

Original article

군집온도지수를 활용한 상류하천 주요 수서곤충의 군집 분포특성 분석: 하루살이목, 강도래목, 날도래목을 중심으로

심동원 · 이다영 · 이대성 · 박영석*

경희대학교 생물학과

Characterizing Distribution Patterns of Major Aquatic Insect Assemblages (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) Based on Community Temperature Index at Headwater Streams. Dong-Won Shim (0000-0002-0592-7652), Da-Yeong Lee (0000-0002-2457-2041), Dae-Seong Lee (0000-0001-7288-0156) and Young-Seuk Park* (0000-0001-7025-8945) (Department of Biology, Kyung Hee University, Seoul 02447, Republic of Korea)

Abstract The community temperature index (CTI) reflects the temperature and environmental preferences of the community. We investigated the distribution patterns of major aquatic insect assemblages (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera; EPT) based on CTI in streams of South Korea. We selected unpolluted 151 study sites at upper streams (less than 3rd) with less than 1.5 mg L⁻¹ of biochemical oxygen demand. Study sites were clustered into six groups based on the similarities of their EPT composition. All three orders showed a continuous decrease in the number of species as CTI increased, especially in Plecoptera. In addition, the functional feeding groups were also significantly changed according the CTI changes. Temperature tolerance range of each group's indicator species varied according to the CTI of the group. Finally, changes of CTI reflected differences of EPT assemblages according to the differences of environmental condition including temperature. Therefore, CTI can be applied to the evaluation and preservation of stream ecosystems and prediction of community changes due to climate change.

Key words: community temperature index, benthic macroinvertebrates, community index, functional feeding groups

서 론

수서곤충을 포함한 저서성대형무척추동물은 정주성을 보이며 환경에 대한 민감도가 높아 환경 변화를 평가하는 지표생물로 많이 이용된다(Lenat, 1988; Ward, 1992; Bonada *et al.*, 2006; Meyer *et al.*, 2007). 특히, EPT로 통칭

하는 하루살이목(Ephemeroptera), 강도래목(Plecoptera), 날도래목(Trichoptera)의 유충은 유영 능력이 제한적이며 물의 흐름에 의한 표류(drift) 등 일방적 확산 방향을 가지고(Waters, 1972), 성충이 된 이후에도 비행능력이 낮아 확산이 어렵기 때문에 서식지가 제한적이다(Winterbourn *et al.*, 2007). 또한 수온, 하상구조, 용존산소량, 유속 등의 환경에 민감하게 반응한다(Tierno de Figueroa *et al.*, 2010). 이런 생태적 특징 때문에 EPT는 저서동물 중에서 특정 환경을 지표하는 집단으로 많이 활용된다(Resh and Jackson,

Manuscript received 9 December 2022, revised 21 December 2022, revision accepted 23 December 2022
* Corresponding author: Tel: +82-2-961-0946, Fax: +82-2-961-0244
E-mail: parkys@khu.ac.kr

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

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

1993; Barbour *et al.*, 1996; Somers *et al.*, 1998).

도시화 및 기후변화는 하천 생태계에 서식하는 생물 군집의 구조적 변화를 야기한다(Burgmer *et al.*, 2007; Durance and Ormerod, 2007). 기후변화는 최근 전 세계적으로 가장 큰 사회적, 학문적 이슈 중의 하나이다. 특히 기온이 상승하는 현상은 지리적으로 격리되고 파편화되어 있는 담수 생태계의 생물에 치명적으로 작용한다(Woodward *et al.*, 2010). 온도는 변온동물인 무척추동물의 생리활성에 직접적으로 영향을 미쳐 성장속도 변화를 일으킬 뿐만 아니라 수생태계에서는 용존산소량을 포함한 물리화학적 요인에도 영향을 주어 간접적으로도 영향을 미친다(Verberk *et al.*, 2016). 수서곤충은 종에 따라 서식하기 적합한 온도가 다르며 이에 따라 온도 변화에 의해 종의 분포가 달라진다. 예를 들면, 일반적으로 고도가 높고 유속이 빠르며 수피도가 높은 상류가 하류에 비해 수온이 낮으므로 상류하천에 서식하는 종은 낮은 온도에 적응한 종이다(Rostgaard and Jacobsen, 2005). 이런 환경적 차이로 인해 상류와 하류의 종분포에 차이가 발생하며(Bae *et al.*, 2020), 결과적으로 기후변화에 의해 기온이 상승할 경우 상류하천에 서식하며 낮은 온도를 선호하는 종이 감소하는 것으로 연구되었다(Heino *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2014).

생물 종은 다양한 환경 조건에 대해 최적 조건과 내성 범위를 가지며 이에 따라 그들의 분포영역이 달라진다(Richardson *et al.*, 1994; Wijnhoven *et al.*, 2003). 따라서 그들의 분포 영역에 근거하여 해당 종의 최적 온도 및 서식 가능 온도 범위를 계산할 수 있다(Wilson *et al.*, 2005; Sheldon *et al.*, 2011). 이러한 최적 온도는 종의 서식 가능 적정 온도(species temperature index; STI)로 산출된다. 그리고 이들 STI를 이용하여 지역에 서식하는 생물 군집의 군집 온도 지수(community temperature index; CTI)를 계산할 수 있다. 따라서 CTI는 군집이 선호하는 온도를 종합해서 보여주기 위해 개발된 지수이며, 종의 온도에 대한 내성을 반영할 수 있다(Devictor *et al.*, 2008). 이는 초기에 조류의 군집 변화를 확인하기 위한 지수로 사용되었으나 이후 온도에 의한 군집 변화를 설명하기 적합하여 식물과 곤충 등의 분석에 사용되었다(Lindström *et al.*, 2013; Roth *et al.*, 2014; Zografou *et al.*, 2014; Kwon 2017a, b). CTI는 군집의 온도선호도를 그 군집을 구성하는 생물종의 상대적 개체수를 반영해서 나타내기 때문에 군집을 구성하는 종이나 개체수의 변화에 영향을 받는다. 광범위한 서식 가능 온도 범위를 가진 일반종(generalist)이 우점한 경우 기온이 유의미하게 변했다고 해도 군집을 구성하는 종 구성은 많이 변하지 않는다. 이런 경우 종 구성을 반영하

는 CTI는 기온의 변화에 비해 크게 변하지 않는다. 반대로 서식 가능 온도 범위가 좁은 특수종(specialist)이 우점하면 약간의 온도 변화에 의해서도 CTI는 크게 변화할 수 있다. 또한 환경에 대한 각 종의 내성범위가 다르기 때문에 같은 기온을 보이는 지역 사이에서도 CTI에 차이가 나타날 수 있다(Barnagaud *et al.*, 2012). 이런 이유로 CTI는 기온의 증가에 따라 선형적으로 증가하지 않고 일정 기온 구간에서 유지되다가 증가하는 패턴을 보인다. 이 패턴은 종이 살 수 있는 온도범위를 넘어서면서 그 종이 사라지고 다른 종으로 대체되어 저서군집의 변화가 일어났음을 의미한다. 따라서 온도에 의한 저서성 대형무척추동물 군집 변화를 분석하기 위해서는 온도를 직접적으로 비교하기보다는 군집의 온도 선호성과 환경에 대한 적응도를 반영하는 CTI를 사용하는 것이 군집 변화를 분석하는데 효과적이다(Flanagan *et al.*, 2019).

CTI를 이용한 저서성 대형무척추동물 군집 변화 연구는 대부분 두드러지는 환경 조건의 차이 혹은 시계열적인 군집 구조의 변화를 대상으로 수행되었다(Haubrock *et al.*, 2020; Lee *et al.*, 2021). 따라서 유사한 환경 조건일 때 CTI가 군집 변화 분석에 적절한지 확인하기 어렵다. 이에 본 연구에서는 환경 조건의 차이가 적은 지점에서 군집온도 지수를 이용하여 온도에 따른 EPT 군집의 분포 특성을 분석하였다. 본 연구를 통해 기후변화에 의한 국내 하천 생태계 군집 구조 변화 예측과 저서성 대형무척추동물 보전 및 관리에 기여할 것으로 판단된다.

재료 및 방법

1. 자료수집

수서곤충 군집 자료는 환경부 및 국립환경과학원에서 수행하는 생물측정망 하천 저서성 대형무척추동물 자료 중 물환경정보시스템(<http://water.nier.go.kr>)에서 제공하는 2010년부터 2020년까지 조사된 자료를 사용하였다. 저서성 대형무척추동물은 생물측정망 조사지침에 따라 Surber 망(30*30 cm², mesh 1 mm)을 이용하여 채집되었으며, 채집된 군집정보는 밀도(개체수 m⁻²)로 변환하여 사용하였다(MOE/NIER 2008). 군집의 기능적 측면을 분석하기 위해서는 섭식기능군(Functional feeding groups)을 사용하였다. 섭식기능군은 Cummins (1974)의 분류에 따라 주워먹는 무리(Gatherer-collectors), 걸러먹는 무리(Filterer-collectors), 찢어먹는 무리(Shredders), 긁어먹는 무리(Scrapers), 잡아먹는 무리(Predators)로 구분하였다.

