

**PART I . Conodonts: Their general
characters and recent conodont
study of Korea**

이병수, 서광수

전북대학교 지구환경과학과, 공주대학교 지질환경과학과

Part I . 코노돈트 일반

1. 緒

“낮선 행성과 같은 외판 느낌이면서 우리 발 아래 모래처럼 친숙하고, 대체 어떻게 생겨났는지 좀처럼 알 수 없으나 작고 매력적인 존재, 그것이 코노돈트이다.” 어느 코노돈트 고생물학자가 한 말이다. 코노돈트는 독특한 생김새 탓에 아주 오래 전부터 관심을 가진 이가 많아, 호기심이나 흥밋거리로 던진 각양각색의 질문들이 비일비재하다. 그들을 묶으면 다음과 같이 5가지로 종합된다.

첫째, 겉모양은 어떻게 생겼을까? 둘째, 어떤 기능을 했길래 그토록 독특한 이빨을 갖게 되었을까? 또 무엇을 먹고 살았을까? 셋째, 생존 당시 포식자와 먹이 생태 관계를 알 수 있는 단서를 과연 유추할 수 있을까? 넷째, 무엇이 코노돈트를 멸종으로 몰고 갔는가? 다섯째, 이 동물은 전반적 생물진화 체제에 어떻게 대처해 나갔을까? 모두 코노돈트 모동물 (conodont animal)을 알 수 없기에 나온 질문들이다.

코노돈트는 150 여년이 지난 지금까지 응용 가치가 매우 큰 잇점 때문에, 생충서·고생대·고지리·유기변질과 같은 여러 세부 영역에 걸쳐 방대하게 연구되었고, 1970년대 이후 급기야 고생대 층서연구에 있어서 고전적 표준화석과 함께 중요한 화석이라는 위상을 갖게 되었다. 이는 캄브리아기 말에서 트라이아스기 말까지 150개 이상의 코노돈트 생충서대가 설정되어 있다는 사실로써 입증된다.

지난 세기 후반, 이미 지질시대별 코노돈트 기재는 거의 완성 단계에 이르렀고, 1990년대 중반 이후 긴 미궁 속에 머물던 코노돈트 동물에 대한 연구도 활발히 진행되어, 생물학적 속성과 생태 규명이 정점을 향해 치닫고 있으며, 모든 코노돈트를 망라하는 분기도分岐圖도 불과 몇 년이면 완성될 것으로 전망된다.

코노돈트는 1856년 유럽 발틱해Baltic Sea 인근 고생대 지층에서 판더Pander, C. H. (1794~1865, 그림 1)가 맨 처음 발견하여 기재한 미화석 생물로서, 고생대 캄브리아기에서 중생대 트라이아스기 말 그들이 모두 절멸할 때까지 3억년 이상 지구 얽은 바다 여러 환경 영역에 널리 서식했던 작고 길쭉한 뱀장어 모양의 좌우대칭 동물이다.

이빨 성분은 인산칼슘 (燐灰質, calcium phosphate)이고, 마치 작은 어류 이빨구조나 곤충의 턱 (jaws)과 흡사하게 생겼다. 이러한 겉보기 유사성 때문에 ‘코노돈트’ (conodonts; *cone teeth*)라 부르게 된 것이다. 그 개체 (個體)들을 요소 (要素, elements)라고 부르는데, 코노돈트 동물 (conodont animal) 머리 부분에 일정한 조합을 이루어 박혀 있었던 것으로 알려져 있다.

코노돈트는 판더 (1856)가 최초로 발견한 이래 150여년이 지난 지금까지, 속성 (屬性, affinity)과 기능 (機能, function)이 완전히 밝혀지지 않았지만 생충서 응용 가치가 매우 뛰어나므로, 전 세계적으로 이에 대한 연구가 방대하게 이루어졌는데, 이렇게 된 데에는 다음과 같은 코노돈트만의 독특한 장점이 있기 때문이다.

작은 크기 (size)에, 양적으로 풍부하게 산출될 뿐 아니라 (예, 북미대륙에서 암석 1kg 중에 20,000 개체 이상, 우리나라에서 350개체 이상 산출된 기록이 있다) 층서·퇴적 환경·지리적 측면 모두 분포 영역이 넓으며, 진화 계통이 뚜렷하여 표준화석이 많기 때문이다. 또 인산칼슘이라는 매우 단단한 성분으로 되어 있어서 속성작용 (續成作用, diagenesis)이나 구조운동 (tectonism)에 대한 저항력이 매우 커서 지층 속 보존율이 매우 높고, 쉽게 변형이나 변질되지 않는 장점이 있다. 다시 말해, 코노돈트는 쉽게 재퇴적 (再堆積, rework)되어 누구나 고생대 퇴적물 속에서 손쉽게 발견할 수 있는 미화석이다.

암석으로부터 추출하기도 간단해서, 약한 유기산 (有機酸, organic acids)이나 물리적 방법을 쓰면 된다. 크기가 더욱 작은 다른 미화석에 비하면 상대적으로 크므로 이 미화석 연구에 고배율, 고성능 현미경까지 동원할 필요도 없다. 다만 사진 촬영을 위해서는 대개 전자주사현미경 (電子走査顯微鏡,



그림 1. 판더Pander, C. H. (1794~1865)

SEM)을 사용한다. 이 같은 이유에서, 오늘날 코노돈트 미화석은 전 세계적으로 고생대와 중생대 트라이아스기 생충서·고생태·고지리 연구와 함께 석유부존 가능 암석을 예측하는데 있어서 훌륭한 도구(tool)로 활용되고 있다.

2. 연구사

코노돈트는 발틱해 연안 러시아 땅 오르도비스계 [판더는 당시 실루리아계라고 인식하였다.]에서 러시아 의사이자 해부학자 겸 생리학자이었던 판더(그림 1)에 의해 처음 발견·작명되었다. 또 다른 그의 고생물학 업적으로는 유럽 동부 실루리아계 어류화석 연구가 있다.

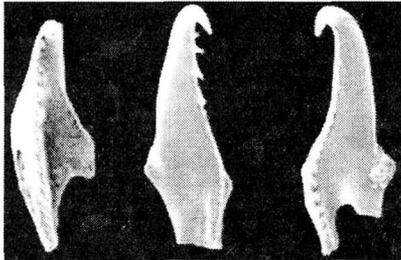


그림 2. 스킨레코돈트Scolocodonts

19세기 후반 코노돈트 연구자 중에는 하인드Hinde (1839~1918)를 꼽을 수 있다. 그는 캄브리아기로부터 석탄기에 이르는 다양한 코노돈트와 스킨레코돈트scolocodonts (그림 2)를 기재하였는데, 코노돈트를 환형동물로 간주하였다.

20세기 초반에는 출중한 코노돈트 학자들이 많았다. 울리히와 바슬러Ulrich and Bassler (1926)는 북미 대륙에서 대량의 코노돈트 표준화석을 발견, 기재하고, 이 화석의 생충서적 이용 가능성을 처음으로 인식하였다. 1934년에 이르러, 슈미트와 스코트

Schmidt and Scott은 층리면에 보존된 코노돈트 개체 요소들을 관찰하였다. 이 발견은 실제 화석표본 관찰을 통하여 ‘코노돈트 개체 요소들이 독립적인 것이 아니라 마치 사람의 치아처럼 쌍을 이루고 있던 것’이라는 기구 개념(apparatus concept)을 도입하는 개가를 올렸다는 점에서 의의가 크다.

브랜슨과 멜Branson and Mehl (1933), 스토퍼Stauffer (1935), 퍼니시Furnish (1938), 그레이프스와 엘리스Graves and Ellison (1941), 헤닝스모언Henningsmoen (1948) 등은 주로 북미대륙 오르도비스기 전기 코노돈트 화석군을 훌륭히 기재하거나 목록화하였다.

이 같은 눈부신 코노돈트 학자 가계(家系)는 전후(戰後) 린드스트룀Lindström (1955)과 뮐러Müller (1959, 그림 3)로 이어진다. 전자는 오르도비스기 전기 코노돈트 화석군의 분류 체계 확립, 고생태, 코노돈트 동물 연구와 코노돈트 분류학과 같은 다방면에 있어서 탁월한 업적을 남겼고, 후자는 캄브리아기 코노돈트, 코노돈트 내부 구조와 미세조직 연구 분야를 개척한 학자이다.

1960년대부터 1970년대 말까지 빼어난 공적을 남긴 코노돈트 학자들을 여기에서 이루 다 헤아릴 수 없다. 에팅턴과 클락Ethington and Clark, 스위트와 베르그스트룀Sweet and Bergström, 암스덴Amsden, 모스칼렌코Moskalenko, 로오즈Rhodes, 렉스로드Rexroad, 글레니스터Glenister, 영퀴스트Youngquist, 컬리슨Cullison, 코흐Koch, 스톱펠Stoppel, 톰슨Thomson, 오스틴Austin, 군넬Gunnell, 둔Dunn, 히긴스Higgins, 바른스Barnes, 윌리셔Walliser, 야누손Jaanusson, 코훗Kohut, 클랩퍼Klapper, 크뉘퍼Knüpfer, 세르기이바Sergeeva, 파래우스Fähræus, 브래드쇼Bradshaw, 마운드Mound, 노가미Nogami, 이고와 고이께Igo and Koike, 아바이모바Abaimiva, 지글러Ziegler, 밀러J. F. Miller, 드루스와 존스Druce and Jones, 비이라Viira, 세르파글리Serpagli, 해리슨Harris, 엡스타인Epstein, 벵트슨Bengtson, 잔니오우스키Szaniawski, 알드릿지Aldridge... 이렇게 성(姓, family name)만 내걸어도 이 분야 연구자들에게는 친숙한 이름들이다. 이 학자들의 연구에 힘입어, 1960년대부터 코노돈트는 고생대와 트라이아스기 생충서 연구에 가장 중요한 위치에 오르게 되었다.

우리나라 최초 코노돈트 연구는 1965년 가버르트Gabert 등의 태백지역 석탄기 코노돈트 보고서이고,



그림 3. 뮐러Klaus.J.Müller



그림 4. 이하명 (1936~1994)

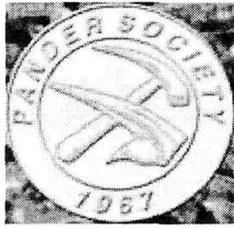


그림 5. 판더학회 로고

우리 국적의 학자로는 고 이하영 교수 (1936~1994, 그림 4)이다. 그는 우리나라 코노돈트 연구의 독보적 학자로서, 주로 오르도비스기 생충서를 연구하였고, 무엇보다도 그의 강원도 정선 회동리층 (실루리아계) 코노돈트 연구는 너무나 유명하다. 이후, 우리나라 코노돈트 연구는 연세대학교 고생물학팀이 주도하게 된다.

중국에서는 1970년대 이후에 여러 지질시대를 망라한 코노돈트 연구가 대규모적으로 이루어졌고, 한국인 고 안태상 교수를 비롯하여 수천명의 전문가가 일반 대학·지질대학·지질연구소를 중심으로 연구에 몰두해 왔다. 중국은 우리나라와 고생대 고환경이 밀접하므로 그들의 연구 결과는 우리에게 큰 영향을 미친다.

1980년대 이후의 학자들은 현재에도 대다수가 왕성하게 활동하고 있으므로 더 이상은 약하기로 한다. 판더 학회 Pander Society 뉴스레터 (그림 5)에는 분야별, 지질시대별 코노돈트 학자들의 인명록이 매호마다 실린다.

3. 연구방법

코노돈트 요소는 지구과학 교실에서 이상적인 화석이다. 환상적인 모습과 겨우 현미경적인 크기이고 그들의 후손이 현재 생물권에 없다는 흥밋거리 내지 호기심 때문만은 아니다. 코노돈트는 거의 모든 고생대에서 트라이아스기 해성 암석으로부터 간단하고, 저렴하고, 비교적 안전한 실험 절차만으로도 쉽게 추출해 낼 수 있으며, 크기가 작아 하나의 마이크로슬라이드에 수백, 수천 개체를 보관할 수 있는 장점이 있다.

코노돈트 연구는 야외조사와 함께 일련의 암석표본 채집 (rock sample collection), 실내 용해 처리 (preparation), 선별 (picking)과 분류 작업을 거쳐야 한다. 단계별로 살펴보기로 하자.

코노돈트 요소들은 석회암과 돌로스톤과 같은 탄산염암으로부터 추출하기 가장 쉬운 미화석이다. 그 첫 단계는 고생대 화석들을 함유하는 풍화된 노두를 찾아 채집하는 일이다. 탄산염암만 아니라 석회질 암석이라면 대개 코노돈트를 함유하므로 이들도 코노돈트 연구 대상 암석이다.

표본은 연구 목적과 기간 등 여러 가지를 종합적으로 고려하여, 채집 방법·전체 표본 수·표본 간격과 범위, 각 표본의 양을 결정하여 채집에 들어간다. 보통 정성적인 연구보다 정밀, 심화 연구에 더 많은 수, 더 많은 양의 암석표본이 필요하고, 좁은 간격으로 연속 채집 (serial sampling)한다.

대화석 (大化石, macrofossils)을 함유한 암석 속에 그들의 미세 조각이 들어 있을 수 있다. 즉 화석 산출 잔류물 중에는 코노돈트 말고 작은 복족류나 각질 파편과 같은 미화석도 종종 함께 들어 있다. 표본은 작게 여러 개로 채집하는 것이 좋다. 화석이 없는 암석을 만나면 또 다른 암석을 찾아 표본을 취해야 한다. 화석 산출지역을 메모해 두면 나중에 유용하다.

용해처리

용해 처리 과정은 일반적으로, 1) 모암으로부터 분리 또는 분해, 2) 젖은 잔류물 걸러내기, 3) 건조 잔류물로부터 코노돈트 요소만을 집중시키기 등 3단계 과정을 거친다.

코노돈트 산출 여부가 검증되지 않은 암석에 대하여 보통 3kg 정도의 양으로 작업하는 것이 가장 좋다. 표본 3kg에서 대체로 10~100 개체의 코노돈트가 산출되는 경우가 보통이지만, 많게는 1만 개체 이상 산출되기도 한다.

암석은 시약에 빨리 용해될 수 있도록 표면적을 넓히기 위해 해머 (hammer)나 큰 절구 (crusher)를 이용하여 보통 직경 2~3cm 크기로 잘게 부순다. 전동 (電動) 파쇄기를 써서 부수기도 한다. 이 때, 다른 표본과 섞이지 않도록 주의해야 한다.

탄산염암 기질 (基質, matrix)은 초산 (HCOOH), 식초 (vinegar), 아세트산 (acetic acid), 개미산 (formic acid), monochloric acid와 같은 약산 (弱酸)으로 용해 처리하는 것이 일반적이다. 이것이 가장

전통적이고 보편적인 코노돈트 추출 방법이다. 염산은 쓰지 말아야 한다. 코노돈트를 용해시키기 때문이다. 화학 반응은 아래와 같이 이루어진다. 가역 반응은 탄산염 용액이 굳어 종유석과 석순이 형성되는 과정과 다를 바 없다 ($\text{CaCO}_3 + 2\text{CH}_3\text{COOH} (15\%) \rightarrow \text{CaCH}_3 + \text{CO}_2 \uparrow$).

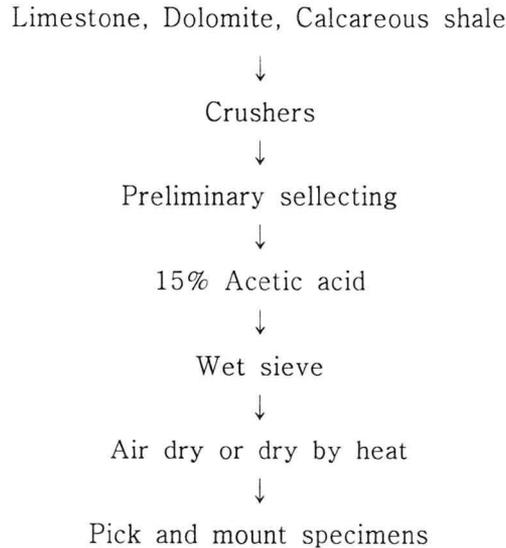


그림 6. 코노돈트 용해처리 과정

앞서 적절한 크기로 잘라놓은 표품 조각들을 10~15% 빙초산액과 함께 물통 (bucket)에 담아 용해시킨다. 이 초산 농도를 유지하여 탄산염암을 용해하려면, 초산 양은 암석 1g에 약 1,520ml, 3kg에 8 리터가 필요하다. 그 뒤로는 일정 기간 용해되기를 기다리면 된다. 실험실 온도와 초산 농도, 암석의 경화도 (硬化度)에 따라 다르나, 보통 2주일 안팎 소요된다. 더운 여름철에는 덜 걸린다. 용해 처리는 통풍이 잘 되는 곳에서 해야 하고, 작업 중 손을 보호하기 위한 장갑과 눈 보호 장비를 사용한다.

거르기 (Floating or washing)

코노돈트 크기가 200 μm ~5mm 범위이므로 녹지 않고 남은 잔류물 (residue)을 100~140 mesh(holes/inch) [참고: 체의 구경(mm); 유공층, 개형층 = 0.08~0.06, 화분과 포자 = 0.014, 코노돈트 = 0.12~0.125] 스크린의 체 (sieve)에 붓고 적절한 세기의 물을 이용하여 걸러낸다. 이 때, 잔류물이 체 밖으로 넘치지 않도록 주의한다. 그 뒤, 잔류물을 주름진 공업용 종이 수건, 커피 필터나 필터 페이지 filter paper 등으로 걸러 따뜻한 건조기 (oven) 속에서 말린다. 불용 암석 잔류물 양이 적은 경우에는 즉시 미화석의 존재 여부를 즉시 검사할 수 있다.

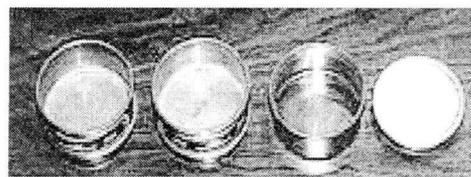


그림 7. 체sieve

비중액 (比重液, heavy liquid)을 이용하여, 밀도차 분리나 마그네틱 분리와 같은 코노돈트 요소들을 집중시키기 위한 방법을 쓰면 선별 과정을 빨리 마칠 수 있다 (Feldman et al., 1989; Feldman and Austin, 1987). 그러나 매 표품을 모두 중액 처리할 필요는 없다. 잔류물 양이 대량이거나, 정밀 검사해야 한다면, 시간이 촉박하여 불가피한 경우에 한해야 한다. 노력과 경비가 많이 들기 때문이다.

세심한 연구자들은 보다 가벼운 퇴적물을 부유시키기 위해 Na-metastungstate와 같은 무독성 중액을 여러 차례 사용하여 코노돈트만을 집중시킨다. 초음파 기법 (ultrasonic techniques)으로 이물질 (異物質)로부터 코노돈트만을 더욱 집중시킬 수도 있다.

선별

코노돈트 선별(選別)은 선별 판(그림 8)에 얇게 흩뿌린 건조 잔류물을 현미경 아래에서 조금씩 움직여 가며 한다. 위에서 빛을 조사하여 넓은 퇴적물 영역을 볼 수 있는 쌍안 현미경을 이용하면 최상의 결과를 얻을 수 있을 것이다. 가로세로 칸막이가 돼 있는 선별 판을 사용하면 체계적으로 옮겨가며 선별할 수 있다.

