

## 解説

## ペルム紀放射虫 Follicucullidae 科研究の最近の進展

伊藤 剛\*・鈴木紀毅\*\*

\*産業技術総合研究所地質調査総合センター地質情報研究部門・\*\*東北大学大学院理学研究科地学専攻

## Recent progress on research of Permian radiolarian Follicucullidae

Tsuayoshi Ito\* and Noritoshi Suzuki\*\*

\*Institute of Geology and Geoinformation, Geological Survey of Japan, AIST, AIST Tsukuba Central 7, 1-1, Higashi 1-chome, Tsukuba, Ibaraki 305-8567, Japan (ito-t@aist.go.jp); \*\*Department of Earth Science, Graduate School of Science, Tohoku University, Aoba 6-3 Aramaki, Aoba-ku, Sendai City 980-8578 Japan

## はじめに

放射虫は時代決定に有効な微化石であり、古生代から新生代の放射虫の分類学的検討や生層序学的検討が行われてきた。ペルム紀放射虫については、1930年代にその存在が北米テキサス州のグラス山脈（Glass Mountains）において知られていたが（King, 1930）、現在の学問水準で扱える単離個体が分類学的に扱われたのは1970年代末になってからである。Ormiston and Babcock（1979）がテキサス州デラウェア盆地の石灰岩から新属 *Follicucullus* Ormiston and Babcock（タイプ種：*Follicucullus ventricosus* Ormiston and Babcock）を記載したのを皮切りに、1980年代以降にこの属ないし近縁な新分類群が提唱され、分類学的検討が本格化した（Holdsworth and Jones, 1980; Ishiga *et al.*, 1982 など）。2017年には Paleozoic Genera Working Group による古生代放射虫の属分類の標準化事業が行われ、分類が大きく見直された（Noble *et al.*, 2017）。その後試料に基づく検討が相次いで行われ（Ito, 2020a; Nakagawa and Wakita, 2020; Nestell and Nestell, 2020）、マイクロCT装置などを活用した研究も行われている（Ito *et al.*, 2017; Xiao *et al.*, 2017b など）。また統計学的手法に基づく分類の見直しも行われた（Xiao *et al.*, 2020, 2021）。加えて、ペルム紀放射虫を用いた水深（Xiao *et al.*, 2017a）や二形性の検討（Ito and Matsuoka, 2015; Ito *et al.*, 2018）、ベイズ更新を利用した生層序の構築（Xiao *et al.*, 2018）など、研究の進展が目覚ましい。

*Follicucullus* をタイプ属とする Follicucullidae Ormiston and Babcock は、円錐で単純な骨格構造をもつ三叉骨針によって特徴づけられる目 *Albaillellaria* Deflandre の1科だが、その三叉構造が退化しているのが解剖学的特徴である。Follicucullidae 科はペルム紀放射虫の主要な分類群であり、年代層序においても重要である。一方で、上述のような近年の研究における進展の中で、その基本となる

分類について幾つかの見解が相次いで示されている。Xiao *et al.*（2020, 2021）は Follicucullidae 科について詳細な検討を統計学的手法で行い、結果の再現性と統計科学的指標の距離に基づく属の独立性を明示した点で、これまでの研究と一線を画する。その一方で難解な論文となっている。そこで本論文では、これらの論文の見解とこれらに含まれていなかった知見をあわせて、Follicucullidae 科の分類を解説する。またこれらの分類の再検討を踏まえて、Xiao *et al.*（2018）の生層序の実用的な利用について若干の説明を加えたい。加えて、Follicucullidae 科の生息環境と命名規約の運用についても述べる。

上述の通りペルム紀 Follicucullidae 科については年代層序の上でも重要である。本解説が、古生物学的研究に加え地質学的研究の上でも参考になると期待する。

## Follicucullidae 科の分類に関する研究史の概要

## 属階級

Follicucullidae 科について Ormiston and Babcock（1979）により提唱されて以降、属についての命名規約上の取り扱いと属の概念を巡って、鋭い意見対立があった。その後の分類の変遷を図1に示すが、ここでは実益上影響が大きい2属（*Pseudoalbaillella* Holdsworth and Jones と *Parafollicucullus* Holdsworth and Jones）にまつわる研究史を中心に記述する。

Holdsworth and Jones（1980）は、*Pseudoalbaillella* 属（タイプ種：*Pseudoalbaillella scalprata* Holdsworth and Jones）と *Parafollicucullus* 属（タイプ種：*Parafollicucullus fusiformis* Holdsworth and Jones）を提唱した。両属の決定的な違いは、前者は少なからず膨らんだ偽胸部（pseudothorax）と偽腹部（pseudoabdomen）があり、後者には環状の曽偽腹部（prepseudoabdominal segment）があることと記されている。直後に Kozur（1981）と

<b>Follicucullidae</b>	Ormiston and Babcock (1979)	Holdsworth and Jones (1980)	Kozur (1981)	Nazarov and Rudenko (1981)	Ishiga <i>et al.</i> (1982)	Sheng and Wang (1985)	Kozur and Mostler (1989)
<i>Ishigaconus</i>							<b><i>Ishigaconus</i></b>
<i>Follicucullus</i>	<b><i>Follicucullus</i></b>	<i>Follicucullus</i>	<i>Follicucullus</i>		<i>Follicucullus</i>	<i>Follicucullus</i>	<i>Follicucullus</i>
<i>Cariver</i>							
<i>Curvalbaillella</i>							<b><i>Curvalbaillella</i></b>
<i>Pseudoalbaillella</i> ( <i>Kitoconus</i> )							<b><i>Pseudoalbaillella</i></b> ( <b><i>Kitoconus</i></b> )
<i>Pseudoalbaillella</i> ( <i>Yaoconus</i> )							<b><i>Pseudoalbaillella</i></b> ( <b><i>Yaoconus</i></b> )
<i>Pseudoalbaillella</i>		<b><i>Pseudoalbaillella</i></b>	<i>Parafollicucullus</i>		<i>Pseudoalbaillella</i>	<i>Pseudoalbaillella</i>	<b><i>Pseudoalbaillella</i></b> ( <b><i>Pseudoalbaillella</i></b> )
<i>Parafollicucullus</i>		<b><i>Parafollicucullus</i></b>					<i>Parafollicucullus</i>
<i>Haplodiacanthus</i>				<b><i>Haplodiacanthus</i></b>			
<i>Foremanconus</i>							<b><i>Foremanconus</i></b>
<i>Longtanella</i>						<b><i>Longtanella</i></b>	<i>Longtanella</i>
<i>Holdsworthella</i>			<b><i>Holdsworthella</i></b>				<i>Holdsworthella</i>
<i>Parafollicucullinoides</i>							
<b>Follicucullidae</b>	Kozur (1993)	De Wever <i>et al.</i> (2001)	Noble <i>et al.</i> (2017)	Nestell and Nestell (2020)	Afanasieva (2020)	Xiao <i>et al.</i> (2020)	Xiao <i>et al.</i> (2021)
<i>Ishigaconus</i>	<i>Ishigaconus</i>	<i>Follicucullus</i>	<i>Ishigaconus</i>			<i>Ishigaconus</i>	<i>Follicucullus</i>
<i>Follicucullus</i>	<i>Follicucullus</i>		<i>Follicucullus</i>			<i>Follicucullus</i>	
<i>Cariver</i>	<b><i>Cariver</i></b>					<i>Cariver</i>	<i>Cariver</i>
<i>Curvalbaillella</i>						<i>Curvalbaillella</i>	
<i>Pseudoalbaillella</i> ( <i>Kitoconus</i> )	<i>Pseudoalbaillella</i> ( <i>Kitoconus</i> )					<i>Kitoconus</i>	<i>Curvalbaillella</i>
<i>Pseudoalbaillella</i> ( <i>Yaoconus</i> )							
<i>Pseudoalbaillella</i>	<i>Pseudoalbaillella</i>	<i>Pseudoalbaillella</i>	<i>Parafollicucullus</i>	<i>Pseudoalbaillella</i>	<i>Pseudoalbaillella</i>	<i>Pseudoalbaillella</i>	<i>Pseudoalbaillella</i>
<i>Parafollicucullus</i>						<i>Parafollicucullus</i>	<i>Parafollicucullus</i>
<i>Haplodiacanthus</i>						<i>Haplodiacanthus</i>	<i>Haplodiacanthus</i>
<i>Foremanconus</i>						<i>Foremanconus</i>	
<i>Longtanella</i>						<i>Longtanella</i>	<i>Longtanella</i>
<i>Holdsworthella</i>						<i>Holdsworthella</i>	<i>Holdsworthella</i>
<i>Parafollicucullinoides</i>						<i>Parafollicucullus</i> (?)	<b><i>Parafollicucullinoides</i></b>

図1. 主要な研究における Follicucullidae 科の属分類における変遷。各文献において提唱された新属及び新亜属は太字で示した。  
Fig. 1. History of the genus-level taxonomy of the Family Follicucullidae in major studies. New genera and subgenera proposed in the literature are presented in bold.

