

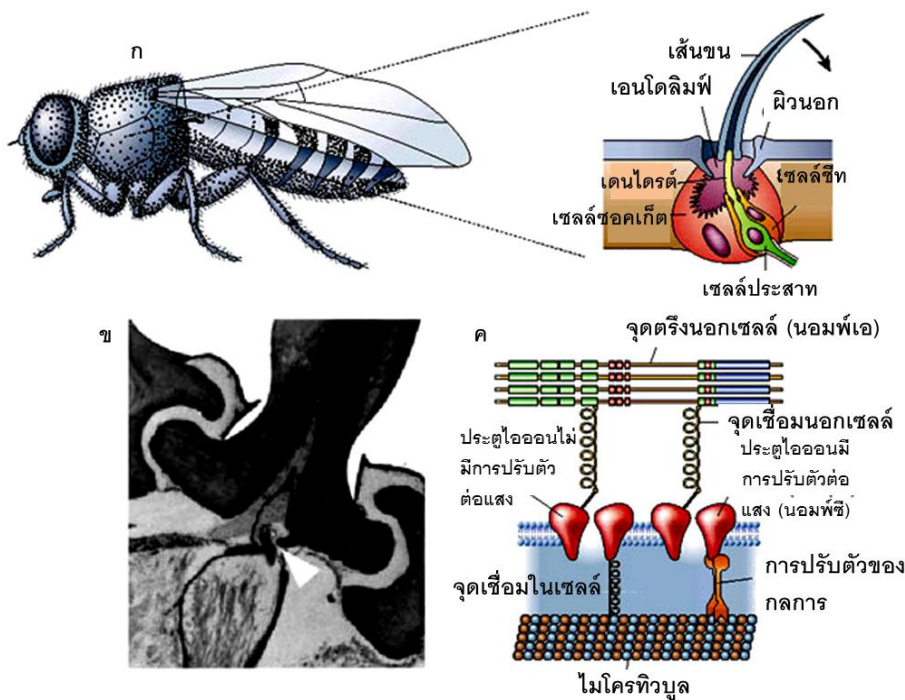
ตัวรับความรู้สึกเชิงกล (mechanoreception)

การสัมผัส และแรงกด (touch and pressure)

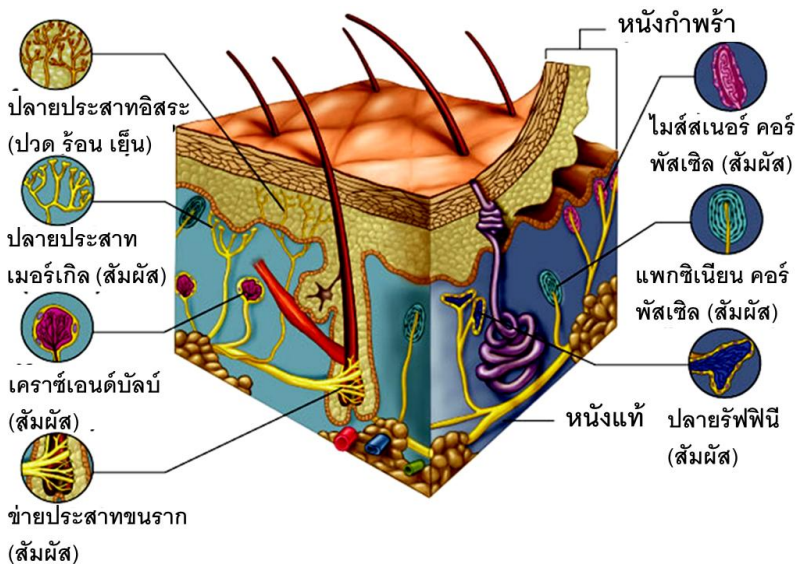
การรับรู้ถึงแรงกายภาพจากสิ่งแวดล้อมที่มากระทำต่อร่างกายนับเป็นการรับรู้ความรู้สึกที่มีมาตั้งแต่ยุคดึกดำบรรพ์ ดังที่ได้กล่าวไว้แล้วข้างต้น โดยทั่วไป สิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวที่สามารถเคลื่อนที่ได้มีผลมาจากการตอบสนองต่อสิ่ง หรือวัตถุภายนอกเซลล์ที่มาสัมผัสด้านนอกของผิวเซลล์ ในสัตว์นั้น การรับรู้ความรู้สึกที่มาจากภายนอกร่างกายส่วนใหญ่จะพบที่ผิวหนัง ทำให้เกิดการรับรู้ทางกาย (somesthetic senses) ได้แก่ การสัมผัส (touch) และการกด (pressure) ซึ่งตัวรับแรงเชิงกล หรือทางด้านกายภาพนี้ยังพบในการรับรู้ความรู้สึกการทรงตัว และการได้ยินด้วย

การรับรู้ความรู้สึกจากแรงกด และการสัมผัสเกี่ยวข้องกับโปรตีนที่ทำหน้าที่เป็นประตูไอออนชนิดแรงกลกระตุ้น (mechanically gated channel protein) ซึ่งส่วนใหญ่จะอยู่ในส่วนปลายของเซลล์ประสาทที่ทำหน้าที่รับรู้ความรู้สึกเข้า (sensory dendrites) ได้มีการวิจัยที่เพิ่งค้นพบประตูไอออนชนิดนี้ตรงส่วนโครงสร้างด้านนอกของแมลง (exoskeleton) โดยเฉพาะการทำหน้าที่เป็นตัวตรวจจับ (sensor) ตรงส่วนรอยต่อของขนส่วนขา (hinge of bristles) โปรตีนที่ประตูไอออนจะมีเส้นใยโปรตีนที่อยู่ด้านนอกยึดเอาไว้ เมื่อเส้นใยนี้ถูกดึงยืด บิดงอ หรือมีการสัมผัสที่ผิวของสัตว์มีกระดูกสันหลัง หรือเมื่อขนของแมลงมีการเคลื่อนไหว จะเกิดการดึงให้ประตูไอออนเปิดออก ทำให้ไอออนบวกวิ่งผ่านส่วนของเดนไดรต์นำความรู้สึก เกิดศักยตัวรับ และหากสัญญาณที่มากระตุ้นแรงเพียงพอ จะทำให้เกิดศักยะงาน

ที่ผิวหนังของสัตว์มีกระดูกสันหลัง มีตัวรับความรู้สึกทางกลอยู่หลายชนิดด้วยกัน อย่างเช่นที่ได้กล่าวไปก่อนหน้านี้ คือ ตัวรับแรงกดเล็ก ๆ แพกซีเนียน คอร์พัสเซล ทั้งหมดนี้ ส่วนที่อยู่ติดกับผิวหนังมากกว่าจะรับรู้ความรู้สึกได้ไวกว่าจึงใช้รับการสัมผัส โดยตัวรับที่พบจะเป็นเดนไดรต์ที่มีพื้นที่ผิวขนาดใหญ่ นอกจากนี้ ที่ส่วนของรากขนเองก็มีตัวรับความรู้สึกทางกลที่มีลักษณะการรับรู้รู้สึกคล้ายคลึงกับตัวรับความรู้สึกทางกลที่ส่วนขนของแมลง



รูปที่ 5.63 ตัวรับรูตรงส่วนรอยต่อของขนส่วนขาในแมลงหวี่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Gillespie และ Walker, 2001)



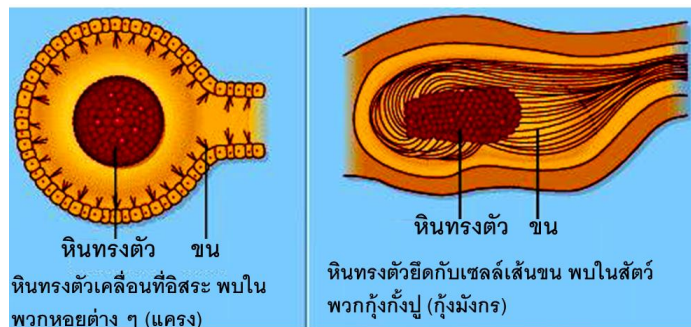
รูปที่ 5.64 ตัวรับความรู้สึกทางกายภาพ และความรู้สึกอื่น ๆ เช่น ความร้อน และความเจ็บปวด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

การรับรู้อากัปกริยา: ตัวรับความรู้สึกทางกลของการเคลื่อนไหว และท่วงท่า
(proprioception: the mechanoreception of motion and position)

ตัวรับความรู้สึกทางกลที่สำคัญอีกชนิดหนึ่ง คือ การตรวจสอบการเคลื่อนไหว และท่วงท่า ตำแหน่งของร่างกายในร่างกาย การรับรู้ความรู้สึกนี้มีความสำคัญต่อสัตว์ต่าง ๆ ต่อความสามารถในการขยับ และหมุนร่างกายในสิ่งแวดล้อมได้อย่างเหมาะสม และการเคลื่อนไหวที่สอดประสานกันอย่างมีท่วงท่า

การรับรู้การเคลื่อนไหวร่างกายภายในอากาศ

สัตว์หลาย ๆ ชนิดมีตัวรับรู้แรงดึงดูดของโลก (gravity receptors) เรียกว่า ถุงทรงตัว (statocysts) (Greek: statos, standing; kystis, bag) ที่จัดเป็นอวัยวะรับรู้การทรงตัวอย่างง่าย



รูปที่ 5.65 ถุงทรงตัวในหอยแครง (ซ้าย) และกิ้งมั่งกร (ขวา) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc., 2015)

ถุงทรงตัวเป็นโครงสร้างที่มีความสำคัญอย่างมากสำหรับสัตว์ที่มีการลอยตัวในน้ำอย่างหนึ่ง ๆ (neutrally buoyant) เช่นปลา เนื่องจากมันไม่ได้รับข้อมูลเกี่ยวกับแรงดึงดูดของโลกจากแหล่งรับรู้ความรู้สึกส่วนอื่น ๆ เลย (แมลงจะไม่มีอวัยวะรับรู้ความรู้สึกพิเศษชนิดนี้ แต่จะมีการรับรู้ความรู้สึกทางการมองเห็น และการรับรู้ความรู้สึกขยับของข้อต่อเพื่อให้เกิดการหมุนตัวมาแทนที่) โดยโครงสร้างนี้มีลักษณะเป็นท่อกวางที่มีตัวรับความรู้สึกเชิงกลที่รูปร่างเป็นเส้นขนเซลล์ (ciliated mechanoreceptors) ที่บรรจุวัตถุที่เคลื่อนที่ได้ที่เรียกว่า หินทรงตัว (statoliths) ไว้ภายในส่วนโพรงท่ ตัวอย่าง หินทรงตัวของกิ้งมั่งกรจะมีลักษณะคล้ายเม็ดทรายที่เชื่อมรวมกันด้วยเมือก ในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังชนิดอื่น หินทรงตัวจะประกอบไปด้วยแคลเซียมคาร์บอเนตที่

รวมกันเป็นลายคล้ายหินอ่อน เมื่อร่างกายมีการเคลื่อนไหว ถุงทรงตัวจะเกิดการเอียง ทำให้หินทรงตัวที่อยู่ภายในมีการไหลไปในทิศทางเดียวกัน เกิดการโค้งงอของเส้นขนที่รับความรู้สึก (sensory hairs) ทำให้เกิดศักยะงานตามมา การทำงานของเซลล์ประสาทที่รับรู้ และประมวลผลภายในสมอง ทำให้เกิดการกระตุ้นเซลล์ประสาทสั่งการที่มีผลให้สัตว์สามารถควบคุมการตั้งของร่างกายได้



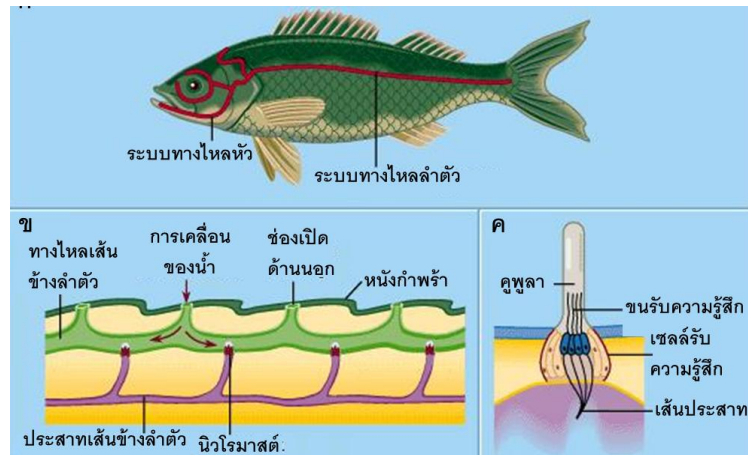
รูปที่ 6.66 ถุงทรงตัวของกุ้งมังกร และหมึกยักษ์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc., 2015)

แม้ว่าในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอวัยวะที่ใช้ในการรับรู้ความรู้สึกเกี่ยวกับการเคลื่อนไหว และการทรงตัวจะอยู่ส่วนศีรษะ (cephalization of sensory) ในสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก และปลาจะมีเส้นข้างลำตัว (lateral line) ทำหน้าที่ในการตรวจสอบการเคลื่อนที่ของกระแสที่ถูกรอบตัว ในส่วนของปลา การรับรู้การหมุนของร่างกายจะขึ้นอยู่กับระบบตัวรับรู้แรงกล (mechanoreceptor system) ที่อยู่ตลอดความยาวด้านข้างลำตัว การรับรู้การหมุนของร่างกายจะเกี่ยวข้องกับแรงโน้มถ่วงของโลก ความเร็วของการว่ายน้ำ และรายละเอียดเกี่ยวกับความเร็วของกระแส และ การสั่นสะเทือนที่จะถูกรวบรวมโดยส่วนเส้นใยของเซลล์นิวโรมาสต์ (neuromast) ซึ่งเป็นหน่วยพื้นฐานของระบบเส้นข้างลำตัว (lateral line system) พฤติกรรมของปลาเองจะเชื่อมโยงกับการทำหน้าที่ของเส้นข้างลำตัว ไม่ว่าจะเป็นการเคลื่อนที่เข้าหาวัตถุ หรือการหลีกเลี่ยงจากอันตราย และความสามารถในการอภิบาลลูกอ่อน ปลาที่หากินในตอนกลางคืน อย่างปลาถ้ำ (cavefishes) เส้นข้างลำตัวจะทำหน้าที่ช่วยในการหาเหยื่อ

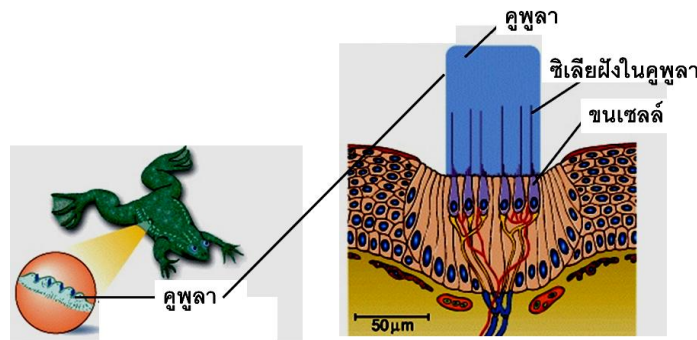
นิวโรมาสต์ของสัตว์มีกระดูกสันหลังในยุคดึกดำบรรพ์ตอนต้นจะมีกระบวนการวิวัฒนาการ และยังคงพบอยู่ในปลากระดูกแข็ง แลมเพรย์ ฉลาม และสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก ซึ่งจะทำหน้าที่รายงานสมองเกี่ยวกับการเคลื่อนไหว หรือหมุนตัวในที่ว่าง ทิศทาง และอัตราเร็วของการเคลื่อนที่ของส่วนหัวในขณะที่กำลังเคลื่อนไหว

นิวโรมาสต์สามารถพบได้อย่างอิสระตรงส่วนผิวหนังในส่วนที่เป็นแอ่งเล็ก ๆ เรียกว่า พิต ออร์แกน (pit organs) หรืออาจจัดเรียงตัวเป็นแถวภายในช่อง หรือร่องที่มีสารน้ำวิ่งผ่าน (fluid-filled grooves/ canals) เส้นข้างลำตัวจะวิ่งไปตลอดความยาวของร่างกายตั้งแต่ส่วนท้ายไปยังส่วนหัว ซึ่งเมื่อถึงส่วนหัวจะแยกออกเป็น 3 สาขา สาขาหนึ่งจะวิ่งไปที่ส่วนของขากรรไกรล่าง อีก 2 สาขาจะวิ่งไปที่ส่วนจมูก ในปลาหลายสปีชีส์จะเห็นด้านข้างลำตัวมีจุดสีของรูเปิดช่องว่างเรียงตัวกันเป็นแถว ซึ่งเป็นที่มาของชื่ออวัยวะ แต่ละเซลล์นิวโรมาสต์จะมีลักษณะเป็นรูปโดมโค้งนูนขึ้น ตรงส่วนฐานจะมีเซลล์เส้นขนที่ทำหน้าที่รับความรู้สึกจากแรงกล (mechanoreceptor sensory hair cells) ประกอบกันอยู่หลายร้อยเซลล์ ส่วนที่เป็นไมโครวิลโลสจะมีแขนงยื่นออกมา (microvillar processes) เรียกว่า สเตอริโอซิลเลีย (stereocilia) ทำหน้าที่เป็นตัวนำสัญญาณความรู้สึก (sensory transducer) ที่ยื่นออกมาจากเซลล์เส้นขนที่รับความรู้สึกเข้าไปในส่วนที่เป็นของหนืดเหนียวด้านในเซลล์ (cilia) ของเซลล์เส้นขนที่มีความยาว 50 ไมครอนจะยื่นเข้าตรงส่วนช่องว่างทรงโค้งที่บรรจุสารหนืดเหนียวที่เรียกว่า คูปูลา (cupula) กลุ่มของสเตอริโอซิลเลียจะเรียงตัวกันภายในมัดขนเซลล์ (cilia bundle) และมีการเรียงไปตามขนาด แถวส่วนที่สูงที่สุดของสเตอริโอซิลเลียจะวางตัวอยู่ใกล้กับส่วนที่ยาวที่สุดของขนเซลล์

เรียกว่า คินอคซิลเลียม (kinocilium) สัญญาณที่ส่งเข้าสู่สมองเกิดเพื่อตอบสนองต่อการโค้งตัวของคินอคซิลเลียม และสเตอริโอซิเลียโดยใช้กลไกที่เหมือนกับส่วนของหูชั้นในของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ที่เซลล์จะมีการประสานประสาท กับส่วนเดนไดรต์ของเซลล์ประสาทเพื่อความรูสึกที่มีความเกี่ยวข้องกับประสาทเพเซียล หรือประสาทเวกัส



รูปที่ 5.67 โครงสร้างนิวโรมาสต์ของปลา (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc., 2015)



รูปที่ 5.68 เส้นข้างลำตัวของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc., 2015)

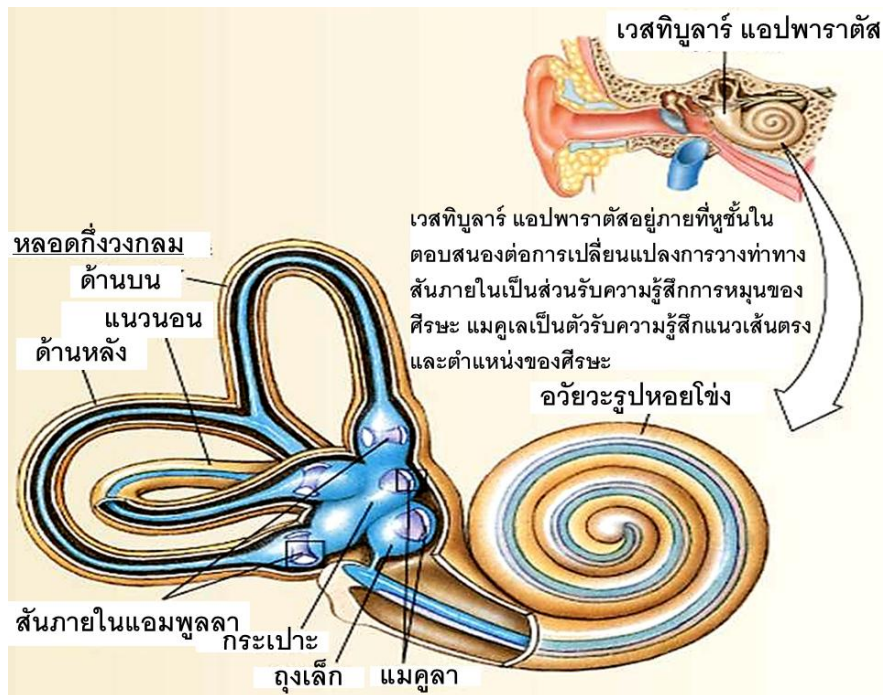
ปลาที่กำลังว่ายน้ำจะตรวจจับความดันที่เกิดจากคลื่นในกระแส น้ำที่สร้างจากปลาตัวอื่นด้วยเส้นข้างลำตัว และยังสามารถสร้างคลื่นทางด้านหน้าของมัน ซึ่งคลื่นนี้จะมี ความดันสูงกว่าที่ส่วนข้างลำตัว และความแตกต่างเล็กน้อยนี้จะถูกตรวจจับไว้โดยระบบเส้นข้างลำตัวของปลาเอง เมื่อปลาเข้าใกล้วัตถุที่เป็นของแข็ง เช่นก้อนหิน หรือผนังกระจกของตู้ปลา คลื่นความดันที่อยู่รอบตัวปลาจะเกิดการบิดงอที่จะทำให้เส้นข้างลำตัวรับรู้ถึงการเปลี่ยนแปลงนั้น ส่งผลให้ปลาเปลี่ยนทิศทางการว่ายน้ำออกไป เนื่องจากคลื่นเสียงเป็นคลื่นความดัน เซลล์เส้นขนสามารถตรวจจับคลื่นเสียงที่มีความถี่ที่ต่ำถึง 100 เฮิรตซ์ หรือต่ำกว่านั้นได้

เวสทิบูลาร์ แอปพาราตัสในสัตว์มีกระดูกสันหลัง

หูชั้นในมีการพัฒนาอย่างดี และสามารถแบ่งออกเป็นส่วนที่ใช้สำหรับการรับรู้ความรู้สึกพิเศษ 2 ชนิดด้วยกัน คือ 1) อวัยวะรูปหอยโข่ง (cochlea) ซึ่งมีรูปร่างเป็นขด ในสัตว์เลื้อยคลาน และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ใช้สำหรับการได้ยินเสียง และ 2) ส่วนของเวสทิบูลาร์ แอปพาราตัส (vestibular apparatus) เชื่อกันว่า เซลล์เส้นขนที่ช่องหูด้านใน (inner hair cells) ของเวสทิบูลาร์ แอปพาราตัสในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีวิวัฒนาการมาจากนิวโรมาสต์ของปลา ส่วนของเวสทิบูลาร์ แอปพาราตัสนี้ มีความสำคัญในการรับรู้ความรู้สึกเกี่ยวกับการทรงตัว และการหมุนของศีรษะ และลูกตา

