

Что известно о строении тела конодонтов? К 170-летию открытия группы

В.М. Назарова, Л.И. Кононова*

Конодонты были открыты 170 лет назад русским палеонтологом Х.И. Пандером. Несмотря на длительную историю изучения и важное стратиграфическое значение, о строении мягкого тела этих животных стало известно лишь в конце XX века. На сегодняшний день известно только 13 отпечатков тела конодонтов. В статье обобщены данные по ним. Отпечатки имеют разную сохранность, происходят из разных регионов и различных стратиграфических уровней, но указывают на приблизительно однотипный план строения. Внимание уделялось в основном чётко проявленным признакам с однозначной интерпретацией: удлинённое тело, хорошо выраженная голова с фосфатным конодонтовым аппаратом и глазами, хорда, сегментация, асимметричный хвостовой плавник с плавниковыми лучами. Согласно этим признакам, предлагается относить конодонтов к позвоночным. Попытки собрать всю информацию по отпечаткам мягкого тела конодонтов предпринимались и ранее, но они оказались неполными, т. к. не уделялось должного внимания некоторым экземплярам.

Ключевые слова: палеонтология, конодонты, отпечатки мягкого тела, анатомия, палеобиология, позвоночные, интерпретации.

Ссылка для цитирования: Назарова В.М., Кононова Л.И. Что известно о строении тела конодонтов? К 170-летию открытия группы // Жизнь Земли. 2026. Т. 48, № 3. С. 447–456. DOI: 10.29003/m5456.0514-7468.2026_48_3/447-456.

Поступила 02.08.2026 / Принята к публикации 02.09.2026

What we know about the anatomy of conodonts? On the 170th anniversary of their discovery

V.M. Nazarova¹, PhD, L.I. Kononova², PhD

¹ Lomonosov Moscow State University (Earth Science Museum)

² Lomonosov Moscow State University (Faculty of Geology)

* Назарова Валентина Михайловна – к.г.-м.н., с.н.с. Музея землеведения МГУ, vm516@yandex.ru, ORCID: 0009-0001-7770-3885; Кононова Людмила Ивановна – к.г.-м.н., с.н.с. геологического факультета МГУ, mvasil69@list.ru, ORCID: 0009-0004-1705-6489.

Conodonts were discovered 170 years ago by the Russian paleontologist Christian Heinrich Pander. Despite the long history of research and their significant stratigraphic importance, details about the soft-body structure of these animals emerged as late as at the end of the 20th century. To date, only 13 conodont imprints have been identified. The article compiles data on these imprints. They vary in preservation quality, originate from different regions and stratigraphic levels, but all point to a similar structural plan. The focus has been on clearly identifiable features with unambiguous interpretations, namely: an elongated body, a distinct head with a phosphate conodont apparatus and eyes, a notochord, segmentation, and an asymmetric caudal fin with fin rays. It is suggested that conodonts should be classified as a branch of vertebrates. Previous attempts to gather information on conodont soft-body imprints were incomplete because some specimens were not given proper attention.

Keywords: paleontology, conodonts, soft-body prints, anatomy, paleobiology, vertebrates, interpretations.

For citation: Nazarova V.M., Kononova, L.I., “What we know about the anatomy of conodonts? On the 170th anniversary of their discovery”, *Zhizn Zemli* [Life of the Earth] 48, no 3, 447–456 (2026) (in Russ., abstr. in Engl.). DOI: 10.29003/m5456.0514-7468.2026_48_3/447-456.

Введение. В 1856 г. российский палеонтолог Христиан Иванович Пандер впервые описал «зубы неизвестной группы рыб», которую назвал конодонтами [23]. Среди специалистов, изучающих этих ископаемых, термин «конодонты» используется для обозначения животного в целом, а зубовидные образования называют «конодонтовые элементы» [2]. Термины «конодонтоносители» и «конодонтофориды», часто используемые в популярной литературе, специалистами не приветствуются ни в отечественной литературе [2], ни в зарубежной [25]. Об этом очень эмоционально написали американский конодонтолог У. Свит и британский конодонтолог Ф. Донохью: «Мы категорически отвергаем такие термины, как “конодонтоноситель” или “конодонтовое животное”. По крайней мере, до тех пор, пока наши коллеги, изучающие брахиопод или динозавров, не начнут использовать “брахиоподовое животное” или “динозавровое животное”, чтобы отличать панцири или кости этих существ от целого организма» [25, р. 1174]. Использование специального термина для зубовидных образований связано с тем, что долгое время палеонтологи не представляли, как выглядело животное целиком, и не было возможности окончательно доказать, что конодонтовые элементы выполняли функцию зубов.

