와는 유의확률에 근접하였다(r=0.323, P=0.067, n=33). 이것은 어미의 몸 크기가 클수록 더 큰 새끼를 낳을 수 있다는 것을 의미하는 것이다. 뱀에서 한배의 출산수가 많을수록 새끼의 체중이 감소하는 경우가 있으나 쇠살모사는 이러한 교환관계는 없는 것으로 나타나 종 고유의 특이성을 갖고 있다는 것을 알 수 있었다. 이러한 연구결과는 쇠살모사의 생활사를 파악하는데 기초자료로 활용될 수 있을 것이라 여겨진다.

주요어: 생활사, 번식생태, 살모사과, 파충류, 제주도

#### ABSTRACT

This research investigated the reproduction cycle, litter size, and the effects of factors of red-tongue viper snake inhabiting in Jeju Island, to delve into their life strategy. Field survey was conducted in Jeju Island from May 2006 to November 2008. Reproduction cycle was analyzed through measurements of testis and follicle sizes in laboratory from March 2009 to December 2010. According to the research results, the sizes of red-tongue viper snake's testis and follicle clearly changed seasonally. The number of eggs within the oviduct were greater on the right side (2.6±1.0 eggs, n=16) than on the left side (1.8±0.5 eggs, n=16) (t=-2,721, p<0.05). Average (±SD) of survival litter size (SLS) was 4.4±1.7 (1~9, range), while total litter size (TLS) was 4.7±1.5

1 접수 2014년 7월 17일, 수정 (1차: 2014년 8월 31일, 2차: 2014년 10월 10일), 게재확정 2014년 10월 11일

Received 17 July 2014; Revised (1st: 31 August 2014, 2nd: 10 October 2014); Accepted 11 October 2014

2 제주대학교 대학원 생물학과 Dept. of Biology, Graduate school of Jeju National Univ., Jeju 690-756, Korea (naturekbs@hanmail.net)

3 제주대학교 과학교육과 Dept. of Science Education, College of Education, Jeju National Univ., Jeju (690-756), Korea

a 이 논문은 2014년도 제주대학교 학술진흥연구비 지원 사업에 의하여 연구되었으며, 김병수의 박사학위 논문의 일부 결과를 수정 보완하여 작성되었음.

\* 교신저자 Corresponding author: sciedu@jejunu.ac.kr

(3~9, range), which were not statistically significant. However, their litter sizes were similar to the number of eggs within the oviduct ( $t=0.039$ ,  $P>0.05$ ). Relative litter mass (RCM) was  $0.42\pm 0.13$  (0.18~0.79,  $n=33$ ), and tended to increase, as maternal condition of pre-parturition (MCPPI) was getting better. The sexual ratio of delivered litters showed no significant difference between male and female red-tongue viper snakes ( $\hat{\sigma}:\hat{\rho} = 1.15:1$ ,  $n=73$ ;  $\chi^2=0.342$ ,  $P>0.5$ ). Average neonate mass showed a weak correlation with maternal mass of pre-parturition (MMPP1) ( $r=0.387$ ,  $P<0.05$ ,  $n=33$ ). Average neonate Snout-vent length (SVL) also demonstrated a weak correlations with maternal SVL ( $r=0.399$ ,  $P<0.05$ ,  $n=33$ ) and MMPP1 ( $r=0.344$ ,  $P<0.05$ ,  $n=33$ ). Average neonate mass and maternal SVL approached significant probability ( $r=0.323$ ,  $P=0.067$ ,  $n=33$ ). This indicates that mother snakes can bear bigger litter due to its larger size. In some cases, litter's weight decreases as mother snakes are bearing more litter; however, the red-tongued viper snake did not show such exchange relationship. From this, it can be conjectured that a red-tongued viper snake has peculiarity of its own species. The research results are predicted to be used as the basis to find a life history of red-tongued viper snake.

**KEY WORDS: LIFE CYCLE, REPRODUCTION ECOLOGY, VIPERIDAE, REPTILIA, JEJU ISLAND**

## 서론

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 분포하는 종이다(Zhao and Adler, 1993). 살모사과에 속하는 종들은 위턱 앞쪽에 접을 수 있는 한 쌍의 긴 독니를 가지고 있으며(Zug, 1993), 오스트레일리아, 뉴질랜드, 오세아니아주의 섬들을 제외한 아프리카, 유라시아, 아메리카 대륙에 걸쳐 널리 분포한다(Pough *et al.*, 2004; O'Shea, 2005).

온대지역에 서식하는 뱀류의 생식주기는 계절성을 나타낸다. 대부분의 종들에서 암컷은 봄에 난황을 형성하는데, 난황형성은 두 단계로 이루어진다. 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 형태에 변화가 일어난다(Seigel *et al.*, 2001).

열대지역에서도 계절적 번식(seasonal reproduction)이 흔하게 나타나지만, 계절에 관계없이 번식이 이루어지기도 한다. 열대지역에 서식하는 뱀들의 생식주기에 결정적인 영향을 미치는 것은 자원이용에 따른 계절적 변화이며, 계절적으로 변화하는 먹이에 의존하는 경우는 계절성을 나타내고, 거의 변화가 없는 먹이를 포식하는 뱀들은 계절에 관계없이 번식하기도 한다(Seigel *et al.*, 2001). 이와 더불어 열

대지역에서는 토양이 최적의 배 발생을 유지할 수 있을 만큼의 습도 유지와 같은 무생물적인 요인도 계절적 번식을 촉진하게 된다(Brown and Shine, 2006).

또한 많은 뱀류의 암컷은 2년 이상의 생식주기(reproductive cycles)를 갖는다. 이처럼 긴 생식주기를 갖는 것은 생식을 위해 에너지를 축적하는 암컷의 능력과 관련이 있다. 저장된 지방이 난황(yolk) 합성에 이용되며, 생식은 이런 지방이 낮거나 고갈되었을 때 저해된다(Pough *et al.*, 2004).