한편, 각 조사지점에서는 수리수문학적 요소(수심, 수

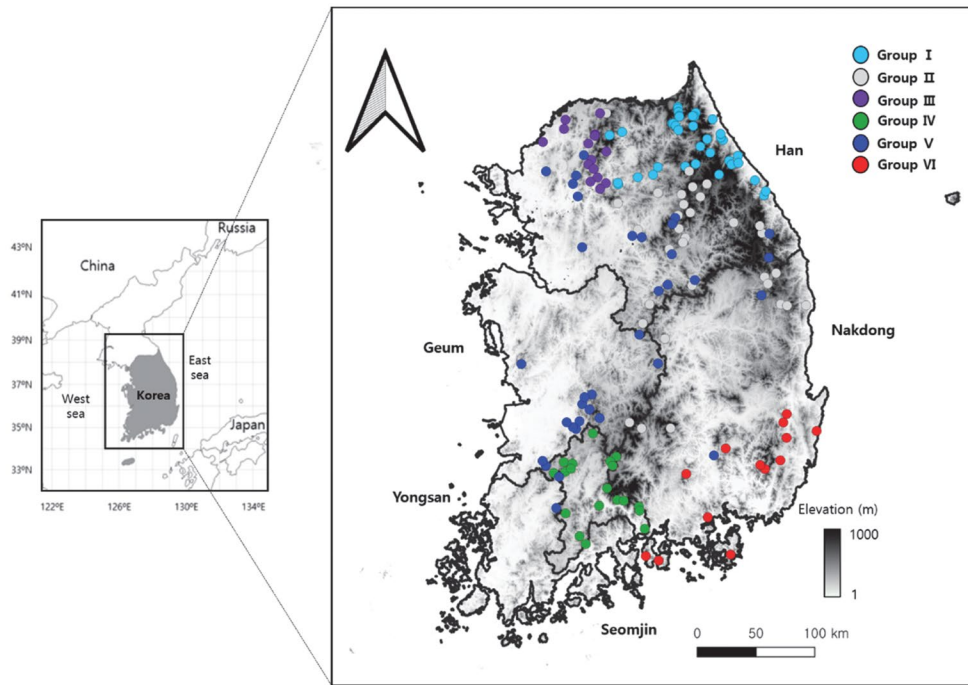


Fig. 1. Study sites in South Korea. From the database, 151 sampling sites were selected as undisturbed sites located on headwater streams (1st~3rd order) with less than 1.5 mg L⁻¹ of BOD. Points mean the location of the site and the color of the points means the group to which the site belongs in Fig. 2. Bold letter (Han, Nakdong, Geum, Yongsan, Seomjin) means watershed names of South Korea.

폭, 유속, 하천차수)와 하상구조, 고도를 환경변수로서 조사하였다. 수리수문학적 요소와 하상구조는 생물조사시 함께 조사된 자료를 이용하였다. 하상구조의 입자는 평균 지름 (diameter; D)에 따라 진흙 이하 ($D \leq 0.063$ mm), 모래 ($0.063 \leq D < 2$ mm), 왕모래 ($2 \leq D < 16$ mm), 자갈 ($16 \leq D < 64$ mm), 작은돌 ($64 \leq D < 256$ mm), 큰돌 ($256 \text{ mm} \leq D$)의 6개로 분류하였다. 고도는 국토지리정보원 (<http://www.ngii.go.kr>)에서 제공하는 DEM 자료를 이용하여 지리정보시스템 (QGIS Development Team, 2021)을 통해 추출하였다. 평년평균기온은 기상청에서 제공하는 RCP 시나리오 (RCP 4.5, 6.0) 과거 모의 자료 (<http://data.kma.go.kr>)와 농촌진흥청에서 제공하는 수정된 SRES A1B 시나리오 과거 자료 (<http://www.rda.go.kr>)의 30년 (1981년~2010년)간의 기후 자료를 평균하여 계산하였다 (Lee *et al.*, 2019).

2. 군집온도지수 산출

각 지점에서 채집된 저서성 대형무척추동물 중 EPT 분류군 (하루살이목, 강도래목, 날도래목)에 속한 종들을 이용하여 EPT 군집의 CTI를 계산하였다. CTI 계산에는 각 종별 STI가 사용되며, 종 s의 STI는 생물측정망 지점 중

해당 종이 발견된 i개 지점에서의 각각 평균 온도와 상대적 개체수를 곱한 후, 이를 모두 더하여 계산하였다 (eq. 1) (Devictor *et al.*, 2008). 상대적 개체수는 해당 종의 전체 개체수를 더한 값으로 i지점에서 발견된 개체수를 나눠서 계산하였다.

$$STI_s = \sum_i (Average\ temperature_i \times Relative\ abundance_i) \tag{eq. 1}$$

CTI는 각 조사지점의 군집 내의 종 s가 군집 내에서 차지하는 상대 개체수와 그 종의 STI를 곱한 값을 군집 내에서 발견된 모든 저서성 대형무척추동물 종수 (n)에 대해 더해서 계산하였다 (eq. 2).

$$CTI = \sum_{s=1}^n (Relative\ abundance_s \times STI_s) \tag{eq. 2}$$

군집분석에서는 일정 기간 (연도) 조사지점이 변하지 않고 유지된 2013~2015년의 자료 중 온도 이외의 요인에 의한 군집 변화를 최소화하기 위해 하천차수 3 이하, BOD 1.5 mg L⁻¹ 이하로 비교적 교란되지 않은 151개 지점을 선정하여 사용하였다 (Fig. 1). 또한 조사기간 (2013~2015년) 동안 1회 출현한 종은 제외하였다.

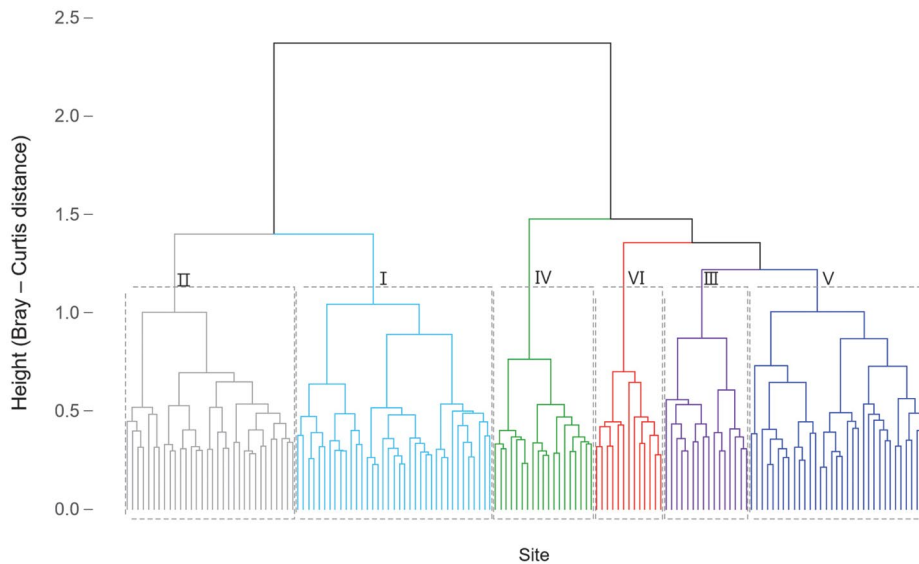


Fig. 2. Classification of study sites based on the dissimilarities of EPT community composition through a hierarchical cluster analysis with Ward linkage method and Bray-Curtis dissimilarity. Group I: 37 sites; group II: 32 sites; group III: 16 sites; group IV: 19 sites; group V: 34 sites; group VI: 13 sites.

3. 분석방법

연구 대상지점에서 EPT 군집을 분석하고 CTI를 평가하기 위하여 조사지점을 EPT 군집 유사성에 따라 계층적 군집분석(hierarchical cluster analysis; HCA)을 실시하였다. 군집 내 각 종의 개체수는 자료 간 변이를 줄이기 위하여 상용로그를 적용하여 변환하였으며, HCA에서 군집 간의 유사도는 Bray-Curtis 비유사도를 기반으로 한 Ward 연결 방법을 이용하였다(Beals 1984; Nielsen 2016).

HCA에서 결정된 그룹별로 EPT 종수 및 개체수, Shannon 다양도지수 등의 군집지수를 비교하였다. 각 그룹 내에서 EPT 목 각각의 종수와 개체수의 비율의 그룹에 따른 변화를 분석하였다. 또한 그룹에 따른 군집의 섭식기능군 구성 차이를 비교하였다. 그룹별 군집지수 및 섭식기능군의 차이는 자료의 비정규성으로 인해 Kruskal-Wallis 검정과 Dunn 사후 비교 검정을 실시하여 평가하였다(Kruskal and Wallis, 1952; Dunn, 1964).

HCA로 구분된 그룹 사이의 군집 구성의 차이를 평가하기 위하여 우점종과 지표종을 분석하였다. 우점종은 상위 2개 종까지 구하였으며 지표종은 각 종의 상대적 개체수와 상대 빈도를 고려한 지표종 지수(Indicator value; IndVal)를 이용해 추출하였다(Dufrêne and Legendre, 1997; Cáceres and Legendre, 2009; De Cáceres *et al.*, 2010). 해당 지수가 높은 종은 다른 그룹에 비해 해당 그룹에서 상대적으로 자주, 풍부하게 출현하므로 해당 그룹의 환경적

특성을 반영한다고 볼 수 있다. 추출된 우점종과 지표종의 서식 온도 범위는 가중평균법을 이용해서 계산하였다(Simpson, 2007).

