

А.П. КАСАТКИНА, Г.И. ГУРАВСКАЯ

## Морфология конодонтовых животных: результаты новых палеонтологических исследований

*На основе новых исследований зубных элементов и полных палеонтологических отпечатков показано своеобразие прото- и эуконодонтовых животных. Даны сравнительные характеристики древним и современным представителям протоконодонта. Приведены новейшие описания морфологических особенностей эуконодонтовых животных. Сравнительно-морфологическим анализом прото- и эуконодонтовых животных, принадлежащих к разным таксонам типового ранга – *Chaetognatha Leucart, 1854* и *Euconodontophylea Kassatkina, Buryi, 1997*, установлено наличие у них многих сходных признаков.*

*Ключевые слова:* конодонтовые животные, протоконодонта, эуконодонта, таксоны типового ранга, зубные элементы, отпечатки, аномальная морфология, тектоническая активность, сравнительно-морфологический анализ.

**Morphology of conodont animals: results of recent paleontological investigations.** A.P. KASSATKINA (V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok), G.I. GURAVSKAYA (Far East Geological Institute, FEB RAS, Vladivostok).

*On the basis of the recent investigations of both tooth elements and whole paleontological imprints we show the originality of the proto- and euconodont animals. The comparative characteristics are given for the ancient and today representatives of the protoconodont. The paper gives the newest descriptions of the morphological features of the euconodont animals. The comparative-morphological analysis of the proto- and euconodont animals, belonging to different taxons of the type rank – *Chaetognatha Leucart, 1854* and *Euconodontophylea Kassatkina, Buryi, 1997*, revealed many similar features present in them.*

*Key words:* conodont animals, protoconodont, euconodont, taxons of the type rank, tooth elements, imprints, anomalous morphology, tectonic activity, comparative-morphological analysis.

Палеонтологический материал важен для понимания происхождения биоты, ее эволюции и той обстановки, в которой обитали организмы. Цель настоящей работы – полное описание и интерпретация признаков ископаемых и современных конодонтовых организмов, широко используемых для решения многих вопросов, связанных с биостратиграфией, биогеографией, палеоэкологией, О-изотопной палеотермометрией, эволюционной морфологией.

Более 150 лет назад в морских отложениях Прибалтики, относимых к ордовику, Х. Пандером были обнаружены микроскопические зубовидные элементы неизвестного животного, названные конодонтами. С. Бенгтсон [14] первым установил несходство внутреннего строения и способа образования трех морфологических разновидностей

---

КАСАТКИНА Алла Петровна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник (Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток), \*ГУРАВСКАЯ Галина Ивановна – кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник (Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток). \*E-mail: buryi@mail.ru

Работа выполнена частично при поддержке гранта РФФИ № 18-05-00023А.

конодонтовых зубных элементов, отнесенных им к разным гистологическим типам – протоконодонтам, параконодонтам и эуконодонтам, различающимся способами нарастания вещества зубных элементов.

Нарастание вещества протоконодонтовых зубных элементов происходило снаружи, со стороны кутикулярной поверхности; таким образом, сами по себе конодонтовые элементы были производными наружного эпителия. У параконодентов, судя по тому, что нарастание вещества элементов происходило по краю базальной полости, необходимо предполагать частичное погружение нижней части элементов в эпителиальную складку. В функционирующем состоянии элементы могли выдвигаться из нее [1].

По данным С. Бенгтсона, крона зубных элементов эуконодонтовых животных формировалась путем внешнего нарастания слоев, полностью окруженных эпителием пищевого мешка, в котором они находились. Наиболее изученными частями эуконодонтовых животных являются зубные элементы ротовых аппаратов, встречающиеся, иногда в больших количествах, практически во всех типах морских отложений от кембрия до триаса включительно. Систематическое положение эуконодонтовых животных до сих пор остается не до конца определенным, так как отпечатки их мягких тканей встречаются очень редко и изучаются сравнительно недавно, со времени находки в 1983 г. в нижнекарбонных известняках Шотландии первого из них [15]. Судя по отпечаткам, эти животные имели узкие (около 2 мм), вытянутые (около 40 мм) червеобразные тела, у которых можно различить голову, туловище и хвостовой отдел. Всего из известняков Грантона описано семь отпечатков, вскрытых по внутренним плоскостям животного. По одному отпечатку обнаружено в верхнеордовикских сланцах Сум (Южная Африка), в нижнесилурийских доломитах Waukesha (Северная Америка) и в нижнекарбонных сланцах Приполярного Урала (Россия) [6]. Имеются данные о морфологии разрозненных Н-скелетных пластинок эуконодентов из нижнетриасовых отложений Южного Приморья [3].

