

ГЕОЛОГИЯ
GEOLOGY

УДК 567:551.734.5

К ИЗМЕНЧИВОСТИ БОТРИОЛЕПИДИД (PLACODERMI, ANTIARCHI):
НЕОБЫЧНЫЙ ЭКЗЕМПЛЯР *LIVNOLEPIS HECKERI* (LUKŠEVIČS)
ИЗ ФАМЕНА ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ*

С.В. МОЛОШНИКОВ¹, В.В. ЛИНКЕВИЧ²

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (Музей земледования)
д. 1, Ленинские горы, г. Москва 119991, Россия
e-mail: molsergey@rambler.ru

²Андреапольский районный краеведческий музей имени Э.Э. Шимкевича
д. 9, Кленовая ул., г. Андреаполь 172800, Россия
e-mail: linkevichvalerij@rambler.ru

Описан фрагмент черепной крыши панцирной рыбы *Livnolepis heckeri* (Lukševičs) из отложений билловской свиты (фамен, верхний девон) у д. Билово Тверской области. Необычным как для этого вида, так и для других представителей семейства Bothriolepididae является характер прохождения борозд сейсмочувствительной системы по его наружной поверхности. В норме у ботриолепидид косая головная (центральная) ямочная линия переходит с затылочной на боковые кости. На обнаруженной задней части черепной крыши левая ветвь косой головной линии переходит с затылочной на краевую затылочную и только затем на боковую кость. Правая ветвь, доходя до заднебокового края затылочной, проходит вдоль шва между затылочной и краевой затылочной и переходит на боковую кость. На затылочной кости билловского экземпляра ветви косой ямочной линии расположены субпараллельно её заднему краю. Ранее у некоторых ботриолепидид (*Bothriolepis cellulosa* (Pander), *B. paradoxa* (Agassiz) и другие) ямочные линии с субпараллельным и параллельным расположением к заднему краю затылочных костей, проходящие спереди от надвисочных (надзатылочных) линий, определялись как средние, а не косые головные линии. Краевые затылочные кости с развитыми на них косыми ямочными линиями не были известны. Необычный характер прохождения сейсмочувствительных линий относится к индивидуальной изменчивости *L. heckeri*. Кратко рассматриваются виды изменчивости экзоскелета ботриолепидид и обсуждается развитие ямочных линий на черепной крыше ботриолепидид и астеролепидид.

Ключевые слова: палеонтология позвоночных; панцирные рыбы; антиархи; экзоскелет; сейсмочувствительная система; изменчивость; фамен; верхний девон; Тверская область; европейская часть России.

DOI:10.32454/0016-7762-2019-4-5-10

SOME NOTES ON A VARIABILITY OF BOTHRIOLEPIDIDS (PLACODERMI,
ANTIARCHI): UNUSUAL SPECIMEN OF *LIVNOLEPIS HECKERI* (LUKŠEVIČS)
FROM THE FAMENNIAN OF TVER REGION, EUROPEAN RUSSIA

S.V. MOLOSHNIKOV¹, V.V. LINKEVICH²

¹Lomonosov Moscow State University, The Museum of Natural History
GSP-1, Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation
e-mail: molsergey@rambler.ru

²Andreapolsky natural history regional museum named after E.E. Shimkevich
9, Klenovaya street, Andreapol 172800, Russian Federation
e-mail: linkevichvalerij@rambler.ru

The fragment of the skull cap of placoderm *Livnolepis heckeri* (Lukševičs) from the Bilovo Formation (Famennian, Upper Devonian) near the Bilovo Village of Tver Region has been described. The character of the passage of sensory grooves on its external surface is unusual as for this species as for all other bothriolepidids. The oblique cephalic

