

---

---

# ИСТОРИЯ НАУКИ

---

---

УДК 567.1/5; 929

DOI 10.29003/m1392.0514-7468.2020\_42\_2/226-237

## ЙОЗЕФ РОГОН И ИССЛЕДОВАНИЯ ИСКОПАЕМОЙ ИХТИОФАУНЫ РОССИИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XIX ВЕКА: К 175-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

С.В. Молошников, Е.М. Кирилишина<sup>1</sup>

В мае 2020 г. исполнилось 175 лет со дня рождения австрийского (словацкого) нейроанатома и палеонтолога Йозефа Виктора Рогона (1845–1923). Вместе с К. Циттелем он выдвинул гипотезу о принадлежности конодонтов к многощетинковым червям, имеющую в настоящее время только историческое значение. Переехав в Санкт-Петербург, Рогон изучал материалы по бесчелюстным и рыбам из разных уголков России: палеозоя её европейской части, Сибири и Прибалтики, мезозоя Сибири. Он продолжил исследования микроостатков и микростроения элементов скелета палеозойских бесчелюстных и рыб, начатые Х. Пандером, описал ряд видов и более крупных таксонов, часть из которых валидна в настоящее время, внёс вклад в разработку системы ранних позвоночных. В статье приводятся краткие биографические сведения из жизни Й. Рогона, рассматриваются его палеоихтиологические работы и их значение для современной науки.

**Ключевые слова:** история науки, Йозеф Рогон, нейроанатомия, палеонтология, палеоихтиология, конодонты, бесчелюстные, рыбы, палеозой, мезозой.

**Ссылка для цитирования:** Молошников С.В., Кирилишина Е.М. Йозеф Рогон и исследования ископаемой ихтиофауны России во второй половине XIX века: к 175-летию со дня рождения // Жизнь Земли. 2020. Т. 42, № 2. С. 226–237. DOI 10.29003/m1392.0514-7468.2020\_42\_2/226-237

Поступила 18.02.2020 / Принята к публикации 20.05.2020

## JOSEF ROHON AND RESEARCHES OF THE RUSSIAN FOSSIL ICHTHYOFAUNA IN THE SECOND PART OF XIX CENTURY

S.V. Moloshnikov, PhD, E.M. Kirilishina, PhD

Lomonosov Moscow State University (Earth Science Museum)

---

<sup>1</sup> Молошников Сергей Владимирович – к.г.-м.н., с.н.с., [molsergey@rambler.ru](mailto:molsergey@rambler.ru); Кирилишина Елена Михайловна – к.г.-м.н., с.н.с., сектор минералогии и истории Земли Музея земледоведения МГУ, [conodont@mail.ru](mailto:conodont@mail.ru).

May 12<sup>th</sup>, 2020 marks the 175<sup>th</sup> anniversary of Josef Victor Rohon (1845–1923), the Austrian (Slovak) neuroanatomist and palaeontologist. He had studied nervous system of modern cephalochordata, fishes and primates before started to be interested in palaeontology. J. Rohon with K. Zittel hypothesized that conodonts were referred to annelids (worms). Nowadays this hypothesis has only historical significance. Having moved to Sankt-Petersburg in 1888 J. Rohon started to work as a scientist. He studied materials on jawless vertebrates and fishes from different parts of Russia: Paleozoic deposits of Baltic States and European Russia and Siberia, and also from the Siberian Mesozoic. He continued researches of ichthyofaunal microremains and microstructure of skeletal elements of Paleozoic agnathans and fishes, which were started by Christian Pander. Rohon described a number of new species and higher taxons, part of which is valid at present days, and contributed to the construction of the system of early vertebrates. The article gives brief biographical data of J. Rohon and analysis of his palaeoichthyological works.

**Keywords:** history of science, Josef Rohon, neuroanatomy, palaeontology, palaeoichthyology, conodonts, jawless vertebrates, fishes, Paleozoic, Mesozoic.

**Введение.** В мае 2020 г. исполнилось 175 лет со дня рождения Йозефа Виктора Рогона (1845–1923) – австрийского (словацкого) нейроанатома и палеонтолога (рис. 1). Биографические сведения об этом исследователе крайне скудны. Будучи уже сложившимся нейроанатомом, изучавшим нервную систему современных бесчерепных, рыб и приматов, он заинтересовался палеонтологией. В 1888 г. Й.В. Рогон приехал в Россию, где начал исследовать палеозойскую и мезозойскую ихтиофауну. Его палеонтологические работы внесли существенный вклад в развитие отечественной палеоихтиологии. Ниже приводятся сведения из жизни Й.В. Рогона, главным образом по работам М. Свойтки с соавторами [36, 37].

**Краткие биографические сведения.** Йозеф Рогон родился 7 мая 1845 г. в районе Тимиш нынешней Румынии (в то время территория Австрийской империи). О его детстве и юношестве известно мало. Он происходил из патристически настроенной протестантской словацкой семьи и, по-видимому, был единственным ребенком. Йозеф окончил школу в Шопроне (современная Венгрия) в 1865 г. Следуя семейным традициям, он в 1867 г. начал изучать теологию в Венском университете, но в 1869 г. оставил учёбу. В 1871 г. Й. Рогон снова вернулся в университет с намерением посвятить себя медицине. В Вене он получил широкое естественнонаучное образование, слушая не только специальные медицинские курсы, но также зоологию, ботанику, физиологию, химию, минералогию и др.

