

## 전기 백악기 진주층에서 산출되는 *Coptoclava*속의 수서딱정벌레 화석에 대한 예비연구

박태윤<sup>1,\*</sup> · 김영환<sup>1</sup> · 남기수<sup>2</sup>

<sup>1</sup>한국해양과학기술원 부설 극지연구소 극지지구시스템연구부

<sup>2</sup>대전과학고등학교

### 요 약

Coptoclavidae과는 중생대에 번성하다가 멸종한 수서딱정벌레들로 이루어져있다. 이 곤충들은 주로 유라시아 대륙에 넓게 분포하였다. 이들은 현생의 물매암이과(Gyrinidae)처럼 두 쌍의 눈을 가지는데, 머리의 위쪽에 위치한 한 쌍은 주로 공중을, 머리의 아래쪽에 위치한 한 쌍은 주로 수중을 보기 위한 것으로 여겨진다. 경상남도 진주시의 정촌 단면과 경상북도 군위의 광현 1리, 2리 단면에 노출되어있는 전기 백악기 진주층에서 이 Coptoclavidae과에 속하는 것으로 보이는 곤충의 유충 화석이 다량 산출되었고, 특히 군위에서는 성충도 산출되었다. 긴 앞다리를 가지는 유충의 형태는 중국에서 보고된 전기 백악기의 *Coptoclava longipoda* Ping, 1928의 긴 앞다리 모양과 유사하기에 진주층에서 산출된 화석도 *Coptoclava*속에 속하는 것으로 보인다. 하지만 그 간 보고된 *C. longipoda*의 성충과 유충의 표본들과는 전반적인 몸의 외곽선에서 차이를 보인다. 진주층의 곤충 화석군은 *Coptoclava*가 우세하게 나타난다는 점에서 중국의 Jehol Biota의 곤충화석군과 유사하다고 볼 수 있다. 하지만 진주층의 퇴적된 시기는 Albian으로 전반적인 Jehol Biota의 연대보다는 늦기에, 진주층의 곤충화석군은 Jehol Biota 이후의 동아시아 곤충 생태를 이해하는데 중요한 역할을 할 것으로 보인다.

**주요어:** *Coptoclava*, 수서딱정벌레, 성충, 백악기, 진주층

Tae-Yoon S. Park, Young-Hwan Kim and Kye-Soo Nam, 2013, Preliminary research on the aquatic coleopteran, *Coptoclava* from the Early Cretaceous Jinju Formation. Journal of the Geological Society of Korea. v. 49, no. 6, p. 617-624

**ABSTRACT:** The family Coptoclavidae is an extinct aquatic beetle group which occurs in the Mesozoic strata of Eurasia. The family is characterized by the presence of two pairs of eyes which were used for both aerial and aquatic vision as in the extant Gyrinidae. New coptocleid fossils have been discovered from the Lower Cretaceous Jinju Formation in the Jeongchon section, Jinju, Gyeongsangnam-do, and the two Gwanghyeon 1-ri and 2-ri sections, Gunwi, Gyeongsangbuk-do. Numerous larvae were found in the three sections and a few imago in the Gwanghyeon sections. The exceptionally long forelegs of the larva and imago are reminiscent of the long foreleg of *Coptoclava longipoda* Ping, 1928 from the Lower Cretaceous of China, and thus the coptocleids from the Jinju Formation are assignable to the genus *Coptoclava*. However, the abdominal outline of *Coptoclava* from the Jinju Formation is distinguishable from those of the reported specimens of *Coptoclava longipoda*. *Coptoclava* is considered as a large predator in the aquatic ecosystem of the Lower Cretaceous. The dominance of *Coptoclava* indicates that the entomofauna of the Jinju Formation is closely comparable to that of the Jehol Biota of China. Because the age of the Jinju Formation is much younger than the Jehol Biota, the entomofauna of the Jinju Formation would play an important role in understating the development of East Asian entomofauna after the time of the Jehol Biota.

**Key words:** *Coptoclava*, aquatic beetle, imago, Cretaceous, Jinju Formation

(Tae-Yoon S. Park and Young-Hwan Kim, Division of Polar Earth-System Sciences, Korea Polar Research Institute, Incheon 406-840, Korea; Kye-Soo Nam, Daejeon Science High School, Daejeon 305-338, Korea)

\* Corresponding author: +82-32-760-5437, E-mail: [typark@kopri.re.kr](mailto:typark@kopri.re.kr)

