

한국에 도래하는 제비(*Hirundo rustica*)의 번식행동¹

- 광주광역시를 사례로 -

김상진² · 오홍식^{2*}

Reproductive Behavior of the Barn Swallow (*Hirundo rustica*) in Korea¹

- A Case Study in Gwangju Metropolitan City -

Sang-jin Kim², Hong-shik Oh^{2*}

요 약

본 연구는 2013년 번식기 동안 광주광역시에서 제비의 번식행동을 밝히기 위하여 이루어졌다. 오전시간에 영소 빈도는 14.2~31.0 trips/h 범위, 성별로는 수컷 10.2~19.8 trips/h, 암컷 4.0~11.4 trips/h을 보였다. 영소 시간은 7.6~15.9 min/h 범위였고, 성별로는 수컷 4.8~8.1 min/h, 암컷 2.8~8.0 min/h 으로 조사되었다. 한 회 영소 시간은 수컷 26.1±15.5 sec/trip, 암컷 40.0±27.9 sec/trip으로 암컷이 수컷보다 약 1.5배 길었다($p<0.001$). 포란은 암컷이 전담하였으며, 6h에 50.6±17.5 min/h(84%), 7h에 24.5 min/h(40.8%)이었고, 그 이후로는 대략 15.6 min/h (26.0%)로 조사되었다. 주간시간 암컷의 포란시간은 시간대별로 고도로 유의한 차이를 보였으며($p<0.001$), 6h의 포란시간은 다른 시간보다 특히 높은 것으로 나타났다. 암컷의 포란시간과 평균 기온간에는 유의한 음의 상관관계가 있었다($p<0.05$). 주간시간에 급이 빈도는 총 385.2±66.9 trips/nest, 성별로는 수컷 219.2±37.1 trips/nest, 암컷 166.0±30.8 trips/nest으로 나타났다. 시간당 급이 빈도는 32.1±12.3 trips/h, 성별로는 수컷 18.3±7.8 trips/h, 암컷 14.3±4.5 trips/h 이었다. 시간당 급이 빈도는 성별로 10h($p<0.05$)와 15h($p<0.01$)에서 유의한 차이가 있었다. 한 회 급이 시간은 수컷 12.3±31.0 sec/trip, 암컷 40.9±83.3 sec/trip로 암컷이 수컷보다 유의하게 투자하는 것으로 나타났다($p<0.001$). 새끼의 배변 빈도는 45.6±8.4 times/nest이었으며, 급이 빈도와 양의 상관관계를 보였다($p<0.05$). 본 연구의 결과는 한국의 서식환경에 적응하여 번식하는 제비의 번식행동학적 정보를 이해하는데 도움이 될 것으로 판단된다.

주요어: 영소, 포란, 급이, 성별차이, 배변

ABSTRACT

This study was conducted to identify the reproductive behavior of the barn swallow. The study was carried out in Gwangju, Korea during the 2013 breeding season. In the morning, the nest-building frequency was 14.2~31.0 trips/h (10.2~19.8 trips/h by male and 4.0~11.4 trips/h by female). The nest-building activity took 7.6~15.9 min/h (4.8~8.1 min/h by male and 2.8~8.0 min/h by female). The nest-building time by female (40.0±27.9 sec/trip) was about 1.5 times longer than the nest-building time by male (26.1±15.5 sec/trip). Only the female incubated the eggs. The Incubation time was 50.6±17.5 min/h (84%) at 6h, 24.5 min/h (40.8%) at 7h and 15.6 min/h (26.0%) thereafter. During daytime, the female incubation time showed a highly significant difference ($p<0.001$), and the incubation time at 6h was higher than that at other times. There was a significantly

1 접수 2017년 1월 25일, 수정 (1차: 2017년 3월 22일), 게재확정 2017년 3월 23일

Received 25 January 2017; Revised (1st: 22 March 2017); Accepted 23 March 2017

2 제주대학교 과학교육학부 Faculty of Science Education, Jeju National Univ., Jeju 63243, Korea

* 교신저자 Corresponding author: Tel: +82-64-754-3283, Fax: +82-64-725-4902, E-mail: sciedu@jejunu.ac.kr

negative correlation between female incubation time and the mean air temperature($p < 0.05$). The frequency of feeding was 385.2 ± 66.9 trips/nest in the daytime (219.2 ± 37.1 trips/nest by male and 166.0 ± 30.8 trips/nest by female). The frequency of feeding per hour was 32.1 ± 12.3 trips/h (18.3 ± 7.8 trips/h by male and 14.3 ± 4.5 trips/h by female). The frequency of feeding per hour showed a significant difference in the range of 10h($p < 0.05$) and 15h($p < 0.01$) by sex. The time of feeding by female (40.9 ± 83.3 sec/trip) was longer than the time of feeding by male (12.3 ± 31.0 sec/trip). The juvenile defecation frequency was 45.6 ± 8.4 times/nest per day and showed a positive correlation with feeding frequency ($p < 0.05$). The results of this study will be helpful in understanding the reproductive behaviors of the swallow adapted to the environment in Korea.

KEY WORDS: NEST-BUILDING, INCUBATION, FEEDING, SEXUAL DIFFERENCE, DEFECATION

서론

번식기 동안에 부모의 투자와 환경 조건은 야생동물의 번식 생산력을 결정하는 주요 요인이다. 일반적으로 조류는 양친양육(biparental care)이 90% 이상이며(Lack, 1968), 서식지 선택 및 배우자 선정, 포란과 새끼를 돌보고 급이하는 육추행동 등과 같은 번식 행동들은 번식의 성공에 영향을 미친다.

