

Research Paper

해상풍력발전에 의한 이동 장애가 해양성 조류의 번식 비용에 미치는 영향: 에너지 수지 모델을 통한 이론적 접근

이후승

한국환경연구원 자연환경연구실

Energetic Costs of Offshore Wind Farm-Induced Movement Impediment for Breeding Marine Birds: A Theoretical Energy Budget Modelling Approach

Who-Seung Lee

Natural Environment Division, Korea Environment Institute

요약: 번식기 해양성 조류는 번식지와 취식지 사이를 반복적으로 왕복하는 중심지 귀환형 취식(central-place foraging)을 수행하며, 이 과정에서 번식성공은 취식지의 먹이자원량뿐 아니라 번식지와 취식지를 연결하는 이동축의 기능적 유지 여부에 크게 의존한다. 그러나 연안-해양 공간에서 해상풍력발전단지, 항만시설, 교량, 방파제 등 인공적 구조물이 급증하면서, 번식지와 취식지 사이의 이동경로가 저해되는 상황이 증가하고 있다. 본 연구는 Ydenberg and Hurd (1998)의 시간-에너지 제약 모형을 번식기 해양성 조류의 번식지-취식지 이동체계에 확장하여, 인공적 이동장애(movement impediment)의 정도가 조류 개체의 시간예산(time-budgets)과 취식성과에 미치는 영향을 이론과 시뮬레이션을 통해 추정·분석하였다. 본 모형은 특정 종을 대상으로 한 실증 분석이 아니라, 일반화된 가상의 중·소형 해양성 조류(generalized hypothetical mid-sized seabirds)를 가정한 이론 시뮬레이션이다. 이동장애가 없는 기준 조건(즉, 개발 전)과 낮음($\delta=0.1$), 중간($\delta=0.5$), 높음($\delta=1.0$) 이동장애의 세 가지 시나리오를 설정하고, 각 조건에서 왕복 이동시간, 실제 취식가능시간, 최적 순에너지 이득, 일일 누적 에너지 수지를 추정하였다. 추정 결과, 이동장애가 증가할수록 왕복 이동시간이 증가하고 실제 취식가능시간이 감소하여, 1회 취식비용당 최적 순에너지 이득은 기준 대비 최대 11.72% 감소하는 것으로 나타났으며, 일일 누적 수준에서는 유조에게 공급 가능한 잉여에너지가 약 98.96 kJ/day까지 줄어드는 것으로 추정되었다. 이러한 추정 결과는 1,296개 파라미터 조합의 민감도 분석과 5,000회 Monte Carlo 시뮬레이션, 그리고 행동 가소성(behavioral plasticity)을 도입한 확장 모형에서도 일관되게 유지되었다. 또한 이동장애의 영향은 번식지-취식지 거리가 멀수록 더욱 크게 증폭될 수 있음을 확인하였다. 본 연구는 인공적 구조물이 취식지 자체를 변화시키지 않더라도 기능적 이동축의 효율성을 저하시키는 것만으로 번식지 에너지수지에 실질적인 비용을 유발할 수 있음을 보여 주며, 해상풍력발전 등 해양개발사업의 영향평가에서 번식지 주변 및 번식지-취식지 연결축을 핵심 회피 공간으로 고려할 필요가 있음을 시사한다.

주요어: 번식기 해양성 조류, 중심지 귀환형 취식, 이동장애, 시간예산, 에너지수지, 해상풍력발전

Abstract: Breeding marine birds engage in central-place foraging, making repeated round trips between their breeding colonies and foraging grounds. Their reproductive performance depends not only on prey availability at foraging sites, but also critically on the maintenance of functional connectivity along the commuting corridor linking breeding and foraging areas. As offshore and coastal anthropogenic structures—including wind farms, port facilities, bridges, and breakwaters—proliferate, the risk of movement impediment along these corridors increases. This study extends the time-energy constraint foraging model of Ydenberg and Hurd (1998) to the colony–foraging-ground commuting system of breeding marine birds, and theoretically evaluates how increasing anthropogenic movement impediment affects individual time budgets and foraging performance. We defined a baseline scenario (no impediment) and three impediment levels (low: $\delta=0.1$; moderate: $\delta=0.5$; high: $\delta=1.0$), and calculated round-trip commuting time, net foraging time, optimal net energetic gain per trip, and daily cumulative energy balance under each condition. Results showed that increasing impediment consistently reduced optimal net energetic gain per trip by up to 11.72% under baseline parameters, and reduced potential daily surplus energy available for chick provisioning by up to 98.96 kJ/day. These results were robust across a sensitivity analysis of 1,296 parameter combinations, 5,000 Monte Carlo simulations, and an extended model incorporating behavioral plasticity. The magnitude of energetic loss was amplified for individuals with greater baseline commuting distances. Our findings suggest that anthropogenic structures may impose substantial ecological costs by degrading the functional connectivity of commuting corridors even without altering the foraging site itself. We therefore recommend that impact assessments for offshore renewable energy developments treat breeding colony vicinities and colony-to-foraging-ground corridors as priority avoidance zones.

Keywords: *breeding marine birds, central-place foraging, movement impediment, time budget, energy balance, offshore wind farm*

I. 서론

번식기 해양성 조류(marine birds)는 번식지와 취식지 사이를 반복적으로 왕복하는 중심지 귀환형 취식(central-place foraging, CPF; Orians & Pearson, 1979)을 수행한다. 이 과정에서 개체의 번식성과는 취식지의 먹이자원량만으로 결정되지 않으며, 번식지와 취식지 사이의 거리, 이동에 소요되는 시간과 에너지 비용, 그리고 실제 취식에 사용할 수 있는 시간에 의해 크게 영향을 받는다(Orians & Pearson, 1979; Stephens & Krebs, 1986; Stephens et al., 2007). 번식지 주변에서의 강한 종내 경쟁과 그에 따른 먹이자원 고갈은 Ashmole (1963)에 의해 제안되었으며, 이후 다수의 경험적 연구를 통해 번식지 크기가 클수록 평균 취식거리가 증가하는 양상(Patterson et al., 2022)과, 번식지 주변 해역에서 실제 먹이밀도가 저하되는 “prey depletion halo” 현상(Trevalil et al., 2021)이 확인되어 왔다. 또한 잠수성 조류의 취식

결정이 취식지역의 시간 지속성에 의해 영향을 받는다는 점도 보고되었다(Davoren et al., 2003). 따라서 번식기 해양성 조류의 공간생태를 이해하기 위해서는 취식지의 질뿐 아니라, 번식지와 취식지를 연결하는 기능적 이동축(functional commuting corridor)의 유지 여부를 함께 고려하는 것이 필수적이다.

최근 연안과 해양에서는 해상풍력발전단지, 항만 시설, 교량, 방파제, 해상교통 인프라, 매립 관련 구조물 등 다양한 인공적 구조물이 급격히 증가하고 있다(Drewitt & Langston, 2006; Dierschke et al., 2016; Croll et al., 2022). 이러한 구조물은 직접적인 서식지 상실을 초래할 뿐 아니라, 개체가 기존의 직선적 이동경로를 유지하지 못하게 하거나 우회비행을 유발함으로써 이동장애(movement impediment)로 작용할 수 있다(Masden et al., 2010). 더욱이 단일 사업의 영향을 넘어 다수의 해상풍력단지가 동시에 누적적으로 작동할 때 그 영향이 비선형적으로 증폭될 가능성도 지적되어

왔다(Goodale & Milman, 2016). 그러나 이러한 간접적 영향은 지금까지 대부분 충돌위험(collision risk; Cook et al., 2018), 서식지 회피(habitat displacement), 또는 행동반응(behavioral response) 중심으로 논의되어 왔으며(Drewitt & Langston, 2006; Dierschke et al., 2016), 번식지-취식지 이동에 필요한 시간과 에너지 수지의 변화라는 측면에서 이론적으로 분석된 연구는 상대적으로 제한적이다.

특히 유럽에서는 북해(North Sea)의 바다오리(*Uria aalge*)를 대상으로 한 GPS 추적 연구에서 해상풍력단지 인근 번식 개체군이 풍력단지를 강하게 회피하여 우회비행 거리가 증가하였으며(Peschko et al., 2020), 이에 따른 추가 에너지 소모가 번식성과에 부정적 영향을 미칠 수 있음이 지적되었다. Schwemmer et al. (2023)은 북해에서 GPS 추적된 마도요(*Numenius arquata*)에서 풍력단지 부근 약 70%의 개체가 수평적 회피반응을 보여 우회비행과 그에 따른 에너지비용 증가가 발생함을 보고하였고, Tjørnløv et al. (2023)은 micro-, meso-, macro-scale의 다층적 회피반응이 종 특이적으로 다르게 나타남을 보였다. Masden et al. (2010)은 번식기 바닷새가 해상풍력단지를 우회할 때 발생하는 추가 비행 에너지 비용을 여러 종에 대해 종 특이적으로 모형화하였으며, 번식지와 풍력단지의 위치 관계에 따라 그 영향의 크기가 크게 달라짐을 보였다. Langton et al. (2014)은 중심지 귀환형 취식(CPF)을 수행하는 해양성 조류의 행동-에너지 모형을 구축하여, 번식지 주변의 환경 변화가 이동 시간예산과 번식성과에 누적적으로 영향을 미칠 수 있음을 시뮬레이션으로 확인하였다. Warwick-Evans et al. (2018)은 개체기반모형(IBM)을 이용하여 풍력단지 회피가 Northern gannet (*Morus bassanus*)의 집단번식 수준에서 실질적 영향으로 이어지기 위해서는 번식지와 취식지 사이의 핵심 이동경로가 영향권 내에 위치해야 함을 지적하였다. 동아시아 해역에서도 황해를 횡단하는 저어새(*Platalea minor*)가 해상풍력단지를 회피하여 이동경로 자체를 변경하거나 일부 개체에서 이동을 중단하는 사례가 GPS 추적으로 확인되었다(Lai et al., 2024). 한국 서·남해는 동아시아-호주 이동경로(East Asian-Australasian Flyway, EAAF)의 핵심 중간기착지(Lee et al., 2023; Moores et al.,

2022)임과 동시에 습새(*Calonectris leucomelas*), 바다제비(*Hydrobates monorhis*), 팽이갈매기(*Larus crassirostris*), 검은머리갈매기(*Saundersilarus saundersi*) 등 다수의 해양성 조류의 번식·월동·중간기착이 집중되는 해역으로, 해상풍력발전사업의 누적적 영향이 향후 보전 정책의 주요 쟁점으로 부각되고 있다.

이러한 사례들은 인공적 이동장해가 단순한 공간적 우회 현상이 아니라, 시간예산 감소와 이동비용 증가라는 두 경로를 통해 번식기 에너지 수지에 실질적인 영향을 미칠 수 있음을 공통적으로 시사한다. 그러나 이러한 영향이 이동장해의 정도에 따라 어떻게 연속적으로 변화하는지, 그리고 번식지-취식지 거리와의 상호작용에 따라 얼마나 증폭될 수 있는지에 대한 일반화된 이론적 분석은 아직 충분하지 않다.

Ydenberg and Hurd (1998)는 시간-에너지 제약 하의 취식모형을 통해, 작업강도(work intensity)를 조절할 수 있는 개체가 최적 취식전략을 선택할 때 시간제약이 클수록 순획득률을 최대화하는 전술이 유리하지만, 시간이 충분한 경우에는 에너지효율을 기준으로 한 전술이 더 적절할 수 있음을 보였다. 또한 자연에서 흔히 관찰되는 차선적 취식(submaximal foraging)이 비최적 행동이 아니라 주어진 시간-에너지 제약 하에서 합리적으로 설명 가능한 전략임을 제시하였다.

