

УДК 567.43:551.734.5 (470)

DOI 10.29003/m3558.0514-7468.2023_45_3/421-432

КРУПНЫЙ НЕГРЕБЕНЧАТЫЙ АНТИАРХ (PLACODERMI: BOTHRIOLEPIDIDAE) ИЗ БИЛОВСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ (ФАМЕН ГЛАВНОГО ДЕВОНСКОГО ПОЛЯ)

С.В. Молошников, В.В. Линкевич*

В работе представлены результаты исследований палеоихтиологической коллекции Андреапольского краеведческого музея имени Э.Э. Шимкевича из биловского местонахождения в Тверской области (фамен Главного девонского поля). В ихтиокомплексе этого местонахождения доминируют панцирные рыбы семейства *Bothriolepididae* Cope. Вместе с обычными и многочисленными здесь остатками гребенчатых ботриолепидид в глинистых отложениях были встречены редкие пластинки крупного *Bothriolepis* sp., обладавшего уплощённым панцирем. Имеющиеся в коллекции материалы по этой форме представлены тремя задними среднеспинными пластинками. Приводится их описание и сравнение с материалами по позднедевонским ботриолепидидам Главного девонского поля и других регионов. Также даётся краткая характеристика биловского местонахождения.

Ключевые слова: палеонтология, палеоихтиология, панцирные рыбы, поздний девон, фамен, Восточно-Европейская платформа, Главное девонское поле, Тверская область, музейные коллекции.

Ссылка для цитирования: Молошников С.В., Линкевич В.В. Крупный негребенчатый антиарх (*Placodermi: Bothriolepididae*) из биловского местонахождения Тверской области (фамен Главного девонского поля) // Жизнь Земли. 2023. Т. 45, № 3. С. 421–432. DOI: 10.29003/m3558.0514-7468.2023_45_3/421-432.

Поступила 09.03.2023 / Принята к публикации 06.09.2023

A LARGE-BODIED NON-CRESTED ANTIARCH (PLACODERMI: BOTHRIOLEPIDIDAE) FROM THE BILOVO LOCALITY IN THE TVER' REGION (FAMENNIAN OF THE MAIN DEVONIAN FIELD)

S.V. Moloshnikov¹, V.V. Linkevich²

¹ Lomonosov Moscow State University (Earth Science Museum),

² Andreapol Museum of Local History named after E.E. Shimkevich

The palaeoichthyological collection from the Bilovo locality in the Tver' region (Famennian of the Main Devonian field), currently housed at the Andreapol Museum of Local History, is continued to be studied. Placoderm fishes of the family *Bothriolepididae* Cope predominate in the ichthyocomplex of this locality. Rare plates of large-bodied *Bothriolepis* sp. with a flattened armor were found at the Bilovo locality in clay deposits in addition to numerous remains of crested bothriolepidids. The material on *Bothriolepis* sp. is represented by three posterior medio-dorsal plates only. These plates are described, figured and compared with a similar material on Late Devonian bothriolepidids from the Main Devonian field and other regions. A brief characteristic of the Bilovo locality is given as well.

Keywords: palaeontology, palaeoichthyology, placoderms, Upper Devonian, Famennian, East-European platform, Main Devonian field, Tver' region, European Russia, museum collections.

* Молошников Сергей Владимирович – к.г.-м.н., с.н.с. Музея землеведения МГУ им. М.В. Ломоносова, molsergey@rambler.ru; Линкевич Валерий Викторович – директор Андреапольского краеведческого музея им. Э.Э. Шимкевича, linkevichvalerij@rambler.ru.

For citation: Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “A large-bodied non-crested antiarch (Placodermi: Bothriolepididae) from the Bilovo locality in the Tver’ region (Famennian of the Main Devonian Field)”, *Zhizn Zemli* [Life of the Earth] 45, no 3, 421–432 (2023) (in Russ., abstr. in Engl.). DOI: 10.29003/m3558.0514-7468.2023_45_3/421-432.

Введение. В настоящей работе представлены результаты исследований ихтиокомплекса биловского местонахождения в Тверской области (фамен Главного девонского поля), в котором доминируют антиархи семейства Bothriolepididae Соре. Обычными и многочисленными для биловской свиты являются остатки гребенчатого *Livnolepis heckeri* (Lukševičs); их изучению был посвящён ряд предшествующих работ авторов [10–16]. В биловском местонахождении также обнаружены пластины туловищного панциря крупного негребенчатого антиарха, определённого как *Bothriolepis* sp. [11, 12, 15, 16]. Сбор остатков ихтиофауны в Билово проводится сотрудниками Андреапольского краеведческого музея имени Э.Э. Шимкевича и других организаций уже более 10 лет, однако из обнаруженного обильного палеонтологического материала к *Bothriolepis* sp. можно уверенно отнести только три экземпляра. Помимо упомянутых выше антиархов, в биловской свите этого местонахождения встречены неопределимые остатки Bothriolepididae gen. et sp. indet.

