

Copyright © 2025 by Cherkas Global University



Published in the USA
 Russian Journal of Biological Research
 Issued from 2014
 E-ISSN: 2413-7413
 2025. 12(1): 34-59

DOI: 10.13187/ejbr.2025.1.34

<https://rjbr.cherkasgu.press>


Methodological Notes on the Possibility of Electron Microscopic Study of Fossil Elasmobranch Teeth in Ultra-Low-Budget Laboratories

Pavel L. Alexandrov ^{a, b, *}, Mikhail K. Filippov ^c, Theodor K. Orekhov ^c

^a Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, RAS, Moscow, Russian Federation

^b Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, RAS, Moscow, Russian Federation

^c Semenov Institute of Chemical Physics, RAS (ICP RAS), Moscow, Russian Federation

Abstract

The paper examines the scientific and applied significance of fossil elasmobranch teeth as a key source of evidence for systematics, phylogenetics, and evolutionary morphology. The review section shows that elasmobranch teeth (modified placoid scales associated with cartilaginous jaws) are highly species-specific and are therefore widely used for taxonomic identification, including through diagnostic keys and standardized protocols for collection and description. It is emphasized that, alongside dermal denticles (which lie outside the scope of ichthyodontology), teeth provide morphometric indicators relevant not only to elasmobranch systematics but also to broader questions in evolutionary biology and vertebrate comparative anatomy. In the context of phylogenetic reconstructions, the special role of “paleodontological” evidence is noted: from the classic works of the mid-20th century to modern digital studies, dental characters remain among the most informative “direct witnesses” of evolutionary transformations in sharks and their relatives. A current trend toward formalized processing of morphological data is discussed separately: to analyze patterns of morphogenesis and tooth variability in fossil and extant forms, multivariate statistical approaches are used – primarily PCA to reduce dimensionality and noise in complex character datasets, as well as discriminant analysis for taxonomic separation and for testing classification hypotheses. A major limitation of such reconstructions is identified as taphonomic damage and surface degradation of teeth, which reduce the accuracy of recognizing diagnostic characters and therefore require explicit consideration of taphonomy and stratigraphic context when interpreting morphology. The experimental section demonstrates that, for these purposes, it is possible to automate and re-digitize relatively old 1980s scanning electron microscopes with modest metrological performance and to obtain images comparable to those produced by modern compact electron microscopes at magnifications (useful magnification) from several thousand up to 5,000×, with an upper digitizable limit (due to mechanical instability and image blur) of up to 10,000×. A series of illustrative SEM micrographs of elasmobranch tooth microstructure is presented, with increasing magnification from 35× to 10,000×. For the lowest-magnification “electron macrophotography,” the possibilities of colorization/digital pseudo-color (pseudo-color mode) are shown, yielding coloration comparable to the specimen’s appearance under visual inspection and macrophotography. This approach is currently implemented using artificial intelligence/machine learning tools.

* Corresponding author

E-mail addresses: geochemicalphysics@gmail.com (P.L. Alexandrov)

Keywords: fossilization, taphonomy, elasmobranchs, diagenesis, mineralization, enameloid, SEM, EPMA, WDS, EDS, backscattered electron detector (BSE)

1. Введение

1.1. Систематическое и филогенетическое (эволюционное) значение морфологических признаков зубов ископаемых эласмобранхий.

Общеизвестно, что морфология зубов эласмобранхий – видоизмененных плакоидных чешуй, расположенных на хрящевых челюстях – имеет предельно большое значение в их таксономии и видовой идентификации; существуют идентификационные ключи для определения видов эласмобранхий на основе морфологических характеристик их зубов (Guinot et al., 2018; Pollerspöck, Straube, 2018; Pollerspöck, Straube, 2020). Наряду с дентикулами (которые, несмотря на название, не имеют ничего общего с ихтиоодонтологией, а представляют собой зубообразные чешуйки, покрывающие кожу акул (Atkinson, Collin, 2012; Sibert et al., 2017)), они являются видоспецифичными источниками морфометрических индикаторов и элементами таксономических ключей, имеющими собственные протоколы сбора, коллекционирования, подготовки и описания образцов (Mollen, 2019). Можно говорить об общебиологической эволюционной ценности зубов эласмобранхий в филогенетике не только эласмобранхий, но и в целом позвоночных, в том числе рептилий и млекопитающих (Ciampaglio et al., 2005; Berio, Debais-Thibaud, 2021).

С точки зрения филогенетического/эволюционного анализа (включая эволюционную биологию развития, прогнозирующую возможные формы морфогенеза), вклад палеоодонтологии в филогенетическую реконструкцию, в особенности филогенетическую реконструкцию эласмобранхий сложно переоценить. Задавая вопрос «Что есть эласмобранхий?», с точки зрения эволюционной палеонтологии, согласно работе (Maisey, 2012), мы неизбежно отвечаем на него с фокусом на прямых свидетелях эволюционных преобразований – зубах эласмобранхий (of fossil elasmobranchs have focused on teeth). Начиная с 1930-х гг. зубы эласмобранхий особо широко используются в анализе их эволюционных отношений (Moy-Thomas, 1938, 1939; Schaeffer, Williams, 1977; Janvier, Pradel, 2015). В настоящее время эти работы полностью ведутся в цифровом формате. Выявление гомологий и аналогий в филогении эласмобранхий по поверхности их зубов является классической тематикой (Gillis, Donoghue, 2007), опосредованной применением методов математической морфологии и морфологических ключей в кладистике.

Паттернинг зубов у ранних акул хорошо прослеживается в ходе эволюции их зубов (Maisey et al., 2014). Сейчас в данных целях, а также в целях таксономической идентификации с учётом филогении зубов акул/ископаемых акул по их зубам активно используется метод главных компонент (principal component analysis, PCA), который преобразует коррелированные переменные в новый набор некоррелированных переменных, называемых главными компонентами, что позволяет упростить сложные наборы данных, сохраняя при этом наиболее важную информацию (дисперсию) и уменьшая шум, что делает данные более интерпретируемыми; вместе с ним используется дискриминантный анализ (Marramà, Kriwet, 2017).

Препятствием к точному определению филогении являются тафономические разрушения поверхности зубов эласмобранхий (Boyne, 1970). Однако существуют подходы, учитывающие тафонию и биостратиграфию в данных исследованиях. Рассмотрим эти проблемы подробнее.

1.2. Биогеохимическое, биостратиграфическое, палеоэкологическое и палеобиогеографическое значение зубов ископаемых эласмобранхий

Исследование зубов ископаемых эласмобранхий имеет биостратиграфическое, палеоэкологическое и палеобиогеографическое значение, завязанное на их филогению (Maisey, 1984; Lewy, Cappetta, 1989; Marsili, 2008). Биоминерализация зубов эласмобранхий и микротафonomia их гистологических паттернов выражено реагирует на климатические, долгосрочные метеорологические, биогеохимические и общеэкологические изменения (Jambura et al., 2018; Feichtinger et al., 2021). Своеобразным связующим («прокси») между параметрами зубов эласмобранхий и условиями среды, в которой они обитали, может считаться изотопия их состава (Vennemann et al., 2001), причём не только по органогенам

(Holmes et al., 2005), но и, прежде всего, по кальцию, участвующему в процессах биоминерализации (Akhtar et al., 2020; Akhtar, 2021; Assemet et al., 2024) (хотя, строго говоря, исследования зубов эласмобранхий начались в 19 веке, когда ни изотопии как науки, ни масс-спектрографов типа первых, разработанных Астоном, не существовало (Cope, 1884; Tomes, 1898)). Изотопия биоминерализации (в том числе зубов эласмобранхий) может считаться полностью определяемой метаболическими сетями и гистоспецифичной (Hussey et al., 2012; Díaz-Delgado et al., 2025). Возможности позиционно-чувствительного масс-спектрометрического имэджинга и исследования зубов эласмобранхий дают возможность установить к каким формам биоминерализации можно привязать те или иные пути биологического фракционирования изотопов и каким тканям соответствуют эти пути.

В 1980-е гг. единственными доступными высокоуровневыми методами исследования гомологии различных структур в эволюции эласмобранхий с позиционной чувствительностью были иммунохимические методы (Samuel et al., 1987). Инструменты масс-спектрометрического картирования типа LAMMA не давали нужного разрешения для изотопного гистологического анализа на должном уровне – на уровне клеточной дифференцировки (Miyake et al., 1999).

Гистогенез с последующей биоминерализацией при формировании зубов эласмобранхий отслеживается с позиционной чувствительностью по элементному составу методами рентгеновской (волнодисперсионной или энергодисперсионной) спектроскопии и современными методами масс-спектрометрического имэджинга (Schnetz et al., 2016). Оба типа методов являются безметочными и не вносящими изменений в состав образца до анализа.

1.3. Процессы биоминерализации и фоссилизации зубов эласмобранхий, включая механизмы замещения и вторичные тафономические эффекты

Очевидно, что любые методы анализа, используемые для исследований твердого тела, хороши для анализа продуктов биоминерализации и последующей адекватной фоссилизации зубов, не исключая исследование механизмов замещения и рекристаллизации, если таковые имели место. Наверное, не следует подробно останавливаться на том, что распределение разных химических элементов в зубах (в том числе в enameloid-e – эмалеподобном слое) ископаемых эласмобранхий являлось предметом пристального интереса, начиная с появления первых рентгеноспектральных анализаторов (волнодисперсионных и энергодисперсионных) и специализированных микрозондов (Cameca, Camebax), а также установок исследования катодолюминесценции на основе растровых электронных микроскопов и разработки сравнительно доступных Оже-спектрометров на подобной платформе. Однако интерес к данной проблематике возник существенно раньше (и решался в тот ранний период с использованием поляризационной микроскопии, в том числе с opak-/ультраopak- иллиминаторами). Сравнительно релевантные современному уровню базовых знаний статьи по распределению минералов и паттернов минерализации в зубах эласмобранхий известны с 1970-х гг. (в частности по enameloid-y (Fosse et al., 1974)) и становятся тривиально общераспространенными с 1980-х гг. (в частности, по enameloid-y (Bendix-Almgreen, 1983; Kemp, 1985; Prostack, Skobe, 1988)). В настоящее время работы по распределению минералов и паттернов биоминерализации (и фоссилизационного замещения) в зубах эласмобранхий являются стандартным и неизбежным звеном их исследования, причём работы с скрупулёзным вниманием к enameloid-y до сих пор составляют существенную их часть (Sasagawa, 2002; Enault et al., 2015; Underwood et al., 2015).

Следует указать на причины, заставляющие нас достаточно подробно останавливаться на enameloid-e. «Эмалоид» (enameloid), также известный под названием «дуродентиум», несомненно, является гомологом (или аналогом) эмали млекопитающих, однако по минерализации она качественно отличается от неё – в отличие от гидроксиапатита млекопитающих, дуродентиум состоит из фторапатита и формируется за счёт эмиссии соответствующих неорганических ионов от клеток эпителия при генерации коллагенового матрикса одонтобластами. То есть, в отличие от эмали зуба млекопитающих, эмалоид/enameloid – продукт кооперативной активности эпителиальных и мезенхимальных клеток (Shellis, Miles, 1976; Daculsi, Kerebel, 1980; Sasagawa, 1998; Suga et al., 1992; Prostack, Seifert, 1993; Gillis, Donoghue, 2007; Kawasaki, 2013; Kawasaki et al., 2021; McCormack et al., 2024).

Вполне очевидно, что для исследования подобной эмали структуры необходим арсенал методов электронной микроскопии и рентгеновского, микрозондового анализа. Особенно это необходимо для дифференциального анализа процессов биоминерализации и замещения, в т. ч. в сравнительной палеоморфологии и тафономии, так как общеизвестно, что в зубах четвероногих (надкласса челюстноротых из группы костных позвоночных) дентин минерализуется ранее эмали, но в случае enameloid-а минерализация происходит, предшествуя дентину в зубах рыб. В то же время, у ряда рыб можно найти одновременно и enameloid, и настоящую эмаль (что, кстати, является систематическим/кладистическим признаком).

Поэтому наличие инструментария, позволяющего характеризовать эмаль и enameloid, является существенным вкладом в систематику и «тафономическую хемосистематику» рыб, реализуемую с привлечением инструментального морфологического исследования их зубов, в том числе – с учётом онтогенетической гетеродонтии (Shimada, 2002; Cullen, Marshall, 2019). В настоящее время для данных работ (в отличие от ранних 1990-х гг. (Sasagawa, Akai, 1992) можно использовать как расширенные техники кристаллографии (в обычных работах ограничивающейся стандартным рентгенодифрактографическим анализом (Kesmez et al., 2004)), так и методы рентгеновской микротомографии, которые позволяют одновременно характеризовать саму минеральную структуру зубов и одновременно проследить (визуализируя в колокализации) пути её васкуляризации (Ivanov, Nilov, 2016; Jambura et al., 2019).

1.4. Физиология и экофизиология эласмобранхий в контексте анализа их зубов

В аспекте физиологии и экофизиологии эласмобранхий ископаемые зубы эласмобранхий можно применять в реконструкции:

- Механизмов питания (Moss, 1977; Frazzetta, 1994), включая ранние механизмы всасывающего питания (Coates et al., 2019) (всасывающее питание у различных рыб – способ добычи пищи, при котором рыба резко открывает рот, создавая отрицательное давление, засасывая воду с добычей, в т.ч. мелкими беспозвоночными, планктоном, личинками, мелкой рыбой), а затем выплевывая воду через жабры, оставляя пищу в глотке);
- Функциональной анатомии и биомеханики питания (Wilga, Ferry, 2015);
- Эволюции способов захвата жертвы (Motta, Huber, 2004);
- Экологии питания (Wilga et al., 2007; Cortés et al., 2008; Paredes-Aliaga et al., 2024);
- Процессов резорбции зубов – продуктов биоминерализации – у эласмобранхий (Böttcher, 2024);
- Соотношения размеров тела, рациона и параметров зубов древних эласмобранхий, в том числе в зависимости от сезона (Shimada, 2002; Sommerville et al., 2011; McLennan, 2018);
- Влияние состава океана на биоминерализацию и сохранность зубов эласмобранхий (Leung et al., 2022);
- Онтогенетическую пластичность и степень филэмбриогенетической рекапитуляции превалирующих паттернов у эласмобранхий (и стабильность эволюционных трендов вплоть до современности) (Underwood et al., 2016; Meredith Smith et al., 2019; Dillon, Pimiento, 2025);
- Древних микробиомов эласмобранхий и их роли в физиологии последних (Perry et al., 2021).

