유부도 일대에 서식하는 검은머리물떼새(Haematopus ostralegus osculans)의 번식기 섭식지 유형에 따른 섭식행동과 먹이원

이상연^{1,2} · 최유성^{3,4,*} · 주성배^{3,*} · 정길상³ · 유영한⁵

¹국립생태원 생태조사연구실, ²전남대학교 생물과학·생명기술학과, ³국립생태원 생태기반연구실, ⁴국립생물자원관 동물자원과, ⁵공주대학교 생명과학과

Foraging Behavior and Preys in Relation to Feeding Site Types of the Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus osculans*) during the Breeding Season in Yubu Island, Korea. *Lee, Sang-Yeon*^{1,2} (0000-0002-1117-6808), *Yu-Seong Choi*^{3,4,*} (0000-0002-2058-2656), *Sungbae Joo*^{3,*} (0000-0002-8472-7682), *Gilsang Jeong*³ (0000-0001-8297-3532) and *Young-Han You*⁵ (0000-0002-9039-7595) (¹Division of Ecological Survey Research, National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Republic of Korea; ²Department of Biological Sciences and Biotechnology, Chonnam National University, Gwangju 61186, Republic of Korea; ³Division of Basic Research, National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Republic of Korea; ⁴Animal Resources Division, National Institute of Biological Resources Incheon 22689, Republic of Korea; ⁵Department of Biological Sciences, Kongju National University, Gongju 32588, Republic of Korea)

Abstract During the breeding season, some Eurasian Oystercatchers (*Haematopus ostralegus osculans*) in Yubu Island foraged in the open mudflat area nearby the breeding ground, instead of the tide water line area, main feeding site throughout the year. We found significant differences in foraging behavior and prey species diversity between the two different feeding site types. Even though the birds took more steps for most probably searching preys, their feeding success was much lower in the open mudflat area than the tide water line area. The multiple peck and boring methods were more frequently adopted to catch polychaetes on the open mudflat area, whereas the single peck method was dominant and gastropods and bivalves were main preys in the tide water line area. This study suggests that the bird shows flexible foraging strategy of shifting feeding site, foraging behavior and preys for better reproductive success.

Key words: breeding season, Eurasian Oystercatcher, *Haematopus ostralegus osculans*, feeding site types, foraging behavior, Preys, Yubu Island

서 론

일반적으로 야생조류는 먹이원으로부터 얻어지는 에너

Manuscript received 20 April 2018, revised 14 June 2018, revision accepted 26 June 2018

Tel: +82-41-950-5352, Fax: +82-41-950-5953,

E-mail: doctorjoo@nie.re.kr

지의 정도에 따라 전반적인 생활사가 결정된다(Paynter, 1974). 따라서 체내로 흡수된 먹이원에서 에너지를 최대로 생산하고, 그 중 소비되는 에너지를 최소로 하는 최적섭식이론(optimal foraging theory)을 따르는 것은 야생조류의 생존에 필수적일 것이다(Stephens and Krebs, 1986; Krebs and Davies, 1993). 특히, 생산성이 높은 갯벌을 섭식지로 이용하는 섭금류(Harrington, 2003; van de Kam et al., 2004; Pandiyan et al., 2006; Granadeiro et al., 2007)

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

^{*} Corresponding author: Tel: +82-32-590-7414, Fax: +82-32-590-7250, E-mail: yschoi0321@korea.kr

는 조석 주기 (tidal cycle)에 따라 섭식활동이 시·공간 적 (Burger *et al.*, 1977; Swennen *et al.*, 1989; van de Kam *et al.*, 2004; van Gils *et al.*, 2006; Estrella *et al.*, 2007)으로 제한을 받기 때문에, 효율적인 섭식 행동 전략이 필요하다 (Davis and Smith, 2001; Drent *et al.*, 2003; Kvist and Lindström, 2003).

이러한 전략 목표를 달성하기 위해서 우선 어떤 섭식지 를 선택할 것인지 결정해야 한다(Cody, 1985; Cézilly and Benhamou, 1996). 섭금류의 주요 먹이원인 저서동물의 경 우는 종 조성과 이들을 섭식할 수 있는지를 판단할 수 있 는 이용가능도(availability)가 섭식지를 선택하는 결정적 요인으로 알려져 있다(Goss-Custard et al., 1977; Zwarts and Wanink, 1991; Mercier and McNeil, 1994; McNeil et al., 1995; Davis and Smith, 2001; Placyk and Harrington, 2004). 갯벌에 서식하는 저서동물은 환경과 상호작용하 는 생물학적 능력이 종별로 다르기 때문에 분포지역과 활 동유형이 달라(Raffaelli and Hawkins, 1996), 섭금류는 종 별 또는 개체별 먹이선호도에 따라 이용하는 섭식지의 유 형이 달라질 수 있다(Burger et al., 1977; Bryant, 1979; Mouritsen and Jensen, 1992; Nehls and Tiedemann, 1993; Dias et al., 2006; Santos et al., 2010). 한편 번식기에는 평 상시 이용하던 섭식지를 포기하고, 번식지로부터 가까운 섭식지를 선택하기도 한다(Ens et al., 1992; Kersten and Brenninkmeijer, 1995; Heg and van der Velde, 2001; van de Pol et al., 2007). 북미 지역의 물떼새류인 Charadrius vociferous는 비번식기에 비해 번식기에는 가까운 곳에서 섭식활동을 한다(Plissner et al., 2000). 번식기 등 특정시 기의 섭식지 변화에 따른 섭식 효율성의 차이를 이해하기 위해서는 섭식지 이용에 따른 이득과 비용의 차이를 평가 하는 연구가 수행되어야 한다(Morse, 1982; Alonso et al., 1991).