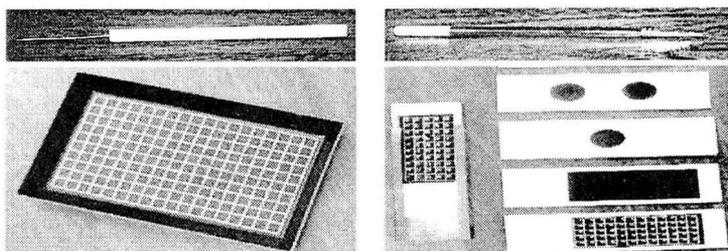


그림 8. 선별 도구들. 선별판, 핀, 붓과 홀 슬라이드(hole slide)

화석이 많이 든 암석이라면 작은 달팽이, 대형동물 조각, 규질 미화석, 무기질 모래 조각과 같은 흥미로운 표본들을 발견할 수 있다. 코노돈트가 있으면 10~20분 이상 꼼꼼히 살펴보아야 한다. 한 스푼의 잔류물 중에 수백 개의 코노돈트 요소들이 들어 있을 수 있는가 하면, 이것과 불과 1인치 떨어진 표본인데도 코노돈트가 전혀 나오지 않을 수도 있다.

고생물학에서 화석 산출량을 정성적으로 표현할 때, very rare, rare, common, frequent, very frequent, mass production과 같은 등급을 적용한다 (암석 표본 200~400g 중 화석 산출량).

선별된 코노돈트들은 유공충과 마찬가지로 고생물용 미세 슬라이드 (hole slide)에 넣어 다루고 보관해 두는 것이 좋다. 가는 페인트 붓에 물을 약간 적셔서 코노돈트를 집어낸 뒤 작은 크기의 두터운 종이 슬라이드 (cardboard slides)에 옮겨 놓는다. 슬라이드 내면이 흰 폴로 살짝 코팅된 제품을 쓰면 코노돈트는 슬라이드 안에서 움직이지 않아 일정 위치에 반영구 보존이 가능하다. 이제 슬라이드 속 코노돈트들은 마치 눈송이처럼 저마다 독특하고 매력적으로 보일 것이다. 곧 5억년 전 따뜻한 바다에서 배회하던 한 동물의 이빨들을 만나는 순간인 것이다.

표본들을 원주圓柱 모양의 작은 스텍 (stub)에 올려 [주: 이를 mounting이라고 한다.] 고정시킨 뒤, 전자주사현미경 (SEM)을 이용하여 세부 관찰하거나 사진 촬영한다. 석회암 표본을 용해 처리하지 않고, 마치 방추충 (紡錘蟲, fusulinids) 연구 방법과 같이 박편을 제작하여, 미화석을 관찰하고 사진 촬영하는 방법이 필요한 때도 있다.

4. 일반 특징

코노돈트의 크기 범위는 0.1~5.0mm이고, 인산칼슘 성분으로 광물학적으로 인회석 (磷灰石, fluorapatite)에 가깝다. 표면 색깔은 호박색 (琥珀色, amber yellow), 백색, 갈색, 흑색 등 다양한데, 이는 변성작용 특히 온도에 따른 변색 결과이다 (Epstein, Epstein and Harris, 1977, 표1). 변질되지 않은 순수 코노돈트 색깔은 연한 호박 (노랑) 색을 띠나, 지하 심부 매몰, 관입과 광역변성작용 등을 받게 되면 코노돈트 엽리 조직에 들어있는 작은 유기물 성분이 휘발하여 어두운 색깔로 변한다. 야외와 실험실에서 입증하여 설정한 코노돈트 열변질도 즉, 색변화지수 (color alteration index, CAI)는 잠재적인 탄화수소 (hydrocarbon, CH) 근원암 속의 석유나 천연가스 함유 여부를 탐지하는데 널리 이용된다.

외부 형태

모든 코노돈트 요소들은 기본적으로 원추형 기공 (基孔, basal cavity)을 감싸는 인회질 엽리들의 변

형태들이다. 기공은 큰 이빨 (모든 코노돈트에서 그렇지 않지만) 같은 돌출부 즉, 치추 (齒錐, cusp)에 의해 덮힌다. 엽리들이 기공에서 멀어지면서 측면, 앞뒤, 수직 등의 방향으로 서로 다르게 부가되면서 여러 다양한 형태의 코노돈트들이 만들어지는 것이다. 이같이 이루어진 신장부 (伸張部, expansion)를 돌기체 (突起體, process)라 하는데, 이에 작은 이빨 (small denticles), 결절 (結節, nodes), 능 (陵, ridges)이 덧붙여져 흔히 왕관 모양을 하고 있다.

표 1. 색변화지수별 색깔과 온도 범위

색변화지수 (CAI)	색깔	온도 범위 (°C)
1	담황색	> 50-80
2	담갈색	60-140
3	암갈색	110-200
4	담흑색	190-300
5	암흑색	> 300
6	회색	
7	불투명 백색	
8	투명 백색	

가장 단순한 코노돈트 요소들은 원추형으로, 뒤나 옆 돌기체에 아무런 이빨이 없는 하나의 치추로 된 것이 특징이다. 기저 치추 구조가 변형하여 갈퀴형 (rastrate), 분지형 (ramiform) 그리고 빗살형 (pectiniform) 등으로 다양해진다. 갈퀴형은 뒤 연변부에 이빨들이나 톱니가 돋은 커다란 단순 치추이다. 분지형은 방사상으로 뒤, 앞, 그리고/ 또는 측면에 이빨 돋은 돌기체들을 갖는다. 빗살형 코노돈트는 곧거나 굽은, 이빨 난 칼날 같은 요소들 뿐 아니라 판상이나 단형 (櫚型, platform) 요소들을 포함한다.

코노돈트는 다음과 같은 3가지 형태적 요소 (要素, elements)로 구분하고, 그들은 다시 세부 특징에 의해 표 2와 같이 여러 형태 범위로 세분한다. 이 같은 분류는 스위트Sweet (1982)의 안 (案)을 따른 것이다.

○단순원추형 요소 (Simple coniform elements)

단순원추형 (單純圓錐型) 요소의 주요 형태는 그림 9, 각 부 명칭은 그림 10에 나타난 바와 같다. 이 부류의 코노돈트들은 형태적으로 원추형이고, 크고 다소 넓은 기부 (基部, base)와 곧거나 굽은, 긴 치추 (齒錐, cusp)로 구분된다. 기부 속에는 아원추형 (亞圓錐型, subconical) 기공 (基孔, basal cavity)이 뚫려 있고, 치추는 정점 (頂點, tip)으로 가면서 날카로워진다.

여기 나오는 형태적 용어는 기재상의 편의를 위한 것으로, 우선 어떻게 놓아 방위를 정할 것인가가 중요하다. 코노돈트는 치추 정점을 위로 향하게 하고 기부의 상연 (上緣, upper margin)을 수평으로 놓는 것이 학자들 사이의 오랜 약속이다. 그러므로, 기부 상연에서 먼, 반대 쪽 볼록 (凸, convex)한 방향을 앞쪽 (前, anterior), 상연에 가까운 오목 (凹, concave)한 쪽을 뒤쪽 (後, posterior)으로 간주한다. 그러나 이러한 구분은 모든 단순형 요소와 분지형 요소 (分枝型 要素, ramiform elements)에 적용하기 어려울 때도 있다.

앞·뒤·옆면 (側面, lateral faces)은 매끈 (smooth)하고 모든 단면이 둥글기도 하지만, 세로 세선 (細線, striae)이나 볼록한 카리나 (carinae) 등이 발달되기도 한다. 또한, 앞·뒤 가장자리를 따라 솟은 테두리 (flanges)가 있을 수 있고, 카리나보다 현저히 날카로워 마치 칼날같은 세로구조 즉, 키일 (keels)이 발달되기도 한다. 카리나와 키일의 중간 정도로 돌출된 늑 (肋) 구조를 코스타 (costae)라 한다 (그림 11).

표 2, 그림 9, 10에서와 같이, 단순형 코노돈트는 예각형 (geniculate)과 둔각형 (non-geniculate)으로 구분한다. 이러한 구분은 후연 (後緣, posterior margin)과 기부 상면 즉, 구연 (口緣, oral margin)이 이루는 각도 (口緣角, angle of oral margin)에 의한다.

표 2. 코노돈트의 주요 형태 범위 (Sweet, 1992)

형태 요소	형태 범위
단순원추형 (Simple coniform)	예각형 (Geniculate) 둔각형 (Nongeniculate)
분지형 (Ramiform)	아치 또는 날개형 (Alate) 세발형 (Tertiopedate) 소용돌이형 (Digyrate) 두날개형 (Bipenate) 도끼머리형 (Dolabrate) 사지형 (Quadriramate) 다지형 (Multiramate)
빗살형 (Pectiniform)	별모양 (Stellate) Stelliplanate Stelliscaphate Pastinate Pastiniplanate Pastiniscaphate Carminate Carminiplanate Carminiscaphate 각형 (Angulate) Anguliplanate Anguliscaphate Segminate Segminiplanate Segminiscaphate

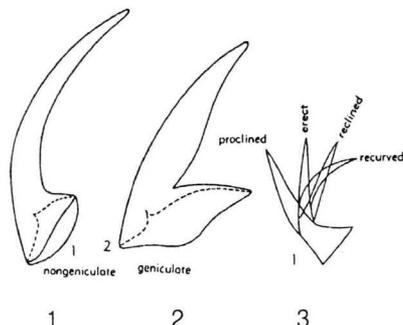


그림 9. 예각형(1)과 각형(2) 단순원추 코노돈트와 굽은 정도

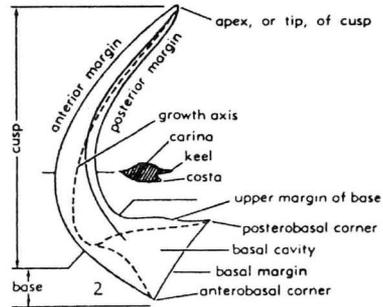


그림 14. 단순원추형 코노돈트 각부 명칭

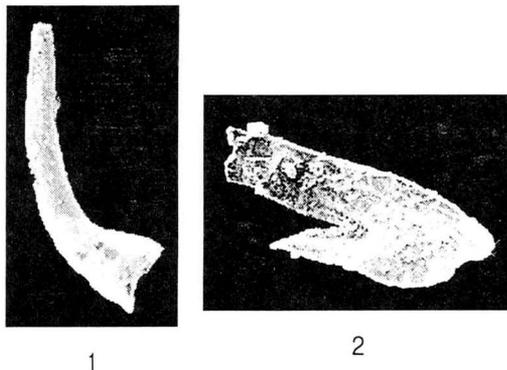


그림 10. 둔각형(1)과 예각형 단순원추 코노돈트. 1, *Teridotus nakamurai* (Nogami), 측면관찰, x120 (화절충; 이병수, 1988); 2, *Oistodus forceps* (Lindström), 측면관찰, x88 (영홍충; 이하영 1979)

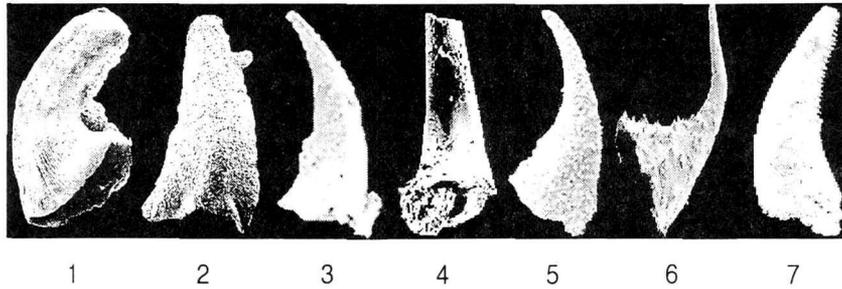


그림 11. 몇가지 코노돈트 외부 구조. 1, 세선(striae); 2, 카리나(carina); 3, 코스타(costae); 4, 홈(groove); 5, 결절(node); 6, 소골침; 7, 톱니(serration). 우리나라 고생대 전기 코노돈트들이다

○분지형 요소 (Ramiform elements)

분지형 코노돈트는 적어도 기부 양 측면이나 모서리에서 돌기체 (突起體, process)가 옆, 앞 또는 뒤쪽으로 뻗은 유형이다. 돌기체 윗면 (upper edge)에는 흔히 톱니 모양의 이빨구조가 존재한다. 과거에 ‘칼날형’ (blade-type)과 ‘막대형’ (bar-type)이라고 부르던 코노돈트들이 여기에 속한다. 소용돌이형만이 칼날형이고 나머지 부류는 막대형인 셈이다. 이러한 특징을 가진 코노돈트들은 아래와 같이 7가지 형태 범위로 세분된다.

① 아치 또는 날개형 (翼型, Alate)

좌우대칭 요소로, 앞쪽에는 돌기체가 없고 뒤쪽과 양 측면에 돌기체가 각기 하나씩 발달된 형태이다 (그림 12). 뒤쪽 돌기체는 쪽 곧고 크고 작은 이빨들이 일정 패턴으로 번갈아 돌아 있으며, 양 측면 돌기체들은 앞쪽에 치우쳐 있고, 약간 뒤쪽으로 굽었다. 그리하여 앞쪽에서 볼 때, 아치 모양을 이룬다.

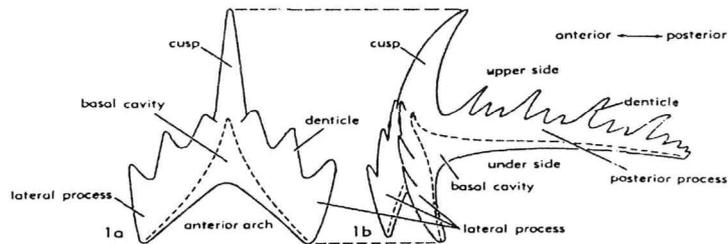


그림 12. 날개형 코노돈트

② 세발형 (三足型, Tertiopodate)

날개형과 흡사하나 비대칭이다. 뒤쪽 돌기체와 치추 양 앞측면에 두 돌기체가 나 있는데, 전체적으로 한 편으로 약간 굽었기 때문에 후자들이 중앙면 (midplane)에 대해 비대칭이다. 볼록한 쪽에 난 것을 내측 (內側, inner lateral) 돌기체, 오목한 쪽에 난 것을 외측 (外側, outer lateral) 돌기체라 부른다 (그림 13). 뒤쪽 돌기체에는 드문 거치들 (巨齒, large denticles) 사이에 비교적 작은 이빨들이 돋은 형국이다.

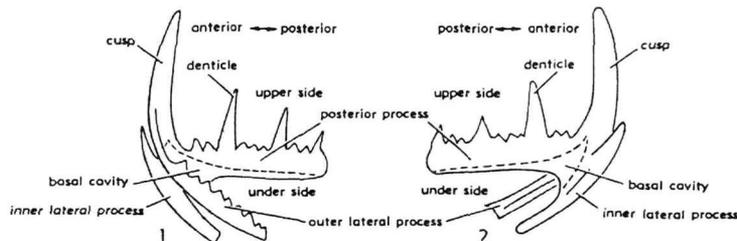


그림 13. 세발형 코노돈트

③ 소용돌이형 (渦型, Digyrate)

겉보기에 위 두 유형을 닮아 보이나 사실은 그렇지 않다. 주치(主齒, main cusp) 양 측면에 앞·뒤 두 돌기체들이 있는데, 앞쪽 돌기체가 뒤쪽 돌기체에 비해 길다. 뒤쪽 돌기체는 짧고 치아가 적으며 먼 돌기체 끝부분(distal process)으로 가며 다소 뒤틀어져 있어 중앙면에 대해 비대칭이다(그림 14, 15). 아래면(under side) 안쪽에 발달한 기공은 그리 길지 않고, 때로 소기공(小基孔, basal pit)에 지나지 않는 형태도 있다. 오르도비스기 대표적 속 중 하나인 *Ozarkodina*가 이에 속한다.

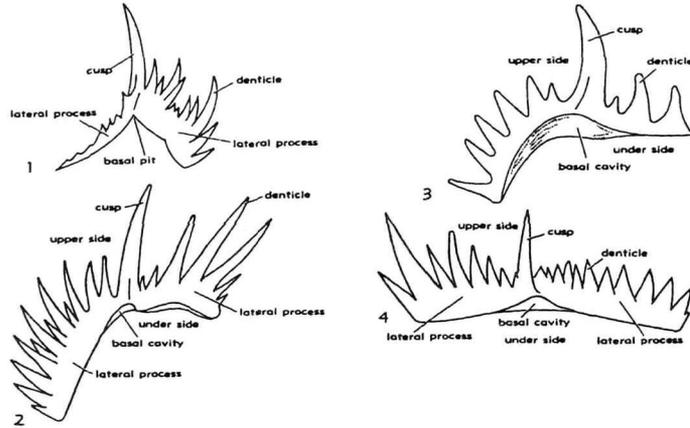


그림 14. 소용돌이형 코노돈트

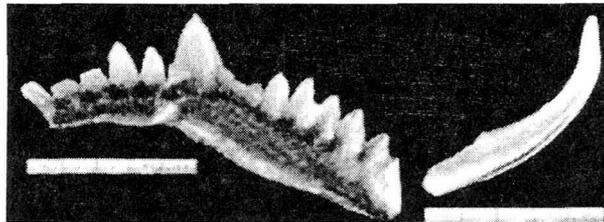


그림 15. 소용돌이형(왼쪽)과 단순원추형 코노돈트. 후자 앞쪽 측면에 난 코스타가 선명하다

④ 두날개형 (雙羽型, Bipenate)

돌기체 두 개가 마치 새 날개처럼 생겼다. 앞쪽보다 뒤쪽 돌기체가 훨씬 더 길다(그림 16). 소용돌이형처럼 한 편으로 굽거나 편향되어 있어 비대칭적이다. 기공이 아래면(under side) 안쪽에 길게 연결돼 나 있지 않고 주치 아래 쪽에만 한정되고, 뒤쪽 돌기체 아래쪽에는 퇴화 기연대(退化 基緣帶, zone of recessive basal margin)가 발달한다.

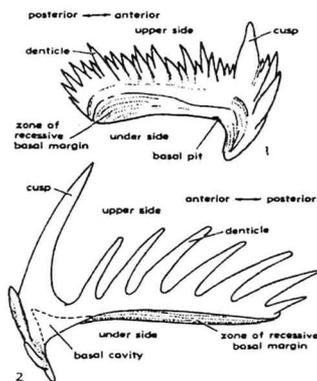


그림 16. 두날개형 코노돈트

⑤ 도끼머리형 (Dolabrate)

하나의 뒤쪽 돌기체만 있어서 측면에서 보면 도끼 머리나 곡괭이 모양이다 (그림 17). 이 유형 중 일부 종들은 앞쪽 기연 (基緣, anterior basal margin)이 아래 방향으로 뻗어 신장 (伸張, elongate) 되어 독특한 형태를 이루기도 하는데, 이를 돌출 전추 (突出 前錐, anticusp)라 한다. 캄브리아기 후기에 범세계 분포(cosmopolitan) 속이었던 *Cordylodus*가 이에 속한다.

