

解 説

ワニの筋学—古脊椎動物学者に必要な解剖—II. 肩帯・前肢

鈴木大輔*・林 昭次**

*札幌医科大学医学部解剖学第二講座・**北海道大学大学院理学研究科自然科学専攻

Myology of crocodiles II: Pectoral girdle and forelimb

Daisuke Suzuki* and Shoji Hayashi**

*Department of Anatomy, Sapporo Medical University, Minami-1, Nishi-17, Chuou-Ku, Sapporo 060-8556, Japan (daisuke@sapmed.ac.jp);

**Department of Natural History Sciences, Hokkaido University, Kita-10, Nishi-8, Kita-Ku, Sapporo 060-0810, Japan (showji@mail.sci.hokudai.ac.jp)

背景

ワニの肩帯・前肢

爬虫類の進化において、前肢はティラノサウルスの小さな手から、魚竜や長頸竜に見られる鰭等、後肢以上に様々な形態に変化している。ワニの進化を見ても、後期三畳紀に出現したワニ形類（Crocodylomorpha）の *Terrestriusuchus* や *Gracilisuchus* は前肢に比べ後肢が長く、二足歩行を行っていたと考えられ（Crush, 1984; Romer, 1972）、前肢は補助的な歩行のほか、獲物を捕まえるのに使われていたと考えられている。またジュラ紀に出現したメトリオリンクス科（Metriorhynchidae）は海生に適応した形態を持ち、前肢・後肢は鰭の様な形態を持つ（Gasparini *et al.*, 2006）。これらの種類まで含めると、ワニの前肢は後肢に比べ形態的なバリエーションが大きいと言える。しかしながら、ワニの前肢の研究は、後肢に比べると圧倒的に少ない。これは四肢の機能がロコモーションと深く関係していることによると考えられる。後肢は一部の水棲爬虫類や蛇など特殊な形態の動物を除き、ロコモーションという機能が失われることはほとんどないため、系統に沿った追跡ができ、進化の過程でどのような形態の変遷をたどったかを考察するよい例となる。ところが前肢は形態が変わりすぎてロコモーションのみの観点からは捉えられないという点が、逆に研究がほとんどなされない原因の一つではないだろうか。四足動物では前肢もロコモーションに果たす役割は小さくないのだが、荷重や筋力の大きさは後肢のほうが強いものが多いという点からも、後肢に研究が偏る結果になったと考えられる。

もう一つの原因としては、前肢の解剖学的研究がほとんどなされていないため、後肢に比べ前肢の機能形態学が遅れているということも挙げられるのではないだろうか。ワニの前肢の解剖学的記述を調べると、前腕をきち

んと記載した論文はMeers (2003) 以前は1939年のHainesの論文までさかのぼらなくてはならないのである。少なくとも現生のワニ類においてはロコモーションにおける前肢の役割は後肢に比べて小さいということはない。この時、ハイウォーク時、ギャロップ時では後肢同様、明らかに前肢の動きは異なり、前肢なしでこれらの運動は不可能である。後肢のロコモーションに関しては多数の論文が出版されているが、今後は前肢の働きも視野に入れたデータが重要視される。また化石を使用した機能形態学でも、現生種を用いた筋学の知識は必須である。そこで本稿ではワニの肩帯・前肢の筋についての解説を試みた。

研究史

筋の同定はワニに限らず、全ての脊椎動物において、起始・停止、神経支配、走行部位で決められ、それに則って名称が決められる。筋の主な起始・停止である骨の形態学は詳細に行われているため（例えばMook, 1921）、起始・停止に関する問題はほとんど存在しない。しかしながら化石骨を含めた骨の形態に関する知識は膨大なデータとして蓄積されているものの、形態的には類似しているのに神経支配が異なっている筋、走行部位が大きく変化した筋などがあり、これらの筋の同定は著者ごとによって意見が異なる。

ワニの肩帯・上腕部の詳細な比較解剖学的研究はFürbringer (1876) によってなされたのが最初である。それまで、ヒトの筋を適当に当てはめていた爬虫類の筋系の記載を、神経支配から筋の相同性を求めることによって客観的なものとし、ヒトの筋と明らかに異なる形態の筋に関しては起始と停止をつなげた名前を提唱することによって、爬虫類の肩帯・上腕の用語体系を完成させた。このルールを厳密に適用することによって、むやみに新しい名称が作られたこと、あまりにも長すぎる名称の筋

があることなどの問題点もあったが、Davis (1936) の提唱などにより、それらの名前もかなり淘汰された。Fürbringer (1876) 以降、ワニの前腕の筋学的研究は Ribbing (1907), Haines (1939) が挙げられるぐらいで、他はほとんど行われていない。Ribbing (1907) は当時としては詳細であるが、記載されている筋の用語は現在ほとんど使われていないという点があり、Haines (1939) は伸筋群しか触れていない。近年、Cong *et al.* (1989) のヨウスコウアリゲーター *Alligator sinensis* の詳細なモノグラフが出版された。このモノグラフは前腕・手の記載も丁寧に行われているが、図がはっきりしないこと、筋の記載に疑問が残る部分があること（例えば長母指外転筋 *M. abductor pollicis longus* という筋はワニはおろか20世紀以降の主要な爬虫類の論文でも使われていない、ワニでは正中神経と尺骨神経が分離していないのに分離して書いてあるなど）という難点がある。従って、2003年より前では、わずか4本の論文でワニの主な前腕の解剖学の研究はまとめられてしまい、そのどれもが、ワニの前腕筋を参照するには問題点があった。肩関節・上腕に関しては、Fürbringer (1876) がほとんど唯一であるが詳細に記載されており、一部の筋の名称はRomer (1922) によって替えられているが、筋の解釈にほとんど混乱がない。以降のワニの肩関節・上腕の解剖研究ではCong *et al.* (1989), Jenkins (1993) などがあるが、恐竜をはじめとした様々な古脊椎動物の筋復元モデルは、Fürbringer (1876) とRomer (1922) を参照していることが多い（例えばNicholls and Russell, 1985; Norman, 1986; Dilkes, 2000; Jasinoski *et al.*, 2006）。

2003年に出版されたMeersの論文は、それまで後肢に比べてずっと遅れてしまった感のある前肢の解剖学的研究を一気に挽回したと思わせるほど詳細で優れた論文である。この論文で前肢の筋の形態の解明・名称の不一致・種内変化などの問題がほぼ解決できたといえる。筋を解剖する上で一番重要なことは、自分が観察している筋がきちんと同定できているのかという点にあるので、初学者には詳細な解剖図譜なしでの解剖は不可能である。Meersの論文の図はこの要求にも十分こたえるものであり、今後、この論文をもとにワニの前肢について多くの研究が行われるのではないと思われる。

筋の名称について

前腕の筋系はMeers (2003) によって大きく改善されたが、用語の問題点が完全になくなったわけではない（それまで *M. extensor (carpi) ulnaris* とされてきた筋を *M. flexor ulnaris* としていること、浅層の筋を *M. supinator* としているなど）。本稿での筋の名称は、基本的に神経支配を重視し、本来の機能と名称が異なっても、その名称を変えることをしなかった。背側に位置する神経（橈骨神経・腋窩神経）支配の筋であれば屈曲作用を持つ筋でも

“伸筋”という名称にし、腹側に位置する神経（正中尺骨神経）支配の筋であれば屈筋とした。この点がMeers (2003) と異なる点である。これは、名称を支配神経に基づくものにすることによって、他の動物の解剖でも応用が利くように配慮したためである。

本稿の用語は基本的にMeers (2003) に従ったが、上記の観点から必要に応じてHaines (1939) やRomer and Parsons (1986) の名称を採用した。日本語訳は森於菟らによる“分担解剖学” (1982), Romer and Parsons 著、平光厲司訳による“脊椎動物のからだ” (1985) に従った。なお、Meers (2003) では上腕三頭筋の各頭を別々の筋として扱っているが、本稿ではそれぞれ“～頭”とした。

神経の名称について

筋の名称は支配神経に依存することが多いため、神経がはっきりしなければ筋の名称について混乱をきたしてしまう。支配神経と筋の関係については安定であるという見解（たとえばFürbringer, 1876）と、そうでないという見解に分かれる（たとえばStraus Jr., 1946; Sinohara, 1996）。しかしながら、筋の変化に比べればその変化は乏しく、本稿で述べるにあたっては支配神経に基づいた名称で議論して問題ないと考える。四肢・体幹を支配する神経は脊髄から分岐する順番で決められ、さらに細かい枝は分岐順序や支配領域で決められる。代表的な神経の名称は現在ほぼ一致して使われ、文献上での混乱は見られない。腕神経叢の分岐・吻合パターンは個体差が大きいが、これは神経周膜で囲まれた外見上のものであり、髄節（神経成分）で見た場合、ほぼ一定のようである（山田, 1986）。なお、筋枝の名称は支配される筋の名称+枝とした。

材料と方法

メガネカイマン (*Caiman crocodilus*) 3頭、シャムワニ (*Crocodylus siamensis*) 2頭、ナイルワニ (*Crocodylus niloticus*) 1頭を使用した。ワニの和名は前出のものも含め爬虫類・両生類800種図鑑（ピーシーズ社）に従った。*C. crocodilus*は生後およそ1年の幼体で3体とも全長45 cm, *C. siamensis*は2頭とも約100 cm, *C. niloticus*は150 cmであった。*C. siamensis*および*C. niloticus*の年齢は明らかでない。*C. crocodilus*はネブタールで深麻酔した後、10%ホルマリンで灌流固定を行い、固定後は10%中性ホルマリンにて保存したものを、*C. siamensis*は死亡後冷凍保存したものを解剖した。*C. niloticus*は死亡後冷凍保存したものを解凍し、CT撮影を行った。解剖はまず、文献等から全ての筋をリストアップし、それら実際の標本上で一つ一つ同定していった。本稿では肩帯をつなぐ筋・上腕・前腕の筋を解説し、手内在筋は解説しなかった。手

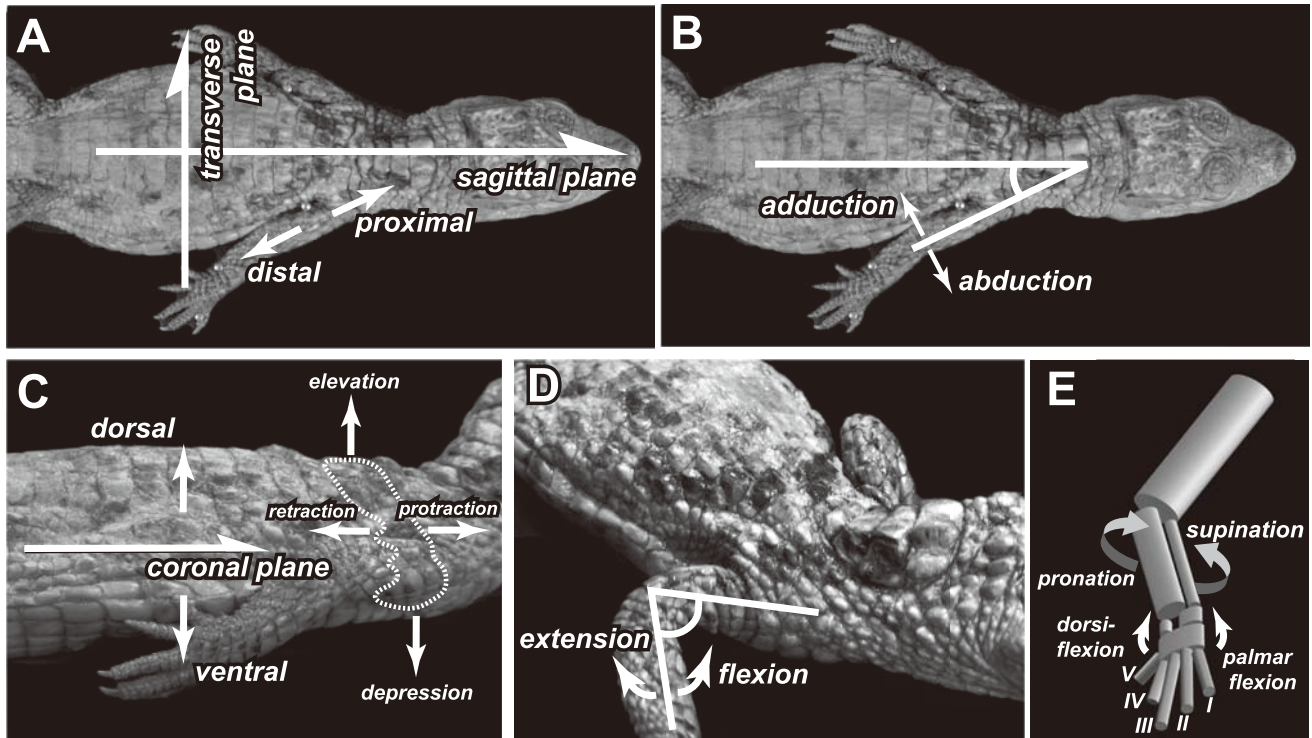


図1. ワニの基本肢位および方向 (メガネカイマン *Caiman crocodilus*)。A. 背面。それぞれの片矢印は矢状面 (sagittal plane), 横断面 (transverse plane) を示す。上腕の矢印はそれぞれ, 上腕の遠位 (distal) および近位 (proximal) を示す。B. 背面。内転 (adduction) と外転 (abduction) の運動方向を示す。C. 右側面。片矢印は冠状面 (coronal plane), 矢印は背側 (dorsal) と腹側 (ventral) を示す。点線で囲まれた部分は肩甲烏口骨 (scapulocoracoid) で, 挙上 (elevation)・下制 (depression)・前突 (protraction)・後退 (retraction) の4方向の動きを矢印で示した。D. 右上側面。肘での屈曲 (flexion) と伸展 (extension) の運動を示す。E. 前肢の模式図。回外 (supination)・回内 (pronation), 背屈 (dorsiflexion)・掌屈 (palmar flexion) の運動方向を示す。

内在筋は運動学にとっては重要な筋であるが, 前腕より細かく解剖が難しいこと, 現時点では古生物学的な要請が少ないと思われるためである。

なお筋の作用は走行から推定し, 実際に動かして確認したものであるが, 筋電図等を用いて生体で確認したものではない。また方向・運動は以下に定義するとおりとする。

基本肢位・方向 (図1)

爬虫類の解剖に関する文献では基本肢位 (解剖学的肢位, anatomical position) が定義されていないため, 方向用語が混乱することがある。本稿ではこのような混乱を避けるためヒトの解剖学に準じて基本肢位と方向を定義した。