검은머리물떼새(Haematopus ostralegus)는 다양한 유형의 먹이원을 섭식하지만(Tjørve and Tjørve, 2010), 보통 조수 경계부를 따라다니며 이매패류를 섭식하는 것을 가장선호한다(De vlas et al., 1996; Hulscher, 1996; Schwemmer et al., 2011). 그리고, 먹이 종류에 따라 다양한 섭식행동을 보이므로(Goss-Custard and Durell, 1983) 연안생태계의현황을 평가하는데 적합한 생물지표종으로 알려져 있다(Carlson-Bremer et al., 2010). 전 세계적으로 개체군이 감소하고 있는 검은머리물떼새는 IUCN 적색목록(Red List)준위협(Near Threatened)으로 분류되어 있다. 그 중 동아시아에 분포하는 아종(H. o. osculans)은 약 10,000여 개체가 생존하는 것으로 추정되며 한국에서 천연기념물 제326호, 멸종위기 야생생물 II급으로 지정하여 보호하고 있다.

특히, 한국의 유부도 일대는 동아시아 지역 전체 개체군의 50% 이상이 월동할 뿐만 아니라(Melville *et al.*, 2014), 번 식기에도 약 300여 개체가 지속적으로 머물며 번식하는 등 개체군 유지에 매우 중요한 핵심 지역이다.

지금까지 유부도 일대에 서식하는 검은머리물떼새의 섭 식 생태 연구로는 비번식기 주요 먹이원인 이매패류를 섭 식하기 위한 행동에 관한 연구(Yi, 2001), 조석 주기에 따 른 검은머리물떼새의 섭식 경향성에 관한 연구(Lee, 2016) 등이 있으나, 번식과 관련된 섭식전략의 변화에 대해서 는 보고된 바가 없다. 유럽지역에 서식하는 검은머리물떼 새 아종(H. o. ostralegus)의 경우에도 번식기에 번식 둥지 로부터 가까운 지역에서 섭식활동을 하는 경향이 있는 것 이 보고되었다(Schwemmer et al., 2016). 본 연구의 대상지 역인 유부도 역시 번식기에 한하여 일부 개체들이 조수 경 계부가 아닌 번식지 주변에 드러난 갯벌에서 섭식하는 등 섭식지 이용에 있어 변화가 관찰되었다. 따라서 본 연구는 번식기동안 관찰되는 서로 다른 섭식지 유형을 이용함에 있어 검은머리물떼새의 섭식행동과 먹이원의 차이가 있는 지를 비교하였으며, 향후 검은머리물떼새 개체군의 보호 전략을 수립하는데 필요한 생태정보로 활용하고자 수행하 였다.

재료 및 방법

1. 연구지역

충남 서천군 장항읍 송림리에 위치한 유부도(N 35°59' 35", E 126°36′07")는 1990년대 금강 하구언과 새만금 방 조제 조성에 따른 상당한 생태계 변화를 겪었으나, 여전 히 한국에 도래하는 이동성 물새류(특히, 섭금류)의 중요 서식지 (Lee et al., 2002; Kang et al., 2010)로서 2008년 습 지보호지역, 2009년 람사르 습지, 2011년 동아시아-대양 주 철새이동경로상의 주요 협력지역(EAAF Network Site 101)으로 지정되었다. 주민이 거주하고 있는 유부도에서 북쪽으로 약 2 km 떨어진 3개의 무인도는 유부도 일대에 서식하는 검은머리물떼새의 주요 번식지로 이용되며, 간조 시 넓은 갯벌이 드러나는 조간대 지역이다(Fig. 1). 유부도 는 매년 월동기간 동안 약 5,000여 개체 이상이 월동하는 지역이지만, 번식기에는 대부분의 개체가 다른 지역의 번 식지로 이동함에 따라 약 300여 개체(비번식 개체 포함)가 머물며 유부도 일대의 무인도에서 번식한다. 따라서 본 연 구에서는 번식기(3월~6월) 동안 유부도 일대에서 관찰되 는 개체를 대상으로 수행하였다.



