

Original article

지리정보시스템을 이용한 한국산 참개구리와 금개구리의 생태적 지위와 종간 경쟁에 대한 연구

안정윤 · 최서윤¹ · 김형근² · 서재화² · 도민석^{2,*}

고려대학교 환경생태공학부, ¹서울대학교 산림과학부, ²국립생물자원관 동물자원과

Ecological Niche and Interspecific Competition of Two Frog Species (*Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosonicus*) in South Korea using the Geographic Information System. Jeong-Yoon Ahn (0000-0003-0340-3246), Seoyun Choi¹ (0000-0002-9871-1083), Hyeonggeun Kim² (0000-0002-8333-2427), Jae-Hwa Suh² (0000-0003-1420-6547) and Min Seock Do^{2,*} (0000-0003-0162-8740) (Department of Environmental Science & Ecological Engineering, Korea University, Seoul 02447, Republic of Korea; ¹Department of Agriculture Forestry, and Bioresources, Seoul National University, Seoul 08826, Republic of Korea; ²National Institute of Biological Resources, Seo-gu Incheon 22689, Republic of Korea)

Abstract An ecological niche is defined as the specific role of a species influenced by time, space, and other resources. By investigating overlaps between ecological niches of different species, we could estimate the degrees of interspecific competition. Such studies often use geographic information systems (GIS) to discover niche overlaps between species. In this study, we used GIS to estimate the spatial niches of two Korean frog species (*Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosonicus*). This enabled us to predict their geographic distributions in order to identify their coexistence regions and distribution patterns. The results confirmed that altitude was an important variable for predicting their distribution, with a correlation with their climatic range. Spatial distributions of the two frog species were highly overlapped, as the distribution range for *P. nigromaculatus* included most of the range of *P. chosonicus*, showing a sympatric distribution pattern. Within the coexisting regions, however, the presence sites for the two species did not overlap, implying weak competition. To confirm the principal factors influencing their competitive relationship and reasons for their sympatric distribution pattern, we need more detailed in-depth studies on the diverse environmental variables within the regions where the two species coexist. By doing so, we would be able to identify various mechanisms for avoiding competition in sympatric frog species.

Key words: Amphibian, Anura, *Pelophylax*, species distribution model, coexistence

서론

Manuscript received 29 September 2021, revised 16 December 2021, revision accepted 17 December 2021
* Corresponding author: Tel: +82-32-590-7065, Fax: +82-32-590-3867
E-mail: viper@korea.kr

생태적 지위(Ecological niche)는 생물 종이 생존하기 위해 차지하는 특정 지위 또는 역할로 시간과 공간, 먹이와 같은 3가지의 주요 요인들에 의해 결정되며, 생태적 지위의 중

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

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

첩 또는 분리와 같은 현상 규명을 통해 종간 경쟁관계를 밝혀낼 수 있다(Hutchinson, 1959; Krebs, 2001; Polechová and Storch, 2008). 종간 경쟁은 제한된 공간에서 이용 가능한 먹이자원이 존재할 때 두 종 이상의 종들 사이에 일어나는 상호작용으로 생태적 지위의 분화과정을 통해 다양성과 풍부도, 분포 형태를 결정짓는 중요한 생물학적 관계이다(Hairston, 1951; Levins and Culver, 1971; Begon and Townsend, 2005). 특히, 유전적 근연관계가 가까운 단일계통에 속한 종들은 공통 조상으로부터 물려받은 생태적 습성(e.g. 서식지선택, 번식행동 등)이 유사하기 때문에 지리적으로 공존하는 지역이 발생하며, 이러한 지역들에서 종간 경쟁 또는 잡종 발생이 확인된다(Harper *et al.*, 1961; Maurakis *et al.*, 1991; Martins *et al.*, 2001). 따라서 생태적 지위와 종간 관계를 파악하기 위해 지리정보시스템과 통계기법을 적용하여 대상 종의 생태적 공간정보를 분석한 다양한 연구들이 생물지리학과 생태학, 보전학 분야에서 활발하게 수행되고 있으며, 연구 종의 분포와 생태, 진화를 이해하는 데 중요한 역할을 하고 있다(Connor and McCoy, 1979; Rotenberry *et al.*, 2006; Do *et al.*, 2021).

양서류는 조류와 어류, 포유류의 피식자이자 육상 및 수서곤충들의 포식자로 생태계를 구성하는 먹이사슬의 중간자적 위치에 있기 때문에 생태계를 유지하는 연결고리 역할을 하는 중요한 분류군으로 생태적 지위와 경쟁에 초점을 맞춘 다양한 연구들이 활발하게 수행되고 있다(Brandon and Huheey, 1971; Katayama *et al.*, 2012, 2013; Do *et al.*, 2018). 한국에는 총 14종의 무미 양서류(Anuran)가 서식하고 있으며, 이 중 참개구리(*Pelophylax nigromaculatus*)와 금개구리(*P. chosonicus*)는 단일계통(Genus, *Pelophylax*)에 속해 있다(Jang and Suh, 2010; Liu *et al.*, 2010; Komaki *et al.*, 2015). 특히, 참개구리와 금개구리는 비교적 최근인 350만년 전에 공동조상으로부터 분화되어 형태적으로 유사성을 가지며, 자연 상태에서 잡종이 발생할 만큼 생식적으로도 불완전하게 격리되어 있다(Yang *et al.*, 1988). 현재까지 한국에서는 참개구리에 초점을 맞추어 생식 주기와 포식 습성, 색상 변이 등에 대한 다양한 연구들이 수행되었고(Nishioka, 1977; Ko, 1997; Hirai, 2002; Do *et al.*, 2021), 금개구리는 서식 특성, 유전적 다양성, 먹이자원 등에 대한 다양한 연구들이 수행되었다(Eom *et al.*, 2007; Min *et al.*, 2008; Sung *et al.*, 2009; Yoo *et al.*, 2019). 하지만, 현재까지 두 종간 공간적 분석을 통한 생태적 지위와 경쟁관계에 대한 연구는 수행된 바 없다.

본 연구에서는 참개구리와 금개구리가 분포한 지역의 지리적 환경정보를 통해 종간 서식 특성을 파악하여 생태적

지위를 파악하고, 두 종의 분포 형태를 중첩하여 공존하는 지역과 그 지역에서의 경쟁 여부를 확인하는 것이다. 이를 위해 먼저, 지리정보시스템을 적용하여 두 종이 관찰된 지점의 분석을 통해 분포한 지역의 고도와 기후, 서식지와 같은 환경정보를 추출하여 환경변수들 간 상관관계와 생태적 지위의 중첩 정도를 확인하였다. 다음으로 종 분포 모델링을 적용하여 잠재적으로 서식 가능한 지역들을 예측하였고, 두 종의 분포 지도를 중첩하여 중첩된 지역에서의 종간 개체수의 상관관계를 통해 경쟁관계를 유추하였다.

