

アンモナイト類の食性 — 総説

相場大佑

深田地質研究所

Feeding habits of ammonoids: A review

AIBA Daisuke

Fukada Geological Institute

要旨：化石頭足類アンモナイト類の食性は、摂餌器官（顎器・歯舌）の形態、消化管内容物として保存された生物遺骸の分析から復元されている。多様な顎器形態からは肉食性、腐肉食性、微細食性など多様な食性が推測されるが、消化管内容物から裏付けられているのは一部の分類群のみである。歯舌にも多様性が見られ、ジュラ紀以降とそれ以前で食性が変化した可能性が指摘されている。消化管内容物は多くがジュラ紀からの報告で、認識されているのは微小な動物プランクトンが主であり、顎器形態と合わせて微細食性と推定されている。また、共食いも確認されている。このほか、最近では窒素同位体比分析から栄養段階を推定する手法も導入された。

キーワード：頭足類，アンモナイト，食性，消化管内容物

Abstract: The feeding habits of extinct cephalopods, the ammonoids, have been reconstructed from analyses of the morphology of feeding organs (the jaw apparatus and radula) and the gut contents. The diverse morphology of the jaw apparatus suggests a variety of feeding habits, such as carnivory, scavenging and microphagy, but only a few taxa have been confirmed by the gut contents analysis. There is also diversity in the radula, and it has been pointed out that there is a possibility that the feeding habits changed in Jurassic. Most reports on the gut contents are from the Jurassic, where small zooplankton are recognized as the primary component. In combination with the morphology of the jaw apparatus, it is presumed to be a microphagous diet. Cannibalism has also been reported. In addition, a method of estimating trophic levels has recently been introduced from stable isotope analysis of nitrogen.

Keywords: cephalopod, ammonoid, feeding habitats, gut contents

1. はじめに

アンモナイト類（アンモナイト亜綱：Ammonoidea）は古生代デボン紀前期に登場し、新生代古第三紀初期に絶滅した頭足類の一群で、その化石記録の豊富さと早い進化速度から生層序や古生物地理、マクロ進化などを研究する上でのモデル古生物として重宝されている（Ritterbush

et al., 2014）。アンモナイト類の炭酸カルシウムでできた殻の化石は豊富に見つかる一方で、本体、つまり軟組織はほとんど化石に残らないという性質上、軟体部の解剖学や古生態学的な側面についてはよくわかっていないことも多い（De Baets, 2016）。

生物の捕食—被捕食は生態系の中での生物間の相互作用としても、生物自身の生命活動として

も基礎的な側面であると同時に、古生物の場合は化石から捕食—被捕食関係を明らかにすることは特に困難を極める課題の一つである。頭足類は現在の海洋生態系において低い栄養段階と頂点捕食者の間に位置付けられ (Boyle and Rodhouse, 2005), アンモナイト類も古生代中期から中生代の海洋生態系において極めて重要な役割を果たしていたことが推測される。したがって、その食性は地質時代の海洋生態系の変遷史を解明する上でも無視できないものである。アンモナイトの食性の復元は、消化管内容物の解析と摂餌器官である顎器と歯舌の機能形態学に基づいて行われてきた (Lehmann, 1981 ; Tanabe, 2011 ; Kruta et al., 2015 ; Tanabe et al., 2015 ; Hoffmann et al., 2021). 近年では、殻に含まれる窒素同位体比分析から栄養段階を推定する手法も導入されつつある (Ward et al., 2023). 本論では、アンモナイト類の食性に関するこれらの先行研究例をまとめ、現状を確認する。

2. 摂餌器官からの推測

アンモナイト類は現生頭足類と同様に、上顎と下顎の組み合わせから成る顎器 (jaw apparatus ; = beaks, mandibles) と、リボン状の基底膜の上に多数の微小な棘状の歯がやすり状に並んだ歯舌 (radula) を有する (Nixon, 1996 ; Tanabe and Fukuda, 1999 ; Kruta et al., 2015 ; Tanabe et al., 2015). 顎器の化石は殻よりも見つかりにくく、歯舌の化石が見つかることは極めて稀である。このことには、歯舌が微小であるということ、歯舌と顎器の大部分を構成するキチン—タンパク質複合体は殻を構成する炭酸カルシウムよりも分解されやすいということ、アンモナイト類が死んでから堆積物に埋没する過程で顎器・歯舌を含む軟体

部が殻から分離してしまうこと、化石プレパレーションや観察技術の問題など、複数の原因が考えられる。しかし、殻の住房部から顎器と歯舌が原地性化石として見つかる例があり、現在に至るまでに顎器はおよそ 150 種、歯舌はおよそ 10 種が報告され、機能形態学・比較解剖学的な視点から食性が推測されている (Kruta et al., 2015 ; Tanabe et al., 2015).

