

# 암석학회지

Jour. Petrol. Soc. Korea Vol. 24, No. 4, p. 291~305, 2015

<http://dx.doi.org/10.7854/JPSK.2015.24.4.291>

## 미생물암에 대하여: 한국적 관점

이정현\*

고려대학교 지구환경과학과

## A Review on Microbialites: a Korean Perspective

Jeong-Hyun Lee\*

*Department of Earth and Environmental Sciences, Korea University, Seoul 136-713, Korea*

**요약:** 미생물에 의해 만들어진 퇴적암인 미생물암은 약 35억 년 전 지구 상에 최초로 등장한 이후 오늘날에도 다양한 환경에서 형성되고 있다. 미생물암은 미생물이 쇄설성 퇴적물을 고정하거나 탄산염을 침전시켜 생성되며, 그 결과 미생물암의 미세구조와 중간구조가 형성된다. 미생물암은 그 중간구조를 바탕으로 크게 스트로마톨라이트, 쓰롬볼라이트, 덴드롤라이트, 레이올라이트 등 네 가지로 분류한다. 지질 기록에서 미생물암의 분포 양상은 주로 해수 중 탄산칼슘 농도와 후생동물의 영향을 받았다. 선캄브리아 시대에 오랫동안 널리 분포하였던 스트로마톨라이트는 대기 중 이산화탄소 농도가 감소하면서 점차 줄어들었고, 이를 대신하여 신원생대부터 석회화된 미생물로 이루어진 쓰롬볼라이트가 번성하기 시작하였다. 이후 현생누대에 접어들며 다양한 후생동물이 등장함에 따라 미생물암이 퇴적기록에서 차지하는 비중은 매우 감소하였으며, 대멸종 직후 등 특정 시기에만 짧게 번성하였다. 한반도에서는 지금까지 신원생대 상원계, 전기 고생대 조선누층군, 백악기 경상누층군 등에서 미생물암이 보고된 바 있으며, 이들은 시대와 퇴적 환경에 따라 서로 다른 형태로 발달한다. 앞으로 한반도의 미생물암에 대한 추가 연구를 통해 미생물이 지질기록 및 퇴적환경에 미친 영향뿐만 아니라 미생물과 다른 생물들 사이의 상호작용을 이해할 수 있을 것이다.

**핵심어:** 미생물암, 미생물초, 스트로마톨라이트, 쓰롬볼라이트

**Abstract:** Microbialites are defined as rocks formed by microbial organisms. After their first appearance around 3.5 billion years ago, microbialites occur in various depositional environments throughout geological periods. Microbial organisms form microbialites by trapping and binding detrital sediments and/or precipitating carbonate cements, resulting in formation of various microstructures and mesostructures. Four major types of microbialites are distinguished based on their mesostructures: stromatolite, thrombolite, dendrolite, and leiolite. In the geological records, occurrences of microbialites are influenced by calcium carbonate saturation of seawater and interaction of microbialites with metazoans. Stromatolites mainly flourished during the Precambrian, and diminished as level of atmospheric carbon dioxide declined. On the other hand, thrombolites, mainly formed by calcified microbes, began to flourish from the Neoproterozoic. As metazoans diversified in the Phanerozoic, proportion of the microbialites within sedimentary record declined. Since then, microbialites only occasionally flourished during the Phanerozoic, such as shortly after mass-extinction events. In the Korean Peninsula, microbialites occur in the Neoproterozoic Sangwon System, the Early Paleozoic Joseon Supergroup, and the Cretaceous Gyeongsang Supergroup, which form different shapes according to their age and depositional environments. By performing detailed studies on these Korean microbialites, it is possible to understand how microbes affected geological records and sedimentary environments, as well as their interaction with other organisms.

**Keywords:** Microbialite, Microbial reef, Stromatolite, Thrombolite

\*Corresponding author

Tel: [REDACTED]

E-mail: leejh85@snu.ac.kr

## 서 론

미생물암(microbialite)은 미생물에 의해 만들어진 모든 퇴적암을 총칭하는 말이다(Burne and Moore, 1987). 약 35억 년 전 최초의 미생물암이 등장한 이후 미생물은 다방면으로 퇴적물에 영향을 끼쳤고, 그 흔적을 지질 기록에 남겼다(Riding, 2000). 미생물암에 대한 연구는 Kalkowsky(1908)가 트리아아스기 퇴적층에서 얇은 엽층으로 이루어지고 위로 볼록한 퇴적체를 인지하고, 이에 대해 스트로마톨라이트(stromatolite)라는 용어를 제안하면서 이러한 구조가 미생물에 의해 만들어졌을 것이라고 제시한 데에서 시작되었다(Paul and Peryt, 2000). 이후 오스트레일리아의 샤크만(Shark Bay)과 바하마 등에서 현생 미생물암이 발견되어 이에 대한 연구가 오늘날까지 지속적으로 이루어지고 있다(Dravis, 1983; Dill *et al.*, 1986; Moore and Burne, 1994; Reid *et al.*, 1995, 2003; Ferris *et al.*, 1997; Feldmann and McKenzie, 1998; Laval *et al.*, 2000; Andres and Reid, 2006; Jahnert and Collins, 2011). 미생물암을 형성하는 미생물들은 선캄브리아 시대에는 광합성을 통해 다량의 산소를 생성하여 오늘날과 같은 대기를 조성하는 데 크게 기여했으며, 또한 현생 산호초와 유사한 대규모 생물초(biogenic reef)를 형성하는 등 탄산염암의 퇴적 작용에도 깊이 관여하였다(Riding, 2000; James and Wood, 2010). 현생누대에 들어 후생동물들이 등장하며 생물초에서 미생물암의 비중이 전반적으로 낮아졌으나, 이들은 종종 특정 시기에 번성하며 생물초를 형성하기도 하였다(Riding, 2006b). 최근 들어 오늘날에도 미생물암이 과거에 알려졌던 것보다 더 많이 분포하며, 산호초를 형성하는 데 중요한 역할을 담당한다는 것이 알려지는 등 미생물암의 중요성이 새롭게 주목받고 있다(Reitner, 1993; Riding, 2000). 한반도에서는 1980년대부터 스트로마톨라이트가 전기 고생대 태백산 분지와 백악기 경상분지 등에서 보고되어 현재까지 연구가 이루어지고 있다(Kim and Han, 2010). 본 논문은 미생물암의 분류, 성인, 이들이 나타나는 지질시대, 현생 미생물암에 대해 정리하고, 지금까지 보고된 한반도의 미생물암을 소개한다. 이 논문이 앞으로 국내에서 미생물암을 연구하는 것과 그 연구 결과를 우리말로 표현하는 데 도움이 되기를 희망한다.

## 분류 및 기재

일반적으로 미생물암은 크게 거대(megascale), 대형(macroscale), 중간(mesoscale), 미세구조(microscale)의 네 단계로 기술한다(Fig. 1)(Shapiro, 2000; Chen and Lee, 2014). 거대구조는 노두 규모에서 미생물암을 기술하는 것으로, 미생물암이 층상생물초(biostrome) 또는 괴상생물초(bioherm)형으로 나타나는 경우를 뜻한다. 대형구조는 반구, 기둥, 원뿔 또는 수지상 기둥 모양 등 수십 센티미터에서 수 미터 크기로 나타나는 구조를 뜻하며 이는 미생물암의 전반적인 성장 양식을 지시한다. 이러한 대형구조에는 여러 단계가 있을 수 있는데, 예를 들어 수 미터 크기의 반구형 구조는 내부에 수십 센티미터 크기의 기둥 구조를, 기둥 구조는 다시 수 센티미터 크기의 가지상 기둥 구조를 포함할 수도 있다(Chen and Lee, 2014). 중간구조는 미생물암의 조직(texture)에 해당하며, 노두 또는 암석 표본에서 관찰할 수 있는 구조들을 가리킨다. 여기에는 엽층리(lamination), 엉김 구조(clot) 등이 포함된다. 미세구조는 미세엽층리(micro-lamination) 또는 석회화된 미생물 등 현미경으로 관찰할 수 있는 규모의 구조를 의미한다.

미생물암을 분류하는 데에는 주로 중간구조가 사용되는데, 이는 중간구조가 야외에서 관찰할 수 있는 최소 단위인 동시에 미생물암의 성인을 지시하기 때문이다. 미생물암은 그 중간구조에 따라 스트로마톨

