

포항시 우현동 두호층에서 산출된 *Pleuronichthys* sp. 화석

고주영^{1,2} · 남기수^{3,*}

¹서울고생태학연구소, 01808, 서울특별시 노원구 공릉로 58길 176

²충북대학교 지구환경과학과, 28644, 충북 청주시 서원구 충대로 1

³대전과학고등학교, 34142, 대전 유성구 과학로 46

Pleuronichthys sp. Fossils (Pleuronectidae) from the Duho Formation, Pohang Uhyeon-dong in Korea

Ju-Yeong, Ko^{1,2} and Kye-Soo, Nam^{3,*}

¹Seoul Paleocology Laboratory, Seoul 01808, Korea

²Department of Earth & Environmental Science, Chungbuk National University, Chungbuk 28644, Korea

³Daejeon Science High School for the Gifted, Daejeon 34142, Korea

Abstract: Two specimens of the Cenozoic fish fossils were discovered from the Miocene Duho Formation of Uhyeon-dong, Pohang, Korea. These fossils are identified as *Pleuronichthys* sp. based on the following- firstly, front dorsal fin rays elongated to the upper part of neurocranium, Secondly, right sided orbit of neurocranium, Thirdly, presence of urohyal like fish-hook, Fourthly, curved sciatic part of the urohyal, Fifthly, presence of postcleithrum, Sixthly, over 27 centrum, Seventhly, elongated first pterygiophore of the anal fin rays, Eighthly, c-shaped inner side of urohyal, Ninthly, small or few cardiac apophysis, and Tenthly, presence of many spots on body. These fossils of *Pleuronichthys* represent the first record in East-Asia. Two specimens are anatomically different in the extent of the asymmetry and the flatness of skull. This represents the unique ontogeny stage of the Pleuronectidae, because they accompany the above anatomical difference when they transform from pelagic lifestyle to benthic lifestyle.

Keywords: *Pleuronichthys*, Ontogeny, Pleuronectidae, Duho Formation, Cenozoic fish

요약: 포항시 마이오세 두호층에서 2개의 신생대 어류 화석들이 발견되었다. 두호층에서 발견된 이 어류 화석들은 다 음과 같은 근거로 도다리속으로 동정되었다. 첫째, 앞쪽 등지느러미가 두개부 위까지 연장되어 뻗어있다. 둘째, 두개골 에서 안와는 모두 오른쪽에 몰려있는 비대칭성을 갖는다. 셋째, 낚시 바늘 모양의 미설골을 지닌다. 넷째, 미설골의 좌 골부가 꺾여있다. 다섯째, 후의쇄골이 존재한다. 여섯째, 척추체의 개수가 27개를 넘는다. 일곱째, 첫 번째 뒷지느러미 담기골이 연장되어 있다. 여덟째, 미설골의 내연부가 'c'자 형태를 갖는다. 아홉째, 분문돌기가 작거나 거의 없다. 열째, 몸에 여러 반점들이 존재한다. 도다리속 어류 화석은 동아시아에서 최초로 보고되는 것이다. 두 표본은 두개골의 비대칭성과 납작한 정도에서 해부학적 차이가 존재한다. 이는 가자미과 어류의 독특한 개체발생 단계를 나타내는 데, 그들은 표영성 생활 양식에서 저서성 생활 양식으로 전환할 때 위와 같은 해부학적 차이를 수반하기 때문이다.

주요어: 도다리속, 개체발생, 가자미과, 두호층, 신생대 어류

*Corresponding author: nks33@hanmail.net

Tel: +82-42-860-0263

Fax: +82-42-863-5488

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

서론

고주영(2016)은 포항분지 두호층에서 처음으로 발견된 가자미목 화석 4개체를 기재하였다. 그러나 다수가 파편이고 전신화석의 경우는 기재와 분류에 중요한 머리뼈의 상당수가 불완전하며 몇몇 지느러미의 취약한 보존으로 그 기재가 기본적인 수준에 머물렀

다. 따라서 표본의 분류 역시 전신화석의 경우 과(family) 수준, 파편화석의 경우 목(order) 수준에 그쳤다. 그러나 최근 포항시 우현동 일대의 노두에서 새로운 가자미목 화석이 발견되었다. 본 화석은 두 개체이며, 전신화석이다. 두 표본은 전체 길이가 20 mm 가량으로 작지만 보존 상태가 매우 뛰어나다. 특히, 고주영(2016)의 표본에서 드러나지 않았던 머리뼈의 구조 등이 상당히 잘 보존되어 있다. 가자미목(Pleuronectiformes)은 신생대 팔레오세 때 처음 등장하여 지금까지 세계 곳곳의 다양한 환경에 적응하며 진화한 진골어류이다. 현재까지 11과 700종이 넘게 알려지고 있으며, 눈이 한쪽으로 몰려있는 두개골과 납작한 몸 형태를 갖고 있다. 이러한 독특한 생김새로 그간 수많은 학자들에 의해 가자미목의 계통이 연구되었다(Uyeno et al., 1990; Chanet and Schultz, 1994; Chanet and Armoon, 1999; Friedman, 2008). 최근 눈이 한쪽으로 몰린 중간 과정 화석이 발견되어 가자미목 어류의 기원과 진화 연구에 중요한 성과도 있었다(Friedman, 2008). 그러나 이들의 기원과 진화는 미흡한 화석 기록으로 제대로 알려지지 않았다(Chanet and Schultz, 1994). 따라서 가자미목 화석은 매우 귀중하고 연구할 가치가 높다. 본 논문에서는 새로이 발견된 가자미 화석 표본에 대한 계통분류학적 연구를 통해 속(genus) 수준 하위분류군을 동정하는 것에 주안점을 둔다. 더불어, 고생물지리학적, 계통발생학적 의미를 종합적으로 해석하고 이를 통해 우리나라의 가자미 화석의 다양성을 고찰하였다.

재료 및 연구 방법

연구 대상 표본은 쫓개짐 발달이 미흡한 밝은 회색의 지층에서 발견되었다. 이러한 암질의 특성으로 인해 머리뼈 등 표본의 세부적이고 미세한 구조 역시 잘 보존되어 있다. 동일 층준에서 식물화석, 어류, 거미불가사리, 성게 등의 다양한 화석들이 함께 산출되었다. 연구 대상 표본은 2개체이며, 모두 전신화석이다. 연구에 사용된 표본은 골격의 형태가 찍혀있는 인상화석으로 모양이 덮여있지 않기 때문에 별도의 화석 처리과정을 요구하지 않는다. 연구 대상 표본은 각각 DSHS-FS-2015001, DSHS-FS-2015002로 번호를 부여하였다. 본 연구에서 사용된 가자미목 화석의 해부학적 명칭은 Fig. 1과 같다.

