

ワニの筋学—古脊椎動物学者に必要な解剖—III. 腰帯・後肢

鈴木大輔*・千葉謙太郎**・田中康平***・林 昭次****

*札幌医科大学医学部解剖学第2講座・**北海道大学理学院自然史科学専攻・***カルガリー大学地球科学・****ボン大学シュタインマン研究所

Myology of crocodiles III: Pelvic girdle and hindlimb

Daisuke Suzuki*, Kentarou Chiba**, Yasuhira Tanaka*** and Shoji Hayashi****

*Department of Anatomy, Sapporo Medical University, Minami-1, Nishi-17, Chuo-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 (kchiba85@gmail.com);

Department of Geoscience, University of Calgary, 2500 University Dr. NW, Calgary, Alberta, Canada T2N 1N4 (tana_ko_raptor@hotmail.com); *Steinmann Institute for Geology, Mineralogy and Paleontology, University of Bonn, Nussallee 8, 53115 Bonn, Germany (hayashi@uni-bonn.de)

緒言

目的

爬虫類の進化において、後肢は非常によく研究されている部分である。これは後肢を持つ動物では一貫してロコモーションという役割を担ってきたために、系統に沿った解析 (Gatesy, 1990) や、異なった種間での比較 (Reilly and Elias, 1998) などテーマを絞りやすいことが挙げられる。一方でワニを含む主竜類 (Archosauria) の系統はかなり混乱し、様々な分類群が考案されていたが、近年は恐竜を含む Avemetatarsalia と呼ばれる系統と、ワニ類を含む Crurotasi と呼ばれる系統に二分されると考えられるようになってきた (Benton, 1999; Brusatte *et al.*, 2010; Sereno, 1991)。これらの分類群の名称は足関節の形態に由来している。足関節の形態の変化、そしておそらくロコモーションの違いが、主竜類の進化に大きな影響を与えたと考えられているためである。そのような意味でも後肢の解剖を見直すことは重要である。

Avemetatarsalia は足部の底背屈を距骨 (astragalus) と踵骨 (calcaneum) からなる近位足根骨と、遠位足根骨の間の足根中央関節で行う。この関節形態は mesotarsal と呼ばれる。一方 Crurotasi では底背屈を距骨と踵骨からなる距踵関節で行う。この関節形態は crurotarsal と呼ばれる。Avemetatarsalia の恐竜類だけでなく Crurotarsi でも独立に下方型の姿勢を進化させたと考えられる種が存在する (Parrish, 1987)。更に Crurotarsiの中には一見、恐竜類と見間違えるほど類似している種もある (例えば Walker 1964)。現生のワニは二足歩行どころか下方型にもなっておらず、半直立 (semi-erect) での高這い (high-walk) を行うだけであるが、ワニの祖先を含むワニ型類 (Crocodylomorpha) では、二足歩行を行っていたと考えられる *Saltoposuchus* (Crush, 1984) などが知られている。このような進化的背景を持つこと、現生種のワニは這い歩き (sprawling)、高這い、ギャロップ (gallop) な

どさまざまな歩行様式を取ることから、多くの研究者がワニの後肢に注目している。

ワニ類の骨盤および大腿に関しての解剖学・機能形態学の研究は、上記にあげた点から、様々な研究がなされている。従って、他の爬虫類の文献に比べてみても解剖学的研究が少ないわけではない。ところが下腿と足部に限ってみると、きちんと解剖して筋を記載したものは足部の記載をした Brinkman (1980)、ヨウスコウアリゲーター *Alligator sinensis* の解剖学書である Cong *et al.* (1989) 以外、見るべきものはなく、この分野に関しては鳥類や鱗竜類のほうが多く研究されている (例えば McGowan, 1979; Russell and Bauer, 2008)。しかしながら、主竜類の化石を研究する以上、ワニの下腿と足部の解剖学的構造はもっと注目されていいはずである。また下方型、二足歩行という機能の獲得を議論する上でも解剖学的知識は重要である。したがって本稿では骨盤・大腿のみならず下腿と足部に関する筋の形態も詳細に記載した。

研究史

ワニの後肢は古くから記載されているが、解剖学的に重要な最初の文献は Gadow (1882) である。Gadow は筋に起始と停止を用いた名称を使用するという Fürbringer (1876) が提唱した方針をいち早く取り入れ、ワニの後肢筋についてのシェーマを打ち立てた。Gadow (1882) は筋の記載および詳細な筋および神経の図を添付した 136 ページに及ぶ大論文で、以降のワニの解剖学に大きな影響を与えた。

Gregory and Camp (1918) はそれまでの肩帯・腰帯の解剖学の論文を再検討し、Gadow (1882) の結果を支持した。Gregory の弟子である A. S. Romer が 1923 年に出版したワニの後肢 (腰帯のみ) の論文は、トカゲ類、鳥類、哺乳類との比較解剖の見地からワニの筋の記載と相同関係を議論した。この論文の中で、Gadow (1882) や Gregory and Camp (1918) で使用されていた大殿筋 (M.

gluteus maximus)や薄筋(M. gracilis)といった述語をそれぞれ腸脛骨筋(M. Iliotibialis), 第1内脛骨屈筋(M. flexor tibialis intenus 1)と変更したこと, 坐骨大腿筋(M. ischiofemoralis)を大腿内転筋(M. adductor femoris)としたこと, Gregory and Camp (1918)の長内転筋(M. adductor longus)はトカゲ類の恥坐脛骨筋(M. puboischiotibialis)と相同関係にあることを明らかにし, これを恥坐脛骨筋としたことで, ワニを含む爬虫類の後肢筋の用語体系と相同関係を整理した. この論文によってワニの腰帯と大腿の筋の形態, 他の動物との相同関係についてのシェーマはほぼ完成させられたといえる. 以降の論文は, ほぼこの論文からの用語を使用して研究が行われるようになる.

Romer (1923)以降の研究ではHaines (1934)による4つの内脛骨屈筋を筋停止の形態から相同性を論じたものが重要である. この論文で, Romer (1923)の第1-4内脛骨屈筋をそれぞれ頭間脛骨屈筋(M. flexor tibialis intercapitis), 内側脛骨屈筋(M. flexor tibialis medialis), 上脛骨屈筋(M. flexor tibialis superior), 下脛骨屈筋(M. flexor tibialis inferior)と名づけた. 以降, 主竜類の解剖学的研究はこのRomerとHainesの用語体系に従って行われ, 恐竜の筋復元のモデルにも使われるようになる(例えばNorman, 1986). しかしながら, ワニの下腿及び足部の筋を記載した論文は前述のように非常に少ない. 著者らが渉猟した限りではHaughton (1868), Brinkman (1980), Cong *et al.* (1989)だけである. Haughton (1868)は図がほとんどなく, 筋の記載もわずかである. Brinkman (1980)は詳細に解剖していると思われるものの, 足底に限られ, 主題が歩行に関するものなので, 筋の記載はほとんどない. またCong *et al.* (1989)は足部の筋の記載がほとんどされていない. 筋の名称も文献によって異なり, 初学者が下腿や足部の解剖を学ぶという点では上記の文献はあまり参考にならない. 腰帯・大腿部に比べ, 足部は多数の細かい筋が存在し, 複雑に入り組んでいるため, 解剖が難しいこと, 歩行のメカニズムや進化においてあまり重視されてこなかったことが理由であると考えられる. しかしながら, 足関節の構造は下方型の重要な手掛かりになること(Parrish, 1987), ワニの這い歩きはトカゲ類の這い歩きと異なること(Brinkman, 1980; Reilly and Elias, 1998)など, 足部の機能形態が詳しく調べられつつあり, 今後重要な課題になりうると考えられる.

1990年代後半からの注目すべき研究としてより高度な爬虫類の歩行解析が行われるようになり, 多くの動物で筋電図やひずみゲージを使用した研究がなされた(Gatesy, 1997; Blob and Biewener, 1999). 特にワニに関しては, 三種の歩行をすることから, 歩行様式によってどの筋が働くのか, 骨にはどれくらいの力がかかるのかという問題が明らかになってきた. ワニの歩行に関して注目すべ

きは足部の可動域である. トカゲ類の歩行には足関節が大きな役割を占め, 150°以上の底背屈が可能であるが(Reilly and Delancey, 1997), ワニの底背屈は50°ほどである(Gatesy, 1991; Reilly and Elias, 1998). この点に関して詳細に研究した研究はまだ出されていないが, 主竜類と鱗竜類の歩行の違いをよく示している点であると考えられる.

今後, 測定機器や知見の蓄積により様々な研究がなされていくと思われるが, そのような研究においても筋と骨の形態が基本になっている. また古生物学的研究は, 現生種の運動学, 骨学や筋学がフィードバックされることが多く, 解剖学の重要性はますます増してくると思われる.

材料と方法

メガネカイマン(*Caiman crocodilis fuscus*)3頭, シャムワニ(*Crocodylus siamensis*)2頭, イリエワニ(*Crocodylus porosus*)2頭を使用した. メガネカイマンは生後およそ1年の幼体で3体とも全長45 cm, シャムワニは2頭とも約100 cm, イリエワニは170 cmであった. シャムワニとイリエワニの年齢は明らかでない. メガネカイマンはネン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. イリエワニとシャムワニは死亡後冷凍保存したものを解剖した. 解剖はまず, 文献等から全ての筋をリストアップし, それらを実際の標本上で一つ一つ同定していった. 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. また方向は以下に定義するとおりとする. 複数の種, 異なった成長段階の個体を解剖したが, いくつかの筋の変異を除き, 明らかな種差, 成長差は見られなかった. 以下の図および記載は基本的にメガネカイマンをもとにしたものであるが, 足部の図はイリエワニを基にした.

骨, 筋の名称はRomer (1923, 1956)及び, Haines (1934)に従った. しかしながらワニの下腿の筋に関しての文献はCong *et al.* (1989)とBrinkman (1980)以外ほとんどなく, 統一した名称は定まっていない. 従ってこれらの文献に加え, 鱗竜類の四肢の解剖を行っているRussell and Bauer (2008), ワニの前肢を解剖したMeers (2003)の名称も参考にして決めた. 日本語訳は西の「比較解剖学」(1933), 森らによる「分担解剖学」(1982), Romer and Parsons 著, 平光 (1983) 訳による「脊椎動物のからだ」に従った. 和名は長坂 (1996) の「爬虫類・両生類800種図鑑」に従った. 本稿での筋の相同性や分類は, 基本的に神経支配を重視して決定した. しかしながら混乱を避けるため, すでに定まっている名称は変えなかった.

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、鈴木・林（2010）に準じて基本肢位と方向・運動を定義した（図1A）。しかしながら、後肢の場合、股関節と膝関節は完全伸展できないこと、足関節の中間位がほぼ90°であることより、半直立で、足趾は前方を向いてI趾を内側に、IV趾を外側にした状態を基本肢位とした。従って後肢では、腹側（ventral）・背側（dorsal）ではなく、前面／前方（anterior）・後面／後方（posterior）を使用した、外側（lateral）・内側（medial）に関しては変更はない。前方にある筋は伸筋群、後方にある筋は屈筋群であることが多い。その他に長骨での近位（proximal）と遠位（distal）、体幹での背側と腹側、足部での背側、底側（plantar）を使用した。

運動用語は鈴木・林（2010）で定義した通りだが、股関節での内転（adduction）・外転（abduction）は横断面

に沿った運動で挙上（elevation）と下制（depression）とほぼ同義である。屈曲（flexion）・伸展（extension）は矢状面に沿った運動で前突（protrusion）と後退（retraction）とほぼ同義である。足関節での伸展・屈曲はそれぞれ背屈（dorsiflexion）・底屈（plantar flexion）とし、足底を内側に向ける運動を内返し（inversion）、外側に向ける運動を外返し（eversion）とした。足部の趾節間関節は屈曲・伸展を使用し、趾骨間の内転・外転はそれぞれII趾に近づく運動、遠ざかる運動をとした。

記載

神経系

1. 腰仙骨神経叢（plexus lumbosacralis）

哺乳類の後肢を支配する神経は腰神経叢と仙骨神経叢に分けられるが、ワニではこれらは近接し、ほぼひとつの神経叢を構成するため、腰仙骨神経叢と呼ばれる。

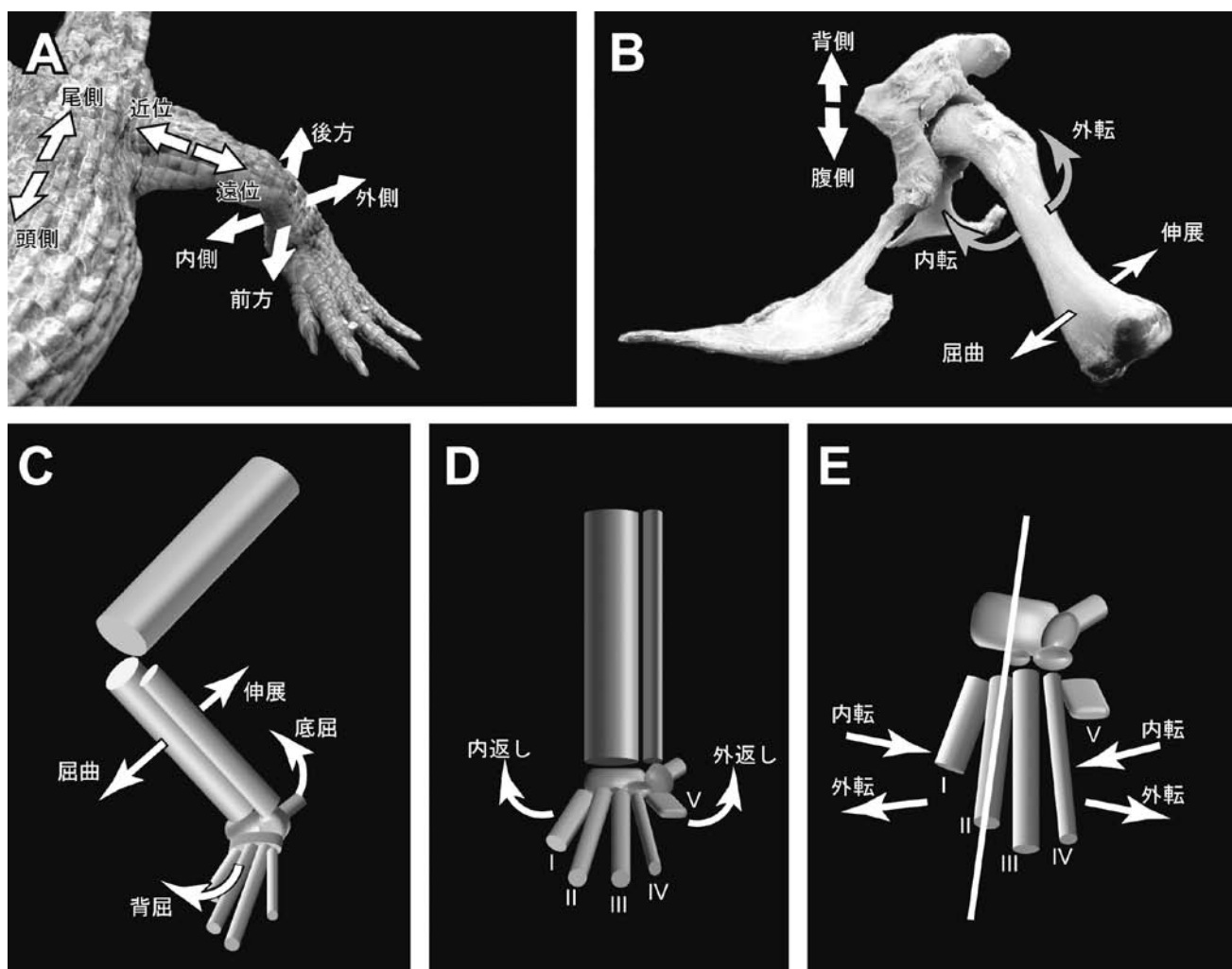


図1. ワニの基本肢位および運動方向（メガネカイマン）。A. 後肢の基本肢位。左後肢前面。B. 股関節の運動。左寛骨と大腿骨前面。内転および外転、屈曲および伸展の運動方向を示す。C. 膝関節および足関節の運動。左下肢前面の模式図。足関節での伸展・屈曲はそれぞれ背屈、底屈とした。D. 足関節の内返しと外返し。左下腿前面の模式図。E. 足趾の内転と外転。左足部背面の模式図。