2.1 顎器

現生コレオイド類において、顎器の形態は種レベルで異なり (Clarke, 1962), また生息域や栄養段階 (= 食性) により形態が異なることや (Pacheco-Ovando et al., 2021 ; Roscian et al., 2022 ; Xavier et al., 2022), いくつかの種については個体発生内で食性と形態が共に変化することが明らかになっている (例えば, Franco-Santos and Vidal, 2014).

アンモナイト類の顎器は形態から 5 つの型 (コレオイド型 (Normal type) ・ アプチクス型 (Aptychus type) ・ アナプチクス型 (Anaptychus type) ・ リンコアプチクス型 (Rhynchaptychus type) ・ アプチクス型とアナプチクス型の中間型 (Intermediate type)) に分類される (Tanabe et al., 2015). このうち、コレオイド型とリンコアプチクス型の概形は現生頭足類のものと似ている。特に、ジュラ紀以前の分類群が有していたコレオイド型はキチン質のみから成り、先端に嘴状のチップを備える点で現生コレオイド類のものとよく似ており、肉食性が想定されている。白亜紀のフィロセラス亜目やリトセラス亜目が有していたリンコアプチクス型は上顎の先端と下顎の全体が石灰質 (カルサイト) に覆われ、さらに下顎の先端には歯が並んだ頑丈な構造をしており、現生オウムガイ類の顎器の特徴と非常によく似てい

る（例えば, Saunders et al.1978 ; Tanabe et al., 2012, 2013 ; Takeda et al., 2016). 現生オウムガイ類は腐肉食者（スカベンジャー）であり, 海底に落ちている魚類や甲殻類などの死骸を食べることから, リンコアプチクス型をもつ分類群も同様に腐肉食性であると推測されている（Tanabe et al., 1980). アプチクス型はもっとも初期に発見された顎器の型で（Meyer, 1829), 二枚貝様の下顎は現生頭足類の顎器よりも殻口縁の形状とも合致し, 現生オウムガイ類のフードとも似ることから蓋（opercula）と見なす見解もあったが（例えば, Schmidt, 1928 ; Schindewolf, 1958), 解剖学的には間違いなく顎器であることが確定している（例えば, Closs, 1967 ; Lehmann, 1967, 1970, 1971, 1972). アプチクス型・アナプチクス型・中間型の顎器は, 現生頭足類の顎器のように食物を噛んで切り刻む機能は期待できないと考えられており, 微小な生物を噛まずに飲み込む微細食性（microphagy）であった（例えば, 下顎をシャベルのように使い, 底質にいる生物やその死骸などを掬っていた）のではないかと推測されている（Lehmann, 1975, 1980 ; Morton and Nixon, 1987 ; Tanabe et al., 2019), この見解は, 消化管内容物として保存された生物遺骸の分析結果ともある程度一致している（例えば, Jäger and Fraaye, 1997). また, 蓋やその他の機能をもつものであった可能性も否定されておらず, 進化の過程で他の機能が二次的に備わった可能性が指摘されている（Lehmann and Kulicki, 1990 ; Seilacher, 1993 ; Engeser and Keupp, 2002 ; Parent et al., 2014 ; Keupp et al., 2016).

2.2 歯舌

アンモナイト類の歯舌（radula）の形態は現生頭足類と類似している（Tanabe and Mapes,

1995 ; Doguzhaeva et al., 1997 ; Klug and Jerjen, 2012 ; Kruta et al., 2011, 2014, 2015 ; Keupp et al., 2016). 特に, 7～9列の歯（teeth）から構成される点がコレオイド類と共通していること（現生オウムガイ類は13列）は, アンモナイト類とコレオイド類が系統的に近縁であることの重要な根拠の一つとなっている（Lehmann 1967, 1981). 頭足類全体でその形態が概ね安定的であることから, 摂餌における歯舌の役割が顎器と比較して相対的に小さいのではないかという基本的な考えの上（Boucher-Rodoni et al., 1987), 形態差は食性の多様性を反映していると考えられている（Solem and Richardson, 1975). 現生頭足類の歯舌の基本的な機能は, 摂取した食物を食道に運ぶベルトコンベアーとしての役割であり, アンモナイト類においても同様に機能していたと推測される. 無触毛亜目（Incirrata）のタコ類においては, 甲殻類の外骨格から内部の軟組織だけを綺麗に吸い出す際や二枚貝の殻に毒を注入するための穴を開ける際に歯舌と上顎が効果的に機能すると考えられているが（Altman and Nixon, 1970), 生体から歯舌を切除してもそのような行動ができるため歯舌は必須ではなく, 二次的な歯舌として機能する唾液乳頭（salivary papilla）の方がむしろ重要であると考えられている（Nixon, 1980). 微細食性の十腕形上目（Decapodiformes）のトグロコウイカ *Spirula spirula* や有触毛亜目（Cirrata）のタコ類の多くでは歯舌が退化しており（Boucaud-Camou and Boucher-Rodoni, 1983 ; Nesis, 1987 ; Nixon and Young, 2003 ; Sasaki et al., 2010), 別の器官（buccal palps）がその機能を補っているとされる. 微細食性であることが推測されるアプチクス型の顎器をもつアンモナイト類では歯舌を構成する歯の一部が櫛状になっており, むしろ複雑化している（Doguzhaeva and Mutvei, 1992 ; Landman et

