

A *Theodoxus radmanesti* (BRUS.) biometriai vizsgálatának eredményei

Morphometric study of the Pannonian (s.l.) gastropod *Theodoxus radmanesti* (BRUSINA)

MAKÁDI Mariann¹

(16 ábra, 8 táblázat)

Abstract

The gastropod species *Theodoxus radmanesti* (BRUSINA) is a dominant fossil in the "Congeria balatonica fauna" of the Upper Pannonian (s.l.) Tihany Formation in the southeastern foreland of the Bakony Hills. High variability of the shell reflects spatial and temporal changes of the paleoenvironment. Specimens were collected from 26 layers in six localities, each layer assigned to one of four types of paleoenvironments. "A" was a subsiding paludal environment with a water depth of no more than several metre. "B", however, comprises paludal environments formed during shoaling due to uplift of the terrain. The embedding rock is humic silt in both cases. "C" represents oligohaline lagoons with fine-grained silt deposition. Lastly, "D" was a deeper water, oligohaline, low-energy environment with deposition of sandy, silty clay.

Variational statistical analyses of shell size and colour patterns, carried out on 770 well-preserved specimens, showed the presence of two morphological groups, and interdependence of shell size distribution with the environment. Ornamentation of the shells consists of dark-brown longitudinal bands of various number and width. Again, the colour pattern is interdependent with shell size. Within individual shells, the number of the bands is often increasing by bifurcation and/or by appearance of new bands during growth. On this base, presumed ontogenic line of the species can be outlined, though further study is required to corroborate these results. The "life curves" of *Theodoxus radmanesti*, however, can be drawn from statistical analysis of shell size data. They show a bimodal frequency distribution, probably due to seasonal climatic changes, thus supporting the assumption that lifetime of Pannonian *Theodoxus* was similar to modern species of this genus, i.e. 2 years.

The gradually subsiding paludal environment ("A"), where the largest and most variably coloured shells were found, offered preferable conditions for the species. Its optimal environment, however, was the oligohaline, low energy, still well-illuminated lagoon ("C"). Considerable increase in water depth was intolerable for *Theodoxus radmanesti*.

Manuscript received: 20th February 1995

Összefoglalás

A Bakony délkeleti előterében a Tihanyi Formáció *Congeria balatonica*s faunájának domináns csigafaja a *Theodoxus radmanesti* (BRUS.). Nagy változékonysága hűen tükrözi az egykori ökoszféra térbeli és időbeli változásait. Tömeges vizsgálatokra alkalmas 770 példányán méretre és színdíszítettségre vonatkozó megfigyelések, mérések készültek. A variációs-statisztikai módszerek alapján kirajzolódik a faj jellegzetes méretei, két alakköre, illetve ezeknek a környezettel való összefüggései. Színdíszítettségét különböző szélességű és számú sötétbarna csíkok adják. Változásuk kapcsolatba hozható a házak méreteivel. Megfigyelhető, hogy az egyes héjakon a színcsíkok száma elágazással

¹ Eötvös L. Tudományegyetem, Tanárképző Főiskolai Kar, Földrajzi Tanszék, 1055 Budapest V. Markó u. 29-31.

vagy/és újak megjelenésével az életkor előrehaladtával általában megnő. Ezek alapján kirajzolódik a faj feltételezett egyedfejlődési vonala, aminek azonban megnyugtató tisztázása további vizsgálatokat igényel. A méretstatistikai adatok alapján viszont megrajzolhatók a *Theodoxus radmanesti* "életgörbéi".

Feltehetőleg kedvező életfeltételeket jelentett a faj számára a fokozatosan mélyülő vízü mocsári környezet. Egyedei a legnagyobb méreteket ebben érték el, színdíszítettségük is itt volt a legváltozatosabb. A legkedvezőbb környezet azonban az oligohalin, kis hullámverésnek kitett, de még átvilágított vízü lagúna lehetett. A növekvő vízmélység egyre elviselhetlenebbé vált a *Theodoxus radmanesti* számára.

Bevezetés

A pannóniai üledékképződés idején (Pannóniai s. l.) a Bakony hegység mezoosó tömbje körül változó kiterjedésű, fokozatosan feltöltődő beltórendszer helyezkedett el. A hegység délkeleti előterében az ingadozó vízmélység és a partszegély miatt változatos üledéksorok keletkeztek. A Tihanyi Formáció *Congeria balatonicás* faunáját a Balatonfűzfő és Csór közötti területen vizsgáltam. Az üledékanyagban a *Theodoxus radmanesti* (BRUS.) nagy mennyiségben és kiváló megtartásban fosszilizálódott. Ezáltal lehetővé vált e nagyon változékony faj biometriai vizsgálata.

Feldolgozásra alkalmas *Th. radmanesti*-házakat 6 lelőhelyen találtam, melyek területei elhelyezkedését az 1. ábra mutatja:

1. a Balatonfűzfő-gyártelepi feltárás a Balaton Uszoda autóparkolója mögötti, ma már cserjékkel betelepített partfal. Üledékeinek és faunájának biosztratigráfiai feldolgozását 1985-ben és 1988-ban, biometriai vizsgálatait 1988-ban és 1991-ben SZÓNOKY Miklóssal végeztem;

2. a Balatonfűzfő, Papvásári-szőlőhegy homokbányájának anyagát KOVÁCS B. (1987) dolgozta fel. Biometriai vizsgálatokat az általam hét rétegből gyűjtött anyagon végeztem;

3. a várpalotai Bánta-pusztá egykori külszíni szénbánya megbolygatott üledékanyagának faunáját KORPÁSNÉ HÓDI M. gyűjtötte össze, mely anyagot 2 rétegből saját gyűjtéssel egészítettem ki;

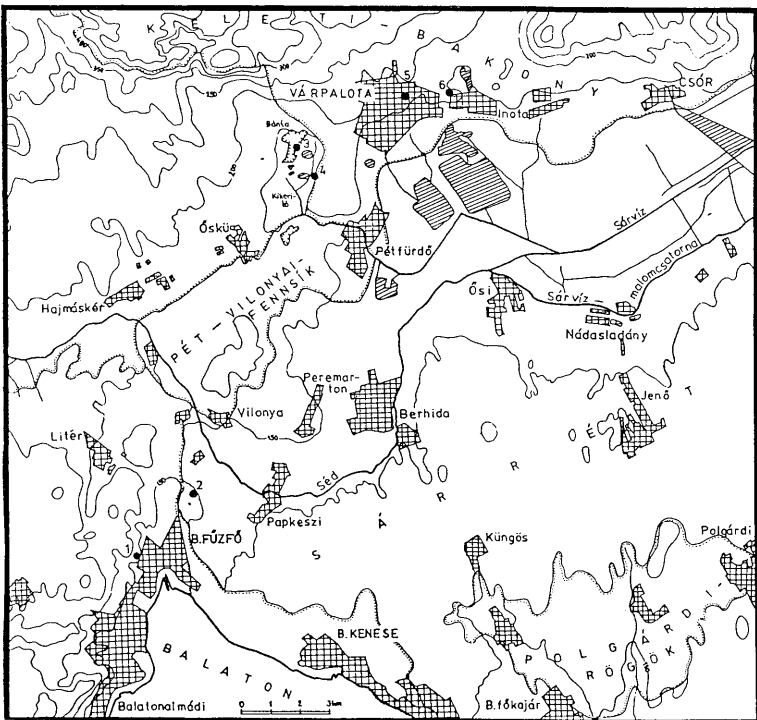
4. a Várpalota és Pétfürdő között húzódó domb nyugati oldalán, a Kikeri-tótól keletre lévő homokbánya faunás rétegből vettem fauna-mintát;

5. A várpalotai autóbussz-pályaudvar mögötti partfal 5. sz. faunás rétegből MÜLLER P. bocsátott rendelkezésemre feldolgozható fossziliákat;

6. Várpalotán, a kálvária-dombi feltárást BARTHA F. (1955) írta le és az általa begyűjtött, hét rétegből származó példányokat vizsgáltam.