Во время учёбы в Венском университете Й. Рогон серьезно увлёкся зоологией и нейроанатомией. Он работал с профессором зоологии К. Клаусом, руководившим в то время зоологической станцией в Триесте на Адриатическом море, и это сотрудничество во многом определило направление дальнейших научных исследований. Его первая работа 1877 г. посвящена центральной нервной системе акулорыб [16]. Уже в следующем году в первом томе «Трудов Зоологического института Венского университета и зооло-

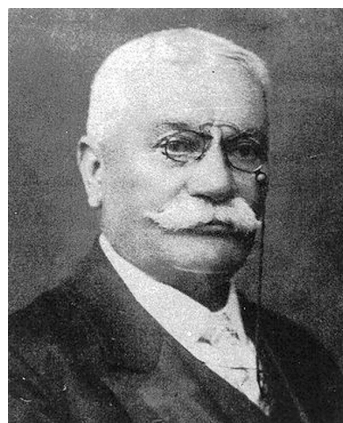


Рис. 1. Йозеф Виктор Рогон (1845–1923).

Fig. 1. The portrait of Josef Victor Rohon (1845–1923).

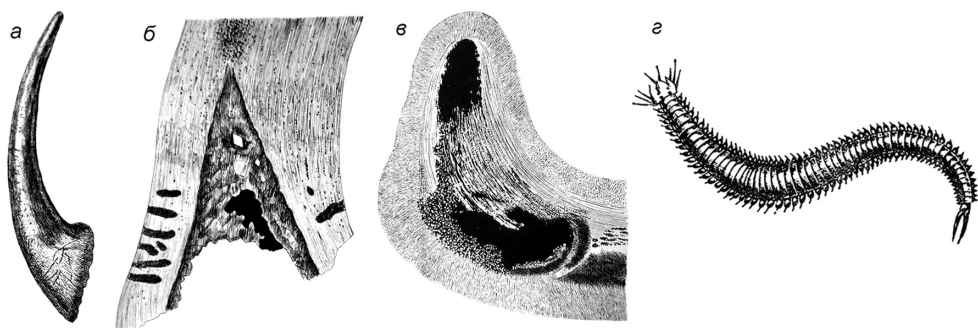
гической станции в Триесте», основанных К. Клаусом, была напечатана его вторая работа о *Nervus vagus* у акул и *Lobi electrici* у электрических скатов [17]. Помимо нервной системы низших позвоночных Рогон изучал нервную систему человека. Летом 1878 г. он исследовал мозг микроцефального мальчика, умершего спустя четырнадцать дней после рождения. Результаты этой работы были опубликованы им в 1879 г. [18].

Продолжая работы по низшим хордовым, в 1879 г. Й. Рогон занимался исследованием ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum* (Pallas)) [19], для чего посетил зоологическую станцию в Неаполе.

В начале 1883 г. Й. Рогон покинул Вену и переехал в Мюнхен, где продолжил своё образование в Университете им. Людвига и Максимилиана. В 1884 г. он получил докторскую степень за диссертацию «Об анатомии извилин мозга у приматов», опубликованную в том же году [20].

В 1885 г. вышли из печати результаты исследований Й. Рогона нервной системы форели [21]. В этой работе, посвящённой гистогенезу спинного мозга, Рогон впервые и независимо от Д. Бирда установил специализированные нейроны со свойствами механорецепторов, возникающие на ранних эмбриональных стадиях развития этих рыб. Эти нейроны позднее получили название клеток Рогона-Бирда.

В Мюнхене Й. Рогон занялся палеонтологическими исследованиями. Он тесно сотрудничал с известным палеонтологом К. Циттелем и был его помощником во время реконструкции Государственного музея. Результатом их совместной работы стала публикация о конодонтах [40]. Циттель и Рогон изучили химический состав, морфологию и внутреннюю структуру зубных элементов коноднтов, сравнили их с зубчиками круглоротых, зубами акул, радулой моллюсков и другими зубовидными образованиями животных. Они пришли к выводу, что коноднты по своей форме и строению больше всего схожи с челюстным аппаратом многощетинковых червей (рис. 2). Принимая во внимание большое количество видов и родов коноднтов и их систематическую принадлежность, Циттель и Рогон предположили, что в палеозойскую эпоху прибрежные участки морей были заселены многочисленными и разнообразными червями, от которых



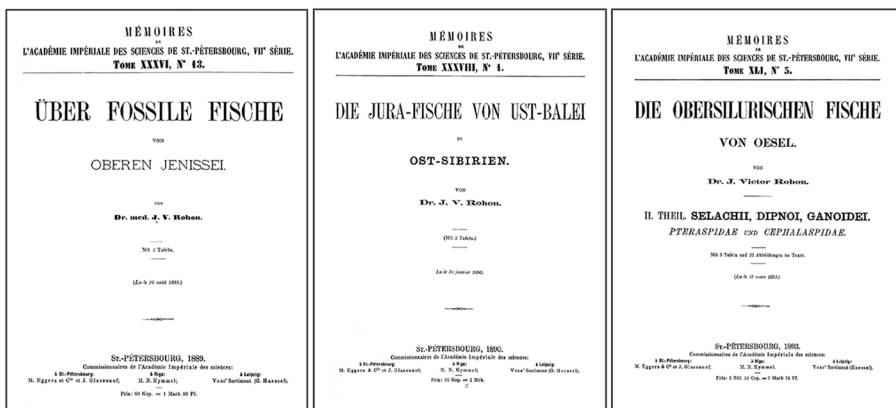
**Рис. 2.** Обоснование гипотезы К. Циттеля и Й. Рогона о принадлежности коноднтов к многощетинковым: а, б – простой конодонтовый элемент *Drepanodus*, из работы Циттеля и Рогона [40]: а – внешний вид, б – внутреннее строение; в, г – морской многощетинковый червь *Nereis*: в – внутреннее строение челюстного зубчика, по [40], г – внешний вид животного, по [6]. Не в масштабе.

**Fig. 2.** The Zittel-Rohon's hypothesis of belonging conodonts to polychaetes (worms) rationale: а, б – simple conodont element of genus *Drepanodus*, from Zittel and Rohon's work [40]: а – external appearance, б – internal structure; в, г – modern marine polychaete worm *Nereis*: в – internal structure of tooth from jaw, from [40], г – external appearance of worm, from [6]. Not to scale.