al., 2007 ; Kruta et al., 2011, 2013 ; Keupp et al., 2016). より性能が高いと推測される櫛状の歯舌と、摂餌器官としての性能が低いかほぼないと考えられるアプチクス型の顎器の組み合わせから、複雑な歯舌の発達顎器を本来の役割から解放し、アプチクス型の顎器が別の機能（例えば、蓋）を有するようになったのではないかと考察されている（Keupp et al., 2016）。

3. 消化管内容物からの推測

アンモナイト類の軟組織は極めて化石に残りにくく、これまでに報告されているものは数例のみである（Klug and Lehmann, 2015 ; Klug et al., 2021 ; Cherns et al., 2021）。一方で、元々アンモナイト類の内臓が入っていた住房内には、消化管自体は残らなくとも、消化管内容物の生物遺骸（gut contents）が化石になることがある。消化管内容物は食性を復元する上でもっとも強力な証拠となるが、化石産状を注意深く観察し、タフノミーの問題も考慮して原地性のものであるかどうかを判断する必要がある。現在までに、中生代のアンモナイト類 12 属について消化管内容物が報告されている（Klug and Lehmann, 2015 ; Hoffmann et al., 2021）。

3.1 消化管内容物の化石記録

アンモナイト類の消化管内容物の報告は、ジュラ紀から 9 属ともっとも多く、続いて白亜紀から 2 属、三畳紀から 1 属である（Lehmann, 1971, 1972, 1975, 1985 ; Lehmann and Weitschat, 1973 ; Riegraf et al., 1984 ; Jäger and Fraaye, 1997 ; Schweigert and Dietl, 1999 ; Wippich and Lehmann, 2004 ; Kruta et al., 2011 ; Keupp, 2012 ; Hoffmann et al., 2021）。多くは頁岩中に平

面的に保存された化石の観察から認識されているが（例えば、Jäger and Fraaye, 1997 ; Wippich and Lehmann, 2004）、三次元的保存された化石の内部をマクロ X 線 CT を用いて観察・解析された例もある（Kruta et al., 2011）。古生代のアンモナイト類の消化管内容物の化石は現時点では報告されていない。これまでに消化管内容物として識別されている生物は貝形虫類、有孔虫類、二枚貝類、浮遊性巻貝類、アンモナイト類（顎器）、甲殻類、棘皮動物（浮遊性ウミユリ類、ウミシダ類、クモヒトデ類）、海綿動物である（Hoffmann et al., 2021）。これらはすべて動物であり、植物は含まれていない。また、比較的小さな生物が多く、浮遊性生物と底生生物のどちらも含まれている。このうち、ジュラ紀のアンモナイト類の消化管内容物として含まれる浮遊性ウミユリ類 *Saccocoma* は、アンモナイト類の排泄物の可能性が高いとされている生痕化石 *Lumbricia* の構成物としても識別されている（Hoffmann et al., 2021 ; Knaust and Hoffmann, 2021）。アンモナイトの顎器の破片が見つかるケースでは捕食個体と被捕食個体が同種であることもあり、共食いすることがあったようである（Lehmann and Weitschat, 1973 ; Schweigert and Dietl, 1999 ; Keupp, 2012 ; Hoffmann et al., 2019, 2021）。共食いは現生頭足類においても普通に観察される（例えば、Alves et al., 2006）。また、消化管内容物が報告されているジュラ紀と白亜紀の分類群では、いずれも獲物を切り刻む能力がないか乏しいことが推測されるアプチクス型・アナプチクス型の顎器を有しており、顎器の機能形態と消化管内容物が示す食性の解釈が一致している。しかし、アプチクス型・アナプチクス型の顎器を有すアンモナイト類であっても、消化管内容物として保存されている生物遺骸は多かれ少なかれ破片化している