1.5. Биогеографическое разнообразие местонахождений зубов ископаемых эласмобранхий

Принципиальная особенность, обеспечивающая заинтересованность биогеографов в изучении ископаемых зубов акул, заключается в повсеместной распространенности их на территории пространственно-разнесенных областях, странах и на разных континентах:

1. В Австралии и Новой Зеландии (Daymond, 1999; Rees et al., 2024), а также на островах Малайского архипелага (напр., Борнео), известного в западной литературе под названием Insulindia или Indo-Australian Archipelago (Kocsis, 2024);
2. В Азии, в частности в:
 - 2.1. Индии (Prasad et al., 2004; Prasad et al., 2017).
 - 2.2. Тайване (Lin et al., 2022).
 - 2.3. Тайланде (Cappetta et al., 2006).
 - 2.4. Южной Кореи (Yun, 2021).

3. В Африке (как Северной ([Adnet et al., 1990](#); [Boulembia, Adnet, 2023](#)), так и Южной ([Smale, 2005](#))).

4. В Антарктике и прилежащих островах (типа острова Сеймур, известного также под названием Симур, находящегося недалеко от полуострова Тринити, северной оконечности Антарктического полуострова ([Long, 1992](#)).

5. В Европе ([Leidner, Thies, 1999](#)), в частности в:

5.1. Австрии ([Feichtinger et al., 2025](#)).

5.2. Бельгии ([Iserbyt, De Schutter, 2012](#)).

5.3. Великобритании ([Paton, 1993](#)).

5.4. Германии ([Höltke et al., 2023](#)).

5.5. Западный Казахстан (общезвестно, что большая часть территории относится к Центральной Азии, но некоторые части, включая Западно-Казахстанскую область, находятся в Европе, делая Казахстан трансконтинентальным государством) ([Radwański, Marcinowski, 1996](#))

5.6. Польше ([Schultz, 1977](#)).

5.7. Европейской части России ([Mertiniene, 1995](#)).

5.8. Украине ([Sokolskyi, Guinot, 2021](#)).

6. Северной Америке, в частности:

6.1. Канаде ([Beavan, Russell, 1999](#); [Mutter et al., 2007](#)).

6.2. США ([Schubert, 2013](#); [Shimada et al., 2015](#); [Swinehart et al., 2020](#)).

7. Южной Америке/Латинской Америке, в частности:

7.1. Аргентине ([Johns et al., 2014](#)).

7.2. Перу ([Landini et al., 2017](#)).

7.3. Чили ([Suaez et al., 2004](#)).

Исходя из изложенного, очевидно, что коллекционное сохранение (или «музеефикация») зубов ископаемых эласмобранхий и их мультипараметрическая каталогизация с целью последующего исследования новыми и классическими методами микроскопии и микроанализа представляет собой актуальную задачу, поскольку, в широком контексте, каждый из таких образцов зубов эласмобранхий является кладезем не(до)оцененной информации ([Marsili, 2007](#); [Andreev, Motchurova-Dekova, 2010](#); [Clayton et al., 2013](#)).

Однако не все музеи, особенно провинциальные и в развивающихся странах имеют современные микроскопы, позволяющие работать над исследованием подобных структур на микроскопическом уровне. В особенности это утверждение верно для электронных микроскопов.

2. Методы

2.1. Потребность в доступных методах исследования.

Исходя из изложенного очевидно, что необходимо повсеместное внедрение методов, обеспечивающих прецизионное микроскопическое микроструктурное исследование зубов эласмобранхий. К таковым методам относятся методы электронной микроскопии, микрозондового анализа, катодолюминесценции в колонне СЭМ под пучком, электронной и рентгеновской микротомографии и т.д. (см. выше). Но они являются дорогостоящими и экзотическими, а в распоряжении многих лабораторий имеются старые электронные микроскопы (в особенности – на территории быв. СССР/СНГ), которые достаточны для визуального контроля образцов, но не имеют оцифровки. С одной стороны, они удобны для просмотра зубов ископаемых эласмобранхий, так как их увеличения и разрешения с избытком хватает для этих целей (хотя не хватает для анализа ультраструктуры клеточной стенки или наноструктуры кристаллов замещения и наноминералогии метаморфизма и метасоматоза в процессах фоссилизации). С другой стороны, необходимо создание средств автоматизации, которые сделали бы их даже при сохранении слабых (и устаревающих) технических параметров релевантными в задачах «палеодонтологических» исследований.

2.2. Выбор инструмента для автоматизации и фотосистемы автоматизации

Jeol JSM-T330A – сканирующий электронный микроскоп конца 1980-х годов, до сих пор обладающий приемлемыми характеристиками. К сожалению, он рассчитан на документирование результатов с помощью плёночных фотоаппаратов, что в наши дни

неудобно. Поэтому мы доработали его, используя цифровой фотоаппарат Canon A590IS, CHDK, кабель синхронизации затвора и переходник, распечатанный на 3D принтере. Подробнее процесс описан ниже.

Нами был использован фотоаппарат Canon A590IS (прошивка 100e), вместо него возможно использовать многие фотоаппараты фирмы Canon. Фотоаппарат должен поддерживать CHDK (Canon Hacker's Development Kit — резидентная программа для компактных и зеркальных цифровых фотоаппаратов фирмы Canon, базирующихся на процессорах DIGIC) (CHDK, 2025). К достоинствам Canon A590IS следует отнести возможность одновременного подключения USB кабеля, блока питания и кабеля передачи аналогового видеосигнала. Использовать фотоаппарат, не имеющий дополнительного входа питания и видеовыхода возможно, но не столь удобно.

2.3. Протокол автоматизации с использованием CHDK – практические рекомендации для пользователя.

2.3.1. Во-первых, требуется установить CHDK на фотоаппарат.

Для этого желательно использовать SD-карту объёмом не более 4 ГБ. Установку CHDK проще всего произвести так:

1. Подготовьте компьютер, подключённый к интернету, SD-карту, которая будет отформатирована, и любую фотографию, сделанную фотоаппаратом.

2. Установите на компьютере Java, если она ещё не установлена: <https://java.com/ru/download/>

3. Скачайте программу-установщик CHDK "STICK" по следующей ссылке: <https://www.softpedia.com/get/Multimedia/Graphic/Digital-Photo-Tools/Mitchell-STICK.shtml>

4. Распакуйте STICK, запустите файл, соответствующий вашей ОС. Для ОС Windows требуется запустить файл stick.bat или stick.cmd (один из них может не приводить к успешной установке CHDK, в таком случае нужно использовать другой) с правами администратора.

5. Перетащите мышью фотографию в красный прямоугольник программы или выберите путь к файлу кнопкой Browse (в некоторых случаях может сработать только один метод). Затем следуйте подсказкам программы. В случае, если вы используете SD-карту объёмом более 4 GB, STICK может не справиться с её подготовкой, в таком случае можно выбрать карту меньшего объёма или подготовить карту самостоятельно, по следующей инструкции: <http://chdk.clan.su/publ/1-1-0-7>

6. После завершения подготовки переведите флажок на карте в положение Lock.

2.3.2. Во-вторых, требуется настроить CHDK:

1. Нажмите на фотоаппарате <Print>, <Menu>.

2. Вы окажетесь в меню CHDK. Нажатием <Set> войдите в раздел <Enhanced photo operations>.

3. С помощью кнопок <Set>, <Up>, <Down> установите следующие параметры:

- a. Disable overrides – No

- b. Override TV type – long exp

- c. Long exp value – введите сюда выдержку, требуемую вашим микроскопом (в случае Jeol JSM-T330A – 38 секунд).

- d. Override AV, Override ISO, Subj dist – тут вы можете выставить диафрагму, ISO и фокусное расстояние фотоаппарата. Мы используем значения «20, 12, 250»

- e. При выставлении значений меню, описанных в предыдущих двух пунктах, слева от значений должны появиться галочки, подтверждающие активность введённых значений.

- f. Disable overrides on start – снять галочку. Этот пункт заставляет CHDK сохранить введённые значения при выключении фотоаппарата.

4. Дважды нажав <Menu>, вернитесь в основное меню, и с помощью <Set>, <Up>, <Down> перейдите в раздел «CHDK settings», в подраздел «Remote parameters».

5. Установите «Enable remote», «Switch type – one push», «Control mode – normal».

6. Нажмите на фотоаппарате <Menu>, <Print>.

2.3.3. В-третьих, следует создать линию синхронизации. Для синхронизации используется импульс напряжением в 3-5В и током в несколько миллиампер, подаваемый по линиям питания USB-входа фотоаппарата со стандартной полярностью. Появление сигнала эквивалентно частичному нажатию на кнопку фотографирования, исчезновение

сигнала эквивалентно полному нажатию на кнопку (началу фотографирования). При создании линии синхронизации в связке Jeol JSM-T330A – Canon A590IS можно поступить следующим образом:

1. Взять кабель USB-A – mini-USB-B.
2. Отрезать разъём USB-A, освободить, зачистить и залудить чёрный и красный провода, белый и зелёный провода можно отрезать.
3. Снять заглушку на правой части передней панели микроскопа и отвинтить два винта, поддерживающих полосу с кнопкой <Shutter>.
4. Найти на ближайшей к кнопке Shutter плате линии земли и питания (для этого посмотрите на pinout любой из микросхем; земля обозначена как Gnd, питание – Vcc).
5. Кнопка <Shutter> имеет две группы переключающих контактов, одна из которых не используется. Подпаяйте к неиспользуемой нормально разомкнутой паре контактов красный провод кабеля USB и линию питания, найденную в предыдущем пункте.
6. Чёрный провод припаяйте к найденной линии земли.
7. Соберите микроскоп.
8. Теперь при подключении USB кабеля к фотоаппарату и нажатию на кнопку <Shutter> будет автоматически начинаться съёмка.

2.3.4. В-четвёртых, требуется переходник для оптического подключения фотоаппарата к экрану микроскопа. Его параметры зависят от используемой системы, для случая связки Jeol JSM-T330A – Canon A590IS была создана следующая модель (см. [Рисунок 1](https://www.tinkercad.com/things/2i7MgsxqgKt-sem)): <https://www.tinkercad.com/things/2i7MgsxqgKt-sem>

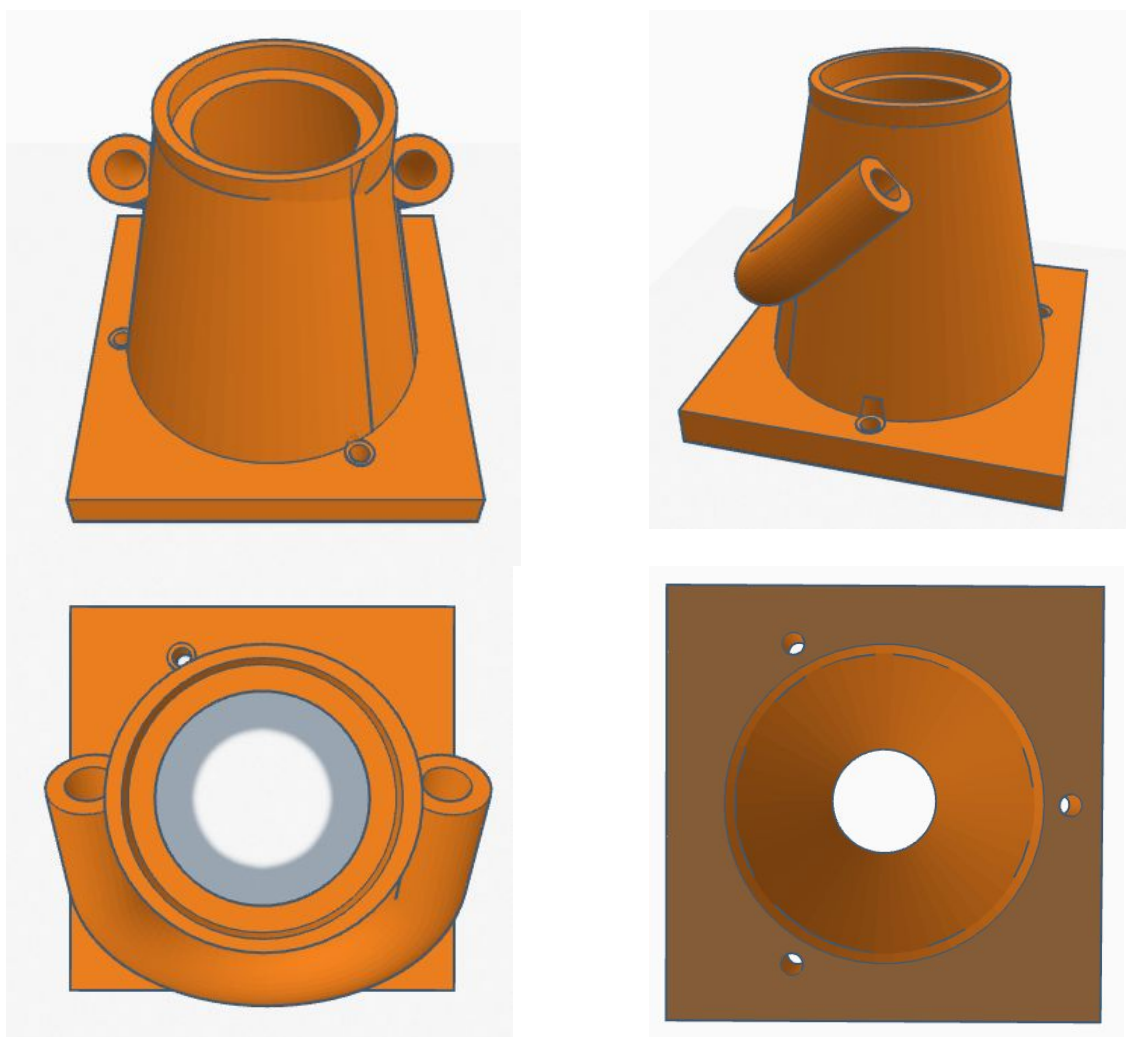


Рис. 1. Переходник для оптического подключения фотоаппарата к экрану микроскопа.

