УДК 56.016.3

DOI: 10.19110/2221-1381-2015-10-21-27

АЛЬБИДНАЯ ТКАНЬ КОНОДОНТОВЫХ ЭЛЕМЕНТОВ: СТРОЕНИЕ И МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ

А. В. Журавлев¹, А. И. Герасимова²¹ Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар² ЗАО «Поляргео», Санкт-Петербург

micropalaeontology@gmail.com, jiiin-94@mail.ru

В статье рассматривается строение, свойства и модель формирования альбидной ткани конодонтовых элементов. Материалом послужили слабоизмененные процессами fossilization конодонтовые элементы из среднего ордовика и верхнего девона северо-запада Восточно-Европейской платформы, а также нижнего карбона Печорской гряды. Альбидная ткань составляет исключительно ядра зубцов срединных гребней первичных отростков конодонтовых элементов. Ядра покрыты «чехлом» ламеллярной ткани, состоящим из одной ламеллы. Для альбидной ткани характерно присутствие микро- и нанопор, а также микроканалов. Минеральная составляющая представлена кристаллитами апатита-(CaF) (флюорапатита), формирующими пористый мезокристалл. Границы между альбидной и другими типами тканей постепенные, без нарушения слоистой текстуры. Органическая матрица представлена коллагеном. Согласно предложенной модели за один цикл роста секретирувалось две ламеллы: внутренняя из альбидной ткани и внешняя из ламеллярной ткани. В начале следующего цикла ламелла из ламеллярной ткани резорбировалась.

Ключевые слова: конодонты, гистология, альбидная ткань, модель формирования ткани.

ALBID TISSUE OF THE CONODONT ELEMENTS: COMPOSITION AND FORMING MODEL

A. V. Zhuravlev¹, A. I. Gerasimova²¹Institute of Geology Komi SC UB RAS, Syktyvkar; ²Polargeo Inc., St. Petersburg

Conodont elements are composed of the following hard tissues: lamellar, paralamellar, interlamellar, and albid. The albid tissue is considered as specific for conodonts and seems to be the most evolutionary advanced hard tissue in this extinct group of animals. Study of the albid tissue may be a key to deciphering conodont affinities. Collection of hardly altered conodont elements (CAI=1) was studied with optical microscopy, SEM, TEM, micro-CT, XRD, and biochemical methods. The methods used allow to describe the tissue structure and texture. The albid tissue forms only cores of denticles of the carina of the primary processes of conodont elements. The tissue is composed of well-ordered crystallites of apatite-(CaF) (fluorapatite), which form the porous mesocrystal. The size of the pores varies from 0.6 mkm to 4 mkm. The albid tissue has gradual boundaries with lamellar and paralamellar tissues, and demonstrates weak lamellar structure. Cores of albid tissue are covered with a single lamella of the lamellar tissue. Demineralization of the conodont elements shows that the organic matrix has the same structure and composition in different tissue types. According to the results of the gel electrophoresis (SDS PAGE) and Van Gieson trichrome staining, the organic matrix is composed of collagen. Elaborated model of the albid tissue formation comprises several stages: resorption of the outer cover of the lamellar tissue and part of the albid tissue lamellae; forming of the organic matrix of the new albid tissue lamellae; initial crystallization of the disordered crystallites of the lamellae; maturation and forming the mesocrystal; sorption of the covering lamella of lamellar tissue. The model of the albid tissue generation demonstrates similarity with bone growth of the recent Vertebrata. This similarity may be caused by similar process of biomineralization, not by synplesiomorphy.

Keywords: Conodonts, histology, albid tissue, model of tissue forming.

Введение

Строению твердых тканей конодонтовых элементов посвящена многочисленная литература, начиная с работ Х. Пандера (1856). Обширный обзор современного состояния знаний о гистологии твердых тканей конодонтовых элементов содержится в работе Ф. Донохью [12]. Проведенные впоследствии исследования позволили несколько уточнить классифика-

цию твердых тканей и их характеристики, в частности, из альбидной ткани в качестве самостоятельной была выделена параламеллярная [2, 24].

