

原著論文 (Original Article)

# 白亜系蝦夷層群のアンモノイド化石の多様性変動カーブを補正するためのバイアス指標の評価

The evaluation of a sampling proxy to correct diversity curve of ammonoid fossils from the Cretaceous Yezo Group in Hokkaido, Japan

関口修司\* 佐藤たまき\*\*

Shuji Sekiguchi\* and Tamaki Sato\*\*

\* 茨城県つくば市柳橋 348

Yagihashi 348, Tsukuba City, Ibaraki, 305-0842, Japan

\*\* 東京学芸大学教育学部

Faculty of Education, Tokyo Gakugei University, Nukuikitamachi 4-1-1, Koganei City, Tokyo 184-8501, Japan

Corresponding author: Sekiguchi, S, m161825s@st.u-gakugei.ac.jp

**Abstract.** The Cretaceous Yezo Group in Hokkaido, Japan, yields abundant ammonoid fossils. This study examined if the length of rivers cutting through fossil-yielding rock units can be used as a sampling proxy. It is demonstrated that the difference in river length can partly explain the difference in the number of ammonoid specimens. In order to correct the ammonoid diversity curve in the Yezo Group, the river length should be used together with other sampling proxies.

**Keywords:** Japan, Cretaceous, Yezo Group, ammonoids, diversity curve, sampling bias, sampling proxy, river length

(2021 年 10 月 27 日受付, Received 27 October 2021)

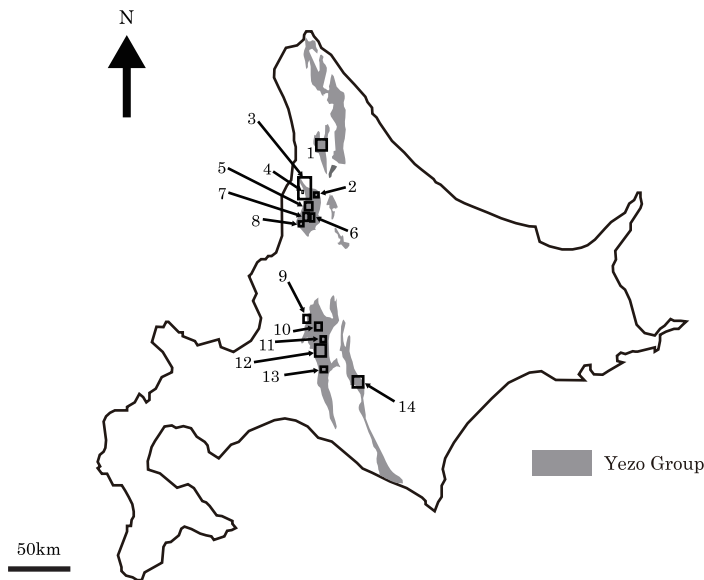
## はじめに

頭生代を通じた地球規模の生物多様性変動は古生物学のテーマとして古くから研究されている (Phillips, 1860; Valentine, 1969). 1990 年代半ばまでは, 時代ごとの産出した属数や科数などの分類群数が真の多様性変動のパターンを示していると考えられてきた (Sepkoski et al., 1981; Sepkoski, 1993; Benton, 1995). しかし, Raup (1972) はすでに時代ごとの採集されている化石標本数が異なるので, 時代ごとの分類群数が真の多様性変動パターンを示しているとは限らないと指摘していた. 1990 年代半ば以降, 多様性変動パターンを明らかにするためにサンプリングバイアス (以下, バイアス) の補正が試みられてきた (Smith and McGowan, 2011; Benton et al, 2011; 生形, 2016).

これまでに提案されているバイアスの補正方法は二つある. 一つは希釈法 (rarefaction) のように化石標本数を基準化する方法 (Miller and Foote,

1996; Alroy et al., 2001; Alroy, 2010) である. もう一つはバイアス指標 (sampling proxy) モデリングというもので (Smith and McGowan, 2007; Lloyd, 2012), 地球上に保存されている堆積岩の量のような化石標本数に影響を与えると思われるバイアス要因を定量化した指標 (バイアス指標) を用いる方法がある. どちらの方法にも問題点があり (Benton et al, 2011; Dunhill, 2011, 2012; 生形, 2016; Sakamoto et al., 2017; Dunhill et al., 2018), 真の多様性変動パターンを知るためにはそれらの改善が必要である.

時代ごとの化石標本数を正確に知ることは難しいため, バイアス指標を使う方法も重要である. バイアス要因の一つとして化石採集可能な堆積岩の量がある. 以前 Smith and McGowan (2007) は堆積岩量を表すバイアス指標として地質図上での堆積岩層の分布面積を用いて, バイアス指標モデリングによる多様性カーブの補正を行なった. しかし, バイアス指標モデリングで補正を行うために



**Fig. 1.** Map showing the distribution of the Cretaceous Yezo Group of Hokkaido (Yezo Group, 蝦夷層群; Hokkaido, 北海道). Data used in this study were obtained from fourteen areas represented by rectangles (1, Nakagawa; 2, Shumarinai; 3, Haboro and Chikubetsu (main area); 4, Haboro and Chikubetsu (Miginosawa area); 5, Kotanbetsu; 6, Obira A; 7, Obira B; 8, Obira C; 9, Bibai; 10, Ashibetsu; 11, northern Oyubari; 12, Oyubari; 13, northern Hobetsu; 14, Hidaka) (Nakagawa, 中川; Shumarinai, 朱鞠内; Haboro, 羽幌; Chikubetsu, 築別; Miginosawa, 右の沢; Kotanbetsu, 古丹別; Obira, 小平; Bibai, 美唄; Ashibetsu, 芦別; Oyubari, 大夕張; Hobetsu, 穂別; Hidaka, 日高).

