

한국산 도롱뇽 3종 거제도롱뇽, 숨은의령도롱뇽, 꼬마도롱뇽의 성별, 시기 그리고 서식지에 따른 크기 다양성 연구

정유정, 장이권¹, 구교성*

이화여자대학교 에코과학연구소, ¹이화여자대학교 에코과학부

Study on size diversity according to the sex, period, and habitat of three new Korean *Hynobius* salamanders: *Hynobius geojeensis*, *H. perplicatus*, and *H. unisacculus*

Yu-Jeong Jeong, Yikweon Jang¹ and Kyo Soung Koo*

Research Institute of EcoScience, Ewha Womans University, Seoul 03760, Republic of Korea

¹Division of EcoScience, Ewha Womans University, Seoul 03760, Republic of Korea

Contribution to Environmental Biology

- We found that a variety of factors, such as sex, period, and habitat type, contribute to the body size of Korean *Hynobius* salamanders.
- Therefore, our results suggest that errors may occur when identifying species using body size as a defining trait.

*Corresponding author

Kyo Soung Koo
Tel. 02-3277-6669
E-mail. flqpfj@ewha.ac.kr

Received: 6 September 2023

First revised: 15 November 2023

Second revised: 29 November 2023

Third revised: 6 December 2023

Revision accepted: 14 December 2023

Abstract: Amphibians are the world's most threatened group of animals, with approximately 41% facing extinction. Contrary to this global trend, the number of amphibian species in Korea has increased by approximately 53.3% over the past 20 years. In particular, salamanders within the genus *Hynobius* showed even greater diversity, with the number increasing three-fold from two species to seven. However, morphological and ecological traits required for the clear differentiation of these animals are yet to be determined, leading to much confusion. In this study, we investigated the validity of using size traits for species identification, as this method is currently considered a rule of thumb when differentiating Geoje salamanders (*Hynobius geojeensis*), cryptic Uiryong salamanders (*H. perplicatus*), and Korean small salamanders (*H. unisacculus*). Our study revealed that sex, study period, and habitat were all factors associated with significant differences in snout-vent length, head width, and body weight. Differences in these size traits were evident both between and within species. Our results show that body size traits applied in the recent classification of the three new salamander species could not be seen as a suitable criterion. Such identification methods based solely on body size not only cause great confusion in the field but will also limit future research on Korean *Hynobius* salamanders.

Keywords: Amphibian, Caudata, Hynobiidae, species identification, South Korea

1. 서론

1934년 Georgy Gause는 생태적 지위가 유사한 두 생물은 공존할 수 없음을 증명하였으며, 이 결과는 경쟁배타원리(Competitive Exclusion Principle, CEP) 혹은 가우스의 법칙(Gause's law)으로 정립되었다(Gause 1932, 1934). 경쟁배타원리에 따르면, 보통 생물들은 분리된 생태적 지위(ecological niche)에 따라 고유한 생태적 특징을 갖는다(Schluter and Grant 1984; Grant and Grant 2007). 생물의 크기 또한 생태적 지위에 따라 구분되는 주요한 형질 중 하나로 서식지 환경(Mammola *et al.* 2019), 서식지 내 경쟁(Smith and Brown 1986), 포식(Brooks and Dodson 1965), 먹이 가용성(Altmann *et al.* 1993), 기후변화(Martin *et al.* 2018) 등에 영향을 받는다. 예를 들어 스웨덴 말코손바닥 사슴(Swedish moose, *Alces alces*)은 북위 56°~68°에 걸쳐 분포하는 포유류로 고위도 지역으로 갈수록 크기가 커지는 현상이 뚜렷했다(Sand *et al.* 1995). 서식지 환경에 따른 크기 차이는 양서류에서도 흔하게 나타나며, 온도, 고도, 위도 등이 큰 영향을 미친다(Morrison and Hero 2003; Whitton *et al.* 2012).

International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN)에 따르면 양서류(amphibian)는 세계에서 가장 빠르게 감소하고 있는 분류군이며, 약 41%가 멸종위기에 처해 있는 것으로 보고 있다(www.iucnredlist.org). 반면, 2000년대 이후 한국의 양서류는 15종에서 23종으로 53.3%가 증가했다: 고리도롱뇽(*Hynobius yangi*, Kim *et al.* 2003), 이끼도롱뇽(*Karsenia koreana*, Min *et al.* 2005), 꼬마도롱뇽(*H. unisacculus*, Min *et al.* 2016), 노랑배청개구리(*Dryophytes flaviventris*, Borzée *et al.* 2020), 남방도롱뇽(*H. notialis*, Borzée and Min 2021), 거제도도롱뇽(*H. geojeensis*, Borzée and Min 2021), 숨은의령도롱뇽(*H. perplicatus*, Borzée and Min 2021), 양산꼬리치레도롱뇽(*Onychodactylus sillanus*, Borzée *et al.* 2022). 특히, *Hynobius*속 도롱뇽은 최근 20년 사이 2종에서 7종으로 약 3배 이상으로 크게 증가하였다. 2010년대까지는 전국적으로 분포하는 도롱뇽(*H. leechii*), 제주도 및 전남 지역에 분포하는 제주도도롱뇽(*H. quelpaertensis*, Mori 1928), 부산 기장 지역에 분포하는 고리도롱뇽 그리고 고흥 외나로도 섬지역에 분포하는 꼬마도롱뇽이 종 목록에 기재되었으며, 외형적 차이, 크기, 번식 방법 그리고 유전적인 거리가 종 분류의 근거가 되었다(Kim *et al.* 2003;

Min *et al.* 2016). 그 이후 2021년에는 유전적 거리와 크기의 차이를 주요한 근거로 *Hynobius* 도롱뇽 3종(거제도도롱뇽, 남방도롱뇽, 숨은의령도롱뇽)이 신종으로 기재되었다(Borzée and Min 2021).

하지만, 최근 한국산 *Hynobius*속 도롱뇽의 종 지위에 여러 논란이 발생하고 있다. 새롭게 발표된 도롱뇽 3종과 기존 도롱뇽들의 분포는 대부분 중첩되며, 서식지 유형, 번식 특징, 서식 시기 등 생태적 지위 측면의 차이가 발견되지 않았다(Borzée and Min 2021). 또한, 전문가를 대상으로 수행한 *Hynobius* 도롱뇽 연구에서는 종을 정확하게 구분하지 못했다(Koo *et al.* 2023). 게다가, *Hynobius* 도롱뇽 종 기재에 사용했던 크기 형질이 1) 성적크기이형성(sexual size dimorphism), 2) 샘플 상태, 3) 채집 시기, 4) 채집 장소에 따라 달라질 수 있음이 확인되었다(Koo *et al.* 2021, 2022).

