

Состав, строение и модель формирования ламеллярной ткани конодонтовых элементов

А. В. Журавлев

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, 167000, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 54,
e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Поступила в редакцию 10.05.2019 г., принята к печати 07.06.2019 г.

Объект исследования. Предметом исследования является наиболее распространенная минерализованная ткань, слагающая конодонтовые элементы. Цель данной работы состоит в рассмотрении особенностей состава и строения этой ткани и реконструкции процесса ее формирования. **Материалы и методы.** В основу работы положены коллекции конодонтовых элементов хорошей сохранности из верхнего девона Восточно-Европейской платформы и верхнего девона–нижнего карбона востока Печорской плиты. Из части элементов изготавливались ориентированные шлифы и пришлифовки, которые изучались с помощью световой и электронной микроскопии, а также микротвердомера. Методом энергодисперсионной спектроскопии был определен химический (элементный) состав ламеллярной ткани. Кроме того, для органического вещества определялось изотопное соотношение углерода. **Результаты.** Изучение показало, что ламеллярная ткань состоит из кристаллитов фторгидроксилатапатита различной морфологии, окруженных органическим веществом, которое составляет до 2–3% ткани. Вариации состава ламеллярной ткани по основным элементам, входящим во фторгидроксилатапатит, незначительны. Органическое вещество представлено коллагеноподобным белком, вероятно, нефибриллярного типа, с легким изотопным составом углерода (–26.2‰ PDB). Ламеллярная ткань обладает средней микротвердостью 2.6 ГПа, вариации которой обусловлены текстурно-структурными особенностями и распределением органического вещества. В конодонтовом элементе ламеллярная ткань контактирует с другими типами тканей. Переходы между тканями относительно резкие на границах ламелл и постепенные внутри одной ламеллы. **Выводы.** Разработана модель, согласно которой цикл роста конодонтового элемента охватывал последовательное формирование двух ламелл, которому предшествовала резорбция одной внешней ламеллы. В структурах, сформированных ламеллярной тканью, обе ламеллы состояли из этой ткани. Ламеллярная ткань представляет интерес в качестве природной модели органо-минерального композита на основе белка и фосфата кальция.

Ключевые слова: конодонты, гистология, ламеллярная ткань

Благодарность

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам ЦКП “Геонаука” В.А. Радаеву, С.И. Исаенко, А.С. Шуйскому, И.В. Смолевой за помощь в проведении аналитических работ. Автор благодарен рецензенту за конструктивные замечания, способствовавшие улучшению работы.

Composition, structure and model of the formation of conodont lamellar tissue

Andrei V. Zhuravlev

Institute of Geology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, 54 Pervomaiskaya st., Syktyvkar 167000, Russia,
e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Received 10.05.2019, accepted 07.06.2019

Research subject. This research was focused on the most common mineralized tissue that composes conodont elements. The aim was to investigate the characteristics of the composition and structure of this tissue and to reconstruct its formation process. **Materials and methods.** The work was based on a collection of well-preserved conodont elements from the Upper Devonian of the East European Platform and the Upper Devonian – Lower Carboniferous of the east of the Pechora Plate. Oriented and polished thin sections made from some of the elements were studied using light and electron microscopy, as well as a microhardness tester. Energy dispersive spectroscopy was used to determine the chemical (elemental) composition of the lamellar tissue. In addition, the carbon isotope ratio was determined for organic matter. **Results.** The

Для цитирования: Журавлев А.В. (2020) Состав, строение и модель формирования ламеллярной ткани конодонтовых элементов. *Литосфера*, **20**(2), 184–195. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-2-184-195

For citation: Zhuravlev A.V. (2020) Composition, structure and model of the formation of conodont lamellar tissue. *Litosfera*, **20**(2), 184–195. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-2-184-195

study showed that the lamellar tissue in conodont elements consists of fluorohydroxylapatite crystallites of various morphology, surrounded by organic matter, which makes up 2–3% of the tissue. Variations in the composition of major elements incorporated in fluorohydroxylapatite of the lamellar tissue are insignificant. Organic matter is represented by a collagen-like protein, likely to be of a non-fibrillar type, with a light carbon isotopic composition (–26.2 ‰ PDB). The lamellar tissue has an average microhardness of 2.6 GPa, the variations of which are due to textural and structural features and the distribution of organic matter. In conodont elements, the lamellar tissue is in contact with other types of tissue. Transitions between tissues are relatively sharp at the borders of the lamellae and gradual within the same lamella. **Conclusions.** A model was developed, according to which the growth cycle of a conodont element covered the sequential formation of two lamellae preceded by the resorption of one external lamella. In the structures formed by the lamellar tissue, both lamellae consisted of this tissue. The lamellar tissue is of interest as a natural model of an organic-mineral composite based on protein and calcium phosphate.

Keywords: conodonts, histology, lamellar tissue

Acknowledgments

The author expresses his sincere gratitude to V.A. Radaev, S.I. Isaenko, A.S. Shuisky and I.V. Smoleva for their assistance in conducting analytical work. The author is grateful to the reviewer for constructive comments that improved the overall level of the work.

ВВЕДЕНИЕ

Конодонты представляют собой полностью вымершую в конце триаса специфическую группу морских организмов, от которых в ископаемом состоянии, как правило, сохраняются лишь минерализованные части ротового аппарата – конодонтовые элементы. В состав аппарата могло входить от 15 до 19 элементов различной морфологии, которые формировали билатерально-симметричную структуру со сложной биомеханикой (Dzik, 1991; Purnell, Donoghue, 1997; Aldridge et al., 2013; Martínez-Pérez et al., 2014; Zhang et al., 2017; Suttner et al., 2018).

Каждый элемент в общем случае состоял из кроны (или корональной части) и базального заполнения. Непосредственно функциональной частью была корона, а базальное заполнение, вероятно, служило для крепления конодонтового элемента к мягким тканям. Как для кроны, так и для базального заполнения характерен аккреционный рост, проявленный в слоистой текстуре элемента (Bengtson, 1976, 1983; Shirley et al., 2018). Каждому слою кроны отвечает слой в базальном заполнении (Sweet, 1988).

Корональная часть конодонтовых элементов состоит из ряда твердых тканей, различающихся составом и структурно-текстурными характеристиками. Наиболее полный набор твердых тканей включает в себя ламеллярную, интерламеллярную, параламеллярную и альбидную. В конодонтовых элементах различной морфологии и таксономической принадлежности корона может состоять из различных наборов тканей, при этом обязательным является наличие ламеллярной ткани, которая покрывает всю “рабочую” поверхность кроны (Sweet, 1988; Burnett, Hall, 1992). В большинстве элементов именно эта ткань составляет большую часть объема кроны (Donoghue, 1998). Например, в платформенных элементах раннекаменно-

угольных *Polygnathus parapetus* Druce ламеллярная ткань составляет более 90% объема (Zhuravlev, Smoleva, 2018).

Гистологические признаки используются в таксономии конодонтов (как правило, на родовом уровне), при установлении филогенетических связей, в морфофункциональных реконструкциях, а также служат аргументами в дискуссиях по поводу систематического положения конодонтов (Журавлев, 2002; Blicek et al., 2010; Zhuravlev, 2017). В последнее время состав и строение минерализованных тканей конодонтов привлекают внимание в связи с использованием конодонтовых элементов в качестве источника данных об изотопном составе морской воды (Wheeleley et al., 2012; Kürschner et al., 1992) и особенностях трофических связей в древних экосистемах толщи воды (Over, Grossman, 1992; Nicholas et al., 2004; Zhuravlev, Smoleva, 2018; Medici et al., 2019).

Реконструкции механизмов формирования твердых тканей конодонтовых элементов уделяется гораздо меньше внимания, чем особенностям состава. Ранее была предложена детальная модель образования альбидной ткани (Журавлев, Герасимова, 2015), а также найдены косвенные подтверждения ее применимости к другим типам тканей, в частности к ламеллярной (Журавлев, Герасимова, 2015; Zhuravlev, Shevchuk, 2017).