Гистологические признаки используются в качестве доказательной базы для уточнения родственных связей конодонтов. В разное время предлагались гомологии тканей конодонтовых элементов с минерализованными тканями позвоночных: эмалью,

дентином, костной тканью [9, 1, 16, 20, 12, 21, 18]. В качестве аргументов обычно приводится общее сходство состава и структурно-текстурных особенностей. Полученные в последние годы данные об особенностях кристаллического строения и состава твердых тканей конодонтов [23, 5, 17, 14, 19, 3, 8, 15] позволяют предложить новую интерпретацию имеющихся гистологических материалов.

Наибольший интерес представляет альбидная ткань (или «белое вещество» в другой терминологии), поскольку она специфична именно для конодонтов и рассматривается как наиболее эволюционно продвинутый тип ткани у этих организмов [12, 13]. Именно для этой ткани предполагаются различные механизмы формирования и варианты гомологии с твердыми тканями позвоночных.

Методы и подходы

На материале, представленном слабоизмененными процессами фоссилизации конодонтовых элементов из среднего ордовика (волховский горизонт) и верхнего девона северо-запада Восточно-Европейской платформы (среднего франа Главного девонского поля и нижнего фамена Центрального девонского поля), а также нижнего карбона (турнейский ярус) Печорской гряды, были проведены исследования альбидной ткани. Все изученные конодонтовые элементы обладали низким индексом окраски (ИОК=1, что соответствует практическому отсутствию термальной переработки вещества [8]) и характеризовались отсутствием следов коррозии, перекристаллизации и посмертных деформаций.

Основу изучения альбидной ткани составили оптические методы. Конодонтовые элементы изучались в проходящем свете в шлифах и иммерсионных препаратах (в глицерине и пихтовом бальзаме), а также в отраженном свете в аншлифах и полированных шлифах. Для изготовления шлифов и аншлифов конодонтовые элементы фиксировались в канадском

бальзаме или полиметилакрилате. В качестве дополнительной информации были привлечены результаты электронной микроскопии (СЭМ и ПЭМ, исследования проводились Е. В. Россеевой в Max-Planck-Institut) [7, 19, 3, 15], рентгеновской микротомографии (микротомограф SkyScan 1272, исследования проводились авторами в НМСУ «Горный») [4], рентгеноструктурного анализа [7, 8] и биохимических исследований [15, 19]. Органическая составляющая конодонтовых элементов изучалась после деминерализации в 1Н-растворе HCl, или ЭДТА. Выделенное органическое вещество исследовалось чувствительным к коллагену методом трихромного окрашивания по Ван Гизону, а также использовалось для анализа белка электрофорезом (SDS PAGE, исследования проводились в Max-Planck-Institut) и для рентгеноструктурного анализа [5, 15, 19].

Результаты и обсуждение

На основе проведенных исследований удалось установить следующие основные характеристики альбидной ткани. Эта ткань характерна исключительно для ядер зубцов срединных гребней первичных отростков конодонтовых элементов (рис. 1). В других морфологических образованиях (платформах, вторичных гребнях) альбидная ткань отсутствует. Специфический вариант распределения альбидной ткани наблюдается в эшелонах некоторых спатогнатид [6], гомологичных срединному гребню.

Минеральная составляющая альбидной ткани представлена кристал-

литами апатита-(CaF) (флюорапатита) с параметрами кристаллической ячейки: $a = 9.374\text{—}9.376$, $c = 6.882\text{—}6.892$. Размер отдельных кристаллитов составляет десятые доли микрона. Плотная упаковка кристаллитов формирует агрегат, обладающий оптическими свойствами монокристалла и дающий характерную для монокристалла дифракционную картину (рис. 2). При этом высокая степень упорядоченности кристаллитов отмечается в альбидной ткани средне- и позднепалеозойских конодонтов. Раннепалеозойские конодонтовые элементы демонстрируют присутствие в альбидной ткани слегка разориентированных кристаллитов, обуславливающее неодновременное погасание в скрещенных николях [15]. Минеральная структура альбидной ткани представляет собой пористый мезокристалл, при этом кристаллографическая ось c кристаллитов ориентирована по направлению максимальной скорости роста — вдоль оси зубцов [7, 15, 19]. Высокая степень упорядоченности и плотная упаковка кристаллитов отличает альбидную ткань от костных тканей и дентина позвоночных.