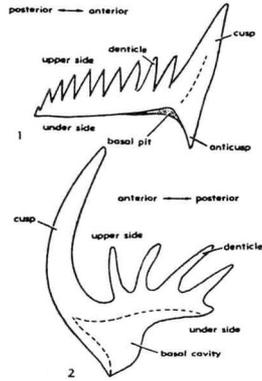


그림 17. 도끼머리형 코노돈트. 돌출 전추와 뒤 돌기체 중의 커다란 이빨들이 돋보인다

⑥ 사지 (四肢, Quadriramate)와 다지 (多肢, Multiramate)형

사지형은 앞, 뒤 그리고 양 측면에 돌기체가 각기 하나씩 나 있는 형태 부류 (그림 18)이고, 다지형은 4개 이상의 돌기체를 갖는 형태 부류이다.

○ 빗살형 요소 (Pectiniform elements)

하인드Hinde (1879)가 오래 전에 명명한 이 형태 그룹은 외형이 빗살 모양인 것이 특징이다. 그러나, 그 뒤 코노돈트 학자들은 이를 ‘칼날형’ (blade form)이라고 부르고 기재해 왔다. 그런가 하면, 일각에서는 ‘판상이나 단형’ (板狀이나 塊型, plates or platform)이라고 하기도 한다. 이들은, 표 16-1에서와 같이, 기재 목적상 15개 형태 범주로 세분한다.

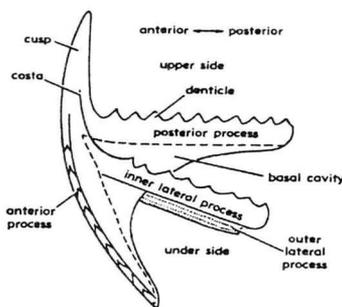


그림 18. 사지형 코노돈트

치추로부터 돌기체가 갈려 나와 그 아래면 (under surface)이 기공 (基孔, basal cavity)이나 소기공 (小基孔, basal pit)으로 길쭉이 패여 있는 경우를 1차 돌기체, 이로부터 분지한 것을 2차 돌기체라 한다.

성형 또는 별모양 (星型, stellate)은 적어도 4개의 1차 돌기체를 갖는데, 이들 중 2개는 앞과 뒤쪽에, 나머지 둘은 측면에 위치한다 (그림 19). 두 측면 돌기체 중 하나는 비교적 좁고 긴 반면 다른 하나는 짧고 뚱뚱하다. 앞·뒤 돌기체를 잇는 길이 축이 한 쪽으로 다소 기울어져 있어, 좁고 긴 측면 돌기체 쪽이 외측 (outer side), 짧고 뚱뚱한 돌기체 쪽이 내측 (inner side)이 된다.

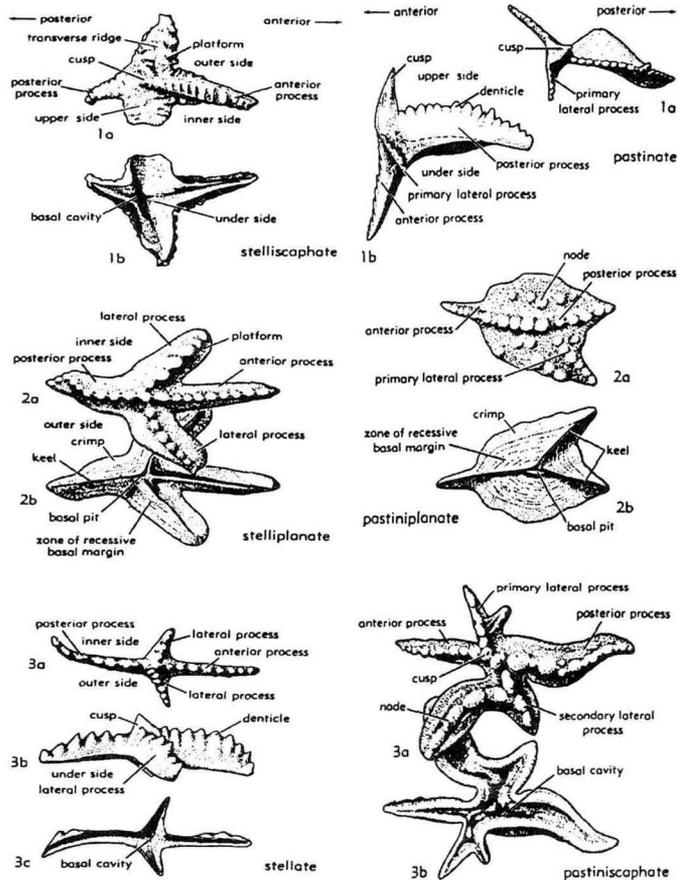


그림 19. 별모양의 빗살형 코노돈트

그림 20. 패스트네이트 빗살형 코노돈트

패스트네이트형 (pastinate, = forked roots) 코노돈트는 앞, 뒤 그리고 측면에 각기 하나씩 모두 3개의 1차 돌기체를 가진 것으로 비대칭적이다 (그림 20). 치추는 작다. 측면 돌기체는 비교적 작고 뒤쪽으로 편향한다.

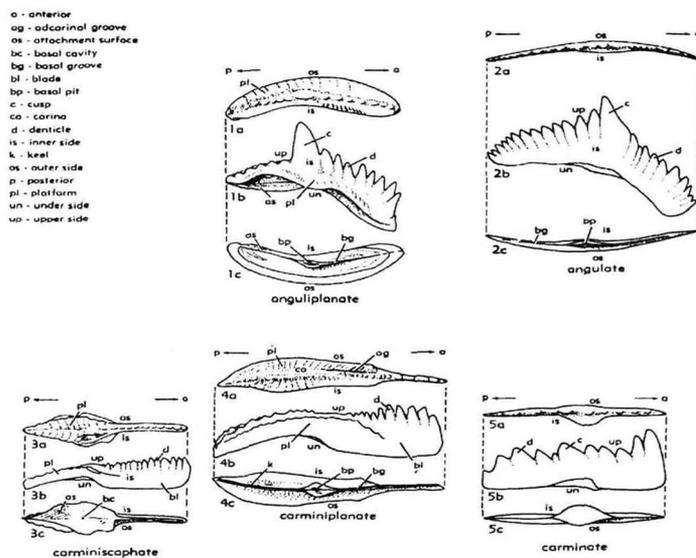


그림 21. 카르미네이트 빗살형 코노돈트

카르미네이트 또는 티 스푼형 (carminate or tea spoon-type)과 각형 (角型, angulate) 코노돈트는 2개의 1차 돌기체 즉, 앞과 뒤쪽 돌기체가 돋은 부류들이다. 측면에서 볼 때, 앞 돌기체는 곧으나 뒤 돌기체는 치추 아래에서 한 편으로 굽어 아치 모양이다 (그림 21).

세그미네이트형 (segminate)은 하나의 돌기체만으로 된 코노돈트 유형으로서, 윗면 앞쪽 끝에 치추가 있고, 그 뒤 쪽에 이빨들이 열지어 나 있다 (그림 22).

앞에서 설명한 여러 유형의 빗살형 코노돈트들은 각기 판형 (板型, planate)과 주형 또는 배 모양 (舟型, scaphate)이 한 쌍을 이루고 있는데, 이는 코노돈트 기구에 의한 복합 (multielement) 분류 개념이다.

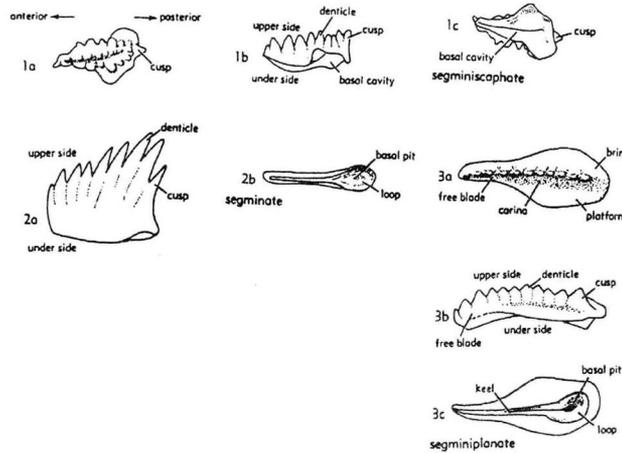


그림 22. 세그미네이트 빗살형 코노돈트

판형은 측면으로 발달하거나 단형인 빗살형 요소들 측면에 두드러진 선반 (ledges)·언저리 (brims)·빗살이 발달되어 있고, 아래 (under side) 부착 표면 (attachment surface)이 오목 기연 (凹形 基緣, recessive basal margin) 특성을 보이는 것인데, 요형 기연은 만곡부 (loop)를 이루어 길쭉한 홈 즉, 소기공을 감싸고 있다. 주형은 아래 면에 넓은 기공이 발달한 빗살형 요소를 가리킨다.

주형 요소 앞쪽은 보통 납작하고 날카로운데, 이 부분을 ‘칼날’ (blade)이라 한다. 그런가 하면, 칼날에 돌출 정도가 다양한 중측 늑 (中側 肋, midlateral rib)이 있다해도 선반·언저리·판 (plate)을 닮은 측면 연장부가 있으면 고정固定 날 (fixed blade), 그것이 없으면 자유自由 날 (free blade)이라 한다 (그림 22; 3a, b).

내부 구조

모든 코노돈트 요소들은 기본적으로 원추형 기공 (基孔, basal cavity)을 감싸는 인회질 엽리들의 변형체들이다. 기공은 큰 이빨 - 모든 코노돈트에서 그렇지는 않지만 - 같은 돌출부 즉, 치추 (齒錐, cusp)에 의해 덮힌다. 코노돈트들은 기저공 주위의 인회석 층들이 밖으로 덧붙여져 성장하는데, 이는 코노돈트 내 상피주머니 (epithelial pocket) 속에서 성장하였음을 암시하는 것이다 (그림 23). 엽리들이 기저공에서 멀어지면서 측면, 앞뒤, 수직 등의 방향으로 서로 다르게 부가되면서 여러 다양한 형태의 코노돈트들이 만들어지는 것이다. 이 같이 이루어진 신장부 (伸張部, expansion)를 돌기체 (突起體, process)라 하는데, 이에 작은 이빨 (small denticles), 결절 (結節, nodes), 능 (陵, ridges)이 덧붙여져 흔히 왕관 모양을 하고 있다. 코노돈트 개개의 조직 (組織, histology)은 아주 복잡하고 독특하여 다른 생물군과 뚜렷하게 식별해 낼 수 있다.

다른 생물군과 내부 조직을 비교 연구함으로써 궁극적으로 코노돈트 계통의 위치를 이해하게 된다. 이를 위해 흔히 쓰는 실험 방법에는 투명 표본 관찰 (transparent mounts)·박편 관찰·미세 절단기

(microtome)를 이용한 단면 관찰·깨진 자국 (fractures) 관찰·부식 (腐蝕, etching)과 연마 (鍊磨, polishing)에 의한 관찰 등이 있다.

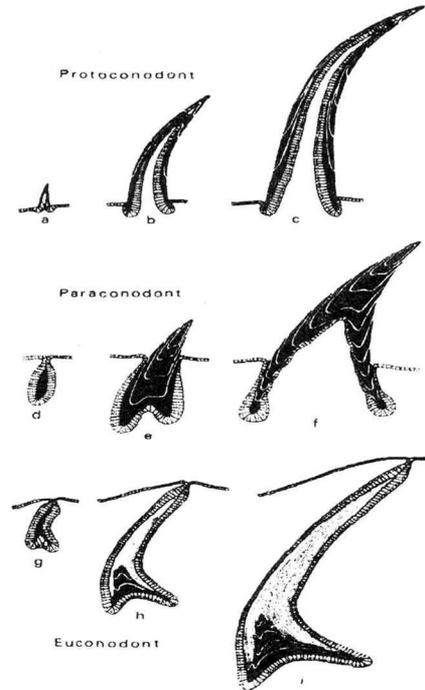


그림 23. 코노돈트 성장 모드 (Bengtson, 1976). 원(아래)·준(가운데)·진코노돈트는 서로 다른 성장 모드를 보인다

○원시 코노돈트 (Primitive conodonts)

지구상에 가장 먼저 출현한 원시原始 코노돈트에는 인산칼슘 (=磷灰質, calcium phosphate) 성분의 경질부 (硬質部, hard parts)가 없었을 것으로 보인다. 그러한 추정은, 캄브리아기 중기에 이르러 인산칼슘 양이 적은 유기 물질로부터 인산칼슘이 우세해지고 유기 물질이 감소해 가는 광물학적 진화가 이루어졌다는 사실이 일찍이 클라크Clark와 밀러Miller (1969)에 의해 확인되었기 때문이다.

캄브리아기 코노돈트는 조립질 인회질 결정으로 구성되어 있으므로, 그 이후에 나타난 코노돈트의 치추보다는 기판 (基板, basal plate)과 더 유사할 것이다 (그림 24). 캄브리아기 이후의 코노돈트 치추는 비교적 조립 결정들로 구성되어 있기 때문이다. 여기에서 캄브리아기 코노돈트란 준코노돈트 (paraconodonts)이고, 캄브리아기 이후의 코노돈트란 진코노돈트 (euconodonts)를 의미한다. 이러한 특징은 우리나라 코노돈트 표본에 의해서도 확인된 바 있다 (이병수, 1988; 그림 25).

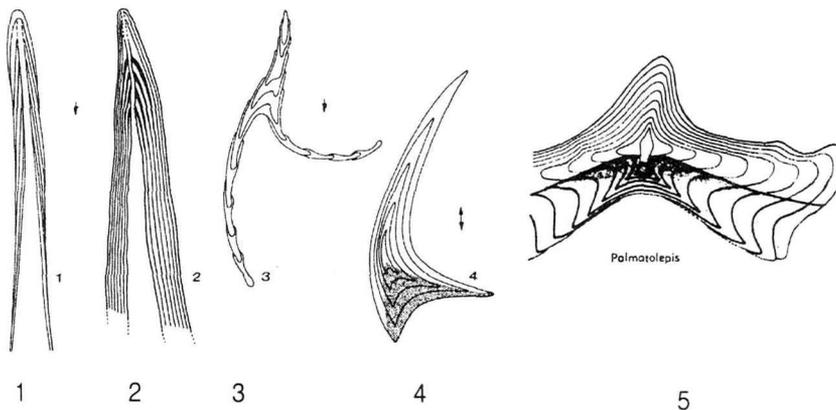
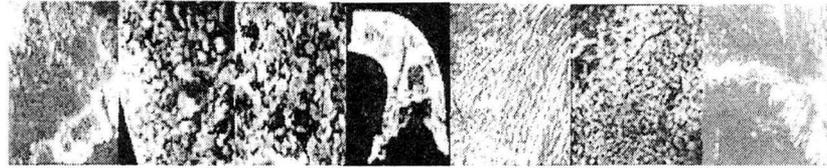


그림 24. 코노돈트 내부구조 (화살표=성장 방향). 1, 마지막 엽리가 기연 (基緣, basal rim)을 형성하므로 매우 얇아 쉽게 파손될 수 있다 (원코노돈트 *Protohertzina*, *Phakelodus*); 2, 여러 엽리가 기연쪽으로 거의 평행하게 성장한다 (준코노돈트 *Gumella*, *Hertzina*); 3, 준코노돈트 *Furnishina*; 4,5, 진코노돈트류 (Müller and Schallreuter, 1998)



1 2 3 4a 4b 4c 5

그림 25. 우리나라 고생대 전기 코노돈트 내부조직 (이병수, 1988). 1, 기부, 원코노돈트 *Phakelodus tenuis*, x360; 2, 기부, 준코노돈트 *Furnishina furnishi*, X3600; 3, 뒷면, 준코노돈트 *Westergaardodina bicuspidata*, x3600; 4a-c, 진코노돈트 *Teridontus nakamurai* - 4a, 연마와 부식 표본, 기체 속에 침전된 황철석이 보인다, x160. 4b, 엽리에 수직인 바늘같은 결정들과 백색물질이 관찰된다, x120. 4c, 기부, 결정들이 선상 배열되어 있다, x1600; 5, 기연부, 진코노돈트 *Drepanodus homocurvatus*, x480

초기 코노돈트에는 치추 하나로 돼 있을 뿐 기관이 분화되어 있지 않으나 진보된 후기 요소의 기관과 같다고 볼 수 있다. 그림 23에서 확인 가능하다. 내부 구조와 기관의 특징으로 보아, 코노돈트는 크게 준코노돈트 *Paraconodontida* 목 (Müller, 1962)과 코노돈토포리다 *Conodontophorida* 목 (Eichenberg, 1930)으로 분류된다.

가장 오래된 코노돈트는 시베리아 평원과 카자흐스탄 *Kazakhstan*의 선캄브리아누대와 캄브리아기 경계부 지층에서 기재되었다 (Missarzhevsky, 1973). 이들 지역에서 산출된 것이 *Protohertzina* 속으로서, 이들 중에는 견고한 인회질 물질이 우세하게 들어 있다.

캄브리아기 중기 코노돈트인 *Amphigeisina danica* (Poulsen)와 *Hertzina? bisulcata* Müller의 내부 구조는 벵트손 *Bengtson* (1976; 그림 23, 24)이 연구하였다. 이 같은 요소들은 내공 (內孔, internal cavity; 진정한 기부가 없으므로 이 같이 표현한다.)이 깊고, 내부 표면에만 성장 엽리 (成長 葉理, growth lamellae)가 발달해 있다. 벵트손 (1976)은 이를 원코노돈트 (protoconodonts)라 명명하고, 준코노돈트와 그 이후에 출현한 더 진보한 코노돈트들의 선조군 (先祖群)이라고 추측하였다.

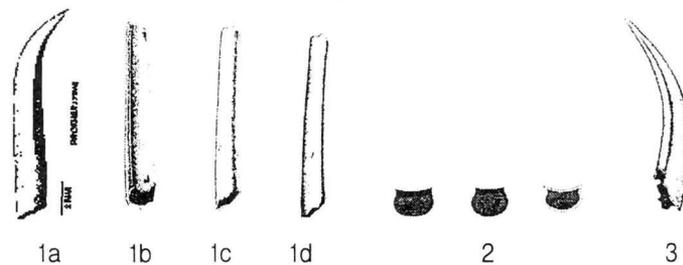


그림 26. 1a-d, 2, *Amphigeisina danica* (Poulsen)와 단면들; 3, *Hertzina? bisulcata* Müller (Poulsen, 1966); All ca. x25

준코노돈트류 대표 종들에서는 성장 엽리구조가 서로 다른 형태로 발달해 있음을 알 수 있다. 예를 들면, *Furnishina furnishi* Müller의 엽리는 상하 양 면 (upper and lower sides)으로 향해 가다 끝이 난다 (그림 24-3). 그런가 하면, *Westergaardodina dicuspidata* Müller의 모든 성장단계 동안 엽리는 아래 면을 완전히 덮는다.

유기물질 박층 (薄層, thin layer)은 본래 준코노돈트의 표면을 덮기 위한 것으로 보인다. 유기물질은 검정색으로 변질된 거의 모든 코노돈트 표본에서 볼 수 있다. 그러나, 호박색 (琥珀色, amber) 또는 백색 반투명 코노돈트에서는 나타나지 않고 있다. 보다 진화한 코노돈트에는 이 같은 바깥 층이 없다.

○진보 코노돈트 (Advanced conodonts)

최초 진보進步 코노돈트의 외형은 단순원추형과 대체로 유사하지만 내부 조직은 크게 다르다. 진보한 형태의 모든 성장 엽리는 상피 (上皮, upper surface) 부분이 단혀 있다. 이 밖에 중요 특징으로, 기관의 분화와 백색 물질 (白色物質, white matter; 그림 27, 28)의 존재를 들 수 있다.