표본의 세밀한 부분의 특징을 알기 위해 Nikon SMZ800 현미경으로 관찰하였다. 그리고 실내에서 접사대를 통해 접사렌즈를 장착한 카메라로 촬영한 후, Photoshop 프로그램을 사용하여 스케치하였다. 본 표본은 대전과학고등학교 표본실에 보관되어 있다.

지질 개요

우리나라의 신생대 제3기층은 다른 시대에 비해 소규모이며 주로 동해안을 따라 산재되어 분포한다. 대표적인 신생대 퇴적분지는 포항분지와 양남분지이며 양남분지는 포항시 구룡포 부근에서 울산시 부근까지, 포항분지는 경상북도 영덕군에서 포항시 오천읍 일대까지 분포한다(Yoon, 1986).

포항분지는 Tatewa (1924)에 의해 처음으로 연구가 시작되었다. 그는 포항분지를 천북역암과 연일세일로 구분하고 이를 합쳐 연일통으로 명명하였다. Um et al. (1964)은 포항분지를 하부로부터 천북역암, 학림층, 흥해층, 이동층, 두호층, 여남층의 6개 층으로 나누었고, Yun (1986)은 기존의 6개로 분류된 지층들을 암상과 습곡 구조를 재조사하여 하부로부터 천북역암층, 학진층, 두호층의 3개 층으로 다시 세분하였다. 가자미 화석이 발견된 두호층은 두께가 약 150 m에서 200 m에 달하며 지층의 경사가 10° 내외로 비교적 완만하고 암상은 대부분 이암과 세일로 구성되어 있으며, 일부 사암이 협재하기도 한다(Um et al., 1964). 본 연구에서는 한국지질자원연구원에서 제공하고 있는 Um et al. (1964)의 지질도와 지층명을 사용하였다(Fig. 2).

두호층의 지질 시대는 고생물학적, 고지자기적 및 절대연대측정 방법에 의해 연구된 바가 있다(Koh, 1986; Kim et al., 1993; Lee et al., 2014). 유공층, 석회질 초미화석 등에 의한 두호층의 연대는 마이오세 전기에서 중기임을 지시한다(Koh, 1986; You et al., 1986; Lee et al., 1991; Bak et al., 1997). 고지자기 연대측정 결과, 두호층의 시대는 중기 마이오세를 나타낸다(Kim et al., 1993). 두호층의 SHRIMP U-Pb 저어콘 연대 측정 결과에서 두호층의 절대 연대는 21.68±1.2 Ma와 21.89±1.1 Ma로 측정되었다(Lee et al., 2014). 상기한 연구 결과를 바탕으로 두호층의 지질 시대는 전기 마이오세에서 중기 마이오세로 볼 수 있다.

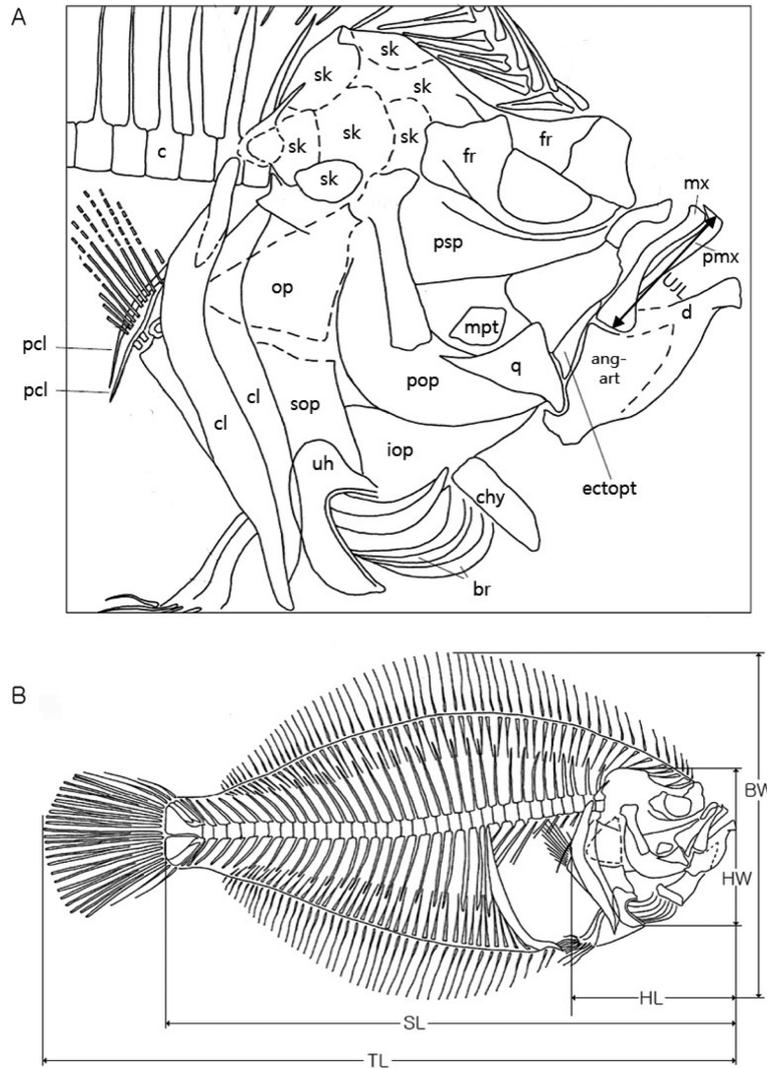


Fig. 1. Morphology of the flatfish from Nazarkin, 1997 (A: head, B: body). br, branchiostegal rays; iop, interopercle; chy, ceratohyal; cl, cleithrum; uh, urohyal; pmx, premaxilla; psp, parasphenoid; ectopt, ectopterygoid; mpt, metapterygoid; q, quadrate; d, dentary; ang-art, anguloarticular; fr, frontal; sk, skull; c, centrum; SL, Standard length; HL, Head length; TL, Total length; UJL, Upper jaw length; HW, Head width; BW, Body width; sop, subopercle; op, opercle; pop, preopercle; pcl, postclithrum.

계통적 기재

Class Actinopterygii Klein, 1885
 Order Pleuronectiformes Bleeker, 1859
 Family Pleuronectidae Cuvier, 1816
 Genus *Pleuronichthys* Girard, 1854
Pleuronichthys sp.

Fig. 3

표본: DSHS-FS-2015001, DSHS-FS-2015002 (DSHS: Daejeon Science High School, FS: Fish; Fig. 3)

산출: 경북 포항시 북구 우창동로 97 일대에 분포하는 두호층 (36°03'33"N, 129°22'03"E).

