

白亜紀アンモナイト古生物学の近年の進展：特に北太平洋地域に注目して

和仁良二

横浜国立大学大学院環境情報研究院

Recent progress in Cretaceous ammonoid paleontology: especially focusing on the Northern Pacific region

Ryoji Wani

Faculty of Environment and Information Sciences, Yokohama National University

Abstract. This paper reviews the Cretaceous ammonoid paleontology mainly in the North Pacific region, especially for recent publications. The species diversity changes through Cretaceous and its relevant articles are first reviewed. The review is continued from the points of view of the morphological analyses of shell shape, the relationship between ammonoid fauna and lithofacies, the isotopic analyses of ammonoid shells, the relationship with other organisms, and taphonomy, etc., for normally coiled and heteromorphic ammonoids, respectively. Finally, the characteristic of ammonoid diversity change in North Pacific region and the ammonoid extinction around the Cretaceous/Paleogene boundary are reviewed.

Key words: Cretaceous, ammonoids, species diversity, extinction, North Pacific region

はじめに

古生代デボン紀に出現したアンモナイト類（アンモナイト類または菊石類ともいう）は、中生代白亜紀末に絶滅した（たとえば Ward, 1996）。その間、さまざまな種類のアンモナイト類が出現し、1万種を超えるとも言われるほど多くの種が存在していたことが認識されている。アンモナイト類には、同一平面上でらせん状に巻いた“正常巻”の殻を持つもののほか、立体らせん形、棒状などの多様な殻形態で特徴づけられる異常巻アンモナイト類も認められる。北海道を含む北西太平洋沿岸域の白亜系からは、こうした正常巻および異常巻の多種多様なアンモナイト類が豊富に産出する。さらにそれらの保存状態は極めて良好であり、殻体が三次元的に保存され、初期殻などの微細構造も保存されていることが多いため、古くから日本各地の数多くの研究者・学生によって多彩な研究が進められている。

アンモナイト類が多産する白亜系は、北西太平洋地域では広く分布しており、日本周辺（Matsumoto, 1954; Ando, 2003; Takashima *et al.*, 2004; 高橋・安藤, 2016 など）からサハリン（Matsumoto, 1954, 1988; Shigeta *et al.*, 1999; Kodama *et al.*, 2000; 小玉ほか, 2002; Shigeta and Maeda, 2005; Maeda *et al.*, 2005; Maeda and Shigeta, 2005 など）、北カムチャツカ（重田ほか, 1999 など）などでアンモナイト類を用いた層序学的研究が行われている。この地域では、化石の保存状態が良いこともあり、これまでに報告された成果は膨大な数にのぼる。北西太

平洋地域の白亜系の先駆的な研究は、横山又次郎、神保小虎、矢部長克、小林貞一、清水三郎らによって行われ、その後松本達郎を中心とした研究者により、数多くの層序学的・古生物学的研究が行われている。これらすべてを総括することは到底できるものではないため、本レビューでは主に近年報告されてきた白亜系（その中でもとくに北太平洋地域の白亜系）から産出したアンモナイト類に関する研究成果について言及した。先駆的な研究については Matsumoto (1975) などによって、松本達郎の業績については西田ほか (2009) などによってすでにまとめられている。本稿では触れていない成果についてはそれらを参照されたい。

北西太平洋地域における
白亜紀アンモナイト類の多様性変動史

種多様性と海洋無酸素事変の先駆的研究

アンモナイト類は、適応放散と大量絶滅を繰り返しながら、時代ごとに分類学的多様性が大きく変動したことが知られている。日本の白亜系から産出した49科281属790種のアンモナイト類について、Toshimitsu and Hirano (2000) は400本を超える文献を精査することで層序分布をまとめ、種多様性の変動史を明らかにした。平野ほか (1999), Hirano *et al.* (2000) や Toshimitsu *et al.* (2003) は、地球環境変動、とくに白亜紀のような温室世界で生じやすい海洋無酸素事変 (OAE) の観点から種多様性の変動史を解析した。その結果、アンモナイト類の種多様

性が減少した年代と海洋無酸素事変が発生した年代が一致する傾向を見いだし、海洋無酸素事変がアンモナイト類の種多様性に影響を与えていたことを示唆した。

さらに、Hirano *et al.* (1990) や Hirano (1993) は、デスモセラス亜科での系統進化と海洋無酸素事変との関連性について議論している。Hirano *et al.* (1990) は、北海道小平地域、大夕張地域、浦河地域に分布する上部白亜系から産出した *Desmoceras (Pseudouhligella) ezoanum*, *Desmoceras (Pseudouhligella) japonicum*, *Tragodesmoceroides subcostatus*, *Tragodesmoceroides matsumotoi* のデスモセラス亜科アンモナイト類4種について、螺環形状や初期殻形態、縫合線を詳細に解析した。その結果、(1) *D. (P.) japonicum* と *D. (P.) ezoanum* では、両種の生存期間を通じて形態に有意の変化はないこと、(2) *T. subcostatus* は *D. (P.) japonicum* とほとんどの形態において差がないことから、*D. (P.) japonicum* から進化したものと考えられること、(3) *T. subcostatus* が Turonian 期中頃までに種分化し、*T. matsumotoi* を生じたこと、(4) *D. (P.) japonicum* → *T. subcostatus* → *T. matsumotoi* という進化系統を通じて、螺環断面積に対する縫合線の長さの相対成長は漸次加速されているが、種分化のつど成体サイズが減少し、生息域がより浅海域に移動してきたこと、などを明らかにした。さらに Hirano (1993) では、解析したデスモセラス亜科アンモナイト類が産出した層準の地球化学的解析を行っており、*D. (P.) japonicum* が *T. subcostatus* へ種分化した際のデスモセラス亜科での系統進化が、Cenomanian 期/Turonian 期境界における無酸素水塊の拡大 (OAE2) と関連していたことを示唆している。このように、Hirano *et al.* (1990) や Hirano (1993) は、白亜紀に大繁栄していたデスモセラス亜科アンモナイト類の系統進化と、温暖な白亜紀を特徴づける環境変動である海洋無酸素事変とを関連づけて議論したことで、温室地球と生物進化との関連性について興味深い示唆を与えた。

北海道の白亜系における種多様性変動と層序

近年、こうした種多様性変動史の理解に貢献する研究成果が多数報告されている。成瀬ほか (2000), Nifuku *et al.* (2009), Shigeta *et al.* (2012b, 2015, 2016), Kurihara *et al.* (2016) などは、これまで化石の産出報告が少なかった後期白亜紀 Campanian 期～Maastrichtian 期における種構成を報告している。

成瀬ほか (2000) は、北海道東部の根室層群から *Pachydiscus flexuosus*, *Tetragonites popetensis* などの産出を報告し、下部 Maastrichtian 階に対比されることを明らかにした。Nifuku *et al.* (2009) は、北海道厚岸湾地域に分布する根室層群仙鳳趾層から *Pachydiscus flexuosus* の産出を報告するとともに、古地磁気層序にもとづいて *P. flexuosus* の産出が Maastrichtian 階に対比されることを示

した。Shigeta *et al.* (2015) は、北海道厚岸湾地域に分布する仙鳳趾層からアンモナイト類9種の産出を報告した。これらの産出記録を古地磁気層序と比較することで、仙鳳趾層が中部 Maastrichtian 階中部～上部 Maastrichtian 階下部に対比されることを示すとともに、時代ごとの種構成の変遷を明らかにした。Kurihara *et al.* (2016) は、北海道浦幌地域に分布する根室層群の白亜系/古第三系の境界層準の直下から、異常巻アンモナイト類の *Diplomoceras cylindraceum* の産出を報告した。上下の地層の古地磁気年代などをとくに、産出年代は約6680万年前と推定しており、北太平洋地域では最も新しい化石記録で、白亜紀末の絶滅の直前まで生き残っていたアンモナイト類である可能性を指摘している。Shigeta *et al.* (2016) は、北海道浦河地域に分布する蝦夷層群乳呑川層から12種のアンモナイト類の産出を報告し、*Metaplacentoceras subtilistriatum* 帯と *Baculites subanceps* 帯を識別した。さらに、凝灰岩に含まれるジルコンの放射性年代をもとに、*M. subtilistriatum* 帯と *B. subanceps* 帯がそれぞれ中部 Campanian 階の上部と上部 Campanian 階の下部に対比されることを示した。また、*Didymoceras* や *B. subanceps* が中期 Campanian 期の後期に北西太平洋以外の地域で繁栄していたことから、北西太平洋地域への進出は後期 Campanian 期の前期に始まったことを示唆した (Shigeta *et al.*, 2016)。

Matsunaga *et al.* (2008) は、S字状の殻体を持つ異常巻アンモナイト類である *Pravitoceras sigmoidale* が、北海道日高地域の函淵層から産出したことを報告した。*P. sigmoidale* は、これまで主に徳島県や兵庫県に分布する和泉層群の最上部 Campanian 階の固有種であると考えられてきた (Matsumoto *et al.*, 1981) が、Matsunaga *et al.* (2008) によって初めて北海道からも産出することが明らかになった。Shigeta *et al.* (2010b) は、これまで大阪府と和歌山県とを隔てる和泉山脈の下部 Maastrichtian 階からのみ産出すると思われていた *Gaudryceras izumiense* が、北海道穂別地域の函淵層からも産出したことを報告した。

北海道以外の日本各地の白亜系における種多様性変動

北海道以外の日本各地の白亜系でのアンモナイト類の種構成および層序分布についても、Komatsu and Maeda (2005), Misaki *et al.* (2008), Misaki and Maeda (2009), Komatsu *et al.* (2008), Misaki and Ohara (2011), Shigeta *et al.* (2012b), 栗島ほか (2013), 小松ほか (2014) などによって知見が蓄積されつつある。

Misaki *et al.* (2008) は和歌山県有田川地域から、中部～上部 Albian 階を示す *Desmoceras (Pseudouhligella) dawsoni shikokuense*, *Puzosia subcorbarica*, *Mojsisoviczia* sp., *Oxytropidoceras* sp., *Mortoniceras* sp. などのアンモナイト類と、下部 Cenomanian 階を示す *Mantelliceras*

*japonicum*を報告した。Albian期を示すアンモナイト類は紀伊半島の秩父帯においては初めての報告であり、白亜系層序や構造発達史を理解するうえで重要な発見である。Misaki and Maeda (2009)は、和歌山県有田川地域に分布する外和泉層群鳥屋城層から産出したCampanian期のアンモナイト類の種構成とその変遷を明らかにした。産出したアンモナイト類には、異常巻アンモナイト類の*Eubostrioceras elongatum*や*Scaphites* sp.が含まれることから、(1)北西太平洋地域において*Scaphites*がCampanian期まで生息していたこと、(2)これまで北西太平洋地域での生息が不確かだった*Eubostrioceras elongatum*が、北西太平洋地域に広く分布していたこと、(3)Campanian期において北西太平洋地域と北東太平洋地域とで異常巻アンモナイト類の種構成が類似していたこと、などを明らかにした。Misaki and Ohara (2011)は、和歌山県有田川地域から*Ainoceras paucicostatum*の産出を報告し、下部Campanian階に対比している。*Ainoceras*が北海道以外から産出するのは初めてであり、北西太平洋地域においてアンモナイト類の種構成が広く類似していたことを示唆している。栗島ほか(2013)は、和歌山県有田川地域の下部Campanian階から産出したアンモナイト類の層序分布を提示した。Shigeta *et al.* (2012b)は、和歌山県有田川地域に分布する外和泉層群二川層から*Gaudryceras tombetsense*の産出を報告し、外和泉層群二川層に後期Maastrichtian期初期の堆積物が存在することを示した。

Komatsu and Maeda (2005), Komatsu *et al.* (2008), 小松ほか(2014)などは、熊本県天草諸島および鹿児島県甕島列島に分布する御所浦層群および姫浦層群から、上部Albian階を指示する*Mortoniceras* cf. *rostratum*やSantonian階～下部Campanian階を指示する*Eupachydiscus haradai*などのアンモナイト類の産出を報告している。小松ほか(2006)は、鹿児島県獅子島に分布する御所浦層群から、上部Albian階を指示する*Mortoniceras rostratum*, *Stoliczkaiella* sp., *Anisoceras* sp., *Desmoceras* sp.および下部Cenomanian階を指示する*Graysonites adkinsi*, *Mariella oehlerti*, *Desmoceras kossmati*の産出を報告している。

アンモナイト類の産出が乏しいと一般に言われている下部白亜系におけるアンモナイト類を検討した例も増えている。Obata and Matsukawa (2007)は、千葉県銚子地域に分布する銚子層群のBarremian～Aptian階から、20種のアンモナイト類の産出を報告し、その層序分布を明らかにするとともに、その種構成がテチス海地域と類似していたことを指摘した。Matsukawa *et al.* (2007)は、山中白亜系の石堂層のBarremian階から多数のアンモナイト類の産出を報告した。Iba (2009)は、北海道中川地域の蝦夷層群神路層のAptian階から主に北極海域に生息していた*Archopholites*の産出を報告した。Inose *et*

al. (2013)は、岩手県陸中海岸沿いに分布する宮古層群崎山層の下部白亜系から、アンモナイト類9種の産出を報告している。Hoffmann *et al.* (2013)は、岩手県陸中地域に分布する宮古層群のAlbian階から産出したと考えられる転石より、*Pictetia*の産出を報告している。