이에 따라 본 연구에서는 2021년 이후 발표된 한국산 *Hynobius* 도롱뇽의 크기 다양성 및 크기를 이용한 종분류의 타당성을 규명하고자 하였다. 2021년 신종 2종(거제도도롱뇽, 숨은의령도롱뇽)과 기존에 발표된 1종(꼬마도롱뇽)을 대상으로 연구를 진행하였으며, 세부적으로는 도롱뇽의 1) 성별에 따른 크기 차이, 2) 채집 시기에 따른 크기 차이 그리고 3) 서식지 환경에 따른 크기 차이를 분석하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 연구 대상종 선정

대상종의 선정에는 개체 확보의 용이성, 다른 종과의 공서 여부 등을 먼저 고려하였다. 남방도롱뇽의 경우, 주변에 분포하는 도롱뇽, 거제도도롱뇽, 숨은의령도롱뇽 그리고 꼬마도롱뇽 모두와 공서하기 때문에 이번 연구에서는 제외하였다(Borzée and Min 2021). 제주도도롱뇽은 원기재 지역이 제주도이며, 번식기 확인을 위한 주 단위 방문이 제한되기 때문에 연구에서 제외하였다. 고리도롱뇽은 멸종위기야생생물 II급인 법정보호종이며, 개체수 확보의 제한으로 연구 대상으로 고려하지 않았다. 최종적인 연구 대상종으로는 거제도도롱뇽, 숨은의령도롱뇽 그리고 꼬마도롱뇽을 선정하였다(Borzée and Min 2021). 한국산 도롱뇽은 현장에서 종 구분이 어렵지만, 공서 지역은 주로 분포의 외곽에 걸쳐 있다는 특징이 있기 때문에 각 종의 원기재 지역을 중심으로 개체를 확보하였다(Min *et al.* 2016; Borzée and

Table 1. Location, habitat type, and elevation of the three newly described *Hynobius* salamanders in South Korea

Species	Site	Location	Habitat	Elevation (m)
<i>Hynobius geojeensis</i>	Geoje_1	Mountain 1, Gucheon-ri, Dongbu-myeon, Geoje-si	Standing water	54
	Geoje_2	113-4 Imok-ri, Yeoncho-myeon, Geoje-si	Stream in Forest	140
<i>Hynobius perplicatus</i>	Uiryong_1	587 Jukjeon-ri, Yongdeok-myeon, Uiryong-gun	Standing water	68
	Uiryong_2	779-1, Gaeul-ri, Garye-myeon, Uiryong-gun	Stream in Forest	170
<i>Hynobius unisacculus</i>	Goheung_1	1009 Yenaeri, Bongrae-myeon, Goheung-gun	Standing water	45
	Goheung_2	Mountain 227, Oecho-ri, Bongrae-myeon, Goheung-gun	Stream in Forest	39

Min 2021) (Table 1). 서식지 유형은 한국산 도롱뇽들이 일반적인 번식을 위해 활용하는 정수(논)와 우수(산림)로 구분했으며, 종별로 각각 1개 유형이 포함된 지점을 선정했다(Borzée and Min 2021).

2.2. 개체 확보를 위한 현장 조사

보통 양서류는 시기에 따라 출현하는 성별과 성장 정도에 큰 차이가 있다(Morton and Gallup 1975; Winne *et al.* 2005). 도롱뇽의 경우, 큰 수컷들이 작은 수컷 및 암컷보다 먼저 번식지에 출현하는 경향이 있다(Hasumi and Kanda 2007; Semlitsch *et al.* 2014). 개체 확보는 2021년부터 2023년까지 수행되었으며, 최초 번식이 시작되는 정확한 시기에 개체를 확보하기 위해 매년 2월 둘째 주부터 3월 둘째 주까지 매주 현장을 방문하여 번식의 유무를 확인하였다. 또한, 각 지역별로 번식이 시작한 직후 일주일 동안 현장에 출현하는 개체만을 채집하여 연구에 활용하였다.

2.3. 개체 측정 및 분석

채집된 개체들은 현장에서 몸통길이(snout vent length, SVL), 머리폭(head width, HW), 체중(body weight, BW)을 측정하였다. 선행 연구에서 사용했던 도롱뇽의 꼬리 길이(tail length, TL)의 경우, 성적이형성에 따른 번식기와 비번식기에 차이가 뚜렷하기 때문에 연구에서는 제외하였다(Hasumi and Iwasawa 1990). 성별의 경우, 비번식기에는 육안으로 구분이 어렵지만, 번식기 동안은 수컷의 꼬리 및 생식기(cloaca)의 발달 그리고 암컷 배속의 알 유무로 쉽게 구분이 가능하다(Romano *et al.* 2009; Rucker *et al.* 2021). 개체 측정에는 digital calipers (1135-451; INSIZE, China)와 digital scale (EK-i; AND, Korea)을 활용하였으

며, 측정이 완료된 개체들은 각 채집지에 모두 방사했다.

한국산 도롱뇽 3종의 크기를 비교하기 위해 크게 1) 성별, 2) 채집 시기, 3) 서식지 유형으로 구분하여 분석했으며, 각각 종 간 비교 그리고 종 내 비교를 수행하였다. 종 간 비교는 one-way ANOVA 방법을 활용하였으며, 이후 사후 분석 방법(Post hoc, Tukey HSD)을 이용해 집단 간의 차이를 확인하였다. 종 내 성별과 서식지 유형에 따른 크기 차이 여부는 독립 표본 평균 검정(independent sample *t*-test)을 활용하여 비교했다. 일반적으로 *Hynobius* 도롱뇽은 성적크기이형성이 뚜렷한 특징이 있는 것으로 알려져 있다(Lee *et al.* 2010; Chen *et al.* 2022). 따라서, 채집 시기와 서식지 유형 분석에는 성별을 구분하지 않았을 때와 성별을 구분했을 때로 나누어 분석하였다. 통계의 유의수준은 0.05로 설정하였으며, 분석은 SPSS 26.0 (IBM, USA) 프로그램을 활용하였다.

2.4. 포획 및 연구 허가

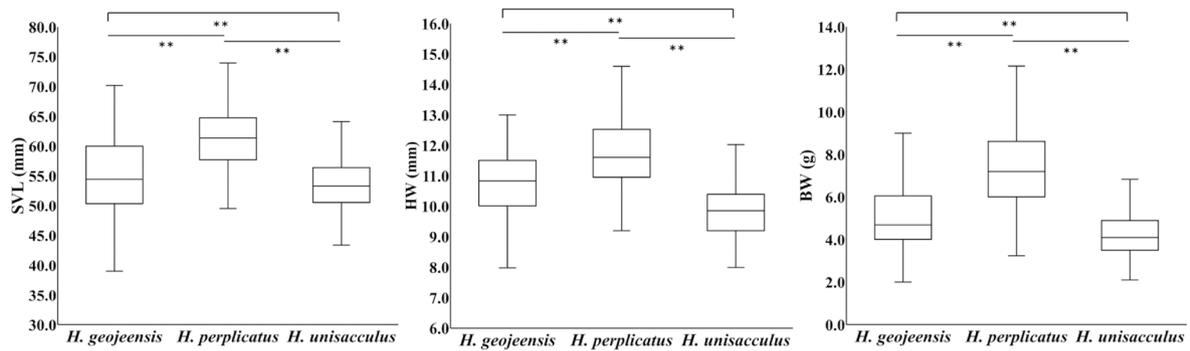
현장 조사에 앞서 이화여자대학교 부설 생명윤리위원회로부터 연구승인을 받았다(승인번호: EWha IACUC 23-009-t). 또한, 지자체로부터 연구 대상이 되는 각 도롱뇽의 포획 허가를 획득하였다(거제도롱뇽: 거제 2023-01; 꼬마도롱뇽: 고흥 2023-1, 숨은의령도롱뇽: 의령 2023-1).