Целью настоящей работы является описание редких находок крупного негребенчатого ботриолепидидного антиарха в биловской свите окрестностей д. Билово. Изученные образцы хранятся в Андреапольском районном краеведческом музее им. Э.Э. Шимкевича (КМА). Ниже также приводится краткая характеристика биловского местонахождения.

Биловское местонахождение. Выходы карбонатно-глинистых пород по берегам р. Малый Тудер в окрестностях д. Билово – одно из богатейших местонахождений фаменских беспозвоночных и позвоночных в восточной части Главного девонского поля, далее ГДП (рис. 1 и 2). В этом местонахождении в отложениях биловской свиты, сопоставляемой до настоящего времени с лебедянским горизонтом среднего фамена (таблица) [18–20 и др.], встречены остатки брахиопод, двустворчатых, головоногих, брюхоногих моллюсков и других беспозвоночных [1, 4, 5, 21 и др.], а также рыб [3, 4, 7, 10–16, 24 и др.].

В нижней части разреза в окрестностях д. Билово обнажается и верхняя часть низележащей тудерской свиты, относимой к елецкому горизонту нижнего фамена [18]. Нижняя граница биловской свиты устанавливается по подошве рыхлых слюдистых песчаников. Над карбонатной биловской серией (видимая мощность 3–4 м) по берегам реки вскрывается толща голубовато-серых глин видимой мощностью около 4 м (см. рис. 2). О.А. Лебедев с соавторами [7] отнесли её к льянской свите, соответствующей оптуховскому и плавскому горизонтам. Однако по данным Э.Ю. Саммета [19], в окрестностях д. Билово отложения биловской свиты перекрываются непосредственно четвертичными образованиями. Мощность же самой свиты в типовой местности, например, в скважине 10-Билово, достигает 18 м, а сама она содержит довольно мощные (до 7 м) толщи известковистых голубовато-серых глин. Во время полевых работ в 2019 г. подтвердить присутствие льянской свиты в окрестностях д. Билово не удалось. Ботриолепидиды, остатки которых обнаружены в глинистой толще, во многом схожи с таковыми из карбонатной серии. В отложениях же льянской свиты Тверской области присутствуют остатки ботриолепидид с типичной ячеистой скульптурой, предварительно определённые как *B. cf. B. ciecere* Lyarskaja in Lyarskaja et Savvaitova [12]. Они встречены в другом



Рис. 1. Выходы биловской свиты на правом берегу р. Малый Тудер у хутора Билово: *вверху* – общий вид, *внизу* – известковая толща с глинистыми прослоями в средней части. Фото С.В. Молошникова. Май 2019 г.

Fig. 1. Outcrops of the Bilovo formation on the right bank of the Malyi Tuder river near the Bilovo settlement: *above* – a general view, *below* – limestone with clay interlayers in its middle part. Photo by S.V. Moloshnikov, May, 2019.

местонахождении у д. Мякишево на р. Большой Тудер. Учитывая всё это, в настоящей работе мощная глинистая толща, залегающая над карбонатной серией в окрестностях д. Билово, относится к биловской свите; присутствие льянской свиты в этом местонахождении требует уточнения и дальнейшего подтверждения.

В биловской свите остатки *L. heckeri* обычны и многочисленны. Отдельные пластины и фрагменты панциря рыб этого вида были встречены непосредственно как в карбонатных, так и в глинистых слоях. Представители данного вида обладали сравнительно крупным и высоким панцирем, черепная крыша которого достигала в длину 12–13 см.



Рис. 2. Выходы глинистой толщи на правом берегу р. Малый Тудер у северной окраины д. Билово. В настоящей работе эта толща включается в состав биловской свиты. Фото С.В. Молошникова. Май 2019 г.

Fig. 2. Outcrops of clay layers on the right bank of the Malyi Tuder river near the northern border of the Bilovo settlement. In the present paper, these layers are included in the Bilovo formation. Photo by S.V. Moloshnikov, May, 2019.

Спинная стенка его туловищного панциря несла относительно высокий срединный спинной гребень и могла достигать в длину 25 см, а возможно, и несколько больше. Гребенчатые антиархи из биловского местонахождения схожи с антиархами *L. zadonica* (Н. Obrucheva) из задонской свиты Центрального девонского поля [17, 27, 28]. Типичные признаки рода *Livnolepis* на биловском материале выражены в основном на пластинках

Таблица. Сопоставление местных стратиграфических подразделений фаменских отложений бассейна реки Ловать (Главное девонское поле) с региональной шкалой Восточно-Европейской платформы и стандартной конодонтовой шкалой (по [6, 18]). Положение биловской свиты в современной стратиграфической шкале отмечено галочкой.

Table. Comparison of local stratigraphic units of the Famennian in the basin of the Lovat' river (Main Devonian field) with the regional scale of the East European platform and standard conodont zones (by Refs. [6, 18]). The position of the Bilovo formation in the modern stratigraphic scale is marked.