в ископаемом состоянии сохранились лишь зубовидные элементы. Эта точка зрения вошла в курс палеонтологии К. Циттеля [39 и др.]. В настоящее время конодонты уверенно относятся к хордовым животным и рассматриваются в качестве сестринской группы позвоночных [38], а гипотеза Циттеля-Рогона имеет только историческое значение.

В Мюнхене Й. Рогон продолжал работы по нейроанатомии. Он выступил с докладом «Строение и работа головного мозга» на заседании Антропологического общества [22].

В 1888 г. Й. Рогон переехал в Санкт-Петербург, где стал выполнять научную работу как частный учёный. В России он почти исключительно занимался исследованием ископаемых бесчелюстных и рыб палеозоя и мезозоя (рис. 3). Рогон посетил Крым, Кавказ, Урал, Западную Сибирь и Кольский полуостров. В 1889 г. он проводил ихтиологические



**Рис. 3.** Титульные листы работ Й.В. Рогона: о рыбах верхнего Енисея, 1889 г. (слева); о юрских рыбах Усть-Балея в Восточной Сибири, 1890 г. (в центре); о силурийских бесчелюстных и рыбах острова Эзель (Сааремаа), 1893 г. (справа).

**Fig. 3.** Title pages of J.V. Rohon's papers on Paleozoic and Mesozoic ichthyofaunas: about fishes from upstream of Enisei River, 1889 (left); about Jurassic Ust'-Balei fishes in Eastern Siberia, 1890 (center); about the Silurian agnathans and fishes from Oesel Island (Saaremaa), 1893 (right).

исследования в Тульской, Орловской и Воронежской губерниях.

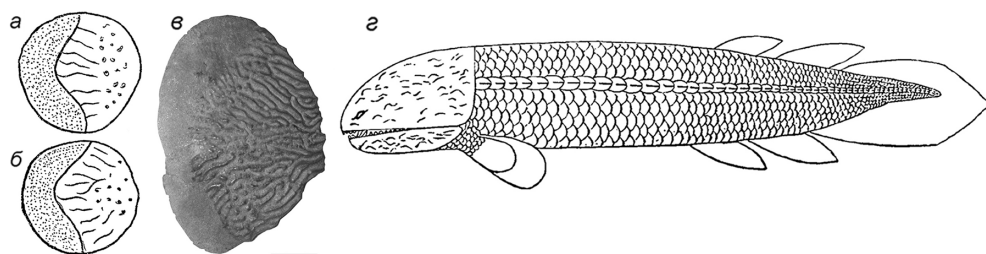
В 1889 г. на заседании Российского Императорского минералогического общества, действительным членом которого Рогон состоял, он выступил с докладом о конодонтах, найденных на берегах р. Волхов.

В 1895 г. Й. Рогон был приглашён чрезвычайным профессором гистологии (а позже и эмбриологии) в Карлов университет в Праге. В 1903 г. он был назначен штатным профессором гистологии и эмбриологии, а в 1915 г. вышел в отставку по достижении 70-летия.

**Исследования палеозойской и мезозойской ихтиофауны России.** Во второй половине XIX в. в России накапливался большой фактический материал по палеоихтиологии, в это время уже была выяснена природа многих ископаемых остатков бесчелюстных и рыб и разрабатывалась их дробная система. В 50-е годы XIX в. в палеоихтиологии начал применяться микроскопический метод, что привело к открытию важной биостратиграфической группы ископаемых – конодонтов [15]. Именно они стали объектом первых палеонтологических исследований Й. Рогона в Мюнхене. В это время было начато изучение гистологического строения скелетных элементов разных групп ископаемой ихтиофауны. В России исследования первоначально велись, глав-

ным образом, по материалам с северо-запада и центра её европейской части. А в течение второй половины XIX в. были получены данные по древним бесчелюстным и рыбам из других регионов [9]. В 1888 г. в Санкт-Петербурге Й. Рогон начал изучение палеозойской и мезозойской ихтиофауны из разных уголков России. Он продолжил изучение остатков бесчелюстных и рыб с помощью микроскопического метода.

В 1889 г. Й. Рогон публикует две палеоихтиологические работы: о девонских кистепёрых с территории России [23] (рис. 4) и об ископаемых рыбах верхнего Енисея [24]. В первой работе он детально для своего времени рассмотрел строение черепа, нижней челюсти, зубов, чешуи и позвоночного столба кистепёрых рыб, а также описал *Dendrodus biporcatus* Owen и *Cricodus (Polyplacodus) wenjukowi* Rohon и привёл реконструкцию первого вида, который уже не является валидным. В настоящее время остатки обоих видов относятся к разным видам других родов: *Jarvikina*, *Laccognathus*, *Platycephalichthys* [5]. Однако вид *Cricodus (Polyplacodus) wenjukowi* стал типовым для рода *Jarvikina* Vorobyeva, 1977. Кистепёрым рыбам посвящена и другая отдельная статья Рогона 1891 г. [27]. В ней он описал чешуи представителей рода *Holoptychius*, найденные на территории России



**Рис. 4.** Кистепёрые рыбы: а, б – чешуи *Holoptychius nobilissimus* Agassiz из девона Тимана, по [34]; в – чешуя *Holoptychius* cf. *H. nobilissimus* Agassiz из коллекции Музея земледелия МГУ (нижний фамен Орловской области); з – реконструкция *Dendrodus biporcatus* Owen из работы Й.В. Рогона [23]. Масштабная линейка – 1 см.

**Fig. 4.** Crossopterygians: а, б – scales of *Holoptychius nobilissimus* Agassiz from the Devonian of Timan according to Rohon's work [34]; в – scale of *Holoptychius* cf. *H. nobilissimus* Agassiz from the collection of the Earth Science Museum at Moscow State University (Lower Famennian of Orel Region); з – reconstruction of *Dendrodus biporcatus* Owen from the J.V. Rohon's paper [23]. Scale bar – 1 cm.