본 연구는 이 이론적 틀을 번식기 해양성 조류의 번식지-취식지 이동체계에 확장한다. 인공적 이동장해의 정도를 이동장해 계수(δ)로 수량화하고, 이동장해 수준이 증가함에 따라 왕복 이동시간, 실제 취식가능 시간, 최적 순에너지 이득, 일일 누적 에너지수지 결과가 어떻게 변화하는지를 단계별로 분석하는 것을 목적으로 한다. 이때 이동장해는 특정 구조물의 종류에 한정되지 않으며, 번식지와 취식지 사이의 이동을 방해하여 우회비행 또는 시간 손실을 유발하는 모든 인공적 조건을 포괄하는 개념으로 정의한다. 또한, 이동장해는 의미상 이동에 대한 방해-저해를 가리키는 광의의 개념을 지칭한다.

본 연구의 목적은 두 가지이다. 첫째, 인공적 이동장해가 번식기 해양성 조류의 시간예산(time-budgets)과 에너지수지(energy balance)에 영향을 미치는 일반적 기작을 이론적으로 제시하는 것이다. 둘째, 이를 바탕으로

으로 해상풍력발전 등 해양개발사업이 증가하는 상황에서, 왜 번식지 주변 해역과 번식지-취식지 연결축의 회피가 입지계획상 중요한 고려요소가 되어야 하는지를 논의하고, 환경영향평가 실무에 유용한 이론적 근거를 제공하는 것이다.

다만, 본 연구는 특정 종을 대상으로 한 실증 분석이 아니라 일반화된 가상의 중·소형 해양성 조류를 가정한 이론적 시뮬레이션이라는 점을 명확히 한다. 따라서 본 연구에서 사용된 비행속도, 비행비용, 자기유지비용, 1일 취식비행 횟수 등의 파라미터는 실제 어느 한 종의 정확한 측정값을 의미하는 것이 아니라, 중·소형 해양성 조류 전반에서 보고된 경험적 범위의 보수적 대푯값으로 설정된 것이다. 본 모형의 결과는 절대적 에너지 값 자체가 아니라, 이동장애 수준 간의 상대적 차이와 그 변화 양상을 통해 해석되어야 한다. 종 특이적 적용을 위해서는 해당 종의 실측 파라미터로 본 모형을 재실행하는 후속 연구가 필요하다.

II. 연구방법

1. 이론적 프레임워크

본 연구는 번식지 해양성 조류가 번식지에서 출발하여 취식지로 이동하고, 일정 시간 동안 먹이를 획득한 뒤 다시 번식지로 귀환하는 1회 취식비행(foraging trip)을 기본 분석 단위로 설정한다.

인공적 구조물에 의한 이동장애는 개체가 직선적 이동 대신 우회경로를 택하도록 유도함으로써 왕복 이동 시간을 증가시키며, 그 결과 동일한 총 활동시간 내에서 실제 취식에 사용할 수 있는 시간이 감소한다. 이동 시간 증가는 동시에 비행에너지 비용을 추가적으로 발생시킨다. 따라서 이동장애는 단순한 공간적 우회 현상이 아니라 실제 취식가능 시간의 감소와 이동에너지 비용의 증가라는 두 경로를 통해 개체의 에너지수지에 영향을 미친다.

이 개념구조는 Ydenberg and Hurd (1998)가 제시한 시간-에너지 제약 모형과 연결된다. 원 모형에서 작업강도 증가에 따른 먹이획득률 증가는 체감적이며, 따라서 시간이 충분할 때와 부족할 때 최적 전술은 달라질 수 있다. 본 연구는 이 이론틀에 번식지-취식지 왕복

이동을 추가함으로써, 인공적 이동장애가 실제 취식시간 감소와 이동비용 증가를 통해 1회 취식비행의 총 순이익을 감소시키는 기작을 평가한다.

2. 시간-에너지 수지 기반 정적 최적화 모형

1) 모형의 기본 가정

본 연구는 경험적 실측모형이 아니라, 일반적인 번식지 해양성 조류에 적용 가능한 이론모형을 구축하는데 목적이 있다. 또한 상태전이 과정을 포함한 동적모형이 아니라, 주어진 취식비행 시간 내에서 순에너지 이익을 최대화하는 정적 최적화 모형으로 구성하였다. 이를 위해 다음의 네 가지 가정을 전제한다.

첫째, 개체는 번식지와 취식지 사이를 왕복하며, 1회 취식비행에 사용할 수 있는 총 시간(T_{trip})이 주어진다. 둘째, 취식 중 작업강도(c)가 증가할수록 단위시간당 먹이획득률($b(c)$)은 증가하지만, 그 증가율은 점차 둔화되어 일정 값에 수렴하는 한계감소(diminishing returns) 형태를 가진다. 즉, 처음에는 작업강도를 늘릴수록 단위시간당 획득이 빠르게 증가하지만, 일정 강도를 넘어서면 추가 강도 증가에 비해 획득량 증가가 작아진다(예, Lee, 2019). 셋째, 인공적 구조물은 취식지 자체의 먹이량을 변화시키기보다, 개체가 이동경로를 우회하도록 강제함으로써 왕복 이동시간(γ)과 이동에너지 비용을 증가시킨다. 넷째, 이동장애 정도(δ)가 커질수록 실제 취식가능시간($T_f = T_{trip} - \gamma$)은 감소한다. 또한 모형 단순화를 위해 비행 단위시간당 에너지 지출률(m)은 일정하다고 가정하였다(Pennycuik, 2008). 실제 비행 비용은 추풍, 역풍, 먹이 운반 부하, 고도 등 다양한 환경 조건에 따라 변동성이 크다고 알려져 있으나(Elliott et al., 2014; Pennycuik, 2008), 본 모형은 이러한 변동을 단순화하여 일정한 평균값으로 두는 보수적 기준을 채택하였다. 따라서 본 모형이 산출한 이동장애의 에너지 영향은 실제 영향의 하한선(보수적 추정치)으로 해석되어야 한다.

2) 변수 정의

모형에 사용된 변수는 다음과 같다.

D_0 : 번식지와 취식지 사이의 직선 편도거리(km)

v : 평균 이동속도(km/h)

- $\tau_0=2D_0/v$: 이동장애가 없을 때의 왕복 이동시간(h)
- δ_i : 이동장애 정도(무차원, $\delta=0$ 이면 장애 없음)
- $\tau=\tau_0(1+\delta)$: 이동장애가 있을 때의 왕복 이동시간(h)
- T_{trip} : 1회 취식비행에 사용할 수 있는 총 시간(h)
- $t_i=T-\tau_i$: 실제 취식 가능시간(h)
- c : 취식 중 작업강도(kj/h)
- $b(c)$: 작업강도에 따른 단위시간당 먹이획득률(kj/h)
- m : 이동(비행) 중 단위시간당 에너지 지출률(kj/h)
- r : 휴식 시 대사율(kj/h)

작업강도와 먹이획득률 사이의 관계는 Ydenberg and Hurd (1998)의 기본 가정을 따라 다음과 같은 체감형 함수로 정의하였다.

$$b(c) = b_{max} (1 - e^{-a(c-r)}), c \geq r \quad (1)$$

여기서 b_{max} 는 최대 먹이획득률, a 는 작업강도 증가에 대한 반응계수이다. 이 함수는 작업강도가 높아질수록 단위시간당 획득률은 증가하지만, 그 한계효과는 점차 감소함을 나타낸다.

3) 순에너지 이득 함수

이동장애가 없는 기준 조건()에서 1회 취식비행의 순에너지 이득은 다음과 같이 정의하였다.

$$G_0(c) = [b(c) - c] (T_{trip} - \tau_0) - m\tau_0 \quad (2)$$

이동장애가 있는 시나리오에서는

$$G_i(c) = [b(c) - c] (T_{trip} - \tau_i) - m\tau_i \quad (3)$$

로 표현하였다. 여기서 $[b(c) - c] (T_{trip} - \tau_i)$ 는 취식가능 시간 동안 얻은 순획득량이며, $m\tau_i$ 는 왕복 이동에 따른 에너지 비용이다. 각 시나리오에서 최적 작업강도 c^* 는 순에너지 이득을 최대화하는 값으로 정의된다.

$$c^* = \operatorname{argmax}_c G_i(c) \quad (4)$$

본 모형에서 $G_i(c)$ 의 c 에 대한 1계 도함수는 $\partial G_i/\partial c = [b'(c) - 1](T_{trip} - \tau_i)$ 로 주어지며, 1계 조건 $b'(c^*)=1$ 은 $T_{trip} - \tau_i > 0$ 인 한 이동장애 정도 δ 와 무관하다. 따라서 본 모형 구조에서 최적 작업강도 c^* 는 시나리오 간에 동일하게 결정되며, 이는 모형의 수학적 귀결로서 결과 해석 시 유의해야 한다. 다만 이러한 한계는 본 모형 구조 내에서만 성립하는 것이며, 이동장애 시 개체가 작업강도

를 적응적으로 조절할 가능성을 평가하기 위해 2.2.6절에서 행동 가소성(behavioral plasticity)을 도입한 확장 모형을 별도로 구축하였다(Shaffer et al., 2003; Sotillo et al., 2019).

4) 시나리오 설정

이동장애 정도는 세 가지 수준으로 단순화하였다. 이동장애 계수 δ 는 기준 왕복 이동시간 τ_0 에 대한 추가 이동시간의 비율을 의미한다.

- i) 낮은 이동장애(Low impediment):
 $\delta = 0.1$ (기준 대비 왕복 이동시간 10% 증가)
- ii) 중간 이동장애(Moderate impediment):
 $\delta = 0.5$ (기준 대비 50% 증가)
- iii) 높은 이동장애(High impediment):
 $\delta = 1.0$ (기준 대비 100% 증가, 즉 왕복 시간 2배)

이는 특정 사업유형을 직접 모사하기 위한 것이 아니라, 인공적 구조물의 배치와 종류, 우회 가능성에 따라 달라질 수 있는 이동장애 정도의 연속체를 대표하는 이론적 구간으로 설정한 것이다. 본 시나리오는 기존 GPS 추적 및 모형 연구의 경험적 결과와도 대응시킬 수 있다. 예를 들어, Masden et al. (2010)이 제시한 풍력단지 우회비행 거리 증가 시나리오에서 종 특이적으로 보고된 우회 비율(약 5-30%)은 본 모형의 $\delta \approx 0.05 - 0.3$ 에 해당하며, Peschko et al. (2020)이 GPS 추적으로 확인한 바다오리(*Uria aalge*)의 풍력단지 회피 행동(가동 시 약 75%까지 회피)이나 Schwemmer et al. (2023)이 보고한 마도요(*Numenius arquata*)의 약 70% 수평적 회피반응은 번식지가 단지 내부 또는 직선 통근경로 상에 위치한 극단적 경우 $\delta = 1.0$ 수준에 근접할 수 있다. 참고로 실제 환경에서 본 모형의 δ 는 다음 네 가지 방식으로 추정할 수 있다. 첫째, GPS 추적 자료 기반으로 사업 전 또는 인접 비영향 지역의 직선 비행거리(d_0)와 사업 후(영향권 내) 실제 비행경로 거리(d_{obs})의 비를 이용하여 $\delta = d_{obs} / d_0 - 1$ 로 산출할 수 있다. 둘째, 레이더·VTAS (Vertical Track Acquisition System)·드론 관측자료 기반으로 풍력단지 입출입 직선·직후의 비행경로 굴절각으로부터 우회거리를 산정할 수 있다(예, ORJIP BCA Study; Tjørnløv et al., 2023). 셋째, Cook et al. (2018)이

정리한 종 특이적 macro-avoidance rate를 가정하고, 그에 따른 기하학적 우회를 계산하여 로 환산할 수 있다 (예, 회피율 50%, 번식지 근접 $\rightarrow \delta \approx 0.3$).

5) 기준 파라미터와 확장 분석

기준 시뮬레이션에는 다음의 대표값을 사용하였다: 편도거리 $D_0=8$ km, 비행속도 $v=43.2$ km/h (중·소형 해양성 조류 평균 비행속도 범위; Pennycuick, 2008), 1회 비행 총 시간 $T_{trip}=6$ h, 비행비용 $m=55$ kJ/h (바다오리류 비행비용 추정치; Elliott et al., 2013), 휴식 대사율 $r=10$ kJ/h, $b_{max}=160$ kJ/h, $a=0.04$. 또한 일일 누적모형에서는 하루 총 활동시간 12h, 1일 최대 취식비행 횟수를 2회로 가정하였으며, 성조 자기유지 비용을 120 kJ/day로 차감한 후 새끼에게 전달 가능한 잉여에너지를 계산하였다.

