



# 论二次抽样以矫正多样性统计偏差的经典、发展与应用\*

黄浩<sup>1\*\*</sup> 文蝶<sup>2</sup> 黄汉晖<sup>2</sup>

1 中国科学院地质与地球物理研究所, 北京 100029;

2 南京大学, 地球科学与工程学院, 南京 210023

**提要** 稀疏标准化是定量古生物工作中矫正多样性统计偏差的常用方法。相比基于样本大小的传统稀疏化, 基于采样充分度的改进能更忠实反映多样性信息。然而一些案例对于稀疏化的适用性不够重视, 尤其是改进的方法鲜有国内文献介绍。本文阐述了稀疏化的原理, 强调了应用的注意事项和改进方法的优势。稀疏化的原理是从大小不同的样本中二次抽样出彼此“公平”的子样本, 以比较其分类单元丰富度。传统方法据样本大小衡量公平, 改进的方法据采样充分度评估公平, 要求子样本在群落中代表的个体频率总和相等。两种思路均可通过计算机模拟多次重复二次抽样或公式推导来计算, 已有PAST和iNext等软件可以实现。采样是否充分代表了古生物群落是有效应用该方法的首要前提。

**关键词** 稀疏标准化 多样性 丰富度 样本大小 采样充分度 二次抽样

**中文引用** 黄浩, 文蝶, 黄汉晖, 2023. 论二次抽样以矫正多样性统计偏差的经典、发展与应用. 古生物学报, 62(3): 424–435. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023004

**英文引用** Huang Hao, Wen Die, Huang Han-hui, 2023. Classic formula, updated algorithm and application of rarefaction: bias correction in fossil diversity through subsampling. Acta Palaeontologica Sinica, 62(3): 424–435. DOI: 10.19800/j.cnki.aps.2023004

## Classic formula, updated algorithm and application of rarefaction: bias correction in fossil diversity through subsampling

HUANG Hao<sup>1</sup>, WEN Die<sup>2</sup>, HUANG Han-hui<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Geology and Geophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029, China;

<sup>2</sup> School of Earth Sciences and Engineering, Nanjing University, Nanjing 210023, China

**Abstract** Taxonomic diversity of paleocommunities is a key metric for tracing the evolution of life and underlying geological events. However, the taxonomic richness of fossil collections or compiled data is easily biased by differences in sampling size. Rarefaction is a routine statistical method to mitigate such biases by reducing larger collections to a consistent sample size with the smaller ones. Traditional individual-based rarefaction has been increasingly superseded in the literature by coverage-based rarefaction (or SQS, shareholder quorum subsampling as named by some paleontologists). However, some case studies still show certain misunderstanding of this long-standing method, and coverage-based rarefaction has rarely been clarified in the Chinese literature. In order to better apply this method, this paper introduces the principle, details of calculation and suggestions for application of the rarefaction techniques. The core idea of rarefaction is to randomly resample from the original samples until the subsamples reach a consistent sample level, then the mathematical expectation of the taxonomic richness of these

收稿日期: 2023-03-03; 改回日期: 2023-04-04; 录用日期: 2023-04-18

\* 国家自然科学基金面上项目(41872036)资助。

\*\* 通讯作者: 黄浩, 高级工程师, e-mail: geohaohuang@gmail.com

subsamples is calculated for comparison. Traditional rarefaction method evaluates such consistency by the same sample size, such as the number of specimens or fossil occurrences in literature. One major drawback of this traditional method is that the information of larger samples is often severely compressed. To address this problem, an updated method, i.e., coverage-based rarefaction, requires resampling until the equal sample coverage is achieved. The degree of coverage is measured by the sum of the individual frequencies in the community covered by the taxa in the subsamples. It has been well demonstrated that the updated method could more faithfully reflect the true ratio of taxonomic richness among communities. Both the traditional and updated rarefaction methods can be implemented by algorithmic simulation or analytical derivation, and software such as PAST or iNext is convenient for implementation. The primary requirement for applying rarefaction is that the samples at hand are as representative of the paleocommunity as possible. We also suggest several potential directions to further develop the rarefaction techniques in the field of quantitative paleontology.

**Key words** rarefaction, diversity, taxonomic richness, sample size, sample coverage, subsampling

## 1 前言

古生物多样性是探讨生命演化历程与相关重大地质事件,乃至理解当下生物与环境关系的核心证据。其中,分类单元的丰富度(如:属种丰富度 species or genera richness)是多样性分析中最为简明和常用的关键指标。统计分析不同时空尺度化石样本的丰富度,在生物宏演化、古地理格局、古气候等领域取得了诸多重大进展,例如海洋生物的深时丰富度曲线揭示了五次灾难性的生物大绝灭(Sepkoski *et al.*, 1981, Bambach, 2006; Fan *et al.*, 2020),不同陆块浅海底栖类群的丰富度统计为精细重建特提斯古地理提供了约束(Ueno, 2003; Shen and Shi, 2004; Dommergues *et al.*, 2009; Huang *et al.*, 2022)。

然而,古生物学者长期面临一个困扰:化石保存程度、采样数量或范围等差异导致研究样本的大小参差不齐,最终造成古生物多样性评估的偏差。稀疏标准化(rarefaction)是试图矫正这种偏差,更公平地比较古生物多样性的一种经典方法,并经历了从基于样本大小(sampling size)到基于采样充分度(sampling coverage)来衡量采样强度的重要迭代,且被誉为比较多样性最准确的方法之一(Gotelli and Colwell, 2001)。诸多研究表明,基于采样充分度的稀疏标准化能更忠实地反映不同群落属种丰富度的大小关系,因此在研究中(如:深时多样性曲线重建中)逐渐替代了传统的稀疏标准化(Alroy, 2010a; Hannisdal and Peters, 2011; Song *et al.*, 2020)。尽管如此,一些国内外的应用案例仍然表现出对于该方法,即使是经典的稀疏标准化,

不同程度的误解,尤其是国内鲜有对于改进后的稀疏化的介绍。而且基于采样充分度的稀疏标准化存在公式直接计算和计算机模拟两种实现思路,其中计算机模拟的算法又经历多次修改(Alroy, 2010a, c, 2014; Chao and Jost, 2012)。这些都为掌握和应用稀疏标准化造成了不小的障碍。

本文阐述了经典和改进的两类稀疏标准化的基本原理、具体计算,并探讨了在应用中需要注意的问题。另外在生态学研究中还有一类基于样本(sample-based)的稀疏标准化(Gotelli and Colwell, 2001),由于在化石工作中,尤其是海生无脊椎动物的分析中应用偏少(Alroy, 1998; Bush *et al.*, 2004),因此本文没有介绍。同时考虑到经典的稀疏化已有国内专家介绍过(沈树忠等, 2004; 黄冰, 2012a),本文侧重阐述了基于采样充分度的稀疏标准化的优点,并强调了应用稀疏标准化需要对方法的适用前提、具体算法细节等方面有充分的重视,以期该方法能更好地服务我国的定量古生物学研究。

## 2 经典: 基于样本大小的二次抽样

Sanders (1968)在研究现代海洋底栖生物时提出了稀疏化的创意,试图减少样本大小对种级丰富度统计的影响。其核心思想是,对原始样本(标本个体数 $N$ )进行无放回的二次随机抽样得到子样本(标本个体数 $n$ ,  $n < N$ ),使得不同的原始样本被“稀疏化”到相同的样本大小以进行比较。遗憾的是,许多学者都发现其数学计算过程是错误的,会过高估计稀疏化后的丰富度(Hurlbert, 1971;