以上のように、日本におけるアンモナイト類の詳細な層序分布を明らかにする努力が続けられている。一方で、サハリン(Matsumoto, 1954, 1988; Shigeta *et al.*, 1999; Kodama *et al.*, 2000; 小玉ほか, 2002; Maeda *et al.*, 2005; Maeda and Shigeta, 2005)やアラスカ(Jones, 1963; Shigeta *et al.*, 2010b)といった北太平洋地域から産出するアンモナイト類についても同様の研究が進んでいる。こうした成果が積み重ねられてゆくにつれて、北西太平洋地域～北東太平洋地域における白亜系上部～最上部の詳細な対比が可能になってきている(利光ほか, 1995; Kawabe *et al.*, 2003; Shigeta *et al.*, 2010b, 2015; Shigeta and Nishimura, 2013a)とともに、北太平洋地域における白亜紀アンモナイト類の種多様性変遷史を適切に評価できる下地が整ってきたと言えよう。

新属・新種の提唱と分類学的再検討

白亜紀を通じて、新種や新属の記載も盛んに行われている。Shigeta (1989)は、北海道のさまざまな地域の上部白亜系から産出した*Tetragonites*の分類学的再検討を行い、*Tetragonites glabrus*を再定義するとともに2新種を識別し、*T. minimus*および*T. terminus*として記載した。Hayakawa (1998)は、北海道古丹別地域のTuronian階からキールの発達した異常巻アンモナイト類の1新属1新種(*Horotateceras tatsuyai*)を記載するとともに、キールを持つ異常巻アンモナイト類には他にも未記載種が存在することを示唆している。Shigeta (1996)は、北海道三笠地域、幌加内地域、稚内地域の下部Cenomanian階から産出した2新種(*Gabbiceras yezoense*と*G. mikasaense*)を記載した。Futakami (2003)は、北海道奔別地域の下部白亜系から産出した2新種(*Douvilleiceras compressum*と*D. kawashitai*)を記載した。

Obata and Matsukawa (2007)は、千葉県銚子地域に分布する銚子層群のBarremian～Aptian階から、1新属5新種(*Neocomitoides minimus*, *Calliphylloceras tsudai*, *Pulchellia minima*, *Neosilesites hagiwarai*, *Tropaeum ozakii*)を記載した。Matsukawa *et al.* (2007)は、山中白亜系の石堂層のBarremian階から、1新種の*Phyllopachyceras sanchuense*を記載した。Obata and Matsukawa (2009)は、千葉県銚子地域に分布する銚子層群のBarremian～Aptian階から、2新種(*Holcodiscus ojii*, *Pulchellia (Pulchellia) maedai*)を記載した。

Shigeta *et al.* (2012a)は、北海道三笠地域および万字地域の上部Albian階から産出したゴードリセララス科アンモナイト類の2新属2新種(*Obataceras manjiense*と

Tanabeceras pombetsense)を記載し、Shigeta (1996)で記載した *Gabbioceras* 2種が *Tanabeceras* に帰属されるとした。Shigeta and Izukura (2013)は、北海道徳別地域の下部 Cenomanian 階から産出した *Tanabeceras yezoense* の標本の詳細な観察を加えた。さらに Shigeta (2013)は、北海道幌加内地域の下部 Cenomanian 階から産出した1新種 (*Tanabeceras horokanaiense*) を追加している。Shigeta and Nishimura (2013a, b, 2014)は、北海道徳別地域の最下部 Maastrichtian 階から産出した *Gaudryceras hobetsense*, *Anagaudryceras compressum*, *Phylloptychoceras horitai* の3新種を記載した。Shigeta (2014)は、北海道浦河地域の Campanian 階から異常巻アンモナイト類の1新属1新種 (*Morewites sakakibarai*) を記載した。Shigeta *et al.* (2016)は、北海道浦河地域の上部 Campanian 階の下部から異常巻アンモナイト類の1新種 (*Didymoceras hidakense*) を記載した。

新タクサの記載が進められる一方で、産出層準や分類自体の見直しも進展している。Shigeta (1992)は、北海道およびサハリンから産出した *Pseudophyllites indra* の殻体の観察および産出時期の検討を行い、北西太平洋での産出時期が他の北太平洋地域での初産出時期とほぼ一致することを示した。Kawabe and Shigeta (2001)は、北海道三笠地域、美流渡地域、羽幌地域から産出した *Hourcquia ingens* の産出層準を検討し、(1) *Hourcquia* が後期 Turonian 期に出現・放散したこと、(2) 北西太平洋地域における放散の時期はテチス地域と一致していたこと、などを明らかにした。Shigeta *et al.* (2010a)は、北海道徳別地域の下部 Cenomanian 階から産出した *Takahashia eureka* の標本の観察にもとづきその分類を見直し、リトセラス科に属するとした。Nishimura *et al.* (2006, 2010)はデスモセラス亜科アンモナイト類の殻形態と成長を通じた成長様式の詳細な解析をもとに、デスモセラス亜科に属するアンモナイト類の分類を再検討した。Ikuno and Hirano (2015)では、後期白亜紀の異常巻アンモナイト類の *Polyptychoceras* に関して、これまでに提唱されている14種の学名を命名規約の観点から検討し、12種名が適格であることを示している。

多型現象の検討

種多様性を正しく評価するためには、多型現象を正しく認識し、それを踏まえた分類を行う必要もある。現生オウムガイ類の *Nautilus pompilius* や *N. belauensis* では、同所に生息する個体に殻形態だけでなく軟体部においても、二型現象が認められることが知られており、それらは性差に由来する性的二型であることが明らかになっている (Saunders and Spinosa, 1978; Tanabe and Tsukahara, 1987; Tajika *et al.*, 2015 など)。こうした二型現象が白亜紀アンモナイト類でも認められるか否か、研究が進められており、少なくとも数種の北西太平洋地域産の白亜紀

アンモナイト類においては、二型現象が認識されている (Maeda, 1993; Misaki and Maeda, 2010 など)。

Maeda (1993)は、北海道やサハリンの Santonian 階～下部 Campanian 階から同所的に産出した "*Neopuzosia ishikawai*", "*N. japonica*", "*N. haboroensis*", "*Yokoyamaoceras jimboi*" の4形態種について、集団標本にもとづいて分類を再検討した結果、(1) "4種" の形態変異の幅が広く、これまで分類形質として重視されてきた肋強度などの形質が分類基準に使えないこと、(2) 同所的に産出すること、(3) 殻成長様式が酷似していること、(4) 成熟の特徴が類似していること、を示し、すべて単一の種 *Yokoyamaoceras ishikawai* として修正定義した。

Misaki and Maeda (2010)は、和歌山県有田川地域に分布する外和泉層群鳥屋城層の下部 Campanian 階から産出した *Eubostrioceras elongatum* における二型現象を解析している。*E. elongatum* には左巻きと右巻きの二型が存在することが知られているが、Misaki and Maeda (2010)は複数の層準で *E. elongatum* の採集を行い、産出層準と巻き方向について検討した。その結果、本種は下位の層準ではほとんどが左巻き個体であるが、上位ほど右巻き個体の割合が大きくなることを明らかにした。Ward (1976)は、北米西部の Vancouver 島や Orcas 島から産出した *E. elongatum* では右巻き個体と左巻き個体との割合がほぼ1:1であったことから、性的二型の可能性を否定できない、としているが、Misaki and Maeda (2010)の結果はこの推測と一致していない。

以上のように、アンモナイト類では二型現象が認められる場合があるが、その両者が異なる "種名" で記載されていることも想定される。たとえば、Tanabe (1977)は集団レベルの形態解析にもとづき、北海道やサハリンの Turonian 階に同所的に産するスカファイテス亜科の *Scaphites planus* とオトスカファイテス亜科の *Otoscapites puerculus* が同種の性的二型である可能性を指摘している。このような場合、種多様性を実際のよりも大きく見積もっていることになる。同物異名を識別したうえで、分類・記載し直すことが、より正確な種多様性の評価につながっていくと考えられる。

異常巻アンモナイト類

日本を含む北西太平洋地域の白亜系からは、*Nipponites* に代表される多様な異常巻アンモナイト類が産出し、数多くの研究例がある。三次元的な螺環をもつ *Nipponites* や、成長後期に巻きがS字状にほどける *Pravitoceras* といった特徴的な殻形態を有する異常巻アンモナイト類の中には、日本周辺でのみ産出するものもあり、世界中の研究者がこうした標本の採取を熱望している。実際、筆者が欧米の研究者の北海道での標本採取に関する相談に乗った折には、*Nipponites* と *Pravitoceras* の完全体を、両

者とも10個体以上採取したい、というかなりの難題を突きつけられたことがある。このように、北西太平洋地域から産出する白亜紀異常巻アンモナイト類は海外の研究者から見ても、極めて興味深い存在となっている。

理論形態解析

特徴的な殻形態を持つ異常巻アンモナイト類は、その殻形態の“特異性”ゆえに、奇形ではないか、という疑念が古くにはあったとのことだが、岡本（1984）、Okamoto（1988a, b, c, 1989）、Okamoto and Shibata（1997）、東浦・岡本（2012）、岡本ほか（2013）などによってこうした異常巻アンモナイト類の理論形態が解析され、殻成長に規則性があることが明らかになった。

岡本（1984）は、指数関数と三角関数に多数の係数を組み合わせる手法を用いて、*Nipponites*の殻形態を説明した。Okamoto（1988a）は、殻の断面形状を円形の管で近似し、螺環半径拡大率、曲率、振率の3つの要素を変化させることで、さまざまな異常巻アンモナイト類の殻形態を再現できることを示した。Okamoto（1988b）では、水平面に対する殻口のなす角度が成長を通じて一定であったと仮定することにより、異常巻アンモナイト類において推定される生息姿勢の変化と、実際に観察される肋傾斜の変化との対応を合理的に説明した。Okamoto（1988c）は、生息姿勢が極端に変化することがないように巻きの方向を切り替えていたとする生息姿勢調整モデルを想定することで、*Nipponites*の巻き方と肋傾斜を再現した。さらにOkamoto（1989）では、これらの理論形態学的解析をもとに、*Eubostriochoceras*のようならせん巻きの形態から、中間型が現れることなく、*Nipponites*のような三次元的な巻きの形態に突然変化することを明らかにし、*Eubostriochoceras*が*Nipponites*の直接の祖先であると結論づけた。

また、Okamoto and Shibata（1997）や岡本ほか（2013）では、こうした理論形態学的解析をトロンボーン状の殻を持つ*Polyptychoceras*にも応用した。東浦・岡本（2012）は、Okamoto（1988b）における前提条件であった“中立浮力”ではなく、アンモナイト殻体の平均密度が海水よりも大きかったという仮定のもと、*Eubostriochoceras muramotoi*の生息姿勢を復元した。その結果、Okamoto（1988b）よりも実際の化石標本に類似する理論形態が得られた。これらの研究により、理論形態の解析は生息姿勢や殻口の向きといった古生態の復元のみならず、系統進化の理解にも発展している。

殻の成長様式と古生態・系統進化

近年では、異常巻アンモナイト類の成長様式や古生態、系統進化などのさらなる知見が蓄積されつつある。Tsuji et al.（2003）は、北海道古丹別地域の上部白亜系から産出した棒状アンモナイト類の*Baculites tanakae*の多数の

個体を解析し、殻体の全長と殻高の間での相対成長が不等成長であることを明らかにし、その相対成長式を求めた。この相対成長式によって、破片個体からでもその全長を復元することが可能になるとともに、*B. tanakae*の殻表面装飾が平滑型、肋型、いぼ型と変化し、その移り変わりの時期には大きな種内変異があることが明らかになった。

このように、異常巻アンモナイト類はその殻形態が対数らせん状でなく、三次元状や棒状などの形態をしていることから、破損した状態で産出することが多い。そのため、正常巻アンモナイト類と比較して、殻の先端に位置する初期殻などの構造を観察した例はこれまで多くはなかった。しかし、Tanabe et al.（1981）、早川（1988, 2003）、重田（2001）などは、保存良好な標本を観察することで、異常巻アンモナイト類の初期殻の観察に成功した。こうした観察によって、異常巻アンモナイト類が卵から孵化した際には平面状に巻いた殻を持っており、その後に巻きがほどけることが明らかになる（重田, 2001）とともに、孵化時の殻直径を復元できるようになってきた。

異常巻アンモナイト類のなかで、破損することなく、成体の殻口まで保存された状態で産出する割合の多いグループが、成長末期の殻が鉤状になるスカファイテス類で、これまで多くの研究が行われている（Tanabe, 1975, 1977, 1979; Landman, 1985, 1986, 1987; Landman and Waage, 1993; Jacobs et al., 1994; Cochran et al., 2003; Landman et al., 2003, 2010b, 2012a, 2015b; Yahada and Wani, 2013; Takeda et al., 2015など）。初期殻の観察、殻形態や顎器の解析、同位体比分析などによって、スカファイテス類の古生態、成長様式、性的二型、捕食-被捕食関係、タフォノミーなどについての議論が進んでいる。