**図 1.** 北海道における白亜系蝦夷層群の分布. 本研究の分析に使われたデータは、長方形で示される 14 地域 (1, 中川; 2, 朱鞠内; 3, 羽幌・築別 (主地域); 4, 羽幌・築別 (右の沢流域); 5, 古丹別; 6, 小平 A; 7, 小平 B; 8, 小平 C; 9, 美唄; 10, 芦別; 11, 北大夕張; 12, 大夕張; 13, 北穂別; 14, 日高) で得られたものである.

は、バイアス指標が本当に化石標本数に強く影響していることが示されなくてはならない. これまでに、堆積岩層の分布面積が化石標本数に強く影響していることを支持する研究結果 (Crampton et al., 2003; Walker et al., 2017) と支持しない結果 (Dunhill, 2011, 2012) が出ているので、分布面積を使ったバイアス指標モデリングが適切かどうかはまだわかっていない.

北海道中央部で南北に長く分布する白亜系蝦夷層群 (Fig. 1) は、日本のアンモノイド化石の主要な産地である. 蝦夷層群はアプチアン階からマーストリヒチアン階にかけて北西太平洋に堆積した前弧海盆堆積物であり (Takashima et al., 2004), そこから産出したアンモノイド化石に関する多くの古生物学的研究が古くから行われてき

た (Matsumoto, 1942; Tanabe, 1979; Kawabe, 2003; Toshimitsu et al, 2003; Kurihara et al., 2012; 和仁, 2017 など). その結果, たくさんのアンモノイド化石が採集され, それらが産出した地点や地層に関する情報が大量の文献中に示されている. これらの情報に基づき時代ごと (堆積岩層ごと) の化石標本数が求められれば, 北海道のアンモノイド化石の多様性カーブを補正できる可能性がある. しかし, 先行研究のレビューからは化石標本数が常に求められるとも限らないので, 代わりに使えるバイアス指標もあれば役に立つことが期待される.

そこで本研究は, 蝦夷層群における化石採集が河川沿いの露頭において行われることに着目し, 河川の長さがアンモノイド化石に関してバイアス指標であるか否かを調べた.

## データと分析方法

全部で 34 個の堆積岩層について, アンモノイド化石が報告されている河川の長さ, アンモノイド化石の産出記録数の相関を調べた. 相関係数 (ピアソンの相関係数) と  $p$  値の計算にはソフトウェアの R (R Core Team, 2017) を使った.

今回の分析に使用したアンモノイド化石の産出記録数は, 蝦夷層群においてかつて行われた生層序・古生態学的調査の結果を報告した文献 (Table 1) に基づく. これらの調査が行われた地域は中川, 朱鞠内, 羽幌・築別 (主地域と右の沢流域), 古丹別, 小平 (A, B, C), 美唄, 芦別, 北大夕張, 大夕張, 北穂別, 日高である. 蝦夷層群が分布するこれら 14 個の地域の堆積岩層を対象に, バイアス指標の候補である河川の長さ, 化石標本数の代替指標としてアンモノイド化石の産出記録数を求めた (Table 2). 堆積岩層については層位または分布する地域が異なるものをそれぞれ別のユニットとみなしたので, 河川の長さ, 産出記録数は全部で 34 個の堆積岩層に対して調査した.

これら 14 個の調査地域のうち, 羽幌・築別 (主地域と右の沢流域) と小平 (A と B) の 4 地域は複数の文献によって化石記録が報告されている. 本研究で用いた文献はそれぞれ異なる調査の結果を報告するものなので, これら 4 つの地域では最低 2 回の調査が行われ, 他の地域よりも化石採集努力が多く払われていると考えられる. 採集努力の違いも化石標本数に影響する (Sheehan, 1977;

**Table 1.** Previous works on ammonoids from the Yezo Group, listed by the area (Yezo Group, 蝦夷層群). Their data were compiled for the analysis of this study.

表 1. 蝦夷層群が分布する地域を調査し、アンモノイド化石を採集・報告した文献。本研究で分析されたデータはこれらの文献に基づく。

Area	Previous works
Nakagawa	Takahashi et al. (2003)
Shumarinai	Sekiya et al. (2009)
Haboro and Chikubetsu (main area)	Ueda et al. (1962), Moriya and Hirano (2001), Okamoto et al. (2003), Toshimitsu (1985)
Haboro and Chikubetsu (Miginosawa area)	Kawabe and Okamoto (2012), Toshimitsu (1985)
Kotanbetsu	Wani and Hirano (2000)
Obira A	Funaki and Hirano (2004), Sekine et al. (1985), Tanabe et al. (1977)
Obira B	Tanabe et al. (1977), Sekine et al. (1985), Oizumi et al. (2005)
Obira C	Tanabe et al. (1977)
Bibai	Maeda (1986)
Ashibetsu	Kurihara and Hirano (2003)
Northern Oyubari	Kawabe et al. (1996)
Oyubari	Hirano et al. (1989a, b, c, 1990)
Northern Hobetsu	Honda et al. (2011)
Hidaka	Obata et al. (1973)

