

확률분포모형을 이용한 하루살이속(*Ephemera*) 4종의 고도구배에 따른 서식처적합도 평가

공동수^{a,*} · 강보미^b

경기대학교 생명과학과

Estimation on Altitudinal Spectrum of Suitability for Four Species of the Mayfly Genus *Ephemera* (Ephemeroptera: Ephemeridae) Using Probability Distribution Models

Dongsoo Kong^{a,*} · Bomi Kang^b

Department of Life Science, Kyonggi University

(Received 11 July 2023, Revised 27 July 2023, Accepted 28 July 2023)

Abstract

Distribution characteristics and altitudinal gradient of four species (*E. strigata*, *E. separigata*, *E. orientalis-sachalinensis* group) of the mayfly genus *Ephemera* (Order Ephemeroptera) were analyzed with probability distribution models (exponential, normal, lognormal, logistic, Weibull, gamma, beta, Gumbel). Data was collected from 23,846 sampling units of 6,787 sites in Korea from 2010 to 2021. The beta distribution model showed the best fit for positively skewed *E. orientalis-sachalinensis* and little-skewed *E. strigata* along with altitudinal gradient. The reversed lognormal distribution model showed the best-fit for negatively skewed *E. separigata*. *E. orientalis-sachalinensis* distributed at the range of altitude 1~700 m (mean 251 m, median 226 m, mode 124 m, and standard deviation 161 m), *E. strigata* distributed at the range of altitude 5~871 m (mean 474 m, median 478 m, mode 492 m, and standard deviation 200 m), *E. separigata* distributed at the range of altitude 7~846 m (mean 620 m, median 659 m, mode 760 m, and standard deviation 181 m). Altitudinal habitat suitability ranges were estimated to be 42~257 m for *E. orientalis-sachalinensis*, 335~644 m for *E. strigata*, and 641~824 m for *E. separigata*. Based on the altitudinal spectrum of suitability and altitude-related temperature analysis results, *E. orientalis-sachalinensis* was estimated to be thermophilic, *E. strigata* to be mesophilic, and *E. separigata* to be thermophobic. This is the first national-scale evaluation of the altitudinal distribution of *Ephemera* in Korea. These results will be used in a further research study on altitudinal shift of the species of *Ephemera* under climate change.

Key words : Altitudinal distribution, *Ephemera*, Habitat suitability index, Thermality

^{a*} Corresponding author, 교수(Professor), dkkong@kgu.ac.kr, <http://orcid.org/0000-0001-8438-3229>

^b 석사과정(Master Student), kbn0819b@gmail.com, <http://orcid.org/0009-0006-8806-3859>

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, provided the original work is properly cited.

1. Introduction

하천은 상류부터 하류까지 환경요인 및 생물군이 연속적으로 변하는 특성을 갖는다(Vannote et al., 1980). 특히 수온과 용존산소 포화도는 저서성 대형무척추동물 분포의 고도제한과 관련된 중요 요인이다(Madsen et al., 2015). 그 외에도 유하과정에 유속, 수심, 하상 등의 물리적 요인과 에너지원이 달라지기 때문에 저서성 대형무척추동물의 섭식 및 서식 길드의 변화가 수반된다. 특히 고도에 따른 섭식기능군의 변화에 대해서는 그간에 많은 연구가 진행되어 왔다(Serna et al., 2022).

고도와 저서성 대형무척추동물의 관계에 대하여 국내에서 수행된 연구는 지리산 뱀사골 강도래목의 분포(Ra et al., 1991), 남양주군 수동천 무늬하루살이와 동양하루살이의 분포(Lee et al., 1995), 치악산 일대 산간계류 수서곤충의 분포(Park et al., 1997), 설악산 계류 저서성 대형무척추동물 섭식기능군의 분포(Son et al., 2011), 금강수계 저서성 대형무척추동물의 섭식기능군 분포(Park et al., 2011), 지리산 국립공원 수계 저서성 대형무척추동물의 목(order)별 및 섭식기능군의 분포(Kwon et al., 2012), 영천시 신녕천의 저서성 대형무척추동물 출현 목의 구성(Kim et al., 2020) 등이 있다.

하루살이는 유시류 곤충 중 그 기원이 가장 오래된 생물군으로서 그 생명의 역사가 장구한 만큼 산간계류나 대하천의 우수역은 물론 호수나 연못, 소택지와 같은 정수역에 이르기까지 다양한 서식지에 적응하여 살아가고 있다. 생활사의 거의 모든 기간을 물 속에서 지내는 하루살이는 성충으로 보내는 시기가 이름 그대로 하루에 불과하므로 각 종의 서식범위가 제한적으로 다양하며, 특히 국내의 하루살이속(*Ephemera*)의 여러 분류군들은 다양한 고도의 구계에 선택적으로 적응하여 출현하는 것으로 알려져 있다(Hwang, 2007; Lee et al., 1995). 국내의 하루살이속에는 동양하루살이(*E. orientalis*), 사할린하루살이(*E. sachalinensis*), 무늬하루살이(*E. strigata*), 가는무늬하루살이(*E. separigata*)가 기록되어 있다(Hwang, 2007). Hwang et al. (2013)은 이들 4종의 미토콘드리아 CO1 유전자의 염기서열 분석을 통해 하루살이속이 단계통을 이루고 있으며, 각각 동양하루살이-사할린하루살이, 무늬하루살이-가는무늬하루살이의 두 자매군으로 나뉘고, 동양하루살이-사할린하루살이 분기군은 하위고도에 넓게 적용한 반면 무늬하루살이-가는무늬하루살이 분기군은 상위고도에 제한된 적용범위를 갖는 것으로 분석한 바 있다.

고도구계에 따른 국내의 하루살이속 분류군의 분포에 대한 그간의 일부 연구에도 불구하고 그 결과는 정성적인 것 이거나 정량적인 결과 역시 시공간적으로 극히 지역적인 범위에서 도출된 것이기 때문에 해당 분류군의 분포한계를 파악하기에는 한계가 있으며 각 분류군의 분포유형에 대한 통계학적인 분석이 수행되지 않아 분포특성을 이해하는데도 무리가 있다.

본 연구는 2010년부터 2021년까지 전국에 걸친 조사지점에서 수집된 자료를 바탕으로 확률분포모형을 적용하여 하루살이속 4종(동양하루살이, 사할린하루살이, 무늬하루살이,

가는무늬하루살이)의 고도에 따른 출현구계를 평가한 것이다. 국내에 서식하는 종 중 사할린하루살이는 성충 단계에서 체장이 동양하루살이에 비해 명확하게 크지만(Hwang et al., 2013), 약충 단계에서는 동양하루살이와 구분이 쉽지 않기 때문에 본 연구에 사용된 자료의 대부분은 사할린하루살이가 동양하루살이에 포함되어 기록된 것들이다. 이러한 제약점과 더불어 두 종은 동소서식하는 것으로 알려져 있으므로(Hwang et al., 2013), 이를 동양하루살이-사할린하루살이 군으로 묶어서 분석하였다.

국내에서 저서성 대형무척추동물의 출현특성을 분석함에 있어 확률분포모형이 적용된 사례는 조사면적-종수 관계 해석(Kong and Kim, 2015)과 물리적 서식처 적합도 지수 산정(Kim and Kong, 2018; Kong and Kim, 2017)이 있으나 해당 연구에서 적용된 분포모형은 Weibull 모형을 중심으로 제한적인 것이었다. 본 연구는 여러 유형의 다양한 분포모형을 적용하여 그 적합성을 평가하였는데, 이는 저서성 대형무척추동물의 분포특성을 해석하기 위한 방법론적으로도 의의가 있다고 할 수 있다. 또한 최근 기후변화에 따른 저서성 대형무척추동물 분포의 고도구계 이동(altitudinal shift)에 대한 연구가 다양하게 진행되고 있는데(Čiamporová-Zaťovičová, 2010; Contador et al., 2015; Li et al., 2016), 본 연구의 결과는 향후 기후변화에 따른 하루살이속 분류군의 고도구계 이동을 파악하는데 있어 사전자료로서 활용될 수 있을 것으로 본다.

2. Materials and Methods

2.1 자료수집

본 연구에 이용된 자료는 한강물환경연구소의 “기후변화가 수생태계에 미치는 영향과 대응전략(10~12)”, 환경부의 “환경생태유량 산정기준 연구 및 시범산정(14)”, 환경부·국립환경과학원의 “수생태계 건강성 조사 및 평가(12~13)”, “하천 수생태계 현황 조사 및 건강성 평가(14~21)”, “수생태계 참조하천 선정 및 활용방안 마련 연구(18)”, “4대강 보개방에 따른 수생태계 변화 조사(18~19)”, 국립환경과학원의 “생물측정망 모니터링 및 평가기법 개발연구(17)”의 지점 또는 정점 조사 결과였으며 총 조사지점 수는 6,787개, 총 표본단위는 23,846개였다. 대상 표본단위는 남북으로는 민통선 이남부터 제주도, 동서로는 서해 접경부터 동해 접경, 고도는 0~888 m의 전국적인 범위에 걸쳐있다. 각 조사단위의 자료는 수체에 서식하는 하루살이속 약충의 출현유무와 해당 조사지점의 고도에 대한 것이며 성충에 대한 조사결과는 포함되지 않은 것이다.