재료 및 방법

1. 연구 지역

본 연구 지역인 한국은 동북아시아에 속해 있으며, 제주도 포함한 크고 작은 섬들이 위치하고 있는 한반도로 총 9개의 행정구역으로 나뉘어져 있다(Fig. 1). 국토의 약 65%는 산림, 약 20%는 경작지로 태백산맥이 위치한 동부는 고지대이며, 서부는 저지대의 형태를 보이는 동고저서의 지형으로 구성되어 있다. 한국의 기후는 대륙성 기후로 4계절이 뚜렷하며, 겨울은 춥고 건조하지만 여름은 덥고 습한 특징이 있다.

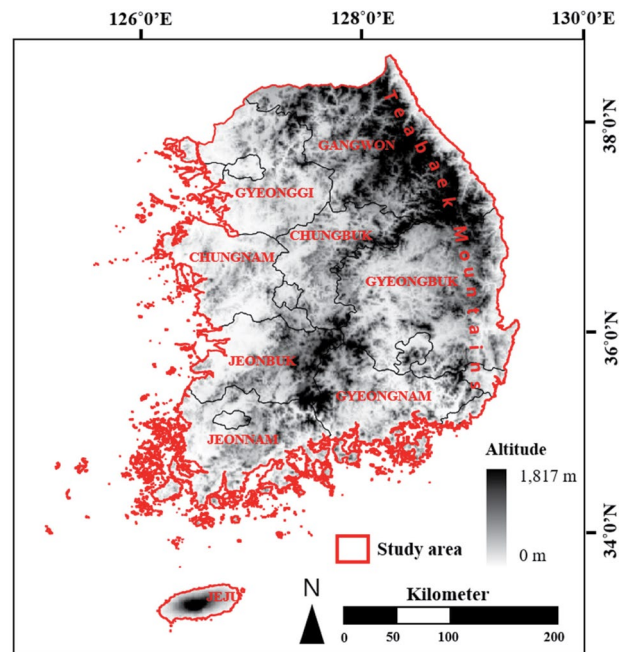


Fig. 1. The topographic map of South Korea including nine provinces, i.e. Gyeonggi and Gangwon, Chungnam, Chungbuk, Gyeongbuk, Jeonbuk, Gyeongnam, Jeonnam, Jeju.

2. 종 분포 자료

한국에 서식하고 있는 *Pelophylax*속 두 종의 관찰 자료는 2005년부터 2017년까지 2월부터 10월 사이에 수행된 국립생태원 제3차, 제4차 전국자연환경조사, 국립공원 자연자원조사, 국립생물자원관 멸종위기 야생생물 전국 분포조사, 국립생물자원관 생물표본 정보 시스템의 자료를 참고하여 참개구리 7,962개, 금개구리 222개의 관찰지점을 이용하였다 (Table 1). 모든 관찰지점에 대한 조사는 양서·파충류 전문가들에 의해 수행되었고, 조사지역은 한반도를 대상으로 여러 도서 지역들이 포함되어 있다.

3. 지리적 환경 분석

참개구리와 금개구리가 출현한 지역의 지리적 환경정보를 분석하기 위해 개체의 관찰지점들은 DIVA-GIS 7.5 (Hijmans *et al.*, 2012)를 이용해 지도에 투영하였다. 지도는 GLC 2000 (자료 출처: <http://bioval.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000>)에서 얻은 토지 피복 (Land cover) 지도 자료와 Worldclim (<http://www.worldclim.com>)로부터 얻은 고도와 19개의 기후 자료를 이용하였으며, 각각의 지도들의 Cell 크기를 약 2 km로 동일하게 통일시켜 지리적 환경정보들을 추출하였다. 관찰된 고도값들은 정규성일 경우 평균±표준편차 (Mean±SD)로, 비정규성을 보일 경우 사분위 값 (Median (1st~3rd quartiles))으로 나타냈고, Kernel probability density plot을 생성하여 종들이 선호하는 고도 범위를 확인하였다. 기후자료들은 변수들 간에 상관관계가 높게 나타나기 때문에 주성분 분석 (Principal Component Analysis; PCA)을 통해 고유값 (Eigenvalues)이 1 이상인 4개의 PC들을 추출하였으며, PC 값들과 고도와의 상관관계를 확인하기 위해 Spearman rank correlation test를 이용하였다. 모든 통계적 분석은 R프로그램 version 3.0.2 (R Core Team 2013)를 이용해 수행되었다.

4. 생태적 지위 중첩

*Pelophylax*속 두 종의 생태적 지위를 알아보기 위해

Ecosim 프로그램을 사용하여 생태적 지위값인 Pianka index (PI)를 산출하였다 (Entsminger, 2012). PI의 수치적 범위는 0부터 1까지로, 1에 가까울수록 중간 생태적 지위가 겹쳐져 있다는 것을 의미하며, 0에 가까울수록 생태적 지위가 분리되어 있다는 것을 뜻한다.

5. 종 분포 모델링

참개구리와 금개구리의 분포 지역을 예측하기 위해 MaxEnt version 3.3.3 k 프로그램을 이용하여 종 분포 모델들을 생성하였다 (Phillips and Dudík, 2008). MexEnt 모형은 회귀분석을 기반으로 최대 엔트로피 접근법 (Maximum entropy approach)을 통해 높은 예측 결과를 가질 수 있으며, 양서류를 포함한 다양한 분류군에서도 폭넓게 사용되고 있는 방법이다 (Do *et al.*, 2017, 2018; Lee *et al.*, 2021). 종 분포 모델을 구축하기 위해 각각의 종들이 출현한 지점들을 종속변수로, 지리적 기후변수들 (고도와 서식지, 기후)을 독립변수로 이용하였으며, 무작위로 선택된 관찰지점의 75%는 training으로 25%는 testing으로 설정하여 총 15회에 걸쳐 반복구동을 하였다 (Jiménez-Valverde, 2012; Do *et al.*, 2017). 모델 설명력의 검증은 ROC (Receiver Operating Characteristics) 검증을 통해 곡선의 하부면적 값인 AUC (Area Under the Curve) 값을 통해 확인하였고, 10% training presence에서 나타난 오차율 값도 제시하였다 (Jiménez-Valverde, 2012). 산개구리들의 분포에 영향을 끼친 지리적 환경변수들은 잭나이프 테스트 (Jackknife test)를 통해 산출된 평균기여율 (Average percent contribution)로 확인되었으며, 추출된 종 분포 모델들은 DIVA-GIS 7.5 (Hijmans *et al.*, 2012)를 통해 1은 완전한 서식적합지역, 0은 서식이 완전히 불가능한 지역으로 표현되었다. 각각의 모델들은 10% training presence의 한계값을 기준으로 완전하게 존재하거나 존재하지 않는 이분법적인 레스터를 생성하여 두 종간 공존하고 있는 지역들을 예측하였다. 또한 참개구리와 금개구리가 함께 출현한 중첩된 지역에서의 지점 개수를 통해 종간 상관관계를 확인하여 경쟁 정도를 유추하였다.

