

## <Review>

# 지질 기록에서 유사 각질해면류가 갖는 퇴적학적 및 고생태학적 의의

이정현<sup>1</sup> · 홍종선<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>충남대학교 지질환경과학과

<sup>2</sup>강원대학교 지질·지구물리학과

## 요 약

주로 해면질 섬유 골격으로 이루어진 각질해면류는 그동안 지질 기록에서 잘 알려지지 않았으나, 최근 들어 탄산염 퇴적암에서 이와 유사한 망상의 섬유상 구조가 보고되기 시작하였다. 이 논평에서는 이 망상의 섬유상 구조를 유사 각질해면류라 통칭하고, 현재까지 보고된 유사 각질해면류를 정리하여 이들의 지질학적 의의에 대해 논한다. 유사 각질해면류는 주로 캄브리아기-오르도비스기, 석탄기, 트라이아스기 초기 등 미생물암이 번성했던 시기에 이들과 함께 나타나는데, 이는 해당 시기에 경쟁자였던 다른 다세포생물이 상대적으로 적었으며 또한 해수에서 탄산칼슘의 침전이 쉽게 일어났기 때문으로 생각된다. 그러나 아직까지 유사 각질해면류에 대한 연구가 시작된 지 얼마 되지 않았기 때문에 많은 후속 연구가 필요하다. 유사 각질해면류는 퇴적학적으로 볼 때 특정 지질학적 시대에는 탄산염 퇴적물의 주요 공급원 중 하나로 작용하였을 것으로 생각되며, 고생태학적으로는 생물초의 골격 구조를 안정시켜 저서 생태계 발달에 기여하였을 것으로 보인다.

**주요어:** 유사 각질해면류, 해면동물, 탄산염암, 생물초

**Jeong-Hyun Lee and Jongsun Hong, 2019, Sedimentologic and paleoecologic implications for keratose-like sponges in geologic records. Journal of the Geological Society of Korea. v. 55, no. 6, p. 735-748**

**ABSTRACT:** Keratose sponges, composed mainly of spongin fibers, are scarcely known in geologic records, whereas similar reticulate fibrous structures preserved in carbonates have been increasingly reported during the last decade. This study aims to compile reported examples of these structures, tentatively called as “keratose-like sponges”, and discuss their geologic implication. Keratose-like sponges co-occurred largely with microbialites in the Cambrian-Ordovician, Carboniferous and early Triassic, corresponding broadly with the periods of microbialite dominance. This may have resulted from subdued reef-building metazoans and an optimum seawater condition for calcium carbonate precipitation during those times. In certain periods, keratose-like sponges possibly functioned as one of the principal sediment producers and could have stabilized reef frameworks, contributing in development of marine benthic ecosystems.

**Key words:** keratose-like sponge, sponge, carbonate, reef

(Jeong-Hyun Lee, Department of Geological Sciences, Chungnam National University, Daejeon 34134, Republic of Korea; Jongsun Hong, Division of Geology and Geophysics, Kangwon National University, Chuncheon 24341, Republic of Korea)

## 1. 서 론

해면동물은 가장 원시적인 다세포동물 중 하나로, 이들은 화석의 몰드(mold)(Gehling and Rigby, 1996),

인산염화된 화석(Li *et al.*, 1998; Yin *et al.*, 2015), 분자시계(molecular clock)(Sperling *et al.*, 2010), 생물지표(biomarker)(Love *et al.*, 2009; Zumberge *et al.*, 2018, but see Nettersheim *et al.*, 2019) 등의 증

\* Corresponding author: +82-33-250-8554, E-mail: jhong@kangwon.ac.kr

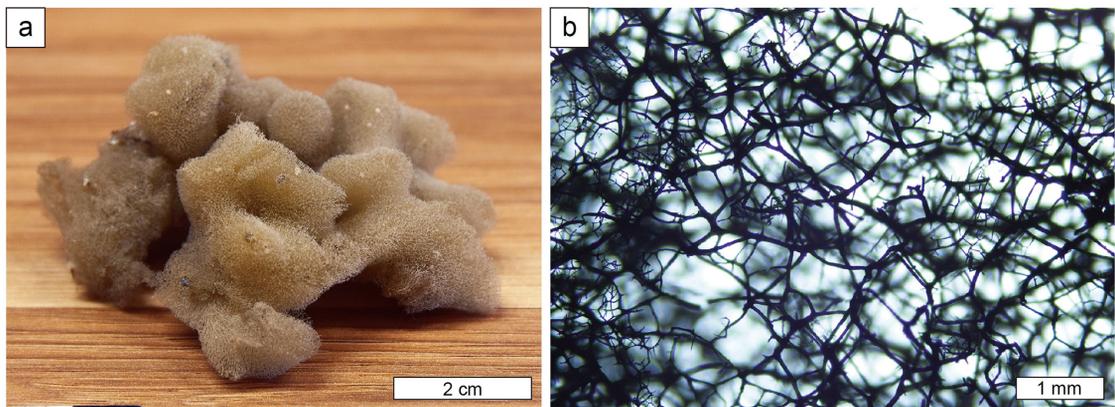
거를 바탕으로 선캄브리아시대 후기(크라이오제니 아기-에디아카라기)에 들어 지구상에 처음으로 등장한 것으로 생각된다(Erwin *et al.*, 2011). 이들은 주로 부드러운 몸체를 가지고 있으며, 그 내부에 규산질 또는 탄산염 광물로 이루어진 작은 골편(spicule)들이 있어 몸체를 지지한다. 해면동물은 주로 단단한 골편만이 화석으로 보존되며, 그 전체 형태가 화석으로 보존되는 경우는 흔하지 않다. 해면동물의 몸 전체 형태가 보존되는 경우에는 해면동물이 살아있는 동안 또는 죽은 직후 석회화 작용을 거쳐 단단해지는 석질해면류(lithistids; Pisera, 2002) 또는 예외적으로 화석화작용이 이루어지는 버세스 셰일 타입(Burgess Shale Type, BST) 화석산지의 해면류 등과 같은 극히 드문 예가 있다(Muir *et al.*, 2017).

각질해면류(keratose sponge/horny sponge)는 해면동물의 세 강(class) 중 하나인 보통해면강(Class Demospongiae)의 일종으로, 골편 대신 망상 또는 수지상의 해면질 섬유(spongin fiber) 골격으로 구성되어 있다(Reid, 2003)(그림 1a-b). 골편이 없다는 특성상 각질해면류 화석은 광물질 골격(mineral skeleton)이 없었던 초기 다세포 동물의 화석화 작용 및 고생태를 이해하는데 기준점이 될 수 있다는 점에서 주목을 받고 있다(Wood, 2011; Luo and Reitner, 2014). 그러나 현재까지 알려진 이들의 화석 기록은 거의 없으며, 제대로 동정된 각질해면류 화석은 키턴질의 골격을 가졌던 것으로 알려진 중부 캄브리아계 버세스 셰일의 *Vauxia* (Rigby, 1983; Ehrlich *et al.*, 2013)와 카이리 생물군에서 보고된 *Angulosuspongia*

(Yang *et al.*, 2017)가 유이다.

2010년대 들어 여러 지질시대에 분포하는 탄산염 퇴적암에서 현미경 관찰에 기반하여 각질해면류와 비슷한 형태인 망상의 섬유상 구조가 다수 보고되기 시작하였으며, 이들은 자세한 분류학적 연구 없이 해면동물 골격의 잔존물로 추정하여 단순히 규산질 해면동물(siliceous sponge) 또는 비-석질해면류(non-lithistid sponge)로 기재되었다(e.g., Kwon *et al.*, 2012; Hong *et al.*, 2012, 2016; Lee *et al.*, 2014). 최근 들어 Luo and Reitner (2014)는 이러한 구조와 현생 각질해면류의 섬유질 골격의 3차원적 형태가 유사하다는 결과를 근거로, 이들을 각질해면류로 해석하였다. 그러나 각질해면류는 현생에서도 단단한 골격 구조가 없는 특성상 형태만으로 분류하기는 어려우며(Erpenbeck *et al.*, 2012), 화석의 경우 이에 더하여 화석화 과정에 따른 불완전한 보존상태로 인해 이들을 제대로 동정하는 것은 매우 어렵다. 현 시점에서는 탄산염 퇴적암에서 나타나는 망상의 구조를 가진 해면동물 화석에 대한 분류학적 및 화석화 작용에 대한 연구가 충분하지 않기 때문에 이들을 각질해면류로 확인하는데 문제가 있을 수 있으며, 따라서 이 논평에서는 이들을 유사 각질해면류(keratose-like sponge)(Lee and Riding, 2018), 그리고 그 골격 구성물을 해면질 섬유 대신 섬유상 요소(filamentous element)로 통칭한다.