2.2 통계분석

2.2.1 이산적 통계

2.2.1.1 출현밀도 비가중 통계

분류군의 출현밀도를 고려하지 않고 단순히 해당 분류군이 출현한 표본단위(j)의 고도 값(X_j)과 출현 표본단위의 총수(n)를 가지고 평균(\bar{X})과 표준편차(s_x)를 구하는 방법으로서 분류군 단위로 출현특성이 반영되는 것이며, 이 방법으로도

출된 통계량은 고도구간별로 표본단위의 수가 동일한 경우에 한해 대표성이 있다.

$$\bar{X} = \frac{\sum_{j=1}^n X_j}{n} \tag{1}$$

$$s_x = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^n (X_j - \bar{X})^2}{n-1}} \tag{2}$$

중위값(median, \tilde{X})은 $x = 0.5(n-1) + 1$ 의 x 값에서 정수 부분을 m 이라 하고 소수 부분을 t 라 할 때, 오름차순의 m 번째 값인 $v(m)$ 과 $m+1$ 번째 값인 $v(m+1)$ 을 적용하여 식 3과 같이 구하였다.

$$\tilde{X} = v(m) + t[v(m+1) - v(m)] \tag{3}$$

2.2.1.2 출현밀도 가중 통계

각 표본단위에서 출현한 분류군의 출현밀도(A_j)를 가중치로 적용하여 해당 분류군이 출현한 표본단위의 고도 값에 대한 평균(식 4)과 표준편차(식 5)를 구하는 방법으로서 개체단위로 출현특성이 반영되는 것이며 이 방법으로 도출된 통계량 역시 고도구간별로 표본단위의 수가 동일한 경우에 대표성이 있다.

$$\bar{X} = \frac{\sum_{j=1}^n A_j X_j}{\sum_{j=1}^n A_j} \tag{4}$$

$$s_x = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^n A_j (X_j - \bar{X})^2}{V_1 - V_2/V_1}} \tag{5}$$

여기에서 $V_1 = \sum_{j=1}^n A_j$, $V_2 = \sum_{j=1}^n A_j^2$

2.2.1.3 상대출현빈도 가중 통계

고도구간별로 표본단위의 수가 동일하지 않다면 식 1~4의 통계량은 대표성이 인정되지 않으며 고도구간별로 총 표본단위의 수가 고려된 빈도분석이 필요하다. 그러나 자연상태에서 나타나는 생물의 분포 자료를 바탕으로 생물이 생육하기에 적합한 환경요인의 범위를 파악하는 것은 개념적으로 용이한 사항이 아니다. 이는 각 생물군이 출현하는 서식처를 조성하고 있는 환경요인의 평균 또는 분산을 산출하는 과정에 생물군의 출현도를 어떻게 고려하는가에 따라 그 결과가 다를 수 있기 때문이다.

국내의 저서성 대형무척추동물과 환경요인의 관계분석에서 Yoon et al. (1992)은 평균출현밀도를 적용하였고, Kong et al. (2013)과 Kim et al. (2018)은 상대출현빈도를 적용하였으며, Kong and Kim (2016), Kong and Kim (2017)과

Kong et al. (2018)은 Dufrene and Legendre (1997)의 연구사례에 따라 복합출현도(평균출현밀도×상대출현빈도)를 적용한 바 있다. 본 연구에서는 출현밀도가 고려되지 않은 상대출현빈도를 적용하였는데, 이는 본 연구에 사용된 자료가 다양한 조사자에 의하여 서로 다른 시기에 조사된 결과이기 때문이다. 각 분류군의 출현밀도는 같은 고도구간에서도 생활사에 따라 계절적인 변동이 클 뿐만 아니라 미소서식처에 따라 다르고 조사도구나 조사자에 따라서도 차이가 클 수 있으며 이러한 변동성과 불확실성은 개체군의 출현특성을 왜곡시킬 수 있다. 따라서 본 연구는 출현밀도로 대변되는 서식처에 대한 선호도보다는 출현유무로 대변되는 서식구계를 파악하는데 중점을 두고 분석된 것이다.

각 분류군의 상대출현빈도(R_i)는 고도구배의 각 급구간(i)에서 해당 분류군이 출현한 표본단위수(n_i)를 해당 급구간의 총 표본단위수(N_i)로 나눈 값이다(식 6).

$$R_i = \frac{n_i}{N_i} \tag{6}$$

고도 급구간의 계급치(class mark) 값(X_{mi})에 상대출현빈도를 가중치로 적용하여 급구간의 총수 k 급구간까지의 평균(식 7)과 표준편차(식 8)를 구하였다.

$$\bar{X} = \frac{\sum_{i=1}^k R_i X_{mi}}{\sum_{i=1}^k R_i} \tag{7}$$

$$s_x = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^k R_i (X_{mi} - \bar{X})^2}{V_1 - V_2/V_1}} \tag{8}$$

여기에서 $V_1 = \sum_{i=1}^k R_i$, $V_2 = \sum_{i=1}^k R_i^2$

중위값은 각 고도의 급구간에 대하여 누적상대출현빈도를 구한 후 총 누적값의 1/2에 해당하는 값($\frac{1}{2} \sum_{i=1}^k R_i$)을 포함하는 급구간(m)의 하한치(L), 해당 급구간의 상대출현빈도(f_m), 급구간의 범위값(C), 해당 급구간 직전까지의 누적상대출현빈도($\sum_{i=1}^{m-1} R_i$)를 고려한 비례식(식 9)을 통해 구하였다(식 10).

$$C: \tilde{X} - L = f_m : \frac{1}{2} \sum_{i=1}^k R_i - \sum_{i=1}^{m-1} R_i \tag{9}$$

$$\tilde{X} = L + C \frac{\frac{1}{2} \sum_{i=1}^k R_i - \sum_{i=1}^{m-1} R_i}{f_m} \tag{10}$$

최빈값(mode, \hat{X})은 가장 높은 상대출현빈도를 보이는 급

구간(m)의 하한치(L), 해당 직전 급구간의 상대출현빈도(f_{m-1})와 직후 급구간전의 상대출현빈도(f_{m+1})를 고려한 비례식(식 11)을 통해 구하였다(식 12).

$$C: \hat{X} - L = f_{m-1} + f_{m+1} : f_{m+1} \quad (11)$$

$$\hat{X} = L + C \frac{f_{m+1}}{f_{m-1} + f_{m+1}} \quad (12)$$

2.2.2 연속적 확률분포 통계

고도구배에 따른 분류군의 출현도를 연속적으로 해석하기 위해서는 일차적으로 상대출현빈도를 이산적인 확률질량함수(probability mass function, PMF)로 변환하고 이차적으로 연속적인 확률밀도함수(probability density function, PDF)로 변환하는 과정이 필요하다. 이때 확률질량함수 또는 확률밀도함수는 그 자체로서 환경요인에 대한 분류군의 출현특성 또는 서식처 적합도(habitat suitability)로 이해될 수 있다. 통계학적으로 상대도수의 합은 1이고 확률질량함수는 상대도수를 급구간으로 나눈 값이다. 그러나 식 5에서 도출되는 급구간별 분류군의 상대출현빈도는 해당 급구간에서의 상대값이므로 이를 급구간의 총수 k 급구간까지의 전체 급구간에 대하여 합한 값은 1이 아니다. 따라서 급구간별 상대출현빈도와 급구간의 범위값(Δx_i)을 곱하고 이를 합한 값으로 해당 급구간의 상대출현빈도를 나눈 값을 확률질량함수 값으로 정하였다(식 13).

$$PMF_i = \frac{R_i}{\sum_{i=1}^k R_i \Delta x_i} \quad (13)$$

식 13은 고정된 분포의 값으로 상대출현빈도를 나누는 것이므로 급구간별 상대출현빈도가 확률질량함수의 값과 비례하게 된다. 따라서 급구간의 크기가 달라진다 하더라도 해당 구간에서 분류군의 출현빈도의 특성은 과대 또는 과소 평가되지 않고 유지된다. 식 13에 따라 급구간 l 까지의 누적질량함수(cumulative mass function)는 식 14와 같다. 식 14에서 전체 급구간까지($l=k$)의 누적질량함수 값은 1이 된다.

$$CMF_l = \sum_{i=1}^l (PMF_i \Delta x_i) = \frac{\sum_{i=1}^l R_i \Delta x_i}{\sum_{i=1}^k R_i \Delta x_i} \quad (14)$$

2.2.2.1 확률분포모형 선정

본 연구에서 적용한 확률분포모형은 1 인자 모형(지수분포)과 2 인자 모형(정규분포, 대수정규분포, 로지스틱분포, Weibull 분포, Gamma 분포, Beta 분포, Gumbel 분포)의 8개 유형이었으며, 이 중 4개의 모형(지수분포, 대수정규분포, Weibull 분포, Gamma 분포)에 대해서는 부정편포(negatively skewed distribution)의 해석을 위한 역분포 모형(reversed

distribution type)을 추가하였다(Table 1). 이 외에도 2 인자의 지수분포를 비롯하여 유형별로 3 인자의 일반화 모형들이 있으며 이러한 모형들은 2 인자의 특수 모형에 비하여 유연성이 커서 실측치에 대한 적합도가 높지만 모수 추정에 어려움이 있기 때문에 적용하지 않았다.

