

DER GESCHIEBESAMMLER	22	1	11—38	Hamburg, Juni 1988
----------------------	----	---	-------	--------------------

Dieter Waloßek und Klaus J. Müller

ÜBER DIE VENTRALMORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE VON *AGNOSTUS*

Abstract

Die Ventralmorphologie von *Agnostus pisiformis* (L.) und seine Larvalentwicklung vom ersten Meraspis-Stadium bis zur ersten Holaspis konnte auf der Basis von mehr als 100 phosphatisierten, meistens eingerollten Jungtieren rekonstruiert werden. Diese wurden durch Ätzen mit Essigsäure aus Kalklinsen (Orsten) der Alaunschiefer des Oberkambriums von Schweden gewonnen.

Einleitung

Innerhalb der Trilobiten nehmen die Agnostiden eine gewisse Sonderstellung ein. Sie sind kleinwüchsig, besitzen weder Komplexaugen noch Gesichtsnähte, und nur zwei freie Segmente zwischen Kopf- und Pygidialschild.

Agnostiden sind schon seit über 200 Jahren bekannt, und ihre lange geologische Lebensspanne reicht vom Unterkambrium bis zum oberen Ordovizium. Sie sind weit verbreitet und treten manchmal gesteinsbildend auf, z. B. im oberkambrischen Anthraconit (Orsten) von Schweden. Von der ventralen Morphologie der Agnostiden war jedoch, bis auf Funde von isolierten verkieselten Hypostomen (u. a. ROBISON 1972a), bisher nichts bekannt. Trotzdem wurde immer wieder über die Lebensweise der Agnostiden spekuliert. Die Palette der Annahmen reichte dabei von einem Leben am Boden bis zu einer planktonischen Lebensweise zwischen an der Meeresoberfläche driftenden Algen (mit Tag-Nacht-Rhythmik) und sogar zu Ektoparasitismus.

Das Einklappen der Agnostiden

Schon früh erkannte man eine Besonderheit des Außenskelettes dieser Gruppe, nämlich die große Übereinstimmung zwischen Kopf- und Rumpfschild (Isopygie) und die Symmetrie des Panzers bei Einklappung (Abb. 1, 2). Die Schildränder sind darüberhinaus oft zusätzlich abgewandelt, was den Verschluß verbessert. Die beiden freien Rumpftergite bilden dabei die Rückseite des im eingeklappten Zustand fast kugeligen Panzers (Abb. 2).

Dennoch wurde das Einklappen in der Regel nur als Spezialfall und nicht als typische Lebensfunktion betrachtet. Dies lag sicher an der verhältnismäßig seltenen Erhaltung vollständig geschlossener Panzer; die weitaus größere Zahl der Funde sind isolierte

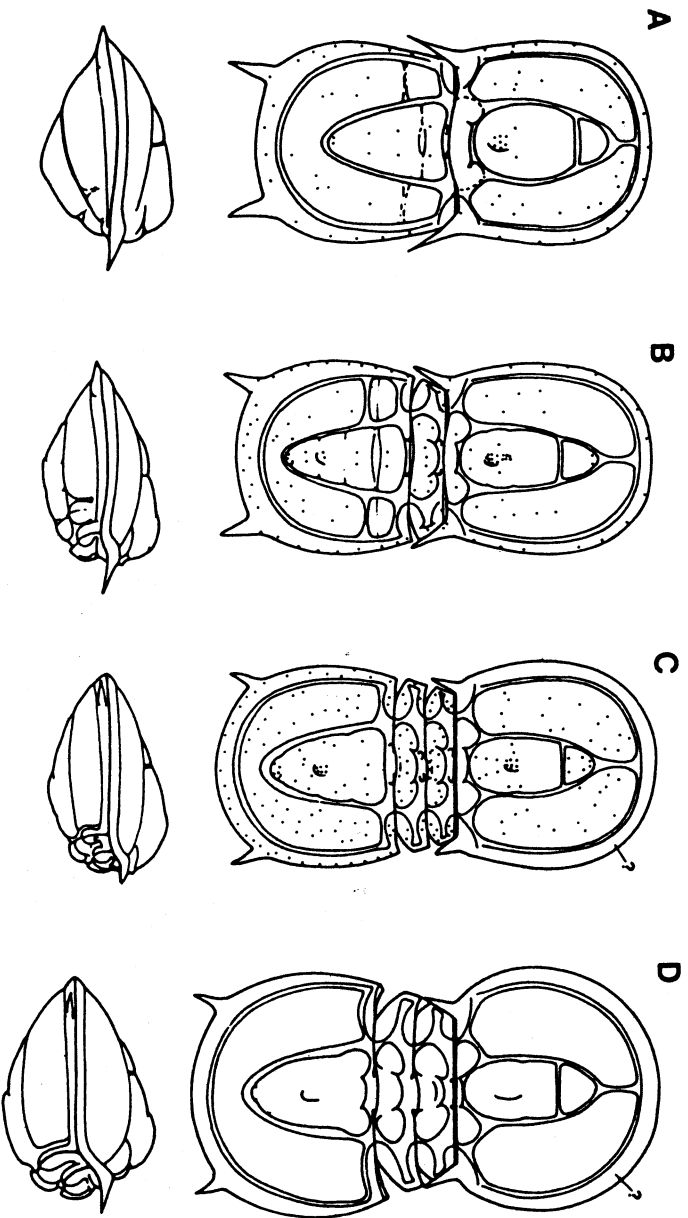


Abb. 1: Morphogenese des Außenskelettes von *Agnostus pisiformis* in Aufsicht und Seitenansicht. A. Meraspis 1 (0,32-0,43 mm); B Meraspis 2 (0,52-0,82 mm); C erstes Holaspis-Stadium (0,9 mm); D späte Holaspis (ca. 2 mm) (? = Porenmuster unbekannt)

