

## Млади автори

# Микроструктура на черупката на *Cyclothyris globata* (Arnau d), (Brachiopoda) от горносантонския подетаж в Шуменско

Неда Мочурова-Декова

Минно-геоложки университет, 1156 София

Neda Motchurova-Deкова — Shell microstructure of *Cyclothyris globata* (Arnau d), (Brachiopoda) from the Upper Santonian of Shumen region.

The subject of the investigation are the rhynchonellids from the Upper Santonian of Shumen region. They were described by Захариева-Ковачева (1947) as "*Rhynchonella*" *compressa* (Lmk). The investigation of their inner shell structure indicates that these rhynchonellids should be referred to the species *Cyclothyris globata* (Arnau d). Although a revision is necessary, at this stage two varieties are distinguished by external morphological features: *Cyclothyris globata* ribbed variety — A and *Cyclothyris globata* smooth variety — B. The brachiopod shell secreted by the mantle is built up by standard calcareous succession of layers. A primary microcrystalline calcareous layer and a secondary layer of fibrous calcite are developed in both varieties. The investigation of the microstructure is hampered by the strong silicification at some spots. The fibrous layer is replaced mainly by silica as the destruction of the fibres organic coats enables the penetration of the substituting agent into the microvacancies vacated by organic matter. The form of some organic membranes is "fixed" by the silica. The following peculiarities are seen in *Cyclothyris globata* var. A: presence of microfibrous primary layer at some spots, strokes on the surface of some fibres, lengthwise twinning of some fibres. *Cyclothyris globata* var. B has micropores in some fibres of an indistinct origin. The fibre dimensions in both cases are from 3 to 9  $\mu\text{m}$ . Prismatic calcite is observed both in var. A and var. B. An uninterrupted prismatic layer cannot be proved due to the silicification at some spots of the material investigated. It is for the first time that prisms are observed in the inner skeleton elements of rhynchonellids such as: teeth, deltidial plates, inner socket ridges. The microstructural differences between var. A and var. B are not essential. The presence of prismatic calcite confirms that both species belong to the same genus. Their outer morphological differences are good reason to consider them as two distinct species in the future.

## Въведение

Благодарение на използването на нови методи в макропалеонтологията, досега изключително право на клетъчната биология, представите за ултраструктурната организация и строежа на фосилите се разширяват. Това води до откриване на нови пътища за определяне хода на еволюцията, валидността на използваната класификация и интерпретация на палеооколожките обстановки. В последните тридесет години микроструктурните изследвания на черупките на безгръбначните напреднаха значително. Проведеният микроструктурен анализ върху черупки на съвременни организми позволява по-добре да се интерпретират наблюденията върху фосилите и да се отчетат евентуалните диагнетични промени, станали по време на фосилизацията.

Черупката на брахиоподите се секретира от епителните клетки на мантията. Всяка валва нараства чрез прибавяне на нов варовит материал, произведен от епителните клетки на външния лоб на мантията. Повечето съвременни ключови брахиоподи се характеризират с трислойна стена на черупката: периостракум и два калцитни слоя

(съществуват и такива с три калцитни слоя). На съвременно микроструктурно ниво пръв Williams в работите си от 1968a и 1968b разглежда процеса на образуване на калцитната черупка на брахиоподите и детайлно описва строежа на различните калцитни слоеве. След него редица други автори се занимават с изучаване микроструктурата на черупката на брахиоподи с различна възраст. Върху микроструктура на черупката на къснокредни теребратулиди работи Gasparid (1978, 1979, 1981). Тук за пръв път се дават сведения за микроструктурата на къснокредни ринхонелиди.

## Материал и методика

Предмет на настоящото изследване са ринхонелидите от горносантонския подетаж в Шуменско, описани от Захариева - Ковачева (1947) като „*Rhynchonella*“ *compressa* (Lamagck). Но направените изследвания на вътрешния строеж на черупката сочат, че те трябва да се отнесат към вида *Cyclothyris globata* (Agard). Тъй като ревизията им е предмет на друга работа, на този етап по външни морфоложки белези бяха отделени две разновидности: *Cyclothyris globata* var. А — ребристи (табл. I, 1) и *Cyclothyris globata* var. В. — гладки (табл. I, 2). Микроструктурата на черупката им бе изучавана на сканиращ електронен микроскоп JEOL JSM 35CF. Наблюдавани бяха 16 различно ориентирани пререза през гръбната и коремната валва на изследвания вид. Изследваните екземпляри са от варовитите пясъчници на Шуменската свита (Йолкичев, 1989) край Шумен. Подготовката на пробите се състои в следното: Късче от черупката отначало се включва в епоксидна смола, след втвърдяването ѝ препаратът се пришлифова до желания срез, след което се полира. Разяжда се за кратко с 2,5% солна киселина. Покрива се последователно с въглерод и сребро и се наблюдава на електронния микроскоп. Наблюдавани бяха и шлифи на микроскоп за проходяща светлина.

