

竹节石研究进展与展望*

魏 凡¹⁾ 龚一鸣^{1,2)} **

1) 中国地质大学生物地质与环境地质教育部重点实验室, 武汉 430074, ymgong@cug.edu.cn;

2) 河南理工大学资源环境学院, 生物遗迹与沉积矿产河南省重点实验室, 河南焦作 454003

提要 文章回顾了竹节石研究发展历程及取得的主要成就, 重在梳理竹节石在分类位置、分类方案中存在的主要观点和这些观点中分别存在的问题; 总结了竹节石的生活方式和生态学特征及泥盆纪竹节石化石带和谱系演化; 讨论了竹节石的灭绝事件; 并简要介绍了竹节石的个体发生学近年来取得的进展。指出在竹节石研究过程中存在的主要问题, 并对竹节石研究未来进行展望。

关键词 竹节石 泥盆纪 成就 问题 展望

1 前言

竹节石是一类已灭绝的分类位置至今尚存疑的海生无脊椎动物, 主要分布于奥陶纪至泥盆纪末期的海相地层中(穆道成, 1978; Wood *et al.*, 2004), 极少数竹节石(?)曾报道于石炭纪与二叠纪之交(Niko, 2000)。竹节石壳体为碳酸钙质, 呈细长直圆锥形, 少数呈弯圆锥形。多为辐射对称, 常发育横环、纵肋等壳饰(插图 1)。壳体大多介于 1–10 mm, 最长可达 70 mm 以上(Vokes, 1938), 但很少见。

竹节石在世界各地的海相志留系和泥盆系中广泛分布, 从滨外潮下带、碳酸盐岩台地到次深海、深海环境中均可见。特别是泥盆纪浮游型竹节石, 其演化快、分布广、数量多, 常发育于台地边缘、台间海槽、盆地等相对深水、缺乏牙形石的泥岩、粉砂质泥岩、泥灰岩、硅质岩中。有时成为重要的造岩组分。且与牙形石相比, 其个体较大, 肉眼即可识别, 不需要经过酸处理和镜下挑样等步骤。对竹节石的研究不仅为泥盆系地质年代的确定, 生物地层的划分和对比提供了便捷的手段, 也为研究泥盆纪末期生物大灭绝提供了一个非常好的载体(Bond, 2006)。此外, 竹节石的分布与沉积相密切相关(阮亦萍、穆道

成, 1989; 邝国敦等, 1989; 王金星, 1990), 研究地层中的竹节石类型和保存方式, 对于阐明岩相、生物相及古地理等均具有重要的意义(阮亦萍、穆道成, 1987; 鲜思远等, 1992)。同时, 竹节石壳体中 Cu 元素含量还可以作为寻找隐伏铜及多金属矿床的指标(李酉兴, 1993e)。因此, 对竹节石的研究不但具有重要的理论意义, 而且具有一定的实用价值。

本文在查阅大量文献的基础上, 回顾竹节石的研究历史, 重点阐述、归纳竹节石在分类学、生物地层学、古生态学、生物大灭绝及个体发生学等研究领域所取得的重要进展, 并在此基础上对竹节石研究中所存在的问题及发展前景进行了探讨。

2 研究历史

竹节石的研究已有两百多年的历史。Walch (1775) 报道了最早的竹节石化石。随后, Schlotheim(1820)正式提出竹节石属并将其归入棘皮动物类。在此后的一百多年中, 零星可见一些浅泛的讨论竹节石分类位置和壳体形态的文章, 并相应地建立了一些新属种(Richter, 1854)。尽管各学者对于竹节石的分类位置意见不同, 但绝大多数还是将其置于竹节石属(*Tentaculites*)中描述(阮亦萍、穆道成, 1987)。

收稿日期: 2010-09-21

* 国家自然科学基金(Nos. 40872001, 40921062, 41072252)资助。

** 通讯作者: 龚一鸣, 中国地质大学(武汉)地球科学学院, 邮政编码 430074, ymgong@cug.edu.cn。

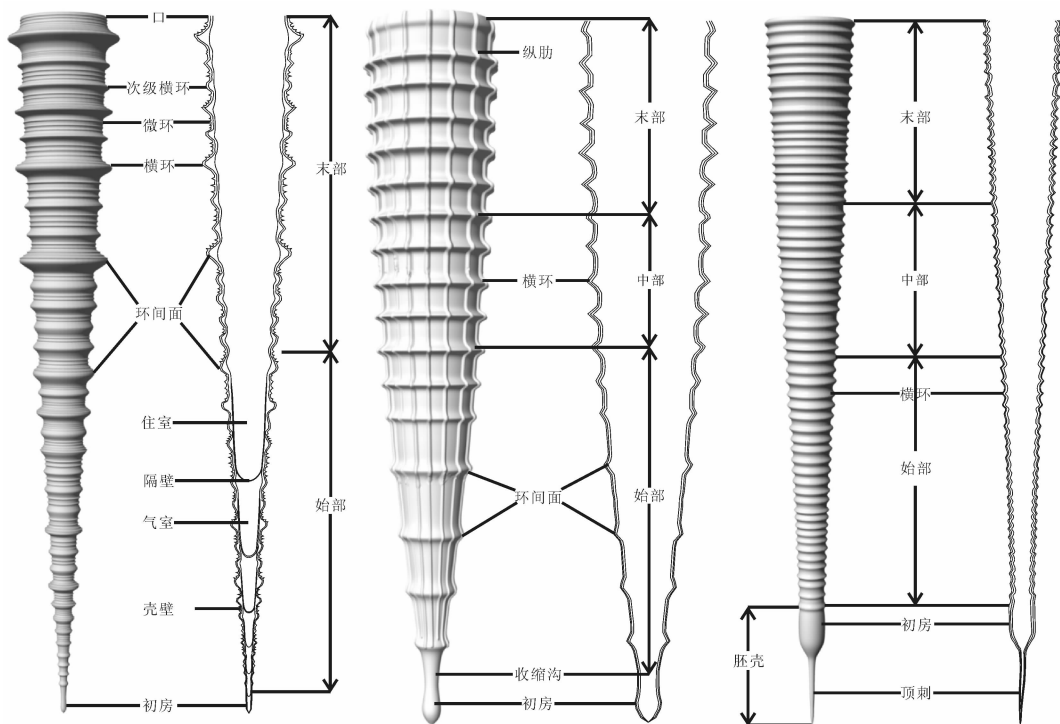


插图 1 竹节石形态构造术语(左:竹节石;中:珠唇节石;右:等环节石)

Schematic figures of the exterior and interior of tentaculitid conchs (Left: Tentaculitida; Middle: Dacryoconarida; Right: Homoctenida)

自 Ljaschenko(1959)运用扫描电镜等现代技术对竹节石的壳壁显微结构、壳体内隔壁的形态和初房的形态等进行相对细致深入的揭示以来,竹节石研究才真正地引起世界各国学者的广泛关注,进入到系统研究阶段。除了对产自世界各地的竹节石新科、新属、新种的大量报道外(Ljaschenko, 1955, 1957, 1959, 1969; Zagora, 1962, 1964; Bouček, 1964; Lardeux, 1969; Churkin and Carter, 1970; Alberti, 1970b, 1977, 1979, 1982a, e, 1984, 1993, 1996, 1997, 1998, 2000; Ludvigsen, 1972; Ormiston, 1973; Hałas, 1974, 1993; 穆西南, 1975; Chatterton and Perry, 1978; Larsson, 1979; 鲜思远等, 1980; Lukeš, 1982a, 1991; Sauerland, 1983; 穆道成、阮亦萍, 1983a, b; Farsan, 1983, 1984, 1994; Tunnicliff, 1983, 1989; 阮亦萍, 1985; Lütke, 1985; 鲜思远、王金星, 1986, 1988; 李酉兴, 1987, 1990, 1995a; 王金星、黄小梅, 1990; Lindemann and Yochelson, 1992; Gessa *et al.*, 1994; Truyols-Massoni, 1995; Gessa, 1996; Schöne and Schubert, 1996; Alberti and Huesken, 1997; Li, 2000; Niko, 2000 等),可进行全球对比的竹节石化石带也初步建立(Zagora, 1962, 1964; Bouček, 1964),并得到不断补充、修正和完善(Ljaschenko, 1967; Klishevich, 1973; 白顺良等, 1978, 1979,

1982; 蒋志文, 1980; 鲜思远等, 1980; Lukeš, 1982b; 阮亦萍、穆道成, 1983a, b, 1987, 1989; Truyols-Massoni, 1989; Sachanski, 1996 等),且被广泛运用到泥盆纪地层划分和对比中(Churkin and Carter, 1970; Hałas, 1974; Chlupáč, 1976, 1979; Al-Rawi, 1977; 白顺良等, 1979; Alberti, 1970—1971, 1977—1984; 王金星, 1984, 1990; 鲜思远、王金星, 1988; 王金星、黄小梅, 1990; 鲜思远等, 1992; 李酉兴, 1993a)。同时,出现了很多有关竹节石的分类位置和分类方案的报道(Ljaschenko, 1957, 1959, 1965, 1967; Fisher, 1964; Bouček, 1964; Lardeux, 1969; Blind, 1969; Alberti, 1972, 1993, 1997, 1998, 2000; Larsson, 1979; Farsan, 1983, 1984, 1986, 1994; Yochelson and Kirchgasser, 1986; 阮亦萍、穆道成, 1987; García-Alcalde, 1997; Alberti and Huesken, 1997)。此外,关于竹节石的个体发生学(Farsan and Blind, 1989; Farsan, 1994, 2005),生态学特征和生活方式(Ljaschenko, 1959, Bouček, 1964; Fisher, 1964; Blind, 1969, 1970; Thayer, 1974; 阮亦萍、穆道成, 1989; 王金星, 1990; 鲜思远等, 1992),灭绝事件(Fisher, 1964; 穆道成, 1978; 李酉兴, 1993b; Bond, 2006),与其它共生生物之间的关系(Sherrard, 1967; Blind, 1969, 1970; Larsson, 1979; Dzik, 1991; Schöne,

1999)及竹节石的保存方式、属种分布与沉积古地理环境之间的关系(Jones and Dennison, 1970; Tucker and Kendall, 1973; 阮亦萍、穆道成, 1989; Hladil *et al.*, 1991, 1996; 鲜思远等, 1992; Wendt, 1995; Gessa and Lécuyer, 1998)也逐渐被重视。竹节石的病理学和壳体畸形(Bouček, 1964; Larsson, 1979), 雌雄异形(Yoder and Erdtmann, 1975)及竹节石的数字分类鉴定(李酉兴, 1993c)等也有论文提及。

近十年来, 有关竹节石研究的文章较少, 但研究范围反而增加, 对竹节石的研究整体上较前期更加细致深入。如从竹节石新属种的报道和泥盆纪地层的划分和对比(Berkyová, 2004; Agematsu *et al.*, 2006; Koren *et al.*, 2007), 竹节石的古生态学特征(Wittmer, 2007), 到竹节石的病理学和壳体畸形(Berkyová *et al.*, 2007), 再到竹节石与其它生物之间的亲缘关系(Vinn and Taylor, 2007, 2009)等均有报道。特别是 Farsan(2005)通过对竹节石胚壳形态结构的精细描述和对比, 从个体发生学的角度为竹节石的分类提供了有说服力的论据。此外, Vinn(2005, 2006, 2010)及 Vinn 和 Isaka(2007)通过对管壳状化石类壳体微细形态结构的观察并与竹节石进行对比, 推动了竹节石及与其形态结构相似的管壳状化石的研究。同时, 还有对等环石灭绝时间的讨论(Bond, 2006)和对竹节石有机残余物的发现(Wood *et al.*, 2004; Filipiak and Jarzynka, 2009)等。这些工作均进一步拓展和深化了竹节石研究。

