

Modellieren

Virtuelle Experimente zur funktionellen Morphologie der Wirbeltiere

John A. Nyakatura und Oliver E. Demuth

Einleitung

Morphologie ist die Disziplin, die nach den Ursachen der Disparität des Lebens fragt (Richter/Wirkner 2013). Die funktionelle Morphologie hilft diese Disparitäten durch Aufklärung der Form-Funktion-Beziehungen zu verstehen und deren Evolution zu konzeptualisieren. Studien, die versuchen die funktionelle Morphologie ausgestorbener Wirbeltiere zu charakterisieren, sind darüber hinaus ein wichtiger Hinweisgeber für eine paläobiologische Rekonstruktion des Lebens auf der Erde vor hunderten von Millionen Jahren (Hutchinson 2011). Die funktionelle Analyse des Bewegungsapparates erlaubt beispielsweise Einblick in die Art und Weise, wie Lebensräume genutzt werden konnten (Rennen, Springen, Schwimmen, Graben, Klettern, Gleiten etc.) und wie verschiedene Organismen miteinander interagierten (Räuber-und-Beute-Verhältnisse, Wanderungsbewegungen etc.). Typisch für Untersuchungen der funktionellen Morphologie von rezenten (also heute lebenden) und ausgestorbenen Wirbeltieren ist unter anderem die Nutzung von bildgebenden Verfahren (z. B. Computertomografie und Laser-Oberflächen-Scanning), die ohne Zerstörung und weitgehend ohne Intervention in die Funde bzw. die beobachteten Lebewesen auskommen. Hinzu kommen eine zunehmende Virtualisierung sowie der standardmäßige Einsatz von Computermodellierungen und Simulationen, die eine Durchführung virtueller Experimente ermöglichen (z. B. Rayfield et al. 2001, Sellers et al. 2009, Allen et al. 2013, Nyakatura 2017). Hier wird zunächst die Virtualisierung funktionsmorphologischer Forschung in den Blick genommen, bevor anhand eines eigenen, interdisziplinären Forschungsprojektes die Verwendung virtueller Experimente exemplarisch vorgestellt wird. Abschließend wird der Versuch unternommen, die Rolle virtueller Experimente in der morphologischen Forschung genauer zu bestimmen.

„Revolution“ durch Virtualisierung in der Wirbeltiermorphologie

Unwiederbringliches und fragiles Fossilmaterial wird heute mittels bildgebender Verfahren visualisiert, anstatt es direkt zu präparieren

(z. B. Pierce et al. 2012). Gleiches gilt für besonders kleine oder verborgene Strukturen rezenter Tiere, die ansonsten nur invasiv untersucht werden könnten (z. B. Stoessel et al. 2016). Die Visualisierung ist verbunden mit der Möglichkeit, jede denkbare Perspektive einzunehmen, beliebig ein- und auszuzoomen, die Objekte zu drehen oder etwas per Mausklick transparent darzustellen, um darunterliegende Strukturen betrachten zu können (vgl. auch Meißner 2018). Die virtuellen, dreidimensionalen (3D) Visualisierungen des Materials werden als 3D-Modelle bezeichnet und bilden die Grundlage für experimentelle und quantitative Herangehensweisen nachfolgender funktioneller Analysen. 3D-Modelle können sehr leicht manipuliert, reproduziert und anderen Wissenschaftlern zugänglich gemacht werden (Cunningham et al. 2014). Insbesondere die Mikrofokus-Computertomografie (μ CT) hat zu einer „Revolution“ in der Wirbeltiermorphologie und -paläontologie geführt (ebd.).

Hochauflösende bildgebende Verfahren erlauben die Darstellung detaillierter Oberflächen und im Falle der μ CT sogar interner Strukturen auf dem Bildschirm (vgl. Abel et al. 2012, Mallison/Wings 2014). Zudem ermöglichen die so erfassten Objekte virtuelle Reparaturen oder die Segmentierung einzelner Skelettelemente. Ersteres findet häufig Verwendung, um fragmentarisch erhaltene fossile Knochenelemente wieder zu verbinden und plastische Deformationen zu korrigieren (vgl. Ogihara et al. 2006, Wu/Schepartz 2009, Nyakatura et al. 2015). Dazu kommen meist 3D-Softwarepakete aus der Film- und Animationsbranche zum Einsatz (z. B. Maya®, Rhino®, Blender® etc.; vgl. Gatesy/Baier 2015). Die Segmentierung erlaubt die isolierte Betrachtung und Analyse eines fossilen Knochenelements. Weiterhin kann die Gestalt der 3D-Oberflächenmodelle mathematisch untersucht werden. In multivariaten Verfahren wie der Hauptkomponentenanalyse kann überprüft werden, inwiefern die gemessenen Gestaltunterschiede eines vergleichenden Datensatzes etwa mit der Stammesgeschichte oder mit funktionellen Anforderungen im Zusammenhang mit einer bestimmten Lebensweise korrelieren. Weiterhin können 3D-Modelle durch 3D-Druckverfahren in physische Modelle überführt werden, welche beispielsweise im Ausstellungskontext Verwendung finden (Tschopp/Dzemski 2012).