Ishiga *et al.* (1982) は、これらの属を異名としたが、Kozur (1981) は殻の膨らみの違いは種レベルの違いにあたるとして *Parafollicucullus* 属を、Ishiga *et al.* (1982) は首偽腹部とされた部分は多くの場合に環状であるとして *Pseudoalbaillella* 属を有効名として採用した。Ishiga *et al.* (1982) は *Pseudoalbaillella* 属を有効名に選んだ理由として、Kozur (1981) の分類学的判断は適切ではないことと、両属のタイプ個体では *Pseudoalbaillella scalprata* のほうがより完全であることの2点を挙げ、国際動物命名規約の勧告24Aに従ったと述べている。その後、若干の報告 (Cornell and Simpson, 1985; Kozur and Krahl, 1987; Nazarov 1988; Kozur and Mostler, 1989) では両者は別属とされたものの、2010年代半ばまではほとんどの論文で両者は異名であるとされ、*Pseudoalbaillella* 属が有効名として用いられてきた。

現在までに、*Pseudoalbaillella* 属やそれに含まれる種として41種の適格名が提唱されている。その中には形態的に *Ps. scalprata* や *Parafollicucullus fusiformis* と大きく異なる分類群もあり、Follicucullidae 科の属レベルでの細分化も行われた。1980年代には、*Holdsworthella* Kozur (Kozur, 1981), *Haplodiacanthus* Nazarov and Rudenko (Nazarov and Rudenko, 1981), *Longtanella* Sheng and Wang (Sheng and Wang, 1985) といった複数の属が提唱された。Kozur and Mostler (1989) は、多くの属 (*Curvalbaillella* Kozur

and Mostler, *Foremanconus* Kozur and Mostler, *Ishigaconus* Kozur and Mostler, *Praeholdsworthella* Kozur and Mostler) と亜属 (*Kitoconus* Kozur and Mostler, *Yaoconus* Kozur and Mostler) を提唱した。Kozur (1993) はさらに新属 *Cariver* Kozur を提唱した。しかし多くの論文ではこれらの属名は使われることがなく、*Pseudoalbaillella* 属が用いられてきた。そのような中で Kozur and Mostler (1989) は、*Pseudoalbaillella* 属と *Parafollicucullus* 属が異名と扱われる場合には *Parafollicucullus* 属が有効名であると主張した。これに沿った見解は Saesaengseerung *et al.* (2009) が示しており、ここでは第一校訂者 (First Revisor) (Kozur, 1981) は *Parafollicucullus* 属を選んでいること、両属は同じ論文の同じ印刷ページにあること、タイプ種のホロタイプの保存も同程度であることを挙げている。

1980年代以降、多くの論文は *Pseudoalbaillella* 属を使っていたが、その異名関係を明示した例は De Wever *et al.* (2001) までではなく、Ishiga *et al.* (1982) が *Haplodiacanthus* 属と *Parafollicucullus* 属を異名にした例と、Cordey (1998) がそれに *Holdsworthella* 属を加えた例など、部分的な言及に限られていた。De Wever *et al.* (2001) は放散虫全般について形態分類を総括整理し、その中でこれまでに提唱された多くの Follicucullidae 科の属を *Pseudoalbaillella* 属に一括した。しかし、De Wever *et al.* (2001) はその根拠を示していない点が Lazarus (2005)

により批判された。Noble *et al.* (2017) は適格属の原記載を英訳を含めて掲載し、異名にする根拠を明記した上で *Parafollicucullus* 属に一括した。 *Parafollicucullus* 属を有効名とした経緯は Suzuki *et al.* (2021, p. 4) に詳述されているように、動物命名法国際審議会へ *Parafollicucullus* の強制“排除”を求めたが、提案は審議に値しないとして棄却されたことによる。Nestell and Nestell (2020) は多くの属を再び *Pseudoalbaillella* 属に一括した。 Afanasieva (2020) も同様に多くの属を *Pseudoalbaillella* 属としたが、 *Holdsworthella* 属のみは分離した。

Noble *et al.* (2017) が挙げた *Parafollicucullus* 属に一

括する根拠は、「似ている」 (*Foremanconus* 属など) あるいは *Parafollicucullus* 属の定義を拡張する (*Curvalbaillella* 属など) などであり、客観性に欠けていた。これに対し、Xiao *et al.* (2020) は統計学的手法を用いて結果の再現性と違いの客観化を試み、De Wever *et al.* (2001) や Noble *et al.* (2017) により一括された属の多くを再び有効名とした。この結果を Xiao *et al.* (2021) が記載分類に反映させ、新属 *Parafollicucullinoides* Xiao, Ito and Suzuki を新たに提唱した。Xiao *et al.* (2021) の新しい分類名は ZooBank に登録して現在の命名規約の要求を満たした。

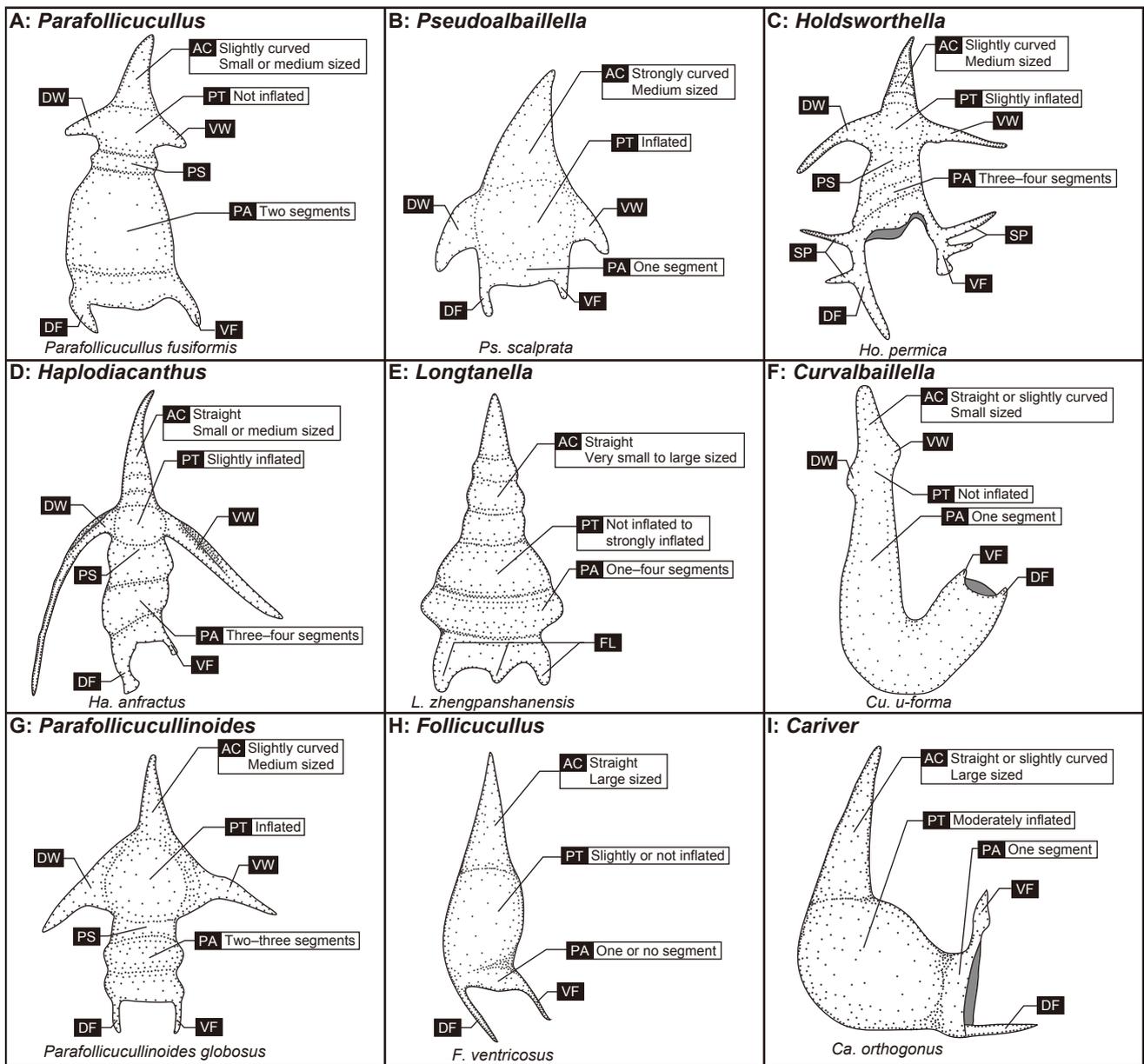


図2. Follicucullidae 科の属の形態的特徴。主に Xiao *et al.* (2020, 2021) に基づく。

Fig. 2. Morphologic characteristics of genera of the Family Follicucullidae, mainly based on descriptions by Xiao *et al.* (2020, 2021).