뱀에서 한배의 산란수나 새끼의 수는 종에 따라 다양하게 나타나는 데, 한 개의 알이나 새끼를 낳는 종에서부터 100개 이상의 알이나 새끼를 낳는 종도 있다(Seigel *et al.*, 2001). 같은 종에서 한배의 산란수나 새끼의 수는 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 크기가 한배 새끼수와 산란수에 관계가 없는 경우도 있다(Masunaga *et al.*, 2003; Taylor and Denardo, 2005). 또한 생식하는 해의 몸 상태(body condition) 뿐만 아니라 배란 전 난황이 형성되는 시기에 섭취하는 먹이의 양에 의해 출산하는 새끼의 수가 영향을 받기도 하며(Bonnet *et al.*, 2001; Lourdais *et al.*, 2003), 먹이의 풍부도와 기후 조건도 생식에 영향을 준다(Lourdais *et al.*, 2002).

암컷이 자손을 생산하는데 있어서 보다 많은 자손을 낳을 것인가 또는 자손의 수는 적지만 큰 개체를 생산할 것인가 하는 문제는 개체군을 유지하는 데 중요한 요소로 작용하는데, 자손의 수와 개체의 크기 사이에는 유의미한 교환 관계를 보이기도 한다(Li-xin *et al.*, 2002). 따라서 이 연구는

쇠살모사의 생활사 전략을 파악하는 데 필요한 암수 생식기관의 크기변화에 따른 생식주기, 한배의 출산수 및 이에 미치는 요인을 밝히기 위하여 이루어졌다.

## 연구방법

### 1. 생식 주기

생식 주기를 조사하기 위해 제주도 본섬에서 2007년 5월부터 2008년 11월까지 총 108개체(암컷 59개체, 수컷 49개체)를 채집하였다. 채집한 개체들은 야외에서 채집 한 즉시 몸의 크기를 측정하고 먹이를 확인한 후 실험실로 옮겨 10% 포르말린에 넣어서 보관하였다. 보관된 모든 샘플들은 생식 주기를 조사하기 위해 해부한 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. 수컷은 오른쪽 정소의 장경과 단경을 측정하고, 암컷은 좌우 난소에 들어 있는 난포 중에 가장 큰 난포의 장경과 단경을 측정하여 생식 주기를 파악하는데 이용하였다. 또한 암컷 중 임신한 개체가 있을 경우에는 좌우 난관에 들어있는 알의 수도 함께 기록하였다.

수컷의 생식주기는 월별 정소 표면적의 크기 변화를 측정하는 것으로 추정하였는데, 정소 표면적의 크기(TS: Testis surface area)는 ‘장경×단경’을 측정하였다(Pleguezuelos *et al.*, 2007). 이때 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.

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

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

### 2. 한 배의 출산 수

연구는 2006년부터 2008년까지 제주도 일원에서 포획된 33마리의 쇠살모사를 이용하였다. 샘플은 포획 즉시 몸길이와 체중 등을 측정한 후 실험실로 옮겨 출산할 때까지 25cm×40cm×30cm 크기의 케이지에서 사육하였다. 출산 여부는 매일 수시로 확인하였으며, 출산 후 24시간 이내에 어미의 몸길이, 체중, 새끼의 수, 새끼의 성별, 새끼의 몸길이, 새끼

의 체중을 측정하였으며, 측정 후 어미와 새끼는 어미가 포획된 지점에 다시 방사하였다.

측정치를 토대로 한 배 출산 수(Total litter size; TLS), 한 배의 출산수 중 살아있는 개체수(Survival litter size; SLS), 한 배 새끼의 전체 무게(Total litter mass; TLM), 한 배 새끼들 중 살아있는 개체들의 무게 합(Survival litter mass; SLM), 한 배 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 출산에 미치는 요인을 분석하였으며, 각 요인들은 다음과 같이 계산하였다.

- TLS (Total litter size) : 발생이 중지된 알과 사산된 개체를 포함한 한 배에서 출산한 새끼들의 수
- SLS (Survival litter size) : 한 배에서 출산한 새끼들 중 살아있는 새끼들의 수
- TLM (Total litter mass) : 발생이 중지된 알과 사산된 개체를 포함한 한 배에서 출산한 새끼들의 전체 체중
- SLM (Survival litter mass) : 한 배에서 출산한 새끼들 중 살아있는 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 회귀식으로 부터의 잔차(MCPP1)는 어미의 출산전 영양 상태로 출산전 개체들의 잔차가 클수록 상대적으로 몸길이에 비해 체중이 많이 나간다는 것으로 영양상태가 좋아 생식력에 긍정적인 영향을 미칠 수 있는 요인이다.
- MCPP2 (Maternal body condition of post-parturition) : 몸길이의 Ln 값에 대한 출산 후 체중의 Ln 값의 선형 회귀식으로부터의 잔차(MCPP2)는 어미의 출산후 영양 상태로 출산후 개체들의 잔차가 클수록 상대적으로 몸길이에 비해 어미의 체중이 많이 나간다는 것으로 영양상태가 좋아 후후 생식력에 긍정적인 영향을 미칠 수 있는 요인이다.
- NM (Neonate mass) : 새끼의 평균 체중
- NS (Neonate SVL) : 새끼의 평균 몸길이

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

## 결과 및 고찰

### 1. 생식 주기

#### 1) 수컷의 생식선 변화

쇠살모사의 정소의 크기 역시 계절적으로 뚜렷하게 변화하는 것으로 나타났다(Table 1; Figure 1, 2). TI(Testis index)는 5월부터 8월까지 증가하고 9월 중순 이후에 급격하게 감소하는 경향을 보였다(2차 회기분석,  $F=12.77$ ,  $df=46$ ,  $P<0.001$ ). TI의 월별 변화는 5월 0.50~0.73 ( $0.64\pm0.07$ ), 6월 0.60~0.75 ( $0.69\pm0.05$ ), 7월 0.69~0.78 ( $0.75\pm0.03$ ), 8월 0.73~0.81 ( $0.76\pm0.03$ ), 9월 0.63~0.82 ( $0.72\pm0.06$ ), 10월 0.58~0.69 ( $0.62\pm0.06$ )로 나타났다(Table 1). 5월과 6월에 TI가 각각 0.50과 0.60인 개체들이 존재하는데, 이들 개체들은 Figure 1에서 보면, 아래쪽에 같은 달에 채집된 다른 개체들에 비해 아래쪽에 나타나고 있다. 이 개체들은 몸길이가 각각 5월 24일과 6월 28일에 채집한 개체들로 몸길이가 350mm와 361mm로 다른 개체들에 비해 작아 성적으로 미성숙한 개체들로 판단된다.

