化石　100，29–43，2016

Fossils
The Palaeontological Society of Japan

古生物学的データの偏りと古生物多様性の補正――分類群豊富度から形態的異質性まで――

生形貴男
京都大学大学院理学研究科

Biases in paleontological data and their calibration for paleobiodiversity studies

Takao Ubukata
Department of Geology and Mineralogy, Kyoto University, Kitashirakawa-oiwakecho, Sakyo-Ku, Kyoto 606-8502, Japan (ubukata@kueps.kyoto-u.ac.jp)

Abstract. The study on global diversity change across the Phanerozoic has been at the center of paleontological studies over the past several decades. It is widely known that the diversity estimates are readily affected by biases such as unevenness of the volume of paleontological data, variation in time interval duration, monographic effects, and so on. The diversity estimates depend on true diversity as well as sampling effort and a coverage-based calibration allows us to remove only the effect of sampling intensity without overcorrection. Disparity, another look at biodiversity, is assessed through accommodating a variety of taxonomic groups into an integrated morphospace or ecospace. However, the taxonomic distribution in the morphospace is often biased because of dimensional artifacts, and the distance in the morphospace is unreliable as a metric for disparity in such a case. Hitherto measures of disparity have been based on among-species variation and have omitted abundance of each taxon. Studies on taxonomic richness and disparity need appropriate measures of diversity as well as removal of geological and analytical biases.

Key words: biases in the fossil record, calibration of diversity, disparity, taxonomic richness

はじめに

古生物多様性変動の研究には，大きく分けて，多様性変遷史自体の定量的な復元と，個々の生物事変をもたらした環境要因の解明という二つのアプローチがある．Newell（1959）やValentine（1969）が先鞭をつけ，Sepkoski *et al.*（1981）らが大きく発展させた前者のアプローチは，過去数十年間にわたって欧米圏の古生物学における研究規範の一つであった（Bambach, 1977; Knoll, *et al.*, 1979; Raup and Sepkoski, 1982; Signor, 1990; Benton, 1995; Kiessling, 2005; Alroy *et al.*, 2008, 2010a; Rabosky and Sorhannus, 2009; Na and Kiessling, 2015）．古生物多様性変動パターンを支配する要因（個々の生物事変の原因ではない）を巡って，競争や捕食－被食のような生物間関係を重視する“赤の女王仮説”（Red Queen Hypothesis; Van Valen, 1973）や，物理・化学的な環境変動を重んじる“宮廷道化師仮説”（Court Jester Hypothesis; Barnosky, 2001）など，実際の多様性変動パターンを説明するための生物多様化モデルが模索されてきた（Benton, 2001, 2009; Jablonski, 2008; Brayard, *et al.*, 2009; Alroy, 2010b; De Blasio *et al.*, 2015; Holland and Sclafani, 2015）．

一方，日本の古生物学界はといえば，速水（2009）の言葉を借りれば，こうした研究動向に対して比較的「冷淡」であったかもしれない．多様性変動ということで言えば，むしろ地球科学的な観点から，個々の絶滅事変が発生した当時の環境変動についての研究が盛んであったように思える（Isozaki, 1997; Kaiho *et al.*, 2001; Hasegawa, 2003; Takashima *et al.*, 2011ほか多数）．しかし一方で，特定の地域・時代・分類群について多様性変動曲線を図示した例（Toshimitsu *et al.*, 2003; Takahashi, 2005）や，特定の生物事変に注目して地域レベルでの多様性変化を調べた研究（Kashiyama and Oji, 2004; Kurihara *et al.*, 2012），あるいは試料レベルでの種多様性の変動パターンを解析した例（Yasuhara and Cronin, 2008）や，多様性変動のダイナミクスに関する理論的な研究（Yoshida, 2002, 2003）なども散見するので，生物の多様性変遷史自体にもある程度関心が払われてきたことが伺える．

古生物多様性変遷史を復元するための基盤となるのは，化石産出記録を集約した大規模データベースの構築である．“Sepkoski compendium”（Sepkoski, 1982）を魁とし

て，全分類群を対象に100万件を超える産出記録を収録したPaleobiology Database（PDBD；https://paleobiodb.org/#/）をはじめ，分類群別のものも含めると様々なデータベースがウェブで公開されおり，特にPDBDには形態や産状に関するデータが付加情報として採録されている．こうしたデータベースに集められた古生物学的データは，地球生命史の一部を抽出したサンプルと看做せるが，地球上に現れた全生物から無作為抽出されたサンプルというよりは，時代・地域・分類群毎に偏ったサンプルと考えるべきであろう．従って，多様性変遷史を適切に復元するためには，こうした記録の偏りを評価して補正する必要がある．見かけの生物事変がもし幻だったとしたら，その要因を解明しようとする研究の土台が崩れてしまうからである．

化石記録を偏らせる要因については早くからRaup（1972）が的確に指摘しており，記録の補正方法についてもかねてより議論されてきたが（Raup, 1975, 1976a, b, 1979; Foote, 1992; Miller and Foote, 1996; Alroy *et al.*, 2001），近年この問題に関する議論や理解が急速に深まりつつある（McGowan and Smith, 2008; Alroy, 2010c; Smith *et al.*, 2012; Dunhill, 2012; Bush and Bambach, 2015）．一方，産出記録だけでなく，形態学的データの編纂・利用も今後進むものと思われるが，形態学的データにも様々な偏りが知られている（生形, 2011）．そこで拙稿では，古生物多様性研究で利用される分類群豊富度や形態的異質性などのデータに含まれる偏りと，その評価・補正を巡る諸問題について論考したい．折しも，「化石」99号の特集で，微古生物学におけるデータベースの利用についての総説が出版されたばかりである（須藤ほか, 2016; 鈴木, 2016）．須藤ほか（2016）は，この問題に関連してデータベース利用に際しての注意点を述べたが，本稿ではバイアスの分析的評価と補正・対策の方法論的側面に焦点を当てる．

古生物多様性の諸相

古生物の多様性研究においては，分類群数などで測られる分類群多様性（taxonomic diversity）と，形態的特徴や生態的特性などの表現型の多様性を意味する異質性（disparity）の2種類の多様性が認識されている（図1）．両者の多様性変動パターンを比較することによって，大量絶滅やその後の回復過程の様式を評価するアプローチも定着している（Lupia, 1999; Villier and Korn, 2004; Simon *et al.*, 2011; Brosse *et al.*, 2013; Korn *et al.*, 2013）．地質時代の多様度を測るために，生態学分野から導入されたものも含めて様々な尺度が用いられてきたが，均等度に関するものを別にすれば，それらの尺度は，分類群や形質状態などの数がどれだけ多いかを表す豊富度（richness）と，それら分類群同士が系統的あるいは形態的に互いにどれだけ離れているかに基づく相違度（distinctness）に大別されるだろう（図1）．

古生物学では，特に断りなく多様度の語が用いられる場合には，分類群数に基づく豊富度を指す場合が多い．大規模なデータベースからでも，分類群数の情報なら比較的容易に抽出することができる．古生物の豊富度は，種よりも属や科などの高次分類群の数によって表されるのが一般的である．なぜなら，分類群あたりの化石産出記録の完全性が高次の分類群ほど高いからである（Raup, 1972; Benton *et al.*, 2000）．こうした分類群豊富度に対して，生態学分野でClarke and Warwick（1998）によって提唱された分類学的多様度指数（taxonomic distinctness）は，分類群多様度を測る相違度型の尺度と言うべきものであり，古生物多様性研究にも適用されている（Monnet, 2009; Kröger and Ebbestad, 2014）．

一方，表現型レベルの多様度を定量的に評価するためには，形質を変数，形質状態を変数の値に還元する必要がある．形質変数が張る高次元空間として，形態空間（morphospace）あるいは生態空間（ecospace）を構築し，対象生物がそうした空間のどれくらい広い範囲に分布するかに注目することで，異質性尺度を定義することができる．相違度型の異質性尺度としては，形質毎に分散を求めて全形質について総和を取った分散和や（Foote, 1997），形態空間中の2個体間の距離の総和として定義される平均ペアワイズ距離（Foote, 1993），名義尺度変数間の相違数に基づく平均ペアワイズ非類似度（Wills *et al.*, 1994; Lupia, 1999）などが良く用いられる（Ciampaglio *et al.*, 2001; 生形, 2012）．

異質性は相違度型の尺度によって測られることが多いので，disparityの語が相違度的な多様性の意味で誤用されることもある（例えばNovack-Gottshall, 2007）．これに対して，豊富度型の異質性尺度も考案されている．例えば，複数の形質の離散的な形質状態の組み合わせを考え，それらのうちどれだけの数の組み合わせが実際の生物によって占められているかを数える方法がある．Hickmann（1988）のデザイン空間（あるいはThomas and Reif, 1993のskeleton space）の占有率（design space occupation）やBambach（1983）の生態空間利用率（ecospace utilization）がまさにそれであり，古生物の形態的・生態的異質性の評価に用いられてきた（Thomas *et al.*, 2000; Novack-Gottshall, 2007; Mondal and Harries, 2016）．

豊富度は化石記録の数を，相違度は属性に関する変数値や要素間の距離計量を拠り所とするが，化石記録の数は化石の産出量に，属性の値は形態空間や生態空間の定義にそれぞれ依存する．従って，化石採集努力や保存良好な化石産地が特定の時代の地層に偏っている場合には，豊富度型の尺度はその影響を受けてしまう．また，実際の形状の分布が一部の領域に偏るような形態空間を使用

	豊富度 richness	相違度 distinctness
分類群多様性 taxonomic diversity	分類群数 number of taxa	分類学的多様度指数 taxonomic distinctness
異質性 disparity	デザイン空間占有率 design space occupation 生態空間利用率 ecospace utilization	分散和 sum of variances 平均ペアワイズ距離 mean pairwise distance 平均ペアワイズ非類似度 average pairwise dissimilarity

図1．古生物多様性変動研究で用いられる多様性尺度の分類．何を（分類群多様性か，異質性か）どのように（豊富度で，または相違度で）評価するかによって様々な尺度が用いられる．

した場合，相違度型の尺度は歪められてしまうだろう．後述するように，それらの偏りは従来の古生物学的データに遍在すると考えられる．次節以降では，豊富度型尺度と相違度型尺度のそれぞれについて，それらを用いた多様度の評価を歪める要因（バイアス）やその補正方法について概説する．

なお，群集生態学では，均等度も考慮した総合的な多様性尺度として，Simpson多様度（Simpson, 1949）やShannon-Wiener指数（MacArthur, 1955）など様々な多様度が用いられているが，これらは主にサンプルレベルの群集解析に適用されるものなので，本稿では割愛する．

豊富度型多様度を歪めるバイアスとその補正

地質学的バイアス

1．地層の量の不均一性

Raup（1972）は，顕生累代を通じた化石記録と地質学的記録との関係に注目し，Valentine（1969）などのデータに基づく分類群数の変動パターンと，Gregor（1968）が見積もった時代毎の堆積岩の量との間に，強い正の相関が見られることを指摘した．Raup（1976a, b）は更に分析を進め，分類群豊富度の見かけの変動パターンが地質時代毎の地層の量の偏りに支配的な影響を受けていると結論付けた．