본 연구는 특정 실제 종을 대상으로 한 실증 모형이 아니라, 일반화된 가상의 중·소형 해양성 조류를 가정한 이론 시뮬레이션이다. 본 모형의 파라미터는 중·소형 해양성 조류에서 보고된 경험적 범위 안에서 보수적인 대푯값으로 설정되었으며, 결과 해석은 절대 에너지 값보다 이동장애 시나리오 간의 상대적 차이에 초점을 두고 이루어져야 한다. (i)비행비용 $m=55$ kJ/h는 큰부리바다오리(*Uria lomvia*)에서 보고된 BMR의 약 31배라는 매우 높은 비행비용(Elliott et al., 2013)을 직접 인용한 절대값이 아니라, 중·소형 바다오리류(약 400-800g)의 BMR(약 15-20 kJ/h; Ellis & Gabrielsen, 2001)에 비행 배수(multiplier)(BMR의 3-7배; Elliott et al., 2013)를 곱한 범위 내에서 보수적으로 설정한 값이다. 더 큰 바다오리류(예, Thick-billed murre, 약 1,000g)에서는 m 이 80-100 kJ/h까지 보고되므로(Elliott et al., 2013), 본 모형의 m 은 이동장애의 실제 영향을 과소추정하는 방향으로 작용한다. (ii)휴식 대사율 $r=10$ kJ/h는 중·소형 해양성 조류의 휴식 대사율 범위(약 5-25 kJ/h; Ellis & Gabrielsen, 2001; Pennycuick, 2008) 내 평균치로서, 작업강도 c 의 기준점으로만 사용되며 모든 시나리오에 동일 적용되므로 결과의 상대적 차이에 영향을 미치지 않는다. (iii)하루 총 활동시간 12h는 한국 연안 번식기(5-7월) 일조시간(약 13-14 h)을 고려한 보수적 설정이며, Collins et al. (2016)이 보고한 세가락

갈매기(*Rissa tridactyla*)의 시간예산(약 11-13h)과도 부합한다. (iv)1일 2회 취식비행 가정은 본 모형의 $T_{trip}=6$ h와 $T_{day}=12$ h의 자연적 귀결이며, 종에 따라 1일 1회(긴 trip 위주 습새목(procellariiform)), 4-6회(plunge-diving Sulidae) 등 다양하다. (v)자기유지 비용 120 kJ/day는 실제 번식기 해양성 조류의 일일 에너지 지출(예, 세가락갈매기에서 494-559 kJ/day; Collins et al., 2016)에 비해 의도적으로 보수적으로 설정된 값이다. 본 가상 종은 세가락갈매기보다 작은 체급의 중·소형 해양성 조류를 상징하고 있으며, 본 모형은 자기유지 비용 차감 후 잉여 에너지의 시나리오 간 상대적 차이에 초점을 둔다. 1회 취식비행 단위(자기유지 비용과 무관)에서도 동일한 결론이 검증되며, 자기유지 비용을 60-300 kJ/day 범위에서 변화시킨 보조 민감도 분석에서도 시나리오 간 절대 감소량은 일정하게 유지됨을 확인하였다. 본 모형의 파라미터 설정은 일반적인 중·소형 해양성 조류를 대표하며, 특정 종에의 정량적 적용 시에는 해당 종의 실측 추정치로 대체해야 한다.

결과의 강건성(robustness)을 평가하기 위하여 네 가지 추가 분석을 수행하였다. 첫째, 편도거리(D_0 ; 4, 8, 12, 16 km), 비행속도(v ; 35, 43.2, 50 km/h), 비행비용(m ; 40, 50, 70 kJ/h), 최대 먹이획득률(b_{max} ; 140, 160, 180 kJ/h), 반응계수(a ; 0.03, 0.04, 0.05)를 변화시키고 이동장애 시나리오($\delta = 0, 0.1, 0.5, 1.0$)와 교차한 총 1,296개 조합의 민감도 분석을 수행하였다. 둘째, 이동장애 정도(δ)와 편도거리(D_0)의 조합에 따른 결과를 시각화한 열지도(heatmap)를 작성하였다. 셋째, 일일 누적 에너지 수지를 시나리오별로 평가하였다. 넷째, Monte Carlo 시뮬레이션은 다섯 가지 핵심 파라미터(D_0 : 4-16 km, v : 35-50 km/h, m : 40-70 kJ/h, b_{max} : 140-190 kJ/h, a : 0.025-0.055)를 각각 생태학적으로 합리적인 범위 내에서 균등분포(uniform distribution)로 무작위 추출하여 4개 시나리오마다 5,000회씩 반복 실행하는 방식으로 수행하였으며, 추정치의 95% 신뢰범위를 함께 산출하였다. 통계 분석 및 시뮬레이션은 R 소프트웨어(버전 4.5.2)를 이용하였으며, 분석에 사용된 전체 소스 코드는 부록에 수록하였다.

6) 행동 가소성 확장 모형

II-2-3절에서 도출된 바와 같이, 본 모형의 구조에서는 최적 작업강도 c^* 가 이동장애 정도와 무관하게 결정된다. 그러나 실제 번식기 해양성 조류는 시간 제약이 강해질 때 작업강도를 적응적으로 조절하는 행동 가소성을 보일 수 있다(Shaffer et al., 2003; Sotillo et al., 2019). 이를 본 모형 구조 내에서 평가하기 위해, 체감형 먹이 획득 함수의 반응계수가 취식가능시간 T_f 에 의존하는 형태로 확장하였다.

$$a_{eff}(T_f) = a_0 (T_f / T_{baseline})^\gamma \quad (5)$$

여기서 γ 는 가소성 강도 지수(plasticity intensity)이며, $\gamma=0$ 이면 원 모형과 동일하다. $\gamma>0$ 인 경우, 취식가능시간이 짧아질수록(즉, δ 가 커질수록) a_{eff} 가 작아져 b 곡선이 완만해지며, 그 결과 $b(c^*)=1$ 조건이 더 높은 c 값에서 달성된다. 이는 Ydenberg and Hurd (1998)가 제시한 시간 제약 시 단위시간당 획득률을 끌어올리는 적응적 행동(rate-maximizing)과 일치한다. 본 연구에서는 $\gamma=0, 1, 2, 3$ 의 네 가지 가소성 강도를 비교하였다.

III. 결과

1. 기준 시나리오에서의 시간예산과 순에너지 이득

기준 파라미터($D_0=8$ km, $v=43.2$ km/h, $T_{trip}=6$ h, $m=55$ kJ/h) 적용 시, 이동장애가 없는 조건($\delta=0$)에서의 왕

복 이동시간은 0.370 h이었고, 실제 취식가능시간은 5.630 h이었다. 이동장애 정도가 증가함에 따라 왕복 이동시간은 각각 0.407 h(낮은 이동장애), 0.556 h(중간 이동장애), 0.741 h(높은 이동장애)로 증가한 반면, 실제 취식가능시간은 각각 5.593 h, 5.444 h, 5.259 h로 감소하였다(Figure 1).

1회 취식비행당 최적 순에너지 이득은 이동장애가 없는 조건에서 422.08 kJ/trip이었으나, 낮은, 중간, 높은 이동장애 조건에서는 각각 417.13, 397.34, 372.60 kJ/trip으로 감소하였다(Figure 2). 이는 기준 조건 대비 각각 1.17%, 5.86%, 11.72%의 감소에 해당한다. 절대적 감소 폭은 이동장애 없음($\delta=0$) → 낮은 이동장애($\delta=0.1$) 구간에서 4.95 kJ/trip, 낮은($\delta=0.1$) → 중간($\delta=0.5$) 이동장애 구간에서 19.79 kJ/trip, 중간($\delta=0.5$) → 높은($\delta=1.0$) 이동장애 구간에서 24.74 kJ/trip으로, δ 의 증가량(0.1, 0.4, 0.5)에 거의 비례하는 양상을 보였다. 즉, δ 에 대한 단위 증가당 에너지 손실(약 49.48 kJ/trip per unit δ)은 본 모형 구조에서 거의 일정하게 유지되며(고밀도 분석 결과), 이는 본 모형이 $T_f>0$ 인 영역에서 δ 에 대해 선형적으로 작동함을 반영한다. 다만, 기준 조건($\delta=0$) 대비 상대 감소율은 누적적으로 증가하므로, 이동장애 수준이 높은 환경일수록 번식기 에너지수지에 미치는 누적 부담이 커지는 점은 변함이 없다.

한편, 현재 모형 구조에서 최적 작업강도(c^*)는 모든 시나리오에서 56.4로 동일하였다. 이는 2.2.3절에서 도

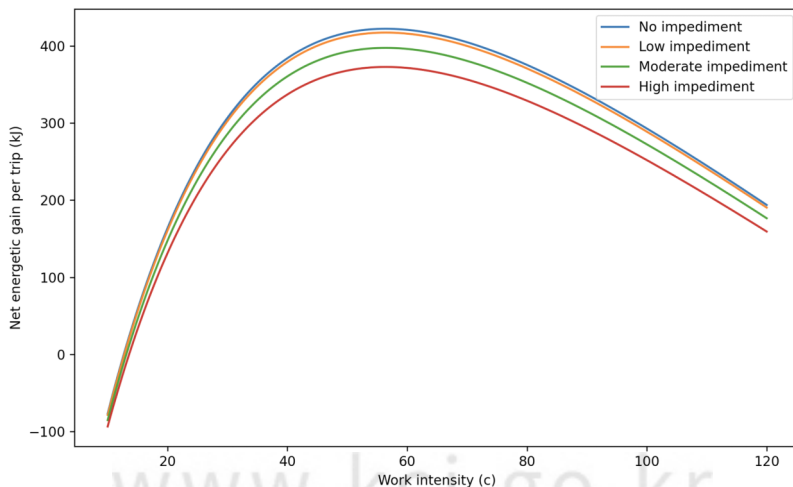


Figure 1. Net energetic gain curves under different movement impediment scenarios

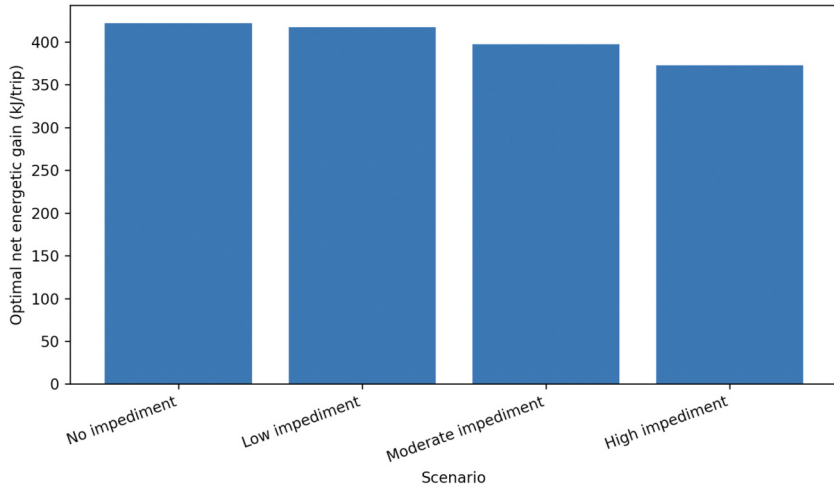


Figure 2. Optimal net energetic gain under different movement impediment scenarios

출한 바와 같이, $G_r(c)$ 의 1계 조건 $b(c^*)=1$ 이 δ 에 의존하지 않는다는 모형 구조의 직접적 귀결이다. 따라서 본 결과는 ‘이동장애가 행동 자체를 변화시키지 않는다’는 생물학적 발견이라기보다, 본 모형의 구조적 특성으로 해석되어야 한다. 이러한 한계를 보완하여 행동 가소성 (behavioral plasticity)까지 평가하기 위해서는 $b(c)$ 함수가 T_f 또는 체력 상태에 의존하는 형태로 확장된 후속모형이 필요하다. 본 연구에서는 이를 3.6절에서 별도로 검토한다. 본 정적 모형의 핵심 결과는, 동일한 최적 전술 하에서도 이동장애가 실제 취식가능시간 단축과 이동에너지 비용 증가를 통해 1회 취식비행의

순에너지 이득을 일관되게 감소시킨다는 점에 있다.