Simberloff, 1972; Heck Jr. *et al.*, 1975)。为更正该错误, Simberloff (1972)给出的方案是利用计算机模拟, 多次重复二次抽样(如: 指定个体数 $n$ , 迭代100、1000次), 计算所有子样本丰富度的均值。而Hurlbert (1972)则基于随机抽样的原理, 利用排列组合计算直接给出了公式(公式1):

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^S \left[ 1 - \frac{C_{N-N_i}^n}{C_N^n} \right] \dots\dots\dots (公式1)$$

其中 $E(S_n)$ 是二次抽样所包含种丰富度的数学期望;  $S$ 是原始样本中的种级丰富度;  $N$ 是原始样本中的个体数量;  $N_i$ 是第 $i$ 个种所含的个体数量;  $n$ 是二次抽样中所含的个体数量;  $C_N^n$ 表示从 $N$ 个个体中随机抽取 $n$ 个(不放回)的组合数。

Tipper (1979)指出, 上述公式是基于采样样本的计算, 距离古生物群落还有一步之遥; 当样本是从群落中随机采集得到时, 该公式可以作为群落中分类单元丰富度的最小方差无偏估计。但化石研究很难确保采样的随机性, 因此他提出一种复采样模型(replication model), 建议从同一群落多次重复采样, 计算所有样本的 $E(S_n)$ 的均值, 以代表群落的丰富度。这种方法更适宜现代生物研究, 在古生物工作中很难实现, 因为从某产地相同层位的化石组合(assemblage)中多次重复采样的难度很大。

稀疏化的计算结果可直观地用稀疏化曲线表示(图1)。Raup (1975)将稀疏标准化用于比较不同地史阶段的生物多样性, 引领了该方法在古生物学中的应用。与标准方法不同的是, 他将基于个体数量的稀疏化, 拓展到了基于低等分类单元(如: 种或属)的数量评估高等分类单元(如: 科)丰富度, 并且在曲线中给出了 $E(S_n)$ 的置信区间。这一变通(笔者认为值得商榷, 详见第4章节), 反映了古生物学中应用稀疏标准化的一个难题。古生物学者掌握的数据包含大量文献资料, 而文献中往往缺少化石个体数量的详细记录。即使当前知名的一些古生物数据库通常也没有记录化石个体的具体数量, 如 Paleobiology Database (paleobiodb.org) 和 OneStratigraphy (onestratigraphy.ddeworld.org)。因此, 实践中常用化石产出记录数(occurrence)替代个体数量进行稀疏标准化的计算(沈树忠等, 2004; Miller and Foote, 1996; Shi and Yang, 2005; Alroy *et al.*, 2008; Fan *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2018; Mathes *et al.*, 2021)。需要指出的是, 化石产出记录的统计口径可能有较大的区别, 较精细的根据化石类群在单一剖面岩石单层中的产出计数, 较粗略的将单一化石带(Shi and Yang, 2005)甚至单一剖面中某类群所有产出计数为一次。

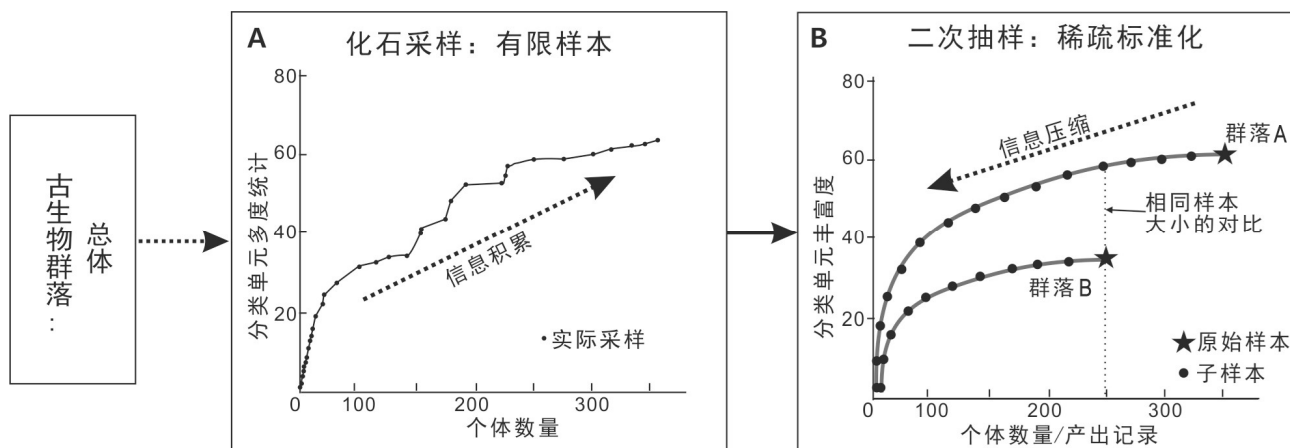


图1 基于样本大小的稀疏标准化流程及稀疏化曲线图

Fig. 1 Workflow of individual-based rarefaction and its presentation as rarefaction curves

1. 稀疏化曲线(B)和分类单元累积曲线(A)有本质不同, B根据已有样本, 自右向左压缩样本大小, 计算丰富度的数学期望, A自左向右统计随采样增加丰富度的实际变化; 2. 样本确定其稀疏化之后属种丰富度的数学期望即确定, 但样本是否充分代表了古生物群落的总体需要考量。

1. Rarefaction curves (B) fundamentally differ from Accumulation curves (A), because the collected samples are statically subsampled to calculate the expected richness for smaller sample sizes in B, whereas the taxonomic richness is counted as the sample size actually increases in A; 2. The expectation of taxonomic richness after rarefaction is determined once the original sample is fixed, although whether the sample is sufficient to represent the original fossil community needs to be verified.

3 发展: 基于采样充分度的二次抽样

稀疏标准化力图减少样本大小造成的偏差, 以更公平地比较不同群落的分类单元丰富度。然而基于个体数量的二次抽样, 由于将个体数量较多的样本进行了压缩, 会损失一部分采样信息, 进而导致结果中丰富度大小的比例失真 (Alroy, 2010a; Chao and Jost, 2012)。例如在古生物研究中, 二叠纪特定的螭属更能适应恶劣的环境, 如 *Monodioxodina* 在砂质灰岩中常呈单种群 (monospecific) 富集 (Ueno, 2006), 因此仅需数十个甚至数个标本就能充分表征其种级丰富度; 若仅依据数十个体去估测贵州紫云剖面 *Neoschwagerina* 带的种级丰富度 (80余种, 肖伟民等, 1986), 则会造成严重低估。Chao 和 Jost (2012) 曾以热带森林的蝴蝶群落为例, 清晰地揭示了这个问题。设有 A、B 两个蝴蝶群落, 两者各有 50 个种且无共有种。两者含有相同的个体数量频率: 第 1 个种占有总体 30% 的个体, 第 2 个种占有 10%, 有 3 个种各占有 5%, 剩余 45 个种各占有 1%。若 A 和 B 组合成一个新的 C 群落, 则 C 含有物种数为 100。根据公式 1 来对比 C 和 A, 当二次抽样中个体数偏少时, 两者的丰富度比例易被大幅压缩 (表 1)。即使在采集了 100 个样本的情况下, 两者的比值仅为 1.34, 远低于真实的 2:1。这种信息损耗在古生物研究中格外可惜, 因为化石采集和信息的积累经常需要耗费经年累月, 甚至几代专家的艰辛努力。