Table 1. The number of locations of *Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosonicus* used for MaxEnt modelling in this study.

Species	3 rd NES ¹ (‘06~’12)	4 th NES ¹ (‘14~’17)	NRS ² (‘06~’10)	NEW ³ (‘07~’11)	NBS ⁴ (‘05~’11)	Total
<i>P. nigromaculatus</i>	5,824	2,087	—	14	37	7,962
<i>P. chosonicus</i>	30	77	28	87	—	222

¹location source of Nationwide environmental study (NES), ²location source of Natural resource study (NRS), ³location source of National distribution survey of endangered wildlife, ⁴location source of NIBR biological specimen information

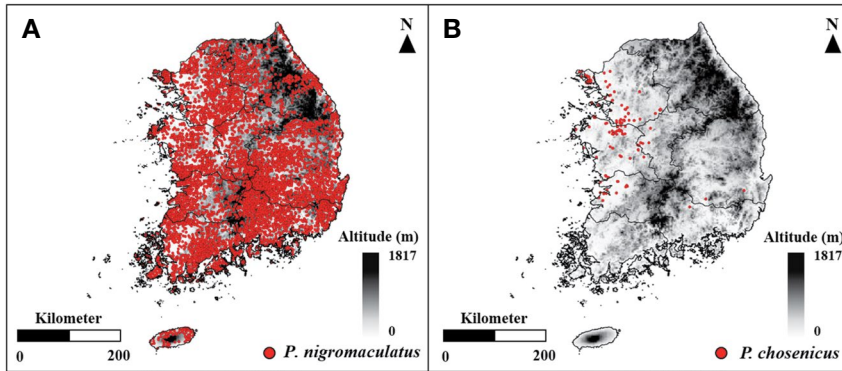


Fig. 2. Distribution maps of (A) *Pelophylax nigromaculatus* and (B) *P. chosenicus* in South Korea.

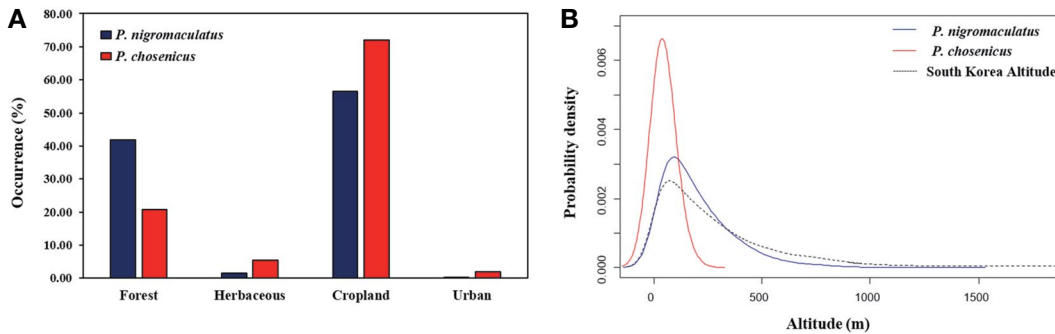


Fig. 3. (A) Occurrence of *Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosenicus* by each habitat type in South Korea. (B) A Kernel density plot of the presence of the two frog species according to altitude.

결 과

1. 종 분포 현황

*Pelophylax*속 두 종의 관찰지점을 확인한 결과, 참개구리가 출현한 7,962개의 출현지점은 제주도를 포함한 한반도 전 지역에 넓게 분포하고 있었으며, 금개구리가 출현한 222개는 경상남북도에 출현한 세 지점을 제외하고 경기도와 충청남북도 전라북도에 모든 지점이 분포하고 있었다(Fig. 2).

2. 고도와 서식지에 따른 분포 패턴

두 종이 선호하는 고도 범위를 확인한 결과, 참개구리는 고도 125.00 m (1st~3rd quartiles: 47.00~246.00 m)에서 분포한 반면, 금개구리는 비교적 낮은 고도 17.00 m (1st~3rd quartiles: 7.00~26.00 m)에 분포하고 있었다(Fig. 3A). 참개구리가 가장 선호하고 있었던 서식지는 경작지(56.54%), 산림(41.90%), 초지(1.46%), 도심지(0.10%) 순으로 나타났으며, 금개구리는 경작지(72.07%), 산림(20.72%), 초지(5.41%), 도심지(0.10%) 순으로 나타났다(Fig. 3B).

3. 기후변수 간의 상관관계

참개구리와 금개구리가 분포한 환경변수들 간의 상관관계를 확인하기 위해 두 종이 관찰된 지점의 기후변수들을 이용해 PCA에 적용시켰다. 1보다 큰 고유값(Eigenvalues)을 가진 4개의 PC들은 총 94.31%의 설명력을 가졌다(Table 2). PC1은 겨울 기온과 계절적 변동이 가장 잘 설명되었다. PC2는 대부분 여름 기온과 겨울 강수량과 상관관계가 있었다. PC3는 대부분 여름 강수량을 설명하고 있었으며, 여름 강수량의 값들은 PC3와 음의 상관관계를 나타냈다. 비록, PC4의 설명력은 낮았지만, 기온의 변화와 연관성을 나타냈다(Table 2).

PC들은 지리적 변수인 고도에 따라 상관관계를 나타냈다(Fig. 4). PC1과 PC2는 고도(PC1: $r_s=0.407$, PC2: $r_s=0.579$)와 양의 상관관계를 가졌다. PC3 또한 고도($r_s=0.156$)와 비교적 약한 양의 상관관계를 나타냈지만, PC4는 고도($r_s=-0.411$)와 음의 상관관계를 나타냈다(Fig. 4).

Table 2. The results of the principal component analysis of the 19 bioclimatic variables extracted from 2 km² cells throughout the study regions in South Korea.