Eine weitere Konsequenz dieser Revolution durch Virtualisierung ist die Möglichkeit der Durchführung virtueller Experimente (Plotnick/Baumiller 2000, Turner 2011; vgl. auch „simulierte Experimente“ in Winsberg 2003). Diese erlauben die Manipulation nur eines Parameters bei gleichzeitiger Beibehaltung der übrigen

Parameter. Die experimentierende Person hat also Kontrolle über die experimentelle Situation. Ein Beispiel für Fragestellungen, die durch Computermodelle ermöglicht werden, ist die Ermittlung der Körperperformen eines ausgestorbenen Wirbeltieres auf der Grundlage gefundener Skelettteile. Durch die Modellierung einer Körperhülle können Volumen und Masse des Körpers bestimmt werden (z. B. Basu et al. 2016). Ein weiteres Beispiel ist die Finite-Elemente-Analyse, bei der die Widerständigkeit eines Skelettelementes gegen Belastungen untersucht wird (z. B. Rayfield et al. 2001). Auch der Bewegungsumfang in einem Gelenk kann mittels eines Computermodells überprüft werden (z. B. Pierceet al. 2012). Ein virtuelles Experiment zur Form-Funktions-Beziehung von Skelettmuskulatur wurde von den Autoren und weiteren Kooperationspartnern am Cluster *Bild Wissen Gestaltung* durchgeführt. Das Projekt wurde durch eine Zusammenarbeit zwischen einem Gestalter (mit Spezialisierung im Bereich Wissensvisualisierung) und einem Wirbeltiermorphologen ermöglicht, da es sowohl Know-how der Gestaltungstechniken im Bereich des computergenerierten Bildes und der Animation als auch morphologische Expertise notwendig machte.

Ein virtuelles Experiment zur Optimierung der Muskelhebelarme bei der Fortbewegung des Brillenkaimans

Die Fortbewegung der Landwirbeltiere wird ermöglicht durch koordinierte Aktivität von Muskeln, welche am Skelett ansetzen und dieses in Bewegung setzen. Es wurde gezeigt, dass die extrinsische Gliedmaßenmuskulatur, welche die Beine mit dem Rumpf verbindet, für die Erzeugung des Vortriebs besonders wichtig ist (Fischer et al. 2002, Ashley-Ross 1994). Die Funktionsweise der Muskeln wird dabei auf unterschiedlichen Ebenen durch deren morphologische Eigenschaften beeinflusst: Innervierung und differenzielle Aktivierung der Fasern erlaubt eine funktionelle (und räumliche) Kompartimentierung eines Muskels (Scholle et al. 2005), während Unterschiede in der Muskelfasertypenzusammensetzung (Schilling 2011) und architektonische Eigenschaften des Muskels wie Faserlänge und -orientierung die potenzielle Krafterzeugung maßgeblich bestimmen (Lieber/Fridén 2000). Eine weitere die Muskelarbeit bestimmende Größe ist der Hebelarm eines Muskels zum Gelenk, welches durch den Muskel bewegt wird, denn das erzeugte Drehmoment im Gelenk ergibt sich aus dem Produkt der vom Muskel erzeugten Kraft und der Länge des Hebelarms (Visser et al. 1990). Daraus folgt, dass bei einer entsprechenden Verlängerung des Hebelarms dasselbe Drehmoment mit einer geringeren Krafterzeugung des Muskels hervorgerufen werden kann (also