이 논평에서는 현재까지 보고된 유사 각질해면류의 지질학적 기록을 정리하고(표 1), 이들이 갖는 퇴적학적 및 고생태학적 의의에 대해 논한다. 유사 각질해면류는 특정 상황에서는 탄산염 퇴적암과 생물



**Fig. 1.** Photograph and photomicrograph of modern and fossil keratose sponges with characteristic reticulate spongin. (a-b) Modern keratose sponge.

**Table 1.** Summary of reported keratose-like sponges from Paleozoic to Mesozoic successions.

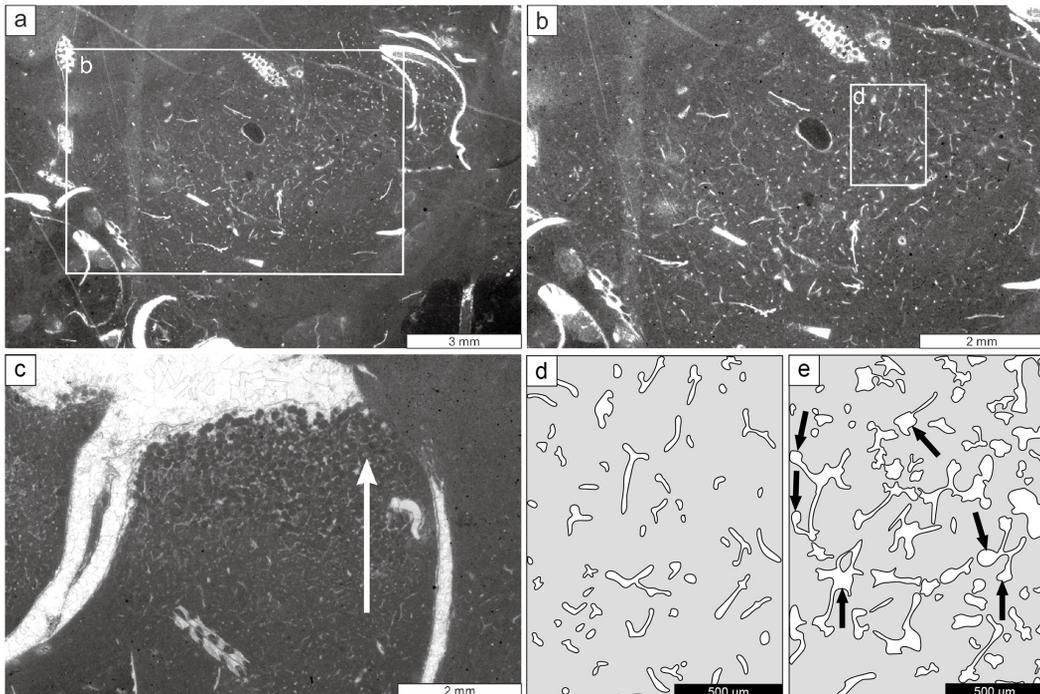
Age	Locality	Facies	Ecological role	Reference
Late Cretaceous (Turonian)	Muñecas Fm., northern Spain	In between hemispheroidal stromatolites	Dweller?	Rodríguez-Martínez <i>et al.</i> (2012)
Middle Triassic (Ladinian)	Erfurt Fm., Germany	<i>Placunopsis</i> -stromatolite reef	Encruster?	Luo and Reitner (2016)
Middle Triassic (Anisian)	“ <i>Diplopora</i> Beds”, Poland	Stromatolite	Encruster?	Luo and Reitner (2014)
Early Triassic (Smithian)	Nevada/Utah, USA	Sponge-serpulid-microbial reef	Encruster? Dweller?	Brayard <i>et al.</i> (2011)
Early Triassic (Griesbachian)	Kangan Fm., Iran	Thrombolite	Dweller?	Heindel <i>et al.</i> (2018)
Early Triassic (Griesbachian)	Kokarkuyu Fm., Turkey	Thrombolite	Dweller?	Heindel <i>et al.</i> (2018)
Early Triassic (Griesbachian)	Karabaglyar Fm., Armenia	Stromatolite	Encruster? Dweller?	Friesenbichler <i>et al.</i> (2018)
Middle Mississippian (Visean)	Clifton Down Lm., UK	Organ-pipe stromatolite	Encruster?	Luo and Reitner (2016)
Middle Devonian (Givetian)	Blacourt Fm., France	Rugose- <i>Rothpletzell a</i> -sponge reef	Dweller?	Luo and Reitner (2014)
Late Ordovician (Katian)	Xiazhen Fm., Jiangxi, China	Tetradiid-sponge reef, micritic limestone, intraskeletal crypt	Frame builder/encruster, dweller	Kwon <i>et al.</i> (2012), Park <i>et al.</i> (2015, 2017)
Late Ordovician (Katian)	Deschambault Fm. Quebec, Canada	Bryozoan reef	Cryptic dweller	Larmagnat and Neuweiler (2015)
Middle Ordovician (Darriwilian?)	Pingliang Fm., Shaanxi, China	Bivalve-sponge-microbial reef	Encruster, cryptic dweller	Lee <i>et al.</i> (2016b)
Early Ordovician (Floian)	Dumugol Fm., Bongwaha, Korea	Lithistid sponge-microbial reefs	Encruster, cryptic dweller, limited frame-builder	Hong <i>et al.</i> (2014, 2015)
Early Ordovician (Tremadocian-Floian)	Honghuayuan Fm., Hubei, China	Reefs	Cryptic dweller?	Liu <i>et al.</i> (1997; fig. 6.1-6.3)
Early Ordovician (Tremadocian-Floian)	Hunghuayuan Fm., Anhui, China	Lithistid sponge-microbial reef	Cryptic dweller?	Adachi <i>et al.</i> (2009, fig. 5D)
Early Ordovician (Tremadocian)	Mungok Fm., Yeongwol, Korea	Stromatolite	Encruster	Pham and Lee (2019)
Late Cambrian (Stage 10)	Notch Peak Fm., Nevada, USA	Lithistid sponge-microbial reef	Cryptic dweller	Lee <i>et al.</i> (2019)
Late Cambrian (Jiangshanian-Stage 10)	Notch Peak Fm., Utah/Nevada, USA	Maceriate reef, stromatolite	Encruster	Coulson and Brand (2016)
Late Cambrian (Jiangshanian-Stage 10)	Chaomidian Fm., Shandong and Beijing, China	Stromatolite	Dweller	Chen <i>et al.</i> (2014)
Late Cambrian (Jiangshanian)	Chaomidian Fm., Shandong and Beijing, China	Maceriate reef	Frame-builder, encruster, cryptic dweller	Chen <i>et al.</i> (2014), Lee <i>et al.</i> (2014)
Middle Cambrian (Guzhangian)	Abuqiehai Fm., Inner Mongolia, China	Maceriate reef	Dweller	Lee <i>et al.</i> (2016c)
Middle Cambrian (Drumian)	Daegi Fm., Bongwaha, Korea	Thrombolite-sponge boundstone	Dweller	Hong <i>et al.</i> (2012, 2016)
Middle Cambrian (Drumian)	Zhangxia Fm., Shandong, China	<i>Epiphyton</i> -dominant microbialite	Dweller	Adachi <i>et al.</i> (2015), Lee <i>et al.</i> (2016a)

초의 상당량의 부피를 차지하는 것으로 보고된 만큼 (Lee *et al.*, 2014; Park *et al.*, 2015), 퇴적학적 및 고생태학적으로 그 중요성이 있을 것으로 예상된다. 2010년대 들어서야 이와 유사한 각질해면류 화석이 보고되기 시작한 점을 고려하면, 그 미세구조가 제대로 연구되지 않은 탄산염 퇴적암뿐만 아니라 과거 보고되었으나 각질해면류로 분류되지 않은 퇴적 구조들을 재평가할 필요 또한 있을 것이다.