3. 결 과

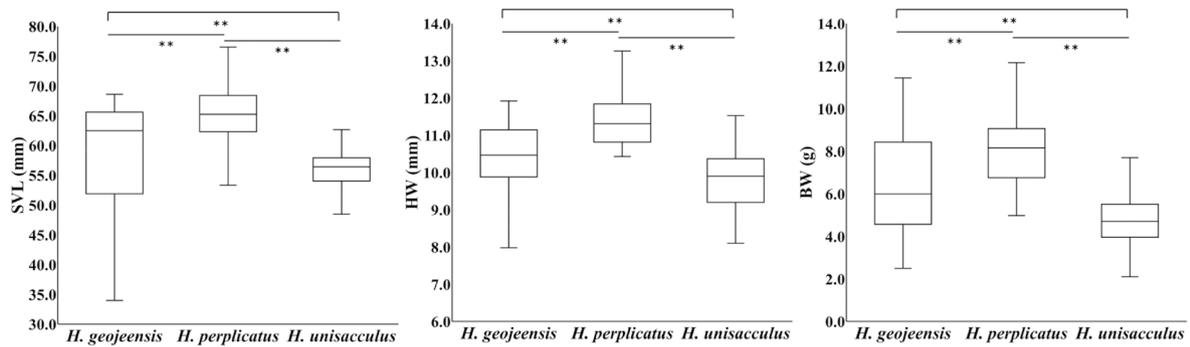
3.1. 종 간/ 종 내 성별에 따른 크기 차이

한국산 *Hynobius* 도롱뇽 3종 간의 SVL, HW, BW의 크기 차이는 유의미했으며(one-way ANOVA, $p < 0.001$, in all cases), 사후 분석에서도 모든 크기 형질은 종 간 차이가

Comparison between total population



Comparison between Females



Comparison between Males

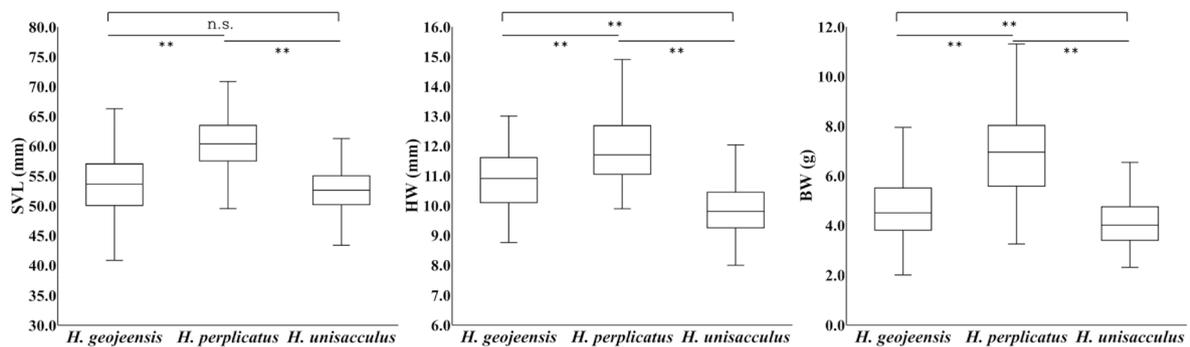


Fig. 1. Body size diversity of three Korean *Hynobius* species (*H. geojeensis*, *H. perplicatus* and *H. unisacculus*). The difference among species was compared by one-way ANOVA. Tukey's test was used to compare differences between species. Significance is indicated as * $p < 0.05$ and ** $p < 0.001$. SVL: snout-vent length, HW: head width, BW: body weight.

뚜렷했다(Fig. 1). 성별을 구분해 분석한 경우, 종 간 암컷 도롱뇽의 크기는 유의미했고, 사후 분석에서도 종 간 뚜렷한 차이가 확인되었다($p < 0.001$, in all cases). 수컷의 크기는 종 간 차이가 있었으나($p < 0.001$, in all cases), 사후 분석 결과, 수컷 거제도도롱뇽과 수컷 꼬마도롱뇽 간의 SVL에서는 뚜렷한 차이가 없었다($p = 0.344$).

종 내 성별에 따른 크기는 SVL 및 BW에서는 암컷, HW는 수컷이 큰 것으로 나타났다($p < 0.05$, in all cases)

(Supplementary Table A1). 이러한 차이는 거제도도롱뇽과 숨은의령도롱뇽의 경우, 뚜렷했으며, 꼬마도롱뇽에서도 HW를 제외하고 유의미한 차이가 확인되었다(Fig. 1) ($p < 0.05$ in all cases).

3.2. 채집 시기별 크기 비교

한국산 도롱뇽 3종 각각의 채집 시기별 크기는 모든 형질에서 뚜렷한 차이가 있었다($p < 0.05$ in all case) (Fig. 2).