为改进传统方法的缺陷, 基于采样充分度的稀疏标准化应运而生, 力求更忠实反映不同群落

中分类单元丰富度的比例 (Alroy, 2010a, b, c; Chao and Jost, 2012)。新方法要求二次抽样所得的子样本相对总体群落具有相同的采样充分程度, 而不是相同的个体数量。这一充分程度, 可用子样本中的分类单元在总体群落中所对应个体, 占总个体数的比例来衡量 (Alroy, 2010a; Chao and Jost, 2012)。仍以上文蝴蝶群落 A 为例, 若二次抽样中包含了前 5 个最丰富的种, 则其采样充分度为 55% (30%+10%+3×5%)。设定充分度的额定值, 类似商业公司股东投票需要达到法定的比例, 因此 Alroy (2010c) 更愿意称改进后的方法为“基于股东法定份额的二次抽样” (Shareholder quorum subsampling, SQS), 以突显其思想与传统稀疏标准化的本质区别。

需要特别强调的是, 此处的总体群落在古生物研究中对对应的是曾经生活的古生物群落 (图 1 中的总体), 而非所采集掌握的化石样本。然而无论古生物或现代生物学工作, 都无法穷尽采集所有的个体, 因而不能完全统计总体群落中不同分类单元的个体数量。幸运的是, 早在二战时期, 计算机专家就设计了一种近似估测, 可以根据有限样本, 去推算其相对于“无限”总体的采样充分度 (Good, 1953):

采样充分度=1- $n_1/N$ .....(公式2)

其中  $N$  为样本中个体数量的总和,  $n_1$  为在样本中仅含有一个个体的分类单元的数量。其底层思想是若在现有基础上再采集一个新个体, 可能获得新分类单元的概率, 近似于目前样本中仅含一个个体的分类单元在样本中的个体数量频率 ( $1 \times n_1/N$ )。

表 1 基于个体数量稀疏标准化的结果对于物种丰富度原始信息的压缩 (缩编自 Chao and Jost, 2012)  
Table 1 Compression of species richness resulted from individual-based rarefaction (abridged from Chao and Jost, 2012)

二次抽样的个体数量	稀疏化后种丰富度的数学期望		
	群落A	群落C	C/A
5	4.13	4.51	1.09
10	7.13	8.15	1.14
20	12.00	14.17	1.18
30	16.03	19.31	1.21
40	19.50	23.91	1.23
50	22.54	28.11	1.25
100	33.51	44.99	1.34
500	49.70	92.66	1.86
1000	49.99	99.40	1.99
2000	49.99	99.99	2 真实值

则1减去该频率值,可以近似表征当前采样的充分程度。Robbins (1968)曾论证当采样足够多,即 $N$ 足够大时,该近似估计值得信赖,其均方误差(mean squared error)小于 $1/N$ 。得益于充沛的计算机算力,Good (1953)方法的可信程度,也很容易通过计算机模拟重复多次采样的方法验证。

Chao和Jost (2012)根据公式推导,直接给出了采样充分度及对应分类单元丰富度的算法。假设原始样本已经采集了 $S$ 个种( $S_{obs}$ )共计 $N$ 个个体,每个种所含有的个体数量分别为( $X_1, X_2, \dots, X_S$ ),则二次抽样出 $n$ 个个体,相对于总体群落的采样充分度和种丰富度的最小方差无偏估计分别为:

$$\hat{C}_m = 1 - \sum_{X_i \geq 1} \frac{X_i}{n} \frac{C_{N-X_i}^{n-1}}{C_{N-1}^{n-1}} \dots \dots \dots \text{(公式3)}$$

$$\hat{S}_m = S_{obs} - \sum_{X_i \geq 1} \frac{C_{N-X_i}^{n-1}}{C_N^{n-1}} \dots \dots \dots \text{(公式4)}$$

当样本中每个种的个体数量已知时,可以直接应用上述公式。遗憾的是,更多情况下古生物研究中并不掌握样本中的个体数量。类似传统稀疏标准化中的处理办法,Alroy提出以文献中化石产出的记录数替代个体数量,用计算机模拟多次重复抽样的方法实现稀疏化(即上文所说的SQS, Alroy, 2010a, b, c)。在这一系列文章中, SQS算法的基本思想相同,都是从样本中随机二次抽样,每次当采样充分度达到设定阈值时统计丰富度,多次迭代重复之后计算均值。但在采样充分度的具体计算方面, Alroy (2010a, c)提出了一系列的修正(公式5, 6)。这些修正一方面是为了更保守的估计采样充分度,以让二次抽样尽可能更充分些;另一方面是为了更好地满足稀疏标准化和采样充分度计算的两个前提假设: 1) 原始样本是通过随机采样收集的; 2) 群落中的个体数量分布频率不受采样过程的影响(Close *et al.*, 2018)。然而化石工作很难满足这些假设,首先化石采样往往是针对某个地区某段出露地层的集中采样(簇采样),而非随机采样(黄冰, 2012b); 其次,古生物学家倾向于报道和记录新的物种,同时专著等文献中还包含大量常见种的产出记录,造成新物种和常见种的产出记录的非随机分布(Alroy, 2010a, c)。因此, Alroy针对化石产出记录数据可能会影响采样充分度计算的情

况,提出了一些修正建议。首先,化石工作乐于报道新属种的特点,会导致新属种常仅有单个产出记录,因此其产出记录的所占的比例不甚可靠,建议用仅在单篇文献中报道的化石属种的产出记录总数(公式6中的 $p_l$ )代替仅有单个记录的化石属种的数量(公式5中 $o_l$ , 易知 $p_l > o_l$ , 因此修改后的采样充分度更低更保守);其次,二次抽样如果抽到了个体数量最多的分类单元,容易很快接近设定的采样充分度阈值,建议在计算时将这个分类单元剔除,但统计分类单元丰富度时计数(公式6中的 $t_l$ );再次,当数据中采样集合数量很少时,有一个格外大的采样集合(如化石保存异常精美和丰富的特异埋藏动物群),其中含有的一些珍稀标本,在整个样本中很可能为仅出现一次的分单元,这部分会造成计算结果偏低,应当修正(公式6中的 $t_{max}$ )。Bennett等(2018)在研究中新生代哺乳动物时又提出,这种异常丰富的采样集合可能不止一个,建议分别统计每个特异埋藏的 $t_{max}$ 并逐一调整。

**修正的采样充分度** $= 1 - o_l / O \dots \dots \dots \text{(公式5)}$

**修正的采样充分度** $= (O - p_l - t_l + t_{max}) / (O - t_l) \dots \dots \dots \text{(公式6)}$

其中 $O$ 为数据中化石产出记录的总数,  $o_l$ 为二次抽样中仅有一个化石产出记录的分单元的总数,  $p_l$ 为二次抽样中仅在一篇文献报道中出现的分单元的总数,  $t_l$ 为二次抽样中个体数最多的分单元的化石产出记录数,  $t_{max}$ 为二次抽样中只在最大采样集合中出现的分单元的产出记录数。