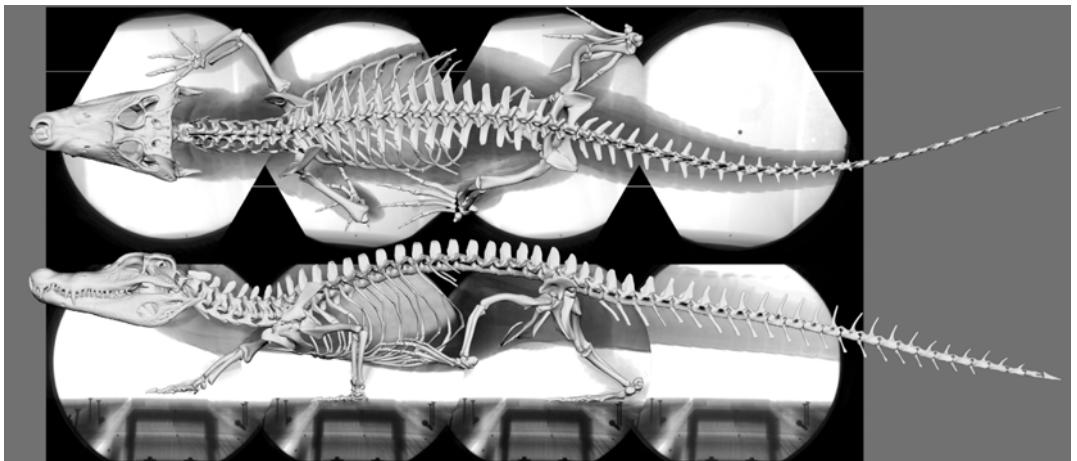


Abb. 1. Überlagerung der Röntgenbilder mit dem animierten 3D-Skelett eines Brillenkaimans.

weniger metabolische Energie aufgewendet werden muss). Aus diesem Grund spiegelt die Lage der Muskelursprünge und -ansatzflächen und damit der Abstand zu den Gelenken häufig die Anpassung der Wirbeltiere an bestimmte Lebens- und Verhaltensweisen wider, die mit der Anforderung beispielsweise einer besonders großen Krafterzeugung einhergehen (z. B. Elissamburu/De Santis 2011). Muskelhebelarme sind aber von der Orientierung der Skelelemente zueinander abhängig (das heißt, sie verkürzen oder verlängern sich bei Gelenkbewegungen wie Streckung, Beugung und Drehung) und können daher zu unterschiedlichen Zeitpunkten des zyklischen Bewegungsablaufs während der Fortbewegung vorteilhafte und unvorteilhafte Werte für die Drehmoment erzeugung annehmen (Visser et al. 1990, Hutchinson et al. 2005). Um eine energiesparende Fortbewegung zu ermöglichen, kann also erwartet werden, dass für die Aktivitätsphasen eines Muskels während des Bewegungsablaufs sein Hebelarm optimiert, also besonders lang ist. Für die Rekonstruktion der Fortbewegung ausgestorbener Wirbeltiere lässt sich aus dieser Annahme die Hypothese ableiten, dass Bewegungsabläufe und Körperhaltungen, welche eine Optimierung der Hebelarme ermöglichen, als wahrscheinlicher angenommen werden können als diejenigen Bewegungsabläufe, die zu unvorteilhaften Hebelarmen führen (Hutchinson et al. 2005).

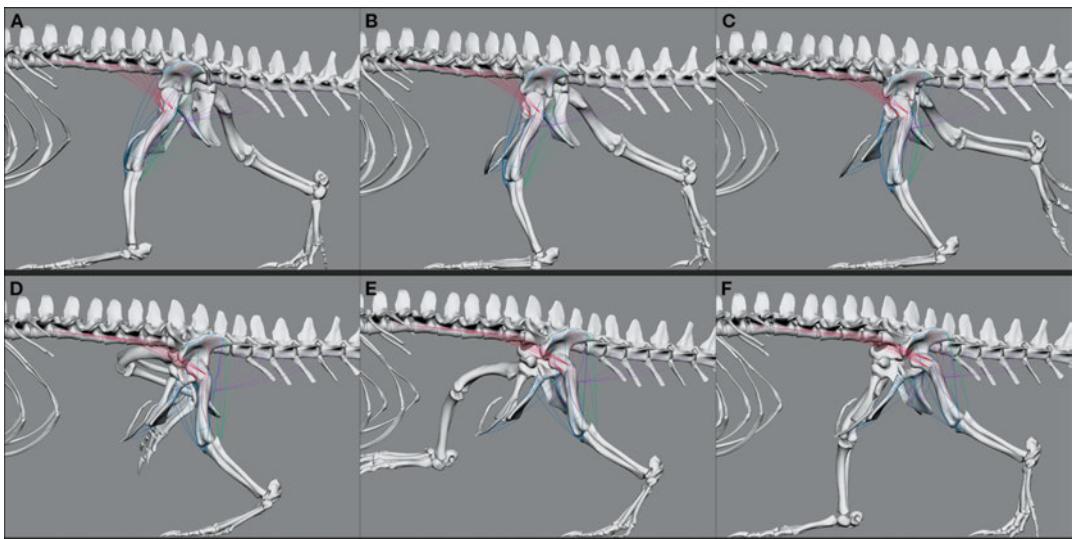


Abb. 2. Modellierung der extrinsischen Muskulatur der Hintergliedmaßen des Brillenkaimans während der Stemmphase des linken Beines (Zeitpunkte in Prozent des Laufzyklus (A) 0, (B) 10, (C) 20, (D) 30, (E) 40 und (F) 50).