Цель данной статьи состоит в рассмотрении особенностей состава и строения ламеллярной ткани и реконструкции процесса ее формирования. Кроме чисто теоретического интереса, параметры ламеллярной ткани могут иметь и практическое приложение: на их основе можно протестировать корректность интерпретаций изотопного состава углерода органического вещества конодонтов, а также предложить пути получения сходных с этой тканью биомиметических органо-минеральных композитных материалов на основе фосфата кальция и коллагеноподобных белков.

МАТЕРИАЛ

Материалом для исследований ламеллярной ткани послужили конодонтовые элементы хорошей сохранности (индекс окраски 1, что отвечает прогреву до $<60^{\circ}\text{C}$; отсутствие следов перекристаллизации) из верхнего девона (франский и фаменский ярусы) Восточно-Европейской платформы и верхнего девона–нижнего карбона (верхний фамен–турне) востока Печорской плиты. Конодонты раннего и среднего франа происходят из разрезов Главного девонского поля (бассейны рр. Шелонь и Сясь, а также южный берег оз. Ильмень), позднего франа–раннего фамена – из разрезов Центрального девонского поля (карьеры Русский Брод и Каменка). Позднефаменско-турнейские конодонты собраны в разрезах в бассейне р. Кожва (юг Печорской гряды). Были также использованы единичные образцы из средней перми (казанский ярус) востока Восточно-Европейской платформы (карьер Чимбулат, Кировская область) и среднего карбона Южного Притиманья (скв. Аныбская 3Р). Всего в изученных коллекциях из указанных местонахождений представлено более 2000 конодонтовых элементов.

МЕТОДЫ

Конодонтовые элементы извлекались из глинистых и карбонатных пород. Глинистые породы размачивались в горячей воде с добавлением ПАВ и подвергались мокрому ситованию на сите с размером ячейки 0.07 мм. Карбонатные породы дезинтегрировались 10%-м буферизованным раствором уксусной кислоты с последующим мокрым ситованием на сите 0.07 мм. Конодонтовые элементы извлекались из остатка под бинокулярным микроскопом.

Для гистологического изучения выбирались элементы хорошей сохранности, без следов коррозии и перекристаллизации. Из части элементов изготавливались ориентированные шлифы и пришлифовки, которые изучались с помощью петрографического и биологического светового микроскопа. Кроме того, оптико-микроскопические исследования конодонтовых элементов проводились в иммерсионных препаратах. Для ламеллярной ткани в 24 элементах различных таксонов (*Youngquistognathus* spp., *Ligonodina* sp., *Polygnathus reimeri*, *Polygnathus parapetus*, *Mehlina gradata*, *Mitrelataxis conoidalis*, *Declinognathodus* sp.) была определена микротвердость по Виккерсу (66 замеров) с помощью микротвердомера ПМТ-3 при нагрузке 20 г. Точность определения твердости составила 0.1 ГПа. Из 35 элементов были сделаны пришлифовки, покрытые слоем углерода для электронно-микроскопических и микрозондовых исследований (VEGA TSCAN). В 13 конодонтовых элемен-

тах (16 замеров) был определен химический (элементный) состав ламеллярной ткани методом рентгеновской энергодисперсионной спектроскопии (определялось содержание кислорода, фосфора, фтора, кальция, натрия и стронция). Подробно методика пробоподготовки и микрозондовых исследований была описана ранее (Zhuravlev, Shevchuk, 2017). Все содержания пересчитаны в массовые проценты, соотношения химических элементов (Ca/P, Sr/Ca) также вычислялись, исходя из содержаний в массовых процентах.

Для органического вещества конодонтовых элементов определялся изотопный состав углерода. Такие исследования были проведены для 73 конодонтовых элементов. Методика пробоподготовки и проведения изотопных исследований была подробно описана ранее (Zhuravlev, Smoleva, 2018).

Кроме указанных методов, в настоящей работе использовались полученные ранее данные рентгеноструктурного анализа, спектроскопии комбинационного рассеивания, атомно-силовой микроскопии и электронной просвечивающей микроскопии (Журавлев, Сапега, 2007; Журавлев, 2017, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав

Ламеллярная ткань состоит из кристаллитов фторгидроксилатапата, окруженных органическим веществом, которое составляет до 2–3% ткани (Zhuravlev, Smoleva, 2018). Размер и морфология кристаллитов варьируют в широких пределах. Длина вдоль призматических граней может быть от десятых долей до 6 мкм. Диаметр кристаллитов меняется в диапазоне от 0.2 до 0.9 мкм. При этом они могут иметь как близкую к таблитчатой форму с короткой призмой, так и почти игольчатую с длинной призмой (рис. 1). Форма кристаллитов зависит от толщины ламелл и ориентировки самих кристаллитов внутри ламеллы. Последнее определяется морфологией элемента и положением внутри элемента. В общем случае кристаллиты ориентированы осью с по направлению основного роста данного участка ламеллы (Hass, Lindberg, 1946), но не всегда перпендикулярны поверхности ламеллы. В зубцах ось с кристаллитов направлена по удлинению зубца и под острым углом к поверхности ламеллы, а в платформе Ра элементов – субперпендикулярно поверхности ламелл (Lindström, Ziegler, 1971; Wright, 1990; Zhuravlev, Shevchuk, 2017).

В местах активного роста ламеллы утолщаются и иногда разделяются слоями интерламеллярной ткани, а слагающие ламеллярную ткань кристаллиты приобретают игольчатую форму. Области замедленного роста характеризуются короткостолбчатыми кристаллитами.

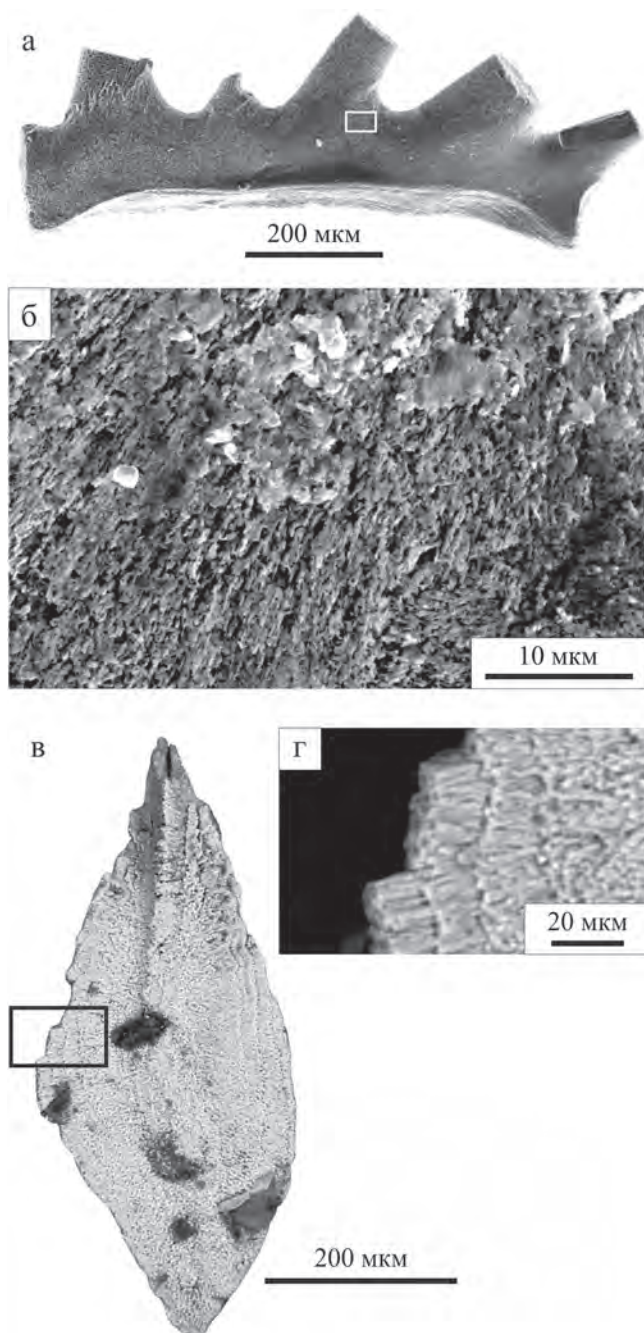


Рис. 1. Ориентировка длиннопризматических кристаллитов ламеллярной ткани.