ことが多く (Hoffmann et al., 2021), どのような方法で食物を細かくしていたのか疑問が残る。また, 白亜紀からの2例の報告は, いずれもアンキロセラス亜目に属す異常巻アンモナイト類と呼ばれる形態であり (Wippich and Lehmann, 2004 ; Kruta et al., 2011), 基本的に正常巻アンモナイト類よりも低い運動能力が想定されている (例えば, Westermann, 1996 ; Monks and Young, 1998)。また, 2例のうちのひとつである *Baculites* の殻形態は水平移動には不向きで, 垂直移動に特化していた可能性が高いことが模型を用いた水槽実験から示されている (Peterman and Ritterbush, 2021)。これらの知見を総合的に加味すると, 少なくともアプチクス型の顎器を有していたジュラ紀のアンモナイト類および白亜紀の異常巻アンモナイト類の一部では, 海中または底生の微小な動物プランクトンを中心に摂食していた比較的消極的な採食習性が推測される。一方で, コレオイド型・リンコアプチクス型・中間型の顎器をもつ分類群においては消化管内容物はこれまで発見されておらず, 顎器形態と消化管内容物の対応は明らかになっていない。

3.2 タフォノミー

アンモナイト類の住房内に他の生物遺骸が保存されているという化石産状には, その生物遺骸が消化管内容物であるということ以外にもいくつかの解釈が考えられる。生物遺骸が消化管内容物であるかどうかを考える上では, 住房内に保存された生物遺骸が異地性であるか原地性であるかをまず考える必要がある。住房内に異地性の化石が保存されるケースには, シェルター保存 (sheltered preservation) などが挙げられる (Maeda, 1991)。シェルター保存は海底を流れてきた遺骸が堆積物と共にアンモナイト類の住房に流れ込み, そのま

ま化石になるというもので, アンモナイト類では時代を問わず普遍的に見られる化石産状である。化石が産出する地層の堆積環境や, 生物遺骸の破損状態, 顎器の有無, 植物片の有無, 食道を通過できないような大きさの生物遺骸が含まれているか, などに着目し, これらを総合的に考慮して消化管内容物であるかどうかを判断する必要がある。住房内の生物遺骸が原地性であることを示すもっとも有力な要素は捕食者となる個体に顎器が保存されているかどうかであろう。殻と共に顎器が保存されていたら, 軟体部本体が分離せずに存在していた可能性がある (Maeda and Seilacher, 1996)。時には顎器が住房に蓋をするような位置にあり, かつ住房内に生物遺骸が保存されていることがある。このようなケースではほぼ間違いなく消化管内容物と判断できる (例えば, Schweigert and Dietl, 1999 ; Wippich and Lehmann, 2004 ; Hoffmann et al., 2021)。しかし, 「顎器が保存されていない=住房内部の生物遺骸は異地性である」とは必ずしも言えない。顎器を伴わない説明として, 顎器の化石化のポテンシャルが低いことに加えて, 軟組織が分解された後に元々殻口付近に位置していた顎器が運搬されて分離したことなどが挙げられる。また, Kruta et al. (2011) が報告したケースでは, 顎器の内側に歯舌と生物遺骸が保存されていることが示されており, より確実性が高い。

3.3 生物遺骸として保存された古生物の行動・古生態

生物遺骸として保存された古生物の習性・古生態によりアンモナイト類の住房内で化石化したということも想定できる。よく知られている例は, 十脚類がアンモナイト類の死殻を棲家としていたというもので, ジュラ紀と

白亜紀から比較的多く報告されている (Fraaye and Jäger, 1995 ; Fraaije, 2003 ; Jagt et al., 2006 ; Klompmaker and Fraaije, 2012 ; Fraaije et al., 2020). また, 魚類での報告もある (Vullo et al., 2009 ; Nyborg et al., 2014). ロシアの白亜系からはアンモナイト類の住房内に無数の胚殻が保存されていたケースが報告されており, アンモナイト類が卵胎生であったと解釈されているものがある (Mironenko and Rogov, 2016). このケースで見られる胚殻が消化管内容物でないことは少なくとも確からしい.