지수분포는 최빈값으로부터 분류군의 출현도가 급격하게 지수적으로 감소하는 경우에 적용할 수 있다. 정규분포와 로지스틱분포는 분류군의 출현도가 최빈값을 중심으로 대칭성을 가질 때 적합성이 높고 대수정규분포, Weibull 분포, Gamma 분포, Gumbel 분포는 최빈값을 중심으로 편포할 때 적합성이 높다. 반면 Beta 분포는 일반적으로 다양한 확률구조에 대하여 유연성이 높은 것으로 알려져 있다.

각 확률분포모형에서 확률변수의 정의역과 실제로 생물이 분포하는 범위는 다를 수 있다. 일례로 정규분포나 로지스틱분포에서 확률변수의 정의역은 $-\infty$ 에서 ∞ 의 범위를 갖지만 변환되지 않은 환경요인의 값은 음의 영역을 갖지 않기 때문에 확률분포모형으로부터의 평균이나 분산은 환경요인이 실제로 가질 수 있는 범위에서 산출되어야 한다. 이를 고려할 때 생물의 분포유형은 환경요인의 범위가 $0 \sim \infty$ 또는 $0 \sim a$ 인 조건에서 더미(dummy)분포를 가진 경우(Fig. 1a)와 더미분포를 갖지 않는 경우(Fig. 1b), 양의 영역에서 $a \sim \infty$ 또는 $a \sim b$ (Fig. 1c), 음의 영역을 포함한 $a \sim \infty$, $-\infty \sim b$, $a \sim b$ (Fig. 1d)의 경우로 구분될 수 있다. 환경요인이 고도, 유속, 수질의 경우에는 그 값이 0인 조건에서도 생물이 출현할 수 있기 때문에 Fig. 1a의 유형을 따를 수도 있고 역치 값을 가진 Fig. 1b의 유형을 따를 수도 있다. 유역면적, 하폭, 수심의 경우에는 그 값이 0인 조건에서는 생물이 출현할 수 없으므로 Fig. 1c 또는 역치 값을 가진 Fig. 1b의 유형을 따를 수 있다. 반면 $\phi [= -\text{Log}_2^D, D: \text{입경(mm)}]$ 값으로 환산된 하상의 평균입경은 음의 값을 가질 수 있으므로 Fig. 1d의 유형을 따를 수 있다.

따라서 환경요인에 따른 각 분류군의 분포특성에 따라 그

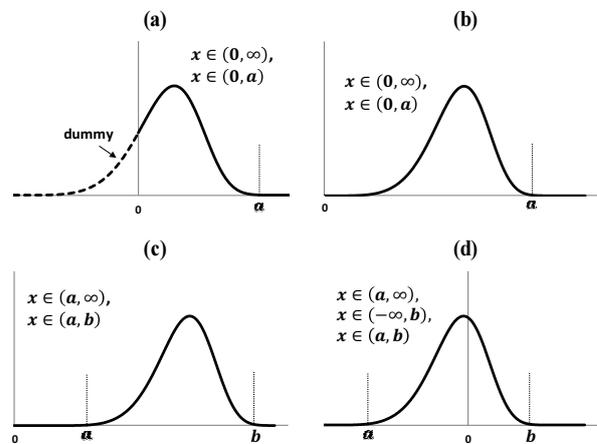


Fig. 1. Distribution type of aquatic organisms according to environmental factors. a) with dummy, b) without dummy and non-shifted, c) without dummy and shifted, d) transformed, without dummy and shifted.

유형이 세분화 될 수 있는데, 고도의 경우엔 Fig. 1a와 Fig. 1b의 유형으로 나뉠 수 있다. 해안가에 있는 수체에서 수심이 깊은 곳은 해수면 아래에 위치하여 있을 수도 있으나 본 연구에서는 육상 기준의 고도에 따른 분포에 관심을 두고 있으므로 해수면 아래의 고도에 대한 확률분포는 더미

(dummy)구간으로 평가하였다. 이때 Fig. 1b의 경우엔 확률변수의 정의역에서 통계량을 구할 수 있으나 확률분포가 Fig. 1a의 유형으로 나타나는 경우에는 더미구간을 제외한 범위에서 통계량을 구하여야 하며 본 연구에서 이에 대한 함수를 도출하여 Table 1에 수록하였다.

Table 1. Probability density function (PDF), cumulative distribution function (CDF), mode, mean, and variance according to environmental variable (x)

		Type 1.1.1	Type 1.1.2
		$x \in (0, \infty), a > 0, \text{PDF}(0) > 0$	$x \in (a, \infty), a \geq 0, \text{PDF}(a) = 0$
Exponential distribution (Type 1.1)	CDF	$1 - \frac{e^{-\lambda(x+a)}}{1-\alpha}, \alpha = 1 - e^{-\lambda a}$	$1 - e^{-\lambda(x-a)}$
	PDF	$\frac{\lambda e^{-\lambda(x+a)}}{1-\alpha}$	$\lambda e^{-\lambda(x-a)}$
	Mode	0	a
	Mean	$1/\lambda$	$1/\lambda + a$
	Variance	$1/\lambda^2$	$1/\lambda^2$
		$x \in (0, a), a > 0, \text{PDF}(0) > 0$	
Reversed exponential distribution (Type 1.2)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} [e^{-\lambda(a-x)} - \alpha], \alpha = e^{-\lambda a}$	
	PDF	$\frac{\lambda}{1-\alpha} e^{-\lambda(a-x)}$	
	Mode	a	
	Mean	$a/(1-\alpha) - 1/\lambda$	
	Variance	$1/\lambda^2 - \alpha a^2 / (1-\alpha)^2$	
		$x \in (0, \infty), \text{PDF}(0) > 0$	
Normal distribution (Type 2)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[\frac{1}{2} \text{erfc} \left(-\frac{x-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right) - \alpha \right]$ $\alpha = \frac{1}{2} \text{erfc} \left(\frac{\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right)$	
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{x-\mu}{\sigma} \right)^2}$	
	Mode	μ	
	Mean	$\mu + \xi, \xi = \frac{\sigma e^{-(\mu/\sigma)^2/2}}{(1-\alpha)\sqrt{2\pi}}$	
	Variance	$\sigma^2 - \xi(\mu + \xi)$	
		Type 3.1.1	Type 3.1.2
		$x \in (0, \infty), a > 0, \text{PDF}(0) > 0$	$x \in (a, \infty), a \geq 0, \text{PDF}(a) = 0$
Lognormal distribution (Type 3.1)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left\{ \frac{1}{2} \text{erfc} \left[-\frac{\ln(x+a)-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right] - \alpha \right\}$ $\alpha = \frac{1}{2} \text{erfc} \left[-\frac{\ln a - \mu}{\sqrt{2}\sigma} \right]$	$\frac{1}{2} \text{erfc} \left[-\frac{\ln(x-a)-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right]$
	PDF	$\frac{1}{(1-\alpha)\sqrt{2\pi}\sigma(x+a)} e^{-\frac{1}{2} \left[\frac{\ln(x+a)-\mu}{\sigma} \right]^2}$	$\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma(x-a)} e^{-\frac{1}{2} \left[\frac{\ln(x-a)-\mu}{\sigma} \right]^2}$
	Mode	$e^{\mu-\sigma^2} - a$	$e^{\mu-\sigma^2} + a$
	Mean	$(\tau_2/\tau_1)e^{\mu+\sigma^2/2} - a$ $\tau_1 = \text{erfc}(\beta), \beta = (\ln a - \mu)/(\sqrt{2}\sigma)$ $\tau_2 = \text{erfc}(\beta - \sigma/\sqrt{2})$	$e^{\mu+\sigma^2/2} + a$
	Variance	$e^{2\mu+\sigma^2} [(\tau_3/\tau_1)e^{\sigma^2} - (\tau_2/\tau_1)^2]$ $\tau_3 = \text{erfc}(\beta - \sqrt{2}\sigma)$	$(e^{\sigma^2} - 1)e^{2\mu+\sigma^2}$