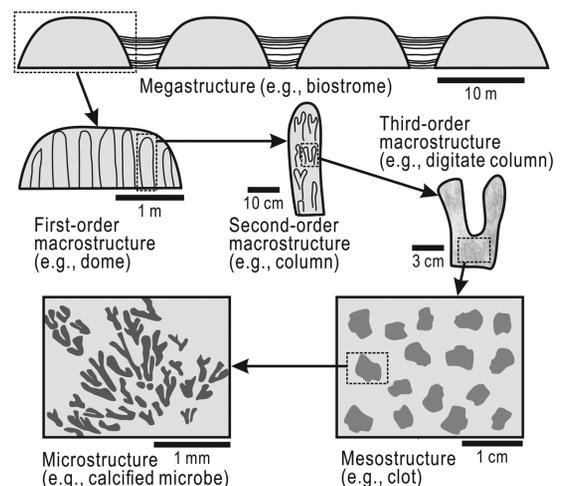
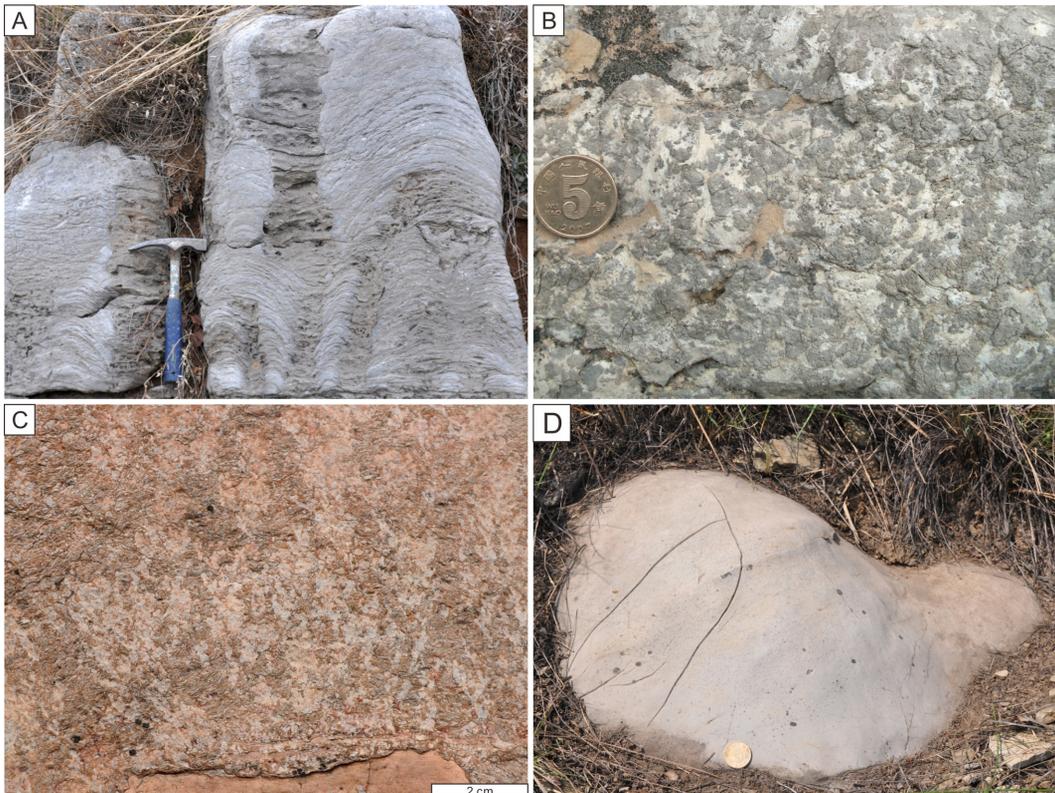


Fig. 1. Four scales of microbialite description. Modified after Chen and Lee (2014).

라이트, 쓰롬볼라이트(thrombolite), 덴드롤라이트(dendrolite), 레이올라이트(leiolite) 등 크게 네 가지로 분류할 수 있다(Fig. 2)(Burne and Moore, 1987; Riding, 2000). 스트로마톨라이트는 미생물에 의해 만들어진 엽층리를 갖는 미생물암을 총칭하며, 일반적으로 위로 볼록한 형태의 엽층리로 이루어져 있다(Fig. 2A). 위로 볼록한 스트로마톨라이트의 엽층리는 순수한 물리적 또는 화학적 작용만으로 만들어지기 어렵기 때문에 이들이 생물 기원임을 지지하는 증거가 된다(Seong-Joo *et al.*, 2000). 쓰롬볼라이트는 주로 수 밀리미터에서 수 센티미터 규모의 불규칙한 덩어리 형태인 영김 구조(clot/mesoclot)로 이루어진 미생물암을 지칭한다(Fig. 2B)(Aitken, 1967; Shapiro, 2000). 쓰롬볼라이트를 구성하는 영김 구조의 성인은 다양하여 생물학적인 것과 비생물학적인 것 모두 존재할 수 있을 것으로 추정되나, 그중 상당수는 미생물의 석회화 작용에 의한 것으로 생각된다(Kennard

and James, 1986; Riding, 2000). 덴드롤라이트는 특징적으로 가지 모양을 띠는 영김 구조로 구성되어 있으며, 이는 미생물이 광합성을 위해 더 많은 빛을 받아들이고자 할 때 만들어진 것으로 추정된다(Fig. 2C)(Riding, 1991b, 2000; Howell *et al.*, 2011). 레이올라이트는 내부에 특징적인 구조가 없으며 전반적으로 균질한 미생물암을 가리킨다(Fig. 2D)(Braga *et al.*, 1995).

최근 미생물의 영향을 받아 만들어진 퇴적구조인 미생물 유도 퇴적구조(microbially induced sedimentary structure; MISS)라는 개념이 제시되었다(Noffke *et al.*, 2001). 저서성 미생물은 이들이 분비하는 점질층(extracellular polymeric substances; EPS)에 의해 함께 모여 생물막(biofilm)을 형성하는데, 이러한 생물막이 자라 퇴적체로 남거나, 퇴적물의 이동을 저해하거나, 퇴적물을 고정하거나, 생물안정작용(biostabilization)을 유도하는 등 물리적 퇴적 작용에 관여하여



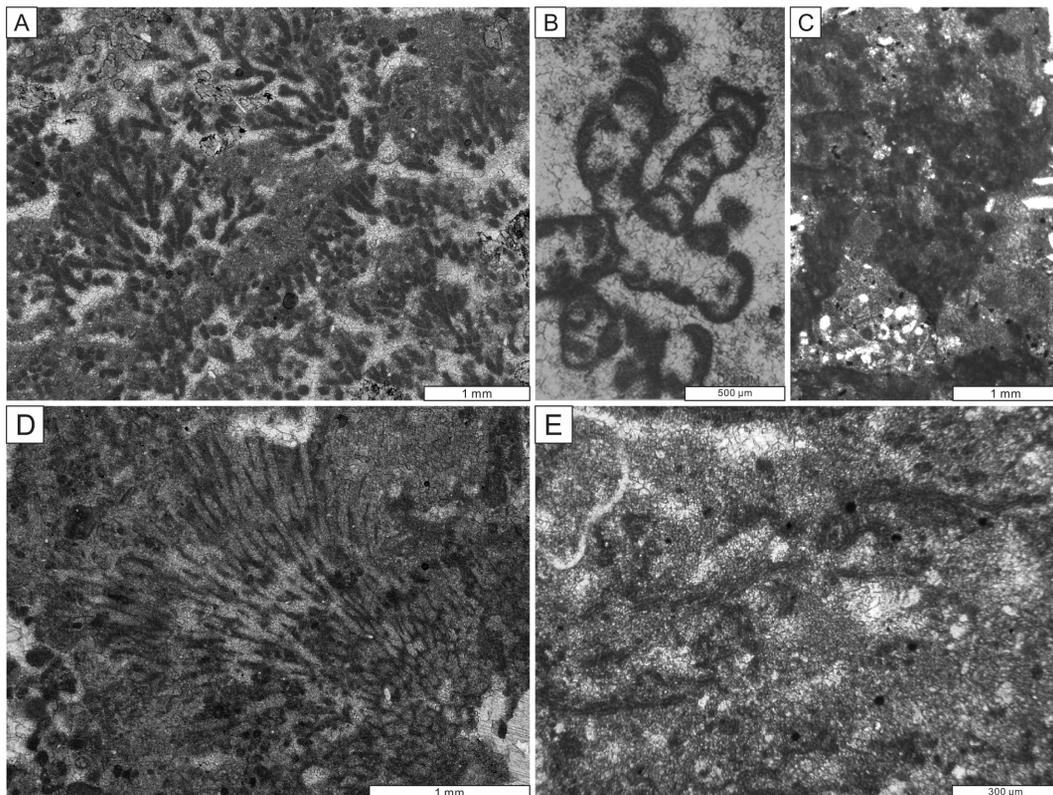
**Fig. 2.** Four major types of microbialite. All photographs are taken from the Cambrian succession in Shandong Province, China. A. Stromatolite. Zhushadong Formation (Cambrian Stage 3, Series 2) (Hammer for scale is 27 cm in length). B. Thrombolite. Zhangxia Formation (Drumian, Cambrian Series 3) (Coin for scale in B and D is 20 mm in diameter). C. Dendrolite. Zhangxia Formation. D. Leiolite. Chaomidian Formation.

생성된 구조를 미생물 유도 퇴적구조라 한다. 이와 같은 미생물 유도 퇴적구조는 방해석의 침전 없이 생성되며, 주로 쇄설성 퇴적암에서 발견되고 평면적인 구조를 갖기 때문에 주로 탄산염으로 구성되며 삼차원적 구조를 형성하는 스트로마톨라이트 등의 일반적인 미생물암과 구분된다(Noffke and Awramik, 2013). 미생물 유도 퇴적구조는 주로 물리적 퇴적작용에 영향을 받아 생성되므로, 그 구성 생물과 퇴적 환경에 의해 대형, 중간, 미세구조가 결정되는 다른 미생물암과는 달리 약 35억 년 전 최초로 나타난 이후 현재까지 그 형태가 거의 변하지 않았다.

## 성 인

미생물은 주로 쇄설성 퇴적물을 고정하거나 직접 탄산염 광물을 생성하는 등 두 가지 방법으로 미생물

암을 만든다(Golubic *et al.*, 2000; Riding, 2000, 2011b; Seong-Joo *et al.*, 2000). 첫 번째 방법은 점토에서 모래 크기의 퇴적물 입자가 미생물 세포막 외부의 점질층에 달라붙어 고정되는 것으로, 고착된 퇴적물은 미생물과 함께 점차 고화되어 미생물암이 된다. 또한, 미생물은 광합성을 통해 탄산수소염을 능동적으로 세포 속으로 받아들여 이산화탄소를 생성하는데, 그 결과 세포 주위의 pH가 높아져 세포 표면 또는 점질층에 탄산칼슘이 침전되는 석회화 과정(calcification)을 통해 미생물암을 형성하기도 한다(Riding, 2011a). 현생 미생물암의 경우 점질층에 아라고나이트(aragonite)가 침전되는 것(Moore and Burne, 1994) 이외에도 삼팔면체형 스멕타이트(trioctahedral smectite) 광물인 스티븐사이트(stevensite)가 침전되어 구조적 견고성을 얻기도 한다고 알려졌다(Burne *et al.*, 2014). 최근 시아노박테리



**Fig. 3.** Major types of calcified microbes. A. *Epiphyton* (Drumian, Cambrian Series 3; Zhangxia Formation, Shandong, China). B. *Renalcis* (Cambrian Series 2; Mackenzie Mountains, northwestern Canada). Courtesy of A.Y. Zhuravlev. C. *Angulocellularia* (Cambrian Stage 10, Furongian; Hwajeol Formation, Taebaek, Korea). Courtesy of J. Woo. D. *Bija* (Cambrian Stage 3, Series 2; Zhushadong Formation, Shandong, China). E. *Girvanella* (Jiangshanian, Furongian; Chaomidian Formation, Shandong, China).

