

태백층군에서 산출된 삼엽충의 개체발생과정 연구 성과와 삼엽충의 계통진화에 관한 기여

박태윤^{1*} · 최덕근²

¹극지연구소, 극지지구시스템연구부

²서울대학교 지구환경과학부

요약: 오랜 연구역사에도 불구하고, 삼엽충의 분류체계는 아직 안정적이지 못하다. 이는 캄브리아기 삼엽충의 계통진화를 제대로 이해하지 못했기 때문이다. 우리나라의 삼엽충 연구는 20세기 전반에 일본인 학자 고바야시에 의해 본격적으로 수행된 후, 90년대 들어서 영월층군의 삼엽충의 생층서 정립 위주로 활발하게 진행되었고, 최근에는 태백층군의 삼엽충 생층서 연구로 이어지고 있다. 특히 태백층군에서 발견된 구화된 삼엽충 화석군은 삼엽충의 계통진화에 대한 중요한 정보를 제공해 주기 때문에 삼엽충 분류 체계에 대한 논의를 가능하게 한다. 최근에 이루어진 후기 캄브리아기 화절층의 *Asioptychaspis*대에서 산출된 *Tsinania canens* (Walcott, 1905), *Asioptychaspis subglobosa* (Sun, 1924), *Haniwa quadrata* Kobayashi, 1933의 개체발생과정 연구는 기존의 Asaphida목을 정의하는 공유파생형질인 ventral median suture와 “asaphoid” protaspid 형태가 삼엽충 진화사에서 여러 차례 발생했었다는 점을 밝힘으로써, 기존 Asaphida목의 개념을 재검토해야 한다는 결론에 이르게 되었다. 또한, 태백층군의 캄브리아기-오르도비스기의 구화된 삼엽충 화석군들에 대한 개체발생과정 연구는 앞으로 삼엽충의 분류 체계를 확립하는데 큰 도움을 줄 것으로 기대된다.

주요어: 캄브리아기, 삼엽충, 개체발생, 계통분류, Asaphida목

서론

삼엽충은 Walch(1771)에 의해 처음 “trilobite”로 명명된 후, 현재까지 고생대 화석들 중 가장 대중들에게 잘 알려져 있고, 많은 연구가 이루어진 원시 절지동물 그룹이다. 그럼에도 불구하고 삼엽충강(Class Trilobita) 내의 계통 진화 관계는 아직까지도 명확히 이해하지 못하고 있는 실정이다. 이는 캄브리아기 삼엽충들의 계통진화 양상을 제대로 밝혀내지 못하는 데서 기인한다. Fig. 1에서 보듯이 오르도비스기 이후의 삼엽충들은 각각의 목(Order)에 속하는 삼엽충들이 매우 특징적인 형태를 이루고 있기 때문에, 이들의 목(Order)수준의 분류에는 큰 문제가 없다. 그러나 이 삼엽충들이 기원한 캄브리아기의 삼엽충들은 각 그룹들 간에 점진적인 형태 변이 양상을 보이기 때문에 전반적인 계통진화 양상을 밝히는데 어려움이 있고, 이로 인해 삼엽충의 큰 분류체계는 불안정한 상태로 남아있다(Fortey, 2001; Whittington, 2007). Fig. 1에 의하면, 삼엽충 진화에 있어서 가장 원시적인 위치를 Redlichiida목이 자리하고 있다. 아마도 다른 모든 삼엽충들이 Redlichiida에서 기원했을 것이라고 추측할 수 있는데, 사실 Agnostida목과 같은 삼엽충들은 Redlichiida에서 진화했을 것이라는 것조차도 현재까지 논쟁이 되고 있다(see Adrain, 2011). 또한 Ptychopariida라는 아직까지도 정의가 명확하지 않은 삼엽충목에서 Proetida목, Harpetida목, Asaphida목 등이 진화해 나왔다고 추측만 하고 있을 뿐, 정확하게 어떤 분류군이나 어떤 형태의 삼엽충에서 이 목들이 진화했는지는 불분명한 상황이다.

우리나라의 삼엽충 연구는 일제강점기에 일본인 학자 고바야시(Teiichii Kobayashi)에 의해서 시작되었다. 고바야시는 30여년 동안 우리나라의 삼엽충들에 관한 논문을 쓰면서 133속 279종을 조선누층군에서 기재하였다(Kobayashi, 1966). 이후, 1990년대에 들어서 서울대학교에서 주로 영월층군의 삼엽충을 중심으로 심도 있는 연구가 재개되기까지 우리나라의 삼엽충에 대한 연구는 미진한 편으로 남아있었다(Choi, 2007).