## 2. 유사 각질해면류 화석의 형태와 조직적 특징

현재까지 보고된 유사 각질해면류는, 불규칙한 망상 또는 수지상에서 다각형의 해면질(spongin) 골격을 가진 버세스 세일의 *Vauxia*를 제외하고, 모두 망상의 섬유상 골격으로 구성되어 있다(표 1). 이들 화석은 수 밀리미터에서 수 센티미터의 크기로서, 돛형과 분기형, 판상형 등 다양한 외형이 잘 인지되

는 경우도 있으나(Lee *et al.*, 2014; Luo and Reitner, 2014, 2016; Hong *et al.*, 2015), 대다수는 불량한 보존 상태로 인하여 외형이 불규칙하고 그 경계가 뚜렷하지 않아(그림 2a) 노두나 연마편에서는 식별이 어렵다(Hong *et al.*, 2012, 2015; Kwon *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2014, 2016b; Luo and Reitner, 2014, 2016; Park *et al.*, 2015, 2017). 비교적 일정한 간격으로 서로 얽혀 불규칙한 골격을 구성하는 섬유상 요소는 종단면에서는 약간 구부러진 튜브형으로, 횡단면에서는 원형으로 보인다. 섬유상 요소는 방해석 교질물로 구성되어 있으며, 20-90 $\mu$ m 범위 내의 비교적 일정한 직경을 가지고 있으나(Hong *et al.*, 2012; Lee *et al.*, 2014; Luo and Reitner, 2014) (그림 2b-d), 상대적으로 굵은 섬유상 요소에 가는 요소들이 연결되어 계층적 구조를 이루는 경우도 있다(Rigby, 1983; Luo and Reitner, 2014). 골격 사이의 공간에는 어두운 색의 석회 이질물(micrite)이 채



**Fig. 2.** Photomicrographs of keratose-like sponges from the Xiazhen Formation, Jiangxi, China. (a) Sponge remains in wackestone. (b) Enlargement of a rectangle in figure 2a showing vague outline of the sponge with circular to slightly curved fibrous elements. (c) Cryptic sponge remain within a gastropod shell showing gradual transition from reticulate network of fibrous elements to peloidal fabric (arrow). (d) Interpretive tracing of a rectangle in figure 2b showing fibrous elements with relatively uniform diameter. (e) Interpretive tracing of a rectangle in figure 4a showing desma (consisting of several spicules) of lithistid sponge *Archaeoscyphia* with enlarged juncture of the spicules (arrows).

워져 있고 이들이 점진적으로 표면 경계가 불분명한 자생적인 펠로이드(authigenic peloids)로 변화하는 것이 관찰되기도 한다(Hong *et al.*, 2012, 2015; Kwon *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2014, 2016b; Park *et al.*, 2015, 2017)(그림 2c).

이와 유사한 형태의 망상 구조는 미생물 활동에 의한 천공 구조와 균류의 잔존물로 제안되기도 하였으나(Larmagnat and Neuweiler, 2015), 섬유상 요소의 비교적 일정한 간격의 배열로 인해 해면동물의 잔존물로 해석되었다(Luo and Reitner, 2014). 유사 각질해면류 골격 구조 사이의 점이적 변화는 현생 해면동물의 부드러운 조직이 부패하며 발생하는 부산물과 유사하며(Reitner, 1993; Neuweiler *et al.*, 2007; Shen and Neuweiler, 2018), 이와 유사한 조직은 오르도비스기, 실루리아기, 트라이아스기, 쥐라기 등 현생누대 전반에 걸쳐 서식한 석질해면류와 육방해면류(hexactinellids), 석회해면류(Calcareia) 등 많은 해면동물 화석에서도 관찰된다(Warnke, 1995; Adachi *et al.*, 2009). 석회해면류는 삼방골편과 두꺼운 외골격이 발달하고 육방해면류는 육방골편이 유사 각질해면류의 섬유상 구조와 형태적으로 쉽게 구분된다. 석질해면류 화석의 경우 흔히 방형적으로 치환된 골편이 망상 구조를 이루어 유사 각질해면류의 조직과 비슷해 보일 수도 있으나, 골편이 뚜렷하게 구분되고, 골편들이 맞닿는 부분이 굽어지며, 그 직경이 일정하지 않거나 망상 구조가 대칭을 이루고 있기 때문에 유사 각질해면류의 섬유상 요소 및 골격 구조의 형태와는 차이가 있다(Luo and Reitner, 2014)(그림 2d-e). 현재까지 보고된 유사 각질해면류는 비교적 일정한 직경을 가진 섬유상 골격이 불규칙한 망상의 구조를 보이는 점에서 각질해면류 아강(subclass)의 Verongida 목의 특징과 유사하다(Luo and Reitner, 2014). 그러나 최근에 시작된 유사 각질해면류 화석에 대한 연구가 퇴적학적 및 고생태학적 양태에 관해 집중되어 있다는 점을 고려하면, 향후 이들에 대한 많은 분류학적 및 화석생성론적 연구가 필요할 것이다.

### 3. 유사 각질해면류의 층서적 분포와 지질학적 기록

#### 3.1 전기 고생대

전기 고생대는 지금까지 유사 각질해면류가 가장 많이 보고된 시기로, 특히 캄브리아기 중기부터 오

르도비스기 초기에 걸쳐 이들의 기록이 다수 발견된다. 이는 아직까지 후생동물이 상대적으로 널리 번성하지 못하였던 시기적 특징을 반영하는 것일 수도 있으며(e.g., Lee *et al.*, 2014), 이 시기 동안 높은 기온으로 인하여 해수 중 용존 산소 농도가 낮아 해면동물 외의 다른 생물들의 진화가 다소 제한되었기 때문일 수도 있다(Lee and Riding, 2018). 그러나 최근 들어 이 시기의 암석에 대해 많은 연구가 이루어진 결과일 가능성도 배제할 수 없다.

#### 3.1.1 중기 캄브리아기

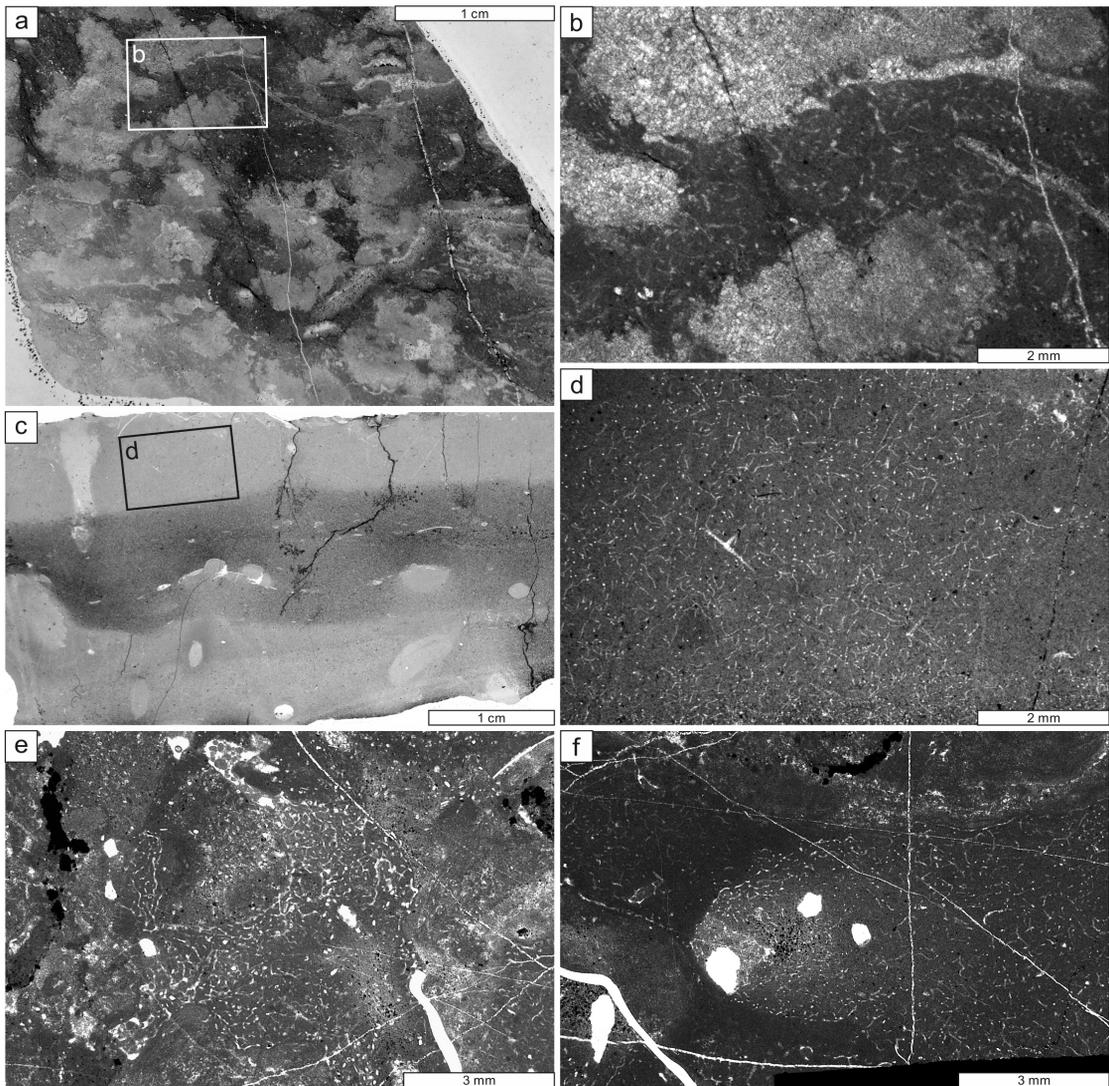
중기 캄브리아기의 유사 각질해면류 기록은 주로 한중대지(Sino-Korean Platform)에 분포하는 생물초 내에서 드물게 보고된다. Hong *et al.* (2016)은 태백층군 대기층의 쓰름블라이트-해면동물 생물초에서 유사 각질해면류를 보고하였다(그림 3a-b). 이들은 보존상태가 불량하여 그 생태적 지위를 파악하기는 어려우나, 미생물 덩어리(mesoclot)에 비해 양적으로 적고 대부분의 몸체가 미생물 기원 덩어리(clot)에 둘러싸여 있어 아마도 생물초의 골격/framework)을 형성하는데 거의 기여하지 않은, 생물초 내 서식자(dweller)일 것으로 해석하였다. Lee *et al.* (2016a)은 중국 산둥성(Shandong Province)의 중부 캄브리아계 장샤층(Zhangxia Formation)에서 보고된 석질해면류-미생물초에서 컵 모양 석질해면류의 골격 내부 공동구조(intraskelatal crypts)에 유사 각질해면류가 드물게 분포하는 것을 보고하였으며, 이를 유사 각질해면류가 상대적으로 안전한 공동 내에 서식하였던 것으로 해석하였다. 이외에도 북중국대지 서쪽에 위치한 중국 내몽고 자치구(Inner Mongolia Province) 일대의 동시기에 퇴적된 아부치하이층(Abuqiehai Formation)에서는 미로 모양의 마세레이트 생물초 내에서 각질해면류가 보고되었다(Lee *et al.*, 2016c). 중국 산둥성의 장샤층 상부에 놓인 구산층(Gushan Formation)에서는 석회암-세일 호층의 석회 이암층에서 유사 각질해면류가 보고되었으며(그림 3c-d), 이는 생물초 이외의 환경에서도 유사 각질해면류가 퇴적학적으로 중요하게 작용하였을 가능성을 시사한다(Park *et al.*, 2015).