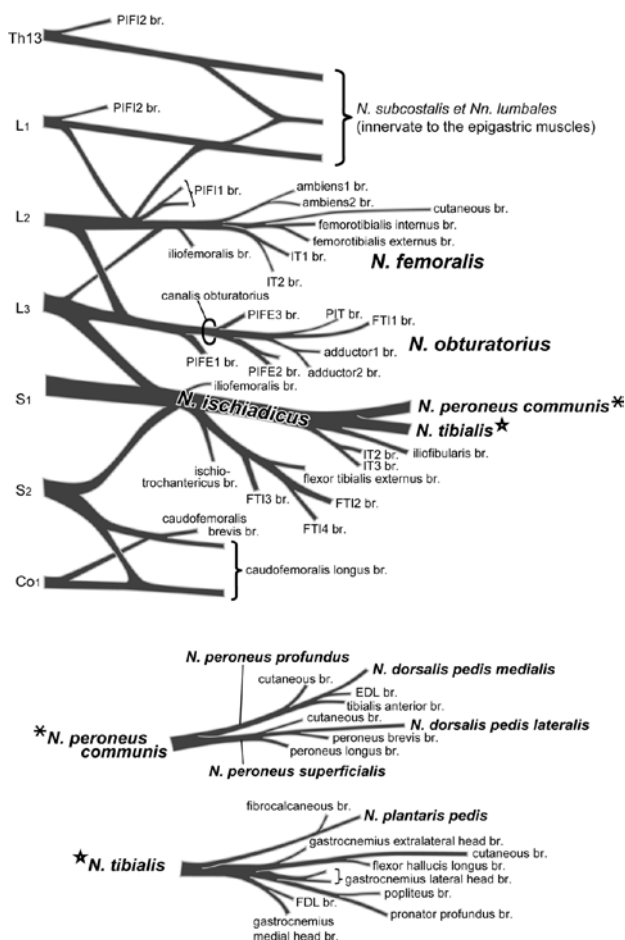


図2. 腰仙骨神経叢の模式図。筋に分布する枝を重点的に示す（メガネカイマン）。主に大腿神経（N. femoralis）、閉鎖神経（N. obturatorius）、坐骨神経（N. ischiadicus）からなる。坐骨神経は更に総腓骨神経（N. peroneus communis）と脛骨神経（N. tibialis）に分かれる。総腓骨神経は足底神経（N. plantaris pedis）、浅腓骨神経（N. peroneus superficialis）、深腓骨神経（N. peroneus profundus）に分かれる。浅腓骨神経は足背で外側足背神経（N. dorsalis pedis lateralis）、深腓骨神経は内側足背神経（N. dorsalis pedis medialis）となる。cutaneous br. = 皮枝、IT 1～3 br. = 第1～3腸脛骨筋枝、EDL br. = 長趾伸筋枝、FDL br. = 長趾屈筋枝、FTI 1～4 br. = 第1～4内脛骨屈筋枝、PIFE 1～3 br. = 第1～3外恥坐大腿筋枝、PIFI 1, 2 br. = 第1, 2内恥坐大腿筋枝、PIT br. = 恥坐脛骨筋枝。

Gadow（1882）には腰仙骨神経叢の記載があるが、仙骨神経（N. sacralis）が1つしかないこと、長尾大腿筋の出る神経根がずれている等の問題点がある。ワニの腰椎は肋骨と椎体が癒合したものとされるが、癒合程度は個体によりさまざまで、腰椎は3～5個とばらつきがある。ここではMook（1921）に従い、胸椎を13個、腰椎を3個とする。従って本稿での腰仙骨神経叢は、第13胸神経（N. thoracicus）から第1尾骨神経（N. coccygeus）までの6対の神経が構成する部分を指す。この部分は、神経が癒合と分岐を繰り返し、複雑に入り組んだ神経叢を構成しつつ、後腹部、腰帯、尾部及び後肢の筋・皮膚知覚を支配する。大きく以下の3つの神経に分かれる。

a. 大腿神経（N. femoralis；図2, 3）

腰仙骨神経叢の前方部分から構成され、第1～3腰神経（N. lumbares）の成分からなる。第1と第2腰神経が合わさった後、第1内恥坐大腿筋枝が出る。その後、第3腰神経が合わさって大腿神経となり、腸大腿筋枝を出す。その後、第1迂回筋（M. ambiens1）と第1腸脛骨筋の間を走行し、第1, 2迂回筋、第1, 2腸脛骨筋、内大腿脛骨筋、外大腿脛骨筋の支配枝を出す。皮枝は大腿遠位まで伸び、膝周囲の知覚を支配する。

b. 閉鎖神経（N. obturatorius；図2, 3）

第2, 3腰神経で構成される。最初に第1外恥坐大腿筋枝を出した後、閉鎖切痕を通して、大腿後面に出る。この部分で第2外恥坐大腿筋、第3外恥坐大腿筋、第1, 2大腿内転筋の支配枝を出した後、恥坐脛骨筋、第1内脛骨屈筋に支配枝を出す。主に大腿の内転筋群を支配する。

c. 坐骨神経（N. ischiadicus；図2, 3）

第3腰神経～第2仙骨神経で構成される。坐骨の後縁を回って、大腿後面に出る。大腿骨に沿って下行し、途中大腿屈筋群に支配枝を与え、膝窩付近で脛骨神経（N. tibialis）と総腓骨神経（N. peroneus communis）に分かれる。総腓骨神経は外側から腓骨頭をまわって前面に出て、浅腓骨神経（N. peroneus superficialis）と深腓骨神経（N. peroneus profundus）に分かれる。浅腓骨神経は腓骨筋群に支配枝を送った後、本幹はそのまま伸びて外側足背神経（N. dorsalis pedis lateralis）となる。深腓骨神経は、長趾伸筋枝、前脛骨筋枝を出した後、更に下行して内側足背神経（N. dorsalis pedis medialis）となる。内側及び外側足背神経は足背の筋を支配する。一方脛骨神経は膝窩で足底神経（N. plantaris）を出した後、下腿後面で下腿の屈筋群に支配枝を出す。

骨系

1. 腸骨（ilium；図4）

腸骨・恥骨・坐骨をあわせて寛骨（Os coxae）と呼ぶ。腸骨翼（iliac blade）は、尾方に向かって高く大きく広がり、尾方先端は後寛骨突起（posterior acetabular process）となる。外側面では、腸骨翼上縁に後肢を動かす筋の起始が集中する。腹側は坐骨とともに寛骨臼窩（acetabular fossa）を形成する。腸骨翼上縁では前方から股関節の屈曲および外転を担う第1, 2, 3腸脛骨筋（M. iliotibialis 1-3）および腸大腿筋（M. iliofemoralis）の起始があり、尾方には股関節の伸展、膝関節を屈曲させる腸腓骨筋（M. iliofibularis）、外脛骨屈筋（M. flexor tibialis externus）、第2内脛骨屈筋（M. flexor tibialis internus 2）がある。腸骨翼の後端には腸坐尾筋（M. ilioischio-caudalis）の腸骨起始がある。

寛骨臼窩は、厚い関節軟骨および半月が付着し、寛骨臼（acetabulum）を形成し、大腿骨と関節する。関節軟骨と半月が発達するため、寛骨と大腿骨から可動域を求

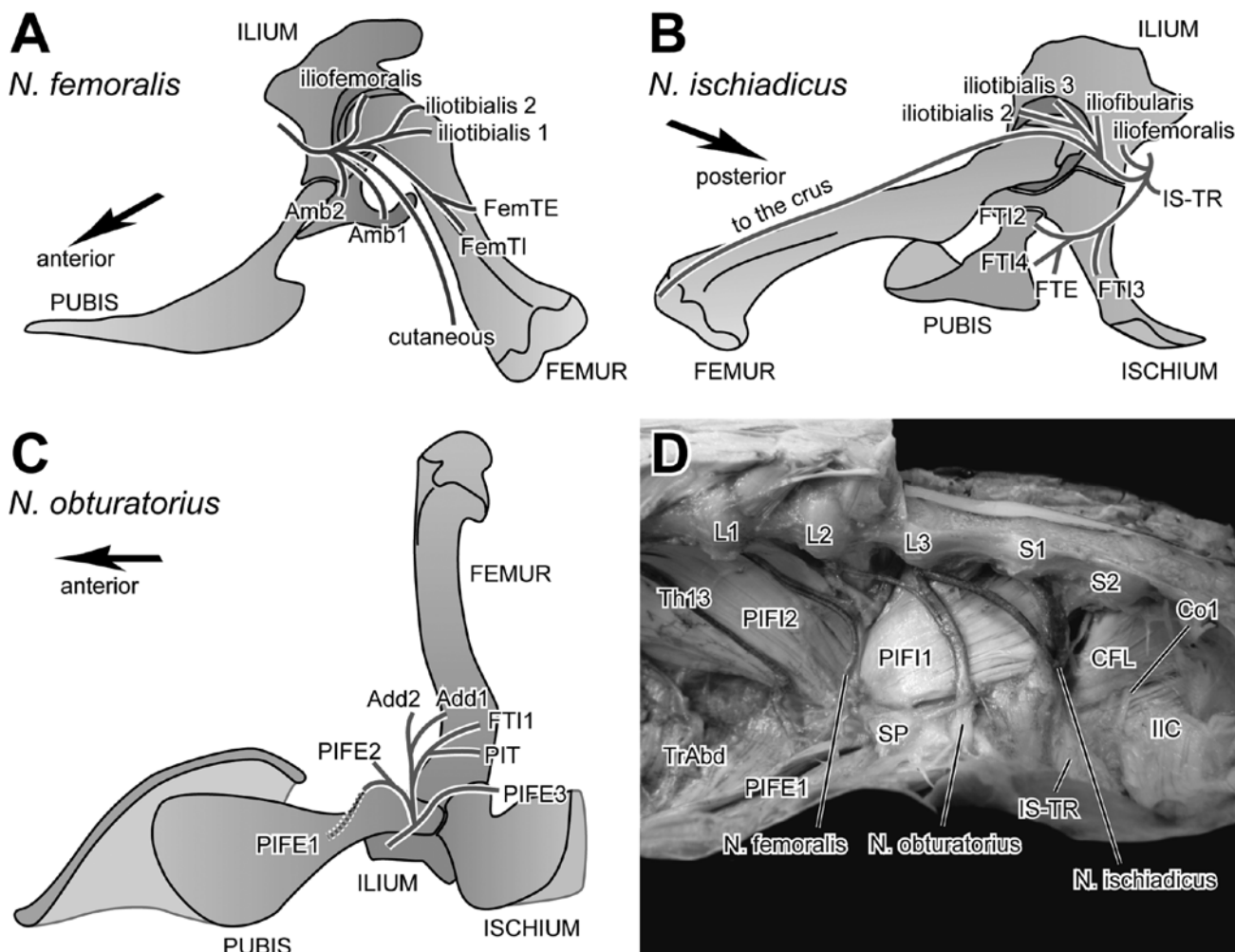


図3. 下肢の神経走行 (メガネカイマン). A. 大腿神経の走行. 左寛骨と大腿骨前外側面. B. 坐骨神経の走行. 左寛骨と大腿骨後外側面. C. 閉鎖神経の走行. 左寛骨と大腿骨腹側面. D. 腰仙骨神経叢の根部 (Th13~Co1). 骨盤内臓器, 腹膜, 脂肪を取り除き, 根部を骨盤壁内側面からみたところ. Add 1, 2 = 第1, 2大腿内転筋枝, Amb1, 2 = 第1, 2迂回筋枝, CFL = 長尾大腿筋, FemTE = 外大腿脛骨神経枝, FemTI = 内大腿脛骨神経枝, FTE = 外脛骨屈筋枝, FTI 1~4 = 第1~4内脛骨屈筋枝, IIC = 腸坐尾筋, IS-TR = 坐骨転子筋枝 (または坐骨転子筋), PIFE 1~3 = 第1~3外恥坐大腿筋枝, PIFI 1, 2 = 第1, 2内恥坐大腿筋枝, PIT = 恥坐脛骨筋枝, SP = 腹膜下筋, TrAbd = 腹横筋

めることは難しい. 腸骨下縁は寛骨白孔 (acetabular foramen) 上縁を構成し, 切痕 (acetabular notch) となる. なお生体では寛骨白孔は軟骨に覆われている. 寛骨白切痕の前方は, 他の主竜類や鱗竜類では恥骨と関節するので恥骨関節面 (pubic facet) だが, ワニでは坐骨と結合するため, 前坐骨関節面 (anterior ischiadic facet) となる. 切痕の後方は後坐骨関節面 (posterior ischiadic facet) - 他の爬虫類では坐骨関節面 (ischiadic facet) - となる.

腸骨翼内側面では上縁前方に腸肋筋 (*M. iliocostalis*) の起始があり, それ以外の部分はその他の固有背筋の起始となる. 腸骨翼下方は2本の仙肋骨と関節するが, 靱帯結合であるため, 可動性はほとんどない. 坐骨との関節部分には第1内恥坐大腿筋 (*M. puboischiofemoralis internus 1*) が起始する.

2. 恥骨 (pubis; 図4)

腰帯前方を占める骨だが, 他の哺乳類・爬虫類と異なり, 寛骨臼を構成しない. また腸骨との間は厚い硝子軟骨が存在し, 直接関節することはない. 扇形をした骨で, 扇の柄にあたる部分は恥骨柄 (pubic peduncle) で, 坐骨と関節する. 扇形の広く開いた部分は恥骨翼 (pubic blade) であり, 前方へ伸び, 内外側に大きく広がるが, ややねじれるため, 外側面が遠位になるにつれ下面になる. 恥骨翼前縁には大きな線維軟骨板 (fibrocartilaginous plate) が存在し, 骨盤前部を構成する. また線維軟骨板の内側は結合組織を介して反対側の恥骨と結合する. 坐骨と恥骨の間は結合組織で構成された閉鎖膜 (obturator membrane) が張る.

外側面は, 恥骨柄から線維軟骨板を含む恥骨翼の広い範囲に第2外恥坐大腿筋 (*M. puboischiofemoralis externus 2*) が起始する.

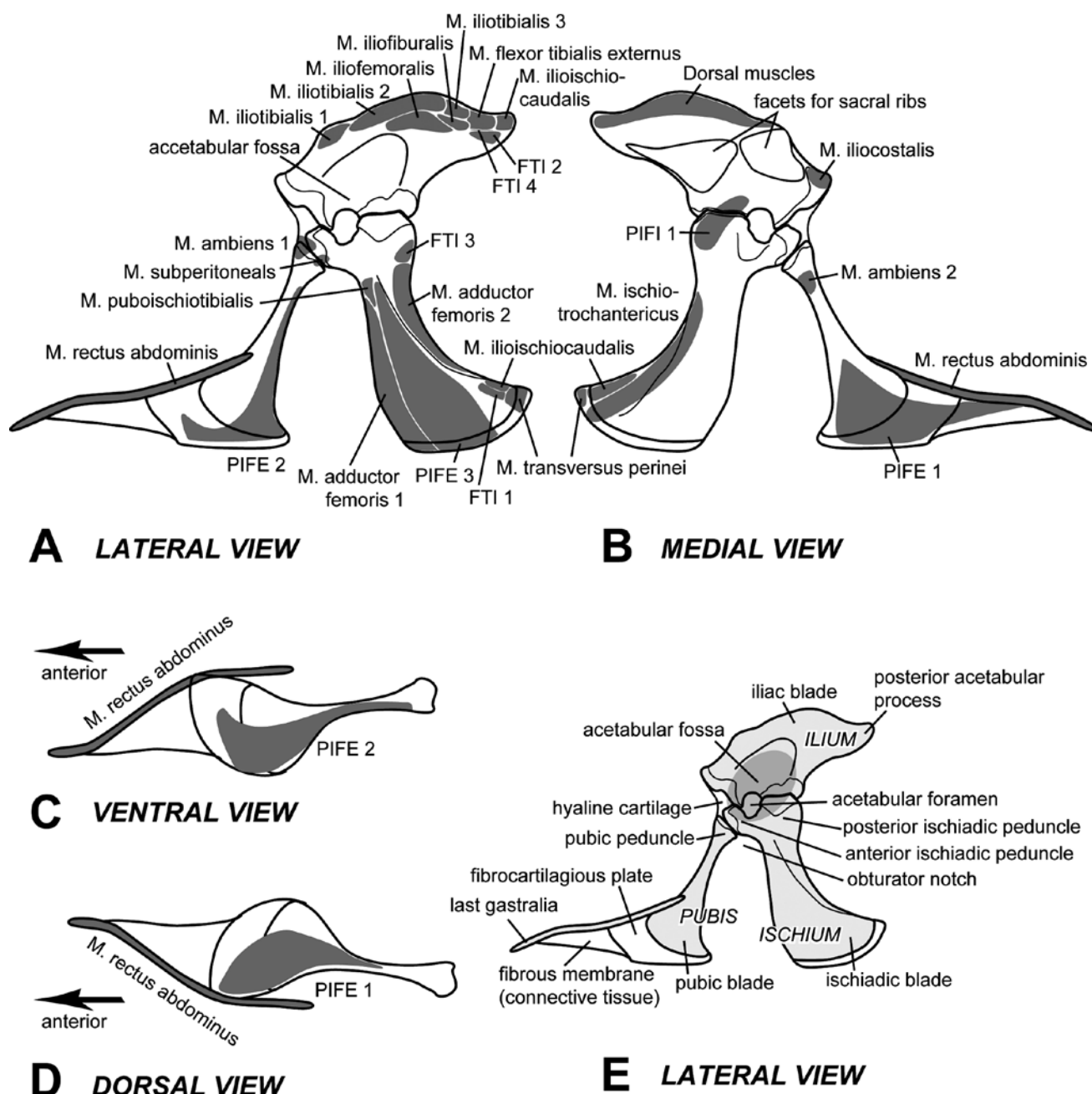


図4. 骨盤の筋付着部 (メガネカイマン). A. 左外側面. B. 左内側面. C. 左恥骨腹側面. D. 左恥骨背側面. E. 左外側面, 骨の各部位の名称. FTI 1~4 = 第1~4内脛骨屈筋, PIFE 1~3 = 第1~3外恥坐大腿筋, PIFI 1, 2 = 第1, 2内恥坐大腿筋