		$x \in (0, a), a > 0, \text{PDF}(0) > 0$	
Reversed lognormal distribution (Type 3.2)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left\{ \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[\frac{\ln(a-x) - \mu}{\sqrt{2}\sigma} \right] - \alpha \right\}$ $\alpha = \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[\frac{\ln a - \mu}{\sqrt{2}\sigma} \right]$	
	PDF	$\frac{1}{(1-\alpha)\sqrt{2\pi}\sigma(a-x)} e^{-\frac{1}{2} \left[\frac{\ln(a-x) - \mu}{\sigma} \right]^2}$	
	Mode	$a - e^{\mu - \sigma^2}$	
	Mean	$a - (\tau_2/\tau_1)e^{\mu + \sigma^2/2}$ $\tau_1 = \operatorname{erfc}(\beta), \beta = (\mu - \ln a)/(\sqrt{2}\sigma)$ $\tau_2 = \operatorname{erfc}(\beta + \sigma/\sqrt{2})$	
	Variance	$e^{2\mu + \sigma^2} [(\tau_3/\tau_1)e^{\sigma^2} - (\tau_2/\tau_1)^2]$ $\tau_3 = \operatorname{erfc}(\beta + \sqrt{2}\sigma)$	
		$x \in (0, \infty), \text{PDF}(0) > 0$	
Logistic distribution (Type 4)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[\frac{1}{1 + e^{-(x-\mu)/s}} - \alpha \right]$ $\alpha = 1/(1 + e^{\mu/s})$	
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{e^{-(x-\mu)/s}}{s[1 + e^{-(x-\mu)/s}]^2}$	
	Mode	μ	
	Mean	$\mu + s\xi$ $\xi = \ln \alpha / (\alpha - 1) - \mu/s$	
	Variance	$s^2 \left(\frac{\pi^2/3 - \tau - \xi^2}{1-\alpha} \right), \tau = \int_0^\alpha \ln^2 \frac{t}{1-t} dt$	
		Type 5.1.1	Type 5.1.2
		$x \in (0, \infty), a > 0, \text{PDF}(0) > 0$	$x \in (a, \infty), a \geq 0, \text{PDF}(a) = 0$
Weibull distribution (Type 5.1)	CDF	$1 - \frac{1}{\alpha} e^{-\left(\frac{x+a}{\lambda}\right)^k}, \alpha = e^{-\left(\frac{a}{\lambda}\right)^k}$	$1 - e^{-\left(\frac{x-a}{\lambda}\right)^k}$
	PDF	$\frac{1}{\alpha} \frac{k}{\lambda} \left(\frac{x+a}{\lambda}\right)^{k-1} e^{-\left(\frac{x+a}{\lambda}\right)^k}$	$\frac{k}{\lambda} \left(\frac{x-a}{\lambda}\right)^{k-1} e^{-\left(\frac{x-a}{\lambda}\right)^k}$
	Mode	$\lambda \left(\frac{k-1}{k}\right)^{1/k} - a$	$\lambda \left(\frac{k-1}{k}\right)^{1/k} + a$
	Mean	$\lambda \frac{\xi_1}{\alpha} - a$ $\xi_1 = \Gamma[1 + 1/k, (a/\lambda)^k]$ $\Gamma: \text{upper incomplete gamma function}$	$\lambda \Gamma(1 + 1/k) + a$
	Variance	$\left(\frac{\lambda}{\alpha}\right)^2 (\alpha \xi_2 - \xi_1^2)$ $\xi_2 = \Gamma[1 + 2/k, (a/\lambda)^k]$	$\lambda^2 \{ \Gamma(1 + 2/k) - [\Gamma(1 + 1/k)]^2 \}$
		$x \in (0, a), a > 0, \text{PDF}(0) > 0$	
Reversed Weibull distribution (Type 5.2)	CDF	$\frac{e^{-[(a-x)/\lambda]^k} - \alpha}{1-\alpha}, \alpha = e^{-(a/\lambda)^k}$	
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{k}{\lambda} \left(\frac{a-x}{\lambda}\right)^{k-1} e^{-\left(\frac{a-x}{\lambda}\right)^k}$	
	Mode	$a - \lambda \left(\frac{k-1}{k}\right)^{1/k}$	
	Mean	$a - \lambda \frac{\xi_1}{1-\alpha}$ $\xi_1 = \Gamma(1 + 1/k) - \Gamma[1 + 1/k, (a/\lambda)^k]$ $\Gamma: \text{upper incomplete gamma function}$	
	Variance	$\left(\frac{\lambda}{1-\alpha}\right)^2 [(1-\alpha)\xi_2 - \xi_1^2]$ $\xi_2 = \Gamma(1 + 2/k) - \Gamma[1 + 2/k, (a/\lambda)^k]$	

	Type 6.1.1 $x \in (0, \infty), a > 0, \text{PDF}(0) > 0$	Type 6.1.2 $x \in (a, \infty), a \geq 0, \text{PDF}(a) = 0$	
Gamma distribution (Type 6.1)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[\frac{1}{\Gamma(k)} \gamma \left(k, \frac{x+a}{\theta} \right) - \alpha \right]$ $\alpha = \frac{1}{\Gamma(k)} \gamma \left(k, \frac{a}{\theta} \right)$	$\frac{1}{\Gamma(k)} \gamma \left(k, \frac{x-a}{\theta} \right)$
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{1}{\Gamma(k)\theta^k} (x+a)^{k-1} e^{-\frac{x+a}{\theta}}$	$\frac{1}{\Gamma(k)\theta^k} (x-a)^{k-1} e^{-\frac{x-a}{\theta}}$
	Mode	$(k-1)\theta - a$	$(k-1)\theta + a$
	Mean	$\theta \xi_1 - a$ $\xi_1 = \Gamma(k+1, a/\theta) / \Gamma(k, a/\theta)$ Γ : upper incomplete gamma function	$k\theta + a$
	Variance	$\theta^2 (\xi_2 - \xi_1^2)$ $\xi_2 = \Gamma(k+2, a/\theta) / \Gamma(k, a/\theta)$	$k\theta^2$
Reversed gamma distribution (Type 6.2)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[1 - \frac{1}{\Gamma(k)} \gamma \left(k, \frac{a-x}{\theta} \right) - \alpha \right]$ $\alpha = 1 - \frac{1}{\Gamma(k)} \gamma \left(k, \frac{a}{\theta} \right)$	
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{1}{\Gamma(k)\theta^k} (a-x)^{k-1} e^{-\frac{a-x}{\theta}}$	
	Mode	$(1-k)\theta + a$	
	Mean	$a - \theta \xi_1$ $\xi_1 = \frac{\Gamma(k+1) - \Gamma(k+1, a/\theta)}{\Gamma(k) - \Gamma(k, a/\theta)}$ Γ : upper incomplete gamma function	
	Variance	$\theta^2 (\xi_2 - \xi_1^2)$ $\xi_2 = \frac{\Gamma(k+2) - \Gamma(k+2, a/\theta)}{\Gamma(k) - \Gamma(k, a/\theta)}$	
Beta distribution (Type 7)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[\frac{\text{B} \left(\frac{x+a}{b+a}; \lambda, k \right)}{\text{B}(\lambda, k)} - \alpha \right]$ $\alpha = \frac{\text{B} \left(\frac{a}{b+a}; \lambda, k \right)}{\text{B}(\lambda, k)}$	$\frac{\text{B} \left(\frac{x-a}{b-a}; \lambda, k \right)}{\text{B}(\lambda, k)}$
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{1}{(a+b)\text{B}(\lambda, k)} \left(\frac{x+a}{a+b} \right)^{\lambda-1} \left(1 - \frac{x+a}{a+b} \right)^{k-1}$	$\frac{1}{(b-a)\text{B}(\lambda, k)} \left(\frac{x-a}{b-a} \right)^{\lambda-1} \left(1 - \frac{x-a}{b-a} \right)^{k-1}$
	Mode	$\frac{(a+b)(\lambda-1)}{\lambda+k-2} - a, \lambda, k > 1$ $b, \lambda, k < 1$ $0, \lambda \leq 1, k > 1$ $b, \lambda > 1, k \leq 1$	$\frac{(b-a)(\lambda-1)}{\lambda+k-2} + a, \lambda, k > 1$ $a, b, \lambda, k < 1$ $a, \lambda \leq 1, k > 1$ $b, \lambda > 1, k \leq 1$
	Mean	$\frac{(b\lambda - ak)\tau_2 + ak[a/(a+b)]^\lambda}{\lambda\tau_1} = \xi_0$ $\tau_1 = {}_2F_1[k; 1-\lambda; k+1; b/(a+b)]$ $\tau_2 = {}_2F_1[k; -\lambda; k+1; b/(a+b)]$ ${}_2F_1$: hypergeometric function	$\frac{(b-a)\lambda}{\lambda+k} + a$
	Variance	$\frac{\xi_1 \tau_2 - \xi_2}{\lambda(\lambda+k+1)\tau_1} - \xi_0^2$ $\xi_1 = a^2 k(k+1) - 2ab\lambda k + b^2 \lambda(\lambda+1)$ $\xi_2 = ak(ak + a - b\lambda) \left(\frac{a}{a+b} \right)^\lambda$	$\frac{(b-a)^2 \lambda k}{(\lambda+k+1)(\lambda+k)^2}$
	Type 7.1 $x \in (0, b), a > 0, b > a, \text{PDF}(0) > 0$	Type 7.2 $x \in (a, b), a \geq 0, b > a, \text{PDF}(a) = 0$	

