



สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

ระบบประสาทควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกาย

Neural Control of Body Movement



จันทริมา เจริญพันธุ์

ระบบประสาทควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกาย

Neural Control of Body Movement

โครงการหนังสือวิชาการที่น่าพิมพ์ได้รับทุนสนับสนุนจากมหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์
ให้จัดพิมพ์และจำหน่ายในราคาย่อมเยา



ถ่ายเอกสารแทนการใช้หนังสือ
คือการทำลายภูมิปัญญาสร้างสรรค์

ระบบประสาทควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกาย

Neural Control of Body Movement

ดร.จันทริมา เจริญพันธุ์

ผู้ช่วยศาสตราจารย์

สาขาชีววิทยา สถานวิทยาศาสตร์พรีคลินิก

คณะแพทยศาสตร์ มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

2564

หนังสือเล่มนี้มาจากผลงานที่ได้รับทุนสนับสนุนการจัดทำผลงานวิชาการของคณะแพทยศาสตร์
มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ประจำปี 2561

จันทริมา เจริญพันธุ์.

ระบบประสาทควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกาย = Neural Control of Body Movement.

1. การเคลื่อนไหว-สรีรวิทยา. 2. กล้ามเนื้อ. 3. การเคลื่อนไหวที่. 4. การทรงตัว. 5. ระบบประสาท.

WE103

ISBN 978-616-314-720-2

ISBN (E-BOOK) 978-616-314-730-1

ลิขสิทธิ์ของผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.จันทริมา เจริญพันธุ์
สงวนลิขสิทธิ์

ฉบับพิมพ์ครั้งที่ 1 เดือนมิถุนายน 2564

จำนวน 20 เล่ม

ฉบับอิเล็กทรอนิกส์ (e-book) เดือนกรกฎาคม 2564

จัดพิมพ์และจัดจำหน่ายโดยสำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

ทำพระจันทร์: อาคารธรรมศาสตร์ 60 ปี ชั้น U1 มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

ถนนพระจันทร์ กรุงเทพฯ 10200 โทร. 0-2223-9232

ศูนย์รังสิต: อาคารโดมบริหาร ชั้น 3 ห้อง 317 มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

ตำบลคลองหนึ่ง อำเภอคลองหลวง จังหวัดปทุมธานี 12121

โทร. 0-2564-2859-60 โทรสาร 0-2564-2860

<http://www.thammasatpress.tu.ac.th>, e-mail: unipress@tu.ac.th

พิมพ์ที่โรงพิมพ์มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

รูปประกอบ: อากัสสรา สมตน รุติภา เกียรติศิริชัย

ออกแบบและจัดทำรูปเล่ม: รุติภา เกียรติศิริชัย

ราคาเล่มละ 150.- บาท

สารบัญ :

คำนำ	(6)
บทนำ	1
บทที่ 1 การหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่าง	7
บทที่ 2 การเคลื่อนไหวแบบรีเฟล็กซ์	21
บทที่ 3 ความตึงตัวของกล้ามเนื้อ	39
บทที่ 4 การทรงตัว	49
บทที่ 5 การเคลื่อนที่	69
บทที่ 6 การเคลื่อนไหวภายในอวัยวะ	83
บทที่ 7 ความสำคัญของระบบรับรู้ต่อการควบคุมการเคลื่อนไหว	91
บทที่ 8 บทบาทของเบซัลแกงเกลียและซีรีเบลลัมในการควบคุมการเคลื่อนไหว	115
เฉลยคำถามท้ายบท	133
ดัชนี	134

คำนำ :

ตำราเรื่อง ระบบประสาทควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกายนี้ ใช้ประกอบการสอนบรรยายวิชา พศ.023 การเคลื่อนไหวและระบบประสาท ซึ่งเป็นรายวิชาในการศึกษาสำหรับนักศึกษาแพทย์แผนไทยประยุกต์ ชั้นปีที่ 2 ของมหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ เพื่อให้นักศึกษาเข้าใจถึงหลักการทำงานของระบบประสาทควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกาย และระบบอื่นที่เกี่ยวข้องซึ่งตำราเล่มนี้มีการใช้คำทับศัพท์ในภาษาอังกฤษเป็นบางครั้ง เพื่อความเข้าใจที่ชัดเจนของนักศึกษา และภายหลังจากจบการบรรยายร่วมกับการศึกษารายละเอียดจากตำราเล่มนี้แล้วผู้เขียนหวังว่านักศึกษาจะสามารถใช้ประโยชน์จากตำราเล่มนี้ในการทบทวนความรู้ และเป็นพื้นฐานความเข้าใจ เพื่อนำไปต่อยอดเมื่อศึกษาต่อไปในอนาคตได้

จันทร์มา เจริญพันธุ์

18 มกราคม 2564

บทนำ :

ระบบประสาทของมนุษย์มีความสำคัญทั้งในแง่การรับข้อมูลจากสิ่งแวดล้อมภายนอก และภายในร่างกาย และในแง่ของการควบคุมการเคลื่อนไหวร่างกาย ในส่วนของการควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกายนั้น สมองต้องการข้อมูลจากความรู้สึกชนิดต่างๆ เพื่อสร้างการรับรู้ก่อนการวางแผนการเคลื่อนไหวให้บรรลุเป้าหมายได้อย่างแม่นยำ สัญญาณประสาทของระบบควบคุมการเคลื่อนไหวนั้นจะมีทิศทางย้อนทางกับระบบรับความรู้สึก ระบบรับความรู้สึกมีหน้าที่สำคัญในการส่งข้อมูลเกี่ยวกับสิ่งแวดล้อมรอบตัวและตำแหน่งของร่างกายไปให้สมองรับรู้จากการทำงานของตัวรับในส่วนต่างๆ ของร่างกาย เปลี่ยนพลังงานรูปแบบต่างๆ ให้เป็นพลังงานไฟฟ้า หรือการเกิด action potential แล้วส่งไปรับรู้ที่สมอง เพื่อให้ระบบสั่งการเริ่มต้นสั่งการให้เกิดการเคลื่อนไหวในอำนาจจิตใจ หรือ voluntary movement โดยเป็นการแปลสัญญาณไฟฟ้าจากสมองไปควบคุมการหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่างให้เกิดเป็นแรงหดตัว อย่างไรก็ตามกระบวนการในการสั่งการการเคลื่อนไหวโดยสมองนี้ ต้องการข้อมูลของความรู้สึกย้อนกลับไปตลอดเวลาที่มีการเคลื่อนไหว เพื่อทำให้เกิดการเคลื่อนไหวที่แม่นยำและต่อเนื่อง นอกจากนี้การเคลื่อนไหวแขนขาในอำนาจจิตใจจะเกิดขึ้นได้สมบูรณ์ยังต้องอาศัยความสามารถในการรักษาสมดุลร่างกาย และการทรงตัวที่ดีด้วย

การควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกายนั้นสามารถเกิดขึ้นได้จากในอำนาจจิตใจและจากนอกอำนาจจิตใจในรูปแบบของรีเฟล็กซ์ (reflex) บางครั้งเกิดขึ้นโดยเราไม่รู้ตัว ดังนั้นเราอาจไม่ได้คำนึงถึงความซับซ้อนของการควบคุมที่เกิดขึ้น ตัวอย่างเช่น การยืนตรงนิ่งๆ เกิดขึ้นจากการทำงานของกล้ามเนื้อจำนวนมากของขาและลำตัว ที่เกิดการหดตัวเพื่อตอบสนองต่อการรับรู้ว่าร่างกายกำลังเอนไปข้างหน้าหรือไปข้างหลังหรือด้านข้างแม้เพียงเล็กน้อย จากข้อมูลการรับความรู้สึกผ่านทางอวัยวะเวสติบูลาร์ (vestibular organ) ภายในหูชั้นใน การเดิน การวิ่ง หรือการเคลื่อนที่ของร่างกาย เกิดจากการควบคุมที่ซับซ้อนที่ศูนย์ควบคุมการเดิน การวิ่ง ร่วมกับข้อมูลย้อนกลับของการรับรู้ความรู้สึก ส่งคำสั่งลงไปกระตุ้นการหดตัวของกล้ามเนื้อขาสลับ

ไปมาของขาซ้ายและขาขวา การตีลูกเทนนิส การเล่นเปียโน ต่างต้องอาศัยการควบคุมที่รวดเร็ว และซับซ้อนซึ่งเกี่ยวข้องกับระบบประสาทหลายส่วน เช่น ซีรีเบลลัม (cerebellum) ซึ่งมีบทบาทเกี่ยวข้องกับการเกิดโปรแกรมสั่งการ (motor program) จากการฝึกฝนการเคลื่อนไหว ซึ่งมีความจำเป็นในการควบคุมการเคลื่อนไหวร่างกายที่ซับซ้อนจนทำให้เกิดความชำนาญได้ต้องอาศัยการฝึกฝน ทำซ้ำ บ่อยๆ จนเกิดเป็นโปรแกรมสั่งการ เช่น นักบิลเลียด การตีเทนนิส เล่นเปียโน การเคลื่อนไหวลูกตาของนักอ่าน นอกจากนี้มนุษย์ยังสามารถที่จะทำกิจกรรมที่เกี่ยวข้องกับการรู้คิด (cognition) ขณะที่มีการเคลื่อนไหวร่างกายด้วย เช่น เดินไปคุยไป คิดขณะใช้เครื่องมือบางอย่าง ซึ่งความสามารถนี้เกิดขึ้นจากการฝึกฝน การเคลื่อนไหวที่ซับซ้อน ที่ผ่านการฝึกจนเกิดเป็นโปรแกรมสั่งการแล้วนั้นการเคลื่อนไหวจะเกิดขึ้นแบบอัตโนมัติ ไม่ต้องมีการสั่งการไปที่กล้ามเนื้อเนื้อที่ละข้อต่อ แต่สั่งการเป็นชุดคำสั่ง เช่น การขับรถ การเล่นเทนนิส ซึ่งการเคลื่อนไหวเหล่านี้ทักษะที่เกิดขึ้นต้องอาศัยความสามารถในการมองเห็น ความรู้สึกสัมผัส การรับรู้ตำแหน่งของข้อต่อและความสามารถในการทรงตัว ช่วยให้ข้อมูลย้อนกลับตลอดเวลา

การเคลื่อนไหวของร่างกายมนุษย์นั้น เกิดขึ้นจากระบบประสาทส่วนกลางส่งคำสั่งไปกระตุ้นการหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่าง โดยที่การหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่างจะเกิดขึ้นใน 2 รูปแบบคือ tonic contraction และ phasic contraction โดยที่การหดตัวแบบ phasic contraction นั้นจะมีการเคลื่อนไหว 3 รูปแบบ คือ แบบที่ง่ายที่สุดคือ รีเฟล็กซ์ แบบที่มีความซับซ้อนมากขึ้น คือการเคลื่อนไหวเป็นจังหวะซ้ำๆ หรือ repetitive rhythmic movement เช่น การเคี้ยว การกลืน การเกาะ รวมถึงการเคลื่อนไหวที่ได้แก่ การเดิน การวิ่งด้วย สุดท้ายคือการเคลื่อนไหวที่ซับซ้อนที่สุด ได้แก่ การเคลื่อนไหวในอำนาจจิตใจ การเคลื่อนไหวแบบรีเฟล็กซ์ คือ การเคลื่อนไหวที่เป็นแบบนอกอำนาจจิตใจ (involuntary) เกิดขึ้นจากการประสานงานของการหดและคลายตัวของกล้ามเนื้อ อย่างมีรูปแบบที่แน่นอน เกิดจากการกระตุ้นของระบบประสาทส่วนปลาย ตัวอย่างเช่น stretch reflex เกิดจากการกระตุ้นตัวรับในกล้ามเนื้อ withdrawal reflex เกิดจากการกระตุ้นตัวรับที่ผิวหนัง การทำความเข้าใจถึงความเชื่อมโยงในวงจรรีเฟล็กซ์นั้นมีความสำคัญ เพราะวงจรรีเฟล็กซ์ที่ใช้ควบคุมกล้ามเนื้อกลุ่มต่างๆ นี้ จะถูกนำไปใช้ในการควบคุมการเคลื่อนไหวที่ซับซ้อนด้วย และการทดสอบรีเฟล็กซ์ยังใช้ในการตรวจหาพยาธิสภาพของระบบประสาทได้อีกด้วย สมองจะนำข้อมูลจากระบบรับรู้ความรู้สึกที่ได้มาประมวลผลและตอบสนองออกมาในลักษณะการเคลื่อนไหวของร่างกายทั้งแบบที่ตั้งใจ (voluntary) และแบบที่ตอบสนองแบบอัตโนมัติ (รีเฟล็กซ์) การตอบสนองแบบรีเฟล็กซ์นั้นถูกควบคุมจากระดับไขสันหลัง แต่ถ้า