а – общий вид элемента S элемента *Youngquistognathus rossicus* (Zhuravlev) (обр. 5102a-1, франский ярус, верхний девон, разрез на оз. Ильмень, Главное девонское поле Восточно-Европейской платформы), б – кристаллиты на протравленной поверхности элемента, в – общий вид Pa элемента *Siphonodella bella* Kononova et Migdisova) (экз. 517/12, обр. 122-5/16, турнейский ярус, нижний карбон, разрез на р. Каменка, Печорская гряда) с протравленной поверхностью, г – столбчатые кристаллиты в краевой части платформы.

Fig. 1. Orientation of needle-like crystallites of lamellar tissue.

а – overview of S element of *Youngquistognathus rossicus* (Zhuravlev) (sample 5102a-1, Frasnian, Upper Devonian, Ilmen Lake section, Main Devonian Field, East European Platform), б – crystallites on the etched surface of the element, в – overview of Pa element of *Siphonodella bella* Kononova et Migdisova) (specimen 517/12, sample 122-5/16, Tournaisian, Lower Carboniferous, Kamenka River section, Pechora Swell) demonstrating etched surface, г – columnar crystallites in the peripheral part of the platform.

По данным рентгеноструктурного анализа, кристаллическая решетка фторгидроксилапатита ламеллярной ткани обладает следующими параметрами: $a = 9.365$, $c = 6.880$ Å (Журавлев, Сапега, 2007; Frank-Kamenetskaya et al., 2008). По этим параметрам она слегка отличается от решетки фторгидроксилапатита альбидной ткани (Франк-Каме-нецкая и др., 2014).

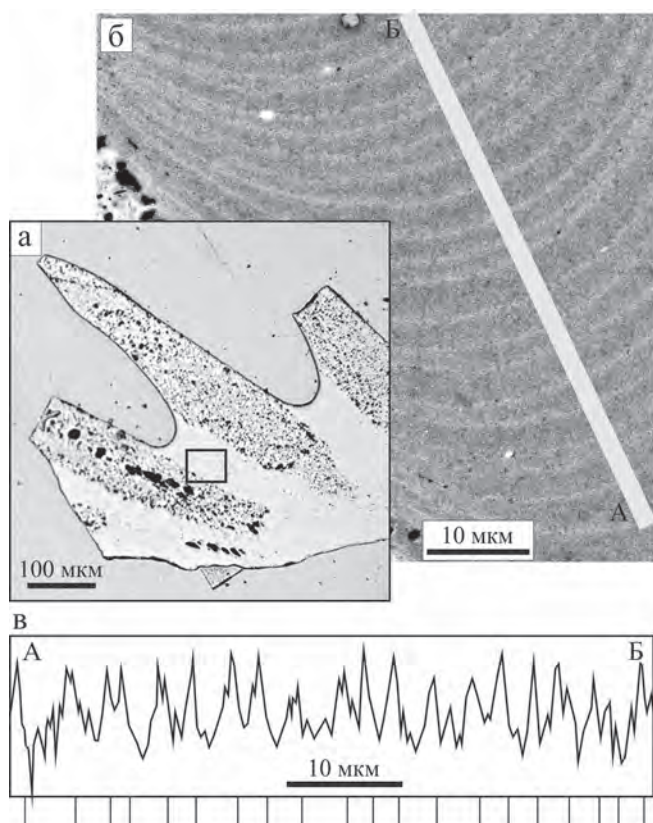
Вариации состава ламеллярной ткани по основным элементам, входящим в фторгидроксилапатит, незначительны (табл. 1). По данным спектральных анализов, среднее содержание кальция – 36.8% (от 34.9 до 38%), фосфора – 17.3% (от 16.4 до 18.1%), кислорода – 36.5% (от 28.3 до 40.1%). Среднее содержание фтора (3.7% по результатам 16 измерений) в ламеллярной ткани ниже, чем в альбидной и параламеллярной (4.2 и 4.6% соответственно). Диапазон вариаций содержания фтора – от 3 до 4.7%. Массовое соотношение Ca/P в ламеллярной ткани составляет в среднем 2.13, практически не отличаясь от такового в альбидной и параламеллярной тканях (2.13 и 2.10 соответственно). Полученные данные близки к таковым, приведенным в других работах (Wright, 1990; Zhuravlev, Shevchuk, 2017).

Во фторгидроксилапатите ламеллярной ткани присутствуют предположительно первичные примеси Na и Sr (среднее содержание 0.5 и 0.4% соответственно). Вариации состава внутри каждой ламеллы проявляются в изменении содержания стронция от 0.11 до 0.65%. При этом внешняя часть ламеллы содержит стронция больше, чем внутренняя (Zhuravlev, Shevchuk, 2017). Благодаря этому ламеллы видны на шлифовках конодонтовых элементов под электронным микроскопом в режиме BSE (упруго-отраженных электронов) (рис. 2).

По аналогии с костными тканями позвоночных предполагается, что органическая и неорганическая компоненты ламеллярной ткани находятся в химическом взаимодействии (Simon et al., 2018). По этой причине прямой пересчет элементного состава неорганической составляющей в минеральный представляется некорректным. Такие пересчеты дают адекватный результат только для альбидной ткани, содержащей крайне незначительное количество (менее 1%) органического вещества (Франк-Каме-нецкая и др., 2014).

Таблица 1. Состав ламеллярной ткани конодонтовых элементов, мас. %**Table 1.** Composition of the lamellar tissue of conodont elements, wt %

Таксон	Образец	Возраст	O	F	Na	P	Ca	Sr	Ca/P	Sr/Ca
<i>Icriodus cornutus</i>	D02-3/12	D ₃ fm ₁	38.09	3.57	0.55	17.53	37.52	1.01	2.1403	0.0269
	D02-3/12	D ₃ fm ₁	37.63	3.56	0.59	17.29	37.4	0.35	2.1631	0.0094
	D02-3/12	D ₃ fm ₁	38	3.31	0.56	17.45	37.6	0.61	2.1547	0.0162
<i>Jablonnodus</i> sp.	D02-3/12	D ₃ fm ₁	38.35	3.65	0.69	17.67	37.58	0.27	2.1268	0.0072
	D02-3/12	D ₃ fm ₁	38.22	3.35	0.73	17.5	37.44	0.32	2.1394	0.0085
<i>Ligonodina</i> sp. (S-элемент)	5130/3-1	D ₃ f ₂	38.97	4.40	0.66	18.08	37.98	0.67	2.1007	0.0176
<i>Mitrellataxis</i> sp.	D02-3/12	D ₃ fm ₁	38.07	3.01	0.76	17.56	36.87	0.32	2.0997	0.0087
	D02-3/12	D ₃ fm ₁	38.19	3.11	0.71	17.66	37.50	0.00	2.1234	0.00
<i>Polygnathus</i> <i>parapetus</i>	122-2-1/90	C ₁ t ₂	34.02	3.44	0.79	17.59	36.96	0.21	2.1012	0.0057
	122-2-1/90	C ₁ t ₂	33.78	4.03	0.64	17.54	37.33	0.25	2.1283	0.0067
	122-2-1/90	C ₁ t ₂	34.37	3.35	0.69	17.60	37.2	0.31	2.1136	0.0083
<i>Youngquistognathus</i> <i>posterus</i>	F2-0	D ₃ f ₂	32.02	3.53	0.58	16.70	36.02	0.34	2.1569	0.0094
<i>praeangustidiscus</i>	5174a/1	D ₃ f ₁	33.99	3.75	0.61	16.91	36.17	0.26	2.1390	0.0072
<i>rossicus</i> (Sb-элемент)	5102a-1	D ₃ f ₂	36.4	4.72	0.00	16.44	35.17	0.26	2.1393	0.0074
<i>rossicus</i> (Sb-элемент)	5102a-1	D ₃ f ₂	36.83	4.66	0.00	16.65	35.17	0.42	2.1123	0.0119
<i>rossicus</i> (Sb-элемент)	5102a-1	D ₃ f ₂	37.21	3.98	0.00	16.6	34.85	0.11	2.0994	0.0032

**Рис. 2.** Продольное сечение S элемента *Youngquistognathus rossicus* (Zhuravlev) (обр. 5102a-1, франский ярус, верхний девон, разрез на оз. Ильмень, Главное девонское поле Восточно-Европейской платформы).

