



## 경상북도 포항시 두호층(중기 마이오세)에서 산출된 *Cosmopolitodus hastalis* (판새아강: 악상어과) 이빨 화석

김수환<sup>‡</sup> · 박진영 · 이웅남

서울대학교 지구환경과학부

### 요 약

경상북도 포항시의 신생대 제3기 중기 마이오세 두호층에서 상어 이빨화석 몰드가 발견되었다. 이 화석은 준성체 *Cosmopolitodus hastalis*의 측치로 동정되었다. 이 화석의 산출은 얕은 해안가 환경을 지시하지만 저탁류에 의해 심해로 유입되었음을 가능성이 있다. *C. hastalis* 화석은 우리나라에서 처음으로 발견된 것이며 이를 상어가 마이오세 중기의 따뜻한 동해 연안에 서식했음을 지시한다.

**주요어:** 포항시, 마이오세, 두호층, 상어 이빨, 몰드, *Cosmopolitodus*

**Su-Hwan Kim, Jin-Young Park and Yuong-Nam Lee, 2018, A tooth of *Cosmopolitodus hastalis* (Elasmobranchii: Lamnidae) from the Duho Formation (Middle Miocene) of Pohang-si, Gyeongsangbuk-do, South Korea. Journal of the Geological Society of Korea. v. 54, no. 2, p. 121-131**

**ABSTRACT:** A tooth mold of a fossil shark was found in the Middle Miocene Duho Formation in Pohang-si, Gyeongsangbuk-do. It was identified as a lateral tooth of a juvenile *Cosmopolitodus hastalis*. Although the occurrence of a juvenile *C. hastalis* suggests a shallow marine paleoenvironment, it is likely that the tooth was transported into deep-sea by turbiditic currents. It is the first record of *C. hastalis* in the Korean Peninsula, and indicates that this extinct shark lived in the warm shallow sea of Pohang area during the Middle Miocene.

**Key words:** Pohang-si, Miocene, Duho Formation, shark, tooth, mold, *Cosmopolitodus*

(*Su-Hwan Kim, Jin-Young Park and Yuong-Nam Lee, School of Earth and Environmental Sciences, Seoul National University, Seoul 08826, Republic of Korea*)

### 1. 서 론

연골어류(Chondroichthyes) 판새아강(Elasmobranchii)에 속하는 상어류(Selachii)는 현재까지 106속(屬), 최소 513종(種)의 현생분류군이 보고되었으며(Nelson et al., 2016), 가장 오래된 화석기록은 유럽의 하부 데본기 지층에서 발견된 *Leonodus*속이다(Long, 1995). 단단한 뼈를 가진 경골어류(Osteichthyes)와는 달리 상어는 각기동형으로 석질화된 테세라(tesserae)로 이루어진 연골을 가진다. 그렇기 때문에 상어를 포함한 연골어류의 체화석은 보존되기 매우 힘들다. 반면 일생동안 끊임없이 진행되는 이갈이에 의해 탈락되는 이빨은 법랑질(enamel)로 덮여 있기 때문에 화석화되기 쉬우며, 상어의 진화적 유연관계 연구는 대부

분 이빨 화석을 바탕으로 이루어진다. 동북아시아의 신생대 상어 이빨 화석은 주로 일본에서 보고되었으며, 한국에서는 제주도 서귀포층에서 산출된 상어 화석에 대한 2건의 보고가 있었다(Haraguchi, 1931; Lee et al., 2014). Haraguchi (1931)는 서귀포층을 명명하고 플라이스토세(Pleistocene)로 해석함과 동시에 *Carcharocles* (*Carcharodon*) *megalodon*의 산출을 언급하였지만 분류학적 기재를 하지 않았다. 이후 Lee et al. (2014)은 서귀포층에서 산출된 상어 이빨 화석을 소교두가 없는 곧고 넓적한 삼각형의 치관을 가지며, 다른 종과 구분되는 톱날의 특징을 바탕으로 *Carcharodon carcharias*로 분류했다. Lee et al. (2014)은 또한 서귀포층의 시대가 플라이스토세로 한정된다면 Haraguchi (1931)의 표본은 *C. megalodon*이 아닌 *C. carcharias*

<sup>‡</sup> Corresponding author: +82-2-880-2241, E-mail: shwan0@snu.ac.kr

로 분류되어야 할 가능성을 제시했다.

2016년 3월 12일 경상북도 포항시 북구 흥해읍 죽천리 일대에 노출된 제3기 마이오세 두호층의 담갈색 이암에서 상어 이빨화석이 발견되었다(그림 1). 이 화석은 외형본(external mold)로 보존되어 있으며, 이빨뿌리(root) 인상의 일부분이 훼손되어 있다(그림 2).

이것은 두호층에서 공식적으로 처음 보고되는 상어 화석임과 동시에 마이오세 기간 동해에 살았던 상어의 종류를 알려주는 중요한 단서다. 본 논문은 이 새로운 화석을 기재, 분류하고 우리나라 신생대 상어화석에 대한 새로운 자료를 제공하는데 목적이 있다. 채집된 화석은 현재 서대문자연사박물관에 보관되어 있

