

**Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
Ústav geologie a paleontologie**

**Charles University, Faculty of Science
Institute of geology and palaeontology**

Doktorský studijní program: Geologie
Ph.D. study program: Geology

Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis



**Vertebrata spodného paleozoika barrandienskej oblasti (Český masív)
a ich porovnanie s faunami priľahlých oblastí**

**Vertebrates of the Lower Palaeozoic from the Barrandian area (Bohemian
Massif) and their comparison with faunas of adjacent areas**

Valéria Vaškaninová

Školitel/Supervisor: doc. RNDr. Petr Kraft, CSc.

Konzultant/Consultant: RNDr. Jaroslav Zajíc, CSc.

Praha, 2017

Abstrakt

Predkladaná dizertácia sa zameriava na fosílny zvyšky raných stavovcov pochádzajúce zo spodnopaleozoických vrstiev barrandienskej oblasti (Český masív). Dizertácia je kompiláciou štyroch vedeckých článkov publikovaných alebo odoslaných k publikácii v recenzovaných časopisoch s impakt faktorom. Všetky publikácie, ktoré tvoria jadro dizertačnej práce, sa zameriavajú na najhojnejšiu a najdiverzifikovanejšiu skupinu stavovcov z barrandienskej oblasti – plakodermy (panciernaté ryby). Plakodermy sú rané rybovité stavovce charakteristické prítomnosťou artikulovaného hlavového a hrudného panciera zloženého z dermálnych kostných dosiek. V barrandienskej oblasti sa vyskytujú výhradne v devóne pražskej panvy. Hlavnými cieľmi dizertácie sú moderné taxonomické revízie taxónov plakoderm z pražskej panvy ako aj diskusie o trendoch v početnosti, diverzite a distribúcii fosílií v čase a priestore, ich tafonómii a evolučných a fylogenetických aspektov ich morfológie.

Rozlišujeme dve typické asociácie plakoderm. V lochkove a pragu prevládajú zástupcovia bazálnej skupiny plakoderm Acanthothoraci. Acanthothoraci patria medzi najbazálnejšie čeľustnaté stavovce, a preto má detailné štúdium ich morfológie veľký potenciál osvetliť vzťahy a evolučné vzorce v stem group čeľustnatých stavovcov. Najhojnejšie sú zastúpené v lochkove, kde tvorili nezvykle diverzifikovanú asociáciu štyroch rodov – *Radotina*, *Tlaspis*, *Sudaspis* a *Kosoraspis*. Dva rody (*Radotina* a *Holopetalichthys*) sa vyskytujú v pragu. Plakodermy sú v pragu menej početné ako v lochkove.

Všetky určiteľné fosílie plakoderm z emsu patria medzi homostiidné arthrodiry – veľké planktonofágne formy. Boli určené dva druhy dvoch rodov (*Antineosteus* a *Johannaspis*). *Antineosteus rufus* je najväčším spodnodevonským plakodermom vôbec. Plakodermy sú v emse veľmi vzácne. Výrazný pokles početnosti a diverzity plakoderm v pražskej panve v priebehu spodného devónu je v rozpore s celosvetovým trendom fáun plakodermov. Vysvetľujeme to ako faktor špecifickej miestnej paleogeografie. Predkladané revízie výrazne zmenili tradičný pohľad na druhové zloženie a diverzitu plakoderm v spodnom devóne pražskej panvy.

Abstract

This thesis deals with early vertebrate fossil remains from the Lower Palaeozoic strata of the Barrandian area (Bohemian Massif). It is presented as a compilation of four papers that were published or submitted in scientific peer-reviewed journals with impact factor. All included papers are focused on the most abundant and diverse vertebrate fauna from the Barrandian area – the placoderms. Placoderms are early vertebrates characterized by articulated head and trunk shields composed of dermal bony plates. In the Barrandian area, they occur exclusively in the Devonian of the Prague Basin. The main objectives of the thesis are modern taxonomic revisions of the placoderm taxa from the Prague Basin as well as discussions about trends in their abundance, diversity, and distribution in space and time, taphonomy, and the evolutionary and phylogenetic implications of their morphology.