а – оптическое изображение, б – BSE изображение, в – график содержания Sr по линии А–Б на рис. 2б (от внутренней части элемента к внешней) и границы ламелл.

Fig. 2. Lengthwise section of S element of *Youngquistognathus rossicus* (Zhuravlev) (sample 5102a-1, Frasnian, Upper Devonian, Ilmen Lake section, Main Devonian Field, East European Platform).

a – optic image, б – BSE image, в – Sr content along the line A–B on Fig. 2б (outward direction) and boundaries of lamellae.

Органическое вещество

Органическое вещество представлено коллагеноподобным белком, вероятно, нефибриллярного типа и составляет 2–3% ткани (Kemp, Nicoll, 1997; Kemp, 2002; Журавлев, 2017, 2018). Самой распространенной аминокислотой в его составе, по данным рентгеноструктурного анализа деминерализованных конодонтовых элементов, является глицин (Журавлев, Сапега, 2007). Результаты спектроскопии комбинационного рассеивания и атомно-силовой микроскопии также подтверждают присутствие в органическом веществе конодонтовых элементов коллагеноподобного белка, сохранившего свою надмолекулярную структуру (Журавлев, 2017, 2018). Более того, при деминерализации конодонтовых элементов с индексом окраски 1–1.5 органическая матрица сохраняет форму элемента (Zhuravlev, Smoleva, 2018) (рис. 3), что свидетельствует о ненарушенной и близкой к первичной надмолекулярной структуре органического вещества (Sealy et al., 2014). Хорошая сохранность органической составляющей конодонтовых элементов, приуроченной преимущественно к ламеллярной ткани, позволяет не только реконструировать первичный состав и структуру органического вещества, но и использовать его для биохимических исследова-

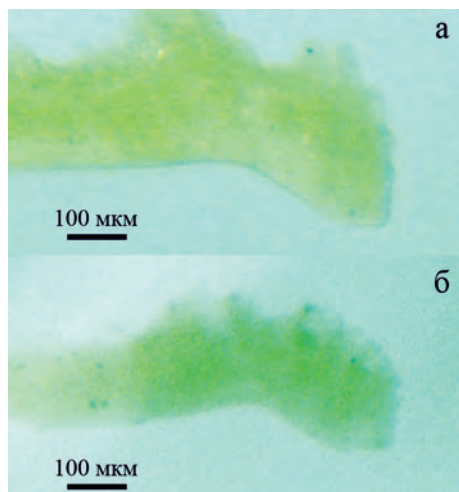


Рис. 3. Деминерализация конодонтового элемента в HCl.

а – конодонтовый элемент до деминерализации, б – конодонтовый элемент после деминерализации. Объяснение см. в тексте.

Fig. 3. Demineralization of the conodont element in HCl.

а – conodont element before the demineralization, б – conodont element after the demineralization. See explanation in the text.

дований. Одним из перспективных направлений представляется изучение изотопного состава органического углерода. Проведенный изотопный анализ углерода органического вещества 74 конодонтовых элементов в стратиграфическом диапазоне от франского яруса верхнего девона до казанского яруса средней перми показывает среднее значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}} = -26.2\text{‰}$ при стандартном отклонении 2.4‰ (рис. 4). Такой изотопный состав углерода органического вещества характерен для морских консументов, занимающих невысокий трофический уровень (Zhuravlev, Smoleva, 2018).

Механические свойства ламеллярной ткани

Ламеллярная ткань по результатам 44 измерений обладает средней микротвердостью 2.6 ГПа. При этом вариации микротвердости даже в одном элементе могут быть значительными, вдоль ламеллы она в среднем незначительно ниже, чем поперек (2.5 и 2.7 ГПа соответственно). Общий диапазон вариаций охватывает значения от 1.8 до 4.0 ГПа (рис. 5). В сравнении с другими типами тканей корональной части конодонтовых элементов (исключая интерламеллярную) ламеллярная обладает минимальной микротвердостью. Она также существенно меньше, чем у кристаллического фторгидроксилата (5.04–5.44 ГПа), и сопоставима с твердостью эмали зубов позвоночных (2.55–

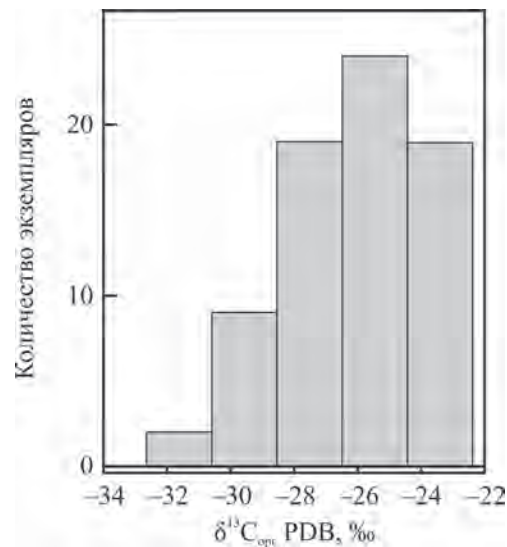


Рис. 4. Гистограмма распределения значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ в конодонтовых элементах (n = 74).

Fig. 4. Distribution of conodont organic matter $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ values (n = 74).

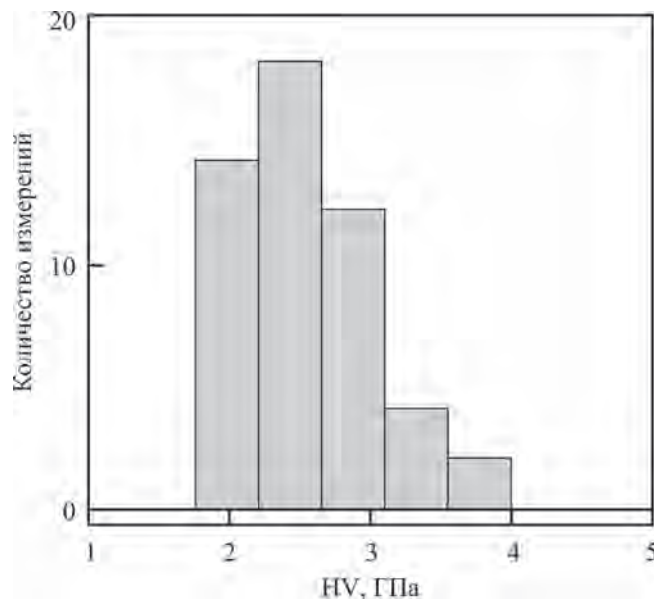


Рис. 5. Гистограмма распределения значений микротвердости по Виккерсу (HV) ламеллярной ткани (n = 66).

Fig. 5. Distribution of Vickers' microhardness values (HV) of the lamellar tissue (n = 66).

4.39 ГПа). Относительно низкая микротвердость ламеллярной ткани, вероятно, определяется значительным содержанием органического вещества, а ее существенные вариации – анизотропией, обусловленной ориентировкой кристаллитов и органических пленок внутри ламелл.

