原 著 論 文

咬筋における持続的張力発現のメカニズム

清水 俊也

Motor Unit Activities of Human Masseter Muscle during Sustained Voluntary Contractions

Toshiya Shimizu

Abstract : The purpose of this paper is to investigate the motor unit activities of the human masseter muscle during sustained the bite force at a constant level. The electrical activities recorded with surface and inserted electrodes were studied, with the following results.

1. The masseter muscle had the changes of activities in two phases as a contraction progressed.
2. In the first phase, surface EMG activities decreased and discharge frequency of motor units also decreased.
3. In the second phase, surface EMG activities increased and discharge frequency of motor units also increased.
4. In the first phase, it was suggested that the bite force was maintained by an increase in the twitch tension produced by a motor unit and that there were no recruitment of additional motor units.
5. In the second phase, it was indicated that the bite force was maintained by the recruitment of new motor units and an increase in the discharge frequency of motor units to compensate a loss of force resulted from the contractile element fatigue.

Key words : masseter muscle, motor unit, electromyography, averaging technique, fatigue

I. 緒 言

咀嚼筋の活動様式を明らかにすることは、顎口腔機能を正確に理解する上で重要である。従来より顎口腔領域に起こる疾患、特に顎機能異常の診断、病態の解明を目

的としたさまざまな筋機能検査法による研究が報告されている¹⁻⁵⁾。しかし咀嚼筋は多くの機能を持つ筋であり、その複雑な活動のため、現状では得られた情報の根源となる運動単位レベルでの活動メカニズムについて、不明な点が多く残されている。また、このことが各種筋機能検査法の広範な臨床応用を阻んでいる一因と考えられる。

近年、持続収縮等を負荷として、筋に実験的疲労を起こすと、表面筋電図の周波数成分が低域ヘシフトする現象⁶⁻⁸⁾が注目されている。しかし筋疲労が周波数成分の変化を引き起こす要因については多くの説があり⁹⁾、い

徳島大学大学院歯学研究科歯科補綴学第2講座（指導：坂東永一教授）

Department of Fixed Prosthodontics, Graduate School of Dentistry, The University of Tokushima (Director : Prof. Eiichi Bando)

平成元年8月10日受付

まだ明らかになっていない。

そこで本研究では、疲労に伴う筋活動の変化という基本的な問題を明らかにするために、ヒト咬筋に負荷として持続咬みしめを与える条件下で試行を行った。そして刺入型電極ならびに表面電極を用いて導出した筋電図と咬合力記録の時系列解析、および単一運動単位の活動電位を同期信号とした平均加算処理を主な解析手段として、運動単位レベルから咬筋の持続的張力発現の機序について検討した。

II. 研究方法

1. 被験者

顎口腔系に異常が認められない成人男子 2 名 (26 歳) を被験者とした。

2. 測定方法

1) 筋電図および咬合力測定

咬筋電気活動を刺入型電極と表面電極を用いて導出した。刺入型電極は、ワイヤー電極と双極針電極を用途に応じて適宜使用した。ワイヤー電極には断端部を除いて絶縁物で被覆された直径 30 μm の 2 本のステンレスチール線 (ユニークメディカル社製) を用い、双極誘導した。断端部の金属露出面が検出面となる構造である。ワイヤー電極は皮下注射針 (テルモ社製 NN-2525 R) に挿入後、先端部を約 200 μm 折り返し筋内の固定源とした。針電極 (MT 技研社製) は外径が 400 μm 、内部に直径 50 μm のステンレスチール線が検出面の中心間距離 70 μm で 2 本封入されており、外套を不閉電極とする構造のものをを用いた。表面筋電図は Ag-AgCl 小型表面電極 (Beckman 社製 650950) を用いて双極誘導した。

刺入型電極の導出部位は咬筋中央部浅部および深部¹⁰⁾とし、表面電極はこれをはさむ形で筋線維の走行に沿って電極間距離 20 mm で貼付した。得られた出力は生体電気増幅器 (Medelec 社製 AA 6M) に入力し増幅した。高域遮断周波数は刺入型筋電図で 8 kHz、表面筋電図で 3.2 kHz、低域遮断周波数は 32 Hz に設定した。

咬合力は近藤¹¹⁾の報告した咬合力計で測定した。ダイナミックレンジ 90 dB 以上、測定限界 320 N、第 1 大臼歯部で測定した場合、切歯部での開口量は約 15 mm であった。

2) 記録方法

筋電図および咬合力計の出力は、16 bit A/D 変換器 (Analogic 社製 ADC 410) で量子化し、ミニコンピュー

タ (DEC 社製 PDP 11/34 A) に入力後、磁気ディスク (DEC 社製 RL 01-DC; 5.2 MB) に収納した。サンプリング周波数は刺入型筋電図 14.4 kHz、表面筋電図および咬合力計の出力は 7.2 kHz とした。この場合、磁気ディスクに連続した 85.3 秒間のデータが記録可能である¹¹⁾。また磁気ディスクのデータは、解析後、磁気テープ (DEC 社製 TK 50-K; 90 MB) に保管した。

3. 測定条件

一侧の第 1 大臼歯部において咬合力を測定するとともに、同側咬筋より刺入型電極および表面電極を用いて咬筋筋活動を記録した。咬合力計の出力を視覚的にフィードバックさせる条件下で、徐々に咬合力を増大させた後、咬合力をあらかじめ設定した一定値に保たせた状態での持続咬みしめを、85.3 秒間または被験者が可能な限り行わせた。

設定した咬合力値は被験者 1 については 50 N に固定し、同一条件下での運動単位活動を収集した (測定条件 1)。被験者 2 については単一運動単位が同定可能な範囲で、可及的に大きい咬合力値を随時設定した (測定条件 2)。この場合の咬合力値は 150~300 N であった。

4. 解析方法

1) 単一運動単位の選択

単一運動単位の選択は、刺入型筋電図記録について、まず解析プログラムを用いてある一定の範囲の振幅値を持つ活動電位を選択し、ついでグラフィックターミナル (ソニー・エレクトロニクス社製 T 4114 型) 上に出力し、個々の波形をもとに肉眼で単一運動単位と同定した。