기재: 표본 DSHS-FS-2015001은 두개골에서 안와 (orbit)는 모두 오른쪽에 몰려있기 때문에 비대칭성 (asymmetry)을 갖는 right-eyed flatfish (dextral flatfish)이다. 그리고 앞쪽 등지느러미가 두개부 위까지 연장

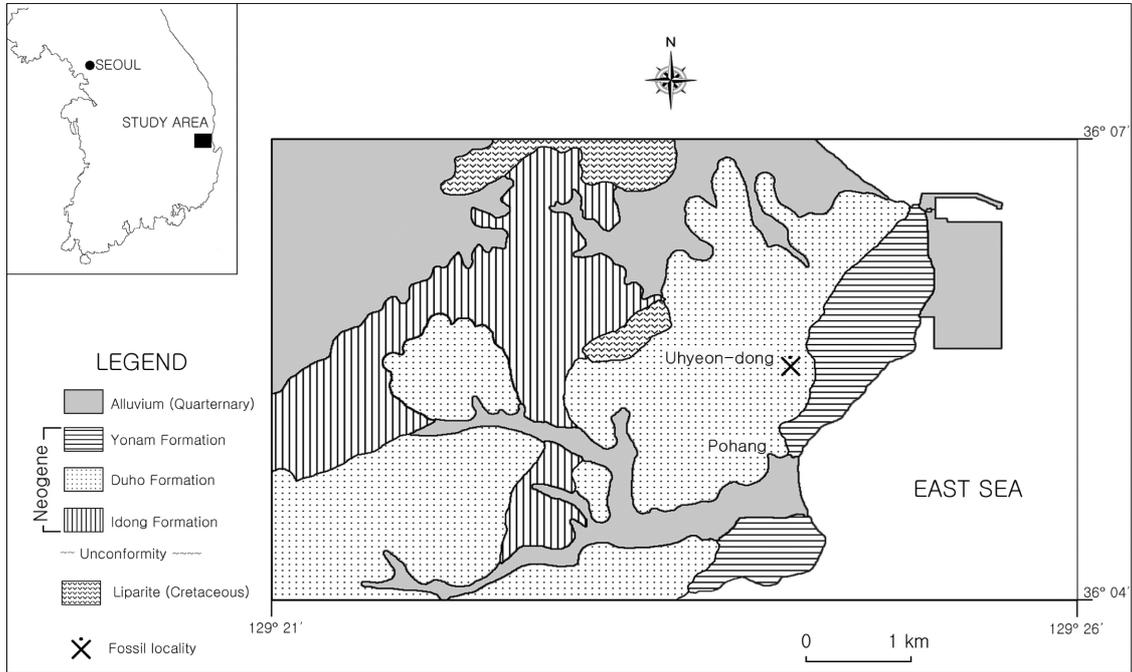


Fig. 2. Location and geological map (modified from Um et al., 1964).

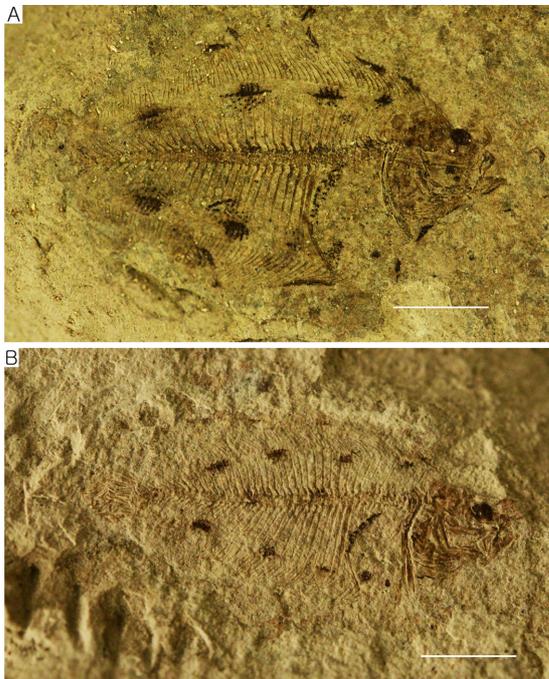


Fig. 3. *Pleuronichthys* sp. (A: DSHS-FS-2015001, B: DSHS-FS-2015002). Scale bar equals 5 mm.

되어 뺏어있다. 6개의 갈퀴 모양의 새조골(branchiostegal rays)이 존재한다. 새조골들은 전새개골(preopercle)과 간새개골(interopercle)의 연변부와 각설골(ceratohyal)로 추정되는 기관의 연변부에서부터 갈라져서 끝부분이 의쇄골(cleithrum)에 이른다. 미설골(urohyal)은 의쇄골 앞, 전새개골 뒤, 새조골 위에 존재하나, 본 표본에서의 미설골은 전상악골(premaxilla) 우측으로 이동되어 있다. 미설골의 형태는 낚시 바늘 모양이다. 그리고 주부(main part)와 좌골부(sciatic part)가 이루는 내연부가 'c'자 형태를 가진다. 좌골부는 연장되어 있으며, 분문돌기(cardiac apophysis)는 매우 작아 거의 보이지 않는다. 내연부의 용기연은 부분적으로 관찰된다. 의쇄골은 두개부에서 시작하여 새조골을 거치면서 위아래로 길게 뺏어있다. 하지만 명확한 보존이 이루어지지 않아 몇 개의 조각들로 분리되어 전체적인 윤곽만 남아있다. 새개골은 명확하게 보존되어 있지 않다. 전새개골 역시 명확한 보존이 이루어지지 않아 부접형골(parasphenoid) 좌측 상부는 전부 보존되어 있지 않다. 하부 전새개골 조각들 일부가 제한적으로 보존되어 있다. 부접형골은 외익상골

