

## 宙に浮く下顎

一クロミンククジラ (*Balaenoptera bonaerensis*) 胎児における  
下顎周辺部の構造および顎の開閉機構に関する一考察一\*

伊藤春香\*\*・澤村 寛\*\*\*・一島啓人\*\*\*\*・大谷誠司\*\*\*\*\*

## Hanging mandible

—The structure of the lower jaw in the Antarctic minke whale (*Balaenoptera bonaerensis*),  
and an interpretation of its opening and closing mechanism—

ITO, Haruka\*\*, SAWAMURA, Hiroshi\*\*\*, ICHISHIMA, Hiroto\*\*\*\* and OTANI, Seiji\*\*\*\*\*

## 要旨

標本採取や取り扱いの困難さから、ヒゲクジラの解剖学的知見は少ない。本研究では5%ホルマリン水溶液で固定後、70%アルコールに浸したクロミンククジラ (*Balaenoptera bonaerensis*) の胎児2個体 (体長145.2cmと134cm) の下顎周辺部を肉眼解剖学的手法で詳細に解剖した。筋の同定に際しては、筋の起始、停止のみならず支配神経の情報を加味した。さらに、その構造を基にナガスクジラ属の下顎の開閉機構を推測した。

下顎骨は大きな軟骨を介して頭蓋骨と関節している。下顎前方部の内側には1対の軟骨がハの字状に位置する (成体ではY字型)。口輪筋、口唇の筋、広頸筋、顎舌骨筋、Longitudinal muscular pouch stratum (LM)、下顎下制筋、肩甲骨骨筋、胸骨下顎筋、咬筋、側頭筋、外側翼突筋、内側翼突筋、オトガイ舌筋、舌骨舌筋を見いだした。

広頸筋、顎舌骨筋、LMは下顎の腹側面において、あたかも1枚の筋肉のように密着しているが、それぞれ顔面神経、顎舌骨筋神経 (下顎神経)、舌下神経が進入している。また、これらの筋の前端外側部はハの字状の軟骨に停止している。下顎下制筋には顔面神経が入っており、顎二腹筋後腹と相同だと考えられる。また、胸骨下顎筋は胸骨、下顎、後頭骨に付着し、後方部では大胸筋の一部を覆う非常に大きな筋であるが、顎舌骨筋神経と同幹をなす顎二腹筋神経、舌下神経、および舌下神経と頸神経の交通枝が入ることから、顎二腹筋前腹、オトガイ舌骨筋、胸骨舌骨筋の3筋に相当する筋肉であると推測した。一般の陸上哺乳類では、下顎と舌骨を結ぶオトガイ舌骨筋が口腔底を形成しているの、舌骨より後方部分を膨らませることは難しいが、クロミンククジラの胸骨下顎筋は舌骨に付着していないので、餌と水を口に含む際には、頭~胸部腹側にある畝と呼ばれる蛇腹構造を大きく膨らませることができ、その際、舌は口腔底に落ち込む。

2007年11月2日受付, 2008年1月17日受理

\*第25回化石研究会総会で発表

\*\*水産総合研究センター 中央水産研究所 〒236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4

National Research Institute of Fisheries Science

2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

E-mail: iharuka@iris.ocn.ne.jp

\*\*\*足寄動物化石博物館

\*\*\*\*福井県立恐竜博物館

\*\*\*\*\*日本鯨類研究所

下顎骨の筋突起には側頭筋、咬筋粗面には咬筋、下顎孔の直上に顎舌骨筋後端の一部が、下顎孔後方部には内側翼突筋が付着する上に、下顎神経から枝分かれした下歯槽神経が下顎孔から下顎管に入るので、下顎骨筋突起以後の部分は頭蓋骨に対して大きく動かすことができない。そのために、下顎をある程度開けた後に、筋突起の先端を大きく動かさないで済むように下顎を内側に回旋させる。すなわち下顎骨の下縁を外側にせり出しながら、さらに下顎を引き下げることができる。一方下顎を閉じる際には咬筋、側頭筋で下顎を引き、左右に広がった下顎骨を翼突筋で内側に引きつけて、下顎を元の位置に戻していると考えられる。

キーワード： クロミンククジラ、ナガスクジラ類、肉眼解剖学、下顎骨、顎の開閉機構

## 1. はじめに

現在、世界中の海、あるいは河川には約80種類のクジラの仲間が棲息しており、それらは2つのグループに大別されている。一方は歯を有するハクジラのグループで、マッコウクジラのような大物から、水族館などで華麗なショーを演じるハンドウイルカやカマイルカなど約70種が含まれる。他方が、その巨体で知られるシロナガスクジラを筆頭に、口の中に“ヒゲ板”と呼ばれる特殊な摂餌器官を有するヒゲクジラの仲間である。