เป็นการเคลื่อนไหวที่มีความซับซ้อนมากขึ้นจะถูกควบคุมจากระบบประสาทส่วนกลางอื่น ๆ ที่สูงขึ้นไป เช่น ก้านสมอง เบซัลแกงเกลีย (basal ganglia) ซีรีเบลลัม ไปจนถึงคอร์เทกซ์สั่งการ (motor cortex) ที่มีส่วนในการควบคุมการเคลื่อนไหวในอำนาจจิตใจ ซึ่งเป็นการเคลื่อนไหวที่มีเป้าหมาย สามารถพัฒนาให้ดีขึ้น คล่องแคล่วขึ้นได้โดยการฝึกฝน และมีการปรับแก้ตลอดเวลาที่มีการเคลื่อนไหว เช่น มีสิ่งของขวางทางก็หลบหลีกได้

ระบบประสาท เรียนรู้และพัฒนาการเคลื่อนไหว เมื่อถูกรบกวนจากสิ่งแวดล้อมภายนอกได้ 2 วิธี คือ

1) รับสัญญาณความรู้สึกมาปรับแต่งการเคลื่อนไหว เรียกว่า feedback หรือการควบคุมเชิงรับ

2) ใช้สัญญาณความรู้สึกมาปรับแต่งการเคลื่อนไหวล่วงหน้า เรียกว่า feed-forward หรือการควบคุมเชิงรุก

จากลักษณะของการเคลื่อนไหวที่มีลำดับชั้นจากแบบที่ง่ายไปจนถึงแบบที่ซับซ้อน การควบคุมการเคลื่อนไหวก็มีลักษณะเป็นแบบลำดับชั้นเช่นกัน โดยระบบประสาทควบคุมการเคลื่อนไหวอาจแบ่งออกได้เป็น 2 ระบบ คือ

(1) การควบคุมหลักหรือระบบประสาทสั่งการปฐมภูมิ (primary motor system) ได้แก่การควบคุมจากระดับไขสันหลัง ก้านสมอง และคอร์เทกซ์สั่งการ มีบทบาทเกี่ยวข้องกับการเริ่มต้น และดำเนินไปของการเคลื่อนไหว

(2) การควบคุมเสริมหรือระบบประสาทสั่งการเสริม (accessory motor system) ได้แก่ การควบคุมที่มาจากซีรีเบลลัม และเบซัลแกงเกลีย มีบทบาทในการดัดแปลง แก้ไขการเคลื่อนไหวที่กำลังดำเนินอยู่ แม้ว่าระบบการควบคุมเสริมจะไม่มีบทบาทสำคัญที่สุด แต่ถ้าเกิดความเสียหายขึ้นที่บริเวณศูนย์ควบคุมนี้ จะพบว่าการเคลื่อนไหวที่เกิดขึ้นจะหยาบ ไม่แม่นยำ และไม่สมบูรณ์

ในระบบประสาทสั่งการปฐมภูมิมักมีลักษณะการควบคุมเป็นลำดับชั้น (hierarchical control) เรียงลำดับจากขั้นต่ำสุดไปสูงสุดได้ดังนี้ คือ

(1) ไขสันหลัง และเส้นประสาทส่วนปลาย (peripheral nerve) มีหน้าที่ควบคุมการเคลื่อนไหวแบบอัตโนมัติ หรือเรียกว่ารีเฟล็กซ์ โดยเกิดขึ้นจากการกระตุ้นตัวรับรู้ที่อยู่ในบริเวณผิวหนัง กล้ามเนื้อและข้อต่อ สามารถเกิดขึ้นได้โดยไม่มีศูนย์ควบคุมในระดับสูงกว่ามาเกี่ยวข้อง อย่างไรก็ตามในภาวะปกติศูนย์ควบคุมในระดับสูงกว่าจะส่งคำสั่งมาควบคุมรีเฟล็กซ์

(2) ก้านสมอง เกี่ยวข้องและสัมพันธ์กับรีเฟล็กซ์การทรงตัว และประสานงานการทำงานของรีเฟล็กซ์ของไขสันหลังเพื่อให้เกิดการเคลื่อนไหวที่ซับซ้อนมากขึ้น

(3) คอร์เทกซ์สั่งการปฐมภูมิ (primary motor cortex) ในสมองกลีบหน้ามีหน้าที่เริ่มต้นการเคลื่อนไหวในอำนาจจิตใจ โดยส่งคำสั่งไปยังนิวรอนในก้านสมองและไขสันหลัง

(4) premotor และ supplementary motor area ในสมองกลีบหน้ามีหน้าที่วางแผนและคัดเลือกการเคลื่อนไหวที่เหมาะสมก่อนส่งคำสั่งไปคอร์เทกซ์สั่งการปฐมภูมิ

สำหรับระบบประสาทสั่งการเสริม แม้ว่าจะไม่ได้อยู่ในลำดับขั้นของการควบคุมการเคลื่อนไหว แต่ก็มีความสำคัญในการทำให้เกิดการเคลื่อนไหวที่เหมาะสมมากยิ่งขึ้น ตัวอย่างเช่น การขว้างลูกบอล ถ้าไม่มีระบบประสาทสั่งการเสริมมาเกี่ยวข้องจะพบว่า การขว้างลูกบอลจะไม่แม่นยำ ทั้งในแง่ของระยะทาง และทิศทาง กล้ามเนื้อ ทำงานไม่ประสานกัน การเคลื่อนไหวไม่ราบเรียบ ระบบประสาทสั่งการเสริมประกอบด้วย

- ซีรีเบลลัม นิวรอนจะได้รับข้อมูลเกี่ยวกับความรู้สึกของกล้ามเนื้อและข้อต่อ ในขณะที่มีการเคลื่อนไหวเพื่อเปรียบเทียบว่าการเคลื่อนไหวที่เกิดขึ้นขณะนั้นว่าถูกต้องเหมือนกับคำสั่งที่ส่งลงไปหรือไม่ ถ้าไม่ก็จะมีการปรับแต่งให้เหมาะสมต่อไป

- เบซัลแกงเกลีย มีส่วนในการขัดเกลาคำสั่งที่มาจากคอร์เทกซ์สั่งการปฐมภูมิก่อนที่จะส่งลงไปยังไขสันหลัง เพื่อให้เกิดการเคลื่อนไหวที่ราบเรียบ ประสานงานและเหมาะสมมากที่สุด

