

확률분포모형을 이용한 하루살이속(*Ephemera*) 종들의 물리적 미소서식처 적합도 평가

공동수^{a,*} · 송재하^b

경기대학교 생명과학과

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

Dongsoo Kong^{a,*} · Jeaha Song^b

Department of Life Science, Kyonggi University

(Received 9 August 2023, Revised 23 September 2023, Accepted 23 September 2023)

Abstract

Species from the mayfly genus *Ephemera* (Order Ephemeroptera) was assessed for their physical microhabitat suitability (namely *E. strigata*, *E. separigata*, and *E. orientalis-sachalinensis*). Probability distribution models (Exponential, Normal, Lognormal, Logistic, Weibull, Gamma, Beta, and Gumbel) based on the data collected from 23,957 sampling units of 6,787 sites in Korea from 2010 to 2021 were used. Mode and standard deviation calculated from the best-fitting models to species distribution along a water depth gradient were 265 cm and 159 cm in *E. orientalis-sachalinensis*; 10 cm and 83 cm in *E. strigata*; 20 cm and 15 cm in *E. separigata*, respectively. The current velocity gradient was 22 cm/s and 40 cm/s in *E. orientalis-sachalinensis*; 60 cm/s and 53 cm/s in *E. strigata*; 82 cm/s and 25 cm/s in *E. separigata*, respectively. The mean diameter (phi scale) of substrate grains were -3.6 and 2.2 in *E. orientalis-sachalinensis*; -7.4 and 1.5 in *E. strigata*; -5.8 and 0.9 in *E. separigata*, respectively. Habitat suitability range of *E. orientalis-sachalinensis* was estimated to be 161~369 cm (water depth), 5~44 cm/s (current velocity), -5.2~-2.0 (mean diameter); 3~34 cm (water depth), 36~94 cm/s (current velocity), -8.1~-6.3 (mean diameter) for *E. strigata*; 12~32 cm (water depth), 63~96 cm/s (current velocity), -6.3~-5.2 (mean diameter) for *E. separigata*. In relative comparison, *E. orientalis-sachalinensis* was estimated to be rheophobic, eurybathophilic, and eurysephophilic; *E. strigata* to be euryrheophilic, bathophobic, and lithophilic; *E. separigata* to be stenomesorheophilic, stenobathophobic, stenolithophilic.

Key words : Bathophily, *Ephemera*, Habitat Suitability, Lithophily, Physical microhabitat factors, Rheophily

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

^b 석사과정(Master Student), papawogk@naver.com, <http://orcid.org/0009-0005-4503-8111>

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

국내의 하루살이속에는 동양하루살이(*E. orientalis*), 사할린하루살이(*E. sachalinensis*), 무늬하루살이(*E. strigata*), 가는무늬하루살이(*E. separigata*)가 기록되어 있다(Bae, 1995; Hwang, 2007). 이들과 관련하여 남양주군 수동천에서 무늬하루살이와 동양하루살이의 분포(Lee et al., 1995), 치악산 일대 산간계류 수서곤충의 분포(Park et al., 1997), 치악산 계류에서 가는무늬하루살이와 무늬하루살이의 온도와 연관된 생활사(Lee et al., 1999), 동양하루살이의 생활사(Lee et al., 2008), 미토콘드리아 CO1 유전자의 염기서열 분석을 통한 분류학적 연구 및 고도에 대한 적응범위(Hwang et al., 2013), 확률밀도함수를 이용한 전국범위의 고도에 대한 분포구계(Kong and Kang, 2023)에 대한 연구가 진행되었다.

국내의 다른 수서곤충 분류군에 비하여 하루살이속에 대한 연구는 비교적 많이 이루어졌다고 할 수 있으나 그간의 연구는 주로 분류 및 분포의 고도구계에 관한 것이었으며 이들의 미소서식처에 대한 연구는 미흡하다. 동양하루살이는 비교적 유속이 느리고 하상이 모래나 잔돌(gravel) 및 유기물로 구성된 큰 강에서 출현하고(Hwang et al., 2013), 사할린하루살이는 비교적 깨끗한 하류의 평지하천에 분포하며(Hwang et al., 2003; Tshernova, 1973), 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 비교적 수온이 낮고 조립질 하상으로 구성된 산지하천에서 출현하는 것(Hwang et al., 2013)으로 알려져 있으나 이러한 결과는 정성적인 수준에서 도출된 것이었다.

본 연구는 국내의 전국적인 범위에서 장기간에 걸쳐 축적된 자료를 바탕으로 하루살이속 내 분류군들의 물리적 미소서식처(유속, 수심, 하상기질)에 대한 적합도를 확률밀도함수를 적용하여 정량적으로 밝힌 것이다. 출현도를 기반으로 한 이산적인 분석에 비하여 연속 확률분포 분석은 환경요인의 모든 값에 대하여 분류군의 출현특성을 연속적으로 해석할 수 있고 서식처 적합도를 확률기반의 함수식으로 제시할 수 있다는 점에서 이점이 있다(Kong and Kang, 2023). 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 베이블분포모형(Weibull distribution model)에 국한된 것이었다. 최근에 Kong and Kang (2023)은 하루살이속 내 분류군들의 고도에 대한 서식처 적합도 분석에서 다양한 확률밀도함수를 적용한 바 있으나 물리적 미소서식처의 적합도에 대한 정량적인 해석은 본 연구가 처음이다.

2. Materials and Methods

2.1 자료 수집

본 연구에 이용된 자료는 한강물환경연구소의 “기후변화가 수생태계에 미치는 영향과 대응전략(10~12)”, 환경부의 “환경

경쟁태유량 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(18~20)”, 국립환경과학원의 “생물측정망 모니터링 및 평가기법 개발연구(17)”의 지점 또는 정점 조사 결과였으며 총 조사지점 수는 6,787개, 총 표본단위는 23,957개였다. 각 조사지점은 민통선 이남에서 제주도, 서해안 접경부터 동해안 접경, 해발고도 0 m부터 888 m까지 전국적인 범위를 포괄한 것이었다. 각 조사단위의 자료는 하루살이속 약충의 출현유무와 해당 조사지점의 미소서식처에 대한 것이며 성충에 대한 조사결과는 포함되지 않은 것이다.

하루살이속 중 사할린하루살이는 약충 단계에서는 동양하루살이와 구분이 쉽지 않아 본 연구에 사용된 자료의 대부분은 사할린하루살이가 동양하루살이에 포함되어 기록된 것들이고 두 종은 동소서식하는 것으로 알려져 있으므로(Hwang et al., 2013), 이를 동양하루살이-사할린하루살이 군으로 묶어서 분석하였다.

2.2 현장조사

본 연구에서 고려한 물리적 환경요인은 유속과 수심 및 하상기질이였다. 사용된 유속자료는 쇄자를 하천의 윗방향과 직각 방향으로 세워 물이 부딪혀 올라오는 높이의 차이를 측정하여 Craig (1987) 공식에 따라 산출된 것이거나 프로펠러식 유속계 등으로 측정된 것이었다. 수심자료는 얇은 곳에서는 쇄자를 이용하여 측정된 것이었으며 수심이 깊은 곳에서는 센서가 내장된 휴대용 수심측정기로 측정된 것이었다. 하상기질 자료는 격자망을 이용하거나 육안으로 Wentworth (1922)의 체계에 따라 구분한 하상표면의 입도 구간별 면적비율(r_i)이었다. 파이값으로 변환한 입경($\Phi = -\text{Log}_2^D$, D =입경(mm)) 값을 기준으로 입도 구간별 면적비율과 입도 구간의 중앙값(Φ_m)으로 평균입경(Φ_m) (식 1)과 분급도(σ_Φ) (식 2)를 구하였다.

$$\Phi_m = \sum r_i \Phi_i \tag{식 1}$$

$$\sigma_\Phi = \sqrt{\sum r_i (\Phi_i - \Phi_m)^2} \tag{식 2}$$

저서성 대형무척추동물 자료는 수심이 얇은 곳에서는 Surber net 또는 D-frame net, 수심이 깊은 곳에서는 Dredge, Ekman grab 또는 Ponar grab으로 정량채집되어 동정 및 계수된 개체수 밀도였다.

2.3 통계분석

2.3.1 출현도 분석

국내의 저서성 대형무척추동물과 환경요인의 관계분석에서 Yoon et al. (1992a)은 평균출현밀도를 적용하였고, Kong et al. (2013)과 Kim and Kong (2018) 및 Kong and Kang

(2023)은 상대출현빈도를 적용하였으며, Kong and Kim (2016), Kong and Kim (2017), Kong et al. (2018), Kong and Yeo (2023)는 Dufrene and Legendre (1997)의 연구사례에 따라 복합출현도(평균출현밀도×상대출현빈도)를 적용한 바 있다. 본 연구와 연관성이 깊은 Kong and Kang (2023)의 연구에서는 하루살이속 내 분류군의 고도에 따른 분포구계를 파악하는데 중점을 두고 상대출현빈도를 적용한 바 있다. 본 연구에서는 같은 고도 구간에서도 미소서식처에 대한 선호도에 따라 각 분류군의 출현도가 다를 수 있으므로 환경요인의 구계에 따른 복합출현도를 적용하였다.

Dufrene and Legendre (1997)는 k 집단(group, cluster)의 평균개체수의 상대치를 특이도(measure of specificity), 상대출현빈도를 적합도(fidelity)로 표현하고 이 두 수치를 곱한 값을 지표치 산정에 활용한 바 있다. 이는 생물군집의 다변량 통계분석 프로그램인 PC-ORD에서 지표종 분석 시 적용하고 있는 방법이기도 하다.

복합출현도는 특정 분류군의 출현개체수와 출현빈도를 각각 독립적으로 보고 복합하여 고려하기 때문에 어떤 분류군이 특정 계열에 대해 상대출현빈도는 물론 평균출현밀도도 높아지는 경우 해당계열에 대한 값이 커지게 된다(Kong and Kim, 2016). 따라서 이 속성치는 분류군의 지표성을 더욱 뚜렷하게 보여주는 경향이 있다. 국내의 관련 지수로는 Kong and Kim (2016)의 Benthic Macroinvertebrates Substrate Index (BMSI)와 Kong et al. (2018)의 Benthic Macroinvertebrates Index (BMI), Kong and Yeo (2023)의 Benthic Macroinvertebrates Genus Index (BMGI)가 복합출현도를 바탕으로 개발된 것이었다.