Alroy (2014)指出上述修正的效果有限,又设计出了对每个文献、随机抽取一定数量化石标本集合的新算法(n-collections-per-reference),并指出新算法比之前Alroy (2010a, c)的算法更为可靠。新算法力图保障采样集合(注意在rarefaction的相关文献中采样集合有三种不同的英文表述collection, sample或list)在文献中更均匀分布,以尽可能满足随机采样的数学假设。Close (2018)在文章的附件中梳理了Alroy (2014)建议算法的流程。在此基础上,笔者根据Alroy于2018年所提供的R语言代码(表2中的方法3: by-reference SQS),将步骤叙述如下:

1) 随机抽取一篇文献(不允许放回),从该文献中随机抽取一个化石采样集合;

2) 将该集合加入到子样本中,根据子样本中

各分类单元个体数量频率, 计算子样本相对整体群落的采样充分度, 计算公式采用Good (1953)的原始公式;

3) 当采样充分度达到设定阈值(50%), 记录一次分类单元丰富度;

4) 重复上述过程, 直到该文献随机抽取的化石集合达到设定的阈值(建议每篇文献3个集合, 若文献中采样集合少于3个则均纳入计算);

5) 遍历所有文献并重复上述过程, 直到所有的文献均参与了计算;

6) 多次重复1–5步(建议100次), 计算所有记录的丰富度值的中位数和95%的置信区间。

基于采样充分度的稀疏化有一个重要却不甚直观的优势。传统的稀疏化中, 子样本中分类单元丰富度的数学期望完全由样本决定, 而化石的簇采样通常仅采集了古生物群落的部分信息, 因此传统方法难以充分和准确地估测古生物群落的真实多样性。改进后的稀疏化首先要评估相对古生物群落的采样充分程度, 由此将多样性分析从样本层次连接到了古生物群落层次, 通过设定采样充分度的阈值, 可以保证采样更充分代表古生物群落的信息。具体而言, 基于采样充分度的稀疏化可以在很大程度上避免过度压缩样本信息, 更准确地揭示所对比的群落之间的丰富度大小。仍以上述蝴蝶群落为例, Chao和Jost (2012)对比了两种方法的效

果(图2)。可见, 传统方法容易扭曲群落C和A的种丰富度比值, 而新方法在采样充分度为60%时该比值的为1.99, 即能准确地反映真实的比值2:1。

Close (2018)的研究还补充说明基于采样充分度的稀疏化计算结果, 是与群落的真实丰富度呈线性相关的, 而传统稀疏化的结果与群落丰富度之间是非线性的。

## 4 应用建议与讨论

传统和改进的稀疏标准化都可以通过计算机模拟和公式推导两种思路实现。目前, 稀疏标准化在古生物研究中多应用于两种情形: 1) 在重建深时古生物多样性曲线探讨宏演化规律时, 用以减少不同地质时间阶段(年代地层的阶或绝对年龄的time bin)样本大小不同带来的差异(Alroy, 2014; Thomas *et al.*, 2021); 2) 用于古生物地理定量分析中减少不同地区样本大小所造成的差异, 如: 全球纬向多样性梯度分析、古生物地理区系或古地理格局重建(Shen *et al.*, 2004; Song *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2022)。如只需要了解不同群落多样性的孰高孰低, 经典和改进的稀疏化一般均可胜任; 若需更精细地掌握分类单元丰富度多少的定量比例, 基于采样充分度的稀疏化更为可靠。例如, 在特提斯古地理重建中, 常用的手段是对不同地块的暖

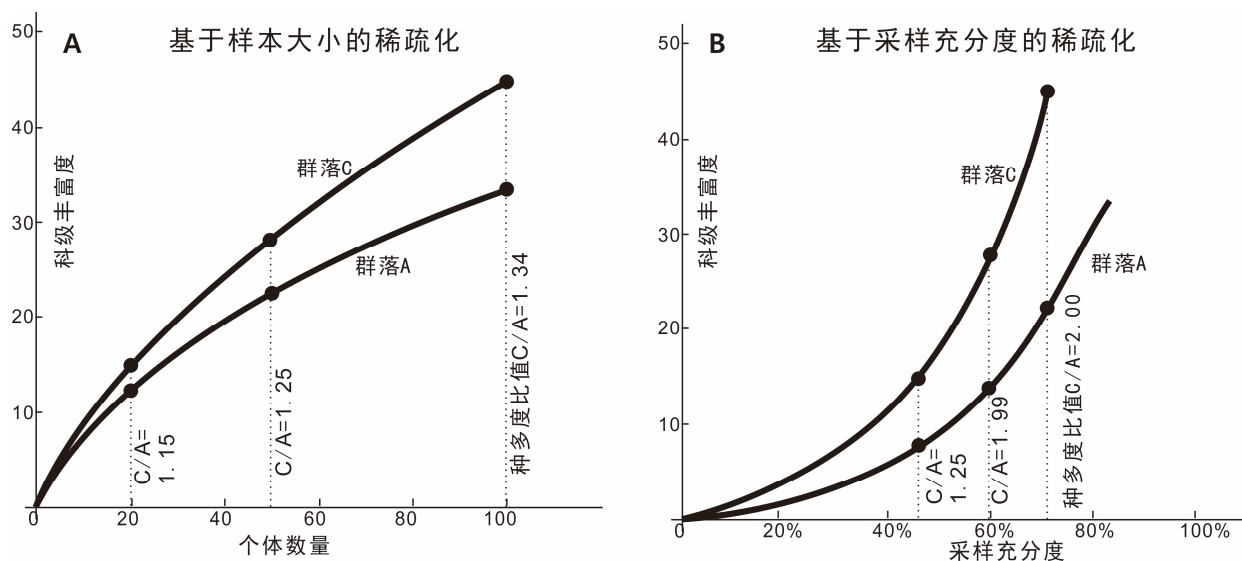


图2 基于样本大小(A)和采样充分度(B)的稀疏标准化效果对比(引自Chao and Jost, 2012)

Fig. 2 Comparison between individual-based (A) and coverage-based (B) rarefaction (from Chao and Jost, 2012)



水底栖化石群落(如: 有孔虫和珊瑚等)按照属种丰富度排序, 进而推测古纬度的相对高低, 此时运用经典和改进的稀疏化均可。但分析不同地质时段生物多样性的宏演化规律时, Alroy (2014)曾强调经典的稀疏标准化对于分异度的变化很不敏感, 因此根据经典稀疏化重建的多样性曲线, 其变化幅度远低于基于采样充分度稀疏化的结果(图3)。