Dunhill et al., 2012) ので、本研究の分析結果を示す散布図 (Fig. 2) にはこれら 4 つの地域の堆積岩層を他の堆積岩層と区別して示した。

以下に、バイアス指標の候補である河川の長さ  
と産出記録数の求め方を説明する。

#### 調査地域内の河川の長さ (以下, 河川の長さ)

蝦夷層群から産出するアンモノイド化石は主に山地を流れる河川沿いの露頭から採集されることが多いため、河川が通る距離が長い堆積岩層ほど化石が採集される機会が増え、化石標本数が多く

なることが予想される。したがって、バイアス指標の候補として各堆積岩層を通る河川の長さを選んだ。河川の長さの計測には ImageJ (Rasband, 1997–2018) を使い、文献中の地質図またはルートマップ上に描かれた河川の長さを測った。

#### 産出記録数

採集された化石の標本数を堆積岩層ごとに示している文献はわずかしかない。しかし、生層序・古生態学の論文には産出化石リストが示されている。そのリストには採集された種の産出地点 (番

**Table 2.** River length in the study area of each previous work and number of ammonoid occurrences for each rock unit of the Cretaceous Yezo Group (Yezo Group, 蝦夷層群). Numbers in the leftmost column correspond to those in Fig. 1. Refer to Table 3 and text for how to count the number of occurrences. Abbreviations: Fm, Formation; Gp, Group.

表 2. 白亜系蝦夷層群を構成する各堆積岩層ごとに求められた, 河川が通る長さ (調査地域内の河川を対象に計測) とアンモノイド化石の産出記録数. 左端の番号は図 1 の番号と対応する. 表 3 と本文において産出記録数の数え方が説明されている. Fm と Gp はそれぞれ累層と層群の略である.

	Rock unit	River length (km)	No. of occurrences
	Sakugawa Fm	25.0	17
	Saku Fm	24.1	10
1	Nishichirashinai Fm	10.6	5
	Omagari Fm	12.3	6
	Osoushinai Fm	9.32	43
	Hakobuchi Fm	2.59	2
	Saku Fm	7.90	5
2	Haborogawa Fm	5.35	3
	Shirochi Fm	11.0	14
3	Haborogawa Fm	102	1172
	Haborogawa Fm	9.81	228
	Tenkaritoge Fm	11.5	4
5	Shirochi Fm	3.90	5
	Haborogawa Fm	39.7	185
	Takimibasi Fm	3.15	2
6	Tenkaritoge Fm	48.4	167
	Saku Fm	4.90	58
	Haborogawa Fm	51.4	288
	Tenkaritoge Fm	13.3	33
8	Saku Fm	12.1	46
	Haborogawa Fm	8.05	16
9	Mikasa Fm	3.64	3
	Haborogawa Fm	19.4	36
10	Takinosawa Fm	2.10	2
	Kashima Fm	14.0	52
	Shuparogawa Fm	2.71	1
11	Hikagenosawa Fm	18.5	50
	Saku Fm	9.34	37

Table 2. Continued.

表 2. 続き.

	Rock unit	River length (km)	No. of occurrences
	Hikagenosawa Fm	21.3	50
12	Saku Fm	42.9	264
	Kashima Fm	53.8	171
13	Kashima Fm	37.7	29
14	Middle Yezo Gp	30.3	11
	Upper Yezo Gp	24.6	30

号) と、産出した堆積岩層が示されている。化石標本数の基準化によって多様性の補正を試みた先行研究 (Alroy, 1996; Miller and Foote, 1996) で化石標本数の代替指標として使われた産出記録数 (number of occurrences) ならリストの情報に基づき求められる。よって本研究では、それぞれの論文において一つの地点から採集された一つの種を 1 記録と数える産出記録数を化石標本数の代わりに用いる。

産出記録数の求め方を Table 3 に示す。Table 3 では、同じ地域の同じ堆積岩層からの化石の産出を報告する二つの文献に基づき、その堆積岩層の産出記録数を数える場合を示している。ただし、二つの文献はそれぞれ異なる調査で得られたデータを報告している。例えば、種 a は文献 A と文献 B の両方においてその堆積岩層が露出する地点 3 から報告されているので、種 a は地点 3 から 2 記録報告されていると見なす。表中の“found”の数が産出記録数である。よって、ここでは産出記録数は 13 記録である。産出記録数の計測は産出化石リスト上で種レベルで同定されているもの (cf. も含む) に限定した。

### 結果

河川の長さアンモノイド化石の産出記録数の間に有意な正の相関 ( $p < 0.01$ ) があつた (Fig. 2)。羽幌・築別の主地域に分布する羽幌川層は外れ値であり、沢の長さが 102 km、産出記録数が 1172 である。羽幌川層を分析に含むと相関係数は 0.8 を超えるが、除外すると約 0.7 に下がる。Fig. 2 の堆積岩層に羽幌川層の情報を加えて見ると、グ

ラフ内の河川が通る長さが 30 km 以下のもの (本論文では「短距離地層」と呼ぶ) と、それ以上のもの (本論文では「長距離地層」と呼ぶ) と、そしてグラフ外の羽幌川層で産出記録数が全く違うことがわかる。短距離地層は平均的に産出記録数が小さくばらつきが比較的小さいが、長距離地層は平均的に産出記録数が大きくばらつきが比較的大きい。具体的な数値について短距離地層に関しては、羽幌・築別地域 (右の沢流域) の羽幌川層 (228 記録) 以外は多くても約 50 記録ほどである。長距離地層に関しては、北穂別の鹿島層 (29 記録) 以外は、170 記録から 300 記録の間を示す。