일반적으로, 진보한 모든 코노돈트의 조직학적 양상은 서로 유사하지만, 세부적인 면에서는 차이가 있어서 이것이 분류학적으로 중요하다. 그러나, 시료 조작 과정 (preparation)에서 기술적인 어려움이 있기 때문에 분류 단위들 (taxonomic units)의 세부적 조직 특성을 다 알 수는 없으므로, 그들의 조직적 관계를 완벽하게 이해하기란 어려운 일이다. 따라서, 일정 코노돈트들이 갖는 일반적 내부조직 특성을 기재하고 비교하는 선에서 그친다.

어느 핵을 중심으로 성층 (成層)하는 엽리는 많은 양의 유기 물질을 함유하고 있는데, 이 물질에 끼어 있는 것이 인산칼슘 결정들이다. 판 (plate) 표면과 같이 등성장 (等成長, isometric growth)하는 곳의 인산칼슘 결정들은 엽리구조에 수직인 반면, 급성장한 곳의 결정들은 두드러지게 성장한 방향으로 다소 뾰족하게 되어 있다.

그림 28과 같이, 보존이 아주 좋은 개체에서는 엽리간 조선 (葉理間條線, interlamellar striation)을 관찰할 수 있다 (Müller and Nogami, 1971). 이 그림에서 보면, 성장 엽리는 단 한 차례에 걸쳐 침전된 것이 아니라 3~4차례 침전된 미세 엽층들의 집합체라는 사실을 알 수 있다.

혹 (結節, node), 융기체 (pustules), 능 (ridges)을 비롯한 여타 외부 특징은 엽리가 부분적으로 차등성장 (差等成長, anisometric growth)하여 생긴 것이다 (그림 28). 따라서, 각 엽리는 성장이 우세한 방향이 더 두꺼워지며 그들 사이는 얇아진다.

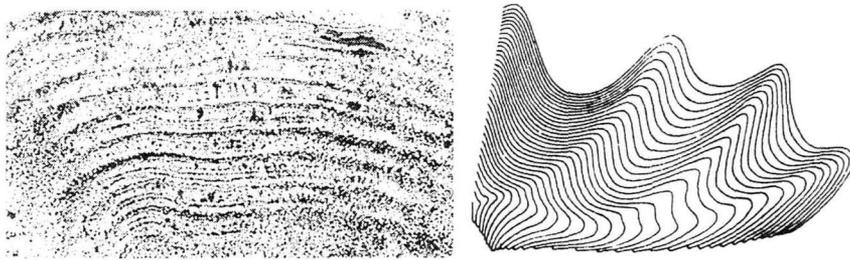


그림 27. 빗살형 코노돈트 *Polygnathus* sp. 그림 28. 차등 성장엽리의 예 (Müller and Nogami, 1971)
 엽리 간에 나타나는 조선, x400 (Müller and Nogami, 1971)

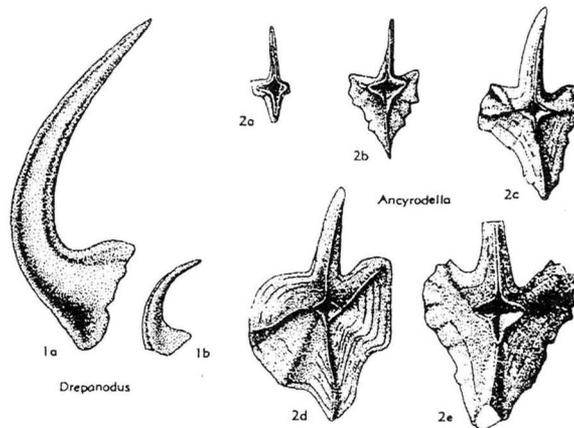


그림 29. 기공 (basal cavity)과 소기공 (basal pit). 1, *Drepanodus arcuatus*, x45; 2, *Ancyrodella rotundiloba*의 다양한 기공들, x35 (Clark and Müller, 1968)

한편, 내공 (內孔, internal cavity) 또는 기공 (基孔, basal cavity)의 규모는 원시 코노돈트일수록 크고, 반대로 진보 코노돈트일수록 작다 (그림 29).

성장 엽리의 일반적 두께는 개체 발생 (個體 發生, ontogeny) 중에 아주 다양하게 나타나고, 각 분류군 (taxa) 내에서도 서로 달리 나타난다. 그렇다고 해서, 이 같은 다양성이 종 (種, species) 이상 큰 분류군의 특징이 되지는 못한다. 예를 들면, 유럽 여러 곳에서 많이 산출되는 데본기 후기 빗살형 코노돈트인 *Palmatolepis helmsi*는 길이 1mm의 엽리 수가 13개이나 *Palmatolepis rugosa*는 16~17개이다.

엽리는 치추 (齒錐, cusp)로부터 기판 (基板, basal plate)에 이르기까지 아무런 방해 없이 곧게 연결되기도 하지만 그렇지 않는 경우도 있다 (그림 24).

보존 상태가 좋은 코노돈트 표본 기부 모서리는 반사광 아래에서 밝은 반투명 호박색을 띤다. 우세하게 성장한 부분은 이빨구조 (denticles) 중앙부에서 처럼 불투명하고 담회색이나 연갈색을 띤다. 열변성 (熱變成, thermal metamorphism) 받지 않은 표본에서, 이 부분은 주위보다 밝은 색깔을 띠는데, 이를 백색 물질 (白色 物質, white matter)이라고 한다. 그러나 투과광 (透過光) 아래에서 이 부분은 검게 나타난다. 이 특징은 거의 모든 진보 코노돈트에서 관찰할 수 있다. 백색 물질의 위치와 구조는 계통적 측면에서 중요하다 (그림 30, 31). 또한, 화학적으로 볼 때 이 부분에서는 유기 물질 함량이 조금 높게 나온다.

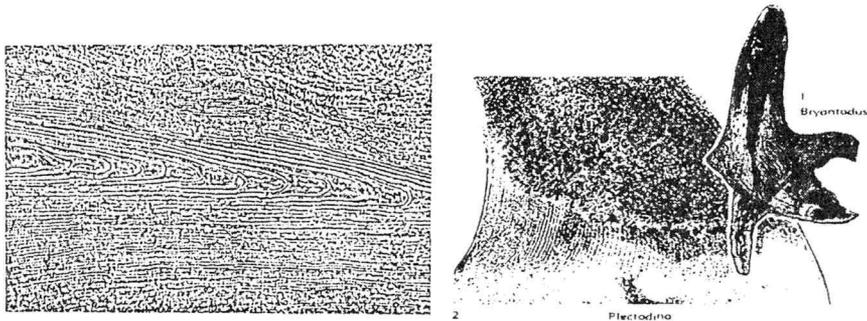


그림 30. 빗살형 코노돈트 *Polygnathus* sp. 엽리 간에 나타나는 백색물질, x450 (Müller and Nogami, 1971)

그림 31. 두가지 백색물질 예. 1, *Bryanthodus inaequalis*, x100; 2, *Plectodina inconstans*, x600

백색 물질은 여러 가지 양상의 기포대 (氣泡帶, bubble bands)로 나타나는데, 백색 물질이 나타나는 초기 코노돈트는 성장 축에 수직으로 발달한다 (그림 31). 이 밖에, 기포대는 원추형, 역원추형 또는 M자형 등으로 다양하게 나타난다.

5. 코노돈트 고생물학 (Conodont paleobiology)

코노돈트는 육상 동물, 어류나 다른 척추를 가진 동물들이 나타나기 훨씬 이전에 지구상에 나타난 고생대 최초의 세포질 골격 (cellular bone)으로, 현생 척추동물들의 선조 형으로 간주되고 있다. 특히 이빨들이 매우 복잡한 것은 코노돈트가 서로 다른 여러 생활 유형에 적합하게 특수화한 결과이며, 이 밖에도 내구력이 있는 화학 성분으로 되어 있어 길고 긴 생존기간 동안 코노돈트들이 거의 변하지 않을 수 있었다. 개체가 온전히 보존된 완벽한 화석은 드물지만 뱀장어를 닮은 코노돈트 동물 화석으로 볼 때, 최대 7개의 서로 다른 종류의 이빨 요소들이 머리 부분에 덩이 (cluster)를 이루어 현생 턱뼈와는 무관해 보이는 기묘한 먹이섭취 기구 (feeding apparatus)를 이루고 있었던 것으로 보인다.

사실, 코노돈트는 발견이후 오랫동안 그 속성을 알 수 없어 분류학적으로 어느 문 (門, phylum), 심지어 어느 계 (界, kingdom)에 위치시킬 것인지에 대하여 망설임이 있었으나 이제는 분명해졌다. 스위트Sweet와 도노휴Donoghue (2001)는 코노돈트의 척색동물 특성을 훌륭하게 입증하였다. 코노돈트 머리구조 연구는 *Cladagnathus windsorensis* 단일 표본 (그림 39)에 의한 것으로, 역시 도노휴 등 (2000)의 감정과 해석으로써 신뢰성을 부여 받았다. 스위트와 도노휴 (2001)도 같은 표본을 연구한 것이다. 그들에 의하면, 코노돈트는 작은 물고기 크기로, 2개의 큰 눈과, 척색동물 특유의 근육 덩이 (muscle blocks)로 보이는 V자 모양의 세로 자국 (longitudinal marking)이 선명한 동물이었을 것으로 보인다. 최근에 여러 학자들은 코노돈트가 먹장어나 가는 뱀장어와 연관성이 있을 것이라고 주장하고 있고, 설득력을 얻고 있는 추세이다.

코노돈트는 길쭉한 벌레를 닮은 동물로서 캄브리아기 중기부터 번성하여 폐름기 말의 대량절멸 위기 뒤에는 오히려 상당한 회복세를 보이다가 트라이아스기 말기나 유라기 초기 (?)에 지구상에서 사라졌다. 계통발생에 대하여는 아직 불분명하다. 현재로서는 캄브리아기 초기 원코노돈트 (protoconodonts)와 강모류 (剛毛類, chatognaths, 화살벌레)의 유연 관계는 없어 보인다. 스위트 (1988)의 선분기분류학 (先分岐分類學, pre-cladistic taxonomy) 이론이 표준이어서 널리 인용된다. 모든 코노돈트를 망라하는 분기 연구 결과는 불과 몇 년이면 완성될 것으로 전망된다.

역사적 고찰

동심상 성장습성 (同心狀 成長習性, concentric mode of growth)으로 볼 때, 코노돈트는 연체 분비조직으로 둘러 싸였던 내부 구조이었을 것으로 추정된다. 코노돈트는 외형적으로 유사한 환형동물의 스킨레코돈트scolecodonts (그림 2), 어류의 이빨 구조, 복족류의 치설 (齒舌, radula)과 비교되는데 이들은 모두 분비 조직 꼭대기 (top)에 형성된 것이다. 그러나, 원코노돈트protoconodonts와 준코노돈트paraconodonts는 이들과는 다르다. 무관절 완족동물, 절지동물과 환형동물 일부 그리고 선캄브리아누대 후기부터 고생대 전기의 소속불명 무척추동물처럼, 코노돈트는 광범위한 화학 성분을 갖는 생물로서 인회질 골격으로 된 다른 생물학적 속성을 확실하게 지시해주지는 못하는 것 같다.

코노돈트 속성에 대한 초기의 견해를 밝힌 Rhodes (1954), Hass (1962) 그리고 린드스트룀 Lindström (1964)은 코노돈트가 연체 부분으로 된 좌우대칭 유영생물이었다고 결론을 내렸다.

멜튼Melton과 스콧트Scott (1973)는 북미 몬태나Montana 퍼저쓰 카운티Fergus County의 베어 굴치 석회암층 (Bear Gulch Limestone; 미시시피아기 나무리안Namurian)에서 납작한 담배 모양의 생물을 다수 발견하였는데, 그 길이는 70mm, 너비는 15mm...(그림 32d). *Scottognathus elizabethi*라 명명되었다. 입, 전위, 복부 신경색 (腹部 神經索, dorsal nerve cord), 척색 (脊索, notocord), 항문과 방향 지느러미 (rudder fin)를 가진 이 좌우대칭인 동물은 척색 속성을 지녔던 것 같다. 전위 안에 코노돈트 군집이 존재하였을 가능성에 세인의 관심이 집중되었다. 그러나, 이 군집은 불완전하며 서로 연관을 가지고 배열되어 있지 않고 분산된 상태이었다. 따라서, 린드스트룀 (1974)은 자연 군집을 연구하여, 이 화석이 코노돈트를 먹이로 하는 생물이라는 주장을 일축하고 가상의 코노돈트 동물을 제시하였다 (그림 32e). 그는 코노돈트가 먹이를 취하는 촉수 (觸手, tentacles)의 내부 지지기관이었을 것이라고 주장하였다.

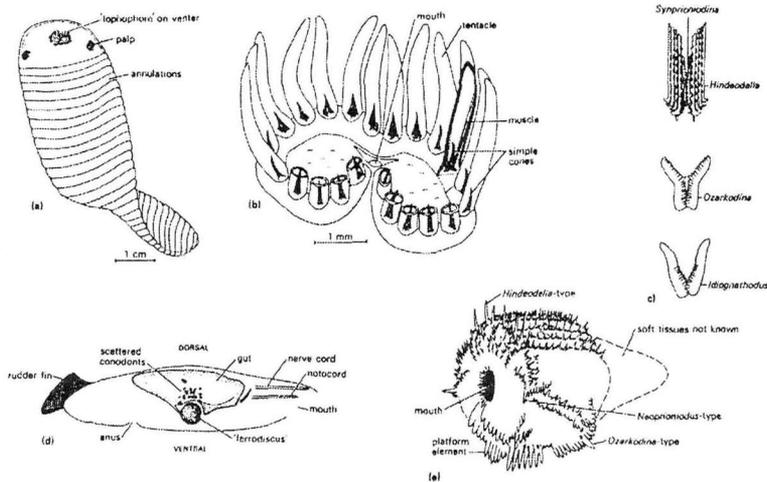


그림 32. 코노돈트 동물. (a), *Odontogriphus omalis* 복원도; (b), 코노돈트가 지지한 촉수관; (c), *Scottognathus elizabethi* 자연군집; (d), 베어 걸치 석회암에서 나온 척추동물 *Lochreia*; (e), 코노돈트 가상 동물 (Conway Morris, 1976; Hass, 1962; Rhodes, 1973; Lindström, 1974)

린드스트룀 (1974)의 이 같은 코노돈트 복원은 캐나다, 브리티시 컬럼비아(British Columbia)의 버제스 Burgess셰일 (캄브리아기 중기)에서 벌레와 유사한 납작한 동물 *Odontogriphus* (길이 60mm)이 발견됨으로써 그 가치가 인정되었다 (그림 32, Conway Morris, 1976). 몸체는 연체(軟體)로 되었는데, 고리 모양의 수축 구조가 있는 젤라틴과 비슷한 성분이다. 분명한 두부(頭部, head)와 U자형의 구조도 확인되는데, 이는 촉수관(觸手冠, lophophore)으로 해석되었다. 성분은 인회질이 아니나 20~25개 촉수 각각의 뿌리는 코노돈트와 외형상 아주 유사한 눌린 단순원추(simple cone)이다 (그림 32b).

*Odontogriphus*가 외견상 유영 생물로서, 완족동물·태형동물·포로니데아(Phoronidea)가 소속한 촉수 동물 상문(上門, superphylum)에 비교되는 것은 촉수관의 존재 때문이다. 촉수로써 수류(水流, water current)를 일으켜 부유생물을 먹는데, 촉수들을 지지하는 원추(cone)가 코노돈트라는 것이다. 그러나, 촉수동물 상문은 패각을 형성하거나 뚫음으로써 자신을 보호하지만, 유영 생활하는 *Odonthogriphus*가 몸을 움츠리거나 두부(head) 안으로 숨을 수 없다면 다른 생물로부터 공격받을 취약성이 있다. 코노돈트 생활사에 대하여는 코노돈트 동물이 멸종한 이래 거의 언급된 바 없다.

스코틀랜드 코노돈트 (Scottish conodonts)

코노돈트 문제야말로 척추 고생물학의 커다란 미스테리가 아닐 수 없는데, 그 중 하나가 코노돈트 기구와 척추동물 뼈들의 관계이다. 사실, 이 문제는 10년 전까지만 해도 미궁 속에 있었다. 코노돈트를 처음 발견한 판더(Pander (1856)는 ‘알 수 없는 물고기 화석’이라고 규정했으나 이러한 해석은 이내 사라졌고 대신 여러 다른 동·식물과의 관련설이 난무해왔다. 그러나, 불과 10여년 전인 1990년대 중반 이후 판더 (1856)의 직관이 옳았음이 입증되어, 코노돈트는 명실상부하게 멸종한 척추동물 그룹에 포함되었다 (Janvier, 1995; Donoghue et al., 2000).

영국 스코틀랜드(Scotland) 에딘버러(Edinburgh) 근처와 뒤이어 남아프리카에서 발견한 석탄기 화석으로써 코노돈트 요소들에 대한 미스테리가 마침내 해소되어 가고 있다. 이제 코노돈트는 이빨을 닮은 모양의 먹이섭취 기구(feeding apparatus)로서, 분류상으로 원색동물에 속하는 먹장어(hagfish) 수준의 척추동물로 추정되었다. 함께 나온 코노돈트 요소들도 대칭 쌍들(symmetry pairs)을 이루고 있어, 이 같은 추정을 지지한다. 코노돈트 동물은 좌우대칭이었을 것이고, 같은 종류의 여러 쌍이 하나 또는 그 이상의 다른 종류의 쌍들과 결합되기도 했을 것이다. 코노돈트 기구 내 요소들의 모양과 배열로 보아 코노돈트는 이빨을 닮은 먹이섭취 도구들이라는 사실이 확실해 보인다. 전자현미경 관찰을 통해 코노

돈트 동물의 코노돈트 기구는 일생 동안 단 한 조 (set) 뿐이었을 것으로 추정되었다.

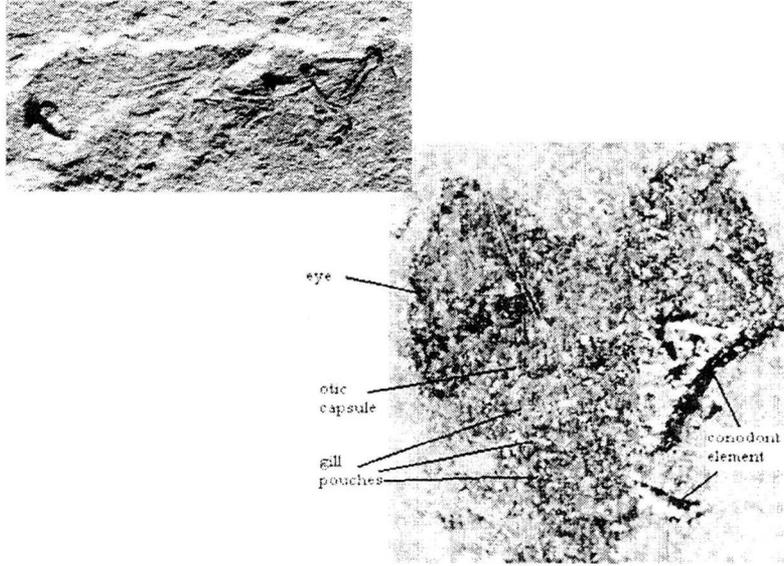


그림 33. 몬테나 (위, *Cavusgnathus unicornis*)와 스코틀랜드 (오른쪽, *Clydagnathus windsorensis*) 표본

코노돈트 연조직 (軟組織, soft tissue) 흔적이 보존된 스코틀랜드 표본 발견과 해석은 코노돈트 연구에 있어서 혁명적 사건이다. 100년 이상이나 알지 못해 추정만 해오던 코노돈트의 생물과 생태적 특성을 일부 이해할 수 있게 되었기 때문이다. 코노돈트 몸체 복원은 이 생물에 대한 새로운 개념 체계 설정에 막중하다. 복원은 코노돈트라는 수수께끼 같던 멸종 생물에 대한 기본적인 호기심 만족이라는 수준을 넘어 '살아있는 생물'로서 코노돈트의 여러 개념 발전에 큰 영향을 줄 뿐만 아니라, 복원 그 자체가 생물학적 해석과 사과의 주제가 되기 때문이다.