3 主要研究成果

3.1 竹节石的分类位置和分类方案

因竹节石的软体部分无法保存, 且在现今又找不到和竹节石相似、能作类比的带壳生物, 致使关于竹节石的分类位置, 虽然有很多观点相继提出, 但至今仍未达成广泛共识。

在 1820—1860 年间, 关于竹节石的分类位置存在着各种不同的猜测。如海百合类冠部的枝, 三叶虫的刺, 腕足动物壳上的刺, 有孔虫、翼足类、头足类、蠕虫类等。虽然在后来的一个多世纪, 也有很多学者对竹节石的分类位置进行了推测, 且上述几种观点都曾得到一些学者的认同。但上述猜测都不能解释为什么在竹节石极为富集的地层中找不到相应的被认为与其关系甚为密切的其他化石集群(Fish-

er, 1964; Towe, 1978)。

Ljaschenko(1955, 1957, 1959, 1965, 1967)和 Fisher(1964)都主张将竹节石作为软体动物门中独立的一个纲。在后来的十多年中出版的有关竹节石分类位置的文献也多认为竹节石与软体动物门中的头足类有较密切联系, 其依据有: 1) 壳壁分三层, 中层的珠母层原为霞石晶体组成(Alberti, 1975)。也可能由霞石转变为假六方柱细板状方解石晶体(Blind, 1969); 2) 全部的厚壳和部分的薄壳竹节石壳体内部可见隔壁、体管和漏斗状的隔壁颈(Blind, 1969; Blind and Stürmer, 1977); 3) 发育口盖(Blind, 1969; Blind and Stürmer, 1977); 4) 发育触手和腕(Brassel *et al.*, 1971; Blind and Stürmer, 1977)。

Bouček(1964)则提出将竹节石分为厚壳和薄壳两类。薄壳类型归入软体动物门, 因其与近代某些翼足类壳体形态结构相似。厚壳类型和角管虫类(Cornulites)有关, 因其发育有相似的锥状辐射对称的壳体和类似层状的壳壁结构。但前者无法解释为什么竹节石在泥盆纪末灭绝, 而翼足类的早期分子在中生代末才开始出现。后者无法阐明为什么在竹节石中隔壁多游离于壳体内表面, 而在角管虫类隔壁末端多内插于壳壁内部(Herringshaw, 2003); 虽然角管虫类发育有和竹节石相似的微片状层和隔壁(Vinn, 2005), 但这并不能作为其和竹节石有较近亲缘关系的证明, 因为类似的结构在刺胞动物中也有发现(Herringshaw *et al.*, 2007)。此外, 角管虫类多为附着底栖、群居, 与竹节石的生态习性亦有很大差别。

Yoder 和 Erdtmann(1975)认为竹节石是一种软体动物的内骨骼。其理由有: 1) 横环及尖细的顶端保存完好, 未见磨蚀和海水侵蚀的痕迹; 2) 成年的壳体内均发育有一层很薄的黄铁矿层, 其成因主要是动物死亡后, 在还原的环境中被黄铁矿交代; 3) 壳体内缺失寄生虫, 这些寄生虫在同层位的珊瑚、腕足类、头足类和介形类壳体上极为常见。

Towe(1978)通过扫描电镜观察到竹节石的钙质壳壁中发育交错片状结构, 且在片状层上可见近十字形相交的沟和脊。因该结构当时仅见于有铰类腕足动物, 从而推测某些竹节石可能与腕足动物或筳虫有关。且其本人通过对大量竹节石的研究, 并没有发现任何竹节石发育口盖的证据。

然而 Larsson(1979)却认为 Fisher(1964)的说法存在问题。其主要依据是: 1) 三层式的壳壁结构

也见于节肢动物和腕足类等。虽然在光壳竹节石类(Styliolinids)壳体中发现了棱柱层(Alberti, 1975),但在厚壳竹节石类中则不发育。所谓厚壳竹节石的壳壁中的六方柱细板状的方解石晶体是由霞石晶体转化而来的说法是不可靠的。因厚壳的竹节石壳壁保存完好,未见重结晶现象;2) Larsson(1979)本人观察了大量隔壁切面都未见到隔壁孔或漏斗状的隔壁颈。至于在X射线下观察到的“体管”类构造可能是某些矿物沉积在住室未被压扁、而始部壳体反被压扁、在X射线下显示的纵向构造所致;3)口盖在软体动物门中并非普遍发育。他支持 Schrank(1970)的观点,认为 Blind(1969)所指出的口盖,实为 Schlotheim(1820)描述的三叶虫 *Calymene* 的头盖碎片;4)触手和腕在蠕虫和苔藓动物中也发育,并非软体动物特有;5)竹节石个体微小,这也与软体动物有关的想法相矛盾。Larsson(1979)认为竹节石可能属于纤毛环类(lophophore),与腕足动物、苔藓动物等有关。其生活方式和壳体的形态可能与筴虫有较近的亲缘关系。

阮亦萍、穆道成(1987)支持“竹节石和头足类有较近的亲缘关系”的观点。因 Larsson 的意见主要是强调竹节石和头足类的壳壁结构不同。实际上霞石是易于转变成方解石的,同类生物的壳质成分不同也很常见。如腕足动物、有孔虫等均有钙质或磷酸钙质的壳壁。且筴虫不分泌外骨骼,与竹节石差别较大。

随着世界各地的各种形态结构的竹节石的相继报道和竹节石研究程度的不断深入,一系列竹节石分类方案相继建立(表 I)。在现代新技术和快速发展的其它学科的推动下,正逐步系统化。

关于竹节石的分类位置和分类方案至今仍未达成一致意见。其争论的焦点主要是:1)竹节石是从什么生物演化而来的,其与相同时代或更老的其它生物之间的亲缘关系如何,壳壁的结构能不能作为判断生物类群之间亲缘关系的标准?2)同样作为竹节石亚目、超科或科一级分类标准的竹节石壳壁厚度、胚壳的形态、壳体外表面纹饰等,使用哪个标准建立的竹节石分类体系将更科学合理?3)竹节石是一种软体动物的内骨骼还是其本身就是一种生物类型?

3.2 竹节石化石带及演化序列

竹节石在奥陶纪地层中发现得不多(Fisher and Young, 1955),产地也很少,其地层意义还不明显。

志留纪竹节石的丰度、分异度及地理分布范围虽然较奥陶纪有大幅增加,但多为厚壳、底栖或者游泳底栖的竹节石目的分子。薄壳浮游的竹节石罕见(Tunnicliff, 1983, 1989)。虽然 Larsson(1979)曾指出了大量的符合标准化石条件的竹节石种群,但其并未因此建立相应的竹节石带。

浮游或游泳类竹节石至泥盆纪才大量广泛发育。Bouček(1964)对产自波希米亚地区泥盆纪竹节石生物群进行详细研究并建立中、下泥盆统12个竹节石带。随后,许多学者对 Bouček 建立的竹节石带进行了补充,如 Zogora(1964)建立的上泥盆统的竹节石带;Chlupáč(1976)在 *Nowakia barrandei* 带和 *N. cancellata* 带之间补充的 *N. elegans* 带等。Lardeux(1969), Klishevich(1973), Sauerland(1983)和 Catchanki(1996)也分别用西欧和北非、西天山、联邦德国莱茵、保加利亚西部等地区的泥盆纪薄壳竹节石进行地层划分和对比。Alberti(1970a, b, 1971a, b, 1977, 1978, 1979, 1980, 1981, 1982a—f, 1983, 1984, 1995)对欧洲乃至世界泥盆系竹节石带做了大量工作,特别是中泥盆统竹节石带序列的建立和完善。此间,还有很多学者也分别对不同地区泥盆系竹节石带进行了研究,并与牙形石等化石带序列进行了对比(Lütke, 1974, 1979, 1985; Al-Rawi, 1977; Lukeš, 1977, 1982a, 1982b; Chlupáč, 1979; Truyols-Massoni, 1989, Gessa, 1993)。

在中国,自穆西南(1975)报道了位于西藏珠穆朗玛峰地区凉泉组的竹节石,建立了布拉格阶的 *N. acuaria* 和 *Guerichina xizangensis* 两个竹节石带,并与波希米亚地区的竹节石带进行对比以来,竹节石生物地层的研究一直受到泥盆纪古生物学家的广泛关注。穆道成(1978)在经过系统考察我国南方泥盆纪竹节石地层分布后,首次提出了中国南方泥盆系竹节石带的划分方案。随后,许多学者对上述的竹节石带进行了补充和完善。如蒋志文(1980)对云南丽江阿冷初剖面洛赫科夫阶竹节石生物群的研究;阮亦萍、穆道成(穆道成, 1978; 穆道成、阮亦萍, 1983a, b; 阮亦萍、穆道成, 1983a, b, 1987, 1989, 1993; 阮亦萍, 1985)对中国南方一系列南丹型泥盆系剖面的研究等均极大地推进了我国竹节石生物地层的研究,从而使我国建立的竹节石带能与国外的进行详细而精确的对比。白顺良等(1978, 1979, 1982)、王金星(1984, 1990)和鲜思远等(1980, 1992)、鲜思远、王金星(1986, 1988)也都从不同的