ระบบประสาทสั่งการการเคลื่อนไหวเป็นส่วนที่เกี่ยวข้องกับการแสดงออกทางพฤติกรรม สัมพันธ์กับการทำงานของกล้ามเนื้อโครงร่าง กล้ามเนื้อเรียบ กล้ามเนื้อหัวใจ รวมทั้งต่อมที่หลั่งสารคัดหลั่งต่างๆ อย่างไรก็ตามพบว่ากล้ามเนื้อโครงร่างมีบทบาทที่สำคัญและชัดเจนมากที่สุด โดยแสดงออกในลักษณะ เช่น การเคลื่อนไหว การทรงตัว การหายใจ การแสดงออกทางอารมณ์ของใบหน้า การพูด เป็นต้น ซึ่งระบบที่มาควบคุมกล้ามเนื้อโครงร่าง คือ somatic motor system แต่ต้องไม่ลืมว่าระบบประสาทสั่งการการเคลื่อนไหวยังรวมถึงการสั่งการการทำงานของอวัยวะภายในด้วย คือ กล้ามเนื้อหัวใจ มีส่วนสำคัญในระบบไหลเวียนเลือด กล้ามเนื้อเรียบมีบทบาทในหลายส่วนของอวัยวะภายใน ได้แก่ การทำงานของทางเดินอาหาร การทำงานของระบบขับถ่ายปัสสาวะ การควบคุมการทำงานของหลอดเลือด การเปลี่ยนแปลงขนาดของถุงลม นอกจากนี้การเคลื่อนไหวของอวัยวะภายในยังรวมถึงการหลั่งของสารคัดหลั่งต่างๆ ในร่างกายด้วย สำหรับการเคลื่อนไหวต่างๆ ของอวัยวะภายในเหล่านี้อยู่ภายใต้อิทธิพลการควบคุมของ autonomic nervous system

การเคลื่อนไหวทุกชนิด จากการควบคุมทุกระดับ นอกจากจะต้องการคำสั่งที่ถูกต้องเหมาะสมแล้วยังต้องการข้อมูลความรู้สึกลับ (sensory feedback) ไปยังศูนย์ควบคุมด้วยความรู้สึกลที่สำคัญจะมาจากตัวรับรู้บริเวณกล้ามเนื้อและข้อต่อ ส่งข้อมูลให้สมองรับรู้เกี่ยวกับความตึงตัวของกล้ามเนื้อ ตำแหน่งของข้อต่อในทุกระยะของการเคลื่อนไหว นอกจากความรู้สึกลของกล้ามเนื้อและข้อต่อแล้ว การมองเห็นและการได้ยิน การรับรู้ การทำงานของอวัยวะภายในต่างก็มีส่วนช่วยให้การเคลื่อนไหวของร่างกายเกิดขึ้นได้อย่างสมบูรณ์

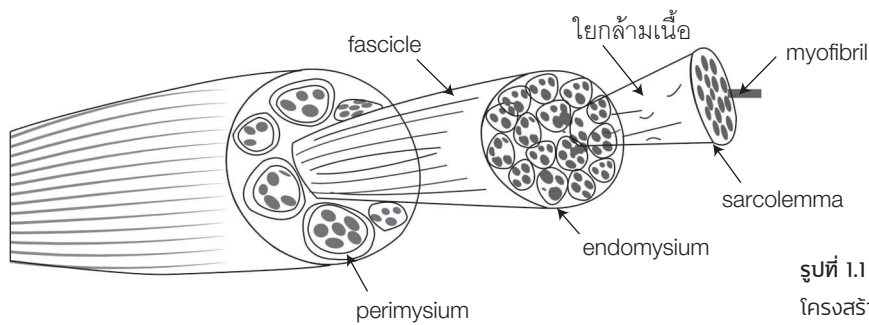
การหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่าง



เซลล์กล้ามเนื้อเป็นเซลล์ที่มีความสามารถพิเศษในการแปลงพลังงานเคมีในรูปของเอทีพีให้เป็นพลังงานกลเพื่อใช้ในการทำงานต่างๆ เช่น การเดิน การวิ่ง กล้ามเนื้อจะยึดติดกับกระดูกผ่านเอ็นกล้ามเนื้อโดยพาดผ่านข้อต่อ กล้ามเนื้อโครงร่างตอบสนองต่อสัญญาณประสาทที่ถูกส่งการมาจากเซลล์ประสาทสั่งการล่าง (lower motor neuron) ผ่าน neuromuscular junction (NMJ) ส่งผลให้เกิดแรงหดตัวของกล้ามเนื้อ กลไกที่เกิดขึ้นเริ่มต้นจากการหลั่งของอะซิทิลโคลีน (acetylcholine) จากนั้นอะซิทิลโคลีนไปจับกับตัวรับอะซิทิลโคลีนชนิด nicotinic ที่อยู่บนผนังของเซลล์กล้ามเนื้อ ส่งผลให้เซลล์กล้ามเนื้อเกิดดีโพลาไรเซชัน (depolarization) มีผลให้แคลเซียมภายในเซลล์เพิ่มขึ้น นำไปสู่การหดตัวของกล้ามเนื้อต่อไป

โครงสร้างของกล้ามเนื้อโครงร่าง

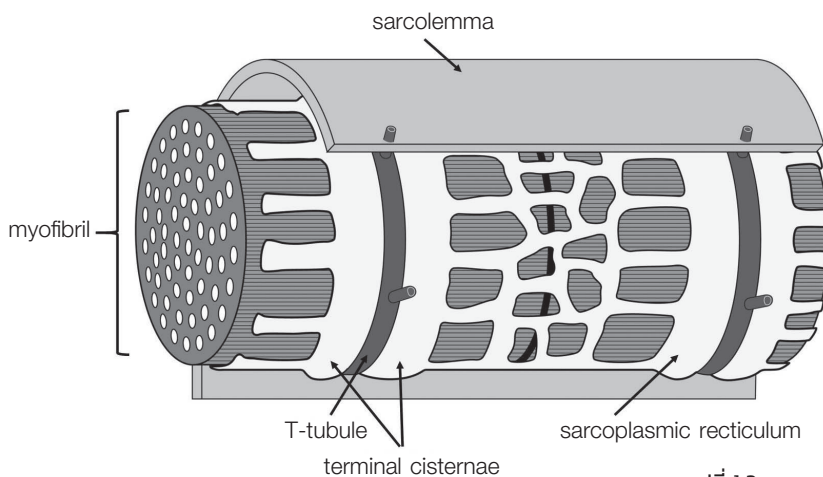
โครงสร้างพื้นฐานของกล้ามเนื้อโครงร่างแสดงในรูปที่ 1.1 ภายในกล้ามเนื้อโครงร่างแต่ละมัดประกอบด้วยใยกล้ามเนื้อ (muscle fiber) จำนวนมากมาย และถูกล้อมรอบด้วยเนื้อเยื่อเกี่ยวพันชื่อว่า endomysium ใยกล้ามเนื้อรวมกลุ่มกันเรียกว่า fascicle ซึ่งถูกล้อมรอบด้วยเนื้อเยื่อเกี่ยวพันที่เรียกว่า perimysium ภายใน perimysium จะมีหลอดเลือดและเส้นประสาทวางตัวอยู่เพื่อไปเลี้ยงใยกล้ามเนื้อ ใยกล้ามเนื้อหลายๆ fascicle รวมกันเป็นกล้ามเนื้อ 1 มัด