Конодонтовые элементы состоят из гидроксилapatита, который в результате вторичных процессов может превращаться во фторapatит [7]. Именно поэтому они обычно сохраняются в ископаемом состоянии. Размер конодонтовых элементов варьирует от 50 мкм до 5 мм. Комплекс конодонтовых элементов одной особи называют конодонтовым аппаратом. Конодонтовые аппараты можно обнаружить на плоскостях напластования горных пород, выделить из копролитов хищников или установить путём логического и статистического анализа изолированных конодонтовых элементов, происходящих из единого образца породы. Аппарат содержит разные по форме конодонтовые элементы, что говорит о том, что они выполняли разные функции. Одни элементы захватывали добычу, другие измельчали, третьи перетирали и т. п. [3]. Большинство элементов в аппарате парные – правые и левые. Бывает один непарный элемент, но он всегда имеет двустороннюю симметрию. Помимо конодонтовых элементов в образцах пород иногда находят «конодонтовый жемчуг» – сферические образования, идентичные по химическому составу и микроструктуре конодонтовым элементам; их интерпретируют как отолиты конодонтов [6]. Неминерализованные части животных

долгое время не были известны, что затрудняло определение систематического положения конодонтов и порождало разнообразные, а иногда и экзотические версии их строения.

Известные, предполагаемые и достоверные отпечатки тела конодонтов. В 1973 г. была опубликована первая статья о предполагаемом отпечатке тела конодонта из нижнего карбона США [20]. Существо, названное *Typhloesus wellsi* Melton et Scott, обладало веретеновидным телом девяти сантиметров длиной и явным хвостовым плавником. Конодонтовые элементы располагались в центре отпечатка, в месте, где мог бы находиться желудок. Впоследствии стало понятно, что отпечатавшееся существо является не конодонтом, а конодонтофагом. А конодонтовые элементы – всё, что осталось от съеденного им конодонта. В дальнейшем у *Typhloesus* обнаружили подобие радулы, и в настоящее время его предположительно относят к моллюскам [15].

На отпечатке следующего предполагаемого конодонта [14] – *Odontogriphus omalus* из среднего кембрия Канады (знаменитый консервационный лагерштетт сланцев Бёджесс (Burgess Shale)) – конодонтовые элементы не были обнаружены изначально. Лишь в районе ротового отверстия располагались следы неких конусов, которые рассматривали как отпечатки несохранившихся конодонтовых элементов. Эти отпечатки находились на двух петлеобразных структурах, напоминавших лофофор. Это вызвало предположение о том, что конодонтовые элементы – скелетные поддержки щупалец, а *Odontogriphus omalus* (и конодонтов в целом) следует относить к лофофоратам. В настоящее время известно много других отпечатков *Odontogriphus omalus*. Конодонтовые элементы на них так и не нашли, петлеобразные структуры с зубчиками трактуют как радулу, а самих животных сближают с моллюсками [13].

Наконец, в 1983 г. вышла статья о первом достоверном отпечатке тела конодонта [11], обнаруженном среди коллекций Британской геологической службы в Эдинбурге, собранных предположительно в 1925 г. Этот отпечаток не просто содержит конодонтовые элементы. Они составляют почти полный конодонтовый аппарат, включающий М, S, Рb и, что самое важное, платформенные Ра-элементы, принадлежащие уже известному на тот момент роду *Clydagnathus*. Первоначально вид был определён как *C.? cavusformis* Rhodes, Austin et Druce, 1969, в дальнейшем переопределён как *C. windsorensis* (Globensky, 1967) [24]. Тело отпечатавшегося животного было длинным и узким. Конодонтовый аппарат находился в районе расширенной короткой головной части, которая имела явную двустороннюю симметрию. В задней части тела располагался асимметричный плавник с поперечными полосами, которые можно трактовать как плавниковые лучи. На отпечатке видны повторяющиеся V-образные поперечные структуры, обращённые вершиной вперёд, что можно интерпретировать как следы мускульных сегментов.