	PC1	PC2	PC3	PC4
% Variance explained	50.48%	20.91%	14.80%	8.12%
Eigenvalue	3.10	1.99	1.68	1.24
Variable				
bio1 Annual temperature	-0.27	-0.24	-0.15	-0.02
bio2 Mean diurnal range	0.23	-0.13	0.08	-0.48
bio3 Isothermality	0.06	-0.07	0.08	-0.77
bio4 Temperature seasonality	0.29	-0.11	0.02	0.19
bio5 Max temperature of warmest period	-0.10	-0.44	-0.16	0.00
bio6 Min temperature of coldest period	-0.31	-0.05	-0.10	-0.01
bio7 Temperature annual range	0.30	-0.13	0.04	0.01
bio8 Mean temperature of wettest quarter	-0.17	-0.39	-0.14	0.06
bio9 Mean temperature of driest quarter	-0.29	-0.07	-0.19	-0.15
bio10 Mean temperature of warmest quarter	-0.15	-0.40	-0.18	0.11
bio11 Mean temperature of coldest quarter	-0.31	-0.10	-0.11	-0.09
bio12 Annual precipitation	0.01	0.21	-0.52	-0.16
bio13 Precipitation of wettest period	0.26	0.03	-0.33	0.13
bio14 Precipitation of driest period	-0.18	0.30	0.00	0.13
bio15 Precipitation seasonality	0.29	-0.14	-0.13	0.15
bio16 Precipitation of wettest quarter	0.18	0.11	-0.47	-0.06
bio17 Precipitation of driest quarter	-0.23	0.31	-0.07	-0.04
bio18 Precipitation of warmest quarter	0.20	0.08	-0.45	-0.08
bio19 Precipitation of coldest quarter	-0.23	0.31	-0.09	-0.05

The first four PCs with eigenvalues larger than one are presented here. The percentages indicate the amount of variation explained by each PC, and the highest for each parameter is listed in bold.

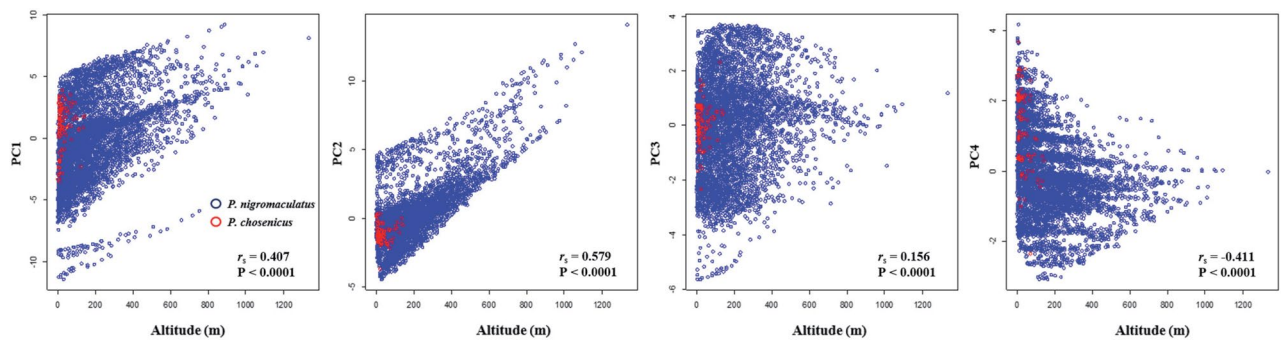


Fig. 4. The pattern of associations between the climatic variables in South Korea extracted as PCs (PC1, PC2, PC3, PC4) and altitude of *Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosonicus*.

4. 생태적 지위 중첩

참개구리와 금개구리의 생태적 지위 중첩 정도는 중간 모형변수에 따른 측정값인 PI 값을 통해 확인하였다. 그 결과, 두 종의 생태적 지위는 평균 0.912로 매우 높게 중첩되어 있었으며, 고도(PI: 0.939)와 서식지(PI: 0.935), PC2 (PI:

0.863) 변수는 통계적으로 유의했다(Table 3).

5. 종 분포 모델링

MexEnt 모형을 이용한 두 종의 AUC 값은 참개구리가 0.584, 금개구리가 0.923으로 나타났다. 테스트 샘플의 10%

Table 3. The values of the Pinaka index (PI) showing the degree of overall niche overlap between *Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosonicus*.

Variables	Mean of PI		ES [†]	P
	Observed	Simulated*		
Altitude	0.939	0.256	2.816	<0.0001
Land	0.935	0.470	1.526	<0.05
PC1	0.648	0.333	1.224	n.s
PC2	0.863	0.295	1.990	<0.05
PC3	0.602	0.384	0.823	n.s
PC4	0.657	0.358	0.961	n.s

*The number of iterations for stimulation is 10,000.

[†]Standardized effect size: (Observed index-Stimulated index)/(Standard deviation of simulated indices).

training 오류값을 확인한 결과 참개구리가 0.093, 금개구리가 0.1로 전체적으로 낮은 오류값을 보였다(Table 4). 쥬나이프 테스트를 통해 각 종들의 분포에 기여한 주요 환경변수들을 확인한 결과, 두 종의 분포에 가장 크게 기여를 한 환경변수는 고도(참개구리: 23.072%, 금개구리: 60.512%)로 나타났다. 다음으로 참개구리는 bio5 (22.996%), bio10 (18.495%) 순으로, 금개구리는 bio4 (22.038%), bio13 (4.806%) 순으로 높은 기여도를 보였다(Table 5).

*Pelophylax*속 두 종의 분포 모델을 살펴보면, 참개구리는 제주도를 포함해 전국에 넓게 분포하며, 대부분 지역에서 서식할 가능성이 높을 것으로 예측되었다(Fig. 5A). 반면, 금개구리는 고도가 낮은 서쪽의 경기도와 충청남도 해안 주변 지역에서만 서식할 가능성이 높을 것으로 예측되었다(Fig.

Table 4. Summary of the MaxEnt models for *Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosonicus* in South Korea.

Species	Training AUC	Test AUC	Logistic threshold*	Training omission	Test omission
<i>P. nigromaculatus</i>	0.606	0.584	0.426	0.100	0.113
<i>P. chosonicus</i>	0.957	0.923	0.262	0.093	0.143

AUC, operating characteristic curve.

*Values at 10% training presence.

Table 5. Average percentage contribution of each variable for the 15 Maximum Entropy model for *P. nigromaculatus* and *P. chosonicus* in South Korea.