## Микроструктура на черупката

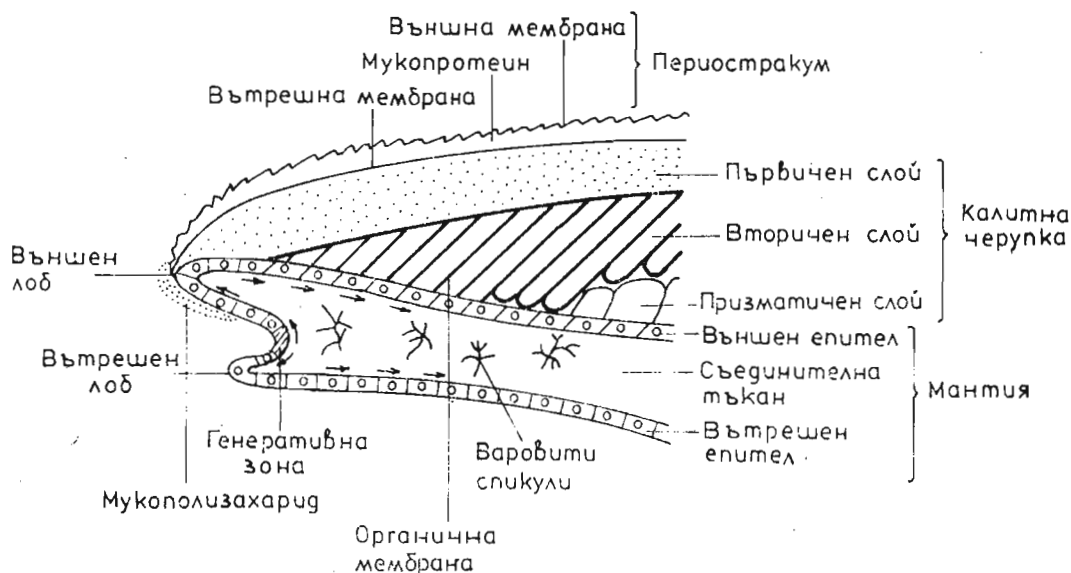
Наблюденията над съвременни брахиоподи позволяват по-добре да се разберат структурата и взаимоотношенията между различните слоеве. При ринхонелидите секреторната дейност на мантията на съвременната *Notosaria nigricans* (Sowebuy) е приета за стандартна от Williams (1968b).

На фиг. 1 е представен схематичен надлъжен пререз на предния край на мантията и калцитната черупка на ключов брахиопод. Мантията на брахиоподите се състои от два слоя епителни клетки, между които се намира тънък слой съединителна тъкан. В него са разположени варовити спикнули (Williams in: Moore, 1965). По краищата на мантията се разграничават два лоба — външен, прикрепен за черупката, която той секретира, и вътрешен, леко издаден напред, с осезателна функция (фиг. 1). Мантията нараства чрез деление на клетките от генеративна зона, разположена между спомнатите лобове. След като клетката се „роди“ в генеративната зона, тя замества своя предходен съсед, така че всяка клетка обикаля около външния лоб на мантията, за да стане съставна част от външния епител, подстилащ черупката. По време на обикалянето секреторната плазмалема на всяка клетка при *Notosaria nigricans* извършва 6 операции на отлагане в стриктна последователност, което представлява стандартен секреторен режим, описан от Williams (1968a). Последователно се отделят периостракум, първичен калцитен микрогранулиран слой и вторичен слой от фиброзен калцит.

В изследвания материал от *Cyclothyris globata* запазен периостракум не бе наблюдаван. Първичен слой е запазен и при двете разновидности на *Cyclothyris globata* var. А и var. В. Той е най-външен, покриващ черупката. Обикновено се състои от калцитни микрогранули (табл. II, 1 и табл. IV, 5). В някои случаи гранулите не са добре индивидуализирани и са натрупани на банки (табл. II, 3). Дебелината на слоя е 80—100  $\mu\text{m}$

При var. A се забелязва на места известна ориентация на микрогранулите калцит, като по-дългите оси са перпендикулярни на повърхността (табл. III, 1).