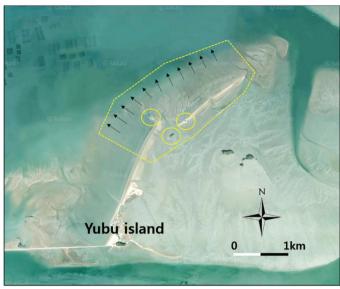


Fig. 1. Location of the study area (Yubu island and tidal flat). Dotted line indicates the range of monitoring foraging behavior and solid lines indicate the breeding site of the Eurasian Oystercatcher. Arrows indicate the direction of flow for the ebb tide.

2. 섭식행동 기록

2016년 3월 말부터 6월 말까지 번식지를 중심으로 간조 시 조수 경계부와 드러난 갯벌에서 각각 섭식하는 개체들 을 무작위로 선택하여 경계 행동을 하지 않는 범위 내에 최대한 가까운 거리까지 접근한 후 망원경(Swarovski ATS 80 HD w/25-50×)과 스마트폰(Samsung Galaxy Grand) 을 조합한 디지스코핑(digiscoping) 및 하이엔드 카메라 (Canon Powershot SX60 HS)를 이용해 개체 당 약 3분 가 량의 섭식행동을 녹화하였다(n=102, 3.17±0.10분(평균 ±표준오차). 한 개체에 대한 녹화가 완료된 이후, 개체가 중복되지 않도록 다른 개체를 선정하였으며, 동일 지점에 서 2~3개체 녹화 이후 다른 지역으로 50m 이상 이동하여 새로운 개체를 선정하여 행동을 기록하였다. 녹화된 영상 은 컴퓨터에서 미디어 플레이어를 이용하여 주요 섭식행 동과 먹이원 분석을 실시하였다. 이때 깃털 다듬기나 경쟁, 휴식 등 섭식 외의 행동을 하는 경우에는 녹화 시간에서 제외하였다.

3. 섭식행동 및 먹이원 분석

영상 분석을 통해 단위 시간(1분)당 걸음수, 먹이원 탐색률 및 탐색방법 이용 비율, 섭식 성공률, 먹이원 섭식 비율을 산출하여 섭식지 유형별로 비교하였다. 이때 먹이원 탐색률은 검은머리물떼새가 섭식을 위해 갯벌 표면에부리를 접촉하는 횟수를 의미하며, 탐색방법은 Hulscher

(1982)에 의해 제시된 단일탐침(single peck), 중복탐침 (multiple peck), 찔러넣기(boring)로 세분화하였다. i) 단일 탐침: 갯벌 표면을 약 1~20 mm 깊이로 부리를 빠르게 1회 찌르는 행위이며, 보통 부리를 비스듬히 눕힌 상태로 시도 한다. 단일탐침은 일반적으로 섭금류의 먹이원 탐색방법 의 초기 과정에 해당하며(Zweers and Gerritsen, 1996), 시 각에 의존하여 먹이를 찾는 행동이다. ii) 중복탐침: 부리 를 약간 연 상태를 유지하며, 갯벌 표면과 수직이 되는 방 향으로 초당 3회에서 7회까지 빠른 속도로 수 회에 걸쳐 넓은 면적을 찌르는 행위이다. 갯벌 표면을 부리로 찌르 는 깊이는 수 mm에서 부리 전체 길이까지 다양하다. 머리 를 들어 올려 정지하는 순간을 중복탐침 1회가 완료된 시 점으로 간주하며, 수 걸음 뒤에 새로운 중복탐침이 시작된 다. iii) 찔러넣기: 중복탐침과 동일하게 부리를 약간 연 상 태를 유지하지만, 갯벌 표면과 수직이 되는 방향으로 부리 를 깊숙이 넣었다 빼는 행위로 부리가 보이지 않는다. 중 복탐침과 찔러넣기는 시각보다는 부리의 촉각에 의존한 탐색방법이다. 영상을 통해 확인된 먹이원은 직접적인 모 양 또는 분리되어 나온 몸체의 일부가 선형(filiform)이면 갯지렁이류(polychaete), 비선형(non-filiform)이면 복족류 (gastropod)와 이매패류(bivalve)로 구분하되(Martin et al., 2013), 정확한 종명 동정이 가능한 경우에는 종명을 기록 하였다(Fig. 2). 본 연구에서 확인된 대부분의 복족류는 서 해비단고둥(Umbonium thomasi)이었다.







Gastropods Bivalves Polychaetes

Fig. 2. The main prey items of the Eurasian Oystercatcher during the breeding season in Yubu Island, Korea. Gastropods *Umbonium thomasi* (left) and bivalves (middle) were specialized on the tide water line, whereas polychaetes (right) were specialized on open mudflat in low tide.