Результаты сравнительно-морфологического исследования Х. Шанявского показали, что древние конодонтовые элементы (зубы прото- и параконодонта) являются (соответственно) элементами, сходными с щетинками и зубчиками современных хетогнат [25], – следовательно, несущие их животные должны относиться к типу *Chaetognatha* Leucart, 1854. Рядом исследователей обнаружены не только зубовидные их элементы, но и полные отпечатки [8, 18, 24, 26].

### **Общая характеристика протоконодонтовых животных (щетинкочелюстные, морские стрелки, сагитта, спаделла, *Chaetognatha*)**

Это исключительно морские свободноживущие в планктоне животные, не переносящие опреснение; лишь немногие виды приспособились к пониженной до 8 ‰ солености. Животные двусторонне-симметричные удлинённые. Размеры половозрелых особей составляют 5–120 мм в зависимости от вида. При отсутствии хорды опорой для тела своеобразным «жидким скелетом» служит целом животных. Внутри опорного целома полость делится туловищно-головной перегородкой на две части: туловищный и головной отделы. Голова хорошо выделяется узкой шеей – характерный признак, отличающий протоконодентов от эуконодентов. Простота организации протоконодонта (щетинкочелюстных) и отсутствие некоторых систем органов – их характерная черта: сочетание примитивной общей организации с высококодифференцированными и своеобразными тканями. Особенно своеобразна мускулатура протоконодонта. Различают продольную и поперечную мускулатуру. Продольная мускулатура обеспечивает резкие, быстрые, скачкообразные движения животного, поперечная – змееобразные движения в латеральном направлении. Сведения по ультрамикроскопии мускулатуры приводятся в работе О. Басурмановой, А. Касаткиной [2]. Внутри каждой фибриллы имеется множество миофибрилл с поперечными полосками. Это создает картину, сходную с таковой у насекомых, однако ультрамикроскопия

выявила морфологические особенности, присущие только единственной в животном мире группе – Chaetognatha, т.е. протоконодону.

Эти уникальные по своему строению мышцы своеобразно реагируют на флуктуации, происходящие в океанической среде: в зонах разломов земной коры имеет место мощная геофизическая активность с выбросами акустических волн и геомагнитных излучений. Характерные морфологические отклонения от нормы (например, отпадение головы от туловища) наблюдаются исключительно в зонах с высокой геофизической активностью, особенно большое число аномалий бывает в зоне сильных землетрясений [10, 22]. При изучении отпечатков древних представителей хетогнат – протоконодонта (*Parmia Gnilovskaya*, 1998 [8]; *Oesia disjuncta* Walcott, 1911 [26]; *Eognathacantha ercainella* Chen and Huang, 2002 [19]; *Paucijaculum samamithion* Schram, 1973 [25]) – обнаружены идентичные морфологические аномалии, характерные для морфологических отклонений современных представителей протоконодонта. Такое сходство позволяет предположить, что в районах обнаружения вышеупомянутых древних протоконодонтов происходили сходные флуктуации, имеющие место и в настоящее время: выбросы жестких акустических волн, геомагнитные излучения, землетрясения.