Границы между альбидной и другими типами тканей постепенные. На границах не нарушается слоистая (ламеллярная) текстура, то есть наблюдается продолжение ламелл ламеллярной и параламеллярной тканей в альбидную (рис. 3). Поэтому можно предположить, что рост всех типов тканей в пределах одной ламеллы происходил одновременно.

Структуры, сформированные альбидной тканью в конодонтовом

Рис. 1. Распределение структур из альбидной ткани в позднедевонском рамиформном конодонтовом элементе (фото в иммерсии, показатель преломления жидкости 1,473, проходящий свет). Обозначение тканей: *al* — альбидная; *lm* — ламеллярная; *plm* — параламеллярная

Fig. 1. Distribution of albid tissue structures in Late Devonian ramiform conodont element (photo in immersion, liquid refractive index 1,473, transmitted light). Tissues: *al* — albid; *lm* — lamellar; *plm* — paralamellar

Рис. 2. ПЭМ-изображение тонкого среза (FIP-cut) альбидной ткани в зубце позднедевонского рамиформного конодонтового элемента (а) и демонстрирующая высокоупорядоченную кристаллическую структуру картина электронной дифракции (б)

Fig. 2. TEM image of FIP-cut of albid tissue in the spike of Late Devonian ramiform conodont element (a) and electron diffraction pattern showing a highly ordered crystalline structure (b)

Рис. 3. Границы альбидной ткани с другими типами тканей: а — СЭМ-изображение при шлифовки позднедевонского рамиформного конодонтового элемента; б — оптическое изображение шлифа через срединный гребень позднедевонского Ра-элемента рода *Youngquistognathus*; в — СЭМ-изображение сломанного зубца позднедевонского рамиформного конодонтового элемента, демонстрирующее «чехол» ламеллярной ткани на структуре, сложенной альбидной тканью. Обозначения тканей: *al* — альбидная; *lm* — ламеллярная; *plm* — параламеллярная

Fig. 3. Boundaries of albid tissue with other types of tissue: а — SEM image of grinding of Late Devonian ramiform conodont element; б — optical image of section through the medium ridge of Late Devonian Pa-element of *Youngquistognathus*; в — SEM image of a broken spike of Late Devonian ramiform conodont element showing “cover” of lamellar tissue on albid structure. Tissues: *al* — albid; *lm* — lamellar; *plm* — paralamellar

элементе, обычно покрыты «чехлом» ламеллярной ткани, состоящим из одной ламеллы (рис. 3).

Обнаруженная в последние годы в альбидной ткани конодонтовых элементов специфическая структура, «внешняя кайма» [7], представляет особый интерес. Это зона с низкой упорядоченностью кристаллитов (дает дифракционную картину, характерную для поликристаллического вещества) [7], расположенная около внешней поверхности массива альбидной ткани (рис. 4). «Внешняя кайма» обнаруживается не на всех конодонтовых элементах, а лишь на внешней ламелле альбидной ткани в случаях, когда не развит или слабо развит «чехол», состоящий из ламеллярной ткани. Внутренняя граница «внешней каймы», как правило, имеет сложную извилистую форму (рис. 4). Предполагается, что при завершении цикла роста конодонтового элемента специфическая ткань «внешней каймы» преобразовывалась в альбидную ткань, поэтому мы не наблюдаем участков ткани «внешней каймы» внутри структур из альбидной ткани или под ламеллярным «чехлом» [15]. Отсутствие фрагментов ламеллярной ткани внутри массивов альбидной ткани позволяет предположить, что перед каждым циклом роста последних происходила резорбция ламеллярного «чехла».