특히 TI의 월 평균 값의 변화는 6월에서 7월 사이에 크게 나타났으며, 7월과 8월 사이에는 비교적 안정된 크기를 보였고, 8월에서 9월 초순 사이에 가장 컸다(Figure 2). 이는 8월과 9월 초순 사이에 쇠살모사의 정자형성이 가장 활발하게 일어나고 있음을 반영하는 것이라 할 수 있다. 온대지역에 서식하는 뱀들의 정소의 크기는 계절적인 변화를 보이며, 가을에 최대가 되거나(postnuptial reproduction) 봄에 최대가 되는(prenuptial reproduction) 두 가지 패턴을 띠는데, 전자가 일반적인 경우이며, 후자는 제한된 종에서 나타난다. 가을에 정소의 크기가 최대가 되는 경우는 늦여름과 가을 사이에 최대로 정자의 활성이 일어나며, 봄이나 가을에 교미를 하거나 봄과 가을에 교미가 이루어진다(Seigel *et al.*, 2001).

유럽의 온대지역에 서식하는 살모사의 일종인 *Vipera latastei*는 쇠살모사와 비슷한 시기인 8월에 정소의 크기가 최대가 되며, 가을이나 봄 또는 가을과 봄 두 계절에 교미가 이루어지는 것으로 알려져 있는데(Pleguezuelos *et al.*, 2007), 쇠살모사는 9월 중순에 교미행동이 관찰되었으나 봄

철에는 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).

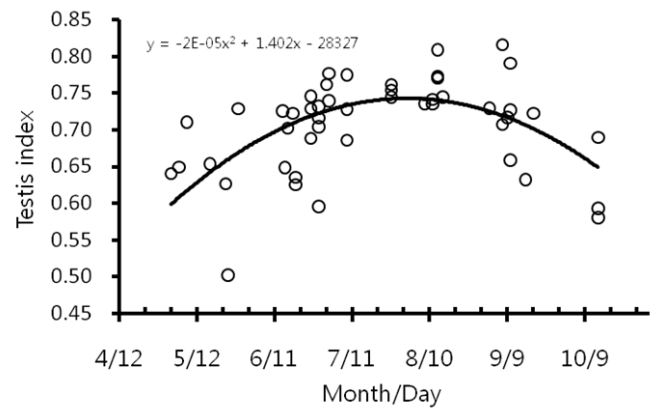


Figure 1. Monthly change of testis index for male *Gloydus ussuriensis* in Jeju island. Testis index calculated by Log (right testis size)/Log (SVL). Each data point represents one individual

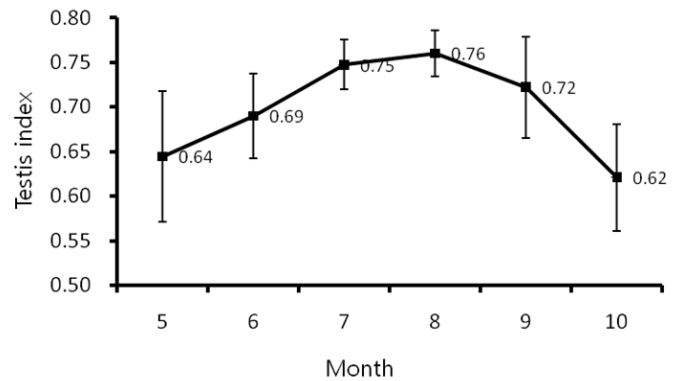


Figure 2. Monthly pattern of male Testis index. Solid rectangles are means and horizontal lines represent standard deviation

Table 1. Monthly fluctuation (Mean, SD and Range) in testis surface area for male *Gloydus ussuriensis* in Jeju island, Korea

	Testis index					
	May(n=7)	Jun(n=13)	Jul(n=9)	Aug(n=8)	Sep(n=9)	Oct(n=3)
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

2) 암컷의 생식주기 및 임신과 발생

암컷의 난소에 있는 가장 큰 난포의 평균 길이는 6월 (4.73mm)이 가장 작았고, 7월 이후 미미하게 커지다가 5월 (18.07mm)에 급격하게 발달하는 것으로 나타났다(Figure 3). 이러한 패턴이라면 4월에 채집된 개체의 난포의 크기가 10월보다 클 것이라 예상되지만 본 연구에서는 오히려 작게 나타났는데, 이는 표본수집 과정에서 우연하게 번식에 참여하지 않는 개체들이 주로 채집되었기 때문인 것이다. 임신한 개체들은 6월부터 확인되고 있어 5월에 난황형성 (vitellogenesis)이 집중적으로 이루어진 후 6월 이후 배란이 일어나고 수정되는 것으로 보인다. 임신한 개체들은 9월 초순까지 채집한 개체들에서 확인되었으며, 이후 채집된 개체들에서는 관찰되지 않았다. 8월 중순이후 거의 발생이 끝난 개체들이 확인되었고, 9월에 채집한 개체들은 모두 출산에 다다른 개체들로 나타나, 출산은 8월말에서 9월 사이에 주로 일어나는 것이라 판단된다.

이와 같이 쇠살모사는 대부분의 뱀들처럼 계절적인 생식 주기가 있는 것으로 나타났다. 온대 지역에 서식하는 뱀들은 일반적으로 계절적인 생식패턴을 갖고 있으며, 열대지역에서도 계절에 따라 자원의 이용이 달라지기 때문에 계절적