Микроорнаментация поверхности ламелл

На поверхности ламелл в ламеллярной ткани сохраняются сетчатые микроструктуры, сопоставляемые с отпечатками клеток секретирующего эпителия (Pierce, Langenheim, 1970; Conway Morris, Harper, 1988; Zhuravlev, 1994; Журавлев, 2002) (рис. 6). Размеры и форма отпечатков зависят от морфологии поверхности ламеллы и таксономической принадлежности элемента (Zhuravlev, 1994). В общем случае величина отпечатка обратно пропорциональна скорости роста элемента в данном месте (Журавлев, 2002). Само по себе наличие клеточных отпечатков дает возможность предположить, что клетки эпителия контактировали с секретируемой поверхностью напрямую, а не через базальную мембрану (Simonetta et al., 1999). Возможно, вещество базальной мембраны формировало

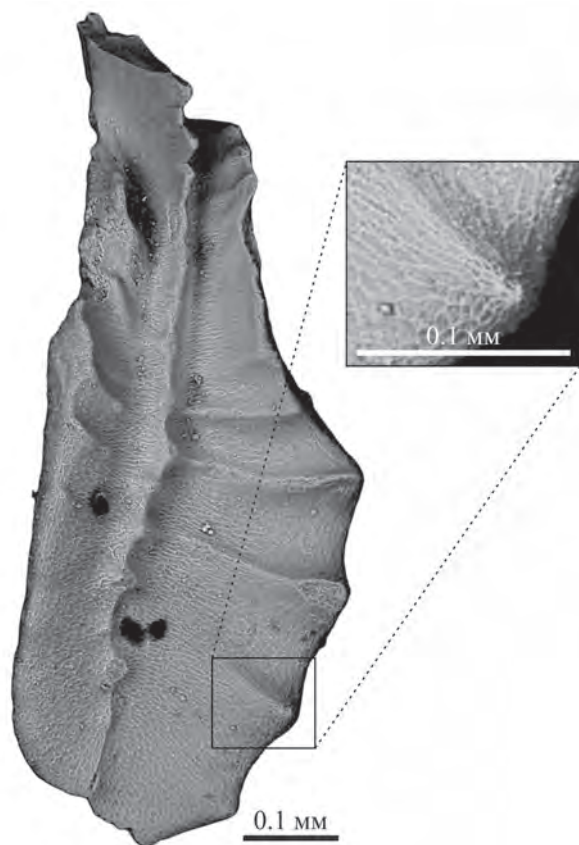


Рис. 6. Сетчатая микроскульптура на поверхности Pa элемента *Siphonodella carinata* Zhuravlev, экз. 517/3, обр. 122-6/16, турнейский ярус, нижний карбон, разрез на р. Каменка, Печорская гряда.

Fig. 6. Reticular micro-ornamentation of the surface of Pa element of *Siphonodella carinata* Zhuravlev, specimen 517/3, sample 122-6/16, Tournaisian, Lower Carboniferous, Kamenka River section, Pechora Swell.

органическую составляющую секретируемой ткани. Это предположение косвенно подтверждается тем, что органическая компонента конодонтовых элементов представлена нефибриллярным коллагеноподобным белком, характерным для базальной мембраны всех многоклеточных.

Соотношение ламеллярной ткани с другими типами тканей

На рис. 7 показано, что ламеллярная ткань в корональной части конодонтовых элементов контактирует с интерламеллярной, параламеллярной и альбидной тканями. Следует различать переходы между тканями, совпадающие с границами ламелл, и переходы, расположенные в пределах одной ламеллы.

Первый тип переходов демонстрирует как резкие границы, так и постепенные. Ламеллярная ткань формирует резкую границу с альбидной и интерламеллярной тканями, а с параламеллярной образует постепенный переход с увеличением пористости и изменением ориентировки кристаллитов.

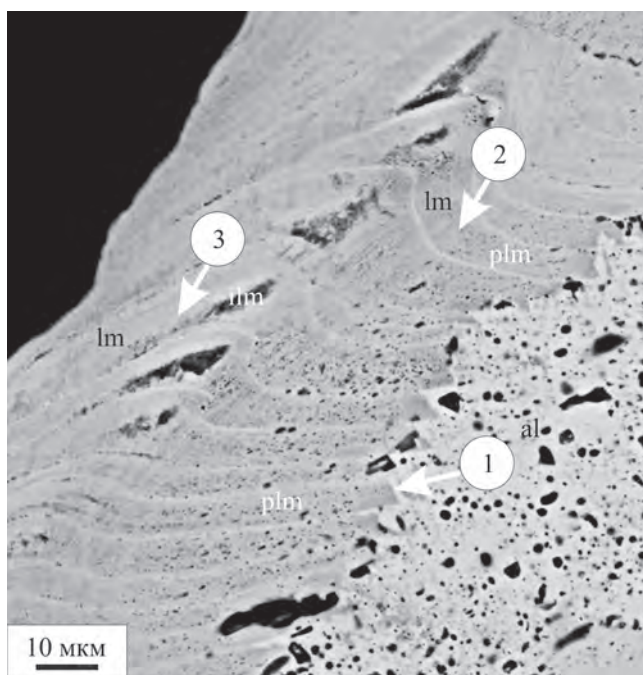


Рис. 7. Переходы между тканями вдоль ламеллы.

1 – параламеллярная–альбидная; 2 – ламеллярная–параламеллярная; 3 – ламеллярная–интерламеллярная. Обозначения тканей: al – альбидная, plm – параламеллярная, lm – ламеллярная, ilm – интерламеллярная.

Fig. 7. Transitions between the tissues along a lamella.

1 – paralamellar–albid; 2 – lamellar–paralamellar; 3 – lamellar–interlamellar. Legend: al – albid tissue, plm – paralamellar tissue, lm – lamellar tissue, ilm – interlamellar tissue.

Второй тип переходов практически всегда имеет постепенный характер, провести четкую границу между тканями внутри ламеллы, как правило, невозможно. Ламеллярная ткань переходит в интерламеллярную в пределах одной ламеллы за счет постепенного увеличения содержания органического вещества, в параламеллярную – за счет снижения содержания органики и появления микропор, а с альбидной тканью контактирует вдоль ламелл только через параламеллярную.

Таким образом, переходы между тканями в конодонтовых элементах относительно резкие на границах ламелл и постепенные внутри одной ламеллы. Из этого можно предположить, что рост всех типов тканей в пределах одной ламеллы происходил одновременно (Журавлев, Герасимова, 2015).

Модель формирования

Сходство состава минеральной составляющей различных типов тканей в сочетании с единой органической матрицей, особенностями распределения стронция и текстурно-структурными характеристиками подтверждают разработанную ранее модель формирования твердых тканей конодонтовых

элементов (Журавлев, Герасимова, 2015). Согласно этой модели, все ткани генерировались в ходе одного процесса биоминерализации, а их различия обусловлены лишь степенью реализации отдельных стадий этого процесса (там же).

Результаты предшествующих исследований позволяют выделить ряд стадий формирования структур из ламеллярной ткани (Журавлев, Герасимова, 2015) (рис. 8).

1. Погружение корональной части конодонтового элемента в чехол из секретирующего эпителия, резорбция внешней ламеллы за счет разрушения ее органической и минеральной составляющих.

2. Образование органической матрицы, представленной, скорее всего, ориентированными параллельно оси роста сетчатыми структурами коллагеноподобного белка.

3. Первичная минерализация органической матрицы. Формирование слабо упорядоченных кристаллитов фосфата кальция внутри коллагеновой матрицы.

4. Конечная кристаллизация минерального компонента ламеллы. При этом происходит частичная резорбция органической матрицы, удаление воды, включение в структуру ионов фтора и упорядочение кристаллитов.

