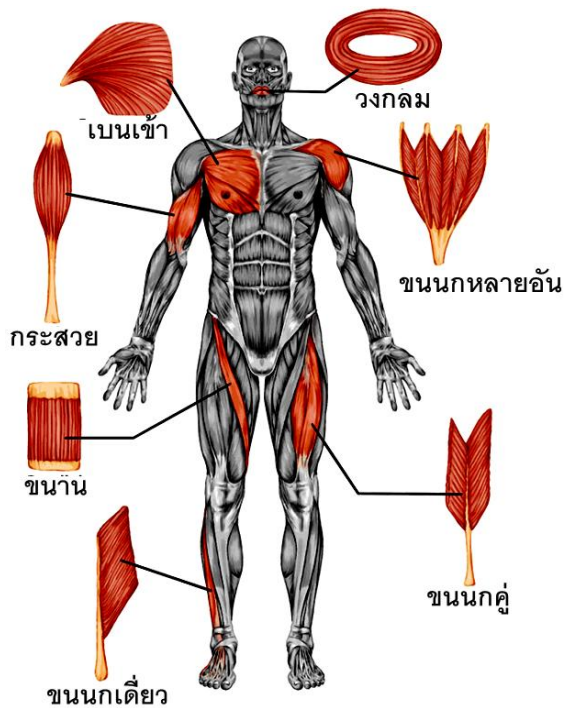


บทที่ 7 ระบบกล้ามเนื้อลาย (Musculoskeletal system)



รูปที่ 7.1 กล้ามเนื้อลายชนิดต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก TeachPE.com, 2016)

บทนำ

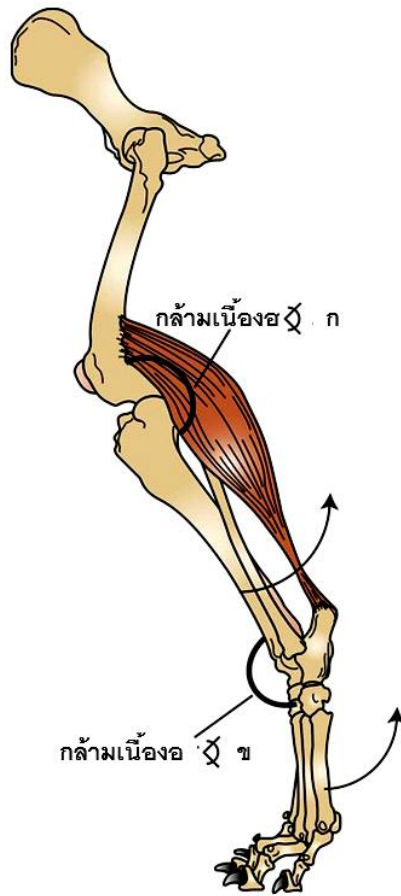
ร่างกายมีกล้ามเนื้ออยู่ 3 ชนิด คือ กล้ามเนื้อลาย (skeletal muscle) กล้ามเนื้อเรียบ (smooth muscle) และกล้ามเนื้อหัวใจ (cardiac muscle) กล้ามเนื้อลายเป็นส่วนประกอบของร่างกายมากกว่า 40% ส่วนกล้ามเนื้อเรียบ และกล้ามเนื้อหัวใจเป็นส่วนประกอบที่พบในร่างกายรวมกันได้ประมาณ 10% ในทางสัตวแพทย์ สัตว์ที่ป่วยด้วยโรคระบบกล้ามเนื้อร่วมประสาท (neuromuscular system disorder) จะแสดงอาการผิดปกติของการเคลื่อนไหวเป็นส่วนใหญ่ ดังนั้น ความเข้าใจเกี่ยวกับระบบโครงสร้าง การทำหน้าที่ และการควบคุมการทำงานของกล้ามเนื้อลายโดยระบบประสาทจึงนับว่ามีความสำคัญ ส่วนความผิดปกติของกล้ามเนื้อหัวใจ และกล้ามเนื้อเรียบ จะมีพบความผิดปกติทางคลินิก เช่น โรคของกล้ามเนื้อหัวใจขยายพอง (dilated cardiomyopathy) ความดันเลือดสูง (hypertension) การเพิ่มขนาดของกล้ามเนื้อเรียบกระเพาะปัสสาวะ (detrusor hypertrophy) และกล้ามเนื้อเหล่านี้เป็นเป้าหมายในทางเภสัชวิทยาที่มุ่งเน้นในการรักษาความผิดปกติ เช่น ยาเลียนซึมพาเทติก (sympathomimetic drugs) ยาปฏิปักษ์ตัวรับแอดรีเนอร์จิก (adrenergic receptor antagonists)

กล้ามเนื้อลาย (skeletal muscle)

การเคลื่อนไหวของร่างกาย

การเคลื่อนไหวของร่างกายเป็นผลจากการหดตัวของกล้ามเนื้อลายทั้งสิ้น โดยมัดกล้ามเนื้อลายจะประกอบไปด้วย ส่วนกลางที่เป็นกล้ามเนื้อรูปกระสวยที่มีส่วนกลางโป่ง และส่วนปลาย 2 ข้างหัวท้ายถูกยึดไว้ด้วยส่วนของเอ็น (tendons) ทั้งนี้ มัดกล้ามเนื้อและเอ็นทั้ง 2 ข้างจะมีการจัดเรียงตัวตลอดความยาวของกระดูกจากด้านหนึ่งและไปสิ้นสุดอยู่บนกระดูกอีกท่อนหนึ่ง โดยมีการพาดข้ามตรงส่วนเรียบ ๆ ของข้อต่อ เมื่อกล้ามเนื้อหดตัว จะทำให้ระยะทางระหว่างจุดกำเนิด และจุดยึดเกาะของมัดกล้ามเนื้อและเอ็นลดลง หรือสั้นเข้า กระดูกจะมีการเคลื่อนที่เข้าหากัน และเกิดการโค้งตัวของข้อต่อ เมื่อกระตุ้นเส้นประสาทสั่งการ กล้ามเนื้อจะเกิดการตอบสนองในรูปของการหดตัวเท่านั้น เมื่อข้อต่อส่วนใหญ่มีกล้ามเนื้ออย่างน้อย 1 มัดเกาะอยู่ในแต่ละข้าง จึงทำให้เกิดทั้งการงอ (flexion) และการยืด (extension)

การเคลื่อนไหวของสัตว์ที่แสดงออกมานั้น เป็นผลมาจากการหดตัวของกล้ามเนื้อลายที่อยู่ตรงกันข้ามกันของข้อต่อ ดังนั้น เพื่อที่จะไปอธิบายว่า ระบบประสาททำงานควบคุมการหดตัวของกลุ่มเซลล์กล้ามเนื้อที่ทำให้เกิดการเคลื่อนที่ได้อย่างไร จึงมีความจำเป็นอย่างยิ่งที่จะต้องเข้าใจถึงกายวิภาค และสรีระของกล้ามเนื้อลายก่อน



รูปที่ 7.2 การเคลื่อนที่ของร่างกายซึ่งเป็นผลมาจากการหดตัว (สั้นเข้า) ของกล้ามเนื้อลายที่ยึดเกาะข้ามข้อต่อที่เคลื่อนที่ได้ การหดตัวของกล้ามเนื้อจะไปลดมุมการงอที่ข้อต่อ ก (stifle joint) และไปเพิ่มมุมของส่วนที่เหยียดออก ที่ข้อต่อ ข (tarsal joint) ซึ่งทำให้เกิดการเคลื่อนที่ต่อเนื่องกันตรงข้อต่อตามทิศทางที่ลูกศรแสดง (ที่มา: ดัดแปลงจาก PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS, 2016)

โครงสร้างพื้นฐานของกล้ามเนื้อลาย (basic structure of a skeletal muscle)

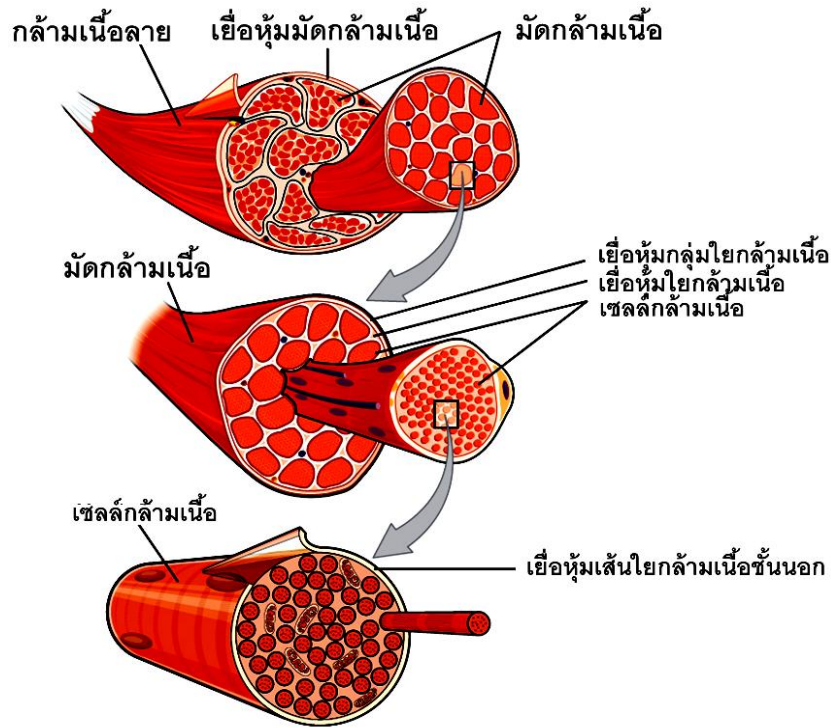
โดยปรกติแล้ว กล้ามเนื้อลายจะประกอบด้วย เนื้อเยื่อ 2 ชนิดด้วยกัน คือ เนื้อเยื่อค้ำจุน (supporting tissue) และเนื้อเยื่อยึดหดได้ (contractile tissue)

1. เนื้อเยื่อค้ำจุน (supporting tissue) ช่วยในการแยกระดับชั้นการทำงานของกล้ามเนื้อ ประกอบด้วย
 - 1.1 เยื่อหุ้มใยกล้ามเนื้อ (endomysium) ที่ล้อมรอบแต่ละเส้นใยกล้ามเนื้อให้แยกออกจากกัน
 - 1.2 เยื่อหุ้มกลุ่มใยกล้ามเนื้อ (perimysium) ที่ล้อมรอบมัดเส้นใยกล้ามเนื้อ และ
 - 1.3 เยื่อหุ้มมัดกล้ามเนื้อ (epimysium) ที่ล้อมรอบทั้งมัดกล้ามเนื้อ

เนื้อเยื่อเกี่ยวพันเหล่านี้จะไปรวมกัน และเชื่อมกับเส้นเอ็นในที่สุด

2. เนื้อเยื่อยึดหดได้ (contractile tissue) ได้แก่ เซลล์กล้ามเนื้อลาย ที่จะได้กล่าวถึงอย่างละเอียดในชั้น

ต่อไป



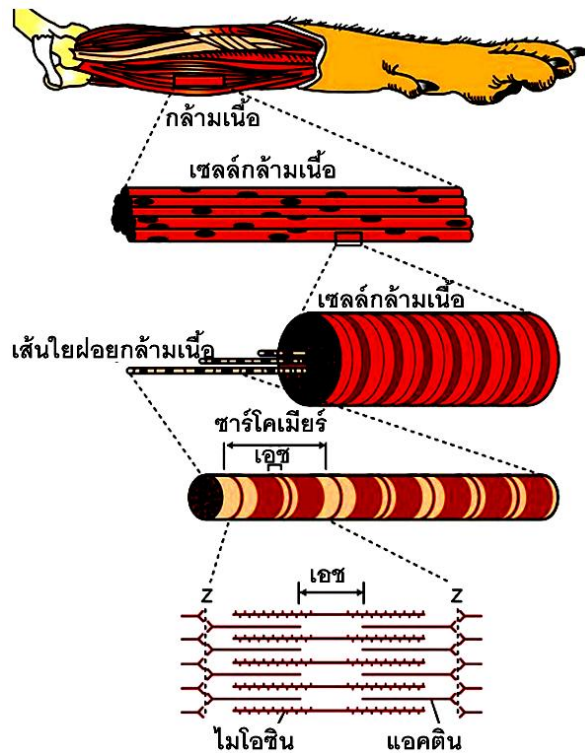
รูปที่ 7.3 ส่วนประกอบของมัดกล้ามเนื้อ (ที่มา ดัดแปลงจาก Holly, 2012)

การจัดลำดับโครงสร้างของกล้ามเนื้อลาย (the levels of organization in a typical skeletal muscle)

เซลล์กล้ามเนื้อ (muscle fibers)

มัดกล้ามเนื้อรูปกระสวยแต่ละมัดเมื่อทำการผ่าออกตามขวางจะพบเซลล์กล้ามเนื้อลาย หรือที่โดยส่วนมากจะเรียกว่า เส้นใยกล้ามเนื้อ (myofiber หรือ muscle fibers) ในจำนวนที่แตกต่างกันไป โดยเซลล์กล้ามเนื้อลายนี้จะยืดยาวไปหลายนิ้วระหว่างตำแหน่งเริ่มต้น และจุดสิ้นสุดของการยึดเกาะที่เชื่อมติดอยู่กับส่วนของเอ็น เส้นใยกล้ามเนื้อจะมีเส้นผ่านศูนย์กลางอยู่ที่ 5-100 ไมโครเมตร มีรูปร่างกระสวย หรือทรงกระบอก มีองค์ประกอบต่าง ๆ เหมือนเซลล์ทั่วไป แต่มีหลายนิวเคลียส (multiple nuclei) เรียงตัวอยู่ที่บริเวณขอบ ๆ ของเซลล์ นอกจากนี้ยังมีไมโทคอนเดรีย และอวัยวะเซลล์อื่น ๆ เป็นจำนวนมาก เยื่อหุ้มเส้นใยกล้ามเนื้อชั้นนอกสุด ประกอบด้วย เยื่อหุ้มเซลล์ (plasma membrane) เรียกว่า เยื่อหุ้มเส้นใยกล้ามเนื้อชั้นนอก (sarcolemma) และชั้นพอลิแซ็กคาไรด์ (polysaccharide layer) ที่อยู่ด้านนอกเชื่อมกับเอ็นที่อยู่ส่วนปลายสุดของเซลล์ เส้นใยกล้ามเนื้อแต่ละมัดจะถูกเลี้ยงโดยเส้นประสาทสั่งการเพียง 1 แขนง ส่วนของแผ่นปลายประสาทสั่งการ (motor endplate) และกล้ามเนื้อจะอยู่ตรงส่วนกลาง ๆ ของเส้นใยกล้ามเนื้อค่อนข้างไปทางด้านท้าย

เส้นใยกล้ามเนื้อแต่ละเส้นใยสร้างขึ้นมาจากหน่วยย่อยที่มีขนาดเล็กกว่า แต่ละเส้นใยกล้ามเนื้อจะประกอบไปด้วย เส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ (myofibrils) จำนวนตั้งแต่หลายร้อย หรือหลายพันหน่วยมาจัดเรียงกันในแนวขนานตลอดความยาวของเส้นใยกล้ามเนื้อ เหมือนกับเส้นสปาเกตตีที่ถูกรวบไว้ในกำมือ แต่ละเส้นใยฝอยกล้ามเนื้อสร้างจากฟิลาเมนต์ (filament) ที่ประกอบไปด้วย ฟิลาเมนต์ชนิดหนา (thick filament) และชนิดบาง (thin filament) ที่บรรจุรวมกันเป็นหน่วยของกล้ามเนื้อลายเรียกว่า ซาร์โคเมอร์ (sarcomeres) ที่ต่อกันเป็นเส้นยาวเรียงตัวในรูปแบบซ้ำ ๆ โดยส่วนของซาร์โคเมอร์จัดเป็นหน่วยพื้นฐานที่ทำให้เกิดการหดตัวของเส้นใยกล้ามเนื้อ ซึ่งสามารถนับจำนวนได้ตั้งแต่ สิบถึงพัน ๆ เลยทีเดียว จึงนับได้ว่า ฟิลาเมนต์เป็นอวัยวะเซลล์ที่มีมากที่สุดในเซลล์กล้ามเนื้อ



รูปที่ 7.4 การจัดเรียงตัวของโครงสร้างในมัดกล้ามเนื้อหลายซึ่งมีอยู่หลายระดับ โดยส่วนเฮซ และซีเป็นสัญลักษณ์ที่แสดงให้เห็นเป็นลายเมื่อมองด้วยกล้องจุลทรรศน์

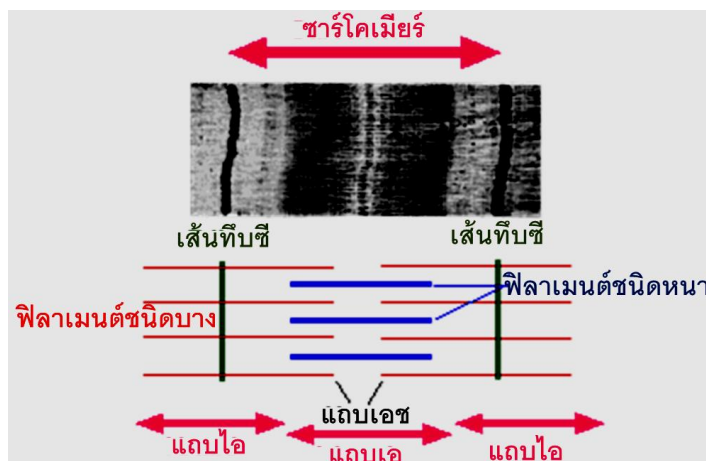
(ที่มา: ดัดแปลงจาก PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS, 2016)

ลายของกล้ามเนื้อลาย (striation)

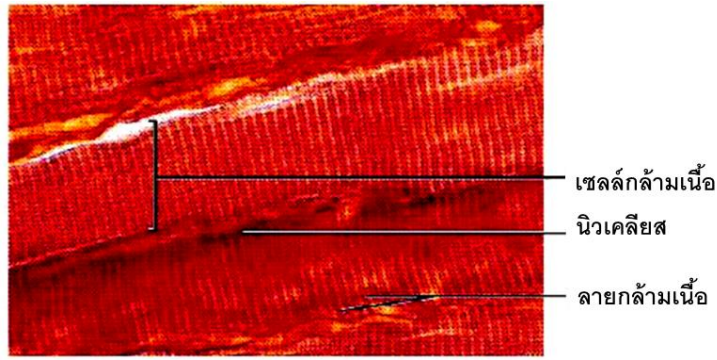
ลายของกล้ามเนื้อลายเกิดจากการจัดเรียงตัวของฟิลาเมนต์ชนิดหนา และชนิดบาง อย่างมีระเบียบ ทำให้มองเห็นเป็นแถบทึบ และจางสลับกัน เมื่อตรวจดูโครงสร้างด้วยกล้องจุลทรรศน์ผ่านแสงระนาบเดียว (polarized)

1. แถบเอ หรือแถบเข้ม (A-band หรือ anisotropic band) เกิดจากการเรียงตัวของฟิลาเมนต์ชนิดหนา แต่ในบางช่วงจะพบการเรียงตัวของฟิลาเมนต์ทั้งชนิดหนา และชนิดบางจึงค่อนข้างหายาก และทึบแสง

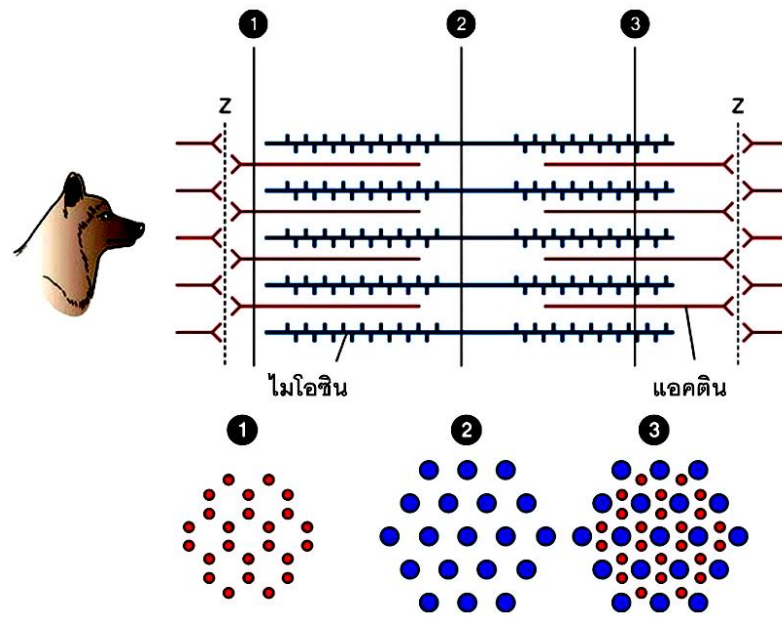
2. แถบไอ หรือแถบจาง (I-band หรือ isotropic band) จะเป็นส่วนที่มีแต่ฟิลาเมนต์บาง ที่โปร่งแสงกว่าฟิลาเมนต์ชนิดหนา ถูกแบ่งครึ่งโดยเส้นทึบซี หรือแถบซี (Z-line หรือ Z-disk)



รูปที่ 7.5 ที่มาของลายกล้ามเนื้อ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Kimball, 2011)



รูปที่ 7.6 โครงสร้างกล้ามเนื้อภายใต้กล้องจุลทรรศน์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก laboratory microscopes, 2012)



รูปที่ 7.7 ซาร์โคเมียร์ ประกอบด้วย แอคตินฟิลาเมนต์ และไมโอซินฟิลาเมนต์สอดประสานกัน (บน) และภาคตัดขวางของซาร์โคเมียร์ (ล่าง)
(ที่มา: ดัดแปลงจาก PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS, 2016)

ซาร์โคเมียร์ (sarcomere) คือ ส่วนที่อยู่ระหว่างแถบซี 2 แถบ หรือมีแถบซีจะประกบอยู่ที่ส่วนปลายทั้ง 2 ข้าง จัดเป็นโครงสร้างพื้นฐานของเซลล์กล้ามเนื้อที่ทำหน้าที่ในการหดตัว ซาร์โคเมียร์จะประกอบไปด้วย โมเลกุลโปรตีนขนาดใหญ่ที่ทำหน้าที่รับผิดชอบให้กล้ามเนื้อเกิดการหดตัวอยู่หลายชนิด และโปรตีนเหล่านี้ส่วนใหญ่จะเป็นพวกที่มีโครงสร้างซ้ำ ๆ มาเรียงต่อกันเป็นสายยาวเรียกว่า การเกิดพอลิเมอร์ (polymerized) ส่วนของเส้นใยโปรตีนขนาดเล็กจำนวนมากเรียกว่า แอคตินฟิลาเมนต์ (actin filament) จะต่ออยู่กับแถบซี และขยายตัวไปข้างหน้าเข้าสู่ส่วนกลางของซาร์โคเมียร์ และเส้นใยโปรตีนหน่วยอื่นที่มีลักษณะเดียวกัน เหมือนกับนิ้วมือที่ยื่นชี้เข้าหากัน