2. 일일 누적 에너지 결과

하루 총 활동시간 12 h, 1일 최대 2회의 취식비행을 가정할 경우, 일일 총 순에너지 이득은 이동장애가 없는 조건에서 844.15 kJ/day이었다. 이에 비해 낮은, 중간, 높은 이동장애 조건에서는 각각 834.26, 794.67, 745.20 kJ/day로 감소하였다(Figure 3).

성조 자기유지 비용(120 kJ/day)을 차감한 후 새끼에게 전달 가능한 잉여에너지는 이동장애가 없는 조건에서 724.15 kJ/day이었으며, 낮은, 중간, 높은 이동장애

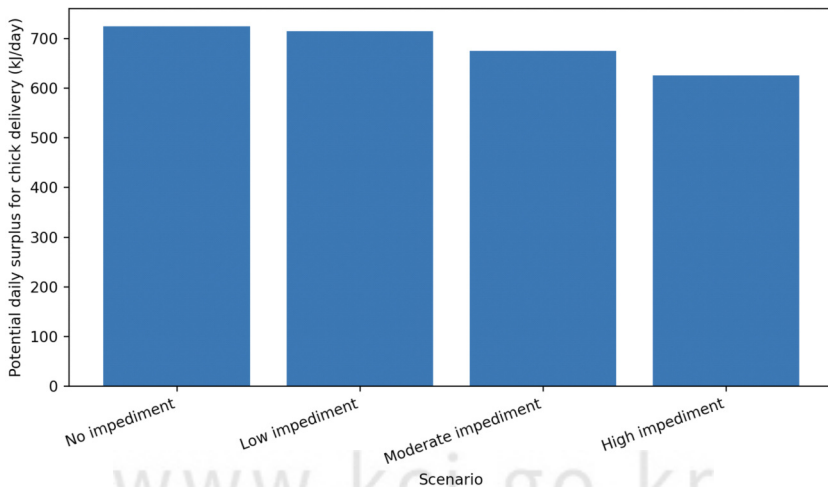


Figure 3. Daily cumulative energetic consequences of movement impediment

조건에서는 각각 714.26, 674.67, 625.20 kJ/day로 감소하였다. 특히 높은 이동장애 조건에서는 기준 대비 약 98.96 kJ/day(잉여에너지의 약 13.7%)에 해당하는 감소가 나타났다. 이는 1회 비행 수준에서의 에너지 손실(기준 대비 49.48 kJ/trip)이 일일 반복적인 취식비행을 거치면서 누적적으로 확대됨을 명확히 보여준다.

이 결과는 번식기 동안 반복되는 에너지 손실이 단순히 성조의 체력 소모에 그치지 않고, 새끼에게 공급 가능한 에너지 자원을 직접적으로 감소시킴으로써 번식성과 저하로 이어질 잠재성이 있음을 시사한다. 다만 본 모형은 1일 최대 2회의 취식비행 가정과 자기유지 비용 120 kJ/day의 고정값을 사용하였으므로, 이 두 가정이 결과 해석의 범위를 결정한다는 점에 유의해야 한다.

3. 민감도 분석

편도거리 D_0 , 비행속도 v , 비행비용 m , 최대 먹이획득률 b_{max} , 반응계수 a 를 변화시킨 총 1,296개 파라미터 조합에 대한 민감도 분석 결과, 이동장애 정도가 증가할수록 평균 최적 순에너지 이득은 모든 파라미터 조합에서 일관되게 감소하였다. 구체적으로, 평균 최적 순이득은 $\delta=0$ 에서 400.35 kJ/trip, $\delta=0.1$ 에서 394.03 kJ/

trip, $\delta=0.5$ 에서 368.73 kJ/trip, $\delta=1.0$ 에서 337.11 kJ/trip으로 감소하였다. 이는 기준 조건 대비 각각 약 1.6%, 7.9%, 15.8%의 감소에 해당한다.

민감도 분석에서도 평균 최적 작업강도(c^*)는 시나리오 간 유의미한 차이를 보이지 않았으며, 이는 3.1절에서 설명한 모형의 구조적 특성과 일치한다. 따라서 본 모형의 핵심 결과는 '이동장애 증가에 따른 취식강도 변화'가 아니라, 시간예산의 감소와 이동비용의 증가가 복합적으로 작용하여 초래되는 순에너지 이득 저하에 있음을 재확인해 준다.

4. 열지도 분석

이동장애 정도(δ)와 기준 편도거리(D_0)의 조합에 따른 결과를 두 가지 측면에서 시각화하였다. Figure 4는 절대 최적 순에너지 이득의 분포를, Figure 5는 기준 조건($\delta=0$) 대비 상대적 손실률(%)의 분포를 각각 보여준다. 두 변수가 모두 증가할수록 최적 순에너지 이득이 더욱 가파르게 감소하는 패턴이 명확하게 나타났다.

예를 들어, 편도거리 2km의 짧은 비행 조건에서는 높은 이동장애($\delta=1.0$) 조건에서도 순이득 감소폭이 제한적이었다. 반면 편도거리 20km 조건에서는 이동장애가 없는 경우의 347.86 kJ/trip에서 높은 이동장애 조

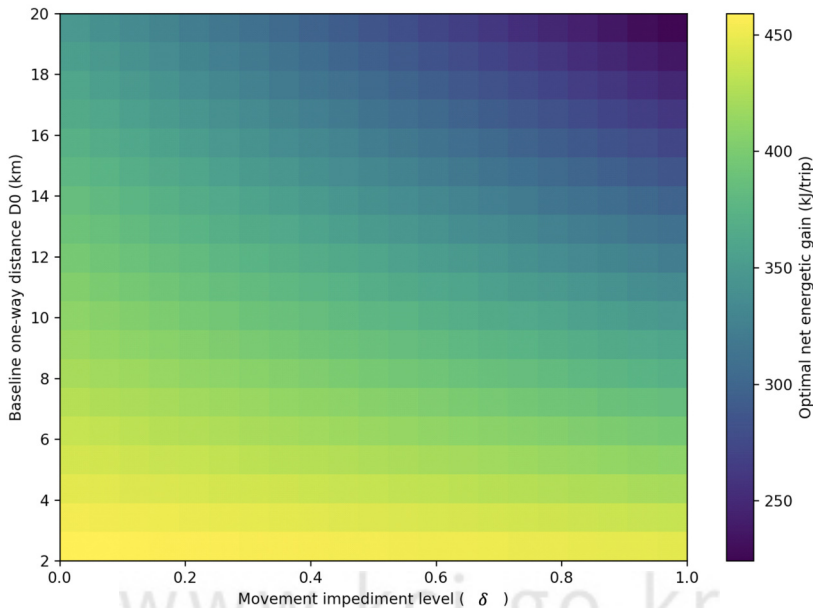


Figure 4. Heatmap of optimal net energetic gain across movement impediment levels and commuting distances

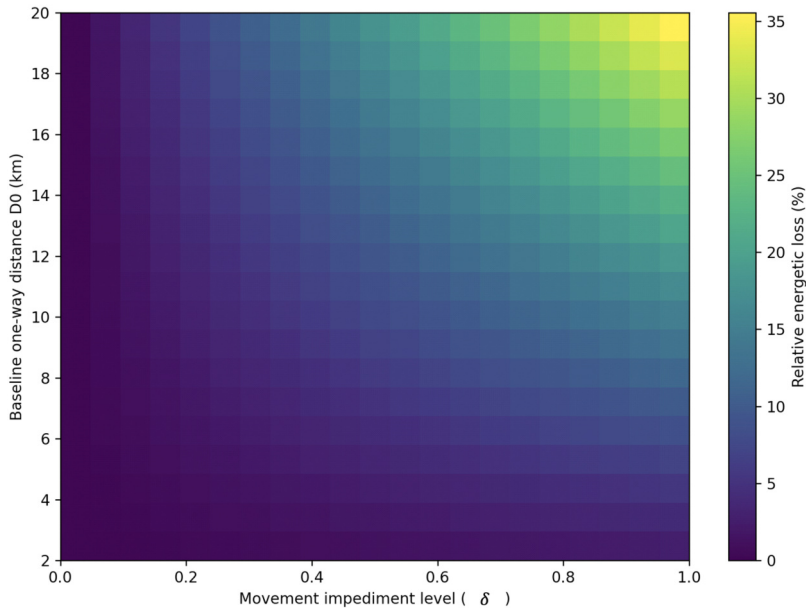


Figure 5. Heatmap of relative energetic loss from the no-impediment baseline

건의 224.16 kJ/trip으로 감소하였으며, 이는 약 35.6%의 에너지 손실에 해당한다.

이 결과는 인공적 이동장애의 영향이 모든 개체군에 균일하지 않으며, 원래 번식지-취식지 간 비행거리가 긴 개체 또는 집단일수록 이동장애의 부정적 영향이 더욱 크게 증가될 수 있음을 의미한다. 번식지 크기에 따라 평균 취식거리가 증가한다는 기존 연구 결과(Patterson et al., 2022)를 함께 고려하면, 대규모 집단 번식지일수록 이동장애의 누적 부담이 더 클 수 있다. 이는 실제 개발사업 영향평가에서, 번식지와 주요 취식지가 멀리 떨어진 개체군에 대해 더욱 엄격한 이동장애 평가가 필요함을 시사한다.

5. Monte Carlo 시뮬레이션

거리(D_0), 비행속도(v), 비행비용(m), 최대 먹이획득률(b_{max}), 반응계수(a)를 각각 합리적인 생태학적 범위 내에서 무작위로 추출한 5,000회의 Monte Carlo 시뮬레이션 결과에서도, 이동장애의 부정적 영향은 일관되게 나타났다.

평균 최적 순에너지 이득은 $\delta=0$ 조건에서 423.26 kJ/trip이었으며, 낮은, 중간, 높은 이동장애 조건에서는 각각 416.79, 390.89, 358.51 kJ/trip으로 감소하였다. 기존

대비 평균 상대변화는 낮은 이동장애에서 -1.53%, 중간 이동장애에서 -7.63%, 높은 이동장애에서 -15.27%이었다. 특히 각 시나리오의 95% 신뢰범위(2.5-97.5 분위수)가 모두 음의 값으로 나타났으며, 5,000회 반복 모든 경우에서 이동장애가 있는 조건의 순에너지 이득이 기존 조건보다 낮았다. 이는 개별 파라미터의 불확실성을 고려하더라도, 인공적 이동장애가 번식기 해양성 조류의 취식성공을 저하시킨다는 결론이 매우 강건함을 의미한다.

6. 행동 가소성 확장

행동 가소성 확장 모형(식 5)에 대해 $\gamma=0, 1, 2, 3$ 의 네 가지 가소성 강도를 비교한 결과(Figure 6, Table 1), 가소성을 도입한 모든 시나리오($\gamma>0$)에서 이동장애 정도가 증가함에 따라 최적 작업강도 c^* 가 적응적으로 증가하는 양상이 명확히 나타났다. 특히 $\gamma=2$ 조건에서, c^* 는 $\delta=0$ 의 56.40에서 $\delta=1.0$ 의 59.30으로 단계적으로 증가하였다. 이는 시간 제약이 강해질 때 단위시간당 획득률을 끌어올리는 최대화(rate-maximizing) 적응 행동(Ydenberg & Hurd, 1998)과 일치한다.