pit-line (or central sensory) groove normally passes from the nuchal on the lateral bones. The left branch of the oblique cephalic pit-line groove on the studied specimen runs from the nuchal onto the paranuchal and only then on the lateral. The right branch of this pit-line groove reaches the posterolateral margin of the nuchal, passes along the suture between the nuchal and paranuchal and then transfers into the lateral bone. The branches of the oblique cephalic pit-line groove are subparallel to the posterior margin of the nuchal bone in the Bilovo specimen. The pit-line grooves, which run parallel and subparallel to the posterior margin of the nuchal and anteriorly to the supratemporal (supraoccipital) cross-commissural pit-lines, were earlier determined in some bothriolepidids (*Bothriolepis cellulosa* (Pander), *B. paradoxa* (Agassiz) and others) as the middle grooves but not the oblique cephalic. The paranuchals with the oblique cephalic pit-line grooves were earlier unknown. The unusual character of the passage of the sensory lines is referred to the individual variability in the exoskeleton of *L. heckeri*. Types of the bothriolepidid exoskeletal variability have been briefly considered. The passage of the pit-line grooves on the external surface of the bothriolepidid and asterolepidid skull roofs has been discussed.

Keywords: vertebrate palaeontology; placoderms; antiarchs; exoskeleton; sensory system; variability; Famennian; Upper Devonian; Tver Region; European Russia.

Ботриолепидиды (Bothriolepididae) — географически широко распространенное в девонское время и таксономически разнообразное семейство настоящих антиарх (Euantiarchi). Эта группа панцирных рыб относится к числу руководящих ископаемых для верхнедевонских континентальных и прибрежно-морских отложений. В наружном костном панцире (экзоскелете) многих представителей ботриолепидид часто наблюдается существенная изменчивость его элементов. Например, у *Livnonepis zadonica* (Н.Оbrucheva), известного по многочисленным экземплярам из задонских отложений Центрального девонского поля [14, 15], выделяются два типа изменчивости экзоскелета: возрастная (онтогенетическая) и индивидуальная. С возрастом у *L. zadonica* могут меняться форма и пропорции костей, скульптура на них, а также исчезают борозды сейсмочувствительной системы с наружной поверхности панциря. Индивидуальная изменчивость в экзоскелете *L. zadonica* заключается в изменении формы костей, характере их налегания друг на друга, разном угле их сводчатости и типе прохождения сейсмочувствительных борозд. Подобные и другие виды изменчивости экзоскелета известны у многих ботриолепидид. Среди них возрастные изменения формы и пропорций костей у *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves) [17, 18], появление дополнительных костей в черепной крыше и туловищном панцире некоторых экземпляров последнего [11, 17], а также у *B. hayi* Miles [13], развитие дополнительных задних косых туловищных ямочных линий и изменение характера налегания туловищных костей друг на друга у *B. gigantea* Traquair [13], индивидуальное изменение типа прохождения сейсмочувствительных борозд у *B. cellulosa* (Pander) [17], *B. ciecere* Lyarskaja [2], *Grossilepis tuberculata* (Gross) [17] и другие.

Целью данной работы является описание изменчивости в прохождении борозд сейсмочувствительной системы у *Livnonepis heckeri* (Lukševičs). Этот вид был первоначально выделен только по трём экземплярам в составе рода *Bothriolepis* Eichwald [12]. В настоящее время из типового местонахождения собран богатый материал, позволивший уточнить систематическое положение этого вида и

рассмотреть особенности его морфологического строения [4—6].

Материал и обсуждение

В мае 2019 г. во время полевых работ один из авторов (В.В. Линкевич) в отложениях биловской свиты (средний фамен) на левом берегу р. Малый Тудёр у д. Билово (Торопецкий р-н, Тверская обл.) обнаружил необычный фрагмент черепной крыши *L. heckeri*. Остатки этого вида часто встречаются как в известковых, так и глинистых отложениях биловской свиты, относимой к лебедянскому горизонту [7]. *L. heckeri* обладал сводчатой черепной крышей и сравнительно высоким туловищным панцирем с развитым срединным спинным гребнем [4—6, 12]. Найденный фрагмент представлен задней частью черепной крыши особи среднего возраста и образован затылочной (nuchale), заднеpineальной (postpineale), краевыми затылочными (paranuchalia) и небольшими фрагментами боковых (lateralia) костей в сочленении (рис. 1). Как и у большинства ботриолепидид на его наружной поверхности хорошо развиты борозды сейсмочувствительной системы: верхняя инфраорбитальная борозда (ifc 1), косая головная или центральная (ifc.b) и средняя ямочные линии (mpg). Однако необычным является характер прохождения косой головной линии. В норме у *L. heckeri*, как и у других представителей семейства Bothriolepididae, эта борозда переходит с nuchale на lateralialia и обычно заканчивается в районе орбито-носовой вырезки (orb). Косая ямочная линия при этом пересекает переднебоковые края затылочной и заднемедиальные края боковых костей. На обнаруженном фрагменте черепной крыши левая ветвь косой борозды переходит с затылочной на краевую затылочную и только затем на боковую кость (рис. 1, в). При этом она пересекает заднебоковой край nuchale и заднебоковой край левой lateralialia. Правая ветвь косой головной линии, доходя до заднебокового края nuchale, проходит вдоль шва между этой костью и paranuchale и затем — на lateralialia (рис. 1, г). Таким образом, ветви косой линии на описываемом биловском экземпляре расположены несколько