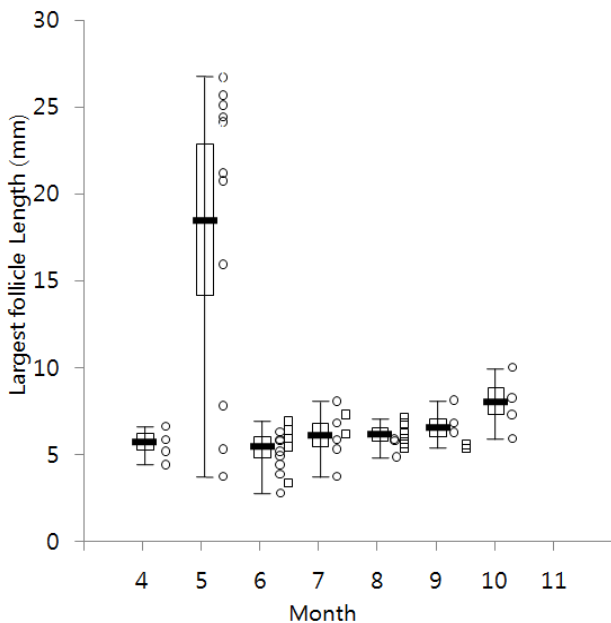


Figure 3. Annual pattern of ovarian largest follicle length in female *G. ussuriensis* in Jeju island. Horizontal thick lines are means and thin horizontal lines and vertical bars represent standard deviation and ranges. Rectangles and circles represent individual data for gravid and non-gravid females, respectively

인 생식주기를 갖는다(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). 또 추운 지역에서는 배 발생을 위한 최소 온도 요구 조건 때문에 따뜻한 시기에 번식하는 제한이 뒤따른다(Shine, 2003). 특히 쇠살모사는 유럽의 이베리안 반도에 서식하는 *Vipera latastei* (Pleguezuelos *et al.*, 2007)와 북미 대륙의 방울뱀의 일종인 *Crotalus atrox* (Taylor and Denardo, 2005)와 같이 태생인 살모사과의 생식주기와 비슷한 계절적인 생식 패턴을 보이는 것으로 나타났다.

이 연구에는 성숙한 개체들을 대상으로 하였으며, 6월에서 9월 사이에 임신한 개체들과 그렇지 않은 개체들이 동시에 관찰되는 것으로 보아 쇠살모사 암컷은 매년 번식에 참여하지 않는다고 판단할 수 있다. 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 이후 다음 생식을 위해 에너지를 비축하는 시간이 필요한 것이라 여겨진다. 또한 암컷이 생식을 위해서는 여러 가지 측면에서 많은 비용이 수반되기 때문에(Shine, 1980), 가능한 많은 새끼를 낳을 수 있을 만큼의 에너지를 몸에 비축하기 전에는 생식을 하지 않는다(Lourdais *et al.*, 2003; Shine, 2003).

쇠살모사 암컷의 배란은 6월경에 일어나고, 수컷의 정소 크기는 8월에 최대가 되며, 가을에 교미하는 것으로 나타나 배란시기와 교미시기는 일치하지 않는 것이 확인되었다. 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±1.3, n=16)였으며, 왼쪽 1-3개(1.8±0.5개), 오른쪽 1-5개(2.6±1.0개)로 오른쪽 난관에 더 많은 알을 보유하는 것으로 나타났다(t=-2.721, P<0.05).

2. 한배의 출산 수

1) 한배의 출산 수의 다양성과 새끼의 성비

전체적으로 한 배의 새끼 수(TLS)는 3-9마리(4.7±1.5마

Table 2. Values of reproductive and related parameters of *G. ussuriensis* in Jeju island

Parameters	No.	Mean $\pm$ SD	Range
Total litter size (TLS) (number)	33	4.7 $\pm$ 1.5	1-9
Survival litter size (SLS) (number)	33	4.4 $\pm$ 1.7	3-9
Total litter mass (TLM) (g)	33	19.4 $\pm$ 7.5	7.2-38.9
Survival litter mass (SLM) (g)	33	19.0 $\pm$ 7.9	4.4-38.9
Maternal SVL (ML) (mm)	33	446.1 $\pm$ 38.5	384-532
Maternal mass of pre-parturition (MMPP1) (g)	33	79.5 $\pm$ 21.9	44.8-130
Maternal mass of post-parturition (MMPP2) (g)	33	46.6 $\pm$ 13.5	26.2-72.3
MMPP1-MMPP2 (g)	33	33.0 $\pm$ 11.3	17.7-58.2
Relative clutch mass (RCM)	33	0.42 $\pm$ 0.13	0.18-0.79
Maternal condition pre-parturition (MCPPI)	33	0.00 $\pm$ 0.13	-0.29-0.33
Maternal condition post-parturition (MCPPI2)	33	0.18 $\pm$ 0.29	-0.36-0.66
Neonate mass (NM) (g)	146	4.3 $\pm$ 0.7	1.1-6.6
Neonate SVL (NS) (mm)	146	174.3 $\pm$ 12.6	110-203

리), 생존한 한 배의 새끼 수(SLS)는 3-9마리(4.4 $\pm$ 1.7마리), 한 배의 새끼의 전체 체중(TLM)은 7.2-38.9g (19.4 $\pm$ 7.5g), 한 배 새끼들 중 생존한 개체들의 체중(SLM)은 4.4-38.9g (19.0 $\pm$ 7.9g), 임신한 암컷의 몸길이(SVL)는 384-532mm (446.1 $\pm$ 38.5mm)로 대부분 400mm이상인 개체들이었으며, 출산 전 체중(MMPP1)은 44.8-130g (79.5 $\pm$ 21.9g), 출산 후 체중(MMPP2)은 26.2-72.3g (46.6 $\pm$ 13.5g), RCM은 0.18-0.79 (0.42 $\pm$ 0.13), 출산 전 어미의 몸 상태(MCPPI)은 -0.29-0.33 (0.00 $\pm$ 0.13), 출산 후 어미의 몸 상태(MCPPI2)는 -0.36-0.66 (0.18 $\pm$ 0.29), 새끼의 평균 체중(NM)은 1.1-6.6g (4.3 $\pm$ 0.7g), 새끼의 평균 몸길이(NS)는 110-203mm (174.3 $\pm$ 12.6mm)로 나타났다(Table 2). 여기서 새끼의 체중이 1.1g이고, 몸길이가 110mm인 경우는 정상이 아닌 것으로 태어난 지 하루 만에 죽었다. 따라서 이것을 제외하면 건강한 새끼들 중에 145mm, 2.1g인 개체가 가장 작았다.