(Главное девонское поле), и изучил их гистологическое строение.

Во второй работе 1889 г. из палеозоя верхнего Енисея (Минусинского прогиба) Рогон описал акантод *Acanthodes lopatini* Rohon, *A. parvulus* Rohon, палеонисцид *Palaeoniscus maacki* Rohon, *P. sibiricus* Rohon, кистепёрую рыбу *Osteolepis tscherskyi* Rohon, а также *Gyrolepidotus schmidti* Rohon, положение в системе рыб которой осталось ему неясным [24]. Впоследствии часть выделенных им видов минусинских рыб была сведена в синонимы. Образцы, отнесённые Рогоном к *Acanthodes lopatini* (= *A. parvulus*), имеют хорошую сохранность и именно благодаря им Л.С. Бергу [4] удалось показать, что у акантод были развиты отолиты. На присутствие отолитов у *A. lopatini* Йозеф Рогон всё же обратил внимание, но не смог правильно понять их природу, указав лишь наличие на изученных образцах головных бугорков, расположенных за глазами [24]. Морфологическое значение этих бугорков осталось ему непонятным.

Верхнеенисейским ископаемым рыбам посвящена ещё одна работа Й. Рогона «Über devonische Fische vom oberen Jennisai nebst Bemerkungen über die Wirbelsäule devonischer Ganoiden», опубликованная в 1890 г. В ней он исследовал остатки девон-

ских панцирных и кистепёрых рыб.

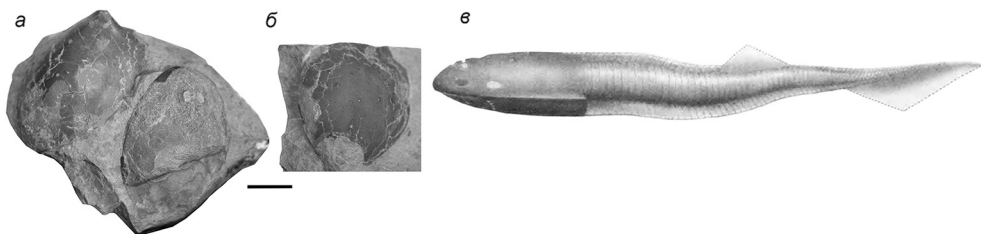
Особого внимания заслуживает работа Й. Рогона о «нижнесилурийских (ордовикских) рыбах» 1890 г. [25], в которой им описаны зубовидные остатки *Palaeodus brevis* Rohon (= *P. oblongus* Rohon, *P. gracilis* Rohon) и *Archodus elegans* Rohon из местонахождений Ленинградской области. Детально изучив гистологическое строение, Рогон отнёс их к позвоночным животным – это были первые указания на присутствие позвоночных в нижнем силуре (ордовике).

Одна работа Рогона посвящена мезозойским рыбам [26]. Из юрских отложений Усть-Балея (окрестности Иркутска, Восточная Сибирь) им был описан комплекс ранних актиноптеригий, включающий палеонисцид *Palaeoniscinotus czekanowskii* Rohon, *P. irkutskensis* Rohon, амиеобразных *Lepidotus sibiricus* Rohon и *Opsigonus gracilis* Rohon, фолидофориевых *Pholidophorus maacki* Rohon, *Baleiichthys graciosa* Rohon, *B. lata* Rohon и др. Часть таксонов актиноптеригий Рогона была сведена в синонимику.

Ряд исследований Й. Рогон [28, 30–33] посвятил костнопанцирным бесчелюстным – остеостракам (*Osteostraci*) (рис. 5). В этих работах приведены описания их морфологии и гистологическое строение панциря. Обсуждая систему известных в то время костнопанцирных, Рогон обособил род *Thyestes* с видом *Th. verrucosus* Eichwald в самостоятельное семейство *Thyestidae*. В некоторых работах [1, 2], к сожалению, автором этого семейства указывался Л.С. Берг, несмотря на то, что именно Й.В. Рогон впервые предложил выделение *Thyestidae*, привёл его краткую характеристику (диагноз) и указал систематический состав [28]. В 1896 г. в работе о классификации палеозойских рыб, посвящённой системе остеостраков и гетеростраков [33], он также обособил семейство *Thyestidae* среди костнопанцирных бесчелюстных, выделенных им в отряд *Aspidocerphali*. В последние годы эта несправедливость в отношении Й. Рогона была устранена и его авторство для семейства *Thyestidae* восстановлено [3].

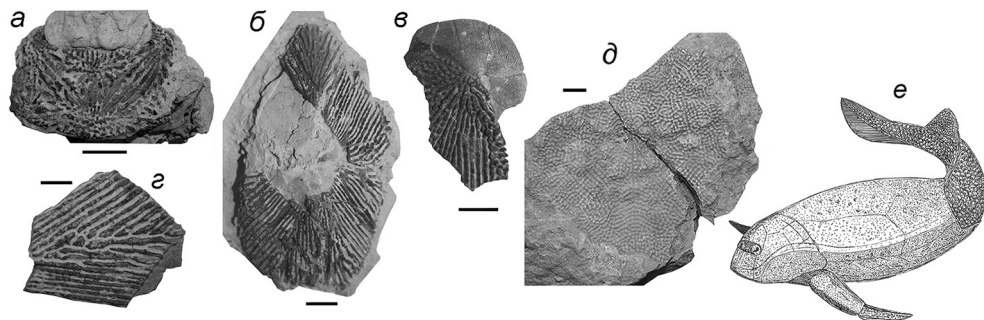
Часть работ Й.В. Рогона посвящена силурийским рыбам острова Эзель (Сааремаа) – телодонтам, остеостракам, акантодам и другим рыбам [29]. Здесь он исследовал внешнюю морфологию остатков ихтиофауны, описал новые таксоны и изучил их гистологическое строение.