Das virtuelle Experiment zur Überprüfung dieser Hypothese zugrunde liegenden Annahme basierte auf einer präzisen Animation der skelettalen Bewegungen eines Brillenkaimans während der Fortbewegung (Abb. 1). Die Animation wurde auf Basis von Röntgenvideos lebender Kaimane, die einen Blick unter Haut und Muskulatur ermöglichen, und darauf projizierter Knochenmodelle erzeugt. Ein idealisierter Bewegungsablauf des circa einen Meter langen Krokodils wurde durch eine Montage von einzelnen Röntgenvideosequenzen erzeugt (diese Röntgenvideomontage wurde hergestellt durch Jonas Laströer und Oliver E. Demuth). Die Knochenmodelle wurden mittels CT-Aufnahmen derselben Art erzeugt, wobei Oberflächenmodelle segmentierter Skelettelemente in der Spezialsoftware Amira® erstellt und anschließend in die Animationssoftware Maya® überführt wurden. Für jeden Zeitpunkt des Bewegungsablaufs wurden nun die Knochenmodelle auf den Röntgenschatten angepasst, um eine präzise Animation der Fortbewegung zu erhalten.

Für das eigentliche virtuelle Experiment wurde die Animation anschließend mit der Funktion versehen, den Abstand der Bauchseite zum Untergrund systematisch variieren zu können. Dabei wurden die Auf- und Abfußpositionen beibehalten (das heißt, die Trittsiegel der virtuellen Fährte blieben unverändert). Dies führte zu Veränderungen des Bewegungsablaufs der Beine und damit auch