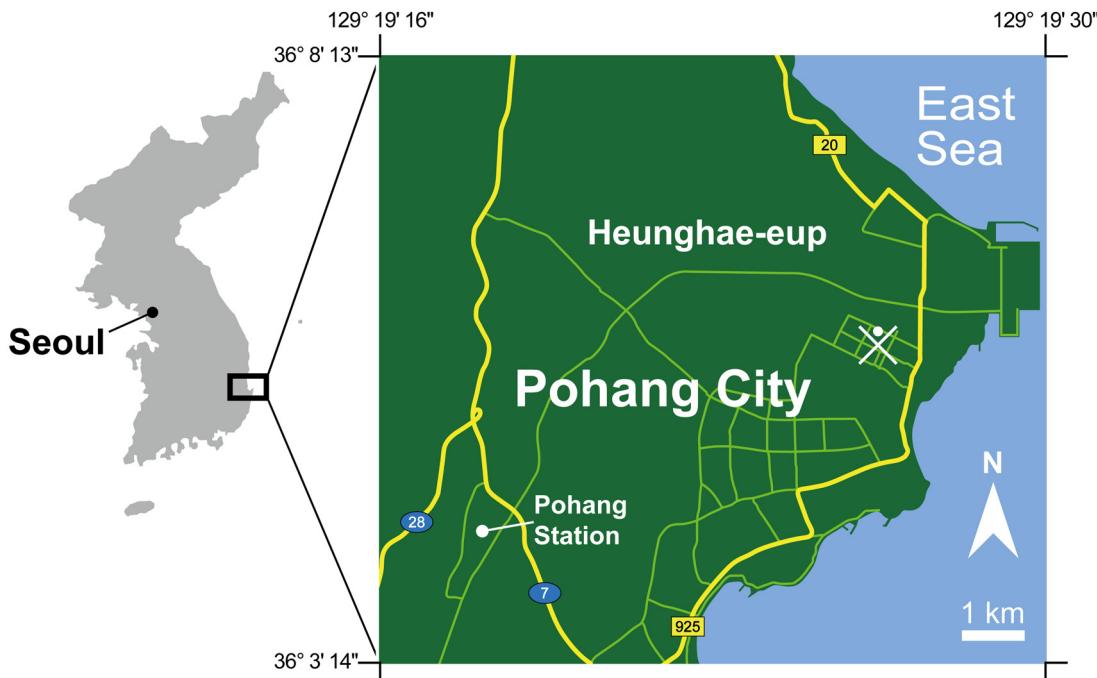


Fig. 1. A map showing the locality where the specimen was discovered.

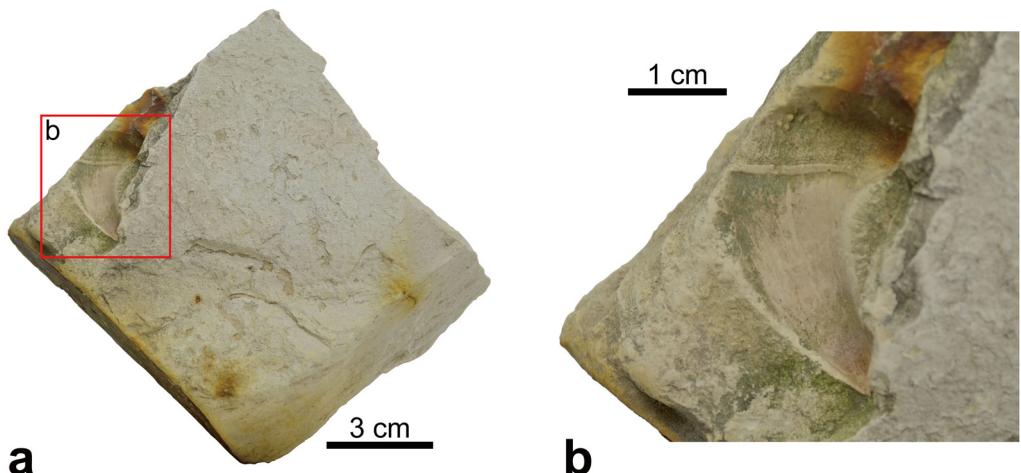


Fig. 2. An imprint of the lingual side of a *Cosmopolitodus hastalis* tooth. (a) Photo of the specimen. (b) Enlarged photo of the specimen.

**Table 1.** Various fossils reported from the Duho Formation.

Clades	Taxa	References
Marine mammals	Kentriodontidae indet. Pomatodelphininae indet.	Lim (2005) Lee et al. (2012)
Fishes	Pleuronectiformes indet. <i>Pleuronichthys</i> sp.	Ko (2016) Ko and Nam (2016)
Crustaceans	<i>Leesquilla bajee</i> , <i>Leesquilla sunii</i> , <i>Pohsquilla neonica</i> , <i>Pohsquilla scissodentica</i> , <i>Squilla</i> sp.	Yun (1985)
Molluscs	<i>Yoldia sagittaria</i> , <i>Acharax tokunagai</i> , <i>Propeamussium tateiwai</i> , <i>Lucinoma acutilineatum</i> , <i>Calyptogena</i> cf. <i>elongata</i> , <i>Panomya simotomensis</i> , <i>Lucinoma</i> sp., <i>Phos</i> cf. <i>minoensis</i> , <i>Nuculana pennula</i> , <i>Portlandia</i> cf. <i>gratiosa</i> , <i>Conchoceles</i> cf. <i>bisecta</i> , <i>Macoma incongrua</i> , <i>Delectopecten peckhami</i> , <i>Patinopecten</i> sp., <i>Patinopecten kimurai ugoensis</i>	Yoon (1975, 1976) Lee (1992) Kim and Lee (2011)
Echinoderms	Ophiuroidea indet.	Seong et al. (2009)
Foraminiferans	over 80 species (including <i>Turborotalia scitula scitula</i> )	Kim (1965) Kim (1990)
Coccolithophores	5 species (including <i>Coccolithus pelagicus</i> )	Kim et al. (1982)
Silicoflagellates	<i>Distephanus</i> sp.	Kim et al. (1982)
Radiolarians	103 species (including <i>Botryopyle dictycephalus</i> )	Bak et al. (1996)
Chrysophycean Cysts	6 species (including <i>Archaeomonas areolata</i> )	Koh (2006)
Dinoflagellates	over 5 species (including <i>Actiniscus elongatus</i> )	Koh (2006) Yun (1986)
Ebridians	15 species (including <i>Ammodochium ampulla</i> )	Koh (2006)
Plants	15 species (including <i>Albizia miokalkora</i> )	Kim (2005, 2008, 2009, 2010) Kim et al. (2009) Jung and Lee (2009) Kim et al. (2017)
Spores and pollens	over 24 species (including Pinaceae indet.)	Chung and Choi (1993) Chung et al. (1995) Chung and Koh (2005)
Trace fossils	<i>Chondrites</i> ichnosp., <i>Planolites</i> ichnosp., <i>Palaeophycus</i> ichnosp., <i>Taenidium</i> ichnosp.	Kim and Paik (2013)

다(표본번호: 화석-000412).

## 2. 지질 개요

본 표본이 채집된 두호층은 포항분지에 분포하는 연일층군의 최상부에 위치하는 지층으로서 하부의 학전층을 정합으로 피복하는 두께 250 m내외의 퇴적층이다(*sensu* Yun, 1986). 두호층은 동해안을 따라 북동-남서방향으로 소규모 분포하며, 사암이 협재되어

있는 옅은 회색 내지 담갈색의 균질한 이암으로 구성되어 있다.