## 1. 서론

Coptoclavidae과는 후기 트라이아스기부터 전기 백악기까지 존재했던, 멸종한 수서딱정벌레들로 구성되어있다. 주로 유라시아 대륙의 전기 백악기 지층에서 성체와 함께 수많은 유충 화석이 발견되며, 특히 중국, 몽골, 시베리아 등 동아시아의 호수 퇴적층에서 가장 많이 산출된다(Ponomarenko, 2003; Wang *et al.*, 2009). 최초로 보고된 coptocladid 화석인 *Coptoclava longipoda* Ping, 1928도 중국 북동부의 전기 백악기 지층에서 발견된 것이다. Coptoclavidae과에 속하는 대부분의 성충은 앞다리로 먹이를 잡는 육식성이었으며, 가운데 다리와 뒷다리는 수영에 사용했다. 총 두 쌍의 눈을 이용하여 물 밖과 물 밑을 동시에 볼 수 있는 특징을 갖는 것으로 알려져 있다(Soriano *et al.*, 2007). 이러한 형태적 특징을 바탕으로 Balke *et al.* (2003)과 Grimaldi and Engel (2005)는 Coptoclavidae과가 물맴이상과(Gyrinoidea)의 물맴이과(Gyrinidae)와 근연 관계가 있다고 주장하였다. 하지만 성충과 유충의 형태적 유사성을 바탕으로 Coptoclavidae과가 물방개상과(Dytiscoidea)의 구성원이라고 주장하는 의견도 있다(Beutel *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2009, 2010). 최근 Beutel *et al.* (2012)는 분기분석을 이용해 현재 정의된 Coptoclavidae과는 물맴이과와는 근연 관계가 없는 물방개상과 내의 측계통분류군이라고 하였고, 따라서 Coptoclavidae의 종들과 물맴이과의 종들의 형태적 유사성은 평행진화(parallelism)의 산물이라고 주장하였다.

경상분지의 전기 백악기 진주층에서는 많은 수의 곤충화석이 산출된다. 하지만, 바퀴벌레화석(Baek and Yang, 2004), 뱀잠자리화석(Engel *et al.*, 2006), 집게벌레화석(Engel *et al.*, 2002), 날도래 유충으로 만들어진 생물초(Paik, 2005) 등의 연구를 제외하면, 진주층의 곤충화석들에 대한 본격적인 연구는 수행되지 않은 채로 남아있다.

이 예비연구의 목적은 경남 진주시 정촌 단면과 경북 군위군 광현1리, 광현2리 단면에 노출되어있는 전기 백악기 진주층에서 Coptoclavidae과에 속하는 곤충화석의 산출을 최초로 보고하고, 그 생태학적 의미를 알아보는데 있다. 특히 정촌 단면에서는 많은 수의 유충이 발견되었고, 광현1리, 광현2리 단면에서는 성충 화석도 발견되었다. 유충은 특징적으

로 아주 긴 앞다리를 가지는데 이는 중국에서 보고된 전기 백악기의 *Coptoclava longipoda* Ping, 1928의 긴 앞다리 모양과 매우 유사하다. 따라서 진주층에서 산출된 coptocladid도 *Coptoclava*속에 속하는 것으로 여길 수 있기에 잠정적으로 이 연구에서는 *Coptoclava* sp.로 명명한다.

## 2. 진주층의 지질 개요

경상분지의 신동충군에 속하는 진주층은 두께가 약 1000 m에서 1800 m에 달한다. 어두운 회색 및 흑색 셰일이 대부분의 암상을 이루고 있고, 군데군데 수 m에서 수십 m 두께의 사암이 협재하여, 하상-호소(fluvo-lacustrine) 환경에서 퇴적된 것으로 해석된다(Chough and Sohn, 2010). Charophytes와 palynomorphs 등의 고생물학적 연구를 통해 진주층이 속해있는 신동충군의 연대는 후기 Neocomian(Hauterivian and Barrenmian)으로 추정되어왔다(Choi, 1985; Choi and Park, 1987; Yi *et al.*, 1994). 하지만 최근 Lee *et al.* (2010)은 진주층에서 나온 가장 젊은 연대의 저어콘이 106 Ma이므로 진주층이 Albian에 퇴적되었다고 추정하였다.

진주층에서는 그 동안 이매패류, 개형충, 패갑류(conchostracans), 물고기, 곤충화석 등의 많은 종류의 화석들과 함께 공룡과 익룡 등의 이빨이 발견되었다(Paik, 2005). 최근 Park *et al.* (2012)는 그 동안 유럽과 이집트, 멕시코의 등의 얇은 바다환경에서 산출되는 쥐라기-전기백악기 등각류인 *Archaeoniscus*가 비해성 퇴적환경에서 쌓인 진주층에서 산출된다는 것을 보고하였다. 또한 Selden *et al.* (2012)는 진주층에서 전 세계적으로 드물게 산출되는 거미화석을 보고하였다.

## 3. 재료와 연구방법

이 연구에서 사용된 *Coptoclava*속의 곤충화석은 경상남도 진주시 정촌 단면(35° 07' 45"N, 128° 06' 02"E)과 경상북도 군위군 광현1리 단면(36° 14' 53"N, 128° 37' 45"E)과 광현2리 단면(36° 15' 04"N, 128° 37' 25"E)에서 채집되었다(그림 1). 정촌 단면에서는 약 40 m 두께의 진주층이 노출되어 있으며, 광현1리 단면에서는 약 10 m 두께의, 광현2리 단면

에서는 약 20 m 두께의 진주층이 노출되어 있다(그림 2).