비계량적 다차원 척도법(Non-metric multidimensional scaling; NMDS)을 이용해서 각 지점의 생물분포 특성을 분석하였다. NMDS는 HCA와 동일한 자료 및 군집 사이의 비유사도를 사용하여 계산하였다. 이를 통해 조사지점과 군집구조, 우점종, 주요 지표종, 군집지수, 섭식기능군, 환경인자 간 관계를 분석하였다.

본 연구의 모든 분석은 R 프로그램(R Core Team, 2021)에서 분석 패키지를 사용하여 수행하였다. Shannon 다양도 지수는 vegan package(Oksanen *et al.*, 2020)를 사용해 계산했다. HCA와 Kruskal-Wallis 검정은 stats 패키지(R Core Team, 2021), Dunn 비교 검정은 dunn.test 패키지(Dinno, 2017)를 이용하였다. 지표종분석은 indicpecies 패키지(De Cáceres *et al.*, 2016), 서식 온도 범위 계산에는 analogue 패키지(Simpson and Oksanen, 2021), NMDS는 vegan 패키지(Oksanen *et al.*, 2020)를 사용하여 분석하였다.

결 과

1. 군집 분류

전체 대상지점 151개소의 EPT 군집 유사도에 따라 계층

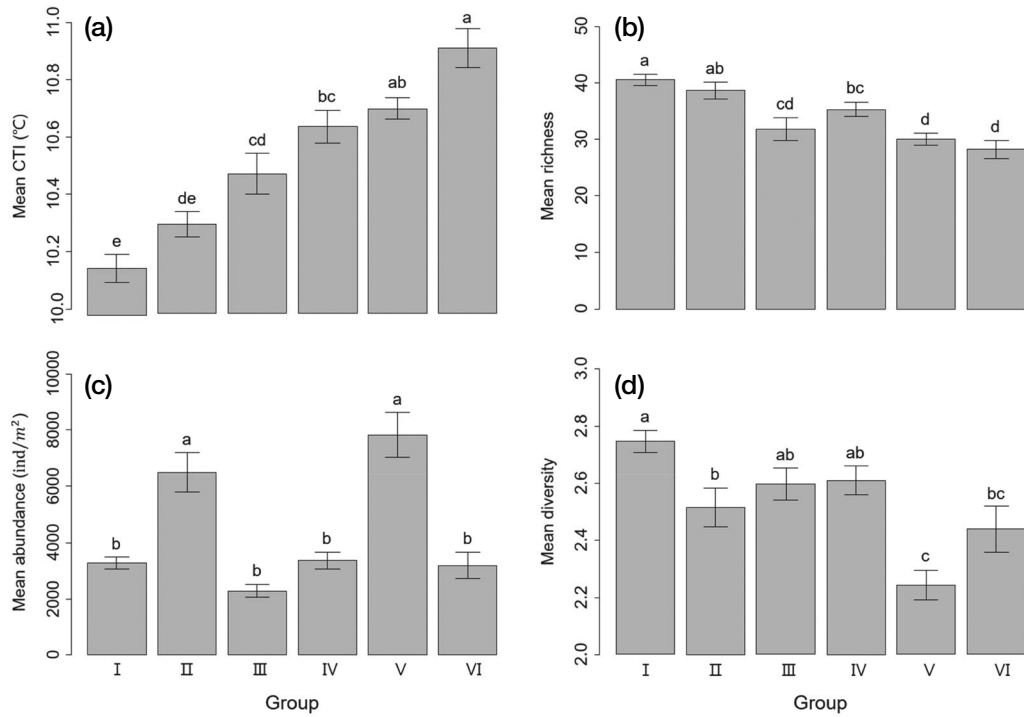


Fig. 3. Comparison of community indices among groups defined in a hierarchical cluster analysis. (a) Community temperature index (CTI), (b) mean species richness, (c) mean abundance, and (d) Shannon’s diversity index. Kruskal-Wallis test and Dunn’s test (post-hoc) were used as statistical methods. The error bar means standard error. Alphabets on the bar mean statistically significant differences based on Dunn’s multiple comparison tests ($p < 0.05$).

적 군집분석 결과, 크게 두개 그룹으로 나눌 수 있었으며, 보다 세분화하면 6개 그룹으로 구분되었다(Fig. 2). 각각의 그룹의 평균 CTI를 계산한 후 오름차순에 따라 그룹의 이름을 지정하였다(Figs. 2, 3a).

2. 군집 및 섭식기능군 분석

자료 수집 과정에서 목벌 종수 및 개체수 차이가 크게 나타났다. 또한 강도래목은 다른 분류군에 비해 온도와 환경에 민감한데 반해서, 하루살이목은 각각의 다양한 환경에서 적응하여 다양한 종이 존재하며, 널리 분포한다. 본 연구에서 사용한 151개 지점 중에서 하루살이목은 모든 지점에서 발견되었으며, 평균적으로 약 21종이 나타났으나 강도래목은 92개 지점(60.9%)에서 관찰되었으며, 평균 약 2종이 나타났다. 따라서 전체 군집을 대상으로 분석을 수행할 경우 다양성이 높고 개체수가 많은 하루살이목의 영향이 과대평가될 수 있으므로 CTI 변화에 따른 목벌 반응을 분류군 별로 분리하여 분석하였다.

각 그룹의 군집 지수(평균 출현 종수, 평균 개체수, 평균 생물다양도)를 분석한 결과, 그룹 I과 II는 그룹 III과 V, VI

에 비해 종수가 많았으며 통계적으로 유의한 차이를 보였다(Dunn 검정, $p < 0.05$) (Fig. 3b). 개체수는 그룹에 따라 통계적으로 유의한 차이를 보였지만 CTI의 증감에 따라 변화하는 경향성을 보이지는 않았다. 그룹 II와 V가 다른 그룹들에 비해 많은 평균 개체수를 보이며 나머지 그룹과 유의한 차이를 보였다(Dunn 검정, $p < 0.05$) (Fig. 3c). 생물 다양도는 그룹 I에서 가장 높았으며 그룹 V에서 가장 낮았다. 그룹 II, V, VI과 그룹 I은 유의한 차이를 보였으며 그룹 III과 IV는 그룹 V를 제외한 다른 그룹들과 유의한 차이를 보이지 않았다(Fig. 3d).

EPT 그룹에 따른 군집 지수를 비교하였을 때, 하루살이목의 종수는 그룹 I과 II에서 다른 그룹에 비해 통계적으로 높은 값을 보였고(Dunn 검정, $p < 0.05$), 개체수는 그룹 II와 V가 다른 그룹들에 비해 유의한 높은 값을 보였다(Dunn 검정, $p < 0.05$) (Fig. 4b). Shannon 다양도지수는 그룹 V는 그룹 VI을 제외한 모든 그룹에 비해 유의하게 낮은 값을 보였다(Fig. 4c).

강도래목의 군집지수는 경향성에 따라 대체로 그룹 I과 나머지 그룹, 또는 그룹 I, II와 나머지 그룹으로 나눌 수 있었다. 종수는 그룹 I에서 가장 높았으며 그룹 III, V, VI에서

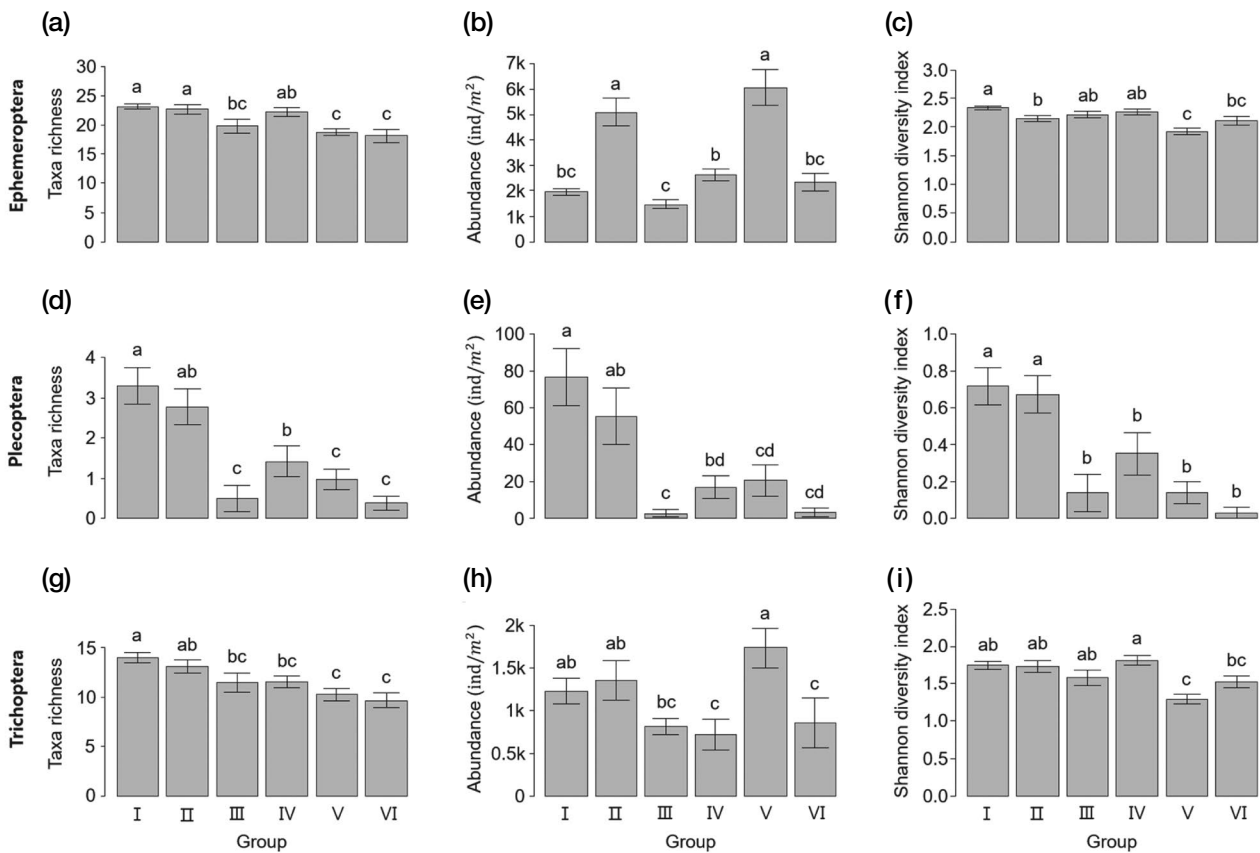


Fig. 4. Comparison of community indices among groups at different taxonomic orders. (a-c) Ephemeroptera, (d-f) Plecoptera, and (g-i) Trichoptera. Kruskal-Wallis test and Dunn's test (post-hoc) were used as statistical methods. The error bar means standard error. Alphabets on the bar mean statistically significant differences ($p < 0.05$) by results of Dunn's multiple comparison tests.