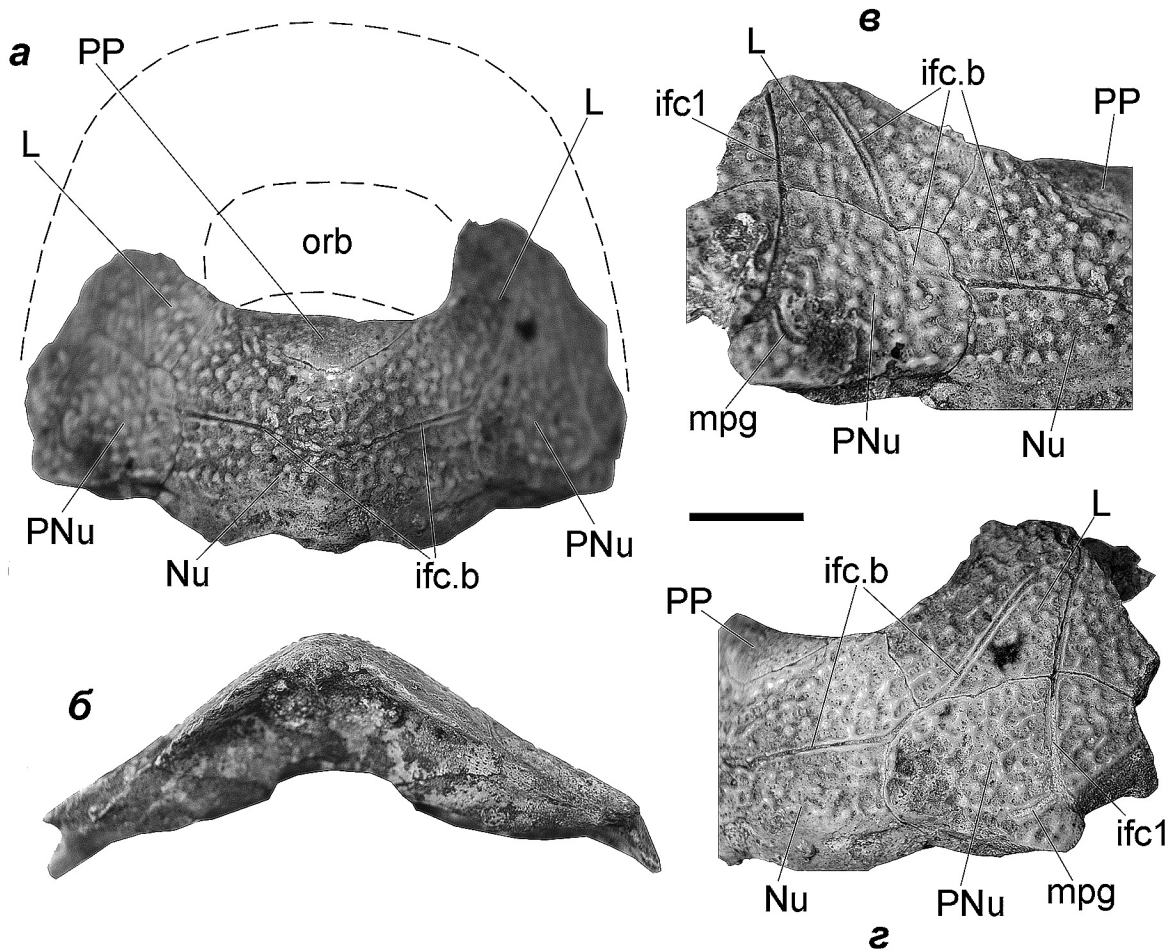


Рис. 1. Неполная черепная крыша особи среднего возраста *Livnolepis heckeri* (Lukševičs), экз. КМА/4934-1; биловская свита, фамен, верхний девон; д. Билово, Тверская область: а — сверху, б — сзади, в — левая и г — правая стороны, показывающие необычный характер прохождения косой головной ямочной линии; ifc1 — верхняя подглазничная (инфраорбитальная) борозда; ifc.b — косая головная ямочная линия; L — боковая кость; mpg — средняя ямочная линия; Nu — затылочная; orb — орбито-носовая вырезка; PNu — краевая затылочная; PP — заднепинеальная кость, масштабная линейка — 1 см

асимметрично. В пределах затылочной кости косая головная ямочная линия направлена не как обычно у ботриолепидид косо вперед, а почти параллельно её заднему краю (рис. 2, а).

Похожее расположение косой головной линии, напоминающее прохождение правой ветви на рассматриваемом экземпляре из Билово, отмечалось на черепной крыше молодой особи *B. cellulosa* [17, text-fig. 219 A] и некоторых затылочных костях *G. tuberculata* [17, text-fig. 267 K, L]. На них правая и левая ветви косой линии проходят к боковым углам puchale и затем переходят на lateralia, но при этом они направлены косо вперёд и на paranuchalia не заходят. Также расположена и левая ветвь косой головной линии