#### 3.1.2 후기 캄브리아기

캄브리아기 후기 동안 유사 각질해면류는 캄브리

아기 후기에서 오르도비스기 초기까지 널리 번성한 미로 모양을 띠는 마세레이트 미생물암(maceriate microbialite), 또는 마세레이트 생물초(maceriate reef) 안에서 주로 나타난다(Lee *et al.*, 2015). 마세레이트 생물초는 주로 과거 로렌시아 초대륙에 속했던 지역에서 나타나나(Shapiro and Awramik, 2006), 북중국대지 등 곤드와나 초대륙에 속했던 지역에서도 발견된다(Lee *et al.*, 2014, 2015). Lee *et al.* (2014)는 중

국 산둥 지방에서 나타나는 마세레이트 생물초를 분석하여 그 부피의 절반 가까이가 해면동물로 이루어져 있음을 밝혔고, 이를 바탕으로 해면동물이 마세레이트 생물초의 특징적인 미로 형태를 형성하는 데 중요한 역할을 하였을 것이라 제시하였다(그림 3e-f). 지리적으로 인근에 위치하였던 중국 북경 일대에서도 이와 유사한 양상이 보고되었고(Chen *et al.*, 2014), 이후 Coulson and Brand (2016)은 미국 유타 주의



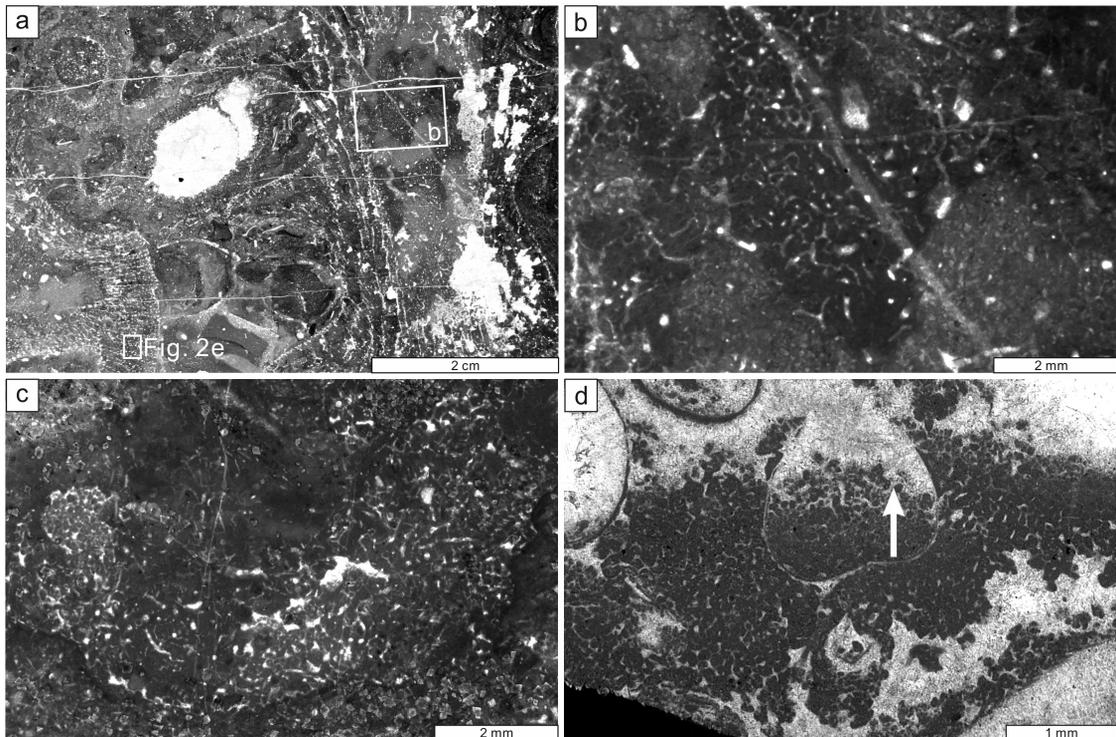
**Fig. 3.** Cambrian keratose-like sponges. (a) Photograph of a thrombolite-sponge boundstone from the Daegi Formation, Bongwha, Korea. (b) Enlargement of a rectangle in figure 3a showing reticulate sponge fabric in inter-space of the clots. (c) Photograph of a limestone layer in limestone-shale couplet facies of the Gushan Formation, Shandong, China. (d) Enlargement of a rectangle in figure 3c showing networks of fibrous elements. (e-f) Photomicrographs of keratose-like sponges from maceriate reefs of the Chaomidian Formation.

마세레이트 생물초 및 “스트로마톨라이트”에서 유사 각질해면류를 보고하여 이러한 가설을 뒷받침하였다. 이외에도 미국 네바다주의 석질해면류-미생물초의 석질해면류 골격 내부 공동에 유사 각질해면류가 일부 존재함이 보고되었고(Lee *et al.*, 2019), 석회암-세일 호층으로 구성된 태백층군 화절층에서는 중부 캄브리아계 구산층과 유사하게 석회 이암층에서 유사 각질해면류가 보고되었다(Park *et al.*, 2015).

### 3.1.3 전기 오르도비스기

전기 오르도비스기 동안 유사 각질해면류는 이 시기에 널리 번성하였던 석질해면류-미생물초에서 주로 나타난다. 태백층군 두무골층에 분포하는 미생물-석질해면류 생물초에서는 중기 캄브리아기의 그것과 유사하게 주로 석질해면류와 계통 미상인 컵 모양의 골격질 생물 캘러시드(calathiid)의 공동 내에 유사 각질해면류가 존재하며(Hong *et al.*, 2014)(그

림 4a-b), 드물게 유사 각질해면류가 생물초의 골격을 형성하거나, 생물초 주위에 분포하는 석회역암의 입자 간 공극(intergranular pore)을 채우며 나타나는 경우도 보고되었다(Hong *et al.*, 2015). 이와 유사하게 남중국대지(South China Platform)에 속하는 귀주성(Guizhou Province)의 동 시기 지층인 홍화유안층(Hunghuayuan Formation)의 석질해면류-캘러시드 생물초에서도 석질해면류의 공동 내에 유사 각질해면류가 존재함이 보고되었다(Li *et al.*, 2017). 또한, 기존 논문의 사진을 분석한 결과 호북성(Hubei Province) 일대의 홍화유안층 생물초에서도 두무골층과 유사하게 생물 내부 공동에서 유사 각질해면류가 존재함이 확인되었다(Liu *et al.*, 1997, 그림 6.1-6.3; Adachi *et al.*, 2009, 그림 5d). 이외에도 영월층군 문곡층에 분포하는 “스트로마톨라이트”에서는 미생물과 유사 각질해면류가 교대하며 엽층리를 이루는 것이 나타난다(Pham and Lee, 2019)(그림 4c).



**Fig. 4.** Ordovician keratose-like sponges. (a) Photograph of microbial-lithistid sponge *Archaeoscyphia* boundstone from the Dumugol Formation, Bongwha, Korea. (b) Enlargement of a rectangle in figure 4a showing keratose-like sponge remains within spongocoel of *Archaeoscyphia*. (c) Photomicrograph of a poorly preserved keratose-like sponge within the Mungok stromatolite. (d) Photomicrograph of bivalve-sponge reef from the Pingliang Formation, Shaanxi, China (for locality information see Lee *et al.*, 2016b).