	Variable	<i>P. nigromaculatus</i>	<i>P. chosonicus</i>
Alt	Altitude	23.072	60.512
Land	Land cover	0.002	1.375
bio1	Annual temperature	11.097	3.794
bio2	Mean diurnal range	0.331	0.417
bio3	Isothermality	0.756	0.394
bio4	Temperature seasonality	7.568	22.038
bio5	Max temperature of warmest period	22.996	0.967
bio6	Min temperature of coldest period	0.663	0.001
bio7	Temperature annual range	0.961	0.601
bio8	Mean temperature of wettest quarter	2.311	0.475
bio9	Mean temperature of driest quarter	0.128	0.135
bio10	Mean temperature of warmest quarter	18.495	0.024
bio11	Mean temperature of coldest quarter	2.389	0.073
bio12	Annual precipitation	0.488	1.935
bio13	Precipitation of wettest period	0.227	4.806
bio14	Precipitation of driest period	4.686	0.384
bio15	Precipitation seasonality	1.596	1.294
bio16	Precipitation of wettest quarter	0.571	0.004
bio17	Precipitation of driest quarter	0.413	0.535
bio18	Precipitation of warmest quarter	1.243	0.013
bio19	Precipitation of coldest quarter	0.008	0.224

The bold values represent the most highly loaded values for each species.

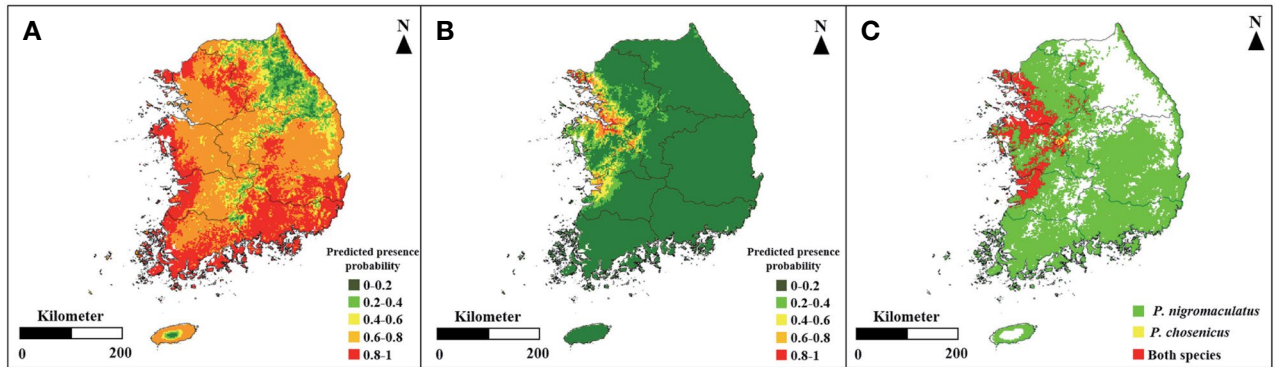


Fig. 5. The spatial prediction of (A) *Pelophylax nigromaculatus* and (B) *P. chosenicus* in South Korea. Different colors represent different degrees of their occurrence probability. (C) Maps of the predicted distributions of *P. nigromaculatus*, *P. chosenicus*, and overlapped regions. The logistic threshold of the 10% training presence was applied to generate the presence/absence map. The green and yellow colors indicate the areas where only one species was predicted to be present, while the red areas represent the sites where both species are likely to occur together.

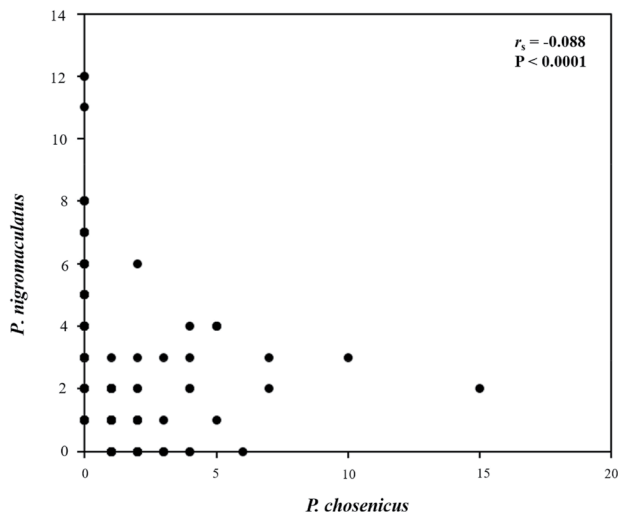


Fig. 6. The panel showing the association between the observed numbers of individuals (square-rooted) of focal species in the predicted areas where both *Pelophylax nigromaculatus* and *P. chosenicus* occur sympatrically.

5B). 두 종의 분포 모델을 중첩한 결과, 공존할 것으로 예측된 주요 지역은 경기도와 충청남도, 전라북도 주변으로 확인되었다(Fig. 5C). 참개구리와 금개구리의 중첩 지역에서의 종간 상관관계를 분석한 결과, 두 종은 매우 약한 음의 상관관계($r_s = -0.088$, $P < 0.0001$)를 띠고 있는 것으로 확인되었다(Fig. 6).

고찰

본 연구에서는 한국에 분포한 참개구리와 금개구리의 지

점 정보를 바탕으로 한국에 서식하고 있는 두 종의 분포 형태와 서식 특성을 알아보고, 분포한 지리적 환경변수들간의 상관관계를 파악하였다. 그 결과, 두 종이 가장 선호하는 서식지로 경작지를 이용하고 있었으며, 분포한 고도는 기후변수와 서로 상관관계를 나타냈다. 또한 고도는 두 종의 분포에 영향을 끼친 가장 중요한 변수로 확인되었다. 분포 형태는 참개구리의 서식 범위 내 금개구리의 서식 범위가 포함된 동소적(sympatric) 분포 형태를 나타냈고, 중첩된 지역은 중서부지역으로 확인되었다. 중첩된 지역에서 두 종간 개체수는 매우 약한 음의 상관관계를 나타내고 있었다.