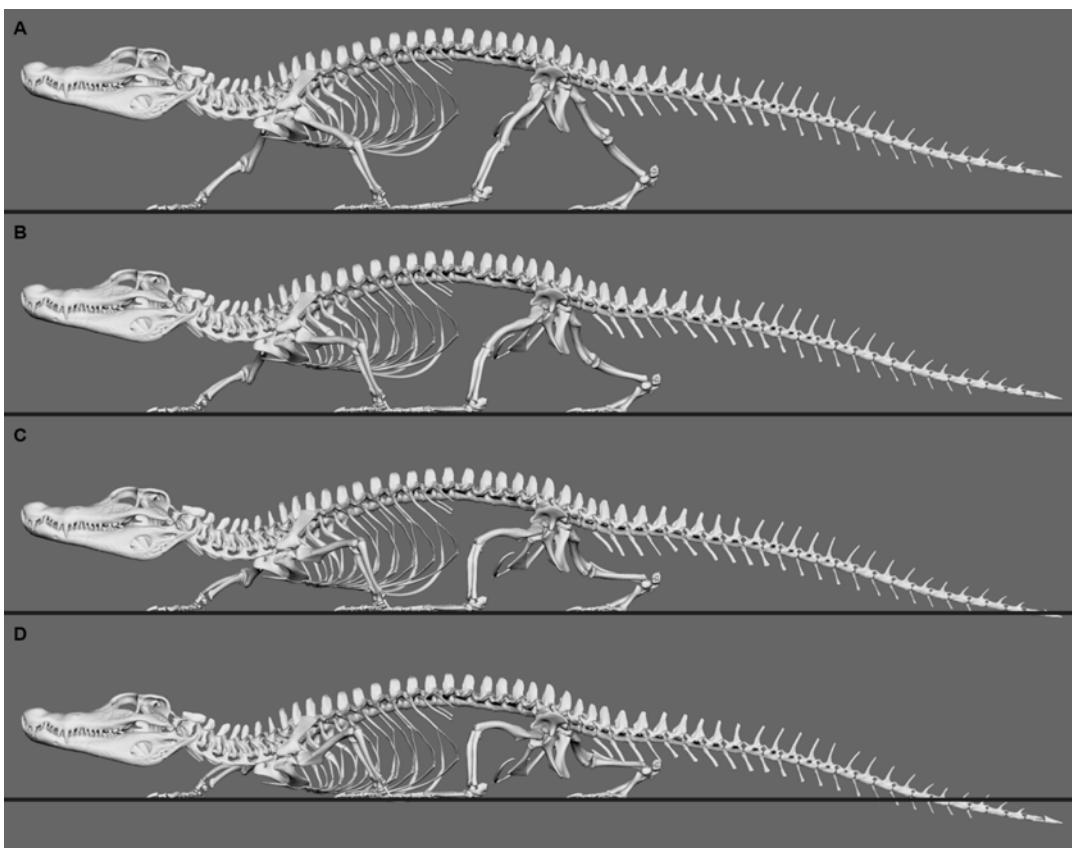


Abb. 3. Das virtuelle Experiment zum Einfluss der Rumpfhöhe auf die Länge der Muskelhebelarme des Brillenkaimans. Verglichen wurde die bei lebenden Kaimanen natürlich gezeigte Rumpfhöhe (B) mit simuliert übertriebener Rumpfhöhe (A) und geringeren Rumpfhöhen (C, D).

zur Veränderung der Länge der Hebelarme. Die Beinbewegung wurde dabei durch sogenannte *Inverse Kinematics Solvers* angepasst, einem Werkzeug aus der Animationsfilm- und Videospielbranche (Watt/Watt 1992), so dass eine realistische Bewegung simuliert werden konnte. Auf der Basis detaillierter anatomischer Beschreibungen der Skelettmuskulatur wurde zudem die extrinsische Muskulatur einer Hintergliedmaße modelliert, jeweils vom Ursprung zum Ansatz (Abb. 2). Die Ursprungs- und Ansatzflächen wurden auf den Skelettelementen dargestellt, während die Verläufe der Muskeln mittels einer Linie („Spline“-Interpolation) modelliert wurden.

Daten zur Aktivität der untersuchten Muskeln wurden der Literatur entnommen (vgl. Gatesy 1997, Reilly/Blob 2003). Konkret wurden vier Fälle untersucht: *i*) der normale Bewegungsablauf,

wie im Röntgenvideo der lebenden Kaimane dokumentiert, *ii)* ein simulierter Bewegungsablauf, bei dem der Bauch nicht vom Boden abgehoben wurde, *iii)* ein simulierter Bewegungsablauf mit mittlerem Abheben des Rumpfes, und *iv)* ein simulierter Bewegungsablauf mit überhöhtem Abheben des Rumpfes (Abb. 3). Um die instantanen Muskelhebelarme zu quantifizieren, wurde in Maya® der Abstand eines Muskels zum Hüftgelenk an 21 Stellen (in jeweils 5%-Schritten) entlang des Muskels gemessen, wobei die Messrichtung orthogonal zur Wirkrichtung des Muskels verlief. Für jeden Zeitpunkt wurden diese 21 Messungen gemittelt. Es wurden jeweils hundert Zeitpunkte im Verlauf des Schrittzzyklus für jeden der vier experimentellen Fälle untersucht. Abschließend wurde statistisch überprüft, ob sich die Länge der Hebelarme während der simulierten Fortbewegung signifikant von der Länge der Hebelarme beim natürlichen Bewegungsablauf unterschied.

Das vorgestellte virtuelle Experiment erlaubte somit die experimentelle Überprüfung einer Hypothese mittels der Simulation von Bewegungsabläufen, die nicht von den Tieren gezeigt wurden und teilweise auch gar nicht im Bewegungsrepertoire der Tiere vorkommen (Fall *iv* führte zu einer unnatürlichen Streckung des Beines, vgl. Abb. 3A). Dadurch konnte die Rolle der Muskelhebelarme während der Fortbewegung des Brillenkaimans konkretisiert werden und eine weitverbreitete Annahme für die Rekonstruktion der Fortbewegung von ausgestorbenen Wirbeltieren auf eine empirische Basis gestellt werden.

„Virtuelle Experimente“: Computergestützte Modellierung und Simulation

Der Einsatz virtueller Experimente bei der Untersuchung von morpho-funktionellen Eigenschaften rezenter und ausgestorbener Wirbeltiere führte zu einer Erweiterung des Werkzeugkastens der Wirbeltiermorphologie und -palaäontologie. Neben der traditionellen Deduktion funktioneller Eigenschaften aus dem Studium der anatomischen Verhältnisse heraus und dem Experimentieren mit lebenden Tieren (vgl. Nyakatura 2017, Amson/Nyakatura 2018) können virtuelle Experimente als Spielart des Computational Modelling aufgefasst werden. Detaillierte 3D-Modelle erlauben eine Verankerung (*Anchoring*; Full/Koditschek 1999) virtueller Experimente in der Morphologie der untersuchten Strukturen. Durch die systematische Variation einzelner Parameter einer Modellierung in virtuellen Experimenten am Computer (im vorgestellten Experiment ist dies die Höhe des Rumpfes des Kaimans) wird die Abschätzung des Einflusses eines Parameters auf das Gesamtergebnis