4. 化学分析 (窒素同位体比分析) による栄養段階の推測

生体中に含まれるアミノ酸の窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) を分析することにより, その生き物の自然界における栄養段階を推定することができ, 頭足類においても分析が行われている (例えば, Ohkouchi et al., 2013 ; Golikov et al., 2019). トグロコウイカ *Supirula spirula* は気室連室細管系を備え, 螺旋状に巻いた房錐を有する深海性のコレオイド類である. トグロコウイカの生体が観察されることは極めて稀であり (Lindsay et al., 2020), 生態も謎が多いが, トグロコウイカの窒素同位体比から推定される栄養段階は沿岸性で肉食性のコウイカ類よりも優位に低いことが示されている (Ohkouchi et al., 2013). この手法は化石頭足類にも応用されている (オウムガイ類 : Kashiya et al., 2010 ; オウムガイ類・アンモナイト類 : Ward et al., 2023). Ward et al. (2023) による分析では, アンモナイト類の窒素同位体比は化石オウムガイ類と同程度か, やや低い数値を示している. 窒素を含むタンパク質は化石化過程で分

解されやすく, 中生代末に絶滅したアンモナイト類に関しては特に制約が大きい, 分析データが今後蓄積されることに期待したい.

5. まとめ

アンモナイト類の食性は摂餌器官である顎器と歯舌の機能形態, 消化管内容物として保存されている生物遺骸の分析, 安定同位体比分析に基づいて推測されてきた. しかしながら, 得られている情報は限定的であり, 複数の手法により裏付けがなされているのは二枚貝様の下顎を有するジュラ紀の正常巻アンモナイト類と白亜紀の異常巻アンモナイト類の一部に限られ, それらについては微細食性と推測されている. 一方で, 白亜紀の正常巻アンモナイト類の多くは, 現生オウムガイ類によく似た頑丈な顎器を有しており腐肉食性が推測されるが, 消化管内容物からの裏付けはまだ得られていない. 顎器・歯舌にしても, 住房内の消化管内容物にしても, 化石として保存されることは比較的稀であるので, データの蓄積は例外的に保存された状態の良い化石の発見頼みになってしまうかもしれない. 一方で, すでに活用例があるように X 線 CT の活用や, フィジカル・オペティカル・トモグラフィ (例えば, Naglik et al., 2015 ; Tajika et al., 2015) による探索も有効かもしれない. また, 近年行われるようになった窒素同位体比分析も食性推測の新たな手法として期待される.

文献

Altman, J. S. and Nixon, M. (1970): Use of the beaks and radula by *Octopus vulgaris* in feeding. *Journal of Zoology*, **161**, 25–38.

- Alves, D. M., Cristo, M., Sendão, J. and Borges, T. C. (2006): Diet of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Cephalopoda: Sepiidae) off the south coast of Portugal (eastern Algarve). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **86**, 429–436.
- Boucaud-Camou, E. and Boucher-Rodoni, R. (1983): Feeding and digestion in cephalopods. In Saleuddin A. S. M. and Wilbur K. M. eds., *The Mollusca, Volume 5: Physiology, Part 2*, Academic Press, New York, 149–187.
- Boucher-Rodoni, R., Boucaud-Camou, E. and Mangold, K. (1987): Feeding and digestion. In Boyle, P. R. ed., *Cephalopod life cycles: comparative reviews II*, Academic Press, London, 85–108.
- Boyle, P. and Rodhouse, P. (2005): *Cephalopods: ecology and fisheries*. Blackwell Science, Oxford, 464p.
- Cherns, L., Spencer, A. R. T., Rahman, I. A., Garwood, R. J., Reedman, C., Burca, G., Turner, M. J., Hollingworth, N. T. J. and Hilton, J. (2022): Correlative tomography of an exceptionally preserved Jurassic ammonite implies hyponome-propelled swimming. *Geology*, **50**, 397–401.
- Clarke, M. R. (1962): The identification of cephalopod “beaks” and the relationship between beak size and total body weight. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **8**, 419–480.
- Closs, D. (1967): Goniaticen mit Radula und Kieferapparat in der Itararé-Formation von Uruguay. *Paläontologische Zeitschrift*, **41**, 19–37.
- De Baets, K., Hoffmann, R., Sessa, J. A. and Klug, C. (2016): Fossil Focus: Ammonoids. *Palaeontology Online*, **6**(2), 1–15.
- Doguzhaeva, L., Mapes R. H. and Mutvei, H. (1997): Beaks and radulae of Early Carboniferous goniaticen. *Lethaia*, **30**, 305–313.
- Doguzhaeva, L. A. and Mutvei, H. (1992): Radula of the Early Cretaceous ammonite *Aconeceras* (Mollusca: Cephalopoda). *Palaeontographica Abteilung A*, **223**, 167–177.
- Engeser, T. and Keupp, H. (2002): Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda). *Lethaia*, **35**, 79–96.
- Fraaije, R. H. B. (2003). The oldest *in situ* hermit crab from the Lower Cretaceous of Speeton, UK. *Palaeontology*, **46**, 53–57.
- Fraaije, R. H. B., Jagt, J. W. M., van Bakel, B. W. M. and Tshudy, D. M. (2020): A new early Late Cretaceous nephropid lobster (Crustacea, Decapoda) from Kazakhstan, entombed within an ammonite body chamber. *Cretaceous Research*, **115**, 104552.
- Fraaye, R. and Jäger, M. (1995): Decapods in ammonite shells: examples of inquilinism from the Jurassic of England and Germany. *Palaeontology*, **38**, 63–75.
- Franco-Santos, R. M. and Vidal, E. A. G. (2014): Beak development of early squid paralarvae (Cephalopoda: Teuthoidea) may reflect an adaptation to a specialized feeding mode. *Hydrobiologia*, **725**, 85–103.
- Golikov, A. V., Ceia, F. R., Sabirov, R. M., Ablett, J. D., Gleadall, I. G., Gudmundsson, G., ... and Xavier, J. C. (2019): The first global deep-sea stable isotope assessment reveals the unique trophic ecology of Vampire Squid