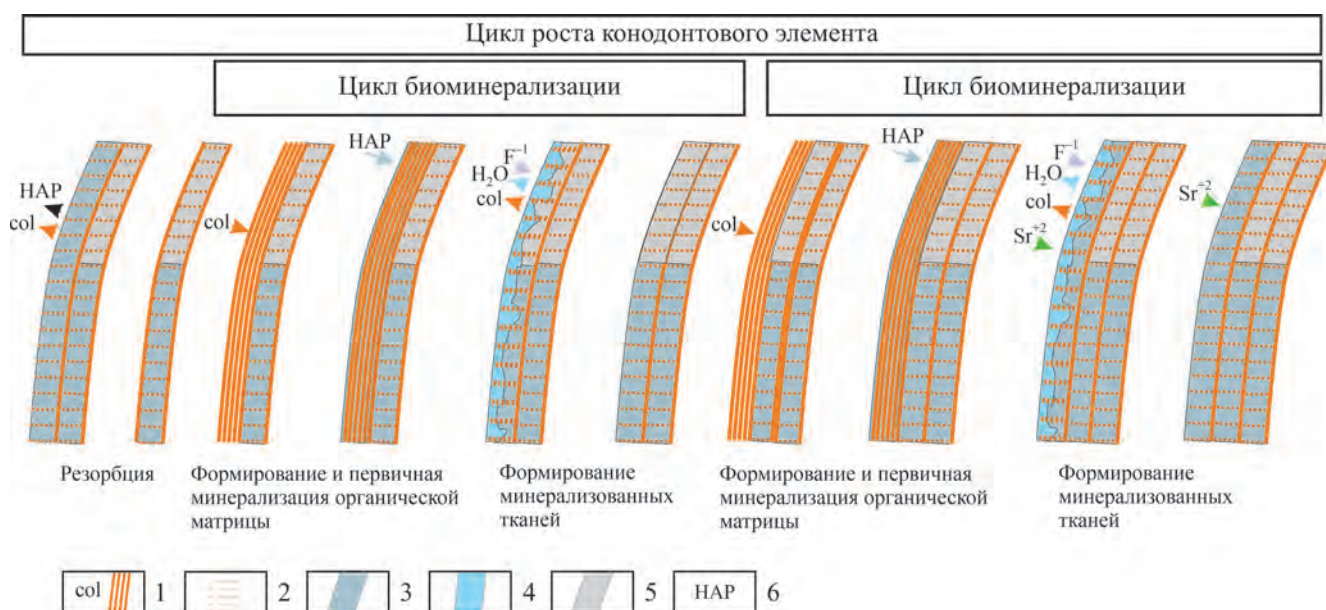


Рис. 8. Модель формирования ламеллярной ткани (по (Журавлев, Герасимова, 2015), с изменениями и дополнениями).

1 – органическая матрица (коллаген), 2 – остаточная органическая матрица, 3 – ламелла ламеллярной ткани, 4 – ткань “внешней каймы”, 5 – ламелла альбидной или параламеллярной ткани, 6 – гидроксиллапатит. Объяснение см. в тексте.

Fig. 8. Model of lamellar tissue forming (after (Zhuravlev, Gerasimova, 2015) with changes and additions).

1 – organic matrix (collagen), 2 – residual organic matrix, 3 – lamella lamellar tissue, 4 – outer rim fabric, 5 – lamella albid or paralamellar tissue, 6 – hydroxylapatite. See explanations in the text.

5. Формирование перекрывающей ламеллы ламеллярной ткани. Вероятно, процесс ее образования аналогичен (стадии 2–4). После завершения данной стадии конодонтовый элемент освобождался от “чехла” из секретирующего эпителия и начинал функционировать. На этом этапе в состав внешней и частично внутренней ламеллы входил стронций, вероятно, за счет ионного обмена с морской водой (Zhuravlev, Shevchuk, 2017).

В процессе функционирования конодонтового элемента внешние ламеллы подвергались механическим повреждениям, в том числе истиранию, что иногда отражается в структуре ламеллярной ткани в виде “угловых несогласий” между ламеллами (Furnish, 1938) (см. рис. 26).

Согласно рассмотренной модели, цикл роста конодонтового элемента охватывал последовательное формирование двух ламелл, которому предшествовала резорбция одной внешней ламеллы. В структурах, сформированных ламеллярной тканью, обе ламеллы состояли из этой ткани. В областях развития других тканей первая (внутренняя) ламелла состояла из этих тканей, а вторая (внешняя) – из ламеллярной. Таким образом, за каждый цикл роста конодонтовый элемент увеличивался на одну ламеллу.

Ламеллярная ткань представляет интерес в качестве природной модели органо-минерального композита на основе белка и фосфата кальция. Она отличается от большинства минерализованных тканей позвоночных более простым строением и составом органической компоненты и при этом не уступает им по прочностным свойствам. Например, по микротвердости ламеллярная ткань сопоставима с эмалью зубов. Благодаря простому строению и аккреционному росту процесс формирования ламеллярной ткани относительно легко воспроизвести *in vitro* за счет реализации многократного повторения процесса отложения органической матрицы с сетчатой надмолекулярной структурой и фосфата кальция. Использование в качестве органической матрицы желатина с хаотично ориентированными короткими фибриллами позволяет получить лишь шаровидные микроагрегаты органо-фосфатного композита (Rosseeva et al., 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как и другие типы тканей конодонтовых элементов, ламеллярная обладает специфическим строением и составом, отличающимся от такового минерализованных тканей позвоночных (Zhuravlev, 2017). Ранее отмечалось, что существует лишь общее сходство твердых тканей примитивных позвоночных и конодонтов, которое отражает, скорее, функциональную адаптацию, чем филетические связи этих групп организмов (Barnes, Sass,

Monroe, 1973; Zhuravlev, 2017). Исследование показало, что ламеллярная ткань состоит из кристаллитов фторгидроксилapatита различной морфологии, окруженных органическим веществом. Вариации состава по основным элементам, входящим в фторгидроксилapatит, незначительны. Органическое вещество представлено коллагеноподобным белком, вероятно, нефибриллярного типа с легким изотопным составом углерода (–26.2‰ PDB). Ламеллярная ткань обладает средней микротвердостью – 2.6 ГПа, вариации которой обусловлены текстурно-структурными особенностями и распределением органического вещества. Формирование каждой ламеллы ламеллярной ткани, по-видимому, происходило путем резорбции одной внешней ламеллы и последующего образования двух ламелл за счет минерализации гидроксилapatитом сетчатой матрицы из коллагеноподобного белка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Журавлев А.В. (2002) Гистология и микроскульптура позднепалеозойских конодонтовых элементов. СПб., НПФ “Геосервис-Плюс”, 94 с.
- Журавлев А.В. (2017) Структура органического вещества конодонтовых элементов – данные атомно-силовой микроскопии. *Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН*, (10), 20–25.
- Журавлев А.В. (2018) Состав органического вещества конодонтовых элементов. Труды XVII Всероссийского микропалеонтологического совещания “Современная микропалеонтология – проблемы и перспективы” (Отв. ред. М.С. Афанасьева, А.С. Алексеев). М.: ПИН РАН, 300–303.
- Журавлев А.В., Герасимова А.И. (2015) Альбидная ткань конодонтовых элементов: строение и модель формирования. *Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН*, (10), 21–27. DOI: 10.19110/2221-1381-2015-10-21-2
- Журавлев А.В., Сапег В.Ф. (2007) Особенности состава твердых тканей у позднепалеозойских конодонтов по данным рентгеноструктурного анализа. *Мат-лы III Международного симпозиума “Биокосные взаимодействия: жизнь и камень”*. СПб., 63–64.
- Франк-Каменецкая О.В., Рождественская И.В., Росеева Е.В., Журавлев А.В. (2014) Уточнение атомной структуры апатита альбидной ткани позднедевонских конодонтов. *Кристаллография*, **59**(1), 46–52.
- Aldridge R.J., Murdock J.E., Gabbott S.E., Theron J.N. (2013) A 17-element conodont apparatus from the Soom Shale Lagerstätte (Upper Ordovician), South Africa. *Palaentology*, **56**, 261–276.
- Bengtson S. (1976) The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function. *Lethaia*, (9), 185–206.
- Bengtson S. (1983) A functional model for the conodont apparatus. *Lethaia*, **16**(1), 38.
- Blicke A., Turner S., Burrow C.J., Schultze H.-P., Rexroad C.B., Bultynck P., Nowlan G.S. (2010) Fossils, histology, and phylogeny: why conodonts are not vertebrates. *Episodes*, **33**, 234–241.
- Burnett R.D., Hall J.C. (1992) Significance of ultrastructural