AC: apical cone; PA: pseudoabdomen; PT: pseudothorax; PS: prepseudoabdominal segment; VW: ventral wing; DW: dorsal wing; FL: flaps; VF: ventral flap; DF: dorsal flap; SP: spine.

## 科群

科群については稀に無効名が使われることがあるので、ここで整理しておきたい。本論で扱う属はFollicucullidaeという科群に含まれるとするのが一般的だが、Cheng (1986, p. 45) は分類名リストのなかでFollicuculloidea上科（原典ではFollicucullacea Cheng）を設置し、そのなかにFollicucullidae科に加えて2科“Pseudoalbaillellidae Cheng”と“Neoalbaillellidae Takemura and Nakaseko”を含めた。“Pseudoalbaillellidae”科は名称のみ示され、無効名で現在に至る。Cheng (1986) には“Neoalbaillellidae”科はTakemura and Nakaseko (1982) が提唱したとあるが、そのような事実はない。Xiao *et al.* (2021, p. S24) は統計的距離と実用性から、Holdsworthellidae科と“Pseudoalbaillellidae”科をFollicucullidae科の異名とした。De Wever *et al.* (2001) はFollicucullidae科はFollicucullus属とPseudoalbaillella属の2属のみから、Noble *et al.* (2017) はFollicucullus属から分離させたIshigaconus属を含めた3属からなるとした。Xiao *et al.* (2020, 2021) はDe Wever *et al.* (2001) の2属を細分した形なので、Cheng (1986) を除く先行研究とFollicucullidae科に属する分類群についての違いは無い。

## 各属の特徴

本節では、結果の再現性と属間の違いを統計的手法で客観化して属を細分したXiao *et al.* (2020, 2021) に基づいて、各属の特徴を記述する。全部で9属（Parafollicucullus属、Pseudoalbaillella属、Holdsworthella属、Haplodiacanthus属、Longtanella属、Curvalbaillella属、

Parafollicucullinoides属、Follicucullus属、Cariver属）で、各属の大まかな形態的特徴については図2にまとめた。

Follicucullidae科を含む放散虫の殻の用語はこれまでに幾つかの日本語訳が提案されている（石賀・八尾, 1989; 鈴木ほか, 2012など）。本論では、鈴木ほか (2012) の用語を参照したが、よりの確な訳語に修正したものも含め、図3に示した訳語を用いる。なお、prepseudoabdominal segment（曾偽腹部）は、Nakagawa and Wakita (2020) のpre-pseudoabdomen及びXiao *et al.* (2020) のpost-pseudothorax waistと同一である。形質用語の詳細についてはNakagawa and Wakita (2020, p. 165–166) とXiao *et al.* (2021, supplement 4) に初出文献とともに整理されているので、参照されたい。

## Parafollicucullus属

### 1. 主要な種

Holdsworth and Jones (1980) により、Parafollicucullus fusiformisをタイプ種として提唱された。その他の構成種として、Parafollicucullus monacanthus (Ishiga and Imoto), Parafollicucullus internatus (Wang), Parafollicucullus ishigai (Wang) などが挙げられる。

### 2. 形態的特徴 (図2A)

頂部はわずかに曲がっており、大きさはFollicucullidae科の属としては小～中程度である。偽胸部は膨らんでいない。偽胸部には通常2つの翼があるが、Parafollicucullus monacanthusは片側だけの翼を持つ。偽腹部には2つの節がみられる。Follicucullidae科の他属と比較すると、膨らまない偽胸部、2つの節を伴う偽腹部、曾偽腹部の存在が特徴的である。

### 3. 年代

主な産出層準はペルム系シスウラリアン統クングーリアン階～グアダルピアン統キャピタニアン階である。

### 4. 特記事項

多くの検討 (Zhang *et al.*, 2014など) によりParafollicucullus属からFollicucullus属が生じたと捉えられている。この系統関係の検討において、当初Follicucullus属として記載されたParafollicucullus monacanthusは、Follicucullus属が持たない翼を持つ点などからParafollicucullus属あるいはPseudoalbaillella属に帰属させる例があり (Wang and Yang, 2011; Ito *et al.*, 2015, 2016; Xiao *et al.*, 2020, 2021), 本解説でもこれに従う。

## Pseudoalbaillella属

### 1. 主要な種

Holdsworth and Jones (1980) により、Pseudoalbaillella scalprataをタイプ種として提唱された。そのほかの構成

English	Japanese
apical cone	頂部
pseudothorax	偽胸部
pseudoabdomen	偽腹部
prepseudoabdominal segment	曾偽腹部
wing	翼
ventral wing	前翼
dorsal wing	後翼
flap	舌状棘
ventral flap	前舌状棘
dorsal flap	後舌状棘
segment	節
spine	針状棘

図3. Follicucullidae科の殻の用語英和対訳。

Fig. 3. Terminology regarding the shell of Follicucullidae in English and in Japanese.

種として, *Ps. postscalprata* Ishiga, *Ps. rhombothoracata* Ishiga, *Ps. japonica* Nestell and Nestell, *Ps. praescalprata* Kozur in Catalano *et al.* (1989) などが挙げられる。

## 2. 形態的特徴 (図2B)

頂部は曲がっており, 大きく曲がっている例も多い。その大きさは中程度が一般的である。偽胸部は膨らんでおり, 2つの翼を伴う。偽腹部は短く, 1つの節からなる。偽腹部の節が少なく, また首偽腹部を欠く点で, *Parafollicucullus*属, *Holdsworthella*属, *Haplodiacanthus*属, *Parafollicucullinoides*属と区別される。

## 3. 年代

主な産出層準はペルム系シスウラリアン統アッセリアン階~グアダルピアン統ウォーディアン階である。

## 4. 特記事項

Ishiga (1983) により *Ps. scalprata*, *Ps. postscalprata*, *Ps. rhombothoracata* の系統関係が詳細に検討されている。ただし, Ishiga *et al.* (1982) や Ishiga (1983) をはじめとして, 日本でこれまでに報告された *Ps. scalprata* あるいは *Ps. scalprata m. scalprata* とされた種については, Nestell and Nestell (2020) が *Ps. japonica* として再記載している。 *Ps. japonica* を含めた系統解析はまだ行われていない。

## **Holdsworthella** 属

### 1. 主要な種

Kozur (1981) により, *Holdsworthella permica* Kozur をタイプ種として提唱された。以降の研究では *Parafollicucullus* 属か *Pseudoalbaillella* 属の異名として取り扱われることが多かったが (De Wever *et al.*, 2001; Noble *et al.*, 2017; Nestell and Nestell, 2020), Afanasieva (2020, 2021) と Xiao *et al.* (2020, 2021) は独立した属として扱った。タイプ種の *Ho. permica* の他には, *Ho. perforata* Kozur, *Ho. nodosa* (Ishiga), *Ho. annulata* (Ishiga) などが含まれる。

### 2. 形態的特徴 (図2C)

頂部はわずかに曲がっており, そのサイズは中程度である。偽胸部はわずかに膨らんでおり, 2つの翼を伴う。偽腹部は3~4つの節がみられる。偽腹部には穴を伴う例が多い。舌状棘は下方向に伸びており, また水平方向~わずかに斜め上方向の針状棘を伴う。