无论经典还是改进后的稀疏标准化, 底层原始数据的最佳选择是化石分类名单及其对应的个体数量。当个体数量难以知晓时, 可以用文献记录的化石产出记录数量代替。但Raup (1975)倡导在经典稀疏化中用低级分类单元的数量去估量高级分类单元的丰富度(图4), 并被少数后续研究所采纳(Raup, 1979; Shen and Shi, 2002)。这种变通会更加加剧经典稀疏化对大样本的信息压缩, 因此不予推荐。当稀疏化的二次抽样单位(图1-B中曲线的横坐标)是个体或产出记录时, 相对容易获取更大的样本, 从而尽可能减少信息损耗。但当抽样单位是较低的分类单元, 比如属或种时, 其样本大小可以比个体或产出记录的数量小若干个数量级, 易在稀疏化过程中严重损耗和压缩大样本的信息。例如图4中将白垩纪或新生代的数据, 压缩到和三叠纪比较时, 会导致白垩纪和新生代的差异几乎消失, 他们与三叠纪之间的差别也严重缩小。当文献中没有记录个体数量, 但提供了化石图版时, Huang等(2023)提出了一种替代办法, 当某个地区研究比较充分, 可以统计该地区多个文献里图版展示的个体数量, 以近似代替个体数量。

目前已经有多种软件和程序代码, 可以完成稀疏标准化的计算(表2)。如果原始数据中已知化石个体数量, 笔者推荐PAST软件和iNEXT的网站, 无须掌握编程语言便可使用。此外, iNEXT还可以同时实现基于样本大小和采样充分度的稀疏化(图5)。如果根据化石产出记录进行计算, 笔者首先推荐Alroy用R语言编写的by-reference SQS function, 其次是PAST软件。需要提醒的是, 在计算经典稀疏化的时, Heck (1975)提出的公式只有当原始样本大小远大于二次抽样的样本大小时才适用, 考虑到古生物研究中样本数量经常有限, 笔者推荐使用公式1更为安全。

软件和代码的多样与便利, 更突显了理解稀疏标准化适用条件和计算细节的重要性, 否则容易造成计算结果不可信, 甚至具体算法与原始数据或研究目标不匹配的情况。自稀疏标准化提出伊始, 其适用前提就被不同学者反复强调(黄冰, 2012a; Sanders, 1968; Raup, 1975; Tipper, 1979; Gotell and Colwell, 2001), 包括: 1) 比较的是类似的生物类别; 2) 采样来自相似的生态环境; 3) 采样过程是独立和随机的; 4) 采样的方法大体相似; 5) 样本应当能够充分代表群落的组成; 6) 稀疏化方

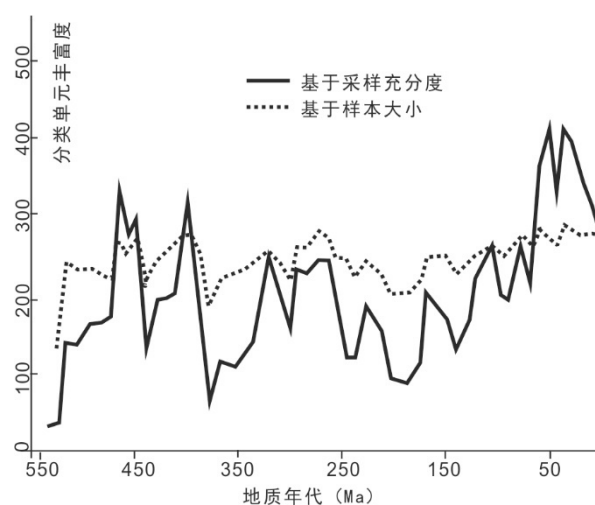


图3 基于样本大小和采样充分度的稀疏化构建深时多样性曲线的对比(引自Alroy, 2014)

Fig. 3 Comparison between the outcomes of individual-based and coverage-based rarefaction in reconstructing deep-time diversity trajectory (from Alroy, 2014)

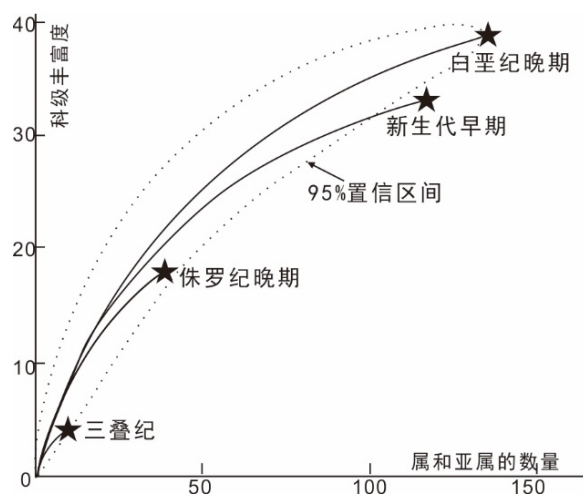


图4 基于低级分类单元计算高级分类单元丰富度的稀疏化曲线(引自Raup, 1975)

Fig. 4 Rarefaction curves of family richness weighted against generic (subgeneric) richness (from Raup, 1975)

法仅能用于内插(interpolate), 不可外推(extrapolate); 7) 两个群落的稀疏化曲线不可相交, 否则难以比较。

笔者认为其中第5点最为重要, 因为化石采样所代表的古生物群落才是研究生命演化的真正目标。无论原始数据是个体数量还是产出记录, 笔者更推荐基于采样充分度的稀疏标准化。理想的情况下, 采样充分度越高越好, Alroy (2014)推荐的是至少50%, 在divDyn中建议用不同的阈值进行尝试比较(如: 50%、60%和70%)。随着采样充分度的减少, 计算结果越来越偏离群落之间真实的丰富度比例(图2, 3)。具体计算中, 当构建了不同群落的稀疏化曲线后, 可以直观地了解每个群落能达到的最大采样充分度。在最终比较时, 能够选取的最好情况是这些最大充分度中最小值, 因为采样更充分的样本可以压缩到更小的采样充分度, 而稀疏化无法拓展充分度偏低的样本到更高的充分度。

如前文所述, 采样充分度估计的准确性受到样本大小*N*的影响, 因此在实践中应当尽可能收集更多的数据, 扩充样本大小。换言之, 当数据有限时, 稀疏标准化所得结果貌似定量而精确, 实则意义有限。Tipper (1979)建议二次抽样的个体数量至少要大于所对比的样本中, 多样性较低样本的分类单元丰富度数值。Gotelli和Colwell (2001)也强调, 当样本本身不够充分, 稀疏化曲线很容易在左侧彼此逼近, 因而无法识别多样性的差异。目前大型古生物数据库所提供的海量数据,

为保障足够大的样本提供了有力保障。但是, 利用这些海量数据时, 不仅需要关注样本大小, 也需要关注数据空间和时间上的异质性。例如Servais等(2021)曾指出PaleoDB的数据在空间上局限在北美和欧洲地区, 在时间上寒武纪芙蓉阶的数据偏少, 数据背后类似的时空非均质性无法利用稀疏标准化矫正。

值得注意的是, 这些前提中部分是Sanders (1968)研究现代海生生物时提出的, 在古生物研究中值得重新衡量。例如对比的是类似的生物类群和采样来自类似的生态环境, 在古生物工作中就不必过于拘泥。Sanders当时之所以有此强调, 很可能是因为现代生态学研究, 若群落处于不同环境或组成的生物类别不同, 其多样性差异要么显而易见, 要么意义有限。然而化石采样中样本相对有限, 因此即便是来自不同生境, 甚至不同地块的化石样本, 其分类单元的丰富度的差异也并不显著。因此借助稀疏标准化分析不同环境(岩相是判断的环境的直观证据), 甚至不同地区的相似的古生物类群是可行且必要。计算结果一方面能为判断环境差异提供佐证, 另一方面能为进一步探讨环境因素对于生物多样性的影响提供基础数据。此外, 我们固然时常比较相同古生物类群的多样性差异, 以探讨外在环境或内在生物的影响因素。但当探讨深时尺度生物多样性变化时, 对比不同类型的生物类群, 对于揭示大绝灭和复苏等宏演化规律, 及其所对应的地质环境重大事件在所难免。