고도는 한국에 서식하고 있는 무미 양서류의 분포에 중요한 영향을 끼치는 지리적 환경변수로 알려져 있다(Do *et al.*, 2018, 2021). 본 연구 결과 참개구리는 47.00~246.00 m의 고도 범위를 선호한 반면, 금개구리는 이보다 낮은 7.00~26.00 m의 고도에 분포하였다. 우리나라 양서류가 분포한 고도 범위에 관한 연구에 따르면, 참개구리는 평균 218.80 ± 180.60 m에 주로 분포하며, 금개구리는 100 m 이하의 낮은 고도 구간에 서식한다고 알려져 있어 다른 연구들에서도 본 연구와 유사한 결과로 확인되었다(Song and Lee, 2009; Do *et al.*, 2017). 두 종이 선호하는 서식지는 경작지, 산림, 초지, 도심지 순으로 동일했지만, 참개구리에 비해 금개구리가 선호하는 경작지의 비율은 높게 나타났다. 일반적으로 참개구리는 논 습지와 밭과 같은 경작지뿐만 아니라, 저수지, 산림, 하천, 계곡 등 다양한 서식 환경에 출현한다고 알려져 있지만, 금개구리는 평지로 형성된 논 습지 또는 호수와 같은 서식 환경에 주로 서식한다고 알려져 있다(Jang and Suh, 2010; Ra *et al.*, 2010). 더욱이 참개구리는 산림과 거리가 가까워질수록 개체수의 출현 빈도가 증가하지만, 금개구리는 산림과 거리가 멀어질수록 개체수의 출

현 빈도가 증가한다고 알려져 있다(Do *et al.*, 2017, 2021). 따라서 참개구리와 달리 금개구리는 다른 서식지에 비해 논 습지와 같은 경작지를 선호하는 비율이 높게 나타났다. 이러한 비율은 두 종의 지리적 분포 범위와도 관련 있는데, 지형학적으로 우리나라의 서부지역은 고도가 낮고, 논 습지가 잘 발달된 반면, 동부지역은 고도가 높고 태백산맥과 같은 산림들이 잘 발달되어 있다. 결과적으로, 참개구리는 한반도 전 지역에 넓게 분포한 반면, 금개구리는 고도가 낮은 경기도와 충청남북도, 전라북도 주변의 서해안 지역에 주로 분포하고 있었다. 이러한 두 종의 분포 범위는 다른 선행 연구와도 일치하는 것으로 확인되었다(Kim, 2009; Jang and Suh, 2010; Ra, 2010). 종합적으로 한국에 서식하고 있는 참개구리와 금개구리가 분포한 고도는 기후와 서로 상관관계를 나타냈으며, 서식지와 분포 범위와도 가깝게 연관되어 있었다.

참개구리와 금개구리 두 종의 생태적 지위는 서식지와 고도에 따라 공통조상으로부터 생태적 특성을 그대로 유지하는 niche conservation의 경향을 나타냈으며(Wiens and Graham, 2005; Kozak and Wiens, 2006), 그들의 분포 범위는 참개구리의 분포 범위 내 금개구리의 분포 지역이 포함된 동소적 분포 형태를 보였다. 또한 두 종이 함께 공존하는 지역에서 출현한 중간 지점 수는 매우 약한 음의 상관관계를 나타내고 있어 경쟁이 발생하고 있음을 암시하고 있었다. 일반적으로 생태 및 유전적으로 유사한 특성을 가진 종들일수록 경쟁이 치열하며(Burns and Strauss, 2011), 종간 경쟁을 최소화하기 위해 생태적 지위의 분화가 발생한다고 알려져 있다(Santos *et al.*, 2007). 참개구리와 금개구리는 동일한 속(*Pelophylax*)에 속한 종들로 참개구리는 플라이오세(Pliocene) 후기에서 플라이스토세(Pleistocene) 초기에 금개구리로부터 저온 적응으로 분화되어 새로운 종을 이루었다고 알려져 있다(Yang *et al.*, 1988). 따라서 유전적 거리가 가까운 참개구리와 금개구리는 생태적으로 유사한 특성으로 인해 경쟁이 발생하고 있을 가능성이 크다고 판단된다(Darwin and Bynum, 2009; Burns and Strauss, 2011). 본 모형은 거시적인 관점에서 우리나라를 대상으로 2 km 격자 크기를 통해 환경정보들을 수집하고 분석하였기 때문에 두 종의 세밀한 생태적 환경 특성 및 요인(i.e. 먹이자원, 미소서식지 등)에 관한 정보가 포함되지 않은 한계점을 가지고 있다. 참개구리와 금개구리를 대상으로 수행된 미시적 관점에서의 생태적 선행 연구들에 따르면, 두 종의 먹이자원과 번식 시기, 미소서식지 환경은 차이를 보인다고 알려져 있다(Yoon *et al.*, 1998; Ra *et al.*, 2008; Yoo *et al.*, 2019; Do *et al.*, 2021). 예를 들어 참개구리의 주요 먹이자원은 이동성이 작은 딱정벌레류인 반면, 금개구리는 이동성이 큰 귀뚜라미나 파리류를 주로 포식하는 것으로 알려져 있으며(Yoon *et al.*,

1998; Ra, 2010), 번식 시기는 5월부터 7월까지인 금개구리에 비해 참개구리가 한 달 정도 빠른 시기인 4월부터 6월까지로 알려져 있다(Lee *et al.*, 2011; Yoo *et al.*, 2019). 더욱이 무미 양서류의 주요 번식지인 논 습지에 서식하고 있는 참개구리는 필지를 선호하는 반면, 금개구리는 수로 지역을 선호하고 있다고 알려져 있다(Ra, 2010; Yoo *et al.*, 2019; Do *et al.*, 2021). 일반적으로 종간 경쟁은 먹이자원의 풍부도와 종류가 주요한 영향을 끼치며, 같은 먹이원을 공유하더라도 시간과 공간과 같은 생태적 지위의 분할을 통해 경쟁압을 줄일 수 있다(Schoener, 1974; Di Bitetti *et al.*, 2010; Pickles *et al.*, 2010). 결과적으로 거시적인 관점에서 참개구리와 금개구리의 공간적으로 분포 범위가 중첩되는 것처럼 보이더라도, 미시적인 관점에서는 번식시기나 미소서식지, 먹이자원을 분할하여 공존하고 있다고 판단된다. 추후 두 종을 대상으로 종간 경쟁에 초점을 맞추어 두 종이 공존하는 지역에서의 세밀한 서식 환경정보 수집을 통한 현장 조사가 수행된다면, 종간 경쟁이 발생하는 정확한 원인을 파악할 수 있을 것으로 판단된다.