A *Theodoxus radmanesti* kifejlett példányai nagy mennyiségben négy különböző környezetből kerültek elő (l. táblázat):

A. humuszos aleuritból (mésziszapból), mely legfeljebb néhány méteres vízmélységű, elmocsarasodó környezet lehetett. Az üledéksorozat és faunájának változása azt jelzi, hogy a terület süllyedéskor keletkezett. Oligohalin és szárazföldi fajok előfordultak benne. (Az egyedek 48,5 %-a ebből a környezetből került elő.);



1. ábra. A Bakony délkeleti előtere pannóniai üledékeit feltáró lelőhelyek. 1. Balatonfűzfő-Gyártelep; 2. Balatonfűzfő, Papvásári-szőlőhegy; 3. Várpalota, Bánta-pusztá; 4. Várpalota, Kikeri-tó; 5. Várpalota, autóbusz-pályaudvar; 6. Várpalota, Kálvária-domb

Fig. 1. Localities of sampling in the southeastern foreland of Bakony Hills

B. szintén humuszos aleuritből, mely viszont a terület emelkedésével elmoszasodó környezet volt (az egyedek 25,5 %-a);

C. finom aleuritből, mely kis hullámverésnek kitett, oligohalin vizű lagúna lehetett (az egyedek 18,4 %-a);

D. homokos, finomkőzetlisztes agyagból, amely viszonylag nyugodt, mélyebb, aligsós vizű élettér volt (az egyedek 7,5 %-a).

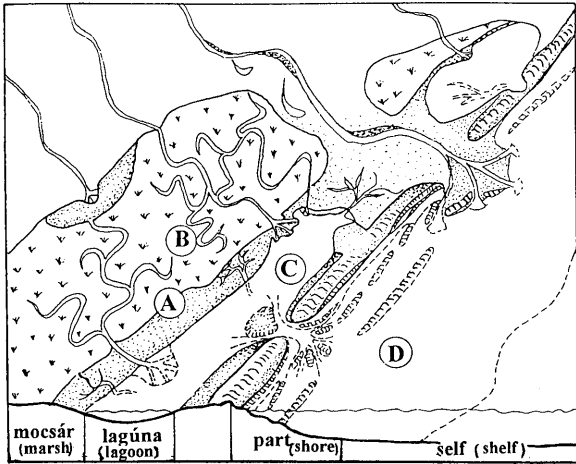
E környezetek hegységperemi elhelyezkedésének elvi vázlatát a 2. ábra mutatja.

A *Theodoxus radmanesti* előfordulása és gyakorisága a különböző öskörnyezetekben. Fgy= Balatonfűzfő-Gyártelep; Pv-h= Papvásári-szőlőhegy; Vpt Kd.= Várpalota, Kálvária-domb; Vpt Bpsz.= Várpalota, Bánta-puszta; Vpt Któ= Várpalota, Kikeri-tó; Vpt b= Várpalota, buszpályaudvar; Vpt-évszám= Várpalota, MÁFI-anyag

Distribution of the samples of Theodoxus radmanesti among the different paleoenvironments

I. táblázat – Table I

Environment A.		Environment B.		Environment C.		Environment D.	
humuszos aleurit (mésziszap) <i>humic silt (carbonate mud)</i> mocsári (paludal) sekélyvíz (shallow water) aligsósvízi, édesvízi és szárazföldi fajok (<i>oligohaline, freshwater, and terrestrial species</i>)				finom aleurit (fine silt) kis hullámverésű (low energy) lagúna (lagoon) aligsós vízi fajok (<i>oligohaline species</i>)		homokos agyag és kőzetlisztes agyag (sandy and silty clay) mélyebb víz (deeper water) aligsós vízi fajok (<i>oligohaline species</i>)	
süllyedéssel (<i>subsiding</i>)		emelkedéssel (<i>uplifting</i>)					
Fgy. 9.	16 db (pcs)	Fgy. 7.	23 db (pcs)	Fgy. 8.	11 db (pcs)	Pv-h. 7.	16 db (pcs)
Fgy. 21.	275 db	Pv-h. 8.	7 db	Fgy. 14.	3 db	Pv-h. 28.	4 db
Pv-h. egyelő	10 db	Pv-h. 9.	10 db	Pv-h. 20.	14 db	Vpt.-Któ	41 db
Vpt.-Kd. T. 17.	12 db	Pv-h. 14.	1 db	Vpt-Bpsz. 2.	83 db		
Vpt.-Kd. T. 19.	17 db	Pv-h. 1991	39 db	Vpt. 1912	35 db		61 db
Vpt.-Bpsz. 1.	65 db	Vpt-Kd. T. 10.	1 db	Vpt. 1886	4 db		(7,5 %)
	395 db (48,5 %)	Vpt-Kd. T. 12.	9 db				
		Vpt-Kd. T. 14.	15 db		105 db (18,4 %)		
		Vpt.-Kd. T. 22.	6 db				
		Vpt.-Kd. T. 23.	13 db				
		Vpt.-b. 5.	85 db				
			209 db (25,6 %)				



2. ábra. A különböző öskörnyezetek hegységperemi elhelyezkedése (REINECK, SINGH, 1975 után)

Fig. 2. Block diagram showing location of paleoenvironments A to D (diagram drawn after REINECK and SINGH, 1975)

Az összesen 26 rétegből előkerült *Th. radmanesti* példányok méreteiben és színdíszítettségükben erősen változékonyak tűntek. Ezért biometriai vizsgálataimmal az alábbi kérdésekre kerestem választ:

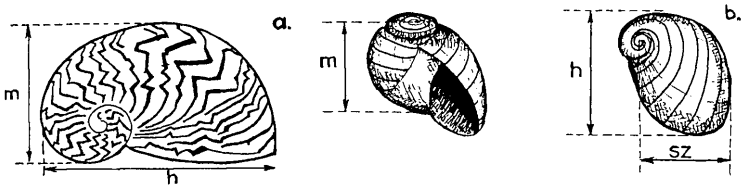
a. milyen összefüggés van a faj példányainak mérete, díszítettsége és az egykori öskörnyezet között?

b. az egyedi fejlődés során hogyan változnak a faj biometriai sajátosságai?

Biometriai vizsgálati módszerek

Megfigyeléseimet a *Th. radmanesti* 770 jó megtartású példányán végeztem. Az alábbi morфомetriai jellemzőket vizsgáltam:

1. hosszúság
2. szélesség
3. magasság
4. hosszúság és szélesség aránya
5. magasság és szélesség aránya
6. színdíszítettség.