ワニの基本肢位は, 前肢・後肢ともに伸展させ, 後方に伸ばした状態で, 第I指/趾を外側に, 第V指/趾を内側にした状態 (回外位) とした。この状態で, 四肢の腹側 (ventral)・背側 (dorsal), 外側 (lateral)・内側 (medial) を定義した。多くの場合, 背側にある筋は伸筋群 (背側枝支配) であり, 腹側にある筋は屈筋群 (腹側枝支配) である。また矢状面 (sagittal plane) は頭-尾軸と背-腹軸に平行な面とし, 特にからの中央を通

る面を正中 (median) とした。冠状面 (coronal plane) は頭-尾軸と内-外軸に平行な面とする。横断面 (transverse plane) はこれら二面に対して垂直となるような面で, 背-腹軸と内-外軸に平行である。長骨の部位を指す用語は, 体幹に近いほうを近位 (proximal), 遠いほうを遠位 (distal) とした。前腕では基本肢位をしたうえでI指側を橈側 (radial), V指側を尺側 (ulnar) とした。この場合, 尺側は内側, 橈側は外側に対応する。頭側 (cranial)・尾側 (caudal) は, 爬虫類の記載ではよく使われる方向用語であり, 体幹で使用する場合も有用である。しかしながら四肢においては1) 上腕骨がねじれていること, 2) 前腕の肢位によっては頭側・尾側が文字通りの対応をしないこと, によって頭側と尾側が混乱しうるので, 本稿では四肢での使用を避けた。

運動方向 (図1)

関節運動として以下に屈曲・伸展 (掌背屈), 内外転, 内外旋 (回内外含む) を定義する。前突・後退, 挙上・下制は骨の平行移動であるが, 関節運動を指す場合もある。特に, 肩関節で上腕を腹背に移動させる運動 (ヒトの水平内転・外転に対応) を表す場合は, 上腕の挙上・下制と表現した。

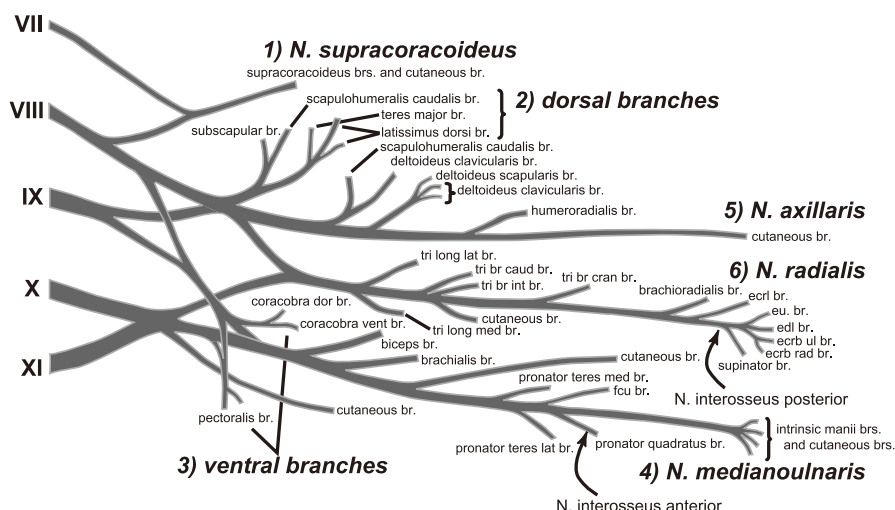


図2. 腕神経叢の模式図。筋に分布する枝を重点的に示す (*C. crocodilus*: Harris, 1939, Fig. 18 を改変)。1) 上烏口神経 (N. supracoracoideus), 2) 背側枝群 (dorsal branches), 3) 腹側枝群 (ventral branches), 4) 正中尺骨神経 (N. medianoulnaris), 5) 腋窩神経 (N. axillaris), 6) 橈骨神経 (N. radialis) の6ブロックに分けた。coracobra dor/vent br. = 背側/腹側短烏口腕筋枝, cutaneous br. = 皮枝, ecr1 br. = 長橈側手根伸筋枝, ecrb rad/ul br. = 短橈側手根伸筋橈側部/尺側部枝, edl br. = 長指伸筋枝, eu br. = 尺骨伸筋枝, fcu br. = 尺側手根屈筋枝, intrinsic manii brs. = 手内在筋枝, pron teres med/lat br. = 回外筋内/外側枝, tri br cran/caud/int br. = 上腕三頭筋頭側/尾側/中間短頭枝, tri long med/lat br. = 上腕三頭筋内/外側長頭枝。

1. 屈曲 (flexion)・伸展 (extension)

屈曲と伸展は反対の運動である。屈曲とは、関節する骨同士の間角が減少し、伸展とは増加する関節運動とする。多くの場合、伸展は屈曲した部位を解剖学的肢位に戻す動きである。通常、これらの動きは矢状面に沿って起こる。また手関節の場合、屈筋・伸筋の行う作用がどちらも定義に挙げた屈曲作用 (関節する骨同士の間角が減少) となるため、伸筋が行う作用を背屈 (dorsiflexion)、屈筋が行う作用を掌屈 (palmar flexion) とする。

2. 外転 (abduction)・内転 (adduction)

外転とは関節の回転によって正中から離れ、内転は正中へ近づく関節運動とする。これらの運動は通常、両方とも冠状面に沿って生じる。手指 (manus) / 足趾 (pes) に関しては、内転と外転の基準線として正中は使わず、外転はIII指/趾、もしくは手/足の中央を通る線から遠ざかる (指/趾を広げる) 運動とし、内転は、それらを戻す運動とする。また手を母指側に曲げる運動を橈屈 (radial flexion)、小指側に曲げる運動を尺屈 (ulnar flexion) とする。

3. 回旋 (rotation)

骨がその長軸を中心に回転する運動のうち、母指が正中から離れるように回旋する場合を外旋 (external rotation) とし、近づくように回旋する場合を内旋 (internal rotation) とする。ヒトの前腕の回旋は尺骨のまわりを橈骨が回転するという特別な運動であるため、回外 (supination)・回内 (pronation) という。ワニを含めた爬虫類にも回内筋・回外筋と名づけられた筋があり、実際に使用されているため (例えば Landsmeer, 1983; Bonnan and Senter, 2007), 本稿でも前腕の回旋を回外・回内とするが、厳

密な回内・回外運動はワニを含めた爬虫類では不可能である。

4. 前突 (protraction)・後退 (retraction)

前突とは身体の一部が前方へ平行移動する運動、後退は後方へ平行移動する運動とする。多くの場合、後退は前突した部分を解剖学的肢位に戻す動きである。本稿ではワニの前突・後退をそれぞれ頭側・尾側方向への平行移動とした。従ってヒトで定義された前突・後退と四足動物の前突・後退は体軸方向が違うので、同じ名称の筋でも別な運動になることに注意する。たとえば肩甲挙筋の作用はヒトでは肩甲骨の挙上 (下記参照) だが、ワニでは肩甲骨の前突である。

前突・後退は、四肢を前に出す・後ろに引くという動作にも使われる。四足歩行動物を例に挙げれば、歩行時に上腕骨を前に出す・後ろに引く動作をそれぞれ上腕骨の前突・後退と呼ぶことが多い。この場合、肩関節の内転・外転と同じ作用を指すが、本稿では内外転の方を使用した。

5. 挙上 (elevation)・下制 (depression)

挙上は四肢及び身体の一部が上方へ平行移動する運動、下制は下方へ平行移動する運動とするが、本稿ではワニの挙上・下制を関節運動に対しても使用した。前突・後退と同様、ヒトで定義された挙上・下制と四足動物の挙上・下制は体軸方向が違うので、注意が必要である。

記載

腕神経叢 (brachial plexus)

爬虫類は頸椎・胸椎・腰椎の区別があまり明確でない

ため、頸椎 (C), 胸椎 (Th), 腰椎 (L), 仙椎 (S), 尾椎 (Co) の区別はせず、椎骨・脊髄神経にはそれぞれ第1頸椎・頸髄から通し番号がつけられる。爬虫類も哺乳類同様、腕を支配する神経は腕神経叢を構成し、VII-XI からなる (Giffin, 1990)。しかしながら、腕神経叢を構成する神経は文献によって異なる。Harris (1939) は *Caiman crocodilus* では VII-XI, アメリカワニ *Crocodylus acutus* では VII-X, *Crocodylus niloticus* では VIII-X としており, Fürbringer (1876) は *C. acutus* を VII-XI としている。また Meers (2003) はアメリカアリゲーター *Alligator mississippiensis* を VII-XI としている。本研究に用いた *C. crocodilus* では VII-XI (図2) が腕神経叢を構成しており, VII と XI は一部のみが腕神経叢に加わる。このように VII や XI の一部の線維が加わったり, 加わらなかったりという違いは同一種でも腕神経叢の構成成分が異なっていることが先行研究からわかっているため, 種差というよりも個体差であると考えられる。

腕神経叢は内部で分岐と吻合を繰り返し, 非常に複雑であるため, 本研究に用いた *C. crocodilus* の腕神経叢を以下の6ブロックに分けて解説する。

1. 上烏口神経 (N. supracoracoideus)

脊髄神経 VII および VIII の一部から構成される。烏口骨の上烏口骨孔を通り, 上烏口筋枝 (supracoracoideus brs.) と肩帯頭側の皮膚知覚を支配する皮枝 (cutaneous brs.) を出す。

2. 腕神経叢の背側枝群 (dorsal branches)

VIII の一部と IX-X, XI の一部は互いに吻合・分岐を繰り返しつつ, 最終的には, 腹側に伸びる正中尺骨神経 (N. medianoulnaris), 頭背側に伸びる腋窩神経 (N. axillaris), 尾背側に伸びる橈骨神経 (N. radialis) の三つの大きな枝に分かれる。この3枝に分かれる前に以下の背側枝が分岐する。肩甲下筋 (M. subscapularis) を支配する肩甲下筋枝 (subscapular branch; 以下 br.)・尾肩甲上腕筋枝 (scapulohumeralis caudalis br.)・広背筋枝 (latissimus dorsi br.)・大円筋枝 (teres major br.)。

3. 腕神経叢の腹側枝群 (ventral branches)

腕神経叢の腹側枝になる部分は上烏口骨神経の一部と吻合した後, 胸筋枝 (pectoralis br.) 枝・烏口腕筋枝 (coracobrachialis br.) を出す。この後腹側成分は全て正中尺骨神経となる。

4. 正中尺骨神経 (N. medianoulnaris)

腕神経叢から腹側方向に分岐し, そのまま前肢の腹側部を通る (図2, 3)。この神経は上腕骨に沿って下行し, 上腕二頭筋枝 (biceps brachii br.), 上腕筋枝 (brachialis br.) を出し, その後肘窩を越え, 前腕腹側に入る。前腕では長指屈筋の深層を通り, 前腕中央で円回内筋内/外側枝 (pronator teres medialis/lateralis br.) 尺側手根屈筋枝 (flexor carpi ulnaris br.) を出した後, 方形回内筋枝 (pronator quadratus br.) を含む前骨間神経 (N. interosseous

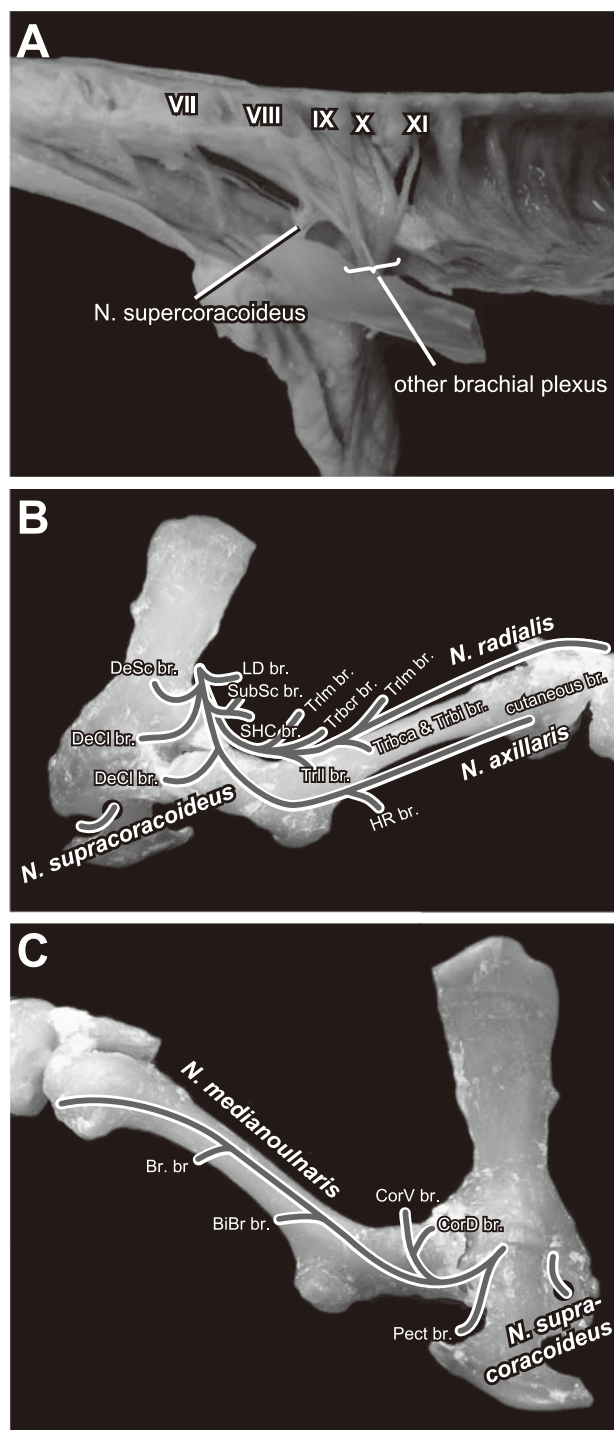


図3. 上腕の神経走行 (*C. crocodilus*). A. 神経根付近, 腹側面。標本を正中断し, さらに胸部の筋・頸長筋・胸骨を取り除き, 根部を露出させた。腕神経叢は第VII-XI椎骨から出る脊髄神経前枝によって構成される。B. 背側を通る腋窩神経 (N. axillaris) および橈骨神経 (N. radialis)。C. 腹側を通る正中尺骨神経 (N. medianoulnaris)。BiBr br = 上腕二頭筋枝, Br br = 上腕筋枝, CorD/V br = 背側/腹側短烏口腕筋枝, DeCl/Sc br = 鎖骨/肩甲三角筋枝, HR br = 上腕橈骨筋枝, LD br = 広背筋枝, Pect br = 胸筋枝, SubSc br = 肩甲下筋枝, SHC br = 尾肩甲上腕筋枝, Trbcr/ca/i br = 上腕三頭筋頭側/尾側/中間短頭枝, Trlm/l br = 上腕三頭筋内/外側長頭枝。

