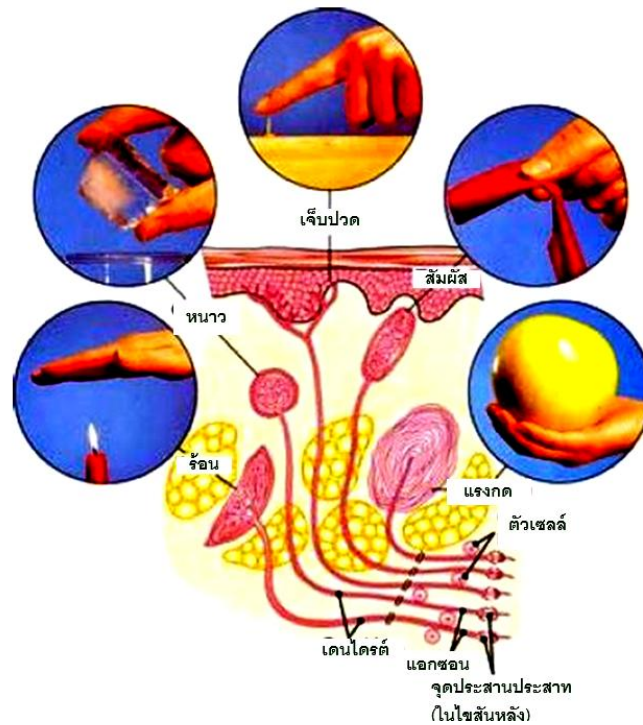


บทที่ 5 การรับรู้ความรู้สึก (Senses)



ucdavis.edu

บทนำ และหลักสำคัญ

เซลล์รับรู้ความรู้สึก (sensory cells) เป็นเซลล์ชนิดพิเศษที่ถูกออกแบบมาให้สามารถรับข้อมูลจากสิ่งแวดล้อมได้ โดยอาศัยความเชื่อมโยงกับโปรตีนตัวรับ (receptor proteins) ที่เยื่อหุ้มเซลล์ และการเปิดปิดของประตูไอออน (ion channel)

ประตูไอออนพบได้ตั้งแต่ในสิ่งมีชีวิตเล็ก ๆ เซลล์เดียว อย่างแบคทีเรีย ยีสต์ และสัตว์เซลล์เดียว (protozoa) จากการศึกษาพบว่า ประตูไอออนชนิดแรกที่มีการพัฒนาหรือสร้างขึ้นในสิ่งมีชีวิต คือ ประตูไอออนที่ไวต่อแรงตึงยืด (stretch-sensitive channels) ที่เรียกว่า ประตูไอออนเชิงกล (mechanical gated channels) ทำหน้าที่รับรู้ถึงการเปลี่ยนแปลงความเครียดจากความดันออสโมซิส (osmotic stress sensors) จึงถูกกระตุ้นเมื่อรูปร่างของเซลล์มีการเปลี่ยนแปลงในแง่ของปริมาตร ส่วนประตูไอออนอื่น เช่น ประตูไอออนชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้นก็เป็นประตูไอออนที่พบมานานมากเช่นกัน

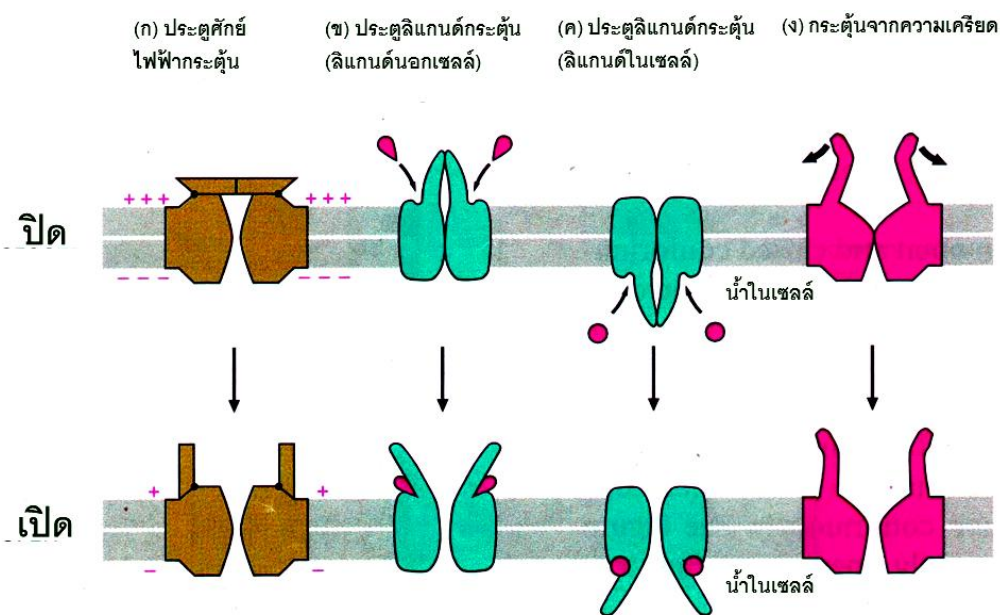
เอสเชอริเชีย โคไล (Escherichia coli) เป็นแบคทีเรียที่ใช้ประจำในห้องปฏิบัติการ และเป็นแบคทีเรียประจำถิ่นที่พบได้เป็นปกติในทางเดินอาหาร มีประตูไอออน อยู่ 2 ชนิด คือ 1) ประตูไอออนเชิงกลที่รับรู้ถึงการเปลี่ยนแปลงของรูปร่างเซลล์ และ 2) ประตูไอออนชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้น ในยีสต์พบประตูไอออนโพแทสเซียมชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้น

เซลล์พืชเองก็พบประตูไอออนชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้นที่เพิ่มการยอมให้ไอออนที่มีประจุบวกผ่านเข้าสู่ผนังเซลล์มากขึ้น เช่น ต้นหม้อข้าวหม้อแกงลิงมีการสร้างศักยะงานที่ตอบสนองต่อการสัมผัส

แม้ว่าประตูไอออนโพแทสเซียม และแคลเซียมจะพบอยู่มากมายในสิ่งมีชีวิต แต่ในพวกที่เป็นสัตว์อย่างแท้จริง (metazoan) เท่านั้นที่จะพบประตูไอออนโซเดียม จึงเชื่อว่าประตูไอออนที่ควบคุมด้วยศักย์ไฟฟ้าน่าจะพัฒนามาจากโปรตีนในยุคดึกดำบรรพ์ สัตว์ตระกูลไนดาเรีย (Cnidaria) เช่น ดอกไม้ทะเลจัดเป็นข้อยกเว้น โดยจะมีประตูไอออนโซเดียมเพื่อให้ทนต่อสารพิษจากปลาปักเป้า (tetrodotoxin) เพราะมีโครงสร้างที่แตกต่างจากประตูไอออนของสัตว์ชนิดอื่น ๆ

นอกจากประตูดอออนที่ทำงานเมื่อได้มีการเปลี่ยนแปลงเชิงกล และศักย์ไฟฟ้าแล้ว ยังมีการรับความรู้สึกจากตัวกระตุ้นผ่านโปรตีนที่เยื่อหุ้มเซลล์ ตัวอย่างเช่น พารามีเซียมซึ่งเป็นสัตว์น้ำจืดเซลล์เดียวชนิดหนึ่ง จะมีตัวรับอยู่บนเซลล์รับความรู้สึกที่ว่ายน้ำได้ (free-swimming sensory cells) ที่ช่วยในการตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นหลากหลายชนิด ทั้งแรงกล อุณหภูมิ สารเคมี แสง และไอออน ผ่านการเปลี่ยนแปลงของศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ มีการตอบสนองทางพฤติกรรมทั้งการเปลี่ยนแปลงรูปร่างเซลล์ และการตีโบกของเส้นขน พบประตูดอออนชนิดจำเพาะ (ion-selective membrane) หลากชนิด ทั้งศักย์ไฟฟ้ากระตุ้น แคลเซียม และเชิงกล และยังมีโปรตีนตัวรับที่ตอบสนองต่อการกระตุ้นโดยตรง และทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ ที่กระทบต่อการเปลี่ยนแปลงของเยื่อหุ้มเซลล์ทางอ้อม

สัตว์เซลล์เดียว แบคทีเรีย และสิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวชนิดอื่น ๆ รวมถึงพวกเมือก สาหร่าย และเชื้อราบางชนิด จะมีขนเซลล์ที่ตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของสารเคมีในสิ่งแวดล้อม

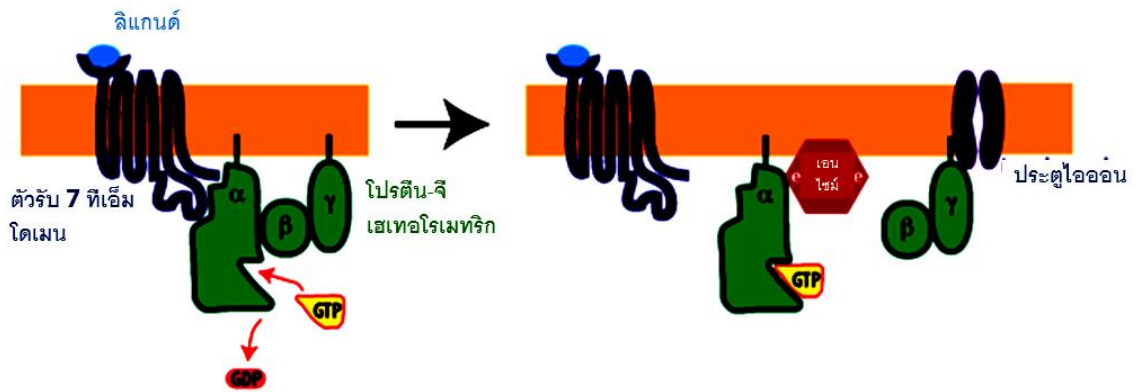


ภาพที่ 5.1 ประตูดอออนชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้น ชนิดลิแกนด์กระตุ้น และชนิดแรงดึงยึดกระตุ้น (ที่มา: ดัดแปลงจาก Herbert, 2008)

แบคทีเรีย และสัตว์เซลล์เดียวที่อยู่ในกระเพาะหมักของโคจะเคลื่อนที่เข้าไปหาอาหาร หรือโมเลกุลที่มันต้องการ เช่นน้ำตาล กรดอะมิโน และเพปไทด์ขนาดเล็ก ๆ ที่สัตว์ได้รับจากอาหาร และเคลื่อนที่หนีจากสิ่งที่เป็นอันตราย เนื่องจากการกระตุ้นโดยการจับกันของโมเลกุลนั้น ๆ กับโปรตีนตัวรับที่จำเพาะบนผิวเซลล์ ทำให้มีการส่งสัญญาณเข้าไปภายในเซลล์ได้ ในแบคทีเรียบางชนิด ตัวรับสัญญาณเคมี (chemoreceptor) จะอยู่ที่ส่วนที่ทำหน้าที่ควบคุมการเคลื่อนที่ไปด้านหน้าของเซลล์ (forward-moving poles)

การรับสัญญาณเคมี (chemoreception) เป็นหัวใจสำคัญของการสื่อสารภายในเซลล์ (intracellular communication) จากการศึกษาขี้สาหร่าย (slime mold) ที่อดอาหาร จะส่งผลให้อะมีบาชนิดนี้หลั่งซีเอเอ็มพีเข้าไปในสิ่งแวดล้อม ดึงดูดให้อะมีบาที่อยู่ใกล้เคียงเข้ามาหาผ่านกระบวนการดึงดูดด้วยสารเคมี (chemoattractant) เพื่อการดึงดูด (chemotaxis) อะมีบาที่รวมกันเป็นกลุ่มขนาดใหญ่มีความสามารถในการเคลื่อนที่ไปยังแหล่งอาหาร หรือเข้าสู่ระยะสมบูรณพันธุ์ สร้างสปอร์ในแหล่งอาศัยใหม่ได้

การกระตุ้นของตัวรับที่ต่อกับซีเอเอ็มพีที่เยื่อหุ้มเซลล์ (membrane-bound cAMP receptor) จะกระตุ้นให้เกิดกระบวนการชีวเคมีต่อเนื่องของโปรตีนจี (G protein-linked biochemical cascade) ซึ่งมีผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงขึ้น ส่วนการตอบสนองต่อสารเคมีในสิ่งมีชีวิตชั้นสูง พบทั้งการตอบสนองจากภายนอก เช่น การได้รับกลิ่น และจากภายในร่างกายเอง เช่นฮอร์โมน ซึ่งจะได้อีกกล่าวถึงต่อไป

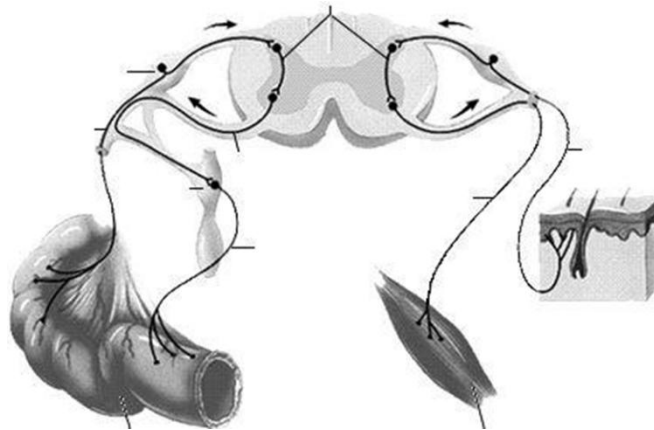


ภาพที่ 5.2 ตัวรับชนิดที่ถูกกระตุ้นด้วยสารเคมี (ที่มา: ดัดแปลงจาก Herbert, 2008)

ชนิดของการรับความรู้สึก

เมื่อแบ่งตามบทบาทหน้าที่ สามารถแบ่งตัวรับความรู้สึกได้เป็น 1) ตัวรับความรู้สึกจากภายนอก 2) ตัวรับความรู้สึกจากภายใน และ 3) ตัวรับความรู้สึกของร่างกายในแง่ของอารมณ์ และการจัดวางท่าทาง ซึ่งต่างจากที่เราเคยรู้จักว่ามีอยู่ 5 ชนิด (5- sense)

1. ตัวรับความรู้สึกจากภายนอก (exteroceptors) เป็นส่วนที่รับความรู้สึกแบบดั้งเดิม รับรู้ถึงตัวกระตุ้นจากภายนอก เช่น แสง สารเคมี การสัมผัส อุณหภูมิ และเสียง
2. ตัวรับความรู้สึกจากภายใน (interoceptors) ตรวจจับข้อมูลการเปลี่ยนแปลงของน้ำในร่างกาย มีความสำคัญต่อกระบวนการดำรงดุลของร่างกาย เช่น ความดันเลือด และความเข้มข้นของออกซิเจน
3. ตัวรับการเคลื่อนไหวของร่างกาย (proprioceptors) ส่งข้อมูลเกี่ยวกับการเคลื่อนไหว และท่าทางของร่างกายสัตว์ หรือทั้งส่วนของอวัยวะ เช่น แขน ขา และลำตัว



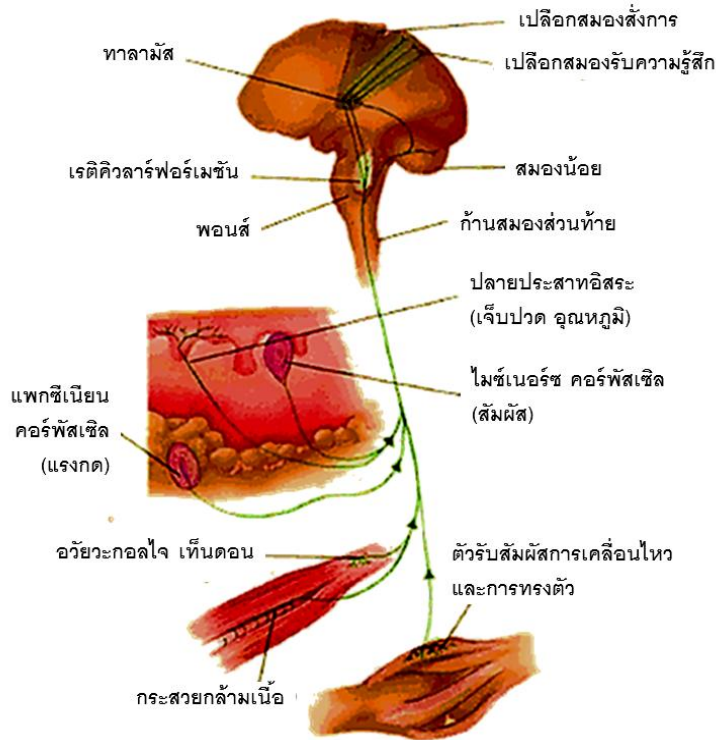
ภาพที่ 5.3 ตัวรับที่อยู่ภายใน และภายนอกร่างกาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Herbert, 2008)

ตัวรับความรู้สึกภายในของสัตว์มีกระดูกสันหลังตั้งอยู่หลายตำแหน่ง ส่วนใหญ่จะสัมพันธ์กับหลอดเลือด และสารน้ำในทางเดินอาหาร เส้นทางของข้อมูลเริ่มจาก ตัวรับความรู้สึกในร่างกายที่เรียกว่า เส้นใยนำความรู้สึกจากอวัยวะภายใน (visceral afferent) ส่วนข้อมูลของตัวรับความรู้สึกจากภายนอก ในบางครั้งจะแยกออกได้เป็น

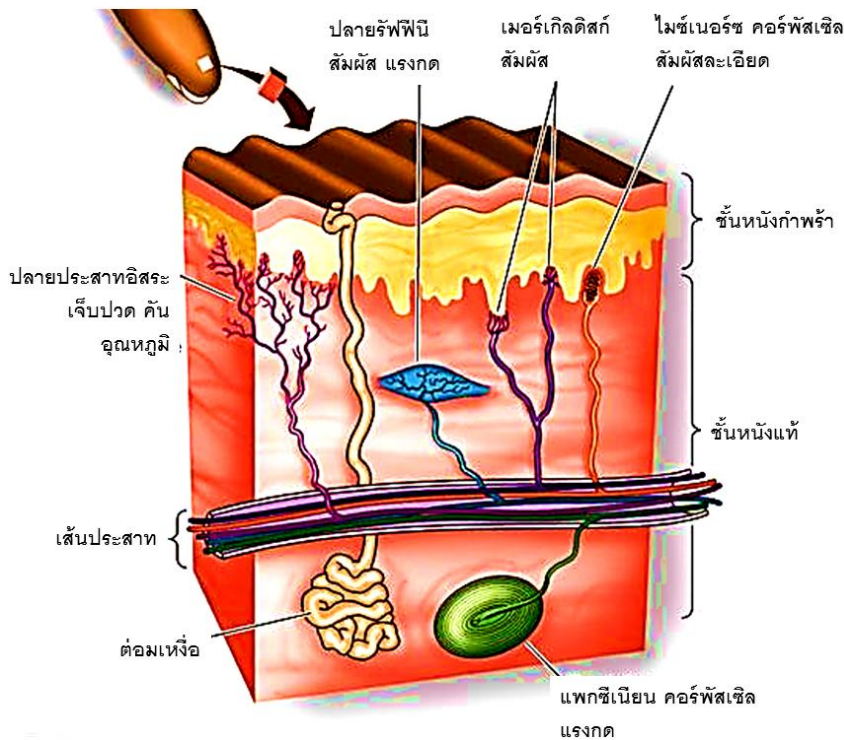
1. การรับความรู้สึกทางกาย (somesthetic sensation) ส่วนใหญ่มาจากส่วนผิวของร่างกาย (สัมผัส แแรงกด อุณหภูมิ ความเจ็บปวด และสนามแม่เหล็ก) ตรวจจับได้โดยตัวรับที่กระจายอยู่ทั่วไป ตัวรับที่อยู่ภายใน

อวัยวะปกคลุมร่างกาย มีหน้าที่อื่น ๆ มากมาย เพื่อใช้สำหรับนำข้อมูลของสิ่งแวดล้อมภายนอก กักร่างกายมาเชื่อมโยงกัน

2. การรับรู้ความรู้สึกพิเศษ (special senses) ประกอบด้วย การมองเห็น การได้ยิน การดมกลิ่น และการชิม ซึ่งแตกต่างจากระบบรับรู้ความรู้สึกทั่วไปตรงที่มีตำแหน่งของตัวรับที่ค่อนข้างจำเพาะ และตัวรับเองก็มีความจำเพาะต่อสิ่งแวดล้อมที่มากกระตุ้น



ภาพที่ 5.4 เส้นทางการนำความรู้สึกของปลายประสาทรับรู้อากัภิรยา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Medicalook, 2007)



ภาพที่ 5.5 ตัวรับความรู้สึกทางกาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax CNX, 2016)

สัตว์แต่ละชนิดมีการพัฒนาระบบรับรู้ความรู้สึกอย่างจำเพาะ เพื่อให้สามารถอยู่รอดในสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ส่วนตัวรับรู้มักกับปฏิกิริยาของสัตว์มีกระดูกสันหลัง พบในกล้ามเนื้อ เอ็น ข้อต่อ และหูชั้นใน

ระบบประสาทนอกส่วนกลางนำข้อมูลจากตัวรับรู้ความรู้สึกไปยังระบบประสาทส่วนกลาง (ทั้งสมองและไขสันหลัง) เมื่อสัญญาณความรู้สึกส่งไปถึงระบบประสาทส่วนกลาง แล้วจะกระตุ้นให้เกิดการทำงานของตัวแสดงผล (effector) อย่างเหมาะสม เพื่อให้สัตว์อยู่รอด (เช่นการหาอาหาร และการหลบซ่อนตัวจากผู้ล่า) การนำความรู้สึกจากส่วนของระบบประสาทนอกส่วนกลางจะส่งข้อมูลทั้งจากสิ่งแวดล้อมภายในร่างกาย และภายนอกในร่างกาย การเคลื่อนไหว และอารมณ์ไปยังระบบประสาทส่วนกลาง



รูปที่ 5.6 การรับรู้ความรู้สึกพิเศษทั้ง 5 (ที่มา: ดัดแปลงจาก drnorth.wordpress.com)

การรับรู้ (perception) เป็นการรับรู้ความรู้สึกจากโลกภายนอกซึ่งมากระตุ้นร่างกาย และส่งต่อสัญญาณที่ได้รับ ไปยังระบบประสาทส่วนกลางโดยผ่านกระแสประสาทยาวไปตลอดตัวรับรู้ความรู้สึก เพื่อให้เกิดการแปลผล ทำให้สมองตัดสินใจได้ว่า สิ่งมากระตุ้น คือ อะไร การรับรู้มีความสำคัญสำหรับมนุษย์ แต่ยังไม่มีการพิสูจน์ที่แน่ชัดว่าสัตว์มีการแปลผลการรับรู้หรือไม่

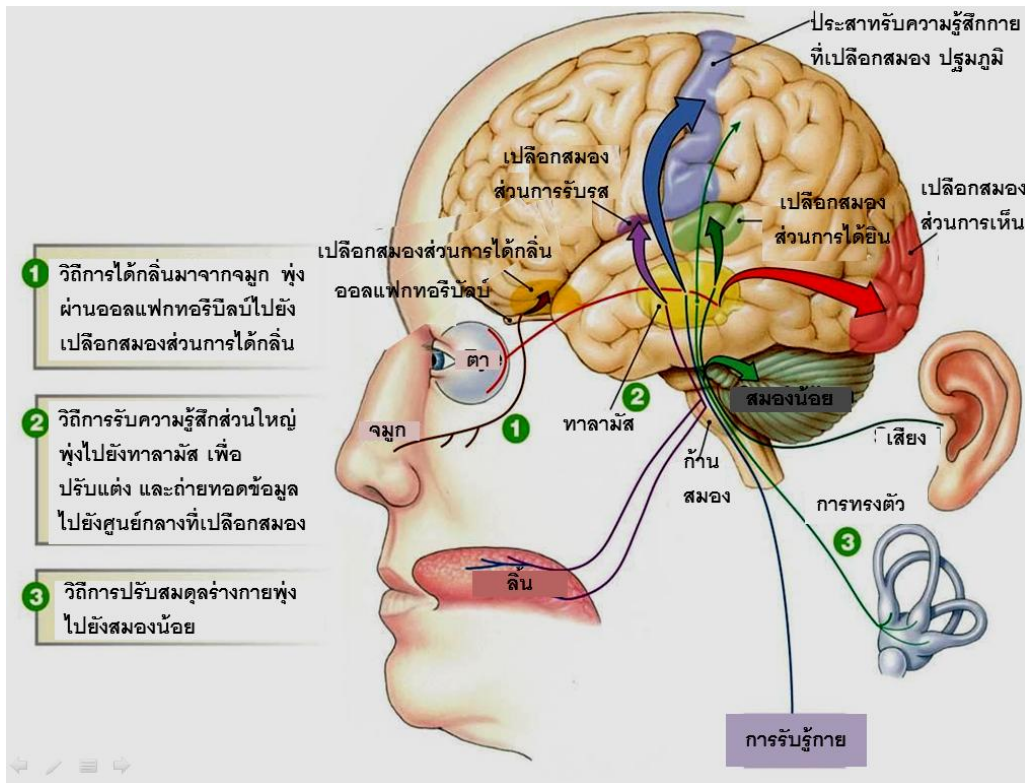
มนุษย์สามารถรับรู้ข้อมูลได้ไม่มาก เพราะมีตัวรับจำนวนจำกัด เพียงไม่กี่ชนิด ทำให้สามารถตรวจจับพลังงานได้ไม่ครบทุกรูปแบบ มนุษย์สามารถรับรู้เสียง สี รูปร่าง เนื้อสัมผัส กลิ่นและรสชาติ และอุณหภูมิ แต่ไม่สามารถจำแนกแรงแม่เหล็กและไฟฟ้า โพลาริซ์ และแสงเหนือม่วงที่สัตว์บางชนิดสามารถรับรู้ได้ ทั้งนี้เนื่องจากชนิดของตัวรับที่มนุษย์ และสัตว์มีแตกต่างกัน เช่นสุนัขสามารถได้ยินเสียงจากนกหวีดที่เป่าเรียกด้วยเสียงที่มีความถี่สูงกว่าที่มนุษย์ได้ยิน นอกจากนี้ ช่องทางการส่งข้อมูลไปยังสมองของมนุษย์ไม่ใช่ตัวบันทึกที่แม่นยำเท่าที่ควร นั่นคือ ระหว่างที่มีการส่งสัญญาณประสาทรับรู้ความรู้สึกก่อนที่จะไปยังส่วนของเปลือกสมอง (precortical processing) สัญญาณที่ถูกส่งมาจะถูกกรอง ในขณะที่สัญญาณบางชนิดจะถูกเน้น บางชนิดถูกเพิกเฉย เช่นจอตาของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม แมงดาทะเล (horseshoe crab) และสัตว์อื่น ๆ จะถูกกระตุ้นเมื่อมีการมองเห็นที่ต้องการความคมชัด และการปรับพื้นหลัง

เมื่อสัญญาณประสาทรับรู้ความรู้สึกมาถึงส่วนเปลือกสมอง จะเริ่มมีการจัดการข้อมูล และเปรียบเทียบข้อมูลการรับรู้ความรู้สึกกับข้อมูลอื่น ๆ ที่เข้ามาที่เปลือกสมอง รวมถึงระบบความจำที่ผ่านมาในอดีตทำให้มีการแยกเสียงต่าง ๆ ที่ได้ยินมาอย่างหลากหลายได้ในเวลาเดียวกัน

ตัวกระตุ้นเป็นสิ่งที่ทำให้ร่างกายรับรู้ถึงความเปลี่ยนแปลง ตัวกระตุ้นมาในรูปของพลังงานหลายชนิดหรือรังสี (modalities) เช่นความร้อน แม่เหล็กไฟฟ้า เสียง แรงกด และการเปลี่ยนแปลงทางเคมี เซลล์ประสาทรับรู้ความรู้สึกจะมีตัวรับรู้ความรู้สึกที่ส่วนปลายประสาท เพื่อตอบสนองต่อตัวกระตุ้นทั้งที่มาจากภายนอก และภายในร่างกาย เนื่องจากเซลล์ประสาทนำสัญญาณเข้า สามารถสื่อสารกับระบบประสาทส่วนกลางได้เพียงทางเดียว คือ การส่งกระแสประสาทในรูปของการเคลื่อนที่ต่อเนื่องของศักยะงาน (action potential propagation) ดังนั้น ตัวรับสัญญาณจะต้องเปลี่ยนพลังงานที่มากกระตุ้นร่างกายในรูปต่าง ๆ ให้กลายเป็นพลังงานไฟฟ้า (electrical energy) หรือศักยะงานโดยกระบวนการเปลี่ยนรูปพลังงาน (transduction)

ตัวรับที่มีความจำเพาะต่อสิ่งที่มีกระตุ้นหนึ่ง ๆ จะรวมตัวกันเป็นอวัยวะรับรู้ความรู้สึก (sense organs) ตัวรับแต่ละชนิดจะมีการตอบสนองที่จำเพาะต่อตัวกระตุ้นชนิดหนึ่ง ๆ เรียกว่า ตัวกระตุ้นจำเพาะ (adequate stimulus) มากกว่าตัวกระตุ้นชนิดอื่น เช่นตัวรับที่ถูกตามีความไวต่อการกระตุ้นของแสง ส่วนตัวรับที่หูมีความไวต่อการกระตุ้นของคลื่นเสียง และตัวรับอุณหภูมิที่ผิวหนังไวต่อพลังงานความร้อน ทำให้สัตว์ไม่สามารถใช้หูในการมอง ใช้ตาในการดมกลิ่น เนื่องจากมีความจำเพาะของตัวรับรู้ความรู้สึก ซึ่งความรู้นี้ถูกนำเสนอโดยโยฮันเนส

มุลเลอร์ (Johannes Muller) เมื่อกว่า 150 ปีก่อน ในชื่อบทความตีพิมพ์ว่า ความจำเพาะของพลังงานประสาท (the doctrine of specific nerve energies) แต่ตัวรับบางตัวสามารถตอบสนองต่อตัวกระตุ้นชนิดอื่นที่ไม่ใช่ชนิดตัวกระตุ้นจำเพาะได้อย่างอ่อน ๆ แต่การกระตุ้นโดยตัวกระตุ้นที่แตกต่างกันหลายชนิดต่อตัวรับชนิดหนึ่งสามารถทำให้ตัวรับเกิดการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นในรูปแบบเดียว ตามชนิดของตัวรับเท่านั้น เช่นตัวรับแสง (photoreceptors) มีตัวกระตุ้นจำเพาะที่กระตุ้นได้ไวมาก คือ แสง แต่ตัวรับชนิดนี้สามารถตอบสนองต่อตัวกระตุ้นเชิงกล (mechanical stimulus) ที่มากระตุ้นอย่างแรงได้เล็กน้อย นั่นคือ เมื่อถูกกระแทกที่ตาอย่างแรงมักจะมองเห็นดาวระยิบระยับ (see stars) เนื่องจากแรงกดเชิงกลสามารถกระตุ้นตัวรับแสงที่ลูกตาได้ ดังนั้นสามารถสรุปได้ว่าการรับรู้ความรู้สึกจะขึ้นอยู่กับชนิดของตัวรับมากกว่าชนิดของตัวกระตุ้น อย่างไรก็ตาม เมื่อตัวรับก็มีตัวกระตุ้นจำเพาะของมันเอง ความรู้สึกก็มีความสัมพันธ์กับสิ่งที่มากระตุ้นด้วย



ภาพที่ 5.7 เส้นทางเพื่อให้เกิดการรับรู้ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

สรีรวิทยาของตัวรับความรู้สึก (receptor physiology)

เมื่อแบ่งตัวรับตามบทบาทหน้าที่ ได้เป็นตัวรับความรู้สึกจากภายนอก ภายใน และตัวรับการเคลื่อนไหวของร่างกายแล้ว เรายังสามารถแบ่งชนิดของตัวรับตามชนิดของพลังงานที่เข้ามากระตุ้น และทำให้เกิดการตอบสนองของตัวรับได้เป็น

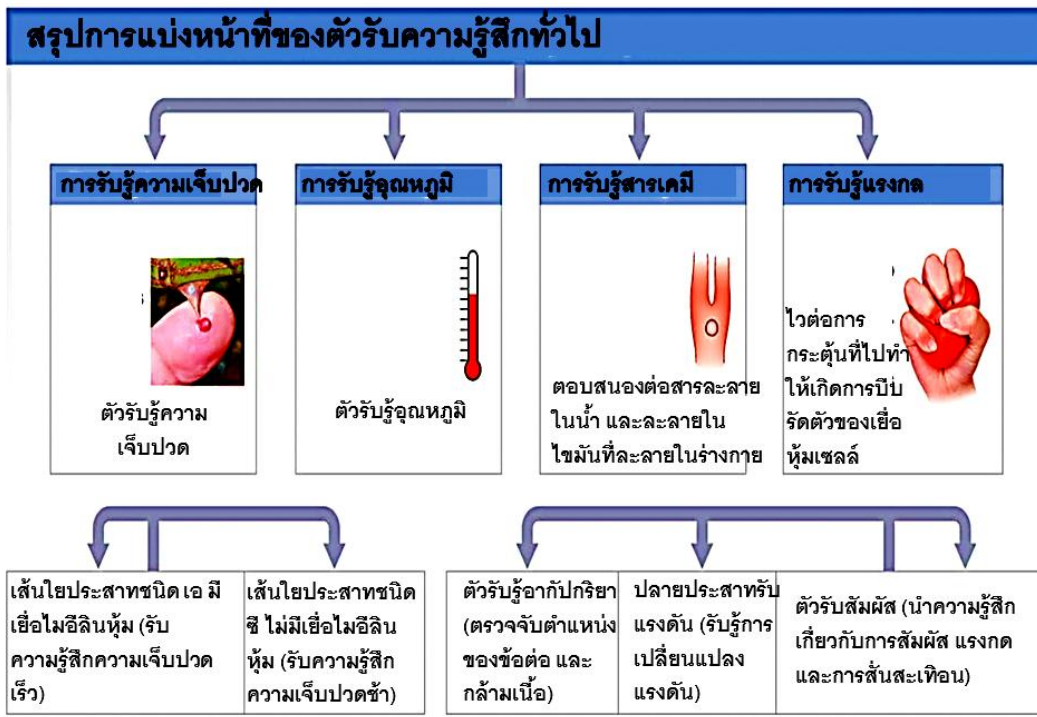
- ตัวรับแสง (photoreceptors) มีความไวต่อแสง ซึ่งรวมถึงแสงช่วงคลื่นยูวี และรังสีอินฟราเรด จัดเป็นตัวรับความรู้สึกจากภายนอก
- ตัวรับเชิงกล (mechanoreceptors) มีความไวต่อพลังงานกล ตัวอย่างเช่นแรงกด แรงสัมผัส การรับรู้อากัปภิกิริยาของกล้ามเนื้อลาย (skeletal muscle proprioceptors) ที่ไวต่อแรงยืดดึง พวกตัวรับจากภายนอกของเซลล์เส้นขนละเอียด (fine hair cells) ในหูของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ซึ่งจะเกิดการไค้งตัวเมื่อได้รับคลื่นเสียง ส่วนปลาจะมีเส้นข้างลำตัว (lateral line system) ที่เป็นตัวรับความรู้สึกจากภายนอก ความดันเลือดจะถูกตรวจจับความเปลี่ยนแปลงด้วยปลายประสาทรับแรงดัน (baroreceptors) ที่เป็นตัวรับความรู้สึกภายใน
- ตัวรับสัญญาณเคมี (chemoreceptors) จะไวต่อสารเคมีที่จำเพาะ ประกอบด้วยตัวรับความรู้สึกภายนอก สำหรับการรับกลิ่นและรส และตัวรับความรู้สึกภายในที่ตรวจวัดระดับของออกซิเจน และ