内側面は、腸骨との間にある硝子軟骨と坐骨柄の基部から第1迂回筋、その後方に腹膜下筋 (M. subperitoneals) の起始がある。恥骨柄中央から第2迂回筋が起始し、線維軟骨板を含む恥骨翼から第1外恥坐大腿筋が起始する。

3. 坐骨 (ischium; 図4)

恥骨が骨盤前部を構成するのに対し、坐骨は骨盤後部を構成する。腸骨の前・後坐骨関節面と結合する部分は、それぞれ突起となり前坐骨柄 (anterior ischiadic peduncle)、後坐骨柄 (posterior ischiadic peduncle) と呼ぶ。両坐骨柄の間は寛骨臼孔である。坐骨の下方に広がった部分は

坐骨翼 (ischadic blade)、前坐骨柄基部の下方は閉鎖切痕となる。この閉鎖切痕は閉鎖神経、閉鎖動静脈 (N., A., et V. obturatoria) の通り道となる。坐骨翼は後方に広がり、内側で反対側の坐骨と結合するが、恥骨翼ほど広くは広がらず、先端の線維軟骨部分もわずかである。全体的に見て恥骨よりも頑丈なつくりである。

外側面は後坐骨柄上部に第3内脛骨屈筋の起始があり、その下方から坐骨翼後縁にかけて第2大腿内転筋が起始する。その遠位には第1内脛骨屈筋の起始がある。坐骨翼後端は、腸坐尾筋 (M. ilioischio-caudalis) の坐骨起始

がある。坐骨翼中央は第3外恥坐大腿筋の起始によって占められる。坐骨翼前縁は上方に恥坐脛骨筋の起始、下方に第1大腿内転筋の起始が位置する。

坐骨内側は後坐骨柄と腸骨の関節部分に第1内恥坐大腿筋の起始、坐骨翼後縁には坐骨転子筋 (M. ischio-trochantericus) の細長い起始があるが、坐骨翼内側の大部分は筋付着部が存在しない。

4. 大腿骨 (femur; 図5)

棒状の骨であるが、前面から見るとゆるやかなS字形をなす。哺乳類や鱗竜類のような明確な大腿骨頭はなく、はっきりした大転子・小転子 (trochanter major et minor) もない。その代わり、後方の第4転子 (4th trochanter) は発達する。遠位は小さな内側顆 (medial condyle) と大きな外側顆 (lateral condyle) に分かれ、その間は顆間窩 (intercondylar fossa) があり、十字靱帯 (cruciate ligament) の通り道となる。

大腿骨前面は第2内恥坐大腿筋が停止する小結節以外は滑らかである。第2内恥坐大腿筋は哺乳類の大腰筋と類似した形態を持つため、この小結節は小転子と相同であると考えられる。その外側には腸大腿筋の停止が大腿骨体中央まで延び、さらに外大腿脛骨筋 (M. femorotibialis externus) の起始がある。第2内恥坐大腿筋の停止の内側は内大腿脛骨筋 (M. femorotibialis internus) の起始が大きく広がる。この起始は非常に大きく、大腿骨体遠位ではほぼ全周にこの筋の起始がある。外側上顆には長趾伸筋 (M. extensor digitorum longus) の起始がある。

大腿骨後面は多数の筋の起始・停止が見られる。近位端の外側縁に沿って粗面が発達し、近位から坐骨転子筋、

第3外恥坐大腿筋の停止、そのすぐ内側には第1, 2外恥坐大腿筋の共通停止がある。この部位は大転子に相当すると思われる。大腿骨体近位1/4付近には大きな第4転子がある。第4転子の中央には長尾大腿筋 (M. caudofemoralis longus) の大腿骨停止、その内側には第1内恥坐大腿筋の停止がある。長尾大腿筋停止の外側には短尾大腿筋 (M. caudofemoralis brevis) の停止、その遠位には第1, 2大腿内転筋の停止がある。大腿骨体の遠位部は内大腿脛骨筋の起始に覆われる。外側上顆には長趾屈筋 (M. flexor digitorum longus), 腓腹筋外側頭 (M. gastrocnemius, lateral head) が起始する。

5. 脛骨 (tibia; 図6)

棒状の骨であり、大腿骨より少し短い。近位および遠位端は幅広くなる。近位は平らになり脛骨平原 (tibial plateau) となる。この脛骨平原は大腿骨内・外側顆と関節する脛骨内・外側顆に分かれる。内・外側顆の間はわずかに隆起し、顆間隆起 (intercondylar eminence) となり、十字靱帯が付着する部分となる。

脛骨前面は近位に大きな脛骨粗面 (tibial tuberosity) がある。これは第1-3腸脛骨筋、腸脛骨筋に加わる第2迂回筋、内大腿脛骨筋及び外大腿脛骨筋の共通腱が停止する部分である。そのすぐ遠位には前脛骨筋 (M. tibialis anterior), その外側には長母趾伸筋 (M. extensor hallucis) の起始部がある。前脛骨筋の内側は内側側副靱帯 (medial collateral ligament) の付着部があり、その周囲には恥坐脛骨筋、第1, 2内脛骨屈筋の停止がある。脛骨体内側は筋付着部がないが、外側には脛骨と腓骨両方にまたがる大きな深回内筋 (M. pronator profundus) の脛骨頭起始がある。遠位には伸筋支帯が肥厚化した輪状靱帯 (annular ligament) の付着部がある。この伸筋支帯は非常に厚く、伸筋群を下腿に引きつけ、浮かび上がらないようにして

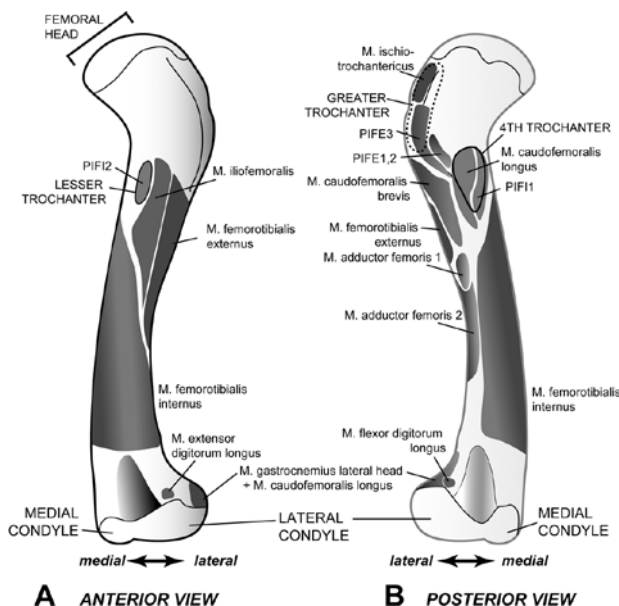


図5. 大腿骨の筋付着部 (メガネカイマン)。A. 左前面。B. 左後面。PIFE 1~3 = 第1~3外恥坐大腿筋, PIFI 1, 2 = 第1, 2内恥坐大腿筋。

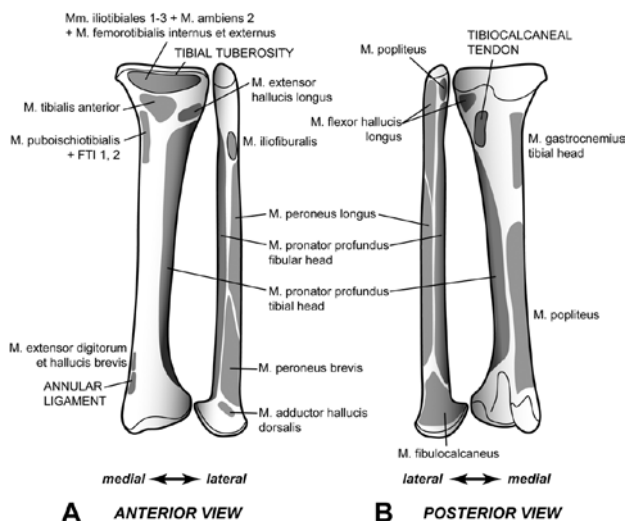


図6. 下腿骨 (脛骨および腓骨) の筋付着部 (メガネカイマン)。A. 左前面。B. 左後面。FTI 1~4 = 第1~4内脛骨屈筋。

いる。

脛骨後面の近位内側は腓腹筋の内側頭があり、外側部には脛踵骨腱 (tibio calcaneal tendon) の起始がある。この腱の起始部には第3、4内脛骨屈筋および外脛骨筋が停止する。脛骨体中央外側から遠位端にかけては膝窩筋 (M. popliteus) の停止が広がる。

6. 腓骨 (fibula; 図6)

脛骨とほぼ同じ長さの骨であるが、脛骨に比べるとかなり細い。腓骨頭は脛骨の外側顆とともに大腿骨の外側顆と関節する。腓骨頭前面には筋付着部はなく、腓骨体近位に腸腓骨筋の停止がある。遠位には長腓骨筋 (M. peroneus longus) と短腓骨筋 (M. peroneus brevis) の大きな起始がある。遠位端には背側母趾内転筋 (M. adductor hallucis dorsalis) の起始がある。腓骨体内側には深回内筋の腓骨頭起始がある。腓骨の遠位端は大きく広がり内側で脛骨の遠位端と、外側で踵骨と関節する。

腓骨後面では、腓骨頭に膝窩筋の起始、骨頭から骨体にかけては長母趾屈筋 (M. flexor hallucis longus) の起始がある。長腓骨筋起始は前面のみならず後面にも広がる。遠位端には腓骨踵骨筋 (M. fibulocalcaneus) の起始がある。

7. 足根骨 (ossa tarsi; 図7)

足根骨は、近位足根骨 (proximal tarsals) と遠位足根骨 (distal tarsals) に分けられる。

a. 近位足根骨 (proximal tarsals)

距骨 (astragalus): 古脊椎動物学では爬虫類、哺乳類ともに距骨はastragalusとされ、人体および獣医解剖学ではtalusが使われており、距骨で統一している日本語のほうが混乱がない。距骨は表面がほとんど関節面で構成されている骨である。

距骨は近位足根骨の脛側骨 (tibiale), 中間骨 (intermedium), 中心骨 (centrale) が癒合して形成された骨とされており、化石記録からもこの考えが支持されている (Peabody, 1951; Romer, 1956; O'Keefe *et al.*, 2006)。一方ワニの発生を追っていくと、明確な脛側骨の骨化点が出てこないという問題点があるものの (Rieppel, 1993), 複数の骨が合わさってできたものという従来の見解に反するものはない (Müller and Alberch, 1990)。

基部は三角形の突起をもっており、内側の斜面は脛骨遠位端との関節面、外側の斜面は踵骨頭と共に腓骨関節面を構成する。外側面は円錐状の外側突起となり、踵骨の関節窩にはまり込む。前面は大きな顆となり、第I中足骨、第3遠位足根骨と関節する。

踵骨 (calcaneum): 踵骨も人体および獣医解剖学ではcalcaneus, 古脊椎動物ではcalcaneumと使い分けられている。哺乳類では腓腹筋とヒラメ筋 (M. soleus) からなる下腿三頭筋 (M. triceps surae) の停止となる強大な踵骨隆起 (calcaneum tuber) があるが、大部分の爬虫類ではこれらの筋は足底に停止する。踵骨は腓側骨 (fibulare)

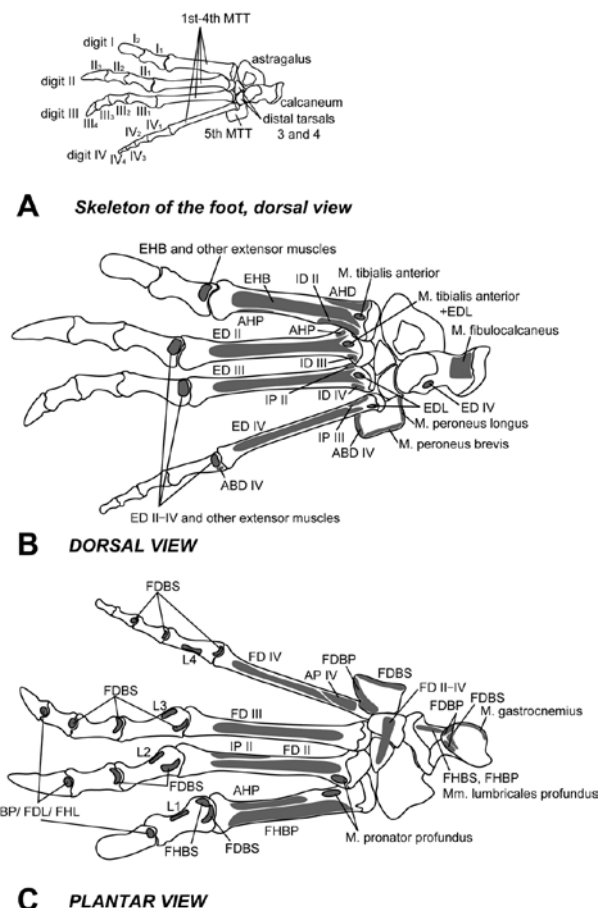


図7. 足骨 (足根骨、中足骨および趾骨) の筋付着部 (メガネカイマン)。A. 左足骨の名称、背側面。詳細は骨格系の記載参照。B. 左背側面。C. 左底側面。ABD IV = 背側第IV趾外転筋, AHD = 背側母趾内転筋, AHP = 底側母趾内転筋, AP IV = 底側第IV趾外転筋, ED = 趾伸筋, EDL = 長趾伸筋, EHB = 短母趾伸筋, FDBP = 深短趾屈筋, FDBS = 浅短趾屈筋, FD = 趾屈筋, FDL = 長趾屈筋, FHBP = 深短母趾屈筋, FHBS = 浅短母趾屈筋, FHL = 長母趾屈筋, ID = 背側骨間筋, IP = 腹側骨間筋, L = 虫様筋。

が大きく発達したもので、特にワニ類では足関節の底背屈に、距骨と踵骨の間の距踵関節が関与する (crurotarsal ankle)。

踵骨は腓骨の足根骨関節面を構成する踵骨頭 (calcaneal head), 腓腹筋腱が通る踵骨隆起 (哺乳類のものとは由来が異なると考えられるが、同じ語を使用する), 距骨と関節する関節窩に分けられる。踵骨頭上面は顆状であり腓骨と関節し、前面は平らで第4遠位足根骨と関節する。巨大な踵骨隆起が踵骨の外後方に突出する。踵骨隆起表面は全体を軟骨で覆われ、中央に浅い溝がある。踵骨隆起内側縁は腓腹筋が一部停止するが、腓腹筋の大部分はこの溝を通して足底に至る。関節窩は踵骨頭の内側にあり、距骨の外側突起後面と関節する部分と、外側突起がはまり込む窩からなる。窩の奥には踵骨の栄養血管が入り込む栄養孔がある。

b. 遠位足根骨 (distal tarsals)

第3遠位足根骨 (distal tarsal 3): 第3遠位足根骨は円錐形の最小の足根骨である。結合組織の中に埋もれているため、直接的な筋付着部を持たない。後内側で距骨、後外側で第4遠位足根骨と接する。また前方で第II, III中足骨と接する。

第4遠位足根骨 (distal tarsal 4): 第3遠位足根骨について小さな骨であるが第3遠位足根骨に比べるとずいぶん大きい。結合組織の中にある骨なので直接的な筋付着部を持たない。4面体に近い形をしており、後面で踵骨と関節し、下面は足底となる。内側で第3遠位足根骨と関節し、外側で第V中足骨と関節する。飼育個体では、踵骨との関節面にかかなりの高確率で関節軟骨の破壊が見られる。

中足骨 (ossa metatarsalia): 5本あるが、第V中足骨は退化し、長さ太さがほとんど同じとなり、一見足根骨のように見える。また第V中足骨は趾骨を持たない。第I中足骨は太く、短い。基部は厚い関節円板を介して距骨と関節する。第IIとIII中足骨はたがいに類似した形態をしており、両者とも第I中足骨に比べると長い、細い。第IV中足骨は第II, III中足骨とほとんど同じ長さであるが、更に細い。

8. 趾骨 (ossa digitorum pedis; 図7)

ワニの足趾は4本である。I趾には2個、第II趾には3個、第III趾と第IV趾には4個の趾骨がある (趾式=2:3:4:4:0)。趾骨は最遠位の趾骨を除き、どれも同じような形態をしているが、近位のものほど大きく、同じ部位ではI趾に近いものほど大きい。本稿では便宜的に最遠位の趾骨を末節骨、最近位の趾骨を基節骨と呼び、それ以外はIII2 (第III趾の第2趾骨) のようにあらわす。1-4の番号は近位から数えたものである。第I-III趾の末節骨は鉤爪骨となるが、IV趾の末節骨は非常に小さく、鉤爪骨にならない。

筋系

1. 骨盤・後肢に停止する体幹筋 (trunk musculature inserting on pelvis or hindlimb; 図8, 表1)

a. 外腹斜筋 (M. obliquus abdominis externus)

腰背腱膜 (lumbodorsal fascia) から起始し、腹側後方へ走行する。骨盤停止部分は2つに分かれる。一方は第1および第2迂回筋の前面から腹側を通り、寛骨臼の前面に停止し、もう一方は最後部の腹肋 (gastralia) を経て、恥骨前縁に停止する。肋間神経外側枝支配。

b. 内腹斜筋 (M. obliquus abdominis internus)