ในแถบเอ จะมีแถบจางที่เรียกว่า โชนเอซ (H-zone) เป็นส่วนที่ไม่มีฟิลาเมนต์ชนิดบางยื่นเข้ามาเลย แต่ยังพบเส้นใยฝอยเอส (S-fibril) ซึ่งทำหน้าที่ยึดปลายทั้ง 2 ข้างของฟิลาเมนต์ชนิดบาง ส่วนเส้นทึบ หรือโปรตีนเอ็ม (M-line หรือ M protein) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการจัดเรียงตัวของฟิลาเมนต์ชนิดหนานั้น ถ้าตัดตรงส่วนของแถบเอตามขวาง จะเห็นเส้นใยของกล้ามเนื้อชนิดหนาไมโอซิน (myosin) ที่ถูกล้อมรอบด้วยฟิลาเมนต์ชนิดบางจำนวน 6 เส้น ทำให้เกิดการเรียงตัวเป็นรูปทรงหกเหลี่ยม

ส่วนประกอบของฟิลาเมนต์ (filament composition)

1. ฟิลาเมนต์ชนิดบาง (thin filament) ประกอบด้วย โปรตีนที่สำคัญ 3 ชนิด คือ

1.1 แอคติน (actin) เป็นโปรตีนรูปร่างกลม (globular protein หรือ G-protein) โดยจี-แอคติน (G-actin) แต่ละหน่วยในไซโทพลาซึมจะรวมตัวประกอบไปเป็นโครงสร้างของแอคตินฟิลาเมนต์ที่มีลักษณะเป็นเส้นบาง ๆ เรียกว่า เส้นใยแอคติน หรือเอฟ-แอคติน (fibrous actin หรือ F-actin) ในฟิลาเมนต์ชนิดบางจะประกอบด้วย เอฟ-แอคติน 2 เส้น พันกันเป็นเกลียว โดยส่วนของจี-แอคตินจะมีตำแหน่งจับของไมโอซิน (myosin binding site)

1.2 โทรโปไมโอซิน (tropomyosin) ที่เรียงต่อกันเป็นสายเกลียวพันกัน 2 หน่วย และจะเกิดการเชื่อมรวมกันจนกลายเป็นเกลียวที่ซับซ้อน และฝังอยู่ในร่องของเกลียวเอฟ-แอคติน

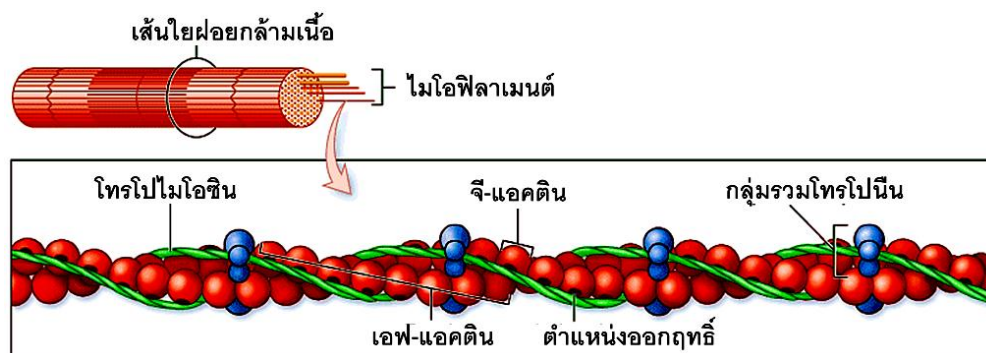
1.3 โทรโปนิน (troponin) โปรตีนรูปร่างกลม (globular protein) เป็นอีกโครงสร้างโปรตีนที่แทรกอยู่กับสายโทรโปไมโอซิน-แอคติน ประกอบด้วย หน่วยย่อย 3 หน่วย คือ

1.3.1 โทรโปนิน-ไอ (troponin-I หรือ TN-I) มีบทบาทยับยั้งการหดตัวของกล้ามเนื้อ

1.3.2 โทรโปนิน-ซี (troponin-C หรือ TN-C) มีสัมพรรคภาพ (affinity) กับไอออนแคลเซียมที่ส่งผลให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อ

1.3.3 โทรโปนิน-ที (troponin-T หรือ TN-T) เป็นหน่วยย่อยที่ทำหน้าที่ยึดโทรโปนินให้จับกับโทรโปไมโอซิน และแอคติน

ในแต่ละช่วงของโครงสร้างฟิลาเมนต์ชนิดบางจะมีจี-แอคติน อยู่ 7 หน่วย จับกับโทรโปไมโอซิน 1 หน่วย ที่จับอยู่กับโทรโปนินอยู่แล้ว 1 หน่วย ส่วนเส้นใยที่คั่นระหว่างกลาง และขนานไปกับฟิลาเมนต์ชนิดบาง-แอคติน (actin thin filaments) คือ เส้นใยของไมโอซินที่มีขนาดใหญ่กว่า ซึ่งจัดเป็นพอลิเมอร์เช่นเดียวกัน



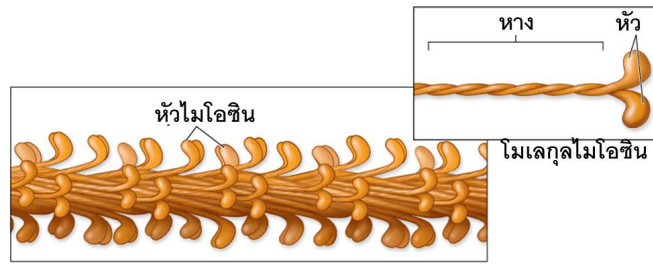
รูปที่ 7.8 ส่วนประกอบ และโครงสร้างของฟิลาเมนต์ชนิดบาง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mescher, 2013)

2. ฟิลาเมนต์ชนิดหนา (thick filament) ประกอบด้วย โปรตีนไมโอซิน (myosin) ที่สร้างขึ้นจาก โมเลกุลของเส้นใยโปรตีน 6 สาย พันกันเป็นเกลียว (intertwined helices) ประกอบด้วย โปรตีนสายหนัก (heavy chain) 2 เส้น และสายเบา (light chain) 4 เส้น โดยสายหนัก และส่วนของปลายเอ็น (N-terminal) ของสายหนัก จะขดรวมกันเป็นส่วนหัวที่มีรูปร่างกลม (globular heads) 2 หัว ที่สามารถจับกับเอทีพี และแอคติน

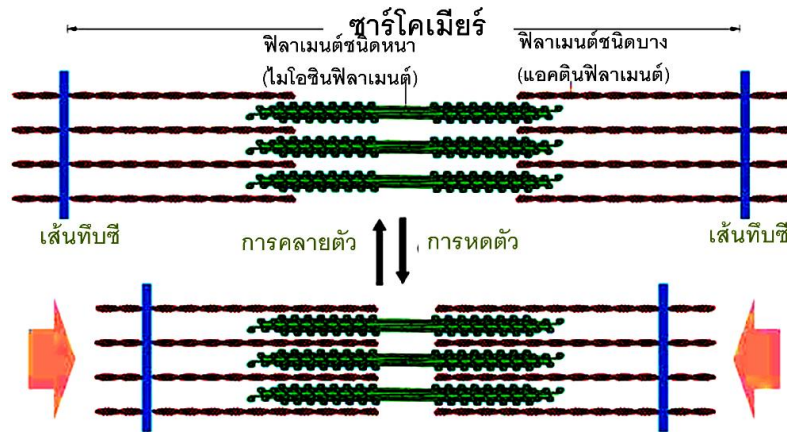
จากการศึกษาพบว่า ฟิลาเมนต์ชนิดหนาแต่ละเส้นประกอบด้วย ไมโอซินที่เกิดจากการรวมกันของไมโอซิน ฟิลาเมนต์ประมาณ 500 หน่วย แต่ละหน่วยมีส่วนของหางเกาะเกี่ยวกันเพื่อเป็นแกนกลางของฟิลาเมนต์ และส่วนหัวของไมโอซินจะจัดตัวเป็นสะพานข้ามแบบไขว้ (cross-bridges) ไขว้ 2 ปลาย (bipolar) และยื่นออกไปในทิศทางรอบตัวเพื่อที่จะเชื่อมกับแอคติน ทำให้เกิดการหดสั้นเข้าของซาร์โคเมียร์ เมื่อส่วนหัวของไมโอซินเกิดการงอตัว และพัก (myosin heads flex and relax)

นอกจากนี้ ซาร์โคเมียร์ยังประกอบไปด้วย โปรตีนขนาดใหญ่ชื่อว่า ไททิน (titin) ที่ช่วยรักษาโครงสร้างที่อยู่ทางด้านข้าง (the side-by-side relationship) ของทั้งแอคติน และไมโอซินในช่วงที่กล้ามเนื้อมีความยาวสุด ในช่วงของระยะพัก (the resting length during relaxation)

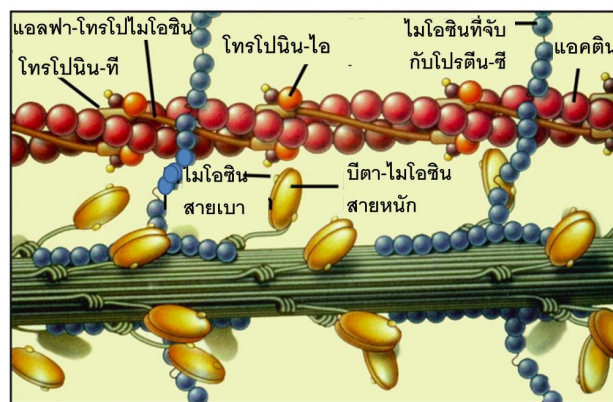
ในโครงสร้างของโมเลกุลไมโอซินมีตำแหน่งที่เป็นจุดอ่อนอยู่หลายตำแหน่ง ทำให้เกิดการบิตงอได้ง่าย โมเลกุลสามารถถูกย่อยด้วยเอนไซม์ที่พบในต้นมะละกอ (papain) ตรงตำแหน่งที่อยู่ใกล้ ๆ กับส่วนหัวของไมโอซิน



รูปที่ 7.9 ส่วนประกอบ และโครงสร้างของฟิลาเมนต์ชนิดหนา: ไมโอซินฟิลาเมนต์ (บน) และฟิลาเมนต์ชนิดหนา (ล่าง)
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Mescher, 2013)



รูปที่ 7.10 ตำแหน่งของแอกติน และไมโอซินในช่วงพัก และช่วงที่เกิดการหดตัวของเส้นใยกล้ามเนื้อ
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Sie, 2015)



รูปที่ 7.11 การทำงานร่วมกันของไมโอซิน และแอกตินเพื่อให้เกิดการหดตัวของเส้นใยกล้ามเนื้อ
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Holly, 2012)

ฟิลาเมนต์โปรตีนดังที่กล่าวมาทั้งหมดข้างต้น สามารถแบ่งออกได้ตามหน้าที่เป็น 2 กลุ่ม คือ

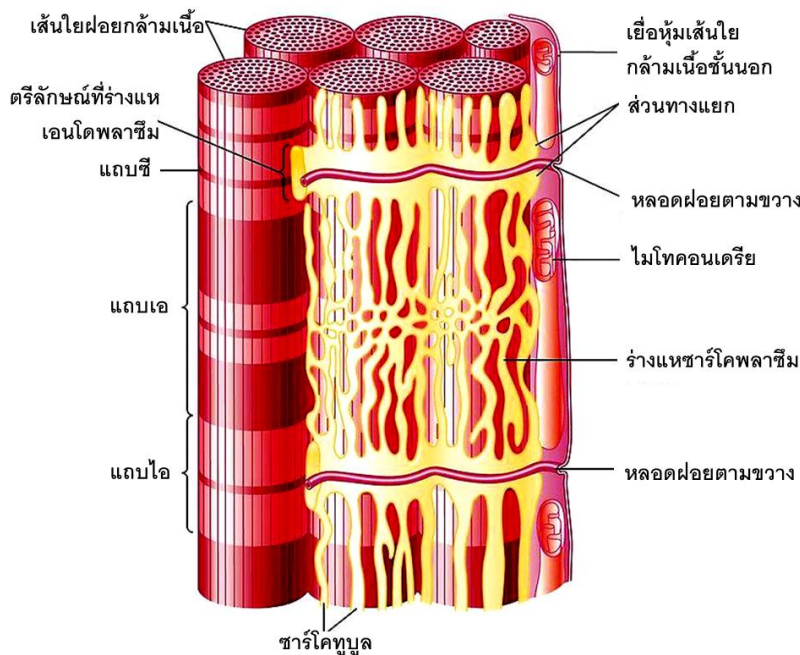
1. โปรตีนยึดหดได้ (contractile protein) ทำหน้าที่เกี่ยวกับการหด และคลายตัวของกล้ามเนื้อ ซึ่งได้แก่ ไมโอซิน และแอกติน และ
- 2 โปรตีนควบคุม (regulatory protein) ทำหน้าที่ควบคุมกลไกการหดตัว และการคลายตัวของกล้ามเนื้อ ได้แก่ โทรโปไมโอซิน โทรโปนิน และไททิน

ระบบซาร์โคทิวบูลาร์ (sarcotubular system)

ที่เยื่อหุ้มเส้นใยกล้ามเนื้อชั้นนอกของเซลล์กล้ามเนื้อลายจะมีร่างแหซาร์โคพลาซม หรือเอซออาร์ (sarcoplasmic reticulum, SR) ซึ่งเป็นโครงสร้างที่สานกันเป็นเครือข่ายร่างแห (reticulated network) อยู่รอบ

ๆ เส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ เป็นอวัยวะเซลล์สะสมสารที่มีความจำเป็นต่อการหดตัวของเซลล์กล้ามเนื้อ (intracellular storage organelle) เมื่อศึกษาภายในโครงสร้าง จะพบถูกแยกกันเป็นถุงเดี่ยว ๆ จำนวนมากมายที่บรรจุไอออนแคลเซียมไว้ภายในกล้ามเนื้อลายที่อยู่ในช่วงผ่อนคลาย ซึ่งโครงสร้างนี้มีความเหมือนกับร่างแหเอนโดพลาซิมชนิดเรียบ (smooth endoplasmic reticulum) ที่พบในเซลล์ทั่วไป

ตลอดความยาวของแท่งเส้นใยกล้ามเนื้อที่มีลักษณะคล้ายท่อ จะมีตำแหน่งให้มีการแทรกตัวของเยื่อหุ้มเส้นใยกล้ามเนื้อในแนวตั้งฉาก กับเส้นใยกล้ามเนื้อเป็นระยะเรียกว่า หลอดฝอยตามขวาง (transverse tubules) หรือหลอดฝอยรูปตัวที (T tubules) ที่แทรกตัวผ่านเส้นผ่านศูนย์กลางของเส้นใยกล้ามเนื้อ มีลักษณะคล้ายกับหลอดดูดน้ำดื่มที่ยืดหดตัวได้วิ่งแทรกตัวตั้งฉากผ่านส่วนของเส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ เปรียบได้กับเส้นสปาเกตตี้ที่ถูกรวบไว้ในกำมือ หลอดฝอยรูปตัวทีจะพันขดไปรอบเส้นใยฝอยกล้ามเนื้อเพื่อสร้างเป็นรอยต่อเชื่อมกับร่างแหซาร์โคพลาซิมที่อยู่รอบ ๆ เส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ ซึ่งส่วนของท่อรูปตัวทีนี้ จะมีสารน้ำภายนอกเซลล์บรรจุอยู่ จึงมีความสำคัญเนื่องจากเป็นส่วนของเยื่อหุ้มเซลล์ที่ยอมให้เกิดการกระตุ้นด้วยกระแสไฟฟ้าของเส้นใยกล้ามเนื้อ เพื่อให้เกิดการลดความตึงเครียด และเกิดศักยะงานภายในเส้นใยกล้ามเนื้อนั้น

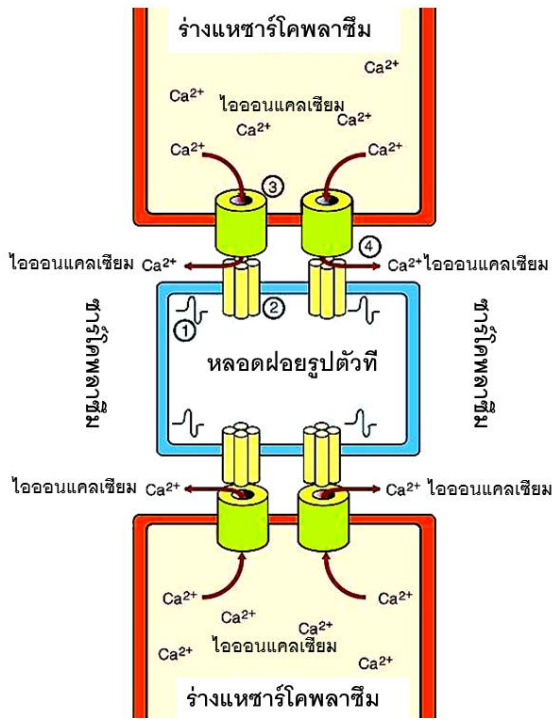


รูปที่ 7.12 โครงสร้างของกล้ามเนื้อลายประกอบด้วย เส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ หลอดฝอยตามขวาง และร่างแหซาร์โคพลาซิม (ที่มา: ดัดแปลงจาก PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS, 2016)

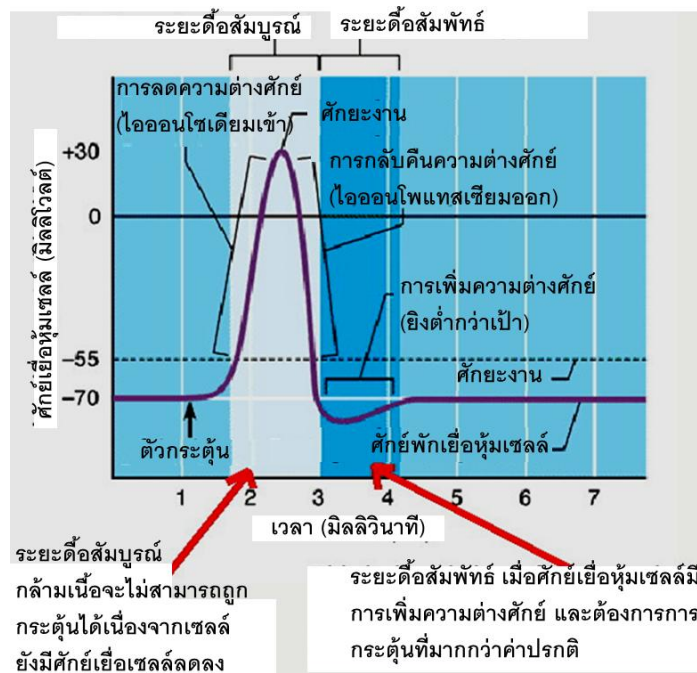
สมบัติทางไฟฟ้าของเซลล์กล้ามเนื้อลาย

กล้ามเนื้อลายมีค่าศักยะพักเยื่อหุ้มเซลล์ประมาณ -90 มิลลิโวลต์ เมื่อเซลล์ถูกกระตุ้นจนเกิดการลดความตึงเครียด ค่าศักยะไฟฟ้าจะเปลี่ยนเป็น -60 มิลลิโวลต์ ซึ่งจะทำให้เกิดศักยะงานของกล้ามเนื้อขึ้น โดยศักยะงานของกล้ามเนื้อลายจะกินเวลา 1-5 มิลลิวินาที หลังจากสิ้นสุดศักยะงานแล้ว เซลล์กล้ามเนื้อไม่สามารถตอบสนองต่อการกระตุ้นใหม่ได้ในทันทีหากใช้แรงกระตุ้นเท่าเดิม เซลล์ต้องใช้เวลาพักสักครู่ ก่อนจะเริ่มกลับมาตอบสนองต่อตัวกระตุ้นรอบใหม่ ซึ่งเหมือนกับที่พบในเซลล์ประสาท ทั้งนี้ ระยะเวลาของเซลล์กล้ามเนื้อลายเองก็สามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ช่วง คือ

1. ระยะเวลาสัมบูรณ์ (absolute refractory period) เป็นระยะที่เซลล์กล้ามเนื้อลายไม่มีการตอบสนองต่อตัวกระตุ้น แม้ว่าตัวกระตุ้นนั้นจะมีความแรงสักเพียงใด ระยะนี้ เริ่มตั้งแต่กล้ามเนื้อถูกกระตุ้นจนกระทั่งเกิดการลดความตึงเครียดยาวไปจนถึงช่วงเวลา 1/3 ของการกลับคืนความตึงเครียด
2. ระยะเวลาสัมพัทธ์ (relative refractory period) เป็นระยะที่เยื่อหุ้มเซลล์กล้ามเนื้อลายเริ่มกลับมาที่มีความตื่นตัว จึงสามารถตอบสนองต่อการกระตุ้นได้ แต่จะต้องใช้ความแรงของตัวกระตุ้นสูงกว่าปกติจึงจะเห็นการหดตัวของกล้ามเนื้อ เป็นระยะที่ต่อจากรยะเวลาสัมบูรณ์ จนถึงระยะหลังการกลับคืนความตึงเครียด



รูปที่ 7.13 ความสัมพันธ์ระหว่างหลอดฝอยรูปตัวที และร่างแหซาร์โคพลาซิม ระหว่างที่กล้ามเนื้อถูกกระตุ้นจนเกิดการหดตัว (กระบวนการควบคุมของการกระตุ้น และการหดตัว) ช่วงที่ 1 เป็นการเคลื่อนที่ของศักยะงานที่ทำให้เกิดการลดความต่างศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ส่วนหลอดฝอยรูปตัวที ช่วงที่ 2 การลดความต่างศักย์จะเหนี่ยวนำให้มีการเปิดของประตูไอออนแคลเซียมที่มีอยู่มากมายที่เยื่อหุ้มหลอดฝอยรูปตัวที ช่วงที่ 3 การเปิดออกของประตูไอออน ทำให้มีการไหลออกมาของไอออนแคลเซียมบนเยื่อหุ้มร่างแหซาร์โคพลาซิมที่มีผลมาจากการจับคู่ทางกลกับการเปิดออกของประตูไอออนแคลเซียมที่อยู่บนหลอดฝอยรูปตัวที ช่วงที่ 4 เมื่อไอออนแคลเซียมหลั่งออกมาจากร่างแหซาร์โคพลาซิมเข้าไปยังซาร์โคพลาซิมที่ห่อหุ้มรอบ ๆ ซาร์โคเมียร์จะเหนี่ยวนำให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อลาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS, 2016)