Система	Отдел	Ярус	Стандартная конодонтовая шкала	Региональные подразделения (горизонты)	Местные подразделения (свиты)
Девонская	Верхний	Фаменский	<i>praesulcata</i>	Змганский	
			<i>expansa</i>	Хованский	Раевская
				Озерский	
				Плавский	Льянская
			<i>postera</i>	Оптуховский	
			<i>trachytera</i>	Лебедянский	Биловская ✓
			<i>marginifera</i>	Елецкий	Тудерская
			<i>rhomboidea</i>		
			<i>crepida</i>	Задонский	Чимаевская
<i>triangularis</i>	Волгоградский				

взрослых особей, также как и на материале по *L. zadonica* из Орловской области. На костях молодых особей имеются признаки, которые были положены в основу выделения рода *Livnolepis*, в частности, они имеют крупное и глубокое преорбитальное углубление, характерное расположение верхней инфраорбитальной борозды и др.

Материал по редким биловским ботриолепидидам: описание и сравнение.

Имеющиеся в настоящее время в коллекции материалы по биловскому *Bothriolepis* sp. представлены тремя задними среднеспинными пластинками туловищного панциря (posterior medio-dorsalia). Они были найдены в глинистых отложениях биловской свиты, залегающих над карбонатной серией. Этот ботриолепис обладал крупным уплощённым панцирем, лишённым срединного спинного гребня, что резко отличает его от *L. heckeri*.

Изученные задние среднеспинные пластинки *Bothriolepis* sp. крупные и широкие; при длине около 8 см могут иметь ширину 9,7 см (экз. КМА/6193-1; **рис. 3**). Отношение длины кости к её ширине около 0,8; для сравнения это же отношение на экземплярах *L. heckeri* около 1,4 [14]. Пластинки также имеют широкий передний отдел. Передний край костей, по-видимому, мог быть разной формы: прямой (**рис. 4**) или выпуклый (**рис. 5**); он более чем в 2 раза уже максимальной ширины кости. На единственной почти полностью сохранившейся кости её задний край сильно выпуклый, задний угол (ра на **рис. 3**) значительно оттянут назад, при этом заднебоковые края практически прямые. Однако задний отросток, который может наблюдаться на некоторых экземплярах *L. heckeri* (см. [14, **рис. 2 г, д**, табл. IX, 2]), задний угол не образует. На наружной поверхности костей срединное спинное ребро (dmr на **рис. 3**) хорошо выражено только в задней части, ближе к заднему углу кости; в переднем отделе костей оно не выражено (**рис. 4, 5**). На задних среднеспинных пластинках биловского *L. heckeri* на протяжении всей их длины имеется срединный гребень, переходящий с передней среднеспинной

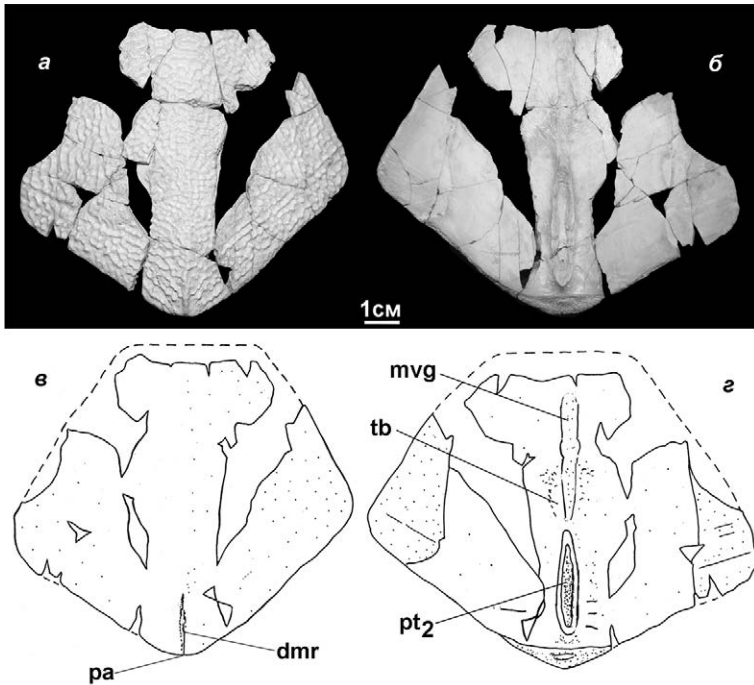


Рис. 3. Задняя среднеспинная кость туловищного панциря *Bothriolepis* sp. из местонахождения у хутора Билово, экземпляр КМА/6193-1: наружная (а) и внутренняя (б) стороны; предполагаемая реконструкция наружной (е) и внутренней (з) стороны. Условные обозначения см. в тексте.

