

下部ジュラ系ヒルドセラス科アンモノイド化石の岩相による保存状態の違い

前田晴良¹⁾・大山 望²⁾・松井 悠³⁾・河野秀晴²⁾・伊藤泰弘¹⁾

¹⁾ 九州大学総合研究博物館, 福岡県福岡市東区箱崎 6-10-1

²⁾ 九州大学理学府地球惑星科学専攻, 福岡県福岡市西区元岡 744

³⁾ アブダビ石油株式会社, 東京都港区芝浦一丁目 1 番 1 号

Different preservational states of Lower Jurassic hildoceratid ammonoids by lithofacies

Haruyoshi MAEDA¹⁾, Nozomu OYAMA²⁾, Hisashi MATSUI³⁾, Hideharu KOHNO²⁾, Yasuhiro ITO¹⁾

¹⁾ The Kyushu University Museum, 6-10-1 Hakozaki, Higashi-ku, Fukuoka 812-8581, Japan

²⁾ Graduate School of Science, Kyushu University, 744 Motoooka, Nishi-ku, Fukuoka 819-0395, Japan

³⁾ Abu Dabi Oil Co., Ltd., 1-1-1 Shibaura, Minato-ku, Tokyo 105-8001, Japan

Corresponding author: 大山望 e-mail: 7160.nonn@gmail.com

Abstract : Modes of fossil-preservation of the lower Toarcian (Lower Jurassic) hildoceratid ammonoids were closely examined by lithofacies, i.e., the Whitby Mudstone Formation, UK, the Beacon Limestone Formation, UK, and well-laminated black mudstone of the Nishinakayama Formation, Japan together with the Posidonienschiefer Formation, Germany. All materials occurred from the *Serpentinum*- or *Bifrons* zones, or equivalent biozones. *Hildoceras bifrons* in the calcareous concretion of the Whitby Mudstone Formation is free from shell-collapse and dissolution, and shows almost intact preservation. The vacant body chamber is filled with fine muddy deposits, while the intact air chambers are filled with sparry calcite. Presence of organic-rich siphuncular tube and fragile septal necks reflects consolidation in the very early fossilization stage. *Hildoceras* spp. in bioturbated limestone of the Beacon Limestone Formation also show 3D preservation, but the inner whorls, siphuncular tubes, and septal necks are almost lost. As a narrow “pathway” penetrating the air chambers was opened, both body chamber and air chambers could be filled with lime mud by the draught-through current. These features reflect the moderate diagenetic damages. In contrast, various severe damages are overprinted in *Cleviceras chrysanthemum* in black, well-laminated mudstone in the Nishinakayama Formation. The flattened whorls suffered two-phase collapse, and the shell tests are mostly dissolved. These reflect the latter stages of diagenetic processes. Preservation-potential of ammonoid shell-parts varies by lithofacies, and the taphonomic histories can be traced from shell-damages. After the death of hildoceratid animals, two contrary trends, i.e., one accelerates degradation (shell-dissolution etc.) and another enhances preservation (mineralization etc.), concerned the fossilization. Their preservational states are results of compromise of both trends.

キーワード: アンモノイト, ジュラ紀, トアルシアン階, ヒルドセラス類, 保存状態

Key words : ammonoid, hildoceratid, Jurassic, preservational states, Toarcian

はじめに

三畳紀末の危機を乗り越えたアンモノイド類は、ジュラ紀に再び大発展を遂げる (Donovan *et al.*, 1981). ジュラ系の古典的な研究が進められた西欧標準地域 (Fig. 1) では、比較的安定した基盤の上に縁海の堆積相が広がる。そこにはジュラ系最上部を除くほぼ完全なアンモノイド化石層序が記録されており、当時の彼らの隆勢を偲ばせる (佐藤, 1967; Kennedy and Cobban, 1976). 中でもジュラ紀前期のヒルドセラス上科 (Hildoceratoidea) に属するヒルドセラス科 (Hildoceratidae) の一群は、下部ジュラ系の古典的な示帯化石種を数多く含むだけでなく、その世界的な分布から国際層序対比や古生物地理の解明に非常に重要な役割を果たしてきた (Figs. 2, 3; Arkell, *et al.*, 1957; Donovan *et al.*, 1981; Schlegelmilch, 1992; Howarth, 1992a, 1992b, 2013; Cariou and Hanzpergue, 1997; Schweigert, 2015).

一方、地球温暖化が進んだジュラ紀前期には、トアルシアン期前半を中心に汎世界的な海洋貧酸素環境 (oceanic anoxia) が発達し、世界各地に黒色葉理泥岩が堆積した (Jenkyns, 1985, 1988; Jenkyns and Clayton, 1986, 1997; Mailliot *et al.*, 2006). とりわけドイツ南部のホルツマーデン (Holzmaden; Fig. 1) に典型的に露出するポシドニア頁岩層 (Posidonienschiefer Formation) は、黒色頁岩型の化石鉱脈 (近藤・前田, 2004) として著名であり、その特異な化石の保存・産状はタフォノミーの視点から注目されてきた (Hauff, 1921; Brenner and Seilacher, 1978; Seilacher *et al.*, 1985; Bottjer *et al.*, 2002). 例えば、ヒルドセラス科アンモノイドの化石は、周期的な酸欠を繰り返す環境下 (Kauffman, 1978; Fig. 2D) で、しばしば付着生物を伴ったまま層理面と平行な姿勢で埋没し (Seilacher, 1982; Schmid-Röhl and Röhl, 2003), 住房と気房とで変形が異なる二相の圧密を受けたことが知られている (Seilacher *et al.*, 1976).

他方、日本を代表する下部ジュラ系縁海相である西南日本内帯の豊浦層群・西中山層も、当時の汎世界的な海洋無酸素事変の影響下で堆積した黒色葉理泥岩相を主体とし、ヒルドセラス科アンモノイドの化石を多産することが古くから知られている (井上, 1896; Yokoyama, 1904; 小林, 1931; 鳥山, 1938; 松本・小野, 1947; Hirano, 1971, 1973a, b; 中田, 2014; Nakada and Matsuoka, 2008, 2011; Izumi *et al.*, 2012; 前田・大山, 2019). さらに、圧密で潰れ、殻が溶脱したアンモノイド化石の保存の成因や過程が論じられている (Shikama and Hirano, 1970; 棚部ほか, 1982; Tanabe *et al.*, 1984; Maeda, 1987; Maeda and Seilacher, 1996; 前田, 2001; 近藤・前田,

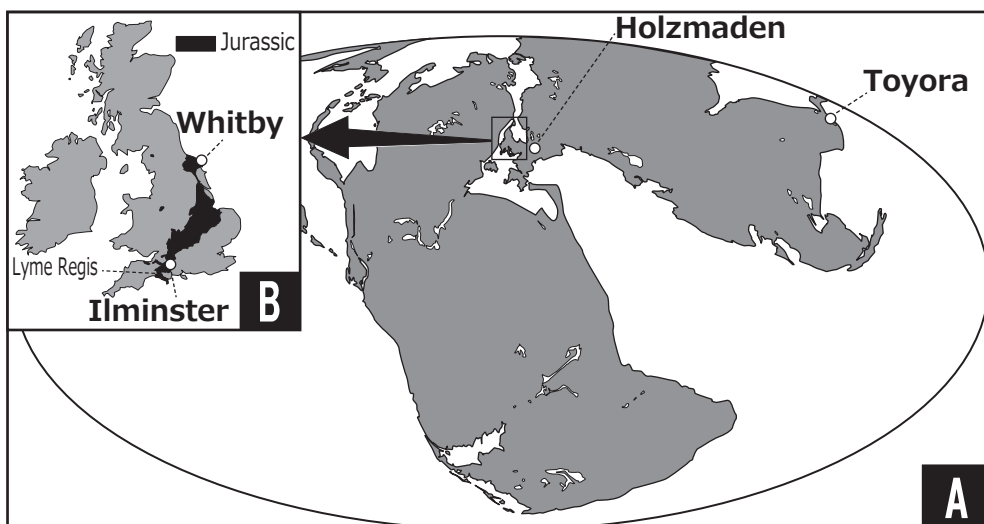


Figure 1. Reconstruction map of Early Jurassic paleogeography showing hildoceratid localities. Compiled from Scotese (2014) and British Geological Survey (2020a, b).

