

ワニの筋学 — 古脊椎動物学者に必要な解剖 — I. 上顎, 下顎

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史科学専攻

Myology of Crocodiles I: Jaw muscles

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, Faculty of Science Hokkaido University, Kita-10, Nishi-8, Kita-Ku, Sapporo 060-0810, Japan (showji@mail.sci.hokudai.ac.jp)

背景

はじめに

この解説は2007年3月に行われた古生物学会主催の解剖学ワークショップに使用された資料が元となっている。古脊椎動物学者がある分類群に対し機能形態学(functional morphology)や進化古生物学(paleobiology)の手法を用いて研究する時には、筋系の解剖学の知識は必須である。以前の古脊椎動物の研究は解剖学/生体力学的に無理な復元がいくつか見られたが、最近は近縁種を詳細に解剖して得られた知見を古脊椎動物に適用して新しい解釈を示した研究が注目を浴びている。

ワニの筋系に関する論文は19世紀から高名な解剖学者によって多く出版されており、マクロ的な骨や筋の構造に限って言えば新しい知見はほとんど見当たらないかもしれない。しかしながら、起始・停止のような基本的な部分でも参照した論文によって、種間の違いとは思えないほどの違いがあったり、名称が曖昧であるなどの問題点がある。これらは破格や個体変異に帰せられるものもあるが、どれだけ丹念に付着部を解剖するかも異なる。

このようなことから、英語論文でも用語が一致しない部分が多く、日本人が古脊椎動物の解剖学的アプローチを行う上で用語の問題は大きな障害となっている。そこで我々はこれらの先行研究を踏まえ、爬虫類、特に恐竜に近縁で筋復元のモデルによく使われるワニの解剖の解説を試みた。筋の起始/停止、走行、付着部に焦点を当て、なるべく平易に、単純に記述したつもりである。また現生の動物を主に扱う解剖学者と異なり、古生物学者にとって筋系の解剖のポイントは化石にもしばしば残る付着痕である。付着痕は客観的に筋量、筋の作用方向および働きを評価できる基礎となる重要な手がかりとなり、どの筋がどのような付着痕を残すのかという記載もあわせて行った。

古脊椎動物学者にとっての解剖とは

古脊椎動物の研究者にとって、近縁の現生の動物を解剖することは、対象とする化石動物のイメージを明らかにする上で非常に重要といえる。特に爬虫類の場合、関

節は厚い軟骨と関節半月で覆われており、骨だけでは関節領域や関節角度を決めることが難しく、軟組織を含めた解剖をすることによって初めてわかることも非常に多い。化石爬虫類の復元姿勢も現生の動物の解剖から得られた知見によって大きく変わってきた。恐竜を例にとると、Sir Richard Owenの四つん這いの姿勢から(Goodrich, 1859), Louis Dollo(1883)によるエミューとワラビーの姿勢を基にした直立姿勢を経て、現在ではNorman(1980)のイグアノドン(*Iguanodon*), Newman(1970)のティランノサウルス(*Tyrannosaurus*)などにみられるような、尾を地面につけずに、前かがみになっている姿勢が広く受け入れられている。これらの姿勢変化の変遷は必ずしも状態のいい追加標本が見つかったことによるものだけでない。むしろ、現生の動物との骨学の比較検討に加え、足跡(例えば, Norman, 1980; Wright, 1999)やモルフォメトリクス(例えば, Galton, 1970)な考察を行った結果得られた成果である場合が多い。Dolloがイグアノドンの骨格を復元するとき、自分の考えた復元姿勢にするためにまっすぐだったイグアノドンの尻尾を壊して無理に曲げたという話もある(Norman, 1980)。

しかし、筋学に関しては古生物に十分活用されているとはいえない。古脊椎動物学者にとって筋学が重要であることを認めない研究者はいないと思うが、筋学をどう適用するのかという点になると、はっきりした方針を持っている研究者はずっと少ないように思える(Inuzuka, 1984)。これは筋が残っている化石がほとんどなく、骨のようにそのまま形態をあてはめることは出来ないということが挙げられる。また、筋は骨よりも量が多く、ヒトを例にとると一般的な男性で骨重量の約10倍もあり、体重の40%を占めるために、化石骨から筋を復元することが難しいという点もあげられる。更に爬虫類の筋系はワニ・トカゲ・カメ・鳥類で大きく異なるだけでなく、著者ごとに用語が異なることが多く、機能形態的なアプローチをする上で大きな妨げになっている(Gadow, 1882; Romer, 1923; Schumacher, 1973のシノニムリスト参照)。結局、恐竜もしくはその近縁動物の研究者にとって、“puboischiofemoralis internus”や“iliotibialis externus”

表 1. 腱・筋の名称一覧

和名	英語/ラテン語	略語
頭蓋内転筋腱	cranial adductor tendon	CAT
外側板	lamina lateralis	CATl
内側板	lamina medialis	CATim
下顎内転筋腱	mandibular adductor tendon	MAT
前板	lamina anterior	MATla
後板背側	lamina posterior dorsalis	MATlp-d
後板腹側	lamina posterior ventralis	MATlp-v
外側板	lamina lateralis	MATli
内下顎板	lamina intramandibularis	MATli
後翼突筋腱	pterygoid posterior tendon	PPT
後板	lamina posterior	PPTlp
上板	lamina superior	PPTls
外側板	lamina lateralis	PPTli
和名	英語/ラテン語	略語
下顎内転筋	Musculus Adductor Mandibularis	MAM
外下顎内転筋	MAM externus	MAME
浅部	MAME superficialis	MAMEs
中部	MAME medius	MAMEm
深部	MAME profundus	MAMEp
後下顎内転筋	MAM posterior	MAMP
内下顎内転筋	MAM internus	MAMI
偽側頭筋	Musculus Pseudotemporalis	MPT
内下顎筋	Musculus Intramandibularis	MIM
前翼突筋	Musculus Pterygoideus Anterior	MPA
後翼突筋	Musculus Pterygoideus Posterior	MPP
下顎外転筋	Musculus Abductor Mandibularis	MAdM
下顎下制筋	Musculus Depressor Mandibularis	MDM

という名称は目にしたことがあるが、それがどの部分にあり、どういう作用を持つのか？という問いに答えられる人はずっと少なくなってしまうという問題に行き着く。ただ古脊椎動物学者にとって重要なのは、筋の名称よりどのような筋が骨のどこに付着しているのか？それは骨形態にどう影響を及ぼしているのか？という点である。従って、骨の隆起である三角胸筋稜 (deltopectoral crest) や、第四転子 (4th trochanter) にどの筋が付着し、その付着部がどういう形態 (方向・大きさ) をしているのかという評価のほうが古生物学的に重要である。

研究史

ワニは鳥類とともに現生の主竜類に属する。古脊椎動物学でよく研究されている恐竜は様々な面で鳥類に類似している部分が多いことが明らかになってきたが、鳥類は“飛ぶ”という機能のために特殊化しており、恐竜の基本的なボディプランはワニと類似していることが多い。

ワニの筋は、古くから研究されてきた。19 世紀にはドイツをはじめとして、すでに幾つもの論文が出ている (Gregory and Camp, 1918 の総説に詳しい)。しかしながらこの当時、ワニの筋の記載においてはヒトで見られる筋をそのまま当てはめており、ヒトにはない筋・ヒトとは明らかに形態が異なる筋などは、どれをヒトの筋に割り当てるかという混乱が常にあった。更に同名の筋が本当に相同であるのかというもっと根本的な問題も議論されずにいた。このような問題に対し、1876 年、Fürbringer はワニの肩帯・上腕の解剖の論文において、爬虫類は筋系そのものが再構築され、ヒトと異なる形態に進化したため、ヒト

と同じ名前にする意味がないとし、起始と停止をつなげた筋の名称を提唱した。これは現在、爬虫類と鳥類に広く採用され、これら動物の筋とヒトの筋の対応をどうすべきかという問題からは解放された。しかし、一方で多数の筋の名前が提案され、混乱の原因にもなった。実際、当時の筋の解剖の論文には必ずシノニムリストが付いている (例えば, Gadow, 1882)。