表 I 竹节石分类体系对比表

Comparison of tentaculitid taxonomy proposed by different writers

分类依据	Ljaschenko (1955-1967)	Fisher (1964)	Bouček (1964)
	初房的形态//隔壁是否发育	初房的形态//壳体内部、外部形态特征	壳壁的厚度//壳体外部形态特征
分类方案	<div>Coniconchia Ljaschenko, 1955 Class</div> <div>Hyolithoidea Syslew, 1955 Suporder</div> <div>Tentaculitoidea Ljaschenko, 1957</div> <div>Tentaculitida Ljaschenko, 1955 Order</div> <div>Tentaculitidae Walcott, 1886 Family</div> <div>Volynitidae Ljaschenko, 1969</div> <div>Rossiitidae Ljaschenko, 1969</div> <div>Uniconidae Ljaschenko, 1955</div> <div>Mennerilitidae Ljaschenko, 1969</div> <div>Homoctenidae Ljaschenko, 1969</div> <div>Nowakiida Ljaschenko, 1955</div> <div>Nowakadacea Ljaschenko, 1955 Supfamily</div> <div>Alainidae Ljaschenko, 1969</div> <div>Nowakiidae Ljaschenko, 1955</div> <div>Viriatellinidacea Ljaschenko, 1969</div> <div>Viriatellinidae Ljaschenko, 1969</div> <div>Crassiliniidae Ljaschenko, 1955</div> <div>Styliolinida Ljaschenko, 1955</div> <div>Styliolinidae Grabau and Shimer, 1910</div>	<div>Cricoconarida Fisher, 1960 Class</div> <div>Tentaculitida Ljaschenko, 1955 Order</div> <div>Tentaculitidae Walcott, 1886 Family</div> <div>Homoctenidae Ljaschenko, 1955</div> <div>Uniconidae Ljaschenko, 1955</div> <div>Dacryoconarida Fisher, 1962</div> <div>Nowakiidae Bouček and Prantl, 1960</div> <div>Styliolinidae Grabau and Shimer, 1910</div> <div>1.分类方案过于简单,把发育顶刺和膨大初房的等环石置于竹节石目;</div> <div>2.将发育有中厚层壳壁的厚环节石属(<i>Crassilina</i>)以属为分类单位置于光亮竹节石科(<i>Styliolinidae</i>)。</div> <div>Farsan, (1983-1994)</div> <div>胚壳的形态结构</div> <div>始部横环的形态结构</div>	<div>Tentaculitida Bouček, 1964 Class</div> <div>Tentaculitida Ljaschenko, 1955 Order</div> <div>Tentaculitidae Walcott, 1886 Family</div> <div>Uniconidae Ljaschenko, 1955</div> <div>Homoctenida Bouček, 1964</div> <div>Homoctenidae Ljaschenko, 1955</div> <div>Dacryoconarida Fisher, 1962</div> <div>Nowakiidae Bouček and Prantl, 1960</div> <div>Nowakiinae Bouček and Prantl, 1960</div> <div>Crassiliniinae Ljaschenko, 1955 Subfamily</div> <div>Styliolinidae Grabau and Shimer, 1910</div> <div>Striatostyliolinidae Bouček, 1964</div> <div>Coleolida Bouček, 1964</div> <div>Coleolidae Fisher, 1962</div> <div>Cornulitida Bouček, 1964</div> <div>Cornulitidae Fisher, 1962</div>
存在的问题 (据阮亦萍、穆道成, 1987修改)	1.将“绝大多数”不发育触手和口盖的竹节石和软舌螺归入一类的证据还不充分;	Tentaculita Bouček, 1962 Class	1.鞘壳目(<i>Coleolida</i>)的研究程度较低,其是否发育顶盖、隔壁及壳壁结构目前还不清楚,且其壳体外部形态特征和竹节石有明显差别;
	2.将壳体表面光滑或具微弱纹饰的竹节石归入一类,并单独建光亮节石目(<i>Styliolinida</i>);	Choniococonarida Farsan, 1994 Subclass	2.角壳目(<i>Cornulitida</i>)壳壁的结构,壳体外表面的形态特征及其生态特征等均与竹节石有较大差别。
	3.把隔壁不甚发育,初房膨大,始部发育有顶刺的薄壳等环石(<i>Homoctenidae</i>)置于竹节石目(<i>Tentaculitida</i>)中;	Trompetoconarida Farsan, 1994 Suporder	备注: Lardeux (1969)与 Bouček (1964)的分类方案相似,但前者认为竹节石纲不包括 <i>Coleolida</i> 和 <i>Cornulitida</i> ,增加佩诺节石科(<i>Peneauidae</i>),取消厚环节石科(<i>Crassiliniidae</i>),厚环节石属也被有疑问的置于 <i>Nowakiidae</i> 科中。
	4.准低环石(<i>Viriatellinidae</i>)和塔节石(<i>Nowakiidae</i>)壳体形态结构非常相似,不宜在塔节石目内建立的准低环石超科(<i>Viriatellinidacea</i>)。	Tentaculitida Ljaschenko, 1955 Order	Larsson (1979)//Alberti (1970-2000)
分类依据	阮亦萍、穆道成 (1987)	Volynitida Farsan, 1994	初房的结构组成//壳壁的显微结构 壳体内部的结构组成(有无隔壁)
	初房的形态//壳壁的厚度和结构 壳体内部构造及外部形态	Volynitidae Ljaschenko, 1969	Tentaculitoidea Ljaschenko, 1957 Class
分类方案	Tentaculitoidea Ljaschenko, 1957 Class	Rossiitidae Ljaschenko, 1969	Tentaculitida Ljaschenko, 1955 Order
	Tentaculitida Ljaschenko, 1955 Order	Turmalitidae Farsan, 1994	Tentaculitidae Walcott, 1886 Family
	Tentaculitidae Walcott, 1886 Family	Dicricocconidae Farsan, 1994	Volynitidae Ljaschenko, 1969
	Volynitidae Ljaschenko, 1969	Undacyclitidae Farsan, 1994	Gotlandellitidae Ljaschenko, 1969
	Rossiitidae Ljaschenko, 1969	Multiannulatoacyclitidae Farsan, 1994	Rossiitidae Ljaschenko, 1969
	Mennerilitidae Ljaschenko, 1969	Uniconomorphitida Farsan, 1994	Uniconidae Ljaschenko, 1955
	Gotlandellitidae Ljaschenko, 1969	Uniconomorphitidae Farsan, 1994	Homoctenida Bouček, 1964
	Uniconidae Ljaschenko, 1955	Uniconocyclitidae Farsan, 1994	Homoctenidae Ljaschenko, 1955
	Denticulitidae Ruan and Mu, 1987	Lirioconarida Farsan, 1994	Paranowakiidae Klishevich, 1968
	Family uncertain	Homoctenida Bouček, 1964	Paranowakiinae Klishevich, 1968
	Homoctenida Bouček, 1964	Homoctenidae Ljaschenko, 1955	Homoctenowakiinae Alberti, 1997
	Homoctenidae Ljaschenko, 1955	Polycylindritidae Vjalov, 1962	Dacryoconarida Fisher, 1962
	Dacryoconarida Fisher, 1962	Paranowakiidae Bouček, 1966	Nowakiidea Ljaschenko, 1955
	Crassiliniacea Ljaschenko, 1955 Supfamily	Dacryoconarida Fisher, 1962	Nowakiinae Ljaschenko, 1955 Subfamily
	Crassiliniidae Ljaschenko, 1955	Nowakiida Ljaschenko, 1955	Crassiliniinae Ljaschenko, 1955
	Nowakiacea Bouček and Prantl, 1960	Nowakiidae Ljaschenko, 1955	Guerichiniinae Alberti, 1993
	Nowakiidae Bouček and Prantl, 1960	Crassilina Ljaschenko, 1955	Viriatelloidinae Alberti, 1997
	Styliolinidae Grabau and Shimer, 1910	Undastriatostyliolinidae Farsan, 1994	Alaininae Ljaschenko, 1969
	Striatostyliolinidae Bouček, 1964	Striatostyliolinidae Bouček, 1964	Peneauidae Lardeux, 1969
	Peneauidae Lardeux, 1969	Peneauidae Lardeux, 1969	Viriatellidae Klishevich, 1968
	Gonionowakiidae Ruan and Mu, 1983	Procorniculinida Farsan, 1994	Procorniculiniidae Alberti, 1986
	Corniculiniidae Ruan and Mu, 1987	Procorniculiniidae Farsan, 1994	Cyrtoculitidae Alberti, 1993
存在的问题	没有充分考虑胚壳形态结构在竹节石分类中的重要作用。将发育卵圆形初房和管状顶刺的泽拉夫善节石属(<i>Zeravshanella</i>)和拟塔节石属(<i>Paranowakia</i>)都归入竹节石科(<i>Nowakiidae</i>)中。	Styliolinida Ljaschenko, 1955	Styliolinidae Grabau and Shimer, 1910
		Styliolinidae Grabau and Shimer, 1910	Striatostyliolinidae Bouček, 1964
		Viriatellidae Farsan, 1994	
		Gonionowakiida Farsan, 1994	1.将竹节石壳壁的厚度与壳体外表面的纹饰等同的作为塔节石科内亚科
		Gonionowakiidae Ruan and Mu, 1983	分类依据;即将壳壁在横环处加厚的厚环节石(<i>Crassiliniinae</i>)以亚科归入塔节石科中;
		存在的问题同于Alberti等(见右框),将发育缓波状横环的 <i>Viriatellidae</i> 和光亮竹节石(<i>Styliolinidae</i>)归入一类。	2.分类太细,各属种差别难于把握。

方面推动了竹节石生物地层学研究的快速发展。

此外,Ljaschenko(1965)还研究了俄罗斯地台、提曼和乌拉尔地区的泥盆纪地层中的厚壳竹节石,并建立了 20 个厚壳竹节石带。但由于 Ljaschenko 是根据不同地区的泥盆系剖面的资料组合而成,在综合过程中所依据的其它化石证据不足,有些竹节石种的地质历程还未明确(阮亦萍、穆道成,1987)。因此这一方案至今并未得到其他学者的认同和推广。

除早泥盆世最早期和晚泥盆世法门期外,较为系统的泥盆系竹节石带序列已经建成,并能和相应的标准牙形石带进行对比(插图 2)。

关于竹节石的系统演化,到目前为止研究得很少。仅仅是在塔节石属(*Nowakia*)内部某些种之间,根据壳体外表面的形态和所在地层单位之间的

连续细微变化,存在一些推测。如洛赫科夫阶中下部到布拉格阶中上部的 *Zer. bohémica*-*Par. intermedia*-*N. acuaria* 演化序列,壳体始部顶刺逐渐变短,初房从近三角形逐渐变成卵圆形(蒋志文,1980)。埃姆斯阶的 *N. subtilis*-*N. praecursor*-*N. barrandei*-*N. elegans*-*N. cancellata*-*N. richteri* 演化序列,壳体由大变小,纵肋由多变少,横环出现得越来越早且数目还越来越少,壳表的瘤饰从无到有且渐次加强等(Bouček, 1964;阮亦萍、穆道成,1989)。此外还有艾菲尔阶的 *N. multicostata*-*N. maureri*(*N. holyensis*)-*N. holyocera*-*N. procera* 演化序列(Alberti, 1982d, 1993;阮亦萍、穆道成,1987, 1989)与吉维特阶的 *N. otomari*-*N. postotomari*-*N. lautentalensis*(阮亦萍、穆道成,1987)演