Table 1. Comparison of foraging behavior (no. of steps and prey searching behaviors per a minute) and feeding success (no. of taken preys per a minute) of the Eurasian Oystercatcher by feeding site type during the breeding season in 2016 in Yubu Island, Korea.

	Feeding habitat type		Statistics
	Tide water line (n=81)	Open mudflat (n = 21)	(Mann-Whitney U test)
Walk (steps/min)	62.33±3.29	86.64±5.09	U=465.0, p<0.05
Prey search (attempts/min)	16.69±0.79	19.02 ± 1.29	U = 685.0, NS
Feeding success (preys/min)	2.30 ± 0.18	0.58 ± 0.08	U = 189.5, p < 0.05

4. 통계 분석

도출된 결과의 유의성 검증에 이용할 통계 유형 결정을 위해 Shapiro-Wilk test 정규성 검정을 실시한 결과, 도출된 값은 모두 정규 분포를 하지 않는 것으로 확인되어 비모수 (non-parametric) 통계 방법을 사용하였다. 섭식지 유형에 따른 섭식행동 및 성공률, 먹이원 등 비교는 Mann-Whitney U test를 실시하였으며, 모든 통계는 SPSS (ver.18.0)를 사용하였다. 본문의 모든 값은 평균과 표준오차(SE, standard error)로 표시하였으며, 통계적 유의성은 p<0.05일 때 적용하였다.

연구 결과

1. 섭식행동 및 성공률 비교

섭식하는 검은머리물떼새의 단위 시간당 걸음수는 조

Table 2. Proportion of prey search technique of the Eurasian Oystercatcher by feeding site type during the breeding season in 2016 in Yubu Island, Korea.

Prey search technique	Feeding habitat type (%)		Statistics
	Tide water line (n=81)	Open mudflat (n=21)	(Mann-Whitney U test)
Single peck	72.55±3.90	49.53 ± 4.84	U=447.0, p<0.05
Multiple peck	23.83 ± 3.57	45.54±4.96	U = 418.5, p < 0.05
Boring	2.39±0.65	4.93 ± 1.22	U = 189.5, p<0.05

수 경계부(62.33±3.29회/분)보다 드러난 갯벌(86.64±5.09회/분)에서 더 높게 나타났다(Mann-Whitney U test, U=465.0, p<0.05, Table 1). 먹이원 탐색률은 조수 경계부(16.69±0.79회/분)와 드러난 갯벌(19.02±1.29회/분)간 유의한 차이가 없었으나(U=685.0, p>0.05, Table 1), 섭식 성공률은 드러난 갯벌(0.58±0.08회/분)보다 조수경계부(2.30±0.18회/분)에서 훨씬 더 높았다(U=189.5, p<0.05, Table 1).

검은머리물떼새가 이용한 먹이원 탐색방법의 비율(%)은 섭식지 유형에 따라 차이가 있었다(Table 2). 단일탐침의 경우 조수 경계부(72.55±3.90)에서 드러난 갯벌(49.53±4.84)보다 더 많았지만(U=447.0, p<0.05), 중복탐침과 찔러넣기는 조수 경계부(중복탐침 23.83±3.57, 찔러넣기 2.39±0.65)보다는 드러난 갯벌(중복탐침 45.54±4.96, 찔러넣기 4.93±1.22)에서 더 많이 이용한 것으로 나타났다(중복탐침 U=418.5, p<0.05; 찔러넣기 U=520.5, p<0.05).

Table 3. Proportion of main prey items of the Eurasian Oyster-catcher by feeding site type during the breeding season in 2016 in Yubu Island, Korea.

Preys	Feeding habitat type (%)		Statistics
	Tide water line (n=81)	Open mudflat (n=21)	(Mann-Whitney U test)
Gastropod	70.91 ± 4.82	14.29 ± 7.82	U = 355.5, p<0.05
Polychaeta	2.67 ± 1.74	80.95 ± 8.78	U = 185.0, p < 0.05
Bivalve	26.42 ± 4.68	4.76 ± 4.76	U = 601.5, p<0.05

2. 주요 먹이원 섭식비율 비교

검은머리물떼새의 주요 먹이원은 복족류(서해비단고 등), 이매패류, 갯지렁이류로 총 3가지 유형이 확인되었다 (Fig. 2). 복족류(서해비단고등)의 섭식 비율(%)은 조수 경계부(70.91±4.82)에서 드러난 갯벌(14.29±7.82)보다 더 많았으며(U=355.5, p<0.05, Table 3), 조개류인 이매패류 섭식 비율 또한 조수 경계부(26.42±4.68)에서 드러난 갯벌(4.76±4.76)보다 높았다(U=601.5, p<0.05, Table 3). 그러나 갯지렁이류의 섭식 비율은 조수 경계부(2.67±1.74)보다 드러난 갯벌(80.95±8.78)에서 높게 나타났다(U=185.0, p<0.05, Table 3).