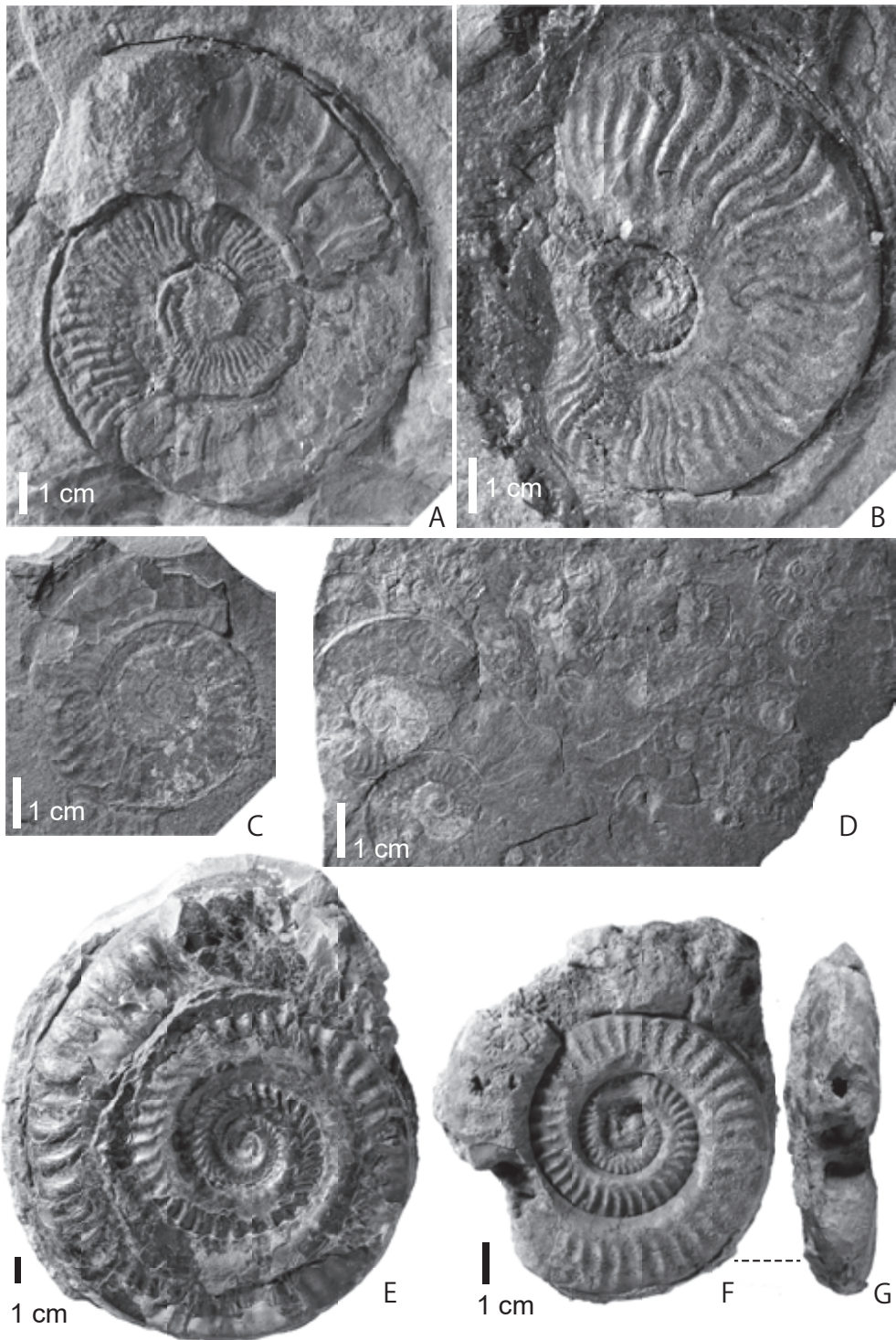


Figure 2. Lower Toarcian hildoceratid ammonoids from the Nishinakayama Formation, Japan (A, B), the Posidonienschiefer Formation, Germany (C, D), the Whitby Mudstone Formation, UK (E), and the Beacon Limestone Formation, UK (F, G). A: Flattened *Cleiviceras chrysanthemum* in black, well-laminated mudstone, GKP 00001. B: Flattened *Cleiviceras* sp. in black, well-laminated mudstone, GKP 00002. C, GKP 00003 and D, GKP 00004: Flattened *Harpoceras* sp. in black, well-laminated mudstone. E: *Hildoceras bifrons* showing 3D preservation in a calcareous concretion, GKP 00005. F: Internal mold of *Hildoceras* sp. in micritic limestone, GKP 00006. G: Frontal view of the same specimen as F.

2004; Takeda and Tanabe, 2015).

以上のように、日本ではヒルドセラス科アンモノイド化石は黒色葉理泥岩相から産出するイメージが強い。一方、黒色葉理泥岩中のアンモノイド化石は強い圧密を受けて螺環が押し潰され、しかも殻そのものが溶解して印象しか残されていないなど、化石から直接読み取れる情報の多くは続成後期のものである (Fig. 2A-D)。いま仮に化石化過程のスタートを生物の「死」に、ゴールを「堆積物の固結による遺骸の固定」に置いた場合、ゴールに近い続成後期の情報のみからアンモノイドのタフォノミー全体、特にその前半を復元するのは困難である。アンモノイド化石がなぜ保存されたのかを理解するには、彼らの生存時の古生態や死因、軟体部の腐敗など、生態的要因や死亡直後の初期条件が非常に重要であり、総合的な結論を導くためには化石化過程全体を通した詳細な観察と分析が不可欠である (Maeda and Seilacher, 1996)。

実際には、西欧標準地域の下部ジュラ系中には黒色泥岩相以外にもさまざまな岩相が存在し、ヒルドセラス科アンモノイド化石の保存状態も多様である。そこで本研究では、黒色葉理泥岩相では保存されない、より初期の段階の化石化過程を観察するため、下部トアルシアン階の黒色葉理泥岩と同時異相の関係にある堆積物に着目し、異なる岩相中から産する同じヒルドセラス科に属するアンモノイド化石の保存状態を黒色葉理泥岩中の保存と比較検討した (Figs. 2-7)。

材料・産地・化石層序

下部トアルシアン階の同時異相中から産する化石の例として、(1) 英国ヨークシャー州ホイットビーに露出するホイットビー泥岩層 (Whitby Mudstone Formation; Howarth, 1955, 1980, 1992a, b; Powell, 1984; Cox *et al.*, 1999; Simms *et al.*, 2004) の石灰質コンクリーションから産出した *Hildoceras bifrons* (Figs. 2E, 5), および(2) ドーセット州イルミンスター (Ilminster) に分布するビーコン石灰岩層 (Beacon Limestone Formation; Cope *et al.*, 1980; Callomon and Cope, 1995; Cox *et al.*, 1999; Simms *et al.*, 2004; Huxtable, 2013) から産出した *Hildoceras* spp. (Figs. 2F-G, 6) を選んだ。黒色葉理泥岩相は、(3) 豊浦層群・西中山層から産出した *Cleviceras* spp. (Figs. 2A-B, 7) を中心に、ドイツ・ホルツマーデンのポシドニア頁岩層から産出した *Harpoceras* sp. の標本 (Figs. 2C-D) を加えて比較した。

本研究で用いたヒルドセラス上科ヒルドセラス科に属する *Hildoceras*, *Harpoceras*, および *Cleviceras* は、いずれも下部トアルシアン階の *Serpentinum* 帯～*Bifrons* 帯 (英国), およびそれに対比される限られた層準から産出し、ほぼ同じ時代に生存していた極めて近縁な一群である (Fig. 3; Howarth, 1992a, b)。そのため螺環のサイズや巻き方、殻の装飾や厚さなどの形態的特徴がお互いに似かよっている (Fig. 4)。よって形の違いに起因する化石化の選択的差違は微小であり、タクサは異なっても直接比較して差し支えないと判断した (Figs. 2-7)。本研究で図示した標本は、全て九州大学総合研究博物館に保管されている。本論文では、登録番号の先頭の機関記号 (KYUM) を省略して表記する (例: KYUM GKP 00001→GKP 00001)。

化石の保存

1. ヨークシャー海岸・ホイットビー泥岩層中の石灰質コンクリーション (Figs. 2E, 3, 5)

岩相: 灰色～暗灰色で、無層理ないし一部で平行葉理の発達する細粒泥岩を主体とし、一部に有機物に富む部分やシルト質泥岩を挟む厚さ約 120 m の縁海で堆積したユニットで、化石に富む石灰質コンクリーションを多く含む層準がある (British Geological Survey, 2020a)。 *Hildoceras bifrons* や *Dactylioceras commune* などの 19 世紀前半から知られた古典的な示帯化石種を多産するのに加え、大型爬虫類 (O'Sullivan *et al.*, 2013) や魚類化石 (Dineley and Metcalf, 1999) など他の動物化石の産出も多い。

産出層準： Bifrons 帯から得られた試料を観察に用いた (Fig. 3)

産状： 殻の直径数 cm ～十数 cm の *Hildoceras bifrons* の単体が、ほぼ殻サイズぴったりの石灰質コンクリーション (envelope concretion; Maeda, 1987; Maeda *et al.*, 2010) に薄く包まれた状態で、層理面と平行な姿勢で泥岩中に埋没している (Fig. 5B).