19 世紀後半のドイツは比較解剖が非常に盛んであり、当時の高名な解剖学者である Gadow (1882) や Fürbringer (1876) が筋の相同性を神経支配の様式に求め、ワニの筋を含めた種々の動物間の筋の対応表が作られた。20 世紀になると、イギリス・アメリカの研究者もワニについて様々な研究を行うようになった。これらの研究者は筋-神経の関係は、当初考えられていたほど厳密でないと、ドイツ系の学者に比べ神経支配をさほど重視せず、起始・停止・走行の位置関係を重要視する記載を行ったのが特徴である (例えば Romer, 1923; Haines, 1934)。これらの研究によっていくつかの相同筋は説得力のある説明がなされたが、骨形態は動物によって様々であり、起始停止そのものが動物間で変化していることは否めず、うまく説明がつかない筋は、無理やり余った筋に当てはめてしまった感が強い。このような事情を踏まえ、本論文では一貫性がないかもしれないが、基本は神経支配で筋を同定し、起始・停止の関係をサポートに使用した。なぜ神経支配を強調するのかは筋のシノニムリストをみていただければ、理解していただけると思う。たとえば, Romer (1923) での恥坐脛骨筋 (puboischiotibialis) は膨大なシノニムリストが付いており、どう呼ぶかを決めるのには参照した論文名を挙げないと混乱してしまう。しかし、ワニにおいて、大腿浅層にある閉鎖神経支配の筋といえば一意的に決まる。また、神経を丹念に追えば目指す筋が教科書の図と多少異なっても (このようなことはよくある)、客観的に同定できるという利点もある。また全てではないが、同じ神経支配の筋は作用と位置が近い場合が多く、同じ神経支配の筋を 1 グループとして分類しやすいということもある。

本論文では、顎関節に付着する筋およびその付着部の形態について解説する。以下に出てくる腱・筋の用語は、特に断りがない限り Busbey (1989) に従ったが、所々不適切な点があるため、Schmacher (1973) の用語で補足した。なお、比較よく引用される Iordansky (1964) のみ用語を対応させた。日本語は Romer and Persons 著、平光厲司訳による“脊椎動物のからだ” (1983) に従った (表 1)。

ワニの顎関節の特徴

ワニは、現生動物において噛む力が一番強いとされている。その力は一番力がかかると考えられている 11 番目の上顎歯で 9452N (ニュートン、力の単位) にもなる (Erickson *et al.*, 2003)。このような力は以下の一般的なワニの筋・骨学的特徴と大きく関連するかもしれない。す

表 2. 腱のシノニムリスト

名称		Iordansky (1964)	Schmacher (1973)	van Drongelen & Dullemeijer (1982)*	Busby (1989)	起始/停止筋
頭蓋内転筋腱 cranial adductor tendon, CAT	外側板	A tendon	lamina lateralis	aponeurosis II	lamina lateralis	外下顎内転筋 中部, 深部
	内側板	B tendon	lamina medialis/ aponeurosis 4	aponeurosis IV	lamina medialis	後下顎内転筋 後翼突筋
下顎内転筋腱 mandibular adductor tendon, MAT	前板	Stem tendon	lamina anterior	tendon B	lamina anterior	前翼突筋
	後板背側	X tendon	lamina posterior	aponeurosis XI, XIII	lamina posterior	後下顎内転筋 後翼突筋
	後板腹側		aponeurosis 5	aponeurosis V	lamina posterior	後翼突筋 偽側頭筋
	外側板	--	--	--	lamina lateralis	外下顎内転筋深部
	間下顎板	--	--	aponeurosis IX	lamina intermandibularis	内下顎筋
後翼突筋腱 pterygoid posterior tendon, PPT	後板	U tendon	aponeurosis 2	aponeurosis VI	lamina posterior	後翼突筋
	上板	Semi-ring tendon	aponeurosis 6	aponeurosis III	lamina superior	後翼突筋
	外側板	--	aponeurosis 3?	aponeurosis I	lamina lateralis	後翼突筋

* Tendon A-C, aponeurosis I-XV まで命名しているが, 命名の定義があいまいであること, aponeurosis VIII, X, XII, XIV がないという不備があるため, 一致するもののみ載せた

なわち, 骨学的特徴として, 1) 顎が長く顎関節面の可動域が大きいこと, Iordansky (1964) によれば最大開口時には上顎と下顎の角度はメガネカイマン *Caiman crocodilis* で 45°にも及ぶ, 2) 頭蓋底をなす底蝶形骨 (basisphenoid) 及び翼状骨 (pterygoid) の外側翼 (lateral wing) は強く下方に張り出している, 3) 方形骨 (quadrates) はほぼ水平になり後外方に強く張り出す (Romer, 1956) などがある. 一方, 筋学的特徴では, 1) 外下顎内転筋群 (Musculi adductor mandibularis externus, MAME) の発達が弱く, 頬骨 (jugal) と方形骨の内側に押し込められる, 2) 他の爬虫類では外下顎内転筋で占められる下顎後部は後下顎内転筋 (Musculus adductor mandibularis posterior, MAMP) によって占められる, 3) 内下顎内転筋群 (Musculi adductor mandibularis internus, MAMI) は大いに発達し, 走行も複雑である, 4) 上側頭窓に付着する筋が少ない, 5) 下顎内転筋は腱を介して付着することが多い, 6) 移行軟骨 (cartilago transilient, CT) が MAMI に属するいくつかの筋の起始・停止になっている, などの点が挙げられる.

材料と方法

ブラウンメガネカイマン (*Caiman crocodilis fuscus*) 3 頭, ミシシippリアリゲーター (*Alligator mississippiensis*) の頭骨を使用した. ミシシippリアリゲーターは頭骨長 25 cm の亜成体, ブラウンメガネカイマンは生後およそ 1 年の幼体で 2 体とも全長 45 cm である. ブラウンメガネカイマン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った. 固定後は 10% 中性ホルマリンにて保存した.

腱系

ワニの下顎内転筋の多くは, 腱を介して頭蓋及び下顎に付着している. しかし, これらの腱群は哺乳類で見られるような単独の筋に由来するものではない. 形態的には腱膜に近く, 筋膜が肥厚し, それがシート状になって複数の筋の起始または停止の部分形成する場合が多い. 実際, いくつかの論文では腱膜 (aponeurosis) という用語を使用している. ワニの下顎内転筋の用語はほぼ統一されているのに対し, 腱の用語は基本的に Schmacher (1973) を踏襲しているものが多い (Hou *et al.*, 1998 など) もの, 更に用語を独自に発展させているもの (Busby, 1989), 全く別なもの (van Drongelen and Dullemeijer, 1982) など, 以下にあげるようになりかなり混乱している (表 2).

1) 明らかな腱組織だけでなく, 筋膜や口腔内の結合組織まで腱と扱っているものもあること (移行軟骨から伸び, 鈎状骨 (coronoid)・上角骨 (surangular) に付着する組織).

2) 先行研究の名称を無視して独自の名称を提案していること. ほとんどの論文で用語が異なる.

3) 腱と腱の境界があいまいなので範囲も論文によって異なることなどがある. 例えば, 下顎内転筋腱後板 (MATlp: Busbey, 1989) は Schmacher (1973) の aponeurosis 5 of the pterygoideus tendon の一部であり, Iordansky (1964) の X tendon の一部であり, van Drongelen and Dullemeijer (1982) の aponeurosis XI の一部である.

4) 論文同士で誤って別の腱を対応させてしまっていること. Busby (1989) では, 後翼突筋腱後板は翼状骨から起こる腱と定義し, Schmacher (1973) の aponeurosis 1 and 2 of the pterygoideus tendon に相当するとしているが, Schmacher 自身, aponeurosis 1 は下顎に付着する腱としているため, 別の腱であるはずである.

頭蓋内転筋腱

頭蓋に付着する頭蓋内転筋腱 (cranial adductor tendon: CAT, 図 1, 9, 表 2) は外側板 (lamina lateralis: CATll) と内側板 (lamina medialis: CATlm) に分けられる。

外側板は方形骨の下行突起 (descending process) 腹側面に広がる薄く広い腱で, 三叉神経孔上方から方形骨と方形頬骨の境界を走り, Iordansky (1964) の A tendon に対応する。この腱からは外下顎内転筋中部 (MAMEm) および, 外下顎内転筋深部 (MAMEp) が起始する (表 3)。

内側板は三叉神経孔の下方から方形骨の下方突起に沿って外側板とほぼ平行に走り, そのまま後部で外側板とつながる。このため頭蓋内転筋腱全体で U 字形を作る。内側板は Iordansky (1964) の B tendon に対応する。この腱膜の外側からは後下顎内転筋 (MAMP) が起始し, その内側からは後翼突筋 (M. pterigoideus posterior: MPP) が起始する。

下顎内転筋腱

下顎内転筋腱 (mandibular adductor tendon: MAT, 図 1, 2, 表 2) は下顎に付着する腱であるが, 腱というより腱膜に近い。前板 (lamina anterior: MATla), 後板 (lamina posterior: MATlp) に分けられる (Schmacher, 1973)。しかし, Busby (1989) の後板は背側と腹側の 2 つの腱を含み, それぞれが別の筋の停止になっているため, 本論文では背側を後板背側 (MATlp-d), 後板腹側 (MATlp-v) として区別する。Busby (1989) はこのほかに外側板 (lamina lateralis: MATll) と内下顎筋板 (lamina intramandibularis: MATli) を MAT に組み込んだが, これらはそれぞれ偽側頭筋 (M. pseudotemporalis: MPT) 停止, 内下顎筋 (M. intramandibularis: MIM) 起始であり, 明らかな腱は *C. crocodilus* の幼体には認められない。