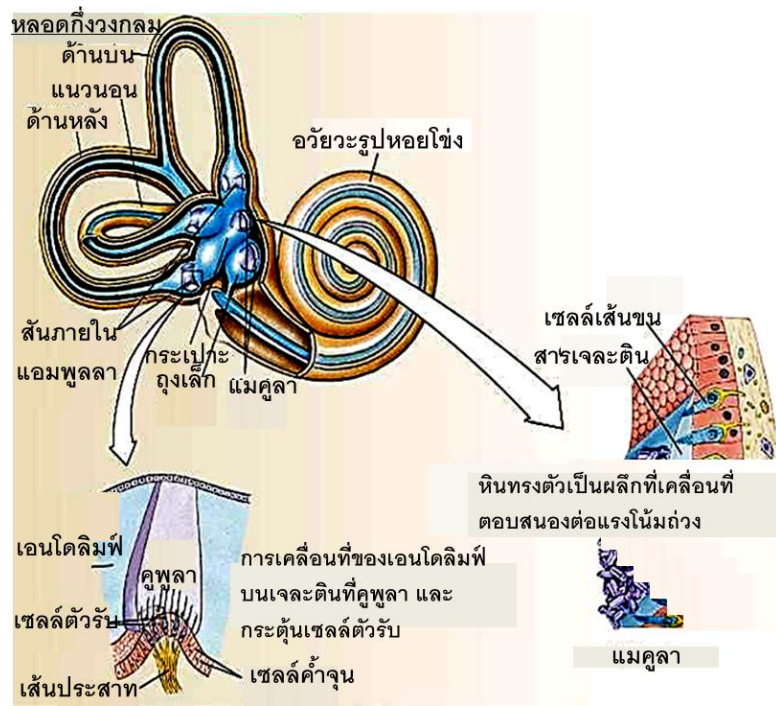
เวสทิบูลาร์ แอปพาราตัสประกอบด้วย โครงสร้างสำคัญ 2 ชุด ที่ทอดตัว ส่วนที่คล้ายอุโมงค์ด้านนอกของกระดูกขมับ (temporal bone) ใกล้เคียง ๆ กับส่วนของอวัยวะรูปหอยโข่ง นั่นคือ หลอดกึ่งวงกลม

(semicircular canal) และโอโทลิท ออร์แกน (otolith organs ได้แก่ กระเปาะ (utricle) และถุงเล็ก (sacule)) สัตว์มีกระดูกสันหลังที่ไม่มีอวัยวะรูปหอยโข่ง (ปลา และสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก) จะใช้เวสทิบูลาร์ แอปพาราตัสในการฟังเสียงด้วย

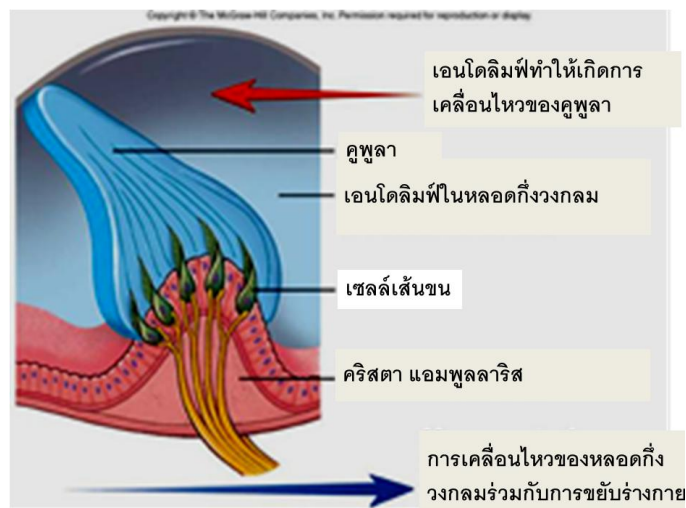


รูปที่ 5.69 ตำแหน่งของระบบเวสทิบูลาร์ (vestibular system)
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

เช่นเดียวกับนิวโรมาสต์ที่พบในปลา การรับรู้ความรู้สึกที่เกิดในช่องหูชั้นในจะเริ่มจากการเปลี่ยนแปลงของเซลล์เส้นขน (hair cells) ที่แต่ละเซลล์จะประกอบด้วย สเตอริโอซิเลีย 20-50 อัน และ 1 คินอคซิเลียม โดยทั่วไป เซลล์เส้นขนทั้งในนิวโรมาสต์ และช่องหูชั้นในจะส่งกระแสประสาทเป็นระยะๆ แม้อยู่ในระยะพัก ในขณะที่เซลล์เส้นขนไม่มีการโค้งตัว เมื่อมีแรงมากจะทำให้เกิดการโค้งตัวของเซลล์ (ขน) ไม่ว่าจะเป็นการเคลื่อนที่ขึ้นลง หรือแรงดึงดูดของโลก จะส่งผลให้การส่งกระแสประสาทไปยังสมองมีการเปลี่ยนแปลง ถ้ามีเซลล์มีการโค้งไปในทิศของคินอคซิเลียม จะส่งผลให้เกิดการกระตุ้นให้เกิดการเป็นบวกเพิ่มขึ้นของศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ (excitatory depolarization) ของเซลล์เส้นขน ในขณะที่การเคลื่อนที่ในทิศตรงกันข้ามกับคินอคซิเลียม จะทำให้ศักย์ไฟฟ้าเพิ่มขึ้นทำให้ยับยั้งการส่งกระแสประสาท (inhibitory hyperpolarization) ความแรงของการกระตุ้น (magnitude) จะขึ้นกับระดับของการโค้งตัวของเซลล์ หรือเซลล์เส้นขน ถ้ากลุ่มเส้นใยขนมีการโค้งตัวออกจากแนวแกนตั้งหลักมาก การตอบสนองจะต่ำลง การเกิดการลดความต่างศักย์จะทำให้การส่งกระแสประสาทผ่านเส้นใยรับความรู้สึก (afferent fiber) เกิดเพิ่มมากขึ้น ในทางตรงกันข้าม หากเกิดการเพิ่มความต่างศักย์ จะทำให้ความถี่ของศักยะงานเกิดได้ลดลง เซลล์เส้นขนจะมีการเปลี่ยนโครงสร้างเป็นจุดประสานประสาทเคมีที่ส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับความรู้สึก (afferent neuron) ที่ซึ่งส่วนของแอกซอนจะไปเชื่อมต่อกับโครงสร้างอื่นของเวสทิบูลาร์ เพื่อให้เกิดเป็นประสาทเวสทิบูลาร์ (vestibular nerve) ซึ่งจะมีการรวมกันของเส้นประสาทที่เกี่ยวข้องกับการได้ยินที่มาจากส่วนของอวัยวะรูปหอยโข่งเพื่อสร้างเป็นประสาทการได้ยิน (vestibulocochlear nerve) อีกชั้นหนึ่ง



รูปที่ 5.70 โครงสร้างของเวสติบูลาร์ แอปพาราตัส (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)



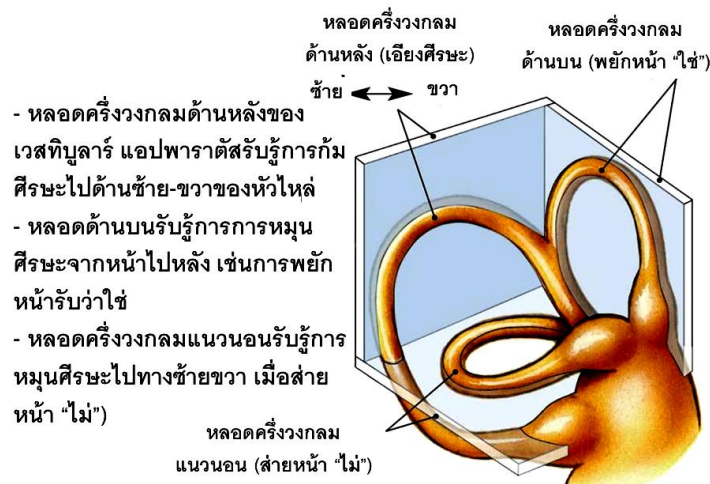
รูปที่ 5.71 โครงสร้างของเซลล์เส้นขน การเคลื่อนที่ของร่างกาย และการเคลื่อนที่ของเอนโดลิมฟ์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

บทบาทของหลอดกึ่งวงกลม (role of the semicircular canals)

โครงสร้างที่ทำหน้าที่ในการรับรู้การเคลื่อนไหว และการทรงตัวของส่วนศีรษะ (vestibular senses) ได้แก่หลอดกึ่งวงกลม ที่เกี่ยวข้องกับทั้งการหมุน การเอียง การทรงตัว และการก้มศีรษะ ไม่ว่าจะเป็นการเริ่มและหยุด การหมุน การพุ่งลงต่ำ และการหันของศีรษะ

หูแต่ละข้างจะประกอบไปด้วยหลอดกึ่งวงกลม 3 วง วางตั้งฉากตรงมุมขวาของแต่ละวง เซลล์เส้นขนที่รับรู้ความรู้สึก (receptive hair cells) ของแต่ละหลอดจะวางทอดตัวอยู่ที่ส่วนบนสุดของหลอดตรงส่วนที่เรียกว่า กระเปาะแอมพูลลา (ampulla) ซึ่งเป็นส่วนที่มีการขยายตัวของส่วนฐานของโพรงครึ่งวงกลม มีส่วนของเส้นขนฝังตัวอยู่ในโครงสร้างที่เรียกว่า คูพูลา (cupula) เช่นเดียวกับที่พบในนิวโรมาสต์ ซึ่งจะยื่นยาวเข้าไปในสารน้ำ

หนืด เอ็นโดลิมพ์ (endolymph) ที่อยู่ภายในแอมพูลลา โดยคูพูลาจะมีการเคลื่อนไปทางเดียวกับทิศทางการที่สารน้ำเคลื่อนที่ คล้าย ๆ กับการไหลเป็นสายของสายรุ้งตามกระแสลม

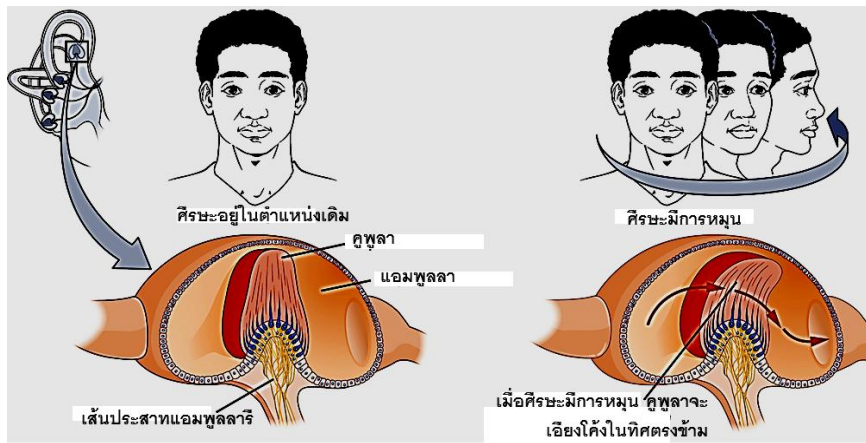


รูปที่ 5.72 โครงสร้างที่เกี่ยวข้องกับการหมุน ก้ม เงยศีรษะ (ที่มา: ตัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

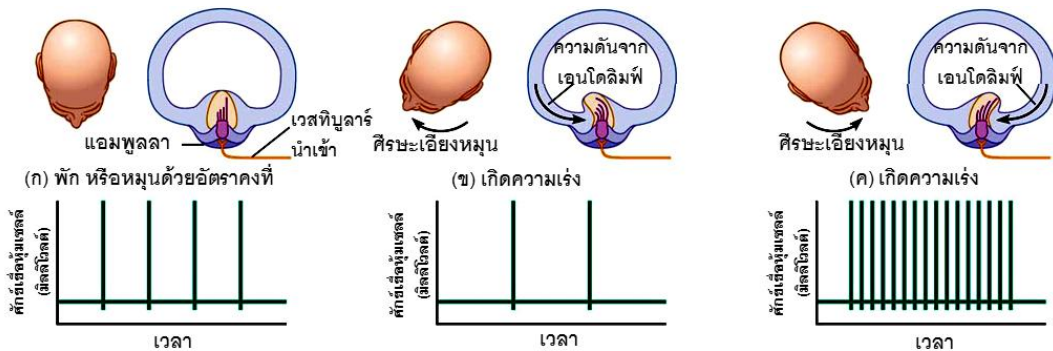
การเร่งความเร็ว (acceleration) หรือการลดความเร็ว (deceleration) ระหว่างที่มีการหมุนของศีรษะ ไม่ว่าจะไปในทิศทางใดก็ตาม จะส่งผลให้เกิดการไหลของสารน้ำในหลอดกึ่งวงกลมอย่างน้อย 1 วง เนื่องจากการวางตัวที่ตั้งฉาก 3 มิติ ของโครงสร้างชุดนี้

เมื่อส่วนของศีรษะเริ่มมีการเคลื่อนไหว ส่วนของโพรงกระดูก และส่วนที่เซลล์เส้นขนฝังตัวอยู่ในคูพูลา จะมีการเคลื่อนที่ตามศีรษะ ทำให้สารน้ำที่อยู่ในโพรงหลอดกึ่งวงกลมเกิดการเคลื่อนที่ แต่การที่โพรงกระดูกไม่ได้ยึดกับส่วนของกะโหลกศีรษะ สารน้ำจึงไม่ไหลไปในทิศทางที่ศีรษะหมุน แต่มีการเคลื่อนที่ไปในทิศทางด้านหลัง เนื่องมาจากแรงเฉื่อย (inertia) เมื่อสารน้ำในช่องว่างที่อยู่ในระนาบเดียวกับการเคลื่อนที่ของศีรษะ มีการไหลในทิศทางตรงกันข้ามกับที่ศีรษะหมุน (เช่นการที่ร่างกายเราเอียงไปทางซ้าย เมื่อรถที่เรานั่งเลี้ยวไปทางขวาจะทันหัน) การไหลของสารน้ำนี้ทำให้คูพูลาซึ่งมีขนาดเล็กลู่ไปในทิศทางตรงกันข้ามกับทิศที่ศีรษะหมุน และมีการโค้งตัวของเซลล์รับความรู้สึกที่ฝังตัวอยู่ใน หากศีรษะยังคงเกิดการหมุนไปในทิศทางเดิม ด้วยอัตราเดิม สารน้ำในโพรงจะเกิดการเคลื่อนที่กลับขึ้นมา แล้วไหลไปในทิศทางที่ศีรษะหมุน เส้นขนกลับมาตั้งอยู่ในตำแหน่งที่ยังไม่เกิดการโค้งตัว เมื่อศีรษะค่อย ๆ หมุนช้าลง และหยุดหมุน จะเกิดการไหลกลับของสารน้ำ นั่นคือโพรงกึ่งวงกลมจะทำหน้าที่ตรวจจับการเคลื่อนไหวของศีรษะ ทั้งทิศทางและอัตราเร็ว และจะไม่มีการตอบสนองหากศีรษะมีการเคลื่อนที่เพียงเล็กน้อย หรือเมื่อมีการเคลื่อนไหวด้วยความเร็วคงที่

ขนาดของหลอดกึ่งวงกลมจะมีการเปลี่ยนแปลงไปตามกระบวนการวิวัฒนาการ ในพวกไพรเมทที่ จะต้องมีการแกว่งตัวไปตามกิ่งไม้ และพวกมีกระดูกสันหลังที่บินได้ส่วนของหลอดกึ่งวงกลมจะมีขนาดใหญ่มาก เนื่องจากต้องพัฒนาสำหรับการเคลื่อนไหวในแนว 3 มิติที่ซับซ้อน ส่วนพวกสัตว์บกจะมีขนาดกลาง ๆ รวมถึงสัตว์ต้นตระกูลของพวกวาฬ ส่วนพวกวาฬยุคใหม่จะมีขนาดของหลอดกึ่งวงกลมเล็กมาก สันนิษฐานว่า เพื่อลดความไวต่อการหมุนของส่วนศีรษะ ป้องกันไม่ให้เกิดการเมาคลื่น (seasickness) หรือเนื่องจากสัตว์พวกนี้ไม่ค่อยมีการเคลื่อนไหวของศีรษะ



รูปที่ 5.73 การเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างหลอดกึ่งวงกลมเมื่อมีการหมุนศีรษะ (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)



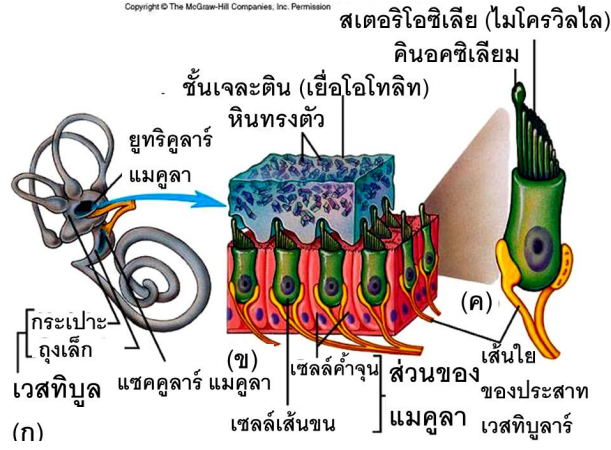
รูปที่ 5.74 การส่งสัญญาณเมื่อมีการหมุนไปมาของศีรษะ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Angelaki และ Dickman, 2018)

บทบาทของโอโทลิท ออร์แกน (role of the otolith organs)

ในขณะที่หลอดกึ่งวงกลมทำหน้าที่ส่งข้อมูลเกี่ยวกับการเคลื่อนที่ของศีรษะไปยังสมอง โอโทลิท ออร์แกนทำหน้าที่ส่งข้อมูลเกี่ยวกับตำแหน่งของศีรษะที่เกี่ยวข้องกับแรงโน้มถ่วง และการเคลื่อนที่ในแนวเส้นตรงต่อเนื่อง (linear motion) โดยโอโทลิท ออร์แกน ประกอบด้วย กระจเปาะ (utricle) และถุงเล็ก (sacculle) ที่มีโครงสร้างเป็นถุง อยู่ภายในโพรงกระดูกที่ตั้งอยู่ระหว่างหลอดกึ่งวงกลม และอวัยวะรูปหอยโข่ง เซลล์ที่เซลล์เส้นขนรับความรู้สึกในอวัยวะรับความรู้สึกนี้มีการยื่นพุ่งเข้าไปในแผ่นเจลละตินที่เคลือบอยู่ด้านบน เมื่อมีการเคลื่อนที่ของเส้นขนจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงศักย์เยื่อหุ้มเซลล์เส้นขน ผลึกเล็ก ๆ ของแคลเซียมคาร์บอเนตจำนวนมากเรียกว่า หินในหู (ear stones) ซึ่งมีความเหมือนกับหินทรงตัว ที่พบในถุงทรงตัวของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง วางแผ่นอยู่ในส่วนของชั้นเจลละตินทำให้เกิดความหนัก และแรงเฉื่อยมากกว่าสารน้ำอยู่รอบ ๆ เมื่อสัตว์มีการยกศีรษะตั้งขึ้น เส้นขนที่อยู่ภายในกระจเปาะจะมีการหมุนตั้งขึ้น (vertical) และถุงเล็กจะนอนทอดในแนวขวาง (horizontal)



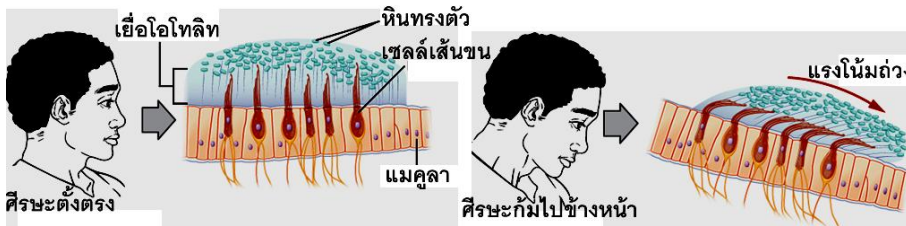
รูปที่ 5.75 ที่ตั้งของโอโทลิทออร์แกน (ซ้าย) ทิศทางการเคลื่อนที่ของเส้นขนบนกระจเปาะ และถุงเล็กเมื่อแหงนหน้า (ขวา) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Hain, 2013)



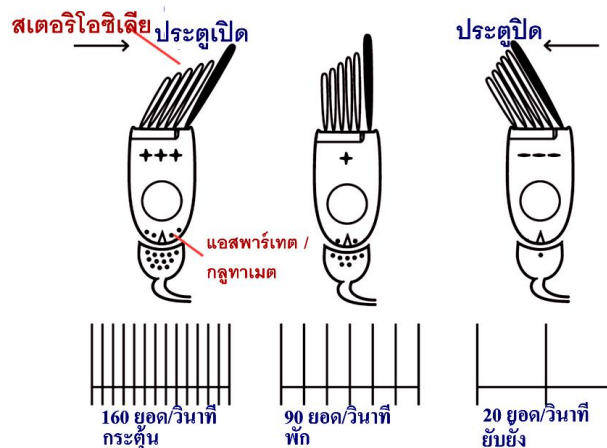
รูปที่ 5.76 โครงสร้างของเซลล์เส้นขนของเส้นขนบนกระเปาะ และถุงเล็ก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

หากเราพิจารณาการทำงานของกระเปาะ เมื่อโอโทลิทที่ฝังตัวอยู่บนส่วนที่เป็นเจลละตินมีการเคลื่อนที่ไปทางด้านข้าง และเอียงตัวได้ 2 ทิศทาง ดังนี้

1. เมื่อมีการเอียงของศีรษะไปในทิศทางที่เอียงออกจากแนวที่ตั้งตรง (เช่น แหงนหน้า หรือก้มศีรษะ) เส้นขนจะมีการโค้งไปในทิศทางเดียวกับที่มีการเอียง และเนื่องจากแรงดึงดูดที่มีผลต่อส่วนบนของเจลละตินที่หนัก ภายในแต่ละข้างของกระเปาะของศีรษะนั้น จะมีมัดของขนเซลล์ที่เกิดการหมุน และเกิดการเปลี่ยนแปลงศักย์ไฟฟ้าให้เป็นบวกมากขึ้น ในขณะที่ศักย์ไฟฟ้าจะมีความเป็นลบเพิ่มขึ้นเมื่อศีรษะอยู่ในตำแหน่งอื่นที่ไม่ใช่การเงยหน้า สมอจะรับรู้ความรู้สึกที่เกิดจากรูปแบบการส่งกระแสประสาทที่แตกต่างกันไปตามการวางตำแหน่งของศีรษะ ที่ขึ้นอยู่กับแรงดึงดูด



รูปที่ 5.77 การเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างหลอดกึ่งวงกลม เมื่อมีการก้มศีรษะ (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)



รูปที่ 5.78 ทิศทางการเคลื่อนที่ของสเตอร์ไอซึเลีย และคินอคซิลเลียม โดยในสภาวะการลดความต่างศักย์จะมีการเคลื่อนที่ของสเตอร์ไอซึเลียเข้าหาคินอคซิลเลียม ในขณะที่สภาวะการเพิ่มความต่างศักย์ จะมีการเคลื่อนที่ของสเตอร์ไอซึเลียออกห่างคินอคซิลเลียม (ที่มา: ดัดแปลงจาก Angelaki และ Dickman, 2018)

2. เส้นขนของกระเปาะจะเปลี่ยนตำแหน่งโดยการเคลื่อนที่ต่อเนื่องในแนวแกนนอน อย่างเช่นการเดินทางเคลื่อนตัวไปข้างหน้า ด้านหลัง หรือด้านข้าง เมื่อสัตว์เริ่มต้นเดินตรงไปข้างหน้า ส่วนของโอโกลิทที่อยู่ด้านบนของเยื่อเหนียวในครั้งแรกจะเคลื่อนไปอยู่ด้านหลังของเอ็นโดลิมฟ์ และเส้นขน เนื่องจากยังคงมีแรงเฉื่อยอยู่จากนั้นเส้นขนจะเกิดการโค้งงอไปยังด้านหลังตรงกันข้ามกับที่มีการเคลื่อนที่ของศีรษะไปข้างหน้า ถ้าการเดินทางยังคงเกิดไปเรื่อย ๆ ชั้นที่เป็นเจลละตินของโครงสร้างจะจับการเคลื่อนที่ได้ และเกิดการเคลื่อนที่ในอัตราเดียวกับการเคลื่อนไปข้างหน้า และเส้นขนจะไม่มีแรงโค้งงออีกต่อไป เมื่อสัตว์หยุดเดิน ส่วนของแผ่นโอโกลิทจะยังคงเคลื่อนที่ไปข้างหน้าในขั้นแรก ในช่วงที่ศีรษะเคลื่อนที่ช้าลง และหยุด คือ มีการโค้งงอของเซลล์เส้นขนไปด้านหน้า นั่นคือ เซลล์เส้นขนของกระเปาะรับรู้การเคลื่อนที่ในแนวนอน ที่เกี่ยวข้องกับการเคลื่อนที่ของศีรษะทั้งการยกขึ้น และก้มลงได้อย่างต่อเนื่อง แต่มันไม่ได้ทำการขยายข้อมูลเกี่ยวกับการเคลื่อนไหวในแนวเส้นตรงด้วยอัตราการเคลื่อนที่ที่คงที่