単一運動単位の活動状態を解析する場合には、同一の運動単位を活動の開始から終了まで確実に識別することが重要となる。しかし維持した咬合力値が大きい測定時には、多数の運動単位の発火のために単一運動単位としての識別が困難なデータや、筋収縮による電極と筋線維との位置の変化により活動電位の消失するデータを記録する場合もあった。

図 1 に得られた運動単位活動の一例を示す。咬合力が徐々に上昇するに従い運動単位 1, 2 の動員現象が観察された。咬合力は約 70 秒の間、ほぼ 150 N に維持されており、この間運動単位 1 は定常的に、運動単位 2 は発射間隔にばらつきがみられるものの咬みしめ終了まで活動が続いている。図 1 の下段に区間 A, B, C における刺入型筋電図の活動電位を示した。各区間において運動単位 1, 2 ともに波形は多少変化しているが同一の運動単

図 1 咬筋運動単位活動様式

表 1 咬筋運動単位の収縮特性

		測定条件 1	測定条件 2
運動単位数		20	13
発火閾値 (N)	平均	21.32	110.97
	範囲	5.20~53.19	24.50~221.54
単収縮張力 (N)	平均	0.264	0.848
	範囲	0.082~0.679	0.262~1.455
単収縮時間 (msec)	平均	61.90	45.53
	範囲	36.68~115.08	36.79~56.84

位と認められる。

このように本研究では全測定期間にわたり単一運動単位として識別が可能であり、かつ目的とする運動単位に対して、他の運動単位の定常的な活動を指標に電極の移動がないと考えられるデータについて解析を行った。

2) 解析項目

刺入型筋電図から得られた単一運動単位の発火頻度、表面筋電図を実効値変換 (RMS 処理) した後の振幅値、咬合力記録の時系列上の変化を観察した。つぎに、近藤¹¹⁾の方法に準じ、単一運動単位の活動電位を同期信号とし

て、刺入型および表面筋電図、咬合力記録の平均加算処理を行い、得られたデータの経時的な変化を検討した。

III. 研究結果

測定条件 1 (被験者 1) より得られた 14 回の試行 (20 運動単位) と、測定条件 2 (被験者 2) より得られた 11 回の試行 (13 運動単位) について解析した。

1. 運動単位の収縮特性

得られた運動単位の発火閾値は測定条件 1 で 5.20~53.19 N (平均 21.32 N)、測定条件 2 で 24.50~221.54 N (平均 110.97 N) の範囲に存在した。単収縮張力は測定条件 1 で 0.082~0.679 N (平均 0.264 N)、測定条件 2 で 0.262~1.455 N (平均 0.848 N)、単収縮時間は測定条件 1 で 36.68~115.08 msec (平均 61.90 msec)、測定条件 2 で 36.79~56.84 msec (平均 45.53 msec) であった (表 1)。

測定条件 1, 2 より得られた合計 33 運動単位について各収縮特性間の関係を求めた。発火閾値と単収縮張力と

図 2-a 発火閾値と単収縮張力の関係

図 2-b 単収縮張力と単収縮時間の関係

の関係は相関係数 0.876 と危険率 1% 以下で有意の正の相関を示した (図 2-a). 単収縮張力と単収縮時間の関係は相関係数 -0.506 と危険率 1% 以下で有意の弱い負の相関を示した (図 2-b).

2. 咬筋運動単位の活動電位と張力曲線の経時的変化

平均加算処理後の咬筋運動単位の活動電位と張力曲線を図 3 に示した. これは, 単一運動単位として選択した活動電位を図 3 左に示したスパイク群に分け, 各群の活動電位を同期信号として平均加算処理を行ったものである.

表面筋電図から導出された活動電位の振幅値は, 運動単位 3 では減少傾向, 運動単位 4 では増加傾向を示した. このように, 今回得られた計 33 運動単位の表面筋電図から得られた活動電位の振幅値の時間経過に伴う変化は, 一定の傾向を示さなかった.

咬合力記録の平均加算処理結果より得られた単収縮張力は, 運動単位 3, 4 とともに減少している. ほとんどの運動単位で, 減少傾向を示したが, 一定の傾向を示さな

図 3 平均加算処理後の咬筋運動単位の活動電位と張力曲線

い運動単位も存在した.

3. 発火頻度と表面筋電図実効値の経時的変化

1) 測定条件 1

図 4 に得られた 4 例の試行における発火頻度, 表面筋電図実効値, 咬合力値の経時的変化を示した. 図 4 に示した例を含め咬合力値を 50 N に固定した条件下では, 被験者 1 の場合すべての試行において 85.3 秒間以上咬合力を保持することが可能であった. この時の表面筋電図実効値は, 図 4-a~d に示すように咬合力が 50 N に到達した時刻を頂点として徐々に低下した. この表面筋電図実効値の低下は 14 回の試行全例で観察された.

測定条件 1 で得られた 20 運動単位はすべて咬合力値が上昇中に動員され, その後咬合力値が一定になると, たちちに活動を停止する運動単位 (図 4-a 運動単位 7), 発火頻度が低下を続け測定中に活動が停止する運動単位 (図 4-c 運動単位 3), ゆるやかな発火頻度の低下を示す運動単位 (図 4-a 運動単位 5, 6, 図 4-b 運動単位 8, 9, 図 4-c 運動単位 10, 図 4-d 運動単位 11, 12, 13) が存在し, すべての運動単位で, 程度に差がみられるものの発火頻度の低下がみられた.