คาร์บอนไดออกไซด์ในเลือด การตรวจวัดระดับสารเคมีในระบบทางเดินอาหาร และค่าความดันออสโมซิสของสารน้ำต่าง ๆ ในร่างกาย

- ตัวรับอุณหภูมิ (thermoreceptors) ไวต่อความร้อน และความเย็น
 - ตัวรับความเจ็บปวด (nociceptors หรือ pain receptors) ไวต่อการบาดเจ็บของเนื้อเยื่อ เช่นการถูกเหยียด (pinching) หรือไฟไหม้ (burning) และการบิดคดของเนื้อเยื่อ การเพิ่มแรงของตัวกระตุ้นไม่ว่าจะเกิดกับตัวรับชนิดใดจะทำให้เกิดความรู้สึกเจ็บปวด
 - ตัวรับสัญญาณไฟฟ้า (electroreceptors) เป็นตัวรับความรู้สึกภายนอก ที่ตอบสนองต่อสนามไฟฟ้า (electric field)
 - ตัวรับสัญญาณแม่เหล็ก (magnetoreceptors) ตอบสนองต่อสนามแม่เหล็ก (magnetic field)
- บางความรู้สึกของมนุษย์จะเป็นการรู้สึกแบบรวม (compound sensations) ที่การรับความรู้สึกเกิดจากการประมวล หรือรวมผลลัพธ์ที่มาจากตัวกระตุ้นหลายชนิด ต่อการรับความรู้สึกเข้าปฐมภูมิ (primary sensory inputs) ในเวลาเดียวกันหลาย ๆ ตัวรับ เช่นความรู้สึกเปียก มาจากการกระตุ้นตัวรับที่เกี่ยวข้องกับการสัมผัส แแรงกด และอุณหภูมิ โดยที่ไม่มีตัวรับความรู้สึกเปียกในร่างกาย

ตารางที่ 5.1 ระบบรับความรู้สึกแบบต่าง ๆ (Sensory modality)

การรับความรู้สึก	ตัวรับ	อวัยวะ
การมองเห็น	เซลล์รูปแท่ง และกรวย	ตา
การได้ยิน	เซลล์เส้นขน	หู (อวัยวะคอร์ติ)
กลิ่น	เซลล์ประสาทรับกลิ่น	เยื่อเมือกรับกลิ่น
รส	เซลล์ตัวรับรส	ตุ่มรับรส
การเคลื่อนที่แนวหมุน	เซลล์เส้นขน	หู (หลอดกึ่งวงกลม)
การเคลื่อนที่แนวเส้นตรง	เซลล์เส้นขน	หู (กระเปาะ และถุงเล็ก)
สัมผัส แแรงกด	ปลายประสาทS	หลากหลาย
ความอบอุ่น	ปลายประสาท	หลากหลาย
ความเย็น	ปลายประสาท	หลากหลาย
ความเจ็บปวด	ปลายประสาทเปลือย	
ตำแหน่งของข้อต่อ การเคลื่อนไหว	ปลายประสาท	หลากหลาย
ความยาวกล้ามเนื้อ	ปลายประสาท	ตัวรับความรู้สึกรูปกระสวย
ความดันหลอดเลือดแดง	ปลายประสาท	ตัวรับแรงยืดดึงที่ปุ่มไซนัสแคโรติด และส่วนโค้งเอออร์ตา
ความดันหลอดเลือดดำ	ปลายประสาท	ตัวรับแรงยืดดึงที่ผนังหลอดเลือดดำ และแดงขนาดใหญ่
การยุบของปอด	ปลายประสาท	ตัวรับแรงยืดในเนื้อปอด
อุณหภูมิของเลือดในศีรษะ	เซลล์ประสาทที่ต่อมใต้สมองส่วนล่าง	
ความดันออกซิเจนในหลอดเลือดแดง	ปลายประสาท	คาโรติด และเอออร์ติกบอดี
พีเอชของน้ำหล่อสมองไขสันหลัง	ตัวรับที่ผิวส่วนล่างของก้านสมองส่วนท้าย	
ความดันออสโมซิสในพลาสมา	เซลล์ด้านหน้าต่อมใต้สมองส่วนล่าง	
ความแตกต่างของปริมาณกลูโคสในหลอดเลือดแดง-ดำ	เซลล์ประสาทที่ต่อมใต้สมองส่วนล่าง (glucostats)	



ข้อมูลเกี่ยวกับการรับรู้ความรู้สึกที่ตรวจจับได้ด้วยตัวรับชนิดต่าง ๆ

การตรวจจับข้อมูลรับรู้ความรู้สึกเข้าโดยตัวรับของร่างกายจะถูกส่งต่อไปยังระบบประสาทส่วนกลางด้วยวัตถุประสงค์ต่าง ๆ กันดังนี้

1. สัญญาณประสาทนำเข้ามีความสำคัญต่อการควบคุมการนำกระแสประสาทสั่งการ ทั้งเพื่อการควบคุมพฤติกรรมของกล้ามเนื้อให้สอดคล้องกับเหตุการณ์ภายนอก และเพื่อควบคุมกิจกรรมที่เกิดขึ้นในร่างกาย เพื่อดำรงคุณภาพที่ระดับการทำงานพื้นฐาน โดยส่วนมาก กระแสประสาทนำเข้าจะเป็นการส่งต่อข้อมูล ทั้งที่สัตว์รู้สึกตัว และไม่รู้สึกตัวว่าต้องระแวดระวัง ส่งไปยังระบบประสาทส่วนกลาง เพื่อให้เกิดการกำกัควบคุมแลการทำกิจกรรมที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิต

2. การปรับเปลี่ยนข้อมูลความรู้สึกนำเข้าโดยระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์ หรือราส (reticular activating system: RAS) ในส่วนของก้านสมองมีความสำคัญต่อการตื่นตัวของเปลือกสมอง (cortical arousal) และการมีสติ (consciousness)

3. การปรับปรุงข้อมูลรับรู้ความรู้สึกเข้าทำให้สัตว์สามารถรับรู้ถึงสิ่งแวดล้อมต่าง ๆ รอบตัว

4. ข้อมูลที่ถูกคัดเลือกให้เดินทางเข้าไปยังส่วนของระบบประสาทส่วนกลางบางข้อมูลจะถูกเก็บไว้ เพื่อเป็นหลักฐานอ้างอิงในอนาคต

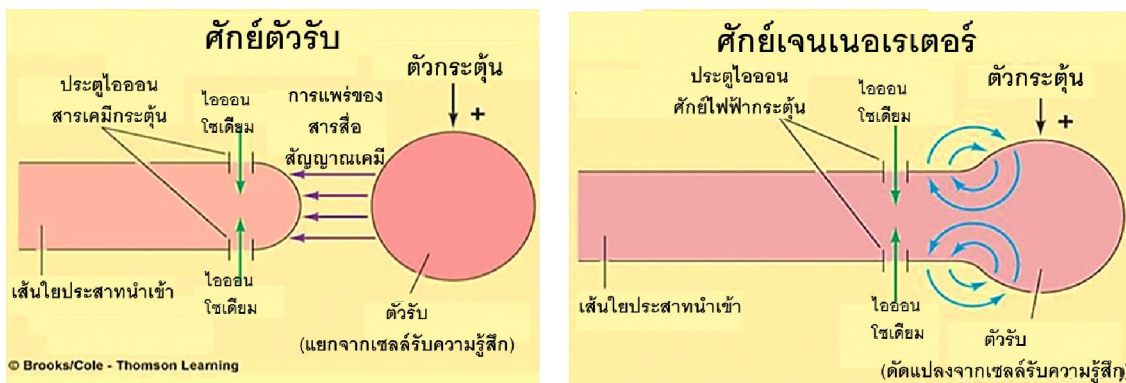
จากนี้ จะเป็นการอธิบายถึงตัวกระตุ้นที่เหมาะสม มีผลให้เกิดการสร้างศักยะงาน เพื่อให้เกิดผลตามจุดประสงค์ทั้ง 4 ข้อข้างต้น

ดังที่กล่าวมาแล้วว่า ตัวรับจำนวนมากนั้นมีทั้ง 1) เป็นส่วนสิ้นสุดของเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้าที่จำเพาะ และ 2) เป็นเซลล์ที่อยู่ข้าง ๆ กับส่วนปลายของเซลล์ประสาทส่วนปลาย การกระตุ้นตัวรับทำให้เยื่อหุ้มเซลล์มีการเปลี่ยนแปลงการผ่านเข้าออกของไอออน โดยทั่วไป มีผลให้ประตูไอออนที่ไม่จำเพาะขนาดเล็กเปิดออก การเปลี่ยนแปลงที่เกิดการยอมให้มีการเคลื่อนที่ของไอออนจะเกิดขึ้นเฉพาะที่ สำหรับแต่ละชนิดของตัวรับ เนื่องจาก แรงขับเคลื่อนที่เกิดจากความแตกต่างของระดับกระแสไฟฟ้า และสารเคมี (electrochemical driving force) ของไอออนโซเดียมมีมากกว่าไอออนอื่น ๆ เมื่อพิจารณาศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ขณะพัก ทำให้เกิดการเคลื่อนที่เข้าสู่เซลล์ของโซเดียมเป็นอย่างมาก ทำให้มีการลดความต่างศักย์ของเยื่อหุ้มเซลล์ตัวรับ (มีข้อยกเว้นที่ตัวรับแสงที่เมื่อถูกกระตุ้นจะเกิดการเพิ่มความต่างศักย์ของเยื่อหุ้มเซลล์)

การลดความต่างศักย์เฉพาะจุดนี้ เรียกว่า 1) ศักย์ตัวรับ (receptor potential) ในกรณีที่เซลล์ตัวรับเป็นเซลล์อื่นที่มีการแยกกัน เมื่อเกิดศักย์ตัวรับ จะเกิดการหลังสารส่งผ่านประสาทไปกระตุ้นปลายประสาทอีก

ต่อหนึ่ง หรือ 2) ศักย์เจนเนอเรเตอร์ (generator potential) หากตัวรับนี้อยู่ที่แขนงส่วนปลายสุดของเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้า (neuron peripheral process) ทั้งศักย์ตัวรับ หรือศักย์เจนเนอเรเตอร์ จัดเป็นศักย์มีหลายระดับ (grade potential) ที่มีความแตกต่างกันทั้งความสูง (amplitude) และระยะเวลา ขึ้นอยู่กับความแรงและอัตรา หรือการกระตุ้น-การกระตุ้น ยิ่งการกระตุ้นเกิดแรงเท่าไร การเปลี่ยนแปลงต่อการยอมให้โมเลกุลหรือไอออนผ่านของเยื่อหุ้มเซลล์จะยิ่งมากขึ้น ศักย์ตัวรับจะยิ่งใหญ่ขึ้น และเช่นเดียวกับศักย์มีหลายระดับทุกชนิด นั่นคือ ศักย์ตัวรับไม่มีระยะคือ ทำให้ผลรวม (summation) ในการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นเกิดได้อย่างรวดเร็ว และเนื่องจากส่วนของตัวรับมีค่าระดับกันสูงมาก จึงทำให้ศักยะงานไม่เกิดที่ส่วนตัวรับโดยตรง เพราะระยะทางส่งข้อมูลค่อนข้างไกล ความต่างศักย์ที่ตัวรับจึงต้องเปลี่ยนเป็นศักยะงานที่สามารถเคลื่อนที่ไปได้ตลอดความยาวของเส้นใยนำกระแสประสาทเข้า

เมื่อขนาดของแรง (magnitude) มีเพียงพอจะทำให้เกิดศักย์ตัวรับ หรือศักย์เจนเนอเรเตอร์ จะเริ่มมีการสร้างศักยะงานที่เยื่อหุ้มเซลล์ประสาทนำสัญญาณเข้า ที่อยู่ใกล้กับตัวรับ โดยการกระตุ้นให้ประจุไอออนโซเดียมในส่วนนั้นเปิดออก เนื่องจากประจุไอออนโซเดียมเปิดได้ในหลาย ๆ กรณี ไม่ว่าจะที่ตัวรับที่แยกออกจากเซลล์ประสาท และตัวรับพิเศษที่อยู่ปลายเซลล์ประสาทนำข้อมูลเข้า



ภาพที่ 5.8 เปรียบเทียบการเกิดศักย์ตัวรับ และศักย์เจนเนอเรเตอร์
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

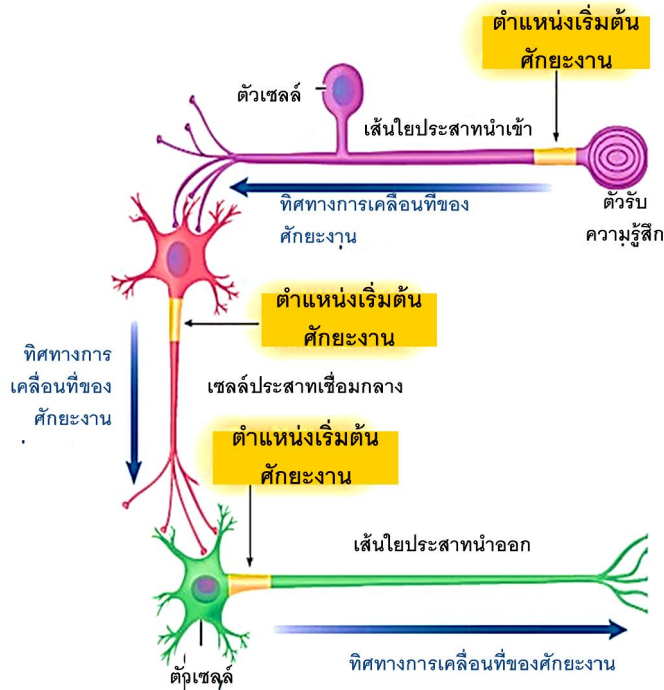
- ในกรณีที่ตัวรับแยกกับเซลล์ประสาทนำความรู้สึก (separate receptor) เช่นที่พบในจอตา (retina) ตัวรับจะกระตุ้นให้มีการหลั่งของสารส่งผ่านประสาท ซึ่งจะแพร่ออกจากเยื่อหุ้มเซลล์ไปยังช่องว่างแคบ ๆ ที่อยู่ระหว่างเซลล์ตัวรับ และเซลล์ประสาทรับข้อมูล เพื่อให้เกิดการประสานประสาท

- ในกรณีของตัวรับที่อยู่ส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับข้อมูลเข้า ทำให้เกิดการไหลของกระแสไฟฟ้าเฉพาะที่ ระหว่างส่วนปลายของเซลล์ประสาทนำความรู้สึกที่กำลังถูกกระตุ้นนั้น เกิดเป็นศักย์เจนเนอเรเตอร์ที่เยื่อหุ้มเซลล์ที่อยู่ถัดจากตัวรับ ทำให้เกิดการเปิดของประจุไอออนโซเดียมของส่วนที่อยู่ถัดไป

จากกรณีข้างต้นทั้ง 2 กรณี หากขนาดของแรงที่เกิดขึ้นเพียงพอถึงระดับกันของเยื่อหุ้มเซลล์ข้างเคียง จะทำให้เกิดการสร้างศักยะงานที่จะทำให้เกิดการเคลื่อนที่ของศักยะงานไปได้ตลอดความยาวของเส้นใยประสาทนำเข้าจนไปสิ้นสุดที่ระบบประสาทส่วนกลาง

ก่อนอื่นต้องจำไว้ว่า ตำแหน่งที่เกิดศักย์ไฟฟ้าของเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้าจะแตกต่างจากตำแหน่งที่เกิดในเซลล์ประสาทสั่งการ และเซลล์ประสาทเชื่อมกลาง เนื่องจากเซลล์ประสาท 2 ชนิดหลังนั้น การเกิดศักย์ไฟฟ้าจะเริ่มที่ส่วนของแอกซอนฮิลลอค ซึ่งเป็นจุดเริ่มต้นของแอกซอนที่ติดอยู่กับส่วนของตัวเซลล์ ตรงกันข้ามกับการเกิดศักย์ไฟฟ้าที่ส่วนปลายของเส้นประสาทนำความรู้สึกเข้าที่อยู่ติดกับตัวรับความรู้สึก ซึ่งอยู่ห่างจากตัวเซลล์

ความแรงของตัวกระตุ้นสามารถดูได้จากความแรงของศักย์ตัวรับ ยิ่งศักย์ตัวรับที่มีขนาดใหญ่ จะยิ่งทำให้เกิดศักยะงานที่มีความถี่ที่เซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้ามาตามไปด้วย แต่ความต่างศักย์ของตัวรับที่มีขนาดใหญ่ ไม่สามารถทำให้เกิดศักยะงานขนาดใหญ่ (เนื่องจากกฎทั้งหมด หรือไม่) แต่สามารถทำให้เกิดศักยะงานได้อย่างรวดเร็ว ซึ่งการส่งกระแสประสาททิศทางเดียวนั้นจะถูกเข้ารหัสพันธุกรรม นั่นคือ ยิ่งตัวกระตุ้นมีความแรงมากเท่าใด ก็จะทำให้ความถี่ของศักยะงานมีมากขึ้นเท่านั้น นอกจากนี้ ความแรงของตัวกระตุ้นจะมีผลเกี่ยวข้องกับขนาดพื้นที่ที่ถูกกระตุ้นด้วย



ภาพที่ 5.9 เปรียบเทียบจุดเริ่มต้นของการเกิดศักยะงานของเซลล์ประสาท 3 ชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

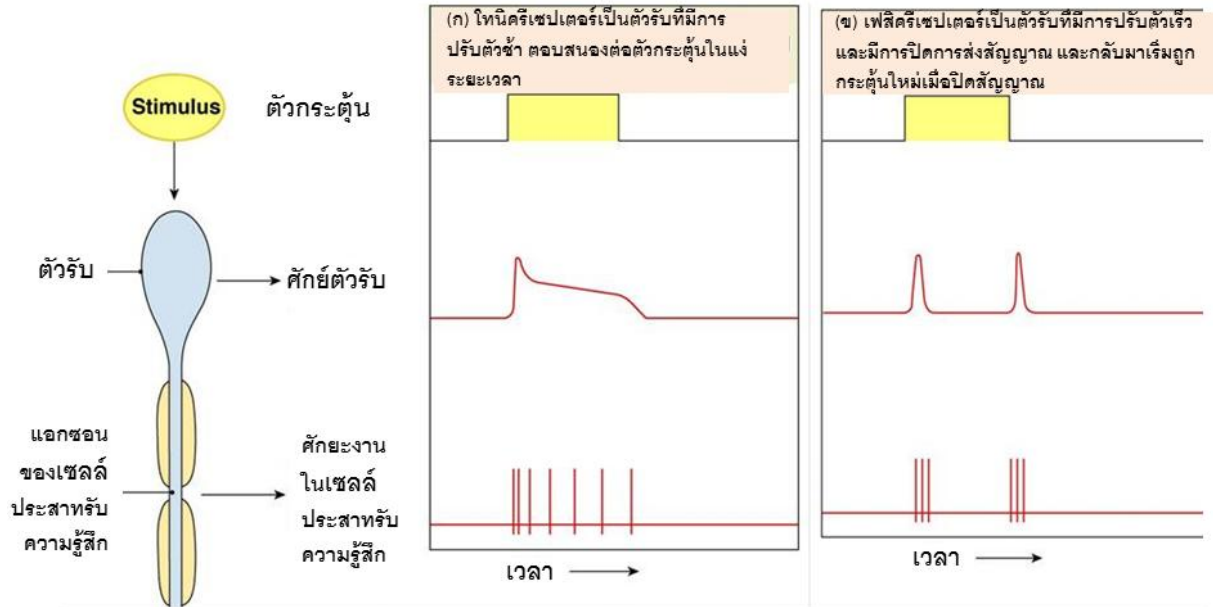
การเดินทางของกระแสประสาททางเดียวนี้ถูกกำหนดโดยรหัสพันธุกรรม นั่นคือ ยิ่งความแรงของตัวกระตุ้นสูง ความถี่ของศักยะงานก็จะยิ่งสูง ความแรงของตัวกระตุ้นสามารถสะท้อน หรือแสดงออกมาโดยดูจากขนาดของพื้นที่ที่ถูกกระตุ้น นั่นคือ เมื่อความแรงของตัวกระตุ้นมาก พื้นที่ที่ได้รับการกระตุ้นจะกินวงกว้าง ซึ่งจะบ่งชี้จำนวนของตัวรับที่ตำแหน่งนั้นว่า มีมากด้วย เช่นการสัมผัสเบา ๆ จะกระตุ้นตัวรับน้อยกว่าการบีบหรือกดแรง ๆ เมื่อเปรียบเทียบการกระตุ้นที่ตำแหน่งเดียวกัน ความแรงของการกระตุ้นจึงสามารถแยกได้ ทั้งจากความถี่ของศักยะงานที่เกิดตรงส่วนของเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้า (frequency code) และโดยจำนวนของตัวรับที่ถูกกระตุ้นในพื้นที่หนึ่ง ๆ (population code)

การกระตุ้นด้วยความแรงเหมือนกัน อาจไม่ทำให้เกิดศักย์ตัวรับด้วยความแรงเดียวกัน ในตัวรับหนึ่ง ๆ ทั้งนี้เพราะตัวรับบางตัวสามารถจะขยาย หรือยืดเวลาช่วงที่มีการลดลงของศักย์ไฟฟ้า แม้ว่าจะมีการกระตุ้นด้วยความแรงอย่างต่อเนื่อง ปรากฏการณ์นี้เรียกว่า การปรับตัว (adaptation) เมื่อความถี่ของศักยะงานที่สร้างขึ้นมาจากเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้าลดลง นั่นคือ ตัวรับมีการปรับตัว (adapts) ต่อตัวกระตุ้นโดยไม่มีผลกระทบต่ออัตราการกระตุ้นในระดับเท่าเดิม

ตัวรับสามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ชนิด เมื่อแบ่งตามความเร็วของการปรับตัวต่อตัวกระตุ้น คือ

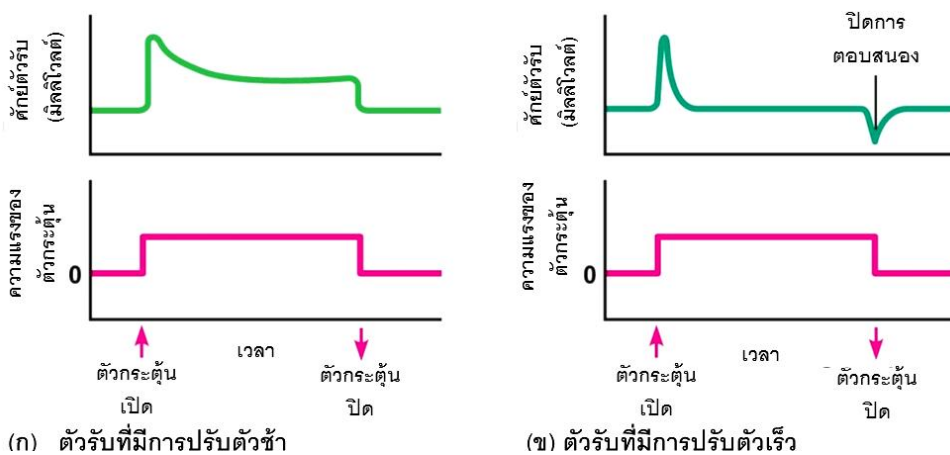
1. โทนิกรีเซปเตอร์ (tonic receptors) เป็นตัวรับความรู้สึกที่ปรับตัวอย่างช้า ๆ ไปตามตัวกระตุ้น หรือไม่มีการปรับตัวต่อการกระตุ้นเลย จะมีการสร้างศักย์ไฟฟ้าต่อไปเรื่อย ๆ ตรวจจับที่ตัวกระตุ้นยังคงดำรงอยู่ มีความสำคัญในสถานการณ์ที่ต้องการการส่งต่อข้อมูลของตัวกระตุ้นอย่างต่อเนื่อง เช่นการรับรู้สีกายืดตัวของกล้ามเนื้อลาย ที่จะต้องมีการตรวจจับการยืดตัวของกล้ามเนื้อ และการทรงตัวของข้อต่อ เพื่อวัดมุมการหดตัว

ของข้อต่อต่าง ๆ ทำให้มีการรักษาท่าทางให้เกิดความสมดุล ทั้งนี้ ระบบประสาทส่วนกลางจะต้องได้รับข้อมูลที่เกี่ยวกับความยาวของกล้ามเนื้อ และตำแหน่งของข้อต่อ ที่มีความสำคัญเนื่องจากจะต้องไม่มีการปรับตัวของตัวรับ แต่ต้องมีการสร้างกระแสประสาทในรูปศักยะงานไปยังระบบประสาทส่วนกลางอย่างต่อเนื่อง



ภาพที่ 5.10 เปรียบเทียบการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นของโทนิกรีเซปเตอร์ และเฟสิกรีเซปเตอร์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

2. เฟสิกรีเซปเตอร์ (phasic receptors) จะตรงกันข้ามกับโทนิกรีเซปเตอร์ คือ มีการปรับตัวต่อตัวกระตุ้นอย่างรวดเร็ว มักจะพบว่ามีการหยุดการตอบสนองต่อตัวกระตุ้น (off response) ตัวรับจะมีการปรับตัว และไม่ตอบสนองต่อตัวกระตุ้นที่มากอย่างต่อเนื่อง เมื่อตัวกระตุ้นถูกกำจัดออก ตัวรับก็จะมี การตอบสนองโดยการเพิ่มระดับศักย์ไฟฟ้าเล็กน้อยเรียกว่า ปิดการตอบสนอง (off response) ตัวรับประเภทนี้มีประโยชน์ในสถานการณ์ที่สัญญาณบ่งชี้ถึงการเปลี่ยนแปลงความเข้มข้นของตัวกระตุ้นมากกว่า ต้องการคงระดับสัญญาณของข้อมูลที่จะนำไปรายงานระบบประสาทส่วนกลาง

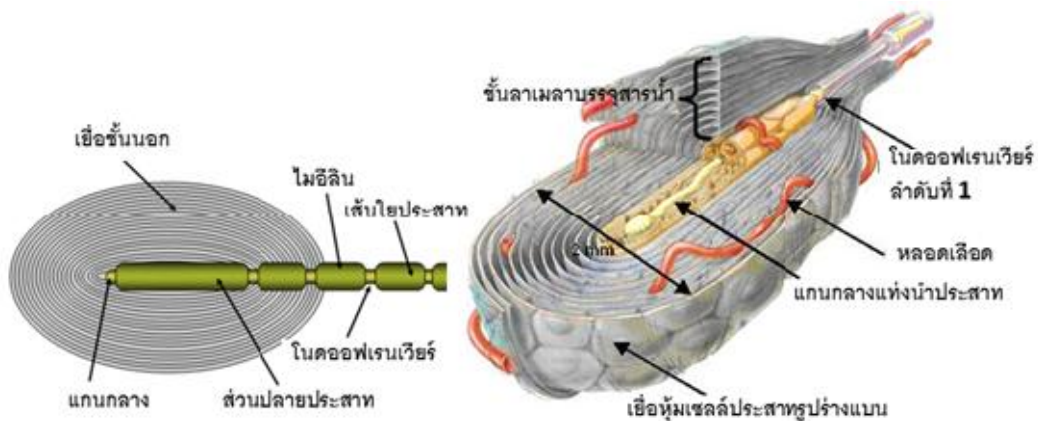


ภาพที่ 5.11 ผลเมื่อกระตุ้นโทนิกรีเซปเตอร์ และเฟสิกรีเซปเตอร์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

ตัวรับที่มีการปรับตัวอย่างรวดเร็ว รวมทั้งตัวรับการสัมผัส (tactile receptors) ที่ผิวหนัง จะรับรู้การเปลี่ยนแปลงจากตัวกระตุ้นแรงกดที่ผิวหนัง เนื่องจากการปรับตัวอย่างรวดเร็วของตัวรับนี้เอง ทำให้เราไม่รู้สึกถึงแรงกดของอานที่อยู่บนหลัง หรือเชือกบังเหียนที่อยู่ปาก หรือการสวมนาฬิกา แหวน หรือเสื้อผ้า เมื่อสวมใหม่ ๆ เราจะรู้สึกได้ถึงสัมผัส จากนั้นจะเคยชิน เนื่องจากเกิดการปรับตัวอย่างรวดเร็วของตัวรับ เมื่อถอดมันออก เรา จะรู้สึกอีกครั้งว่าไม่ได้สวม เนื่องจากเกิดการปิดการตอบสนอง

กลไกในการปรับตัวของตัวรับแรงกด (mechanism of adaptation in the pacinian corpuscle)

แพกซีเนียน คอร์พัสเซล (pacinian corpuscle) เป็นตัวรับรู้แรงกดหนัก ๆ (deep pressure, touch) และการสั่นเร็ว ๆ (vibration) ที่ผิวหนัง จัดเป็นตัวรับชนิดที่มีการปรับตัวอย่างรวดเร็ว (rapidly adapting) เทียบได้กับตัวรับความรู้สึกเอิร์บสท์ คอร์พัสเซล (Herbst corpuscle) ที่พบกระจายอยู่ทั่วไปที่ผิวของสัตว์ปีก และที่พบกระจายที่จะอวยปากของสัตว์ทะเลบางชนิด การปรับตัวของแพกซีเนียน คอร์พัสเซลนี้เชื่อว่าเกิดจากอิทธิพลของทั้งส่วนประกอบเชิงกล และส่วนประกอบทางไฟฟ้าเคมี ในส่วนประกอบเชิงกล (mechanical component) นั้นขึ้นกับสมบัติทางกายภาพของตัวรับ



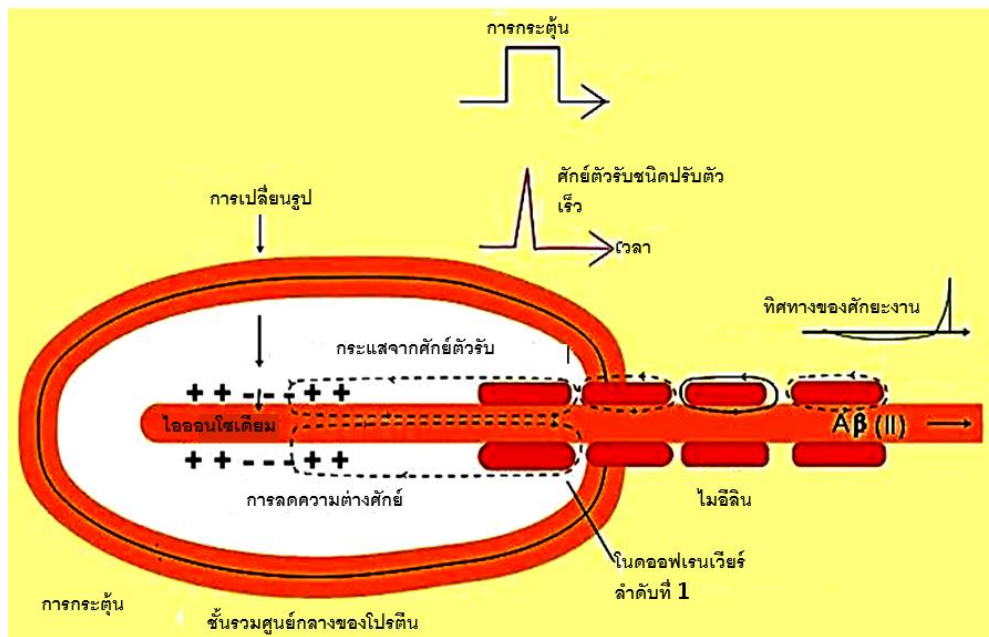
ภาพที่ 5.12 โครงสร้างของแพกซีเนียน คอร์พัสเซล (ที่มา: ดัดแปลงจาก Stark และคณะ, 1998)



รูปที่ 5.13 ปลาทะเลที่มีจะงอยปาก (Billfish) (ที่มา www.fishtrack.com)

เนื่องจากแพกซีเนียน คอร์พัสเซลเป็นตัวรับที่เกิดจากการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับความรู้สึก ให้เป็นโครงสร้างรูปร่างยาวรี มีชั้นเนื้อเยื่อเกี่ยวพันโอบรอบคล้ายหัวหอมที่ห่อหุ้มรอบส่วนสิ้นสุดของเซลล์ประสาทของระบบประสาทนอกส่วนกลาง ในระยะแรกที่มีแรงกดไปกระตุ้นแพกซีเนียน คอร์

พัลส์เซลล์จะมีการตอบสนองโดยเกิดศักย์ตัวรับ ซึ่งมีความแรงที่บ่งชี้ถึงแรงของการกระตุ้นได้ เมื่อมีการกระตุ้นอย่างต่อเนื่อง แรงกดจะเกิดการกระจายไปมาเนื่องจากแรงกดทำให้มีการเลื่อนตัวของผิวที่ส่วนของตัวรับ (เช่นเดียวกับการที่เรากดนิ้วไว้ที่เปลือกหอม แล้วเปลือกหอมเคลื่อนไปมา) ผลที่เกิดจากการกดที่บริเวณตัวรับอย่างต่อเนื่องทำให้ส่วนปลายของประสาทรับความรู้สึกไม่มีการตอบสนองต่อความต่างศักย์ที่ผิวตัวรับอีกต่อไป นั่นคือ มีการปรับตัว (accommodation) และยังมีการเพิ่มการปรับตัวในเชิงไฟฟ้าเคมีที่เกี่ยวข้องกับการเคลื่อนที่ของไอออนผ่านเข้าออกเยื่อหุ้มเซลล์ตัวรับ ในกรณีของแพกซีเนียน คอร์พัลเซลล์จะเกี่ยวข้องกับประตูไอออนโซเดียมที่มีการเปิดออกในเชิงการตอบสนองต่อการกระตุ้น ซึ่งกลับเข้าสู่ระยะปรกติค่อนข้างช้า ทำให้ไอออนโซเดียมมีการเคลื่อนที่เข้าสู่เซลล์ในปริมาณที่สูงมาก มีการลดลงของศักย์ตัวรับค่อนข้างใหญ่ ทำให้เกิดศักย์ไฟฟ้าเป็นบวกมากขึ้น ส่งผลให้ประตูไอออนโซเดียมชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้นไม่สามารถเปิดได้ แม้จะกระตุ้นด้วยความแรงมากขึ้น



ภาพที่ 5.14 การปรับตัวของตัวรับแรงกด และการสั้นเมื่อได้รับการกระตุ้นอย่างต่อเนื่อง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

ตัวรับกลิ่น (olfactory/smell receptors) ก็มีความสามารถในการปรับตัว เช่นเมื่อเราเดินเข้าไปในห้องที่เหม็นอับ ในครั้งแรกที่เดินเข้าไป เราจะได้กลิ่นอับนั้น แต่เมื่ออยู่ในห้องนั้นต่อเพียง 2-3 นาที จะไม่รู้กลิ่นถึงกลิ่นอับ ทั้งนี้เนื่องจาก เมื่อมีโมเลกุลของกลิ่นไปจับกับตัวรับที่อยู่ในจมูก จะทำให้ประตูไอออนบวกเปิดออก เชื่อว่ามีการเคลื่อนที่ของไอออนแคลเซียมเข้าไปในประตูไอออนด้วย ส่งผลให้มีการกระตุ้นโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับประตูไอออนนั้น ทำให้การปิดของประตูเกิดขึ้นได้ช้า แต่สิ่งที่น่าสนใจก็คือ ตัวรับกลิ่นที่ทำหน้าที่ในการตรวจจับกลิ่นที่มีพิษ จะไม่มีการปรับตัวให้ชินต่อสารที่มีความเป็นพิษ เช่นกลิ่นของอาหารที่บูดเน่า ซึ่งส่งกลิ่นคล้ายกำมะถันออกมา ตัวรับกลิ่นจะไม่ถูกปรับตัวให้เกิดความรู้สึกชิน และได้กลิ่นทุกครั้ง ตัวสก็งค์เองก็ใช้ความพิเศษนี้ในการสร้างกลิ่นที่ปรุง หรือมาจากสารที่ผสมกันถึง 7 ชนิด เพื่อใช้สำหรับการป้องกันตัว โดยสาร 6 ชนิดมีส่วนประกอบพื้นฐานเป็นอะตอมของกำมะถันที่จับอยู่กับอะตอมของไฮโดรเจน ที่ทำปฏิกิริยากับน้ำได้เข้ามา ทำให้กลิ่นที่มันพ่นออกมามีความรุนแรงและคงทน เมื่อสัตว์เข้ามาจู่โจมตัวสก็งค์จะทำให้ได้รับความเจ็บปวดจากสารที่ตัวสก็งค์ปล่อยออกมาเป็นเวลานาน จนกว่าโมเลกุลของกลิ่นเหล่านี้จะสลายตัว