정촌 단면에서는 크게 두 층준의 흑색 셰일에서 100여 개의 유충 화석이 산출되었으며, 성충의 파편으로 보이는 화석들도 많기에 추후 성충화석도 산출될 가능성이 높다. 이 셰일 층준들에서는 앞서 언급한 등각류인 *Archaeoniscus*, 거미화석(Selden *et al.*, 2012)과 함께 식물화석, 물고기, 개형충, 패각류 등이 산출되며, 잠자리목, 딱정벌레목, 파리목, 벌목, 노린재목, 매미목, 메뚜기목, 풀잠자리목 등에 속하는 곤충화석이 다수 발견되었다. 광현1리 단면에서는 2개의 층준의 흑색 셰일에서 20여 개의 유충화석과 3개의 성충 화석이 산출되었으며, 광현2리 단면에서는 2개의 층준에서 3개의 성충 화석이 산출되었다. 이 연구에 사용된 화석들은 극지연구소에 소장되어 있다.

진주층의 곤충화석은 주로 흑색 셰일에 약간 밝게 빛나는 필름형태로 보존되어있으며, 밝은 흰색으로 눈에 잘 띄는 경우도 있으나, 때로는 화석 주변부와 큰 차이를 보이지 않기도 한다. 이처럼 셰일에 밝게 빛나는 얇은 필름형태로 보존된 화석의 경우, 캐나다의 캄브리아기 Burgess Shale에서 산출되는 화석들의 이미지를 얻는 방법을 적용한다면 더 많은

정보를 얻어낼 수 있다(Bengtson, 2000). 이 방법은 화석을 물에 넣은 후, 카메라렌즈와 광원에 모두 편광 필터를 장착하여 직교니콜의 상태에서 이미지를 얻는 것이다(그림 3). 이 경우 직교니콜이 아닌 상태의 이미지에서 크게 부각되지 않았던 구조들이 강조되어 보이기도 하여, 형태를 이해하는데 도움을 줄 수 있다.

## 4. 화석의 특징과 분류

### 4.1 유충

유충화석은 개체수가 많고, 온전한 형태로 보존된 화석이 많이 있으며, 때로는 다량의 개체가 밀집되어 나타나기도 한다. 위-아래로 눌러서 보존된 화석(그림 4A-C)과 함께, 양 옆으로 눌러서 보존된 화석도 산출된다(그림 4D, 4E). 정촌 단면과 광현1리, 광현2리 단면은 130 km 정도로 떨어져 있으나, 이 단면들에서 산출된 유충화석은 보존 양상도 동일하고, 형태도 차이를 보이지 않으므로, 같은 종에 속하는 것으로 생각된다.

유충의 몸은 전체적으로 긴 원통형(terete)이며, 약간 납작하다. 보존된 상태에 따라 다르지만, 전체의 길이는 꼬리돌기를 제외하고 3.5 cm 정도이다.

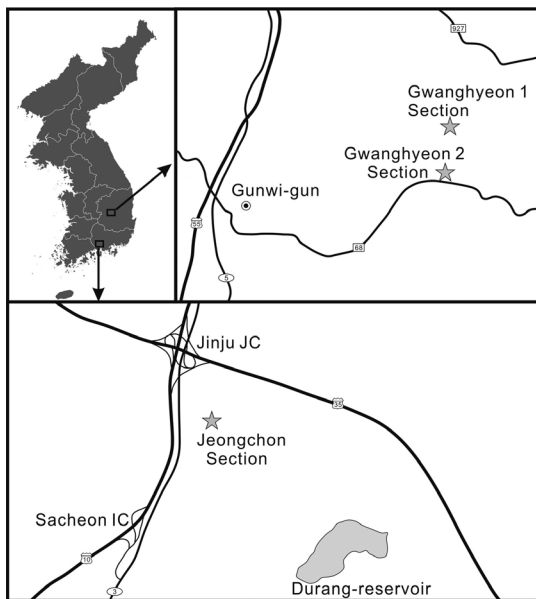


Fig. 1. Location of the sections from which the material for this study was collected.



Fig. 2. Outcrop views of the sections. (A) Gwanghyeon 1 section. (B) Gwanghyeon 2 section. (C) Jeongchon section.