### 3. 年代

主な産出層準は上部石炭系グゼリアン階~ペルム系グアダルピアン統キャピタニアン階である。

## **Haplodiacanthus** 属

### 1. 主要な種

Nazarov and Rudenko (1981) により, *Haplodiacanthus anfractus* Nazarov and Rudenko をタイプ種として提唱された。以降の研究では主に *Parafollicucullus* 属か *Pseudoalbaillella* 属の異名として取り扱われてきたが (De Wever *et al.*, 2001; Noble *et al.*, 2017; Nestell and Nestell, 2020; Afanasieva, 2020), Xiao *et al.* (2020, 2021) は独立した属として扱った。なお, Xiao *et al.* (2021) は *Foremanconus* 属を異名として *Haplodiacanthus* 属に含めた。タイプ種の *Ha. anfractus* の他に, *Ha. sakmarensis* (Kozur), *Ha. fenistratus* Nazarov が挙げられる。

### 2. 形態的特徴 (図2D)

頂部は通常真つすがだが, わずかに曲がる例もある。先端だけが曲がっている個体もみられる。そのサイズは一般的に中程度である。偽胸部はわずかに膨らんでいる。発達した翼を持つ場合も多く, 特に後翼は長く下方向に伸びる例がみられる。偽腹部には1つあるいは3つの節がみられる。舌状棘は水平方向, 垂直方向, あるいはわずかに斜め下方向に伸びる。頂部や偽胸部の特徴は *Holdsworthella* 属に似るが, 殻に孔がない点や偽腹部が曲がることが多い点, 後翼が下方向に伸びる点などで異なる。

### 3. 年代

主な産出層準は上部石炭系グゼリアン階~ペルム系グアダルピアン統ローディアン階である。

## **Longtanella** 属

### 1. 主要な種

Sheng and Wang (1985) により, *Longtanella zhengpanshanensis* Sheng and Wang をタイプ種として提唱された。以降の多くの研究では *Parafollicucullus* 属か *Pseudoalbaillella* 属の異名として取り扱われたが (De Wever *et al.*, 2001; Noble *et al.*, 2017; Nestell and Nestell, 2020; Afanasieva, 2020), Ito (2020a) や Xiao *et al.* (2020, 2021) は独立した属として扱った。タイプ種の *L. zhengpanshanensis* やその後に記載された *L. turgida* Feng に加え, Xiao *et al.* (2021) により多くの種 (*L. lanceoliformis* Xiao and Suzuki, *L. edamame* Xiao and Suzuki, *L. jingyi* Xiao and Suzuki, *L. tokkuriformis* Xiao and Suzuki, *L. edamame* Xiao and Suzuki, *L. turrita* Xiao and Suzuki, *L. kushidango* Xiao and Suzuki, *L. laxiflexus* Xiao and Suzuki, *L. follicucullinoides* Xiao and Suzuki) が記載された。

### 2. 形態的特徴 (図2E)

頂部は真つすぐである。そのサイズは多様であり, 非

常に小さいものから非常に大きいものまで存在する。偽胸部は膨らんでいないものから強く膨らんでいるものまで存在する。偽胸部には翼を欠く。偽腹部は1~4つの節を持つ。舌状棘は垂直方向あるいはわずかに斜め方向に伸びる。4つの舌状棘を持つ例も多い。頂部・偽胸部・偽腹部については多様性が高いが、殻全体として真っすぐな殻をもつ点、翼を欠くあるいは未発達である点、4つの舌状棘を持つ点などが特徴的である。

### 3. 年代

主な産出層準はペルム系シスウラリアン統クングーリアン階~グアダルピアン統ウォーディアン階である。

## Curvalbaillella 属

### 1. 主要な種

Kozur and Mostler (1989) により, *Pseudoalbaillella u-forma* Holdsworth and Jones (= *Curvalbaillella u-forma*) をタイプ種として提唱された。以降の研究では *Parafollicucullus* 属か *Pseudoalbaillella* 属の異名として取り扱われてきたが (De Wever *et al.*, 2001; Noble *et al.*, 2017; Nestell and Nestell, 2020; Afanasieva, 2020), Xiao *et al.* (2020, 2021) は独立した属として扱った。また, Xiao *et al.* (2021) は, *Curvalbaillella* 属と *Kitoconus* 属は本質的な違いは無いとして, 後者を *Curvalbaillella* 属に含めた。タイプ種の *Cu. u-forma* のほかに *Cu. reflexa* (Ling and Forsythe), *Cu. chilensis* (Ling and Forsythe), *Cu. elegans* (Ishiga and Imoto), *Cu. elongata* (Ishiga and Imoto) が挙げられる。

### 2. 形態的特徴 (図2F)

頂部は真っすぐかわずかに曲がっており, そのサイズは小さい。偽胸部は膨らんでいない。前翼も後翼もあまり発達しておらず小さい。偽腹部は1つの節からなり, 円筒状のことが多い。偽腹部は曲がっていることが多く, 特に *Cu. u-forma* などの種では大きく曲がってU字型となる。舌状棘は開口部を下方向とすると, 垂直方向あるいはわずかに斜め方向に伸びる。

### 3. 年代

主な産出層準は上部石炭系グゼリアン階~ペルム系グアダルピアン統ウォーディアン階である。偽腹部が大きく曲がった種 (当初から *Curvalbaillella* 属に含まれた種である *Cu. u-forma*, *Cu. reflexa*, *Cu. chilensis* など) は古い層準 (主に上部石炭系グゼリアン階~ペルム系シスウラリアン統サクマーリアン階) から, あまり曲がっていない種 (*Kitoconus* 属に含まれた種である *Cu. elegans*, *Cu. elongata* など) は比較的若い層準 (主にペルム系シスウラリアン統アッセリアン階~グアダルピアン統ウォーディアン階) から産出する。

## Parafollicucullinoides 属

### 1. 主要な種

Xiao *et al.* (2021) により, *Pseudoalbaillella globosa* Ishiga and Imoto (= *Parafollicucullinoides globosus*) タイプ種として提唱された。そのほかの構成種として, *Parafollicucullinoides longtanensis* (Sheng and Wang), *Parafollicucullinoides ornatus* (Ishiga and Imoto), *Parafollicucullinoides yanaharensis* (Nishimura and Ishiga), *Parafollicucullinoides lomentarius* (Ishiga and Imoto) が挙げられる。

### 2. 形態的特徴 (図2G)

頂部はわずかに曲がっており, そのサイズは中程度である。偽胸部は膨らんでおり, 2つの翼を伴う。*Parafollicucullinoides yanaharensis* のように水平方向に長く伸びる翼を持つ種も知られる。偽腹部は2~3つの節がみられる。殻には孔が観られない種が多いが, *Parafollicucullinoides ornatus* などは偽腹部に穴を伴う。舌状棘は下方向あるいはわずかに斜め下方向に伸びる。*Parafollicucullus* 属に類似するが, 比して長く真っすぐな頂部と膨らんだ偽胸部により区別される。

### 3. 年代

主な産出層準はペルム系シスウラリアン統アッセリアン階~グアダルピアン統キャピタニアン階である。

## Follicucullus 属

### 1. 主要な種

Ormiston and Babcock (1979) により, *Follicucullus ventricosus* をタイプ種として提唱された。Xiao *et al.* (2021) は, *Follicucullus* 属と *Ishigaconus* 属を異名とする一方で, *Cariver* 属 (後述) については独立させた。その他の構成種として, *F. scholasticus* Ormiston and Babcock, *F. dilatatus* Rudenko, *F. bipartitus* Caridroit and De Wever, *F. hamatus* Caridroit and De Wever, *F. porrectus* Rudenko などが挙げられる。

### 2. 形態的特徴 (図2H)

頂部は通常真っすぐであり, そのサイズは大きい。ただし, *F. bipartitus* はU字型に大きく曲がった頂部を持つ。偽胸部はわずかに膨らんでいる種が多いが, *F. scholasticus* のように膨らんでいない例もある。また, 偽胸部は翼を欠く。偽腹部は, 節を伴わないあるいは1つの節を持つ。舌状棘は斜め下方向に伸びる。翼を欠く点で, *Follicucullidae* 科の多くの属と区別される。

### 3. 年代

主な産出層準はペルム系グアダルピアン統キャピタニアン階~ローピンジアン統チャンシンジアン階である。

**Cariver属**

1. 主要な種

Kozur (1993) により, *Follicucullus orthogonus* Caridroit and De Wever (= *Cariver orthogonus*) をタイプ種として提唱された。以降の多くの研究では *Follicucullus* 属の異名として取り扱われることが多かったが (De Wever *et al.*, 2001; Noble *et al.*, 2017), Xiao *et al.* (2020, 2021) は独立した属として扱った。タイプ種の *Ca. orthogonus* に加え, *Ca. charveti* (Caridroit and De Wever), *Ca. dorsoconvexus* Kozur, *Ca. falx* (Caridroit and De Wever), *Ca. lagenarius* (Rudenko) が含まれる。

