

SEM ultrastructural analysis on shells of deep water pulmonates from the Miocene Lake Pannon

by

Sándor Gulyás - István Cziczér -
Imre Magyar - Miklós Szónoky

Abstract: This work presents findings of a research aimed at analyzing the shell ultrastructures of members of the endemic Lake Pannon pulmonate family; Valenciennidae with the help of SEM. Possible ecological backgrounds of shell formation is also presented.

Keywords: Miocene, Lake Pannon, endemic pulmonates, Valenciennidae, shell ultrastructure.

Introduction

The brackish-water Lake Pannon occupying the area of the Carpathian Basin from the Middle Miocene harbored an exceptional mollusk fauna with a number of endemic families during its 7 million years of lifespan. Following a salinity crisis several freshwater immigrants, gastropods and bivalves, from the adjacent areas migrated into the lake occupying the emptied niches including the pulmonate gastropod species, *Radix*. Conquering the deep water habitats within the span of a couple million years these marsh dwellers developed into huge, flattened plate-like pulmonates with diameters around 10 cms or over (TAKTAKISHVILI 1967, GULYÁS et al. 2002a, GULYÁS et al. 2002b). The newly evolved endemic forms were classified into a new endemic family, the Valenciennidae (ROUSSEAU 1842, BOURGUIGNAT 1855, FISCHER 1858, GORJANOVIC-KRAMBERGER 1923, WENZ 1942) (Fig. 1.).

All the specimens collected from different Hungarian localities bear exceptionally thin, fragile shells. Partly on the basis of the anatomical makeup of recent pulmonates, and the detailed sedimentological analysis of the embedding sediments referring to a well oxygenated habitat under water coverage of several hundred meters with a number of accessory benthic elements, a special deep water adaptation may be assumed for these gastropods. Since the large flattened plate-like shells must have enabled surfing on the soft ooze preventing sinking on the lake's bottom (AGER 1963, GRAY 1988, GULYÁS et al. 2002a, GULYÁS et al. 2002b) (Fig. 2.)

This buildup of the shell seems to be hydrodynamically more suited to an environment exposed to the weight of a several hundred meter (200-400m) water column than the traditional trochospiral form of the *Radix*. Regardless of its extraordinary size the shape of the shell

Gulyás Sándor - Cziczér István -
Magyar Imre - Szónoky Miklós

Pásztázó elektronmikroszkópos héjszerkezet vizsgálatok pannontavi, mélyvízi tündöscsigákon

Kivonat: Jelen munka a miocén Pannon-tóban élő endemikus Valenciennidae tündöscsiga család pásztázó elektronmikroszkóppal történt héjszerkezeti vizsgálati eredményeit mutatja be, értelmezve a héjépités lehetséges ökológiai okait.

Kulcsszavak: miocén, Pannon-tó, endemikus, tündöscsiga, Valenciennidae, héjszerkezet.

Bevezetés

Az egykor a miocén során a Kárpát-medencét borító csökkent-sósvízű Pannon-tó számos endemikus puhatestű családnak adott otthont 7 millió éves fejlődéstörténete során. A só krízist követően a megüresedett ökológiai fülkébe a környező édesvizekből számos kagyló és csigacsoport közöttük a tündöscsigákhoz tartozó *Radix*-félék is bevándoroltak. Néhány millió év alatt a mélyebb vízi élőhelyeket meghódítva és a helyi víznyomás, oxigén és táplálékviszonyokhoz alkalmazkodva ezen mocsári csigákból hatalmas, 10 cm körüli átmérőjű, lapos, tányérszerű tündöscsigák alakultak ki (TAKTAKISHVILI 1967, GULYÁS et al. 2002a, GULYÁS et al. 2002b). Ezen endemikus formákat a Valenciennidae családba sorolták (ROUSSEAU 1842, BOURGUIGNAT 1855, FISCHER 1858, GORJANOVIC-KRAMBERGER 1923, WENZ 1942) (1. ábra).