3. ábra. A *Theodoxus radmanesti* jellegzetes méreteinek meghatározása. a. A hagyományos méret-meghatározás *Th. danubialis* egy példányán; b. Az általam használt méret-meghatározás a *Th. radmanesti*-nél

Fig. 3. Measured characteristics of the shell of *Theodoxus*. a: conventional measurements on *Th. danubialis*; b: measurements in this study on *Th. radmanesti*

A hosszúság-, szélesség- és magasságméréseket a 3. ábra szerinti irányokban tolómérővel végeztem, így a mérési pontosság 0,2 mm-es. Mivel a különböző környezetekből, lelőhelyekről az egyedek eltérő példányszámban kerültek elő, az adatokat a relatív gyakoriság függvényében adtam meg és azokat osztályközös mennyiségi sorokat képezve ábrázoltam. Méréseim során mérés technikai megfontolásokból a hagyományoktól eltérő módon határoztam meg a jellegzetes méreteket. A két meghatározási mód különbségeit a 3. ábra mutatja.

A vizsgálatok eredményeinek részletes ismertetése

A *Theodoxus radmanesti* (BRUS.) méretei

A méretek ismertetése során az alábbi rövidítéseket alkalmazom: h = a hosszúság átlagértéke; sz = a szélesség átlagértéke; m = a magasság átlagértéke; h/sz = a hosszúság és a szélesség arányának átlagértéke; m/sz = a magasság és a szélesség arányának átlagértéke; indexben nagybetűk = környezettípusok; indexben k = kúpos egyedek; s = szórás.

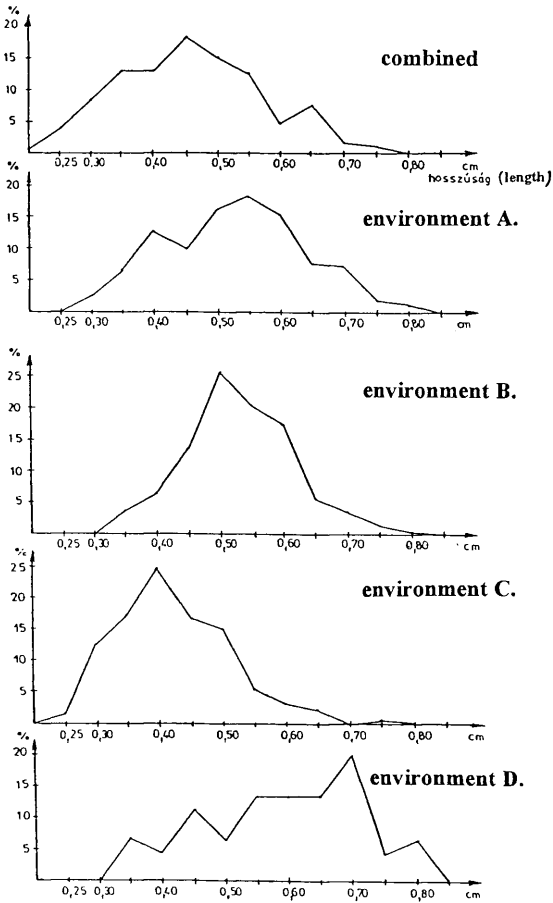
A faj átlagos méreteit a II. táblázat összegezi.

Hosszúság

A hosszúsági adat a faj házának legnagyobb kiterjedését mutatja (3b ábra), átlagosan 0,57 cm. Leghosszabbak az A. környezetből előkerült példányok ($h_A=0,64$ cm), legkisebbek a C. környezetbeliek ($h_C=0,41$ cm). A szórás mind-egyik környezetben hasonlóan közepes értékű ($s_h=0,55$). Grafikus ábrázolásuk szeszélyes lefutású, többcsúcú görbét mutat (4. ábra).

Szélesség

A szélességi adat a hosszúságra merőlegesen mért érték (3. ábra), mely alig marad el a hosszúság mögött. Nagy szórású ($s_{sz}=0,60$), átlagosan 0,53 cm (II. táblázat). Legszélesebbek, mint ahogyan a leghosszabbak is az A. környezet



4. ábra. A *Theodoxus radmanesti* hosszúság-gyakorisága az egyes mérettartományokban

Fig. 4. Frequency distribution of length (*h*) in each of the four paleoenvironments and combined (top)

($sz_A=0,58$ cm), a legkeskenyebbek a C. környezet ($sz_C=0,46$ cm) egyedei. A szélesség-eloszlási görbe lefutása igen hasonló a hosszúsági grafikonhoz (5. ábra).

Magasság

Magasságnak e faj esetében mérés-technikai megfontolásból a tengelyirányú jellemzőszámot, az apex és a szájadékszöglet közötti távolságot tekintettem (3. ábra). Átlagosan 0,35 cm-es magassággal jellemzett a faj (II. táblázat). Leglaposabbak az A. ($m_A=0,30$ cm), legmagasabbak a D. környezetből ($m_D=0,42$ cm) előkerült példányok (6. ábra). Görbéik ez esetben sem mutatnak normál eloszlást.

Hosszúság és szélesség aránya

Közepes szórású ($s=0,55$), 0,94 átlagos hányadosú jellemzőszám. Az egyedek 41,7 %-ánál az arányszám 1,00-nél kisebb, de a legtöbb környezetben a $h/sz=1,00$ érték a leggyakoribb (7. ábra).

Magasság és szélesség aránya

Kis szórású ($s=0,40$), átlagosan 0,64 értékű hányados jellemző. A legkitűntettebb tartomány (33,5 %-os gyakorisággal) a $m/sz=0,60$ arányszám. Ennél kisebb ($m/sz=0,60$) érték csak 19,4 %-uknál fordul elő. Legkisebb hányados a C. környezet egyedeit jellemzi ($m/sz_C=0,59$) (8. ábra), hasonlóan a h/sz hányadoshoz ($h/sz_C=0,90$). Legnagyobb értéket a B. környezetben élt példányok mutatják ($m/sz_B=0,65$, $h/sz_B=1,00$).

Méretbeli következtetések

Az eltérő őskörnyezetekből előkerült *Th. radmanesti* héjak méretei jellegzetes különbségeket mutatnak. A terület süllyedésével elmocsarasodó aligsós vizekben (A. környezet) éltek a leghosszabb, legszélesebb, tehát a legnagyobb területű, lapos egyedek. A kis hullámverésű, valamivel mélyebb vízű környezetet (C. környezet) a legkisebb és legkeskenyebb házzal rendelkezők népesítették be. Ezek "nyurgább" alkatúak lehetnek, amit jól mutatnak a legkisebb h/sz és m/sz arányszámok.

A ház alakja és a méret összefüggései

A *Theodoxus radmanesti* egyedek vizsgálatánál már kezdetben feltűnő volt két alakör jelenléte, amelyre KORPÁSNÉ és MÜLLER P. is felhívta figyelmemet. A példányok egy részének háza kúpos jellegű (9. ábra), vagyis az utolsó kanyarulat nem simul a többi kanyarulat síkjába.

A 269 kúpos példánynál (mely az összes vizsgálati anyag 33 %-át adja) külön is megvizsgáltam, hogy az alak és a méret között van-e valamilyen összefüggés. Ha a kúpos egyedek méreteit (III. táblázat) összehasonlítjuk a faj átlagméreteivel (II. táblázat), jellegzetes eltérések láthatók. A kúpos egyedek hosszabbak ($h_k=0,61$ cm) és szélesebbek ($sz_k=0,58$ cm), de egyben laposabbak ($m_k=0,33$ cm) is társaiknál. Ebből adódóan a h/sz és az m/sz hányadosuk is nagyobb. Vagyis a kúpos alak a meredekebb és kiemelkedő kezdő kanyarulatokkal függ össze.