(ectopterygoid)의 좌측 끝에서부터 전새개골의 좌측 끝까지 길게 분포하고 있다. 외익상골은 전새개골의 우측에 두 개의 조각으로 분리된 채 존재하므로 구체적인 모습을 판별할 수 없다. 전새개골은 각각 위아래에 후익상골(metapterygoid)과 방형골(quadrate)로 추정되는 조각이 존재한다. 방형골 아래에는 윤곽선이 불명확한 간새개골이 존재한다. 외익상골의 우측에는 상악골(maxilla)과 전상악골이 존재하며 하부에는 치골(dentary)이 존재한다. 크기는 매우 작고 안와의 바로 우측에 존재한다. 전상악골은 갈고리 모양으로 둥글다. 상악골은 전상악골 좌측에 붙어있고, 구불구불한 막대기 모양을 이루고 있다. 치골의 좌측에는 이들을 측면에서 지탱하는 관절골(anguloarticular)이 존재하며 두 조각으로 분리되어 있다. 부접형골의 상부는 전두골(frontal)이 존재하며, 그 파편이 전상악골 위에 흩어져 있다. 전두골은 앞쪽 두개부(skull)에 합입되어 있고, 의쇄골 위의 척추체(centrum)는 뒤쪽 두개부에 합입되어 있다. 전반적인 본 표본의 볼부의 기관들(의쇄골, 새개골, 전새개골, 부접형골, 방형골, 후익상골, 외익상골)은 불명확하다. 표준 길이(standard length)는 19.5 mm, 머리 길이(head length)는 5.5 mm로, SL/HL값은 3.54로 측정되었다. 전체 길이(total length)는 본 표본의 꼬리지느러미가 부재하기 때문에 정확히 알 수 없지만, 21.5 mm로 추정된다. 상악골 길이(upper jaw length)는 0.8 mm이다. HL/UJL값은 6.87로, 머리길이가 상악골 길이보다 6.87배 길다는 것을 알 수 있다. 즉, 턱뼈가 매우 작고 짧다는 것을 확인할 수 있다. 머리 폭(head width)은 6 mm, 체폭(body width)은 8.5 mm로, SL/BW값은 2.29로 측정되었다. 두부 인근의 첫 번째 뒷지느러미 담기골(ptyerygiophore)이 연장되어 있다. 반면 그 이외의 모든 담기골은 대부분 보존되어 있지 않다. 등지느러미(dorsal fin)와 뒷지느러미(anal fin)는 모두 극도로 이루어져 있으며 파손되지 않은 채 전부 보존되어 있다. 다만 꼬리 쪽으로 갈수록 분명치 않다. 이는 척추체와 신경궁, 혈관궁도 마찬가지이다. 따라서 근접한 수치만 판별할 수 있다. 가슴지느러미(pectoral fin)와 배지느러미(pelvic fin), 꼬리지느러미(caudal fin)는 보존되지 않았다. 첫째 혈관궁(hemal spine) 앞의 척추체에는 7개의 측돌기(parapophysis)가 존재한다. 몸 전체적으로는 크고 작은 반점들이 산재해 있다. 주로 담기골이 있어야 할 부위에 일정하게 집중되어 있고 등지느러미와 뒷지느러미에도 소수 존

재한다. 신경궁(neural arch)과 혈관궁(hemal arch)이 각각 꼬리 방향으로 굴절되어 있고 신경궁(neural spine)과 혈관궁은 곧게 뻗어있다. 척추체는 약 39개, 신경궁은 약 37개이며, 혈관궁은 약 26개이다. 등지느러미는 약 73개이며, 뒷지느러미는 약 55개 정도로 추정된다. 표본 DSHS-FS-2015002는 DSHS-FS-2015001에서 발견되지 않은 하새개골(subopercle), 후의쇄골(postclithrum)이 관찰된다. 하새개골은 새개골과 전새개골 사이의 하부, 새조골의 상부에 있다. 후의쇄골은 의쇄골의 중상부의 연변부에 보존되어 있다. DSHS-FS-2015001에서는 제한적으로 보존되어 있었던 새개골, 부접형골, 그리고 전새개골과 의쇄골도 본 표본에서는 선명하게 보존되어 있다. 특히 전새개골이 ‘ㄴ’자 모양이라는 것을 확인할 수 있다. 하지만 설악골(hyomandibulare)은 유실되어 자세히 파악하기 어렵다. 새개골은 위아래로 길고 폭이 좁은 직사각형 모습이라는 것을 확인할 수 있다. DSHS-FS-2015001에서는 외익상골이 두 개의 조각으로 분산되어 있지만, 본 표본에서는 잘 보존되어 있어 부메랑 모양을 갖는다는 것을 알 수 있다. 반면 본 표본에서는 DSHS-FS-2015001과 다르게 각설골과 후익상골로 추정되는 기관이 발견되지 않았으며, 미설골도 발견되지 않았다. 방형골로 추정되는 기관은 두 표본 모두 보존이 미약하고 서로 형태도 달라 구체적으로 어떠한 모습인지 파악하기 어렵다. 새조골은 DSHS-FS-2015001과는 다르게 꺾이거나 분산되어 있어, 6개 내외로 추정된다. 간새개골은 두 표본 모두 불분명하나, 본 표본에서는 두 개의 조각으로 분산되어 있다. 관절골은 DSHS-FS-2015001에서보다 보존상태가 좋지 않아 3조각으로 분리되어 있다. 본 표본은 DSHS-FS-2015001보다 대칭성이 두드러지지 않는다. 게다가 전상악골과 상악골, 두개부 그리고 치골의 모습과 크기가 조금씩 다르다. 이상에서 언급된 점을 제외하면 DSHS-FS-2015001과 본 표본은 크게 다르지 않다. 표준 길이는 17 mm, 머리 길이는 5 mm로, SL/HL값은 3.4로 측정되었다. 전체 길이는 19 mm로 추정된다. 상악골 길이는 0.7 mm이다. HL/UJL값은 7.14로, 머리 길이가 상악골 길이보다 7.14배 길다는 것을 알 수 있다. 머리 폭은 5.5 mm, 체폭은 5.5 mm로, SL/BW값은 3.09로 측정되었다. 척추체는 약 39개이며 등지느러미는 약 75개, 뒷지느러미 약 53개로 DSHS-FS-2015001과 거의 일치한다. 그 외에 몸 곳곳에 존재하는 검은 반점의 위치, 크기, 모양, 첫 번

째 뒷지느러미가 연장된 구조, 혈관공과 신경공이 꼬리 쪽으로 굴절된 것, 두부 가까이 7의 측돌기가 존재하고 가슴지느러미와 배지느러미가 보존되지 않은 것 등 대부분의 특징들이 DSHS-FS-2015001과 일치한다. 꼬리지느러미는 1번 전미추체(preural centrum)가 부분적으로 보존되어 있고, 하미추골(hypurals)과 상미추골(epurals) 등과 같은 사이 구조는 모두 보존되지 않았다. 꼬리지느러미 기조는 18개 내외이며 분지성과 분절성 여부는 자세히 파악할 수 없다.