静穏な泥底環境での堆積を反映し、気房と住房の両方を保った化石が多く、住房が破損した個体は少ない。住房の殻口縁 (apertural margin) が欠けずに完璧に保存された個体も見られる (Fig. 5A)。ただし、筆者らが観察した限りでは顎器を伴っている試料はなかった。

保存： 螺環はオリジナルの螺環形態を保ち、立体的 (3 D) に保存されている (Figs. 5A, B)。直径 15 cm を越える大型個体の場合、住房だけが軽い圧密で押されてわずかにひび割れ、螺環の腹面や側面に破断線 (fracture line) が生じることもあるが、その場合でも気房部は潰れていない (Fig. 2E)。

殻物質はアラレ石から褐色の方解石に変化しているが、殻の厚さも含め幾何学的な形状はほぼ完璧に保存されている (Figs. 5A-C)。研磨断面や薄片では、積層構造を示す螺環の外壁 (shell wall; Fig. 5C, D) や、

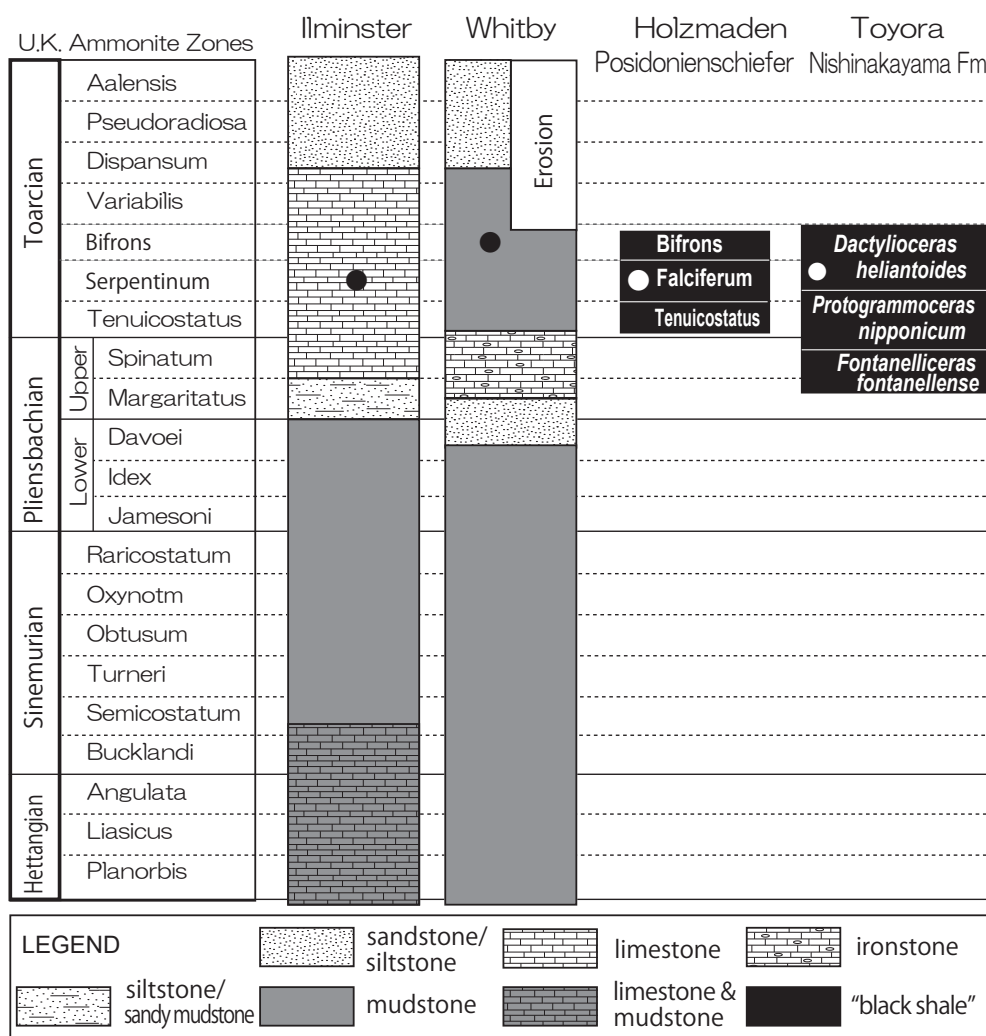


Figure 3. Biostratigraphic correlation table of the four Lower Toarcian fossil sites. All sites are correlated to the Serpentinum Zone or Bifrons Zone, or corresponding biozones. Compiled from various sources (Arkell *et al.*, 1957; Donovan *et al.*, 1981; Schlegelmilch, 1992; Hirano, 1971, 1973a, b, 1975 etc.).

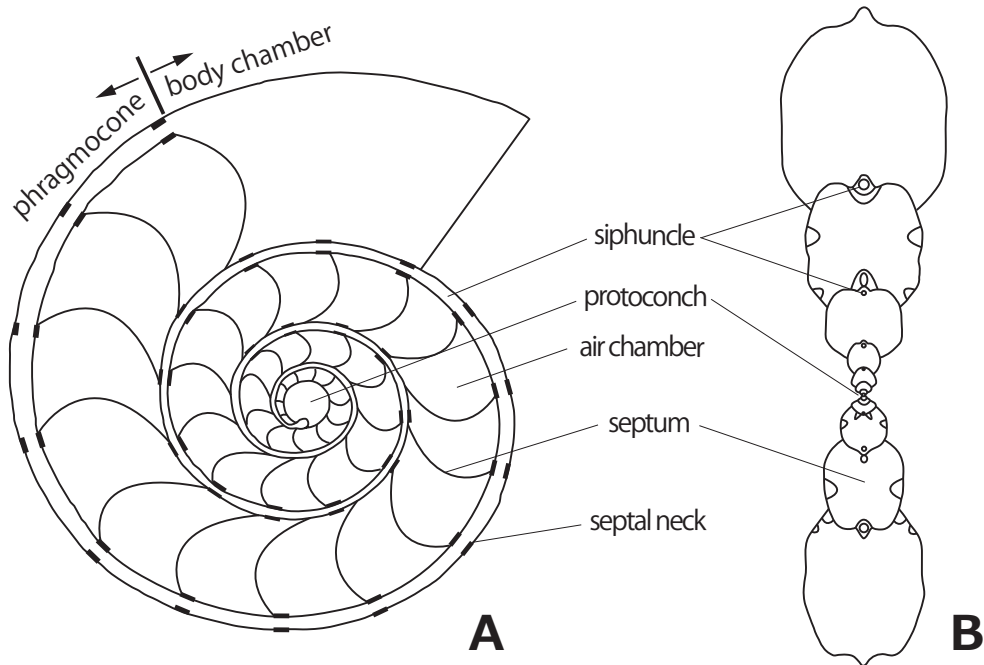


Figure 4. Schematic sketch showing morphological terminology of hildoceratid ammonoid shell.

連室細管接合部を含むセプタ全体 (Figs. 5C, D) がほぼ完全に残っているのが観察できる。亀甲石コンクリーションの形成に伴い、螺環外壁が二次的に肥厚している化石もあるが、断面を見れば容易に識別できる (Fig. 5B)。また、ほとんどのケースで、連室細管が黒色の有機物を保持したまま保存されている (siph.; Fig. 5D)。螺環中央部の胚殻 (直径 1 ～ 2 mm) が保存されている例も確認された。

住房内は化石の周辺と同じ細粒の泥岩で充填されている (Fig. 5C)。螺環外壁の外側面や内面は、しばしば黄鉄鉱の被膜で覆われている (py; Fig. 5B)。一方、気室内は方解石スパーによって埋められている (Fig. 5C)。方解石スパーは、セプタを裏打ちするあめ色の外周層から形成されはじめ、気室の中心部の透明層に向かって成長している。方解石スパーは同心円状に分布し、その色調や粒径が中央に向かって変化していることから、これらは一時期に形成されたのではなく、続成作用の過程で数次にわたって周辺部から形成されたと考えられる (Fig. 5C, D)。

全般的に、気室内に堆積物が充填しているケースはほとんど見られない (Fig. 5D)。住房直前の最終気室内に堆積物が侵入しているのが観察される場合があるが、稀である (Fig. 5C)。殻の外壁、セプタ、連室細管を含め、気房部はオリジナルの殻構造を非常に良く保存しており、物理的な破損や化学的溶解による目立ったダメージを受ける前に堆積物が固結し、遺骸が固定されたと考えられる。

2. イルミンスター・ビーコン石灰岩層 (Figs. 2F-G, 3, 6)

岩相： 灰色－桃色－赤褐色－褐色など様々な色を呈する細粒石灰岩ユニットで、層厚は 1.5 m 未満～ 5 m と変化に富む (British Geological Survey, 2020b)。強い生物擾乱を受けた浅海成石灰岩で、生物遺骸片やペレットに富む (Fig. 6)。

産出層準： Serpentinum 帯から得られた試料を観察に用いた (Fig. 3)

産状： 直径数 cm ～ 10 cm の *Hildoceras* spp. は層理面と平行な姿勢で石灰岩中に埋没している (Fig. 6B) 一方、直径 3 cm 以下の幼殻はさまざまな埋没姿勢を示す。気房と住房の両方が保存された個体 (Fig. 6A) と、