Для альбидной ткани характерно присутствие микро- и нанопор, а также микроканалов. Поры и каналы, по данным рентгеновской микротомографии, частично заполнены органи-

ческим веществом. Размер микропор в альбидной ткани близок по значению к размерам пор в дентине позвоночных (0.64 мкм). Распределение пор и каналов может быть хаотичным, а может формировать структуры, ориентированные вдоль оси зубца (рис. 5). Общая микропористость аль-

Рис. 4. ПЭМ-изображение тонкого среза (FIP-cut) альбидной ткани в краевой части зубца позднедевонского рамиформного конодонтового элемента, демонстрирующее границу (пунктирная линия) альбидной ткани (*al*) и ткани «внешней каймы» (*im*)

Fig. 4. TEM image of FIP-cut of albid tissue in the edge part of spike of Late Devonian ramiform conodont element showing a boundary (dotted line) of albid tissue (*al*) and tissue of “outer rim” (*im*)

бидной ткани, по данным рентгеновской микротомографии, не превышает 1—2 %, а средний объем пор составляет 4—5 мкм³. Пористость в сочетании с высокой степенью кристалличности отличают альбидную ткань от эмали и энамелоида позвоночных.

Органическая матрица, изученная на деминерализованных конодонтовых элементах, едина в различных типах тканей (рис. 6), отличия заключаются лишь в содержании органического вещества. В альбидной ткани оно крайне низко (около 1 % объемн.) в отличие от ламеллярной и параламеллярной тканей (2—3 % объемн.). Органическое вещество обладает положительной гистохимической реакцией на коллаген (окрашивание методом Ван Гизона) как у альбидной, так и у ламеллярной ткани (рис. 6). Проведенный валовый анализ органической матрицы конодонтовых элементов методом электрофореза (SDS PAGE) подтвердил присутствие коллагена [19]. Результаты электрофореза и положительная гистохимическая реакция на коллаген позволяют предположить, что высокая степень минерализации твердых тканей конодонтов позволяет сохраняться в них сложным белковым молекулам, которые относительно быстро разрушаются вне минерального матрикса [22].

Попытки выделить генетический материал из органического вещества не увенчались успехом. Возможно, что отсутствие генетического материала является следствием внеклеточной природы органической матрицы

Рис. 5. Рентгеновские микротомографии конического конодонтового элемента рода *Jablonnodus* (поздний девон): а — внешний вид элемента; б — визуализация пор и каналов (указаны стрелками) в центральной части зубца, сложенной альбидной тканью

Fig. 5. X-ray microtomographs of conical conodont element of *Jablonnodus* genus (Late Devonian): а — appearance of the element; б — visualization of pores and channels (indicated by arrows) in the central part of spike composed by albid tissue

Рис. 6. Деминерализованные в растворе соляной кислоты альбидная и ламеллярная ткани позднедевонского рамиформного элемента (S-элемент отряда Polygnathida): а — в проходящем свете без окрашивания; б — после окрашивания во Ван Гизону (красная окраска соответствует коллагену)

Fig. 6. Albide and lamellar tissue, demineralized in hydrochloric acid, of Late Devonian ramiform element (S-member Polygnathida): а — in transmitted light without staining; б — after van Gieson's staining (red color corresponds to collagen)

конодонтовых элементов. Последнее косвенно подтверждается отсутствием остатков клеточных структур в деминерализованных конодонтовых элементах (рис. 6).

На основе имеющихся данных о составе и структуре альбидной ткани возможно предложить модель ее формирования. Модель должна учитывать следующие особенности данной ткани:

1. Рост конодонтовых элементов происходил периодически за счет добавления ламелл на внешней поверхности элемента. Фазы роста разделялись фазами активного функционирования конодонтовых элементов (модель Бенгтссона) [10, 11].