Кроме того, Й. Рогон описал остатки бесчелюстных (псаммостеид), панцирных, двоякодышащих и кистепёрых рыб из верхнедевонских отложений Тимана [34], в т. ч. им описаны два новых вида антиарх – *Asterolepis radiata* Rohon и *Bothriolepis jeremejevi*



**Рис. 5.** Силурийские костнопанцирные бесчелюстные *Osteostraci*: а, б – головутоловишные панцири трематасписов из коллекции Музея землеведения МГУ, ВФ 2677 (силур острова Сааремаа); в – реконструкция внешнего вида *Tremataspis schmidti* Rohon из работы Й.В. Рогона [30]. Масштабная линейка – 1 см.

**Fig. 5.** Silurian agnathans *Osteostracans*: а, б – armored shield of *Tremataspis* from the collection of the Earth Science Museum at Moscow State University, temporary fund 2677 (Silurian of Saaremaa Island); в – reconstruction of *Tremataspis schmidti* Rohon from the J.V. Rohon's work [30]. Scale bar – 1 cm.



**Рис. 6.** Панцирные рыбы *Antiarchi*, которых впервые описал Йозеф Рогон [34]: *a–г* – *Asterolepis radiata* Rohon, неполная черепная крыша и пластинки панциря из коллекции Музея земледения МГУ (ф ран Курской области); *д* – отпечаток передней среднеспинной кости *Bothriolepis jeremejevi* Rohon из коллекции Музея земледения МГУ, № МЗ МГУ ВФ 2651 (нижний фамен Тимана); *е* – реконструкция астеролеписа (рис. С.В. Молошникова). Масштабная линейка – 1 см.

**Fig. 6.** Antiarchan placoderms, which were firstly described by Josef Rohon [34]. *a–г* – *Asterolepis radiata* Rohon, incomplete head shield and armour plates from the collection of the Earth Science Museum at Moscow State University (Frasnian of Kursk Region); *д* – imprint of the anterior medio-dorsal plate of *Bothriolepis jeremejevi* Rohon from the collection of the Earth Science Museum at Moscow State University, temporary fund 2651 (Lower Famennian of Timan); *е* – reconstruction of *Asterolepis* by S.V. Moloshnikov. Scale bar – 1 cm.

Rohon (рис. 6). Первый вид валиден и в настоящее время. Его остатки были встречены также на территории Главного [7 и др.] и Центрального [12 и др.] девонских полей и Белоруссии [11 и др.]. Однако при указании года его первоописания в литературе встречаются разные интерпретации: 1899 г. [10, 11 и др.] и 1900 г. [7, 11, 13 и др.]. В действительности же *Asterolepis radiata* был выделен Йозефом Рогоном в работе 1900 г., но Вестник (рис. 7) был напечатан по материалам 1899 г. Учитывая это, правильно

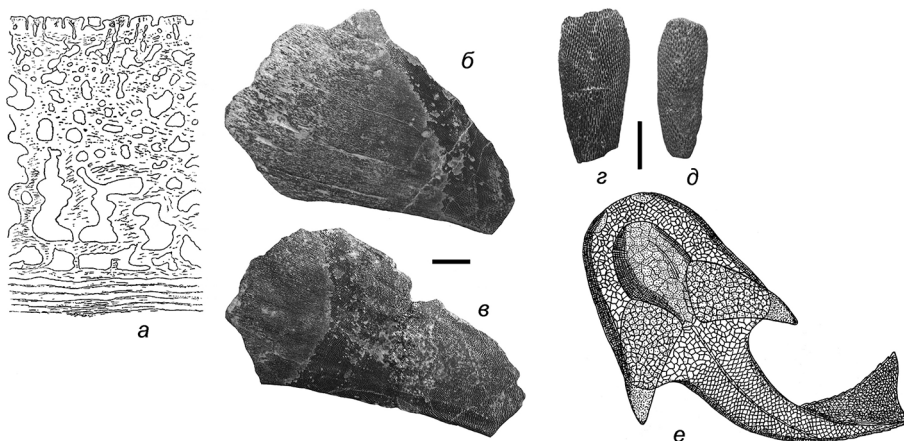


**Рис. 7.** Титульные листы тома «*Vestník Královské České Společnosti Náuk. Trída mathematicko-přírodovědecká*», в котором была опубликована работа Й.В. Рогона по девонской ихтиофауне Тимана.

**Fig. 7.** Title pages of «*Vestník Královské České Společnosti Náuk. Trída mathematicko-přírodovědecká*» volume where J.V. Rohon's paper on the Devonian ichthyofauna of Timan was published.

было бы указывать год первого описания *A. radiata* – 1900 г. Согласно статье 22А.2.3. «Международного кодекса зоологической номенклатуры» [8, с. 63], при необходимости обратить внимание на более раннее выделение вида можно использовать написание: *Asterolepis radiata* Rohon, 1900 (“1899”). Второй вид антиарх *B. jeremejevi* Rohon в настоящее время рассматривается в качестве синонима *B. leptocheira* Traquair [14], широко распространённого в фауне Европы.