前板は角骨 (angular) の背側縁に付着する腱で, 前翼突筋 (M. pterigoideus posterior: MPA) の停止となり, Iordansky (1964) の Stem tendon に対応する。この腱は付着部から背内側に伸び, 上角骨 (surangular) 付近で腱内に移行軟骨を形成する。移行軟骨上部には外下顎内転筋深部 (MAMEp) と偽側頭筋が停止する。この軟骨は上角骨・鉤状骨と弱い腱により結ばれるが, ある程度の可動性を有する。移行軟骨下部には MIM が起始する。

後板背側は前板の後方に位置する腱で, 角骨後部から関節骨 (articular) に付着する。後翼突筋及び後下顎内転筋の境であり, 後方に後翼突筋, 前方に後下顎内転筋が停止する。

後翼突筋腱

後翼突筋 (MPP) の付着腱 (後翼突筋腱 pterygoid posterior tendon: PPT, 図 1, 2, 表 2) は, 5 つあり, そのうち以下の 4 つが固有の腱である。Schmacher (1973) は後翼突筋腱を 6 つ挙げているが, aponeurosis 1 は腱というより, 後翼突筋を覆う筋膜をさしているようなので, ここでは割愛した。aponeurosis 3 は記載があいまいで, Busby (1989) の外側板をさしているようだが, Busby 自身他の腱は全て

Schmacher (1973) と対応させているにもかかわらず, この腱のみ言及していないので, 定かではない。

後翼突筋腱後板 (lamina posterior: PPTlp) は翼状骨の外側翼に付着する。これは Schmacher (1973) の aponeurosis 2 であり, Iordansky (1964) の U tendon に対応する。

頭蓋内転筋腱内側板 (CATlm) は前述のように方形骨の内側に付着し, Schmacher (1973) の PPT 4 に対応する。

後翼突筋腱上板 (lamina superior: PPTls) は関節骨の後関節突起 (retroarticular process) 内側縁に付着し, Schmacher (1973) の aponeurosis 6, Iordansky (1964) の semi-ring tendon に対応する。

下顎内転筋腱後板腹側 (MATlp-v), 下顎内転筋腱前板と後翼突筋腱外側板 (PPTll) をつなぐ部分で, 角骨の後下縁に付着し, Schmacher (1973) の aponeurosis 5 に対応する。

後翼突筋腱外側板 (lamina lateralis: PPTll) は関節骨の外側下縁から上角骨の外側後縁にかけて付着する。

筋系

下顎内転筋群 (Musculi Adductor Mandibularis)

ワニのいわゆる咀嚼筋 (masticatory muscles) は, 全て三叉神経下顎枝支配 (trigeminal nerve, mandibular branch) である。この筋群は, ヒトをはじめとする哺乳類のように咬筋 (M. masseter)・側頭筋 (M. temporalis)・内側翼突筋 (M. pterygoideus medialis)・外側翼突筋 (M. pterygoideus lateralis) という分類はされておらず, さらに咬筋の様に骨の外側に付着する筋は爬虫類にはみられない。そもそも現生の爬虫類はほとんど咀嚼を行わないので, 対応する筋は下顎内転筋群 (Musculi adductor mandibularis) と呼ばれている (Romer and Parsons, 1986)。この下顎内転筋は更に大きく 3 つのグループに分けられる。すなわち外 (externus: MAME)・後 (posterior: MAMP)・内 (interior: MAMI) 下顎内転筋である (図 3, 表 3)。これらは三叉神経の眼枝と上顎枝の間に位置する内下顎内転筋, 上顎枝と下顎枝の間に位置する外下顎内転筋, 下顎枝の外後方に位置する後下顎内転筋というように神経の走行によって定義されている (これらの議論は Holliday and Witmer 2007 に詳しい)。

1. 外下顎内転筋群 (MAME, 図 4, 5, 表 3)

外下顎内転筋 (MAME) は文字通り, 最外側にある。これらの筋は更に浅 (superficialis)・中 (medius)・深 (profundus) 部に分けられる (MAMEs, MAMEm, MAMEp)。

外下顎内転筋浅部 MAMEs (図 5) は, 起始が方形頬骨・方形骨からなる下行突起 (descending process) の腹側で頬骨弓の下を通り, そのまま下行して上角骨の背側縁に停止する薄い筋である。

外下顎内転筋中部 (MAMEm, 図 5) は浅部の深層に

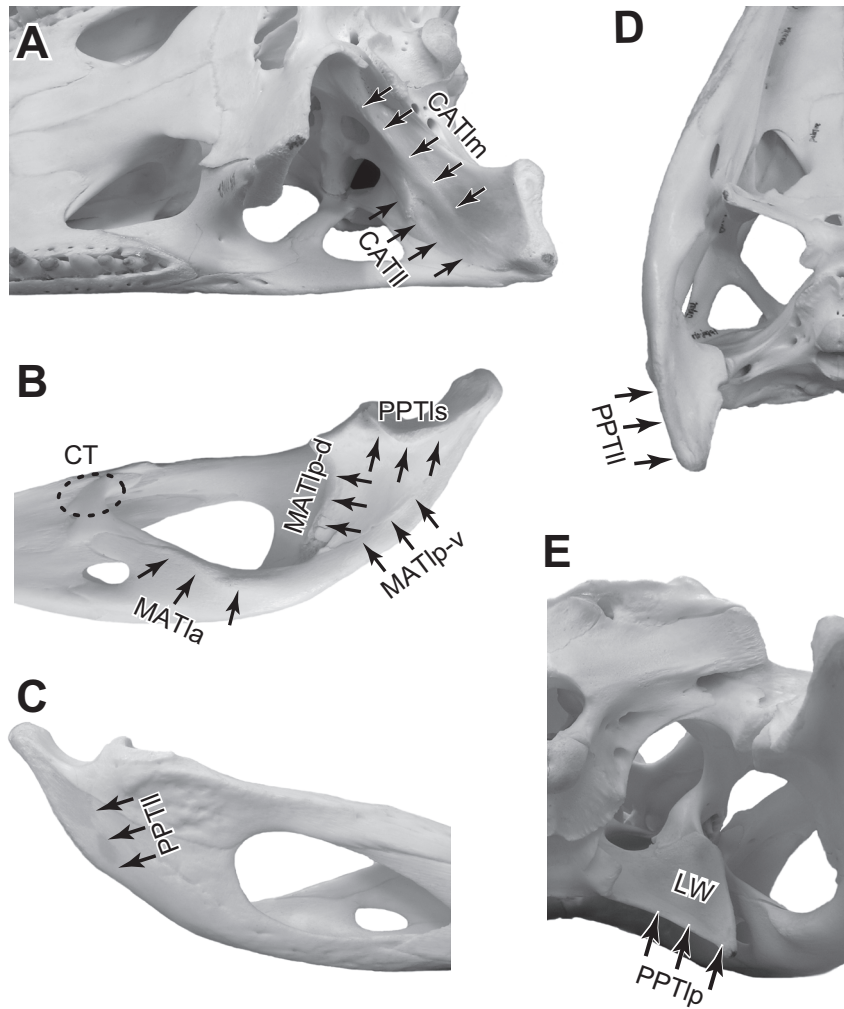


図1. ワニの頭骨における腱の付着痕。A. 頭蓋内転筋腱外側板と内側板の付着部, 右腹側面。ここから外下顎内転筋中部と後下顎内転筋が起始する。種によってこの付着部は変化する(図9A-C参照); B. 右下顎の内側面。下顎内転筋腱前板, 後板背側部, 後板腹側部, および後翼突筋腱上板は, はっきりとした付着痕を残すが, 移行軟骨は付着痕を骨に残さない; C. 右下顎の外側面; D. 右腹側面; E. 頭骨右後面。翼状骨外側翼は大きく張り出し, 下顎とほとんど接する。CATIl=頭蓋内転筋腱外側板, CATIm=頭蓋内転筋腱内側板, CT=移行軟骨, LW=翼状骨外側翼, MATIa=下顎内転筋前板, MATIp-d=下顎内転筋後板背側部, MATIp-v=下顎内転筋後板腹側部, PPTIl=後翼突筋腱外側板, PPTIp=後翼突筋腱後板, PPTIs=後翼突筋腱上板。

ある薄い筋束で, 起始は方形骨内側及び頭蓋内転筋腱外側板である。筋束の走行は浅部の深層をほぼ同じ方向に走り, 上角骨背側縁に停止する。浅部とは筋束が一部混合し, 浅部との完全な剥離は困難である。

外下顎内転筋深部(MAMEp, 図5)は円柱状の筋であり, 浅部・中部とは筋膜によってはっきり分けられる。支配神経も, 前二筋は共通の枝によって支配されることが多いとされる(Poglayen-Neuwall, 1953)が, それらの枝とは明らかに別の枝から支配される(図6)。ちなみにSchmacher (1973)のFig. 27と28はPoglayen-Neuwall (1953)からのものであるが, ミシシッピワニ(*A. mississippiensis*)とイリエワニ(*Crocodylus porosus*)の図が入れ違いになっている。MAMEpはMAMEs,