у *Bothriolepis askini* Young [19, text-fig. 7, B]. Однако ямочные линии с параллельным и субпараллельным расположением к заднему краю затылочных костей, направленные к заднебоковым краям последних и проходящие спереди от надвисочных (надзатылочных) линий, у ботриолепидид обычно определялись как средние

линии (mpg). Они известны, например, у *G. tuberculata*, *B. cellulosa* и *B. paradoxa* (Agassiz) (рис. 2, б–д). Именно в таком направлении ветви средней ямочной линии проходят у астеролепидид (рис. 2, е–з), в крыше черепа большинства представителей которых косые головные ямочные линии не развиты [1, 3, 8–10]. Ветви средней линии у астеролепидид, проходя параллельно (субпараллельно) заднему краю затылочных костей, переходят на краевые затылочные и соединяются на этих костях с верхней инфраорбитальной бороздой. На обнаруженном фрагменте черепной крыши *L. heckeri* одновременно присутствуют косая и средняя ямочные линии. Косая головная линия выражена только одна. У некоторых ботриолепидид может присутствовать две косых линии: передняя (ifc.b1) и задняя [17]. Расположенные субпараллельно заднему краю ветви косой линии на puchale биловского экземпляра не соединяются со средней ямочной линией на paranuchale. Ветви средней линии очень короткие и развиты только в заднебоковых