これらクジラ達の祖先は、かつて陸上を四つ足で闊歩していたと考えられている。ところが、およそ5000万年前に再び海に戻っていった。彼らは急速にその生活圏を広げると同時に水中での生活に適応すべく、体には様々な変化が加えられていく。吻は長く伸び、鼻面にあった鼻孔は頭頂部へ向かって後退し、前肢は鰭状に変化し、後肢は失われていく。そのような過渡期のクジラともいえる“ムカシクジラ（原始クジラ）”と呼ばれるグループが繁栄するが、始新世の終わりまでにほぼいなくなってしまう。漸新世に入ると、現生のハクジラ類とヒゲクジラ類の祖先にあたる者たちが出現する。両グループはそれぞれの“摂餌戦略”を選択したように思える。ハクジラ類はあくまでも“一匹ずつ餌を捕らえて食べる”という戦略に固執したようで、その効率を上げるために、自らの体内で作り出した超音波の反射音で物体を認識する“エコーロケーション”という特殊な能力を獲得したし、水中で餌を吸い込んで口に入れる（種類によって吸引力の強弱の差がかなりあると考えられるが）という方法を洗練させた（Werth, 2000a）。一方“一つ一つは小さくとも、海中に莫大な数が棲息する生物（プランクトンや小魚、小さなイカ等々）、つまり海中の食物連鎖の低位にある生物を一度に大量に摂餌して大きな体を維持する”という戦略に特化していったのがヒゲクジラ類と言えるだろう。口を極限にまで大きくし、口内にヒゲ板という特殊な器官を作り出し、哺乳類としてはきわめて特殊な“濾しとり”という方法を獲得した。

さて、ここからは多少話が細くなるのだが、ヒゲ

クジラが餌を濾しとる方法も一様ではないのである（Pivorunas, 1979; Werth, 2000b, 2001; Bouetel, 2005; 木村, 2005）。セミクジラの仲間は、餌となるコペポダなどが密集する海域を口を少し開けて泳ぎながら餌を濾しとる。あるいは、コククジラが海底の泥の中にある甲殻類やゴカイを吸引して口に含んでからヒゲ板で濾しとる。それに対し、今回標本として使ったクロミンククジラなど、ナガスクジラ類は大量の海水と餌（オキアミ、小魚、イカなど）を一度に口に含み、顎・喉から腹にかけて存在する“畝（うね）”と呼ばれる蛇腹構造を大きく膨らませ、その後おもむろにヒゲ板で餌だけを濾しとって食べるという非常に風変わりな食べ方をする。近年、クジラ達の行動観察が進んで素晴らしい水中写真が撮影されており（Arnold *et al.*, 2005）、メディアなどでも取り上げられるようになってきたが、外洋を回遊する鯨の生態をつぶさに観察することはやはり困難である。ナガスクジラ仲間における下顎の開閉機構や餌の濾しとり方に関しても、いくつかの仮説が提唱されてはいるものの（Pivorunas, 1977; Bouetel, 2005; Lambertsen, 1983; Lambertsen *et al.*, 1995, 2004; 山田, 1998）未だ“定説”には至っていないのが現状と言えよう。筆者らは、このナガスクジラ類であるクロミンククジラの胎児を入手し、下顎周辺部の解剖を通して顎の開閉機構を推測した。

## 2. 解剖学的なアプローチ

クジラとヒトとの付き合いは長く、特に捕鯨が産業として隆盛を極めた時代には、数多くのクジラがヒトの手で解体されてきた。しかしながら、その解剖学的な知見が充分であるかということになると、むしろ貧弱きまわりないというのが実状である。その理由は単純ではないだろうが、まず基本的に標本の採取が難しいことが挙げられる。研究者が“ひとつ研究用に”と気楽に入手できる代物ではないのである。また、その巨体故に研究室に持ち込み、ましてやメスとピンセットで丸ごと詳細に解剖するなどということはほぼ不可能に近い。いきおい大型鯨の捕獲現場では“製品”と