Можно также улучшить обзор маленького экрана растрового микроскопа, подключив к фотоаппарату телевизор с аналоговым видеовходом (через кабель AVC-BC300, STV-250N или стандартный камкордерный кабель, см. схему) или входом Scart (через тот же кабель и переходник «Видео-Scart»).



Рис. 2. Классический способ подключения к внешнему телемонитору переходника STV-250N

В итоге всех вышеперечисленных мероприятий создаётся система, выглядящая как это показано на [Рисунках 3а, 3б](#).

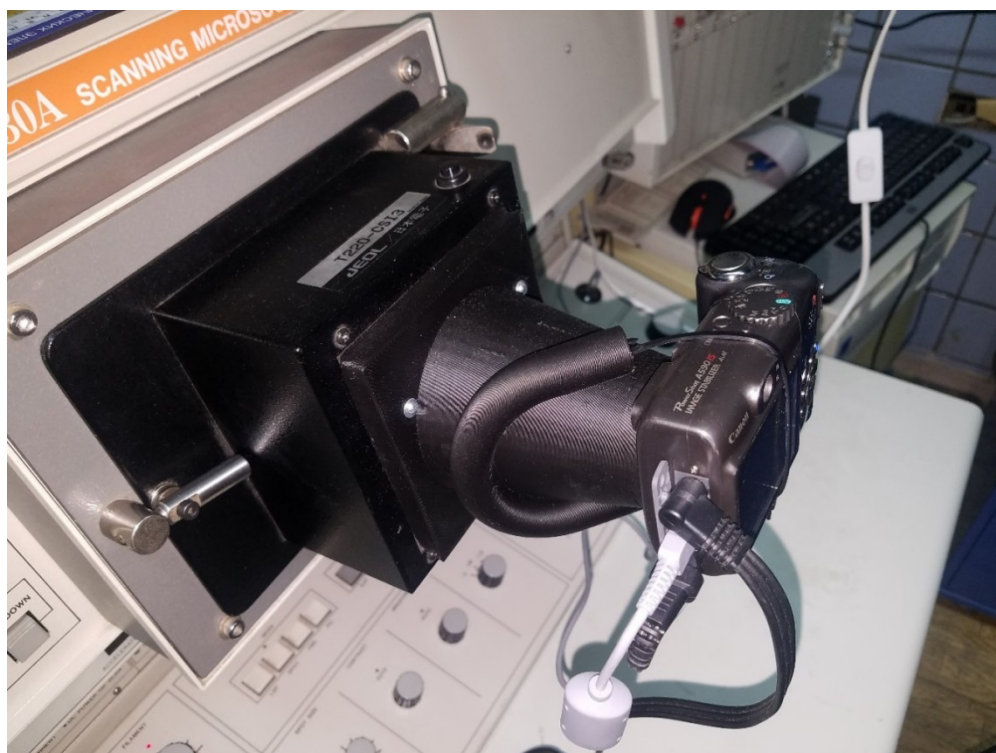


Рис. 3а. Общий вид переходника с фотоаппаратом, расположенного и закрепленного на мониторе сканирующего электронного микроскопа

2.4. Последовательность действий оператора. Процесс фотографирования

1. Настройтесь на изображение, как обычно.
2. Установите минимальный Spot size, настройте яркость и контрастность.
3. Настройте время экспозиции кадра (в случае Jeol JSM-T330A – нажмите клавишу «Qucik» слева от «Shutter»).
4. Закройте крышку фотодокументатора. Включите фотоаппарат. В случае Canon A590IS, фотоаппарат должен быть в режиме «М», и требуется выбрать ручной фокус.

5. Для Jeol JSM-T330A имеет смысл добиться гашения послесвечения экрана. Для этого опустите клавишу «Slow 1», не отпуская её, подождите 3-4 секунды, опустите клавишу «Shutter», отпустите клавишу «Slow 1», после этого отпустите клавишу «Shutter».

6. Если всё сделано правильно, фотоаппарат сделает кадр с экрана микроскопа за время экспозиции, затем за то же время сделает темновой кадр, вычтет второй из первого, и запишет его на SD-карту.

7. Полученную серию фотографий удобно обрабатывать программой Irfanview в режиме «File → Batch conversion/rename → Advanced».



Рис. 3б. Система с внешним телемонитором в процессе фотографирования с экрана СЭМ

2.5. Размещение образцов

Образцы размещаются на вращающемся столике так, как это показано на [Рисунке 4а](#) (вид сверху) и [Рисунке 4б](#) (вид сбоку).

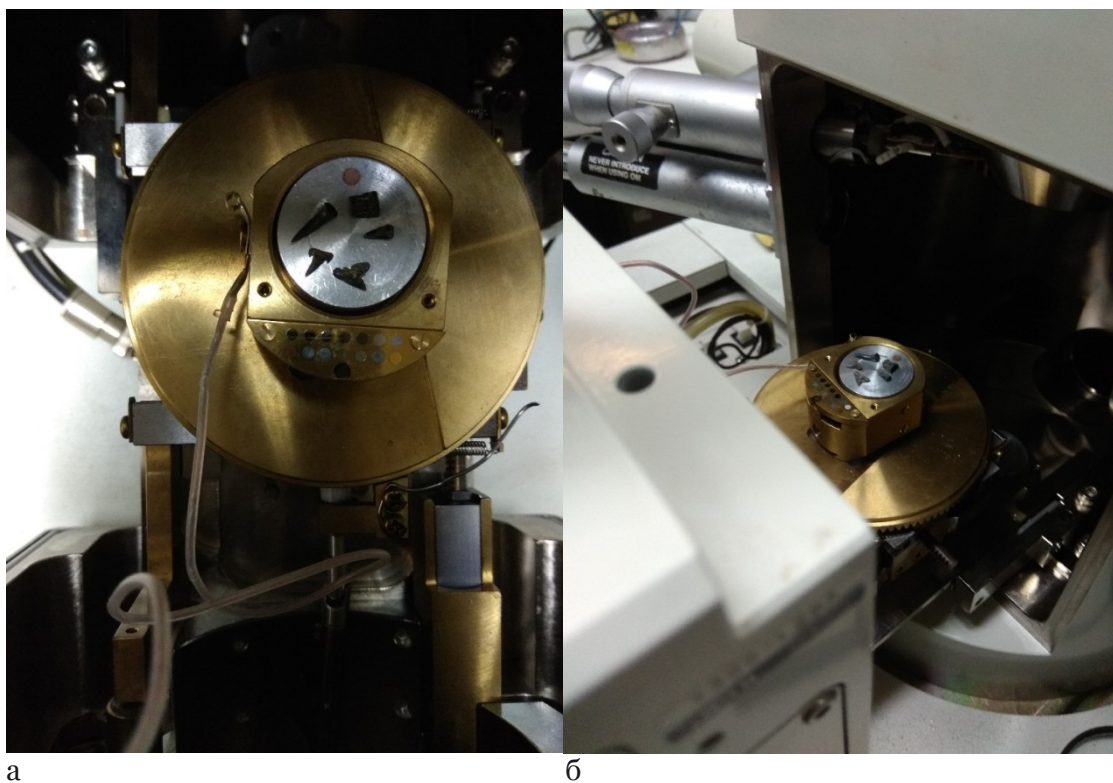


Рис. 4. Размещение образцов на вращающемся столике электронного микроскопа.

3. Результаты

Результаты – электронные микрофотографии изображений зубов ископаемых эласмобранхий при разных увеличениях представлены на сериях изображений ниже:

– **Рисунок 5.** Общий вид зуба при 35х, масштабная линейка/скейлбар – 500 мкм. Ускоряющее напряжение – 5 кВ. На рисунке (а) показана исходная микрофотография, на рисунке (б) её колоризация с использованием средств искусственного интеллекта.

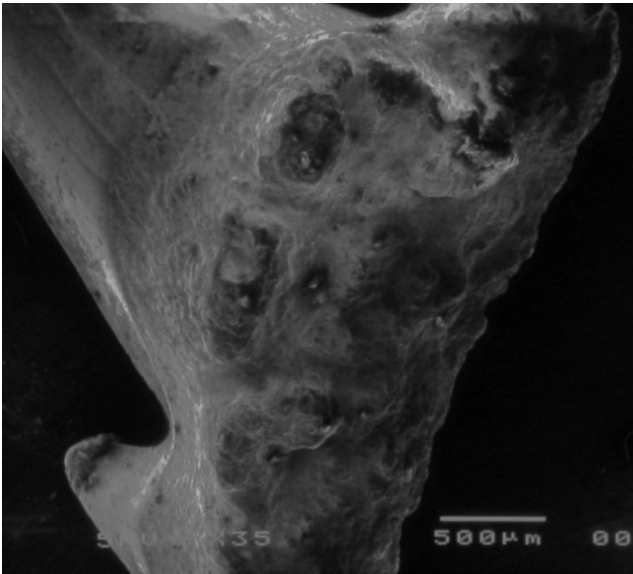
– **Рисунок 6.** Тот же образец. Увеличение 200х, скейлбар – 100 мкм, ускоряющее напряжение – 5 кВ.

– **Рисунок 7.** Тот же образец. Увеличение 750х, скейлбар – 10 мкм, ускоряющее напряжение – 5 кВ.

– **Рисунок 8:** Тот же образец. Увеличение 1 500х, скейлбар – 10 мкм, ускоряющее напряжение – 5 кВ.

– **Рисунок 9:** Тот же образец. Увеличение 5 000 х, ускоряющее напряжение – 5 кВ.

– **Рисунок 10:** Тот же образец. Увеличение 10 000 х, ускоряющее напряжение – 5 кВ.



а



б

Рис. 5. Общий вид зуба при увеличении 35х (а – исходная микрофотография; б – её колоризация с использованием средств искусственного интеллекта), масштабная линейка/ скейлбар – 500 мкм. Ускоряющее напряжение – 5 кВ

Можно видеть, что в диапазоне от до 35 х («электронная макрофотография») до 5 000 х увеличения все микроструктуры визуализируются достаточно хорошо, а на границе между 5 000 х и 10 000 х начинается размывание изображения, довольно сильно мешающее качественной визуализации на микрофотографии с 10 000 х. В то же время, когда очевидны причины размытия, связанные с нестабильностью по току, механическими вибрациями и т.д., нестабильности могут быть устранены (но этот вопрос не входит в предмет интереса, описываемый в настоящей статье, а для палеонтолога, работавшего с оптическим микроскопом, 5 000 х – также довольно существенный прогресс в понимании микроархитектуры ископаемого образца).

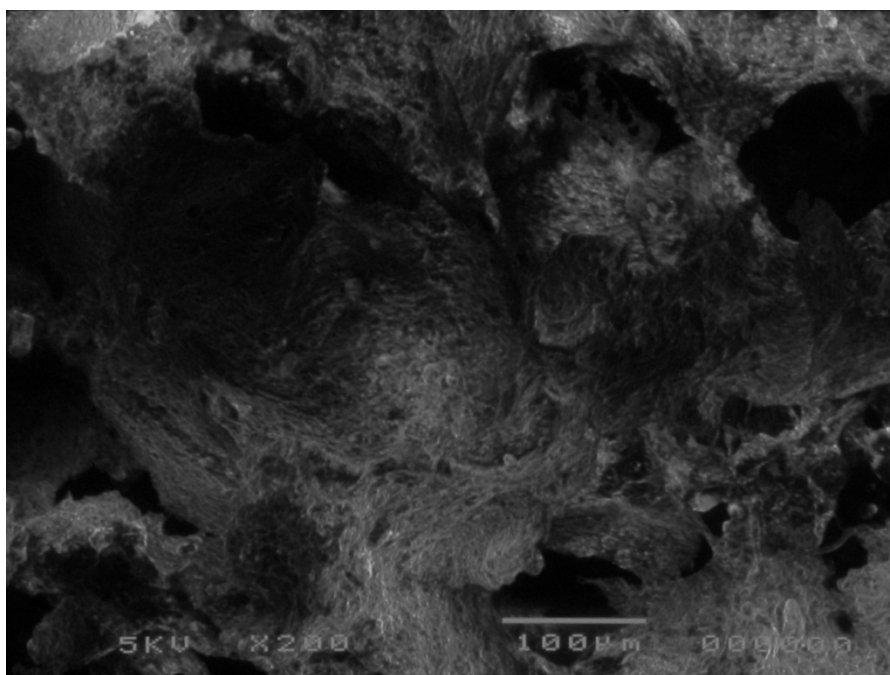


Рис. 6. Тот же образец. Увеличение 200х, скейлбар – 100 мкм, ускоряющее напряжение – 5 кВ

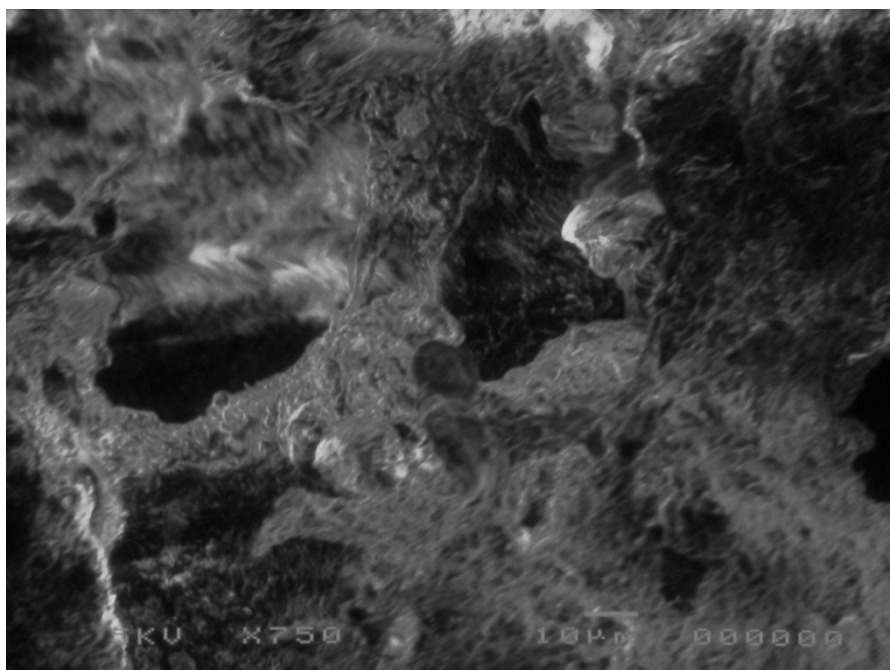


Рис. 7. Тот же образец. Увеличение 750х, скейлбар – 10 мкм, ускоряющее напряжение – 5 кВ