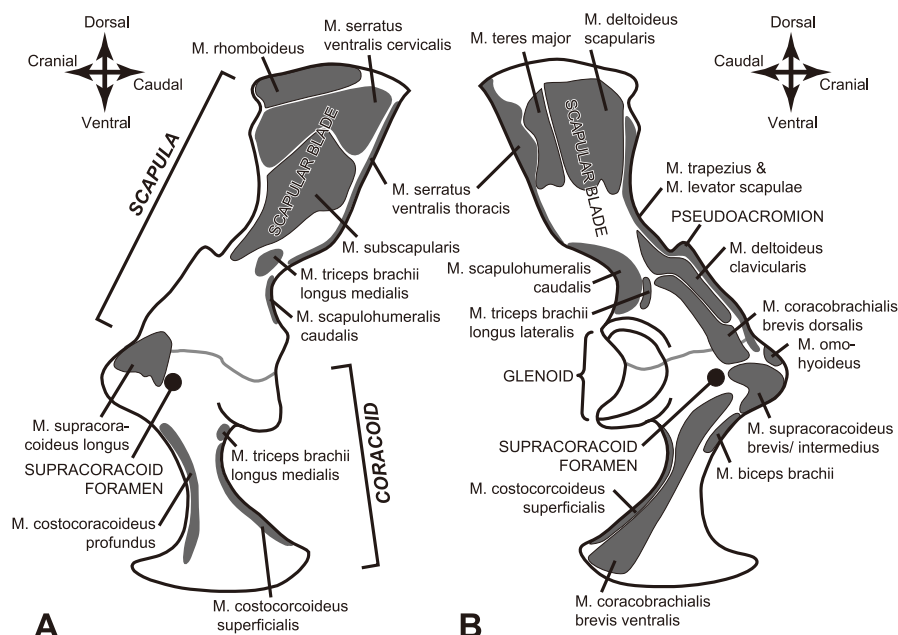


図4. 肩甲骨口骨の筋付着部 (*C. crocodilus*). A. 右内側. B. 右外側.

anterior)を出す. 正中尺骨神経本幹は手掌に入り, 手内在筋および手掌の知覚を支配する枝を出す.

5. 腋窩神経 (N. axillaris)

腕神経叢のうち, 背側に分岐するものは最終的に腋窩神経と橈骨神経の2枝に分かれ, 腋窩神経はそのうち上腕の頭外側を通る (図2, 3). 肩甲三角筋枝 (deltoideus scapulae br.) を出し, 上腕三頭筋外側長頭腱の下層を通った後, 鎖骨三角筋枝 (deltoideus clavicularis br.)・尾肩甲上腕筋枝を出し, 上腕外側の皮下に出る. 上腕橈骨筋枝 (humeroradialis br.) は皮下から上腕橈骨筋に入り, この後腋窩神経は皮枝となり, 前腕に達する.

腋窩神経の運動神経は哺乳類やトカゲ類においては肩帯の筋のみに分布するが, ワニ類を含む主竜類 (Archosauria) およびムカシトカゲ (*Sphenodon*) には上腕橈骨筋があるため, 上腕領域の筋も支配する (Romer, 1944).

6. 橈骨神経 (N. radialis)

腕神経叢のもうひとつの背側枝は上腕の尾内側を通る橈骨神経である (図2, 3). 橈骨神経は上腕三頭筋 (M. triceps brachii) の内側および外側長頭 (medialis/lateralis longus brs.) に支配枝を出した後, 上腕三頭筋頭側短頭の深層をとおり, 上腕三頭筋の各短頭に支配枝を出す. その後, 外側上顆を乗り越え, 腕橈骨筋枝 (brachioradialis br.), 長橈側手根伸筋枝 (extensor carpi radialis longus br.) を出した後, 回外筋 (M. supinator) の深層を通り, 後骨間神経 (N. interosseus posterior) となる. この後, 回外筋枝 (supinator br.)・総指伸筋枝 (extensor digitorum communis br.)・尺骨伸筋枝 (extensor ulnaris br.) を出し, 手背付近で短橈側手根伸筋橈側部枝 (extensor carpi radialis pars radialis br.) と尺側部枝 (extensor carpi radialis

pars ulnaris br.) を出した後は皮枝となり, 手背に入って知覚を支配する.

骨系

1. 肩甲骨 (scapula, 図4)

ほぼ平行四辺形をしており, 腹側縁で鳥口骨 (coracoid) と線維軟骨結合し, 合わせて肩甲骨 (scapulocoracoid) と呼ばれる. 腹側縁尾側は鳥口骨とともに関節窩 (glenoid) を構成し, 上腕骨 (humerus) と関節する. 肩甲上腕靱帯 (scapulohumeral ligament) は肩帯と上腕骨を固定する重要な靱帯であり, 関節窩頭側と上腕骨背側部をつなぐ (Jenkins, 1993, Fig. 2).

肩甲骨の背側部は肩甲骨翼 (scapular blade) と呼ばれ, 骨は薄く, 表面は平滑である. 背側縁は軟骨が付着し, 内側に菱形筋 (M. rhomboideus) が停止する. その腹側には, 頸腹鋸筋 (M. serratus ventralis cervicalis) の停止, 肩甲下筋 (M. subscapularis) の起始, 上腕三頭筋内側長頭 (M. triceps brachii longus medialis) の起始が並ぶ. 肩甲骨外側面は頭側から肩甲三角筋 (M. deltoideus scapularis), 大円筋 (M. teres major) が起始し, 尾側縁は胸腹鋸筋 (M. serratus ventralis thoracis) が停止する. 一方頭側縁は僧帽筋 (M. trapezius) と肩甲挙筋 (M. levator scapulae) が停止があり, これは鳥口骨との結合部まで伸びる. 肩甲骨頭側縁の中間部分は強い隆起があり, 偽肩峰 (pseudoacromion) と呼ばれる.

肩甲骨の腹側部は厚くなり, 内側面は, 長上鳥口骨筋 (M. supracoracoideus longus) の起始が頭側にある. 外側では, 関節窩背側に尾肩甲上腕筋 (M. scapulohumeralis caudalis) が筋性に起始し, その頭側に上腕三頭筋外側

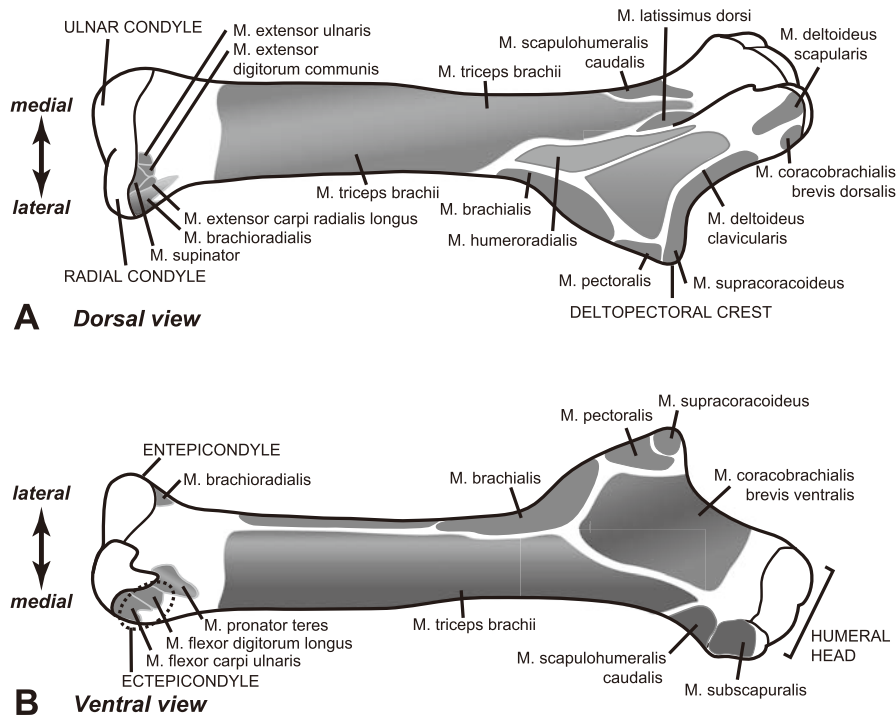


図5. 上腕骨の筋付着部 (*C. crocodilus*). A. 右背側. B. 右腹側. 上腕三頭筋の起始は頭ごとの区別はしていない. 遠位と近位の白い部分は軟骨付着部であり, この部分は関節包に包まれる. このため, 関節包周囲に付着する筋は, 付着痕が骨に残らない.

長頭 (*M. triceps brachialis longus medialis*) が腱性に起始する. さらにその頭側には背側短烏口腕筋 (*M. coracobrachialis brevis dorsalis*), 鎖骨三角筋 (*M. deltoideus calvicularis*) の起始がある. この2筋の起始は大きく凹み, 表面は粗面となる. 背側短烏口腕筋の起始は肩甲骨を越え, 烏口骨まで伸びる.

2. 烏口骨 (coracoid, 図4)

哺乳類では烏口突起 (coracoid process) および関節窩を形成する骨であるが (Vickaryous and Hall, 2006), 爬虫類では相対的に大きく, 肩帯の主要な構成要素である. 輪郭は肩甲骨と類似した平行四辺形だが, 中央部が強くくびれ, 肩甲骨との結合面付近に上烏口骨神経・動静脈が通る上烏口骨孔 (supracoracoidal foramen) が開く. 背側部は厚くなり, 外側面には肩甲骨とともに関節窩を形成する. 関節窩腹側部は肩関節包の一部が厚くなった烏口上腕靱帯 (coracohumeral ligament) が付着し, 上腕骨の腹側に伸びる (Jenkins, 1993, Fig. 2). 腹側部は薄くなる.

烏口骨の内側面では, 関節窩の腹側に上腕三頭筋内側長頭 (*M. triceps brachii longus medialis*) の起始があり, 長上烏口骨筋 (*M. supracoracoideus longus*) が肩甲骨をまたぎ, 頭側付近から起始する. 頭側縁と尾側縁には, それぞれ肋烏口骨筋の深部と浅部 (*M. costocoracoideus pars profundus et superficialis*) の起始がある. 烏口骨腹側縁は軟骨を介して胸骨 (sternum) と関節する. 外側面は頭側から肩甲骨舌骨筋 (*M. omohyoideus*) の停止, 間

および短上烏口骨筋 (*M. supracoracoideus intermedius et brevis*) の起始がある. そのすぐ腹側は上腕二頭筋 (*M. biceps brachii*) の起始があり, 腱を介した強い付着がみられる. 尾側には背側から腹側にかけて腹側短烏口腕筋 (*M. coracobrachialis brevis ventralis*) が起始する.

3. 上腕骨 (humerus, 図5)

棒状の骨であるが, 近位から1/5の辺りに, 三角胸筋稜 (deltopectoral crest) が大きく発達している. 肩関節をなす部分 (上腕骨頭, humeral head) は長方形で, 中央部が隆起する. 肘関節をなす部分も同様にほぼ長方形で, 尺骨 (ulna) と橈骨 (radius) に関節する部分がそれぞれ隆起し, 尺骨顆 (ulnar condyle) と橈骨顆 (radial condyle) となる. 肩関節面に対し, 肘関節面は内側に30-40度ほどねじれている. 上腕骨頭全体は石灰化線維軟骨で覆われているが, 骨頭全てが肩関節を形成するわけではなく, 実際に肩甲骨烏口骨と関節するのは中央の隆起のみである.

上腕骨背側では, 骨頭の外側に肩甲骨三角筋と背側短烏口骨筋の停止がある. 三角胸筋稜付近では外側から鎖骨三角筋の停止, 上腕橈骨筋 (*M. humeroradialis*) の起始, 広背筋と大円筋の停止の順番に並び, 一番内側に尾肩甲骨上腕筋が停止する. 広背筋と大円筋は強い共通腱を形成して停止し, 付着部は小さい結節になるため, 骨からでも付着痕が明らかである. 骨幹は腹側の一部を除くほぼ全周が上腕三頭筋短頭群 (*Mm. triceps brachii brevis*) の起始によって占められる. 外側上顆 (ectoepicondyle) に

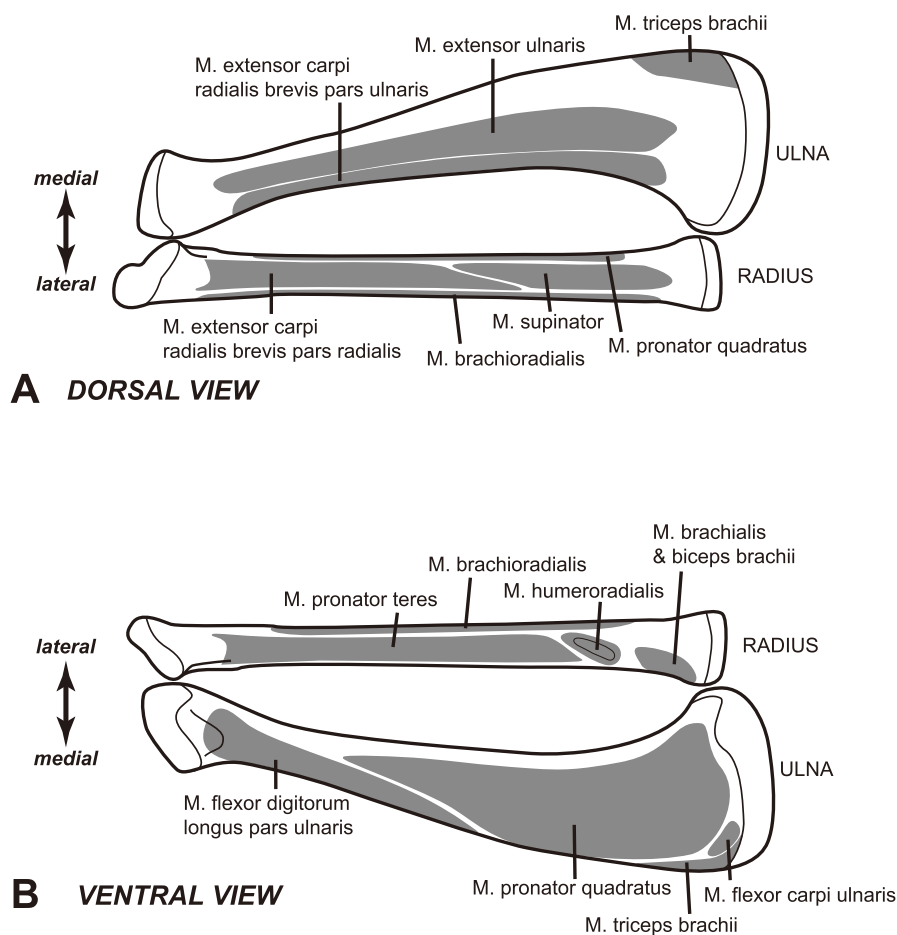


図6. 前腕（尺骨及び橈骨）の筋付着部（*C. crocodilus*）。A. 右背側。B. 右腹側。

は前腕伸筋群が起始する。これらは外側から腕橈骨筋（*M. brachioradialis*），長橈側手根伸筋（*M. extensor carpi radialis longus*），回外筋（*M. supinator*），総指伸筋（*M. extensor digitorum communis*），尺骨伸筋（*M. extensor ulnaris*）の順に並ぶが，その境界は骨からでは特定できない。