して加工するためなるべく短時間で肉や臓器を切り出す、あるいは皮脂を採取するという必要にせまられる。では死体が漂着するのを気長に待つというのはどうだろう？多くの場合、海岸に流れ着く死体は腐敗が進んでおり、骨格標本を得る以外には、軟部組織の解剖学的研究には向かない。なるべく速やかに“解体・処分”というのがやっとなというのが現実である。古くから多くの研究者が、大洋を優雅に泳ぐ巨大な動物の体に興味を持ったが、知見の集積には限界があった。時代は下り、今や生物学の世界では分子生物学が席卷し、形態学的な研究いわんや肉眼解剖などという“原始的な”手法は過去の遺物扱いをされることが多く、小型のハクジラ類を含めた鯨類の解剖学的な研究は、いわば“取り残された”領域である。

しかし、私自身は肉眼解剖学がその役割を終えたとは思っていない。“生物の解剖”に馴染みが無い読者もおられると思うので、ここで肉眼解剖的比較解剖学の意義について、坂井(1991)を引用させていただきたい。「…(略)…、筋と神経との間には、非常に整然とした美しい対応関係が認められる。さらに最近の研究によれば、一本の神経がいくつかの筋に枝を出す場合にその分岐にも一定の秩序が認められることがわかってきた。肉眼解剖的比較解剖学者の研究の目標のひとつは、このような秩序を、ヒトだけでなく哺乳類一般や、さらに二等脊椎動物のなかにもみつけて、それにより筋の相同関係を確立し、さらに脊椎動物の基本的な体制をあきらかにしようというものである。」つまり、現世の動物を詳細に解剖することは、その動物の構造を知り、各器官の機能を探るばかりでなく、その動物の由来、すなわち系統と進化を知る手がかりを得るための1つの手段でもある。

筆者は元々「クジラの体の中身がどうなっているのか知りたい」という単純な理由から解剖をはじめたのだが、ほんの“さわり”の部分から、今まで見逃されていたいろいろなものが見えてくる。本論では、まずクロミンククジラの胎児を用いて下顎周辺の筋肉と神

経を丁寧に剖出し、構造を明らかにした上で、知見の豊富な他の動物(例えばヒト)と比較することにより、その構造によって下顎や舌がどのような動きをすることが可能であるのかを推測した。

### 3. 材料と方法

本研究では5%フォルマリン水溶液で固定後、70%アルコールに浸したクロミンククジラ(*Balaenoptera bonaerensis*)の胎児2個体(図1. 体長145.2cmと134cm. 日本鯨類研究所提供。)の下顎周辺部を、メスの使用を最小限に抑え、ピンセットを用いて丁寧に筋肉および神経を剖出した。筋肉の同定に際しては、筋の起始・停止のみならず支配神経の情報を加味した。

### 4. 下顎周辺の構造

下顎骨は細長く外側に湾曲した棒状で、小さな歯胚が歯肉に埋まっている。下顎の内側には下顎孔がある。左右の下顎骨は前端部で癒合せず、それらの間には大きな関節腔があり、下顎前端部分を基点にして下顎骨後部を外側に広げることができる。また、図2に示すように、下顎骨と頭蓋骨は非常に大きな線維軟骨を介して軟骨結合している。咀嚼筋群として、側頭窩と下顎骨の筋突起を結ぶ側頭筋、頬骨弓から起こり下顎角よりやや前方の外面に付着する咬筋がある。さらに、翼状骨と下顎内面を結ぶ外側翼突筋と内側翼突筋が認められた。また、顎二腹筋後頭下顎部が後頭骨から起こり、顎関節の線維軟骨を覆い下顎角に至る。すなわち頭蓋骨に下顎が関節しているというよりも、左右の下顎骨は大きな軟骨と筋肉とで頭蓋骨から“ぶら下がっている状態”とでも言った方がわかりやすいかもしれない。また筋突起の前方部分に下顎骨上面と口唇上端部を結ぶ比較的大きな表情筋がある。

腹側の筋肉をみると、下顎骨の内側前方に位置する1対の棒状の線維軟骨がある。成体ではY字状で、下顎結合部の軟骨と連続していることから(Pivorunas,

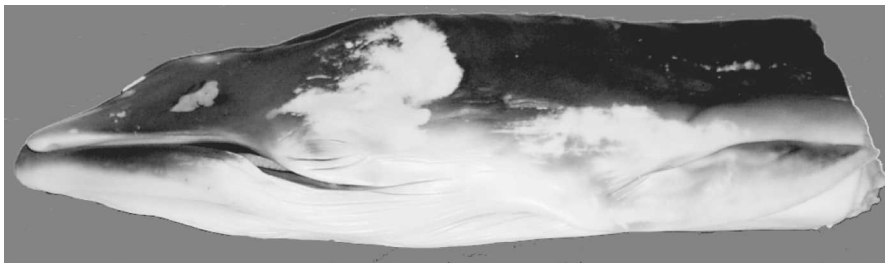


図1. 本研究で使用した標本：クロミンククジラ (*Balaenoptera bonaerensis*)  
胎児 ♂ 体長145.2cm, 体重32.45kg.