การปรับตัวให้เหมาะสม (accommodation หรือ adaptation) ไม่เหมือนกับความเคยชิน (habituation) แม้ว่ามีส่วนเกี่ยวข้องกับการลดการตอบสนองของระบบประสาทต่อสิ่งที่มากระตุ้นซ้ำ ๆ ต่อเนื่อง เพราะมีผลต่อการตอบสนองของระบบประสาทคนละวิถี โดยความคุ้นเคยจะเกี่ยวข้องกับการประเมินของ

ระบบประสาทนอกส่วนกลาง ในขณะที่ความเค้นจะมีผลต่อการสร้างการประสานประสาทที่ระบบประสาทส่วนกลาง

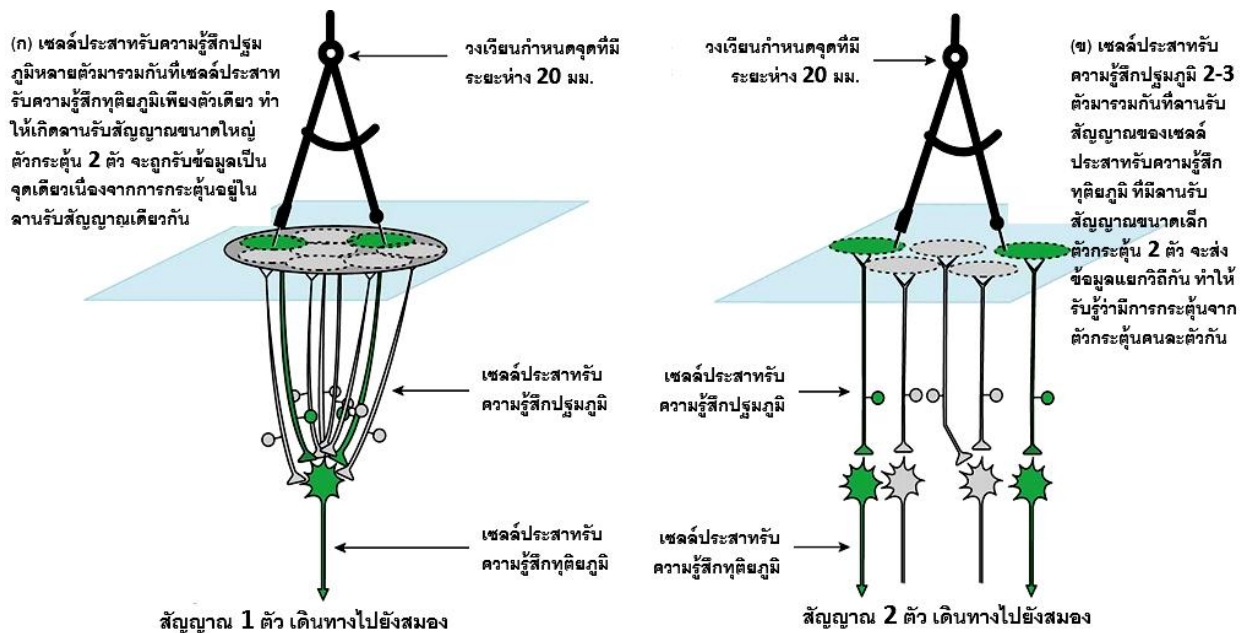
การที่ข้อมูลจากเซลล์ประสาทนำเข้าไปถึงส่วนของไขสันหลังนั้น เชื่อกันว่าจะมีการส่งสัญญาณได้ 2 รูปแบบด้วยกัน คือ 1) ข้อมูลอาจจะกลายเป็นส่วนหนึ่งของวงรีเพลิกซ์ แล้วทำให้เกิดเป็นการตอบสนองที่เหมาะสมต่อไป หรือ 2) อาจมีการส่งสัญญาณต่อไปยังสมองเพื่อให้เกิดกระบวนการในขั้นต่อไป (ซึ่งน่าจะเป็นการจดจำเพื่อให้เกิดการตื่นตัว และระงับภัย) การส่งผ่านความรู้สึกรับรู้ทางกาย (conscious somatic sensation) จะเกิดผ่านวิธีการรับความรู้สึกกาย (somatosensory pathway) ที่ประกอบไปด้วย การกระจายตัวเป็นลูกโซ่ของเซลล์ประสาทที่มีการเชื่อมต่อระหว่างกันเพื่อให้เกิดการส่งกระแสประสาทเกี่ยวกับข้อมูลการรับรู้ความรู้สึก (sensory information) โดยเซลล์ประสาทรับความรู้สึกซึ่งมีตัวรับอยู่ที่ส่วนปลายของเซลล์ (peripheral receptor) เป็นจุดแรกที่ตรวจจับการกระตุ้นได้จะถูกเรียกว่า เซลล์ประสาทรับความรู้สึกลำดับที่หนึ่ง (first-order sensory neuron) จะนำสัญญาณที่รับมาได้ส่งต่อไปกับเซลล์ ที่มันไปเชื่อมต่อกับเรียกว่า เซลล์ประสาทรับความรู้สึกลำดับที่สอง (second-order sensory neuron) ซึ่งอาจจะตั้งอยู่ที่ไขสันหลัง หรือ ก้านสมองส่วนท้าย ขึ้นกับว่าเกี่ยวข้องกับวิถีประสาทใด จากนั้นเซลล์ประสาทตัวที่ 2 จะไปเชื่อมกับเซลล์ประสาทที่จัดเป็นเซลล์ประสาทรับความรู้สึกลำดับที่สาม (third-order sensory neuron) ที่อยู่ในทาลามัส หรือ ส่วนอื่น ซึ่งในแต่ละขั้นตอนจะมีการส่งสัญญาณนำเข้าไปยังจุดต่อไป ตัวที่ทำหน้าที่ตรวจจับสัญญาณจะอยู่ที่ตัวรับจำเพาะ ทำหน้าที่ส่งต่อกระแสประสาทนำเข้า (specific afferent) และวิถีประสาทที่ส่งสัญญาณประสาทไปยังประสาทส่วนกลาง (ascending pathway) เพื่อให้เดินทางไปยังส่วนที่ต้องการกระตุ้น ที่สิ้นสุดลงที่ส่วนประสาทรับความรู้สึกกายที่เปลือกสมอง (somatosensory cortex) นั่นคือ กระแสประสาทรับความรู้สึกเข้าใด ๆ จะวิ่งไปยังเปลือกสมองส่วนที่จำเพาะต่อการรับรู้ความรู้สึกนั้น ข้อมูลที่เกี่ยวข้องกับการรับรู้ความรู้สึกแต่ละส่วนจะถูกเก็บที่เปลือกสมองในส่วนที่จำเพาะ แต่มีการเชื่อมต่อกันระหว่างประสาทรับความรู้สึกที่ส่วนปลาย กับเปลือกสมอง ดังนั้น แม้จะมีการส่งข้อมูลของกระแสประสาททั้งหมดมายังระบบประสาทส่วนกลางด้วยรูปแบบการส่งเดียวกัน คือ โดยศักยะงาน แต่สมองจะสามารถถอดรหัสว่า สัญญาณนั้นมาจากไหน และเกี่ยวข้องกับการรับรู้ความรู้สึกแบบใดได้

ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับความรุนแรงของการรับรู้ความรู้สึก

เซลล์ประสาทรับความรู้สึกกายแต่ละเซลล์จะตอบสนองต่อข้อมูลของตัวกระตุ้นที่เกิดขึ้นที่ผิวหนังที่อยู่รอบ ๆ เซลล์เท่านั้น โดยผิวหนังส่วนที่รับรู้ความรู้สึกที่มากกระตุ้นได้จะเรียกว่า ลานรับสัญญาณ (receptive field) ขนาดของพื้นที่รับรู้ความรู้สึกขึ้นอยู่กับ จำนวนของตัวรับที่อยู่ในพื้นที่นั้น ๆ ยิ่งตัวรับอยู่ใกล้ชิดกันมากเท่าไร การรับรู้ความรู้สึกที่ผิวหนังจะยิ่งมีช่วงห่างน้อย ขนาดของลานรับสัญญาณที่เล็กจะมีความสามารถในการรับรู้ความรู้สึก (acuity or discriminative ability) สูงกว่าลานรับสัญญาณที่มีขนาดใหญ่ เราสามารถเปรียบเทียบการรับสัมผัส (tactile or touch) ชนิดเดียวกันตรงส่วนของปลายนิ้ว และส่วนของข้อศอกด้วยวัตถุชนิดเดียวกัน เราจะรู้ตำแหน่งที่วัตถุสัมผัสได้แม่นยำกว่า เมื่อตรวจสอบกับปลายนิ้วที่มีเส้นประสาทมาเลี้ยงมากกว่า ซึ่งเป็นส่วนที่ลานรับสัญญาณมีขนาดเล็ก เซลล์ประสาทแต่ละเซลล์จะมีการส่งข้อมูลการรับรู้ความรู้สึกที่มีขนาดเล็กได้อย่างกระจายตัว โดยประมาณว่าตัวรับความรู้สึกเกี่ยวกับการสัมผัส (tactile mechanoreceptors) ที่บริเวณปลายนิ้ว และฝ่ามือแต่ละข้างจะมีอยู่มากกว่า 17,000 จุด ในทางตรงกันข้าม ผิวหนังที่บริเวณข้อศอกจะมีปลายประสาทของเซลล์รับรู้ความรู้สึกมาเลี้ยงน้อย ในขณะที่ลานรับสัญญาณมีขนาดใหญ่ การสัมผัสเบา ๆ จะไม่สามารถบ่งชี้ หรือรับรู้ได้ในหลาย ๆ ตำแหน่งภายในบริเวณพื้นที่รับรู้ความรู้สึกที่มีขนาดใหญ่ ซึ่งตำแหน่งการรับรู้ความรู้สึกที่มีจำนวนตัวรับมากน้อยเท่าไร จะได้เรียนในหัวข้อเกี่ยวกับโฮมุนคูลัส (homunculus)

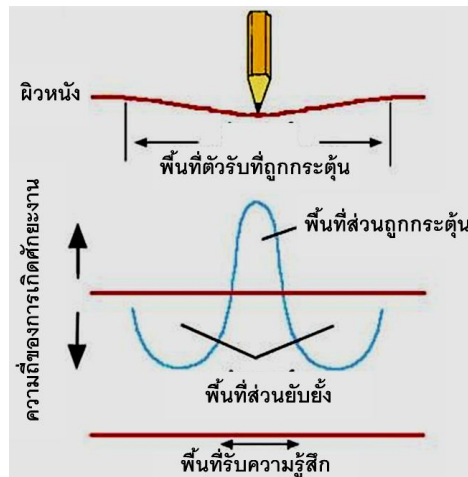
ตารางที่ 5.2 การรับรู้ชนิดของข้อมูล ตำแหน่ง และความแรงของตัวกระตุ้นที่ส่งเข้ามายังสมอง

สมบัติของตัวรับ	กลไกการเข้ารหัส
ชนิดของตัวรับ (stimulus modality)	พิจารณาโดยชนิดของการกระตุ้นตัวรับ และวิถีจำเพาะที่ข้อมูลนี้จะถูกขนส่งไปยังส่วนเปลือกสมอง
ตำแหน่งของการกระตุ้น (location of stimulus)	พิจารณาโดยตำแหน่งของการกระตุ้นตัวรับที่ส่วนของลานตัวรับ และวิถีที่เกิดขึ้นเนื่องจากการกระตุ้นข้อมูลไปยังเปลือกสมองรับความรู้สึกภายในแต่ละพื้นที่
ความแรงของตัวกระตุ้น (stimulus strength)	พิจารณาโดยความถี่ของศักยะงานที่เริ่มต้นกระตุ้นเซลล์ประสาทนำเข้า และจำนวนของตัวรับ (และจำนวนของเซลล์ประสาทนำเข้า) ที่ถูกกระตุ้น



ภาพที่ 5.15 วิธีการรับความรู้สึกกาย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

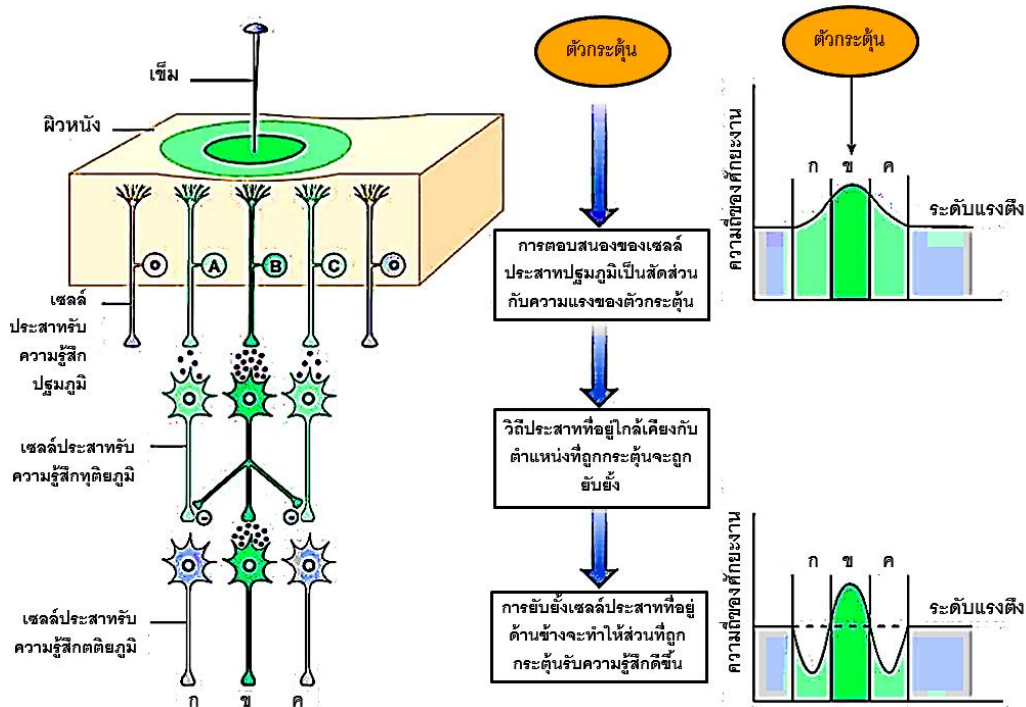
ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการรับความรู้สึกทางกายอีกส่วนหนึ่ง คือ การยับยั้งทางด้านข้าง (lateral inhibition) เราสามารถรับรู้ถึงความสำคัญของปรากฏการณ์นี้ได้ เมื่อลองทำการกดปลายดินสอลงเบา ๆ ที่บริเวณผิวหนัง ซึ่งส่วนกลางของลานรับสัญญาณจะถูกกระตุ้นทันที โดยเฉพาะตำแหน่งที่อยู่ตรงกลางซึ่งมีปลายดินสอกดอยู่ เพราะเป็นตำแหน่งที่ตัวกระตุ้นแรงที่สุด ในขณะที่ตำแหน่งที่ห่างออกไปก็ถูกกระตุ้นเช่นเดียวกัน แต่การรับรู้จะน้อยลงเรื่อย ๆ เนื่องจากรอยบุ๋มที่เกิดจากการกดของปลายดินสอน้อยกว่า หากข้อมูลที่มาจากการกระตุ้นเส้นใยประสาทนำความรู้สึกเริ่มต้นไปกระตุ้นเส้นใยประสาทนำความรู้สึกเข้าที่ส่วนขอบ ๆ ทำให้เกิดการส่งข้อมูลการรับความรู้สึกไปยังเปลือกสมองได้ ทำให้เกิดความรู้สึกพร่ามัว (blur) บอกตำแหน่งที่ถูกกระตุ้นจริง ๆ ได้ไม่แน่ชัด เพื่อให้เกิดการชี้ตำแหน่งได้อย่างเหมาะสม (facilitate location) และบ่งบอกสัมผัสได้อย่างชัดเจน (sharpen contrast) โดยการยับยั้งทางด้านข้างจะส่งไปจนถึงส่วนของระบบประสาทส่วนกลาง สัญญาณประสาทที่แรงที่สุดเกิดที่ตำแหน่งตรงกลางของการกระตุ้น จะทำการส่งสัญญาณประสาทที่มีผลยับยั้งวิถีที่อยู่ตรงขอบนอกของลานรับสัญญาณที่สามารถพบได้โดยผ่านการทำงานของเซลล์ประสาทเชื่อมกลางชนิดยับยั้ง ที่วิ่งตัดผ่านด้านข้างของเส้นใยประสาทนำคำสั่งเข้าสู่ส่วนกลางที่มาเลี้ยงส่วนของลานรับสัญญาณ



ภาพที่ 5.16 ลานรับสัญญาณ และการยับยั้งด้านข้าง

(ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

การยับยั้งสัญญาณข้อมูลที่มีความอ่อนแรงจะเป็นตัวเพิ่มความคมชัดระหว่างข้อมูลที่ต้องการ และไม่ต้องการได้เพิ่มมากขึ้น ทำให้รับรู้ตำแหน่งที่ปลายดินสอกดลงจริง ๆ การขยายขอบเขตการเชื่อมต่อของเซลล์ประสาทเชื่อมกลางชนิดยับยั้ง ภายในวิถีการรับความรู้สึกจะผันแปรไปตามชนิด การรับสัมผัส และการมองเห็น จะมีการยับยั้งทางด้านข้างมากที่สุด เนื่องจากต้องการความแม่นยำของตำแหน่งอย่างมาก นั่นคือ จอตาต้องมีการปรับความชัดของขอบมุมของวัตถุ การที่จะทำให้ให้ขอบที่มีว หรือพรั่มัวเกิดความคมชัดในการรับภาพวัตถุ ต้องอาศัยการยับยั้งทางด้านข้าง



รูปที่ 5.17 การยับยั้งสัญญาณที่อ่อนของข้อมูลด้วยการยับยั้งทางด้านข้าง

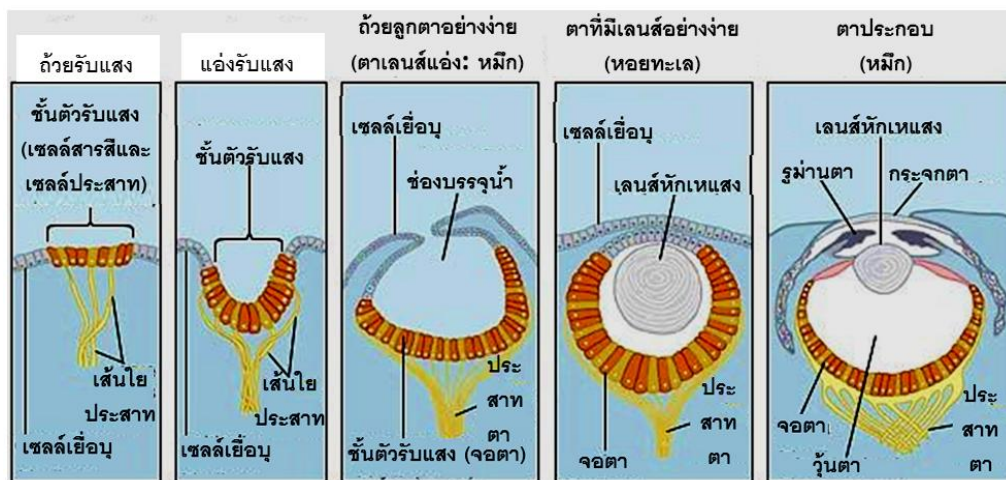
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

ตัวรับภาพ: ตา และการมองเห็น (photoreception: eyes and vision)

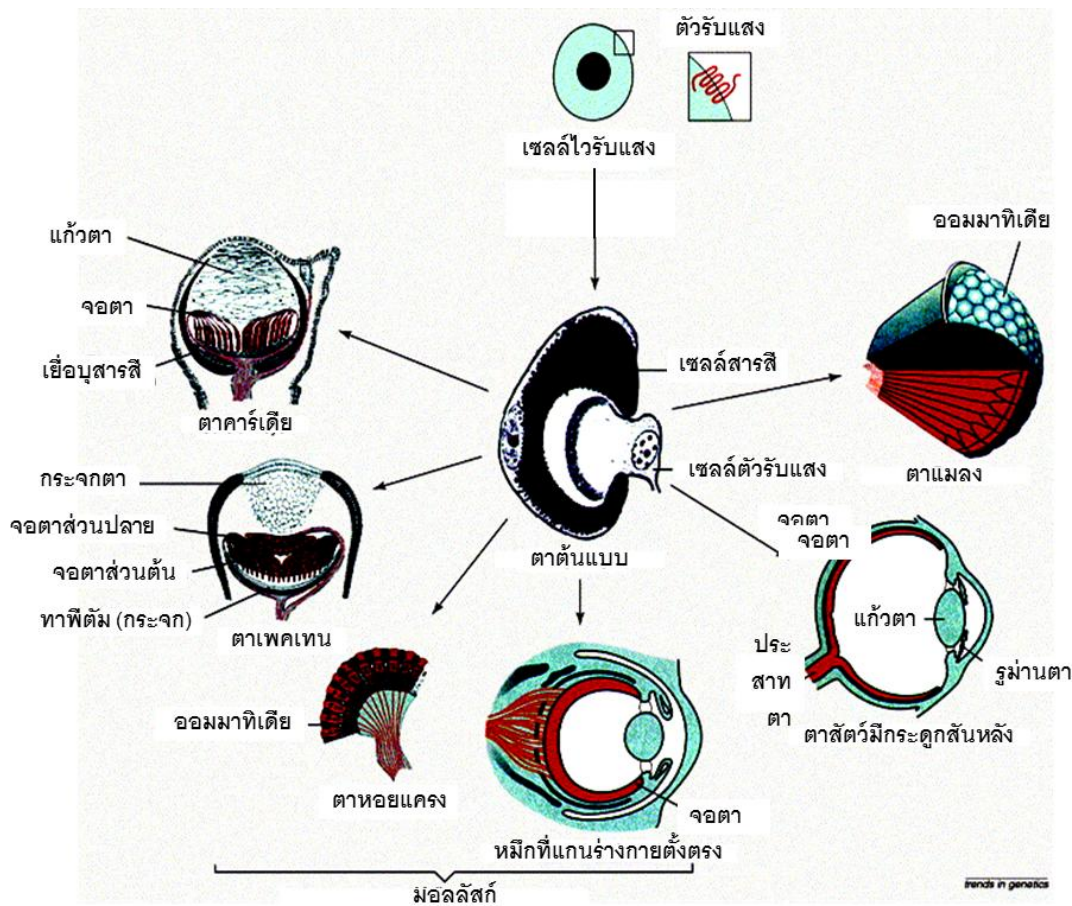
แสงเป็นหนึ่งในตัวกระตุ้นจากสิ่งแวดล้อมที่มีความสำคัญอย่างมากในการมองเห็น ซึ่งเป็นการรับรู้ที่มีความสำคัญ และมีประโยชน์อย่างมากต่อสัตว์ ในสัตว์บางชนิด เช่นนก การมองเห็นเป็นการรับรู้ความรู้สึกที่มีความสำคัญมากต่อชีวิตประจำวัน โดยเฉพาะสัตว์บางชนิดที่มีความสามารถในการระบุนการวิวัฒนาการเกี่ยวกับการรับกลิ่นถดถอยลง

สารสีที่มีส่วนช่วยในการรับแสง

สิ่งมีชีวิตส่วนใหญ่จะมีความไวต่อการกระตุ้นของแสง ในสิ่งมีชีวิตที่มีวิวัฒนาการต่ำ จะมีการตอบสนองต่อแสง เนื่องจากโครงสร้างพื้นฐานที่ยังไม่มีความจำเพาะ เช่นรงควพาหะ (chromatophores) ซึ่งเป็นเซลล์ผิวหนังที่บรรจุสารสีอยู่ภายใน (pigment-containing skin cells) ของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง และสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นต่ำหลายไฟลัมที่มีการรับรู้ต่อแสง และตอบสนองต่อระดับของสีที่เปลี่ยนแปลงจากตัวรับที่ผิวหนัง แม้แต่สิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวอย่างอะมีบา ยังตอบสนองต่อแสงด้วยการเพิ่มการเคลื่อนที่ ในสัตว์ชั้นสูง อวัยวะพิเศษที่ถูกสร้างขึ้นมาเพื่อทำหน้าที่ตรวจจับแสงได้ถูกพัฒนาขึ้นมามากมายในช่วงวิวัฒนาการ แม้จะมีความผันแปรในกระบวนการวิวัฒนาการ แต่ตัวกลางที่ทำหน้าที่แปลงพลังงานแสงให้เป็นสัญญาณ หรือ คักย์ไฟฟ้ามาจากกลุ่มของโมเลกุลสารสีตัวรับแสง (photo-pigment molecules) ที่ถูกอนุรักษ์ไว้อย่างสูง นั่นคือ แม้ว่าอวัยวะที่ใช้เป็นตัวรับแสงในสัตว์จะมีความแตกต่างกัน แต่เส้นทางการเปลี่ยนสารเคมีที่ถูกแปลงพลังงานแสงให้เป็นกระแสประสาทนั้นมีความคล้ายคลึงกัน ในช่วงของกระบวนการวิวัฒนาการเอง พลังงานแสงที่ใช้ได้ในสิ่งมีชีวิตก็มีเพียงช่วงคลื่นแคบ ๆ ระหว่าง 400-700 นาโนเมตร ซึ่งสัมพันธ์กับความถี่ที่ดวงอาทิตย์ส่งแสงออกมา และความสามารถที่จำกัดของสารสีในการรับพลังงานแสง แต่เราก็พบว่า สัตว์ที่ไม่มีกระดูกสันหลัง และมีกระดูกสันหลังบางสปีชีส์สามารถใช้แสงยูวี (ที่มีความถี่ต่ำกว่า 400 นาโนเมตร) ได้ ดังที่ได้กล่าวถึงกระบวนการวิวัฒนาการที่ได้สร้างโครงสร้างที่ทำหน้าที่ในการตรวจจับแสง ซึ่งนับถึงวันนี้ นักวิทยาศาสตร์ตรวจพบรูปแบบของลูกตามากกว่า 10 แบบด้วยกัน



รูปที่ 5.18 โครงสร้างที่ใช้ในการมองเห็นชนิดต่าง ๆ ของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังกลุ่มหอย และหมึก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Ayala, 2007)



รูปที่ 5.19 วิวัฒนาการของตาในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง และสัตว์มีกระดูกสันหลัง
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Gehring และ keo, 1999)

- จูตรับแสง (eyespots) เป็นโครงสร้างลูกตาที่มีความง่ายที่สุดในกระบวนการวิวัฒนาการ ประกอบด้วย เซลล์ตัวรับแสง (photoreceptor cells) จำนวนไม่มาก (ไม่เกิน 100 เซลล์) เรียงตัวเป็นถ้วย (cup) หรือแอ่ง (pit) แต่ละแอ่งจะเป็นส่วนที่ทำให้มองเห็นโลกภายนอก โครงสร้างที่เรียงตัวกันเป็นรูปถ้วยแบน ๆ นี้พบในสัตว์พวกพลาเนเรีย (flatworms) แมงกะพรุน (cnidarians) และดาวทะเล (echinoderms) เป็นโครงสร้างที่มีความคล้ายคลึงกัน พบในสัตว์อีกหลายสปีชีส์

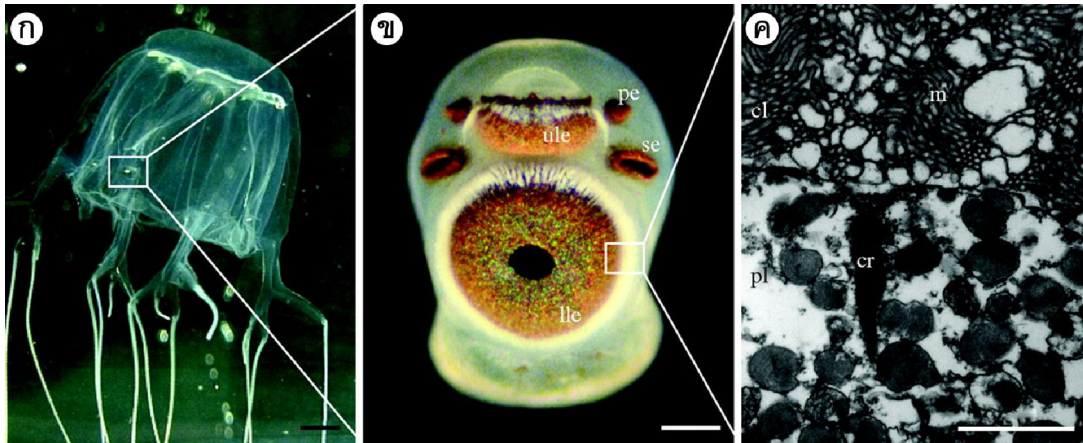
- ตัวรับแสง (photoreceptors) ตาชนิดนี้จะมีสารสีอยู่เพียงด้านเดียว ทำให้รับแสงที่ตกกระทบเข้ามาได้เพียงด้านเดียว เซลล์ที่มีสารสีนี้จะอยู่ติดกับส่วนของเดนไดรต์ของเซลล์ประสาทรับความรู้สึก ส่วนแอกซอนจะรวมกันเป็นมัดเส้นใยประสาทที่ออกมาจากแต่ละฐานรูปถ้วย ส่วนใหญ่จะไปรวมกันเป็นประสาทรวม (integrating nerves) เช่นปมประสาท หรือสมอง ซึ่งจะทำให้เกิดการกำหนดตำแหน่งที่จำเพาะสำหรับการมองเห็น

สัตว์ที่เป็นนกก่า หรือเหยื่อ จำเป็นต้องมีระบบสายตาที่ซับซ้อนกว่าปรกติ จึงมีโครงสร้างเป็นตาที่แท้จริง (true eyes) โดยการลดขนาดของถ้วยลง และเกิดการหลุบเข้ามาเป็นโพรงเข้าตา (pinhole eye) ทำให้ตาสามารถสร้างภาพได้แม้ว่า จะมีแสงไม่มาก พัฒนาการของแก้วตา (lens) ในสัตว์บางชนิดทำให้สามารถรวมแสงเข้าสู่จุดรับแสงได้สูงเรียกว่าเป็น ตากล้องถ่ายรูป (camera eye) ที่พบในสัตว์ชั้นสูงหลายไฟลัม ที่พบมีมาตั้งแต่ชั้นดึกดำบรรพ์ที่สุด ได้แก่ แมงกะพรุนกล่อง (cubozoa box jellies) ที่มีความพิเศษในกระบวนการวิวัฒนาการ ทำให้มีโครงสร้างที่พิเศษสำหรับสัตว์ในกลุ่มไนดาเรีย

ตากลุ่มกล้องถ่ายรูป ในสัตว์มีกระดูกสันหลัง และหมึกที่แกนร่างกายตั้งตรง (cephalopods) มีวิวัฒนาการหลักที่พบได้แก่ การสร้างตาประกอบ (compound eyes) ที่มีการรวมกลุ่มของตาเป็นหน่วยที่เรียกว่า ตารวม เกิดจากแก้วตารูปสามเหลี่ยมอมมาทีเดีย (ommatidia) โดยแต่ละหน่วยนี้จะมีแก้วตา และตัวรับแสงที่มีสารสีเคลือบ (pigment-shielded photoreceptors) เป็นของตัวเอง การค้นพบซากดึกดำบรรพ์

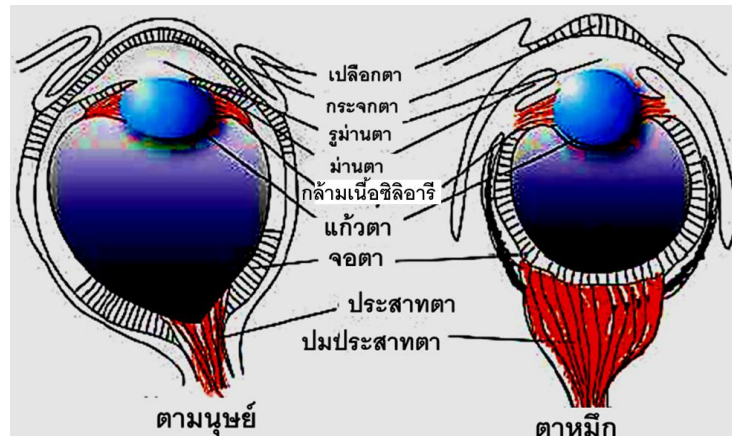
(fossil) ทำให้รู้ว่า ในสัตว์พวกแมลง เช่นกลุ่มแมลงที่มีขาเป็นข้อปล้อง หรือไตรโลไบต์ (trilobites) มีอ้อมมาที่เดียวมาตั้งแต่ยุคคัมเบรียน (Cambrian period) แม้ว่าตาประกอบจะให้ภาพที่ไม่ค่อยชัดเจน แต่ก็สามารถใช้ในการตรวจจับการเคลื่อนไหว และมองเห็นภาพในแนวกว้างได้

ตาที่มีพัฒนาการขั้นต่อมา คือ ตาที่มีตัวรับแสงที่แตกต่างกันอย่างน้อย 2 ชนิดอยู่ภายในโครงสร้างลูกตา ทำให้สามารถรับแสงได้หลายช่วงคลื่น ทำให้เห็นภาพสี พบในสัตว์มีกระดูกสันหลังหลายชนิด ซึ่งเราจะได้ศึกษารายละเอียดของตาแต่ละชนิดกันในช่วงต่อไป