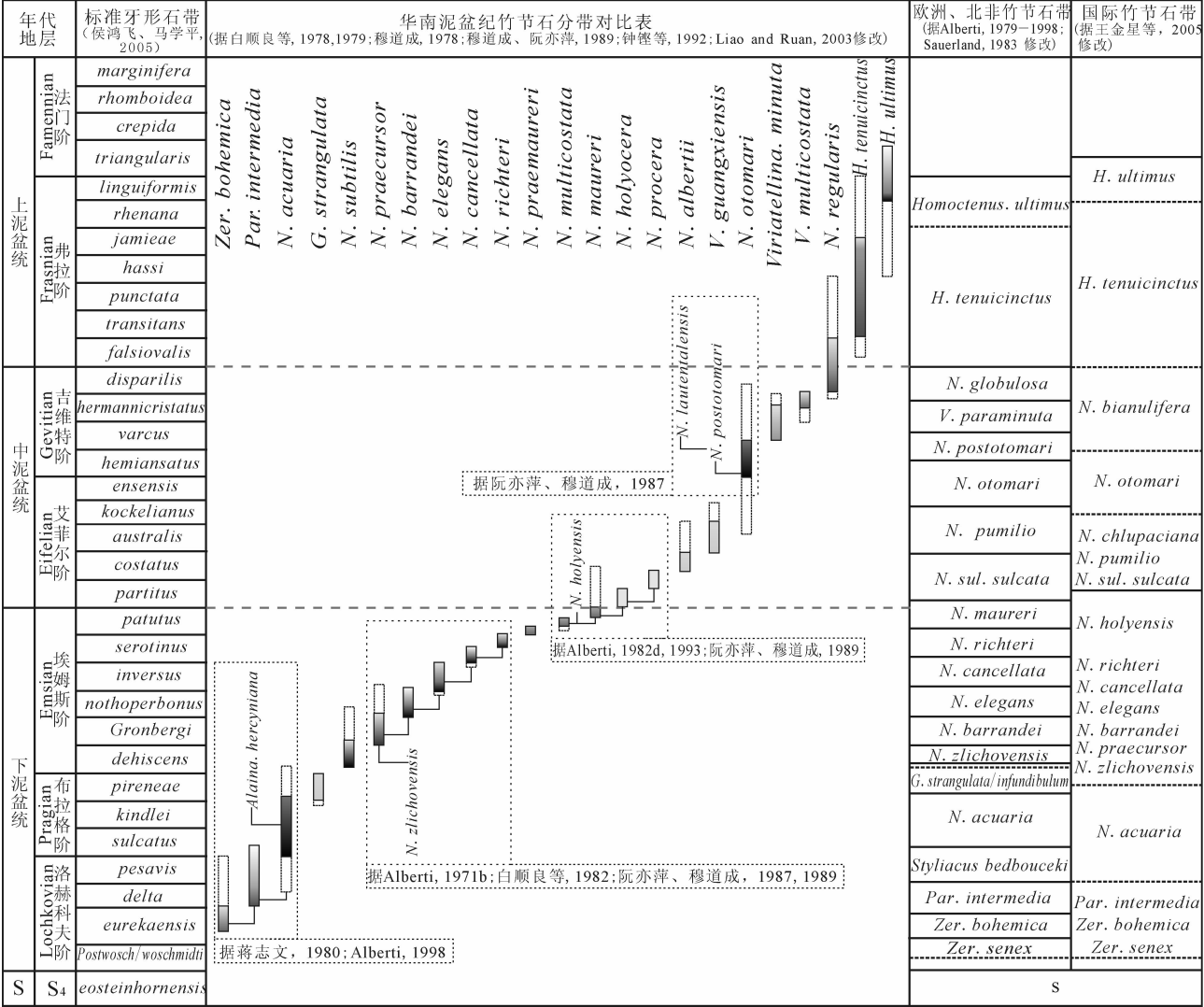


插图 2 泥盆纪竹节石地层分布暨谱系演化
Distribution and evolution of Devonian tentaculitids

化序列等。

3.3 竹节石的生活方式和生态学特征

竹节石的保存和富集程度不仅与其生态环境有关,也和后期成岩作用及构造变动有关,但主要还是前者(阮亦萍、穆道成,1987)。而且具有不同形态结构的竹节石其生活环境的水深、含氧量、海水化学成分等往往不一样(鲜思远等,1992)。因此,我们能够通过观察竹节石类的保存形式、富集程度、种属分布等特征来推断竹节石的生态环境。

厚壳竹节石目分子的生态习性为游泳底栖,薄壳的珠胚节石目的分子为浮游性的(Fisher, 1964)。前者局限于浅海浅水、富氧的环境,后者则多分布于浅海深水、光照不足、缺氧的盆地或者开放海洋中(Bouček, 1964; Thayer, 1974)。厚壳竹节石目的分子常与底栖类生物共生,代表内陆棚带。薄壳的珠胚节石目的分子常与浮游的菊石、腕足类等共生,代表外陆棚及海盆的沉积环境。介于两者之间的地带,往往可见较多的是可能具有一定的游泳能力的等环节石目的分子(鲜思远、黄小梅,1990)与竹节石目、珠胚节石目分子共生,后两类竹节石的比例反映了由内陆棚向海盆的过渡关系(阮亦萍、穆道成,1989)。珠胚节石并非远洋浮游(Ludvigsen, 1972),可能类似于牙形石 *Palmatolepis*,生活在贫氧带和含氧带的界面附近(鲜思远等,1992)。在珠胚节石目内部,塔节石(*Nowakia*)很可能不是远洋的,而是较深水的浅海和半远洋的;相反,光壳节石(*Styliolina*)和少数准低环节石(*Viriatellina*)可能适合远洋的环境(Alberti, 1979)。Nowakia 减少和 *Styliolina* 增加往往暗示着沉积水深的增加(Zogora, 1984)。在硅质岩中往往仅见 *Styliolina* 类分子(阮亦萍、穆道成,1987)。至于在厚壳竹节石大量发育的浅海区,仍然有薄壳的竹节石分布,可能是薄壳竹节石浮游的生态习性造成其更好的古地理环境的扩散性。在次深海、深海区是否有大量的竹节石存在,目前还无法加以考证。其原因是这类沉积记录不多,而且研究甚少,加之竹节石为钙质壳,在方解石补偿深度(CCD)之下,壳体在沉积时即被溶解(鲜思远等,1992)。

竹节石和其它动物一样,其分布严格地受岩性和岩相的控制(Alberti, 1979; 鲜思远、王金星, 1986; 阮亦萍、穆道成, 1989; 邝国敦等, 1989; 王金星, 1990)。在暗色页岩、泥质粉砂岩和非泻湖相的石灰岩中都非常丰富,在砂岩、礁石灰岩、颗粒灰岩、

白云岩中则非常少见,膏岩类含盐较高的岩性中缺乏(Fisher, 1964)。厚壳的竹节石类多发育于亮晶石灰岩或砂屑石灰岩中,薄壳的珠胚节石则在泥质灰岩和页岩中最常见(Ludvigsen, 1972)。

在野外竹节石大多沿岩层面分布,除能发现少量的介形类、牙形石、个体较小的腕足类、瓣腮类、苔藓虫等与其共生外,一般不容易找到其它门类的化石。沿岩层面大量分布的竹节石壳体多大小相似,可能有机机械的分选作用参与,同时也能解释为什么会出现多个竹节石壳体套在一起的现象(Fisher, 1964)。若竹节石壳体保存完好,壳体表面横环纵肋等细微纹饰仍清晰可见,壳体横截面为圆形,往往说明这些竹节石是生活在安静低能,没有或很少受到挤压,死后很少被搬运的环境(鲜思远、王金星, 1986)。在古生代泥岩定向排列的竹节石还可以作为古水流流向的标志(Jones and Dennison, 1970)。在中国南方陆表海区广泛发育的沉积区,与含氧性联系紧密的 3 个竹节石生物相被识别出来:竹节石目(Tentaculitida)显示含氧带特征;珠胚节石目(Dacryoconarida)显示贫氧带特征;等环节石目(Homoctenida)则有过渡性质(鲜思远等,1992)。

因此,对竹节石的分布和保存状态的研究有助于沉积水深、古坡度、古含氧量的确定和生境型的建立和划分,解释生物的生态,从而推测和再造当时的沉积物的形成条件和分布规律。

然而,与上述竹节石类群的生态特征研究相比,关于竹节石生活方式的研究则存在着较大的争议。

对于厚壳竹节石,Ljaschenko(1959)认为壳体是垂直于海平面,通过调节气室内部压力以控制方向,是游泳类型的生物。但 Bouček(1964)则认为厚壳竹节石是平卧于海底、其部分壳体埋于泥中生活的。其依据是壳体表面普遍发育显著的横环,因为锋锐的横环及倾斜的环脊将非常有利于竹节石壳体更好的固着于浅海海底以抵抗较强劲水流的冲击。但阮亦萍、穆道成(1987)对 Bouček 的上述观点持怀疑态度,因至今为止尚未发现有关厚壳竹节石躺卧海底生活方式的可靠证据,如平卧印痕、壳体的平衡构造等。Fisher(1964)将竹节石的生态习性笼统的推断为表层游泳或表层浮游。其依据是:1)竹节石壳体总是平行于岩层面展布,否定了其底栖固着生活的可能性;2)发育辐射对称的壳体极有可能是垂直于海平面生活的,保存完好的始部壳体说明其可能是始部朝上生活的;3)缺少口盖将不利于其近底滤食,同时为了更好地保护软体部分,其必须有相

对快的移动能力;4)在棱菊石和鱼类(acanthodians, arthrodires, osteichthyans)发生和发展的志留纪和泥盆纪,竹节石生物群仍然非常繁盛,也从另一个侧面否定了竹节石底栖或底栖游泳的生态习性。

Blind(1969, 1970)等认为成年的厚壳竹节石分子是以始部尖端插入沉积物中半内栖生活的动物,幼虫阶段可能是自游泳型的。其依据是:1) Driscoll(1968)发现在加拿大安大略地区泥盆纪 Arkona 页岩中有厚壳竹节石标本垂直于岩层面向下;2)竹节石壳壁厚且始部发育较短的隔壁,隔壁末端有黄铁矿和沉积物堆积,适于垂直生活方式;3)缺失初房或初房不发育;4)从竹节石的外表面发育的外寄生物,如苔藓虫和角管虫(*Chonchicolites tuberculiferus*),它们的壳口方向和竹节石的壳口方向一致;5)经常可见一些竹节石壳体套在另一些竹节石壳体里面,而且有些内部壳体还和外部壳体具有相同的对称轴。但阮亦萍、穆道成(1987)对竹节石半内生的生活方式存在质疑。因为除了 Driscoll(1968)提供的一个实例外,几乎所有的厚壳竹节石化石都是以平躺于岩层面上保存,即使是在被证明是宁静滞留的沉积环境中也是如此。

Bouček(1964)将珠胚节石与现今海洋中仍可见,与其形态结构相似的翼足类进行类比,认为两者生态习性相似。House(1975)发现珠胚节石中的宽环节石属(*Guerichina*)是借助于足丝腺附着于漂浮的植物上生活的(Tunnicliff, 1983)。Fisher(1964)认为珠胚节石的生态习性很有可能是初房向上,口端向下,有时利用体管调节壳内空气作短距离活动的浮游型分子。但 Blind 和 Stümer(1977)通过 X 射线对 *Styliolina* 进行了观察,发现其软体部分具有触手和壳体内部具有隔壁,这与其“浮游生活”的生态习性是矛盾的。近年来有关竹节石的报道多将珠胚节石类作为浮游生物(阮亦萍、穆道成,1983, 1989; Alberti, 1993, 1995, 1996, 1997, 1998, 2000)。

等环节石的生态特征可能和厚壳竹节石更相近,属于底栖游泳型,但游泳能力很可能比厚壳竹节石强,能够在更深的水域生活(鲜思远等,1992)。较薄的壳壁和较发育的初房都说明了该类竹节石有相当的游泳能力(鲜思远、王金星,1986;鲜思远、黄小梅,1990),可能是一种定向游泳型(李西兴,1995a)或介于游泳和浮游之间的竹节石分子(王金星,1990)。

3.4 竹节石大灭绝

关于竹节石的灭绝时间一直存在争议。Ljaschenko(1967)认为 *Dicricococonus* Fisher(1962)[=*Heteroctenus* Ljaschenko(1955)]可能延伸至法门阶底部,是已知最年轻的竹节石。Lardeux(1969)认为在欧洲和北非的法门期仍然发育有 *Nowakia*, 并推测 *Homoctenus*(等环节石属)和 *Styliolina* 也可能延伸到法门期地层中。Hlavin(1976)还报道了美国俄亥俄州北部晚法门期页岩中的 *Styliolina*;虽然后来即被证明其实质上是 *Coleolus* 的壳体碎片(Yochelson and Hlavin, 1985)。Schindler(1990)也报道了德国哈兹山(Harz Mountains)的法门阶底部的 *Styliolina*。Sepkoski(1992)认为只有 *Styliolina* 类能延续到法门期。而 McGhee(1996)和 Over(1997)均认为等环节石目(Homocutenids)极少数分子也可能穿过了弗拉阶-法门阶界线(F/F)。但 Bond(2006)认为 Over 将 F/F 定得过高,该地区等环节石所在的真正的层位可能在 F/F 附近。

在中国,也有法门期的竹节石在多个剖面相继报道。如广西大厂、南丹罗富、荔浦等地(李西兴, 1990, 1993b, 1995b),并伴生有法门期的牙形石(Li and Hamada, 1986; Li, 2000)。但马学平(2004)认为华南上泥盆统法门阶下部的地层中,经常出现再沉积的弗拉期的牙形石。例如广西南桐剖面(Bai *et al.*, 1994),广西德保四红山剖面(Wang, 1994)。Sangberg(2001)也认为其不能排除再沉积的可能性(王成源、Ziegler, 2004)。且上述报道于法门期的竹节石在弗拉期中期繁盛,到弗拉期晚期则未见报道,这种明显的全球性暂时性缺失,然后又只在华南某个地区复现的现象,对于具有浮游生态习性的珠胚节石来说是难以让人理解的(Bond, 2006)。此外,区域的构造运动也有可能导导致竹节石与其它地质年代的化石混生的现象发生(Burton, 1967)。

Niko(2000)报道了位于石炭系顶部二叠系底部的竹节石,并命名了新属 *Hidagaenites*。笔者认为,将该“新属”归于竹节石类不慎妥当,理由主要有:1)从纵截面上看,该生物并非锥状,而是部分呈中间粗两边细的纺锤状(Fig. 3-1),或者中间细两边粗的哑铃状(Fig. 3-2, 11),甚至始终一样粗细的棒状(Fig. 3-2; Fig. 4-12);2)“同种”内不同个体的壳壁(非横环发育处)的厚度差别特别大,有的厚达 0.05 mm(Fig. 4-12),有的则只有约 0.01 mm(Fig. 4-2);3)“同种”内的分子,有的横环明显分级(Fig.