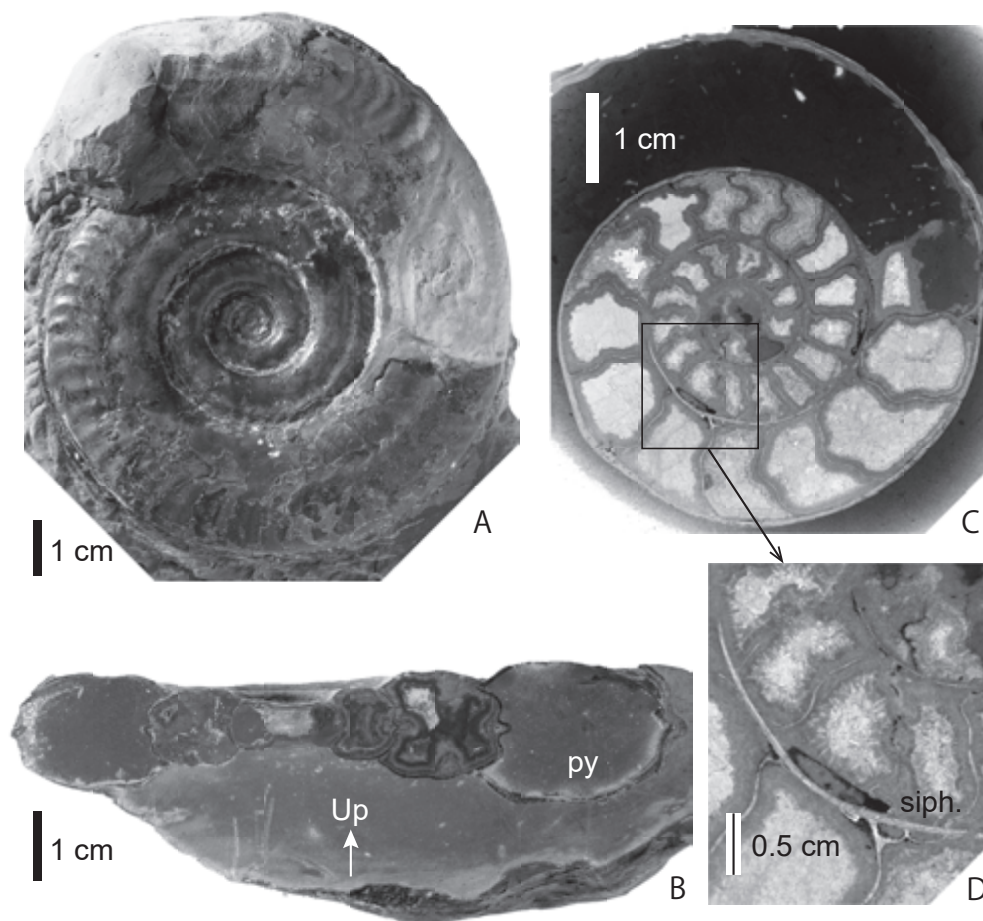


Figure 5. Mode of preservation of *Hildoceras bifrons* in calcareous concretions of the Whitby Mudstone Formation, UK. A: Middle-grown shell showing 3D preservation with almost perfect apertural margin, GKP 00007. B: Vertical section of an envelope concretion, GKP 00008. Up: upward, py: pyrite lining. C: Horizontal median-section of a middle grown shell, GKP 00009. The body chamber is filled with fine muddy deposits, while the air chambers are not filled with sediments but sparry calcite. D: Close-up view of a quadrangle in C. Note that black, organic-rich siphuncular tube (siph.) is well-preserved together with fragile septal necks. No sediment-infill in air chambers.

埋没前に住房が欠損し、気房のみが保存された個体 (Fig. 2F, G) の2種類が見られる。筆者らの観察では顎器を伴っている試料はなかった。

保存： 螺環は外見的にはオリジナルの螺環形態を保ち、3Dで保存されている (Figs. 2F, G)。住房と気房の外見上の保存の違いは見られない (Fig. 6A)。ただし、胚殻など螺環中心部は保存されていない (Figs. 2F, 6B)。また気房部が半面保存を示す場合がある (Fig. 6B 中心部)。

殻物質の保存状態は場所により異なる。螺環の外壁 (shell wall) は保存されていることが多いが (Fig. 6C)、部分的に殻が失われて縫合線が露出し (Fig. 6A)、螺環の内型 (internal mold) にカキなどの付着生物が直接固着しているように見えるケースもある (Fig. 6A)。研磨従断面や薄片で観察すると、外周に近い螺環の外壁はよく保存されている (Fig. 6B, C)。また、外周に近い気室のセプタ (Fig. 6C) は残されているが、相対的に薄い螺環内周部のセプタは失われている場合が多い (Fig. 6B)。一方、連室細管、および細管とセプタとの結合部 (septal neck; Fig. 4) は完全に消失している。消失した跡地は気房を貫く“貫通路”になっており、現在は堆積物が充填している (Fig. 6C)。

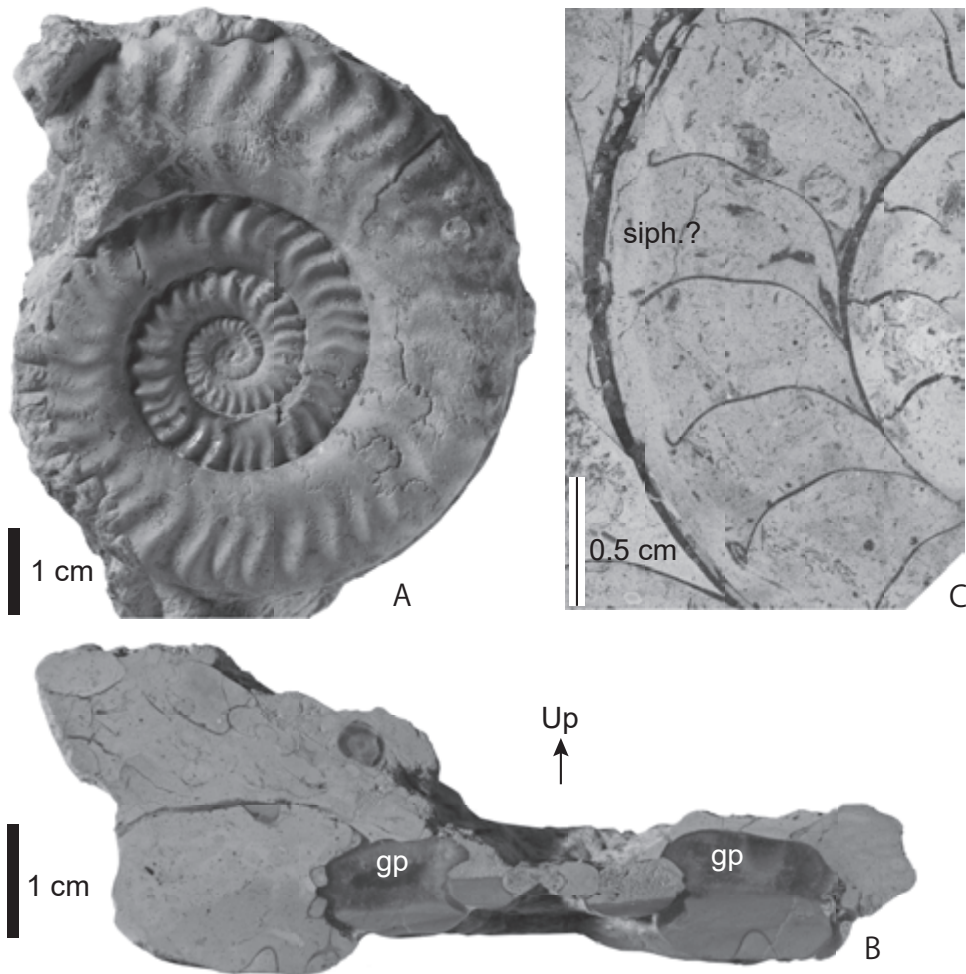


Figure 6. Mode of preservation of *Hildoceras* spp. in bioturbated limestone of the Beacon Limestone Formation. A: Internal mold of a middle-grown shell showing superficial 3D preservation, GKP 00010. Shell tests are lost. B: Vertical section of a horizontally laid whorl, GKP 00011. Inner whorls including protoconch are lost. Not only the body chamber but also air chambers are filled with micritic limestone. A few air chambers exhibit geopetal (gp), and the upper void is filled with drusy calcite. Up: upward. C: Horizontal median-section of *Hildoceras* sp., GKP 00012. Note that the siphuncular tube (siph?) and the septal necks disappear completely and that all the air chambers are filled with sediments. Instead of lost siphuncular tube and septal necks, a “pathway” penetrating air chambers is opened.