ermöglicht bzw. die durch die Annahme des Parameterwertes in das System eingebrachte Unsicherheit deutlich. In virtuellen Experimenten werden solche Sensitivitätsanalysen routinemäßig durchgeführt (Hutchinson 2011). Virtuelle Experimente erlauben also einen experimentellen Zugang zur Bestimmung der funktionalen Bedeutung der Ausprägung einzelner Strukturen sowie zur Abschätzung des Einflusses von (evolutiven) Veränderungen dieser Strukturen, auch wenn diese Veränderungen kein natürliches Vorbild mehr haben. Virtuelle Experimente sind daher auch ein wichtiges Werkzeug für die morpho-funktionelle Hypothesen- und Theoriebildung.

Wenn jedoch die notwendigerweise getroffenen Annahmen zu einer nur unzureichend genauen Abbildung der Realität führen, so dass die Ergebnisse einer Simulation keine Erklärungskraft mehr für das zu untersuchende Objekt haben, nützt auch eine nahezu interventionsfreie computergestützte Analyse des Modells nichts. Das Modell muss also zunächst validiert werden (Hutchinson 2011). Das Vorgehen ist dabei iterativ und wechselseitig. In Bewegungsanalysen lebender Tiere können beispielsweise biomechanische oder physiologische Daten erzeugt werden. Mit Hilfe dieser Daten kann dann ein Modell entworfen oder verfeinert werden. Wenn das Modell die empirischen Daten der lebenden Tiere hinreichend gut vorhersagt, gilt es als validiert (Hutchinson 2011). Nun kann mittels des Modells und der Sensitivitätsanalyse die Funktionsweise einer Struktur im virtuellen Experiment simuliert und analysiert werden. Im hier vorgestellten Beispiel wurde die Funktion der Muskulatur anhand des normalen Bewegungsablaufs direkt an empirische Daten, nämlich die Röntgenvideos der lebenden Kaimane, geknüpft. Virtuelle Experimente ersetzen dabei andere Modellierungsansätze keineswegs. Ein Vorteil physischer Modelle ist unter anderem, dass mit ihnen Experimente angestellt werden können, die sich nur schwer am Computer simulieren lassen (z. B. Flügelformen im Windkanal oder das Abrollen von Füßen auf nachgiebigen Substraten wie Sand). Die Simulation eines komplexen Bewegungsablaufs wie desjenigen des Brillenkaimans erfordert die Konkretisierung individueller Gelenkbewegungen. Dies ist vor dem Hintergrund der hochgradigen Redundanz des Bewegungsapparates der Wirbeltiere kritisch (Gatesy et al. 2009), denn es handelt sich um eine kinematische Kette aus mehreren Gliedern (im Falle der Wirbeltiergliedmaßen sind dies die über die Gelenke miteinander verbundenen Segmente), die eine bestimmte Position des Endgliedes mittels ganz unterschiedlicher Beiträge der einzelnen Auslenkungen der Gelenke erreichen kann. Während der Erstellung der

Simulation müssen daher etliche Entscheidungen seitens des Gestalters getroffen werden, die jeweils in der Zusammenarbeit mit dem Morphologen besprochen und begründet werden müssen. Ein Beispiel hierfür ist die Größe des modellierten Gelenkspaltes und deren Auswirkung auf den möglichen Bewegungsumfang. Hierin liegt das analytische Potenzial der Simulation, die diesen Austausch erforderlich macht und das Ergebnis direkt vor Augen führt. Die Konkretisierung erfolgte daher erneut in einem iterativen Prozess, bei dem Gestalter und Morphologe eng zusammenarbeiteten.

Die Möglichkeiten und Erfordernisse virtueller Experimente machen es zugleich dringend notwendig, mit der Unsicherheit der Modellierung auf transparente Weise umzugehen. Daher ist immer häufiger nicht die erschöpfende Rekonstruktion einer Funktionsweise das Ziel virtueller Experimente in der funktionellen Morphologie, sondern eine möglichst transparente, also mit prinzipiell reproduzierbaren Experimenten und Simulationen abgeleitete Darstellung dessen, was zum Zeitpunkt der Untersuchung als Möglichkeitsspielraum umrissen werden kann, unter Ausschluss von begründet Unwahrscheinlichem (z. B. Gatesy et al. 2009). Dieses Vorgehen bleibt explizit offen gegenüber neuen technischen oder methodischen Entwicklungen und aufschlussreichen Fossilfunden. Neue Erkenntnisse, aber auch andere Einschätzungen können künftig zu einer veränderten Interpretation der vorgelegten Argumente herangezogen werden.