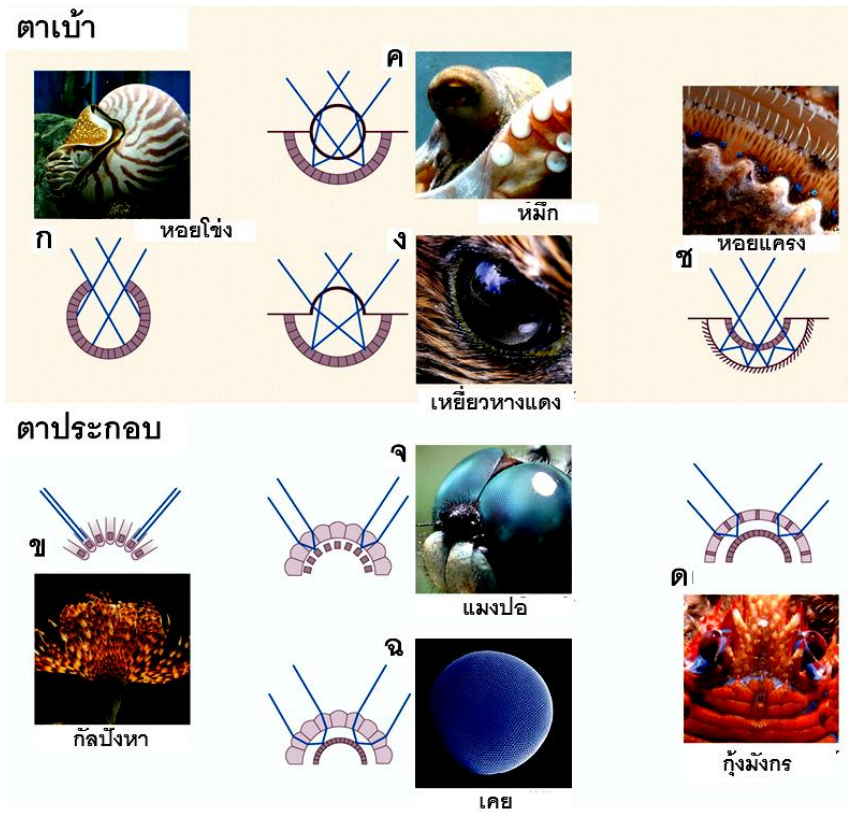


รูปที่ 5.20 ระบบการมองเห็นของแมงกะพรุนกล่อง (ก) *Chiropsella bronzie* ที่แต่ละตัว ประกอบด้วยตัวรับความรู้สึกเรียกว่า โรพาลี (rhopalia) 4 อัน (ข) แต่ละอันประกอบด้วย 6 ตา; 2 หลุมตา (pit eyes) (pe), 2 ร่องตา (slit eyes) (se), 1 แก้วตาบน (ule) และ 1 แก้วตาล่าง (lle) (ค) ส่วนจอตาของลูกตา ประกอบด้วยชั้น 3 ชั้น คือ ชั้นซิลิอารี (cl) ชั้นเม็ดสี (pl) และประสาท แต่ละตัวรับแสงจะมีลักษณะเป็นซิลิอารี ซึ่งในรูปจะเห็นเป็นรากซิลิอารี (ciliary rootlet) (cr) และขนเซลล์อยู่ในไมโทครอนโดเลีย (m) ซึ่งไม่ได้จำกัดในกลุ่มของแมงกะพรุนเท่านั้น (Scale bars, (a) 1 ซม. (b) 100 ไมโครเมตร และ (c) 1 ไมโครเมตร)

(ที่มา: ดัดแปลงจาก O'Connor, Garm, Marshall, Hart, Ekström, Skogh และ Nilsson, 2010)



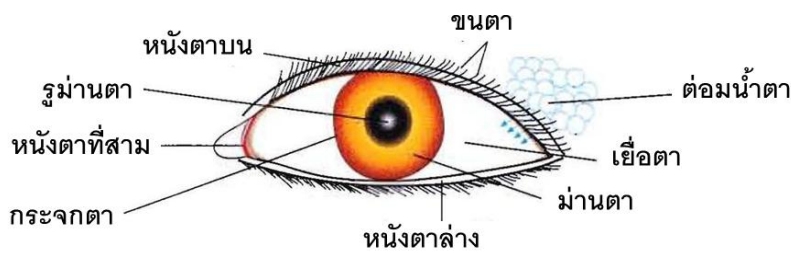
รูปที่ 5.21 โครงสร้างลูกตาของมนุษย์ (ซ้าย) และหมีก (ขวา) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mike, 2010)



รูปที่ 5.22 ตัวอย่างตาที่เป็นแอ่ง และตาประกอบพร้อมทั้งทิศทางการตกกระทบของแสง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mike, 2010)

ตาของสัตว์มีกระดูกสันหลัง (The vertebral eye)

ตาของสัตว์มีกระดูกสันหลังเป็นตารูปกลม มีสารน้ำบรรจุอยู่ภายใน มีชั้นเนื้อเยื่อพิเศษห่อหุ้มอยู่ 3 ชั้น รูปแบบการจับภาพให้เกิดการมองเห็นเป็นการนำเอาการกระจายตัวของแสง (illumination) ภายในสิ่งแวดล้อมมาสร้างเป็นภาพในลูกตา (optical picture) บนเซลล์พิเศษที่มีความไวต่อแสง คือ จอตตาที่ทำหน้าที่เหมือนตัวรับภาพในกล้องถ่ายรูปซึ่งจะส่งภาพไปปรากฏบนฟิล์มที่จะถูกล้าง และทำให้เกิดเป็นภาพที่เหมือนกับวัตถุที่มองเห็น การเข้ารหัสภาพที่จอตตา ทำให้เกิดการสร้างภาพขึ้นภายใต้กระบวนการที่ซับซ้อนหลายขั้นตอนกว่าจะได้ภาพปรากฏออกมาให้รับรู้ได้เหมือนภาพจริง ในสภาวะที่มีการรับรู้สติกรกติ (consciously perceived) จอตตาของสัตว์มีกระดูกสันหลังจะมีโครงสร้าง และหน้าที่ที่ค่อนข้างจะคล้ายคลึงกัน

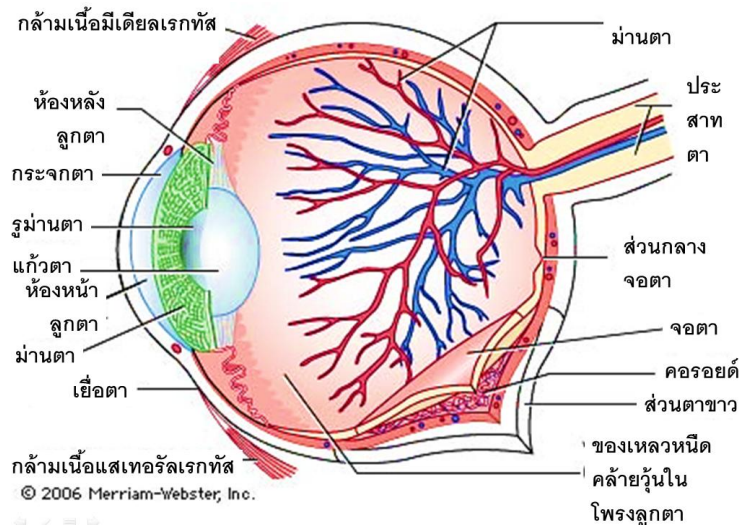


รูปที่ 5.23 โครงสร้างภายนอกที่ปกป้องลูกตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Humaneyeproject, n.d.)

ลูกตาของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่อาศัยบนบกที่ใหญ่ที่สุด คือ ตาของนกกระจอกเทศ มีขนาดประมาณ 50 มม. นับว่ามีขนาดเป็น 2 เท่าของขนาดลูกตามนุษย์ ตาแต่ละข้างจะมีรูปร่างกลม มีสารน้ำบรรจุอยู่ภายใน ห่อหุ้มด้วยเนื้อเยื่อ 3 ชั้น คือ

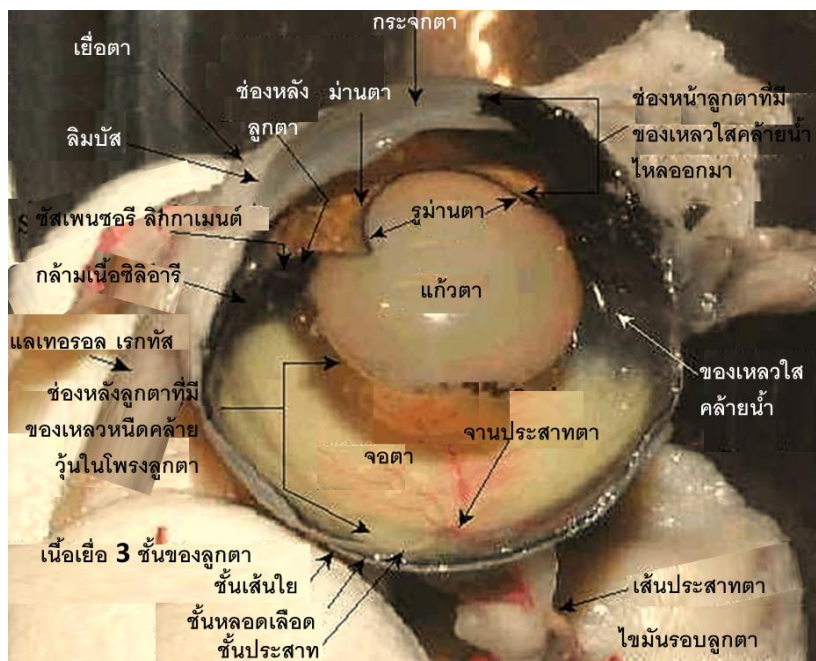
- 1) เปลือกลูกตา หรือส่วนตาขาว (sclera) และกระจกตา (cornea)

- 2) ผนังลูกตาชั้นกลาง (uvea) ประกอบด้วย คอโรยด์ (choroid) ซีลิอารีบอดี้ (ciliary body) รูม่านตา (iris) และ จอตตา (retina)



รูปที่ 5.24 ส่วนประกอบของลูกตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Humaneyeproject, n.d.)

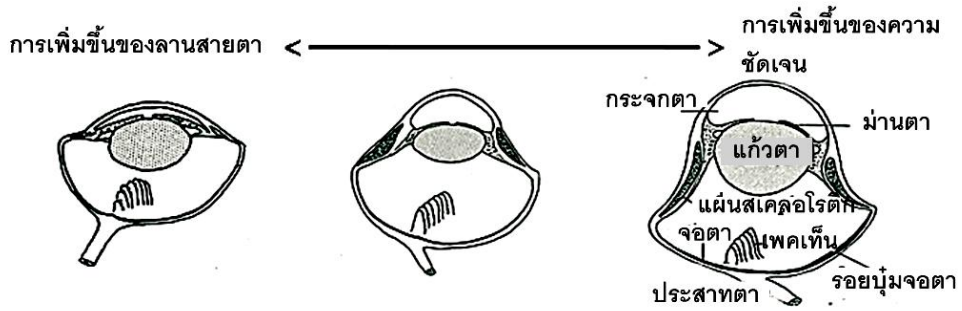
ด้านในของลูกตาจะมีช่องว่างที่บรรจุสารน้ำเอาไว้ 2 ส่วน แยกออกจากกันด้วยแก้วตา ซึ่งเป็นโครงสร้างโปร่งแสงยอมให้แสงผ่านจากส่วนของกระจกตา เข้าไปยังส่วนของจอตตา ช่องว่างส่วนหน้าที่อยู่ระหว่างกระจกตากับแก้วตาจะมีสารน้ำใส คล้ายน้ำ ทำหน้าที่เลี้ยงลูกตา คือ เอเควียสฮิวเมอร์ (aqueous humor) บรรจุอยู่ ส่วนช่องว่างด้านหลังที่มีขนาดใหญ่กว่า อยู่ระหว่างแก้วตา และจอตตามีสารน้ำหนืดคล้ายวุ้นในโพรงลูกตา คือ วิเทรียสฮิวเมอร์ (vitreous humor) ที่มีความสำคัญต่อการคงรูปร่างของลูกนัยน์ตาให้คงกลมอยู่ได้ ส่วนของน้ำใสช่องหน้าตาจะเต็มไปด้วยสารอาหารที่ขนส่งมาเลี้ยงกระจกตา และแก้วตา โครงสร้างทั้งคู่ไม่มีเลือดมาเลี้ยง เนื่องจากหลอดเลือดที่มาเลี้ยงโครงสร้างทั้ง 2 จะทำให้เกิดการขัดขวางการเคลื่อนที่ของแสงที่จะส่งไปที่ตัวรับแสง



รูปที่ 5.25 ส่วนต่าง ๆ ของลูกตามนุษย์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Human anatomy educations, 2015)

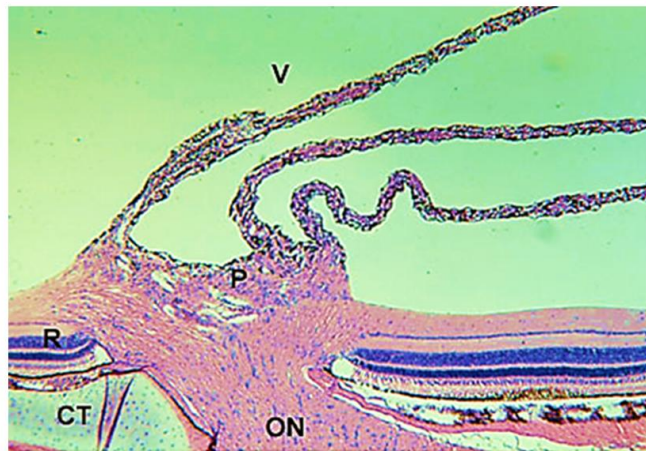
จอตาของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจัดว่ามีเลือดมาเลี้ยงมาก และบางกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับลูกตาของนก และสัตว์เลื้อยคลานที่มีเลือดมาเลี้ยงจอตาน้อย โดยนกจะมีส่วนของเพคเทิน (pecten) ในขณะที่สัตว์เลื้อยคลานจะมีโครงสร้างที่เรียกว่า โคนัส แพปิลลาริส (conus papillaris) นำอาหาร และออกซิเจนมาเลี้ยงจอตาโดยอาศัยกระบวนการแพร่ผ่านวุ้นในโพรงลูกตา โครงสร้างของเพคเทินจะบาง มีสีด้ายยื่นจากจอตามายังแก้วตา ส่วนของเซลล์เยื่อหุ้มหลอดเลือดจะพับเป็นรอยหยักเล็ก ๆ เพื่อเพิ่มพื้นที่ในการแลกเปลี่ยนสารอาหาร

นกที่หากินตอนกลางคืน ส่วนของเพคเทินมักจะไม่ใช่ชั๊น ในขณะที่นกหากินกลางวัน โครงสร้างนี้จะยาวและชั๊นขึ้นกว่า



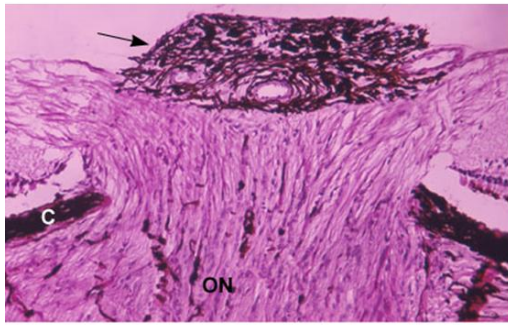
โครงสร้างของตานก: หงส์ (ซ้าย) เหยี่ยว อินทรี (กลาง) และนกเค้าแมว (ขวา)

รูปที่ 5.26 เปรียบเทียบรูปร่าง และขนาดของเพคเทินในสัตว์ปีก 3 ชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก 7Sadmin3, 2013)

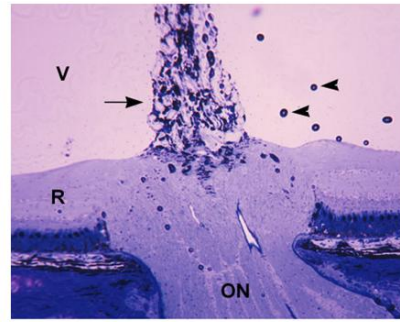


งานประสาทตาปรกติในนกข้อมด้วยสีเอชแอนด้อ เมื่อ CT-กระดูกอ่อน ON- ประสาทตา P-เพคเทิน (มีการยื่นออกไปในช่องของเหลวใสคล้ายน้ำ) R- จอตา V- ช่องบรรจุของเหลวใสคล้ายน้ำ

รูปที่ 5.27 จุลกายวิภาคของเพคเทินในสัตว์ปีก (ที่มา: ดัดแปลงจาก vetmed.ucdavis.edu, 2015)



งานประสาทตาปรกติในข้อมด้วยสีเฮเซนคือเมื่อ C-คอร์รอยด์ ON-ประสาทตา ลูกศรชี้ที่ โคนัส แพพิลลาริส



งานประสาทตาปรกติในตึกแก้อมด้วยสีผสมเมทิลีนบลูเมื่อ ON- ประสาทตา R-จอตา V- ช่องบรรจุของเหลวในสกลัยน้ำ ลูกศร- โคนัส แพพิลลาริส หัวลูกศร- ลิ่งแปลกปน

รูปที่ 5.28 ส่วนของโคนัส แพพิลลาริสของงู (ซ้าย) และตึกแก (ขวา)
(ที่มา: ดัดแปลงจาก vetmed.ucdavis.edu, 2015)

ม่านตา (iris)

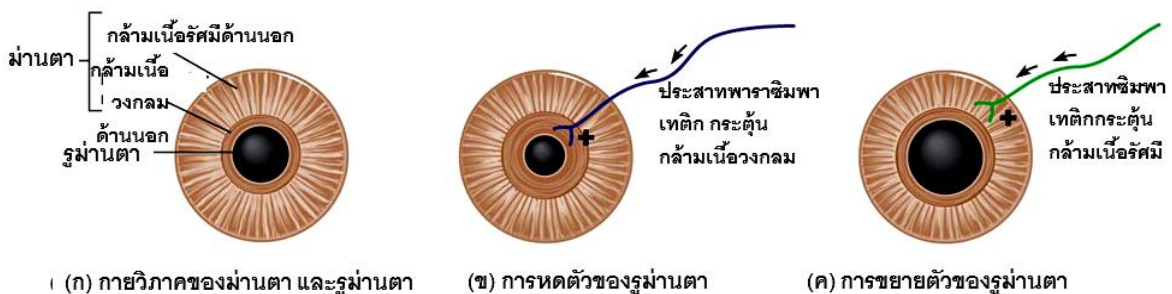
แสงที่วิ่งผ่านจอตาวิ่งเข้าไปยังตัวรับแสงที่จอตาไม่ได้ทั้งหมด เนื่องจากมีส่วนของม่านตาซึ่งเป็นโครงสร้างที่เป็นแผ่นกล้ามเนื้อเรียบบาง ๆ มีสารสี (pigmented smooth muscle) รูปร่างวงแหวนอยู่ภายในน้ำของช่องหน้าตา สารสีที่อยู่ภายในม่านตานี้ทำให้เห็นตาเป็นสีต่าง ๆ ช่องกลม ๆ ที่อยู่ตรงกลางของม่านตาเป็นส่วนที่ยอมให้แสงผ่านเข้าไปยังโครงสร้างภายในลูกตาเรียกว่า รูม่านตา (pupil) ขนาดของรูม่านตาจะถูกกำหนดโดยการหดตัวของกล้ามเนื้อของม่านตา ที่สัมพันธ์กับปริมาณแสงที่ม่านตาจะยอมให้ผ่านเข้าไป ม่านตาประกอบด้วย ชุดของกล้ามเนื้อ 2 ชุด คือ กล้ามเนื้อวงกลม (circular muscle) ที่วิ่งอยู่ด้านในของกล้ามเนื้อม่านตา และกล้ามเนื้อรัศมี (radial muscle) ที่เป็นเส้นใยวิ่งออกมาจากจุดกำเนิดของรูม่านตา (pupillary margin) เนื่องจากเส้นใยกล้ามเนื้อค่อนข้างจะสั้น เมื่อเกิดการหดตัว

รูม่านตาจะเล็กลง เมื่อกล้ามเนื้อวงกลม หรือกล้ามเนื้อที่เกี่ยวข้องกับการหดตัวของรูม่านตา (constrictor muscle) เกิดการหดตัว ทำให้วงแหวนมีขนาดเล็กลง ในขณะที่กล้ามเนื้อรัศมีเกิดการคลายตัว

รีเฟล็กซ์การหดตัวของรูม่านตา (pupillary contraction reflex) จะเกิดเมื่อตาได้รับแสงจ้ามาก ต้องมีการลดปริมาณของแสงนั้นไม่ให้เข้าในตามากเกินไป

ขนาดของรูม่านตาจะเพิ่ม เมื่อกล้ามเนื้อรัศมี หรือกล้ามเนื้อที่เกี่ยวข้องกับการขยายตัวของรูม่านตา (dilator muscle) เกิดการหดสั้น และกล้ามเนื้อวงกลมเกิดการคลายตัว ทำให้รูม่านตาขยาย เมื่ออยู่ในที่สลัวเพื่อให้แสงเข้าสู่ภายในตามากขึ้น

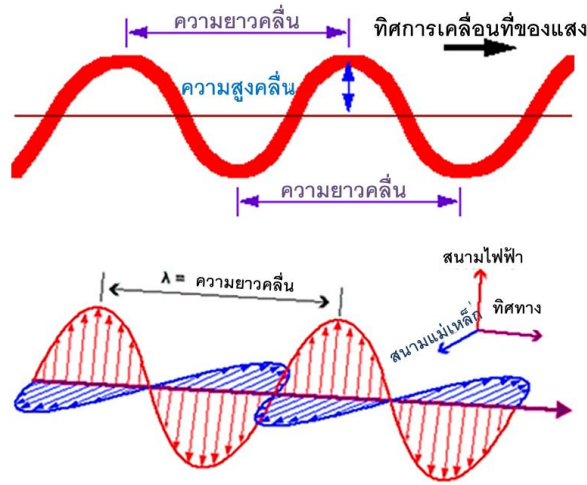
กล้ามเนื้อของม่านตาถูกควบคุมโดยระบบประสาทอิสระ เส้นใยประสาทพาราซิมพาเทติกไปเลี้ยงกล้ามเนื้อวงกลม ส่วนเส้นใยประสาทซิมพาเทติกจะไปเลี้ยงกล้ามเนื้อรัศมี นั่นคือ เมื่อมีการทำให้เกิดการขยายของรูม่านตา จะเกิดจากการทำงานของเส้นใยประสาทซิมพาเทติกเพื่อตอบสนองต่อการเผชิญหน้ากับอันตราย



รูปที่ 5.29 การควบคุมขนาดของรูม่านตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก KAISERSCIENCE, n.d.)

แสง

แสงเป็นพลังงานในรูปของคลื่นแม่เหล็กไฟฟ้า (electromagnetic radiation) ที่ประกอบด้วย อนุภาคที่บรรจุพลังงานเอาไว้เรียกว่า โฟตอน (photon) มีการเคลื่อนที่ในรูปของคลื่น ระยะระหว่างลูกคลื่น 2 ลูก เรียกว่าความยาวคลื่น (wavelength)

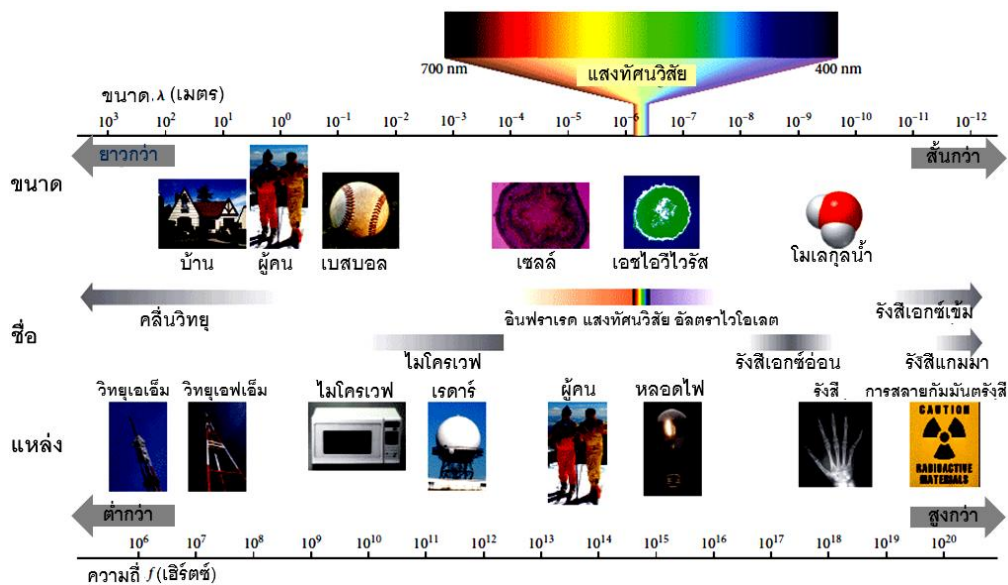


รูปที่ 5.30 คลื่นแสง (บน) คลื่นแม่เหล็กไฟฟ้า และแนวสนามแม่เหล็กไฟฟ้า (ล่าง) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mike, 2014)

ตัวรับแสงในลูกตาของสัตว์มีกระดูกสันหลังมีความไวต่อคลื่นแสงที่มีความยาว 360-700 นาโนเมตร เท่านั้น ส่วนความสามารถในการมองเห็นของแมลง จะค่อนข้างไปทางแสงที่มีความยาวช่วงคลื่นสั้นกว่าสัตว์มีกระดูกสันหลัง อย่างไรก็ตาม คลื่นในช่วงสีม่วง และแสงขาว (visible light) จัดเป็นเพียงส่วนเล็ก ๆ ที่อยู่ในแถบช่วงคลื่นแม่เหล็กไฟฟ้า (electromagnetic spectrum) เท่านั้น ยังไม่ครอบคลุมถึงพลังงานแสงที่เปล่งออกมาจากดวงอาทิตย์ที่เข้ามาถึงพื้นผิวโลก แสงที่มีความยาวช่วงคลื่นที่ต่างกัน จะมีความถี่ที่ต่างกัน โดยจะแสดงออกมาในรูปของโทนสี (hue) ที่อย่างน้อยมนุษย์สามารถมองเห็นได้ แสงที่มีช่วงคลื่นสั้นจะมองเห็นเป็นสีม่วง และน้ำเงิน ส่วนพวกที่มีคลื่นยาวจะมองเห็นเป็นสีแดง และส้ม

นอกจากที่แสงจะมีความแตกต่างของความยาวคลื่นแล้ว แสงยังมีความเข้มของแสง (intensity) หลายระดับ ความเข้มของแสง หรือความสูงของคลื่น (amplitude)

ในเวลาที่มีแสงสลัว แสงสีแดงจะไม่มีเปลี่ยนสี แต่ความสว่างจะลดลง

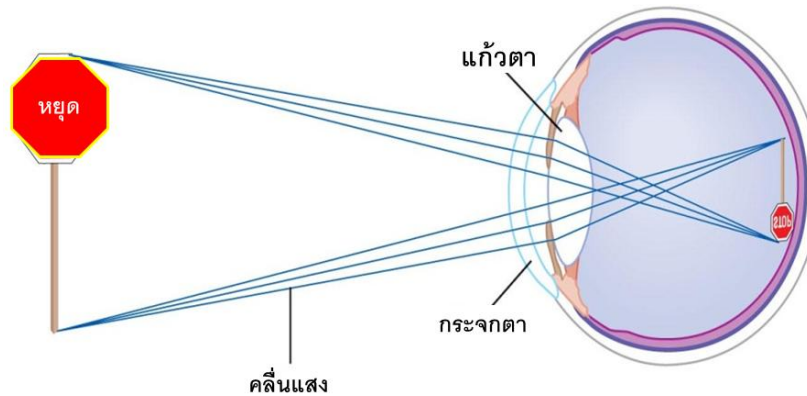


รูปที่ 5.31 ระดับความยาวช่วงคลื่นชนิดต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Chegg Study, 2003)

คลื่นแสงจะเปล่งออกไปจากแหล่งกำเนิดแสงทุกทิศทาง (diverge) ทิศทางที่แสงเคลื่อนที่ไปด้านหน้า เพื่อไปยังเป้าหมายที่จำเพาะเรียกว่า ลำแสง (light ray) แสงที่เปล่งไปตกกระทบที่ตาจะวิ่งตรงไปยังจุดโฟกัสที่ด้านหลังลูกตาตรงส่วนของจอตา ที่จัดเป็นส่วนที่ไวต่อแสง (light sensitive-retina) เพื่อให้เกิดความแม่นยำของรูปภาพที่มาจากแหล่งกำเนิดแสง แสงที่พุ่งเข้าไปในลูกตาจะเกิดการโค้ง หรือหักเห (refraction) ขึ้นเมื่อลำแสงวิ่งผ่านตัวกลางที่มีความหนาแน่นหนึ่ง ไปยังตัวกลางที่มีอีกความหนาแน่นหนึ่ง แสงเคลื่อนที่ผ่านอากาศได้เร็วกว่าตัวกลางที่มีความโปร่งใส ซึ่งมีความหนาแน่นมากกว่าชนิดอื่น ๆ เช่นน้ำ หรือกระจก ทำให้การเคลื่อนที่ที่เกิดขึ้นได้ช้าลง เมื่อมีการเปลี่ยนตัวกลาง แสงจะเคลื่อนที่โดยมุมที่แตกต่างจากเดิม

ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการหักเหของแสงที่ผ่านตัวกลาง คือ 1) ความหนาแน่นที่แตกต่างกันของตัวกลาง ทั้ง 2 ตัว นั่นคือ ยิ่งความหนาแน่นของตัวกลางต่างกันเท่าใด ความโค้ง (bending) ที่เปลี่ยนไปยิ่งมากเท่านั้น และ 2) มุมที่แสงไปกระทบที่ตัวกลางตัวที่สอง ยิ่งมุมตกกระทบมาก การหักเหจะยิ่งมาก

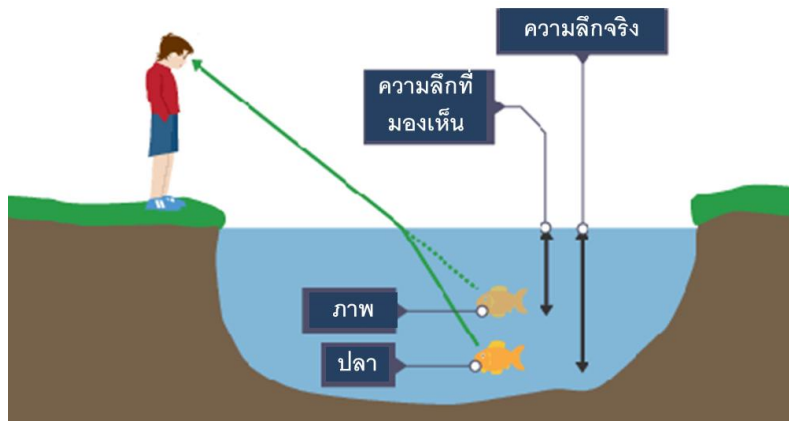
ผิวโค้งของวัตถุที่แสงมาตกกระทบ เช่นเลนส์ มีอิทธิพลต่อการหักเหของแสง ยิ่งผิวที่แสงไปตกกระทบมีความโค้งมาก มุมที่แสงเกิดการหักเหจะยิ่งมากขึ้นเท่านั้น เมื่อลำแสงวิ่งเข้าไปตกกระทบที่ผิวโค้งของวัตถุใด ๆ ที่มีความหนาแน่นกว่า ทิศทางที่แสงจะเกิดการหักเหจะขึ้นกับมุมของความโค้งนั้น นั่นคือ เลนส์ที่มีความนูน (convex) จะทำให้เกิดการหักเหของแสงเข้ามารวมกัน (converge) ไปยังจุดโฟกัส (focal point) ทำให้ผิวหักเหของแสงที่ลูกตาจึงมีลักษณะโค้งนูน (เลนส์ที่มีความเว้า เมื่อแสงตกกระทบจะเกิดการกระจายออกของลำแสงตกกระทบ)



รูปที่ 5.32 การเคลื่อนที่ของแสงที่เกิดการหักเหก่อนเข้าสู่จุดโฟกัส (ที่มา: ดัดแปลงจาก KAISERSCIENCE, n.d.)



รูปที่ 5.33 การหักเหของแสงเมื่อวิ่งผ่านตัวกลางที่แตกต่างไป (ซ้าย) และภาพที่ตามองเห็น (ขวา) (ที่มา: ดัดแปลงจาก KAISERSCIENCE, n.d.)

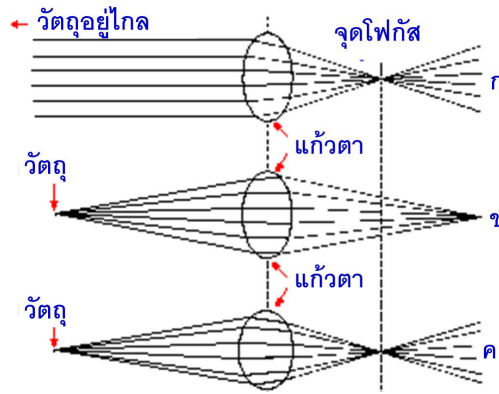


รูปที่ 5.34 การหักเหของแสงเมื่อเปลี่ยนตัวกลาง และภาพที่ตามองเห็น (ที่มา: ดัดแปลงจาก Shukla, 2016)

กระจกตา และแก้วตา (cornea and lens)

โครงสร้างที่มีความสำคัญของลูกตาสำหรับการหักเหของแสงที่มาตกระทบ คือ กระจกตา (cornea) และแก้วตา (lens) ผิวที่โค้งของกระจกตาเป็นส่วนแรกที่ยอมให้ลำแสงที่วิ่งผ่านเข้าลูกตา มีความสำคัญในการกระจายลำแสงที่เข้ามากระทบลูกตา โดยเฉพาะลูกตาของพวกสัตว์บก (terrestrial animals) เนื่องจากมีความแตกต่างกันของความหนาแน่นระหว่างอากาศ กับกระจกตามากกว่าความแตกต่างของกระจกตา กับสารน้ำที่อยู่ส่วนหน้าช่องลูกตากับแก้วตา ในทางตรงกันข้าม การหักเหของแสงที่กระจกตาของพวกปลาจะไม่ค่อยมี เนื่องจากสิ่งแวดล้อมที่อยู่ภายนอกกระจกตาเป็นน้ำไม่ใช่อากาศ นั่นคือ ในสัตว์จำพวกปลา พลังการหักเหของลำแสงจะเกิดจากแก้วตา เนื่องจากแก้วตาของปลามีดัชนีหักเหสูงมาก (high refractive index) การโฟกัสภาพของปลาจึงต้องอาศัยการเคลื่อนที่ไปมาของแก้วตา และส่วนประกอบของแก้วตาเอง ก็มีความพิเศษ นั่นคือ มีความหนาแน่นของโครงสร้างแก้วตาที่ต่างกัน โดยยังอยู่ด้านนอกเท่าใด ความหนาแน่นของโครงสร้างจะยิ่งน้อย จะยังมีดัชนีหักเหต่ำ (ความสามารถในการเบี่ยงเบนลำแสงต่ำ) เมื่อเทียบกับส่วนที่เข้าใกล้ส่วนศูนย์กลาง ในสุนัขจะมีความคลาดเคลื่อนของการหักเหของแสงลดลง เนื่องจากทรงโค้งของลูกตา (negative spherical aberration) เป็นผลให้ลำแสงที่ผ่านเข้ามาในลูกตาเกิดการโค้ง และถูกนำไปรวมกันอีกครั้ง ด้านหลังจุดที่เป็นจุดรวมรังสี (central ray) ในภาวะปกติ ซึ่งนักวิทยาศาสตร์เชื่อว่า ปรากฏการณ์นี้เกิดขึ้นมาเพื่อชดเชยการหักเหของแสงมากขึ้น เมื่อผ่านส่วนที่อยู่ขอบนอก ๆ ของกระจกตา (positive spherical aberration) ส่วนในสัตว์ปีก แก้วตาจะมีความอ่อนนุ่มกว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ทำให้เกิดการประมวลผลทางการมองเห็นของตานักได้เร็ว และดีขึ้น

ในพวกไพรเมต สารสีเหลืองที่อยู่ในแก้วตาทำหน้าที่คล้ายแผ่นกรองที่จะดูดกลืนคลื่นแสงที่มีความถี่ต่ำกว่า 400 นาโนเมตร (ช่วงแสงยูวี) ในทางตรงกันข้าม แก้วตาของสัตว์ที่สามารถรับแสงยูวีได้จะใส และยอมให้แสงที่มีความยาวช่วงคลื่นตั้งแต่ 310 นาโนเมตรผ่าน แก้วตาจึงดูดกลืนแสงในสเปกตรัมที่สามารถนำมาใช้ได้ ปลาบางชนิด (กรดพันธุกรรม และโปรตีนจะถูกดูดกลืนแสงในช่วงคลื่นน้อยกว่า 310 นาโนเมตร) ส่วนของกระจกตาจะมีสารสี จึงสามารถจำกัดการแทรกของแสงช่วงคลื่นสั้นที่จะผ่านเข้าสู่ลูกตาได้ นอกจากนี้ ในปลา นก สัตว์เลี้ยงลูก และสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกบางชนิดยังมีหยดไขมันสีที่ช่วยในการจำกัดแสงคลื่นสั้นที่จะผ่านเข้าไปถึงจอตา ที่มีตัวรับแสงเป็นเซลล์รูปกรวย (cone cells) ซึ่งภายในเซลล์เองก็มีหยดไขมันบรรจุอยู่ด้วยเช่นกัน



รูปที่ 5.35 การรวมแสงโดยเลนส์โค้ง ทำให้แสงจากวัตถุที่อยู่ไกลเข้ามารวมกันที่จุดโฟกัสของเลนส์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mann, 2011)



รูปที่ 5.36 เปรียบเทียบการโฟกัสวัตถุที่อยู่ไกลของสายตาปกติ สายตาสั้น และสายตายาว (ที่มา: ดัดแปลงจาก KAISERSCIENCE, n.d.)