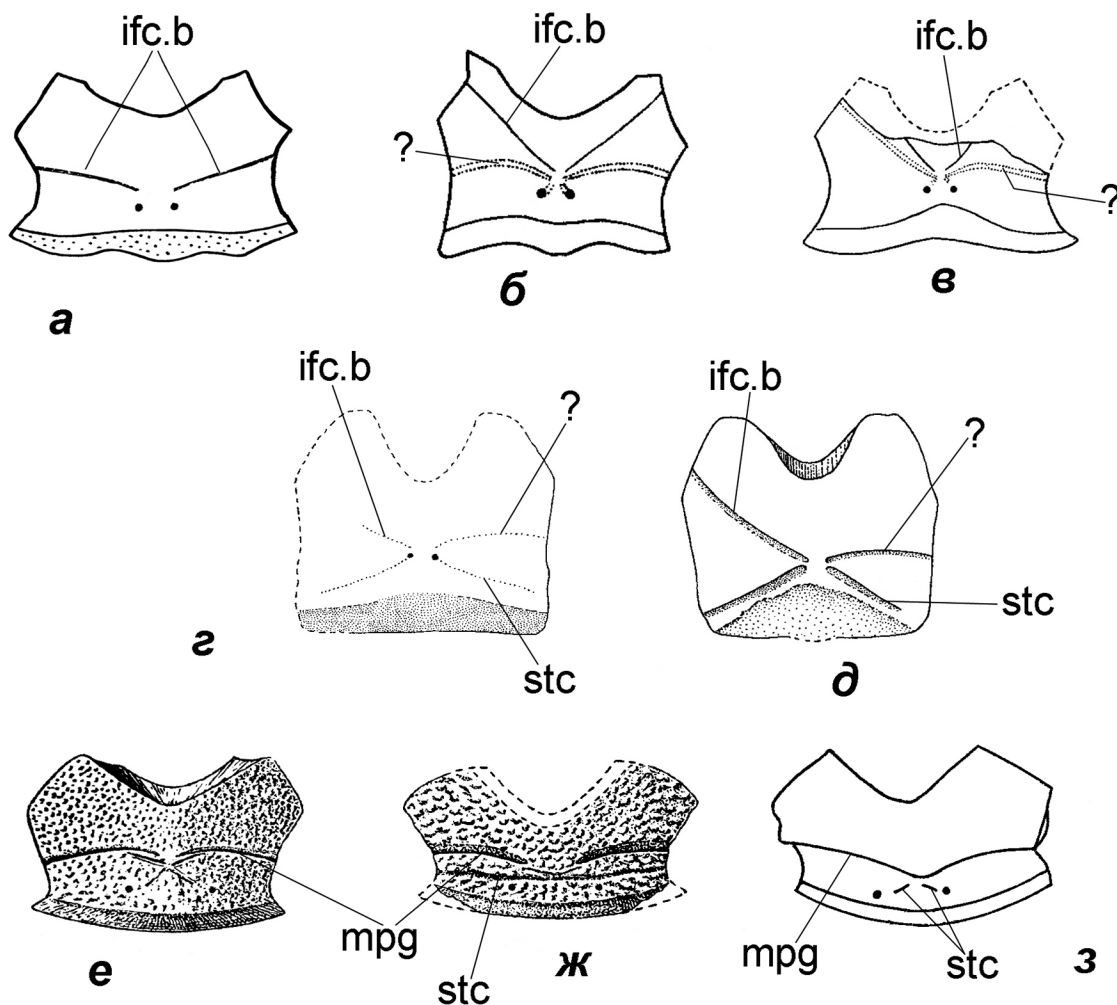


Рис. 2. Затылочные кости ботриолепид и астеролепид с развитыми на них ямочными линиями, проходящими параллельно и субпараллельно заднему краю костей: а – *Livnolepis heckeri* (Lukševičs), экз. № KMA/4934-1; б – *Grossilepis tuberculata* (Gross), по [17]; в – *Bothriolepis cellulosa* (Pander); г, д – *B. paradoxa* (Agassiz), по [13]; е, ж – *Asterolepis säve-söderberghi* Stensiö, по [17]; з – *A. essica* Lyarskaja, по [3]; ifc.b – косая головная ямочная линия; ifc.bl – передняя косая головная ямочная линия; mpg – средняя ямочная линия; stc – надвисочная (надзатылочная) ямочная линия; ? – линии, определенные у ботриолепид как средние ямочные, но возможно, являющиеся косыми головными с индивидуальным отклонением в расположении; показано вне масштаба