영소(nest-building) 행동은 개체의 번식 능력을 알리고, 배우자를 번식학적으로 자극할 수 있다(Collias, 1964). 구애에서 수컷의 영소 행동의 정도는 둥지 재료의 단순한 조작이나 잠재적인 둥지 위치의 표현에서부터 전체 둥지를 짓는 것에 이르기까지 다양하다(Collias and Collias, 1984). 대부분의 조류는 암·수 모두 둥지를 짓지만, 수컷은 보통 암컷보다 무거운 재료를 나르고, 암컷은 이러한 재료를 둥지에 부착시키는데, 이를 통해 암컷은 수컷의 영소 능력을 평가할 수 있다(Collias and Collias, 1984).

포란은 조류의 번식에서 중요한 과정 중 하나이다(White and Kinney, 1974; Deeming, 2002). 암·수가 함께 양육하는 종들에서는 보통 암컷이 포란을 하며(Skutch, 1957), 포란하는 개체는 포식 및 자기관리 시간이 줄어들게 된다(Drent, 1975). 포란이 왕성하게 요구될수록 포란하는 부모의 건강상태, 양육능력, 생존에 부정적인 영향을 미칠 수 있다(Reid *et al.*, 2000; Visser and Lessells, 2001; de Heij *et al.*, 2006).

급이 행동은 부모의 성별, 새끼수 및 연령, 시간대별, 2차(추가) 번식, 기후 및 먹이 유용성, 기생충 등에 따라 다양하게 나타날 수 있다(Turner, 2006). 암수의 급이율 변이는 수컷의 질에 따라 달라질 수 있다. 새끼의 수와 연령도 부모가 하루 동안 포식에 얼마나 할애하는지를 결정하는 중요한 요소이다. 시간대별 급이율의 변화는 먹이원의 활동성을 대

변하며(Lewis and Taylor, 1965; Waugh, 1978), 기후는 조류 먹이원의 유용성에 큰 영향을 미친다.

제비(*Hirundo rustica*)는 소형의 참새목 조류로 북극과 남극을 제외한 대부분의 지역에서 출현하며 특별화 된 공중 포식자로 비행 중에 곤충을 포식한다. 제비는 관찰이 용이하고, 표본추출이 상대적으로 쉽기 때문에 영소, 포란, 급이 행동 및 생태학적 연구에 가치 있는 주제로 알려져 왔다(Southwood, 1978; Cooper and Whitmore, 1990).

제비의 번식행동에 대한 연구는 유럽지역을 중심으로 활발하게 연구가 이루어지고 있으나(Møller, 1994; Turner, 2006), 국내에서는 제한적인 번식생태 연구에서 번식행동을 간략하게 다루고 있는 상황이다(Choi, 1998; Kim, 2012). 따라서 본 연구는 국내의 기후환경과 서식지에 적응하여 번식하는 제비의 영소와 포란, 급이 행동에서 성별 특성을 파악하여, 종 보호 및 서식지 관리를 하는 데 필요한 자료를 제공하기 위하여 실시하였다.

연구방법

1. 연구지역

연구는 광주광역시 서구 유덕동($35^{\circ}09'N$, $126^{\circ}50'E$)에서 2013년 번식시기에 이루어졌다. 연구지역은 도심근교지역으로 농촌지역과 도심지역이 혼재된 곳으로 남쪽에는 광주천을 경계로 주요 도심지가 인접해 있으며, 북서쪽으로는 영산강이 흐르고 있다. 광주광역시의 기후 특성은 우리나라 기후대의 남부서해안형에 속하고, 2013년에 연평균 기온 $14.2^{\circ}C$, 1월 평균기온 $0^{\circ}C$, 8월 평균기온 $28.4^{\circ}C$ 이며, 연강수량은 $1,245mm$ 이다(Meteorological Administration, 2013).

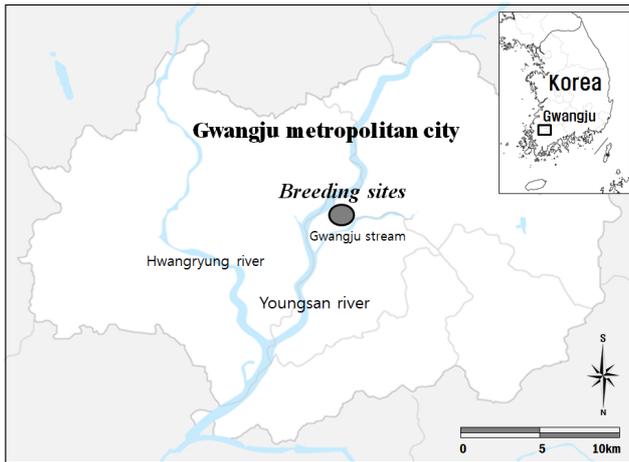


Figure 1. Map of study area

2. 제비의 성별 구분

제비 성조의 암·수의 구별은 수컷이 암컷보다 유난히 긴 바깥쪽 꼬리깃을 가지고 있어 야외에서 개략적인 구별이 가능하다. 그럼에도 번식시기 초기 야간에 창문과 벽, 문 등에서 수면을 취하는 성조를 포충망을 이용하여 포획한 후 바깥쪽 꼬리깃 길이를 측정하고 후 금속 가락지와 유색 가락지를 부착하여 성별을 구분하였다. 바깥쪽 꼬리깃의 길이는 수컷이 평균 88.1mm (82~94mm 범위)이며, 암컷이 평균 74.5mm (70~78mm 범위)로 조사되어 성별로 평균 13.6mm (11~17mm 범위)의 꼬리깃의 차이를 보였다.