### **Общая характеристика эуконодонтовых животных**

Эуконодонтовые животные имеют относительно простое строение. Окруженный щупальцевидными отростками узкий щелевидный рот расположен терминально по центру головы. По обе стороны рта внутри мягких тканей находятся парные головные пластинки – Н-скелетные элементы [5]. На брюшной стороне между головой и туловищем наблюдается овальное расширение – пищевой мешок, в котором располагаются зубные аппараты [21]. На внутренних срезах отпечатков из Грантона хорошо видно, что ротовое отверстие переходит в кишку в виде узкой светлой полоски, протягивающейся в сторону хвостового конца. Туловище эуконодонтового животного на внутреннем срезе имеет поперечные структуры, представленные различно ориентированными мускульными тяжами [23]. В одних случаях мускульные тяжи расположены параллельно друг к другу, но перпендикулярно к средней линии туловища животного, в других они косоориентированные с медиальными вершинами, направленными к голове или к хвосту (в зависимости от направления передвижения). Уникальный прекрасно сохранившийся отпечаток из Приполярного Урала (Россия), вскрытый вдоль боковой поверхности, дает возможность составить представление о внешнем облике эуконодонтового животного [16]. Отпечаток имеет длинное (около 4,8 мм), узкое (0,3–0,4 мм) червеобразное тело. Голова животного слабо дифференцирована от туловища. На его поверхности видны поперечные сегменты, расположенные перпендикулярно оси тела. Возможно, эти сегментовидные структуры являются внешним продолжением поперечных мускульных тяжей, наблюдаемых на внутренних срезах отпечатков, описанных выше. По бокам кончика хвоста видны два характерных элемента в виде длинных лучей. Обращает на себя внимание бугорчатая поверхность туловищного отдела, которая создается в основном за счет крупных округлых клеток. Под электронным микроскопом видно, что поверхность туловища эуконодонта покрыта мелкими выступами, или сосочками [4]. На поверхности отпечатка также имеются воронкообразные ямчато-дырчатые микроstructures, которые могут быть отверстиями протоков (*vas deferens*), выводящих секрет на поверхность туловища животного. Все эти микроstructures (округлые клетки, папиллы и воронкообразные вздутия) создают бугорчатый рельеф поверхности тела эуконодонтового животного.

## Морфологические признаки, общие для прото- и эуконодонтовых животных

**Наличие Н-скелетных прикрепительных элементов, или пластинок.** Эуконодонтовые животные сходны с протоконодонтами по характеру построения опорных конструкций тела. По нашим данным, опорные каркасы прото- и эуконоднтов представлены Н-скелетными головными прикрепительными элементами, или пластинками, и мускульной системой.

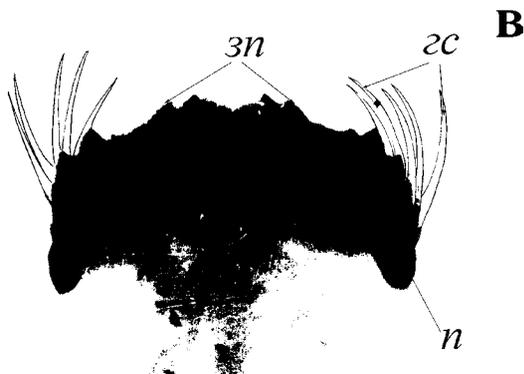
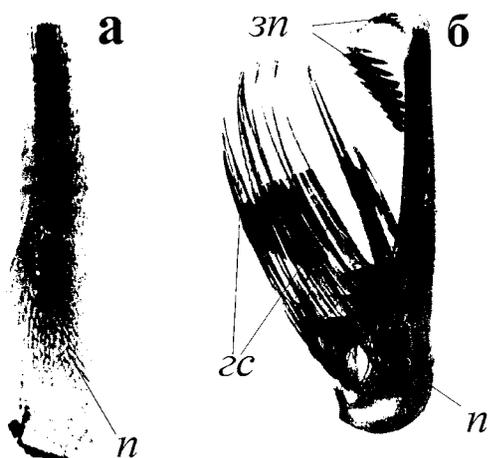
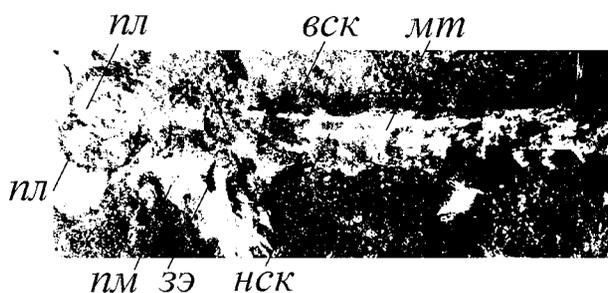