もともと密室だったはずの気室内に堆積物が充填しているのがビーコン石灰岩層の化石保存の特徴で、住房内のみならず気室内も化石の周囲と同じ細粒の石灰岩で充填されている (Figs. 6B, C). 住房内に充填された堆積物中に小型の生痕や生物擾乱が見られることから、海底に着底したアンモノイドの遺骸が底生生物の住み家として使われていた可能性が示唆される (Fig. 6B, C; Maeda *et al.*, 2010). 堆積物の充填が不完全な気室は、しばしばジオペタル構造 (geopetal) を示す (gp; Fig. 6B). すなわち、堆積物は気室内の下半を占める一方、空洞のまま残された上半部は方解石の晶洞結晶 (drusy calcite) で埋められ、そこから固結時の上下判定が可能である。

3. 豊浦層群・西中山層などの黒色葉理泥岩 (Figs. 2A-D, 3, 7)

岩相： ジュラ紀前期の海洋無酸素事変の影響下で堆積した黒色葉理泥岩を主体とする層厚約 250 m のユ

ニット (Kobayashi, 1926; 松本・小野, 1947; Hirano, 1971, 1973a, b; Yamada and Ohno, 2005; Izumi *et al.*, 2012, 2019; 前田・大山, 2019)。

産出層準： *Dactylioceras heliantoides* 帯 (Hirano, 1971, 1973a, b; 平野, 1975) から得られた試料を観察に用いた (Fig. 3)。さらに、ホルツマーゲンに分布するポシドニア頁岩層の *Falciferum* 帯に対比される層準から得た試料を比較に用いた (Figs. 2C, D, 3)。

西中山層の化石層序については、下位より *Canavaria japonica* 帯, *Paltarpites paltus* 帯, *Dactylioceras heliantoides* 帯, および *Harpoceras inouyei* 帯の4化石帯に区分する新案が提唱されている (Nakada and Matsuoka, 2008, 2011; 中田, 2014)。それに従えば、本試料を採集した層準は *D. heliantoides* 帯および *H. inouyei* 帯の一部に対比される可能性がある。筆者らは、新提案の化石帯についての検証がまだ十分できていないので、本稿では従来の平野の分帯 (上記) に従う。

産状： 殻の直径 2cm ~ 15 cm の *Cleviceras chrysanthemum* や *Cleviceras* sp. が層理面と平行な姿勢で泥岩中に埋没している。しばしば流木や植物片と共産する (Fig. 7A; Maeda, 1987; Maeda and Seilacher, 1996)。模式層序のある田部断層以北では、しばしば直径 3 cm 未満の未成年殻が密集して産出する (前田・大山, 2019)。この産状は、ポシドニア頁岩で大量死と解釈された産状と比較できる (Fig. 2D, Kauffman, 1978)。また多数の *Pseudomytiloides matsumotoi* が *Cleviceras* の殻の外縁を覆った状態で産出するケースも見られる。一方、田部断層以南では成年殻のみが散在的に産出する傾向がある (前田・大山, 2019)。

多くの場合、気房と住房の両方が保存された状態で見つかる (Figs. 2A, 7A)。住房の殻口縁 (apertural margin) が欠けずに完璧に保存された個体も少なくない。筆者らが観察した限り、住房内に顎器を伴っている化石はなかったが、殻口のすぐ近くに同一個体のものと思われる顎器がこぼれていた例が見られた。

保存： 螺環全体が圧密により潰れており、殻物質本体も溶解して印象として保存される (Fig. 7C)。螺環外壁やセプタの殻物質が溶解した跡は“すき間”として残される (Fig. 2B の縫合線)。ポシドニア頁岩層中の *Harpoceras* の保存 (Fig. 2C, D) と同じく、西中山層産の *Cleviceras* も住房と気房とで変形の度合いが異なる二相の圧密を受ける (Fig. 2A, B ; Seilacher *et al.*, 1976; Maeda, 1987)。ポシドニア頁岩層中の *Harpoceras* の螺環も二相圧密で押しつぶされ、殻物質自体は溶解し残されていない。ただ螺環の印象の表面に黄褐色の皮膜が保存されることがある (Figs. 2C, 2D の明るい色の部分)。これは殻表を覆っていた有機質皮膜 (periostacum film) の痕跡と解釈されている (Seilacher *et al.*, 1976)。

Cleviceras の気房部の水平断面を見ると、渦巻き状の螺環外壁の痕跡は確認できるが、セプタはほとんど溶解し、螺環外壁の付近に痕跡の一部が見られるのみである (Fig. 7B)。堆積物の垂直断面 (Fig. 7C) では、二相圧密で潰れた2個体の *Cleviceras* が葉理と平行に埋没している様子が観察できる。内部に堆積物が侵入した住房部がやや厚みを残しているのに比べ、気房部が完全に扁平に押し潰されている (Fig. 7C)。螺環外壁およびセプタの殻物質は溶解し、そのすき間に二次鉱物が生成している (Fig. 7C)。胚殻部は全く保存されていない。

また、同じ住房部でも螺環外壁の上面と下面とで潰れ方が異なり、上面の方がより扁平に押し潰されている (Fig. 7C)。極端なケースでは、螺環外壁の上面が下面を裏打ちするように潰れ、見かけ上、半面保存 (half-ammonite preservation) のように見える場合もある。しかし垂直断面を作成して観察した限りでは、多くの場合で螺環外壁の上下両面が残されており、真の半面保存は見られなかった (Fig. 7C)。

議論

生物の死後、軟組織・硬組織を問わず遺骸の腐敗・分解が進むが、分解されやすさは部位によって異なる。腐敗・分解作用に対する耐久性は、堆積環境や pH など間隙水の性質に大きく左右されるので必ずし

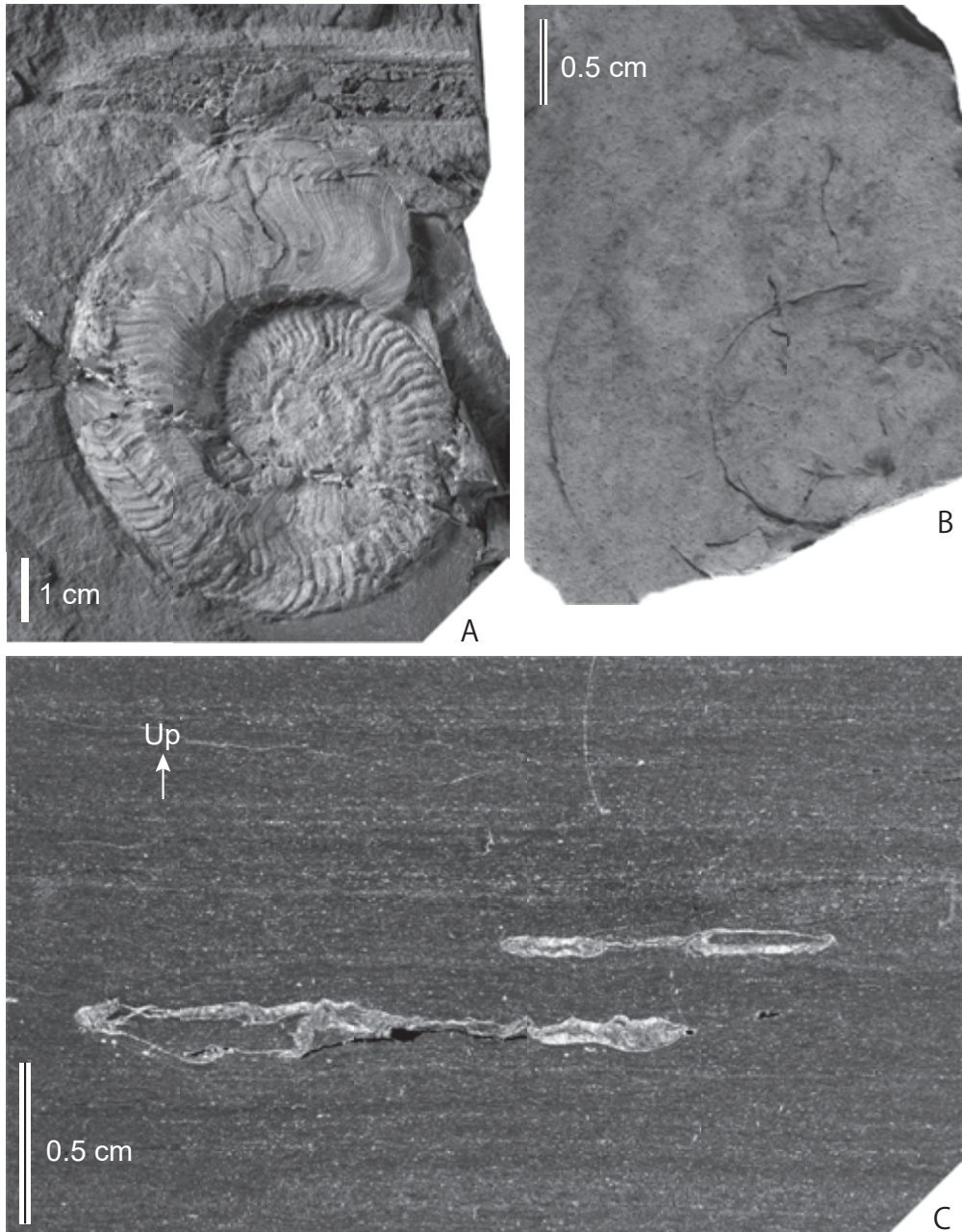


Figure 7. Mode of preservation of *Cleviceras* in black, well-laminated mudstone of the Nishinakayama Formation. A: Flattened *Cleviceras chrysanthemum* showing two-phase collapse, GKP 00013. B: Horizontal section of a *Cleviceras* phragmocone, GKP 00014. Traces of the whorl tube are visible while septal walls are mostly lost. C: Vertical profiles of the black, well-laminated mudstone of the Nishinakayama Formation, GKP 00015. Each internal mold of ammonoid consists of a crushed body chamber with thickness (phase 1) and a completely flattened phragmocone (phase 2). Traces of the original shell tests are filled with secondary minerals.