임신한 암컷 33개체에서 SLS는 4.4 $\pm$ 1.7마리(1-9마리)로 TLS의 평균 4.7 $\pm$ 1.5마리(3-9마리, n=33)보다 적었으나 통

계적으로 유의한 차이는 없었다( $t=0.685$ ,  $P>0.05$ ; Figure 4, Table 2). 또한 SLS는 난관에 들어 있는 알의 평균수 4.4 $\pm$ 1.0과 거의 유사하였다( $t=0.039$ ,  $P>0.05$ ). 즉, 임신한 쇠살모사 암컷의 알의 수와 한 배 출산수는 거의 일치하며, 이를 통해 배란이 일어난 알은 거의 발생하는 것으로 나타났다.

뱀류의 한 배의 산란 수나 새끼의 수는 1개에서 100개 이상에 이르기까지 다양하다(Seigel *et al.*, 2001). 쇠살모사 처럼 태생인 살모사과(Viperidae)에 속하는 많은 종들은 주로 1-10마리의 새끼를 낳는 데(Bonnet *et al.*, 2001; Shine *et al.*, 2002a; Ford *et al.*, 2004; Taylor and Denardo, 2005; Pleguezuelos *et al.*, 2007), 쇠살모사의 한배의 새끼수는 *Gloydus shedaensis* 평균 4.2마리(Li-xin *et al.*, 2002), *Agkistrodon piscivorus leucostoma* 4.2 - 4.8마리(Ford *et al.*, 2004), 방울뱀인 *Crotalus atrox* 4.5마리(Taylor and Denardo, 2005)와 유사하였다.

제주도산 쇠살모사의 RCM은 0.42 $\pm$ 0.13(0.18-0.79,

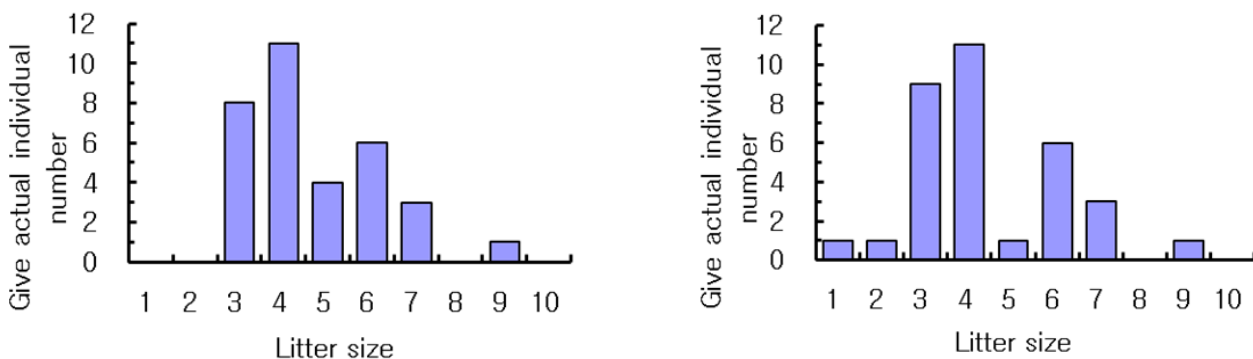


Figure 4. Distribution of total litter size (left, n=33) and survival litter size (right, n=33)

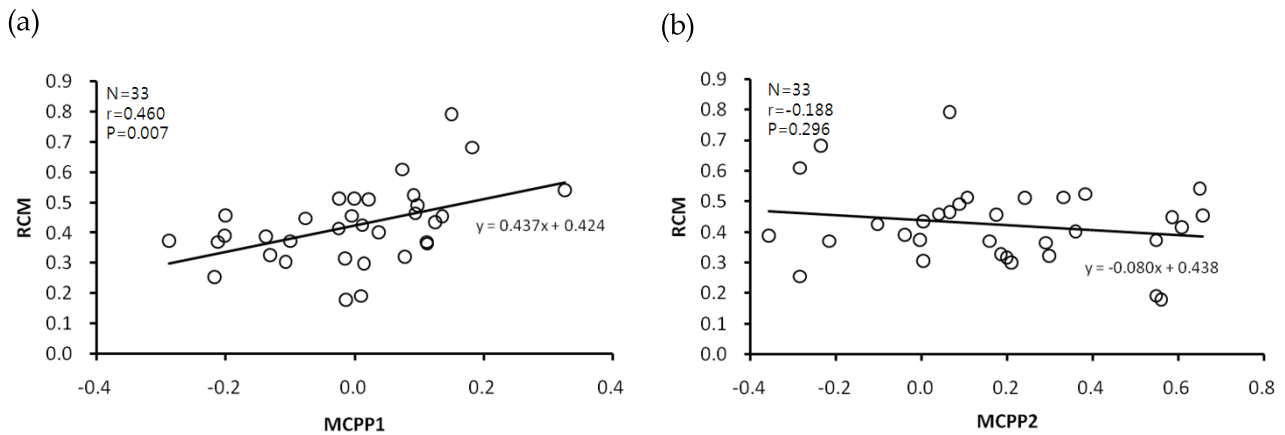


Figure 5. The relationship between RCM (Relative litter mass) and MCPP1 (Maternal body condition of pre-parturition) and MCPP2 (Maternal body condition of post-parturition) of *G. ussuriensis* in Jeju island. RCM is positively affected by MCPP1 (a), but scarcely affected by MCPP2 (b). Each data point represents one individual

n=33)으로 나타났으며, MCPP1이 클수록 RCM 값도 증가하는 경향을 보였다( $r=0.467$ ,  $P<0.01$ ; Table 2, Figure 5). RCM 값과 MCPP2는 약한 역의 상관관계를 보였으나 통계적으로 유의한 차이는 없었다(Figure 5).