図 5 は測定条件 1 の 14 回の試行より得られた運動単位の発火頻度, 表面筋電図実効値, 咬合力値を, 咬合力

図4 発火頻度、表面筋電図実効値の経時的変化(測定条件1)

図5 発火頻度、表面筋電図実効値、咬合力値の平均(測定条件1)

値が最初に 50 N に到達した時刻を原点として平均したものである。咬合力値はほぼ一定であるが表面筋電図実効値は初期に最大値を示し、その後徐々に低下した。運

動単位の平均発火頻度も表面筋電図実効値とほぼ同様な低下を示した。

2) 測定条件 2

図 6 に測定条件 2 より得られた 6 例の試行結果を示した。図 6-a は咬合力を 200 N に保持した状態で、約 50 秒間咬みしめの維持が可能であった例である。表面筋電図実効値は持続咬みしめ初期の約 20 秒間は低下傾向を示したものの、その後上昇を示した。この時得られた運動単位 14 の発火頻度は、表面筋電図実効値と同様の变化を示し、一度低下した後上昇した。図 6-b, c も保持した咬合力値や、持続時間が異なるものの表面筋電図実効値と発火頻度に同様な傾向がみられる。測定条件 2 で得られた 11 回の試行 (13 運動単位) で、表面筋電図実効値が低下した後上昇し、運動単位の発火頻度がこれと同様な推移を示したものが 6 例 (7 運動単位) みられた (表 2)。

図 6-d は、維持した咬合力値が 300 N の場合の試行結果である。表面筋電図実効値は咬みしめ開始後しばらく変化を示さなかったが、その後上昇し、最大となって咬みしめが終了した。運動単位 17 の発火頻度も表面筋電

図 6 発火頻度，表面筋電図実効値の経時的変化（測定条件 2）

図実効値の変化とほぼ対応した変化を示した。

図 6-e は，咬合力値が上昇し，200 N に保持された以後も活動がみられなかった運動単位 18 が，表面筋電図実効値が低下後再び上昇を開始した時刻付近で，動員されたデータである。

図 6-f は，維持した咬合力値が 200 N の場合の試行結果で，表面筋電図実効値は最初低下した後ゆっくりと上昇した。この時得られた運動単位 19 は，初期に活動を示した後，表面筋電図実効値が低下を示した時刻付近で約 10 秒間活動を停止し，表面筋電図実効値が上昇を始めて再び活動を示した。

全 13 運動単位の中で 3 運動単位の発火頻度は，表面筋電図実効値が一定または低下傾向を示したのと同様に，一定または低下傾向を示した（表 2）。

IV. 考 察

1. 研究方法

1) 単一運動単位活動の導出

単一運動単位の活動電位を導出する場合，電極として表面電極，ワイヤー電極，針電極が用いられる。表面電極は被験者に苦痛を与えないという点で有利であり，筋

表 2 測定条件 2 で得られた表面筋電図実効値と運動単位の発火頻度の変化

	咬合力値 (N)	表面筋電図実効値	運動単位の発火頻度
試行 1	300	上昇	上昇 (運動単位17)
試行 2	300	低下した後上昇	低下した後上昇 (運動単位16)
試行 3	200	低下した後上昇	表面の上昇期に動員 (運動単位18)
試行 4	200	低下した後上昇	一度活動が停止 (運動単位19)
試行 5	200	低下した後上昇	低下した後上昇 (運動単位14)
試行 6	200	低下した後上昇	低下した後上昇
試行 7	200	低下した後上昇	低下した後上昇
試行 8	150	低下した後上昇	低下した後上昇 (運動単位15)
試行 9	150	低下した後上昇	低下した後上昇
試行10	150	ほぼ一定	ほぼ一定
試行11	150	低下	低下

に運動単位が疎に存在する場合や弱い収縮力下では単一運動単位の活動電位を導出することが可能である¹²⁾が、本研究のように咬筋において比較的大きい収縮力下での導出には適していない。ワイヤー電極は刺入時を除き被験者に与える疼痛も少なく好んで使用されているが、筋内で電極を移動し導出部位を変えることが困難である。針電極は筋内での移動が可能であるが、被験者に与える疼痛が大きという欠点がある。これらワイヤー電極、針電極は電極間距離と検出面の面積を任意に設定することで導出範囲を調節することが可能である。また測定中の電極の移動は重要な問題となる。Andreassen ら¹³⁾は電極の検出面が 100 μm 移動するだけで活動電位の振幅が 25% になると報告している。このことはワイヤー電極がフックで筋内に固定されたとしても、筋収縮量の変化による微小な動きで活動電位の波形が変化する可能性があることを示しており、今回の測定においても電極の移動という点に関しては針電極とほぼ同じ頻度で移動を示す場合があった。本研究においては、測定条件 1 に対しては多数の運動単位活動の導出を目的としたため、被験者に与える疼痛の少ないワイヤー電極を、測定条件 2 に対しては、大きい咬合力下で単一運動単位が選択可能な部位へ電極の移動が容易な針電極を用いた。

2) 測定条件

(1) 測定条件 1

刺入型電極で単一運動単位活動を導出する場合、筋線維の配置や活動状態に影響を受けるため、1 回の試行で同時に導出し同定が可能な運動単位数には制約がある¹³⁾。このため、より多数の運動単位活動を評価するために、同一被験者、同一試行と条件を固定して測定した。この結果、咬筋運動単位活動の全体像の評価が可能

となった (図 5)。

(2) 測定条件 2

持続的張力発現時の単一運動単位活動を捉えた研究には、弱い収縮時のものが多い^{14,15)}。これは大きい収縮力下では、単一運動単位を分離することが困難であるという技術的な要因が大きく関与している^{12,16)}。本研究のように、筋に持続的負荷を与えて活動状態を検討する場合には、収縮力が大きいほど明確な筋活動の変化を捉えることが可能であるとの考えに立ち、測定条件 2 では可及的に大きい咬合力下での測定を行った。

2. 研究結果

1) 運動単位の収縮特性

測定条件 1, 2 より得られた合計 33 運動単位の発火閾値と単収縮張力との関係は相関係数 0.876 と有意の正の相関がみられた。この値はヒト咬筋における Yemm¹⁷⁾ の 0.70~0.80, Goldberg ら¹⁸⁾ の 0.848, 近藤¹¹⁾ の 0.76 とほぼ同様であり、本研究で得られた運動単位についても size principle^{19,20)} が成立することが示された。

単収縮張力と単収縮時間の関係は、相関係数 -0.506 と有意の弱い負の相関を示し、Yemm¹⁷⁾, Goldberg ら¹⁸⁾, 近藤¹¹⁾ の報告に比べやや高い値であった。