Интересна система древних бесчелюстных и рыб, принимаемая Рогоном [34]. Так, описывая тритор *Ptyctodus obliquus*, Рогон отнёс род *Ptyctodus* к химерам *Chimaeridae* (цельноголовым *Holocerphali*). А близкородственный к нему род *Chelyophorus* – к панцирным рыбам коккостеидам *Coccosteidae* (*Placodermi*). В этой системе Рогона не определено положение псаммостеид (сем. *Psammosteidae*), широко распространённой группы девонских панцирных бесчелюстных. Рогон описал внешнее строение скелета *Psammosteus* Agassiz [35], привёл характеристику отдельных пластин и чешуй (рис. 8). Им выделен новый род *Ganosteus* (валидный и в настоящее время). Помимо морфологии Рогон изучил микростроение пластин *Psammosteus*. В системе позвоночных Рогон сближает псаммостеид с птераспидами в один отряд, что соответствует современному



**Рис. 8.** Псаммостеиды – широко распространённая группа разнощитковых бесчелюстных: *a* – гистологическое строение пластинки *Psammosteus* из работы Й. Рогона [35]; *б–д* – брахиальные пластинки панциря и коньковые чешуи *Psammosteus* cf. *P. praecursor* Obruchev из коллекции Музея землеведения МГУ, № МЗ МГУ ВФ 13861 (нижний фран Курской области); *е* – реконструкция внешнего вида псаммостеуса (рис. С.В. Молошников). Масштабная линейка – 1 см.

**Fig. 8.** Psammosteids are widespread heterostracan jawless vertebrates: *a* – histological structure of *Psammosteus* plate from the J. Rohon’s paper [35]; *б–д* – brachial plates and fulcral scales of *Psammosteus* cf. *P. praecursor* Obruchev from the collection of the Earth Science Museum at Moscow State University, exhibit № МЗ МГУ ВФ 13861 (Lower Frasnian of Kursk Region); *e* – reconstruction of *Psammosteus praecursor* by S.V. Moloshnikov. Scale bar – 1 cm.

пониманию этой группы.

**Заключение.** Работы Й. Рогона во многом способствовали развитию палеоихтиологии в России в конце XIX в. Им были изучены различные группы древних позвоночных: остеостраки, телодонты и разнощитковые бесчелюстные, акантоды, панцирные, двоякодышащие и кистепёрые, а также ранние лучепёрые рыбы. Возрастной интервал ихтиокомплексов, которые исследовал Й. Рогон, очень широкий:



от ордовика до юры. Рогон описал ряд новых видов и более крупных таксонов, часть из которых валидна и в настоящее время, он внёс вклад в разработку системы древних бесчелюстных и рыб.

Имя Йозефа Рогона увековечено в названии специализированных нейронов – клеток Рогона-Бирда, возникающих на ранних эмбриональных стадиях развития рыб и амфибий. В его честь также названы древние позновоночные: остеострак *Tremataspis rohani* Robertson, 1938, кистепёрая рыба *Platycephalichthys rohani* Vorobyeva, 1962, разнощитковое *Rohonosteus* Tarlo, 1964 и акантодовая рыба *Rohonilepis* Valiukevičius, 2004.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Афанасьева О.Б. Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). М.: Наука, 1991. 144 с. (Тр. ПИН АН СССР, Т. 248).
2. Афанасьева О.Б. Подкласс Osteostraci. Остеостраки // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов, геологов / Ред. Л.И. Новицкая. М.: ГЕОС, 2004. С. 210–268.
3. Афанасьева О.Б. Развитие экзоскелета у костнопандирных бесчелюстных и основные закономерности формирования твёрдых покровов у ранних позвоночных. Автореф. дисс. ... д.б.н. М.: ПИН РАН, 2017. 48 с.
4. Берг Л.С. Нижнекаменноугольные рыбы из Ачинского округа // Вопросы ихтиологии. 1958. Вып. 11. С. 142–153.
5. Воробьёва Э.И. Подкласс Crossopterygii. Кистепёрые рыбы // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов, геологов. М.: ГЕОС, 2004. С. 272–372.
6. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Уч. для ун-тов. Изд. 6-е. М.: Высш. школа, 1975. 560 с.
7. Каратайте-Талимаа В.Н. Род *Asterolepis* из девонских отложений Русской платформы // Вопросы геологии Литвы. Вильнюс: Ин-т геол. геогр., 1963. С. 65–224.
8. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. Принят Международным союзом биол. н.: пер. с англ. и фр. 2-е, исправленное изд. русск. перевода. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 223 с.
9. Молошиников С.В. Развитие палеоихтиологии в России (возможности отражения в экспозиции Музея землеведения МГУ) // Жизнь Земли. Вып. 37. 157–169.
10. Обручев Д.В. Тип Chordata. Хордовые // Атлас руководящих форм ископаемых СССР. Т. 3. Девонская система. М.: Госгеолиздат, 1947. С. 191–206.
11. Плакс Д.П. Раннефранская ихтиофауна севера Беларуси // Літасфера. 2010. Т. 32. № 1. С. 60–81.
12. Утехин Д.Н. Девонская система // Геология, гидрогеология и железные руды бассейна Курской магнитной аномалии. Т. 1. Геология. Кн. 2. Осадочный комплекс. М.: Недра, 1972. С. 66–68.
13. Gross W. Die Fische des Baltischen Devons // Palaeontographica A. 1933. Bd. 79. S. 1–97.
14. Lukševičis E., Beznosov P., Sturis V. A new assessment of the Late Devonian antiarchan fish *Bothriolepis leptocheira* from South Timan (Russia) and the biotic crisis near the Frasnian-Famennian boundary // Acta Palaeontologica Polonica. 2017. V. 62. № 1. P. 97–119.
15. Pander Ch.H. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements. St.-Petersburg: Buchdruckerel der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1856. X+91 s.
16. Rohon J.V. Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier // Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. 1877. Bd. 38. S. 43–108.
17. Rohon J.V. Über den Ursprung des *Nervus vagus* bei Selachiern mit Berücksichtigung der *Lobi electrici* von *Torpedo* // Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest. 1878. Bd. 1. № 3. S. 1–22.
18. Rohon J.V. Untersuchungen über den Bau eines Microcephalen-Hirnes // Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest. 1879. Bd. 2. № 1. S. 1–58.