2. 形態的特徴 (図2I)

頂部は真っすぐあるいはわずかに曲がっており, そのサイズは大きい。偽胸部は中程度に膨らんでおり, 翼を欠く。偽腹部には1つの節がみられる。開口部を下方

とすると, 後舌状棘は垂直方向に, 前舌状棘は水平方向に伸びる。特徴としては *Follicucullus* 属との共通点が多いが, 殻全体が大きく曲がっており, また偽胸部が膨らんでいることで区別される。

3. 年代

主な産出層準はペルム系グアダルピアン統キャピタニアン階~ローピンジアン統ウーチャーピンジアン階である。

**生層序**

ペルム紀放射散虫については, Holdsworth and Jones (1980) がその示準化石としての有効性を示して以来, 世界各地で生層序が構築され, 化石帯が設定されてきた (Ishiga, 1986, 1990; Wang *et al.*, 1994; Kuwahara *et al.*,

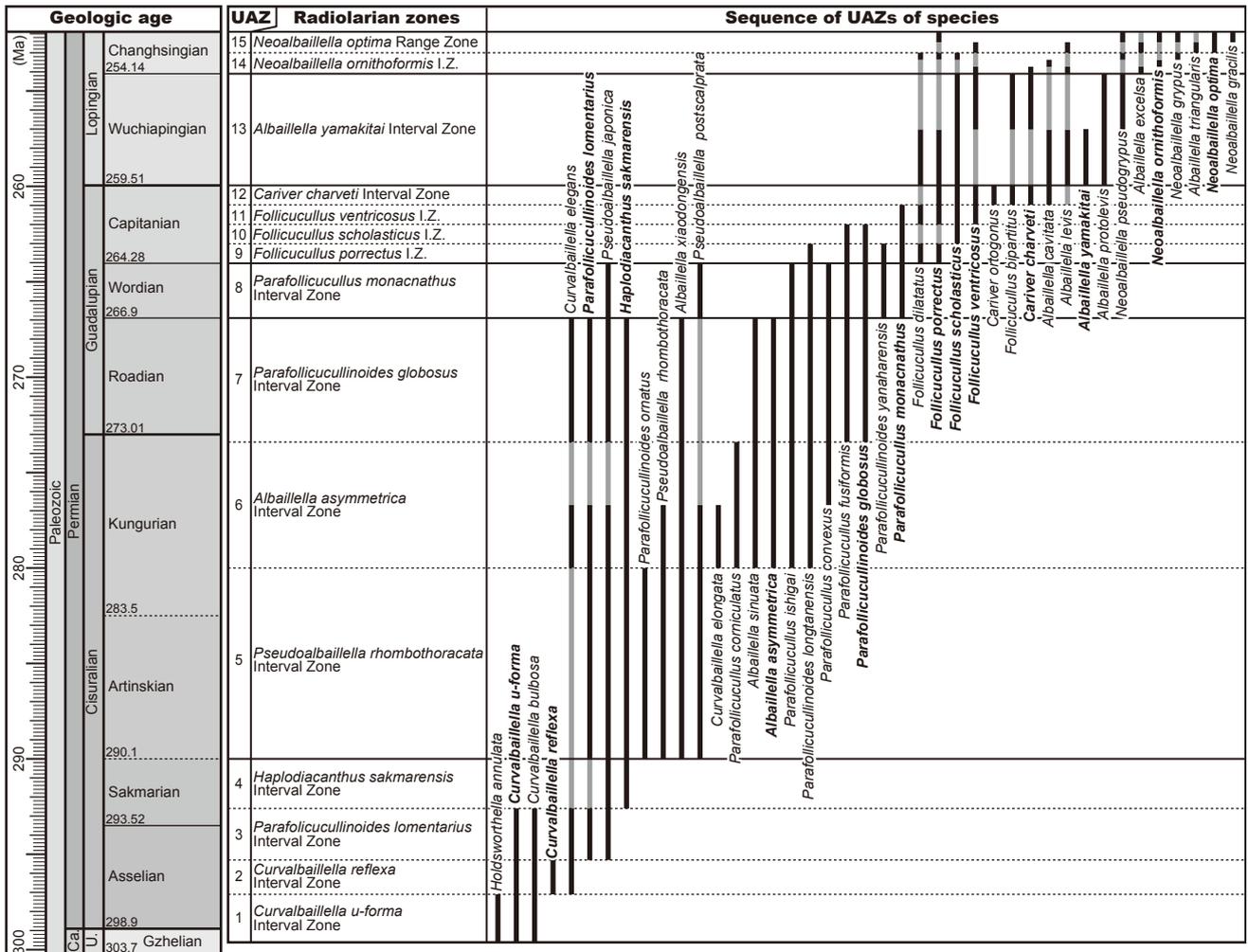


図4. ペルム紀放射散虫化石帯。化石帯は Xiao *et al.* (2018) のユニタリーアソシエーション帯 (Unitary Association Zones ; UAZs) に基づき, Xiao *et al.* (2020, 2021) の改訂された分類を反映させた。初産出が化石帯の基底を定義する種については, 太字で示した。

Fig. 4. Permian radiolarian biostratigraphy. Radiolarian zones are based on Unitary Association Zones (UAZs) of Xiao *et al.* (2018) and taxonomic revision by Xiao *et al.* (2020, 2021). Species whose first occurrence defines the base of the zones are presented in bold. I.Z.: Interval Zone. Ca.: Carboniferous. U. Upper.

UAZ	Statistic likelihood of each species (Xiao <i>et al.</i> , 2018)				Average of occurrence probability
	<i>Haplodiacanthus sakmarensis</i>	<i>Pseudoalbaillella scalprata</i>	<i>Pseudoalbaillella postscalprata</i>	<i>Pseudoalbaillella rhombothoracata</i>	
10		0.01			0.01
9		0.01			0.01
8		0.14	0.09		0.12
7	0.19	0.1	0.22		0.17
6	0.37	0.41	0.49	0.77	0.51
5	0.23	0.14	0.18	0.23	0.20
4	0.21	0.08	0.01		0.10
3		0.11	0.11		0.11

図5. Xiao *et al.* (2018) による層位分布についての尤度を用いた例. 群馬県太田市の八王子セクションでの検討 (Ito, 2020b) を再掲.  
Fig. 5. Example for use of statistic likelihood by Xiao *et al.* (2018). Reproduced from the study on the Hachioji section (Ito, 2020b) in Ota City, Gunma Prefecture, central Japan.

1998; Aitchison *et al.*, 2017; Xiao *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2018 など).

近年の研究で特に重要なのは, Aitchison *et al.* (2017) と Xiao *et al.* (2018) の検討であろう. Aitchison *et al.* (2017) はペルム紀の地質年代 (Geologic Time Scale) の基準となっている化石 (主にコノドント・紡錘虫・アンモナイト) と放散虫化石との年代関係を見直し, 年代対比を改めた. Xiao *et al.* (2018) は統計学的手法を用いてペルム紀放散虫の産出を見直し, 20のユニタリーアソシエーション (Unitary Association) を認めた上で, 15のユニタリーアソシエーション帯 (Unitary Association Zone: UAZ) を設定した.