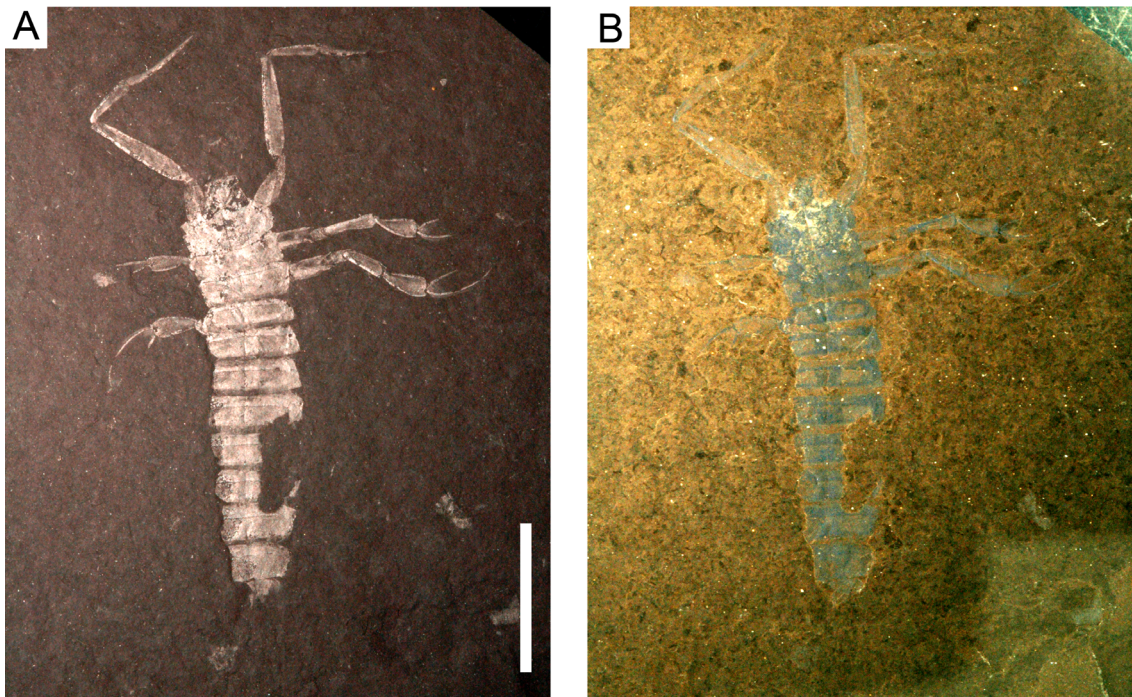
머리홈(epicranial suture)은 V모양을 이룬다. 첫 번째 가슴마디(prothoracic tergite)는 가운데가슴마디(mesothoracic tergite)나 뒷가슴마디(metathoracic tergite)보다 약간 길며 측면은 약간 둥그스름하다. 첫 번째 배마디부터 다섯번째 배마디까지는 전반적으로 너비의 차이가 거의 없으며, 여섯 번째 마디부터 점차 너비가 줄어든다. 마지막 배마디의 끝에는 한 쌍의 꼬리돌기(urogomphi)가 있으며, 이 꼬리돌기의 길이는 전체 몸길이의 약 4분의 1에 달한다. 배마디를 따라 한 쌍의 길쭉한 구조가 존재하는데, 이는 직교니콜 하에서 더욱 잘 인지된다(그림 3). 이 구조는 후기문성(metapneustic) 호흡을 했던 것으로 알려져있는 유충의 기관계(tracheal system)의 일부로 추정된다(Ponomarenko, 1961, 2003). 세 쌍의 다리의 기절(coxa)은 모두 길쭉하다. 앞다리퇴절(profemur)과 앞다리경절(protibia)길이는 각각 앞다리기절(procoxa)의 3배, 1.5배 정도이다. 앞다리부절(protarsus)은 길쭉한 가시모양으로 변형되어 있으며 그 길이는 앞다리기절의 약 2.5배에 달한다. 가운데다리와 뒷다리는 앞다리에 비해서 짧으며, 부

절과 경절이 넓적하고 납작하게 변형이 되어 노의 형태(paddle-shape)를 보이며 유영모가 경계부를 따라 조밀하게 발달해 있어, 유영을 하는데 적합했을 것으로 추정된다.

#### 4.2 성충

성충화석은 개체수가 적고 완전하게 보존된 표본이 발견되지 않아서 현재로서는 성충의 전체적인 형태를 정확히 알기가 힘들다. 위아래로 눌러서 보존된 화석 중 한 표본은 아랫면의 구조가 잘 보이도록 보존이 되었고(그림 5B), 또 다른 표본은 불완전하게 보존되었지만, 딱지날개(elytra)의 구조가 잘 보인다(그림 5C). 특히, 위아래로 눌러 보존된 화석뿐만 아니라 옆으로 눌러 보존된 화석도 산출되었다(그림 5D, 5E).

전반적인 성충의 외곽선은 기존에 보고된 *Coptoclava*의 성충들에 비해 전체적으로 길쭉한 편이다. 전체의 길이는 약 4 cm 정도이다. 딱지날개에는 세로 방향의 홈이 조밀하게 분포하고 있다. 성충의 앞다리도 유충처럼 길쭉하여 먹잇감을 사냥하는데 사용했을 것으로 생각된다(Dmitriev and Ponomarenko, 2002).



**Fig. 3.** A specimen of *Coptoclava* sp. from the Jinju Formation in the Jeongchon section, KOPRIF7001. (A) Without crossed nicols, not immersed in water. (B) With crossed nicols, immersed in water. Scale bar is 1 cm.