MAMEmに対して深層前方に位置し, 外側蝶形骨(laterosphenoid)及び上側頭窓(supratemporal fenestra)を構成する骨から起始する。停止は下顎内転筋腱外側板である。この腱は上角骨・角骨から伸び, 移行軟骨を含む。深部は前・後の筋束に分かれるが, 両者は完全に分かれず走行もほぼ同じである。

2. 後下顎内転筋(MAMP 図4, 5, 表3)

後下顎内転筋は単独の筋である。頭蓋内転筋腱内側板と外側板の間および, 方形骨の下行突起の腹側から起始し, 外下顎内転筋の深層, 偽側頭筋と内下顎筋の後方を走ってメッケル窩(Meckelian fossa)の後方に広く付着し, 内側の一部は下顎内転筋腱後板に付着する。浅層の筋は前下方に向かって走行し, 深層になるにつれ後下方に走行

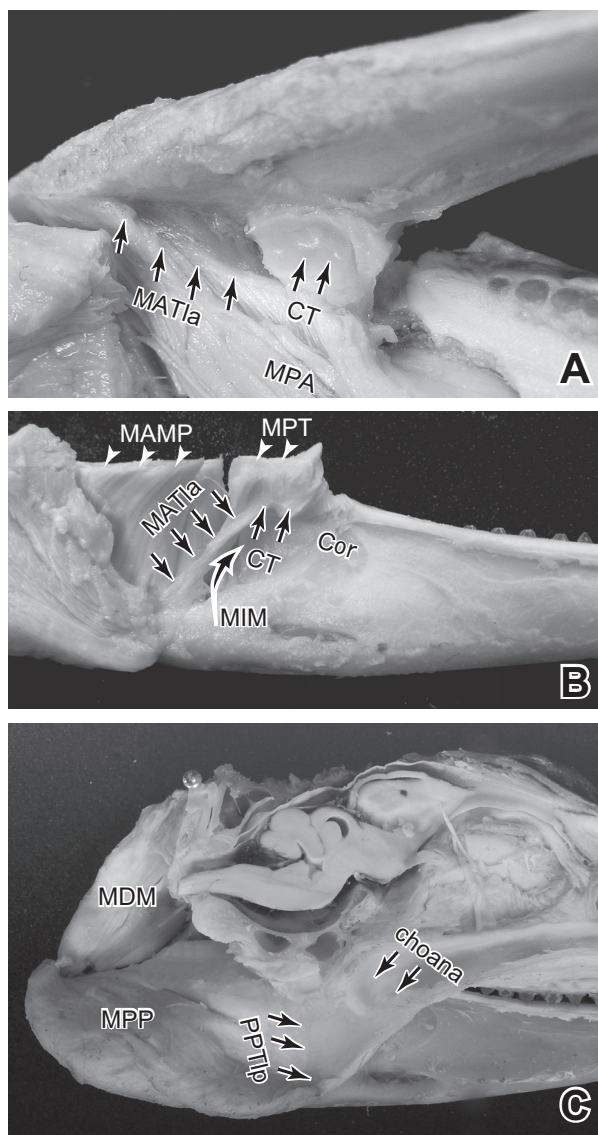


図2. ワニの腱系. A. 下顎内転筋腱前板, 右腹側面. 下顎内転筋腱前板は前翼突筋の停止であり, 腱内部には移行軟骨が含まれる. 移行軟骨は結合組織によって鉤状骨にゆるく付着し, 偽側頭筋の停止, 内下顎筋の起始となる; B. 下顎内転筋腱前板, 左内側面. 移行軟骨は前方で前翼突筋, 上部で偽側頭筋, 下部で内下顎筋と付着する. 側面; C. 後翼突筋腱後板. 正中断の内側面. 後翼突筋の最も大きい起始である. choana=後鼻孔, coronoid=鉤状骨, CT=移行軟骨, MAMP=後下顎内転筋, MATla=下顎内転筋腱前板, MDM=下顎下制筋, MIM=内下顎筋, MPA=前翼突筋, MPP=後翼突筋, MPT=偽側頭筋, PPTlp=後翼突筋腱後板.

する. 前方の筋線維は外下顎内転筋浅部に比べて長い, 後方に行くにつれ徐々に短くなり, 顎関節付近でその長さは最小となる. 起始付近の後内側の筋束は後翼突筋との境がなく両者が混合し, 停止付近の内側の筋束は前翼突筋の筋束と混合する. なお後下顎内転筋の前方を三叉神経下顎枝が通る.

3. 内下顎内転筋群 (MAMI, 図4, 7, 8, 表3)

偽側頭筋 (pseudotemporalis: MPT), 内下顎筋,

前翼突筋 (pterygoideus anterior: MPA), 後翼突筋 (pterygoideus posterior: MPP) に分けられる (図4).

偽側頭筋 (図7) は外下顎内転筋深部の更に深層の上側頭窓付近, 特に外蝶形骨から起始し, 徐々に幅を広げつつ外側に向かう三角錐形の筋である. 移行軟骨に強い腱 (pseudotemporalis tendon) を介して停止する. この腱は下顎内転筋腱前板に加わる.

内下顎筋 (図7) は移行軟骨下部から伸びる下顎内転筋間下顎板から起始する. 後下顎内転筋の前方を通り, メッケル窩の前方部を占めつつ, メッケル管 (Meckelian canal) に入り, 管内前方に長く伸びる. メッケル窩の前方部の角骨及びメッケル管を構成する歯骨 (dentary), 板状骨 (splenial) に停止する.

前翼突筋 (図7, 8) は上顎骨口蓋窩を占める幅広い部分, すなわち口蓋骨 (palatine)・前頭骨 (frontal) の下行柱 (descending pillar), 外翼状骨 (ectopterygoid) の上顎突起から起始する. また, それに続く前翼状骨 (presphenoid), 眼窩隔壁 (interorbital septum) の軟骨部, 翼状骨 (pterygoid) の前内側部からも起始する. 下顎内転筋腱前板に沿って後外方に走行し, 角骨・関節骨および下顎内転筋腱前板と後板に停止する. 翼状骨から起始する部分は後翼突筋と混合し, 筋膜で包まれた境界を持たない. また停止部では後下顎内転筋と一部混合する.

後翼突筋 (図7, 8) は, 3つの筋束に分けることが出来る (Busby, 1989). ここでは背側, 内側, 外側とする. 1つ目の背側筋束は, 方形骨の頭蓋内転筋内側板から起始する. 2つ目の内側筋束は, その下で後翼突筋腱後板の背側・内側を占める部分であり, 翼状骨外側翼の背側から起始する. 3つ目の外側筋束は, 後翼突筋腱後板の腹側・外側を占める部分で後翼突筋腱後板の外側面から起始する (図8, 9). 背側筋束はほぼ水平に走り, 後外側の後翼突筋腱上板に停止する. 内側筋束もほぼ水平に後外側に走り, 下顎内転筋腱後板背側と腹側に囲まれた部分に停止する. 外側筋束は下方に走り, 後外側で下顎下縁を乗り越え後翼突筋腱外側板に停止する.

下顎外転筋群 (Musculi Abductor Mandibularis)

下顎外転筋群は内転筋群に比べ発達が弱い. 開口時, ワニは主に上顎が上方に移動するため, 哺乳類で下顎外転作用を持つ舌骨上筋群 (Mm. suprahyoidei) はワニではほとんど作用せず, 後頭骨 (occipital) に付着する横突棘筋群 (M. transversospinalis)・最長筋群 (M. longissimus)・腸肋筋群 (M. iliocostalis) 等の軸上筋が主に開口に関与する (Cleuren and DeVree, 2000). しかしながら, これら軸上筋群は上顎の後退及び外転作用は持つが, 下顎外転の作用は持たない. 従って明らかに下顎外転作用を持つのは下顎下制筋 (mandibular depressor muscle) のみである.