Fig. 3. Posterior medio-dorsal plate of the trunk armor of *Bothriolepis* sp. from the locality near the Bilovo settlement, a specimen from the collection of the Andreapol Museum of Local History, KMA/6193-1: external (a) and internal (b) views; tentative reconstructions of the external (e) and internal (z) surfaces. See the text for abbreviations.

кости. Правая и левая части задних среднеспинных костей *Bothriolepis* sp. сходятся в передней части под углом 145–150°, в задней – 125–130°. Это позволяет предположить, что изучаемый ботриолепис обладал уплощённым туловищным панцирем, менее высоким чем у *L. heckeri*. На внутренней поверхности образцов срединный ventральный жёлоб (mvg) широкий, выражен слабо; губчатое поле (tb) небольшое, также выражено очень слабо. Задняя ventральная воронка (pt₂) длинная, расположена в задней части кости. Судя по размерам описываемых задних среднеспинных костей, длина спинной стенки туловищного панциря у биловского *Bothriolepis* sp. могла достигать 25–30 см. Наружная поверхность пластинок покрыта бугорчато-гребенчатой скульптурой.

По размерам posterior medio-dorsalia и бугорчато-гребенчатому орнаменту наружной поверхности костей *Bothriolepis* sp. из биловского местонахождения напоминает *Bothriolepis maxima* Gross из франских отложений ГДП [23, 24, 30]. В фамене (отложения елецкого горизонта) этого субрегиона ранее встречались пластинки, определённые как *Bothriolepis* cf. *B. maxima* Gross [2, 19]. Однако елецкий *B.* cf. *B. maxima* не был изображён и описан, что делает невозможным сравнение с ним биловского материала. От типичного франского *B. maxima* биловский *Bothriolepis* sp. отличается формой задней среднеспинной кости, а также особенностями строения её внутренней поверхности, а именно: у *Bothriolepis* sp. из Билово практически не выражено губчатое поле спереди от длинной

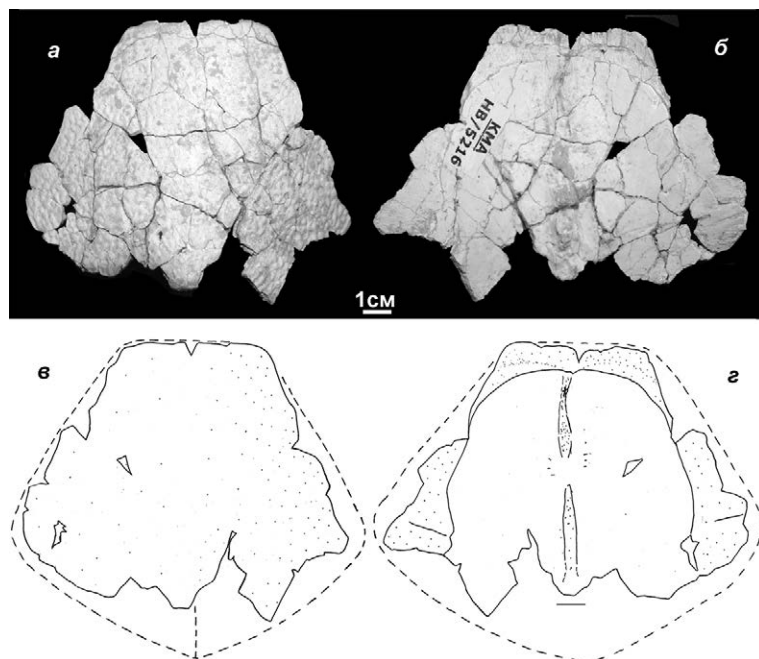


Рис. 4. Задняя среднеспинная кость туловищного панциря *Bothriolepis* sp. из местонахождения у северной окраины Билово, экземпляр КМА/НВ/5216: наружная (а) и внутренняя (б) стороны; предполагаемая реконструкция наружной (в) и внутренней (г) стороны.

Fig. 4. Posterior medio-dorsal plate of the trunk armor of *Bothriolepis* sp. from the locality near the northern border of the Bilovo settlement, a specimen from the collection of the Andreapol Museum of Local History, KMA/HB/5216: external (a) and internal (б) views; tentative reconstructions of the external (в) and internal (г) surfaces.

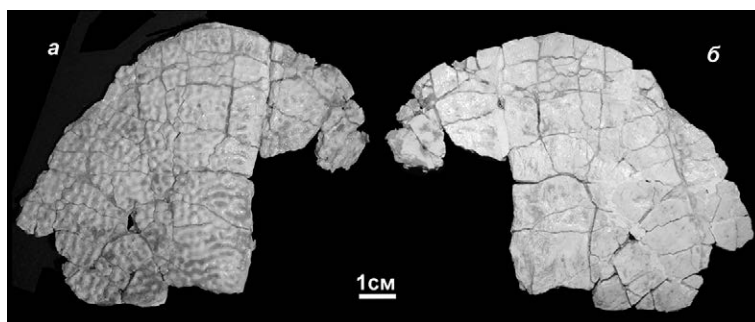


Рис. 5. Фрагмент задней среднеспинной кости туловищного панциря *Bothriolepis* sp. из местонахождения у северной окраины Билово, экземпляр КМА/6193-2: наружная (а) и внутренняя (б) стороны.