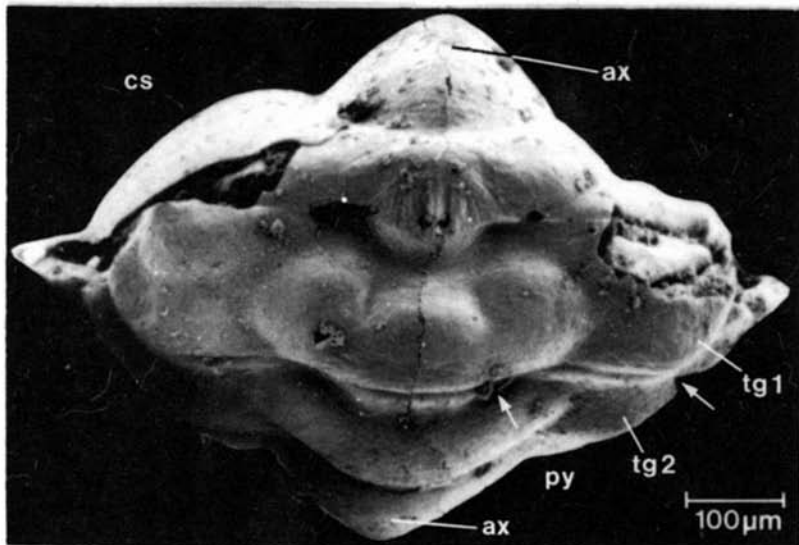


Abb. 2: Rückansicht einer eingerollten Holaspis 1. Pfeile zeigen auf die Anheftpunkte der freien Tergite (ax = Axis; cs = Kopfschild; py = Pygidial- oder Rumpfschild; tg1, 2 = freie Tergite)

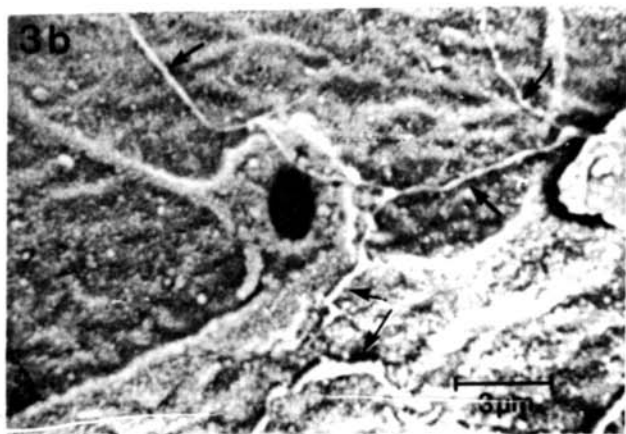
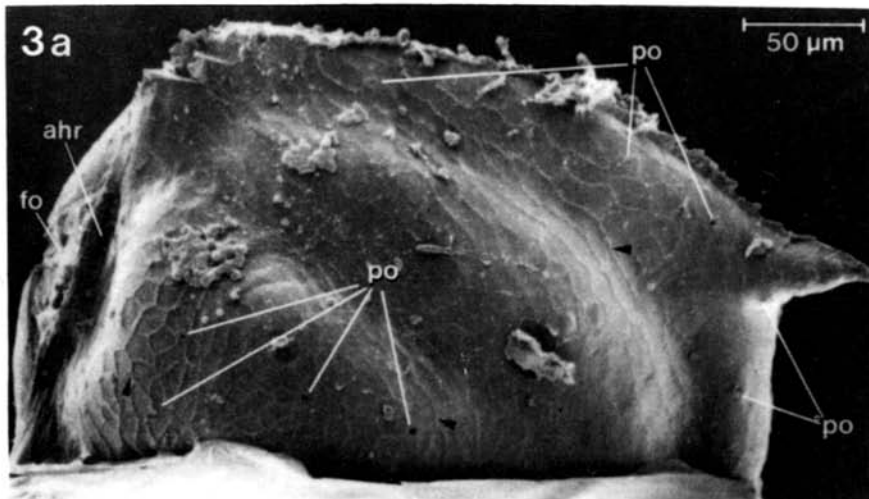
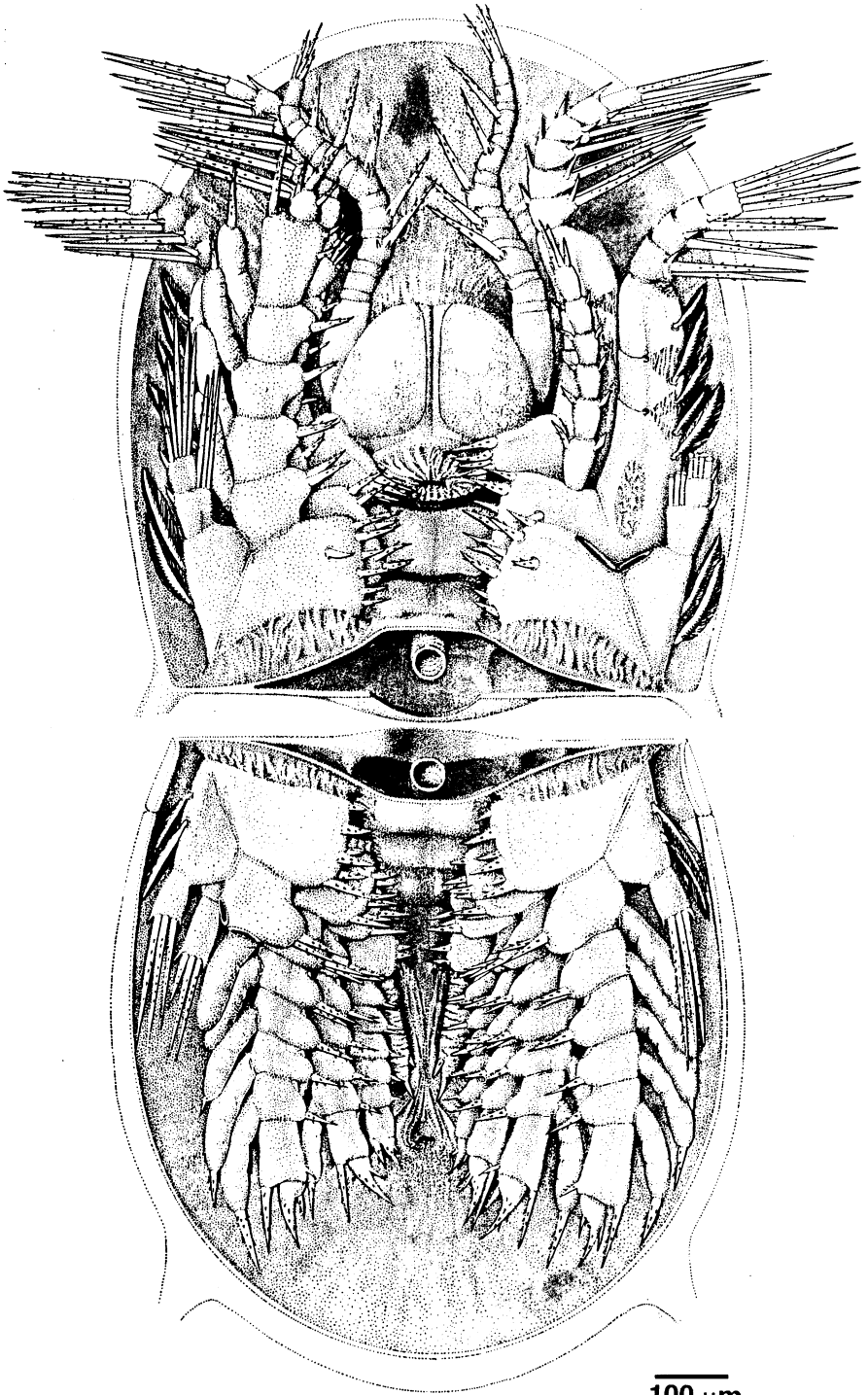