1. 下顎下制筋 (Muscle depressor mandibularis: MDM,

表 3. 下顎・上顎の筋の作用

名称	起始	停止	作用	神経支配
外下顎内転筋浅部 MAMES	方形骨下行突起	上角骨背側縁	閉口, 下顎を正中に近づける	三叉神経下顎枝
外下顎内転筋中部 MAMEm	方形骨下行突起・CATII. MAMESの深層	上角骨背側縁	閉口, 下顎を正中に近づける	三叉神経下顎枝
外下顎内転筋深部 MAMEp	外側蝶形骨・上側頭窓	MATII	閉口	三叉神経下顎枝
後下顎内転筋 MAMP	CATIIとCATImの間	メッセル窩後方, MATIp-d	閉口, 顎関節の動的固定	三叉神経下顎枝
偽側頭筋 MPT	外側蝶形骨・上側頭窩付 近, MAMEpの更に深層	移行軟骨, MATIa	閉口	三叉神経下顎枝
内下顎筋 MIM	移行軟骨, MATII, MAMEp の前方	メッセル管内	移行軟骨の牽引. 閉口・開口?	三叉神経下顎枝
前翼突筋 MPA	上顎骨口蓋窩周辺, 翼状骨 の前内側部	MATIa, MATIp-d, 角骨およ び関節骨内側	強い閉口. 上顎の前突	三叉神経下顎枝
後翼突筋 MPP	CATIm, PPTIp	PPTIs, MATIp-d /-v, PPTII	強い閉口. 上顎の後退	三叉神経下顎枝
下顎下制筋 MDM	上後頭骨・頭頂骨の後縁, 側頭鱗・方形骨の後面	後関節突起	開口	顔面神経

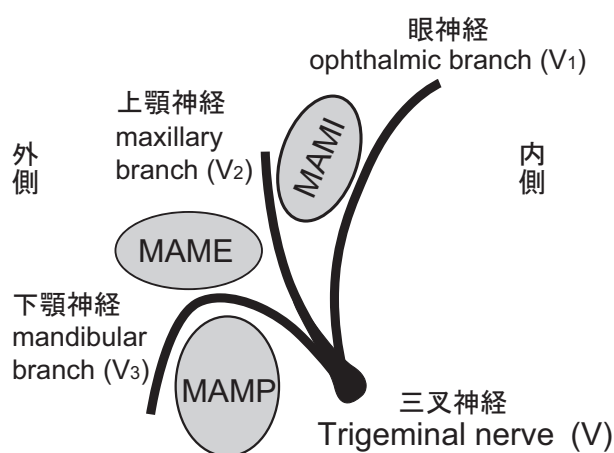


図 3. 三叉神経下顎枝と下顎内転筋の関係。左側の水平断。外側からの図(図 6)も参照。MAME = 外下顎内転筋, MAMI = 内下顎内転筋, MAMP = 後下顎内転筋。

図 2, 表 3)

下顎下制筋は顔面神経支配である。哺乳類では大きく形を変え、顎二腹筋(M. digastricus)の後腹(posterior belly)とされる(Romer and Persons, 1986)。かなり発達した筋で上後頭骨・頭頂骨の後縁、側頭鱗・方形骨の後面から起始し、そのまま後方へ下行し、後関節突起に停止する。

摂食時の下顎内転筋の働き

メガネカイマン(*Caiman crocodilus*)の摂食時のバイトはCleuren and DeVree (2000)によると、4つの相に分けられる。すなわちinertial repositioning bites, inertial killing/crushing bites, inertial transport bites及びswallowingである。ワニ類は舌を使って獲物を咽頭に送り込むことをせず、慣性(重力)で送るため、“inertial”なのである(DeVree and Gans, 1994)。ワニが獲物を捕らえるときは、頭を横に曲げ、左右どちらかの歯で捕らえ

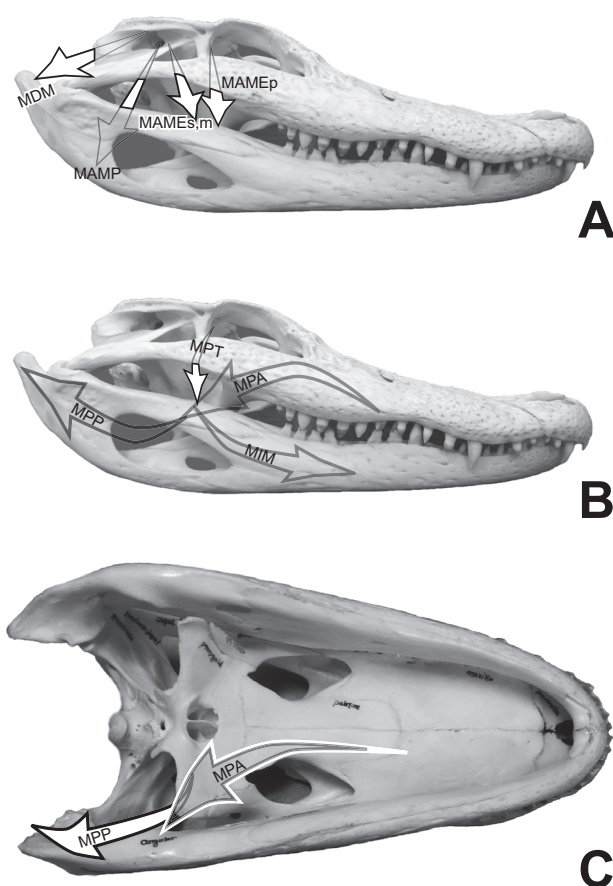


図 4. 下顎内転/外転筋群の走行の概念図。中抜き部分は深層を走行する。A. 外側面浅層; B. 外側面深層, 内下顎内転筋群; C. 腹側面, 前・後翼突筋。MAMES/ m = 外下顎内転筋浅部/中部, MAMEp = 外下顎内転筋深部, MAMP = 後下顎内転筋, MDM = 下顎下制筋, MIM = 内下顎筋, MPA = 前翼突筋, MPP = 後翼突筋, MPT = 偽側頭筋。

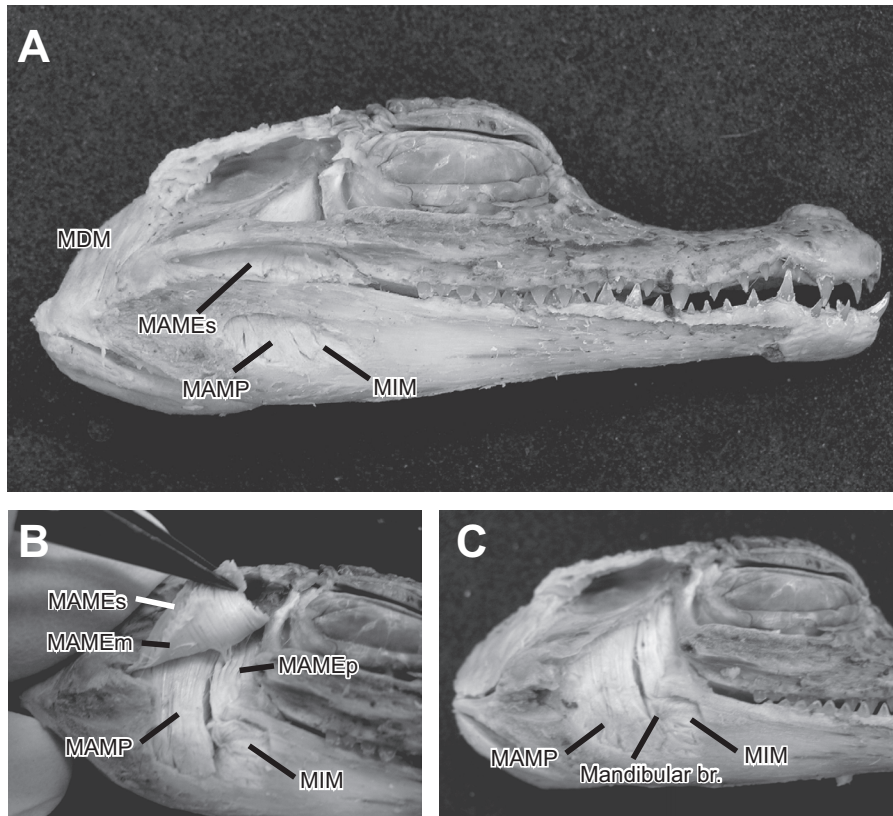


図5. 外側からみた下顎内転／外転筋群の走行。A. 浅層；皮膚を除去した状態；B. 下側頭弓，上角骨を除いた状態；C. 外下顎内転筋浅部，中部を除去した状態。後下顎内転筋と内下顎筋の間を三叉神経下顎枝が走行する。MAMES=外下顎内転筋浅部，MAMEm=外下顎内転筋中部，MAMEp=外下顎内転筋深部，MAMP=後下顎内転筋，MDM=下顎下制筋，MIM=内下顎筋。