		Type 8.1	Type 8.2
Gumbel distribution (Type 8)	CDF	$x \in (0, \infty)$ $\frac{1}{1-\alpha} [e^{-e^{-(x-\mu)/\beta}} - \alpha]$ $\alpha = e^{-e^{\mu/\beta}}$	$x \in (-\infty, \infty)$ $e^{-e^{-(x-\mu)/\beta}}$
	PDF	$\frac{1}{(1-\alpha)\beta} e^{-\left(\frac{x-\mu}{\beta} + e^{-\frac{x-\mu}{\beta}}\right)}$	$\frac{1}{\beta} e^{-\left(\frac{x-\mu}{\beta} + e^{-\frac{x-\mu}{\beta}}\right)}$
	Mode	μ	μ
	Mean	$\mu + \beta\xi$ $\xi = \frac{\gamma - \text{Ei}(-e^{\mu/\beta}) + \alpha\mu/\beta}{1-\alpha}$ γ : Euler's constant Ei : Exponential integral	$\mu + \beta\gamma$ γ : Euler's constant
	Variance	$\frac{\beta^2}{1-\alpha} \left[\frac{\pi^2}{6} + \gamma^2 - \tau \right] - \beta^2 \xi^2$ $\tau = \int_{-\infty}^{-\mu/\beta} z^2 e^{-(z+e^{-z})} dz$	$\beta^2 \pi^2 / 6$

2.2.2.2 모수 추정

각 분류군의 분포에 적합한 확률분포모형을 알고 있는 경우에는 모멘트법(moment method), 최대우도법(maximum likelihood method), 베이지 추정법(Bayesian Method) 등으로 확률밀도함수의 모수를 추정할 수 있다. 그러나 각 분류군의 분포에 맞는 모형을 사전에 알 수 없기 때문에 선정된 확률 분포모형을 모두 적용하여 이산적인 확률질량함수 값에 대하여 최대의 적합도를 보이는 모수 값을 추정하였다. 이때 확률질량함수 값에 확률밀도함수 값을 적합시키는 방법(PMF-PDF)과 누적질량함수 값에 누적분포함수(cumulative distribution function) 값을 적합시키는 방법(CMF-CDF)이 있을 수 있는데, PMF-PDF 방법은 적합한 확률모형이 확정되기 전 단계에서는 각 급구간의 계급치(class mark)를 결정할 수 없기 때문에 적용이 어렵다. 따라서 본 연구에서는 CMF와 CDF의 표준화 평균 제곱근 오차(normalized root mean squared error, NRMSE) (식 15)가 최소가 되게 하는 모수를 Microsoft Excel 프로그램의 해 찾기 기능을 이용하여 도출

하였다.

$$NRMSE(\%) = \frac{\sqrt{\frac{1}{k} \sum_{i=1}^k (CMF_i - CDF_i)^2}}{\frac{1}{k} \sum_{i=1}^k CMF_i} \times 100 \quad (15)$$

3. Results and Discussion

3.1 상대출현빈도

분류군별 출현고도의 범위는 동양하루살이-사할린하루살이 군이 1~700 m, 무늬하루살이는 5~871 m, 가는무늬하루살이는 7~846 m였다. 총 표본단위에서 도출된 상대출현 빈도는 동양하루살이-사할린하루살이 군이 약 30%, 무늬하루살이는 약 7%, 가는무늬하루살이는 약 1%였다(Table 2). 이를 통해 볼 때 동양하루살이-사할린하루살이 군의 출현빈도가 무늬하루살이에 비해 높고 가는무늬하루살이에 비해서

Table 2. Number of sampling units, frequency and relative frequency of four species in genus *Ephemera* according to altitudinal gradient

Interval of altitude above sea level (m)	Sampling units (N_i)	Frequency n_i (relative frequency $R_i = n_i/N_i$)		
		<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
0 - ≤ 100	15,521	4,597 (0.30)	431 (0.03)	53 (0.00)
> 100 - ≤ 200	4,585	1,681 (0.37)	530 (0.12)	52 (0.01)
> 200 - ≤ 300	2,102	652 (0.31)	302 (0.14)	37 (0.02)
> 300 - ≤ 400	938	224 (0.24)	226 (0.24)	21 (0.02)
> 400 - ≤ 500	319	47 (0.15)	73 (0.23)	10 (0.03)
> 500 - ≤ 600	256	25 (0.10)	53 (0.21)	11 (0.04)
> 600 - ≤ 700	125	5 (0.04)	25 (0.20)	13 (0.10)
> 700 - ≤ 800	83	-	14 (0.17)	5 (0.06)
> 800 - ≤ 900	19	-	1 (0.05)	3 (0.16)
Total	23,948	7,231 (0.30)	1,655 (0.07)	205 (0.01)

는 더욱 높다고 볼 수 있으나 표본단위의 수가 고도구간에 따라 차이가 크기 때문에 절대적인 비교는 어렵다. 고도의 급구간을 100 m로 설정하였을 때 동양하루살이-사할린하루살이 균은 100~200 m, 무늬하루살이는 300~500 m, 가는 무늬하루살이는 600~900 m에서 상대출현빈도가 높았다.

3.2 기술통계

개체수 또는 상대출현빈도를 고려하지 않고 각 분류군이 출현한 표본단위의 고도 값만을 가지고 도출된 상자수염그림은 Fig. 2와 같다. 그림에서 나타난 각 분류군의 중위고도, 평균고도, 3 사분위고도는 각 분류군이 최대의 상대출현빈도를 보이는 고도구간(Table 2)에 비하여 낮은 수준으로 나타났으며 상위고도 값은 대부분 이상치(outlier)로 분석되었다. 이는 조사단위의 수가 하위고도에 집중되어 있기 때문에 비롯된 것으로 이러한 분석은 실제의 출현특성을 왜곡시킬 수 있음을 보여주는 것이다.

분류군이 출현한 조사단위의 평균고도와 중위고도는 물론

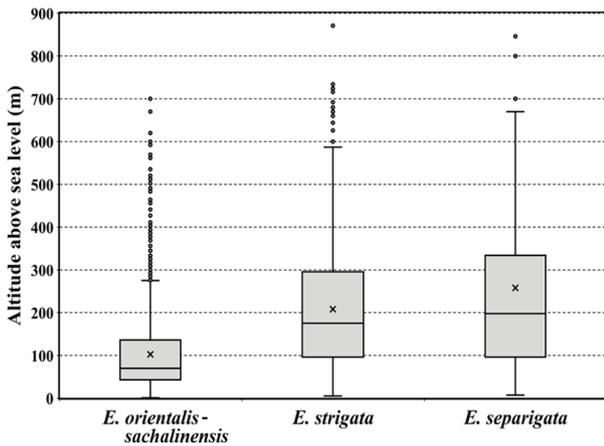


Fig. 2. Box-whisker plot for altitudinal gradient based on occurrence of four species in genus *Ephemera*.

Table 3. Statistics of altitudinal gradient based on occurrence and abundance of four species in genus *Ephemera*

Statistics		<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Non-weighted by abundance (Eq. 1~3)	Mean (m)	102	208	258
	Standard deviation (m)	88	152	212
	Median (m)	70	175	198
Weighted by abundance (Eq. 4~5)	Mean (m)	95	207	230
	Standard deviation (m)	77	150	184
Weighted by relative frequency (Eq. 6~12)	Mean (m)	252	474	662
	Standard deviation (m)	178	214	204
	Median (m)	228	472	693
	Mode (m)	151	361	800

출현밀도 가장 평균고도는 상대출현빈도 가장 평균고도나 중위고도에 비하여 현저히 낮았다(Table 3). 이는 전술한 바와 같이 하위고도에 조사단위가 집중되었기 때문에 야기된 결과이므로 고도구간별로 조사단위의 수가 동일하지 않다면 식 1~5의 방법으로 도출된 통계량은 각 분류군의 고도에 따른 서식처 적합성을 대표할 수 없다.

3.3 연속 확률분포

상대출현빈도를 기반으로 한 이산적인 분석에 비하여 연속 확률분포 분석은 환경요인의 모든 값에 대하여 분류군의 출현특성을 연속적으로 해석할 수 있고 서식처 적합도를 확률 기반의 함수식으로 제시할 수 있다는 점에서 이점이 있다. 본 연구에서 적용한 각 확률분포모형의 CDF와 실측자료를 기반으로 한 CMF 간의 NRMSE는 Table 4와 같다. 1 모수의 지수모형은 전반적으로 적합도가 낮았다. 동양하루살이-사할린하루살이 군과 무늬하루살이의 분포에는 Beta 분포모형의 적합도가 가장 높았으며, Weibull 분포모형의 적합도 역시 전반적으로 높았다. 가는무늬하루살이의 분포에는 역대수정규분포모형(reversed lognormal distribution model)의 적합도가 가장 높았으며 정적편포(positively skewed distribution) 모형들과, 비편포모형(정규분포, 로지스틱분포)은 적합도가 낮았다.