Abb. 3: Oberflächenstrukturen des Außenskelettes. A Netzartige Cuticula-Struktur (ahr = Gelenk-Halbring; fo = Foramen am Hinterrand des Kopfschildes, von Membran überspannt; po = Pore; Pfeile weisen auf Netzmuster); B Detail einer Oberflächenpore (Pfeile zeigen auf phosphatische Wälle, die ursprünglich aufgewachsene Kalkkristalle umgrenzten)



100 μm

Abb. 4: Rekonstruktion der Ventralmorphologie von *Agnostus pisiformis*. Kopf und Rumpf sind getrennt gezeichnet, da Ausgestrecktsein eine starke Deformierung der Bauchseite zu Folge hätte.

Schilde oder ausgestreckte Exoskelette. Ferner lehnte man sich bisher in der Rekonstruktion der Ventralmorphologie an das, was von der vielsegmentiger Trilobiten bekannt ist, an. ROBISON (1972b) hingegen erkannte im Einklappvermögen und dem stark vom Trilobitenbauplan abweichenden Hypostom (Leichtbauweise) Hinweise für eine pelagische, schwimmende Lebensweise der Agnostiden. Hierbei sollten sich allerdings die Tiere, den Pilgermuscheln ähnlich, mit Hilfe des Rückstoßprinzips, also mit den Klappen auf und zu schlagend, rückwärts fortbewegt haben (durch Unterwasseraufnahmen wurde bewiesen, daß Pilgermuscheln, wie bisher irrtümlich angenommen, in der Regel nicht rückwärts schwimmen, sondern mit dem ventralen Mantelrand voran, also mit den Augen in Schwimmrichtung).

Morphologie und Ontogenese von *Agnostus*

Im Laufe der über zehn Jahre andauernden Auslesetätigkeit am Institut für Paläontologie in Bonn konnten ca. 130 phosphatisch erhaltene Jungtiere von *Agnostus pisiformis* aus kalkigen Orstenlinsen des Oberkambriums von Schweden mit teilweise erhaltener Ventralmorphologie gewonnen werden. Diese konnten in eine lückenlose Serie von acht Stadien untergliedert werden, die vom ersten Meraspis-Stadium, mit Kopf- und Rumpfschild von gleicher Größe, bis zur ersten Holaspis, dem ersten Stadium mit den endgültig abgetrennten zwei Tergiten, reichen. Zwischen letzterem mit ca. 0,9mm Schildlänge und dem ausgewachsenen Tier mit etwa 5mm Länge lagen sicher noch eine Reihe weiterer Stadien, die jedoch keine Weichteile geliefert haben.

Charakteristisch für die Larvalentwicklung ist die insgesamt geringe Veränderung der meisten Strukturen, insbesondere der Ventralmorphologie des Kopfes. Es wird daher vermutet, daß das Aussehen der ausgewachsenen Tiere nicht wesentlich von dem der nunmehr bekannten Larven abwich. Der Panzer verändert sich allerdings etwas in seinen Proportionen im Verlauf des Wachstums; er wird rundlicher, und am Vorder- rand des Pygidiums gliedern sich nacheinander die vorderen zwei Segmente ab (Abb. 1). Diese Veränderung wird jedoch nicht auf der Bauchseite deutlich.

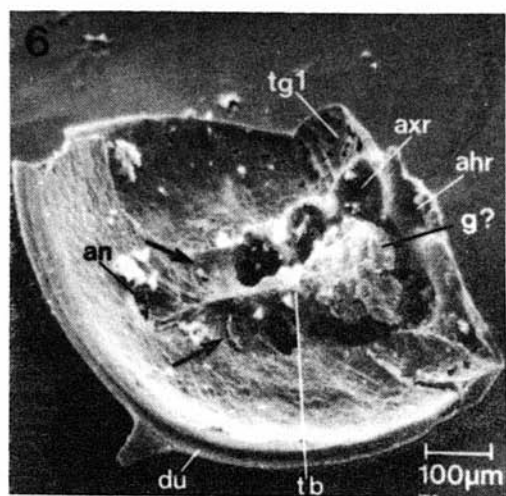
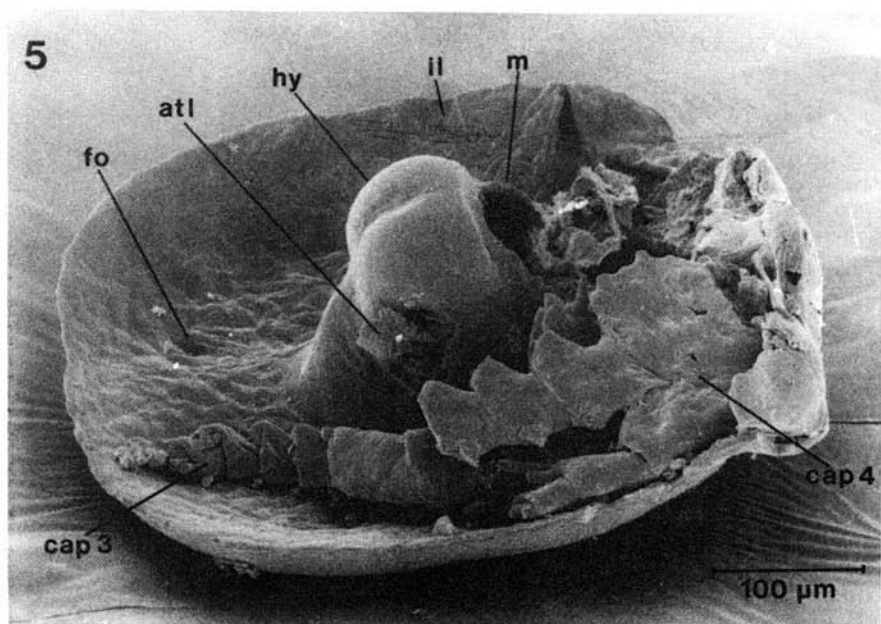
Ferner nimmt die Zahl mikroskopisch kleiner Poren auf dem Exoskelett zu, die in Verbindung mit einer netzartigen Oberflächenstruktur stehen und ein charakteristisches Muster bilden (Abb. 3, 4). Ihnen wird eine sensorische Funktion zugeschrieben.