### 3.1.4 중기 오르도비스기

북중국대지 서편에 위치한 섬서성(Shaanxi Province)의 서안(Xi'an) 일대 평량층(Pingliang Formation)에서는 이매패-해면동물-미생물초 내에서 다량의 유사 각질해면류가 보고되었다(Lee *et al.*, 2016b)(그림 4d). 여기서 유사 각질해면류는 이매패 껍질의 외벽에 붙어 있거나 껍질 내부의 공동을 채우고 있으며, 이들이 이매패류와 함께 공생관계를 이루며 생물초를 건설한 것으로 제안되었다. 태백층군 두위봉층에서 유사 각질해면류는 층공충(stromatoporoid)-태형동물(bryozoan) 생물초 내에 드물게 존재하는 것이 보고되었다(Hong *et al.*, 2018). 이들은 층상형의 층공충과 태형동물 골격 사이에 발달한 길쭉한 형태의 공동 구조나 천공(boring) 내에 보존되어, 모두 생물초 내 서식자로 해석되었다. 이외에도 영월층군 영흥층의 와케암 내에서도 유사 각질해면류가 완족동물 껍질에 의한 셸터 공극(shelter pore)에서 보고되었다(Park *et al.*, 2015).

### 3.1.5 후기 오르도비스기

남중국대지에 속하는 중국 절강성(Zhejiang Province)-강서성(Jiangxi Province) 일대의 시아젠층(Xiazhen Formation)에서는 생물초와 비-생물초 탄산염암에서 다량의 유사 각질해면류가 보고되었다. 생물초에서 이들은 많은 부피를 차지하고 막대상으로 직립하여 성장하는 유사 산호 *Rhabdotetradium*을 둘러싸고 있어, 생물초의 골격 구조를 주도적으로 형성하고 안정시키는 역할을 담당하였다고 해석되었다(Kwon *et al.*, 2012). 또한 시아젠층의 석회 이암과 와케암 등 이질 석회암(Park *et al.*, 2015) 및 석회암에 포함된 조개 껍질들 사이의 내부 공동 구조(Park *et al.*, 2017)에서 유사 각질해면류가 상당량 보고되었다. 이러한 이질 석회암의 부피 중 13%가 유사 각질해면류로 구성되어있어, 이들은 중요한 퇴적물 공급자였음이 제안되었다(Park *et al.*, 2015)(그림 2a-d). 이외에 캐나다 퀘벡주 트렌톤 층군의 태형동물 생물초에서는 공동 구조에 서식했던 유사 각질 해면류 화석이 보고되었다(Larmagnat and Neuweiler, 2015).

## 3.2 중-후기 고생대

### 3.2.1 데본기

프랑스 북부 볼로네(Boulonnais) 지방에 분포하는

중부 데본계 블랙퀵층(Blacourt Formation)의 작은 생물초에서 유사 각질해면류가 보고되었다(Luo and Reitner, 2014). 이 생물초는 주로 근체형 사사산호(rugose coral), 석회화된 미생물 *Rothpletzella*, 보통해면류로 구성되어 있으며, 산호 골격의 아래 또는 완족동물의 껍질 내부 등의 빈 공간에서 유사 각질해면류가 발견된다. 이 생물초에서 유사 각질해면류는 주로 공동 내부에서 보존된 것으로 생각된다.

### 3.2.2 석탄기

영국 남서부 브리스톨(Bristol) 지역의 중기 미시시피기(Visean)에 퇴적된 클리프턴 다운 석회암층(Clifton Down Limestone)에서는 오르간관(organ pipe)과 유사한 형태의 스트로마톨라이트 내에 분포하는 유사 각질해면류가 보고되었다(Luo and Reitner, 2016). 이들은 미생물 기원의 스트로마톨라이트 엽층과 교호하며, 불규칙한 외형을 띤다.

## 3.3 중생대

### 3.3.1 트라이아스기

페름기 말 대멸종 이후, 최초로 나타난 다세포생물로 이루어진 생물초는 미국 서부 네바다와 유타의 하부 트라이아스계(Smithian) 지층에서 보고되었으며, 여러 종류의 해면동물이 갯지네(serpulid)가 생성한 관과 함께 미생물들과 생물초를 형성하는 형태였다(Brayard *et al.*, 2011). 여기에는 육방해면강, 보통해면강 등 다양한 종류의 해면동물이 포함되며, 석회해면강(Class Calcarea)에 속하는 표본도 일부 확인된다. 이들 중 일부는 유사 각질해면류와 유사한 형태의 모습을 띠기도 한다(Brayard *et al.*, 2011, supplementary 그림 2C, 2E)(그림 5a). 최근 들어 이보다 이른 시기(Griesbachian) 동안 퇴적된 터키, 이란, 아르메니아 등지의 지층에서 유사 각질해면류-미생물초가 발견되기도 하였다(Friesenbichler *et al.*, 2018; Heindel *et al.*, 2018). 이 유사 각질해면류는 미생물암 위에 자라거나 미생물암과는 별개로 생성된 것으로 해석된다.

Luo and Reitner (2014)는 폴란드의 트라이아스기 중기(Anisian) 스트로마톨라이트 내에서 유사 각질해면류가 얇은 판상으로 나타나며 미생물로 이루어진 층과 교호하는 양상을 보고하였다(그림 5b). 이후 Luo and Reitner (2016)는 독일의 트라이아스기

중기(Ladinian) 이매패류 *Placunopsis*-스트로마톨라이트 생물초 내에서 Luo and Reitner (2014)가 보고한 바와 비슷한 양상을 보이는 유사 각질해면류를 확인하였다.

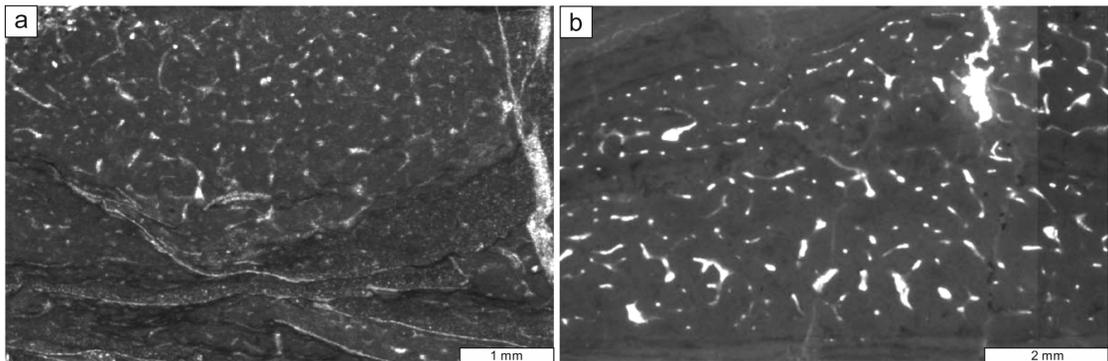
### 3.3.2 백악기

Rodríguez-Martínez *et al.* (2012)는 스페인의 백악기 후기(Turonian)의 작은 반구형 스트로마톨라이트 사이에 각질해면류가 내생성역(intraclast)과 함께 나타나는 것을 보고하였다. 이들은 유사 각질해면류로 보이며 스트로마톨라이트가 성장하는 환경에서 함께 생성된 것으로 해석된다.

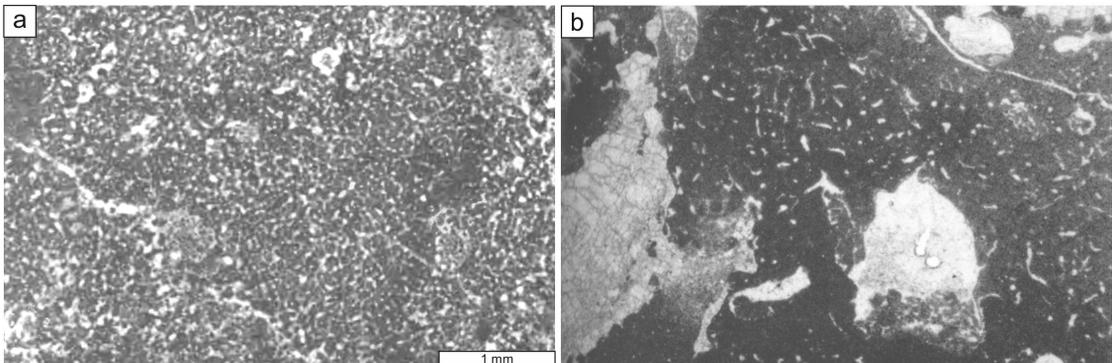
## 4. 기타 망상의 미세 구조

과거 보고되었던 망상의 미세 구조들은 주로 미

생물암 내부에서 발견되었으며, 따라서 이들은 미생물에 의한 구조로 해석된 경우가 많다. 이러한 구조를 최초로 보고한 것은 Gürich (1906)로, 그는 이를 *Spongiostromata*라 명명하였으며 원생동물 기원일 것으로 해석하였다(그림 6a). 이후 Pratt (1982)은 이들 중 주로 실트 크기의 펠로이드와 작은 새눈구조 공극(fenestral pore)으로 이루어진 것을 spongiform 구조, 주로 석회 이질물로 이루어져 있으며 그 내부에 수많은 길쭉한 새눈구조 공극이 나타나는 구조를 vermiform 구조라 명명하였다. 이들 중 방해석 교질물로 이루어진 새눈구조는 미생물 필라멘트가 부패해 사라지며 그 형태만 보존된 것이며, 그 사이에 존재하는 석회 이질물은 필라멘트의 주변에 침전된 것으로 해석되었다(Walter, 1972; Bertrand-Sarfati, 1976; Kennard, 1994). 이들이 해면동물 기원일 가능성도 제기되었으나(Gürich, 1906), Pratt (1982)는 해