2. Структуры, сложенные альбидной тканью, либо покрыты ламеллой ламеллярной ткани, либо имеют специфическую «внешнюю кайму», однако ламеллы альбидной ткани не чередуются с ламеллами ламеллярной.

3. Ламеллы продолжаются в альбидную ткань из контактирующих с ней ламеллярной и параламеллярной тканей; границы тканей нерезкие.

4. Органическая матрица всех типов тканей имеет сходное строение и состав и представлена коллагеном или коллагеноподобным белком.

Учитывая отсутствие в органической матрице очевидных остатков клеточных структур и особенности роста конодонтовых элементов, можно предположить, что для конодонтов была характерна биологически контролируемая внеклеточная минерализация.

Результаты гистологических исследований конодонтовых элементов позволяют выделить ряд стадий формирования структур из альбидной ткани (рис. 7):

1. Резорбция внешней ламеллы, сложенной ламеллярной тканью.

2. Образование органической матрицы, представленной, скорее всего, ориентированными параллельно оси роста фибриллами коллагена.

3. Первичная минерализация органической матрицы. Формирование слабоупорядоченных кристаллитов фосфата кальция внутри коллагеновой матрицы. При прекращении процесса на этой стадии (например, вследствие гибели организма) на конодонтовом элементе остается «внешняя кайма».

4. Конечная кристаллизация минерального компонента ламеллы альбидной ткани. При этом происходит

частичная резорбция органической матрицы, удаление воды, включение в структуру ионов фтора и упорядочение кристаллитов вплоть до формирования мезокристалла.

5. Формирование перекрывающей ламеллы («чехла») из ламеллярной ткани. Вероятно, процесс ее образования аналогичен (стадии 2—4), но последние стадии происходили с меньшей степенью резорбции органической матрицы и упорядочения кристаллитов.

Согласно предложенной модели, цикл роста конодонтового элемента охватывал последовательное формирование двух ламелл. В структурах, сформированных ламеллярной тканью, обе ламеллы состояли из этой ткани. В областях развития альбидной ткани первая (внутренняя) ламелла состояла из альбидной ткани, а вторая (внешняя) ламелла — из ламеллярной.

Выводы

Таким образом, альбидная ткань конодонтовых элементов представляет собой пористый мезокристалл с коллагеновой органической матрицей (менее 1 % объема ткани) и неотчетливо ламеллярной текстурой. Предпо-

Рис. 7. Модель формирования альбидной ткани

Fig. 7. Model of albid tissue formation

лагается, что формирование альбидной ткани происходило за счет биологически контролируемой внеклеточной минерализации. За один цикл роста секретирувалось две ламеллы: внутренняя из альбидной ткани и внешняя из ламеллярной. В начале следующего цикла ламелла из ламеллярной ткани резорбировалась.

В общих чертах предложенная модель сходна с процессом формирования костных тканей современных позвоночных. Однако существенные отличия в структуре и составе альбидной ткани и твердых тканей костей и зубов не позволяют рассматривать гистологические признаки в качестве доказательства принадлежности конодентов к позвоночным. Имеющееся сходство может быть обусловлено близкими процессами биоминерализации, а не синплезиоморфией.

Авторы выражают признательность Е. В. Россеевой за предоставленные материалы минералогического изучения конодонтовых элементов и рецензенту В. Н. Пучкову за критические замечания, способствовавшие улучшению работы. Исследования выполнены при поддержке ЗАО «Поляргео».

Литература

1. Барсков И. С., Москаленко Т. А., Старостина Л. П. Новые доказательства принадлежности конодонтофорид к позвоночным // Палеонтологический журнал. 1982. №1. С. 80—86.

2. Журавлев А. В. Гистология и микроскульптура позднепалеозойских конодонтовых элементов. СПб.: НПФ «Геосервис-Плюс», 2002. 94 с.

3. Журавлев А. В. Особенности фосфатной биоминерализации у конодентов // Современные проблемы теоретической, экспериментальной и прикладной минералогии: Материалы минералогического семинара. Сыктывкар, 2013. С. 449—451.