A *Theodoxus radmanesti* átlagos méretei az eltérő környezetekben
 Mean values of the shell size measures in each of the different environments, and combined

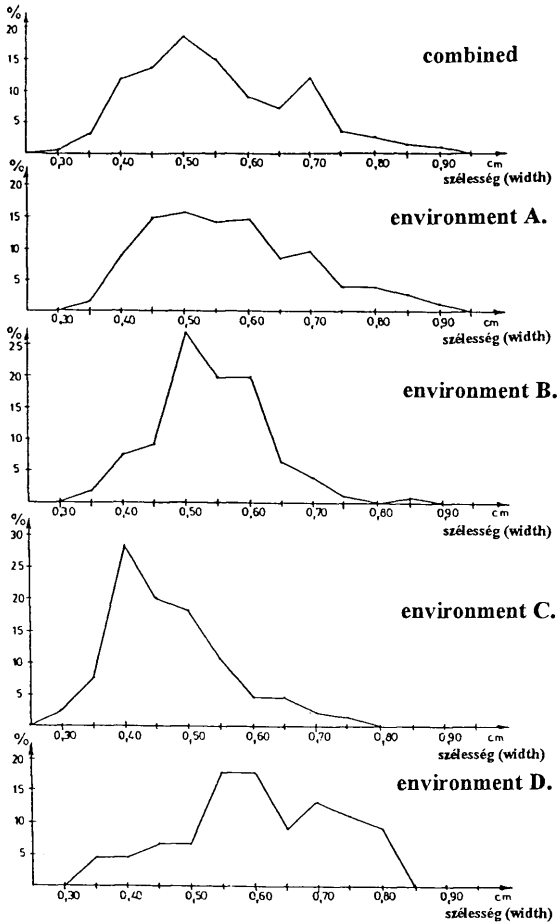
II. táblázat – Table II

	Environment A	Environment B	Environment C	Environment D	mean
hosszúság (<i>length</i>) (cm)	0,64	0,54	0,41	0,57	0,57
szélesség (<i>width</i>) (cm)	0,58	0,49	0,46	0,56	0,53
hosszúság/szélesség (<i>length/width</i>)	0,91	1,00	0,90	0,99	0,94
magasság (<i>height</i>) (cm)	0,30	0,36	0,37	0,42	0,35
magasság/szélesség (<i>height/width</i>)	0,62	0,65	0,59	0,65	0,64

A *Theodoxus radmanesti* kúpos megjelenésű egyedeinek átlagos méretei a különböző környezetekben
 Mean values of the shell size measures in the conical-shaped specimens

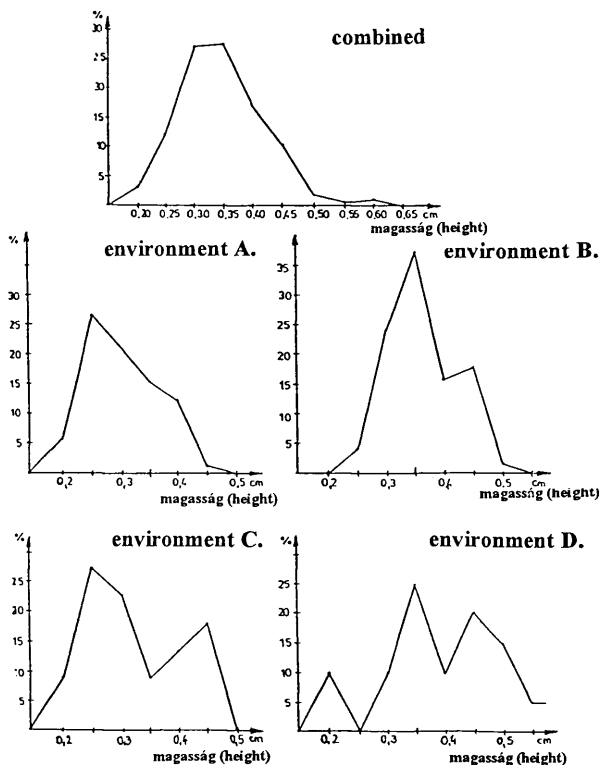
III. táblázat – Table III

Környezetek (<i>Environments</i>)	hosszúság (cm) (<i>length</i>)	szélesség (cm) (<i>width</i>)	magasság (cm) (<i>height</i>)	hosszúság/szélesség (<i>length/width</i>)	magasság/ szélesség (<i>height/width</i>)
A.	0,50	0,48	0,37	1,03	0,75
B.	0,59	0,57	0,33	1,05	0,75
C.	0,60	0,58	0,35	0,98	0,64
D.	0,74	0,75	0,31	1,03	0,62
átlag (<i>mean</i>)	0,61	0,59	0,33	1,02	0,69



5. ábra. A *Theodoxus radmanesti* szélesség-gyakorisága az egyes mérettartományokban

Fig. 5. Frequency distribution of width (sz) in each of the four paleoenvironments and combined (top)



6. ábra. A *Theodoxus radmanesti* magasság-gyakorisága az egyes mérettartományokban

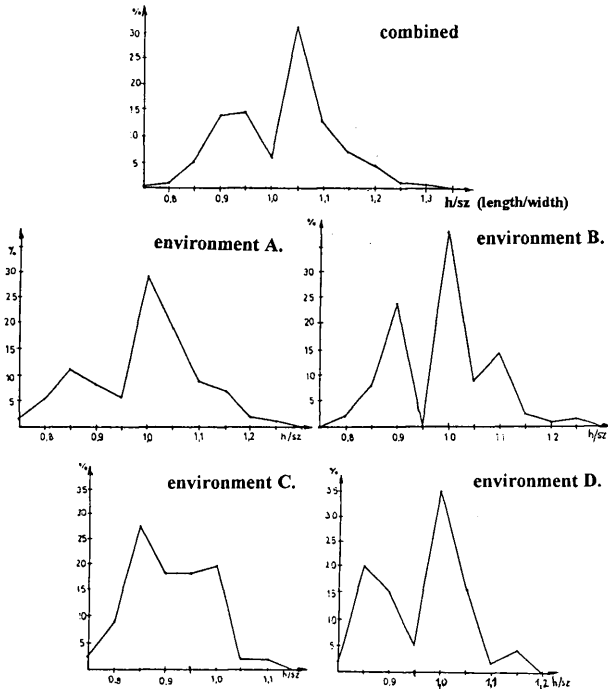
Fig. 6. Frequency distribution of height (h) in each of the four paleoenvironments and combined (top)

BARTHA F. (1971) a *Theodoxus crenulatus*-nál megkülönböztetett két alakkört, melyeket földrajzi rassznak tekintett. A *Th. radmanesti*-nél is felmerült ennek lehetősége. A IV. táblázat adatai viszont azt mutatják, hogy a kúpos alakú egyedek mindegyik környezetben előfordulnak. Belőlük legtöbbször az A. környezet (55,87%), legkevesebbet a B. környezet (7,25%) üledékei zártak be. Figyelemre méltó, hogy míg a Várpalotai-medencében a kúpos alak jellegzetes, a Papvá-

A *Theodoxus radmanesti* kúpos megjelenésű egyedeinek aránya a különböző őskörnyezetekben
Ratio of the conical-shaped specimens in the different environments