表 2 稀疏标准化计算的常用软件和代码

Table 2 Commonly used software or coding for application of rarefaction

方法	软件或代码	经典稀疏化	改进的稀疏化
1	PAST软件(4.12版本)	支持	针对化石产出记录Alroy (2010a)
2	R语言SQS代码(3.12版本)	支持	针对个体数量
3	R语言by-reference SQS function	不支持	针对化石产出记录Alroy (2014)
4	EstimateS (9.1版)	支持	不支持
5	divDyn (R语言包)	支持	针对化石产出记录Alroy (2010a)
6	iNEXT (R语言包和在线版)	支持	针对个体数量(Anne and Jost, 2012)

注: 1. Hammer和Harper (2001), <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/index.html>; 2. 计算机迭代实现, <https://bio.mq.edu.au/~jalroy/SQS-3-3.R>; 利用 Chao 和 Jost (2012) 公式直接计算实现, <https://bio.mq.edu.au/~jalroy/sqs.R>; 3. 计算机迭代实现, <http://bio.mq.edu.au/~jalroy/sqsbyref.R>; 4. EstimateS 更适用于 MacOS 系统, 对 Windows 系统不完全兼容; Kocsis 等(2019), <https://cran.r-project.org/web/packages/divDyn/index.html>; 6. Heish *et al.* (2016); [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/inext-online/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/)  
Note: 1. Hammer and Harper (2001), <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/index.html>; 2. Computer algorithm, <https://bio.mq.edu.au/~jalroy/SQS-3-3.R>; analytical derivation of Chao and Jost (2012), <https://bio.mq.edu.au/~jalroy/sqs.R>; 3. Computer algorithm, <http://bio.mq.edu.au/~jalroy/sqsbyref.R>; 4. EstimateS is designed for MacOS and not compatible with Windows; Kocsis *et al.*, (2019), <https://cran.r-project.org/web/packages/divDyn/index.html>; 6. Heish *et al.* (2016); [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/inext-online/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/)



例如尽管海洋生物的古生代生物群、中生代生物群和新生代生物群在具体生物类群组成方面差异较大,许多案例都运用稀疏标准化对三者的多样性曲线进行矫正,增强对比结果的可信度(图3)(Alroy, 2014; Nürnberg and Aberhan, 2015; Close *et al.*, 2020)。

采样的独立和随机,是公式1和公式4能够准确估量群落中分类单元丰富度的数学前提。然而,对于化石采样,尽管一般类似的化石门类具有大致相同的采样方法,很难保证采集化石个体时是独立随机的。因为野外采样一般是簇采样,室内还需要进一步处理样品以提取化石个体,而且化石研究热衷于挖掘和记录新属种的新材料。从这个角度而言,Alroy (2014)的SQS算法值得推荐,该算法尽量保证了化石采样集合是从文献中独立随机抽取的,而且文献资料的积累能够让化石数据不断地接近真实的古生物群落。

稀疏化曲线相交之所以带来困扰,是因为交点前后曲线所揭示的丰富度大小关系相反。稀疏化曲线的形态反映了两方面的信息:1) 群落的分类单元的丰富度,2) 个体数量的均匀度(evenness)。当群落的均匀度偏低,有些属种的个体数量很少因而难以采集,在采样初期随着个体数量的增加丰富度增加会相对较慢。因此均匀度偏低的群落其

稀疏化曲线左侧斜率亦偏低,易与均匀度偏高群落的稀疏化曲线相交(图5)。所以曲线的相交,一般发生在采样不甚充分的阶段。这点若从采样充分度考虑,已经可以较好解决。当采样充分度很高,比如接近95%时,比较两个群落丰富度相当可靠,此时可以不必关注相交之前的曲线。而且当采样足够充分时,甚至可以直接比较两个样本的丰富度数值,无须借助稀疏化曲线(Chao and Jost, 2012)。另外,目前生态学研究,已有一些可以有效将稀疏化曲线外推(extrapolation)的方法,也可以解决相交问题(黄冰, 2012b; Chao and Jost, 2012)。现代生态学关心群落潜在的真实多样性,因此推崇外推,古生物研究中更侧重比较不同群落的丰富度大小比较,因此外推方法应用偏少(黄冰, 2012b; Starrfelt and Liow, 2016; Alroy, 2017; Close *et al.*, 2018)。

## 5 结论与展望

稀疏标准化是利用二次抽样,矫正样本大小对于分类单元丰富度统计造成偏差的一种定量方法。尽管其目的是更公平地开展多样性对比,传统基于个体数量或化石产出记录的稀疏化,会对较大的样本信息造成严重压缩,扭曲不同群落丰富

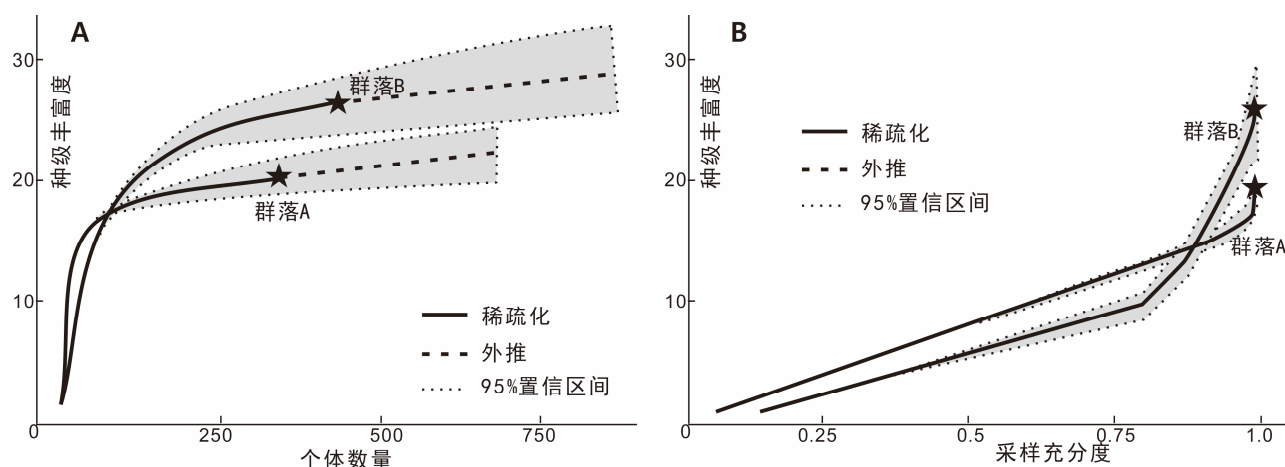


图5 根据模拟数据用iNEXT计算基于个体数量(A)和采样充分度(B)的稀疏化曲线

Fig. 5 Individual-based (A) and coverage-based (B) rarefaction using iNEXT based on simulated data

模拟数据为A和B群落, A的种级丰富度低于B, 但个体数量分布的均匀度高于B, 两者中各种的个体数量为(20,30,20,20,20,20,30,20,40,20,30,20,20,20,20,20,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0)和(10,1,1,3,4,50,5,2,100,10,5,8,6,8,22,5,1,2,50,100,100,5,4,5,5,20)。

The simulated data contains Community A and B. Community A has lower species richness but higher evenness than Community B does. Number of individuals in Community A and B are, respectively, (20,30,20,20,20,20,30,20,40,20,30,20,20,20,20,20,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0) and (10,1,1,3,4,50,5,2,100,10,5,8,6,8,22,5,1,2,50,100,100,5,4,5,5,20).