- features in etched conodonts. *J. Paleontol.*, **66**(2), 266-276.
- Conway Morris S., Harper E. (1988) Genome size in conodonts (Chordata): inferred variations during 270 million years. *Science*, **241**, 1230-1232.
- Donoghue P.C.J. (1998) Growth and patterning in the conodont skeleton. *Phil. Trans. Royal Soc. London. B*, **353**, 633-666.
- Dzik J. (1991) Evolution of oral apparatuses in the conodont chordates. *Acta Palaeontol. Polonica*, **36**(3), 265-323.
- Frank-Kamenetskaya O.V., Rosseeva E.V., Zhuravlev A.V., Rozhdestvenskaya I.V., Banova I.I., Simon P., Buder J., Carrillo-Cabrera W., Kniep R. (2008) Hard tissues of S-elements of late Paleozoic conodont: microstructural and crystallographic aspects. *Fedorov Session 2008. Abstracts. RMS DPI 2008-2-72-1*, 229-231.
- Furnish W.M. (1938) Conodonts from the Prairie du Chien (Lower Ordovician) beds of the upper Mississippi Valley. *J. Paleontol.*, **12**(2), 318-340.
- Hass W.H., Lindberg M.L. (1946) Orientation of the crystal units in conodonts. *J. Paleontol.*, **20**, 501-504.
- Kemp A. (2002) Amino acid residues in conodont elements. *J. Paleontol.*, **76**, 518-528.
- Kemp A., Nicoll R.S. (1997) A histochemical analysis of biological residues in conodont elements. *Modern Geol.*, **21**(3), 197-213.
- Kürschner W., Becker R.T., Buhl D., Veizer J. (1992) Strontium isotopes in conodonts: Devonian-Carboniferous transition, the Northern Rhenish Slate Mountains, Germany. *Annales de la Societe geologique de Belgique*, **115**(2), 595-621.
- Lindström M., Ziegler W. (1971) Feinstrukturelle Untersuchungen an Conodonten. 1. Die Überfamilie Panderodontacea. *Geol. Palaeontol.*, 9-33.
- Martínez-Pérez C., Plasencia P., Jones D., Kolar-Jurkovšek T., Sha J., Botella H., Donoghue P.C.J. (2014) There is no general model for occlusal kinematics in conodonts. *Lethaia*, **47**, 547-555. DOI: 10.1111/let.12080
- Medici L., Malferrari D., Savioli M., Ferretti F. (2019) Mineralogy and crystallization patterns in conodont bioapatite from first occurrence (Cambrian) to extinction (end-Triassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.02.024>
- Nicholas C., Murray J., Goodhue R., Ditchfield P. (2004) Nitrogen and carbon isotopes in conodonts: Evidence of trophic levels and nutrient flux in Palaeozoic oceans. *The Palaeontological Association 48th Annual Meeting, Abstracts*, 126-127.
- Over D.J., Grossman E.L. (1992) Carbon isotope analysis of conodont organic material – procedure and preliminary results. *Geol. Soc. Amer., Abstracts with Programs*, **24**, A214.
- Pierce R.M., Langenheim R.L. (1970) Surface patterns on selected Mississippian conodonts. *Geol. Soc. Amer., Bull.*, **81**, 3225-3236.
- Purnell M.A., Donoghue P.C.J. (1997) Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarcodinid conodonts. *Phil. Trans. Royal Soc. London, B*, **352**, 1545-1564.
- Rosseeva E., Borrmann H., Cardoso-Gil R., Carrillo-Cabrera W., Frank-Kamenetskaya O.V., Öztan Y., Prots Y., Schwarz U., Simon P., Zhuravlev A.V., Kniep R. (2011) 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*, 171-176.
- Sealy J., Johnson M., Richards M., Nehlich O. (2014) Comparison of two methods of extracting bone collagen for stable carbon and nitrogen isotope analysis: comparing whole bone demineralization with gelatinization and ultrafiltration. *J. Archaeol. Sci.*, **47**, 64-69.
- Shirley B., Grohgan M., Bestmann M., Jarochowska E. (2018) Wear, tear and systematic repair: testing models of growth dynamics in conodonts with high resolution imaging. *Proc. Royal Soc. London, B*, **285**, 20181614. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.1614>
- Simon P., Grüner D., Worch H., Pompe W., Lichte H., El Khassawna T., Heiss C., Wenisch S., Kniep R. (2018) First evidence of octacalcium phosphate osteocalcin nanocomplex as skeletal bone component directing collagen triple-helix nanofibril mineralization. *Sci. Rep.*, **8**, 13696 DOI: 10.1038/s41598-018-31983-5
- Simonetta A.M., Pucci A., Dzik J. (1999) Hypotheses on the origin and early evolution of chordates in the light of recent zoological and palaeontological evidence. *Ital. J. Zool.*, **66**, 99-119.
- Suttner T.J., Kido E., Briguglio A. (2018) A new icriodontid conodont cluster with specific mesowear supports an alternative apparatus motion model for Icriodontidae. *J. System. Palaeontol.*, **16**(11), 909-926. DOI: 10.1080/14772019.2017.1354090
- Sweet W.C. (1988) The Conodonta. Morphology, Taxonomy. Paleocology and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum. Oxford: Clarendon Press, 212 p.
- Wheley J.R., Smith M.P., Boomer I. (2012) Oxygen isotope variability in conodonts: implications for reconstructing Palaeozoic palaeoclimates and palaeoceanography. *J. Geol. Soc., London*, **169**, 239-250. DOI: 10.1144/0016-76492011-048
- Wright J. (1990) Conodont geochemistry: a key to the Palaeozoic. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**, 227-305.
- Zhang M., Iang H., Purnell M.A., Lai X. (2017) Testing hypotheses of element loss and instability in the apparatus composition of complex conodonts: articulated skeletons of *Hindeodus*. *Palaeontol.*, **60**, 595-608.
- Zhuravlev A.V. (1994) Polygonal ornament in conodonts. *Lethaia*, **26**, 287-288.
- Zhuravlev A.V. (2017) Comparative histology of conodonts and early vertebrates. *Vestnik IG Komi SC UB RAS*, (4), 37-42
- Zhuravlev A.V., Shevchuk S.S. (2017) Strontium distribution in Upper Devonian conodont elements: a palaeobiological proxy. *Riv. It. Paleontol. Strat.*, **123**(2), 203-210.
- Zhuravlev A.V., Smoleva I.V. (2018) Carbon isotope values in conodont elements from the latest Devonian-Early Carboniferous carbonate platform facies (Timan-Pechora Basin). *Eston. J. Earth Sci.*, **67**(4), 238-246. DOI: 10.3176/earth.2018.17

REFERENCES

- Aldridge R.J., Murdock J.E., Gabbott S.E., Theron J.N. (2013) A 17-element conodont apparatus from the Soom Shale Lagerstätte (Upper Ordovician), South Africa. *Palaeontology*, **56**, 261-276.
- Barnes C.R., Sass D.B., Monroe E.A. (1973) Ultrastructure