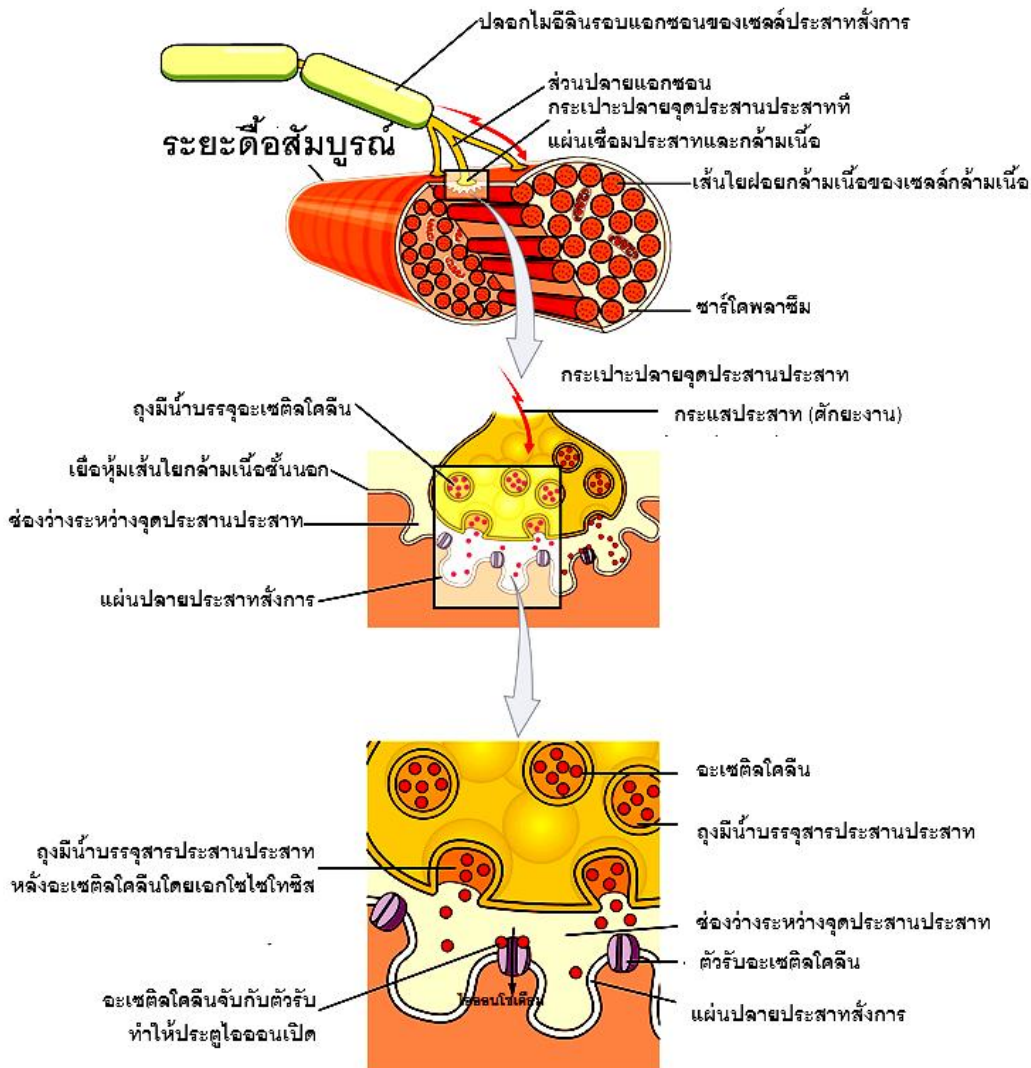
รูปที่ 7.14 ระยะดีปลุ่ม และการหดตัวคลายตัวของกล้ามเนื้อลาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Burkett, 2005)

กระบวนการคู่ควบของการกระตุ้น และการหดตัว (excitation-contraction coupling, EC coupling)

เมื่อเกิดศักยะงานที่ส่วนใกล้ ๆ จุดกึ่งกลางของเส้นใยกล้ามเนื้อ ศักย์ไฟฟ้าจะแพร่กระจายไปทั้ง 2 ทิศทาง ตลอดทั้งความยาวของเซลล์กล้ามเนื้อ ด้วยกลไกที่ใกล้เคียงกับการเกิดศักยะงานที่แพร่กระจายไปของศักยะงานใน แอ็กซอนของเซลล์ประสาทชนิดที่ไม่มีปลอกไมอีลินหุ้ม ในทางตรงกันข้ามกับแอ็กซอน ศักยะงานที่เกิดขึ้นที่เยื่อหุ้ม เส้นใยกล้ามเนื้อชั้นนอกจะแพร่ไปยังด้านในของเส้นใยกล้ามเนื้อ ตลอดทั้งความยาวของหลอดฝอยตามขวาง ซึ่ง ส่งผลให้ศักยะงานแพร่ไปจนถึงส่วนของร่างแหซาร์โคพลาซิม แม้ว่าจะอยู่ในส่วนลึกสุดของเส้นใยกล้ามเนื้อนั้น เหตุการณ์ที่เกิดต่อจากการที่ศักยะงานได้เคลื่อนที่ไปถึงส่วนของร่างแหซาร์โคพลาซิมมีความสำคัญอย่างยิ่ง นั่นคือ จะมีการคู่ควบเพื่อให้เกิดการกระตุ้นเซลล์กล้ามเนื้อ (coupling of excitation) หรือทำให้เกิดศักยะงานที่ส่งผลให้ เกิดการหดตัวของซาร์โคเมียร์ของเส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ

กระบวนการคู่ควบอีซี (EC coupling) เป็นกระบวนการที่เกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง ตั้งแต่ กล้ามเนื้อถูกกระตุ้น ไปจนถึงกล้ามเนื้อมีการตอบสนองด้วยการหดตัว สามารถแบ่งออกเป็น 5 ช่วงเวลา ดังนี้

1. การกระตุ้นกล้ามเนื้อให้เกิดศักยะงาน (excitation of skeletal muscle)
2. การส่งสัญญาณบริเวณตรีลักษณ์ (signal triad)
3. การเปลี่ยนแปลงทางเคมีของเส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ (biochemical change of protein filament)
4. การหดตัวของกล้ามเนื้อ (contraction of muscle)
5. การคลายตัวของกล้ามเนื้อ (relaxation of muscle)



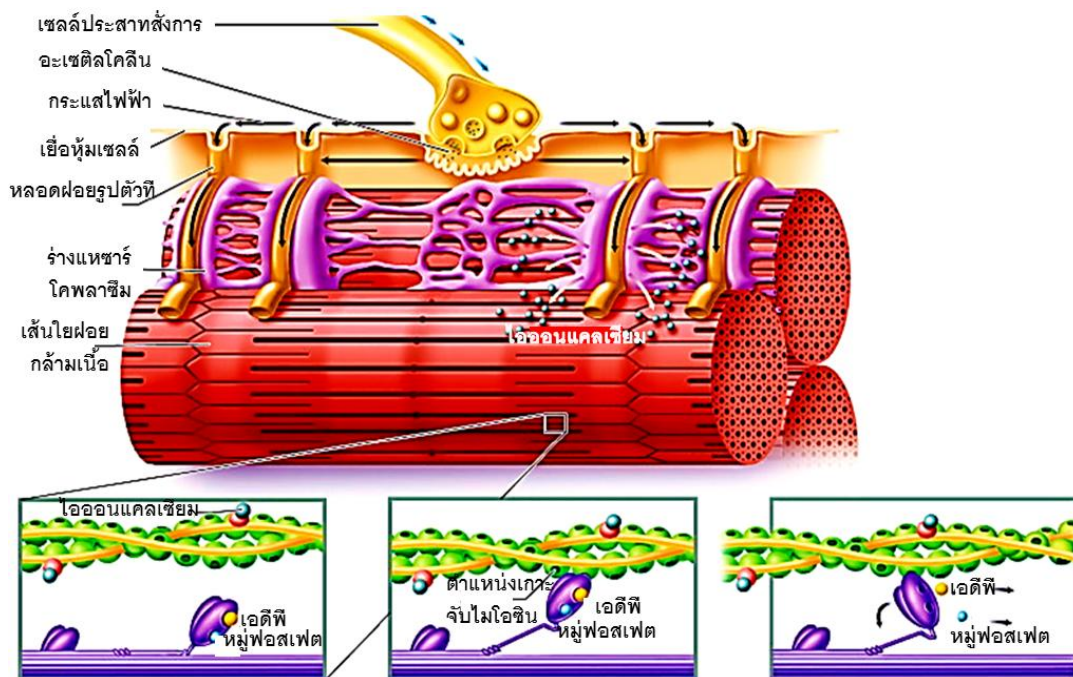
รูปที่ 7.15 แผ่นเชื่อมประสาทและกล้ามเนื้อ (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax CNX., 2005)

1. การกระตุ้นกล้ามเนื้อให้เกิดศักยะงาน

การหดตัวของกล้ามเนื้อหลายเกิดขึ้นภายใต้อำนาจใจ เกิดจากการส่งงานในรูปของกระแสประสาท (nerve impulse) หรือศักยะงานจากระบบประสาทส่วนกลาง หรือจากเซลล์ประสาทสั่งการที่ไขสันหลัง เมื่อกระแสประสาทเคลื่อนที่มายังส่วนปลายของเซลล์ประสาทที่แผ่นเชื่อมประสาท และกล้ามเนื้อ (neuromuscular junction, NMJ) จะทำให้เกิดการหลั่งของสารส่งผ่านประสาทออกไปจับกับตัวรับสัญญาณที่แผ่นปลายประสาทสั่งการ (motor endplate) ดังที่ได้กล่าวไว้แล้วว่า เซลล์กล้ามเนื้อหลายมีศักยะพักเยื่อหุ้มเซลล์เช่นเดียวกับเซลล์ประสาท และเยื่อหุ้มเซลล์กล้ามเนื้อสามารถเกิดการลดความต่างศักย์โดยการสื่อสารระหว่างจุดประสานประสาทกับสารส่งผ่านประสาทที่แผ่นเชื่อมประสาทและกล้ามเนื้อ เซลล์ประสาทที่แผ่นเชื่อมประสาทและกล้ามเนื้อจะหลั่งอะเซทิลโคลีนจากส่วนปลายของเซลล์ประสาท ไม่ว่าจะ เป็นเซลล์ประสาทสั่งการ หรือเซลล์จากระบบประสาทสั่งการ ที่จะไปกระตุ้นตัวรับชนิดนิโคตินิก อะเซทิลโคลีน (nicotinic acetylcholine receptors) ที่อยู่บนเยื่อหุ้มเส้นใยกล้ามเนื้อชั้นนอก เมื่อมีการลดความต่างศักย์ จะทำให้ประตูไอออนโซเดียมเปิด การเปลี่ยนแปลงศักย์ไฟฟ้านี้เรียกว่า ศักย์แผ่นปลายประสาท (end plate potential, EPP) ที่เกิดตรงส่วนของแผ่นปลายประสาทสั่งการ

ศักย์แผ่นปลายประสาทนี้ ไม่สามารถส่งต่อไปยังบริเวณอื่น ๆ ได้ แต่หากมีขนาดสูงพอจนถึงระดับกันจะทำให้เกิดเป็นศักยะงานในกล้ามเนื้อหลาย การเกิดศักยะงานบนเยื่อหุ้มเส้นใยกล้ามเนื้อชั้นนอกจะแพร่กระจายจากส่วนในของผนังเซลล์กล้ามเนื้อผ่านไปยังส่วนของหลอดเลือดตามขวาง มีการส่งสัญญาณไปยังส่วนตรีลักษณ์กล้ามเนื้อหลาย (muscle triad) ทำให้ร่างแหซาร์โคพลาซิมหลังไอออนแคลเซียมออกมา

การหดตัวของกล้ามเนื้อหลายเกิดจากการที่ไอออนแคลเซียมหลั่งออกมาจากร่างแหซาร์โคพลาซิม ในขณะที่เซลล์ประสาทมีการไหลของไอออนแคลเซียมจากภายนอกเซลล์ที่ส่วนปลายของแอกซอนนั้น มีความสำคัญต่อการหลั่งสารส่งผ่านประสาท ส่วนในเซลล์กล้ามเนื้อหลาย การเพิ่มขึ้นของปริมาณไอออนแคลเซียมภายในซาร์โคพลาซิม (ไซโทพลาซิมของกล้ามเนื้อหลาย) มีความสำคัญต่อการเริ่มต้นหดตัว

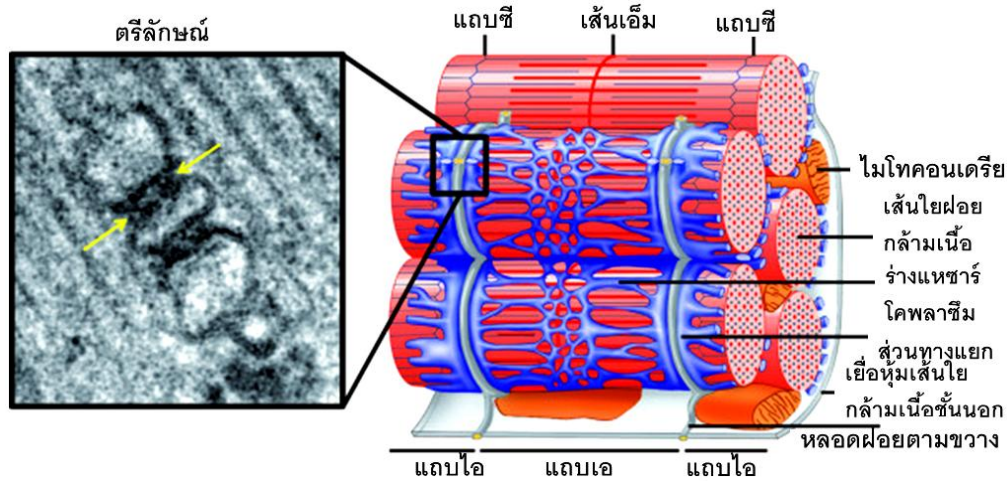


รูปที่ 7.16 เหตุการณ์เมื่อเกิดศักยะงานภายในโครงสร้างของกล้ามเนื้อหลาย
(ที่มา ดัดแปลงจาก OpenStax CNX., 2005)

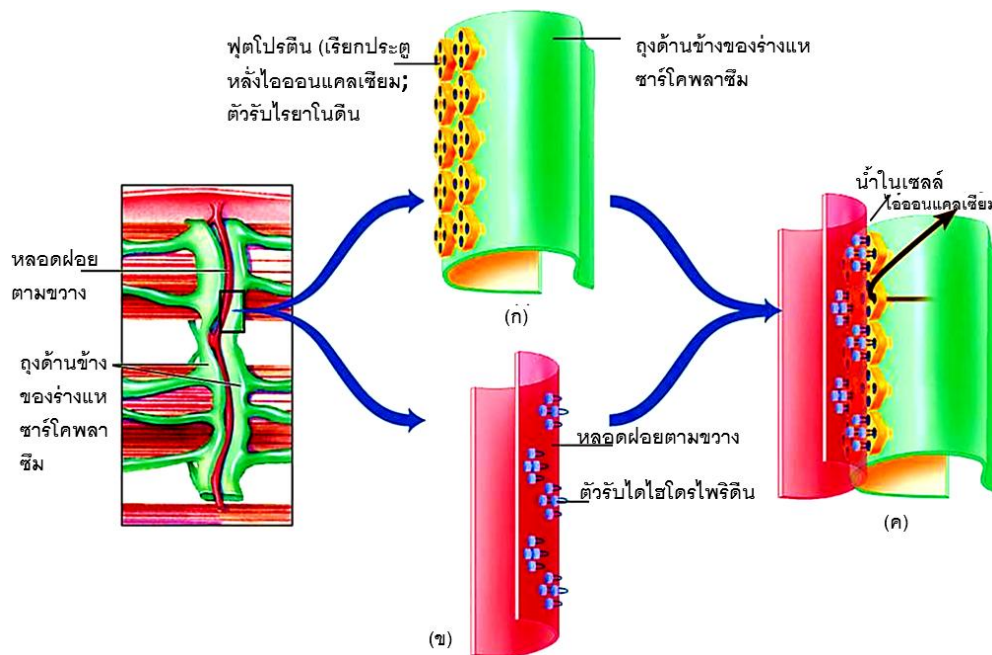
2. การส่งสัญญาณบริเวณตรีลักษณ์

บริเวณที่หลอดเลือดตามขวาง และส่วนปลายของร่างแหซาร์โคพลาซิมมาเชื่อมต่อกันจะพัฒนาไปเป็นโครงสร้างพิเศษ คือ ส่วนของหลอดเลือดรูปตัวที ซึ่งจะมีตัวรับสัญญาณไฟฟ้า (voltage sensor) เรียกว่า ตัวรับไดไฮโดรไพริดีน (dihydropyridine receptor, DHP)

ตัวรับไดไฮโดรไพรีดีนจะอยู่เป็นกลุ่ม กลุ่มละ 4 หน่วย เรียงขนานกันเป็น 2 แถว ทั้งช่วงห่างกันเป็นระยะ อยู่ตรงข้ามกับตัวรับไรยาโนดีน (ryanodine receptor, RyRs) ที่อยู่บนส่วนที่เกิดทางแยก (terminal cisterna) ของร่างแหซาร์โคพลาซิม บางส่วนของตัวรับไรยาโนดีนจะยื่นเข้าไปในช่องรอยต่อระหว่างหลอดฝอยรูปตัวที และส่วนที่เกิดทางแยก มองเห็นคล้ายสะพาน ทำให้เรียกตัวรับไรยาโนดีนว่า ฟุตโปรตีน (foot protein หรือ SR end feet) มีหน้าที่เป็นประตูไอออนแคลเซียมที่ปล่อยไอออนแคลเซียมออกจากของร่างแหซาร์โคพลาซิมได้รวดเร็วขึ้น



รูปที่ 7.17 บริเวณตริลักษณ์ (triad) บนกล้ามเนื้อลาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)



รูปที่ 7.18 ตัวรับไดไฮโดรไพรีดีนบนหลอดฝอยรูปตัวที และตัวรับไรยาโนดีนบนร่างแหซาร์โคพลาซิม (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

ในช่วงที่กล้ามเนื้อพัก ไอออนแคลเซียมจะถูกขับออกจากซาร์โคพลาซิม และเก็บไว้ในร่างแหซาร์โคพลาซิม ด้วยพลังงานจากปั๊ม (energy-dependent pump) โดยมีโปรตีนที่ทำหน้าที่จับกับไอออนแคลเซียมพบอยู่ภายในร่างแหซาร์โคพลาซิม ทำให้ความเข้มข้นของไอออนแคลเซียมในซาร์โคพลาซิมต่ำ การจะทำให้กล้ามเนื้อหดตัว จะเกิดได้เมื่อศักยะงานได้แพร่ไปตามความยาวของส่วนผิวของเส้นใยกล้ามเนื้อ และเข้าไปในส่วนแกนกลางของเซลล์กล้ามเนื้อโดยผ่านตัวรับไดไฮโดรไพรีดีนของหลอดฝอยรูปตัวที เมื่อการลดความต่างศักย์เคลื่อนมาจนถึงรอยต่อ

ระหว่างหลุดลอยตามขวาง และร่างแหซาร์โคพลาซิม การเกิดศักยะงานที่ส่วนรอยต่อนี้จะทำให้เกิดการตอบสนองของตัวรับไดไฮโดรไพรีดีน ต่อการเปลี่ยนแปลงของศักย์ผนังเซลล์ส่วนตัวรับไดไฮโดรไพรีดีนตรงส่วนที่มีประจุไฟฟ้า (gating domain) ทำให้เกิดการเคลื่อนไหว ส่งผลไปทั่วทั้งโครงสร้างของตัวรับไดไฮโดรไพรีดีน และตัวรับไรยาโนติน ทำให้ตัวรับไรยาโนตินหลังไอออนแคลเซียมออกมา

ไอออนแคลเซียมที่หลั่งออกมาจากร่างแหซาร์โคพลาซิมจะแพร่ตามความลาดเอียงความเข้มข้น (concentration gradient) เข้าไปในซาร์โคพลาซิมอาบลงบนส่วนของซาร์โคเมียร์ ทำให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อ และเมื่อศักยะงานเคลื่อนผ่านไป ไอออนแคลเซียมจะถูกปั๊มเข้าไปในร่างแหซาร์โคพลาซิมอีกครั้ง กล้ามเนื้อเกิดการคลายตัวอีกครั้ง เหตุการณ์ที่เกิดขึ้นเป็นวงจรรนี้เรียกว่า กระบวนการคู่ควบของการกระตุ้น และการหดตัว

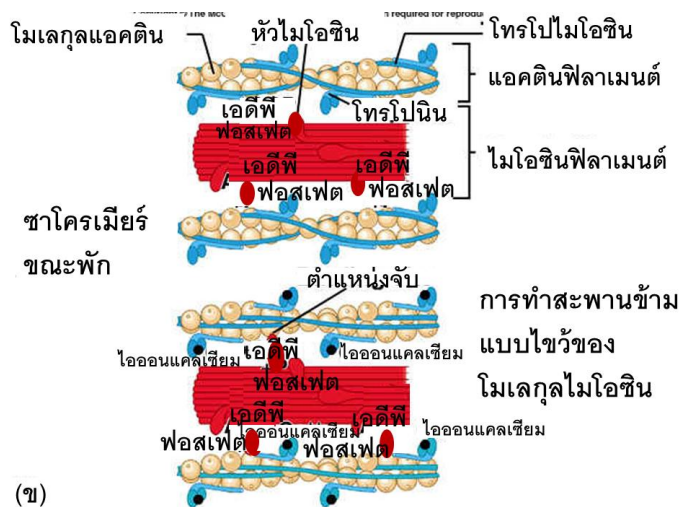
การเชื่อมโยงกันระหว่างศักยะงานที่เกิดบนหลุดลอยตามขวาง และการหลั่งไอออนแคลเซียมออกจากร่างแหซาร์โคพลาซิมจะเกิดขึ้นโดยผ่านประตูไอออนแคลเซียมศักย์ไฟฟ้ากระตุ้น (voltage-gated Ca^{2+} channels) ที่ให้เกิดการสร้างตัวรับไดไฮโดรไพรีดีนบนหลุดลอยตามขวาง และตัวกระตุ้นไอออนแคลเซียมจากประตูไอออนไรยาโนติน หรือโดยไอออนแคลเซียม เหนี่ยวนำให้เกิดการหลั่งของไอออนแคลเซียมจากร่างแหซาร์โคพลาซิมในกล้ามเนื้อลายนั้น (Ca^{2+} -induced Ca^{2+} release channels) กลไกเกิดการคู่ควบของประตูไอออนทั้ง 2 ชนิดนี้ยังคงไม่เป็นที่แน่ชัด แต่เชื่อว่า เกิดจากศักยะงานทำให้เกิดการเปิดออกของประตูไอออนแคลเซียมที่หลุดลอยรูปตัวที แล้วไปมีผลโดยตรงกับการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง (direct configurational change) ของประตูไอออนที่อยู่บนร่างแหซาร์โคพลาซิม ปล่อยให้ไอออนแคลเซียมออกมา ทำให้ไอออนแคลเซียมที่ถูกเก็บไว้ออกจากร่างแหซาร์โคพลาซิม มายังซาร์โคพลาซิม การเคลื่อนที่ของไอออนแคลเซียมผ่านออกจากประตูไอออนแคลเซียมบนหลุดลอยรูปตัวทีที่เปิดอยู่ และความไวต่อการมีไอออนแคลเซียมของประตูไอออนที่ปล่อยให้ไอออนแคลเซียมบนตัวรับที่ร่างแหซาร์โคพลาซิม มีความสำคัญในกระบวนการคู่ควบของการกระตุ้น และการหดตัวในกล้ามเนื้อหัวใจมากกว่ากล้ามเนื้อลาย