より多くの堆積岩が地表に露出しているほど，その地層が形成された地質時代の化石が採集される機会（採集密度）が増えることは定性的には自明であるが，実際にそうした地層の量の効果を除去して豊富度を的確に補正するには，調査可能な露頭の露出面積のデータが必要となる．しかしそのようなデータを広域的に取得するのは容易ではないので，その代替指標として，地質図上での地層の分布面積や（Smith, 2001; Crampton *et al.*, 2003; Mander and Twitchett, 2008; Wall *et al.*, 2009; Mannion and Upchurch, 2010），層序単元としての累層の数（Peters and Foote, 2002; Fountaine *et al.*, 2005; Barrett *et al.*, 2009; Butler *et al.*, 2009）などが用いられてきた．今日では，地質時代毎の累層の数のデータは，北米などの一部の地域についてなら，岩相層序単元のオンラインデータベースであるMacrostrat（https://macrostrat.org/）から容易に入手できる．

これに対して，Dunhill（2011, 2012）やDunhill *et al.*（2013）は，特定の地域について，リモートセンシングのデータと地理情報システムから露頭毎の露出面積を産出し，露頭の露出面積が地質図上の分布面積とも累層の数とも相関しないことを示した．この結果は，全球規模でも地層の量をそれらの指標で代替することが適当でないことを示唆する．

2．タフォノミー的バイアス

時代毎の化石の採集密度に影響を与える要因は，その時代の地層の量だけではない．分類群レベルでの発見確率は，時代毎の化石の保存度にも大きく左右される．たとえば，例外的に保存の良い化石を産するラーガーシュテッテン（Largerstätten）の存在は，それを擁する地質時代の見かけの豊富度を増大させるように作用するだろう（Raup, 1972; Butler *et al.*, 2013）．

また，骨格を構成する生体鉱物の種類や殻の厚さなどによっても化石の保存度は異なると考えられる．例えば，方解石の殻より霰石の殻の方が化石として残りにくい霰石バイアスなどである（Cherns and Wright, 2000; Kowalewski *et al.*, 2006）．そもそも，一部のラーガーシュテッテンを除けば，硬組織を持たない生物が化石として保存される機会は，骨格を有する生物に比べて極めて少ないに違いない．定性的には，化石の保存ポテンシャルが分類群によって大きく異なることは間違いないだろう．

問題は，こうしたタフォノミー的バイアスによって多様度の評価がどれくらい深刻に歪められるかである．Kidwell（2005）は，二枚貝類の化石記録に注目し，単一の産出記録しかないような記録の貧弱な分類群が霰石の殻を持つものに特に多いわけではないことなどから，上述の霰石バイアスが多様性変動や大進化のパターンに深刻な影響を与えていないことを示唆した．タフォノミー的なバイアスを補正するのは難しいと思われるが，そのインパクトを分析的に評価する試みは重要である．特定の生物グループを対象とした研究に限れば，見かけの多様性変動へのタフォノミー的バイアスのインパクトは，化石の保存特性が類似していると考えられる他の分類群（taphonomic control taxa; Bottjer and Jablonski, 1988）との多様性変動パターンの相関を分析することで，ある程度評価できる場合もあるだろう（両者の相関が強いほどタフォノミー的バイアスの影響が疑われる）（Foote and Miller, 2007）．

人為的バイアス

1．化石採集努力

上述の地層の量や化石の保存度は地質学的要因であるが，それらに加えて化石の採集密度には人為的な要因も影響する．研究者や化石コレクターによる化石採集努力が多く払われた地質時代ほど，採集密度は大きくなりやすい（Sheehan, 1977; Smith, 2001; Purnell and Donoghue, 2005; Bernard *et al.*, 2010）．産地毎の化石採集努力は，その産地へのアクセスのしやすさにも影響されると考えられるので（Dunhill *et al.*, 2012），地質に関係した地形的特徴に年代的依存性があると，採集努力の偏りの原因になるかもしれない．

また，個々の化石が発見されることと，それが標本として採集・収蔵されることは同じではない．露頭で見つかる化石のうち，優占種よりは，希少種や新種の可能性があるものの方が，選択的に採集・収蔵されやすいだろう（Doyle, 1996）．こうした希少種に働くコレクター・バイアスは，希少種が多い地質時代の豊富度の過大評価をもたらすはずである．コレクター・バイアスが強く疑われる場合にこうした影響を最小限に抑えるには，分類学的多様度指数のような希少種の記録に影響されにくい尺度を用いるのが良いだろう．

2．モノグラフ効果

さらに言えば，採集・収蔵された化石標本の全てが研究に供されるわけではない．研究されて論文として公表されて初めて，化石記録として公に認識される．また，論文として公表された化石記録の全てがデータベースに登録されているとも限らない．このように，データベースに基づく多様性変遷史の復元は，広い意味での研究飽和度にも影響される（Tarver *et al.*, 2007; Puchalski *et al.*, 2008; Bernard *et al.*, 2010）．こうしたモノグラフ効果（monographic effects; Raup, 1972; Raup and Boyajian, 1988）は，採集密度とは異なる要因ではあるものの，保存良好な化石を多産する産地ほどよく研究されて多くの論文を生みやすく（Raup, 1977; Dunhill *et al.*, 2012），研究の進んだ著名な産地ほど多くの研究者や化石コレクターを引き付けやすいとすれば，採集密度の効果とモノグラフ効果の間には交互作用が想定される．

ほかにも，モノグラフ効果の一種として，分類群や地域による研究飽和度の不均一性が挙げられる．Paleobiology Database登録データが欧米に偏っている上に，大陸・地域毎に復元された多様性変動曲線は互いにかなり異なるので，全球的と認識されてきた多様性変動パターンが実は欧米における地域的な多様性変動に過ぎないという指摘もある（McGowan and Smith, 2008）．一方，分類群毎の研究飽和度は，暦年に対する名義タクサ数の増加を表した採集者曲線（collector curve）から評価することができる（Benton, 2001）．

3．分類学的バイアス

上記に加えて，特定の時代・分類群の分類学者が分類群を細分化する傾向があるなどの，分類学的バイアスも考慮しなければならない．上述したように，古生物多様性研究では属や科などの高次分類群を扱うことが多いが，古生物の高次分類群は単系統でないものも多く，階級の割振りにも恣意性がある（Forey *et al.*, 2004）．一貫した基準に基づいて分類体系を構築し，これに基づいて分類群毎の産出記録を再検討する分類学的標準化（taxonomic standardization）は，こうした分類学的バイアスへの直接的な対策になるだろう．Culver *et al.*（1987）は，分類学的標準化を行った場合とそうでない場合とで，底生有孔虫の種分化率の見積もりが大きく変わることを報告している．

一方，異なる分類体系を採用した場合の多様性変動パターンの比較から，分類学的バイアスが多様性変動パターンに深刻な影響を与えないとした分析結果も複数報告されている（Wagner, 1995; Adrain and Westrop, 2000; Wagner *et al.*, 2007）．低次分類群と高次分類群とでは豊富度の変動パターンが著しく異なるという分析例もあるが（Signor, 1985; Lane and Benton, 2003），これが分類階級による記録の完全性の違いによるものなのか，分類学的バイアスによるものなのか，あるいは古生物学的に意味のある違いを示しているのか，それを評価するにはさらに多面的な検討が必要であろう．

サンプルサイズ効果

以上のように，地質学的バイアスや人為的バイアスには様々なものがあり，見かけの豊富度に影響を及ぼす要因を個別に評価するのは容易ではない．それよりも，個々の要因については不問に付して，結果として得られている化石記録の量によって見かけの豊富度を基準化する方が現実的だろう．そう考えてしまえば，上で述べたバイアスのうち，化石採集努力，研究飽和度，地層の量などの偏りは，サンプルサイズ効果として集約できる．

1．サンプルサイズに基づく基準化

古生物多様性のデータからサンプルサイズ効果を除くために，Raup（1975）は，群集生態学においてSanders（1968）が提唱した希釈法（rarefaction）を古生物学に導入した．希釈法とは，サンプルに見られる分類群毎のアバンダンス（個体数や産出数など）の分布に基づき，そのサンプルから無作為抽出された一定サイズのサブ・サンプル中に見出されると期待される分類群数を計算するもので，非反復抽出サンプルの分類群－アバンダンス関係が超幾何分布に従うことから導かれるHurlbert（1971）の式がしばしば用いられる．

Raup（1975）は，希釈法によって種数を一定に揃えたときの期待科数の見積もりから，中生代以降のウニ類の

科レベルでの多様性の増加について，新しい時代ほど化石記録が豊富で既知種が多い効果だけでは説明がつかないことを示した．希釈法は元々は種－個体数関係を解析するためのものであったが，Raup（1975）は上述のようにこれを異なる階級の分類群同士の関係に拡張したのである．さらに，Foote（1992）は，これを異質性－種数関係に拡張して，形態学的希釈法（morphological rarefaction）を提案した．

古典的希釈法やブートストラップ法のようにサンプルサイズを揃えて豊富度を基準化する方法は，1990年代以降，古生物多様性変動の研究で広く用いられるようになった（Miller and Foote, 1996; Westrop and Adrian, 1998; Olszewski and Patzkowsky, 2001; Finnegan and Droser, 2005; Clapham *et al.*, 2009; Hendy, 2009; Kiessling *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2014）．もっとも，全球規模での多様性研究に適用する際には，分類群毎の個体数を数えることは不可能なので，データベースに登録されている産出記録数や研究論文数などが分類群毎のアバンダンスの代替指標として用いられている．

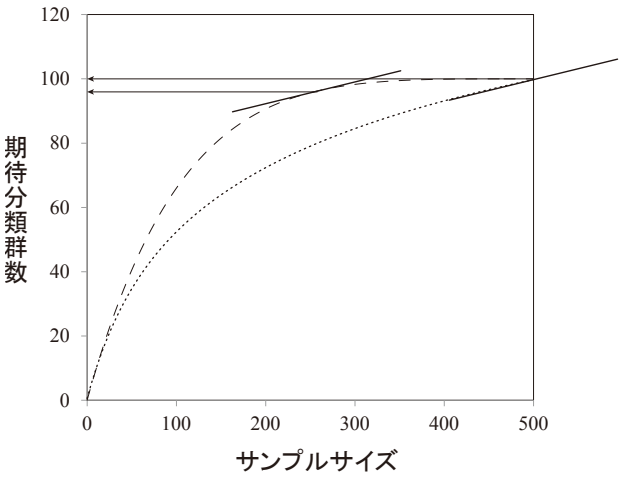

図2．希釈曲線．サンプル中に見出されると期待される分類群の数をサンプルサイズの関数として表したもの．破線の希釈曲線はN＝500でほぼ飽和している（記録がほぼ完全に近い）のに対して，点線で示した希釈曲線はN＝500では飽和しておらず，記録の完全性が低いので，N＝500で両者の期待分類群数を比較するのは公平ではない．むしろ，希釈曲線の接線（実線）の傾き（記録の不完全性）が同じになる位置で期待分類群数を比較する方が適当である．