두호층에서는 해양포유류, 어류, 갑각류, 연체동물, 극피동물, 방산충, 유공충, 와편모조류, 초미화석, 식물 및 화분화석, 생흔화석 등의 다양한 화석들이 보고되었으며(표 1), 이러한 고생물학적 기록에 따른 고환경 해석은 학자들에 의해 다양한 의견들이 제시되었다. 두호층은 유공충과 갯가재 화석의 산출에 의해 얕은 해상 환경으로 보고되었으며(Kim, 1965; Yun,

1985), 연체동물 화석 연구에서도 어느 정도 깊이가 있는 외해 환경(offshore)으로 해석되었다(Yoon, 1975, 1976; Lee, 1992). 반면 Seong *et al.* (2009)와 Kim and Lee (2011)는 거미불가사리 화석의 보존 상태 및 가리비 화석의 산출을 통해 두호층이 다소 깊은 수심의 저에너지 환경에서 형성된 것으로 해석했다. 더 나아가 퇴적환경 연구와 심해기원 생흔화석 산출은 두호층이 반원양성(hemipelagic) 또는 심해 환경이었음을 지시하고 있다(Chough *et al.*, 1990; Kim and Paik, 2013).

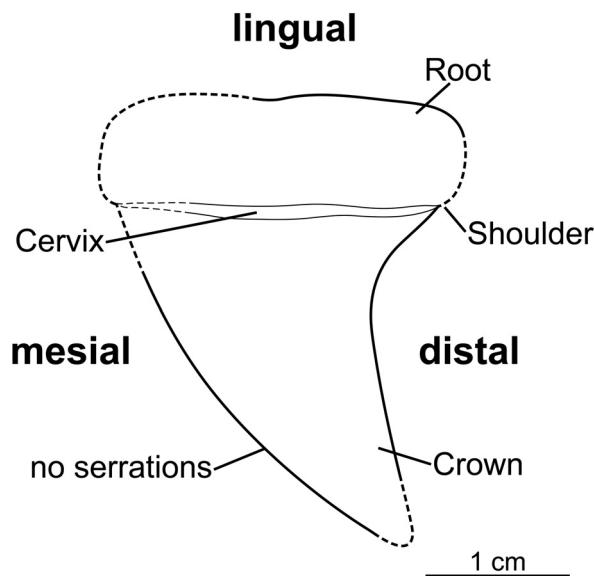
두호층의 고기후는 식물화석 기록을 바탕으로 온대 내지 아열대환경으로 해석되고 있지만(Kim, 2008, 2010; Kim *et al.*, 2009, 2017; Jung and Lee, 2009), 화분화석의 기록에 의해서는 어느 정도의 기온감소가 있었을 것으로 추정되고 있다(Chung and Choi, 1993; Chung and Koh, 2005). 한편 Kim and Choi (1977)와 Bak *et al.* (1996), 그리고 Koh (2006)는 유공층, 방산층, 그리고 미소 포낭류 화석을 통해 두호층이 퇴적될 당시에 한류의 영향이 있었을 것으로 해석했다. 반면 Kim (1965)과 Kim *et al.* (1982)은 온대기후종의 유공층, 초미화석량의 증가를 통해 두호층이 난류의 영향권 하에서 퇴적되었을 것으로 해석했다. 추가적으로 미소 포낭류와 강돌고래 화석의 산출은 두호층이 담수 또는 기수의 영향을 받았을 가능성

을 지시하고 있다(Koh, 2006; Lee *et al.*, 2012).

두호층의 퇴적 시기는 최근 수행된 저어콘 연대측정 결과에 의해 마이오세 전기 이후( $21.89 \pm 1.1$  Ma와  $21.68 \pm 1.2$  Ma)에 시작되었다고 추정되며(Lee *et al.*, 2014), 와편모조류와 방산층 화석을 바탕으로 중기 마이오세 중반부 내지 중기 마이오세 후반부에 퇴적되었을 것이라는 해석도 있다(Byun and Yun, 1992; Bak *et al.*, 1996). 마찬가지로 고지자기 연구에 따른 결과 또한 두호층의 퇴적 시기가 중기 마이오세를 지시하고 있다(Kim *et al.*, 1993).

### 3. 기재

화석 기재에 사용한 이빨의 형태적 용어는 현재 가장 널리 인용되고 있는 Kuga (1985)의 것을 따랐다. 전체적인 형태는 오목하며, 두드러진 이빨목(tooth cervix)을 보이고 있는 것으로 보아 입의 안쪽면(lingual side)이 외형본으로 보존되어 있음을 알 수 있다(그림 3). 이빨뿌리는 내측부(mesial part)의 일부가 손상되어 있지만, 이빨뿌리의 원위부(distal part)와 치관(crown)은 잘 보존되어 있어서 전반적인 형태를 관찰할 수 있다. 보존된 치관의 높이는 23.5 mm이고 최대 너비는 17.4 mm다. 온전한 상태였을 경우 치관의 너비는 약 20.1 mm일 것으로 추정된다. 치관은 소교두(cusplet)



**Fig. 3.** A line drawing of the imprint of the lingual tooth side of a *Cosmopolitodus hastalis* tooth.

가 없으며, 교두(cusp)만을 가지고 납작한 형태를 보인다. 치관의 앞날(mesial edge)과 뒷날(distal edge)에는 텁날이 없이 매끄럽다. 측면(lateral view)에서 교두는 원위측을 향해 강하게 휘어져 있으며, 그 각도는 30°다. 치관과 이빨뿌리는 이빨목에 의해 확연히 구분되며, 이빨목의 두께는 거의 변하지 않은 상태로 직선으로 뻗어있다. 보존된 이빨뿌리의 높이는 7.8 mm, 최대 너비는 19.5 mm다. 이빨뿌리의 원위부어깨(distal shoulder)는 약하게 발달했다. 이빨뿌리는 전체적으로 좌우대칭을 이루며, 근원측(proximal)을 향해 뾰은 뿌리엽(root lobes) 없이 직사각형 형태를 보인다.

분리된 채로 보존된 이빨의 정확한 위치를 판별하기는 어렵다. 하지만 치관의 형태가 비대칭이기 때문에 상악치(maxillary teeth)임을 알 수 있으며, 교두가 원위측 방향으로 강하게 휘어져 있어서 본 이빨이 전치(anterior tooth)가 아닌 측치(lateral tooth) 중 하나라고 추정할 수 있다. 또한 이빨뿌리가 전체 이빨의 크기에 비해 높이가 비교적 낮은 관계로 이 이빨은 측치 중에서도 상대적으로 전치에 인접해 있었을 것으로 판단된다.