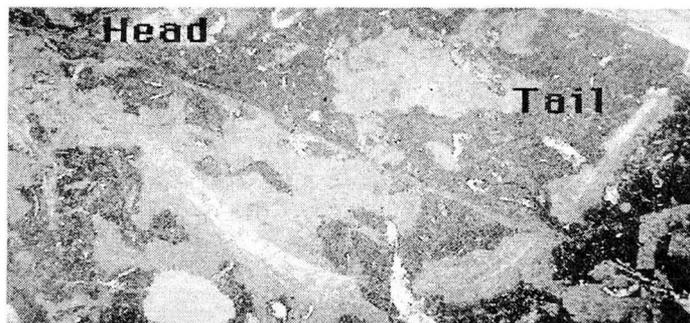


그림 34. 코노돈트 동물 (Briggs et al., 1983)

그림 34 오른쪽 스코틀랜드 표본 머리부분을 살펴 보자. 머리 앞 양측에는 2개의 큰 반원형 또는 난 (卵)형의 구조가 발달하는데, 학자들 (도노휴 등, 2000; 스위트와 도노휴, 2000)은 이들을 눈 (目, eyes)이라고 해석해 왔으나 아니라는 주장도 있다. 이들 뒤 중간쯤에는 한 쌍의 귀 (otic capsules)가 있고, 이보다 더 뒤편 약간 옆쪽으로 일련의 쌍을 이룬 빈 공간이 있는데, 인두 주머니들 (pharyngeal pouches)로 보인다. 긴 몸체를 따라 V자 모양의 근육 마디 (myomeres)가 뚜렷하게 나타나고, 등쪽에 척색 (notochord)으로 간주되는 한 쌍의 평행선이 전체 몸 길이를 따라 발달한다. 꼬리에는 물고기의 그것과 같이 작고 뚜렷한 지느러미도 있다. 이 같은 특징으로 보아 코노돈트는 척색동물, 어쩌면 척추

동물이 아닌가 생각된다. 이와 상반된 견해인 강모류 속성론 (chaetognath affinity)과는 등의 척색, 꼬리 그리고 꼬리 지느러미 (fin radials)의 존재로 볼 때 거리가 멀다. 여러 가지 세부 특징이 모호한 상태이기는 하지만 현재로서는 척추동물 선조론 (vertebrate ancestry hypothesis)이 신빙성이 많아 지지도가 우세하다.

6. 코노돈트의 멸종

코노돈트는 외형의 차이에 의해, 전통적으로 단순원추, 복합 그리고 단형 코노돈트 등으로 나누어 왔는데, 원추형 종은 캄브리아기 후기-오르도비스기 중기 초반 사이에 두드러졌고 이후 데본기까지 *Icriodus*, *Panderodus*, *Dvorakia*와 같은 소수 속만이 남았다가 석탄기 이후에는 모두 사라졌다. 분지형과 빗살형 요소들은 캄브리아기 후기에 나타나 트라이아스기 말까지 살았다.

트라이아스기가 끝나갈 무렵 코노돈트는 멸종하였다. 4억년 가까이 이 수수께끼같은 동물들은 다른 해서 생물들과의 경쟁에서 밀리지 않았었다. 그런데, 영예롭던 종족의 마지막 후손들은 층서적 유용성이 떨어진 가운데 감소하여, 예닐곱개 작은 군집만이 트라이아스기 말 바다에 잔존하더니 결국 쥬라기에 들어서서 그 어디서도 찾아 볼 수 없게 되고 말았다. 코노돈트 멸종에 대하여 마이오셔 Miosher (1973)가 다소 수사적으로 표현한 글이다.

돌아 보면, 멸종은 진화의 자연적 귀결이라 여겨 눈여겨 보지 않고, 우리는 오히려 장기 생존 사실에 더 신기해 하고 관심을 가졌던 것이 사실이다 (Raup, 1978). 클락 Clark (1983)은 코노돈트의 평균 생존 기간을, 속들은 30 m.y., 과들은 40 m.y.이라고 계산하고, 이를 고려해 볼 때, 페름기 중의 진화를 연구하는 학자들의 견해와 같이 코노돈트가 적어도 쥬라기 말까지 존속될 가능성이 있었다고 말한다. 이에 더하여, 코노돈트 속들은 오르도비스기 전기와 데본기 후기에 가장 빨리 진화하였고, 페름기 초기와 데본기 중기에 가장 느리게 진화가 이루어졌다고 하였다. 그들에게 무슨 일이 있었을까, 단순히 멸종해 간 것일까?

입증된 사실은 아니지만, 어느 학자는 “오랜 코노돈트들은 죽은 것이 아니라 그저 그들의 인회석을 잃었던 것”이라고 말해, 그것이 사실이라면 “단지 화석 보존의 문제”일 것이라고 주장한다. 비록 연체로 된 현생 바다 동물군 중에 그들과 근친 관계인 것은 없지만 말이다. 지금부터 코노돈트의 멸종 원인을 간략히 논의하고자 한다.

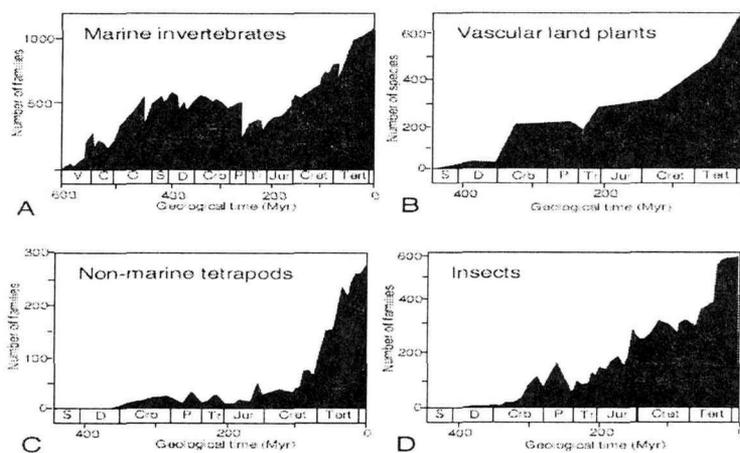


그림 35. 지질시대 주요 생물의 다양성 변화. A, 해서 무척추동물; B, 육상 관속식물; C, 비해성 사지동물; D, 곤충류

Raup과 셉코스키 Sepkoski (1982)는 지질시대에 있었던 여러 절멸 사건을 방대한 자료와 함께 설명하면서, 주기적 절멸이라는 표현을 쓰며 운석 충돌에 의한 절멸의 주기성을 강조하였다.

코노돈트의 절멸 시기는 트라이아스기 말 즉, 노리안Norian-래티안Rhaetian 조 (組, stage) 사이라고 알려져 있다. 이는 다른 화석군과 탄소 동위원소에 의해 확인된다. 롬 (1992)은 이 절멸기에 70%의 종이 사라져 갔다고 말한다.

백악기 말에 대량절멸을 야기한 원인을 지구 밖에서 찾으려 했던 것처럼, 여러 학자들 (Montanari et al., 1983; Olsen et al., 2002; Alvarez, 2003)은 운석 충돌에 혐의를 두고 있는 것 같다. 그러나, 몇 가지 증거가 제시되기는 하였지만 (Bice et al. 1992; Olsen et al. 2002), 백악기 말 사건과는 달리 전 지구적으로 증거가 나온 것이 아니므로, 해수면 변동 (Hallam and Wignall, 1999), 대지용암 분출 (Marzoli et al., 1999), 메탄 수화물 (methane clathrate) 격하현상 (Hesselbo et al., 2000)과 건조화나 온실효과성 온난화와 같은 기후 변화 (McElwain et al., 1999) 등 지구 내적 요인에서 비롯된 것으로 보인다.

지구 환경 변화가 근인 (根因)이라고 보는 배경은 다음과 같은 이유에서이다. 광합성이 여의치 못하게 되면 지구 생산성이 감소하고, 결국 상위 분류군의 절멸을 초래할 것이기 때문이다 (Vermeij, 2004). 그리하여, 화석의 첫 출현과 마지막 출현 기록을 통해서는 특정 종의 멸종 시기를 알 수 있고, 절멸기를 가로질러 안정동위원소를 분석하면 그 기간에 벌어진 전 지구적 생산성 변화 패턴을 알 수 있다는 논리이다. 사실, 탄소 동위원소도 극히 변화무쌍하게 나타난다 (Palfy et al., 2001; Ward et al., 2001; Hesselbo et al., 2002).

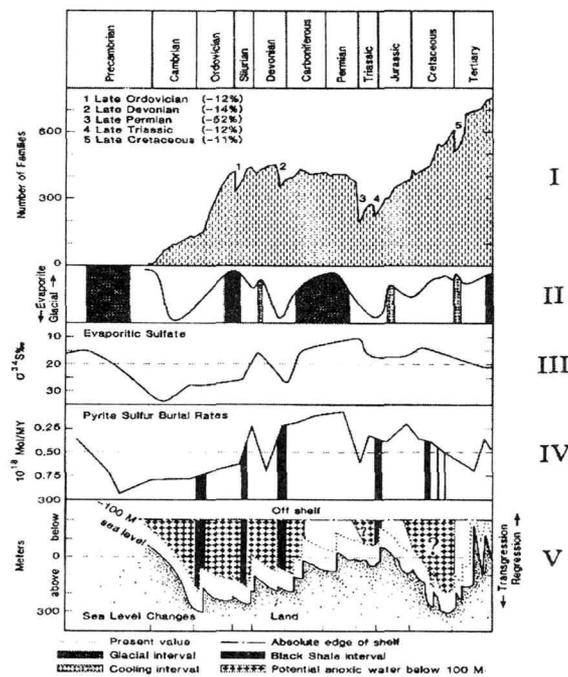


그림 36. 선캄브리아대 이후 기후·지화학·퇴적학적 사건과 진화 과정

- I열 - 해서 무척추·척추동물 화석 기록의 과 (科, family) 수준 다양성 변화 (Raup and Sepkoski, 1982),
- II열 - 빙하 (冷)와 증발암 (濕) 기간에 의한 기후 변화 (Meyerhoff, 1970; Frakes, 1979),
- III열 - 증발암 속 황 동위원소 분별 (Holser, 1977): 증가=온난, 현재보다 감소 (점선)=한랭 기후,
- IV열 - 백만년당 10~8 몰 중 황철석 매몰율 (Berner and Raiswell, 1983): 바아 (bar)=동시대 흑색 셰일 사건 - 고생대 천해 (Berry and Wilde, 1978), 쥐라기 천해 (Hallam, 1977), 백악기 심해 (Arthur, 1979; Jenkyns, 1980),
- V열 - 지구 해수면과 봉 (棚, shelf) 조건: 줄무늬=육지, 굵은 선=시대별 해수면, 대시dash선=현 해수면 (= 0m), 점선=해수면 아래 100m 깊이; 천해수 유통 하한선 또는 잠재적 혐기층 꼭대기, 점-대시선= 봉단 (棚端, shelf edge) 절대 수심 (지금은 -200m) (Hess, 1962; Wise, 1972); 해수면에서 절대 봉단 잇는 수직선은 봉의 평균 폭을 의미; 교차 패턴=봉 위 잠재적 혐기수 (嫌氣水, anoxic water) - 바아 패턴 =봉의 흑색 셰일 사건. 해안선에서 바닷 쪽 민무늬 구역=호기대 (好氣帶, aerated shelf)

화분 분석에 의하면, 유럽 활엽 식물군은 트라이아스기 절멸기에 95%나 반전 현상 (turnover)을 보인다. 은행과 소철류 화석 잎의 기공비 (氣孔比, stomatal ratio) 분석 결과에서, 절멸기를 지나며 대기 중 이산화탄소가 600~2,400ppm 증가한 사실도 확인되었다 (Mcelwain et al., 1999). 이 이산화탄소 증가 현상은, 팡게아Pangaea 분리 초기에 해당하는 절멸기 200만년 동안 대서양 중부에 분출된 200만km² 면적의 현무암 분출이 일조하였던 것 같다 (Marzoli et al., 1999). 다른 증거로, 트라이아스기 말에서 쥐라기 초의 기온과 해수면 상승은 메탄 수화물의 확산을 가져왔고, 이로 인해 해저로부터 대기 중으로 다량 방출이 일어나 그 뒤 이산화탄소 산화를 유발케 하였다 (Hesselbo et al., 2000).

코노돈트의 절멸 원인에 대하여 학자들 사이에 이견이 많은데, 어느 학자는 중앙 해령의 분열에 기인한 대양환경 변화가 절멸을 가져왔다고 해석하기도 한다. 어쨌거나 코노돈트 절멸 시기가 와편모류의 다양화 시기 그리고 석회질 초미화석의 첫 출현 시기와 일치한다는 사실은 매우 주목할 만한 일로서, 지구 환경 변화와 무관해 보이지 않는다.

7. 코노돈트 기구 (Conodont apparatus)

함께 나타나는 코노돈트 요소들, 무리지어 나오는 요소들의 덩이들 (융합 덩이, fused clusters)과 층리면 군집로 보아, 코노돈트 개체들은 한 개 이상의 요소 유형 (element type) 또는 형태로 되어 있고, 대다수 코노돈트 요소들은 좌, 우형 중 하나이거나 드물게 좌우 대칭형이다. 이 같은 요소들의 배열을 기구 (機構, apparatus)라고 하는데, 먹이를 모으거나 섭취하는 기능을 했던 것으로 보인다 (그림 37).

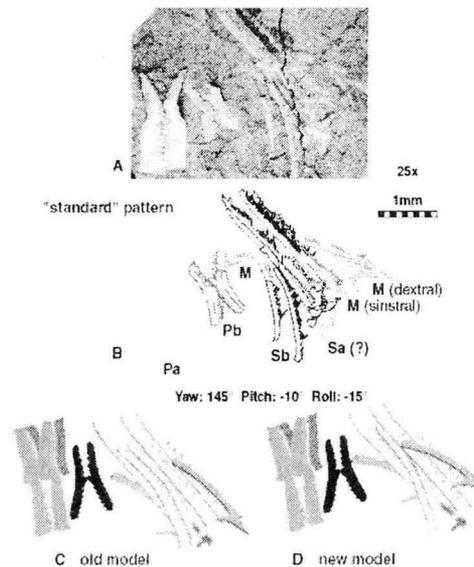


그림 37. *Idiognathodus* 기구 (펜실베이니아기)

오랫동안 코노돈트 고생물학자들은 분리된 개개의 코노돈트 표본만을 대상으로 해석하여, 각 요소 유형은 하나의 단일 종을 대표한다고 생각해 왔으나, 이 같은 코노돈트 기구의 복원은 코노돈트의 생물학적 면, 진화 및 고생대 이해에 매우 유리하게 되었다.

1960년대에, 코노돈트 학자들은 공간적으로 관련성 있는 소수의 코노돈트 군집을 인식하기에 이른다. 여기에서 군집이란 본질적으로 하나의 생물에 소속된 통합 구조이나 이 복합체의 부분 부분들을 대표하는 요소들의 조합을 의미한다. 이 개념은 코노돈트 모뎀동물이 죽고 난 뒤 한 군데에 모여져 있던 이른바 원지성 요소 (原地性 要素, in situ elements)에서 확인 가능하다.

코노돈트 기구 복원은 상사 (相似, analogy) 관계를 기초로 하여 이루어지는데, 최근 발견한 연체

화석들로써 기존 기구 복원들의 정당성이 입증되고 있다 (Briggs et al., 1983; Aldridge et al., 1886; Aldridge et al., 1987). 나아가, 융합 요소들의 군집과 자연적인 층리면 군집, 배설물이나 코노돈트 포식자 (conodontophagous) 전위 (前胃)의 표본 관찰을 통해서도 기존 기구들의 정당성이 입증된다. 결론적으로, 많은 계통 분류들이 고찰되고 있어 (예, Sweet, 1988) 곧 다양한 중간 관계가 설명될 것으로 전망된다.

여러 요소들이 어떤 모양의 3차원 배열하고 있는가를 안다면 자연스럽게 기능 형태학적 문제도 풀 수 있을 것이다. 곧 코노돈트의 생물학적 특성과 척삭동물로서의 속성을 이해하기 되기를 기대한다.

이제, 코노돈트 기구의 예를 살펴보자 (그림 38). 코노돈트 동물 대개는 좌우대칭으로 배열된 여러 군집의 많은 코노돈트들로 구성된다. 일반적으로, 좌우대칭 코노돈트들은 동물의 중앙선에 놓이고, 비대칭 코노돈트들은 거울 상과 같이 동물 입의 반대 측면에 배열된다. 뒤쪽 P 요소들은 보통 칼날이나 판상이고, 대개 가위 날처럼 마주보고 배열되었을 것으로 보인다. 더 앞쪽 M과 S 요소들은 곡괭이, 빗 또는 포크 (fork)처럼 생겼다. 아래 그림은 4가지 다른 동물 종의 코노돈트 조합을 나타낸 것이다. 대칭인 각 Sa 요소에 대하여 거울상처럼 각각 하나의 Sb, Sc 요소들이 배열된다.