След отлагането на първичния слой новите клетки, които идват, движейки се по външния лоб на мантията, предизвикват промяна в поведението на старите. Последните започват да отделят органична трислойна мембрана, докато продъл-



Фиг. 1. Стилизиран надлъжен пререз през предния край на валвата на ключов брахиопод. Показани са края на мантията и взаимоотношенията му с периостракума и калцитните слоеве (по Williams, 1971b с допълнения)

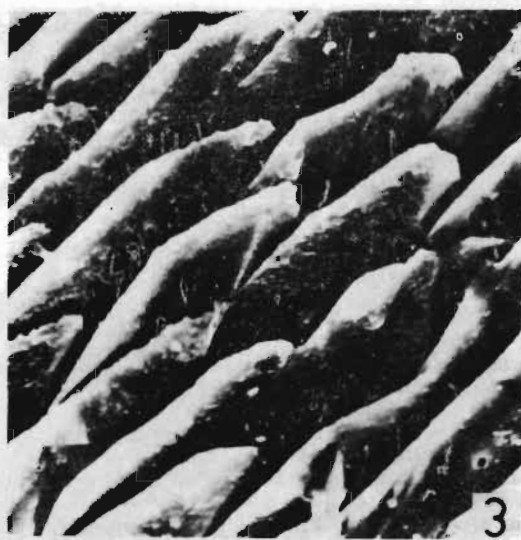
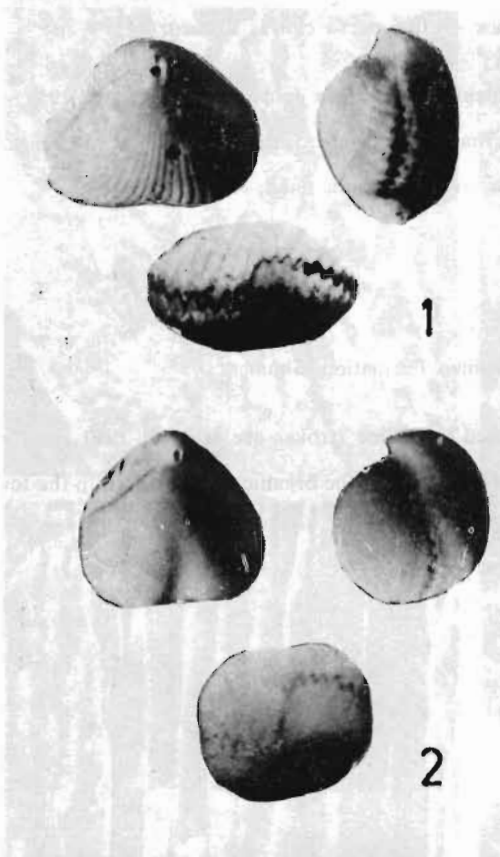
Fig. 1. Stylized longitudinal section through the anterior of the valve of an articulate brachiopod showing the margin of the mantle and its relationships with the periostracum and the calcareous layers (after Williams 1971b, modified)

жава карбонатната секреция. Мембраната е с приблизително същата дебелина като тези в периостракума. По снимката на таблица I, 6 е измерена дебелина 1,4  $\mu\text{m}$ . Мембраната се отделя от предната микроресничеста дъга на плазмалемата на клетката, докато калцитът се секретира от задната дъга (Williams, 1968b). Тези отлагания образуват вторичния (фиброзен) слой. Тъй като външните епителни клетки са правилно наредени, мембраните се съединяват една с друга, като калцитът се обособява в дълги, тънки стълбове — фибри. Те са листовидни или пръчковидни в надлъжни прерези, но в напречно сечение имат много характерни очертания (табл. IV, 6). Камышан (1977) и Смирнова (1984) считат, че размерите на напречното сечение характеризират определени представители ринхонелиди. Фибрите обикновено са наклонени под ъгъл  $10^\circ$  към първичния слой, но могат да имат и друг наклон по време на различни етапи на растеж. Техните краища са обикновено различно изпъкнали дъги, частично припокриващи се една друга в правилни алтерниращи редове. Те образуват определен модел, наричан мозайка (табл. I, 3). Всяка фибра съответства обикновено на един калцитен кристал. Органичните обвивки, които лесно се наблюдават при съвременните, не се забелязват винаги при фосилните представители. Случва се тези обвивки да се запазят в зони, „хванати“ от началото на прекристализацията (Gaspard, 1979). Такъв случай бе наблюдаван при *Cyclothyris globata* var. A (табл. I, 6 и табл. II, 5). Фибрознит слой е добре развит при изследваните екземпляри от var. A и var. B. Границата му с първичния слой добре се наблюдава на таблица III, 5. Изучаването на случайно подобрени образци бе силно затруднено от напредналата силицификация на някои от тях. Заместването на кал-