1977), 成長するにつれて, 胎児期にはハの字状だった線維軟骨が伸長し, Y字状になると考えられる. 畝の内側に密着した広頸筋は, 非常に薄い筋肉で筋線維が交叉するように走る (図3). その深層には, 線維軟骨と両下顎の腹面, および舌骨前端を結ぶ顎舌骨筋が, さらにその深層には Longitudinal muscular pouch stratum (Pivorunas, 1977) がある (図4). Longitudinal muscular pouch stratum の筋線維は前後方向に走り, 前端部の外側部分が線維軟骨に付着している. 本筋肉

は, 舌下神経が入ることから, 一般の哺乳類における舌骨上筋群に分類される筋肉だと考えられる. これらの3筋は密着しており, あたかも1枚の筋肉のようである. さらに Longitudinal muscular pouch stratum と, 舌と舌骨舌筋との間には Pivorunas (1977) が fatty layer of tongue and floor と記した, 非常に柔らかい結合組織がある. また, 胸骨下顎筋は胸骨, 後頭骨, 下顎骨に付着し, 後方部は大胸筋の一部を覆う非常に大きな筋であるが, 顎舌骨筋神経と同幹をなす顎

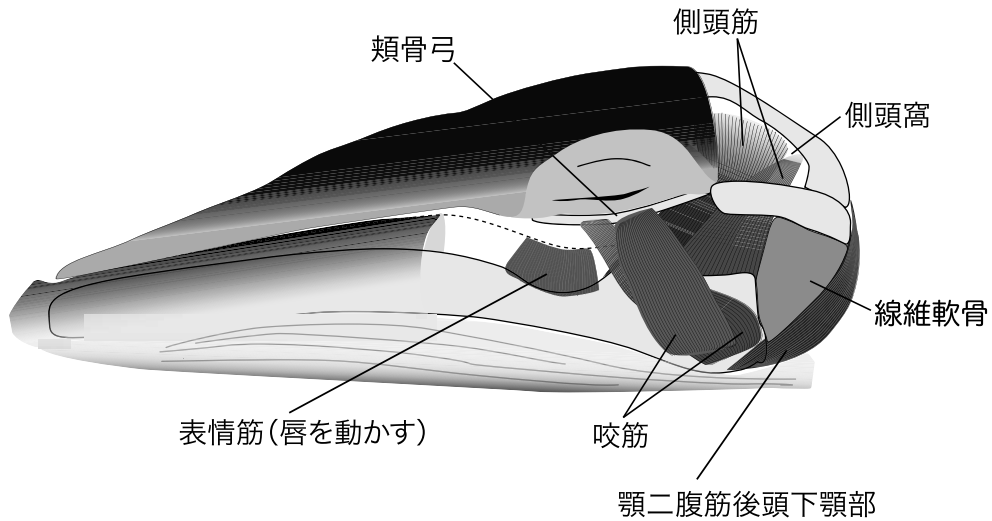


図2. 頭部（左側面）と下顎骨との相対的な位置, および, 表情筋, 咀嚼筋群の関係 (翼突筋は描いていない).

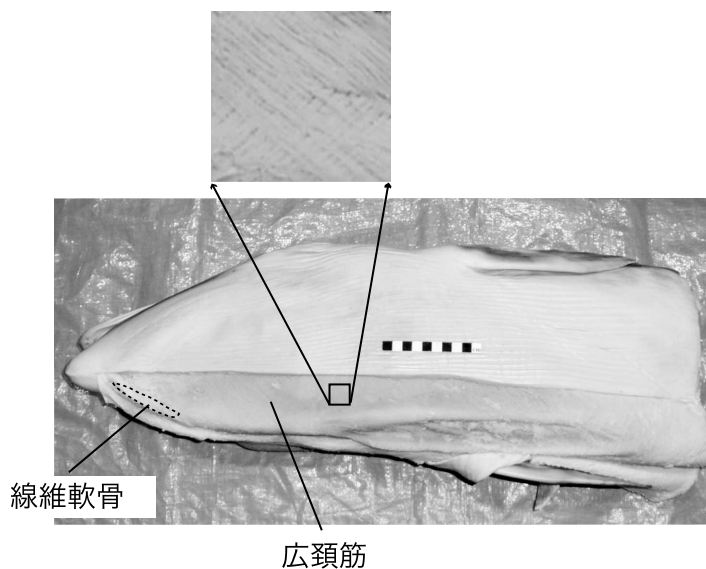


図3. クロミンクジラ (*Balaenoptera bonaerensis*) 上半身の腹面. 右半分の畝を取り除いたところ.