**Fig. 5.** (a) Keratose-like sponge from the Lower Triassic of Nevada/Utah, USA (modified after Brayard *et al.*, 2011, supplementary fig. 2C). (b) Triassic Keratose-like sponge from Poland (modified after Luo and Reitner, 2014, fig. 3C).



**Fig. 6.** (a) *Spongiostromata* from Viséan (Mississippian), Belgium (modified after Gürich, 1906, pl. VI, fig. 1). (b) Vermiform microstructure from the Middle Ordovician of Quebec, Canada (modified after Desrochers and James, 1989, fig. 7f). Scale bar not provided in original figure; width of view approximately 3-5 mm.

면동물의 경우 규칙적인 내부 구조를 가지므로 상대적으로 불규칙적인 구조를 보이는 이들이 해면동물일 가능성은 낮을 것으로 생각하였다. Desrochers and James (1989)는 캐나다 퀘벡의 중부 오르도비스계 지층에서 나타나는 생물초에서 태형동물과 교호하는 vermiform 구조에 대해서 해면류 기원일 가능성을 제기하였다(그림 6b).

이러한 구조들 중 상당 수는 현재까지 보고된 유사 각질해면류의 화석과 형태적으로 유사해 보인다(e.g., Gürich, 1906, pl. VI, 그림 1; Pratt, 1982, 그림 15; Kennard, 1994, 그림 11). 각각의 새눈구조, 즉 “튜브”는 20-60 μm 정도의 너비를 가지며 구불구불하거나 갈라지는 형태를 보여(Kennard, 1994) 그 크기 및 형태가 유사 각질해면류와 흡사하다. 특히 Kennard (1994)가 후기 캄브리아기에 형성된 스트로마톨라이트에서 보고한 vermiform 구조는 이들이 미생물 기원의 퇴적층과 교호하며 스트로마톨라이트를 형성한다는 점에서 다른 스트로마톨라이트 내부에서 보고된 유사 각질해면류(Luo and Reitner, 2016; Pham and Lee, 2019)와 그 형태뿐 아니라 미생물과 해면동물이 공생하여 스트로마톨라이트 구조를 만드는 등 생태적인 역할도 유사했던 것으로 보인다.

5. 토의 및 결론

지금까지 정리한 바와 같이 유사 각질해면류로 판

단되는 화석 기록은 특정 지질 시대에 퇴적된 암석에서 주로 보고되었다. 이 시기들은 캄브리아기-오르도비스기, 석탄기, 트라이아스기 초기 등 주로 미생물암이 번성하였던 시기와 겹치는 경우가 많은데(그림 7), 이는 대멸종 직후와 같은 다세포동물들이 드물었던 시기 또는 고해양학적으로 해수에서 석회화 작용이 일어나기 쉬웠던 시기에 미생물암이 번성하였다는 점과 연관지어 생각해볼 수 있을 것이다(Schubert and Bottjer, 1992; Riding, 2006; Riding et al., 2019). 해면동물 또한 다른 다세포생물들이 살기 힘든 환경에서 잘 번성한다는 점을 고려하면(e.g., Lee and Riding, 2018), 해면동물의 분포와 미생물의 분포에는 상관관계가 있을 가능성을 시사한다(Brunton and Dixon, 1994). 실제로 페름기 말 대멸종 직후 번성하였던 해면동물-미생물초는 대멸종 이후 다세포생물이 얼마나 빨리 회복되었는지를 가늠하는 지표로 사용되기도 하였다(Brayard et al., 2011).

그러나 이러한 해석을 하기에 앞서 유사 각질해면류에 대한 연구가 시작된지 10년이 채 되지 않았으며, 이러한 연구가 특정 지질 시대의 암석에 집중되어 이루어졌다는 점도 고려해야 할 것이다. Luo (2015)는 학위 논문에서 학술적으로 제대로 연구되지 않은 유사 각질해면류를 수 건 보고하였으며, 여기에는 전기 캄브리아기, 쥐라기-백악기, 신생대 등 상기한 시대에는 포함되지 않은 경우가 있다. 또한 유사 각질해면류는 그 구조를 박편 관찰을 통해서만

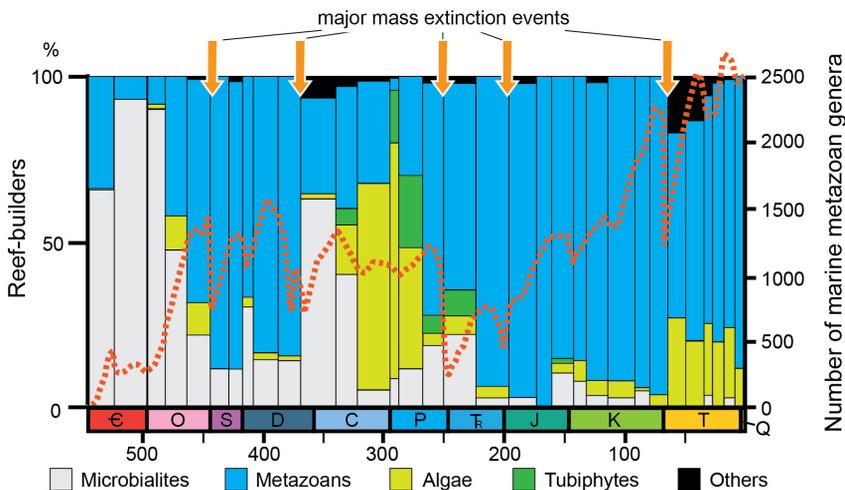


Fig. 7. Secular variation of dominant Phanerozoic reef builders and the number of marine metazoan genera (dashed line) (Modified from Sepkoski, 1997; Kiessling et al., 2002 and Riding, 2006).

확인할 수 있는 경우가 대부분이며, 외형을 노두에서 인지하기 어려운 특성 때문에 과거 미생물암으로 분류되었던 암석 속에서 보고되는 경우도 많다(e.g., Lee *et al.*, 2010, 2014). 유사 각질해면류의 지질 시대 분포 양상을 파악하기 위해서는 기존에 보고되었던 미생물암 및 생물초 뿐만 아니라 제대로 기재되지 않은 사례들에 대해서도 향후 추가적인 연구가 필요하며, 이를 바탕으로 해수 중 탄산염 및 산소 농도, 온도 변화, 생물의 진화와 멸종 등 다양한 조절 요소와의 관계를 이해할 수 있을 것이다(Riding *et al.*, 2019).

퇴적학적으로도 유사 각질해면류는 중요하게 작용한 것으로 생각된다. 중기 캄브리아계 대기층의 경우 그 부피 중 약 절반을 이루고 있는 생물초의 9%가 해면동물로 구성되어 있으며, 이들의 상당량이 유사 각질해면류로 보고된 점을 볼 때 이들이 탄산염 대지의 형태 및 발달에 유의미하게 기여하였음을 짐작해볼 수 있다(Hong *et al.*, 2016). 또한 유사 각질해면류는 지질 시대에 따라 탄산염 퇴적물의 주요 공급원 중 하나로서 작용하였던 것으로 보인다. 현생 석회질 점토 퇴적물은 주로 아라고나이트로 구성된 *Halimeda*, *Rhipocephalus*, *Peniculus*와 같은 저서성 녹조류가 분해되거나 화이트링 작용(whiting)과 같은 바닷물에서의 화학적 또는 생화학적 침전에 의해 생성되는 반면, 이러한 생물들이 출현하기 이전인 고생대에는 미생물에 의한 생화학적 침전이 주요 기작일 것으로 제안되었다(Pratt, 2001). 그러나 이에 더하여 상기한 바와 같이 미생물암으로 분류되었던 많은 암석에서 각질 해면류가 공존한 것이 최근 보고되고 있으며, 시아젠층의 경우 석회 이암 및 와케암 등 이질 석회암 중 최대 13%가 유사 각질해면류로 구성되어 있다. 이외에도 화절층의 석회 이암과 영흥층의 와케암에서도 유사 각질해면류가 보고된 점을 고려하면, 전기 고생대 동안 유사 각질해면류는 석회 이질 퇴적물의 주요 공급원으로서의 가능성이 제기된다(Park *et al.*, 2015).