3. การเปลี่ยนแปลงทางเคมีของเส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ

ในระยะที่กล้ามเนื้อคลายพัก ทั้งฟิลาเมนต์ชนิดหนา และบางจะเป็นอิสระต่อกัน ไม่มีสะพานข้ามแบบไขว้ของแอกติน และไมโอซิน เนื่องจากการจับกันของโทรโปนิน-ไอ กับโทรโปไมโอซิน (troponin-tropomyosin complex) จะป้องกันไม่ให้เกิดการจับตัวระหว่างแอกติน กับไมโอซิน เพราะโทรโปไมโอซินจะไปอุดตำแหน่งจับของไมโอซิน (myosin binding site) เมื่อไม่มีการเกาะของหัวไมโอซินจะทำให้กล้ามเนื้อคลายตัว

เมื่อกกล้ามเนื้อคลายถูกกระตุ้น ร่างแหซาร์โคพลาซิมจะหลั่งไอออนแคลเซียมที่จะไปจับกับโทรโปนิน-ซี ทำให้โมเลกุลของโทรโปไมโอซิน ขยับไปอยู่ในร่องของแอกติน-แอกติน เป็นการเปิดตำแหน่งบนส่วนของแอกติน ให้หัวของไมโอซินเข้ามาเกาะกับแอกตินได้ ทำให้กล้ามเนื้อเกิดการหดตัว โดยการหดตัวใช้พลังงานจากการสลายเอทีพีที่จับอยู่กับหัวของไมโอซิน

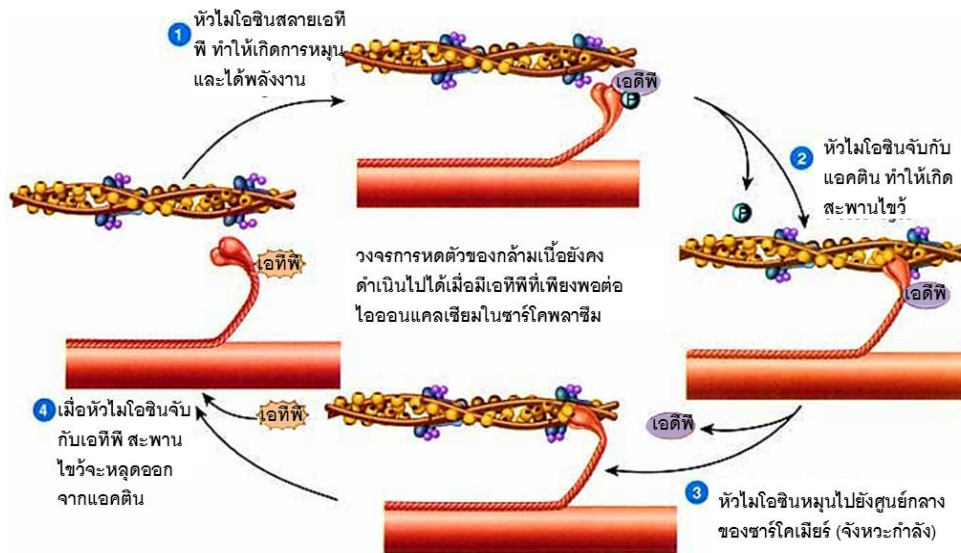
แต่ละวงจรของการหด และคลายตัวของกล้ามเนื้อลายจะใช้พลังงานที่ได้จากการสลายเอทีพี 1 โมเลกุล



รูปที่ 7.19 การคลายตัว และหดตัวของกล้ามเนื้อเมื่อโทรโปนินจับกับแคลเซียม (ที่มา ดัดแปลงจาก Burkett, 2005)

4. การหดตัวของกล้ามเนื้อลาย

เมื่อมีการจับกันของแอกติน และไมโอซิน พลังงานที่เก็บสะสมไว้ที่ส่วนหัวของไมโอซินจะถูกปล่อยออกมา ใช้สำหรับการเคลื่อนที่ของส่วนหัวไมโอซิน เพื่อให้เข้าไปยังจุดศูนย์กลางของซาร์โคเมียร์ เรียกการเคลื่อนที่ของไมโอซินนี้ว่า จังหวะกำลัง (power stroke) ที่มีจังหวะการเคลื่อนที่เหมือนการเคลื่อนที่ของลูกสูบ โดยส่วนหัวของไมโอซินที่ยื่นออกมาจะมีลักษณะสะพานข้ามแบบไขว้ จะเป็นตัวดึงแอกติน หรือฟิลาเมนต์ชนิดบางให้เกิดการเคลื่อนที่เข้าสู่บริเวณโซนเอช จากนั้น หัวของไมโอซิน หรือส่วนของสะพานเชื่อมจะหลุดออกจากตำแหน่งแรก เพื่อไปจับกับแอกตินตำแหน่งใหม่ ทั้งนี้ แรงดึงที่เกิดขึ้นจะมาก หรือน้อยขึ้นอยู่กับจำนวนของสะพานเชื่อม นั่นคือ เมื่อจำนวนของสะพานเชื่อมมากที่สุด กล้ามเนื้อจะเกิดการหดตัวได้แรงที่สุดเช่นกัน



รูปที่ 7.20 วงจรการหดตัว และคลายตัวของกล้ามเนื้อลายช่วงจังหวะกำลัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Caplan, 2014)

ทฤษฎีการเลื่อนตัวของเส้นใยกล้ามเนื้อ (sliding filament theory or cross-bridge theory)

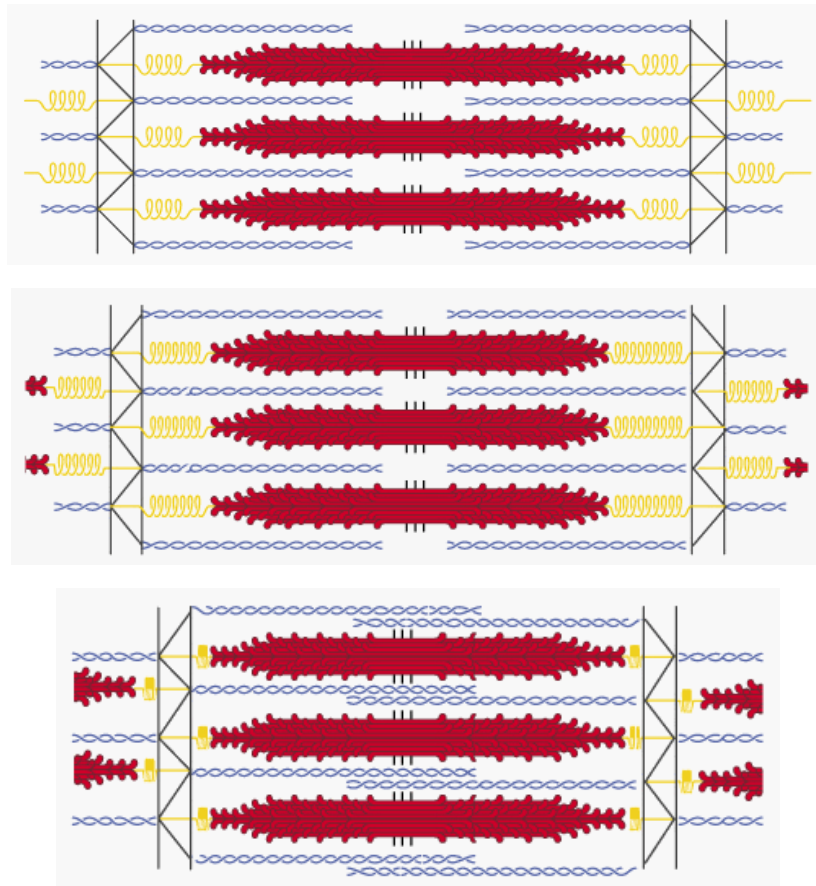
เมื่อกกล้ามเนื้อหดตัว ความกว้างของแถบเอ ความยาวของฟิลาเมนต์ชนิดหนา และบางจะไม่เปลี่ยนแปลง แต่ความกว้างของซาร์โคเมียร์ แถบไอ และโซนเอชจะแคบลง แสดงว่า การหดตัวของกล้ามเนื้อเกิดจากการเลื่อนตัวของฟิลาเมนต์ชนิดบางเข้าหาฟิลาเมนต์ชนิดหนา

5. การคลายตัวของกล้ามเนื้อลาย

เมื่อกกล้ามเนื้อมีการหดตัว จะมีการจับกันของไอออนแคลเซียมกับโทรโปนิน-ซี แต่การจับกันจะเกิดได้เพียงชั่วคราว เพราะไอออนแคลเซียมจะถูกดึงกลับเข้าร่างแหซาร์โคพลาซึม โดยการทำงานของเอนไซม์แคลเซียมไอออน เอทีพีเอส (Ca^{2+} ATPase) ที่ผนังของร่างแหซาร์โคพลาซึม การนำเอาไอออนแคลเซียมกลับเข้าไปในร่างแหซาร์โคพลาซึมต้องใช้พลังงานจากเอทีพี และเมื่อไอออนแคลเซียมถูกนำกลับ ความเข้มข้นของไอออนแคลเซียมที่เส้นใยฝอยกล้ามเนื้อลดลง เกิดการคลายตัวของกล้ามเนื้อ เพราะส่วนหัวของไมโอซินไม่สามารถจับกับแอกติน หรือไม่เกิดสะพานเชื่อม

หากเอนไซม์แคลเซียมไอออน เอทีพีเอส หรือปั๊มสำหรับไอออนแคลเซียมไม่ทำงาน จะเกิดการจับกันของไมโอซิน และแอกตินอย่างต่อเนื่อง กล้ามเนื้อจะไม่มีการคลายตัวเรียก สภาวะการหดค้างของกล้ามเนื้อ (muscle contracture)

สภาพแข็งทื่อ (rigor) เป็นสภาวะที่กล้ามเนื้อแข็งเกร็งเนื่องจากกล้ามเนื้อขาดเอทีพี และฟอสโฟครีเอทีน (phosphoryl creatine) อย่างสิ้นเชิง พบเมื่อมีการอดอาหารอย่างรุนแรง สามารถเกิดขึ้นโดยไม่ต้องอาศัยกระบวนการควบคุมของการกระตุ้น และการหดตัว แต่การที่ไอออนแคลเซียมในเซลล์มีปริมาณสูง หรือไม่มีเอทีพีเพื่อแยกสะพานเชื่อมออกจากกัน ทำให้ขึ้นกล้ามเนื้อเกิดการแข็งเกร็ง หากพบในสัตว์ หรือมนุษย์ที่ตายแล้ว จะเรียกว่า สภาพแข็งทื่อหลังตาย (rigor mortis) เมื่อนำชิ้นเนื้อที่แข็งเกร็งนี้มาแช่ในสารละลายเอทีพีจะเกิดการคลายตัวได้



รูปที่ 7.21 สมบัติของไททิน (สีเหลือง) และทฤษฎีการเลื่อนตัวของเส้นใยกล้ามเนื้อ (ที่มา Caplan, 2014)

คุณสมบัติทางกลของกล้ามเนื้อลาย

1. ชนิดของการหดตัวของกล้ามเนื้อ (type of contraction)

การหดตัวของกล้ามเนื้อทำให้เกิดการหดสั้นลงของส่วนที่ทำให้ยึดหดได้ (contractile elements) เนื่องจากกล้ามเนื้อเองประกอบไปด้วย เนื้อเยื่อยืดหยุ่น (elastic tissue) และสารที่เป็นของหนืด ทำให้เกิดกลไกการหดตัวของกล้ามเนื้อ ตัวแปรที่ต้องนำมาพิจารณาในการหดตัวของกล้ามเนื้อ ได้แก่ เวลาที่ใช้ในการหดตัว (contraction time) เวลาที่ใช้ในการคลายตัว (relaxation time) ซึ่งเกี่ยวข้องกับความเร็วในการหดตัว (velocity of contraction) การเปลี่ยนแปลงความยาว (length change or displacement) และแรงจากการหดตัว (force production) จึงมีความเป็นไปได้ที่การหดตัวของกล้ามเนื้อจะเกิดได้โดยไม่ต้องมีการหดสั้นลงของกล้ามเนื้อทั้งหมดก็ได้ ดังนั้น หากพิจารณาในแง่ของการเคลื่อนไหว จะแบ่งการหดตัวของกล้ามเนื้อได้ 2 แบบ

1 การหดตัวพลวัต (static contraction) คือ ไม่มีการเคลื่อนไหวของข้อต่อบริเวณนั้นให้เห็น แต่มีความตึงในกล้ามเนื้อ เช่นการพยายามยกของหนักมาก ๆ มีแรงตึงเต็มที่ในกล้ามเนื้อ แต่ของไม่ขยับ

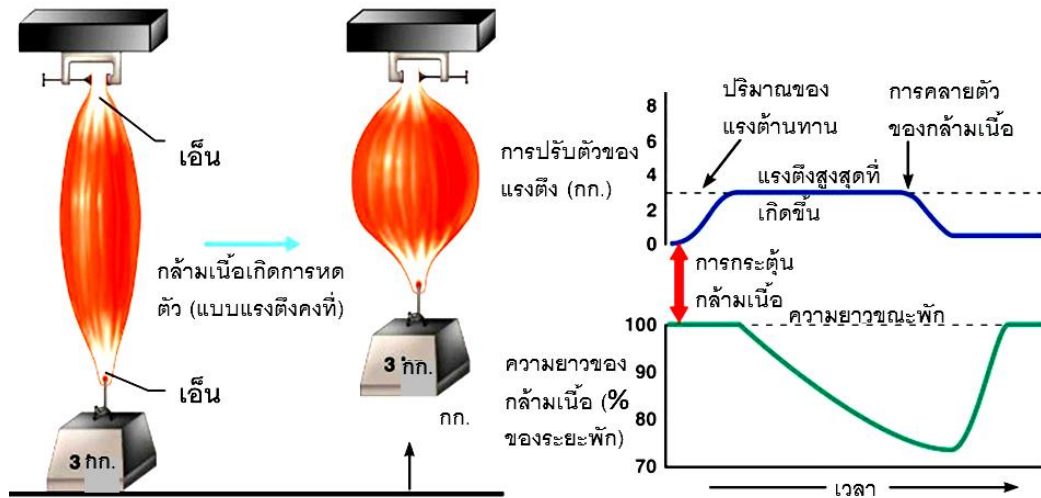
2 การหดตัวพลวัต (dynamic contraction) คือ มีการเคลื่อนไหวของข้อต่อบริเวณนั้น และมีความตึงในกล้ามเนื้อ เช่นการยกของเบา ๆ ลอยขึ้นจากพื้น ที่มีการงอของข้อต่อให้เห็น

เมื่อพิจารณาในแง่ของแรงตึงในกล้ามเนื้อ (muscle tone หรือ tension) จะแบ่งการหดตัวของกล้ามเนื้อได้ 2 แบบ คือ

1. การหดตัวแบบแรงตึงคงที่ (isotonic contraction) เป็นการหดตัวที่ความยาวของกล้ามเนื้อเปลี่ยนแปลง (varied muscle length) แต่แรงตึงภายในกล้ามเนื้อยังคงมีค่าเท่าเดิม (constant muscle tone) เกิดการหดตัวพลวัตให้เห็น คือ กล้ามเนื้อสั้นลง หรือยาวขึ้น ทำให้วัตถุเคลื่อนที่ จัตุรัสมีงานเกิดขึ้น

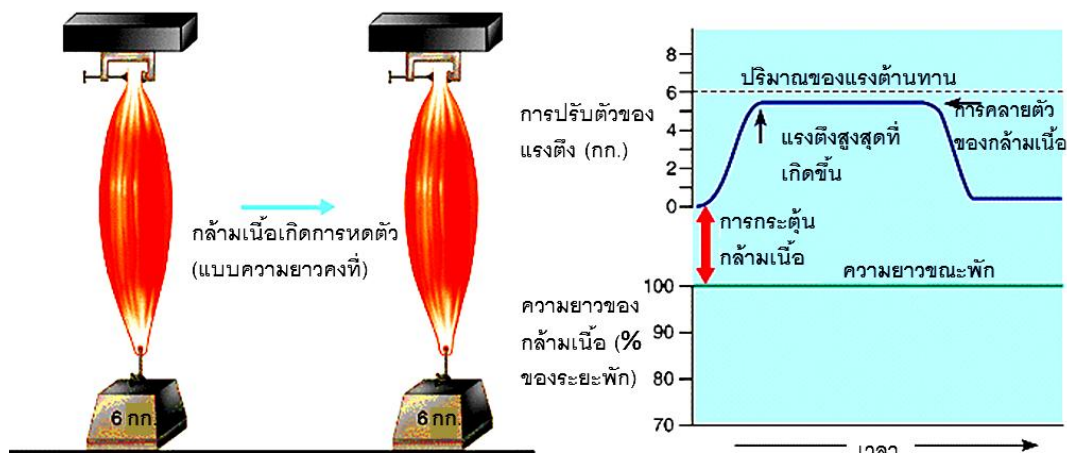
1.1 ถ้ากล้ามเนื้อหดสั้นลงเรียกว่า มีการเกร็งกล้ามเนื้อแบบหดสั้น (shortening contraction หรือ concentric contraction) เช่น สามารถยกของลอยขึ้นมาได้ มีการงอศอกให้เห็น

1.2 ถ้ากล้ามเนื้อยาวออกเรียกว่า มีการเกร็งกล้ามเนื้อแบบยืดออก (lengthening contraction หรือ eccentric contraction) เช่น พยายามวางของที่เรายกลอยขึ้นมาลง โดยการเหยียดศอกออก ของจะค่อย ๆ ลดต่ำลง ทั้ง ๆ ที่กล้ามเนื้อหดตัวอยู่ การหดตัวแบบนี้อาจส่งผลให้เกิดการบาดเจ็บฝีกขาตของใยกล้ามเนื้อได้



รูปที่ 7.22 การหดตัวของกล้ามเนื้อแบบแรงดึงคงที่ แต่กล้ามเนื้อหดสั้นลง (ที่มา: คัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

2. การหดตัวแบบความยาวคงที่ (isometric contraction) เป็นการหดตัวของกล้ามเนื้อที่มีความยาวกล้ามเนื้อคงที่ (constant muscle length) ความตึงในกล้ามเนื้อเพิ่มขึ้น (increased muscle tone) จึงไม่มีการเคลื่อนไหวให้เห็น (จัดเป็นการหดตัวพลวัติ) การหดตัวของกล้ามเนื้อแบบนี้เกิดเมื่อแรงต้าน หรือน้ำหนักของวัตถุที่ยกมีค่ามากกว่าแรงที่เกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อ การหดตัวนี้ไม่สามารถจะเคลื่อนวัตถุได้ จัดว่าไม่มีงานเกิดขึ้น ร่างกายสามารถพบในกล้ามเนื้อขาที่กำลังทำงานในขณะที่ยืน



รูปที่ 7.23 การหดตัวของกล้ามเนื้อชนิดที่มีความยาวกล้ามเนื้อคงที่ (ที่มา: คัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

การหดตัวของกล้ามเนื้อโดยที่ความเร็วในการหดตัวคงที่ (isokinetic contraction) คือการสั้นหดสั้นลงของกล้ามเนื้อ หรือความยาวของกล้ามเนื้อขณะที่เกิดการหดตัวมีอัตราคงที่ (constant velocity of shortening or lengthening contraction) มักเป็นการเคลื่อนไหวเชิงมุม ต้องอาศัยเครื่องมือที่ออกแบบมาเป็นพิเศษ (isokinetic machine) ในการสร้างการเคลื่อนไหวนี้ (จัดเป็นการหดตัวพลวัติ)



รูปที่ 7.24 เครื่องมือสร้างการหดตัวของกล้ามเนื้อโดยที่ความเร็วการหดตัวคงที่ (ที่มา University of Central Lancashire, 2014)

ในสภาพจริงขณะที่มนุษย์ทำงาน หรือเคลื่อนไหว จะมีการหดตัวของกล้ามเนื้อทั้ง 2 แบบ (mixed contraction) เช่น การยกของที่ไม่หนักขึ้นจากพื้น กล้ามเนื้อแขนจะต้องมีแรงดึงกล้ามเนื้อมากขึ้น โดยไม่มีการหดตัวช่วงนี้ เป็นการหดตัวแบบความยาวกล้ามเนื้อคงที่ เมื่อกล้ามเนื้อมีแรงดึงเพิ่มขึ้นมากกว่าน้ำหนักของสิ่งของที่จะยก ก็จะมีการหดตัวแบบแรงดึงกล้ามเนื้อคงที่ และต่อมา วัตถุก็จะถูกยกขึ้นจากพื้น การหดตัวของกล้ามเนื้อจะแรงมาก หรือน้อยเป็นสัดส่วนสัมพันธ์กับแรงดึงกล้ามเนื้อ คือ ถ้าแรงดึงกล้ามเนื้อมาก กล้ามเนื้อจะหดตัวได้มาก ถ้ากล้ามเนื้อมีแรงดึงกล้ามเนื้อน้อย การหดตัวจะลดลง จากการทดลองตรวจสอบการทำงานของกล้ามเนื้อ พบว่า แรงดึงกล้ามเนื้อมีความสัมพันธ์กับความยาวของกล้ามเนื้อ (length tension relationship)

เมื่อกล้ามเนื้อถูกกระตุ้น จะเกิดการตอบสนองของกล้ามเนื้อด้วยการหดตัว การหดตัวแต่ละครั้งของกล้ามเนื้อเรียกว่า การกระตุก (twitch) การหดตัวไม่ได้เกิดขึ้นที่หลังถูกกระตุ้น แต่จะมีระยะแฝง (latent period) อยู่ก่อนระยะหนึ่ง จึงจะเริ่มมีการหดตัว และเกิดแรงดึงของกล้ามเนื้อขึ้น การหดตัวของกล้ามเนื้อมี 2 ระยะ

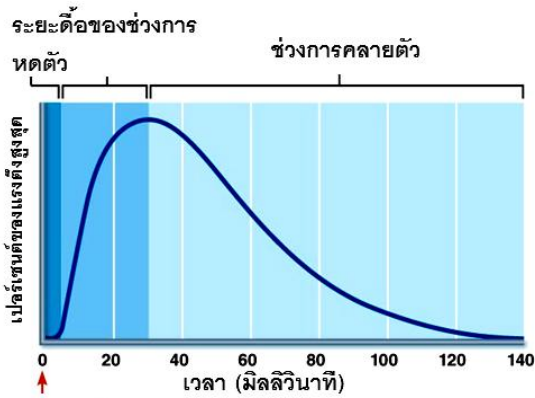
1. ระยะเวลาหดตัว (contractile time) คือ เวลาตั้งแต่กล้ามเนื้อเริ่มหดตัว จนกระทั่งกล้ามเนื้อหดตัวจนเกิดแรงดึงสูงสุด