2．被覆率に基づく基準化

しかしながら，元の多様性が異なる母集団同士を比較する場合には，希釈曲線の形が異なるので，サンプルサイズを揃えて比較するのは必ずしも公平ではない（Alroy, 2010b, c）．同じサイズの抽出サンプルでも，一方はほぼ希釈曲線の飽和点に近い（ほとんどの分類群が抽出されている）のに，他方は飽和点にだいぶ遠いという場合があり得るからである（図2）．見かけの豊富度は真の豊富度とサンプルサイズ効果の両方に影響されるのだから，見かけの豊富度の違いの理由をサンプルサイズ効果のみに帰してサンプルサイズを均一化してしまうと，真の多様性がより高い母集団の多様度を過剰補正することになりかねない．

Paleobiology Databaseプロジェクトを主導するJohn Alroyは，サンプルサイズではなく，サンプルにおける記録の完全性を揃えるようなサンプル抽出法を提唱した（Alroy, 2010b, c）．Alroyはこの方法を定足率充足法（shareholder quorum subsampling）と名付けたが，同じ方法は生態学分野でJost（2010）によっても同時期に独立に考案されている．ここでいうサンプルにおける記録の完全性とは，サンプル中に見出される分類群の母集団における占有率であり，被覆率（coverage）と呼ばれている．母集団について観測することができない以上，被覆率を直接知ることはできないが，サンプル中の分類群毎のアバンダンスが二項分布に従う（つまり，発見確率が分類群によらず均一）と仮定すれば，被覆率は，サンプルに新たな要素が加わったときにそれがサンプル中の既存分類群に属する確率に等しくなるので，希釈曲線の末端部の傾きから見積もることができる（図2）（Chao and Jost, 2012）．また，未発見種遭遇確率に関するGood-Turing推定（Good, 1953）を適用すれば，簡単な近似式によって被覆率推定量を求めることができる（Alroy, 2010b, c）．Chao and Jost（2012）は，被覆率を一定値に揃えた場合の期待種数を求める新たな希釈法と，希釈曲線の外挿による母集団種数の推定法を提案している．

Alroy（2010a）は，Paleobiology Databaseの登録データを先述の定足率充足法によって解析し，従来広く知られてきたSepkoski（1981）らの古典的な顕生累代多様性変動曲線を大幅に改訂した．Sepkoski曲線では，多くの注目を集めてきたオルドビス紀の放散（Miller, 1997; Droser and Finnigan, 2003; Harper, 2006）や，それに続く多様性の安定期である“Paleozoic plateau”がはっきりと認められたが，Alroy曲線ではそれらはほとんど見えなくなってしまった．また，Alroy（2010a）は，三畳紀末の大量絶滅事変が顕生累代で最大級の規模であった可能性を示唆した．こうしたAlroyの新たな結果を受けて，被覆率に基づく多様性の基準化方法は近年急速に普及しつつある（Hannisdal and Peters, 2011; Lloyd *et al.*, 2012; Mayhew *et al.*, 2012; Badgley and Finarelli, 2013; Xing *et al.*, 2014; Bush and Bambach, 2015; Cermeño *et al.*, 2015; Na and Kiessling, 2015）．

しかしながら，生物界における種毎の個体数の分布については，一様よりはむしろ特定の種に集中しがちであることが古くから知られている（Fisher *et al.*, 1943; Preston, 1948）．これが高次分類群毎の産出数の分布にも当てはまるのなら，既発見分類群遭遇確率は被覆率の不偏推定量とはならないはずである．分布形が異なる母

集団同士を比較する場合，被覆率推定量がサンプルにおける記録の完全性の適切な指標にならない可能性を指摘したシミュレーション研究はあるものの（Marcon, 2015），被覆率に基づく方法の理論的妥当性については未だ十分に検討されているとは言い難い．

地質年代単元の期間の不均一性

1．時点多様度と累積多様度

見かけの豊富度を歪める要因には様々なものがあり，その全てをサンプルサイズ効果に還元できるわけではない．ある地質時代について見かけの豊富度を評価するということは，有限の幅を持った年代層序単元内に含まれる産出記録を数えることに他ならない．こうした場合，地質年代単元が長いほど，その時代に実際に生息していた分類群の数は概して多くなるだろう．年代単元長のばらつきは，いわば母集団サイズの不均一性をもたらすものであり，サンプルサイズ効果と同列には扱えない．

生態学や保全生物学では，現在という特定の時間断面における多様性を扱うが，こうしたある時刻における多様度を時点多様度（standing diversity）という．これに対して，古生物学では，上述のように，特定の長さを持った地質年代の間に生息していた分類群の数を数え上げることになる．このようにして見積もられる多様度は累積多様度（piled-up diversity）と呼ばれている（Alroy, 2010b）．累積多様度は時点多様度よりも一般に大きく見積もられ，対象とする期間が長いほど両者の乖離が著しくなることが以前から知られている（Raup, 1972）．つまり，地質年代単元毎に累積多様度を評価しようとすると，見積もられる多様度は単元の期間の長さにも影響されるのである．しかしながら，分類群の回転率（turnover rate）が速いほど地質年代単元が細分されやすい傾向があることなどから，累積多様度と地質年代の期間長は線形の関係にはないので，これを適切に補正することは困難であると認識されている（Raup, 1972, 1985; Escarguel and Bucher, 2004; Alroy, 2008, 2010b, c）．

一方，地質年代の期間長に影響される累積多様度ではなく，時点多様度を化石記録から見積もる方法も試みられてきた．その代表的な例として，地質年代単元境界を化石産出レンジが貫通する分類群（boundary crosser）の数を数えることによって，その境界における時点多様度を評価しようというものである（Sepkoski, 1979; Sepkoski *et al.*, 1981; Bambach, 1999; Foote, 1999）．しかしながら，化石産出レンジを数える方法には，以下に述べるように深刻な問題が指摘されている（Alroy, 2010b, c）．

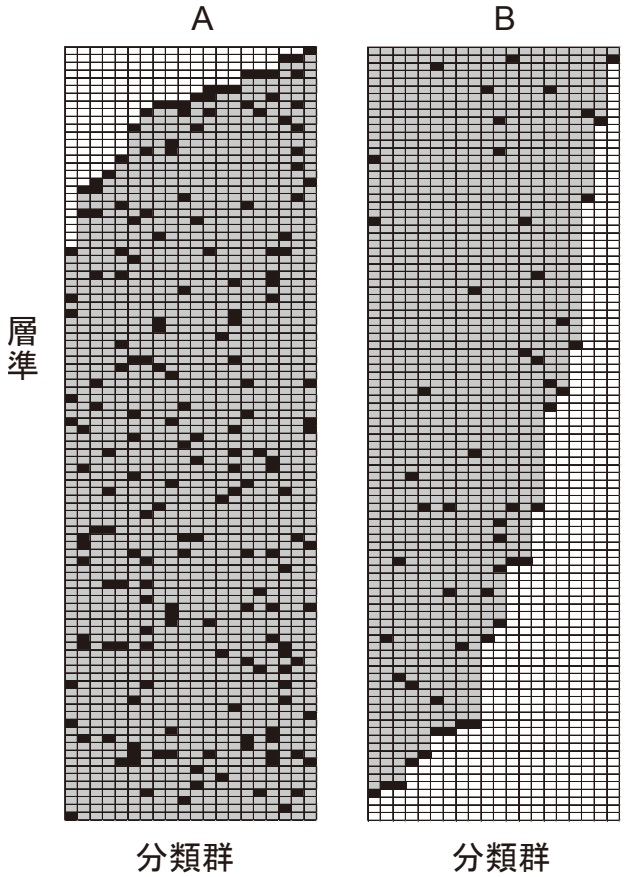

図3．シグノアー－リップス効果と現生記録の引き．100層準に相当する時代にわたって生息した20分類群を想定し，分類群毎に各層準から一定の確率でランダムに化石が産出した場合の仮想的な化石記録を示す．黒塗の枠は化石の産出層準．A，100層準目の直後に大量絶滅が起こって20分類群が一斉に絶滅した場合，各分類群の最終産出層準より下位を産出レンジ（灰色）として，見かけの産出レンジが短いものから長いものに順に並べると，最終産出記録が偶然ばらつくため，恰も絶滅が徐々に進行したかに見えるシグノアー－リップス効果が表れる．B，100層準目の次が現在で，20分類群の全てが現生している場合，各分類群の初産出層準より上位をその分類群の産出レンジ（灰色）として，見かけの産出レンジが長いものから短いものに順に並べると，初産出記録が偶然ばらつくのに対して，現生記録は100％完全に揃っているため，恰も現在に向かって多様性が増加しているように見える現生記録の引きが発生する．

2．シグノアー－リップス効果と現生記録の引き

ある分類群の生息レンジは，その初産出層準と最終産出層準によって決められるわけだが，初産出記録は大抵の場合その分類群が実際に出現した時期よりも後の記録であり，同様に最終産出記録もその分類群が絶滅した時期よりも前の記録である場合が多い．すなわち，分類群毎の化石産出レンジは，一般にその生物の実際の生息期間を短縮したものと考えるべきであり，どの程度短縮されているかは偶然によるところが大きい．

大量絶滅事変で多くの分類群が一斉に絶滅した場合でも，化石産出レンジを数えてしまうと，最終産出層準の確率的なばらつきによって恰も絶滅が徐々に進行したかのように見えてしまうことがあり（Signor and Lipps, 1982），シグノアー－リップス効果（Signor-Lipps effect）として知られている（図3A）．同様の効果によって急速な適応放散が見かけ上鞣されてしまうこともあり

（Jaanusson, 1976），こちらはヤーヌソン効果と呼ばれることがある（Heads, 2012）．前述したように，各分類群の化石産出レンジは一定の確率で両端を切り取られているので，例えば豊富な化石記録を有する顕生累代を対象とした場合，その両端ではレンジ端の短縮効果によって産出レンジの見かけの数が減ってしまう．こうした効果は一般にエッジ効果（edge effect）と呼ばれ（Foote, 2001），高次の分類群ほど顕著になる．シグノアー－リップス効果もヤーヌソン効果も，エッジ効果の特殊な場合と考えられる．