각 분류군의 상대출현빈도(R_i)는 환경요인의 각 급구간(i)에서 해당 분류군이 출현한 표본단위수(n_i)를 해당 급구간의 총 표본단위수(N_i)로 나눈 값이다(식 3).

$$R_i = \frac{n_i}{N_i} \quad (\text{식 3})$$

급구간 i 에서 분류군의 평균출현밀도(\bar{A}_i)는 환경요인의 해당 급구간 내 각 표본단위(j)에서 나타난 분류군의 개체밀도(A_{ij})의 합을 해당 급구간의 총 표본단위수(N_i)로 나눈 값이다(식 4). 평균출현밀도 산정 시 해당 분류군이 출현하지 않은 표본단위의 출현밀도는 0으로 반영된다.

$$\bar{A}_i = \frac{\sum_{j=1}^{N_i} A_{ij}}{N_i} \quad (\text{식 4})$$

복합출현도(C_i)는 상대출현빈도에 평균출현밀도를 곱한 값이다(식 5).

$$C_i = R_i \bar{A}_i \quad (\text{식 5})$$

고도구배에 따른 분류군의 출현도를 연속적으로 해석하기 위해서는 일차적으로 복합출현도를 이산적인 확률질량함수(probability mass function, PMF)로 변환하고 이차적으로 연속적인 확률밀도함수(probability density function, PDF)로 변환하는 과정이 필요하다. 따라서 급구간별 복합출현도와 급구간의 범위값(Δx_i)을 곱하고 이를 합한 값으로 해당 급구간의 복합출현도를 나눈 값을 확률질량함수 값으로 정하였다(식 6).

$$PMF_i = \frac{C_i}{\sum_{i=1}^k C_i \Delta x_i} \quad (\text{식 6})$$

식 6에 따라 급구간 m 까지의 누적질량함수(cumulative mass function)는 식 7과 같다. 식 7에서 전체 급구간까지($m=k$)의 누적질량함수 값은 1이 된다.

$$CMF_m = \sum_{i=1}^m (PMF_i \Delta x_i) = \frac{\sum_{i=1}^m C_i \Delta x_i}{\sum_{i=1}^k C_i \Delta x_i} \quad (\text{식 7})$$

2.3.2 확률분포모형 선정

본 연구에서 적용한 확률분포모형은 Kong and Kang (2023)의 연구에서 적용된 바와 같이 역치값을 포함한 2 인자 지수분포(Exponential distribution), 2인자 절단분포[정규분포(Normal distribution), 로지스틱분포(Logistic distribution), 굽벨분포(Gumbel distribution)], 역치값을 포함한 3 인자 분포[대수정규분포(Lognormal distribution), 베이블분포(Weibull distribution), 감마분포(Gamma distribution)], 역치값을 포함한 4 인자 베타분포(Beta distribution)로 8개 유형이었으며, 이 중 4개의 모형(지수분포, 대수정규분포, 베이블분포, 감마분포)에 대해서는 부적편포(negatively skewed distribution)의 해석을 위한 역분포 모형(reversed distribution type)이 추가되었다(Table 1).

유속과 수심에 대한 생물의 분포는 요인의 범위가 $0 \sim \infty$ 또는 $0 \sim a$ 인 조건에서 더미분포를 가진 유형(Fig. 1a)과 역치값을 가지고 $a \sim \infty$ 또는 $a \sim b$ 의 분포를 갖는 유형(Fig. 1b)으로 구분할 수 있다. 반면 \emptyset 값으로 환산된 하상의 평균 입경은 음의 값을 가지는 여부에 따라 Fig. 1c 또는 Fig. 1d의 유형을 따를 수 있다.

Fig. 1a의 유형을 제외하고는 확률변수의 정의역에서 일반적으로 알려진 PDF와 누적분포함수(cumulative distribution function, CDF) 및 통계량 함수를 적용할 수 있으나, 더미(dummy) 구간을 가진 Fig. 1a의 유형에 대해서는 확률변수의 정의역이 0 이상인 조건에 부합되도록 PDF와 CDF를 변형하고 통계량 함수를 유도하였다(Table 1).

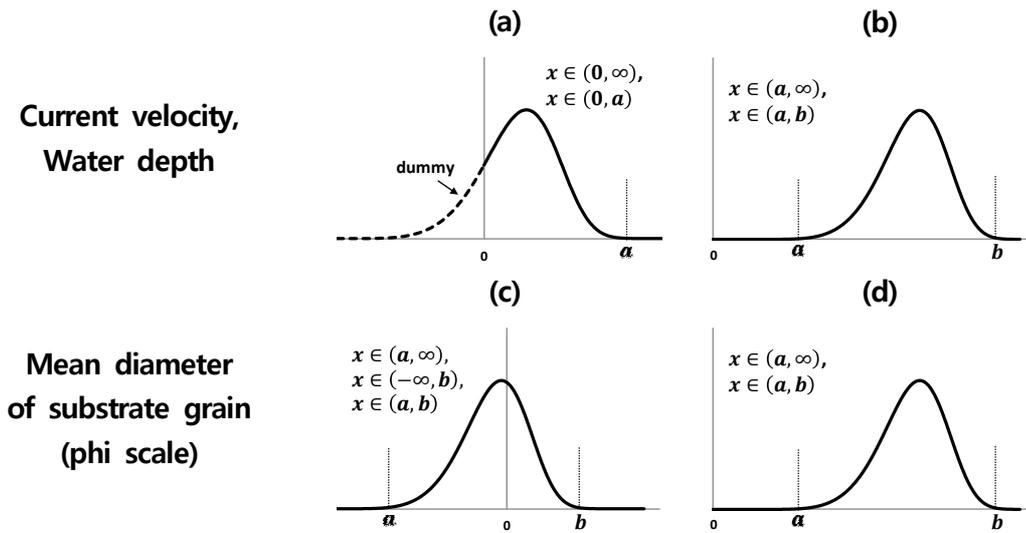


Fig. 1. Distribution type of aquatic organisms according to environmental factors; a) with dummy, b) shifted, c) with zero value, d) without zero value.

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

Exponential distribution (Type 1.1)		Type 1.1.1 $x \in (0, \infty), a > 0$	Type 1.1.2 $x \in (-a, \infty), a \leq 0$
	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/λ	1/λ - a
	Variance	1/λ ²	1/λ ²
Reversed exponential distribution (Type 1.2)		Type 1.2.1 $x \in (0, a), a > 0$	Type 1.2.2 $x \in (-\infty, a)$
	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} [e^{-\lambda(a-x)} - \alpha], \alpha = e^{-\lambda a}$	$e^{-\lambda(a-x)}$
	PDF	$\frac{\lambda}{1-\alpha} e^{-\lambda(a-x)}$	$\lambda e^{-\lambda(a-x)}$
	Mode	a	a
	Mean	$a/(1-\alpha) - 1/\lambda$	$a - 1/\lambda$
	Variance	$1/\lambda^2 - \alpha a^2 / (1-\alpha)^2$	1/λ ²
Normal distribution (Type 2)		Type 2.1 $x \in (0, \infty)$	Type 2.2 $x \in (-\infty, \infty)$
	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[\frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left(-\frac{x-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right) - \alpha \right]$ $\alpha = \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left(\frac{\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right)$	$\frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left(-\frac{x-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right)$
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{x-\mu}{\sigma} \right)^2}$	$\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{1}{2} \left(\frac{x-\mu}{\sigma} \right)^2}$
	Mode	μ	μ
	Mean	$\mu + \xi, \xi = \frac{\sigma e^{-(\mu/\sigma)^2/2}}{(1-\alpha)\sqrt{2\pi}}$	μ
	Variance	$\sigma^2 - \xi(\mu + \xi)$	σ ²