비고: 본 표본은 이하와 같은 특징들의 조합으로 가자미과(Pleuronectidae)로 동정될 수 있다. 1) 앞쪽 등지느러미가 두개부 위까지 연장되어 뻗어있다. 2) 두개골에서 안와는 모두 한쪽으로 몰려있는 비대칭성을 갖는다. 3) 낚시 바늘 모양의 미설골을 지닌다. 4) 미설골의 좌골부가 꺾여있다. 5) 후의쇄골이 존재한다. 6) 척추체의 개수가 27개를 넘는다. 7) 첫 번째 뒷지느러미 담기골이 연장되어 있다. 첫 번째 특징은 Chanet and Armoon (1999), 두 번째 특징은 Chanet and Schultz (1994), 세 번째 특징은 Chanet and Armoon (1999)과 Sakamoto and Uyeno (1993), 네 번째 특징은 Chanet and Schultz (1994), 다섯 번째 특징은 Uyeno et al. (1990), 여섯 번째 특징은 Nazakin (1997), 일곱 번째 특징은 Uyeno et al. (1990)에 의해 정립된 가자미과의 파생형질(apomorphy) 내지 두드러진 특징이다. 그 외에도 가자미과의 파생형질 내지 두드러진 특징에 대해서는 Norman (1966), Amaoka (1969), Hensley and Ahlstrom (1984), Chapleau (1993) 등에 의해 꾸준히 논의되어 왔다. 본 표본은 이하와 같은 특징들의 조합으로 도다리속(*Pleuronichthys*)으로 동정할 수 있다. 1) 미설골의 내연부가 'c' 형태를 갖는다. 2) 분문돌기가 작거나 거의 없다. 3) 몸에 크고 작은 혹들(tubercles)이 없고 여러 반점들이 존재한다. 첫 번째 특징은 가자미과 내에서 *Pleuronichthys*속, *Clidoderma*속, *Microstomus*속에서 유일하게 발견되는 독특한 형질이다(Sakamoto, 1984). 일반적인 가자미과의 미설골은 '1'자로 꺾여 각도를 측정할 수 있는데 반해, 상기의 세 속의 미설골은 각도 측정이 불가능한 타원형의 내연부를 가진다. 두 번째 특징은 첫 번째 특징을 가진 가자미과 중 *Pleuronichthys*속, *Clidoderma*속에게서 발견된다. *Microstomus*속의 분문돌기는 보통의 크기에 끝이 돌출되어있기에 본 표본의 형질에 부합하지 않는다. 세 번째 특징은 첫 번째와 두 번째 특징을 만족시키는

가자미과 중 *Pleuronichthys*속이 유일하다. 몸에 크고 작은 혹들이 많은 것은 *Clidoderma*속에서 발견되는 특징이므로(Norman, 1966; Sakamoto, 1984) 본 표본의 형질에 부합하지 않는다. *Pleuronichthys*속은 우리나라에서 '도다리'라고 불리고, 해외에서는 'finespotted flounder'라고 불린다. 이는 온 몸에 반점들이 많은 *Pleuronichthys*속의 대표적인 특징을 잘 드러내고 있다. 본 연구에서 다루는 표본들 역시 몸 전체에 걸쳐 동일한 위치에 존재하는 여러 반점들이 잘 드러나고 있다.

현재까지 알려진 *Pleuronichthys*속의 화석은 캘리포니아 지역의 마이오세 지층에서 보고된 *P. veliger*가 유일하다(David, 1943). 그러나 *P. veliger*의 기재가 명확하지 않기 때문에 본 표본과의 비교는 곤란하다. 이처럼 마이오세 가자미과 표본은 매우 드물기 때문에 대부분의 화석 표본은 현생 종과 비교하여 기재되었다(Uyeno et al., 1990; Sakamoto and Uyeno, 1991; Sakamoto and Uyeno, 1993; Sakamoto and Uyeno, 1997; Sakamoto et al., 2001; Sakamoto and Uyeno, 2002). 연구에 사용한 표본은 현생종인 *P. cornutus*, *P. verticalis*와 두개골의 일반적인 구조와 형태, 몸에 존재하는 반점, 눈이 오른쪽으로 쏠린 점 등에서 유사한 특징을 나타낸다. 그러나 *P. verticalis*는 전새개골의 꺾인 부분이 돌출되어 있고 전상악골이 본 표본보다 조금 작으며 새개골의 오른쪽 끝부분이 돌출되어 있다는 점에서 본 표본과 다르다. *P. cornutus*는 미설골의 좌골부가 조금 더 얇고 길며 주부가 조금 더 부풀어 있다. 더불어 검은 반점이 상대적으로 작고 조밀한 간격으로 분산되어 있는 반면 본 표본은 반점이 상대적으로 크고 반점 사이의 간격이 조밀하지 않기 때문에 형태적인 차이를 보인다. 본 표본의 경우 크기가 20 mm 내외의 매우 작은 미성숙체로 성장 과정에서 형태적 변화를 보일 수 있다(Minami and Tanaka, 1992). 또한 두개골의 구조 중 설악골, 간새개골이 명확하게 보존되어 있지 않다. 따라서 본 표본의 경우 종 수준의 동정이 곤란하여 본 연구에서는 잠정적으로 *Pleuronichthys* sp.로 동정한다.

논 의

고생물지리학적 논의

연구 대상 표본인 *Pleuronichthys*속을 비롯해 미설골의 내연부가 'c' 형태를 갖는 *Clidoderma*, *Microstomus*

속은 지금까지 모두 한반도에 현생하며(Kim, 1972), 인접한 일본의 마이오세 지층에서도 모두 발견된 적이 있다. *Clidoderma*속은 마이오세 중기 일본의 Ginzan Formation에서 발견되었고(Sakamoto et al., 2001) *Microstomus*속은 마이오세 중기 일본의 Kanomatazawa Formation에서 보고된 적 있다(Sakamoto and Uyeno, 1993). 하지만 *Pleuronichthys*속 화석은 아직까지 극동 아시아에서는 발견된 적이 없고, 마이오세 후기 북태평양의 미국에서 한 차례 보고된 사례가 있다(David, 1943). *Pleuronichthys*속이 산출된 두호층의 연대는 마이오세 전기에서 중기이다. 하지만 현재까지 보고된 유일한 기록은 마이오세 후기라는 점을 고려할 때, 본 표본은 극동 아시아 최초의 도다리속 화석일 뿐 아니라 가장 오래된 도다리속 화석이다. 현재까지 일본의 마이오세 지층에서 발견된 가자미과의 속들은 *Saitamapsetta*속, *Hippoglossoides*속, *Platichthys*속, *Clidoderma*속, *Microstomus*속, *Atheresthes*속으로, 총 6속이 보고되었다(Sakamoto and Uyeno, 1992; Nazarkin, 2002). 이 중 *Saitamapsetta*속은 멸종되었고 나머지 속은 현재까지 한반도와 일본 등지에서 발견된다(Kim, 1972). 현재까지 사할린의 마이오세 지층에서 발견된 가자미과의 속들은 *Limanda*속, *Clidoderma*속, *Hippoglossus*속, *Psettaraptor*속으로 총 4속이 보고되었다(Nazarkin, 2002). 이 중 *Psettaraptor*속은 멸종되었고, 나머지 속은 현재까지 한반도와 일본 등지에서 발견된다(Kim, 1972). 그리고 사할린의 *Clidoderma*속만이 일본의 마이오세 가자미 화석상의 구성원과 동일하고 나머지는 동일하지 않는다. 중국에서는 아직까지 마이오세의 가자미 화석에 관한 보고가 이루어지지 않았다. 지금까지 각국에서 산출된 가자미과 화석에 관해 살펴본 결과, 마이오세 당시 한반도의 부류까지 포함하면 적어도 12속 이상의 가자미과 어류가 태평양 인근의 극동 아시아 지역에 분포했던 것으로 보인다. 동아시아의 가자미 화석은 중국이 아닌 한반도와 일본, 그리고 사할린 등 극동 쪽에서 산출된다. 이는 마이오세 당시 극동 아시아의 수륙분포 진화와 연관성이 있는 것으로 보인다. 마이오세 초기 극동 아시아에서는 일본열도의 북부와 남부가 분리되면서 동해가 처음 형성되기 시작하였다. 그 이후로 동해는 마이오세 기간 동안 급속한 팽창을 이루었다(Kameda and Kato, 2011). 그에 따라 한반도와 일본 열도, 그리고 사할린에는 남북 방향으로 이어지는 거대한 극동 아시아 주변 수역이 형성되었다. 이는 가