Fig. 5. A fragment of the posterior medio-dorsal plate of *Bothriolepis* sp. from the locality near the northern border of the Bilovo settlement, a specimen from the collection of the Andreapol Museum of Local History, KMA/6193-2: external (a) and internal (б) surfaces.

задней вентральной воронки; участок кости позади этой воронки очень короткий; задняя воронка находится у заднего края, а не в центре кости, как это наблюдается у *B. maxima* [30]; заднее поперечное туловищное ребро на костях *Bothriolepis* sp. выражено слабо.

По крупным размерам туловищного панциря *Bothriolepis* sp. из Билово также сопоставим с шотландским *B. gigantea* Traquair [26], но отличается от него формой задне-спинных костей, имеющих более латерально оттянутые боковые углы и оттянутый назад задний угол, слабо развитым срединным спинным ребром на наружной поверхности posterior medio-dorsalia, а также рядом особенностей строения внутренней стороны этих костей. По форме задней среднеспинной кости, имеющей латерально оттянутые боковые углы, *Bothriolepis* sp. из Билово схож с шотландским *B. taylori* Miles [26, text-fig. 21c], но отличается от него особенностями строения внутренней стороны posterior medio-dorsalia.

Относительно широкие задние среднеспинные кости с широкими передними отделом и краями имеет *B. amankonyrica* Malinovskaja из франа Центрального Казахстана [9, 29]. *Bothriolepis* sp. из фамена биловского местонахождения отличается от этого вида формой задних среднеспинных костей с относительно более узким передним отделом и более длинным задним отделом, строением внутренней поверхности этих костей, а также более крупными размерами. У сравниваемого вида эти пластинки достигают в длину 5,5 см, в то время как у *Bothriolepis* sp. из Билово – 8 см (см. выше).

По размерам, форме задней среднеспинной кости и её внутреннему строению биловский *Bothriolepis* sp. также схож с *B. rex* Downs et al. из франа Канады [22, fig. 8]. У представителей этих двух видов изучаемые пластинки несут короткий участок позади задней вентральной воронки (в отличие от *B. maxima*, у которого этот участок длинный [30]), а также длинную заднюю вентральную воронку. Однако плохая сохранность задних среднеспинных костей у *B. rex* и присутствие в коллекции биловских антиарх только задних среднеспинных костей *Bothriolepis* sp. не позволяет сравнить виды подробно.

По размерам и форме задних среднеспинных костей *Bothriolepis* sp. из Билово также отличается от других фаменских ботриолепидид ГДП. Его задние среднеспинные кости более широкие и относительно менее длинные, чем таковые у *B. leptochera* Traquair, *B. jani* Lukševičs, *B. ornata* Eichwald и *B. ciecere* Lyarskaja in Lyarskaja et Savvaitova [8]. От последних двух видов, пластинки панциря которых имеют преимущественно ячеистую скульптуру наружной поверхности, он также отличается бугорчато-гребенчатым орнаментом, широким передним отделом и более оттянутыми вбок боковыми углами задних среднеспинных костей; от *B. jani*, у которого задние среднеспинные кости в длину менее 4 см [24], – также значительно бóльшими размерами. Крупные и широкие posterior medio-dorsalia со сравнительно более широкими передним отделом и краем отличают его и от нижнефаменских ботриолепидид Центрального девонского поля (далее ЦДП) – *B. sosnensis* Moloshnikov и *B. cf. B. leptochera* Traquair [28].

B. sosnensis рассматривается Э.В. Лукшевичем с соавторами [25] в качестве подвида *B. leptochera*. Однако признаки, по которым различают подвиды внутри вида, нередко совпадают с признаками, по которым отличаются виды этого рода. Многие виды ботриолеписов по ряду морфологических признаков значительно схожи друг с другом. Использование подвидов среди видов рода *Bothriolepis* сильно усложнит построение системы этого рода. Часть видов в такой системе должна будет рассматриваться в качестве подвидов. Так, например, *B. ciecere* незначительно отличается от *B. ornata* (см. сравнения в [8, 24]) и, скорее всего, в подобной системе должен будет рассматриваться в качестве подвида последнего, т. к. признаки, по которым отличаются

эти два вида, используются для отличия подвидов. Непонятен будет систематический статус *B. gigantea* Traquair и *B. maxima* Gross и многих других очень похожих видов. Кроме того, ботриолепидиды – группа с очень большой индивидуальной и возрастной изменчивостью элементов экзоскелета, что наблюдается у видов, известных по большим выборкам. В связи с этим использование подвидов внутри видов ботриолеписов представляется нецелесообразным, т. к. значительно усложняет и запутывает построение и без того сложной системы рода *Bothriolepis*, включающего в настоящее время чуть менее ста видов.