цита със силициев двуокис е развито предимно във вторичния слой, докато първичният слой и призмите са останали почти непроменени. Това се дължи на разрушаването на органичните обвивки на фибрите, което улеснява проникването на заместващия агент по микропразнините, освободени от органичната материя. Формата на органичните обвивки някъде е „фиксирана“ от силициевия двуокис (табл. I, 6 и табл. II, 5). Наблюдават се и „запазени“ по този начин воали от органична мембрана сред фибрите (табл. I, 5). Въпреки факта на силицификацията запазени са и участъци, незасегнати от нея, които бяха изследвани на сканиращ електронен микроскоп. Формата на напречното сечение на фибрите е ромбовидна (табл. IV, 6). И при var. A, и при var. B те са силно удължени (табл. II, 2 и табл. IV, 6). Дългите им оси са успоредни на оста на симетрия на черупката. Краищата им в някои случаи са заострени (табл. IV, 2 и табл. IV, 6), а в други прерези — заоблени (табл. I, 3 и табл. IV, 4). При var. B бяха наблюдавани фибри с неправилни очертания (табл. III, 3). Забелязана е и орнаментация във вид на фина шриховка по повърхността на някои фибри при var. A (табл. I, 3 и табл. I, 4), която може да се разглежда като ултраструктурна особеност в строежа на фибрите. По-рядко се наблюдават линии на нарастване, перпендикулярни на дългите оси на фибрите (табл. IV, 2). При var. A се срещат случаи на надлъжно срастване на фибри вследствие неотлагане на органична мембрана (табл. I, 5 и табл. II, 5). Макар че ринхонелидите не са с порести черупки, при var. B бяха наблюдавани безпорядъчно разположени микропори (табл. III, 4, табл. IV, 1 и табл. IV, 4). С м и р н о в а (1984) съобщава за подобни микропори при *Praecyclothyris remota* S m i г н о в а, които обяснява с неравномерната устойчивост на повърхността на фибрите към разяждането с киселина при подготовката на образците за снимане. В случая при *Cyclothyris globata* var. B причината може да се търси в това или в нарушаване целостта на фибрите от някои микроорганизми след смъртта на животното. Дължината на фибрите трудно може да бъде определена. Важен белег обаче е напречното сечение и като характерен е приет най-големият му параметър. При var. A размерите на напречното сечение са 3—7  $\mu\text{m}$ , а при var. B — 3—9  $\mu\text{m}$ . Различията не могат да се считат за съществени. К а м ы ш а н (1977) отбелязва тенденция към намаляване размера на фибрите при ринхонелидите в течение на юрския период. Ранноюрските ринхонелиди имат размери на фибрите 40—50  $\mu\text{m}$ , средно- и късноюрските — 20—30  $\mu\text{m}$ . Смирнова отбелязва за раннокредните ринхонелиди размери 4—12  $\mu\text{m}$ . Съвременните имат незначителни измерения на фибрите (2,5  $\mu\text{m}$  при *Notosaria nigricans* — W i l l i a m s, 1971a и 1971b). Измеренията на фибрите при къснокредните *Cyclothyris globata* var. A и var. B показват, че вероятно в късната креда е имало известно задържане в тенденцията за намаляване размера на фибрите. Необходимо е допълнително потвърждение при изследване на други видове къснокредни ринхонелиди. За палеогенските и неогенските ринхонелиди засега няма сведения.

Когато секретията на органичните обвивки се преустанови, започва образуването на трети калцитен слой — т. нар. призматичен слой. Той е изграден от едри фибри, чиято ос „с“ е перпендикулярна на външната повърхност на черупката. Преминаването от фибриозния към призматичния слой е постепенно. След като бъде прекратена секретията на органичните обвивки, контурите на фибрите стават неправилни и те се разрастват. Карбонатните елементи се преориентират и започват да се отлагат перпендикулярно на повърхността на черупката. Призмите не са ограничени от страни с органична обвивка, но при все това остават обособени елементи благодарение на кристалографското си подреждане. Според Д а г и с (1974) от систематична гледна точка значението на призматичния слой е най-голямо, а според С м и р н о в а (1984) наличните данни позволяват с увереност да се говори за родовото значение на разглеждания белег. Призматичен слой при var. A бе наблюдаван само в дюншлифи. Дебелината му е приблизително равна на тази на първичния слой. При var. B бяха заснети призми и на сканиращ електронен микроскоп. Призмите са с неправилни шестоъгълни и многоъгълни очертания в напречен пререз (табл. II, 4) с размери 15—30  $\mu\text{m}$ . На пререзите те се наблюдават от вътрешната страна на черупката във вид на лещи (табл. IV, 3).