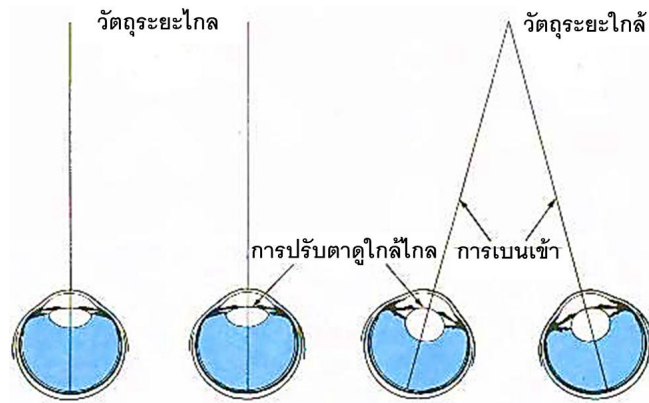
เพื่อให้เกิดการมองเห็นที่ชัดเจน โครงสร้างที่เกี่ยวข้องกับการหักเหของแสงจะต้องนำแสงไปยังจุดโฟกัสที่จอตา หากรูปเกิดการโฟกัสก่อนจะถึงจอตา หรือยังไม่เกิดการโฟกัสแม้ว่าจะไปถึงจอตาแล้ว ภาพที่ได้ออกมาจะพร่ามัว แสงที่มีจุดกำเนิดใกล้วัตถุจะเกิดการกระจายแสงได้มากเมื่อมันวิ่งเข้าไปใกล้ลูกตา เมื่อเทียบกับการมองวัตถุที่อยู่ไกล เมื่อเทียบกับระยะเวลา วัตถุที่อยู่ห่างจากตาเรา 6 เมตร จะทำให้เกิดแสงพุ่งเข้าหาตาเราเป็นเส้นตรง ในขณะที่วัตถุที่อยู่ใกล้ตา จะต้องการระยะทางหลังแก้วตาเพื่อการโฟกัสที่มากกว่าวัตถุที่อยู่ไกลกว่า เนื่องจากแสงที่วิ่งมาจากวัตถุที่อยู่ใกล้ ยังคงมีการหักเหกระจายออกไปในช่วงที่แสงวิ่งมากระทบลูกตา แล้วยังคงมีการหักเหของแสงอยู่

ในสัตว์สี่ขี้นที่ระยะระหว่างแก้วตา กับจอตายังคงเท่าเดิม ไม่ว่าจะเป็นการรับแสงจากวัตถุที่อยู่ในระยะใกล้ หรือระยะไกล เพื่อให้เกิดการโฟกัสที่จอตานั้น จำเป็นต้องมีแก้วตาที่แข็งแรงเพื่อใช้ในการมองเห็นระยะใกล้ ความแข็งแรงทนทานของแก้วตาสามารถวัดได้จากการปรับตาใกล้ไกล ที่กำลังจะได้กล่าวกันต่อไป

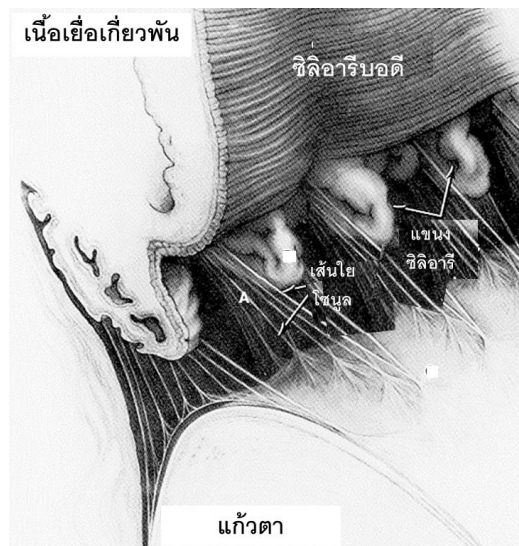
การปรับตาใกล้ไกล (accommodation)

ความสามารถในการปรับขนาดของแก้วตาให้สามารถโฟกัสภาพ ทั้งที่อยู่ในระยะใกล้ และระยะไกล เพื่อให้ลำแสงไปตกกระทบที่จอตาได้พอดีนั้นเรียกว่า การปรับสายตา หรือการเพ่งของตา ความแข็งแรงของแก้วตาที่ทำหน้าที่ในการปรับสายตาขึ้นอยู่กับรูปร่างของแก้วตาที่ถูกควบคุมโดยกล้ามเนื้อปรับแก้วตาซิลิอารี (ciliary muscle) ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม สัตว์ปีก และสัตว์เลื้อยคลานบางชนิด เมื่อแก้วตาใกล้จุดโฟกัสมีความคงที่ การปรับขนาด และรูปร่างของแก้วตาสามารถเกิดได้สำเร็จ ทั้งจากสาเหตุของการขยับตัวของแก้วตา (ปลา) และโดยการเคลื่อนไหวของชั้นตัวรับแสง (photoreceptor layer) เช่นในหนอนตัวกลมบางชนิด สามารถลดหรือเพิ่มปริมาตรของสารน้ำที่อยู่ภายในลูกตา เพื่อให้ระยะทางระหว่างแก้วตา กับตัวรับแสงมีความเหมาะสมกัน

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม กล้ามเนื้อซิลิอารีจะเป็นส่วนหนึ่งของซิลิอารีบอดี (ciliary body) ที่เป็นโครงสร้างพิเศษของชั้นคอร์อยด์ส่วนหน้า ซิลิอารีบอดีมีส่วนประกอบสำคัญ 2 ส่วน คือ กล้ามเนื้อซิลิอารี และเครือข่ายซิลิอารี (ciliary network) ที่ทำหน้าที่สร้างน้ำใสของหน้าตา โดยกล้ามเนื้อซิลิอารีเป็นกล้ามเนื้อเรียบรูปร่างแหวน ที่ยึดติดกับแก้วตาด้วยเอ็นของแก้วตา (suspensory ligament)



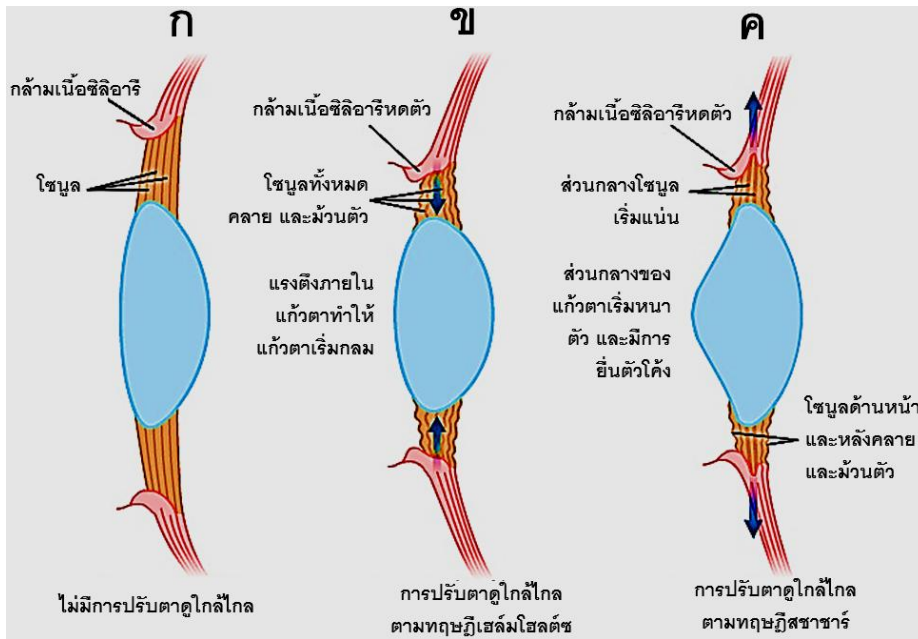
รูปที่ 5.37 การปรับแก้ตาเพื่อการมองเห็นชัดเจนทั้งระยะใกล้ และระยะไกล (ที่มา: ดัดแปลงจาก Davydov, 2010)



ที่ 5.38 แก้วตาตอบสนองต่อการเพ่งเพื่อปรับการรับภาพจากวัตถุใกล้-ไกลด้วยการเปลี่ยนแปลงขนาดรูปร่าง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mann, 2011)

เมื่อกล้ามเนื้อซิลิอารีเกิดการคลายตัว เอ็นของแก้วตาจะเกิดการตึงตัว แก้วตาจะถูกดึงยึดให้แบน เป็นรูปร่างที่ทำให้เกิดการหักเหของแสงได้น้อย เมื่อกล้ามเนื้อเกิดการหดตัว เส้นรอบวงเล็กกลาง แรงดึงที่เอ็นของแก้วตาลดลง เมื่อแก้วตามีแรงดึงน้อยลง จะเกิดรูปร่างเป็นวงค่อนข้างกลม เนื่องจากสมบัติของความยืดหยุ่น (inherent elasticity) ยิ่งแก้วตามีความโค้งกลมมากเท่าใด ก็จะยิ่งเพิ่มความแข็งแรงในการโค้งงอของลำแสงให้มากขึ้น

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่มีความปรกติของลูกตา กล้ามเนื้อซิลิอารีจะอยู่ในสภาพผ่อนคลาย แก้วตายึดแบนออก พร้อมสำหรับการมองในระยะไกล แต่เมื่อกล้ามเนื้อเกิดการหดตัว แก้วตาจะเพิ่มความโค้งมากขึ้น และแข็งแรงขึ้น พร้อมสำหรับการมองวัตถุในระยะใกล้ กล้ามเนื้อซิลิอารีนี้อยู่ภายใต้การควบคุมของระบบประสาทอิสระ โดยเส้นใยประสาทซิมพาเทติกจะทำให้เกิดการคลายตัวของกล้ามเนื้อซิลิอารี ให้เกิดความพร้อมในการมองวัตถุในระยะไกล ในขณะที่เส้นใยประสาทพาราซิมพาเทติกทำให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อ เพื่อให้สามารถมองเห็นวัตถุในระยะใกล้ เมื่อสัตว์อายุมากขึ้น เนื้อเยื่อของแก้วตาจะเริ่มขุ่น ลำแสงไม่สามารถผ่านทะลุได้เรียกภาวะนี้ว่า ต้อกระจก (cataract)

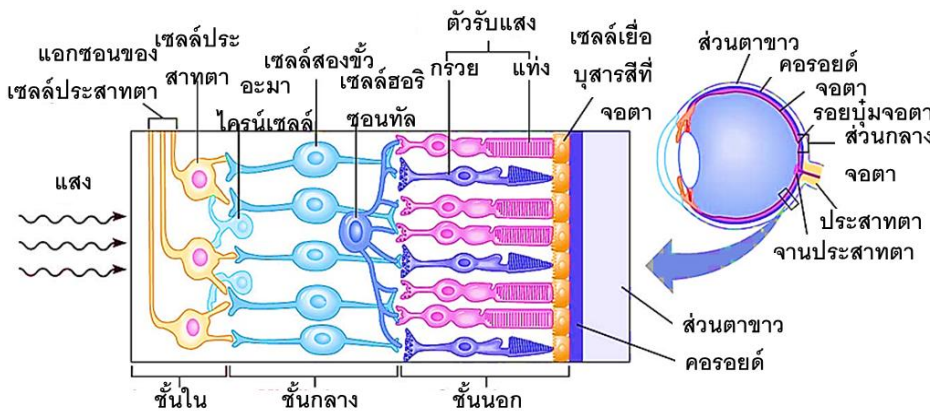


รูปที่ 5.39 การปรับสายตาระยะมองวัตถุที่อยู่ใกล้ตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mann, 2011)

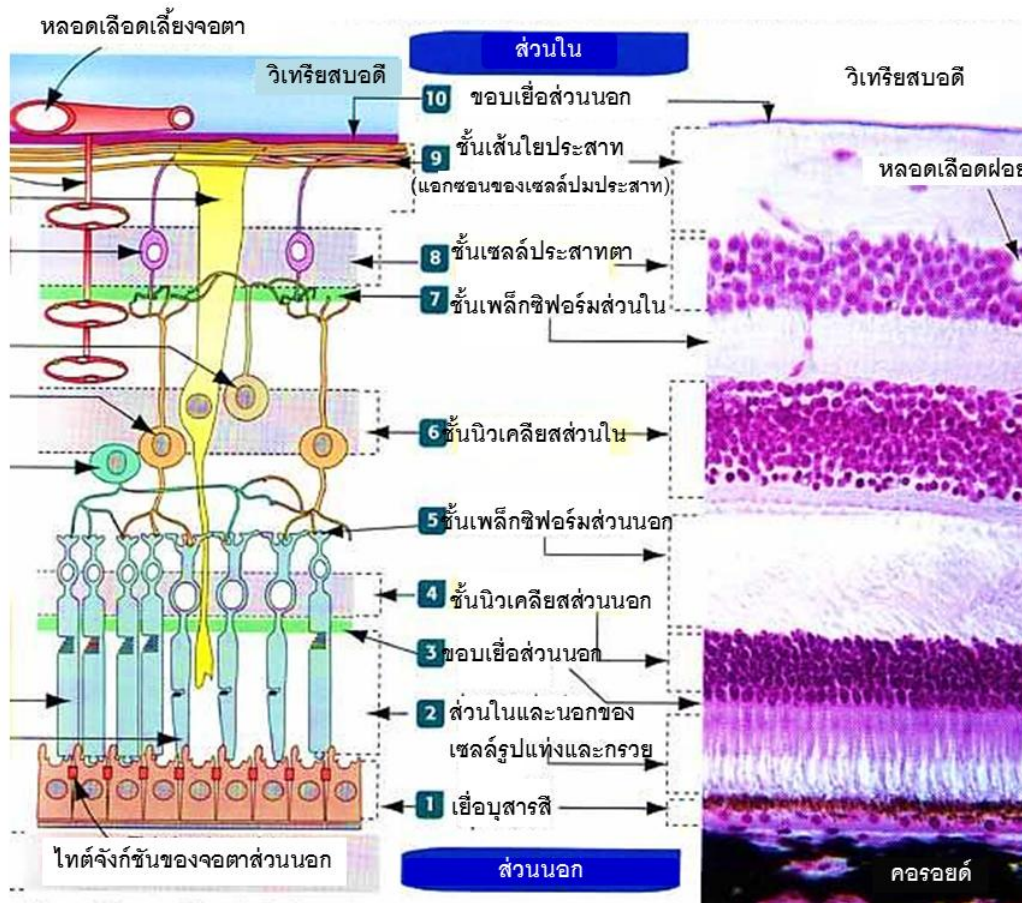
จอตา (retina)

หน้าที่สำคัญของลูกตา คือ โฟกัสลำแสงจากสิ่งแวดล้อมภายนอกที่เข้ามายังเซลล์ตัวรับแสง คือ เซลล์รูปแท่ง (rods) และรูปกรวย (cones) ที่จอตา ตัวรับแสงจะเปลี่ยนพลังงานแสง ไปเป็นพลังงานไฟฟ้าวิ่งเข้าไปยังระบบประสาทส่วนกลาง

ตัวรับความรู้สึกที่จอตาเป็นส่วนที่ยื่นขยายออกมาจากระบบประสาทส่วนกลาง และไม่แยกออกมาเป็นอวัยวะส่วนปลาย ระหว่างที่มีการพัฒนาการในระยะเอ็มบริโอ ส่วนของจอตาจะย้ายออกมาจากระบบประสาท ทำให้ชั้นเนื้อเยื่อของจอตามีลักษณะกลับหลัง ส่วนที่เป็นระบบประสาทของจอตาจะประกอบไปด้วยเซลล์เร้าได้ (excitable cell) จำนวน 3 ชั้น คือ 1) ส่วนนอกสุดติดกับชั้นคอร์อยด์ ประกอบด้วย เซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยที่มีความไวต่อการกระตุ้นของแสง 2) ส่วนที่อยู่ตรงกลาง เป็นที่อยู่ของเซลล์สองขั้ว (bipolar cells) และ 3) ประกอบด้วย เซลล์ประสาทของจอตา (ganglion cells) อยู่ด้านในสุด ทั้งนี้ เซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยมีที่มาของชื่อจากรูปร่างของเซลล์เมื่อตรวจภายใต้กล้องจุลทรรศน์ ในสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นต่ำ เซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยจะเชื่อมต่อกันด้วยสารเคมีประสาทประสาทจนมีลักษณะคล้ายเป็นเซลล์ประสาทที่มีสองขั้ว ในขณะที่สัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นสูง จะมีการแยกส่วนระหว่างวิถีประสาทของเซลล์สองขั้วรูปแท่ง และรูปกรวย (rod bipolar and cone bipolar pathways)



รูปที่ 5.40 ชั้นของจอตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Kimbrel และ Lanza, 2015.)



รูปที่ 5.41 ชั้นต่าง ๆ ของจอตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก KIN450-Neurophysiology, 2013)

ส่วนแอกซอนของเซลล์ประสาทของจอตาจะเชื่อมติดกันเป็น ประสาทตา (optic nerve) ที่จะวิ่งออกไปจากส่วนจอตาเยื้อง ๆ จากส่วนตรงกลางของลูกตา จุดที่ประสาทตาวิ่งออกจากจอตา ผ่านหลอดเลือดออกไปนั้นเรียกว่า จานประสาทตา (optic disc) หรือที่เรียกกันว่า จุดบอด (blind spot) เป็นจุดที่ไม่มีการตรวจจับสัญญาณภาพ เพราะไม่มีเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวย ตรงจุดบอดนี้ เป็นจุดที่มีอยู่ในสัตว์รวมถึงมนุษย์ เป็นจุดที่เรามองไม่เห็นรูปวัตถุอะไรเลย และสามารถตรวจหาจุดบอดได้ด้วยวิธีการง่าย ๆ โดยการยึดแผ่นทดสอบหาจุดบอดไปให้สุดแขน และค่อย ๆ ปิดตาข้างหนึ่ง เช่นตาขวา ใช้ตาที่เหลือ คือ ตาซ้ายจ้องจุดทดสอบ เครื่องหมายบวกที่อยู่ฝั่งขวามือของกระดาษทดสอบ ค่อย ๆ เลื่อนกระดาษทดสอบเข้ามาเรื่อย ๆ จนกระทั่งเครื่องหมายวงกลมบนกระดาษทดสอบฝั่งซ้ายมือหายไป

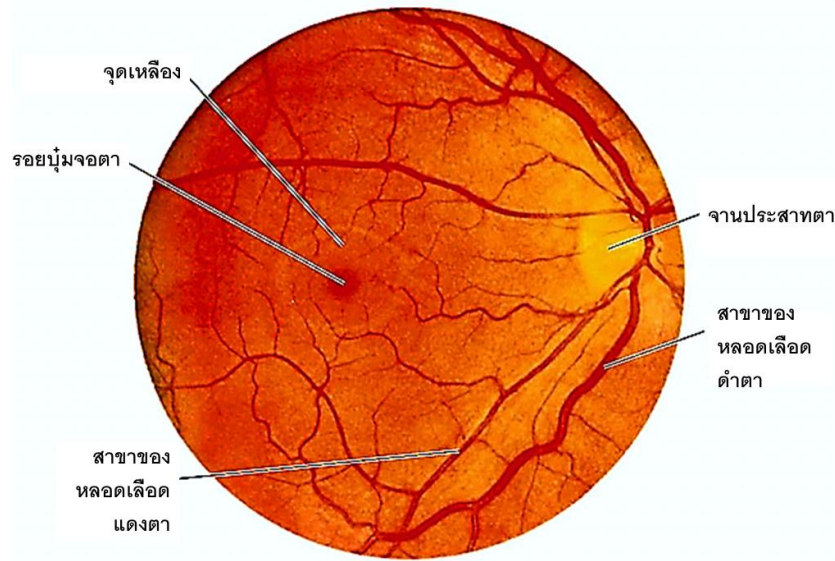


หลับตาข้างขวา แล้วใช้ตาซ้ายมองดูที่เครื่องหมายบวก (+) ดึงป้ายเข้ามาใกล้ตาเรื่อย ๆ จนกระทั่งวงกลมสีดำข้างซ้ายหายไป เปลี่ยนไปทดสอบกับตาอีกข้างหนึ่ง

รูปที่ 5.42 วิธีการหาจุดบอดในลูกตาของมนุษย์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Unbelievable Facts, 2016)

แสงจะผ่านจากชั้นเซลล์ประสาทตา (ganglion) และชั้นเซลล์สองขั้ว (bipolar layers) ก่อนที่จะไปถึงตัวรับแสงที่อยู่ทุก ๆ ส่วนของจอตา ยกเว้นส่วนของรอยบุ๋มจอตา (fovea) ในพวกไพรเมท รอยบุ๋มจอตาจะมีขนาดเท่าหัวเข็มหมุด กดฝังเข้าไปด้านในที่จุดจำเพาะของจอตา ที่ซึ่งชั้นเซลล์สองขั้ว และเซลล์ประสาทตาจะถูก

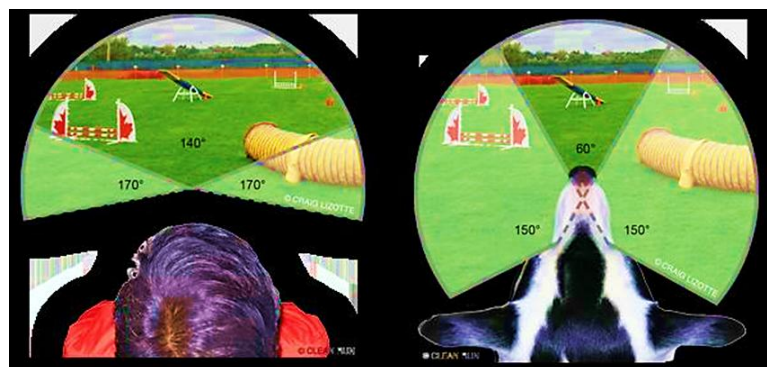
ดึงออกไปทางด้านข้าง ทำให้ลำแสงวิ่งพุ่งตรงเข้าไปยังส่วนของจอตา ตรงจุดนี้มีความพิเศษอยู่ที่มีเฉพาะเซลล์รูปกรวย ซึ่งมีความสามารถในการมองเห็นอย่างมาก จึงทำให้ประสิทธิภาพการมองเห็นดีที่สุดในจุด นั้นคือ เมื่อเรากลอกลูกตา การโฟกัสภาพของวัตถุที่เราจะมองจะไปอยู่ที่ตำแหน่งรอยบวมจอตา



รูปที่ 5.43 ตำแหน่งของจุดบอด และรอยบวมจอตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mann, 2011)

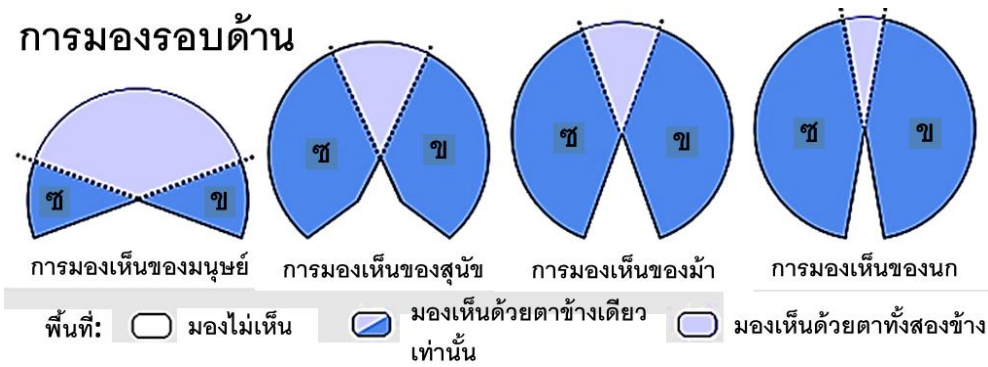
รอยบวมจอตาพบในปลากระดูกแข็ง กูบางชนิด และนก ในขณะที่สุนัข และสุนัขป่าจะไม่มีรอยบวมจอตา แต่จะมีส่วนของแถบกลางตา (visual streak) ที่เป็นส่วนที่มองเห็นได้ชัดเจนที่สุด นอกจากนี้ ในส่วนกึ่งกลางของแถบกลางตา เป็นจุดที่มีความหนาแน่นของเซลล์ประสาทตาที่สุด จะยื่นแผ่ขยายไปยังจอตาส่วนจมูก และขมับ (nasal and temporal portion) ทั้งนี้เชื่อว่า การยื่นแผ่ขยายออกไปจากแกนกลางของแถบกลางตานี้ ช่วยให้การมองเห็นในแนวนอนเป็นไปได้อย่างชัดเจน และกว้างขึ้น

แถบกลางตาประกอบไปด้วย เซลล์ประสาทตาอยู่กันอย่างหนาแน่น สัตว์ที่มีความหนาแน่นของเซลล์ประสาทตามากที่สุด ได้แก่ สุนัขป่า (12,000-14,000/มม.²) เมื่อเทียบกับสุนัขบ้านที่มีเพียง (6,400-14,000/มม.²) การมีวิวัฒนาการของความหนาแน่นของเซลล์ประสาทตาที่สูงในสุนัขป่าเกิดจากแรงกดดันที่ต้องพัฒนาตัวเองเพื่อให้มีชีวิตรอดได้ในธรรมชาติ เมื่อเทียบกับสุนัขเลี้ยงที่ไม่มีแรงกดดันที่ต้องปรับตัวเพื่อการอยู่รอดเมื่อมีสายตาดีกว่าสัตว์อื่น จึงทำให้มีปริมาณของเซลล์แตกต่างกันอย่างมาก



รูปที่ 5.44 เปรียบเทียบการมองเห็นของมนุษย์ และสุนัข (ที่มา FindRetrievers.com Admin, 2011)

การมองเห็นรอบด้าน



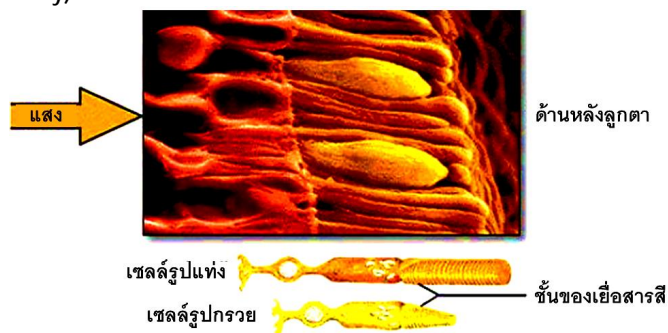
รูปที่ 5.45 ความสามารถในการมองเห็นของสัตว์บางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก FindRetrievers.com Admin, 2011)

ในที่แสงสลัว ชั้นที่ทำหน้าที่สะท้อนแสงของลูกตา (reflecting material) ที่ส่วนด้านหน้าจะอยู่ที่ชั้นเนื้อเยื่อที่สะท้อนแสงได้เรียกว่า ทาพิทัมลูซิเดียม (tapetum lucidum) มีประโยชน์สำหรับสัตว์ในแง่ของการระบุตำแหน่ง และคะแนนระยะของวัตถุ ในสุนัข ส่วนของทาพิทัมลูซิเดียมจะเป็นโครงสร้างที่ในเซลล์มีส่วนประกอบของสังกะสี และซีสเทอีน อยู่อย่างมาก มีอยู่ 9-20 ชั้น โดยส่วนที่หนาที่สุดจะอยู่ตรงส่วนกลาง เชื่อกันว่า ส่วนทาพิทัมจะสะท้อนแสงที่เพิ่งผ่านเข้าไปที่ส่วนจอตา แล้วสะท้อนกลับมาเป็นรอบที่ 2 ทำให้ตัวรับแสงมีโอกาสรับแสงที่กระทบเข้ามาในลูกตาได้อีกรอบ ส่วนในแมว พบว่ามีการรับแสงที่สะท้อนกลับไปได้มากกว่าการรับแสงที่สะท้อนในมนุษย์มากกว่า 300 เท่า อย่างไรก็ตาม การสะท้อนแสงไปมาต้องมีค่าแลกเปลี่ยน นั่นคือ ความแม่นยำในการบอกรูปร่างรายละเอียดของวัตถุจะลดลง เนื่องจากแสงต้องมีการกระเจิงไร้ระเบียบเกิดขึ้นในกระบวนการนี้ ซึ่งใช้ได้กับสัตว์ที่ต้องมองย้อนแสง

ทาพิทัมของลีเมอร์ และแมวจะมีวิตามินบี 2 (riboflavin) อยู่เป็นจำนวนมาก วิตามินนี้ทำให้ลูกตาแมวสามารถดูดกลืนแสงที่มีช่วงคลื่นสั้น (blue, 450 นาโนเมตร) แล้วแปลงแสงฟลูออเรสเซนซ์ออกมาที่ความยาวคลื่น 520 นาโนเมตร ที่ใกล้เคียงกับความสามารถในการรับรู้ตัวกระตุ้นที่เป็นแสงของสารโรดอปซิน (rhodopsin) ที่อยู่ในตัวรับแสงรูปกรวย การยับยั้งความสามารถในการรับแสงของส่วนประกอบในลูกตานี้ จะทำให้เกิดความสว่างของพื้นหลังที่มีสีน้ำเงินเข้ม ทำให้เวลามองเห็นจะมีการแยกระหว่างวัตถุกับพื้นหลังได้อย่างชัดเจน

กระบวนการถ่ายโอนแสงในเซลล์ที่จอตา (phototransduction by retinal cells)

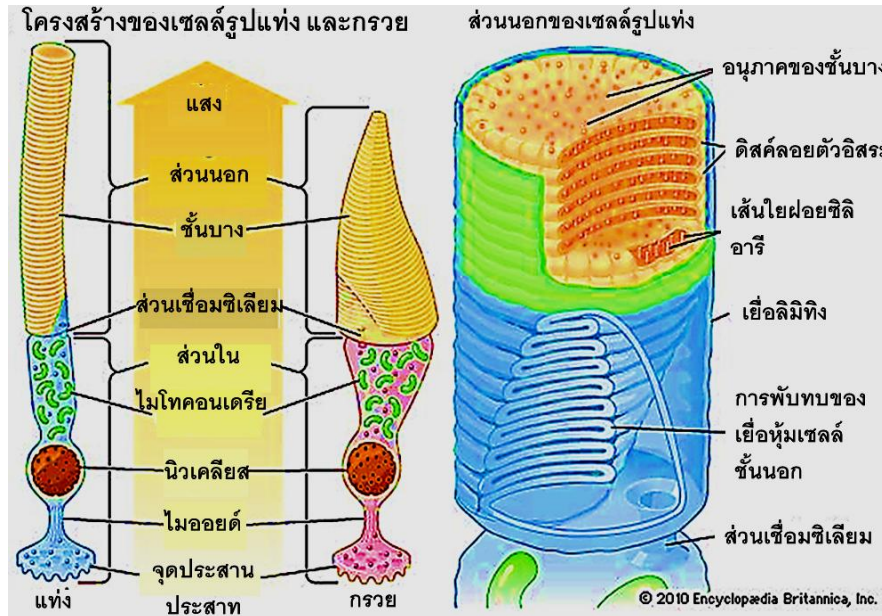
ตัวรับแสงประกอบด้วย โครงสร้าง 3 ส่วนด้วยกัน คือ 1) ส่วนที่อยู่ด้านนอก (outer segment) ทอดตัวอยู่ใกล้กับส่วนหน้าของลูกตา ติดกับส่วนของคอร์รอยด์ ทำหน้าที่ตรวจจับตัวกระตุ้นที่เป็นแสง 2) ส่วนที่อยู่ด้านใน (inner segment) ทอดตัวอยู่ตรงส่วนกลางของแนวยาวของตัวรับแสง มีไมโทคอนเดรียบรรจุอยู่มากมาย และ 3) ส่วนเชื่อม และถ่ายทอดกระแสประสาท ทอดตัวอยู่ตรงด้านในสุดของลูกตา ซึ่งจะหันไปเชื่อมกับเซลล์สองขั้ว ทำหน้าที่ถ่ายทอดสัญญาณประสาทที่เปลี่ยนจากสัญญาณแสง ไปยังเซลล์ต่อไปในวิธีการมองเห็น (visual pathway)



รูปที่ 5.46 เส้นทางที่แสงวิ่งจากด้านหน้าของลูกตา ไปยังส่วนท้ายลูกตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก WINE4SOUL, 2012)

โครงสร้างส่วนนอกสุดของชั้นตาขาว จะมีรูปร่างเป็นแท่ง (rod-shaped) คือ ประกอบด้วย เซลล์รูปแท่ง และรูปกรวย เซลล์รูปกรวย และแท่ง ทั้ง 2 รูปร่างจะมีการเรียงตัวของชั้นบาง (lamellae) หรือจาน (disc) แบบ ๆ ที่ชั้นเยื่อหุ้มของจานประกอบด้วย โมเลกุลสารสีรับแสง (photopigment molecules)

จอตาแต่ละข้าง จะมีตัวรับแสงประมาณ 150 ล้านหน่วย และมีโมเลกุลสารสีรับแสงมากกว่า 1,000 ล้านโมเลกุล บรรจุอัดแน่นกันอยู่ที่ส่วนนอกของแต่ละตัวรับแสง



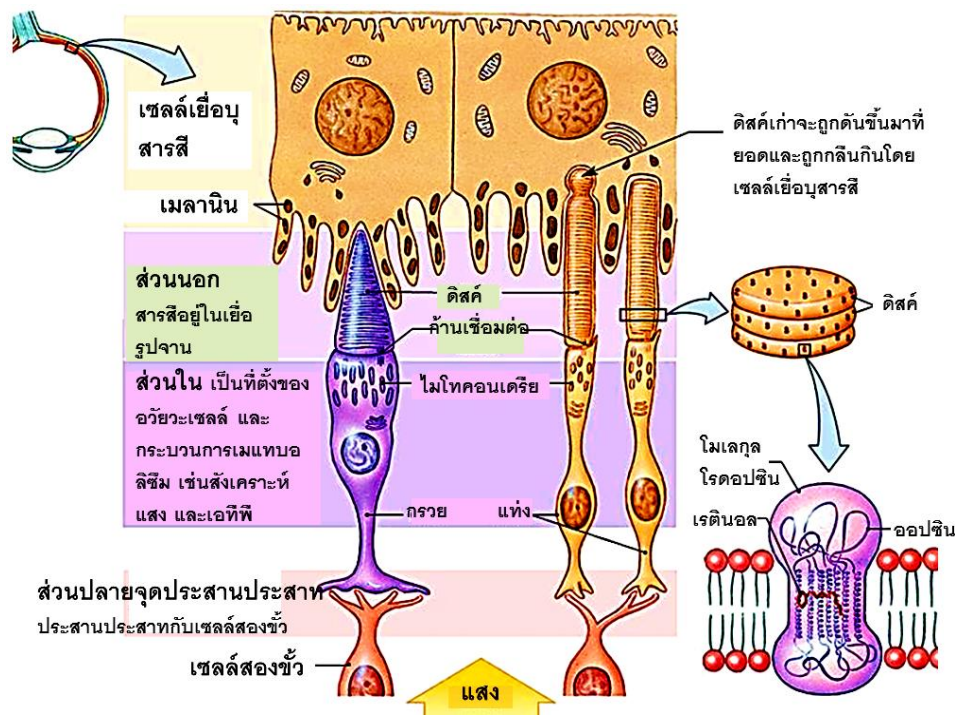
รูปที่ 5.47 โครงสร้างของเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Rogers, 2015)