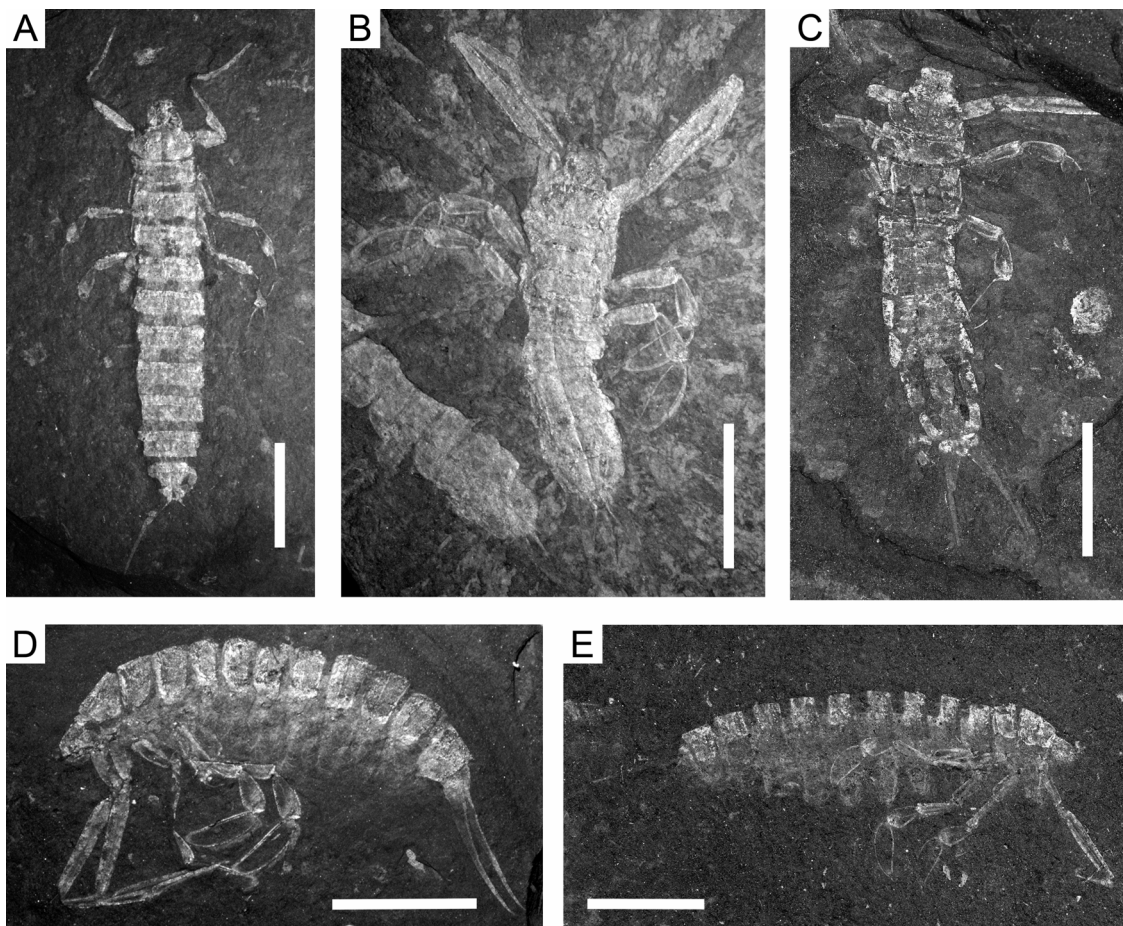
뒷다리의 부절과 경절은 유충과 마찬가지로 넓적하고 납작하여 유충을 하는데 적합했을 것이다. 옆으로 눌린 상태로 보존된 개체들의 머리에서는 눈이 보존되어 있는데, 이는 위쪽을 보는 데 사용했던 눈으로 추정된다.

## 5. 토 의

### 5.1 진주층 *Coptoclava* sp.의 분류에 관한 고찰

Ping (1928)에 의해 기재된 *Coptoclava longipoda* Ping, 1928의 모식표본은 중국 산둥성의 Laiyang층에서 산출된 유충단계의 개체이며 몸의 전반적인 외곽선은 원기재에서 도판에 함께 삽입된 다른 개체와 마찬가지로 전반적으로 흘쭉하고 곧은 형태를 보인

다. Ping (1928)은 *C. longipoda*의 성충화석을 발견하지 못하였고, *Coptoclava*를 뱀잠자리목의 신속으로 보고하였다. 이 후, Ponomarenko (1961)은 러시아 시베리아의 전기백악기 Baissa 화석군과 몽골의 Ondai-Sair층에서 *Coptoclava longipoda*의 유충을 자세히 보고하면서 Coptoclavidae과를 새로이 만들고 이들이 딱정벌레목에 속한다는 것을 밝혀내었다. 이 후, Hong (1982)은 간수성에서, Zhang (1997)은 길림성에서 *C. longipoda*를 보고 했는데, 이 유충과 성충들은 전반적으로 양 옆으로 볼록한 외곽선을 보인다. 이처럼 자세한 형태적 연구가 수반되지 않았기에 형태적으로도 한 종으로 볼 수 있을지 의문스럽고, 또한 여러 지역에서 나온 *Coptoclava*속의 화석이 비슷한 시기에 쌓인 층준에서 나왔다고 보기



**Fig. 4.** Larvae of *Coptoclava* sp. from the Jinju Formation in the Jeongchon section. (A) Dorsal view, KOPRIF7002. (B) Dorsal view, KOPRIF7003. (C) Dorsal view, KOPRIF7004. (D) Lateral view, KOPRIF7005. (E) Lateral view, KOPRIF7006. Scale bars are 1 cm.