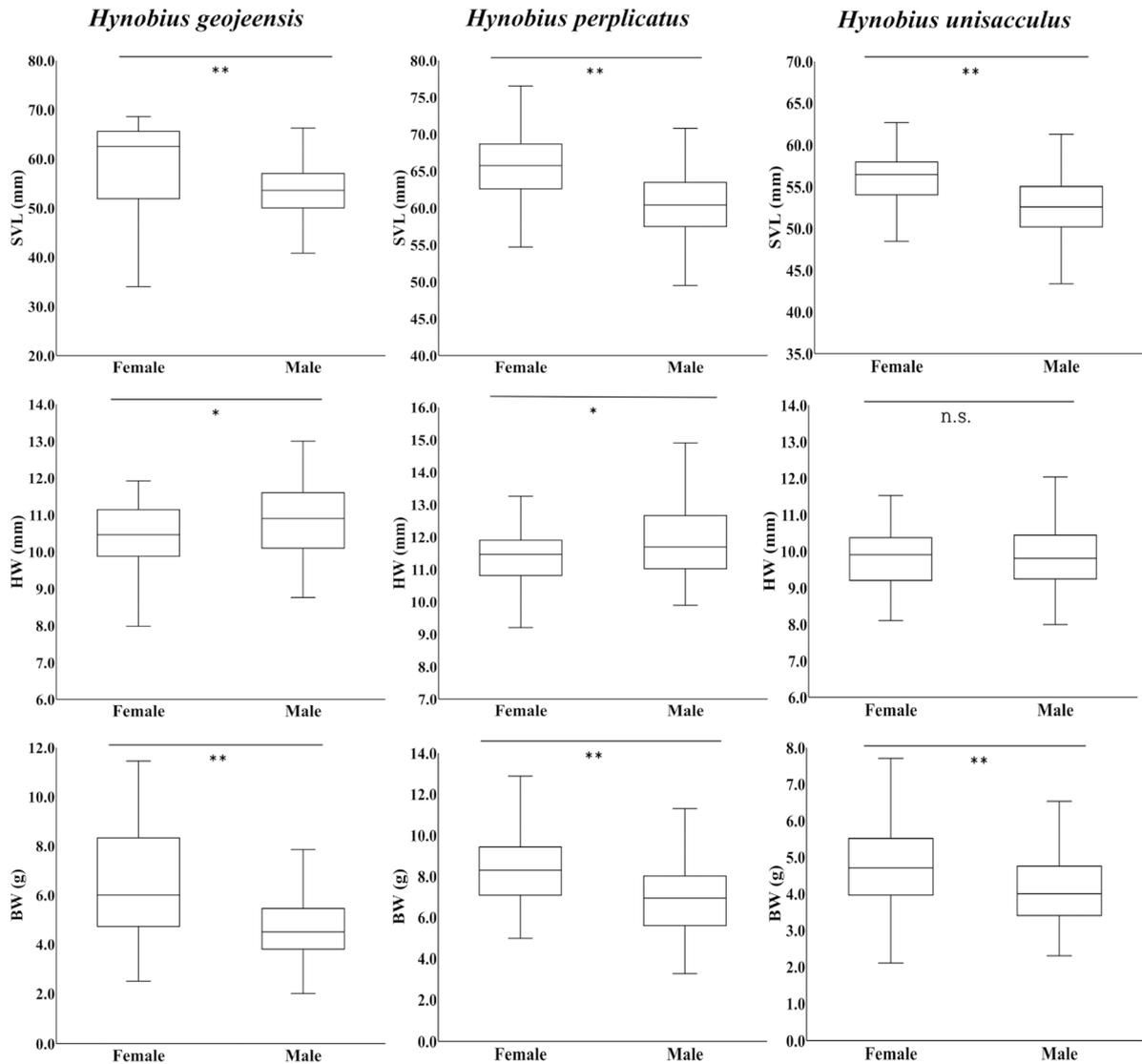


Fig. 2. Body size diversity of three Korean *Hynobius* species according to sex. The size difference between sexes was compared by the independent sample *t*-test. Significance is indicated as * $p < 0.05$ and ** $p < 0.001$. SVL: snout-vent length, HW: head width, BW: body weight.

또한, 채집 시기별 크기는 암컷 그리고 수컷 각각에서도 유의한 차이가 확인되었다(Supplementary Table A2).

3.3. 서식지 유형에 따른 크기 차이

한국산 *Hynobius* 도롱뇽의 크기는 유수 환경에 서식하는 집단의 크기가 정수 환경에 집단보다 큰 경향이 있었다. 특히, 거제도롱뇽의 SVL 그리고 꼬마도롱뇽의 HW를 제외한 모든 크기 형질에서 서식지 유형에 따라 뚜렷한 차이가 있었다(Fig. 3). 각각 서식지 유형에 따른 뚜렷한 차이는 암

컷 그리고 수컷 각 집단에서도 확인되었다(Supplementary Table A3).

4. 고 찰

생물의 크기를 결정하는 성적크기이형성은 성 선택(sexual selection)의 결과로 많은 생물에서 볼 수 있는 생물학적인 현상이다(Lovich and Gibbons 1992; Monnet and Cherry 2002). 양서류의 90%에서 암컷의 크기가 수컷

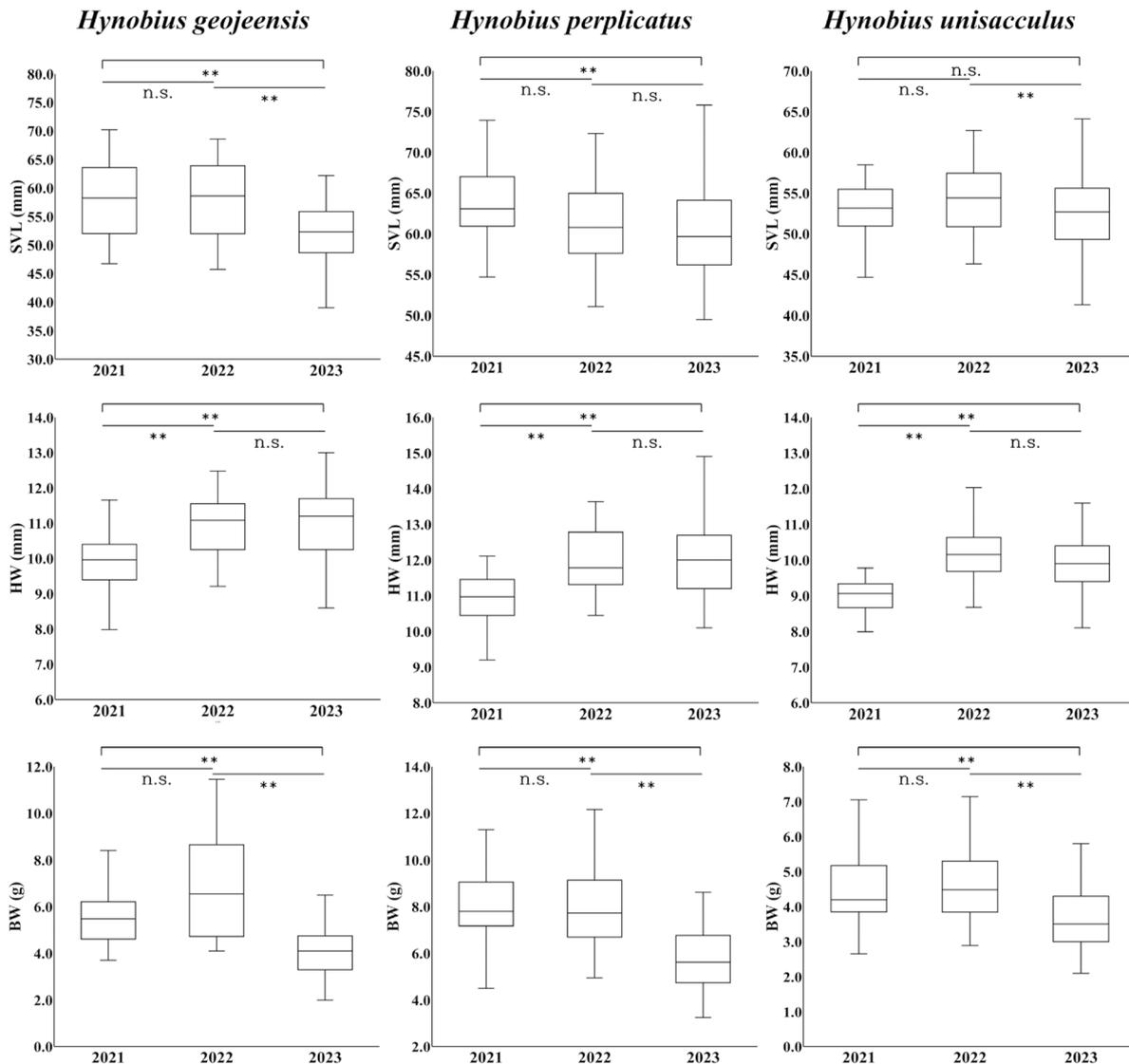


Fig. 3. Body size diversity of three Korean *Hynobius* species according to the collection period (2021–2023). The difference among species was compared by one-way ANOVA. Tukey's test was used to compare differences between species. Significance is indicated as * $p < 0.05$ and ** $p < 0.001$. SVL: snout-vent length, HW: head width, BW: body weight.