Счита се, че формирането на вътрешните скелетни елементи е свързано с отделни участъци от края на мантията, функционално аналогични на клетките на мантията



Сп. на Българското геологическо д-во, кн. 3  
 Н. Мочурова - Декова — Микроструктура на черупката...

## ТАБЛИЦА I

*Cyclothyris globata* (Arnau d), горносантонски подетаж — Шуменска свита, Шумен:

1. Var. A — екземпляр № 35, МГУ, × 2

2. Var. B — екземпляр № 1687, МГУ, × 2

3. Var. A — Фибри от вторичния слой със заоблени краища. Забелязва се фина штриховка, × 1950

4. Увеличени фибри от фигура 3, × 5900

5. Var. A — Фиброзен слой. Някои от фибрите са срастнали две по две. В долния десен ъгъл се виждат остатъци от органичната мембрана, × 1340

6. Var. A — Заместени със силициев двоокис обвивки от фибрознния слой × 2750

## PLATE I

*Cyclothyris globata* (Arnau d), Upper Santonian — Shumen Formation, Shumen:

1. Var. A — specimen № 35, МГУ, × 2

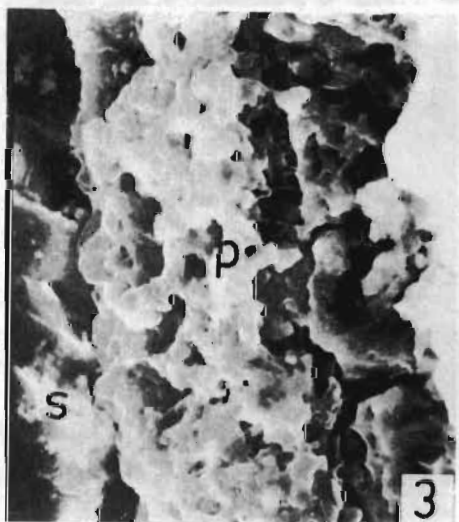
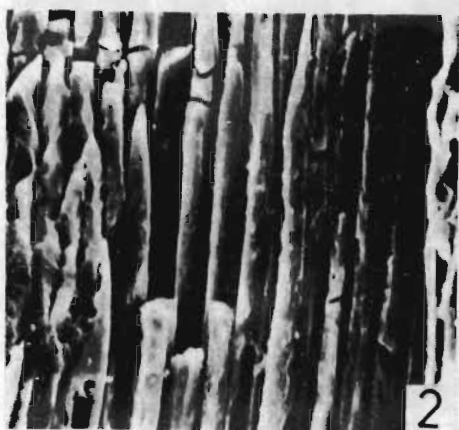
2. Var. B — specimen № 1687, МГУ, × 2

3. Var. A — Fibres from the secondary layer with rounded tips. Fine strokes are seen, × 1950

4. Magnified fibres of fig. 3, × 5900

5. Var. A — Fibrous layer. Some of the fibres are twinned. Residues of the organic coat are seen in the lower right part, × 1340

6. Var. A — Coats of the fibrous layer replaced by silica, × 2750



## ТАБЛИЦА II

*Cyclothyris globata* (Arnau d), горносантонски подетаж — Шуменска свита, Шумен:

1. Var. A — Микрогранулиран първичен слой,  $\times 950$

2. Var. A — Фибри — поглед откъм дългите оси,  $\times 1250$

3. Var. A — Граница между първичния слой (P) и вторичния слой (S),  $\times 2100$

4. Var. B — Призми с многоъгълни очертания,  $\times 800$

5. Var. A — Фибри, срастнали две по две, и остатъци от обвивките им, заместени от силициев двуокис,  $\times 1700$

## PLATE II

*Cyclothyris globata* (Arnau d), Upper Santonian — Shumen Formation, Shumen:

1. Var. A — Microgranular primary layer,  $\times 950$

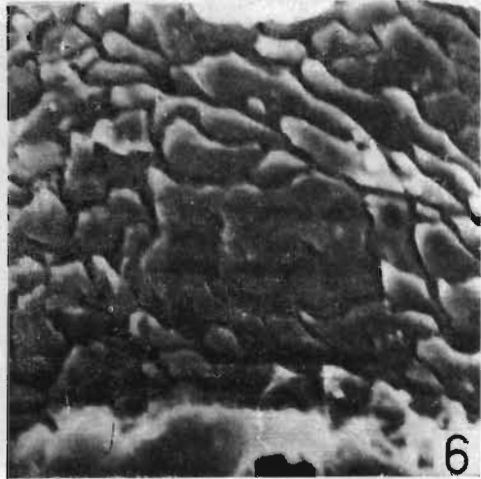
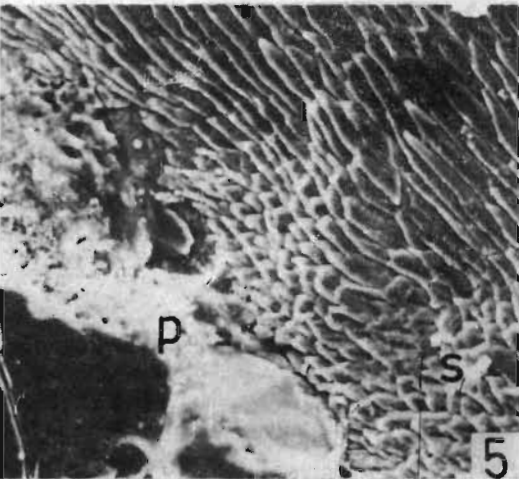
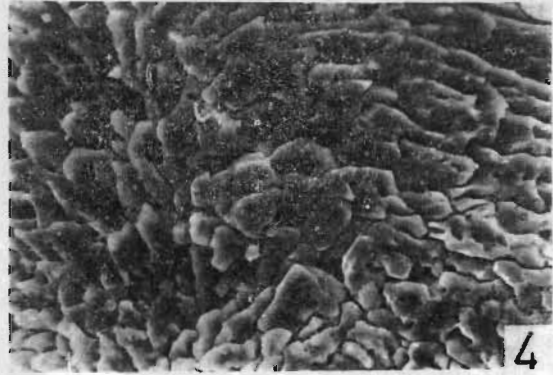
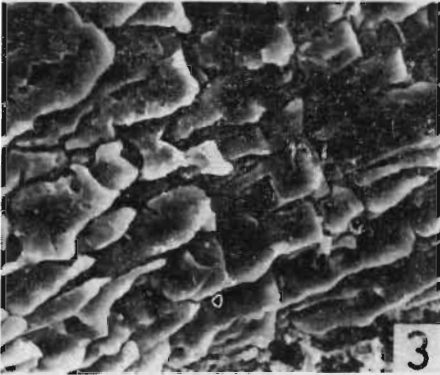
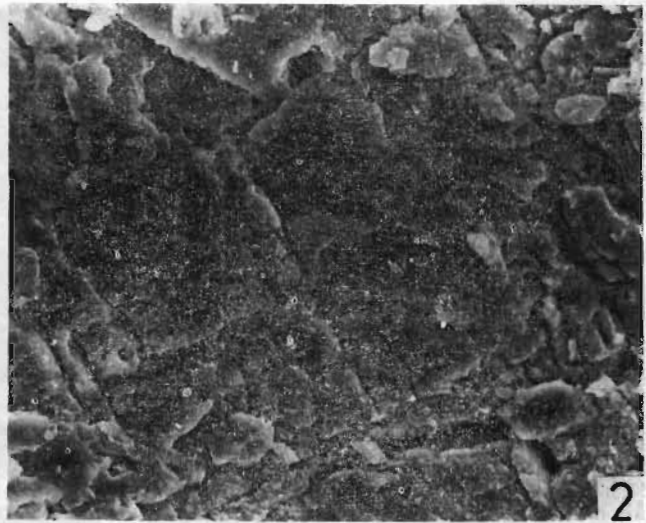
2. Var. A — Fibres — a view over the major axes,  $\times 1250$