자미과 어류들에게 좋은 어장으로 작용한 것으로 보인다. Nazarkin (2002)는 그간 신생대의 극동 아시아에서 발견된 가자미과 어류들을 정리한 결과, 대부분은 마이오세 때 산출된 종류라는 것이 밝혀졌다. 이는 마이오세 당시의 수륙분포가 신생대 가자미과 화석의 다양성에 큰 영향을 미쳤다는 것을 시사한다. 고주영(2016)은 표본 SPL-20152, SPL-20151에서 HL/UJL의 수치를 따로 계산하지는 않았지만, 사진을 통해 그 수치가 2.0 내외라는 것을 쉽게 알 수 있다. 이는 머리 길이가 상악골 길이보다 2배 내외가 되는, 매우 거대한 상악골을 가진다는 것을 지시한다. 이 같은 HL/UJL 수치가 2.0 내외인 거대한 상악골을 가지는 부류는 가자미과에서도 상당히 독특한 편이다.

Sakamoto and Uyeno (1989, 1991, 1992)는 큰 상악골을 가지는 가자미과 어류들의 HL/UJL 수치를 비교했다. 그 결과, 2.0 내외의 수치를 가지는 부류는 *Saitamapsetta*속, *Atheresthes*속, *Hippoglossoides*속으로 총 세 속이 밝혀졌다. 고주영(2016)의 두 표본이 이들 중 어떠한 부류인지는 확실히 알기 어려우나, 확실한 것은 해당 부류가 본 연구에서 다루는 *Pleuronichthys*속과는 근본적으로 다른 부류라는 것이다. 본 속은 입이 큰 부류가 아니라 입이 매우 작은 부류에 속한다. HL/UJL 수치는 7.0 내외이다. 이를 통해 본 부류는 매우 작은 상악골을 가진다는 것을 알 수 있다. 게다가 SPL-20152, SPL-20151은 ‘1’자 모양의 미설골을 가지는 데 비해, 본 연구의 표본은 ‘c’ 미설골을 가진다. 이를 근거로 과거 한반도에서는 적어도 두 부류 이상의 가자미과 어류가 존속했다는 것을 알 수 있다.

계통발생학적 논의

DSHS-FS-2015001과 DSHS-FS-2015002의 두개골 형태는 비대칭성의 정도, 상악골과 치골, 그리고 두개부의 형태와 크기 등에서 일부 차이를 보인다는 것은 앞서 화석의 기재를 통해 언급되었다(Fig. 4). 이러한 차이는 가자미과 어류의 독특한 개체발생 과정에 기인한 것으로 보인다. 가자미과 어류는 초기 성장 과정의 특정한 단계에서 형태적으로 급격한 변형을 겪는다. 특히, 가자미과 어류의 두개골은 대칭성이 비대칭성으로 변형이 되면서 두개골의 변화가 수반된다(Minami and Tanaka, 1992). 두 표본의 전체 길이는 각각 21.5 mm와 19 mm인데, 현생 극동 아시아의 도다리는 12~25 mm 사이에서 이러한 특징

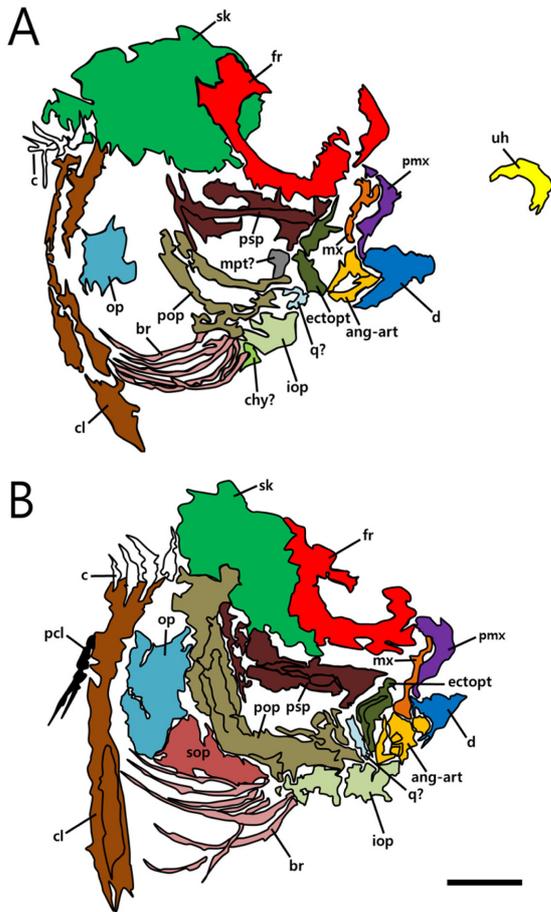


Fig. 4. Anatomical drawings of *Pleuronichthys* sp. skulls and Comparison of skull asymmetry (A: DSHS-FS-2015001, B: DSHS-FS-2015002). Scale bar equals 1 mm.

한 단계를 거친다고 한다(Minami and Tanaka, 1992). 특히, DSHS-FS-2015002는 뇌두개부가 완전히 안와 쪽으로 물리지 않아 나머지 한 표본보다 비대칭성의 정도가 낮다. 이는 19 mm의 개체가 21.5 mm 개체로 성장하면서 점차 비대칭성을 갖추는 단계를 나타낸다. 두 표본의 두개골 형태 차이는 개체발생 과정에서 수반되는 단계별 변이라는 이 같은 논의는 각 표본들의 정량적 측정을 통한 비교로도 입증될 수 있다(Table 1).