上腕骨腹側では，骨頭の内側に肩甲下筋が停止し，その遠位には尾肩甲上腕筋の停止がある。三角胸筋稜の基部には大きな窩があり，腹側短烏口腕筋が筋性に停止する。先端には上烏口骨筋群が停止し，その遠位部分を胸筋（*M. pectoralis*）の停止が囲む。この2筋は短く強い腱を介して付着し，付着痕は石灰化線維軟骨で覆われる。三角胸筋稜から骨幹中央にかけては上腕筋（*M. brachialis*）が起始する。上腕骨遠位端の内側上顆（*entepicondyle*）には前腕屈筋群が起始する。これらは内側から尺側手根屈筋（*M. flexor carpi ulnaris*），長指屈筋（*M. flexor digitorum longus*），円回内筋（*M. pronator teres*）の順に並ぶ。伸筋群同様，個別の付着部は特定できない。

4. 尺骨（ulna，図6）

前腕は尺骨と橈骨からなる。この2骨は互いに関節するものの，間に厚い結合組織を介するため，骨からでは

関節面を明らかにすることはできない。尺骨は近位で骨端幅が大きく，遠位で小さい。遠位端は，線維軟骨をさみ，直接手根骨とは関節しない。

尺骨背側は伸筋群が付着する。骨頭内側に上腕三頭筋の停止があるが，哺乳類のような肘頭（*olecranon*）はできず，三頭筋停止腱内に線維軟骨が形成される。骨幹にはほぼ全長にわたり，尺側伸筋（*M. extensor ulnaris*），短橈側手根伸筋尺骨部（*M. extensor carpi radialis brevis pars ulnaris*）が起始する。

尺骨腹側は屈筋群が付着する。骨頭から近位骨幹はわずかに凹み，ここから方形回内筋（*M. pronator quadratus*）が起始する。この筋は非常に大きく，尺骨の近位をほとんどを占める。また上腕三頭筋停止と方形回内筋起始の間には上腕骨遠位端の尺側部分から続く尺側手根屈筋（*M. flexor carpi ulnaris*）の起始がある。遠位骨幹は長指屈筋尺骨部（*M. flexor digitorum longus pars ulnaris*）の起始が大部分を占める。

5. 橈骨（radius，図6）

橈骨は近位と遠位で骨端幅がほとんどかわらず，遠位端で手根骨と手関節を構成する。橈骨背側は骨幹外側から内側へ，腕橈骨筋，回外筋，方形回内筋の各停止が並

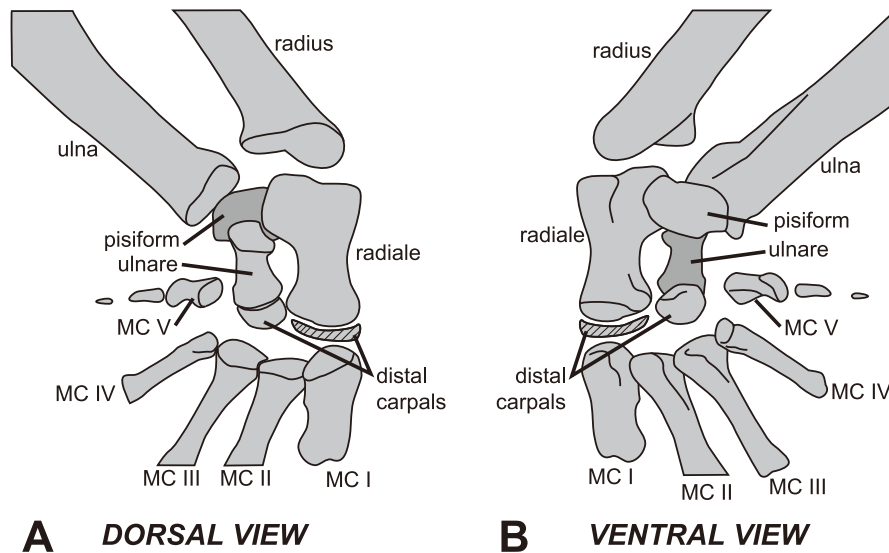


図7. 手根骨. 3D-CTをもとに図を作製. 隣り合う骨同士の隙間は結合組織が埋める. 筋の付着部は結合組織につくものが多いため, 省略 (ナイルワニ *Crocodylus niloticus*). A. 右背側. B. 右掌側. 斜線でおおった遠位手根骨は軟骨であり, 骨化しない. MC I-V = 中手骨I-V.

ぶ. 回外筋の遠位には短橈側手根伸筋橈骨部 (M. extensor carpi radialis brevis) の起始がある.

橈骨腹側は, 近位骨端に上腕筋と上腕二頭筋の停止がある. この2筋は共通腱を作り, 骨にはっきりした付着痕を残す. そのすぐ遠位には上腕橈骨筋の停止があり, 付着部は強力な腱によって粗面となる. 骨幹は円回内筋 (M. pronator teres) の起始によって占められる.

6. 手根骨 (carpal bones, 図7)

手根骨の基本配列モデルは近位列が橈側から橈側手根骨 (radiale), 間手根骨 (intermedium), 尺側手根骨 (ulnare), 豆状骨 (pisiform), 中間列が中央骨 (centrale), 遠位列が母指側から遠位手根骨1-5という順に並ぶ (Romer, 1956). ワニの手根骨は近位が橈側から橈側手根骨 (radiale + intermedium), 尺側手根骨 (ulnare), 豆状骨とならび, このうち前二骨は発達し, 遠位および近位端が広がり中間部が細くなる. 遠位手根骨は退化し, 橈側および尺側手根骨の遠位にそれぞれ一つずつある. 遠位尺側手根骨は橈円体で, 遠位手根骨4と5が癒合したものである. 遠位橈側手根骨は薄い円盤状の線維軟骨で, ほとんど骨化しない. 中央骨由来である. この手根骨は長い軟骨板によって第5中手骨と結合するが, この軟骨板は遠位手根骨2と3が癒合したものであるとされる (Müller and Alberch, 1990). 手根骨には前腕の伸筋/屈筋群が停止し, 手内在筋の起始が多数あるが, これらの筋は同時に靭帯や手根骨をつなぐ結合組織からも起始する. 図7に示すように手根骨同士の間には隙間が多く, そこに厚い軟骨・半月や靭帯が入り込むため, 手掌部分においては筋の起始/停止を骨に求めることはあまり意味がない.

筋系

1. 背側体幹筋群 (dorsal group, trunk musculature; 図8, 表1)

これらの筋のほとんどは起始・停止が広い部分にまたがることより, 作動筋としてよりも肩帯を体幹につなげる動的固定の要素が強いといえる.

a. 僧帽筋 (M. trapezius)

一番浅層にある薄い筋で, 肩帯の頭背側を覆う. 尾側の一部は広背筋につながる. 正中の骨板 (scute) と胸背腱膜 (thoracodorsal fascia) から起始し, 偽肩峰の背側部で肩甲骨頭側縁に停止する. 第7脊髄神経支配. 著者の観察でも副神経の支配はないようである. *A. mississippiensis* と *C. acutus* では僧帽筋の停止がこの他に肩甲骨三角筋と大円筋の起始の間にもあると報告されている (Meers, 2003). 前方 (頭側) 線維は肩甲骨の前突を行い, 後方 (尾側) 線維は肩甲骨の挙上を行う.

b. 広背筋 (M. latissimus dorsi)

僧帽筋の尾側に広がり, 肩帯の尾背側を広く覆う筋. 僧帽筋とともに一番浅層にある. 胸背腱膜から第6胸肋骨にかけて起始する. 頭側縁と尾側縁が収束して腱となり, 上腕三頭筋の内側長頭と外側長頭の間を通過して上腕骨の背側に停止する. 広背筋の深層の大円筋は, 広背筋と共通腱を形成する. この停止は結節 (tubercle) をつくり, 骨標本からもよく観察できる. 腕神経叢の背側成分から分岐する. 肩関節を内転, 上腕を挙上させる作用を持つ.

c. 肩甲挙筋 (M. levator scapulae)

僧帽筋に覆われ, 肩甲骨の頭側に位置する筋. 厚さ, 幅ともに大きく, 強力な筋である. 第4-6頸肋骨から起始し, 肩甲骨頭側縁に停止する. クロコダイル属 (*Crocodylus*)

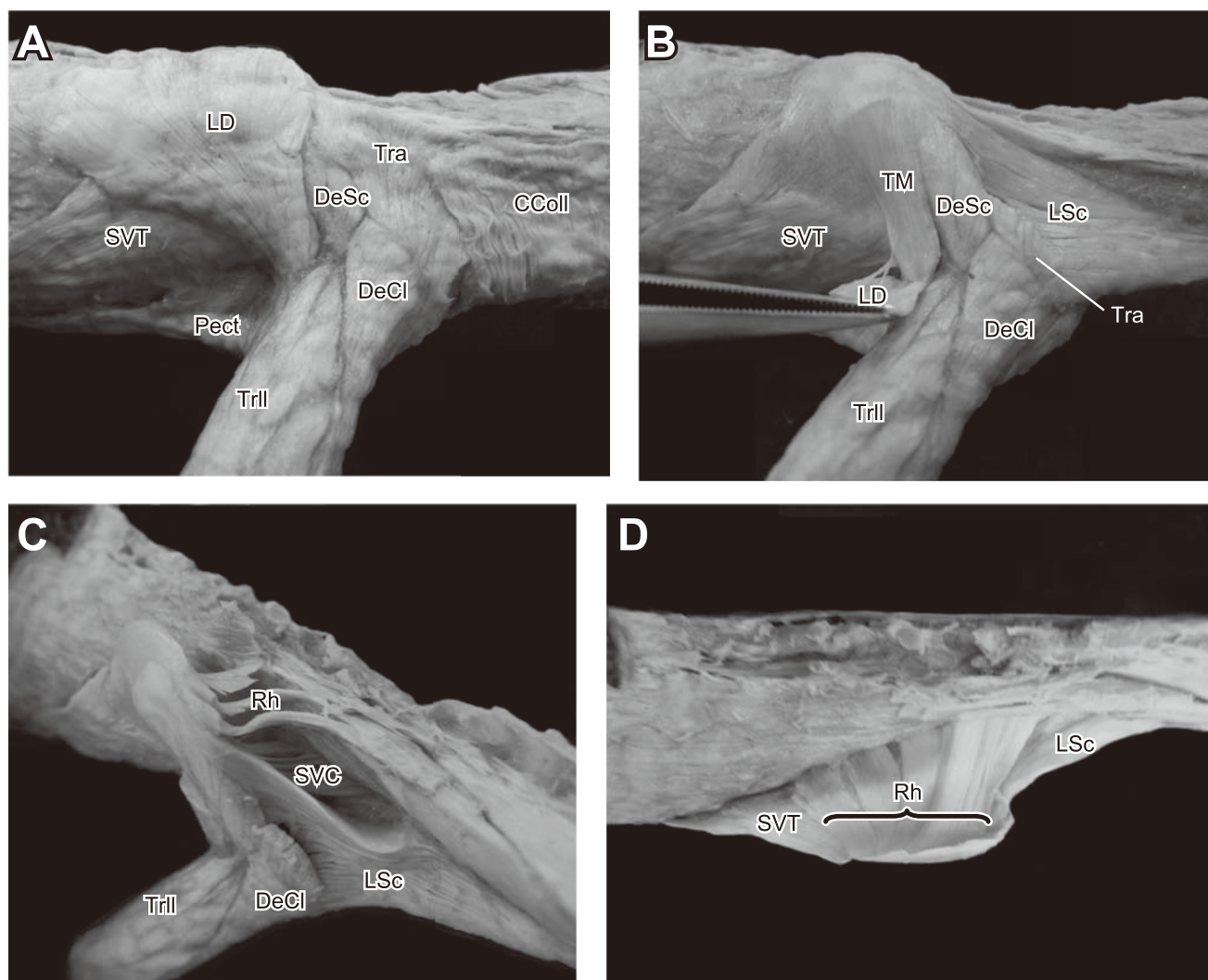


図8. 肩帯と体幹を結ぶ筋 (*C. crocodilus*). A. 右側面浅層. 上皮および結合組織を除去した状態. B. 右側面 第2層. 頸収縮筋・僧帽筋・広背筋を除去した状態. C. 右上側面. 肩甲骨を外側に引き、肩甲骨と体幹をつなぐ筋を示す. 肩甲骨翼背側には菱形筋、腹側には頸腹鋸筋が走る. D. 右背面. 肩甲骨を外側に引き、菱形筋を大きく広げる. 菱形筋は四つの筋腹に分かれ広い付着域をもつが、非常に薄い筋である. CColl, 頸収縮筋; DeCl/Sc, 鎖骨/肩甲三角筋; LD, 広背筋; LSc, 肩甲骨挙筋; Pect, 胸筋; Rh, 菱形筋; SVC/T, 頸/胸腹鋸筋; TM, 大円筋; Tra, 僧帽筋; Tril, 上腕三頭筋外側長頭.

では停止が鳥口骨頭側縁まで広がる (Meers, 2003). 本研究に用いた *C. siamensis* も *Caiman crocodilus* に比べ広く付着していた. 第7脊髄神経支配. 肩甲骨の前突を行う. また肩甲骨を固定すれば、頸部を側屈させる.

d. 胸腹鋸筋 (*M. serratus ventralis thoracis*)

第1-3胸肋骨から起始し、肩甲骨尾側縁に停止する. 作用は肩甲骨の後退・下制.

e. 頸腹鋸筋 (*M. serratus ventralis cervicalis*)

中斜角筋の深層、第6-8頸椎の頸肋骨から起始し、肩甲骨背側縁に停止する. 作用は肩甲骨の前突・下制.

f. 菱形筋 (*M. rhomboideus*)

頭横突棘筋 (*M. transversospinalis capitis*) と後棘頭筋 (*M. spinocapitis posticus*) の間の筋膜から起始し、肩甲骨の背側縁に停止する. 作用は肩甲骨の挙上.