Two characteristic placoderm associations were distinguished. In the Lochkovian and Pragian, members of the group Acanthothoraci dominate the placoderm record. Acanthothoracid placoderms are among the most basal jawed vertebrates and thus a detailed study of their morphology has a great potential to illuminate the relationships and evolutionary patterns among the stem jawed vertebrates. They are most abundant in the Lochkovian, where they constitute an unusually diversified association of four genera – *Radotina*, *Tlaspis*, *Sudaspis*, and *Kosoraspis*. Two genera (*Radotina* and *Holopetalichthys*) occur in the Pragian. Placoderms are less abundant in the Pragian than in the Lochkovian.

All the determinable specimens from the Emsian belong among the homostiid arthrodire placoderms – large filter feeders. Two species of two genera (*Antineosteus* and *Johannaspis*) could be distinguished. *Antineosteus rufus* is the largest known Early Devonian placoderm. The placoderm record in the Emsian is scarce. The significant decrease in diversity and abundance of placoderms in the Prague Basin throughout the Early Devonian is in contradiction to the general trend in placoderm faunas worldwide. It is interpreted as a factor of specific local paleogeography. The revisions significantly changed the previous view of the taxonomic composition and diversity of placoderms in the Lower Devonian of the Prague Basin.

Obsah

1. Úvod.....	5
2. Ciele práce.....	5
3. Materiál a metodika.....	5
4. Výsledky a diskusia.....	6
5. Závěry.....	8
6. Použitá literatúra	9
1. Introduction	10
2. Aims of the study	10
3. Material and methods	10
4. Results and discussion.....	11
5. Conclusions	13
6. References	14
Curriculum vitae.....	15
Seznam publikací/Selected publications	16

1. Úvod

Predkladaná dizertácia sa zaoberá najrozšírenejšou faunou stavovcov zo spodného paleozoika barrandienskej oblasti – plakodermami. Vyskytujú sa v devóne pražskej panvy. Publikácie, ktoré tvoria jadro dizertácie, sa zameriavajú predovšetkým na moderné taxonomické revízie rozsiahlej kolekcie plakodermov Národného múzea v Prahe, z ktorých len menšia časť bola popísaná pred viac ako päťdesiatimi rokmi (Gross 1958, 1959) a nové prírastky do kolekcie poskytli predtým neznáme dáta. Ďalším aspektom sú diskusie o trendoch v početnosti, diverzite a distribúcii plakodermov z pražskej panvy v priestore a čase. Výnimočné zachovanie lochkovských acanthothoracidných plakodermov umožňuje študovať ich evolučné a fylogenetické aspekty vo vzťahu k pôvodu telesného plánu čeľustnatých stavovcov.

2. Ciele práce

Hlavnými cieľmi dizertačnej práce sú:

- a) moderná taxonomická revízia fáun plakodermov z raného devónu pražskej panvy,
- b) evolučné a fylogenetické aspekty nových pozorovaní morfológie acanthothoracidných plakodermov z pražskej panvy a ich potenciál osvetliť pôvod čeľustnatých stavovcov,
- c) sledovanie trendov v početnosti a diverzite fáun plakodermov z pražskej panvy v priebehu raného devónu; biogeografická distribúcia vybraných skupín stavovcov.

3. Materiál a metodika

Všetok publikovaný materiál je uložený vo verejných kolekciami, väčšina ako súčasť zbierky stavovcov v Národnom múzeu v Prahe. Ďalší materiál je uložený v Natural History Museum (Londýn); Humboldt Museum für Naturkunde (Berlín); Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Cambridge, Massachusetts); Naturhistorische Museum Wien a v Chlupáčovom Muzeu Historie Země Univerzity Karlovej (Praha).