아(cyanobacteria)가 세포 내에서 직접 방해석의 일종인 벤스토나이트(benstonite)를 형성할 수 있다는 것이 밝혀져, 미생물의 석회화 과정에는 상기한 것 외에도 추가적인 기작이 있을 가능성이 제시되었다 (Couradeau *et al.*, 2012).

주로 미크라이트로 이루어진 석회화된 미생물 (calcified microbe)은 미생물이 석회화 과정을 통해 퇴적물을 생성하는 대표적인 사례다(Fig. 3). 미생물이 석회화되기 위해서는 해수 중에 포함된 무기질 탄소의 양이 낮고 칼슘의 함량이 높아야 하며(Arp *et al.*, 2001), 따라서 미생물의 석회화 작용은 대기 중 이산화탄소 농도, 해수 중 탄산칼슘의 농도와 미생물이 광합성에 의해 무기 탄소를 받아들이는 기작에 크게 영향을 받는다(Riding, 2006a, 2011a).

일반적으로 시아노박테리아는 미생물암 형성에 중요한 역할을 하는 것으로 알려졌으며, 현생 시아노박테리아는 대표적인 석회화된 미생물 *Epiphyton*, *Girvanella*, *Angulocellularia* 등과 비슷한 형태를 만들 수 있다(Riding, 1977; Riding and Voronova, 1982; Laval *et al.*, 2000). 그러나 암석 기록에 남는 석회화된 미생물의 형태와 조직은 미생물의 종류뿐 아니라 성장 환경과 숙성작용 등 다양한 요인에 영향을 받기 때문에, 특정 석회화된 미생물이 반드시 특정한 미생물을 지시한다고 보기는 어렵다(Pratt, 1984; Woo *et al.*, 2008). 따라서 지질 시대에 따라 석회화된 미생물의 분포가 다른 것은 그 시대에 어떤 미생물이 살았느냐 보다는 해수 및 대기 조성의 변화 등 전반적인 환경 조건에 더 크게 영향을 받은 결과일 것이다.

현생 미생물암에는 시아노박테리아뿐만 아니라 세균(bacteria), 고세균(archaea), 녹조류(green algae), 규조류(diatoms), 균류(fungi) 등 다양한 종류의 미생물이 존재하며 이들이 함께 미생물암을 생성하는 것으로 생각된다(Golubic *et al.*, 2000; Burns *et al.*, 2004; Papineau *et al.*, 2005). 하지만 현생 미생물암은 과거 여러 지질시대의 미생물암들과는 그 중간 및 미세구조가 다르므로 이들을 직접 비교하는 것은 어렵다(Riding, 2000, 2011b). 따라서 전통적인 퇴적암 석학적 방법을 통해 미생물암을 관찰하는 것과 동시에 미생물암에 특징적으로 포함된 미량원소를 지화학적으로 분석하면 이들을 형성하는 생물과 그 생성 환경을 이해하는 데 도움이 될 수 있다(Webb and Kamber, 2011).

## 지질시대에서 나타나는 미생물암

### 선캄브리아 시대

지금까지 알려진 가장 오래된 스트로마톨라이트는 약 34억 5천만 년 전 퇴적된 오스트레일리아의 와라우나층군(Warrawoona Group)에서 발견되었으나(Hofmann *et al.*, 1999; Hofmann, 2000), 여기에는 미생물의 화석이 남아있지 않아 이들이 생물학적 과정으로 형성되었는지에 대해서 논란이 계속되었다(Lowe, 1994). 최근의 연구는 이들이 생물학적으로 생성되었으리라는 의견에 무게를 싣고 있다(Hofmann *et al.*, 1999; Allwood *et al.*, 2006, 2009). 스트로마톨라이트 외에도 약 34억 6천만 년 전 퇴적된 오스트레일리아의 아펙스 처트(Apex chert)에서 미생물의 화석으로 생각되는 구조가 발견되었으나(Schopf, 1994; Schopf *et al.*, 2007), 이 구조가 생물 기원이 아니라는 견해도 존재한다(Pinti *et al.*, 2009; Brasier *et al.*, 2015). 반면, 약 34억 3천만 년 전 퇴적된 오스트레일리아의 스트렐리풀층(Strelley Pool Formation)의 사암에서 발견된 미세 구조는 미생물의 화석일 가능성이 크다는 분석이 제시되었다(Brasier *et al.*, 2015). 현재까지 알려진 가장 오래된 미생물암 중 이론의 여지가 없는 미생물 화석을 포함하는 것은 약 27억 년 전 퇴적된 오스트레일리아의 툼비아나 층(Tumbiana Formation)에서 발견된 스트로마톨라이트이다(Lepot *et al.*, 2008).

선캄브리아 시대에 주로 생성된 미생물암은 스트로마톨라이트로, 이들은 시생누대(Archaeon)에서 원생누대(Proterozoic)에 걸쳐 크게 번성하여 탄산염 대지에서 오늘날의 산호초와 비슷한 대규모 구조를 형성하기도 하였다(Grotzinger and Knoll, 1999; James and Wood, 2010). 당시의 미생물암은 주로 미생물 매트(microbial mat)의 성장과 화학적 침전 작용으로 만들어졌고, 그 결과 미크라이트와 방해석 교질물이 얇게 교호하는 형태의 스트로마톨라이트가 형성되었다(Riding, 2008). 이 시기 동안 미생물암의 형성에 가장 크게 영향을 미친 것은 해수 중 탄산칼슘 농도로, 탄산칼슘 농도가 줄어들면서 스트로마톨라이트의 형태적 다양성이 점차 감소한 것으로 생각된다(Grotzinger, 1989, 1990; Grotzinger and Kasting, 1993). 신원생대(Neoproterozoic)에 들어 스트로마톨라이트가 점차 줄어들면서 그 대신 쓰롬볼라이트가 번성하기 시작했다(Aitken and Narbonne, 1989; Turner

*et al.*, 1993, 2000). 이는 대기 중 이산화탄소 농도가 현재의 10배 수준까지 떨어지면서 시아노박테리아가 이산화탄소 농축 기작(CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism; CCM)을 발달시킨 결과로 생각된다(Riding, 2006a). 현재까지 보고된 가장 오래된 쓰름볼라이트는 약 19억 년 전 퇴적된 캐나다의 록네스트층(Rocknest Formation)에서 발견된 것이나, 이들은 이후에 만들어진 쓰름볼라이트와는 다르게 방해석이 비생물학적으로 침전하여 형성된 것으로 생각된다(Kah and Grotzinger, 1992).

### 현생누대

신원생대 말 생물초에 석회화된 후생동물이 처음 나타난 이래로(Grotzinger *et al.*, 2000; Penny *et al.*, 2014) 미생물은 여러 다세포생물과 함께 생물초를 만들기 시작하였다(James and Wood, 2010). 이와 함께 미생물이 생물초에서 차지하는 비중은 전반적으로 줄어들었으나, 이들은 때때로 크게 번성하였다. 현생누대 동안 미생물암의 분포는 해수 중 탄산칼슘 농도 뿐만 아니라 다세포생물과의 관계에 크게 영향을 받은 것으로 보인다(Riding and Liang, 2005; Riding, 2006a, b). 미생물암을 형성하는 미생물의 생장은 그 미생물과 경쟁 관계에 있거나 미생물을 먹이로 삼는 다세포생물에 의해 억제될 수 있으므로 대멸종 직후의 짧은 기간에는 미생물암이 폭발적으로 번성했을 것으로 생각되었다(Schubert and Bottjer, 1992). 이러한 관계는 캄브리아기 중기 고배류(archaeocyath)의 멸종, 데본기 후기 대멸종, 페름기 말 대멸종 후 등에서 찾아볼 수 있으나, 트라이아스기 말 및 백악기 말 대멸종 직후에는 미생물암이 번성하지 않은 점을 고려하면 생물의 대멸종과 미생물암의 분포가 직접 연결된다고 보기는 어렵다(Riding, 2006b). 반면, 미생물암과 석회화된 미생물이 번성하였던 시기, 즉 캄브리아기-오르도비스기, 데본기 후기-석탄기 초기, 쥐라기 후기-백악기 초기 등의 시기에 해수 중 탄산칼슘 농도가 높았다는 점은 미생물암의 형성에 해수의 화학적 조성이 중요하였음을 시사한다(Riding and Liang, 2005).