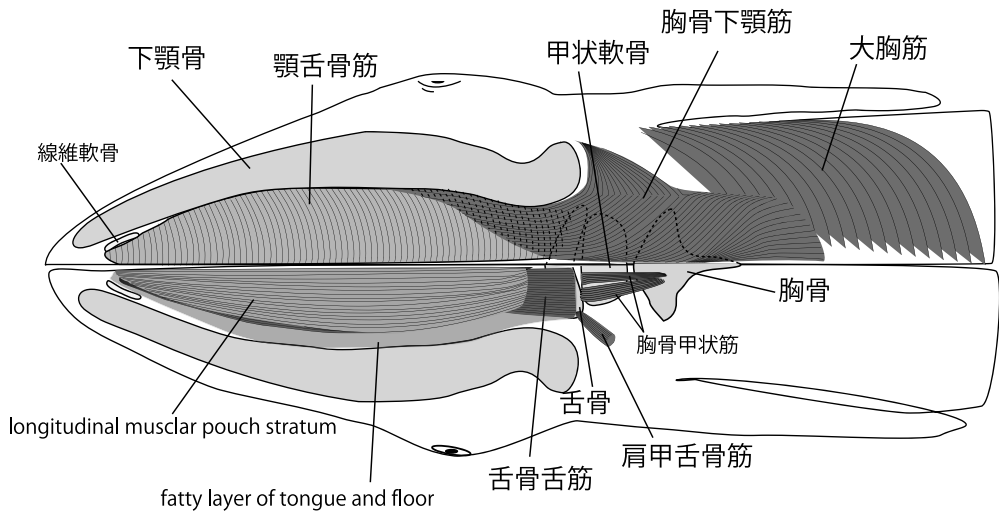


図4. クロミンククジラの舌骨上・下筋群。左半身；広頤筋を取り除いた図。右半身；顎舌骨筋，胸骨下顎筋を取り除いた図。

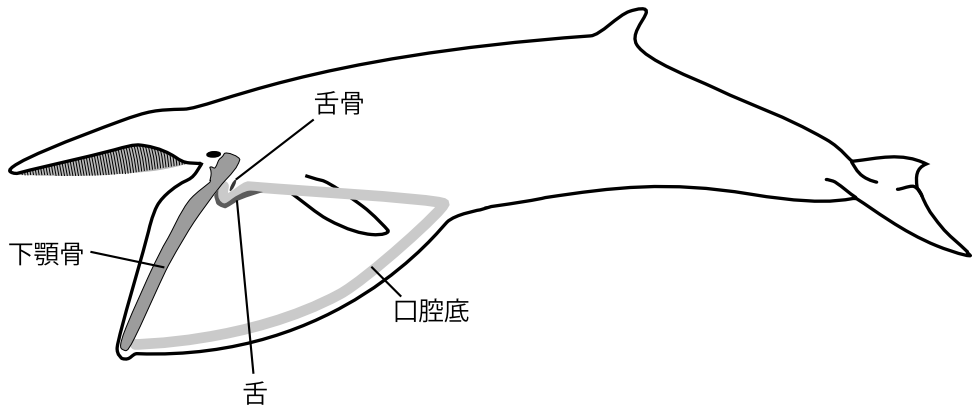
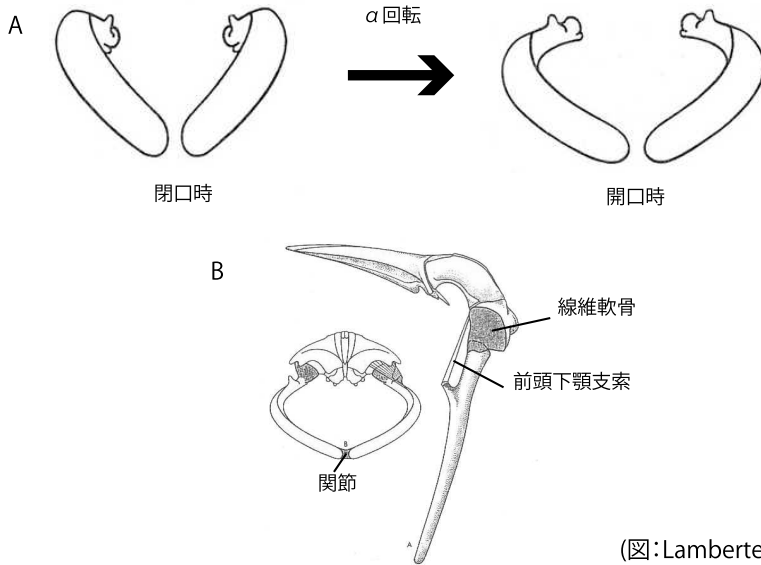