Wie das Außenskelett, ist die gesamte Ventralmorphologie in hohem Maße an ein Einklappvermögen angepaßt (Abb. 4). Der eigentliche Körper des Tieres ist auf den Bereich der sich auf der Schale emporwölbenden Mittelregion, der Axis (Abb. 1, 2) beschränkt und in diese eingesenkt. Vom Körper zieht die schüsselartig eingesenkte, Innenlamelle genannte Körperdecke zum Schalenrand (Abb. 5, 6).

Das Zentrum des Kopfes bildet eine blasenartige Struktur, das Hypostom (Abb. 5). Es reicht im eingeklappten Zustand weit in die Rumpfschale hinein. Frühere Funde dieses Gebildes stellen danach lediglich die stärker sklerotisierten Partien dieses Gebildes dar, die, einem Rahmen gleich, weichhäutigere Flächen einfassen. Seitlich am Hypostom entspringen die nach vorn gestreckten, jedoch in der geschlossenen Schale S-förmig nach vorn innen und wieder außen gekrümmten einästigen Antennen. Sie haben nur relativ wenig Segmente und tragen starke, nach innen gerichtete Haare.

Abb. 5: Schrägansicht auf Ventralseite des Kopfes mit konkaver Innenlamelle (il), Frontalorgan (fo) Hypostom (hy) und Resten der Kopfbeine (atl, cap.3, 4); Mundmembran (m) nicht erhalten.

Abb. 6: Ansicht auf die Ventralseite des Rumpfes; Löcher geben die Position der nicht mehr erhaltenen Beine wieder (ahr = Gelenk-Halbring; an= After; axr = Axialring; du = Schalen-Duplikator; g? = erhaltener Darmtrakt?; tb = Rumpfkörper; tgl = vorderer freier Tergit; Pfeile weisen auf Anlagen der hintersten Rumpfbeine).



Am Hinterende des Hypostomes liegt, etwas emporgehoben, die von einer weichen Membran umgebene Mundöffnung.

Die Bauchseite hinter dem Hypostom ist in Platten, Sternite, gegliedert. Der Krümmung des Tieres folgend, zeigen die Kopfsternite nach unten, die des vorderen Rumpfbereiches stehen fast senkrecht, während die folgenden wieder in eine horizontale Lage umschwenken.

Neben den Antennen sind noch drei weitere Gliedmaßen am Kopf ausgebildet. Die vorderen beiden besitzen ein fest mit dem langen Außenast verbundenes Grundglied mit nach innen gerichteter, flächiger Lade. Der Außenast ist in einen dreiteiligen Schaft und einen mehrgliedrigen Distalteil, dessen Segmente lange, nach außen gerichtete Borsten tragen, unterteilt. Gelenke am Schaft ermöglichen eine Einwärtskrümmung des Astes beim Einklappen der Schalenklappen. Bei der zweiten Gliedmaße ist die Lade verkleinert und der Innenast offensichtlich verkümmert, und auch beim dritten Bein ist der Innenast erheblich kleiner als der Außenast. Wahrscheinlich ist dies als Anpassung in Verbindung mit dem begrenzten Binnenraum um das Hypostom zu sehen.

Die vierte, stark abgeflachte Kopfgliedmaße besitzt wie das dritte Bein ein in eine Lade ausgezogenes Grundglied. Ansonsten entspricht es allerdings den Rumpfbeinen, denn bei diesen entspringen dem Grundglied ein mächtiger, sechs- bis siebengliedriger Innenast und ein kurzer, zwei- bis dreigliedriger Außenast (Abb. 7). Letzterer trägt außen eigentümliche, weiche und sekundär begrannte Borsten (Abb. 8). Das kleine Endglied des Innenastes trägt bis zu drei leicht einwärts gekrümmte Borsten, schwach an die Klaze der Trilobiten erinnernd. Besonderheiten des Innenastes sind längliche, blasenartige Strukturen an den Außenkanten der Segmente und eine teilweise Verschmelzung des untersten Segmentes mit dem entsprechenden des Außenastes.

Im ersten Larvalstadium (ca. 0,3mm) ist nur das vorderste Rumpfbein entwickelt und das folgende als kleiner, lappenartiger Auswuchs erkennbar. Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden nacheinander insgesamt fünf Rumpfbeinpaare ausdifferenziert. Der schwach gewölbte Körper verjüngt sich auf dem Rumpfschild und verliert sich in allen Stadien vor der Analöffnung bei etwa 2/3 Schildlänge (Abb. 6). Ein deutlicher Schwanzabschnitt ist somit nicht vorhanden.

Die Rumpfbeine sind stets in gleicher Weise erhalten, indem sie mit nach innen gerichteten Kauladen parallel zum Körper aufeinanderliegend nahezu horizontal nach hinten bzw. beim eingeklappten Tier nach vorn zeigen (Abb. 9). Ihre Längen nehmen nach hinten ab, so daß die vorderen Beine die hinteren überdecken. Keines reicht jedoch bis zum Schalenrand des Rumpfschildes. Die geringe Größe des Außenastes wird aus seiner beengten Lage zwischen Innenast mit den dicken Auswüchsen und randwärts strebender Innenlamelle verständlich.

Auch wenn viele Merkmale sich einer bestimmten Funktion anpassen, muß dies natürlich nicht zwangsläufig auf die hauptsächliche Lebensweise deuten. So mag zwar ein Einrollen möglich gewesen sein — z. B. bei Gefahr —. Aber die Tier könnten trotzdem vornehmlich ausgestreckt gelebt haben. Dagegen sprechen jedoch verschiedene Beobachtungen. So fallen zum Beispiel im eingeklappten Zustand neben der be-

merkenswerten Symmetrie, Innenleisten (Duplikaturen) an den Schalenrändern auf. Diese verlaufen am Vorderpol des Tieres noch etwa horizontal, verkippen aber nach hinten zunehmend — auf dem Rumpfschild nach außen und am Kopfschild im gleichen Maße nach innen. Bewege das Tier die Klappen, glitten die Duplikaturen scheinartig aneinander vorbei.