이후, 영월층군의 삼엽충연구는 주로 생층서 연구 위주로 수행되었으며, 2007년 이후부터는 상대적으로

*Corresponding author E-mail: taeyoon.park@hotmail.com

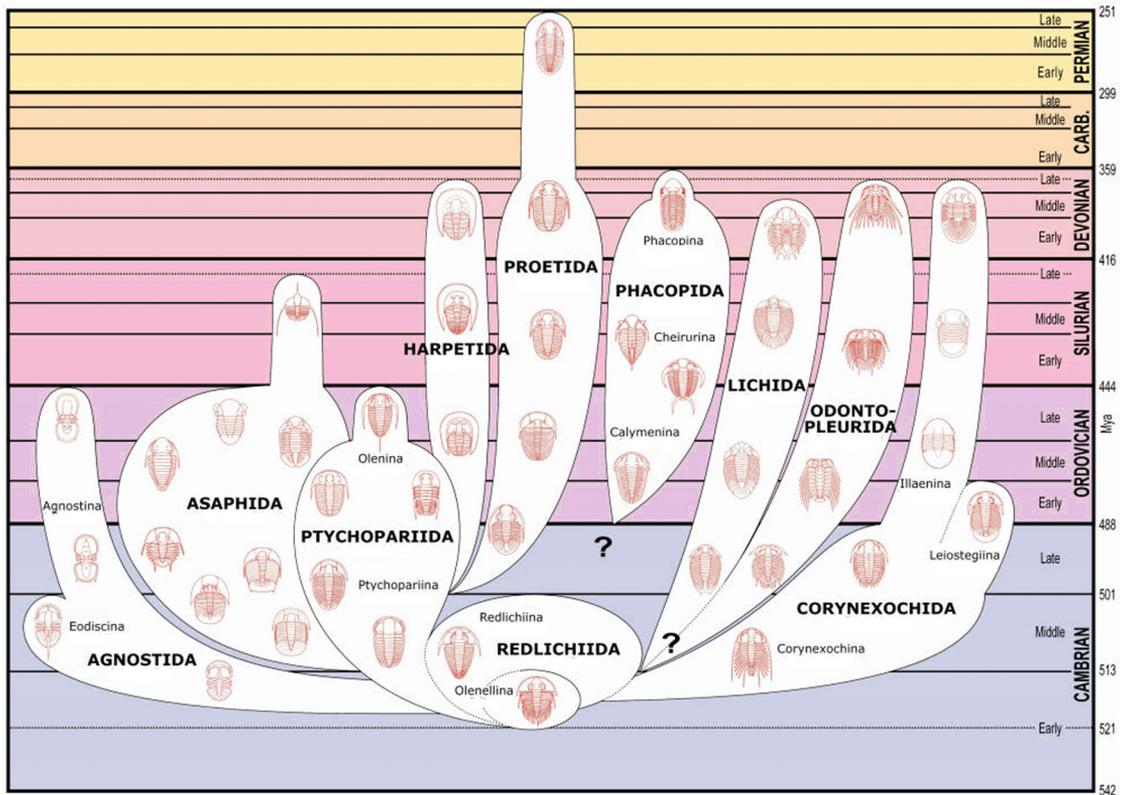


Fig. 1. Systematic relationships of the trilobite orders. Note that relationships between the Cambrian trilobite groups are unclear. The image was downloaded from <www.trilobite.info> under the permission from Sam Gon III.

미진했던 태백층군의 삼엽충 생층서에 대한 연구도 활발히 진행되고 있다(Sohn and Choi, 2007; Kang and Choi, 2007; Lee and Choi, 2007, 2011; Park and Choi, 2011b; Park *et al.*, 2012). 또한 최근 세송층과 화절층에서 발견된 규화된 삼엽충 화석군(Fig. 2)은 생층서 연구 뿐만이 아니라 삼엽충의 진화에 대해서도 심도 있는 연구를 가능하게 하였다(Park and Choi, 2009, 2010a, 2010b, 2011a, 2012).

이 논문에서는 태백층군의 화절층에서 산출된 규화된 삼엽충 화석들을 바탕으로 출간된 삼엽충의 진화를 다룬 논문들 중, Asaphida목의 계통분류에 큰 영향을 끼쳤던 최근의 세 논문들을 간략하게 소개하고, 앞으로 나아가야 할 삼엽충 분류에 관한 연구 방향에 대해서 토론해보려고 한다.

태백층군 삼엽충의 개체발생과정과 Asaphida목

앞서 언급했듯이, 캄브리아기 삼엽충의 계통진화에 대한 이해부족으로 인하여 삼엽충 전반의 분류체계는 아직도 불안정한 채로 남아있다. 1980년대 후반, Fortey and Chatterton (1988)은 당시까지 Ptychopariida목 이라고 여겨지던 특정 삼엽충 분류군에서 Asaphina하목(Suborder)이 진화하였음을 분기학(cladistics)을 바탕으로 주장하였다. 특히, 분기학적 연구를 통해 기존에 Asaphidae과와 연관관계가 있다고 생각되어지지 않았던 여러 상과(Superfamily)들이 Asaphidae과와 함께 Asaphina하목에 포함되었다. 후에 Fortey (1990)는 이 Asaphina하목의 개념을 그대로 적용하여 Asaphida목을 제안하였다. Fortey and Chatterton (1988)의 연구는 분기학을 최초로 삼엽충의 계통분류에 적용시킨 사례로써, Asaphida목을 정의하는 공유파생형질(synapomorphy)로 ventral median suture와 구형에 가까운 모양을 가지는 “asaphoid” protaspis의 두 가지 형질을 제시하였다(Fig. 3). 이들이 제안한 Asaphida목이라는 분류군은 지난 20여 년간 삼엽충의 분류체계에

