

POPLE Jonathan (2023): Epibionts and trace fossils on stem- and crown-group euarthropod carapaces from the Early Ordovician Fezouata Shale

Abstract

The Early Ordovician Fezouata Shale is a Burgess Shale-type Lagerstätte providing a unique record of soft-bodied organisms during the transition from the Cambrian Explosion to the Ordovician Radiation, and preserving direct evidence of ecological interactions, most of which are rarely preserved in the fossil record. Stem- and crown-group euarthropods are highly diverse in the Fezouata Shale and include giant suspension-feeding radiodonts, which count among the largest known arthropods. Arthropod carapaces, especially those of radiodonts, attracted sessile epifauna by providing hard settling substrates. The most abundant epibiont in the Fezouata Shale is an indeterminate brachiopod species interpreted as an ectosymbiont of giant nektonic radiodonts based on its recurrent and near-exclusive attachment to radiodonts, implied long development independent from burial events by storms, and restriction to infrequently- or non-moulting adult hosts. Less common epibiotic taxa include the conulariid *Eoconularia*, the brachiopod *Nanorthis*, and the tubular fossil *Sphenothallus*. Non-mineralized arthropod carapaces from the Fezouata Shale are also associated with abundant burrows preserved as positive and negative relief structures on their surface. This feature is common in Cambrian-aged Burgess Shale-Type Lagerstätten but was generally considered to be absent from later strata. A small set of unpublished photographs of *Hurdia* (Radiodonta) carapaces from the Burgess Shale is also presented for comparison purposes. Traces on carapaces from the Fezouata Shale are dominated by simple shallow-tier structures, and may form dense assemblages. Traces are considered to represent the activity of small endofauna actively grazing on microbial films growing on decaying carapaces. Moderately high rates of bioturbation suggest a period during which organic remains were buried at superficial to shallow depths and exposed to burrowing fauna. Different arthropod taxa display variable rates of bioturbation, suggesting controls linked to the size and ecology of substrate organisms. A preservational model for these traces is proposed, and involves bioturbation-driven deformation of lithification surfaces associated with sclerotized carapaces, on which they were imprinted through compaction. Traces from the Fezouata Shale are comparable to those in Cambrian assemblages, but reach much larger sizes, reflecting the increased size of substrate carapaces; complex trace morphologies are less abundant in Fezouata but may have been negatively affected by poorer preservation of carapace material.

Résumé

Les Schistes de Fezouata de l'Ordovicien inférieur sont un Lagerstätte de type Burgess Shale ouvrant une fenêtre unique au monde sur les faunes à corps mou durant la transition de l'Explosion cambrienne à la Radiation ordovicienne, et préservant des preuves directes d'interactions écologiques, rares dans le registre fossile. Les euarthropodes du groupetronc et du groupe-couronne sont très diversifiés dans les Fezouata, et comprennent des radiodontes géants suspensivores, qui figurent parmi les plus grands arthropodes connus. Les carapaces d'arthropodes, en particulier celles de radiodontes, ont attiré l'épifaune sessile en fournissant des substrats d'attachement solides. L'épibionte le plus abondant dans les Fezouata est une espèce indéterminée de brachiopode interprétée comme un ectosymbionte des radiodontes nectoniques géants, sur la base de son attachement quasi-exclusif aux radiodontes, son long développement indépendant des événements de dépôt liés aux tempêtes, et sa restriction à des hôtes adultes ne muant pas ou rarement. D'autres taxons épibiotiques plus rares comprennent le conulaire *Eoconularia*, le brachiopode *Nanorthis*, et le fossile tubulaire *Sphenothallus*. Les carapaces non-minéralisées des Fezouata sont également associées à d'abondants fossiles traces préservés en reliefs positifs et négatifs sur leur surface. Cette caractéristique est commune dans les Lagerstätten de type Burgess Shale d'âge cambrien, mais était considérée comme généralement absente de dépôts plus récents. Un set de photos non-publiées sur des carapaces de *Hurdia* (Radiodonta) issues des Schistes de Burgess est présente à titre de comparaison. Les traces sur les carapaces des Fezouata sont dominées par des structures simples de tiers peu profonds, formant parfois des assemblages denses. Ces traces résultent probablement de l'activité de la faune endobenthique se nourrissant des films microbiens sur les carapaces en décomposition. Les taux de bioturbation modérément élevés suggèrent une période durant laquelle les carapaces étaient enterrées à une très faible profondeur et exposées à la faune endobenthique. Un modèle de préservation des traces est proposé, reposant sur la bioturbation de surfaces de lithification associées aux carapaces sclérotisées, sur lesquelles elles furent imprimées par la compaction. Les traces dans les Fezouata sont comparables aux traces cambriennes, mais atteignent de plus grandes tailles reflétant celles des carapaces servant de substrats; les morphologies complexes sont plus rares dans les Fezouata mais pourraient avoir été négativement affectées par la moins bonne préservation des carapaces.