### 考察

本研究の結果は、蝦夷層群では河川の長さはアンモノイド化石の産出記録数に影響していることを支持する。つまり、河川の長さはアンモノイド化石についてのバイアス指標であると考えられる。短距離地層、長距離地層、そして羽幌・築別地域の羽幌川層を比べると産出記録数が全く違うこと (Fig. 2) より、全体的な傾向としては河川の長さは産出記録数に大きく影響していると考えられる。しかし、Fig. 2 の短距離地層だけ、または長距離地層だけを見ると、河川の長さの増加に産出記録数の増加が伴っていない。これより、河川の長さは産出記録数を完全には説明できないと考えられる。多様性カーブの補正のためには堆積岩層ごとの産出記録数を求める必要がある。もし、河川の長さアンモノイド化石の産出記録数がかなり強い線形関係 ( $r > 0.9$ ) にあるなら、バイアス補正の際に河川の長さを産出記録数の代わりに使える。しかし、実際

**Table 3.** Hypothetical dataset created to explain how to count the number of occurrences of fossils collected from a rock unit. Two previous works A and B, report the results of two sampling efforts from a same rock unit. Five species (a to e) are reported from the unit exposed at three localities (1 to 3) by these two works. The occurrences of those species are represented by the word “found”. In this case, the number of occurrences from the rock unit is 13, which equals to the number of the words “found”.

表 3. ある一つの堆積岩層からの産出記録数の数え方を説明する仮説的なデータ。二つの文献 A と B は、同じ堆積岩層を対象とした二つの異なる調査の結果を報告している。これら二つの調査で、この堆積岩層が露出する 3 つの地点 (Locality 1 から 3) から 5 種 (a から e) の化石が産出した。表中の “found” はこれらの種の産出を表している。この場合、この堆積岩層の産出記録数は 13 (表中の “found” の数) である。

Works	Locality	a	b	c	d	e
A	1	-	found	-	-	found
	2	found	-	-	found	found
	3	found	-	found	found	-
B	1	-	-	-	-	found
	2	-	-	-	found	-
	3	found	-	found	found	-

は河川の長さで産出記録数の相関係数は 0.9 に達しない。河川の長さの違いで説明できない産出記録数の違いは他のバイアス指標で説明できると考えられる。それらのバイアス指標と河川の長さを組み合わせれば、産出記録数とかなり強い線形関係にある指標を作れる可能性がある。その指標なら産出記録数の代わりになれる。

本論で定量化していないバイアス要因としては、堆積岩量の違い (Smith, 2001; Crampton et al., 2003; Wall et al., 2009), 化石採集努力の違い (Sheehan, 1977; Dunhill et al., 2012), そして化石の保存状態の違い (Butler et al., 2013; Cherns and Wright, 2000) が挙げられる。以下に、蝦夷層群におけるこれらのバイアス要因の化石記録に対する影響を考察する。

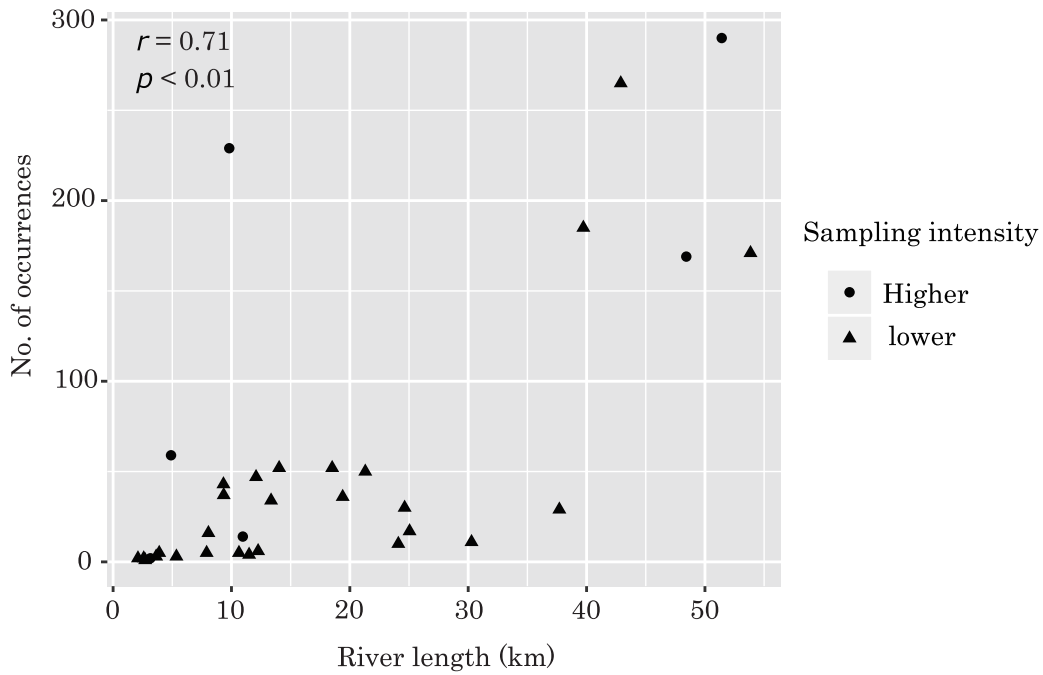
### 堆積岩量の違い

堆積岩量を定量化するバイアス指標としては、地質図上での堆積岩層の分布面積が想定される。分布面積は蝦夷層群においても化石の産出記録数と正の相関関係を示すことが予想される。その理由は分布面積が大きいほどその堆積岩層を河川が通る距離が長くなることが予想されるからである。蝦夷層群では河川が堆積岩層を削ることで河川沿いの露頭からの化石採集が可能になる。ゆえに、分布面積と河川の長さで産出記録数に与える影響を比べると、河川の長さの方が影響が大きい