- Vampyroteuthis infernalis* (Cephalopoda). *Scientific Reports*, **9**, 19099.
- Hoffmann, R., Stevens, K., Keupp, H., Simonsen, S. and Schweigert, G. (2020): Regurgitalites —a window into the trophic ecology of fossil cephalopods. *Journal of the Geological Society*, **177**, 82–102.
- Hoffmann, R., Stevens, K., Härer, J., Juárezruiz, J., Klug, C. and Schweigert, G. (2021): Fressen und gefressen werden: Über die Lebensweise von Ammoniten. *GeoFocus*, **85**, 8–20.
- Jäger, M. and Fraaye, R. (1997): The diet of the early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*. *Palaeontology*, **40**, 557–574.
- Kashiyama, Y., Ogawa, N. O., Chikaraishi, Y., Kashiyama, N., Sakai, S., Tanabe, K. and Ohkouchi, N. (2010): Reconstructing the life history of modern and fossil nautiloids based on the nitrogen isotopic composition of shell organic matter and amino acids. In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. and Hirano, H. eds., *Cephalopods—present and past*, Tokai University Press, 67–75.
- Keupp, H. (2012): *Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden*. Fachrichtung Paläontologie, Institut für Geologische Wissenschaften, Freie Universität Berlin, Berlin, 392p.
- Klompaker, A. A. and Fraaije, R. H. B. (2012): Animal behavior frozen in time: gregarious behavior of Early Jurassic lobsters within an ammonoid body chamber. *PLoS One*, **7**, e31893.
- Klug, C. and Jerjen, I. (2012): The buccal apparatus with radula of a ceratitic ammonoid from the German Middle Triassic. *Geobios*, **45**, 57–65.
- Klug, C. and Lehmann, J. (2015): Soft part anatomy of ammonoids: reconstructing the animal based on exceptionally preserved specimens and actualistic comparisons. In Klug, C., Korn, D., De Baets, K., Kruta, I. and Mapes, R. H. eds., *Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology*, Springer, 507–529.
- Klug, C., Schweigert, G., Tischlinger, H. and Pochmann, H. (2021): Failed prey or peculiar necrolysis? Isolated ammonite soft body from the Late Jurassic of Eichstätt (Germany) with complete digestive tract and male reproductive organs. *Swiss Journal of Palaeontology*, **140**, 14p.
- Knaust, D. and Hoffmann, R. (2021): The ichnogenus *Lumbricaria* Münster from the Upper Jurassic of Germany interpreted as faecal strings of ammonites. *Papers in Palaeontology*, **7**, 807–823.
- 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., Mapes, R. and Pradel, A. (2014): New insights into the buccal apparatus of the Goniatitina; palaeobiological and phylogenetic implications. *Lethaia*, **47**, 38–48.
- 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*, Springer, 485–505.
- Landman, N. H., Larson, N. L. and Cobban, W. A. (2007): 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*. Springer, 257–298.
- Lehmann, U. (1967): Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias—Geschieben. *Paläontologische Zeitschrift*, **41**, 25–31.
- Lehmann, U. (1970): Lias-Anaptychen als Kieferelemente (Ammonoidea). *Paläontologische Zeitschrift*, **44**, 25–31.
- Lehmann, U. (1971): New aspects in ammonite biology. *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, **1**, 1251–1269.
- Lehmann, U. (1972): Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten. *Paläontologische Zeitschrift*, **46**, 34–48.
- Lehmann, U. (1975): Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammoniten. *Paläontologische Zeitschrift*, **49**, 187–195.
- Lehmann, U. (1981): Ammonite jaw apparatus and soft parts. In House, M. R. and Senior, J. R. eds., *The Ammonoidea*, Systematics Association Special Volume, **18**, 275–287.
- Lehmann, U. (1985): Zur Anatomie der Ammoniten: Tintenbeutel, Kiemen, Augen. *Paläontologische Zeitschrift*, **59**, 99–108.
- Lehmann, U. and Weitschat, W. (1973): Zur Anatomie und Ökologie von Ammoniten: Funde von Kropf und Kiemen. *Paläontologische Zeitschrift*, **47**, 69–76.
- Lehmann, U., Tanabe, K., Kanie, Y. and Fukuda, Y. (1980): Über den Kieferapparat der Lytoceratacea (Ammonoidea). *Paläontologische Zeitschrift*, **54**, 319–329.
- Lehmann, U. and Kulicki, C. (1990): Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula. *Lethaia*, **23**, 325–331.
- Lindsay, D. J., Hunt, J. C., McNeil, M., Beaman, R. J. and Vecchione, M. (2020): The first in situ observation of the ram's horn squid *Spirula spirula* turns “common knowledge” upside down. *Diversity*, **12**, 449.
- 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. and Seilacher, A. (1996): Ammonoid taphonomy. In Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A. eds., *Ammonoid Paleobiology*, Plenum Press, New York, 543–578.
- Meyer, H. (1829): Das Genus Aptychus. *Verhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher*, **15**, 125–170.
- Mironenko, A. A. and Rogov, M. A. (2015): First direct evidence of ammonoid ovoviviparity. *Lethaia*, **49**, 245–260.
- Monks, N. and Young, J. R. (1998): Body position and the functional morphology of Cretaceous heteromorph ammonites. *Palaeontologia Electronica*, **1**, 15p.
- Morton, N. and Nixon, M. (1987): Size and function of ammonite aptychi in comparison with buccal masses of modern cephalopods. *Lethaia*, **20**, 231–238.
- Naglik, C., Monnet, C., Goetz, S., Kolb, C., De