4. Журавлев А. В. Возможности использования компьютерной микротомографии для изучения конодонтовых элементов // Литосфера. 2013. № 2. С. 163—166.

5. Журавлев А. В., Canega В. Ф. Особенности состава твердых тканей у позднепалеозойских конодентов по данным рентгеноструктурного анализа // Биокосные взаимодействия: жизнь и камень: Материалы III Международного симпозиума. СПб., 2007. С. 63—64.

6. Матвеева М. А., Журавлев А. В., Еременко Н. М. Фаменские конодонты с пластинчато-игольчатой ornamentацией элементов // Труды ИГ Коми НЦ УрО РАН; вып. 129. Сыктывкар, 2014. С. 31—47.

7. Россеева Е. В., Франк-Каменицкая О. В., Журавлев А. В., Зимон П., Каррильо-Кабрера В. Г., Шварц У., Книпп Р., Рождественская И. В., Баннова И. И. Нанокompозитная структура твердых тканей S-элементов конодентов рода *Polygnathus* // Органиче-

ская минералогия: Материалы III Российского совещания с международным участием. Сыктывкар: 2009. С. 208—211.

8. Франк-Каменицкая О. В., Россеева Е. В., Журавлев А. В. Уточнение атомной структуры апатита альбидной ткани позднедевонских конодентов // Кристаллография. 2014. Т. 59. № 1. С. 46—52.

9. Barnes, C. R., Sass, D. B., Monroe, E. A. Ultrastructure of some Ordovician conodonts // The Geological Society of America Special Paper 141, 1973. P. 1—30.

10. Bengtson, S. The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function // Lethaia, 1976. 9. P. 185—206.

11. Bengtson, S. A functional model for the conodont apparatus // Lethaia, 1983. 16(1). P. 38.

12. Donoghue P. C. J. Growth and patterning in the conodont skeleton // Phil. Trans. Royal Society London. B, 353. 1998. P. 633—666.

13. Donoghue P. C. J. & Chaurfe K. M. Conchodontus, Mitrellataxis and Fungulodus: Conodonts, fishes or both? // Lethaia, 1998. 31. P. 283—292.

14. Frank-Kamenetskaya O. V., Rossseeva E. V., Zhuravlev A. V., Rozhdestvenskaya I. V., Banova I. I., Simon P., Buder J., Carrillo-Cabrera W., Knipp R. Hard tissues of S-elements of late Paleozoic conodont: microstructural and crystallographic aspects // Fedorov Session 2008. Abstracts. RMS DPI 2008-2-72-1. P. 229—231.