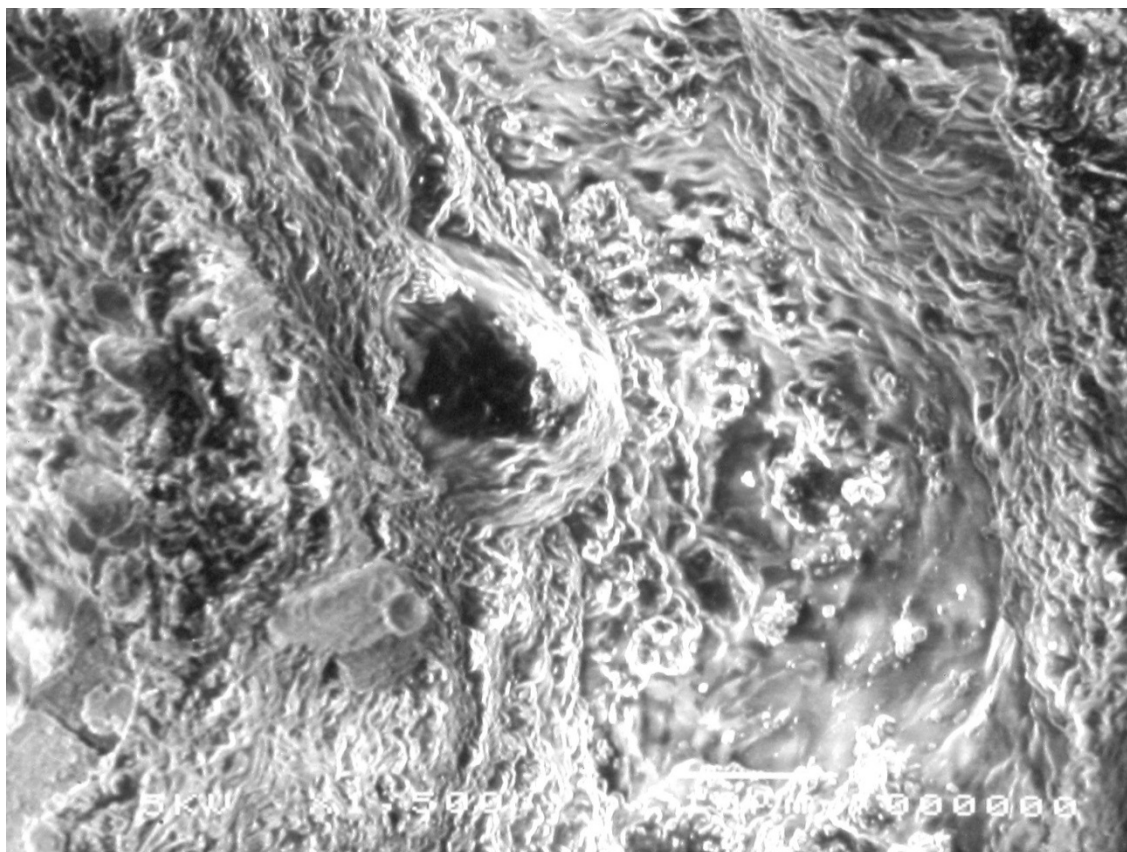


Рис. 8. Тот же образец. Увеличение 1 500х, скейлбар – 10 мкм, ускоряющее напряжение – 5 кВ

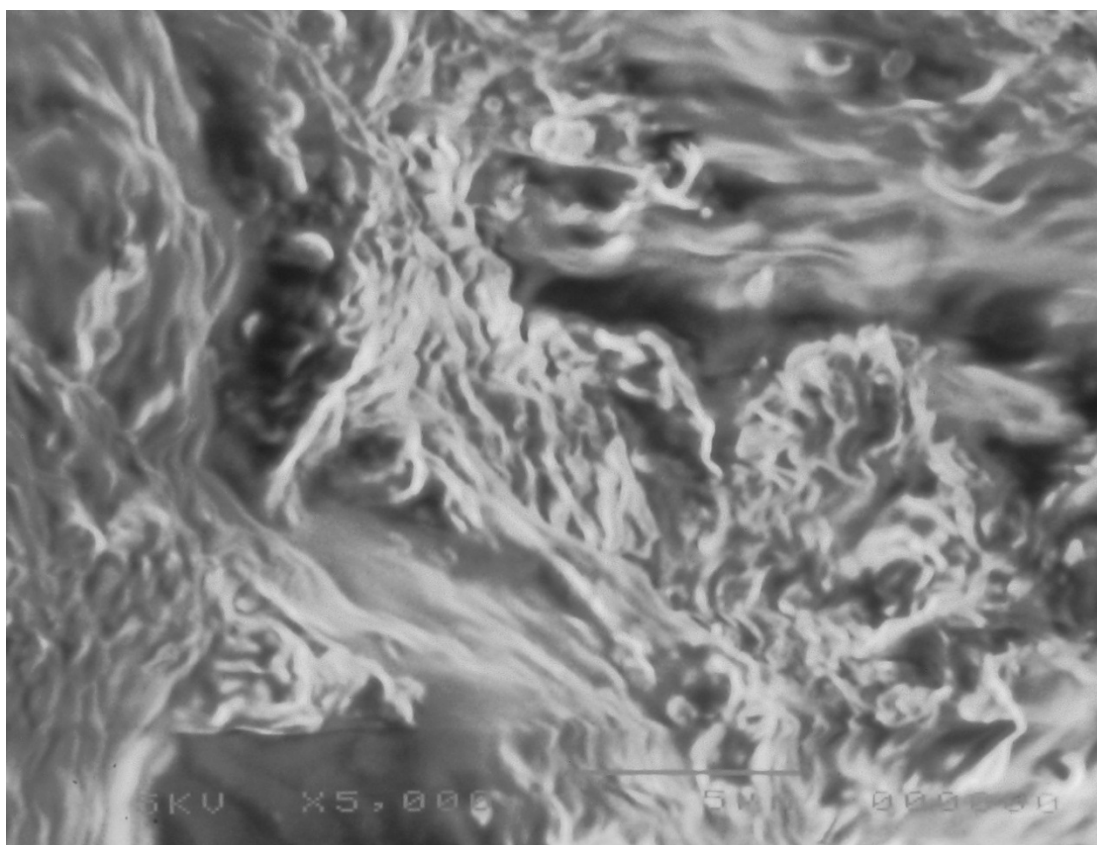


Рис. 9. Тот же образец. Увеличение 5 000 х, ускоряющее напряжение – 5 кВ

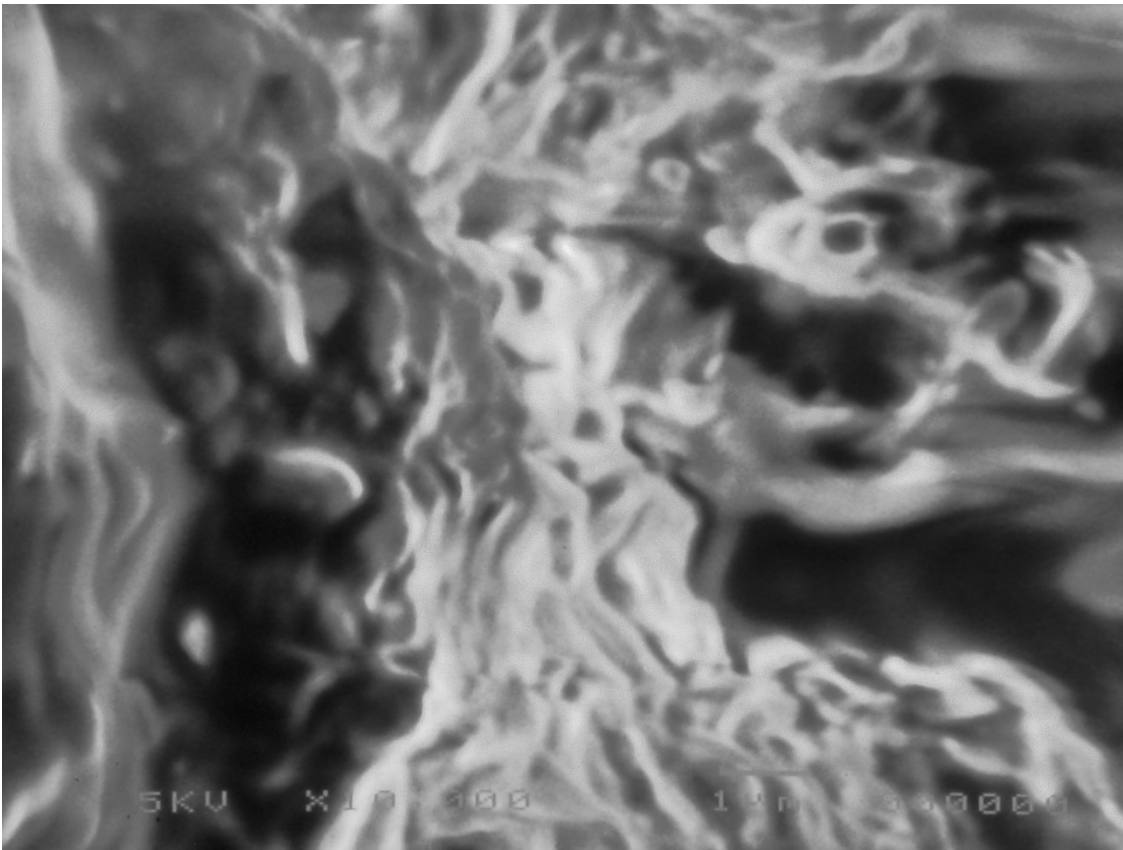


Рис. 10. Тот же образец. Увеличение 10 000 x, ускоряющее напряжение – 5 кВ

4. Заключение

В статье рассматривается научная и прикладная значимость зубов ископаемых эласмобранхий как ключевого источника данных для систематики, филогенетики и эволюционной морфологии. В обзорной части показано, что зубы эласмобранхий (видоизменённые плакоидные чешуи, связанные с хрящевыми челюстями) обладают высокой видоспецифичностью и потому широко используются в таксономической идентификации, включая применение диагностических ключей и стандартизованных протоколов сбора и описания. Подчёркивается, что наряду с кожными дентикулами (не относящимися к ихтиоодонтологии) зубы дают морфометрические индикаторы, релевантные не только для систематики эласмобранхий, но и для более широких задач эволюционной биологии и сравнительной анатомии позвоночных. В контексте филогенетических реконструкций отмечается особая роль «палеоодонтологических» данных: начиная с классических работ середины XX века и вплоть до современных цифровых исследований, именно зубные признаки остаются одним из наиболее информативных «прямых свидетелей» эволюционных преобразований у акул и их родственников. Отдельно обсуждается современный тренд к формализованной обработке морфологических данных: для анализа паттернов морфогенеза и варибельности зубов у ископаемых и современных форм применяются методы многомерной статистики, прежде всего РСА как способ уменьшения размерности и шумов в сложных наборах признаков, а также дискриминантный анализ для таксономического разделения и проверки классификационных гипотез. Существенным ограничением этих реконструкций названы тафономические повреждения и деградация поверхности зубов, снижающие точность распознавания диагностических признаков, что требует явного учёта тафономии и стратиграфического контекста при интерпретации морфологии.

Тем самым эта статья формулирует рамку для комплексного подхода, в котором морфологическая систематика и филогенетика зубов эласмобранхий сопрягаются с оценкой сохранности и микроморфологических критериев/дескрипторов, получаемых методами

электронной микроскопии, что должно повысить надёжность идентификаций и эволюционных выводов при работе с ископаемым материалом. В контексте настоящей работы также принципиально, что геохимическое картирование должно быть SEM-навигационным. Это снижает риск артефактов – продуктов ошибочного приписывания тафономических или диагенетических градиентов физиологии и позволяет корректно сравнивать зубы из разных палеобассейнов, осадочных фаций и климатических режимов.

В экспериментальной части показано, что можно для этих целей автоматизировать и вновь оцифровать достаточно старые сканирующие электронные микроскопы 1980-х гг. с невысокими метрологическими характеристиками и получать на них изображения на уровне достаточно современных компактных электронных микроскопов с увеличением (полезным увеличением) от нескольких тысяч до 5 000 крат и с предельным выводимым на оцифровку (в силу механической нестабильности и размытия изображения) до 10 000 крат. Приведен ряд иллюстративных электронных микрофотографий микроструктуры зубов эласмобранхий с нарастающим увеличением от 35х до 10 000х. Для минимальной по увеличению «электронной макрофотографии» показаны возможности колоризации/создания цифрового псевдоцвета (pseudo-color mode), сопоставимого с цветом образца в условиях визуального наблюдения и макрофотографии. Этот подход реализуется сейчас с использованием средств искусственного интеллекта/машинного обучения.

5. Вклад авторов

1. Павел Л. Александров – Автоматизация электронного микроскопа. Экспедиционные работы по сбору зубов ископаемых эласмобранхий. Получение микрофотографий ископаемых зубов эласмобранхий в диапазоне увеличения от 35 х до 10 000 х (Alexandrov et al., 2019). Написание раздела «Материалы и методы» и полного руководства пользователя электронного микроскопа JEOL JSM, оцифрованного и модернизированного им.

2. Михаил К. Филиппов – Реставрация вакуумных систем, очистка колонны электронного микроскопа, ввод в эксплуатацию нового источника питания, замена технических масел.

3. Фёдор К. Орехов – Вклад в написание рентгеноспектральной части обзора.

6. Благодарности

Авторы выражают признательность организаторам общедоступной инфраструктуры просвечивающей и сканирующей электронной микроскопии в ИХФ РАН и в корпусе ИБХФ РАН (<https://timeresolvedelectronmicroscopy.com/>; <https://www.electronmicroscopy.tech/>) за коллаборацию и обсуждение возможностей электронно-микроскопического исследования зубов ископаемых эласмобранхий в низкобюджетных лабораториях, благодаря чему и была написана эта статья.