異常巻アンモナイト類の系統進化については、Misaki and Maeda（2010）が*Didymoceras awajense*と*Pravitoceras sigmoidale*の系統関係について議論している。彼らは、和歌山県有田川地域に分布する外和泉層群鳥屋城層の上位層準から産出した*D. awajense*の殻形態では、三次元的に巻いたらせん部の高さが低く、S字状の部分に対してらせん部が傾いている傾向が見られたことから、*D. awajense*が*P. sigmoidale*の直接の祖先であると結論づけている。

顎器の微細観察

特に近年は、走査型電子顕微鏡（SEM）、電子線マイクロアナライザ（EPMA）、シンクロトロンX線マイクロトモグラフィーなどの技術の発達に支えられて、異常巻アンモナイト類の顎器や歯舌の詳細な観察が進められている。Kruta et al.（2009）は、アメリカWestern Interior地域と北海道の上部白亜系から産出した異常巻アンモナイト類（*Baculites*, *Polyptychoceras*, *Jeletzkytes*）

の顎器を観察し、これら3属の異常巻アンモナイト類で、顎器の大きさ、形、微細構造が異なっていることを明らかにした。さらに、中生代アンモナイト類に見られるこうした多様な顎器の特徴は、多様な食性や顎器の二次的役割(ふた: Lehmann and Kulicki, 1990; Seilacher, 1993)に関連していたことを示唆している(Kruta *et al.*, 2009)。

さらにKruta *et al.* (2011)は、シンクロトロンX線マイクロトモグラフィーによって、アメリカWestern Interior地域の上部白亜系から産出した*Baculites* sp.の歯舌の詳細な観察に成功した。これまで白亜紀アンモナイト類の歯舌の報告例はほとんどなく、ロシアから産出したAptian期の*Aconeceras* (Doguzhaeva and Mutvei, 1992)やアメリカから産出したCampanian期の*Baculites* (Landman *et al.*, 2007b)で知られていた程度であり、異常巻アンモナイト類の歯舌としては極めてまれな発見である。Kruta *et al.* (2011)によれば、*Baculites* sp.の歯舌は7列の小歯と2列の縁辺支持板から構成されている。またKruta *et al.* (2011)は、歯舌を含む口球部内に微小な甲殻類(等脚類)と貝類が保存されていたことから、*Baculites*が動物プランクトン食であったと示唆している。異常巻アンモナイト類の歯舌はその後、ドイツのCenomanian階/Turonian階境界から産出したバキュリテス類(Klug *et al.*, 2012)およびアメリカWestern Interior地域の上部Campanian階から産出したスカファイテス類の*Rhaeboceras halli* (Kruta *et al.*, 2013)からも報告されている。いずれの場合も、歯舌は7列の小歯からなっており、すべてのアンモナイト類に共通する特徴と言える(Kruta *et al.*, 2011, 2015)。

異常巻アンモナイト類の顎器については、数多くの報告がある(Tanabe and Fukuda, 1999; Tanabe *et al.*, 2015aを参照)。ただし、多くの報告例で下顎のみが産出しており、上顎が産出していないこと(Tanabe *et al.*, 2015a)には、留意すべきなのかもしれない(たとえばWani, 2007b)。本邦の上部白亜系から上下の顎が揃って住房中に自生的に保存された例としては、北海道の蝦夷層群産のディプロモセラス科*Scalarites mihoensis* (Tanabe *et al.*, 1980)と*Polyptychoceras* sp. (Tanabe, 2011)、および西南日本の和泉層群産の*Pravitoceras sigmoidale* (Tanabe *et al.*, 2015b)があげられる。

軟体部の痕跡

一般にアンモナイト類の軟体部が化石として保存されることは極めてまれである(Maeda and Seilacher, 1996; Wani and Gupta, 2015)が、異常巻アンモナイト類の軟体部の痕跡と推定される例が報告されている。Wippich and Lehmann (2004)は、レバノンの上部Cenomanian階から産出した*Allocrioceras* cf. *annulatum*の標本から、顎器とともに軟体部と胃の内容物の痕跡とみられるものを報告している。Klug *et al.* (2012)は、顎器とともに

胃などの消化器官の痕跡を報告するとともに、卵管と推定される構造も報告している。

同位体比分析による古生態の理解

異常巻アンモナイト類を用いた同位体比分析も行われている。Moriya *et al.* (2003)は、北海道羽幌地域のCampanian階から産出した*Polyptychoceras pseudogaultinum*の酸素同位体比分析を行い、生息当時の海水温がおよそ17-22°Cであったことを示すと同時に、底生および浮遊性有孔虫などから復元した水温鉛直構造と比較することで、*P. pseudogaultinum*が海底付近に生息していたことを明らかにした。Zakharov *et al.* (1999, 2005, 2007, 2012)は、ロシア極東や北海道などの白亜系から産出した数種の異常巻アンモナイト類の同位体比分析を行い、生息当時の海水温を復元した。Henderson and Price (2012)は、オーストラリア北部のBathurst島に分布するCenomanian階から産出したバキュリテス類の酸素同位体比分析を行い、その酸素同位体比が底生軟体動物と類似することから、底生遊泳性の生活史を推定している。Kruta *et al.* (2014)は、アメリカWestern Interior地域の下部Campanian階から産出した*Baculites* sp.のカルサイトからなる顎器の酸素同位体比分析を行い、生息当時の海水温を推定した。Sessa *et al.* (2015)は、アメリカミシシッピ州の上部Maastrichtian階から産出したバキュリテス類とスカファイテス類の酸素同位体比と底生および浮遊性有孔虫などから復元した水温鉛直構造とを比較し、これらの異常巻アンモナイト類が海底付近に生息していたことを明らかにした。

Cochran *et al.* (2015)は、アメリカWestern Interior地域の上部Campanian階から産出した*Baculites*, *Hoploscaphites*, *Didymoceras*, *Solenoceras*などのアンモナイト類の殻体の炭素およびストロンチウム同位体比を分析し、メタン湧水の痕跡が保存されていることを明らかにするとともに、これらのアンモナイト類が湧水の周囲の海底付近に生息していたことを示唆している。

付着生物の化石の解析

異常巻アンモナイト類の殻に残された付着生物の化石の解析も進んでいる。Misaki *et al.* (2014)は、兵庫県淡路島の和泉層群西淡層の上部Campanian階から産出した、S字状の殻体を持つ異常巻アンモナイト類*Pravitoceras sigmoidale*とナミマガシワ科の二枚貝類との共生関係を報告した。ナミマガシワ科の二枚貝類が*P. sigmoidale*の住房付近の殻体の両側におもに付着していたことから、(1)二枚貝類は生きていた*P. sigmoidale*に付着していたこと、(2)成体の*P. sigmoidale*は海底に沈んでいなかったこと、(3)S字状の形態をもつ成体になってからある程度の時間は生存していたこと、などを示唆した(Misaki *et al.*, 2014)。このように、異常巻アンモナイト類そのも

の解析だけでなく、殻体に付着していた生物の化石との関係性などから、異常巻アンモナイト類の成長様式や古生態が議論されている。

正常巻アンモナイト類

殻形態と系統進化

正常巻アンモナイト類に関する研究も、多岐にわたる観点から行われ、殻形態（殻の外形や表面装飾、縫合線など）の解析が続けられている。Tanabe *et al.* (1982) は北海道万字地域の上部 Turonian 階から産出した *Reesidites minimus* の連室細管-隔壁襟構造を観察し、現生オウムガイのものとよく類似することを明らかにし、その機能を議論した。Tanabe (1993) は、北海道小平地域と万字地域の Turonian 階から産出した *Subprionocyclus* の殻形態を解析し、その結果をもとに系統進化を議論した。Seki *et al.* (2000) は、北海道及びサハリンの上部白亜系から得られた数種のデスモセラス亜科の殻体の流体力学的解析を行い、デスモセラス亜科アンモナイト類では成長にともなって殻の外形がより扁平な形に変化し、それが遊泳性能の向上をもたらしたことを示唆した。Kawabe (2003) は、詳細な生層序学的データ (Kawabe, 2000 など) にもとづいて、北海道大夕張地域、幾春別地域、芦別地域に分布する上部 Albian 階～ Cenomanian 階のアンモナイト相と堆積環境との関係性を解析し、(1) 表面装飾のない *Desmoceras* が岩相に関わらずとも多産すること、(2) 表面装飾の弱いゴードリセラス科アンモナイト類がそれぞれの岩相において二番目に多産すること、(3) 殻の外形が扁平な *Zelandites inflatus* の産出頻度は沖合環境に向かって減少すること、(4) 表面装飾の強いアカントセラス科アンモナイト類の産出頻度は少ないもののどの岩相からも産出すること、などを明らかにした。Harada and Tanabe (2005) は、北海道およびアメリカの Turonian 階から産出したコリンニョニセラス亜科4種の殻形態を解析し、系統進化を議論した。Nishimura *et al.* (2006) は、北海道達布地域および佐久地域の Turonian 階から産出した *Tragodesmoceroideis subcostatus* の殻形態を成長を通じて解析し、殻装飾が成長に伴って変化することを明らかにした。さらに、上位の層準から得られた標本ほど、殻装飾の移行時期 (平滑→弱い肋) がより成長の前期であることを明らかにした。Nishimura *et al.* (2010) は、北海道およびサハリンの上部白亜系から産出した“6種”と“1亜種”の“*Damesites*”の種内および種間変異を詳細に解析した。その結果、(1) これまでの分類基準であった殻表面の条線、肋の強さと規則性、くびれの曲がり具合は分類基準として不適切であること、(2) 殻装飾の成長を通じた変化、成長線の曲がり具合、螺環拡大率が適切な分類基準であること、(3) これらの適切な分類基準で分類すると、“*Damesites*”

は3つのグループに分けられること、などを明らかにし、2つのグループはもう1つのグループと異なる進化系列であることを示唆した。Ubukata *et al.* (2008) は、100種以上のデボン紀～白亜紀の正常巻アンモナイト類の殻形態について、殻断面の一部が前の巻きに重なっている正常巻アンモナイト類の殻形態を再現するモデルを用いて、殻断面の形状が不等成長する場合を再現している。その結果、殻断面の外周と前の巻きに重なる部分の比率および断面積が、殻形態に大きく寄与していることを明らかにした。Ikeda and Wani (2012) は、北海道古丹別地域から産出した白亜紀のアンモナイト類3種 (*Gaudryceras tenuiliratum*, *Hypophylloceras subramosum*, *Damesites sugata*) の殻形態を地域間で比較して、遊泳能力について議論し、ほぼ同じ水深を水平方向に遊泳していた種だけでなく、水平方向にはほとんど遊泳していなかった種も存在することを示唆した。

殻形態の解析だけでなく、アンモナイト類に特徴的な形態のひとつである縫合線の解析も行われている。Ubukata *et al.* (2010, 2014) は、100種以上のデボン紀～白亜紀の正常巻アンモナイト類の縫合線を理論形態学的に解析し、高次分類群ごとに縫合線の形態が異なっている傾向を見いだした。Aiba and Wani (2016) は、マダガスカルの白亜系 Albian 階から産出した *Desmoceras latidorsatum* の縫合線と殻形態との関連性を解析した。その結果、殻形態の変化とともに縫合線の複雑度合いが変化することを明らかにし、殻断面が真円から離れるにしたがって縫合線の複雑度合いが増すことから、複雑な縫合線が殻強度の増加に役立っていたことを示唆した。

初期殻の成長様式

正常巻アンモナイト類は平面らせん状に殻同士が接して巻いているため、初期殻はその後に形成された殻体に巻き込まれて、らせんの中心部分に保存される。したがって、一般に異常巻アンモナイト類よりも初期殻が保存されていることが多い (ただし大型標本を除く)。実際、北海道やアメリカ Western Interior 地域などの白亜系から得られる正常巻アンモナイト類の多くには初期殻が保存されており、近年でも盛んに研究が進められている。Tanabe and Ohtsuka (1985), Ohtsuka (1986), Landman *et al.* (1996b), Tanabe *et al.* (2003, 2010), Shigeta and Weitschat (2004) などによって、さまざまなアンモナイト類の初期殻が観察されており、胚殻の内部構造や隔壁襟の成長を通じた変化などが目や亜目といった高次分類レベルで比較的安定であることが明らかになっている。また、アンモナイト類の初期殻には、初期室から約1巻き目付近の殻表面にくびれが認められるが、このくびれが形成された直後に、親のミニチュアの形をした幼体が卵から直接孵化したとする直接発生説が広く受け入れられている (Tanabe *et al.*, 1993; Landman *et al.*, 1996b; De

Baets *et al.*, 2015). さらにTanabe *et al.* (2008a) は、ロシア・ボルガ地方の下部白亜系から糞塊(コプロライト)中に保存されたアンモナイト類の胚殻を発見し、その中の発達段階の異なる個体の観察にもとづき、胚殻の形成過程を明らかにしている。