Xiao *et al.* (2018) の設定した化石帯の名称を Xiao *et al.* (2020, 2021) の分類見直しに基づいて変更したものを図4に示す. 図4の右側の縦線は産出レンジそのものではなく, 稀な産出例などを省いたものである. 黒線は実際に産出したものであり, 灰色線は推定である. 新生代や中生代に比べてペルム紀の放散虫化石帯の年代決定精度は低く, また示準化石に選ばれた分類群が見つからなければ原理的には年代決定ができない. これらの問題に対し, Xiao *et al.* (2018) は示準化石が含まれていなくても年代を正しく推定している事例に着目した. この分類群はペルム紀のある時期に良く見つかるという経験則, すなわちベイズ更新と同様であることに気づいた. Xiao *et al.* (2018) は年代が確実に決まる分類群と共産する関係を繰り返し組み入れていくことで, 165種の放散虫がどのUAZで見つかる可能性が高いかをベイズ更新を使って数値化した. この数値はベイズの定理における「尤度」と呼ばれる変数にあたる. この数値を利用すると, ある試料の年代の信頼性を求めることができる. 原理上はたとえばある種がひとつのUAZでしか見つからない場合, その種が見つかった試料の年代がそのUAZである尤度は1 (= 100%) で, それ以外のUAZである尤度は0で

ある. あるいは, ある種が5つのUAZに均一に産出する場合, 全てのUAZにおいて尤度が0.2となる. 実際には, ある多産するUAZで高い数値となり, その上下の層準では少なく, 離れるほどに減っていくことが多い. ある試料から産出した種について, 尤度の平均を取ると信頼性が求められる. 図5はIto (2020b) で実際にこのXiao *et al.* (2018) の尤度に基づいて信頼性を求めた例である. この例では, 有効な4種について尤度の平均を求めると, UAZ6 (*Albaillella asymmetrica* Interval Zone) が最も高い0.51となる. したがって, この試料は51%の信頼性で *Albaillella asymmetrica* Interval Zone に対比されるということになる.

ただし, 尤度を用いた比較の場合, 従来の化石帯とのずれが起きうる点には注意が必要である. 上述の例の場合, *Haplodiacanthus sakmarensis* (初産出が *Haplodiacanthus sakmarensis* Interval Zone の基底を定義) が産出しているのに対し, *Albaillella asymmetrica* Ishiga and Imoto (初産出が *Albaillella asymmetrica* Interval Zone の基底を定義) は産出していない. 従来の化石帯に基づけば, このような試料はUAZ5の *Haplodiacanthus sakmarensis* Interval Zone に対比される例が多いと思われる. また, Xiao *et al.* (2018) が示した種ごとの尤度の数値を比較すると, UAZ5で産出する種は全てUAZ6でも産出し, 且つUAZ5での尤度はUAZ6のそれよりも低い. すなわち, Xiao *et al.* (2018) の尤度に基づいて年代を求めた場合, 「UAZ5に対比される信頼性が最も高い」という例は起きえないことになる.

ベイズ更新の利点は, 新しい事実を加えて尤度を再計算することで, 徐々に信頼度が増すことである. また, ベイズ更新は現在のUAZありきで行われるので, UAZをさらに細分する仕組みは無い. いずれは新生代と同様に初産出などのバイオイベントによる年代決定手段へと移行変わることが切に望まれる.

## 生息環境

Follicucullidae 科の生息域については様々な記述が存在するものの、海洋物理学的見地から無理があるものや結果の再現性を見いだせない解釈が少なくない。ここでは結果の再現性が認められる若干の研究例を紹介したい。

筆者らは、Longtanella 属の古生物地理区について独立した異なる視点から検討を進めていたが、別視点にもかかわらず Longtanella 属が産出する地質体は限られているという予測で一致した。紡錘虫も地質体で群集組成が異なることに注目し、紡錘虫と Longtanella 属・Follicucullus 属グループ・Pseudoalbaillella 属の産地を編纂し、多変量解析の1種である対応分析 (correspondence analysis) によってこの3属の生息環境を推定した (Xiao *et al.*, 2021)。Xiao *et al.* (2021) は、Pseudoalbaillella 属と Follicucullus 属は外洋環境を好み、温度躍層より深い水深にすみ、コノドント動物地理区の赤道暖水区 (Equatorial Warm Water Province)、沿 Gondwana 冷水区 (peri-Gondwana Cool Water Province) の北部、北冷水区 (North Cold Water Province) の南部の広い海域と生息域が重なることを示した。Follicucullus ventricosus についてはやや深めの水深に棲息することはテキサスの Lamar 石灰岩での産状から既に推定されていた (Noble *et al.*, 2011)。さらに、Noble *et al.* (2011) は炭酸塩岩の  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\text{S}_8$ ,  $\text{C}_{22}/\text{C}_{27}$  の変動との一致性から淡水や陸源性碎屑物の流入が多い、すなわち無機栄養の供給増加する環境で *F. ventricosus* が他種より個体数が増加することを示した。一方 Longtanella 属にとって外洋環境は重要で無く、紡錘虫の東テチス区とパンサラッサ区には分布するが北米陸棚区には分布せず、Pseudoalbaillella 属や Follicucullus 属よりも高温水塊を好み、放散虫の生息深度限界から温度躍層の間の水深に棲息すると推定した。

## 命名規約の厳格運用の実態

放散虫の属について、命名規約よりも慣用を維持することが尊ばれている。深海掘削計画 (Deep Sea Drilling Program) の初期の放散虫研究に貢献した Ling Hsu-Yi (林信一) が2019年10月23日に東北大学を訪問した際にエーレンベルク計画 (Tanimura and Aita, 2009; 辻・谷村, 2012) の成果について、「私たちが分類的に正確に示したかったが、当時は Riedel たちと放散虫が深海掘削計画に貢献することを知ってもらうために後回しにした」と当時の事情をお話し頂いた。とくに問題視されたのは、Campbell (1954) が現実を無視して機械的にタイプ種を後指定したことである。詳しい経緯は Suzuki *et al.* (2021) に譲るが、Campbell (1954) を除外リストに加えることは1970年代当時の放散虫研究コミュニティの総意でもあったことから、国際動物命名規約審議会に提訴を要請

したが門前払いとなった。2010年代には、ペルム紀放散虫の Pseudoalbaillella 属・Parafollicucullus 属問題についても慣用を保とうと要請したが、同様に門前払いとなった。このことから、慣用維持を目的として ICZN の例外的措置は、コミュニティの総意であっても認められない事が明らかになった。この厳格運用を踏まえ、Pseudoalbaillella 属・Parafollicucullus 属問題をより踏み込んで検証する。

Ishiga *et al.* (1982) は分類学的判断と当時の命名規約の勧告 24A から Pseudoalbaillella 属を有効名とした。しかしこれは、動物命名法国際審議会 (2005) が訳した国際動物命名規約第4版 (以下、ICZN2000) 序文の「いくつかの原則」には「規約は、分類学的判断に立ち入ることを差し控える」とあり、また「担名タイプという装置は、分類学的判断に立ち入ること無しに」と、いずれも分類学的判断に立ち入ることなく ICZN を用いることを述べている。これは Ishiga *et al.* (1982) の分類学的判断はどちらを有効名にするかの判断する理由にならないことを意味する。ICZN 成立までの歴史をひもとくと、保存の良し悪しなど標本の完全性を優先する行為は1858年にドイツで制定された “Kiesenwetter Code” にも Lewis code (Lewis, 1875) にはあったが、それが ICZN が制定されるにあたり排除された。その経緯は Melville (1995) に詳しく書かれているとおりであり、先取権の判断に関与することは固く禁じられている。Ishiga *et al.* (1982) が参照した勧告 24A は第15回国際動物会議で採択された規約で、Stoll 等編 (1966) が実際にはよく参照される。この勧告は「最初の改正者の措置」として「命名の安定性と普及性を確固たらしめるのに最上の名称を選ぶべき」とある。しかし、これは「最初の改定者の措置」であり、それは Kozur (1981) であって Ishiga *et al.* (1982) ではない。この勧告 24A の親規約である条 24(i) では「最初の改定者」なる表現は厳密に解釈されるべきであり、Kozur (1981) を最初の改定者に当たらないと見なす根拠は見当たらない。そもそも「勧告」なのでこれに従っていないからと言って「最初の改定者」の要件を満たさないということにはならない。