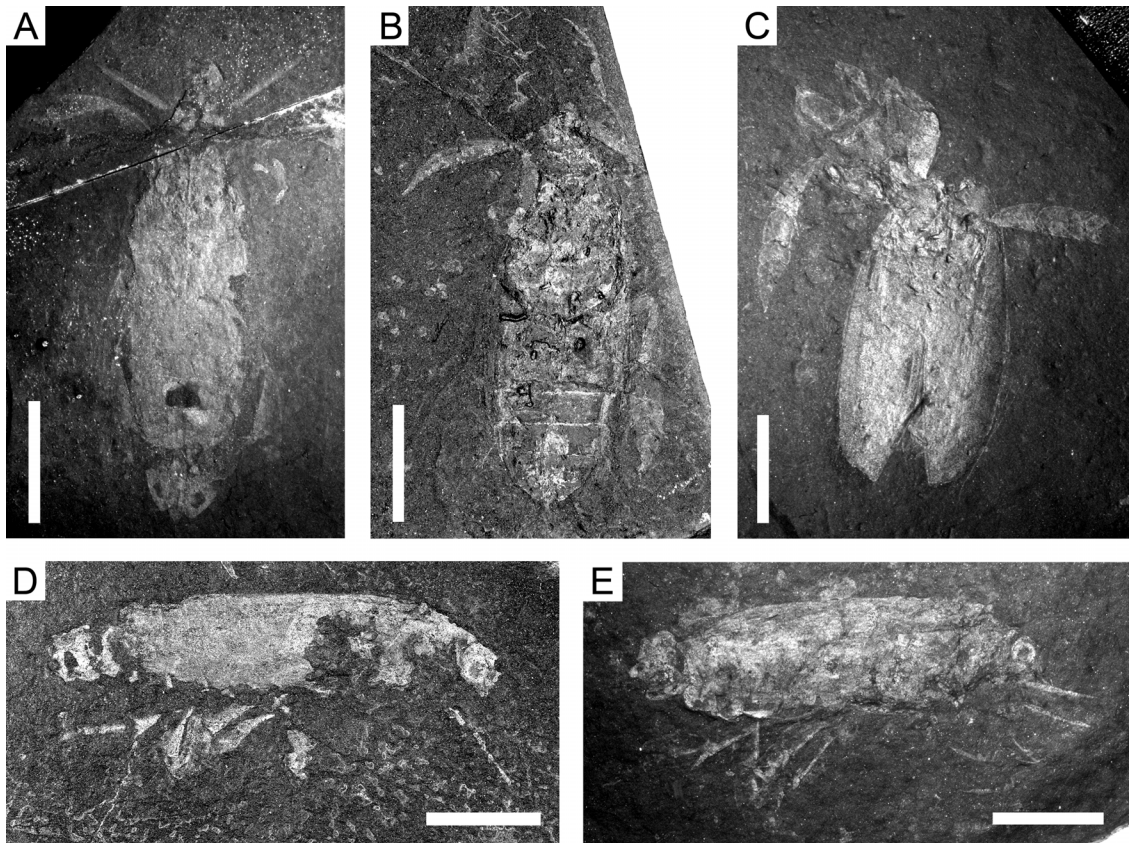
어렵다. 이런 이유로 Zherikhin *et al.* (1999)은 *C. longipoda*를 독립된 한 종이 아닌 'species complex'로 보았으며, Dmitriev and Ponomarenko (2002)도 *C. longipoda*가 'species group'일 가능성을 제시하였다. 또한 Zhang *et al.* (2010)은 길림성의 Dalazi층에서 Zhang (1997)이 *C. longipoda*라고 보고한 성충 화석들이 산둥성 Laiyang층의 *C. longipoda*와는 다른 종에 속할 가능성을 언급하였다.

진주층에서 산출된 *Coptoclava* sp.의 유충 화석은 Ping (1928)이 보고한 *C. longipoda*의 모식표본과 같이 전반적으로 홀쭉하고 곧은 몸체를 가졌다. 하지만 진주층의 퇴적 연대는 중국의 *Coptoclava* 화석들이 산출된 연대(135-120 Ma)보다 훨씬 젊은 Albian 이기에 진주층의 화석과 *C. longipoda*의 모식표본과의 유사성을 선불리 단언하기는 어렵다. 또한 광현1

리, 2리 단면에서 산출된 성충들의 전반적인 외곽선 모양도 기존에 보고된 *Coptoclava*속의 성체들에 비하면 홀쭉하고 곧은 편이다. 진주층에서 산출된 *Coptoclava* sp.의 정확한 종 동정을 위해서 앞으로 정밀한 형태적 연구가 요구된다.