본 표본의 중요한 특징은 넓고 얇은 교두를 가진 점과 이빨뿌리는 직사각형이라는 점이다. 이러한 형태는 *Carcharodon carcharias*와 상당히 유사하다. 하지만 치관의 날에 텁날이 전혀 없다는 점에서 *Carcharodon carcharias*와 차이를 보인다. 이러한 특징들은 본 표본이 *Cosmopolitodus hastalis*에 속함을 시시한다(Kuga, 1985). *Cosmopolitodus hastalis*의 분류에 대해서는 그 동안 논란이 많았다. Agassiz (1843)에 의해 처음 보고된 *Cosmopolitodus hastalis*는 원래 *Oxyrhina*속으로 분류되었다. 하지만 그는 같은 종의 화석을 치관의 너비에 따라 얇은 개체를 *Oxyrhina hastalis*, 너비가 비교적 넓은 개체를 *Oxyrhina xiphodon*으로 각각 분류했다. 이러한 형태적 차이는 Leriche (1926)에 의해 개체발생변이(ontogenetic variation)에 따른 결과로 여겨졌고, 결국 *O. xiphodon*은 *O. hastalis*의 후행이명(junior synonym)으로 취급되어 학명이 말소되었다. Jordan and Beal (1913)은 소교두가 없고 치관의 텁날이 발달하지 않은 특징을 이용해 *O. hastalis*를 *Isurus*속으로 분류했다. 반면 Glikman (1964)는 *Isurus hastalis*의 직계후손종(chronospecies)이 *Carcharodon*속의 *Carcharodon hubbelli*와 *Carcharodon carcharias*일 것으로 해석하여 새로운 속인 *Cosmopolitodus*속을 정립하고 *hastalis*종을

이 속에 소속시켰다. Cappetta (1987)은 *Cosmopolitodus hastalis* 이빨의 치관이 삼각형이며 입 바깥쪽면(labial side)이 납작하다는 점, 입 안쪽면(lingual side)이 약간 볼록하다는 점, 그리고 이빨뿌리가 납작하고 꽤 높다는 이유로 *Cosmopolitodus hastalis*가 *Isurus*속보다는 *Carcharodon carcharias*와 더 유사하다고 언급했다. 이후 Ehret et al. (2012)은 같은 이유로 *Cosmopolitodus* 속을 말소시키고 *Cosmopolitodus hastalis*를 *Carcharodon* 속으로 포함시킬 것을 제안했다. 하지만 Ebersole et al. (2017)은 *Cosmopolitodus hastalis*의 화석이 *Carcharodon carcharias*와 동일한 퇴적층에서 산출된다는 이유로 이 두 분류군이 직계후손 관계가 아님을 증명하고 *Carcharodon hastalis*를 다시 *Cosmopolitodus*속으로 분류했다. 본 논문은 Ebersole et al. (2017)의 분류를 따랐다.

#### 4. 토 의

상어의 이빨 치관 높이를 통해 상어 전체 몸길이를 다음과 같은 방법으로 유추할 수 있다(Gottfried et al., 1996): 전체 몸길이(m) = (0.096) (치관의 높이, mm) - (0.22). 비록 현생 *Carcharodon carcharias*의 성장과정에 따른 몸길이와 이빨 치관의 높이 변화를 기준으로 한 것이지만, 많은 학자들은 이 공식을 화석 악상어과(Lamnidae) 상어의 크기를 추정할 때 유용하게 사용하고 있다(e.g., Shimada, 2008; Kriwet et al., 2015; Collareta et al., 2017). 본 표본의 치관 높이인 23.5 mm를 이 공식에 대입하면 2.036 m의 값이 산출된다. 본 연구에 사용된 화석이 가장 큰 전치와 인접하게 위치했던 이빨이었음을 감안하면, 상어의 몸길이가 최소 약 2 m보다는 조금 더 길었다고 볼 수 있다. *Cosmopolitodus hastalis*는 몸길이가 약 6.5 m까지 성장하는 몸집이 큰 상어다(Compagno, 2001). 이와 비교하면 본 표본은 성체의 1/3 밖에 되지 않는 작은 몸집의 준성체 상어의 것으로 판단한다.

Ijiri and Kamei (1961)와 Shikama (1966)는 *Cosmopolitodus hastalis*의 화석이 얕은 수심에서 서식하는 연체동물과 포유류 desmostyliid의 화석과 함께 산출되기 때문에 해안 근처에서 살았을 것으로 추정했다. 한편 Itoigawa and Nishimoto (1974)는 이들의 화석이 저서성(benthic) 생물의 흔적과도 함께 발견되기 때문에 *Cosmopolitodus hastalis*가 천해양성(epipelagic) 어류일 것으로 보았다. 현재 *Cosmopolitodus hastalis*

**Table 2.** Northeast Asian fossil record of *Cosmopolitodus hastalis*.

	Formations and localities	Ages	References
1	Arakida Formation; Nagano, Japan ( $35.8^{\circ}$ N, $137.9^{\circ}$ E)	Early Miocene	Shikama (1954)
2	Tonokita Formation; Hokkaido, Japan ( $43.2^{\circ}$ N, $144.0^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Kimura <i>et al.</i> (1998)
3	Lithology not reported; Yamanashi, Japan ( $35.6^{\circ}$ N, $138.6^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Yabumoto and Uyeno (1994)
4	Mizunami Group; Gifu, Japan ( $35.5^{\circ}$ N, $136.9^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Yabumoto and Uyeno (1994)
5	Andaibara Formation; Ishikawa, Japan ( $37.3^{\circ}$ N, $136.8^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
6	Sekinobana Formation; Ishikawa, Japan ( $37.2^{\circ}$ N, $136.7^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
7	Maenami Formation; Ishikawa, Japan ( $37.3^{\circ}$ N, $137.1^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
8	Hannoura Formation; Niigata, Japan ( $37.1^{\circ}$ N, $137.9^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
9	Suso Formation; Niigata, Japan ( $37.1^{\circ}$ N, $137.9^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
10	Wajimazaki Formation; Ishikawa, Japan ( $37.4^{\circ}$ N, $136.9^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
11	Kurahara Formation; Toyama, Japan ( $36.6^{\circ}$ N, $136.8^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
12	Kurahara Formation; Ishikawa, Japan ( $36.7^{\circ}$ N, $136.8^{\circ}$ E)	Middle Miocene	Karasawa (1989)
13	Duho Formation; Pohang, Korea ( $36.5^{\circ}$ N, $129.24^{\circ}$ E)	Middle Miocene	This study
14	Fushina Formation; Tottori, Japan ( $35.2^{\circ}$ N, $133.2^{\circ}$ E)	Late Miocene	Hirota (1979)
15	Fushina Formation; Shimane, Japan ( $35.4^{\circ}$ N, $133.0^{\circ}$ E)	Late Miocene	Sakai (1935)
16	Fushina Formation; Shimane, Japan ( $35.4^{\circ}$ N, $132.9^{\circ}$ E)	Late Miocene	Hirota (1979)