2. 腹側体幹筋群 (Ventral Group, Trunk musculature; 図9, 表1)

下記の筋に加え、舌骨下筋群 (*Mm. Infrahyoidei*) および頸筋群 (*Mm. colli*) が肩帯に付着する. これらは肩甲骨舌骨筋 (*M. omohyoideus*), 胸骨舌骨筋 (*M. sternohyoideus*), および胸骨下顎筋, 頸長筋 (*M. longus colli*) である. これらの筋は、肩帯に付着するものの、前肢の運動にはほとんど関与しないため、本稿では省略する.

a. 胸筋 (*M. pectoralis*)

腹側の浅層にある非常に大きな筋で、胸骨乳突筋 (*M. sternomastoideus*) の停止腱によって、それより深層にある頭側頭と浅層にある尾側頭に分けられる. 頭側頭は胸骨の胸骨柄から起始し、尾側頭は胸骨体から第8肋骨の胸骨部から起始する. 胸筋の停止は起始に比べると小

表1. 体幹筋群.

Table 1. Trunk musculature.

名称	主な起始	主な停止	主な作用	支配神経
背側群 Dorsal group				
僧帽筋 M. trapezius	骨板と胸背腱膜	肩甲骨頭側縁	肩甲骨の動的固定・前突(前方線維), 挙上(後方線維)	第 7 脊髄神経
広背筋 M. latissimus dorsi	胸背腱膜～第 6 胸肋骨	上腕骨背側	肩関節の内転, 上腕の挙上	腋窩神経
肩甲挙筋 M. levator scapulae	第 4-6 頸肋骨	肩甲骨頭側縁	肩甲骨の動的固定・前突 頸部の側屈	第 7 脊髄神経
胸腹鋸筋 M. serratus ventralis thoracis	第 1-3 胸肋骨	肩甲骨尾側縁	肩甲骨の動的固定・後退・下制	
頸腹鋸筋 M. serratus ventralis cervicalis	第 6-8 頸肋骨	肩甲骨背側縁	肩甲骨の動的固定・前突・下制	
菱形筋 M. rhomboideus	頭横突棘筋と後棘頭筋 の筋膜	肩甲骨背側(軟骨 部分)	肩甲骨の動的固定・挙上	
腹側群 Ventral Group				
胸筋 M. pectoralis	頭側頭は胸骨柄, 尾側 頭は胸骨体～第 8 肋骨	三角胸筋稜	肩関節の内転, 上腕の下制	腕神経叢胸筋枝
肋烏口筋 M. costocoracoideus				
浅部 pars superficialis	第 1, 2 胸肋骨	烏口骨尾側縁	烏口骨の後退	第 9-11 脊髄神経
深部 pars profundus	腹肋	烏口骨頭側縁		

さく, 収束して上腕骨の三角胸筋稜に停止する. 肩関節を内転, 上腕を下制させる強い筋であるため, ハイウォークやギャロップ時に体幹を支える主な筋であると考えられている. 腕神経叢の腹側にある胸筋枝が支配する.

b. 肋烏口筋 (M. costocoracoideus = M. pectoralis minor)

胸筋の深層にあり, 烏口骨とその尾側にある肋骨をつなぐ筋. 浅層と深層に分けられる. 烏口骨を後退させる働きがあると考えられる. 第 IX-XI 脊髄神経支配. このうち第 IX 脊髄神経は腕神経叢の腹側枝である. 支配神経が筋の深層から入ること及び腹側横筋のすぐ外側にあることから, 村上(1988)は内肋間筋の変異としているが, 腕神経叢から支配枝が伸びること, 明らかに肋間筋と異なった筋束を作ることから胸筋系の筋と考えられ, 小胸筋と相同だと考えられる.

浅部 (pars superficialis): 大部分が第 1 胸肋骨から起始し, 残りの部分が第 2 胸肋骨から起始する. 停止は烏口骨の尾側縁から胸-烏口骨関節付近である.

深部 (pars profundus): 浅部よりも深層に位置し, 小さい. 自由肋骨から起始し, 烏口骨頭側縁に停止する.

3. 背側肩帯筋群 (Dorsal group, Pectoral girdle musculature; 図 9, 表 2)

a. 三角筋群 (Mm. deltoideus)

肩関節の強力な外転筋. 肩甲三角筋 (M. deltoideus scapularis) と鎖骨三角筋 (M. deltoideus clavicularis) の 2 筋に分けられる. ワニには鎖骨がないので, 鎖骨三角筋ではつじつまが合わないが, トカゲ類での鎖骨三角筋と付着部位・形態が類似しているため, 慣例的に使われている.

肩甲三角筋 (M. deltoideus scapularis): Cong et al.

(1989)では肩甲背筋 (M. dorsalis scapulae) とされている. 羽状筋であり, 生理的断面は大きい. 肩甲骨の肩甲翼から起始し, 頭側で僧帽筋と肩甲挙筋, 尾側で大円筋と接する. 停止は腱となって上腕骨骨頭付近の背外側縁に停止する. その遠位には鎖骨三角筋の停止がある. 肩関節の外転, 挙上に働くと考えられる (Meers, 2003). 腋窩神経によって支配される. この枝は鎖骨三角筋枝と共通枝を作る. Meers (2003) ではさらに広背筋枝とも共通枝をつくるとされているが, 本研究では確認できなかった.

鎖骨三角筋 (M. deltoideus clavicularis): 僧帽筋に一部覆われる. 起始は肩甲骨の偽肩峰であり, 尾側で背側烏口腕筋と接する. 停止は三角胸筋稜の背側で, 遠位で上腕筋と上腕橈骨筋に接する. この筋は肩関節の動的固定の作用を持つほかに, 上腕骨を外転させる作用を持ち, ハイウォーク時に使われると考えられている (Meers, 2003). 腋窩神経支配. 肩甲三角筋と共通枝をつくるほか, 尾肩甲上腕筋との共通枝からも支配枝を受ける.

b. 大円筋 (M. teres major)

広背筋の深層にあり, 肩甲骨の肩甲翼から起始する. 頭側で肩甲三角筋の起始, 尾側で胸腹鋸筋 (M. serratus ventralis thoracis) の起始と接する. 停止付近では腱となって, 広背筋の停止腱の深層を下行し, 上腕骨の背側近位に広背筋と共に停止する. 大円筋は *C. acutus* ではあまり発達しない (Meers, 2003). 広背筋と共に肩関節を内転させ, 上腕を挙上させる. 橈骨神経と腋窩神経の分岐部付近から起こる枝によって支配される. この枝は広背筋の一部も支配する. 大円筋という名称はワニの他に哺乳類でも使われるが, ワニには, 小円筋 (teres minor)

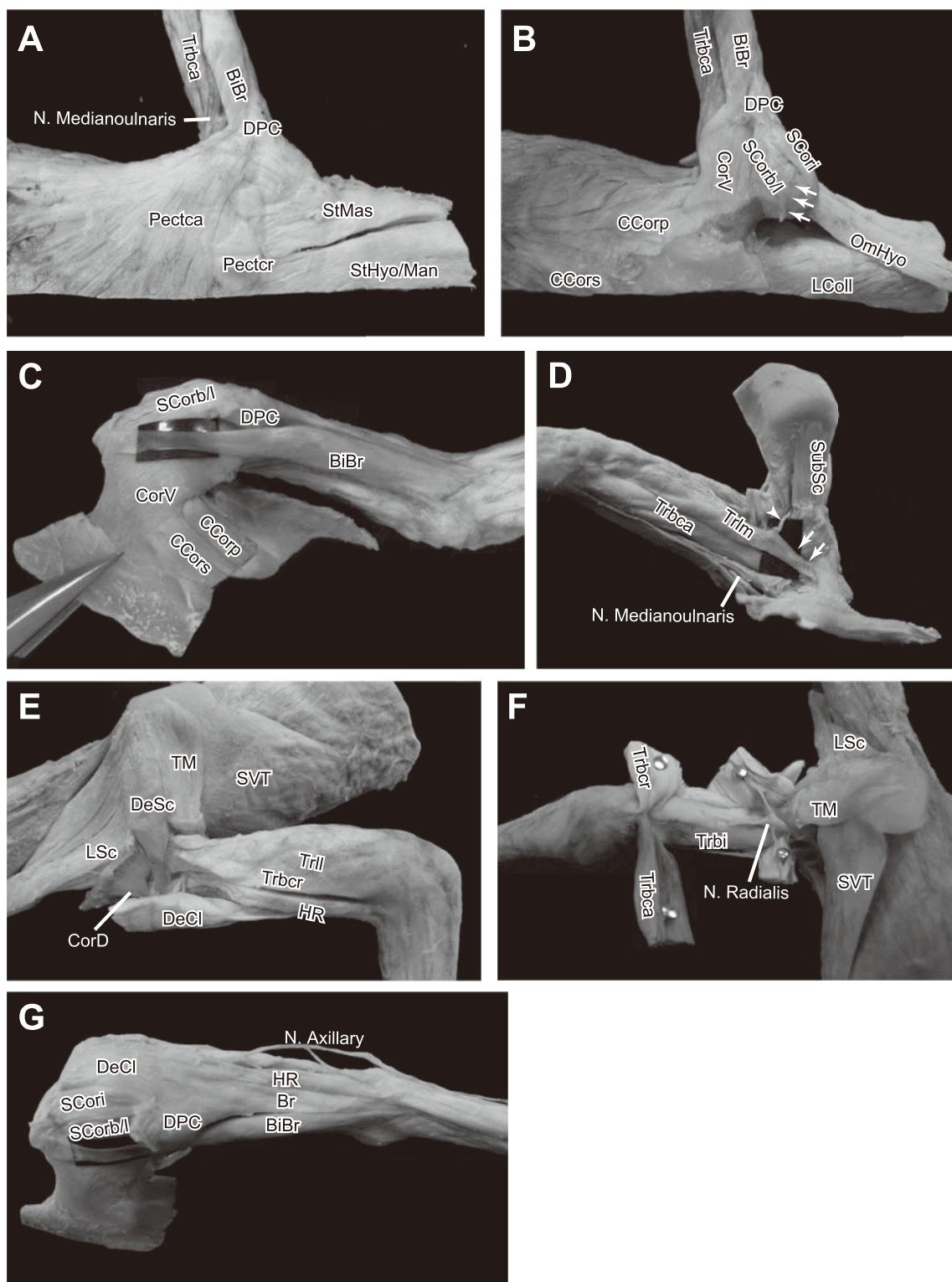


図9. 肩帯・前肢の筋 (*C. crocodilus*). A. 右腹側浅層. 上皮および結合組織を除去した状態. 胸筋は三角胸筋稜に停止する. B. 右腹側第2層. 胸筋, 胸骨舌骨筋, 胸骨下顎筋, 胸骨乳突筋を除去した状態. 短/長上烏口骨筋と間上烏口骨筋の間から上烏口神経の皮枝が出る (矢印). C. 左腹側. 別標本. 上腕二頭筋は二頭にはならず, 幅広く長い一枚の腱膜が烏口骨から起始する. D. 左肩帯内側. 広背筋, 僧帽筋, 胸筋, 肋烏口筋, 頸/胸腹鋸筋, 菱形筋, 肩甲挙筋, 肩甲舌骨筋等, 体幹と肩甲烏口骨をつなぐ筋を切断し, 血管・神経叢を一部除去した状態. 上腕三頭筋内側長頭の起始腱は二又にわかれ, 肩甲骨 (矢頭) と烏口骨 (矢印) にそれぞれ付着する. E. 右肩帯外側. 鎖骨三角筋を支配する腋窩神経は上腕三頭筋外側長頭と頭側短頭の間を通る. F. 左上腕背側面深層. 上腕三頭筋の長頭を除去し, 頭側および尾側短頭を筋腹で切断し反転すると, 上腕骨骨幹の大部分から起始する中間短頭が観察できる. すぐ上を橈骨神経が通る. G. 左上腕下外側. 腹側から上腕二頭筋, 上腕筋, 上腕橈骨筋と並ぶ. 上腕橈骨筋は橈骨神経の支配を受ける. Bibr, 上腕二頭筋; Br, 上腕筋; CCors/p, 肋烏口骨筋浅部/深部; CorD/V, 背側/腹側短烏口腕筋; DeCl/Sc, 鎖骨/肩甲三角筋; DPC, 三角胸筋稜; HR, 上腕橈骨筋; LColl, 頸長筋; LSc, 肩甲挙筋; OmHyo, 肩甲舌骨筋; Pector/ca, 胸筋頭/尾側頭; SCorbi/i, 短/長/間上烏口筋; SubSc, 肩甲下筋; StHyo/Man/Mas; 胸骨舌骨筋/下顎筋/乳突筋; SVT, 胸腹鋸筋; TM, 大円筋/Trbr/ca/i, 上腕三頭筋頭側/尾側/中間短頭; Trlm/l, 上腕三頭筋内側/外側長頭.

表2. 肩帯筋群.

Table 2. Pectoral girdle musculature.