腰背腱膜から起始し、腹側前方へ走る。外腹斜筋の深層にあり、真肋後方と腹肋前方に停止する。肋間神経本幹支配。

c. 腹横筋 (M. transversus abdominis)

腰背腱膜深層から起始し、腹側を走り腹直筋の腹側深

層表面に停止する。内腹斜筋・腹直筋の深層にある。肋間神経本幹支配。

d. 腹直筋 (M. rectus abdominis)

肋骨弓尾側縁、剣状突起から起始し、腹側を体軸方向に走る強大な筋である。浅層は腹肋によって区切られるが、深層は腹肋より深く、区切られることなく走行し、最後尾の腹肋に停止する。したがって骨盤に直接停止するわけではないが、最後尾の腹肋は結合組織を介し、恥骨と結合する。肋間神経の終枝支配。外側では腹直筋は外腹斜筋の腱膜によって覆われる。内方では腹横筋と接する。腹直筋の後方外側部は恥骨付近まで伸び、腸坐尾筋と接する。この筋束をMaurer (1896) は体幹尾筋とし、Gadow (1882) は外腹直筋および腹側腹直筋としており、神経支配も多少異なるが、本稿では区別しない。

e. 腹膜下筋 (M. subperitoneals)

恥骨柄から起始し、肝臓の漿膜・心膜外面に停止する筋。この名称はNishi (1938) に従った。村上 (1988) は、腹膜下筋が体幹尾筋を支配する神経の共通枝によって支配されるため、腹直筋系の筋が派生したものとした。肝臓に停止して肝臓を後方に牽引する作用を持ち、胸腔を陰圧にして呼吸を助ける筋であることから作用は哺乳類の横隔膜に似るとされている。

f. 腸坐尾筋 (M. ilioischio-caudalis)

背側は腸骨翼の後端、腹側は坐骨翼の後端から起始し、尾の下半を囲む薄い筋。一見長い筋に見えるが、本来は椎骨1つに対応する短い筋が前後に連なって出来たものである。左右の筋束は正中で反対側の筋とつながる。腹側は総排出腔括約筋や血管弓、背側は横突起に停止する。この筋の深層には長尾大腿筋がある。腹側の坐骨起始の部分はトカゲ類の腸坐靭帯と相同である (Romer, 1923)。尾を同側に側屈させる作用をもつ。尾骨神経 (Co1-Co13?) 腹側枝支配。

g. 長尾大腿筋 (M. caudifemoralis longus)

Romer (1923) では、M. coccygeofemoralis longus としている。これは当時 M. caudifemoralis と M. caudi-ilio-femoralis という名称に混乱があったため、これを避けるために新しい名称を考えたとしている。しかしながら、この名称は定着せず、古脊椎動物学者を含めたほとんどの研究者がこの筋を Gadow (1882) の M. caudifemoralis longus を採用しており (たとえば Gatesy, 1991)、本稿もそれに従った。なお M. caudi-ilio-femoralis は Romer (1923) による M. iliofemoralis として定着している。

第3-15尾椎椎体および、尾椎肋骨腹側、血管弓から起始する非常に大きな筋である (起始する尾椎の範囲は個体によって多少ずれる)。筋腹は尾椎に沿って前方に走り、上下を腸坐尾筋に覆われる。第1尾椎あたりで、太い腱となり、大腿骨第4転子内側で一部停止した後、更に腱を伸ばし、大腿骨外側上顆に停止する。この腱からは腓腹筋の外側頭が起始する。

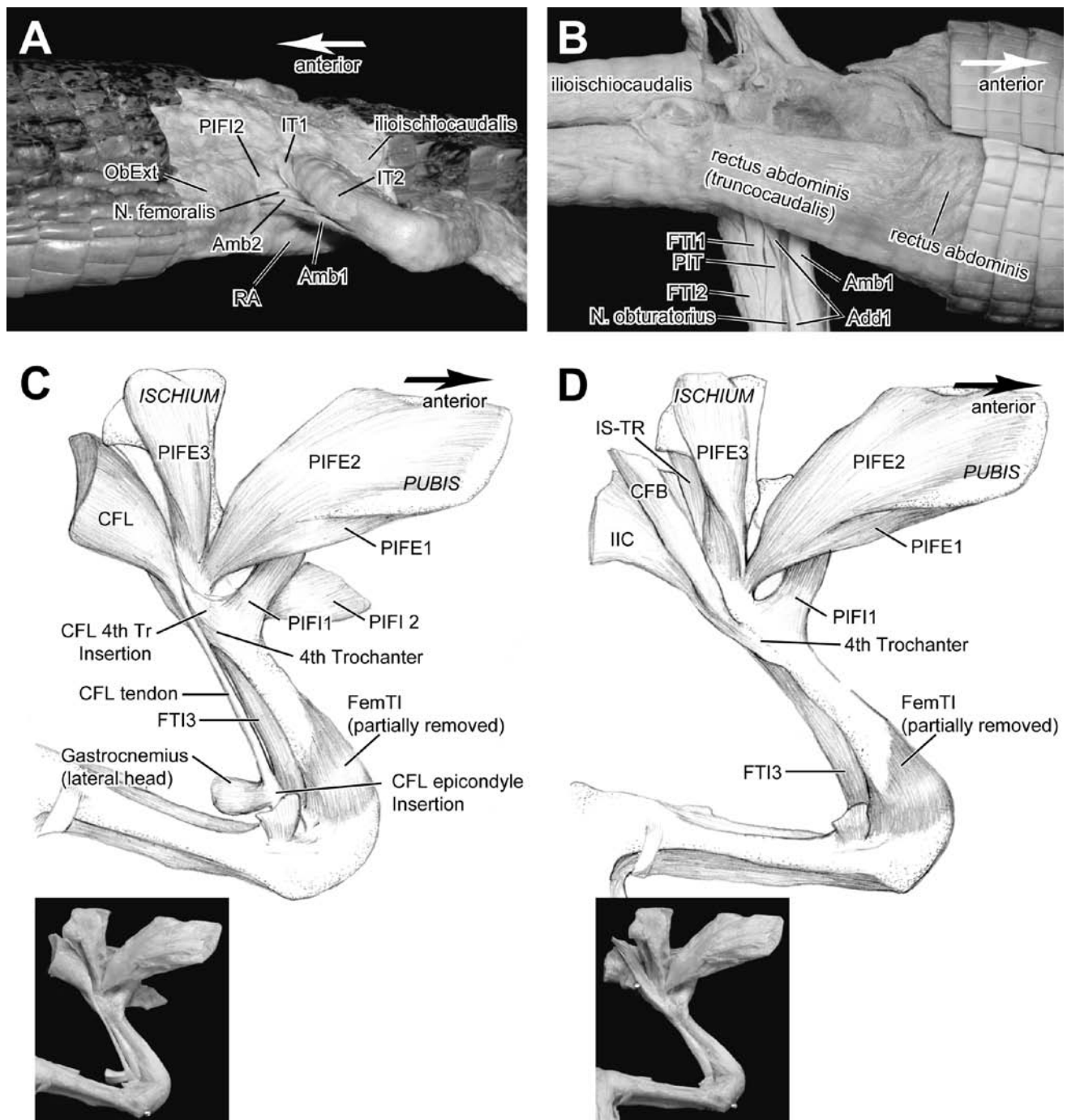


図8. 体幹筋および内・外寛骨筋 (メガネカイマン)。A. 体幹および左骨盤外側。皮下を除いた状態。B. 体幹および骨盤腹側。左側は皮下を除き、右側は更に腹直筋を除いた状態。C. 左骨盤・大腿腹側。第1, 2大腿内転筋, 第1, 2内脛骨屈筋, 恥坐脛骨筋を取り除き, 長尾大腿筋の大腿骨の停止部を示す。D. Cから長尾大腿筋を取り除き, 短尾大腿筋を示す。4th Tr = 第4転子, Add 1 = 第1大腿内転筋, Amb1, 2 = 第1, 2迂回筋, CFB = 短尾大腿筋, CFL = 長尾大腿筋, FmTI = 内大腿脛骨筋, FTI1 ~ 3 = 第1 ~ 3内脛骨屈筋, IT1, 2 = 第1, 2腸脛骨筋, ObExt = 外腹斜筋, PIFE1 ~ 3 = 第1 ~ 3外恥坐大腿筋, PIFI 1, 2 = 第1, 2内恥坐大腿筋, PIT = 恥坐脛骨筋, RA = 腹直筋。

股関節でのを行う最も重要な推進筋である。また後肢を固定すれば、尾を同側に側屈させる働きをもつ。S2およびCo1腹側枝支配。

h. 短尾大腿筋 (M. caudifemoralis brevis)

長尾大腿筋の前方 (頭側) 背側に位置する, 2頭あり, 一つは第2仙椎と第1尾椎の椎体底面から起始する。筋

腹は外方に伸び, 腸骨の後寛骨突起の下を通り, 大腿骨に伸びる。もう1頭は腸骨の後寛骨突起後縁から起始する。2頭が合わさった後, この筋は第4転子前方の大腿骨近位外側に筋性に停止する。作用は股関節での伸展 (大腿骨の後退)。S2およびCo1腹側枝支配。

2. 内寛骨筋群 (intracoxal musculature; 図8, 表2)

表1. 骨盤・下肢に付着する体幹筋.

名称	起始	停止	作用	支配神経
外腹斜筋 M. obliques abdominis externus	腰背腱膜	寛骨臼前面および恥骨前縁		肋間神経外側枝
内腹斜筋 M. obliques abdominis internus	腰背腱膜	真肋後方と腹肋前方		肋間神経本幹
腹横筋 M. transversus abdominis	腰背腱膜深層	腹直筋の腹側深層表面		肋間神経本幹
腹直筋 M. rectus abdominis	胸骨	最終腹肋		肋間神経終枝
腹膜下筋 M. subperitoneals	恥骨柄	肝臓の漿膜・心膜外面	呼吸	腰神経外側枝
腸坐尾筋 M. ilioischiocaudalis	腸骨翼後端および坐骨翼後端	総排出腔括約筋, 血管弓, 尾骨横突起	尾を同側に屈曲させる	尾骨神経腹側枝
長尾大腿筋 M. caudifemoralis longus	第3-15 尾椎および, 尾肋骨腹側, 血管弓	大腿骨第4 転子および大腿骨外側上顆	股関節での伸展	第2 仙椎, 第1 尾椎神経
短尾大腿筋 M. caudifemoralis brevis	第2 仙椎と第1 尾椎の椎体底面および腸骨後寛骨突起後縁	大腿骨第4 転子前方の近位内側	股関節での伸展	第2 仙椎, 第1 尾椎神経

表2. 骨盤筋群.

名称	起始	停止	作用	支配神経
内寛骨筋群 intracoxal group				
第1 内恥坐大腿筋 M. puboischiofemoralis internus 1	寛骨内側及び, 仙肋の腹側面	大腿骨第4 転子内側	股関節での屈曲および内転	大腿神経
第2 内恥坐大腿筋 M. puboischiofemoralis internus 2	第1-6 腰椎体及び肋骨突起	大腿骨小転子	股関節での屈曲および内転	第9-13 神経
坐転子筋 M. ischiochantericus	坐骨翼の遠位内側	大腿骨大転子近位	股関節での伸展 (大腿骨の後退)	坐骨神経
外寛骨筋群 extracoxal group				
第1 外恥坐大腿筋 M. puboischiofemoralis externus 1	恥骨の内側面全体	大腿骨大転子	股関節での内転	閉鎖神経
第2 外恥坐大腿筋 M. puboischiofemoralis externus 2	恥骨の外側面全体	大腿骨大転子	股関節での内転	閉鎖神経
第3 外恥坐大腿筋 M. puboischiofemoralis externus 3	坐骨の腹側面全体	大腿骨大転子	股関節での内転および伸展	閉鎖神経

a. 第1内恥坐大腿筋 (M. puboischiofemoralis internus 1, PIFI1)

腸骨と坐骨の関節部分を含む寛骨内側及び仙肋の腹側面から起始し, 寛骨の前縁 (前坐骨柄及び前腸骨柄) を回って, PIFI2の下を通り, 大腿骨の第4転子外側に停止する. 哺乳類の腸骨筋と相同とされているが, PIFI1の停止は腸骨筋が停止する小転子からかなり離れた部分である. 作用は股関節での屈曲および内転. Rowe (1986) ではPIFI medialisである. 大腿神経支配.

b. 第2内恥坐大腿筋 (M. puboischiofemoralis internus 2, PIFI2)

Gadow (1882) では腰方形筋 (M. quadratus lumborum) とされているが, 筋の起始・停止・走行・位置関係から哺乳類の大腰筋と相同と考えられる. したがって本稿ではRomer (1923) の名称に従った. 第11胸椎から第3腰椎の椎体及び肋骨突起から起始する. 後方に向かって走行し PIFI1 とともに腸骨前方から大腿骨前面にある小転

子に停止する. 作用は股関節での屈曲および内転. Rowe (1986) ではPIFI dorsalisである. Th9 – 13 支配.

c. 坐転子筋 (M. ischiochantericus)

鳥類の坐骨大腿筋 (M. ischiofemoralis) と相同関係にあると考えられる (Rowe, 1986). また哺乳類の梨状筋と似た位置関係にある. 坐骨翼の遠位内側面から起始し, 坐骨内側を上行し, 大腿骨の大転子近位に停止する. 作用は股関節での伸展 (大腿骨の後退). 坐骨神経支配.

3. 外寛骨筋群 (extracoxal musculature; 図8, 表2)

a. 第1外恥坐大腿筋 (puboischiofemoralis externus 1, PIFE 1)

この筋は恥骨の内側面全体から筋性に起始し, 後外方に向かって走行し, 大腿骨を内側からまわって後面の粗面 (大転子) にPIFE2とともに共通腱となって腱性に停止する. 閉鎖神経支配. 位置関係から哺乳類の内閉鎖筋と相同と考えられる. 作用は股関節での内転. Gadow (1882) ではこの筋が恥骨内側面から起始することより,

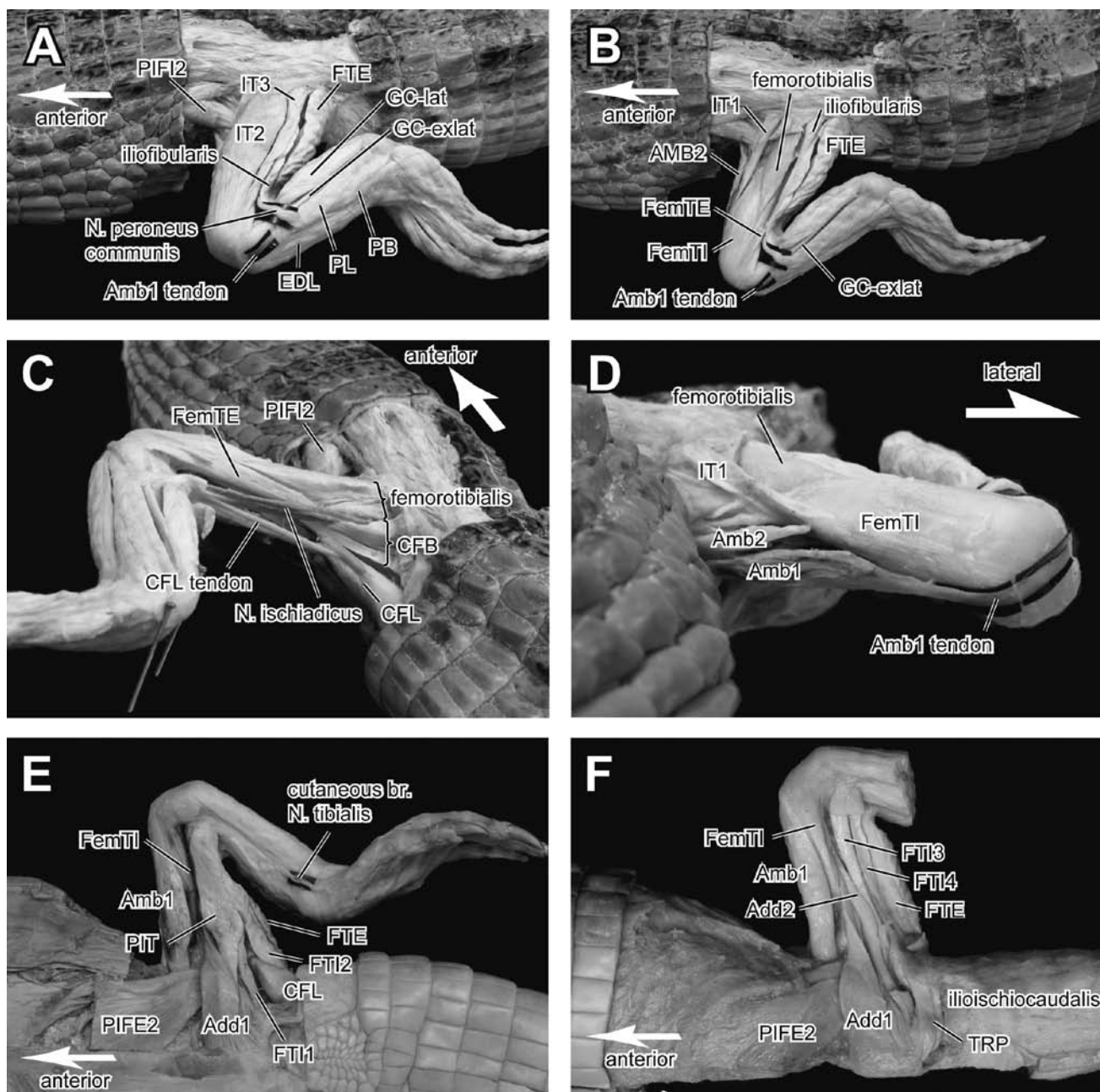


図9. 大腿筋群 (メガネカイマン). A. 左大腿背側面浅層 (屈曲位). 皮下を取り除くと、浅層の伸筋および屈筋群が観察できる. B. 左大腿背側面深層 (屈曲位). 第1, 2腸脛骨筋 (IT1, 2) を除去した状態. C. 左大腿後面深層 (屈曲位). Bから更に長腓骨筋, 外脛骨屈筋 (FTE) を除去した状態. D. 左大腿前面 (屈曲位). 第2, 3腸脛骨筋 (IT2, 3) を除去した状態. 第1腸脛骨筋 (IT1) と第2迂回筋 (Amb2) は内大腿脛骨筋 (FemTI) の筋に加わる. また第1迂回筋の腱は膝の前面をまわって腓腹筋外側頭 (GC-exlat) となる. E. 左大腿腹側面浅層 (屈曲位). 皮下を取り除くと浅層の内転筋群および屈筋群が観察できる. F. 左大腿腹側面深層 (別個体, 屈曲位). Eの状態から恥坐脛骨筋 (PIT), 第1, 2内脛骨屈筋 (FTI1, 2) を取り除いた状態. Add 1, 2 = 第1, 2大腿内転筋, Amb 1, 2 = 第1, 2迂回筋, CFB = 短尾大腿筋, CFL = 長尾大腿筋, EDL = 長趾伸筋, FemTI = 内大腿脛骨筋, FemTE = 外大腿脛骨筋, FTE = 外脛骨屈筋, FTI 1~4 = 第1~4内脛骨屈筋, GC-exlat = 腓腹筋外側頭, GC-lat = 腓腹筋外側頭, IT 1~3 = 第1~3腸脛骨筋, PB = 短腓骨筋, PL = 長腓骨筋, PIFE 2 = 第2外恥坐大腿筋, PIFI 2 = 第2内恥坐大腿筋, PIT = 恥坐脛骨筋, TRP = 会陰横筋.