Литература

CHDK – CHDK. Список поддерживаемых фотоаппаратов. [Электронный ресурс]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/CHDK#Поддерживаемые_модели_цифровых_фотоаппаратов (дата обращения: 25.09.2025).

Adnet et al., 1990 – Adnet S., Marivaux L., Cappetta H., Charruault A.L., El Mabrouk E., Jiquel S., Ammar H.K., Marandat B., Marzougui W., Merzeraud G., Temani R. Diversity and renewal of tropical elasmobranchs around the Middle Eocene Climatic Optimum (MECO) in North Africa: New data from the lagoonal deposits of Djebel el Kébar, Central Tunisia // *Palaeontologia Electronica*. 1990. 23(2): a38.

Akhtar et al., 2020 – Akhtar A.A., Santi L.M., Griffiths M.L., Becker M., Eagle R.A., Kim S., Kocsis L., Rosenthal Y., Higgins J.A. A record of the $\delta^{44}/^{40}\text{Ca}$ and [Sr] of seawater over the last 100 million years from fossil elasmobranch tooth enamel // *Earth and Planetary Science Letters*. 2020. 543: 116354.

Akhtar, 2021 – Akhtar A.A. Ca cycling in seawater: insights from isotopic studies of elasmobranch teeth and shallow-water carbonates. Princeton University, 2021.

Alexandrov et al., 2019 – Alexandrov P.L., Gradova M.A., Gradov O.V. SEM measurements of teeth of Elasmobranchs (Chondrichthyes, Elasmobranchii) [preliminary non-processed raw data]. IEEE Dataport. 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.21227/e6sz-d392>

- Andreev, Motchurova-Dekova, 2010 – Andreev P., Motchurova-Dekova N. Checklist of the fossil shark and bony fish teeth (Elasmobranchii and Actinopterygii) housed at the National Museum of Natural History, Sofia // *Bulletin of the Natural History Museum*. 2010. 3: 115-129.
- Assemat et al., 2024 – Assemat A., Adnet S., Bayez K., Hassler A., Arnaud-Godet F., Mollen F.H., Girard C., Martin J.E.. Exploring diet shifts and ecology in modern sharks using calcium isotopes and trace metal records of their teeth // *Journal of Fish Biology*. 2024. 105(5): 1469-1481.
- Atkinson, Collin, 2012 – Atkinson C.J., Collin S.P. Structure and topographic distribution of oral denticles in elasmobranch fishes // *The Biological Bulletin*. 2012. 222(1): 26-34.
- Beavan, Russell, 1999 – Beavan N.R., Russell A.P. An elasmobranch assemblage from the terrestrial-marine transitional leithbridge coal zone (Dinosaur Park Formation: Upper Campanian), Alberta, Canada // *Journal of Paleontology*. 1999. 73(3): 494-503.
- Bendix-Almgreen, 1983 – Bendix-Almgreen S.E. Carcharodon megalodon from the Upper Miocene of Denmark, with comments on elasmobranch tooth enameloid: coronoin // *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. 1983. 32(1-2): 1-32.
- Berio, Debiais-Thibaud, 2021 – Berio F., Debiais-Thibaud M. Evolutionary developmental genetics of teeth and odontodes in jawed vertebrates: a perspective from the study of elasmobranchs // *Journal of Fish Biology*. 2021. 98(4): 906-918.
- Böttcher, 2024 – Böttcher R. Root resorption during tooth replacement in sharks – A unique character of the Hybodontiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii) // *Palaeodiversity*. 2024. 17(1): 121-194.
- Boulembia, Adnet, 2023 – Boulembia S., Adnet S. A new Palaeogene elasmobranch fauna (Tebessa region, eastern Algeria) and the importance of Algerian-Tunisian phosphates for the North African fossil record // *Annales de Paléontologie*. 2023. 109(3): 102632.
- Boyne, 1970 – Boyne P.J. Study of the chronologic development and eruption of teeth in elasmobranchs // *Journal of dental research*. 1970. 49(3): 556-560.
- Cappetta et al., 2006 – Cappetta H., Buffetaut E., Cuny G., Suteethorn V. A new elasmobranch assemblage from the Lower Cretaceous of Thailand // *Palaeontology*. 2006. 49(3): 547-555.
- Ciampaglio et al., 2005 – Ciampaglio C.N., Wray G.A., Corliss B.H. A toothy tale of evolution: convergence in tooth morphology among marine Mesozoic–Cenozoic sharks, reptiles, and mammals // *The Sedimentary Record*. 2005. 3(4): 4-8.
- Clayton et al., 2013 – Clayton A.A., Ciampaglio C.N.C., Cicimurri D.J. An Inquiry into the Stratigraphic Occurrence of a Claibornian (Eocene) Vertebrate Fauna from Covington County, Alabama // *Bulletin of the Alabama Museum of Natural History*. 2013. 31(2).
- Coates et al., 2019 – Coates M.I., Tietjen K., Olsen A.M., Finarelli J.A. High-performance suction feeding in an early elasmobranch // *Science Advances*. 2019. 5(9): eaax2742.
- Cope, 1884 – Cope E.D.. On the structure of the skull in the elasmobranch genus *Didymodus* // *Proceedings of the American Philosophical Society*. 1884. 21(116): 572-590.
- Cortés et al., 2008 – Cortés E., Papastamatiou Y.P., Carlson J.K., Ferry-Graham L., Wetherbee B.M., Cyrino J.E.P., Bureau D.P., Kapoor B.G. An overview of the feeding ecology and physiology of elasmobranch fishes // *Feeding and digestive functions of fishes*. 2008. Pp. 393-443.
- Cullen, Marshall, 2019 – Cullen J.A., Marshall C.D. Do sharks exhibit heterodonty by tooth position and over ontogeny? A comparison using elliptic Fourier analysis // *Journal of Morphology*. 2019. 280(5): 687-700.
- Daculsi, Kerebel, 1980 – Daculsi G., Kerebel L.M.. Ultrastructural study and comparative analysis of fluoride content of enameloid in sea-water and fresh-water sharks // *Archives of Oral Biology*. 1980. 25(3): 145-151.
- Daymond, 1999 – Daymond S.M. *Gondwanodus irwinensis* gen. et sp. nov., a new elasmobranch from the Early Permian (Late Sakmarian) Fossil Cliff Member of the Holmwood Shale, Perth Basin, Western Australia // *Records – Western Australian Museum*. 1999. 19(4): 371-378.
- Díaz-Delgado et al., 2025 – Díaz-Delgado E., Chung M.T., Magozzi S., Willis T.J., Trueman C.N. Potential metabolic records in isotope signals of chondrichthyan hard tissues // *Journal of Fish Biology*. 2025. In press.

- Dillon, Pimiento, 2025 – Dillon E.M., Pimiento C. Aligning paleobiological research with conservation priorities using elasmobranchs as a model // *Paleobiology*. 2025. 51(1): 112-131.
- Enault et al., 2015 – Enault S., Guinot G., Koot M. B., Cuny G. Chondrichthyan tooth enameloid: past, present, and future // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2015. 174(3): 549-570.
- Feichtinger et al., 2021 – Feichtinger I., Ivanov A.O., Winkler V., Dojen C., Kindlimann R., Kriwet J., Pfaff C., Schraut G. Stumpf S.. Scarce ctenacanthiform sharks from the Mississippian of Austria with an analysis of Carboniferous elasmobranch diversity in response to climatic and environmental changes // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2021. 41(2): e1925902.
- Feichtinger et al., 2025 – Feichtinger I., Weinmann A.E., Harzhauser, M., Schwarzhan W., Golebiowski R., Pollerspöck J. Deep-marine elasmobranchs from the Badenian (Langhian, Middle Miocene) of the Central Paratethys of Austria // *Austrian Journal of Earth Sciences*. 2025. 118(1): 205-217.
- Fosse et al., 1974 – Fosse G., Risnes S., Holmbakken N. Mineral distribution and mineralization pattern in the enameloid of certain elasmobranchs // *Archives of Oral Biology*. 1974. 19(9): 771-IN5.
- Frazzetta, 1994 – Frazzetta T.H. Feeding mechanisms in sharks and other elasmobranchs. Biomechanics of feeding in vertebrates (pp. 31-57). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1994.
- Gillis, Donoghue, 2007 – Gillis J.A., Donoghue P.C. The homology and phylogeny of chondrichthyan tooth enameloid // *Journal of Morphology*. 2007. 268(1): 33-49.
- Gillis, Donoghue, 2007 – Gillis J.A., Donoghue P.C. The homology and phylogeny of chondrichthyan tooth enameloid // *Journal of Morphology*. 2007. 268(1): 33-49.
- Guinot et al., 2018 – Guinot G., Adnet S., Shimada K., Underwood C.J., Siversson M., Ward, D.J., Kriwet J., Cappetta H. On the need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species // *Zootaxa*. 2018. 4461(1): 118-126.
- Holmes et al., 2005 – Holmes L., Huveneers C., Raoult V., Clarke T. M., Dietz C., Meyer L. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$ isotope values from preserved elasmobranch jaws: Implications for ecological studies from existing collections // *Marine Environmental Research*. 2005. 207: 107063.
- Höltke et al., 2023 – Höltke O., Salvador R.B., Rasser M.W. Trophic relationships in the Early Miocene Upper Marine Molasse of Baden-Württemberg, Southwest Germany, with special emphasis on the elasmobranch fauna // *Palaeontologia Electronica*. 2023. 26(3): 1-38.
- Hussey et al., 2012 – Hussey N.E., MacNeil M.A., Olin J.A., McMeans B.C., Kinney M.J., Chapman D.D., Fisk A.T. Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions // *Journal of fish biology*. 2012. 80(5): 1449-1484.
- Iserbyt, De Schutter, 2012 – Iserbyt A., De Schutter P.J. Quantitative analysis of Elasmobranch assemblages from two successive Ypresian (early Eocene) facies at Marke, western Belgium // *Geologica belgica*. 2012. 15(3): 146-155.
- Ivanov, Nilov, 2016 – Ivanov A.O., Nilov S.P. Microtomographic research of the vascularization system in the teeth of Palaeozoic sharks / *Abstract book of the 2016 Annual Bruker microCT User Meeting*. 2016. Pp. 203-206.
- Jambura et al., 2018 – Jambura P.L., Pfaff C., Underwood C.J., Ward D.J., Kriwet J. Tooth mineralization and histology patterns in extinct and extant snaggletooth sharks, Hemipristis (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) – Evolutionary significance or ecological adaptation? // *PLoS One*. 2018. 13(8): e0200951.
- Jambura et al., 2019 – Jambura P.L., Kindlimann R., López-Romero F., Marramà G., Pfaff C., Stumpf S., Türtscher J., Underwood C.J., Ward D.J., Kriwet J. (2019). Micro-computed tomography imaging reveals the development of a unique tooth mineralization pattern in mackerel sharks (Chondrichthyes; Lamniformes) in deep time // *Scientific Reports*. 2019. 9(1): 9652.
- Janvier, Pradel, 2015 – Janvier P., Pradel A. Elasmobranchs and their extinct relatives: diversity, relationships, and adaptations through time // *Fish Physiology*. 2015. 34: 1-17.
- Johns et al., 2014 – Johns M.J., Albanesi G.L., Voldman G.G. Freshwater shark teeth (Family Lonchidiidae) from the Middle-Upper Triassic (Ladinian-Carnian) Paramillo Formation in the Mendoza Precordillera, Argentina // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2014. 34(3): 512-523.
- Kawasaki et al., 2021 – Kawasaki K., Keating J.N., Nakatomi M., Welten M., Mikami M., Sasagawa I., Puttick M.N., Donoghue P.C., Ishiyama M. Coevolution of enamel, ganoin, enameloid, and their matrix SCPP genes in osteichthyans // *iScience*. 2021. 24(1): 102023.