3-11, 12), 有的则没有 (Fig. 3-2), 而横环是否分级往往是作为区分竹节石科的标志; 4) 壳体截面既非圆形, 又非椭圆形 (Fig. 3-4, 5; Fig. 4-1), 而竹节石壳体横截面多为圆形, 仅部分门类竹节石的壳体始部近初房部分可能发育椭圆形横截面 (Farsan, 2005)。此外, Bond (2006) 也认为将这种弯曲烧瓶状, 发育有较大的口部的生物归入竹节石类是很值得怀疑的。

到目前为止, 有些学者仍然认为竹节石灭绝于 Kellwasser 事件 (分别发生在弗拉期晚期牙形石 *rhenana* 带和 *lingui formis* 带的两层黑色页岩所代表的缺氧事件) 过程中。光壳节石在 *rhenana* 带下部就已经消失 (王成源、Ziegler, 2004)。同环节石一直延续到 *lingui formis* 带顶部才真正灭绝 (Bond, 2006)。

关于竹节石灭绝的原因, 目前研究的较少。有些学者认为竹节石直到中晚泥盆世才逐渐灭绝, 可能是棱菊石及鱼类 (acanthodians, arthrodires, osteichthyans) 等在中、晚泥盆世的出现和繁盛, 使竹节石无法抵御生态上的强敌而最终被淘汰 (Fisher, 1964)。同时还可能有地表环境的剧烈变化 (穆道成, 1978), 陨石撞击事件 (李酉兴, 1993d), 或全球性的缺氧事件 (Bond, 2006) 等参与。

3.5 竹节石的个体发生学

关于竹节石的个体发生学研究, 目前还处于起步阶段。其主要是研究竹节石胚壳顶刺上微细的横向环饰和胚壳中初房形态及紧邻初房的壳体始部的横环的发育特征, 从而反映竹节石的个体发育过程, 从另一方面也为竹节石的分类和演化提供更多证据。如 Farsan 和 Blind (1989) 用竹节石的顶刺上微细的横向环饰的变化反映竹节石的发育过程和几个属、种之间的演化关系。Farsan (1994) 通过观察志留纪和泥盆纪特别是弗拉期竹节石始部测量学上的微小变化反应其个体发育过程, 进而推测竹节石的系统演化特征。Farsan (2005) 通过描述竹节石各主要门类胚壳及始部壳体的形态特征, 从新的角度为竹节石亚纲、目、亚目等级别的分类提供了有力的证据。

4 竹节石研究中存在的问题及展望

竹节石研究虽然有两百多年的历史, 但就研究程度来说, 与牙形石等门类化石相比还有较大差距。

虽然自 20 世纪 60 年代以来, 竹节石在各大洲的很多国家均有报道, 但真正系统研究竹节石的学者为数甚少, 且其研究成果多以德语、俄语、英语、汉语、法语等作者的本土语言出版。这一方面极大地阻碍了各国学者在竹节石研究方面的交流与合作; 另一方面也不可避免地出现了大量重复性的工作。

过去所有有关竹节石的文献中有 80% 以上侧重点都是对竹节石新属、种的鉴定和描述。而这些鉴定和描述所依据的原始材料很多都有限, 缺少系统深入的标本处理、观察和剖析, 重复前人或者模式种的描述, 图版/图片制作、出版粗糙, 不能完全反映壳体全部特征, 图版或素描与文字说明之间不匹配, 同物异名、异物同名的现象时常可见。

此外, 很多竹节石研究专家毕生只研究竹节石, 只关注竹节石的分类学和生物地层学意义, 没有很好地发掘竹节石在实际生产中的应用。这使竹节石的研究与国民经济的发展需要脱节, 只能偶尔得到少量的自然科学基金支持, 限制了竹节石研究的健康快速发展。

对于中国的竹节石研究, 除了有上述问题外, 比较突出的问题还有如下几个方面: 1) 没有充分重视竹节石的胚壳 (初房) 在竹节石分类、鉴定上的重要意义。部分论文中的新属、新种是在竹节石的胚壳 (初房) 没有完好保存、甚至没有胚壳 (初房) 的情况下做出的; 2) 部分学者在对泥盆纪地层进行研究时, 只抓住了竹节石的生物地层方面的意义, 而往往忽视了对竹节石的地球生物学研究。如对竹节石之间的相互关系, 竹节石与其它门类生物之间的关系, 竹节石与沉积环境之间关系的研究, F/F 事件、全球/区域海平面升降事件等对竹节石的影响等; 3) 国内绝大部分有关竹节石的论文都停留在较为“宏观”的竹节石壳体形态特征的描述上, 而对竹节石“微观”研究甚少涉足。如对竹节石壳壁显微结构的观察和剖析, 特别是对竹节石胚壳微细结构的观察和对比, 还有对竹节石壳壁结构异常的观察和对比, 如微钻孔、壳体伤痕、畸形等; 4) 中国志留纪竹节石研究的空白; 5) 竹节石研究方法和手段相对落后。

综上所述, 除了竹节石的生物地层学方面的研究已经取得了一定的成果, 并被广泛运用到泥盆纪地层划分和对比外, 竹节石的分类位置、分类方案、生活方式、生态特征仍然是存在普遍争议的问题。特别是在牙形石等其它门类化石及与竹节石形态结构相似的管壳状化石等研究快速发展, 相关资料不断丰富, 的情况下, 竹节石上述几个方面的研究都很

值得关注,都有可能在近期取得重要突破,并逐步赶上牙形石等发展较快的门类化石研究的步伐。

宏观上,世界各地大量竹节石属、种的报道,为现今竹节石研究的系统和深化提供了大量的第一手资料。这些资料的集成对全球竹节石的生物地理学的研究,对竹节石的分布和沉积环境之间的关系的控制因素的研究等都将起到至关重要的作用。

微观上,利用三维成像技术、电镜扫描技术(SEM)、电子计算机 X 射线断层扫描技术(CT)对竹节石及与竹节石相关化石的壳壁结构进行细致深入的研究,将推动与竹节石形态结构相似的管壳状化石及腕足类、筳虫、头足类等与竹节石之间的亲缘关系的研究;推动对竹节石生活方式和古生态学特征的研究。同时,在近年来新兴并逐渐引起重视的竹节石的胚壳的个体发育特征研究方面,在传统的以壳体的形态作为各门类化石分类依据逐渐显现其弊端的情况下,三维成像技术、SEM、CT 等手段若运用到对竹节石胚壳这种细小的结构进行研究,其无疑将能提供更多的细节,为竹节石的分类,从更靠近遗传学的角度提供更多的证据。而且,上述技术在竹节石化石鉴定,化石形态结构复原,了解分散保存的化石器官之间的关系,各门类化石的分类和演化以及古生态解释方面的作用也已经逐步凸显。

此外,对竹节石的研究不该也不能局限于竹节石生物学属性,更多的注意力应该投向竹节石的地球生物学研究,及可能服务于竹节石研究的其它学科中的先进思想和技术的引入和应用。如环境科学中将物理化学条件与生物综合起来研究及生物与环境协同演化等思想在竹节石的地球生物学特征中的应用。生命科学中对各种生命现象、生命活动的本质、特征和发生、发展规律,以及各种生物之间和生物与环境之间相互关系研究的成果在竹节石的起源、辐射、多样性演化和大灭绝研究中的应用等。

参 考 文 献 (References)

- Agematsu S, Sashida K, Salyapongse S, Sardud A, 2006. Lower Devonian tentaculite bed in the Satun area, southern peninsular Thailand. *Journal of Asian Earth Sciences*, **26**(6): 605—611.
- Al-Rawi D, 1977. Biostratigraphische Gliederung der Tentaculiten. Schichte des Frankenwalde mit Conodonten und Tentaculiten (Unter- und Mittel- Devon, Bayern, Deutschland). *Senckenbergiana Lethaea*, **58**(1/3): 25—79.
- Alberti G K B, 1970a. Tentaculiten (Nowakiidae) aus den Wissenbacher Schiefern (Eifelium) an der Hut-Taler Widerwaage (Bl. Riefensbeek, Oberharz). *Senckenbergiana Lethaea*, **51**(4): 371—375.
- Alberti G K B, 1970b. Zum Alter des “Dalmaniten-Knollenkalkes” (Unterdevon, Unterharz) und des Steinberger Kalkes (Unterdevon, Lindener Mark) auf Grund ihrer Tentaculiten-Fauna. *Senckenbergiana Lethaea*, **51**(5/6): 387—399.
- Alberti G K B, 1970c. Tentaculiten (Nowakiidae) aus dem Schönauer Kark (Unter-Devon, Kellerwald). *Senckenbergiana Lethaea*, **51**(2/3): 201—209.
- Alberti G K B, 1971a. Zur Abfolge von *Nowakia*-Arten (Dacryoconarida) im Lauterberger Kalk. *Senckenbergiana Lethaea*, **52**(4): 379—383.
- Alberti G K B, 1971b. Tentaculiten (Nowakiidae) aus dem Grenzbereich Zlichovium/Eifelium und Bemerkungen zur Unter-/Mittel-Devon-Grenze nach Nowakiidae. *Senckenbergiana Lethaea*, **52**(1): 93—113.
- Alberti G K B, 1972. Bemerkungen zur Morphologie des Proximal-Teiles der Gehäuse einiger Taxa von *Nowakia* (Dacryoconarida) aus Unter- und Mittel-Devon. *Senckenbergiana Lethaea*, **53**(1/2): 95—101.
- Alberti G K B, 1975. Zur Struktur der Gehäusewand von *Styliolina* (Dacryoconarida) aus dem Unter-Devon von Oberfranken. *Senckenbergiana Lethaea*, **55**(6): 505—511.
- Alberti G K B, 1977. Biostratigraphische Giedering der Tentaculiten-Schichten des Frankenwaldes mit Conodonten und Tentaculiten (Unter- und Mittel-Devon; Bayern, Deutschland). *Senckenbergiana Lethaea*, **58**(1/3): 25—79.
- Alberti G K B, 1978. Tentaculiten (Dacryoconarida) und Trilobiten aus den Wissenbacher Schiefern und aus dem Ballersbacher Kalk (Devon, Rheinisches Schiefergebirge). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, **5**: 257—266.
- Alberti G K B, 1979. Dacryoconarid (tentaculitid) chronology of the Hercynian, Lower and Middle Devonian. *Senckenbergiana Lethaea*, **60**(1/3): 223—241.
- Alberti G K B, 1980. New data regarding the Lower/Middle Devonian boundary, mainly based on tentaculites and trilobites from the Tafilalt, SE-Marocco. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, **10**: 581—594.
- Alberti G K B, 1981. Über ein Vorkommen von “Schönauer Kalk” (Unter-Devon) in der Lindener Mark bei Gießen (E-Rand des Rheinischen Schiefergebirges). *Senckenbergiana Lethaea*, **62**(2/6): 285—286.
- Alberti G K B, 1982a. Neue Arten der Nowakiidae (Dacryoconarida) aus dem Unter-Devon von Algerien. *Senckenbergiana Lethaea*, **61**(1/2): 13—16.
- Alberti G K B, 1982b. Dacryoconarida from the Lower and Middle Devonian of the Rhenish Schiefergebirge. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **55**: 325—332.
- Alberti G K B, 1982c. The problem of emersion in the northern Northwestern Sahara at the end of the Lochkovian, Lower Devonian. *Newsletters on Stratigraphy*, **11**(1): 8—16.