図5. 口腔内に餌と水を含むと、畝が広がりおたまじゃくしのような体型になる。舌は口腔底の一部となる。

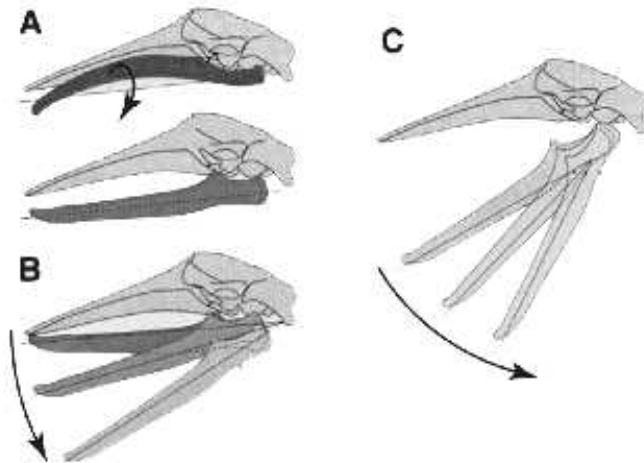
二腹筋神経，舌下神経，および舌下神経と頸神経の交通枝が入ることから，ヒトでいう顎二腹筋前腹，オトガイ舌骨筋，胸骨舌骨筋の3筋に相当する筋肉であると推測した。一般の陸上哺乳類では，下顎前方部と舌骨を結ぶオトガイ舌骨筋が口腔底を形成しているので，いくら口腔内に物を入れても舌骨より後方部分は膨らまないが，クロミンククジラの胸骨下顎筋は舌骨に付着していないため，餌と水を口に含む際，口腔底は喉付近にある舌骨にさえぎられることなく，舌骨の腹面に回り込み，さらに後方に広がる。下顎前端から腹にかけて伸びる蛇腹構造の畝は大きく膨らみ，クジラはまるでおたまじゃくしようになる（図5）。その際，舌はじゃまにならないのだろうか？結論から言うと，邪魔にならない。オトナの舌は肉の塊というよりも，折りたたまれた，伸縮性に富む肉のヒダといっ

た構造だからである。そのため，口腔底が広がればそれに合わせて舌は引っ張られて伸び，口腔内壁の一部と化すと考えられる（Pivornas, 1979；Lambertsen, 1983）。ただし，胎児および新生仔は別である。我々が解剖した胎児の舌は，他の陸生哺乳動物と同様に筋肉質な肉の塊で，これは出生後，舌を使って哺乳を確実にを行うための構造と考えられる。したがって，ナガスクジラ類の舌の構造は離乳期に急激に変化していくと考えられる。

さて，次は下顎骨の問題である。ヒトでもイヌでもウマでもいい，それらの動物の頭蓋骨と下顎骨とを交連することはさほど難しいことではない。左右の下顎骨は前端で癒合しているし，下顎頭と頭蓋骨の下顎窩を合わせておけば，ほぼ問題ないだろう。しかし，クロミンククジラの下顎はすでに述べたように左右の下



(図:Lambertesen)



(図:山田)

図6. 下顎の開き方に関する2つの仮説。上:Lambertesenの仮説。A. 口を閉じている時には下顎骨の中央部分は持ち上がった状態であるが、口を開ける際に下顎骨は外旋 ( $\alpha$ 回転) する。B. 下顎が開ききるときには前頭下顎支索が伸びる。下:山田の仮説。口を開けるにあたって顎の動きは3段階に分けて考える。A. 下顎骨の長軸を中心として外旋 ( $\alpha$ 回転) し、開口部の面積が大きくなる。B. 口を閉じる側頭筋がゆるんで伸びきるまでの第二段階では、頭蓋骨との関節部を軸に開く。C. 側頭筋が伸びきってから、下顎骨への側頭筋附着部を軸に、さらに口は大きく開く。

顎も癒合していないし、下顎頭と頭蓋骨の下顎窩の間が離れており、まさに下顎が“宙に浮いた”状態なので、頭蓋骨との相対的な位置を決めることが難しい。さらに問題を複雑にしているのが、口を開閉する際の下顎の動き方である。①口を開けた時、下顎が左右に大きく広がる。②下顎を非常に大きく開けることができる。少なくともこの2つのポイントに対していくつ