A feltárásokból előkerült formák mindegyike nagyon vékony, törékeny héjjal rendelkezett. Részben a recens tündöscsigák anatómiai felépítése, részben pedig a bezáró üledékek üledéktani vizsgálata alapján, mely többszáz méteres jól szellőzött fenékaljzatról tanúskodik számos bentosz kísérőformával feltételezhetjük, hogy egy speciális, mélyvízi alkalmazkodással állunk szemben. A lapos, nagyméretű, tányérszerű héj ugyanis a finom iszappal fedett aljzaton való elmerülés nélküli, lágy siklást tette lehetővé (AGER 1963, GRAY 1988, GULYÁS et al. 2002a., GULYÁS et al. 2002b) (2. ábra). Ezen alak ugyanis sokkal kedvezőbb hidrodinamikai tulajdonságokkal bír mint a hagyományos tornyosan felcsavart *Radix*-félék héja többszáz méteres vízoszlop súlya alatt (200-400 m átlagban). A Valenciennidae házának alakja nagy méretétől eltekintve - erős hasonlóságot mutat néhány, a mai tengerekben élő, lebegő életmódot folytató csiga házához. Ezért felmerülhet a kérdés: vajon nem ilyen életmódot folytatott-e a

of *Valenciennius* seems to be strongly related to those of recent nektonic, pseudonektonic marine gastropods. This gives us the question whether the Valenciennidae had the same lifestyle or not?

In order to justify our primary assumptions we have carried out an SEM ultrastructural analysis of the shells looking for signs reflecting the work of shell strengthening mechanisms.

Material and methods employed

Shell fragment samples were taken from *Valenciennius* specimens of different stratigraphic levels. (Fig. 3.) (*Valenciennius reussi* NEUMAYR, localities of Tata, Bátaszék). Following the necessary preparations (vacuum gold evaporation) broken and intact shell surfaces were analyzed in an SEM type Hitachi S2400 under magnifications of 300x, 500x, 3000x in apical and tangential views with the help of Mrs. Kocsis Erzsébet Mihalik PhD at the Department of Botany, University of Szeged. Then the captured structural elements were interpreted following the works of MAJEWSKE (1974) and HOROWITZ-POTTER (1971).

Valenciennius is?

Feltételezéseink további alátámasztására elvégeztük a héjak pásztázó elektronmikroszkópos szerkezeti vizsgálatát, speciális héjmegegerősítésre utaló jeleket keresve.

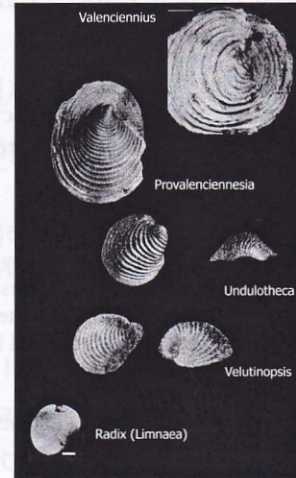


Fig. 1. : Phylogeny of Valenciennidae after Taktakishvili 1967

1. ábra: A Valencienniusok származási vonala (Taktakishvili 1967 nyomán)