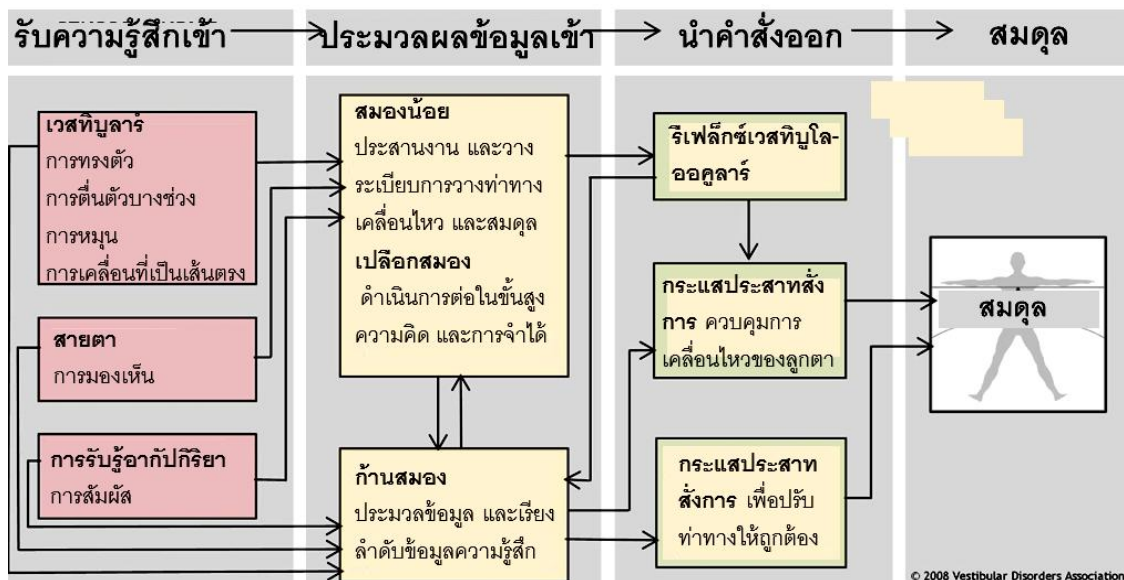
รูปที่ 5.79 การเคลื่อนที่ของศีรษะในสองทิศทาง (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)

ส่วนของถุงเล็กเองก็ทำหน้าที่เช่นเดียวกับกระเปาะ ยกเว้นแต่มันเลือกที่จะตอบสนองต่อการเอียงของศีรษะที่มีทิศออกจากแนวนอน เช่นการดำดิ่งลงในน้ำ และต่อทิศทางในแนวตั้งขึ้นและลงอย่างต่อเนื่อง เช่นการทะยานพุ่งขึ้นและลง เหตุการณ์นี้เป็นที่น่าสนใจในกรณีของปลาที่มีลำตัวแบน เช่นปลาลิ้นหมา (flounders) ที่ลูกปลาวัยอ่อน (fry) มีรูปร่าง และการหมุนตัวเหมือนกับปลาส่วนใหญ่ แต่มีการเปลี่ยนรูปร่างไปเป็นตัวเต็มวัยที่มีการนอน และว่ายน้ำด้วยลำตัวข้างเดียว ซึ่งแม้ว่าตาอีกข้างจะมีการเคลื่อนที่ข้ามมาอยู่รวมกันที่ส่วนด้านบนของศีรษะ ปลอยให้ส่วนด้านล่างไร้ลูกตาแต่ส่วนของระบบเวสทิบูลาร์กลับไม่มีการเปลี่ยนแปลง หรือย้ายตามมา นั่นคือ ยังมีการทำหน้าที่ที่ระดับตั้งฉาก 90° เช่นเดียวกับปลาชนิดอื่น และเชื่อว่า ถุงเล็กมีการทำหน้าที่แทนกระเปาะในการควบคุมการเคลื่อนไหวของร่างกาย เนื่องมาจากมีพัฒนาการของระบบประสาทส่วนกลางขึ้นมาใหม่



รูปที่ 5.80 ปลาลิ้นหมาตัวเต็มวัยที่ว่ายน้ำตะแคงข้างเดียว (ที่มา scuba.about.com)

สัญญาณประสาทที่ส่งมาจากส่วนประกอบต่าง ๆ ของเวสทิบูลาร์ แอปพาราตัสจะผ่านเข้าทางประสาทการได้ยิน (vestibulocochlear) และเวสทิบูลาร์ นิวเคลียส (vestibular nuclei) ซึ่งเป็นกลุ่มของตัวเซลล์ของเซลล์ประสาทในก้านสมองไปยังสมองน้อย ในส่วนของก้านสมอง และสมองน้อยนี้เองที่จะมีการประมวลข้อมูลที่ร่างกายรับเข้ามาจากส่วนของผิวหนัง ตา ข้อต่อ และกล้ามเนื้อ เพื่อ 1) รักษาสมดุลการเคลื่อนที่ และจัดทำทางให้เหมาะสม 2) ควบคุมกล้ามเนื้อตาภายนอกเพื่อให้ลูกตายังคงอยู่ในตำแหน่งที่ถูกต้องอยู่เสมอ แม้ว่าจะมีการเคลื่อนที่ไปมาของศีรษะ และ 3) รับรู้การเคลื่อนที่ และการหมุนของศีรษะ



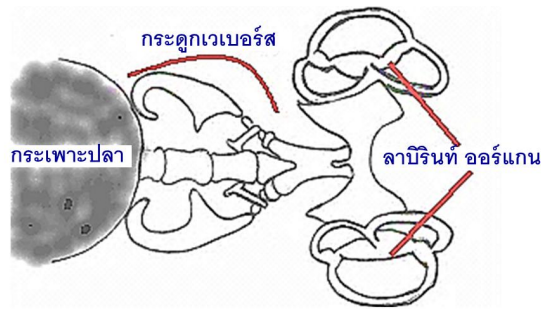
รูปที่ 5.81 การนำข้อมูลเข้า และออกจากเวสทิบูลาร์นิวเคลียส (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)

ปลายประสาทรับรู้จากปฏิกิริยาในกล้ามเนื้อ เอ็น และข้อต่อส่งข้อมูลการวางท่าและการขยับแขนขา (proprioceptors in the muscles, tendons, and joints give information on limb position and motion)

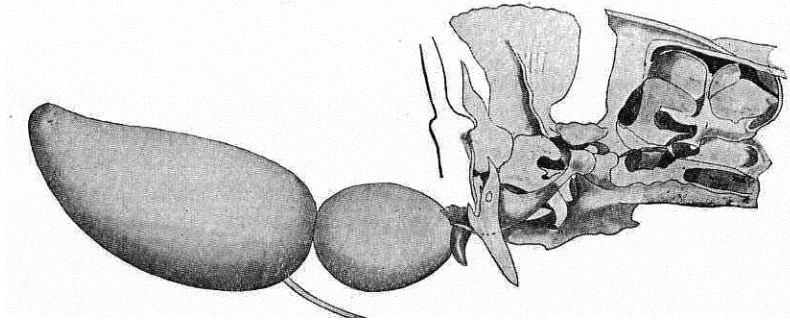
ตัวรับความรู้สึกจากแรงกลชนิดสุดท้ายที่ใช้ในการรับรู้การทรงตัวของร่างกาย คือ ตัวรับรู้การยืดตัว (stretch sensor) และตัวรับรู้ที่เกี่ยวข้องเมื่อมีการขยับตัวของกล้ามเนื้อ ไม่ว่าจะเป็นกล้ามเนื้อรูปกระสวย (muscle spindles) อวัยวะเอ็นกล้ามเนื้อลายกอลจี้ (golgi tendon organs) และตัวรับรู้อื่น ๆ ในมนุษย์ ตัวรับรู้เหล่านี้จะทำให้เกิดการส่งต่อไปยังสมอง ที่บางครั้งเรียกว่า การรับสัมผัสการเคลื่อนไหว และการทรงตัว (kinesthetic sense) จัดเป็นประสาทสัมผัสที่หก ที่ทำให้เรารู้ว่าแขน-ขาอยู่ที่ไหนเมื่อเรากำลังหลับตา ตัวรับรู้นี้จะทำให้เกิดการตอบสนองแบบย้อนกลับไปยังสมองน้อย ในขณะที่กำลังมีการเรียนรู้เกี่ยวกับทักษะของกล้ามเนื้อ เพื่อให้เกิดการเคลื่อนไหวอย่างราบรื่น

หู การได้ยิน และการรับรู้คลื่นเสียงของตัวรับรู้ทางกล (ears, hearing, and the mechanoreception of sound wave)

การตรวจจับคลื่นเสียงไม่ได้มีโดยทั่วไปเหมือนตัวรับแสง และการสัมผัส เช่นในสิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวจะไม่มีตัวรับเสียง แต่ในสัตว์จำนวนมากจะสามารถรับรู้เสียงได้เช่นเดียวกับที่รับรู้แสง แต่พบการสัมผัสน้อยกว่า เสียงเป็นการเตือนอย่างเนิ่น ๆ (early warning) ให้ความรู้ตัวก่อนอันตรายจากผู้ล่า คู่แข่ง การทำร้ายทางกายภาพ การข่มขู่เหยื่อ และเสียงเรียกหาคู่เพื่อการผสมพันธุ์ ปลาหลายชนิดได้ยินเสียงเนื่องจากเหตุผลข้างต้นบางข้อ เช่นการผิวกายอย่างต่อเนื่องของปลาคางคก (toad fish) ตัวผู้ใช้สำหรับเรียกหาคู่ระหว่างฤดูผสมพันธุ์ นักวิจัยเชื่อว่าปลา และสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกสามารถรับรู้เสียงที่แทรกผ่านเข้าไปในร่างกาย ทำให้เกิดการสั่นสะเทือนของโอโทลิทภายในช่องหูส่วนใน ปลาบางชนิด เช่นปลาชิว (minnow) และปลาดุกมีโครงสร้างที่เรียกว่า เวเบอร์เรียน แอปพาราตัส (Weberian apparatus) ที่ประกอบด้วย เนื้อเยื่อเกี่ยวพัน กล้ามเนื้อ และกระดูกที่ทำหน้าที่ขนส่งเสียงจากส่วนของกระเพาะลม (gas bladder) ไปยังส่วนของช่องหูชั้นใน ซึ่งจัดเป็นข้อเด่นเนื่องจากกระเพาะลมสำหรับว่ายน้ำ (swim bladder) มีความไวต่อการสั่นสะเทือนของเสียงมากกว่าส่วนของโอโทลิท ไม่ว่าโอโทลิทจะได้รับการกระตุ้นจากการรับเสียงโดยตรง หรือจากทางอ้อมผ่านกระเพาะว่ายน้ำ ทำให้เกิดการแยกออกของขนเซลล์ที่เซลล์เส้นขนรับความรู้สึก และส่งผลให้เกิดศักยะงาน

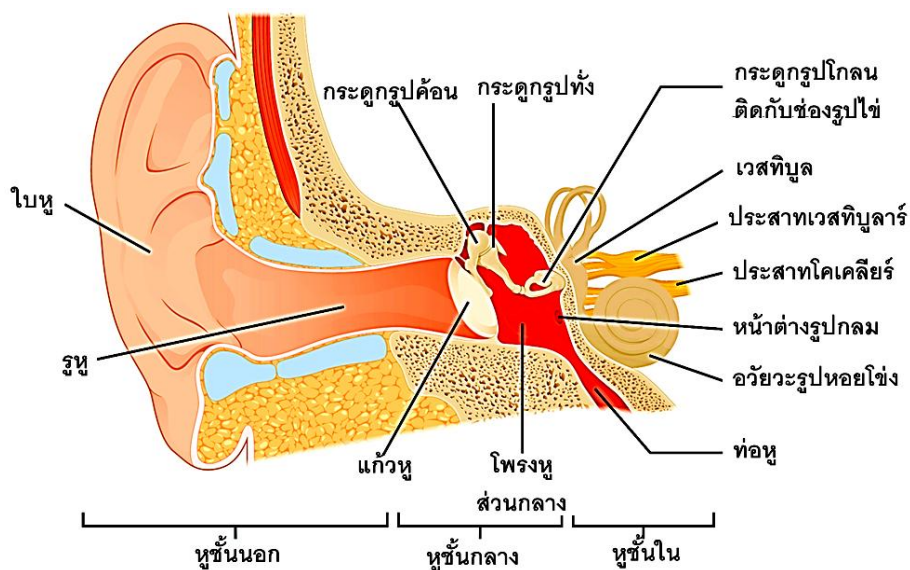


รูปที่ 5.82 เวเบอร์เรียน แอปพาราตส์ที่ปลาใช้ในการฟังเสียง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Dictionary of ichthyology, 2009)



รูปที่ 5.83 เวเบอร์เรียน แอปพาราตส์ และกระเพาะปลาของปลาฉลาม (ที่มา Dictionary of ichthyology, 2009)

เมื่อเปรียบเทียบกับสัตว์น้ำ สัตว์ที่อาศัยอยู่ในบรรยากาศจะมีการพัฒนาโครงสร้างเพื่อรับ และปรับแปลงคลื่นเสียงที่เคลื่อนผ่านอากาศ หูแต่ละข้างของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมแบ่งออกเป็น 3 ส่วนด้วยกัน คือ ช่องหู ส่วนนอก ส่วนกลาง และส่วนใน เมื่อมีคลื่นเสียงผ่านเข้ามาในช่องหู หูส่วนนอก และส่วนกลางจะขนส่งคลื่นเสียงที่ลอยในอากาศเข้าไปยังส่วนของช่องหูชั้นในที่มีสารน้ำบรรจุอยู่ เพื่อขยายขนาดของคลื่นเสียง (amplify) ช่องหูชั้นในของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่อาศัยอยู่บนบกจะมีวิวัฒนาการจนมีการแยกกันระหว่างตัวรับความรู้สึกเกี่ยวกับการได้ยิน ได้แก่ อวัยวะรูปหอยโข่ง (cochlea) ที่มีตัวรับความรู้สึกเกี่ยวกับการได้ยินจำนวนมาก ที่ใช้สำหรับการเปลี่ยนคลื่นเสียงให้กลายเป็นกระแสประสาท



รูปที่ 5.84 โครงสร้างของหู และส่วนต่าง ๆ ที่เกี่ยวข้องกับการได้ยิน (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)

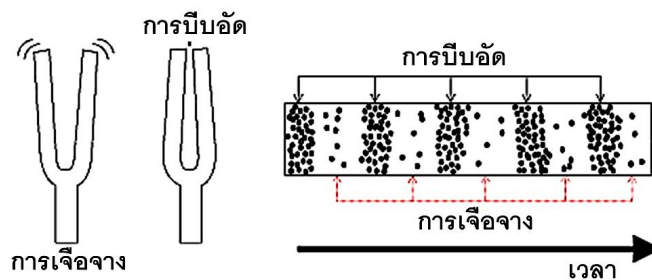
ในสัตว์มีกระดูกสันหลังกลุ่มที่ไม่ใช้สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม นักมีวิวัฒนาการด้านการฟังสูงที่สุด เมื่อเปรียบเทียบกับกลุ่มของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิด เช่น ช้าง พบว่านกบางสปีชีส์สามารถได้ยินเสียงระดับอินฟราเรดได้เช่นกัน หูส่วนนอกของนกไม่เด่น แม้ว่าจะมีส่วนยื่น (ear-flaps) หรือมีขนพิเศษปกคลุมเพื่อเพิ่มการขยายเสียง เช่นนกแสก (barn owl: *Tyto alba*) สัตว์ในตระกูลนกเค้าแมวบางชนิด พบว่ารูเปิดของหูด้านซ้าย และขวาจะแตกต่างกันตรงความสูง และทิศทางที่อยู่บนศีรษะ เพื่อให้สามารถรับเสียงได้อย่างแม่นยำที่สุด และจำเพาะตามแหล่งที่มาของเสียง ทำให้นกแสกประสบความสำเร็จในการล่าเหยื่อสูงในที่มีดเป็นอย่างมาก ทั้งนี้เนื่องจาก สมอสมองกลาง (midbrain) ของนกฮูกจะมีเซลล์ที่ตอบสนองต่อสิ่งเร้าที่จำเพาะพิเศษ ที่เกิดจากการกระตุ้นจากสิ่งแวดล้อมภายนอก นั่นทำให้นกฮูกสามารถมองเห็นตำแหน่งของเหยื่อได้โดยใช้เสียงมากระตุ้น



รูปที่ 5.85 รูเปิดของช่องหูนกแสก (ที่มา ARKive.com)

การได้ยิน เกิดจากการรับรู้พลังงานเสียงของเซลล์ประสาทรับความรู้สึก สัตว์มีกระดูกสันหลัง แมลง และพวกสัตว์มีเปลือกแข็งสามารถใช้ตัวรับที่รับแรงเชิงกลเพื่อใช้ในการรับคลื่นเสียงได้ คลื่นเสียงเดินทางแบบสันสะท้อนได้ทั้งในอากาศ และในสารน้ำที่ทำให้เกิดแรงบีบกดของโมเลกุล (compression) สลับกับส่วนที่มีความดันต่ำกว่า เนื่องจากการเจือจางของโมเลกุล (rarefaction)

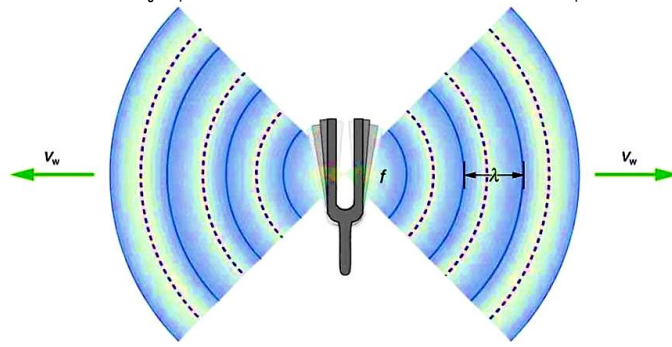
สิ่งของใด ๆ ที่สามารถทำให้เกิดการรบกวนของโมเลกุลในอากาศให้เกิดขึ้น 2 ส่วนสลับกันได้ สามารถทำให้เกิดคลื่นเสียงได้ หนึ่งในนั้นคือ การใช้ส้อมเสียง (tuning fork) เมื่อส้อมเสียงถูกกระทบ จะทำให้เกิดการสั่นของง่ามของส้อมเสียง เมื่อง่ามมีการเคลื่อนที่ 1 ชั่ว โมเลกุลของอากาศจะถูกผลักออกไปให้อยู่ใกล้ชิดกันมากขึ้น (กดชิดกัน) ทำให้แรงกดที่ส่วนนั้นสูงขึ้น และเมื่อการสั่นของง่ามส้อมเสียงเคลื่อนที่ไปข้างหน้า โมเลกุลของอากาศที่อยู่ด้านหลังง่ามส้อมเสียงจะแพร่ออกไป หรือเจือจาง (rarefied) ทำให้ตรงบริเวณนั้นมีความกดดันต่ำ เมื่อง่ามส้อมมีการเคลื่อนที่ไปในทิศทางตรงกันข้าม จะเกิดการเพิ่มการบีบอัด (compression) และภาวะกลายโปร่ง (rarefaction) ในทิศทางนั้นอีก



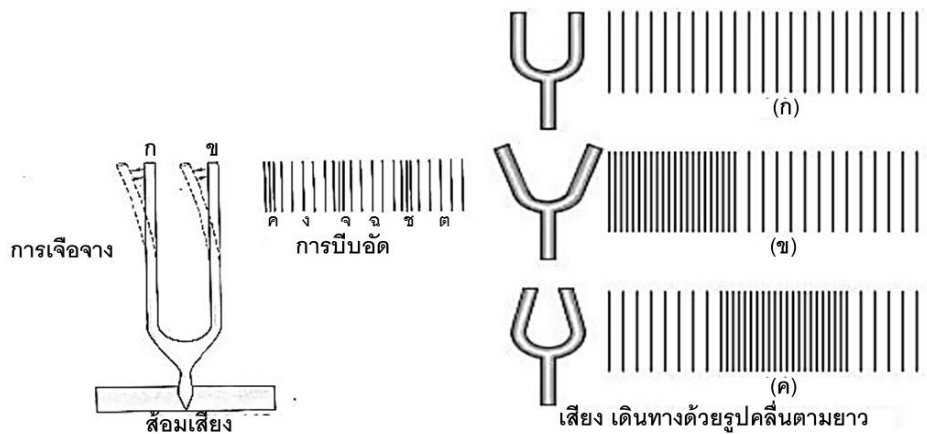
รูปที่ 5.86 การทำงานของส้อมเสียง (ที่มา: ดัดแปลงจาก PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS, 2016)

แม้ว่าแต่ละโมเลกุลจะมีการเคลื่อนที่เพียงเล็กน้อย ด้วยระยะทางสั้น ๆ เมื่อส้อมเสียงเกิดการสั่น แต่การเปลี่ยนแปลงความกดดันของโมเลกุลที่อยู่ในอากาศ ทั้งความเข้มข้นสูงขึ้น และเจือจางลงสลับกันไปนี้ ถูกสร้างให้เกิดการขยายตัวออกไปในรูปแบบของลูกคลื่นสูง ๆ ต่ำ ๆ (rippling fashion) การรบกวนโมเลกุลอากาศจะไปรบกวนโมเลกุลส่วนที่อยู่ใกล้เคียงทำให้เกิดส่วนหด-ขยายของลูกคลื่นในอากาศอย่างต่อเนื่องไปเรื่อย ๆ

คลื่นเสียงจะค่อย ๆ กระจายเมื่อเดินทางต่อเนื่องไกลออกจากแหล่งกำเนิด ความเข้มของเสียงจะลดลงจนกระทั่งสิ้นสุดลง (dies out) เมื่อคลื่นเสียงถูกสุดท้ายอ่อนแรงเกินกว่าจะไปรบกวนโมเลกุลของอากาศรอบ ๆ ได้



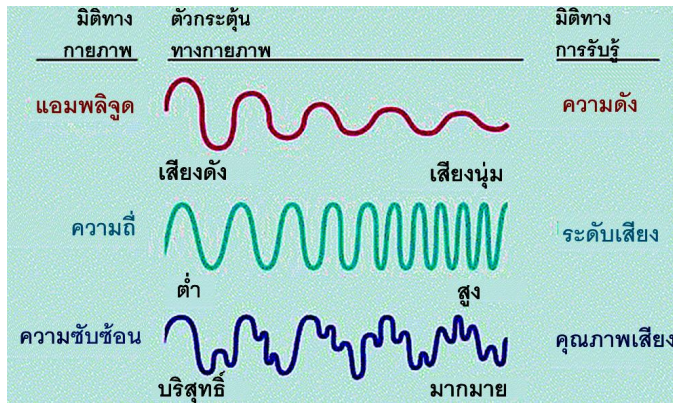
รูปที่ 5.87 การเคลื่อนตัวของคลื่นเสียง (ที่มา in Physics, 2016)



รูปที่ 5.88 การเปลี่ยนแปลงโมเลกุลของอากาศเมื่อมีการสั่นส้อมเสียง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Ncert Help)

เมื่อแบ่งรูปแบบของเสียง สามารถแบ่งได้ตามความสูงต่ำ (pitch; tone) ความเข้ม (intensity; loudness) และตามคุณลักษณะ (timbre; quality) ของเสียง
ระดับเสียง (pitch)