논 의

검은머리물떼새는 일반적으로 간조시 조수 경계부를 따 라 이동하며 섭식활동을 하지만, 번식기가 되면서 둥지가 있는 작은 섬 주변에 드러난 갯벌에서 섭식하는 것이 관 찰되었다. 섭식행동 분석 결과, 검은머리물떼새는 조수 경 계부와 드러난 갯벌에서 섭식할 때, 걸음수 및 먹이원 탐 색방법에 있어 차이가 있었다. 즉, 드러난 갯벌에서 섭식 할 때 더 많이 걸어다니며, 먹이원 탐색방법으로 중복탐 침과 찔러넣기의 비율이 더 높았다. 걸음수는 표면 지역 에서 섭식을 하는 조류가 먹이원을 찾는 속도를 나타내는 척도로써 (Barbosa, 1996; Wilson and Vogel, 1997) 걸음수 가 낮을수록 보다 이득이 되는 섭식지에 해당한다(Nolet and Mooij, 2002). 또한, 중복탐침과 찔러넣기는 기질 내부 로 부리를 깊숙하게 삽입해야 하기 때문에 에너지를 많이 필요로 하는 먹이원 탐색방법으로 알려져 있다(Hulscher, 1982; Boates and Goss-Custard, 1992). 따라서 검은머리물 떼새가 드러난 갯벌을 섭식지로 이용하는 경우 조수 경계

부에서의 섭식과 비교하여 에너지 소모가 많은 섭식행동을 한 것으로 판단된다. 물론 이러한 손해는 섭식 성공률이 높으면 섭식 과정에서 소모되는 에너지가 감소하므로 (Kuwae, 2007) 상쇄될 수 있으나, 드러난 갯벌에서의 섭식 성공률 역시 조수 경계부에 비교하여 현저히 낮았다.

섭식지 유형에 따른 섭식행동의 차이는 먹이원의 분포 및 활동성의 차이로부터 기인하는 것으로(Ens et al., 1996), 특히, 조석 주기에 의해 섭식가능한 환경이 주기적으로 나타나는 갯벌에서 표면의 조수 유무는 섭금류의 먹이원인 저서동물의 활동성을 결정하는 중요한 요인이다(Pienkowski, 1983; Rosa et al., 2007). 즉 갯벌 표면이 조수로 덮여 있을 때 이매패류나 복족류(서해비단고등)와 같은여과성 섭식자의 활동성은 증가(Fretter, 1975; Rosa et al., 2007)하는 반면, 갯지렁이류와 같은 퇴적성 섭식자는 내부 깊은 곳에 숨어버린다(Esselink and Zwarts, 1989). 그러나 갯벌 표면이 드러나면 퇴적성 섭식자는 표층으로 올라와 섭식을 위해 활동성이 증가하지만, 여과성 섭식자는 복족 또는 출수관을 패각 안으로 숨긴 채 갯벌의 얕은 표층부 안으로 숨는다(Zwarts and Wanink, 1993).

이러한 먹이원의 습성과 관련하여 조수 경계부에서 섭식하는 검은머리물떼새는 천천히 걸으며, 시각에 의존하여 갯벌의 얕은 표층부에서 활동하는 복족류(서해비단고둥)와 이매패류를 찾는 것에 비해, 드러난 갯벌에서 섭식하는 검은머리물떼새는 갯벌 표면을 빠르게 이동하며, 부리를 갯벌 내부로 깊숙이 넣어 유동적인 갯지렁이류를 촉각으로 찾아내는 것으로 판단된다.

섭금류의 섭식생태 연구에 의하면 섭식지 유형에 따라 체내에 흡수되는 에너지량은 드러난 갯벌에 비해 조수가 존재하는 지역에서 섭식할 경우 더 높으며(Santos et al., 2010), 대형 저서동물 중 생물량이 가장 높은 이매패류의 경우 조수가 없는 지역에서 이용 가능성이 감소하는 경향을 보였다(Rodrigues et al., 2006). 한편 유부도 일대에 서식하는 검은머리물떼새는 드러난 갯벌을 섭식지로 이용하는 기간은 번식기인 4~6월로 연중 2~3개월에 불과하여 이득이 적은 섭식지인 드러난 갯벌을 평상시에는 이용하지 않는 경향을 보였다(Stephens and Krebs, 1986). 유사하게 유럽 지역에 서식하는 검은머리물떼새(H. o. ostralegus)의 경우에도 번식기에 저서동물의 밀도와 생물량이 풍부한 먼 지역보다는 생물량이 다소 떨어지더라도 번식지로부터 가까운 지역을 섭식지로 이용하는 사례가보고되었다(Schwemmer et al., 2016).