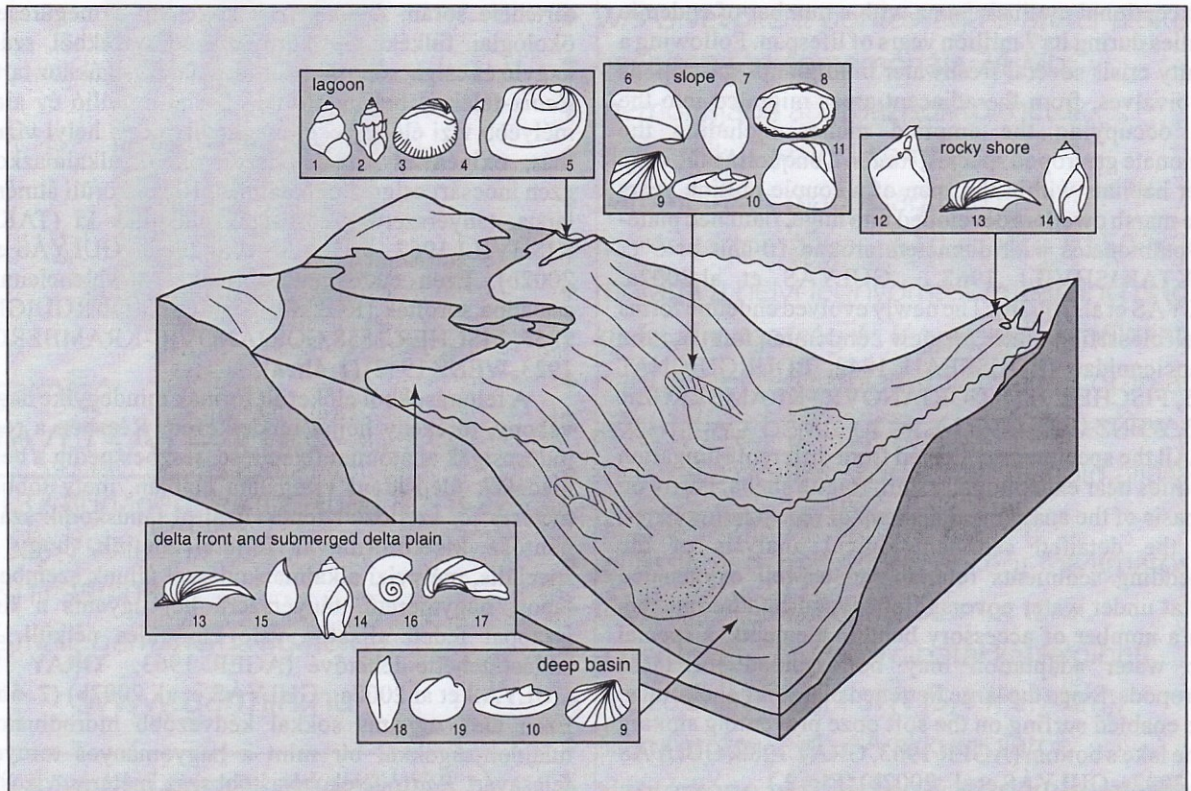


Fig. 2. : Habitats of Valenciennidae (no.10. delta slope and deep basin environment)

2. ábra: A Valencienniusok élőhelye (delta lejtő és mélymedence környezet 10. szám)