RCM은 생식에 대한 암컷 쇠살모사의 에너지 지출량

(reproductive output)을 의미하는 데, MCPP1 값이 클수록 RCM이 증가하는 것으로 나타난 것은 출산 전 어미의 몸 상태가 양호할수록 생식에 더 많은 양의 에너지를 지출한다는 것이다. 중국 북동부에 위치하고 있는 작은 섬인 Shedaog island에 서식하는 *G. shedaogensis*는 생식에 높은 비용을

Table 3. 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	0.001	$Y=0.024X-6.287$
Litter mass	Maternal SVL	0.620	0.000	$Y=0.126X-37.352$
Neonate mass	Maternal SVL	0.323	0.067	
Neonate SVL	Maternal SVL	0.399	0.021	$Y=0.059X+128.660$
Litter size	Maternal mass of pre-parturition	0.753	0.000	$Y=0.059X-0.291$
Litter mass	Maternal mass of pre-parturition	0.832	0.000	$Y=0.299X-4.751$
Neonate mass	Maternal mass of pre-parturition	0.387	0.026	$Y=0.011X+3.415$
Neonate SVL	Maternal mass of pre-parturition	0.344	0.050	$Y=0.157X+162.294$
Litter size	Maternal mass of post-parturition	0.558	0.001	$Y=0.071X+1.094$
Litter mass	Maternal mass of post-parturition	0.633	0.000	$Y=0.370X+1.818$
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	0.001	$Y=7.220X+4.411$
Litter mass	MCPP1	0.579	0.000	$Y=33.549X+19.107$
Neonate mass	MCPP1	0.250	0.160	
Neonate SVL	MCPP1	-0.030	0.870	
Litter size	MCPP2	0.551	0.001	$Y=3.269X+3.815$
Litter mass	MCPP2	0.625	0.000	$Y=17.028X+16.011$
Neonate mass	MCPP2	0.357	0.041	$Y=0.777X+4.156$
Neonate SVL	MCPP2	0.272	0.126	
Litter size	Neonate mass	0.119	0.508	

\* Litter size means survival litter size

지불하는 것으로 알려져 있는데, 1990년, 1991년 2년간의 연구에서 RCM 값이 각각 0.88(SD=0.18)과 0.74(SD=0.20)로 산출되어 쇠살모사에 비해 거의 두 배에 달하는 것으로 나타났다(Li-xin *et al.*, 2002). *G. shedaensis*는 한 배의 출산 수는 쇠살모사와 비슷하나 RCM 값이 훨씬 높게 나타난 것은 새끼 한 마리의 크기가 쇠살모사에 비해 훨씬 크다는 것이다. 이는 이 종이 서식환경에 적응하기 위한 전략으로 먹이자원이 봄과 가을철에 이동하는 참새목 조류(Passerine birds)에 거의 한정되어 있어 이들을 포식하기 위해서는 크기가 커야 보다 유리하기 때문이다(Li-xin *et al.*, 2002; Shine *et al.*, 2002b). 반면 생식에 지나친 비용을 투입할 경우에는 어미의 생존율을 낮출 수 있으나(Shine,

1980), 다음 생식을 하는 데에는 불리할 수 있는 단점도 있다.

일반적으로 출생당시 뱀의 성비는 일부 종을 제외하면 1:1이다(Seigel *et al.*, 2001). 쇠살모사의 한배 출산 수와 이에 미치는 요인을 알아보기 위해 채집한 임신한 개체들 중 2008년도에 채집한 17개체에서 태어난 새끼들의 성비를 조사한 결과, 출생시 새끼의 성비(수컷 : 암컷 = 1.15:1, n=73)는 수컷이 다소 많았으나 통계적으로 유의한 차이는 없었다( $\chi^2$ -test,  $\chi^2=0.342$ ,  $P>0.5$ ). 많은 뱀에서 출생시 성비는 암수 차이가 없지만(Wang *et al.*, 2003; Taylor and Denardo, 2005), 성체가 되었을 때는 많은 차이를 보이는 경우가 있다. 일본 류큐열도에 서식하는 바다뱀인 *Emydocephalus ijimae*