Отпечаток происходил из нижнекаменноугольных песчаников Грэнтона (Шотландия), из тонкого известкового прослоя, известного своими находками ископаемых креветок (Grantont Shrimp Bed). В поисках, предпринятых на этом местонахождении, были обнаружены ещё 3 отпечатка [8] – второй, третий и четвёртый. Традиционно экземпляры из местонахождения Грэнтон называют по порядковым номерам. Первый отпечаток на тот момент являлся наиболее полным, но без последующих находок оставалось опасение, что он является случайным совместным захоронением некоего мягкотелого существа вместе с конодонтовым аппаратом. Четыре экземпляра уже не могли оказаться случайностью. На новых находках были обнаружены неясные осевые структуры, проходящие вдоль тела. Конодонтовые элементы

второго и четвёртого экземпляров просматривались из породы лишь частично, но у второго они отличались от таковых рода *Clydagnathus*. У третьего отпечатка не сохранилась передняя часть тела.

Новые поиски на местонахождении Грэнтон дали ещё 6 отпечатков разной сохранности [9]. Наиболее интересен пятый экземпляр. У него сохранились округлые структуры в головной части, расположенные немного впереди и дорсальнее конодонтового аппарата. Подобные структуры, хотя и редко, но встречались ранее в отложениях разных возрастов в ассоциации с конодонтовыми элементами и даже аппаратами [10, 19]. Их можно интерпретировать как хрящевые склеральные кольца, которые иногда могут фосфатизироваться. Эта находка указывает на то, что конодонты имели сравнительно большие глаза. Вторая важная особенность пятого, а также шестого, седьмого, восьмого экземпляров – наличие чёткой осевой структуры. Она имеет параллельные края по всей длине, простирается от уровня расположения рамиформных элементов до кончика хвоста, сужаясь на концах. Подобная структура наблюдалась и ранее, но интерпретация её была затруднена. Теперь же с высокой долей уверенности можно было утверждать, что это хорда. В экспериментах с ланцетниками показано, что оболочка хорды гораздо устойчивее к разложению, чем большинство других внутренних органов [12]. У седьмого отпечатка, помимо всего прочего, хорошо сохранился асимметричный хвостовой плавник с лучами. Дорсальная плавниковая лопасть более широкая, хорда расположена в вентральной части плавника, следовательно, животное имело хвостовой плавник гипоцеркального типа [17].

Итого из местонахождения Грэнтон в настоящий момент известно 10 отпечатков. У восьми из них (1, 2, 4–8, 10) обнаружены конодонтовые элементы, собранные в семичленные аппараты (5 парных и один непарный рамиформные элементы, по одной паре Pb- и Pa-элементов). Только первый экземпляр можно уверенно отнести к роду *Clydagnathus*. Ещё у двух (5 и 6) обнажённость Pa-элементов недостаточна для идентификации, однако остальные элементы аппарата аналогичны таковым первого отпечатка. У двух экземпляров (2 и 7) рамиформные элементы явно отличаются от рамиформных элементов первого отпечатка, а Pa-элементы видны плохо, т. е. эти особи относятся к другому, неизвестному на данный момент таксону. У трёх экземпляров (4, 8, 10) Pa-элементы не найдены или имеют недостаточную сохранность для определения. Тем не менее, строение мягкого тела у всех конодонтов из местонахождения Грэнтон примерно одинаково.

В те же годы был обнаружен отпечаток в нижнесилурийском местонахождении мягкотелой биоты в штате Висконсин, США [21]. Несмотря на плохую сохранность, эта находка имела большое значение, т. к. была сделана в отложениях другого возраста и на большом расстоянии от первых отпечатков. В головной части силурийского образца просматривается аппарат известного ранее вида *Panderodus unicostatus* (Branson et Mehl, 1933). Позднее отпечаток был изучен с помощью компьютерной томографии, без разрушения объекта [22]. Выяснилось, что конодонтовый аппарат животного состоял из 17 конических элементов, один из которых непарный. Сопоставлены все пары, выявлены типы элементов, наличие которых ранее не предполагалось в составе этого аппарата. Что самое важное – были обнаружены тончайшие пластинки из фосфата кальция, отходящие от базальных полостей конодонтовых элементов, которые интерпретируются как следы базальных опорных хрящей. Конодонты не имели челюстей, поддержка конодонтовых элементов и их управление до сих пор являются предметом дискуссии, находка из Висконсина немного проливает свет на эту проблему.