ระดับเสียงสูงต่ำ หรือสัญญาณเสียง (tone) เช่นโน้ตตัวซี หรือตัวจี ที่การวัดพิจารณาจากความถี่ (frequency) ของการสั่น นั่นคือ ยิ่งคลื่นเสียงมีความถี่สูง ยิ่งมีความสูงของระดับเสียงมาก ในมนุษย์ เราสามารถรับคลื่นเสียงที่มีความถี่ 20-20,000 รอบต่อวินาที หรือเฮิรตซ์ (Hz) แต่จะมีความไวต่อคลื่นเสียงที่มีความถี่ระหว่าง 1,000-4,000 เฮิรตซ์ เมื่อเปรียบเทียบกับปลาทองที่ตรวจจับคลื่นเสียงในช่วง 50-3,000 เฮิรตซ์ กับช่วงที่มีความไวมากที่สุดคือ 200-1,000 เฮิรตซ์ ส่วนสุนัข สามารถรับคลื่นเสียงได้ถึงระดับความถี่ 40 กิโลเฮิรตซ์ ช่วงคลื่นความถี่สูง หรือคลื่นเสียงอัลตราโซนิก (ultrasonic wave) นี้ ประกอบไปด้วย คลื่นเสียงที่สูงกว่าการได้ยินของมนุษย์ ในขณะที่คลื่นเสียงอินฟรา (infra wave) ประกอบด้วย คลื่นเสียงที่มีความถี่ต่ำเกินกว่าที่มนุษย์จะได้ยิน เช่นพวกค้างคาวกินแมลงสามารถระบุตำแหน่งของเหยื่อได้เนื่องจากการสะท้อนกลับของจังหวะคลื่นเสียง ซึ่งมีความยาวคลื่นต่อรอบ (duration) อยู่ระหว่าง 10-15 มิลลิวินาที (5 จังหวะต่อวินาที) และประกอบด้วย คลื่นเสียงที่ส่งย้อนกลับมา (descending frequency spectrum) แตกต่างกันไปตั้งแต่ 100 กิโลเฮิรตซ์ จนถึง 20 กิโลเฮิรตซ์ การสะท้อนกลับของเสียง (echo) จากแมลงจึงถูกตรวจจับได้จากใบหูที่มีขนาดใหญ่ของค้างคาว และสมองของค้างคาวนำข้อมูลไปประมวลผลตำแหน่งที่อยู่ของแมลงอีกชั้นหนึ่ง กระบวนการที่เกิดขึ้นนี้เรียกว่า การหาตำแหน่งที่อยู่ของวัตถุโดยคิดจากเวลา และทิศทางของการสะท้อนกลับ (echolocation) เป็นการนำหลักการสะท้อนกลับของเสียงเพื่อบอกตำแหน่งของวัตถุที่อยู่ในสิ่งแวดล้อม

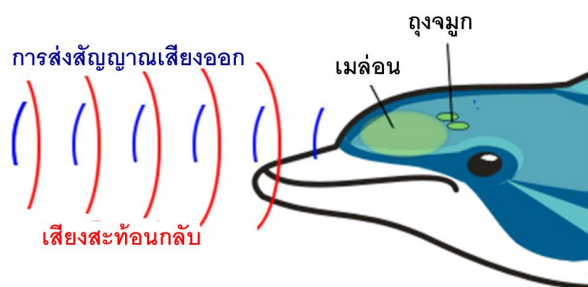


รูปที่ 5.89 การเปรียบเทียบลักษณะของคลื่นเสียงแบบต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)

สัตว์มีกระดูกสันหลังอื่นที่สามารถรับข้อมูลจากเสียงสะท้อนที่มันสร้างขึ้นได้ คือ โลมา หนูผี (shrews) และนกอีกหลายสปีชีส์ รวมถึงวาฬมีฟัน (toothed whales) ที่อยู่ในกลุ่มของวาฬมีฟัน (Odontoceti) ต่างล้วนแล้วแต่สามารถสร้างคลื่นเสียง คลิ๊ก (click) ที่มีความถี่ตั้งแต่ 200 เฮิร์ตซ์ -32 กิโลเฮิร์ตซ์ เพื่อสื่อสารระหว่างวาฬด้วยกัน หรือเพื่อสะท้อนตำแหน่งที่อยู่ของเหยื่อ เช่นหมึก หรือสิ่งต่าง ๆ ที่อยู่ในสิ่งแวดล้อม นักสัตววิทยาเชื่อว่า การสร้างคลื่นเสียงคลิ๊กสะท้อนของโลมานั้น 1) สร้างจากริมฝีปากที่อยู่ใกล้กับช่องหายใจ (blowhole) 2) ทำให้เกิดการรวมศูนย์ (focus) ภายในอวัยวะที่มีรูปร่างคล้ายแตงเมล่อน (melon) ที่เต็มไปด้วยไขมันบรรจุอยู่ภายในส่วนหน้าของศีรษะ ทำหน้าที่คล้ายเลนส์ที่ใช้สำหรับโฟกัสแสง 3) คลื่นเสียงมีการเคลื่อนที่ไปทั่วจนกระทั่งไปกระทบกับวัตถุ หรือสัตว์อื่น ทำให้เกิดการสะท้อนกลับของเสียง 4) เสียงที่สะท้อน (echo) กลับมายังโลมา 5) มีส่วนของก้อนไขมันในขากรรไกรล่างรับการสะท้อน และ 6) เกิดการรวมศูนย์ หรือโฟกัสที่ส่วนของช่องหูชั้นใน จากนั้นสมองของโลมาจะทำการประมวลผลว่าวัตถุที่สะท้อนเสียงมาอยู่ห่างออกไปเท่าไร โดยอาศัยระยะเวลาที่ล่าช้ากว่าจะได้ยินเสียงสะท้อนกลับมา (delay of the echo) โดยดูจากการเปลี่ยนแปลงคุณภาพของเสียง นอกจากนี้ โลมายังสามารถเรียนรู้เพื่อการจำแนกส่วนประกอบของวัตถุ และการสร้างเสียงคลิ๊กซ้ำ จะทำให้สามารถระบุขนาด และความเร็วของวัตถุได้ ค้างคาเองก็ใช้ระบบเดียวกันนี้เพื่อให้มันสามารถไล่ล่า และจับแมลงตัวเล็ก ๆ ในขณะที่มันกำลังบินด้วยความเร็วสูง และมองไม่เห็นเหยื่อที่มันจะล่า

วาฬเองก็สามารใช้เสียงอินฟราสำหรับการสื่อสารระยะไกล และกระจายข่าว เช่นแจ้งแหล่งอาหาร โดยใช้คลื่นเสียงที่มีความถี่น้อยกว่า 60 เฮิร์ตซ์ จัดเป็นการสื่อสารด้วยเสียง (acoustic communication) ที่สำคัญในการดำรงชีวิตของสัตว์ในช่วงเวลากลางวัน หรือในที่ลึก หรือน้ำขุ่น

คลื่นเสียงความถี่ต่ำเป็นเครื่องมือที่ใช้ในการดำรงชีวิตอยู่ในสิ่งแวดล้อม และทำหน้าที่ในการสื่อสารระยะไกล สามารถเคลื่อนที่ได้ดีทั้งในพื้นดิน และอากาศ เช่นช้าง สามารถใช้ความถี่ตั้งแต่ 14-25 เฮิร์ตซ์ ที่สามารถเคลื่อนที่ได้ระยะทางไกลหลายกิโลเมตร ซึ่งจัดว่าเป็นการส่งสัญญาณที่มีค่ามาก ทั้งนี้เนื่องจาก จะพบในรอบ 4 ปี และจะเกิดขึ้นเพียง 4 วัน ที่ช้างป่าตัวเมียจะส่งเสียงเรียกหาช้างตัวผู้ที่เจริญสมบูรณ์พันธุ์แล้วเข้ามาในถิ่นที่มันอยู่ เพื่อผสมพันธุ์ในช่วงที่มันเข้าสู่ระยะเป็นสัด (estrus) การเคลื่อนที่เข้ามาสู่ออมาเขตของสัตว์ที่ปรกติจะแยกตัวใช้ชีวิตตามลำพัง สามารถเกิดขึ้นได้เนื่องจากการสื่อสารในรูปแบบดังกล่าว (สิ่งที่น่าสนใจ คือนักวิทยาศาสตร์เพิ่งค้นพบว่าช้างสามารถรับรู้ถึงการสื่อสารนี้ เนื่องจากการสั่นสะเทือนของพื้นดินใต้เท้าของมัน)



รูปที่ 5.90 การตรวจจับตำแหน่งจากเสียงสะท้อนโดยเมล่อนในโลมา (ที่มา: ดัดแปลงจาก PinsDaddy, n.d.)

ความเข้มของเสียง (intensity of sound)

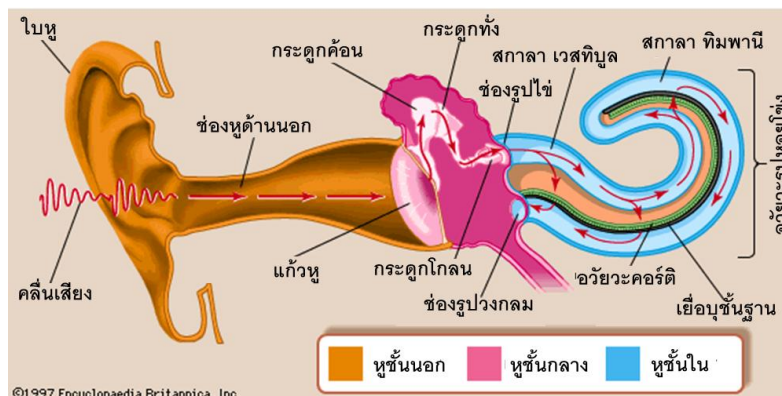
ความเข้มของเสียง หรือความดัง ขึ้นกับแอมพลิจูด (amplitude) หรือความกว้างของลูกคลื่น หรือความแตกต่างระหว่างส่วนของแรงบีบกดโมเลกุล และส่วนที่มีการกระจายตัวของโมเลกุลบางเบา ในระดับที่หูได้ยินเสียงนั้น ยิ่งคลื่นเสียงมีแอมพลิจูดสูง จะยิ่งได้ยินเสียงดังมาก หูของสัตว์ได้ยินเสียงความเข้มในระดับที่ต่างกัน ตั้งแต่เสียงที่เบามาก ๆ อย่างใบไม้ร่วง หรือเสียงดังกระหึ่มของน้ำตก ความดังมีหน่วยเป็นเดซิเบล (decibel, dB) ที่เป็นค่าที่ได้จากขั้นตอนวิธี (algorithm) ที่ใช้สำหรับวัดความดังของเสียง ตั้งแต่เสียงที่อ่อนแรงมากที่สุดที่สัตว์จะสามารถได้ยิน ที่เรียกว่า ค่าระดับกั้นการได้ยิน (hearing threshold) และเนื่องจากค่าที่คำนวณเป็นค่าลอการิทึม ดังนั้น ทุก ๆ 10 เดซิเบล จะมีค่าเป็นการเพิ่มขึ้นของเสียงที่ดังขึ้น 10 เท่า

คุณภาพของเสียง (sound timbre)

คุณภาพของเสียง สามารถแบ่งได้ตามเกณฑ์การปนกันของเสียง (overtones) ที่เป็นการเพิ่มส่วนของระดับเสียง (pitch) หรือสัญญาณเสียง (tone) ในรูปแบบที่เป็นการทับซ้อน (superimposed) การส่งเสียงที่เกิดจากการสั่นของส้อมเสียงจัดเป็นเสียงที่บริสุทธิ์ (pure tone) ไม่มีการแทรกของเสียงอื่น แต่เสียงส่วนใหญ่มักจะไม่มีบริสุทธิ์ ตัวอย่างเช่นการเล่นเครื่องดนตรีหลาย ๆ ชิ้นด้วยตัวโน้ตตัวเดียวกันพร้อม ๆ กัน (โน้ตตัวซี้ที่เกิดจากทริ้มเป็ดมีความแตกต่างจากโน้ตตัวซี้ที่เกิดจากเปียโน) การทับซ้อนกันของเสียงจนเกิดเสียงแตกเป็นการตอบสนองเมื่อได้ยินเสียงหลาย ๆ เสียงในเวลาเดียวกัน ผู้ฟังสามารถแยกเสียงตามคุณลักษณะเฉพาะ เนื่องจากมีการสร้างเสียงที่ซ้อนกันได้เป็นรูปแบบที่หลากหลาย

คลื่นเสียงสามารถเดินทางผ่านตัวกลางอื่น เช่นของแข็ง และของเหลว นอกเหนือจากอากาศ เนื่องจากน้ำมีความกดดันของคลื่นเสียง (compressible) น้อยกว่าอากาศ เสียงจึงมีชีวิตได้ไม่ตายนั่นเอง ส่วนในน้ำ คลื่นเสียงสามารถเคลื่อนที่ได้ด้วยความเร็วถึง 1,500 ม./วินาที เมื่อเปรียบเทียบกับความเร็วที่ในอากาศ ที่มีอัตราเร็วเพียง 340 ม./วินาที อย่างไรก็ตาม บีบอัดที่เข้ามาเกี่ยวข้องกับน้ำจะเป็นอุณหภูมิของน้ำ และความดันอุทกสถิต (hydrostatic pressure) มีผลต่ออัตราเร็ว น้ำยิ่งลึกเท่าไร แรงกดของน้ำที่อยู่ด้านบนยิ่งหนัก การเคลื่อนที่ของคลื่นเสียงยิ่งเคลื่อนที่ไปได้เยอะ เคลื่อนที่อยู่ในน้ำทะเลเองก็มีความสามารถในการดูดซับเอาเสียงที่มีความถี่สูง ในขณะที่คลื่นเสียงที่ต่ำจะไม่ถูกรบกวนโดยโมเลกุลของเกลือ และสามารถเดินทางไปได้ไกลเป็นพัน ๆ กิโลเมตร

บทบาทของหูชั้นนอก และหูชั้นกลาง



รูปที่ 5.91 การแบ่งชั้นภายในช่องหู และทิศทางการเคลื่อนที่ของสัญญาณเสียง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc., 2015)

หูชั้นนอก และหูชั้นกลางจะเปลี่ยนคลื่นเสียงที่ผ่านมาจากอากาศให้เป็นการสั่นสะเทือนของสารน้ำในช่องหูชั้นใน เนื่องจากช่องหูชั้นในมีตัวรับความรู้สึกอย่างพิเศษสำหรับเสียงที่พบในสารน้ำที่บรรจุอยู่ เสียงที่เดินทางผ่านอากาศจะต้องถูกนำเข้าไปในช่องหูชั้นใน ซึ่งส่งผลให้เสียงหมดพลังงาน เนื่องจากมีการเดินทางของคลื่นเสียงจากอากาศไปยังของเหลว โดยหน้าที่นี้เกิดโดยหูชั้นนอก และหูชั้นใน

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม หูส่วนนอกจะประกอบด้วยใบหู (ear; pinna) ท่อนำเสียงด้านนอก (ear canal; external auditory meatus) และแก้วหู (eardrum; tympanic membrane) ใบหูจะเป็นส่วนที่เห็นเด่นชัด

เป็นส่วนที่ยื่นออกมาของแผ่นปิด (flap) กระดูกอ่อน ทำหน้าที่รับเอาคลื่นเสียง และนำทางคลื่นเสียงให้เดินทางเข้ามาตามโพรงในช่องหู ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมส่วนใหญ่จะมีการหมุนของใบหูไปยังทิศทางของเสียงที่ส่งเข้ามาเพื่อให้รับคลื่นเสียงได้มากที่สุด แต่ใบหูของมนุษย์จะเคลื่อนที่แทบไม่ได้

เนื่องจากรูปร่างของใบหูที่มีส่วนสำคัญในการรวบรวมเอาคลื่นเสียงที่มาจากทางด้านหน้า และป้องกันการเข้ามาของคลื่นเสียงจากทางด้านหลัง เพื่อให้สัตว์สามารถแยกได้ว่าเสียงมาจากด้านหน้า หรือด้านหลัง ในสัตว์เลื้อยคลาน ระบบการได้ยินจะไม่ค่อยมีความไวต่อเสียง เนื่องจากมีความตื้นของช่องหูส่วนนอก เป็นแอ่งเล็กๆ ในแต่ละข้างของศีรษะ ในสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก หูจะตั้งอยู่ทางส่วนหลังของศีรษะ และในแมลงจะพบหูที่ส่วนของขาหน้าหรือขาหลัง

การระบุว่าเสียงเข้ามาจากด้านซ้าย หรือขวาจะเกิดได้จาก 2 ประเด็น คือ 1) คลื่นเสียงจะเดินทางมาถึงใบหูข้างที่อยู่ใกล้กับแหล่งกำเนิดเสียงก่อนที่จะไปถึงหูอีกข้างที่อยู่ไกลกว่าเล็กน้อย และ 2) หูข้างที่อยู่ไกลกว่าจะได้ยินเสียงที่มีความเข้มน้อยกว่า (เสียงเบากว่า) หูข้างที่อยู่ใกล้กว่าเนื่องจากศีรษะทำหน้าที่เป็นส่วนกันสำคัญไม่ให้มีการเคลื่อนที่ต่อของคลื่นเสียง ปลาเช่น ปลาคอด มีความสามารถในการบอกแหล่งกำเนิดเสียง แต่ยังไม่ทราบกลไกทำงานที่แน่นอน เปลือกสมองส่วนการได้ยิน (auditory cortex) จะรวบรวมข้อมูลจากแหล่งที่มาทั้ง 2 เพื่อพิจารณาระบุตำแหน่งที่มาของแหล่งกำเนิดเสียง เป็นการยากที่จะระบุตำแหน่งเมื่อได้ยินจากหูเพียงข้างเดียว เมื่อไม่นานมานี้ มีการค้นพบว่า เปลือกสมองส่วนการได้ยินสามารถระบุตำแหน่งของเสียง โดยการตัดสินใจระยะเวลาที่เกิดจากการสร้างกระแสประสาทในรูปแบบที่จำเพาะ (firing pattern) ไม่ใช่การสร้างแผนที่ที่เกิดจากการสร้างกระแสประสาทแบบรวมครั้งเดียวจากหลาย ๆ ที่ (spatially organized map) เช่น เมื่อมีการระเบิดของกระแสประสาทหนึ่งจุดเล็ก ๆ ที่เปลือกสมองส่วนการมองเห็น ที่เกิดแบบจุดต่อจุดจากจุดตาที่ทำให้สัตว์สามารถระบุตำแหน่งของวัตถุที่มันมองเห็นได้

แก้วหูกับการรับเสียง

แก้วหูจะเกิดการสั่นอย่างพร้อมเพรียงกันกับคลื่นเสียงที่เข้ามาจากช่องหูส่วนนอก เนื่องจากเมื่อมีการผ่านเข้ามาของคลื่นเสียง จะเกิดการยึดตัวของเยื่อที่ทางเข้าช่องหูชั้นกลาง ทำให้มีการสั่นเนื่องจากการกระทบกับส่วนของคลื่นเสียงที่หลงผ่านมา เมื่อมีการเปลี่ยนแปลงของความกดดันไม่ว่าจะเพิ่มขึ้น หรือน้อยลงของระดับอากาศที่มาจากคลื่นเสียง จะทำให้แก้วหูที่มีความไวต่อการเปลี่ยนแปลงเกิดการโป่งเข้า และยื่นออกมาอย่างพร้อมเพรียงกับความถี่ของคลื่นเสียงที่เคลื่อนที่ผ่านมา

เนื่องจากแก้วหูมีอิสระต่อการเคลื่อนที่ของคลื่นเสียงที่เข้ามากระทบกับมัน ความดันของอากาศส่วนที่เหลือทั้งด้านหน้า และด้านหลังแก้วหูจะต้องมีค่าเท่ากัน ส่วนที่อยู่ด้านนอกของแก้วหูจะได้รับความกดดันจากชั้นบรรยากาศที่ผ่านมาจากโพรงช่องหู ส่วนที่อยู่ด้านในแก้วหูจะเผชิญหน้ากับช่องว่างของหูชั้นในที่มีกัมมันต์กับชั้นความกดบรรยากาศผ่านส่วนของท่อหู (eustachian (auditory) tube) ที่ต่อเชื่อมส่วนของช่องหูชั้นกลาง กับส่วนของคอหอย (pharynx) โดยปกติท่อหูจะปิด แต่จะถูกดึงให้เปิดขึ้นเมื่อมีการหายใจ และกลืนอาหาร เมื่อเปิดออก จะส่งผลให้ความดันอากาศภายในส่วนหูชั้นกลางเท่ากับความดันอากาศในชั้นบรรยากาศ คือ ความดันระหว่างส่วนหน้า และส่วนหลังของแก้วหูจะกลับมามีค่าเท่ากัน เมื่อมีความดันจากภายนอกเข้ามาในส่วนของช่องหูอย่างรวดเร็ว เช่นการอยู่ในเครื่องบินที่กำลังขึ้น หรือลงจะทำให้แก้วหูโป่ง และเจ็บปวดเมื่อความดันภายนอกเกิดการเปลี่ยนแปลง ในขณะที่ความดันในช่องหูชั้นกลางยังคงเท่าเดิม การเปิดออกของท่อหูเนื่องจากการหายใจจะทำให้ความดันของอากาศทั้ง 2 พากของแก้วหูกลับมามีค่าเท่ากัน ลวดการโค้งงอของแก้วหูเนื่องจากแรงกดกลับมามีอยู่ในตำแหน่งเดิม การติดเชื้อมันสามารถแพร่กระจายเข้าไปในท่อหู และแพร่เข้าไปในช่องหูชั้นกลางได้ การมีสารน้ำคั่งอยู่ในช่องหูชั้นกลางไม่เพียงแต่ทำให้เกิดการเจ็บปวด แต่ยังไปขัดขวางการนำคลื่นเสียงข้ามช่องหูชั้นกลางด้วย

กระดูกหูชั้นกลาง และการรับสัญญาณเสียง

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม หูชั้นกลางจะขนส่งการสั่นสะเทือนคลื่นเสียงผ่านแก้วหูไปยังส่วนของสารน้ำที่หูชั้นใน การขนส่งนี้จะเกิดต่อ ๆ กันเป็นลูกโซ่ตามกระดูกเล็ก (ossicles) 3 ชิ้น ต่อเนื่องกัน คือ กระดูกค้อน (malleus) ทัง (incus) และโกลน (stapes) ที่วางตัวตลอดความยาวของช่องหูชั้นกลาง กระดูกชิ้นแรกคือกระดูกค้อนจะอยู่ติดกับแก้วหู และกระดูกชิ้นสุดท้ายคือ โกลนเชื่อมต่อกับช่องรูปไข่ (oval window) ซึ่งเป็นทางเข้าอวัยวะรูปหอยโข่งที่บรรจุสารน้ำไว้ภายใน เมื่อแก้วหูเกิดการสั่นสะเทือนเพื่อตอบสนองต่อคลื่นเสียง