IV. táblázat – Table IV

környezetek (Environments)	kúpos egyedek aránya (%) (ratio of the conical-shaped specimens)
A.	55,87
B.	7,52
C.	21,23
D.	17,70



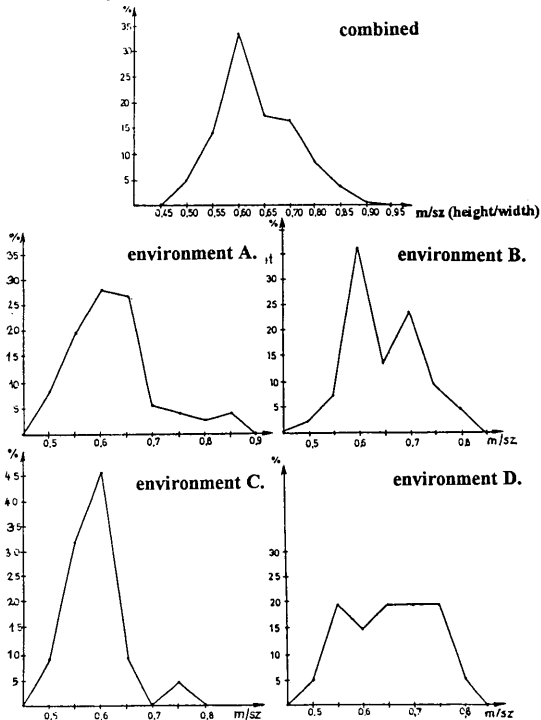
7. ábra. A *Theodoxus radmanesti* hosszúság- és szélességarányai a különböző őskörnyezetekben

Fig. 7. Frequency distribution of length/width (h/sz) in each of the four paleoenvironments and combined (top)

sári-szőlőhegyről csak néhány példány került elő, a többi feltárásokban pedig nem is fordultak elő.

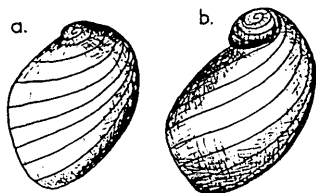
Következtetések

A Theodoxus radmanesti számára feltehetően az egyre mélyülő víző mocsári környezet (A. környezet) kedvezett. Az itt élő egyedek kanyarulatai lazábban feltekertek, hiszen jelentős vízmozgás nem "háborgatta" azokat. A Várpalotai-medence pannóniai korú zártsága, hasonlóan nyugodt környezetet jelenhetett. A sekélyesedő vízben (B. környezet) laposabb, gömbszerűbb, szorosabban egymásra boruló kanyarulatú formák voltak gyakoribbak. Valószínűleg ez azzal



8. ábra. *A Theodoxus radmanesti* magasság- és szélességarányai a különböző őskörnyezetekben

Fig. 8. Frequency distribution of height/width (m/sz) in each of the four paleoenvironments and combined (top)



9. ábra. A *Theodoxus radmanesti* két alakköre: a: normál alak, b: kúpos alak

Fig. 9. The two morphological group of *Th. radmanesti*: a: normal shape, b: conical shape

van összefüggésben, hogy a szárazföldről beömlő folyók és a part menti áramlások következtében nagyobb vízmozgásnak lehetettek kitéve. Hogy van-e esetleg héjstrukturális különbség a normális és a kúpos alkatú alakkörök között, arra későbbiekben esetleg elektronmikroszkópos vizsgálatok adhatnak választ.

A *Theodoxus radmanesti* (BRUS.) színdíszítettsége

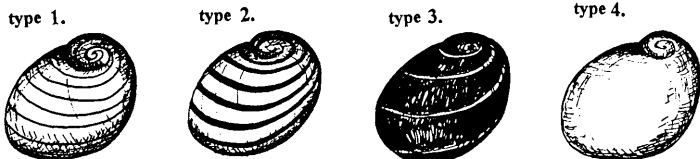
Színdíszítettségi típusok

A *Th. radmanesti* színdíszítettségét világos alapon erősen különböző számú sötétbarna csíkok, szalagok adják, amelyek a növekedési vonalakra merőleges lefutásúak. Változékonyságuk alapján négy színdíszítettségi típus különíthető el:

1. típus: sötét csíkok (10. ábra a)
2. típus: sötét szalagok (10. ábra b)
3. típus: sötét sávok (széles szalagok) (10. ábra c)
4. típus: színdíszítettség nincs (10. ábra d).

A színcsíkok, -sávok átlagos száma a 3. típustól az 1. típus felé fokozatosan nő.

A négy díszítettségi típus gyakorisága erősen különböző (V. táblázat). Leggyakoribb a sötét csíkos minta (46,3 %), de a sötét szalagosok aránya is tekintélyes (33,9 %). A táblázat adataiból az is kiolvasható, hogy majd mindegyik típus előfordul valamennyi környezetben. De amíg az A. és B. mocsári jellegű környezetben a sötét csíkos díszítettség a leggyakoribb (1. típus), addig a C. és D. környezetben a szalagos (2. típus) a legjellemzőbb.



10. ábra. A *Theodoxus radmanesti* színdíszítettségi típusai

Fig. 10. Colour pattern types in *Th. radmanesti*

A díszítettség és a méret összefüggései

Ha összehasonlítjuk a díszítettségi típusok átlagos méreteit, azokból kiderül, hogy a legnagyobb méretűek a sötét csíkos (1. típusú) példányok. Legkisebbek a sávokkal díszítettek (3. típus), amelyek egyben a leglaposabbak is (11, 12. ábra). A 4. típus kis példányszáma korrelációs ábrázolást nem tett lehetővé. A típusok mintákban való előfordulási gyakorisága (V. táblázat) és a domináns méret egyenes összefüggést mutat. A testméret és a színcsíkok száma között korreláció van, melyet a hosszúság és a magasság grafikonjai mutatnak.

A színcsíkok számának változásai

Az előzőekben már utaltam arra, hogy a színcsíkok száma erőteljesen eltérő a faj esetében, 1 és 20 között változik. Eltérő lehet a különböző korú kanyarulatok csíkjainak száma is. E nagy variabilitás ráirányította a figyelmemet arra a kérdésre, hogy van-e tendencia a csíkok számának egyeden belüli megváltozására. Ennek kiderítésére megszámloltam a csíkokat a példányok szájadékának peremén és az utolsó kanyarulat középvonalában a 13. ábrán látható módon. Eredményeit a VI. és VII. táblázat foglalja össze. A vizsgált egyedek 67 %-ánál a színcsíkok száma megváltozik, mégpedig a szájadékperem felé megszaporodik. Az utolsó kanyarulaton lévő, átlagosan 7,3 db csík a szájadékperem felé megszaporodik. A csíkszám-változás az A. környezetből előkerült egyedeknél a leggyakoribb. A díszítettségi típusok között nem azonos mértékű a csíkszám-növekedésre való hajlandóság. Legnagyobb arányú a számváltozás a 2. típusnál, ahol átlagosan 60 %-kal növekszik. Az 1. típusnál viszont csak 17 %-kal, vagyis a legkisebb mértékben nő.