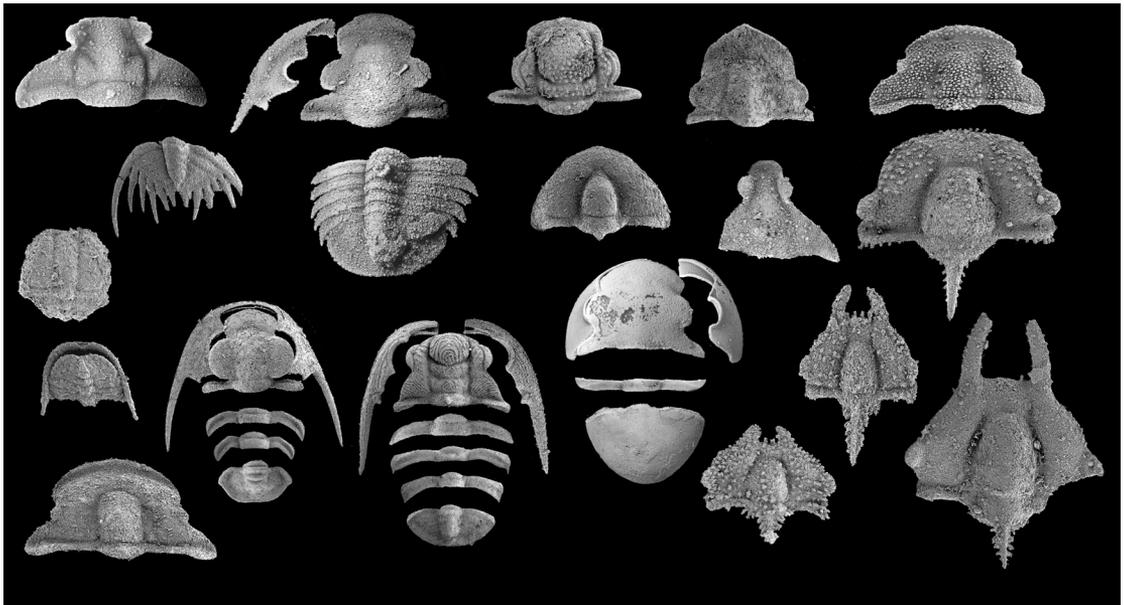


Fig. 2. Representative silicified trilobites from the Sesong and Hwajeol formations, Taebaeksan Basin, Korea. Not to scale.

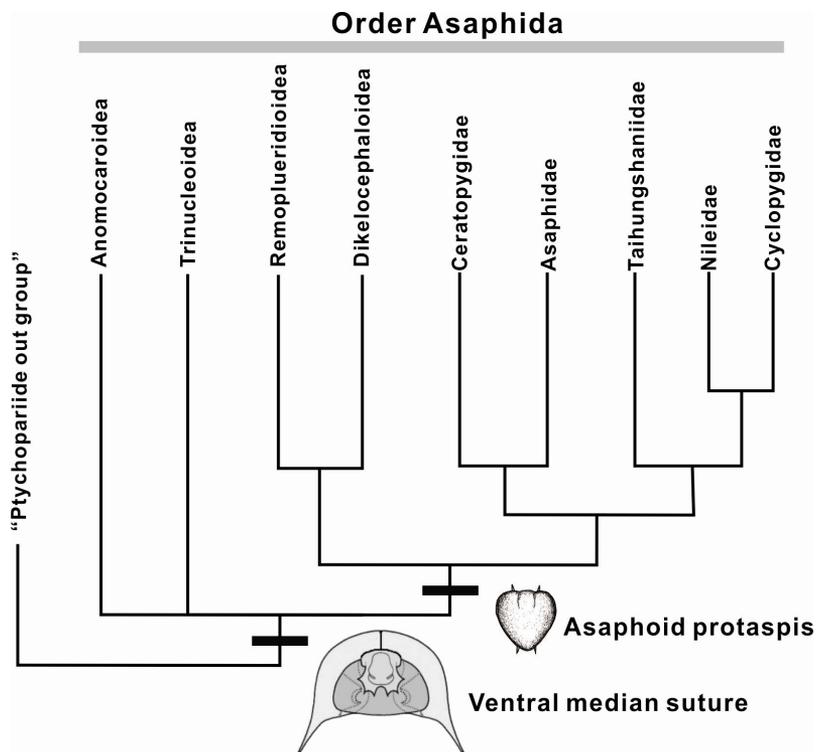


Fig. 3. The cladogram of the Order Asaphida by Fortey and Chatterton (1988) and Fortey (1990). The Order Asaphida (sensu Fortey and Chatterton, 1988 and Fortey, 1990) is mainly grouped by two synapomorphies, the ventral median suture and the globular "asaphoid" protaspis. The image of the protaspis is redrawn after Chatterton (1980, fig. 3Dc). The image of ventral median suture is courtesy of Sam Gon III.