다른 그룹에 비해 유의하게 낮은 값을 보였다(Dunn 검정, $p < 0.05$) (Fig. 4d). 개체수에서는 다른 분류군과 달리 그룹 I에서 가장 많은 개체수를 보였으며 그룹 III에서 가장 낮은 값을 보였다(Fig. 4e). 다양도 측면에서 그룹 I과 II는 나머지 그룹들과 통계적으로 유의한 차이를 보였다(Dunn 검정, $p < 0.05$) (Fig. 4f).

날도래목의 종수는 그룹 III에 비해 그룹 IV에서 소폭 상승한 것을 제외하면 CTI의 증가에 따라 감소하는 경향성을 보였다(Fig. 4g). 개체수는 그룹 V에서 가장 높았으며 그룹 I, II, V는 그룹 IV, VI와 유의한 차이를 보였다(Fig. 4h). 날도래목의 다양도는 그룹 IV에서 가장 높았으며 그룹 VI은 그룹 IV를 제외한 모든 그룹과 유사하였다(Fig. 4i).

섭식기능군에 따른 종수와 개체수 비율의 차이를 비교하였을 때, 떨어먹는 무리(SH)는 종수와 개체수 모두 그룹 I과 그룹 II가 다른 그룹과 유의한 차이를 보였으며(Fig. 5a, b) 다른 섭식기능군에 비해 군집 내에서의 비율은 낮지

만 평균 CTI가 낮을 때 높은 비율을 보였다. 굽어먹는 무리(SC)는 종수 비율과 개체수 비율이 CTI가 낮은 그룹에서 높은 비율을 보였다(Fig. 5c, d). 주워먹는 무리(GC)의 비율은 CTI가 증가함에 따라 같이 증가했다(Fig. 5e, f). 걸러먹는 무리(FC)의 종수 비율은 그룹 IV에서 가장 높았지만 개체수 비율은 오히려 낮게 나타났다(Fig. 5g, h). 잡아먹는 무리(PR)는 CTI가 높아질수록 종수 비율이 감소하는 경향을 보였으며 가장 높은 개체수 비율을 보인 그룹 III에서는 낮은 종수 비율을 보였다(Fig. 5i, j).

3. 우점종 및 지표종 분석

각 그룹별 우점종 및 그들의 STI를 보았을 때, CTI가 가장 낮았던 그룹 I의 경우 두 종 모두 STI가 10°C 미만으로 다른 그룹에 비해 낮게 나타났다(Table 1). 평균 CTI가 높은 그룹일수록 종의 STI가 높아졌다. 또한 우점종과 아우점종으로 나타난 종들이 속한 섭식기능군에는 굽어먹는

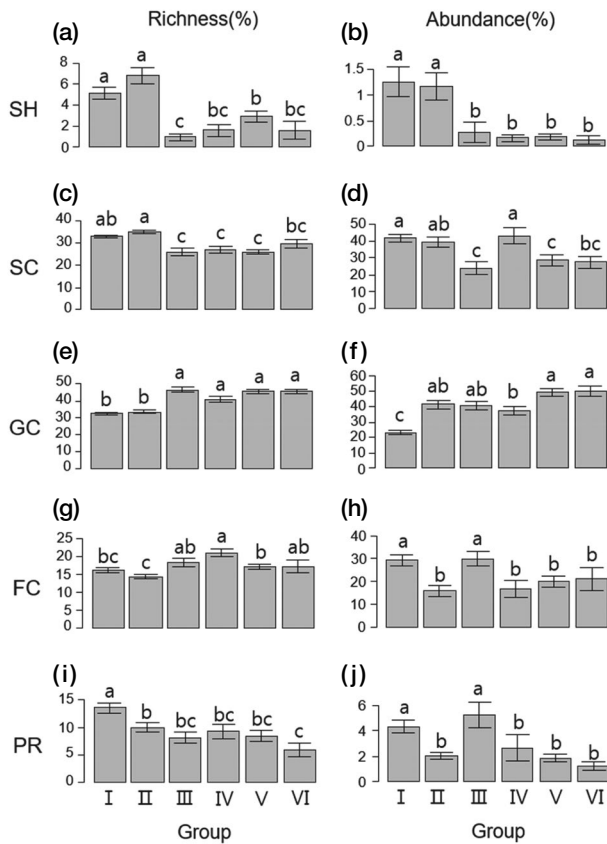


Fig. 5. Comparison of richness and abundance ratio of each functional feeding group among each group. (a, b) Shredders; SH, (c, d) scrapers; SC, (e, f) gathering collectors; GC, (g, h) filtering collectors; FC, (i, j) predators; PR. Kruskal-Wallis test and Dunn's test (post-hoc) were used as statistical test. The error bar means standard error. Alphabets on the bar show statistically significant differences ($p < 0.05$) among groups.

무리, 주워먹는 무리, 걸러먹는 무리가 나타났으며 썰어먹는 무리와 잡아먹는 무리는 나타나지 않았다.

각 그룹의 우점종, 아우점종은 겹치는 경우가 있어 총 6종이 나타났으며 *Hydropsyche kozhantschikovi*를 제외한 모든 종은 하루살이목으로 나타났다. 그룹 I에서 나타난 2종은 다른 그룹에서 나타나지 않았으며 특히 *Epeorus nipponicus*는 가장 낮은 서식온도범위를 보였다. *Ecdyonurus kibunensis*와 *H. kozhantschikovi*는 2개의 그룹에서 나타났으며 각각 그룹 II와 IV, 그룹 III과 VI에서 나타났다. *Teloganopsis punctisetae*와 *Baetis fuscatus*는 3개의 그룹에서 나타났으며 그룹 V에서 공통적으로 나타났다 (Fig. 6a).

지표종지수를 이용해서 지표종을 계산한 결과 총 42종이 나타났으며 그룹 I, IV는 9종, 그룹 II와 III은 8종, 그룹

V는 1종, 그룹 VI은 7종이 나타났다. 이 중 하루살이목은 20종, 강도래목은 8종, 날도래목은 14종이 나타났다 (Table 2). 가중평균법을 이용한 서식온도범위를 확인한 결과 서식온도범위는 CTI가 낮은 그룹에 속한 지표종은 낮은 온도에 위치했으며, 높은 평균 CTI를 가지는 그룹에 속한 지표종일수록 높은 온도에 위치하였다. 특히 CTI가 낮은 그룹 I, II, III과 CTI가 높은 그룹 IV, V, VI으로 나누었을 때 강도래목에 속한 8종 중 7종이 낮은 온도의 서식온도범위를 보였으며, 날도래목은 14종 중 10종이 높은 온도에서 서식온도범위를 보였다. 하루살이목은 절반을 기준으로 각각 10종씩 위치하였다 (Fig. 6b).

4. NMDS 분석

각 지점의 생물분포 특성을 분석하고 환경 요소와의 관계를 분석하기 위해 시행한 NMDS 결과 중 종과 지점의 분포를 비교했을 때, 하루살이목과 날도래목에 속하는 종의 분포는 특정 그룹 근처에 모여 위치하지 않고 전체적으로 퍼져 있는 양상을 보였다. 하지만 강도래목의 경우 CTI가 낮은 그룹 I과 II에 속한 지점 근처에 분포해 있는 것을 확인할 수 있었다 (Fig. 7a). CTI가 낮은 그룹 I과 그룹 II에서 군집지수 중 종수가 높은 경향성이 확인되었다. 개체수는 뚜렷한 경향성을 보이지 않았으며 다양도는 CTI와는 반대의 경향을 보였다. 섭식기능군에서 SH와 SC, PR은 CTI에 반비례하는 경향을 보였으며 GC는 CTI가 높은 그룹에 많은 경향을 보였다 (Fig. 7b). 각 그룹의 우점종은 NMDS 상에서 그룹 I에 속한 하루살이목 2종 (*Epeorus pellucidus*, *E. nipponicus*)를 제외하면 모두 중심을 기준으로 왼쪽에 위치하여 CTI의 증가에 따라 같이 증가하는 양상을 보였다. 지표종은 *Rhithrogena binotata*, *Nothopsyche* sp.1 두 종만 CTI의 감소에 따라 증가하는 양상을 보였다 (Fig. 7c).