Рис. 1. Н-скелетные прикрепительные пластинки современных хетогнат: а – отдельная прикрепительная пластинка (n); б – прикрепительная пластинка протоконодонта (n) с проекцией на ней щетинок (zc) и зубчиков (zn) зубного аппарата паракондонтов; в – голова хетогнаты с парными прикрепительными пластинками и элементами зубного аппарата



Н-пластинки хетогнат (n) служат для прикрепления и опоры мощного зубного аппарата – щетинок (протоконодонта) (zc) и зубчиков (параконодонта) (zn), а также для прикрепления туловищной мускулатуры (рис. 1). Эта морфологическая структура характерна как для древних, так и для современных протоконоднтов и является важным систематическим признаком типа.

Эуконодонтовые животные также имели парные округлые головные Н-пластинки (n) [17], которые служили для прикрепления мышц. Последние соединяли зубные элементы (зэ) ротового аппарата, находящегося в пищевом мешке (пм), и использовались, по-видимому, для управления ими в процессе питания (рис. 2) [21].

**Сходная мускульная система.** У протоконодонта наблюдается поперечная мускулатура (придонные мелководные *Spadella* и *Aberrospadella* и глубоководные *Bathyspadella*, а также батипелагические *Heterokronia*, *Eukronia*) [12] (рис. 3а).

У эуконодонтовых животных также существуют внутренние поперечные мускульные структуры тела. Различаются косоориентированные и перпендикулярные мускульные тяжи (мм), ориентация которых, по-видимому, зависит от направления основного движения животного. Угол схождения

Рис. 2. Морфология головной части пятого отпечатка эуконодонтового животного из Грантона [13]. Условные обозначения: нл – округлые парные прикрепительные пластинки эуконоднтов; пм – пищевой мешок; зэ – зубные элементы эуконоднтов; мм – мускульные тяжи; вск – верхняя стенка кишки; нск – нижняя стенка кишки

поперечной мускулатуры (*ус*) эуконодентов может быть направлен или к голове, или к хвосту (рис. 3б) [23].

**Отсутствие нотохорда.** На рис. 3б видно, что продольная светлая структура у шестого отпечатка эуконодонтного животного из нижнекарбонных отложений Грантона (Шотландия) не является нотохордом. Этот элемент рассматривается в качестве кишки (*к*), несущей функцию вывода экскрементов из анального отверстия (*ан*).

На отпечатке древней хетогнаты *Protosagitta spinosa* из нижнего кембрия Китая также хорошо заметна узкая светлая продольная структура (кишка), начинающаяся от головы и заканчивающаяся в задней части тела предполагаемым анальным отверстием (рис. 4а, б) [18].

**Сходные органы размножения.**

Органы размножения протоконодонта хорошо видны у *Protosagitta spinosa* из нижнего кембрия Китая [18]. Отпечаток в конце хвостового отдела прозрачный, а ближе к центру – темный, это предполагаемый яичник (*я*) (рис. 4б).

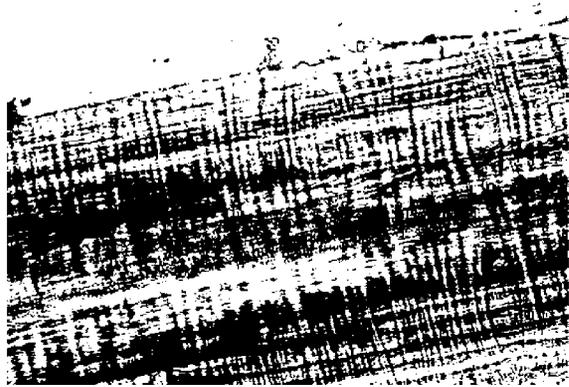
У эуконодентов, судя по первому отпечатку из Грантона, хвостовой отдел также заполнен предположительно мужскими половыми структурами. На его плавниковых лучах видны структуры, по форме напоминающие сперматозоиды протоконодонта (хетогната). У шестого отпечатка из Грантона задняя пара плавников плотно пронизана плавниковыми лучами, обильно усеянными крупными шарообразными комками.