Сохранность же самого мягкого тела на отпечатке не очень хорошая. Видно лишь, что оно удлинённое, поперечно разделённое на 19 сегментов.

Следующий отпечаток также был обнаружен на новом стратиграфическом уровне – в верхнем ордовике Южной Африки [18]. Ранее из этого местонахождения уже описывали конодонтовые аппараты и ассоциированные с ними склеральные кольца [10]. У найденного экземпляра сохранилась только передняя часть тела, но даже она огромна в сравнении с предыдущими экземплярами – её длина почти 11 см. Если представить себе размер животного пропорционально другим известным отпечаткам, то южноафриканский конодонт должен был иметь длину 40 см. Однако аппараты и элементы у разных конодонтов разные, следовательно, и пропорции тела могли отличаться. Как и в предыдущих случаях, конодонтовый аппарат, обнаруженный на отпечатке, относился к уже известному виду конодонтов – *Promissum pulchrum* Kovacs-Endrody, 1986. Он состоит из 19 крупных конодонтовых элементов: четырёх пар и одного непарного симметричного S-элемента, одной пары М- и четырёх пар Р-элементов. В головной части наблюдаются склеральные кольца. В теле нетрудно разглядеть сегментацию, на изображениях, полученных в сканирующем электронном микроскопе, просматривается ультраструктура мускулатуры, каждый миомер состоит из пучков фибрилл. Остатки хорды не обнаружены, но, по-видимому, она располагалась в двухмиллиметровом промежутке между спинными и брюшными концами миомеров. У данного экземпляра также имеется тёмное пятно органического вещества в средней части туловища, возможно, являющееся остатками какого-то внутреннего органа.

Последний известный на данный момент отпечаток был обнаружен в 1996 г. в бассейне р. Кожим (Республика Коми) в прослое углистого аргиллита среди кремневых и карбонатных нижнетурнейских (нижний карбон) сланцев [4–5]. Отпечаток является объёмным, фактически наружным ядром, внутренние структуры тела не просматриваются. Наружная поверхность мелкобугристая, бугорки визуально расположены поперечными рядами, что, возможно, указывает на сегментацию. Головная часть не шире туловища, рядом с ней обнаружены фрагменты трёх S-элементов формального рода *Hindeodella* аппарата семичленного типа.

Перечисленные отпечатки сведены в **таблицу**.

Важные особенности строения мягкого тела и систематическое положение конодонтов. Структуры на отпечатках конодонтов могут интерпретироваться по-разному [5], но мы попытаемся выделить наиболее чётко проявленные признаки строения тела (**рис. 1**):

- узкое удлинённое тело;
- короткая головная часть хорошо выражена и шире туловища;
- конодонтовый аппарат расположен в передней части животного, в районе головы;
- по бокам головы имеются крупные глаза;
- присутствует хорда;
- тело сегментировано, что выражается в наличии многочисленных поперечных миомеров;
- хвостовой плавник асимметричный, поддерживается лучами, дорсальная лопасть шире вентральной.

Такие признаки, как билатеральная симметрия (прослеживается в строении конодонтового аппарата), метамерия (наличие сегментированной мускулатуры) и хорда, являются признаками типа Chordata. В этом типе представители только од-