환경 지표 중 고도와 유속은 CTI에 반대되는 경향성을 보였다. 수심과 수폭은 CTI에 따라 증가하기는 하나 그 경향성이 크게 나타나지 않았다. 이는 하상구조에서도 마찬가지였으며 CTI와 대부분의 하상의 크기 사이에서는 큰 경향성이 나타나지 않았다. 다만 가장 큰 입자인 큰돌의 비율은 CTI의 감소에 따라 증가하는 경향성이 다른 하상 입자에 비해 강하게 보였다 (Fig. 7d).

고 찰

본 연구에서는 교란되지 않은 상류 하천에서 채집된 하

Table 1. Dominant species and their species temperature index (STI) in each group.

Group	Species	Order ¹	FFG ²	STI (°C)	Abundance (ind m ⁻²)	Proportion (%)
I	<i>Epeorus pellucidus</i>	E	SC	9.9	15,491	12.8
	<i>Epeorus nipponicus</i>	E	SC	9.3	10,910	9.0
II	<i>Ecdyonurus kibunensis</i>	E	SC	10.3	29,795	14.3
	<i>Teloganopsis punctisetae</i>	E	GC	10.7	22,567	10.9
III	<i>Teloganopsis punctisetae</i>	E	GC	10.7	3,889	10.6
	<i>Hydropsyche kozhantschikovi</i>	T	FC	10.7	3,844	10.5
IV	<i>Ecdyonurus kibunensis</i>	E	SC	10.3	9,029	14.1
	<i>Baetis fuscatus</i>	E	GC	11.0	5,883	9.2
V	<i>Baetis fuscatus</i>	E	GC	11.0	43,091	16.2
	<i>Teloganopsis punctisetae</i>	E	GC	10.7	37,272	14.0
VI	<i>Baetis fuscatus</i>	E	GC	11.0	5,670	13.7
	<i>Hydropsyche kozhantschikovi</i>	T	FC	10.7	5,370	12.9

¹E: Ephemeroptera, T: Trichoptera

²FFG: Functional feeding groups, GC: Gathering collectors, SC: Scrapers, FC: Filtering Collectors.

루살이목, 강도래목, 날도래목의 CTI와 군집지수 및 섭식 기능군, 환경과의 관계를 분석했다. EPT 분류군은 지표종으로 많이 사용되기 때문에 지점간 군집지수를 비교할 때 적합하다고 판단했다 (Resh and Jackson, 1993; Barbour *et al.*, 1996; Somers *et al.*, 1998). 전반적으로 CTI가 낮은 군집은 군집 전체를 고려했을 때와 EPT 목별로 분석했을 때 모두 종수가 많은 특성을 보였는데 (Figs. 3b, 4) 이는 온도가 낮은 하천이 더 많은 종수를 보이는 경향을 보인다는 보고와 일치하였다 (Sabha *et al.*, 2020; Cíbk *et al.*, 2021). 이러한 종수의 변화는 생물다양도에 양의 영향을 미치는 것으로 나타났다. 한편 개체수는 군집 전체로 분석했을 때에는 CTI에 따른 명확한 경향성을 보이지 않았으나, EPT 목별로 분류하였을 때에는 일부 차이가 나타났다. EPT는 모두 온도가 낮은 곳에서 종수 및 개체수가 높은 것으로 알려져 있는데 (Li *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2014), 이러한 특성이 본 연구에서도 관찰되었다. EPT는 공통적으로 CTI가 낮을수록 종수가 증가하였고, 강도래목에서 CTI에 따른 개체수와 다양도의 뚜렷한 차이가 나타났다. 강도래목은 수온이 낮고 교란이 적으며 하상 입자가 굵고 유속이 빠른 상류하천에서 다양한 종이 나타나며, 풍부하게 서식한다 (Lee *et al.*, 2022). 강도래목에서는 CTI가 낮을수록 개체수가 많았으며 (Fig. 4d, e) 이는 그룹 V에서 가장 높은 개체수를 보인 하루살이목이나 날도래목과 차이가 있었다 (Fig. 4a-c, f-h). 또한 Fig. 7a에서 NMDS 상의 다른 두 목의 분

포가 모든 지점에 걸쳐 퍼져 있는 것에 비해 강도래목은 CTI가 낮은 그룹 I과 그룹 II 주변에 집중하여 위치하였다. 이는 강도래목의 온도 민감성은 다른 두 목에 비해 더 높음을 의미한다 (Zwick, 1980; Fochetti and de Figueroa, 2006). 이는 강도래목이 기후변화에 의한 온도 상승에 취약한 종임을 의미한다 (Li *et al.*, 2014).

CTI에 따라 SH, GC 등의 섭식기능군 구성 비율에서 온도에 따른 구배를 보였다 (Fig. 5a, b, e, f). 이는 국내 산림 하천을 대상으로 한 연구에서 같은 하천의 상류부라 하더라도 더 낮은 수온을 나타내는 최상류에서 SH가, 더 낮은 곳에서는 GC가 우점하였음을 보고한 Chung *et al.* (2012)의 연구 결과에 부합하였다. 본 연구에서는 썰어먹는 무리 (SH)가 CTI가 낮은 그룹 I과 II에서 많이 나타났다. 기존 연구에서도 SH는 주로 수온이 낮은 상류하천에 분포했으며 (Weigelhofer and Waringer, 1994) 이는 숲의 수피도 (canopy)와 관련 있을 것으로 보인다. 상류하천은 숲으로 인해 그들이 지는 특성을 가지고 있어 열에너지의 유입이 적고 일차생산량이 적으므로 외부에서 유입되는 유기물에 의존한다 (Richardson, 2019). 그룹 I과 II에 해당하는 지점은 우거진 숲이 하천의 수온을 낮추었을 것으로 예상된다. 또한 숲에서 유입된 나뭇잎과 같은 외부에서 유입된 큰 크기의 유기물은 SH의 주 먹이원이 된다 (Cummins, 1974; Jonsson *et al.*, 2001). 본 연구에서 SH에 속하는 종 중 절반 이상을 강도래목이 차지하고 있었으며 그룹 I과 II에 속

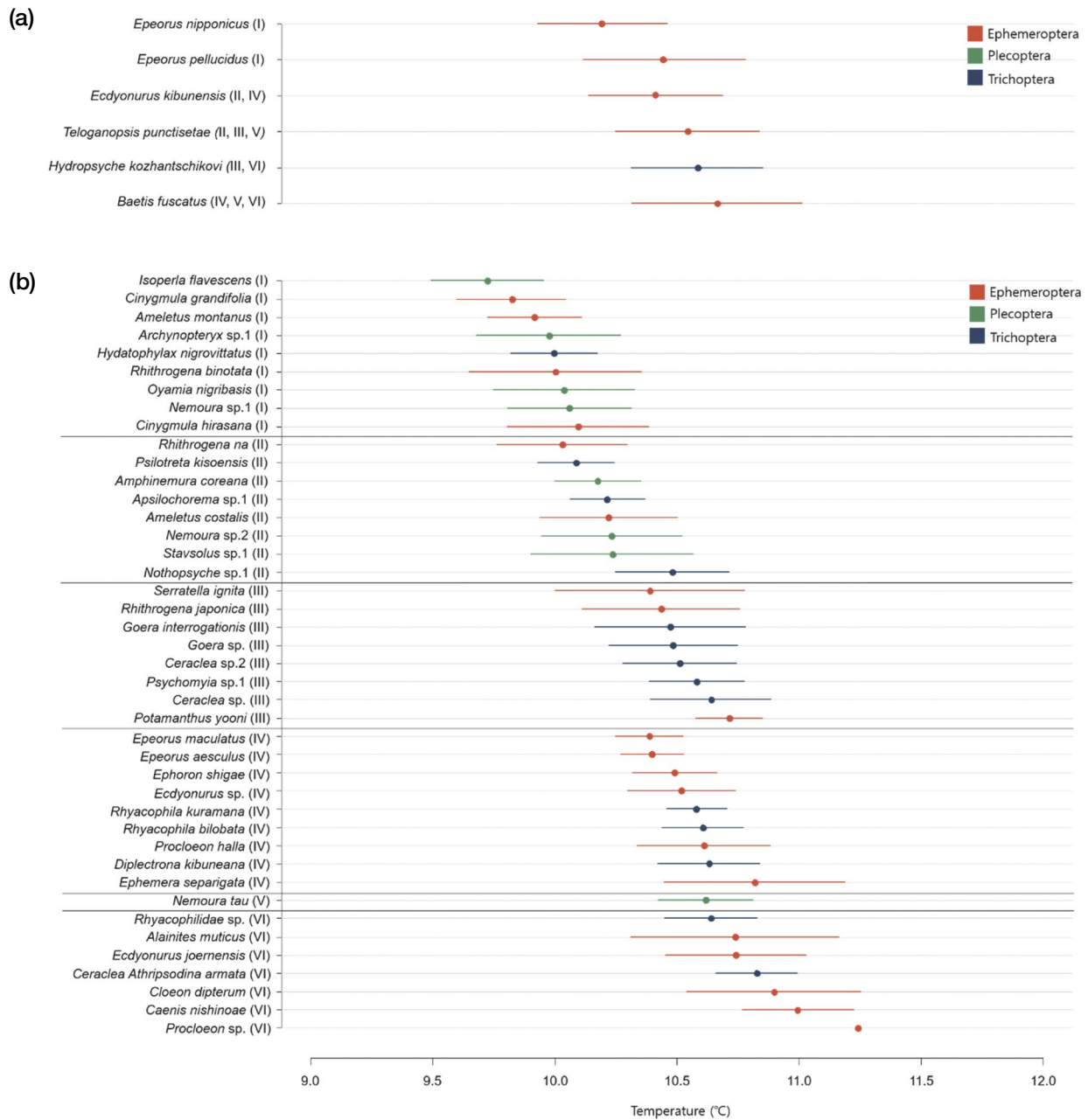


Fig. 6. Optimum temperature range of dominance species and indicator species. Points mean the optimum temperature and lines indicate a tolerance range of temperature. The Roman numerals mean the group to which the species belongs. (a) Dominant species, (b) Indicator species.