는 다른 대형 악상어과의 상어들과 마찬가지로 바다 곳곳을 돌아다니는 원양성(pelagic) 어류였을 것으로 추정되고 있다(Kuga, 1985; Cappetta, 1987; Ward, 2001; Collareta *et al.*, 2017). 그 이유는 이들의 화석이 남극을 제외한 모든 대륙에서 광범위하게 확인되고 있다는 점, 그리고 원양성의 다른 악상어과의 상어 화석과 함께 발견되고 있다는 점 때문이다(e.g., Barnes, 1972; Muizon and DeVries, 1985; Domning, 1989; Hulbert and Morgan, 1989; Perea and Ubilla, 1990; Holec *et al.*, 1995; Arratia and Cione, 1996; Iturrealde-Vinent *et al.*, 1996; Ward, 2001; Fitzgerald, 2004;

Ávila *et al.*, 2012; Ehret *et al.*, 2012; Collareta *et al.*, 2017; Ebersole *et al.*, 2017). 반면, 성체와 달리 *Cosmopolitodus hastalis*의 어린 개체는 현생의 *Carcharodon carcharias*와 유사하게 해안 근처에서 서식했을 것으로 여겨지고 있다(Collareta *et al.*, 2017). 이는 여러 어린 개체의 이빨 화석이 천해의 환경에서 형성된 퇴적암에서 산출되는 여러 어린 개체의 이빨화석, 그리고 천해 환경으로 해석된 폐루의 상부 마이오세 피스 코층(Pisco Formation)에서 산출된 거의 온전한 준성체 *Cosmopolitodus hastalis*의 골격화석에 의해 뒷받침되고 있다(Collareta *et al.*, 2017). Yun (1985)과 Lee

and Yoon (2004)은 갯가재와 연체동물의 화석을 근거로 두호층을 천해 환경으로 해석했다. 하지만 Kim and Paik (2013)은 이러한 생물의 유해들이 저탁류에 의해 심해분지로 유입된 것으로 해석했으며, 이 해석을 생흔화석속(ichnogenus)인 *Chondrites*속의 발견으로 뒷받침했다. 비록 본 논문의 이빨화석이 천해의 환경을 지시한다고 하더라도 이전에 보고된 갯가재와 연체동물의 화석과 마찬가지로 본 이빨도 저탁류에 의해 천해에서 심해로 유입된 것으로 판단된다.

Collareta *et al.* (2017)은 준성체 *Cosmopolitodus hastalis* 골격화석의 복부에 해당하는 부위에서 물고기의 잔해들이 발견되었음을 보고했다. 그들은 이것이 준성체 *Cosmopolitodus hastalis*의식성이 물고기 위주였음을 보여주는 직접적인 증거라고 여겼다. 본 이빨화석이 산출된 두호층에서는 저서성 어류인 가자미과(Pleuronectidae)의 *Pleuronichthys*속도 발견되었으며(Ko, 2016; Ko and Nam, 2016), 이외에도 아직 논문으로 보고되지 않은 수많은 물고기 화석들이 발견된다. 따라서 두호층의 어린 *Cosmopolitodus hastalis*는 이러한 물고기들을 먹이로 삼았을 가능성이 높다.

한편 Ko (2016)는 가자미 화석을 심해동물로 간주하고 이것이 두호층의 심해 퇴적 기원을 뒷받침한다고 언급했다. 하지만 가자미과는 얕은 바다부터 심해까지 넓게 분포하며, 기수(brackish water)와 담수(fresh water) 환경에서도 서식하는 분류군들이 있기 때문에 심해 환경을 지시하는 직접적인 증거로서는 미흡하다(Nelson, 2016).

*Cosmopolitodus hastalis*는 마이오세부터 중기 플리오세(Pliocene)까지만 생존했던 상어다(Ávila *et al.*, 2012). 따라서 현생의 *Carcharodon carcharias*와 달리 *Cosmopolitodus hastalis*가 선호했던 환경을 알아내기는 어렵다. 하지만 *Cosmopolitodus hastalis*와 함께 발견되는 연체동물, 극피동물, 개형충, 그리고 완족동물의 화석을 통해 일부 학자들은 *Cosmopolitodus hastalis*가 온대 또는 아열대의 바다에서 서식하던 어류였을 것으로 추정하고 있다(e.g., Itoigawa and Nishimoto, 1974; Ward, 2001; Ávila *et al.*, 2012). 따라서 본 *Cosmopolitodus hastalis* 화석은 식물화석을 근거로 두호층의 형성 당시 기후가 온난했다는 선행 연구들(Kim, 2008, 2010; Kim *et al.*, 2009, 2017; Jung and