그러나 이러한 가소성 적응에도 불구하고, 1회 취식 비행당 최적 순에너지 이득은 γ 가 클수록 더욱 큰 폭으

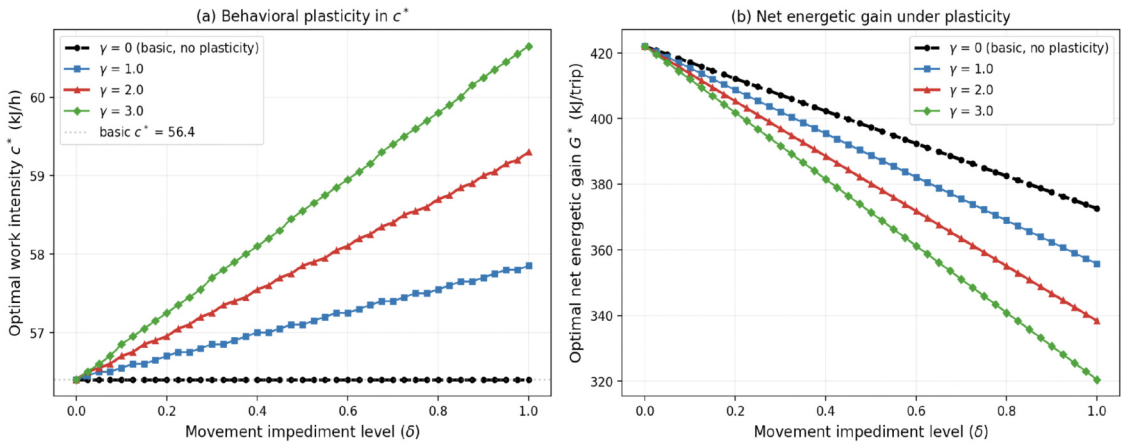


Figure 6. Response of (a) optimal work intensity c^* and (b) optimal net energetic gain to movement impediment level (δ) under varying degrees of behavioral plasticity (γ).

Table 1. Scenario-wise comparison between the basic static optimization model ($\gamma=0$) and the behavioral plasticity-extended model ($\gamma=2$).

Scenario (impediment)	δ	$T_f(h)$	a_{eff}	c^*	G	Plasticity c^*	Plasticity G	Δc^*
No	0	5.630	0.0400	56.40	422.08	56.40	422.08	0
Low	0.1	5.593	0.0395	56.40	417.13	56.70	413.69	+0.30
Moderate	0.5	5.444	0.0374	56.40	397.34	57.85	380.18	+1.45
High	1.0	5.259	0.0349	56.40	372.60	59.30	338.35	+2.90

로 감소하였다(Figure 6b). $\gamma=2$ 조건에서 $\delta=1.0$ 일 때의 순에너지 이득은 338.35 kJ/trip으로, 원 모형($\gamma=0$)의 372.60 kJ/trip보다 낮았다. 이는 본 가소성 모형에서 a_{eff} 가 작아짐에 따라 b 곡선 자체가 완만해지면서 근본적 획득 능력이 떨어지기 때문이다. 즉 행동 가소성은 시간 제약 하에서의 부분적 적응 수단으로 작동하지만, 이동장해의 에너지 비용을 완전히 상쇄하지는 못한다.

가장 중요한 시사점은, 본 연구의 핵심 결론, 즉 이동장해가 번식기 에너지수지를 일관되게 악화시킨다는 결과가 행동 가소성을 명시적으로 허용하는 확장 모형에서도 강건하게 유지된다는 점이다. 따라서 정적 모형에서 c^* 가 변하지 않는다는 결과는 본 연구의 한계가 아니라 모형 구조의 귀결이며, 가소성 확장 결과가 이를 보완적으로 입증한다.

IV. 고찰

본 연구는 번식지-취식지 사이의 인공적 이동장해가

번식기 해양성 조류의 시간예산과 에너지수지에 미칠 수 있는 영향을 이론적으로 제시하였다. 가장 중요한 결과는, 이동장해가 증가할수록 왕복 이동시간이 증가하고 실제 취식가능시간이 감소하며, 이에 따라 1회 취식비행과 일일 누적 수준 모두에서 순에너지 이득이 일관되게 감소한다는 것이다. 이러한 결과는 단일 기준 파라미터뿐 아니라 1,296개 조합의 민감도 분석, 5,000회 Monte Carlo 시뮬레이션, 그리고 행동 가소성을 명시적으로 허용한 확장 모형에서도 일관되게 유지되었다.

본 연구의 결과는 기존의 관련 경험적·모형 연구들과 일관성을 가진다. Masden et al. (2010)은 해상풍력 단지 우회에 따른 추가 비행 에너지 비용이 번식기 해양성 조류에게 유의미한 에너지 부담으로 작용할 수 있음을 종 특이적으로 모형화하였다. 그들의 연구에서는 특히 비행 비용이 높고 번식지 주변의 제한된 범위 내에서 취식하는 바다오리(*Uria aalge*)에서 그 영향이 크게 증가하는 것으로 추정되었다. 또한 Peschko et al.

(2020)은 독일 헬골란드(Helgoland) 섬에 번식하는 바다오리 집단을 대상으로 한 GPS 추적 연구에서 번식기 성조의 풍력단지 회피 행동이 강하게 나타나며 터빈 가동 시 더욱 강해짐을 확인하였고, 이로 인한 우회비행이 에너지 부담을 증가시킬 수 있음을 지적하였다. 동아시아 황해에서도 멸종위기 저어새(*Platalea minor*)가 해상풍력단지를 회피하기 위해 이동경로 자체를 변경하거나 일부 개체에서 횡단 자체를 포기하는 사례(Lai et al., 2024)가 보고되어, 이동장애의 영향이 유럽뿐 아니라 한반도 주변 동아시아-호주 이동경로(EAAF)에서도 직접적 보전 위협으로 작용함이 확인되었다. 나아가 Langton et al. (2014)은 중심지 귀환형 취식모형에 기반한 시뮬레이션을 통해, 번식지 주변의 환경 변화가 이동 시간예산을 감소시키고 이것이 번식성과에 누적적으로 영향을 미칠 수 있음을 정량적으로 보였다.

본 연구의 모형은 이동장애가 취식 작업강도의 변화보다는 가용 취식시간의 단축을 통해 1회 취식비행의 순에너지 이득을 감소시킨다. 이는 본 모형 구조의 직접적 귀결로서, 시간 제약 하의 행동 가소성이 명시적으로 모형화되어야만 그 행동생태학적 함의를 본격적으로 평가할 수 있다. 본 연구에서는 이러한 한계를 보완하기 위해 식(5)와 같은 가소성 확장 모형을 검토하였고(3.6절), $\gamma=2$ 조건에서 최적 작업강도 c^* 가 56.40에서 59.30으로 적응적으로 증가하는 양상이 확인되었다. 이는 Shaffer et al. (2003)이 Wandering albatross (*Diomedea exulans*)에서, Sotillo et al. (2019)이 작은노랑발갈매기(*Larus fuscus*)에서 보고한 시간·체력 제약 변화에 따른 취식 노력 조절 양상과 정성적으로 일치한다.

그러나 가소성 적응에도 불구하고 이동장애의 부정적 에너지 효과는 유지되었으며, 오히려 더 명확히 드러나는 경향을 보였다(3.6절). 즉 본 결과에서 시사되는 번식성과 저하는 모형이 직접 산출한 결과가 아니라, 산출된 에너지수지 결과를 선행 경험연구의 유조 발육·생존자료(Navarro & González-Solís, 2007; Langton et al., 2014)와 연결하여 도출한 추론적 시사임을 명시한다. 보다 직접적인 번식성과 예측을 위해서는 본 모형을 상태의존적 행동선택이론(State-dependent behavioral decision; Houston & McNamara, 1999)이나 동적 상태

변수 모형(Clark & Mangel, 2000)에 기반한 개체기반모형(IBM; Warwick-Evans et al., 2018; Croll et al., 2022) 또는 Population Viability Analysis (PVA)와 결합한 후속 연구가 필요하다. 또한 Railsback (2022)이 제안한 상태·예측 기반 이론(state- and prediction-based theory)을 활용하면 다수 개체의 상호작용까지 함께 모형화할 수 있다. Navarro and González-Solís (2007)은 Cory's shearwater (*Calonectris borealis*)에서 비행비용을 실험적으로 증가시켰을 때 성조가 자기 영양상태가 아니라 새끼의 성장에 비용을 전가함을 보였는데, 이는 본 모형이 이론적으로 시사하는 '잉여에너지 감소 → 새끼 성장 저하'의 인과경로를 실험적으로 뒷받침한다.

열지도 분석에서 확인된 '거리 증폭 효과', 즉 번식지·취식지 거리가 클수록 이동장애의 영향이 더 크게 나타나는 현상은 실제 환경영향평가 실무에서 중요한 시사점을 가진다. Warwick-Evans et al. (2018)은 개체기반모형(IBM)을 이용하여 해상풍력단지 등 개발에 따른 인공구조물이 번식지와 취식지 사이의 핵심 이동경로 상에 위치할 경우 그 영향이 더욱 심각해짐을 보였으며, 이는 개발사업의 입지 계획 단계에서 종 특이적 번식지·취식지 이동축 분석이 선행되어야 함을 의미한다. 특히, Patterson et al. (2022)이 보고한 번식지 크기와 취식거리의 관계는 이러한 거리 증폭 효과가 대규모 번식지에서 특히 심각해질 수 있음을 함의한다. 또한 Dierschke et al. (2016)의 검토에 따르면 해양성 조류 종에 따라 풍력단지 회피·유인 반응이 상이하며, 특히 잠수성 조류(pursuit-diving species; 예, 바다오리(*Uria aalge*))와 수면성 조류(surface-feeding species; 예: 팽이갈매기(*Larus crassirostris*))는 번식지 인근의 제한된 범위에서 취식하는 특성상 이동장애에 더욱 취약하다(Lee & Lee, 2024). 본 연구의 열지도 결과는 이러한 종 특이적 취약성을 거리 함수로 명시적으로 설명하는 이론적 기초를 제공한다.

본 연구에서 제시된 1회 취식비행당 11.72%의 순에너지 이득 감소와 일일 잉여에너지 98.96 kJ/day의 감소가 실제 번식기 해양성 조류의 생존과 번식에 어떤 의미를 갖는지를 평가하기 위해, 선행 경험연구의 결과와 정량적으로 비교하였다. 단, 본 모형은 번식성공률을 직접 산출하지 않으며, 에너지수지 결과를 선행 연구

의 유조 발육·생존 자료와 연계한 추론적 시사임을 명시한다. 먼저, 1회 취식비행 당 11.72% 손실의 의미는, Navarro and González-Solís (2007)는 Cory's shearwater (*Calonectris borealis*)의 비행비용을 실험적으로 약 10-15% 증가시킨 결과, 새끼 체중 증가율이 약 7-10% 감소하고 이소(fledging) 성공률이 유의미하게 낮아짐을 보고하였다. 본 연구의 11.72%(높은 이동장해 조건) 에너지 이득 감소는 이 실험 처치와 유사한 크기로서, 유사한 폭의 새끼 성장 저하를 유발할 잠재성을 시사한다. 둘째, 일일 98.96 kJ/day 감소의 의미는 중·소형 바다오리류 유조의 일일 에너지 요구량이 종과 발달 단계에 따라 약 250-500 kJ/day로 보고되며(Gabrielsen et al., 1992; Konarzewski, 1995), 본 연구의 98.96 kJ/day 감소는 이 요구량의 약 20-40%에 해당한다. 단일 부모가 새끼에게 공급하는 몫(가족 단위 요구량의 절반 가정 시 약 125-250 kJ/day)으로 환산하면 40-80%에 해당하며, 부모 모두 동일한 이동장해를 겪을 경우 손실은 약 2배(200 kJ/day)로 누적되어 유조 일일 요구량의 40-80%에 직접적인 결손을 초래할 수 있다. Langton et al. (2014)의 개체기반 시뮬레이션 또한, 일일 새끼 공급 가능 에너지가 약 100 kJ/day 수준 감소하면 새끼 체중 발육 곡선이 임계점에 도달하여 이소 성공률이 5-15% 감소함을 예측한 바 있다. 본 연구의 결과는 이 임계 영역에 직접 대응된다. 셋째, 시간적 누적과 개체군 수준 함의에 있어, 바다오리류의 유조 성장 기간(약 40-60일 동안 본 연구의 일일 손실이 반복적으로 누적될 경우 약 4,000-6,000 kJ의 총 손실이 발생하며, 이는 이소 시 체중의 약 80% 도달 단계에서의 비축 에너지(약 5,000-8,000 kJ; Gabrielsen et al., 1992)에 직접 영향을 미치는 규모이다. Erikstad et al. (1998)과 Daunt et al. (2002)의 장기 모니터링 결과에 따르면, 성조 에너지수지가 10-15% 악화될 때 다음 해 성조 생존율이 약 2-5% 감소하며, 이는 장수형 해양성 조류 개체군 동태에서 누적적으로 중요한 효과를 가진다. Croll et al. (2022)이 제시한 PVA 적용 시 이소 성공률 5-15% 및 성조 생존율 2-5% 감소가 동시에 발생할 경우 개체군 성장률 λ 가 0.95-0.97 수준으로 감소할 가능성이 있다.