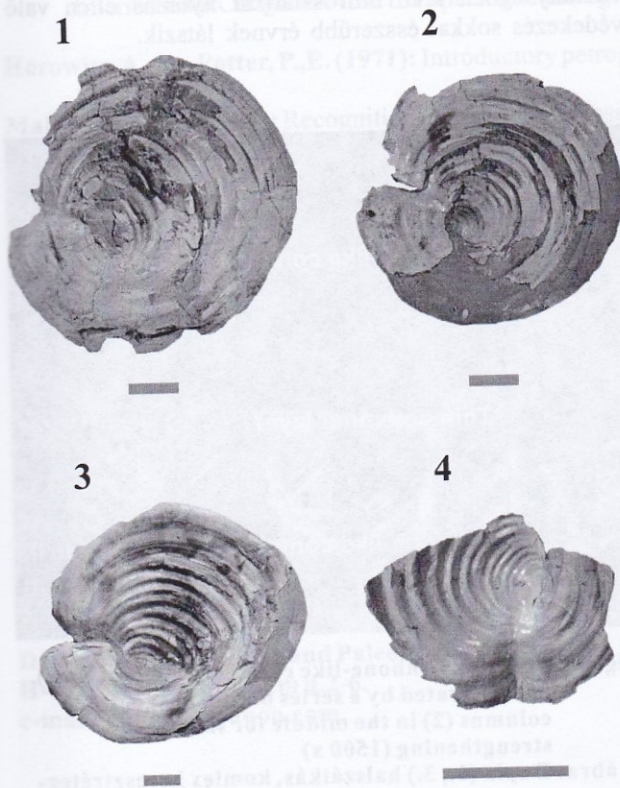


Fig. 3. : *Valenciennius reussi* NEUMAYR, Tata, scale for line: 1 cm

3. ábra: A *Valenciennius reussi* NEUMAYR, Tata, vonalhossz: 1 cm

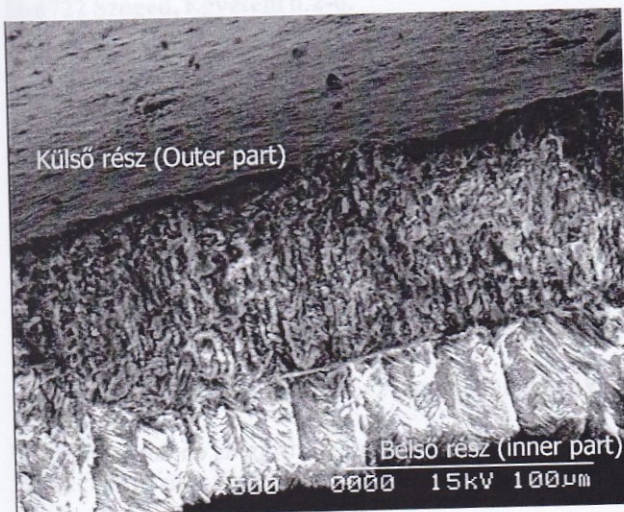


Fig. 5. : The ultrastructure of the shell (500 x)
5. ábra: A héj ultrastuktúrája (500 x)

Results

On the photographs taken in apertural view of the shell surfaces at lower magnifications the shells seem to be either totally smooth or bear gentle foldings, which

Módszer, alapelvek

Különböző rétegtani szintből előkerült *Valenciennius* egyedek héjából vettünk töredékmintát (3. ábra) (*Valenciennius reussi* NEUMAYR, Tata, Bátaszék). A megfelelő előkészítés után (vákuumos aranyozás) Dr. Kocsisné Dr. Mihalik Erszébet vezetésével az SZTE Növénytani Tanszékén HITACHI S2400-as SEM készüléken készítettünk ép és tört felületeken felvételeket 300x, 500x és 3000x nagyítás mellett felül és oldalnézetből. A látott szerkezeti elemeket MAJEWSKE (1974) és HOROWITZ-POTTER (1971)-es munkáit figyelembe véve értelmeztük.

Eredmények:

A felületről készített kisebb nagyítású felvételeken jól látható, hogy az extrém vékony héjak vagy teljesen simák vagy pedig csak enyhe hosszanti barázdák borítják a felszínüket, mely jelleg valószínűleg taxon specifikus. (4. ábra). A tört felületeken oldalnézetből készített kisebb nagyítású felvételeken is jól látszik a héjszerkezet komplex volta (5. ábra).

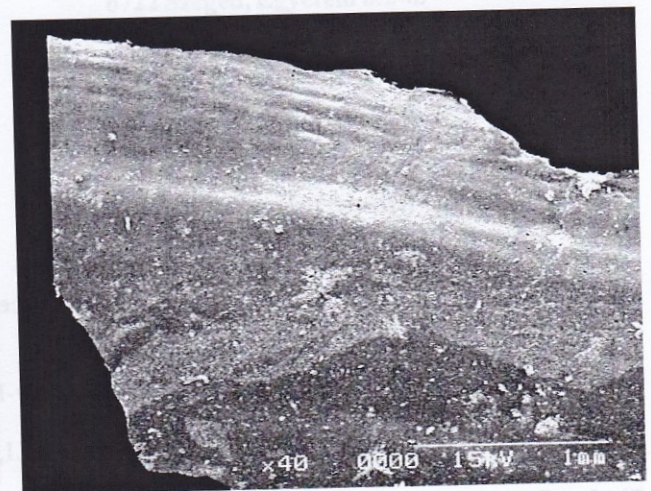


Fig. 4. : Surficial view of the shell (40 x)
4. ábra: A héj felületi képe (40 x)