두 표본은 머리 폭(HW)에서 각각 6, 5.5 mm로 전자가 후자보다 상승한 값을 가진다. 그리고 최대 체폭(BW)은 각각 8.5, 5.5 mm로 전자가 후자보다 대폭 상승한 값을 가진다. SL/BW값은 각각 2.29, 3.4로 전자가 후자보다 상당히 작은 값을 지닌다. 이는 성장 과정에서 머리 폭은 상대적으로 느리게 증가하지만 몸은 유선형에서 납작한 형태로 빠르게 변화한다는 것을 알 수 있다.

몸길이가 12~25 mm 단계에서는 두개골의 비대칭성 뿐 아니라, 위와 같이 납작한 형태로도 변화된다. 가자미과의 초기 성장 단계에서는 일반적인 물고기와 같이 유체에서 유명하는 표영성 생활 양식을 갖는다. 그러나 이후 저서성 생활 양식으로 전환되기 때문에 이 같은 형태적 변형은 저서생활에 적합하도록 적응한 변형이다(Minami and Tanaka, 1992). 이처럼 두 표본은 두개골과 몸통을 비롯하여, 성장 과정에서 수반되는 형태적 변형 과정이 잘 드러나 있다. 그 외의 변화는 다음과 같다. 전체 길이가 21.5 mm인 표본이 19 mm인 표본보다 SL/HL값이 0.14만큼 큰 값을 나타냈다. 상악골 길이(UJL)가 각각 0.8 mm와 0.7 mm인 두 개체의 HL/UJL값은 6.87과 7.14로 약간의 차이를 보인다. 이는 성장 과정에서 상악골 길이가 증가함에 따라 두개골에서 상악골이 차지하는 비율 역시 증가함을 드러낸다(Fig. 5). 이처럼 이들은 개체발생 과정 중에 위치하는 미성숙체이다. 완벽한 형태학적 정립이 이루어지지 않았기에, 이들의 종 수준 동정은 어렵다. 따라서 향후 더 많은 표본 채취를 통해 성체 화석들이 발견되면, 종 수준의 하위분류군 동정이 가능할 것으로 보인다. 가장 최근까지 정립된 *Pleuronichthys*속의 종들은 *P. coenosus*, *P. cornutus*, *P. decurrens*, *P. lighti*, *P. ocellatus*, *P. ritteri*, *P. verticalis* 으로 총 7종이다. 이 중, 극동 아시아에 서식하는 부류는 *P. cornutus*와 *P. lighti* 두 종이다. 특히, 후자의 경우 최근까지도 *P. cornutus*의 동물이명 논란에 휩싸이고 있지만(Suzuki et al., 2009) 현재는 독립된 분류군으로 취급된다. 그리고 그간 새로운 종으로 인정되던 *P. japonicus*는 *P. cornutus*의 동물이명이 되었다(Yokogawa et al., 2014). 이들 중 중, 우

Table 1. Measurements of DSHS-FS-2015001 and DSHS-FS-2015002 (unit: mm)

Sample	TL	SL	HL	UJL	HW	BW	SL/BW	SL/HL	HL/UJL
DSHS-FS-2015001	21.5	19.5	5.5	0.8	6.0	8.5	2.29	3.54	6.87
DSHS-FS-2015002	19.0	17.0	5.0	0.7	5.5	5.5	3.40	3.40	7.14

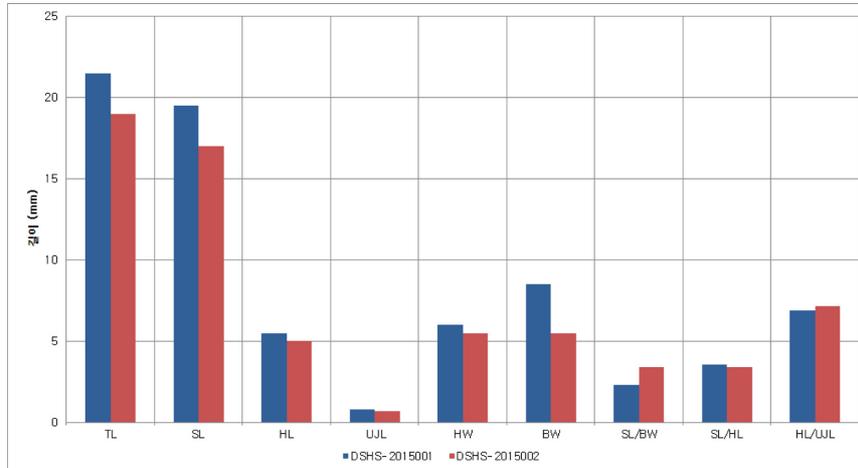


Fig. 5. Comparison of body measurements for DSHS-FS-2015001 and DSHS-FS-2015002.

리나라에서 발견되는 부류는 *P. cormutus*가 유일하며 안와 쪽에 검고 둥글며 작은 반점이 있는 특징을 갖고 있다(Suzuki et al., 2009). Fig. 3처럼 포항에서 발견된 도다리 화석도 몸에 작은 반점이 있는 것으로 보아 *P. cormutus*와 상당히 유사하나 몇몇 차이 역시 관찰된다(비고 참조).

결 론

포항시 두호층에서 발견된 마이오세 가자미 화석을 연구한 결과 이하와 같은 결론을 얻을 수 있다. 가자미 화석은 몸의 형태, 반점, 두개골의 세부 구조적 특징 등에 의해 *Pleuronichthys* sp.로 동정되었다. 본 화석은 극동 아시아에서 최초로 발견되었다. 표본들의 각 개체는 두개골과 체형 면에서 차이점이 관찰된다. 가자미과 어류는 개체발생 단계에서 두개골이 대칭에서 비대칭으로 변형되고, 유선형에서 납작한 체형으로 변형되는 급격한 개체발생 단계를 겪는데, 각 표본들은 이러한 과정에서 발견되는 특징적인 해부학적 차이를 잘 드러내고 있다.

사 사

논문심사 과정에서 꼼꼼히 감수해주신 한국교원대학교 김정률 교수님과 진주교육대학교 김경수 교수님 그리고 익명의 심사위원께 감사드립니다. 더불어, 표본 채집과 필드에서 도움을 주신 주상선 씨에게 감사를 전한다.

References

Amaoka, K., 1969, Studies on the sinistral flounders found in the waters around Japan. Taxonomy, anatomy and phylogeny. The Journal of the Shimonoseki University of Fisheries, 18, 65-340.

Bak, Y.S., Lee, J.D., and Yun, H., 1997, Radiolarian faunas from the Hageon Formation (Middle Miocene) in the southern Pohang basin, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 13, 137-154.

Chapleau, F., 1993, Pleuronectiform relationships: A cladistic reassessment. Bulletin of Marine Science, 52, 516-540.