รูปที่ 1.1

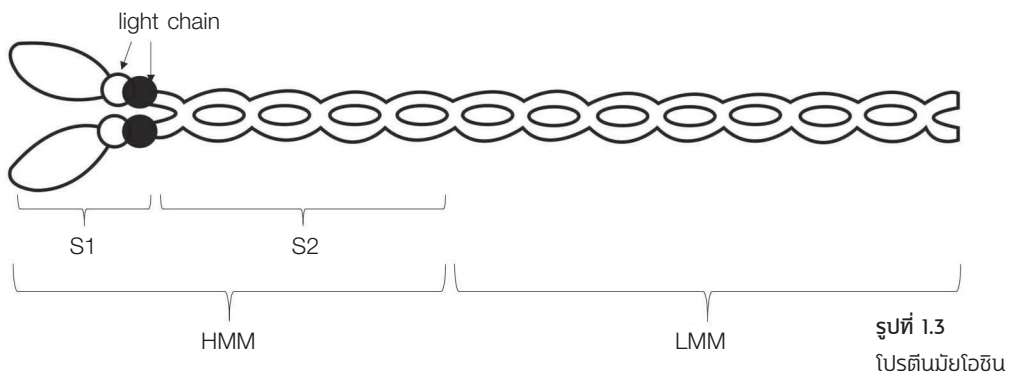
โครงสร้างพื้นฐาน
ของกล้ามเนื้อโครงร่าง

ใยกล้ามเนื้อโครงร่างเป็นเซลล์ที่มีลักษณะยาวมีหลายนิวเคลียสและนิวเคลียสอยู่ที่ผิวเซลล์ ภายในใยกล้ามเนื้อเหล่านี้จะมีส่วนที่เรียกว่า myofibril ซึ่งประกอบด้วย ใยฟิลาเมนต์หนา (thick filament) และใยฟิลาเมนต์บาง (thin filament) วางซ้อนเหลื่อม (overlap) กันอยู่ทำให้เกิดลาย นี่คือนิวเคลียสหนึ่งที่ทำให้ได้ชื่อว่ากล้ามเนื้อลาย myofibril ถูกหุ้มด้วย sarcolemma ซึ่งจะมีส่วนของ sarcolemma แทรกอยู่ระหว่าง myofibril ด้วย โดยเรียกว่า transverse tubule หรือ T-tubule มันจะแทรกระหว่าง sarcoplasmic reticulum (SR) ซึ่งหุ้ม myofibril ไว้ SR เป็นโครงสร้างสำคัญในการเก็บแคลเซียม (รูปที่ 1.2) sarcolemma เป็นโครงสร้างที่มีความซับซ้อน พบว่าถ้าเกิดความผิดปกติที่โครงสร้างนี้จะเป็นสาเหตุของการเกิดโรค muscular dystrophy



รูปที่ 1.2

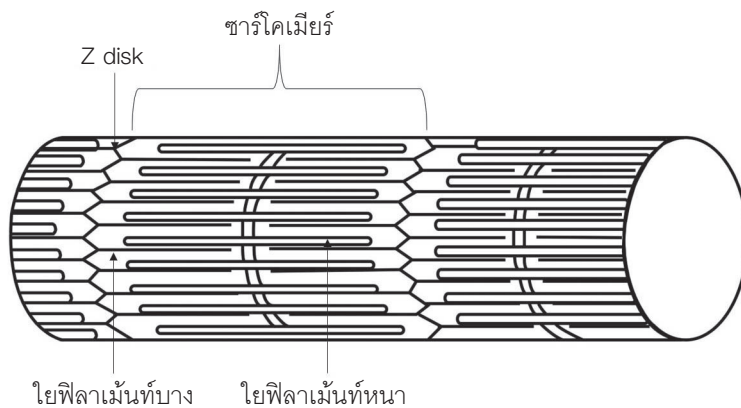
ลักษณะของ T-tubule ที่แทรกระหว่าง
sarcoplasmic reticulum



ใยพลาแม้นท์หนาประกอบด้วยโปรตีนมัยโอซิน (myosin) (รูปที่ 1.3) โดยโปรตีนมัยโอซินประกอบด้วย 2 สาย heavy chain พันเป็นเกลียว ซึ่งมีส่วนของ light และ heavy meromyosin proteins (LMM และ HMM) HMM มีส่วนของ S1 และ S2 ในส่วนของ S1 ประกอบด้วย 2 หัว ซึ่งประกอบขึ้นจาก 2 light chain มีเอทีฟิอูมีหน้าที่ให้พลังงานในการเกิดแรงกระชาก (power stroke) ในขณะที่เกิดครอสบริดจ์ (cross bridge)

ใยพลาแม้นท์บางประกอบด้วยโปรตีนแอคติน (actin) โทรโปไมโอซิน (tropomyosin), และโทรโปนิน (troponin) ซึ่งโทรโปนินประกอบด้วย โทรโปนินไอ โทรโปนินซี และโทรโปนินที (troponin-I, -C, และ -T) มีหน้าที่โดยรวมคือควบคุมให้โทรโปไมโอซินอยู่ในตำแหน่งที่เหมาะสมคือในขณะพักจะมีหน้าที่ block หัว S1 ของมัยโอซินไม่ให้จับกับแอคตินได้ แต่เมื่อเซลล์กล้ามเนื้อถูกกระตุ้นเกิดดีโพลาไรเซชันตามด้วยแคลเซียมเคลื่อนที่เข้าเซลล์ แคลเซียมจับกับโทรโปนินซี มีผลเปลี่ยนแปลงรูปร่างของใยพลาแม้นท์บาง คือโทรโปไมโอซินเคลื่อนที่ออกจากตำแหน่งที่ให้มัยโอซินมาจับกับแอคติน