一方，不完全な化石記録に比べると，現生生物の存在記録は格段に充実しており，化石記録がほとんどないような生物も数多くのものが知られているが，そうした現生の記録を“産出記録”と同等に扱ってしまうと，さらに厄介な問題が発生する．散点的な化石記録しかなく，最終産出層準がかなり古い分類群であっても，現生種が知られてさえいれば，その“産出レンジ”は現在まで延伸されるが，もし現生記録がなければ，ずいぶん前に絶滅したことになってしまう．つまり，“産出レンジ”で多様度を評価した場合，絶滅分類群に比べて現生分類群の多様度が過大評価されることになり，その結果として現在に向かって多様度の見せかけの増大が生じることになる（図3B）（Raup, 1972; Smith, 2001; Markov, 2002）．こうした効果は，現生記録の引き（pull of the Recent）と呼ばれている（Raup, 1979）．もし現生記録を“産出記録”と見做さなければ，逆にエッジ効果が現在に向かって見かけの多様度を押し下げるように作用する．つまり，現生記録の引きとエッジ効果は表裏一体の関係にあるといえる．

シグノアー－リップス効果も現生記録の引きも，“産出レンジ”ではなく，各時代で実際に化石が産出した分類群のみを数える限りは発生しない（Alroy, 2010b）．しかし，実産出記録は有限の期間の範囲の中でしか数えることができないので（つまり累積多様度としてしか評価できないので），シグノアー－リップス効果などと地質年代の期間長の効果をともに回避するのは簡単な話ではない．Alroy（2008）は，地質時代をなるべく等間隔に近い期間に分割することでこの効果を緩和する対症療法的な方法を取ったが，化石記録を絶対時間で完全に等間隔に並べることは難しい．もっとも，分類群の絶滅が地質年代単元境界に集中しがちであることから，期間の長さの効果はそれほど深刻ではないという意見もある（Foote, 1994; Alroy, 2008; 2010c）．また，Jablonski *et al.*（2003）は，海生二枚貝に関して，現生属の95％が鮮新統または更新統に化石記録を有することから，多様度の評価における現生記録の引きの影響はほとんどないと述べている．シグノアー－リップス効果も現生記録の引きも，化石記録の完全性が低いグループにおいて特に深刻な効果を及ぼすものと理解すべきであろう．

相違度型多様度を歪めるバイアスとその補正

豊富度型尺度とは異なり，相違度型の多様性尺度は，サンプリング効果の影響を受けにくいものが多い．それは，分類群間あるいは要素間の平均的な距離に基づくものが多いためである（ただし，形態空間中の全データの包絡範囲（Wills *et al.*, 1994）など，サンプリング効果の影響を受ける尺度もある）．しかし一方で，相違度型の多様性尺度は，要素の属性の表し方や距離計量の定義に依存するので，分析バイアス（analytical bias）の影響を受ける（Van Bocxlaer and Schultheiß, 2010）．分析バイアスは，以下に述べるように，理論形態モデルを用いる場合に特に深刻である（生形, 2011）．これまで，形態の異質性解析には理論形態空間（theoretical morphospace; McGhee, 1999, 2007）が広く用いられてきたが（Ward, 1980; Saunders and Swan, 1984; Nikolaeva and Barskov, 1994; Ubukata, 2000; Korn and Klug, 2003; Saunders *et al.*, 2004），こうした解析結果は分析バイアスの影響を考慮して評価されねばならない．

形態空間の歪みによる分析バイアス

1．形質変数の定義に由来する歪み

分析バイアスがもたらす形態空間中の分布の偏りとして以前から指摘されてきたのは，貝殻の理論形態モデルとして良く知られるRaupモデル（Raup and Michelson, 1965; Raup, 1966）において，形状を表す変数同士が代数的に独立でないことよって変数間に見せかけの相関（疑似相関）が発生することである（Schindel, 1990; Stone, 1996; McGhee, 1999）．こうした変数間の擬似相関は，Raupモデルに限らず多くの理論形態モデルに共通する問題であり，その深刻さはモデルによって異なる．理論形態モデルには，生物の形そのものではなく成長の素過程を表したものがあるが，そうしたモデルでは，成長変数同士が独立であっても，出力される形状間に相関が作り出されることがある（Ubukata, 2002, 2003b; Ubukata *et al.*, 2008）．異質性解析に理論形態モデルを用いる場合には，こうした疑似相関が顕著に表れるモデルの使用を避けるべきであろう．

こうした分析バイアスとして生じる変数間の無意味な相関は，理論形態モデル特有の現象ではなく，形態測定学的手法を用いた場合にも発生しうる．輪郭に沿った点の座標データを周期関数と見做して複数の周波数成分に分解するフーリエ変換関連技法では，分析対象の曲線形状が複雑なものほど高次の周波数成分がいずれも大きくなり（Crampton, 1995; Ubukata, 2004; Ubukata *et al.*, 2014），形状を表す係数間に相関が発生する．輪郭のフーリエ解析などでは，係数をそのまま用いず，多変量解析によって座標付けすることでこの問題を回避するのが一般的である．

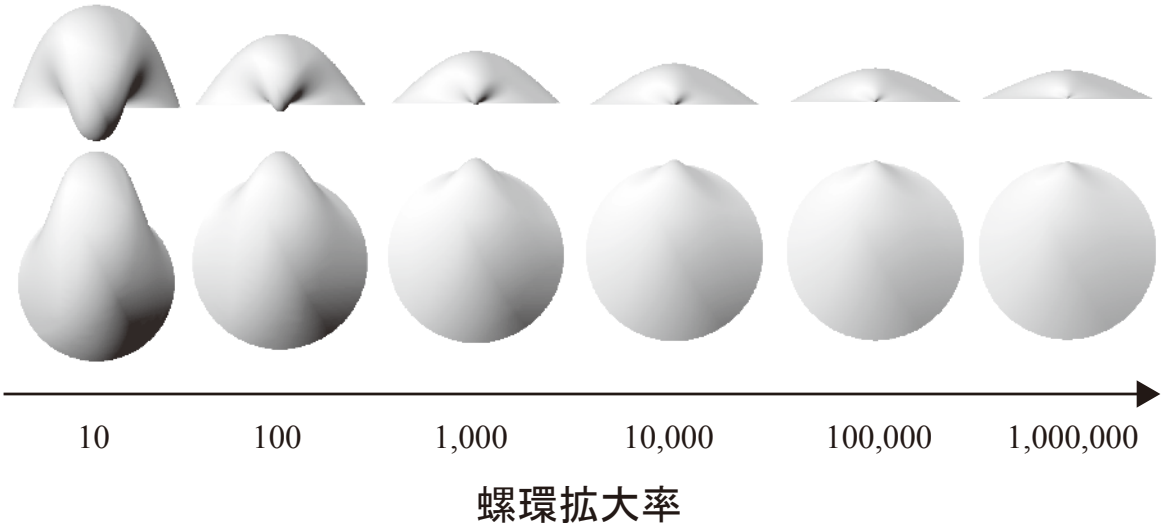

図4．歪んだ形態空間の例．Raupモデルで二枚貝の殻形状の集合を再現した1次元理論形態空間．横軸は螺環拡大率で，対数スケール．それぞれ側面と背面の2方向から見たモデルを図示する．螺環拡大率の値が10,000を超えると，値が10倍になった程度では殻形状の見た目はさほど変わらない．

一方，Raupモデルの変数の一つである螺環拡大率のように，指数関数や冪関数を使って変数を定義した場合，直感的に僅かな形状の差が変数値の桁違いの変化に相当するような形態空間となり（図4），形態空間中にプロットした実際の計測値の分布がしばしば極端に歪んでしまう．同様の現象は，Raupモデルに限らず，理論形態モデルの変数において容易に起こりうる（例えばUbukata, 2005）．こうした場合には，その変数を対数変換するなど，分布の歪みをできるだけ小さくするような変数の変換を探すのが現実的な対処であろう．

また，長さ同士の比のような形状変数を用いる場合，分布の裾野が重い（外れ値の多い）分布になりがちなので，実測値の分布範囲が広がってしまい，多くの実測値が相対的に形態空間の中心近くに集中する一方で，それらから著しく離れたところに一定量の外れ値が分布することになる．一般に，正規分布に独立に従う二つの確率変数の比は，大数の法則が成立しない（つまり期待値が存在しない）コーシー分布という確率分布に従うことが知られており（三中, 1999），比変量が裾野の重い分布を示しやすいのはこのためである．分布の裾野が重い場合，相違度の評価に外れ値が大きく影響してしまうので，異質性解析に単純比変量を使うのは避けたほうが良いだろう．

2．座標付けに伴う歪み

多変量解析によって座標付けられた実測形態空間（empirical morphospace; Chapman *et al.*, 1996; 生形, 2004）も，分析バイアスによる分布の偏りと無縁ではない．まず，実測値の間に非線形な関係が存在する場合，これを主成分平面に投影すると，散布の伸びが湾曲するアーチ効果や，それがさらに顕著になって散布が円環状に配列する馬蹄効果（horseshoe effect）が現れる（小林, 1995; Hammer and Harper, 2006）．馬蹄効果あるいはアーチ効果は，群集データの座標付けにおいて良く知られる歪みであるが，古生物の異質性を解析した研究結果にもこうした効果を見て取れる事例がある（例えばSimon *et al.*, 2010, 2011）．また，著しく異なる形状同士を同じ実測形態空間に座標付けると，第1，第2主成分の寄与率があまり大きくならず（Ubukata *et al.*, 2010），主成分平面上での形状間の距離が元の高次元空間における距離関係を反映しない場合がある．以上のような座標付けに伴う分析バイアスは，最も多用されている主成分分析において特に深刻である．主座標分析をはじめとした多次元尺度法（multi-dimensional scaling）のように，こうした分析バイアスが緩和される多変量解析も考案されているが，古生物の異質性解析への適用例は今のところ限られている（Lupia, 1999; Boyce and Knoll, 2002; Wesley-Hunt, 2005）．

一方，標識点座標データに基づく幾何学的形態測定学を用いる場合には，形状の定義上の理由から，各形状は超球面の上に配置されることになる（Kendall, 1977; Mardia, 1999）．ユークリッド空間を想定した多変量解析を適用して各形状を座標付けるためには，そうした超球面から，平均形状の位置する点でその超球面に接する接空間に各形状を投影する必要がある（図5）（Bookstein, 1996; Dryden and Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004）．その際に，超球面の広い範囲に渡る様々な形状を投影すると，接空間の端が大きく歪んでしまう（Rohlf, 1998, 1999）．つまり，幾何学的形態測定学で用いられる標準的な方法では，著しく異なる形状同士を座標付けると形

態空間がかなり歪んでしまうことになる．幾何学的形態測定学の従来の方法は，種内変異や近縁種間の比較には適しているが，形態が互いに大きく異なる様々な系統のものを包括した形態空間解析には向かないのかもしれない．接空間に投影する従来の方法の対案としては，方向統計学を用いて超球面上で形状変異を解析する方法が考えられる（三中, 2009）．構造地質学では，フォン・ミーゼス分布に基づいて鉱物の伸長方向の集中度を評価する方向統計学的方法や（Masuda *et al.*, 1999），結晶方位の集中度を評価するノンパラメトリックな方法などが用いられており（Michibayashi and Mainprice, 2004），こうした集中度の逆として異質性を求めるような方法もあり得るのではないだろうか．

