

Oorspronkelijke bijdragen

Kauwspieren

W.A. Weijs

Deel II. De functionele eigenschappen van kauwspiervezels

Samenvatting. De kauwspieren van mens en dier tonen een aantal specifieke kenmerken en wijken daarmee af van de veel vaker onderzochte arm- en beenspieren. In de spiervezels komen minstens vier soorten myosine-eiwit (MHC) voor en relatief veel vezels brengen meer dan één soort MHC tot expressie. Omdat MHC de contractiesnelheid bepaalt, is er dus ook veel variatie in contractiesnelheden van deze vezels. Het overgrote deel van de vezels beschikt over een goed ontwikkeld systeem voor oxidatieve fosforylering en zal dus weinig vermoeibaar zijn. De kauwspieren zijn ook bijzonder door de geringe dikte van de snelle vezels; dit wijst op een permanente toestand van onderbelasting. De motoire eenheden (ME-en) van de kauwspieren bestaan uit relatief veel spiervezels, geconcentreerd in een klein territorium binnen de spier. Doordat de vezelrichting binnen de kauwspieren nogal uiteen kan lopen, kunnen de ME-en sterk verschillen in de richting van de kracht die ze produceren. De ME-en van de meeste spieren bestaan voor het overgrote deel uit sterk op elkaar lijkende vezels. Dit geldt niet voor de kauwspieren. Twee of drie MHC-vormen kunnen, ongelijk verdeeld over de spiervezels, in dezelfde ME aanwezig zijn. De ME-eigenschappen zoals contractiesnelheid en vermoeibaarheid zijn daardoor zodanig gespreid, dat geen aparte klassen van ME-en te onderscheiden zijn. De functionele betekenis van deze variatie is nog niet bekend.

WEIJS WA. Kauwspieren. Deel II. De functionele eigenschappen van kauwspiervezels. Ned Tijdschr Tandheelkd 1997; 104: 210-3.

Uit de vakgroep Functionele morfologie van de Rijksuniversiteit Utrecht.

Trefwoorden: Kauwspieren – Vezeltypen – Motoire eenheden

Datum van acceptatie: 29 april 1997.

Adres: Prof.dr. W.A. Weijs, RUU, postbus 80157, 3508 TD Utrecht.

1 Inleiding

Om de functionele mogelijkheden van de kauwspieren te begrijpen is inzicht vereist in de eigenschappen van het materiaal waaruit ze zijn opgebouwd. Anatomisch gezien is de bouwsteen van elke spier de spiervezel. Groepen van spiervezels worden gelijktijdig geactiveerd door het neuron dat ze innerveert. Zo'n groep en het bijbehorende neuron worden samen motoire eenheid (Engels: motor unit) genoemd, afgekort ME. De ME is dus de kleinste functionele eenheid van de spier. In dit artikel zal aandacht worden besteed aan de eigenschappen van spiervezels en van motoire eenheden.

2 Spiervezeltypen en motoire eenheden

De duizenden vezels van een spier kunnen op grond van bepaalde eigenschappen in een klein aantal klassen ('spiervezeltypen') worden ingedeeld. De drie voornaamste klassen zijn langzaam contraherende, onvermoeibare vezels (type I), snel contraherende, onvermoeibare vezels (type IIA) en snel contraherende, vermoeibare vezels (type IIB).

Directe meting van contractiesnelheid en vermoeibaarheid bij ME-en is sinds het einde van de jaren zestig mogelijk. Omdat de spiervezels van één ME meestal tot hetzelfde vezeltype behoren, kunnen de ME-en ook in de bovengenoemde drie klassen worden ingedeeld. Spieren die fijne bewegingen moeten sturen, zoals oogspieren, hebben weinig vezels in hun ME-en (2-6), spieren voor grove bewegingen, zoals beenspieren veel (tot 2000).