Im frühesten Larvalstadium sind nur Kopf- und Rumpfschild vorhanden, die gegeneinander entlang einer einfachen ziemlich geraden Schloßlinie beweglich waren. Im Verlauf der Ontogenese kommen zwei Gelenkungen hinzu (Abb. 1). Da jedoch die Tergite an zwei Stellen in unterschiedlichem Niveau verbunden bleiben (Abb. 2), ist jegliche freie Bewegbarkeit dieser neuen Gelenkungen unterbunden. Auch bei einem Tier mit fertiger Segmentierung ist somit nur das Gelenk zwischen Kopf und Rumpf aktiv. Und selbst dieses war durch spezielle Ausbildung der aufeinandertreffenden Ränder noch in seiner Klaffung begrenzt.

Lebenshaltung und -weise

Wie Abbildung 10A verdeutlicht, erreichen beim ausgestreckten Tier nur etwa zwei Beinpaare, nämlich das vierte und fünfte, eine gedachte Bodenlinie. So würde das Tier ziemlich kopflastig und instabil »dahergestakst« sein. Zudem wurden die Gelenke an den Tergiten stark überdehnt. Auch an ein Schwimmen ist in dieser Haltung kaum zu denken, da eine Verringerung des Wasserwiderstandes beim Erholungsschlag der Rumpfbeine nicht möglich ist. Aus der geringen Dicke des Körpers zwischen Bauch- und Rückenwandung ist ferner zu schließen, daß keine umfangreiche Muskulatur zum Bewegen der Beine entwickelt war. Und da eine Wölbung der Axis im Bereich der geraden Schloßlinie zwischen Kopf und Rumpf fehlt, würde *Agnostus* sich bei vollständiger Streckung ziemlich den Bauch eingequetscht haben.

Geförmte Gelenke sind an den Rumpfbeinen nicht ausgebildet, Grundglied und Äste sind \pm starr miteinander verbunden. Besser ausgebildete Gelenke finden sich hingegen an den Außenästen der zwei nachantennalen Extremitäten. Krümmung wie auch die Beborstung legen eine Schwimmfunktion dieser Beine nahe, wobei sich ein Vergleich mit Krebslarven aufdrängt, die sich vielfach mit ihren vorderen Kopfbeinen ruderdnd fortbewegen. Bei *Agnostus* zeigen die Borsten allerdings nicht gegen den Außenast, sondern nach außen.

In Analogie zu Muschelkrebse (Ostrakoden) könnte sich *Agnostus* bei leicht geöffneter Schale ruderdnd fortbewegt haben, wobei er die Außenäste der zweiten und dritten Extremitäten aus dem Schalenspalt herausstreckte (Abb. 10B). In Ruhephasen oder bei Störung wurde die Schale verschlossen und die Beine um das Hypostom gruppiert (Abb. 10C).

Wie bei den von Schalen umhüllten Krebsen ist auch bei *Agnostus* die Ventralmorphologie durch die Begrenzung des Innenraumes bei Einklappung stark vom Ursprungsbauplan modifiziert und vielerlei Reduktion unterlegen. Hier endet aber auch schon eine Vergleichbarkeit, denn z. B. dienen bei Ostrakoden und Conchostraken die rechten und linken Klappen eines umfangreichen Kopfschildes als Panzer, der sich ventral öffnet, während bei *Agnostus* Kopfschild und Pygidium gegeneinander klappen, und die Schale sich nach vorn öffnet.

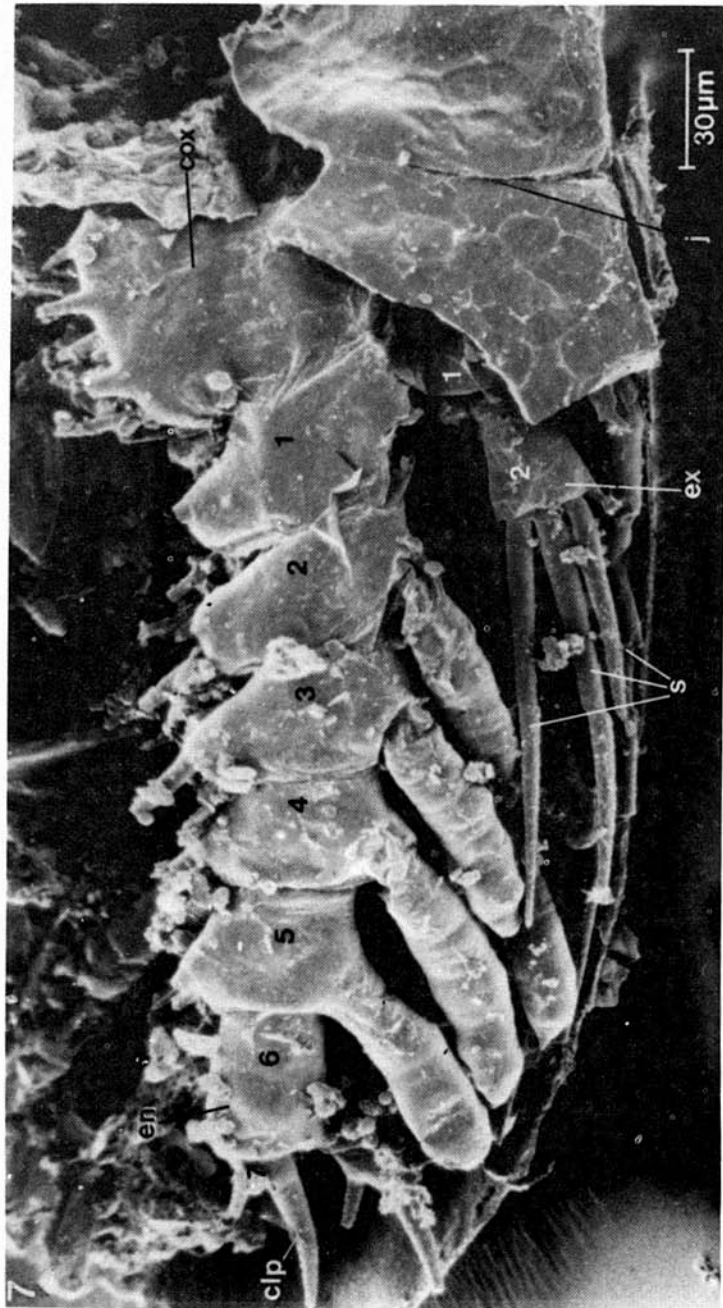


Abb. 7: Rumpfbeine mit flächigem Grundglied, 7-segmentigem Innenast (en 1-7) und kurzem Außenast (ex 1, 2); die fünf proximalen Innenastglieder tragen außen jeweils einen langgestreckten, blasenartigen Anhang (clp = Klaue; cox = Coxa, Grundglied; j = Gelenk auf dem Außenskelett; s = Borste).