かの仮説が提唱されてきた。まず、ここに2つの仮説のあらましを紹介する。

まず、Lambertesen *et al.*(1995) の仮説 (図6-上) では、口を閉じている時に、下顎骨は中央部が持ち上がった状態である。口を開ける際には、下顎骨はその長軸を中心として外旋 ( $\alpha$ 回転) する。すると、下顎骨の凸のカーブが外側に向くので、下顎の幅が広が

る。そして、下顎骨の内方隆起と頭蓋骨を結ぶ弾力性に富む靭帯（前頭下顎支索）が極限まで伸びて、大きく開けられた下顎を支持する、というものである。内方隆起とは、ナガスクジラ類で発達している構造で、下顎骨の筋突起内面後縁から下顎切痕における水平柄背側縁付近が内側に突出した部分である（Kimura *et al.*, 2002）。

一方、山田（1998）の仮説は、口を閉じた状態では Lambertsen と同様の考え方で、上顎のカーブにフィットするように下顎骨の中央部が持ち上がった状態であるとしている。ただし、口を開けるにあたっての顎の動きを3段階に分けている（図6-下）。まず、A. 下顎骨の長軸を中心として外旋（ $\alpha$ 回転）し、開口部の面積が大きくなる。B. 口を閉じる側頭筋がゆるんで伸びきるまでの第二段階では、頭蓋骨との関節部を軸に開く。C. 側頭筋が伸びきってから、下顎骨への側頭筋付着部を軸にさらに口は大きく開く。と説明している。

筆者らはクロミンククジラの胎児を解剖していくうちに、上記の2説に対し疑問を持ち、新たな仮説を構築した。まずは口を閉じたときの顎の位置である。解剖してみると、下顎骨の背側面のラインは体軸にほぼ平行である。クロミンククジラの下唇はかなり高く、上顎と下顎骨の間隙は下唇が埋める形になっているため（図2参照）、上顎のカーブにフィットさせるべく下顎骨を長軸を中心として回転させる必要は無い。さらに付け加えるならば、下顎骨を回転させるには構造的な無理がある。下顎先端部分の関節では、両下顎骨が外側に広がる際の可動域は大きい、回転ができる構造ではない。筆者はむしろ従来の仮説とは逆のことを考えている。口を閉じたとき、下顎はほぼフラットな位置にあり、口を開ける際には下顎骨の下縁が外側にせり出し、下顎骨後端が横に張り出す状態になると思われる（図7）。その時の筋突起の方向を考えると、木村（2005）は“ナガスクジラ類の筋突起は高くかつ後外側に屈曲するという派生形質を獲得している”と報告しているが、下顎下縁が外側にせり出せば筋突起の先端は素直に側頭窩の方向を指すはずで、下顎の形態と動きに矛盾はないし、口が側方に大きく広がるように見える事も説明がつく。また、下唇の中にある表情筋が収縮すると下唇が外側に開くので、より口が大きくなるように見えるかもしれない。

次に口を開ける時のことを考える。口を開ける際、大きな力を発揮するのが強大な胸骨下顎筋であろう。また、クロミンククジラの胎児には、Lambertsen *et al.* (1995) の示すような頭蓋骨と下顎の内方隆起を結ぶ弾力性に富んだ前頭下顎支索は認められない。大きな側頭筋が存在するが、その筋肉は肉眼的にごく普通

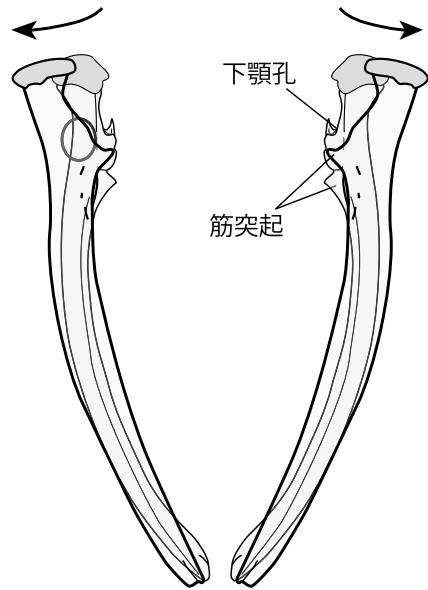


図7. 筆者らが提唱する開口時の下顎骨の動き。閉口時、下顎骨はほぼフラットな位置にあり、開口時には下顎骨の下縁が外側にせり出して、下顎骨後端が側方に張り出す状態になる。円で囲んだ部分（下歯槽神経の進入位置）はあまり動かず、下顎先端部分は大きく開く。