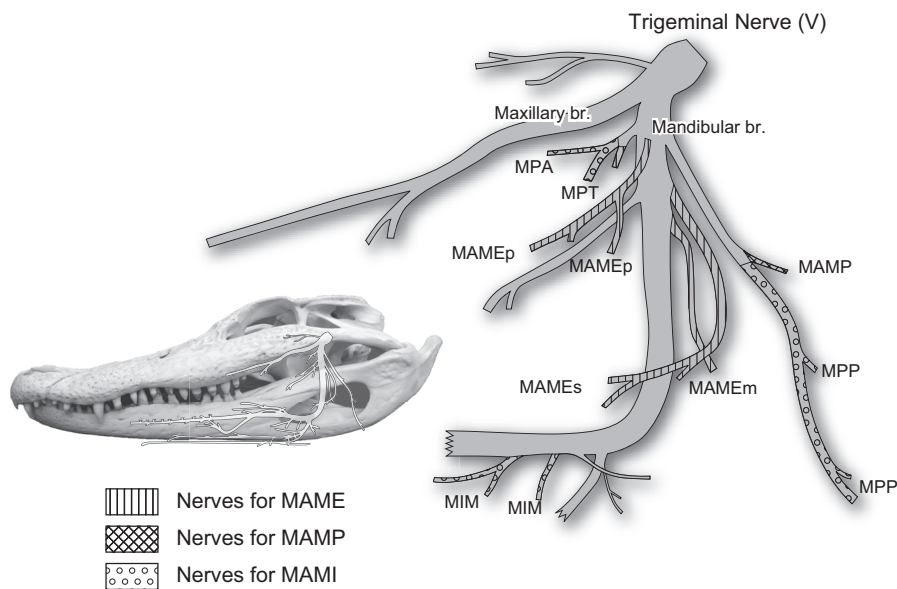


図6. 三叉神経下顎枝の走行（Poglayen-Neuwall, 1953 を改変）。MAME=外側下顎内転筋，MAMES=外側下顎内転筋浅部，MAMEm=外側下顎内転筋中間部，MAMEp=外側下顎内転筋深部，MAMI=内側下顎内転筋，MAMP=後下顎内転筋，MDM=下顎下制筋，MIM=内下顎筋，MPA=前翼突筋，MPP=後翼突筋，MPT=偽側頭筋。

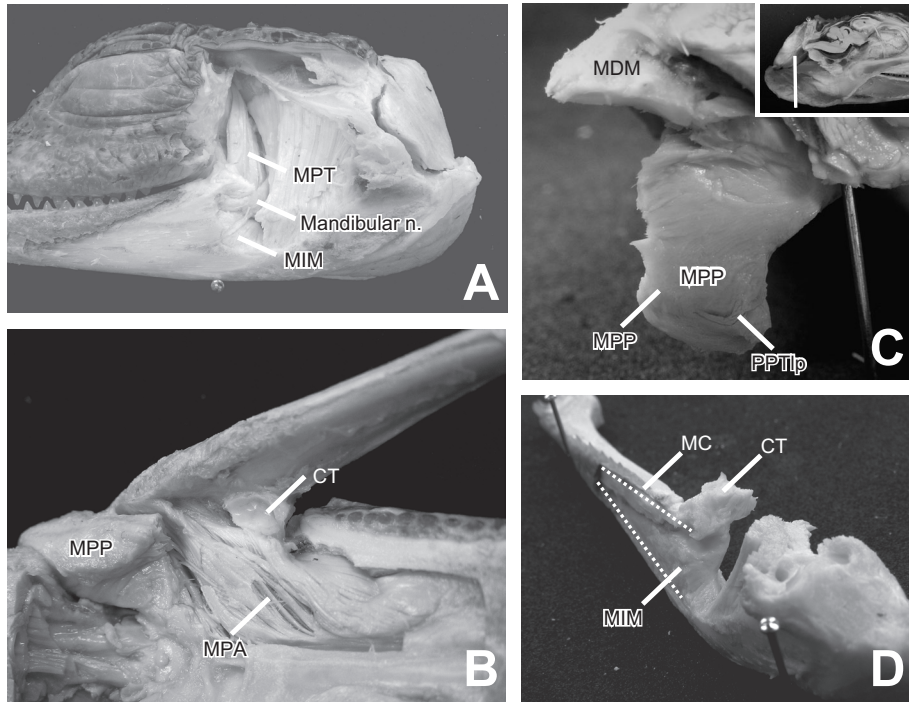


図7. 内下顎内転筋群。A. 外側最深層。図5Cから外下顎内転筋深部を除去すると、偽側頭筋、内下顎筋が見える；B. 下顎を外方に引っ張り、移行軟骨を下顎から脱臼させた状態。右腹側面。前翼突筋の走行が明らかである；C. 後面。下顎下制筋等を切断して下顎を取り外し、後翼突筋を冠状断した状態。翼突筋腱後板はU字形をしている。挿入図（正中断の右内側面）は後翼突筋切断部を白線で示す；D. 下顎を切り離し、更に後下顎内転筋前部と前・後翼突筋を除去したものを右下顎の外側後方から見る。移行軟骨から内下顎筋が起始し、外側に回り込んでいる。歯骨は内下顎筋が見えるよう除去した。この筋はメッケル管内を三叉神経下顎枝とともに前方に走る。CT=移行軟骨, Mandibular n.=三叉神経下顎枝, MC=メッケル管, MDM=下顎下制筋, MIM=内下顎筋, MPA=前翼突筋, MPP=後翼突筋, MPT=偽側頭筋, PPTlp=後翼突筋腱後板

る。この後、獲物は何回かのバイトで後方の上顎歯に移る（repositioning bites）、この後獲物が完全に動かなくなるまでバイトを行う（killing/crushing bites）。この後、動かなくなった獲物を縦にして、咽頭まで送るバイト（transporting bite）を経て、頭から食道まで送られる（swallowing）。swallowingは嚥下そのものであり、この相でバイトが果たす役割は小さく、慣性ではなく舌骨器官が食物の輸送に働く。

筋電図を使用した顎筋の働きについては、*C. crocodilus* を使った van Drongelen and Dullemijer (1982)、Cleuren and DeVree (2000) とミシシッピワニ (*A. mississippiensis*) を使った Busbey (1989) の報告があるが、どの論文も実験条件などのせいか、結果が食い違っているため、ここではまとまりのいい Cleuren and DeVree (2000) を主に引用する。開口は下顎下制筋による下顎の下制と、軸上筋による上顎の挙上による。さらに閉口時にも下顎下制筋は、弱いながら収縮する。一番筋収縮が大きい killing/crushing bites では、下顎内転筋群が最大活動時の10～30%の力で収縮した後、更に70～100%の力で収縮する。これは一度噛んだ後に、ギリギリと獲物を噛みつぶす動きとして観察でき、他の動物でも広く認められているメカニズムである。この一連の動きは、下顎内転筋群全てがほとんど同時に働くことによって起きる。その他のパイ

ト時では、下顎内転筋群は弱く長い収縮を行う。この場合、外下顎内転筋浅部・中部、及び前翼突筋はほとんど活動しないことが多い。

ワニは顎が非常に大きく開き、*C. crocodilus* で最大開口時の上顎と下顎の角度は45°にも及ぶ。このため、開口時と閉口時では筋の作動方向が大きく変わる。外下顎内転筋浅部・中部の作用線は20°開口時で矢状面に対して5°傾くだけだが、閉口時には25°になる (Busbey, 1989)。これは、閉口時に外下顎内転筋浅部・中部は閉口の作用だけでなく、下顎後部を正中に近づける作用が強くなることを示している。以前はこの筋は薄くみえるために、重要視されてなかったが、Sato *et al.* (1992) によれば、白筋線維を含む割合が全下顎内転筋の中で偽側頭筋について高く、生理的断面積も小さくないため (Busbey, 1989)、すばやい閉口（噛みつく動作）に働くと考えしている。

前翼突筋も下顎を閉じる作用に加え、下顎後部を正中に近づけさせる作用もある。前翼突筋付着部である下顎後部が正中に近づくと前方にある下顎結合（symphysis）には、引き離す力がかかる。この力は、ワニのように顎が長い動物にとっては無視できないほど強くなるため、翼状骨の外側翼が大きく下方に張り出し、必要以上に下顎が正中に変位しないような構造になっている (Iordansky, 1964)。実際、閉口時は外側翼と下顎は密着し、外側翼の

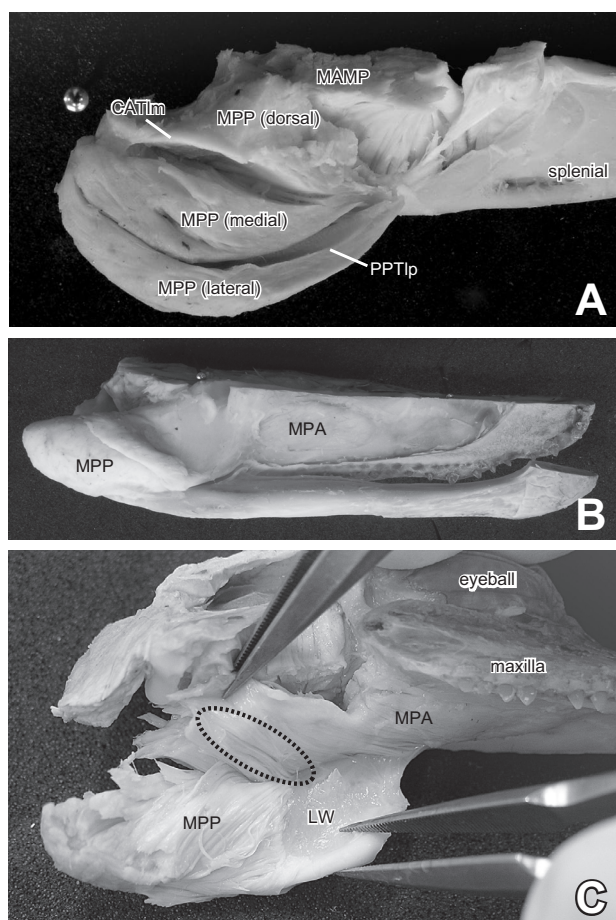


図8. 翼突筋の走行。A. 後翼突筋を起始付近で切断し、下顎と一緒にはずしたものを内側面から見る。後翼突筋は背側、内側、外側部の3部分に分かれ、その間を2つの腱（頭蓋内転筋内側板、後翼突筋後板）が走行する。後翼突筋背側部は後下顎内転筋と一部混合する；B. 腹側面前・後翼突筋の関係。皮膚を除去した状態；C. 外側面。下顎を除去し、翼状骨を下方に反転させた状態。前翼突筋と後翼突筋は点線で囲んだ部分で癒合する。この部分は前・後翼突筋の起始に当たる。CATlm=頭蓋内転筋内側板、eyeball=眼球、LW=翼状骨外側翼、MAMP=後下顎内転筋、maxilla=上顎骨、MPA=前翼突筋、MPP=後翼突筋、MPP dorsal/ medial/ lateral: 後翼突筋背部/内側部/外側部、PPTlp=後翼突筋腱後板、splenial=板状骨。