Fig. 3은 각 분류군의 확률질량함수와 최적의 적합도를 보이는 확률분포모형의 확률밀도함수 및 누적분포함수를 도시한 것이다. 고도의 급구간은 100 m로 동일하게 설정하였으

Table 4. Normalized root mean squared error (%) between cumulative mass function based on relative frequency of four species in genus *Ephemera* according to altitudinal gradient and cumulative distribution function of each model

Model	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>		<i>E. strigata</i>		<i>E. separigata</i>	
	Type	NRMSE (%)	Type	NRMSE (%)	Type	NRMSE (%)
Exponential	1.1.1	10.2	1.1.2	21.3	1.1.2	57.6
Reversed exponential	1.2	31.7	1.2	16.9	1.2	11.9
Normal	2	0.9	2	3.2	2	15.9
Lognormal	3.1.1	1.1	3.1.1	3.7	3.1.1	17.1
Reversed lognormal	3.2	1.0	3.2	2.8	3.2	4.2
Logistic	4	1.6	4	4.3	4	15.5
Weibull	5.1.1	0.9	5.1.1	2.7	5.1.1	8.6
Reversed Weibull	5.2	0.8	5.2	2.9	5.2	6.2
Gamma	6.1.1	1.0	6.1.1	3.5	6.1.1	16.5
Reversed gamma	6.2	0.9	6.2	3.0	6.2	5.5
Beta	7.2	0.4	7.2	1.5	7.1	5.3
Gumbel	8	2.2	8	6.9	8	23.7

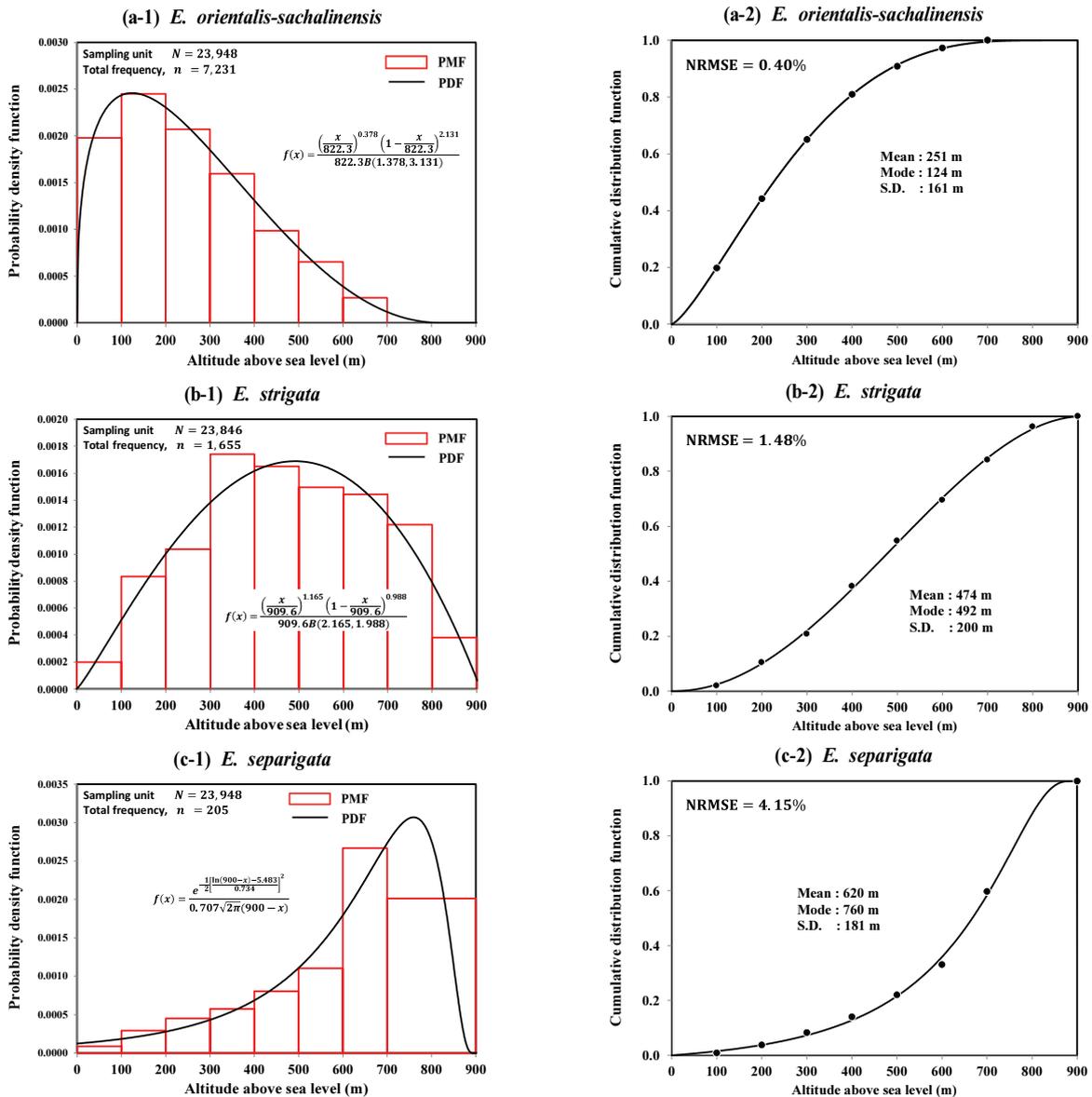


Fig. 3. Cumulative mass function based on relative frequency of four species in genus *Ephemera* according to altitudinal gradient, probability density function and cumulative distribution function of the best-fit model.

나 출현빈도가 낮은 가는무늬하루살이는 700~900 m 구간에서 상대출현빈도의 값이 불연속적으로 나타나 병합구간으로 분석하였다.

동양하루살이-사할린하루살이 군과 가는무늬하루살이의 분포는 모두 Beta 분포를 따랐으나 동양하루살이-사할린하루살이 군은 상위고도로 치우치는 정적편포(positively skewed distribution)를 보이는 반면 무늬하루살이는 하위고도로 치우치는 약한 부적편포(negatively skewed distribution)를 보였다. 역대수정규분포를 따르는 가는무늬하루살이는 강한 부적편포를 보였다. 서론에서 언급된 바와 같이 본 연구에서 사용된 동양하루살이-사할린하루살이 군의 자료는 동양하루살이와 사할린하루살이를 포함한 결과인데 그 분포는 단봉형(unimodal)으로 나타나고 있어 두 종류가 동소서식하는 경향이 있음(Hwang et al., 2013)을 결과론적으로 입증하고 있다.

모든 분류군에 대한 확률밀도함수를 함께 도시하였을 때 각 분류군의 고도에 따른 출현구계는 더욱 뚜렷하게 대비되었다(Fig. 4). 동양하루살이-사할린하루살이 군과 가는무늬하루살이는 고도 450~500 m를 경계로 상대출현빈도가 뚜렷하게 구분되었으며, 무늬하루살이는 이 구간에서 최대의 출현도를 보였다. 하루살이속 분류군들의 고도에 대한 지위의 분할이 비생물적 환경요인에 의한 것인지 아니면 종간의 경쟁 또는 먹이망의 관계에 따른 것인지는 분명하지 않다.

최적의 적합도를 보이는 확률분포모형에서 도출된 각 분류군의 평균과 중위값 및 표준편차는 Table 5와 같다. Lee et al. (1995)은 남양주군의 수동천에서 고도 40~350 m에 위치한 12개 지점을 대상으로 조사한 결과 동양하루살이-사할린하루살이 군이 출현하는 고도의 범위는 40~200 m, 평균고도와 최빈고도는 160 m였으며, 무늬하루살이가 출현하는 고

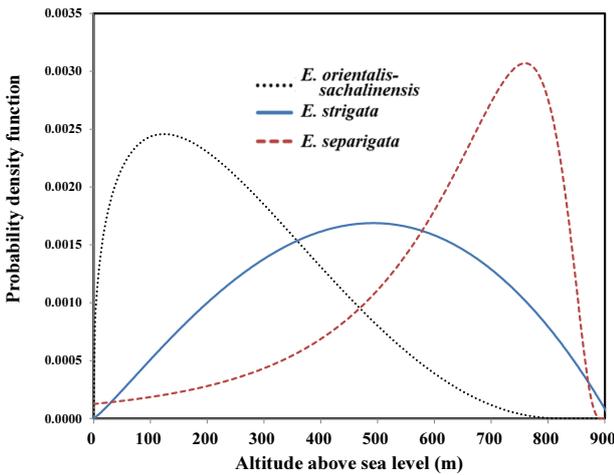


Fig. 4. The best-fit probability density function of four species in genus *Ephemera* according to altitudinal gradient.

도의 범위는 140~350 m, 평균고도와 최빈고도는 각각 279 m와 250 m였다고 보고한 바 있다. Lee et al. (1995)의 결과는 동양하루살이-사할린하루살이 군의 최빈고도를 제외하고 모두 본 연구의 결과에 비해 출현범위와 평균 및 최빈값이 크게 낮은 것이다. 이와 반면 Bae (1995)와 Lee et al. (1999)은 가는무늬하루살이가 대략 고도 500 m 이상에서 제한적으로 출현하는 것으로 보고하였는데, 이는 본 연구의 결과와 비교할 때 그 경향은 일치하지만 그 분포구계가 지나치게 상위고도로 치우쳐 해석된 것으로 판단된다. 하루살이속 분류군의 고도에 따른 분포구계에 대한 기존의 연구결과는 조사 지점이 일부 지역에 국한되었다는 한계로 인해 각 분류군의 고도에 대한 고유의 서식지위를 파악하기에는 충분하지 않았던 것으로 보인다.