Chanet, B. and Schultz, O., 1994, Pleuronectiform fishes from the Upper Badenian (Middle Miocene) of St. Margarethen (Austria), Annalen des Naturhistorischen Museums In Wien. Serie A für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie und Prähistorie, 95-115.

Chanet, B. and Armoon, A., 1999, Lower Miocene flatfish (Teleostei: Pleuronectiformes) from the Mishan Formation of Iran. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 283-291.

David, L.R., 1943, Miocene fishes of southern California. Geological Society of America Special Papers. No. 43, 13-14.

Friedman, M., 2008, The evolutionary origin of flatfish asymmetry. Nature, 454 (7201), 209-212.

Hensley, D.A. and Ahlstrom, E.H., 1984, Pleuronectiformes: Relationships, ontogeny and systematics of fishes. Vol. 1. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 1, 670-687.

Kim, Y.U., 1972, Morphology of urohyal bones of Pleuronectidae fishes in Korean waters. Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 5(4), 121-127. (in

- Korean)
- Koh, Y.K., 1986, Silicoflagellates, ebridians and nannofossils from the Pohang (Neogene) and the Ulleung (Late Quaternary) basins, Korea. Unpublished Ph.D. dissertation, Seoul National University, Seoul, Korea, 210 p.
- Kim, K.H., Doh, S.J., Hwang, C.S., and Lim, D.S., 1993, Paleomagnetic study of the Yeonil Group in Pohang basin. *Journal of Korean Society of Economic and Environmental Geology*, 26, 507-518. (in Korean with English abstract)
- Kameda, Y. and Kato, M., 2011, Terrestrial invasion of pomatiopsid gastropods in the heavy-snow region of the Japanese Archipelago. *BMC Evolutionary Biology*, 11(118), 1-14.
- Ko, J.Y., 2016, The description of the flat fish (Pleuronectiformes) Fossils from the Miocene Duho Formation, Pohang Yeonam-dong in Korea and its Implication. *Journal of the Korean Earth Science Society*, 37(1), 1-10. (in Korean)
- Lee, Y.G., You, H.S., and Koh, Y.K., 1991, Biostratigraphy and paleoenvironments of Yeonil Group in Pohang area. *Journal of Paleontological Society of Korea*, 7, 32-62.
- Lee, T.H., Yi, K., Cheong, C.S., Jeong, Y.J., Kim, N., and Kim, M.J., 2014, SHRIMP U-Pb Zircon geochronology and geochemistry of drill cores from the Pohang basin. *Journal of the Petrological Society of Korea*, 23(3), 167-185.
- Minami, T. and Tanaka, M., 1992, Life history cycles in flatfish from the northwestern Pacific, with particular reference to their early life histories. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29(1), 35-48.
- Norman, J.R., 1966, A systematic monograph of the flat fishes (Heterosomata). Johnson Reprint Corporation, NY, USA, 459 p.
- Nazarkin, M.V., 1997, A new Late Miocene flounder from Agnevo Svita, Sakhalin Island. *Journal of Ichthyology*, 37(8), 547-553.
- Nazarkin, M.V., 2002, Large flat fishes from the Miocene of the Agnev Formation of the Sakhalin Island. *Journal of Ichthyology*, 42, 7-18.
- Sakamoto, K., 1984, Interrelationships of the family Pleuronectidae (Pisces: Pleuronectiformes). *Memoirs of the Faculty of Fisheries-Hokkaido University, Hokkaido, Japan*, 215 p.
- Sakamoto, K. and Uyeno, T., 1989, A new Middle Miocene righteye flounder *Hippoglossoides naritai* from Tokoro, Hokkaido, Japan. *Bulletin of the National Science Museum: Geology & Paleontology*, 15(2), 71-79.
- Sakamoto, K. and Uyeno, T., 1991, *Hippoglossoides kumaishi*, a new Miocene righteye flounder from Oshima Peninsula, Hokkaido, Japan. *Bulletin of National Science Museum*, 17, 165-172.
- Sakamoto, K. and Uyeno, T., 1992, *Saitamapsetta nomurai* gen. et sp. nov., a righteye flounder from a Middle Bed in Saitama Prefecture, Japan. *Bulletin of National Science Museum*, 18, 101-112.
- Sakamoto, K. and Uyeno, T., 1993, A new Middle Miocene righteye flat fish, *Microstomus tochigiensis*, from Tochigi, Japan. *Bulletin of National Science Museum*, 19, 105-113.
- Sakamoto, K., Uyeno, T., and Otsu, T., 2001, *Clidoderma yamagataensis*, a new Middle Miocene righteye flatfish, from Yamagata Prefecture, Japan. *Bulletin of National Science Museum*, 27, 1-6.
- Suzuki, S., Kawashima, T., and Nakabo, T., 2009, Taxonomic review of East Asian *Pleuronichthys* (Pleuronectiform; Pleuronectidae), with description of a new species. *Ichthyological Research*, 56(3), 276-291.
- Tateiwa, I., 1924, Geological atlas of Chosen, no. 2, Ennichi, Kuruho and Choyo sheets. Geological Survey of Chosen, Seoul, Korea, 6 p.
- Um, S.H., Lee, D.W., and Bak, B.S., 1964, Explanatory text of the geological map of Pohang sheet. Geological Survey of Korea, Seoul, Korea, 17 p.
- Uyeno, T., Sakamoto, K., and Fujii, S., 1990, Three fish fossils from the Neogene strata at Himi City, Toyama Prefecture, Central Japan. *Bulletin of National Science Museum*, 18, 155-165.
- Yokogawa, K., Ogihara, G., and Watanabe, K.I., 2014, Identity of the lectotype of the East Asian flatfish *Pleuronichthys cornutus* (Temminck and Schlegel 1846) and reinstatement of *Pleuronichthys lighti* Wu 1929. *Ichthyological Research*, 61(4), 385-392.
- Yoon, S., 1986, Tectonic history of the Tertiary Pohang and Yangnam basins, Korea. In Nakagawa, H., Kotaka, T., and Takayanagi, Y. (eds.), *Essays in Geology, Professor Nobu Kitamura Commemorative Volume. Professor Nobu Kitamura Taikan inenjigyo-Kai, Tohoku University, Sendai*, 637-644.
- You, H.S., Koh, Y.K., and Kim, J.Y., 1986, A study on the nannoplankton from the Neogene formation, Pohang, Korea. *Journal of Paleontological Society of Korea*, 2, 137-154.
- Yun, H., 1986, Emended stratigraphy of the Miocene formation in the Pohang basin; part 1. *Journal of Paleontological Society of Korea*, 2, 54-69.

Manuscript received: March 28, 2016

Revised manuscript received: June 2, 2016

Manuscript accepted: June 21, 2016