에 비해 더 크며, 이는 주로 번식 능력과 관련된다(Shine 1979; Lee *et al.* 2010). 도롱뇽을 포함한 양서류들은 번식기가 되면 도롱뇽 수컷이 암컷보다 먼저 번식지에 도착하지만, 암컷은 산란 직후 서식지로 돌아간다(Semlitsch *et al.* 2014). 만약 번식기 초기 그리고 특정 시간 동안만 연구가 집중될 경우, 도롱뇽 수컷의 비율이 훨씬 높을 수 있으며, 비교적 집단의 크기를 작게 만드는 요인이 될 수 있다. 따라서, 성적크기이형성이 뚜렷하고 시기에 따라 출현하는 개체에서의 차이가 있는 경우, 활동기 전반에 걸쳐 충분한

샘플을 확보해야 발생할 수 있는 오류를 최소화할 수 있을 것이다.

생물의 크기는 서식지 환경에 따라서도 크게 달라진다. 미국 North Carolina에 서식하는 물개도롱뇽(*Desmognathus monticola*)의 크기는 울프크릭(Wolf creekd)과 코위타(Coweta) 지역에서 큰 차이를 보였으며, 이는 서식지 기온이 개체군의 나이 및 생존율에 영향을 미친 결과이다(Bruce and Hairston 1990). 일본 도쿄에 서식하는 고유종인 도쿄도롱뇽(*Hynobius tokyoensis*)은 기후변화에 따른

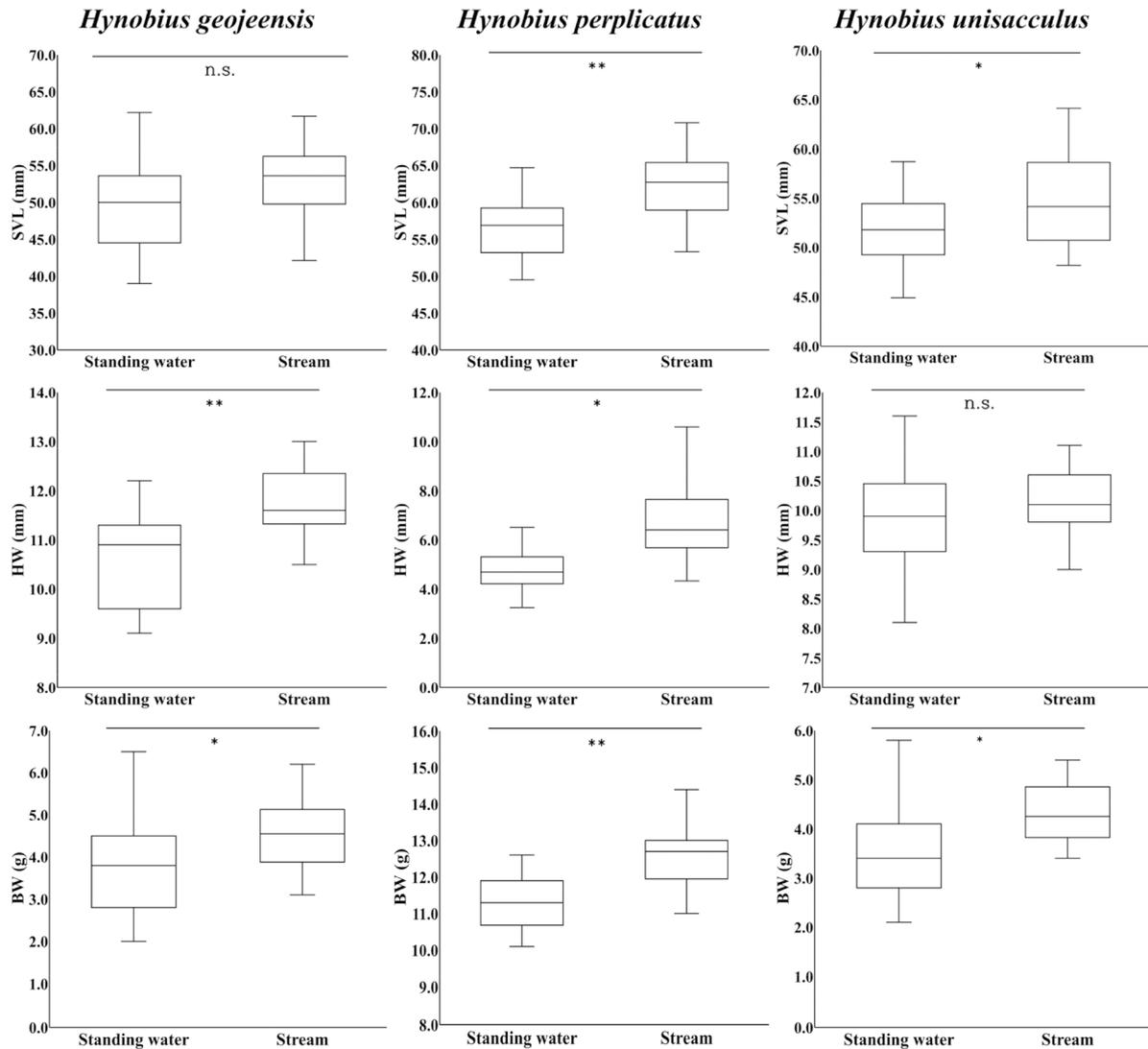


Fig. 4. Body size diversity of three Korean *Hynobius* species according to habitat type (standing water or stream). The size difference between habitat types was compared by the independent sample *t*-test. Significance is indicated as * $p < 0.05$ and ** $p < 0.001$. SVL: snout-vent length, HW: head width, BW: body weight.

연간 평균 온도 증가로 인해 성장률이 증가하여, 지난 40년 동안 신체 크기가 지역에 따라 다양하게 변화한 것으로 나타났다(Okamiya *et al.* 2021). 반대로, Peterman *et al.* (2016)은 북미에 서식하는 다양한 미주도롱뇽들의 크기가 커지는 현상이 고위도 지역으로 갈수록 뚜렷해지는 것을 확인했다. 이러한 현상은 고위도 지역의 시원하고 습한 조건이 도롱뇽들의 먹이 활동 증가와 신진대사에 따른 에너지량 감소에 영향을 주어 큰 크기로 성장하는 데 기여한 것으로 분석되었다. 산림 내 유수 지역에서 더 큰 크기의 도롱뇽들이 발견된 것은 비교적 낮은 수온과 높은 습도가 더

큰 크기로 성장하는 데 영향을 미쳤을 것으로 판단된다. 물론, 추후 성장률과 연령에 따른 크기 연구를 통해 큰 크기에 영향을 미친 요소에 대한 규명이 필요할 것이다.