下顎と密着する部分には軟骨が発達するため、一種の関節のような構造になっている。前翼突筋が停止する下顎内転筋腱前板は、外側翼を回りこむため、滑車に似た役割をする。このため開口時でも閉口時でも前翼突筋の収縮方向は顎関節面に対して90°近い角度を保ち、トルクを稼ぐこと、すなわち強い収縮力が維持できると考えられている (Iordansky, 1964)。

前翼突筋と関係の深い筋として、外下顎内転筋深部が挙げられる。口吻の長いガビアルでは外下顎内転筋深部が大きくなり、前翼突筋が小さくなるが、口が短い種では、逆の関係になることが古くから知られている (Gadow, 1901)。前翼突筋は強力な筋であり、作用線が顎関節の中心から最も遠いため、開口時と閉口時両方で強い閉口に有利である。一方、外下顎内転筋深部は顎関節の中心から

より近く、すばやく閉口できるが、それほど強くはない。これは大きな獲物を食べる種と魚食の生活戦略を反映していると考えられている (Iordansky, 1964)。

偽側頭筋の働きはほとんどの文献で軽く扱われているが、Sato *et al.* (1992) によれば、白筋線維を含む割合が全下顎内転筋の中で一番高く、閉口時には重要な働きをすると考えられている。

後下顎内転筋は顎関節に一番近い筋であり、浅層から深層にかけて走行が後方から前方に変化する。Iordansky (1964) は閉口の働きのほか、顎関節の安定性にも働いているとしており、その複雑で短い筋の走行からしても固定に有利に働くと考えられる。

後翼突筋は、複雑な走行を持つため、本来の働きがどのようなものであるのか考察しにくい。Iordansky (1964) は後翼突筋の配置から開口時には閉口に働く作用が小さく、むしろ顎関節を後方に脱臼させてしまう力が働くと考えた。また、そのような作用は後下顎内転筋によって防がれているとした。したがって、この筋は口を閉じかけた状態から、本来の閉口作用が生じるとしている。一方 Schmacher (1973) は、前翼突筋は下顎の前突を行い、後翼突筋は後退を行うが、開口時にこれらの筋が同時に収縮すると強い閉口が生じると考えた。実際、筋を観察すると、前翼突筋の一部はそのまま後翼突筋の筋線維につながっていくので、各筋が単独で働くとは考えにくい。一方 Cleuren and Devree (2000) の筋電図からは、開口から閉口に移行する際の筋力は最大筋力の30%程度であり、閉口してから強い力が働くということを示している。ちなみに前翼突筋同様、後翼突筋は口吻の長いワニ類では比較的小さく (Endo *et al.*, 2002)、口吻の長いワニは閉口時の噛みつぶす力、がそれほど大きくないことを示しているとともに、両筋が共役していることを示唆している。

内下顎筋は、他の下顎内転筋とは異なった作用を持つと考えられる。この筋だけは開口時と閉口時の両方で収縮しているのである。しかも、その収縮の度合いとタイミングは様々である (Busbey, 1989; Cleuren and DeVree, 1992)。この筋は起始が移行軟骨であるために、移行軟骨を前方に牽引して、移行軟骨に停止する外下顎内転筋深部、偽側頭筋および一部の前翼突筋の収縮速度を増加させる作用があると考えられる (Busbey, 1989)。また Schmacher (1973) は、閉口時に下顎内転筋腱群を巻き込まないようにこれを引っ張る作用を持つとしている。しかし、その他の不定期な収縮がどのような作用を持つのかは、はっきりとわかっていない。

ワニの下顎内転筋群の骨付着部の形態

強力な腱が多数付着するために、骨に残る付着痕は数多くある。しかしながら、一つの筋に対応した付着部は意外に少なく、単一の筋の形態を考察するには難しい。

頭蓋に付着する頭蓋内転筋腱外側板、内側板は稜を形成し、骨からでも付着部を推定することができる (図1, 9) が、

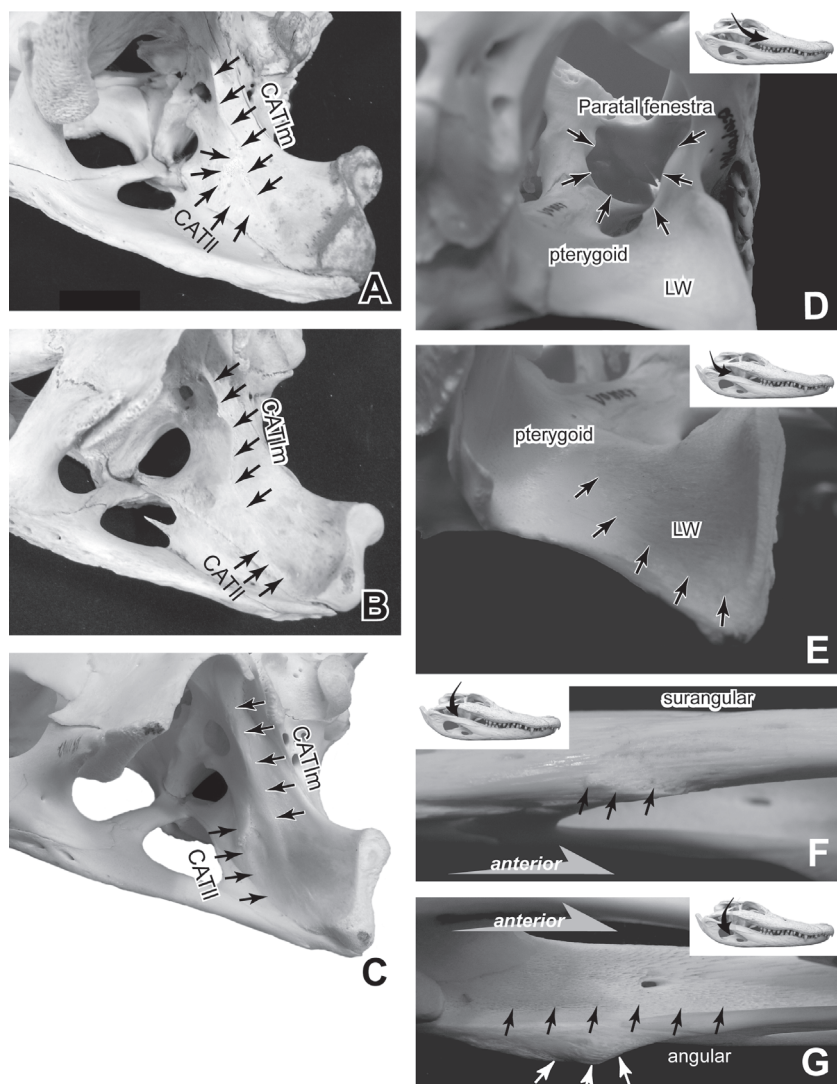


図9. 骨に残る腱・筋付着痕。A-C. 右頭蓋腹側、頭蓋内転筋腱外側板および内側板の位置関係は種によって変わる。A. イリエワニ (*Crocodylus porosus*) ; B. マレーガビアル (*Tomistoma schlegelii*) ; C. ミシシッピワニ (*Alligator mississippiensis*) ; D. 口蓋窓、右後面。この窓は前翼突筋によって占められる ; E. 翼状骨外側翼に見られる付着痕 (矢印)。右後面。内側は前翼突筋、外側は後翼突筋の付着痕だが、その境界は明らかでない (図8C 参照) ; F. 外下顎内転筋浅部と中部の停止、上角骨上面。明らかな痕跡が残る ; G. メッケル窩内の付着痕 (黒矢印) は後下顎内転筋 (後方) と間下顎筋 (前方) の停止である。内側の突起に見える付着痕 (白矢印) は下顎内転筋腱前板で前翼突筋の停止である。angular=角骨, CATIl=頭蓋内転筋外側板, CATIm=頭蓋内転筋内側板, LW=翼状骨外側翼, paratal fenestra=口蓋窓, pterygoid=翼状骨, surangular=上角骨。