Kunnen we op grond van kennis van de eigenschappen van spiervezels en ME-en het functionele gedrag van de hele spier voorspellen? Indien het centrale zenuwstelsel geheel vrij zou

zijn te bepalen welk pakket ME-en bij een contractie wordt geactiveerd, zouden snelheid en vermoeibaarheid van elke afzonderlijke contractie telkens wisselen. Het zenuwstelsel werkt echter met groepen van motoneuronen, waarbinnen eenvoudige, vaste oproepvolgorden gelden. Zo'n groep wordt een 'motoneuron pool' (MNP) genoemd. Bij anatomisch eenvoudige spieren vormen alle motoneuronen die vezels van deze spier innervieren, gezamenlijk één MNP. Ligt eenmaal vast in welke mate de betreffende MNP wordt ingezet (van 0-100%), dan bepaalt het door Henneman ontdekte 'size principle' welke motoneuronen worden gerecruteerd.¹ Bij toenemende kracht worden steeds grotere motoneuronen gerecruteerd. Een klein motoneuron innerveert een klein aantal spiervezels en kan dus een relatief kleine kracht produceren. Naarmate de gevraagde kracht hoger is, worden dus steeds grotere ME-en 'bijgeschakeld'. Gaat de gevraagde kracht omlaag, dan worden deze grote ME-en weer als eerste 'uitgeschakeld'. Omdat de kleine ME-en gewoonlijk uit langzame, onvermoeibare spiervezels bestaan (type I), de grotere uit snelle, onvermoeibare vezels (type IIA) en de grootste uit snelle, vermoeibare vezels (type IIB), wordt de spier zodanig belast dat vermoeidheid wordt vermeden en bij lage krachten ook relatief lage contractiesnelheden worden bereikt.

Grote, anatomisch complexe spieren, zoals de m. masseter en m. temporalis, zijn in staat hun onderdelen tot op zekere hoogte onafhankelijk van elkaar te laten contraheren (zie deel IV van deze serie)². Dat betekent dat de motoneuronen van deze spieren in meer dan één MNP zijn ondergebracht. De contractieverhouding tussen deze delen kan worden gevarieerd, maar de recruteringsvolgorde van de ME-en binnen de pools niet. De conclusie is dat kennis van de spiervezel- en ME-eigenschappen van spierdelen die corresponderen met MNP's, ons in staat stellen het mechanisch effect van een con-

Tabel I. Verdeling in percentages van vezeltypen in de menselijke kauwspieren.

Spierdeel	Type I	Intermediair ¹	Type II
M. masseter			
opp/ant	64	11	25
opp/post	47	10	43
diep/ant	72	9	19
diep/post	62	13	25
M. pterygoideus medialis			
ant	64	9	27
post	44	11	45
M. pterygoideus lateralis			
cap. sup.	66	18	16
cap. inf.	72	20	8
M. temporalis			
opp/ant	47	8	44
opp/lat	46	8	46
opp/post	39	3	57
diep	81	9	10

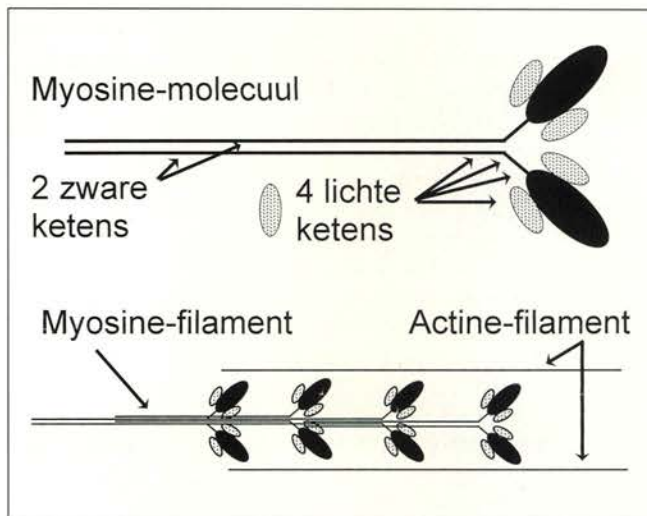
¹ Hieronder vallen tevens schaarse vezels die als 'type IIA' zijn aangemerkt. Afkortingen: ant, anterior; post, posterior; opp, oppervlakkig; cap, caput; inf, inferior; sup, superior; lat, lateraal.

tractie in te schatten op voorwaarde dat de relatieve graad van recruitering van de MNP bekend is. Deze recruiteringsgraad wordt meestal bepaald met behulp van het elektromyogram (EMG).