본 연구는 이론모형에 기반한 개념적 분석이라는 한계를 가진다. 실제 적용을 위해서는 GPS 추적자료, 비

행속도와 에너지 지출의 경험적 추정치, 번식단계별 새끼 요구량, 기상조건과 조석에 따른 시간제약의 변화 등을 통합한 후속연구가 필요하다. 또한 본 모형에서는 (i) 비행 단위시간당 에너지 지출률이 일정하다고 가정하여 측풍·역풍, 선회 비행, 먹이 운반 부하에 따른 단위시간당 비용 증가는 반영되지 않았으며(Pennycuik, 2008; Elliott et al., 2014), (ii) 1일 최대 취식비행 횟수와 자기유지 비용을 고정값으로 설정하였고, (iii) 정적 최적화 모형에서는 이동장해가 최적 작업강도를 변화시키지 않는다는 결과가 모형 구조의 귀결로 나타났다. 또한 본 모형은 단일 풍력단지의 직접 영향만을 다루지만, 실제로는 다수의 해양개발사업이 동시에 작동할 때 누적적 영향(Goodale & Milman, 2016)이 비선형적으로 증폭될 수 있다. 본 모형은 이동장해의 실제 에너지 영향을 보수적(conservative)인 기준에서 추정하였기 때문에, 다수 사업의 누적적 영향 또는 비선형 증폭 효과에 대해서는 본 모형 범위를 넘어선 후속연구가 필요하다 하는 한계가 있다. 향후 번식 성조의 몸 상태(body condition of breeding adults)와 새끼 에너지 요구량을 동적으로 반영하는 상태의존적 모형으로 확장하거나, 개체기반모형(IBM)과 결합(Croll et al., 2022; Warwick-Evans et al., 2018)하면 보다 현실적인 추정이 가능할 것이다.

그럼에도 불구하고, 본 연구의 핵심 메시지는 명확하다. 번식기 해양성 조류에게 인공적 구조물은 단지 '약간 돌아서 가면 되는' 공간적 장애가 아니라, 시간예산의 감소와 에너지수지의 악화를 통해 반복적이고 누적적인 번식 비용을 부과하는 생태적 위협 요인이 될 수 있다. 따라서 다음과 같은 관리적 함의가 도출된다.

첫째, 번식지 주변 해역은 단순한 완충구역이 아니라 성조가 반복적으로 출입하고 귀환하는 기능적 공간으로 인식되어야 하며, 이 공간에 대한 개발사업의 영향은 충돌위험과 별도로 시간예산 손실 측면에서도 평가되어야 한다. 둘째, 번식지와 주요 취식지를 연결하는 이동축은 단순한 통로가 아니라 번식성과를 지탱하는 생태적 연결 공간으로 간주되어야 하며, 「해상풍력발전 환경성 평가 협의 지침」 중 입지 신중 검토지역으로 "해양성 조류의 집단서식지와 인근 해상 및 연안(내륙) 서식지의 연결지역"에 있어 '번식지-취식지

이동축 평가'가 명시적으로 고려될 필요가 있음을 시사한다. 셋째, 해상풍력발전 등 개발사업의 입지계획에서는 번식지 주변과 번식지-취식지 사이의 주요 이동경로를 가능한 한 회피하도록 하는 원칙(Croll et al., 2022)이 적용되어야 하며, 이는 충돌위험 최소화를 넘어 이동장애에 따른 누적적 에너지 손실을 예방하는 데서도 필수적이다. 특히 한국 서·남해 갯벌은 동아시아-호주 이동경로(EAAF)의 핵심 중간기착지(Lee et al., 2023)이자 세계자연유산으로 등재된 '한국의 갯벌 (Getbol, Korean Tidal Flats)'의 보전 대상으로서 도요·물떼새, 저어새 등 다수 종의 번식·월동·중간기착이 집중되는 공간이며(Moores et al., 2022), 이러한 회피·저감·대체(mitigation hierarchy)의 '회피(avoidance)' 단계 적용은 전북 새만금 일대, 전남 흑산도·인천 용진군 일대 습새·괭이갈매기 번식 군락 등 한국 연안의 주요 해양성 조류 번식지를 둘러싼 개발사업 입지 결정에서 직접적인 적용 가능성을 가진다. 이는 해양성 조류 보전과 해양공간계획의 조화를 도모하는 데 있어 중요한 이론적 근거가 될 수 있다.

V. 결론

본 연구는 번식지-취식지 사이의 인공적 이동장애가 번식기 해양성 조류의 시간예산과 취식비행에 미치는 잠재적 영향을 이론과 시뮬레이션을 통해 추정·분석하였다. 이동장애가 없는 기준 조건과 세 가지 이동장애 수준(낮음·중간·높음)을 설정하고, 각 조건에서 왕복 이동시간, 실제 취식가능시간, 최적 순에너지 이득, 일일 누적 에너지수지를 모형 시뮬레이션으로 추정하였다. 본 모형은 특정 종의 실증 분석이 아니라 일반화된 가상의 중·소형 해양성 조류를 가정한 이론적 추정이다.

추정 결과, 이동장애 정도가 증가할수록 왕복 이동시간은 증가하고 실제 취식가능시간은 감소하였으며, 그 결과 1회 취식비행과 일일 누적 수준 모두에서 순에너지 이득이 일관되게 감소하는 것으로 추정되었다. 이러한 추정 결과는 다양한 파라미터 조합의 민감도 분석과 Monte Carlo 시뮬레이션, 그리고 행동 가소성을 명시적으로 도입한 확장 모형에서도 강건하게 유지되

었으며, 이동장애의 부정적 영향은 번식지-취식지 비행거리가 길수록 더욱 크게 증가할 수 있음을 확인하였다.

본 연구는 인공적 구조물이 취식지 자체를 변화시키지 않더라도, 번식지와 취식지를 연결하는 기능적 이동축을 저해함으로써 번식기 해양성 조류에게 실질적인 에너지 비용을 유발할 수 있다는 가능성을 이론모형을 통해 제시한다. 이는 해상풍력발전 등 해양개발사업이 증가하는 상황에서, 해양성 조류에 대한 영향 평가가 충돌위험이나 회피반응뿐 아니라 이동장애에 따른 시간예산 및 에너지수지 변화를 포함해야 함을 시사한다. 특히 번식지 주변과 번식지-취식지 연결축은 입지계획 단계에서 우선적으로 회피되어야 할 핵심 공간으로 고려될 필요가 있을 것으로 판단된다.

사사

논문에 대해 많은 시간을 들여 심사와 의견을 주신 편집위원과 익명의 심사위원들께 진심으로 감사드립니다. 본 연구는 한국환경연구원 연구과제(GP2026-09)의 지원으로 수행되었습니다.

References

- Ashmole, N. P. (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, 103B, 458-473. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1963.tb06766.x>
- Clark, C. W., & Mangel, M. (2000). *Dynamic state variable models in ecology: Methods and applications*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195122664.001.0001>
- Collins, P. M., Halsey, L. G., Arnould, J. P. Y., Shaw, P. J. A., Dodd, S., & Green, J. A. (2016). Energetic consequences of time-activity budgets for a breeding seabird. *Journal of Zoology*, 300(3), 153-162. <https://doi.org/10.1111/jzo.12370>
- Cook, A. S. C. P., Humphreys, E. M., Bennet, F., Masden, E. A., & Burton, N. H. K. (2018). Quantifying avian avoidance of offshore wind turbines:

- Current evidence and key knowledge gaps. *Marine Environmental Research*, 140, 278-288. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.06.017>
- Croll, D. A., Ellis, A. A., Adams, J., Cook, A. S. C. P., Garthe, S., Goodale, M. W., Hall, C. S., Hazen, E., Keitt, B. S., Kelsey, E. C., Leirness, J. B., Lyons, D. E., McKown, M. W., Potiek, A., Searle, K. R., Soudijn, F. H., Rockwood, R. C., Tershy, B. R., Tinker, M., VanderWerf, E. A., Williams, K. A., Young, L., & Zilliacus, K. (2022). Framework for assessing and mitigating the impacts of offshore wind energy development on marine birds. *Biological Conservation*, 276, 109795. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109795>
- Daunt, F., Wanless, S., Harris, M. P., & Monaghan, P. (2002). Foraging strategies of the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* at a North Sea colony: evidence for a maximum foraging range. *Marine Ecology Progress Series*, 245, 239-247. <https://doi.org/10.3354/meps245239>
- Davoren, G. K., Montevecchi, W. A., & Anderson, J. T. (2003). Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs*, 73(3), 463-481. <https://doi.org/10.1890/02-0208>
- Dierschke, V., Furness, R. W., & Garthe, S. (2016). Seabirds and offshore wind farms in European waters: Avoidance and attraction. *Biological Conservation*, 202, 59-68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.016>
- Drewitt, A. L., & Langston, R. H. W. (2006). Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis*, 148, 29-42. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00516.x>
- Elliott, K. H., Ricklefs, R. E., Gaston, A. J., Hatch, S. A., Speakman, J. R., & Davoren, G. K. (2013). High flight costs, but low dive costs, in auks support the biomechanical hypothesis for flightlessness in penguins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(23), 9380-9384. <https://doi.org/10.1073/pnas.1304838110>
- Elliott, K. H., Chivers, L. S., Bessey, L., Gaston, A. J., Hatch, S. A., Kato, A., Osborne, O., Ropert-Coudert, Y., Speakman, J. R., & Hare, J. F. (2014). Windscapes shape seabird instantaneous energy costs but adult behavior buffers impact on offspring. *Movement Ecology*, 2, 17. <https://doi.org/10.1186/s40462-014-0017-2>
- Ellis, H. I., & Gabrielsen, G. W. (2001). Energetics of free-ranging seabirds. In E. A. Schreiber & J. Burger (Eds.), *Biology of marine birds* (pp. 359-407). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420036305>
- Erikstad, K. E., Fauchald, P., Tveraa, T., & Steen, H. (1998). On the cost of reproduction in long-lived birds: The influence of environmental variability. *Ecology*, 79(5), 1781-1788. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1781:OTCORI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1781:OTCORI]2.0.CO;2)
- Gabrielsen, G. W., Klaassen, M., & Mehlum, F. (1992). Energetics of black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* chicks. *Ardea*, 80(1), 29-40.
- Goodale, M. W., & Milman, A. (2016). Cumulative adverse effects of offshore wind energy development on wildlife. *Journal of Environmental Planning and Management*, 59(1), 1-21. <https://doi.org/10.1080/09640568.2014.973483>
- Houston, A. I., & McNamara, J. M. (1999). *Models of adaptive behaviour: An approach based on state*. Cambridge University Press.
- Konarzewski, M. (1995). Allocation of energy to growth and respiration in avian postembryonic development. *Ecology*, 76(1), 8-19. <https://doi.org/10.2307/1940627>
- Lai, Y.-C., Choi, C.-Y., Lee, K., Kwon, I.-K., Lin, C.-H., Gibson, L., & Chen, W.-Y. (2024). Endangered Black-faced Spoonbills alter migration across the Yellow Sea due to offshore wind farms. *Ecology*, 105(11), e4485. <https://doi.org/10.1002/ecy.4485>
- Langton, R., Davies, I. M., & Scott, B. E. (2014). A simulation model coupling the behaviour and energetics of