Danksagung: Die Autoren möchten sich bei Ingrid Weiß, Romy Petersohn und Vivian R. Allen für ihre technische Unterstützung bei der Erstellung der Röntgenvideos bedanken. Jonas Laströer und Amir Andikfar steuerten wichtige Ideen für die Erzeugung des 3D-Modells des Kaimans sowie von Abb. 1 bei. Jenny Michel hat einen Entwurf des Textes lektoriert.

Literatur

- Abel, Richard L.; Laurini, Carolina R. und Richter, Martha (2012): „A palaeobiologist's guide to 'virtual' micro-CT preparation“, in: *Palaeontologia Electronica* 15 (2), S. 496–500.
- Allen, Vivian; Bates, Karl T.; Li, Zhiheng und Hutchinson, John R. (2013): „Linking the evolution of body shape and locomotor biomechanics in bird-line archosaurs“, in: *Nature* 497 (7447), S. 104–107.
- Amson, Eli und Nyakatura, John A. (2018): „The postcranial musculoskeletal system of xenarthrans: insights from over two centuries of research and future directions“, in: *Journal of Mammalian Evolution* 25 (4), S. 459–484.
- Ashley-Ross, Miriam (1994): „Hindlimb kinematics during terrestrial locomotion in a salamander (*Dicamptodon tenebrosus*)“, in: *Journal of experimental biology* 193 (1), S. 255–283.
- Basu, Christopher; Falkingham, Peter L. und Hutchinson, John R. (2016): „The extinct, giant giraffid *Sivatherium giganteum*: skeletal reconstruction and body mass estimation“, in: *Biology letters* 12 (1), 20150940.
- Cunningham, John A.; Rahman, Imran A.; Lautenschlager, Stephan; Rayfield, Emily J. und Donoghue, Philip C. (2014): „A virtual world of paleontology“, in: *Trends in ecology & evolution* 29 (6), S. 347–357.
- Elissamburu, Andrea und De Santis, Luciano (2011): „Forelimb proportions and fossorial adaptations in the scratch-digging rodent *Ctenomys* (Caviomorpha)“, in: *Journal of Mammalogy* 92 (3), S. 683–689.
- Fischer, Martin S.; Schilling, Nadja; Schmidt, Manuela; Haarhaus, Dieter und Witte, Hartmut (2002): „Basic limb kinematics of small therian mammals“, in: *Journal of Experimental Biology* 205 (9), S. 1315–1338.
- Full, Robert J. und Koditschek, Daniel E. (1999): „Templates and anchors: neuromechanical hypotheses of legged locomotion on land“, in: *Journal of experimental biology* 202 (23), S. 3325–3332.
- Gatesy, Stephen M. (1997): „An electromyographic analysis of hindlimb function in *Alligator* during terrestrial locomotion“, in: *Journal of Morphology* 234 (2), S. 197–212.
- Gatesy, Stephen M.; Bäker, Martin und Hutchinson, John R. (2009): „Constraint-based exclusion of limb poses for reconstructing theropod dinosaur locomotion“, in: *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (2), S. 535–544.
- Gatesy, Stephen M. und Baier, David B. (2015): „Skeletons in motion: an animator's perspective on vertebrate evolution“, in: Dial, Kenneth P.; Shubin, Neil und Brainerd, Elizabeth L. (Hg.): *Great transformations in vertebrate evolution*. Chicago: University of Chicago Press, S. 303–316.
- Hutchinson, John R. (2011): „On the inference of function from structure using biomechanical modelling and simulation of extinct organisms“, in: *Biology letters* 8 (1), 20110399.
- Hutchinson, John R.; Anderson, Frank C.; Blemker, Silvia S. und Delp, Scott L. (2005): „Analysis of hindlimb muscle moment arms in *Tyrannosaurus rex* using a three-dimensional musculoskeletal computer model: implications for stance, gait, and speed“, in: *Paleobiology* 31 (4), S. 676–701.
- Lieber, Richard L. und Fridén, Jan (2000): „Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture“, in: *Muscle & Nerve: Official Journal of the American Association of Electrodiagnostic Medicine* 23 (11), S. 1647–1666.
- Mallison, Heinrich und Wings, Oliver (2014): „Photogrammetry in paleontology – a practical guide“, in: *Journal of Paleontological Techniques* 12, S. 1–31.
- Meißner, Frank (2018): „Präparieren und Scannen. Zum Verhältnis invasiver und nichtinvasiver Bildtechniken in der Biologie“, in: *CLOU: Cluster Letters of Understanding* 1 (1), S. 1–15.
- Nyakatura, John A. (2017): „Beschreibung, Experiment, Modell. Zum Spurenlesen in der paläobiologischen Forschung am Beispiel einer funktionsmorphologischen Analyse“, in: *Bildwelten des Wissens* 13, S. 12–23.
- Nyakatura, John A.; Allen, Vivian R.; Laströer, Jonas; Andikfar, Amir; Danczak, Marek; Ullrich, Hans J.; Hufenbach, Wolfgang; Martens, Thomas und Fischer, Martin S. (2015): „A three-dimensional skeletal reconstruction of the stem amniote *Orobates pabsti* (Diadectidae): analyses of body mass, centre of mass position, and joint mobility“, in: *PloS one*, 10 (9), e0137284.
- Ogihara, Naomichi; Nakatsukasa, Masato; Nakano, Yoshihiko und Ishida, Hideki (2006): „Computerized restoration of nonhomogeneous deformation of a fossil cranium based on bilateral symmetry“, in: *American Journal of Physical Anthropology* 130 (1), S. 1–9.
- Pierce, Stephanie E.; Clack, Jennifer A. und Hutchinson, John R. (2012): „Three-dimensional limb joint mobility in the early tetrapod *Ichthyostega*“, in: *Nature* 486 (7404), S. 523.
- Plotnick, Roy E. und Baumiller, Tomasz K. (2000): „Invention by evolution: functional analysis in paleobiology“, in: *Paleobiology* 26 (4), S. 305–323.
- Rayfield, Emily J.; Norman, David B.; Horner, Celeste C.; Horner, John R.; Smith, Paula M.; Thomason, Jeffrey J. und Upchurch, Paul (2001): „Cranial design and function in a large theropod dinosaur“, in: *Nature* 409 (6823), S. 1033.
- Reilly, Stephen M. und Blob, Richard W. (2003): „Motor control of locomotor hindlimb posture in the American alligator (*Alligator mississippiensis*)“, in: *Journal of Experimental Biology* 206 (23), S. 4327–4340.