こうした成果にもとづき、アンモナイト類の初期殻を観察・計測し、孵化前後の生活史を復元する研究が試みられている。Shigeta (1993) は、白亜紀の71種の正常巻および異常巻アンモナイト類の初期殻の浮力を計算した結果、孵化直後は海水よりも密度が軽かったが、成長とともに密度が大きくなり、ある成長段階で海水よりも密度が大きくなることを示した。こうした成長を通じた密度変化は、多くのアンモナイト類が孵化直後は浮遊性であったが、その後浮遊遊泳性もしくは底生遊泳性に移り変わっていったことを示唆している。Tajika and Wani (2011) は、北海道から産出したCampanian期のアンモナイト類2種(*Gaudryceras tenuiliratum*と*Hypophylloceras subramosum*)における孵化サイズの種内変異を解析し、北海道内で孵化サイズに変化が認められないことを明らかにするとともに、孵化前後の浮遊期間を推定した。Arai and Wani (2012) は、北海道北西部から産出した後期白亜紀のアンモナイト類10種を用いて、殻内部の隔壁の間隔を測定し、成長を通じた変化パターンを解析した結果、ほとんどの種では、種ごとに一定のパターンを有していることを明らかにした。また、孵化後に見られる隔壁間隔が大きく変化する時期が、Shigeta (1993)における浮遊性から浮遊遊泳性もしくは底生遊泳性への生活史の変化が想定される成長段階と一致したことから、隔壁間隔が大きく変化する時期とこうした生活史の変化が対応していた可能性を示唆した(Arai and Wani, 2012)。

同位体比分析による古生態の理解

正常巻アンモナイト類の古生態や生活史を復元する際にも、異常巻アンモナイト類の場合と同様に酸素同位体比分析が用いられている。Moriya *et al.* (2003) は、北海道羽幌地域のCampanian階から産出した8種の正常巻アンモナイト類の酸素同位体比分析を行い、生息当時の海水温がおおよそ15–22°Cであったことを示すとともに、底生および浮遊性有孔虫などから復元した水温鉛直構造と比較することで、解析したすべてのアンモナイト類が海底付近に生息していたことを明らかにした。Zakharov *et al.* (1999, 2005, 2007, 2012, 2016) は、ロシア極東、北海道、マダガスカルなどの白亜系から産出した数種の正常巻アンモナイト類の同位体比分析を行い、生息当時の海水温を復元している。

Henderson and Price (2012) は、オーストラリア北部のBathurst島に分布するCenomanian階から産出した数種の正常巻アンモナイト類の酸素同位体比分析を行い、その同位体比から計算される古水温が34°Cほどであるこ

と、および底生軟体動物から復元される底層の古水温が21°C程度であることから、分析した正常巻アンモナイト類は浮遊性の生活史であったと推定している。Stevens *et al.* (2015) は、ドイツ北西部のLower Saxony Basinの上部Hauterivian階から産出した正常巻アンモナイト類*Simbirskites* spp.の酸素同位体比分析を行い、同地域から得られている古水温データ(Mutterlose *et al.*, 2012)と比較することで、*Simbirskites* spp.が遊泳性であったことを示唆している。

これに対してMoriya (2015) は、北海道やロシア極東などでの酸素同位体比分析による知見をまとめ、白亜紀のアンモナイト類の多くが底生遊泳性の生活史であったことを示唆している。

顎器形態による食性復元

アンモナイト類の食性については、顎器や歯舌の化石記録にもとづいて現生頭足類との比較形態学的研究が進められ、その推定が試みられている。Tanabe (1983), Tanabe and Fukuda (1983, 1999), Tanabe and Landman (2002), Landman *et al.* (2006), Tanabe *et al.* (2012, 2013) などによって、さまざまな白亜紀アンモナイト類の顎器の形態が明らかになっている。アンモナイト類の顎器は、normal, anaptychus, aptychus, rhynchaptychus, intermediateの5つの形態型に区分されている(Tanabe *et al.*, 2015a)。上顎の形態はよく類似しており、これらの形態型間において違いが認められない一方、下顎の形態や構造は大きく異なることが明らかになっている(Tanabe and Fukuda, 1999; Tanabe and Landman, 2002; Tanabe, 2011; Tanabe *et al.*, 2015aなど)。

白亜紀アンモナイト類は、aptychus, rhynchaptychus, intermediateのいずれかの形態型の顎器を持っており、rhynchaptychus型の顎器を持つフィロセラス亜科やリトセラス亜科のアンモナイト類は、その顎器の形態(特に下顎の形態)が現生オウムガイ類のものと類似することから、現生オウムガイ類のような腐肉食者であった可能性が指摘されている(Tanabe and Landman, 2002; Tanabe, 2011; Tanabe *et al.*, 2013, 2015a)。異常巻アンモナイト類の*Baculites*が動物プランクトン食であったと示唆されている(Kruta *et al.*, 2011)ことを考えると、アンモナイト類の食性はかなり多様であった可能性がある。

被捕食者としてのアンモナイト類については、Matsumoto *et al.* (1982) やSato and Tanabe (1998) が言及している。Matsumoto *et al.* (1982) は、北海道小平地域の下部Santonian階から、大型海生爬虫類の首長竜の骨や胃石とともに頭足類(コウモリダコ類)の顎器が産出したことを報告しており、首長竜が同様にアンモナイト類を捕食していた可能性も指摘した。Sato and Tanabe (1998) は、北海道小平地域の上部Cenomanian階から、首長竜のちょうど胃にあたる部分に、胃石とともに多数のアン

モナイト類の顎器が産出したことを報告し、アンモナイト類が首長竜に捕食された直接的な証拠であると論じている。

軟体部の痕跡

正常巻アンモナイト類の軟体部の痕跡と推定される化石記録も報告されている。Summesberger *et al.* (1999) は、スロベニア西部の下部Campanian階から産出したプラセンティセラス科のアンモナイト類に、漏斗などの軟体部の痕跡が残されていることを示唆している。Tanabe *et al.* (2005) は、北海道羽幌地域の下部Campanian階から産出した *Phyllopachyceras ezoense* の住房内部の微細構造をSEMを用いて観察し、連室細管に続く主にコンキオリンからなる薄膜を識別し、これが新しい殻室を作る前に準備されていた連室細管である可能性を指摘した。Ifrim (2013) は、メキシコ北西部の下部Turonian階から胃と推定される残存物を保有している *Pseudaspidoceras flexuosum* を報告している。白亜紀正常巻アンモナイト類では、コーカサスの下部白亜系産 *Paracanthoplites* sp. と蝦夷層群Campanian階産 *Gaudryceras tenuiliratum* で、連室細管中に保存された体管軟体部組織の痕跡が報告されている (Tanabe *et al.*, 2015c)。

一方、Takeda *et al.* (2016) は北海道天塩中川地域から産出した *Hypophyloceras subramosum* の殻体微細構造の観察にもとづいて、軟体部の特徴の理解を試みた。観察した *H. subramosum* の住房に、通常とは異なる殻体構造からなる部分を見だし、こうした構造を作り上げるためには、軟体部が柔軟性を持っていたことを示唆した。

以上のようにさまざまなアプローチで軟体部の理解が進められているものの、軟体部の痕跡を保有していると考えられる白亜紀アンモナイト類の報告はごく限られており (Klug and Lehmann, 2015; Tanabe *et al.*, 2015c; Wani and Gupta, 2015), まだその全容は明らかになっていない。今後、さらに保存の良い化石の発見が望まれる。

生痕化石の解析

正常巻アンモナイト類に残された生痕化石の解析も行われている。アメリカなどから産出する大型の正常巻アンモナイト類 *Placentoceras* には、しばしば丸い多数の穴が観察され、海洋性の大型爬虫類の噛み跡である可能性が指摘されている (Kauffman and Kesling, 1960)。しかし、Kase *et al.* (1994, 1998) はアメリカや北海道およびサハリンの白亜系から産出した、同様の丸い穴もしくはへこみを持つ大型アンモナイト類を観察し、穴の周辺にカサガイ類の歯舌による傷跡があったことから、これらの穴がカサガイ類の住まい痕に由来することを指摘した。このように、アンモナイト類自体の観察だけでなく、殻に保存された他の生物に由来する生痕の情報も合わせることで、アンモナイト類の古生態が議論されている。

タフォノミー

アンモナイト類のタフォノミーについての議論も豊富に行われている。Maeda (1987) は、主に北海道達布地域の上部白亜系から産出するアンモナイト類を詳細に観察し、アンモナイト類の殻体が植物片とよく共存することから、海水が侵入したアンモナイト類の殻体の密度が流木片の密度とほぼ同様で、流体力学的に類似した挙動を示していたことが原因であると推測した。Maeda (1991) は、北海道の白亜系に普遍的に見られる、大型アンモナイト類の住房内部やその付近に小型アンモナイト類が密集する化石産状である“Sheltered preservation”について議論した。こうした化石産状が、小型アンモナイト類が化石として保存される可能性を高めたと考えられることを指摘した。

Wani (2001) は、北海道北西部に分布する上部白亜系から産出したアンモナイト類の化石産状を解析し、その殻体内部に異方向性を示す充填堆積物が存在することを明らかにし、再堆積を被っていたことを示唆した。Wani (2003) は、北海道北西部古丹別地域の白亜系から産出したアンモナイト類の殻体破損率、殻体破片と本体との共産状況、密集度合い、産出頻度などが、堆積相とともに変化することを明らかにした。Wani (2006) は、北海道北部に分布するCampanian階から産出した *Metaplacentoceras subtilistriatum* の特異な化石産状の解析を行い、その化石化過程がこのアンモナイトの流線型をした殻形態に深く関連していたことを明らかにした。Wani (2007a) は、北海道大夕張地域に分布するTuronian階から産出した *Anagaudryceras limatum* の特異な化石産状の解析を行い、その化石化過程が住房部分に見られる波形にうねった殻装飾と深く関連していたことを明らかにした。

Maeda *et al.* (2010) は、サハリン南部のCampanian階から産出した大型アンモナイト類 *Canadoceras kossmati* を詳細に観察し、住房および気房部分が圧密によって破損していること、ならびに住房および気房部分に流入した堆積物中に生痕化石 (*Phycosiphon*) が普遍的に見られることを明らかにした。こうした観察にもとづき、(1) 殻体が堆積物中に完全に埋没する前に殻体の中心部分や連室細管が破損したため、気室内部に堆積物が流入したこと、(2) 気室内部に堆積物が流入したのちも有酸素海水が供給され続けたため、*Phycosiphon* を生成した生物が生息できる環境が維持されたこと、などを考察した (Maeda *et al.*, 2010)。

北太平洋地域における古環境変動と有殻頭足類

ここまで概説してきたように、白亜紀におけるアンモナイト類の分類・層序分布・種多様性変動史の研究が進展するとともに、正常巻および異常巻アンモナイト類の

古生態や系統進化もより適切な理解が進みつつある。こうした発展に際し、多種多様なアンモナイト類が保存良好な状態で多産する北西太平洋地域での研究成果が重要な役割を果たしていると言える。一方で、北西太平洋地域は他の地域と比較して、環境変動やそれに対する生物の応答が異なっていたことが、近年少しずつ明らかになってきている。

Takashima *et al.* (2011) は、アメリカ西縁や北海道などの堆積物の炭素同位体比および黄鉄鉱化度の高分解能解析を実施した。その結果、世界の多くの海洋では広い範囲で溶存酸素が欠乏したと考えられているのに対し、太平洋の大陸縁辺海域はOAE2の期間の大部分において無酸素状態ではなかったことを示した (Takashima *et al.*, 2011)。栗原・川辺 (2003) は、北海道大夕張地域の Cenomanian 階～Turonian 階のアンモナイト類の群集変化を解析するとともに、アメリカ Western Interior 地域との比較を試みた。その結果、両地域のアンモナイト類群集の変化パターンには相違が見られたことから、各地域で酸素欠乏水塊の拡大様式が異なっていたことを示唆した (栗原・川辺, 2003)。さらに Kurihara *et al.* (2012) は、北海道小平地域、三笠地域、大夕張地域の Cenomanian 階～Turonian 階のアンモナイト類群集を解析し、その種多様性の変化パターンがヨーロッパのものと類似する一方で、チュニジアやアメリカ Western Interior 地域のものとは異なるという傾向を見いだした。このことは Cenomanian 期～Turonian 期におけるアンモナイト類の多様性の減少が汎世界的なものではなく、中緯度地域に限定されていたことを示唆している (Kurihara *et al.*, 2012)。

アンモナイト類と同様に、白亜紀に生息し、白亜紀末に絶滅した頭足類の一群がベレムナイト類である。ベレムナイト類は、体内に石灰質の鞘形の殻を持っており、これらが化石としてよく保存される。Iba *et al.* (2011) は、北太平洋地域 (日本とカリフォルニア地域) の白亜系で、ベレムナイト類の産出年代を検討した結果、白亜紀末の絶滅事変の約3500万年前には、北太平洋地域からベレムナイト類が姿を消していたことを明らかにした。その原因として、白亜紀 Albian 期の寒冷化 (Iba and Sano, 2007, 2008) が考えられ、あわせてベーリング海峡が閉じたことにより太平洋とボレアル海とが分断されたことが示唆された (Iba *et al.*, 2011)。また、このことが、軟体部 (気房および前甲) や顎器の化石の研究 (たとえば、Hirano *et al.*, 1991; Tanabe *et al.*, 2006, 2008b, 2015d; Fuchs *et al.*, 2012, 2013) から明らかになった北太平洋地域での大型のツツイカ類やコウモリダコ類を含む現代型鞘形類の繁栄につながった可能性が指摘された (Iba *et al.*, 2011; Tanabe *et al.*, 2015d)。北太平洋地域でベレムナイト類が姿を消したことは、おそらく類似したニッチ (生態的地位) を持っていたアンモナイト類にも少なから