Таблица. Характеристика известных отпечатков мягкого тела конодонтов

№	Колл. №№	Место хранения	Местонахождение	Размеры в мм	Конodontные элементы	Детали строения	Первоописание
1	IGSE 13821 и IGSE 13822 О и П	Британское геологическое общество, Эдинбург	С., Грантон, Шотландия	ПД 40,5; Ш 1,8-1,95	Семичленный аппарат с Ра-элементами рода <i>Chydagnathus</i>	Голова, туловище с V-образными структурами; хвостовая лопасть с лучами	Briggs et al., 1983
2	RSM GY 1986.17.1 О и П	Шотландский королевский музей, Эдинбург	С., Грантон, Шотландия	НД 42; Ш 1,8	Семичленный аппарат, отличный от такового рода <i>Chydagnathus</i>	Туловище с V-образными структурами	Aldridge et al., 1986
3	HU Y221 О и П	Музей Хантериан, Университет Глазго	С., Грантон, Шотландия	НД 23; Ш 1,2	нет	Задняя часть туловища с V-образными и осевой структурами, часть хвостовой лопасти с лучами	Aldridge et al., 1986
4	BM X1065 О и неполный П	Британский музей естественной истории, Лондон	С., Грантон, Шотландия	НД 18; Ш 1,5	Семичленный аппарат с неопределимыми Ра-элементами	Голова, туловище с V-образными и осевой структурами	Aldridge et al., 1986
5	RMS GY 1992.41.1 О и неполный П	Шотландский королевский музей, Эдинбург	С., Грантон, Шотландия	ПД 38 Ш 1,2	S-, Pb- и Ра-элементы аппарата семичленного типа рода <i>Chydagnathus</i>	Голова, склеральные кольца, туловище с V-образными и осевой структурами	Aldridge et al., 1993
6	RMS GY 1992.41.2 О и неполный П	Шотландский королевский музей, Эдинбург	С., Грантон, Шотландия	НД 38 Ш 1,1	S-, Pb- и Ра-элементы аппарата семичленного типа рода <i>Chydagnathus</i>	Туловище с V-образными и осевой структурами	Aldridge et al., 1993
7	RMS GY 1992.41.3 О и П	Шотландский королевский музей, Эдинбург	С., Грантон, Шотландия	НД 55 Ш 1,3	Семичленный аппарат, отличный от такового рода <i>Chydagnathus</i>	Туловище с V-образными и осевой структурами, хвостовая лопасть с лучами	Aldridge et al., 1993
8	RMS GY 1992.41.4 О	Шотландский королевский музей, Эдинбург	С., Грантон, Шотландия	НД 21	Мелкие S- и Pb-элементы аппарата семичленного типа	Туловище с осевой структурой	Aldridge et al., 1993
9	RMS GY 1992.41.5 О и П	Шотландский королевский музей, Эдинбург	С., Грантон, Шотландия	НД 16	нет	Часть туловища	Aldridge et al., 1993
10	HU Y356 О и П	Музей Хантериан, Университет Глазго	С., Грантон, Шотландия	НД 16	S-элементы аппарата семичленного типа	Туловище	Aldridge et al., 1993
11	UW4001/7 О и П	Геологический музей Университета Висконсина, Мэдисон	S., Висконсин, США	НД 13,4; Ш 2,7	Аппарат <i>Panderodus</i> – 17 конических элементов	Поперечные сегменты	Mikulic et al., 1985
12	C721a О и П	Геологическая служба ЮАР, Претория	О., сланцы Сум, ЮАР	НД 109 Ш 13	S-, M- и P-элементы аппарата <i>Promissum pulchrum</i>	V-образные структуры; склеральные кольца	Gabbott et al., 1995
13	DVGI 2007 О	Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток	С., Приполярный Урал, Р. Кожим	НД 4,8; Ш 0,25-0,4	Несколько S-элементов рядом с головой	Поперечные сегменты	Бурий и др., 2008

Условные обозначения: № – порядковый номер отпечатка; Колл. №№ – коллекционные номера, О – отпечаток, П – противотпечаток; ПД – полная длина, НД – неполная длина, Ш – ширина.

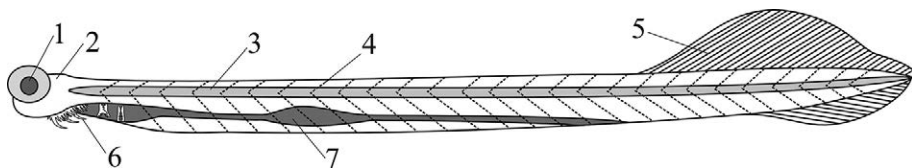


Рис. 1. Схема строения конодонта: 1 – глаза, 2 – голова, 3 – хорда, 4 – миосепты, 5 – хвостовой плавник, 6 – конодонтовый аппарат, 7 – пищеварительная система.

Fig. 1. Conodont body structure: 1 – eyes, 2 – head, 3 – notochord, 4 – myosepta, 5 – caudal fin, 6 – conodont apparatus, 7 – digestive system.