3. 번식행동 조사

제비의 번식행동에 대해서는 영소, 포란, 급이 행동을 중심으로 주간 시간에 번식행동별 빈도와 시간을 성별로 조사하였다. 영소행동은 주간(8~18h)에 2개 동지를 조사한 결과, 주로 오전에 이루어지는 것으로 나타나 5개 동지에서 오전(8~13h) 동안에 실시하였다. 또한 포란 및 급이행동에 대한 조사는 한배 산란수와 부화 새끼수가 각각 5개인 동지에서 주간(6~18h) 동안에 이루어졌다. 영소행동은 동지의 완성 단계에 따른 오차를 줄이기 위해 4월 말에 동지 완성 전의 약 10~50% 사이의 동지, 포란행동은 5월 초에 산란 후 10일 이내 동지, 급이행동은 5월 말에 새끼의 먹이요구가 최대인 부화 후 8~13일(Snapp, 1976)인 동지를 대상으로 조사하였다. 급이행동 조사동지에서 새끼의 시간대별 배변횟수를 동시에 파악하였다. 조사는 1차 번식 중 새로이 영소한 동지에서 실시하였으며, 각 번식행동별로 조사

Table 1. Air temperatures during the breeding behavior survey

Survey	Air temperatures (°C)		
	Mean	Minimum	Maximum
Nest-building	14.2~17.9	7.3~13.5	20.1~24.0
Incubation	19.3~21.4	12.4~15.9	27.3~30.0
Feeding	21.6~23.6	14.5~16.8	29.5~31.6

기간 중 최고기온이 5°C 범위내의 맑은 날에 수행하였다 (Table 1).

4. 분석방법

번식행동은 동지별로 디지털 캠코더(HDR-CX12, Sony Corp., Japan)를 설치하여 영상으로 기록한 후 컴퓨터에서 미디어 플레이 소프트웨어(GOM Media Player, Gretech Corp., Korea)로 각 동지에서 이루어지는 번식행동의 빈도와 시간 등을 성별로 구분하여 분석하였다. 성별 영소와 급이 행동의 빈도 및 시간 비교는 Mann-Whitney U-test 을 실시하였다. 영소와 급이 행동에서 1회당 성별 시간 비교는 Independent sample t-test 을 실시하였다. 포란행동에서 암컷의 시간대별 비교는 One-way ANOVA 분석을 실시하였다. 포란시간과 평균 기온간 상관관계와 부모의 급이 빈도와 새끼의 배변 빈도간의 상관관계는 Pearson's correlation 분석을 실시하였다. 모든 통계분석은 SPSS 20 프로그램을 이용하였으며, 조사된 측정값은 평균±표준편차(범위)로 나타났다.

결 과

1. 영소(Nest-building) 행동

제비는 암수가 공동으로 동지를 만들며, 소요되는 기간은 약 8일 정도인 것으로 나타났다. 주간시간(8~18h)에 2개 동지를 조사한 결과, 동지를 짓는 재료를 나르는 영소 비행의 빈도는 오전시간에 집중적으로 이루어지며, 늦은 오후에는 급격히 감소하는 것으로 조사되었다. 주간에 암수의 평균 영소 빈도는 174.8 trips/nest이며, 수컷 122.0 trips/nest, 암컷 52.8 trips/nest으로 수컷이 영소 빈도의 70% 정도를 차지하는 것으로 나타났다(Figure 2).

영소활동이 집중되는 오전(8~13h)의 경우, 평균 영소 빈도는 시간당 14.2~31.0 trips/h 범위였으며, 성별로는 수컷 10.2~19.8 trips/h, 암컷 4.0~11.4 trips/h으로 수컷의 영소 활동이 더 활발하였다(Table 1). 영소 빈도는 대체적으로

Table 2. Parental nest-building frequency and time by sex during morning

Hour	Frequency				Time (min)				Total (n=5)	
	Male	Female	U	P	Male	Female	U	P	Frequency	Time (min)
8~9	19.8±6.1	11.2±7.2	4.0	0.095	8.1±1.5	7.4±3.8	8.0	0.421	31.0±12.6 (20~46)	15.5±5.0 (11.4~23.1)
9~10	12.0±5.7	10.0±6.3	10.5	0.690	5.5±3.3	6.6±2.8	10.0	0.690	22.0±8.1 (10~32)	12.1±4.9 (4.5~16.8)
10~11	15.8±11.7	11.4±7.2	9.5	0.548	7.9±2.8	8.0±3.9	11.0	0.841	27.2±18.1 (11~58)	15.9±5.9 (7.7~22.2)
11~12	13.8±5.2	7.6±4.7	4.0	0.095	6.8±1.7	5.9±4.3	11.0	0.841	21.4±6.8 (13~30)	12.7±4.3 (9.0~18.4)
12~13	10.2±4.1	4.0±5.2	4.0	0.095	4.8±1.2	2.8±4.8	5.0	0.151	14.2±7.5 (6~24)	7.6±5.4 (4~16.6)

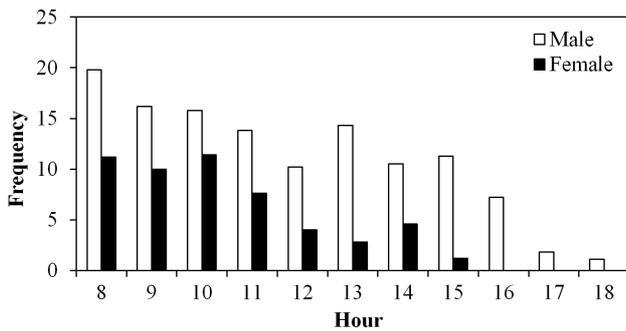


Figure 2. Parental nest-building frequency by sex during daytime (n=2).