名称	起始	停止	作用	支配神経
背側群 Dorsal group				
三角筋群				
Mm. deltoideus				
肩甲三角筋 M. deltoideus scapularis	肩甲翼の外側面	上腕骨骨頭付近の尾外側縁	肩関節の外転, 上腕の挙上	腕神経叢の背側枝
鎖骨三角筋 M. deltoideus clavicularis	肩甲骨偽肩峰	三角胸筋稜	肩関節の動的固定・外転, 上腕の挙上	腋窩神経支配
大円筋 M. teres major	肩甲翼の外側面	上腕骨の背側	肩関節の内転, 上腕の挙上	橈骨神経 腋窩神経
尾肩甲上腕筋 M. scapulohumeralis caudalis	肩甲骨後縁	上腕骨近位	肩関節の内転, 上腕の挙上	腋窩神経
肩甲下筋 M. subscapularis	肩甲骨内側面		肩関節の動的固定・内転	腋窩神経
腹側群 Ventral group				
上烏口骨筋群				
M. supracoracoideus				
長上烏口骨筋 M. --- longus	肩甲烏口骨の内側面			
間上烏口骨筋 M. --- intermedius	肩甲骨の外側面	三角胸筋稜	肩関節の動的固定・外転	上烏口骨神経
短上烏口骨筋 M. --- brevis	烏口骨の外側面			
短烏口腕筋群				
M. coracobrachialis brevis				
腹側短烏口腕筋 M. --- ventralis	烏口骨の外側面腹側		肩関節の内転, 上腕の下制	
背側短烏口腕筋 M. --- dorsalis	肩甲骨の外側面前方	三角胸筋稜の腹側	肩関節の内転・動的固定	正中尺骨神経

と呼ばれる筋はなく、小円筋と相同とされる筋は尾肩甲上腕筋と呼ばれる。

c. 尾肩甲上腕筋 (M. scapulohumeralis caudalis)

大円筋・上腕三頭筋の外長側頭の深層にあり、肩甲骨尾側縁から起始し、上腕骨背側近位に筋性に停止する筋束の短い筋である。本稿では図示されていないが、起始部は比較的広く、停止部は小さいため、扇形になるこの筋は哺乳類の小円筋と相同とされる (Romer and Persons, 1986)。腋窩神経と橈骨神経の分岐部付近から分岐する肩甲下筋枝との共通枝によって支配される。また腋窩神経からも支配枝を受ける。その配置から上腕骨を挙上させるが、主な作用は肩関節の固定に働くと考えられる。他の爬虫類で見られる頭肩甲上腕筋 (M. scapulohumeralis cranialis) は、ワニにはない (Romer, 1944)。

d. 肩甲下筋 (M. subscapularis)

上腕三頭筋内側長頭の起始腱に一部覆われる。起始は肩甲翼の内側を占める。肩甲下筋起始の背側には頸腹鋸筋の起始があり、尾側には胸腹鋸筋が起始する。筋は背内側から肩関節を覆うように尾側に走り、上腕骨頭の腹内側に腱性に停止する。この筋は肩関節を内転させる作用を持つが、その形状から肩関節の動的固定にも働いていると考えられる。橈骨神経と腋窩神経の分岐部付近から起こる枝に支配される。この枝は尾肩甲上腕筋枝、広背筋枝、大円筋枝と共通枝をつくる。

4. 腹側肩帯筋群 (Ventral group, Pectoral girdle musculature; 図9, 表2)

a. 上烏口骨筋群 (Mm. supracoracoideus)

上烏口骨筋群は哺乳類の棘上筋・棘下筋と相同とされる。ワニの上烏口骨筋は短く、厚い筋であり、肩関節の動的固定・肩関節の外転に働く。この筋の尾側は胸筋があり、両者の停止は一部癒合する。上烏口骨神経によって支配され、以下の三筋に分けられる。

長上烏口骨筋 (M. supracoracoideus longus) : 上烏口骨筋群のうち、筋腹が一番長い。肩甲烏口骨の頭内側から起始し、烏口骨の頭側縁を回り、短上烏口骨筋の内側を通り、停止付近で両筋は癒合し、上腕骨の三角胸筋稜に停止する。

間上烏口骨筋 (M. supracoracoideus intermedius) : 肩甲骨の頭外側から起始し、短上烏口骨筋の外側を走り、上腕骨の三角胸筋稜に停止する。間および短上烏口骨筋の間を上烏口骨神経の皮枝が通る。

短上烏口骨筋 (M. supracoracoideus brevis) : 烏口骨の頭外側から起始する。間および長頭上烏口骨筋にはさまれて位置し、長上烏口骨筋と途中で癒合するが、間上烏口骨筋とは付着部まで分けられる。停止は上腕骨三角筋稜である。

b. 短烏口腕筋群 (Mm. coracobrachialis brevis)

これらの筋は哺乳類に見られる紡錘状の筋ではなく、

表3. 上腕筋群.

Table 3. Brachial musculature.

名称	起始	停止	作用	支配神経
伸筋群 Extensor group				
上腕三頭筋 M. triceps				
外側長頭 longus lateralis	肩関節窩の上方		肩関節の伸展・動的固定, 肘関節の伸展	橈骨神経
内側長頭 longus medialis	肩甲骨と烏口骨の内側後縁(二腱に分岐)			
頭側短頭 brevis cranialis	上腕骨近位から骨幹中央	肘頭	肘関節の伸展	
中間短頭 brevis intermedius	上腕骨近位から骨幹中央 (頭側短頭の深層)			
尾側短頭 brevis caudalis	上腕骨の近位部			
屈筋群 Flexor group				
上腕二頭筋 M. biceps brachii	烏口骨外側面	橈骨頭の遠位	肩関節の動的固定, 肘関節の屈曲・回外	正中尺骨神経
上腕筋 M. brachialis	上腕骨骨幹	橈骨の近位	肘関節の屈曲	正中尺骨神経
上腕橈骨筋 M. humeroradialis	三角胸筋稜遠位	橈骨近位	肘関節の屈曲	腋窩神経

扇形である。

腹側短烏口腕筋 (M. coracobrachialis brevis ventralis) : 胸筋・上腕二頭筋の起始腱の深層にあり, 烏口骨の外側から筋性に起始する強力な筋。起始の尾側には肋烏口筋浅部の停止がある。C. acutusでは起始が肩甲骨の関節窩の頭側まで広がる (Meers, 2003)。三角胸筋稜の腹側に筋性に停止する。肩関節の内転, 上腕の下制に強く働く。腕神経叢の腹側枝支配。

背側短烏口腕筋 (M. coracobrachialis brevis dorsalis) : 鎖骨三角筋の深層にあり, 肩甲骨の頭外側に起始する。頭側で鎖骨三角筋の起始と接する。起始は幅広いが, 筋は扇形になり, 停止は狭い。上腕骨の骨頭外側に腱性に停止し, その背内側には肩甲三角筋の停止がある。肩関節の外転に働くが, 筋の形態から主な作用は動的固定と考えられる。腕神経叢の腹側枝支配。支配神経は背側短烏口腕筋枝であり, 腹側短烏口腕筋枝と共通枝を構成する。

5. 上腕伸筋群 (Extensor group, Brachial musculature ; 図9, 表3)

a. 上腕三頭筋 (M. triceps brachii)

上腕三頭筋と名前がついているが, ワニでは二つの長頭と, 三つの短頭の計五頭に分かれる。これらはすべて尺骨の肘頭に停止し, 強力な肘の伸展作用を持つ。二つの長頭の起始は肩甲骨に付着する二関節筋であるため, 肩関節の伸展にも働く。全て橈骨神経支配。

外側長頭 (longus lateralis) : 上腕骨の外側浅層にあるが, 起始付近では肩甲三角筋の深層を通る。肩甲骨の関節窩の背側から腱性に起始し, 骨に強い付着痕を残す。これは骨化の弱い幼体にも見られる (Meers, 2003)。尾背側には尾肩甲上腕筋の起始がある。筋腹は二つに分かれている場合が多いが, 停止付近で癒合する。停止は肘

頭の外側。

内側長頭 (longus medialis) : Meers (2003) の本文では longus caudalis となっているが, 図では longus medialis となっている。言葉の対応の良さから, 本稿では “medialis” を採用した。上腕の内側浅層にある。起始は幅広い腱が肩甲下筋停止付近を覆い, 二又にわかれて肩甲骨内側と烏口骨内側にそれぞれ付着する。どちらかというとも烏口骨腱の方が太い。停止は肘頭の内側。

頭側短頭 (brevis cranialis) : 上腕骨の近位から骨幹中央に細長い起始を持つ。一部は腱膜に一部は筋性に起始する。筋腹は腹側で上腕橈骨筋, 背側で外側長頭, 深層で中間短頭に接する。この筋は表層に出ている部分は小さく, 大部分は外側長頭に覆われる。停止は肘頭で, 外側長頭のさらに外側。

中間短頭 (brevis intermedius) : 他の三頭筋の深層にある。上腕骨骨幹の大部分から筋性に起始する。停止は肘頭の深層である。

尾側短頭 (brevis caudalis) : 上腕骨近位から筋性に起始し, 筋腹は腹側で上腕二頭筋, 背側で内側長頭, 深層で中間短頭と接する。この筋は上腕骨頭の発達度合いにより大きく起始部が異なる (Meers, 2003)。停止は肘頭の最内側。

6. 上腕の屈筋群 (Flexor group, Brachial musculature ; 図9, 表3)

a. 上腕二頭筋 (M. biceps brachii)

名前は二頭筋だが, ワニでは二頭ではなく, 一頭である。起始は幅広く長い腱が烏口骨の頭外側に付着する。この腱は胸筋の深層にあり, 腹側短烏口腕筋を覆う。起始腱は長く, 筋腹は上腕骨頭を過ぎた辺りから始まる。停止は上腕筋 M. brachialis と共に橈骨頭付近に腱性に停止し, 橈骨結節をつくる。作用は肩関節の屈曲・動的固

定、肘関節の屈曲・回外である。支配神経は正中尺骨神経である。

b. 上腕筋 (M. brachialis)

上腕骨骨幹外側から起始し、筋腹は内側で上腕二頭筋、外側で上腕橈骨筋と接する。上腕二頭筋の停止と共に腱性に橈骨頭付近に停止する。なお、この筋は、哺乳類を含む多くの動物で尺骨に停止するので注意が必要である。作用は肘の屈曲である。支配神経は正中尺骨神経で、上腕二頭筋枝の遠位から分岐する上腕筋枝が入る。

c. 上腕橈骨筋 (M. humeroradialis)

この筋は主竜類とムカシトカゲ (*Sphenodon*) に特徴的であり、他の動物との相同性が定かではない。腋窩神経支配であること、トカゲの発生のある時期に三角筋から分離し、のちに消えてしまう原基が上腕橈骨筋の位置に見られることから、三角筋の一部から派生したとされる (Romer, 1944)。鳥類では前翼膜張筋 (M. propatagialis) がこれに相当するといわれている (Meers, 2003) が、まだこの筋との相同関係が明らかにされたわけではない。上腕骨から橈骨に伸びるかなり大きな筋で、腋窩神経支配である。起始は上腕骨の三角胸筋稜背側で、筋性に起始するが、付着部の粗面が幼体でも上腕骨に残る。この筋の起始の腹側には上腕筋、背側には上腕三頭筋頭側短頭が接する。この筋はインドガビアル (*Gavialis gangeticus*) で発達し、同サイズの *A. mississippiensis* に比べ明らかに大きい (Meers, 2003)。停止は強い腱となって、上腕骨尺骨顆の腹側を通り、橈骨近位の発達した上腕橈骨筋結節に停止する。これは上腕二頭筋停止の遠位にある。作用は肘関節の屈曲である。上腕骨滑車はこの筋の作用線を変え、肘関節に近い所に付着させることにより、より素早い屈曲を行うためとされる (Meers, 2003)。ワニ以外ではこの筋の屈筋作用は見られない。

7. 前腕の伸筋群 (Extensor group, Antebrachial musculature; 図 10, 表 4)

a. 腕橈骨筋 (M. brachioradialis)

ワニでは非常に大きく発達した筋である。この筋は Ribbing (1907) の M. extensor antebrachii radialis, Meers (2003) の回外筋 (M. supinator) である。しかしながら回外筋は橈側手根伸筋の深層にある筋で、浅層にあるこの筋を回外筋とするのは不適當であり、Haines (1939) のように腕橈骨筋とするほうが適當である。上腕骨外側上顆から腱性に起始する。停止は橈骨の遠位骨幹に幅広く付着する。橈骨神経支配。作用は前腕の回外、肘関節の屈曲である。

b. 回外筋 (M. supinator)

Haines (1939), Numata *et al.* (1996) はこの筋を M. extensor radialis profundus, Meers (2003) では M. abductor radialis としているが、1) 橈骨神経が回外筋の下を通り、出てきたところで、後骨間神経となること、2) 回外筋は大多数の動物で後骨幹神経 (橈骨神経深枝)

の最初の分枝となること、3) 上腕骨外側上顆から起始して橈骨近位骨幹に停止すること等、一般的な回外筋の特徴をもつため、本稿ではこの筋を回外筋とする。上腕骨外側上顆から腱性に起始する。浅層に長橈側手根屈筋と総指伸筋の起始がある。筋腹は橈側に長橈側手根屈筋、尺側に総指伸筋があり、両筋に覆われる。停止は橈骨骨幹近位 1/2 の背側面に筋性に付着し、遠位には、短橈側手根伸筋の橈骨部が起始する。作用は肘関節の回外・伸展であるが、より腕橈関節の固定に働いていると考えられる。橈骨神経支配。

c. 長橈側手根伸筋 (M. extensor carpi radialis longus)

Ribbing (1907) は M. extensor carpi radialis, Haines (1939) は M. extensor radialis superficialis としている。橈側手根伸筋は二種あるので、Ribbing (1907) の名称は不適當である。Haines (1939) の“浅superficialis”か Meers (2003) の“長longus”かは両者とも解剖学的に正しいのでどちらでもよいが、停止が手根骨まで延びているので橈側“手根”伸筋とすべきである。従ってここでは Meers (2003) の名称に従う。上腕骨外側上顆から腱性に起始する細い筋である。起始腱は橈側の腕橈骨筋と尺側の総指伸筋腱に挟まれ、深層に回外筋腱が位置するが、起始付近ではこの 4 筋の腱は互いに癒合する。停止は橈側手根骨の背側近位に腱性に付着する。肘関節の回外、屈曲、手関節の背屈に関与する。橈骨神経の長橈側手根伸筋枝支配。この枝は回外筋枝と共通枝をつくる。

d. 短橈側手根伸筋、橈側部／尺側部 (M. extensor carpi radialis brevis pars radialis and ulnaris)

この筋は長橈側手根伸筋の下層にあり、橈骨部と尺側部に分かれる。Haines (1939) では橈側部を M. extensor radialis profundus, 尺側部を M. supinator manus としている。また Ribbing (1907) は尺側部を M. abductor metacarpi II とし、橈側部は触れていない。しかしながらこの両筋は手関節の背側で共通腱を形成することから、本稿では Meers (2003) に従い、短橈側手根伸筋の橈側部と尺側部とした。この共通腱は橈側手根骨の背側中央に停止する。

橈側部 (pars radialis)：長橈側手根伸筋と、総指伸筋の深層にある筋。橈骨背側の遠位骨幹から筋性に起始する。回外筋停止の遠位、長橈側手根伸筋の深層にある。作用は手関節の背屈。橈骨神経の枝である後骨間神経支配。尺側部枝とは共通枝を作る。

尺側部 (pars ulnaris)：総指伸筋と尺側伸筋の深層にあり、橈側で短橈側手根伸筋橈側部および回外筋と接する。橈側部に比べ長く、深層の前腕伸筋の中で一番大きい。橈尺間の骨間膜および、尺骨の内側縁全体から筋性に起始する。作用は橈骨部と共同して手関節の背屈に働く。後骨間神経支配。

e. 総指伸筋 (M. extensor digitorum communis)