종합적으로 조수 경계부를 따라다니며 이매패류를 섭식 하는 것을 선호하는 검은머리물떼새가 에너지 손해를 감 수하면서 드러난 갯벌을 섭식지로 이용하는 이유는 둥지 (알, 새끼) 보호를 통해 번식 성공률을 높이기 위한 섭식전략으로 판단되며, 이는 검은머리물떼새가 생활사의 단계에따라 서식환경에 능동적으로 대응할 수 있다는 것을 제안한다. 검은머리물떼새의 섭식전략의 변화를 정확히 이해하기 위해서는 개체 단위(번식 개체와 비번식 개체 비교 등)의 연구가 수행될 필요가 있으며, 향후 번식생태, 서식지이용 연구와 더불어 섭식전략에 대한 생태정보를 활용하여 멸종위기종인 검은머리물떼새의 개체군 및 서식지 보전전략 수립이 가능할 것으로 판단된다.

적 요

섭금류인 검은머리물떼새(Haematopus ostralegus osculans)는 주로 조수 경계부를 섭식지로 이용하는데, 번식기에는 간조시 드러난 갯벌에서 섭식하는 개체들이 일부 관찰된다. 드러난 갯벌에서 섭식하는 경우 조수 경계부에 비해 걸음수가 더 많고, 먹이탐색을 위해 중복탐침과 찔러넣기 행동의 비율이 더 높았지만, 섭식성공률은 현저히 낮았다. 또한, 주요 먹이원은 드러난 갯벌에서는 갯지렁이류였지만, 조수 경계부에서는 복족류(서해비단고등)와 이매패류로 섭식지 유형간 뚜렷한 차이가 있었다. 번식기에 국한하여 드러난 갯벌을 섭식지로 이용하는 현상은 본래 선호하는 섭식지에 비해 효율이 떨어지더라도 번식 성공을 위해 번식지와 가까운 지역을 섭식지로 이용하는 것으로 판단된다. 본 연구는 번식이라는 생활사 변화에 맞춰 검은머리물떼새가 섭식행동과 먹이원을 달리함으로써 환경 변화에 대한 적응이 가능하다는 것을 제안한다.

사 사

유부도 일대의 현장조사에 도움을 준 경희대학교 김면 식 선생님께 감사드립니다. 본 연구는 국립생태원 연구 과제 '생태계 변화에 취약한 야생동물 개체군 생태 연구 (NIE-BR-2016-03)'로 수행되었습니다.

REFERENCES

- Alonso, J.C., J.A. Alonso and L.M. Carrascal. 1991. Habitat selection by foraging White Storks, *Ciconia ciconia*, during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1957-1962.
- Barbosa, A. 1996. Foraging habitat use in a Mediterranean es-

- tuary by dunlin, Calidris alpina. Journal of Coastal Research 12: 996-999.
- Boates, J.S. and J.D. Goss-Custard. 1992. Foraging behaviour of *oystercatchers Haematopus ostralegus* specializing on different species of prey. *Canadian Journal of Zoology* **70**: 2398-2404.
- Bryant, D.M. 1979. Effects of prey density and site character on estuary usage by overwintering waders (Charadrii). *Estuarine and Coastal Marine Science* **9**: 369-384.
- Burger, J., M.A. Howe, D.C. Hahn and J. Chase. 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. *Auk* **94**: 743-758.
- Carlson-Bremer, D., T.M. Norton, K.V. Gilardi, E.S. Dierenfeld, B. Winn, F.J. Sanders, C. Cray, M. Oliva, T.C. Chen, S.E. Gibbs, M.S. Sepúlveda and C.K. Johnson. 2010. Health assessment of American Oystercatchers (*Haematopus pal-liatus palliatus*) in Georgia and South Carolina. *Journal* of Wildlife Diseases 46: 774-780.
- Cézilly, F. and S. Benhamou. 1996. Optimal foraging strategies: a review. Revue d'écologie (La Terre et la Vie) 51: 43-86.
- Cody, M.L. 1985. Habitat Selection in Birds. Academic Press, Orlando.
- Davis, C.A. and L.M. Smith. 2001. Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the southern Great Plains. Auk 118: 484-495.
- De Vlas, S.J., A.E.J. Bunskoeke, B. Ens and J.B. Hulscher. 1996. Tidal changes in the choice of *Nereis diversicolor* or *Macoma balthica* as main prey species in the diet of the oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Ardea* 84: 105-116.
- Dias, M.P., J.P. Granadeiro, R.C. Martins and J.M. Palmeirim. 2006. Estimating the use of tidal flats by waders: inaccuracies due to the response of birds to the tidal cycle. *Bird Study* **53**: 32-38.
- Drent, R., C. Both, M. Green, J. Madsen and T. Piersma. 2003. Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos* **103**: 274-292.
- Ens, B.J., M. Kersten, A. Brenninkmijer and J.B. Hulscher. 1992. Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology* 61: 703-715.
- Ens, B.J., A.J. Bunskoeke, J.B. Hulscher and S.J. de Vlas. 1996.
 Prey choice and search speed: why simple optimality fails to explain the prey choice of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on *Nereis diversicolor* and *Macoma balthica*. Ardea 84: 73-89.
- Esselink, P. and L. Zwarts. 1989. Seasonal trends in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series* **56**: 243-254.
- Estrella, S.M., J.A. Masero, S. Probst and A. Pérez-Hurtado. 2007. Small-prey profitability: Field analysis of shore-birds' use of surface tension of water to transport prey. *Auk* **124**: 1244-1253.