Väčšina publikovaného materiálu nebola preparovaná, s jednou výnimkou, keď bola vzorka rozpúšťaná v 8 % kyseline mravčej, ale kosť bola príliš krehká na dokončenie preparácie. Úlomky horniny vybraných vzoriek boli rozpúšťané v kyseline octovej pre získanie indexových mikrofosílií. Študované vzorky boli pozorované pod optickým mikroskopom Olympus SZX9, fotografované digitálnym fotoaparátom Canon EOS 6D a vyobrazené pomocou kresliaceho

zariadenia Olympus SZH-DA. Niektoré vzorky boli pred fotografovaním pokryté chloridom amónnym. Ilustrácie boli vyhotovené na základe ručných kresieb a fotografií v Adobe Photoshop CS6. Povrchové skulptúry a jemné detaily vybraných vzoriek z kolekcie Národného múzea v Prahe boli pozorované a fotografované pod skenovacím elektrónovým mikroskopom Hitachi S-3700N a digitálnym mikroskopom Keyence VHX-2000.

4. Výsledky a diskusia

Vzhľadom na to, že dizertácia je štruktúrovaná ako súbor článkov, publikovaných v odborných recenzovaných časopisoch, sú v nasledujúcej kapitole uvedené abstrakty týchto článkov.

Dynamics of placoderm distribution in the Prague Basin (Czech Republic)

Valéria Vaškaninová, Petr Kraft

GFF 136 (2014), 281–285.

Výskyt plakodermov v pražskej panve (Český masív, Česká republika) vykazuje veľmi nestálu distribúciu v čase a priestore. Najpočetnejšie nálezy sú z lochkova a cez pokles v pragu sa stávajú vzácnymi smerom k givetu. Bazálni acanthothoracidi dominujú v lochkove a pragu a sú úplne nahradení arthrodiramami na začiatku emsu. Všetky plakodermy v pražskej panve, bez ohľadu na ich rozmery, mali hladké čeľuste, čo je dôkazom ich nepredačného spôsobu výživy. Aj keď je diverzita plakodermov všeobecne považovaná za reflexiu devónskej nektónnej revolúcie, početnosť týchto stavovcov v pražskej panve vykazuje pokles, teda opačnú tendenciu ako v globálnom meradle.

The largest Lower Devonian placoderm – *Antineosteus rufus* sp. nov. from the Barrandian area (Czech Republic)

Valéria Vaškaninová, Petr Kraft

Bulletin of Geosciences 89 (2014), 635–644.

Antineosteus rufus sp. nov. z vrchného emsu Českej republiky je popísaný na základe dvoch fragmentov veľkých dermálnych dosiek objavených v suchomastských vápencoch. Odhadovaná pôvodná dĺžka zvierat'a presahovala dĺžku druhu *Tityosteus rievrae* – najväčšieho doposiaľ popisovaného spodnodevónskeho plakoderma. Výskyt druhu *A. rufus*

v pražskej panve je v zhode s ostatnými gigantickými homostiidmi v rôznych miestach sveta. Tieto zvieratá boli evidentne adaptované k planktonofágii, aj keď sa vyskytovali v podmienkach kolapsu diverzity planktických spoločenstiev počas „Devónskej nektónnej revolúcie“. Táto úspešná stratégia výživy z nich robí prvých stavovcov, ktorí zabrali tento ekologický priestor bohatý na živiny, ktorý produkoval najväčšie živočíchy až do dnešných dôb.

Unique diversity of acanthothoracid placoderms (basal jawed vertebrates) in the Early Devonian of the Prague Basin, Czech Republic: A New Look at *Radotina* and *Holopetalichthys*

Valéria Vaškaninová, Per E. Ahlberg

PLoS ONE 12(4) (2017), e0174794.