Haines (1939) はこの筋を上腕背筋 humerodorsalis と

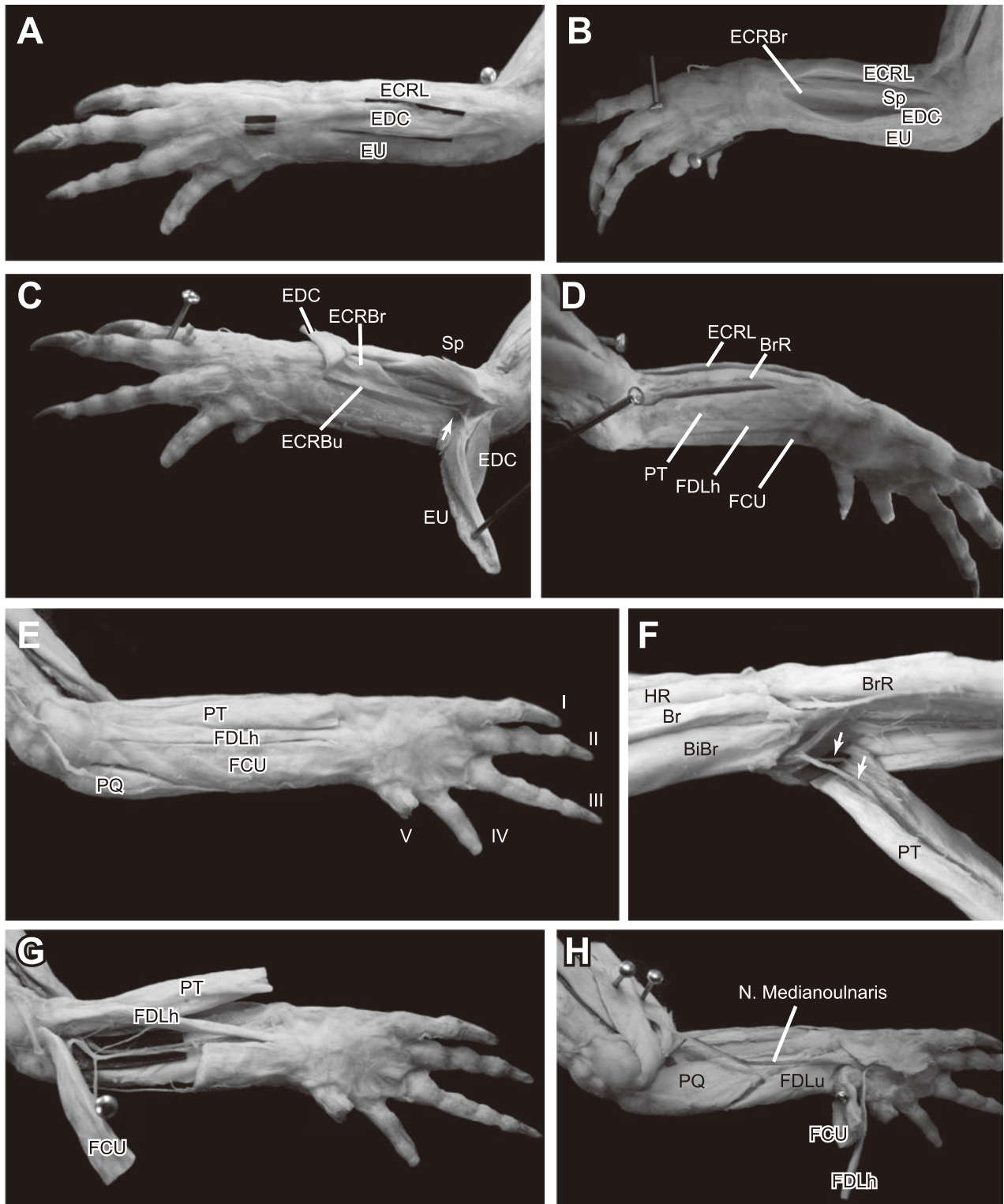


図10. 前腕の筋 (*C. crocodilus*). A. 左前腕背面浅層. 上皮および結合組織を除去した状態. 長指伸筋は薄い腱となって第二中手骨に停止する. B. 長橈側手根伸筋と長指伸筋を分けると間に回外筋が観察できる. 回外筋の遠位には短橈側手根伸筋橈側部の起始がある. C. 前腕伸筋群の浅層を反転したところ. 橈骨神経は回外筋の深層を通して、後骨間神経になり(矢印)、深層の伸筋群に支配枝を出す. 短橈側手根伸筋尺側部は橈側部よりも長い、境界部分は線維が混じること、尺骨伸筋は手根骨に停止を持たないことを示す. D. 左前腕外側. 橈骨筋はヒトと同様、橈骨神経支配ながら、屈筋作用を持つ筋である. E. 左前腕腹側. I指がII指と平行であり、V指が側方に広がるので、ヒトの手を見慣れていると、左右が混乱するかもしれない. この標本ではV指の末節骨が失われている. 円回内筋が非常に大きいこと、橈側手根屈筋がないことを示す. F. 左前腕外側. ワニの円回内筋には2本の支配枝がそれぞれ内側と外側にはいる. 筋腹も内側と外側の間できれいに分けられる. これらの支配枝を出したあと、正中尺骨神経は前骨間神経となる. G. 左前腕腹側. 前腕屈筋群の神経支配. H. 左前腕腹側深層. 方形回内筋は前腕のかなり近位から起始し、かなり発達する. その遠位に長指屈筋尺骨部が観察できる. I-V, 第1~5指. BiBr, 上腕二頭筋; Br, 上腕筋; BrR, 腕橈骨筋; ECRBr/u, 短橈側手根伸筋橈骨部/尺骨部; ECRL, 長橈側手根伸筋; EDC, 総指伸筋; EU, 尺骨伸筋; FCU, 尺側手根屈筋; FDLh/u, 長指屈筋上腕骨部/尺骨部; HR, 上腕橈骨筋; Sp, 回外筋; PQ, 方形回内筋; PT, 円回内筋.

表4. 前腕筋群.

Table 4. Antebrachial musculature.

名称	起始	停止	作用	支配神経
伸筋群 <i>Extensor group</i>				
腕橈骨筋 M. brachioradialis	上腕骨外側上顆	橈骨の遠位骨幹	肘関節の回外	橈骨神経
回外筋 M. spinator	上腕骨外側上顆	橈骨の近位内側面	肘関節の回外・動的固定	橈骨神経 (後骨間神経)
長橈側手根伸筋 M. extensor carpi radialis longus	上腕骨外側上顆	橈側手根骨の背側	手関節の橈屈, 肘関節の屈曲 および動的固定	橈骨神経
短橈側手根伸筋 M. extensor carpi radialis brevis				
橈側部 pars radialis	橈骨の遠位 1/2	橈側手根骨の背側 骨の内側縁	手関節の背屈	橈骨神経 (後骨間神経)
尺側部 pars ulnaris	橈尺間の骨間膜, 尺			
総指伸筋 M. extensor digitorum communis	上腕骨外側上顆	橈骨・橈側の手根骨	肘関節の屈曲・動的固定, 手 関節・MP 関節の背屈	橈骨神経 (後骨間神経)
尺骨伸筋 M. extensor ulnaris	上腕骨外側上顆	尺骨の骨幹外側	肘関節の屈曲	橈骨神経 (後骨間神経)
屈筋群 <i>Flexor group</i>				
円回内筋 M. pronator teres	上腕骨内側上顆・尺 骨近位	橈骨遠位 3/4・骨間膜	肘関節の屈曲・回内	正中尺骨神経
尺側手根屈筋 M. flexor carpi ulnaris	上腕骨内側上顆	豆状骨・尺側手根骨の 腹側	肘関節の屈曲・回内	正中尺骨神経
長指屈筋 M. flexor digitorum longus				
上腕骨部 pars humeri	上腕骨内側上顆	I-III 指の末節から二番 目の指節骨	一番遠位を除く指節間関節の 屈曲, 肘関節の屈曲	正中尺骨神経
尺骨部 pars ulnaris	尺骨骨幹外側縁			
手根骨部 pars carpalis	尺側手根骨の腹側			
方形回内筋 M. pronator quadratus	尺骨骨幹	橈骨骨幹	前腕の回内 橈尺間の動的固定	正中尺骨神経 (前骨間神経)

し, Meers (2003) は尺側手根伸筋 M. extensor carpi ulnaris としている. しかしながら, この筋は指に届かず, 指伸筋としての作用はないものの, 走行・神経支配ともに総指伸筋 M. extensor digitorum communis に相当するとして, 大多数の著者はこの筋をそのまま総指伸筋と扱っている (Ribbing, 1907; Rabl, 1916; Romer and Parsons, 1986; Russell, 1988; Numata *et al.*, 1996). 従って本稿もこの筋を総指伸筋とする. 長橈側手根伸筋の尺側を平行に走る表層の筋であり, 短橈側手根伸筋を覆う. 尺側には尺骨伸筋が平行に走る. 上腕骨外側上顆から腱性に起始し, 橈側手根骨に筋性に, 第2中手骨の近位端に腱性に停止する. 作用は手関節の背屈および中手指節間関節 (metacarpophalangeal joint, MP 関節) の伸展に加え, 肘関節の伸展作用も持つ. 後骨間神経支配.

f. 尺骨伸筋 (M. extensor ulnaris)

橈骨神経支配で, 外側上顆から起始するために伸筋群に属するが, 機能から見ると肘関節の屈曲に働く筋である. このため, Meers (2003) は M. flexor ulnaris とした. しかしながら, 相同関係からするとこの筋は Haines (1939) のように M. extensor ulnaris とするのが適当であると考えられる. 総指伸筋の尺側にあり, 総指伸筋と一部癒合しつつ, 上腕骨の外側上顆から腱性に起始する. 停止は尺骨の骨幹背側に付着し, その橈側には短橈側手根伸筋尺側部の停止がある. ちなみにトカゲ類ではこの

筋は尺側手根骨に停止するので尺側手根伸筋とされている. 後骨間神経支配.

8. 前腕の屈筋群 (Flexor group, Antebrachial musculature, table 4)

a. 円回内筋 (M. pronator teres)

内側上顆から大部分起始する筋で, 残りは尺骨近位の関節包から起始する非常に大きな筋であり, *C. siamensis* では橈骨側に小さな筋束が独立することがある. Ribbing (1907) の flexor antebrachii radialis である. 長指屈筋の橈側にあり, 屈筋群のうちで一番橈側に位置する. 停止は橈骨の骨幹腹側遠位 3/4 で筋性に停止し, 一部は骨間膜に停止する. 作用は肘関節の屈曲と回内, 姿勢を保つための動的固定に使われていると考えられている. 正中尺骨神経が, この筋の深層を通り, 二本の支配枝が橈側と尺側の筋束に別々に入り込む. このことはもともと二つあった筋が一つになったこと示し, 本来の円回内筋と橈側手根屈筋が合わさってこの筋になったと考えられる.

b. 尺側手根屈筋 (M. flexor carpi ulnaris)

長指屈筋の尺側に位置し, 屈筋群のうち一番尺側にある. 非常に大きな筋で, 上腕骨内側上顆からは強い腱として, 尺骨近位骨幹からは筋性に起始する. 尺骨の起始はそれほど大きくない. 尺骨に沿って走り, 豆状骨と尺側手根骨に停止する. 作用は肘関節の屈曲および動的固定. 正中尺骨神経支配.

c. 長指屈筋 (M. flexor digitorum longus par humeri, pars ulnaris, and pars carpalis)

この筋は Ribbing (1907) の M. flexor primodialis communis であり、起始は三頭ある。すなわち上腕骨から起始する筋束 (pars humeralis), 尺骨から起始する筋束 (pars ulnaris), 手根骨から起始する筋束 (pars carpalis) である。これら三頭は中央を走る共通腱 (中央腱) に付着する。この腱は橈側手根骨の鈎状突起によって方向をかえ、三つの腱に分岐する。この3腱はI, II, III指の腹側を走り中手骨の中間辺りで二又に分かれ、I-III指の末節から二番目の指節骨 (penultimate phalanges) に停止する。手関節の掌屈、I-III指のMP関節、一番遠位を除くそれぞれの指節間関節を屈曲する。また肘関節の弱い屈曲と動的固定にも働く。正中尺骨神経支配

上腕骨部 (pars humeralis) : 起始は上腕骨の内側上顆から起こる。橈側の円回内筋、尺側の尺側手根伸筋の間にあり、前記の2筋に比べ、筋腹は細い。起始の一部は尺骨からも起こる。停止腱は屈筋支帯の下を通り、中央腱に癒合する。

尺骨部 (pars ulnaris) : 長指屈筋中、一番大きな筋束で尺側手根屈筋の深層にあり、尺骨の骨幹遠位1/2から起始する。停止腱は屈筋支帯の下を通り、近位手根骨辺りで中央腱に癒合する。

手根骨部 (pars carpalis) : 尺側手根骨の腹側および、手根骨間に走る靱帯から起始する非常に小さな筋束。停止は中央腱の深層で一部筋性だが、残りは腱性に付着する。その起始の部分から Meers (2003) は手指の屈曲および伸展作用をもつと考えたが、中央腱を尺側に引く作用はあるが、筋束が小さいこと、長さが短いことから、屈曲及び伸展というよりも、中央腱を安定させる働きであると考えられる。

d. 方形回内筋 (M. pronator quadratus)

橈骨と尺骨の間を走る筋で、屈筋群の最深層に位置する。尺骨の骨幹ほぼ全長にわたって筋性に起始し、橈骨の骨幹ほぼ全長にわたって腱性に停止する。*C. acutus* と *C. siamensis* では橈骨停止部分も大部分が筋性である (Meers, 2003)。停止は起始よりも小さいため、筋は三角形になる。前腕の回内および橈尺間の安定に働く。正中尺骨神経から分岐する前骨間神経支配。

骨付着の形態

哺乳類の腱・靱帯の骨付着部 (エンテシス, enthesis) の形態は大きく分けて、direct insertion と indirect insertion がある。Direct insertion では靱帯／腱実質から非石灰化線維軟骨、石灰化線維軟骨、骨という4層が見られるのに対し、indirect insertion とは靱帯／腱実質が骨膜に移行し、直接靱帯／腱線維が骨に入らないものと定義されている (Woo *et al.*, 1988; 図11A)。しかしながら、様々なエンテシスを観察すると、従来 indirect insertion に