สารสีรับแสงที่อยู่ภายในตัวรับแสงจะมีการเปลี่ยนแปลงทางเคมีเมื่อมีแสงมากระตุ้น ภายในสารสีรับแสงจะมีส่วนของเอนไซม์ออปซิน (opsin) จับอยู่กับเรตินีน (retinene) ที่เป็นอนุพันธ์ของวิตามินเอ ในนก จะมีสารสีรับแสงที่แตกต่างกันอยู่ 5 ชนิด 1 ชนิด อยู่ในเซลล์รูปแท่ง อีก 4 ชนิดจะอยู่ในเซลล์รูปกรวย พบว่า เรตินีนมีโครงสร้างเหมือนกันในสารสีรับแสงทั้ง 5 ชนิด แต่มีความแตกต่างกันที่ออปซินทั้ง 5 ชนิด ชนิดละเล็กน้อย ทำให้ความสามารถในการดูดกลืนแสงแตกต่างกันหลายช่วงคลื่น

โรดอปซินเป็นสารสีใช้รับแสงของเซลล์รูปแท่ง ไม่สามารถจำแนกช่วงคลื่นแสงที่มองเห็น (visible spectrum) ได้ จึงดูดกลืนแสงในช่วงคลื่นที่มองเห็นได้ทั้งหมด ทำให้เซลล์รูปแท่งสามารถมองเห็นได้เพียงเฉดสีเทา เพราะสามารถจำแนกได้เพียงความเข้ม แต่ไม่มีการจำแนกสี สารสีในเซลล์รูปแท่งที่อยู่ในไมโครวิลไลของแมลง คือ ตัวรับแบบโดเมอร์ริก (rhabdomeric receptors) เรียกว่า พอร์ไฟโรอปซิน 3- ดีไฮโดรเรตินอล (porphyropsin (3- dehydroretinal)) เนื่องจากในอดีตที่มีการค้นพบใหม่ ๆ จะมองเห็นเป็นสีม่วงมากกว่าโรดอปซินของมนุษย์

พอร์ไฟโรอปซิน และโรดอปซินสามารถพบรวมกันในจอตาของสัตว์มีกระดูกสันหลังหลายชนิด รวมทั้งสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก และนินต์ (newt)

สารสีรับแสงทั้ง 4 ชนิดของเซลล์รูปกรวยในสัตว์มีกระดูกสันหลัง ได้แก่ เซลล์รูปกรวยสีแดง เขียว น้ำเงิน และยูวี มีการตอบสนองต่อคลื่นแสงในช่วงคลื่นที่หลากหลาย ทำให้การมองเห็นเป็นภาพสี แมลงบางชนิดจึงสามารถรับภาพสีได้เช่นกัน แม้ว่าจะเป็นแสงยูวี และแสงระนาบเดียว (polarized) เช่น ผีเสื้อสามารถแยกแยะสีน้ำเงิน และเหลืองได้ แต่ไม่เห็นคลื่นแสงสีแดง แม้ยังไม่ทราบกลไกที่ผีเสื้อรับสีได้เช่นเดียวกับในสัตว์มีกระดูกสันหลัง แต่ก็เชื่อว่าเกิดจากเซลล์ที่จอตา (retinal cells) มีความไวต่อคลื่นแสงในระดับที่แตกต่างกัน

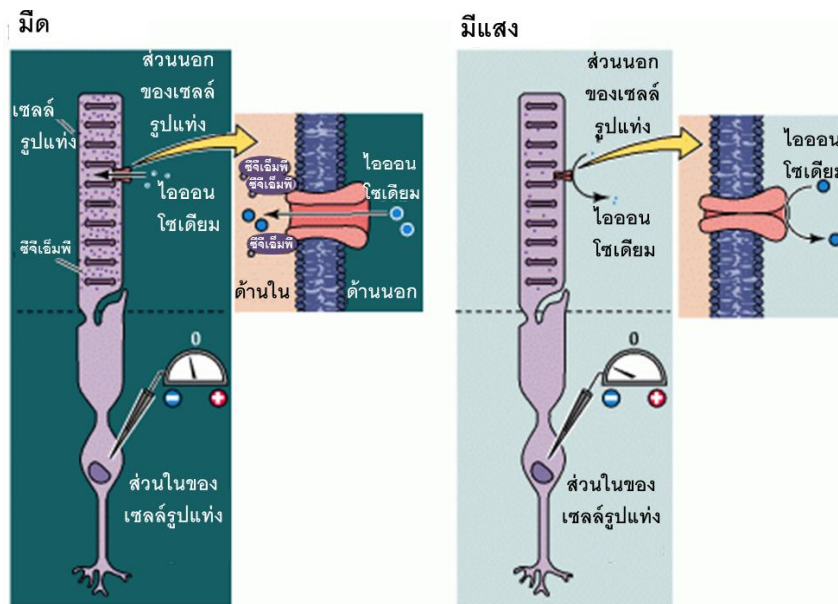


รูปที่ 5.48 ตัวรับแสงของเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยที่จอตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Ramon และ Rios, n.d.)

กระบวนการถ่ายโอนแสงเป็นกลไกที่เกิดจากการเร้า (excitation) ที่มีพื้นฐานเหมือนกันในสัตว์มีกระดูกสันหลังทุกชนิด นั่นคือ เมื่อโมเลกุลสารสีรับแสงดูดกลืนแสงแล้ว จะเกิดการแตกตัวของเรตินีนออกจากส่วนประกอบออปซิน ต่อมา ส่วนของเรตินีนจะเกิดการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง ทำให้เกิดกิจกรรมการทำงานของออปซิน นั่นคือ แสงมีผลในการแยกโมเลกุลของสารสี และการกระตุ้นสารสี เกิดการลดความต่างศักย์ของตัวรับ ทำให้มีการหลั่งของสารส่งผ่านประสาทที่ส่วนของปลายจุดประสานประสาทของตัวรับแสง นั่นคือ กระบวนการถ่ายโอนแสงจัดเป็นการตอบสนองหลายระดับ (grade response) เหมือนกับกระบวนการเพิ่มความต่างศักย์ที่มีความแตกต่างจากกฎทั้งหมด หรือไม่ ของการตอบสนองต่อการกระตุ้นของประสาทส่วนอื่น ๆ

การทำงานของตัวรับแสงในที่มืด

เยื่อหุ้มเซลล์ของตัวรับแสงส่วนนอก (photoreceptor's outer segment) ประกอบด้วย ประตุนาไอออนโซเดียมชนิดสารเคมีสื่อสัญญาณ (chemical messenger-gated Na^+ channels) ที่มีความแตกต่างจากประตุนาไอออนสารเคมีอื่น ซึ่งมีการตอบสนองต่อสารเคมีสื่อจากภายนอกตรงที่ประตุนี้ตอบสนองต่อสารสื่อสัญญาณที่ 2 ภายใน คือ ไซคลิกจีเอ็มพี (cyclic guanosine monophosphate: cGMP) การจับกันของซีจีเอ็มพีกับประตุนาไอออนโซเดียมทำให้ประตุนาไอออนเปิดเมื่อไม่มีแสงสว่าง ความเข้มข้นของซีจีเอ็มพีจะสูง ทำให้มีความพิเศษที่ต่างไปจากตัวรับอื่น ๆ คือ ประตุนาไอออนโซเดียมของตัวรับแสงของสัตว์มีกระดูกสันหลังจะเปิดเมื่อไม่มีการกระตุ้น หรือในช่วงที่ไม่มีแสง เป็นผลให้มีการเคลื่อนที่ของไอออนโซเดียมเข้าสู่เซลล์โดยไม่ใช้พลังงาน ทำให้เกิดการลดความต่างศักย์ของตัวรับแสง มีการรั่วเข้ามาของไอออนโซเดียมจนเกิดการลดความต่างศักย์ลงของส่วนด้านนอก (ส่วนที่มีประตุนาไอออนโซเดียมตั้งอยู่) เข้ามายังส่วนปลายจุดประสานประสาท (ที่มีการเก็บสะสมของสารส่งผ่านประสาทของตัวรับแสงอยู่) ทำให้ประตุนาไอออนแคลเซียมชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้นที่ส่วนของจุดประสานประสาทเปิดค้าง ทำให้ไอออนแคลเซียมกระตุ้นให้เกิดการหลั่งของสารส่งผ่านประสาทออกจากส่วนปลายของเซลล์ประสาทในช่วงที่ไม่มีแสง

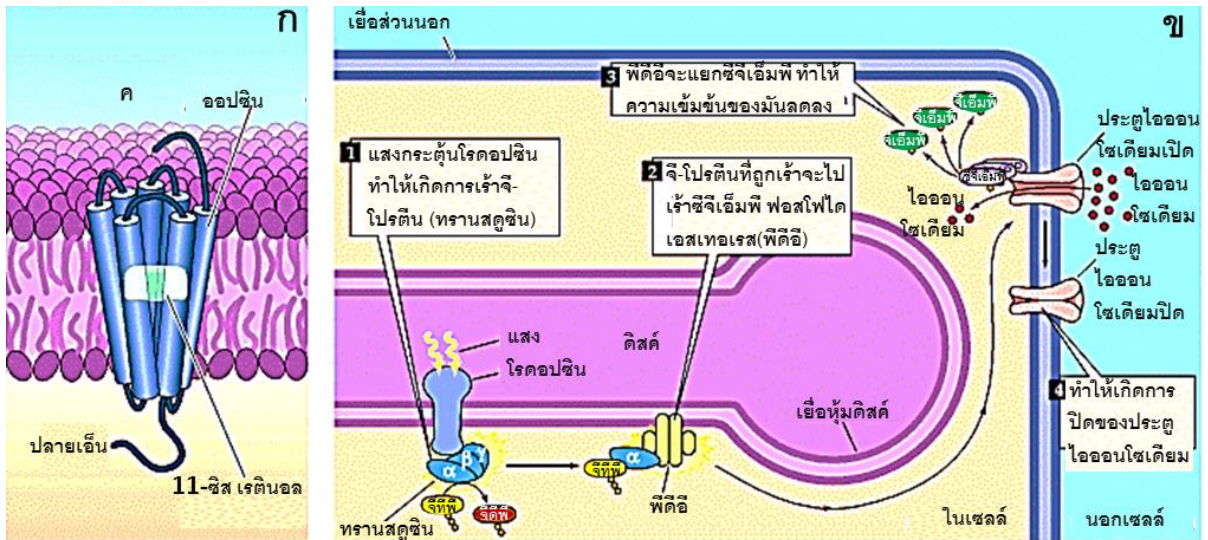


รูปที่ 5.49 กระบวนการถ่ายโอนแสงระหว่างที่มีด และที่สว่าง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Purves และคณะ, 2001)

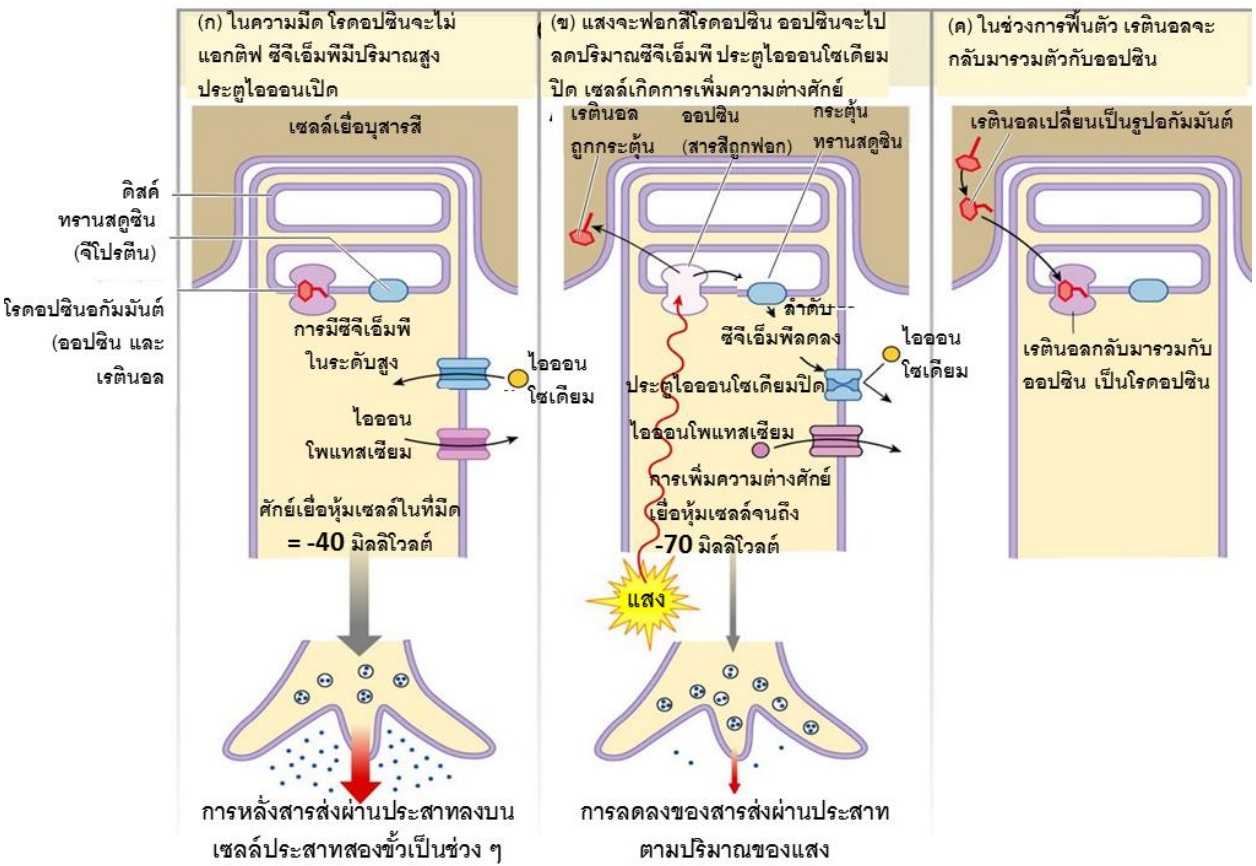
การทำงานของตัวรับแสงในที่สว่าง

ในช่วงมีแสง ปริมาณของซีจีเอ็มพีจะค่อย ๆ ลดลง ผ่านกระบวนการทางชีวเคมีเป็นชุดต่อเนื่อง เนื่องจากการกระตุ้นของสารสีรับแสง เมื่อเรตินีนดูดกลืนแสงจะเกิดการเปลี่ยนแปลง แต่ยังคงจับอยู่กับออปซิน การเปลี่ยนแปลงนี้ทำให้ไปกระตุ้นสารสีรับแสง โดยเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยจะมีโปรตีนจีเรียกว่า ทรานส์ดูซิน (transducin) ที่เมื่อสารสีรับแสงถูกกระตุ้น จะทำให้ไปกระตุ้นทรานส์ดูซินต่อ และเกิดการกระตุ้นเอนไซม์ฟอสโฟไดเอสเทอเรส (phosphodiesterase) อีกทอดหนึ่ง จากนั้น เอนไซม์จะไปย่อยซีจีเอ็มพี ทำให้ปริมาณของสารสื่อสัญญาณที่ 2 นี้ในสารสีรับแสงมีปริมาณน้อยลง ระหว่างที่แสงมากกระตุ้นกระบวนการที่เกิดขึ้นนี้ การลดลงของซีจีเอ็มพีจะทำให้เกิดการปิดของประตูดิไอออนโซเดียม ทำให้ปริมาณของไอออนโซเดียมลดลง และหยุดกระบวนการลดความต่างศักย์ ทำให้เยื่อหุ้มเซลล์มีความต่างศักย์เพิ่ม ซึ่งการเพิ่มความต่างศักย์ที่เกิดขึ้นนี้ จะทำให้เกิดศักย์ตัวรับเคลื่อนที่ต่อ เนื่องจากส่วนนอกไปยังจุดประสานประสาทของตัวเอง ที่จุดนี้ การเปลี่ยนความต่างศักย์ที่เกิดขึ้น จะส่งผลให้เกิดการหลั่งของสารส่งผ่านประสาทจากจุดประสานประสาทลดลง นั่นคือเมื่อตัวรับแสงถูกยับยั้งโดยตัวกระตุ้นที่จำเพาะของมัน (การเพิ่มความต่างศักย์โดยแสง) และถูกทำให้เกิดการตื่นตัว (การเร้าเมื่อไม่มีแสงสว่าง) การเกิดการเพิ่มของศักย์เยื่อเซลล์ และตามมาด้วยการลดลงของการหลั่งสารส่งผ่านประสาทเกิดเป็นระดับตามความเข้มของแสง ยิ่งแสงมีมากเท่าไร การเพิ่มศักย์จะยิ่งเพิ่มมากตาม และการหลั่งของสารส่งผ่านประสาทจะยิ่งลดลง

เซลล์ประสาทรับความรู้สึกที่สามารถมีกิจกรรมการทำงานได้อย่างต่อเนื่อง จะพบการเก็บสารส่งผ่านประสาทไว้ในส่วนประสานประสาทชนิดถุงมีน้ำทิบ (synaptic ribbons) ที่เป็นตำแหน่งเทียบ (docking site) ขนาดใหญ่ มีสารส่งผ่านประสาทบรรจุในแต่ละถุงมีน้ำทิบไม่น้อยกว่า 100 หน่วย แต่ละปลายประสาทจะมีประมาณ 50-60 ถุงมีน้ำทิบ นั่นคือ แต่ละจุดสิ้นสุดของแอกซอนจะมีถุงมีน้ำทิบบรรจุสารส่งผ่านประสาทมากถึง 5,000-6,000 ถุง แต่ละถุงมีน้ำทิบจะถูกกระตุ้นโดยเอทีพี ทำให้เกิดการเคลื่อนที่ลงไปที่ของถุงมีน้ำทิบจนถึงเยื่อหุ้มเซลล์ก่อนจุดประสานประสาท ที่ซึ่งจะมีการส่งสารส่งผ่านประสาทออกไปนอกเซลล์ด้วยกระบวนการเอกไซไซโทซิส



รูปที่ 5.50 ลำดับของกระบวนการถ่ายโอนแสงในตัวรับแสงรูปแท่ง (ก) โมเลกุลของโรดอปซินที่เป็นสารสีในเซลล์รูปแท่ง โรดอปซินเป็นสารที่จับคู่โปรตีนจี ประกอบด้วยออปซิน (โปรตีนที่เยื่อหุ้มเซลล์โครงสร้าง 7 โดเมน) และ 11-ซิส-เรตินอล (ที่จับกับโครโมฟอร์ด้วยพันธะโควาเลนต์) (ข) กระบวนการถ่ายโอนสารสื่อสัญญาณที่ 2 ของการถ่ายโอนแสงประกอบด้วย 1. แสงกระตุ้นโรดอปซินในผ้ตัวรับ (receptor disks) ทำให้โปรตีนจี (ทรานส์ดูซิน) ทำงาน 2. จีทีพี-บาวนด์ แอลฟาซับยูนิตของทรานส์ดูซินจะไปกระตุ้นฟอสโฟไดเอสเทอเรส (PDE) 3. ฟอสโฟไดเอสเทอเรสที่ถูกกระตุ้นจะไปแยกซีจีเอ็มพีให้เป็นจีเอ็มพี เป็นการลดความเข้มข้นของส่วนนอก นำไปสู่การปิดประตูไอออนโซเดียมในส่วนนอกของตัวรับแสง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Purves และคณะ, 2001)



รูปที่ 5.51 เปรียบเทียบการทำงานของวิธีการรับภาพในช่วงมืด และมีแสง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Ramon และ Rios, n.d.) ขบวนการที่เกิดขึ้นในจอตาหลังจากได้รับแสง (retinal processing of light input)

จอตาส่งสัญญาณไปยังสมองหลังจากถูกกระตุ้นด้วยแสงโดย เซลล์ตัวรับแสงที่มีลักษณะเป็นเซลล์สองชั้นที่มีจุดสิ้นสุดตรงเซลล์ปมประสาทที่ส่วนของแอกซอนจะเปลี่ยนไปเป็นประสาทตา ทำหน้าที่ขนส่งสัญญาณประสาทเข้าสู่สมอง การส่งสัญญาณจะขัดแย้งจากการที่เราทราบกันไปแล้วว่า สารส่งผ่านประสาทที่หลั่งออกจากส่วนปลายของเซลล์ประสาทตัวรับแสงจะไปยังยังการทำงานของเซลล์สองชั้น การลดลงของการปล่อยสารส่งผ่านประสาทจะเกี่ยวข้องกับการเพิ่มความต่างศักย์ของตัวรับแสงที่จะไปลดการทำงานในรูปแบบยับยั้งของเซลล์สองชั้น การหักล้าง ผลการยับยั้งจะไม่มีผลกระตุ้นเซลล์สองชั้น ยิ่งการส่องสว่างที่ตัวเซลล์รับแสงมีมากเท่าใด ก็จะทำให้เกิดการยกเลิกกิจกรรมการยับยั้งของเซลล์สองชั้นออกไปมากเท่านั้น และจะยังเพิ่มการกระตุ้นเซลล์ถัดไปในวิถีการรับภาพ (visual pathway) ที่จะไปยังสมองมากขึ้น

เซลล์สองชั้นจะสร้างศักย์มีหลายระดับเช่นเดียวกับที่เกิดขึ้นในตัวรับแสง ศักย์เยื่อหุ้มเซลล์จะไม่เกิดขึ้นจนกระทั่งการเคลื่อนของศักย์ไฟฟ้าจะไปถึงเซลล์ปมประสาทตา นั่นคือ เซลล์ประสาทตัวแรกในลูกโซ่วิถีการมองเห็นจะต้องส่งต่อกระแสไฟฟ้าไปเป็นระยะทางไกลกว่าจะเคลื่อนไปจนถึงสมอง

สารสีรับแสงที่ทำให้เกิดการเปลี่ยนรูปร่าง จะเปลี่ยนกลับมาสู่สภาพเดิมที่ไม่ได้รับแสง โดยเอนไซม์ (enzyme-mediated mechanism) ทำให้เกิดศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ และปริมาณการหลั่งของสารส่งผ่านประสาทจากตัวรับแสงจะกลับเข้าสู่อัตราปกติเช่นเดียวกับตอนที่ยังไม่ถูกกระตุ้น (unexcited state) ไม่มีการส่งกระแสประสาทไปยังส่วนของเปลือกสมองเกี่ยวกับการมองเห็น

การทำงานของเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวย

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในยุคเก่าถูกเชื่อว่าเป็นพวกหากินกลางคืน และนั่นคือ ที่จอตาจะมีเพียงเซลล์รูปแท่ง (pure rod retina) เมื่อได้ทำการศึกษาในสัตว์ที่หากินกลางคืนในยุคปัจจุบัน แม้แต่จอตามนุษย์เอง จะมีเซลล์รูปแท่งมากกว่ารูปกรวย ประมาณ 30 เท่า (เซลล์รูปแท่ง 100 ล้านเซลล์:รูปกรวย 3 ล้านเซลล์ ในตาแต่ละข้าง) เมื่อพิจารณาเฉพาะเซลล์รูปกรวย จะพบหนาแน่นมากที่สุดตรงส่วนกลางจอตาเรียก จุดภาพชัด (macula) ซึ่งอัตราส่วนของเซลล์รูปกรวยมีความแตกต่างกันไปในสัตว์แต่ละชนิด เช่นในสุนัขจะพบเซลล์รูปกรวยที่ส่วนจอตาประมาณ 10% ในขณะที่กระรอก ซึ่งเป็นสัตว์ที่หากินเวลากลางวันจอตาจะมีเฉพาะเซลล์รูปกรวย ส่วนสัตว์ฟันแทะชนิดอื่น รวมทั้งกระรอกบินอเมริกา (American flying squirrel) จอตาจะมีเฉพาะเซลล์รูปแท่ง ส่วนนกที่หากินเวลากลางวัน จะมีเซลล์รูปกรวยที่จอตาเป็นจำนวนมาก รวมทั้งมีปริมาณมากกว่าเซลล์รูปกรวยที่จอตาของมนุษย์

ในสัตว์ที่มีทั้งเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวย จะพบเซลล์รูปแท่งมากที่ส่วนรอบนอก นั่นคือ เมื่ออยู่ห่างจากจุดศูนย์กลางของจอตาออกมา ปริมาณของเซลล์รูปกรวยจะยิ่งลดลง แต่ปริมาณของเซลล์รูปแท่งจะยิ่งมากขึ้น เนื่องจากความแตกต่างของการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่นที่จำเพาะแตกต่างกัน ทำให้เซลล์รูปกรวยมองเห็นภาพสี ในขณะที่เซลล์รูปแท่งจะให้ภาพเดดสีเทา ในมนุษย์ ไรดอปซินจะมีการดูดกลืนแสงได้ดีที่สุดในช่วงความถี่คลื่นแสงที่ 496 นาโนเมตร ในขณะที่สัตว์ที่มีการพัฒนาให้สามารถมองเห็นได้ในที่แสงสลัว เช่นสุนัข จะสามารถดูดกลืนแสงได้ดีที่สุดในช่วงความยาวคลื่นแสงที่ 506-510 นาโนเมตร เนื่องจากไรดอปซินที่ลูกตาสุนัขจะถูกสร้างและนำกลับมาทำงานรับแสงได้อีกครั้ง กินเวลามากกว่า 1 ชั่วโมง ตรงกันข้ามกับไรดอปซินของมนุษย์ ที่มีการสร้างใหม่ และทำงานได้อย่างรวดเร็ว ความสามารถของเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยก็มีความแตกต่างกัน เนื่องจากรูปแบบการทำงานแบบระบบสายไฟฟ้า (wiring patterns) ในตัวรับแสงแต่ละชนิดเอง ก็มีความต่างกับเซลล์ประสาทในเนื้อเยื่อชั้นจอตา โดยเซลล์รูปกรวยจะมีความไวต่อแสงต่ำ และจะทำงานได้เมื่อมีแสงสว่างในช่วงกลางวันเท่านั้น แต่จะมีความแม่นยำทั้งในแง่ของความคมชัดของภาพ (sharpness) และมีความสามารถในการแยกระยะของวัตถุ 2 สิ่งที่อยู่ใกล้กัน นั่นคือ เซลล์รูปกรวยทำให้ภาพมีความคมชัด และมีความละเอียดของภาพ (resolution) สูง สัตว์ที่หากินกลางวันจะใช้เซลล์รูปกรวยเพื่อการมองเห็นเวลากลางวัน ทำให้มองเห็นภาพสี และมองเห็นในระยะไกล ส่วนเซลล์รูปแท่งจะมีความชัดเจนน้อย แต่มีความไวต่อแสงสูงมาก จึงสามารถตอบสนองต่อแสงที่สลัว หรือในเวลากลางคืน เราสามารถมองเห็นในเวลากลางคืน เนื่องจากการทำงานของเซลล์รูปแท่ง ยกเว้น ในคืนเดือนหงาย หรือมีไฟอยู่บ้าง จะทำให้เราสามารถมองเห็นสีบางสี

อิทธิพลของการทำงานแบบระบบสายไฟฟ้าต่อการไวแสง และการมองเห็นที่คมชัด

การเชื่อมรวมกันของเซลล์ประสาทมีเพียงเล็กน้อยในวิถีประสาทจอตาของเซลล์รูปกรวยนำข้อมูลออก เพราะส่วนมาก เซลล์รูปกรวยแต่ละเซลล์จะมีเส้นทางที่เฉพาะต่อเซลล์ปมประสาทจอตาของมัน ซึ่งตรงกันข้ามกับวิถีของเซลล์รูปแท่งที่มีการรวมกันของเซลล์ปมประสาทเป็นจำนวนมาก เซลล์รูปแท่งอาจมีการรวมกันก่อนที่จะส่งออกไปยังส่วนของประสาทตา ผ่านเซลล์สองขั้วในแต่ละเซลล์ปมประสาทจอตา ในสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นต่ำ (ปลา เต่า จิ้งจกน้ำ และกบ) พบการเชื่อมกันของเซลล์รูปแท่งโดยรอยต่อระหว่างเซลล์ (gap junction) ในขณะที่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (แมว กระต่าย และลิง) เซลล์รูปแท่งจะไม่มีการเชื่อมกันทางไฟฟ้า แต่จะมีการรวมกันในจำนวนไม่มากนักผ่านรอยต่อระหว่างเซลล์ของเซลล์รูปกรวย

ก่อนที่เซลล์ปมประสาทจอตาจะสามารถสร้างศักยะงานที่จะต่อเนื่องไปยังส่วนของระบบประสาทส่วนกลาง เซลล์จะต้องถูกกระตุ้นด้วยการเกิดศักย์มีหลายระดับ ที่ส่วนของตัวรับจนกระทั่งถึงระดับกันก่อน ซึ่งกระบวนการนี้เรียกว่า สายไฟฟ้า (wired) เนื่องจากเซลล์ปมประสาทรูปกรวยจะถูกกระตุ้นที่เซลล์ จึงทำให้มีเพียงแสงสว่างในช่วงเวลากลางวันเท่านั้นที่มีความเข้มของแสงมากพอที่จะทำให้เกิดศักย์ตัวรับภายในเซลล์รูปกรวย เพื่อที่จะเป็นสาเหตุให้ถึงระดับกันของเซลล์ปมประสาทจอตา ในทางตรงกันข้าม การรวมกันอย่างเพียงพอของเซลล์นำสัญญาณความรู้สึกละเอียดในการมองเห็นของเซลล์รูปแท่ง มีโอกาสทำให้เกิดการรวมกันของศักย์ต่ำกว่าระดับกัน (subthreshold potential) ภายในเซลล์ปมประสาทรูปแท่งได้

ในขณะที่ศักย์ไฟฟ้าขนาดเล็กที่เกิดจากแสงในที่สุดจากเซลล์รูปกรวยเพียงเซลล์เดียว อาจไม่สามารถกระตุ้นให้เซลล์ปมประสาทจอตาถูกกระตุ้นถึงระดับกันได้ แต่แสงสลัวที่ระดับเดียวกัน สามารถกระตุ้นกลุ่มของเซลล์รูปแท่งที่ร่วมกันส่งกระแสประสาทไปยังเซลล์ปมประสาทจอตา 1 เซลล์ มีผลให้เกิดศักย์ไฟฟ้าที่เซลล์ปมประสาทรูปแท่งจนถึงระดับกันได้ การที่เซลล์รูปแท่งสามารถตอบสนองต่อแสงที่มากกระตุ้นปริมาณน้อย ๆ ได้ เนื่องจากมีความไวต่อแสงมากกว่าเซลล์รูปกรวยนั่นเอง

อย่างไรก็ตาม เนื่องจากเซลล์รูปกรวยของพวกไพรเมทมีเส้นทางเฉพาะที่จะเข้าสู่ประสาทตา (แมวเป็นข้อยกเว้น เพราะจะมีเซลล์รูปกรวย 4 เซลล์ ต่อ 1 เซลล์ปมประสาทจอตา) แต่ละเซลล์จะขนส่งข้อมูลจากลานรับสัญญาณบริเวณเล็กมาก ๆ ของส่วนผิวของจอตา ดังนั้น เซลล์รูปกรวยจึงสามารถให้รายละเอียดของการมองเห็นที่สูง โดยใช้ระดับความไวรับที่เหมาะสม (ต่ำ) ในขณะที่เซลล์รูปแท่งให้รายละเอียดของภาพไม่มาก เนื่องจากมีความไวรับแสงสูง ซึ่งเป็นผลมาจากการที่เซลล์รูปแท่งจำนวนมากต้องใช้เซลล์ปมประสาทจอตาาร่วมกัน นั่นคือเมื่อเกิดศักยะงานขึ้น เป็นผลมาจากการที่มีการนำกระแสประสาทเข้า (input) จากเซลล์รูปแท่งที่เข้ามารวมกันกระตุ้นเซลล์ปมประสาทจอตาให้มีศักย์ไฟฟ้าสูงถึงระดับกัน แต่ก็ทำให้มองเห็นภาพวัตถุได้ไม่ชัดเจน เนื่องจากความสามารถในแยกรายละเอียดของจุดที่อยู่ห่างกันได้ไม่ชัดเจน

การปรับความไวลูกตาในการมองเห็นในที่มืด และที่สว่าง

ความไวของลูกตาต่อแสงที่เข้ามากระทบขึ้นอยู่กับจำนวนของสารสีรับแสงที่อยู่ในเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวย ยกตัวอย่างเมื่อเราเดินจากที่สว่างเข้ามายังห้องที่มืด ในขั้นแรกเราจะมองไม่เห็นอะไรชั่วคราว ต่อมาเราจะค่อย ๆ มองเห็นสิ่งต่าง ๆ ได้ เนื่องจากมีการปรับสายตาต่อความมืด (dark adaptation) การสลายสารสีรับแสงในช่วงที่มีแสงจะทำให้ความไวของตัวรับแสงลดลงอย่างมาก เช่นการลดลงของโรดอปซินในเซลล์เพียง 0.6% จากที่ค่าที่เหมาะสมสูงสุด จะทำให้ความสามารถในการมองเห็นมีความไวลดลง 3,000 เท่า ในความมืด สารสีรับแสงที่ถูกสลายในช่วงที่สัมผัสแสงจะค่อย ๆ ถูกสร้างขึ้นใหม่ ทำให้ความไวของลูกตาค่อย ๆ เพิ่มขึ้น ทำให้เราสามารถมองเห็นในที่มืดได้ในเวลาต่อมา อย่างไรก็ตาม ความไวต่อความมืดของลูกตานั้น มีเฉพาะในเซลล์รูปแท่งที่กลับมาเป็นโครงสร้างที่ปรกติใหม่แล้วเท่านั้น

ในแง่ตรงกันข้าม เมื่อเราออกจากที่มืดมายังที่แสงจ้า เช่นเดินออกมาจากถ้ำมืด การมองเห็นจะตรงกันข้ามกับการเดินจากที่สว่างเข้าที่มืด ตรงที่จะเกิดแสงจ้ามาก (bleached) ในครั้งแรก หลังจากที่แสงความเข้มมากไปมีผลในการสลายสารสีรับแสงบางส่วน ความไวต่อแสงของลูกตาจะเริ่มลดลง ความสามารถในการมองเห็นภาพที่ตัดกันคมชัดจะกลับมา กระบวนการนี้เรียกว่า การปรับสายตาต่อความสว่าง (light adaptation) ดังที่ทราบไว้ว่า เซลล์รูปแท่งมีความไวต่อแสงมาก ทำให้เกิดการสลายโรดอปซินจนทำให้เกิดการเผาไหม้เซลล์รูปแท่งให้ได้เป็นแสงจ้า ทำให้มีการตอบสนองต่อแสงสว่างนี้ได้ชั่วระยะเวลาหนึ่งเท่านั้น เพราะส่วนกลางประสาทได้ปรับกลไกในการสลับการมองเห็นของลูกตาจากระบบการทำงานของเซลล์รูปแท่งเมื่อได้รับแสงที่มีความจ้าสูง