		Type 3.1.1 $x \in (0, \infty), a > 0$	Type 3.1.2 $x \in (-a, \infty), a \leq 0$
Lognormal distribution (Type 3.1)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left\{ \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[-\frac{\ln(x+a)-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right] - \alpha \right\}$ $\alpha = \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[-\frac{\ln a - \mu}{\sqrt{2}\sigma} \right]$	$\frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[-\frac{\ln(x+a)-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right]$
	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	$(\tau_2/\tau_1)e^{\mu+\sigma^2/2} - a$ $\tau_1 = \operatorname{erfc}(\beta), \beta = (\ln a - \mu)/(\sqrt{2}\sigma)$ $\tau_2 = \operatorname{erfc}(\beta - \sigma/\sqrt{2})$	$e^{\mu+\sigma^2/2} - a$
	Variance	$e^{2\mu+\sigma^2} [(\tau_3/\tau_1)e^{\sigma^2} - (\tau_2/\tau_1)^2]$ $\tau_3 = \operatorname{erfc}(\beta - \sqrt{2}\sigma)$	$(e^{\sigma^2} - 1)e^{2\mu+\sigma^2}$
		Type 3.2.1 $x \in (0, a), a > 0$	Type 3.2.2 $x \in (-\infty, a)$
Reversed lognormal distribution (Type 3.2)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left\{ \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[\frac{\ln(a-x)-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right] - \alpha \right\}$ $\alpha = \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[\frac{\ln a - \mu}{\sqrt{2}\sigma} \right]$	$1 - \frac{1}{2} \operatorname{erfc} \left[-\frac{\ln(a-x)-\mu}{\sqrt{2}\sigma} \right]$
	PDF	$\frac{1}{(1-\alpha)\sqrt{2\pi}\sigma(a-x)} e^{-\frac{1}{2} \left[\frac{\ln(a-x)-\mu}{\sigma} \right]^2}$	$\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma(a-x)} e^{-\frac{1}{2} \left[\frac{\ln(a-x)-\mu}{\sigma} \right]^2}$
	Mode	$a - e^{\mu-\sigma^2}$	$a - e^{\mu-\sigma^2}$
	Mean	$a - (\tau_2/\tau_1)e^{\mu+\sigma^2/2}$ $\tau_1 = \operatorname{erfc}(\beta), \beta = (\mu - \ln a)/(\sqrt{2}\sigma)$ $\tau_2 = \operatorname{erfc}(\beta + \sigma/\sqrt{2})$	$a - e^{\mu+\sigma^2/2}$
	Variance	$e^{2\mu+\sigma^2} [(\tau_3/\tau_1)e^{\sigma^2} - (\tau_2/\tau_1)^2]$ $\tau_3 = \operatorname{erfc}(\beta + \sqrt{2}\sigma)$	$(e^{\sigma^2} - 1)e^{2\mu+\sigma^2}$
		Type 4.1 $x \in (0, \infty)$	Type 4.2 $x \in (-\infty, \infty)$
Logistic distribution (Type 4)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[\frac{1}{1+e^{-(x-\mu)/s}} - \alpha \right]$ $\alpha = \frac{1}{1+e^{\mu/s}}$	$\frac{1}{1+e^{-(x-\mu)/s}}$
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{e^{-(x-\mu)/s}}{s[1+e^{-(x-\mu)/s}]^2}$	$\frac{e^{-(x-\mu)/s}}{s[1+e^{-(x-\mu)/s}]^2}$
	Mode	μ	μ
	Mean	$\mu + s\xi$ $\xi = \frac{\ln \alpha}{\alpha-1} - \frac{\mu}{s}$	μ
	Variance	$s^2 \left(\frac{\pi^2/3 - \tau}{1-\alpha} - \xi^2 \right), \tau = \int_0^\alpha \ln^2 \frac{t}{1-t} dt$	$s^2 \pi^2/3$
		Type 5.1.1 $x \in (0, \infty), a > 0$	Type 5.1.2 $x \in (-a, \infty), a \leq 0$
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	$\lambda \frac{\xi_1}{\alpha} - a$ $\xi_1 = \Gamma[1+1/k, (a/\lambda)^k]$ Γ : upper incomplete gamma function	$\lambda \Gamma(1+1/k) - a$
	Variance	$\left(\frac{\lambda}{\alpha}\right)^2 (\alpha \xi_2 - \xi_1^2)$ $\xi_2 = \Gamma[1+2/k, (a/\lambda)^k]$	$\lambda^2 \{ \Gamma(1+2/k) - [\Gamma(1+1/k)]^2 \}$
Reversed Weibull distribution (Type 5.2)		Type 5.2.1 $x \in (0, a), a > 0$	Type 5.2.2 $x \in (-\infty, a)$
	CDF	$\frac{e^{-[(a-x)/\lambda]^k} - \alpha}{1-\alpha}, \alpha = e^{-(a/\lambda)^k}$	$e^{-[(a-x)/\lambda]^k}$
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{k}{\lambda} \left(\frac{a-x}{\lambda}\right)^{k-1} e^{-\left(\frac{a-x}{\lambda}\right)^k}$	$\frac{k}{\lambda} \left(\frac{a-x}{\lambda}\right)^{k-1} e^{-\left(\frac{a-x}{\lambda}\right)^k}$
	Mode	$a - \lambda \left(\frac{k-1}{k}\right)^{1/k}$	$a - \lambda \left(\frac{k-1}{k}\right)^{1/k}$
	Mean	$a - \lambda \frac{\xi_1}{1-\alpha}$ $\xi_1 = \Gamma(1+1/k) - \Gamma[1+1/k, (a/\lambda)^k]$ Γ : upper incomplete gamma function	$a - \lambda \Gamma(1+1/k)$
	Variance	$\left(\frac{\lambda}{1-\alpha}\right)^2 [(1-\alpha)\xi_2 - \xi_1^2]$ $\xi_2 = \Gamma(1+2/k) - \Gamma[1+2/k, (a/\lambda)^k]$	$\lambda^2 \{ \Gamma(1+2/k) - [\Gamma(1+1/k)]^2 \}$
Gamma distribution (Type 6.1)		Type 6.1.1 $x \in (0, \infty), a > 0$	Type 6.1.2 $x \in (-a, \infty), a \leq 0$
	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)		Type 6.2.1 $x \in (0, a), a > 0$	Type 6.2.2 $x \in (-\infty, a)$
	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[1 - \frac{1}{\Gamma(k)} \gamma\left(k, \frac{a-x}{\theta}\right) - \alpha \right]$ $\alpha = 1 - \frac{1}{\Gamma(k)} \gamma\left(k, \frac{a}{\theta}\right)$	$1 - \frac{1}{\Gamma(k)} \gamma\left(k, \frac{a-x}{\theta}\right)$
	PDF	$\frac{1}{1-\alpha} \frac{1}{\Gamma(k)\theta^k} (a-x)^{k-1} e^{-\frac{a-x}{\theta}}$	$\frac{1}{\Gamma(k)\theta^k} (a-x)^{k-1} e^{-\frac{a-x}{\theta}}$
	Mode	$(1-k)\theta + a$	$(1-k)\theta + a$
	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	$a - k\theta$
	Variance	$\theta^2 (\xi_2 - \xi_1^2)$ $\xi_2 = \frac{\Gamma(k+2) - \Gamma(k+2, a/\theta)}{\Gamma(k) - \Gamma(k, a/\theta)}$	$k\theta^2$

	Type 7.1 $x \in (0, b), a > 0$	Type 7.2 $x \in (-a, b)$	
Beta distribution (Type 7)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[\frac{B\left(\frac{x+a}{b+a}; \lambda, k\right)}{B(\lambda, k)} - \alpha \right]$	$\frac{B\left(\frac{x+a}{b+a}; \lambda, k\right)}{B(\lambda, k)}$
	PDF	$\frac{\left(\frac{x+a}{a+b}\right)^{\lambda-1} \left(1 - \frac{x+a}{a+b}\right)^{k-1}}{(1-\alpha)(b+a)B(\lambda, k)}$	$\frac{\left(\frac{x+a}{b+a}\right)^{\lambda-1} \left(1 - \frac{x+a}{b+a}\right)^{k-1}}{(b+a)B(\lambda, k)}$
	Mode	$\frac{(b+a)(\lambda-1)}{\lambda+k-2} - a, \lambda, k > 1$ b at $\lambda, k < 1$ 0 at $\lambda \leq 1, k > 1$ b at $\lambda > 1, k \leq 1$	$\frac{(b+a)(\lambda-1)}{\lambda+k-2} - a, \lambda, k > 1$ $-a, b$ at $\lambda, k < 1$ $-a$ at $\lambda \leq 1, k > 1$ b at $\lambda > 1, k \leq 1$
	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	$\frac{\xi_1\tau_2 - \xi_2}{\lambda(\lambda+k+1)\tau_1} - \xi_0^2$ $\xi_1 = a^2k(k+1) - 2ab\lambda k + b^2\lambda(\lambda+1)$ $\xi_2 = ak(ak+a-b\lambda)\left(\frac{a}{a+b}\right)^\lambda$	$\frac{(b+a)^2\lambda k}{(\lambda+k+1)(\lambda+k)^2}$	
Gumbel distribution (Type 8)	CDF	$\frac{1}{1-\alpha} \left[e^{-e^{-(x-\mu)/\beta}} - \alpha \right]$	$e^{-e^{-(x-\mu)/\beta}}$
	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	$\xi = \frac{\gamma - \text{Ei}(-e^{\mu/\beta}) + \alpha\mu/\beta}{1-\alpha}$ γ : Euler's constant Ei : Exponential integral	$\mu + \beta\gamma$ γ : Euler's constant
Variance	$\frac{\beta^2}{1-\alpha} \left[\frac{\pi^2}{6} + \gamma^2 - \tau \right] - \beta^2\xi^2$ $\tau = \int_{-\infty}^{-\mu/\beta} z^2 e^{-(z+e^{-z})} dz$	$\beta^2\pi^2/6$	

2.3.3 확률분포의 모수 추정

Kong and Kang (2023)의 방법과 같이 CMF와 CDF의 표준화 평균 제곱근 오차(normalized root mean squared error, NRMSE) (식 8)가 최소가 되게 하는 확률분포의 모수를 Microsoft Excel 프로그램의 해 찾기 기능을 이용하여 도출하였다.

$$NRMSE(\%) = \frac{\sqrt{\frac{1}{k} \sum_{i=1}^k (CMF_i - CDF_i)^2}}{\frac{1}{k} \sum_{i=1}^k CMF_i} \times 100 \quad (\text{식 8})$$

3. Results and Discussion

3.1 수심

수심에 대한 각 확률분포모형의 CDF와 각 분류군의 출현도에서 산정된 CMF 간의 NRMSE는 Table 2와 같다. 약한 정적편포(positively skewed distribution)를 보이는 동양하루살이-사할린하루살이 군의 분포에는 로지스틱분포모형의 적합도가 가장 높았으며 지수분포모형을 제외한 다른 모형들의 적합도 역시 전반적으로 높았다. 강한 정적편포를 보이는 무늬하루살이와 약한 정적편포를 보이는 가늌하루살이의 분포에는 대수정규분포, 베타분포, 베이블분포모형의 적합도가 높았다.