A csíkok számának egyeden belüli változási okának feltárása miatt megfigyeltem, milyen módon is növekszik számuk. Tapasztalataimat a VIII. táblázatban és a 14. ábrán foglaltam össze. A színcsíkok száma leggyakrabban úgy változik, hogy az utolsó kanyarulaton a korábbi csíkok között új csík jelenik meg (14. ábra a). Általában egyszerre 2 új csík jelenik meg, mindig egy ív mentén. Ritkábban az is előfordul, hogy az utolsó kanyarulaton kétszer is megjelennek új csíkok (14. ábra b). 27 %-uknál a csíkok számának változása a csík bifurkálódásából adódik (14. ábra c). Az utolsó kanyarulaton egy csík általában csak egyszer ágazik szét. Előfordul az is, hogy egy bifurkálódott csík egyik ága ismét kettéágazik (14. ábra d). Olykor az új csík megjelenése és a kettéágazás egy egyeden együtt fordul elő (14. ábra f), általában egy ív vonalában. Néha a csíkok egy határozott ív mentén megszakadnak, s mintegy eltolódva indulnak újra a szájadékperem felé (14. ábra e). Ez általában a hég sérülésével és regenerálódásával, illetve hégstruktúra-változással függ össze.

A VIII. táblázatból az is kiderül, hogy díszítettségi típusonként nincs jellegzetes különbség a csíkszám-változás módjában. Az új csík megjelenése az A., a bifurkáció a D. környezetben a leggyakoribb. A kétféle változási mód együttes előfordulása pedig a B. környezetben a leggyakoribb. Vajon miért? A kérdésre vonatkozó válasz érdekében megnéztem, van-e összefüggés a házméret és a csíkok megváltozásának módja között az egyes öskörnyezetekben. Az 1. típusba

A *Theodoxus radmanesti* diszítettségi típusainak aránya az eltérő őskörnyezetekben (%)
 Distribution of the colour pattern types among the paleoenvironments

V. táblázat – Table V

diszítettségi típus colour pattern type	Environment A.	Environment B.	Environment C.	Environment D.	átlag (mean)
1.	54,7	43,1	27,4	42,2	46,3
2.	26,1	33,5	51,1	53,3	33,9
3.	17,7	8,5	20,0	4,5	15,1
4.	1,5	14,9	1,5	–	4,7
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

A *theodoxus radmanesti* színcsíkjainak száma a szájadékk peremén (db)
 Number of colour bands at the edge of the aperture

VI. táblázat – Tblale VI

Environments	type 1.	type 2.	type 3.	átlag (mean)
A.	10,67	11,03	4,67	10,71
B.	8,85	9,85	4,87	8,68
C.	9,40	21,30	6,81	8,63
D.	12,42	13,24	1,50	12,40
átlag (mean)	9,93	14,74	5,81	–

A *Theodoxus radmanesti* színcsíkjainak száma az utolsó kanyarulat középvonalában (db)
Number of colour bands at the middle of the ultimate whorl

VII. táblázat – Table VII

Environments	type 1.	type 2.	type 3.	átlag (mean)
A.	8,78	8,64	3,75	8,49
B.	8,75	8,09	4,00	7,95
C.	7,20	9,00	5,33	7,71
D.	10,21	12,43	1,50	9,74
átlag (mean)	8,49	8,78	4,61	—

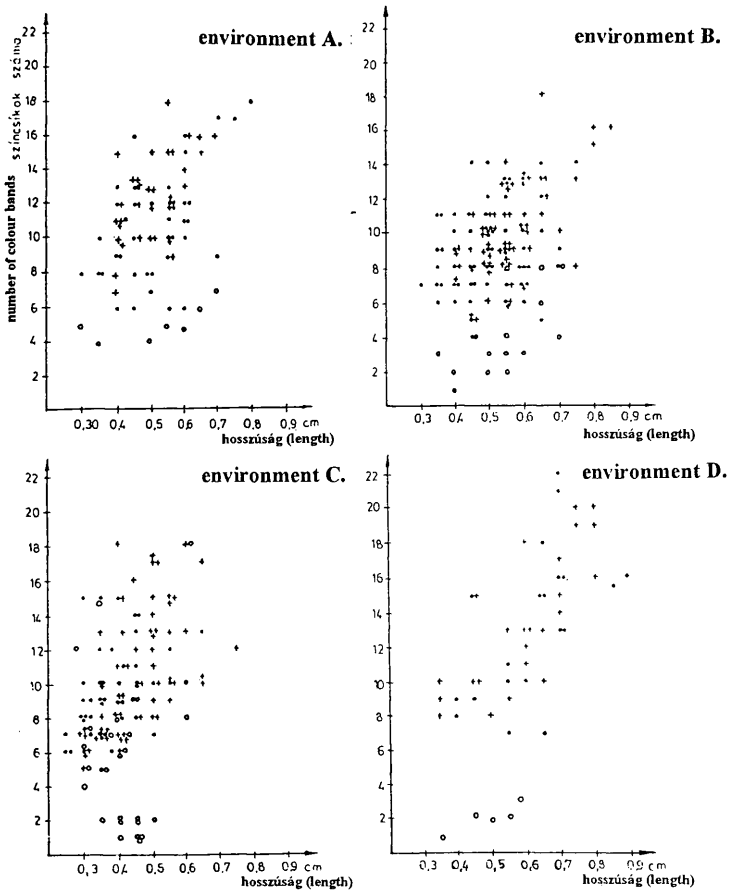
tartozó példányok a legnagyobbak és egyben a legváltozatosabban alakulnak csíkjaik, főleg a mocsári jellegű környezetekben. A 3. típusba soroltak a legkiseb-
sebbek, színcsíkjaik száma az egyedben belül alig változik. Legjelentősebbek a már mélyebb vizű, lagunáris környezetben (C. környezet).

Következtetések

Az egyedfejlődésre vonatkozó megállapítások

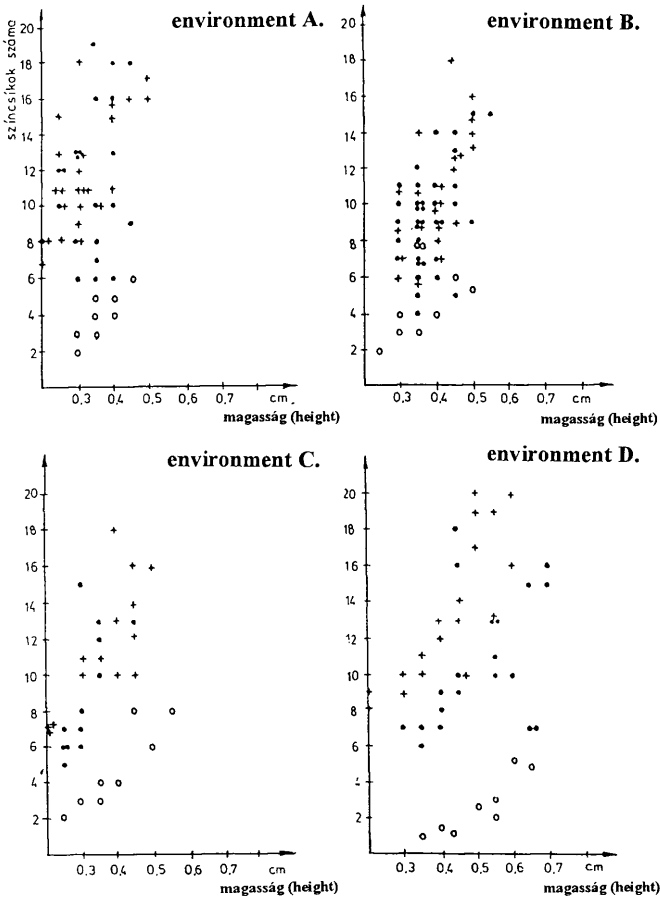
A méretre és színdíszítettségre vonatkozó vizsgálati eredmények azt sugallják, hogy valamiféle fejlődési sor különböző állapotban lévő *Th. radmanesti* példányaival volt dolgom. Valószínűnek látszik, hogy legfiatalabbak a 3. típusba sorolt egyedek. A kor előrehaladtával a testméret növekszik, a színcsíkok száma megnő, tehát egyre világosabb tónusúakká válnak. A méretek és a barna csíkok számának alakulása ezt a feltételezést támasztja alá. Kirajzolódik tehát egy 3.→2.→1. típus irányú egyedfejlődési vonal (15. ábra). A legkisebb méretű, lapos, színdíszítettség nélküli példányok helye tisztázatlan. Megoldását a kis példányszám sem teszi lehetővé.