3. Var. A — Boundary between the primary layer (P) and the secondary layer (S),  $\times 2100$

4. Var. B — Prisms of polygonal outlines,  $\times 800$

5. Var. A — Twinned fibres and residues of their coats replaced by silica,  $\times 1700$





### ТАБЛИЦА III

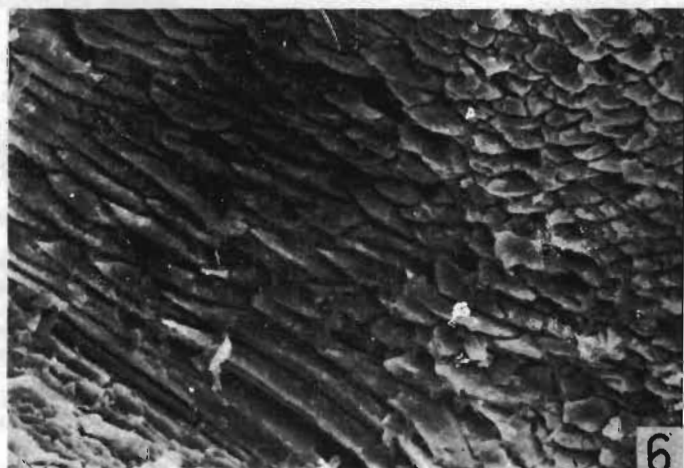
*Cyclothyris globata* (A r n a u d), горносантонски подетаж — Шуменска свита, Шумен:

1. Var. A — Микровлакнест първичен слой, × 1200
2. Var. B — Призми в областта на вътрешните прямъчни ребра, × 1400
3. Var. B — Фибри с неправилни очертания, × 1400
4. Var. B — Радиално разположение на фибри, преминаващи в призми в областта на зъба. Забелязват се микропори, × 650
5. Var. B — Надлъжен пререз през коремната валва. Виждат се вторичният слой (S) и границата му с първичния (P), × 380
6. Var. B — Призми в областта на делтидалната пластина, × 1100

### PLATE III

*Cyclothyris globata* (A r n a u d), Upper Santonian — Shumen Formation, Shumen:

1. Var. A — Microfibrous primary layer, × 1200
2. Var. B — Prisms in the inner socket ridges, × 1400
3. Var. B — Fibres of irregular outlines, × 1400
4. Var. B — Radial disposition of fibres passing into prisms in the area of the tooth. Micropores are seen, × 650
5. Var. B — Longitudinal section through the pedicle valve. The secondary layer (S) and its boundary with the primary layer (P) are seen, × 380
6. Var. B — Prisms in the area of the deltidial plate, × 1100



## ТАБЛИЦА IV

*Cyclothyris globata* (A r n a u d), горносантонски подетаж — Шуменска свита, Шумен:

1. Var. B — Фибри с микропори,  $\times 1000$
2. Var. A — Фибри, виждат се линиите на нарастване, перпендикулярни на дългите оси,  $\times 2500$
3. Var. B — Призми от вътрешната страна на черупката,  $\times 680$
4. Var. B — Заоблени краища на фибри в зъба с микропори,  $\times 920$
5. Var. B — Първичен микрогранулиран слой,  $\times 1820$
6. Var. B — Различно ориентирани фибри, в горния десен ъгъл в напречни прерези,  $\times 1050$

## PLATE IV

*Cyclothyris globata* (A r n a u d), Upper Santonian — Shumen Formation, Shumen:

1. Var. B — Fibres with micropores,  $\times 1000$
2. Var. A — Fibres, growth lines perpendicular to their major axes are seen,  $\times 2500$
3. Var. B — Prisms on the inner side of the shell,  $\times 680$
4. Var. B — Rounded tips of fibres in the tooth with micropores,  $\times 920$
5. Var. B — Primary microgranular layer,  $\times 1820$
6. Var. B — Fibres of different orientation, cross sections in the upper right part,  $\times 1050$

секретиращи фиброзния слой. Специално изследване на вътрешните скелетни елементи не бе проведено, но в хода на цялостните изследвания бяха отбелязани някои факти при var. В

В областта на делтидиалната пластина и зъба се наблюдава промяна в мозайката на фибрите, които ги изграждат. Образуват се по-големи фибри или призми (табл. III, 4 и табл. III, 6). На напречния пререз през зъба се вижда радиално подреждане на фибрите, като някои преминават в призми. На повърхността на вътрешните приямъчни ребра се наблюдават призми с размери 13—15  $\mu\text{m}$  (табл. III, 2). За да се получи пълна картина на микроструктурата на вътрешните скелетни елементи, са необходими допълнителни целенасочени изследвания.