- a breeding central place forager to assess the impact of environmental changes. *Ecological Modelling*, 273, 31-43. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.10.030>
- Lee, J.-H., Kim, I.-C., Lee, S.-W., Son, J.-J., Jang, J.-U., & Sung, H.-C. (2023). International importance of tidal flats in the Republic of Korea as shorebird stopover sites in the East Asian-Australasian flyway. *Avian Conservation and Ecology*, 18(1), 23. <https://doi.org/10.5751/ACE-02449-180123>
- Lee, S., & Lee, W.-S. (2024). Comparing spatial differences in behavioral pattern transition of Black-tailed gull during post breeding season in the Korean peninsula. *Scientific Reports*, 14, 19527. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-70330-9>
- Lee, W.-S. (2019). Analysis of effects of multiple environmental factors on early life-history for growth and stress accumulating using a dynamic-state-dependent model. *Journal of Environmental Impact Assessment*, 28(1), 49-62. <https://doi.org/10.14249/eia.2019.28.1.49>
- Masden, E. A., Haydon, D. T., Fox, A. D., & Furness, R. W. (2010). Barriers to movement: Modelling energetic costs of avoiding marine wind farms amongst breeding seabirds. *Marine Pollution Bulletin*, 60(7), 1085-1091. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.01.016>
- Moore, N., Jung, H., Kim, H. J., Hwang, B. Y., Hur, W. H., & Borzée, A. (2022). The Hwaseong Wetlands Reclamation Area and Tidal Flats, Republic of Korea: A case of waterbird conservation in the Yellow Sea. *Conservation*, 2(4), 526-549. <https://doi.org/10.3390/conservation2040036>
- Navarro, J., & González-Solís, J. (2007). Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia*, 151(1), 150-160. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0559-0>
- Orians, G. H., & Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. In D. J. Horn, G. R. Stairs, & R. D. Mitchell (Eds.), *Analysis of ecological systems* (pp. 154-177). Ohio State University Press.
- Patterson, A., Gilchrist, H. G., Benjaminsen, S., Bolton, M., Bonnet-Lebrun, A. S., Davoren, G. K., Descamps, S., Erikstad, K. E., Frederiksen, M., Gaston, A. J., Gulka, J., Hentati-Sundberg, J., Huffeldt, N. P., Johansen, K. L., Labansen, A. L., Linnebjerg, J. F., Love, O. P., Mallory, M. L., Merkel, F. R., ... Elliott, K. H. (2022). Foraging range scales with colony size in high-latitude seabirds. *Current Biology*, 32(17), 3800-3807.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.06.084>
- Pennycuik, C. J. (2008). *Modelling the flying bird*. Academic Press.
- Peschko, V., Mercker, M., & Garthe, S. (2020). Telemetry reveals strong effects of offshore wind farms on behaviour and habitat use of common guillemots (*Uria aalge*) during the breeding season. *Marine Biology*, 167, 118. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03735-5>
- Railsback, S. F. (2022). Suboptimal foraging theory: How inaccurate predictions and approximations can make better models of adaptive behavior. *Ecology*, 103(8), e3721. <https://doi.org/10.1002/ecy.3721>
- Schwemmer, P., Mercker, M., Haecker, K., Kruckenberg, H., Kämpfer, S., Bocher, P., Fort, J., Jiquet, F., Franks, S., Elts, J., Marja, R., Piha, M., Rousseau, P., & Pederson, R. (2023). Behavioral responses to offshore windfarms during migration of a declining shorebird species revealed by GPS-telemetry. *Journal of Environmental Management*, 342, 118131. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.118131>
- Shaffer, S. A., Costa, D. P., & Weimerskirch, H. (2003). Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Functional Ecology*, 17(1), 66-74. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00705.x>

- Sotillo, A., Baert, J. M., Müller, W., Stienen, E. W. M., Soares, A. M. V. M., & Lens, L. (2019). Recently-adopted foraging strategies constrain early chick development in a coastal breeding gull. *PeerJ*, 7, e7250. <https://doi.org/10.7717/peerj.7250>
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stephens, D. W., Brown, J. S., & Ydenberg, R. C. (2007). *Foraging: Behavior and ecology*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/CHICAGO/9780226772653.001.0001>
- Tjørnløv, R. S., Skov, H., Armitage, M., Barker, M., Jørgensen, J. B., Mortensen, L. O., Thomas, K., & Uhrenholdt, T. (2023). *Resolving key uncertainties of seabird flight and avoidance behaviours at offshore wind farms: Final report for the study period 2020-2021*. Danish Hydraulic Institute (DHI). <https://tethys.pnnl.gov/publications/resolving-key-uncertainties-seabird-flight-avoidance-behaviours-offshore-wind-farms>
- Trevail, A. M., Green, J. A., Bolton, M., Daunt, F., Harris, S. M., Miller, P. I., Newton, S., Owen, E., Polton, J., Robertson, G., Sharples, J., & Patrick, S. C. (2021). Direct evidence of a prey depletion “halo” surrounding a pelagic predator colony. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(28), e2101325118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2101325118>
- Warwick-Evans, V., Atkinson, P. W., Walkington, I., & Green, J. A. (2018). Predicting the impacts of wind farms on seabirds: An individual-based model. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 503-515. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12996>
- Ydenberg, R. C., & Hurd, P. (1998). Simple models of feeding with time and energy constraints. *Behavioral Ecology*, 9(1), 49-53. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.1.49>

부록. Code of the modeling

```
#####
# R Source Code &#8212; Movement Impediment Model for Breeding Marine Birds
#
# Manuscript: Energetic Costs of Offshore Wind Farm-Induced Movement Impediment for Breeding Marine Birds: A
Theoretical Energy Budget Modelling Approach
# Author: Who-Seung Lee (Korea Environment Institute)
#
# This script reproduces all numerical analyses reported in the main text:
# Part 1. Baseline scenarios (Results 3.1)
# Part 2. Daily cumulative energetics (Results 3.2)
# Part 3. Sensitivity analysis (1,296 combinations, Results 3.3)
# Part 4. Heatmap analysis (Results 3.4)
# Part 5. Monte Carlo simulation (Results 3.5)
# Part 6. Behavioral plasticity model (Results 3.6, Fig.6 / Table 1)
# Part 7. Self-maintenance sensitivity
#
# Verified under R version 4.5.2.
#####

# — 0. Environment and baseline parameters —————
rm(list = ls())
set.seed(20260101) # for Monte Carlo reproducibility

# Baseline parameters (assuming a generalized hypothetical mid-sized marine bird)
D0 <- 8.0 # One-way commuting distance (km)
v_fly <- 43.2 # Flight speed (km/h)
T_trip <- 6.0 # Total time available for one foraging trip (h)
T_day <- 12.0 # Daily activity time (h)
m_flight <- 55.0 # Energy expenditure rate during flight (kJ/h)
r_rest <- 10.0 # Resting metabolic rate (kJ/h)
b_max <- 160.0 # Maximum food intake rate (kJ/h)
a_shape <- 0.04 # Response coefficient for work intensity
adult_M <- 120.0 # Adult self-maintenance cost (kJ/day)
trips_pd <- T_day %/% T_trip # Maximum trips per day = 2

# Grid of work intensity values to search over
c_seq <- seq(r_rest, 120, by = 0.05)

# — 1. Model functions —————

# Diminishing-returns food intake function:  $b(c) = b\_max * [1 - \exp(-a(c-r))]$ 
b_fun <- function(c, a = a_shape, bmax = b_max, r = r_rest) {
  bmax * (1 - exp(-a * (c - r)))
}

# Round-trip commuting time as a function of impediment level (delta)
travel_time <- function(delta, D = D0, v = v_fly) {
  (2 * D / v) * (1 + delta)
}

# Actual foraging time:  $T\_f = T\_trip - \tau$ 
```

```

forage_time <- function(delta, T = T_trip, D = D0, v = v_fly) {
  pmax(T - travel_time(delta, D, v), 0)
}

# Net energetic gain per trip:  $G_i(c) = [b(c) - c] * T_f - m * \tau$ 
net_gain <- function(c, delta,
  D = D0, v = v_fly, T = T_trip,
  m = m_flight, a = a_shape, bmax = b_max, r = r_rest) {
  tau <- (2 * D / v) * (1 + delta)
  tf <- pmax(T - tau, 0)
  (b_fun(c, a, bmax, r) - c) * tf - m * tau
}

# Find the optimal c* and G* for each scenario
find_optimum <- function(delta,
  D = D0, v = v_fly, T = T_trip,
  m = m_flight, a = a_shape, bmax = b_max, r = r_rest,
  c_grid = c_seq) {
  gains <- sapply(c_grid, net_gain,
    delta = delta, D = D, v = v, T = T,
    m = m, a = a, bmax = bmax, r = r)
  idx <- which.max(gains)
  list(c_opt = c_grid[idx], G_opt = gains[idx],
    tau = (2 * D / v) * (1 + delta),
    Tf = max(T - (2 * D / v) * (1 + delta), 0))
}

# Four impediment scenarios
scenarios <- data.frame(
  scen = c("No impediment", "Low impediment",
    "Moderate impediment", "High impediment"),
  scen_lab = c("No (delta=0)", "Low (delta=0.1)",
    "Moderate (delta=0.5)", "High (delta=1.0)"),
  delta = c(0.0, 0.1, 0.5, 1.0),
  stringsAsFactors = FALSE
)

#####
# Part 1. Baseline scenarios (Results 3.1)
#####
cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("Part 1. Baseline scenarios\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

base_results <- do.call(rbind, lapply(seq_len(nrow(scenarios)), function(i) {
  o <- find_optimum(scenarios$delta[i])
  data.frame(scenarios[i, ],
    tau_h = round(o$tau, 3),
    Tf_h = round(o$Tf, 3),
    c_opt = round(o$c_opt, 2),
    G_opt = round(o$G_opt, 2))
}))
print(base_results, row.names = FALSE)

```

```

# Relative reduction compared with the baseline (delta = 0)
G0 <- base_results$G_opt[1]
base_results$rel_loss_pct <- round(100 * (G0 - base_results$G_opt) / G0, 2)
cat("\nRelative reduction vs. baseline:\n")
print(base_results[, c("scen_lab", "G_opt", "rel_loss_pct")], row.names = FALSE)

#####
# Part 2. Daily cumulative energetics (Results 3.2)
#####
cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("Part 2. Daily cumulative energetics\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

base_results$daily_total <- trips_pd * base_results$G_opt
base_results$chick_kJ_d <- pmax(base_results$daily_total - adult_M, 0)
print(base_results[, c("scen_lab", "G_opt", "daily_total", "chick_kJ_d")],
      row.names = FALSE)

cat(sprintf("\nDaily loss (No vs High): %.2f kJ/day (%.2f%% of baseline chick energy)\n",
          base_results$chick_kJ_d[1] - base_results$chick_kJ_d[4],
          100 * (base_results$chick_kJ_d[1] - base_results$chick_kJ_d[4]) /
            base_results$chick_kJ_d[1]))

#####
# Part 3. Sensitivity analysis (1,296 combinations) &#8212; Results 3.3
#
# Combinations: D0 (4) x v (3) x m (3) x b_max (3) x a (3) x delta (4) = 1,296
#####
cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("Part 3. Sensitivity analysis (1,296 combinations)\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

sens_grid <- expand.grid(
  D0 = c(4, 8, 12, 16),
  v = c(35, 43.2, 50),
  m = c(40, 55, 70),
  b_max = c(140, 160, 180),
  a = c(0.03, 0.04, 0.05),
  delta = c(0.0, 0.1, 0.5, 1.0)
)
cat("Total combinations:", nrow(sens_grid), "(= 4 x 3 x 3 x 3 x 3 x 4)\n\n")

sens_grid$G_opt <- mapply(function(D, v, m, bm, a, d) {
  find_optimum(delta = d, D = D, v = v, T = T_trip,
              m = m, a = a, bmax = bm)$G_opt
}, sens_grid$D0, sens_grid$v, sens_grid$m, sens_grid$b_max,
  sens_grid$a, sens_grid$delta)

sens_summary <- aggregate(G_opt ~ delta, data = sens_grid, FUN = mean)
sens_summary$G_opt <- round(sens_summary$G_opt, 2)
G_ref_sens <- sens_summary$G_opt[sens_summary$delta == 0]
sens_summary$rel_loss_pct <- round(100 * (G_ref_sens - sens_summary$G_opt) /