- of some Ordovician conodonts. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **141**, 1-30.
- Bengtson S. (1976) The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function. *Lethaia*, **9**, 185-206.
- Bengtson S. (1983) A functional model for the conodont apparatus. *Lethaia*, **16**(1), 38.
- Blieck A., Turner S., Burrow C.J., Schultze H.-P., Rexroad C.B., Bultynck P., Nowlan G.S. (2010) Fossils, histology, and phylogeny: why conodonts are not vertebrates. *Episodes*, **33**, 234-241.
- Burnett R.D., Hall J.C. (1992) Significance of ultrastructural features in etched conodonts. *J. Paleontol.*, **66**(2), 266-276.
- Conway Morris S., Harper E. (1988) Genome size in conodonts (Chordata): inferred variations during 270 million years. *Science*, **241**, 1230-1232.
- Donoghue P.C.J. (1998) Growth and patterning in the conodont skeleton. *Phil. Trans. Royal Soc. London. B*, **353**, 633-666.
- Dzik J. (1991) Evolution of oral apparatuses in the conodont chordates. *Acta Palaeontol. Polonica*, **36**(3), 265-323.
- Frank-Kamenetskaya O.V., Rosseeva E.V., Zhuravlev A.V., Rozhdestvenskaya I.V., Banova I.I., Simon P., Buder J., Carrillo-Cabrera W., Knip R. (2008) Hard tissues of S-elements of late Paleozoic conodont: microstructural and crystallographic aspects. *Fedorov Session 2008. Abstracts. RMS DPI 2008-2-72-1*, 229-231.
- Frank-Kamenetskaya O.V., Rozhdestvenskaya I.V., Rosseeva E.V., Zhuravlev A.V. (2014) Refinement of Apatite Atomic Structure of Albid Tissue of Late Devon Conodont. *Cristallografiya*, **59**(1), 41-47. (In Russian)
- Furnish W.M. (1938) Conodonts from the Prairie du Chien (Lower Ordovician) beds of the upper Mississippi Valley. *J. Paleontol.*, **12**(2), 318-340.
- Hass W.H., Lindberg M.L. (1946) Orientation of the crystal units in conodonts. *J. Paleontol.*, **20**, 501-504.
- Kemp A. (2002) Amino acid residues in conodont elements. *J. Paleontol.*, **76**, 518-528.
- Kemp A., Nicoll R.S. (1997) A histochemical analysis of biological residues in conodont elements. *Modern Geol.*, **21**(3), 197-213.
- Kürschner W., Becker R.T., Buhl D., Veizer J. (1992) Strontium isotopes in conodonts: Devonian-Carboniferous transition, the Northern Rhenish Slate Mountains, Germany. *Annales de la Societe geologique de Belgique*, **115**(2), 595-621.
- Lindström M., Ziegler W. (1971) Feinstrukturelle Untersuchungen an Conodonten. 1. Die Überfamilie Panderodontacea. *Geol. Palaeontol.*, 9-33.
- Martínez-Pérez C., Plasencia P., Jones D., Kolar-Jurkovšek T., Sha J., Botella H., Donoghue P.C.J. (2014) There is no general model for occlusal kinematics in conodonts. *Lethaia*, **47**, 547-555. DOI: 10.1111/let.12080
- Medici L., Malferrari D., Savioli M., Ferretti F. (2019) Mineralogy and crystallization patterns in conodont bioapatite from first occurrence (Cambrian) to extinction (end-Triassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.02.024>
- Nicholas C., Murray J., Goodhue R., Ditchfield P. (2004) Nitrogen and carbon isotopes in conodonts: Evidence of trophic levels and nutrient flux in Palaeozoic oceans. *The Palaeontological Association 48th Annual Meeting, Abstracts*, 126-127.
- Over D.J., Grossman E.L. (1992) Carbon isotope analysis of conodont organic material – procedure and preliminary results. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, **24**, A214.
- Pierce R.M., Langenheim R.L. (1970) Surface patterns on selected Mississippian conodonts. *Geol. Soc. Amer., Bull.*, **81**, 3225-3236.
- Purnell M.A., Donoghue P.C.J. (1997) Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarcodinid conodonts. *Phil. Trans. Royal Soc. London, B*, **352**, 1545-1564.
- Rosseeva E., Borrmann H., Cardoso-Gil R., Carrillo-Cabrera W., Frank-Kamenetskaya O.V., Öztan Y., Prots Y., Schwarz U., Simon P., Zhuravlev A.V., Knip R. (2011) 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*, 171-176.
- Sealy J., Johnson M., Richards M., Nehlich O. (2014) Comparison of two methods of extracting bone collagen for stable carbon and nitrogen isotope analysis: comparing whole bone demineralization with gelatinization and ultrafiltration. *J. Archaeol. Sci.*, **47**, 64-69.
- Shirley B., Grohgan M., Bestmann M., Jarochovska E. (2018) Wear, tear and systematic repair: testing models of growth dynamics in conodonts with high resolution imaging. *Proc. Royal Soc. London, B*, **285**, 20181614. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.1614>
- Simon P., Grüner D., Worch H., Pompe W., Lichte H., El Khassawna T., Heiss C., Wenisch S., Knip R. (2018) First evidence of octacalcium phosphate osteocalcin nanocomplex as skeletal bone component directing collagen triple-helix nanofibril mineralization. *Sci. Rep.*, **8**, 13696. DOI: 10.1038/s41598-018-31983-5
- Simonetta A.M., Pucci A., Dzik J. (1999) Hypotheses on the origin and early evolution of chordates in the light of recent zoological and palaeontological evidence. *Ital. J. Zool.*, **66**, 99-119.
- Suttner T.J., Kido E., Briguglio A. (2018) A new icriodontid conodont cluster with specific mesowear supports an alternative apparatus motion model for Icriodontidae. *J. System. Palaeontol.*, **16**(11), 909-926. DOI: 10.1080/14772019.2017.1354090
- Sweet W.C. (1988) The Conodonta. Morphology, Taxonomy. Paleocology and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum. Oxford: Clarendon Press, 212 p.
- Wheele J.R., Smith M.P., Boomer I. (2012) Oxygen isotope variability in conodonts: implications for reconstructing Palaeozoic palaeoclimates and palaeoceanography. *J. Geol. Soc., London*, **169**, 239-250. DOI: 10.1144/0016-76492011-048
- Wright J. (1990) Conodont geochemistry: a key to the Palaeozoic. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **118**, 227-305.
- Zhang M., Iang H., Purnell M.A., Lai X. (2017) Testing hypotheses of element loss and instability in the apparatus composition of complex conodonts: articulated skeletons of *Hindeodus*. *Palaeontol.*, **60**, 595-608.
- Zhuravlev A.V. (1994) Polygonal ornament in conodonts. *Lethaia*, **26**, 287-288.
- Zhuravlev A.V. (2002) *Gistologiya i mikroskulptura pozdnepalaeozoiskikh konodontovykh elementov* [Late Palaeozoic conodont element histology and microornamenta-

- tion]. St.Petersburg, NPF Geoservice-Plus Publ., 94 p. (In Russian)
- Zhuravlev A.V. (2017) Comparative histology of conodonts and early vertebrates. *Vestnik IG Komi SC UB RAS*, (4), 37-42.
- Zhuravlev A.V. (2017) Structure of organic matter of conodont elements – atomic-force microscopy data. *Vestnik IG Komi NTs UrO RAN*, 10, 20-25. (In Russian)
- Zhuravlev A.V. (2018) Composition of organic matter of conodont elements. *Trudy XVII Vserossiiskogo mikropaleontologicheskogo soveshchania "Sovremennaya mikropaleontologiya – problemy i perspektivy"* (Eds M.S. Afanas'eva, A.S. Alekseev) [Proceedings of the XVII All-Russian micropaleontological meeting "Modern micropaleontology – problems and prospects"]. Moscow, PIN RAS, 300-303. (In Russian)
- Zhuravlev A.V., Gerasimova A.I. (2015) Albid tissue of the conodont elements: composition and forming model. *Vestnik IG*, 10(250), 21-27. (In Russian, English abstract)
- Zhuravlev A.V., Sapega V.F. (2007) XRD data on composition of the hard tissues of the Late Palaeozoic conodonts. "Biokosnye vzaimodeistviya: zhizn' i kamen'". Mat-ly III Mezhdunarodnogo simpoziuma ["Bio-Inert Interactions: Life and Rocks". Materials of the 3rd International Symposium]. St.Petersburg, 63-64. (In Russian)
- Zhuravlev A.V., Shevchuk S.S. (2017) Strontium distribution in Upper Devonian conodont elements: a palaeobiological proxy. *Riv. It. Paleontol. Strat.*, 123(2), 203-210.
- Zhuravlev A.V., Smoleva I.V. (2018) Carbon isotope values in conodont elements from the latest Devonian – Early Carboniferous carbonate platform facies (Timan-Pechora Basin). *Eston. J. Earth Sci.*, 67(4), 238-246. DOI: 10.3176/earth.2018.17