그러나 본 연구에서 사용된 자료에는 집중강우 시 빠른 유속에 의해 하상이 교란되어 상류로부터 부동(drift)된 부분이 포함되었을 가능성을 배제할 수 없으므로 가는무늬하루살이의 하위고도에 대한 분포에 대해서는 추후 연구가 필요하다. 부동의 정도가 어떠한지, 부동된 약충들이 하류 수체에서 성충으로 우화하여 생활사를 이어가는지에 대한 확인이 필요하다.

Kong et al. (2013)은 고도와 위도에 따른 저서성 대형무척추동물의 분포를 바탕으로 한국온수생물지수(Korean thermality index)를 개발하면서 동양하루살이의 온수치(thermal value)를 2.9, 무늬하루살이는 1.0, 가는무늬하루살이는 0.4로 적용한 바 있고, 온수계열에 따른 온수계급치의 변이를 기반으로 지표가중치(indicator value)를 동양하루살이와 무늬하루살이는 1, 가는무늬하루살이는 4로 적용한 바 있다. 본 연구의 결과와 비교할 때 Kong et al. (2013)의 지표치는 같은 경향을 보이고 있으나 동양하루살이가 무늬하루살이에 비해 고도에 따른 분포의 표준편차가 낮은 결과로 볼 때 Kong et al. (2013)의 동양하루살이의 지표가중치가 상대적으로 과소평가된 것으로 보인다.

하루살이속에 속하는 각 분류군의 고도에 따른 분포는 수온, 먹이원, 수질 등 다양한 요인에 영향을 받을 수 있으나

Table 5. The best-fit probability distribution models and model statistics for altitudinal gradient of four species in genus *Ephemera*

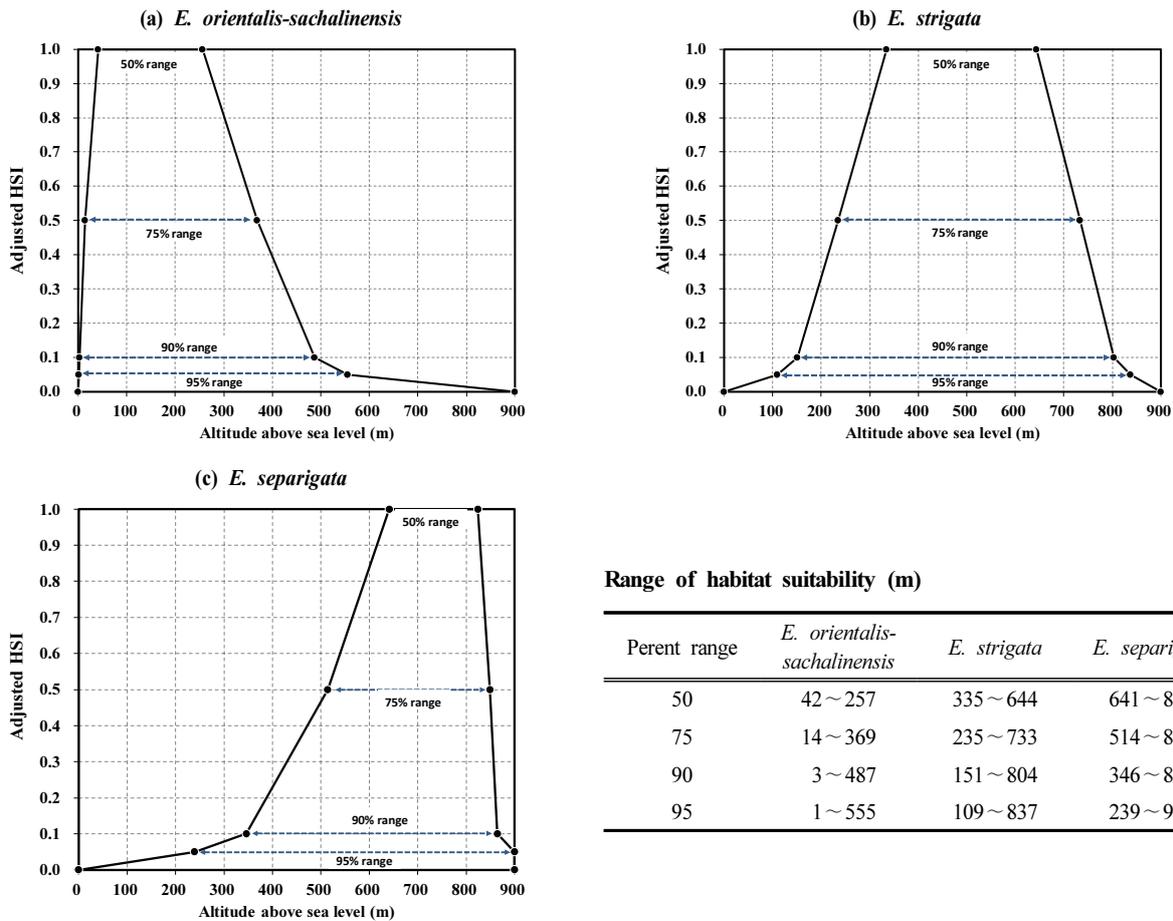
	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Model	Beta	Beta	Reversed lognormal
Type	Type 7.2	Type 7.2	Type 3.2.1
Mean (m)	251	474	620
Median (m)	226	478	659
Mode (m)	124	492	760
Standard deviation (m)	161	200	181

이들이 같은 섭식 및 서식 기능군으로 분류된다는 점을 감안할 때 그 주요 요인은 수온으로 추정된다. 고도에 따라 수온이 직접적인 관계를 가지며(Kong et al., 2013; Madsen et al., 2015), 하루살이속 분류군들의 수온과 관련된 생활사 연구(Hwang, 2007; Lee et al., 1999; Lee et al., 2008)의 결과를 바탕으로 고도를 기준으로 각 분류군의 호온성(thermophilicity)을 유추할 수 있다. 본 연구에서 나타난 분포고도의 최빈값과 표준편차로 볼 때 동양하루살이-사할린하루살이 군은 호온성(thermophilic), 무늬하루살이는 중온성(mesophilic), 가는무늬하루살이는 혐온성(thermophobic)로 추정될 수 있다.

3.4 서식처 적합도 평가

Fig. 3의 확률밀도함수 값은 그 자체로 고도에 대한 각종의 서식처 적합도 지수(habitat suitability index, HSI)로 볼 수 있다. 그러나 각 종별로 확률밀도함수 값은 최고 값이 다르기 때문에 상대적인 비교를 위해서는 계량화가 필요하다. 이에 대해서는 Kong and Kim (2017)이 가평천 저서성 대형무척추동물의 물리적 서식처 적합도 지수 산정 시 Weibull 분포의 최대치 확률밀도함수 값을 1로 계량화하는 방법을 제시한 바 있다. 마찬가지로 Fig. 3의 확률밀도함수의 최대값 함수를 구하고, 확률밀도함수를 최대값 함수로 나누면 고도에 대하여 최대값이 1이 되는 연속적인 HSI 함수식을 만들 수 있다.

복잡한 함수식으로 이루어진 HSI보다는 보다 단순하고 가시적인 HSI가 더 유용할 수 있는데, 미국의 Instream Flow and Aquatic Systems Group (IFASG, 1986)에서는 환경요인에 대한 생물의 서식처 적합도 지수(habitat suitability index)를 전체 생물분포의 50%, 75%, 90%, 95% 범위에 대하여 각각 1.0, 0.5, 0.1, 0.05의 값으로 부과하는 방법을 제안하고 있다. 확률밀도함수를 알면 IFASG (1986)의 기준에 따라 최빈값을 중심으로 고도적응 범위에 대한 임계값을 정량적으로 쉽게 산출할 수 있으며 그 결과는 Fig. 5와 같다. HSI 값이 1에 해당하는 범위를 최적 적응범위라 본다면 Fig. 4의 50% 범위의 하한값(low)과 상한값(high)은 최적 적응범위의 경계값이라 할 수 있다. 이상의 방법으로 도출된 결과로서 고도에 대한 동양하루살이-사할린하루살이 군의 최적 적응범위는 42~257 m, 무늬하루살이는 335~644 m, 가는무늬하루



Range of habitat suitability (m)

Perent range	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
50	42 ~ 257	335 ~ 644	641 ~ 824
75	14 ~ 369	235 ~ 733	514 ~ 849
90	3 ~ 487	151 ~ 804	346 ~ 864
95	1 ~ 555	109 ~ 837	239 ~ 900

Fig. 5. Habitat suitability index of four species in genus *Ephemera* for altitudinal gradient.

살이는 641 ~ 824 m였다.