무더운 정오시간보다는 이른 오전시간에 높은 경향을 보였으나 시간대별 및 성별 모두 유의한 차이를 보이지는 않았다($p>0.05$).

물고 온 둥지재료를 둥지에 붙이는데 걸리는 평균 영소 시간은 시간당 7.6~15.9 min/h 범위였고, 성별로는 수컷 4.8~8.1 min/h, 암컷 2.8~8.0 min/h으로 조사되었다 (Table 2). 영소 시간은 이른 오전에 많은 시간을 보내는 것으로 나타났으며, 영소 빈도와 마찬가지로 시간대별, 성별에서 유의한 차이는 없는 것으로 나타났다($p>0.05$). 한 회 영소 시간은 암컷(40.0±27.9 sec/trip)이 수컷(26.1±15.5 sec/trip)보다 약 1.5배 정도 고도로 유의하게 많은 시간 투자하는 것으로 나타났다($t = -6.355, df = 295.7, p < 0.001$). 이는 암컷이 상대적으로 둥지재료를 추가하고 진흙을 다지고, 보수하는데 시간을 더 보내기 때문이다.

2. 포란(Incubation) 행동

포란은 암컷이 전담하며, 포란기간은 평균 13일이었다.

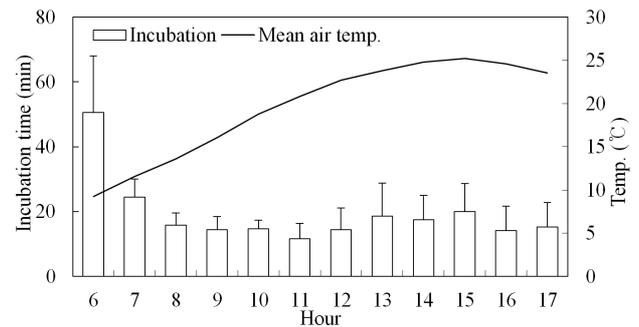


Figure 3. The relationship between incubation times and mean air temperatures (n=5)

수컷은 포란기간 동안 암컷에게 먹이를 공급해주거나 둥지 근처에서 휴식을 취했으며, 암컷의 부재시에는 둥지 가장자리에서 앉아 알과 둥지를 확인하는 행동만 하였다.

포란시간은 시간대별로 포란을 시작하는 시간을 기준으로 종료 시간을 분석하였는데, 암컷의 포란시간은 이른 오전인 6h에 50.6±17.5 min/h으로 약 1시간의 약 84%의 시간을 포란하는데 소비하였으며, 오전 7h에는 평균 24.5 min/h (40.8%) 하였고 그 이후로는 평균 15.6 min/h(26.0%)로 조사되었다(Figure 3). 주간시간에 암컷의 포란시간은 시간대별로 고도로 유의한 차이를 보였으며($F=12.023, df = 11, p < 0.001$), 오전 6h의 포란시간은 다른 시간보다 고도로 유의하게 많았다($p < 0.001$). 암컷의 포란시간은 시간대별 평균 기온과 유의한 음의 상관관계를 보였다($r = -0.617, p < 0.05$, Figure 3)

3. 급이(Feeding) 행동

육추기간은 약 23일이었으며, 새끼에게 먹이를 주는 급

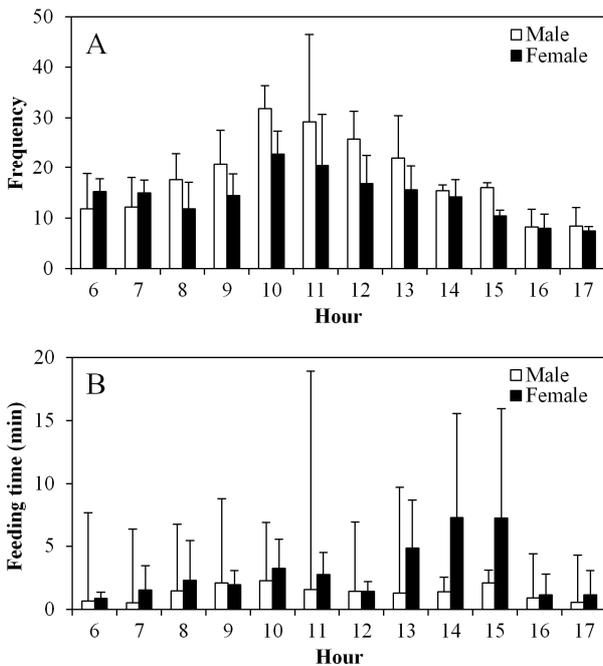


Figure 4. Parental feeding frequency(A) and time(B) by sex during daytime (n=5)