距離の測り方による分析バイアス

相違度型多様性尺度は，要素間の距離の定義に依存するので，採用した形態空間に適した距離計量を選択すべきことは言うまでもない．形状変数間に相関がある場合には，ユークリッド距離よりは変数間の共分散構造を考慮したマハラノビス汎距離（Mahalanobis, 1936）の方が適した計量だろうし，幾何学的形態測定学によって大きく異なる形状同士を比較する場合は，超球面上の測地距離であるプロクラステス距離（Goodall, 1991）を用いるべきである．

一方，理論形態空間の中には，モデル変数の値を僅かに変えただけで出力される仮想形態が大きく変わるような不連続境界を含むものがある（Okamoto, 1988; Ubukata, 2003a; Tyszka, 2006）．そうした場合，モデル変数値間の差と直感的なかたちの違いに乖離が生じる．異質性変動解析においては，形態形成に関わる遺伝子や後生的な条件の違いではなく，自然選択の直接的な対象となる形態そのものを評価したい場合がほとんどだと思われるので，不連続な形態相を含む理論形態空間の利用自体，異質性の解析には不向きであると言わざるを得ない．

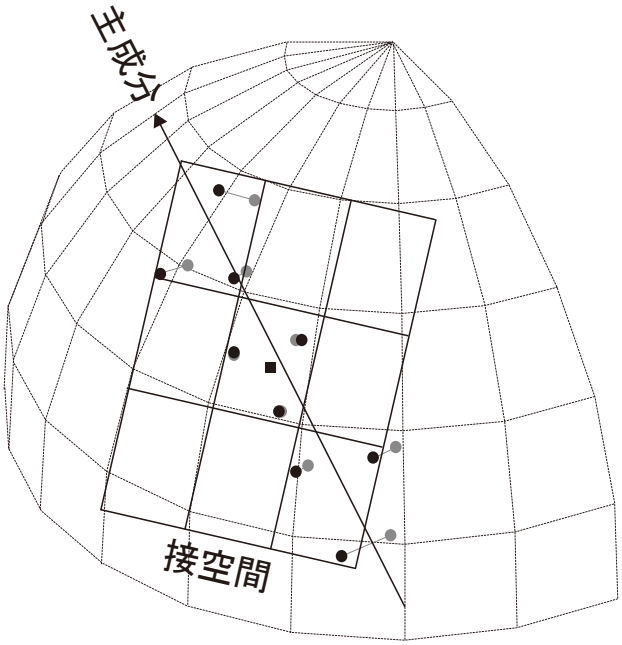

図5．形状空間と接空間．様々な三角形を比較する場合，それらが乗る形状空間は球面であるが，球面上の個々の形状（灰色の丸）を平均形状（黒四角）で接する平面に投影すれば，平面内で投影点（黒丸）が伸びる方向を形状変異の主成分と看做せる．標識点数が多い一般の場合には，これを高次元に拡張した線形投影が行われる．

形態空間に基づく異質性と比べると，分類学的多様度指数における分類群間の距離の定義には任意性が大きい．Clarke and Warwick（1998）は，便宜的に，同属別種同士には1，同科別属同士には2，同亜目別科同士には3，同目別亜目同士には4，同亜綱別目同士には5，別亜綱同士には6というふうに分類学的距離を割り振ったが，理想的には系統樹の樹長による系統的距離が相応しい（Clarke and Warwick, 1998, 1999, 2001）．そして，形態的距離と独立に系統的距離を定義するなら，形質状態の進化ステップ数による樹長ではなく，遺伝的距離が望ましいに違いない．しかしながら，絶滅した生物を対象とする場合には，系統的距離と形態的距離は分離が難しく，混然一体となりがちである．そもそも，ほぼ形態のみに基づいて分類がなされる古生物においては，分類学的多様性と異質性の峻別自体が容易でない場合もある（生形, 2014）．実際に，科以上の高次分類群の数が異質性の代替指標とされることもあり（Erwin, *et al.*, 1987; Gould, 1989），これに対して下位分類群数が分類群豊富度の本質であるという見方もある（Foote, 1997; Erwin, 2007）．それでもなお異質性との交酪を最小限にしようと思うなら，推定分岐年代の深さなどで系統的距離を評価する方が適当であると思われる．

相違度型尺度に基づいて異質性を評価する研究では，サンプルサイズ効果を補正する必要がないためか，ほとんどの場合分類群毎のアバンダンスは考慮されない（Briggs *et al.*, 1992a; Foote, 1993; Lupia, 1999; Villier and Korn, 2004; Melero, 2010; Korn *et al.*, 2013）．しかしながら，アバンダンスを考慮せず，各高次分類群から万遍なく代表種を抽出したようなサンプルを用いると，異質性を過大評価することになるだろう（Foote and Gould, 1992）．希少な分類群も優占する分類群も同数の種で代表させると，結果的に希少な分類群を重視することになってしまうからである．また，ある形質を持ったものがいたかいなかったかの二元データに基づいて相違度を評価した場合，僅かな頻度の極端な形質値が異質性の見積もりを引っ張り上げるだろう．異質性の解析では各分類群を1個体のデータで代表させる場合がほとんどだが，分類群毎のアバンダンスで重みづけするような方法も検討されるべきであろう．

おわりに

今日，多様性変動パターンに関する研究論文では，必ずといって良いほど化石記録のバイアスについて言及されるが，こうした風潮は時に，「古生物学者は独り善がりの自省を好む」（Benton and Emerson, 2007）などと冷笑的に評されることもある．初期の多様性変遷史研究が，様々なバイアスを不問に付して額面通りの化石記録を編纂することで進んだのも事実である（Sepkoski, 1978, 1984; Sepkoski *et al.*, 1981; Benton, 1995）．また，多様度の補正があらゆる場合に意味のある結果をもたらすとは限らない．例えば，カンブリア紀と現在とで節足動物の豊富度型異質性を比較する場合，希釈法なり定足率充足法なりでサンプルサイズあるいは被覆率を揃えてしまうと，実質的には三葉虫と昆虫の比較になってしまう（Briggs *et al.*, 1992b）．そのような場合には，研究課題自体の意味を問い直すべきだろう．多様度の補正は手段に過ぎず，それ自体が目的化すれば多様性変動の研究は古生物学の袋小路になってしまう（Alroy, 2012）．また，分類群や地域による研究飽和度や化石の保存度の偏りは，無作為サンプリングの前提に関わる重大なバイアスであるが，補正が難しく，小手先の解析で克服できるものではない．本稿の主題である古生物学的データの補正云々以前に，データ自体を充実させることが古生物多様性研究の基本であることは述べるまでもあるまい．しかし一方で，古生物学的データのバイアスに関する理解が単に慎重な結論を促すに留まるのだとしたら，やはり袋小路に行き当たるのが目に見えている．バイアスを積極的に補正して多様性変遷史の復元を試みることは，どの時代・地域・分類群で化石記録が決定的に不足しているのかを浮き彫りにし，記載分類学的研究に一つの指針を示すことになるだろう．化石記録のバイアスは，単に留意を促すための標語ではなく，理解し克服するべき対象であると筆者は考えている．本稿でバイアスの分析的な評価とその補正方法に焦点を当てた理由はここにある．

Vermeij and Leighton（2003）は，全球レベルでの多様性変動を追及するより，地域レベルや試料レベルでの多様性研究の方が生態学的・生物地理学的に有意義であると述べているが，対象範囲が狭いほうが結果の解釈がしやすいのは確かであろう．多様性変動の研究は，全球レベルだけでなく，地域レベルや試料レベルのもの，あるいは特定の分類群を対象としたものなど，様々なスケールに渡っている（Jackson and Johnson, 2001; Powell and Kowalewski, 2002; Toshimitsu *et al.*, 2003; Bush and Bambach, 2004; Ruban, 2004; Kowalewski *et al,* 2006; Monnet, 2009; 鈴木, 2016）．形態的異質性に関しては，ボディープランの異なる生物同士を同じ形態空間に座標付けるのは難しいので，分類群毎にその変遷史を復元・解析するのが一般的である（生形, 2012）．しかし一方で，対象が狭くなるほど，それに関わる研究者の数も少なくなるので，特定の研究者によるモノグラフ効果が直接的なインパクトを及ぼしやすい．全生物対象の全球スケールとは違い，統合派（lumper）と分割派（splitter）が打ち消し合うような効果も期待できない．特定の地域・分類群の多様性に注目する場合には，分類学的標準化がより重要な意味を持つだろう．

我が国でも，国内の化石記録に関するデータベースの構築にはかねてから努力が払われてきた．日本古生物学会特別号から出版されたタイプ標本データベースをはじめ（Ikeya *et al.* eds., 2001, 2002, 2003; 2004），これまでに様々な目録類が出版されてきた（Hanzawa *et al.*, 1961; Hayami, 1975; Hanai *et al.*, 1977; Hayami and Kase, 1977; Takayanagi and Hasegawa, 1987; Toshimitsu and Hirano, 2000）．また，検索機能を有した標本データベースも構築され，ウェブで公開されている（産業技術総合研究所，The database of Japanese fossil type specimens described during the 20th Century（Web版），https://gbank.gsj.jp/FossilType/；山本ほか（2007），在日本脊椎動物化石標本データベース，http://jafov.jpaleodb.org/index.php など）．こうしたデータベースを活用した分析や，産出記録を網羅的に集めた次世代型データベースの構築，さらには Paleobiology Database プロジェクトとの連携など，速水（2009）が“情報古生物学”と呼んだこの分野への本格的参画は今後の課題である．

謝辞

大路樹生博士と佐藤慎一博士には本稿を改善する上で有益なご意見を頂いた．ここに記して謝意を表す．

文献

Adrain, J. M. and Westrop, S. R., 2000. An empirical assessment of taxic paleobiology. *Science*, **289**, 110–112.

Alroy, J., 2008. Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11536–11542.

Alroy, J., 2010a. The shifting balance of diversity among marine animal groups. *Science*, **329**, 1191–1194.

Alroy, J., 2010b. Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification. *Palaeontology*, **53**, 1211–1235.

Alroy, J., 2010c. Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates. *In* Alroy, J. and Hunt, G., *eds., Quantitative Methods in Paleobiology*, 55–80. The Paleontological Society, Boulder.

Alroy, J., 2012. Are taxonomic diversity curves a scientific dead end ? *Proceeding of the 34th International Geological Congress 2012, Abstract,* 3168.

Alroy, J., Aberhan, M., Bottjer, D. J., Foote, M., Fürsich, F. T., Harries, P. J., Hendy, A. J. W., Holland, S. M., Ivany, L. C., Kiessling, W., Kosnik, M. A., Marshall, C. R., McGowan, A. J., Miller, A. I., Olszewski, T. D., Patzkowsky, M. E., Peters, S. E., Villier, L.,

Wagner, P. J., Bonuso, N., Borkow, P. S., Brenneis, B., Clapham, M. E., Fall, L. M., Ferguson, C. A., Hanson, V. L., Krug, A. Z., Layou, K. M., Leckey, E. H., Nürnberg, S., Powers, C. M., Sessa, J. A., Simpson, C., Tomašových, A. and Visaggi, C. C., 2008. Phanerozoic trends in the diversity of marine invertebrates. *Science*, **321**, 97–100.