- Fretter, V. 1975. *Umbonium vestiarium*, a filter-feeding trochid. *Journal of Zoology* 177: 541-552.
- Goss-Custard, J.D., R.E. Jones and P.E. Newbery. 1977. The ecology of the Wash. I. distribution and diet of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology* **14**: 681-700.
- Goss-Custard, J.D. and S.L.V. Durell. 1983. Individual and age differences in the feeding ecology of oystercatchers *Hae-matopus ostralegus* wintering on the Exe Estuary, Devon. *Ibis* 125: 155-171.
- Granadeiro, J.P., C.D. Santos, M.P. Dias and J.M. Palmeirim. 2007. Environmental factors drive habitat partitioning in birds feeding in intertidal flats: implications for conservation. *Hydrobiologia* 587: 291-302.
- Harrington, B.A. 2003. Shorebird management during the non-breeding season-an overview of needs, opportunities, and management concepts. *Bulletin-Wader Study Group* 100: 59-66.
- Heg, D. and M. van der Velde. 2001. Effects of territory quality, food availability and sibling competition on the fledging success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). Behavioral Ecology and Sociobiology **49**: 157-169.
- Hulscher, J.B. 1982. The oystercatcher *Haematopus ostralegus* as a predator of the bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Ardea* **70**: 89-152.
- Hulscher, J.B. 1996. Food and feeding behavior, p. 7-29. In: The Oystercatcher: from Individuals to Populations (Goss-Custard, J.D., ed.). Oxford University Press, New York.
- Kang, T.H., H.J. Cho, I.K. Kim, Y.S. Lee and S.W. Lee. 2010. Avifauna at Spring season in Yubudo island, Korea. *Journal of Korean Nature* 3: 213-218.
- Kersten, M. and A. Brenninkmeijer. 1995. Growth, fledging success and post-fledging survival of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *IBIS* 137: 396-404.
- Krebs, J.R. and N.B. Davies. 1993. An Introduction to Behavioral Ecology. Blackwell Science, Oxford.
- Kuwae, T. 2007. Diurnal and nocturnal feeding rate in Kentish plovers *Charadrius alexandrinus* on an intertidal flat as recorded by telescopic video systems. *Marine Biology* 151: 663-673.
- Kvist, A. and A. Lindström. 2003. Gluttony in migratory waders: Unprecedented energy assimilation rates in vertebrates. Oikos 103: 397-402.
- Lee, H.S., J.Y. Yi, H.C. Kim, S.W. Lee and W.K. Paek. 2002. Yubu island, the important waterbird habitat on the west coast of Korea and it's conservation. *Ocean and Polar Research* **24**: 115-21.
- Lee, S.D. 2016. Studies on breeding characteristics of Oystercatcher *Haematopus ostralegus*, at Yu-bu Island in Korea. PhD thesis, Kongju National University, Gongju, Korea. (in Korean)
- Martins, R.C., T. Catry, C.D. Santos, J.M. Palmeirim and J.P.