## 5.2 *Coptoclava* 산출의 생태학적 의미

진주층에서는 다른 곳에서 운반되어 온 육상 곤충들의 화석이 다수 발견되며, 수서곤충으로는 모기류의 유충과 함께, 중형 포식자라고 할 수 있는 송장해엄치게 등의 화석이 있고, 대형 포식자에 속하는 곤충은 잠자리 유충이 발견된다. *Coptoclava*는 전기 백악기의 대형 포식자이다(Zherikhin *et al.*, 1999). *Coptoclava*의 성충은 위 아래로 두 쌍의 눈이 있는 것으로 미루어보아 물 표면 주위에서 사냥을 했을



**Fig. 5.** Imagos of *Coptoclava* sp. from the Jinju Formation. (A) Dorsal view, KOPRIF7007 from the Gwanghyeon 2 section. (B) Dorsal view, KOPRIF7008 from the Gwanghyeon 1 section. (C) An incomplete specimen, dorsal view, KOPRIF7009, from the Gwanghyeon 1 section. (D) Lateral view, KOPRIF7010, from the Gwanghyeon 2 section. (E) Lateral view, KOPRIF7011, from the Gwanghyeon 2 section. Scale bars are 1 cm.

것이며, 유충은 수중에서 유영을 하며(nekctic) 사냥을 했을 것으로 여겨진다(Zherikhin *et al.*, 1999). 이 물 표면과 수중에서 사냥을 하는 상위 포식자들의 존재는 진주층을 퇴적시켰던 호수 환경의 수서 생태계가 잘 발달되었음을 의미한다.

Zhang *et al.* (2010)은 중국 Jehol Biota의 곤충화석군의 발달을 세 단계로 나누었는데, 전기(early phase, 135-130 Ma)는 하북성과 내몽골자치구에 좁고 길게 걸치는 분포를 보이며, 중기(middle phase, 130-122.5 Ma)에는 길림성, 청해성, 하남성과 몽골을 포함하는 중국 중, 북부 전체에 분포하게 되고, 마지막 후기(late phase, 122.5-120 Ma)는 남쪽으로 안휘성, 북동쪽으로 홍콩강성에 이르는 분포를 보이게 되어 한반도는 이 시기에 포함된다고 하였다. *Coptoclava*는 Jehol Biota의 곤충화석군 발달 단계에서 전기와 후기의 우점종(dominant species)으로 나타난다(Zhang *et al.*, 2010). 진주층의 곤충화석군 역시 *Coptoclava*가 우세하게 나타난다는 점은 Jehol Biota와 유사하다고 볼 수 있다. 하지만 최근의 Lee *et al.* (2010)의 연구에 따르면 진주층에서 나온 가장 젊은 연대는 106 Ma로 진주층이 Albian에 퇴적되었다고 볼 수 있고 이는 Jehol Biota의 곤충화석군 보다 그 시기가 훨씬 젊다는 것을 의미하기에, *Coptoclava*가 우세한 진주층의 곤충화석군은 Zhang *et al.* (2010)이 제안한 Jehol Biota의 곤충화석군 발달의 3단계 이후의 곤충화석상을 대표할 가능성이 있다. 따라서 앞으로 이루어질 진주층 곤충화석군의 체계적인 연구는 동아시아의 전기 백악기 곤충 생태 발달사를 이해하는데 중요한 역할을 할 것이다.

## 사 사

이 연구는 2013년도 교육부의 재원으로 한국연구재단의 기초연구 사업을 받아 수행되었습니다(과제 번호 PN13090, KOPRI). 이 논문을 읽고 부족한 점을 지적해주신 이승배 박사님과 이동찬 교수님에게 감사드립니다.