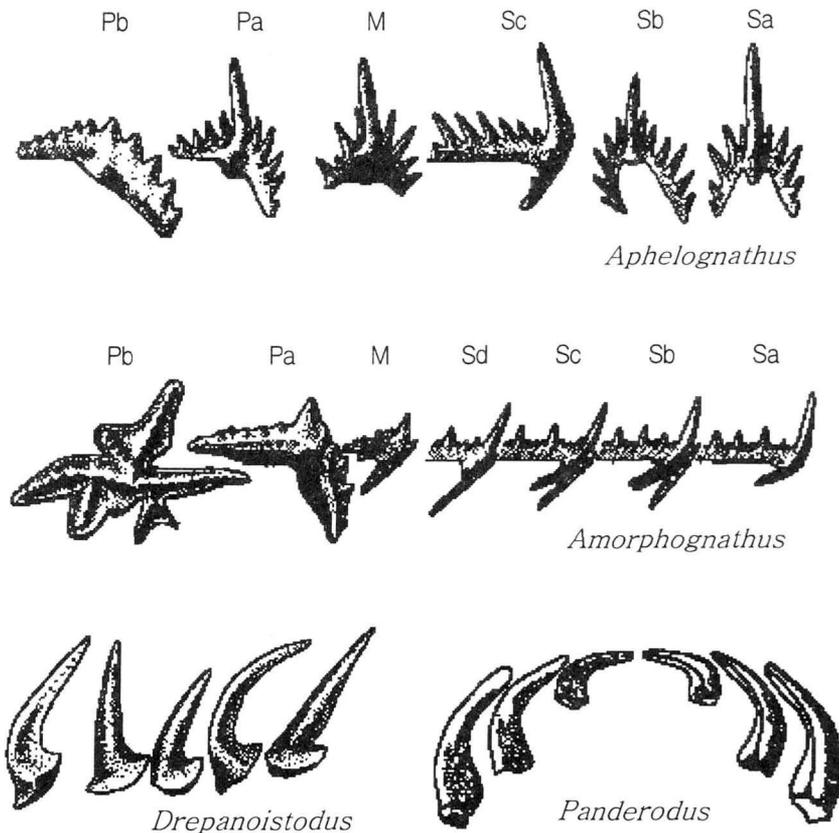


그림 38. 코노돈트 기구의 4가지 예 - *Aphelognathus*, *Amorphognathus*, *Drepanoistodus*, *Panderodus*

8. 분 류

해스Hass (1962)가 사용한 고급 분류단위는 개체 코노돈트 (individual conodonts)의 외부 형태와 지질 시대 분포를 근거로 하고 있다. 따라서, 인위적이며 생물학적으로는 다소 부당한 요소를 내포하고 있다. 린드스트롬Lindström (1970)의 분류 단위는 내부 구조, 성분 그리고 자연 군집을 기준으로 이루어졌으나 그다지 널리 쓰이지 않는 것 같다. 드루스Druce 등 (1974)은 석탄기 코노돈트 군집의 과 (科,

family)와 속에서 관찰되는 진화 관계를 고려하여 자연 분류를 시도하기도 하였다. 바른스Barnes, 썬스 Sass와 먼로Monroe (1973), 뮐러Müller와 노가미Nogami (1971, 1972), 그리고 벵트슨Bengtson (1976) 등이 제시한 초미구조 (超微構造, ultrastructure)와 성장 과정에 대한 연구도 결국은 과 (科, family) 이상의 분류군에 대한 근거를 제시해야만 한다.

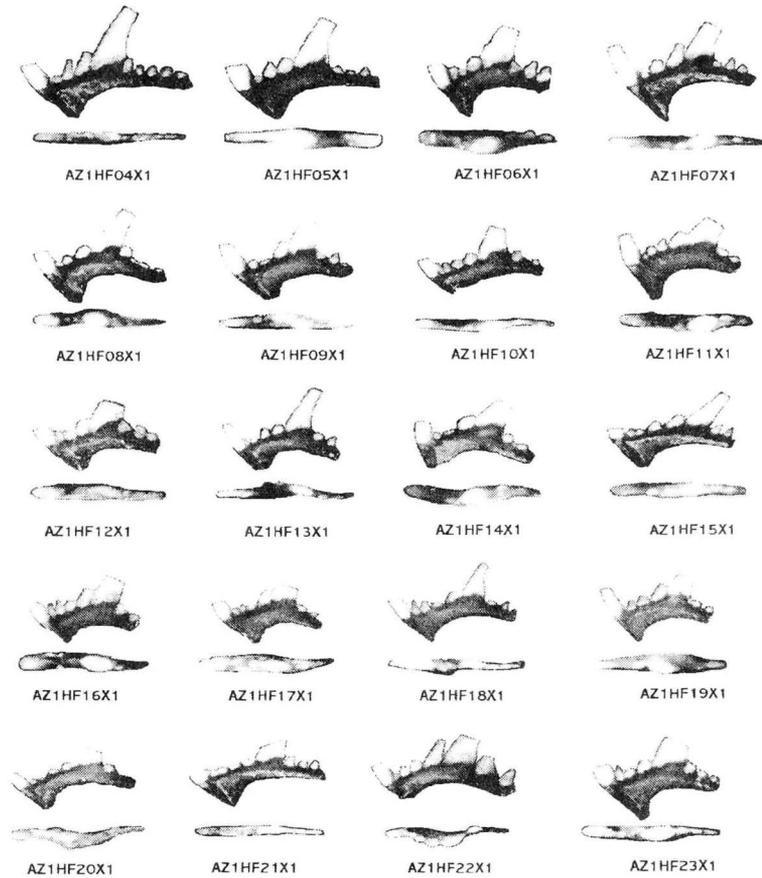


그림 39. 코노돈트 종내 개체변이 일례. 모두 *lapetognathus fluctivagus* 개체들이다

코노돈트는 독자적인 하나의 분류군으로 코노돈트 문(門, Phylum Conodonta)에 속하고, 화학적 및 초미구조 (超微構造, ultrastructure) 차이에 의해 2개 목 (目, order) 즉, 준코노돈트 (Paraconodontida) 목과 코노돈토포리다 (Conodontophorida) 목이다. 또, 복원된 개체 요소들의 기구 조합에 따라 11개 상과 (上科, superfamily)로 구분하고, 형태적 그리고 성분 차이에 의해 다시 47 과로 구분한다. 그 아래 180개 속 (屬, genera)으로 더욱 세분한다 (Clark, 1982).

모든 코노돈트는 초미 구조와 성장 엽리조직에 의해 원코노돈트·준코노돈트·진코노돈트 Euconodonts 등 3개 그룹으로 구분하였고, 개괄적으로 기술한다. 선캄브리아대 후기(?)에서 오르도비스기 전기에 생존하였다.

· 원코노돈트류

- 좁고 약간 굽은 단순 원추형으로, 기공 (基孔, basal cavity)이 아주 깊어 치추 정부 (頂部, tip)에 이른다.
- 엽리 (葉理, lamellae)는 반구 (反口, aboral) 그리고 내부 쪽으로 성장한다.
- *Hertzina* 속 (선캄브리아대 후기?, 캄브리아기 중기~후기, 그림 46a)이 대표적이다.
- 뒤쪽 모서리에 2개 카리나가 있고 그 사이는 평평하거나 다소 오목하고 앞 모서리는 완만한 원을

이루어, 길이 방향으로 모두 3개 모서리가 난, 벽이 아주 얇은 코노돈트이다.

· 준코노돈트류

- 캄브리아기 중기에 출현하여 오르도비스기에 이른다.
- 거의 중첩 안 된 엽리 구조가 반구 쪽으로 발달한 흑갈색 또는 흑색 코노돈트이다.
- 대부분 기공이 깊고 그 형태는 모자 뚜껑 모양이다.
- *Furnishina* (캄브리아기 후기, 그림 41b)와 *Westergaardodina* (캄브리아기 중기~오르도비스기 전기, 그림 41c) 속이 대표적이다.
- *Furnishina*는 앞면이 평평하거나 약간 오목하여 *Hertzina* 속 뒷면과 흡사하고, 기부는 나팔꽃 모양이다.
- *Westergaardodina*는 매우 특이한 형태로서, W나 U자형을 이루는 양 옆의 2개 이빨구조로 되어 있고 이들 가운데에 작은 치추가 발달하기도 한다.

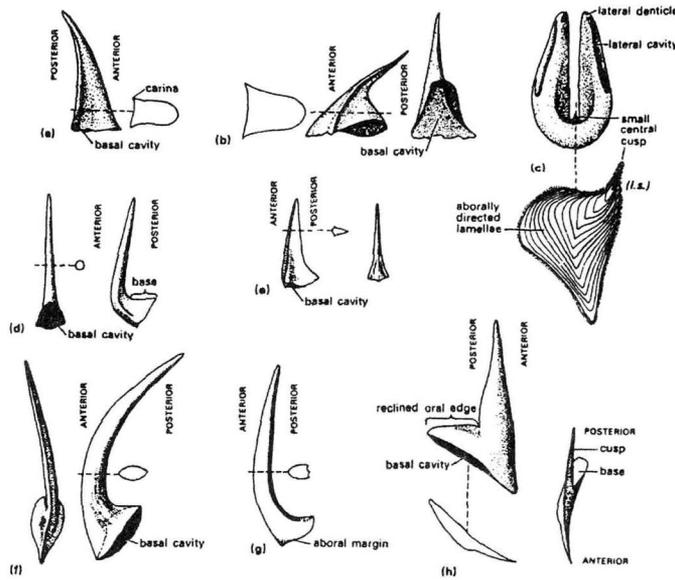


그림 40. 주요 원코노돈트, 준코노돈트와 단순원추 코노돈트류. (a), *Hertzina*, x53; (b), *Furnishina*, x53; (c), *Westergaardodina*, x37; (d), *Oneotodus*, x37; (e), *Distacodus*, x37; (f), *Drepanodus*, x37; (g), *Acontiodus*, x37; (h), *Oistodus*, x37 (Müller, 1962; Müller and Nogami, 1971; Lindström, 1964)

· 진코노돈트류

오르도비스기 전기에서 트라이아스기 후기까지 장기 생존형이다.
 기체 (basal body)의 반구-측면과 치추 중앙-측면 방향 등으로 엽리 구조가 생겨나 발달하였다.
 편의상 단순원추 (simple cone), 분지 (ramiform) 그리고 단형 (platform)을 포함하는 빗살형 요소 등으로 세분할 수 있으나, 생물학적 구분은 아님을 유의하여야 한다.

○ 단순원추형 코노돈트 (Simple cone elements)

부속 이빨구조나 돌기체 (process) 없이 하나의 치추 (齒錐, cusp)만으로 이루어진 코노돈트로서, 기공 (basal cavity)이 깊은 것이 특징이다. 원코노돈트 모두, 준코노돈트 대부분, 그리고 진코노돈트 일부가 이 같은 형태로 되어 있다.

캄브리아기 후기에 이르러 위 세가지 코노돈트류가 공존하게 되면서 단순원추형은 그 절정기를 맞는다. 오르도비스기 초·중기 군집에도 우세한데, 이 시기에는 진코노돈트 비율이 크게 증가하고 나머지 두 부류는 크게 감소한다. 원코노돈트에서 진코노돈트로 가면서 더 견고하고, 복잡한 형태로 진화해 갔음은 물론이다 (그림 41).

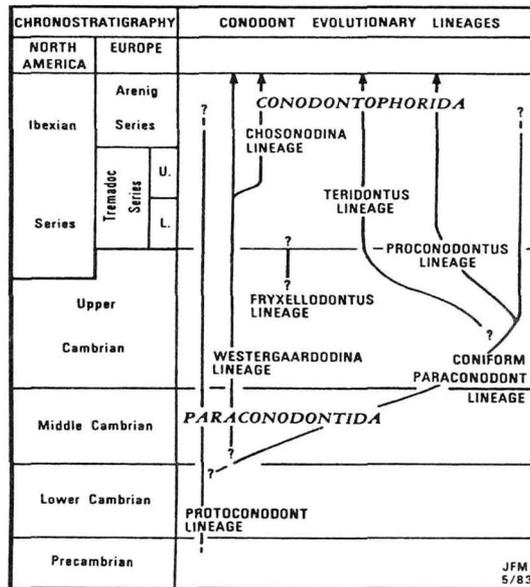


그림 41. 캄브리아기와 오르도비스기 전기 코노돈트 진화계통 중, 일부 추정된 계통발생 관계 (Miller, 1984)

이 형태의 속 (屬, genus)을 구분하는 기준은 초미구조 (超微構造, ultrastructure), 외형, 치추 단면, 기부 (基部, base) 단면, 특히 후면 모서리와 반구연 (反口緣, aboral margin)의 형태, 그리고 기부 상면 (upper margin of base)과 치추가 이루는 각도 등이 매우 중요하다. 대표적인 단순원추형 코노돈트 몇가지 속들을 살펴보자.

Oneotodus (캄브리아기 후기~데본기 후기, 그림 41d)는 가늘고 긴 속으로서, 치추 단면이 원형이거나 아원형이다. 오르도비스기 전기에 번성하였고, 이어 데본기 암석에서도 기록되었다.

Drepanodus 속 (오르도비스기 전기~데본기 후기, 그림 41f)은 *Oneotodus* 속과 달리, 양 측면이 다소 늘린 형태로서, 앞·뒤 모서리가 날카롭고 치추 단면이 렌즈 모양이다. *Oneotodus* 속과 같이 오르도비스기 전기 암석 중에 다량 함유되어 있다. 린드스트룀 Lindström (1955)은 이 속의 종들을 치추가 굽은 정도로써 분류하기도 하였다.

Oistodus (오르도비스기 전기, 그림 41h)는 기부가 심히 팽창되고, 기울어진 속이다. 단순 원추형 코노돈트 중 후면 모서리와 기부 상면이 이루는 각도 (口緣角, angle of oral margin)가 90°미만인 대표적 예각형 (geniculates) 코노돈트 속이다.

Distacodus (오르도비스기 전기~중기, 그림 41e) 속은 치추 양 측면에 카리나 (carinae)가 발달하여 앞·뒤 모서리와 함께 사각 대칭 단면을 이루나, *Acontiodus* 속 (오르도비스기 전기~후기, 그림 46g)의 외형은 삼각형이고, 뒤쪽 가운데에 길이 방향으로 능 (陵, ridge) 또는 카리나가 돌아 있다.

이와 흡사한 삼각 외형이나 키가 더 크고, 세선 (細線, striae)과 같은 미세한 세로 구조를 갖는 *Scolopodus* 속이 있다. 역시 오르도비스기 전기에 크게 번성하여 이 시대 암석에서 매우 많이 난다. 예를 들면, 마운드 Mound (1968)의 전체 코노돈트 화석군 중 이 속의 비율이 60%를 넘으며, 우리나라 두무골세일에서도 40% 이상 산출된 일이 있다 (Lee, B. S. et al., 1991).

○복합형 코노돈트 (Compound elements)

복합형 코노돈트란 단순원추 코노돈트에서 뺀어 나온 앞·뒤·옆 돌기체 (process)에 이빨 구조 (denticles)가 생겨난 형태들을 일컫는다. 이러한 진화 경향은 각 요소의 성장 중에 반복하여 나타나므로, 초기 성장단계를 연구하면 계통 발생의 유연관계를 이해하는데 도움이 된다.

간단한 예로, *Falodus* 속 (屬, genus) (오르도비스기 전기~중기, 그림 43a)은 *Oistodus* 속과 유사

한 예각 단순원추형 (geniculate simple cone)의 앞쪽 기부基部 모서리 (anterobasal corner)에 이빨 구조만이 추가된 것이다. 이와 달리, *Neoprioniodus* 속 (데본기 중기~석탄기 후기, 그림 42c)은 뒤쪽 기부 모서리 (posterobasal corner) 가까이부터 주치 끝쪽으로 일련의 융합 이빨들 (fused denticles)이 생겨난 것이다.

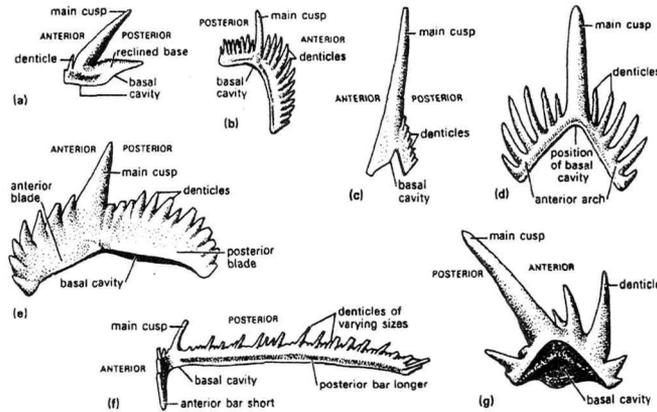


그림 42. 복합형 코노돈트류. (a), *Falodus*, x37; (b), *Prioniodina*, x17; (c), *Neoprioniodus*, x37; (d), *Hibbardella*, x17; (e), *Ozarkodina*, x37; (f), *Hindeodella*, x37; (g), *Chirognathus*, x37 (Lindström, 1964; Hass et al., 1962)

이 두 속보다 더 흔한 *Prioniodina* (오르도비스기 중기~트라이아스기 중기, 그림 42b)은 앞·뒤 양 돌기체 위에 이빨들이 불균등하게 성장한 속이다. 또, 이 속은 앞쪽 바아 (bar)가 뒤쪽 바아 보다 더 길고, 앞쪽 이빨들이 뒤쪽 그것들보다 약간 더 크다. 이에 반해, *Hindeodella* 속 (오르도비스기 중기~트라이아스기 중기, 그림 42f)은 오히려 뒤쪽 바아가 압도적으로 더 길다. 앞쪽 바아는 휘었고 길이가 짧은 까닭에 이빨들이 적으며, 뒤쪽 바아는 쪽 곧으며 크고 작은 이빨들이 번갈아 돌아나 거친 느낌을 갖게 한다. 전체적으로 길이가 높이를 크게 증가하는 형태이다.

Ozarcodina 속 (오르도비스기 중기~트라이아스기 중기, 그림 42e)은 거의 중앙에 위치한 주치 (主齒, main cusp) 양쪽에 약간 비대칭인 앞·뒤 돌기체가 나 있는데, 뒤쪽 돌기체가 약간 크다. 앞쪽 돌기체는 다소 굽어 있다. 그 위에 난 작은 이빨들은 크기와 모양이 대체로 일정하다. 주치가 기운 방향으로 앞·뒤쪽을 구분하는데, 블록 내민 쪽이 앞쪽이다.

Hibbardella 속 (오르도비스기 중기~트라이아스기 중기, 그림 42d)은 커다란 주치 양쪽으로 길이가 같은 아치arch 모양의 두 돌기체가 대칭을 이룬다. 이빨들은 매우 거친 편이다. *Chirognathus* (오르도비스기 중기, 그림 42g)는 섬유질 조직의 투명한 코노돈트 속으로서, 주치는 크고 한 쪽으로 크게 기울었으며 앞·뒤 양 돌기체가 비대칭이다. 성긴 큰 이빨들은 분리 (discrete)되어 있고, 기공은 넓지만 얇다.

○단형 코노돈트 (Platform elements)

단형 (壇型, platform) 코노돈트류는 스푼 모양의 바아 (bar)와 작은 이빨들이 나 있는 날 (=칼날, blade)이 특징적으로, 더욱 정교하게 발달해 있다. 이 무리는 실루리아기에서 트라이아스기까지 퇴적층에서 우세하게 산출되는데, 이들 중에는 변종이 많고 형태적 특징이 다양해서 분대에 유용한 코노돈트류이다.

해쓰Hass (1962)는 판상 코노돈트류를 독특한 두 가지 부류로, 비교적 간단하게 나누었다. 그 하나인 Polygnatidae 과 (科)는 기공이 작은 구멍 (小基孔, pit) 정도이고, 발판이라는 의미인 단 (壇, platforms)은 뒤쪽 돌기체의 부분 측면 모서리로부터 발달하며, 옆쪽 돌기체가 있는 경우에는 그로부터 더 단이 성장한다. 다른 부류인 Idiognathodontidae 과의 기공은 크고, 단으로 연장된 순형 (層形,

lips)이 있고, 뒤 단면은 거의 단이 점유하고 있다. 여기에서 인용한 형태적 명명은 해스 등 (1962)의 안 (案) 보다 린드스트룀Lindström (1964)의 안을 따랐다.