Table 2. Normalized root mean squared error (%) between cumulative mass function based on composite frequency of each taxon according to water depth gradient and cumulative distribution function of each model

Model	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Exponential	18.7 (1.1.2)	3.6 (1.1.2)	12.9 (1.1.2)
R-exponential	39.5 (1.2.1)	57.6 (1.2.1)	15.8 (1.2.1)
Normal	1.5 (2.1)	6.2 (2.1)	6.0 (2.1)
Lognormal	1.8 (3.1.1)	2.4 (3.1.1)	4.0 (3.1.1)
R-lognormal	1.3 (3.2.1)	6.2 (3.2.1)	6.4 (3.2.1)
Logistic	1.1 (4.1)	6.0 (4.1)	5.7 (4.1)
Weibull	1.3 (5.1.1)	3.6 (5.1.2)	3.4 (5.1.2)
R-Weibull	2.0 (5.2.1)	7.8 (5.2.1)	4.2 (5.2.1)
Gamma	1.6 (6.1.1)	3.6 (6.1.2)	3.7 (6.1.2)
R-gamma	1.3 (6.2.1)	6.2 (6.2.1)	6.2 (6.2.1)
Beta	1.3 (7.1)	3.6 (7.2)	3.0 (7.2)
Gumbel	3.0 (8.1)	6.3 (8.1)	4.1 (8.1)

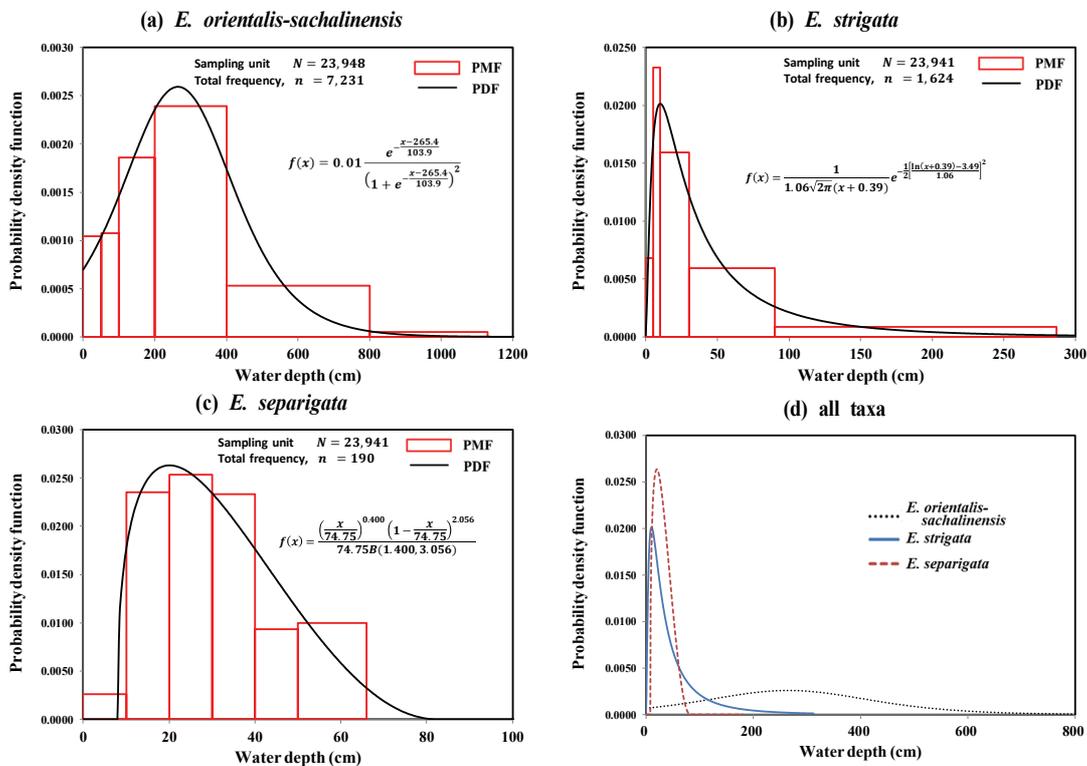


Fig. 2. Cumulative mass function based on composite frequency of each taxon according to water depth gradient, probability density function and cumulative distribution function of the best-fit model; a) *E. orientalis-sachalinensis*, b) *E. strigata*, c) *E. separigata*, d) all taxa.

Fig. 2는 각 분류군의 수심에 대한 PMF와 이에 대하여 최적의 적합도를 보이는 확률분포모형의 PDF를 도시한 것이다. 수심에 대한 각 분류군의 출현도는 분류군별로 차이가 컸으며 수심의 범위에 따라 표본단위의 개수 또한 차이가 컸기 때문에 각 급구간의 범위는 분류군의 출현특성에 따라 달리 설정하였다.

동양하루살이-사할린하루살이 군은 최빈값인 265 cm (Table 3) 이상의 깊은 수심에서도 높은 출현도를 보였다. 무늬하루살이는 최빈값인 10 cm 이상에서 약 3 m 구간까지 출현한 반면 가는무

늬하루살이는 최빈값인 20 cm를 벗어난 구간에서 출현도가 뚜렷하게 감소하였다.

미국의 Instream Flow and Aquatic Systems Group (IFASG, 1986)의 기준에 따라 Kong and Kim (2017)과 Kong and Kang (2023)이 적용한 방법을 준용하여 최빈값을 중심으로 확률분포의 50%, 75%, 90%, 95% 범위에 대하여 각각 1.0, 0.5, 0.1, 0.05의 적합도 값을 부과하고 서식처 적합도 지수 (habitat suitability index, HSI)를 도출하였다(Fig. 3).

HSI에 따른 각 분류군의 수심 범위는 Table 4와 같다. HSI

Table 3. Best-fit probability distribution models and model statistics for water depth gradient of each taxon

	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Model	Logistic	Lognormal	Beta
Type	4.1	3.1.1	7.2
Mean (cm)	294	57	31
Median (cm)	280	35	30
Mode (cm)	265	10	20
Standard deviation (cm)	159	83	15
Coefficient of variance (%)	54	145	47

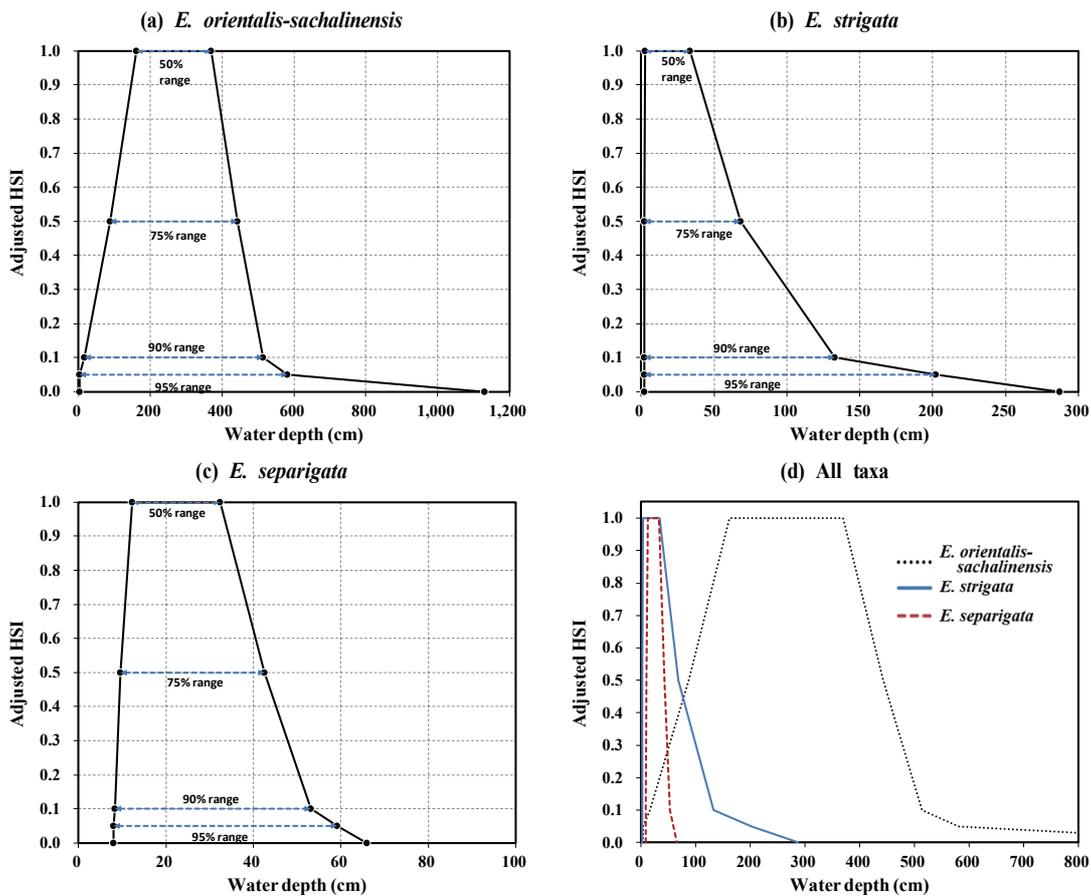


Fig. 3. Habitat suitability index of *Ephemera* species for water depth gradient; a) *E. orientalis-sachalinensis*, b) *E. strigata*, c) *E. separigata*, d) all taxa.

값이 1에 해당하는 범위를 최적 적응범위라 본다면 Fig. 2의 50% 범위의 하한값과 상한값은 최적 적응범위의 경계값이라 할 수 있다. 이에 따라 수심에 대한 동양하루살이-사할린하루살이 군의 최적 적응범위는 161~369 cm, 무늬하루살이는 3~34 cm, 가는무늬하루살이는 12~32 cm로 분석되었다 (Table 4). 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 동양하루살이-사할린하루살이 군과 수심에 대한 최적 적응범위에서 지위가 매우 뚜렷하게 구별되나 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 그 지위가 중복됨을 확인할 수 있다.

서식처적합도(Table 4)와 중앙값과 표준편차(Table 3)를 고려할 때 동양하루살이-사할린하루살이 군은 깊은 수심까지

넓게 적응된 광호심성(eurybathophilic), 무늬하루살이는 얇은 수심을 선호하지만 비교적 넓은 수심범위에 적응된 혐심성(bathophobic), 가는무늬하루살이는 얇은 수심에 좁게 적응된 협협심성(stenobathophobic)으로 평가된다.