Предполагается, что это сперматозоиды (*сп*), выделяющиеся из полости хвостового отдела (рис. 5).



Рис. 5. Крупные шарообразные комки сперматозоидов на плавниковых лучах эуконодонтных животных. Условные обозначения: *ан* – анальное отверстие; *к* – кишка; *л* – лучи; *мт* – мускульные тяжи; *пн* – предполагаемые плавники; *сп* – сперматозоиды

**а**



*р к кт ус мт ан б*



Рис. 3. Мускулатура конодонтных животных: *а* – поперечная мускулатура протоконодентов [11], *б* – косоориентированная поперечная мускулатура шестого отпечатка эуконодонтного животного из Грантона [13]. Условные обозначения: *ан* – анус; *р* – щелевидное ротовое отверстие; *к* – кишка; *кт* – контуры тела; *мт* – мускульные тяжи; *ус* – угол схождения поперечной мускулатуры

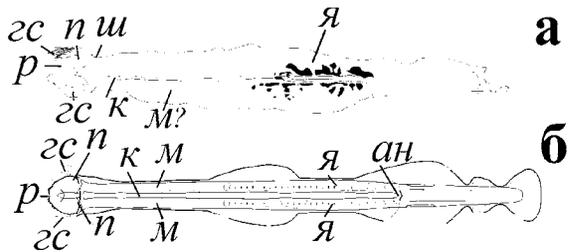
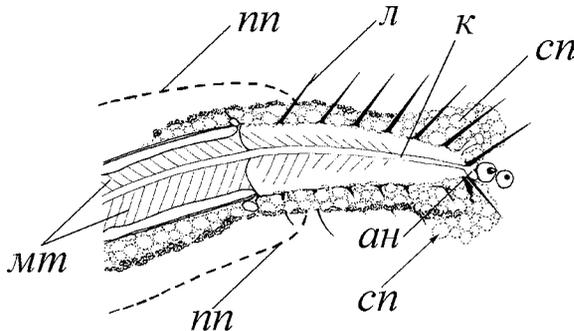


Рис. 4. Органы размножения протоконодонтного животного: *а* – отпечаток протоконодонтного животного (хетогнаты) *Protosagitta spinosa* из нижнего кембрия Китая [18]; *б* – схема морфологии отпечатка. Условные обозначения: *я* – яичники; *гс* – щетинки; *р* – рот; *п* – прикрепительные пластинки; *ш* – шея; *к* – кишка; *м* – мускульные тяжи; *ан* – анальное отверстие



## Морфологические признаки, различающиеся у прото- и эуконоднтов

**Органы захвата пищи.** У протоконодонта, на примере ныне живущих хетогнат, щетинки и зубчики находятся на поверхности головы и служат для непосредственного захвата (щетинки) и удержания подвижной добычи в глотке (зубчики).

У ископаемых эуконоднтовых животных все зубные элементы находятся внутри туловища, в пищевом мешке. По-видимому, часть из них использовалась для фильтрации пищевых частиц от воды. Литературные данные свидетельствуют о том, что зубные элементы эуконодонта расположены относительно друг друга таким образом, что представляют собой сито для отфильтровывания мелких частиц, которые затем поступают в кишечник [20].

**Различное число Н-прикрепительных пластинок.** Самым большим различием между прото- и эуконоднтовыми животными является разное строение их головных скелетных аппаратов. У протоконодонта они содержат четыре скелетные пластинки (две пары). Одна пара расположена на вентральной стороне головы ( $n_1, n_2$ ), другая – на дорзальной стороне ( $n_3, n_4$ ).

У эуконоднтовых животных имеются только две пластинки, составляющие пару ( $nl_1, nl_2$ ) (рис. 6а–в).