특정 시기, 특정 위치에서만 한국산 도롱뇽을 수집할 경우, 종을 구분하는 자료로 활용하는 데 제한이 될 것이다. 한국산 *Hynobius* 도롱뇽 기재 논문에서는 크기가 주요한 근거 중 하나였지만, 분석 및 결과에 영향을 미칠 수 있는 여러 변수들이 고려되지는 못했다(Borzée and Min 2021). 번식기를 제외하면 야생에서 도롱뇽을 발견하기 어려우며, 만약 개체가 발견되더라도 성체, 아성체 혹은 유체로 다양

한 성장 상태일 수 있다. 특히, 번식기가 지나면 성적이형성이 사라지기 때문에 현장에서의 성별 구분이 불가능하다(Hasumi and Iwasawa 1990). 즉, 개체 크기를 이용해 현장에서 종을 동정하는 것은 발견 당시 상황에 따라 매우 제한적일 수 있다. 이러한 문제는 현장에서 활동하는 연구자 및 시민과학자들에게 큰 혼란을 야기하고 있다. 국내 양서류 전문가들도 한국산 *Hynobius* 도롱뇽을 구분하지 못했으며, 대부분이 발견된 위치를 종 동정의 기준으로 활용하고 있는 실정이다(Koo *et al.* 2023). 현재까지 유전적 차이를 통한 구분 방법이 가장 정확한 방법으로 알려져 있지만, 해당 분야 전문가, 특수한 장비 그리고 분석을 위한 예산이 필요하기 때문에 현장에서의 활용에는 큰 제한점이 있다. 결국, 현재 종 동정의 문제가 해결되지 않는다면 추후 한국산 *Hynobius* 도롱뇽 연구에 대한 접근성을 매우 떨어뜨릴 가능성이 있다.

이번 연구에서는 한국산 *Hynobius* 도롱뇽 3종이 성별, 시기, 위치에 따라 크기의 차이가 있음을 확인하였다. 즉, 도롱뇽의 크기는 언제, 어디서 수집했느냐에 따라 크게 달라질 수 있기 때문에 종을 구분에 사용하는 것에는 적합하지 않다고 판단된다. 따라서, 새로운 한국산 *Hynobius* 도롱뇽 3종을 발표 때 활용되었던 크기라는 형질이 종적 지위를 부여하는 근거로서 타당했는지 재고할 필요가 있다고 판단된다. 더불어 현재 7종으로 분류된 *Hynobius* 도롱뇽의 연구를 위해서는 유전적인 차이 외에도 현장에서 직접적으로 활용할 수 있는 분류키의 발굴이 필요할 것이다.

적 요

양서류는 세계적으로 가장 빠르게 감소하고 있는 생물 그룹으로 전체 약 41%가 멸종위기에 처해 있다. 이러한 세계적인 추세와는 달리 한국의 양서류는 지난 20년간 약 53.3%가 증가했으며, *Hynobius*속 내 도롱뇽의 경우, 2종에서 7종으로 3배 이상 증가했다. 하지만, 현재까지 *Hynobius*속 내 종들의 형태적 그리고 생태적 특징은 종 간에 뚜렷한 차이가 확인되고 있지 않아 전문가도 동정하기 어려워 큰 혼란이 발생하고 있다. 본 연구에서는 최근 신종으로 기재된 거제도도롱뇽(*Hynobius geojeensis*), 숨은의령도롱뇽(*H. perplicatus*), 꼬마도롱뇽(*H. unisacculus*) 3종을 대상으로 종기재 당시 주요하게 고려되었던 크기 형질이 종의 지위

를 구분하는 데 있어서 타당한 기준이었는지를 규명하고자 하였다. 연구 결과, 성별, 시기, 서식지 환경에 따라 크기 형질에서 유의미한 차이가 있었으며, 종 간 그리고 종 내 모두에서 확인되었다. 이런 크기 형질에서의 차이는 신종 도롱뇽을 구분하는데, 오류를 발생시킬 가능성이 있기 때문에 종을 구분하는 기준으로는 적합하지 않다고 판단된다. 따라서 크기를 이용한 종 동정은 현장에서 큰 혼란을 야기할 뿐만 아니라 추후 *Hynobius* 도롱뇽 연구의 접근성 자체를 제한하는 요소가 될 가능성이 크다.

CRedit authorship contribution statement

KS Koo: Conception, Investigation, Analyze, Writing - Original draft preparation, Writing - Reviewing and editing, Supervision. **YJ Jeong:** Investigation, Writing - Reviewing and editing. **Y Jang:** Resource, Writing - Reviewing and editing, Supervision.

Declaration of Competing Interest

The authors declare no conflicts of interest.

사 사

현장 조사와 논문 작성에 도움을 주신 이화여자대학교 동물행동연구실 연구원들께 감사의 말씀 드리겠습니다.

REFERENCES

- Altmann J, D Schoeller, SA Altmann, P Muruthi and RM Sapolsky. 1993. Body size and fatness of free-living baboons reflect food availability and activity levels. *Am. J. Primatol.* 30:149-161. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350300207>
- Borzée A and MS Min. 2021. Disentangling the impacts of speciation, sympatry and the island effect on the morphology of seven *Hynobius* sp. salamanders. *Animals* 11:187. <https://doi.org/10.3390/ani11010187>
- Borzée A, KR Messenger, S Chae, D Andersen, J Groffen, YI Kim and MS Min. 2020. Yellow sea mediated segregation between North East Asian *Dryophytes* species. *PLoS One*