の筋肉で、極端に伸びるとは考えられない。また、下顎骨の内側、筋突起下部には下顎孔が開いている。そこには下歯槽神経が蛇行せずに進入している。それらが何を意味しているのかということ、口を開ける際に、頭蓋骨に対する筋突起および下顎孔の位置を大きくずらすことができないということである。すなわち、下顎骨の下縁がせりだすように動きながら、下顎骨への側頭筋付着部である筋突起付近を軸に、さらに口は大きく開くと考えられる。

一方、口を閉じる際には、下顎骨は上記と逆の動きをする。側頭筋、咬筋で下顎骨を引き上げながら、同時に内側翼突筋、外側翼突筋と協力して両下顎骨を内側に引きつける。また、顎二腹筋後頭下顎部も下顎骨を後方かつ内側に引き、下顎骨を閉口時の定位置に戻す動きをされると考えられる。

## 5. おわりに

今回の発表ではかなり大胆な仮説を述べさせていただいた。筆者としてはまだまだ検証が足りないことを自覚している。本種の下顎付近の構造は、新生仔と成体とでは多少違う。これは哺乳するための構造と餌を口に含んで渡しとるための構造との差がもたらすものであろう。従って、胎児の解剖結果から成体の下顎の動きを推測するのは少し飛躍がある。従って、今後、

ナガスクジラ類の成体を解剖できる機会に巡り会えたなら、技術的に難しいのは承知で、積極的にそのチャンスを生かしてゆきたいと考えている。

#### 謝辞

本稿は化石研究会第25回総会・学術大会における講演内容に基づいている。発表の機会を与えていただいた、世話人の吉田健一氏に深謝いたします。また、漂着したミンククジラの映像を提供してくれた Pierre-Henry Fontaine 博士、標本観察の機会をいただき、下顎の動きに関するアイデアを喚起してくれた八景島シーパラダイスの徳武浩司氏に感謝いたします。

#### 引用文献

- Arnold, P.W., Birtles, R.A., Soltzick, S., Matthews, M. and Dunstan, A. (2005) Gulping behaviour in rorqual whales: Underwater observations and functional interpretation. *Memoirs of the Queensland Museum* **51**(2), 309-332.
- Bouetel, V. (2005) Phylogenetic implications of skull structure and feeding behavior in Balaenopterids (cetacea, mysticeti). *J. Mammal.* **86**(1), 139-146.
- Kimura, T. and Ozawa, T. (2002) Feeding strategy of an Early Miocene cetothere from the Toyama and Akeyo Formations, central Japan. *J. Vertebr. Paleontol.* **22**, 684-702.
- 木村敏之 (2005) クジラ類における摂餌機構の進化的刷新. 化石 **77**, 14-21.
- Lambertsen, R.H. (1983) Internal mechanism of rorqual feeding. *J. Mammal.* **64**, 76-88.
- Lambertsen, R., Ulrich, N. and Straley, J. (1995) Frontomandibular stay of Balaenopteridae: A mechanism for momentum recapture during feeding. *J. Mammal.* **7**(3), 877-899.
- Lambertsen, R.H. and Hintz, R. J. (2004) Maxillomandibular cam articulation discovered in North Atlantic Minke whale. *J. Mammal.* **85**(3), 446-452.
- Pivorunas, A. (1977) The fibrocartilage skeleton and related structure of the ventral pouch of balaenopterid whales. *J. Morph.* **151**, 299-314.
- Pivorunas, A. (1979) The feeding mechanisms of baleen whales. *Am. Sci.* **67**, 432-440.
- 坂井建雄 (1991) 進化4 - 形態学からみた進化, 柴谷弘・長野敬・養老孟司 編: 脊椎動物の進化 - 進化史の意味. 3-50頁. 東京大学出版会, 東京.
- Werth, A. (2000a) A kinematic study of suction feeding and associated behavior in the long-finned pilot whale, *Globicephala melas* (Traill). *Marine Mammal Science* **16**(2), 299-314.
- Werth, A. (2000b) Feeding in marine mammals. In: Schwenk, K. (ed) *Feeding: form, function, and evolution in tetrapod vertebrates*. pp. 487-526, Academic Press, San Diego, California.
- Werth, A. J. (2001) How do mysticetes remove prey trapped in baleen? *Bull. Mus. Comp. Zool.* **15**(1), 189-203.
- 山田格 (1998) 海に生きる: 第10章 海の哺乳類, 91-103頁, 国立科学博物館, 東京.