Taxonómia rane devónskeho materiálu plakoderm z lochkova a pragu pražskej panvy, pôvodne prisudzovaného rodom *Radotina* a *Holopetalichthys*, je revidovaná. Druh *Radotina tessellata* Gross, 1958 z pragu zdieľa detailné charakteristiky s holotypom lochkovského druhu *Radotina kosorensis* Gross, 1950, ktorý je zároveň holotypom rodu; určenie oboch druhov ako *Radotina* je potvrdené. Avšak lochkovský materiál pôvodne pripisovaný druhu *Radotina kosorensis* obsahuje aj dva pôvodne nerozpoznané taxóny, odlišiteľné od *Radotiny* na rodovej úrovni: tie sú tu pomenované *Tlaspis* a *Sudaspis*. Diskutovaný rod *Holopetalichthys*, niektorými autormi v minulosti synonymizovaný s *Radotinou*, sa ukázal byť platným. Okrem toho, aj keď *Radotina*, *Tlaspis* a *Sudaspis* môžu byť priradené k skupine Acanthothoraci na základe niekoľkých vlastností vrátane prítomnosti predstupujúcej prenasálnej oblasti endokránia, *Holopetalichthys* nemá takúto oblasť a pravdepodobne nepatrí medzi acanthothoracidov. Usporiadanie kostí strechy lebečnej ako aj iné aspekty morfológie sa výrazne líšia medzi jednotlivými taxónmi. *Radotina* má výrazne tesserovanú strechu lebečnú, zatiaľ čo strechy lebečné u *Tlaspisa* a *Holopetalichthysa* pravdepodobne vôbec nepokrývajú tessery. *Tlaspis* má extrémne predĺženú faciálnu oblasť a pravdepodobne mu chýba premediálna doska. *Sudaspis* má dlhú prenasálnu oblasť, ale na rozdiel od *Tlaspisa* jeho postnasálna oblasť nie je predĺžená. Minulé popisy lebky „*Radotiny*“ ako aj striech lebečných „*Radotiny*“ a „*Holopetalichthysa*“ v sebe zahrňujú dáta niekoľkých taxónov, ktoré vyvolávali pochybné charakteristiky vrátane veľkej miery variability strechy lebečnej. Všetky tieto popisy sú neplatné.

New genus of homostiid arthrodire contributes to the revision of placoderm diversity and faunal interchange in the Early Devonian of Prague Basin (Czech Republic)

Valéria Vaškaninová

V recenznom konaní v Alcheringa.

Taxonomické zloženie fáun plakodermov z pražskej panvy je revidované. Podľa najnovšej štúdie bola fauna plakodermov v lochkove a pragu viac diverzifikovaná, ako sa pôvodne myslelo, a bola zložená takmer výhradne z acanthothoracidov – skupiny s celosvetovým paleogeografickým rozšírením. V rozpore s publikovanými dátami boli v emse potvrdené iba dva druhy dvoch rodov - *Antineosteus rufus* Vaškaninová & Kraft, 2014, a *Johannaspis bohemicus* (Barrande, 1872) študovaný tu. Oba patria medzi homostiidné arthrodiry – veľkých planktonofágov. Ich paleogeografické rozšírenie v neskorom ranom devóne je obmedzené na tropické a subtropické plytko morské prostredia hlavne na južnej pologuli. Pražská panva bola v emse pravdepodobne viac uzavretá výmenám fáun so severnou pologuľou, než tomu bolo v lochkove a pragu. S približujúcim sa variským vrásnením v strednom devóne sa homostiidi už neobjavujú na severnom kontinentálnom okraji Gondwany vrátane oblasti pražskej panvy a migrujú do Laurázie, Sibérie a východnej Gondwany.

5. Závery

Hlavné závery dizertácie sú:

- a) fauna plakodermov v lochkove pražskej panvy bola zložená výhradne z acanthothoracidov. Je to najhojnejšia a zároveň najviac diverzifikovaná zo všetkých fáun plakodermov v pražskej panve. Namiesto pôvodne popísaných dvoch rodov (*Radotina* a *Kosoraspis*) bolo možné nesporne rozlíšiť štyri rody acanthothoracidov (*Radotina*, *Tlamaspis*, *Sudaspsis* a *Kosoraspis*). Všetky vykazujú bazálne vlastnosti, ktoré sú veľmi dôležité pre pochopenie vzťahov a evolučných vzorcov medzi stem group čeľustnatých stavovcov (Dupret *et al.* 2014, Zhu *et al.* 2016).
- b) fauna plakodermov v pragu je menej hojná a dominuje jej *Holopetalichthys*, hojne diskutovaný rod s nejasnou taxonomickou príslušnosťou, ktorého validita bola konečne potvrdená po tom, čo bol mnohými predchádzajúcimi autormi synonymizovaný s *Radotinou* (Denison 1978). *Radotina tesselata* ostáva druhom jedného kusu, avšak jeho vynikajúce zachovanie umožňuje detailný popis kraniálnej a viscerálnej morfológie rodu.