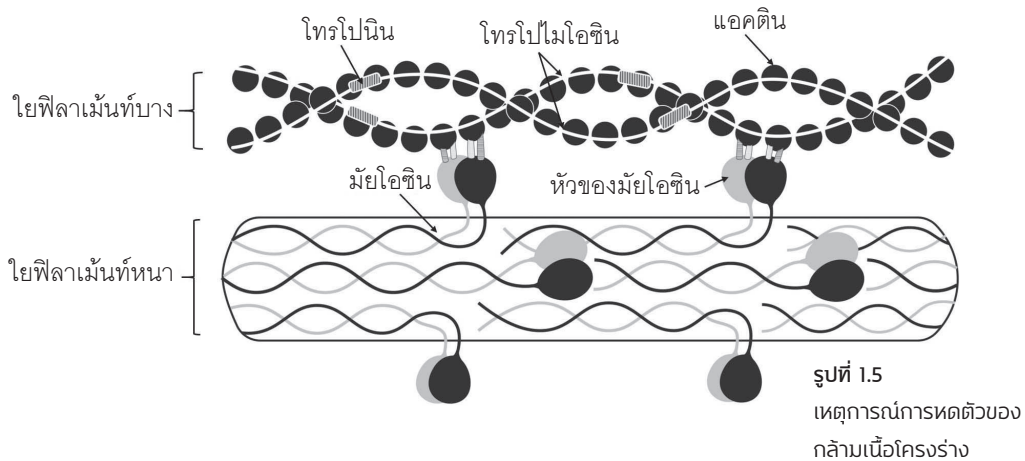
ชุดของใยพลาแม้นท์หนาและใยพลาแม้นท์บางแต่ละชุดเรียกว่า ซาร์โคเมียร์ (sarcomere) แต่ละชุดคั่นด้วย Z disk กว้างประมาณ 1.5–3.5 ไมโครเมตร เรียงกันหลายซาร์โคเมียร์ หลายๆ ซาร์โคเมียร์ รวมกันเป็น myofibril หลาย myofibril รวมกันเป็นใยกล้ามเนื้อ ใยพลาแม้นท์บางวางตัวอยู่ตรง Z disk ที่ปลาย 2 ด้านของซาร์โคเมียร์ ขณะที่ใยพลาแม้นท์หนายู่ตรงกลางซาร์โคเมียร์ การเรียงตัวเช่นนี้ทำให้เกิดลายในกล้ามเนื้อโครงร่าง light band คือใยพลาแม้นท์บาง ขณะที่ dark band คือ ทั้งใยพลาแม้นท์หนาและใยพลาแม้นท์บาง (รูปที่ 1.4)



รูปที่ 1.4
โครงสร้างของ
myofibril

เหตุการณ์การหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่าง

ในระยะพัก โทรโปนินที่จับกับโทรโปไมโอซิน และโทรโปนินไออยู่ในตำแหน่งที่ทำให้ แอคตินไม่สามารถจับกับมัยโอซินได้ เมื่อสัญญาณของ action potential มาถึงบริเวณ NMJ สัญญาณ action potential เคลื่อนที่ไปตามผนังเซลล์กล้ามเนื้อ ไปตาม T-tubule มีผลให้หลาย เซลล์กล้ามเนื้อถูกกระตุ้นไปพร้อมๆ กัน T-tubule อยู่ติดกับ terminal cisternae ของ SR รวม เรียกว่า triad นั่นคือ 1 อันของ T-tubule กับ 2 อันของ terminal cisternae ของ SR เมื่อเซลล์ เกิดดีโพลาไรเซชัน แคลเซียมเคลื่อนที่ออกมาจาก SR แคลเซียมที่ถูกปล่อยออกมาจะจับกับ โทรโปนินซี ภายในเวลาน้อยกว่า 1 มิลลิวินาที สามารถเปิดตำแหน่งที่โทรโปนินไอจับบนแอคติน 7 แห่ง หัวของมัยโอซินจึงสามารถจับกับแอคตินได้เกิดสะพานเชื่อมที่เรียกว่าครอสบริดจ์ ขณะเดียวกันที่หัวของมัยโอซินมีเอนไซม์ที่สำคัญคือ มัยโอซินเอทีพีเอส ซึ่งจะทำหน้าที่สลาย เอทีพี ได้เอดีพี ฟอสเฟส และพลังงาน ซึ่งพลังงานนี้ทำให้เกิดแรงกระชากในการงอหัว ของมัยโอซินเพื่อที่จะดึงสายของแอคติน หรือใยฟิลาเมนต์บาง ให้เคลื่อนเข้าสู่แกนกลางของ ซาร์โคเมียร์ มีผลทำให้กล้ามเนื้อเกิดการหดตัวพร้อมเพรียงกัน (รูปที่ 1.5)



การหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่าง

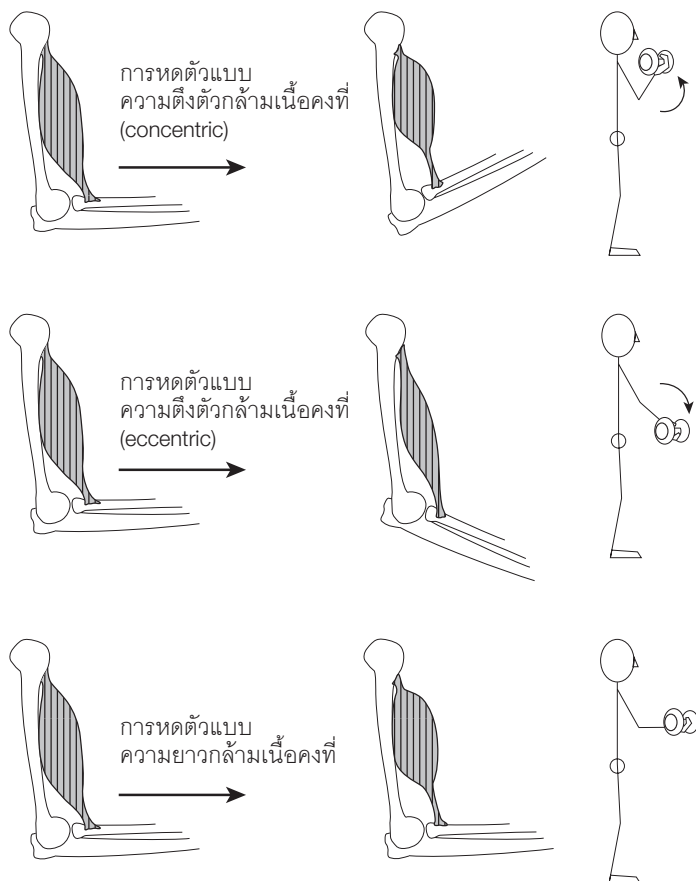
การหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่าง มีด้วยกัน 2 แบบ (รูปที่ 1.6) คือ