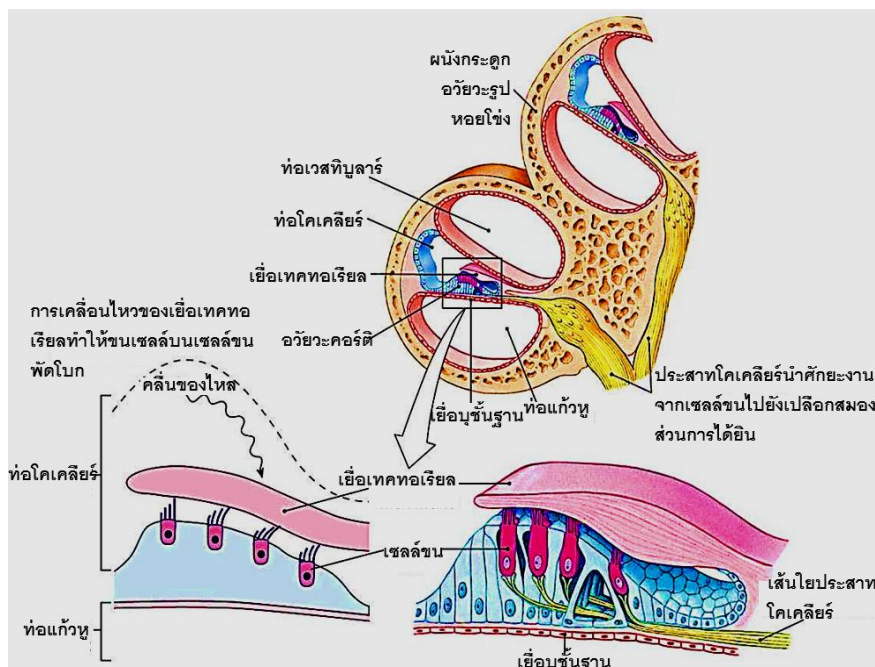
กระดูกชิ้นเล็ก ๆ ที่ต่อกันสามชิ้นจะเริ่มสั่นด้วยความถี่จังหวะเดียวกัน และมีการชนส่งคลื่นเสียงจากส่วนของแก้วหูเข้าไปยังช่องรูปไข่ ความดันที่เกิดขึ้นที่ช่องรูปไข่นี้จะเกิดขึ้นทุกครั้งที่มีการเคลื่อนที่ของคลื่นเสียง ทั้งนี้ เมื่อมีการเปลี่ยนของความดันที่กดมามาก จำเป็นจะต้องมีสารน้ำที่ใช้สำหรับเคลื่อนที่มาก กลไกสำคัญที่ทำให้เกิดการขยายสัญญาณเสียงของระบบกระดูกเล็กทั้ง 3 ชิ้น (ossicular system) ที่เกิดจากความดันของคลื่นเสียงที่มาจากอากาศไปทำให้เกิดการขยายสัญญาณโดยใช้สารน้ำในส่วนของหูชั้นในรูปหอยโข่ง คือ 1) เนื่องจากพื้นผิวของแก้วหูมีขนาดใหญ่กว่าส่วนของช่องรูปไข่เป็นอย่างมาก ความดันจึงเพิ่มมากขึ้น จนคลื่นเสียงสามารถถูกส่งต่อจากแก้วหูไปยังส่วนของช่องรูปไข่ได้ (เพราะ ความดัน = แรง/พื้นที่ผิว) และ 2) ระดับการส่งต่อของกระดูกหูทั้ง 3 ชิ้น ทำให้เกิดแรงกลที่เพิ่มมากขึ้น เมื่อกลไกทั้ง 2 นี้มาทำงานร่วมกัน จะมีผลทำให้เกิดแรงขับเคลื่อนเพิ่มขึ้นมากกว่า 20 เท่า เพียงพอต่อการส่งสัญญาณเสียงไปยังช่องรูปไข่ได้อย่างสูง การเพิ่มขึ้นของความดันนี้เพียงพอต่อการทำให้สารน้ำในอวัยวะรูปหอยโข่งเกิดการเคลื่อนที่

แก้วหูของพวกสัตว์เลื้อยคลาน สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกอย่าง กบ (anuran) และนกจะเชื่อมต่อกับช่องหูส่วนในโดยกระดูกชิ้นเดียว ชื่อว่า คอลัมเมลล่า (columella) ที่ทำหน้าที่ได้เทียบเท่ากับชุดกระดูกเล็ก 3 ชิ้นในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

กระดูกหูเล็กหลายชิ้นในช่องหูชั้นกลางมีการขยับหดตัวเป็นรีเฟล็กซ์เพื่อตอบสนองต่อเสียงดัง (> 70 เดซิเบล) เพื่อให้เกิดการหดตัวแน่นขึ้นของแก้วหู และจำกัดการเคลื่อนที่ของลูกโซ่กระดูกเล็ก 3 ชิ้น การที่โครงสร้างในช่องหูส่วนกลางเคลื่อนที่ลดลงนี้ช่วยป้องกันอันตรายที่จะเกิดจากเสียงดังได้ระดับหนึ่ง

อวัยวะรูปหอยโข่ง

ห้องหูชั้นใน (labyrinth) ประกอบด้วย อวัยวะรับความรู้สึก 2 ระบบ ได้แก่ ระบบสมดุลและการทรงตัว (vestibular system) ซึ่งทำหน้าที่รับรู้การตั้ง และเคลื่อนที่ของส่วนศีรษะดังที่ได้กล่าวมาแล้วข้างต้น และระบบการได้ยิน (auditory system) ซึ่งทำหน้าที่ตรวจจับ และวิเคราะห์เสียง ช่องหูด้านในจะประกอบไปด้วยกระดูกห้องหูชั้นใน (bony labyrinth) ซึ่งภายในจะมีโครงสร้างที่เรียกว่า เยื่อห้องหูชั้นใน (membranous labyrinth) ประกอบอยู่ ส่วนของกระดูกห้องหูชั้นในเป็นชุดของโพรงอูโม่คังที่อยู่ภายในกระดูกพีทรัสเทมโปรอล (petrous temporal bone) ภายในอูโม่คังจะพบส่วนของเยื่อห้องหูชั้นใน อูโม่คังจะถูกล้อมรอบด้วยสารน้ำที่ชื่อว่า เพอริลิมฟ์ (perilymph)



รูปที่ 5.92 ส่วนประกอบของอวัยวะรูปหอยโข่งในห้องหูชั้นใน (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

เยื่อห้องหูชั้นในจะมียูตลอคความยาวของกระดูกห้องหูชั้นใน และบรรจุสารน้ำที่ชื่อว่า เอนโดลิมพ์ (endolymph) ไว้ ส่วนที่เกี่ยวข้องกับการทรงตัว และการได้ยินในห้องหูชั้นในจะติดต่อกัน และส่วนของเยื่อที่ทอดยาวภายในโพรงกระดูกนั้น ถูกออกแบบมาให้เหมาะกับทั้ง 2 ระบบการรับรู้ ส่วนที่ใช้ในการรับรู้ความรู้สึกของห้องหูชั้นในมีความซับซ้อน คือ อวัยวะรูปหอยโข่ง

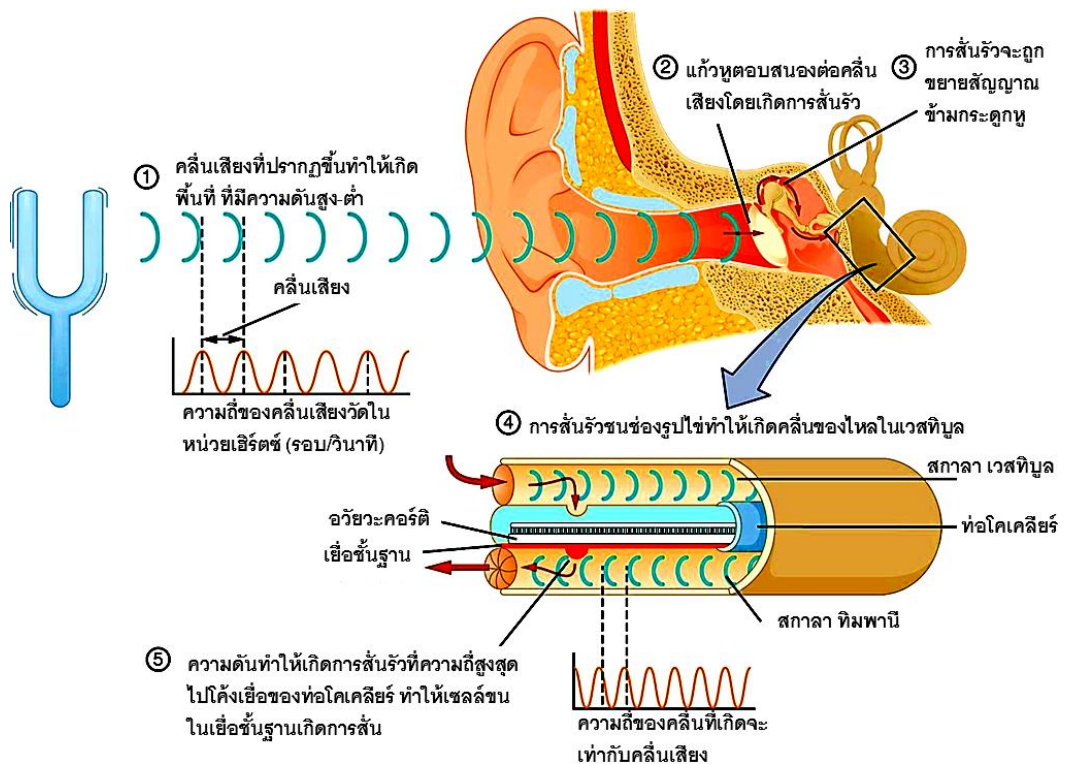
ส่วนของอวัยวะรูปหอยโข่งในห้องหูชั้นในจะขด มีลักษณะเหมือนเปลือกหอย หากเราสามารถที่จะคลายส่วนที่ขดให้เป็นเส้นตรงได้ แล้วตัดตามแนวขวางตลอดแนวความยาวได้ จะพบว่า มีการแยกกันของเยื่อเป็น 2 ส่วน คือ ชั้นฐาน (basilar) และเรสเนอร์ (Reissner's) ทำให้แบ่งอวัยวะรูปหอยโข่งออกได้เป็น 3 ช่อง (scala) ส่วนบนสุด เป็นชั้นที่ตั้งของสกาลา เวสทิบูล (scala vestibule) และส่วนล่างสุดเรียก สกาลา ทิมพานี (scala tympani) ที่บรรจุเพอริลิมพ์ ส่วนชั้นกลางเป็นชั้นที่มีการยึดตัวได้เรียกว่า สกาลา มีเดีย (scala media) หรือท่อโคเคลีย (cochlear duct) ที่เกิดจากเยื่อของห้องหูชั้นใน และบรรจุเอนโดลิมพ์ไว้ภายใน

เยื่อชั้นฐาน (basilar membrane) ทำหน้าที่เป็นฐานของสกาลามีเดีย และส่วนบนของเยื่อชั้นนี้จะมีเส้นขนที่เป็นส่วนรับรู้ความรู้สึกของการได้ยินเรียกว่า อวัยวะคอร์ติ (organ of Corti) ส่วนชั้นที่มีลักษณะคล้ายเจลละตินที่ปกคลุมบนเส้นขน หรืออวัยวะคอร์ติเรียกว่า เยื่อเทคทอเรียล (tectorial membrane) โครงสร้างที่อยู่ภายในอวัยวะรูปหอยโข่งจะเป็นดั่งที่ได้กล่าวแล้วตลอดทั้งความยาวของโครงสร้าง ยกเว้น ส่วนปลายของโครงสร้างที่อยู่ห่างจากช่องรูปไข่ที่สุด จะเกิดการเชื่อมต่อกันของสกาลาเวสทิบูล และสกาลาทิมพานี

อวัยวะรูปหอยโข่งเปลี่ยนคลื่นเสียงให้เป็นกระแสประสาทของประสาทการได้ยิน

อวัยวะคอร์ติทำหน้าที่เป็นตัวกลางในการเปลี่ยนคลื่นเสียงให้เป็นศักยะงาน เซลล์เส้นขนที่รับรู้ความรู้สึกของอวัยวะคอร์ติจะมีโครงสร้าง และหน้าที่เหมือนกับเซลล์เส้นขนของส่วนอวัยวะรับรู้ความรู้สึกการวางท่าทาง (vestibular sensory organs) โดยเซลล์เส้นขนจะประสานประสาทบนเซลล์ประสาทรับรู้ความรู้สึกที่มารวมกันเป็นส่วนของอวัยวะรูปหอยโข่งของเส้นประสาทการได้ยิน (vestibulocochlear nerve) ที่วิ่งไปที่นิวเคลียสของก้านสมอง (brain stem's cochlear nuclei) โดยตัวเซลล์ของเซลล์ประสาทรับรู้ความรู้สึกนี้จะอยู่ในปมประสาทสไปรัล (spiral ganglion) เสียงจะทำให้เซลล์เส้นขนเกิดการโค้งตัวทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของความถี่ของศักยะงานบนเส้นใยในประสาทการได้ยิน

คลื่นเสียงที่มาจากภายนอกจะถูกรวบรวมโดยหูชั้นนอก และทำให้เกิดการสั่นสะเทือนของแก้วหู การสั่นของแก้วหูจะส่งตรงต่อมายังส่วนของหูชั้นกลางด้วยการเคลื่อนที่ของกระดูกเล็ก ทำให้เกิดการสั่นสะเทือนแบบเดียวกันที่ส่วนของช่องรูปไข่ของอวัยวะรูปหอยโข่ง เมื่อช่องรูปไข่เกิดการสั่น พลังงานเสียงจะถูกส่งลงไปยังทางด้านล่างผ่านส่วนของเพอริลิมพ์ของสกาลา เวสทิบูล แล้ววิ่งต่ำลงไปอีกผ่านเอนโดลิมพ์ของสกาลามีเดีย จนถึงเยื่อชั้นฐาน พลังงานที่เกิดขึ้นจะถูกส่งเป็นชุดคลื่นต่อเนื่อง เริ่มตั้งแต่จุดเริ่มต้นซึ่งอยู่ใกล้ ๆ กับฐานของเยื่อชั้นฐาน (ส่วนที่อยู่ใกล้กับช่องรูปไข่มากที่สุด) และเคลื่อนที่ไปเรื่อย ๆ ตลอดความยาวของมัน เหตุการณ์ที่เกิดขึ้นเหมือนกับแกว่งแส้ที่ปลายข้างหนึ่งเป็นอิสระ แต่อีกข้างถูกตรึงยึดไว้กับที่ นั่นคือ เมื่อมีการเคลื่อนที่ของคลื่นเสียงเคลื่อนที่ไปยังส่วนของเยื่อชั้นฐานที่มีความยืดหยุ่น สามารถเคลื่อนขึ้นลงได้ เนื่องจากอวัยวะคอร์ติอยู่บนเยื่อชั้นฐาน การเคลื่อนที่ขึ้นลงของคลื่นเสียงทำให้เกิดการแยกออกของขนเซลล์ที่เซลล์เส้นขนให้ลูไปด้านหลัง ทำให้เกิดการต้านกับส่วนที่อยู่ด้านล่าง และส่วนของเยื่อเทคทอเรียลที่ปกคลุมอยู่ด้านบน เกิดการหลังของสารส่งผ่านประสาทจากเซลล์เส้นขนที่อยู่บนเซลล์ประสาทสมองเส้นที่ 8 (ประสาทสมองการได้ยิน) และเกิดการสร้างศักยะงาน ในเซลล์ประสาท ทำให้อวัยวะคอร์ติมีการเหนี่ยวนำให้พลังงานเสียงกลายเป็นกิจกรรมของเซลล์ประสาทได้ เมื่อความสูงของคลื่นเสียงที่มาจากสิ่งแวดล้อมเพิ่มขึ้น (โดยทั่วไป คือ การที่เสียงดังขึ้น) จะทำให้มีการเปลี่ยนตำแหน่งของเยื่อชั้นฐานในระยะทางที่ไกลกว่า เป็นการเข้ารหัสความเข้มของเสียงของระบบประสาท



รูปที่ 5.93 กระบวนการรับรู้เสียงของหูชั้นใน (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)

การถอดรหัสความถี่คลื่นเสียงของอวัยวะรูปหอยโข่ง

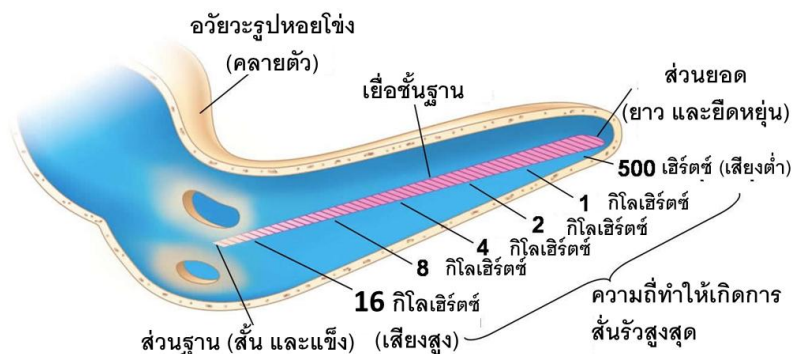
คุณสมบัติทางกายภาพของเยื่อชั้นฐานไม่ได้เหมือนกันตลอดความยาวดังที่กล่าวมาแล้วข้างต้น โดยลักษณะของโครงสร้างที่แคบ และค่อนข้างจะแข็งที่ส่วนฐาน (ใกล้กับช่องรูปไข่) และมีการขยายกว้าง และยืดหยุ่นมากขึ้นในส่วนยอดของโครงสร้าง ดังนั้น สมบัติการสะท้อนของเยื่อชั้นนี้ ไม่ได้มีความพร้อมเพรียงกัน ส่วนที่อยู่ใกล้กับฐานจะถูกแทนที่โดยเสียงที่มีความถี่สูง ในขณะที่เสียงที่มีความถี่ต่ำลงจะถูกแทนที่ตรงบริเวณใกล้ ๆ กับส่วนยอด เนื่องจาก อวัยวะคอร์ติวางอยู่บนเยื่อชั้นฐาน เสียงที่มีความถี่สูงจะมีผลต่อเซลล์เส้นขน และมีส่วนเกี่ยวข้องกับเซลล์ประสาทของประสาทสมองการได้ยินคู่ที่ 8 ที่อยู่ใกล้กับส่วนฐานของเยื่อ เมื่อความถี่ของคลื่นเสียงลดลง เซลล์เส้นขน และเซลล์ประสาทจะถูกกระตุ้นตรงส่วนที่อยู่ใกล้ส่วนยอด เมื่อพิจารณาจากความสัมพันธ์ระหว่างความถี่ของคลื่นเสียง และส่วนของอวัยวะรูปหอยโข่งที่ถูกกระตุ้นด้วยความถี่ อวัยวะรูปหอยโข่งจึงถูกเรียกว่า เป็นพวกที่ถูกควบคุมด้วยระดับเสียง (tonotopic organization) คือ ระบบประสาทเริ่มมีการถอดรหัสความถี่ของเสียงที่วิ่งมาจากแหล่งกำเนิดจนถึงเซลล์เส้นขนรับความรู้สึก และเซลล์ประสาทที่ล้าแล้วแต่มีผลมาจากเสียง

เมื่อเกิดการส่งกระแสประสาทผ่านการเกิดศักยะงานภายในอวัยวะรูปหอยโข่ง จนเกิดการส่งกระแสประสาทได้ตลอดความยาวของอวัยวะรูปหอยโข่งที่เป็นส่วนของเส้นประสาทสมองคู่ที่ 8 จนถึงส่วนของโคเคลียร์นิวเคลียส (cochlear nuclei) ในก้านสมองส่วนท้ายแล้ว เซลล์ประสาทจะเกิดการประสานประสาทในรูปแบบที่ต่อเนื่องเป็นทอด ๆ จนไปถึงส่วนของซูพีเรียร์โอลิวารี นิวเคลียส (superior olivary nucleus) อินฟีเรียร์ คอลลิคูลัส (inferior colliculus) ของสมองส่วนกลาง ต่อไปยังมีเตียลเจนิคูลา นิวเคลียส (medial geniculate nucleus) ของทาลามัส และสุดท้ายตรงไปยังเปลือกสมองส่วนการได้ยินของกลีบขมับ การรับรู้ถึงเสียงในขณะที่สัตว์มีสติจะเกิดขึ้นที่ส่วนของเปลือกสมองใหญ่ เนื่องจากการเชื่อมต่ออย่างหนาแน่นของเซลล์ประสาทเช่นทรลอคอดิทอริ (central auditory neuron) ข้ามเส้นกึ่งกลาง ข้อมูลที่เริ่มจากส่วนของโคเคลียร์นิวเคลียสในด้านเดียวกับที่คลื่นเสียงเข้า มากกว่าส่วนตรงกันข้าม แต่ละนิวเคลียสของวิถีการได้ยิน (auditory pathway) จะเกิดสัญญาณแบบขึ้นกับการปรากฏของระดับเสียง (tonotopic representation) แต่มีความจำเพาะตามลักษณะของเสียงเอง ตัวอย่างเช่น ซูพีเรียร์โอลิวารี นิวเคลียสมีบทบาทสำคัญในการตัดสินใจว่า เสียงที่เราได้ยินมาจากฝั่ง

โหนดของศีรษะ ในขณะที่มีเดี่ยลเจนิคูลาท นิวเคลียส จะทำหน้าที่ในการตัดสินใจ หรือตรวจจับความถี่ที่รวมกันของเสียง และรูปแบบในเชิงเวลาระหว่างเสียง



รูปที่ 5.94 ลำดับขั้นตอนในการได้ยินเสียง (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax, 2016)



รูปที่ 5.95 ระดับการได้ยินเสียงภายในช่องหู (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

หูของแมลง (insect ears)

การได้ยินเสียงของแมลงส่งผลต่อพฤติกรรมต่าง ๆ มากมาย รวมถึงพฤติกรรมทางสังคม (social behavior) และการสื่อสาร (communication) ระหว่างแมลงเพศตรงกันข้าม ในจิ้งหรีด ขาหน้าคู่แรกที่ส่วนช่องอก (prothoracic walking legs) จะมีอวัยวะที่เกี่ยวข้องกับการรับเสียงซึ่งเป็นส่วนที่แปลงมาจากท่อลม (modified trachea) ในทางตรงกันข้าม หูของตั๊กแตนป่าทั้งสามจะอยู่ที่ขาหน้าคู่แรกของส่วนท้อง และประกอบด้วยส่วนของช่องหายใจ (spiracle) เซลล์รับความรู้สึกจะเข้ามารวมกลุ่มกันเพื่อให้เป็นโครงสร้างที่เรียกว่า แก้วหู (tympanum) ซึ่งมีโครงสร้างเทียบได้กับเยื่อแก้วหูในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ส่วนของแก้วหูจะสัมผัสกับอากาศทั้ง 2 ข้างของเยื่อ และเช่นเดียวกับในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม การเปลี่ยนแปลงของแรงกดอากาศทำให้เกิดคลื่นเสียงที่

ทำให้เกิดการสั่นของแก้วหูที่จะไปกระตุ้นตัวรับความรู้สึกที่จำเพาะให้เกิดการสร้างศักยะงาน เพื่อส่งกระแสประสาท หรือข้อมูลให้เข้าไปในระบบประสาทส่วนกลาง เวลาที่ใช้ในการนำข้อมูลที่เกี่ยวข้องกับเสียงในรูปของคลื่นเสียงไปยังแก้วหูทั้งซ้าย และขวานั้นขึ้นอยู่กับชนิดของแหล่งกำเนิดเสียง จึงสามารถใช้ในการบ่งชี้ชนิดของแหล่งที่มาของเสียง และเนื่องจากมีความเกี่ยวข้องกับระบบทางเดินหายใจ เมื่อเสียงเดินทางมายังด้านหนึ่งของแก้วหูไม่ว่าจะเป็นข้างซ้ายหรือขวา จะเกิดการกระจายไปตลอดทั้งตัว และทำให้แก้วหูฝั่งตรงข้ามเกิดการสั่น เนื่องจากการส่งแรงมาจากภายในร่างกาย เป็นที่น่าสนใจตรงที่ นอกจากจะสามารถแยกความสูง-ต่ำของเสียง เหมือนที่พบในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมแล้ว อวัยวะที่ใช้ในการรับเสียงของแมลงนี้ยังมีความพิเศษในการพิจารณาถึงรูปแบบ ระยะเวลา และความเข้มของคลื่นเสียง