と考えられる。

### 化石採集努力の違い

Fig. 2 において、円形のプロット (以下、円形点) は羽幌・築別 (主地域と右の沢流域) と小平 (A と B) の 4 地域に分布する堆積岩層である。上述の通り、これらの堆積岩層は最低 2 回の調査が行われているので、円形点の堆積岩層は三角形のプロット (以下、三角点) で示される他の地域の堆積岩層よりも採集努力が多く払われていると考えられる。採集努力が産出記録数に大きく影響しているなら、Fig. 2 において円形点が、三角点よりも上位に分布するはずである。だが、実際には短距離地層においても長距離地層においてもそのような傾向が常にあるとは限らない。短距離地層を見ると、円形点である右の沢流域の羽幌川層 (228 記録) と小平 A の佐久層 (58 記録) は近くの三角点よりも高い産出記録数を示し、産出記録数に採集努力の高さが表れている。しかし、円形点である羽幌・築別の白地層 (14 記録) と小平 A の滝見橋層 (2 記録) は近くの三角点と同じくらいの産出記録数を示し、産出記録数に採集努力の高さが表れていない。長距離地層を見ると、円形点である小平 A の天狩峠層 (167 記録) と小平 B の羽幌川層 (288 記録) は近くの三つの三角点と同じくらいの産出記録数を示し、産出記録数に採集努力の高さが表れていない。以上より、化石採集



**Fig. 2.** Relationship between river length and the number of ammonoid fossil occurrences in the Cretaceous Yezo Group (Yezo Group, 蝦夷層群). Data of Haborogawa Formation of Haboro and Chikubetsu (main) area is not plotted because it is an outlier (River length of 102 km, 1172 occurrences) (Haborogawa Formation, 羽幌川層; Haboro, 羽幌; Chikubetsu, 築別). Pearson's product moment correlation coefficient ( $r$ ) is 0.84 when the outlier is included and 0.71 when it is excluded. These correlation coefficients are both significant at the  $p < 0.01$  level of confidence. Rock units sampled with relatively higher intensity and those with lower intensity are represented by solid circles and triangles respectively.

図2. 白亜系蝦夷層群における河川の長ささとアンモノイド化石の産出記録数の関係. 羽幌・築別(主地域)の羽幌川層のデータは外れ値(河川の長さが102 km, 産出記録数が1172)であるため, プロットされていない. ピアソンの相関係数( $r$ )は外れ値を含むと0.84で, 含まないと0.71である. これらの相関係数はどちらも有意( $p < 0.01$ )である. 化石採集努力が比較的多く払われている堆積岩層は円形の点で, 少なく払われている堆積岩層は三角形の点で示されている.

努力の指標はおそらくバイアス指標ではあるが, 河川の長さと同じく産出記録数を部分的にしか説明できないと考えられる. しかし, 完全に説明できないことはおそらくどのバイアス指標も同じである. 部分的に説明できるのであれば採集努力を定量化した指標(野外調査の期間や参加人数)を計測し, 河川の長さとともに多様性カーブの補正に使うべきである.

#### 化石の保存状態の違い

Fig. 2のプロット分布には河川の長さでも化石採集努力でも説明できない部分がある. 短距離地層の中で円形点で示される羽幌・築別の白地層と小平Aの滝見橋層は採集努力が多く払われているが, 産出記録数が少ない. また, 中川の佐久川層と佐久層, そして日高の上部蝦夷層群は河川が約25 km通っているが, 産出記録数が30以下と比較的少ない. 河川が通る距離が20 km未満の堆積

岩層でも約50記録を示す堆積岩層もある. この結果を説明するのが堆積岩層ごとの化石の保存状態の違いであると考えられる. 本研究で扱ったのはアンモノイド化石のみであるため, 殻の構造や化学組成の違いによって生じる化石の保存ポテンシャルの違いは, アンモノイド化石の種類によって大きく異なることはないと考えられる. よって, 堆積岩層ごとの化石の保存状態の違いを生じる主要な要因は堆積環境や続成作用であると考えられる.

蝦夷層群ではノジュールに入っている標本の保存状態が良いので, ノジュールが形成されやすい環境で形成された堆積岩層は産出記録数が増えると考えられる. そのため, ノジュールの産出量を定量化する指標があれば, それも部分的に産出記録数を説明するバイアス指標である可能性がある.