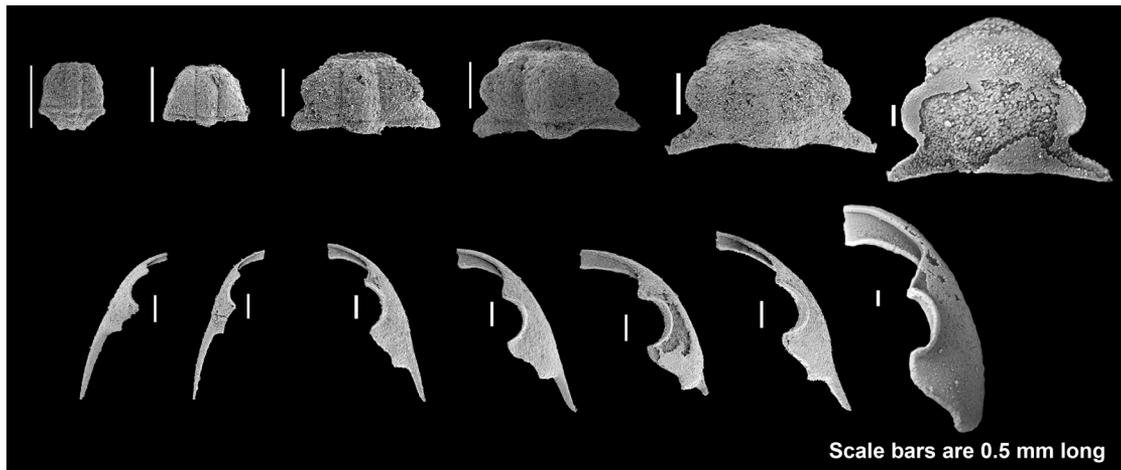


Fig. 4. Simplified ontogeny of *Tsinania canens* (Walcott, 1905). The late stage protaspis (upper left); cranidial development (upper row); and free cheek development (lower row). A detailed ontogenetic description of *Tsinania canens* was given by Park and Choi (2009).

있어서 큰 축을 담당하고 있었다. 그러나 최근 태백층군 후기 캄브리아기 화절층의 *Asioptychaspis*대에서 산출된 삼엽충들의 개체발생과정 연구에 의하여 기존의 Asaphida목을 다시 정의해야 할 필요성이 제기되었다.

1. Corynexochida목에 속하는 *Tsinania canens* (Walcott, 1905)의 개체발생과정

Park and Choi (2009)는 Corynexochida목의 Tsinaniidae과에 속하는 삼엽충 *Tsinania canens* Walcott, 1905의 개체발생과정을 화절층에서 산출된 시료를 바탕으로 연구하였다(Fig. 4). Tsinaniidae과는 그 형태적 유사성으로 인하여 Asaphida목의 Asaphidae과와 연관성이 있다고 여겨지기도 하였다(Hupé, 1955; Zhu *et al.*, 2007). 특히 Zhu *et al.* (2007)은 Tsinaniidae과에 속하는 *Shergoldia laevigata* Zhu, Peng, and Hughes, 2007의 유리볼(free cheek) 끝 부분의 doublure가 만나는 쪽의 봉합선(suture) 형태를 통해, *S. laevigata*가 Asaphida목의 특징인 ventral median suture의 원시적인 형태를 가지고 있다고 하면서 Tsinaniidae과를 Asaphida목에 속한다고 하였다. 그러나 Park and Choi (2009)는 *Tsinania canens*의 개체발생과정을 보고하면서, 유리볼 끝부분의 doublure모양이 발생과정에서 변해가는 모습을 추적하여 *Tsinania canens*도 완전한 ventral median suture를 가진다는 것을 밝혀내면서, 동시에 *Tsinania canens*의 가장 어린 성장단계인 protaspis의 모양이 기존에 Corynexochida목의 Illaenidae과에 속하는 삼엽충의 protaspis의 모양과 상당히 유사하기 때문에 Tsinaniidae가 Corynexochida목에 속해야 한다고 주장하였다. 따라서 ventral median suture가 Asaphida목에 속하는 삼엽충들 외에도 Corynexochida목에 속하는 삼엽충에서도 독립적으로 진화했다는 사실을 최초로 밝혀내었다. 이후 *Shergoldia laevigata*를 포함하는 Tsinaniidae과가 Asaphida목이 아닌 Corynexochida목에 속해야 한다는 점을 Zhu *et al.* (2010)도 인정하였다.

2. Superfamily Dikelocephaloidea에 속하는 *Asioptychaspis subglobosa* (Sun, 1924)의 개체발생과정

Park and Choi (2010a)은 Dikelocephaloidea상과의 *Asioptychaspis subglobosa* (Sun, 1924)의 개체발생과정을 연구하였는데(Fig. 5), Dikelocephaloidea는 Fortey and Chatterton (1988)에 의해 Asaphida목 내에 속하는 것으로 알려졌던 분류군이다(Fig.3). Fortey and Chatterton (1988)의 이론에 의하면, Dikelocephaloidea상과에 속하는 삼엽충들은 구형에 가까운 “asaphoid” protaspis를 가져야 한다. 그러나 *A. subglobosa*의 protaspis는 구형이 아닌 일반적으로 저서생활을 했을 것으로 여겨지는 납작한 모양이었다(Fig. 5). 또한 유리볼