19. Rohon J.V. Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus* // Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, math.-naturwiss. Klasse. 1882. V. 45. № 2. P. 1–64.
20. Rohon J.V. Zur Anatomie der Hirnwindungen bei den Primaten. München: Druck und Verlag von Ernst Stahl, 1884. 42 s.
21. Rohon J.V. Histiogenese des Rückenmarkes der Forelle // Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München. 1885. 14. S. 39–57.
22. Rohon J.V. Bau und Verrichtungen des Gehirns. Vortrag gehalten in der anthropologischen Gesellschaft zu München. Heidelberg: Carl Winter's Universitätsbuchhandlung, 1887. 39 s.
23. Rohon J.V. Die Dendrodonten des devonischen Systems in Russland. Palaeontologische und vergleichend-anatomische Studie // Mém. de l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. 7 Sér. 1889. V. 36. № 14. P. 1–53.
24. Rohon J.V. Über fossile Fische vom oberen Jenissei // Bull. de l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. 7 Sér. 1889. V. 36. № 13. P. 1–17.
25. Rohon J.V. Über unter-silurische Fische // Bull. de l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. Nouv. Ser. I. 1890. V. 33. № 2. P. 269–277.
26. Rohon J.V. Die Jura-Fische von Ust-Balei in Ost-Sibirien // Mém. de l'Acad. Imp. Sci. de St.-Pétersbourg. 7 Sér. 1890. V. 38. № 1. P. 1–15.
27. Rohon J.V. Holoptychius-Schuppen in Russland // Bull. de l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. Nouv. Ser II. 1891. V. 34. № 1. P. 1–22.
28. Rohon J.V. Die obersilurischen Fische von Oesel. I Theil. Thyestidae und Tremataspidae // Bull. de l'Acad. Imp. Sci. St.-Petersburg. 1892. Sér. 7. V. 38. № 13. P. 1–88.
29. Rohon J.V. Die obersilurischen Fische von Oesel. II Theil. Selachii, Dipnoi, Ganoidei. Pteraspidae und Cephalaspidae // Mém. l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. 1893. V. 41. № 5. P. 1–124.
30. Rohon J.V. Zur Kenntnis der Tremataspiden (Nachtrag zu den Untersuchungen über «Die obersilurischen Fische von Oesel») // Bull. l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg. Nouv. Sér. 4. 1894. V. 36. № 2. P. 201–225.
31. Rohon J.V. Die Segmentirung am Primordialcranium der obersilurischen Thyestiden // Verhandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St.-Petersburg. 2 ser. 1895. Bd. 33. S. 17–64.
32. Rohon J.V. Weitere Mittheilungen über die Gattung Thyestes // Bull. l'Acad. Imp. Sci. St.-Petersburg. 5 ser. 1896. Bd. 4. № 2. S. 223–235.
33. Rohon J.V. Beiträge zur Classification der palaeozoischen Fische // Vestník Královské České Společnosti Náuk. Tr. Mathem.-Přírodov. 1896. 37. S. 1–33.
34. Rohon J.V. Die devonischen Fische von Timan in Russland // Vestník Královské České Společnosti Náuk. Tr. Mathem.-Přírodov. Ročník 1899. 1900. № 8. S. 1–77.
35. Rohon J.V. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Psammosteiden // Sitzungsber. Kgl. böhmisch Ges. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1901. Bd. 16. S. 1–31.
36. Svojtka M., Seidl J., Steining B. Von Neuroanatomie, Paläontologie und slawischem Patriotismus: Leben und Werk des Josef Victor Rohon (1845–1923) // Mensch-Wissenschaft-Magie. Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Wissenschaftsgeschichte. 2009. № 26. S. 123–159.
37. Svojtka M., Seidl J., Steining B. Aus der Batschka in die weite Welt: Leben und Werk des Josef Victor Rohon (1845–1923) zwischen Wien, München, Sankt Petersburg und Prag // Österreichisch-ungarische Beziehungen auf dem Gebiet des Hochschulwesens. 2010. S. 195–222.
38. Turner S., Burrow C.J., Schultze H.-P. et al. False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited // Geodiversitas. 2010. V. 32. № 4. P. 545–594.
39. Zittel K.A. Text-book of Palaeontology. London–New-York: MacMillan Co., 1902. 283 p.
40. Zittel K.A., Rohon J.V. Ueber Conodonten // Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München. 1886. Bd. 16. № 1. S. 108–136.

#### REFERENCES

1. Afanassieva O.B. Cephalaspids of the Soviet Union (Agnatha). *Proceedings of the Palaeontological Institute of RAS*. 248, 144 p. (Moscow: Nauka, 1991) (in Russian).