PIFI1および2としたが、この筋はほぼ1つの筋束として認められること、閉鎖神経支配であること、以下のPIFE2, 3とともに大腿骨大転子付近に停止することより、Romer (1923) ではPIFE1としている。本稿の用語もこれに従った。

b. 第2外恥坐大腿筋 (puboischiofemoralis externus 2, PIFE 2)

恥骨の外側面全体と最後方の腹肋と恥骨の間に張る腱膜から筋性に起始し、後外方に向かって走行し、大腿骨を内側からまわって後面の大転子にPIFE1とともに共通

表3. 大腿伸筋群.

名称	起始	停止	作用	支配神経
第1 腸脛骨筋 M. iliotibialis 1	腸骨翼前方	内大腿脛骨筋の表面	股関節での外転・屈曲	大腿神経
第2 腸脛骨筋 M. iliotibialis 2	腸骨翼	脛骨頭	股関節での外転及び膝関節の伸展	前方 2/3 は大腿神経, 後方 1/3 は坐骨神経
第1 迂回筋 M. ambiens 1	恥骨と坐骨の関節部分	腓腹筋の外側頭	股関節での屈曲, 膝関節での伸展.	大腿神経
第2 迂回筋 M. ambiens 2	起始は恥骨柄内側	内大腿脛骨筋の筋膜	股関節での屈曲	大腿神経
腸大腿筋 M. iliofemoralis	腸骨翼の第2 腸脛骨筋 起始の下方	大腿骨近位	股関節での外転	大腿神経, 坐骨神経
外大腿脛骨筋 M. femorotibialis externus	大腿骨体外側	脛骨頭	膝関節での伸展	大腿神経
内大腿脛骨筋 M. femorotibialis internus	大腿骨体前部	脛骨頭	膝関節での伸展	大腿神経

腱となって停止する. 位置関係から哺乳類の外閉鎖筋と相同と考えられる. 作用は股関節での内転. 閉鎖神経支配.

c. 第3外恥坐大腿筋 (puboischiofemoralis externus 3, PIFE 3)

坐骨の腹側面全体から起始し, 2つの内転筋の間を通過して大腿骨後面の大転子に停止する. 股関節での内転および伸展. 閉鎖神経支配. 双子筋などの股関節外旋筋群と相同と考えられる.

4. 大腿伸筋群 (Extensor group, femoral musculature ; 図9, 表3)

a. 第1腸脛骨筋 (M. iliotibialis 1)

腸骨翼の前方から腱性に起始し, 第2腸脛骨筋の下方を通過. 非常に細い筋でそのまま内大腿脛骨筋の表面に停止する. 作用は股関節での外転・屈曲であると考えられるが, その作用は弱い. 大腿神経支配.

b. 第2腸脛骨筋 (M. iliotibialis 2)

腸脛骨筋群の中では最も大きく, 大腿前面の大部分を占める. 腸骨翼から幅広く, 腱性に起始するが, 薄い. そのまま下行し, 膝蓋部 (爬虫類では厚く線維軟骨が分化するが, 石灰化はしていない) を経て, 脛骨に停止する. 作用は股関節での外転及び膝関節の伸展. 前方 2/3 は大腿神経支配, 後方 1/3 は坐骨神経支配.

c. 第1迂回筋 (M. ambiens 1)

第1迂回筋はかなり大きく, 長い筋であり, 恥骨と坐骨の関節部分から筋性に起始する. 第1腸脛骨筋の下方にあり, 大腿前面を走行するが, 膝関節前面を内側から外側へ斜めに横切って腱となり, 腓骨外側に至って腓腹筋の内外側頭になる. このため, 見方によっては二腹筋である. 作用は股関節での屈曲, 膝関節での伸展. 大腿神経支配.

d. 第2迂回筋 (M. ambiens 2)

恥骨柄内側から起り, 恥骨柄前面を回って大腿前面

を走行する. 第1迂回筋よりも細い. 第1迂回筋の下方を走行し, 大腿を横切るが, 途中で内大腿脛骨筋の筋腹に停止し, 膝関節を超えない. 作用は股関節での屈曲. 大腿神経支配.

e. 腸大腿筋 (M. iliofemoralis)

Gadow (1882) の M. caudi-ilio-femoralis である. この筋は尾椎から起始しないので用語は Romer (1923) に従った. 腸骨翼の第2腸脛骨筋起始の下方から起始する, 大きく短い筋. 第2腸脛骨筋に完全に覆われる. 停止は大腿骨近位部の広い部分に筋性に付着する. Romer (1923) は大腿神経と坐骨神経の二重支配と報告しており, 本研究で使用了標本からも前方から太い大腿神経枝と, 後方から弱い坐骨神経枝が確認できた. 作用は股関節での外転. 筋の付着位置から考えると哺乳類の大殿筋もしくは中殿筋と類似しているが, 神経支配を考えるとこの筋に対応する相同筋を確定することは難しい.

f. 外大腿脛骨筋 (M. femorotibialis externus)

Gadow (1882) ではこの筋を M. femorotibialis outer head としている. しかしながら, 明らかに内大腿脛骨筋とは分離して独立した筋束をつくるので, 用語は Romer (1923) に従った. 大腿神経支配. 大腿骨体外側面から筋性に起始する大きな筋. この筋の起始と内大腿脛骨筋の起始との間には腸大腿筋の停止がある. 第3腸脛骨筋と腸腓骨筋に覆われる. 腸脛骨筋群の停止腱と共通腱を作り, 脛骨頭に停止する. 哺乳類の外側広筋と相同. 作用は膝関節での伸展.

g. 内大腿脛骨筋 (M. femorotibialis internus)

Gadow (1882) ではこの筋を M. femorotibialis inner head としているが, 外大腿脛骨筋と同様, 独立した筋束を作る. 大腿神経支配. 大腿骨体前部から筋性に起始し, 第2腸脛骨筋に覆われる. 外大腿脛骨筋よりも更に大きい. この筋の筋腹に第1腸脛骨筋及び第2迂回筋が停止する. この筋も腸脛骨筋群の停止腱と共通腱を作り, 脛

表4. 大腿屈筋・内転筋群.

名称	起始	停止	作用	支配神経
大腿屈筋群 Flexor femoris group				
第3 腸脛骨筋 M. iliotibialis 3	腸脛骨翼	脛骨頭	股関節での外転・伸展及び膝関節での伸展.	坐骨神経
第2 内脛骨屈筋 M. flexor tibialis internus 2	腸骨後寛骨臼突起	脛骨近位端内側	股関節での伸展(大腿骨の後退)及び、膝関節での屈曲	坐骨神経
第3 内脛骨屈筋 M. flexor tibialis internus 3	坐骨後腸骨柄後縁	脛骨頭後面(脛踵腱)	股関節での伸展(大腿骨の後退)及び膝関節での屈曲	坐骨神経
第4 内脛骨屈筋 M. flexor tibialis internus 4	外脛骨屈筋と第2 内脛骨屈筋の深層にある腱膜	脛骨頭後面(脛踵腱)	股関節での伸展(大腿骨の後退)及び膝関節での屈曲	坐骨神経
外脛骨屈筋 M. flexor tibialis externus	腸骨翼後方	脛骨頭後面(脛踵腱)	股関節での伸展・外転及び、膝関節での屈曲	坐骨神経
腸腓骨筋 M. iliofibularis	腸骨翼後方	腓骨頭	股関節での伸展・外転及び、膝関節での屈曲	坐骨神経
大腿内転筋群 Adductor femoris group				
第1 内転筋 M. adductor femoralis 1	坐骨翼の前縁	大腿外側	股関節での内転	閉鎖神経
第2 内転筋 M. adductor femoralis 2	坐骨翼基部の後縁	大腿外側	股関節での内転	閉鎖神経
恥坐脛骨筋 M. puboischiotibialis	坐骨翼基部前方	脛骨頭内側	股関節での内転・伸展, 膝関節での屈曲	閉鎖神経
第1 内側脛骨屈筋 M. flexor tibialis internus 1	坐骨翼の遠位後方	脛骨頭内側	股関節での内転・伸展, 膝関節での屈曲	閉鎖神経

骨頭に停止する。哺乳類の内側・中間広筋と相同。作用は膝関節での伸展。

5. 大腿屈筋群 (Flexor group, femoral musculature ; 図9, 表4)

a. 第3腸脛骨筋 (M. iliotibialis 3)

Gadow (1882) の第2腸腓骨筋 (M. iliofibularis 2) に相当する筋。第3腸脛骨筋は一部坐骨神経の支配を受けるためにこのような分類をしたと考えられるが、この筋の停止は腓骨ではないこと、起始・停止・走行から見ると伸筋群に含めたほうが妥当であると考えられたので、用語はRomer (1923) に従った。

また、この筋の作用は伸筋でありながら坐骨神経支配なので、ここでは一応屈筋群に分類した。起始は腸骨翼の腸腓骨筋起始の後方、外脛骨屈筋起始の前方に位置する。しかしながらすぐに第2腸脛骨筋の後縁にぴたりと沿って走行する。第1腸脛骨筋よりは太いが、細い筋である。第2腸脛骨筋とほぼ同じ走行をたどり、最終的に第2腸脛骨筋の筋腹に加わり、膝蓋部を経て脛骨に停止する。作用は股関節での外転・伸展及び膝関節での伸展。坐骨神経支配。

b. 第2内脛骨屈筋 (M. flexor tibialis internus 2)

Gadow (1882) では恥坐脛骨筋、第1, 2内脛骨屈筋をそれぞれM. flexor tibialis internus I-1, 2, 3とした。しかしながら他の鱗竜類との比較により、Romer (1923) はこのわけ方は不適當であるとし、Gadow のM. flexor tibialis internus I-1 は鱗竜類で見られる恥坐脛骨筋と結論付け、本稿もこの見方に従った。

腸骨の後寛骨臼突起から起始する。内脛骨屈筋の中で

は一番大きな筋である。恥坐脛骨筋、第1内脛骨屈筋、第2内脛骨屈筋の順で並んで大腿骨を横切り、脛骨近位端の内側にこれらの筋と共通腱を作って停止する。この部分は内側側副靱帯の脛骨付着部のすぐ遠位である。

脛骨近位内側に3つの筋が共通腱を作っているのはヒトに見られる鷲足(縫工筋、薄筋、半腱様筋が隣接して停止する部分)に非常に似ており、第2内脛骨屈筋は半腱様筋に相同だと考えられる。しかしながら恥坐脛骨筋と縫工筋は神経支配・起始・走行が明らかに異なり、収斂であると考えられる。Haines (1934) ではこの筋をM. flexor tibialis inferiorとしている。坐骨神経支配。作用は股関節での伸展及び、膝関節での屈曲である。

c. 第3内脛骨屈筋 (M. flexor tibialis internus 3)

Haines (1934) のM. flexor tibialis intercapitalis anterior である。坐骨の後腸骨柄後縁から起始する細い筋。第2大腿内転筋の後縁に沿って下行し、腓腹筋の両頭の間を通り、脛踵骨腱(tibiocalcaneal tendon)という変わった腱の起始付近に停止する。この腱は脛骨頭後部内側から起始し、細長い腱として脛骨後面を下行し、足関節付近で腓腹筋腱に加わる。坐骨神経支配。作用は股関節での伸展及び膝関節での屈曲である。

d. 第4内脛骨屈筋 (M. flexor tibialis internus 4)

Haines (1934) のM. flexor tibialis intercapitalis posterior である。外脛骨屈筋と第2内脛骨屈筋の深層にある腱膜から起始する細い筋。この起始部分は鱗竜類のilio-ischiadic ligamentに相同だとされている(Romer, 1923)。第3内脛骨屈筋の後縁に沿って下行し、第3内脛骨屈筋の停止より遠位の脛踵骨腱に停止する。坐骨神経支配。作用は

股関節での伸展及び膝関節での屈曲であるが、筋が細いため補助筋としての役割しかないと考えられる。

e. 外脛骨屈筋 (M. flexor tibialis externus)

腸骨翼後方の第3腸脛骨筋の後方から起始する太い筋。第2内脛骨屈筋の外側に沿って下行し、腓腹筋の両頭の間を通り、脛踵骨腱の第4内脛骨屈筋停止の更に遠位に停止する。作用は股関節での伸展・外転、膝関節での屈曲である。坐骨神経支配。

f. 腸腓骨筋 (M. iliofibularis)

腸骨翼の後方、腸大腿筋起始の後方から起始する筋。長腓骨筋は起始付近で第2、3腸脛骨筋に挟まれているが、すぐに第3腸脛骨筋の下層を通してその後縁をそのまま走行する。腸腓骨筋は後方の外脛骨屈筋とともに大腿骨を下行し、腓骨頭に停止する。ヒトの大腿二頭筋長頭に相当。作用は股関節での伸展・外転、膝関節での屈曲である。坐骨神経支配。

6. 大腿の内転筋群 (Adductor group, femoral musculature; 図9, 表4)

a. 第1大腿内転筋 (M. adductor femoralis 1)

坐骨翼の前縁に沿って筋性に起始する大きな筋。起始は第3外恥坐大腿筋の前方部分を占める。起始付近の筋腹は腹直筋に覆われる。第3外恥坐大腿筋の前方を走行し、大腿外側に停止する。作用は股関節での内転。閉鎖神経支配。

b. 大腿内転筋2 (M. adductor femoralis 2)

坐骨翼基部の後縁から起始する。第1大腿内転筋よりは小さい筋である。第1、2大腿内転筋の間には第3外恥坐大腿筋の起始がある。第3外恥坐大腿筋を乗り越え、第1大腿内転筋の後方を走行し、第1大腿内転筋の停止部よりやや遠位の大腿骨外側面に停止する。作用は股関節での内転。閉鎖神経支配。

c. 恥坐脛骨筋 (M. puboischiotibialis)

坐骨翼の近位前縁から起始し、第1、2大腿内転筋の間を通り、第1、2内脛骨屈筋とともに大腿骨を下行し、これらの筋と共通腱を作って脛骨頭内側に停止する。股関節の内転、膝関節の屈曲に作用する。鱗竜類では一番浅層にあり、恥骨と坐骨の幅広い面から起始するため、この名前が付いているが、ワニではトカゲ類より幅は小さくなり、坐骨のみから起始する。それでもかなり太い筋である。停止の形態から哺乳類の薄筋に相当すると考えられる。作用は股関節での内転。閉鎖神経支配。

d. 第1内脛骨屈筋 (M. flexor tibialis internus 1)

Romer (1923) や Haines (1934) はこの筋を屈筋群とみなしたが、走行・作用ともに内転筋の役割を持っており、また本稿が基本的に神経支配を基準にして筋を分類するという立場であるため、この筋を内転筋群に分類した。ただ用語の混乱を避けるため、名称はそのままにしてある。Haines (1934) の M. flexor genicularis である。坐骨翼の遠位後方の小さい部分から起始する小さな筋。

起始付近で第3外恥坐大腿筋を乗り越え、恥坐脛骨筋と第2内脛骨屈筋に挟まれて大腿骨を下行する。大腿遠位で第2内脛骨屈筋と共通腱を作り、脛骨頭内側に停止する。作用は股関節での内転、膝関節の屈曲。閉鎖神経支配。