한 지역에서 강도래목의 종다양성이 다른 지역에 비해 높았다.

기존 연구결과와 같이 본 연구에서도 GC의 비율은 CTI의 증가에 따라 증가했다(Fig. 5e, f) (Vannote *et al.*, 1980; Mangadze *et al.*, 2019). 이는 GC가 퇴적된 작은 유기물 입자를 주로 섭식하고, 다른 섭식기능군에 비해 상대적으로 따뜻한 수온과 가는 입자의 하상을 선호하기 때문이다

(Statzner and Beche, 2010). NMDS 결과(Fig. 7b)에서 굵은 하상의 비율이 높은 그룹 I, II에서는 GC의 비율이 낮았으며 이는 더 따뜻한 수온을 암시하는 CTI의 증가와는 반대의 경향성을 보였다.

Niedrist and Füreder (2021)가 보고한 바에 따르면 1°C 정도의 수온의 차이에 의해 군집이 변화할 수 있으며 본 연구에서도 CTI가 가장 낮은 그룹과 높은 그룹은 1°C 정

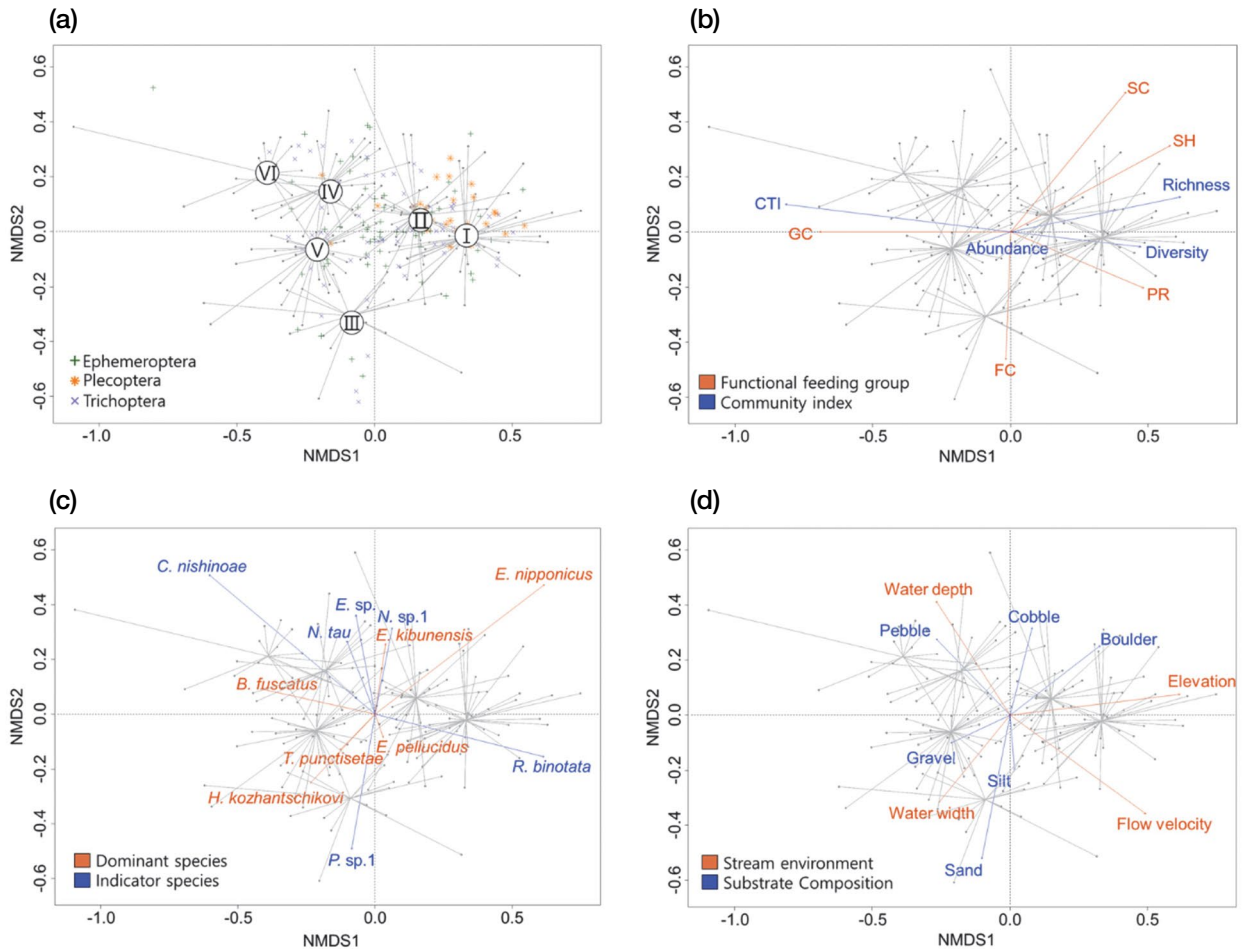


Fig. 7. NMDS ordination of sites and species (stress value: 0.2151). (a) Sites with orders, (b) sites with community indices and functional feeding groups, (c) sites with indicator species and dominance species, and (d) sites with environment were plotted on the NMDS ordination.

도의 차이가 있었다. 우점종에 비해 지표종이 CTI가 증가함에 따라 서식가능온도범위가 증가하고, 낮은 CTI에서는 강도래목이, 높은 CTI에서는 날도래목이 많이 선정되면서 각 그룹의 EPT 군집의 종 구성을 잘 반영해줌을 알 수 있었다(Fig. 6b). 또한 평균 CTI가 높은 그룹일수록 그 그룹에 속한 지표종의 STI도 증가하였다. 지표종은 모든 종이 서로 다른 생태적 지위폭을 가진다는 가정에 따르면(De Cáceres *et al.*, 2010) CTI의 증가는 군집을 대표하는 종들이 높은 서식온도 범위를 가지는 종으로 변화한다는 것을 의미한다. 한편 그룹 VI의 *Procladius* sp.의 경우 1개의 지점에서만 채집되어 정확한 서식온도 범위를 확인하기 어려워 이 종에 대해서는 추가적인 조사가 필요할 것으로 생각된다.

NMDS 상에서 각 그룹의 위치는 NMDS1 축에 따라 변화하는 경향성이 있었다. 이에 따라 CTI에 따른 군집 특성과 환경 변수의 차이를 확인할 수 있었다. 각 지표종에서

가장 높은 지수를 보인 6종(Table 2) 중 그룹 V의 지표종(IG5R1; *Nemura tau*)을 제외한 나머지 종은 각 그룹에 속한 지점에서 높은 개체수를 보이는 경향성을 나타내어 지표종 선정 결과를 뒷받침해주었다. *N. tau*의 경향성은 그룹 V에서 다수 관찰되었으나 그룹 II에서도 일부 관찰된 영향으로 보였으며 6종의 지표종 중 가장 약한 상관성을 보였다.

상류 하천의 저서성 대형무척추동물 군집에 영향을 주는 요인은 고도, 용존산소량, 유속, 하폭 등으로 다양한 규모의 요인이 복합적으로 작용하는 것으로 알려져 있다(Narangarvuu *et al.*, 2015). 본 연구에서는 고도와 수리수문학적 요인, 하상 구조를 고려하여 분석하였으며 Narangarvuu *et al.* (2015)와 같이 그룹에 따른 환경 변화의 경향성을 확인할 수 있었다. 본 연구에서는 유기 오염물에 대한 지수인 BOD를 기준으로 교란정도를 판단하였으나, 이후 연구에서는 생물이 분해할 수 없어 BOD로 나타낼 수

Table 2. Indicator species of each group. Score means IndVal index calculated by an package indicpecies in R.