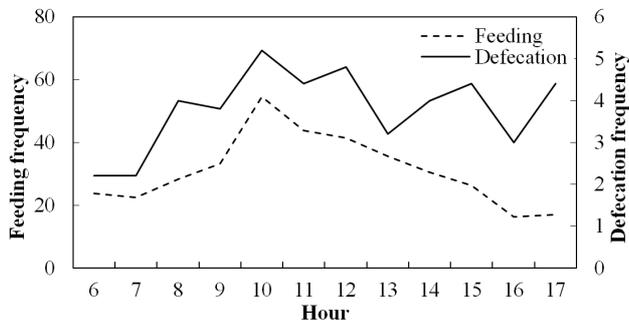


Figure 5. The relationship between defecation and feeding in nestling birds (n=5)

이행동은 암수가 공동으로 행하는 것으로 나타났다. 굵이 빈도는 이른 오전인 6h부터 점점 증가하여 늦은 오전인 10h에 최고치를 보이다가 오후로 갈수록 감소하는 경향을 보였다(6h- male 11.8 trips/h, female 15.3 trips/h; 10h- male 31.8 trips/h, female 22.8 trips/h, 17h- male 8.4 trips/h, female 7.4 trips/h; Figure 4). 주간(6~18h)에 굵이 빈도는 총 385.2 ± 66.9 trips/nest (312~456 trips/nest)이며, 성별로는 수컷 219.2 ± 37.1 trips/nest, 암컷 166.0 ± 30.8 trips/nest으로 조사되었다. 시간당 굵이 빈도는 총 32.1 ± 12.3 trips/h이며, 성별로는 수컷 18.3 ± 7.8 trips/h, 암컷 14.3 ± 4.5 trips/h으로 수컷의 굵이활동이 더 활발하게 이루어지고 있었다. 시간당 굵이 빈도는 성별로 10h($p < 0.05$)와 15h($p < 0.01$)에서

유의한 차이가 있었고, 그 외의 시간에는 차이가 없는 것으로 나타났다.

먹이를 물고 온 부모가 등지에 앉은 후 새끼에게 굵이하고 날아가기까지의 굵이 시간은 시간당 4.3 ± 2.6 min/h이었으며, 수컷 1.4 ± 0.6 min/h, 암컷 3.0 ± 2.3 min/h으로 조사되었다(Figure 3). 성별 굵이시간은 조사한 번식동지별로 다양하여 시간대별로 유의한 차이를 보이지는 않았다($p > 0.05$). 한 회의 굵이 시간은 수컷 12.3 ± 31.0 sec/trip (1~248 sec/trip), 암컷 40.9 ± 83.3 sec/trip (1~749 sec/trip)로 암컷이 수컷보다 고도로 유의하게 소비하는 것으로 나타났다($t = -7.223$, $df = 653.053$, $p < 0.001$).

주간에 새끼의 배변 빈도는 45.6 ± 8.4 times/nest (36~57 times/nest)이었다. 부모의 굵이 빈도와 새끼의 배변 빈도는 이른 오전인 6h부터 증가하여 늦은 오전인 10h에 최고치에 도달한 후 오후로 갈수록 감소하는 유의한 양의 상관관계를 보였다($r = 0.609$, $p < 0.05$, Figure 5). 한편 새끼의 배변 빈도는 굵이 빈도와는 다르게 일몰 전인 17h에 증가하는 경향을 보였다. 부모의 부재시 새끼가 등지 밖으로 배변하는 빈도는 평균 16.6 times/nest (10~23 times/nest)로 총 배변 빈도의 36%(23~48% 범위) 정도를 차지하였다.

고찰

1. 영소 행동

제비는 진흙과 건초, 짚(staw), 가축의 털 등 다양한 것을 혼합하여 open cup 모양으로 등지를 만들며, 진흙의 750~1,400 pellets를 포함한다(Glutz von Blotzheim and Bauer, 1985). 영소기간은 일반적으로 5~12일 걸리며, 날씨가 나쁘면 더 늦어질 수 있고, 최소 3일 또는 길게는 17일이 걸릴 수 있다고 보고되고 있다(Thompson, 1992; Brown and Brown, 1999). 국내에서도 Choi(1998)은 7~10일 정도면 등지가 완성된다 하였다. 본 연구에서 제비는 인간과 가까운 주택에 대부분 영소하였으며, 영소활동은 암수가 공동으로 하고 약 8일 정도 걸려 등지를 완성시키는 것으로 조사되어 기존 연구결과와 유사하였다. 영소활동은 오전에 집중적으로 이루어지고 오후로 갈수록 감소하는 경향을 보였다. 이는 너무 습한 진흙이 등지 형태를 변형시킬 수 있거나 무게를 견디지 못해 아래로 추락할 수 있어 일몰 전에 진흙이 건조되어야 하고, 야간에 보금자리로 들어가기 전에 최대한 포식을 해야 하기 때문이다(Hansell, 2000).

스코틀랜드 지역에서는 영소활동을 하는데 하루에 2시간을 보내며, 시간당 평균 8.5 trips/h, 가장 활발할 때는 20~25 trips/h으로 보고하였으며(Turner, 1980), 영소 빈도는 시간당 30 trips/h (5~42 trips/h)이라 하였다(Møller, 1994).