7. 下腿伸筋群 (Extensor group, crural musculature; 図10, 表5)

a. 前脛骨筋 (M. tibialis anterior)

下腿伸筋群は一般的に前脛骨筋・長母趾伸筋・長趾伸筋から構成されるが、ワニには前脛骨筋と長趾伸筋しかない。前脛骨筋は下腿内側を占める大きな筋束で、脛骨の近位端から腱性に起始する。起始部分は三角形をした粗面から形成され、骨に付着痕を強く残す。起始腱は非常に短く、筋束は逆三角形で、遠位に行くに従い細くなる。停止付近で輪状靱帯をくぐり、2つの筋束に分かれ、一方は第I中足骨の基部に停止し、一部は短母趾伸筋に加わる。もう一方の筋束は長趾伸筋の筋束に加わり第II中足骨の基部に停止する。これらの筋束は近位方向まで簡単に分離できるため、他の動物の筋の並びから考え、第I中足骨に停止する筋束が本来の前脛骨筋と相同、第II中足骨に停止する方が、長母趾伸筋と相同であると考えられる。深腓骨神経支配。作用は足関節での背屈。

b. 長趾伸筋 (M. extensor digitorum longus)

大腿骨の外側顆前面から腱性に起始する。腱は長く、脛骨近位端付近まで伸びる。筋束は遠位に行くに従い広がるため、前脛骨筋とは異なり、三角形に近い形となる。起始付近で第IV中足骨停止の筋束のみが分離し、2つの筋束が下腿を下行する。停止付近で輪状靱帯をくぐり、3つの腱に分かれる。内側の腱は前脛骨筋腱に加わり、第II中足骨基部外側部に、中間の腱は第III中足骨基部外側部に、外側の腱は第IV中足骨基部内側部にそれぞれ停止する。深腓骨神経支配。作用は足関節での背屈。

c. 輪状靱帯 (annular ligament)

筋ではないが、筋にかかわる重要な構造である。下腿に発達する靱帯で、上部伸筋支帯が肥厚したものである。伸筋群の腱をおさえ、背屈時に下腿伸筋腱がゆるまないようにとどめる役割がある。脛骨遠位の内側から腓骨と踵骨間の関節円板外側部にかけて伸びる。一部は踵骨隆起まで伸びる。

8. 下腿屈筋群 (Flexor group, crural musculature; 図10, 表5)

a. 腓腹筋 (M. gastrocnemius)

3頭に分かれる。外外側頭 (extra lateral head) の起始は外側頭のさらに外側にあるが、筋束としては外側頭の深層に位置する。第1迂回筋の停止腱から起始し、脛骨遠位端の高さで外側頭と合わさる。しかし、筋束の多くは内側へ走行し、一部は踵骨隆起上部および内側に停止するが、大部分は浅短指屈筋へ移行する。

外側頭は非常に大きな筋束で、長尾大腿筋の腱が大腿

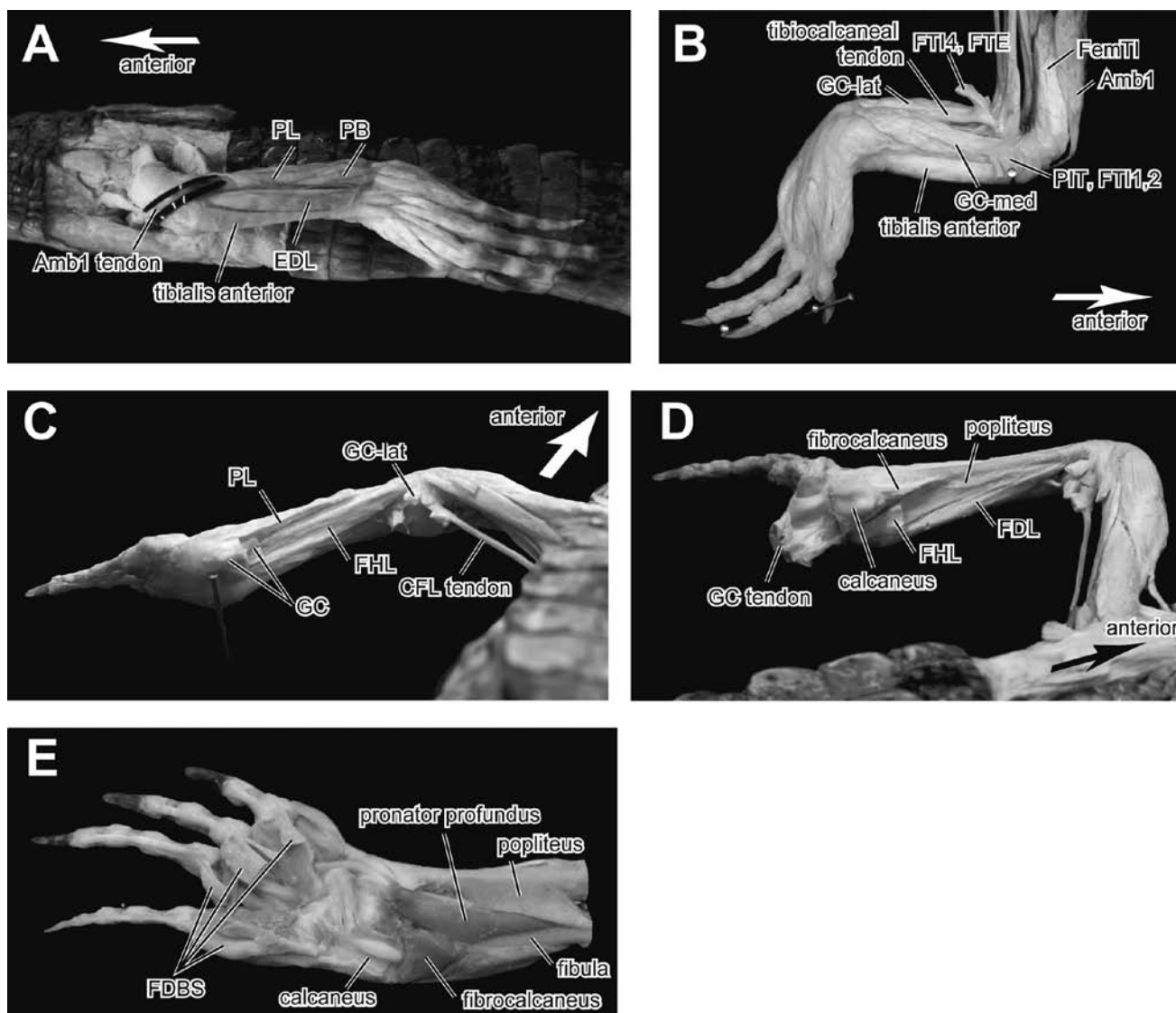


図10. 下腿筋（メガネカイマン，イリエワニ）．A．左下腿前面浅層．皮下を取り除いた状態．B．左下腿腹側面浅層．皮下を取り除き，内側の大腿屈筋群（恥坐脛骨筋，第1，2内脛骨屈筋）と，中間部の大腿屈筋群（第4内脛骨屈筋，外脛骨屈筋）を取り除き，腓腹筋内側頭（GC-med）および外側頭（GC-lat）起始を示す．C．左下腿後面深層第2層．Bの状態から第3内脛骨屈筋，腓腹筋，脛踵腱を全て除去した状態．D．左下腿後面深層第2層．Cの状態から更に長腓骨筋（PerL）および長母趾屈筋（FHL）を除去し，腓腹筋腱（≡アキレス腱）を足底まで残した．腓腹筋腱は踵骨に一部停止するが大部分は足底に移行し，浅短趾屈筋となる．E．右足底および下腿最深層（イリエワニ）．腓腹筋，長母趾屈筋，長趾屈筋，足底にある浅・深短趾屈筋を取り除き，深回内筋および二股に分かれた停止腱を示す．Amb1＝第1迂回筋，CFL＝長尾大腿筋，EDL＝長趾伸筋，FDBS＝浅短趾屈筋，FDL＝長趾屈筋，FemTI＝内大腿脛骨筋，FHL＝長母趾屈筋，FTE＝外脛骨屈筋，FTI 1, 2, 4＝第1, 2, 4内脛骨屈筋，GC＝腓腹筋，GC-lat＝腓腹筋外側頭，GC-med＝腓腹筋内側頭，PB＝短腓骨筋，PL＝長腓骨筋，PIT＝恥坐脛骨筋．

骨外側上顆に停止する部分から起始する（図8C）．脛上に起始／停止があるのは一見奇妙であるが，このような形態は第3，4内脛骨屈筋の停止など複数ある．

内側頭は脛骨の内側上顆から起始する，薄い筋束であり，外側頭と重なる部分では浅層に位置する．この筋束はイリエワニやシャムワニでは独立し，脛踵骨腱と合わさり，第1中足骨内側縁と踵骨外側縁にまたがる屈筋支帯へ移行する．ワニには独立したヒラメ筋がないので，この筋束がヒラメ筋に相同だと考えられる．

腓腹筋は全体としてやや外側に向かって斜めに下行す

る．屈筋支帯付近で強力な腓腹筋腱となり，一部踵骨に停止しつつ，踵骨隆起をまわった後，足底腱膜に移行する．坐骨神経の脛骨神経支配．作用は膝関節の屈曲，足関節での底屈および外旋．

b. 脛踵骨腱（tibiocalcaneal tendon）

脛骨頭の後方外側部から起始する細くて強靱な腱（図12A）．腓腹筋の深層に出て，そのまま腓腹筋と共に下腿を下行し，足部に移行する部分で腓腹筋腱に加わる．従って，腓腹筋の起始の一部分とみなすこともできるが，他の腱と異なり，太さがほとんど変化がない，一部に石灰

表5. 下腿筋群.

名称	起始	停止	作用	支配神経
下腿伸筋群 <i>Extensor cruris group</i>				
前脛骨筋 <i>M. tibialis anterior</i>	脛骨の近位端	2腱に分かれ, 第1-2中足骨基部	足関節での背屈	深腓骨神経
長趾伸筋 <i>M. extensor digitorum longus</i>	大腿骨の外側顆前面	3腱に分かれ, 第2-4中足骨基部	足関節での背屈	深腓骨神経
下腿屈筋群 <i>Flexor cruris group</i>				
腓腹筋 <i>M. gastrocnemius</i>				
外外側頭 <i>extra lateral head</i>	第1迂回筋の停止腱	屈筋支帯, 踵骨隆起上部～内側, 浅短趾屈筋の腱膜	膝関節での屈曲, 足関節での底屈及び外旋	脛骨神経
外側頭 <i>lateral head</i>	大腿骨外側上顆			
内側頭 <i>medial head</i>	脛骨の内側上顆			
膝窩筋 <i>M. popliteus</i>	腓骨頭後内側	脛骨体遠位 2/3 の外側面	脛骨の外旋	脛骨神経
長母趾屈筋 <i>M. flexor hallucis longus</i>	腓骨近位端の後側	第 I-IV 趾の末節骨	足関節での底屈	脛骨神経
長趾屈筋 <i>M. flexor digitorum longus</i>	大腿骨の外側上顆	第 I-IV 趾の末節骨	足関節での底屈	脛骨神経
深回内筋 <i>M. pronator profundus</i>				
脛骨頭 <i>tibial head</i>	脛骨体外側	第 1, 2 中足骨体近位	足関節での底屈及び内返し	脛骨神経
腓骨頭 <i>fibular head</i>	腓骨体内側			
腓骨踵骨筋 <i>M. fibulocalcaneus</i>	腓骨体遠位部	踵骨隆起背側	足関節での底屈及び外旋	足底神経
腓骨筋群 <i>Peroneus group</i>				
長腓骨筋 <i>M. peroneus longus</i>	腓骨体	第 5 中足骨近位	足関節での背屈および外返し	浅腓骨神経
短腓骨筋 <i>M. peroneus brevis</i>	腓骨体遠位 2/3	第 5 中足骨外側縁	足関節での背屈および外返し	浅腓骨神経

化が認められる, 他の筋が停止する, といった特徴がみられるために独立して記載した. 起始付近には, 近位から順に第3, 4内脛骨屈筋, 及び外脛骨屈筋が停止する.

c. 屈筋支帯 (flexor retinaculum)

屈筋支帯は第I中足骨内側面と踵骨外側面をつなぐ結合組織で, 主に腓腹筋腱をおさえる働きがある. しかしながら, 伸筋側の輪状靱帯ほどに強い構造とならない. この屈筋支帯には腓腹筋内側頭と脛踵骨腱が停止する.

d. 長母趾屈筋 (*M. flexor hallucis longus*)

腓骨頭の後側から筋性に, 脛骨頭外側部から腱性に起始する. イリエワニ及びシャムワニでは, 明らかな二頭となるが, メガネカイマンでは2つの起始がつながり, 幅広い一頭となる. 腓骨と脛骨間を下行するにつれ, 大きくなり, 最終的にかなり太い筋束となる. 脛骨後面で腱になり, 脛骨の内果を通して並走する長趾屈筋の腱と癒合し腱膜となった後, さらに浅層にある深短趾屈筋の腱膜とも癒合し, 二重の非常に厚い屈筋腱膜 (flexor aponeurosis) となる. この腱膜は4本の腱を出し, I-IV趾の末節骨に停止する.. 脛骨神経支配. 作用は足関節での底屈.

e. 長趾屈筋 (*M. flexor digitorum longus*)

大腿骨の外側上顆で, 腓腹筋外側頭とほとんど同じ位置から腱性に起始する. 長母趾伸筋よりは細いが, それでも十分強力な筋で, 長母趾伸筋の外側を下行する. 距骨と踵骨の間を通るあたりで腱となり, 足底に至ると長母趾屈筋, 深短趾屈筋と癒合して強力な屈筋腱膜を作る.

停止はI-IV趾の末節骨. 脛骨神経支配. 作用は膝関節での屈曲と足関節での底屈. イリエワニとシャムワニでは発達しているが, メガネカイマンではあまり発達せず, 2体で存在しなかった.

f. 膝窩筋 (*M. popliteus*)

腓骨頭後内側から腱性に起始する. 起始腱は非常に太い. 長母趾屈筋に覆われる. 筋束は広がりつつ下内側に斜走し, 脛骨体遠位 2/3 の外側部に筋性に停止する. 筋は幅広く下腿後面に広がるが薄く, 表層は厚い腱膜となる. 坐骨神経支配. 脛骨を外旋させる作用を持つと考えられる.

g. 深回内筋 (*M. pronator profundus*)

屈筋群の最深層にある強力な筋. 名称はRussell and Bauer (2008) に従った. ワニの下腿には骨間膜がないため, 一部はかなり伸筋以上に位置する. 脛骨外側 (脛骨頭) および腓骨内側 (腓骨頭) からそれぞれの骨体のほぼ全長にわたって筋性に起始する. 非常に長く太い筋. 両頭は中央で合わさって, その境界に厚い筋膜を形成する. 筋束は脛骨と腓骨の間をそのまま下行する. 下腿遠位になると両頭の間にあった厚い筋膜は消失し, 両頭は1つの筋束となる. このまま脛骨と腓骨の間を通ると, 太い腱になって足底に至る. この腱は足根中足関節 (tarsometatarsal joint, TM関節) 付近で2つに分かれ, 内側腱は第I中足骨体近位部, 外側腱は第II中足骨体近位内側部に停止する. この筋の起始の形態はあまり似た筋がないが, 停止の形態は哺乳類の後脛骨筋と類似する. 脛骨神

経支配。作用は足関節での底屈および内返し。

h. 腓骨踵骨筋 (M. fibulocalcaneus)

Haughton (1868) では M. peroneocalcaneus, Cong *et al.* (1989) は深回内筋 M. pronator profundus としている (Congらの命名は明らかに他の筋と混乱している)。しかしながら、ここではより詳細に記載した Brinkman (1980) の M. fibrocalcaneus に従った。腓骨体遠位部から筋性に起始し、踵骨隆起の背側に筋性に停止する。短くて太い筋。鱗竜類や哺乳類では対応する筋がない。作用は足関節での底屈および外旋。足底神経支配であり、遠位から神経が入り込むので、おそらく足底筋群の1つが近位に移動したものと考えられる。

9. 腓骨筋群 (Peroneus group, crural musculature)

a. 長腓骨筋 (M. peroneus longus)

腓骨体ほぼ全長にわたり筋性に起始する。輪状靱帯の腓骨付着部の上を通り、腱となって第V中足骨の基部に

停止する。浅腓骨神経支配。作用は足関節での底屈および外返しである。

b. 短腓骨筋 (M. peroneus brevis)

腓骨体の遠位2/3から筋性に起始する。踵骨前面を通り、腱となって第V中足骨外側縁に停止する。浅腓骨神経支配。作用は足関節での底屈および外返しである。

10. 足背筋群 (Extensor group, pes musculature)

a. 背側母趾内転筋 (M. adductor hallucis dorsalis)

腓骨遠位端から筋性に起始。内側下方に斜走する太く短い筋である。第I中足骨体内側部に筋性に停止。イリエワニでは停止部が遠位と近位の2部に分かれるが、メガネカイマンでは分けない。足関節での背屈と外返し作用を持つと考えられる。深腓骨神経支配。

b. 第I, II, III趾伸筋 (M. extensor digitorum I, II et III)