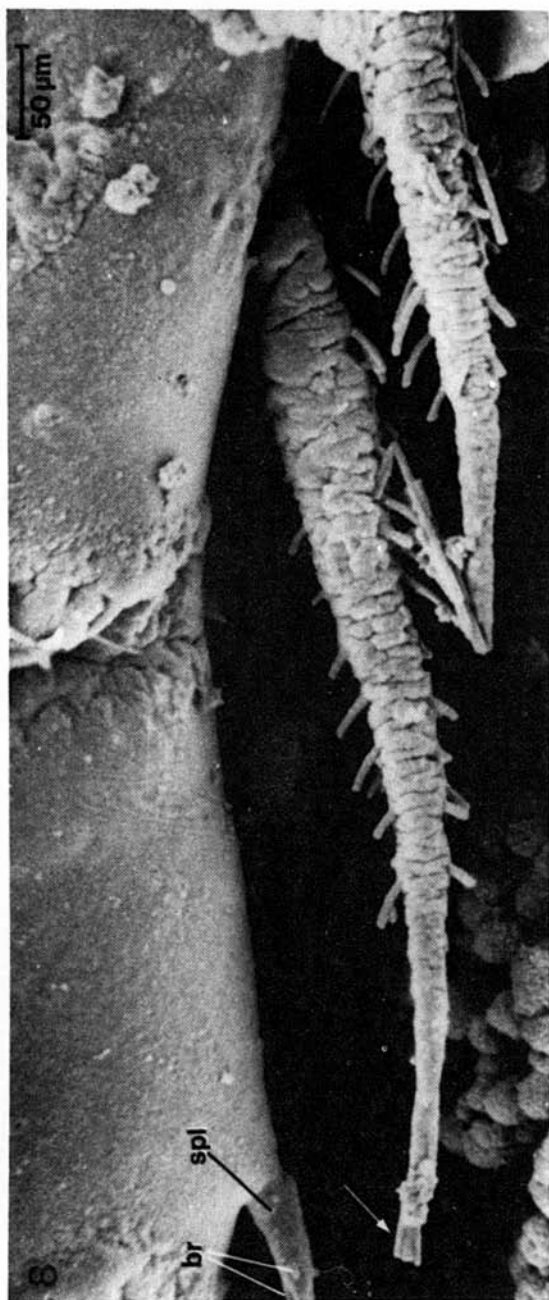


Abb. 8: Weiche, sekundäre gegrannte Borsten an der Lateralseite der Rumpfbeingau-
Benäste (br = feine Grannen; spl = kleiner Dorn; Pfeil weist auf Grannen-
büschel am Ende der Borste).

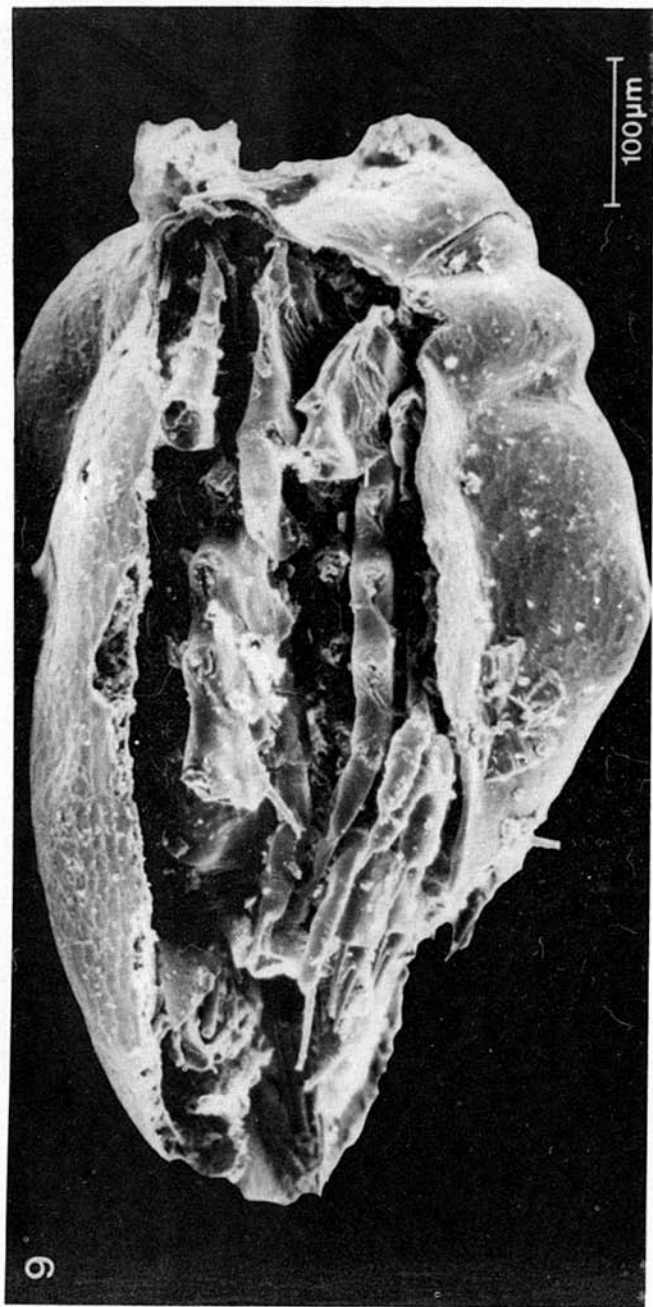
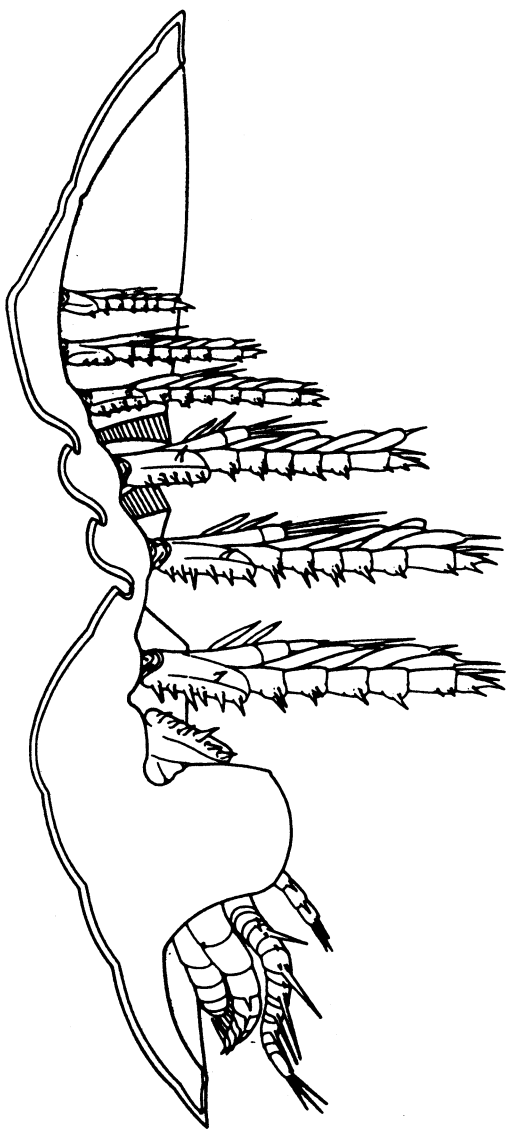
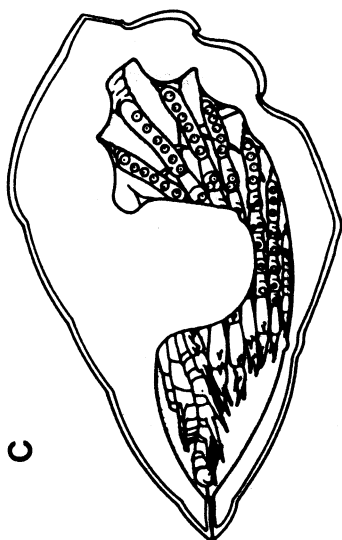