2. Afanassieva O.B. Subclass Osteostraci. Osteostracans. *Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries: agnathans and early fishes. The reference book for palaeontologists, biologists and geologists*. P. 210–268 (Moscow: GEOS, 2004) (in Russian).
3. Afanassieva O.B. *The development of the osteostracan exoskeleton and main regularities of the formation of hard tissues at early vertebrates*. Abstract of doctoral diss. 48 p. (Moscow: PIN RAS, 2017) (in Russian).
4. Berg L.S. Lower Carboniferous fishes from Achinsk region. *Voprosy ihtologii* [The Problems of Ichthyology]. **11**, 142–153 (1958) (in Russian).
5. Vorobieva E.I. Subclass Crossopterygii. Crossopterygians. *Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries: agnathans and early fishes. The reference book for palaeontologists, biologists and geologists*. P. 272–372 (Moscow: GEOS, 2004) (in Russian).
6. Dogel V.A. *Invertebrate Zoology. Textbook for universities*. 560 p. (Moscow: Vysshaya Shkola, 1975) (in Russian).
7. Karatayute-Talimaa V.N. The genus *Asterolepis* from the Devonian of Russian Platform. *Voprosy geologii Litvy* [Geology of Lithuania]. P. 65–224 (Vilnius: Institute Geol. and Geogr. Pub., 1963) (in Russian).
8. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th Ed. 223 p. (Moscow: KMK Press, 2004) (in Russian).
9. Moloshnikov S.V. History of Palaeoichthyology in Russia (demonstration in the exposition of Earth Science Museum, Moscow State University). *Zhizn' Zemli* [Earth Life]. **37**, 157–169 (2015) (in Russian).
10. Obruchev D.V. Phylum Chordata. Chordates. *Atlas of fossil index-species of USSR*. V. **3**: Devonian. P. 191–206 (Moscow: Gosgeolizdat, 1947) (in Russian).
11. Plax D.P. Early Frasnian ichthyofauna from the north of Belarus. *Lithosphere*. **32** (1), 60–81 (2010) (in Russian).
12. Utekhin D.N. Devonian System. *Geologiya, gidrogeologiya i zheleznie rudi basseina Kurskoi magnitnoi anomalii*. V. I, Geologiya. B. 2, Sedimentary complex. P. 66–68 (Moscow: Nedra, 1972) (in Russian).
13. Gross W. Die Fische des Baltischen Devons. *Palaeontographica A*. **79**, 1–97 (1933).
14. Lukševičs E., Beznosov P., Sturis V. A new assessment of the Late Devonian antiarchan fish *Bothriolepis leptocheira* from South Timan (Russia) and the biotic crisis near the Frasnian–Famennian boundary. *Acta Palaeontologica Polonica*. **62** (1), 97–119 (2017).
15. Pander Ch.H. *Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements*. X+91 s. (St. Petersburg: Buchdruckerel der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1856).
16. Rohon J.V. Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*. **38**, 43–108 (1877).
17. Rohon J.V. Ueber den Ursprung des Nervus vagus bei Selachiern mit Berücksichtigung der *Lobi electrici* von Torpedo. *Arbeiten aus dem zool. Inst. der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest*. **1** (3), 1–22 (1878).
18. Rohon J.V. Untersuchungen über den Bau eines Microcephalen-Hirnes. *Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest*. **2** (1), 1–58 (1879).
19. Rohon J.V. Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*. *Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, math.-naturwiss. Klasse*. **45** (2), 1–64 (1882).
20. Rohon J.V. *Zur Anatomie der Hirnwindungen bei den Primaten*. 42 s. (München: Druck und Verlag von Ernst Stahl, 1884).
21. Rohon J.V. Histiogenese des Rückenmarkes der Forelle. *Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München*. **14**, 39–57 (1885).
22. Rohon J.V. *Bau und Verrichtungen des Gehirns*. Vortrag gehalten in der anthropologischen Gesellschaft zu München. 39 s. (Heidelberg: Carl Winter's Universitätsbuchhandlung, 1887).
23. Rohon J.V. Über fossile Fische vom oberen Jenissei. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*. 7 Sér. **36** (13), 1–17 (1889).
24. Rohon J.V. Die Dendrodonen des devonischen Systems in Russland. Palaeontologische und vergleichend-anatomische Studie. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*. 7 Sér. **36** (14), 1–53 (1889).

25. Rohon J.V. Über unter-silurische Fische. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. Nouvelle Serie 1.* **33** (2), 269–277 (1889).
26. Rohon J.V. Die Jura-Fische von Ust-Balei in Ost-Sibirien. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. 7 Ser.* **38** (1), 1–15 (1890).
27. Rohon J.V. *Holoptychius-Schuppen in Russland.* *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. Nouvelle Serie 2.* **34** (1), 1–22 (1891).
28. Rohon J.V. Die obersilurischen Fische von Oesel. I Theil. Thyestidae und Tremataspidae. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. 7 Sér.* **38** (13), 1–88 (1892).
29. Rohon J.V. Die obersilurischen Fische von Oesel. II Theil. Selachii, Dipnoi, Ganoidei. Pteraspidae und Cephalaspidae. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg.* **41** (5), 1–124 (1893).
30. Rohon J.V. Zur Kenntniss der Tremataspiden (Nachtrag zu den Untersuchungen über «Die obersilurischen Fische von Oesel»). *Bull. de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. Nouvelle Serie 4.* **36** (2), 201–225 (1894).
31. Rohon J.V. Die Segmentirung am Primordialcranium der obersilurischen Thyestiden. *Verhandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg. Ser. 2.* **33**, 17–64 (1895).
32. Rohon J.V. Weitere Mittheilungen über die Gattung Thyestes. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. Ser. 5.* **4** (2), 223–235 (1896).
33. Rohon J.V. Beiträge zur Classification der palaeozoischen Fische. *Vestník Královské České Společnosti Nauk. Tr. Mathem.-Přírodov.* **37**, 1–33 (1896).
34. Rohon J.V. Die devonischen Fische von Timan in Russland. *Vestník Královské České Společnosti Náuk. Tr. Mathem.-Přírodov. Ročník 1899.* **8**, 1–77 (1900).
35. Rohon J.V. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Psammosteiden. *Sitzungsber. Kgl. böhmisch Ges. Wiss. Math.-naturwiss. Kl.* **16**, 1–31 (1901).
36. Svojtka M., Seidl J., Steininger B. Von Neuroanatomie, Paläontologie und slawischem Patriotismus: Leben und Werk des Josef Victor Rohon (1845–1923). *Mensch-Wissenschaft-Magie. Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Wissenschaftsgeschichte.* **26**, 123–159 (2009).
37. Svojtka M., Seidl J., Steininger B. Aus der Batschka in die weite Welt: Leben und Werk des Josef Victor Rohon (1845–1923) zwischen Wien, München, Sankt Petersburg und Prag. *Österreichisch-ungarische Beziehungen auf dem Gebiet des Hochschulwesens.* S. 195–222 (2010).
38. Turner S., Burrow C.J., Schultze H.-P. et al. False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas.* **32** (4), 545–594 (2010).
39. Zittel K.A. *Text-book of Palaeontology.* 283 p. (London–New-York: MacMillan Co., 1902).
40. Zittel K.A., Rohon J.V. Über Conodonten. *Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München.* **16** (1), 108–136 (1886).