Group	Species	Score	Order ¹	FFG ²	STI(°C) ³	Group	Species	Score	Order ¹	FFG ²	STI(°C) ³
I	<i>Rhithrogena binotata</i>	0.80	E	SC	8.2	III	<i>Ceraclea</i> sp.2	0.47	T	GC	10.9
I	<i>Cinygmula grandifolia</i>	0.66	E	SC	7.9	III	<i>Goera</i> sp.	0.44	T	SC	10.7
I	<i>Oyamia nigribasis</i>	0.64	P	PR	9.6	III	<i>Rhithrogena japonica</i>	0.42	E	SC	8.5
I	<i>Hydatophylax nigrovittatus</i>	0.52	T	SH	9.1	III	<i>Goera interrogationis</i>	0.34	T	SC	10.8
I	<i>Nemoura</i> sp.1	0.49	P	SH	9.5	IV	<i>Ecdyonurus</i> sp.	0.82	E	SC	10.8
I	<i>Archynopteryx</i> sp.1	0.49	P	PR	8.1	IV	<i>Epeorus aesculus</i>	0.74	E	SC	10.8
I	<i>Cinygmula litrasana</i>	0.47	E	SC	8.3	IV	<i>Ephemera separigata</i>	0.70	E	GC	10.7
I	<i>Isoperla flavescens</i>	0.40	P	PR	7.4	IV	<i>Epeorus maculatus</i>	0.61	E	SC	10.9
I	<i>Ameletus montanus</i>	0.37	E	GC	9.5	IV	<i>Ephoron shigae</i>	0.53	E	GC	10.7
II	<i>Nothopsyche</i> sp.1	0.60	T	SH	10.3	IV	<i>Rhyacophila bilobata</i>	0.48	T	PR	10.7
II	<i>Nemoura</i> sp.2	0.59	T	SH	9.9	IV	<i>Dipterona kibuneana</i>	0.46	T	FC	10.2
II	<i>Psilotreta kisoensis</i>	0.56	E	SC	8.9	IV	<i>Procloeon halla</i>	0.40	E	SC	11.7
II	<i>Rhithrogena na</i>	0.52	E	SC	9.1	IV	<i>Rhyacophila kuramana</i>	0.37	T	PR	9.7
II	<i>Apsilochorema</i> sp.1	0.51	T	PR	9.9	V	<i>Nemoura tau</i>	0.37	P	SH	9.9
II	<i>Amphinemura coreana</i>	0.46	P	SH	9.0	VI	<i>Caenis nishinoae</i>	0.90	E	GC	11.7
II	<i>Stavsolus</i> sp.1	0.40	P	PR	9.8	VI	<i>Ceraclea armata</i>	0.62	T	GC	12.5
II	<i>Ameletus costalis</i>	0.38	E	GC	9.9	VI	<i>Alainites muticus</i>	0.58	E	GC	11.7
III	<i>Psychomyia</i> sp.1	0.76	T	SC	10.7	VI	<i>Ecdyonurus joernensis</i>	0.57	E	SC	11.1
III	<i>Serratella ignita</i>	0.73	E	GC	9.3	VI	<i>Rhyacophilidae</i> sp.	0.56	T	PR	11.5
III	<i>Ceraclea</i> sp.	0.48	T	GC	10.1	VI	<i>Cloeon dipterum</i>	0.51	E	GC	11.6
III	<i>Potamanthus yooni</i>	0.47	E	GC	10.2	VI	<i>Procloeon</i> sp.	0.39	E	SC	11.3

¹E: Ephemeroptera, P: Plecoptera, T: Trichoptera, ²GC: Gathering Collectors, SC: Scrapers, SH: Shredders, PR: Predators, ³STI: Species temperature index

없는 다양한 환경 평가 요소를 고려하여 분석할 필요가 있다(Hernandez *et al.*, 2005; Houser *et al.*, 2006; Reid *et al.*, 2010). 한편, 국내를 대상으로 한 저서성 대형무척추동물 연구에서는 지리적 요인과 기후 요인이 저서성 대형무척추동물 분포의 주된 요인으로 분석되었다(Bae and Park, 2017). 기후 요인 중 기온은 그룹의 지표종의 STI를 이용하여 유추할 수 있었으며, CTI 구배에 따라 그룹 간에 군집 구조의 변화가 일어나는 결과를 얻었다.

한편, 본 연구에서는 연구지점을 3차 이하의 상류 하천으로 제한하여 하천 전반에 적용하기에는 한계가 있다. CTI에 따른 군집 변화를 이용한 하천 평가를 효과적으로 수행하기 위해서는 상류부터 하류까지 하천 전반적인 규모에서의 추가 연구가 필요하다. 또한 기후변화에 의한 수온의 증가가 예상되는 가운데(Mantua *et al.*, 2010) 생태계 내에서 다양한 역할을 수행하는 저서무척추동물 군집의 변화에 따라 전반적인 담수 생태계의 구조도 변화할 것으로 예상된다(Sundar *et al.*, 2020). 본 연구의 결과는 기후 변화에 의한 온도 변화가 저서성 대형무척추동물 군집에 미치는 영향을 의미하며 이를 통해 취약한 분류군의 선정 및 효과적인 보존 전략 수립에 도움이 될 것이다.

적 요

군집온도지수는 군집 구성원의 온도에 대한 선호도를 반영한다. 본 연구에서는 국내 하천 중 BOD 1.5 mg L^{-1} 이하이며 하천차수 3 이하인 151개 지점을 선정하여 CTI의 차이에 따른 하루살이목, 강도래목, 날도래목(EPT) 군집 지수와 섭식기능군의 변화를 분석하였다. 세 가지 목 모두 CTI의 증가에 따라 출현 종수가 지속적으로 감소하는 경향을 보였다. 또한 강도래목에서는 CTI가 낮은 그룹에서 개체수도 높은 값을 보였으며 세 가지 목 중 가장 민감한 분류군으로 나타났다. 섭식기능군에서도 CTI가 증가함에 따라 SH 비율은 낮아지고 GC의 비율은 증가하는 유의한 변화가 발생하였으며, 이를 통해 CTI가 변화할 때 기능적인 측면 역시 변화함을 확인하였다. 우점종은 그룹에 따른 차이가 크게 나타나지 않았으나 지표종은 그룹의 CTI에 따라 서식온도범위가 나뉘는 경향을 보였다. NMDS 결과는 EPT 분류군 중에서 강도래목이 온도에 가장 민감한 모습을 보이는 점과 섭식기능군의 경향성 차이 등의 앞선 결과들을 뒷받침하였다. 본 연구는 기후 변화에 따른 저서성 대형무척추동물의 군집 변화 예상에 기여하고 이에 따른 하천 생태계 보전 전략 수립에 사용될 수 있을 것이다.

저자정보 심동원(경희대학교 석박사통합과정), 이다영(경희대학교 박사과정), 이대성(경희대학교 학술연구교수), 박영석(경희대학교 교수)

저자기여도 연구 주제 및 방향 설정: 심동원, 이다영, 박영석, 자료 수집 및 분석: 심동원, 이대성, 이다영, 원고 초안 작성: 심동원, 원고 교정: 모든 저자, 원고 편집: 심동원, 박영석

이해관계 본 논문에는 이해관계 충돌의 여지가 없습니다.

연구비 본 연구는 환경부의 재원인 한국환경산업기술원 수생태계 건강성 확보 기술개발사업(과제번호: 2020003050003)과 한국연구재단의 지원(NRF-2019R1A2C1087099)을 받아 수행되었습니다.

REFERENCES

- Bae, M.-J. and Y.-S. Park. 2017. Diversity and distribution of endemic stream Insects on a nationwide scale, South Korea: conservation perspectives. *Water* **9**: 833.
- Bae, M.-J., S.-M. Park, J.-K. Kim, J.-G. Hong and S.H. Ryu. 2020. The relationships between benthic macroinvertebrate and environmental factors in Iancheon and Bukcheon streams, Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment* **53**: 22-30.
- Barbour, M., J. Gerritsen, G. Griffith, R. Frydenborg, E. McCarron, J. White and M. Bastian. 1996. A framework for biological criteria for Florida streams using benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* **15**: 185-211.
- Barnagaud, J.-Y., V. Devictor, F. Jiguet, M. Barbet-Massin, I. Le Viol and F. Archaux. 2012. Relating habitat and climatic niches in birds. *PLoS One* **7**: e32819.
- Beals, E.W. 1984. Bray-Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. p. 1-55. *In: Advances in Ecological Research* (MacFadyen, A. and E.D. Ford, eds.). Academic Press.
- Bonada, N., N. Prat, V.H. Resh and B. Statzner. 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: A comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology* **51**: 495-523.
- Burgmer, T., H. Hillebrand and M. Pfenninger. 2007. Effects of climate-driven temperature changes on the diversity of freshwater macroinvertebrates. *Oecologia* **151**: 93-103.
- Cáceres, M.D. and P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* **90**: 3566-3574.
- Chung, N., M.-J. Bae, F. Li, Y.-S. Kwon, T.-S. Kwon, J.-S. Kim