고생대가 시작되면서 전 지구적으로 온실효과가 일어나며 다양한 석회화된 미생물들이 등장하였다(Riding, 1991a; Mankiewicz, 1992). 캄브리아기 초기(Terreneuvian-Series 2)에는 해면동물의 일종으로 여겨지는 고배류(archaeocyath)가 미생물들과 함께 생

물초를 만들었다. 고배류는 캄브리아기 초기 말엽의 멸종 사건으로 크게 타격을 입었고 이후 다시는 생물초를 만들지 못하였으며(Rowland and Shapiro, 2002), 이와 함께 석회화된 미생물의 다양성도 크게 감소하였다(Zhuravlev, 1996; Riding, 2001; Lee *et al.*, 2014b). 이후 캄브리아기 중-후기(Series 3-Furongian)에는 주로 미생물들이 생물초를 형성한 것으로 알려져 왔으나(Rowland and Shapiro, 2002), 최근 이 시기의 미생물초에 상당량의 해면동물이 포함되어 있음이 밝혀지며 이들을 해면동물-미생물초로 재해석할 가능성이 제기되었다(Hong *et al.*, 2012; Kruse and Reitner, 2014; Lee *et al.*, 2014a, 2015c). 특히 Lee *et al.* (2015a)은 캄브리아기 중-후기의 생물초를 분석하여 캄브리아기 중기에는 주로 석회화된 미생물 *Epiphyton*과 *Renalcis*로 이루어진 쓰름볼라이트와 덴드롤라이트가 번성했던 반면 캄브리아기 후기에는 석회질 해면동물과 미생물암으로 이루어진 마세레이트(maceriate) 생물초가 존재했음을 제시하고 향후 이에 대한 추가 연구가 필요함을 시사하였다.

오르도비스기에 들어서면서 다양한 후생동물들이 등장하게 되고(Great Ordovician Biodiversification Event; GOBE), 미생물암이 생물초에서 차지하는 비중은 지속적으로 감소하였다(Webby, 2002). 오르도비스기 초기에는 주로 해면동물과 미생물이 생물초를 만들었는데, 미생물은 생물초의 골격을 만들고, 다른 해면동물이나 미생물 위를 덮으며 성장하여 골격 구조를 안정시키는 등 생물초 형성에 매우 중요한 역할을 담당하였다(Adachi *et al.*, 2011; Hong *et al.*, 2015). 오르도비스기 중기에서 후기에는 후생동물들이 미생물의 도움 없이도 생물초를 만들게 됨에 따라 미생물암의 비중이 급격하게 감소하였다(Webby, 2002). 이후 미생물암은 데본기까지 그 비중이 작았던 것으로 알려졌다. 최근 오르도비스기 말 대멸종 이후 실루리아기 초기에도 짧은 기간 동안 미생물초가 증가하였다는 가설이 제기되었으나(Shreehan and Harris, 2004), 이와 같은 주장에 의구심을 품는 학자들도 있다(Riding, 2006b).

오르도비스기 중기 이후 중기 고생대 동안 발달이 미미하던 미생물초는 데본기 후기에서 석탄기 초기에 이르는 기간 동안 다시 한 번 대거 증가하였다(Shen *et al.*, 1997, 2008). 당시의 미생물초에는 *Renalcis*와 *Epiphyton* 등의 다양한 석회화된 미생물이 대량으로 나타나며, 이는 데본기 후기 대멸종 때문에 다량의

생물들이 멸종한 결과 미생물들이 번성할 수 있었기 때문으로 생각된다(Riding, 2006b). 그러나 데본기 후기 대멸종 이전에도 상당수의 미생물초가 존재하였기 때문에, 이 시기에 미생물초가 번성했던 것에는 대멸종 이외에도 다른 이유가 있을 수 있다(Feng *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2010).

페름기 말 대멸종 직후 약 150만 년에서 500만 년에 걸쳐 주로 *Renalcis* 그룹 또는 *Microcystis*로 생각되는 미생물과 마이크로이트로 구성된 미생물암이 전 세계적으로 널리 나타났다(Kershaw *et al.*, 1999, 2012; Ezaki *et al.*, 2003; Wu *et al.*, 2014). 이 시기의 미생물암은 주로 저위도 지역의 다양한 퇴적 환경에 분포하였으며(Kershaw *et al.*, 2012), 트라이아스기 중기 이후 후생동물 생태계가 대멸종의 타격에서 점차 회복되면서 크게 감소하였다(Xie *et al.*, 2010; Brayard *et al.*, 2011).

이후 쥐라기 중후기 및 백악기 초기에 주로 쓰롬볼라이트와 스트로마톨라이트로 구성된 미생물암이 상대적으로 흔하게 나타나며, 이들은 얕은 바다에서는 산호와, 깊은 바다에서는 해면동물과 함께 생물초를 형성하였다(Leinfelder *et al.*, 1993, 1994; Dupraz and Strasser, 1999; Parcell, 2002; Olivier *et al.*, 2003, 2006; Bádenas and Aurell, 2010). 이 시기의 미생물암은 주로 미생물 피각(microbial crust) 형태로 나타나며, 이들은 생물초의 뼈대를 구성하는 산호 등 여러 생물의 표면에 붙어 성장하여 생물초가 물리적 및 생물학적 침식 작용을 버틸 수 있도록 도와준다(Leinfelder *et al.*, 1993, 1994; Olivier *et al.*, 2003). 국지적으로는 후생동물을 거의 포함하지 않는 쓰롬볼라이트가 나타나기도 한다(Leinfelder *et al.*, 1994). 최근 이 시기의 미생물암에서 석회화된 미생물인 *Epiphyton*의 일종이 보고되어, 쥐라기 후기에서 백악기 초기의 해수 조성이 미생물이 석회화되기에 적합했음을 시사하였다(Sásáran *et al.*, 2014).

### 현생 미생물암

현존하는 해성 미생물암은 주로 오스트레일리아의 샤크만과 바하마에서 보고되었다(Dravis, 1983; Dill *et al.*, 1986; Reid *et al.*, 1995, 2003; Feldmann and McKenzie, 1998; Andres and Reid, 2006; Jahnert and Collins, 2011). 이들은 주로 생쇄설성 또는 어란성 퇴적물을 포함하며, 약한 엽층리 또는 영김 구조를 형성한다. 샤크만과 바하마에서 나타나

는 것과 유사한 굵은 입자들로 이루어진 미생물암은 스페인의 마이오세 퇴적암에서 발견되지만(Braga *et al.*, 1995), 그보다 앞선 시기의 암석에서는 발견되지 않는다. 이는 신생대의 해수에 포함된 탄산칼슘의 농도가 너무 낮아 시아노박테리아의 표면이 석회화되기는 어려운 반면, 규조류 등의 굵은 입자를 잘 붙잡는 미생물들이 미생물암을 만드는데 기여하기 시작했기 때문으로 생각된다(Riding, 2011b). 육성 환경에서 미생물암은 캐나다의 파빌리온 호수(Pavilion Lake), 켈리 호수(Kelly Lake), 오스트레일리아의 클리프턴 호수(Lake Clifton) 등 염도가 높은 호수에서도 발견된다(e.g., Moore and Burne, 1994; Ferris *et al.*, 1997; Laval *et al.*, 2000). 현생 미생물암에 대한 연구 결과 다양한 종류의 미생물이 기존 예상보다 훨씬 더 복잡한 기작을 거쳐 미생물암을 생성하며, 이들이 기후 등 다양한 환경 변화를 기록하고 있음이 밝혀졌다(e.g., Last *et al.*, 2010; Omelon *et al.*, 2013; Burne *et al.*, 2014; Russell *et al.*, 2014).

현생 산호초 내부의 빈 공간에서도 미생물암이 다량 발견된다(Reitner, 1993). 이들은 산호초 부피의 최대 80%까지 차지하며, 산호초의 골격을 이루는 생물에 붙어 성장한다(Reitner, 1993; Riding, 2011c). 이를 생물초 내 미생물 피각(reefal microbial crust)이라 하며, 그 성장 양식은 쥐라기와 백악기에 나타나던 것과 유사하다(Reitner, 1993; Leinfelder *et al.*, 1994). 현생 미생물 피각은 주로 마이크로이트 엽층리 또는 교질물로 구성되며, 주로 중속영양 박테리아에 의해 생성된다. 이들은 주로 과도의 영향을 받는 생물초 연변부에서 국지적으로 해수 중 탄산칼슘 농도가 높아져 형성되는 것으로 생각된다. 미생물 피각은 해수의 화학 조성에 영향을 받는데, 대표적인 예로 최근 들어 대기 중 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 해수가 산성화되면서 미생물 피각이 줄어드는 것이 있다(Riding *et al.*, 2014).

### 한반도의 미생물암

한반도에서는 신원생대부터 백악기까지 다양한 시대의 퇴적암에서 미생물암이 보고되었다(Fig. 4)(Kim and Han, 2010). 이중 가장 오래된 미생물암은 황해도 일대에 분포하는 상원계 지층에서 발견되었으며(Pak, 1986; Yin, 1990; Ri and Om, 1996), 남한에서는 소청도에서 보고되었다(Fig. 4A)(Kim and Kim,

1999). 소청도에는 주상(columnar) 또는 관상(stratiform)의 스트로마톨라이트가 분포하며(Kim and Kim, 1999; Kong and Lee, 2013), Lee *et al.* (2003)은 여기서 *Siphonophycus*, *Obruchevella*, *Sphaerophycus*

등의 미화석을 보고하였다. 상원계의 스트로마톨라이트는 그 형태를 근거로 신원생대에 형성된 것으로 추정되나, 구조적으로 심하게 변형되어 이들의 생성 시기를 정확히 파악하기 위해서는 주변 암석에 대한 동



**Fig. 4.** Microbialites in Korean Peninsula. A. Neoproterozoic stromatolite in Socheongdo. Scale in cm. Courtesy of D.-J. Lee. B. Microbial-sponge reef in the Dumugol Formation (Early Ordovician), Bonghwa. C. Stromatolite in the Makgol Formation (Middle Ordovician), Taebaek. D. Photomicrograph of stromatolite from the Banyaweol Formation (Late Cretaceous), Gyeongsan. Courtesy of D.-J. Lee. E. Rod-shaped stromatolite in the Jinju Formation (Early Cretaceous), Sacheon. Scale in cm. F. Wrinkle structure developed in the basal Nakdong Formation (Early Cretaceous), Hapcheon. Coin for scale is 24 mm in diameter.