4. Conclusion

본 연구는 2010년부터 2021년까지 전국 6,787개 지점의 23,846개 표본단위에서 조사된 자료를 바탕으로 확률분포모형을 적용하여 하루살이속(*Ephemera*) 4종의 고도에 따른 분포구계를 밝힌 것으로 향후 기후변화에 따른 하루살이속 분류군의 고도구계 이동을 파악하는데 있어 대조자료로 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

고도에 따라 정적편포하는 동양하루살이-사할린하루살이군(*E. orientalis-sachalinensis* group)과 편포의 정도가 낮은 무늬하루살이(*E. strigata*)는 Beta 분포모형의 적합도가 가장 높았으며, 부적편포하는 가는무늬하루살이(*E. separigata*)는 역대수정규분포모형의 적합도가 가장 높았다.

동양하루살이-사할린하루살이 군은 하위고도, 무늬하루살이는 중위고도, 가는무늬하루살이는 상위고도에 적응하여 분포하는 것으로 분석되었는데 이는 기존에 알려진 바와 같다. 그러나 각 종의 고도에 따른 서식구계는 기존에 제시된 결과에 비하여 크게 넓은 것으로 나타났는데, 이는 본 연구의 조사범위가 시공간적으로 방대하였기 때문이다. 각 종의 고도에 따른 분포특성으로부터 동양하루살이-사할린하루살이 군은 호

온성(thermophilic), 무늬하루살이는 중온성(mesophilic), 가는무늬하루살이는 혐온성(thermophobic)으로 유추할 수 있다.

그러나 하루살이 속 분류군들의 분포는 수심, 유속, 하상의 기질, 수질과 같은 미소서식처의 다른 환경요인은 물론 동일속내 공간 경쟁이나 먹이망 관계에 의해서도 영향을 받을 수 있으므로 향후 이에 대한 종합적인 검토가 필요하며, 본 연구에서 복합적으로 다룬 사할린하루살이와 동양하루살이 군에 대하여 개별 분류군별로 그 분포특성을 파악할 필요가 있다. 또한 집중강우 시 빠른 유속에 의해 하상이 교란되어 일부 개체들이 상류로부터 유하(drift)되어 분포경향을 왜곡하는 부분에 대한 조사연구도 필요하다.

Acknowledgement

본 연구는 2023학년도 경기대학교 대학원 연구원장학생 장학금 지원에 의하여 수행되었습니다.

References

Bae, Y. J. (1995). *Ephemera separigata*, a new species of Ephemeridae (Insecta: Ephemeroptera) from Korea, *Korean*

- Journal of Systematic Zoology*, 11, 159-166. [Korean Literature]
- Čiamporová-Zaťovičová, Z., Hamerlík, L., Šporka, F., and Bitušik, P. (2010). Littoral benthic macroinvertebrates of Alpine lakes (Tatra Mts) along an altitudinal gradient: A basis for climate change assessment, *Hydrobiologia*, 648, 19-34.
- Contador, T., Kennedy, J. H., and Rozzi, R. (2015). Sharp altitudinal gradients in Magellanic Sub-Antarctic streams: Patterns along a fluvial system in the Cape Horn Biosphere Reserve (55°S), *Polar Biology*, 38(11), 1853-1866.
- Dufrene, M. and Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach, *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366.
- Hwang, J. M. (2007). *Systematics and ecology of the Mayfly Genus Ephemera (Ephemeroptera: Ephemeridae)*, Department of Biology, Ph.D. thesis, The Graduate School of Seoul Women's University, 1-174. [Korean Literature]
- Hwang, J. M., Yoon, T. J., Suh, K. I., and Bae, Y. J. (2013). Molecular phylogeny evidence of altitudinal distribution and habitat adaptation in Korean ephemera species (Ephemeroptera: Ephemeridae), *Entomological Research*, 43, 40-46. [Korean Literature]
- Instream Flow and Aquatic Systems Group (IFASG). (1986). Development and evaluation of habitat Suitability criteria for use in the instream flow incremental methodology: Biological report, *Instream Flow Information Paper*, 21, National Ecology Center.
- Kim, M. C., Chun, S. P., Lee, J. K., Kim, J. W., Lee, T. G., Kim, J. W., Bae, M. J., and Ryu S. H. (2020). A change of benthic macroinvertebrate community along with the change of altitude at Sin-nyeong stream, *The Korean Association of Marine Criminal Investigation*, 04(1), 26-32. [Korean Literature]
- Kim, Y. J. and Kong, D. (2018). Estimation on physical habitat suitability of benthic macroinvertebrates in the Hwayang stream, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 34(1), 10-25. [Korean Literature]
- Kong, D. and Kim, A. R. (2015). Analysis on the relationship between number of species and survey area of benthic macroinvertebrates using weibull distribution function, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 31(2), 142-150. [Korean Literature]
- Kong D. and Kim A. R. (2017). Estimation on the physical habitat suitability of benthic macroinvertebrates in the Gapyeong stream, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 33(3), 311-325. [Korean Literature]
- Kong, D. and Kim, J. Y. (2016). Development of benthic macroinvertebrates streambed index (BMSI) for bioassessment of stream physical habitat, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 32(1), 1-14. [Korean Literature]
- Kong, D., Kim, J. Y., Son, S. H., Oh, M. W., Choi, A. R., and Byeon, M. S. (2013). Development and application of Korean Thermal Index (KTI) for biological assessment on climate change, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 29(1), 114-126. [Korean Literature]
- Kong, D., Son, S. H., Hwang, S. J., Won, D. H., Kim, M. C., Park, J. H., Jeon, T. S., Lee, J. E., Kim, J. H., Kim, J. S., Park, J. H., Kwak, I. S., Ham, S. A., Jun, Y. C., Park, Y. S., Lee, J. K., Lee, S. W., Park, C. H., Moon, J. S., Kim, J. Y., Park, H. K., Park, S. J., and Kim, P. J. (2018). Development of Benthic Macroinvertebrates Index (BMI) for biological assessment on stream environment, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 34(2), 183-201. [Korean Literature]
- Kwon, S. J., Jun, Y. C., Jeong, J. C., Han, S. C., and Lee, J. E. (2012). Distribution of benthic macroinvertebrates according to altitude at Jirisan national park, *Journal of National Park Research*, 3(1-2), 33-43. [Korean Literature]
- Lee, S. J., Bae, Y. J., Yoon, I. B., and Watanabe, N. C. (1999). Comparisons of temperature-related life histories in two ephemerid mayflies (*Ephemera separigata* and *E. strigata*: Ephemeridae, Ephemeroptera, Insecta) from a mountain stream in Korea, *Korean Journal of Limnology*, 32, 253-260. [Korean Literature]
- Lee, S. J., Hwang, J. M., and Bae, Y. J. (2008). Life history of a lowland burrowing mayfly, *Ephemera orientalis* (Ephemeroptera: Ephemeridae), in a Korean stream, *Hydrobiologia*, 596, 279-288.
- Lee, S. J., Yoon, I. B., and Bae, Y. J. (1995). Altitudinal distribution of ephemera *strigata* eaton and *E. orientalis* McLachlan (Ephemeroptera : Ephemeridae), *Korean journal of entomology*, 25(3), 201-208. [Korean Literature]
- Li, F., Shah, D. N., Pauls, S. U., Qu, X., Cai, Q., and Shah, R. D. T. (2016). Elevational shifts of freshwater communities cannot catch up climate warming in the Himalaya, *Water*, 2016, 1-12.
- Madsen, P. B., Morabowen, M., Guarderas, P. A., Espinosa, R. E., Cauvy-Fraunié, S., Dangles, O., and Dean Jacobsen (2015). Altitudinal distribution limits of aquatic macroinvertebrates: An experimental test in a tropical alpine stream, *Ecological Entomology*, 40, 629-638. [Korean Literature]
- Park, S. J., Park, S. Y., Kim, S. J., and Bae, Y. J. (1997). Altitude distribution of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera in a mountain stream of Chiaksan, *Entomological Research Bulletin*, 23, 37-42. [Korean Literature]
- Park, Y. J., Kim, K. D., Cho, Y. H., Han, Y. G., Kim, Y. J., and Nam, S. H. (2011). Habitat classification and distribution characteristic of aquatic insect functional feeding groups in the Geum river, Korea, *Korean Journal of Environmental Ecology*, 25(5), 691-709. [Korean Literature]
- Ra, C. H., Cho, Y. G., and Kim, J. S. (1991). The seasonal and altitudinal distribution of the stonefly Nymphs (Plecoptera) in Paemsagol valley of Mt. Chiri, Korea, *Journal of Korean Limnology*, 24(2), 69-76. [Korean Literature]
- Serna, J. P., Fernandez, D. F., Velez, F. V., Ruiz, J., Breckling, B., and Aguirre, N. (2022). Altitudinal distribution of the

- functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates using an ecological network in Andean streams, *Revista de Biología Tropical*, 70, 82-95.
- Son, S. H., Kim, J. Y., Jo, J. I., and Kong, D. (2011). Altitudinal distribution aspect of benthic macroinvertebrates in a mountain stream of Seoraksan, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 27(5), 68-688. [Korean Literature]
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., and Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(1), 130-137.
- Yoon, I. B., Kong, D., and Ryu, J. K. (1992). Studies on the biological evaluation of water quality by benthic macroinvertebrates (1) saprobic valency and indicative value, *Korean Journal of Environmental Biology*, 10(1), 24-49. [Korean Literature]