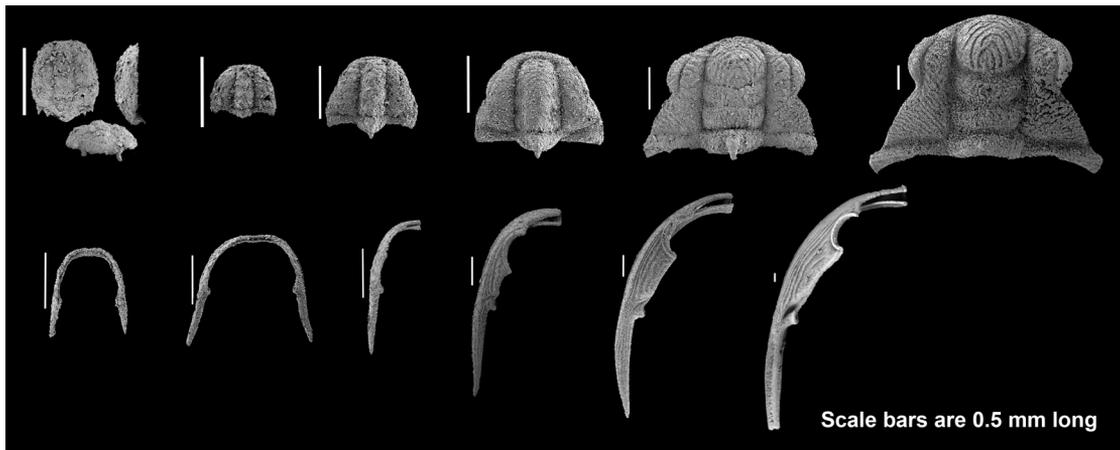


Fig. 5. Simplified ontogeny of *Asiptychaspis subglobosa* (Walcott, 1905). The late stage protaspis (upper left; dorsal, lateral, posterior views, clockwise from the upper left); cranidial development (upper row); and free cheek development (lower row). A detailed ontogenetic description of *Asiptychaspis subglobosa* was given by Park and Choi (2010a).

의 발달과정에 따른 ventral median suture의 형성과정을 추적할 수 있었는데, 그 결과 Fortey and Chatterton (1988)과 Chatterton *et al.* (1994)가 주장했던 기존의 Asaphida목의 일반적인 ventral median suture의 형성 과정과는 다른 방식으로 진화했다는 것을 알 수 있었다. Park and Choi (2010a)은 이를 바탕으로 ventral median suture의 진화방식이 1) 기존의 Asaphida목에서 알려진 방식; 2) Tsinaniidae에서 볼 수 있는 방식; 3) *Asiptychaspis subglobosa*에서 보여지는 방식과 같은 3가지 다른 방식이 있다고 주장하였다(Park and Choi, 2010a, fig. 9). 결론적으로 Dikelocephaloidea에 속해 있는 *Asiptychaspis subglobosa*의 개체발생과정을 통해 Dikelocephaloidea상과에 속하는 삼엽충들은 Asaphida목의 공유파생형질(synapomorphy)로 제시된 “asaphoid” protaspis의 모양을 갖지 않으며, ventral median suture의 진화 방식도 기존에 알려진 Asaphida의 방식과는 다르기 때문에, Dikelocephaloidea상과가 Asaphida목에 속하기 어렵다는 것을 알게 되었다.

3. Superfamily Remopleuridioidea에 속하는 *Haniwa quadrata* Kobayashi, 1933의 개체발생과정

*Haniwa quadrata*가 속해있는 Remopleuridioidea상과 역시 Fortey and Chatterton (1988)에 의해 Asaphida목에 속하는 분류군으로 취급되었으며, 특히 분기도상에서 Dikelocephaloidea상과와는 자매군(sister group)을 형성한다고 알려졌다(Fig.3). Fortey and Chatterton (1988)은 오르도비스기의 Remopleuridioidea상과에 속하는 삼엽충들의 형태를 바탕으로 Remopleuridioidea상과 또한 “asaphoid” protaspis의 형태와 ventral median suture를 가진다고 주장하였다. 그러나 Park and Choi (2011a)은 오르도비스기의 remopleuridioid 삼엽충들보다 더 이 더 원시적인 형질을 갖고 있는 캄브리아기의 remopleuridioid 삼엽충인 *H. quadrata*의 개체발생과정을 연구하여(Fig. 6), 이 삼엽충의 protaspis의 형태가 일반적인 저서성 protaspis의 납작한 모양 보다는 훨씬 볼록한 모양을 하고 있으나, Fortey and Chatterton (1988)이 정의한 “asaphoid” protaspis의 형태적 정의에 속하는 형질을 가지고 있지 않다는 것을 제시하였다(Park and Choi, 2011a, fig. 13). 이 관찰을 바탕으로 Park and Choi (2011a)은 Fortey and Chatterton (1988)이 예로 들었던 오르도비스기의 remopleuridioid 삼엽충들의 “asaphoid” protaspis 형태는 Asaphida목의 Asaphidae과에 속하는 “asaphoid” protaspis 형태와는 계통진화상 독립적으로 진화한 것이라는 결론을 내렸다. 또한 *H. quadrata*의 양쪽 유리 불이 개체발생과정 내내 융합되어 있는 것으로 보아 오르도비스기의 remopleuridioid 삼엽충들에서 보여진 ventral median suture 또한 기존의 Asaphida목에서 보여지는 ventral median suture의 진화 방식과는 다른 방식으로 진화했을 것이라고 유추하였다.