- [Kawasaki, 2013](#) – Kawasaki K. Odontogenic ameloblast-associated protein (ODAM) and amelotin: Major players in hypermineralization of enamel and enameloid // *Journal of Oral Biosciences*. 2013. 55(2): 85-90.
- [Kemp, 1985](#) – Kemp N.E. Ameloblastic secretion and calcification of the enamel layer in shark teeth. *Journal of Morphology*. 1985. 184(2): 215-230.
- [Kesmez et al., 2004](#) – Kesmez M., Lyon J., Cocke D.L., Westgate J., McWhinney H., Grady T.L. Characterization of the evolutionary aspects of great white shark teeth by x-ray diffraction methods and other supporting techniques // *Adv. X-ray Anal.* 2004. 47: 327-337.
- [Kocsis, 2024](#) – Kocsis L. The elasmobranch fossil record of the Indo-Australian Archipelago since the Miocene: a literature review and new discoveries from Northern Borneo // *Diversity*. 2024. 16(6): 323.
- [Landini et al., 2017](#) – Landini W., Collareta A., Pesci F., Di Celma C., Urbina M., Bianucci G. A secondary nursery area for the copper shark *Carcharhinus brachyurus* from the late Miocene of Peru // *Journal of South American Earth Sciences*. 2017. 78: 164-174.
- [Leidner, Thies, 1999](#) – Leidner A., Thies D.. Placoid scales and oral teeth of Late Jurassic elasmobranchs from Europe // *Mesozoic fishes*. 1999. 2: 29-40.
- [Leung et al., 2022](#) – Leung J.Y., Nagelkerken I., Pistevos J.C., Xie Z., Zhang S., Connell S.D. Shark teeth can resist ocean acidification // *Global Change Biology*. 2022. 28(7): 2286-2295.
- [Lewy, Cappetta, 1989](#) – Lewy Z., Cappetta H. Senonian elasmobranch teeth from Israel. Biostratigraphic and paleoenvironmental implications // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 1989: 212-222.
- [Lin et al., 2022](#) – Lin C.Y., Lin C.H., Shimada K. A previously overlooked, highly diverse early Pleistocene elasmobranch assemblage from southern Taiwan // *PeerJ*. 2022. 10: e14190.
- [Long, 1992](#) – Long D.J. Sharks from the La Meseta Formation (Eocene), Seymour Island, Antarctic Peninsula // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1992. 12(1): 11-32.
- [Maisey et al., 2014](#) – Maisey J.G., Turner S., Naylor G.J., Miller R.F. Dental patterning in the earliest sharks: implications for tooth evolution // *Journal of morphology*. 2014. 275(5): 586-596.
- [Maisey, 1984](#) – Maisey J.G. Higher elasmobranch phylogeny and biostratigraphy // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1984. 82(1-2): 33-54.
- [Maisey, 2012](#) – Maisey J.G. What is an 'elasmobranch'? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution // *Journal of Fish Biology*. 2012. 80(5): 918-951.
- [Marramà, Kriwet, 2017](#) – Marramà G., Kriwet J. Principal component and discriminant analyses as powerful tools to support taxonomic identification and their use for functional and phylogenetic signal detection of isolated fossil shark teeth // *PloS one*. 2017. 12(11): e0188806.
- [Marsili, 2007](#) – Marsili S. Pliocene elasmobranchs in the collection of the “museo civico giuseppe scarabelli” of Imola // *Quaderno di Studi e Notizie di Storia Naturale della Romagna*. 2007. 24: 19-36.
- [Marsili, 2008](#) – Marsili S. Systematic, paleoecologic and paleobiogeographic analysis of the Plio-Pleistocene Mediterranean elasmobranch fauna // *Atti Soc. Toscana Sci. Natur. Ser. A*. 2008. 113: 81-88.
- [McCormack et al., 2024](#) – McCormack J., Jaouen K., Bourgon N., Sisma-Ventura G., Tacail T.J., Müller W., Tütken T. Zinc isotope composition of enameloid, bone and muscle of gilt-head seabreams (*Sparus aurata*) raised in pisciculture and their relation to diet // *Marine Biology*. 2024. 171(3): 65.
- [McLennan, 2018](#) – McLennan L. Tooth wear, microwear and diet in elasmobranchs (Doctoral dissertation, University of Leicester), 2018.
- [Meredith Smith et al., 2019](#) – Meredith Smith M., Underwood C., Goral T., Healy C., Johanson Z. Growth and mineralogy in dental plates of the holocephalan *Harriotta raleighana* (Chondrichthyes): novel dentine and conserved patterning combine to create a unique chondrichthyan dentition // *Zoological letters*. 2019. 5(1): 11.
- [Mertiniene, 1995](#) – Mertiniene R. The teeth of *Symmorium reniforme* cope from the Upper Carboniferous of the Moscow area (Russia) // *Geobios*. 1995. 28: 147-150.
- [Miyake et al., 1999](#) – Miyake T., Vaglia J.L., Taylor L.H., Hall B.K. Development of dermal denticles in skates (Chondrichthyes, Batoidea): patterning and cellular differentiation // *Journal of Morphology*. 1999. 241(1): 61-81.

[Mollen, 2019](#) – Mollen F.H. Making Louis Agassiz's wish come true: combining forces and a new protocol for collecting comparative skeletal material of sharks, skates and rays, as a comment and an addition to 'The need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species' by Guinot et al. (2018) // *Zootaxa*. 2019. 4571(2): 295-300.

[Moss, 1977](#) – Moss S. Feeding mechanisms in sharks // *American Zoologist*. 1977. 17(2): 355-364.

[Motta, Huber, 2004](#) – Motta P.J., Huber D.R. Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs // *Biology of sharks and their relatives*. 2004. 1: 165-195.

[Moy-Thomas, 1938](#) – Moy-Thomas, J.A. (1938). LXVII. On the teeth of a new Elasmobranch from the Calcareous sandstones of Glencarholm, Eskdale, Dumfriesshire // *Annals and Magazine of Natural History*. 1938. 2(12): 612-613.

[Moy-Thomas, 1939](#) – Moy-Thomas J.A.. The early evolution and relationships of the elasmobranchs // *Biological Reviews*. 1939. 14(1): 1-26.

[Mutter et al, 2007](#) – Mutter R.J., De Blanger K., Neuman A.G. Elasmobranchs from the Lower Triassic Sulphur Mountain Formation near Wapiti Lake (BC, Canada) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2007. 149(3): 309-337.

[Paredes-Aliaga et al., 2024](#) – Paredes-Aliaga M.V., Botella H., Romero A. Testing dental microwear as a proxy for characterising trophic ecology in fossil elasmobranchs (chondrichthyans) // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2024. 143(1): 29.

[Paton, 1993](#) – Paton R.L. Elasmobranch fishes from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland // *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*. 1993. 84(3-4): 329-330.

[Perry et al., 2021](#) – Perry C.T., Pratte Z.A., Clavere-Graciette A., Ritchie K.B., Hueter R.E., Newton A.L., Fischer G.C., Dinsdale E.A., Doane M.P., Wilkinson K.A., Bassos-Hull K. Elasmobranch microbiomes: emerging patterns and implications for host health and ecology // *Animal Microbiome*. 2021. 3(1): 61.

[Pollerspöck, Straube, 2018](#) – Pollerspöck J., Straube N. An identification key to elasmobranch genera based on dental morphological characters Part A: Squalomorph sharks (Superorder Squalomorphii) // *Bulletin of Fish Biology Volume*. 2018. 18(1/2): 77-105.

[Pollerspöck, Straube, 2020](#) – Pollerspöck J., Straube N. An identification key to elasmobranch species based on dental morphological characters. Part B: extant Lamniform sharks (Superorder Galeomorphii: Order Lamniformes) // *Bulletin of Fish Biology*. 2020. 19: 27-64.

[Prasad et al., 2004](#) – Prasad G.V., Manhas B.K., Arratia G. Elasmobranch and actinopterygian remains from the Jurassic and Cretaceous of India // *Mesozoic fishes*. 2004. 3: 625-638.

[Prasad et al., 2017](#) – Prasad G.V., Verma V., Sahni A., Lourembam R.S., Rajkumari P. Elasmobranch fauna from the upper most part of the Cretaceous Bagh Group, Narmada valley, India // *Island Arc*. 2017. 26(5): e12200.

[Prostak, Seifert, 1993](#) – Prostak K.S., Seifert P. Enameloid formation in two tetraodontiform fish species with high and low fluoride contents in enameloid // *Archives of oral biology*. 1993. 38(12): 1031-1044.

[Prostak, Skobe, 1988](#) – Prostak K.S., Skobe Z. Ultrastructure of odontogenic cells during enameloid matrix synthesis in tooth buds from an elasmobranch, Raja erinacea // *American journal of anatomy*. 1988. 182(1): 59-72.

[Radwański, Marcinowski, 1996](#) – Radwański A., Marcinowski R. Elasmobranch teeth from the mid-Cretaceous sequence of the Mangyshlak Mountains, Western Kazakhstan // *Acta Geologica Polonica*. 1996. 46(1-2): 165-169.

[Rees et al., 2024](#) – Rees J., Campbell H.J., Simes J.E. The first Triassic elasmobranch teeth from the Southern Hemisphere (Canterbury, New Zealand) // *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*. 2024. 67(4): 426-433.

[Samuel et al., 1987](#) – Samuel N., Bessem C., Bringas Jr, P., Slavkin H.C. Immunochemical homology between elasmobranch scale and tooth extracellular matrix proteins in *Cephaloscyllium ventriosum* // *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*. 1987. 7(4): 371-386.

[Sasagawa, 1998](#) – Sasagawa I. Mechanisms of mineralization in the enameloid of elasmobranchs and teleosts // *Connective tissue research*. 1998. 39(1-3): 207-214.

- Sasagawa, 2002 – Sasagawa I. Mineralization patterns in elasmobranch fish // *Microscopy research and technique*. 2002. 59(5): 396-407.
- Sasagawa, Akai, 1992 – Sasagawa I., Akai J. The fine structure of the enameloid matrix and initial mineralization during tooth development in the sting rays, *Dasyatis akajei* and *Urolophus aurantiacus* // *Microscopy*. 1992. 41(4): 242-252.
- Schaeffer, Williams, 1977 – Schaeffer B., Williams M. Relationships of fossil and living elasmobranchs // *American Zoologist*. 1977. 17(2): 293-302.
- Schnetz et al., 2016 – Schnetz L., Pfaff C., Kriwet J. Tooth development and histology patterns in lamniform sharks (Elasmobranchii, Lamniformes) revisited // *Journal of Morphology*. 2016. 277(12): 1584-1598.
- Schubert, 2013 – Schubert J. Elasmobranch and osteichthyan fauna of the Rattlesnake Mountain Sandstone, Aguja Formation (Upper Cretaceous; Campanian), West Texas (Doctoral dissertation), 2013.
- Schultz, 1977 – Schultz O. Elasmobranch and teleost fish remains from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland) // *Acta Geologica Polonica*. 1977. 27(2): 201-210.
- Shellis, Miles, 1976 – Shellis R.P., Miles A.E.W.. Observations with the electron microscope on enameloid formation in the common eel (*Anguilla anguilla*; Teleostei) / *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. 1976. 194(1115): 253-269.
- Shimada et al., 2015 – Shimada K., Popov E. V., Siverson M., Welton B.J., Long D.J. A new clade of putative plankton-feeding sharks from the Upper Cretaceous of Russia and the United States // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2015. 35(5): e981335.
- Shimada, 2002 – Shimada K. Teeth of embryos in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii) // *Environmental Biology of Fishes*. 2002. 63(3): 309-319.
- Shimada, 2002 – Shimada K. The relationship between the tooth size and total body length in the white shark // *Journal of Fossil Research*. 2002. 35(2): 28-33.
- Sibert et al., 2017 – Sibert E.C., Cramer K.L., Hastings P.A., Norris R.D. Methods for isolation and quantification of microfossil fish teeth and elasmobranch dermal denticles (ichthyoliths) from marine sediments. *Palaeontologia Electronica*. 2017. 20.
- Smale, 2005 – Smale M.J. The diet of the ragged-tooth shark *Carcharias taurus* Rafinesque 1810 in the Eastern Cape, South Africa // *African Journal of Marine Science*. 2005. 27(1): 331-335.
- Sokolskyi, Guinot, 2021 – Sokolskyi T., Guinot G. Elasmobranch (chondrichthyes) assemblages from the Albian (lower Cretaceous) of Ukraine // *Cretaceous Research*. 2021. 117: 104603.
- Sommerville et al., 2011 – Sommerville E., Platell M.E., White W.T., Jones A.A., Potter I.C. Partitioning of food resources by four abundant, co-occurring elasmobranch species: relationships between diet and both body size and season // *Marine and Freshwater Research*. 2011. 62(1): 54-65.
- Suarez et al., 2004 – Suarez M., Encinas A., Ward D. An Early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America // *Cainozoic Research*. 2004. 4(1/2): 3-18.
- Suga et al., 1992 – Suga S., Taki Y., Ogawa M. Iron in the enameloid of perciform fish // *Journal of dental research*. 1992. 71(6): 1316-1325.
- Swinehart et al., 2020 – Swinehart A.L., Hoenig M.M., Ginter M. A new addition to the Devonian elasmobranch fauna of Michigan, USA // *The American midland naturalist*. 2020. 184(1): 109-115.
- Tomes, 1898 – Tomes C.S. VII. Upon the structure and development of the enamel of elasmobranch fishes // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*. 1898. (190): 443-464.
- Underwood et al., 2015 – Underwood C.J., Johanson Z., Welten M., Metscher B., Rasch, L.J., Fraser G.J., Smith M.M. Development and evolution of dentition pattern and tooth order in the skates and rays (Batoidea; Chondrichthyes) // *PloS one*. 2015. 10(4): e0122553.
- Underwood et al., 2016 – Underwood C., Johanson Z., Smith M.M. Cutting blade dentitions in squaliform sharks form by modification of inherited alternate tooth ordering patterns // *Royal Society open science*. 2016. 3(11): 160385.
- Vennemann et al., 2001 – Vennemann T.W., Hegner E., Cliff G., Benz G.W. Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2001. 65(10): 1583-1599.
- Wilga et al., 2007 – Wilga C.D., Motta P.J., Sanford C.P. Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs // *Integrative and Comparative Biology*. 2007. 47(1): 55-69.

Wilga, Ferry, 2015 – Wilga C.A., Ferry L.A. Functional anatomy and biomechanics of feeding in elasmobranchs // *Fish physiology*. 2015. 34: 153-187.

Yun, 2021 – Yun C.G. First deep-sea shark fossil teeth from the Miocene of South Korea // *Zoodiversity*. 2021. 55(3): 225-232.

References

Adnet et al., 1990 – Adnet, S., Marivaux, L., Cappetta, H., Charruault, A.L., El Mabrouk, E., Jiquel, S., Ammar, H.K., Marandat, B., Marzougui, W., Merzeraud, G., Temani, R. (2020). Diversity and renewal of tropical elasmobranchs around the Middle Eocene Climatic Optimum (MECO) in North Africa: New data from the lagoonal deposits of Djebel el Kébar, Central Tunisia. *Palaeontologia Electronica*. 23(2): a38.

Akhtar et al., 2020 – Akhtar, A.A., Santi, L.M., Griffiths, M.L., Becker, M., Eagle, R.A., Kim, S., Kocsis, L., Rosenthal, Y., Higgins, J.A. (2020). A record of the $\delta^{44}/^{40}\text{Ca}$ and [Sr] of seawater over the last 100 million years from fossil elasmobranch tooth enamel. *Earth and Planetary Science Letters*. 543: 116354.

Akhtar, 2021 – Akhtar, A.A. (2021). Ca cycling in seawater: insights from isotopic studies of elasmobranch teeth and shallow-water carbonates. Princeton University.

Alexandrov et al., 2019 – Alexandrov P.L., Gradova M.A., Gradov O.V. (2019). SEM measurements of teeth of Elasmobranchs (Chondrichthyes, Elasmobranchii) [preliminary non-processed raw data]. IEEE Dataport. DOI: <http://dx.doi.org/10.21227/e6sz-d392>

Andreev, Motchurova-Dekova, 2010 – Andreev, P., Motchurova-Dekova, N. (2010). Checklist of the fossil shark and bony fish teeth (Elasmobranchii and Actinopterygii) housed at the National Museum of Natural History, Sofia. *Bulletin of the Natural History Museum*. 3: 115-129.