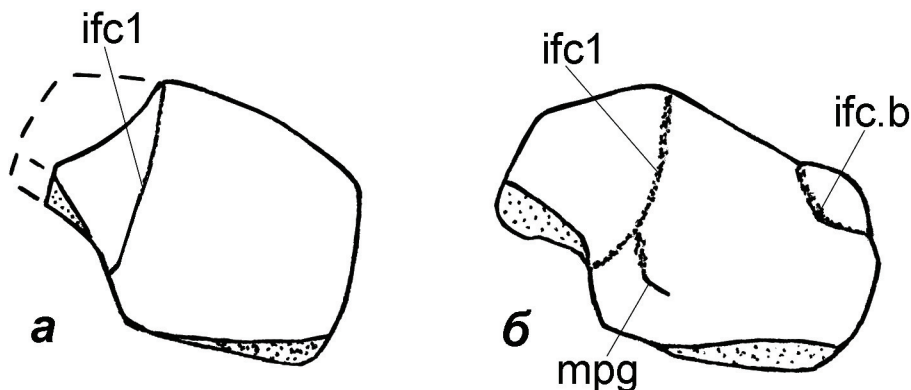


Рис. 3. Левые краевые затылочные кости *Livnolepis heckeri* (Lukševičs) особей среднего возраста, наружная сторона: а – с нормальным для ботриолепид прохождением сеймо-сенсорных борозд: косая головная ямочная линия не развита, экз. № KMA/4934-2; б – с индивидуальным отклонением в расположении борозд – в медиальном отделе кости развита косая головная ямочная линия, экз. № KMA/4934-1; ifc1 – верхняя подглазничная (инфраорбитальная) борозда; ifc.b – косая головная ямочная линия; mpg – средняя ямочная линия; масштабная линейка – 1 см

частях краевых затылочных костей (рис. 1, в, г: mpg). На других экземплярах краевых затылочных костей *L. heckeri* ветви средней ямочной линии не наблюдаются (рис. 3, а). Всё это позволяет предположить, что ямочные линии с параллельным и субпараллельным расположением заднему краю отдельных затылочных костей, проходящие спереди от надвисочных и определенные ранее как средние, у других ботриолепидид (рис. 2, б–д), могут являться на самом деле косыми головными линиями с индивидуальным отклонением в их прохождении.

Описанный экземпляр крыши черепа *L. heckeri* (экз. № КМА/4934-1) и левое parapuchale, изображенное в настоящей работе (экз. № КМА/4934-2), хранятся в Андреапольском районном краеведческом музее имени Э.Э. Шимкевича, г. Андреаполь Тверской области.

Заключение

Несмотря на частые описания изменчивости в развитии сейсмоденситивных борозд на наружной поверхности экзоскелета ботриолепидид, досто-

верное присутствие косой головной ямочной линии на наружной поверхности parapuchale ранее не отмечалось. Изученный необычный характер прохождения борозд сейсмоденситивной системы относится к индивидуальной изменчивости *L. heckeri*, так как из билковского местонахождения известны черепные кости этого вида с нормальным для ботриолепидид прохождением борозд (рис. 3) [4–6]. Описанный и изображенный материал из билковского местонахождения дополняет известные данные о *L. heckeri*, а также о возможных вариантах изменчивости элементов экзоскелета представителей семейства Bothriolepididae.