ず影響を与えた可能性があり、古環境変動とアンモナイト類の盛衰を議論するうえでも、重要な成果である。

以上のように、北太平洋地域では、他の地域と異なる環境変動やそれに対する生物の応答があったことが明らかになりつつある。こうした北太平洋の環境が、生態系の重要な位置を占めていたアンモナイト類の進化様式や古生態に与えた影響を理解し、他地域との類似点や相違点を整理できれば、絶滅生物の理解だけでなく、環境変動と生物の応答の理解につながっていくことが期待される。

アンモナイト類の絶滅

地球生命史における5大絶滅の1つに数えられる白亜紀末の絶滅事変は、メキシコのユカタン半島に衝突した Chicxulub 隕石によって引き起こされたものと考えられている (Schulte *et al.*, 2010 など)。アンモナイト類の絶滅も白亜紀末であると考えられていた (たとえば Ward, 1996) が、隕石衝突後のしばらくの期間、アンモナイト類が生存していたことが指摘されている (オランダ: Smit and Brinkhuis, 1996; デンマーク: Machalski and Heinberg, 2005; アメリカ: Landman *et al.*, 2007a, 2010a, 2012b, 2015a)。これらの化石記録によれば、パキディスカス類やスフェノディスカス類などの正常巻アンモナイト類と、バキュリテス類やスカファイテス類などの異常巻アンモナイト類が、白亜系/古第三系境界の直上から産出しており、隕石衝突のあと、数日から数万年程度の期間、アンモナイト類が生存していたことが指摘されている。今後、さらなる化石記録が報告され、隕石衝突後のどの程度の期間を生き延びたのか、またどのように絶滅へと至ったのか、などについて高い精度で理解できることが望まれる。

アンモナイト類の絶滅を考えるうえで最も興味深いのは、類似した生態を持っていたとされるオウムガイ類が白亜紀末の絶滅事変を生き延びたにも関わらず、なぜアンモナイト類は絶滅したのか、ということである。Landman (1988) や Kennedy (1993) は、アンモナイト類の孵化サイズが小さく (直径約0.5~2mm) *r* 戦略の繁殖様式であったのに対して、オウムガイ類の孵化サイズは大きく (直径約20~30mm) *K* 戦略の繁殖様式であったことが両者の運命を分けた要因のひとつであると示唆している。現生頭足類では、孵化サイズが小さいものは孵化後浮遊するが、孵化サイズが大きいものは孵化後に浮遊することなく底生遊泳性になることが知られていることから (Wani, 2011)、孵化サイズが小さかったアンモナイト類は、白亜紀末の絶滅事変で多くの浮遊性のプランクトンなどが死滅したことが致命傷になった可能性がある (Landman, 1988; Kennedy, 1993; Tanabe, 2011)。

別の要因として、底生遊泳性あるいは浮遊性という、両者の生息深度が異なっていたこともあげられる。しかしMoriya (2015)によれば、酸素同位体比解析から復元されるアンモナイト類の生活史を考えると、底生遊泳性であったデスモセラス類などのアンモナイト類も、浮遊性もしくは遊泳性であったアカントセラス類も、両者ともに白亜紀末の絶滅事変で絶滅したことから、生息深度のみが要因でないことが示唆されている。また、アンモナイト類の食性（動物プランクトン食や腐肉食者のいずれであったか）が絶滅か生存かを分けた可能性も考えられよう。しかし、動物プランクトン食であったと考えられるバキュリテス類も、腐肉食者であったと考えられるフィロセラス類やリトセラス類も白亜紀末に絶滅していることから、食性もまた唯一の要因ではないと考えられる(Moriya, 2015)。Landman *et al.* (2014)は、地史的分布の広さが、両者の運命を分けた要因のひとつだった可能性を述べている。Landman *et al.* (2014)の解析によれば、孵化サイズがほぼ同じであるアンモナイト類でも、地理的分布のより広いアンモナイト類のほうが隕石衝突後まで生き延びたことが示唆された。しかし、地理的分布が広がったオウムガイ類 *Eutrochoceras*属が絶滅事変を生き延びた一方で、アンモナイト類では同様の地理的分布の広さを持っていたグループでさえ絶滅したことは、地理的分布の広さ以外の別の要因が影響したことを示唆している(Landman *et al.*, 2014)。

これらの仮説が今後の新しい化石記録や新しい研究手法などによって検証されることで、白亜紀末の絶滅事変がどのように生物に影響を与え、どのような生物が絶滅し、どのような生物が生き延びることができたのか、その詳細が明らかになっていくものと期待される。

おわりに

本レビューでは、主に北西太平洋地域における研究を例に、近年の白亜紀アンモナイト類研究の進展について述べてきた。本総説の最後に、さらなる理解を得たい読者に向けて参考となる文献を紹介する。2015年に刊行された「*Ammonoid Paleobiology*」(Klug *et al.*, 2015a, b)という2冊の学術書では、全41章という多方面の観点からアンモナイト類について議論・概説がなされている。同書は、1996年に出版された「*Ammonoid Paleobiology*」(Landman *et al.*, 1996a)の改訂版という位置づけであるが、その総ページ数は857ページ(Landman *et al.*, 1996a)から1539ページ(Klug *et al.*, 2015a, b)へと大幅に増加した。これはアンモナイト類が活発に研究され続け、多くの成果が出版されていることを示しているであろう。改訂された「*Ammonoid Paleobiology*」で取り上げられているトピックスは、アンモナイト類の示準化石としての役割、生層序、古生物地理、さらには古生態など、多岐

にわたる。また、地域や時代を限定せずに、あらゆる最新の研究例が盛り込まれており、アンモナイト類について網羅的に学べる書と言える。アンモナイト類の最新の研究に触れたい方には一読を勧めたい。

謝辞

本論は2016年1月に京都大学で開催された日本古生物学会第165回例会のシンポジウム(1)「白亜紀の層序学・古生物学の進展と環境変動」において講演した内容を、関連する情報を補填してまとめたものである。日本古生物学会第165回例会でのシンポジウム開催、および本稿の執筆・推敲にあたり、安藤寿男博士(茨城大学)、西弘嗣博士(東北大学)、長谷川 卓博士(金沢大学)、川辺文久博士(文部科学省)にお世話になった。文献収集および粗稿の校閲に際しては、宇都宮正志博士(産業技術総合研究所)、田近 周氏(Universität Zürich)、相場大佑氏(三笠市立博物館)、生野賢司氏(横浜国立大学)に協力をいただいた。本稿作成にあたり、査読者である棚部一成博士(東京大学総合研究博物館)、利光誠一博士(産業技術総合研究所)には、有用なコメントとご意見を頂戴した。本論はIGCP608「白亜紀のアジア-西太平洋地域の生態系システムと環境変動」の活動の一環として行われた。本研究の経費の一部には、科学研究費補助金の若手研究(B)(課題番号26800264)を使用させていただいた。本稿を、筆者の指導教員であり、白亜紀アンモナイト研究の第一人者であった故平野弘道先生に捧げ、心よりご冥福をお祈りする。

文献

- Aiba, D. and Wani, R., 2016. Covariance of sutural complexity with whorl shape: evidence from intraspecific analyses of the Cretaceous ammonoid *Desmoceras*. *Swiss Journal of Palaeontology*, **135**, 1–10.
- Ando, H., 2003. Stratigraphic correlation of Upper Cretaceous to Paleocene forearc basin sediments in Northeast Japan: cyclic sedimentation and basin evolution. *Journal of Asian Earth Sciences*, **21**, 921–935.
- Arai, K. and Wani, R., 2012. Variable growth modes in Late Cretaceous ammonoids: implications for diverse early life histories. *Journal of Paleontology*, **86**, 258–267.
- Cochran, J. K., Landman, N. H., Larson, N. L., Meehan, K. C., Garb, M. and Brezina, J., 2015. Geochemical evidence (C and Sr isotopes) for methane seeps as ammonite habitats in the Late Cretaceous (Campanian) Western Interior Seaway. *Swiss Journal of Palaeontology*, **134**, 153–165.
- Cochran, J. K., Landman, N. H., Turekian, K. K., Michard, A. and Shrag, D. P., 2003. Paleocyanography of the Late Cretaceous (Maastrichtian) Western Interior Seaway of North America: evidence from Sr and O isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **191**, 45–64.
- De Baets, K., Landman, N. H. and Tanabe, K., 2015. Ammonoid embryonic development. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy*

- to ecology, 113–205. Springer, Dordrecht.
- Doguzhaeva, L. A. and Mutvei, H., 1992. Radula of the early Cretaceous ammonite *Aconeceras* (Mollusca: Cephalopoda). *Palaeontographica Abteilung A*, **223**, 167–177.
- Fuchs, D., Iba, Y., Ifrim, C., Nishimura, T., Kennedy, W. J., Keupp, H., Stinnesbeck, W. and Tanabe, K., 2013. *Longibelus* n. gen., a new Cretaceous coleoid genus linking Belemnoidea and early Decabrachia. *Palaeontology*, **56**, 1081–1106.
- Fuchs, D., Keupp, H., Trask, P. and Tanabe, K., 2012. Taxonomy, morphology and phylogeny of Late Cretaceous spirulid coleoids (Cephalopoda) from Greenland and Canada. *Palaeontology*, **55**, 285–303.
- Futakami, M., 2003. New species of the genus *Douvilleiceras* (ammonoid) from the Lower Cretaceous Yezo Group in Hokkaido. *Proceedings of the Japan Academy, Series B*, **79**, 237–241.
- Harada, K. and Tanabe, K., 2005. Paedomorphosis in the Turonian (Late Cretaceous) collignoniceratine ammonite lineage from the north Pacific region. *Lethaia*, **38**, 1–12.
- 早川浩司, 1988. ポリプテコセラス (白亜紀異常巻アンモナイト) の初期殻形態. 日本古生物学会1988年年会講演予稿集, 53.
- Hayakawa, H., 1998. Keeled heteromorph ammonite, *Horotateceras tatsuyai* gen. et sp. nov. from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Bulletin of the Mikasa City Museum*, (2), 41–45.
- 早川浩司, 2003. 北海道 化石が語るアンモナイト. 256p., 北海道新聞社, 札幌.
- Henderson, R. A. and Price, G. D., 2012. Paleoenvironment and paleoecology inferred from oxygen and carbon isotopes of subtropical mollusks from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Bathurst Island, Australia. *Palaios*, **27**, 617–626.
- 東浦幸平・岡本 隆, 2012. 異常巻アンモナイトの着底時における生息姿勢の復元法: *Eubostriyoceras muramotoi* Matsumoto を例にして. 化石, (92), 19–30.
- Hirano, H., 1993. Phyletic evolution of desmoceratine ammonoids through the Cenomanian–Turonian oceanic anoxic event. In House, M. R., ed., *The Ammonoidea. Environment, Ecology, and Evolutionary Change*, 267–284. Systematic Association Special Volume, **47**. Clarendon Press, Oxford.
- Hirano, H., Obata, I. and Ukishima, M., 1991. *Naefia matsumotoi*, a unique coleoid (Cephalopoda) from the Upper Cretaceous of Japan. *Saito Hoon Kai Special Publication (Proceedings of the Shallow Tethys 3, Sendai, 1990)*, **3**, 201–221.
- Hirano, H., Okamoto, T. and Hattori, K., 1990. Evolution of some Late Cretaceous desmoceratine ammonoids. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (157), 382–411.
- 平野弘道・利光誠一・松本達郎・高橋一晴, 1999. 白亜紀中期の生物事変と古環境変動. 化石, (66), 47–49.
- Hirano, H., Toshimitsu, S., Matsumoto, T. and Takahashi, K., 2000. Changes in Cretaceous ammonoid diversity and marine environments of the Japanese Islands. In Okada, H. and Mateer, N. J., eds., *Cretaceous environments in Asia*. Developments in Paleontology and Stratigraphy, **17**, 145–154. Elsevier, Amsterdam.
- Hoffmann, R., Iba, Y., Kawabe, F. and Mutterlose, J., 2013. First occurrence of *Pictetia* (Ammonoidea) from the Albian of Japan and its systematical implications. *Bulletin of Geosciences*, **88**, 517–524.
- Iba, Y., 2009. An Early Albian Arctic-type ammonite *Archthoplites* from Hokkaido, northern Japan, and its paleobiogeographic and paleoclimatological implications. *Journal of Asian Earth Sciences*, **34**, 46–50.
- Iba, Y., Mutterlose, J., Tanabe, K., Sano, S., Misaki, A. and Terabe, K., 2011. Belemnite extinction and the origin of modern cephalopods 35 m.y. prior to the Cretaceous–Paleogene event. *Geology*, **39**, 483–486.
- Iba, Y. and Sano, S., 2007. Mid-Cretaceous step-wise demise of the carbonate platform biota in the Northwest Pacific and establishment of the North Pacific biotic province. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**, 462–482.
- Iba, Y. and Sano, S., 2008. Paleobiogeography of the pectinid bivalve *Neithea*, and its pattern of step-wise demise in the Albian Northwest Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **267**, 138–146.
- Ifrim, C., 2013. Paleobiology and paleoecology of the early Turonian (Late Cretaceous) ammonite *Pseudaspidoceras flexuosum*. *Palaios*, **28**, 9–22.
- Ikeda, Y. and Wani, R., 2012. Different modes of migration within Late Cretaceous ammonoids in northwestern Hokkaido, Japan: evidence from the analyses of shell whorls. *Journal of Paleontology*, **86**, 605–615.
- Ikuno, K. and Hirano, H., 2015. Nomenclatural review of *Polyptychoceras* and 18 related taxa (Ammonoidea: Diplomoceratidae). *Swiss Journal of Palaeontology*, **134**, 227–232.
- Inose, H., Maeda, H. and Sashida, K., 2013. Ammonoids from the Sakiyama Formation of the Lower Cretaceous Miyako Group, Iwate Prefecture, Northeast Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series C*, **39**, 43–50.
- Jacobs, D. K., Landman, N. H. and Chamberlain Jr., J. A., 1994. Ammonite shell shape covaries with facies and hydrodynamics: iterative evolution as a response to changes in basinal environment. *Geology*, **22**, 905–908.
- Jones, D. L., 1963. Upper Cretaceous (Campanian and Maestrichtian) ammonites from southern Alaska. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, **432**, 1–53.
- Kauffman, E. and Kesling, R. V., 1960. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **15**, 193–248.
- Kase, T., Johnston, P. A., Seilacher, A., and Boyce, J. B., 1998. Alleged mosasaur bite marks on Late Cretaceous ammonites are limpet (patellostropod) home scars. *Geology*, **26**, 947–950.
- Kase, T., Shigeta, Y. and Futakami, M., 1994. Limpet home depressions in Cretaceous ammonites. *Lethaia*, **27**, 49–58.
- Kawabe, F., 2000. Cretaceous stratigraphy in the Oyubari area, central Hokkaido, Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series C*, **26**, 9–56.
- Kawabe, F., 2003. Relationship between mid-Cretaceous (upper Albian–Cenomanian) ammonoid facies and lithofacies in the Yezo forearc basin, Hokkaido, Japan. *Cretaceous Research*, **24**, 751–763.
- Kawabe, F. and Shigeta, Y., 2001. The genus *Hourcquia* (Ammonoidea, Pseudotissotiidae) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan: biostratigraphic and biogeographic implications. *Paleontological Research*, **5**, 101–109.
- Kawabe, F., Takashima, R., Wani, R., Nishi, H. and Moriya, K., 2003. Upper Albian to Lower Cenomanian biostratigraphy in the Oyubari area, Hokkaido, Japan: toward a Cretaceous biochronology for the North Pacific. *Acta Geologica Polonica*, **53**, 81–91.
- Kennedy, W. J., 1993. Ammonite faunas of the European Maastrichtian; diversity and extinction. In House, M. R., ed., *The Ammonoidea. Environment, Ecology, and Evolutionary Change*, 285–326. Systematic Association Special Volume, **47**. Clarendon Press, Oxford.
- Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., 2015a. *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*. 934p., Springer, Dordrecht.
- Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., 2015b. *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography*. 605p., Springer, Dordrecht.
- Klug, C. and Lehmann, J., 2015. Soft part anatomy of ammonoids: reconstructing the animal based on exceptionally preserved specimens and actualistic comparison. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., eds., *Ammonoid Paleobiology:*