ภาวะหูหนวก

การเกิดภาวะหูหนวกในทางคลินิกพบว่า เกิดจากการสูญเสียความสามารถในการขนส่งคลื่นเสียงจากหูส่วนนอกไปยังหูส่วนกลาง (conduction deafness) หรืออาจเกิดจากความบกพร่องของเซลล์เส้นขนของอวัยวะรูปหอยโข่ง หรือเส้นใยประสาทคู่ที่ 8 (nerve deafness) ทำให้การให้ข้อมูลเกี่ยวกับเสียงจากจากหูข้างหนึ่งจะกระจายไปยังทั้งระบบประสาทส่วนกลางทั้ง 2 ข้าง การเสียหายของระบบการได้ยินในสมองเพียงข้างเดียวจะส่งผลให้เกิดความยากในการรับรู้เสียง และทิศทางการได้ยินเมื่อทำการทดสอบ ในทางสัตวแพทย์ ภาวะหูหนวกในสัตว์เล็กมักเกิดจากความผิดปกติที่มีมาแต่กำเนิด และมักเกี่ยวข้องไปกับการแยกแยะสีของลูกตา ซึ่งส่วนใหญ่ยาปฏิชีวนะ ยาขับปัสสาวะ และยาต้านมะเร็งมักจะมีความสามารถในการทำลายหูในส่วนของอวัยวะรูปหอยโข่ง

การรับความรู้สึกทางเคมี (chemoreception)

การรับรส และการรับกลิ่น (taste and smell)

การรับความรู้สึกของสารเคมีจากสิ่งแวดล้อมเป็นการรับความรู้สึกที่มีมาตั้งแต่ดึกดำบรรพ์ พบได้ตั้งแต่สิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวเช่นเดียวกับในสัตว์ทุกชนิด ตัวรับรส ตัวรับกลิ่นของสัตว์ และตัวรับความรู้สึกจากภายในจำนวนมากมีลักษณะเป็นตัวรับความรู้สึกทางเคมี ที่สร้างกระแสประสาทเมื่อมีการจับกับตัวรับของตัวกระตุ้นสารเคมีจากสิ่งแวดล้อม หน้าที่ของตัวรับความรู้สึกจากภายใน เช่นตัวรับรู้ความดัน และองค์ประกอบของสารเคมีในกระแสเลือดจะถูกนำมาอธิบายในบทเรียนต่อไป ในบทเรียนนี้จะเริ่มที่ตัวรับความรู้สึกจากภายนอกที่เกี่ยวข้องกับการรับรส (gustation) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการตรวจสอบโมเลกุลในวัตถุที่มีการสัมผัสกับร่างกาย หรือการรับรู้กลิ่น (olfaction) ซึ่งเป็นการตรวจจับโมเลกุลที่หลั่งออกมาจากวัตถุที่อยู่นอกตัวก่อน การรับความรู้สึกจากสารเคมีสามารถเกิดขึ้นที่ผิวหนัง หรืออวัยวะพิเศษ อย่างหนวดของแมลง (antennae) และออลแฟกทอรีบัลบินในโพรงจมูกของสัตว์มีกระดูกสันหลัง ที่หายใจรับอากาศเข้าสู่ร่างกาย

การรับรส และกลิ่นของอาหารที่กินเข้าไปในสัตว์บางสปีชีส์สามารถส่งผลต่อการลี้ภัยของน้ำย่อยในกระเพาะ และกระตุ้นความอยากอาหาร ทำให้สามารถจำกันได้ ในสัตว์หลาย ๆ สปีชีส์ นอกจากนี้การกระตุ้นตัวรับกลิ่น และรส จะกระตุ้นให้เกิดความพึงใจ หรือความรังเกียจ (พบอย่างน้อยในมนุษย์) ดังนั้น การรับรู้สารเคมีทำให้เกิดจุดตรวจสำหรับการควบคุมทางคุณภาพ เพื่อประเมินความเหมาะสมสำหรับการกิน

การรับรู้กลิ่น มีความแตกต่างผันแปรกันไปในสัตว์แต่ละสปีชีส์ ตัวอย่างเช่น ในมนุษย์จะมีความสามารถในการรับกลิ่นต่ำ และไม่ได้มีความสำคัญมากมายต่อพฤติกรรมทางธรรมชาติเมื่อเปรียบเทียบกับสัตว์อื่น สัตว์ปีกเองก็มีความสามารถในการรับกลิ่นที่ผันแปรกันไป นกทะเล (pelagic birds) บางชนิดถูกเชื่อว่าไม่มีส่วนที่รับรู้กลิ่นแม้แต่น้อย แต่สามารถรับรู้กลิ่นของไดเมทิลซัลไฟด์ (dimethylsulfide: DMS) แม้จะอยู่ไกลออกไป 4 กิโลเมตร ที่ทำให้ค้นหาพวกแพลงก์ตอนสัตว์ อย่างเช่นพวกลูกกุ้ง กุ้งเล็ก ๆ ที่มันกินเป็นอาหาร นกนางแอ่นคางขาว (white-chinned petrels) สุนัขพันธุ์ปลัดขานด์เองก็สามารถรับรู้กลิ่นไดเมทิลซัลไฟด์ พวกนกแร้ง และนกกีวี่ก็สามารถรับรู้แหล่งอาหารโดยการรับกลิ่น และมีส่วนที่รับรู้กลิ่นพัฒนาจนมีขนาดใหญ่ในสมอง

กลิ่นช่วยให้สัตว์สามารถค้นหาทิศทาง หาวัง หาเหยื่อ หรือหลีกเลี่ยงสัตว์ผู้ล่า รวมทั้งการได้กลิ่นเพศตรงกันข้ามในช่วงฤดูผสมพันธุ์ ตัวอย่างเช่นสัตว์บางชนิดสามารถหาเหยื่ออย่างพวกหอยทากได้ โดยการตรวจจับหาเปลือกกระดองปู และการเรียกหนอนตัวอ่อนให้เข้ามาอยู่ในเพรียง (barnacles) ปูสามารถตรวจจับ

สารชีวภาพทุกชนิดที่มันต้องใช้ในการดำรงชีวิต รวมทั้งปิโตรเลียม ไฮโดรคาร์บอน และกลิ่นของเนื้อสัตว์ที่เน่าแล้ว

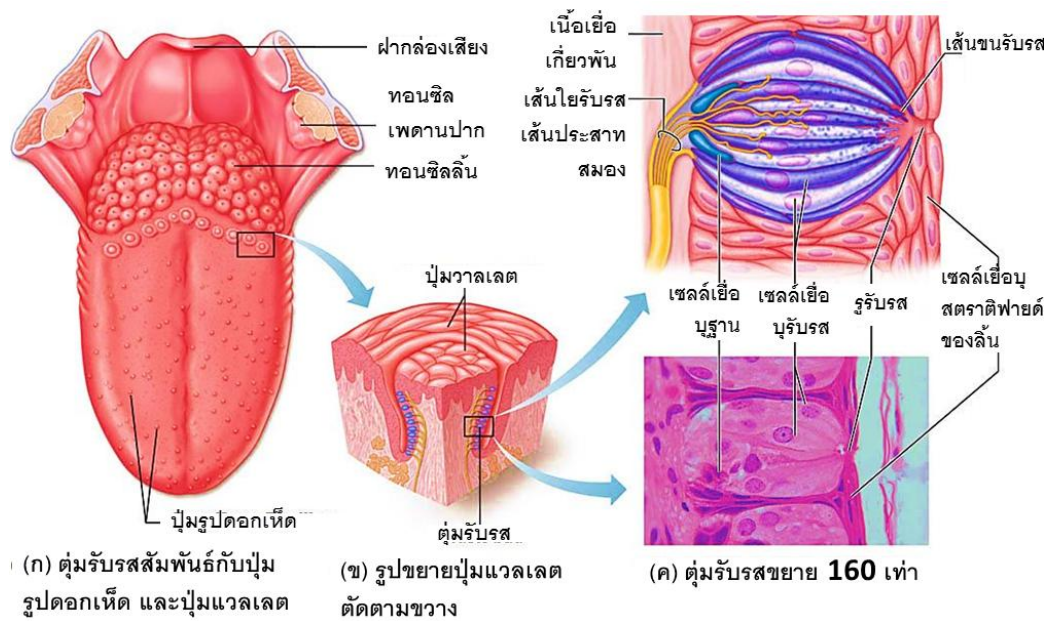
ในแมลงที่อยู่กันเป็นสังคม ไม่ว่าจะเป็นมด ผึ้ง และปลวก การสื่อสารกันด้วยกลิ่นมีความสำคัญต่อการอยู่รอดในสังคมที่ซับซ้อน ต่อมาในรูปร่างกายสร้างสารเพื่อสื่อสารระหว่างแมลงจะเป็นสารเคมีที่ระเหยได้เข้าสู่สิ่งแวดล้อม สารที่จัดเป็นสัญญาณกลิ่น (olfactory signal) นี้เรียกว่า ฟีโรโมน (pheromones) ซึ่งเป็นสารเคมีที่มีน้ำหนักเบาประกอบด้วย อนุภาคคาร์บอน 5-20 อะตอมที่จะถูกส่งผ่านไปยังสัตว์ตัวอื่น เพื่อกระตุ้นให้เกิดการแสดงออกของการตอบสนองทางด้านพฤติกรรม หรือทางด้านสรีระ ฟีโรโมนจะทำหน้าที่อย่างทรงพลังในการควบคุมพฤติกรรมทางสังคม และการสืบพันธุ์ของทั้งสัตว์มีกระดูกสันหลัง และไม่มีกระดูกสันหลัง ในแมลง ฟีโรโมนสามารถทำให้เกิดการแสดงออกทางพฤติกรรมไม่ว่าจะเป็น การเตือนอันตราย (alarm reaction) การเคลื่อนที่ และการกำหนดทิศทาง (orientation) การบินว่อนเป็นกลุ่มเพื่อการจับคู่ผสมพันธุ์ (swarming) การหาแหล่งอาหาร (food source tracking) การต่อสู้ และการจดจำสมาชิกในรัง ฟีโรโมนชนิดแรกที่ถูกค้นพบ คือ บอมบิคอล (bombykol) ที่หลั่งออกมาเพื่อเรียกมอดตัวผู้ให้มาผสมพันธุ์ ตัวรับสารเคมีในแมลงมีความไวต่อการจับกับลิแกนด์ที่จำเพาะ การจับกันของฟีโรโมนเพียง 1 โมเลกุลบนตัวรับที่อยู่บนส่วนของหนวดมอดยิบซีตัวผู้สามารถกระตุ้นให้เกิดการส่งกระแสประสาทจากศักยะงาน และการที่สารเคมี 1 โมเลกุลสามารถกระตุ้นให้เกิดการแสดงออกทางพฤติกรรมได้ จัดว่าเกิดจากความไวรับของแมลงวันตัวผู้ที่บินต้านกระแสลม เพื่อให้เกิดการบินน้อยที่สุด และพบตัวเมียเพื่อผสมพันธุ์

การรับรส (taste sensation)

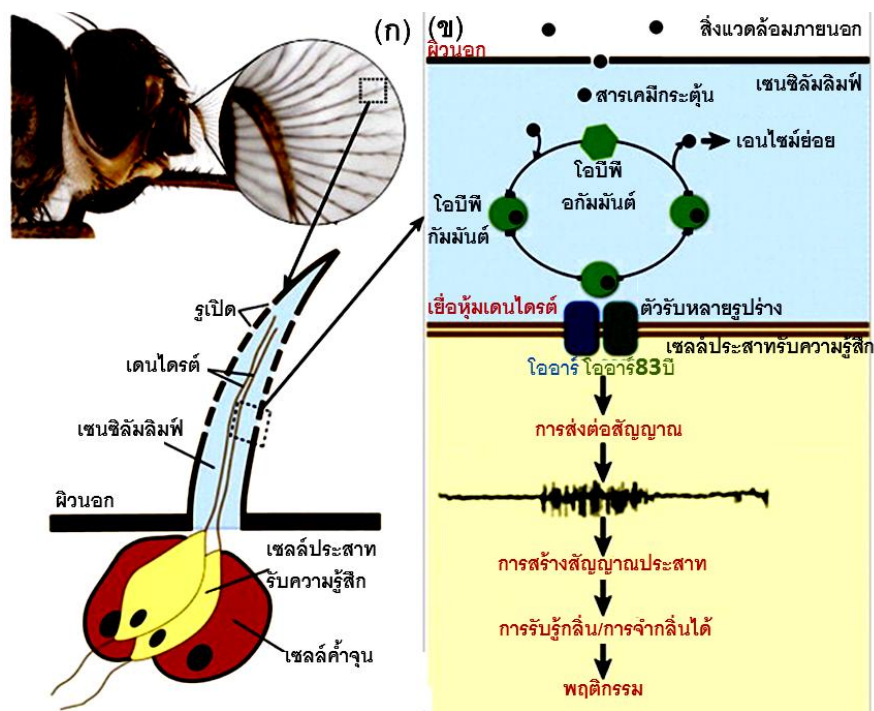
การรับรสจะถูกถอดรหัสโดยรูปแบบของกิจกรรมจากตัวรับรสหลายชนิด ในสัตว์มีกระดูกสันหลัง ตัวรับรสทางเคมีของรสชาติ (gustatory) ที่ถูกบรรจุอยู่ในตุ่มรับรส (taste buds) ซึ่งมีจำนวนอยู่ถึง 9,000 ตุ่มในมนุษย์ ที่กระจายอยู่ทั้งในช่องปากบน และลำคอ แต่ส่วนที่พบเป็นเปอร์เซ็นต์สูงสุดอยู่ที่ผิวของลิ้นส่วนบน ส่วนสุกร และกระต่ายพบจำนวน 15,000 ตุ่ม ในกิ้งก่ามี 550 ตุ่ม และในไก่มีเพียง 24 ตุ่ม ในสัตว์สี่ขี้อื่น เช่นแมว และปลา จะมีตุ่มรับรสตั้งอยู่บนผิวส่วนต่าง ๆ ของร่างกาย และมีจำนวนมากกว่า 100,000 ตุ่ม ในปลากระดูกแข็งส่วนมากจะพบตุ่มรับรสที่ปาก คอหอย และแก้มเหงือก (gill arches) ตุ่มรับรสที่อยู่นอกช่องปากช่วยในการตรวจจับ และดักอาหาร ในขณะที่ตุ่มรับรสที่อยู่ในช่องปากจะทำหน้าที่เหมือนสัตว์ที่หายใจเอาอากาศเข้าโดยทั่วไป ตุ่มรับรสจะประกอบไปด้วย เซลล์ตัวรับรสรูปร่างยาว ปลายเรียวแหลมเป็นกระสวย ประมาณ 50 เซลล์ บรรจุอยู่ในเซลล์ค้ำจุนที่เรียงรายเหมือนกลีบของผลส้ม แต่ละตุ่มรับรสจะมีรูเปิดเล็ก ๆ (taste pore) ซึ่งจะยอมให้สารน้ำที่อยู่ในปากเดินทางเข้าไปสัมผัสกับผิวของเซลล์ตัวรับที่อยู่ภายใน

ในแมลง โครงสร้างพิเศษที่ยื่นออกมาจากผิวเคลือบคิวทิน (cuticle) เรียกว่า เซนซิลลา (sensilla) ที่ยอมให้มีการจับกับโมเลกุลตัวสื่อที่ส่วนท้ายของเซลล์ตัวรับความรู้สึกผ่านทางช่องว่างเล็ก ๆ

ในแมลงวัน และมอด ตัวรับสารเคมีจะตั้งอยู่ที่ส่วนที่มีลักษณะเป็นเส้นขนยื่นออกมาจากปล้องสุดท้ายของขาพอ ๆ กับส่วนปลายของปากดูด (proboscis) ที่ใช้ในการดูด และกินอาหาร การได้รับตัวกระตุ้นที่เหมาะสมจะทำให้เกิดการยืดของปากดูด ส่งผลให้เกิดพฤติกรรมกินและดื่ม ส่วนของเดนไดรต์จะมีตัวรับความรู้สึกที่ยื่นไปที่ส่วนยอดของแต่ละเซนซิลลา ในแมลงบางสปีชีส์ เช่นมด ผึ้ง และตัวต่อ อวัยวะรับรสจะอยู่ที่ส่วนของหนวด ซึ่งแมลงที่มีการรับความรู้สึกทางเคมีจะมีเพื่อพฤติกรรมกินอาหาร การผสมพันธุ์ การเลือกแหล่งที่อยู่ และเกี่ยวข้องกับความสัมพันธ์ระหว่างปรสิต กับตัวให้อาศัย (host)



รูปที่ 5.96 โครงสร้างของตุ่มรับรส (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

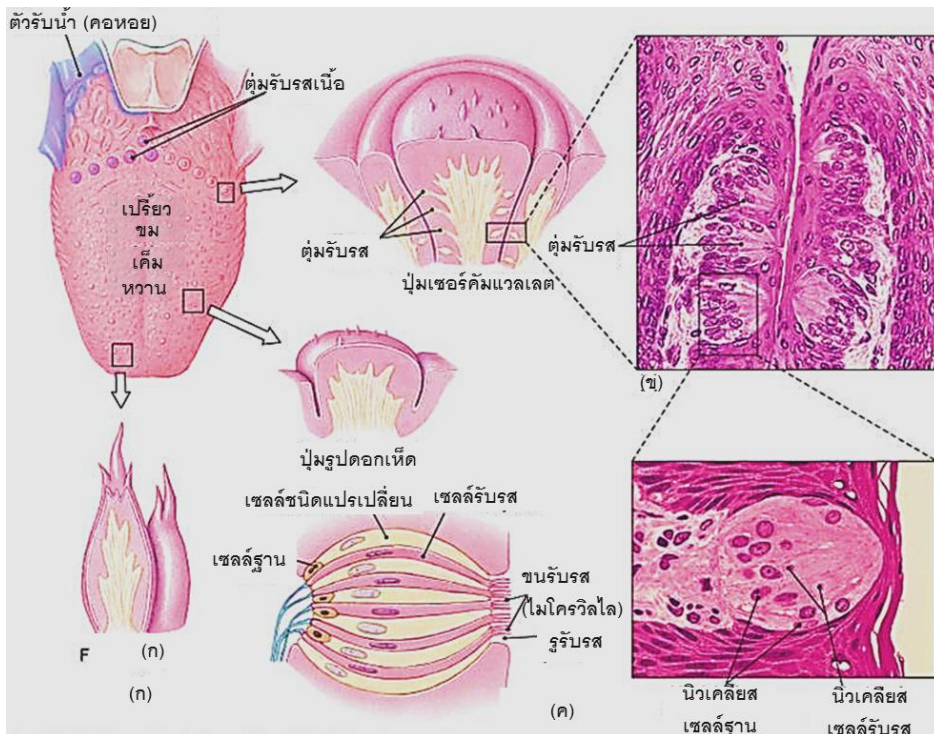


รูปที่ 5.97 เซนซิลลาของแมลง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Masiga, Obiero, Macharia, Mireji และ Christoffels, 2014)

เซลล์รับรสในสัตว์มีกระดูกสันหลังพัฒนามาจากเซลล์เยื่อบุที่มีส่วนยื่นล้ำ หรือไมโครวิลไลที่ยื่นออกมาผ่านรูเปิดตุ่มรับรส มีการเพิ่มพื้นที่ผิวเพื่อให้สามารถรับกับสิ่งที่ผ่านเข้ามาในช่องปากปริมาณมาก เยื่อหุ้มเซลล์ตรงส่วนวิลไลจะเป็นตำแหน่งที่มีตัวรับที่เลือกจับโมเลกุลของสารเคมีอยู่ มีเพียงสารเคมีที่อยู่ในสารละลายไม่ว่าจะเป็นการกินของเหลว หรือของแข็งที่ต้องละลายในน้ำลายก่อนจึงจะยึดจับกับเซลล์ตัวรับ และกระตุ้นให้เกิดการรับรู้รสขึ้น การจับของสารที่กระตุ้นให้เกิดความรู้สึกในแง่รสชาติ (tastant) กับตัวรับที่เซลล์ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของประจุที่ประตูไอออน เกิดการเป็นลดลงของศักย์ตัวรับ ซึ่งก็คือ การเริ่มต้นให้เกิดศักยะงานที่ส่วนปลายแอกซอนของเส้นใยประสาทรับความรู้สึก ที่เซลล์ตัวรับไปประสานประสาทด้วยนั่นเอง

ตุ่มรับรสส่วนมากจะถูกห่อหุ้มอย่างดีเพื่อป้องกันไม่ได้รับสัมผัสกับสิ่งที่มากระตุ้นโดยตรง แต่ด้วยสมบัติหน้าที่ของเซลล์รับรส ก็มีโอกาสบ่อยครั้งที่จะได้สัมผัสกับสารเคมีที่เข้ามาในช่องปากโดยตรง ในขณะที่เซลล์ตัวรับที่ลูกตา และในหูชั้นในไม่สามารถสร้างทดแทนใหม่ได้ แต่เซลล์รับรสกลับมีอายุขัยเพียง 10 วันในมนุษย์ เซลล์เยื่อใยที่อยู่ล้อมรอบตุ่มรับรสจะมีการเปลี่ยนรูปร่างเป็นเซลล์ค้ำจุนก่อนในครั้งแรก จากนั้นจะเปลี่ยนเป็นเซลล์ที่ทำหน้าที่รับรสในเวลาต่อมา ซึ่งกระบวนการนี้เกิดขึ้นมาอย่างต่อเนื่อง เพื่อให้ลิ้นมีตุ่มรับรสอยู่ตลอดเวลา

ส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับความรู้สึกของเส้นประสาทสมองหลาย ๆ เซลล์จะเข้ามาประสานประสาทกับตุ่มรับรสในหลาย ๆ ส่วนของช่องปาก สัญญาณการรับความรู้สึกเข้าจะถูกส่งไปในรูปของศักยะงานผ่านกระบวนการประสานประสาทแล้วไปสิ้นสุดที่ก้านสมอง และทาลามัส แล้วส่งต่อไปตรงส่วนรับรสของเปลือกสมองส่วนกลีบขมับ (cortical gustatory area) ซึ่งจัดว่าเป็นพื้นที่ที่เกี่ยวข้องกับการรับรสของลิ้น (tongue area) ที่เปลือกสมองรับความรู้สึกทางกาย และวิธีการส่งความรู้สึกเข้าของการรับรสเองก็ไม่เหมือนกับการรับความรู้สึกอื่น ๆ ทั้งนี้เพราะ วิถีประสาทรับรสไม่มีการข้ามไปยังอีกฟากของสมองตั้งแต่เริ่มแรก ก้านสมองเองทำหน้าที่ในการส่งเส้นใยประสาทต่อไปยังส่วนของต่อมใต้สมองส่วนล่าง และระบบลิมบิก (limbic system) เพื่อผลทางด้านความรู้สึกพึงใจ หรือไม่พึงใจ แล้วก่อให้เกิดการแสดงออกของพฤติกรรมที่เกี่ยวข้องกับการรับรสและกลิ่น



รูปที่ 5.98 ตำแหน่งของตุ่มรับรสชนิดต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