2. ระยะเวลาคลายตัว (relaxation time) คือ ระยะเวลาหลังจากกล้ามเนื้อเกิดแรงดึงสูงสุด จนกล้ามเนื้อคลายตัว กล้ามเนื้อแต่ละตำแหน่งจะมีระยะเวลาของการหดตัวของกล้ามเนื้อต่างกัน เช่นกล้ามเนื้อตาจะหดและคลายตัวได้เร็วกว่ากล้ามเนื้ออื่น และกล้ามเนื้อโซเลียสที่ทำหน้าที่เกี่ยวกับการทรงตัว

การหดตัวของกล้ามเนื้อในร่างกายส่วนใหญ่ จะมีการทำงานทั้ง 2 ชนิดร่วมกัน นอกจากการทำงานบางระยะที่พบเพียงชนิดเดียว นอกจากนี้ การหดตัวของกล้ามเนื้อต่างชนิดกัน จะให้ผลที่แตกต่างกันไปด้วย ขึ้นอยู่กับองค์ประกอบต่อไปนี้ คือ

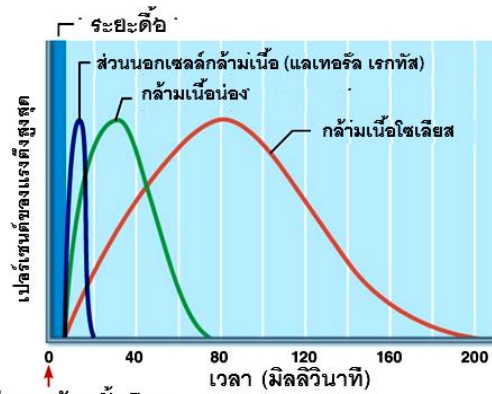
1. ความแรงของการกระตุ้น (strength)
2. ความเร็วของการกระตุ้น (speed)
3. ระยะเวลาของการกระตุ้น (duration)
4. น้ำหนักที่ถ่วงกล้ามเนื้อ (weight)
5. อุณหภูมิ (temperature)

โดยทั่วไปแล้ว ถ้าความแรงของการกระตุ้นมีค่อนข้างมาก การหดตัวของกล้ามเนื้อจะค่อนข้างมากตามไปด้วย แต่ถ้ากระตุ้นในระยะเวลาอันยาวนานพอควรจะทำให้การหดตัวของกล้ามเนื้อแรงที่สุด น้ำหนักที่เหมาะสมมีความจำเป็น เพื่อทำให้เกิดการตอบสนองที่ดีที่สุด แต่ถ้าเพิ่มน้ำหนักเกินขีดจำกัดจะทำให้ความสูงของการหดตัวมีน้อยลง กล้ามเนื้อจะทำงานได้ดีที่สุด เมื่ออยู่ในอุณหภูมิที่พอเหมาะประมาณ 37⁰ เซลเซียส ถ้าสูงกว่านี้จะทำให้กล้ามเนื้อสูญเสียความรู้สึกต่อสิ่งเร้าไป และทำหน้าที่เสื่อมลง หรือหดตัวได้น้อยลง



กระตุ้นครั้งเดียว

(ก) คลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อแสดงระยะทั้ง 3 ของการหดตัวแบบความยาวคงที่



กระตุ้นครั้งเดียว

(ข) เปรียบเทียบความสัมพันธ์ของช่วงเวลากการหดตัวของกล้ามเนื้อ 3 ชนิด

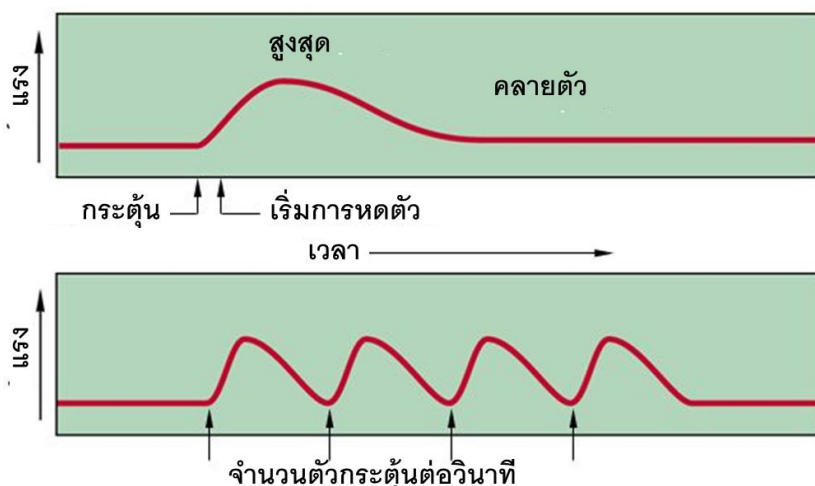
รูปที่ 7.25 ระยะแฝง ระยะหดตัว และระยะคลายตัวของกล้ามเนื้อลาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

การรวมแรงการหดตัวของกล้ามเนื้อ (summation of contractions)

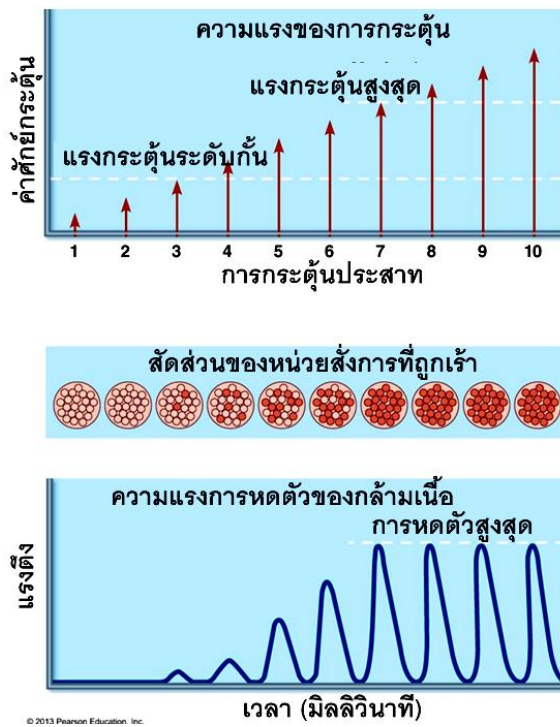
ปัจจัยที่ทำให้เกิดแรงจากการหดตัวของมัดกล้ามเนื้อ ประกอบด้วย

1. ค่าการรวมหน่วยมอเตอร์ (motor unit summation)

กล้ามเนื้อแต่ละมัด มีหน่วยย่อยที่ทำงานร่วมกันเป็นจำนวนมาก แต่ละหน่วยมีระดับการตอบสนองต่อระดับกันที่ต่างกัน ความแรงของการหดตัวของมัดกล้ามเนื้อจึงขึ้นกับแรงที่มากระตุ้น หากตัวกระตุ้นมีแรงมาก หน่วยมอเตอร์ย่อยที่จะตอบสนองต่อแรงกระตุ้นก็จะมีมากขึ้นตามไปด้วย หากกล้ามเนื้อถูกกระตุ้นด้วยแรงที่ต่ำเกินไป (subthreshold stimulus) กล้ามเนื้อจะไม่ตอบสนองต่อตัวกระตุ้น แต่ถ้ามีการเพิ่มแรงของตัวกระตุ้น จนกล้ามเนื้อตอบสนองต่อการกระตุ้นนั้นด้วยการหดตัว ความแรงของตัวกระตุ้นนั้นจะเท่ากับระดับกัน (threshold stimulus) การเพิ่มแรงกระตุ้นมากขึ้นเรื่อย ๆ จะทำให้กล้ามเนื้อหดตัวแรงขึ้นเรื่อย ๆ จนกระทั่งถึงระดับความแรงหนึ่ง การหดตัวของกล้ามเนื้อจะไม่เพิ่มขึ้นอีก แม้ว่าจะมีการเพิ่มแรงกระตุ้นเท่าใดก็ตาม ความแรงของตัวกระตุ้นที่ทำให้กล้ามเนื้อหดตัวได้สูงสุด (maximum stimulus) ถือว่า เป็นแรงที่กระตุ้นให้ทุกหน่วยมอเตอร์ทำงาน (motor unit summation) นั่นคือ ทุกหน่วยมอเตอร์เกิดการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นแล้ว



รูปที่ 7.26 การกระตุ้นของกล้ามเนื้อ (twitch) 1 จังหวะ (บน) และต่อเนื่องด้วยความถี่คงที่ (ล่าง) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)



รูปที่ 7.27 การรวมหน่วยมอเตอร์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Human Anatomy Library 99, 2016)

2. ค่ารวมแรงหดตัวของเซลล์กล้ามเนื้อ (contraction summation)

การที่เซลล์กล้ามเนื้อถูกกระตุ้นหลายครั้งด้วยตัวกระตุ้นที่มีความถี่สูง จะพบว่า แรงดึงที่เกิดจากการหดตัว มีค่าสูงกว่าแรงดึงที่เกิดจากการกระตุ้นเพียงครั้งเดียว เนื่องจากการรวมแรงของการหดตัว การรวมตัวของแรงดึง อาจเป็นแบบไม่สมบูรณ์ (incomplete tetanus) หรือแบบสมบูรณ์ (complete tetanus) อัตราส่วนของแรงในระหว่างการหดตัวของกล้ามเนื้อ (tetanus) และการกระตุ้นจะมาก หรือน้อย ขึ้นอยู่กับชนิดของกล้ามเนื้อ เช่น กล้ามเนื้อที่กระตุ้นเร็ว (fast twitch muscle) ของกบ จะมีอัตราส่วนการหดตัว:การกระตุ้น (tetanus:twitch) เป็น 2:1

กล้ามเนื้อจะกระตุ้นแรงขึ้น เมื่อความถี่ของการกระตุ้นเพิ่มขึ้น ซึ่งสามารถอธิบายได้ โดยอาศัยสมมติฐานแบบจำลอง 2 ส่วนประกอบ (two component model) ของเอ.วี. ฮิลล์ (A.V. Hill) ที่ได้อธิบายว่า กล้ามเนื้อประกอบด้วย ส่วนประกอบย่อย 2 ส่วน คือ

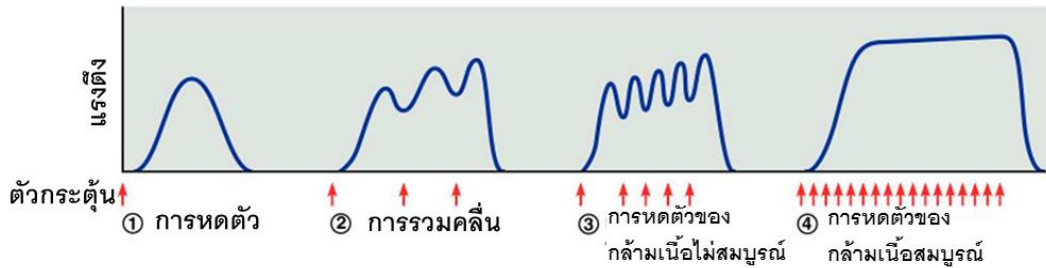
1. ส่วนประกอบที่ยืดหดได้ (contractile component, CC) ที่ประกอบด้วย เส้นใยกล้ามเนื้อ และ
2. ส่วนประกอบที่ยืดหยุ่นได้ (elastic component) ที่ยังสามารถแบ่งออกได้อีกเป็น 2 ชนิดย่อย คือ

2.1 เส้นใยยืดหยุ่นที่เรียงตัวต่อกับส่วนประกอบที่ยืดหดได้แบบอนุกรม หรือเอสซีซี (serial elastic component, SEC) พบในส่วนของเอ็นที่ยึดส่วนปลายทั้ง 2 ข้างของกล้ามเนื้อ ช่วยให้เกิดการสะท้อนแรงดึงเมื่อกล้ามเนื้อหดตัว และ

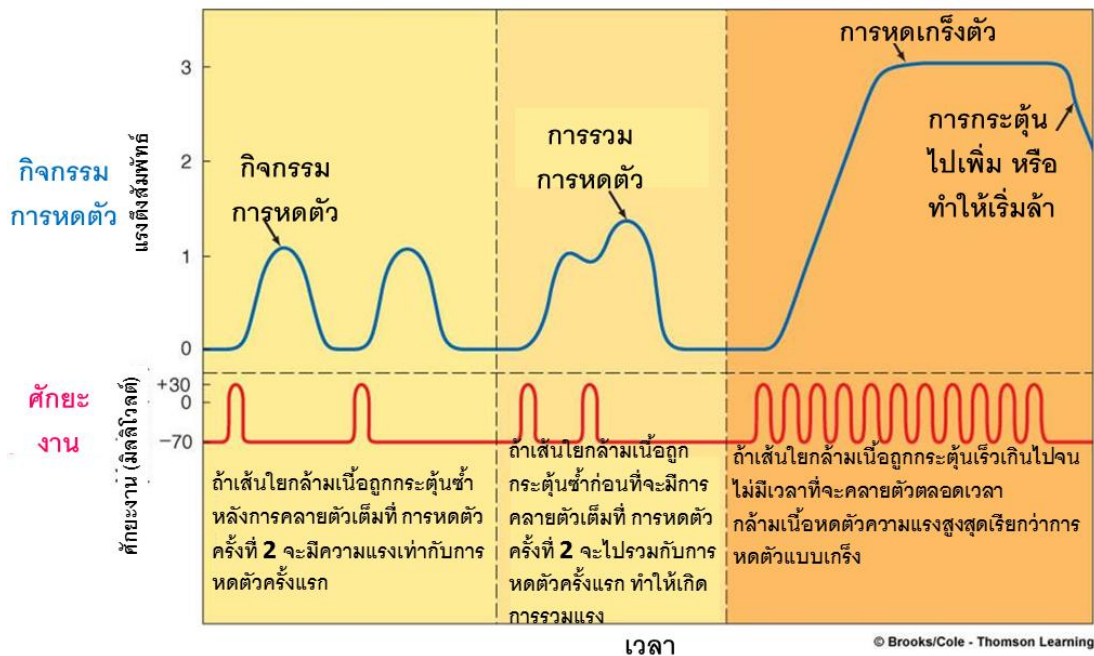
2.2 เส้นใยยืดหยุ่นที่เรียงตัวต่อกับส่วนประกอบที่ยืดหดได้แบบขนาน หรือพีอีซีซี (parallel elastic component, PEC) คือ ส่วนของเยื่อหุ้มใยกล้ามเนื้อ และเนื้อเยื่อเกี่ยวพันอื่น ๆ ที่แทรกตัวอยู่ระหว่างกล้ามเนื้อ เป็นส่วนที่ทำให้เกิดแรงดึงเมื่อมีการยืดตัวของกล้ามเนื้อ

เมื่อกำลังถูกกระตุ้น ส่วนประกอบที่ยืดหดได้จะตอบสนองโดยการกระตุ้นทันที แต่แรงดึงที่เกิดจากการกระตุ้นของส่วนประกอบที่ยืดหดได้จะยังไม่ปรากฏ จนกระทั่งเวลาผ่านไประยะหนึ่ง เนื่องจากต้องรอให้ส่วนประกอบที่ยืดหดได้แบบอนุกรมยืดตัวก่อน ทั้งนี้เพราะ แรงที่เกิดจากการหดตัวของส่วนประกอบที่ยืดหดได้ในช่วงแรกจะมีการสูญเสียไปในการดึงให้เกิดการดึงตัวของส่วนประกอบที่ยืดหดได้แบบอนุกรม เมื่อทำการบันทึกการกระตุ้นของกล้ามเนื้อในแต่ละครั้ง จึงพบแรงที่วัดได้จากการดึงตัวของกล้ามเนื้อต่ำกว่าแรงดึงตัวที่เกิดจริงอยู่เป็นอันมาก เมื่อทำการทดลองต่อโดยใช้แรงไปกระตุ้นกล้ามเนื้อซ้ำ ๆ กล้ามเนื้อที่ยังคงหดตัวอยู่ ยังคงคลายตัวได้ไม่เต็มที่

พลังงานที่เคยใช้ในการทำให้ส่วนประกอบที่ยึดหดได้แบบอนุกรมดึงตัวจะลดลง หรือแม้กระทั่งไม่มีการสูญเสียพลังงานสำหรับกิจกรรมนั้นไปเลย เมื่อใช้ความถี่ของการกระตุ้นที่สูงพอ แรงที่เกิดจากการหดตัวของส่วนประกอบที่ยึดหดได้ จะใช้สำหรับการหดตัวในครั้งต่อไปทันที เกิดการรวมแรงกับแรงที่เกิดจากการหดตัวในครั้งก่อนหน้านี้ จนสามารถเกิดการหดตัวในครั้งต่อไปด้วยแรงดึงที่สูงขึ้น

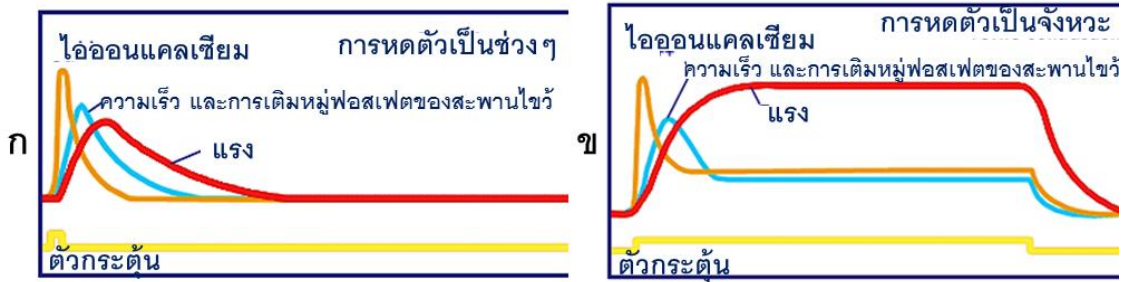


รูปที่ 7.28 การหดตัวของกล้ามเนื้อหลายที่เกิดจากการเพิ่มจำนวนของตัวกระตุ้น (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)



รูปที่ 7.29 ความสัมพันธ์ระหว่าง การหดตัวของกล้ามเนื้อหลายจากการเพิ่มจำนวนของตัวกระตุ้น และศักยะงาน (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

การเพิ่มความถี่ของตัวกระตุ้นทำให้เกิดการสะสมของไอออนแคลเซียมในซาร์โคพลาซึมให้อยู่ในระดับสูงเป็นเวลานาน จนกว่าจะหยุดกระตุ้น ในกรณีที่กระตุ้นกล้ามเนื้อด้วยความถี่ต่ำ ไอออนแคลเซียมซึ่งหลั่งออกจากร่างแหซาร์โคพลาซึมในแต่ละครั้งของการกระตุ้นเรียกว่า แคลเซียมพัลส์ (calcium pulse) จะถูกนำกลับเข้าไปในร่างแหซาร์โคพลาซึม ทำให้กล้ามเนื้อเกิดการคลายตัว ก่อนที่ศักยะงานตัวถัดไปจะมาถึงเป็นช่วง ๆ (phasic contraction) เมื่อกระตุ้นกล้ามเนื้อด้วยความถี่สูง ไอออนแคลเซียมที่หลังจากร่างแหซาร์โคพลาซึมที่ถูกกระตุ้นในครั้งแรก ยังกลับเข้าสู่ร่างแหซาร์โคพลาซึมไม่หมด แต่มีการหลั่งไอออนแคลเซียมจากร่างแหซาร์โคพลาซึมเพิ่มขึ้นเนื่องจาก ถูกกระตุ้นในครั้งถัด ๆ มา ทำให้ปริมาณไอออนแคลเซียมในซาร์โคพลาซึมสูงขึ้น การหดตัวของซาร์โคเมียร์จึงเพิ่มขึ้นเป็นจังหวะ (tonic contraction)



รูปที่ 7.30 การกระตุ้นกล้ามเนื้อเพียงครั้งเดียว (A) และกระตุ้นต่อเนื่องกันหลายครั้ง (B)
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Berne และ Levy, 1993)

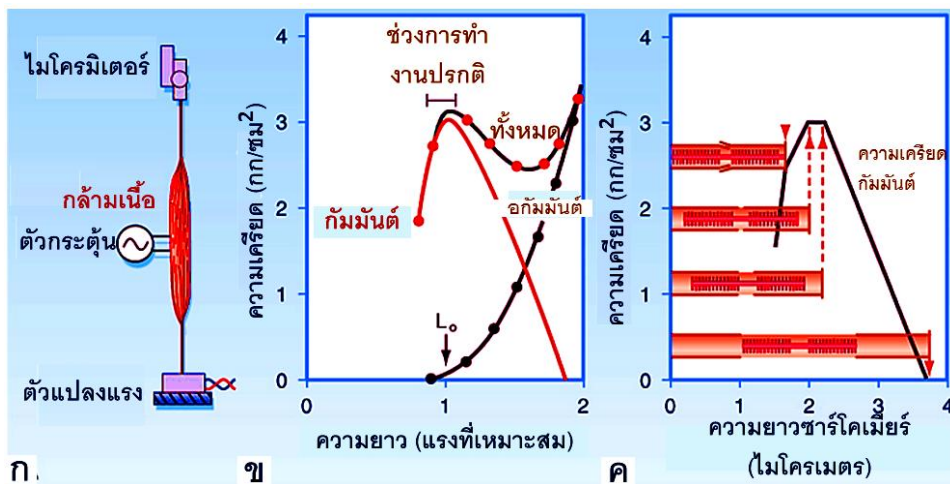
ความสามารถในการหดตัวของกล้ามเนื้อ

ปัจจัยสำคัญที่มีผลต่อการหดตัวของกล้ามเนื้อ (inotropy หรือ contractility) ที่จะกล่าวถึงในช่วงต่อไป คือ แรง ความยาว และเวลา เมื่อวิเคราะห์ความสัมพันธ์ของปัจจัยทั้ง 3 โดยควบคุมปัจจัยหนึ่งให้มีค่าคงที่ เพื่อดูผลของอีกปัจจัย พบว่ามีผลดังต่อไปนี้

1. ความสัมพันธ์ระหว่างแรงบีบตัว และความยาวของกล้ามเนื้อ (force-length relationship)