## まとめ

本研究では北海道の白亜系蝦夷層群において、堆積岩層を通る河川の長さがそこから産出するアンモノイド化石の標本数（産出記録数）に影響するバイアス指標とみなせるかを調べた。産出記録数と河川の長さの相関を調べた結果、両者は有意な正の相関関係にあった。よって、アンモノイド化石については河川の長さはバイアス指標であると考えられる。しかし、産出記録数の違いには河川の長さでは説明できない部分もあり、その原因として堆積岩層ごとの化石採集努力の違いや化石の保存状態の違いによる影響が考えられる。従って、蝦夷層群のアンモノイド化石の多様性変動カーブを補正するためには、河川の長さのみではなく採集努力と化石の保存状態を示すバイアス指標が必要であると考えられる。

## 謝辞

京都大学の生形貴男博士には本論文の方針、文献調査の方法、データの分析方法についてご助言をしていただいた。

## 文献

- Alroy, J., 1996, Constant extinction, constrained diversification, and coordinated stasis in North American mammals. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **127**, 285–311.
- Alroy, J., 2010, Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification. *Palaeontolog.*, **53**, 1211–1235.
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **98**, 6261–6266.
- Benton, M.J., 1995, Diversity and extinction in the history of life. *Science*, **268**, 52–58.
- Benton, M.J., Dunhill, A.M., Lloyd, G.T. and Marx, F.G., 2011, Assessing the quality of the fossil record: insights from vertebrates. In: McGowan, A.J. and Smith, A.B., eds., *Comparing the Geological and Fossil Records: Implications for Biodiversity Studies*. Geol. Soc., London, Spec. Publ., **358**, 63–94.
- 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. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **372**, 78–87.
- Cherns, L. and Wright, V.P., 2000, Missing molluscs as evidence of large-scale, early skeletal aragonite dissolution in a Silurian sea. *Geol.*, **28**, 791–794.
- Crampton, J.S., Beu, A.G., Cooper, R.A., Jones, C.M., Marshall, B. and Maxwell, P.A., 2003, Estimating the rock volume bias in paleobiodiversity studies. *Science*, **301**, 358–360.
- Dunhill, A.M., 2011, Using remote sensing and a geographic information system to quantify rock exposure area in England and Wales: Implications for paleodiversity studies. *Geol.*, **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. *Paleobiol.*, **38**, 126–143.
- 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. *Palaeontol.*, **55**, 1155–1175.
- Dunhill, A.M., Hannisdal, B., Brocklehurst, N. and Benton, M., 2018, On formation-based sampling proxies and why they should not be used to correct the fossil record. *Palaeontol.*, **61**, 119–132.
- Kawabe, F., 2003, Relationship between mid-Cretaceous (upper Albian to Cenomanian) ammonoid facies and lithofacies in the Yezo forearc basin, Hokkaido, Japan. *Cretaceous Res.*, **24**, 751–763.
- Kurihara, K., Toshimitsu, S. and Hirano H., 2012, Ammonoid biodiversity changes across the Cenomanian-Turonian boundary in the Yezo Group, Hokkaido, Japan. *Acta Palaeontol. Polonica*, **57**, 749–757.
- Lloyd, G.T., 2012, A refined modeling approach to assess the influence of sampling on paleodiversity curves: new support for declining Cretaceous dinosaur richness. *Biol. Lett.*, **8**, 123–126.
- Matsumoto, T., 1942, Fundamentals in the Cretaceous stratigraphy of Japan. Part I. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Imp. Univ., Ser. D, Geol.*, **1**, 129–280.
- Miller, A.I. and Foote, M., 1996, Calibrating the Ordovician radiation of marine life: implications for Phanerozoic diversity trends. *Paleobiol.*, **22**, 304–309.
- Phillips, J., 1860, Variety of the Forms of Life in Successive Periods. In: Phillips, J., eds., *Life on the Earth. Its origins and succession*. Cambridge, UK: Macmillan., 59–66.
- Rasband, W.S., 1997–2018, ImageJ. *Bethesda: U.S. National Institute of Health*, <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Raup, D.M., 1972, Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science*, **177**, 1065–1071.
- R Core Team, 2017, R: A language and environment for statistical computing. *Vienna: R Foundation for Statistical Computing*, <https://www.R-project.org/>.
- Sakamoto, M., Venditti, C. and Benton, M.J., 2017, ‘Residual diversity estimates’ do not correct for sampling bias in palaeodiversity data. *Methods in Ecol. Evol.*, **8**, 453–459.
- Sepkoski, J.J., 1993, Ten years in the library: new data confirm paleontological patterns. *Paleobiol.*, **19**, 43–