Buchthal ら²¹⁾ はヒト咬筋運動単位の生理学的特性を単収縮時間を基準として分類した。単収縮時間が 60 msec 以下が Fast twitch type (F-type), 60 msec 以上が Slow twitch type (S-type) というこの分類法に従えば、測定条件 1 で得られた運動単位は F-type 11 運動単位 (55%), S-type 9 運動単位 (45%) であり、近藤¹¹⁾ の咬筋各層全運動単位の 81 運動単位 (54.7%) : 67 運動単位 (45.3%) とほぼ等しい割合であった。測定条

件 2 で得られた 13 運動単位はすべて F-type であった。

以上の結果は先人の報告と同様な傾向であり、本研究の被験者 1, 2 ならびに測定された運動単位は特異なものではなかったと考えられる。

2) 平均加算処理結果の経時的変化

平均加算処理とは、同期信号をもとに観測結果を加算することにより雑音に埋もれた信号を取り出す操作のことであり、加算回数の平方根に応じて S/N 比が改善される。本研究においては、咬みしめの時間経過により、数個の群に分けた単一運動単位の活動電位を同期信号として、刺入型および表面筋電図と咬合力記録を平均加算処理した。この結果、刺入型および表面筋電図で導出された活動電位振幅と、咬合力記録から得られた張力曲線をもとに算出した単収縮張力の時間経過に伴う変化を捉えることが可能となった。

表面筋電図から得られた活動電位振幅値は、単一運動ニューロンが支配する筋線維の活動状態を評価する上で有用であると思われるが、本研究では時間経過に伴う一定の傾向がみられなかった。これは測定条件 1 の場合には、筋に対する負荷が小さく、活動電位の著明な変化が起こっていなかったことが考えられる。また測定条件 2 の場合には、得られた運動単位の活動電位数が少なく、十分な加算回数が得られなかったことも一因であると考えられる。

単収縮張力は、減少傾向を示す運動単位がほとんどであったが、一定の傾向を示さない運動単位も存在した。これは加算回数が不十分であるという要因の他に、単収縮の加重²²⁾が関係していると考えられる。運動単位の発火間隔が短くなり単収縮の加重が起こると、単一運動単位の発現する真の張力値に比べ、平均加算により得られた単収縮張力は小さい値をとる²³⁾。したがって単収縮の持続時間が発火間隔より長い場合には、この影響が考えられる。図 3 に示した運動単位 3, 4 は丸印で示した平均発射間隔が時間経過に伴い大きくなっており、この点に関しては、実際の収縮力はより急激に減少していることが考えられる。また平均加算処理の性質上、発火間隔が規則正しいほど隣接する収縮曲線の影響を大きく受け、単収縮張力が小さくなる。つまり、実際に発現する張力が減少を示す場合でも、発火間隔が大きくなれば平均加算による単収縮張力が見かけ上大きな値をとることが考えられ、今回の一定の傾向がみられなかった要因として考えられる。

したがって随意的な筋収縮時の単収縮張力を、平均加算により求める場合には、発火頻度と単収縮の持続時間

との関係を、十分に考慮しなければならない。

3) 単一運動単位の発現する張力

Burke ら²⁴⁾はネコ腓腹筋の運動単位を、一定の刺激手順の間に示す相対的疲労抵抗性に基づき、FF-type, FR-type, S-type の三群に分類した。Stephens ら²⁵⁾と Garnett ら²⁶⁾も、それぞれヒト第一背側骨間筋、ヒト内側腓腹筋の運動単位において同様な分類をしている。これらの研究から、運動単位の単収縮張力は刺激回数に従い低下するが、その特性に基づき速やかに張力が低下するものから、ほとんど変化しないものまでさまざまな運動単位が存在することが示されている。

しかし本研究のように持続的な筋収縮下では、単収縮そのままの状態で張力が発現される場合は稀であり、加重が存在する場合が多いと考えられる。Burke ら²⁷⁾はネコの腓腹筋、ヒラメ筋の運動単位をくり返し刺激することにより、運動単位の発現する張力が最大となる至適な発火間隔は、F-type で平均 49.4 msec, S-type で平均 86.9 msec という比較的大きい値であったと述べている。またこの至適な刺激間隔は刺激後増強 (post-activation potentiation) により延長されたと報告している。potentiation については、ヒトにおいても Vandervoot ら²⁸⁾が最大随意収縮後に前脛骨筋、足底屈筋で存在することを示している。

Zajac²⁹⁾は、ネコの歩行中には、一般に運動単位の第一と第二の活動電位の間隔が非常に短い (10 msec 以下) と報告している。Burke ら²⁷⁾によれば、このように短い発火間隔がスパイク列に挿入された場合には、非常に大きな張力が発現されると述べている。ヒトにおいては Duchateau ら³⁰⁾が、母指外転筋単一運動単位に二回の刺激を与えることで、同様の結果を得ている。

以上のことから、生理的条件下で運動単位の発現する張力を考える場合、発火間隔が非常に短い時には、大きな張力が発現されること、また運動単位には最大張力を発現するための至適な発火間隔が存在し、この発火間隔が大きくなった場合でも、potentiation のために発現する張力が一概に低下するとは限らないことを考慮しなければならない。

本研究では、10 msec 以下の短い発火間隔は観察されなかったが、持続収縮の時間経過に伴う発火間隔の変動はすべてのデータでみられた。

4) 持続収縮時の筋活動

(1) 持続的張力発現時の表面筋電図の経時的変化

Stephens ら³¹⁾はヒト第一背側骨間筋において、最大随意収縮による筋疲労時には二相性の変化がみられ、第

一相では張力値と積分筋電図は同様に低下するが、第二相においては積分筋電図は張力値ほど速やかに低下しないことを示した。これは第一相では神経筋接合部での疲労が起っており、第二相では収縮要素の疲労が起っているためであると述べている。

Clamann ら³²⁾はヒト上腕二頭筋、上腕三頭筋、母指内転筋、第一背側骨間筋において、個々の筋に含まれる筋線維の特性により程度が異なるものの、疲労に伴い表面筋電図活動量が大きくなることを示した。このように張力を一定に維持すれば表面筋電図活動が増大することはよく知られている^{33,34)}。