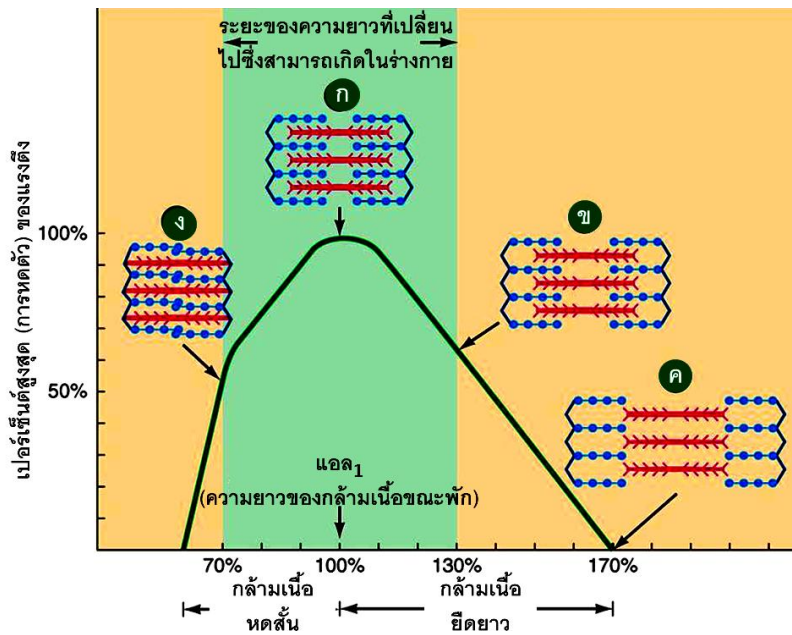
ความยาวของกล้ามเนื้อในช่วงที่ถูกกระตุ้น มีผลต่อความสามารถในการหดตัวของกล้ามเนื้อ โดยปกติความยาวของกล้ามเนื้อในระยะพัก (resting length) จัดว่าเป็นความยาวที่เหมาะสมที่สุด (optimal length, L_0) ของมัดกล้ามเนื้อต่อการทำงาน เพราะเมื่อถูกกระตุ้น จะให้ค่าแรงตึงสูงสุด ถ้ากล้ามเนื้อสั้น หรือยาวกว่านี้ จะทำให้ค่าแรงตึงลดลง แรงตึงที่เกิดจากการยึดตัวของกล้ามเนื้อในระยะพัก หรือแรงตึงกัมมันต์ (passive tension) และแรงตึงที่เกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อหลังถูกกระตุ้น หรือแรงตึงกัมมันต์ (active tension) รวมกันเป็นแรงตึงรวม (total tension) จากการทดลองพบว่า ค่าของแรงตึงกัมมันต์จะเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ เมื่อความยาวของกล้ามเนื้อเพิ่มขึ้น จนกระทั่งถึงจุดหนึ่ง ซึ่งเป็นจุดที่มีค่าแรงตึงสูงสุด เชื่อว่า ความยาวของกล้ามเนื้อในขณะนั้นมีค่าเท่ากับ หรือใกล้เคียงกับความยาวของกล้ามเนื้อนั้นขณะที่อยู่ในร่างกาย

ความสัมพันธ์ระหว่างแรงตึงที่เกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อยังอาจดูได้จาก ความยาวของซาร์โคเมียร์ และจำนวนการเกิดสะพานเชื่อม



รูปที่ 7.31 การเตรียมกล้ามเนื้อเพื่อศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างการหดตัว และความยาวของกล้ามเนื้อ (พ) การหดตัวของกล้ามเนื้อ และความยาวของกล้ามเนื้อเมื่อถูกกระตุ้นในเวลาสั้น ๆ (ข) ความสัมพันธ์ของแรงที่เกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อ และความยาวของซาร์โคเมียร์ (ค)

(ที่มา: ดัดแปลงจาก Human Anatomy Library 99, 2016)

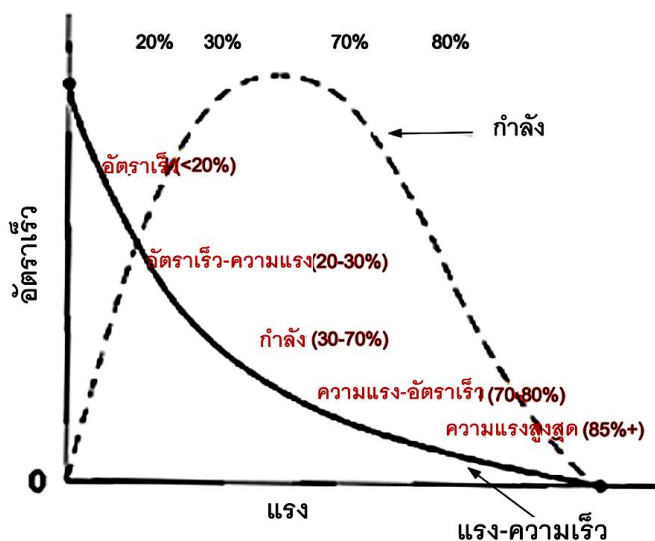


รูปที่ 7.32 ความสัมพันธ์ของแรงที่เกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อ และความยาวของซาร์โคเมียร์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

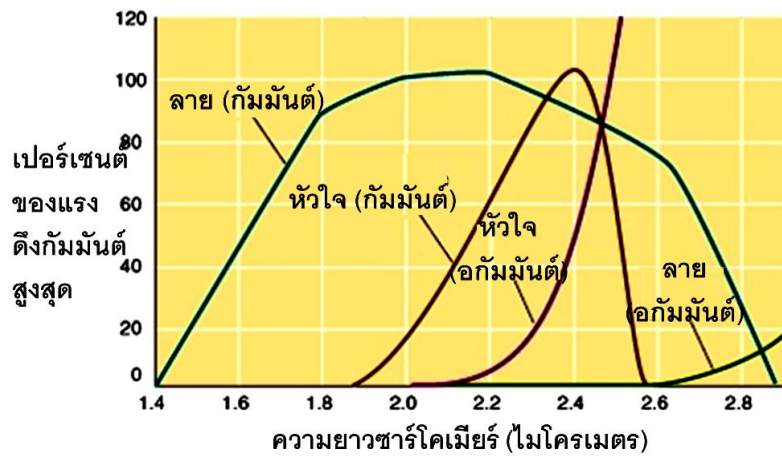
2. ความสัมพันธ์ระหว่างแรง และความเร็วในการหดตัวของกล้ามเนื้อ

ความเร็วในการหดตัวของกล้ามเนื้อขึ้นอยู่กับน้ำหนักของวัตถุที่กล้ามเนื้อรับไว้ขณะที่มีการหดตัว เมื่อทำการทดลองเพื่อหาความสัมพันธ์ระหว่างแรง และความเร็วในการหดตัวของกล้ามเนื้อ (force-velocity relationship) พบว่า เมื่อปรับความยาวของกล้ามเนื้อให้เหมาะสมเพื่อให้กล้ามเนื้อหดตัวได้แรงตึงสูงสุดเมื่อกระตุ้นให้กล้ามเนื้อหดตัว พบว่า กล้ามเนื้อจะหดตัวเร็วที่สุดเมื่อไม่มีการถ่วงน้ำหนัก ($load_0$) และจะมีการหดตัวได้ช้าที่สุดหรือไม่มีการหดตัวเลย เมื่อน้ำหนักที่ถ่วงเท่ากับ หรือมากกว่าแรงที่กล้ามเนื้อทำได้ (maximal force, F_0) จากการศึกษา พบว่า กล้ามเนื้อจะเริ่มเกิดการยึดตัวเมื่อน้ำหนักที่ถ่วงมีค่ามากกว่า $1.6 F_0$

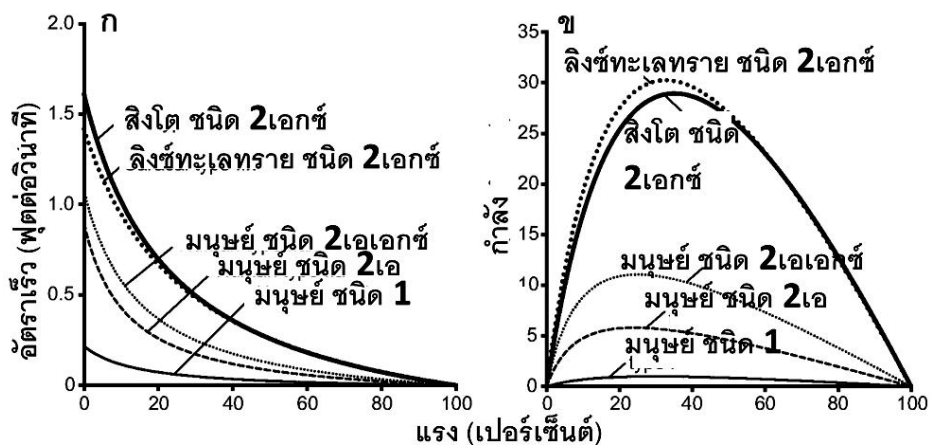
ความสัมพันธ์ระหว่างแรง และความเร็วในการหดตัวของกล้ามเนื้อเป็นสมบัติเชิงกล ที่เป็นผลรวมของการเกิดสะพานเชื่อมระหว่างแอกติน และไมโอซิน นั่นคือ ความเร็วของการหดตัวของกล้ามเนื้อจะเป็นสัดส่วนตรงกับความเร็วนៃการเกิดวงรอบสะพานเชื่อม ซึ่งความเร็วของการเกิดวงรอบนี้ จะถูกกำหนดโดยการทำงานของเอนไซม์ไมโอซินเอทีพีเอส (myosin ATPase) ที่อยู่ในกล้ามเนื้อนั่นเอง



รูปที่ 7.33 ความสัมพันธ์ระหว่างแรง และความเร็วการหดตัวของกล้ามเนื้อ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Troy, 2012)



รูปที่ 7.34 เปรียบเทียบความสัมพันธ์ระหว่างความยาว และแรงดึงระหว่างกล้ามเนื้อลาย และกล้ามเนื้อหัวใจ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Borycki และ Cambray-Deakin, 2011)



รูปที่ 7.35 กราฟความสัมพันธ์ระหว่างแรง และความเร็วต่อการหดตัวของกล้ามเนื้อในสัตว์บางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Troy, 2012)

พลังงานศาสตร์การหดตัวของกล้ามเนื้อ (energetics of muscle contraction)

กล้ามเนื้อสามารถหดตัวได้จากการเปลี่ยนรูปพลังงาน จากพลังงานเคมีให้เป็นพลังงานกล ทำให้เกิดงานในการหดตัวของกล้ามเนื้อ นอกจากจะได้ออกงาน ยังได้พลังงานความร้อนด้วย ความร้อนที่เกิดจากการหดตัว และคลายตัวของกล้ามเนื้อลายนี้ เป็นกลไกอย่างหนึ่งที่ใช้ในการรักษาอุณหภูมิกาย ดังที่กล่าวแล้วว่า ผลจากการหดตัวของกล้ามเนื้อ คือ งาน ในแง่ของพลังงานศาสตร์ งานเป็นผลลัพธ์ที่มาจากความสัมพันธ์ของแรง และระยะทาง ในสัตว์ต่าง ๆ รวมถึงมนุษย์ งานที่เกิดขึ้นจากการหดตัวของกล้ามเนื้อลาย คือ การเคลื่อนไหวของร่างกาย การเคลื่อนที่ต้านแรงเสียดทาน รวมทั้งการหดตัวของกล้ามเนื้อ เพื่อใช้ในการเร่งให้วัตถุเกิดการเคลื่อนที่ เช่นการขว้างก้อนหิน

กำลัง (power) คือ การทำงานของกล้ามเนื้อในหนึ่งหน่วยเวลา

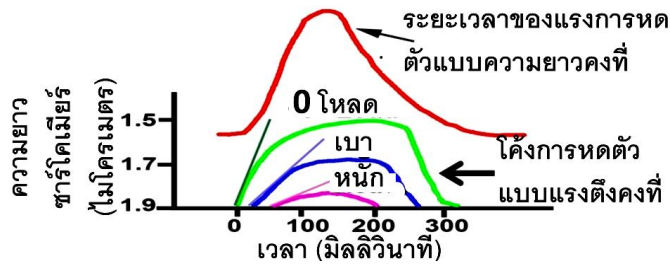
ประสิทธิภาพในการทำงานของกล้ามเนื้อ

กล้ามเนื้อทำงานต่อหน่วยเวลาได้สูงที่สุดเมื่อ กล้ามเนื้อมีการหดตัวแบบแรงดึงคงที่ ในขณะที่มีน้ำหนักถ่วงอยู่ที่ $0.3 F_0$ ซึ่งที่จุดนี้ กล้ามเนื้อจะใช้พลังงานเคมีไป 45% ของพลังงานที่ได้จากการสลายเอทีพี กล้ามเนื้อมีประสิทธิภาพในการทำงานอย่างสูงสุด

การหาประสิทธิภาพในการทำงานของกล้ามเนื้อหาได้จาก อัตราส่วนระหว่างงานที่กล้ามเนื้อทำได้ กับพลังงานเคมีที่ใช้ไป ดังสูตรต่อไปนี้

$$\text{Mechanical efficiency} = \text{work done} / \text{total energy expenditure}$$

ประสิทธิภาพการทำงานของกล้ามเนื้อ จะต่ำสุด หรือมีค่าเท่ากับศูนย์ เมื่อกล้ามเนื้อหดตัวแบบแรงดึงคงที่ (isometric) หรือขณะที่กล้ามเนื้อหดตัวโดยไม่มีน้ำหนักถ่วง พลังงานที่ใช้ไปทั้งหมดจะถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานความร้อน



รูปที่ 7.36 กราฟเปรียบเทียบการหดตัวแบบแรงดึงคงที่ของกล้ามเนื้อ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Axelodo, n.d.)

แหล่งพลังงานของกล้ามเนื้อ

แหล่งพลังงานหลักของกล้ามเนื้อได้มาจาก กลูโคสที่เปลี่ยนรูปมาจากอาหารที่สัตว์กินเข้าไป ส่วนที่เหลือคือ กรดไขมัน หรือพลังงานที่สะสมไว้ในรูปของไกลโคเจน สารเหล่านี้จะให้พลังงานแก่กล้ามเนื้อในรูปของเอทีพี กล้ามเนื้อที่อยู่ในระยะพัก จะใช้เอทีพีในการรักษาความเข้มข้นของสารระหว่างผนังเซลล์ตามความลาดเอียงความเข้มข้นของสาร นอกจากรักษาความเข้มข้นของสารแล้ว เอทีพียังถูกใช้ในกระบวนการสะพานเชื่อม และการดึงกลับไอออนแคลเซียมเข้าสู่ร่างแหซาร์โคพลาซิม ทั้งนี้ กล้ามเนื้อจะมีเอทีพีที่สะสมในเซลล์ประมาณ 5 มิลลิโมลาร์ ซึ่งใช้ทำงานได้เพียงไม่กี่วินาทีเท่านั้น กล้ามเนื้อจึงต้องมีการสร้างพลังงานจากกระบวนการไกลโฆมา (Lohman) เพื่อให้ได้เอทีพีจากการเติมหมู่ฟอสเฟตที่ได้จากครีเอทีนฟอสเฟต (creatine phosphate) ให้กับเอทีพี โดยอาศัยเอนไซม์ครีเอทีนไคเนส (creatine kinase) ซึ่งจะเป็นการรักษาระดับของเอทีพีให้อยู่ที่ระดับ 3-5 มิลลิโมลาร์ ให้มีระดับพลังงานเพียงพอสำหรับการหดตัวของกล้ามเนื้อในช่วงการเริ่มต้นหดตัว 2-3 ครั้งเท่านั้น หากมีความจำเป็นต้องใช้พลังงานสำหรับการหดตัวของกล้ามเนื้อเป็นจำนวนมาก จะต้องสร้างเอทีพีจากขบวนการเติมหมู่ฟอสเฟตแบบใช้ออกซิเจน (oxidative phosphorylation) และกระบวนการสร้างพลังงานโดยไม่ใช้ออกซิเจนผ่านวิถีไกลโคไลซิส ปรกติแล้ว กล้ามเนื้อจะมีการสะสมพลังงานไว้ในรูปของไกลโคเจน ซึ่งเมื่อมีการสลายตัวแล้วจะให้ผลผลิตสุดท้ายเป็นเอทีพีเช่นกัน

พลังงานที่ได้จากการหายใจโดยไม่ใช้ออกซิเจนจะน้อยมาก เมื่อเทียบกับแบบที่ใช้ออกซิเจน แต่กระบวนการนี้มีความสำคัญต่อการหดตัวของกล้ามเนื้อในช่วงที่ร่างกายขาดออกซิเจน เช่นในช่วงที่มีการออกกำลังกายอย่างหนัก ในระยะเวลาอันสั้นเป็นอย่างมาก

เซลล์กล้ามเนื้อลาย (muscle fiber)

1. ชนิดของเซลล์กล้ามเนื้อลาย

เนื่องจากกล้ามเนื้อในร่างกายสัตว์แต่ละตำแหน่งมีความเข้มข้นของสีแตกต่างกันออกไป คือ บางแห่งมีสีแดงจัด ในขณะที่บางแห่งมีสีซีด รวมถึงการหดตัวที่แตกต่างกัน เมื่อแบ่งกล้ามเนื้อลายออกตามสี ดังที่นักวิทยาศาสตร์ในยุคก่อนจำแนกเซลล์กล้ามเนื้อลายไว้ จะแบ่งออกได้เป็น 2 ชนิด ตามความเข้มข้นของสี คือ

- 1) เซลล์กล้ามเนื้อสีแดง และ
- 2) เซลล์กล้ามเนื้อสีขาว

การที่เซลล์กล้ามเนื้อลายถูกจำแนกเป็นสีแดง และสีขาว เนื่องจากการสังเคราะห์ที่ประกอบเป็นส่วนใหญ่ของเซลล์กล้ามเนื้อลาย ในการจำแนกเซลล์กล้ามเนื้อลายประเภทนี้ เมื่อนำมารวมกับความสามารถในการหดตัว ในปัจจุบัน การจำแนกเซลล์กล้ามเนื้อลายจึงได้เปลี่ยนจากระบบเก่า จากการจำแนกเซลล์กล้ามเนื้อลายตามสี เป็นการจำแนกตามลักษณะการทำงานของเซลล์กล้ามเนื้อลาย พบว่า เซลล์กล้ามเนื้อลายสีขาว ซึ่งเป็นเซลล์กล้ามเนื้อลายที่หดตัวเร็ว สามารถแบ่งย่อยออกไปได้อีก 2 ชนิด โดยเซลล์กล้ามเนื้อสีขาวทั้ง 2 ชนิด มีความแตกต่างกันในด้านการทำหน้าที่ทางแง่สรีรวิทยา คือ

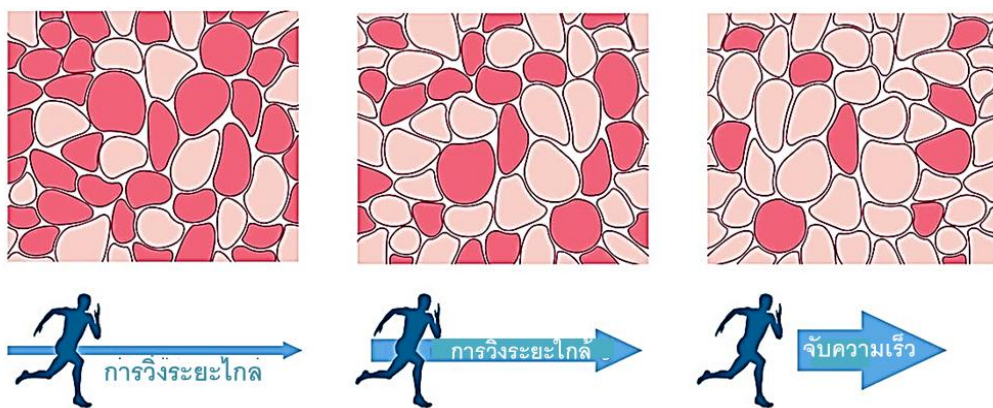
1) เซลล์กล้ามเนื้อลายสีแดง จัดเป็นเส้นใยกล้ามเนื้อลายที่กระตุกตัวช้า (slow twitch fiber) หรือที่เรียกว่า เส้นใยแบบเอสที (ST fiber) เส้นใยกล้ามเนื้อลายชนิดสีแดง เป็นเส้นใยกล้ามเนื้อลายที่เหมาะสมกับการ

ทำงานระยะยาว จะพบมากในกล้ามเนื้อลายที่ช่วยในการคงรูปร่าง และกล้ามเนื้อลายที่มีหน้าที่ต่อต้านแรงโน้มถ่วงของโลก และ

2) เซลล์กล้ามเนื้อลายสีขาว จัดเป็นเส้นใยกล้ามเนื้อลายที่หดตัวเร็ว (fast twitch fiber) หรือเรียกย่อ ๆ ว่า เส้นใยแบบเอฟที (FT fiber) เส้นใยสีขาวมักพบมากในกล้ามเนื้อที่ทำหน้าที่เกี่ยวกับการงอ



รูปที่ 7.37 ชนิดของกล้ามเนื้อแบ่งตามความเข้มข้นของสี (ที่มา: ดัดแปลงจาก Axelodo, n.d.)