ให้เซลล์รูปกรวยมาทำหน้าที่รับแสงแทน นั่นคือ จะมีเพียงเซลล์รูปกรวยที่มีความไวต่อแสงน้อยที่ทำงานในช่วงกลางวัน หรือเวลาที่มีแสง

นักวิทยาศาสตร์ประเมินว่า ความไวของลูกตามนุษย์เปลี่ยนได้มากกว่า 1 ล้านเท่า ในแต่ละเหตุการณ์ที่แสงมีระดับความเข้มข้นเปลี่ยนไป ในช่วงของการปรับสายตาต่อความสว่าง และมีด โดยรีเฟล็กซ์ของรูม่านตาจะเป็นตัวประเมิน วัดปริมาณของแสงที่เหมาะสมที่จะยอมให้ผ่านเข้าลูกตา จัดเป็นส่วนหนึ่งที่จะช่วยในการปรับตัวของเซลล์ในลูกตาด้วย

เนื่องจากเรตินั้น หนึ่งในสารสีรับแสงเป็นอนุพันธ์ของวิตามินเอ การได้รับสารอาหารนี้เพียงพอก็จะทำให้มีวัตถุดิบสำหรับการสร้างใหม่ของสารสีรับแสง ภาวะตาบอดกลางคืน (night blindness) มีผลจากการขาดวิตามินเอ แม้ว่าความเข้มข้นของสารสีรับแสงทั้งในเซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยจะลดลงทั้งคู่ในภาวะนี้ แต่เซลล์รูปกรวยยังคงมีสารสีเหลืออยู่เพียงพอสำหรับการตอบสนองต่อแสงในช่วงกลางวัน ยกเว้นในรายที่มีความรุนแรง นั่นคือ แม้ว่าสัตว์ตัวนั้นจะมีการลดลงของปริมาณสารประกอบที่อยู่ในโรดอปซิน ที่จะไปลดความไวต่อแสงของเซลล์รูปแท่งลง จนไม่สามารถทำงานได้ในที่สลัว แต่มันยังสามารถมองเห็นได้ในเวลากลางวัน โดยใช้เซลล์รูปกรวยทำงาน แต่มองไม่เห็นในเวลากลางคืน เนื่องจากไม่มีเซลล์รูปแท่งที่สามารถทำงานได้เหลืออยู่

การมองเห็นภาพสี

การมองเห็น ขึ้นกับการกระตุ้นตัวรับที่จอตาโดยแสง วัตถุต่าง ๆ ในธรรมชาติที่สามารถเปล่งแสงได้ มีทั้งดวงอาทิตย์ ไฟ และหลอดไฟ แต่สัตว์เองก็ยังสามารถสร้างภาพจากวัตถุพวกแก๊อ อี ต้นไม้ หรือสัตว์ ซึ่งไม่ใช่วัตถุที่มีความสามารถในการเปล่งแสงได้ สารสีสามารถดูดกลืนแสงที่ช่วงคลื่นต่าง ๆ กัน และสะท้อนกลับแสงที่ไม่สามารถดูดกลืนได้ ซึ่งแสงที่สะท้อนกลับนี้เองที่ทำให้สัตว์สามารถมองเห็นวัตถุได้ เช่นวัตถุที่เรามองเห็นเป็นสีฟ้า เช่นน้ำทะเล เกิดจากโมเลกุลของน้ำดูดกลืนเอาคลื่นแสงสีแดง และสีเขียวที่มีความยาวคลื่นมากกว่าเข้าไป และสะท้อนแสงช่วงคลื่นสั้น คือ สีฟ้าเข้ามายังตาเรา และถูกดูดกลืนโดยสารสีที่อยู่ในเซลล์รูปกรวยสีน้ำเงินของลูกตา ทำให้เกิดการกระตุ้นเซลล์รูปกรวยนั้น

การมองเห็นภาพสียังสามารถเกิดในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมพวกไม่ใช่ไพรเมท นก สัตว์เลี้ยงคาน สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก ปลา และแมลง สำหรับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเกือบจะทุกลำดับมีความสามารถในการมองเห็นภาพสี และสามารถแยกสีได้ แม้ว่าสัตว์จะมีจำนวน และชนิดของเซลล์รูปกรวยต่างกันไปในแต่ละสปีชีส์ เช่นวาฬจะไม่มีเซลล์รูปกรวยสีน้ำเงิน ส่วนสุนัข และแมวมีเซลล์รูปกรวยเพียง 2 ชนิด (dichromatic) ไพรเมทมี 3 ชนิด ในลิงบาบูนมีเซลล์รูปกรวยสีเขียวถึง 63% และสีแดง 33% และที่เหลืออีก 4% เป็นสีน้ำเงิน เชื่อว่า สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมส่วนใหญ่เป็นพวกมีเซลล์รับแสงสีเพียง 2 ชนิด ส่วนสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง นก ปลา พวกมีกระเป๋าหน้าท้อง (marsupials) และสัตว์ฟันแทะจะมีเซลล์รูปกรวยรับสี 4 ชนิด ทำให้สามารถตรวจจับแสงเหนือม่วง (ยูวี) ได้ แม้ว่าจริง ๆ สัตว์เหล่านี้ไม่จำเป็นต้องมีเซลล์รูปกรวยถึง 4 ชนิดก็ตาม

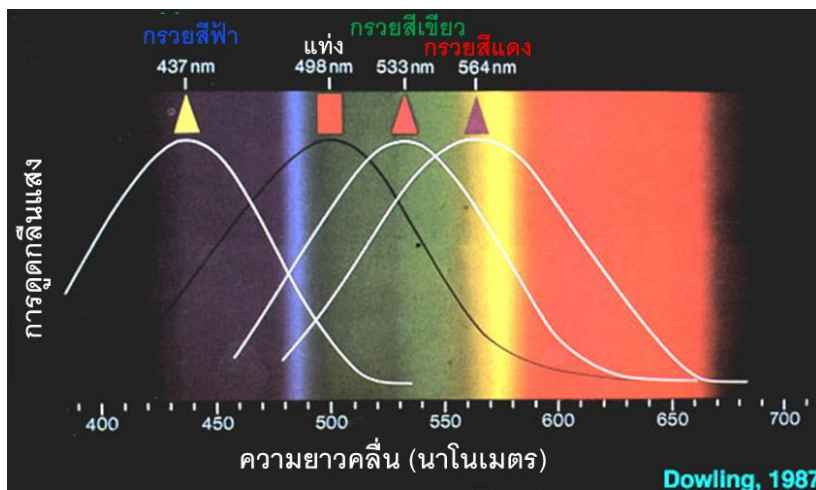
ผึ้งสามารถมองเห็นแสงที่ระดับเหนือม่วง แสงระนาบเดียวในท้องฟ้า และใช้ข้อมูลที่ได้นี้เพื่อการสื่อสาร บอกระยะทางของแหล่งอาหารให้กับผึ้งงานตัวอื่นในฝูง แสงระนาบเดียวจัดเป็นแสงที่มีการสั่นสะเทือนเพียงระนาบเดียว มุมที่เปลี่ยนแปลงเกิดจากการเคลื่อนที่ของแสงที่มาจากดวงอาทิตย์ (รูปแบบของการสื่อสารนี้สามารถหายไปได้จากการทดลอง โดยการใช้ตัวกรองที่สามารถยับยั้งการผ่านของแสงยูวี ทำให้สามารถศึกษาของพฤติกรรมของผึ้งเนื่องจากแสงระนาบเดียวเพียงอย่างเดียว)

การตรวจจับแสงยูวียังมีประโยชน์ต่อการระบุทิศทางของนก และปลาเพื่อให้หันไปยังทิศทางที่เหมาะสมเป็นช่วง ๆ (spatial) เช่น แสงยูวีมีบทบาทสำคัญในการบอกทิศทางของนกในช่วงอพยพ เพราะแสงที่มีความยาวช่วงคลื่นสั้นจะมีความลาดชันที่ผันแปรตามมุมของแสงอาทิตย์ที่ตกกระทบลงบนก้อนเมฆ ความลาดชันนี้จะเพิ่มขึ้นจนถึงระดับอิมิตัวเมื่อพระอาทิตย์เคลื่อนที่มาทำมุมตรงกับศีรษะ หรือทำมุม 90° หรือตั้งฉากกับพื้นดิน (นั่นคือ อัตราส่วนของแสงยูวีที่มาจากกระทบผิวโลกจะมีสูงมากกว่าช่วงพลบค่ำ) ปลาแซลมอนบางสปีชีส์สามารถอพยพได้ระยะทางกว่า 3,000 กิโลเมตร โดยอาศัยความลาดชันของสีในท้องฟ้าที่อยู่รอบ ๆ ดวงอาทิตย์ของแต่ละช่วงวัน เมื่อมีเมฆมาบังดวงอาทิตย์อยู่

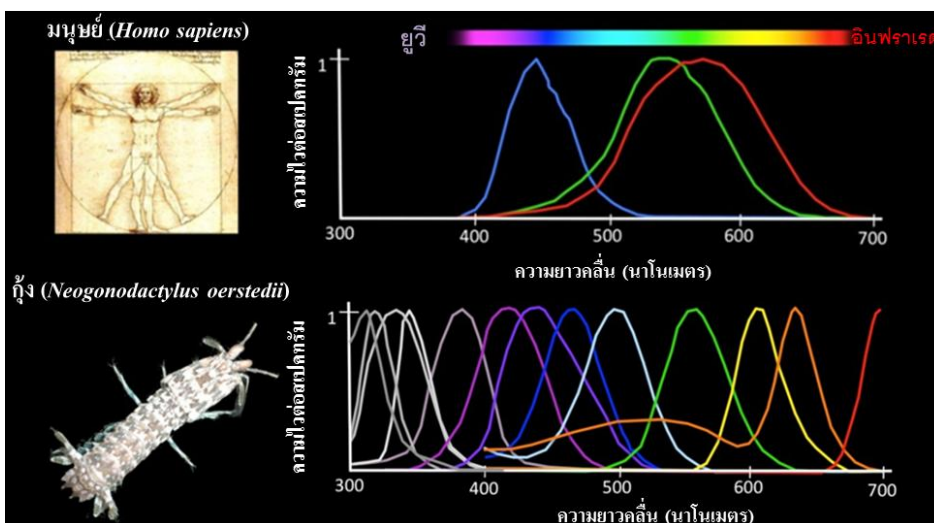
การค้นหาอาหาร เป็นอีกประโยชน์ที่ได้จากแสงยูวี เนื่องจากสารเคมีที่ให้กลิ่น เช่นปัสสาวะ หรือ อุจจาระของสัตว์ขนาดเล็กสามารถตรวจจับได้ในช่วงคลื่นนี้ โดยเหยี่ยวkestrel (kestrel, Falco tinnunculus) ใช้ข้อมูลนี้เพื่อบ่งบอกถึงความสมบูรณ์ของอาหาร เมื่อไม่นานมานี้ นักวิจัยได้ค้นพบว่า ค้างคาวกินน้ำหวาน

(flower bat, *Glossophagus soricina*) รับรู้แสงยูวี แม้ว่ามันจะไม่สามารถแยกแยะสีได้ แต่มันก็ยังหาดอกไม้ได้ดีเมื่ออยู่ในช่วงพลบค่ำ ช่วงที่ยูวีค่อนข้างจะมีการเปล่งแสงมาก นอกจากนี้ แสงระนาบเดียวเองก็มีประโยชน์ในการหาคู่เหยื่อ และผู้ล่า โดยอาศัยรูปแบบของการสะท้อนของแสงจากผิวร่างกาย เช่นการพบผีเสื้อชนิดหนึ่งที่สามารถตรวจจับรูปแบบของแสงระนาบเดียวที่สะท้อนออกมาจากปีกของผีเสื้อชนิดเดียวกับมัน ทำให้เกิดการจับคู่ และผสมพันธุ์

เซลล์รูปกรวยแต่ละชนิดมีความจำเพาะต่อคลื่นแสงความยาวต่างกัน ทำให้สามารถบ่งชี้การรับสีได้จากชื่อคือ ยูวี เขียวคราม และแดง ในจอตาของมนุษย์ เซลล์รูปกรวยที่ตอบสนองต่อแสงความยาวคลื่นสั้น 420 นาโนเมตร เรียกว่า เซลล์รูปกรวยสั้น (short cones) ทำให้มองเห็นสีน้ำเงิน หรือฟ้า ส่วนเซลล์รูปกรวยที่มีการตอบสนองต่อแสงดีที่สุด คือ เซลล์รูปกรวยกลาง (middle cone) ดูดกลืนแสงที่ความยาวช่วงคลื่น 530 นาโนเมตร ตรวจจับสีเขียว ในขณะที่เซลล์รูปกรวยที่มีความไวต่อแสงที่สุด จะอยู่ที่ระดับ 560 นาโนเมตร คือ เซลล์รูปกรวยยาว (long cones) มองเห็นสีแดง แมลงไม่มีความสามารถในการมองเห็นสีแดง และสันนิษฐานว่ามันมองเห็นเป็นสีดำ หรือเทา สัตว์ที่สามารถตรวจจับคลื่นยูวีจะมีเซลล์รูปกรวยชนิดที่ 4 คือ เซลล์รูปกรวยยูวี (ultraviolet cones) ที่จะมีการตอบสนองต่อแสงสูงสุดที่ช่วงความยาวคลื่นแสง 380 นาโนเมตร (ปลาที่อาศัยที่ผิวน้ำตื้น ๆ จะมีเซลล์รูปกรวยที่ไวต่อยูวี (UV-sensitive cones) ที่ตอบสนองต่อแสงความยาวคลื่น 360 นาโนเมตร) แต่เซลล์รูปกรวยเองยังมีความสามารถตอบสนองต่อความยาวช่วงคลื่นอีกหลายช่วง



รูปที่ 5.52 ความไวต่อแสงในเซลล์รูปกรวย 3 ชนิด และเซลล์รูปแท่งของจอตาในไพรเมท (ที่มา: ดัดแปลงจาก Dowling, 1987)



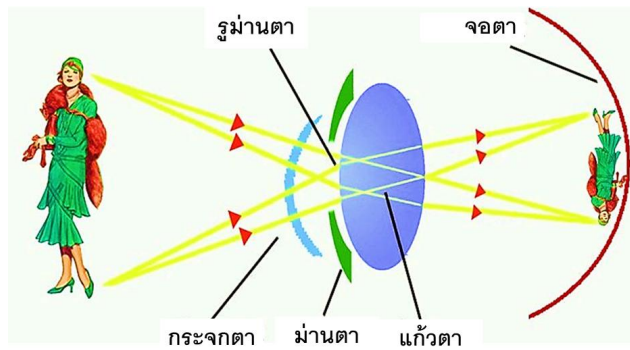
รูปที่ 5.53 การมองเห็นสีต่าง ๆ ของมนุษย์ และกุ้ง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Bok, 2010)

การมองเห็นสีต่าง ๆ ของสัตว์ ขึ้นอยู่กับอัตราส่วนของตัวกระตุ้นแสงหลายชนิด ที่มีระดับของความยาวช่วงคลื่นต่าง ๆ กันที่เซลล์รูปกรวยได้รับ แสงช่วงคลื่นสีน้ำเงินจะไม่ไปกระตุ้นเซลล์รูปกรวยที่รับแสงสีแดง และเขียวเลย แต่จะทำให้เซลล์รูปกรวยสีน้ำเงินถูกกระตุ้นสูงที่สุด (นั่นคือ อัตราส่วนร้อยละการถูกกระตุ้นของเซลล์รูปกรวยสีแดง เขียว และน้ำเงินจะเท่ากับ 0:0:100 ตามลำดับ) ส่วนการรับแสงสีเหลือง จะเป็นไปในทางตรงกันข้าม คือ 83:83:0 โดยเซลล์รูปกรวยสีแดง และเขียวจะถูกกระตุ้นในอัตราสูงสุด คือ ร้อยละ 83 ในขณะที่เซลล์รูปกรวยสีน้ำเงินจะไม่ถูกกระตุ้นเลย อัตราส่วนของการมองเห็นสีเขียว คือ 31:67:36 โดยการรวมสีของแม่สีจะทำให้เกิดการกระตุ้นเซลล์รูปกรวยทุกชนิด และเป็นที่น่าสังเกตว่าเซลล์รูปกรวยทุกชนิดจะถูกคลื่นแสงช่วงยูวี นั่นคือ แสงยูวีไม่เพียงแต่จะกระตุ้นเซลล์รูปกรวยยูวี แต่ยังกระตุ้นเซลล์รูปกรวยยาว กลาง และสั้นด้วย สีขาวจะเกิดจากการดูดกลืนทุกช่วงแสงที่มากระทบตา ส่วนสีดำ คือ การที่ตาไม่มีการดูดกลืนแสงช่วงคลื่นใด ๆ เลย

เซลล์รูปกรวยที่ดูดกลืนแสงแต่ละช่วงคลื่นจะถูกกระตุ้น และส่งสัญญาณเป็นรหัสต่อไปยังสมอง ด้วยวิถีที่ขนานกันไป ทั้งนี้ ศูนย์กลางการตรวจรับภาพสีของชั้นเปลือกสมองเองก็เพิ่งถูกตรวจพบที่ตำแหน่งเปลือกสมองส่วนการเห็นปฐมภูมิ (primary visual cortex) โดยจุดศูนย์กลางนี้จะรวม และแปรรูปข้อมูลที่เห็นเป็นสีต่าง ๆ และแปลผลเป็นรูปร่างของวัตถุออกมาจากพื้นหลัง โดยการให้สัญญาณเกี่ยวกับการมองเห็นต่าง ๆ จะแยกจากกัน และถูกปรับปรุงในวิถีที่จำเพาะก่อนที่จะถูกนำมารวมกัน เพื่อประมวลให้เกิดเป็นรูปภาพในบริเวณหนึ่ง ๆ โดยไม่จำเป็นต้องมีการขยับส่วนของศีรษะเรียกว่า ลานสายตา (visual field)

ทั้งนี้ ข้อมูลที่จะส่งไปยังส่วนเปลือกสมองที่บริเวณกลีบท้ายทอย (occipital lobe) เองจะไม่มีการถ่ายทอดซ้ำ ๆ ในส่วนของลานสายตาเนื่องจาก

1. รูปภาพที่ปรากฏบนจอตาจะเป็นภาพเหมือนหัวกลับ เนื่องจากลำแสงมีความโค้ง และเมื่อถูกส่งไปยังสมองแล้ว จะถูกแปลกลับเป็นภาพที่เหมือนกับวัตถุจริง

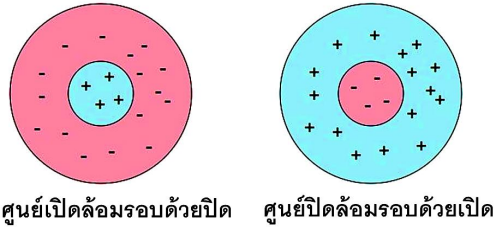


รูปที่ 5.54 ภาพที่เกิดขึ้นที่จอตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก WINE4SOUL, 2012)

2. ข้อมูลที่ส่งมาจากจอตาไปยังส่วนของสมองไม่ได้ถูกบันทึกแบบจุดต่อจุดบนตัวรับแสงที่ถูกกระตุ้น ก่อนที่ข้อมูลจะเดินทางไปถึงสมอง เซลล์ประสาทที่ส่วนของจอตา คือ เซลล์รูปแท่ง และรูปกรวยจะมีการรับข้อมูลที่จำเพาะ และกดข้อมูลอื่น ๆ เพื่อให้เกิดการตัดกันของภาพที่มองเห็น หนึ่งในกลไก คือ กระบวนการยับยั้งทางด้านข้างในจอตา ที่จะมีผลต่อวิถีการส่งกระแสประสาทของเซลล์รูปกรวยอย่างแรง และไปกดเซลล์รูปกรวยข้างเคียงที่ถูกกระตุ้นอย่างอ่อน กระบวนการนี้จะไปเพิ่มการตัดกันของความมืด-สว่าง (dark-bright contrast) ทำให้ภาพมีความชัดเจน

การกระตุ้นอื่นที่เกิดในจอตา จะเกี่ยวข้องกับการกระตุ้นเซลล์ปมประสาทตาทั้ง 2 ชนิด คือ ศูนย์เปิด-ปิดของเซลล์ปมประสาทตา (on- center and off- center ganglion cells) โดยลานรับความรู้สึก (receptive field) ของเซลล์ปมประสาทรูปกรวย (cone ganglion cells) จะทำหน้าที่ตรวจจับลานแสง (field of light detection) โดยเซลล์รูปกรวย และส่วนต่าง ๆ ที่เชื่อมโยงกับศูนย์เปิด-ปิดของเซลล์ปมประสาทตาจะตอบสนองในทิศทางตรงกันข้าม ขึ้นกับค่าเปรียบเทียบของการส่องสว่างของวัตถุที่ตรวจพบตรงส่วนกลาง และส่วนขอบนอก (periphery) ของพื้นที่รับความรู้สึก ซึ่งเมื่อเรานึกว่าพื้นที่รับความรู้สึกมีลักษณะคล้ายกับโดนัท ส่วนของศูนย์เปิดปมประสาทตาจะเพิ่มอัตราการสร้างกระแสประสาท (firing) เมื่อความเข้มของแสงเกิดขึ้นมากที่ส่วนกลางของลานรับความรู้สึก หรือช่วงที่ส่วนกลางของโดนัทถูกจุดไฟขึ้น ในทางตรงกันข้าม หากส่วนของศูนย์

ปิดของเซลล์ถูกกระตุ้น แสดงว่ามีการสร้างกระแสประสาทหลังการกระตุ้นของแสงที่มีความเข้มมากตรงลานรับความรู้สึกรอบนอก (periphery of receptive filed) นั่นคือ มีการสว่างของส่วนที่เป็นวงโดนัทเอง ปรัชญาการณีนี้นี้มีประโยชน์ในการปรับภาพให้เกิดการมองเห็นความแตกต่างของแสงระดับต่าง ๆ เมื่อมีจุดเล็ก ๆ ที่ส่วนกลางของพื้นที่รับความรู้สึก แล้วเกิดการเปล่งแสงอย่างทันทีทันใดรอบ ๆ จุดนั้น เมื่อมีความแตกต่างของระดับความสว่างของแสงในระดับไม่ต่างกันมาก กระบวนการที่เกิดขึ้นในจอตาจะทำให้เราสามารถแยกรายละเอียดของวัตถุที่เราเห็นได้ชัดเจนขึ้น



รูปที่ 5.55 กระบวนการที่ทำให้เกิดการสร้างความคมชัดของวัตถุที่มองเห็นโดยจอตา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Heeger, 2006)

3. ข้อมูลต่าง ๆ ที่เกี่ยวกับวัตถุที่เรามองเห็น ไม่ว่าจะเป็นรูปแบบ สี ความลึก หรือการเคลื่อนไหว จะเกิดการประมวลผลแบบแยกรายละเอียดกัน และมีวิธีการนำข้อมูลในรูปแบบที่วิ่งขนานกันไปยังส่วนต่าง ๆ ที่จำเพาะ ที่ส่วนของเปลือกสมอง และสามารถทำให้เกิดการประมวลผลของสิ่งที่เรามองเห็นได้ เมื่อมีการประมวลผลข้อมูลในส่วนประมวลผลการมองเห็นขั้นสูงแล้วเท่านั้น ซึ่งเราสามารถเปรียบเทียบข้อมูลที่วิ่งออกจากลูกตาที่แยกข้อมูลต่าง ๆ ออกเป็นส่วน ๆ ได้กับสีต่าง ๆ ที่อยู่ในงานสีของจิตรกร และการประเมินผลของสมองขั้นสูงที่ทำให้ทราบรายละเอียดของวัตถุที่ตามองเห็นเสมือนกับภาพที่จิตรกรวาดเสร็จแล้ว

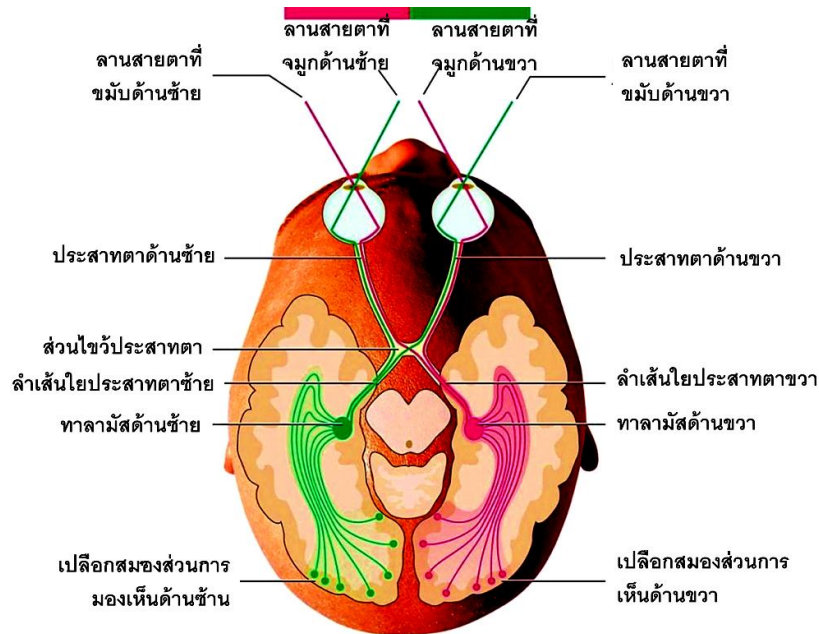


รูปที่ 5.56 เปรียบเทียบการรับแสงที่เซลล์จอตา (ซ้าย) และภาพที่ปรากฏที่เปลือกสมอง (ขวา)

4. เนื่องจากการเชื่อมต่อข้อมูลของเปลือกสมองส่วนการเห็น กับลูกตานั้น ส่วนเปลือกสมองแต่ละข้าง จะรับข้อมูลการมองเห็นเพียงครั้งเดียว นั่นคือ เปลือกสมองซีกซ้าย จะรับข้อมูลการมองเห็นจากลานสายตาของตาขวา เมื่อต้องการรับภาพจากทั้ง 2 ตา ดังนั้น เปลือกสมองซีกขวาเองก็ต้องรับข้อมูลที่ได้จากการมองเห็นของลานสายตาของลูกตาข้างซ้ายด้วย

จากผลของการสะท้อนลำแสง ทำให้แสงที่พุ่งมาจากทางด้านซ้ายครึ่งหนึ่งของลานสายตาจะมีการตกกระทบที่ครึ่งหนึ่งของจอตาด้านขวาของลูกตาทั้ง 2 ข้าง (ขอบใกล้กลาง หรือกึ่งกลางด้านในของจอตาซ้าย กับขอบด้านข้าง หรือกึ่งกลางด้านนอกของจอตาขวา) เช่นเดียวกับแสงที่วิ่งเข้ามาที่ลานสายตาครึ่งหนึ่งทางด้านขวา จะวิ่งเข้าไปยังส่วนของจอตาทางด้านซ้ายครึ่งหนึ่ง (กึ่งกลางทางด้านข้างของจอตาซ้าย และกึ่งกลางขอบใกล้กลางของจอตาขวา) ประสาทตาแต่ละข้าง จะนำข้อมูลที่ส่งออกมาจากจอตาแต่ละข้างที่มันไปเลี้ยง ประสาทตาของมนุษย์แต่ละข้างจะประกอบไปด้วย เส้นใยประสาทอยู่ประมาณ 1.2 ล้านเส้นใย ในขณะที่สัตว์จำพวกสุนัขมี 167,000 เส้นใย และในแมวมี 116,000-165,000 เส้นใย ข้อมูลนำออกเหล่านี้ จะถูกแยกออกจากกันโดยประสาทตาแต่ละข้าง และจะเข้ามาบรรจบกันที่ส่วนไข้วประสาทตา (optic chiasm) ที่ใต้ต่อมใต้สมองส่วนล่าง

(hypothalamus) ภายในส่วนไข้วประสาทตา จะมีเส้นใยประสาทที่มาจากส่วนกึ่งกลางของจอตาแต่ละข้างมาไข้วกันเพื่อข้ามไปยังอีกฟากหนึ่ง แต่ส่วนที่มาจากด้านข้างอีกครั้งหนึ่งนั้น ยังคงอยู่ที่ด้านดั้งเดิมไม่มีการไข้วไปยังอีกฟาก การมาจัดเรียงตัวกันใหม่ของกลุ่มเส้นใยประสาทที่ส่งมาจากจอตานี้ จะออกจากส่วนไข้วประสาทตาในชื่อของ ลำเส้นใยประสาทตา (optic tracts) ที่แต่ละลำเส้นใยจะขนส่งข้อมูลจากส่วนข้างครึ่งหนึ่งของจอตาข้างหนึ่ง กับส่วนกึ่งกลางของจอตาของอีกข้างหนึ่งของลูกตาให้วิ่งไปด้วยกัน นั้นทำให้การแลกเปลี่ยนข้อมูลจากการมองเห็นบางส่วนของลูกตา ทำให้ลำเส้นใยประสาทตานำข้อมูลของการมองเห็นของลานสายตาด้านเดียวกันไปด้วยกัน หรือการเดินทางของลำเส้นใยประสาทตานั้นจะนำส่งข้อมูลต่อไปยังสมองซีกเดียวกับที่มันมองเห็นครึ่งหนึ่ง ส่วนอีกครึ่งหนึ่งเป็นข้อมูลจากลานสายตาฝั่งตรงกันข้าม

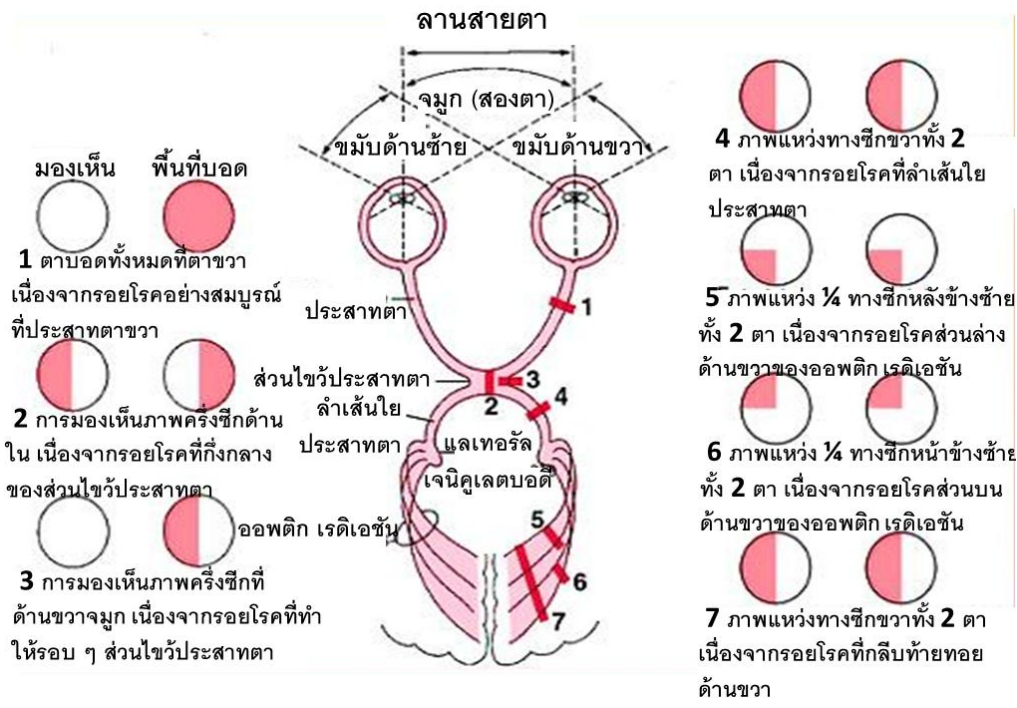


รูปที่ 5.57 วิธีการมองเห็นที่เดินทางจากจอตาของลูกตาไปยังเปลือกสมองส่วนการเห็น (ที่มา: ดัดแปลงจาก Dobbs, 2015)

หน้าที่ของทาลามัส และเปลือกสมองส่วนการเห็นต่อการขนส่งข้อมูลการมองเห็น

วิธีการมองเห็นในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม จะมีจุดที่ข้อมูลได้หยุดครั้งแรกที่แลเทอรอลเจนิคูลेट นิวเคลียส (lateral geniculate nucleus) ภายในทาลามัส ส่วนในสัตว์เลื้อยคลาน และปลาจะอยู่ที่ออฟติก เทกตัม (optic tectum) ที่จะทำให้การแยกข้อมูลจากลูกตา และส่งข้อมูลต่อไปยังส่วนของมัดเส้นประสาทที่เรียกว่า ส่วนแผ่ประสาทตา (optic radiations) ไปยังส่วนที่แตกต่างกันในชั้นเปลือกสมอง ที่แต่ละส่วนของข้อมูลเกิดแตกต่างกันไปตามตัวกระตุ้น (visual stimulus) เช่นสี รูปทรง ความลึก และการเคลื่อนไหว ซึ่งจัดเป็นส่วนที่ไม่เล็กเนื่องจาก ประสาทตาแต่ละเส้นจะประกอบไปด้วย ใยประสาทมากกว่า 1 ล้านเส้นใย ที่ขนส่งข้อมูลจากตัวรับแสงจากจอตาแต่ละข้างของมนุษย์ ซึ่งมีมากกว่าเส้นประสาทนำความรู้สึกที่นำความรู้สึกมาจากส่วนต่าง ๆ ของร่างกายทั้งหมด นักวิทยาศาสตร์ได้ประมาณเอาไว้ว่า เซลล์ประสาทที่มีอยู่มากกว่า 100 ล้านเซลล์ ที่ส่วนเปลือกสมองนั้น 30% ทำหน้าที่เกี่ยวกับกระบวนการมองเห็น เมื่อเปรียบเทียบกับส่วนที่เกี่ยวข้องกับการรับความรู้สึกสัมผัสทั่วตัวที่มีอยู่ 8% และเซลล์ประสาทที่เกี่ยวข้องกับการได้ยินมีเพียง 3% นั้น ทำให้การมองเห็นมีความแม่นยำมาก เนื่องจากมีการเชื่อมโยงของแผนที่เซลล์ประสาท (topographic map) อย่างมากมาย ทั้งนี้ แลเทอรอลเจนิคูลेट นิวเคลียส และเปลือกสมองมีการเชื่อมต่อกันเพื่อส่งต่อข้อมูลเกี่ยวกับการมองเห็น ที่เริ่มจากส่วนของจอตาแบบจุดต่อจุด ในขณะที่ส่วนที่รับความรู้สึกเกี่ยวกับการมองเห็นที่ส่วนของเปลือกสมอง รับความรู้สึกทางกายที่เชื่อมโยงกับจอตา จะเป็นส่วนที่คิดคั้ง ในส่วนของรอยบุ๋มที่มีความสามารถในการรับภาพได้มากที่สุดของจอตานั้น จะมีจำนวนของแผนที่ประสาทมากกว่าส่วนที่อยู่รอบนอกของจอตาอย่างมาก เป็นที่น่าสนใจว่า ในสัตว์ที่เกิดมาโดยที่สายตาสังเกตไม่ได้พัฒนาเต็มที่ เช่นเฟอร์เร็ต และแมว ที่ช่วงหลังคลอด 3-4