## Заклучение

В настоящото изследване за пръв път се дават сведения за микроструктурата на черупката на къснокредни ринхонелиди. При *Cyclothyris globata* (Agnard) var. A и var. В е развита стандартна скелетна последователност с първичен микрокристалинен и вторичен фиброзен слой. Изследваният вид принадлежи към малочислената група на ринхонелиди с наличие на призматичен калцит. За непрекъснат призматичен слой поради силната силицификация на места е трудно да се говори. Различията в микроструктурата на черупката на *Cyclothyris globata* var. A и *Cyclothyris globata* var. В са незначителни. При var. A бе наблюдавана микроорнаментация по повърхността на фибрите и на места микровлакнест първичен слой. Освен това при var. A се среща и сръстване на фибри две по две по дължината им. При var. В бяха забелязани микропори по повърхността на фибри с неясен произход, за таксономичната ценност на които на този етап не може да се съди. Въпреки всичко различията в микроструктурата на черупката на var. A и var. В не са съществени. Това потвърждава принадлежността им към един род. Но техните външни морфоложки различия са основание в бъдеще да бъдат разглеждани като два отделни вида. За пръв път при ринхонелиди се наблюдават призми във вътрешни скелетни елементи: зъб, делтидиална пластина, вътрешни приямъчни ребра.

*Благодарности.* Изказвам благодарността си на ст. н. с. I ст. д. г. м. н. П. Чумаченко за това, че ме насочи към изследвания в областта на микроструктурата на черупката на брахиоподите; на ст. н. с. I ст. д. г. м. н. Т. Смирнова (Московски университет), която ме запозна с методиката на изследване; на проф. д. г. м. н. Н. Йолкичев за част от предоставения материал; на проф. к. г. м. н. М. Вергилова, която се запозна с ръкописа на статията и направи много полезни внушения и бележки. Благодарна съм и на К. Рекалов, който направи снимките на електронния микроскоп, и на А. Станкова за начертването на графичната фигура.

## Литература

- Дагис, А. С. 1974. *Триасовые брахиоподы*. Новосибирск, Наука. 387 с.
- Захариева-Ковачева, Кр. 1947. Горнокредни Brachiopoda от България. — *Сп. Бълг. геол. д-во*, 15/19, 247—274.
- Йолкичев, Н. 1989. *Стратиграфия на епиконтиненталния тип горна креда в България*. С., Унив. изд. 184 с.
- Камышан, В. П. 1977. Уровни организации раковинного вещества, структуры и текстуры раковин мезозойских и кайнозойских ринхонелид. — *II Всес. конф. по мез. и кайноз. брахиопод*, Харьков, Изд. ХГУ, 21—24.
- Смирнова, Т. Н. 1984. *Раннемеловые брахиоподы*. М., Наука. 199 с.
- Agnard, M. H. 1877. Memoire sur le terrain Crétacé du Sud-Ouest de la France. — *Mem. Soc. Geol. France*, 2, 10, 4, 81—85.
- Gaspard, D. 1978. Biominéralisation chez les brachiopodes articulés. Microstructure et formation de la coquille. — *Ann. Paléont. (Invertébrés)*, 64, 1, 1—25.
- Gaspard, D. 1979. Microstructure et formation de la coquille des brachiopodes articulés, illustrées au microscope électronique à balayage chez les Terebratulida. — *Trav. Lab. Micropaléont., Paris, Univ. P. et M. Curie*, 8, 245—270.

- G a s p a r d, D. 1981. Affinités microstructurales complémentaires à la morphologie des Terebratules biplissées du "Jalais" de la Sarthe (France) avec le genre Sellithyris. — *Trav. Lab. Micropaléont., Paris, Univ. P. et M. Curie*, 9, 227—242.
- M o o r e, R. C. (ed) 1965. *Treatise on Invertebrate Paleontology. PtH, Brachiopoda*, New York, Univ. Kans. Press, 1—2, 927 p.
- W i l l i a m s, A. 1968a. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods. — *Spec. Pap. Palaeont.*, 2, 1—55.
- W i l l i a m s, A. 1968b. A history of skeletal secretion among articulate brachiopods. — *Lethaia*, 1, 3, 268—287.
- W i l l i a m s, A. 1971a. Comments on the growth of the shell of articulate brachiopods. — *Smiths. Contrib. Paleobiol.*, 3, 47—67.
- W i l l i a m s, A. 1971b. Scanning electron microscopy of the calcareous skeleton of fossil and living brachiopoda. — In: *Scanning electron microscopy*, London, Acad. Press, 37—66.

(Постъпила на 11. 02. 1991 г.)