51.  
 Sepkoski, J.J., Bambach, R.K., Raup, D.M. and Valentine, J.W., 1981, Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature*, **293**, 435–437.
- Sheehan, P.M., 1977, A reflection of labor by systematics? *Paleobiol.*, **3**, 325–328.
- Smith, A.B., 2001, Large-scale heterogeneity of the fossil record: implications for Phanerozoic biodiversity studies. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, **356**, 351–367.
- Smith, A.B. and McGowan, A.J., 2007, The shape of the Phanerozoic marine palaeodiversity curve: how much can be predicted from the sedimentary rock record of western Europe? *Palaeontolog.*, **50**, 1–10.
- Smith, A.B. and McGowan, A.J., 2011, The ties linking rock and fossil records and why they are important for palaeobiodiversity studies. In McGowan, A.J. and Smith, A.B., eds., *Comparing the Geological and Fossil Records: Implications for Biodiversity Studies*. Geol. Soc., London, Spec. Publ., **358**, 1–7.
- Takashima, R., Kawabe, F., Nishi, H., Moriya, K., Wani, R. and Ando, H., 2004, Geology and stratigraphy of forearc basin sediments in Hokkaido, Japan: Cretaceous environmental events on the north–west Pacific margin. *Cretaceous Res.*, **25**, 365–390.
- Tanabe, K., 1979, Paleocological analysis of ammonoid assemblages in the Turonian *Scaphites* facies of Hokkaido, Japan. *Palaeontolog.*, **22**, 609–630.
- Toshimitsu, S., Hirano, H., Matsumoto, T. and Takahashi, K., 2003, Database and species diversity of Japanese Cretaceous ammonoids. *J. Asian Earth Sci.*, **21**, 887–893.
- 生形貴男, 2016, 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 — . 化石, **100**, 29–43. [Ubukata, T., 2016, Biases in paleontological data and their calibration for paleodiversity studies. *Fossils*, **100**, 29–43.]
- Valentine, J.W., 1969, Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic times. *Palaeontolog.*, **12**, 684–709.
- Walker, F.M., Dunhill, A.M., Woods, M.A., Newell, A.J. and Benton, M.J., 2017, Assessing sampling of the fossil record in a geographically and stratigraphically constrained dataset: the Chalk Group of Hampshire, southern UK. *J. Geol. Soc.*, **174**, 509–521.
- 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. *Paleobiol.*, **35**, 146–167.
- 和仁良二, 2017, 白亜紀アンモナイト古生物学の近年の進展: 特に北太平洋地域に注目して. 化石, **101**, 43–59. [Wani, R., 2017, Recent progress in Cretaceous ammonoid paleontology: especially focusing on the Northern Pacific region. *Fossils*, **101**, 43–59.]
- 舟木泰智・平野弘道, 2004, 北海道小平地域北東部の白亜系層序. 三笠市立博物館紀要, **8**, 17–35. [Funaki, H. and Hirano, H., 2004, Cretaceous stratigraphy in the northeastern part of the Obira area, Hokkaido, Japan. *Bull. of the Mikasa City Mus.*, **8**, 17–35.]
- Hirano, H., Takizawa, K. and Tsuchida, S., 1989a, Biostratigraphy of the Upper Cretaceous in the Oyubari area, central Hokkaido, Japan (I). *Bull. Sci. Engineer. Res. Lab., Waseda Univ.*, **123**, 13–34.
- Hirano, H., Takizawa, K. and Tsuchida, S., 1989b, Biostratigraphy of the Upper Cretaceous in the Oyubari area, central Hokkaido, Japan (II). *Bull. Sci. Engineer. Res. Lab., Waseda Univ.*, **125**, 14–36.
- Hirano, H., Takizawa, K. and Tsuchida, S., 1989c, Biostratigraphy of the Upper Cretaceous in the Oyubari area, central Hokkaido, Japan (III). *Bull. Sci. Engineer. Res. Lab., Waseda Univ.*, **126**, 1–21.
- Hirano, H., Takizawa, K. and Tsuchida, S., 1990, Biostratigraphy of the Upper Cretaceous in the Oyubari area, central Hokkaido, Japan (IV). *Bull. Sci. Engineer. Res. Lab., Waseda Univ.*, **127**, 8–26.
- 本田豊也・高橋昭紀・平野弘道, 2011, 北海道北穂別地域における上部白亜系蝦夷層群の大型化石層序. 地質学雑誌, **117**, 599–616. [Honda, B., Takahashi, A. and Hirano, H., 2011, Megafossil biostratigraphy of the Upper Cretaceous Yezo Group in the northern Hobetsu area, Hokkaido, Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **117**, 599–616.]
- 本田豊也・平野弘道, 2014, 北海道小平地域における上部白亜系蝦夷層群の大型化石層序と炭素同位体比層序. 化石, **95**, 19–37. [Honda, B. and Hirano, H., 2014, Megafossil biostratigraphy and carbon isotope stratigraphy of the Upper Cretaceous Yezo Group in the Obira area, Hokkaido, Japan. *Fossils*, **95**, 19–37.]
- 川辺文久・平野弘道・高木恭, 1996, 北海道大夕張地域白亜系の大型化石層序. 地質学雑誌, **102**, 440–459. [Kawabe, F., Hirano, H. and Takagi, K., 1996, Biostratigraphy of the Cretaceous System in the northern Oyubari area, Hokkaido. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **102**, 440–459.]
- 河部壮一郎・岡本隆, 2012, 北海道北西部羽幌川支流右ノ沢地域における上部白亜系大型化石層序の再検討. 地質学雑誌, **118**, 769–781. [Kawabe, S. and Okamoto, T., 2012, Restudy of the Upper Cretaceous megafossil biostratigraphy in the Migi-no-sawa area, a tributary of the Haboro River, northwestern Hokkaido. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **118**, 769–781.]
- 栗原憲一・平野弘道, 2003, 北海道芦別湖地域上部白亜系の層序とアンモナイト化石群の特性. 地質学雑誌, **109**, 565–579. [Kurihara, K. and Hirano, H., 2003, Stratigraphy and ammonoid assemblages of the Upper Cretaceous in the Ashibetsu Lake area, Hokkaido, Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **109**, 565–579.]
- 前田晴良, 1986, 北海道美唄地域の上部白亜系層序と化石動物群. 地質学雑誌, **92**, 135–153. [Maeda, H., 1986, Stratigraphy and fossil molluscan fauna of the Upper Cretaceous System in the Bibai area, Hokkaido, north Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **92**, 135–153.]
- 守屋和佳・平野弘道, 2001, 北海道築別地域の白亜系層序. 地質学雑誌, **107**, 199–214. [Moriya, K. and Hirano, H., 2001, Cretaceous stratigraphy in the Chikubetsu area, Hokkaido. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **107**, 199–214.]