3 Contractiesnelheid

De snelheid (V) waarmee spieren, ME-en of spiervezels zich bij maximale stimulering kunnen verkorten, hangt af van de uitwendige belasting (F). Onbelast wordt de maximale verkortingsnelheid (V_{max}) bereikt. Bij toenemende belasting neemt de verkortingsnelheid af, totdat bij een zekere belasting (F_{max} , of maximale isometrische kracht) de verkortingsnelheid gelijk wordt aan nul: de isometrische contractie. Is de uitwendige belasting nog hoger dan wordt de spier, ondanks zijn inspanning, uitgerekt. V_{max} en de vorm van de F/V-curve hangen af van de eigenschappen van het eiwit myosine in de spiervezels (afb. 1). Elk myosinemolecuul bestaat uit twee zware ketens (myosin heavy chain, MHC) en vier lichte ketens (myosin light chain, MLC). Elk molecuul heeft een 'kop', die een dwarsbrug met het andere spiereiwit, actine, vormt zodra een zenuwprikkel zorgt voor instroom van voldoende Ca^{2+} -ionen in het cytoplasma. De kop maakt contact, verplaatst de actine een stukje en laat weer los. De energie voor zo'n cyclus wordt geleverd door één molecuul ATP, die daarbij in ADP wordt omgezet. Myosine is dus een Ca^{2+} -afhankelijk, actine-geactiveerd ATPase. De tijdsduur van één dwarsbrugcyclus bepaalt de maximale snelheid waarmee de actine verplaatst kan worden, en dus de V_{max} van de spier. De cyclusduur wordt vooral bepaald door het soort MHC-molecuul dat in de myosinefilamenten aanwezig is. Zoogdieren bezitten verschillende genen voor MHC. Welk myosine wordt aangemaakt ('tot expressie komt') hangt af van verschillende factoren. In het hart komen twee MHCs voor, in skeletspieren zijn zeven vormen beschreven.

Elke spiervezel heeft dus de mogelijkheid snel of minder snel te worden, afhankelijk van het MHC-type dat lokaal tot expressie wordt gebracht. Soms komen in één vezel twee soorten MHC tot expressie en ontstaat een intermediaire V_{max} .



Afb. 1. Bouw van een myosine-molecuul, bestaande uit twee zware ketens (MHC) en vier lichte ketens (gestippeld). De zware ketens bestaan elk uit een lineair deel en een kop (zwart weergegeven). De lineaire delen zijn in elkaar gespiraliseerd. In het onderste deel van de figuur is de rangschikking van de myosine-moleculen tot een myosine-filament afgebeeld. De uit het filament stekende koppen kunnen zich reversibel binden aan de actine-filamenten.

De MHC-expressie hangt af van het soort weefsel (hart, skeletspier), het soort spier, het ontwikkelingsstadium en de diersoort. Opvallend zijn de verschillen in MHC-expressie in de verschillende spieren. De m. soleus (een kuitspier) bestaat bijvoorbeeld bijna altijd uit trage vezels (MHC I) en is actief bij het handhaven van houding. Snelle spieren zijn bijvoorbeeld de oogspieren, maar ook veel primaire voortbewegingsspieren. Daarnaast zijn er duidelijke soortverschillen. Het is bekend dat kleine dieren relatief (dus ten opzichte van hun lichaams- of spierlengte) veel sneller bewegen dan grote. Vergelijkbare spieren bevatten daarom bij grote dieren meer langzaam myosine (bijv. type I) dan bij kleine dieren. Het snelste myosinetype, IIB, is bij de mens waarschijnlijk niet aanwezig. Ten slotte wordt de MHC-expressie mede bepaald door het gebruik van de spieren: gebrek aan activiteit, kracht- en snelheidstraining leiden tot een toename van de relatieve hoeveelheid type IIB-MHC (maar dus niet bij de mens), terwijl trainen op duurvermogen de expressie van type I en (in mindere mate) type IIA MHC bevordert.