- Alberti G K B, 1982d. Dacryoconarids and correlation of Lower-Middle Devonian boundary beds between the Eifel area and the Hartz-Rhenish Slate Mountains-Bohemia-North Africa areas. *Newsletters on Stratigraphy*, **11**(1): 17—21.
- Alberti G K B, 1982e. Paläontologische Daten zum Grenzbereich Pragium/Zlichovium (Unter-Devon) auf Grund der Tentaculiten (Dacryoconarida). *Newsletters on Stratigraphy*, **11**(1): 22—31.
- Alberti G K B, 1982f. Nowakiidae (Dacryoconarida) aus dem Hunsrückschiefer von Bundenbach (Rheinisches Schiefergebirge). *Senckenbergiana Lethaea*, **63**(5/6): 451—463.
- Alberti G K B, 1983. Unterdevonische Nowakiidae (Dacryoconarida) aus dem Rheinischen Schiefergebirge, aus Oberfranken und aus N-Afrika (Algerien, Marokko). *Senckenbergiana Lethaea*, **64**(2/4): 295—313.
- Alberti G K B, 1984. Beitrag zur Dacryoconarida-(Tentaculiten)-Chronologie des älteren Unter-Devons (Lochkovium und Pragium). *Senckenbergiana Lethaea*, **65**(1/3): 27—49.
- Alberti G K B, 1993. Dacryoconaride und homoctenide Tentaculiten des Unter- und Mittel- Devons. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **158**: 1—229.
- Alberti G K B, 1995. Planktonic tentaculitid correlation with conodont zonation in the South-east Australian Lower Devonian. *In*: Contributions to the First Australian Conodont Symposium (AUSCOS 1). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **182**: 557—558.
- Alberti G K B, 1996. Neue planktonische Tentaculiten-Taxa aus dem älteren Unter-Devon. *Senckenbergiana Lethaea*, **76**(1/2): 107—111.
- Alberti G K B, 1997. Planktonic Tentaculites of the Devonian; 1, Homoctenida Bouček, 1964 and Dacryoconarida Fisher, 1962 from the Lower to Upper Devonian. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **244**(4-6): 85—142.
- Alberti G K B, 1998. Planktonic tentaculites from the Devonian; 3, Dacryoconarida from the Lower Devonian and upper Middle Devonian. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **250**(1-3): 1—46.
- Alberti G K B, 2000. Planktonic Tentaculites from the Devonian; 4, Dacryoconarida Fisher, 1962 from the Lower Devonian. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **256**(1-3): 1—23.
- Alberti G K B, Huesken T C, 1997. Planktonic Tentaculites of the Devonian; 2, Dacryoconarida Fisher, 1962, from the Lower and Middle Devonian-*Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **246**(1-2): 1—32.
- Bai Shun-liang, Bai Zi-qiang, Ma Xue-ping, Wang Da-rui, Sun Yuan-lin, 1994. Devonian events and biostratigraphy of South China. Beijing: Peiking University Press. 1—303.
- Bai Shun-liang (白顺良), Jin Shan-yu (金善燭), Ning Zhong-shan (宁宗善), He Jin-han (何锦汉), Han Ying-jian (韩迎建), 1978. Devonian Conodonts and Tentaculitids of Guangxi, their zonation and correlation. *Journal of Beijing University (北京大学学报)*, **1**: 99—120(in Chinese).
- Bai Shun-liang (白顺良), Jin Shan-yu (金善燭), Ning Zong-shan (宁宗善), He Jin-han (何锦汉), Lin Ming-ji (林敏基), Dong Zhi-zhong (董致中), 1982. The Devonian Biostratigraphy of Guangxi and Adjacent Area. Beijing: Beijing University Press. 582—586 (in Chinese).
- Bai Shun-liang (白顺良), Ning Zong-shan (宁宗善), Jin Shan-yu (金善燭), He Jin-han (何锦汉), Han Ying-jian (韩迎建), 1979. Devonian Platform Conodonts and Nowakiids of Guangxi. *Journal of Beijing University (北京大学学报)*, **4**: 57—84 (in Chinese).
- Berkyová S, 2004. Middle Devonian Tentaculitoidea from the late generation of fillings of the Neptunian dyke in the Koněprusy area (Prague Basin, Czech Republic). *Journal of the Czech Geological Society*, **49**(3-4): 147—155.
- Berkyová S, Fryda J, Lukeš P, 2007. Unsuccessful predation on Middle Paleozoic plankton: Shell injury and anomalies in Devonian dacryoconarid tentaculites. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52**(2): 407—412.
- Blind W, 1969. Die systematische stellung der tentaculiten. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **133**(4-6): 101—145.
- Blind W, 1970. Epizoen als Anzeiger der Lebendstellung von *Tentaculites* sp.. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, **136**(3): 243—261.
- Blind W, Stürmer W, 1977. *Viriatellina Fuchi* Kutscher (Tentaculitoidea) mit Siphon und Fangarmen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie- Monatshefte*, **9**: 513—522.
- Bond D, 2006. The fate of the homoctenids (Tentaculitoidea) during the Frasnian-Famennian mass extinction (Late Devonian). *Geobiology*, **4**: 167—177.
- Bouček B, 1964. The Tentaculites of Bohemia; Their Morphology, Taxonomy, Ecology, Phylogeny and Biostratigraphy. Prague: Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences. 1—215.
- Brassel G, Kutscher F, Stürmer W, 1971. Erst Funde von Weichteilen und Fangarmen bei Tentaculiten. *In*: Beiträge zur Sedimentation Fossilführung des Hunsrückschiefer. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **60**: 44—50.
- Burton C K, 1967. Dacryoconarid tentaculites in the mid-Paleozoic euxinic facies of the Malayan geosyncline. *Journal of Paleontology*, **41**: 449—454.
- Chatterton B E, Perry D G, 1978. An Early Eifelian Invertebrate Faunule, Whittaker Anticline, Northwestern Canada. *Journal of Paleontology*, **52**(1): 28—39.
- Chlupáč I, 1976. The Bohemian Lower Devonian stages and remarks on the Lower-Middle Devonian boundary. *Newsletters on Stratigraphy*, **5**(2/3): 168—189.
- Chlupáč I, Lukeš P, Zikmundová J, 1979. The Lower/Middle Devonian boundary beds in the Barrandian area, Czechoslovakia. *Geologica et Palaeontologica*, **13**: 125—156.
- Churkin M, Carter C, 1970. Devonian Tentaculitids of East-central

- Alaska; Systematics and Biostratigraphic significance. *Journal of Paleontology*, **44**(1): 51—68.
- Driscoll E., 1968. Vertical Tentaculites from the Arkona Shale, Ontario, Canada. *Geological Society of America (abstract)*, **1**: 81—82.
- Dzik J., 1991. Possible solitary bryozoan ancestors from the Early Palaeozoic and the affinities of the Tentaculita. *In*: Bigey F P D, Hondt J L (eds.), *Bryozoaires Actuels et Fossiles*. Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France. *Memoire hors serie* **1**: 121—131.
- Farsan N M., 1983. Tentaculites of the lower Frasnian of Ferques, Boullonnais, northern France. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **182** (1-3): 26—43 (in French with German abstract).
- Farsan N M., 1984. Tentaculites from the Frasnian (Upper Devonian) from Ghuk, West-central Afghanistan. *Palaeontologische Zeitschrift*, **58** (1-2): 51—77 (in German with English abstract).
- Farsan N M., 1986. Faunal change or crisis? Understanding the Frasnian/Famennian boundary in South-central Asia. *Newsletters on Stratigraphy*, **16**(3): 113—131.
- Farsan N M., 1994. Tentaculiten; Ontogenese, Systematik, Phylogenese, Biostratonomie und Morphologie. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **547**: 1—128 (in German with English abstract).
- Farsan N M., 2005. Description of the early ontogenic part of the Tentaculitids, with implications of classification. *Lethaia*, **38**: 255—270.
- Farsan N M, Blind W., 1989. Studies on ontogeny and phylogeny in Tentaculitids from the Lower Frasnian; Proterogenetic mode of development in an evolutionary line. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **209**(1-4): 93—110 (in German with English abstract).
- Farsan N M, Blind W., 1990. Mode of development of Biannulate Cycles in Tentaculitids by structural transformation during ontogeny. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **210**(1-3): 1—18 (in German with English abstract).
- Filipiak P, Jarzynka A., 2009. Organic remains of Tentaculitids; New evidence from Upper Devonian of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54** (1): 111—116.
- Fisher D W., 1964. Small conoidal shells of uncertain affinities. *In*: Moore R C (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W (Miscellanea)*. Geological Society of America and University of Kansas. 98—143.
- Fisher D W, Young R S., 1955. The oldest known Tentaculitids from the Chepultepec Limestone (Canadian) of Virginia. *Journal of Paleontology*, **29**(5): 871—875.
- García-Alcalde J L., 1997. North Gondwanan Emsian events. *Epiisodes*, **20**(4): 241—246.
- Gessa S., 1993. New Data on Lower Devonian Tentaculites from Southern Sardinia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Serie II*, **317**(2): 235—241.
- Gessa S., 1996. Nowakia Dacryoconarida in the Pragian of the Prara Basin (Lower Devonian, Czech Republic. *Revue de Micropaléontologie*, **39**(4): 315—337 (in French with English abstract).
- Gessa S, Lécuyer C., 1998. Evolutionary dynamics of Pragian Dacryoconarida (Lower Devonian, Tentaculitoidea); Evidence from palaeontological data and delta ¹³C of Marine Carbonates from Czech Republic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **138**(1-4): 69—83.
- Gessa S, Lardeux H, Gourvennec R, Becq-Giraudon J, Janjou D, Halawani M, Robelin C, Muallem A, Brosse J., 1994. A new species of Silurian Tentaculitids from the Qalibah Formation, NW Saudi Arabia. *Revue de Micropaléontologie*, **37**(3): 201—208.
- Herringshaw L G., 2003. Rare and problematical taxa from the Much Wenlock limestone formation. Unpublished Ph. D. Dissertation, the University of Birmingham. 121—184.
- Herringshaw L G, Thomas A T, Smith M P., 2007. Systematic, shell structure and affinities of the Palaeozoic Problematicum *Cornulites*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **150**: 681—699.
- Hałjasz B., 1974. Tentaculites of the upper Silurian and lower Devonian of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, **19**(4): 455—500.
- Hałjasz B., 1993. Tentaculites from the Givetian and Frasnian of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeontologica Polonica*, **37** (2-4): 385—394.
- Hladil J, Cejchan P, Berousek P., 1991. Orientation of the conical tests of Tentaculites; Internal waves in aqueous environment. *Casopis pro Mineralogii a Geologii*, **36**: 115—130.
- Hladil J, Cejchan P, Gabasova A, Tdéborsky Z, Hladkiová J., 1996. Sedimentology and orientation of Tentaculite shells in turbidite lime mudstone to packstone; Lower Devonian, Barrandian, Bohemia. *Journal of Sedimentary Research*, **66**: 888—899.
- Hlavin W J., 1976. Biostratigraphy of the Late Devonian black shales on the Cratonal Margin of the Appalachian Geosyncline. Unpublished Ph. D. Dissertation, Boston University, Boston Mass. 1—194.
- Hou Hong-fei (侯鸿飞), Ma Xue-ping (马学平), 2005. Devonian GSSPs and division of the Devonian System in South China. *Journal of Stratigraphy (地层学杂志)*, **29**(2): 154—164 (in Chinese with English abstract).
- House M R., 1975. Faunas and time in the marine Devonian. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **40**(4): 459—490.
- Jiang Zhi-wen (蒋志文), 1980. Early Lower Devonian Tentaculites from western Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **19**(6): 505—510 (in Chinese with English abstract).
- Jones M L, Dennison J M., 1970. Oriented fossils as paleocurrent indicators in Paleozoic lutites of southern Appalachians. *Journal of Sedimentary Research*, **40**: 642—649.