も一概には言えないが、アンモノイドの遺骸の場合、一般的には耐久性の弱い方から強い方への順序として以下のように推定されている (Maeda and Seilacher, 1996)。

1. 軟体部
2. 有機質に富む部位 (殻皮, 連室細管)
3. ごく薄いアラレ石の殻 (螺環中心部の外壁, セプタ, 胚殻)
4. 埋積時に上側に位置する気房 (特に間隙水に曝されるセプタ)
5. アラレ石の殻全体
6. 方解石でできた顎器 (aptychus)

実際の化石の保存状態から、保存された部位や殻のダメージに着目すると、「死後、どの程度まで遺骸の破壊や分解が進んだ段階で化石として地層中に固定されたか」を知ることができる (Fig. 8)。

ステージ1：連室細管の保存

今回比較した試料の中で、唯一、連室細管が保存されていたのがホィットビー泥岩層の石灰質コンクリーション中の *Hildoceras bifrons* である (Fig. 5D)。連室細管は有機物とアラレ石微晶の混合物により構成されているため、軟体部に次いで死後バクテリアの活動により分解されやすく、殻構造の中では最も耐性が低い。よって、連室細管が保存されているホィットビー泥岩層の石灰質コンクリーションは、今回比較した試料の中では最も初期の化石化過程で保存されたと考えられる (Fig. 8)。

アンモノイドの死後、連室細管上皮細胞の浸透圧ポンプが停止すると、周囲の海水の静水圧 (背圧：水深 100 m の時、11 気圧) と気室内ガスの気圧 (現生オウムガイで 0.6 ~ 0.9 気圧; Denton and Gilpin-Brown, 1966; Ward, 1987; Saunders and Landman, 1987) の差で海水が気室内に逆流して浸水する (waterlogging; Maeda and Seilacher, 1996; 前田, 1999)。この浸水は非破壊で起きる。

ホィットビー泥岩層の石灰質コンクリーション中の *Hildoceras bifrons* は、気室内が水浸しになり、浮力を失って海底に着底したアンモノイドの死骸が、未固結の堆積物に埋没した時の様子を反映していると考えられる。殻口から流入した未固結の堆積物 (細粒の泥) が、軟体部が脱落した住房内を充填する一方、無傷で残る連室細管は、気室内への堆積物の侵入を防いだ (Fig. 5C)。その後、堆積物中の硫酸還元バクテリアの活動が、硫化鉄による殻の裏打ちを生み (Fig. 5B)、さらに炭酸カルシウムの沈着を引き起こし、石灰質コンクリーションの早期形成を促進したと考えられる (Raisewell, 1976; Allison, 1990a-c)。地層が埋没・沈降し、圧密で気室が圧壊する深度に達するより前に、すでに遺骸を覆う石灰質コンクリーションが形成されていたと考えられる。

ステージ2：吹き抜け水流による殻内の埋積

イルミンスターのビーコン石灰岩層中の *Hildoceras* 化石は、見かけ上は螺環が 3 D で保存されているが、よく観察すると、胚殻を含む螺環中心部、連室細管、および細管・隔壁接合部 (septal neck) が失われている (Fig. 6)。さらに、住房に加え気室内に堆積物が充填しているのが特徴である (Fig. 6B, C)。これは、埋没後、長いあいだ間隙水に曝された結果、殻の薄い螺環中心部が選択的に溶解し、有機物に富む連室細管が分解されたことを意味する。すなわちホィットビー泥岩層よりさらに一段進んだ段階での化石化を反映していると考えられる (Fig. 8)。

Seilacher (1968) は、螺環中心部と連室細管が失われて、住房 (入口) から気室を貫通して螺環中心部の破損箇所 (出口) に至る一方通行の殻内吹き抜け水流 (draught-through current) が流れれば、外壁に損傷のない気室内にも堆積物が運搬・堆積することを独創的な水槽実験で証明した (Seilacher, 1971; Lehmann, 1976; Hagdom and Mundlos, 1983; Maeda, 1987; Maeda and Seilacher, 1996)。堆積物が気室内部を埋めているビーコン石灰岩層中の *Hildoceras* 化石も、例外なくセプタ接合部を含む連室細管および螺環中央部が失われて

いる (Fig. 6B, C), このように続成作用中期に殻の一部が破損して水流の“入口”と“出口”が形成され、連室細管の消失で生じた細長いすき間が吹き抜け水流の水路として働いた結果、気室内に堆積物を運搬・堆積させたと考えられる。

吹き抜け水流による堆積物の殻内埋積は、ドイツの三畳系中部ムッセルカルク層群 (Muschelkalk Group) 等によく知られている (Seilacher, 1971; Hagdom and Mundlos, 1983). 注目すべきは、ビーコン石灰岩層 (Fig. 6) やムッセルカルク層群のような石灰質堆積物中であっても炭酸カルシウム (アラレ石) の殻の溶解が進んでいる点である。石灰岩中の石灰質の殻といえども、予想以上に続成作用の影響を強く受けている可能性があるという視点を持つ必要がある。

ステージ3：気房部の圧壊

西中山層やポシドニア頁岩層など黒色葉理泥岩中のアンモノイド化石は続成を強く受け、ホイットビー泥岩層の石灰質ノジュール中の3D保存とは見かけは大きく異なっている (Fig. 2). しかし、これらも元をたどれば化石化の初期・中期段階を経ているはずである。黒色葉理泥岩中の保存状態を理解するためには、前述のステージ1, 2で何がどのような順序で起きていたのかを踏まえて考察する必要がある。

黒色葉理泥岩中のヒルドセラス科アンモノイド化石は二相圧密を受けている。軟体部が脱落した空の住房は、セプタで支えられている気房より強度的に劣るために先に圧密で潰れ、螺環腹面や側面に破断線 (fracture line) を生じる (Figs. 2A, 7A). ただし、殻口から堆積物が侵入して住房内を充填するため、完全に扁平には潰れない (Figs. 2A, 7A, 7C). 他方、セプタで補強された気房は住房が潰れた後も圧密に耐えるが、やがて圧壊する。その際、気室は間隙水で満たされているだけなので、水が抜ければ完全に扁平に潰れる (Figs. 2A-D). 以上が二相圧密のシナリオである (Seilacher *et al.*, 1976; Maeda, 1987).

このうち、住房内への堆積物の侵入・充填は、ホイットビー泥岩層の石灰質ノジュールおよびビーコン石灰岩層にも共通してみられ、化石化初期に起きる共通の現象である (Figs. 5, 6). 一方、黒色葉理泥岩中の保存に見られる気房の圧壊は、実は伏線がある。例えば、ビーコン石灰岩層 (Fig. 6) や白亜系・蝦夷層群中の気房部を観察すると、螺環外壁は無傷で当初の形態を保っているが、内部の隔壁の一部が失われているケースがしばしばある。これは埋没後、螺環外壁は堆積物によって密封されるのに対し、気室内のセプタは長いあいだ間隙水に直接曝される。間隙水に曝されたセプタの溶解が進むと、特に螺環上半部の機械的強度が低下し、それが圧壊の引き金を引くと考えられる (Maeda, 1987; 前田, 2001). このように、黒色葉理泥岩中のヒルドセラス科アンモノイド化石の保存は、ステージ1, および2を経て、さらに続成作用が進んだ結果、形成されたと考えられる (Fig. 8).

結論と展望

下部ジュラ系ヒルドセラス科アンモノイド化石の保存状態は岩相によって大きく異なるが、それは化石化に関わる2つの真逆なトレンドが交わるタイミングの違いで説明できる (Fig. 8). 生物の死後、ただちに化石化作用のストップウォッチが起動する。その際、遺骸を破壊し分解する方向に働く時計 (degrading stopwatch; 腐敗・化学的溶解・物理的破壊など) と、逆に遺骸を固定し保存する方向に働く時計 (preserving stopwatch; 鉱化作用など) が同時にスタートするが、両者の働く速度は環境によって異なる。両者の関係は複雑で、例えば化石化初期におけるバクテリアによる遺骸の軟体部の腐敗は破壊的なトレンドである一方、腐敗によって生じた副産物 (硫酸還元バクテリアによる FeS_2 など) は、逆に鉱化を促進して遺骸が保存されるのを助けている。化石とは2つのトレンドの妥協の産物であり、両者がどこで交わるかが化石の保存状態を決める。両者の交差点、すなわち遺骸が地層中に固定されるタイミングが、実際の化石の保

存状態を表すと考えると理解しやすい (Fig. 8). 我々はつい保存の良い化石だけに注目しがちであるが、化石の全体像を明らかにするには、化石記録に残されたダメージの解読も重要である (Maeda *et al.*, 2003).