4 Uithoudingsvermogen

Voor het vormen en het verbreken van één dwarsbrug is één molecuul ATP nodig. De beschikbare voorraad ATP in een spiervezel is hoogstens voldoende voor een ongeveer één minuut durende contractie; in het cytoplasma aanwezige stoffen die snel in ATP kunnen worden omgezet, zoals fosfocreatine, kunnen de contractie nog met enkele minuten verlengen. ATP moet worden bijgemaakt door verbranding van glucose of vrije vetzuren. Beide stoffen kunnen uit het bloed of uit in de spier aanwezige voorraden vet en glycogeen worden gehaald.

Een spiervezel kan dus door middel van de glycolyse werken als een gesloten systeem: het genereert zijn eigen ATP en de contractie stopt als alle glycogeen, vet of O_2 verbruikt is of als opeenhoping van bijvoorbeeld melkzuur één of meer onderdelen van het contractieproces onmogelijk maakt. Een voordeel van dit systeem is dat een snelle synthese van ATP mogelijk is. Een nadeel is echter de beperkte contractieduur en onvolledig gebruik van brandstof.

Een alternatief is spiervezelwerking als open systeem. Glucose, vrije vetzuren en zuurstof worden uit het bloed betrokken en de eindproducten van de verbranding, koolzuur en water, worden aan het bloed afgegeven. De snelheid van de ATP-productie wordt nu beïnvloed door bijvoorbeeld de transportsnelheid van zuurstof en glucose en vrije vetzuren en koolzuur naar en van de spiervezels en de oxidatieve capaciteit van het mitochondriële apparaat van de spiervezels. Het voordeel is dat in dergelijke vezels een steady state kan worden bereikt, waarbij de aanvoer van voedingsstoffen en de afvoer van afvalstoffen precies toereikend zijn en de spier dus onvermoeibaar is.

5 Spiervezeleigenschappen van de kauwspieren

Klassieke onderzoeken zijn uitgevoerd door Ringqvist aan de hand van biopsiën en door Eriksson en Thornell aan de hand van autopsiemateriaal met behulp van de ATPase-methode.³⁻⁵ Uit het werk van de laatste auteurs blijkt dat drie kwart van de kauwspiervezels geclassificeerd kan worden als langzaam, type I. De rest zou vooral type IIB zijn, aangevuld met verschillende soorten intermediaire vezels (IC, IIC en IM genoemd). Ringqvist vond veel meer type II (60 %). Naast type I en IIA MHC komen in de kauwspieren andere isovormen van MHC, zoals foetaal MHC, voor.⁶ Foetaal MHC kan het hele leven in de kauwspieren aanwezig blijven, in geleidelijk afnemende hoeveelheid. Kauwspieren bevatten ook het als specifiek voor het hart beschouwde alpha MHC, al dan niet in combinatie met andere MHCs.⁷

Een bijzondere eigenschap van de kauwspieren van de mens is dat niet de type II-vezels de grootste diameter hebben, maar juist de type I-vezels.^{4,5} Daarom is wel verondersteld dat de humane kauwspieren in een toestand van onderontwikkeling verkeren. Bij normale activiteit (die bij de moderne mens dus achterwege zou blijven) zouden de type II-vezels wel dikker worden dan de type I-vezels. Inderdaad is gevonden dat mensen met een grote bijkracht beschikken over relatief grote type II-spiervezels in hun masseter.⁵

De verdeling van de verschillende vezeltypen over en binnen de spieren is in kaart gebracht (tab. I).⁴ Er is veel inter-individuele variatie. In de masseter komen de meeste type II-vezels voor in het dorsale, oppervlakkige deel. Meer naar voren en diep in de spier neemt het gehalte aan type I-vezels toe. Op grond hiervan zou men verwachten dat de meest ventro-mediale delen het eerst (d.w.z. bij de laagste krachten) gerecruteerd zouden moeten worden. Voor het hele lichaam geldt overigens, net als bij de m. masseter, dat de spieren of spierdelen die rijk zijn aan type I-vezels in de diepte liggen, waarschijnlijk vanwege betere bloedvoorziening. De m. pterygoideus medialis bevat relatief minder type I-vezels dan de masseter en ook hier is het dorsale deel relatief rijk aan type II-vezels. De m. pterygoideus lateralis bevat 70% type I-vezels. Dit suggereert sterk het belang van deze spier als een voortdurend actieve krachtbron. Bij de m. temporalis is het verschil in vezelsamenstelling tussen het oppervlakkige en diepe deel het grootst. Het oppervlakkige posterioere deel heeft weer de meeste type II-vezels.