Заключение. Материалы, собранные из биловского местонахождения, дополняют данные по позднедевонским ботриолепидидам ГДП. Остатки биловского *Bothriolepis* sp., учитывая особенности строения осевых структур на их внутренней стороне, возможно, принадлежат новому таксону, что покажут дальнейшие работы по сбору и изучению новых материалов из этого местонахождения. Сходство биловских ботриолепидид с фаменскими ботриолепидидами ЦДП позволяет использовать их остатки при корреляции фаменских отложений, палеобиогеографических построениях для позднего девона субрегионов Восточно-Европейской платформы, а также уточнения относительного возраста биловской свиты.

Как уже отмечалось выше, в настоящее время биловская свита относится к лебедянскому горизонту среднего фамена. Однако, учитывая сходство биловского ихтиокомплекса с задонским (нижнефаменским) с территории ЦДП, её относительный возраст может быть пересмотрен. Для окончательного определения положения биловской свиты в региональной стратиграфической шкале Восточно-Европейской платформы требуется дальнейшее изучение комплекса ископаемых и, в первую очередь, отобранных проб на конодонты и мегаспоры [21].

Благодарности и источники финансирования. Исследование выполнено в рамках государственного задания Музея земледования МГУ, научная тема № АААА-А16-116042010088-5.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баталина М.А., Бульванкер Э.З., Геккер Р.Ф. и др. Фауна Главного девонского поля. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 345 с.
2. Вербицкий В.Р., Вербицкий И.В., Васильева О.В. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000 000 (третье поколение). Серия Центрально-Европейская. Листы О-35 – Псков, (N-35), О-36 – Санкт-Петербург. Объяснительная записка. СПб: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ, 2012. 508 с.
3. Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. 240 с.
4. Геккер Р.Ф., Обручев Д.В., Филиппова М.Ф. Отложения Главного девонского поля. V–VII // Тр. Ленинградского геолого-гидро-геодезического треста. 1935. Вып. 9. 82 с.
5. Давыдов А.Э., Линкевич В.В. Брахиоподы рода *Cyrtospirifer* из биловской свиты (фаменский ярус, верхний девон) западной части Тверской области // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2019. Т. 94, вып. 5–6. С. 21–32.
6. Жамойда А.И., Петров О.В. (ред.). Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. 131 с.
7. Лебедев О.А., Крупина Н.И., Линкевич В.В. Первая находка двоякодышащей рыбы (*Dipnoi, Sarcopterygii*) в фаменских отложениях (верхний девон) Тверской области // Палеонтол. журн. 2019. № 6. С. 79–90.
8. Лукиевич Э.В. Ботриолепиды кетлерской свиты верхнего девона Латвии (*Pisces, Placodermi*) // Природа и музей. Сер. палеонтол. 1991. Вып. 3. С. 38–50.