Maton³⁵⁾はヒト上腕二頭筋において、表面筋電図と運動単位活動を解析し、疲労により表面筋電図積分値の増大に加えて運動単位の発火頻度の上昇と新しい運動単位の動員現象がみられたと報告した。しかし Milner-Brown ら³⁶⁾や DeLuca ら³⁷⁾は第一背側骨間筋において、表面筋電図の活動電位が増大を示す条件下で、新しい運動単位の動員はみられなかったと報告している。

本研究においては表面筋電図実効値は測定条件1では低下、咬みしめの終了まで測定が可能であった測定条件2のデータでは、11例中8例において低下した後上昇するという経緯を示した。

(2) 持続的張力発現時の発火頻度の経時的变化

張力を一定に維持する条件下で、Kato ら¹⁵⁾はヒト前脛骨筋において、10~15%MVC (maximal voluntary contraction) での持続的随意収縮を行わせた結果、全測定期間にわたり活動する運動単位、ランプ状の張力上昇期間のみ活動を示す運動単位、間歇的に活動する運動単位、ある区間のみ活動を示す運動単位の存在を示した。しかしこれらの運動単位の発火頻度に経時的な変化がみられなかったため、中枢の何等かのメカニズムにより新しい運動単位が動員されることで、張力が一定に維持されていると考えた。

Person ら¹⁴⁾はヒト大腿直筋において 17~35%MVC での持続的随意収縮を行わせた結果、収縮開始期に動員されたすべての運動単位の発火頻度が低下することを示した。またこの過程で、新しい運動単位の動員現象を示し、運動単位の発火頻度が低下することにより失われた張力は、新しい運動単位の動員現象により補われているとした。DeLuca ら³⁸⁾はヒト三角筋、第一背側骨間筋において、すべての運動単位の発火頻度が低下したと報告している。

最大随意収縮時には、Grimby ら¹⁶⁾や Bigland-Ritchie ら³⁹⁾により、それぞれヒト前脛骨筋、ヒト母指内転筋に

おいて、経時的に運動単位の発火頻度が低下することが明らかになっている。運動単位の特性に基づく研究においては、Kernell ら⁴⁰⁾によってネコ腓腹筋運動ニューロンを一定電流で刺激した結果、F-type では発火頻度が低下するが、S-type では変化がみられず、運動単位の性格によって発火頻度の低下の度合いが異なることが示されている。

本研究では、咬合力を 50 N に固定した測定条件1で得られた 20 運動単位すべてと、測定条件2で得られた 13 運動単位の中の 3 運動単位で、発火頻度は、一定または低下傾向を示した。測定条件2で得られた 7 運動単位は初期に発火頻度が低下した後上昇した。この他測定条件2で、発火頻度が上昇し続けた運動単位、咬みしめ中期で動員された運動単位、一度活動が休止した運動単位がそれぞれ 1 例得られた。

これらの結果から、咬みしめ初期にはすべての運動単位が発火頻度の低下傾向を示すが、その後も咬みしめを維持可能な場合には、発火頻度が上昇することが示された。またこの発火頻度の変化は表面筋電図実効値の変化とよく一致していた。

ここで注目すべきは、表面筋電図実効値が低下する区間においてはすべての測定を通して新しい運動単位の動員がみられなかった点と、図6の運動単位18が表面筋電図実効値が再び上昇を示した期間に動員された点である。

(3) 持続的張力発現時の咬筋活動

現在までの報告をまとめると、張力と表面筋電図の関係では、張力が一定ならば表面筋電図の活動が上昇を示し³²⁻³⁵⁾、張力と発火頻度の関係では、張力を一定に維持すれば発火頻度が低下する^{14,38)}という結果が一般的であった。これら2つの研究結果は現在まで相反するものと考えられてきた³⁵⁾が、本研究結果をもとに考えれば、両者は同一の現象を捉えていることが明らかになる。すなわち表面筋電図を主とした研究では、単一運動単位の分離、同定という制約がないため、一般に維持した張力値が大きくなる傾向があり、このため初期の表面筋電図の低下がほとんどみられず、速やかに筋活動量が増大する。本研究における図6-dのデータがこれに相当する。また運動単位の発火頻度を解析した研究では、維持した張力値が低く、かつ持続時間が短くなる傾向があり、初期の発火頻度の低下のみを観察するに留まっていたと考えられる。

本研究の結果から得られた、咬合力値を一定に保ち持続咬みしめを行うという試行における、咬筋運動単位の

活動様式と表面筋電図活動を図 7 の模式図に示した。咬合力は一定に保たれているが、表面筋電図の活動量は、咬合力が定常になった初期にピークを迎え徐々に低下する。そしてある時間経過すると上昇を示す。この間の咬筋運動単位の発火頻度を FR で示した。FR で示した運動単位の発火頻度は、原点を T1 に設定すれば図 6 の運動単位 14, 15, 16, T2 に設定すれば運動単位 19, T3 に設定すれば運動単位 18 の活動状態を表現している。

5) 張力を一定に維持するメカニズム

(1) 表面筋電図実効値が低下する過程 (第一相)

表面筋電図実効値が低下している期間は以下の現象が起きていることが考えられる。

a. 表面筋電図に現れる活動電位振幅は、主に筋表層にある運動単位の影響を受けている¹¹⁾。したがって深層部の運動単位活動が増大した場合、表面筋電図上での活動量が減少しても張力が発現されていることになる。しかし測定条件 1 より得られた運動単位特性の分布がほぼ咬筋全運動単位の特性と近似していることと、発火頻度がすべて低下していることから、咬筋の他の部位に存在する運動単位が咬みしめが進むに従い特異的に活動が盛んになった可能性は少ない。

b. 咬合力は咬筋ばかりでなく左右の側頭筋、内側翼突筋等の張力の和として発現されるため、時間経過に伴い他の筋の活動が主になる可能性が考えられる。

また Basmajian ら⁹⁾は筋には常に拮抗筋が存在し、張力値とはこの差をみているに過ぎず、持続収縮中の拮抗筋間の張力比が常に一定であるとは限らないことを指摘しており、このため新しい運動単位の動員現象を示したデータについて慎重な態度をとっている。咬合力値も同様に、開口筋が活動を示し咬筋の張力が変化している可能性は否定できない。このような他の筋の関与については今後検討を加える必要があると考えている。

c. 前項で述べたように、単一の運動単位が連続的に活動して張力を発現する場合、活動開始期よりも少ない発火頻度で一定の張力値を維持できることが考えられる。つまり発火頻度の減少が咬合力の低下を引き起こしていないということである。