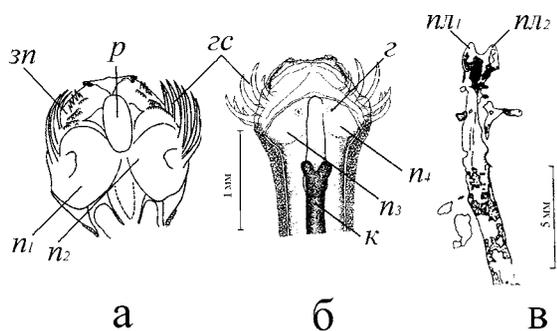


Рис. 6. Четыре прикрепительные пластинки (две пары) протоконоднтов: одна пара на вентральной стороне головы (а), другая – на дорзальной (б) и две прикрепительные пластинки эуконоднтов (в). Условные обозначения:  $n_1$ – $n_4$  – прикрепительные пластинки протоконоднтовых животных;  $nl_1, nl_2$  – прикрепительные пластинки эуконоднтов;  $z$  – глаз;  $zc$  – щетинки;  $zp$  – зубы;  $k$  – кишка;  $p$  – рот

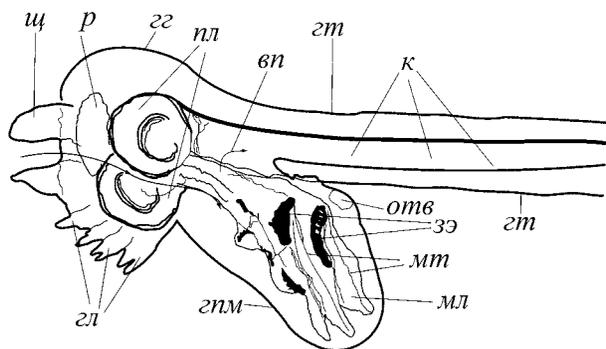


Рис. 7. Схема предполагаемого строения пищевого мешка эуконодптового животного. Условные обозначения:  $p$  – ротовое отверстие;  $k$  – пищевой канал (кишка);  $nl$  – Н-скелетные прикрепительные пластинки эуконоднтов;  $зэ$  – зубные элементы;  $мл$  – мягкая мышечная лопасть;  $мт$  – мышечные тяжи;  $щ$  – щупальца (осязательные, чувствительные и локомоторные – для загона пищи);  $гл$  – головные лопасти;  $гг$  – граница головы;  $гпм$  – граница пищевого мешка;  $гт$  – граница тела;  $отв$  – предполагаемое отверстие (выход воды);  $вп$  – выход пищи в кишку

Головные пластинки коноднтов – важный элемент для эволюционных реконструкций: у протоконоднтовых животных четыре массивные мускульные полосы прикреплены к четырем скелетным пластинкам, в то время как у эуконоднтов – только две.

### Существование пищевого мешка у эуконоднтов.

Все зубные и скелетные элементы и их соединительные ткани у эуконоднтовых животных находились внутри туловища в округлом пищевом мешке, расположенном на вентральной стороне животного (рис. 7).

Как предполагается, в процессе функционирования пищевого мешка поступающие в него пищевые частицы отфильтровывались от воды, удаляемой через специальные отверстия ( $отв$ ). Образовавшийся пищевой комок перемещался по пищевому каналу (кишечнику) ( $k$ ) [21].

**Внешние различия.** У современных и ископаемых протоконоднтов имеется узкая шея, благодаря чему голова хорошо отделена от туловища. У эуконоднтовых животных, напротив,

туловище плавно переходит в головной отдел. Хватательные крючья (щетки) протоконодонта имеют плавный изгиб, который способствует прочности на излом при легкости материала, состоящего из хитиноподобного вещества. Зубовидные элементы эуконодонтовых животных имеют фосфатный состав и иной план строения. У каждого зубовидного элемента имеется несколько прямых или слегка изогнутых зубцов, находящихся на широком базисе. Отдельные элементы образуют скопления в виде зубных ротовых аппаратов. Наиболее распространенные ротовые аппараты эуконодонтовых животных, по-видимому, состоят из пары платформенных Р-элементов, пары листовидных или стержневидных элементов с передним положением главного зубца, пары листовидных элементов со средним положением срединного листа, нескольких пар сходных стержневидных, пилообразных S-элементов, составляющих серию симметричных переходов, одного или, редко, двух непарных симметричных М-элементов [1].