c) v emse dochádza k zmene v taxonomickom zložení fauny plakodermov z pražskej panvy. Sú známi iba zástupcovia najdiverzifikovanejšej skupiny plakodermov Arthrodira. V rozpore s predchádzajúcimi publikáciami sme potvrdili iba dva rody homostiidných artrodír (veľkých planktonofágov) - *Antineosteus* a *Johannaspis*. *Antineosteus rufus* je celosvetovo najväčším známym plakodermom spodného devónu.

d) početnosť a diverzita plakodermov z pražskej panvy výrazne klesá v priebehu spodného devónu, čo je v protiklade k všeobecnému trendu. Vzhľadom na biogeografickú distribúciu príslušných skupín bola pražská panva pravdepodobne viac otvorená výmenám fáun medzi oboma hemisférami v lochove a pragu, pretože sa tam vyskytujú zástupcovia globálne rozšírenej skupiny Acanthothoraci. Fauna homostiidných artrodír v emse bola viac obmedzená na tropické a subtropické plytko morské prostredia na južnej pologuli.

6. Použitá literatúra

- Barrande, J. 1872. *Système Silurien du centre de la Bohême. 1. Supplément au Vol. I. Trilobites, Crustacés divers et Poissons*. Prague et Paris.
- Denison, R.H. 1978. Placodermi. In Schultze, H.-P. (ed.) *Handbook of Paleoichthyology, Vol. 2*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1–128.
- Dupret, V., Sanchez, S., Goujet, D., Tafforeau, P. & Ahlberg, P.E. 2014. A primitive placoderm sheds light on the origin of the jawed vertebrate face. *Nature* 507, 500–503.
- Gross, W. 1950. Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Reds und der marinen altpaläozoischen Schichten. *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse 1*, 1–130.
- Gross, W. 1958. Über die älteste Arthrodiren-Gattung. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden* 86, 7–30.
- Gross, W. 1959. Arthrodiren aus dem Obersilur der Prager Mulde. *Palaeontographica A* 113, 1–35.
- Zhu, M., Ahlberg, P.E., Pan, Z., Zhu, Y., Qiao, T., Zhao, W. *et al.* 2016. A Silurian maxillate placoderm illuminates jaw evolution. *Science* 354, 334–336.

1. Introduction

This thesis deals with the most diverse vertebrate fauna from the Lower Palaeozoic of the Barrandian area – the placoderms. They occur in the Devonian of the Prague Basin. The papers included in the thesis focus mostly on modern taxonomic revisions of the extensive placoderm collection from the Národní Muzeum in Prague, of which only a small amount was described more than fifty years ago (Gross 1958, 1959) and the new acquisitions provided novel data. Another aspect is a discussion about the trends in abundance, diversity, and distribution of placoderm specimens from the Prague Basin in space and time. The exceptional preservation of the Lochkovian acanthothoracid placoderms enables to study their evolutionary and phylogenetic implications in relation to the origin of the jawed vertebrate body plan.

2. Aims of the study

The main objectives of the thesis are the following:

- a) A modern taxonomic revision of the Early Devonian placoderm faunas
- b) Evolutionary and phylogenetic implications of the new morphological observations of the Prague Basin acanthothoracid placoderms and their potential to illuminate the origin of jaws
- c) Tracing the trends in abundance and diversity of placoderm faunas from the Prague Basin throughout the Early Devonian, biogeographical distribution of selected vertebrate groups

3. Material and methods

The material studied in this thesis originates from the Devonian strata of the Prague Basin. One additional specimen comes from the Lower Devonian Taunus Quartzite near Rudesheim (Rheinisch Slate Massif, Germany).