ICZN 上の判断は、判断する際に有効となっている版の規約を用いることになっている。あらためて ICZN2000 をみると、24.2.2. 第一校訂者による学名もしくは行為の優先権の決定 [24.2.2. Determination of precedence of names or acts by the First Reviser] が存在する。条文は、“複数の学名 (同一のタイプに基づいているか別々のタイプに基づいているかにかかわらず) もしくは複数の命名法的行為が同一著作物中か別々の著作物中かにかかわらず同一の日付で公表された場合、それら学名もしくは行為の優先権は、第一校訂者によって固定される。ただし、条 24.1 が適用される場合はこの限りではない [24.2.2. If two or more names, different or identical, and based on

the same or different types, or two or more nomenclatural acts, are published on the same date in the same or different works, the precedence of the names or acts is fixed by the First Reviser unless Article 24.1 applies.]”である(※下線は著者らによる)。例外的措置が出来るのは条24.1に限られるが、これは「学名の優先権の自動的決定」の条項で、「……別々の階級で公表された場合、より高い階級で公表された学名が優先権をとる」という措置である。PseudoalbaillellaもParafollicucullusは同一階級なので適用対象外である。Paleozoic Genera Working Groupは、ICZN2000の前文にある「長年受け入れられてきた学名をその慣れ親しんできた意味のまま保全するために……先取権の適用を緩和することがある。」などの趣旨でPseudoalbaillella属を保全する提案を審議会に送ったが、結果的にその提案は審議にすら回らなかった(Suzuki et al., 2021)。Pseudoalbaillella属とParafollicucullus属については、Holdsworth and Jones (1980)により同一の論文上で命名され、その後Kozur (1981)により異名としてParafollicucullus属に一括された。すなわち、Kozur (1981)が第一校訂者であり、審議会の判断を合わせても動物命名規約上はParafollicucullus属に優先権があるとみなされる。したがって、これらの属を異名とした場合にPseudoalbaillella属の名称は使用できない。Noble et al. (2017)以降のいくつかの研究例では、Kozur自身の見解がKozur (1981)以降に変化していることを根拠としてPseudoalbaillella属を用いているが(例えば、Nestell and Nestell, 2020; Afanasieva, 2020)、先に述べたように分類学的判断であって動物命名規約上の優先権には関係しない。Xiao et al. (2021)のようにPseudoalbaillella属をParafollicucullus属とは別属として扱う場合は、両属の名称を有効名として用いることは差し支えない。

## 終わりに

本論では、ペルム紀放射虫の中でも生層序的に最も重要な分類群の1つであるFollicucullidae科について、最新の研究(主にXiao et al., 2020, 2021)に基づく分類の見直しを解説した。冒頭に述べた通り、分類について幾つかの見解が相次いで示されているが、現時点では、Xiao et al. (2020, 2021)による分類が最も客観的であり、且つ準化石としても利用しやすいと思われる。

ペルム紀放射虫については、生層序や分類において重要なもう1つの科であるAlbaillellidae Deflandreのタイプ属Albaillella Deflandreの分類についても議論がある。最も大きな点としては、主にローペンジアン統に産出する種(Albaillella yamakitai Kuwaharaなど)と主にシスウラリアン統に産出する種(Albaillella asymmetricaなど)である。前者のグループを含む属としてKozur and Mostler (1989)がImotoella Kozur and Mostlerを、後者を含む属

としてはKozur (1981)がSpinodeflandrella Kozurを提唱している。図4では暫定的にNoble et al. (2017)に従ってAlbaillella属に一括したが、Xiao et al. (2020)のような詳細な再検討が必要である。また、Follicucullidae科では一部の属や種については系統関係が検討されているが(Ishiga, 1983; Wang and Yang, 2011; Zhang et al., 2014; Ito et al., 2016; Xiao et al., 2020など)、十分に検討されていないものも多い。本論で解説したような更なる検討が待たれる。

## 謝辞

故Martial Caridroit, 故Heinz Kozur, 故Valerija S. Rudenko, Galina P. Nestell (テキサス大学アーリントン校), Xiao Yifan (中国地質大学武漢)の各氏からは、Follicucullidae科の問題について非常に深い議論をしていただいた(N.S.). Taniel Danelian (リール大学, フランス国立科学研究センター)氏とLuis O'Dogherty (カディス大学)氏には、Paleozoic Genera Working Groupに参画する機会をつくっていただいた(N.S.). Jean-Pierre Caulet氏からはフランス語文献の解釈についてのご助言いただき、また1960~1970年代当時の命名規約に対する放射虫コミュニティの見解などをご教示いただいた(N.S.). Feng Qinglai氏(中国地質大学武漢)とは、Follicucullidae科の分類について、議論していただいた(T.I.). 桑原希世子氏(大阪府立大学)及び匿名査読者ならびに編集委員長である齋藤めぐみ氏(国立科学博物館)には査読していただき、建設的なコメントにより原稿は改善された。以上の方々に厚く御礼申し上げます。

## 文献

- Afanasieva, M. S., 2020. Revision of the Genera *Spinodeflandrella* Kozur, 1981, *Holdsworthella* Kozur, 1981 and *Haplodiacanthus* Nazarov et Rudenko, 1981 (Early Permian radiolarians of the Order Albaillellaria) in the South Urals, Russia. *Paleontological Journal*, **54**, 1443–1455.
- Afanasieva, M. S., 2021. Asselian and Sakmarian (Lower Permian) Radiolarian Ecozones of the South Urals (Russia). *Paleontological Journal*, **55**, 825–862.
- Aitchison, J. C., Suzuki, N., Caridroit, M., Danelian, T. and Noble, P., 2017. Paleozoic radiolarian biostratigraphy. *Geodiversitas*, **39**, 503–531.
- Campbell, A. S., 1954. Radiolaria. In Moore, R. C., ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Vol. Part. D, Protista 3*, 11–195. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence/Kansas.
- Cheng, Y. N., 1986. Taxonomic studies on upper Paleozoic Radiolaria. *National Museum of Natural Science, Taiwan, Special Publication*, **1**, 1–310.
- Cordey, F., 1998. Radiolaires des complexes d'accrétion de la Cordillère Canadienne (Colombie-Britannique). *Commission Géologique du Canada Bulletin*, no. 509, 1–209.
- Cornell, W. C. and Simpson, R. D., 1985. New Permian albaillellid