- Baets, K., Tajika, A. and Klug, C. (2015): Growth trajectories of some major ammonoid sub-clades revealed by serial grinding tomography data. *Lethaia*, **48**, 29–46.
- Nesis, K. N. (1987): *Cephalopods of the World: Squids, Cuttlefishes, Octopuses, and Allies*. T. F. H. Publications, New Jersey, 351p.
- Nixon, M. (1980): The salivary papilla of *Octopus* as an accessory radula for drilling shells. *Journal of Zoology*, **190**, 53–57.
- Nixon, M. (1996): Morphology of the jaws and radula in ammonoids. In Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A. eds., *Ammonoid paleobiology*, Plenum Press, New York, 23–42.
- Nixon, M. and Young, J. Z. (2003): *The brains and lives of cephalopods*. Oxford University Press, Oxford, 448p.
- Nyborg, T., Ifrim, C., Moreno-Bedmar, J. A., Muzquiz, H. P., Giersch, S. and Vega, F. J. (2014): Late Cretaceous fish cans: Fish preserved in ammonite body chambers from the middle Santonian of Coahuila State, northeastern Mexico. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie: Abhandlungen*, **273**, 75–88.
- Ohkouchi, N., Tsuda, R., Chikaraishi, Y. and Tanabe, K. (2013): A preliminary estimate of trophic position of the deep-water ram's horn squid *Spirula spirula* based on the nitrogen isotopic composition of amino acids. *Marine Biology*, **160**, 773–779.
- Pacheco-Ovando, R., Granados-Amores, J., González-Salinas, B., Ruiz-Villegas, J. M. and Díaz-Santana-Iturrios, M. (2021): Beak shape analysis and its potential to recognize three loliginid squid species found in the northeastern Pacific. *Marine Biodiversity*, **51**, article number 82.
- Parent, H., Westermann, G. E. G. and Chamberlain Jr, J. A. (2014): Ammonite aptychi: Functions and role in propulsion. *Geobios*, **47**, 45–55.
- Peterman, D. J. and Ritterbush, K. A. (2021): Vertical escape tactics and movement potential of orthoconic cephalopods. *PeerJ*, **9**, e11797.
- Riegraf, W., Werner, G. and Lörcher, F. (1984): *Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias epsilon)*. Enke, Stuttgart, 195p.
- Ritterbush, K. A., Hoffmann, R., Lukeneder, A. and De Baets, K. (2014): Pelagic palaeoecology: the importance of recent constraints on ammonoid palaeobiology and life history. *Journal of Zoology*, **292**, 229–241.
- Roscian, M., Herrel, A., Zaharias, P., Cornette, R., Fernandez, V., Kruta, I., Cherel, Y. and Rouget, I. (2022): Every hooked beak is maintained by a prey: Ecological signal in cephalopod beak shape. *Functional Ecology*, **36**, 2015–2028.
- Sasaki, T., Shigeno, S. and Tanabe, K. (2010): Anatomy of living Nautilus: Reevaluation of primitiveness and comparison with coleoidea. In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. and Hirano, H. eds., *Cephalopods—present and past*, Tokai University Press, 35–66.
- Saunders, W. B., Spinosa, C., Teichert, C. and Banks, R. C. (1978): The jaw apparatus of Recent *Nautilus* and its palaeontological implications. *Palaeontology*, **21**, 129–141.
- Schindewolf, O. H. (1958): Über Aptychen (Ammonoidea). *Palaeontographica*, **111A**, 1–46.