度的比例关系。基于采样充分度的稀疏标准化, 强调二次抽样所得的子样本应当具有相同的采样充分度, 据此计算的结果能更忠实地反映古生物群落真实的丰富度大小比例。目前已有多种软件和代码可以便利地实现上述两类稀疏标准化计算, 而大型古生物数据库又为原始数据提供了有力保障。笔者建议在实践中使用基于采样充分度的稀疏标准化, 尤其是当需要更高精度的定量分析, 如分析深时生物多样性曲线的变化幅度时。当数据中个体数量已知, 推荐采用PAST或iNEXT计算; 当个体数量无法掌握, 根据化石产出记录计算时, 首推Alroy (2014)从文献中随机采集化石样本集合的算法, 其次推荐PAST计算。在此背景下, 有效应用稀疏标准化的前提值得重视。笔者强调, 其中首要前提是保障采样样本尽可能充分地代表古生物群落。

以往稀疏标准化方法的原创成果由国外学者所主导, 国内工作以方法应用为主。未来如何进一步改进稀疏标准化, 笔者建议在如下几个方面值得尝试:

(1)从原理角度, 不难理解稀疏标准化可以扩展到古生物多样性的其他指标, 例如综合考量了分类单元丰富度和个体数量分布均匀度的香农指数(Shannon-Wiener index)。若已知原始样本中个体数量, 二次抽样取得的子样本则包含了属种丰富度及每个物种的个体数量, 据此可计算子样本的香农指数, 多次抽样求出该指数的均值, 可用来估测原始样本稀疏化所对应的香农指数。

(2)对于SQS方法, 目前常用的数据源是PaleoDB数据库。遗憾的是该数据库中, 化石产出记录的统计口径并不一致, 一些记录将特定地点某个岩组或相同时代(阶)的化石统计为一个采样集合, 更精细的记录则以剖面中单层样本作为一个采样集合。而我国学者领衔的大型古生物数据库(OneStratigraphy等), 录入了每个剖面中化石产出的详细层位(以地层柱上的米数为记录)。因此, 我国建设的这些数据库, 可以提供标准化的化石产出记录数据, 进一步提高稀疏标准化的分析质量。

(3)据笔者所知, 目前尚缺乏对于SQS2010版本和2014版本计算结果的充分评估。Alroy (2014)

亦未详细阐述和定量比较究竟哪个版本能更准确反映原始样本的属种丰富度。有鉴于此, 可利用古生物数据库中真实的数据集和构建虚拟数据集, 定量的比较两个版本的计算结果, 对比评估孰优孰劣。在充分了解计算细节和结果对比过程中, 国内学者如何从统计学角度对稀疏标准化的算法进一步改良也值得期待。

**致谢** 评审专家黄冰与另一匿名评审专家提出宝贵修改建议, 特此致谢。

## 参考文献 (References)

- 沈树忠, 张华, 李文忠, 2004. 古生物多样性统计中的偏差及其校正. *古生物学报*, 43: 433–441.
- 肖伟民, 王洪第, 张遵信, 董文兰, 1986. 贵州南部早二叠世地层及其生物群. 贵阳: 贵州人民出版社. 1–364.
- 黄冰, 2012a. 浅谈稀疏标准化方法(Rarefaction)及其在群落多样性研究中的应用. *古生物学报* 51: 200–208.
- 黄冰, 2012b. 古生物学研究中的采样问题及多样性估计方法—以华夏正形贝动物群为例. *古生物学报*, 51: 436–444.
- Alroy J, 1998. Equilibrium diversity dynamics in North American mammals. In: McKinney M L, Drake J A (eds.), *Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa, and Communities*, New York: Columbia University Press. 232–287.
- Alroy J, 2010a. The shifting balance of diversity among major marine animal groups. *Science*, 329: 1191–1194. DOI: 10.1126/science.1189910
- Alroy J, 2010b. Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification. *Palaeontology*, 53: 1211–1235. DOI: 10.1111/j.1475-4983.2010.01011.x
- Alroy J, 2010c. Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates. *The Paleontological Society Papers*, 16: 55–80. DOI: 10.1017/s1089332600001819
- Alroy J, 2014. Accurate and precise estimates of origination and extinction rates. *Paleobiology*, 40: 374–397. DOI: 10.1666/13036
- Alroy J, 2017. Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114: 6056–6061. DOI: 10.1073/pnas.1611855114
- 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, Visaggi C C, 2008. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science*, 321: 97–100. DOI: 10.1126/science.1156963
- Bambach R K, 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. *Annual*