15. Gerasimova A. I., Zhuravlev A. V., and Rosseeva E. V. Structure and origin of the albid tissue of conodonts // 3rd ISPH PROGRAM and ABSTRACT BOOK, Bonn, 2015. P. 81.
16. Krejsa R. J., Bringas P., and Slavkin H. C. A neontological interpretation of conodont elements based on agnathian cyclostome tooth structure, function, and development // *Lethaia*, 1990. 23(4). P. 359—378.
17. Mishima H., Kakei M., Yasui T., Miyamoto S., Miake Y. & Yanagisawa T. Apatite crystal in hard tissue of conodont fossils // *Frontiers of Materials Science in China*, SP Higher Education Press, 2008. 2. P. 179—181.
18. Nemliher J. and Kallaste T. Conodont bioapatite resembles vertebrate enamel by XRD properties // *Estonian Journal of Earth Sciences*. 2012. V. 61, № 3. P. 191—192.
19. Rosseeva E., Borrmann H., Cardoso-Gil R., Carrillo-Cabrera W., Frank-Kamenetskaya O. V., Il'tan Y., Prots Y., Schwarz U., Simon P., Zhuravlev A. V., and Kniep R. Evolution and Complexity of Dental (Apatite-Based) Biominerals: Mimicking the Very Beginning in the Laboratory // *Max-Planck-Institut für Chemische Physik fester Stoffe*, Scientific Report 2009-2010, 2011. P. 171—176.
20. Sansom I. J., Smith M. P. & Smith M. M. Dentine in conodonts // *Nature*, 1994. 368. P. 591.
21. Simonetta A. M., Pucci A., Dzik J. Hypotheses on the origin and early evolution of chordates in the light of recent zoological and palaeontological evidence. // *Ital. J. Zool.*, 1999. 66. P. 99—119.
22. Towe K. M. Preserved organic ultrastructure: an unreliable indicator for Paleozoic amino acid biogeochemistry / In *Biogeochemistry of amino acids* (ed. P. E. Hare, T. C. Hoering & K. King Jr). John Wiley. 1980. P. 65—74.
23. Trotter J. A., Fitz Gerald J. D., Kokkonen H. & Barnes C. R. New insights into the ultrastructure, permeability, and integrity of conodont apatite determined by transmission electron microscopy // *Lethaia*, 2007. 40. P. 97—110.
24. Zhuravlev A. V. A new type of conodont hard tissue // *Lethaia*, 2002. 35(3). P. 275—276.
- References
1. Barskov I. S., Moskalenko T. A., Starostina L. P. *Novye dokazatelstva prinadlezhnosti konodontoforid k pozvonochnym* (New evidence of affiliation of conodontophorids to vertebrates). *Paleontologicheskii zhurnal*, 1982. No. 1, pp. 80—86.
2. Zhuravlev A. V. *Gistologiya i mikroskulptura pozdnepaleozoiskih konodontovykh elementov* (Histology and microsculpture of Late Paleozoic conodont elements). Saint-Petersburg, NPF "Geoservis-Plyus", 2002, 94 pp.
3. Zhuravlev A. V. *Osobennosti fosfatnoi biomineralizatsii u konodontov* (Features of phosphate biomineralization for conodonts). *Sovremennyye problemy teoreticheskoi, eksperimentalnoi i prikladnoi mineralogii*. Proceedings. Syktyvkar, 2013, pp. 449—451.
4. Zhuravlev A. V. *Vozmozhnosti ispol'zovaniya kompyuternoi mikrotomografii dlya izucheniya konodontovykh elementov* (Computer microtomography to study conodont elements). *Litosfera*, 2013, No. 2, pp. 163—166.
5. Zhuravlev A. V., Sapega V. F. *Osobennosti sostava tverdykh tkanei u pozdnepaleozoiskih konodontov po dannym rentgenostrukturnogo analiza* (Composition of solid tissues of Late Paleozoic conodonts according to X-ray analysis). Proceedings of International conference "Biokosnye vzaimodeistviya: zhizn i kamen", Saint-Petersburg, 2007, pp. 63—64.
6. Matveeva M. A., Zhuravlev A. V., Eremenko N. M. *Famenские konodonty s plastinchato-igolchatoi ornamentatsiei elementov* (Famennian conodonts with lamellar-acicular ornamentation of elements). Institute of Geology Komi SC UB RAS, No. 129, Syktyvkar, 2014, pp. 31—47.