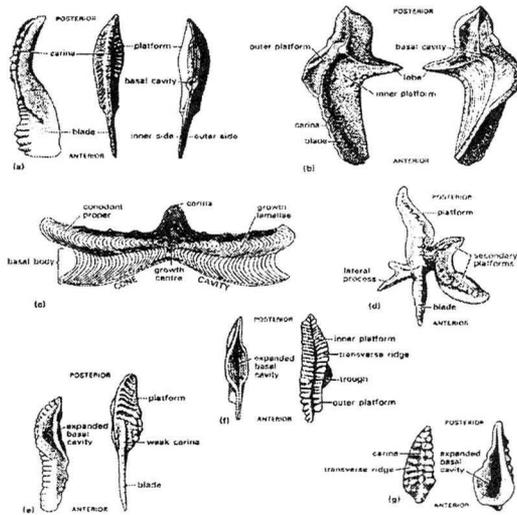


그림 43. 복합형과 단형 코노돈트류. (a), *Polygnathus*, x37; (b), *Palmatolepis*, x37; (c), *Palmatolepis*, x93; (d), *Amorphognathus*, x37; (e), *Idiognathodus*, x38; (f), *Cavusgnathus*, x30; (g), *Ichriodus*, x25 (Lindström, 1964; Hass et al., 1962)

*Polygnathids*의 이빨 구조는 세치상 (細齒狀) 날인데, 뒤쪽 단을 가로질러 카리나carinae가 나 있다. 옆 돌기체에는 카리나와 판이 발달한다. 기공은 얇게 패여 배腹쪽 면을 따라 연장된다. 예를 들어, *Polygnathus* 속 (데본기 초기~석탄기 초기, 그림 43a)의 외형은 길쭉한 나뭇잎 모양이고, 이빨들이 대부분 측면으로 연장된 형태의 판상 코노돈트이며, 후면 카리나에 혹 (tubercles)이 열지어 있고, 단에는 능 (陵, ridges)이 비교적 촘촘히 분포한다.

Amorphognathus 속 (오르도비스기 중기~후기, 그림 43d)의 앞과 뒤 돌기체들은 쪽 끝은 편이며, 이들에서 옆쪽 돌기체가 분지 (分枝)해 간다. *Palmatolepis* 속 (데본기 후기, 그림 44b,c)은 안팎 (內外) 단이 있는 구부러진 카리나가 있고, 그 중 안쪽 단에는 엽 (葉, lobe)이 발달한 옆쪽 돌기체가 나 있다.

우리나라에서도 많이 산출되는 *Idiognathodontidae* 과는 관찰 면에 따라 나뭇잎이나 티 (tea) 스푼 모양의 코노돈트로서, 기공이 뒤쪽 끝 (後端)에서 크게 팽창되어 있고, 그 반대편은 칼날 모양이다. 카리나와 날은 비교적 곧은 편이고, 이빨은 대체로 미약하게 발달해 있다 (예, *Gnathodus*, 석탄기 초기~후기).

석탄기 초·중기에 크게 번성한 *Idiognathodontids* (= *Idiognathodus*, 그림 43e)의 이빨구조는 가로로 나 있으며, 후면에 위치한다. *Cavusgnathus* (석탄기 초기~페름기 초기, 그림 43f)도 현저한 가로 구조로 되어 있으며, 앞쪽의 날에 두드러지게 발달한 이빨들은 측면 카리나로 연속된다. 기공은 크며 중앙부에 위치한다. *Ichriodus* (데본기 초기~후기, 그림 43g)의 뒤쪽 돌기체에는 이빨이 몇 줄 나 있지만, 앞쪽 돌기체에는 이빨의 발달이 미약하다. 기공의 정점 (頂点, apicies)은 이례적으로 2개이다.

○코노돈트 목록 (Conodont catalogue)

최근, 스위트Sweet와 도노휴Donoghue (2001)가 제안한 분기 (分岐, cladogram) 내용과 세부 분류군별 목록을 여기에 소개하여 코노돈트에 관심있는 분들의 길잡이가 되고자 한다. 두 학자 (2001)는 "Conodonta"를 "Paraconodontida", "Proconodontidae"와 "Euconodonta"로 나누고, 최후자를 다시

“Protopanderodontida”와 “Prioniodontida”로 양분하였다. 큰 열개만을 소개하면 아래와 같다.

CRANIATA

PTERASPIDOMORPHI

“THELODONTI”

Conodonta

Paraconodontida

Euconodonta

Proconodontidae

Protopanderodontida

Prioniodontida

Balognathidae

Prioniodinida

Ozarkodinida...

9. 고생태

코노돈트는 빠른 진화를 거듭하며 전 세계 다양한 바다 환경에 적응함으로써, 동시대 해성층 대비에 의한 상대 년대 결정에 아주 유용한 도구가 되었고, 이와 함께 과거 의문시되던 고생대 지층들의 시대 검증 수단으로 이용하게 된 것이다. 이는 캄브리아기 말부터 트라이아스기 말까지 150개 이상의 코노돈트 생층서대가 설정되어 있다는 사실로써 입증된다. 그러나, 코노돈트가 해양 동물인 것은 분명하지만 생태적으로 유영성인지, 저서성인지 아니면 유영성과 저서성을 겸하였는지에 대하여 오랫동안 논란거리가 되어 왔다 (Barnes and Fåhræus, 1975). 그것은 다른 아닌 코노돈트의 속성, 유연 관계와 기능이 그간 미궁 속에 있었다는 데에 연유한다.

코노돈트가 아주 다른 환경 조건에 서식하였던 것은 분명해 보인다. 예를 들어, 약 4억5천만년 전 오르도비스기로 되돌아 가보자. 그 당시는 현재보다 지구자전 속도가 빨랐고, 대기 성분과 기압도 달랐으며, 대륙 분포도 현재와 달랐던 당시 광활한 바다에는 해면동물과 산호를 닮은 태선동물, 대합과 유사한 완족류와 같은 수천 종의 아주 낮은 여과식 동물들로 가득 차 있었다. 다른 곳에서는 갑을 가진 해백합이 마치 활짝 핀 꽃이 빼곡이 정원을 이루듯 해류에 나부끼고 있었다. 그런가 하면, 해저 퇴적물 중에는 굴을 뚫고 사는 벌레들, 달팽이를 닮은 두족류와 삼엽충과 같은 초기 체절동물들이 살고 있었다.

이와 달리, 육상 생물은 거의 없어, 아주 원시적인 이끼류가 낮은 습지에 사는 것이 고작이었을 것이다. 이러한 당시 생물 진화의 초기 단계에서, 코노돈트는 화석으로 남지 않는 대다수 부드러운 몸체 (soft body)로 된 동물들 가운데 포식자와 먹이라는 복잡한 생태계의 중요한 일원이었을 것이다.

코노돈트의 속성은 생태적 특성과 직접적인 관계에 있으므로, 코노돈트 고생물학자들이 이에 대해 과거로부터 주장해 온 학설들을 먼저 소개하는 것이 좋을 것 같다.

코노돈트의 속성에 대한 초기적 견해를 밝힌 로오즈Rhodes (1954), 해쓰Hass (1962) 그리고 린드스트림Lindström (1974) 등은 코노돈트가 연체로 된 좌우대칭의 유영생물이었다고 밝힌 바 있다. 멜튼과 스콧Melton and Scott (1973)은 미국 몬태나 석탄계에서 발견한 코노돈트 유사 동물이 “코노돈트를 먹고 산 동물”이었다고 주장하였으나, 린드스트림 (1974)은 자연 균집을 연구하여, 이를 일축하고 대신 가상적인 코노돈트 동물을 제시하였다 (그림 32(a)). 그는 코노돈트가 먹이를 취하는 촉수의 내부 지지기관이었을 것이라고 주장하였다.

그의 이 같은 코노돈트 복원은 캐나다 브리티시 콜롬비아British Columbia의 버제스Burgess 셰일 (캄브리아기 중기)에서 벌레와 유사한 납작한 동물 *Odontogriphus omalis*가 발견됨으로써 가치가 인정되었는

데 (Conway Morris, 1976; 그림 32(b)), *Odontogriphus omalis*는 의견상 유영생물로서 촉수로써 부유 생물을 먹고 살았을 것으로 해석되었다. 다른 촉수동물은 패각을 형성하거나 뿔음으로써 자신을 보호 하지만, *Odontogriphus amalis*가 유영 생활하였다면, 자신의 몸을 움츠리거나 머리 안으로 숨을 수 없을 때 다른 생물의 공격을 피할 수 없었을 것이라는 데에 이 같은 생태 해석의 취약성이 있다.

그러나, 이 같은 지금까지의 코노돈트 속성에 대한 논란은 옛 이야기가 되어가고 있다. 영국 에딘버러 근처와 뒤이어 남아프리카에서 발견한 석탄기 화석으로써 코노돈트 요소들에 대한 미스테리가 마침내 해소되어가고 있기 때문이다. 이제 코노돈트는 이빨을 닮은 모양의 먹이섭취 기구 (feeding apparatus)로서, 분류상으로 원색동물에 속하는 먹장어 (hagfish) 수준의 척추동물로 추정되고 있다. 같이 나온 코노돈트 요소들도 대칭 쌍들 (symmetry pairs)을 이루고 있어, 이 같은 추정을 지지한다. 불과 10여년 전인 1990년대 중반 이후 코노돈트는 어류의 이빨이라고 했던 판더Pander (1856, 그림 1)의 직관이 옳았음이 입증되어, 코노돈트는 명실상부하게 멸종한 척추동물 그룹에 포함되기에 이른 것이다 (Janvier, 1995; Donoghue et al., 2000).

화석 표본을 기초로 하여 그린 코노돈트 동물은 그림 44와 같이 현생 장어를 닮았으며, 여러 학자들은 그 중 먹장어의 특징을 가장 닮았다고 말하고 있다.

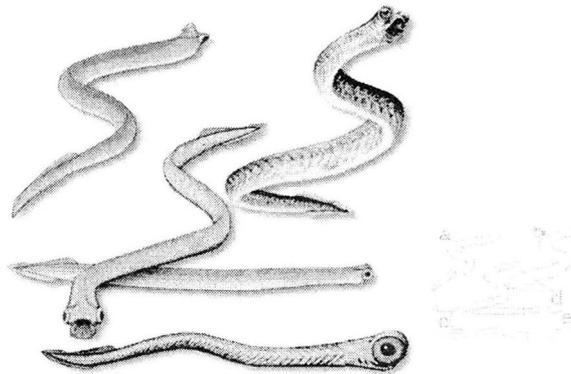


그림 44. 여러 학자들의 코노돈트 동물 복원도. 놀랍게도 거의 흡사한 모습으로 길이는 모두 약 4cm. a, Aldridge and Purnell, 1996; b, Discover, 1996; c, Purnell et al., 1995; d, Purnell, 1995; e, Aldridge et al., 1993

먹장어 (그림 45)는 가장 원시적인 현생 척추동물이다. 분류 체계로는, 무악어상강 (無鰓魚上綱, Superclass Agnatha), 원구강 (圓口綱, Class Cyclostomata)에 들어가는 어류의 일종이다. 무악류는 고생대 데본기 말에 이르러 거의 절멸하고, 원구류만 유일하게 현생으로 남게 되었다.

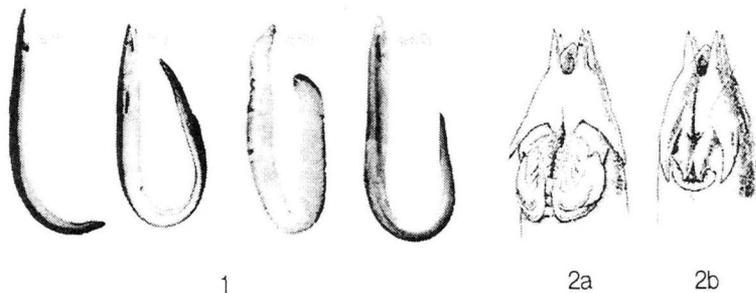


그림 45. 1, 장어의 종류. 2a,b, 입 주위 - 여기에 코노돈트가 배열되어 있었을 것으로 해석되었다

몸은 가늘고 긴 원통형으로 성체 크기는 60cm 안팎이다. 비늘은 없으며, 피부는 다갈색으로 부드럽고 늘 점액을 분비하여 표면이 끈적끈적하다. 입은 빨강색으로 둥글고, 위·아래 턱뼈는 없다. 입 안에는 단단한 이빨이 있어서 다른 동물 체표 (體表)에 흡착하여 이빨로써 살을 먹고 피를 빨아들인다.

거센 수류 (水流) 속에서도 입으로 다른 물체를 물어 달라붙기 때문에 끌려 내려가지 않는다.

골격은 연골로 되어 있고, 척추에는 추체 (椎體)가 없고 늑골도 없다. 소화관은 입에서 항문까지 곧게 뻗어 있고, 위는 미발달이다. 가슴지느러미·배지느러미·뒷지느러미는 없다. 이 점이 화석 표본과 다르다. 화석 표본에는 뒷지느러미로 추정되는 구조가 있기 때문이다.

떡장어류는 변태하지 않는 직달발생 (直達發生)이고, 생태적으로 얕은 바다에 사는데, 5~7m의 내만 (內灣)에 많다. 즉, 바다 빨 속에 살거나, 바다와 개천을 회유하거나, 육지에서만 사는 종도 있다. 밤에 민첩하게 활동하는 야행성으로, 다른 물고기에 달라붙어 살을 먹는다.

10. 분 포

이제 구체적으로 코노돈트 산출 암석을 살펴보자. 대체로 저서생물이 살지 않는 흑색 셰일, 천해 석회암, 공해성인 아그노스티드 agnostid 석회암 및 용승류와 플랑크톤에 의해 형성되는 인산질 암석에서도 산출된다. 산출량은 1kg에서 23,000개체에 달하기도 하는데, 육원 물질의 공급이 아주 느린, 밀집 환경에서 형성된 암석에서 풍부하게 나온다.

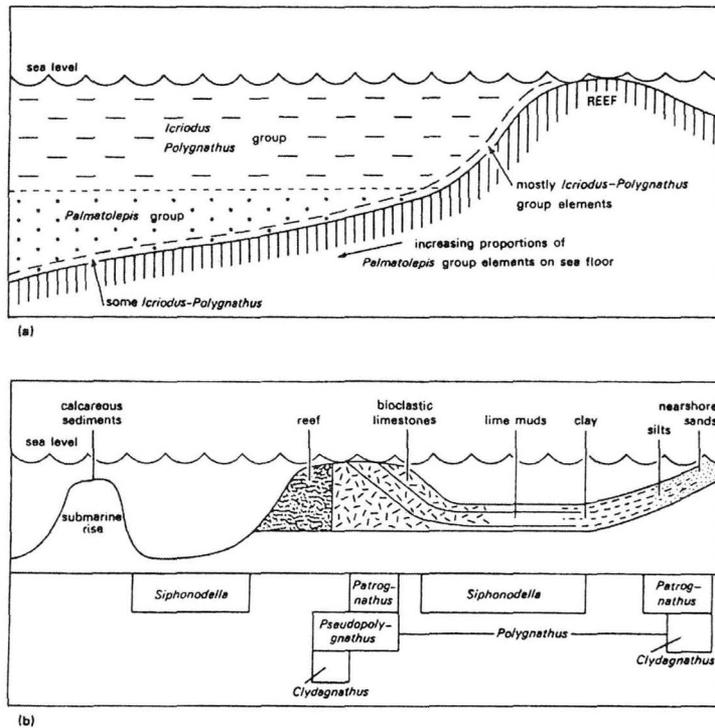


그림 46. 고생대 후기 단형 코노돈트의 수심과 퇴적물에 따른 분포.
 (a), 데본기 후기 (Seddon and Sweet, 1971);
 (b), 석탄기 전기 (Barnes, 1976)

코노돈트는 여러 종류의 고생대 해서 화석들과 함께 산출되는데, 특히 필석류, 방산충, 어류 파편, 완족류, 두족류, 삼엽충 및 palaeocopid 개형충 등과 밀접하다. 그러나 산호류, 스트로마토포로이드 stromatophoroids, 해면동물, 해백합 그리고 조류 (algae) 등과는 드물게 산출되고, 방추충이 산출되는 석회암에서는 희박하다.

코노돈트는 고생대는 물론이고, 고지리 복원에도 유용하다. 여러 다양한 천해 환경조건에 서식하던 무리가 있는가 하면, 같은 시대에 이와 다른 환경조건에 제한적으로 살던 무리가 확인되기 때문이다. 예를 들면, 실루리아기 초기에 원추형 (coniform) 코노돈트들은 근해 (offshore)에 서식하였고, 분지형

(ramiform)과 빗살형 (pectiniform) 코노돈트 무리는 연안 (on-shore)을 우점 (優點)하였다.

심해퇴적물의 군집은 근해의 그것보다 비교적 다양성이 낮다. 전자에서는 대칭의 전이계열 (transition series of symmetry)을 확실하게 밝혀주지 못하는 빗살형 요소의 변종이 산출된다. 이러한 코노돈트는 드물게 뚱뚱 (robust)하며 기저공이 작은 경우가 많고 비교적 백색물질의 비율이 일정하다. 근해 군집은 크고 심해의 코노돈트보다 더 뚱뚱하며 기저공이 큰 것들로 이루어져 있고, 백색물질의 비율은 다양하게 나타난다.

퇴적상과 관련하여 나타나는 코노돈트 군집에 대해서도 여러 차례 보고가 있었는데 (Barnes, 1976), 특히 근해 군집은 *Icriodus*, *Polygnathus*, *Cavusgnathus* 등으로 이루어지며, 심해 군집은 *Palmatolepis*, *Ancyrodella Idiognathodus* 등으로 구성된다. 이 같은 수심 관련 생물상 (biofacies)은 유연성 코노돈트가 수심에 따라 달리 퇴적하여 독특한 군집을 이룬 결과라는 해석이 있었다 (Druce, 1973; Seddon and Sweet, 1971; 그림 46). 그러나, 많은 코노돈트 학자들은 암상이 군집 간 측면 변화 (lateral displacement) 경향과 어떤 관계를 갖는가에 대해 주목하고 있다. 이 특징이, 코노돈트가 저서성 군집인지 아니면 유영-저서성 군집인지를 구분하는 자료가 될 수 있기 때문이다 (Barnes and Fähræus, 1975).

11. 생물구와 고환경 (Provincialism and paleoenvironment)

코노돈트 화석군을 기초로 한 동물군 생물구 (faunal provincialism) 논의는 이미 1960년 전후 (Sweet et al., 1959; Bergström and Sweet, 1962)에 이루어진 적이 있으나, 본격적으로 코노돈트 생물구 (生物區, provincialism)와 개체군 (個體群, community)이라는 용어를 적용하여 연구한 사람은 발렌타인 Valentine (1968)이다. 이러한 초기 연구는 지리적으로, 산출 암상 면에서, 생물구에 있어서 제한적이었기 때문에 만족스럽지 못하였다. 다시 말해, 코노돈트 자료는 북미와 유럽 일부지역에 국한되어 있었고, 석회질 암석에서만 산출되었으며, 오르도비스기 무척추동물만이 생물구 특성을 보였다.

그 뒤에 이루어진 고지자기 연구, 빙퇴석과 증발암에 의한 고적도 (古赤道) 복원, 북미에서 오르도비스기 후기 빙하작용 확인과 같은 진전된 연구에 힘입어 고기후대 설정이 가능하게 되었고, 오르도비스기 동안 대서양이 좁았었다는 대륙이동설의 복원 (Bird and Dewey, 1970)으로 학자들 사이에 생물구 구분이라는 새로운 주제가 부상하게 된 것이다.