- radiolarians from West Texas. *Micropaleontology*, **31**, 271–279.
- De Wever, P., Dumitrica, P., Caulet, J. P., Nigrini, C. and Caridroit, M., 2001. *Radiolarians in the Sedimentary Record*. Gordon and Breach Science Publishers, Singapore, 533p.
- Holdsworth, B. K. and Jones, D. L., 1980. Preliminary radiolarian zonation for late Devonian through Permian time. *Geology*, **8**, 281–285.
- Ishiga, H., 1983. Morphological change in the Permian Radiolaria, *Pseudoalbaillella scalprata* in Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, no. 129, 1–8.
- Ishiga, H., 1986. Late Carboniferous and Permian radiolarian biostratigraphy of southwest Japan. *Journal of Geosciences, Osaka City University*, **29**, 89–100.
- Ishiga, H., 1990. Paleozoic radiolarians. In Ichikawa, K., Mizutani, S., Hara, I. and Yao, A., eds., *Pre-Cretaceous Terranes of Japan*. Publication of IGCP Project No. 224: Pre-Jurassic Evolution of Eastern Asia. IGCP Project 224, Osaka, Japan, 285–295.
- 石賀裕明・八尾 昭, 1989. 日本化石集第66集, 日本の古生代・中生代の放射虫化石1. 築地書館, 24p.
- Ishiga, H., Kito, T. and Imoto, N., 1982. Middle Permian radiolarian assemblages in the Tamba district and adjacent area, Southwest Japan. *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, **36**, 272–281.
- Ito, T., 2020a. Taxonomic re-evaluation of the Permian radiolarian genus *Longtanella* Sheng and Wang (Follicucullidae, Albaillellaria). *Revue de Micropaléontologie*, **66**, 100406.
- Ito, T., 2020b. A Cisuralian (early Permian) radiolarian assemblage and a new species of *Latentibifistula* Nazarov and Ormiston from central Japan. *Revue de Micropaléontologie*, **66**, 100407.
- Ito, T. and Matsuoka, A., 2015. Swollen type of *Albaillella sinuata* Ishiga and Watase (Permian radiolaria) from a chert boulder in Ie-jima Island, Okinawa Prefecture, Japan. *News of Osaka Micropaleontologists (NOM), Special Volume*, no. 15, 207–217.
- Ito, T., Feng, Q. L. and Matsuoka, A., 2015. Taxonomic significance of short forms of middle Permian *Pseudoalbaillella* Holdsworth and Jones, 1980 (Follicucullidae: Radiolaria). *Revue de Micropaléontologie*, **58**, 3–12.
- Ito, T., Feng, Q. L. and Matsuoka, A., 2016. Possible boundaries between *Pseudoalbaillella* and *Follicucullus* (Follicucullidae, Albaillellaria, Radiolaria): An example of morphological information from fossils and its use in taxonomy. *FORMA*, **31**, 7–10.
- Ito, T., Zhang, L., Zhang, M. H., Feng, Q. L. and Matsuoka, A., 2017. *Guiwa sashidai* n. gen. n. sp., a probable colonial radiolaria from the Lopingian (Upper Permian) in South China. *Palaeoworld*, **26**, 631–637.
- Ito, T., Matsuoka, A. and Feng, Q. L., 2018. Morphological characteristics of a dimorphic pair of *Albaillella sinuata* Ishiga and Watase: Dimorphism in the lineage of the Permian Albaillellaria (Radiolaria). *Island Arc*, **27**, e12271.
- 動物命名法国際審議会, 2005. 国際動物命名規約 第4版 日本語版 [追補]. 日本分類学会連合, 135p.
- King, P. B., 1930. The geology of the Glass Mountains, Texas. Part 1. Descriptive geology. *University of Texas, Bulletin*, **3038**, 1–167.
- Kozur, H. W., 1981. Albaillellidea (Radiolaria) aus dem Unterperm des Vorurals. *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck*, **10**, 263–274.
- Kozur, H. W., 1993. Upper Permian Radiolarians from the Sosio Valley Area, Western Sicily (Italy) and from the Uppermost Lamar Limestone of West Texas. *Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt*, **136**, 99–123.
- Kozur, H. W. and Krahl, J., 1987 Erster Nachweis von Radiolarien in tethyalen Perm Europas. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **174**, 357–372.
- Kozur, H. W. and Mostler, H., 1989. Radiolarien und schwammklerden aus dem Unterperm des Vorurals. *Geologisch Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband 2*, 147–275.
- Kuwahara, K., Yao, A. and Yamakita, S., 1998. Reexamination of Upper Permian radiolarian biostratigraphy. *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, **52**, 391–404.
- Lazarus, D., 2005. A brief review of radiolarian research. *Paläontologische Zeitschrift*, **79**, 183–200.
- Lewis, W. A., 1875. On entomological nomenclature, and the Rule of Priority.
- Melville, R. V., 1995. Towards Stability in the Names of Animals. *A History of the International Commission on Zoological Nomenclature 1895–1995*. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 92pp.
- Nakagawa, A. and Wakita, K., 2020. Morphological Insights from Extremely Well-Preserved *Parafollicucullus* (Radiolaria, Order Albaillellaria) from a Probable Roadian (Guadalupian, Middle Permian) Manganese Nodule in the Nishiki Group of the Akiyoshi Belt, Southwest Japan. *Paleontological Research*, **24**, 161–177.
- Nazarov, B. B., 1988. Paleozoic Radiolaria. *Practical Manual of Microfauna of the USSR. Volume 2*. Nedra, Leningrad.
- Nazarov, B. B. and Rudenko, V. S., 1981. Some radiolarians with bilateral symmetry of the upper Paleozoic of the Southern Urals. *Systematics and Morphology of Microorganisms: Problems of Micropaleontology*, **24**, 129–139.
- Nestell, G. P. and Nestell, M. K., 2020. Roadian (earliest Guadalupian, Middle Permian) radiolarians from the Guadalupe Mountains, West Texas, USA, Part I: Albaillellaria and Entactinaria. *Micropaleontology*, **66**, 1–50.
- Noble, P. A., Naraoka, H., Poulson, S. R., Fukui, E., Jin, Y. X. and O'Connor, S., 2011. Paleohydrographic influences on Permian radiolarians in the Lamar Limestone, Guadalupe Mountains, West Texas, elucidated by organic biomarker and stable isotope geochemistry. *Palaios*, **26**, 180–186.
- Noble, P., Aitchison, J. C., Danelian, T., Dumitrica, P., Maletz, J., Suzuki, N., Cuvelier, J., Caridroit, M. and O'Dogherty, L., 2017. Taxonomy of Paleozoic radiolarian genera. *Geodiversitas*, **39**, 419–502.
- Ormiston, A. R. and Babcock, L., 1979. *Follicucullus*, new radiolarian genus from the Guadalupian (Permian) Lamar limestone of the Delaware Basin. *Journal of Paleontology*, **53**, 328–334.
- Saesaengseerung, D., Agematsu, S., Sashida, K. and Sardud, A., 2009. Discovery of Lower Permian Radiolarian and Conodont Faunas from the Bedded Chert of the Chanthaburi Area Along the Sra Kao Suture Zone, Eastern Thailand. *Paleontological Research*, **13**, 119–138.
- Sheng, J. Z. and Wang, Y. J., 1985. Fossil Radiolaria from Kuhfeng Formation at Longtan, Nanjing. *Acta Palaeontologica Sinica*, **24**, 171–180.
- Stoll, N. R. 等編, 1966. 第15回国際動物会議において採用された国際動物命名規約. 北隆館, 東京, 102p.
- 辻 彰洋・谷村好洋, 2012. ヘッケル・エーレンベルク計画. 谷村好洋・辻 彰洋編, 微化石—顕微鏡で見るプランクトン化石の世界, 国立科学博物館叢書13, 211–216. 東海大学出版会.
- 鈴木紀毅・大金 薫・相田吉昭, 2012. 4.1.2 放射虫. 谷村好洋・辻 彰洋編, 微化石—顕微鏡で見るプランクトン化石の世界, 国立科学博物館叢書13, 76–91. 東海大学出版会.
- Suzuki, N., O'Dogherty, L., Caulet, J. P. and Dumitrica, P., 2021. A new integrated morpho- and molecular systematic classification of Cenozoic radiolarians (Class Polycystinea) – suprageneric taxonomy and logical nomenclatorial acts. *Geodiversitas*, **43**, 405–573.
- Takemura, A. and Nakaseko, K., 1981. A new Permian radiolarian genus from the Tamba Belt, Southwest Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, no. 124, 208–214.
- Tanimura, Y. and Aita, Y., 2009. *Joint Haeckel and Ehrenberg*

- Project: Reexamination of the Haeckel and Ehrenberg Microfossil Collections as a Historical and Scientific Legacy*, 106p. National Museum of Nature and Science Monographs, no. 40, National Museum of Nature and Science, Tokyo.
- Xiao, Y. F., Suzuki, N. and He, W. H., 2017a. Water depths of the latest Permian (Changhsingian) radiolarians estimated from correspondence analysis. *Earth-Science Reviews*, **173**, 141–158.
- Xiao, Y. F., Suzuki, N. and He, W. H., 2017b. Applications and limitations of micro-XCT imaging in the studies of Permian radiolarians: A new genus with bi-polar main spines. *Acta Palaeontologica Polonica*, **62**, 647–656.
- Xiao, Y. F., Suzuki, N. and He, W. H., 2018. Low-latitude standard Permian radiolarian biostratigraphy for multiple purposes with Unitary Association, Graphic Correlation, and Bayesian inference methods. *Earth-Science Reviews*, **179**, 168–206.
- Xiao, Y. F., Suzuki, N., He, W. H., Benton, M. J., Yang, T. L. and Cai, C. Y., 2020. Verifiability of genus-level classification under quantification and parsimony theories: a case study of follicucullid radiolarians. *Paleobiology*, **46**, 337–355.
- Xiao, Y. F., Suzuki, N., Ito, T. and He, W. H., 2021. New Permian radiolarians from east Asia and the quantitative reconstruction of their evolutionary and ecological significances. *Scientific Reports*, **11**, 6831.
- Wang, Y. J. and Yang, Q., 2011. Biostratigraphy, phylogeny and paleobiogeography of Carboniferous–Permian radiolarians in South China. *Palaeoworld*, **20**, 134–145.
- Wang, Y. J., Cheng, Y. N. and Yang, Q., 1994. Biostratigraphy and systematics of Permian Radiolarians in China. *Palaeoworld*, **4**, 172–202.
- Zhang, L., Ito, T., Feng, Q. L., Caridroit, M. and Danelian, T., 2014. Phylogenetic model of *Follicucullus* lineages (Albaillellaria, Radiolaria) based on high-resolution biostratigraphy of the Permian Bancheng Formation, Guangxi, South China. *Journal of Micropalaeontology*, **33**, 179–192.
- Zhang, L., Feng, Q. L. and He, W. H., 2018. Permian radiolarian biostratigraphy. In Lucas, S. G. and Shen, S. Z., eds., *The Permian Time Scale*, Geological Society, London, Special Publication, **450**, 143–163.

伊藤剛は初稿の執筆や図表の作成を行い、また主に「はじめに」・「各属の特徴」・「生層序」・「終わりに」を執筆した。鈴木紀毅は原稿の修正や加筆を行い、主に「Follicucullidae科の分類に関する研究史の概要」・「生息環境」・「命名規約の厳格運用の実態」を執筆した。

(2022年3月1日受付, 2022年4月13日受理)