종합적으로 참개구리와 금개구리의 생태적 지위는 높게 중첩되어 있었다. 두 종의 분포에 가장 큰 영향을 끼친 환경변수는 고도였으며, 고도에 따라 종간 분포 형태는 차이를 보였다. 더욱이 본 연구 결과에서 확인된 두 종의 서식환경과 분포 형태는 선행 연구와 일치하는 것으로 확인되었다. 중첩된 지역은 서해안 논 습지 지역들로 금개구리의 분포 범위가 모두 포함된 동소적인 분포 형태를 나타냈다. 더욱이 이러한 지역들에서 관찰된 중간 개체수는 약한 음의 상관관계를 보여 종간 경쟁이 발생하고 있는 것을 암시하였다. 그러나 종간 동소적인 분포 형태를 나타낸 원인과 경쟁관계에 영향을 주는 주요한 요인에 대해서는 확인하지 못하였다. 이러한 이유는 비교적 넓은 지역범위(한반도)에서 이용된 2 km의 격자 크기로 거시적 관점에서 분석된 것과 먹이자원과 미소서식지와 같이 미시적인 관점에서의 분석이 수행되지 않았기 때문이라고 판단된다. 따라서 향후 미시적인 관점에서 두 종이 함께 공존하는 서해안 논 습지를 대상으로 참개구리와 금개구리의 다양한 환경변수들에 대한 보다 세밀한 분석(필지, 수로, 논둑 등)과 더불어 세밀한 생태학적, 행동학적 연구가 진행된다면 두 종간 생태적 지위의 분화 및 종간 경쟁을 최소화하는 다양한 기작들을 확인할 수 있을 것이라고 판단된다.

적 요

생태적 지위는 생물 종이 차지하는 특정 지위 또는 역할로 시간과 공간, 먹이자원에 의해 주요한 영향을 받으며, 중

침 정도에 따라 종간 경쟁관계를 밝혀낼 수 있기 때문에 지리정보시스템을 기반으로 다양한 연구들이 수행되고 있다. 본 연구에서는 한국에 서식하고 있는 *Pelophylax*속 참개구리 (*P. nigromaculatus*)와 금개구리 (*P. chosonicus*) 두 종의 공간적 생태정보를 통해 생태적 지위를 알아보고, 지리적 분포 범위를 예측하여 종간 공존지역과 분포 패턴에 대하여 알아보았다. 그 결과 두 종의 분포에 영향을 끼친 주요 변수는 고도로 확인되었으며, 고도는 종들이 분포한 기후와 상관관계를 나타내고 있었다. 두 종이 분포한 생태적 지위는 매우 높게 중첩되어 있었으며, 참개구리가 분포한 지역은 금개구리가 분포한 대부분 지역을 포함하는 동소적인 분포 패턴을 보였다. 공존하고 있는 지역에서 두 종이 출현한 지점들은 음의 상관관계를 나타내고 있어, 약한 경쟁이 발생하고 있음을 암시했다. 비록 본 연구에서는 중간 동소적 분포 형태를 나타낸 원인과 경쟁관계에 영향을 주는 주요한 요인에 대해서는 확인하지 못했지만, 추후 미시적인 관점에서 두 종이 함께 공존하는 지역을 대상으로 다양한 환경변수들에 대한 보다 세밀한 분석(필지, 수로, 논둑 등)이 수행된다면 종간 경쟁을 최소화하는 다양한 기작들을 확인할 수 있을 것이라고 판단된다.

저자정보 안정윤(고려대학교 학부생), 최서윤(서울대학교 박사과정), 김형근(국립생물자원관 조사연구원), 서재화(국립생물자원관 환경연구원), 도민석(국립생물자원관 환경연구원)

저자기여도 연구 디자인 및 총괄: 도민석, 서재화, 자료수집: 안정윤, 최서윤, 김형근, 자료분석: 도민석, 원고작성 및 검토: 도민석, 안정윤, 최서윤, 김형근

이해관계 본 논문에는 이해관계 충돌의 여지가 없음.

연구비 본 논문은 정부(환경부)의 재원으로 국립생물자원관의 지원을 받아 수행하였습니다(NIBR202102102, NIBR202108101).

사사 양서·파충류 분야 현장 조사에 참여해 주신 모든 조사원분들께 감사의 말씀을 전해드립니다.

REFERENCES

- Begon, M. and C.R. Townsend. 2020. Ecology: from individuals to ecosystems. John Wiley and Sons. Hoboken.
- Brandon, R.A. and J.E. Huheey. 1971. Movements and interactions of two species of *Desmognathus* (Amphibia: Plethodontidae). *The American Midland Naturalist* **86**: 86-92.
- Burns, J.H. and S.Y. Strauss. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**(13): 5302-5307.
- Connor, E.F. and E.D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* **113**(6): 791-833.
- Darwin, C. and W.F. Bynum. 2009. The origin of species by means of natural selection: the preservation of favored races in the struggle for life. John murray press, London. pp. 458.
- Di Bitetti, M.S., C.D. De Angelo, Y.E. Di Blanco and A. Paviolo. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* **36**(4): 403-412.
- Do, M.S., J.W. Lee, H.J. Jang, D.I. Kim, J. Park and J.C. Yoo. 2017. Spatial distribution pattern and prediction of hotspot area for endangered herpetofauna species in Korea. *Korean Journal of Environment and Ecology* **31**(4): 381-396.
- Do, M.S., H.J. Jang, D.I. Kim, K.S. Koo, S.C. Lee and H.K. Nam. 2018. The study on habitat analysis and ecological niche of Korean brown frogs (*Rana dybowskii*, *R. coreana* and *R. huanrensis*) using the species distribution model. *Korean Journal of Herpetology* **9**: 1-11.
- Do, M.S., S.J. Son, G. Choi, N. Yoo, K.S. Koo and H.K. Nam. 2021. Anuran community patterns in the rice fields of the mid-western region of the Republic of Korea. *Global Ecology and Conservation* **26**: e01448.
- Entsminger, G.L. 2012. EcoSim Professional: null modelling software for ecologists. Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear, Pinyon Publishing, Montrose, CO 81403. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Eom, J., J.H. Lee, N.Y. Ra and D.S. Park. 2007. Preferred feeding sites and prey of the adult gold-spotted pond frog *Rana plancyi chosonica*. *Journal of Ecology and Environment* **30**: 357-361.
- Hairton, N.G. 1951. Interspecies competition and its probable influence upon the vertical distribution of Appalachian salamanders of the genus *Plethodon*. *Ecology* **32**(2): 266-274.
- Harper, J.L., J. Clatworthy, I.H. McNaughton and G.R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* **15**(2): 209-227.
- Hijmans, R.J., L. Guarino and P. Mathur. 2012. DIVA-GIS. Version 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribution data.
- Hirai, T. 2002. Ontogenetic change in the diet of the pond frog, *Rana nigromaculata*. *Ecological Research* **17**(6): 639-644.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* **93**: 145-159.
- Jang, H.J. and J.H. Suh. 2010. Distribution of amphibian species