Assemat et al., 2024 – Assemat, A., Adnet, S., Bayez, K., Hassler, A., Arnaud-Godet, F., Mollen, F.H., Girard, C., Martin, J.E. (2024). Exploring diet shifts and ecology in modern sharks using calcium isotopes and trace metal records of their teeth. *Journal of Fish Biology*. 105(5): 1469-1481.

Atkinson, Collin, 2012 – Atkinson, C.J., Collin, S.P. (2012). Structure and topographic distribution of oral denticles in elasmobranch fishes. *The Biological Bulletin*. 222(1): 26-34.

Beavan, Russell, 1999 – Beavan, N.R., Russell, A.P. (1999). An elasmobranch assemblage from the terrestrial-marine transitional lethbridge coal zone (Dinosaur Park Formation: Upper Campanian), Alberta, Canada. *Journal of Paleontology*. 73(3): 494-503.

Bendix-Almgreen, 1983 – Bendix-Almgreen, S.E. (1983). Carcharodon megalodon from the Upper Miocene of Denmark, with comments on elasmobranch tooth enameloid: coronoin. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*. 32(1-2): 1-32.

Berio, Debais-Thibaud, 2021 – Berio, F., Debais-Thibaud, M. (2021). Evolutionary developmental genetics of teeth and odontodes in jawed vertebrates: a perspective from the study of elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*. 98(4): 906-918.

Böttcher, 2024 – Böttcher, R. (2024). Root resorption during tooth replacement in sharks – A unique character of the Hybodontiformes (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Palaeodiversity*. 17(1): 121-194.

Boulema, Adnet, 2023 – Boulema, S., Adnet, S. (2023). A new Palaeogene elasmobranch fauna (Tebessa region, eastern Algeria) and the importance of Algerian-Tunisian phosphates for the North African fossil record. *Annales de Paléontologie*. 109(3): 102632.

Boyne, 1970 – Boyne, P.J. (1970). Study of the chronologic development and eruption of teeth in elasmobranchs. *Journal of dental research*. 49(3): 556-560.

Cappetta et al., 2006 – Cappetta, H., Buffetaut, E., Cuny, G., Suteethorn, V. (2006). A new elasmobranch assemblage from the Lower Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*. 49(3): 547-555.

CHDK – CHDK. Spisok podderzhivaemykh fotoapparatov [List of supported cameras]. [Electronic resource]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/CHDK#Поддерживаемые_модели_цифровых_фотоаппаратов (date of access: 25.09.2025). [in Russian]

Ciampaglio et al., 2005 – Ciampaglio, C.N., Wray, G.A., Corliss, B.H. (2005). A toothy tale of evolution: convergence in tooth morphology among marine Mesozoic–Cenozoic sharks, reptiles, and mammals. *The Sedimentary Record*. 3(4): 4-8.

Clayton et al., 2013 – Clayton, A.A., Ciampaglio, C.N.C., Cicimurri, D.J. (2013). An Inquiry into the Stratigraphic Occurrence of a Claibornian (Eocene) Vertebrate Fauna from Covington County, Alabama. *Bulletin of the Alabama Museum of Natural History*. 31(2).

Coates et al., 2019 – Coates, M.I., Tietjen, K., Olsen, A.M., Finarelli, J.A. (2019). High-performance suction feeding in an early elasmobranch. *Science Advances*. 5(9): eaax2742.

Cope, 1884 – Cope, E.D. (1884). On the structure of the skull in the elasmobranch genus *Didymodus*. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 21(116): 572-590.

Cortés et al., 2008 – Cortés, E., Papastamatiou, Y.P., Carlson, J.K., Ferry-Graham, L., Wetherbee, B.M., Cyrino, J.E.P., Bureau, D.P., Kapoor, B.G. (2008). An overview of the feeding ecology and physiology of elasmobranch fishes. *Feeding and digestive functions of fishes*. Pp. 393-443.

Cullen, Marshall, 2019 – Cullen, J.A., Marshall, C.D. (2019). Do sharks exhibit heterodonty by tooth position and over ontogeny? A comparison using elliptic Fourier analysis. *Journal of Morphology*. 280(5): 687-700.

Daculsi, Kerebel, 1980 – Daculsi, G., Kerebel, L.M. (1980). Ultrastructural study and comparative analysis of fluoride content of enameloid in sea-water and fresh-water sharks. *Archives of Oral Biology*. 25(3): 145-151.

Daymond, 1999 – Daymond, S.M. (1999). *Gondwanodus irwinensis* gen. et sp. nov., a new elasmobranch from the Early Permian (Late Sakmarian) Fossil Cliff Member of the Holmwood Shale, Perth Basin, Western Australia. *Records – Western Australian Museum*. 19(4): 371-378.

Díaz-Delgado et al., 2025 – Díaz-Delgado, E., Chung, M.T., Magozzi, S., Willis, T.J., Trueman, C.N. (2025). Potential metabolic records in isotope signals of chondrichthyan hard tissues. *Journal of Fish Biology*. In press.

Dillon, Pimiento, 2025 – Dillon, E.M., Pimiento, C. (2025). Aligning paleobiological research with conservation priorities using elasmobranchs as a model. *Paleobiology*. 51(1): 112-131.

Enault et al., 2015 – Enault, S., Guinot, G., Koot, M. B., Cuny, G. (2015). Chondrichthyan tooth enameloid: past, present, and future. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 174(3): 549-570.

Feichtinger et al., 2021 – Feichtinger, I., Ivanov, A.O., Winkler, V., Dojen, C., Kindlimann, R., Kriwet, J., Pfaff, C., Schraut, G., Stumpf, S. (2021). Scarce ctenacanthiform sharks from the Mississippian of Austria with an analysis of Carboniferous elasmobranch diversity in response to climatic and environmental changes. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 41(2): e1925902.

Feichtinger et al., 2025 – Feichtinger, I., Weinmann, A.E., Harzhauser, M., Schwarzhans, W., Golebiowski, R., Pollerspöck, J. (2025). Deep-marine elasmobranchs from the Badenian (Langhian, Middle Miocene) of the Central Paratethys of Austria. *Austrian Journal of Earth Sciences*. 118(1): 205-217.

Fosse et al., 1974 – Fosse, G., Risnes, S., Holmbakken, N. (1974). Mineral distribution and mineralization pattern in the enameloid of certain elasmobranchs. *Archives of Oral Biology*. 19(9): 771-IN5.

Frazzetta, 1994 – Frazzetta, T.H. (1994). Feeding mechanisms in sharks and other elasmobranchs. In *Biomechanics of feeding in vertebrates* (pp. 31-57). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Gillis, Donoghue, 2007 – Gillis, J.A., Donoghue, P.C. (2007). The homology and phylogeny of chondrichthyan tooth enameloid. *Journal of Morphology*. 268(1): 33-49.

Gillis, Donoghue, 2007 – Gillis, J.A., Donoghue, P.C. (2007). The homology and phylogeny of chondrichthyan tooth enameloid. *Journal of Morphology*. 268(1): 33-49.

Guinot et al., 2018 – Guinot, G., Adnet, S., Shimada, K., Underwood, C.J., Siverson, M., Ward, D.J., Kriwet, J., Cappetta, H. (2018). On the need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species. *Zootaxa*. 4461(1): 118-126.

Holmes et al., 2005 – Holmes, L., Huveneers, C., Raoult, V., Clarke, T. M., Dietz, C., Meyer, L. (2025). $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$ isotope values from preserved elasmobranch jaws: Implications for ecological studies from existing collections. *Marine Environmental Research*. 207: 107063.

Höltke et al., 2023 – Höltke, O., Salvador, R.B., Rasser, M.W. (2023). Trophic relationships in the Early Miocene Upper Marine Molasse of Baden-Württemberg, Southwest Germany, with special emphasis on the elasmobranch fauna. *Palaeontologia Electronica*. 26(3): 1-38.

- Hussey et al., 2012 – Hussey, N.E., MacNeil, M.A., Olin, J.A., McMeans, B.C., Kinney, M.J., Chapman, D.D., Fisk, A.T. (2012). Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of fish biology*. 80(5): 1449-1484.
- Iserbyt, De Schutter, 2012 – Iserbyt, A., De Schutter, P.J. (2012). Quantitative analysis of Elasmobranch assemblages from two successive Ypresian (early Eocene) facies at Marke, western Belgium. *Geologica belgica*. 15(3): 146-155.
- Ivanov, Nilov, 2016 – Ivanov, A.O., Nilov, S.P. (2016). Microtomographic research of the vascularization system in the teeth of Palaeozoic sharks. *Abstract book of the 2016 Annual Bruker microCT User Meeting*. Pp. 203-206.
- Jambura et al., 2018 – Jambura, P.L., Pfaff, C., Underwood, C.J., Ward, D.J., Kriwet, J. (2018). Tooth mineralization and histology patterns in extinct and extant snaggletooth sharks, Hemipristis (Carcharhiniformes, Hemigaleidae) – Evolutionary significance or ecological adaptation? *PLoS One*. 13(8): e0200951.
- Jambura et al., 2019 – Jambura, P.L., Kindlimann, R., López-Romero, F., Marramà, G., Pfaff, C., Stumpf, S., Türtscher, J., Underwood, C.J., Ward, D.J., Kriwet, J. (2019). Micro-computed tomography imaging reveals the development of a unique tooth mineralization pattern in mackerel sharks (Chondrichthyes; Lamniformes) in deep time. *Scientific Reports*. 9(1): 9652.
- Janvier, Pradel, 2015 – Janvier, P., Pradel, A. (2015). Elasmobranchs and their extinct relatives: diversity, relationships, and adaptations through time. *Fish Physiology*. 34: 1-17.
- Johns et al., 2014 – Johns, M.J., Albanesi, G.L., Voldman, G.G. (2014). Freshwater shark teeth (Family Lonchidiidae) from the Middle-Upper Triassic (Ladinian-Carnian) Paramillo Formation in the Mendoza Precordillera, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 34(3): 512-523.
- Kawasaki et al., 2021 – Kawasaki, K., Keating, J.N., Nakatomi, M., Welten, M., Mikami, M., Sasagawa, I., Puttick, M.N., Donoghue, P.C., Ishiyama, M. (2021). Coevolution of enamel, ganoin, enameloid, and their matrix SCPP genes in osteichthyans. *iScience*. 24(1): 102023.
- Kawasaki, 2013 – Kawasaki, K. (2013). Odontogenic ameloblast-associated protein (ODAM) and amelotin: Major players in hypermineralization of enamel and enameloid. *Journal of Oral Biosciences*. 55(2): 85-90.
- Kemp, 1985 – Kemp, N.E. (1985). Ameloblastic secretion and calcification of the enamel layer in shark teeth. *Journal of Morphology*. 184(2): 215-230.
- Kesmez et al., 2004 – Kesmez, M., Lyon, J., Cocke, D.L., Westgate, J., McWhinney, H., Grady, T.L. (2004). Characterization of the evolutionary aspects of great white shark teeth by x-ray diffraction methods and other supporting techniques. *Adv. X-ray Anal.* 47: 327-337.
- Kocsis, 2024 – Kocsis, L. (2024). The elasmobranch fossil record of the Indo-Australian Archipelago since the Miocene: a literature review and new discoveries from Northern Borneo. *Diversity*. 16(6): 323.
- Landini et al., 2017 – Landini, W., Collareta, A., Pesci, F., Di Celma, C., Urbina, M., Bianucci, G. (2017). A secondary nursery area for the copper shark *Carcharhinus brachyurus* from the late Miocene of Peru. *Journal of South American Earth Sciences*. 78: 164-174.
- Leidner, Thies, 1999 – Leidner, A., Thies, D. (1999). Placoid scales and oral teeth of Late Jurassic elasmobranchs from Europe. *Mesozoic fishes*. 2: 29-40.
- Leung et al., 2022 – Leung, J.Y., Nagelkerken, I., Pistevos, J.C., Xie, Z., Zhang, S., Connell, S.D. (2022). Shark teeth can resist ocean acidification. *Global Change Biology*. 28(7): 2286-2295.
- Lewy, Cappetta, 1989 – Lewy, Z., Cappetta, H. (1989). Senonian elasmobranch teeth from Israel. Biostratigraphic and paleoenvironmental implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. Pp. 212-222.
- Lin et al., 2022 – Lin, C.Y., Lin, C.H., Shimada, K. (2022). A previously overlooked, highly diverse early Pleistocene elasmobranch assemblage from southern Taiwan. *PeerJ*. 10: e14190.
- Long, 1992 – Long, D.J. (1992). Sharks from the La Meseta Formation (Eocene), Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12(1): 11-32.
- Maisey et al., 2014 – Maisey, J.G., Turner, S., Naylor, G.J., Miller, R.F. (2014). Dental patterning in the earliest sharks: implications for tooth evolution. *Journal of morphology*. 275(5): 586-596.