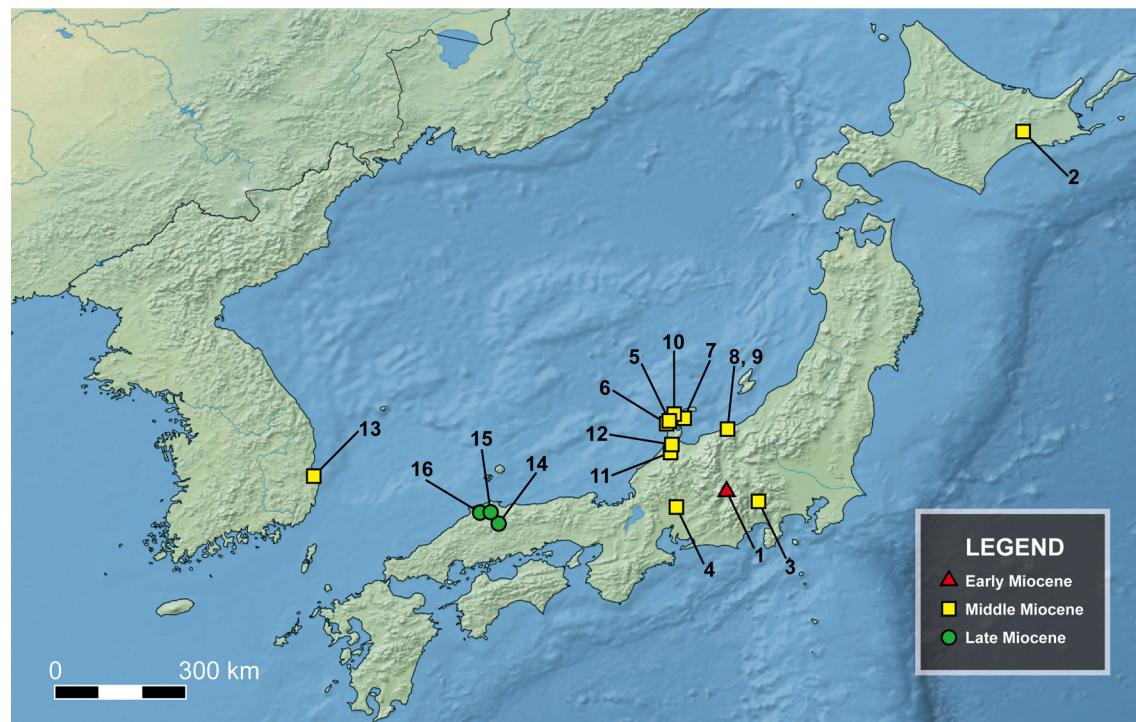


Fig. 4. A map showing the geographic distribution of *Cosmopolitodus hastalis* fossil localities in Northeast Asia. Numbers indicate the reported localities shown in Table 1.

Lee, 2009)의 주장을 뒷받침한다고 볼 수 있다. 더 나아가, 현생 악상어과의 준성체는 용승(upwelling)이 일어나는 곳에서도 먹이활동을 하는데(Sepulveda *et al.*, 2004; Hussey *et al.*, 2012), Dudley and Cliff (2010)에 따르면 용승이 일어나는 곳에서의 섭식은 준성체 상어들의 전체 먹이활동 중에서 중요한 비중을 차지한다. Collareta *et al.* (2017)은 현생 악상어과와 진화적 관계가 가까운 *Cosmopolitodus hastalis* 또한 이와 유사한 섭식활동을 했을 것으로 추정했다. 유공충과 방산충 화석을 통해 Kim and Choi (1977)와 Bak *et al.* (1996)은 두호층이 한류의 영향을 받았을 것으로 해석했으며, Koh (2006)은 미소 포낭류 화석 연구를 통해 두호층의 상부로 갈수록 한류의 영향을 더 많이 받았을 것으로 추정했다. 그리고 Lee (1993)는 학전층 상부에서 연안 및 근해의 식물성 플랑크톤 군집(phytoplankton community) 또는 연안용승지역을 지시하는 규조휴면포자(diatom resting spore) 화석들을 보고했다. 이러한 증거들은 두호층이 형성될 당시에 용승 현상이 존재했을 가능성을 보여준다고 판단된다. *Cosmopolitodus hastalis*를 포함하여 두호층에서 산출되는 많은 물고기 화석은 당시 용승의 영향을 받아 해양생물이 변성했음을 보여주는 증거일 수도 있다.

*Cosmopolitodus hastalis*의 기록은 남극을 제외한 모든 대륙에서 발견되고 있다(Ward, 2001). 하지만 본 논문을 제외하면 동북아시아에서의 *Cosmopolitodus hastalis*에 대한 기록은 지금까지 일본에서만 한정되어 보고되어왔다(Sakai, 1935; Shikama, 1954; Hirota, 1979; Karasawa, 1989; Yabumoto and Uyeno, 1994; Kimura *et al.*, 1998)(표 2; 그림 4). 따라서 이 화석은 우리나라 최초의 *Cosmopolitodus hastalis*에 대한 기록임과 동시에 동북아시아에서 일본 외의 지역에서 처음 보고되는 *Cosmopolitodus hastalis*의 화석이다.

## 감사의 글

상어 이빨 표본을 기증하여 연구의 발판을 마련해주신 정기영 선생님에게 먼저 감사드립니다. 그리고 표본에 접근하도록 허락해주시고 사진 작업에도 도움을 주신 서대문자연사박물관의 백두성 팀장님과 김도권 선생님에게도 감사드리며, 원고를 작성하는데 많은 도움을 준 서울대학교 고생물학연구실의 이

성진 학생에게도 감사드립니다. 마지막으로 본 논문을 심사해주신 충북대학교의 이동찬 교수님과 익명의 심사위원님께 감사드립니다. 이 연구는 한국연구재단의 중견연구자지원사업(과제번호: 2016R1A2B 2015012)에 의해 지원되었습니다.

## REFERENCES

- Agassiz, L., 1843, Recherches Sur Les Poissons Fossiles. Tome III (livr. 15-16). Imprimerie de Petitpierre, Neuchatel, 157-390 (in French).
- Arratia, G. and Cione, A., 1996, The Record of Fossil Fishes of Southern South America. Münchener Geowissenschaft Abhandlungen, 30, 9-72 (in Spanish with English abstract).
- Ávila, S.P., Ramalho, R. and Vullo, R., 2012, Systematics, palaeoecology and palaeobiogeography of the Neogene fossil sharks from the Azores (Northeast Atlantic). Annales de Paléontologie, 98, 167-189.
- Bak, Y., Lee, J.D. and Yun, H., 1996, Middle Miocene Radiolarians from the Duho Formation in the Pohang Basin, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 12, 225-261.
- Barnes, L.G., 1972, Miocene Desmatophocinae (Mammalia: Carnivora) from California. University of California Publications in Geological Science, 89, 76 p.
- Byun, H. and Yun, H., 1992, Miocene Dinoflagellate cysts from the central part of the Pohang Basin, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 8, 164-235.
- Cappetta, H., 1987, Handbook of Paleichthyology, 3B: Chondrichthyes II. Verlag Friedrich Pfeil, München. 193 p.
- Chough, S.K., Hwang, I.G. and Choe, M.Y., 1990, The Miocene Doumsan fan-delta, southeast Korea: a composite fan-delta system in back-arc margin. Journal of Sedimentary Petrology, 60, 445-455.
- Chung, C.H. and Choi, D.K., 1993, Paleoclimatic implications of Palynoflora from the Yeonil Group (Miocene), Pohang area, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 9, 143-154 (in Korean with English abstract).
- Chung, C.H., Kim, J.Y. and Koh, Y.K., 1995, Paleoenvironment of Miocene Palynoflora from the Yeonil Group, Pohang Area, Korea. Journal of the Korean Earth Science Society, 16, 215-221 (in Korean with English abstract).
- Chung, C.H. and Koh, Y.K., 2005, Palynostratigraphic and palaeoclimatic investigations on the Miocene deposits in the Pohang area, South Korea. Review of Palaeobotany and Palynology, 135, 1-11.
- Collareta, A., Landini, W., Chacaltana, C., Valdivia, W.,