Yoon et al. (1992b)은 국내의 613개 조사지점의 자료를 바탕으로 무늬하루살이의 주서식지를 산지하천으로 구분하였고 동양하루살이는 산지하천에서 강에 이르기까지 분포하는 것으로 분석하였다. 또한 Hwang et al. (2013)은 동양하루살이는 비교적 유속이 느린 큰 강에서 출현하고, 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 산지하천에서 출현하는 것으로 보고하였다. 이러한 결과는 제한된 자료의 분석 또는 정성적으로

Table 4. Habitat suitability range of *Ephemera* species for water depth

Taxa	Range of habitat suitability (cm)			
	50%	75%	90%	95%
<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	161~369	88~443	16~514	3~582
<i>E. strigata</i>	3~34	2~68	2~133	2~202
<i>E. separigata</i>	12~32	10~43	8~53	8~59

Table 5. Normalized root mean squared error (%) between cumulative mass function based on composite frequency of each taxon according to current velocity gradient and cumulative distribution function of each model

Model	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Exponential	6.1 (1.1.2)	20.3 (1.1.2)	35.0 (1.1.2)
R-exponential	41.4 (1.2.1)	43.8 (1.2.1)	22.5 (1.2.1)
Normal	2.3 (2.1)	4.4 (2.1)	5.3 (2.1)
Lognormal	1.4 (3.1.1)	2.0 (3.1.1)	5.9 (3.1.1)
R-lognormal	2.4 (3.2.1)	5.0 (3.2.1)	2.4 (3.2.1)
Logistic	1.7 (4.1)	4.1 (4.1)	5.1 (4.1)
Weibull	1.6 (5.1.2)	2.7 (5.1.2)	2.7 (5.1.1)
R-Weibull	1.6 (5.2.1)	2.4 (5.2.1)	5.3 (5.2.1)
Gamma	1.5 (6.1.1)	2.0 (6.1.1)	5.6 (6.1.1)
R-gamma	2.4 (6.2.1)	4.7 (6.2.1)	5.0 (6.2.1)
Beta	1.5 (7.1)	2.0 (7.2)	3.2 (7.1)
Gumbel	1.5 (8.1)	2.2 (8.1)	9.6 (8.1)

도출된 것이지만 주서식지와 수심의 관계를 유추할 때 본 연구의 결과와 연관성이 깊은 것으로 판단된다.

Kong and Kim (2017)은 가평천 수서곤충의 속단위 서식처 적합도 분석에서 하루살이속을 광호심성으로 구분하였는데, 다른 수서곤충 분류군에 비해 하루살이속이 상대적으로 깊은 수심을 선호하는 것으로 이해된다. 또한 Gore (1978)는 몬타나의 Tongue 강에서 얻은 조사자료로부터 저서성 대형 무척추동물의 군집단위에서 최고의 다양성을 가지는 수심은 20~40 cm로 보고하였으며 최적 수심은 28 cm라고 보고한 바 있다. Jowett et al. (1991)는 뉴질랜드 강에서 얻은 자료로부터 대부분의 저서성 대형무척추동물 분류군은 0.75 m보다 얇은 곳을 선호하는 것으로 보고하였다. 이러한 연구사례에 비추어 볼 때 동양하루살이는 일반적인 다른 유수성 수서곤충에 비하여 깊은 수심에 적응되어 있음을 알 수 있다.

3.2 유속

유속에 대한 CDF와 CMF 간의 NRMSE는 Table 5와 같다. 최빈값을 중심으로 약한 정적편포를 보이는 동양하루살이-사할린하루살이 군의 분포에는 대수정규분포모형의 적합도가 가장 높았으며 지수분포모형을 제외한 다른 모형들의 적합도 역시 전반적으로 높았다. 강한 정적편포를 보이는 무늬하루살이의 분포에는 대수정규분포, 베타분포, 감마분포모형의 적합도가 높았다. 약한 부적편포(negatively skewed distribution)를 보이는 가는무늬하루살이의 분포에는 역대수정규분포모형(reversed lognormal distribution model)의 적합도가 가장 높았다.

Fig. 4는 각 분류군의 유속에 대한 PMF와 이에 대하여 최

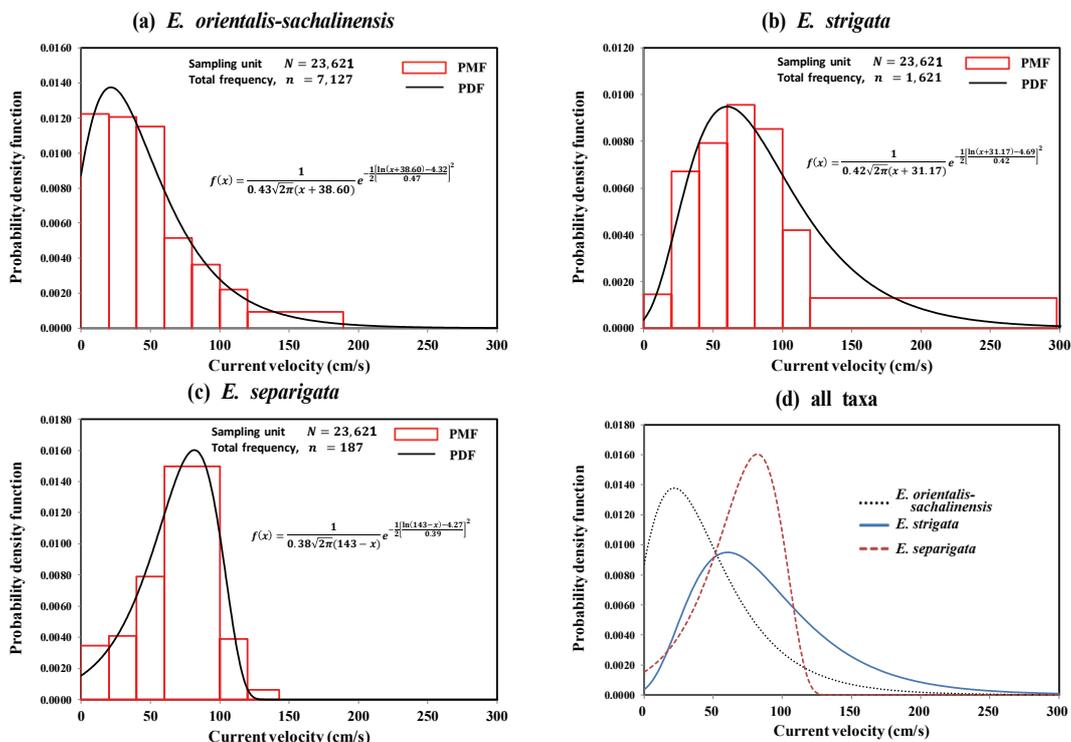


Fig. 4. Cumulative mass function based on composite frequency of each taxon according to current velocity gradient, probability density function, and cumulative distribution function of the best-fit model; a) *E. orientalis-sachalinensis*, b) *E. strigata*, c) *E. separigata*, d) all taxa.

Table 6. Best-fit probability distribution models and model statistics for current velocity gradient of each taxon

	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Model	Lognormal	Lognormal	R-Lognormal
Type	3.1.1	3.1.1	3.2.1
Mean (cm/s)	49	88	70
Median (cm/s)	41	95	66
Mode (cm/s)	22	60	82
Standard deviation (cm/s)	40	53	25
Coefficient of variance (%)	81	59	37

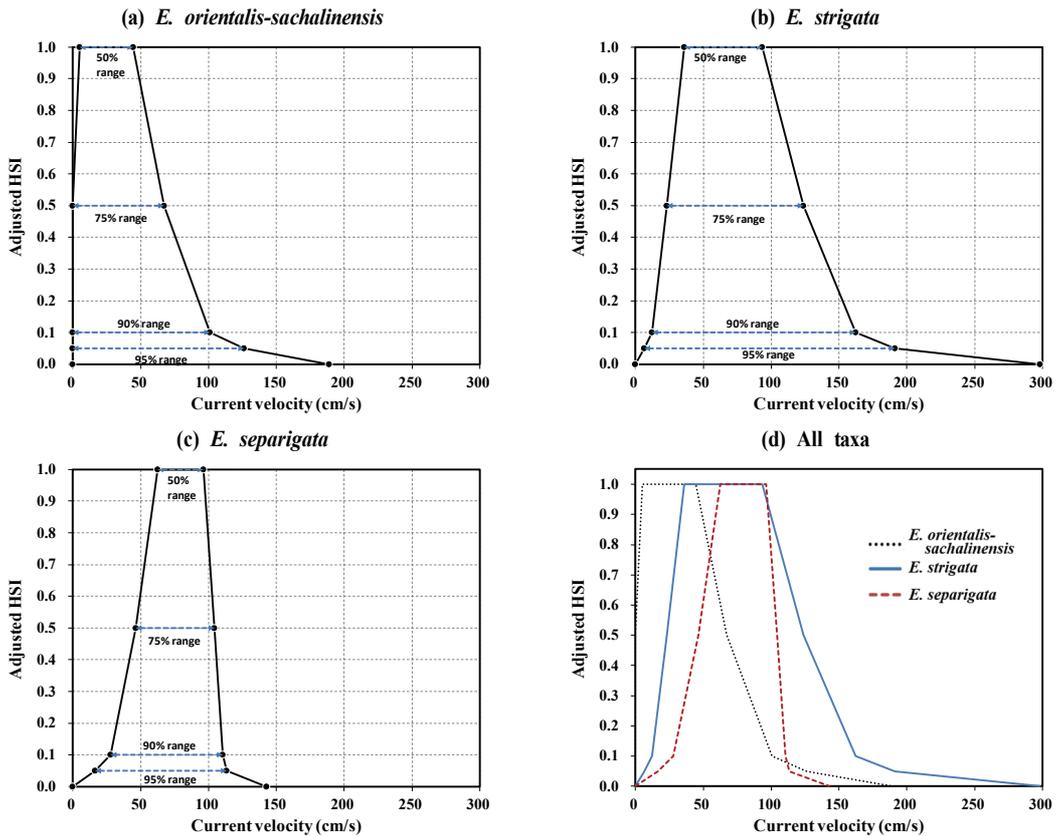


Fig. 5. Habitat suitability index of *Ephemera* species for current velocity gradient; a) *E. orientalis-sachalinensis*, b) *E. strigata*, c) *E. separigata*, d) all taxa.

적의 적합도를 보이는 확률분포모형의 PDF를 도시한 것이다. 유속의 급구간은 20 cm/s로 설정하였으나 표본단위의 수가 적은 유속구간에 대해서는 급구간을 확대하여 분석하였다.