ного инфратипа имеют глаза и фосфатную биоминерализацию – это Vertebrata (позвоночные). Миомеры представителей этого инфратипа должны иметь W-образную, а не V-образную форму, однако есть предположения, что она не просматривается из-за недостаточной сохранности отпечатков [16]. Положение среди позвоночных неопределённое. Конодонты не могут быть отнесены к бесчелюстным прежде всего потому, что имеют нехарактерные для этой группы парные зубовидные элементы, взаимодействующие между собой. Согласно отпечаткам, внешне тело конодонтов похоже на тело круглоротых, но у последних зубовидные элементы не минерализуются и расположены по кругу, вдоль кольцевого хряща. К тому же круглоротые почти не менялись на протяжении своей истории, а конодонты эволюционировали очень быстро. У других бесчелюстных хорошо развит наружный фосфатный скелет, который у конодонтов отсутствует. От челюстноротых конодонты отличаются право-левым (а не верхне-нижним) смыканием элементов аппарата, отсутствием челюстей и парных плавников.

Закключение. По отпечаткам тела, известным в настоящее время, понятно, что: 1) конодонтовый аппарат располагался в передней части тела; 2) конодонтовые элементы не покрывали тело, как чешуя; 3) животное имело передний и задний концы, а значит, было двустороннесимметричным, и т. п. Это сразу позволило отклонить ряд версий об облике конодонтов и подтвердило основные предположения о них, как об активных пелагических животных, использовавших конодонтовый аппарат для питания.



На эмблеме Симпозиума по конодонтам VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона, проходившего в Москве в 1975 г. (рис. 2), за 8 лет до находки первого отпечатка Игорь Сергеевич Барсков, основоположник школы российских конодонтологов [1], нарисовал шуточную реконструкцию конодонта, которая предсказала многие черты животного. За портретом существа изображена сеть, «в которую мы его обязательно поймаем», как говорил Игорь Сергеевич.

Рис. 2. Эмблема Симпозиума по конодонтам VIII Международного конгресса по стратиграфии и геологии карбона, Москва, 1975 г. Рисунок И.С. Барскова.

Fig. 2. Emblem of the Symposium on Conodonts of the VIII International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology, Moscow, 1975. Drawing by I.S. Barskov.

В правой стороне эмблемы показано важное значение, прежде всего, платформенных элементов для стратиграфии и корреляции разнофациальных отложений. Рамиформные элементы служат лишь обрамлением эмблемы. Надпись на латыни "Incerus ceterus carus" означает «Неизвестный, но ценный».

Благодарности и источники финансирования. Авторы выражают признательность профессору геологического факультета МГУ Е.М. Тесаковой, заведующему сектором минералогии и истории Земли, д.г.-м.н. П.А. Чеховичу и с.н.с. Музея землеведения МГУ С.В. Молошникову за конструктивные замечания к работе. Работа выполнена в рамках государственных заданий МГУ им. М.В. Ломоносова.