국내에서는 등지를 완성하기까지의 영소비행 빈도는 총 $1,375.5 \pm 25.16$ trips으로 보고된 바 있다(Choi, 1998). 본 연구에서 영소활동이 집중적으로 이루어지는 오전시간 동안에 영소 빈도는 시간당 14.2~31.0 trips/h 범위였으며, 성별로는 수컷 10.2~19.8 trips/h, 암컷 4.0~11.4 trips/h로 조사되어 시간당 영소 빈도는 기존 연구결과와 큰 차이가 없었다. 또한 등지재료를 등지에 붙이는데 걸리는 1회 영소 시간은 암컷(40.0 ± 27.9 sec/trip)이 수컷(26.1 ± 15.5 sec/trip)보다 1.5배 오래 걸리는 것으로 나타났는데, 이는 암컷이 상대적으로 등지재료를 추가하고 진흙을 다지고, 보수하는 등 양육에 더 공헌하기 때문으로 판단된다. 1회 영소 시간은 스코틀랜드(Turner, 1980)에서 보고된 약 2분보다는 매우 짧은 편이었다. 영소행동은 기후와 먹이공급에 영향을 받을 수 있고, 수컷과 암컷은 영소활동을 공동으로 하지만 번식 파트너로서 수컷의 질에 따라 성별 공헌은 달라지는 것으로 알려져 있다. 유럽에서 긴 꼬리를 가진 수컷(암컷에게 더 매력적임)은 상대적으로 암컷보다 영소활동을 적게 하는 반면, 짧은 꼬리의 수컷은 영소활동에 더 많이 공헌하는 것으로 나타났는데, 암컷은 긴 꼬리의 수컷과 짝짓기 하여 더 큰 크기의 등지를 짓고, 많은 한배 산란수를 수용하는 것으로 보고되고 있어(Møller 1994; Soler *et al.*, 1998), 향후 영소행동 연구에서는 기후와 먹이생물 풍부도, 수컷의 질에 대해서도 고려하여 연구가 진행되어야 할 것이다.

2. 포란 행동

유럽에서는 암컷만이 포란을 하고, 수컷은 단지 알에 앉아 있으며(Moreau and Moreau, 1939; Wellbourn, 1993), 러시아와 아시아의 여러 지역에서도 수컷은 보통 포란을 하지 않는다고 보고되고 있다(Wang, 1959; Komarov, 2000). 국내에서 Kim(2012)은 암컷이 항상 포란하고 하루 중 포란시간은 평균 15.52h이며, 일몰 이후부터 일출 때까지 암컷은 등지를 벗어나지 않고 수컷은 등지 주위에서 경계한다고 하였다. 본 연구에서도 포란은 암컷이 전담하는 것으로 나타나 기존의 연구결과들과 유사하였다. 한편, 다소 한랭한 지역인 시베리아에서 수컷의 포란 비율이 12%이고(Marks, 1982), 북미지역의 교량과 같은 곳 영소지에서 수컷의 포란 비율은 9%라고 보고되고 있는데(Smith and Montgomerie, 1992), 이는 부모 한 마리가 알을 보온하기 힘들기 때문으로 기후 조건에 적응하는 생활사로 간주된다 고 하였다.

유럽지역에서 포란은 주간의 약 60~80% 정도이고, 9~12°C일 때 평균 22분 포란하며, 20~24°C일 때는 10분정도 포란하였다(Turner, 2006). 연구결과, 암컷의 포란 비율은 이른 오전에 약 84%이며, 그 이후에는 감소하여 대략 26%

으로 포란시간과 평균기온은 유의한 음의 상관관계를 보였다. 제비의 포란시간은 대기 온도에 크게 의존하는 것으로 보이며, 일출 후 기온이 낮을 때에는 포란에 상대적으로 많은 주의를 기울이고, 이후 기온이 증가함에 따라 포란 시간은 감소하는 것으로 보인다(White and Kinney, 1974). 그러나 Jones(1987)는 암컷의 포란시간이 63%에서 나쁜 기후 동안에 9%로 감소하며, Yterberg(1986)은 비나 진눈개비가 내리는 기온 3~9°C 동안에 암컷은 단지 주간의 27~50%만 포란한다고 하였는데, 혹한의 기후 환경에서 암컷은 체력손실을 피하기 위한 포식활동 증가로 인해 포란시간이 감소하는 경향을 보였다.