- 15:e0234299. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234299>
- Borzée A, Y Shin, NA PoyarkovA, JY Jeon, HJ Baek, CH Lee, J An, YJ Hong and MS Min. 2022. Dwindling in the mountains: Description of a critically endangered and microendemic *Onychodactylus* species (Amphibia, Hynobiidae) from the Korean Peninsula. *Zool. Res.* 43:750–755. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2022.048>
- Brooks JL and SI Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton: The effect of a marine planktivore on lake plankton illustrates theory of size, competition, and predation. *Science* 150:28–35. <https://doi.org/10.1126/science.150.3692.2>
- Bruce RC and NG Hairston Sr. 1990. Life-history correlates of body-size differences between two populations of the salamander, *Desmognathus monticola*. *J. Herpetol.* 24:126–134. <https://doi.org/10.2307/1564219>
- Chen H, R Bu, M Ning, B Yang, Z Wu and H Huang. 2022. Sexual dimorphism in the Chinese endemic species *Hynobius maoershanensis* (Urodela: Hynobiidae). *Animals* 12:1712. <https://doi.org/10.3390/ani12131712>
- Gause GF. 1932. Experimental studies on the struggle for existence: 1. Mixed population of two species of yeast. *J. Exp. Biol.* 9:389–402. <https://doi.org/10.1242/jeb.9.4.389>
- Gause GF. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79:16–17. <https://doi.org/10.1126/science.79.2036.16.b>
- Grant PR and BR Grant. 2007. How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. <https://doi.org/10.1515/9781400837946>
- Hasumi M and F Kanda. 2007. Phenological activity estimated by movement patterns of the Siberian salamander near a fen. *Herpetologica* 63:163–175. [https://doi.org/10.1655/0018-0831\(2007\)63\[163:PAEBMP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1655/0018-0831(2007)63[163:PAEBMP]2.0.CO;2)
- Hasumi M and H Iwasawa. 1990. Seasonal changes in body shape and mass in the salamander, *Hynobius nigrescens*. *J. Herpetol.* 24:113–118. <https://doi.org/10.2307/1564217>
- Kim JB, MS Min and M Matsui. 2003. A new species of lentic breeding Korean salamander of the genus *Hynobius* (Amphibia, Urodela). *Zool. Sci.* 20:1163–1169. <https://doi.org/10.2108/zsj.20.1163>
- Koo KS, ES Kim, H Kim, JY Im and Y Kim. 2023. Problem in morphological identification of the five newly described Korean *Hynobius* salamander species in South Korea. *Korean J. Herpetol.* 13:9–17.
- Koo KS, HJ Kim, ES Kim, TE UM, NR Park and Y Jang. 2022. Hybridization and species identification study on 4 Korean salamander species. p. 23. In: Proceedings of 15th Korean Society of Herpetologists. Seocheon, Korea.
- Koo KS, HJ Kim, MK Kwak, JM Oh and Y Jang. 2021. A study on size diversity and breeding of Korean salamanders of the genus *Hynobius*. p. 15. In: Proceedings of 14th Korean Society of Herpetologists. Gwangju, Korea (Online conference).
- Lee JH, MS Min, TH Kim, HJ Baek, H Lee and D Park. 2010. Age structure and growth rates of two Korean salamander species (*Hynobius yangi* and *Hynobius quepaertensis*) from field populations. *Anim. Cells Syst.* 14:315–322. <https://doi.org/10.1080/19768354.2010.525810>
- Lovich JE and JW Gibbons. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Dev. Aging* 56:269–269.
- Mammola S, F Milano, M Vignal, J Andrieu and M Isaia. 2019. Associations between habitat quality, body size and reproductive fitness in the alpine endemic spider *Vesubia jugorum*. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28:1325–1335. <https://doi.org/10.1111/geb.12935>
- Martin JM, JI Mead and PS Barboza. 2018. Bison body size and climate change. *Ecol. Evol.* 8:4564–4574. <https://doi.org/10.1002/ece3.4019>
- Min MS, H Baek, JY Song, M Chang and N Poyarkov Jr. 2016. A new species of salamander of the genus *Hynobius* (Amphibia, Caudata, Hynobiidae) from South Korea. *Zootaxa* 4169:475–503. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4169.3.4>
- Min MS, SY Yang, RM Bonett, DR Vieites, RA Brandon and DB Wake. 2005. Discovery of the first Asian plethodontid salamander. *Nature* 435:87–90. <https://doi.org/10.1038/nature03474>
- Monnet JM and MI Cherry. 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 269:2301–2307. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2170>
- Mori T. 1928. On a new *Hynobius* from Quelpart Is. *J. Chosen Nat. Hist. Soc.* 5:53.
- Morrison C and JM Hero. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. *J. Anim. Ecol.* 72:270–279. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00696.x>
- Morton ML and JS Gallup. 1975. Reproductive cycle of the Belding ground squirrel (*Spermophilus beldingi beldingi*): seasonal and age differences. *Great Basin Nat.* 35:427–433.
- Okamiya H, N Hayase and T Kusano. 2021. Increasing body size and fecundity in a salamander over four decades, possibly due to global warming. *Biol. J. Linnean Soc.* 132:634–642. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa201>
- Peterman WE, JA Crawford and DJ Hocking. 2016. Effects of elevation on plethodontid salamander body size. *Copeia* 104:202–208. <https://doi.org/10.1643/OT-14-188>
- Romano A, G Bruni and C Paoletti. 2009. Sexual dimorphism in the Italian endemic species *Salamandrina perspicillata* (Savi, 1821) and testing of a field method for sexing salamanders.

- Amphib. Reptil. 30:425–434. <https://doi.org/10.1163/156853809788795128>
- Rucker LE, DJ Brown, CD Jacobsen, KR Messenger, ER Wild and TK Pauley. 2021. A guide to sexing salamanders in Central Appalachia, United States. *J. Fish Wildl. Manag.* 12:585–603. <https://doi.org/10.3996/JFWM-20-042>
- Sand H, G Cederlund and K Danell. 1995. Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). *Oecologia* 102:433–442. <https://doi.org/10.1007/BF00341355>
- Schluter D and PR Grant. 1984. Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *Am. Nat.* 123:175–196. <https://doi.org/10.1086/284196>
- Semlitsch RD, TL Anderson, MS Osbourn and BH Ousterhout. 2014. Structure and dynamics of ringed salamander (*Ambystoma annulatum*) populations in Missouri. *Herpetologica* 70:14–22. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00074>
- Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979:297–306. <https://doi.org/10.2307/1443418>
- Smith JM and RL Brown. 1986. Competition and body size. *Theor. Popul. Biol.* 30:166–179. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(86\)90031-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(86)90031-6)
- Whitton FJ, A Purvis, CDL Orme and MÁ Olalla-Tárraga. 2012. Understanding global patterns in amphibian geographic range size: Does Rapoport rule? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21:179–190. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00660.x>
- Winne CT, MF Dorcas and SM Poppy. 2005. Population structure, body size, and seasonal activity of Black Swamp Snakes (*Seminatrix pygaea*). *Southeast. Nat.* 4:1–14. [https://doi.org/10.1656/1528-7092\(2005\)004\[0001:PSBSAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1528-7092(2005)004[0001:PSBSAS]2.0.CO;2)

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Supplementary Table A1. Body size of three *Hynobius* salamanders according to sex.