- From anatomy to ecology*, 507–529. Springer, Dordrecht.
- Klug, C., Riegraf, W. and Lehmann, J., 2012. Soft-part preservation in heteromorph ammonites from the Cenomanian-Turonian boundary event (OAE2) in north-west Germany. *Palaeontology*, **55**, 1307–1331.
- Kodama, K., Maeda, H., Shigeta, Y., Kase, T. and Takeuchi, T., 2000. Magnetostratigraphy of Upper Cretaceous strata in South Sakhalin, Russian Far East. *Cretaceous Research*, **21**, 469–478.
- 小玉一人・前田晴良・重田康成・加瀬友喜・竹内 徹, 2002. ロシア・サハリ州南部ナイバ川（内淵川）流域に分布する白亜系上部の化石層序と古地磁気層序. 地質学雑誌, **108**, 366–384.
- 小松俊文・筑紫健一・前田晴良, 2006. 鹿児島県獅子島に分布する御所浦層群から産出したアンモナイトと二枚貝化石の意義. 福井県立恐竜博物館紀要, **5**, 25–34.
- Komatsu, T. and Maeda, H., 2005. Stratigraphy and fossil bivalve assemblages of the mid-Cretaceous Goshoura Group, southwest Japan. *Paleontological Research*, **9**, 119–142.
- 小松俊文・三宅 優佳・真鍋 真・平山 廉・藪本美孝・對比地孝亘, 2014. 甌島列島に分布する上部白亜系姫浦層群の層序と化石および堆積環境. 地質学雑誌, **120**, Supplement, S19–S39.
- Komatsu, T., Ono, M., Naruse, H., and Kumagai, T., 2008. Upper Cretaceous depositional environments and bivalve assemblages of far-east Asia: the Himenoura Group, Kyushu, Japan. *Cretaceous Research*, **29**, 489–508.
- Kruta, I., Landman, N. H. and Cochran, J. K., 2014. A new approach for the determination of ammonite and nautilid habitats. *PlosOne*, **9**, e87479.
- Kruta, I., Landman, N. H., Rouget, I., Cecca, F. and Tafforeau, P., 2011. The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation. *Science*, **331**, 70–72.
- Kruta, I., Landman, N. H., Rouget, I., Cecca, F. and Tafforeau, P., 2013. The radula of the late Cretaceous Scaphitid ammonite *Rhaeboceras halli* (Meek and Hayden, 1856). *Palaeontology*, **56**, 9–14.
- Kruta, I., Landman, N. H. and Tanabe, K., 2015. Ammonoid radula. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*, 485–505. Springer, Dordrecht.
- Kruta, I., Rouget, I., Landman, N. H., Tanabe, K. and Cecca, F., 2009. Aptychi microstructure in Late Cretaceous Ancyloceratina (Ammonoidea). *Lethaia*, **42**, 312–321.
- Kurihara, K., Kanoh, M., Sawamura, H. and Sato, Y., 2016. Last surviving ammonoid at the end of the Cretaceous in the northwestern Pacific region, from the Kawaruppu Formation (Nemuro Group), Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **20**, 116–120.
- 栗原憲一・川辺文久, 2003. セノマニアン/チューロニアン期境界前後の軟体動物相：北海道大夕張地域と北米西部内陸地域の比較. 化石, (74), 36–47.
- Kurihara, K., Toshimitsu, S. and Hirano, H., 2012. Ammonoid biodiversity changes across the Cenomanian–Turonian boundary in the Yezo Group, Hokkaido, Japan. *Acta Palaeontologica Polonica*, **57**, 749–757.
- 栗島寛明・高橋昭紀・生野賢司・平野弘道, 2013. 和歌山県有田川東部地域に分布する上部白亜系外和泉層群二川層の大型化石層序. 三笠市立博物館紀要, (17), 1–15.
- Landman, N. H., 1985. Preserved ammonitellas of *Scaphites* (Ammonoidea, Ancyloceratina). *American Museum Novitates*, (2815), 1–10.
- Landman, N. H., 1986. Shell abnormalities in scaphitid ammonites. *Lethaia*, **19**, 211–224.
- Landman, N. H., 1987. Ontogeny of Upper Cretaceous (Turonian–Santonian) scaphitid ammonites from the Western Interior of North America: systematics, developmental patterns, and life history. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (185), 117–241.
- Landman, N. H., 1988. Early ontogeny of Mesozoic ammonites and nautilids. In Wiedmann, J. and Kullmann, J., eds., *Cephalopods—Present and past*, 215–228. Schweizerbart'sche Verlag, Stuttgart.
- Landman, N. H., Cobban, W. A. and Larson, N. L., 2012a. Mode of life and habitat of scaphitid ammonites. *Geobios*, **45**, 87–98.
- Landman, N. H., Garb, M. P., Rovelli, R., Ebel, D. S. and Edwards, L. E., 2012b. Short-term survival of ammonites in New Jersey after the end-Cretaceous bolide impact. *Acta Palaeontologica Polonica*, **57**, 703–715.
- Landman, N. H., Goolaerts, S., Jagt, J. W. M., Jagt-Yazykova, E. A. and Machalski, M., 2015a. Ammonites on the brink of extinction: diversity, abundance, and ecology of the order Ammonoidea at the Cretaceous/Paleogene (K/Pg) boundary. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography*, 497–553. Springer, Dordrecht.
- Landman, N. H., Goolaerts, S., Jagt, J. W. M., Jagt-Yazykova, E. A., Machalski, M. and Yacobucci, M. M., 2014. Ammonite extinction and nautilid survival at the end of the Cretaceous. *Geology*, **42**, 707–710.
- Landman, N. H., Grier, J. C., Grier, J. W., Cochran, J. K. and Klofak, S. M., 2015b. 3-D orientation and distribution of ammonites in a concretion from the Upper Cretaceous Pierre Shale of Montana. *Swiss Journal of Palaeontology*, **134**, 257–279.
- Landman, N. H., Johnson, R. O., Garb, M. P., Edwards, L. E. and Kyte, F. T., 2007a. Cephalopods from the Cretaceous/Tertiary boundary interval on the Atlantic Coastal Plain, with a description of the highest ammonite zones in North America. Part III. Manasquan River Basin, Monmouth County, New Jersey. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (303), 1–122.
- Landman, N. H., Johnson, R. O., Garb, M. P., Edwards, L. E. and Kyte, F. T., 2010a. Ammonites from the Cretaceous/Tertiary boundary, New Jersey, USA. In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. and Hirano, H., eds., *Cephalopods—Present and Past*, 287–295. Tokai University Press, Tokyo.
- Landman, N. H., Kennedy, W. J., Cobban, W. A. and Larson, N. L., 2010b. *Scaphites* of the “*nodosus* group” from the Upper Cretaceous (Campanian) of the Western Interior of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (342), 1–242.
- Landman, N. H., Klofak, S. M. and Sarg, K. B., 2003. Variation in adult size of scaphitid ammonites from the Upper Cretaceous Pierre Shale and Fox Hill Formation. In Harries, P. J., ed., *Approaches in high-resolution stratigraphic paleontology*, 150–194. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Landman, N. H., Larson, N. L. and Cobban, W. A., 2007b. Jaws and radula of *Baculites* from the Upper Cretaceous (Campanian) of North America. In Landman, N. H., Davis, R. A. and Mapes, R. H., eds., *Cephalopods—Present and Past, New Insights and Fresh Perspectives*, 257–298. Springer, Dordrecht.
- Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A., 1996a. *Ammonoid Paleobiology*. 857p., Plenum Press, New York.
- Landman, N. H., Tanabe, K. and Shigeta, Y., 1996b. Ammonoid embryonic development. In Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A., eds., *Ammonoid Paleobiology*, 343–405. Plenum Press, New York.
- Landman, N. H., Tsujita, C. J., Cobban, W. A., Larson, N. L., Tanabe, K. and Flemming, R. L., 2006. Jaws of Late Cretaceous placenticeratid ammonites: how preservation affects the interpretation of morphology. *American Museum Novitates*, (3500), 1–48.
- Landman, N. H. and Waage, K. M., 1993. Scaphitid ammonites of the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Fox Hills Formation in South Dakota and Wyoming. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **215**, 1–257.