- Granadeiro. 2013. Seasonal variations in the diet and foraging behaviour of Dunlins *Calidris alpina* in a South European Estuary: improved feeding conditions for northward migrants. *PLos ONE* doi:10.1371/journal.pone.0081174.
- McNeil, R., O.D. Diaz, I. Linero and J.R. Rodriguez. 1995. Day- and night-time prey availability for waterbirds in a tropical lagoon. *Canadian Journal of Zoology* 73: 869-878.
- Melville, D.S., Y.N. Gerasimov, N. Moores, Y. Yat-Tung and Q. Bai. 2014. Conservation assessment of far eastern oyster-catcher *Haematopus* [ostralegus] osculans. International Wader Studies 20: 129-154.
- Mercier, F. and R. McNeil. 1994. Seasonal variations in intertidal density of invertebrate prey in a tropical lagoon and effects of shorebird predation. *Canadian Journal of Zoology* **72**: 1755-1763.
- Morse, D.H. 1982. Behavioral Mechanisms in Ecology. Harvard University Press, Cambridge.
- Mouritsen, K.N. and K.T. Jensen. 1992. Choice of microhabitat in tactile foraging dunlins *Calidris alpina*: the importance of sediment penetrability. *Marine Ecology Progress Series* **85**: 1-8.
- Nehls, G. and R. Tiedemann. 1993. What determines the densities of feeding birds on tidal flats? A case study on Dunlin, Calidris alpina, in the Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 31: 375-384.
- Nolet, B.A. and W.M. Mooij. 2002. Search paths of swans foraging on spatially autocorrelated tubers. *Journal of Animal Ecology* **71**: 451-462.
- Pandiyan, J., S. Asokan, K. Thiyagesan and R. Nagrajan. 2006. Use of tidal flats in the Cauvery Delta region of SE India by shorebirds, gulls and terns. *Bulletin-Wader Study Group* 109: 95-101.
- Paynter, R.A. 1974. Avian Energetics. Nuttall Ornithological Club, Cambridge.
- Pienkowski, M.W. 1983. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Marine Ecology Progress Series* 11: 141-150.
- Placyk, Jr J.S. and B.A. Harrington. 2004. Prey abundance and habitat use by migratory shorebirds at coastal stopover sites in Connecticut. *Journal of Field Ornithology* **75**: 223-231.
- Plissner, J.H., L.W. Oring and S.M. Haig. 2000. Space use of Killdeer at a Great Basin breeding area. *The Journal of Wildlife Management* **64**: 421-429.
- Raffaelli, D. and S. Hawkins. 1996. Intertidal Ecology. Chapman and Hall, London.
- Rodrigues, A.M., S. Meireles, T. Pereira, A. Gama and V. Quintino. 2006. Spatial patterns of benthic macroinvertebrates in intertidal areas of a southern European estuary: the Tagus, Portugal. *Hydrobiology* **555**: 99-113.
- Rosa, S., J.P. Granadeiro, M. Cruz and J.M. Palmeirim. 2007.

- Invertebrate prey activity varies along the tidal cycle and depends on sediment drainage: consequences for the foraging behaviour of waders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **353**: 35-44.
- Santos, C.D., J.M. Palmeirim and J.P. Granadeiro. 2010. Choosing the best foraging microhabitats: individual skills constrain the choices of dunlins *Calidris alpina*. *Journal of Avian Biology* 41: 18-24.
- Schwemmer, P. and S. Garthe. 2011. Spatial and temporal patterns of habitat use by Eurasian oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the eastern Wadden Sea revealed using GPS data loggers. *Marine Biology* **158**: 541-550.
- Schwemmer, P., F. Güupner, S. Adler, K. Klingbeil and S. Garthe. 2016. Modelling small-scale foraging habitat use in breeding Eurasian oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in relation to prey distribution and environmental predictors. *Ecological Modelling* **320**: 322-333.
- Stephens, D.W. and J.R. Krebs. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, New Jersey.
- Swennen, C., M.F. Leopold and L.L.M. de Bruijn. 1989. Timestressed oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, can increase their intake rate. *Animal Behaviour* 38: 8-22.
- Tjørve, K.M. and E. Tjørve. 2010. Food of Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) chicks raised on rocky shores in Southern Norway. *Ornis Norvegica* 33: 56-62.
- van de Kam, J., B. Ens, T. Piersma and L. Zwarts. 2004. Food. p. 147-230. *In:* Shorebirds: an Illustrated Behavioural Ecol-

- ogy (van de Kam, J., B. Ens, T. Piersma and L. Zwarts, eds.). KNNV Publishers, Utrecht.
- van de Pol, M., I. Pen, D. Heg and F.J. Weissing. 2007. Variation in habitat choice and delayed reproduction: Adaptive queuing strategies or individual quality differences? *The American Naturalist* **170**: 530-554.
- van Gils, J.A., B. Spaans, A. Dekinga and T. Piersma. 2006. Foraging in a tidally structured environment by red knots (*Calidris canutus*): ideal, but not free. *Ecology* 87: 1189-1202
- Wilson, Jr W.H. and E.R. Vogel. 1997. The foraging behaviour of semipalmated sandpipers in the upper Bay of Fundy: stereotyped or prey-sensitive? *Condor* **99**: 206-210.
- Yi, J.Y. 2001. Ecology of waders migrating to the west coast of Korea. PhD thesis, Kyung Hee University, Seoul, Korea. (in Korean)
- Zwarts, L. and J.H. Wanink. 1991. The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia* 87: 581-587.
- Zwarts, L. and J.H. Wanink. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 441-476.
- Zweers, G.A. and A.F.C. Gerritsen. 1996. Transitions from pecking to probing mechanisms in waders. *Netherlands Journal of Zoology* **47**: 161-208.