위 원소 연대측정 등의 추가적인 연구가 필요하다 (Kim and Kim, 1999).

전기 고생대 미생물암은 주로 태백산분지에 분포하는 고생대 초기에 퇴적된 조선누층군 중 태백층군에서 발견된다. 태백층군의 미생물암은 이와 압층서 및 생층서적으로 잘 대비되는 북중국대지의 미생물암과 유사한 것으로 생각되며, 향후 태백층군의 미생물암에 대해 추가 연구를 진행하면 전기 고생대 탄산염 대지의 연변부에서 미생물암이 어떻게 발달하였는지, 그리고 국지적 퇴적 환경의 차이가 미생물암의 발달에 어떤 영향을 미쳤는지 밝힐 수 있으리라 기대된다 (Lee *et al.*, 2015b).

태백층군의 미생물암중 가장 오래된 것은 캄브리아기 중기 얇은 탄산염 대지에서 퇴적된 대기층에서 발견되었으며, 주로 석회화된 미생물 *Epiphyton*과 해면동물에 의해 형성되었다 (Sim and Lee, 2006; Hong *et al.*, 2012). 이는 동시기의 북중국대지에 널리 분포하는 주로 *Epiphyton*으로 이루어진 쓰름볼라이트와 유사한 것으로 생각된다 (Woo *et al.*, 2008; Woo and Chough, 2010). 캄브리아기 후기 화절층에서는 최근 덴드롤라이트가 발견되었으나, 이에 대한 연구는 아직 제대로 이루어지지 않았다 (Lee *et al.*, 2015b). 화절층이 상대적으로 깊은 환경에서 퇴적되었음을 고려하면 이에 대한 연구는 그동안 잘 알려지지 않은 전기 고생대의 탄산염 대지 완사면 하부에서 미생물암이 발달하는 과정을 이해하는 데 도움이 되리라 기대된다 (Lee *et al.*, 2015b). 오르도비스기 초기 두무골층에서는 미생물과 해면동물, 병광류(*calathiid*)가 함께 생물초를 만든 것이 보고되었으며, 이는 오르도비스기에 들어 후생동물이 대거 번성하기 시작하면서 미생물암이 생물초에서 차지하는 비중이 줄어드는 과정을 반영한다 (Fig. 4B) (Lee and Choi, 1987; Kwon *et al.*, 2003; Choh *et al.*, 2013; Hong *et al.*, 2014, 2015). 두무골층 상위의 막골층에는 조건대-조상대 환경에서 발달하는 스트로마톨라이트와 미생물 엽층리암(*microbial laminite*)이 다량 분포하며 이들은 퇴적 환경 해석에 좋은 증거가 된다 (Fig. 4C) (Paik, 1987; Woo, 1999). 오르도비스기 중기에 퇴적된 두위봉층에서는 최근 해면동물의 일종인 층공충(*stromatoporoid*)과 태형동물(*bryozoan*)이 교호하여 만들어진 스트로마톨라이트와 비슷한 형태의 생물초가 보고되었으며, 여기에 약간의 미생물암이 포함된 것으로 알려졌다 (Oh *et al.*, 2015, in preparation). 이들은 오르도비

스기 중기 이후 생물초에서 미생물암의 비중이 감소하는 추세를 반영한다.

태백층군과 시층서적으로 대비되는 조선누층군의 영월층군에서는 문곡층과 영흥층에서 미생물암이 보고되었다. 오르도비스기 초기에 퇴적된 문곡층에서는 센티미터 크기의 손가락형 스트로마톨라이트(*digitate stromatolite*)와 미생물 엽층리암, 쓰름볼라이트가 보고되었다 (Paik *et al.*, 1991; Kim and Choi, 2000). 그러나 최근 문곡층에서 이루어진 후속 연구에서는 미생물암을 인지하지 못하여 (Kim *et al.*, 2014), 향후 문곡층의 미생물암 분포 및 산출 양상의 재고가 필요하다. 오르도비스기 중기의 영흥층에서는 LLH(*laterally linked hemispheroid*) 유형 스트로마톨라이트와 미생물 엽층리암이 보고되었으며 (Choi and Woo, 1993; Yoo and Lee, 1997), 이 중에는 LLH 유형 스트로마톨라이트와 유사한 외형을 가지는 “문곡리 스트로마톨라이트(천연기념물 제413호)”가 있다. Kong and Lee (2009)는 엽층리의 부재를 근거로 이 “스트로마톨라이트”를 머드마운드(*mud mound*)로 해석하였으나, 그 내부에서 생물 기원 구조를 찾을 수 없으므로 향후 이들의 성인에 대한 추가 연구가 필요하다.

백악기 육성충인 경상누층군에서도 여러 곳에서 미생물암이 보고되었다 (Yamamoto *et al.*, 2011). 육성충이라는 특성상 경상누층군에 나타나는 미생물암의 양은 적은 편이나, 이들은 당시의 퇴적 환경을 지시하기 때문에 중요하다. 백악기 전기 호수 환경에서 퇴적된 진주층에서는 나뭇가지에 시아노박테리아와 일부 녹조류가 붙어 동심원상으로 탄산염을 침전하여 만들어진 막대형 스트로마톨라이트(*rod-shaped stromatolite*)가 발견되었다 (Fig. 4E) (Lee and Woo, 1996; Lee and Kong, 2004; Choi, 2007). 이외에도 진주층에서는 미생물과 날도래 유충이 만든 생물초가 보고되었으며, 이는 이와 유사한 생물 조합에 의해 만들어진 생물초 중 가장 오래된 것이다 (Paik, 2005). 백악기 중후기에 퇴적된 하양층군의 반야월층, 화산층, 신양동층에서는 주로 건조한 환경의 호수에서 생성된 수십 센티미터 크기의 반구형 스트로마톨라이트가 나타난다 (Fig. 4D) (Um *et al.*, 1983; Chun *et al.*, 1990; Lee *et al.*, 1991; Lee and Woo, 1996; Woo *et al.*, 2004; Nehza and Woo, 2006; Nehza *et al.*, 2009). 최근 미생물 기원 퇴적구조의 일종인 롤업 구조(*roll-up structure*)가 함안층에서 발견되었으며 (Paik and Kim, 2014), 앞으로 경상누층군을 비롯한 육성 및 해

성 쇠철성 퇴적층에서 미생물 기원 퇴적구조가 새로이 인지될 가능성이 있다(Fig. 4F).

## 결 언

미생물은 지질시대 초기부터 현재에 이르기까지 다양한 시대에서 미생물암을 형성하여 퇴적 기록에 큰 영향을 끼쳤다. 미생물암은 주로 탄산염암에서 발견되나, 쇠철성 퇴적암에서도 미생물 기원의 퇴적구조가 흔히 발견된다. 미생물은 퇴적물을 고정하거나 탄산염을 침전시키는 과정을 통해 미생물암을 형성하며, 때로는 석회화된 미생물 등의 구조를 퇴적 기록에 남긴다. 지질시대에서 미생물암의 분포는 주로 해수 중 탄산칼슘 농도와 다세포생물에 의해 결정된다. 선캄브리아 시대에는 주로 스트로마톨라이트가 발달하였으며, 이들은 해수 중 탄산칼슘 농도와 대기 중 이산화탄소 농도가 감소함에 따라 쇠퇴하였고 그 대신 스트롬볼라이트가 신원생대에 등장하였다. 현생누대에 들어서며 생물층 내에 다양한 다세포생물이 등장하면서 미생물암의 분포는 감소하였고, 후생동물이 절멸하였거나 해수 중 탄산칼슘 농도가 높았던 몇몇 시기에만 짧게 번성하였다. 미생물암에 대한 연구는 퇴적암의 형성 과정뿐만 아니라 고기후 및 고생태의 복원, 생물의 진화 과정을 이해하는 데 있어 중요하다. 한반도에서도 다양한 시기에 퇴적된 지층에서 미생물암이 보고되었으며, 앞으로 이들에 대한 추가 연구가 필요하다.

## 사 사

미생물암에 대해 다양한 조언을 주신 고려대학교 조석주 교수, 홍종선 박사, 미생물암의 사진을 제공해주신 극지연구소 우주선 박사, 안동대학교 이동진 교수, 러시아 지질학 연구소 Andrey Yu. Zhuravlev 박사께 감사드립니다. 이 연구는 고려대학교에서 지원된 연구비로 수행되었다.