A 3000x-es felvételeken azonban jól kirajzolódik a középső részt alkotó dupla komplex kereszt rétegzett aragonit lemezekből álló szerkezeti rész. Az elsődleges és másodlagos lamellák nagy szöget zárnak be egymással, halszállkás szerkezetet eredményezve (6. ábra). A halszállkászerű komplex kereszttrétegeket közepén vékony aragonit oszlopok választják el, tovább növelve a héj stabilitását.

A viszonylag vékony héjak komplex struktúrái tehát valamilyen héjmegegerősítő mechanizmusról tanúskodnak és nagy hasonlóságot mutatnak számos endemikus, nagyobb energiájú környezetben élő *Planorbis*-féle héjfelépítéséhez (GULYÁS 2002a, 2002b, 2002c). A kérdés csupán az, hogy szükséges-e ilyen héjmegegerősítés, mely igen nagy energiát és erőfeszítést kíván egy lebegő

feature might be taxon related (Fig. 4.). The complex nature of the ultrastructure is well-visible on photos of the broken surfaces taken at tangential views and lower magnifications (Fig. 5.).

On the photos taken at magnifications of 3000x we can see a double complex crossed-lamellar layer of thin aragonite lamellae giving the major middle part of the shell. The first order laminae cross the second order ones at a greater angle resulting in a fishbone like ultrastructure (Fig. 6.) These complex fishbone-like crossed lamellae are separated by a series of thin aragonite columns in the middle increasing the stability and strength of the shells.

These complex ultrastructures of the thin shells, reflecting some sort of shell strengthening, closely resemble to those of endemic Lake Pannon Planorbids occupying higher energy habitats (GULYÁS 2001, 2002a, 2002b). The question is whether building such a complex ultrastructure requiring extensive energy resources and metabolism is worth for an animal with nektonic or pseudonektonic lifestyle or not. Since providing shelter from the hydrostatic pressure at depths of several hundred meters seems to be a more acceptable explanation.

életmódot élő élőlény számára? Mivel a nagyobb vízmélységben levő hidrosztatikai nyomás ellen való védekezés sokkal ésszerűbb érvnek látszik.

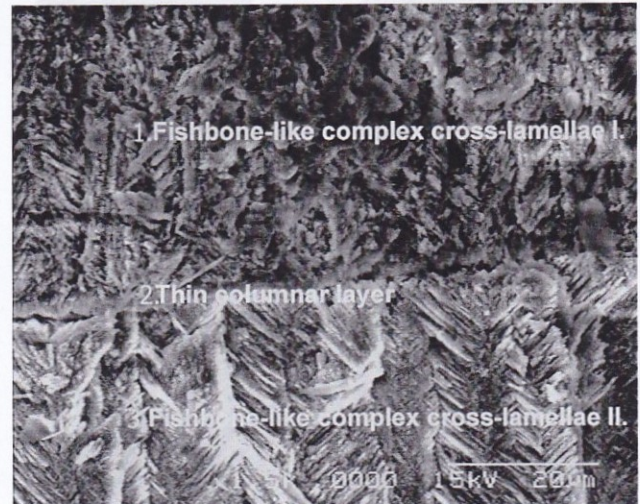


Fig. 6. : Complex fishbone-like crossed lamellae (1., 3.) are separated by a series of thin aragonite columns (2) in the middle for shell strengthening (1500 x)

6. ábra: Dupla (1., 3.) halszálkás, komplex keresztrétegzett aragonitréteg és oszlopos aragonitréteg (2) váltakozása a héj megerősítéséhez (1500 x)