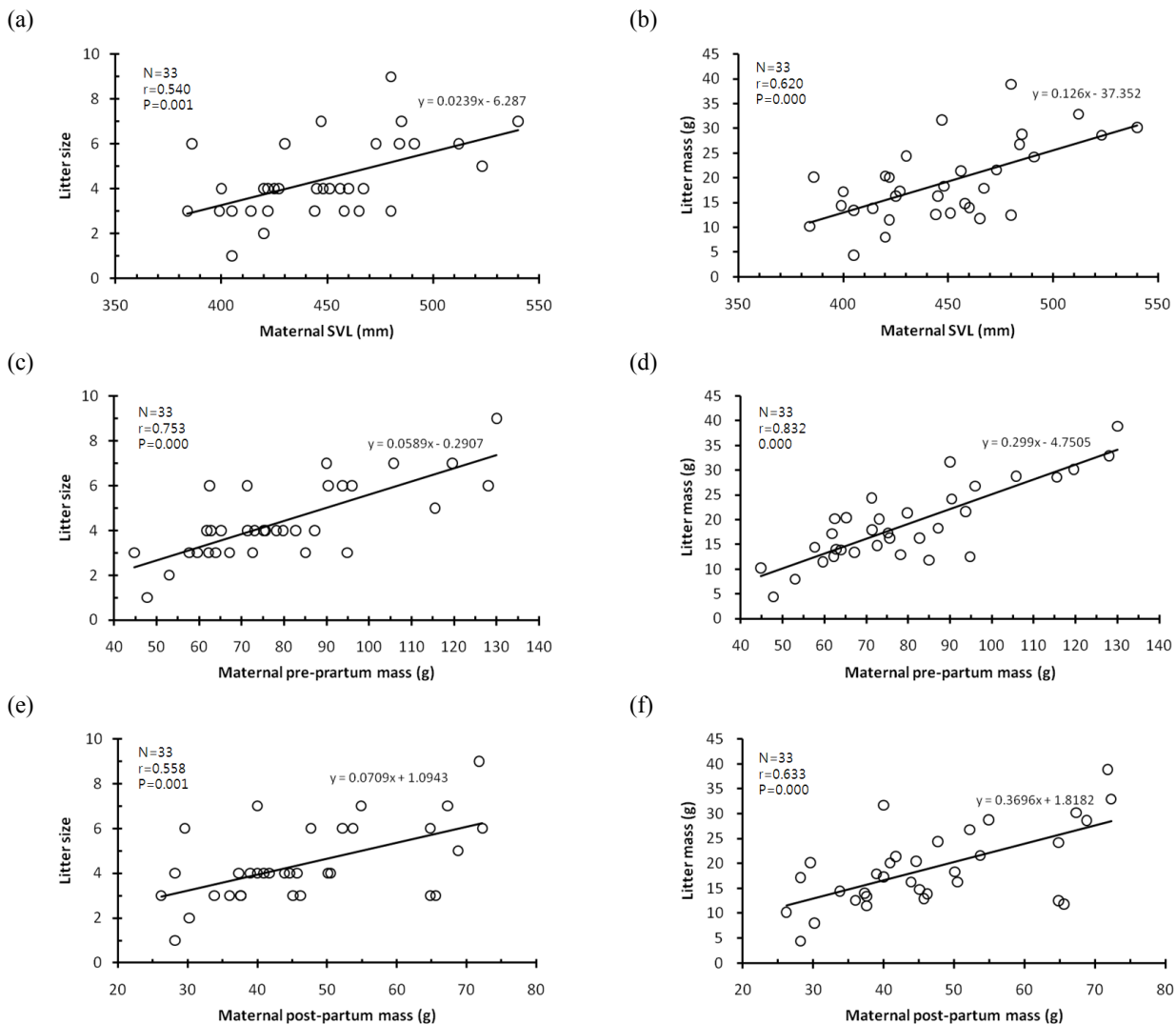


Figure 6. The relationship between litter and maternal body size (SVL and body mass) of *G. ussuriensis* in Jeju island. Litter size (a, c and e) and litter mass (b, d and f) are positively affected by maternal SVL (a and b) and maternal mass (c, d, e and f)



는 수컷과 암컷의 비율이 거의 1.6:1로 수컷의 비율이 높고 (Masunaga and Ota, 2003), 대만에 서식하는 살모사의 일종인 *Trimeresurus stejegeri stejegeri*인 경우도 수컷의 관찰 빈도가 훨씬 높다(Wang *et al.*, 2003). 이처럼 출생시 성비는 차이가 없으나 성체가 되었을 때 차이가 있는 것은 암컷이 생식을 위해 수컷보다 많은 에너지를 소비하게 되어 (Shine, 1980), 암컷의 사망률이 높게 나타나기 때문이다(Wang *et al.*, 2003). 그러나 *Emydocephalus ijimae*는 어린 개체들의 성비에 차이가 있어 이미 출생시 수컷이 암컷보다 높은 비율로 출생하는 것으로 추측하고 있다(Masunaga and Ota, 2003).

2) 한배의 출산수에 미치는 요인

쇠살모사의 한배의 출산수는 어미의 몸길이가 출산 전후의 체중 및 어미의 출산 전후의 몸 상태(MCPP1과 MCPP2)와 관련이 있는 것으로 나타났다(Table 3; Figure 6, 7). 즉, 어미의 몸길이가 길수록 더 많은 새끼를 낳을 수 있으며 ( $r=0.540$ ,  $P<0.01$ ,  $n=33$ ), 출산 전후의 체중이 무거울수록 더 많은 새끼를 낳을 수 있다는 것이다. 쇠살모사 새끼의 전체 무게(litter mass) 역시 어미의 몸길이와 출산 전후의 체중 및 MCPP1과 MCPP2 값과 정의 상관관계가 있는 것

으로 나타났다.

쇠살모사의 한 배 새끼의 평균 체중은 어미의 출산 전 체중과 정의 상관관계를 보였으며( $r=0.387$ ,  $P<0.05$ ,  $n=33$ ), 평균 몸길이는 어미의 몸길이( $r=0.399$ ,  $P<0.05$ ,  $n=33$ ), 어미의 출산 전 체중( $r=0.344$ ,  $P<0.05$ ,  $n=33$ )과 정의 상관관계를 보였다. 한 배 새끼의 평균 체중과 어미의 몸길이 사이에는 유의미한 상관관계를 보이지는 않았으나, 유의 확률이 0.067로 0.05에 근접하였다( $r=0.323$ ,  $P=0.067$ ,  $n=33$ ). 이러한 결과로 볼 때 쇠살모사는 어미의 출산 전 체중이 무거울수록, 어미의 몸길이가 클수록 더 큰 새끼를 낳을 수 있을 것으로 생각된다. 실제 유럽산 살모사의 일종인 *Vipera aspis*는 어미의 크기가 클수록 더 무거운 새끼를 낳는다 하였다(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), 제주도산 쇠살모사 역시 이러한 패턴을 따르는 것으로 나타났다. 그러나 일부 뱀에서 SVL과 한 배 새끼 수(SLS)에 있어 아주 낮은 상관관계를 보이거나 상관관계가 나타나지 않기도 한다(Bonnet *et al.*, 2001; Masunaga *et al.*, 2003). 또한 뱀류의 생식력은 SVL 이외에 에너지의 비축정도에 크게 영향을