## References

- Adachi, N., Ezaki, Y., and Liu, J., 2011, Early Ordovician Shift in Reef Construction from Microbial to Metazoan Reefs. *Palaios*, 26, 106-114.
- Aitken, J.D., 1967, Classification and environmental significance of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of southwestern Alberta. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37, 1163-1178.
- Aitken, J.D. and Narbonne, G.M., 1989, Two Occurrences of Precambrian Thrombolites from the Mackenzie Mountains, Northwestern Canada. *Palaios*, 4, 384-388.
- Allwood, A.C., Grotzinger, J.P., Knoll, A.H., Burch, I.W., Anderson, M.S., Coleman, M.L., and Kanik, I., 2009, Controls on development and diversity of Early Archean stromatolites. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 9548-9555.
- Allwood, A.C., Walter, M.R., Kamber, B.S., Marshall, C.P., and Burch, I.W., 2006, Stromatolite reef from the Early Archean era of Australia. *Nature*, 441, 714-718.
- Andres, M.S. and Reid, R.P., 2006, Growth morphologies of modern marine stromatolites: A case study from Highborne Cay, Bahamas. *Sedimentary Geology*, 185, 319-328.
- Arp, G., Reimer, A., and Reitner, J., 2001, Photosynthesis-induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic oceans. *Science*, 292, 1701-1704.
- Bádenas, B. and Aurell, M., 2010, Facies models of a shallow-water carbonate ramp based on distribution of non-skeletal grains (Kimmeridgian, Spain). *Facies*, 56, 89-110.
- Braga, J.C., Martin, J.M., and Riding, R., 1995, Controls on Microbial Dome Fabric Development along a Carbonate-Siliciclastic Shelf-Basin Transect, Miocene, SE Spain. *Palaios*, 10, 347-361.
- Brasier, M.D., Antcliffe, J., Saunders, M., and Wacey, D., 2015, Changing the picture of Earth's earliest fossils (3.5-1.9 Ga) with new approaches and new discoveries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 4859-4864.
- Brayard, A., Vennin, E., Olivier, N., Bylund, K.G., Jenks, J., Stephen, D.A., Bucher, H., Hofmann, R., Goudemand, N., and Escarguel, G., 2011, Transient metazoan reefs in the aftermath of the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience*, 4, 694-697.
- Burne, R.V. and Moore, L.S., 1987, Microbialites: Organosedimentary Deposits of Benthic Microbial Communities. *Palaios*, 2, 241-254.
- Burne, R.V., Moore, L.S., Christy, A.G., Troitzsch, U., King, P.L., Carnerup, A.M., and Hamilton, P.J., 2014, Stevensite in the modern thrombolites of Lake Clifton, Western Australia: A missing link in microbialite mineralization? *Geology*, 42, 575-578.
- Burns, B.P., Goh, F., Allen, M., and Neilan, B.A., 2004, Microbial diversity of extant stromatolites in the hypersaline marine environment of Shark Bay, Australia. *Environmental Microbiology*, 6, 1096-1101.
- Chen, J. and Lee, J.-H., 2014, Current Progress on the Geological Record of Microbialites and Microbial Carbonates. *Acta Geologica Sinica*, 88, 260-275.

- Choh, S.-J., Hong, J., Sun, N., Kwon, S.-W., Park, T.-Y., Woo, J., Kwon, Y.K., Lee, D.-C., and Lee, D.-J., 2013, Early Ordovician reefs from the Taebaek Group, Korea: constituents, types, and geological implications. *Geosciences Journal*, 17, 139-149.
- Choi, C.G., 2007, Rod-shaped Stromatolites from the Jinju Formation, Sacheon, Gyeongsangnam-do, Korea. *Journal of Korean Earth Science Society*, 28, 54-63 (in Korean with English abstract).
- Choi, S.J. and Woo, K.S., 1993, Depositional Environment of the Ordovician Yeongheung Formation near Machari Area, Yeongweol, Kangweondo, Korea. *Journal of the Geological Society of Korea*, 29, 375-386.
- Chun, H.Y., Choi, H.I., Son, J.D., Oh, J.K., Kwak, Y.H., Shin, S.C., and Yun, H.S., 1990, Geological and geochemical studies on the Gyeongsang Supergroup in the Gyeongsang Basin. Korea Institute of Energy and Resources, 124p (in Korean).
- Couradeau, E., Benzerara, K., Gérard, E., Moreira, D., Bernard, S., Brown, G.E., and López-García, P., 2012, An Early-Branching Microbialite Cyanobacterium Forms Intracellular Carbonates. *Science*, 336, 459-462.
- Dill, R.F., Shinn, E.A., Jones, A.T., Kelly, K., and Steinen, R.P., 1986, Giant subtidal stromatolites forming in normal salinity waters. *Nature*, 324, 55-58.
- Dravis, J., 1983, Hardened Subtidal Stromatolites, Bahamas. *Science*, 219, 385-386.
- Dupraz, C. and Strasser, A., 1999, Microbialites and Microencrusts in Shallow Coral Bioherms (Middle to Late Oxfordian, Swiss Jura Mountains). *Facies*, 40, 101-130.
- Ezaki, Y., Liu, J., and Adachi, N., 2003, Earliest Triassic Microbialite Micro- to Megastructures in the Huaying Area of Sichuan Province, South China: Implications for the Nature of Oceanic Conditions after the End-Permian Extinction. *Palaios*, 18, 388-402.
- Feldmann, M. and McKenzie, J.A., 1998, Stromatolite-Thrombolite Association in a Modern Environment, Lee Stocking Island, Bahamas. *Palaios*, 13, 201-212.
- Feng, Q., Gong, Y.-M., and Riding, R., 2010, Mid-Late Devonian calcified marine algae and cyanobacteria, south China. *Journal of Paleontology*, 84, 569-587.
- Ferris, F.G., Thompson, J.B., and Beveridge, T.J., 1997, Modern Freshwater Microbialites from Kelly Lake, British Columbia, Canada. *Palaios*, 12, 213-219.
- Golubic, S., Seong-Joo, L., and Browne, K.M., 2000, Cyanobacteria: Architects of Sedimentary Structures. In *Microbial Sediments* (eds. R.E. Riding, S.M. Awramik), Springer-Verlag, Berlin, 57-67.
- Grotzinger, J.P., 1989, Facies and evolution of Precambrian carbonate depositional systems: emergence of the modern platform archetype. In *Controls on Carbonate Platforms and Basin Development* (eds. P.D. Crevello, J.L. Wilson, J.F. Sarg, J.F. Read). SEPM Special Publication 44, SEPM, Tulsa, 79-106.
- Grotzinger, J.P., 1990, Geochemical model for Proterozoic stromatolite decline. *American Journal of Science*, 290-A, 80-103.
- Grotzinger, J.P. and Kasting, J.F., 1993, New constraints on Precambrian ocean composition. *The Journal of Geology*, 235-243.
- Grotzinger, J.P. and Knoll, A.H., 1999, Stromatolites in Precambrian carbonates: Evolutionary mileposts or environmental dipsticks? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 27, 313-358.
- Grotzinger, J.P., Watters, W.A., and Knoll, A.H., 2000, Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia. *Paleobiology*, 26, 334-359.
- Hofmann, H.J., 2000, Archaean stromatolites as microbial archives. In *Microbial Sediments* (eds. R.E. Riding, S.M. Awramik), Springer-Verlag, Berlin, 315-327.
- Hofmann, H.J., Grey, K., Hickman, A.H., and Thorpe, R.I., 1999, Origin of 3.45 Ga coniform stromatolites in Warrawoona Group, Western Australia. *Geological Society of America Bulletin*, 111, 1256-1262.
- Hong, J., Cho, S.-H., Choh, S.-J., Woo, J., and Lee, D.-J., 2012, Middle Cambrian siliceous sponge-calcimicrobe buildups (Daegi Formation, Korea): Metazoan buildup constituents in the aftermath of the Early Cambrian extinction event. *Sedimentary Geology*, 253-254, 47-57.
- Hong, J., Choh, S.-J., and Lee, D.-J., 2014, Tales from the crypt: early adaptation of cryptobiontic sessile metazoans. *Palaios*, 29, 95-100.
- Hong, J., Choh, S.-J., and Lee, D.-J., 2015, Untangling intricate microbial-sponge frameworks: The contributions of sponges to Early Ordovician reefs. *Sedimentary Geology*, 318, 75-84.
- Howell, J., Woo, J., and Chough, S.K., 2011, Dendroid morphology and growth patterns: 3-D computed tomographic reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299, 335-347.
- Jahnert, R.J. and Collins, L.B., 2011, Significance of subtidal microbial deposits in Shark Bay, Australia. *Marine Geology*, 286, 106-111.
- James, N.P. and Wood, R., 2010, Reefs. In *Facies Models 4* (eds. N.P. James, R.W. Dalrymple), Geological Association of Canada, St. John's, 421-447.
- Kah, L.C. and Grotzinger, J.P., 1992, Early Proterozoic (1.9 Ga) Thrombolites of the Rocknest Formation, Northwest Territories, Canada. *Palaios*, 7, 305-315.
- Kalkowsky, E., 1908, Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 60, 68-125.
- Kennard, J.M. and James, N.P., 1986, Thrombolites and Stromatolites: Two Distinct Types of Microbial Structures. *Palaios*, 1, 492-503.