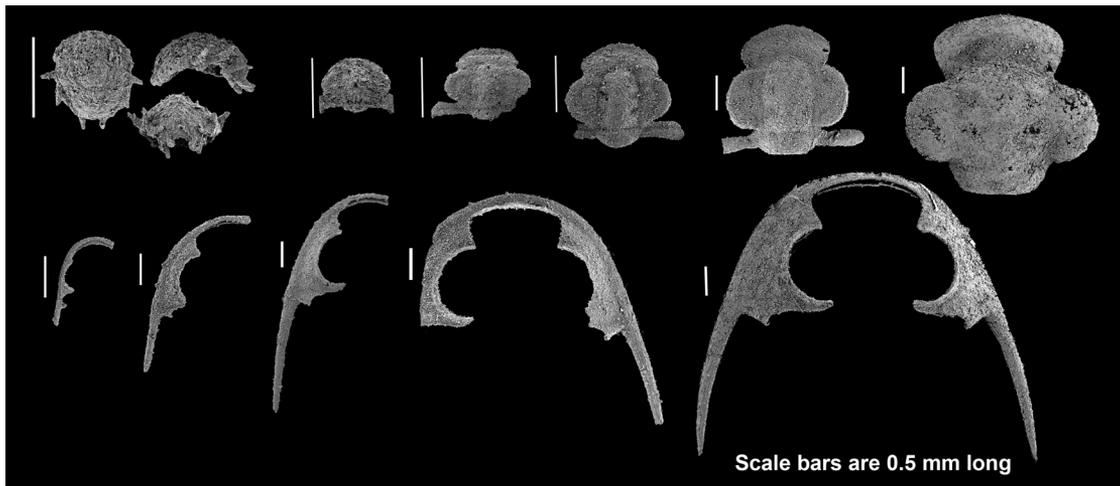


Fig. 6. Simplified ontogeny of *Haniwa quadrata* Kobayashi, 1933. The late stage protaspis (upper left; dorsal, lateral, posterior views, clockwise from the left); cranial development (upper row); and free cheek development (lower row). A detailed ontogenetic description of *Haniwa quadrata* was given by Park and Choi (2011a).

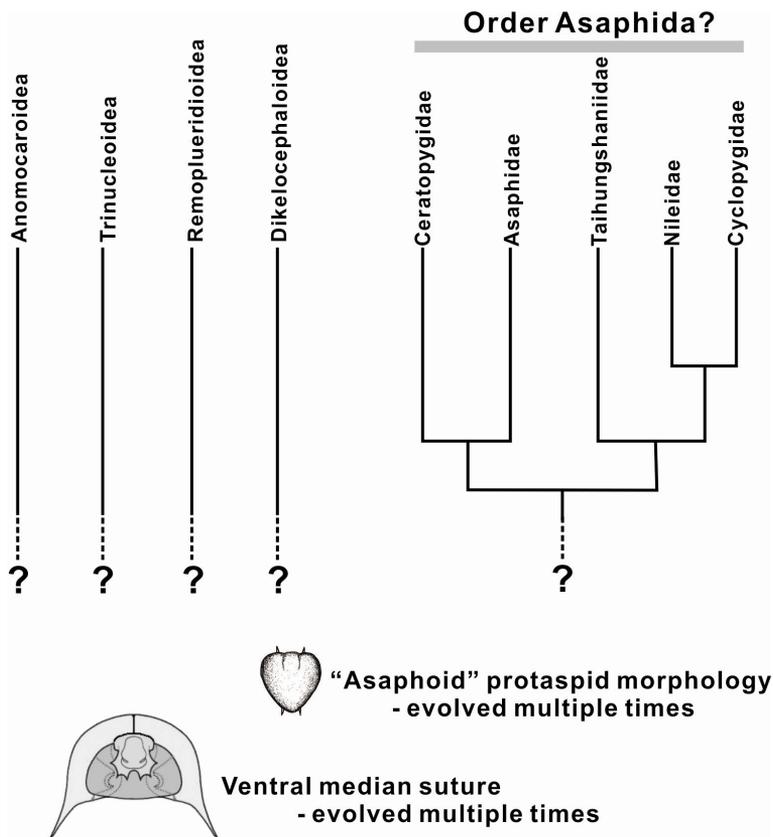


Fig. 7. The current phylogenetic status of the groups once included in the Order Asaphida by Fortey and Chatterton (1988) and Fortey (1990). As the two synapomorphies of the Order Asaphida, the ventral median suture and the globular “asaphoid” protaspis morphology, are subject to polyphyletic evolution, the membership of the basal superfamilies of the Order Asaphida (sensu Fortey and Chatterton, 1988; Fortey, 1990) should be reconsidered. The image of the protaspis is redrawn after Chatterton (1980, fig. 3Dc). The image of ventral median suture is courtesy of Sam Gon III.