SERIES	LITTORAL SHELF	SHALLOW SHELF	DEEP SHELF MIOGEO-SYNCLINE	CONTINENTAL MARGIN	EUGEO-SYNCLINE
CINCEANNIAN	<i>Rhipidognathus</i>	<i>Plectodina</i>	<i>Phragmodus</i>		<i>Amorphognathus</i> <i>Icriodella</i>
CHAMPLAINIAN	Trentonian	<i>Chirognathus</i> <i>Erismodus</i> <i>Polycaulodus</i> <i>Cardiodella</i>	<i>Polyplacognathus</i> <i>Bryantodina</i> <i>Plectodina</i> <i>Ozarkodina</i>	<i>Phragmodus</i>	<i>Amorphognathus</i> <i>Icriodella</i>
	Blackriveran				
	Chazyan	<i>Leptochirognathus</i> <i>Coleodus</i>	<i>Histiodella</i> <i>Multioistodus</i> Hyaline prioniodids	<i>Periodon</i> <i>Acontiodus</i> <i>Belodella</i>	<i>Pygodus</i> <i>Prioniodus</i> <i>Eoplacognathus</i> <i>Cordylodus</i> s. s.
Whiterockian					
CANADIAN		<i>Loxodus</i> <i>Ulrichodina</i> Hyaline scolopodids			<i>Prioniodus</i> <i>Oistodids</i> <i>Drepanodids</i> <i>Oepikodus</i>

그림 47. 오르도비스기 코노돈트의 고구조古構造 환경별 분포 (Barnes et al., 1973)

처음으로 식별된 생물구는 오르도비스기 초기 코노돈트 화석군에 나타나는 북미중부대륙North

American midcontinent 생물구와 북대서양North Atlantic 생물구이다. 두 생물구는 당시 고위도로 북미 중앙을 남북으로 가르는 선 양 편으로 갈리는데, 그 서쪽이 북미중부대륙 생물구이고, 동쪽의 북대서양 생물구는 아팔라치아Appalachia에서 유럽에 걸친다. 베르크스트림 (1973)은 이 두 생물구가 서로 다른 수 온이었을 것이라며, 북미중부대륙 생물구는 열대 내지 아열대성이고, 북대서양 생물구는 한수성 (寒水性)이었을 것이라고 규정하였다. 바르스 등 (1973)도 생물구 형성의 주요인 (主要因)은 온도·해수 순환구분이고, 부요인 (副要因)은 해수 심도, 염분, 자연 장애물으로, 이들의 복합적 상호작용이 이 같은 생물구를 형성한 것으로 해석하고, 북미중부대륙 생물구를 조간대와 아조간대 내해 천해성 (潮間帶와 亞潮間帶 內海 淺海性, littoral zone and sublittoral inshore shallow shelf), 외해 천해성 (offshore shallow shelf), 그리고 심해 차지향사대 (深海 次地向斜帶, deep shelf and miogeosyncline zone)로 3 분하였다 (그림 48). 우리나라 오르도비스기 코노돈트들 화석군을 여기에 대입해 보면, 대체로 내해 천해성대에 해당한다.

1980년대 전반에, 밀러Miller (1984)는 캄브리아기와 오르도비스기 전기 코노돈트 생물구에 대해 논의 하였다. 그는, 캄브리아기 후기 이전에 살던 원원코노돈트와 준원코노돈트류는 공해성 (空海性, pelagic)이므로 범세계적으로 고위도에 분포 (cosmopolitan)하여 생물구 특성을 보이지 않지만, 캄브리아기 후기에 이르러 진원코노돈트류가 발생, 분산 (分散, dispersal)하여 온수성 저위도 (溫水性 低緯度, warm low-paleolatitude) 생물구를 형성하게 되고, 앞서 언급한 두 코노돈트류는 냉수성 고위도 (冷水性 高緯度, cold high-paleolatitude) 권역을 유지함으로써 두 개의 생물구가 생겨나게 된 것이라고 설명한다. 그러니까, 그가 내세운 생물구 형성 요인도 위도에 따른 해수 온도인 셈이다.

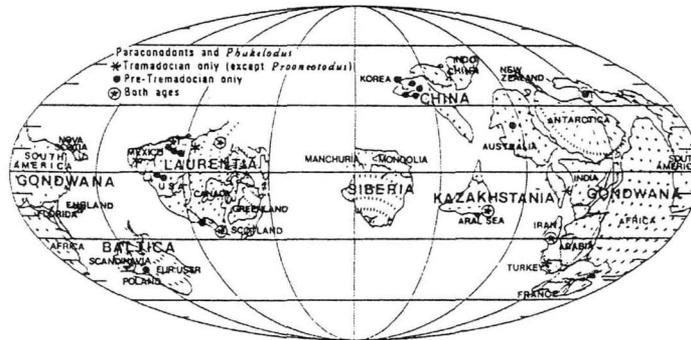


그림 48. 트레마독Tremadoc조 이전과 이후의 준코노돈트 분포 (Miller, 1984)

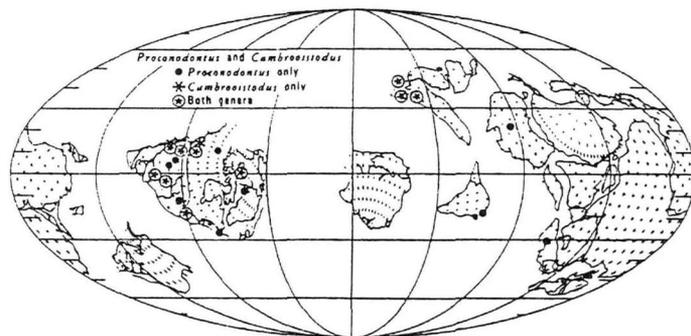


그림 49. 진코노돈트 Proconodontus와 Cambroistodus의 분포 (Miller, 1984; Lee, B. S., 1988)

밀러와 비슷한 시기에, 카르펜티어Carpentier (1984)는 세계의 오르도비스기 코노돈트 생물구를 고위도와 저위도 화석군으로 나누었는데, 전자에는 발틱 지괴Baltic block, 후자에는 로렌시아Laurentia, 중국, 곤드와나Gondwana, 시베리아Siberia 지괴가 해당되며, 전자는 북대서양 생물구, 후자는 북미중부대륙 생물구 특성을 보인다고 하였다. 참고로, 중국 지괴는 남·북 양 지괴로 더 나뉘는데, 지리적으로 서로 가깝

지만 남중국은 북대서양 지역과 유사한 반면, 북중국은 북미 중부대륙 지역과 유사하다. 카르펜티어는 코노돈트 화석군의 지역간 근친도 (近親度, similarity)를 구하기 위해 몇 가지 정량화 계산법을 썼는데, 그의 방법은 이 분야 효시로서 지금도 널리 쓰이고 있다.

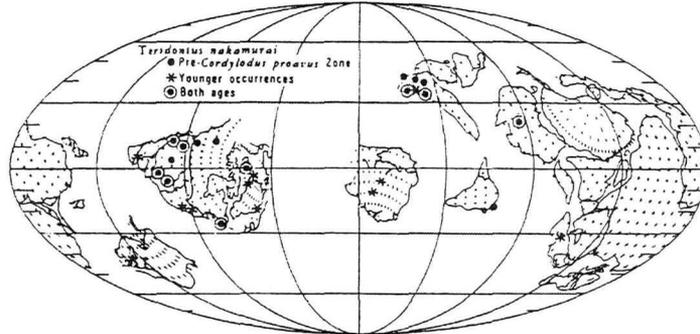


그림 50. 진코노돈트 *Teridontus nakamurai*의 분포 (Miller, 1984; Lee, B. S., 1988)

오르도비스기 아레니지안Arenigian 이후 [주: Fauna C of Ethington and Clark, 1971] 북대서양 화석군은 발틱과 같은 비교적 심해와 뉴펀들랜드, 텍사스와 같은 차지향사성 천해에 우세하고, 중부대륙 화석군은 북미 외에 시베리아, 말레이시아, 한국, 호주 퀸즈랜드Queensland와 같은 차지향사성 천해 퇴적층에 우세하다. 오르도비스기 중기에 이르러서는 생물구 구분이 더욱 뚜렷해진다. 중부대륙 생물구 중 북미 동부 아구 (亞區, subprovince)는 섬유질 (fibrous) 코노돈트가 우점한 조간대와 천해 아조간대 개체군 (community)이고, 동시대 북미 서부 아구는 *Chirognathus*, *Scypoidus*, *Polyplacognathus*가 특징적인 천해 환경이었으며, 캐나다에 널리 분포된 세 번째 아구는 거의 전적으로 *Panderodus*와 *Belodina*가 우점한다. 이 같은 오르도비스기 중기 생물구는 후기에도 지속된다.

코노돈트 자료가 많지 않아 실루리아기 생물구 획분은 어려운 실정이다. 대체로 오르도비스기에 비해 더욱 범세계 분포하였던 것으로 보이며, 후기로 갈수록 이러한 분포 특성은 더욱 현저하였던 것 같다. 파레우스 (1976a, 1976b)와 텔포드Telford (1979)는 데본기 초기 2개 생물구를 인지하였는데, 동아시아, 북미 서부와 캐나다 북부를 포함하는 타스만-코딜레라Tasman-Cordillera 생물구와 유럽 중남부와 터키 북서부를 포함하는 오렐리아Aurelian 생물구가 그들이다. 두 생물구는 *Ozakodina* 계통으로 구별한다. *O. optima*는 전자에, *O. steinhornensis*는 후자에 우세하기 때문이다. 이와 함께, 전자에는 Polygnathiidae 과 (科, family), 후자에는 *Icriodus* 속 (屬, genus)이 크게 발달하였다. 그러나 이 시대 말에 가서는 또 한 차례 범세계 분포하였던 것 같다.

드루스Druce (1973)가 고생대 후기에 형성된 코노돈트 생물구는 없다고 하였으나, 일찍이 렉스로드Rexroad (1958), 렉스로드와 재럴Jarell (1961)은 그 존재 가능성을 암시하였고, 메릴Merill (1967)이 펜실베이니아기 두 화석군 즉, 아팔라치아와 중부대륙 화석군을 인지하기에 이른다. 그는, 다른 요인 보다는 생태적 요인에 의해 생물구가 생겨났을 것이라고 설명하였다. 페름기 후기에도 북미와 테티스Thethys 생물구라고 부르는 2개 생물구가 알려져 있다 (Clark, 1979a, 1979b). 트라이아스기 코노돈트는 무셀칼크Muschelkalk, 알프스Alpine, 북미 생물구로 갈린다. 무셀칼크 생물구는 수온·염분·수저 (水底)와 같은 환경 조건이 자주 변했던 생물구이고, 알프스 생물구는 그 분포 영역이 넓어서 테티스를 따라 유럽에서 동아시아로 뻗는다.

우리나라의 경우에 대하여는 제2부 저자들의 문헌 (이병수, 1988, p. 67-69; 서광수, 1990, p. 60-61)을 참고하기 바란다. 그림 49-51은 우리나라와 다른 나라에서 나오는 캄브리아기 후기 주요 코노돈트 속 (屬)을 당시 대륙 복원도에 함께 투영한 것이다.

12. 다양성 변화

최초의 코노돈트는 시베리아 선캄브리아누대 상부 지층으로 추정되는 층준에서 기록되었다. 종류는

*Hertzina*와 유사한 원원코노돈트로서 단일 원추형 (single cone)이다. 이 같은 형태는 캄브리아기에 들어서 더욱 많아지다가 오르도비스기 초기에 우세하였으며, 절정에 달한 때는 오르도비스기 초기의 후반부인 아래니지안이다. 이 무렵은 빗살형 코노돈트가 처음 나타나는 시기이다.

원코노돈트 계통에서 진화한 것으로 알려져 있는 준코노돈트의 기체 (基體, basal body)는 진코노돈트의 그것과 유사하며 안쪽보다는 바깥쪽으로 성장, 발달하는 것으로 해석되었다 (Bengtson, 1976) (4-2. 내부 구조 참조). 준코노돈트는 캄브리아기 중기부터 오르도비스기 초기에 이르기까지 널리 분포하며, 가장 전형적인 형태는 캄브리아기 상부 지층에서 많이 난다. 특히, 공해성 삼엽충을 함유하는 석회암층에서 다량 나온다. 주요 분포 지역은 우리나라 (두위봉지역 세송점판암, 화절층과 영월지역의 마차리층), 중국, 폴란드, 남극, 에스토니아, 시베리아, 카자흐스탄, 북미, 아르헨티나 등이다.

진코노돈트는 캄브리아기 후기에 나타나는데 (예, *Proconodontus* spp., *Teridontus* spp.), 그 분포는 범세계적인 (cosmopolitan) 표준화석 종이 많아 층서 분대와 고지리 연구에 아주 유용하게 이용되고 있다. 이들은 오르도비스기 중기에 이르러 정점에 달하였다 (그림 51). 단순형 진코노돈트의 일종인 칼날 (blade)형 코노돈트들도 대체로 오르도비스기 중기 바다에서 크게 번성하였다.

큰 틀에서 보면, 오르도비스기 중반을 넘어서면서부터는 전반적인 코노돈트의 다양성이 떨어져 갔고, 데본기 후기부터 석탄기 초기에 걸쳐 다소 번성하였을 뿐이다. 다시 말해, 실루리아기에 들어서까지 다양성과 풍부성 모두 감소 추세를 보이다가 데본기 초기와 중기에 이르러 다양성만은 조금씩 증가하기 시작하여 마침내 데본기 말에 그 절정에 달하였다. 석탄기 초기 코노돈트도 풍부하고 널리 분포하였으나 이 시기 말에 이르러 다시 감소하였다. 페름기 중에는 거의 멸종해 갔으나 트라이아스기 초, 중기에 다시 회복세를 보이더니 이내 이 시기 말에 절멸하고 말았다.

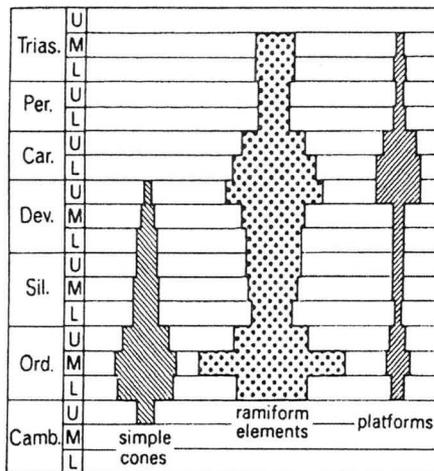


그림 51. 지질시대별 코노돈트 속의 다양성 변화. 바아 폭과 속의 수는 비례 관계이다(Hass et al., 1962; Lindström, 1964)

빗살형 코노돈트인 polygnathids는 오르도비스기부터 생존했던 것으로 알려졌고, idiognathodids는 데본기 후기부터 페름기 초기의 층서범위에서 산출되며 석탄기 후기 (=펜실베이니아기)에 이르러 극에 달하였다. 후자는 우리나라 영월지역의 석탄-페름계에서도 풍부하게 산출되는 코노돈트들이다.

코노돈트를 가진 동물 (conodont-bearing organism)은 놀랍게도 페름-트라이아스기 사이에 있었던 생물의 대량절멸 위기를 벗어나 살아남았고, 트라이아스기 말에 점차 절멸해가다가 레티안 (Rethian) 시기에 이르러 최종 절멸하고 말았다. 코노돈트의 절멸 원인에 대하여는 학자들 사이에 이견이 많은데, 어느 학자는 중앙해령의 분열에 기인한 대양 환경의 변화가 코노돈트의 절멸을 가져왔다고 해석하기도 한다. 어쨌거나 코노돈트 절멸 시기가 외편모류의 다양화 시기 그리고 석회질 초미화석의 첫 출현 시기와 일치한다는 사실은 매우 주목할 만한 일로서, 지구 환경 변화와 무관해 보이지 않는다.

13. 응용

코노돈트는 생존 기간 중 다른 미화석 그룹이 없거나 극히 드문 고생대 암석 속에 비교적 흔하기 때문에, 지층 대비와 시대 결정에 있어서 극히 유용한 미화석이다. 이는 캄브리아기 후기부터 트라이아스기 후기까지 150개 이상의 코노돈트 생층서대가 설정되어 있다는 사실로써 입증된다. 따라서, 코노돈트는 아크리타르치Acritarch, 키티노조아Chitinozoa, 포자 (spores)(그림 52)와 함께 오르도비스기에 서 페름-트라이아스기 지층을 연구하는 고생물학자들이 가장 우선적으로 선택하는 고생물이다.

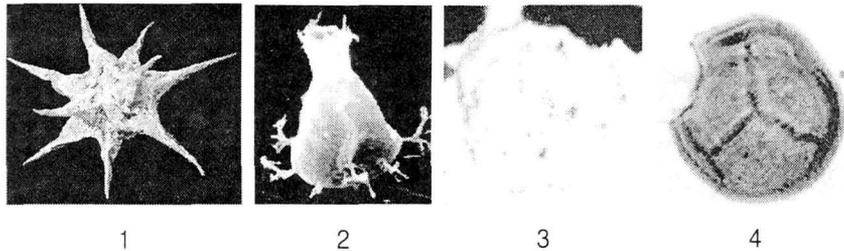


그림 52. 몇가지 미화석들. 1, 아크리타치Achritarch; 2, 키티노조아Chitinozoa; 3,4, 화분

코노돈트는 육상 동물, 어류나 다른 척추를 가진 동물들이 나타나기 훨씬 이전에 지구상에 나타난 고생대 최초의 세포질 골격 (cellular bone)으로, 현생 척추동물들의 선조 형태로 간주되고 있다. 따라서 생물 진화사적 측면에서 코노돈트의 위상은 매우 중대하리라고 생각된다.

코노돈트는 고생대와 고지리 복원에도 유용하다. 여러 다양한 천해 환경조건에 서식하던 무리가 있는가 하면, 같은 시대에 이와 다른 환경조건에 제한적으로 살던 무리가 확인되기 때문이다. 예를 들면, 실루리아기 초기에 원추형 (coniform) 코노돈트들은 근해 (offshore)에 서식하였고, 분지형 (ramiform) 과 빗살형 (pectiniform) 코노돈트 무리는 연안 (onshore)을 우점 (優點)했던 것으로 알려져 있다.

또한, 생물 진화의 초기 단계인 고생대에, 코노돈트는 화석으로 남지 않는 대다수 부드러운 몸체 (soft body)로 된 동물들 가운데 포식자와 먹이라는 복잡한 생태계의 중요한 일원이었을 것이므로, 고생대와 진화 양면에서 볼 때 지구사적 의의는 매우 클 것이다.

변질되지 않은 순수 코노돈트 색깔은 연한 호박 (노랑)색을 띠나, 지하 심부 매몰, 관입과 광역변성 작용 등을 받게 되면 코노돈트 엽리 조직에 들어있는 작은 유기물 성분이 휘발하여 어두운 색깔로 변한다. 야외와 실험실에서 입증하여 설정한 코노돈트 열변질도 즉, 색변화지수 (color alteration index, CAI)는 잠재적인 탄화수소 (hydrocarbon, CH) 근원암 속의 석유나 천연가스 부존 가능성 예측에 있어서 여타 화석에 앞선 최적의 도구 (tool)로 활용되고 있다 (표 2와 그림 12 참조).

그 밖에, 코노돈트의 유기적 변성작용 · 암석 축적비 측정 · 유기기원 광물화학 · 동위원소 측정 등의 응용 분야에 대하여는 「고 이하영 교수 10주기 추모논문, 이하영 외 (2004)」를 참고하기 바란다.