- Altamirano-Sierra, A., Urbina-Schmitt, M. and Bianucci, G., 2017, A well preserved skeleton of the fossil shark *Cosmopolitodus hastalis* from the late Miocene of Peru, featuring fish remains as fossilized stomach contents. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 123, 11-22.
- Compagno, L., 2001, Sharks of the World, an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, Volume 2, Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). Food and agriculture organization of the United Nations, Rome, 269 p.
- Domning, D.P., 1989, Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. III. *Xenosiren yucateca*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9, 429-437.
- Dudley, S.F. and Cliff, G., 2010, Influence of the annual sardine run on catches of large sharks in the protective gillnets off KwaZulu-Natal, South Africa, and the occurrence of sardine in shark diet. *African Journal of Marine Science*, 32, 383-397.
- Ebersole, J.A., Ebersole, S.M. and Cicimurri, D.J., 2017, The occurrence of early Pleistocene marine fish remains from the Gulf Coast of Mobile County, Alabama, USA. *Palaeodiversity*, 10, 97-115.
- Ehret, D.J., MacFadden, B.J., Jones, D.S., Devries, T.J., Foster, D.A. and Salas-Gismondi, R., 2012, Origin of the White shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the upper Neogene Pisco Formation of Peru. *Palaeontology*, 55, 1139-1153.
- Fitzgerald, E.M.G., 2004, A review of the Tertiary fossil Cetacea (Mammalia) localities in Australia. *Memoirs of Museum Victoria*, 61, 183-208.
- Glikman, L.S., 1964, Akuly paleogena i ich stratigrafičeskoe značenie. Nauka, Moskva. 229 p (in Russian).
- Gottfried, M.D., Compagno, L.J.V. and Bowman, C., 1996, Size and skeletal anatomy of the giant "megatooth" shark *Carcharodon megalodon*. In: Klimley, A.P. and Ainley, D.G. (eds.), Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias*, 55-66.
- Haraguchi, K., 1931, Saishu volcano. *Bulletin on the Geological Survey of Chosen (Korea)*, 10, 1-12.
- Hirota, K., 1979, A list of vertebrate fossils from the Shimame Prefecture. *Fossil Club Bulletin*, 13, 21-27.
- Holec, P., Hornacek, M. and Sykora, M., 1995, Lower Miocene shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) and whale faunas (Mammalia, Cetacea) near Mucin, southern Slovakia. *Geologicke Prace*, 100, 37-52.
- Hulbert, R.C., Jr. and Morgan, G.S., 1989, Stratigraphy, paleoecology, and vertebrate fauna of the Leisey Shell Pit local fauna, early Pleistocene (Irvingtonian) of southwestern Florida. *Papers in Florida Paleontology*, 2, 1-19.
- Hussey, N.E., McCann, H.M., Cliff, G., Dudley, S.F., Wintner, S.P. and Fisk, A.T., 2012, Size-based analysis of diet and trophic position of the white shark (*Carcharodon carcharias*) in South African waters. In: Domeier, M.L. (eds.), Global perspectives on the biology and life history of the white shark, 27-49.
- Ijiri, S. and Kamei, T., 1961, On the skull of *Desmostylus mirabilis* from South Sakhalin and *Paleoparadoxia tabatai* (Tokunaga) from Gifu Prefecture, Japan. *Earth Science*, 53, 1-27 (in Japanese with English abstract).
- Itoigawa, J. and Nishimoto, H., 1974, Elasmobranchii fossils (shark teeth) from Miocene Mizunami Group. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 1, 243-262.
- Iturralde-Vinent, M., Hubbell, G. and Rojas, R., 1996, Catalogue of Cuban fossil Elasmobranchii (Paleocene to Pliocene) and paleogeographic implications of their Lower to Middle Miocene occurrence. *Boletín de la Sociedad Jamaicana de Geología*, 31, 7-21.
- Jordan, D.S. and Beal, C.H., 1913, Supplementary noted of fossil fishes. *Bulletin of the Department of Geology of the University of California*, 7, 243-256.
- Jung, S.H. and Lee, S.J., 2009, Fossil-Winged Fruits of *Fraxinus* (Oleaceae) and *Liriodendron* (Magnoliaceae) from the Duho Formation, Pohang Basin, Korea. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), 83, 845-852.
- Karasawa, H., 1989, Late Cenozoic Elasmobranchs from the Hokuriku district, central Japan. *The Science reports of the Kanazawa University*, 34, 1-57.
- Kim, B.K., 1965, The stratigraphic and paleontologic studies on the Tertiary (Miocene) of the Pohang area, Korea. *Seoul University Journal Science and Technology Series*, 15, 32-121.
- Kim, B.K., Cheong, C.H., Koh, I.S., Paik, K.H. and Koh, Y.K., 1982, Micropaleontological and Sedimentological Studies of the Neogene Tertiary in Korea. *Journal of the Geological Society of Korea*, 18, 19-36.
- Kim, B.K. and Choi, D.K., 1977, Species Diversity of Benthonic Foraminifera in the Tertiary. *Journal of the Geological Society of Korea*, 13, 111-120 (in Korean with English abstract).
- Kim, D.H. and Lee, S.J., 2011, Fossil scallops from the Hagjeon Formation and the Duho Formation, Pohang Basin. *Journal of the Geological Society of Korea*, 47, 235-244 (in Korean with English abstract).
- Kim, J. and Paik, I.S., 2013, Chondrites from the Duho Formation (Miocene) in the Yeonil Group, Pohang Basin, Korea: Occurrences and paleoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society of Korea*, 49, 407-416 (in Korean with English abstract).
- Kim, J.H., 2005, Fossil *Albizia* Legume (Mimosaceae) from the Miocene Duho Formation of the Yeonil Group in the Pohang Area, Korea. *Journal of the Korean Earth Science Society*, 26, 166-171.