- Lehmann, U. and Kulicki, C., 1990. Double function of aptchi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula. *Lethaia*, **23**, 325–331.
- Machalski, M. and Heinberg, C., 2005. Evidence for ammonite survival into the Danian (Paleogene) from the Cerithium Limestone at Stevns Klint, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **52**, 97–111.
- Maeda, H., 1987. Taphonomy of ammonites from the Cretaceous Yezo Group in the Tappu area, northwestern Hokkaido, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (148), 285–305.
- Maeda, H., 1991. Sheltered preservation: a peculiar mode of ammonite occurrence in the Cretaceous Yezo Group, Hokkaido, north Japan. *Lethaia*, **24**, 69–82.
- Maeda, H., 1993. Dimorphism of two late Cretaceous false-puzosiine ammonites, *Yokoyamaoceras* Wright and Matsumoto, 1954 and *Neopuzosia* Matsumoto, 1954. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (169), 97–128.
- Maeda, H., Kumagae, T., Matsuoka, H. and Yamazaki, Y., 2010. Taphonomy of large *Canadoceras* (ammonoid) shells in the Upper Cretaceous Series in South Sakhalin, Russia. *Paleontological Research*, **14**, 56–68.
- Maeda, H. and Seilacher, A., 1996. Ammonoid taphonomy. In Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A., eds., *Ammonoid Paleobiology*, 543–578. Plenum Press, New York.
- Maeda, H. and Shigeta, Y., 2005. Maastrichtian ammonoid fauna from the Pugachevo area, southern Sakhalin, Russian Far East. *National Science Museum Monographs*, (31), 126–136.
- Maeda, H., Shigeta, Y., Fernando, A. G. S. and Okada, H., 2005. Stratigraphy and fossil assemblages of the Upper Cretaceous System in the Makarov area, southern Sakhalin, Russian Far East. *National Science Museum Monographs*, (31), 25–120.
- Matsukawa, M., Obata, I. and Sato, K., 2007. Barremian ammonite fauna of the lower Ishido Formation, eastern part of the Sanchu Cretaceous, Japan. *Bulletin of Tokyo Gakuzei University, Natural Sciences*, **59**, 77–87.
- Matsumoto, T., ed., 1954. *The Cretaceous System in the Japanese Islands*, 324p., Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- Matsumoto, T., 1975. Ammonitology in Japan – a historical review. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (97), 1–6.
- Matsumoto, T., 1988. Notes on some Cretaceous ammonites from South Sakhalin held at Tohoku University, Sendai. *Science Reports of the Tohoku University, Second Series (Geology)*, **59**, 177–190.
- Matsumoto, T., Morozumi, Y., Bando, Y., Hashimoto, H. and Matsuoka, A., 1981. Note on *Pravitoceras sigmoidale* (Cretaceous heteromorph ammonite). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (123), 168–178.
- Matsumoto, T., Obata, I., Okazaki, Y. and Kanie, Y., 1982. An interesting occurrence of a fossil reptile in the Cretaceous of the Obira area, Hokkaido. *Proceedings of the Japan Academy, Series B*, **58**, 109–113.
- Matsunaga, T., Maeda, H., Shigeta, Y., Hasegawa, K., Nomura, S., Nishimura, T., Misaki, A. and Tanaka, G., 2008. First discovery of *Pravitoceras sigmoidale* Yabe from the Yezo Supergroup in Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **12**, 309–319.
- Misaki, A., Kadota, H. and Maeda, H., 2008. Discovery of mid-Cretaceous ammonoids from the Aridagawa area, Wakayama, southwest Japan. *Paleontological Research*, **12**, 19–26.
- Misaki, A. and Maeda, H., 2009. Lithostratigraphy and biostratigraphy of the Campanian–Maastrichtian Toyajo Formation in Wakayama, southwestern Japan. *Cretaceous Research*, **30**, 1398–1414.
- Misaki, A. and Maeda, H., 2010. Two Campanian (Late Cretaceous) nostoceratid ammonoids from the Toyajo Formation in Wakayama, Southwest Japan. In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. and Hirano, H., eds., *Cephalopods—Present and Past*, 223–231. Tokai University Press, Tokyo.
- Misaki, A., Maeda, H., Kumagae, T. and Ichida, M., 2014. Commensal anomiid bivalves on Late Cretaceous heteromorph ammonites from south-west Japan. *Palaeontology*, **57**, 77–95.
- Misaki, A. and Ohara, M., 2011. Discovery of *Ainoceras* (Ammonoidea) from the Upper Cretaceous Futakawa Formation in the Aridagawa area, Wakayama, southwestern Japan. *Paleontological Research*, **15**, 240–246.
- Moriya, K., 2015. Evolution of habitat depth in the Jurassic–Cretaceous ammonoids. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, doi: 10.1073/pnas.1520961112.
- Moriya, K., Nishi, H., Kawahata, H., Tanabe, K. and Takayanagi, Y., 2003. Demersal habitat of Late Cretaceous ammonoids: Evidence from oxygen isotopes for the Campanian (Late Cretaceous) northwestern Pacific thermal structure. *Geology*, **31**, 167–170.
- Mutterlose, J., Malkoc, M., Schouten, S. and Sinninghe Damsté, J. S., 2012. Reconstruction of vertical temperature gradients in past oceans — proxy data from the Hauterivian–early Barremian (Early Cretaceous) of the Boreal Realm. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **363–364**, 135–143.
- 成瀬 元・前田晴良・重田康成, 2000. 北海道東部根室層群から新たに産出した後期白亜紀軟体動物化石とK/T境界. 地質学雑誌, **106**, 161–164.
- Nifuku, K., Kodama, K., Shigeta, Y. and Naruse, H., 2009. Faunal turnover at the end of the Cretaceous in the North Pacific region: implications from combined magnetostratigraphy and biostratigraphy of the Maastrichtian Senpohshi Formation in the eastern Hokkaido Island, northern Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **271**, 84–95.
- 西田民雄・平野弘道・棚部一成・利光誠一, 2009. 名誉会長 松本達郎先生を悼む. 化石, (86), 87–92.
- Nishimura, T., Maeda, H. and Shigeta, Y., 2006. Ontogenetic shell development of a Cretaceous desmoceratine ammonoid “*Tragodesmocerooides subcostatus*” Matsumoto, 1942 from Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **10**, 11–28.
- Nishimura, T., Maeda, H., Tanaka, G. and Ohno, T., 2010. Taxonomic evaluation of various morphological characters in the Late Cretaceous desmoceratine polyphyletic genus “*Damesites*” from the Yezo Group in Hokkaido and Sakhalin. *Paleontological Research*, **14**, 33–55.
- Obata, I. and Matsukawa, M., 2007. Barremian–Aptian (Early Cretaceous) ammonoids from the Choshi Group, Honshu (Japan). *Cretaceous Research*, **28**, 363–391.
- Obata, I. and Matsukawa, M., 2009. Supplementary description of the ammonoids from the Barremian to the Albian of the Choshi Peninsula, Japan. *Cretaceous Research*, **30**, 253–269.
- Ohtsuka, Y., 1986. Early internal shell microstructure of some Mesozoic Ammonoidea: implications for higher taxonomy. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (141), 275–288.
- 岡本 隆, 1984. 異常巻きアンモナイト *Nipponites* の理論形態. 化石, (36), 37–51.
- Okamoto, T., 1988a. Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, **31**, 35–52.
- Okamoto, T., 1988b. Changes in life orientation during the ontogeny of some heteromorph ammonoids. *Palaeontology*, **31**, 281–294.
- Okamoto, T., 1988c. Developmental regulation and morphological saltation in the heteromorph ammonite *Nipponites*. *Paleobiology*, **14**, 272–286.
- Okamoto, T., 1989. Comparative morphology of *Nipponites* and *Eubostrychoceras* (Cretaceous nostoceratids). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (154), 117–139.

- 岡本 隆・岡田基央・小泉 翔, 2013. 後期白亜紀異常巻アンモナイト *Polyptychoceras* の殻装飾に関する理論形態学的研究. 化石, (94), 19–31.
- Okamoto, T. and Shibata, M., 1997. A cyclic mode of shell growth and its implications in a Late Cretaceous heteromorph ammonite *Polyptychoceras pseudogaultinum* (Yokoyama). *Paleontological Research*, **1**, 29–46.
- Sato, T. and Tanabe, K., 1998. Cretaceous plesiosaurs ate ammonites. *Nature*, **394**, 629–630.
- Saunders, W. B. and Spinosa, C., 1978. Sexual dimorphism in *Nautilus* from Palau. *Paleobiology*, **4**, 349–358.
- Schulte, P., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J. A., Barton, P. J., Bown, P. R., Bralower, T. J., Christeson, G. L., Claeys, P., Cockell, C. S., Collins, G. S., Deutsch, A., Goldin, T. J., Goto, K., Grajales-Nishimura, J. M., Grieve, R. A. F., Gulick, S. P. S., Johnson, K. R., Kiessling, W., Koeberl, K., Kring, D. A., MacLeod, K. G., Matsui, T., Melosh, J., Montanari, A., Morgan, J. V., Neal, C. R., Nichols, D. J., Norris, R. D., Pierazzo, E., Ravizza, G., Rebolledo-Vieyra, M., Reimold, W. U., Robin, E., Salge, T., Speijer, R. P., Sweet, A. R., Urrutia-Fucugauchi, J., Vajda, V., Whalen, M. T., and Willumsen, P. S., 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous–Paleogene Boundary. *Science*, **327**, 1214–1218.
- Seilacher, A., 1993. Ammonite aptychi: how to transform a jaw into an operculum? *American Journal of Science*, **293A**, 20–32.
- Seki, K., Tanabe, K., Landman, N. H. and Jacobs, D. K., 2000. Hydrodynamic analysis of Late Cretaceous desmoceratite ammonites. *Revue Paléobiologie, Genève, Volume spécial* **8**, 141–155.
- Sessa, J. A., Larina, E., Knoll, K., Garb, M., Cochran, J. K., Huber, B. T., MacLeod, K. G. and Landman, N. H., 2015. Ammonite habitat revealed via isotopic composition and comparisons with co-occurring benthic and planktonic organisms. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, doi: 10.1073/pnas.1507554112.
- Shigeta, Y., 1989. Systematics of the ammonite genus *Tetragonites* from the Upper Cretaceous of Hokkaido. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (156), 319–342.
- Shigeta, Y., 1992. A record of *Pseudophyllites indra* (Lytoceratina, Tetragonitidae) from the Upper Cretaceous of Hokkaido and Sakhalin. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (166), 1157–1163.
- Shigeta, Y., 1993. Post-hatching early life history of Cretaceous Ammonoidea. *Lethaia*, **26**, 133–145.
- Shigeta, Y., 1996. The genus *Gabbioceras* (Ammonoidea, Gaudryceratidae) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series C*, **22**, 1–9.
- 重田康成, 2001. アンモナイト学. 絶滅生物の知・形・美. 155p., 東海大学出版会, 東京.
- Shigeta, Y., 2013. A new species of *Tanabeceras* (Ammonoidea, Gaudryceratidae) from the lowest Cenomanian of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **17**, 312–316.
- Shigeta, Y., 2014. *Morewites*, a new Campanian (Late Cretaceous) heteromorph ammonoid genus from Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **18**, 1–5.
- Shigeta, Y., Futakami, M. and Hoffmann, R., 2012a. Two new ammonoid genera of the subfamily Gabbioceratinae from the Upper Albian (Lower Cretaceous) of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **16**, 208–218.
- Shigeta, Y. and Izukura, M., 2013. The earliest Cenomanian ammonoid *Tanabeceras yezoense* (Shigeta) from the Hobetsu area, Hokkaido. *Bulletin of the Hobetsu Museum*, (28), 1–6.
- Shigeta, Y. and Izukura, M., Nishimura, T. and Tsutsumi, Y., 2016. Middle and late Campanian (late Cretaceous) ammonoids from the Urakawa area, Hokkaido, northern Japan. *Paleontological Research*, **20**, 322–366.
- Shigeta, Y. and Maeda, H., 2005. Yezo Group research in Sakhalin—a historical review. *National Science Museum Monographs*, (31), 1–24.
- 重田康成・前田晴良・棚部一成・Zakhalov, Y. D.・Popov, M. A.・Golozubov, V. V., 1999. ロシア・北カムチャツカの白亜紀アンモナイト. 地質学雑誌, **105**, XVII–XVIII.
- Shigeta, Y., Maeda, H., Uemura, K. and Solov'yov, A. V., 1999. Stratigraphy of the Cretaceous System in the Kril'on Peninsula, South Sakhalin, Russia. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series C*, **25**, 1–27.
- Shigeta, Y., Misaki, A. and Ohara, M., 2012b. *Gaudryceras tombetsense* Matsumoto, a Maastrichtian ammonoid from the Aridagawa area, Wakayama, southwestern Japan. *Paleontological Research*, **16**, 244–251.
- Shigeta, Y. and Nishimura, T., 2013a. A new species of *Gaudryceras* (Ammonoidea, Gaudryceratidae) from the lowest Maastrichtian of Hokkaido, Japan and its biostratigraphic implications. *Paleontological Research*, **17**, 47–57.
- Shigeta, Y. and Nishimura, T., 2013b. A new species of the heteromorph ammonoid *Phylloptychoceras* from the lowest Maastrichtian of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **17**, 173–178.
- Shigeta, Y. and Nishimura, T., 2014. A new species of *Anagaudryceras* (Ammonoidea, Gaudryceratidae) from the lowest Maastrichtian of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **18**, 176–185.
- Shigeta, Y., Nishimura, T. and Nifuku, K., 2015. Middle and late Maastrichtian (latest Cretaceous) ammonoids from the Akkeshi Bay area, eastern Hokkaido, northern Japan and their biostratigraphic implications. *Paleontological Research*, **19**, 107–127.
- Shigeta, Y., Hoffmann, R. and Izukura, M., 2010a. Systematic position and origin of the Cretaceous ammonoid genus *Takahashia*. *Paleontological Research*, **14**, 196–201.
- Shigeta, Y., Tanabe, K. and Izukura, M., 2010b. *Gaudryceras izumiense* Matsumoto and Morozumi, a Maastrichtian ammonoid from Hokkaido and Alaska and its biostratigraphic implications. *Paleontological Research*, **14**, 202–211.
- Shigeta, Y. and Weitschat, W., 2004. Origin of the Ammonitina (Ammonoidea) inferred from the internal shell features. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **88**, 179–194.
- Smit, J. and Brinkhuis, H., 1996. The Geulhemmerberg Cretaceous/Tertiary boundary section (Maastrichtian type area, SE Netherlands); summary of results and a scenario of events. *Geologie en Mijnbouw*, **75**, 283–293.
- Stevens, K., Mutterlose, J. and Wiedenroth, K., 2015. Stable isotope data ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) of the ammonite genus *Simbirskites* — implications for habitat reconstructions of extinct cephalopods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **417**, 164–175.
- Summesberger, H., Jurkovišek, B. and Kolar-Jurkovišek, T., 1999. Rollmarks of soft parts and a possible crop content of Late Cretaceous ammonites from the Slovenian karst. In Olóriz, F. and Rodríguez, Tovar, F. J., eds., *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*, 335–344. Kluwer Academic/Plenum, New York.
- Tajika, A., Morimoto, N., Wani, R., Naglik, C. and Klug, C., 2015. Intraspecific variation of phragmocone chamber volumes throughout ontogeny in modern *Nautilus* and the Jurassic ammonite *Normannites*. *PeerJ*, 2015, 3:e1306; DOI 10.7717/peerj.1306.
- Tajika, A. and Wani, R., 2011. Intraspecific variation of hatchling size in Late Cretaceous ammonoids from Hokkaido, Japan: implication for planktic duration at early ontogenetic stage. *Lethaia*, **44**, 287–298.
- 高橋雅紀・安藤寿男, 2016. 弧—海溝系の視点に基づく日本の白