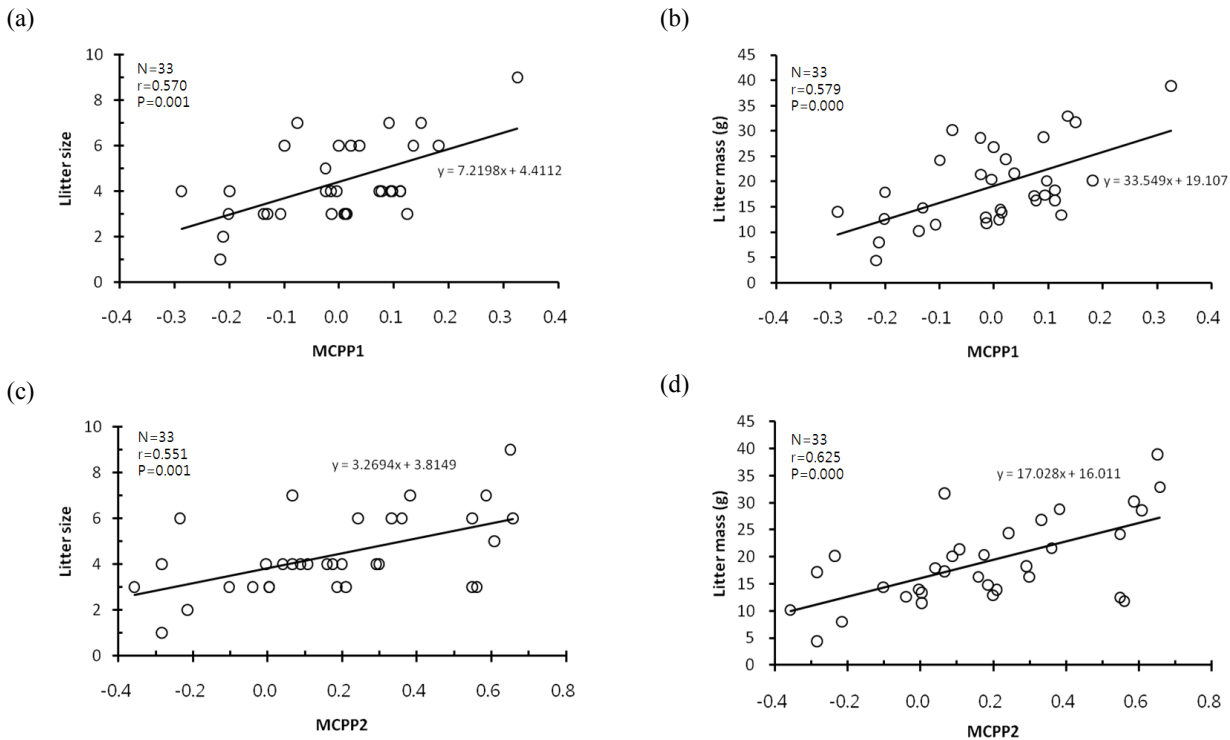


Figure 7. The relationship between litter and MCPP1 or MCPP2 of *G. ussuriensis* in Jeju island. Both litter size (a and c) and litter mass (b and d) are positively affected by maternal MCPP1 (a and b) and MCPP2 (b and c)

받는다(Li-xin *et al.*, 2002; Lourdais *et al.*, 2002; Lourdais *et al.*, 2003). 에너지 비축정도가 많을수록 체중이 무겁고, 이는 어미의 몸 상태인 MCPP1과 MCPP2에도 긍정적으로 영향을 준다. 쇠살모사도 이러한 경향을 보이며, 어미의 체중이 무거울수록 MCPP1과 MCPP2가 높고, 한배의 새끼수와 한배 새끼의 전체 무게도 증가하는 것으로 나타났다(Figure 6, 7). 또한 MCPP1이 높으면 MCPP2도 높게 나타나( $r=0.889$ ,  $P<0.001$ ,  $n=33$ ), 출산 전 어미의 몸 상태가 양호할수록 출산 후 몸 상태도 양호한 상태를 유지하는 것으로 나타났다. 이러한 결과는 출산전 많은 에너지를 비축하는 것이 출산후로 이어지고 다음 생식을 하는 데에도 유리하게 작용할 것이다.

일부 뱀에서는 한배의 새끼 수와 체중 사이에 음의 상관관계를 보이는 경우도 있다. 즉, 새끼를 많이 생산할 때보다 적게 생산할 때 새끼 한 마리의 크기가 더 크다는 것이다. 유럽산 살모사의 일종인 *Vipera aspis*에서는 한배의 새끼수와 새끼 한 마리의 체중 사이에 약한 교환관계가 성립되며(Bonnet *et al.*, 2001), 중국 북동부의 작은 섬에 서식하는 *Gloydus shedaensis*는 교환관계가 뚜렷한 교환관계가 있는 것으로 알려지고 있다(Li-xin *et al.*, 2002). 이러한 교환관계는 어미의 크기가 한배의 새끼 수에 미치는 영향이 적은 경우에 많이 나타나며(Bonnet *et al.*, 2001; Li-xin *et al.*, 2002), 어미의 크기와 한배의 새끼 수 사이에 비교적 높은 상관관계를 보이는데(Table 3), 제주산 쇠살모사에서 한배 출산 수와 새끼의 체중 사이에 교환관계는 없는 것으로 나타났다( $n=33$ ,  $r=0.119$ ,  $P>0.5$ ; Figure 8).

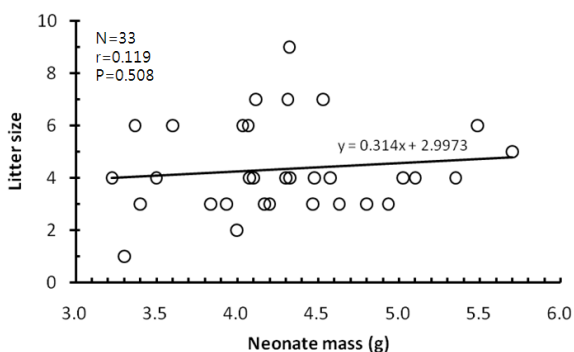


Figure 8. The relationship between litter size and neonate mass of *G. ussuriensis* in Jeju island

## REFERENCES

- 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.
- 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.
- Brown, G.P. and R. Shine(2002) Reproductive ecology of a tropical natricine snake, *Tropidonophis mairii* (Colubridae). *Journal of Zoology* 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.
- 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.
- 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.
- Kim, B.S. (2011) A study on the ecology of the ussuri mamushi *Gloydus ussuriensis* from Jeju Island, Korea. Ph. D. Dissertation, Jeju National University, 86pp. (in Korean with English abstract).
- Li-xin, S., R. Shine, Z. Debi and T. Zhengren(2002) Low costs, high output: reproduction in an insular pit-viper (*Gloydus shedaensis*, Viperidae) from north-eastern China. *Journal of Zoology* 256: 511-521.
- Lourdais, O., X. Bonnet, R. Shine and E.N. Taylor(2003) When does a reproducing female viper (*Vipera aspis*) 'decide' on her litter size? *Journal of Zoology* 259: 123-129.
- 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.
- 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.
- O'Shea, M.(2005) *Venomous snakes of the world*. pp. 1-160. In:

- Zug, G. R. 1993. Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles. pp. 1-527. Academic press, San Diego, California. University Press.
- 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.
- 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. (1980) "Cost" of Reproduction in Reptiles. *Oecologia* (Berl.) 46: 92-100.
- 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, *Gloydus shedaoensis*. *Herpetological natural history* 9(1): 1-14.
- Shine, R., L. Sun, M. Fitzgerald and M. Kearney(2002b) Accidental altruism in insular pit-viper (*Gloydus shedaoensis*, Viperidae). *Evolutionary Ecology* 16: 541-548.
- 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.
- Wang, S., H. Lin and M. Tu(2003) Skewed sex ratio of Chinese green tree viper, *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*, at Tsaochiaio, Taiwan. *Zoological Studies* 42(2): 379-385.
- 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.