9. Малиновская С.П. Девонские ботриолепиды (пластинокожие рыбы) Центрального Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1988. Т. 63, вып. 5. С. 56–70.
10. Молошиников С.В., Линкевич В.В. Новые данные по позднедевонской ихтиофауне Тверской области (Билово, р. Малый Тудер) // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Мат. 63 сессии Палеонтологического общества при РАН (3–7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). СПб, 2017. С. 196–198.
11. Молошиников 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.
12. Молошиников С.В., Линкевич В.В. Морфология и систематическое положение некоторых фаменских ботриолепидид (Placodermi, Antiarchi) Тверской области // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Мат. 65 сессии Палеонтологического общества при РАН (1–5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). СПб: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2019. С. 249–251.
13. Молошиников С.В., Линкевич В.В. К изменчивости ботриолепидид (Placodermi, Antiarchi): необычный экземпляр *Livnolepis heckeri* (Lukševičs) из фамена Тверской области // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. 2019. № 4. С. 5–10.
14. Молошиников С.В., Линкевич В.В. Позднедевонские ботриолепидиды (Placodermi, Antiarchi) Тверской области // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 65–72.
15. Молошиников С.В., Линкевич В.В. Панцирные рыбы семейства Bothriolepididae Core (Antiarchi) из биловского местонахождения фаменских ископаемых (восточная часть Главного девонского поля) // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Материалы конференции. М.: МГРИ-РГГРУ, 2020. С. 72–75.
16. Молошиников С.В., Линкевич В.В. Ихтиофауна (Placodermi) из биловского местонахождения фаменских ископаемых в Тверской области: результаты исследований и их отражение в музейной экспозиции // Наука в вузовском музее: Мат. ежегодной Всерос. научн. конф. с междунар. участием (Москва, Музей землеведения МГУ, 17–19 ноября 2020 г.). М.: МАКС Пресс, 2020. С. 93–96.
17. Обручева Е.Д. Новый вид ботриолепид из отложений задонского горизонта Центрального девонского поля // Проблемы современной палеоихтиологии (Мат. конф., посвящённой Д.В. Обручеву) / Ред. Л.И. Новицкая. М.: Наука, 1983. С. 36–42.
18. Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы, с региональными стратиграфическими схемами. Л., 1988. Девонская система. Л., 1990. 58 с.
19. Саммет Э.Ю. Девонская система // Геология СССР. Т. 1. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Геологическое описание. М.: Недра, 1971. С. 174–245.
20. Саммет Э.Ю. Восточная часть Главного девонского поля // Стратиграфия СССР. Девонская система. Кн. 1 / Ред. Д.В. Наливкин, М.А. Ржонсницкая. М.: Недра, 1973. С. 90–106.
21. Щедухин А.Ю. Верхнедевонские наутилоидеи из разреза Билово (Тверская область) // Молодые – Научкам о Земле. Мат. IX Междунар. науч. конф. молодых ученых. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: Изд-во РГГРУ, 2020. С. 163–165.
22. Downs J.P., Daeschler E.B., Garcia V.E. et al. A new large-bodied species of *Bothriolepis* (Antiarchi) from the Upper Devonian of Ellesmere Island, Nunavut, Canada // J. of Vertebrate Palaeontology. 2016. e1221833-4. DOI: 10.1080/02724634.2016.1221833.
23. Gross W. Die Fische des Baltischen Devons // Palaeontographica A. 1933. Bd 79. 97 S.
24. 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.
25. Lukševičs E., Beznosov P., Stáris V. A new assessment of the Late Devonian antiarchan fish *Bothriolepis leptochaira* from South Timan (Russia) and the biotic crisis near the Frasnian–Famennian boundary // Acta Palaeontol. Pol. 2017. V. 62, № 1. P. 97–119.
26. Miles R.S. The Old Red Sandstone antiarchs of Scotland: family Bothriolepididae // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1968. № 130. P. 1–130.
27. Moloshnikov S. Crested antiarch *Bothriolepis zadonica* H.D. Obrucheva from the Lower Famennian of Central European Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49, № 1. P. 135–146.
28. 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.

29. Moloshnikov S.V. Middle–Late Devonian Placoderms (Pisces: Antiarchi) from Central and Northern Asia // *Paleontol. J.* 2012. V. 46, № 10. P. 1097–1196. DOI: 10.1134/S0031030112100012.
30. Stensjö E. On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae // *Palaeozool. Groenl.* 1948. Bd 2. 622 p.