Литература

1. Алексеев А.С., Горева Н.В., Назарова В.М. Школа И.С. Барскова в области изучения конодонтов // Бюлл. МОИП. Отдел геол. 2020. Т. 95, № 2. С. 3–16.
2. Барсков И.С. Конодонты в современной геологии // Итоги науки и техники. Общая геология. Т. 19. М.: ВИНТИ, 1985. С. 19–93.
3. Барсков И.С., Назарова В.М. О жизненных формах конодонтов // Современная микропалеонтология. Тр. XV Всерос. микропалеонтологического совещания (12–16 сентября 2012 г., Геленджик). Москва – Геленджик, 2012. С. 198–202.
4. Бурий Г.И., Касаткина А.П., Журавлёв А.В. Отпечатки эуконодонтовых животных в нижнекарбоневых сланцах Приполярного Урала // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 10–11. 2008. С. 90–93 (Прил. к журн. «Геология и геофизика», т. 49).
5. Гуравская Г.И., Касаткина А.П. Обзор мировых находок эуконодонтовых животных // Вестник ДВО РАН. 2023. № 5. С. 127–143. DOI: 10.37102/0869-76982023231058.
6. Назарова В.М., Гатовский Ю.А. Конодонтовый жемчуг из девонских отложений в Европейской части России // Вестник МГУ. Сер. 4: Геология. 2019. № 6. С. 35–42.
7. Назарова В.М., Зайцева Л.В. Химический состав позднедевонских фосфатных микрофоссилий Восточно-Европейской платформы // Бюлл. МОИП. Отдел геол. 2018. Т. 93. № 2. С. 42–53.
8. Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Smith M.P. The affinities of conodonts – new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland // Lethaia. 1986. V. 19, no 4. P. 279–291.
9. Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Smith M.P., Clarkson E.N.K., Clark N.D.L. The anatomy of conodonts // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1993. V. 340. P. 405–421.
10. Aldridge R.J., Theron J.N. Conodonts with preserved soft tissue from a new Ordovician Konservat-Lagerstätte // J. Micropalaeontol. 1993. V. 12. P. 113–117. DOI:10.1144/jm.12.1.113.
11. Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R.J. The conodont animal // Lethaia. 1983. V. 16, no 1. P. 1–14.
12. Briggs D.E.G., Kear A. Decay of the lancelet Branchiostoma lanceolatum (Cephalochordata): implications for the interpretation of soft-tissue preservation in conodonts and other primitive chordates // Lethaia. 1993. V. 26, no 4. P. 275–287. DOI:10.1111/j.1502-3931.1993.tb01532.x.
13. Caron J.-B., Jackson D.A. Taphonomy of the Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale // PALAIOS. 2006. V. 21, no 5. P. 451–465. DOI: 10.2110/palo.2003.P05-070R.
14. Conway Morris S. A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia // Palaeontol. 1976. V. 19. P. 199–222.
15. Conway Morris S., Caron J.-B. A possible home for a bizarre Carboniferous animal: is Typhloesus a pelagic gastropod? // Biology Letters. 2022. V. 18 (9). 20220179. DOI: 10.1098/rsbl.2022.0179.
16. Donoghue P.C.J., Purnell M.A., Aldridge R.J. Conodont anatomy, chordate phylogeny and vertebrate classification // Lethaia. 1998. V. 31, no 3. P. 211–219. DOI:10.1111/j.1502-3931.1998.tb00509.x.
17. Donoghue P.C.J., Forey P.L., Aldridge R.J. Conodont affinity and chordate phylogeny // Biological reviews. 2000. V. 75. P. 191–251. DOI:10.1111/j.1469-185X.1999.tb00045.x.
18. Gabbott S.E., Aldridge R.J., Theron J.N. A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa // Nature. 1995. V. 374 (6525). P. 800–803. DOI:10.1038/374800a0.

19. Guravskaya G.I., Kasatkina A.P. Finding of skeletal attaching structures of euconodonts (H-elements) from the Lower Triassic of South Primorye: ecological significance // *Albertiana*. 2017. V. 44. P. 1–3.
20. Melton W., Scott H.W. Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana // *Geol. Soc. of America. Special Paper*. 1973. V. 141. P. 31–65.
21. Mikulic D.G., Briggs D.E.G., Kluessendorf J. A Silurian soft-bodied biota // *Science*. 1985. V. 228. P. 715–717.
22. Murdock D.J.E., Smith M.P. Panderodus from the Waukesha lagerstatte of Wisconsin, USA: a primitive macrophagous vertebrate predator // *Papers in Palaeontol.* 2021. V. 7. Part 4. P. 1977–1993. DOI:10.1002/spp2.1389.
23. Pander C.H. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements. SPb: Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1856. 91 p.
24. Purnell M.A. Conodonts of the Lower Border Group and equivalent strata (Lower Carboniferous) in Northern Cumbria and the Scottish Borders, U.K. Toronto: Royal Ontario Museum, 1992. 80 p.
25. Sweet W.C., Donoghue P.C.J. Conodonts: past, present, future // *J. Paleontol.* 2001. V. 75, no 6. P. 1174–1184. DOI:10.1017/S0022336000017224.