All the published material is deposited in public collections, the majority as a part of the vertebrate collection in the Národní Muzeum (Prague). Additional material is housed in the Natural History Museum (London); Humboldt Museum für Naturkunde (Berlin); Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Cambridge, Massachusetts); Naturhistorische Museum Wien; and Chlupáčovo Muzeum Historie Země of the Charles University (Prague).

Most of the described material has not been prepared during the course of this study, with one exception when the specimen was dissolved in 8 % formic acid, but the bone was too fragile to complete the preparation. Fragments of rock cut off from selected specimens were dissolved in acetic acid to provide index microfossil samples. The specimens were observed under the optic microscope Olympus SZX9, photographed with the digital camera Canon EOS 6D, and figured using the drawing attachment Olympus SZH-DA. Some specimens were photographed after being coated with ammonium chloride. Line drawings were produced from hand drawings and photographs in Adobe Photoshop CS6. The surface sculpture and fine details of selected specimens from the NM collection were observed and photographed with the scanning electron microscope Hitachi S-3700N and the digital microscope Keyence VHX-2000.

4. Results and discussion

Since the Ph.D. thesis is structured as a compilation of papers that were published in scientific peer-reviewed journals, the following chapter is presented as a collection of abstracts.

Dynamics of placoderm distribution in the Prague Basin (Czech Republic)

Valéria Vaškaninová, Petr Kraft

GFF 136 (2014), 281–285.

The occurrence of placoderms in the Prague Basin (Bohemian Massif; Czech Republic) shows a very unsteady distribution in space and time. The most abundant specimens are in the Lochkovian and, through decrease in the Pragian, they become rare towards the Givetian. The primitive acanthothoracids dominating in the Lochkovian and Pragian are completely replaced by arthrodires at the beginning of the Emsian. All placoderms in the Prague Basin, without any regard to their dimensions, had smooth jaws which is a proof of their non-predatory feeding habit. Although placoderm diversity is generally considered to reflect the Devonian nekton revolution, the abundance of these vertebrates in the Prague Basin displays a decrease, i.e. an inverse tendency to the global one.

The largest Lower Devonian placoderm – *Antineosteus rufus* sp. nov. from the Barrandian area (Czech Republic)

Valéria Vaškaninová, Petr Kraft

Bulletin of Geosciences 89 (2014), 635–644.

Antineosteus rufus sp. nov. from the upper Emsian of the Czech Republic is described based on two fragments of large dermal plates discovered in the Suchomasty Limestone. The original length of the animal is inferred to have exceeded that of *Tityosteus rievversae* – the largest Lower Devonian placoderm recorded so far. The occurrence of *A. rufus* in the Prague Basin is consistent with other giant homostiids in several areas. These animals were apparently adapted to plankton-feeding, although they appeared in the conditions of collapsed diversity of the planktic communities during the “Devonian Nekton Revolution”. This successful feeding strategy made them the first vertebrates occupying the nutrient-rich ecospace producing the largest animals up to the present.

Unique diversity of acanthothoracid placoderms (basal jawed vertebrates) in the Early Devonian of the Prague Basin, Czech Republic: A New Look at *Radotina* and *Holopetalichthys*

Valéria Vaškaninová, Per E. Ahlberg

PLoS ONE 12(4) (2017), e0174794.

The taxonomy of Early Devonian placoderm material from the Lochkovian and Pragian of the Prague basin, previously attributed to the genera *Radotina* and *Holopetalichthys*, is revised. The Pragian species *Radotina tessellata* Gross 1958 shares detailed similarities with the holotype of the Lochkovian *Radotina kosorensis* Gross 1950, which is also the holotype of the genus; the assignation of both species to *Radotina* is supported. However, the Lochkovian material previously attributed to *Radotina kosorensis* also contains two unrecognized taxa, distinguishable from *Radotina* at the generic level: these are here named *Tlaspis* and *Sudaspis*. The disputed genus *Holopetalichthys*, synonymised with *Radotina* by some previous authors, is shown to be valid. Furthermore, whereas *Radotina*, *Tlaspis* and *Sudaspis* can all be assigned to the group Acanthothoracii, on the basis of several features including possession of a projecting prenasal region of the endocranium, *Holopetalichthys* lacks such a region and is probably not an acanthothoracid. Skull roof patterns and other aspects of morphology vary greatly between these taxa. *Radotina* has a substantially tessellated skull roof, whereas the skull roofs of *Tlaspis* and *Holopetalichthys* appear to lack tesseræ altogether. *Tlaspis* has an extremely elongated facial region and appears to lack a premedian plate. *Sudaspis* has a long prenasal region, but unlike *Tlaspis* the postnasal face is not elongated. Past descriptions of