Ha a színdíszítettségi típusok valóban az egyedfejlődés különböző szakaszában lévő példányokkal hozhatók összefüggésbe, akkor az 1. és a 2. típusba sorolt egyedek embrionális kanyarulatainak a 3. típusra jellemző díszítettséget kellene mutatniuk. Azonban a fénymikroszkopos vizsgálatok ezt nem jelzik. Így e fejlődési vonal tisztázása még további vizsgálatokat igényel.



11. ábra. A *Theodoxus radmanesti* hosszúságának összefüggése a színsávok számával a különböző díszítettségi típusoknál reprezentatív mintavétel alapján. ● = 1. díszítettségi típus; + = 2. díszítettségi típus; O = 3. díszítettségi típus

Fig. 11. Crossplots of shell length (h) and number of colour bands in each paleoenvironment, based on representative sampling. ● = color pattern type 1, + = color pattern type 2, O = color pattern type 3



12. ábra. *A Theodoxus radmanesti* magasságának összefüggése a színcsíkok számával a különböző díszítettségi típusoknál reprezentatív mintavétel alapján. ● = 1. díszítettségi típus; + = 2. díszítettségi típus; ○ = 3. díszítettségi típus

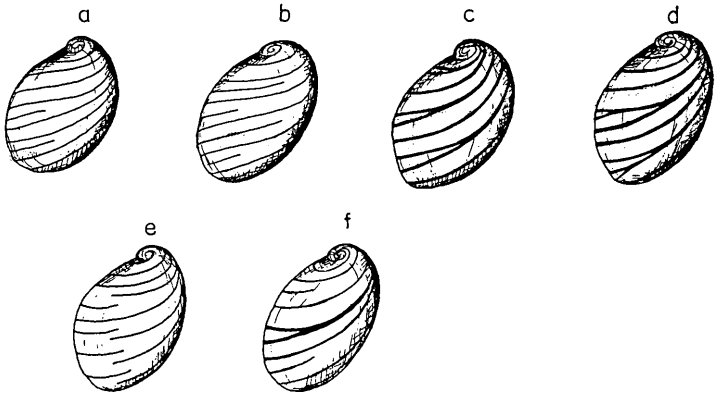
Fig. 12. Crossplots of shell height (m) and number of colour bands in each paleoenvironment, based on representative sampling. ● = color pattern type 1, + = color pattern type 2, ○ = color pattern type 3

VIII. táblázat – Table VIII

	a színscikok változási módja <i>nature of changes (in number of colour bands)</i>	Environment A	Environment B.	Environment C.	Environment D.	átlag (<i>mean</i>)
type 1.	megjelenik (<i>appearance</i>)	17,8	11,9	19,3	18,8	17,0
	bifurkálódik (<i>bifurcation</i>)	8,8	4,7	5,2	18,7	9,4
	megjelenik és bifurkálódik (<i>appearance and bifurcation</i>)	3,3	3,9	–	–	1,8
	egyéb (<i>other</i>)	0,2	1,2	–	–	–
type 2.	megjelenik (<i>appearance</i>)	34,1	23,3	13,4	18,8	22,4
	bifurkálódik (<i>bifurcation</i>)	8,3	–	16,0	8,0	8,1
	megjelenik és bifurkálódik (<i>appearance and bifurcation</i>)	2,2	11,1	4,3	2,2	5,0
	egyéb (<i>other</i>)	–	1,0	–	2,2	0,8
type 3.	megjelenik (<i>appearance</i>)	1,1	1,9	5,2	–	2,1
	bifurkálódik (<i>bifurcation</i>)	–	1,0	3,1	–	1,1
	megjelenik és bifurkálódik (<i>appearance and bifurcation</i>)	–	–	–	–	–
	egyéb (<i>other</i>)	–	–	–	–	–
	a színscikok száma a vizsgált pld-ok hány %-ában változott meg? (<i>ratio of specimens showing changes in number of colour bands</i>)	75,8	60,0	66,5	71,2	–

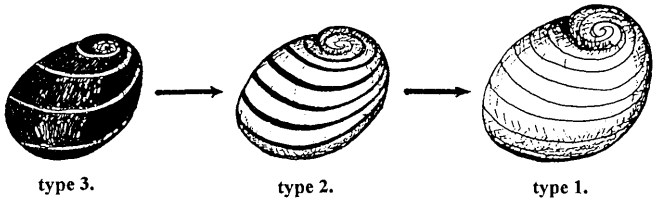
13. ábra. A színcsíkok számának vizsgálati helyei. p= a szájadék peremén; k= az utolsó kanyarulat középvonalában

Fig. 13. Positions where number of colour bands were recorded. p: edge of the aperture, k: middle of the ultimate whorl



14. ábra. A *Theodoxus radmanesti* színcsíkjainak változási módjai

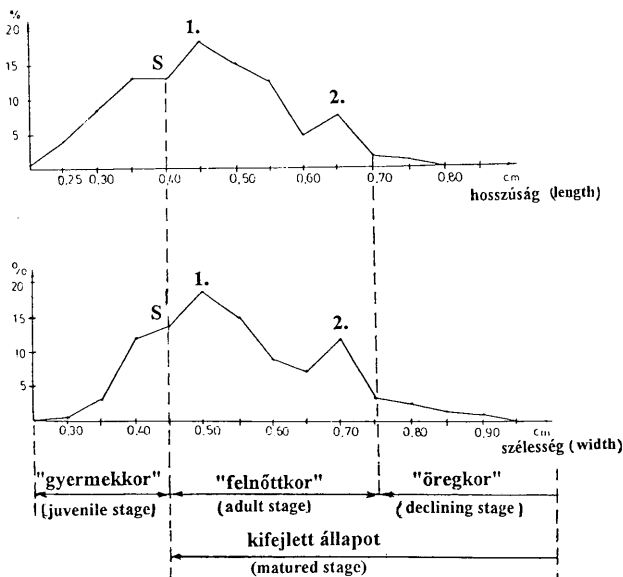
Fig. 14. Different types of changes in colour pattern