分類されているものでも、骨間膜や大腿骨粗線などは靱帯／腱線維が骨膜を通り越して直接骨内に入るものがある。爬虫類になると、骨端の骨化が弱いため、軟骨に直接線維が入り込むものなど、更に様々な形態が見られる (Suzuki *et al.*, 2002)。従って爬虫類の骨を見ると direct insertion, indirect insertion 双方の靱帯／腱の停止部が残っているものが見られる。ここでワニの腱・靱帯の骨付着部の形態が哺乳類と比べてどのように異なるのかという点を挙げたい。

- 1) 骨端は厚い軟骨や骨膜に覆われているために、骨端部に付着する腱・靱帯の跡はあまり残らない。残っているように見えるのは基本的に軟骨または、骨膜の跡であることが多い (図11B)。
- 2) 典型的な direct insertion を持たない。基本的に哺乳類の direct insertion は骨端に見られるが、1に挙げた特徴のため、ワニの骨端に見られるものは全て indirect insertion である。
- 3) 骨幹に残る付着部は線維軟骨を含まないが、靱帯／腱線維が直接骨内に入る (図11C)。
- 4) 骨幹部は皮質骨が非常に厚く、骨代謝が活発でないため、偏光顕微鏡で観察すると、骨の内部から付着部の線維方向がずっと保存されている (図11D)。
- 5) 付着部が明らかでない部分でも骨内の線維方向を偏光顕微鏡で観察することができる (例えば大腿骨の内転筋1など、図11D)。
- 6) ワニの1次オステオンが、付着部の線維方向に配列するため (図11E)、骨や化石の micro CT でも付着部の方向を特定できる可能性がある。

このような特徴を用いることにより、対象とする筋を限定すれば化石からでも比較的是っきり付着方向を特定することができる。肩帯・前肢に限ると、付着方向を特定できそうな部分として、肩甲骨にある僧帽筋／肩甲挙筋停止、上腕三頭筋の長頭起始、鳥口骨にある上腕二頭筋起始、上腕骨にある広背筋停止、尺骨にある上腕三頭筋停止、橈骨にある上腕橈骨筋停止等が挙げられる。一方骨端の付着部は、強力な筋停止があったり、かなり大きな隆起ができるため、注目度が高いが、このような部分は主に共通腱の起始／停止であること、厚い軟骨／骨膜を介することにより、付着部らしきものが残っていても、範囲の特定が困難であることより、定量的な研究を行う上で問題がある。

化石を研究する上で筋／腱付着部というのは重要な情報になりうるが、全ての筋がはっきりした付着痕を残すわけではなく、上記に述べた理由で強力な筋の付着痕が骨に明らかに残るというわけでもない。しかしながら、対象を慎重に絞り、腱付着部の構造を偏光顕微鏡観察することによって、いくつかの筋に関しては骨内に残っている腱線維の配向性を明らかにすることができる。また腱付着部は直下のオステオンの形態や、骨梁の走行に影

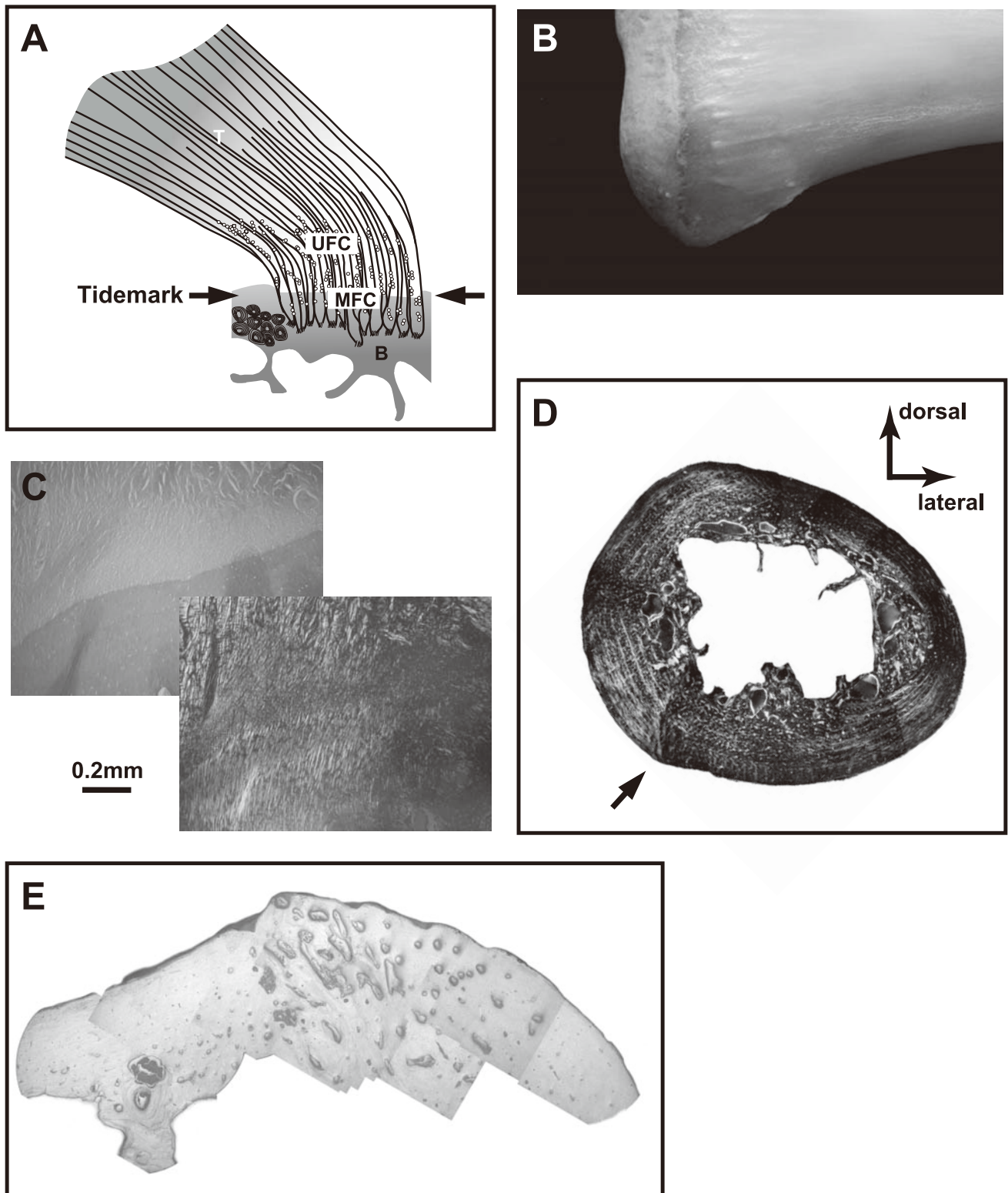


図11. エンテシス（腱／靱帯の骨付着部）の構造。A. 一般的な哺乳類のエンテシスの模式図。Suzuki *et al.* 2002より改変。腱／靱帯と骨の間に非石灰化線維軟骨および石灰化線維軟骨を挟む。T, 腱または靱帯実質；UFC, 非石灰化線維軟骨；MFC, 石灰化線維軟骨；B, 骨。B. *C. niloticus*の上腕骨頭付近。何本かの溝が観察できるが、これは厚い骨膜が付着していた痕跡であり、純粋な筋の付着痕ではない。C. 広背筋の上腕骨停止部。エンテシスに線維軟骨は見られないが、偏光顕微鏡像（下）でみると線維の連続性は骨内に入っても保たれている。骨が絶えずリモデリングしている哺乳類のエンテシスでは、このような構造は見られない。D. 大腿骨の横断面の偏光顕微鏡像。内転筋の停止部分のみ成長停止線（LAGs, lines of arrested growth）がなく、それらと別な走行を持った“すじ”が観察できる（矢印）。この部分には目立つ隆起や結節を持たないことに注意。E. 広背筋停止部での上腕骨横断面（反射顕微鏡像）。この部分には結節があり、簡単に肉眼で付着部を識別できる。切片にすると、内部の一次オステオンが広背筋の腱線維と同じ方向に走っている。広背筋の腱線維の方向は骨内に保存されているため（11-C参照）、対比が可能である。

響を及ぼすため、骨梁構造を解析することにより、筋／腱の定量的な走行に関する研究に役立つ可能性があるといえる。

謝辞

神奈川県立生命の星博物館の樽創氏にはナイルワニをお借りしました。また北海道医薬専門学校の福井信喜、濱谷美和両先生にはワニのCT撮影、3D構築をしていただきました。

論文発表のきっかけを与えてくださった東京大学大学院理学系研究科の大路樹生准教授、大橋智之、ロバート・ジェンキンス両博士に感謝いたします。

本稿は、日本の研究者がワニを含めた主竜類の前肢の機能形態についての研究を行うきっかけになればと思い、書きました。筋の知識を身につけることによって化石の見方もいろいろ変わってくると思います。この論文がその一助になれば幸いです。

文献

- Bonnan, M. F. and Senter, P., 2007. Were the basal sauropodomorph dinosaurs *Plateosaurus* and *Massospondylus* habitual quadrupeds? In Barrett, P. M. and Batten, D. J., eds., *Evolution and Palaeobiology of Early Sauropodomorph Dinosaurs, Special Papers in Palaeontology*, **77**, 139–155. The Palaeontological Association, London.
- Cong, L., Hou, L., Wu, X. and Hou, J., 1989. *The Gross Anatomy of Alligator sinensis Fauvel*. 388p., 科学出版社, 北京.
- Crush, P. J., 1984. A late Upper Triassic Sphenosuchid crocodilian from Wales. *Palaeontology*, **27**, 131–157.
- Davis, D. D., 1936. The terminology of reptilian musculature. *Herpetologica*, **1**, 12–17.
- Dilkes, D. W., 2000. Appendicular myology of the hadrosaurian dinosaur *Maiasaura peeblesorum* from the Late Cretaceous (Campanian) of Montana. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **90**, 87–125.
- Fürbringer, M., 1876. Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. *Morphologisches Jahrbuch*, **1**, 636–816.
- Gasparini, Z., Pol, D. and Spalletti, L. A., 2006. An unusual marine crocodyliform from the Jurassic–Cretaceous boundary of Patagonia. *Science*, **311**, 70–73.
- Giffin, E. B., 1990. Gross spinal anatomy and limb use in living and fossil reptiles. *Paleobiology*, **16**, 448–458.
- Haines, R. W., 1939. A revision of the extensor muscles of the forearm in tetrapods. *Journal of Anatomy*, **73**, 211–233.
- Harris, W., 1939. *The Morphology of the Brachial plexus with a Note on the Pectoral Muscle and Its Tendon Twist*. 117p., Oxford University Press, London.
- Jasinowski, S. C., Russell, A. P. and Currie, P. J., 2006. An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **146**, 301–344.
- Jenkins Jr., F. A., 1993. The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science*, **293A**, 253–267.
- Landsmeer, J. M. F., 1983. The Mechanism of Forearm Rotation in *Varanus exanthematicus*. *Journal of Morphology*, **175**, 119–130.
- Meers, M. B., 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *Anatomical Record*, **274A**, 891–916.
- Mook, C. C., 1921 Notes on the postcranial skeleton in the Crocodilia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **44**, 67–100.
- Müller, G. B. and Alberch, P., 1990. Ontogeny of the limb skeleton in Alligator mississippiensis: developmental invariance and change in the evolution of archosaur limbs. *Journal of Morphology*, **203**, 151–164.
- 村上 弦, 1988. ワニ (*Caiman crocodilus fuscus*) の腹側体幹筋における神経支配—特に肋間神経の形態に関連して—. 解剖学雑誌, **63**, 20–52.
- 長坂拓也, 1996. 爬虫類・両生類800種図鑑. 731p., ピーシーズ, 東京.
- Nicholles, E. L. and Russell, A. P. 1985. Structure and function of the pectoral girdle and forelimb of *Struthiomimus altus* (Theropoda: Ornithomimidae). *Palaeontology*, **28**, 619–628.
- Norman, D. B., 1986. On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **56**, 281–372.
- Numata, N., Kida, M. Y. and Kudo, H., 1996. Ramification patterns of the nerves innervating the forearm extensors in mammals and reptiles. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, **73**, 55–64.
- 森 於菟・小川鼎三・大内 弘・森 富, 1982. 分担解剖学1—総説・骨学・靱帯学・筋学, 第11版. 466p., 金原出版, 東京.
- Rabl, C., 1916. Über die Muskeln und Nerven der Extremitäten von *Iguana tuberculata* Gray. *Anatmischen Heften*, **53**, 681–785.
- Ribbing, L., 1907. Distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säugetiere. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, **23**, 587–682.
- Romer, A. S. and Parsons, T. S., 1977. *Vertebrate Body* 5th ed. 624p., Saunders College Publishing. 平光厲司訳, 1985. 脊椎動物のからだ. 法政大学出版.
- Romer, A. S. and Parsons, T. S., 1986. *Vertebrate Body* 6th ed., 679p., Saunders College Publishing.
- Romer, A. S., 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **46**, 517–606.
- Romer, A. S., 1944. The development of tetrapod limb musculature—the shoulder region of Lacerta. *Journal of Morphology*, **74**, 1–41.
- Romer, A. S., 1956. *The Osteology of the Reptiles*. 772p., University of Chicago Press, Chicago.
- Romer, A. S., 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. An early ornithosuchid pseudosuchian, *Gracilisuchus stipanicorum*, gen. et sp. nov. *Breviora*, **389**, 1–24.
- Russell, A. P., 1988. Limb muscles in relation to lizard systematics: a reappraisal In Estes, R. and Pregill, G., eds., *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*, 493–568. Stanford, California.
- Suzuki, D., Murakami, G. and Minoura, N., 2002. Histology of the bone-tendon interfaces of limb muscles in lizards. *Annals of Anatomy*, **184**, 363–377.
- Shinohara, H., 1996. A warning against revival of the classic tenets of gross anatomy related to nerve-muscle specificity. *Journal of Anatomy*, **188**, 247–248.
- Straus Jr., W. L., 1946. The concept of nerve-muscle specificity. *Biological Reviews*, **21**, 75–91.
- Vickaryous, M. K. and Hall, B. K., 2006. Homology of the reptilian coracoid and a reappraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus. *Journal of Anatomy*, **208**, 263–285.
- Woo, S., Maynard, J., Butler, D., Lyon, R., Torzilli, P., Akeson, W., Cooper, R. and Oakes, B., 1988. Ligament, tendon, and joint capsule insertions to bone. In Woo, S. and Buchwalter, J. A., eds., *Injury and Repair of the Musculoskeletal Soft Tissues*, 133–166. American Academy of Orthopaedic Surgeons, Park Ridge.
- 山田 格, 1986. 支配神経に基づく浅指屈筋の再検討. 解剖学雑誌, **61**, 283–298.