3. 급이 행동

제비의 일일 급이율은 보통 이른 오전에 낮고 늦은 오전에서 이른 오후에 최고치에 달하며, 밤에는 감소하는 경향을 보이거나(Turner, 1980), 현저한 일주 변이는 보이지 않는다 하였다(Møller, 1988). 본 연구에서도 급이 빈도는 이른 오전에부터 점점 증가하여 늦은 오전인 10h에 최고치를 보이다가 오후로 갈수록 감소하는 경향을 보여 기존 연구결과와 유사하였다. 전형적인 곤충 포식자인 제비의 먹이 공급 활동은 곤충의 풍부도, 대기 온도, 풍속, 새끼의 구걸(begging) 정도와 관련이 있다(Bryant and Turner, 1982). 제비의 주요 먹이원인 꽃등에류(Syrphidae)와 집파리류(Muscidae)는 정오에 주로 비행을 하는데(Lewis and Taylor, 1964), 이러한 먹이 풍부도와 관련되어 본 연구 결과에서의 제비의 먹이 공급활동도 최대 수준을 보인 것이라 판단된다. Lorek(1992)와 Turner(1994)도 늦은 오전에 가장 높은 급이율을 보인다 하였다. 국내에서는 이른 오전(암컷 8h, 수컷 7h)에 최고치를 보인 후 10h에 최저치를 보이다가 18~19h에 증가한다 하여(Kim, 2012), 본 연구의 최대 급이 시간보다 빠른 경향을 보였다. 한편, 일부 연구에서 늦은 오후(17~18h)에 급이율이 약간 증가하였는데, 이는 진딧물류(aphid)의 활동성과 연관되어 있다 하였다(Zieliński and Wojciechowski, 1999). 또한 좋은 기후 조건에서 오후에 제비의 낮은 급이활동은 새끼가 최대 급이시간에 쉽게 포만해질 수 있고, 새끼의 구걸이 심해지는 시간까지 기다리기 때문이다. 제비의 급이행동에서 한배 새끼의 연령과 개체수는 일일 급이량과 급이율을 결정하는데 매우 중요한 요소이며, 새끼가 부화 후 8일 전까지는 급이 빈도가 각 부모별로 다양하다(Turner, 2006). 스코틀랜드 한배의 새끼수가 5개인 등지 연구에서는 부화 후 1일에 시간당 평균 6회, 부화 후 6일에는 17회, 10일 이상에서는 29회 급이 하였으며, 급이율은 육추기간 동안 중간까지는 증가하다가 이소 전까지는 감소하였다(Turner, 2006). 성별 급이 빈도

는 덴마크에서 수컷은 1차 및 2차 산란에서 평균 46% 공헌하며(Møller, 1994), 이탈리아에서는 암컷보다 10% 정도 덜 급이한다 하였다(Saino and Møller, 1995). 국내에서 Kim(2012)은 부화 후 6~8일 사이에 급이 횟수가 급격히 증가하며, 시간당 급이 빈도는 암컷 7.0±1.2 trips, 수컷 4.7±1.0 trips 라 보고한 바 있다. 본 연구에서 부화 후 8~13 일인 새끼가 5마리인 둥지에서 시간당 급이 빈도는 총 32.1±12.3 trips/h(수컷 18.3±7.8 trips/h, 암컷 14.3±4.5 trips/h)로 보고된 국내외 연구결과보다 급이 빈도는 높은 편이었다. 그러나 국내의 제비의 급이 빈도에 대해서는 연구된 자료가 거의 없는 실정이라 하루의 시간대와 새끼의 연령에 따라 변화하는 하루의 급이활동 자료를 얻기 위해서는 지속적이고 장기간 관찰하는 것이 바람직할 것이라 판단된다.

한편, 부모가 새끼에게 먹이를 주고 떠나는데 까지 걸리는 급이 시간은 수컷 12.3±31.0 min/trip, 암컷 40.9±83.3 min/trip로 암컷이 고도로 유의하게 많았는데, 이는 급이행 동시 수컷은 단순히 새끼에게 먹이만 전달하나 암컷은 새끼의 상태를 확인하거나 새끼의 깃털을 다듬는 행동과 둥지를 확인, 보수하는 등 양육에 더 투자하는 것이라 판단된다. 또한 급이 및 배변의 빈도는 이른 오전(6h) 부터 증가하여 늦은 오전(10h)에 최대치를 보이다가 오후로 갈수록 감소하는 유의한 양의 상관관계를 보였으며, 새끼의 배변 빈도는 일몰 전에 약간 증가하는 경향을 보였는데, 이 결과는 급이 율에 따라 새끼의 물질대사가 비례한다는 것을 말해주는 것으로 일몰 전에 배변 빈도가 증가하는 것은 야간에 배설을 거의 하지 않기 때문이다. 부모의 부재시 새끼의 배변 빈도는 총 배변 빈도의 36%를 차지하였는데, 출입구나 창문 근처에서 영소하는 제비의 습성상 둥지에서 낙하되어 퇴적된 배설물은 인간에게 피해를 주어 영소를 방해받거나 둥지가 훼손될 가능성이 있기 때문에 추후 인간과 공존을 위한 보호방안에 대한 연구도 필요할 것이다.

연구를 통해 얻은 제비 번식행동에 대한 결과는 지리적으로 다양한 환경에서 보고된 연구결과들과 큰 차이를 보이지는 않았으나, 번식행동 중 급이행동에서는 약간 다른 경향을 보이는 것으로 나타났다. 이러한 번식행동 결과들은 국내의 서식환경에 적응하여 번식하는 제비의 번식행동학적 정보를 이해하는데 도움이 될 것이며, 국내의 번식 개체군 보존과 서식특성 연구와 같은 후속 연구를 하는 데 중요한 자료로 활용될 것이라 판단된다.

REFERENCES

Brown, C.R. and M.B. Brown(1999) Barn swallow (*Hirundo rustica*). In Poole, A. and F. Gill(ed.), The Birds of North America,