Степень развития и характер прохождения сейсмоденситивных борозд в головном панцире рассматриваются при построении системы надродовых таксонов и филогенеза антиарх [16]. Возможность индивидуальных отклонений в прохождении борозд этой системы органов чувств должны учитываться при выборе критериев систематики и реконструкции филогенеза панцирных рыб, особенно для таксонов, известных по единичным и фрагментарным экземплярам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Каратайте-Талимаа В.Н. Род *Asterolepis* из девонских отложений Русской платформы // Вопросы геологии Литвы. Вильнюс: Ин-т геол. геогр., 1963. С. 65–224.
2. Лукшевич Э.В. Ботриолепиды кетлерской свиты верхнего девона Латвии (Pisces, Placodermi) // Природа и музей. Сер. палеонтол. 1991. Вып. 3. С. 38–50.
3. Лярская Л.А. Панцирные рыбы девона Прибалтики: *Asterolepidae*. Рига: Зинатне, 1981. 152 с.
4. Молошников С.В., Линкевич В.В. Новые данные по позднедевонской ихтиофауне Тверской области (Билово, р. Малый Тудер) // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Материалы 63 сессии Палеонтологического общества при РАН (3–7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). СПб., 2017. С. 196–198.
5. Молошников С.В., Линкевич В.В. Систематическое положение фаменских антиарх (Vertebrata, Placodermi) Тверской области // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. 2017. № 2. С. 8–14.
6. Молошников С.В., Линкевич В.В. Морфология и систематическое положение некоторых фаменских ботриолепидид (Placodermi, Antiarchi) Тверской области // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Материалы 65 сессии Палеонтологического общества при РАН (1–5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2019. С. 249–251.
7. Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы, с региональными стратиграфическими схемами. Л., 1988. Девонская система. Л., 1990. 58 с.
8. Denison R. Placodermi // Handbook of Palaeoichthyology. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag, 1978. 128 p.
9. Gross W. *Asterolepis ornata* Eichw. und das Antiarchi-Problem // Palaeontogr. 1931. Bd. 75. S. 1–62.
10. Gross W. Die Fische des Baltischen Devons // Palaeontogr. A. 1933. Bd. 79. S. 1–97.
11. Gross W. Über Knochen-Mißbildungen bei *Asterolepiden* // Paläontol. Z. 1942. Bd. 23. № 1/2. S. 206–218.
12. Lukševičs E. Bothriolepid antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Devonian of the north-western part of the East European platform // Geodiversitas. 2001. V. 23. № 4. P. 489–609.
13. Miles R.S. The Old Red Sandstone Antiarchs of Scotland: family Bothriolepididae // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1968. № 130. P. 1–130.
14. Moloshnikov S. Crested antiarch *Bothriolepis zadonica* H.D. Obrucheva from the Lower Famennian of Central European Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 1. 135–146.
15. Moloshnikov S.V. Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 7. P. 691–773. DOI: 10.1134/S0031030108070010.
16. Pan Zh., Zhu M., Zhu Y., Jia L. A new antiarch placoderm from the Emsian (Early Devonian) of Wuding, Yunnan, China // Alcheringa: An Austral. J. Palaeontol. 2017. V. 42. № 1. P. 10–21. DOI: 10.1080/03115518.2017.1338357.
17. Stensiö E. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae // Palaeozoöl. Groenl. 1948. Bd. 2. P. 1–622.
18. Werdelin L., Long J. Allometry in the placoderm *Bothriolepis canadensis* and its significance to antiarch evolution // Lethaia. 1986. V. 19. № 2. P. 161–169.
19. Young G.C. Antiarchs (Placoderm fishes) from the Devonian Aztec Siltstone, Southern Victoria Land, Antarctica // Palaeontogr. Abt. A. 1988. Bd. 202. P. 1–125.

REFERENCES

1. Karatayute-Talimaa V.N. Rod *Asterolepis* iz devonskih otlozhenii Russkoi platformi [The genus *Asterolepis* from the Devonian of Russian Platform]. *Voprosi geologii Litvi* [The Geology of Lithuania]. Vilnius, Institute Geol. and Geogr. Publ., 1963, pp. 65–224. (In Russian).
2. Lukševich E.V. Botriolepidi ketlerskoi sviti verkhnego devona Latvii (Pisces, Placodermi) [The bothriolepidids of the Upper