앞으로의 연구방향 및 결론

조선누층군 태백층군의 후기 캄브리아기 화절층의 *Asioptychaspis*대에서 산출된 시료를 바탕으로 수행된 세 삼엽충의 개체발생과정 연구는 결론적으로 Fortey and Chatterton (1988)이 제시한 Asaphida목의 공유파생형질(synapomorphy)인 ventral median suture와 구형의 모양을 가지는 “asaphoid” protaspis의 형질이 삼엽충 진화사에서 여러 번 일어날 수 있다는 사실을 밝혀내었다. 따라서 기존의 Asaphida목의 개념은 새롭게 정의되어야 한다(Fig. 7). 기존의 Asaphida목에 속해있던 삼엽충 분류군들 중, Ceratopygidae과, Asaphidae과, Taihungshanidae과, Nileidae과, Cyclopygidae과를 포함하는 단계통군(monophyly)만이 현재 Asaphida목을 형성하는 안정적인 분류군으로 남아있을 수 있다. Fortey and Chatterton (1988)의 Asaphida목의 분기도에서 가장 먼저 분기해 나간 것으로 여겨졌던 Trinucleoidea상과와 Anomocaroidea상과에 속하는 삼엽충들은 Remopleuridioidea상과와 Dikelocephaloidea상과가 Asaphida목에서 빠지게 됨에 따라 자연스럽게 함께 Asaphida목에서 제외될 가능성이 높다. 따라서 앞으로는 Trinucleoidea상과와 Anomocaroidea상과에 속하는 삼엽충들의 개체발생과정과 형태학적 연구에 의하여 이 상과들을 Asaphida목에서 제외하는 것이 옳은 지를 알아보는 연구가 필요하다. 또한, 앞에서 언급했던 연구에서는 Asaphida목이라는 커다란 분류군을 부분적으로 해체하는데 초점을 맞추었다면, 앞으로는 Asaphida목에서 떨어져 나간 분류군들의 계통진화적 유연관계를 밝혀서 삼엽충의 분류체계를 좀 더 안정적으로 만들어 나가는 방향으로 연구가 이루어져야 할 것이다. 태백층군의 캄브리아기-오르도비스기 조선누층군의 석회암에서는 많은 양의 규화된 삼엽충 화석들이 산출된다. 따라서 중기 캄브리아기의 대기층에서부터 중기 오르도비스기의 두위봉층까지 규화된 삼엽충 화석군을 찾아 개체발생과정을 연구하는 일이 무척 중요하다. 캄브리아기에서 오르도비스기에 걸치는 많은 삼엽충들의 개체발생과정 연구는 앞으로 삼엽충의 계통진화 연구에 큰 영향을 미칠 것이기 때문에 궁극적으로는 혼란스러운 상태인 삼엽충의 분류체계를 정리하는데 도움이 될 것으로 기대된다.

감사의 글

이 논문은 정부(교육인적자원부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아수행된 기초연구사업임(PN12090, KOPRI와 2011-0013164). 이 논문을 읽고 조언을 해주신 익명의 심사위원회 감사드립니다.

RECENT ACHIEVEMENTS ON THE ONTOGENETIC STUDIES OF THE TRILOBITES FROM THE TAEBAEK GROUP: CONTRIBUTIONS TO THE PHYLOGENY OF TRILOBITES

Tae-Yoon Park^{1,*} and Duck K. Choi²

¹Division of Polar Earth-System Sciences, Korea Polar Research Institute, Incheon 406-840, Korea

²School of Earth and Environmental Sciences, Seoul National University, Seoul 151-747, Korea

Abstract: Despite the long history of research, trilobite classification has remained unstable, mainly due to the lack of understanding on the phylogeny of the Cambrian trilobites. The trilobite research in Korea was initiated by Kobayashi in the early twentieth century. During the nineties, the trilobite biostratigraphy of the Yeongwol Group were actively examined, and that of the Taebaek Group also has recently been studied as well. Notably, the discovery of silicified trilobite fauna from the Taebaek Group enables the trilobite research in the phylogenetic aspect. Recent ontogenetic studies on the three trilobite species, *Tsinania canens* (Walcott, 1905), *Asioptychaspis subglobosa* (Sun, 1924), and *Haniwa quadrata* Kobayashi, 1933 from the *Asioptychaspis* Zone of the *Furongian* (late Cambrian) *Hwajeol* Formation, suggested that the two synapomorphies of the Order Asaphida, the ventral

median suture and the “asaphoid” protaspid morphology, evolved multiple times in the trilobite evolutionary history. Accordingly, some of the superfamilies included previously in the Order Asaphida were excluded from the order, and accordingly the concept of the Order Asaphida has become in need of emendation. The silicified trilobite faunas from the Cambro-Ordovician of the Taebaek Group, which are yet to be studied, are expected to provide more significant contributions to the trilobite classification in the future.