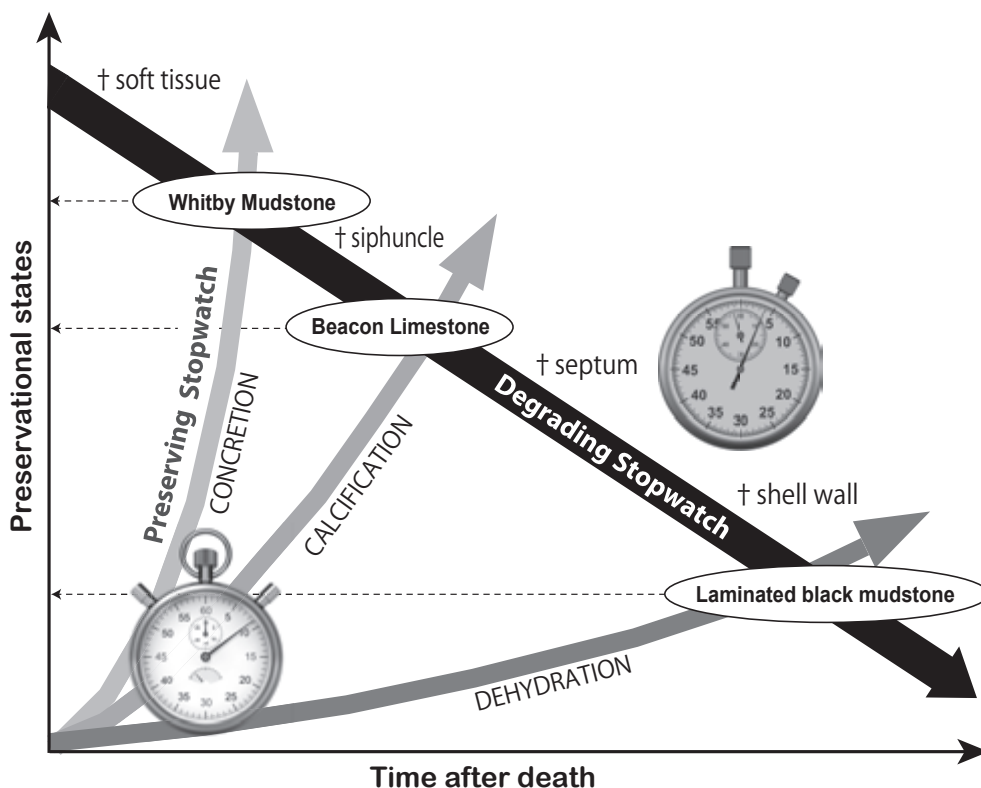


Figure 8. Schematic diagram showing two contrary trends deciding the preservational states of fossils. Preservational states of hildoceratids are variable between the Whitby Mudstone, Beacon Limestone (Ilminster), and well-laminated black mudstones of the Nishinakayama- and Posidonienschiefer formations but such variation was due to different fossilization timing. After death, the “degrading stopwatch” accelerates decomposition of carcasses, e.g., by shell-dissolution. Another trend, “preserving stopwatch” brakes decomposition and fixes the carcasses, e.g., by mineralization. Fossil preservation can be explained by the compromise (= the crossing point) between two contrary trends in passing time. Free watch images are provided by Fawp and Publicdomain Q.

謝辞

下関市豊田ホテルの里ミュージアムの川野敬介博士には、現地調査の準備段階からご協力・ご助言をいただき、ミュージアム施設の利用面および本稿の初稿の修正でも大変お世話になった。美祿市歴史民俗資料館の高橋文雄館長および北九州市立いのちのたび博物館の御前明洋博士には、両館所蔵の標本観察で便宜を図っていただいた。九州大学の島田和彦氏には、分析作業にご協力いただいた。鎮西清高・京都大学名誉教授には、ホルツマーゲン産化石を提供して下さり、これまで折に触れタフォノミー研究の核心部分について議論していただいた。ホリプロの井上咲楽氏は、TV ロケ中に採集した貴重な標本 (GKP 00002; Fig. 2B) を研究のため九大総博に寄贈して下さい。豊田町西市の開月旅館の皆さまには、調査で滞在中、大変お世話になった。以上の方々に心から感謝します。本研究は JSPS 科研費 (JP18K03827; 前田), および故・松本達郎名誉教授奨学金 (松井) の助成を受けた。

引用文献

- Allison P. A. (1990a) Decay process. In Briggs, D.E.G. and Crowther, P.R. eds., *Palaeobiology*: pp. 213-216, Blackwell Science Publications, Oxford.
- Allison P. A. (1990b) Carbonate nodules and plattenkalks. In Briggs, D.E.G. and Crowther, P.R. eds., *Palaeobiology*: pp. 250-253, Blackwell Science Publications, Oxford.
- Allison P. A. (1990c) Pyrite. In Briggs, D.E.G. and Crowther, P.R. eds., *Palaeobiology*: pp. 253-255, Blackwell Science Publications, Oxford.
- Arkell W. J., Kummel B., Wright C. W. (1957) Mesozoic Ammonoidea. In Moore, R.C. ed., *Treatise on Invertebrate paleontology, Part L, Mollusca 4*, Univ. Kansas Press, Lawrence, L80-L490.
- Botjter D. J., Etter W., Hagadorn J. W., Tang C. M. eds., (2002) *Exceptional fossil preservation*: 403 pp., Columbia Univ. Press., New York.
- Brenner K., Seilacher A. (1978) New aspects about the origin of the Toarcian Posidonia Shales. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **157**: 11-18.
- British Geological Survey (2020a) Whitby Mudstone Formation. *The BGS Lexicon of named rock units*, <https://www.bgs.ac.uk/lexicon/lexicon.cfm?pub=WHM>.
- British Geological Survey (2020b) Beacon Limestone Formation. *The BGS Lexicon of named rock units*, <https://www.bgs.ac.uk/lexicon/lexicon.cfm?pub=BNLS>.
- Callomon J. H., Cope J. C. W. (1995) The Jurassic geology of Dorset. In Taylor, P.D. ed., *Field geology of the British Jurassic*: 51-103, Geol. Soc. Pub House.
- Cariou É., Hantzpergue P. (1997) Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. *Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod. Mém.*, **17**: 1-422.
- Cope J. C. W., Getty T. A., Howarth M. K., Morton N., Torrens H.S. (1980) A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part One: Introduction and Lower Jurassic. *Geol. Soc. London Spec. Rep.*, **14**: 1-73.
- Cox B. M., Sumner M. G., Ivimey-Cook H. C. (1999) *A Formational framework for the Lower Jurassic of England and Wales (onshore area)*. British Geol. Surv. Res. Rep., RR/99/01: 1-28.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. (1966) On the buoyancy of the pearly nautilus. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **46**: 723-759.
- Dineley D. L., Metcalf S. J. (1999) *Fossil fishes of Great Britain. Geological Conservation Review Series Vol. 16*. Joint Nature Conservation Committee: 675 pp.
- Donovan D. T., Callomon J. H., Howarth M. K. (1981) Classification of the Jurassic Ammonitina. In House, M.R. and Senior, J.R. eds., *The Ammonoidea*: pp. 101-155, Academic Press, London.
- Hagdorn H., Mundlos R. (1983) Aspekte der Taphonomie von Muschelkalk-Cephalopoden. Teil 1. Siphonzerfall und Füllmechanismus. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **166**: 369-403.
- Hauff B. (1921) Untersuchungen der Fossilfundstätten im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württenbergs. *Paläontographica*, **64**: 1-42.
- Hirano H. (1971) Biostratigraphic study of the Jurassic Toyora Group, part I. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. D (Geol.)*, **21**: 93-128.
- Hirano H. (1973a) Biostratigraphic study of the Jurassic Toyora Group, part II. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S.*, **89**: 1-14.
- Hirano H. (1973b) Biostratigraphic study of the Jurassic Toyora Group, part III. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S.*, **90**: 45-71.