- Schmidt, M. (1928): Anaptychen von *Lytoceras cornu copiae* Young and Bird. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **61**, 399–432.
- Schweigert, G. and Dietl, G. (1999): Zur Erhaltung und Einbettung von Ammoniten im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland). *Stuttgarter Beiträge Naturkunde*, **272B**, 1–31.
- Seilacher, A. (1993): Ammonite aptychi: how to transform a jaw into an operculum. *American Journal of Science*, **293**, 20–32.
- Solem, A. and Richardson, E. S. (1975): *Paleocadmus*, a nautiloid cephalopod radula from the Pennsylvanian Francis Creek Shale of Illinois. *Veliger*, **17**, 233–242.
- Tajika, A., Naglik, C., Morimoto, N., Pascual-Cebrian, E., Hennhöfer, D. and Klug, C. (2015): Empirical 3D model of the conch of the Middle Jurassic ammonite microconch *Normannites*: its buoyancy, the physical effects of its mature modifications and speculations on their function. *Historical Biology*, **27**, 181–191.
- Takeda, Y., Tanabe, K., Sasaki, T., Uesugi, K. and Hoshino, M. (2016): Non-destructive analysis of in situ ammonoid jaws by synchrotron radiation X-ray micro-computed tomography. *Palaeontologia Electronica*, **19**, 1–13.
- Tanabe, K. (2011): The Feeding Habits of Ammonites. *Science*, **331**, 37–38.
- Tanabe, K., Fukuda, Y., Kanie, Y. and Lehmann, U. (1980): Rhyncholites and conchorhynchids as calcified jaw elements in some late Cretaceous ammonites. *Lethaia*, **13**, 157–168.
- Tanabe, K. and Mapes, R. H. (1995): Jaws and radula of the Carboniferous ammonoid *Cravenoceras*. *Journal of Paleontology*, **69**, 703–707.
- Tanabe, K. and Fukuda, Y. (1999): Morphology and function of cephalopod buccal mass. In Savazzi, E. ed., *Functional morphology of the invertebrate skeleton*, Wiley, London, 245–262.
- 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., Misaki, A., Landman, N. H. and Kato, T. (2013): The jaw apparatuses of Cretaceous Phylloceratina (Ammonoidea). *Lethaia*, **46**, 399–408.
- Tanabe, K., Kruta, I. and Landman, N. H. (2015): 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*, Springer, 429–484.
- Tanabe, K., Misaki, A., Ikeda, T., Izukura, M. and Moriya, K. (2019): Taxonomic relationships and paleoecological significance of two exceptionally large lower jaws of Late Cretaceous ammonoids from Japan. *Paleontological Research*, **23**, 152–165.
- Vullo, R., Cavin, L. and Clochard, V. (2009): An ammonite—fish association from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of La Rochelle, western France. *Lethaia*, **42**, 462–468.
- Ward, P., Barord, G. J., Schauer, A. and Veloso, J. (2023): Comparative Trophic Levels of Phragmocone-Bearing Cephalopods (Nautiloids, Ammonoids, and Sepiids). *Integrative and Comparative Biology*, **63**, 1285–1297.

- Westermann, G. E. G. (1996): Ammonoid life and habitat. *In* Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A. eds., *Ammonoid paleobiology*, Plenum Press, New York, 607–707.
- 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.
- Xavier, J. C., Golikov, A. V., Queirós, J. P., Perales-Raya, C., Rosas-Luis, R., Abreu, J., ... and Cherel, Y. (2022): The significance of cephalopod beaks as a research tool: An update. *Frontiers in Physiology*, **13**, 1038064.