15. ábra. A *Theodoxus radmanesti* feltételezhető egyedfejlődési vonala

Fig. 15. Presumed ontogenic line of *Th. radmanesti*

A házméretekről készült grafikonokon (4, 5, 6, 7, 8. ábra) látható, hogy többcsúsiak. A *Theodoxus* sajátos szaporodásmódja miatt már életerős egyedek hagyják el a petetésűt, az embrionális fejlődés helyét. Így az üledékekből az átalakuláson túljutott egyedek kerülhetnek elő. Felfelé ívelő hosszúsági és szélességi görbe (16. ábra) első megtorpanási helye valószínűleg a "serdülőkornak" felel meg. A recens *Theodoxus*-fajok fejlődésének tapasztalatai alapján, feltételezhetően még "születésük" évében elérik ivarérettségüket. Az annál kisebb termetű példányok valószínűleg a "gyermekkor" reprezentánsai. A grafikon középső tartományában – mely a "felnőtt korú" kifejlett példányok méreteit mutatja – 2 csúcslátható. Egy nagyobb gyakoriságú a kisebb és egy kisebb gyakoriságú a nagyobb mérettartományban. A második maximum után a görbe ismét megtörik. Az ezt követő tartományban már igen kevés, "öregkorú" példány van. A ma élő *Theodoxus*-fajok általában 2 évet élnek, mely a pannonban élt fajok esetében is valószínűnek tűnik. Az ábra minden bizonnyal a környezeti feltételek



16. ábra. A *Theodoxus radmanesti* "életgörbéi" a hosszúsági és szélességi adatok alapján. S= serdülőkör; 1, 2= maximumok

Fig. 16. "Life curves" of *Th. radmanesti* based on morphometric data (length and width). S: "adolescence", 1, 2= peaks

évszakos változásait tükrözi. A hűvösebb évszakokban a növekedés lelassult, a pusztulás nagyobb mérvű lehetett, mint a melegebb időszakokban. A görbe maximumai a melegebb, minimumai a hidegebb periódust tükrözik. Az idősebb egyedek környezethez való alkalmazkodása gyengébb, amit az ellaposodó görbe jelez.

Környezeti megállapítások

E változékony faj megfelelő környezeti feltételek között nagy egyedszámban élt. A ház legjellemzőbb méreteit mutató összevont ábrák (16. ábra) jellegzetességeit az 1, 2, 3. környezetekről külön készült görbék (4, 5, 6. ábra) is jól tükrözik. A leghűbb képet az A. környezet egyedeinek diagramjai mutatják, részben legnagyobb gyakoriságukkal összefüggésben. Az ide tartozó egyedek a legnagyobbak, leglaposabbak, színcsíkjai a legvariabilisabbak. A legtöbb kúpos alak itt fosszilizálódott. Mindez a faj számára egyre kedvezőbbé váló környezet kialakulásával magyarázható, a fokozatosan süllyedő mocsári környezetben. Több mint felük világos megjelenésű (1. típus).

A legkedvezőbb környezetet a C. környezet jelenthette oligohalin, kis hullámveréses, de még sekély, átvilágított vizével. E lagunáris jellegű partszakaszon a faj szépen fejlődött, de gömbölyű házú alakjai élhettek. A sötétebb tónusú házak gyakorisága itt a legnagyobb. A vízmélység további növekedése viszont egyre kedvezőtlenebb életfeltételeket jelenthetett a fenéken lakó, vizinövényekkel táplálkozó fajnak. Mutatja ezt a D. környezetben való kis számú jelenléte, valamint az, hogy ott csak az 1. és 2. típus egyedei éltek szeszélyes méretmegoszlással. A terület emelkedésekor ismételten elmocsarasodó, szárazföldi és oligohalin fajoknak egyaránt élőhelyet adó, egyre kedvezőbb környezet jött létre (B. környezet), melyben a faj fokozatosan ismét "magára találhatott".

Irodalom – References

- BARTHA F. (1954): A balatonfűzfői pliocén puhatestű fauna – MÁFI Adattár, kézirat
 BARTHA F. (1955): A várpalotai pliocén puhatestű fauna biosztratigráfiai vizsgálata – MÁFI Évk. 43.2. 273–336.
 BARTHA F. (1959.a): Finomrétegtani vizsgálatok a Balaton környéki felső-pannon képződményeken – Földt. Int. Évk. 48.1. 1–88.
 BARTHA F. (1959.b): Untersuchungen zur Biostratigraphie der pliozanen Molluscafauna von Várpalota – Ann Inst. Geol. Publ. Hung. 43. 3–191.
 BARTHA F. (1974): The problems of the Pannonian of Hungary – Acta Min. Petrogr., Szeged, 21.1. 283–301.
 BARTHA F. (1978): A magyarországi pannon biofáciái és a pannon tó kiédesedése – Földt. Közl. 108. 3. 255–271.
 BÍRÓ E. et al. (1982): A dunántúli medenceterületek pannonien s.str. (kunsági) emeletbeli képződményei – MÁFI Adattár, kézirat
 ERDÉLYI FAZEKAS J. (1943): A Balaton-felvidék geológiai és hegység szerkezeti viszonyai a Veszprémi-fennsíkon és Vilonya környékén – MÁFI Évk. 36. 30 p.
 FUCHS, H. (1958): A Theodoxus simplicatus és a Dreissena exigua fajok egyéni fejlődésének vizsgálata – Studia Univ. V. Babes et Bolyai III.5. ser. II. fasc.1. Geol. Geogr. 223–231.

- FUCHS, H. (1962): Pliocén puhatestűek egyéni – ontogeniai – fejlődésének vizsgálata – Stud. Univ. V. Babes et Bolyai s. Geol. Geogr. fasc.1. 53–61.
- JÁMBOR Á., KORPÁSNÉ HÖDI M. (1971): A pannóniai képződmények szintezési lehetőségei a Dunántúli-középhegység délkeleti előterében – MÁFI Évi Jel. 1969. évről, 155–192.
- JÁMBOR Á. (1980): Szigethegységeink és környezetük pannóniai képződményeinek fáciestípusai és ősföldrajzi jelentőségük – Földt. Közl. 110. 498–511.
- KORPÁSNÉ HÖDI, M. (1987): A magyarországi hegységperemi (pannóniai s.str.) kunsági emeletbeli Mollusca faunája – MÁFI Évk. 69. 375–382.
- KOVÁCS B. (1987): A Fűzfőgyártelep melletti Papvásár-hegy felső-pannóniai rétegsorának és Mollusca faunájának vizsgálata – JATE TTK Földtani és Őslénytani Tanszék, szakdolgozat
- MAKÁDI M., SZÓNOKY M. (1991): Balaton-felvidék, Fűzfő-gyártelep, az uszoda parkolójának részűje – Magyarország geológiai alapszelvényei
- MAKÁDI M. (1992.a): Őskörnyezeti változások a Bakony délkeleti előterében a balatoni emelet *Congeria balatonica*-s képződményeinek vizsgálata alapján – Ann. Univ. Lit. et Art. Miskolciensis II. 227–239.
- MAKÁDI M. (1992.b): A balatonfűzfői kis-Melanopsisok változékonysága– Őslénytani viták 38. 31–46.
- MAKÁDI M. (1992.c): A balatonfűzfői felső-pannóniai képződmények összehasonlító vizsgálata – Tanárképzés és tudomány 8. 311–332.
- MAKÁDI M., SZÓNOKY M. (1992): A Balatonfűzfő-gyártelepi balatoni emeletbeli (felső-pannóniai) feltárás litológiai fejlődése és Mollusca-faunája – Földt. Közl. 121. 89–110.
- MÜLLER P., MAGYAR I. (1992): Continuous record of the evolution of lacustrine cardiid bivalves in the late Miocene Pannonian lake – Acta Paleo. Polonica 36. 4. 353–372.

A kézirat beérkezett: 1995 II. 20.