- Kim, J.H., 2008, A new species of *Acer* samaras from the Miocene Yeonil Group in the Pohang Basin, Korea. Geosciences Journal, 12, 331-336.
- Kim, J.H., 2009, Occurrence of *Pseudolarix* (Pinaceae) from the Miocene Duho Formation of the Yeonil Group in the Pohang Basin, Korea. Journal of the Korean Earth Science Society, 30, 598-604.
- Kim, J.H., 2010, *Albizia miokalkora* Hu and Chaney from the Duho Formation of Yeonil Group (Miocene) in the Pohang Basin, Korea. Journal of the Korean Earth Science Society, 31, 691-697 (in Korean with English abstract).
- Kim, J.H., Lee, S., An, J., Lee, H. and Hong, H., 2009, *Albizia* Fruit Fossils from the Miocene Duho Formation of Yeonil Group in the Pohang Basin, Korea. Journal of the Korean Earth Science Society, 30, 10-18 (in Korean with English abstract).
- Kim, J.H., Nam, K.S. and Jeon, Y.S., 2017, Diversity of Miocene fossil *Acer* from the Pohang Basin, Korea. Journal of the Geological Society of Korea, 53, 387-405 (in Korean with English abstract).
- 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).
- Kim, W.H., 1990, Significance of Early to Middle Miocene Planktonic Foraminiferal Biostratigraphy of the E-Core in the Pohang Basin, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 6, 144-164.
- Kimura, M., Yahata, M., Sawamura, H., Segawa, I., Suzuki, A. and Muraishi, Y., 1998, The vertebrate fossils and their horizon from Akan-cho, eastern Hokkaido, Japan. Earth Science, 52, 44-50 (in Japanese).
- 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, 1-10 (in Korean with English abstract).
- Ko, J.Y. and Nam, K.S., 2016, *Pleuronichthys* sp. Fossils (Pleuronectidae) from the Duho Formation, Pohang Uhyeon-dong in Korea. Journal of the Korean Earth Science Society, 37, 133-142 (in Korean with English abstract).
- Koh, Y.K., 2006, Minor Siliceous Microfossil Group and Fossil Cysts from the Yeonil Group (Tertiary) in the Northern Area of the Pohang Basin, Kyungbuk Province, Korea. Journal of the Korean Earth Science Society, 27, 95-117 (in Korean with English abstract).
- Kriwet, J., Mewis, H. and Hampe, O., 2015, A partial skeleton of a new lamniform mackerel shark from the Miocene of Europe. Acta Palaeontologica Polonica, 60, 857-875.
- Kuga, N., 1985, Revision of Neogene Mackerel Shark of Genus *Isurus* from Japan. Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of geology and mineralogy, 51, 1-20.
- 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 Petrological Society of Korea, 23, 167-185 (in Korean with English abstract).
- Lee, Y.G., 1992, Paleontological study of the Tertiary molluscan fauna in Korea. Science Reports of Institution of Geosciences, University of Tsukuba, Section B, 13, 15-125.
- Lee, Y.G., 1993, The marine diatom genus *Chaetoceros* Ehrenberg flora and some resting spores of the Neogene Yeonil Group in the Pohang Basin, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 9, 24-52.
- Lee, Y.N., Ichishima, H. and Choi, D.K., 2012, First record of a Platanistoid Cetacean from the Middle Miocene of South Korea. Journal of Vertebrate Paleontology, 32, 231-234.
- Lee, Y.N., Lee, H.J. and Hwang, J.H., 2014, Great white shark tooth from the Seogwipo Formation, Jeju Island. Journal of the Geological Society of Korea, 50, 643-647 (in Korean with English abstract).
- Leriche, M., 1926, Les poissons tertiaries de Belgique. IV. Les poissons Néogénés. Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, 32, 367-472 (in French).
- Lim, J.D., 2005, The first dolphin fossil from the Miocene of Korea. Current Science, 89, 939-940.
- Long, J.A., 1995, The rise of fishes. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 223 p.
- Muizon, C. and DeVries, T.J., 1985, Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). Geologische Rundschau, 74, 547-563.
- Nelson, J.S., Grande, T.C. and Wilson, M.V.H., 2016, Fishes of the World (5th ed.). John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey, 707 p.
- Perea, D. and Ubilla, M., 1990, Los selacios (Chonrichthyes) de la Fm. Camacho (Miocene sup., Uruguay). Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología, 2, 5-13 (in Albanian).
- Sakai, E., 1935, On the locality of *Desmostylus* on the South Bank of Lake Shinji. Journal of the Geological Society of Japan, 42, 161-162 (in Japanese).
- Seong, M.N., Kong, D.Y., Lee, B.J. and Lee, S.J., 2009, Cenozoic Brittle Stars (Ophiuroidea) from the Hageon Formation and the Duho Formation, Pohang Basin, Korea. Economic and Environmental Geology, 42, 367-376 (in Korean with English abstract).
- Sepulveda, C.A., Kohin, S., Chan, C., Vetter, R. and Graham, J.B., 2004, Movement patterns, depth prefer-

- ences, and stomach temperatures of free-swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus*, in the Southern California Bight. Marine Biology, 145, 191-199.
- Shikama, T., 1954, On the Tertiary Formations of Tomikusa in South Nagano Prefecture Article. Science reports of the Yokohama National University, 2, 71-108 (in Japanese with English abstract).
- Shikama, T., 1966, Postcranial skeletons of Japanese Desmostyliia. Palaeontological Society of Japan, Special Paper, 12, 1-202.
- Shimada, K., 2008, Ontogenetic parameters and life history strategies of the Late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*, based on vertebral growth increments. Journal of Vertebrate Paleontology, 28, 21-33.
- Ward, D.J. and Bonavia, C.G., 2001, Additions to, and a review of, the Miocene shark and ray fauna of Malta. The Central Mediterranean Naturalist, 3, 131-146.
- Yabumoto, Y. and Uyeno, T., 1994, Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan. The Island Arc, 3, 255-269.
- Yoon, S., 1975, Geology and paleontology of the Tertiary Pohang Basin, Pohang District, Korea Part 1, Geology. Journal of the Geological Society of Korea, 11, 187-214.
- Yoon, S., 1976, Geology and Paleontology of the Tertiary Pohang Basin, Pohang District, Korea Part 2, Paleontology (Mollusca) No. 1, Systematic Description of Bivalvia. Journal of the Geological Society of Korea, 12, 1-22.
- Yun, H., 1985, Some fossil Squillidae (Stomatopoda) from the Pohang Tertiary Basin, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 1, 19-31.
- Yun, H., 1986, Emended Stratigraphy of the Miocene Formations in the Pohang Basin, Part I. Journal of the Paleontological Society of Korea, 2, 54-69.

---

Received : March 30, 2018

Revised : April 24, 2018

Accepted : April 24, 2018