複数の筋の付着部ということもあり、筋自体を評価するのは難しい。Iordansky (1964) は9種のワニで付着方向を調べており、魚食のインドガビアル (*Gavialis gangeticus*) とマレーガビアル (*Tomistoma schlegelii*) は類似した付着痕のパターンを残すと報告している。しかし、同様に口吻が長く魚食のアフリカクチナガワニ (*Mecistops cataphractus*) では付着痕パターンは異なっている。また、後翼突筋の形態がインドガビアルとマレーガビアルでは異なっており、摂食時には異なった筋が働いていると考えられる (Endo *et al.*, 2002)。それ以外の種では種間の変異が多く、系統立てた説明はされていない。

角骨背側縁に付着する下顎内転筋腱前板は、前翼突筋の付着部である。この部分は稜が内側に強く張り出し、付着

部ははっきり特定できる (図9)。後翼突筋と異なり、前翼突筋の停止はこの部分を中心にごく狭い範囲に停止するだけであり、筋の作用方向、付着範囲を明らかに反映していると考えられる。下顎内転筋腱後板は下顎内転筋腱前板の後方に位置し、付着痕は関節骨前縁に強く残る。この部分に停止する筋として後下顎内転筋の内側筋束、後翼突筋がある。特に、後下顎内転筋停止部分である下顎内転筋腱後板の外側前面は粗面が発達している。一方、後翼突筋停止部分は付着痕が余り発達していない。

移行軟骨 (図2, 7) は偽側頭筋、下顎内転筋深部及び内下顎筋の腱で上下から支えられているだけでなく、上角骨、鉤状骨とつなぐ結合組織が存在するが、これらは非常に弱く、前述したように腱と呼び難い。当然、痕跡は非常

に弱く、骨からでは正確な位置がわからない。

後翼突筋腱後板 (図 1, 9) は、翼状骨外側翼後部に付着する後翼突筋の起始腱であり、痕跡が明らかである。しかし、外側翼表層は大部分が軟骨で占められており、骨標本では軟骨粗面と腱付着部との境界が明らかではない。後翼突筋腱上板 (図 1) は付着部が鋭い稜になっており、付着痕は明らかであるが面積が狭い。例数は少ないが、*A. mississippiensis* ではこの稜が下方を向き、*C. crocodilus* はやや上方を向くようであり、この方向や長さは種によって異なる可能性がある。後翼突筋腱外側板 (図 1) の付着部も明らかで部位や大きさが種間で様々なバリエーションを持っている。これは後翼突筋が閉口に重要な役割を果たし、更に種によって多少異なった形態を持つことを示唆している。事実、同じ魚食でも *G. indicus* と *T. schlegeli* は後翼突筋の形態が異なる (Endo *et al.*, 2002)

腱以外の付着部として明らかなのは、翼状骨の背側にある後翼突筋の内側筋束の起始である (図 9)。広い範囲に粗面が分布しているが、前翼突筋の付着痕も多少混ざっている。後下顎内転筋の停止であるメッケル管内、は粗面が広がり、付着部がはっきりと認識できるが、そのまま内下顎筋の付着痕に移行し、両者の境界は明らかでない (図 8)。

外下顎内転筋浅部、中部は上角骨に停止し、付着痕が強く残る (図 9)。この筋自体は閉口にそれほど大きな役割を果たさないとされているが、付着痕から筋の強さなどを考察するのには有用である。外下顎内転筋深部、偽側頭筋の起始は外蝶形骨が起始の一部である。この部分には浅い凹みがあり、付着痕として観察できる。

全体的に見て、顎関節の付着痕ははっきりしたものが多いが、単独の筋として評価できそうなものが意外と少ない。多くの化石種のワニも現生の種とそう変わらないと考えられる。しかし、1 つまたは 2 つの筋もしくは腱の付着痕に注目して評価することは可能であると考えられる。また内下顎筋や前翼突筋はそれぞれメッケル管、口蓋窓 (paratal fenestra, 図 9) にぎっしり入り込むという他の爬虫類では見られない特徴を持つ。このような部分は明らかに筋付着のための空間であり、筋量を評価するには有用な部位かもしれない。

謝辞

最後に、標本の撮影に協力して下さった国立科学博物館の川田伸一郎博士、論文発表の場を提供して下さった東京大学理学研究科の大路樹生博士、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。

日本では脊椎動物化石の産出が少ないため、このようなワークショップで得られた知識を元に所蔵標本によるものだけでなく、現生動物から得られた知見を古脊椎動物研究に応用するような研究が盛んになればと思います。

文献

- Busbey, A. B. 3rd., 1989. Form and function of the feeding apparatus of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Morphology*, **202**, 99-127.
- Cleuren, J. and DeVree, F., 1992. Kinematics of the jaw and hyolingual apparatus during feeding in *Caiman crocodilus*. *Journal of Morphology*, **212**, 141-154.
- Cleuren, J., and DeVree, F., 2000. Feeding in Crocodylians. In Schwenk, K, ed., *Feeding*, 337-358. Academic Press, San Diego.
- DeVree F. and Gans, C., 1994. Feeding in tetrapods In Bels, V.L., Chardon, M., Vandewille, P., eds., *Biomechanics of Feeding in Vertebrates* 18, 93-118. Springer-Verlag, Berlin.
- Dollo, L. 1883. Note sur les restes de dinosauriens rencontrés dans le Crétacé Supérieur de la Belgique. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, **2**, 205-221.
- Endo, H., Aoki, R., Taru, H., Kimura, J., Sasaki, M., Yamamoto, M., Arishima, K. and Hayashi, Y., 2002. Comparative Functional Morphology of the Masticatory Apparatus in the Long-snouted Crocodiles. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, **31**, 206-213.
- Erickson, G. M., Lappin, A. K. and Vliet, K.A., 2003. The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology, London*, **260**, 317-327.
- Fürbringer, M., 1876. Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. *Morphologisches Jahrbuch*, **1**, 636-816.
- Gadow, H., 1882. Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. *Morphologisches Jahrbuch*, **7**, 329-465.
- Gadow H. 1901. Amphibia and Reptiles. *Cambridge Natural History* 8. 668 p., Macmillan and Co., London.
- Galton, P. M., 1970. The posture of hadrosaurian dinosaurs. *Journal of Palaeontology*, **44**, 464-473.
- Goodrich, S. G., 1859. *Illustrated Natural History of the Animal Kingdom*. 680p., University of Michigan Library (reprinted edition).
- Gregory, W. K. and Camp, C. L., 1918. Studies in comparative myology and osteology. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **38**, 447-563.
- Haines, R. W., 1934. The homologies of the flexor and adductor muscles of the thigh. *Journal of Morphology*, **56**, 21-49.
- Holliday, C. M. and Witmer, L. M., 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology*, **268**, 457-484.
- Hou, L., Wu, X. and Hou, J., 1998. The gross anatomy of *Alligator sinensis* Fauvel. 388p., Academia Sinica, Beijing.
- Inuzuka N., 1984., Skeletal restoration of the desmostylians: herpetriiform mammals. *Memoirs Faculty of Science, Kyoto University, ser. biol.*, **9**, 157-253.
- Iordansky, N. N., 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. *Anatomische Anzeiger*, **115**, 256-280.
- Newman, B. H., 1970. Stance and gate in the flesh-eating dinosaur *Tyrannosaurus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **2**, 119-123.
- Norman, D. B., 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the lower Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Mémoire de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **178**, 1-105.
- Poglayen-Neuwall, I., 1953. Untersuchungen der Kiefermuskulatur und deren Innervation an Krokodilen. *Anatomische Anzeiger*, **99**, 257-277.
- Romer, A. S., 1923. Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **48**, 533-552.
- Romer, A. S., 1956. *The Osteology of the Reptiles*. 772p., University of Chicago Press.

- Romer, A. S. and Parsons, T.S., 1986. *Vertebrate body 6th ed*, 656p., Saunders College Publishing, 日本語訳：脊椎動物のからだ。平光厲司訳，1983，法政大学出版
- Sato, I., Shimada, K., Sato, T. and Kitagawa, T., 1992. Histological study of jaw muscle fibers in the American Alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Morphology*, **211**, 187-199.
- Schmacher, G-H., 1973. Head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtle and crocodiles. In Gans, C. and Parsons, T. eds., *Biology of the Reptilia vol. 4, morphology D*, 101-199. Academic Press, London.
- van Drongelen, W. and Dullemeijer, P., 1982. The feeding apparatus of *Caiman crocodilus*; a functional-morphological study. *Anatomische Anzeiger*, **151**, 337-366.
- Wright, J. L., 1999. Ichnological evidence for the use of the forelimb in iguanodontians, In Unwin D., ed., *Cretaceous Fossil Vertebrates, Special Papers in Palaeontology*, **60**, 209-219. The Palaeontological Association, London.