Alroy, J., Marshall, C. R., Bambach, R. K., Bezusko, K., Foote, M., Fürsich, F. T., Hansen, T. A., Holland, S. M., Ivany, L. C., Jablonski, D., Jacobs, D. K., Jones, D. C., Kosnik, M. A., Lidgard, S., Low, S., Miller, A. I., Novack-Gottshall, P. M., Olszewski, T. D., Patzkowsky, M. E., Raup, D. M., Roy, K., Sepkoski, J. J. Jr., Sommers, M. G., Wagner, P. J. and Webber, A., 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 6261–6266.

Badgley, C. and Finarrelli, J. A., 2013. Diversity dynamics of mammals in relation to tectonic and climatic history: comparison of three Neogene records from North America. *Paleobiology*, **39**, 373–399.

Bambach, R. K., 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*, **3**, 152–167.

Bambach, R. K., 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. *In* Tevesz, M. J. S. and McCall, P. L., *eds.*, *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*, 719–746. Plenum, New York.

Bambach, R. K., 1999. Energetics in the global marine fauna: a connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. *Geobios*, **32**, 131–144.

Barnosky, A. D., 2001. Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 172–185.

Barrett, P. M., McGowan, A. J. and Page, V., 2009. Dinosaur diversity and the rock record. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **276**, 2667–2674.

Benton, M. J., 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science*, **268**, 52–58.

Benton, M. J., 2001. Biodiversity through time. *In* Briggs, D. E. G. and Crowther, P. R. *eds.*, *Palaeobiology II*, 211–220. Blackwell, Malden.

Benton, M. J., 2009. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science*, **323**, 728–732.

Benton, M. J. and Emerson, B. C., 2007. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. *Palaeontology*, **50**, 23–40.

Benton, M. J., Wills, M. A. and Hitchin, R., 2000. Quality of the fossil record through time. *Nature*, **403**, 534–537.

Bernard, E. L., Ruta, M., Tarver, J. E. and Benton, M. J., 2010. The fossil record of early tetrapods: worker effort and the end-Permian mass extinction. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**, 229–239.

Bookstein, F. L., 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. *In* Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. and Slice, D. E., *eds.*, *Advances in Morphometrics*, 131–151. Plenum, New York.

Bottjer, D. J. and Jablonski, D., 1988. Paleoenvironmental patterns in the evolution of post-Paleozoic benthic marine invertebrates. *Palaios*, **3**, 540–560.

Boyce, K. and Knoll, A. H., 2002. Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Paleozoic vascular plants. *Paleobiology*, **28**, 70–100.

Brayard, A., Escarguel, G., Bucher, H., Monnet, C., Brühwiler, T., Goudemand, N., Galfetti, T. and Guex, J., 2009. Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. *Science*, **325**, 1118–1121.

Briggs, D. E. G., Fortey, R. A. and Wills, M. A., 1992a. Morphological disparity in the Cambrian. *Science*, **256**, 1670–1673.

Briggs, D. E. G., Fortey, R. A. and Wills, M. A., 1992b. Cambrian and Recent morphological disparity, Response. *Science*, **258**, 1817–1818.

Brosse, M., Brayard, A., Fara, E. and Neige, P., 2013. Ammonoid recovery after the Permian–Triassic mass extinction: a re-exploration of morphological and phylogenetic diversity patterns. *Journal of the Geological Society*, **170**, 225–236.

Bush, A. M. and Bambach, R. K., 2004. Did alpha diversity increase through the Phanerozoic? Lifting the veils of taphonomic, latitudinal, and environmental biases. *The Journal of Geology*, **112**, 625–642.

Bush, A. M. and Bambach, R. K., 2015. Sustained Mesozoic–Cenozoic diversification of marine Metazoa: a consistent signal from the fossil record. *Geology*, **43**, 979–982.

Butler, R. J., Barrett, P. M., Nowbath, S. and Upchurch, P., 2009. Estimating the effects of the rock record on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. *Paleobiology*, **35**, 432–446.

Butler, R. J., Benson, R. B. J. and Barrett, P. M., 2013. Pterosaur diversity: untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **372**, 78–87.

Cermeño, P., Falkowski, P. G., Romero, O. E., Schaller, M. F. and Vallina, S. M., 2015. Continental erosion and the Cenozoic rise of marine diatoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**, 4239–4244.

Chao, A. and Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, **93**, 2533–2547.

Chapman, R. E., Rasskin-Gutman, D. and Weishampel, D. B., 1996. Exploring the evolutionary history of a group using multiple morphospaces of varying complexity and philosophy. *In* Repetski, J. E., *ed.*, *Sixth North American Paleontological Convention Abstracts of Papers*, 66. The Paleontological Society, Knoxville.

Cherns, L. and Wright, V. P., 2000. Missing molluscs as evidence of large-scale, early skeletal aragonite dissolution in a Silurian sea. *Geology*, **28**, 791–794.

Ciampaglio, C. N., Kemp, M. and McShea, D. W., 2001. Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity. *Paleobiology*, **27**, 695–715.

Clapham, M. E., Shen, S. and Bottjer, D. J., 2009. The double mass extinction revisited: reassessing the severity, selectivity, and causes of the end-Guadalupian biotic crisis (Late Permian). *Paleobiology*, **35**, 32–50.

Clarke, K. R. and Warwick, R. M., 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 523–531.

Clarke, K. R. and Warwick, R. M., 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series*, **184**, 21–29.

Clarke, K. R. and Warwick, R. M., 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, **216**, 265–278.

Crampton, J. S., 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, **28**, 179–186.

Crampton, J. S., Beu, A. G., Cooper, R. A., Jones, C. A., Marshall, B. and Maxwell, P. A., 2003. Estimating the rock volume bias in paleobiodiversity studies. *Science*, **301**, 358–360.

Culver, S. J., Buzas, M. A. and Collins, L. S., 1987. On the value of taxonomic standardization in evolutionary studies. *Paleobiology*, **13**, 169–176.

De Blasio, F. V., Liow, L. H., Schweder, T. and De Blasio, B. F., 2015. A model for global diversity in response to temperature change over geological time scales, with reference to planktic organisms. *Journal of Theoretical Biology*, **365**, 445–456.

Doyle, P., 1996. *Understanding Fossils: An Introduction to Invertebrate*

Palaeontology. 424p., John Wiley & Sons, Chichester.
Droser, M. and Finnigan, S., 2003. The Ordovician radiation: a follow-up to the Cambrian explosion? *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 178–184.
Dryden, I. L. and Mardia, K. V., 1998. *Statistical Shape Analysis*. 347p., John Wiley & Sons, Chichester.
Dunhill, A. M., 2011. Using remote sensing and a GIS to quantify rock exposure area in England and Wales: implications for paleodiversity studies. *Geology*, **39**, 111–114.
Dunhill, A. M., 2012. Problems with using rock outcrop area as a paleontological sampling proxy: rock outcrop and exposure area compared with coastal proximity, topography, land use, and lithology. *Paleobiology*, **38**, 126–143.
Dunhill, A. M., Benton, M. J., Newell, A. J. and Twitchett, R. J., 2013. Completeness of the fossil record and the validity of sampling proxies: a case study from the Triassic of England and Wales. *Journal of the Geological Society*, **170**, 291–300.
Dunhill, A. M., Benton, M. J., Twitchett, R. J. and Newell, A. J., 2012. Completeness of the fossil record and the validity of sampling proxies at outcrop level. *Palaeontology*, **55**, 1155–1175.
Erwin, D. H., 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context. *Palaeontology*, **50**, 57–73.
Erwin, D. H., Valentine, J. W. and Sepkoski, J. J. Jr., 1987. A comparative study of diversification events: the early Paleozoic vs. the Mesozoic. *Evolution*, **41**, 1177–1186.
Escarguel, G. and Bucher, H., 2004. Counting taxonomic richness from discrete biochronozones of unknown duration: a simulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **202**, 181–208.
Finnegan, S. and Droser, M. L., 2005. Relative and absolute abundance of trilobites and rhynchonelliform brachiopods across the Lower / Middle Ordovician boundary, eastern Basin and Range. *Paleobiology*, **31**, 480–502.
Fisher, R. A., Corbelt, A. S. and Williams, C. B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, **12**, 42–58.
Foote, M., 1992. Rarefaction analysis of morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, **18**, 1–16.
Foote, M., 1993. Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, **19**, 185–204.
Foote, M., 1994. Morphological disparity in Ordovician–Devonian crinoids and the early saturation of morphological space. *Paleobiology*, **20**, 320–344.
Foote, M., 1997. The evolution of morphological disparity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 129–152.
Foote, M., 1999. Morphological diversity in the evolutionary radiation of Paleozoic and post-Paleozoic crinoids. *Paleobiology*, **25** (supplement), 1–115.
Foote, M., 2001. Calibrating diversity. *In* Briggs, D. E. G. and Crowther, P. R. *eds., Palaeobiology II*, 500–504. Blackwell, Malden.
Foote, M. and Gould, S. J., 1992. Cambrian and Recent morphological disparity. *Science*, **258**, 1816.
Foote, M. and Miller, A. I., 2007. *Principles of Paleontology, Third Edition*. 354p., Freeman, New York.
Forey, P. L., Fortey, R. A., Kenrick, P. and Smith, A. B., 2004. Taxonomy and fossils: a critical appraisal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **359**, 351–367.
Fountaine, M. R., Benton, M. J., Dyke, G. J. and Nudds, R. L., 2005. The quality of the fossil record of Mesozoic birds. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **272**, 639–653.
Good, I. J., 1953. The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika*, **40**, 237–264.
Goodall, C., 1991. Procrustes methods in the statistical shape analysis. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)*, **53**, 285–339.
Gould, S. J., 1989. *Wonderful Life*. 347p., Norton, New York.
Gregor, C. B., 1968. The rate of denudation in post-Algonkian time. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B, Physical Sciences*, **71**, 22–30.
Hammer, Ø. and Harper, D., 2006. *Paleontological Data Analysis*. 351p., Blackwell, Oxford.
Hanai, T., Ikeya, N., Ishizaki, K., Sekiguchi, Y. and Yajima, N., 1977. Checklist of Ostracoda from Japan and its adjacent seas. *The University Museum, the University of Tokyo, Bulletin*, (12), 1–119.
Hannisdal, B. and Peters, S., 2011. Phanerozoic Earth system evolution and marine biodiversity. *Science*, **334**, 1121–1124.
Hanzawa, S., Asano, K. and Takai, F., 1961. *The Catalogue of Type Specimens of Fossils Whose Repositories Reside in Japan. Palaeontological Society of Japan 25th Anniversary Volume*. 422p., Palaeontological Society of Japan, Tokyo.
Harper, D. A. T., 2006. The Ordovician biodiversification: setting an agenda for marine life. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **232**, 148–166.
Hasegawa, T., 2003. Cretaceous terrestrial paleoenvironments of northeastern Asia suggested from carbon isotope stratigraphy: increased atmospheric pCO_2-induced climate. *Journal of Asian Earth Sciences*, **21**, 849–859.
Hayami, I., 1975. A systematic survey of the Mesozoic Bivalvia from Japan. *The University Museum, the University of Tokyo, Bulletin*, (10), 1–228.
速水　格，2009．古生物学．214p.，東京大学出版会，東京．
Hayami, I. and Kase, T., 1977. A systematic survey of the Paleozoic and Mesozoic Gastropoda and Paleozoic Bivalvia from Japan. *The University Museum, the University of Tokyo, Bulletin*, (13), 1–131.
Heads, M., 2012. Bayesian transmogrification of clade divergence dates: a critique. *Journal of Biogeography*, **39**, 1749–1756.
Hendy, A. J. W., 2009. The influence of lithification on Cenozoic marine biodiversity trends. *Paleobiology*, **35**, 51–62.
Hickman, C. S., 1988. Analysis of form and function in fossils. *American Zoologist*, **28**, 775–793.
Holland, S. M. and Sclafani, J. A., 2015. Phanerozoic diversity and neutral theory. *Paleobiology*, **41**, 369–376.
Hurlbert, S. H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**, 577–586.
Ikeya, N., Hirano, H. and Ogasawara, K. *eds.*, 2001. *The Database of Japanese Fossil Type Specimens Described during the 20th Century. Palaeontological Society Special Paper*, (39). 500p., Palaeontological Society of Japan, Tokyo.
Ikeya, N., Hirano, H. and Ogasawara, K. *eds.*, 2002. *The Database of Japanese Fossil Type Specimens Described during the 20th Century (Part 2). Palaeontological Society Special Paper*, (40). 569p., Palaeontological Society of Japan, Tokyo.
Ikeya, N., Hirano, H. and Ogasawara, K. *eds.*, 2003. *The Database of Japanese Fossil Type Specimens Described during the 20th Century (Part 3). Palaeontological Society Special Paper*, (41). 353p., Palaeontological Society of Japan, Tokyo.
Ikeya, N., Hirano, H. and Ogasawara, K. *eds.*, 2004. *The Database of Japanese Fossil Type Specimens Described during the 20th Century (Part 4). Palaeontological Society Special Paper*, (42). 72p., Palaeontological Society of Japan, Tokyo.
Isozaki, Y., 1997. Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: records from lost deep sea. *Science*, **276**, 235–238.
Jaanusson, V., 1976. Faunal dynamics in the Middle Ordovician (Viruan) of Baltoscandia. In Bassett, M. G., *ed., The Ordovician System: Proceedings of a Palaeontological Association Symposium Birmingham, September 1974*, 301–326. University of Wales Press, Cardiff.
Jablonski, D., 2008. Biotic interactions and macroevolution: extinctions and mismatches across scales and levels. *Evolution*, **62**, 715–739.
Jablonski, D., Roy, K., Valentine, J. W., Price, R. M. and Anderson,