- Klishevish V L, 1973. Zonal Tentaculitids distributed in the stratigraphy of lower and Middle Devonian in Tyan-Shan, Soviet. Stratigraphy of Lower and Middle Devonian, **2**: 137—142 (in Russian).
- Koren T N, Kim A I, Walliser O H, 2007. Contribution to the biostratigraphy around the Lochkovian-Pragian boundary in Central Asia (graptolites, tentaculites, conodonts), Senckenbergiana Lethaea, **87**(2): 187—219.
- Kuang Guo-dun (邝国敦), Zhao Ming-te (赵明特), Tao Ye-bin (陶业斌), 1989. The Standard Devonian Section of China—Liu-jing Section of Guangxi. Wuhan: China University of Geosciences Press. 50—52 (in Chinese with English abstract).
- Lardeux H, 1969. Les tentaculites d'Europe occidentale et d'Afrique du nord. Cahiers de Paléontologie. Paris: Centra National de La Recherche Scientifique. 1—238.
- Larsson K, 1979. Silurian Tentaculitids from Gotland and Scania. Fossil and Strata, **11**: 1—180.
- Li You-xing (李酉兴), 1987. Devonian Tentaculites at Shetianqiao of Shaodong Country, Hunan. Acta Micropalaeontologica Sinica (微体古生物学报), **4**(1): 45—54 (in Chinese with English abstract).
- Li You-xing (李酉兴), 1990. New materials of Devonian tentaculitoideans in the Dachang area, Guangxi. Journal of Guilin College of Geology (桂林工学院学报), **10**(4): 409—416 (in Chinese with English abstract).
- Li You-xing (李酉兴), 1993a. Late Devonian Frasnian Tentaculites from Eastern and Southeastern Guangxi. Acta Micropalaeontologica Sinica (微体古生物学报), **12**(1): 67—78 (in Chinese with English abstract).
- Li You-xing (李酉兴), 1993b. Late Devonian Famennian Tentaculites from Liujiang Formation of Lipu, Guangxi, China. Acta Micropalaeontologica Sinica (微体古生物学报), **10**(3): 331—335 (in Chinese with English abstract).
- Li You-xing (李酉兴), 1993c. Numerical taxonomy and identifying program for Tentaculitoids. Palaeoworld, **2**: 258—264 (in Chinese).
- Li You-xing (李酉兴), 1993d. The Mass extinction of Tentaculitids. Palaeoworld, **2**: 127—130 (in Chinese).
- Li You-xing (李酉兴), 1993e. The ore-prospecting significance of Famennian Tentaculites from the Dachang area, Guangxi, China. Palaeoworld, **2**: 234—238 (in Chinese).
- Li You-xing (李酉兴), 1995a. Late Devonian Frasnian Tentaculites from Eastern and Southeastern Guangxi. Acta Micropalaeontologica Sinica (微体古生物学报), **10**(3): 331—335 (in Chinese with English abstract).
- Li You-xing (李酉兴), 1995b. Famennian Tentaculites from Luofu, Guangxi: Survivors of F/F extinction events. Journal of Guilin College of Geology (桂林工学院学报), **15**(2): 157—170 (in Chinese with English abstract).
- Li You-xing, 2000. Famennian Tentaculitids of China. Journal of Paleontology, **74**(5): 969—975.
- Li You-xing, Hamada Takashi, 1986. Occurrence of Tentaculites in the Upper Devonian Daihua Formation of the Dachang Area, Guangxi, China. Scientific Papers of the College of Arts and Sciences, The University of Tokyo, **36**(2): 163—171.
- Liao Wei-hua, Ruan Yi-ping, 2003. Devonian biostratigraphy of China. In: Zhang Wen-tang, Chen Pei-ji, Palmer A R (eds.), Biostratigraphy of China. Beijing: Science Press. 237—280.
- Lindemann R H, Yochelson E L, 1992. *Viriatellina* (Dacryoconarida) from the Middle Devonian Ludlowville Formation at Alden, New York. Journal of Paleontology, **66**(2): 193—199.
- Ljaschenko G P, 1955. New data on the systematics of tentaculitoids, nowakiids and styliolinids. Bulletin of the Moscow Society for the Investigation of Nature, Geology Division, **24**: 94—95 (in Russian).
- Ljaschenko G P, 1957. Systematics of the tentaculitoids, nowakiids and styliolinids. Ezhegodnik Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva, **16**, 82—99 (in Russian).
- Ljaschenko G P, 1959. Devonian Conoconchia of the Central and Eastern Parts of the Russian Platform. Moscow: The All-Russian Research Institute of Oil (VNIGNI). 1—147 (in Russian).
- Ljaschenko G P, 1965. Coniconchia zones in the Devonian of the Russian Platform and the western slope of the Urals. Soviet Geology, **8**: 97—108 (in Russian).
- Ljaschenko G P, 1967. Coniconchia (Tentaculitida, Nowakiida, Styliolinida) and their importance in Devonian biostratigraphy. In: Oswald D H (ed.), International Symposium on the Devonian System 2. Alberta: Alberta Society of Petroleum Geologists, Calgary. 897—903 (in Russian).
- Ludvigsen R, 1972. Late Early Devonian Dacryoconarid Tentaculites, Northern Yukon Territory. Canadian Journal of Earth Science, **9**: 297—318.
- Lukeš P, 1977. Tentaculites from the Devonian near Rožmitál pod Třemšínem. Věstník Ústředního Ústavu Geologického, **52**: 101—107.
- Lukeš P, 1982a. *Nowakia sororcula* sp. n., a New Dacryoconarida Tentaculite from the Lochkovina-Pragian Boundary Beds of the Barrandian. Časopis pro Mineralogii a Geologii, **27**(4): 409—411.
- Lukeš P, 1982b. Tentaculites from the Pragian/Zlichovian boundary beds at Svaty Jan pod Skalou (Barrandian area). Věstník Ústředního Ústavu Geologického, **57**(2): 71—80.
- Lukeš P, 1991. *Nowakia pragensis* sp. n., a New Dacryoconarid Tentaculite from the Lower Pragian (Barrandian area). Bulletin of the Geological Survey, Prague, **66**(2): 105—106.
- Lütke F, 1974. Die Verbreitung von Tentaculiten (Dacryoconarida) aus dem SW-Harzes und ihre Korrelation mit der Conodonten-Parachronologie. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen, **145**: 183—206.
- Lütke F, 1979. Biostratigraphical Significance of the Devonian Dacryoconarida. In: House M R, Scrutton C T, Bassett M G (eds.), The Devonian System. Special Papers in Palaeontology, **23**: 281—289.

- Lütke F, 1985. Devonian Tentaculites from Nevada(USA). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **75**: 197—226.
- Ma Xue-ping (马学平), 2004. The Frasnian-Famennian mass extinction: Insight from sedimentological and geochemical events in South China. *In*: Rong Jia-yu (戎嘉余), Fang Zong-jie (方宗杰) (eds.), *Mass Extinction and Recovery, Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China*. Hefei: University of Science and Technology of China Press. 409—436 (in Chinese).
- McGhee G R Jr, 1996. The Late Devonian Mass Extinction: The Frasnian-Famennian Crisis. New York: Columbia University Press. 1—302.
- Mu Dao-cheng (穆道成), 1978. Devonian Tentaculitids zonation in South China. *Symposium on the Devonian Strata of South China*. Beijing: Geological Publishing House. 270—279 (in Chinese).
- Mu Dao-cheng (穆道成), Ruan Yi-ping (阮亦萍), 1983a. Dacryconarid fauna of the base of Upper Devonian of Luofu, Nandan, North Guangxi. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **22** (3): 308—323 (in Chinese with English abstract).
- Mu Dao-cheng (穆道成), Ruan Yi-ping (阮亦萍), 1983b. Devonian Tentaculites in Luofu, Nandan, northern Guangxi. *Memoirs of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica (中国科学院南京地质古生物研究所集刊)*, **18**: 35—111 (in Chinese with English abstract).
- Mu Xi-nan (穆西南), 1975. The Early Devonian Tentaculitids from the Qomolangma Feng region. *In*: Regional Geological Surveying Team of Tibet (ed.), *A Report of Scientific Investigation in the Zhumulangma Feng Region (Paleontology, Volume 1)*, 1966—1968. Beijing: Science Press. 391—410 (in Chinese).
- Niko S, 2000. Youngest record of Tentaculitids: Hidagaienites new genus from near the Carboniferous-Permian boundary in Central Japan. *Journal of Paleontology*, **74**(3): 381—385.
- Ormiston A R, 1973. A Coiled Tentaculite from the Salmontrout Limestone, Alaska. *Journal of Paleontology*, **47**(6): 1065—1068.
- Over D J, 1997. Conodont biostratigraphy of the Java Formation (Upper Devonian) and the Frasnian-Famennian boundary in western New York State. *In*: Klapper G, Murphy M A, Talent J A (eds.), *Paleozoic Sequence Stratigraphy, Biostratigraphy and Biogeography: Studies in Honor of J. Granville ('Jess') Johnson*. Geological Society of America Special Paper, **321**: 161—177.
- Richter R, 1854. Thuringische Tentaculiten. *Zeitschrift der Deutschen Geologische Gesellschaft*, **6**(2): 275—290.
- Ruan Yi-ping (阮亦萍), 1985. Some Devonian Tentaculitoids from Xizang (Tibet). *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **24** (1): 83—93 (in Chinese with English abstract).
- Ruan Yi-ping (阮亦萍), Mu Dao-cheng (穆道成), 1983a. Gonionowakiidae: A new family of dacryconarids with mention of the classification of the order of Dacryconarida at the family level. *Bulletin of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica (中国科学院南京地质古生物研究所丛刊)*, **6**: 173—184 (in Chinese with English abstract).
- Ruan Yi-ping (阮亦萍), Mu Dao-cheng (穆道成), 1983b. Devonian strata of the Nandan type at Nandan of northern Guangxi with special reference to planktonic and nektonic fauna. *Memoirs of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica (中国科学院南京地质古生物研究所集刊)*, **18**: 1—34 (in Chinese with English abstract).
- Ruan Yi-ping (阮亦萍), Mu Dao-cheng (穆道成), 1987. Tentaculitids. Beijing: Science Press. 5—116 (in Chinese).
- Ruan Yi-ping (阮亦萍), Mu Dao-cheng (穆道成), 1989. Devonian tentaculitoids from Guangxi. *Memoirs of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica (中国科学院南京地质古生物研究所集刊)*, **26**: 1—234 (in Chinese).
- Ruan Yi-ping (阮亦萍), Mu Dao-cheng (穆道成), 1993. Some tentaculitoids from Hunan. *Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报)*, **32**(3): 265—290 (in Chinese with English summary).
- Sachanski V V, 1996. Tentaculite zonation of Lower Devonian sediments in West Bulgaria. *Review of the Bulgarian Geological Society*, **57**(2): 53—56 (in Russian with English abstract).
- Sauerland U, 1983. Dacryconariden und Homocteniden der Givet- und Adorf-Stufe aus dem Rheinischen Schiefergebirge (Tentaculitoidea, Devon). *Göttinger Arbeiten Zur Geologie und Paläontologie*, **25**: 1—86.
- Schindler E, 1990. Die Kellwasser-Krise (hohe Frasn-Stufe, Ober-Devon). *Göttinger Arbeiten Zur Geologie und Paläontologie*, **46**: 1—115.
- Schlothem V E, 1820. Die Petrefaktenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und Fossiler Überreste des Thierund Pflanzenreichs der Vorwelt. Gotha. 1—437.
- Schöne B R, Schubert M, 1996. Gekrümmte Dacryconariden aus der Odershausen-Formation (Mittel-Devon; “Blauer Bruch”, Bad Wildungen, Ense). *Senckenbergiana Lethaea*, **76**(1/2): 121—131.
- Schöne B R, 1999. Scleroecology: Implications for ecotypical dwarfism in oxygen-restricted environments (Middle Devonian, Rheinisches Schiefergebirge). *Senckenbergiana Lethaea*, **79**(1): 35—41.
- Sepkoski J J Jr, 1992. A compendium of fossil marine animal families. 2nd edition. Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology, **83**: 1—156.
- Sherrard K, 1967. Tentaculitids from New South Wales, Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, **80**(2): 229—245.
- Shrank E, 1970. Die Trilobiten des Silurs der Bohrung Leba 1 (Ostseeküste der VR Polen). *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaft Reihe A, Geologie und Paläontologie*, **15**(4): 573—586.
- Thayer C W, 1974. Marine paleoecology in the Upper Devonian of New York. *Lethaia*, **7**: 121—155.
- Towe K M, 1978. *Tentaculites*: Evidence for Brachiopod affinity? *Science*, **201**(4356): 626—628.