Table 1 中の文献

舟木泰智・平野弘道, 2004, 北海道小平地域北東部の白亜系層序. 三笠市立博物館紀要, **8**, 17–35. [Funaki, H. and Hirano, H., 2004, Cretaceous

- 小島郁生・前原俊春・津田博二, 1973, 北海道日高町周辺の白亜系. 国立科博専報, **6**, 131–145. [Obata, I., Maehara, T. and Tsuda, H., 1973, Cretaceous stratigraphy of the Hidaka area, Hokkaido. *Mem. Natn. Sci. Mus.*, **6**, 131–145.]
- 大泉満彦・栗原憲一・舟木泰智・平野弘道, 2005, 北海道小平地域の上部白亜系層序. 三笠市立博物館紀要, **9**, 11–26. [Oizumi, M., Kurihara, K., Funaki, H. and Hirano, H., 2005, Upper Cretaceous stratigraphy in the Obira area, Hokkaido, Japan. *Bull. of the Mikasa City Mus.*, **9**, 11–26.]
- 岡本隆・松永豪・岡田基央, 2003, 北海道北西部羽幌地域における上部白亜系層序の再検討. 地質学雑誌, **109**, 363–382. [Okamoto, T., Matsunaga, T. and Okada, M., 2003, Restudy of the Upper Cretaceous stratigraphy in the Haboro area, northwestern Hokkaido. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **109**, 363–382.]
- 関根秀人・高木淳・平野弘道, 1985, 北海道小平地域北東部上部白亜系の化石層序学的研究. 化石, **38**, 1–15. [Sekine, H., Takagi, A. and Hirano, H., 1985, Biostratigraphical study of the Upper Cretaceous of the north-east part of the Obira area, Hokkaido. *Fossils*, **38**, 1–15.]
- 関谷透・村上亮・浦本豪一郎・平野弘道, 2009, 北海道朱鞠内地域の上部白亜系に認められる大型化石群集. 学術研究(生物学・地球科学編), **57**, 25–31. [Sekiya, T., Murakami, R., Uramoto G. and Hirano, H., 2009, Upper Cretaceous macrofossil assemblages in the Shumarinai, Hokkaido, Japan. *Biology and Earth Sci. Gakujutsu Kenkyu*, **57**, 25–31.]
- 高橋昭紀・平野弘道・佐藤隆司, 2003, 北海道天塩中川地域上部白亜系の層序と大型化石群の特性. 地質学雑誌. **109**, 77–95. [Takahashi, A., Hirano, H. and Sato, T., 2003, Stratigraphy and fossil assemblage of the Upper Cretaceous in the Teshionakagawa area, Hokkaido, northern Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **109**, 77–95.]
- 棚部一成・平野弘道・松本達郎・宮田雄一郎, 1977, 北海道小平地域の上部白亜系層序. 九大理研報(地質), **12**, 181–202. [Tanabe, K., Hirano, H., Matsumoto, T. and Miyata, Y., 1977, Stratigraphy of the Upper Cretaceous deposits in the Obira area, northwestern Hokkaido. *Sci. Rep. Fac. Sci. Kyushu Univ., Geol.*, **12**, 181–202.]
- 利光誠一, 1985, 北海道羽幌川上流地域白亜系の生層序と堆積相. 地質学雑誌, **91**, 599–618. [Toshimitsu, S., 1985, Biostratigraphy and depositional facies of the Cretaceous in the upper reaches of the Haboro River, Hokkaido. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **91**, 599–618.]
- 植田芳郎・松本達郎・赤津健, 1962, 北海道築別地域の白亜系. 九大理研報(地質), **6**, 15–32. [Ueda, Y., Matsumoto, T. and Akatsu, K., 1962, The Cretaceous deposits in the Chikubetsu area, Hokkaido. *Sci. Rep. Fac. Sci. Kyushu Univ., Geol.*, **6**, 15–32.]
- 和仁良二・平野弘道, 2000, 北海道北西部古丹別地域の上部白亜系大型化石層序. 地質学雑誌, **106**, 171–188. [Wani, R. and Hirano, H., 2000, Upper Cretaceous biostratigraphy in the Kotanbetsu area, northwestern Hokkaido. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **106**, 171–188.]

(執筆分担)

関口修司 研究計画立案, データ分析, 結果の考察, 論文執筆.

佐藤たまき 研究の着想, 研究指導, 論文執筆

関口修司・佐藤たまき, 2022, 白亜系蝦夷層群のアンモノイド化石の多様性変動カーブを補正するためのバイアス指標の評価. むかわ町穂別博物館研究報告, **37**, 1–10.

Shuji Sekiguchi and Tamaki Sato, 2022, The evaluation of a sampling proxy to correct diversity curve of ammonoid fossils from the Cretaceous Yezo Group in Hokkaido, Japan. *The Bulletin of the Hobetsu Museum*, **37**, 1–10.

(要旨)

北海道に分布する白亜系蝦夷層群からはアンモノイド化石が豊富に産出する. 本研究では化石を産する堆積岩層を通る河川の長さは, バイアス指標として多様性カーブの補正に使えるかどうかを調べた. データ分析の結果, 堆積岩層ごとの河川の長さの違いは堆積岩層ごとのアンモノイド化石の標本数の違いを部分的に説明することが示された. 蝦夷層群におけるアンモノイド化石の多様性変動カーブを補正するためには, 河川の長さを他のバイアス指標とともに用いるべきであると考えられる.