Key words: Cambrian, trilobite, ontogeny, phylogeny, Asaphida

참고문헌

- Adrain, J. M. 2011. Class Trilobita Walch, 1771; pp. 104-109 in Zhang, Z.-Q. (ed.), Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness. Zootaxa 3148.
- Chatterton, B. D. E. 1980. Ontogenetic studies of Middle Ordovician trilobites from the Esbataottine Formation, Mackenzie Mountains, Canada. *Palaeontographica (Abt. A)* 137:1-108.
- Chatterton, B. D. E., Edgecombe, G. D., Speyer, S. E., Hunt, A. S. and Fortey, R. A. 1994. Ontogeny and relationships of Trinucleoidea (Trilobita). *Journal of Paleontology* 68:523-540.
- Choi, D. K. 2007. Trilobite research in South Korea during the 20th century; pp. 81-95 in Mikulic, D. G. and Landing, E. (eds.), *Fabulous Fossils-300 years of Worldwide Research on Trilobites*. N.Y. State Museum Bulletin. New York State Museum, Albany, NY, 607.
- Fortey, R. A. 1990. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification. *Palaeontology* 33:529-576.
- Fortey, R. A. 2001. Trilobite systematics: the last 75 years. *Journal of Paleontology* 75:1141-1151.
- Fortey, R. A. and Chatterton, B. D. E. 1988. Classification of the trilobite suborder Asaphina. *Palaeontology* 31:165-222.
- Hupé, P. 1955. Classification des trilobites. *Annales de Paléontologie* 41:91-325.
- Kang, I. and Choi, D. K. 2007. Middle Cambrian trilobites and biostratigraphy of the Daegi Formation (Taebaek Group) in the Seokgaejae section, Taebaeksan Basin, Korea. *Geosciences Journal* 11:279-296.
- Kobayashi, T. 1933. Upper Cambrian of the Wuhutsui basin, Liaotung, with special reference to the limit of Chaumitien (or Upper Cambrian) of eastern Asia and its subdivision. *Japanese Journal of Geology and Geography* 11:55-155.
- Kobayashi, T. 1966. The Cambro-Ordovician formations and faunas of South Korea, Part VII, Paleontology X, Stratigraphy of the Chosen Group in Korea and South Manchuria and its relation to the Cambro-Ordovician formations and faunas of other areas, Section A, The Chosen Group of South Korea. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Section II* 16:1-84.
- Lee, S.-B. and Choi, D. K. 2007. Trilobites of the *Pseudokoldinioidia* fauna (uppermost Cambrian) from the Taebaek Group, Taebaeksan Basin, Korea. *Journal of Paleontology* 81:1454-1456.
- Lee, S.-B. and Choi, D. K. 2011. Dikelocephalid trilobites from the *Eosaukia* fauna (upper Furongian) of the Taebaek Group, Korea. *Journal of Paleontology* 85:279-297.
- Park, T.-Y. and Choi, D. K. 2009. Post-embryonic development of the Furongian (late Cambrian) trilobite *Tsinania canens*: implications for life mode and phylogeny. *Evolution & Development* 11:441-455.
- Park, T.-Y. and Choi, D. K. 2010a. Ontogeny and ventral median suture of the ptychaspid trilobite *Asioptychaspis subglobosa* (Sun, 1924) from the Furongian (Upper Cambrian) Hwajeol Formation, Korea. *Journal of Paleontology* 84:309-320.
- Park, T.-Y. and Choi, D. K. 2010b. Two middle Cambrian diceratocephalid trilobites, *Cyclolorenzella convexa* and *Diceratocephalus cornutus*, from Korea: development and functional morphology. *Lethaia* 43: 73-87.
- Park, T.-Y. and Choi, D. K. 2011a. Ontogeny of the Furongian (late Cambrian) remopleuridioid trilobite *Haniwa quadrata* Kobayashi, 1933 from Korea: implications for trilobite taxonomy. *Geological Magazine* 148:288-303.
- Park, T.-Y. and Choi, D. K. 2011b. Trilobite faunal successions across the base of the Furongian Series in the Taebaek Group, Taebaeksan Basin, Korea. *Geobios* 44:481-498.
- Park, T.-Y. and Choi, D. K. 2012. Middle Furongian (late Cambrian) shumardiids from the Sesong Formation, Taebaek Group, Korea. *Journal of Paleontology* 86:51-59.

- Park, T.-Y., Sohn, J. W. and Choi, D. K. 2012. Middle Furongian (late Cambrian) polymerid trilobites from the upper part of the Sesong Formation, Taebaeksan Basin, Korea. *Geosciences Journal* 16:381–398.
- Sohn, J. W. and Choi, D. K. 2007. Furongian trilobites from the *Asioptychaspis* and *Quadraticephalus* zones of the Hwajeol Formation, Taebaeksan Basin, Korea. *Geosciences Journal* 11:297–314.
- Sun, Y. C. 1924. Contributions to the Cambrian faunas of North China. *Palaeontologia Sinica, Series B* 1:1–109.
- Walch, J. E. I. 1771. *Die Naturgeschichte der Versteinerungen, Dritter Theil*: Nurenmberg, Paul Johann Felstecker, 235 p.
- Walcott, C. D. 1905. Cambrian faunas of China. *Proceedings of the U.S. National Museum* 29:1–106.
- Whittington, H. B. 2007. Reflections on the classification of the Trilobita; pp. 225–230 in Mikulic, D. G. and Landing, E. (eds.), *Fabulous Fossils-300 years of Worldwide Research on Trilobites*. N.Y. State Museum Buttetin. New York State Museum, Albany, NY, 607.
- Zhu, X.-J., Hughes, N. C. and Peng, S.-C. 2007. On a new species of *Shergoldia* Zhang and Jell, 1987 (Trilobita), the family Tsinaniidae and the order Asaphida. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 34:243–253.
- Zhu, X.-J., Hughes, N. C. and Peng, S.-C. 2010. Ventral structure and ontogeny of the late Furongian (Cambrian) trilobite *Guangxiaspis guangxiensis* Zhou, 1977 and the diphyletic origin of the median suture. *Journal of Paleontology* 84:493–504.