Abb. 9: Seitenansicht eines Tieres mit geschlossener Schale; durch das Fehlen der Ränder ist der Blick auf die dichtbepackten Rumpfbeine frei; man beachte, daß auch noch die ausgebrochenen Blasen und die Außenäste Platz finden mußten.

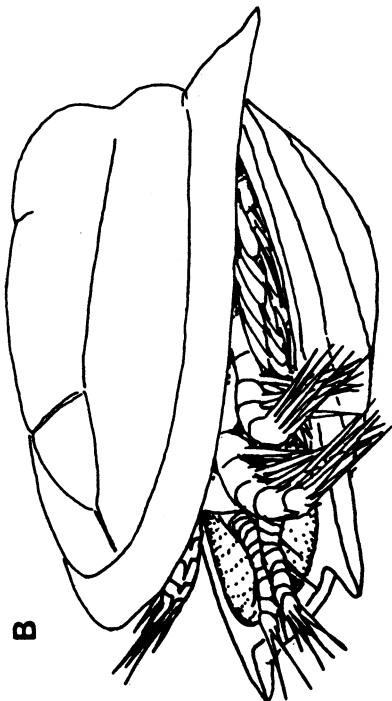
Abb. 10: Rekonstruktionen zur Lebensweise. A Tier in ausgetreckter Haltung; B Schwimmhaltung mit den Außenästen der zweiten und dritten Gliedmaßen aus den leicht geöffneten Klappen ragend; C geschlossene Schale.



A



C



B

Viele Fragen zur Lebensweise, und insbesondere der Wahrnehmung von *Agnostus* bleiben jedoch immer noch offen, wenn auch für die eine oder andere Annahme Belege erbracht werden können. Aus der Morphologie und Haltung der Antennen läßt sich z. B. ableiten, daß sie nicht sensorische Funktion hatten, sondern wahrscheinlich dem Einsammeln von Nahrung dienten. Über die Art der Nahrung ist jedoch nichts bekannt. Die gute Ausbildung der Kauladen spräche für Zerkleinerung von größeren Nahrungspartikeln, doch da die Randstacheln offenkundig verformbar waren, ist eine Funktion der Laden als Transportschaufeln wahrscheinlicher. Dafür spricht auch die Orientierung dieser in Bezug zur Mundöffnung. Die Membranstruktur des Mundfeldes und das Fehlen von Zureich-Borsten auf den Innenflächen der Beine wird als Möglichkeit einer Aufnahme kleiner oder gar verflüssigter Nahrung gedeutet, wie es bei anderen Cheliceraten häufig ist. Beweise gibt es jedoch dafür nicht.

Da *Agnostus* dorsale Augenstrukturen fehlen, könnten die zahlreichen Poren auf dem Panzer bei verschlossener Schale als Monitor der Umgebung gedient haben. Auf der Oberfläche des Hypostoms befindet sich ein Paar umfangreicher, weichhäutiger Flächen, die bis auf die Vorderseite des Hypostoms reichen und bei leicht geöffneten Klappen sichtbar sind (Abb. 11). Es ist möglich, daß es sich hierbei um Lichtsinnesstrukturen handelt, vergleichbar mit ähnlichen Bildungen beim rezenten *Limulus*, dem mit den Spinnentieren verwandten Pfeilschwanzkrebs (PAULUS 1979), die als ventrales Augenpaar aus dem Frontalaugekomplex interpretiert werden, und Flecken (Maculae) auf Hypostomen von vielsegmentigen Trilobiten (HARRINGTON 1959).

Als weiteres mögliches Sensororgan ist unmittelbar vor dem Hypostom ein Paar ovoider Auswüchse in Verbindung mit einer Porengruppe vorhanden (Abb. 5). In Anlehnung an ähnliche Strukturen bei Crustaceen, wird es als Frontalorgan bezeichnet. Die Funktion dieses bei Krebsen verbreiteten Organs ist unbekannt, man spricht ihm allerdings eine chemische Wahrnehmungsfunktion zu (ANDERSSON 1977).

In Anbetracht der Gesamtmorphologie von *Agnostus* erscheint uns ein Lebensraum am oder nahe über dem Boden wahrscheinlicher als im Freiwasser, dem Pelagial. Genügend Nahrung würde ein Weichboden-Substrat bieten, was in Einklang mit der lithologischen Evidenz stünde und auch das massenhafte Auftreten der Art im Gestein erklären kann. Möglicherweise war *Agnostus* eine Konvergenzform der Trilobitenartigen zum Lebensformtyp der Ostrakoden.