สปีตาห์แรก ตาจะยังคงปิดอยู่ และมีการพัฒนาตัวของเซลล์ประสาทที่จอตาให้มีการเชื่อมต่อกันของระบบประสาทของตัวเซลล์เอง และระหว่างเซลล์ประสาทตัวอื่น ๆ ภายในจอตาเอง แอ็กซอนที่ยาวของเซลล์ประสาทจอตาจะเจริญยืนยาวไปตามประสาทตาเข้าไปยังแลเทอรัลเจนิคูลेट นิวเคลียสที่ทาลามัส โดยเซลล์ประสาทตานี้ ยังมีการเจริญแทรกเข้าไปในชั้นของแลเทอรัลเจนิคูลेट นิวเคลียส แม้ว่าแอ็กซอนที่มาจากจอตาแต่ละข้างของลูกตายังคงแยกกันอยู่



รูปที่ 5.58 ลานสายตา และความผิดปรกติที่ระดับต่าง ๆ ของวิถีการมองเห็น (ที่มา: ดัดแปลงจาก NEUROLOGY, 2016)

การรับรู้ความลึก (depth perception)

แม้ว่าครึ่งหนึ่งของเปลือกสมองส่วนการเห็นแต่ละข้าง จะรับรู้ความรู้สึกเกี่ยวกับการมองเห็นของลานสายตาเดียวกันจากทั้ง 2 ตา แต่ข้อมูลที่รับรู้จากตาทั้ง 2 ข้างนั้น ไม่ได้เหมือนกันทุกประการ ในสัตว์แต่ละชนิด จะมีพื้นที่ซ้อนทับกันของการมองเห็น (area of overlap) ที่ไม่เท่ากัน ซึ่งพื้นที่ซ้อนทับกันที่มองเห็นเหมือนกันด้วยตาทั้ง 2 ข้างในช่วงเวลาเดียวกันเรียกว่า การเห็นเป็นภาพเดียวด้วยสองตา (binocular field of vision) ที่มีความสำคัญต่อการมองเห็นภาพในเชิงลึก ซึ่งระยะการเห็นเป็นภาพเดียวด้วยสองตานี้ จะประสบผลสำเร็จได้เนื่องจาก แอ็กซอนที่มาจากแต่ละข้างของลูกตามาเชื่อมต่อสัญญาณกันที่เนื้อเยื่อชั้นเดียวกันภายในแลเทอรัลเจนิคูลेट นิวเคลียส การมองเห็นของสัตว์แต่ละชนิดทั้งในแง่ของการมองเห็นภาพในมุมลานสายตา และการมองเห็นภาพมุมลึก (depth perception) จะขึ้นอยู่กับลักษณะของการวางตัวของลูกตาในกะโหลกเข้าตา เช่นในปลากระดูกแข็งไม่พบการเห็นเป็นภาพเดียวด้วยสองตา เนื่องจากตาแยกจากกันอยู่คนละข้างของกะโหลกศีรษะ ส่วนสุนัขจะมีตาด้านข้าง ซึ่งทำมุม 20° จากแกนกลางกะโหลกศีรษะ ส่วนตาของมนุษย์ สามารถมองตรงได้เลย นั้นทำให้ลูกตาของสุนัขมีการมองเห็นด้วยตาเดียว (monocular vision) 135-150° คือ ทำมุมมากกว่ามนุษย์ถึง 60-70° แม้ว่าสุนัขจะมีความสามารถในการมองในแนวราบได้มากกว่า แต่การมองเห็นในแนวส่วนที่ซ้อนทับกันของการเห็นเป็นภาพเดียวด้วยสองตา (overlapping binocular field) กลับน้อยกว่า ในขณะที่นกเป็นสัตว์ที่มีความพิเศษในการมองเห็น เนื่องจากบางชนิดมีรอยบุ๋มที่จอตามากกว่า 2-3 จุดในตาแต่ละข้าง ทำให้มีการแยกลานสายตาออกจากกัน ซึ่งทำให้มองเห็นได้ชัดขึ้น และช่วยให้เห็นในรูปแบบของการเห็นเป็นภาพเดียวด้วยสองตาได้

ในแมลงที่โตเต็มวัยแล้ว จะมีตาประกอบอยู่ 1 คู่ มีลักษณะเป็นกระเปาะยื่นออกมาจากส่วนหัวทั้ง 2 ข้าง ทำให้ลานสายตามีอย่างสมบูรณ์ เช่นในแมลงน้ำ (Notonecta) จะมีลานมองเห็นชนิดการเห็นเป็นภาพเดียวด้วยสองตาที่ส่วนหน้าประมาณ 250° ในแนวราบ ทั้งด้านบน และล่างของศีรษะ

เปลือกสมองส่วนการมองเห็นปฐมภูมิในสัตว์มีกระดูกสันหลังทำหน้าที่เช่นเดียวกับการรับรู้ความรู้สึกอื่น ๆ นั่นคือ แต่ละส่วนจะมีการแปรสัญญาณข้อมูลที่มาจากจุดเล็ก ๆ ในจอตา ในรูปของหน่วยทำงานแนวตั้ง (**functional column**) ที่ส่งต่อมาเป็นท่อ หรือเส้นใย แต่ละท่อจะทำการส่งข้อมูลมาจากส่วนลานสายตาทั้งจาก ตาซ้าย และตาขวาเข้ามา จากนั้นสมองจะทำการประมวลผลการมองเห็นแบบแยกส่วน ด้วยการอาศัยความแตกต่างเล็ก ๆ น้อย ๆ ของข้อมูลเพื่อประมาณระยะทาง ทำให้สัตว์สามารถมองเห็นภาพเป็นสามมิติ เห็นภาพมีความลึกเมื่อมองวัตถุในช่วงเวลาหนึ่ง ๆ

ภายในเปลือกสมอง ข้อมูลการมองเห็นจะถูกประเมินครั้งแรกที่เปลือกสมองส่วนการมองเห็นปฐมภูมิ จากนั้นข้อมูลจะถูกส่งตรงไปยังส่วนควบคุมที่สูงกว่า (**higher-order visual areas**) เพื่อให้สามารถมองเห็นได้อย่างซับซ้อนขึ้น และมองเห็นอย่างเป็นรูปธรรม เซลล์ที่มีระดับสูงกว่าเซลล์ในชั้นเปลือกสมองทำหน้าที่ตอบสนองต่อตัวกระตุ้นที่มีความซับซ้อนยิ่งขึ้น ทำให้สามารถแยกชนิดของเซลล์ประสาทที่เกี่ยวข้องกับการรับรู้ความรู้สึกทางการมองเห็น (**visual cells**) เรียกว่า เซลล์อย่างง่าย เซลล์ซับซ้อน และเซลล์ซับซ้อนมาก (**simple, complex and hypercomplex cells**) โดยเซลล์ 2 ชนิดแรกจะกองซ้อนกันอยู่ด้านบนของเปลือกสมองแนวตั้ง (**cortical columns**) ของเปลือกสมองส่วนการมองเห็นปฐมภูมิ ในขณะที่เซลล์ซับซ้อนมากจะพบที่ส่วนประมวลผลการมองเห็นขั้นสูงกว่า (**higher visual processing areas**) เซลล์เหล่านี้จะต่างจากเซลล์ที่จอตา ที่ทำหน้าที่เพียงแค่ตอบสนองต่อจำนวนของแสง ตรงที่เซลล์เปลือกสมองจะเกิดศักยภาพงานเมื่อได้รับการกระตุ้นจากแสงที่จำเพาะเท่านั้น โดยรูปแบบที่เกิดขึ้นจะเริ่มจากเซลล์ประสาทที่รวมกันใกล้กับตัวรับแสงที่จอตา ตัวอย่างเช่น เซลล์อย่างง่ายจะถูกกระตุ้นเมื่อมองเห็นสิ่งของที่วางตัวอยู่ในแนวตั้งที่ตำแหน่งที่จำเพาะ ส่วนเซลล์อื่นจะถูกกระตุ้นเมื่อมองเห็นวัตถุเป็นแท่งวางตัวในแนวขวาง ส่วนอีกเซลล์จะถูกกระตุ้นให้ส่งกระแสประสาทเมื่อวัตถุแท่งวางอยู่ในแนวเฉียง การเคลื่อนที่ด้วยการหมุนในแนวแกนที่สำคัญมีผลต่อการทำงานของเซลล์ซับซ้อนบางชนิด ส่วนเซลล์ซับซ้อนมากจะทำให้เกิดการสร้างข้อมูลในแนวแกนที่แตกต่างออกไป เช่นตอบสนองต่อขอบมุม หรือรูปโค้งต่าง ๆ นั่นคือ แต่ละระดับของเซลล์ประสาทที่ชั้นเปลือกสมองต่างกัน จะทำให้เกิดความสามารถของการมองเห็นภาพจากเซลล์ประสาทที่อยู่ในระดับที่ต่ำกว่า ด้วยการรวมเซลล์ประสาทขั้นต่ำกว่าเข้าไว้ด้วยกัน ด้วยวิธีการส่งข้อมูลการมองเห็นแบบจุด (**dotlike pattern**) จากเซลล์รับแสงนี้เอง ที่ทำให้เกิดการกระตุ้นสัญญาณภาพที่มาจากจอตาที่ถูกกระตุ้นด้วยแสงที่มีความเข้มแตกต่างกัน ทำให้เกิดการมองเห็นข้อมูลที่มีความแตกต่างกันทั้งความลึก ตำแหน่ง การหมุน การเคลื่อนที่ เส้นสาย และความยาว ส่วนข้อมูลที่เกี่ยวข้องกับสี การรับรู้เข้าใจ จะเกิดจากการกระตุ้นที่อยู่ในระดับการควบคุมชั้นเดียวกัน

เส้นใยประสาทในวิธีการมองเห็นไม่ได้ไปสิ้นสุดที่ส่วนของเปลือกสมองต่าง ๆ ทั้งหมด เพราะบางส่วนวิ่งไปสิ้นสุดที่ส่วนอื่นในสมอง เพื่อให้เกิดประสิทธิภาพมากกว่าการรับรู้ถึงการมองเห็น ทั้งนี้ มีผลมาจากข้อมูลนำเข้าสู่ส่งต่อมาจากส่วนของจอตาที่ไม่เกี่ยวข้องกับการมองเห็นเช่น

1. สัญญาณประสาทที่ส่งออกมาเพื่อรักษาขนาดของลูกตา
2. จัดระบบของนาฬิกาชีวิตที่ส่วนของต่อมใต้สมองส่วนล่าง เพื่อให้สอดคล้องกับความแปรผันของระดับแสง เช่นวงจรการตื่นหลับจะเกี่ยวข้องกับวงจรรอบกลางวัน-กลางคืน
3. ทำให้เกิดการตื่นตัว และความตั้งใจ
4. มีผลต่อการเคลื่อนไหวของลูกตา
5. ทำให้เกิดการตกใจ (**startle response**) เมื่อมองเห็นสิ่งของต่าง ๆ กะทันหัน

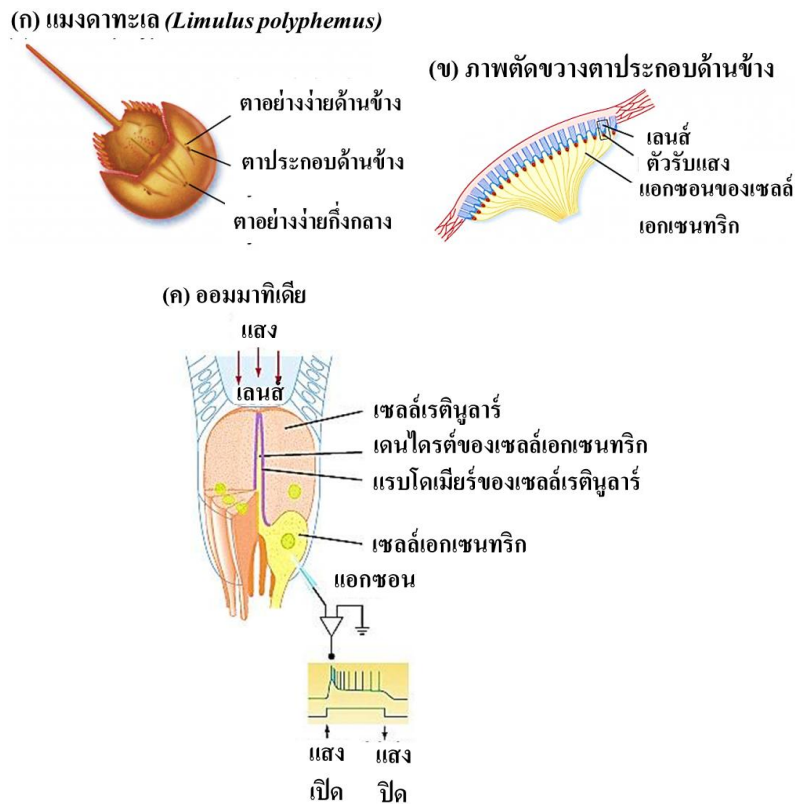
ลูกตาจะประกอบด้วย กลุ่มของกล้ามเนื้อส่วนนอก (**external eye muscle**) ที่ทำให้เกิดการยึดของตา และการขยับของลูกตา ทำให้สามารถอยู่ในตำแหน่งที่ถูกต้อง สามารถมองเห็น และเล็งวัตถุได้ การเคลื่อนไหวของลูกตาเกิดขึ้นอย่างรวดเร็ว และส่วนใหญ่จะเกิดจากการควบคุมรวมของร่างกายที่มีกระดูกสันหลัง ตากล้องถ้ำรูปเซฟาโลพอด (**cephalopod camera eyes**)

ตาที่มีลักษณะเป็นกล้องถ้ำรูป มีผลมาจากการพัฒนาในรูปของการมีวิวัฒนาการร่วมกัน (**convergent evolution**) นั่นคือ มีการปรับเปลี่ยนโครงสร้างที่ในชั้นบรรพบุรุษดึกดำบรรพ์ไม่มีโครงสร้างเหล่านี้ ตัวอย่างหนึ่งที่พบความแตกต่างนี้คือ จอตาของสัตว์มีกระดูกสันหลัง ดังที่ได้กล่าวมาก่อนหน้านี้ แสงจะพุ่งผ่านตาเข้ามาผ่านชั้นเนื้อเยื่อชั้นแรกๆ ที่ประกอบไปด้วย เซลล์ที่ไม่ได้รับรู้ความรู้สึกเกี่ยวกับการมองเห็น (**nonsensory cell layers**) ซึ่งมีความเกี่ยวเนื่องกับชั้นต่อมาที่อยู่เกี่ยวข้อง และสัมพันธ์กับส่วนของจอตา ได้แก่

ชั้นเซลล์ประสาท (neural layer) ที่อยู่ถัดมาจากชั้นที่มีเซลล์สารสี (pigment layer) เมื่อเปรียบเทียบกับตาของเซฟาโลพอดที่เกิดวิวัฒนาการในทางตรงกันข้าม นั่นคือ มีความเป็นเหตุเป็นผลของการเชื่อมต่อกันของชั้นโครงสร้างมากกว่า ตาของสัตว์พวกหมึกยักษ์ (octopus) หมึกกล้วย (squid) ปลาหมึก (cuttlefish) และพวกหอยวงช้าง (nautilus) เป็นสิ่งมีชีวิตที่มีลูกตาคลายกับตาของสัตว์มีกระดูกสันหลัง นั่นคือ ประกอบด้วยกระจกตา แก้วตา และจอตา แต่ความเหมือนมีอยู่เพียงเท่านั้น เพราะตาเหล่านี้ ส่วนของเซลล์รับความรู้สึก หรือเซลล์ที่มีสารสีจะอยู่ด้านบนของจอตา และรับแสงที่ผ่านเข้ามาจากแก้วตาโดยตรง ความแตกต่างของจอตา ระหว่างพวกเซฟาโลพอด กับพวกมีกระดูกสันหลังจึงดูเหมือนจะเป็นอุบัติเหตุที่เกิดขึ้นในช่วงวิวัฒนาการ ที่เกิดในเส้นทางที่ต่างกัน นั่นคือ เป็นการวิวัฒนาการที่เกิดนอกระบบประสาท

ตาประกอบ (compound eyes)

ในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง โครงสร้างลูกตาประกอบด้วย หน่วยย่อยที่ช่วยในการมองเห็นที่มีรูปร่างเป็นเหลี่ยม ๆ (arthropod faceted) หรือตาประกอบ (compound eyes) ที่เรียกว่า ออมมาทีเดียม (ommatidium)



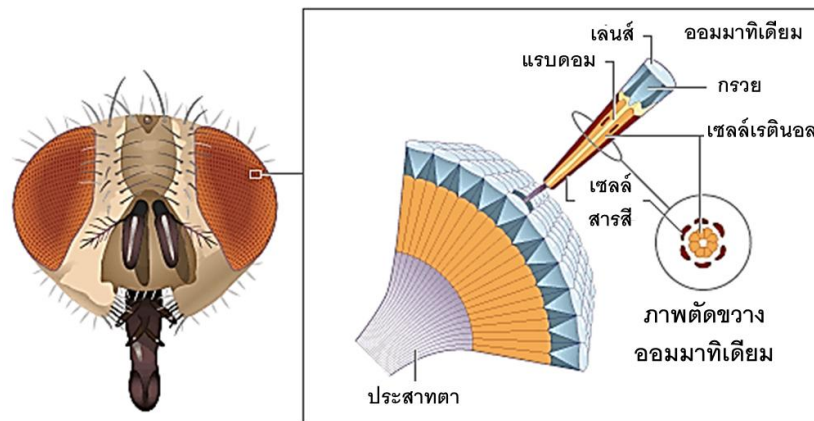
รูปที่ 5.59 ตาประกอบของแมงดาทะเล (ที่มา: ดัดแปลงจาก Herbert, 2008)

นอกจากพวกแมลงแล้ว ตาประกอบยังพบในพวกหนอนตัวกลม (annelids) และหอยบางชนิด แต่ละอมมาทีเดียมจะประกอบด้วย ส่วนที่ทำหน้าที่รวมแสง และส่วนของตัวรับความรู้สึกเกี่ยวกับการมองเห็น ที่ทำหน้าที่เปลี่ยนรูปของแสงให้เป็นศักย์ไฟฟ้า จำนวนของอมมาทีเดียมแตกต่างกันไปในสัตว์แต่ละชนิด เช่นมีเพียง 1 ในมดงาน (*Ponera punctatissima*) แต่จะมีมากกว่า 10,000 ในตาของแมลงปอ โดยทั่วไป ในสัตว์ที่มีปริมาณของอมมาทีเดียมไม่กี่หน่วย ส่วนนอกของหน่วยรับแสง หรือหน้าประกอบ (facets) จะมีลักษณะกลม ในขณะที่หากจำนวนหน้าประกอบสูง จะเกิดการอัดตัวกันแน่นจนเป็นเป็นรูป 6 เหลี่ยม แต่ละหน่วยที่เกี่ยวข้องกับการมองเห็นจะเป็นส่วนที่โฟกัสตรงส่วนของพื้นที่การรับภาพที่แยกส่วนกัน ทำให้ภาพที่มองเห็นเป็นชิ้นส่วนเหมือนแผ่นกระเบื้องโมเสกมากกว่าที่จะมองเห็นภาพได้คมชัดเหมือนในพวกมีกระดูกสันหลัง ทั้งนี้เนื่องจากตัวรับภาพของสัตว์มีกระดูกสันหลังจะมีมุมรับผิชอบในพื้นที่การรับภาพเพียง 0.02° ในขณะที่แต่ละอมมาทีเดียมจะมีมุมรับผิชอบในพื้นที่การรับภาพ $2-3^\circ$ ทำให้เกิดการหลอมซ้อนทับกันของการมองเห็นในแต่ละอมมา

มาทีเดียม ตาประกอบยังมีความสามารถในการมองเห็นภาพได้ไม่ชัดเจนเหมือนตาสัตว์มีกระดูกสันหลัง เนื่องจากการซ้อนทับของการมองเห็นของพื้นที่รับรู้ลึกของแต่ละหน่วย นอกจากนี้ ตาประกอบยังสร้างภาพหัวตั้งปรากฏที่จอตา ซึ่งตรงกันข้ามกับตาของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่ปรากฏเป็นภาพหัวกลับ

แก้วตาที่เกิดจากชั้นผิวเคลือบคิวทิน (cuticular lens) ของแมลงจะมีการสร้างเป็นกระจกตาที่โค้งนูนออกไปในแต่ละออมมาทีเดียม โดยทั่วไป ผิวเคลือบคิวทินที่สร้างจอตานี้จะใส และไม่มีสี

นอกเหนือจากการมีระบบแก้วตาเดี่ยวเฉพาะแล้ว แต่ละออมมาทีเดียมยังมีกลุ่มของเรตินูลาร์ (retinular) หรือเซลล์ตัวรับแสง ที่มีสารสีบรรจุอยู่อย่างน้อย 8 เซลล์ มีการจัดเรียงตัวเป็นวงกลมเพื่อป้องกันการสูญเสียไปของแสงจากออมมาทีเดียมที่อยู่ข้างเคียง ตรงกลางของส่วนที่อยู่ตรงศูนย์กลางจะมีเดนไดรต์ของเซลล์เรตินูลาร์ดัดแปร (modified retinular cell) ที่เรียกว่า เซลล์นอกศูนย์กลาง หรือเซลล์เอกเซนทริก (eccentric cell) เซลล์ที่มีสารสีชนิดโรดอปซินจะอยู่ในตำแหน่งพิเศษของเซลล์เรตินูลาร์เรียกว่า แรบโดเมียร์ (rhabdomere) โดยทั่วไปแล้ว แรบโดเมียร์ของแต่ละเซลล์เรตินูลาร์จะอยู่รวมกันเป็นกลุ่มที่ส่วนตรงกลางของออมมาทีเดียม ตามโครงสร้างแล้ว แรบโดเมียร์จะมองเห็นเป็นไมโครวิลไลที่ทำให้สามารถเพิ่มปริมาณของการดูดกลืนแสงได้มากขึ้น เส้นที่ยาวที่สุดของไมโคร วิลไลที่ไวต่อแสง (photosensitive microvilli) เรียกว่า แรบดอม (rhabdom) ทำหน้าที่เชื่อมต่อแรบโดเมียร์ที่มีอยู่อย่างน้อย 8 หน่วยของแต่ละออมมาทีเดียมนั้นให้อยู่ด้วยกัน ส่วนตัวเซลล์ของเซลล์เอกเซนทริกจะทอดตัวอยู่ที่ขอบนอกของออมมาทีเดียม โดยมีส่วนของเดนไดรต์ทำหน้าที่เชื่อมต่อกับแรบดอม



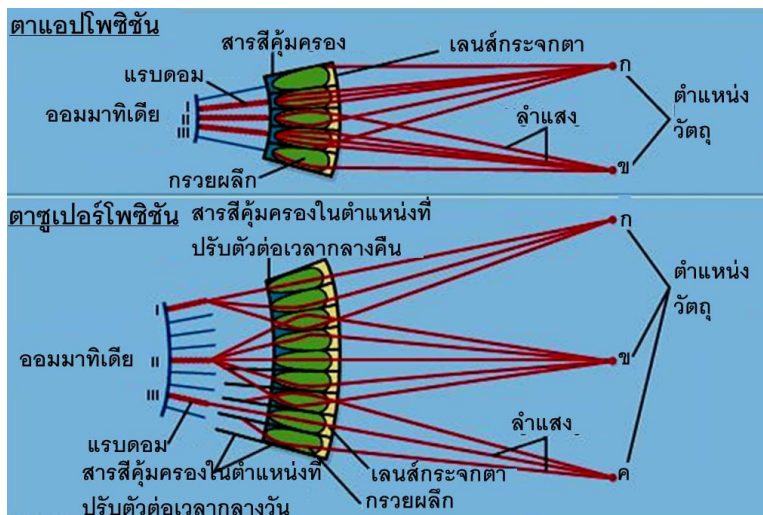
รูปที่ 5.60 ตาประกอบของแมลงปอ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Herbert, 2008)

เพื่อให้การมองเห็นส่วนขอบมุมของวัตถุที่มีความสว่าง และมีดให้คมชัดขึ้น จะมีการเชื่อมต่อกันของเซลล์เอกเซนทริกโดยกระบวนการยับยั้งด้านข้าง ซึ่งจะปลดการมีระดับของแสงที่มีความสว่างที่แตกต่างกันระหว่างพื้นที่ต่าง ๆ ลง ในขณะที่เมื่ออยู่ในที่มีมืด ออมมาทีเดียมจะถูกกระตุ้นโดยแสงสว่างน้อย แต่การยับยั้งที่เกิดจากส่วนที่อยู่ข้างเคียงเองก็น้อยลงด้วย เพราะแต่ละเซลล์เอกเซนทริกจะส่งสัญญาณที่เป็นการประสานประสาทแบบยับยั้งไปเพียงส่วนที่อยู่ข้างเคียงได้เพียง 3-5 ออมมาทีเดียม ทำให้เกิดการสร้างกระแสประสาทชนิดกระตุ้นในระดับสูง แต่กระแสประสาทที่เป็นการยับยั้งจากส่วนข้างเคียงมีปริมาณต่ำ ที่รอยต่อระหว่างส่วนที่ถูกแสง กับส่วนที่มีมืดจะมีการหักล้างเพื่อให้เกิดผลสุทธิขึ้นมาระหว่าง 2 ส่วนที่อยู่ตรงกันข้ามกัน เนื่องจากเซลล์เอกเซนทริกที่ทอดตัวอยู่ระหว่าง 2 ส่วนนั้น นั่นคือ ออมมาทีเดียมจะทอดตัวอยู่ระหว่างส่วนมืดและสว่าง โดยไม่ได้รับแสงสว่างที่จะมากระตุ้นมัน จะถูกยับยั้งการเกิดกระแสประสาทอย่างมากจากเซลล์ที่อยู่ข้างเคียงที่มีการเปล่งแสงอย่างมาก ผลสุทธิที่เกิดขึ้นจะค่อนข้างต่ำ เมื่อเปรียบเทียบกับออมมาทีเดียมที่อยู่ในส่วนที่มีแสง และส่วนที่ไม่มีแสงเลย



รูปที่ 5.61 ภาพที่แมลงมองเห็น (ที่มา Herbert, 2008)

หลักใหญ่ ๆ ที่ใช้ในการกำกับการทำงานตาประกอบ คือ หากเป็นแมลงที่หากินเวลากลางวัน จะมีตาชนิดที่อ้อมมาทีเดียมเริ่มจากด้านนอกแผ่ขยายเข้ามาทางด้านใน (apposition eyes) โดยส่วนของอ้อมมาทีเดียมที่ใช้ในการมองเห็นจะแยกออกจากกัน ทำให้แต่ละอ้อมมาทีเดียมรับแสงที่เข้ามาตกกระทบในแนวแคบ ๆ ซึ่งแตกต่างจากแมลงที่หากินในเวลากลางคืน ซึ่งมีส่วนกว้างที่เป็นที่ว่างระหว่างเรบดอมและแก้วตา ซึ่งทำหน้าที่รับแสงเป็นกลุ่ม (superposition eyes) แสงที่ได้มาจากหลาย ๆ อ้อมมาทีเดียมจะเกิดการรวมตัวกัน ทำให้แสงที่กว่าจะเดินทางไปถึงส่วนของเรบดอมมีการรวมกันของแสงจากหลาย ๆ อ้อมมาทีเดียม การปรับโครงสร้างที่พบนี้ เพื่อให้สามารถมีพลังงานแสงมากเพียงพอที่จะกระตุ้นในช่วงสลัว เพราะแสงที่วิ่งมาจนถึงผิวลูกตาสามารถเกิดการโฟกัสภาพจากเรบ ดอมเดี่ยว



รูปที่ 5.62 ตาประกอบชนิดอ้อมมาทีเดียมเริ่มจากด้านนอกแผ่ขยายเข้ามาทางด้านใน และชนิดที่อ้อมมาทีเดียมเริ่มจากด้านในแผ่ขยายออกไปด้านนอก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc., 2015)

กระบวนการถ่ายโอนแสงในเซลล์ที่จอตาในตาประกอบจะแตกต่างจากตาของสัตว์มีกระดูกสันหลัง ดังที่ได้กล่าวมาแล้วข้างต้นเกี่ยวกับกระบวนการถ่ายโอนแสงในเซลล์จอตาที่พบในสัตว์มีกระดูกสันหลังว่า จะเกิดการปิดของประตูไอออนโซเดียมเมื่อแสงมีมากขึ้น มีการเข้าสู่เซลล์ของไอออนโซเดียมลดลง ทำให้เกิดการเพิ่มศักย์ไฟฟ้าในเซลล์รูปแท่ง และกรวย แต่ในทางตรงกันข้าม ในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง ตัวรับแสงจะเกิดการลดศักย์ไฟฟ้าเมื่อได้รับการกระตุ้นจากแสง ศักย์ตัวรับจะไปกระตุ้นโรดอปซิน ทำให้ไปกระตุ้นโปรตีนจีให้กระตุ้นฟอสโฟลิเพสซี (phospholipase C) ทำให้เกิดการเพิ่มของอินซิทอลไตรฟอสเฟต หรือไอพี₃ (inositol triphosphate, IP₃) และไดเอซิลกลีเซอรอล (diacylglycerol) การเพิ่มขึ้นของไอพี₃ จะเหนี่ยวนำให้เกิดการขับออกของไอออนแคลเซียมที่ภายในเซลล์เก็บไว้ เพื่อให้เกิดการเพิ่มขึ้นของสารสื่อสัญญาณที่ 2 ทั้งไอออนแคลเซียม และไดเอซิลกลีเซอรอลจะกระตุ้นให้เกิดการเปิดของประตูไอออนบวก เพื่อให้เกิดศักย์ไฟฟ้าเป็นบวก

มากขึ้น ทำให้เกิดศักย์หลายระดับที่เกิดในเซลล์ของจอตาแพร่ผ่านไปทั่วรอยต่อระหว่างเซลล์เข้าไปยังเดนไดรต์ของเซลล์เอกเซนทริก เมื่อมีแสงไปตกกระทบที่ส่วนของแรบโดเมียร์ทำให้เกิดการลดลงของศักย์ไฟฟ้าที่เซลล์เอกเซนทริก เกิดการส่งศักย์งานไปตลอดความยาวของประสาทตา แล้วต่อไปยังกลีบสมองส่วนการมองเห็น (optic lobe)

ในแมลง อย่างเช่นแมลงวันหัวเขียว (blowfly) ใช้กลุ่มตัวรับแสงสำหรับการมองเห็นชุดเดียวกันสำหรับแสงทุกความเข้มในค่าระดับกัน ตัวรับแสงของแมลงนี้จะทำหน้าที่เหมือนเซลล์รูปแท่งของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีการตอบสนองแม้จะมีโฟตอนมากระตุ้นเพียง 1 ตัว ทั้งนี้ ในช่วงกลางวันที่มีแสงมีความเข้มสูง เซลล์จะลดความไวต่อแสงลงประมาณ 1,000 เท่า ซึ่งมีผลการทำงานเหมือนกับเซลล์รูปกรวย ในรูปแบบของการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นทั้งสัญญาณต่ออัตราส่วนการรบกวน (signal-to-noise ratio) และความถี่ ตัวอย่าง คือ ตัวรับแสงที่มีการปรับตัวของแมลงวันหัวเขียว ถือว่าเป็นการตอบสนองของตัวรับแสงที่เร็วที่สุด เพื่อให้บรรลุผลที่ต้องการนี้ จำเป็นต้องมีประตูดิวไอออนโพแทสเซียมเข้ามาเกี่ยวข้อง 2 ชนิดย่อย (subtypes) โดยชนิดหนึ่งจะไวต่อการถูกกระตุ้นกว่า เพราะต้องทำหน้าที่ให้ศักย์เยื่อหุ้มเซลล์กลับมาสู่ระยะพักดั้งเดิม โดยการไหลของกระแสไอออนโพแทสเซียมที่จะไปมีผลหักล้างการเพิ่มขึ้นเป็นบวกของศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ เพื่อให้เกิดความไวต่อการกระตุ้นนั้น ตัวรับแสงชนิดไวกว่าจะมีปั๊มที่เยื่อหุ้มเซลล์เพื่อให้เกิดประตูดิวไอออนอย่างสูง ซึ่งกระบวนการนี้ใช้ออกซิเจนมากกว่าช่วงที่แมลงวันกำลังพักถึง 10% ส่วนตัวรับชนิดที่ 2 ที่ถูกกระตุ้นได้ช้ากว่า จะเกิดเมื่อมีอัตราของการเป็นบวกของศักย์เยื่อหุ้มเซลล์เพิ่มขึ้น เมื่ออยู่ในที่มืด ค่าศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ของตัวรับแสงของแมลงวันหัวเขียวจะมีค่าประมาณ -65 มิลลิโวลต์ และประตูดิวไอออนโพแทสเซียมส่วนใหญ่จะปิด เมื่อมีการเพิ่มขึ้นของความไวต่อการกระตุ้นที่เกิดจากโฟตอนเพียง 2-3 ตัว ทำให้เกิดศักย์ไฟฟ้าเพียง 1-2 มิลลิโวลต์ การวิ่งของไอออนเข้ามาภายในเซลล์เนื่องจากถูกกระตุ้นโดยแสงนั้นจะไปเพิ่มความดันของศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ และมีการกระตุ้นให้เกิดการไหลออกของกระแสไอออนโพแทสเซียมอย่างรวดเร็ว อย่างไรก็ตาม ภายใต้สภาวะที่แสงมีความเข้มสูงมากในเวลากลางวัน ค่าการเหนี่ยวนำประจุของไอออนโพแทสเซียม (K^+ conductance) จะมีค่าเท่า ๆ กับค่าการเหนี่ยวนำของประตูดิวไอออนชนิดแสงกระตุ้น (light-gated conductance) ที่มีความไวลดลงกว่าในช่วงไม่มีแสงสว่างถึง 10 เท่า นั่นคือ การทำงานของตัวรับแสงในลูกตาของแมลงเกี่ยวข้องกับอย่างมากจากการเหนี่ยวนำของไอออนโพแทสเซียมออกมาสู่ภายนอก ส่งผลให้เกิดการเหนี่ยวนำประตูดิวไอออนชนิดแสงกระตุ้นให้เพิ่มขึ้นเกือบ 100 เท่า

ในช่วงที่แสงจ้ามาก ๆ ส่วนที่ไวต่อการกระตุ้นน้อยกว่าจะทำหน้าที่เด่นกว่าในการทำให้ศักย์เยื่อหุ้มเซลล์มีความเป็นลบลดลงชั่วคราว (transient depolarization)

เมื่อทำการศึกษาเปรียบเทียบการเหนี่ยวนำไอออนโพแทสเซียมที่ตัวรับแสง (photoreceptor K^+ conductance) ได้แสดงให้เห็นว่า พวกที่หากินในเวลากลางวัน เช่นแมลงวันจะมีการตอบสนองอย่างรวดเร็วของตัวรับแสงชนิดเร็ว (fast photoreceptors) ในขณะที่แมลงที่หากินตอนกลางคืน เช่นแมลงวัน แมงมุม หรือ เครน-ฟลาย (crane-flies) จะมีตัวรับแสงชนิดช้า (slow photoreceptors) แต่เป็นที่น่าแปลกใจ คือ ตั๊กแตน ปาทังกา (locust) ที่เป็นแมลงที่หากินกลางวัน แต่เดินทางตอนกลางคืน เนื่องจากแมลงชนิดนี้มีการเปลี่ยนแปลงการเหนี่ยวนำไอออนโพแทสเซียมที่สามารถทำงานได้โดยการสลับกัน ตัวรับแสงในช่วงที่มีแสง การนำกระแสไอออนโพแทสเซียมจะมีความรุนแรง แต่มีความไวต่อแสงต่ำ แต่เมื่อเข้าสู่ช่วงกลางคืน การนำกระแสไอออนโพแทสเซียมจะมีอ่อนลง แต่มีความไวต่อแสงที่มากกระตุ้นมากขึ้น