P. S., 2003. The impact of the Pull of the Recent on the history of marine diversity. *Science*, **300**, 1133–1135.

Jackson, J. B. C. and Johnson, K. G., 2001. Measuring past biodiversity. *Science*, **293**, 2401–2404.

Jost, L., 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity*, **2**, 207–232.

Kaiho, K., Kajiwara, Y., Nakano, T., Miura, Y., Kawahata, H., Tazaki, K., Ueshima, M., Chen, Z. and Shi, G. R., 2001. End-Permian catastrophe by a bolide impact: evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle. *Geology*, **29**, 815–818.

Kashiyama, Y. and Oji, T., 2004. Low-diversity shallow marine benthic fauna from the Smithian of northeast Japan: paleoecologic and paleobiogeographic implications. *Paleontological Research*, **8**, 199–218.

Kendall, D., 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, **9**, 428–430.

Kidwell, S. M., 2005. Shell composition has no net impact on large-scale evolutionary patterns in molluscs. *Science*, **307**, 914–917.

Kiessling, W., 2005. Long-term relationships between ecological stability and biodiversity in Phanerozoic reefs. *Nature*, **433**, 410–413.

Kiessling, W., Simpson, C. and Foote, M., 2010. Reefs as cradles of evolution and sources of biodiversity in the Phanerozoic. *Science*, **327**, 196–198.

Knoll, A. H., Niklas, K. J. and Tiffney, B. H., 1979. Phanerozoic land-plant diversity in North America. *Science*, **206**, 1400–1402.

小林四郎，1995．生物群集の多変量解析．194p.，蒼樹書房，東京．

Korn, D., Hopkins, M. J. and Walton, S. A., 2013. Extinction space—a method for the quantification and classification of changes in morphospace across extinction boundaries. *Evolution*, **67**, 2795–2810.

Korn, D. and Klug, C., 2003. Morphological pathways in the evolution of Early and Middle Devonian ammonoids. *Paleobiology*, **29**, 329–348.

Kowalewski, M., Kiessling, W., Aberhan, M., Fürsich, F. T., Scarponi, D., Barbour Wood, S. L. and Hoffmeister, A. P., 2006. Ecological, taxonomic, and taphonomic components of the post-Paleozoic increase in sample-level species diversity of marine benthos. *Paleobiology*, **32**, 533–561.

Kröger, B. and Ebbestad, J. O. R., 2014. Palaeoecology and palaeogeography of Late Ordovician (Katian–Hirnantian) cephalopods of the Boda Limestone, Siljan district, Sweden. *Lethaia*, **47**, 15–30.

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.

Lane, A. and Benton, M. J., 2003. Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve. *The American Naturalist*, **162**, 265–276.

Lloyd, G. T., Pearson, P. N., Young, J. R. and Smith, A. B., 2012. Sampling bias and the fossil record of planktonic foraminifera on land and in the deep sea. *Paleobiology*, **38**, 569–584.

Lupia, R., 1999. Discordant morphological disparity and taxonomic diversity during the Cretaceous angiosperm radiation: North American pollen record. *Paleobiology*, **25**, 1–28.

MacArthur, R. H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**, 533–536.

Mahalanobis, P. C., 1936. On the generalized distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences (Calcutta)*, **2**, 49–55.

Mander, L. and Twitchett, R. J., 2008. Quality of the Triassic–Jurassic bivalve fossil record in Northwest Europe. *Palaeontology*, **51**, 1213–1223.

Mannion, P. D. and Upchurch, P., 2010. Completeness metrics and the quality of the sauropodomorph fossil record through geological and historical time. *Paleobiology*, **36**, 283–302.

Marcon, E., 2015. Practical estimation of diversity from abundance data. *Portail des Publications Scientifiques d'AgroParisTech*, https://hal-agroparistech. archives-ouvertes. fr/hal-01212435v2.

Mardia, K. V., 1999. Statistical shape analysis and its applications. *In* Chaplain, M. A. J., Singh, G. D. and McLachlan, J. C., *eds., On Growth and Form: Spatio-temporal Pattern Formation in Biology*, 337–355. John Wiley & Sons, Chichester.

Markov, A. V., 2002. Mechanisms responsible for the increase in the taxonomic diversity in the Phanerozoic marine biota. *Paleontological Journal*, **36**, 121–130.

Masuda, T., Kugimiya, Y., Aoshima, I., Hara, Y. and Ikei, H., 1999. A statistical approach to determination of a mineral lineation. *Journal of Structural Geology*, **21**, 467–472.

Mayhew, P. J., Bell, M. A., Benton, T. G. and McGowan, A. J., 2012. Biodiversity tracks temperature over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 15141–15145.

McGhee, G. R. Jr., 1999. *Theoretical Morphology: The Concept and Its Applications*. 316p., Columbia University Press, New York.

McGhee, G. R. Jr., 2007. *The Geometry of Evolution: Adaptive Landscape and Theoretical Morphospaces*. 195p., Cambridge University Press, New York.

McGowan, A. J. and Smith, A. B., 2008. Are global Phanerozoic marine diversity curves truly global? A study of the relationship between regional rock records and global Phanerozoic marine diversity. *Paleobiology*, **34**, 80–103.

Meloro, C., 2010. Morphological disparity in Plio-Pleistocene large carnivore guilds from Italian peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, **56**, 33–44.

Michibayashi, K. and Mainprice, D., 2004. The role of pre-existing mechanical anisotropy on shear zone development within oceanic mantle lithosphere: an example from the Oman ophiolite. *Journal of Petrology*, **45**, 405–414.

Miller, A. I., 1997. Detecting global diversity patterns: examples from the Ordovician radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 85–104.

Miller, A. I. and Foote, M., 1996. Calibrating the Ordovician Radiation of marine life: implications for Phanerozoic diversity trends. *Paleobiology*, **22**, 304–309.

三中信宏，1999．形態測定学．棚部・森，古生物の科学2，古生物の形態と解析，61–99．朝倉書店，東京．

三中信宏，2009．幾何学的形態測定学：「かたち」の数理と統計の最前線．日本数理生物学会ニュースレター，(57)，6–13．

Mondal, S. and Harries, P. J., 2016. Phanerozoic trends in ecospace utilization: the bivalve perspective. *Earth-Science Reviews*, **152**, 106–118.

Monnet, C., 2009. The Cenomanian-Turonian boundary mass extinction (Late Cretaceous): new insights from ammonoid biodiversity patterns of Europe, Tunisia and the Western Interior (North America). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **282**, 88–104.

Na, L. and Kiessling, W., 2015. Diversity partitioning during the Cambrian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**, 4702–4706.

Newell, N. D., 1959. Adequacy of the fossil record. *Journal of Paleontology*, **33**, 488–499.

Nikolaeva, S. V. and Barskov, I. S., 1994. Morphological trends in the evolution of Carboniferous ammonoids. *Newes Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhundlungen*, **193**, 401–418.

Novack-Gottshall, P. M., 2007. Using a theoretical ecospace to quantify the ecological diversity of Paleozoic and modern marine biotas. *Paleobiology*, **33**, 273–294.

Okamoto, T., 1988. Developmental regulation and morphological

salutation in the heteromorph ammonite *Nipponites*. *Paleobiology*, **4**, 272–286.

Olszewski, T. D. and Patzkowsky, M. E., 2001. Evaluating taxonomic turnover: Pennsylvanian–Permian brachiopods and bivalves of the North American Midcontinent. *Paleobiology*, **27**, 646–668.

Peters, S. E. and Foote, M., 2002. Determinants of extinction in the fossil record. *Nature*, **416**, 420–424.

Powell, M. and Kowalewski, M., 2002. Increase in evenness and sampled alpha diversity through the Phanerozoic: comparison of early Paleozoic and Cenozoic marine fossil assemblages. *Geology*, **30**, 331–334.

Preston, F. W., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29**, 254–283.