- 亜紀陸弧の配置. 化石, (100), 45–59.
- Takashima, R., Kawabe, F., Nishi, H., Moriya, K., Wani, R. and Ando, H., 2004. Geology and stratigraphy of forearc basin sediments in Hokkaido, Japan: Cretaceous environmental events on the Northwest Pacific margin. *Cretaceous Research*, **25**, 365–390.
- Takashima, R., Nishi, H., Yamanaka, T., Tomosugi, T., Fernando, A. G., Tanabe, K., Moriya, K., Kawabe, F. and Hayashi, K., 2011. Prevailing oxic environments in the Pacific Ocean during the mid-Cretaceous Oceanic Anoxic Event 2. *Nature Communications*, **2**, Article number 234.
- Takeda, Y., Inoue, S. and Hasebe, Y., 2016. Irregular calcareous sheets preserved in a conch of the Cretaceous ammonoid *Hypophylloceras* from Hokkaido, Japan. *Geobios*, **49**, 319–327.
- Takeda, Y., Tanabe, K., Sasaki, T. and Landman, N. H., 2015. Durophagous predation on scaphitid ammonoids in the Late Cretaceous Western Interior Seaway of North America. *Lethaia*, **49**, 28–42.
- Tanabe, K., 1975. Functional morphology of *Otoscaphtes puerculus* (Jimbo), an Upper Cretaceous ammonite. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (99), 109–132.
- Tanabe, K., 1977. Functional evolution of *Otoscaphtes puerculus* (Jimbo) and *Scaphites planus* (Yabe), Upper Cretaceous ammonites. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, **23**, 367–407.
- Tanabe, K., 1979. Palaeoecological analysis of ammonoid assemblages in the Turonian *Scaphites* facies of Hokkaido, Japan. *Palaeontology*, **22**, 609–630.
- Tanabe, K., 1983. The jaw apparatuses of Cretaceous desmoceratid ammonites. *Palaeontology*, **26**, 677–686.
- Tanabe, K., 1993. Variability and mode of evolution of the middle Cretaceous ammonite *Subprionocyclus* (Ammonitina: Collignoniceratidae) from Japan. *Geobios*, **15**, 347–357.
- Tanabe, K., 2011. The feeding habits of ammonites. *Science*, **331**, 37–38.
- Tanabe, K. and Fukuda, Y., 1983. Buccal mass structure of the Cretaceous ammonite *Gaudryceras*. *Lethaia*, **16**, 249–256.
- Tanabe, K. and Fukuda, Y., 1999. Morphology and function of cephalopod buccal mass. In Savazzi, E., ed., *Functional morphology of the invertebrate skeleton*, 245–262. Wiley, London.
- Tanabe, K., Fukuda, Y. and Obata, I., 1982. Formation and function of the siphuncle-septal neck structures in two Mesozoic ammonites. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (128), 433–443.
- Tanabe, K., Hikida, Y. and Iba, Y., 2006. Two coleoid jaws from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Journal of Paleontology*, **80**, 135–147.
- Tanabe, K., Hirano, H. and Kanie, Y., 1980. The jaw apparatus of *Scalarites mihoensis*, a Late Cretaceous ammonite. In Igo, H. and Noda, H., eds., *Professor Saburo Kanno Memorial Volume*, 159–165. University Tsukuba, Tsukuba.
- Tanabe, K., Kulicki, C. and Landman, N. H., 2005. Precursory siphuncular membranes in the body chamber of *Phyllopachyceras* and comparisons with other ammonoids. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 9–18.
- Tanabe, K., Kulicki, C. and Landman, N. H., 2008a. Development of the embryonic shell structure of Mesozoic ammonoids. *American Museum Novitates*, (3621), 1–19.
- Tanabe, K., Kulicki, C., Landman, N. H. and Kaim, A., 2010. Tuberculate micro-ornamentation on embryonic shells of Mesozoic ammonoids: microstructure, taxonomic variation, and morphogenesis. In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. and Hirano, H., eds., *Cephalopods—Present and Past*, 105–121. Tokai University Press, Tokyo.
- Tanabe, K., Kruta, I. and Landman, N. H., 2015a. Ammonoid buccal mass and jaw apparatus. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*, 429–484. Springer, Dordrecht.
- Tanabe, K. and Landman, N. H., 2002. Morphological diversity of the jaws of Cretaceous Ammonoidea. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, **57**, 157–165.
- Tanabe, K., Landman, N. H. and Kruta, I., 2012. Microstructure and mineralogy of the outer calcareous layer in the lower jaws of Cretaceous Tetragonitoidea and Desmoceratoidea (Ammonoidea). *Lethaia*, **45**, 191–199.
- Tanabe, K., Landman, N. H., Mapes, R. H. and Faulkner, C. J., 1993. Analysis of a Carboniferous embryonic ammonoid assemblage from Kansas, U.S.A.- Implications for ammonoid embryology. *Lethaia*, **26**, 215–224.
- Tanabe, K., Landman, N. H. and Yoshioka, Y., 2003. Intra- and interspecific variation in the early internal shell features of some Cretaceous ammonoids. *Journal of Paleontology*, **77**, 876–887.
- Tanabe, K., Misaki, A., Landman, N. H. and Kato, T., 2013. The jaw apparatuses of Cretaceous Phylloceratina (Ammonoidea). *Lethaia*, **46**, 399–408.
- Tanabe, K., Misaki, A. and Ubukata, U., 2015d. Late Cretaceous record of large soft-bodied coleoids based on lower jaw remains from Hokkaido, Japan. *Acta Palaeontologica Polonica*, **60**, 27–38.
- Tanabe, K., Obata, I. and Futakami, M., 1981. Early shell morphology in some Upper Cretaceous heteromorph ammonites. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (124), 215–234.
- Tanabe, K. and Ohtsuka, Y., 1985. Ammonoid early internal shell structure: its bearings on early life history. *Paleobiology*, **11**, 310–322.
- Tanabe, K., Sasaki, T. and Mapes, R. H., 2015c. Soft-part anatomy of siphuncle in ammonoids. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*, 531–544. Springer, Dordrecht.
- Tanabe, K., Trask, P., Ross, R. and Hikida, Y., 2008b. Late Cretaceous octobrachiatae coeloid jaws from the circum-North Pacific regions. *Journal of Paleontology*, **82**, 429–439.
- Tanabe, K. and Tsukahara, J., 1987. Biometric analysis of *Nautilus pompilius* from the Philippines and the Fiji Islands. In Saunders, W. B. and Landman, N. H., eds., *Nautilus*, 105–113. Plenum Press, New York.
- Tanabe, K., Tsujino, Y., Okuhira, K. and Misaki, A., 2015b. The jaw apparatus of the Late Cretaceous heteromorph ammonoid *Pravitoceras*. *Journal of Paleontology*, **89**, 611–616.
- Toshimitsu, S. and Hirano, H., 2000. Database of the Cretaceous ammonoids in Japan – stratigraphic distribution and bibliography –. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, **51**, 559–613.
- Toshimitsu, S., Hirano, H., Matsumoto, T. and Takahashi, K., 2003. Database and species diversity of Japanese Cretaceous ammonoids. *Journal of Asian Earth Sciences*, **21**, 887–893.
- 利光誠一・松本達郎・野田雅之・西田民雄・米谷盛壽郎, 1995. 本邦上部白亜系の大型化石 – 微化石層序および古地磁気層序の統合に向けて. *地質学雑誌*, **101**, 19–29.
- Tsujino, Y., Naruse, H. and Maeda, H., 2003. Estimation of allometric shell growth by fragmentary specimens of *Baculites tanakae* Matsumoto and Obata (a Late Cretaceous heteromorph ammonoid). *Paleontological Research*, **7**, 245–255.
- Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H. and Mapes, R. H., 2008. Piggyback whorls: a new theoretical morphologic model reveals constructional linkages among morphological characters in ammonoids. *Acta Palaeontologica Polonica*, **53**, 113–128.
- Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H. and Mapes, R. H., 2010. Eigenshape analysis of ammonoid sutures. *Lethaia*, **43**, 266–277.
- Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H. and Mapes, R. H.,

2014. Wavelet analysis of ammonoid sutures. *Palaeontologia Electronica*, **17**, 1, 9A, 17p.
- Wani, R., 2001. Reworked ammonoids and their taphonomic implications in the Upper Cretaceous of northwestern Hokkaido, Japan. *Cretaceous Research*, **22**, 615–625.
- Wani, R., 2003. Taphofacies models for Upper Cretaceous ammonoids from the Kotanbetsu area, northwestern Hokkaido, Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **199**, 71–82.
- Wani, R., 2006. The peculiar taphonomy of the streamlined late Campanian ammonite *Metaplacenticerias subtilistriatum* from northern Hokkaido, Japan. *Cretaceous Research*, **27**, 863–871.
- Wani, R., 2007a. Differential preservation of the Upper Cretaceous ammonoid *Anagaudryceras limatum* with corrugated shell in central Hokkaido, Japan. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52**, 77–84.
- Wani, R., 2007b. How to recognize in situ fossil cephalopods: evidence from experiments with modern *Nautilus*. *Lethaia*, **40**, 305–311.
- Wani, R., 2011. Sympatric speciation drove the macroevolution of fossil cephalopods. *Geology*, **39**, 1079–1082.
- Wani, R. and Gupta, N. S., 2015. Ammonoid taphonomy. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H., eds., *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography*, 555–597. Springer, Dordrecht.
- Ward, P. D., 1976. Upper Cretaceous ammonites (Santonian–Campanian) from Orcas Island, Washington. *Journal of Paleontology*, **50**, 454–461.
- Ward, P. D., 1996. Ammonoid extinction. In Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A., eds., *Ammonoid Paleobiology*, 815–824. Plenum Press, New York.
- Wippich, M. G. E. and Lehmann, J., 2004. *Allocrioceras* from the Cenomanian (mid-Cretaceous) of the Lebanon and its bearing on the palaeobiological interpretation of heteromorphic ammonites. *Palaeontology*, **47**, 1093–1107.
- Yahada, H. and Wani, R., 2013. Limited migration of scaphitid ammonoids: evidence from the analyses of shell whorls. *Journal of Paleontology*, **87**, 406–412.
- Zakharov, Y. D., Boriskina, N. G., Ignatyev, A. V., Tanabe, K., Shigeta, Y., Popov, A. M., Afanasyeva, T. B. and Maeda, H., 1999. Palaeotemperature curve for the Late Cretaceous of the northwestern circum-Pacific. *Cretaceous Research*, **20**, 685–697.
- Zakharov, Y. D., Shigeta, Y., Tanabe, K., Iba, Y., Smyshlyayeva, O. P., Sokolova, E., Popov, A. M., Velivetskaya, T. A. and Afanasyeva, T. B., 2007. Campanian climatic change: isotopic evidence from Far East, North America, North Atlantic and Western Europe. *Acta Geological Sinica*, **81**, 1049–1069.
- Zakharov, Y. D., Smyshlyayeva, O. P., Popov, A. M., Velivetskaya, T. A., Afanasyeva, T. B., Tanabe, K., Shigeta, Y. and Maeda, H., 2012. Pole to equator temperature gradient for Coniacian time, Late Cretaceous: oxygen and carbon isotopic data on the Koryak Upland and Hokkaido. *Journal of Earth Science*, **23**, 19–32.
- Zakharov, Y. D., Smyshlyayeva, O. P., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H., Ignatov, A. V., Velivetskaya, T. A., Afanasyeva, T. B., Popov, A. M., Golozubov, V. V., Kolyada, A. K., Cherbadzhi, A. K. and Moriya, K., 2005. Seasonal temperature fluctuations in the high northern latitudes during the Cretaceous Period: isotopic evidence from Albian and Coniacian shallow-water invertebrates of the Talovka River Basin, Koryak Upland, Russian Far East. *Cretaceous Research*, **26**, 113–132.
- Zakharov, Y. D., Tanabe, K., Shigeta, Y., Safronov, P. P., Smyshlyayeva, O. P. and Dril, S. I., 2016. Early Albian marine environments in Madagascar: an integrated approach based on oxygen, carbon and strontium isotopic data. *Cretaceous Research*, **58**, 29–41.

(2016年8月18日受付, 2016年11月6日受理)