Ten slotte een opmerking over de oxidatieve capaciteit en het ermee samenhangend vermogen continu ATP te genereren in voldoende hoeveelheid voor een aanhoudende spiercontractie. De hoeveelheid oxidatief enzym per vezel is een continue variabele. Behalve in de type I-vezels kunnen ook behoorlijke hoeveelheden mitochondriële enzymen in de type II-vezels aanwezig zijn. Eriksson geeft aan dat de grootste hoeveelheden van deze enzymen in de vezels met de kleinste diameter aanwezig zijn, zoals te verwachten is. De spreiding in

oxidatieve capaciteit van de vezels is geen uniek kauwspierkenmerk. Zelfs in IIB-vezels van allerlei spieren zijn variabele hoeveelheden van deze enzymen aangetroffen, bijvoorbeeld na intensieve duurtraining. Voor de mens zijn mij geen goede gegevens bekend. Bij paarden en runderen ligt de biochemisch bepaalde oxidatieve capaciteit van de m. masseter hoger dan die van elf andere onderzochte spieren, inclusief het diafragma; alleen de hartspier heeft een hoger oxidatief vermogen.⁸

6 Motoire eenheden van de kauwspieren

Het 'size principle', dat in paragraaf 2 aan de orde kwam, gaat ook op voor de m. masseter en temporalis van de mens. Er blijkt een sterke positieve correlatie te bestaan tussen de kracht van een ME en het bijkrachtniveau waarbij hij voor het eerst wordt ingeschakeld.⁹ De bij de laagste krachten gerecruteerde ME-en waren echter niet de traagste, zoals bij andere spieren. Dit fenomeen heeft misschien iets te maken met het feit dat de snellere ME-en zich in een toestand van relatieve atrofie bevinden en dus (te) vroeg gerecruteerd worden. De door de ME-en opgewekte bijkrachten bij enkelvoudige contractie varieerden van 0,2 tot 34 gram, met een gemiddelde van ongeveer 6 gram. Wanneer we aannemen dat de ME-krachten in de spier zelf tweemaal zo groot waren (i.v.m. de hefboomverhouding), dan betekent dit dat in de masseter en temporalis, beide goed voor een maximale kracht van ongeveer 300 N (30 kg), grofweg 2500 ME-en aanwezig moeten zijn.

Anatomische berekeningen voor het aantal vezels per ME voor de menselijke kauwspieren komen uit op 500-1200.¹⁰ Deze waarden zijn vergelijkbaar met die van veel grotere armen- en beenspieren, terwijl de aansturing van de kauwspieren toch vrij precies dient te verlopen, gezien de risico's van beschadiging van het gebit. De kauwspieren zijn anatomisch gezien gecompliceerd. Doordat de vezelrichting varieert tussen diverse onderdelen van de spier zouden in principe krachten in diverse richtingen kunnen worden uitgeoefend. Dat kan alleen als de vezels behorende tot eenzelfde ME een relatief klein territorium bezetten. De territoria van de kauwspieren beslaan meestal niet meer dan 5% van het totale spiervolume. De functionele betekenis hiervan ligt mogelijk in het vermogen van de spieren, de bijkracht niet alleen in grootte, maar ook in richting aan de voedselconsistentie aan te passen. Dit is mogelijk omdat het kaakgewricht de onderkaak in verschillende richtingen bewegingsvrijheid geeft.

De contractiesnelheid van de ME-en kan in humane experimenten niet rechtstreeks gemeten worden, wel de responstijd tussen EMG en maximale bijdrage aan de bijkracht, de 'twitch contractietijd' of TCT. Dit is een maat voor de Vmax. De TCT bleek te variëren van 24-91 msec, met een gemiddelde van 55 msec en een vrij grote standaarddeviatie (15 msec). De spreiding wijst op veel variatie in ME-eigenschappen. Uit onderzoek aan een proefdiermodel (de konijnmasseter) is inmiddels duidelijk geworden dat deze variatie wordt veroorzaakt door heterogeniteit in MHC-expressie in individuele spiervezels maar ook in heterogeniteit binnen ME-en.¹¹ De regel dat de vezels van één ME alle tot hetzelfde type behoren, bleek voor de kauwspieren niet op te gaan. De manier waarop de heterogeniteit tijdens de ontwikkeling tot stand komt, is nog niet bekend.