腓骨と踵骨の間にある関節円板から起始する、細い筋束。外側から内側に向かって足首を斜めに下行し、TM

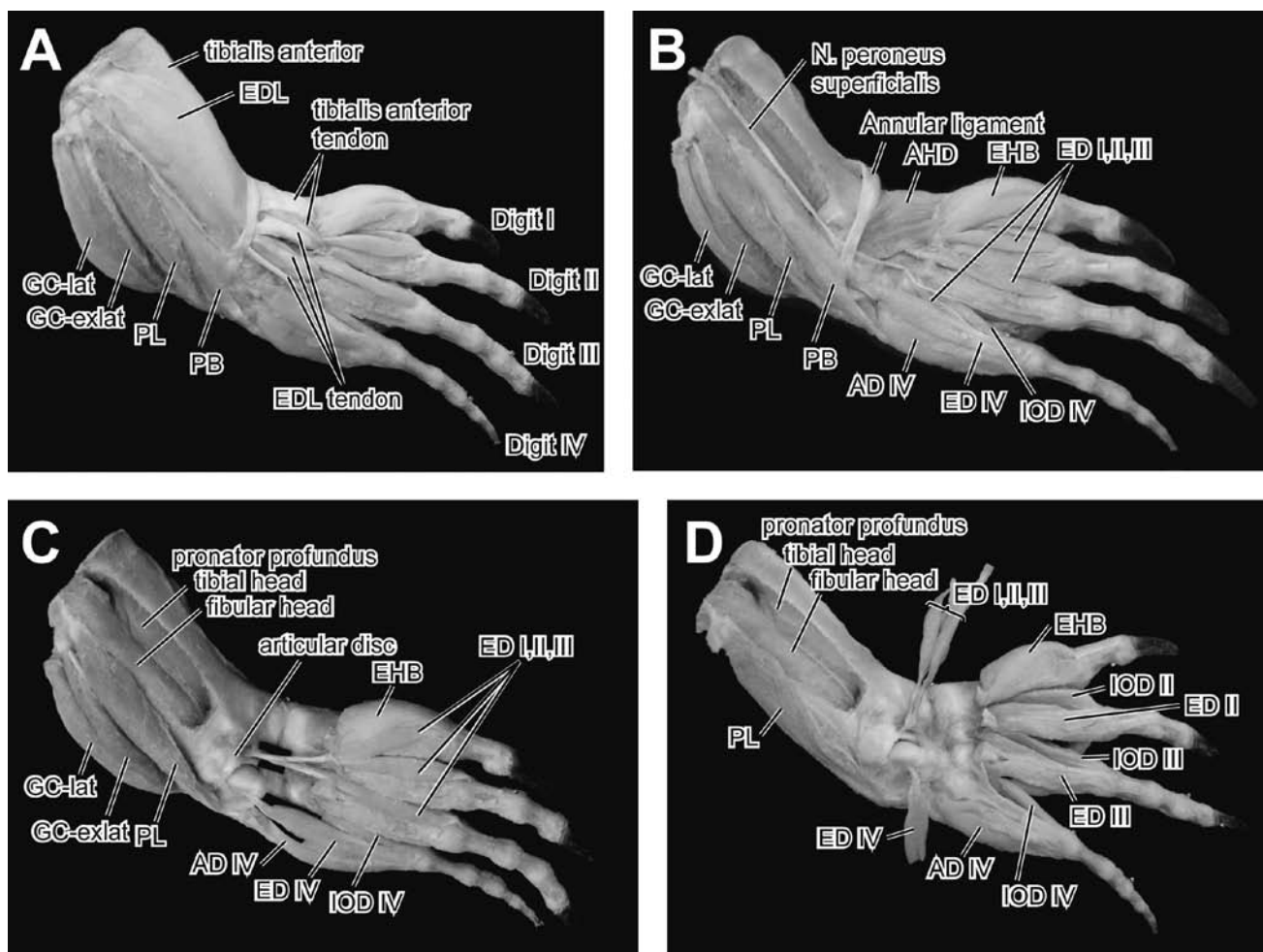


図11. 足背筋 (イリエワニ)。A. 右足背側面浅層。皮下を取り除いた状態。B. 右足背側面第2層。下腿伸筋群 (前脛骨筋, 長趾伸筋) を取り除き、背側母趾内転筋を示す。C. 右足背側面第3層。輪状靱帯, 短腓骨筋, 背側母趾内転筋を取り除き、第I, II, III趾伸筋と第IV趾伸筋の起始を示す。D. 右足背側面最深層。第I, II, III趾伸筋と第IV趾伸筋を取り除き、第IIおよび第III趾伸筋の起始部を示す。同時に足趾を外転させ、背側骨間筋を示した。AD IV = IV趾背側外転筋, AHD = 背側母趾内転筋, ED = 趾伸筋, ED I, II, III = 第I, II, III趾伸筋, EDL = 長趾伸筋, EHB = 短母趾伸筋, GC-exlat = 腓腹筋外側頭, GC-lat = 腓腹筋外側頭, IOD = 背側骨間筋, PB = 短腓骨筋, PL = 長腓骨筋。

表6. 足背筋群.

名称	起始	停止	作用	支配神経
背側母趾内転筋 M. adductor hallucis dorsalis	腓骨遠位端	第1中足骨の内側骨幹	足関節での背屈と外返し	深腓骨神経
第I, II, III趾伸筋 M. extensor digitorum I, II et III	腓骨-踵骨間にある関節円板	内側筋束:第I趾趾背腱膜の外側 中間筋束:第II趾趾背腱膜中央 外側筋束は第III趾趾背腱膜	第I-III趾のTM関節での背屈, MP関節での伸展	深腓骨神経
短母趾伸筋 M. extensor hallucis brevis	第1中足骨体の背側面	第I趾趾背腱膜	第I趾MP関節での背屈	深腓骨神経
第II趾伸筋 M. extensor digiti secundus	第2中足骨体の背側面	第II趾趾背腱膜	第II趾MP関節での背屈	深腓骨神経
第III趾伸筋 M. extensor digiti tertius	第2中足骨近位端外側および第3中足骨体近位	第III趾趾背腱膜	第III趾MP関節での背屈	浅腓骨神経
第IV趾伸筋 M. extensor digiti quartus	踵骨と第5遠位足根骨を覆う結合組織, 第4中足骨体	第IV趾趾背腱膜	第IV趾MP関節での背屈	浅腓骨神経
背側第IV趾外転筋 M. abductor digiti quartus dorsalis	第5中足骨遠位端	第IV趾趾背腱膜	第IV趾の外転	足底神経
背側第II趾骨間筋 M. interosseous secundus dorsalis	第1中足骨体の外側部	第II趾趾背腱膜内側	第II趾の外転	深腓骨神経
背側第III趾骨間筋 M. interosseous tertius dorsalis	第2中足骨の近位端	第III趾趾背腱膜内側	第III趾の内転	浅腓骨神経
背側第IV趾骨間筋 M. interosseous quartus dorsalis	第3中足骨の近位端	第IV趾趾背腱膜内側	第IV趾の内転	浅腓骨神経

関節付近で内側・中間・外側の3つの筋束に分かれる。最初に一番細い外側筋束が分岐し、その後、内側筋束と中間筋束が分岐する。内側筋束は第I中足骨の外側を通り、短母趾伸筋の浅層を走行し、そのまま短母指伸筋が形成する第I趾の趾背腱膜 (extensor hood) の外側に腱性に停止する。中間筋束は第II中足骨の背側を通り、後述する第II趾伸筋と共に第II趾の趾背腱膜中央に腱性に停止する。外側筋束は第III中足骨の内側を通り、第III趾伸筋と共に趾背腱膜に腱性に停止する。深腓骨神経支配。作用は第I - III趾のTM関節での背屈及びMP関節 (metatarsophalangeal joint, 中足趾節関節) での伸展であるが、筋束が細く、主要な作動筋ではないと考えられる。

c. 短母趾伸筋 (M. extensor hallucis brevis)

第I中足骨体の背面大部分から筋性に起始する大きな筋。近位の起始部分は前脛骨筋停止を挟むような形をしている。筋はそのまますぐ遠位に走行し、第I趾の趾背腱膜を形成し、大部分は基節骨に停止する。作用は第I趾MP関節での背屈。深腓骨神経支配。

d. 第II趾伸筋 (M. extensor digiti II)

第II中足骨体の背面大部分から筋性に起始する大きな筋。近位の起始部分は前脛骨筋と長趾伸筋の共通腱を挟むような形をしている。起始部は第II中足骨の背面を覆うが、遠位に行くにつれ外側に向かい、趾背腱膜外側を形成する。大部分は基節骨に停止する。作用は第II趾MP関節での背屈。深腓骨神経支配。

e. 第III趾伸筋 (M. extensor digiti III)

起始は2部に分かれる。第II中足骨の近位端外側の非常に狭い部分から細い筋束が、第III中足骨体近位部の大部分から太い筋束がそれぞれ筋性に起始する。第III中足骨起始の近位部分は長趾伸筋の停止腱を挟むような形を

している。趾背腱膜を形成し、大部分は基節骨に停止する。作用は第III趾のMP関節での背屈。浅腓骨神経支配。

f. 第IV趾伸筋 (M. extensor digiti IV)

踵骨と第4遠位足根骨を覆う結合組織および第IV中足骨体から起始する。そのため、他の趾伸筋群に比べ、筋線維の長さは長い。趾背腱膜中央を構成し、大部分は基節骨に停止する。作用は第IV趾のMP関節での背屈。浅腓骨神経支配。

g. 背側第IV趾外転筋 (M. abductor digiti IV dorsalis)

第V中足骨遠位端から起始する比較的大きな筋。斜め内方に走行して第IV趾の趾背腱膜外側を形成し、大部分は基節骨に停止する。作用は第IV趾の外転。足底神経支配。足底神経支配であることから、本来は足底にあったものが、背側に移動してきたと考えられる。

h. 背側第II趾骨間筋 (M. interosseous dorsalis digiti II)

第I中足骨体外側部から筋性に起始する、比較的大きな筋。斜め外側に走行して第II趾の趾背腱膜内側を形成し、大部分は基節骨に停止する。作用は第II趾の外転。深腓骨神経支配。

i. 背側第III趾骨間筋 (M. interosseous dorsalis digiti III)

第II中足骨の近位端から筋性に起始する、比較的大きな筋。斜め外側に走行して第III趾の趾背腱膜内側を形成し、大部分は基節骨に停止する。作用は第III趾の内転。浅腓骨神経支配。

j. 背側第IV趾骨間筋 (M. interosseous dorsalis digiti IV)

第III中足骨の近位端外側の狭い部分から筋性に起始する。起始は小さいが筋束は太く、斜め外側に走行して第IV趾の趾背腱膜内側を形成し、大部分は基節骨に停止する。作用は第IV趾の内転。浅腓骨神経支配。

11. 足底の屈筋群 (Flexor group, pes musculature)

a. 浅短趾屈筋 (M. flexor digitorum brevis superficialis)

腓腹筋が踵骨隆起をまわって腱膜になるが、この腱膜が短趾屈筋腱の起始である。他に踵骨隆起の下部、距骨の外側縁、第V中足骨の外側縁などからも腱膜となって起始する。これらの起始が集まって厚い筋となり、その後、4つの趾にそれぞれ筋束を出す。

第I趾の筋束は太い腱となり、基節骨底側に停止する。

第II趾の筋束は内側・中間・外側の3腱に分かれる。内側腱は腱膜が移行したもので小さく、細長い。長趾屈筋腱の内側から深層に回り込み、基節骨 (II₁) の底側に停止する。中間腱は長趾屈筋腱に沿って内側を走行し、外

側腱は長趾屈筋腱の外側を走行し両腱は深層に回り込み、癒合して腱膜を作り、II₂の近位底側に停止する。

第III趾に停止する筋束は内内側、内側、中間、外側の4部に分けられる。内内側腱は腱膜が移行したものであるが太く、第III趾の基節骨内側に停止する。内側腱は細く、長趾屈筋に沿って内側を走行し遠位で腱膜となって深層へ回り込み、III₂基部底側に停止する。中間腱は、内側腱と共に長趾屈筋腱の内側を走行するが、より遠位まで走行し、長趾屈筋腱の外側を走行する外側腱と共に長趾屈筋の深層に回り込み、腱膜となってIII₃基部底側に停止する。

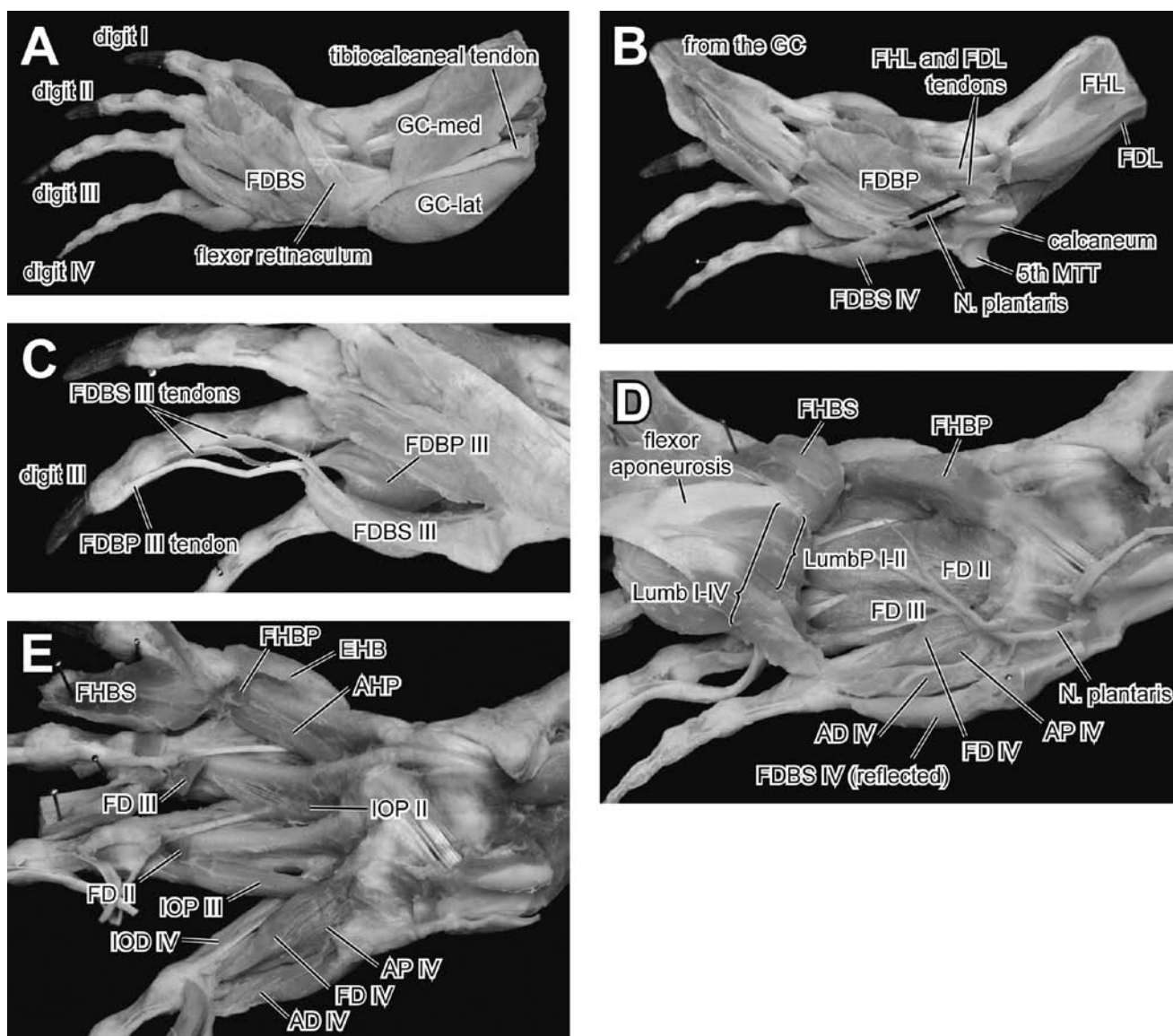


図12. 足底筋 (イリエワニ)。A. 右足底浅層。皮下を取り除いた状態。腓腹筋の停止は屈筋支帯にも移行する。B. 右足底面第2層。浅短趾屈筋を近位で切断し、反転したところ。C. 第3趾足底側の拡大。長母趾屈筋、長趾屈筋、深短趾屈筋の停止は末節骨であるが、浅短趾屈筋は非常に複雑な停止を見せる。D. 右足底面第3層。深短趾屈筋および虫様筋を反転したところ。E. 右足底最深層。固有趾屈筋を除去し、最深層の底側骨間筋を示す。AD IV = IV趾背側外転筋, AHP = 底側母趾内転筋, AP IV = IV趾底側外転筋, EHB = 短母趾伸筋, FD = 趾屈筋, FDBP = 深短趾屈筋, FDBS = 浅短趾屈筋, FDL = 長趾屈筋, FHBS = 浅短母趾屈筋, FHBP = 深短母趾屈筋, FHL = 長母趾屈筋, GC = 腓腹筋, GC-lat = 腓腹筋外側頭, GC-med = 腓腹筋内側頭, OP = 底側骨間筋, Lumb = 虫様筋, LumbP = 深虫様筋, MTT = 中足骨, PB = 短腓骨筋, PL = 長腓骨筋。

表7. 足底筋群.