## REFERENCES

- Baek, K.-S. and Yang, S.-Y., 2004, Cockroaches from the early Cretaceous of Korea (Blattaria: Mesoblattinidae). Journal of Paleontological Society of Korea, 20, 71-98 (in Korean with English abstract).
- Balke, M., Ribera, I. and Beutel, R.G., 2003, Aspidytidae: on the discovery of a new beetle family: detailed morphological analysis, description of a second species, and key to fossil and extant adepghan families. In: Jäch, M.A., Ji, L. (eds.), Water Beetles of China, Vol. 3. Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Österreich und Wiener Coleopterologenverein, Wien, 53-66.
- Bengtson, S., 2000, Teasing fossils out of shales with cameras and computers. Palaeontologia Electronica, 3, art. 4: 14 pp.
- Beutel, R.G., Balke, M. and Steiner, W.E., 2006, On the systematic position of Meruidae (Coleoptera, Adephaga) and the phylogeny of the smaller hydradephagan families. Cladistics, 22, 102-131.
- Beutel, R.G., Wang, B., Tan, J.-J., Ge, S.-Q., Ren, D. and Yang, X.-K., 2012, On the phylogeny and evolution of Mesozoic and extant lineages of Adephaga (Coleoptera, Insecta). Cladistics, 29, 147-165.
- Choi, D.K., 1985, Spores and pollen from the Gyeongsang Supergroup, southeastern Korea and their chronological and paleoecologic implications. Journal of the Paleontological Society of Korea, 1, 33-50.
- Choi, D.K. and Park, J.B., 1987, Palynology of the Jinju Formation (Lower Cretaceous), Waegwan-Daegu and Jinju area, Korea. Journal of the Paleontological Society of Korea, 3, 28-43.
- Chough, S.K. and Sohn, Y.K., 2010, Tectonic and sedimentary evolution of a Cretaceous continental arc-back-arc system in the Korean peninsula: New view. Earth-Science Review, 101, 225-249.
- Dmitriev, V.Yu. and Ponomarenko, A.G., 2002, General features of insect history. In: Rasnitsyn A.P., Quicke, D.L.J. (eds.), History of Insects. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 325-435.
- Engel, M.S., Lim, J.-D. and Baek, K.S., 2006, Fossil snakeflies from the Early Cretaceous of southern Korea (Raphidioptera: Mesoraphidiidae). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 12, 249-256.
- Engel, M.S., Lim, J.-D., Baek, K.-S. and Martin, L.D., 2002, An earwig from the Lower Cretaceous of Korea (Dermaptera: Forficulina). Journal of the Kansas Entomological Society, 75, 86-90.
- Grimaldi, D., and Engel, M.S., 2005, Evolution of the Insects. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hong, Y.-C., 1982, Mesozoic fossil insects of Jinquan Basin in Gansu Province. Geological Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Lee, Y.I., Choi, T., Lim, H.S. and Orihashi, Y., 2010, Detrital zircon geochronology of the Cretaceous

Baek, K.-S. and Yang, S.-Y., 2004, Cockroaches from the early Cretaceous of Korea (Blattaria: Mesoblattinidae).



- Sindong Group, Southeast Korea: implications for depositional age and Early Cretaceous Igneous activity. *Island Arc*, 19, 647-668.
- Paik, I.S., 2005, The oldest record of microbial-caddisfly bioherms from the Early Cretaceous Jinju Formation, Korea: occurrence and palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 218, 301-315.
- Park, T.-Y., Wilson, G.D.F., Lee, D.-C. and Choi, D.K., 2012, Occurrence of the isopod *Archaeoniscus coraeensis* new species from the Lower Cretaceous Jinju Formation, Korea. *Journal of Paleontology*, 86, 626-640.
- Ping, C., 1928, Study of the Cretaceous fossil insects of China. *Paleontologica Sinica B*, 13, 1-56.
- Ponomarenko, A.G., 1961, About the systematic position of *Coptoclava longipoda* Ping (Insecta, Coleoptera). *Paleontological Zhurnal*, 3, 67-72. (in Russian)
- Ponomarenko, A.G., 2003, Ecological evolution of beetles (Insecta: Coleoptera). *Acta zoologica cracoviensia* 46 (suppl.-fossil insects), 319-328.
- Selden, P.A., Nam, K.-S., Kim, S.H. and Kim, H.J., 2012, A fossil spider from the Cretaceous of Korea. *Journal of Paleontology*, 86, 1-6.
- Soriano, C., Ponomarenko, A.G. and Delclòs, X., 2007, Coptoclauid beetles (Coleoptera: Adephaga) from the Lower Cretaceous of Spain: A new feeding strategy in beetles. *Palaeontology*, 50, 525-536.
- Wang, B., Ponomarenko, A.G. and Zhang, H.-C., 2009, A new coptoclavids larva (Coleoptera: Adephaga: Dytiscoidea) from the Middle Jurassic of China, and its phylogenetic implication. *Paleontological Journal*, 43, 652-659.
- Wang, B., Ponomarenko, A.G. and Zhang, H., 2010, Middle Jurassic Coptoclavidae (Insecta: Coleoptera: Dytiscoidea) from China: a good example of mosaic evolution. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 84(4), 680-687.
- Yi, M.-S., Cho, B.-H. and Chi, J.-M., 1994, Palynomorphs from the Jinju Formation in the Euseong area, Korea. *Journal of Palaeontological Society of Korea*, 10, 41-56.
- Zhang, H.-C., 1997, Early cretaceous insects from the Dalazi Formation of the Zhixin Basin, Jilin Province, China, *Palaeoworld*, 7, 75-103.
- Zhang, H.-C., Wang, B. and Fang, Y., 2010, Evolution of insect diversity in the Jehol Biota. *Science China Earth Sciences*, 53, 1908-1917.
- Zherikhin, V.V., Mostovski, M.B., Vrsansky, P., Blagoderov, V.A. and Lukashevich, E.D., 1999, The unique Lower Cretaceous locality Baissa and other contemporaneous fossil insect sites in North and West Transbaikalia. *Proceedings of the First International Palaeontomological Conference, Moscow 1998*, 185-191.

---

투 고 일 : 2013년 11월 14일  
 심사 일 : 2013년 11월 19일  
 심사완료일 : 2013년 12월 24일