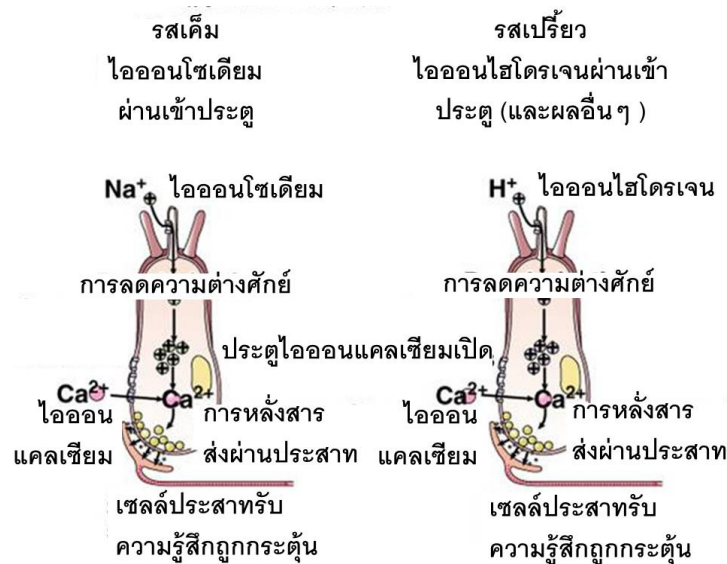
มนุษย์สามารถแยกรสชาติที่แตกต่างกันได้หลายพันรสชาติ เชื่อกันว่าทุกรสชาติเกิดจากการผสมผสานกันของการรับรส 5 ชนิดที่จัดเป็น รสชาติปฐมภูมิ (primary tastes) ได้แก่ รสเค็ม เปรี้ยว หวาน ขม และรสเนื้อ แต่ละเซลล์ตัวรับจะมีการตอบสนองต่อรสชาติในระดับที่ต่างกันไป แต่โดยทั่วไป จะมีการตอบสนองต่อรสชาติพื้นฐานตามชนิดของตุ่มรับรสเป็นหลัก ในการเรียนปฏิบัติการนั้น เราสามารถตรวจสอบตำแหน่งของต่อมรับรสที่ลิ้นเราได้ เช่นตำแหน่งที่รับรสหวาน ซึ่งเราจะรับรู้มาก่อนหน้านี้ว่า ส่วนมากจะพบที่ส่วนปลายของลิ้น แต่การศึกษาเมื่อเร็ว ๆ นี้กลับชี้ให้เห็นว่า แผนที่การรับรส (taste map) ดังกล่าวมีความคลาดเคลื่อน ตุ่มรับรสชนิดต่าง ๆ ในมนุษย์จะมีการกระจายตัวไปทั่วทั้งลิ้น และแผนที่ที่มีความแปรผันกันไปในแต่ละบุคคล

การรับรสที่ละเอียดอ่อนเกิดขึ้นได้เนื่องจาก การทำงานของตัวรับรสพื้นฐานทั้ง 5 ชนิด ต่อตัวกระตุ้นที่มีระดับความแตกต่างกันในสาร หรืออาหารแต่ละชนิด เช่นเดียวกับการที่แสงกระตุ้นเซลล์รูปกรวย 3 ชนิดภายในลูกตา ทำให้เกิดการมองเห็นสีในเฉดที่ต่างกันออกไป

เซลล์ตัวรับรสทั้ง 5 ชนิดจะมีการรับรู้ด้วยวิถีที่แตกต่างกันออกไปเพื่อให้เกิดกระบวนการ การลดความต่างศักย์ที่เยื่อหุ้มเซลล์จนเกิดการเปลี่ยนแปลงค่าศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ เพื่อให้สามารถรับรสต่าง ๆ ได้ในที่สุด รสเค็ม (salt taste)

ตัวรับรสชนิดนี้จะถูกกระตุ้นโดยสารเคมีที่มีรสเค็ม โดยเฉพาะอย่างยิ่งเกลือแกง (NaCl) โดยจะไปมีผลโดยตรงกับการผ่านเข้าไปในเซลล์ของไอออนบวกโซเดียม ผ่านทางประตูไอออนโซเดียมชนิดพิเศษที่อยู่บนเยื่อหุ้มเซลล์ของเซลล์รับรสเค็มของกบ หนู แฮมสเตอร์ และไพรเมท การเคลื่อนเข้าเซลล์ของไอออนบวกจะไปลดความเป็นลบภายในเซลล์ ที่เชื่อกันว่าเกิดขึ้นเนื่องจากการการตอบสนองเพื่อให้เกิดการเป็นบวกเพิ่มขึ้นของตัวรับ (receptor depolarization) ที่เกิดเนื่องจากได้สัมผัสกับเกลือ ประตูไอออนนี้ถูกควบคุมโดยฮอร์โมนยับยั้งการขับปัสสาวะ หรือ เอดีเอช (antidiuretic hormone, ADH) และอัลโดสเตอโรน (aldosterone) ส่วนตัวยับยั้งที่จำเพาะ (specific blocker) ของประตูไอออนของเซลล์รับรสเค็ม คือ อะมิโลไรด์ (amiloride) ซึ่งหากหยุดสารนี้ลงไปบนลิ้นตรงตำแหน่งของตัวรับที่จำเพาะกับไอออนโซเดียม จะไปลดการตอบสนองของเซลล์ประสาทที่ตอบสนองต่อโซเดียม

การนำความรู้สึกรสเค็มมีความแตกต่างกันไปในแต่ละชนิดของสัตว์ เช่นในกบ จะไม่ค่อยมีความจำเพาะกับไอออนบวก ในขณะที่เซลล์รับรสเค็มของหนูมีความจำเพาะต่อไอออนโซเดียมสูงมาก



รูปที่ 5.99 กลไกการรับรสเค็ม และเปรี้ยว (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

รสเปรี้ยว (sour taste)

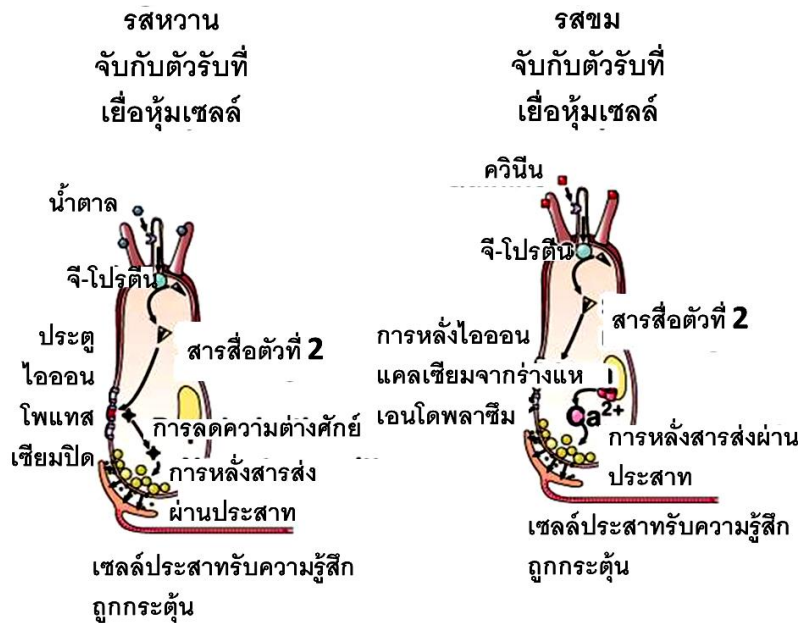
การรับรสเปรี้ยวจากกรดซึ่งประกอบไปด้วย ไอออนไฮโดรเจน ตัวอย่างเช่นกรดมะนาว (citric acids) ที่พบในมะนาว จะไปมีผลต่อการรับรสเปรี้ยวของตัวรับรส เกิดการลดความต่างศักย์ของเซลล์รับรสโดยสารที่มีรสเปรี้ยว นั้น เชื่อว่าเกิดจากการที่ไอออนไฮโดรเจนไปปิดกั้นประตูไอออนโพแทสเซียมที่เซลล์ตัวรับ ทำให้ลดการออกมาของไอออนโพแทสเซียม จึงเป็นการลดลงของความเป็นลบภายในเซลล์ เกิดการลดความต่างศักย์ของตัวรับขึ้น

รสหวาน (sweet taste)

การรับรสหวานถูกกระตุ้นโดยโครงสร้างบางส่วนของกลูโคส ซึ่งการรับรสหวานมีความแตกต่างกันไปในสัตว์แต่ละสปีชีส์ โมเลกุลของสารเคมีอื่นอย่าง ซัคคาริน (saccharine) แอสปาร์แตม (aspartame) และสารให้รสหวานสังเคราะห์ชนิดอื่น ๆ สามารถจับกับตัวรับรสหวานที่ลิ้นได้ ในสัตว์บางชนิด การจับกันระหว่างน้ำตาลหรือสารอื่นสามารถกระตุ้นเซลล์ตัวรับผ่านโปรตีนจีเพื่อส่งต่อการกระตุ้นผ่านวิถีซีเอเอ็มพี ในขณะที่สารให้ความหวานอื่น ๆ จะไปกระตุ้นผ่านวิถีไอพี₃ (IP₃ pathway) ที่เป็นวิถีสารสื่อสัญญาณที่ 2 ในเซลล์ต่อมรับรส ทำให้เกิดกระบวนการเติมหมู่ฟอสเฟต (phosphorelation) และปิดกั้นประตูไอออนโพแทสเซียมที่เยื่อหุ้มเซลล์ตัวรับ ทำให้เกิดการเพิ่มศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ของตัวรับให้เป็นบวกมากขึ้น (depolarizing receptor potential)

รสขม (bitter taste)

รสขมเกิดจากการรับสารเคมีหลากหลายชนิดกว่าตัวรับรสอื่น ๆ ตัวอย่างสารที่ก่อให้เกิดรสขม เช่น แอลคาลอยด์ (alkaloids) พวกแคฟเฟอีน (caffeine) นิโคติน (nicotine) สตรีกนิน (strychnine) มอร์ฟีน (morphine) สารพิษที่ได้จากพืชชนิดอื่น ๆ และสารพิษต่าง ๆ (poisonous substances) ซึ่งล้วนแล้วแต่ให้รสชาติขม ร่างกายจึงมีการรับรู้เพื่อการป้องกันตัวเอง เพื่อไม่ให้มีการกินสารที่เป็นอันตรายเหล่านี้เข้าไป มีการศึกษาพบว่า ร่างกายมีการส่งวิธีการรับรสขมของสัตว์รับอยู่หลายวิธี และเนื่องจากการที่การรับรู้รสขมมีอยู่ด้วยกันหลายวิธี ทำให้ร่างกายสามารถรับรู้ถึงสารเคมีที่เป็นพิษได้อย่างมีประสิทธิภาพ ซึ่งการรับรู้นี้ ยังคงมีการค้นหากลไกที่แท้จริงกันอยู่ ที่ค้นพบแล้ววิธีแรก คือ การรับรู้สารกัสตูซิน (gustducin) ผ่านตัวรับที่เกี่ยวข้องกับโปรตีนจีที่เป็นวิธีการรับรู้รสขม (bitter-signaling pathways) สิ่งที่ค้นพบนับว่าเป็นที่น่าสนใจตรงที่ โปรตีนจีชนิดนี้จะส่งผลทำให้เกิดวิถีการส่งสัญญาณที่ 2 ในเซลล์รับรสที่มีการเปลี่ยนรูปร่าง (transducing)

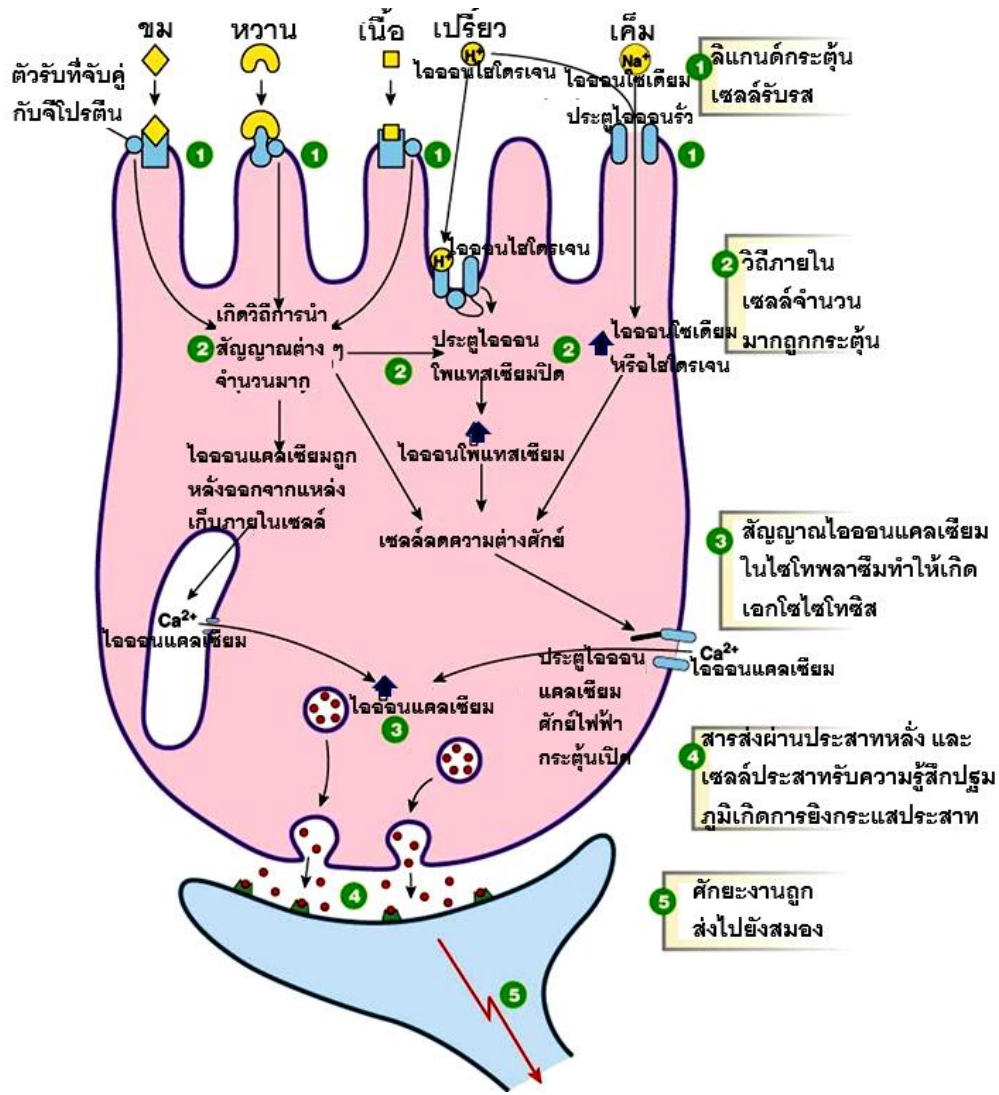


รูปที่ 5.100 กลไกการรับรสหวาน และขม (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

รสเนื้อ (umami)

เป็นรสที่ค้นพบใหม่ล่าสุดโดยนักวิจัยชาวญี่ปุ่น ถูกกระตุ้นให้รับรู้รสชาติโดยกรดอะมิโน เช่น กลูตาเมต การมีกรดอะมิโนมากมายในอาหารเป็นตัวบ่งชี้ถึงอาหารพวกโปรตีน กลูตาเมตจะจับกับตัวรับที่เชื่อมกับโปรตีนจี (G-protein couple receptor) และกระตุ้นการทำงานของระบบการส่งสัญญาณที่ 2 ซึ่งรายละเอียดของวิธีนี้ยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด

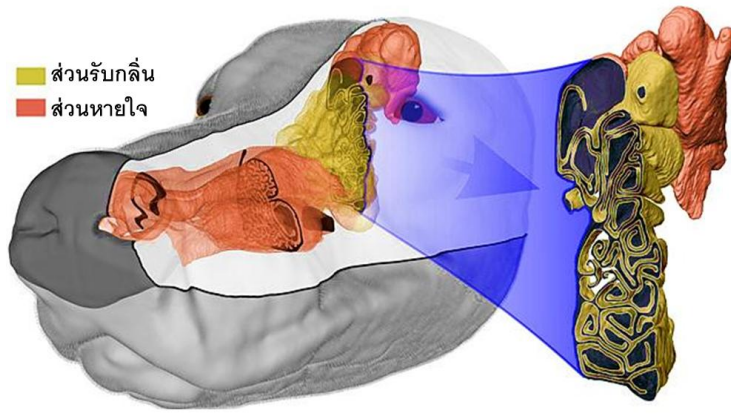
การรับรสมีความเกี่ยวข้องกับข้อมูลที่มาจากตัวรับในส่วนอื่น ๆ โดยเฉพาะอย่างยิ่ง การรับกลิ่น ความบกพร่องทางการได้กลิ่น เช่น การขยายตัวของช่องทางเดินอากาศในโพรงจมูกเมื่อเป็นหวัด จะทำให้มนุษย์รับรู้รสน้อยลง ทั้งที่การเป็นหวัดไม่ได้ส่งผลต่อการรับรส ปัจจัยอื่นที่มีผลต่อการรับรส ได้แก่ อุณหภูมิ และลักษณะเนื้อสัมผัสของอาหาร รวมถึงปัจจัยทางด้านสภาวะจิตที่เกี่ยวข้องกับประสบการณ์ที่สัตว์เคยได้รับมาเกี่ยวกับอาหารนั้น กลไกที่เปลือกสมองทำให้กระบวนการรับความรู้สึกเกิดขึ้นได้สำเร็จนั้น ยังไม่เป็นที่แน่ชัด



รูปที่ 5.101 ตัวรับรสต่าง ๆ บนตุ่มรับรส และวิถีการรับรส
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

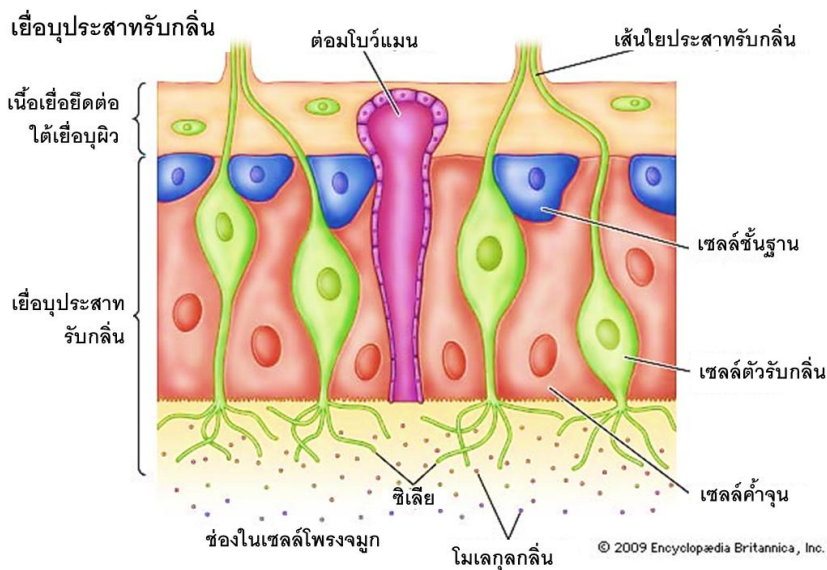
ตัวรับกลิ่น (olfactory receptors)

เยื่อเมือกบริเวณส่วนรับกลิ่น (olfactory (smell) mucosa) ของสัตว์มีกระดูกสันหลัง ตั้งอยู่ที่โพรงจมูก (nasal fossae) ที่ส่วนบนของทางเดินอากาศ ประกอบด้วยเซลล์ 3 ชนิด คือ เซลล์ตัวรับกลิ่น (olfactory receptors) เซลล์ค้ำจุน (supporting cells) เซลล์ฐาน (basal cells) เซลล์ค้ำจุน หรือเซลล์ฟีเลียซึ่งเรียกว่า ต่อมโบว์แมน (Bowman's gland) ทำหน้าที่หลั่งเมือกเพื่อปกคลุมทางโพรงจมูก เซลล์ฐานเป็นเซลล์ตั้งต้นสำหรับพัฒนาไปเป็นเซลล์รับกลิ่นเซลล์ใหม่ ซึ่งจะมีการสร้างทดแทนใหม่ทุก ๆ 2 เดือน จัดว่าเป็นสิ่งที่แตกต่างจากเซลล์ตัวรับในอวัยวะรับสัมผัสพิเศษชนิดอื่น ๆ นอกจากนี้ ตัวรับกลิ่นเป็นส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับความรู้สึกนำเข้า (afferent neuron) ไม่ใช่เซลล์แยก (separate cell) เซลล์ประสาททั้งเซลล์ รวมทั้งส่วนของแอกซอนที่จะนำความรู้สึกส่งไปยังสมองจะถูกเซลล์รับความรู้สึกตัวใหม่มาทดแทน จึงจัดว่า เป็นเซลล์ประสาทชนิดเดียวที่ยังคงมีการแบ่งตัวได้ (แม้ว่าเมื่อเร็ว ๆ นี้จะมีเหตุการณ์ที่บ่งชี้ว่าเซลล์ประสาทในส่วนฮิปโปแคมปัส ซึ่งเป็นส่วนที่สำคัญต่อการเรียนรู้ และการสร้างความจำในระยะยาวก็สามารถสร้างขึ้นมาใหม่ได้)



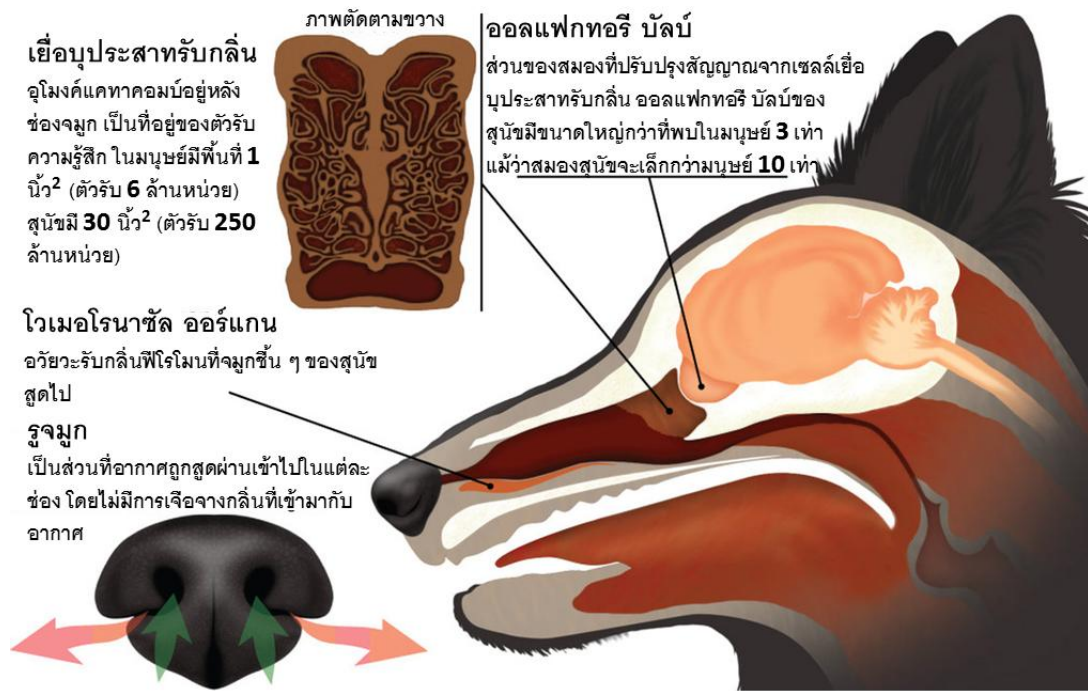
รูปที่ 5.102 ส่วนที่ทำหน้าที่รับกลิ่น และทำหน้าที่หายใจ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Tyson, 2012)

การรับรู้ความรู้สึกจากเซลล์รับกลิ่นจะถูกส่งไปตามส่วนแอกซอน แล้วรวมกันเป็นเส้นประสาทออลแฟกทอรี ส่วนรับรู้ความรู้สึกของเซลล์รับกลิ่นจะประกอบด้วย ตุ่มที่ขยายตัวออกมาจนมีขนาดใหญ่ (enlarged knob) ที่มีเส้นขนอ่อนยาวอยู่หลายเส้น มีการยื่นยาวออกไปตรงส่วนผิวของเยื่อเมือก เส้นขนอ่อนนี้ จะมีส่วนที่เป็นตำแหน่งจับ (binding site) กับโมเลกุลกลิ่นที่เข้ามายึดเกาะ (attaching odorants) ที่สัตว์สูด และได้รับกลิ่น ในช่วงที่มีการหายใจเฉียบปรกติในสัตว์ที่หายใจบนบก โมเลกุลกลิ่นจะสามารถจับกับตัวรับได้โดยการแพร่ เนื่องจากเยื่อเมือกรับกลิ่น (olfactory mucosa) จัดเรียงตัวอยู่ด้านบนของโพรงทางเดินอากาศในจมูก การดมกลิ่นโดยทำจมูกฟุดฟิด ๆ (sniffing) จะช่วยทำให้เปอร์เซ็นต์การรับกลิ่นเพิ่มขึ้น เนื่องจากจะช่วยดึงอากาศให้วิ่งเข้าไปในโพรงจมูกมากขึ้น โมเลกุลของกลิ่นในอากาศจะไปสัมผัสกับเยื่อเมือกรับกลิ่นมากขึ้น นอกจากนี้ กลิ่นสามารถไปถึงเยื่อเมือกได้อีกกรณี คือ เมื่อกินอาหาร จะมีการส่งกลิ่นที่อยู่ในอาหารภายในช่องปากกลับไปยังโพรงจมูก โดยการส่งกลิ่นกลับผ่านทางคอหอย (ส่งกลิ่นกลับเข้าไปจมูกจากลำคอ)