1. การหดตัวแบบความตึงตัวของกล้ามเนื้อคงที่ (isotonic contraction) โดยที่การหดตัวของกล้ามเนื้อที่เกิดขึ้นทำให้ไม่มีการเปลี่ยนแปลงของความตึงตัวของกล้ามเนื้อ แต่มีการเปลี่ยนแปลงความยาวของกล้ามเนื้อ และมีการเคลื่อนไหวของข้อต่อเกิดขึ้น การหดตัวแบบความตึงตัวของกล้ามเนื้อคงที่นี้ยังแบ่งออกเป็นการหดตัวแบบ concentric และการหดตัวแบบ eccentric โดยที่การหดตัวแบบ concentric เป็นการหดตัวแบบที่ชนะแรงต้านทานการหดตัวหรือเกิดขึ้นเนื่องจากน้ำหนักของสิ่งของที่ยกน้อยกว่าแรงการหดตัวของกล้ามเนื้อ เช่น การหดตัวของกล้ามเนื้อแขนเพื่อพยายามยกของน้ำหนัก 1 กิโลกรัมขึ้นจากพื้น จะมีการหดตัวของกล้ามเนื้อต้นแขน โดยความตึงตัวของกล้ามเนื้อไม่เปลี่ยนแปลง แต่ความยาวของกล้ามเนื้อลดลง ผลออกมาจะได้งานเพราะวัตถุเคลื่อนที่ยกสูงขึ้นจากพื้น ขณะที่การหดตัวแบบ eccentric มีความตึงตัวของกล้ามเนื้อคงที่แต่ความยาวของกล้ามเนื้อเพิ่มขึ้น เป็นการหดตัวแบบที่แพ้แรงต้านทานการหดตัว เช่น เมื่อเราต้องการวางของไว้ที่พื้นอย่างช้าๆ กล้ามเนื้อแขนจะหดตัวแบบ eccentric แขนจะเหยียดออกอย่างช้าๆ

2. การหดตัวแบบความยาวของกล้ามเนื้อคงที่ (isometric contraction) เป็นการหดตัวโดยที่ความยาวรวมของกล้ามเนื้อไม่เปลี่ยนแปลง แต่ความตึงตัวของกล้ามเนื้อเปลี่ยนไป เราจะไม่เห็นการเคลื่อนไหวของข้อต่อเกิดขึ้น เนื่องจากน้ำหนักของสิ่งของที่ยกมีมากกว่าแรงในการยก เช่น การหดตัวของกล้ามเนื้อแขนที่จะยกของน้ำหนัก 10 กิโลกรัมขึ้นจากพื้น ซึ่งไม่

สามารถจะยกขึ้นได้ ทำให้มีการออกแรงมาก และมีการหดตัวของกล้ามเนื้อมากเป็นการหดตัวแบบความยาวคงที่ การฝึกการหดตัวของกล้ามเนื้อในรูปแบบนี้จะทำให้กล้ามเนื้อแข็งแรงขึ้น เช่น การยกน้ำหนักค้างไว้

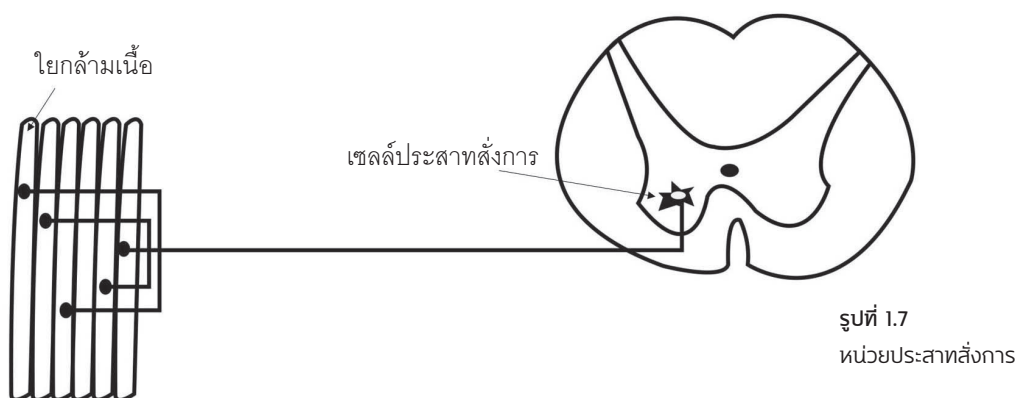
ในสภาพจริงขณะที่มนุษย์ทำงานหรือเคลื่อนไหวจะมีการหดตัวของกล้ามเนื้อทั้งสองแบบ เช่น การยกของที่ไม่หนักขึ้นจากพื้น ยกค้างไว้ แล้ววางลงช้าๆ การทำงานของกล้ามเนื้อจะเริ่มจากกล้ามเนื้อแขนจะต้องมีแรงดึงตัวของกล้ามเนื้อมากขึ้น โดยความยาวกล้ามเนื้อคงที่ เมื่อกล้ามเนื้อมีแรงดึงมากขึ้นจนมากกว่าน้ำหนักของสิ่งของที่จะยก ก็จะมีการหดตัวแบบแรงดึงตัวของกล้ามเนื้อคงที่ แต่กล้ามเนื้อหดสั้นลง วัตถุก็จะถูกยกขึ้นจากพื้น ในขณะที่ยกวัตถุค้างไว้ กล้ามเนื้อก็จะกลับมาหดตัวแบบความยาวของกล้ามเนื้อคงที่ และขณะที่วางวัตถุลงช้าๆ กล้ามเนื้อจะมีการหดตัวแบบความดึงตัวของกล้ามเนื้อคงที่ แต่มีความยาวของกล้ามเนื้อเพิ่มขึ้น