고생태학적으로 볼 때 유사 각질해면류는 생물초의 골격을 주도적으로 형성하는 경우도 있으나 그보다는 다른 구성원들을 덮고 묶어 생물초의 골격 구조를 안정시키는 형태로 자주 나타나며, 이는 현생 각질해면류의 형태가 고정된 것이 아니라 주위 조건에 따라 결정된다는 특징과도 연관이 있을 것이다.

현생 산호초 주변에서 해면동물이 역을 고정하여 산호초를 형성하는 주요 고착성 생물의 서식지를 조성하고 생물초의 성장에 기여하는 요인임을 고려하면(Wulff, 1984; Bell, 2008), 이들은 지질 기록에서도 퇴적물을 안정화하여 저서 생태계 발달에 중요하게 작용하였을 것으로 생각된다(e.g., Hong *et al.*, 2015). 이외에도 유사 각질해면류는 자연적으로 나타나는 공동을 채우는 형태로 자주 보고되며 이는 공동 내부에 이들이 주로 거주한 결과로 해석되나(e.g., Hong *et al.*, 2014; Park *et al.*, 2017), 생물의 겹질 내부 등 제한된 환경에서 유기체의 혐기성 분해가 일어난 결과 탄산 알칼리도(carbonate alkalinity)가 증가하여 해면동물의 보존률이 상승하기 때문일 수도 있을 것이다(e.g., Reitner *et al.*, 1995; Delecat *et al.*, 2001). 현재까지 보고된 유사 각질해면류 가운데 그 외형까지 보존된 경우가 드물다는 점을 고려하면(e.g., Lee *et al.*, 2014), 향후 이들의 화석화 과정에 대해서도 연구가 필요할 것이다.

## 감사의 글

이 논문은 한국연구재단 중견연구자지원사업(2019 R1A2C4069278), 신진연구자지원사업(2017R1C1B1007344), 충남대학교 자체연구비 및 2018년도 강원대학교 대학회계 학술연구조성비의 지원을 받아 작성되었습니다. 유익한 지적으로 논문의 질을 향상시켜주신 익명의 두 심사위원회 감사의 말씀을 드립니다.

## REFERENCES

- Adachi, N., Ezaki, Y., Liu, J. and Cao, J., 2009, Early Ordovician reef construction in Anhui Province, South China: A geobiological transition from microbial- to metazoan-dominant reefs. *Sedimentary Geology*, 220, 1-11.
- Bell, J.J., 2008, The functional roles of marine sponges. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79, 341-353.
- Bertrand-Sarfati, J., 1976, An attempt to classify Late Precambrian stromatolite microstructures. In: Walter, M.R. (ed.), *Stromatolites. Developments in Sedimentology*, 20, Elsevier, Amsterdam, 251-259.
- 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.
- Brunton, F.R. and Dixon, O.A., 1994, Siliceous Sponge-Microbe Biotic Associations and Their Recurrence through the Phanerozoic as Reef Mound Constructors. *Palaios*, 9, 370-387.
- Chen, J., Lee, J.-H. and Woo, J., 2014, Formative mechanisms, depositional processes, and geological implications of Furongian (late Cambrian) reefs in the North China Platform. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 414, 246-259.
- Coulson, K.P. and Brand, L.R., 2016, Lithistid sponge-microbial reef-building communities construct laminated, Upper Cambrian (Furongian) 'stromatolites'. *PALAIOS*, 31, 358-370.
- Delecat, S., Peckmann, J. and Reitner, J., 2001, Non-rigid cryptic sponges in oyster patch Reefs (Lower Kimmeridgian, Langenberg/Oker, Germany). *Facies*, 45, 231-254.
- Desrochers, A. and James, N.P., 1989, Middle Ordovician (Chazyan) bioherms and biostromes of the Mingan Islands, Quebec. In: Geldsetzer, H.H.J., James, N.P., Tebbutt, G.E. (eds.), *Reefs: Canada and adjacent areas*. Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir, 13, Canadian Society of Petroleum Geologists, 183-191.
- Ehrlich, H., Rigby, J.K., Botting, J.P., Tsurkan, M.V., Werner, C., Schwille, P., Petrasek, Z., Pisera, A., Simon, P., Sivkov, V.N., Vyalikh, D.V., Molodtsov, S.L., Kurek, D., Kammer, M., Hunoldt, S., Born, R., Stawski, D., Steinhof, A., Bazhenov, V.V. and Geisler, T., 2013, Discovery of 505-million-year old chitin in the basal demosponge *Vauxia gracilentia*. *Scientific Reports*, 3, 3497.
- Erpenbeck, D., Sutcliffe, P., Cook, S.D.C., Dietzel, A., Maldonado, M., van Soest, R.W., Hooper, J.N.A. and Wörheide, G., 2012, Horny sponges and their affairs: On the phylogenetic relationships of keratose sponges. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63, 809-816.
- Erwin, D.H., Laflamme, M., Tweedt, S., Sperling, E.A., Pisani, D. and Peterson, K.J., 2011, The Cambrian Conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals. *Science*, 334, 1091-1097.
- Friesenbichler, E., Richo, S., Baud, A., Krystyn, L., Sahakyan, L., Vardanyan, S., Peckmann, J., Reitner, J. and Heindel, K., 2018, Sponge-microbial build-ups from the lowermost Triassic Chanakhchi section in southern Armenia: Microfacies and stable carbon isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 490, 653-672.
- Gehling, J.G. and Rigby, J.K., 1996, Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia. *Journal of Paleontology*, 70, 185-195.
- Gürich, G., 1906, Les spongiostromides du Viséen de la Province de Namur. *Muséum d'Histoire Naturelle de Belgique, mémoires* 3, 1-55 (in French).
- Heindel, K., Foster, W.J., Richo, S., Birgel, D., Roden, V.J., Baud, A., Brandner, R., Krystyn, L., Mohtat, T., Koşun, E., Twitchett, R.J., Reitner, J. and Peckmann, J., 2018, The formation of microbial-metazoan bioherms and biostromes following the latest Permian mass extinction. *Gondwana Research*, 61, 187-202.
- 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.
- Hong, J., Lee, J.-H., Choh, S.-J. and Lee, D.-J., 2016, Cambrian Series 3 carbonate platform of Korea dominated by microbial-sponge reefs. *Sedimentary Geology*, 341, 58-69.
- Hong, J., Oh, J.-R., Lee, J.-H., Choh, S.-J. and Lee, D.-J., 2018, The earliest evolutionary link of metazoan bioconstruction: Laminar stromatoporoid-bryozoan reefs from the Middle Ordovician of Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 492, 126-133.
- Kennard, J.M., 1994, Thrombolites and stromatolites within shale-carbonate cycles, Middle-Late Cambrian Shannon Formation, Amadeus Basin, central Australia. In: Bertrand-Sarfati, J., Monty, C.L.V. (eds.), *Phanerozoic Stromatolites II*. Kluwer Academic, Netherlands, 443-471.
- Kiessling, W., 2002, Secular variations in the Phanerozoic reef ecosystem. In: Kiessling, W., Flügel, E., Golonka, J. (eds.), *Phanerozoic Reef Patterns*. SEPM Special Publication, 72, SEPM, 625-690.
- Kwon, S.-W., Park, J., Choh, S.-J., Lee, D.-C. and Lee, D.-J., 2012, Tetradiid-siliceous sponge patch reefs from the Xiazhen Formation (late Katian), southeast China: A new Late Ordovician reef association. *Sedimentary Geology*, 267-268, 15-24.
- Larmagnat, S. and Neuweiler, F., 2015, Taphonomic filtering in Ordovician bryozoan carbonate mounds, Trenton Group, Montmorency Falls, Quebec, Canada. *Palaios*, 30, 169-180.
- Lee, J.-H., Chen, J. and Chough, S.K., 2010, Paleoenvironmental implications of an extensive macerate microbialite bed in the Furongian Chaomidian Formation, Shandong Province, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297, 621-632.