동양하루살이-사할린하루살이 군의 출현도는 유속이 0인 조건에서도 높았고 최빈값인 22 cm/s 이상(Table 6)에서는 뚜렷하게 감소하였다. 무늬하루살이의 출현도는 물흐름이 없는 구간에서는 매우 낮았으며 최빈값인 60 cm/s 이상에서도 다른 분류군의 출현도에 비해 상대적으로 높았다. 가는무늬하루살이의 출현도는 최빈값인 82 cm/s를 벗어난 구간에서는 뚜렷하게 감소하였다.

유속에 대한 하루살이속의 HSI는 Fig. 5와 같다.

유속에 대한 동양하루살이-사할린하루살이 군의 최적 적응범위는 5~44 cm/s, 무늬하루살이는 36~94 cm/s, 가는무늬하루살이는 63~96 cm/s로 분석되었다(Table 7). 무늬하루살이와 가는

무늬하루살이는 동양하루살이-사할린하루살이 군과 유속에 대한 최적 적응범위에서 지위가 구분되고 있으나 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 그 지위가 중복됨을 확인할 수 있었다.

서식처 적합도(Table 7) 및 중앙값과 표준편차(Table 6)를 고려할 때 동양하루살이-사할린하루살이 군은 느린 유속에

Table 7. Habitat suitability range of *Ephemera* species for current velocity

Taxa	Range of habitat suitability (cm/s)			
	50%	75%	90%	95%
<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	5~44	0~67	0~101	0~126
<i>E. strigata</i>	36~94	23~124	12~162	6~191
<i>E. separigata</i>	63~96	46~104	28~110	16~113

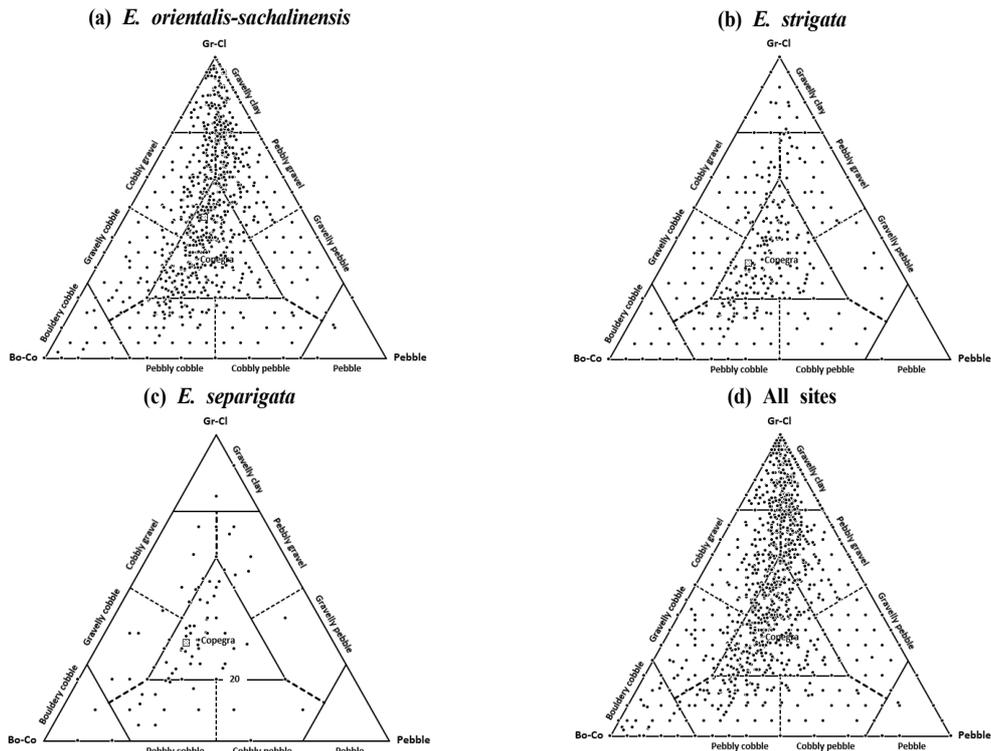


Fig. 6. Substrate types of sampling units; a) Sites that *E. orientalis-sachalinensis* occurred, b) Sites that *E. strigata* occurred, c) Sites that *E. separigata* occurred, d) all sites.

적응되어 있는 혐류성(rheophobic), 무늬하루살이는 빠른 유속에 넓게 적응되어 있는 광호류성(euryrheophilic), 가는무늬하루살이는 중간수준의 빠른 유속에 좁게 적응되어 있는 협중호류성(stenomesorheophilic)으로 평가된다.

Yoon et al. (1992b)은 무늬하루살이와 동양하루살이 모두 매우 빠른 유속부터 매우 느린 유속의 구간에 걸쳐 출현하는 것으로 분석하였는데, 이는 본 연구의 결과와 비교할 때 변별력이 없었던 것으로 판단된다. 또한 Hwang et al. (2013)은 동양하루살이가 비교적 유속이 느린 곳에서 출현하는 것으로 정성적으로 보고하였는데 이는 본 연구의 결과와 같은 것이다.

Kong and Kim (2017)은 가평천에서 하루살이속을 혐중혐류성으로 구분하였는데, 다른 수서곤충 분류군에 비해 하루살이속이 상대적으로 느린 유속을 선호하는 것으로 이해된다. 따라서 위의 유속에 대한 선호 유형은 하루살이속 내 분류군 간 출현특성을 상대적으로 구분하는 기준이지 보편적인 기준이라 할 수 없다. Gore (1978)는 저서성 대형무척추동물의 군집단위에서 최고의 다양성을 가지는 유속을 75~125 cm/s, 최적 유속은 76 cm/s로 보고하였는데, 이와 비교할 때 동양하루살이는 상대적으로 느린 유속에 적응되어 있음을 알 수 있다.

3.3 하상기질

Kong and Kim (2016)의 분류기준에 따를 때, 본 연구에서 하상기질의 입도가 조사된 23,951개 표본단위의 하상유형은 호박돌긴 잔자갈(cobbly gravel)~잔자갈진 점토(gravelly clay)가 59%, 자갈(pebble)~큰돌긴 호박돌(boulderly cobble)은 25%로서 전반적으로 세립질 유형이 많았다(Fig. 6d). 동양하루살

이-사할린하루살이 군은 세립질의 하상유형에서 많이 출현하였으며(Fig. 6a), 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 여러 하상유형에 걸쳐 출현하였다(Fig. 6b, 6c).

하상유형을 큰돌긴 호박돌(boulderly cobble)~잔자갈긴 호박돌(gravelly cobble)의 호박돌(cobble) 그룹, 자갈(pebble)~잔자갈긴 자갈(gravelly pebble)의 자갈(pebble) 그룹, 호박돌긴 잔자갈(cobbly gravel)~잔자갈진 점토(gravelly clay)의 잔자갈(gravel) 이하 그룹으로 대분하였을 때 동양하루살이-사할린하루살이 군은 자갈그룹에서, 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 호박돌그룹에서 복합출현도의 상대비율이 가장 높았으며(Fig. 7), 특히 가는무늬하루살이는 호박돌그룹에서 62%의 높은 상대비율을 보였다.

하상기질의 평균입경에 대한 CDF와 CMF 간의 NRMSE는

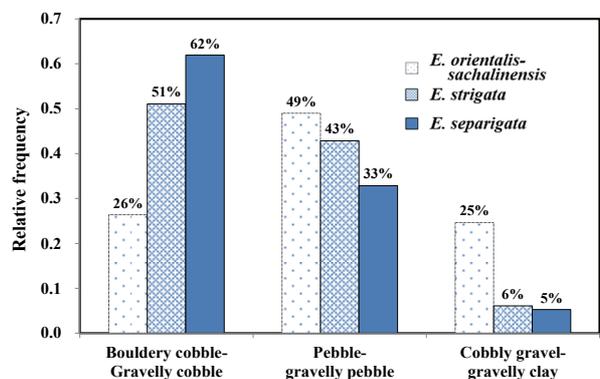


Fig. 7. Relative composite frequency of *Ephemera* species according to substrate types of sampling units.

Table 8. Normalized root mean squared error (%) between cumulative mass function based on composite frequency of each taxon according to mean diameter gradient of substrate grain and cumulative distribution function of each model

Model	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Exponential	21.3 (1.1.2)	4.8 (1.1.2)	12.9 (1.1.2)
R-exponential	28.2 (1.2.2)	16.4 (1.2.2)	22.5 (1.2.2)
Normal	1.4 (2.2)	1.2 (2.2)	3.0 (2.2)
Lognormal	1.3 (3.1.2)	0.5 (3.1.2)	2.9 (3.1.2)
R-lognormal	1.7 (3.2.2)	1.4 (3.2.2)	3.0 (3.2.2)
Logistic	2.1 (4.2)	0.8 (4.2)	2.6 (4.2)
Weibull	1.2 (5.1.2)	0.4 (5.1.2)	2.9 (5.1.2)
R-Weibull	1.2 (5.2.2)	0.5 (5.2.2)	2.2 (5.2.2)
Gamma	1.3 (6.1.2)	1.1 (6.1.2)	2.9 (6.1.2)
R-gamma	1.6 (6.2.2)	1.3 (6.2.2)	3.0 (6.2.2)
Beta	1.0 (7.2)	0.4 (7.2)	2.5 (7.2)
Gumbel	3.7 (8.2)	0.5 (8.2)	2.2 (8.2)