the braincase of *'Radotina'* and the skull roofs of *'Radotina'* and *'Holopetalichthys'* incorporate data from more than one taxon, giving rise to spurious characterisations including an apparently extreme degree of skull roof variability. These descriptions should all be disregarded.

New genus of homostiid arthrodire contributes to the revision of placoderm diversity and faunal interchange in the Early Devonian of Prague Basin (Czech Republic)

Valéria Vaškaninová

Under review in *Alcheringa*.

The taxonomic composition of the Prague Basin placoderm faunas in the Early Devonian is revised. According to the most recent study, the Lochkovian and Pragian placoderm fauna in the Prague Basin was more diversified than previously thought and composed almost exclusively of acanthothoracids – a group with a worldwide palaeogeographical distribution. In contradiction to the published data, only two species of two genera are confirmed from the Emsian – *Antineosteus rufus* Vaškaninová & Kraft, 2014, and *Johannaspis bohemicus* (Barrande, 1872) studied herein. Both belong among the homostiid arthrodires – large suspension feeders. Their palaeogeographical distribution in the late Early Devonian is limited to tropical and subtropical shallow marine environments mainly on the southern hemisphere. The Prague Basin in the Emsian was presumably more enclosed to faunal interchange with the northern hemisphere than in the Lochkovian and Pragian. With the approaching Variscan orogeny in the Middle Devonian, the homostiids disappeared from the northern continental margin of Gondwana including the Prague Basin area, and migrated to Laurussia, Siberia and eastern Gondwana.

5. Conclusions

The main conclusions of this thesis are the following:

a) In the Lochkovian of the Prague Basin the placoderm fauna was composed exclusively of acanthothoracids. It is the most abundant and also the most diverse of all placoderm faunas in the Prague Basin. Instead of the previously described two genera (*Radotina* and *Kosoraspis*) it was possible to unambiguously distinguish four acanthothoracid genera (*Radotina*, *Tlamaspis*, *Sudaspis*, and *Kosoraspis*). All of them display primitive characters of high importance for

understanding the relationships and evolutionary patterns among the stem jawed vertebrates (Dupret *et al.* 2014, Zhu *et al.* 2016).

b) The Pragian placoderm fauna is much less abundant and is dominated by *Holopetalichthys*, a disputed genus of uncertain taxonomical affinities that was finally proven valid after being synonymised with *Radotina* by many previous authors (Denison 1978). *Radotina tessellata* remained a single specimen species. However, its excellent preservation allows a detailed description of the cranial and visceral morphology of the genus.

c) In the Emsian, a turnover in the taxonomic composition of placoderm faunas has happened in the Prague Basin. Only the members of the most diverse placoderm order Arthrodira were recorded. In contrast to the previously published data only two genera of homostiid arthrodirids (large suspension-feeding forms) are confirmed – *Antineosteus* and *Johannaspis*. *Antineosteus rufus* is the largest known placoderm from the Lower Devonian strata worldwide.

d) The abundance and diversity of the Prague Basin placoderms decreased significantly throughout the Early Devonian which is in contradiction to the general trend. Judging from the biogeographical distribution of the respective placoderm groups, the Prague Basin was supposedly more open to faunal exchange with both hemispheres in the Lochkovian and Pragian, because members of the globally distributed group Acanthothoraci are present. The fauna of homostiid arthrodirids was more restricted to tropical and subtropical shallow marine environments of the southern hemisphere in the Emsian.