7. Rosseeva E. V., Frank-Kamenetskaya O. V., Zhuravlev A. V., Zimon P., Carrillo-Cabrera V. G., Shvarts U., Knipp R., Rozhdestvenskaya I. V., Bannova I. I. *Nanokompozitnaya struktura tverdykh tkanei S-elementov konodontov roda Polygnathus* (Nanocomposite structure of solid tissues of S-elements of conodonts of *Polygnathus* genus). *Organicheskaya mineralogiya*. Proceedings of conference. Syktyvkar, 2009, pp. 208—211.
8. Frank-Kamenetskaya O. V., Rozhdestvenskaya I. V., Rosseeva E. V., Zhuravlev A. V. *Utochnenie atomnoi struktury apatita al'bidnoi tkani pozdnedevonskikh konodontov* (Specifying atomic structure of apatite of albid tissue of Late Devonian conodonts). *Kristallografiya*, 2014, V. 59, No. 1, pp. 46—52.
9. Barnes C. R., Sass D. B., Monroe E. A. Ultrastructure of some Ordovician conodonts. *The Geological Society of America Special Paper* 141, 1973, pp. 1—30.
10. Bengtson, S. The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function. *Lethaia*, 1976, 9. pp. 185—206.
11. Bengtson, S. A functional model for the conodont apparatus. *Lethaia*, 1983, 16(1), pp. 38.
12. Donoghue P. C. J. Growth and patterning in the conodont skeleton. *Phil. Trans. Royal Society London. B*, 353, 1998, pp. 633—666.
13. Donoghue P. C. J. & Chauruffe K. M. Conchodontus, Mitrellataxis and Fungulodus: Conodonts, fishes or both? *Lethaia*, 1998, 31, pp. 283—292.
14. Frank-Kamenetskaya O. V., Rosseeva E. V., Zhuravlev A. V., Rozhdestvenskaya I. V., Bannova I. I., Simon P., Buder J., Carrillo-Cabrera W., Kniep R. Hard tissues of S-elements of late Paleozoic conodont: microstructural and crystallographic aspects. *Fedorov Session 2008. Abstracts. RMS DPI 2008-2-72-1*, pp. 229—231.
15. Gerasimova A. I., Zhuravlev A. V., and Rosseeva E. V. Structure and origin of the albid tissue of conodonts // 3rd ISPH PROGRAM and ABSTRACT BOOK, Bonn, 2015, p. 81.
16. Krejsa R. J., Bringas P., and Slavkin H. C. A neontological interpretation of conodont elements based on agnathian cyclostome tooth structure, function, and development. *Lethaia*, 1990, 23(4), pp. 359—378.
17. Mishima H., Kakei M., Yasui T., Miyamoto S., Miake Y. & Yanagisawa T. Apatite crystal in hard tissue of conodont fossils. *Frontiers of Materials Science in China*, SP Higher Education Press, 2008, 2, pp. 179—181.
18. Nemliher J. and Kallaste T. Conodont bioapatite resembles vertebrate enamel by XRD properties // *Estonian Journal of Earth Sciences*, 2012. V. 61, N 3. pp. 191—192.
19. Rosseeva E., Borrmann H., Cardoso-Gil R., Carrillo-Cabrera W., Frank-Kamenetskaya O. V., Il'tan Y., Prots Y., Schwarz U., Simon P., Zhuravlev A. V., and Kniep R. Evolution and Complexity of Dental (Apatite-Based) Biominerals: Mimicking the Very Beginning in the Laboratory // *Max-Planck-Institut für Chemische Physik fester Stoffe*, Scientific Report 2009—2010, 2011. pp. 171—176.
20. Sansom I. J., Smith M. P. & Smith M. M. Dentine in conodonts // *Nature*, 1994. 368. P. 591.
21. Simonetta, A.M., Pucci, A., Dzik, J. Hypotheses on the origin and

early evolution of chordates in the light of recent zoological and palaeontological evidence. // *Ital. J. Zool.*, 1999. 66. P. 99—119.

22. Towe, K. M. Preserved organic ultrastructure: an unreliable indicator for Paleozoic amino acid biogeochemistry. / In *Biogeochemistry of amino acids* (ed.

P. E. Hare, T. C. Hoering & K. King Jr). John Wiley. 1980. pp. 65—74.

23. Trotter J. A., Fitz Gerald J. D., Kokkonen H. & Barnes C. R. New insights into the ultrastructure, permeability, and integrity of conodont apatite determined by transmission electron microscopy // *Lethaia*, 2007. 40.

pp. 97—110.

24. Zhuravlev A.V. A new type of conodont hard tissue // *Lethaia*, 2002. 35(3). pp. 275—276.

Рецензент

чл.-корр. РАН В. Н. Пучков