Рассматриваются различия и в эпителиальном покрове тела. Поверхность древнего протоконодонтового животного гладкая, ровная [7], отличающаяся от таковой ископаемых эуконодонтовых животных, поверхность которых бугорчатая за счет многочисленных выпуклых структур. Наличие у эуконодонтов многочисленных воронковидных структур, возможно, связано с их железистой вспомогательной функцией: выделением вязкой субстанции, по-видимому, необходимой для передвижения животного по субстрату, подобно некоторым эдиакарским организмам [9].

**Различная этиология.** Судя по строению зубных аппаратов рассматриваемых животных, они различаются особенностями своего поведения и способа питания. Древние протоконодонты (например, *Parmia Gnilovskaya*, 1998) в условиях недостатка многоклеточных животных, вероятнее всего, использовали свои щетки-крючья для соскребания одноклеточных организмов с бактериальных матов. Однако большая часть современных протоконодонтовых животных являются хищниками [19, 25], поскольку их глотка и туловище способны к большому растяжению, заглатыванию добычи, которая во много раз крупнее их собственного тела – личинки сельди, декапод, амфипод и молодых особей хетогнат.

Эуконодонты, скорее всего, были фильтраторами, способными лишь подгрести мелкие частицы детрита, бактерий, одноклеточных водорослей мягкими лопастями, окружавшими ротовое отверстие, и вместе с водой втягивать их в пищевой мешок. Питательные частицы могли отцеживаться с помощью S-элементов от воды и затем поступать в глотку, где Р-элементы формировали из них пищевой комок, в дальнейшем поступающий в кишку.

## Заключение

Наши исследования показали, что вывод Шаньявского [25] о том, что ископаемые конодонтовые животные, обладающие прото- и параконодонтовыми элементами, принадлежат к типу Chaetognatha, подтверждается и на современном материале.

Установлено также, что хотя протоконодонтовые животные имеют некоторые сходные морфологические признаки с эуконодонтами, между ними существуют фундаментальные различия в строении органов захвата пищи и их функционировании. Сравнительно-морфологический анализ прото- и эуконодонтов позволил выявить у них различия типового ранга. В результате эуконодонтовые животные рассматриваются в составе самостоятельного типа – Eucodontophylea Kassatkina, Buryi, 1997 [12], исчезнувшего из палеонтологической летописи в конце триасового периода, возможно, из-за своей узкой специализации, связанной с предположительно ползающим, придонным образом жизни. Представители типа Chaetognatha Leucart, 1854, являющиеся активными хищниками, напротив, получили широкое распространение в морях современных океанов.