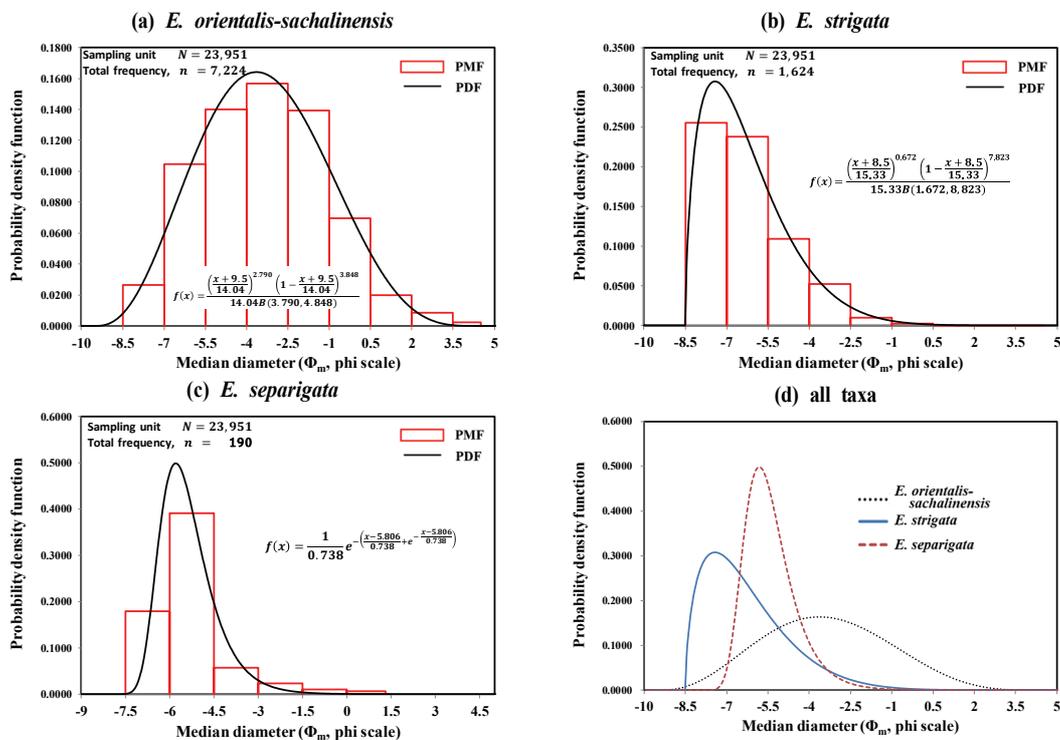


Fig. 8. Cumulative mass function based on composite frequency of each taxon according to mean diameter gradient of substrate grain, probability density function and cumulative distribution function of the best-fit model; a) *E. orientalis-sachalinensis*, b) *E. strigata*, c) *E. separigata*, d) all taxa.

Table 8과 같다. 비편포를 보이는 동양하루살이-사할린하루살이 군은 베타분포모형의 적합도가 가장 높았으며 지수분포모형을 제외한 다른 모형들의 적합도 역시 전반적으로 높았다. 강한 정적편포를 보이는 무늬하루살이는 베타분포, 베이불분포, 역베이불분포, 대수정규분포, 굽벨분포모형의 적합도가 높았다. 약한 정적편포를 보이는 가는무늬하루살이의 분포에는 굽벨분포, 역베이불분포, 베타분포, 로지스틱분포모형의 적합도가 높았다.

Fig. 8은 각 분류군별로 하상기질의 평균입경에 대한 PMF

와 이에 대하여 최적의 적합도를 보이는 확률분포모형의 PDF를 도시한 것이다. 하상기질의 평균입경의 급구간은 1.5로 설정하였다.

동양하루살이-사할린하루살이 군은 최빈값인 -3.6 (Table 9)을 전후하여 넓은 구간에서 출현하였으며 무늬하루살이는 최빈값인 -7.4를 중심으로 강하게 정적편포하였다. 가는무늬하루살이는 최빈값인 -5.8을 벗어난 구간에서 출현도가 급하게 감소하였다.

하상기질의 평균입경에 따른 각 분류군의 HSI를 도시한

Table 9. Best-fit probability distribution models and model statistics for mean diameter gradient of substrate grain of each taxon

	<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	<i>E. strigata</i>	<i>E. separigata</i>
Model	Beta	Beta	Gumbel
Type	7.2	7.2	8.2
Mean	-3.4	-6.3	-5.4
Median	-3.4	-6.6	-5.7
Mode	-3.6	-7.4	-5.8
Standard deviation	2.2	1.5	0.9
Coefficient of variance (%)	66	24	18

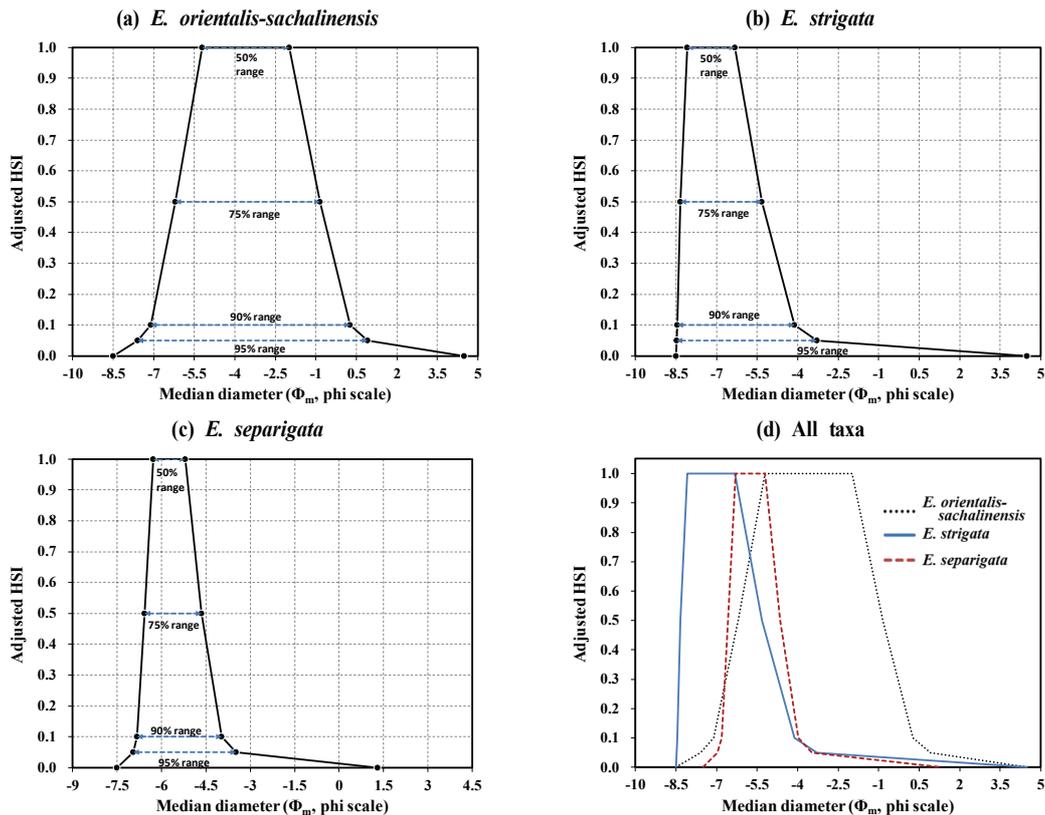


Fig. 9. Habitat suitability index *Ephemera* species for mean diameter gradient of substrate; a) *E. orientalis-sachalinensis*, b) *E. strigata*, c) *E. separigata*, d) all taxa.

결과는 Fig. 9와 같다.

하상의 평균입경에 대한 동양하루살이-사할린하루살이 군의 최적 적응범위는 -5.3~ -2.0, 무늬하루살이는 -8.1~ -6.3, 가는무늬하루살이는 -6.3~ -5.2로 각 분류군은 서로 뚜렷하게 지위가 구분됨을 확인할 수 있었다(Table 10).

Table 10. Habitat suitability range *Ephemera* species for mean diameter of substrate grain.

Taxa	Range of habitat suitability (phi value)			
	50%	75%	90%	95%
<i>E. orientalis-sachalinensis</i>	-5.2~-2.0	-6.2~-0.8	-7.1~-0.3	-7.6~-0.9
<i>E. strigata</i>	-8.1~-6.3	-8.3~-5.3	-8.4~-4.1	-8.5~-3.3
<i>E. separigata</i>	-6.3~-5.2	-6.6~-4.7	-6.8~-4.0	-7.0~-3.5

하상기질의 분급도에 대한 각 분류군의 분포는 Fig. 10과 같다. 동양하루살이-사할린하루살이 군은 분급도가 3 내외에서 높은 출현도를 보였고 그 범위가 넓었다. 이와 반면 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 분급도가 1.5 내외의 상대적으로 좁은 범위에서 출현도가 높았다. 이를 종합할 때 동양하루살이-사할린하루살이 군은 상대적으로 조립질이 적고 여러 입도를 가진 기질이 섞여 있는 하상을 선호하는 반면 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 조립질 하상이 주를 이루는 하상을 선호하는 것으로 볼 수 있다.