รูปที่ 7.38 เปรียบเทียบการใช้งานของกล้ามเนื้อลายชนิดต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Magness, 2014)

ปีเตอร์ และคณะ (1972) ได้จำแนกเส้นใยกล้ามเนื้อลายตามลักษณะการทำงานให้เห็นได้ชัดเจน 3 ชนิด คือ

1. เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบหดตัวช้า และต้องใช้ออกซิเจนช่วยในการหดตัว (slow, oxidative fiber) หรือที่เรียกย่อ ๆ ว่า เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ (SO fiber)
2. เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบหดตัวเร็ว และต้องใช้ออกซิเจนตลอดจนกลูโคสช่วยในการหดตัว (fast, oxidative, glycolytic fiber) หรือที่เรียกย่อ ๆ ว่า เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอฟโอจี (FOG fiber) และ
3. เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบหดตัวเร็ว และต้องใช้กลูโคสช่วยในการหดตัวเพียงชนิดเดียว (fast, glycolytic fiber) หรือที่เรียกย่อ ๆ ว่า เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอฟจี (FG fiber)

ดูโบวิตซ์ และบรูค (1973) ได้เรียกเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอว่า เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบที่ 1 (type I) และได้เรียกเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอฟโอจี และแบบเอฟจีว่า เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบ 2 เอ และแบบ 2 บี (Type II a และ Type II b) ตามลำดับ

จากตารางที่ 7.1 จะเห็นได้ว่า เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ มีความสามารถในการผลิตพลังงานแบบใช้ออกซิเจนได้สูง ทั้งนี้เพราะ เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอมีจำนวนไมโทคอนเดรียมาก และมีเอนไซม์ที่จำเป็นสำหรับการสลายไขมัน และคาร์โบไฮเดรตให้เป็น คาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำ ซึ่งการสลายไขมัน และคาร์โบไฮเดรตนี้ ต้องใช้ออกซิเจนเข้ามาช่วย ทั้งนี้ เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ มีหลอดเลือดฝอยมาหล่อเลี้ยงเป็นจำนวนมาก ดังนั้น บริเวณเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ จึงมีออกซิเจนเพียงพอสำหรับการสลายไขมัน และคาร์โบไฮเดรต

เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ ไม่มีความสามารถในการผลิตพลังงานแบบไร้ออกซิเจน หรือพลังงานที่ช่วยให้กล้ามเนื้อลายหดตัวอย่างรวดเร็ว เพราะเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ มีไกลโคเจนสะสมอยู่น้อยมาก และมี

ความสามารถในการสร้างพลังงานโดยการสลายคาร์โบไฮเดรตเป็นกรดแลกติกน้อย ส่วนเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอพโอจี และเอพจันั้น มีความสามารถแตกต่างจากเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ คือ เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอพโอจีสามารถผลิตพลังงานได้ทั้งแบบใช้ออกซิเจน คือ มีการใช้ออกซิเจนเป็นตัวสันดาปให้เกิดพลังงาน และแบบไม่ใช้ออกซิเจน คือ มีการสลายคาร์โบไฮเดรตเป็นกรดแลกติก ส่วนเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอพจี เป็นเส้นใยกล้ามเนื้อลายที่เหมาะสมสำหรับกิจกรรมที่ต้องใช้พลังงานแบบที่ต้องการใช้ทันทีทันใด เพราะเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบนี้มีจำนวนไมโทคอนเดรียน้อย และมีความสามารถในการสลายคาร์โบไฮเดรตสูง ในกรณีที่ขาดออกซิเจน เส้นใยกล้ามเนื้อลายทั้งแบบเอพโอจี และแบบเอพจีมีไกลโคเจนเก็บสะสมเป็นจำนวนมาก จึงเหมาะสำหรับการผลิตพลังงานที่ต้องนำไปใช้อย่างรวดเร็ว

ตารางที่ 7.1 คุณสมบัติของเซลล์กล้ามเนื้อลายทั้ง 3 ชนิด

ลักษณะ	หดตัวช้า อาศัยออกซิเจน type I (red)	หดตัวเร็ว อาศัยออกซิเจน typyr IIA (red)	หดตัวเร็ว ใช้กลูโคส type IIX (white)
เส้นผ่านศูนย์กลาง	เล็ก	กลาง	ใหญ่
ความหนาของแถบซี	กว้าง	กลาง	แคบ
ปริมาณไกลโคเจน	ต่ำ	กลาง	สูง
ความต้านทานต่อความล้า	สูง	กลาง	ต่ำ
หลุดเลือดฝอย	มาก	มาก	น้อย
ไมโอโกลบิน	สูง	สูง	ต่ำ
การหายใจ	ใช้ออกซิเจน	ใช้ออกซิเจน	ไม่ใช้ออกซิเจน
ความสามารถออกซิเดทีฟ	สูง	สูง	ต่ำ
ความสามารถในการสลายกลูโคส	ต่ำ	สูง	สูง
อัตราการกระตุกของกล้ามเนื้อ	ช้า	เร็ว	เร็ว
ปริมาณไมโอซินเอทีพีเอส	ต่ำ	สูง	สูง

2. การปรับตัวของเซลล์กล้ามเนื้อ

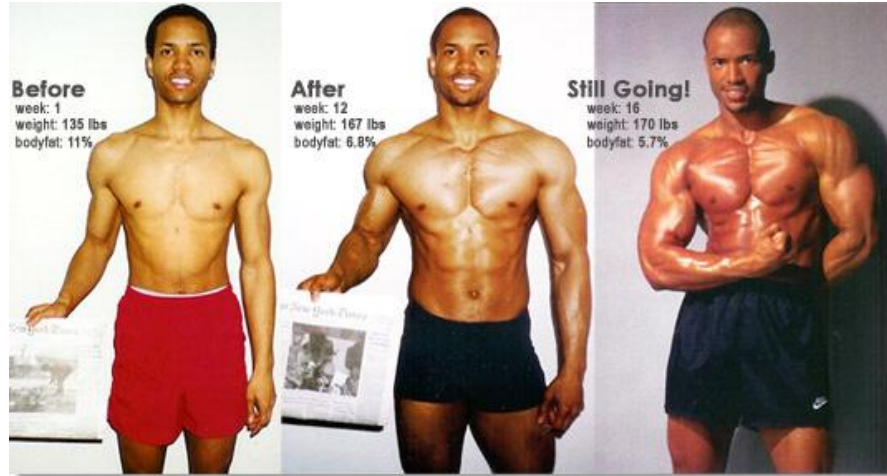
เซลล์กล้ามเนื้อีความสามารถในการปรับตัวเพื่อตอบสนองต่อความต้องการของร่างกาย หรือการออกกำลังกาย เมื่อมีการออกกำลังกายชนิดต่าง ๆ เส้นประสาทจะกระตุ้นเซลล์กล้ามเนื้อได้แตกต่างกัน เป็นผลให้มีการเปลี่ยนแปลงความสามารถในการใช้เอทีพี และขนาดของเซลล์กล้ามเนื้อ การออกกำลังกายอย่างสม่ำเสมอเป็นระยะเวลายาวนาน จำเป็นต้องใช้ออกซิเจนในการสร้างเอทีพี เช่นการวิ่งมาราธอน หรือว่ายน้ำระยะไกลจะทำให้เซลล์กล้ามเนื้อใช้ออกซิเจนได้อย่างมีประสิทธิภาพมากขึ้น เนื่องจากการเพิ่มจำนวนไมโทคอนเดรีย และเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสร้างเอทีพีโดยใช้ออกซิเจน จึงมีปริมาณของหลอดเลือดฝอยที่มาเลี้ยงเซลล์กล้ามเนื้อเพิ่มขึ้น ทำให้เกิดความล้าได้ช้า ส่วนการออกกำลังกายอย่างหนักในช่วงสั้น ๆ เช่นการวิ่งระยะสั้น จะทำให้เซลล์กล้ามเนื้อแบบ 2 ปี (fast glycolytic fiber) มีขนาดใหญ่ขึ้น เนื่องจากการสร้างไมโอซิน และแอกตินเพิ่ม จึงมีการจับกันของแอกตินและไมโอซินเพิ่มขึ้น กล้ามเนื้อจึงหดตัวได้แรงขึ้น

การออกกำลังกายอย่างสม่ำเสมอ เป็นเวลานาน สามารถเปลี่ยนคุณสมบัติของเซลล์กล้ามเนื้อแบบ 2 ปี ให้เป็น 2 เอได้ ในขณะที่การออกกำลังกายหนักในระยะเวลาสั้น ๆ จะเปลี่ยนชนิดกล้ามเนื้อแบบตรงกันข้าม คือ จากกล้ามเนื้อชนิด 2 เอ เป็น 2 ปี

แม้ว่าการออกกำลังกายจะเปลี่ยนแปลงเมแทบอลิซึมของเซลล์กล้ามเนื้อได้ แต่เซลล์กล้ามเนื้อจะหดได้เร็วหรือช้าเอง ขึ้นอยู่กับจำนวนของเส้นประสาทที่มาเลี้ยงเซลล์กล้ามเนื้อนั้น ๆ

เซลล์กล้ามเนื้อของสัตว์เพศผู้ขนาดใหญ่ และแข็งแรงกว่าในเพศเมีย เนื่องจากเทสโทสเตอโรนช่วยในการสังเคราะห์ไมโอซิน และแอกติน จึงมีการใช้ฮอร์โมนชนิดนี้ในนักกีฬาชาย และหญิง เพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการออกกำลังกาย ซึ่งมีอันตรายต่อระบบต่าง ๆ ในร่างกายของผู้ใช้ เนื่องจากต้องใช้ในปริมาณที่สูง โดย เทสโทสเตอโรนจะ

ไปยังยังการหลังของฮอร์โมนจากต่อมใต้สมอง อัณฑะจึงไม่ได้รับการกระตุ้นตามธรรมชาติ การหลังของเทสโทสเตอโรน และการผลิตของลูทีนอล และเกิดการฝ่อของอัณฑะในที่สุด ส่วนในเพศหญิงจะไม่มีอาการตกไข่ ประจำเดือนมาผิดปกติ ขนาดของเต้านม และลักษณะที่แสดงความเป็นหญิงลดลง เสี่ยงต่อการเป็นโรคไขมันอุดตัน ส่งผลให้เกิดโรคเกี่ยวกับหัวใจหลอดเลือด โดยเฉพาะหลอดเลือดที่ไปเลี้ยงสมอง ต้องทำงานมากขึ้นเพื่อกำจัดเทสโทสเตอโรนที่มีมากเกินไป ให้ถูกขับทิ้งทางไต ทำให้เกิดการเป็ยงเบนทางพฤติกรรม ก้าวร้าว และติดยา



รูปที่ 7.39 นักกีฬาที่ฝึกกล้ามเนื้อเพื่อปรับโครงสร้าง (ที่มา Gym Flow 100, 2012)

3. ความล้า และความเจ็บปวดของกล้ามเนื้อลาย (muscular fatigue and pain)

ความล้าของกล้ามเนื้อ เป็นผลมาจากทั้งจิตใจ และร่างกาย มักพบหลังการออกกำลังกายอย่างหนัก หรือใช้สมอมากจนเกินไป การล้าของกล้ามเนื้อสามารถพบในช่วงใดช่วงหนึ่งของกระบวนการควบคุมของการกระตุ้น และการหดตัว เช่น ความล้าเนื่องจากการลดการกระตุ้นจากระบบประสาทส่วนกลาง ความล้าที่แผ่นเชื่อมประสาท และกล้ามเนื้อ หรือความล้าที่เซลล์กล้ามเนื้อ ซึ่งอาจจะเกิดขึ้นเนื่องจาก การหดตัวของกล้ามเนื้อลดลง เชื่อว่าความล้าที่แท้จริงเกิดขึ้นที่เซลล์กล้ามเนื้อ ที่อาจมีผลมาจากการขาดออกซิเจน และพลังงาน การเพิ่มขึ้นของกรดแลคติก ทำให้การทำงานของเอนไซม์เอทีพีเอสเสียไป

นอกจากนี้ การที่ร่างกายเป็นกรด คือ การมีโปรตอน (H^+) มากขึ้น แล้วไปแย่งไอออนแคลเซียมจับกับโทรโปนิน-ซี ทำให้วงจรสะพานเชื่อมไม่เกิดขึ้น ร่วมกับการลดลงของพีเอช ส่งผลให้ร่างแหซาร์โคพลาซิมหลังไอออนแคลเซียมน้อยลงด้วย

การหดตัวอย่างต่อเนื่องของกล้ามเนื้อลายทำให้เกิดความเจ็บปวดกล้ามเนื้อ (muscular pain) เนื่องจากขณะที่กล้ามเนื้อหดตัวนั้น ความดันที่เพิ่มขึ้นภายในกล้ามเนื้อจะเพิ่มมากกว่าความดันช่วงหัวใจบีบ (systolic pressure) ทำให้การไหลของเลือดไปยังกล้ามเนื้อที่กำลังทำงานหยุดลง และเป็นผลให้มีการสะสมของสารที่เรียกว่า ปัจจัย พี (P factor) ที่ไปกระตุ้นตัวรับรู้ความรู้สึกเจ็บปวดทำให้เกิดความเจ็บปวดได้

4. โรคของกล้ามเนื้อลาย (diseases of skeletal muscle)

ในทางการแพทย์จะไม่มีการรักษาโรค หรือความผิดปกติของกล้ามเนื้อเพียงอย่างเดียว จะมีทั้งการรักษาโรครุมทอยด์ กระจก และระบบประสาทควบคุมกันไปด้วย เนื่องจากโรคที่เกี่ยวข้องกับภาวะเหล่านี้ ล้วนแต่มีผลส่งต่อมาถึงระบบกล้ามเนื้อทั้งสิ้น เมื่อเกิดความผิดปกติแบบปฐมภูมิกับกล้ามเนื้อ จะพบในกรณีของกล้ามเนื้อเกิดพยาธิสภาพอักเสบ เช่น 1) กล้ามเนื้ออักเสบหลายมัด (polymyositis) ที่เกิดจากการอักเสบของกล้ามเนื้อแล้วทำให้เกิดความอ่อนแรงของกล้ามเนื้อลาย 2) กล้ามเนื้อและผิวหนังอักเสบ (dermatomyositis) คือ กล้ามเนื้ออักเสบหลายมัด ที่มีผื่นที่ผิวหนังร่วมด้วย 3) โรคกล้ามเนื้ออักเสบมีอินคลูชันบอดี (inclusion body myositis) ที่ยังไม่ทราบสาเหตุ ทำให้เกิดความอ่อนแรงของกล้ามเนื้ออย่างมาก และเกิดน้ำหนักรลด ส่วนภาวะอื่น ๆ ที่พบได้ คือ โรคกล้ามเนื้อเจริญผิดปกติ (muscular dystrophies) ที่ส่งผลต่อเส้นใยกล้ามเนื้อ และโรคกล้ามเนื้อจากเมแทบอลิซึมผิดปกติ (metabolic muscle disorders) ที่มีความเกี่ยวข้องกับการดึงพลังงานจากอาหารที่กินเข้าไป ส่วน

ความผิดปกติเกี่ยวกับแผ่นเชื่อมประสาทและกล้ามเนื้อ จะเกี่ยวข้องกับการขนส่งกระแสประสาทไปยังกล้ามเนื้อ ตัวอย่างของโรคที่เกี่ยวข้องกับกล้ามเนื้อที่สามารถพบในสัตว์ และมนุษย์ได้ เช่น

4.1 โรคกล้ามเนื้ออ่อนแรงชนิดร้าย (myasthenia gravis) เป็นโรคในกลุ่มความผิดปกติที่แผ่นเชื่อมประสาทและกล้ามเนื้อ (neuromuscular junction disorder) เกี่ยวกับภูมิคุ้มกันบกพร่อง คือ ร่างกายสร้างภูมิคุ้มกันขึ้นมาต่อต้านตัวเอง (autoimmune disease) โดยผู้ป่วยจะสร้างสารภูมิต้านทานต่อตัวรับอะเซทิลโคลีน ทำให้สารภูมิต้านทานแย่งจับที่ตัวรับ อาการเริ่มแรก คือ กล้ามเนื้อตาอ่อนแรง กลืนอาหารยาก กล้ามเนื้อแขนขาอ่อนแรง สัตว์จะเสียชีวิตเนื่องจากระบบหายใจหยุดทำงาน การรักษาทำได้โดยให้สารที่เป็นตัวยับยั้งการทำงานของเอนไซม์โคลีนเอสเตอเรส (anticholinesterase) เช่น นิโอสติกมิน (neostigmine) ทำให้อะเซทิลโคลีนทำงานได้นานขึ้น ร่วมกับการใช้เพรดนิโซโลน (prednisolone) เพื่อลดการสร้างสารภูมิต้านทาน



รูปที่ 7.40 สุนัขป่วยด้วยโรคโรคกล้ามเนื้ออ่อนแรงชนิดร้าย (ที่มา vanat.cvm.umn.edu)

4.2 ความผิดปกติของเซลล์ประสาทสั่งการ (motor neuron disorders) เป็นผลจากเซลล์ประสาทสั่งการที่มาเลี้ยงกล้ามเนื้อมีความเสียหาย พบได้ในโรค เช่น โรคกล้ามเนื้ออ่อนแรงเอแอลเอส (amyotrophic lateral sclerosis, ALS) หรือที่รู้จักในชื่อ โรคลู-เก-ริก (Lou Gehrig's disease) อีกโรค คือ โปลิโอที่มีสาเหตุจากการติดเชื้อไวรัส ทำให้เซลล์ประสาทสั่งการถูกทำลาย เกิดการเป็นอัมพาต

4.3 การฝ่อของกล้ามเนื้อ (muscle atrophy) คือ โรคที่ทำให้กล้ามเนื้อฝ่อ อ่อนแรง เกิดได้จากหลายสาเหตุ เมื่อกล้ามเนื้อไม่ได้ใช้เป็นระยะเวลาเวลานาน เช่นการเข้าเฝือก หรือนอนไม่ขยับร่างกาย เส้นประสาทที่มาเลี้ยงกล้ามเนื้อถูกทำลาย ล้วนแต่เป็นสาเหตุให้กล้ามเนื้ออ่อนแรงได้ หากสามารถกระตุ้นด้วยกระแสไฟฟ้าให้เส้นประสาทกลับมาทำงานได้เป็นผลสำเร็จ จะป้องกันไม่ให้เกิดการฝ่อของกล้ามเนื้อได้

เมื่อกล้ามเนื้อถูกทำลาย กล้ามเนื้อจะมีความสามารถในการซ่อมแซมตัวเองได้บ้าง ด้วยการสร้างเซลล์กล้ามเนื้อขึ้นมาใหม่จากเซลล์ต้นกำเนิดกล้ามเนื้อลาย (myoblast) ดังนั้น จึงสามารถปลูกถ่ายเซลล์ต้นกำเนิดกล้ามเนื้อลายนี้ให้กับผู้ป่วยด้วยโรคกล้ามเนื้อฝ่อตั้งแต่กำเนิด (Duchenne muscle dystrophy) ที่เกิดจากความผิดปกติของโครโมโซมเอ็กซ์ พบในเด็กชายมากกว่าเด็กหญิง

การมีความผิดปกติของเมแทบอลิซึมไอออนโพแทสเซียม และการขาดโปรตีน ก็เป็นต้นเหตุทำให้เกิดการฝ่อของกล้ามเนื้อลายเช่นกัน

4.4 ตะคริว (cramps) เกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อแบบรวมแรง (tetanic contraction) ที่อยู่นอกเหนือการควบคุมของจิตใจ โดยไม่ทราบสาเหตุที่แน่ชัด แต่เชื่อว่าเกิดจากความไม่สมดุลของสารน้ำภายนอกเซลล์ที่ล้อมรอบเซลล์กล้ามเนื้อ และเซลล์ประสาท เพราะตะคริวมักเกิดเมื่อของสารน้ำภายนอกเซลล์มีความดันออสโมซิสต่ำ (hyposmolarity) นอกจากนี้ยังพบกล้ามเนื้อเป็นตะคริว เกร็ง และกระตุกเมื่อระดับไอออนโพแทสเซียมในเลือดต่ำ (hypokalemic tetany) เนื่องจากประตูปโพแทสเซียมมีการเปิดเพิ่มขึ้น ทำให้ผนังเซลล์ของกล้ามเนื้อถูกกระตุ้นได้ง่าย

การบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อ (electromyography -EMG)

การบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อ เป็นการประเมินการทำงานของเส้นประสาท และกล้ามเนื้อ โดยการตรวจดูรูปแบบการตอบสนองของเส้นประสาท และกล้ามเนื้อเมื่อถูกกระตุ้น จากข้อมูลที่บันทึกได้จากการทดสอบ

ใช้ตรวจวินิจฉัยในกลุ่มดังต่อไปนี้

1. การบาดเจ็บของเส้นประสาท (nerve injury) และภาวะเส้นประสาทถูกกดทับ (nerve entrapment) การตรวจการเหนี่ยวนำกระแสประสาท และการบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อ สามารถยืนยัน และบอกตำแหน่งที่มีการบาดเจ็บว่าเป็นที่ระดับไหน ตั้งแต่รากประสาท (nerve root) ข่ายประสาท (plexus) หรือเส้นประสาท (nerve)
2. โรคของประสาทนอกส่วนกลาง (peripheral nerve diseases) ได้แก่ ปลายประสาทอักเสบจากโรคเบาหวาน การขาดวิตามินบี 12 ปลายเท้าเป็นต้น
3. ภาวะรากประสาทถูกกด (nerve root compression) มีอาการปวด และชาตามมือตามเท้าเป็นแนวภาวะที่พบได้มาก คือ ภาวะหมอนรองกระดูกเคลื่อนทับรากประสาท (herniated disc) โรคกระดูกสันหลังเสื่อม (spondylosis)
4. โรคของเซลล์ส่งความรู้สึกทางด้านหน้า (anterior horn cell) ทำให้มีอาการอ่อนแรง เช่น โปลิโอ
5. โรคของแผ่นเชื่อมประสาท และกล้ามเนื้อ (neuromuscular junction) มีอาการอ่อนแรงเฉียบพลัน เช่น โรคกล้ามเนื้ออ่อนแรงชนิดร้ายแรง
6. โรคของกล้ามเนื้อ ได้แก่ โรคกล้ามเนื้อเจริญผิดปกติ โรคกล้ามเนื้อเนื่องจากการอักเสบ (inflammatory myopathy) โรคกล้ามเนื้อเนื่องจากต่อมไร้ท่อและเมแทบอลิซึม (endocrine and metabolic myopathy) รวมทั้งโรคกล้ามเนื้อที่มีมาแต่กำเนิด (congenital myopathy) ซึ่งมีภาวะปวด และชา ร่วมกับอาการอ่อนแรงตามกล้ามเนื้อ

ขั้นตอนการบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อวินิจฉัย

1. ตรวจประเมินสัตว์ป่วย โดยใช้ประวัติ และการตรวจร่างกาย เพื่อให้ได้การวินิจฉัยแยกโรค
2. เลือกชนิดของการบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อวินิจฉัยที่เหมาะสมกับการวินิจฉัยโรค
3. ทำการบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อวินิจฉัยที่เลือก
4. แปลผลที่ได้ เพื่อสรุปถึงการวินิจฉัยที่น่าจะเป็น

การบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อวินิจฉัย ประกอบไปด้วย

1. การตรวจการเหนี่ยวนำกระแสประสาท (nerve conduction study) เป็นการศึกษาการเหนี่ยวนำกระแสประสาทในเส้นประสาทนอกส่วนกลาง ได้แก่ ความเร็วการเหนี่ยวนำกระแสประสาท (nerve conduction velocity, NCV) แอมพลิจูดและรูปร่างของศักยะงานของเซลล์ประสาทรับความรู้สึก และเซลล์ประสาทสั่งการ (sensory/ motor action potential) ใช้ในการแยกสภาวะการสลายของปลอกไมอีลิน (demyelination) และการเสื่อมของแอกซอน (axonal degeneration) ออกจากกันได้

การบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อวินิจฉัยจำเป็นต้องอาศัยการวินิจฉัยโรคทางคลินิก ประวัติ และการตรวจร่างกาย การรายงานผลควรระบุชื่อเส้นประสาท ระยะห่าง และตำแหน่งที่ทำการกระตุ้น บันทึกผลความเร็วการเหนี่ยวนำกระแสประสาท ระยะแฝง (latency) และแอมพลิจูด รวมทั้งอุณหภูมิของแขน หรือขาที่กำลังทำการศึกษา

จำนวนเส้นประสาทที่ทำการศึกษา ขึ้นกับการวินิจฉัยโรคในสัตว์ป่วยแต่ละราย ควรให้น้อยที่สุดเท่าที่สามารถให้ผลสรุปได้ และควรรวมการตรวจเส้นประสาทที่ปรกติอย่างน้อย 1 เส้น

2. การบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อด้วยเข็ม (needle EMG) ช่วยวินิจฉัย วินิจฉัยแยกโรค ติดตามการดำเนินโรคของระบบประสาทส่วนปลาย จำเป็นต้องอาศัยการวินิจฉัยโรคทางคลินิก การตรวจการเหนี่ยวนำกระแสประสาทที่เกี่ยวข้องร่วมด้วย ควรตรวจกล้ามเนื้อเฉพาะมัดที่เกี่ยวข้อง ให้ประโยชน์ต่อการวินิจฉัย การแปลผลเกิดขึ้นในระหว่างการตรวจซึ่งต้องอาศัยข้อมูลทางคลินิก ประกอบการรายงานผล ควรระบุชื่อกล้ามเนื้อที่ทำการศึกษา การตรวจพบ หรือไม่พบอาการที่เกิดขึ้นเอง (spontaneous activity) และลักษณะของศักยะไฟฟ้าของหน่วยสั่งการได้อ่านใจ (voluntary motor unit potential) และสรุปผลการวินิจฉัยโรคขั้นสุดท้าย

การบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อวินิจฉัยใช้กับสภาวะ หรือกลุ่มโรคที่พบบ่อยในมนุษย์ และสัตว์ ได้แก่

1. ความผิดปกติที่แผ่นเชื่อมประสาท และกล้ามเนื้อ (neuromuscular junction disorder) เช่น โรคกล้ามเนื้ออ่อนแรงชนิดร้าย โรคกล้ามเนื้ออ่อนแรงเลมส์ (Lambert-Eaton myasthenic syndrome, LEMS)
2. โรคกล้ามเนื้อ (myopathy)
3. โรคเส้นประสาทหลายเส้น (polyneuropathy)

4. โรคเกี่ยวกับความเสื่อมพิษของเซลล์ประสาทสั่งการ (motor neuron disease) เช่น ALS
5. โรคของ ข่ายประสาทแขน (brachial plexopathy)

สรุป

กล้ามเนื้อลายแต่ละมัดจะมีจุดกำเนิด และจุดยึดเกาะ ตำแหน่งที่กล้ามเนื้อซึ่งวิ่งข้ามไปติงกระดูกไว้เรียกว่า จุดยึดเกาะ และส่วนปลายกล้ามเนื้ออีกข้างที่ยึด หรือตรึงไว้กับกระดูกเรียกว่า จุดกำเนิด หน้าที่แรกของกล้ามเนื้อ คือ การตอบสนองต่อการเคลื่อนไหว โดยเกิดการทำงานสอดประสานกัน และการทำงานร่วมกันของกล้ามเนื้อที่อยู่ร่วมกัน และทำงานตรงกันข้าม

การหดตัวของกล้ามเนื้อลายเกิดจากการลดศักย์เยื่อหุ้มเซลล์หลังได้รับการกระตุ้นจากสารส่งผ่านประสาท หรือกระแสไฟฟ้าที่แผ่นเชื่อมประสาท และกล้ามเนื้อ ศักยะงานจะวิ่งผ่านไปทั้งเส้นใยกล้ามเนื้อผ่านเข้าสู่หลอดฝอยรูปตัวที ไปกระตุ้นร่างแหซาร์โคพลาซิมให้หลังไอออนแคลเซียมออกมาถึงส่วนของซาร์โคเมียร์ เกิดการจับของ ไอออนแคลเซียมกับโทรโปนิน ซี ส่วนกัมมันต์ของเส้นใยแอกตินจึงสามารถจับกับส่วนหัวของไมโอซิน เกิดการเคลื่อนตัวของเส้นใยกล้ามเนื้อเข้าหาจุดศูนย์กลาง ทำให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อหลังเกิดศักยะงานแล้วระยะหนึ่ง เมื่อสิ้นสุดศักยะงาน ไอออนแคลเซียมจะถูกลำเลียงออกจากซาร์โคพลาซิม และถูกเก็บเข้าสู่ร่างแหซาร์โคพลาซิมเพื่อรอการหดตัวครั้งต่อไป

การหดตัวของกล้ามเนื้อลายมีทั้งการกระตุกครั้งเดียว และการกระตุกซ้ำ เนื่องจากได้รับการกระตุ้นหลายครั้ง ทำให้เกิดการรวมแรงการกระตุ้นเพิ่มแรงในการหดตัวของกล้ามเนื้อได้

กล้ามเนื้อลายสามารถแบ่งตามความทนต่อการทำงาน และการใช้พลังงานในการหดตัวได้เป็นเส้นใยกล้ามเนื้อแดงกระตุกเร็ว และกล้ามเนื้อขาวกระตุกช้า และสามารถมีการเพิ่มขนาดกล้ามเนื้อให้โตขึ้นได้ด้วยการออกกำลังกาย ซึ่งจะทำให้ชนิดของกล้ามเนื้อมีการเปลี่ยนแปลงจำนวนได้

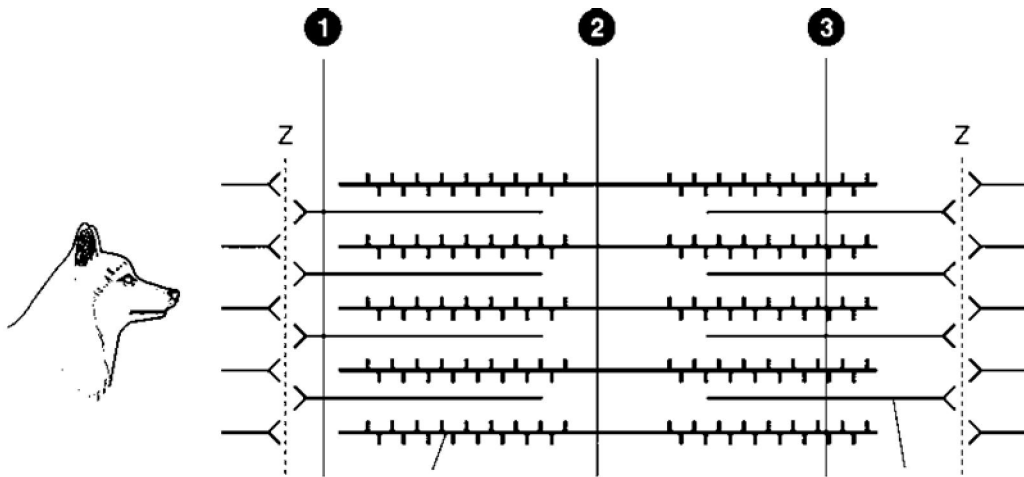
ความผิดปกติของกล้ามเนื้อลายในทางสรีรวิทย่มักเกิดควบคู่กับภาวะอื่น ๆ เช่น ระบบประสาท ระบบข้อต่อกระดูก ซึ่งสามารถวินิจฉัยได้โดยประวัติ อาการ และการบันทึกคลื่นไฟฟ้ากล้ามเนื้อลาย

คำถามทบทวน

คำสั่ง จงเลือกข้อความที่เห็นว่าถูกต้องที่สุด

1. ข้อใดไม่ใช่เนื้อเยื่อค้ำจุนของกล้ามเนื้อลาย

a. ectomysium	b. endomysium
c. epimysium	d. perimysium
2. เมื่อกล่าวถึงการจัดลำดับของกล้ามเนื้อลายนั้น ข้อใดไม่ถูกต้องเกี่ยวกับเส้นใยกล้ามเนื้อ (myofiber)
 - a. มีรูปร่างกระสวย หรือทรงกระบอก
 - b. มีนิวเคลียส และไมโทคอนเดรียจำนวนมาก
 - c. เยื่อหุ้มเส้นใยกล้ามเนื้อชั้นในสุดเรียกว่าซาร์โคเล็มมา
 - d. เส้นใยกล้ามเนื้อแต่ละมัดจะถูกเลี้ยงโดยเส้นประสาทสั่งการเพียง 1 แขนง
3. ข้อใดถูกต้องเกี่ยวกับเส้นใยกล้ามเนื้อ
 - a. เส้นใยกล้ามเนื้อรวมกันเป็นหน่วยใหญ่ขึ้น คือ เส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ
 - b. เส้นใยกล้ามเนื้อฝอย (filament) สร้างจากเส้นใยฝอยกล้ามเนื้อ
 - c. ซาร์โคเมียร์ จัดเป็นหน่วยพื้นฐานที่ทำให้เกิดการหดตัวของเส้นใยกล้ามเนื้อ
 - d. ซาร์โคเมียร์ เป็นส่วนประกอบของทั้ง ฟิลาเมนต์ชนิดหนา และ ฟิลาเมนต์ชนิดบาง

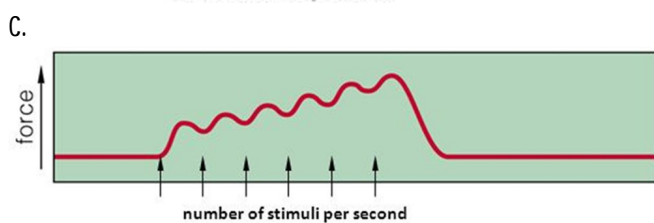
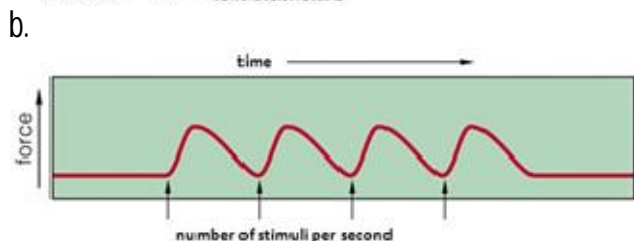


4. จากรูปด้านบน โครงสร้างที่อยู่หมายเลข 1 เรียกว่า
 - a. แอคติน
 - b. ไมโอซิน
 - c. ไททิน
 - d. โทรโปไมโอซิน
5. จากรูปด้านบน โครงสร้างที่อยู่ตรงตำแหน่งของหมายเลข 2 เรียกว่า
 - a. แลบบ
 - b. แลบบ
 - c. โซนเอช
 - d. เส้นทีบีซี
6. ข้อใดไม่ถูกต้องเมื่อกล่าวถึงแอคติน
 - a. เป็นโปรตีน จี
 - b. จี-แอคติน รวมตัว เป็น เอฟ-แอคติน
 - c. ฟิลาเมนต์ชนิดบาง จะประกอบด้วย เอฟ-แอคติน 2 เส้น
 - d. ตำแหน่งสำหรับให้แอคตินมาเกาะกับไมโอซิน เรียกว่าตำแหน่งจับของไมโอซิน
7. ข้อใดผิดเมื่อกล่าวถึงโทรโปนิน (troponin)
 - a. โปรตีนรูปร่างกลม (globular protein) แทรกอยู่กับสายโทรโปไมโอซิน-แอคติน
 - b. โทรโปนิน-ไอ หรือ TN-I มีบทบาทยับยั้งการหดตัวของกล้ามเนื้อ
 - c. โทรโปนิน -ซี หรือ TN-C มีสัมพรรคภาพกับไอออนแคลเซียม
 - d. โทรโปนิน -ที หรือ TN-T เป็นหน่วยย่อยที่ทำหน้าที่ยึดโทรโปนินให้จับกับไมโอซิน และแอคติน
8. ข้อใดผิดเมื่อกล่าวถึงฟิลาเมนต์ชนิดหนา
 - a. โครงสร้างหลักคือโปรตีนไมโอซิน
 - b. เส้นประกอบด้วยไมโอซินของเส้นใยไมโอซินประมาณ 500 หน่วย
 - c. ประกอบด้วยโปรตีนสายหนัก (heavy chain) 4 เส้น และโปรตีนสายเบา (light chain) 2 เส้น
 - d. ปลายอะมิโนของโปรตีนสายหนักจะขดรวมกันเป็นส่วนหัว (globular heads) 2 หัว มีรูปร่างกลม
9. ข้อใดไม่ถูกต้องเมื่อกล่าวถึง สมบัติทางไฟฟ้าของเซลล์กล้ามเนื้อลาย
 - a. กล้ามเนื้อลายมีค่าศักยะพักเยื่อหุ้มเซลล์ประมาณ -90 mV
 - b. การลดความต่างศักย์ คือ ศักย์ไฟฟ้าเป็นลบเพิ่มขึ้น จะทำให้เกิดศักยะงาน กินเวลา 1-5 มิลลิวินาที
 - c. ระยะดื้อสัมพันธ์ คือ ตั้งแต่เกิดการลดความต่างศักย์ ไปจนถึง $1/3$ ของการกลับคืนความต่างศักย์
 - d. ระยะดื้อสัมพันธ์ จะต่อจากระยะดื้อสัมพันธ์จนถึงระยะหลังการกลับคืนความต่างศักย์

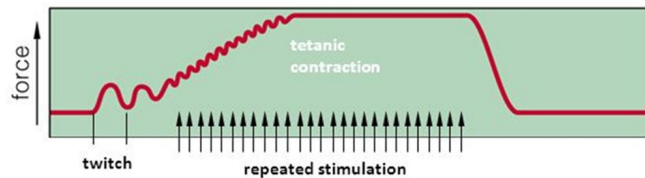
จากเหตุการณ์ต่อไปนี้

1. การหดตัวของกล้ามเนื้อ
2. การคลายตัวของกล้ามเนื้อ
3. การส่งสัญญาณบริเวณทริคักซ์
4. การกระตุ้นกล้ามเนื้อให้เกิดศักยะงาน

5. การเปลี่ยนแปลงทางเคมีของเส้นใยพ้อยกล้ามเนื้อ
10. จงเรียงลำดับ excitation-contraction coupling, EC coupling
- a. 1-2-3-4-5
 - b. 2-4-5-3-1
 - c. 5-1-3-2-4
 - d. 4-3-5-1-2
11. ข้อใดถูกต้องเมื่อกล่าวเกี่ยวกับการส่งสัญญาณบริเวณตรีลักษณ์
- a. เกิดจากโครงสร้างของหลอดเลือดตามขวาง และร่างแหซาร์โคพลาซึมมาเชื่อมต่อกันเป็นโครงสร้างพิเศษ
 - b. ส่วนของหลอดเลือดตามขวางจะมีตัวรับรู้สัญญาณไฟฟ้า เรียกว่าตัวรับโรยาโนดีน: RyRs
 - c. ตัวรับโรยาโนดีนอยู่ตรงข้ามกับโปรตีนไดไฮโดรไพรีดีน: DHP ที่อยู่บนส่วนส่วนที่เกิดทางแยกของร่างแหซาร์โคพลาซึม
 - d. โปรตีนไดไฮโดรไพรีดีน เรียกว่า foot protein หรือ SR end feet มีหน้าที่เป็นประตูไอออนแคลเซียมที่สามารถปล่อยไอออนแคลเซียม⁺
12. เมื่อก้าวถึงการหดตัว และคลายตัวของกล้ามเนื้อข้อใดผิด
- a. เมื่อกล้ามเนื้อหดตัว ซาร์โคเมียร์ แแถบไอ และ แถบซีจะแคบลง
 - b. มีกลไกใกล้เคียงกับการเกิดศักยะงานในแอกซอนของเซลล์ประสาทชนิดที่มีปลอกไมอีลิน
 - c. กล้ามเนื้อคลายตัวเนื่องจากแคลเซียมถูกดึงกลับเข้าร่างแหซาร์โคพลาซึม โดยแคลเซียมเอทีพีเอสที่ผนังของร่างแหซาร์โคพลาซึม
 - d. สภาพแข็งทื่อเป็นสภาวะที่กล้ามเนื้อแข็งเกร็งเนื่องจากกล้ามเนื้อขาดเอทีพี และฟอสโฟครีเอตินอย่างสิ้นเชิง
13. ในแง่ของชนิดการหดตัวของกล้ามเนื้อ (type of contraction) กล่าวได้ถูกต้องยกเว้นข้อใด
- a. การหดตัวพลิวัต เป็นการเคลื่อนไหวที่มีแค่ความตึงในกล้ามเนื้อ
 - b. การหดตัวพลิวัต ข้อต่อเคลื่อนไหว และมีความตึงในกล้ามเนื้อ
 - c. การหดตัวแบบแรงตึงคงที่ เป็นการหดตัวพลิวัต จัดว่ามีงานเกิดขึ้น
 - d. การหดตัวแบบความยาวคงที่ เป็นการหดตัวพลิวัต จัดว่ามีงานเกิดขึ้น
14. ข้อใดผิดเมื่อกล่าวถึงการรวมแรงของมัดกล้ามเนื้อแบบ การรวมแรงของการหดตัวของเซลล์กล้ามเนื้อแต่ละเซลล์ (contraction summation)



d.



15. ข้อใดกล่าวผิดเกี่ยวกับชนิดกล้ามเนื้อลาย

a. เส้นใยกล้ามเนื้อลายสีแดง เป็นเส้นใยกล้ามเนื้อลายที่เหมาะสมกับการทำงานระยะยาว มีหน้าที่ต่อต้านแรงโน้มถ่วงของโลก

b. เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบหดตัวช้า และใช้ออกซิเจน หรือที่เรียกย่อ ๆ ว่าเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอสโอ เหมาะสมกับการทำงานระยะยาว

c. เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบหดตัวเร็ว และใช้ออกซิเจน และกลูโคส หรือที่เรียกย่อ ๆ ว่าเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอฟไอจี เหมาะสมกับการทำงานระยะยาว

d. เส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบ 2 บี หรือที่เรียกย่อ ๆ ว่าเส้นใยกล้ามเนื้อลายแบบเอฟจี เหมาะสมกับการทำงานที่อาศัยความเร็ว

หนังสืออ้างอิง

Axelodo. n.d. Isotonic Muscle Contraction (Effect of Afterload) graph. เข้าถึงได้จาก

<http://www.studydroid.com/index.php?page=viewPack&packId=205472>: September 20, 2015.

Austin Community College District. 2008. Central Nervous System. เข้าถึงได้จาก

<http://www.austincc.edu/apreview/PhysText/Muscle.html#top>: September 20, 2015.

Berne, R.M, and Levy, M.N. 1993. Physiology 3rd edition. Mosby, Missouri, 1033 p.

Borycki, A.G. and Cambray-Deakin, M. 2011. Length-tension relationship. เข้าถึงได้จาก

<https://slidingfilament.webnode.com/applications/length-tension-relationship/>: September 20, 2015.

Boron, W.F and Boulpaep, E.L.2005: Medical physiology: a cellular and molecular approach, updated edition, Saunders, Philadelphia. 1352 p.

Boron, W.F. and Boulpaep, E.L. 2012. Medical physiology, 2nd ed. Saunders Elsevier. Philadelphia, USA. 1352 p.

Burkett, R. D. 2005. Muscles, Muscle Physiology & Neurophysiology. เข้าถึงได้จาก

<http://faculty.southwest.tn.edu/rburkett/a&p1%20muscle%20physiology.htm>: September 29, 2015.

Cameron, M,H. 1999. Physical agents in rehabilitation: from research to practice. WB saunder, Philadelphia. 455 p.

Caplan, G.M. 2014. Muscular System: Stages of A Muscle Contraction. เข้าถึงได้จาก

<http://legacy.owensboro.kctcs.edu/gcaplan/anat/notes/api%20notes%20j%20%20muscle%20contraction.htm>: September 29, 2015.

Cunningham, J.G. and Klein, B.G. 2012. Cunningham's Textbook of Veterinary Physiology. 5th Edition. Elsevier - Health Sciences Division, Melbourne. 624 p.

de Lahunta, A., Glass, E.N., Kent, M. 2014. Veterinary Neuroanatomy and Clinical Neurology, 4th ed. Saunders, Philadelphia. 600 p.

Guyton, A.C. and Hall, J.E. 2006. Textbook of medical physiology. 11st ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1120 p.

- Gym Flow 100. 2012. Tips To Gain Muscle Mass For Men. เข้าถึงได้จาก <http://gymflow100.com/tips-to-gain-muscle-mass-for-men/>: September 29, 2015.
- Holly, C. 2012. Muscle & Me: All-Or-Nothing!. เข้าถึงได้จาก <http://coryholly.com/content/muscle-me-all-or-nothing/>: September 29, 2015.
- Human Anatomy Library 99. 2016. Muscle Unit Anatomy. เข้าถึงได้จาก <https://www.anatomylibrary99.com/muscle-unit-anatomy/>: July 29, 2016.
- Kimball, J.W. 2011. Testing the Sliding-Filament Model. เข้าถึงได้จาก http://www.biology-pages.info/S/Sliding_Filament_Model.html: September 29, 2015.
- laboratory microscopes. 2012. Microscopic Muscle Structure and Order. เข้าถึงได้จาก <https://nscanotes.wordpress.com/microscopic-muscle-structure-and-order/>: September 29, 2015.
- Magness, S. 2014. Steve Magness on Muscle Fiber Types, Muscle Tension and Tone, and Blood Testing. เข้าถึงได้จาก <https://www.freelapusa.com/steve-magness-on-muscle-fiber-types-tension-tone-and-blood-testing/>: September 29, 2015.
- Martini, F.H. and Bartholomew, E.F. 1999. Structure and Function of the Human Body. Prentice Hall, New Jersey. 406 p.
- Martini, F.H. 2001. Fundamentals of anatomy and physiology, 5th ed, Prentice Hall, USA. 406 p.
- Mescher A.L. 2013. Junqueira's Basic Histology: Text and Atlas. 13th ed. McGraw-Hill Education / Medical. New York. 480 p.
- OpenStax CNX, 2005. Skeletal Muscle. เข้าถึงได้จาก <https://cnx.org/contents/bfiqxdB@3/Skeletal-Muscle>: September 29, 2015.
- PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS. 2016. The Physiology of Muscle. เข้าถึงได้จาก <https://veteriankey.com/the-physiology-of-muscle/>: July 22, 2016
- Platt, S. and Olby, N. 2013. BSAVA Manual of Canine and Feline Neurology. 4th Ed. BSAVA publish, UK. 552 p.
- Robinson, A.J. and Mackler, L.S. 1995. Clinical Electrophysiology: Electrotherapy and Electrophysiology testing. 2nd ed. Williams & wilkins; Maryland. 555 p.
- Scott, A.S. and Fong, E. 1998. Body Structures and Functions. 9th ed. Delmar Publishing, New York. 160 p.
- Saladin, K.S. 2003. Anatomy and physiology: the unity of form and function, 3rd ed. The McGraw-Hill Companies, USA.
- Scott, A.S. and Fong, E. 1998. Body Structures and Functions. 9th ed. Delmar Publishing, New York. 160 p.
- Sherwood, L., Klandorf, H. and Yancey, P. 2012 Animal Physiology: From Genes to Organisms. Brooks Cole, Delaware. 896 p.
- Sie, L. 2015. Can a cadaveric spasm happen in sudden death in sleep? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/Can-a-cadaveric-spasm-happen-in-sudden-death-in-sleep>: September 29, 2015.
- TeachPE.com. 2016. Shapes of Skeletal Muscle. เข้าถึงได้จาก <http://www.teachpe.com/anatomy-physiology/muscles/muscles-theory/skeletal-muscle-shapes>: July 22, 2016
- Thomson, C.E., and Hahn, C. 2012. Veterinary Neuroanatomy: A Clinical Approach, 1 ed. Saunders Ltd, Philadelphia. 178 p.
- Tortora, G.J. and Derrickson, B. 2007. Principles of anatomy and physiology, 11th ed. John Wiley and Sons Inc., USA.

- Troy, E. 2012. Force Velocity Relationship. เข้าถึงได้จาก <http://www.gustrength.com/glossary:force-velocity-relationship>: September 29, 2015.
- Türkdemir, D. 2017. Muscle cells have many more mitochondria than fat cells. What accounts for this difference? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/Muscle-cells-have-many-more-mitochondria-than-fat-cells-What-accounts-for-this-difference>: November 2, 2017.
- Uemura, E.E. 2015. Fundamentals of Canine Neuroanatomy and Neurophysiology. Wiley-Blackwell, Boston. 428 p.