6. References

- Barrande, J. 1872. *Système Silurien du centre de la Bohême. 1. Supplément au Vol. I. Trilobites, Crustacés divers et Poissons*. Prague et Paris.
- Denison, R.H. 1978. Placodermi. In Schultze, H.-P. (ed.) *Handbook of Paleoichthyology, Vol. 2*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1–128.
- Dupret, V., Sanchez, S., Goujet, D., Tafforeau, P. & Ahlberg, P.E. 2014. A primitive placoderm sheds light on the origin of the jawed vertebrate face. *Nature* 507, 500–503.
- Gross, W. 1950. Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Red und der marinen altpaläozoischen Schichten. *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse 1*, 1–130.
- Gross, W. 1958. Über die älteste Arthrodiren-Gattung. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden* 86, 7–30.

- Gross, W. 1959. Arthrodiren aus dem Obersilur der Prager Mulde. *Palaeontographica A* 113, 1–35.
- Zhu, M., Ahlberg, P.E., Pan, Z., Zhu, Y., Qiao, T., Zhao, W. *et al.* 2016. A Silurian maxillate placoderm illuminates jaw evolution. *Science* 354, 334–336.

Curriculum vitae

Personal details

Name Valéria Vaškaninová
 Address Tyršova 4, 120 00 Praha 2, Czech Republic
 Telephone +420 605 861 263
 E-mail va.vaska@gmail.com
 Nationality Slovakia
 Birth date May 28th 1982

Education

- *Graduate study* – Faculty of Science, Charles University in Prague, 2007 - 2010, M.Sc. in Geology.
- *Undergraduate study* – Faculty of Science, Charles University in Prague, 2004 - 2007, B.Sc. in Geology.

Employment history

- *Pre-doctoral research assistant* – Uppsala University, Sweden, 2016 – current
- *Research assistant* – Czech Geological Survey, Prague, 2012 – 2016
- *Technician* – National Museum, Prague, 2010 - 2016

Grants

- ESRF (European Synchrotron Radiation Facility) experiment no. **ES-505**. “Synchrotron light on the most primitive jawed vertebrates: a microtomographic investigation on the unique Early Devonian placoderms of the Prague Basin” (2016).
- GACR (Czech Science Foundation) no. **GA15/049**. “Nondestructive methods as a tool for study of the diversity of Cretaceous fossil plants” (2015–2016).
- GAUK (Charles University Grant Agency) no. **1154214** “Early vertebrate microremains in the context of phosphatic fossils in the Silurian and Devonian of the Prague Basin: appropriate methodology testing and palaeobiological application of the results” (2014–2016).
- GAUK (Charles University Grant Agency) no. **278011** “Lower Palaeozoic Vertebrates and Microvertebrates from the Barrandian area” (2011–2013).

Seznam publikací/Selected publications

- **Vaškaninová, V.** & Ahlberg, P.E. 2017. Unique diversity of acanthothoracid placoderms (basal jawed vertebrates) in the Early Devonian of the Prague Basin, Czech Republic: A New Look at *Radotina* and *Holopetalichthys*. *PLoS ONE* 12(4), e0174794.
- **Vaškaninová, V.** & Kraft, P. 2014. The largest Lower Devonian placoderm – *Antineosteus rufus* sp. nov. from the Barrandian area (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences* 89, 635–644.
- **Vaškaninová, V.** & Kraft, P. 2014. Dynamics of placoderm distribution in the Prague Basin (Czech Republic). *GFF* 136, 281–285.

- **Vaškaninová, V.** & Kraft, P. 2016. A unique occurrence of a psammosteid heterostracan on the peri-Gondwanan shelf in the Lower/Middle Devonian boundary marine deposits. *Fossil Imprint* 72, 155-160.
- Mergl, M., **Vaškaninová, V.** & Žigaite, Ž. 2017. Vertebrate microremains from the Pragian, Emsian and Eifelian of the Prague Basin (Czech Republic). *Folia Musei Rerum Naturalium Bohemiae Occidentalis, Geologica et Paleobiologica*, 51(1-2). DOI: 10.1515/fbgp-2017-0001.