このような現象が存在するとして第一相のメカニズムを考える。持続咬みしめに先立ち、咬合力を設定された値に上昇させるために、中枢からの興奮性の入力が増大に伴った、運動単位の動員、発火頻度の上昇が起こる。この時、表面筋電図実効値、発火頻度は一度目のピークを迎える。設定した咬合力値を達成した直後は、神経筋接合部や筋組織内部における末梢性の疲労⁴¹⁾をほとんど

図 7 持続的張力発現時の咬筋活動

考慮する必要がなく、張力を一定に維持可能な状態まで発火頻度が徐々に低下する。この発火頻度の低下の度合は筋組織内部の疲労に左右される。つまり筋組織内部の疲労が速やかに増大すれば、発火頻度の低下はより緩やかになる。

第一相における新しい運動単位の動員現象の存否について検討する。まず、本研究では第一相において運動単位の動員現象はみられなかった。つぎに、図 5 に示した平均発火頻度と表面筋電図実効値がよく似た経緯を示すことから、新しい運動単位の動員は起こっていないと考えられる。すなわち、もし新しい運動単位の動員現象が存在するならば、表面筋電図実効値の低下は発火頻度の低下より穏やかになるからである。

また DeLuca ら³⁸⁾はヒト三角筋、第一背側骨間筋においてさまざまな収縮様式を用いて検索した結果、すべての運動単位の発火頻度の変化は張力値に相関を示すことから、神経系は個々の運動単位を特異的にコントロールせずに、同種の運動ニューロンに対しては同じ様式で作用しているとの概念を示した。すなわち他の運動単位が発火頻度の低下を示す場合、ある運動単位が興奮性の入力の増大を示すとは考えられず、この点からも新しい運動単位の動員が起こっているとは考えられない。したがって発火頻度が低下する運動単位と、新しい運動単位の動員が同時に存在したという報告¹⁴⁾は、第一相には起こらないと考えられる。第一相で運動単位の動員現象が存在する可能性は、まず張力が一定になった時点である運動ニューロンに対する興奮性の入力が発火閾値に達しないことと、その後他の運動単位に比べて特異的に興奮性の入力が増大し、末梢などからの抑制性の入力がそれほど増大しない場合や、特異的に抑制性の入力が増加した

場合に存在する。

Broman ら⁴²⁾は新しい運動単位の動員時には、すでに活動していた運動単位の発火頻度の低下がみられ、この現象が張力の生成をスムーズにしていると報告している。しかし、張力が一定になる過渡期にはすべての運動単位の発火頻度が低下傾向を示すという本研究の結果を考えると、鑑別は慎重に行わなければならない。

(2) 表面筋電図実効値が上昇する過程 (第二相)

第二相では表面筋電図実効値は増大を示す。これは筋線維内部の疲労による張力の低下を補うために、中枢等から運動ニューロンプールへの興奮性の入力が増大し、すでに活動している運動単位の発火頻度の上昇、新しい運動単位の動員が起こることによる。

しかしこの間も神経筋接合部の伝達疲労や、筋線維膜の疲労による活動電位振幅の減少が進行しており、発火頻度が上昇しないこともある。このような場合には、運動単位は図 7 FR' のような活動を示すと考えられる。また図 6-a, d 等においては、咬みしめ終末期に表面筋電図実効値が徐々に発火頻度より大きな上昇を示しているが、これは発火頻度の低下を示す運動単位に起因する張力の不足分を、他の運動単位の発火頻度の上昇、新しい運動単位の動員現象で余分に補うため、筋全体としての活動電位数が増加するためと考えられる。

咬みしめの終末期には、運動単位は可能な限りの発火頻度で活動を示し限界を迎える。これら運動単位の最大発火頻度は、活動電位の後過分極の持続時間によって決定されるといわれている³⁹⁾。

また図 7 矢印 1 で示した持続咬みしめの限界点は各被験者、各測定条件により異なる。すなわち中枢への抑制性の入力が増大し限界を迎える場合には図 7 矢印 1 が、より左側になる。Ikai⁴³⁾はヒト骨格筋の最大能力について、解剖学的構造とこれに由来する生理的条件に規定される能力と、大脳皮質や中枢神経系の興奮水準の程度による心理的条件に規定される能力とに分類し、前者の上限を生理的限界、後者の上限を心理的限界と名づけた。本研究での限界とはこの心理的限界に相当する。

現在までに報告されている張力を一定に維持した状態で、すべての運動単位の発火頻度が低下するという結果³⁸⁾は、末梢から中枢への抑制性の入力が増大して心理的限界に達し、矢印 2 (第一相) で試行が終了したために得られたと考えられる。また加えて新しい運動単位の動員現象が存在する¹⁴⁾なら、第二相において、他の運動単位活動が FR' の活動を示した場合に得られ

たとえられる。張力を一定に維持した状態で、表面筋電図活動が増大するという結果³²⁻³⁵⁾は、末梢性の疲労が速やかに起こったために、発火頻度が低下を示さず、速やかに運動ニューロンプールへの興奮性入力が増大したことによると考えられる。

図 6 で示した運動単位がさまざまな活動様式を示したのは、維持した咬合力値と、運動単位の生理学的特性が異なっていたためと考えられる。すなわち同一の運動単位で考えるならば、維持した咬合力値が大きくなるほど、図 7 T で示した発火頻度の原点が下方に存在する。また同一の咬合力値を考えるなら、運動単位がより phasic なほど、T で示した発火頻度の原点が上方になると考えられる。著者ら⁴⁴⁾が報告した間歇的な活動を示す運動単位も、発火閾値を示す咬合力値と、維持した咬合力値に差が小さいほど、また phasic な運動単位ほど間歇的な活動が多く観察された。