- Truyols-Massoni M, 1989. Devonian homoteneids of the Cantabrian zone (NW Spain): An attempt of biozonation. *Geobios*, **22**(5): 671—676.
- Truyols-Massoni M, 1995. La fauna de Volynites Ljashenko, 1957 en el Devonico inferior de la Cordillera Cantabrica (NO de Espana). *Geobios*, **28**(5): 615—624.
- Tucker M E, Kendall A C, 1973. The diagenesis and low-grade metamorphism of Devonian styliolinid-rich pelagic carbonates from West Germany: Possible analogues of recent pteropod ooze. *Journal of Sedimentary Research*, **43**: 672—687.
- Tunnicliff S P, 1983. The oldest known Nowakiid (Tentaculitoidea). *Palaeontology*, **26**(4): 851—854.
- Tunnicliff S P, 1989. An early record of probable Nowakiid Tentaculitoids from Wales. *Palaeontology*, **32**(3): 685—688.
- Vinn O, 2005. A new cornulitid genus from the Silurian of Gotland, Sweden. *GFF*, **127**: 205—210.
- Vinn O, 2006. Tentaculitoid affinities of the tubeworm-like fossil *Tymbochoos sinclairi* (Okulitch, 1937) from the Ordovician of North America. *Geobios*, **39**: 739—742.
- Vinn O, 2010. Adaptive strategies in the evolution of encrusting tentaculitoid tubeworms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **292**: 211—221.
- Vinn O, Isaka M, 2007. The Tentaculitid affinities of *Anticalyptraea* from the Silurian of Baltoscandia. *Journal of Paleontology*, **50**(6): 1385—1390.
- Vinn O, Taylor P D, 2007. Microconchid tubeworms from the Jurassic of England and France. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52**: 391—399.
- Vinn O, Taylor P D, 2009. Microconchids (Tentaculita) from the Middle Jurassic of Poland. *Bulletin of Geosciences*, **84**(4): 653—660.
- Vokes H E, 1938. A large *Tentaculites* from the Shriver Formation (Oriskany) of Pennsylvania. *American Museum Notice*, **984**: 1—4.
- Walch J E I, 1775. Lithologische Beobachtungen. I. Von einer noch unbekannten Tublitenart. *Der Naturforscher*, **6**: 211—213.
- Wang Cheng-yuan, 1994. Application of the Frasnian-Famennian conodont zonation in South China. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **168**: 83—129.
- Wang Cheng-yuan (王成源), Ziegler W, 2004. On the Frasnian-Famennian conodont mass extinction and recovery in Guilin, South China. *In*: Rong Jia-yu (戎嘉余), Fang Zong-jie (方宗杰) (eds.), *Mass Extinction and Recovery, Evidences from the Palaeozoic and Triassic of South China*. Hefei: University of Science and Technology of China Press. 281—316 (in Chinese).
- Wang Jin-xing (王金星), 1984. Some New Devonian Dacryoconarida from Luofu, Guangxi and their Stratigraphic significance. *Bulletin of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica* (中国科学院南京地质古生物研究所丛刊), **11**: 83—94 (in Chinese with English abstract).
- Wang Jin-xing (王金星), 1990. Frasnian tentaculites from Yangti near Guilin City. *Acta Micropalaeontologica Sinica* (微体古生物学报), **7**(1): 61—75 (in Chinese with English abstract).
- Wang Jin-xing (王金星), Huang Xiao-mei (黄小梅), 1990. A new genus of platform-facies Tentaculites from Lower Devonian in Dale, Guangxi. *Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology*, **23**: 141—152 (in Chinese).
- Wang Jin-xing (王金星), Xian Si-yuan (鲜思远), Hou Hong-fei (侯鸿飞), 2005. Devonian. *In*: *Central for Stratigraphy and Palaeontology, China Geological Survey* (eds.), *Stratigraphic Division and Correlation of Each Geological Period in China*. Beijing: Geological Publishing House. 197—233 (in Chinese).
- Wendt J, 1995. Shell directions as a tool in palaeocurrent analysis. *Sedimentary Geology*, **95**: 161—186.
- Wittmer J, 2007. The Paleocology of Tentaculitids from the Silurian Arising Group, Nova Scotia, 20th Annual Keck Symposium. <http://keck.wooster.edu/publications>. 283—289.
- Wood G D, Miller M A, Bergström S M, 2004. Late Devonian (Frasnian) tentaculite organic remains in palynological preparations, Radom-Lublin region, Poland. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, **29**: 253—258.
- Xian Si-yuan (鲜思远), Wang Jin-xing (王金星), 1988. Biostratigraphy and description of Tentaculitids. *In*: *Chengdu Institute of Geology and Mineral Resources* (ed.), *Stratigraphic Paleontology and Sedimentary Facies of the Devonian in Longmenshan Area, Sichuan Province*. Beijing: Geological Publishing House. 57—58 (in Chinese).
- Xian Si-yuan (鲜思远), Wang Jin-xing (王金星), 1986. Tentaculites. *In*: Hou Hong-fei (侯鸿飞), Ji Qiang (季强), Wang Jin-xing (王金星), Zhang Zhen-xian (张振贤), Wang Rui-gang (王瑞刚) (eds.), *Biostratigraphy near the Middle-Upper Devonian Boundary in Maanshan Section, Guangxi, South China* (*in Devonian Series Boundaries; Results of World-wide Studies*). Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **75**: 39—52 (in Chinese with English summary).
- Xian Si-yuan (鲜思远), Liu Xie-zhang (刘协章), Rao Jing-guo (饶靖国), 1992. Emsian (Early Devonian) brachiopod and bivalve communities, tentaculitid biofacies and ecostratigraphy in South China. *Sedimentary Facies and Palaeogeography* (岩相古地理), **3**: 1—68 (in Chinese with English abstract).
- Xian Si-yuan (鲜思远), Wang Shou-de (王守德), Zhou Xi-yun (周希云), Xiong Jian-fei (熊剑飞), Zhou Tian-rong (周天荣), 1980. Devonian Stratigraphy and Paleontology of the Nandan Type at Nandan of Northern Guangxi, China. Guiyang: Guizhou People's Publishing House. 1—81 (in Chinese).
- Yochelson E L, Hlavin W J, 1985. *Coleolus curvatus* Kindle ("Vermet") from the Cleveland Member of the Ohio Shale, Late Devonian (Famennian) of Ohio. *Journal of Paleontology*, **59**(5): 1298—1304.
- Yochelson E L, Kirchgasser W T, 1986. Youngest Styliolines and Nowakiids (Late Devonian) currently known from New York. *Journal of Paleontology*, **60**(3): 689—700.
- Yoder R L, Erdtmann B D, 1975. *Tentaculites attenatus* Hall and

T. bellus Hall; A description and interpretation of these species as dimorphs. *Journal of Paleontology*, **49**(2): 374—386.

Zagora K., 1962. Zur biostratigraphischen Bedeutung der Tentaculiten im thüringischen Unter- und Mitteldevon. *Geologie*, **11**(5): 548—556.

Zagora K., 1964. Tentaculiten aus dem thüringischen Devon. *Geologie*, **13**(10): 1235—1273.

Zagora K., 1966. Tentaculiten aus dem oberen zorgensis-Kalk von Trautenstein (Harz). *Geologie*, **15**(6): 703—711.

Zagora K., 1984. Beiträge zur allgemeinen und speziellen paläontologie. Teil IV: Zur gattung *Nowakia* Gürich (Dacryconarida) im thüringischen Devon; Palökologisch- sedimentologische Aspekte. *Freiberger Forschungsh.*, **395**: 5—18.

Zagora K., Zagora I., 1981. Zur biofaziellen charakteristik der Tentakulitenschiefer und Schwärzschiefer (Devon: Thüringsches Schiefergebirge). *Freiberger Forschungsh.*, **363**: 127—133.

Zhong Keng (钟 铿), Wu Yi (吴 诒), Yin Bao-an (殷保安), Liang Yan-lin (梁演林), Yao Zhao-gui (姚肇贵), Peng Jin-lan (彭金兰), 1992. The Devonian System of Guangxi, China. Wuhan: China University of Geosciences Press. 229—232 (in Chinese with English abstract).

PROGRESS AND PROSPECTS OF STUDIES ON TENTACULITIDS

WEI Fan¹⁾ and GONG Yi-ming^{1, 2)}

1) *Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology of Ministry of Education, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China, ymgong@cug.edu.cn;*
2) *Institute of Resources and Environment, Key Laboratory of Biogenic Traces and Sedimentary Minerals of Henan Province, Henan Polytechnic University, Jiaozuo 454003, Henan, China*

Key words Tentaculitids (tentaculites), Devonian, achievements, problems, prospects

Abstract

The development, major achievements and problems of studies on tentaculitids are discribed. Their systematic position and evolutionary rela-

tionships, different views on classification, ecology and palaeoenvironmental significance, together with their biozones in the Devonian and eventual mass extinction are each reviewed; and future prospects for tentaculitid studies are outlined.