名称	起始	停止	作用	支配神経
浅短趾屈筋 <i>M. flexor digitorum brevis superficialis</i>	腓腹筋腱膜, 踵骨結節下部, 距骨外側縁, 第5中足骨外側 縁	第I趾: 基節骨底側 第II趾: II ₁₋₂ の近位底側 第III趾: III ₁₋₃ 近位底側 第IV趾: IV ₁₋₃ 近位底側	DIP 関節以外の趾節間関 節での屈曲	足底神経
深短趾屈筋 <i>M. flexor digitorum brevis profundus</i>	内側頭: 踵骨隆起内側 外側頭: 踵骨隆起外側, 第5 中足骨前縁	第I-III趾の末節骨底側	DIP 関節での屈曲	足底神経
虫様筋 <i>Mm. lumbricales</i>	屈筋腱膜	第1虫様筋: 第I趾基節骨外側 第2虫様筋: 第II趾基節骨外側 第3虫様筋: 第III趾基節骨外側 第4虫様筋: 第IV趾基節骨内側	各 MP 関節での屈曲, PIP 関節での伸展	足底神経
浅短母趾屈筋 <i>M. flexor hallucis brevis superficialis</i>	踵骨と第5中足骨を結ぶ靱帯	第I趾の基節骨外側	母趾 MP 関節での屈曲	足底神経
深虫様筋 <i>Mm. lumbricales profundus</i>	踵骨と第5中足骨を結ぶ靱帯	第1深虫様筋: 第1虫様筋腱 第2深虫様筋: 第2虫様筋腱	虫様筋の補助?	足底神経
深短母趾屈筋 <i>M. flexor hallucis brevis profundus</i>	踵骨隆起	第1中足骨体底側	母趾 TM 関節での屈曲	足底神経
第II趾屈筋 <i>M. flexor digiti secundus</i>	第5足根骨を含む足底の靱帯	第2中足骨体	第II趾 TM 関節での屈曲	足底神経
第III趾屈筋 <i>M. flexor digiti tertius</i>	第5足根骨	第3中足骨体	第III趾 TM 関節での屈曲	足底神経
第IV趾屈筋 <i>M. flexor digiti quartus</i>	第5足根骨	第4中足骨体	第IV趾 TM 関節での屈 曲	足底神経
底側第IV趾外転筋 <i>M. abductor digiti quartus plantaris</i>	第5中足骨前縁, 踵骨隆起遠 位端	第4中足骨体外側	第IV趾の外転	足底神経
底側母趾内転筋(底側母趾骨間筋) <i>M. adductor hallucis plantaris</i>	第2中足骨の近位端	第1中足骨体外側	母趾の内転	足底神経
底側第II趾骨間筋 <i>M. interosseous secundus plantaris</i>	第3中足骨の近位端	第2中足骨体外側	第III趾の内転	足底神経
底側第III趾骨間筋 <i>M. interosseous tertius plantaris</i>	第4中足骨の近位端	第III趾趾背腱膜外側	第III趾の外転	足底神経

第IV趾の筋束は上記の筋束からは独立し, 結合組織でつながる. 筋腹は浅層と深層の2筋に分かれる. 深層筋の腱はIV_{1,2}, 浅層筋の腱はIV₃のそれぞれ基部底側に停止する. 作用は趾節間関節(interphalangeal joint, IP関節)での屈曲. 足底神経支配.

b. 深短趾屈筋 (*M. flexor digitorum brevis profundus*)

起始は内側頭と外側頭の2つがある. 内側頭の起始は, 踵骨隆起内側前縁から腱膜状に起始し, 第I趾とII第II趾の内側の筋腹を構成する. 外側頭は踵骨隆起から太い腱, 及び第V中足骨前縁から薄い腱膜から起始し, 第I趾の外側, 第III趾の筋腹を構成する.

長母趾屈筋と長趾屈筋が癒合した腱膜は, 深短趾屈筋とも癒合して大きな板状の屈筋腱膜を構成する. この腱膜から以下の3つの細長い腱に分かれ, それぞれ第I趾, 第II趾, 第III趾の末節骨底側に停止する. この際に, 浅短趾屈筋の腱が二股になった部分を通り, この腱の浅層に出て停止するのは, 哺乳類に見られる浅指屈筋と深指屈筋の関係と同じである. 作用はDIP関節(distal interphalangeal joint, 遠位趾節間関節)での屈曲. 足底神経支配.

c. 虫様筋 (*Mm. lumbricales*)

長母趾屈筋と長趾屈筋が足底で合わさって構成される屈筋腱膜から起始する. 底側から背側にゆるやかなS字形の走行をする筋. 4つの筋腹に分けられる. 作用はMP

関節での屈曲, PIP 関節での伸展であるが, 筋束が細く, 哺乳類と同様, 足趾の細かい動きをつかさどる動きを持つと考えられる. 全て足底神経支配.

第1虫様筋は第I趾の外側を通り, 基節骨外側に細い腱となって停止. この腱は第1深虫様筋(*M. lumbricalis profundus*)腱との共通腱である.

第2虫様筋は第II趾の外側を通り, 基節骨外側に細い腱となって停止. この腱は第2深虫様筋腱との共通腱である.

第3虫様筋は第III趾の内側を通り, 基節骨外側に腱性に停止.

第4虫様筋は第IV趾の基節骨腹内側に細い腱となって停止.

d. 浅短母趾屈筋 (*M. flexor hallucis brevis superficialis*)

屈筋腱膜の下層にある筋. 以下に述べる深虫様筋と共に踵骨と第V中足骨を結ぶ靱帯から腱性に起始する. そのまま第I中足骨を上行し, 第I趾基節骨に停止する. 筋腹は深虫様筋に比べてかなり大きい. 足底筋支配. 作用はMP関節での屈曲

e. 深虫様筋 (*M. lumbricalis profundus*)

短母趾屈筋とともに起始する非常に細い筋. 踵骨と第V中足骨を結ぶ靱帯から腱性に起始し, 短母趾屈筋の外側を走行する薄い筋. 足底神経支配. 作用は虫様筋の補助.

第1深虫様筋は第I趾基節骨腹外側に第1虫様筋と共通腱を作って停止する。

第2深虫様筋は第II趾基節骨腹外側に第2虫様筋と共通腱を作って停止する。この筋はイリエワニの1個体で欠けており、変異が起こりやすい筋かもしれない。

f. 深短母趾屈筋 (M. flexor hallucis brevis profundus)

後述する底側母趾内転筋及び第II-IV趾屈筋と共に最深層にあり、浅短母趾屈筋、深虫様筋の下層にある。踵骨隆起から起始する。この部分は浅短母趾屈筋、深虫様筋の起始の深層にある。第I中足骨体底側に筋性に停止する。作用は母趾のTM関節での屈曲であるが、筋束が薄く、作用は弱いと考えられる。足底神経支配。

g. 第II趾屈筋 (M. flexor digiti II)

足根骨5を含む足底の靱帯から腱性に起始して、第II中足骨体全体に停止する。足底神経支配。作用は第II趾のTM関節での屈曲。

h. 第III趾屈筋 (M. flexor digiti III)

足根骨5遠位から腱性に起始して、第III中足骨体全体に停止する。足底神経支配。作用は第III趾のTM関節での屈曲。

i. 第IV趾屈筋 (M. flexor digiti IV)

第5足根骨遠位から腱性に起始して、第IV中足骨体全体に停止する。足底神経支配。作用は第IV趾のTM関節での屈曲。

j. 底側第IV趾外転筋 (M. abductor digiti IV plantaris)

第V中足骨前縁および踵骨隆起遠位端から起始する。第IV趾屈筋の外側にあり、筋腹は一部癒合する。第IV中足骨体近位部に停止する短い筋。走行から、骨間筋の変化したものと考えられる。足底神経支配。作用は第IV趾の外転。

k. 底側母趾内転筋 (M. adductor hallucis plantaris)

第II中足骨の近位端背面から起始する。筋腹は他の骨間筋に比べてもかなり太く、強い筋であると考えられる。第I趾の基節骨外側に腱性に停止。作用は母趾の内転。足底神経支配。

l. 底側第II趾骨間筋 (M. interosseous plantaris digiti II)

第III中足骨の近位端背面から筋性に起始する。斜め内側に走行して第II中足骨体に停止する。作用は第II趾の内転。足底神経支配。

m. 底側第III趾骨間筋 (M. interosseous plantaris digiti III)

第IV中足骨の近位端から筋性に起始する。斜め内側に走行して第III趾の趾背腱膜外側を形成し、大部分は基節骨に停止する。中足骨に停止しないため、第III-IV趾間は他の趾に比べ大きく開くことができる。背側第IV趾骨間筋も趾背腱膜に停止するため、趾間を広げると背側と底側の骨間筋がX形に見える。作用は第III趾の外転。足底神経支配。

ワニの後肢のまとめ

解剖の結果、ワニの後肢は以下の点で特徴的であるといえる。なお比較に用いた鱗竜類は主にオルリオオトカゲ (*Varanus doreanus*) とグリーンイグアナ (*Iguana iguana*) である。

骨学的特徴

ワニの関節は鳥類や鱗竜類に比べると骨性の支持が弱く、股関節・膝関節・足関節など大きな関節では非常に厚い軟骨または線維軟骨に覆われ、関節半月や関節円板が発達する。

骨盤では恥骨が寛骨臼から外れ、前方に大きく広がる。このため外恥坐大腿筋群は事実上恥骨または坐骨単独の起始を持つようになる。恥骨が前方に広がるのに伴い恥骨柄と腸骨の間が大きく広がり、骨盤内臓が入る領域が拡大する。

大腿骨は遠位が前を向き、内側上顆と外側上顆がそれぞれ内方、外方にある。鱗竜類は内側上顆が前方、外側上顆が後方にあるので膝関節が前方に約90°回転したことになる。膝関節が前を向いたことにより、より伸展可動域が拡大し、高這いになると立脚期で膝関節が約120°まで伸展し、伸展可動域はクラークハリトカゲ (*Sceloporus clarkii*) に比べ30°以上になる。なお這い歩きでは可動域はほとんど同じである (Reilly and Delancey, 1997; Reilly and Elias, 1998)。また鱗竜類に比べ小転子が縮小し、第4転子が拡大する。前者は内恥坐大腿筋、後者は尾大腿筋が主に停止する場所で、それぞれの筋の発達度合いを反映している。

脛骨・腓骨の近位端は前後方に拡大し、内外方に拡大した鱗竜類とは対照的である。膝関節が前を向いたことに対応する適応であると考えられる。

踵骨は幅が狭くなるが、後方に大きな踵骨隆起を持つ。距骨との間に可動関節をもつ。

足趾は4本となり、第I-III趾のみ、かぎ爪となる。

筋学・靱帯学的特徴

腸坐靱帯 (ilioischadic ligament) が消失し、この部分から起始する筋は腸骨に移動する (Romer, 1923)。

内転筋、特に外恥坐大腿筋群が発達し、幅広い起始部を持つようになる。

恥坐脛骨筋が幅広いシート状から、厚みがある幅の狭い筋になり、起始は恥骨のみになる。

大腿伸筋群は大きな筋で種類が少なく、屈筋群は細く筋の数は多い。この傾向は鱗竜類よりもさらに強化される (Romer, 1923)。これは屈筋群が伸筋群より細かい役割を果たしていると考えられる。

下腿は大きな筋のみにて構成されるが、ここでも伸筋群に比べ屈筋群は多数の筋を持つ。深回内筋は脛骨にも

起始を持つため、ワニにおいてはこの筋が果たす役割（内返し）の重要性が高いと考えられる。更にワニ特有の腓骨踵骨筋は大きく発達した踵骨隆起に停止する太く短い筋であることから、歩行時の踵骨の動きに大きく関与すると考えられる。

足部は内在筋が発達する。特に足底の筋は非常に複雑で大きく分けると3層になる。これらの筋は歩行や泳ぎのために、細かい足の動きを制御するためだと考えられる。特に骨間筋は非常に強力になる。骨間筋は足趾の内転に必要な筋であり、水かきが発達していることから水生適応の一つと考えられる。

全体的に、ワニの後肢は鱗竜類に比べて腰高であり、筋はより複雑な構造になっている。これらはワニの祖先を含むCrurotasi類が高這いや直立歩行など（Crush, 1984; Walker, 1971）、より高度な歩行を行うために進化させたためと考えられる。

謝辞

神奈川県立生命の星博物館の樽創氏には参考標本としてナイルワニとクチヒロカイマンの標本をお借りしました。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。また札幌医大の今井良枝氏には図の作成を手伝っていただきました。

主竜類の後肢の機能形態は様々な研究が行われている分野ですが、それらが参照している解剖の論文は古いものが多く、写真を載せているものはほとんど皆無です。そのような意味で、本稿がワニの解剖学の理解に貢献できれば幸いです。また本稿は、ワニの解剖の3部作の最後のものです。ここまで協力してくださった方々に改めて感謝致します。

文献

- Benton, M. J., 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **354**, 1423–1446.
- Blob, R. W. and Biewener, A. A., 1999. *In vivo* locomotor strain in the hindlimb bones of *Alligator mississippiensis* and *Iguana iguana*: implications for the evolution of limb bone safety factor and non-sprawling limb posture. *Journal of Experimental Biology*, **202**, 1023–1046.
- Brinkman, D., 1980. The hind limb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus. *Canadian Journal of Zoology*, **58**, 2187–2200.
- Brusatte, S. L., Benton, M. J., Desojo, J. B. and Langer, M. C., 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, **8**, 3–47.
- Cong, L., Hou, L., Wu, X. and Hou, J., 1998. *The Gross Anatomy of Alligator sinensis Fauvel*. 388p., Science Press, Beijing.
- Crush, P. J., 1984. A late Upper Triassic sphenosuchid crocodilian

- from Wales. *Palaeontology*, **27**, 131–157.
- 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.
- Gatesy, S. M., 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, **16**, 170–186.
- Gatesy, S. M., 1991. Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. *Journal of Zoology, London*, **224**, 577–588.
- Gregory, W. K. and Camp, C. L., 1918. Studies in comparative myology and osteology No.3. *Bulletin of the 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.
- Haughton, S., 1868. On the muscular anatomy of the alligator. *The Annals and Magazine of Natural History*, **4**, 282–292.
- Maurer, F., 1896. Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien eine vergleichend-anatomische Untersuchung. *Fetsch Gegenbaur Leipzig*, **1**, 183–256.
- McGowan, C., 1979. The hind limb musculature of the brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*. *Journal of Morphology*, **160**, 33–73.
- Meers, M. B., 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *Anatomical Record*, **274A**, 891–916.
- 森 於菟・小川鼎三・大内 弘・森 富, 1982. 分担解剖学1—総説・骨学・靭帯学・筋学, 第11版. 466p., 金原出版, 東京.
- Mook, C., 1921. Notes on the postcranial skeleton in the Crocodilia. *Bulletin of 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. 431p., ビーシーズ, 東京.
- 西 成甫, 1933. 岩波全書59, 比較解剖学. 158p., 岩波書店, 東京.
- Nishi, S., 1938. Muskeln des Rumpfes. In Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. and Lubosch, W., eds., *Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, vol. 5, 351–466. Urban und Schwarzenberg, Berlin and Wien.
- Norman, D. B., 1986. On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithomimidae). *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **56**, 281–372.
- O'Keefe, F. R., Sidor, C. A., Larsson, H. C. E., Maga, A. and Ide, O., 2006. Evolution and homology of the astragalus in early amniotes: new fossils, new perspectives. *Journal of Morphology*, **267**, 415–425.
- Parrish, J. M., 1987. The origin of crocodilian locomotion. *Paleobiology*, **13**, 396–414.
- Peabody, F. E., 1951. The origin of the astragalus of reptiles. *Evolution*, **5**, 339–344.
- Reilly, S. M. and Delancey, M. J., 1997. Sprawling locomotion in the lizard *Sceloporus clarkii*: quantitative kinematics of a walking trot. *Journal of Experimental Biology*, **200**, 753–765.
- Reilly, S. M. and Elias, J. A., 1998. Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. *Journal of Experimental Biology*, **201**, 2559–2574.
- Rieppel, O., 1993. Studies on skeleton formation in reptiles. IV. The homology of the reptilian (Amniote) astragalus revisited. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**, 31–47.
- 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, Chicago.
- Romer, A. S. and Parsons, T. S., 1977. *Vertebrate Body*, 5th ed. 624p., Saunders College Publishing, Philadelphia. 平光厲司訳, 1983. 脊椎動物のからだ—その比較解剖学. 617p., 法政大学出版, 東京.
- Romer, A. S. and Parsons, T. S., 1986. *Vertebrate Body*, 6th ed. 679p., Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Rowe, T., 1986. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other reptilia. *Journal of Morphology*, **189**, 327–346.
- Russell, A. P. and Bauer, A. M., 2008. The appendicular locomotor apparatus of Sphenodon and Normal-limbed Squamates, In Gans, C., Gaunt, A. S. and Adler, K., eds., *Biology of the Reptilia vol. 21, Morphology I The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepidosauria*, 1–465. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.
- Sereno, P. C., 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, **2**, 1–53.
- 鈴木大輔・林 昭次, 2010. ワニの筋学—古脊椎動物学者に必要な解剖—II. 肩帯・前肢. 化石, (87), 83–102.
- Walker, A. D., 1964. Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **248**, 53–134.
- Walker, A. D., 1971. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Series B, Biological Sciences*, **257**, 323–372.

(2011年5月26日受付, 2011年8月17日受理)