6) 同期化

同期化とは複数の運動単位の発火活動が同じ時刻に起こる傾向があることであり、一般に疲労時、生理的振戦、ある種の病的状態で起こるといわれている⁹⁾。異なる運動単位の発火時刻について相互相関分析を用いた研究では、Kranz ら⁴⁵⁾、Shiavi ら⁴⁶⁾は有意な相関がみられなかったとしているが、一方で Buchthal ら⁴⁷⁾、Milner-Brown ら⁴⁸⁾、Dietz ら⁴⁹⁾は相関があったとしている。

本研究の場合、一回の試行で複数の運動単位活動が同定されたデータは測定条件 1 の場合がほとんどであった。これらのデータを用いて相互相関分析を行った結果、同期化の傾向は認められなかった。しかしこれは、軽い負荷でかつ持続咬みしめ初期の、ほとんど疲労を示していない状態のデータを解析したことによると考えられる。Lippold ら⁵⁰⁾は、同期化は維持した張力が大きい場合の記録終了直前にみられたと報告している。したがって咬みしめ終末期以前では、同期化が張力を一定に維持するために重要な役割を果たしている可能性は少ないと考えられる。

V. 結 論

咬筋の持続的張力発現のメカニズムを明らかにする目的で、ヒト咬筋に持続的随意咬みしめを負荷として与え、刺入型および表面電極を用いて導出した筋電図と咬合力記録を、時系列解析および平均加算処理することで以下の結果を得た。

1. 持続的張力発現に伴い、咬筋活動には二相性の変

化がみられた。

2. 第一相においては、表面筋電図活動量は低下し、運動単位の発火頻度も低下した。

3. 第二相においては、表面筋電図活動量は上昇し、運動単位の発火頻度も上昇した。

4. 第一相では、運動単位の収縮曲線の特性から張力が一定に維持されており、この区間では新しい運動単位の動員現象が起こっていないことが示唆された。

5. 第二相では、収縮要素の疲労を、運動単位の発火頻度の上昇、新しい運動単位の動員現象で補うことにより張力が一定に維持されていることが示された。

稿を終えるに臨み、終始ご懇篤なるご指導とご校閲を賜りました坂東永一教授に深甚なる謝意を表します。また本研究にご協力下さいました被験者の皆様ならびに徳島大学歯学部歯科補綴学第2教室の各位に厚くお礼を申し上げます。

本研究の一部は文部省科学研究費によった。

文 献

- 1) Ramfjord, S.P. : Temporomandibular joint dysfunction : Dysfunctional temporomandibular joint and muscle pain, *J Prosthet Dent*, 11 : 353~374, 1961.
- 2) Bessette, R., Bishop, B. and Mohl, N. : Duration of masseteric silent period in patients with TMJ syndrome, *J Appl Physiol*, 30 : 864~869, 1971.
- 3) Griffin, C.J. and Munro, R.R. : Electromyography of the masseter and anterior temporalis muscles in patients with temporomandibular dysfunction, *Arch Oral Biol*, 16 : 929~949, 1971.
- 4) McNamara, D.C. : Electrodiagnosis at median occlusal position for human subjects with mandibular joint syndrome, *Arch Oral Biol*, 21 : 325~328, 1976.
- 5) McCall, Jr. W.D. and Hoffer, M. : Jaw muscle silent periods by tooth tap and chin tap, *J Oral Rehabil*, 8 : 91~96, 1981.
- 6) Naeije, M. and Zorn, H. : Changes in the power spectrum of the surface electromyogram of the human masseter muscle due to local muscular fatigue, *Arch Oral Biol*, 26 : 409~412, 1981.
- 7) Palla, S. and Ash, Jr. M.M. : Power spectral analysis of the surface electromyogram of human jaw muscles during fatigue, *Arch Oral Biol*, 26 : 547~553, 1981.
- 8) van Boxtel, A., Goudswaard, P. and van der Molen, G. M., et al : Changes in electromyogram power spectra of facial and jaw-elevator muscles during fatigue, *J Appl Physiol*, 54 : 51~58, 1983.
- 9) Basmajian, J.V. and DeLuca, C.J. : *Muscles alive*, 125~222, Williams & Wilkins, Baltimore, 1985.
- 10) 上条雅彦 : 口腔解剖学 2. 筋学, 252~255, アナトーム社, 東京, 1966.
- 11) 近藤一雄 : 咬筋の機能特性, 補綴誌, 31 : 689~701, 1987.
- 12) Gatev, P., Ivanova, T. and Gantchev, G.N. : Changes in the firing pattern of high-threshold motor units due to fatigue, *Electromyogr Clin Neurophysiol*, 26 : 83~93, 1986.
- 13) Andreassen, S. and Rosenfalck, A. : Recording from a single motor unit during strong effort, *IEEE Trans Biomed Eng*, 25 : 501~508, 1978.
- 14) Person, R.S. and Kudina, L.P. : Discharge frequency and discharge pattern of human motor units during voluntary contraction of muscle, *Electroencephalogr clin Neurophysiol*, 32 : 471~483, 1972.
- 15) Kato, M., Murakami, S. and Takahashi, K., et al. : Motor unit activities during maintained voluntary muscle contraction at constant levels in man, *Neurosci Lett*, 25 : 149~154, 1981.
- 16) Grimby, L., Hannerz, J. and Hedman, B. : The fatigue and voluntary discharge properties of single motor units in man, *J Physiol*, 316 : 545~554, 1981.
- 17) Yemm, R. : The orderly recruitment of motor units of the masseter and temporal muscles during voluntary isometric contraction in man, *J Physiol*, 265 : 163~174, 1977.
- 18) Goldberg, L.J. and Derfler, B. : Relationship among recruitment order, spike amplitude, and twitch tension of single motor units in human masseter muscle, *J Neurophysiol*, 40 : 879~890, 1977.
- 19) Henneman, E., Somjen, G., and Carpenter, D.O. : Functional significance of cell size in spinal motoneurons, *J Neurophysiol*, 28 : 560~580, 1965.
- 20) Desmedt, J.E. and Godaux, E. : Ballistic contractions in man : characteristic recruitment pattern of single motor units of the tibialis anterior muscle, *J Physiol*, 264 : 673~693, 1977.
- 21) Buchthal, F. and Schmalbruch, H. : Contraction times and fibre types in intact human muscle, *Acta Physiol Scand*, 79 : 435~452, 1970.
- 22) 真島英信 : 生理学, 59~61, 文光堂, 東京, 1978.
- 23) Milner-Brown, H.S., Stein, R.B. and Yemm, R. : The contractile properties of human motor units during voluntary isometric contractions, *J Physiol*, 228 : 285~306, 1973.
- 24) Burke, R.E., Levine, D.N., and Tsairis, P., et al : Physiological types and histochemical profiles in motor