Авторы выражают глубокую признательность Л.Ю. Смирновой, А.М. Попову за помощь в выполнении компьютерной графики прото- и эуконодонтов, а также Ю.Д. Захарову за критические замечания.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Барсков И.С. Конодонты в современной геологии // ВИНТИ. Итоги науки и техники. Общая геология. М., 1985. Т. 19. С. 93–221.
2. Басурманова О.К., Касаткина А.П. Ультраструктура мышцы *Aidanosagitta scarlatoi* (Chaetognatha). Промежуточные филаменты // Докл. АН. 1987. Т. 293, № 1. С. 979–981.
3. Бурый Г.И., Касаткина А.П. Конодонты: стратиграфическое значение и проблемы систематической принадлежности // Вестн. ДВО РАН. 2004. № 2. С. 86–92.
4. Бурый Г.И., Касаткина А.П. Первые данные об ультрамикроскопическом строении отпечатка эуконодонтового животного из Приполярного Урала // Новости палеонтологии и стратиграфии. 2010. Вып. 14. С. 5–10. (Прил. к журналу «Геология и геофизика». Т. 51).
5. Бурый Г.И., Касаткина А.П. Сравнительно-морфологический анализ округлых фосфатных структур эуконодонтов и их функциональное значение // Палеонтол. журн. 2005. № 1. С. 54–58.
6. Бурый Г.И., Касаткина А.П., Журавлев А.В., Сафронов П.П. Уникальная находка отпечатков эуконодонтовых животных из Приполярного Урала // Вестн. ДВО РАН. 2011. № 3. С. 122–126.
7. Гниловская М.Б., Вейс А.Ф., Беккер Ю.Р., Оловянишников В.Г., Раабен М.Е. Доздиакарская фауна Тимана (annelидоморфы верхнего рифея) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2000. Т. 8, № 4. С. 11–39.
8. Гниловская М.Б. Древнейшие аннелидоморфы из верхнего рифея Тимана // Докл. АН. 1998. Т. 359, № 3. С. 369–372.
9. Иванцов А.Ю., Федонкин М.А. Следы самостоятельного передвижения – финальное доказательство животной природы эдиакарских организмов // Эволюция жизни на Земле: материалы II Междунар. симпоз., Томск, 12–15 нояб. 2001 г. Томск, 2001. С. 133–137.
10. Касаткина А.П. Массовые аномалии в планктоне окраинных морей и сопредельных вод Тихого океана // Докл. АН. 1995. Т. 345, № 6. С. 845–847.
11. Касаткина А.П. Щетинкочелюстные морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1982. 135 с.
12. Касаткина А.П., Бурый Г.И. Chaetodonta – новый надтип животных и их положение в системе животного царства // Докл. АН. 1997. Т. 356, № 6. С. 843–845.
13. Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Smith M.P., Clarkson E.N.K., Clark N.D.L. The anatomy of conodonts // Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1993. Vol. B340. P. 405.
14. Bengtson S. The structure of some Middle Cambrian conodonts and early evolution of conodont structure and function // Lethaia. 1976. Vol. 9, N 2. P. 185–206.
15. Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R.J. The conodont animal // Lethaia. 1983. Vol. 26, N 1. P. 1–14.
16. Buryi G.I., Kassatkina A.P., Zhuravlev A.V., Safronov P.P. First finding of euconodont animals (Euconodontophylea) imprints on the territory of Russia // Zoosystematica Rossica. 2010. Vol. 19, N 1. P. 147–153.
17. Buryi G.I., Kassatkina A.P. Rounded phosphatic structures (H elements) of euconodonts and their function (Euconodontophylea) // Zoosystematica Rossica. 2004. Vol. 12, N 2. P. 157–161.
18. Chen J.-Y., Huang D.-Y. A possible Lower Cambrian chaetognath (arrow worm) // Science. 2002. Vol. 298. P. 187.
19. Doguzhaeva L.A., Mutvei H., Mapes R.H. Chaetognath grasping spines from the Upper Mississippian of Arkansas (USA) // Acta Palaeontol. Pol. 2002. Vol. 47. P. 421–430.
20. Donoghue P.C.J., Purnell M.A., Aldridge R.J. Conodont anatomy, chordate phylogeny and vertebrate classification // Lethaia. 1998. Vol. 31. P. 211–219.
21. Guravskaya G.I., Kassatkina A.P. Specific features of the head region in euconodont animals // Zoosystematica Rossica. 2015. Vol. 24, N 1. P. 122–127.
22. Kassatkina A.P., Pantelev E.V., Yurasov G.I., Pogodin A.G., Selivanova E.N., Nadochiy V.V. Morphological anomalies of Chaetognatha in Peter the Great Bay of the Sea of Japan // Oceanography Japan Sea / ed. M.A. Danchenkov. Vladivostok: Dalnauka, 2001. P. 255–259.
23. Kassatkina A.P., Buryi G.I. Muscular system of euconodont animals and their systematic position (Euconodontophylea) // Zoosystematica Rossica. 2007. Vol. 15, N 2. P. 229–235.
24. Schram F.R. Pseudocoelomates and a nemertine from the Illinois Pennsylvanian // J. Paleontol. 1973. Vol. 47. P. 985–989.
25. Szaniawski H. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // Acta Palaeontol. Pol. 2002. Vol. 47. P. 405–419.
26. Walcott C.D. Middle Cambrian annelids // Smithsonian Miscellaneous Collections. 1911. Vol. 57, N 2. P. 109–144.