- Review of Earth and Planetary Sciences, 34: 127–155. DOI: 10.1146/annurev.earth.33.092203.122654
- Bennett C V, Upchurch P, Goin F J, Goswami A, 2018. Deep time diversity of metatherian mammals: Implications for evolutionary history and fossil-record quality. *Paleobiology* 44: 171–198. DOI: 10.1017/pab.2017.34
- Bush A M, Markey M J, Marshall C R, 2004. Removing bias from diversity curves: the effects of spatially organized biodiversity on sampling-standardization. *Paleobiology*, 30: 666–686. DOI: 10.1666/0094-8373(2004)030<0666:rbfdct>2.0.co;2
- Chao A, Jost L, 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93: 2533–2547. DOI: 10.1890/11-1952.1
- Close R A, Evers S W, Alroy J, Butler R J, 2018. How should we estimate diversity in the fossil record? Testing richness estimators using sampling-standardised discovery curves. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 1386–1400. DOI: 10.1111/2041-210x.12987
- Close R A, Benson R B J, Saupe E E, Clapham M E, Butler R J, 2020. The spatial structure of Phanerozoic marine animal diversity. *Science*, 368: 420–424. DOI: 10.1126/science.aay8309
- Colwell R K. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Dommergues J-L, Fara E, Meister C, 2009. Ammonite diversity and its palaeobiogeographical structure during the early Pliensbachian (Jurassic) in the western Tethys and adjacent areas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280: 64–77. DOI: 10.1016/j.palaeo.2009.06.005
- Fan Jun-xuan, Chen Qing, Melchin M J, Sheets H D, Chen Zhong-yang, Zhang Lin-na, Hou Xu-dong, 2013. Quantitative stratigraphy of the Wufeng and Lungmachi black shales and graptolite evolution during and after the Late Ordovician mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, SI: Pre-Mesozoic climates and global change, 389: 96–114. DOI: 10.1016/j.palaeo.2013.08.005
- Fan Jun-xuan, Shen Shu-zhong, Erwin D H, Sadler P M, MacLeod N, Cheng Qiu-ming, Hou Xu-dong, Yang Jiao, Wang Xiang-dong, Wang Yue, Zhang Hua, Chen Xu, Li G, Zhang Yi-chun, Shi Yu-kun, Yuan Dong-xun, Chen Qing, Zhang Lin-na, Li Chao, Zhao Ying-ying, 2020. A high-resolution summary of Cambrian to Early Triassic marine invertebrate biodiversity. *Science*, 367: 272–277. DOI: 10.1126/science.aax4953
- Good I J, 1953. The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika*, 40: 237–264. DOI: 10.1093/biomet/40.3-4.237
- Gotelli N J, Colwell R K, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x
- Heck K L Jr, van Belle G, Simberloff D, 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, 56: 1459–1461. DOI: 10.2307/1934716
- Hannisdal B, Peters S E, 2011. Phanerozoic earth system evolution and marine biodiversity. *Science*, 334, 1121–1124. DOI: 10.1126/science.1210695
- Hsieh T C, Ma K H, Chao A, 2016. iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1451–1456. DOI: 10.1111/2041-210X.12613
- Huang Hao, Jin Xiao-chi Shi Yu-kun, 2022. Distribution pattern of Middle Permian fusulinids in the Lhasa Block, Tibet and their paleogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 586: 110780. DOI: 10.1016/j.palaeo.2021.110780
- Huang Hao, Jin Xiao-chi, Shi Yu-kun, Zheng Jian-bin, Yan Zhen, 2023. New fusulinid assemblages from the Changning-Menglian Belt in western Yunnan, China and their paleogeographic implications. *Journal of Asian Earth Sciences*, 256: 105807. DOI: 10.1016/j.jseas.2023.105807
- Huang Bing, 2012a. Rarefaction and its application to the study of diversity of palaeocommunities. *Acta Palaeontologica Sinica*, 51: 200–208. DOI: 10.3969/j.issn.0001-6616.2004.03.014 (in Chinese with English abstract).
- Huang Bing, 2012b. Sampling in Palaeontology and a method for estimating underlying diversity—an example of the *Cathysiorthis* brachiopod fauna. *Acta Palaeontologica Sinica*, 51: 436–444 (in Chinese with English abstract).
- Hurlbert S H, 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577–586. DOI: 10.2307/1934145
- Kocsis Á T, Reddin C J, Alroy J, Kiessling W, 2019. The R package divDyn for quantifying diversity dynamics using fossil sampling data. *Methods in Ecology and Evolution*, 10: 735–743. DOI: 10.1111/2041-210X.13161
- Mathes G H, van Dijk J, Kiessling W, Steinbauer M J, 2021. Extinction risk controlled by interaction of long-term and short-term climate change. *Nature Ecology & Evolution*, 5: 304–310. DOI: 10.1038/s41559-020-01377-w
- Miller A I, Foote M, 1996. Calibrating the Ordovician radiation of marine life: implications for Phanerozoic diversity trends. *Paleobiology*, 22: 304–309. DOI: 10.1017/s0094837300016237
- Nürnberg S, Aberhan M, 2015. Interdependence of specialization and biodiversity in Phanerozoic marine invertebrates. *Nature Communications*, 6: 6602. DOI: 10.1038/ncomms7602
- Raup D M, 1979. Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications. *Science*, 206: 217–218. DOI: 10.1126/science.206.4415.217
- Raup D M, 1975. Taxonomic diversity estimation using rarefaction. *Paleobiology*, 1: 333–342. DOI: 10.1017/s0094837300002633
- Robbins H E, 1968. Estimating the total probability of the unobserved outcomes of an experiment. *The Annals of Mathematical Statistics*, 39: 256–257. DOI: 10.1214/aoms/1177698526
- Sanders H L, 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, 102: 243–282. DOI: 10.1086/282541
- Sepkoski J J, Bambach R K, Raup D M, Valentine J W, 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature*, 293: 435–437. DOI: 10.1038/293435a0

- Servais T, Cascales-Miñana B, Harper D A T, 2021. The great Ordovician biodiversification event (GOBE) is not a single event. *Paleontological Research*, 25: 1–21. DOI: 10.2517/2021pr001.hal-03781256
- Shen Shu-zhong, Shi Guang-rong, 2002. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian-western Pacific region. *Paleobiology*, 28: 449–463. DOI:10.1666/0094-8373(2002)0282<0449: pepopb>2.0.co;2
- Shen Shu-zhong, Shi Guang-rong, 2004. Capitanian (Late Guadalupian, Permian) global brachiopod palaeobiogeography and latitudinal diversity pattern. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 208: 235–262. DOI: 10.1016/j.palaeo.2004.03.009
- Shen Shu-zhong, Zhang Hua, Li Wen-zhong, 2004. An introduction of methods for removing biases in establishing biodiversity patterns from fossil records. *Acta Palaeontologica Sinica*, 43: 433–441. DOI: 10.3969/j.issn.0001-6616.2004.03.014 (in Chinese with English abstract).
- Shi Yu-kun, Yang Xiang-ning 2005. A statistical test on diversity changes of Early and Middle Permian fusulinacean fauna in South China. *Science in China (Series D)*, 48: 978–984. DOI: 10.1360/03yd0519
- Simberloff D, 1972. Properties of the rarefaction diversity measurement. *The American Naturalist*, 106: 414–418. DOI: 10.1086/282781
- Song Hai-jun, Wignall, P B, Dunhill, A M, 2018. Decoupled taxonomic and ecological recoveries from the Permo-Triassic extinction. *Science Advances*, 4: eaat5091. DOI: 10.1126/sciadv.aat5091
- Song Hai-jun, Huang Shan, Jia En-hao, Dai Xu, Wignall P B, Dunhill A M, 2020. Flat latitudinal diversity gradient caused by the Permian-Triassic mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117: 17578–17583. DOI: 10.1073/pnas.1918953117
- Starrfelt J, Liow L H, 2016. How many dinosaur species were there? Fossil bias and true richness estimated using a Poisson sampling model. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences)*, 371: 20150219. DOI: 10.1098/rstb.2015.0219
- Tipper J C, 1979. Rarefaction and Rarefaction—the use and abuse of a method in Paleocology. *Paleobiology*, 5: 423–434. DOI: 10.1017/s0094837300016924
- Ueno K, 2006. The Permian antitropical fusulinoidean genus *Monodiexodina*: distribution, taxonomy, paleobiogeography and paleoecology. *Journal of Asian Earth Sciences*, 26: 380–404. DOI: 10.1016/j.jseas.2005.07.003
- Ueno K, 2003. The Permian fusulinoidean faunas of the Sibumasu and Baoshan blocks: their implications for the paleogeographic and paleoclimatologic reconstruction of the Cimmerian Continent. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193: 1–24. DOI: 10.1016/S0031-0182(02)00708-3
- Xiao Wei-ming, Wang Hong-di, Zhang Lin-xin, Dong Wen-lan, 1986. Early Permian Stratigraphy and Faunas in Southern Guizhou: The People's Publishing House of Guizhou: Guiyang, China. 1–364 (in Chinese with English Summary).
- Zhang Shu-han, Shen Shu-zhong, Erwin, D H, 2022. Latitudinal diversity gradient dynamics during Carboniferous to Triassic icehouse and greenhouse climates. *Geology*, 50: 1166–1171. DOI: 10.1130/G50110.1

(责任编辑: 黄 冰)