서식처적합도(Table 10) 및 중앙값과 표준편차(Table 9)를 고려할 때 동양하루살이-사할린하루살이 군은 조립질 하상과 세립질 하상까지 넓게 적응한 광호력성(eurypsephophilic), 무늬하루살이는 조립질 하상에 비교적 넓게 적응한 호암성(lithophilic), 가는무늬하루살이는 조립질 하상에 좁게 적응

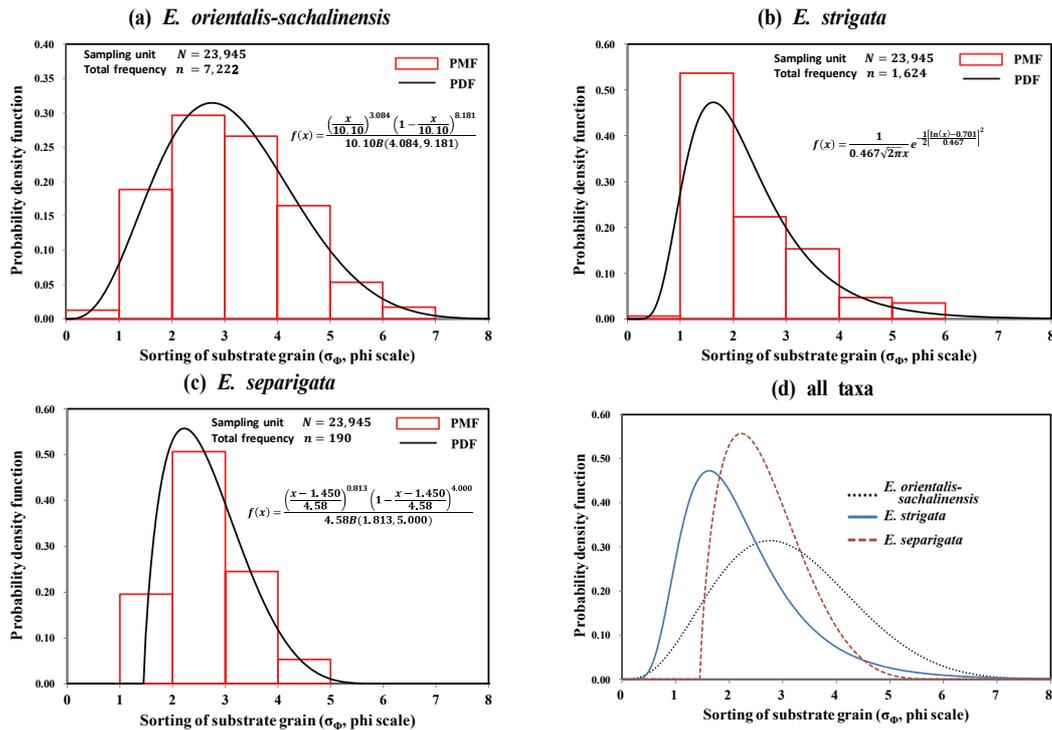


Fig. 10. Cumulative mass function based on composite frequency of each taxon according to mean diameter gradient of substrate grain, probability density function and cumulative distribution function of the best-fit model; a) *E. orientalis-sachalinensis*, b) *E. strigata*, c) *E. separigata*, d) all taxa.

된 혐호암성(stenolithophilic)으로 평가된다.

Yoon et al. (1992b)은 동양하루살이와 무늬하루살이 모두 잔돌~모래를 선호하는 것으로 보고한 바 있으나 본 연구의 결과와 비교할 때 해당 연구결과는 변별력이 없었던 것으로 평가된다. Hwang et al. (2013)은 동양하루살이가 하상이 모래나 잔돌 및 유기물로 구성된 곳에서 출현하고, 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 조립질 하상에서 출현하는 것으로 보고하였는데 이는 정성적인 수준에서 도출된 것이나 본 연구의 결과와 같은 것으로 볼 수 있다. Kong and Kim (2016)은 동양하루살이가 cobbly gravel과 pebbly gravel에서 출현도가 가장 높으나 하상기질에 대한 분포범위가 넓어 지표가 중치를 1로 낮게 설정하였고, 무늬하루살이와 가는무늬하루살이는 Bouldery cobble과 Pebbly cobble에서 출현도가 가장 높지만 그 분포범위가 비교적 넓은 것으로 평가하여 지표가 중치를 2로 설정한 바 있다. 본 연구의 결과와 비교할 때 Kong and Kim (2016)의 결과는 경향은 일치하지만 하상기질에 대한 가는무늬하루살이의 분포범위를 볼 때 지표가 중치가 다소 과소평가된 것으로 판단된다.

Kong and Kim (2017)은 가평천에서 하루살이속을 광중형 조성으로 구분하였는데, 다른 수서곤충 분류군에 비해 하루살이속이 상대적으로 세립화된 하상기질을 선호하는 것으로 이해된다. 따라서 위의 하상기질에 대한 선호 유형은 하루살이속 내 분류군 간 출현특성을 상대적으로 구분하는 기준이지 보편적인 기준이라 할 수 없다. Gore (1978)는 저서성 대형무척추동물의 군집단위에서 최고의 다양성을 가지는 하상기질은 중간크기의 호박돌(medium cobble) 이상의 조립질이

라고 제시하였다. Jowett (1991)는 대부분의 저서성 대형무척추동물 분류군은 잔돌(gravel) 또는 그 이상의 조립질 하상에서 더 풍부하였던 반면, 세립질 하상(모래, 작은 잔돌)을 선호하는 분류군은 없었다고 보고하였다. 그러나 동양하루살이는 다른 유수성 수서곤충들에 비하여 상대적으로 세립질 하상에 적응되어 있는 것으로 판단된다.

4. Conclusion

본 연구는 2010년부터 2021년까지 전국 6,787개 지점의 23,957개 표본단위에서 조사된 자료를 바탕으로 확률분포모형을 적용하여 하루살이속(*Ephemera*) 4종의 물리적 미소서식처(유속, 수심, 하상기질)에 대한 적합도를 밝힌 것이다.

각 미소서식처의 환경요인에 대한 최빈값을 중심으로 각 분류군의 출현도가 강한 정적편포를 보이는 경우에는 베타분포, 감마분포, 베이블분포, 대수정규분포 모형의 적합도가 높았으며, 약한 정적편포를 보이는 경우에는 굽벨분포, 로지스틱분포, 베타분포 모형의 적합도가 높았고, 약한 부적편포를 보이는 경우에는 베이블분포, 역대수정규분포, 베타분포의 적합도가 높았다. 전반적으로 베타분포 모형의 적합도가 높았는데 이는 모형이 가지고 있는 유연성에 따른 것으로 보인다.

동양하루살이-사할린하루살이 군은 느린 유속에 적응되어 있는 혐류성(rheophobic), 깊은 수심까지 넓게 적용된 광호심성(eurybathophilic), 상대적으로 조립질이 적고 여러 입도를 가진 기질이 섞여 있는 하상을 선호하는 광호역성(eurypsephophilic)

으로 평가된다. 이와 반면 무늬하루살이는 빠른 유속에 넓게 적응되어 있는 광호류성(euryrheophilic), 얇은 수심을 선호하지만 비교적 넓은 수심범위에 적응된 혐심성(bathophobic), 주로 조립질 하상에 비교적 넓게 적응한 호암성(lithophilic)으로 평가된다. 가는무늬하루살이는 무늬하루살이와 서식 지위가 일부 중복되지만 중간 수준의 빠른 유속에 좁게 적응되어 있는 협중호류성(stenomesorheophilic), 얇은 수심에 좁게 적응된 협혐심성(stenobathophobic), 주로 조립질 하상에 좁게 적응된 협호암성(stenolithophilic)으로 평가된다. 그러나 본 연구에서 구분한 하루살이속 분류군의 환경요인에 대한 선호 유형은 하루살이속 내 분류군 간 출현특성을 상대적으로 구분하는 기준이지 보편적인 기준이라 할 수는 없다.

본 연구는 하루살이속 분류군에 대한 각각의 물리적 요인의 적합도를 평가한 것으로 각 요인의 교호작용에 대한 평가는 본 연구에서 수행되지 않았다. 따라서 각 환경요인이 각 분류군의 분포에 미치는 영향도에 대한 추가적인 연구가 필요하다. 하천의 연속성 개념을 고려할 때 고도가 낮아질수록 수심이 깊어지고 유속이 느려지며 하상이 세립화되기 때문에 각 요인은 서로 상관관계를 지닌다. 본 연구의 결과로 볼 때 하루살이속 분류군들의 출현도는 수심에 따라 뚜렷하게 차이를 보였는데, 이러한 출현도의 차이가 수심 자체에 따른 것인지 고도라는 잠재변수에 의한 것인지에 대하여 면밀한 검토가 필요하다. 이는 유속과 하상기질 역시 마찬가지로 향후 관련 연구가 후속되어야 한다. 또한 본 연구에서는 복합적으로 다룬 동양하루살이와 사할린하루살이의 물리적 미소서식처에 대한 분포구계를 밝히는 것도 후속과제이다.

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]

Craig, D. A. (1987). Some of what you should know about water, *Journal of the North American Benthological Society*, 35, 178-182.

Dufrene, M. and Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach, *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366.

Gore, J. A. (1978). A technique for predicting in-stream flow requirements of benthic macroinvertebrates, *Freshwater Biology*, 8, 141-151.

Hwang, J. M, Lee, S. J., and Bae, Y. J. (2003). Two co-inhabiting burrowing mayflies, *Ephemera orientalis* and *E. sachalinensis*, in Korean streams (Ephemeroptera: Ephemeridae), *Korean Journal of Limnology*, 36, 427-433.

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.

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.

Jowett, I. G., Richardson J. Biggs B. J. F., Hickey C. W., and Quinn J. M. (1991). Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalized Deleatidium spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 25, 187-199.

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 Kang, B. (2023). Estimation on altitudinal spectrum of suitability for four species of the Mayfly Genus *Ephemera* (Ephemeroptera: Ephemeridae) using probability distribution models, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 39(4), 302-315. [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. and Yeo, M. (2023). Development and application of benthic macroinvertebrate genus index (BMGI) for biological assessment on Korean stream environment, *Journal of Korean Society on Water Environment*, 39(4), 269-287. [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 thermality 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]
- 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., Bae, Y. J., Yoon, I. B., and Watanabe, N. C. (1999). Comparisons of temperature-related life histories in two ephemerid mayflies (*E. separigata* and *E. strigata*: Ephemeridae, Ephemeroptera, Insecta) from a mountain stream in Korea, *Korean Journal of Limnology*, 32(3), 253-260. [Korean Literature]
- 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]
- 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.
- Tshernova, O.A. (1973). On Palearctic species of mayflies of the Genus *Ephemera* L. (Ephemeroptera, Ephemeridae), *Entomologicheskoe Obozrenie*, 52(2), 324-339.
- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments, *The Journal of Geology*, 30(5), 377-392.
- Yoon, I. B., Kong, D., and Ryu, J. K. (1992a). Studies on the biological evaluation of water quality by benthic macroinvertebrates (I) saprobic valency and indicative value, *Korean Journal of Environmental Biology*, 10(1), 24-49. [Korean Literature]
- Yoon, I. B., Kong, D., and Ryu, J. K. (1992b). Studies on the biological evaluation of water quality by benthic macroinvertebrates (II) -Effects of Environmental Factors to Community, *Korean Journal of Environmental Biology*, 10(1), 40-55. [Korean Literature]