7 Conclusie

De kauwspieren hebben een functie die op het eerste gezicht niet zo principieel anders is dan die van andere spieren. Toch staan ze qua fysiologische eigenschappen en functionele orga-

nisatie duidelijk apart. Dat heeft misschien te maken met de unieke manier waarop ze hun functie uitoefenen. De gegeneerde krachten worden via kaken en tanden vrijwel zonder tussenkomst van zachte weefsels op de buitenwereld overgebracht. De noodzakelijke combinatie van kracht en precisie stelt hoge eisen aan de spieren en aan hun besturingssysteem.

Literatuur

- 1 Henneman E, Somjen G, Garpenster DO. Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J Neurophysiol* 1965; 28: 560-80.
- 2 Eijden TMGJ van, Blanksma NG. Kauwspieren. Deel IV. De kauwspieren werken niet homogeen. *Ned Tijdschr Tandheelkd* 1997; 104: in press.
- 3 Eriksson PO, Thornell LE. Histochemical and morphological muscle fibre characteristics of the human masseter, the medial pterygoid and the temporal muscles. *Archs Oral Biol* 1983; 28: 781-95.
- 4 Eriksson PO, Eriksson A, Ringqvist M, et al. Special histochemical muscle-fibre characteristics of the human lateral pterygoid muscle. *Archs Oral Biol* 1981; 26: 495-507.
- 5 Ringqvist M. Fibre types in human masticatory muscles. *Scand J Dent Res* 1974; 82: 333-55.
- 6 Soussi-Yanicostas N, Barbet JP, Laurent-Winter C, et al. Transition of myosin isozymes during development of human masseter muscle. *Development* 1990; 108: 239-49.
- 7 Bredman JJ, Wessels A, Weijts WA, et al. Demonstration of 'cardiac-specific' myosin heavy chain in masticatory muscles of human and rabbit. *Histochem J* 1991; 23: 160-70.
- 8 Karlström K, Essén-Gustavsson B, Lindholm A. Fibre type distribution, capillarization and enzymatic profile of locomotor and nonlocomotor muscles of horses and steers. *Acta Anat* 1994; 151: 97-106.
- 9 Yemm R. The orderly recruitment of motor units of the masseter and temporal muscles during voluntary isometric contraction in man. *J Physiol* 1977; 265: 163-74.
- 10 Carlsöö S. Motor units and action potentials in masticatory muscles. *Acta Morph. Neerl-Scand* 1956; 2: 13-9.
- 11 Kwa SHS, Weijts WA, Jüch PJW. Contraction characteristics and myosin heavy chain composition of rabbit masseter motor units. *J Neurophysiol* 1995; 73: 538-49.

Summary

FUNCTIONAL PROPERTIES OF THE MASTICATORY MUSCLES

Key words: Masticatory muscles – Fibre types – Motor units

The masticatory muscles in human beings and in other mammals show a number of specific adaptations. Their muscle fibres contain at least four different isoforms of myosin heavy chain (MHC) and many fibres express more than one kind simultaneously. This implicates a continuous range of fibre contraction speeds for these muscles. Most or all fibres have a high oxidative capacity and consequently are very resistant against fatigue. The fast muscle fibres of the masticatory muscles appear to have smaller calibers than the slow ones. This condition is particular and points to mild atrophy. The motor units of the jaw muscles are characterised by large fibre numbers per unit, but concentrated into small subvolumes of muscle. Because of the anatomical heterogeneity of the muscles, motor units are capable of generating quite a variety of force directions. The fibres of jaw muscle motor units often belong to different fibre types, as far as their MHC-composition is concerned. For this reason, the units cannot be subdivided into clear-cut types, but show a continuous range of contraction times.