- in South Korea. *Korean Journal of Herpetology* **2**: 45-51.
- Jiménez-Valverde, A. 2012. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 498-507.
- Katayama, N., T. Amano, G. Fujita and H. Higuchi. 2012. Spatial overlap between the intermediate egret *Egretta intermedia* and its aquatic prey at two spatiotemporal scales in a rice paddy landscape. *Zoological Studies* **51**: 1105-1112.
- Katayama, N., T. Goto, F. Narushima, T. Amano, H. Kobori and T. Miyashita. 2013. Indirect positive effects of agricultural modernization on the abundance of Japanese tree frog tadpoles in rice fields through the release from predators. *Aquatic Ecology* **47**(2): 225-234.
- Kim, J.B. 2009. Taxonomic list and distribution of Korean amphibians. *Korean Journal of Herpetology* **1**(1): 1-13.
- Ko, S.K. 1997. Studies on the reproductive cycle in *Rana nigromaculata*. *Journal of Industrial Technology* **4**: 269-277.
- Komaki, S., T. Igawa, S.M. Lin, K. Tojo, M.S. Min and M. Sumida. 2015. Robust molecular phylogeny and palaeodistribution modelling resolve a complex evolutionary history: glacial cycling drove recurrent mt DNA introgression among *Pelophylax* frogs in East Asia. *Journal of Biogeography* **42**(11): 2159-2171.
- Kozak, K.H. and J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* **60**(12): 2604-2621.
- Krebs, C.J. 2001. Ecology The experimental analysis of distribution and abundance. 5th Edition, Benjamin Cummings press, San Francisco.
- Lee, J.H., H.J. Jang and J.H. Suh. 2011. Ecological guide book of herpetofauna in Korea. NIER press, Incheon.
- Lee, S.Y., S.Y. Choi, Y.S. Bae, J.H. Suh, H.J. Jang and M.S. Do. 2021. Distribution prediction of Korean clawed salamander (*Onychodactylus koreanus*) according to the climate change. *Korean Journal of Environment and Ecology* **35**(5): 480-489.
- Levins, R. and D. Culver. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **68**(6): 1246-1248.
- Liu, K., F. Wang, W. Chen, L. Tu, M.S. Min, K. Bi and J. Fu. 2010. Rampant historical mitochondrial genome introgression between two species of green pond frogs, *Pelophylax nigromaculatus* and *P. plancyi*. *BMC Ecology and Evolution* **10**(1): 1-14.
- Martins, M., M.S. Araujo, R.J. Sawaya and R. Nunes. 2001. Diversity and evolution of macrohabitat use, body size and morphology in a monophyletic group of Neotropical pitvipers (Bothrops). *Journal of Zoology* **254**(4): 529-538.
- Maurakis, E.G, W.S. Woolcott and M.H. Sabaj. 1991. Reproductive-behavioral phylogenetics of *Nocomis* species-groups. *The American Midland Naturalist* **126**: 103-110.
- Min, M.S., S.K. Park, J. Che, D.S. Park and H. Lee. 2008. Genetic diversity among local populations of the gold-spotted pond frog, *Rana plancyi chosonica* (Amphibia: Ranidae), assessed by mitochondrial cytochrome b gene and control region sequences. *Animal Systematics, Evolution and Diversity* **24**(1): 25-32.
- Nishioka, M. 1977. Color variants induced by radiation and their inheritance in *Rana nigromaculata*. *Scientific Report of the Laboratory for Amphibian Biology* **2**: 25-89.
- Phillips, S.J. and M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**(2): 161-175.
- Pickles, B.J., D.R. Genney, J.M. Potts, J.J. Lennon, I.C. Anderson and I.J. Alexander. 2010. Spatial and temporal ecology of scots pine ectomycorrhizas. *New Phytologist* **186**(3): 755-768.
- Polechová, J. and D. Storch. 2008. Ecological niche. *Encyclopedia of Ecology* **2**: 1088-1097.
- R Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ra, N.Y. 2010. Habitat and behavioral characteristics, captive breeding and recovery strategy of the endangered gold-spotted pond frog (*Rana plancyi chosonica*). Ph.D. thesis. Kangwon national university, Chuncheon.
- Ra, N.Y., D. Park, S. Cheong, N.S. Kim and H.C. Sung. 2010. Habitat associations of the endangered gold-spotted pond frog (*Rana chosonica*). *Zoological Science* **27**(5): 396-401.
- Ra, N.Y., H.C. Sung, S. Cheong, J.H. Lee, J. Eom and D. Park. 2008. Habitat use and home range of the endangered gold-spotted pond frog (*Rana chosonica*). *Zoological Science* **25**(9): 894-903.
- Rotenberry, J.T., K.L. Preston and S.T. Knick. 2006. GIS-based niche modeling for mapping species' habitat. *Ecology* **87**(6): 1458-1464.
- Santos, M.J., B.M. Pinto and M. Santos-Reis. 2007. Trophic niche partitioning between two native and two exotic carnivores in SW Portugal. *Web Ecology* **7**(1): 53-62.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**(4145): 27-39.
- Song, J.Y. and I. Lee. 2009. Elevation distribution of Korean amphibians. *Korean Journal of Herpetology* **1**(1): 15-19.
- Sung, H.C., N.Y. Ra, S.W. Cheong, S.K. Kim, S.M. Cha and D.S. Park. 2009. Reproductive dynamics of the Gold-spotted pond frog (*Rana plancyi chosonica*) population located at Cheongwon, Korea. *Korean Journal of Environmental Biology* **27**(1): 20-30.
- Wiens, J. and C. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**: 519-539.
- Yang, S.Y., C.H. Yu and B.S. Park. 1988. Natural hybridization and reproductive isolating mechanisms between two spe-

- cies of *Rana nigromaculata* and *Rana plancyi* (Anura). *Korean Journal of Systematic Zoology* **31**: 1-10.
- Yoo, N., M.S. Do, H.K. Nam, G. Choi, S.J. Son and J.C. Yoo. 2019. Habitat characteristics of anuran species inhabiting rice fields of western mid-south Korea: In the case of Daeho reclamation agricultural land by farming practices. *Korean Journal of Ecology and Environment* **52**(4): 366-377.
- Yoon, I.B., J.I. Kim and S.Y. Yang. 1998. Study on the food habits of *Rana nigromaculata* Hallowell and *Rana plancyi chosenica* Okada (Salientia; Ranidae) in Korea. *Korean Journal of Environmental Biology* **16**: 69-76.