- Kershaw, S., Crasquin, S., Li, Y., Collin, P.Y., Forel, M.B., Mu, X., Baud, A., Wang, Y., Xie, S., Maurer, F., and Guo, L., 2012, Microbialites and global environmental change across the Permian-Triassic boundary: a synthesis. *Geobiology*, 10, 25-47.
- Kershaw, S., Zhang, T.S., and Lan, G.Z., 1999, A ?microbialite carbonate crust at the Permian-Triassic boundary in South China, and its palaeoenvironmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 146, 1-18.
- Kim, D.H. and Choi, D.K., 2000, Lithostratigraphy and biostratigraphy of the Mungok Formation (Lower Ordovician), Yongwol, Korea. *Geosciences Journal*, 4, 301-311.
- Kim, J.-Y. and Kim, T.-S., 1999, Occurrence and Geological Significance of Stromatolites from the Precambrian Strata in the Socheong Island, Incheon, Korea. *Journal of Korean Earth Science Society*, 20, 111-125.
- Kim, J.-Y. and Han, S.H., 2010, Geology and Stromatolite Fossil Localities of Socheong Island, Korea: An Introductory Review. *Journal of Korean Earth Science Society*, 31, 8-17 (in Korean with English abstract).
- Kim, Y.-H.G., Rhee, C.W., Woo, J., and Park, T.-Y.S., 2014, Depositional systems of the Lower Ordovician Mungok Formation in Yeongwol, Korea: implications for the carbonate ramp facies development. *Geosciences Journal*, 18, 397-417.
- Kong, D.-Y. and Lee, S.-J., 2009, Reconsideration of the Natural Monument No. 413 Mungokri Stromatolite, Yeongwol, Korea. *Journal of the Geological Society of Korea*, 45, 711-723 (in Korean with English abstract).
- Kong, D.-Y. and Lee, S.-J., 2013, Possibility for Heliotropism from Inclined Columns of Stromatolites, Socheong Island, Korea. *Journal of the Korean Earth Science Society*, 34, 381-392.
- Kruse, P.D. and Reitner, J.R., 2014, Northern Australian microbial-metazoan reefs after the mid-Cambrian mass extinction. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 45, 31-53.
- Kwon, Y.K., Lee, D.J., Choi, D.K., and Chough, S.K., 2003, Lower Ordovician sponge bioherms in the Makkol Formation, Taebaeksan Basin, Mideast Korea. *Facies*, 48, 79-90.
- Last, F.M., Last, W.M., and Halden, N.M., 2010, Carbonate microbialites and hardgrounds from Manito Lake, an alkaline, hypersaline lake in the northern Great Plains of Canada. *Sedimentary Geology*, 225, 34-49.
- Laval, B., Cady, S.L., Pollack, J.C., McKay, C.P., Bird, J.S., Grotzinger, J.P., Ford, D.C., and Bohm, H.R., 2000, Modern freshwater microbialite analogues for ancient dendritic reef structures. *Nature*, 407, 626-629.
- Lee, J.-H., Chen, J., Choh, S.-J., Lee, D.-J., Han, Z., and Chough, S.K., 2014a, Furongian (late Cambrian) sponge-microbial maze-like reefs in the North China Platform. *Palaios*, 29, 27-37.
- Lee, J.-H., Chen, J., and Chough, S.K., 2015a, The middle-late Cambrian reef transition and related geological events: a review and new view. *Earth-Science Reviews*, 145, 66-84.
- Lee, J.-H., Hong, J., Woo, J., Oh, J.-R., Lee, D.-J., and Choh, S.-J., 2015b, Reefs in the Early Paleozoic Taebaek Group, Korea: a review. *Acta Geologica Sinica*, accepted.
- Lee, J.-H., Lee, H.S., Chen, J., Woo, J., and Chough, S.K., 2014b, Calcified microbial reefs in the Cambrian Series 2 of the North China Platform: implications for the evolution of Cambrian calcified microbes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 403, 30-42.
- Lee, J.-H., Woo, J., and Lee, D.-J., 2015c, The earliest reef-building anthaspidellid sponge *Rankenella zhangxianensis* n. sp. from the Zhangxia Formation (Cambrian Series 3), Shandong Province, China. *Journal of Paleontology*, accepted.
- Lee, K.C. and Woo, K.S., 1996, Lacustrine stromatolites and diagenetic history of carbonate rocks of Chinju Formation in Kunwi area, Kyongsangbukdo, Korea. *Journal of the Geological Society of Korea*, 32, 351-365.
- Lee, K.C., Woo, K.S., Paik, K.H., and Choi, S.J., 1991, Depositional Environments and Diagenetic History of the Panyawol, Hwasan, and Shinyangdong Formations, Kyongsang Supergroup, Korea\*-With Emphasis on Carbonate Rocks-. *Journal of the Geological Society of Korea*, 27, 471-492.
- Lee, S.-J., Kim, J.-Y., and Lee, K.C., 2003, Bacterial microfossils from Precambrian sedimentary rocks, Socheong Island, Korea. *Journal of the Geological Society of Korea*, 39, 171-182 (in Korean with English abstract).
- Lee, S.-J. and Kong, D., 2004, Rod-shaped stromatolites from the Jinju Formation, Namhae, Gyeongsangnam-do, Korea. *Journal of the Geological Society of Korea*, 40, 13-26 (in Korean with English abstract).
- Lee, Y.I. and Choi, D.K., 1987, Sedimentology of the Dumugol Formation (Lower Ordovician) in the Vicinity of the Dongjeom Station, Taebaeg City: a preliminary study. *Journal of the Geological Society of Korea*, 23, 331-337 (in Korean with English abstract).
- Leinfelder, R., Nose, M., Schmid, D., and Werner, W., 1993, Microbial crusts of the late jurassic: Composition, palaeoecological significance and importance in reef construction. *Facies*, 29, 195-229.
- Leinfelder, R.R., Krautter, M., Laternser, D.-G.R., Nose, M., Schmid, D.U., Schweigert, G., Werner, W., Keupp, H., Brugger, D.-G.H., Herrmann, R., Rehfeld-Kiefer, U., Schroeder, J.H., Reinhold, C., Koch, R., Zeiss, A., Schweizer, V., Christmann, H., Menges, G., and Luterbacher, H., 1994, The origin of Jurassic reefs: current research developments and results. *Facies*, 31, 1-56.
- Lepot, K., Benzerara, K., Brown, G.E., and Philippot, P.,

- 2008, Microbially influenced formation of 2,724-million-year-old stromatolites. *Nature Geoscience*, 1, 118-121.
- Lowe, D.R., 1994, Abiological origin of described stromatolites older than 3.2 Ga. *Geology*, 22, 387-390.
- Mankiewicz, C., 1992, Proterozoic and Early Cambrian calcareous algae. In *The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study* (eds. J.W. Schopf, C. Klein), Cambridge University Press, Cambridge, 359-367.
- Moore, L.S. and Burne, R.V., 1994, The modern thrombolites of Lake Clifton, western Australia. In *Phanerozoic stromatolites II* (eds. J. Bertrand-Sarfati, C.L.V. Monty), Kluwer Academic, Netherlands, 3-29.
- Nehza, O. and Woo, K.S., 2006, The effect of subaerial exposure on the morphology and microstructure of stromatolites in the Cretaceous Sinyangdong Formation, Gyeongsang Supergroup, Korea. *Sedimentology*, 53, 1121-1133.
- Nehza, O., Woo, K.S., and Lee, K.C., 2009, Combined textural and stable isotopic data as proxies for the mid-Cretaceous paleoclimate: A case study of lacustrine stromatolites in the Gyeongsang Basin, SE Korea. *Sedimentary Geology*, 214, 85-99.
- Noffke, N. and Awramik, S.M., 2013, Stromatolites and MISS—Differences between relatives. *GSA Today*, 23, 4-9.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T., and Krumbein, W.E., 2001, Microbially Induced Sedimentary Structures—A New Category Within the Classification of Primary Sedimentary Structures. *Journal of Sedimentary Research*, 71, 649-656.
- Oh, J.-R., Choh, S.-J., and Lee, D.-J., 2015, First report of *Cystostroma* (Stromatoporoidea; Ordovician) from Sino-Korean Craton. *Geosciences Journal*, 19, 25-31.
- Olivier, N., Hantzpergue, P., Gaillard, C., Pittet, B., Leinfelder, R.R., Schmid, D.U., and Werner, W., 2003, Microbialite morphology, structure and growth: a model of the Upper Jurassic reefs of the Chay Peninsula (Western France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193, 383-404.
- Olivier, N., Lathuilière, B., and Thiry-Bastien, P., 2006, Growth models of Bajocian coral-microbialite reefs of Chargey-lès-Port (eastern France): palaeoenvironmental interpretations. *Facies*, 52, 113-127.
- Omelon, C.R., Brady, A.L., Slater, G.F., Laval, B., Lim, D.S.S., and Southam, G., 2013, Microstructure variability in freshwater microbialites, Pavilion Lake, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392, 62-70.
- Paik, I.S., 1987, Depositional Environments of the Middle Ordovician Maggol Formation, Southern Part of the Baegunsan Syncline Area. *Journal of the Geological Society of Korea*, 23, 360-373.
- Paik, I.S., 2005, The oldest record of microbial-caddisfly bioherms from the Early Cretaceous Jinju Formation, Korea: occurrence and palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 218, 301-315.
- Paik, I.S. and Kim, H.J., 2014, Roll-up clasts in the Cretaceous Haman Formation, Korea: Occurrences, origin and paleoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society of Korea*, 50, 269-276 (in Korean with English abstract).
- Paik, I.S., Woo, K.S., and Chung, G.S., 1991, Stratigraphic, Sedimentologic and Paleontologic Investigation of the Paleozoic Sedimentary Rocks in Yeongweol and Gabsan Areas: Depositional Environments of the Lower Ordovician Mungok Formation in the Vicinity of Yeongweol. *Journal of the Geological Society of Korea*, 27, 357-370.
- Pak, M.H., 1986, On stromatolite fossils found in the Sangwon System of the Sangwon-Yonsan region. *Geology and Geography*, 4, 14-20 (in Korean with English abstract).
- Papineau, D., Walker, J.J., Mojzsis, S.J., and Pace, N.R., 2005, Composition and Structure of Microbial Communities from Stromatolites of Hamelin Pool in Shark Bay, Western Australia. *Applied and Environmental Microbiology*, 71, 4822-4832.
- Parcell, W.C., 2002, Sequence stratigraphic controls on the development of microbial fabrics and growth forms - implications for reservoir quality distribution in the Upper Jurassic (Oxfordian) Smackover Formation, eastern Gulf coast, USA. *Carbonates and Evaporites*, 17, 166-181.
- Paul, J. and Peryt, T.M., 2000, Kalkowsky's stromatolites revisited (Lower Triassic Buntsandstein, Harz Mountains, Germany). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161.
- Penny, A.M., Wood, R., Curtis, A., Bowyer, F., Tostevin, R., and Hoffman, K.H., 2014, Ediacaran metazoan reefs from the Nama Group, Namibia. *Science*, 344, 1504-1506.
- Pinti, D.L., Mineau, R., and Clement, V., 2009, Hydrothermal alteration and microfossil artefacts of the 3,465-million-year-old Apex chert. *Nature Geoscience*, 2, 640-643.
- Pratt, B.R., 1984, *Epiphyton* and *Renalcis* - diagenetic microfossils from calcification of coccooid blue-green algae. *Journal of Sedimentary Petrology*, 54, 948-971.
- Reid, R.P., James, N.P., Macintyre, I.G., Dupraz, C.P., and Burne, R.V., 2003, Shark Bay Stromatolites: Microfabrics and Reinterpretation of Origins. *Facies*, 49, 299-324.
- Reid, R.P., Macintyre, I.G., Browne, K.M., Steneck, R.S., and Miller, T., 1995, Modern Marine Stromatolites in the Exuma Cays, Bahamas: Uncommonly Common. *Facies*, 33, 1-18.
- Reitner, J., 1993, Modern Cryptic Microbialite/Metazoan Facies from Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia) Formation and Concepts. *Facies*, 29, 3-40.
- Ri, S.R. and Om, H.Y., 1996, Middle-Upper Proterozoic Era. In *Geology of Korea* (eds. R.J. Paek, H.S. Kang, G.P.