- Devonian Ketleri Formation of Latvia (Pisces, Placodermi)]. *Priroda i Muzei. Seriya paleontologicheskaya* [Nature and Museum. Palaeontological Series], 1991, no. 3, pp. 38–50. (In Russian).
3. Lyarskaya L.A. *Pantsirnye ribi Pribaltiki: Asterolepididae* [Placoderms of the Baltic Stages: Asterolepididae]. Riga, Zinatne Publ., 1981, 152 p. (In Russian).
4. Moloshnikov S.V., Linkevich V.V. Novie dannie po pozdne-devonskoi ikhtiofaune Tverskoi oblasti (Bilovo, r. Malii Tuder) [New data on the Late Devonian ichthyofauna of Tver Region (Bilovo, Malii Tuder River)]. *Integrativnaya paleontologiya: perspektivi razvitiya dlya geologicheskikh tselei. Materiali 63 sessii Paleontologicheskogo obshchestva pri RAN (3–7 aprelya 2017 g., Sankt-Peterburg)* [Integrative palaeontology: perspective of a development for geology. Proc. of the 63 Session of the Palaeontological Society at Russian Academy of Sciences (April 3–7, 2017, St.-Petersburg)]. St.-Petersburg, 2017, pp. 196–198. (In Russian).
5. Moloshnikov S.V., Linkevich V.V. Sistematicheskoe polozhenie famenskikh antiarch (Vertebrata, Placodermi) [Systematic position of antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Famennian of Tver Region, Russia]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka* — [Proceedings of higher educational establishments. Geology and Exploration], 2017, no. 2, pp. 8–14. (In Russian).
6. Moloshnikov S.V., Linkevich V.V. Morfologiya i sistematicheskoe polozhenie nekotorykh famenskikh bothriolepidid (Placodermi, Antiarchi) Tverskoi oblasti [Morphology and systematic position of some bothriolepids (Placodermi, Antiarchi) from the Famennian of Tver Region]. *Morfologicheskaya evolyutsiya i stratigraficheskie problemi. Materiali 65 sessii Paleontologicheskogo obshchestva pri RAN (1–5 aprelya 2019 g., Sankt-Peterburg)* [Morphological evolution and stratigraphical problems. Proc. of the 65 Session of the Palaeontological Society at Russian Academy of Sciences (April 1–5, 2019, St.-Petersburg)]. St.-Petersburg, Kartfabrika VSEGEI, 2019, pp. 249–251. (In Russian).
7. *Reshenie mezhdomstvennogo regionalnogo stratigraficheskogo sovetshaniya po srednemu i verkhnemu paleozoyu Russkoi platformy, s regionalnimi stratigraficheskimi skhemami. Leningrad, 1988, devonskaya sistema* [The decision of the Interdepartmental Regional Stratigraphical Meeting on the Middle and Upper Paleozoic of Russian Platform, with the regional stratigraphical schemes, Leningrad, 1988, Devonian System]. Leningrad, 1990, 58 p. (In Russian).
8. Denison R. *Placodermi. Handbook of Palaeoichthyology*. Stuttgart, New York, Gustav Fischer Verlag, 1978, 128 p.
9. Gross W. *Asterolepis ornata* Eichw. und das Antiarchi-Problem. *Palaeontogr.*, 1931, Bd. 75, Ss. 1–62.
10. Gross W. Die Fische des Baltischen Devons. *Palaeontogr. A.*, 1933, Bd. 79, Ss. 1–97.
11. Gross W. Über Knochen-Mißbildungen bei Asterolepiden. *Palaeontol. Z.*, 1942, Bd. 23, no. 1/2, pp. 206–218.
12. Lukševičs E. Bothriolepid antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Devonian of the north-western part of the East European platform. *Geodiversitas*, 2001, vol. 23, no. 4, pp. 489–609.
13. Miles R.S. The Old Red Sandstone Antiarchs of Scotland: family Bothriolepididae. *Palaeontogr. Soc. Monogr.*, 1968, no. 130, pp. 1–130.
14. Moloshnikov S. Crested antiarch *Bothriolepis zadonica* H.D. Obrucheva from the Lower Famennian of Central European Russia. *Acta Palaeontol. Pol.*, 2004, vol. 49, no. 1, pp. 135–146.
15. Moloshnikov S.V. Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia. *Paleontol. J.*, 2008, vol. 42, no. 7, pp. 691–773. DOI: 10.1134/S0031030108070010.
16. Pan Zh., Zhu M., Zhu Y., Jia L. A new antiarch placoderm from the Emsian (Early Devonian) of Wuding, Yunnan, China. *Alcheringa: An Austral. J. Palaeontol.*, 2017, vol. 42, no. 1, pp. 10–21. DOI: 10.1080/03115518.2017.1338357.
17. Stensiö E. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae. *Palaeozool. Groenl.*, 1948, Bd. 2, pp. 1–622 p.
18. Werdelin L., Long J. Allometry in the placoderm *Bothriolepis canadensis* and its significance to antiarch evolution. *Lethaia*, 1986, vol. 19, no. 2, pp. 161–169.
19. Young G.C. Antiarchs (Placoderm fishes) from the Devonian Aztec Siltstone, Southern Victoria Land, Antarctica. *Palaeontogr. Abt. A.*, 1988, Bd. 202, pp. 1–125.