- 平野弘道 (1975) 日本のアンモナイト 5. 「日本化石集」, 48: J8-J13 築地書館.
- Howarth M. K. (1955) Domesian of the Yorkshire coast. *Proc. Yorkshire Geol. Soc.*, **30**: 147-175.
- Howarth M. K. (1980) Toarcian correlation chart. In Cope, J.C.W. ed., A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part One: Introduction and Lower Jurassic. *Special Report of the Geological Society of London*, **14**: 53-59.
- Howarth M. K. (1992a) The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain, Part 1. *Monogr. Palaeontogr. Soc.*, **586**: 1-106.
- Howarth M. K. (1992b) The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain, Part 2. *Monogr. Palaeontogr. Soc.*, **590**: 107-200.
- Howarth M. K. (2013) Psiloceratoidea, Eoderoceratoidea, Hildoceratoidea. *Treatise Online*, no. 57, Part L, Revised, Volume 3B, Chapter 4, Univ. Kansas Press, Lawrence: 1-139.
- Huxtable J. G. (2013) A review of a new section in the Beacon Limestone Formation (Barrington Member) and Marlstone Rock Bed (Pliensbachian-Toarcian stages, Lower Jurassic) near Seavington St Michael, south Somerset. *Proc. Somerset Archaeol. Nat. Hist. Soc.*, **155**: 284-299.
- 井上禎之助 (1896) 長門南部の中生層に就て. 地質雑, **2**: 101-128.
- Izumi K., Kemp, B.D., Breeden, B.T.III. (2019) The Nishinakayama Formation (Toyora Group) exposed along the Era River revised: Preliminary report on recent outcrop condition and lithology. *Bull. Firefly Museum of Toyota Town*, **11**: 25-35.
- Izumi K., Miyaji T., Tanabe K. (2012) Early Toarcian (Early Jurassic) oceanic anoxic event recorded in the shelf deposits in the northwestern Panthalassa: Evidence from the Nishinakayama Formation in the Toyora area, west Japan. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **315-316**: 100-108.
- Jenkyns H. C. (1985) The Early Toarcian and Cenomanian-Turonian anoxic events in Europe: comparisons and contrasts. *Geologische Rundschau*, **74**: 505-518.
- Jenkyns H. C. (1988) The Early Toarcian (Jurassic) anoxic event: stratigraphic, sedimentary and geochemical evidence. *Amer. Jour. Sci.*, **288**: 101-151.
- Jenkyns H. C., Clayton C. J. (1986) Black shales and carbon isotopes in pelagic sediments from the Tethyan Lower Jurassic. *Sedimentology*, **33**: 87-106.
- Jenkyns H. C., Clayton C. J. (1997) Lower Jurassic epicontinental carbonates and mudstones from England and Wales: chemostratigraphic signals and the Early Toarcian anoxic event. *Sedimentology*, **44**: 687-706.
- Kauffman E. G. (1978) Benthic environments and paleoecology of the Posidonienschiefer (Toarcian). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **157**: 18-36.
- Kennedy W. J., Cobban W. A. (1976) Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. *Spec. Papers, Palaeont.*, **17**: 1-94.
- Kobayashi T. (1926) Note on the Mesozoic Formation in Prov. Nagato, Chugoku, Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **33**: 1-9.
- 小林貞一 (1931) 層序論より見たる西南日本中生代の地殻変動. 地質雑, **38**: 565-583.
- 近藤康生・前田晴良 (2004) 化石層の形成, タフォノミー, 鎮西清高・植村和彦 (編), 古生物の科学5, 地球環境と生命史: pp. 1-29 朝倉書店.
- Lehmann U. (1976) *Ammoniten Ihr Leben und ihre Umwelt*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart: 171 pp.
- Maeda H. (1987) Taphonomy of ammonites from the Cretaceous Yezo Group in the Tappu area, northwestern Hokkaido, Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan N.S.*, **148**: 285-305.
- 前田晴良 (1999) アンモノイドの遺骸は浮か沈むか?. 地質学論集: タフォノミーと堆積過程 — 化石層からの情報解読 —, **54**: 131-140.
- 前田晴良 (2001) 保存の悪い化石の履歴: half-ammonoid. 学術月報, **54**(12): 37-40.

- Maeda H., Kumagae T., Matsuoka H., Yamazaki Y. (2010) Taphonomy of large *Canadoceras* (ammonoid) shells in the Upper Cretaceous Series in South Sakhalin, Russia. *Paleontol. Res.*, **14** (1): 56-68.
- Maeda H., Mapes R. H., Mapes G. (2003) Taphonomic features of a Lower Permian beached cephalopod assemblage from central Texas. *Palaaios*, **18**: 421-434.
- 前田晴良・大山 望 (2019) 山口県西部に分布する三疊系美祢層群とジュラ系豊浦層群の層序と化石群. 地質雑, **125** (8): 585-594.
- Maeda H., Seilacher A. (1996) Ammonoid Taphonomy. In Landman, N.H., Tanabe, K., and Davis, R.A. eds., *Ammonoid Paleobiology*: pp. 543-578, Prentice Hall, New York.
- Mailliot S., Mattioli E., Guex J., Pittet B. (2006) The Early Toarcian anoxia, a synchronous event in the Western Tethys? An approach by quantitative biochronology (Unitary Associations), applied on calcareous nannofossils. *Palaeoogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **240**: 562-586.
- 松本達郎・小野 暎 (1947) 豊浦層群の化石層序学的研究, 特に菊石類化石に基いて. 九州大学理学部研究報告 (地質学), **2**: 101-128.
- 中田健太郎 (2014) 下関市菊川町西中山地区に分布する豊浦層群西中山層におけるアンモノイド生層序. 豊田ホテルの里ミュージアム研究報告書, **6**: 9-17.
- Nakada K., Matsuoka A. (2008) The Pliensbachian/Toarcian boundary in the Lower Jurassic Toyora Group in southwest Japan. *Volumina Jurassica*, **7**: 47-54.
- Nakada K., Matsuoka A. (2011) International correlation of the Pliensbachian/Toarcian (Lower Jurassic) ammonoid biostratigraphy of the Nishinakayama Formation in the Toyora Group, southwest Japan. *Newsletters on Stratigraphy*, **44**: 89-111.
- O'Sullivan M., Martill D. M., Grocock, D. (2013) A pterosaur humerus and scapulocoracoid from the Jurassic Whitby Mudstone Formation, and the evolution of large body size in early pterosaur. *Proc. Geologists' Assoc.*, **124**: 937-981.
- Powell J. H. (1984) Lithostratigraphical nomenclature of the Lias Group in the Yorkshire Basin. *Proc. Yorkshire Geol. Soc.*, **45**: 51-57.
- Raiswell R. (1976) The microbiological formation of carbonate concretions in the Upper Lias of N.E. England. *Chem. Geol.* **18**: 227-244.
- 佐藤 正 (1967) ジュラ紀, 改訂新版地史学, 下巻: pp. 362-407 朝倉書店.
- Saunders W. B., Landman N. H. eds. (1987) *Nautilus the biology and paleobiology of a living fossil*: 632 pp., Plenum Press, New York.
- Schlegelmilch I. R. (1992) *Die Ammoniten des süddeutschen Lias, 2. Auflage*: 241 pp., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Schmid-Röhl A., Röhl H. -J. (2003) Overgrowth on ammonite conchs: environmental implications for the Lower Toarcian Posidonia Shale. *Palaentology*, **46** (2): 339-352.
- Schweigert G. (2015) Ammonoid biostratigraphy in the Jurassic. In Klug, C., Korn, D., Baets, K.D., Kruta, I., and Mapes, R.H. eds., *Ammonoid paleobiology: from macroevolution to paleogeography*: pp. 389-402, Springer, Dordrecht.
- Scotese C. R. (2014) Atlas of Jurassic Paleogeographic Maps, *PALEOMAP Atlas for ArcGIS 4*, The Jurassic and Triassic, Maps 32-42, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.
- Seilacher A. (1968) Sedimentationprozesse im Ammoniten gehäusen. *Akad. Wiss. Lit. Abh. Math. Naturwiss. Kl.*, **1967** (9): 191-203.
- Seilacher A. (1971) Preservational history of ceratite shells. *Palaentology*, **14**: 16-21.
- Seilacher A. (1982) Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden-floats or benthic islands? *N. Jb. Geol. Paläont., Mh*, **1982**: 98-114.

- Seilacher A., Andalib F., Dietl G., Gocht, H. (1976) Preservational history of compressed Jurassic ammonites from Southern Germany. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **152**: 303-356.
- Seilacher A., Reif E. E., Westphal F. (1985) Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B 311**: 5-23.
- Shikama T., Hirano H. (1970) On the Mode of Occurrence of ammonites in the Nishinakayama Formation, Toyora Group. *Sci. Rep. Yokohama Nat. Univ. Second Sect.*, **16**: 61—71.
- Simms M. J., Chidlaw N., Morton N. N., Page K. N. (2004) British Lower Jurassic Stratigraphy. *Geological conservation Review Series*, **30**; 458 pp.
- Takeda Y., Tanabe K. (2015) Low durophagous predation on Toarcian (Early Jurassic) ammonoids in the northwestern Panthalassa shelf basin. *Acta Paleontologica Polonica*, **60**: 783-794.
- 棚部一成・稲積章生・大塚康雄・勝田 毅・玉浜 薫 (1982) 下部ジュラ系豊浦層群 西中山層の岩相・生相と化学組成. 愛媛大紀要自然科学 D シリーズ, **9**: 47-62.
- Tanabe K., Izumi A., Tamahana K., Katsuta T. (1984) Taphonomy of half and compressed ammonites from the Lower Jurassic black shales of the Toyora area, west Japan. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **47**: 329-346.
- 鳥山隆三 (1938) 山口県豊浦郡の豊浦統の地質. 地質雑, **45**: 247-258.
- Ward P. D., (1987) *The natural history of Nautilus*: 267 pp., Allen and Unwin, Boston.
- Yamada T., Ohno T. (2005) Revision of the stratigraphy of the Toyora and Toyonishi Groups in the Ouchi-Kikugawa area, Yamaguchi Prefecture, west Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **111**: 389-403.
- Yokoyama M. (1904) Jurassic ammonites from Echizen and Nagato. *Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo*, **19**: 1-17.