- Jon), Foreign Languages Books Publishing House, Pyongyang, 52-79.
- Riding, R., 1977, Calcified *Plectonema* (blue-green algae), a recent example of *Girvanella* from Aldabra Atoll. *Palaeontology*, 20, 33-46.
- Riding, R., 1991a, Calcified cyanobacteria. In *Calcareous Algae and Stromatolites* (ed. R. Riding), Springer-Verlag, Berlin, 55-87.
- Riding, R., 1991b, Classification of microbial carbonates. In *Calcareous Algae and Stromatolites* (ed. R. Riding), Springer-Verlag, Berlin, 21-51.
- Riding, R., 2000, Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology*, 47, 179-214.
- Riding, R., 2001, Calcified algae and bacteria. In *Ecology of the Cambrian Radiation* (eds. A.Y. Zhuravlev, R. Riding), Columbia University Press, New York, 445-473.
- Riding, R., 2006a, Cyanobacterial calcification, carbon dioxide concentrating mechanisms, and Proterozoic-Cambrian changes in atmospheric composition. *Geobiology*, 4, 299-316.
- Riding, R., 2006b, Microbial carbonate abundance compared with fluctuations in metazoan diversity over geological time. *Sedimentary Geology*, 185, 229-238.
- Riding, R., 2008, Abiogenic, microbial and hybrid authigenic carbonate crusts: components of Precambrian stromatolites. *Geologia Croatica*, 61, 73-103.
- Riding, R., 2011a, Calcified cyanobacteria. In *Encyclopedia of Geobiology* (eds. J. Reitner, V. Thiel), Springer, Heidelberg, 211-223.
- Riding, R., 2011b, Microbialites, stromatolites, and thrombolites. In *Encyclopedia of Geobiology* (eds. J. Reitner, V. Thiel), Springer, Heidelberg, 635-654.
- Riding, R., 2011c, Reefal microbial crusts. In *Encyclopedia of Geobiology* (eds. J. Reitner, V. Thiel), Springer, Heidelberg, 911-915.
- Riding, R. and Liang, L., 2005, Geobiology of microbial carbonates: metazoan and seawater saturation state influences on secular trends during the Phanerozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 219, 101-115.
- Riding, R., Liang, L., and Braga, J.C., 2014, Millennial-scale ocean acidification and late Quaternary decline of cryptic bacterial crusts in tropical reefs. *Geobiology*, 12, 387-405.
- Riding, R. and Voronova, L., 1982, Recent freshwater oscillatoriate analogue of the Lower Palaeozoic calcareous alga *Angulocellularia*. *Lethaia*, 15, 105-114.
- Rowland, S.M. and Shapiro, R.S., 2002, Reef patterns and environmental influences in the Cambrian and earliest Ordovician. In *Phanerozoic Reef Patterns* (eds. W. Kiessling, E. Flügel, J. Golonka). *SEPM Special Publication* 72, SEPM, Tulsa, 95-128.
- Russell, J.A., Brady, A.L., Cardman, Z., Slater, G.F., Lim, D.S., and Biddle, J.F., 2014, Prokaryote populations of extant microbialites along a depth gradient in Pavilion Lake, British Columbia, Canada. *Geobiology*, 12, 250-264.
- Săsăran, E., Bucur, I.I., Pleş, G., and Riding, R., 2014, Late Jurassic *Epiphyton*-like cyanobacteria: Indicators of long-term episodic variation in marine bioinduced microbial calcification? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 401, 122-131.
- Schopf, J.W., 1994, The oldest known records of life: Early Archean stromatolites, microfossils, and organic matter. In *Early life on Earth* (ed. S. Bengtson). Nobel Symposium 84, Columbia University Press, New York, 193-206.
- Schopf, J.W., Kudryavtsev, A.B., Czaja, A.D., and Tripathi, A.B., 2007, Evidence of Archean life: Stromatolites and microfossils. *Precambrian Research*, 158, 141-155.
- Schubert, J.K. and Bottjer, D.J., 1992, Early Triassic stromatolites as post-mass extinction disaster forms. *Geology*, 20, 883-886.
- Seong-Joo, L., Browne, K.M., and Golubic, S., 2000, On stromatolite lamination. In *Microbial Sediments* (eds. R.E. Riding, S.M. Awramik), Springer-Verlag, Berlin, 16-24.
- Shapiro, R.S., 2000, A comment on the systematic confusion of thrombolites. *Palaios*, 15, 166-169.
- Sheehan, P.M. and Harris, M.T., 2004, Microbialite resurgence after the Late Ordovician extinction. *Nature*, 430, 75-78.
- Shen, J.-W., Yu, C.-M., and Bao, H.-M., 1997, A late-devonian (Famennian) *Renalcis-Epiphyton* reef at Zhaijiang, Guilin, South China. *Facies*, 37, 195-209.
- Shen, J., Webb, G., and Jell, J., 2008, Platform margins, reef facies, and microbial carbonates; a comparison of Devonian reef complexes in the Canning Basin, Western Australia, and the Guilin region, South China. *Earth-Science Reviews*, 88, 33-59.
- Shen, J., Webb, G.E., and Qing, H., 2010, Microbial mounds prior to the Frasnian-Famennian mass extinctions, Hantang, Guilin, South China. *Sedimentology*, 57, 1615-1639.
- Sim, M.S. and Lee, Y.I., 2006, Sequence stratigraphy of the Middle Cambrian Daegi Formation (Korea), and its bearing on the regional stratigraphic correlation. *Sedimentary Geology*, 191, 151-169.
- Turner, E.C., James, N.P., and Narbonne, G.M., 2000, Taphonomic Control on Microstructure in Early Neoproterozoic Reefal Stromatolites and Thrombolites. *Palaios*, 15, 87-111.
- Turner, E.C., Narbonne, G.M., and James, N.P., 1993, Neoproterozoic reef microstructures from the Little Dal Group, northwestern Canada. *Geology*, 21, 259-262.
- Um, S.H., Choi, H.I., Son, J.D., Oh, J.H., Kwak, Y.H., Shin, S.C., and Yun, H.S., 1983, Geological and geochemical studies on the Gyeongsang Supergroup in the Gyeongsang Basin. Korea Institute of Energy Resources

- Bulletin 36, 124p (in Korean).
- Webb, G.E. and Kamber, B.S., 2011, Trace Element Geochemistry as a Tool for Interpreting Microbialites. In Earliest Life on Earth: Habitats, Environments and Methods of Detection (eds. S.D. Golding, M. Glikson), Springer, Netherlands, 127-170.
- Webby, B.D., 2002, Patterns of Ordovician reef development. In Phanerozoic Reef Patterns (eds. W. Kiessling, E. Flügel, J. Golonka). SEPM Special Publication 72, SEPM, Tulsa, 129-179.
- Woo, J. and Chough, S.K., 2010, Growth patterns of the Cambrian microbialite: Phototropism and speciation of *Epiphyton*. *Sedimentary Geology*, 229, 1-8.
- Woo, J., Chough, S.K., and Han, Z., 2008, Chambers of *Epiphyton* thalli in microbial buildups, Zhangxia Formation (Middle Cambrian), Shandong Province, China. *Palaios*, 23, 55-64.
- Woo, K.S., 1999, Cyclic tidal successions of the Middle Ordovician Maggol Formation in the Taebaeg area, Kangwondo, Korea. *Geosciences Journal*, 3, 123-140.
- Woo, K.S., Khim, B.K., Yoon, H.S., and Lee, K.C., 2004, Cretaceous lacustrine stromatolites in the Gyeongsang Basin (Korea): Records of cyclic change in paleohydrological condition. *Geosciences Journal*, 8, 179-184.
- Wu, Y.S., Yu, G.L., Li, R.H., Song, L.R., Jiang, H.X., Riding, R., Liu, L.J., Liu, D.Y., and Zhao, R., 2014, Cyanobacterial fossils from 252 Ma old microbialites and their environmental significance. *Scientific Reports*, 4, 3820.
- Xie, S., Pancost, R.D., Wang, Y., Yang, H., Wignall, P.B., Luo, G., Jia, C., and Chen, L., 2010, Cyanobacterial blooms tied to volcanism during the 5 m.y. Permo-Triassic biotic crisis. *Geology*, 38, 447-450.
- Yamamoto, A., Lee, K.-C., and Isozaki, Y., 2011, Lower Cretaceous Stromatolites in Far East Asia: Examples in Japan and Korea. In STROMATOLITES: Interaction of Microbes with Sediments (eds. V.C. Tewari, J. Seckbach). Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology 18, Springer, Amsterdam, 273-287.
- Yin, L.-M., 1990, New data on Late Proterozoic microfossils in northern Korean Peninsula. *Acta Palaeontologica Sinica*, 29, 460-466.
- Yoo, C.M. and Lee, Y.I., 1997, Depositional cyclicality of the Middle Ordovician Yeongheung Formation, Korea. *Carbonates and Evaporites*, 12, 192-203.
- Zhuravlev, A.Y., 1996, Reef ecosystem recovery after the Early Cambrian extinction. In Biotic Recovery from Mass Extinction Events (ed. M.B. Hart). Geological Society of London Special Publications 102, Geological Society of London, Oxford, 79-96.

---

2015년 7월 25일 접수

2015년 8월 10일 심사개시

2015년 10월 13일 채택