- units of the cat gastrocnemius, *J Physiol*, 234 : 723~748, 1973.
- 25) Stephens, J.A. and Usherwood, T.P. : The mechanical properties of human motor units special reference to their fatiguability and recruitment threshold, *Brain Res*, 125 : 91~97, 1977.
 - 26) Garnett, R.A.F., O'Donovan, M.J. and Stephens, J.A., et al : Motor unit organization of human medial gastrocnemius, *J Physiol*, 287 : 33~43, 1978.
 - 27) Burke, R.E., Rudomin, P. and Zajac, III, F.E. : The effect of activation history on tension production by individual muscle units, *Brain Res*, 109 : 515~529, 1976.
 - 28) Vandervoort, A.A., Quinlan, J. and McComas, A.J. : Twitch potentiation after voluntary contraction, *Exp Neurol*, 81 : 141~152, 1983.
 - 29) Zajac, F.E. : Recruitment and rate modulation of motor units during locomotion, edited by Desmedt, J.E., *Progress in Clinical Neurophysiology ; Motor unit types, recruitment and plasticity in health and disease*, 149~160, vol. 9, Karger, Basel, 1981.
 - 30) Duchateau, J. and Hainaut, K. : Nonlinear summation of contractions in striated muscle. I. Twitch potentiation in human muscle, *J Muscle Res Cell Motil*, 7 : 11~17, 1986.
 - 31) Stephens, J.A. and Taylor, A. : Fatigue of maintained voluntary muscle contraction in man, *J Physiol*, 220 : 1~18, 1972.
 - 32) Clamann, H.P. and Broecker, K.T. : Relation between force and fatiguability of red and pale skeletal muscles in man, *Am J Phys Med*, 58 : 70~85, 1979.
 - 33) Viitasalo, J.H.T. and Komi, P.V. : Signal characteristics of EMG during fatigue, *Eur J Appl Physiol*, 37 : 111~121, 1977.
 - 34) Hagberg, M. : The amplitude distribution of surface EMG in static and intermittent static muscular performance, *Eur J Appl Physiol*, 40 : 265~272, 1979.
 - 35) Maton, B. : Human motor unit activity during the onset of muscle fatigue in submaximal isometric isotonic contraction, *Eur J Appl Physiol*, 46 : 271~281, 1981.
 - 36) Milner-Brown, H.S., Stein, R.B. and Yemm, R. : Changes in firing rate of human motor units during linearly changing voluntary contractions, *J Physiol*, 230 : 371~390, 1973.
 - 37) DeLuca, C.J., LeFever, R.S. and McCue, M.P., et al : Behaviour of human motor units in different muscles during linearly varying contractions, *J Physiol*, 329 : 113~128, 1982.
 - 38) DeLuca, C.J., LeFever, R.S. and McCue, M.P., et al : Control scheme governing concurrently active human motor units during voluntary contractions, *J Physiol*, 329 : 129~142, 1982.
 - 39) Bigland-Ritchie, B., Johansson, R. and Lippold, O.C.J., et al : Changes in motoneurone firing rates during sustained maximal voluntary contractions, *J Physiol*, 340 : 335~346, 1983.
 - 40) Kernell, D. and Monster, A.W. : Threshold current for repetitive impulse firing in motoneurons innervating muscle fibres of different fatigue sensitivity in the cat, *Brain Res*, 229 : 193~196, 1981.
 - 41) Merton, P.A. : Voluntary strength and fatigue, *J Physiol*, 123 : 553~564, 1954.
 - 42) Broman, H., DeLuca, C.J. and Mambrito, B. : Motor unit recruitment and firing rates interaction in the control of human muscles, *Brain Res*, 337 : 311~319, 1985.
 - 43) Ikai, M. and Steinhaus, A.H. : Some factors modifying the expression of human strength, *J Appl Physiol*, 16 : 157~163, 1961.
 - 44) 清水俊也, 近藤一雄, 久保吉廣ほか : 間歇的な活動を示す咬筋運動単位, 補綴誌, 32. 第79・特別号 : 98, 1988.
 - 45) Kranz, H. and Baumgartner, G. : Human alpha motoneurone discharge, a statistical analysis, *Brain Res*, 67 : 324~329, 1974.
 - 46) Shiavi, R. and Negin, M. : Stochastic properties of motoneuron activity and the effect of muscular length, *Biol Cybernetics*, 19 : 231~237, 1975.
 - 47) Buchthal, F. and Madsen, A. : Synchronous activity in normal and atrophic muscle, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 2 : 425~444, 1950.
 - 48) Milner-Brown, H.S., Stein, R.B. and Lee, R.G. : Synchronization of human motor units : possible roles of exercise and supraspinal reflexes, *Electroencephalogr clin Neurophysiol*, 38 : 245~254, 1975.
 - 49) Dietz, V., Bischofberger, E. and Wita, C., et al : Correlation between the discharges of two simultaneously recorded motor units and physiological tremor, *Electroencephalogr clin Neurophysiol*, 40 : 97~105, 1976.
 - 50) Lippold, O.C.J., Redfearn, J.W.T. and Vucro, J. : The rhythmical activity of groups of motor units in the voluntary contraction of muscle, *J Physiol*, 137 : 473~487, 1957.