- and Y.-S. Park. 2012. Habitat characteristics and trophic structure of benthic macroinvertebrates in a forested headwater stream. *Journal of Asia-Pacific Entomology* **15**: 495-505.
- Cíbk, J., P. Beracko, I. Krno, T. Lánczos, T. Navara and T. Derka. 2021. The taxonomical and functional diversity of three groups of aquatic insects in rheocene karst springs are affected by different environmental factors. *Limnologia* **91**: 125913.
- Cummins, K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* **24**: 631-641.
- De Cáceres, M., F. Jansen and M.M. De Cáceres. 2016. Package 'indicspecies'. indicators 8.
- De Cáceres, M., P. Legendre and M. Moretti. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* **119**: 1674-1684.
- Devictor, V., R. Julliard, D. Couvet and F. Jiguet. 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**: 2743-2748.
- Dinno, A. 2017. dunn. test: Dunn's test of multiple comparisons using rank sums. R package version.
- Dufrêne, M. and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**: 345-366.
- Dunn, O.J. 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* **6**: 241-252.
- Durance, I. and S.J. Ormerod. 2007. Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period. *Global Change Biology* **13**: 942-957.
- Flanagan, P.H., O.P. Jensen, J.W. Morley and M.L. Pinsky. 2019. Response of marine communities to local temperature changes. *Ecography* **42**: 214-224.
- Fochetti, R. and J.M.T. de Figueroa. 2006. Notes on diversity and conservation of the European fauna of Plecoptera (Insecta). *Journal of Natural History* **40**: 2361-2369.
- Haubrock, P.J., F. Pilotto and P. Haase. 2020. Do changes in temperature affect EU Water Framework Directive compliant assessment results of central European streams? *Environmental Sciences Europe* **32**: 129.
- Heino, J., R. Virkkala and H. Toivonen. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* **84**: 39-54.
- Hernandez, O., R.W. Merritt and M.S. Wipfli. 2005. Benthic invertebrate community structure is influenced by forest succession after clearcut logging in southeastern Alaska. *Hydrobiologia* **533**: 45-59.
- Houser, J.N., P.J. Mulholland and K.O. Maloney. 2006. Upland disturbance affects headwater stream nutrients and suspended sediments during baseflow and stormflow. *Journal of Environmental Quality* **35**: 352-365.
- Jonsson, M., B. Malmqvist and P.-O. Hoffsten. 2001. Leaf litter breakdown rates in boreal streams: does shredder species richness matter? *Freshwater Biology* **46**: 161-171.
- Kruskal, W.H. and W.A. Wallis. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* **47**: 583-621.
- Kwon, T.-S. 2017a. Family composition and temperature in fly assemblages: Community temperature index using family temperature index. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* **10**: 385-389.
- Kwon, T.-S. 2017b. Temperature and ant assemblages: Biased values of community temperature index. *Journal of Asia-Pacific Entomology* **20**: 1077-1086.
- Lee, D.-S., Y.-S. Bae, B.-K. Byun, S. Lee, J.K. Park and Y.-S. Park. 2019. Occurrence prediction of the citrus flatid planthopper (*Metcalfa pruinosa* (Say, 1830)) in South Korea using a Random Forest Model. *Forests* **10**: 583.
- Lee, D.-Y., D.-S. Lee, S.-J. Hwang, K.-L. Lee and Y.-S. Park. 2022. Distribution patterns and vulnerability of stoneflies (Plecoptera: Insecta) in South Korean streams with conservation perspectives. *Global Ecology and Conservation* **34**: e02030.
- Lee, D.-Y., D.-S. Lee, C. Park, S.J. Yun, J.-H. Lim and Y.-S. Park. 2021. Comparison of benthic macroinvertebrate communities at two headwater streams located with different temperature regions in South Korea. *Korean Journal of Ecology and Environment* **54**: 87-95.
- Lenat, D.R. 1988. Water quality assessment of streams using a qualitative collection method for benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* **7**: 222-233.
- Li, F., Q. Cai, W. Jiang and X. Qu. 2012. The response of benthic macroinvertebrate communities to climate change: evidence from subtropical mountain streams in Central China. *International Review of Hydrobiology* **97**: 200-214.
- Li, F., N. Chung, M.-J. Bae, Y.-S. Kwon, T.-S. Kwon and Y.-S. Park. 2013. Temperature change and macroinvertebrate biodiversity: assessments of organism vulnerability and potential distributions. *Climatic Change* **119**: 421-434.
- Li, F., Y.-S. Kwon, M.-J. Bae, N. Chung, T.-S. Kwon and Y.-S. Park. 2014. Potential impacts of global warming on the diversity and distribution of stream insects in South Korea. *Conservation Biology* **28**: 498-508.
- Lindström, Å., M. Green, G. Paulson, H.G. Smith and V. Devictor. 2013. Rapid changes in bird community composition at multiple temporal and spatial scales in response to recent climate change. *Ecography* **36**: 313-322.
- Mangadze, T., R.J. Wasserman, P.W. Froneman and T. Dalu. 2019. Macroinvertebrate functional feeding group alterations in response to habitat degradation of headwater Austral streams. *Science of The Total Environment* **695**: 133910.
- Mantua, N., I. Tohver and A. Hamlet. 2010. Climate change impacts on streamflow extremes and summertime stream temperature and their possible consequences for freshwater

- salmon habitat in Washington State. *Climatic Change* **102**: 187-223.
- Meyer, J.L., D.L. Strayer, J.B. Wallace, S.L. Eggert, G.S. Helfman and N.E. Leonard. 2007. The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks 1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* **43**: 86-103.
- MOE/NIER. 2008. The survey and evaluation of aquatic ecosystem health in Korea., Incheon, Korea.
- Narangarvuu, D., J. Oyunbileg, P.-S. Yang and B. Boldgiv. 2015. Distribution of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera assemblages in relation to environmental variables in headwater streams of Mongolia. *Environmental Earth Sciences* **73**: 835-847.
- Niedrist, G.H. and L. Füreder. 2021. Real-time warming of Alpine streams: (re)defining invertebrates' temperature preferences. *River Research and Applications* **37**: 283-293.
- Nielsen, F. 2016. Hierarchical clustering. p. 195-211. Introduction to HPC with MPI for Data Science. Springer International Publishing, Cham.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P.R. Minchin, R. O'Hara, G. Simpson and P. Solyomos. 2020. vegan: Community ecology package. R package version 2.5-6. 2019.
- QGIS Development Team. 2021. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. The R Stats Package.
- Reid, D.J., J.M. Quinn and A.E. Wright-Stow. 2010. Responses of stream macroinvertebrate communities to progressive forest harvesting: Influences of harvest intensity, stream size and riparian buffers. *Forest Ecology and Management* **260**: 1804-1815.
- Resh, V. and J. Jackson. 1993. Rapid assessment approaches in benthic macroinvertebrate biomonitoring studies. Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman and Hall, New York: 195-233.
- Richardson, J., J.A.T. Boubée and D.W. West. 1994. Thermal tolerance and preference of some native New Zealand freshwater fish. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **28**: 399-407.
- Richardson, J.S. 2019. Biological diversity in headwater streams. *Water* **11**: 366.
- Rostgaard, S. and D. Jacobsen. 2005. Respiration rate of stream insects measured in situ along a large altitude range. *Hydrobiologia* **549**: 79-98.
- Roth, T., M. Plattner and V. Amrhein. 2014. Plants, birds and butterflies: Short-term responses of species communities to climate warming vary by taxon and with altitude. *PLoS One* **9**: e82490.
- Sabha, I., S.A. Khanday, S.T. Islam and S.U. Bhat. 2020. Longitudinal and temporal assemblage patterns of benthic macroinvertebrates in snow melt stream waters of the Jhelum River Basin of Kashmir Himalaya (India). *Ecohydrology* **13**: e2236.
- Sheldon, K.S., S. Yang and J.J. Tewksbury. 2011. Climate change and community disassembly: impacts of warming on tropical and temperate montane community structure. *Ecology Letters* **14**: 1191-1200.
- Simpson, G.L. 2007. Analogue methods in palaeoecology: using the analogue package. *Journal of Statistical Software* **22**: 1-29.
- Simpson, G.L. and J. Oksanen. 2021. analogue: Analogue and weighted averaging methods for palaeoecology.
- Somers, K.M., R.A. Reid and S.M. David. 1998. Rapid biological assessments: how many animals are enough? *Journal of the North American Benthological Society* **17**: 348-358.
- Statzner, B. and L.A. Beche. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology* **55**: 80-119.
- Sundar, S., J. Heino, F.d. O. Roque, J.P. Simaika, A.S. Melo, J.D. Tonkin, D. Gomes Nogueira and D.P. Silva. 2020. Conservation of freshwater macroinvertebrate biodiversity in tropical regions. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **30**: 1238-1250.
- Tierno de Figueroa, J.M., M.J. López-Rodríguez, A. Lorenz, W. Graf, A. Schmidt-Kloiber and D. Hering. 2010. Vulnerable taxa of European Plecoptera (Insecta) in the context of climate change. *Biodiversity and Conservation* **19**: 1269-1277.
- Vannote, R.L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell and C.E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 130-137.
- Verberk, W.C.E.P., I. Durance, I.P. Vaughan and S.J. Ormerod. 2016. Field and laboratory studies reveal interacting effects of stream oxygenation and warming on aquatic ectotherms. *Global Change Biology* **22**: 1769-1778.
- Ward, J.V. 1992. Aquatic insect ecology 1. Biology and habitat. Wiley & Sons.
- Waters, T.F. 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* **17**: 253-272.
- Weigelhofer, G. and J.A. Waringer. 1994. Allochthonous input of coarse particulate organic matter (CPOM) in a first to fourth order Austrian forest stream. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* **79**: 461-471.
- Wijnhoven, S., M.C. van Riel and G. van der Velde. 2003. Exotic and indigenous freshwater gammarid species: physiological tolerance to water temperature in relation to ionic content of the water. *Aquatic Ecology* **37**: 151-158.
- Wilson, R.J., D. Gutiérrez, J. Gutiérrez, D. Martínez, R. Agudo and V.J. Monserrat. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* **8**: 1138-1146.
- Winterbourn, M.J., W.L. Chadderton, S.A. Entekin, J.L. Tank and J.S. Harding. 2007. Distribution and dispersal of adult stream insects in a heterogeneous montane environment.

- Fundamental and Applied Limnology* **168**: 127.
- Woodward, G., D.M. Perkins and L.E. Brown. 2010. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 2093-2106.
- Zografou, K., V. Kati, A. Grill, R.J. Wilson, E. Tzirkalli, L.N. Pamperis and J.M. Halley. 2014. Signals of climate change in butterfly communities in a mediterranean protected area. *PLoS One* **9**: e87245.
- Zwick, P. 1980. Plecoptera (Steinfliegen). p. 1-115. *Handbuch der Zoologie*. de Gruyter.