References / Irodalom:

- Ager, D. V. (1963): Principles of Paleocology . - McGraw-Hill. Book Co., New York, pp. 371.
- Bourguignat, J., R. (1855): Amenités malacologiques. - T.I, Paris
- Fischer, P. (1858): Des genres Camptonyx et Valenciennesia. - J. de Conchologique, T. VII.
- Gorjanovic-Kramberger, K. (1923): Die Valenciennesiden un einige andere Limnaeiden der pontischen stufe des unteren Pliozans in ihrer stratigraphischer und genetischer Bedeutung. Glasn. Hrv. Prir. Drustva, ü sv. 35.
- Gray, J. ed., Paleolimnology: Aspects of freshwater paleoecology and biogeography. - New York, NY: Elsevier.
- Gulyás, S. (2002a): The role of abiotic factors in the evolution of thalassoid pulmonate gastropods on the example of Lake Pannon Planorbidae. - First International Paleontological Congress (IPC2002), Sydney, Ausztrália, 2002. július 5-11. oral presentation, abstracts
- Gulyás, S. (2002b): On the development of thalassoid shell forms in long-lived lakes: Intraspecific variation of *Gyraulus* (*Gyraulus*) *variens variens* (FUCHS) from fossil Lake Pannon. - First International Paleontological Congress (IPC2002), Sydney, Ausztrália, 2002. július 5-11. poster, abstracts
- Gulyás, S. (2002c): Thalassoid Planorbids from the miocene Lake Pannon. - Geological Society of America, 2002 Annual Meeting Abstracts, Denver, pp. 430.
- Gulyás, S.-Cziczter, I.-Magyar, I. (2002a): Deep water pulmonates from the miocene Lake Pannon. - Molluscan Forum 2001, *Bulletin of the Malacological Society of London*, No.38. p.4.

Gulyás, S.-Cziczter, I.-Magyar, I. (2002b): Unique pulmonates from the miocene Lake Pannon. - Abstracts of the II. International Congress of the European Malacological Societies, Vigo, p. 200.

Horowitz, A., S. - Potter, P., E. (1971): Introductory petrography of fossils. - Springer-Verlag, NY, 302 pp.

Majewske, O., P. (1974): Recognition of invertebrate fossil fragments in rocks and thin sections. - Leiden, 202. pp.

Rousseau, L. (1842): Description des principaux fossiles de la Crimée. Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, Paris

Taktakishvili, I., G. (1967): Istoriceszkie razvityije szemejsztva Valencienniid. - Akad. Nauk. CCCP, Tbilisi, 187 pp.

Wenz, W. (1942): Die Mollusken des Pliozans der Rumanschen erdölgebiete. - *Senckenbergiana*, Bd.24.

Sándor GULYÁS

University of Szeged
Department of Geology and Paleontology
H-6722 Szeged, Egyetem u.2-6.
e-mail: gubanc@yahoo.com

István CZICZER Miklós SZÓNOKY

University of Szeged
Department of Geology and Paleontology
H-6722 Szeged, Egyetem u.2-6.

Imre MAGYAR

MOL Hungarian Oil and Gas Co.
H-1024 Budapest, Batthyány u.45.

GULYÁS Sándor

Szegedi Tudományegyetem
Földtani és Őslénytani Tanszéke
6722 Szeged, Egyetem u.2-6.
e-mail: gubanc@yahoo.com

CZICZER István SZÓNOKY Miklós

Szegedi Tudományegyetem
Földtani és Őslénytani Tanszéke
6722 Szeged, Egyetem u.2-6.

MAGYAR Imre

MOL Magyar Olaj és Gázipari Rt.
1024 Budapest, Batthyány u.45.