- No. 452. The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA
- Bryant, D.M. and A.K. Turner(1982) Central place foraging by swallows (Hirundinidae): the question of load size. *Anim. Behav.* 30: 845-856
- Choi, I.S.(1998) Studies on the breeding ecology and group formation behaviours of house swallow, *Hirundo rustica*, before migration to wintering area. Master Thesis, Univ. of Kongju, Kongju, 40pp. (in Korean with English abstract)
- Collias, N.E. and E.C. Collias(1984) Nest Building and Bird Behavior. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- Collias, N.E.(1964) The evolution of nests and nest-building in birds. *American Zoologist* 4: 175-190
- Cooper, R.J. and R.C. Whitmore(1990) Arthropod sampling methods in ornithology. *Stud. Avian Biol.* 13: 29-37.
- Deeming, D. C.(2002) Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution. Oxford Univ. Press, Oxford
- Drent, R.(1975) Incubation. In: Avian Biology, Vol. V (Farmer, D.S., J.R. King, and K.C. Parkes, ed.). Academic Press, New York, 333-420
- Glutz von Blotzheim, U.N. and K.M. Bauer(1985) Handbuch der Vögel Mitteleuropas. AULA-Verlag Vol. 10, Wiesbaden
- Grüebler, M. and B. Naef-Daenzer(2003) To feed or not to feed? A trade-off in the post-fledging parental care in the double-brooded barn swallow *Hirundo rustica*. *Vogelwarte* 42: 103-104
- Hansell, M.(2000) Bird nests and construction behaviour. Cambridge University Press, Cambridge
- Heaney, V. and P. Monaghan(1996) Optimal allocation of effort between reproductive phases: the trade-off between incubation costs and subsequent brood rearing capacity. *Proc. R. Soc. B* 263: 1719-1724
- de Heij, M.E., P.J. van den Hout, and J.M. Tinbergen(2006) Fitness cost of incubation in great tits (*Parus major*) is related to clutch size. *Proc. R. Soc. B* 273: 2353-2361
- Heinsohn, R. and A. Cockburn(1994) Helping is costly to young birds in cooperatively breeding white-winged choughs. *Proc. R. Soc. B* 256: 293-298
- Jones, G.(1987) Time and energy constraints during incubation in free-living swallows (*Hirundo rustica*): an experimental study using precision electronic balances. *Journal of Animal Ecology* 56: 229-245
- Kim, B.K.(2012) The breeding ecology of the barn swallow (*Hirundo rustica*) in Junam wetlands and Dalsung wetland. Master Thesis, Univ. of KyungPook, Daegu, 59pp. (in Korean with English abstract)
- Komarov, Y.E.(2000) Nesting biology of the barn swallow in northern Ossetia. *Caucasian Ornithological Bulletin* 12: 133-137. (in Russian with English abstract)

- Lack, D.(1968) Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London
- Lewis, T. and L.R. Taylor(1965) Diurnal periodicity of flight by insects. Transactions of the Royal Entomological Society of London 116: 393-476
- Marks, L.P.(1982) Breeding biology of swallows (*Riparia riparia*, *Hirundo rustica*) in the south of western siberia. Candidate of Biological Sciences dissertation summary, Sverdlosk. (in Russian with English abstract)
- Meteorological Administration(2012) <http://www.kma.go.kr/> (in Korean)
- Møller, A.P.(1988) Paternity and paternal care in the swallow, *Hirundo rustica*. Animal Behaviour 36: 996-1005
- Møller, A.P.(1994) Sexual selection and the barn swallow. Oxford University Press, Oxford
- Moreau, R.E. and W.M. Moreau(1939) Observations on swallows and house martins at the nest. British Birds 33: 146-151
- Reid, J. M., P. Monaghan, and G. D. Ruxton(2000) Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. Proc. R. Soc. B 267: 37-41
- Saino, N. and A.P. Møller(1995) Testosterone-induced depression of male parental behavior in the barn swallow: female compensation and effects of seasonal fitness. Behavioral Ecology and Sociobiology 36: 151-157
- Skutch, A.(1957) The incubation patterns of birds. Ibis 99: 69-93
- Smith, H.G. and R. Montgomerie(1992) Male incubation in barn swallows: the influence of nest temperature and sexual selection. Condor 94: 750-759
- Snapp, B.D.(1976) Colonial breeding in the barn swallow (*Hirundo rustica*) and its adaptive significance. Condor 78: 471-480
- Soler, J.J., J.J. Cuervo, A.P. Møller, F. de Lope(1998) Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. Animal Behaviour 56: 1435-1442
- Southwooth, R.E.(1978) Ecological methods. Chapman and Hall, London
- Thompson, M.L.P.(1992) Reproductive success and survival of swallows *Hirundo rustica*: effects of age and breeding condition. Ph. D. Thesis, Univ. of Stirling
- Turner, A.K.(1980) The use of time and energy by aerial feeding birds. Ph. D. Thesis, Univ. of Stirling
- Turner, A.K.(2006) The barn swallow. T&AD Poyser, London, UK.
- Visser, M. E. and C.M. Lessells(2001) The costs of egg production and egg incubation in great tits (*Parus major*). Proc. R. Soc. B 268: 1271-1277
- Wang, S.M.(1959) Preliminary studies on the life history of the house swallow. Acta Zoologica Sinica 11: 138-144
- Waugh, D.R.(1978) Predation strategies in aerial feeding birds. Ph. D. Thesis, Univ. of Stirling
- Wellbourn, M.(1993) Aspects of the breeding biology of a swallow *Hirundo rustica* population. Ph. D. Thesis, Manchester Univ.
- White, F.N. and J.L. Kinney(1974) Avian incubation. Science 186: 107-115
- Ytreberg, N.J.(1986) The behaviour of the house martin *Delichon urbica* and the barn swallow *Hirundo rustica* in the incubation period during a spell of adverse weather. Fauna norvegica Series C Cinclus 9: 35-48
- Zieliński, P. and Z. Wojciechowski(1999) Feeding frequency in the barn swallow *Hirundo rustica* in relation to time of the day. Acta Ornithologica 34: 85-88