- Lee, J.-H., Chen, J., Choh, S.-J., Lee, D.-J., Han, Z. and Chough, S.K., 2014, 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., 2015, 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., Choh, S.-J., Lee, D.-J., Woo, J. and Riding, R., 2016a, Early recovery of sponge framework reefs after Cambrian archaeocyath extinction: Zhangxia Formation (early Cambrian Series 3), Shandong, North China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 457, 269-276.
- Lee, J.-H., Hong, J., Lee, D.-J. and Choh, S.-J., 2016b, A new Middle Ordovician bivalve-siliceous sponge-microbe reef-building consortium from North China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 457, 23-30.
- Lee, J.-H., Kim, B.-J., Liang, K., Park, T.-Y., Choh, S.-J., Lee, D.-J. and Woo, J., 2016c, Cambrian reefs in the western North China Platform, Wuhai, Inner Mongolia. *Acta Geologica Sinica*, 90, 1946-1954.
- Lee, J.-H., Dattilo, B.F., Mrozek, S., Miller, J.F. and Riding, R., 2019, Lithistid sponge-microbial reefs, Nevada, USA: Filling the late Cambrian 'reef gap'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 520, 251-262.
- Lee, J.-H. and Riding, R., 2018, Marine oxygenation, lithistid sponges, and the early history of Paleozoic skeletal reefs. *Earth-Science Reviews*, 181, 98-121.
- Li, C.-W., Chen, J.-Y. and Hua, T.-E., 1998, Precambrian Sponges with Cellular Structures. *Science*, 279, 879-882.
- Li, Q., Li, Y. and Kiessling, W., 2017, The oldest labechiid stromatoporoids from intraskeletal crypts in lithistid sponge-*Calathium* reefs. *Lethaia*, 50, 140-148.
- Liu, B., Rigby, J.K., Jiang, Y. and Zhu, Z., 1997, Lower Ordovician lithistid sponges from the eastern Yangtze Gorge Area, Hubei, China. *Journal of Paleontology*, 71, 194-207.
- Love, G.D., Grosjean, E., Stalvies, C., Fike, D.A., Grotzinger, J.P., Bradley, A.S., Kelly, A.E., Bhatia, M., Meredith, W., Snape, C.E., Bowring, S.A., Condon, D.J. and Summons, R.E., 2009, Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period. *Nature*, 457, 718-721.
- Luo, C., 2015, "Keratose" sponge fossils and microbialites: a geobiological contribution to the understanding of metazoan origin. Ph.D thesis, Georg-August-Universität Göttingen, 151 p.
- Luo, C. and Reitner, J., 2014, First report of fossil "keratose" demosponges in Phanerozoic carbonates: preservation and 3-D reconstruction. *Naturwissenschaften*, 101, 467-477.
- Luo, C. and Reitner, J., 2016, 'Stromatolites' built by sponges and microbes - a new type of Phanerozoic bioconstruction. *Lethaia*, 49, 555-570.
- Muir, L.A., Botting, J.P. and Beresi, M.S., 2017, Lessons from the Past: Sponges and the Geological Record. In: Carballo, J.L., Bell, J.J. (eds.), *Climate Change, Ocean Acidification and Sponges*. Springer, pp. 13-47.
- Nettersheim, B.J., Brocks, J.J., Schwelm, A., Hope, J.M., Not, F., Lomas, M., Schmidt, C., Schiebel, R., Nowack, E.C.M., De Deckker, P., Pawlowski, J., Bowser, S.S., Bobrovskiy, I., Zonneveld, K., Kucera, M., Stuhr, M. and Hallmann, C., 2019, Putative sponge biomarkers in unicellular Rhizaria question an early rise of animals. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 577-581.
- Neuweiler, F., Daoust, I., Bourque, P.A. and Burdige, D.J., 2007, Degradative calcification of a modern siliceous sponge from the Great Bahama Bank, The Bahamas: a guide for interpretation of ancient sponge-bearing limestones. *Journal of Sedimentary Research*, 77, 552-563.
- Park, J., Lee, J.-H., Hong, J., Choh, S.-J., Lee, D.-C. and Lee, D.-J., 2015, An Upper Ordovician sponge-bearing micritic limestone and implication for early Palaeozoic carbonate successions. *Sedimentary Geology*, 319, 124-133.
- Park, J., Lee, J.-H., Hong, J., Choh, S.-J., Lee, D.-C. and Lee, D.-J., 2017, Crouching shells, hidden sponges: Unusual Late Ordovician cavities containing sponges. *Sedimentary Geology*, 347, 1-9.
- Pisera, A., 2002, Fossil 'Lithistids': An Overview. In: Hooper, J.N.A., van Soest, R.W.M. (eds.), *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 388-402.
- Pham, H.D. and Lee, J.-H., 2019, "Stromatolite" formed by sponges and microbes from the Lower Ordovician Mungok Formation, Yeongwol, Korea. 34<sup>th</sup> IAS Meeting of Sedimentology, Rome, Italy, September 10-13.
- Pratt, B.R., 1982, Stromatolitic framework of carbonate mud-mounds. *Journal of Sedimentary Petrology*, 52, 1203-1227.
- Pratt, B.R., 2001, Calcification of cyanobacterial filaments: *Girvanella* and the origin of lower Paleozoic lime mud. *Geology*, 29, 763-766.
- Reid, R.E.H., 2003, Class Damospongia: general morphology and classification. In: Finks, R.M., Reid, R.E.H., Rigby, J.K. (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E, Porifera, Revised*. vol. 2. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas, 15-62.

- Reitner, J., 1993, Modern cryptic microbialite/metazoan facies from Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia) formation and concepts. *Facies*, 29, 3-40.
- Reitner, J., Neuweiler, F., Flajs, G., Vigener, M., Keupp, H., Meischner, D., Neuweiler, F., Paul, J., Reitner, J., Warnke, K., Weller, H., Dingle, P., Hensen, C., Schäfer, P., Gautret, P., Leinfelder, R., Hüssner, H. and Kaufmann, B., 1995, Mud mounds: A polygenetic spectrum of fine-grained carbonate buildups. *Facies*, 32, 1-69.
- Riding, R., 2006, Microbial carbonate abundance compared with fluctuations in metazoan diversity over geological time. *Sedimentary Geology*, 185, 229-238.
- Riding, R., Liang, L., Lee, J.-H. and Virgone, A., 2019, Influence of dissolved oxygen on secular patterns of marine microbial carbonate abundance during the past 490 Myr. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 514, 135-143.
- Rigby, J.K., 1983, Sponges of the Middle Cambrian Marjum Limestone from the House Range and Drum Mountains of Western Millard County, Utah. *Journal of Paleontology*, 57, 240-270.
- Rodríguez-Martínez, M., Sánchez, F., Walliser, E.O. and Reitner, J., 2012, An Upper Turonian fine-grained shallow marine stromatolite bed from the Muñecas Formation, Northern Iberian Ranges, Spain. *Sedimentary Geology*, 263-264, 96-108.
- Schubert, J.K. and Bottjer, D.J., 1992, Early Triassic stromatolites as post-mass extinction disaster forms. *Geology*, 20, 883-886.
- Sepkoski, J.J., 1997, Biodiversity: past, present, and future. *Journal of Paleontology*, 71, 533-539.
- Shapiro, R.S. and Awramik, S.M., 2006, *Favosamaceria cooperi* new group and form: A widely dispersed, time-restricted thrombolite. *Journal of Paleontology*, 80, 411-422.
- Shen, Y. and Neuweiler, F., 2018, Questioning the microbial origin of automicrite in Ordovician calathid-demosponge carbonate mounds. *Sedimentology*, 65, 303-333.
- Sperling, E.A., Robinson, J.M., Pisani, D. and Peterson, K.J., 2010, Where's the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules. *Geobiology*, 8, 24-36.
- Walter, M.R., 1972, Stromatolites and the biostratigraphy of the Australian Precambrian and Cambrian. *Special Papers in Palaeontology* 11, The Palaeontological Association London, London, 256 p.
- Warnke, K., 1995, Calcification processes of siliceous sponges in Viséan Limestones (Counties Sligo and Leitrim, Northwestern Ireland). *Facies*, 33, 215-228.
- Wood, R., 2011, Taphonomy of Reefs Through Time. In: Allison, P.A., Bottjer, D.J. (eds.), *Taphonomy: Process and Bias Through Time*. Topics in Geobiology, Springer, 375-409.
- Wulff, J.L., 1984, Sponge-Mediated Coral Reef Growth and Rejuvenation. *Coral Reefs*, 3, 157-163.
- Yang, X., Zhao, Y., Babcock, L.E. and Peng, J.I.N., 2017, A new vauxiid sponge from the Kaili Biota (Cambrian Stage 5), Guizhou, South China. *Geological Magazine*, 154, 1334-1343.
- Yin, Z., Zhu, M., Davidson, E.H., Bottjer, D.J., Zhao, F. and Tafforeau, P., 2015, Sponge grade body fossil with cellular resolution dating 60 Myr before the Cambrian. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, E1453-E1460.
- Zumberge, J.A., Love, G.D., Cardenas, P., Sperling, E.A., Gunasekera, S., Rohrssen, M., Grosjean, E., Grotzinger, J.P. and Summons, R.E., 2018, Demosponge steroid biomarker 26-methylstigmastane provides evidence for Neoproterozoic animals. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 1709-1714.

---

Received : August 6, 2019

Revised : September 22, 2019

Accepted : October 7, 2019