PHOTOGALLERY / FOTÓGALÉRIA

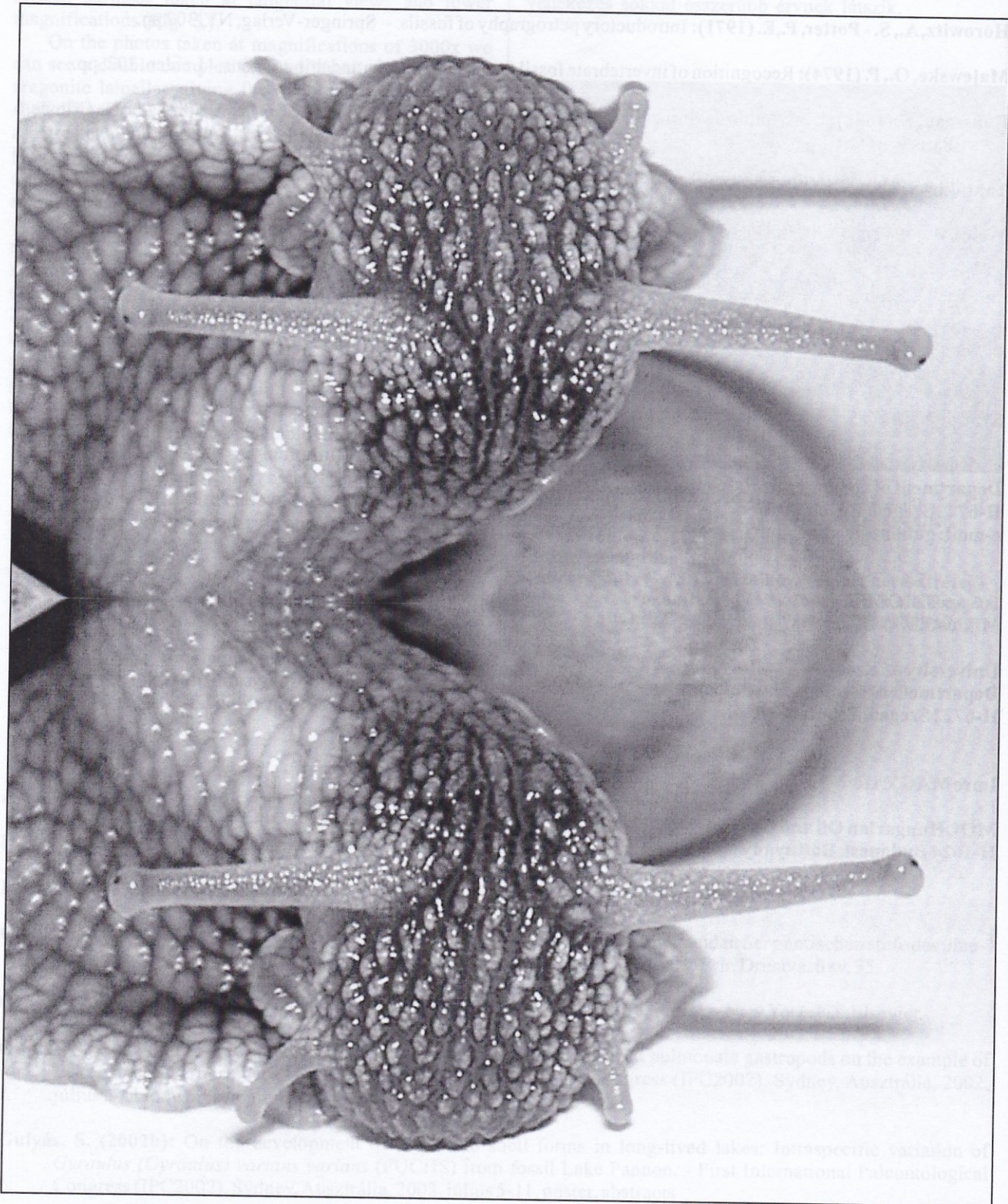


Photo by Jenő Pelbárt / Fotó: Pelbárt Jenő

Portrait of *Helix lutescens* / *Helix lutescens* portréja