```

```

        G_ref_sens, 2)
cat("Mean optimal net gain by scenario (averaged over 1,296 combinations):\n")
print(sens_summary, row.names = FALSE)

#####
# Part 4. Heatmap analysis (Results 3.4)
#
# Fig. 4: Absolute optimal net energetic gain
# Fig. 5: Relative loss (%) from the no-impediment baseline
#####
cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("Part 4. Heatmap analysis (delta x D0)\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

heatmap_grid <- expand.grid(
  delta = seq(0, 1.0, by = 0.05),
  D0 = seq(2, 20, by = 2)
)
heatmap_grid$G_opt <- mapply(function(d, D) {
  find_optimum(delta = d, D = D)$G_opt
}, heatmap_grid$delta, heatmap_grid$D0)

# Reference G at delta = 0 for each D0, then compute relative loss (%)
ref_by_D <- aggregate(G_opt ~ D0, data = subset(heatmap_grid, delta == 0),
  FUN = mean)
colnames(ref_by_D) <- c("D0", "G_ref")
heatmap_grid <- merge(heatmap_grid, ref_by_D, by = "D0")
heatmap_grid$rel_loss_pct <- 100 * (heatmap_grid$G_ref - heatmap_grid$G_opt) /
  heatmap_grid$G_ref

cat("Heatmap grid generated. Example reported in the main text (D0 = 20 km):\n")
cat(sprintf(" delta = 0: G = %.2f kJ/trip\n",
  heatmap_grid$G_opt[heatmap_grid$delta == 0 & heatmap_grid$D0 == 20]))
cat(sprintf(" delta = 1.0: G = %.2f kJ/trip (relative loss %.1f%%)\n",
  heatmap_grid$G_opt[heatmap_grid$delta == 1 & heatmap_grid$D0 == 20],
  heatmap_grid$rel_loss_pct[heatmap_grid$delta == 1 &
  heatmap_grid$D0 == 20]))

#####
# Part 5. Monte Carlo simulation (Results 3.5)
#
# Five parameters x four scenarios x 5,000 iterations.
# Uniform priors: D0 in [4, 16], v in [35, 50], m in [40, 70],
# b_max in [140, 190], a in [0.025, 0.055].
#####
cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("Part 5. Monte Carlo simulation (5,000 iter x 4 scenarios)\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

n_mc <- 5000
mc_param <- data.frame(
  D0 = runif(n_mc, 4, 16),
  v = runif(n_mc, 35, 50),

```

```

m = runif(n_mc, 40, 70),
b_max = runif(n_mc, 140, 190),
a = runif(n_mc, 0.025, 0.055)
)

mc_results <- do.call(rbind, lapply(scenarios$delta, function(d) {
  G_vec <- mapply(function(D, v, m, bm, a) {
    find_optimum(delta = d, D = D, v = v, T = T_trip,
      m = m, a = a, bmax = bm)$G_opt
  }, mc_param$D0, mc_param$v, mc_param$m, mc_param$b_max, mc_param$a)
  data.frame(delta = d,
    mean_G = mean(G_vec),
    lo95 = quantile(G_vec, 0.025),
    hi95 = quantile(G_vec, 0.975))
}))

# Relative change (%) from the mean at delta = 0
G_ref_mc <- mc_results$mean_G[mc_results$delta == 0]
mc_results$rel_pct <- round(100 * (mc_results$mean_G - G_ref_mc) / G_ref_mc, 2)
mc_results$mean_G <- round(mc_results$mean_G, 2)
mc_results$lo95 <- round(mc_results$lo95, 2)
mc_results$hi95 <- round(mc_results$hi95, 2)
print(mc_results, row.names = FALSE)

#####
# Part 6. Behavioral plasticity model (Results 3.6 / Fig.6, Table 1)
#
# a_eff(T_f) = a_0 * (T_f / T_baseline)^gamma
# Compare gamma = 0, 1, 2, 3 (gamma = 0 reproduces the basic static model)
#####
cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("Part 6. Behavioral plasticity extension\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

tau_0 <- 2 * D0 / v_fly
Tf_baseline <- T_trip - tau_0

# Plastic response coefficient
a_plastic <- function(Tf, gamma, a0 = a_shape, Tf_base = Tf_baseline) {
  a0 * (Tf / Tf_base)^ gamma
}

# Net energetic gain under the plasticity-extended model
net_gain_plastic <- function(c, delta, gamma,
  D = D0, v = v_fly, T = T_trip,
  m = m_flight, bmax = b_max, r = r_rest) {
  tau <- (2 * D / v) * (1 + delta)
  tf <- max(T - tau, 0)
  if (tf <= 0) return(-m * tau)
  a_eff <- a_plastic(tf, gamma)
  (bmax * (1 - exp(-a_eff * (c - r))) - c) * tf - m * tau
}

```

```

find_optimum_plastic <- function(delta, gamma, c_grid = c_seq) {
  gains <- sapply(c_grid, net_gain_plastic, delta = delta, gamma = gamma)
  idx <- which.max(gains)
  list(c_opt = c_grid[idx], G_opt = gains[idx],
       tau = (2 * D0 / v_fly) * (1 + delta),
       Tf = max(T_trip - (2 * D0 / v_fly) * (1 + delta), 0),
       a_eff = a_plastic(max(T_trip - (2 * D0 / v_fly) * (1 + delta), 0),
                          gamma))
}

# Compare four scenarios under gamma = 0, 1, 2, 3
plast_results <- do.call(rbind, lapply(c(0, 1, 2, 3), function(g) {
  do.call(rbind, lapply(seq_len(nrow(scenarios)), function(i) {
    if (g == 0) {
      o <- find_optimum(scenarios$delta[i])
      a_e <- a_shape
    } else {
      o <- find_optimum_plastic(scenarios$delta[i], gamma = g)
      a_e <- o$a_eff
    }
    data.frame(gamma = g,
               scen_lab = scenarios$scen_lab[i],
               delta = scenarios$delta[i],
               Tf = round(o$Tf, 3),
               a_eff = round(a_e, 4),
               c_opt = round(o$c_opt, 2),
               G_opt = round(o$G_opt, 2))
  )))
}))
print(plast_results, row.names = FALSE)

# Table 1 (Appendix): direct comparison between gamma = 0 and gamma = 2
cat("\n[Appendix Table 1] Direct comparison: gamma = 0 vs gamma = 2\n")
tab1 <- merge(
  subset(plast_results, gamma == 0,
         select = c("scen_lab", "delta", "Tf", "a_eff", "c_opt", "G_opt")),
  subset(plast_results, gamma == 2,
         select = c("scen_lab", "c_opt", "G_opt")),
  by = "scen_lab", suffixes = c("_basic", "_plast"))
tab1$delta_c_opt <- round(tab1$c_opt_plast - tab1$c_opt_basic, 2)
tab1 <- tab1[order(tab1$delta), ]
print(tab1, row.names = FALSE)

#####
# Part 7. Self-maintenance cost sensitivity
#
# Adult self-maintenance cost varied from 60 to 300 kJ/day in 30 kJ steps,
# crossed with the four impediment scenarios.
#####
cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("Part 7. Self-maintenance cost sensitivity (supplementary)\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

```

```

maint_levels <- seq(60, 300, by = 30)

# Daily total G is independent of self-maintenance cost
daily_total <- sapply(scenarios$delta, function(d)
  trips_pd * find_optimum(d)$G_opt)
names(daily_total) <- scenarios$scen_lab

maint_table <- do.call(rbind, lapply(maint_levels, function(M) {
  chick <- pmax(daily_total - M, 0)
  abs_loss <- chick[1] - chick[4]
  rel_loss <- ifelse(chick[1] > 0, 100 * abs_loss / chick[1], NA)
  data.frame(self_maint = M,
    No = round(chick[1], 2),
    Low = round(chick[2], 2),
    Moderate = round(chick[3], 2),
    High = round(chick[4], 2),
    abs_loss = round(abs_loss, 2),
    rel_pct = round(rel_loss, 2)
  )))
print(maint_table, row.names = FALSE)

cat("\nKey observations:\n")
cat(" (1) Absolute reduction (No - High) is invariant to self-maintenance cost\n",
  " and equals 98.96 kJ/day across all maintenance levels.\n", sep = "")
cat(" (2) Relative loss (%) accelerates from 12.62% (60 kJ/day)\n",
  " to 18.19% (300 kJ/day) as maintenance cost increases.\n", sep = "")

#####
# Part 8. Visualization
#
# Main-text figures are produced with ggplot2 as publication-quality PDF/PNG.
# Uncomment the block below to enable plotting.
#####
# library(ggplot2)
# library(viridis)
#
## Fig. 1. Net energetic gain curves over work intensity c
# c_curve <- seq(r_rest, 120, by = 0.5)
# fig1_df <- do.call(rbind, lapply(seq_len(nrow(scenarios)), function(i) {
#   data.frame(scen = scenarios$scen_lab[i],
#     c = c_curve,
#     G = sapply(c_curve, net_gain, delta = scenarios$delta[i]))
#   }))
# ggplot(fig1_df, aes(c, G, color = scen)) +
#   geom_line(linewidth = 1) +
#   labs(x = "Work intensity c (kJ/h)",
#     y = "Net energetic gain (kJ/trip)",
#     color = "Scenario") +
#   theme_bw()
#
## Figs. 4 and 5. Heatmaps
# ggplot(heatmap_grid, aes(delta, D0, fill = G_opt)) +
#   geom_tile() + scale_fill_viridis() +

```

```

# labs(x = expression(Movement~impediment~delta),
#       y = expression(One-way~distance~D[0]~(km)),
#       fill = "G (kJ/trip)") + theme_bw()
#
## Fig. 6 (Appendix). Behavioral plasticity model
# ggplot(plast_results, aes(delta, c_opt, color = factor(gamma))) +
#   geom_line(linewidth = 1) + geom_point(size = 2) +
#   labs(x = expression(delta), y = expression(c^"*"~(kJ/h)),
#        color = expression(gamma)) + theme_bw()

cat("\n", strep("=", 78), "\n", sep = "")
cat("All analyses completed.\n")
cat(strep("=", 78), "\n", sep = "")

# Automatic verification against the values reported in the main text
cat("\n[Verification against main-text values]\n")
checks <- list(
  "G(delta=0) = 422.08" = round(base_results$G_opt[1], 2) == 422.08,
  "G(delta=1.0) = 372.60" = round(base_results$G_opt[4], 2) == 372.60,
  "chick(delta=0) = 724.15" = round(base_results$chick_kJ_d[1], 2) == 724.15,
  "chick(delta=1.0) = 625.20" = round(base_results$chick_kJ_d[4], 2) == 625.20,
  "Daily loss (No - High) = 98.96 kJ/day" =
    round(base_results$chick_kJ_d[1] - base_results$chick_kJ_d[4], 2) == 98.95 ||
    round(base_results$chick_kJ_d[1] - base_results$chick_kJ_d[4], 2) == 98.96
)
for (k in names(checks)) {
  cat(sprintf(" %-45s %s\n", k, ifelse(checks[[k]], "OK", "FAIL")))
}

```