- Maisey, 1984 – Maisey, J.G. (1984). Higher elasmobranch phylogeny and biostratigraphy. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 82(1-2): 33-54.
- Maisey, 2012 – Maisey, J.G. (2012). What is an ‘elasmobranch’? The impact of palaeontology in understanding elasmobranch phylogeny and evolution. *Journal of Fish Biology*. 80(5): 918-951.
- Marramà, Kriwet, 2017 – Marramà, G., Kriwet, J. (2017). Principal component and discriminant analyses as powerful tools to support taxonomic identification and their use for functional and phylogenetic signal detection of isolated fossil shark teeth. *PloS one*. 12(11): e0188806.
- Marsili, 2007 – Marsili, S. (2007). Pliocene elasmobranchs in the collection of the “museo civico giuseppe scarabelli” of Imola. *Quaderno di Studi e Notizie di Storia Naturale della Romagna*. 24: 19-36.
- Marsili, 2008 – Marsili, S. (2008). Systematic, paleoecologic and paleobiogeographic analysis of the Plio-Pleistocene Mediterranean elasmobranch fauna. *Atti Soc. Toscana Sci. Natur. Ser. A*. 113: 81-88.
- McCormack et al., 2024 – McCormack, J., Jaouen, K., Bourgon, N., Sisma-Ventura, G., Tacail, T.J., Müller, W., Tütken, T. (2024). Zinc isotope composition of enameloid, bone and muscle of gilt-head seabreams (*Sparus aurata*) raised in pisciculture and their relation to diet. *Marine Biology*. 171(3): 65.
- McLennan, 2018 – McLennan, L. (2018). Tooth wear, microwear and diet in elasmobranchs (Doctoral dissertation, University of Leicester).
- Meredith Smith et al., 2019 – Meredith Smith, M., Underwood, C., Goral, T., Healy, C., Johanson, Z. (2019). Growth and mineralogy in dental plates of the holocephalan *Harriotta raleighana* (Chondrichthyes): novel dentine and conserved patterning combine to create a unique chondrichthyan dentition. *Zoological letters*. 5(1): 11.
- Mertiniene, 1995 – Mertiniene, R. (1995). The teeth of *Symmorium reniforme* cope from the Upper Carboniferous of the Moscow area (Russia). *Geobios*. 28: 147-150.
- Miyake et al., 1999 – Miyake, T., Vaglia, J.L., Taylor, L.H., Hall, B.K. (1999). Development of dermal denticles in skates (Chondrichthyes, Batoidea): patterning and cellular differentiation. *Journal of Morphology*. 241(1): 61-81.
- Mollen, 2019 – Mollen, F.H. (2019). Making Louis Agassiz’s wish come true: combining forces and a new protocol for collecting comparative skeletal material of sharks, skates and rays, as a comment and an addition to ‘The need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species’ by Guinot et al. (2018). *Zootaxa*. 4571(2): 295-300.
- Moss, 1977 – Moss, S. (1977). Feeding mechanisms in sharks. *American Zoologist*. 17(2): 355-364.
- Motta, Huber, 2004 – Motta, P.J., Huber, D.R. (2004). Prey capture behavior and feeding mechanics of elasmobranchs. *Biology of sharks and their relatives*. 1: 165-195.
- Moy-Thomas, 1938 – Moy-Thomas, J.A. (1938). LXVII. On the teeth of a new Elasmobranch from the Calciforous sandstones of Glencartholm, Eskdale, Dumfriesshire. *Annals and Magazine of Natural History*. 2(12): 612-613.
- Moy-Thomas, 1939 – Moy-Thomas, J.A. (1939). The early evolution and relationships of the elasmobranchs. *Biological Reviews*. 14(1): 1-26.
- Mutter et al., 2007 – Mutter, R.J., De Blanger, K., Neuman, A.G. (2007). Elasmobranchs from the Lower Triassic Sulphur Mountain Formation near Wapiti Lake (BC, Canada). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 149(3): 309-337.
- Paredes-Aliaga et al., 2024 – Paredes-Aliaga, M.V., Botella, H., Romero, A. (2024). Testing dental microwear as a proxy for characterising trophic ecology in fossil elasmobranchs (chondrichthyans). *Swiss Journal of Palaeontology*. 143(1): 29.
- Paton, 1993 – Paton, R.L. (1993). Elasmobranch fishes from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*. 84(3-4): 329-330.
- Perry et al., 2021 – Perry, C.T., Pratte, Z.A., Clavere-Graciette, A., Ritchie, K.B., Hueter, R.E., Newton, A.L., Fischer, G.C., Dinsdale, E.A., Doane, M.P., Wilkinson, K.A., Bassos-Hull, K. (2021). Elasmobranch microbiomes: emerging patterns and implications for host health and ecology. *Animal Microbiome*. 3(1): 61.

- [Pollerspöck, Straube, 2018](#) – Pollerspöck, J., Straube, N. (2018). An identification key to elasmobranch genera based on dental morphological characters Part A: Squalomorph sharks (Superorder Squalomorphii). *Bulletin of Fish Biology Volume*. 18(1/2): 77-105.
- [Pollerspöck, Straube, 2020](#) – Pollerspöck, J., Straube, N. (2020). An identification key to elasmobranch species based on dental morphological characters. Part B: extant Lamniform sharks (Superorder Galeomorphii: Order Lamniformes). *Bulletin of Fish Biology*. 19: 27-64.
- [Prasad et al., 2004](#) – Prasad, G.V., Manhas, B.K., Arratia, G. (2004). Elasmobranch and actinopterygian remains from the Jurassic and Cretaceous of India. *Mesozoic fishes*. 3: 625-638.
- [Prasad et al., 2017](#) – Prasad, G.V., Verma, V., Sahni, A., Lourembam, R.S., Rajkumari, P. (2017). Elasmobranch fauna from the upper most part of the Cretaceous Bagh Group, Narmada valley, India. *Island Arc*. 26(5): e12200.
- [Prostak, Seifert, 1993](#) – Prostak, K.S., Seifert, P. (1993). Enameloid formation in two tetraodontiform fish species with high and low fluoride contents in enameloid. *Archives of oral biology*. 38(12): 1031-1044.
- [Prostak, Skobe, 1988](#) – Prostak, K.S., Skobe, Z. (1988). Ultrastructure of odontogenic cells during enameloid matrix synthesis in tooth buds from an elasmobranch, Raja erinacea. *American journal of anatomy*. 182(1): 59-72.
- [Radwański, Marcinowski, 1996](#) – Radwański, A., Marcinowski, R. (1996). Elasmobranch teeth from the mid-Cretaceous sequence of the Mangyshlak Mountains, Western Kazakhstan. *Acta Geologica Polonica*. 46(1-2): 165-169.
- [Rees et al., 2024](#) – Rees, J., Campbell, H.J., Simes, J.E. (2024). The first Triassic elasmobranch teeth from the Southern Hemisphere (Canterbury, New Zealand). *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*. 67(4): 426-433.
- [Samuel et al., 1987](#) – Samuel, N., Bessem, C., Bringas Jr, P., Slavkin, H.C. (1987). Immunochemical homology between elasmobranch scale and tooth extracellular matrix proteins in Cephaloscyllium ventriosum. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*. 7(4): 371-386.
- [Sasagawa, 1998](#) – Sasagawa, I. (1998). Mechanisms of mineralization in the enameloid of elasmobranchs and teleosts. *Connective tissue research*. 39(1-3): 207-214.
- [Sasagawa, 2002](#) – Sasagawa, I. (2002). Mineralization patterns in elasmobranch fish. *Microscopy research and technique*. 59(5): 396-407.
- [Sasagawa, Akai, 1992](#) – Sasagawa, I., Akai, J. (1992). The fine structure of the enameloid matrix and initial mineralization during tooth development in the sting rays, Dasyatis akajei and Urolophus aurantiacus. *Microscopy*. 41(4): 242-252.
- [Schaeffer, Williams, 1977](#) – Schaeffer, B., Williams, M. (1977). Relationships of fossil and living elasmobranchs. *American Zoologist*. 17(2): 293-302.
- [Schnetz et al., 2016](#) – Schnetz, L., Pfaff, C., Kriwet, J. (2016). Tooth development and histology patterns in lamniform sharks (Elasmobranchii, Lamniformes) revisited. *Journal of Morphology*. 277(12): 1584-1598.
- [Schubert, 2013](#) – Schubert, J. (2013). Elasmobranch and osteichthyan fauna of the Rattlesnake Mountain Sandstone, Aguja Formation (Upper Cretaceous; Campanian), West Texas (Doctoral dissertation).
- [Schultz, 1977](#) – Schultz, O. (1977). Elasmobranch and teleost fish remains from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland). *Acta Geologica Polonica*. 27(2): 201-210.
- [Shellis, Miles, 1976](#) – Shellis, R.P., Miles, A.E.W. (1976). Observations with the electron microscope on enameloid formation in the common eel (Anguilla anguilla; Teleostei). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*. 194(1115): 253-269.
- [Shimada et al., 2015](#) – Shimada, K., Popov, E.V., Siverson, M., Welton, B. J., Long, D.J. (2015). A new clade of putative plankton-feeding sharks from the Upper Cretaceous of Russia and the United States. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 35(5): e981335.
- [Shimada, 2002](#) – Shimada, K. (2002). Teeth of embryos in lamniform sharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Environmental Biology of Fishes*. 63(3): 309-319.
- [Shimada, 2002](#) – Shimada, K. (2002). The relationship between the tooth size and total body length in the white shark. *Journal of Fossil Research*. 35(2): 28-33.

- Sibert et al., 2017 – Sibert, E.C., Cramer, K.L., Hastings, P.A., Norris, R.D. (2017). Methods for isolation and quantification of microfossil fish teeth and elasmobranch dermal denticles (ichthyoliths) from marine sediments. *Palaeontologia Electronica*. 20.
- Smale, 2005 – Smale, M.J. (2005). The diet of the ragged-tooth shark *Carcharias taurus* Rafinesque 1810 in the Eastern Cape, South Africa. *African Journal of Marine Science*. 27(1): 331-335.
- Sokolskyi, Guinot, 2021 – Sokolskyi, T., Guinot, G. (2021). Elasmobranch (chondrichthyes) assemblages from the Albian (lower Cretaceous) of Ukraine. *Cretaceous Research*. 117: 104603.
- Sommerville et al., 2011 – Sommerville, E., Platell, M.E., White, W.T., Jones, A.A., Potter, I.C. (2011). Partitioning of food resources by four abundant, co-occurring elasmobranch species: relationships between diet and both body size and season. *Marine and Freshwater Research*. 62(1): 54-65.
- Suarez et al., 2004 – Suarez, M., Encinas, A., Ward, D. (2004). An Early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America. *Cainozoic Research*. 4(1/2): 3-18.
- Suga et al., 1992 – Suga, S., Taki, Y., Ogawa, M. (1992). Iron in the enameloid of perciform fish. *Journal of dental research*. 71(6): 1316-1325.
- Swinehart et al., 2020 – Swinehart, A.L., Hoenig, M.M., Ginter, M. (2020). A new addition to the Devonian elasmobranch fauna of Michigan, USA. *The American midland naturalist*. 184(1): 109-115.
- Tomes, 1898 – Tomes, C.S. (1898). VII. Upon the structure and development of the enamel of elasmobranch fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*. (190): 443-464.
- Underwood et al., 2015 – Underwood, C.J., Johanson, Z., Welten, M., Metscher, B., Rasch, L.J., Fraser, G.J., Smith, M.M. (2015). Development and evolution of dentition pattern and tooth order in the skates and rays (Batoidea; Chondrichthyes). *PloS one*. 10(4): e0122553.
- Underwood et al., 2016 – Underwood, C., Johanson, Z., Smith, M.M. (2016). Cutting blade dentitions in squaliform sharks form by modification of inherited alternate tooth ordering patterns. *Royal Society open science*. 3(11): 160385.
- Vennemann et al., 2001 – Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W. (2001). Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 65(10): 1583-1599.
- Wilga et al., 2007 – Wilga, C.D., Motta, P.J., Sanford, C.P. (2007). Evolution and ecology of feeding in elasmobranchs. *Integrative and Comparative Biology*. 47(1): 55-69.
- Wilga, Ferry, 2015 – Wilga, C.A., Ferry, L.A. (2015). Functional anatomy and biomechanics of feeding in elasmobranchs. *Fish physiology*. 34: 153-187.
- Yun, 2021 – Yun, C.G. (2021). First deep-sea shark fossil teeth from the Miocene of South Korea. *Zoodyversity*. 55(3): 225-232.

К вопросу о постановке электронно-микроскопического исследования зубов ископаемых эласмобранхий в низкобюджетных лабораториях

Павел Леонидович Александров ^{a, b, *}, Михаил Константинович Филиппов ^c,
Фёдор Константинович Орехов ^c

^a Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва, Российская Федерация

^b Институт биоорганической химии имени М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова РАН, Москва, Российская Федерация

^c Институт Химической Физики им Н.Н. Семенова РАН, Российская Федерация

Аннотация. В статье рассматривается научная и прикладная значимость зубов ископаемых эласмобранхий как ключевого источника данных для систематики,

* Корреспондирующий автор

Адреса электронной почты: geochemicalphysics@gmail.com (П.Л. Александров)

филогенетики и эволюционной морфологии. В обзорной части показано, что зубы эласмобранхий (видоизменённые плакоидные чешуи, связанные с хрящевыми челюстями) обладают высокой видоспецифичностью и потому широко используются в таксономической идентификации, включая применение диагностических ключей и стандартизованных протоколов сбора и описания. Подчёркивается, что наряду с кожными дентикулами (не относящимися к ихтиоодонтологии) зубы дают морфометрические индикаторы, релевантные не только для систематики эласмобранхий, но и для более широких задач эволюционной биологии и сравнительной анатомии позвоночных. В контексте филогенетических реконструкций отмечается особая роль «палеоодонтологических» данных: начиная с классических работ середины XX века и вплоть до современных цифровых исследований, именно зубные признаки остаются одним из наиболее информативных «прямых свидетелей» эволюционных преобразований у акул и их родственников. Отдельно обсуждается современный тренд к формализованной обработке морфологических данных: для анализа паттернов морфогенеза и вариабельности зубов у ископаемых и современных форм применяются методы многомерной статистики, прежде всего PCA как способ уменьшения размерности и шумов в сложных наборах признаков, а также дискриминантный анализ для таксономического разделения и проверки классификационных гипотез. Существенным ограничением этих реконструкций названы тафономические повреждения и деградация поверхности зубов, снижающие точность распознавания диагностических признаков, что требует явного учёта тафономии и стратиграфического контекста при интерпретации морфологии. В экспериментальной части показано, что можно для этих целей автоматизировать и вновь оцифровать достаточно старые сканирующие электронные микроскопы 1980-х гг. с невысокими метрологическими характеристиками и получать на них изображения на уровне достаточно современных компактных электронных микроскопов с увеличением (полезным увеличением) от нескольких тысяч до 5 000 крат и с предельным выводимым на оцифровку (в силу механической нестабильности и размытия изображения) до 10 000 крат. Приведен ряд иллюстративных электронных микрофотографий микроструктуры зубов эласмобранхий с нарастающим увеличением от 35х до 10 000х. Для минимальной по увеличению «электронной макрофотографии» показаны возможности колоризации/создания цифрового псевдоцвета (pseudo-color mode), сопоставимого с цветом образца в условиях визуального наблюдения и макрофотографии. Этот подход реализуется сейчас с использованием средств искусственного интеллекта/машинного обучения.

Ключевые слова: фоссилизация, эласмобранхии, диагенез, минерализация, эмаллоид, сканирующая электронная микроскопия, микрозондовый анализ, волнодисперсионный рентгеновский спектрометр, энергодисперсионный рентгеновский спектрометр, детектор обратно отраженных электронов (детектор обратно рассеянных электронов).