Species	Sex	<i>n</i>	SVL (mm)	HW (mm)	BW (g)
<i>Hynobius geojeensis</i>	Total	124	54.9±0.6	10.7±0.1	5.1±0.2
	Female	30	59.4±1.5	10.4±0.2	6.4±0.5
	Male	94	53.5±0.6	10.9±0.1	4.8±0.2
			<i>t</i> = 3.626**	<i>t</i> = -2.166*	<i>t</i> = 3.526**
<i>Hynobius perplicatus</i>	Total	118	61.5±0.5	11.7±0.1	7.3±0.2
	Female	30	64.9±1.0	11.4±0.2	8.2±0.3
	Male	88	60.3±0.5	11.8±0.1	6.9±0.2
			<i>t</i> = 4.473**	<i>t</i> = -2.013*	<i>t</i> = 3.055**
<i>Hynobius unisacculus</i>	Total	200	53.4±0.3	9.9±0.1	4.3±0.1
	Female	53	55.6±0.6	9.9±0.1	4.8±0.2
	Male	147	52.6±0.3	9.9±0.1	4.1±0.1
			<i>t</i> = 4.691**	<i>t</i> = 0.037	<i>t</i> = 4.231**

Differences in body size between sexes were compared using the independent sample *t*-test. All measurements are shown as the mean ± standard error. Results with statistical significance are in bold; **p* < 0.05, ***p* < 0.001. SVL: snout-vent length, HW: head width, BW: body weight.

Supplementary Table A2. Body size of three *Hynobius* salamanders according to the collection period.

Species	Period	<i>n</i>	SVL (mm)	HW (mm)	BW (g)
<i>Hynobius geojeensis</i>	Total				
	2021	30	58.0±1.2	9.9±0.1	5.6±0.2
	2022	33	57.3±1.3	11.0±0.1	6.8±0.4
	2023	61	52.1±0.7	11.0±0.1	4.2±0.1
			<i>F</i> = 11.884**	<i>F</i> = 16.096**	<i>F</i> = 36.920**
	Female				
	2021	12	60.8±1.6	9.9±0.2	5.5±0.3
	2022	11	62.4±3.0	11.1±0.2	9.0±0.4
	2023	7	52.5±1.5	10.0±0.4	4.0±0.7
			<i>F</i> = 3.838*	<i>F</i> = 7.408**	<i>F</i> = 32.248**
	Male				
	2021	18	56.2±1.5	9.9±0.2	5.7±0.3
2022	22	54.8±1.0	10.9±0.2	5.7±0.4	
2023	54	52.5±0.6	11.2±0.1	4.1±0.1	
		<i>F</i> = 4.621*	<i>F</i> = 12.522**	<i>F</i> = 18.746**	
<i>Hynobius perplicatus</i>	Total				
	2021	37	63.6±0.8	11.0±0.1	8.1±0.3
	2022	38	60.9±0.8	12.0±0.1	8.1±0.3
	2023	43	60.1±0.9	12.1±0.2	5.9±5.4
			<i>F</i> = 5.057**	<i>F</i> = 17.306**	<i>F</i> = 24.753**
	Female				
	2021	12	67.0±1.6	10.9±0.2	8.2±0.4
	2022	14	64.6±1.1	11.0±0.2	8.7±0.5
	2023	4	59.7±2.2	12.2±0.6	6.2±4.1
			<i>F</i> = 3.522*	<i>F</i> = 4.217*	<i>F</i> = 3.314
	Male				
	2021	25	62.0±0.7	11.0±0.1	8.1±0.3
2022	24	58.7±0.8	12.3±0.2	7.6±0.3	
2023	39	60.3±0.5	12.1±0.1	5.9±0.2	
		<i>F</i> = 3.036	<i>F</i> = 14.063**	<i>F</i> = 18.290**	
<i>Hynobius unisacculus</i>	Total				
	2021	37	53.2±0.6	9.0±0.1	4.5±0.2
	2022	88	54.2±0.4	10.2±0.1	4.7±0.1
	2023	75	52.6±0.5	9.5±0.1	3.7±0.1
			<i>F</i> = 3.202*	<i>F</i> = 32.560**	<i>F</i> = 23.086**
	Female				
	2021	7	55.7±1.2	9.2±0.1	5.6±0.3
	2022	29	56.2±0.6	10.0±0.1	4.9±0.2
	2023	17	54.4±0.6	10.0±0.2	4.1±0.3
			<i>F</i> = 1.171	<i>F</i> = 2.524	<i>F</i> = 5.470*
	Male				
	2021	30	52.6±0.7	8.95±0.1	4.2±0.1
2022	59	53.2±0.5	10.3±0.1	4.5±0.1	
2023	58	52.6±0.5	9.9±0.1	3.5±0.1	
		<i>F</i> = 1.221	<i>F</i> = 33.861**	<i>F</i> = 20.752**	

Differences in body size among periods were compared using one-way ANOVA. Results with statistical significance are in bold; **p*<0.05, ***p*<0.001. SVL: snout-vent length, HW: head width, BW: body weight.

Supplementary Table A3. Body size of three *Hynobius* salamanders according to habitat type.

Species	Site	<i>n</i>	SVL (mm)	HW (mm)	BW (g)
<i>Hynobius geojeensis</i>	Total				
	Standing water	27	50.2±1.2	10.1±0.2	3.8±0.3
	Stream	24	53.3±1.0	11.7±0.1	4.6±0.2
			<i>t</i> = -1.946	<i>t</i> = -4.587**	<i>t</i> = -2.460*
	Female				
	Standing water	6	53.4±3.0	10.3±0.4	4.3±0.8
	Stream	0	-	-	-
	Male				
	Standing water	21	49.3±1.2	10.7±0.2	3.6±0.2
	Stream	24	53.3±1.0	11.7±0.1	4.6±0.2
		<i>t</i> = -2.510*	<i>t</i> = -3.802*	<i>t</i> = -2.995*	
<i>Hynobius perplicatus</i>	Total				
	Standing water	18	56.0±1.0	11.2±0.2	4.8±0.2
	Stream	25	62.6±1.0	12.7±0.2	6.7±0.3
			<i>t</i> = -4.054**	<i>t</i> = -5.108**	<i>t</i> = -5.743**
	Female				
	Standing water	0	-	-	-
	Stream	4	59.7±2.2	12.2±0.6	6.2±0.7
			-	-	-
Male					
Standing water	18	56.6±1.0	11.2±0.2	4.8±0.2	
Stream	21	63.2±1.1	12.8±0.2	6.8±0.3	
		<i>t</i> = -4.289**	<i>t</i> = -5.418**	<i>t</i> = -5.599**	
<i>Hynobius unisacculus</i>	Total				
	Standing water	41	51.6±0.6	9.9±0.1	3.5±0.1
	Stream	10	54.7±1.6	10.2±0.1	4.3±0.2
			<i>t</i> = -2.167*	<i>t</i> = -0.858	<i>t</i> = -3.103*
	Female				
	Standing water	6	53.2±3.0	10.0±0.6	4.0±0.6
	Stream	1	50.5	10.0	4.8
			-	-	-
Male					
Standing water	35	51.3±0.5	9.9±0.1	3.4±0.1	
Stream	9	55.2±1.7	10.2±0.2	4.3±0.2	
		<i>t</i> = -3.006*	<i>t</i> = -1.079	<i>t</i> = -3.704*	

Differences in body size between sexes were compared using the independent sample *t*-test. All measurements are shown as the mean±standard error. Results with statistical significance are in bold; **p*<0.05, ***p*<0.001. SVL: snout-vent length, HW: head width, BW: body weight.