- Richter, Stefan und Wirkner, Christian (2013): „Objekte der Morphologie 2013“, in: *Bildwelten des Wissens* 9 (2), S. 83–96.
- Schilling, Nadja (2011): „Evolution of the axial system in craniates: morphology and function of the perivertebral musculature“, in: *Frontiers in zoology* 8 (1), S. 4.
- Scholle, Hans C.; Biedermann, Frank; Arnold, Dirk; Jinnah, Hyder A.; Grassme, Roland und Schumann, Nikolaus P. (2005): „A surface EMG multi-electrode technique for characterizing muscle activation patterns in mice during treadmill locomotion“, in: *Journal of neuroscience methods* 146 (2), S. 174–182.
- Sellers, William I.; Manning, Phillip L.; Lyson, Tyler; Stevens, Kent und Margetts, Lee (2009): „Virtual palaeontology: gait reconstruction of extinct vertebrates using high performance computing“, in: *Palaeontologia Electronica* 12 (3), S. 11A.
- Stoessel, Alexander; Gunz, Philipp; David, Romain und Spoor, Fred (2016): „Comparative anatomy of the middle ear ossicles of extant hominids – Introducing a geometric morphometric protocol“, in: *Journal of human evolution* 91, S. 1–25.
- Tschopp, Emanuel und Dzemski, Gordon (2012): „3-dimensional reproduction techniques to preserve and spread paleontological material“, in: *Journal of Paleontological Techniques* 10, S. 1–8.
- Turner, Derek (2011): *Paleontology: A philosophical introduction*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Visser, J. J.; Hoogkamer, J. E.; Bobbert, M. F. und Huijing, P. A. (1990): „Length and moment arm of human leg muscles as a function of knee and hip-joint angles“, in: *European journal of applied physiology and occupational physiology* 61 (5–6), S. 453–460.
- Watt, Alan H. und Watt, Mark (1992): *Advanced animation and rendering techniques*, New York: ACM press.
- Winsberg, Eric (2003): „Simulated experiments: Methodology for a virtual world“, in: *Philosophy of science* 70 (1), S. 105–125.
- Wu, Xiujie und Schepartz, Lynne A. (2009): „Application of computed tomography in paleoanthropological research“, in: *Progress in Natural Science* 19 (8), S. 913–921.