REFERENCES

1. Batalina, M.A., Bul'vankер, E.Z., Gekker, R.F., et al., *Fauna of the Main Devonian field* (Moscow–Leningrad: Academy of Sciences of USSR, 1941) (in Russian).
2. Verbitsky, V.R., Verbitsky, I.V., Vasilieva, O.V., et al., *State geological map of Russian Federation, Scale 1:1 000 000 (third generation), Central European part: pages O-35 – Pskov, (N-35), O-36 – Saint-Petersburg, Description*, 508 p. (Saint-Petersburg: VSEGEI, 2012) (in Russian).
3. Vorobieva, E.I., *Morphology and peculiarities of crossopterigian evolution* (Moscow: Nauka, 1977) (in Russian).
4. Gekker, R.F., Obruchev, D.V., Filippova, M.F., “Deposits of the Main Devonian field, V–VII”, *Trudy Leningradskogo geologo-gidro-geodezicheskogo tresta*, **9**, 82 (1935) (in Russian).
5. Davydov, A.E., Linkevich, V.V., “Brachiopods of the genus *Cyrtospirifer* from the Bilovo formation (Famennian, Upper Devonian) in the Western Tver' region”, *Bull. Moscow Soc. Nat. Sec. Geol.* **94**, no 5–6, 21–32 (2019) (in Russian).
6. Zhamoyda, A.I., Petrov, O.V. (eds.), *Sostoyanie izuchennosti stratigrafii dokembriya i fanerozoja Rossii. Zadachi dal'neishih issledovaniy. Postanovleniya Mezhdvdomstvennogo stratigraficheskogo komiteta i ego postoyannih komissii*, **38** (Saint-Petersburg: VSEGEI, 2008) (in Russian).
7. Lebedev, O.A., Krupina, N.I., Linkevich, V.V., “First finding of a dipnoan fish (Dipnoi, Sarcopterygii) in the Famennian of the Tver' region”, *Paleontologicheskii zhurnal* **6**, 79–90 (2019) (in Russian and English).
8. Lukshевич, E.V., “Bothriolepids of the Ketleri Formation (Upper Devonian) of Latvia (Pisces, Placodermi)”, *Priroda i musei, ser. paleontol.* **3**, 38–50 (1991) (in Russian).
9. Malinovskaya, S.P., “Devonian bothriolepids (placoderm fishes) of Central Kazakhstan”, *Bull. Moscow Soc. Nat. Sec. Geol.* **63**, no 5, 56–70 (1988) (in Russian).
10. Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “New data on the Late Devonian ichthyofauna from the Tver' region (Bilovo, Malyi Tuder river)”, *Integrativnaya paleontologiya: perspektivi razvitiya dlya geologicheskikh tselei* (Saint-Petersburg, 2017) (in Russian).
11. Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “Systematic position of Famennian antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Tver' region”, *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka* **2**, 8–14 (2017) (in Russian).
12. Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “Morphology and systematic position of some Famennian bothriolepidids (Placodermi, Antiarchi) from the Tver' region”, *Morphologicheskaya evolyutsiya i stratigraficheskie problemi* (Saint-Petersburg: VSEGEI, 2019) (in Russian).
13. Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “Some notes on the variability of bothriolepidids (Placodermi, Antiarchi): an unusual specimen of *Livnolepis heckeri* (Lukšević) from the Famennian of the Tver' region”, *Izvestiya visshih uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka* **4**, 5–10 (2019) (in Russian).
14. Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “Late Devonian bothriolepidids (Placodermi, Antiarchi) of the Tver' region”, *Paleontol. J.* **54** (2), 157–165 (2020). DOI: 10.1134/S0031030120020100.
15. Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “Placoderm fishes of the family Bothriolepididae Cope (Antiarchi) from the Bilovo locality of Famennian fossils (eastern part of the Main Devonian field)”, *Problemi regional'noi geologii Severnoi Evrasii. Materiali konferentsii*, 72–75 (Moscow: MGRI-RGGRU, 2020) (in Russian).
16. Moloshnikov, S.V., Linkevich, V.V., “Ichthyofauna (Placodermi) from the Bilovo locality of Famennian fossils in the Tver' region: the results of a study and museum exposition”, *Nauka v vuzovskom musee* (Moscow: MAKSPress, 2020) (in Russian).
17. Obrucheva, E.D., “New bothriolepidid species from the deposits of the Zadonsk Horizon, Central Devonian field”, *Problemi sovremennoi paleoichtiologii* (Moscow: Nauka, 1983) (in Russian).
18. *Reshenie mezhdvdomstvennogo regional'nogo stratigraficheskogo sovetshaniya po srednemu i verhnemu paleozoyu Russkoy platformy, s regional'nimi stratigraficheskimi skhemami*, Leningrad, 1988: *Devonakaya sistema* (Leningrad, 1990) (in Russian).
19. Sammet, E.Yu., “Devonian System”, *Geologiya SSSR. V. 1* (Moscow: Nedra, 1971) (in Russian).

20. Sammet, E.Yu., “Eastern part of the Main Devonian field”, *Stratigrafiya SSSR, Devonskaya Sistema*. Kniga 1 (Moscow: Nedra, 1973) (in Russian).
21. Tshedukhin, A.Yu., “Upper Devonian nautiloids from the Bilovo section (Tver’ region)”, *Molodye – Naukam o Zemle* (Moscow: RGGRU, 2020) (in Russian).
22. Downs, J.P., Daeschler, E.B., Garcia, V.E., et al., “A new large-bodied species of *Bothriolepis* (Antiarchi) from the Upper Devonian of Ellesmere Island, Nunavut, Canada”, *J. Vert. Palaeontol.* e1221833-4 (2016) DOI: 10.1080/02724634.2016.1221833.
23. Gross, W., “Die Fische des Baltischen Devons”, *Palaeontogr. A.* **79**, 97 (1933).
24. Lukševičs, E., “Bothriolepid antiarchs (Vertebrata, Placodermi) from the Devonian of the northwestern part of the East European platform”, *Geodiversitas* **23** (4), 489–609 (2001).
25. Lukševičs, E., Beznosov, P., Stūris, V., “A new assessment of the Late Devonian antiarchan fish *Bothriolepis leptochaira* from South Timan (Russia) and the biotic crisis near the Frasnian–Famennian boundary”, *Acta Palaeontol. Pol.* **62** (1), 97–119 (2017).
26. Miles, R.S., “The Old Red Sandstone antiarchs of Scotland: family Bothriolepididae”, *Palaeontogr. Soc. Monogr.* **130**, 1–130 (1968).
27. Moloshnikov, S., “Crested antiarch *Bothriolepis zadonica* H.D. Obrucheva from the Lower Famennian of Central European Russia”, *Acta Palaeontol. Pol.* **49** (1), 135–146 (2004).
28. Moloshnikov, S.V., “Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia”, *Paleontol. J.* **42** (7), 691–773 (2008) DOI:10.1134/S0031030108070010.
29. Moloshnikov, S.V., “Middle–Late Devonian Placoderms (Pisces: Antiarchi) from Central and Northern Asia”, *Paleontol. J.* **46** (10), 1097–1196 (2012). DOI: 10.1134/S0031030112100012.
30. Stensiö, E., “On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae”, *Palaeozool. Groenl.* **2**, 622 p. (1948).