Puchalski, S. S., Eernisse, D. J. and Johnson, C. C., 2008. The effect of sampling bias on the fossil record of chitons (Mollusca, Polyplacophora). *American Malacological Bulletin*, **25**, 87–95.

Purnell, M. A. and Donoghue, P. C. J., 2005. Between death and data: biases in interpretation of the fossil record of conodonts. *Special Papers in Paleontology*, **73**, 7–25.

Rabosky, D. L. and Sorhannus, U., 2009. Diversity dynamics of marine planktonic diatoms across the Cenozoic. *Nature*, **457**, 183–187.

Raup, D. M., 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, **40**, 1178–1190.

Raup, D. M., 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science*, **177**, 1065–1071.

Raup, D. M., 1975. Taxonomic diversity estimation using rarefaction. *Paleobiology*, **1**, 333–342.

Raup, D. M., 1976a. Species diversity in the Phanerozoic: a tabulation. *Paleobiology*, **2**, 279–288.

Raup, D. M., 1976b. Species diversity in the Phanerozoic: an interpretation. *Paleobiology*, **2**, 289–297.

Raup, D. M., 1977. Systematists follow the fossils. *Paleobiology*, **3**, 328–329.

Raup, D. M., 1979. Biases in the fossil record of species and genera. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, **13**, 85–91.

Raup, D. M., 1985. Mathematical models of cladogenesis. *Paleobiology*, **11**, 42–52.

Raup, D. M. and Boyajian, G. E., 1988. Patterns of generic extinction in the fossil record. *Paleobiology*, **14**, 109–125.

Raup, D. M. and Michelson, A., 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, **147**, 1294–1295.

Raup, D. M. and Sepkoski, J. J. Jr., 1982. Mass extinction in the marine fossil record. *Science*, **215**, 1501–1503.

Rohlf, F. J., 1998. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Systematic Biology*, **47**, 147–158.

Rohlf, F. J., 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification*, **16**, 197–223.

Ruban, D. M., 2004. Diversity dynamics of Early–Middle Jurassic brachiopods of Caucasus, and the Pliensbachian–Toarcian mass extinction. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49**, 275–282.

Sanders, H. L., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, **102**, 243–282.

Saunders, W. B. and Swan, A. R. H., 1984. Morphology and morphological diversity of mid-Carboniferous (Namurian) ammonoids in time and space. *Paleobiology*, **10**, 195–228.

Saunders, W. B., Work, D. M. and Nikolaeva, S. V., 2004. The evolutionary history of shell geometry in Paleozoic ammonoids. *Paleobiology*, **30**, 19–43.

Schindel, D. E., 1990. Unoccupied morphospace and the coiled geometry of gastropods: architectural constraint or geometric covariance? *In* Ross, R. M. and Allmon, W. D., *eds.*, *Causes of Evolution: A Paleontological Perspective*, 270–304. University of Chicago Press, Chicago.

Sepkoski, J. J. Jr., 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders. *Paleobiology*, **4**, 223–251.

Sepkoski, J. J. Jr., 1979. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, **5**, 222–251.

Sepkoski, J. J. Jr., 1981. Phanerozoic marine diversity and fossil record. *Nature*, **293**, 435–437.

Sepkoski, J. J. Jr., 1982. A compendium of fossil marine families. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, **51**, 1–125.

Sepkoski, J. J. Jr., 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, **10**, 246–267.

Sepkoski, J. J. Jr., Bambach, R. K., Raup, D. M. and Valentine, J. W., 1981. Phanerozoic marine diversity and fossil record. *Nature*, **293**, 435–437.

Sheehan, P. M., 1977. A reflection of labor by systematics? *Paleobiology*, **3**, 325–328.

Signor, P. W. III, 1985. Real and apparent trends in species richness through time. *In* Valentine, J. W., *ed.*, *Phanerozoic Diversity Patterns*, 129–150. Princeton University Press, New Jersey.

Signor, P. W. III, 1990. The geologic history of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 509–539.

Signor, P. W. III and Lipps, J. H., 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns, and catastrophes in the fossil record. *Geological Society of America Special Publication*, **190**, 291–296.

Simon, M. C., Korn, D. and Koenemann, S., 2010. Disparity fluctuations in Jurassic ammonoids by means of conch geometry. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **292**, 520–531.

Simon, M. C., Korn, D. and Koenemann, S., 2011. Temporal patterns in disparity and diversity of the Jurassic ammonoids of southern Germany. *Fossil Record*, **14**, 77–94.

Simpson, E. H., 1949. Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 688.

Smith, A. B., 2001. Large-scale heterogeneity of the fossil record: implications for Phanerozoic biodiversity studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **356**, 351–367.

Smith, A. B., Lloyd, G. T. and McGowan, A. J., 2012. Phanerozoic marine diversity: rock record modelling provides an independent test of large-scale trends. *Proceedings of the Royal Society B*, doi:10.1098/rspb.2012.1793

Stone, J. R., 1996. The evolution of ideas: a phylogeny of shell models. *The American Naturalist*, **148**, 904–929.

須藤　斎・岩井雅夫・秋葉文雄，2016．化石データベースを用いて生物進化の研究をするときの注意点．化石，(99)，7–14.

鈴木紀毅，2016．シノニム・データベースPaleoTax for Windowsに基づく放散虫研究の現状．化石，(99)，15–31.

Takahashi, A., 2005. Diversity changes in Cretaceous inoceramid bivalves of Japan. *Paleontological Research*, **9**, 217–232.

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**, 234, doi:10.1038/ncomms1233

Takayanagi, Y. and Hasegawa, S., 1987. *Checklist and Bibliography of Post-Paleozoic Foraminifera Established by Japanese Workers, 1980–1986*. 95p., Institute of Geology and Paleontology, Tohoku University, Sendai.

Tarver, J. E., Braddy, S. J. and Benton, M. J., 2007. The effects of sampling bias on palaeontological faunas and implications for macroevolutionary studies. *Palaeontology*, **50**, 177–184.

Thomas, R. D. K. and Reif, W. -E., 1993. The skeleton space: a finite set of organic designs. *Evolution*, **47**, 341–360.

Thomas, R. D. K., Shearman, R. M. and Stewart, G. W., 2000. Evolutionary exploitation of design options by the first animals with hard skeletons. *Science*, **288**, 1239–1242.

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.
Tyszka, J., 2006. Morphospace of foraminiferal shells: results from the moving reference model. *Lethaia*, **39**, 1–12.
Ubukata, T., 2000. Theoretical morphology of hinge and shell form in Bivalvia: geometric constraints derived from space conflict between umbones. *Paleobiology*, **26**, 606–624.
Ubukata, T., 2002. Stacking increments: a new model and morphospace for the analysis of bivalve shell growth. *Historical Biology*, **15**, 303–321.
Ubukata, T., 2003a. A theoretical morphologic analysis of bivalve ligaments. *Paleobiology*, **29**, 369–380.
Ubukata T., 2003b. Pattern of growth rate around aperture and shell form in Bivalvia: a theoretical morphologic study. *Paleobiology*, **29**, 480–491.
Ubukata, T., 2004. Phylogenetic constraints and adaptive modification in shell outline of the Pectinidae (Bivalvia): an elliptic Fourier analysis. *Venus*, **62**, 149–160.
生形貴男，2004．形態空間解析による生物の形態的多様性の研究．化石，(75)，46–53.
Ubukata, T., 2005. Theoretical morphology of bivalve shell sculptures. *Paleobiology*, **31**, 643–655.
生形貴男，2011．生物のかたちの測定と比較．化石，(89)，39–53.
生形貴男，2012．古生物異質性変動の復元に向けて―地球生命史研究の新展開―．月刊海洋，**44**，287–292.
生形貴男，2014．古生物多様性の評価に関する諸問題．*Japan Geoscience Letters*，**10**（4），3–5.
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. *Palaeontologica Electronica*, **17**, 1. 9A.
Valentin, J. W., 1969. Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time. *Palaeontology*, **12**, 684–709.
Van Bocxlaer, B. and Schultheiß, R., 2010. Comparison of morphometric techniques for shapes with few homologous landmarks based on machine-learning approaches to biological discrimination. *Paleobiology*, **36**, 497–515.
Van Valen, L., 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, **1**, 1–30.
Vermeij, G. J. and Leighton, L. R., 2003. Does global diversity mean anything? *Paleobiology*, **29**, 3–7.
Villier, L. and Korn, D., 2004. Morphological disparity of ammonoids and the mark of Permian mass extinctions. *Science*, **306**, 264–266.
Wagner, P. J., 1995. Diversity patterns among early gastropods: contrasting taxonomic and phylogenetic descriptions. *Paleobiology*, **21**, 410–439.
Wagner, P. J., Aberhan, M., Hendy, A. and Kiessling, W., 2007. The effects of taxonomic standardization on sampling-standardized estimates of historical diversity. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 439–444.
Wall, P. D., Ivany, L. C. and Wilkinson, B. H., 2009. Revisiting Raup: exploring the influence of outcrop area on diversity in light of modern sample-standardization techniques. *Paleobiology*, **35**, 146–167.
Ward, P. D., 1980. Comparative shell shape distributions in Jurassic-Cretaceous ammonites and Jurassic–Tertiary nautiloids. *Paleobiology*, **6**, 32–43.
Wesley-Hunt, G. D., 2005. The morphological diversification of carnivores in North America. *Paleobiology*, **31**, 35–55.
Westrop, S. R. and Adrian, J. M., 1998. Trilobite alpha diversity and the reorganization of Ordovician benthic marine communities. *Paleobiology*, **24**, 1–16.
Wills, M. A., Briggs, D. E. G. and Fortey, R. A., 1994. Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and Recent arthropods. *Paleobiology*, **20**, 93–130.
Xing, T., Onstein, R. E., Carter, R. J., Stadler, T. and Linder, H. P., 2014. Fossils and a large molecular phylogeny show that the evolution of species richness, generic diversity, and turnover rates are disconnected. *Evolution*, **68**, 2821–2832.
山本嘉一郎・河村善也・西脇二一・神谷英利，2007．在日本脊椎動物化石データベースJAFOVの現状．亀井節夫先生傘寿記念事業会，亀井節夫先生傘寿記念論文集，191–209.
Yasuhara, M. and Cronin, T. M., 2008. Climatic influences on deep-sea ostracode (Crustacea) diversity for the last three million years. *Ecology*, **89**, S52–S65.
Yoshida, K., 2002. Long survival of “living fossils” with low taxonomic diversities in an evolving food web. *Paleobiology*, **28**, 464–473.
Yoshida, K., 2003. Evolutionary dynamics of species diversity in an interaction web system. *Ecological Modelling*, **163**, 131–143.
Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets H. D. and Fink, W. L., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. 443p. , Elsevier, San Diego.
Zhao, F. , Caron, J. -B. , Bottjer, D. J. and Hu, S. , 2014. Diversity and species abundance patterns of the early Cambrian (Series 2, Stage 3) Chengjiang Biota from China. *Paleobiology*, **40**, 50–69.

（2016年4月11日受付，2016年7月3日受理）