References

1. Alexeyev, A.S., Goreva, N.V., Nazarova, V.M., “I.S. Barskov’s school in conodont studies”, *Bull. Moscow Soc. Nat., Geol.* **95** (2), 3–16 (2020) (in Russian).
2. Barskov, I.S., “Conodonts in modern geology”, *Results of Science and Technology. General Geology* **19**, 19–93 (1985) (in Russian).
3. Barskov, I.S., Nazarova, V.M., “On the conodont life-forms”, *Modern micropaleontology. Proc. of the XV All-Russian Micropaleontological Conf.* (Moscow – Gelendzhik, 2012) (in Russian).
4. Buriy, G.I., Kasatkina, A.P., Zhuravlev, A.V., “Imprints of euconodont animals in the Lower Carboniferous shales of the Subpolar Urals”, *News of paleontology and stratigraphy* **10–11**, 90–93 (2008) (in Russian).
5. Guravskaya, G.I., Kasatkina, A.P., “Review of world finds of euconodont animals”, *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences* **5**, 127–143 (2023). DOI:10.37102/0869-7698_2023_231_05_8 (in Russian).
6. Nazarova, V.M., Gatovsky, Y.A., “«Conodont pearls» from the Devonian deposits of European Russia”, *Moscow University Geology Bull.* **75** (1), 31–39 (2020). DOI:10.3103/S014587522001010X (in Russian).
7. Nazarova, V.M., Zaitseva, L.V., “Chemical composition of late Devonian phosphate microfossils of the East European Platform”, *Bull. Moscow Soc. Nat., Geol.* **93** (2), 42–53 (2018) (in Russian).
8. Aldridge, R.J., Briggs, D.E.G., Clarkson, E.N.K., Smith, M.P., “The affinities of conodonts – new evidence from the Carboniferous of Edinburg, Scotland”, *Lethaia* **19** (4), 279–291 (1986).
9. Aldridge, R.J., Briggs, D.E.G., Smith, M.P., Clarkson, E.N.K., Clark, N.D.L., “The anatomy of conodonts”, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **340**, 405–421 (1993).
10. Aldridge, R.J., Theron, J.N., “Conodonts with preserved soft tissue from a new Ordovician Konservat-Lagerstätte”, *J. Micropaleontol.* **12**, 113–117 (1993). DOI:10.1144/jm.12.1.113.
11. Briggs, D.E.G., Clarkson, E.N.K., Aldridge, R.J., “The conodont animal”, *Lethaia* **16** (1), 1–14 (1983).
12. Briggs, D.E.G., Kear, A., “Decay of the lancelet *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata): implications for the interpretation of soft-tissue preservation in conodonts and other primitive chordates”, *Lethaia* **26** (4), 275–287 (1993). DOI:10.1111/j.1502-3931.1993.tb01532.x.
13. Caron, J.-B., Jackson, D.A., “Taphonomy of the Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale”, *PALAIOS* **21** (5), 451–465 (2006). DOI:10.2110/palo.2003.P05-070R.
14. Conway Morris, S., “A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia”, *Palaeontol.* **19**, 199–222 (1976).
15. Conway Morris, S., Caron, J.-B., “A possible home for a bizarre Carboniferous animal: is *Typhloeus* a pelagic gastropod?”, *Biol. Letters* **18** (9), 20220179 (2022). DOI:10.1098/rsbl.2022.0179.
16. Donoghue, P.C.J., Purnell, M.A., Aldridge R.J., “Conodont anatomy, chordate phylogeny and vertebrate classification”, *Lethaia* **31** (3), 211–219 (1998). DOI:10.1111/j.1502-3931.1998.tb00509.x.

17. Donoghue, P.C.J., Forey, P.L., Aldridge, R.J., "Conodont affinity and chordate phylogeny", *Biol. reviews* **75**, 191–251 (2000). DOI:10.1111/j.1469-185X.1999.tb00045.x.
18. Gabbott, S.E., Aldridge, R.J., Theron, J.N., "A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa", *Nature* **374** (6525), 800–803 (1995). DOI:10.1038/374800a0.
19. Guravskaya, G.I., Kasatkina, A.P., "Finding of skeletal attaching structures of euconodonts (H-elements) from the Lower Triassic of South Primorye: ecological significance", *Albertiana* **44**, 1–3 (2017).
20. Melton, W., Scott, H.W., "Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana", *Geol. Soc. of America. Special Paper* **141**, 31–65 (1973).
21. Mikulic, D.G., Briggs, D.E.G., Kluessendorf, J., "A Silurian soft-bodied biota", *Science* **228** (4700), 715–717 (1985).
22. Murdock, D.J.E., Smith, M.P. "Panderodus from the Waukesha lagerstatte of Wisconsin, USA: a primitive macrophagous vertebrate predator", *Papers in Palaeontol.* **7** (4), 1977–1993 (2021). DOI:10.1002/spp2.1389.
23. Pander, C.H., *Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements* (St-Petersburg: Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1856).
24. Purnell, M.A., *Conodonts of the Lower Border Group and equivalent strata (Lower Carboniferous) in Northern Cumbria and the Scottish Borders, U.K.* (Toronto: Royal Ontario Museum, 1992).
25. Sweet, W.C., Donoghue P.C.J., "Conodonts: past, present, future", *J. Paleontol.* **75** (6), 1174–1184 (2001). DOI:10.1017/S0022336000017224.