รูปที่ 1.6
การหดตัวของ
กล้ามเนื้อโครงร่าง

หน่วยประสาทสั่งการและการทำงานของกล้ามเนื้อ

การเคลื่อนไหวร่างกายในรูปแบบต่างๆ นั้น ต่างต้องใช้การควบคุมการประสานงานของการหดตัวของกล้ามเนื้อ เกิดจากการทำงานของระบบประสาทสั่งการให้กล้ามเนื้อเกิดการหดตัวและทำให้ร่างกายเคลื่อนที่ไปในทิศทางที่ต้องการ ซึ่งการที่ร่างกายเกิดการเคลื่อนไหวหรือเคลื่อนที่นั้น นอกจากการกระตุ้นกล้ามเนื้อกลุ่มที่เกี่ยวข้องกับการเคลื่อนไหวและเคลื่อนที่แล้ว ระบบประสาทยังต้องสั่งการควบคุมกล้ามเนื้อกลุ่มที่มีหน้าที่ควบคุมการทรงตัวด้วย ระบบประสาทควบคุมกล้ามเนื้อให้เกิดแรงในการหดตัว โดยการส่งสัญญาณผ่านเซลล์ประสาทสั่งการ (motor neuron) ในไขสันหลังไปกระตุ้นใยกล้ามเนื้อโดยที่ 1 เซลล์ประสาทสั่งการไปเลี้ยงกลุ่มของเส้นใยกล้ามเนื้อจำนวนหนึ่งรวมเรียกว่า หน่วยประสาทสั่งการ (motor unit) (รูปที่ 1.7) ซึ่งคือหน่วยพื้นฐานของระบบประสาทในการควบคุมการเคลื่อนไหว โดยทั่วไปกล้ามเนื้อ 1 มัด มีหลายพันใยกล้ามเนื้อจะถูกควบคุมโดย 200-300 เซลล์ประสาทสั่งการ



ใยประสาทของเซลล์ประสาทสั่งการจะวิ่งออกมาจากส่วน ventral horn ของไขสันหลัง กลายเป็นเส้นประสาทส่วนปลาย หรือไปตามเส้นประสาทสมองจากก้านสมองไปควบคุมกล้ามเนื้อ ใยประสาท 1 เส้นเมื่อไปถึงกล้ามเนื้อจะแตกแขนงไปควบคุมใยกล้ามเนื้อ โดยที่ 1 เซลล์ประสาทสั่งการอาจไปควบคุม 2-3 เส้นใยกล้ามเนื้อ ซึ่งจัดเป็นหน่วยประสาทสั่งการขนาดเล็ก (small motor unit) หรืออาจแตกไปควบคุมเส้นใยกล้ามเนื้อเป็นพันๆ เส้นใยก็ได้ จัดเป็นหน่วยประสาทสั่งการขนาดใหญ่ (large motor unit) เมื่อสัญญาณประสาทมาถึงเซลล์ประสาท

สั่งการในไขสันหลัง มีผลให้เซลล์ประสาทสั่งการส่งสัญญาณไปกระตุ้นกล้ามเนื้อ โดยการปล่อยสารสื่อประสาทที่บริเวณ NMJ เกิดสัญญาณประสาทเคลื่อนที่ไปตาม sarcolemma ของใยกล้ามเนื้อ และด้วยคุณสมบัติการนำไฟฟ้าของ sarcolemma มีผลทำให้เกิดการกระตุ้นใยประสาททุกเส้นในหน่วยประสาทสั่งการให้ถูกกระตุ้นพร้อมๆ กัน การหดตัวของกล้ามเนื้อ 1 มัด จะเกิดขึ้นจากการทำงานของหลายๆ หน่วยประสาทสั่งการ ขนาดของหน่วยประสาทสั่งการจะขึ้นกับชนิดของกล้ามเนื้อและการทำหน้าที่ของกล้ามเนื้อนั้นๆ เช่น กล้ามเนื้อลูกตา 1 หน่วยประสาทสั่งการประกอบด้วยใยกล้ามเนื้อประมาณ 5 เส้นใยกล้ามเนื้อ ขณะที่กล้ามเนื้อขา 1 หน่วยประสาทสั่งการประกอบด้วยใยกล้ามเนื้อประมาณ 1,800 เส้นใยกล้ามเนื้อ ขนาดของหน่วยประสาทสั่งการส่งผลถึงความละเอียดแม่นยำในการควบคุมการหดตัวของกล้ามเนื้อ โดยที่หน่วยประสาทสั่งการขนาดเล็กสามารถควบคุมการหดตัวได้ละเอียดกว่าหน่วยประสาทสั่งการขนาดใหญ่ แรงในการหดตัวของกล้ามเนื้อขึ้นอยู่กับคุณสมบัติของหน่วยประสาทสั่งการ แต่ถ้ากล้ามเนื้อมีจำนวนหน่วยประสาทสั่งการที่มาควบคุมเท่ากัน แรงในการหดตัวของกล้ามเนื้อจะขึ้นอยู่กับ contractile property ของหน่วยประสาทสั่งการ ได้แก่ ความเร็วในการหดตัว แรงหดตัวสูงสุด และความทนทานต่อการล้า

การหาค่าความเร็วในการหดตัวทำได้โดยกระตุ้นกล้ามเนื้อให้เกิดการหดตัวแบบ twitch โดยการกระตุ้น 1 ครั้ง แล้วดูเวลาที่ใช้ในการหดตัวจนเกิดแรงหดตัวสูงสุด โดยที่หน่วยประสาทสั่งการแบบ slow-twitch จะใช้เวลาที่จะทำให้เกิดแรงหดตัวสูงสุดนาน ขณะที่หน่วยประสาทสั่งการแบบ fast-twitch จะใช้เวลาที่จะทำให้เกิดแรงหดตัวสูงสุดสั้น ในขณะที่เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อแบบ tetanus จากการกระตุ้นกล้ามเนื้อซ้ำๆ หลายๆ ครั้ง แรงในการหดตัวแบบ tetanus นี้เกิดจากผลรวมของแรงการหดตัวแบบ twitch ที่เกิดการคาบเกี่ยวกันและเกิดการรวมกัน แรงขึ้นอยู่กับค่าเวลาที่ใช้ในการหดตัวจนเกิดแรงหดตัวสูงสุด และอัตราการเกิด action potential โดยที่หน่วยประสาทสั่งการแบบ fast-twitch จะมีแรงการหดตัวมากกว่าหน่วยประสาทสั่งการแบบ slow-twitch แต่หน่วยประสาทสั่งการแบบ slow-twitch จะล้ำช้ากว่า contractile property ของหน่วยประสาทสั่งการยังขึ้นอยู่กับลักษณะเฉพาะของใยกล้ามเนื้อด้วย

โดยที่ชนิดของใยกล้ามเนื้อถูกแบ่งตามโปรตีนที่มีอยู่ในไมโอซิน โดยแบ่งออกเป็น 2 ชนิด คือ

- ใยกล้ามเนื้อชนิดที่หนึ่ง (Type I)

โปรตีน myosin heavy chain-I มีสีออกแดง มีความทนทานต่อการล้ามาก ทำงานได้นานก่อนจะล้าเนื่องจากใช้พลังงานจากกระบวนการเมแทบอลิซึมแบบใช้ออกซิเจน