Allerdings sind unsere Interpretationen nicht unbedingt auf die Gesamtheit der Agnostiden frei übertragbar. Unterschiede in der Morphologie des Exoskelettes zeigen eine hohe interspezifische Plastizität der Gruppe an. Z. B. weisen bestimmte Formen eine charakteristische Auswölbung im hinteren Pygidialaxen-Bereich (Deuterolobe) auf, die, erkennbar an Muskeleindrücken auf Steinkernen, vielleicht noch einige kleine Beinpaare mehr eingeschlossen hatte. Somit war die gesamte Gruppe sicher recht heterogen und wahrscheinlich an unterschiedlichste Lebensweisen angepaßt.

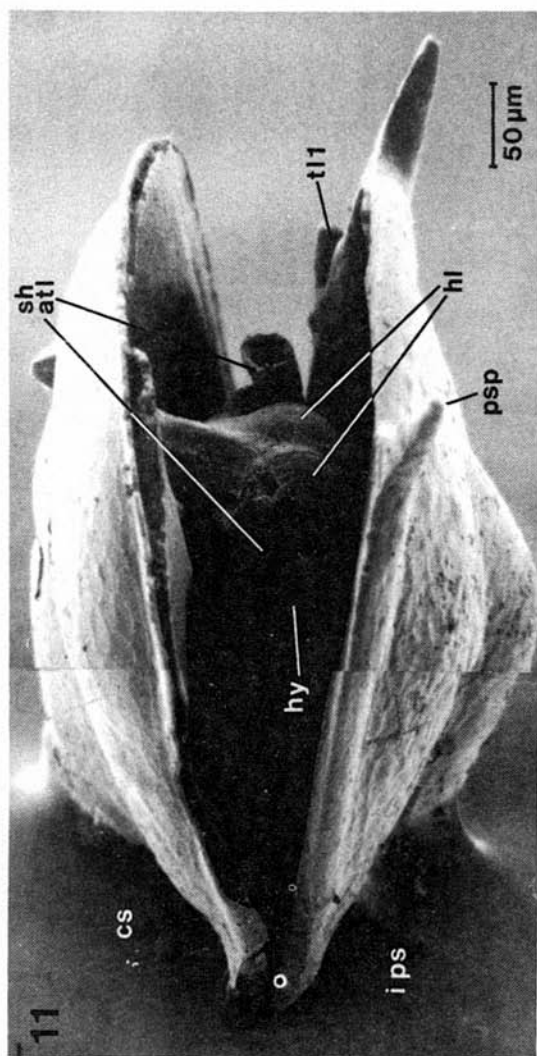


Abb. 11: Exemplar mit leicht klaffender Schale; Beine nur teilweise erhalten; Loben (hl) auf dem Hypostom (hy) erkennbar (cs = Kopfschild; i ps = larvales Pygidium; pss = Stachel am Hinterrand des Pygidiums; sh atl = Schaft der Antennula; tll = I. Rumpfbein)

Systematische Position der Agnostiden

Die Stellung der Agnostiden im System der Trilobiten ist unklar. Allgemein verbreitet ist die Ansicht, daß diese Gruppe über die ebenfalls kleinwüchsigen Eodiscinen aus stärker segmentierten basalen Trilobitenformen bereits vor dem Unterkambrium hervorgegangen ist. Eodiscinen haben zwei oder drei freie Segmente, besitzen aber im Gegensatz zu Agnostiden Komplexaugen und Gesichtsnähte, zumindest zum Teil. Auch konnte für *Microdiscus* ein Protaspisstadium nachgewiesen werden, eine frühe Larvenform, die bei Agnostiden bisher nicht nachgewiesen wurde (SHERGOLD, pers. Mitt.).

Denkbar wäre eine Abspaltung der Agnostiden durch Neotenie, d. h. Erlangung der Geschlechtsreife larvaler Formen, bereits nach Abgliederung weniger nachcephaler Segmente. Dies würde zumindest die verblüffende Ähnlichkeit der Agnostiden mit frühen Larvenstadien der eigentlichen Trilobiten (u. a. WHITTINGTON 1957) erklären. In der Frage der Verwandtschaft bzw. Herkunft der Agnostiden zwingt uns jedoch das Fehlen jeglichen Vergleichsmaterials im Umfeld zur Zurückhaltung. Die Schalenmorphologie erscheint bei aller Veränderung noch sehr konservativ, während doch eine weitreichende Abweichung von der bisher bekanntgewordenen Ventralkörper-Morphologie vielsegmentiger Trilobiten besteht. Bemerkenswert ist allerdings die Vietzahl der Kopfbeinpaare, die in Einklang mit der Mehrzahl der Beobachtungen bei anderen Trilobiten steht.

Literatur

- ANDERSSON, A.A. (1977): The organ of Bellonci in ostracods: An ultrastructural study of the rod-shaped, or frontal, organ. - *Acta Zoologica* 58: 197-204.
- HARRINGTON, H.J. (1959): General description of Trilobita. — In MOORE, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1, 038-0117*. Geol. Soc. America & Univ. Kansas Press.
- MÜLLER, K.J. & WALOSSEK, D. (1987): Morphology, ontogeny, and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden. — *Fossils & Strata* 19: 1-124.
- PAULUS, H.F. (1979): Eye structure and the monophyly of Arthropoda. — In GUP-TA, A.P. (ed.): *Arthropod phylogeny, 299-383*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- ROBISON, R.A. (1972a): Hypostoma of agnostid trilobites. — *Lethaia* 5: 239-248.
- ROBISON, R.S. (1972b): Mode of live of agnostid trilobites. *International Geological Congress, 24th Session, Section 7: 33-40*. Montreal.
- WHITTINGTON, H.B. (1957). Ontogeny of trilobites. — *Biological Reviews* 32: 421-469.

Korrekturen

S. 22	in Text zur Abb. 6	du = Schalenduplikatur
S. 25	in Zeile 23	Klaue der Trilobiten
S. 29	in Text zur Abb. 8	sekundär begrante Borsten
S. 31	in Text zur Abb. 9	die dichtgepackten Rumpfbeine
S. 32	in Text zur Abb. 10	Rekonstruktion; in ausgestreckter Haltung
S. 37	in vorletzter Zeile	Vierzahl der Kopfbeinpaare