รูปที่ 5.103 โครงสร้างตัวรับกลิ่น (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc., 2015)

ช่องจมูกของทั้งปลา และสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกจะมีโครงสร้างที่เป็นแอ่ง (pit) หรือถุง (saclike structure) ตั้งอยู่ที่ผิวทั้งส่วนบน และข้างส่วนจมูก และปากของสัตว์ (snout) ในสัตว์ทะเลที่มีกระดูกสันหลัง น้ำทะเลจะวิ่งผ่านเยื่อเมือกของเซลล์รับกลิ่น จากนั้น สัญญาณกลิ่นจะถูกดูดซึมเข้าไปในชั้นเยื่อเมือก แล้วโมเลกุลกลิ่นจะไปจับกับตำแหน่งจำเพาะที่อยู่ส่วนผิวของเยื่อหุ้มเซลล์ตรงเส้นขนอ่อน ตรงส่วนนอกของชั้นเซลล์เยื่อเมือก



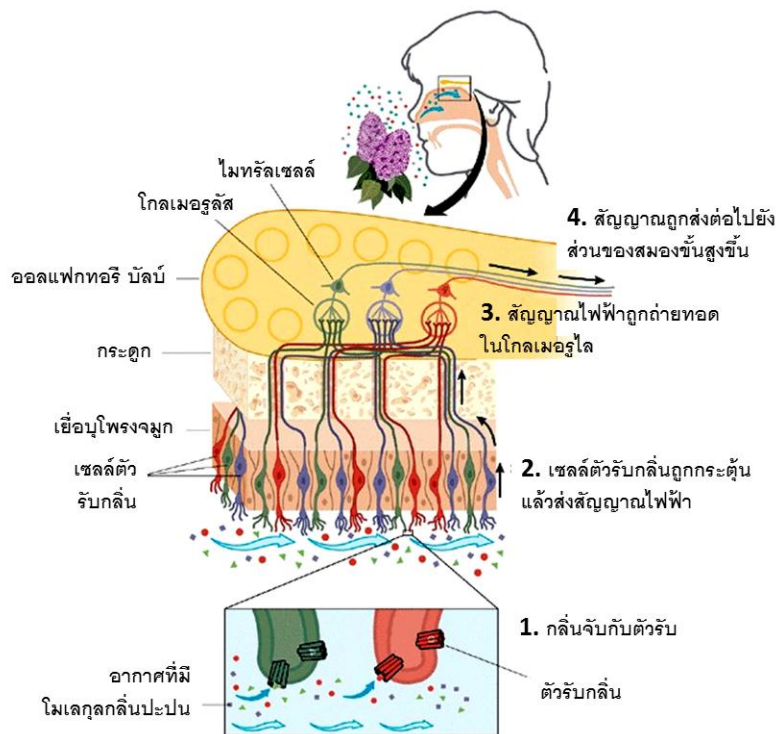
รูปที่ 5.104 ตำแหน่งเซลล์ตัวรับกลิ่นในสุนัข (ที่มา: ดัดแปลงจาก Tyson, 2012)

เพื่อให้กลิ่นสามารถถูกตัวรับจับไว้ได้ โมเลกุลกลิ่นเองจะต้องมีสมบัติดังนี้ 1) ระเหยได้เพียงพอ (sufficiently volatile) เพื่อให้สามารถลอยตัว หรือละลายได้ง่ายขึ้น นั่นคือ โมเลกุลจะต้องลอยผ่านเข้าช่องจมูกเมื่อสัตว์สุดลมหายใจ หรือน้ำเข้าไปในส่วนของช่องจมูก 2) ละลายน้ำได้อย่างเพียงพอ (sufficiently soluble) เพื่อให้สามารถละลายเข้าไปในชั้นเมือกที่ปกคลุมเซลล์เยื่อประสาทรับกลิ่นได้ เช่นเดียวกับตัวรับรส โมเลกุลของกลิ่นจะต้องละลาย จึงจะทำให้ตัวรับกลิ่นสามารถรับรู้ได้ อวัยวะรับกลิ่นสามารถแยกกลิ่นที่เข้ามากระทบได้หลายพันกลิ่น แม้ว่าจะเป็นการยากในการจำแนกกลิ่นจำเพาะต่าง ๆ โดยอาศัยองค์ประกอบของโครงสร้างทางเคมี กลิ่นบางชนิดมีการแพร่กระจายไปในอากาศอย่างรวดเร็ว ตัวอย่างคือ กลิ่นสำหรับเตือนภัย (alarm substance) ของมด ในขณะที่กลิ่นบางชนิดจะอยู่คงทนอยู่ได้นาน (กลิ่นที่ใช้ในการสร้างอาณาเขต (territorial marking)) ตัวอย่างเช่นการเติมไขมันเข้าไปในโมเลกุลของสารที่สร้างเพื่อกำหนดอาณาเขตของเสือ และสิงโตจากต่อมไขมัน เป็นที่น่าสนใจตรงที่การสร้างกลิ่นในปัสสาวะของสัตว์กินเนื้อเหล่านี้มีแบคทีเรียช่วยในการเพิ่มสมบัติการให้กลิ่นที่ยาวนาน ด้วยการสังเคราะห์สารที่มีโมเลกุลเล็ก ๆ และสร้างกลิ่นระเหยได้เข้าไปผสมในปัสสาวะ

การรับกลิ่น และบันทึกข้อมูลของกลิ่นในสมอง

กลิ่นที่เข้าไปในโพรงจมูกจะถูกตรวจจับโดยตัวรับกลิ่นที่มีความแตกต่างกัน เพื่อจำแนกจากไฟล์ข้อมูลเกี่ยวกับกลิ่นในสมอง ทั้งนี้ ในมนุษย์จะมีตัวรับกลิ่น (olfactory receptors) อยู่ 5 ล้านเซลล์ ซึ่งน้อยกว่าตัวรับกลิ่นในสุนัข และพวกหนูถึง 10 เท่า นักสรีรวิทยาเชื่อว่า สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีตัวรับเกี่ยวกับกลิ่นที่แตกต่างกันอยู่ประมาณ 1,000 ชนิด ซึ่งมากกว่าตัวรับที่เข้ารหัสความแตกต่างของแสงที่ตามองเห็นได้ถึง 2-5 เท่า และมากกว่ารหัสที่เกี่ยวกับการรับรสถึง 5 เท่า โดยตัวตรวจรับกลิ่นจะฆ่าและกลิ่นออกไปเป็นส่วนประกอบย่อย ๆ แต่ละตัวรับจะรับผิดชอบการรับรู้กลิ่นเพียงกลิ่นเดียว มากกว่าที่จะตรวจรับโมเลกุลของกลิ่นทุกชนิด และเมื่อตัวรับกลิ่นทำหน้าที่ในการตรวจจับหลาย ๆ ส่วนของโมเลกุลกลิ่น ทำให้ตัวรับตอบสนองต่อส่วนต่าง ๆ ของกลิ่นที่ทำให้ทราบถึงกลิ่นที่เฉพาะ ทั้งนี้ กลิ่นต่าง ๆ มีการแบ่งปันส่วนประกอบบางชนิดกัน และมีบางส่วนที่มีการรวมกัน โดยปรกติอวัยวะรับรสจะตรวจสอบว่าอาหารที่กินดี หรือไม่ดี (ปลอดภัย หรือไม่) แต่อวัยวะรับกลิ่นจะแยกการรับรู้ความรู้สึกมากกว่านั้น และมีการดึงเอาความแตกต่างของกลิ่นในอาหารออกมาด้วย

การจับกับสัญญาณของกลิ่นที่ส่งมากับตัวรับกลิ่นที่เหมาะสมกัน จะไปกระตุ้นโปรตีนจีทีจะทำให้เกิดกระบวนการที่ต่อเนื่องภายในเซลล์ ทำให้เกิดการเปิดออกของประตูไอออนโซเดียม ทำให้มีการเคลื่อนที่ของไอออนเข้าไปในเซลล์ เกิดการลดลงของศักย์ตัวรับ (depolarizing receptor potential) ที่ส่งผลให้เกิดศักยะงานในเส้นใยประสาทนำความรู้สึกเข้า ความถี่ของศักยะงานขึ้นกับความเข้มข้นของสารเคมีที่เป็นตัวกระตุ้น แม้ว่าตัวรับความรู้สึกทางเคมีจะมีความสำคัญในสัตว์ทุกชนิด แต่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีความสามารถในการแยกแยะกลิ่นได้มากกว่าสัตว์มีกระดูกสันหลังอื่น ๆ เนื่องจากมีจีเอ็นที่เกี่ยวข้องกับการแยกกลิ่นมากกว่า นั่นคือ ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีเซลล์ประสาทรับกลิ่นจำนวนมาก เช่นในหนูมี 60 ล้านเซลล์ ในกระต่ายมี 100 ล้านเซลล์ และเกือบพันล้านเซลล์ในสุนัขพันธุ์เยอรมันเชพเพิร์ด และด้วยเหตุผลใดไม่ทราบ ในสัตว์บางกลุ่มมีเซลล์ตัวรับกลิ่นอยู่ที่ลิ้น เซลล์อสุจิ หัวใจที่อยู่ในกระบวนการพัฒนาของหนู หรือแม้กระทั่งส่วนแกนสันหลังเอ็มบริโอในสัตว์ปีก (notochord คือ เนื้อเยื่ออ่อนที่ไม่ใช่เนื้อเยื่อประสาทของเอ็มบริโอ ที่ทำหน้าที่กระตุ้นให้เกิดการสร้างท่อประสาท)

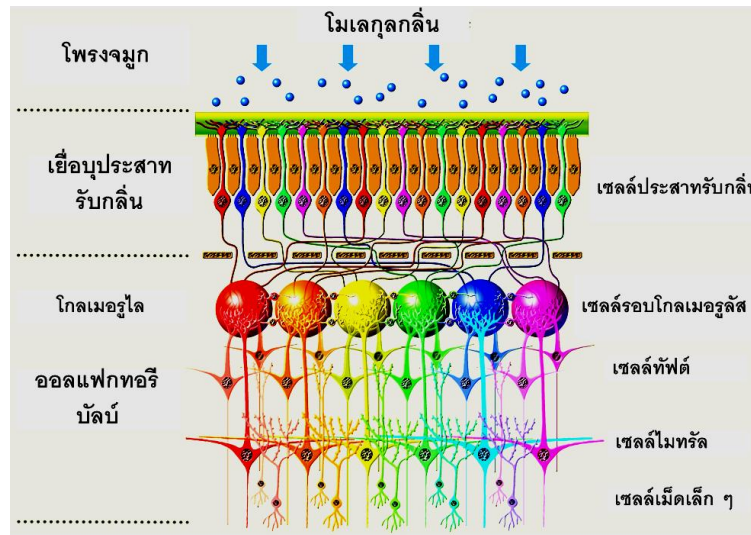


รูปที่ 5.105 เส้นทางของโมเลกุลกลิ่นในโพรงจมูกของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (ที่มา: ดัดแปลงจาก EUROPEAN MOLECULAR BIOLOGY ORGANIZATION, 2007)

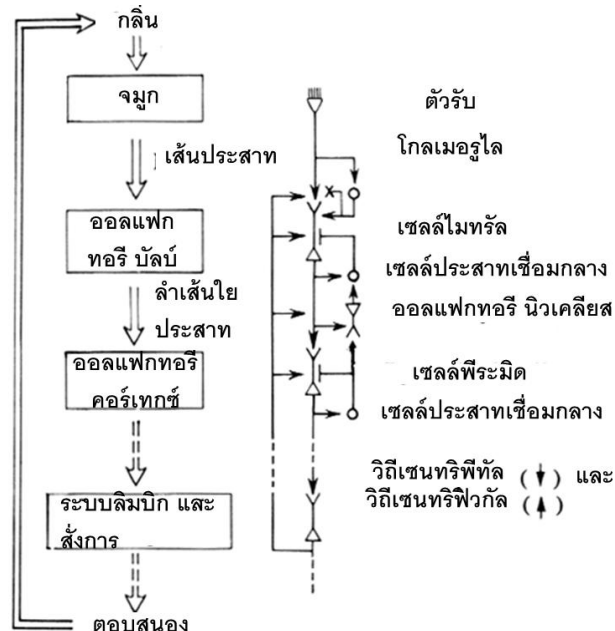
เส้นใยนำความรู้สึกจะพุ่งขึ้นมาจากส่วนปลายของส่วนท้ายของตัวรับความรู้สึกในจมูก เข้าไปยังช่องว่างเล็ก ๆ ในแผ่นกระจกบางที่คั่นกลางส่วนเยื่อเมือกของส่วนรับกลิ่น (olfactory mucosa) กับส่วนด้านล่างของสมอง ซึ่งเส้นใยประสาทรับความรู้สึกเข้าจะประสานประสาทในส่วนของออลแฟกทอรีบัลบที่ (olfactory bulb เป็นโครงสร้างที่มีความซับซ้อนประกอบไปด้วย ชั้นของเซลล์ที่มีความแตกต่างกันหลายชั้น ทำหน้าที่เหมือนชั้นของเซลล์ที่หลากหลายในส่วนของจอตาที่ลูกตา) ในมนุษย์จะมีออลแฟกทอรีบัลบอยู่ 2 ข้างของสมอง ขนาดเท่ากับลูกองุ่น แต่ออลแฟกทอรีบัลบจะมีโครงสร้างที่มีลักษณะเหมือนลูกบอลอยู่ตรงที่เป็นรอยต่อระหว่างเซลล์ประสาทตรงด้านล่าง เรียกโครงสร้างนี้ว่า โกลเมอรูลัส (glomeruli) ปลายโกลเมอรูลัสเพียง 2-3 หน่วย ภายในโกลเมอรูลัสแต่ละหน่วยจะมีส่วนสิ้นสุดของเซลล์ตัวรับกลิ่นที่นำข้อมูลเกี่ยวกับบางส่วนของกลิ่นที่มีความจำเพาะมาประสานประสาทกับเซลล์ถัดไปในวิถีการรับกลิ่น (olfactory pathway) คือ เซลล์ไมทรัล (mitral cells) เนื่องจากแต่ละโกลเมอรูลัสจะรับสัญญาณมาจากเซลล์ตัวรับที่รับรู้เพียงบางส่วนของโมเลกุลกลิ่น โกลเมอรูลัสจึงทำหน้าที่เสมือนเป็นไฟล์เก็บสะสมข้อมูลเกี่ยวกับกลิ่น (smell files) การที่

ส่วนประกอบของโมเลกุลกลิ่นแต่ละชนิดแยกจากกัน จึงทำให้ข้อมูลวิ่งไปยังโกลเมอรูลูที่แตกต่างกัน โดยแต่ละส่วนจะจับคู่กับ 1 โพลี ดังนั้น โกลเมอรูลูที่ทำหน้าที่เป็นสถานีถ่ายทอสัญญาณสถานีแรกในสมองที่มีหน้าที่ในการจัดการเรียบเรียงข้อมูลเกี่ยวกับกลิ่น จึงเป็นส่วนสำคัญต่อการรับรู้กลิ่นของสัตว์

เซลล์ไมทรัลที่เป็นส่วนสิ้นสุดของเซลล์รับกลิ่นมาสิ้นสุดภายในโกลเมอรูลู ทำหน้าที่เพิ่มความละเอียดชัดเจนของสัญญาณกลิ่น และกระจายสัญญาณกลิ่นต่อไปยังสมองเพื่อให้เกิดกระบวนการต่อ ๆ ไป เส้นใยนำความรู้สึกเกี่ยวกับกลิ่นจะออกจากส่วนของออลแฟกทอรีบัลบ์ ได้ 2 เส้นทางด้วยกัน คือ 1) เส้นทางใต้เปลือกสมอง (subcortical route) ที่จะวิ่งไปยังส่วนลิมบิก โดยเฉพาะจากส่วนกลางตอนล่างทางกลีบขมับเรียกว่าเปลือกสมองรับกลิ่นปฐมภูมิ (primary olfactory cortex) และ 2) เส้นทางทาลามัส-เปลือกสมอง (thalamic - cortical route)



รูปที่ 5.106 ลำดับการเรียงตัวของเซลล์ต่าง ๆ ในระบบรับกลิ่น (ที่มา: ดัดแปลงจาก Monell Chemical Senses Center, 2006)



รูปที่ 5.107 เส้นทางการส่งกระแสประสาทรับกลิ่นไปสู่สมอง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Monell Chemical Senses Center, 2006)

จนถึงปัจจุบันนี้ นักสรีรวิทยายังเชื่อว่า เส้นทางใต้เปลือกสมองเป็นเพียงเส้นทางการรับรู้กลิ่น โดยเส้นทางนี้จะรวมส่วนของต่อมใต้สมองส่วนล่าง ทำให้เกิดการเกี่ยวข้องกันระหว่างกลิ่น และปฏิกิริยาด้านพฤติกรรมที่เกี่ยวข้องกับการกินอาหาร การสืบพันธุ์ และการเคลื่อนที่ไปยังทิศทางที่เหมาะสม ในขณะที่อีกเส้นทางจะเกี่ยวข้องกับการรับรู้ลักษณะที่สัตว์มีสติสัมปชัญญะครบถ้วน และแยกแยะกลิ่นชนิดต่าง ๆ ให้ชัดเจนขึ้น

การจำแนกกลิ่นเกิดจากการถอดรหัสรูปแบบกิจกรรมที่เกิดขึ้นของโกลเมอรูโลภายในออลแฟกทอรีบัลล์ เนื่องจากแต่ละกลิ่นที่สัตว์สูดเข้าไปจะมีตัวรับกลิ่น และโกลเมอรูโลที่ตอบสนองต่อส่วนประกอบของกลิ่นนั้น ๆ เป็นจำนวนมาก กลิ่นจะถูกแยกแยะโดยอาศัยพื้นฐานที่เกิดจากรูปแบบที่กลิ่นไปกระตุ้นโกลเมอรูโลที่แตกต่างกันไป เปลือกสมองสามารถแยกแยะกลิ่นที่แตกต่างกันได้จำนวนมากกว่า 20,000 กลิ่น กลไกที่ใช้ในการจำแนก แยกแยะกลิ่นเป็นกลไกที่มีประสิทธิภาพสูง แม้แต่ในมนุษย์ที่มีความสามารถในการรับรู้กลิ่นด้อยกว่าสัตว์อื่น ๆ (สุนัขมีความไวต่อการรับกลิ่นมากกว่ามนุษย์เป็นร้อย ๆ เท่า) ยังสามารถรับรู้กลิ่นสารเมทิลเมอร์แคปแทน (methyl mercaptan) ที่พบในกระเทียม แม้จะรับกลิ่นเพียง 1 โมเลกุล จากโมเลกุลที่ล่องลอยอยู่ในอากาศถึง 50,000 ล้านโมเลกุล จึงทำให้แก๊สชนิดนี้ถูกใส่เข้าไปในแก๊สธรรมชาติที่ปกติไม่มีกลิ่น เพื่อให้มนุษย์สามารถรับรู้ได้เมื่อมีการรั่วออกมาจากภาชนะบรรจุ

ความสามารถในการปรับตัว และกำจัดกลิ่นของระบบรับกลิ่น

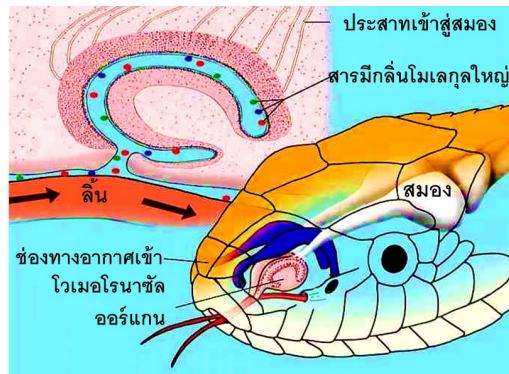
แม้ว่าระบบรับกลิ่นจะไวต่อความรู้สึก และความสามารถในการจำแนกชนิดของกลิ่นต่าง ๆ ได้สูง แต่ระบบรับกลิ่นสามารถปรับตัวให้ชินกับกลิ่นได้อย่างรวดเร็ว นั่นคือ แต่ละกลิ่นที่ระบบรับกลิ่นรับเข้ามาจะถูกกำจัดไปอย่างรวดเร็วจากระบบรับรู้ความรู้สึก แม้ว่ากลิ่นนั้นจะยังคงลอยอยู่ในอากาศ การลดความไวต่อการรับรู้ (reduced sensitivity) หรือความคุ้นชิน (habituation) ไม่ได้มีผลต่อการปรับโครงสร้างของตัวรับ นักวิจัยเชื่อมาหลายปีแล้วว่า ตัวรับกลิ่นมีการปรับตัวโดยตัวของมันเองได้อย่างช้า ๆ ทั้งนี้ กระบวนการเปลี่ยนแปลงโดยการปรับตัวของตัวรับนี้ เหมือนกับที่เกิดในระบบประสาทส่วนกลาง การลดลงของความไวต่อการรับรู้ของตัวรับกลิ่นต่อกลิ่นจะใช้เวลาประมาณนาที จากนั้นจะเกิดการส่งต่อไปยังวิถีประสาทที่มีการปรับตัวแล้วไปยังระบบประสาทส่วนกลางช้าลงอีก การปรับตัวนี้เกิดขึ้นกับกลิ่นเฉพาะบางกลิ่น ในขณะที่การตอบสนองต่อการรับกลิ่นอื่น ๆ ยังคงปกติ

การขับไล่กลิ่นออกไปจากตำแหน่งจับ (เส้นขนอ่อนของเซลล์ตัวรับกลิ่น) นั้นทำให้กลิ่นนี้ไม่มีการรับรู้อย่างต่อเนื่องหลังจากแหล่งกำเนิดกลิ่นถูกย้ายออกไปแล้ว เมื่อเร็ว ๆ นี้ มีเอนไซม์ที่ทำหน้าที่กินกลิ่น (odor-eating enzymes) ตรงบริเวณเซลล์เยื่อเมือกของส่วนรับกลิ่นถูกค้นพบขึ้นมาเป็นจำนวนมาก มันจะทำหน้าที่คล้ายกับภารโรงทำลายสิ่งที่ไม่ต้องการจะได้รับการกระตุ้นต่อไป เป็นที่น่าสนใจที่ เอนไซม์ที่ทำหน้าที่ทำลายกลิ่น (odorant-clearing enzyme) มีโครงสร้างเหมือนกับเอนไซม์ที่ใช้สำหรับทำลายสารพิษในตับ (liver detoxification enzymes) ที่ร่างกายดูดซึมเข้ามาทางลำไส้ การที่โครงสร้างของเอนไซม์ทั้ง 2 เหมือนกันนี้ไม่ใช่ความบังเอิญ นักวิจัยพบว่าเอนไซม์เหล่านี้ทำหน้าที่ควบคู่กัน ทั้ง 1) ทำหน้าที่กำจัดกลิ่นเก่าที่ตัวรับกลิ่นได้รับให้ออกไปจากชั้นเยื่อเมือก และ 2) ทำหน้าที่เปลี่ยนสารเคมีที่มีความเป็นพิษไปเป็นสารที่ไม่อันตราย การลดความเป็นพิษนี้มีประโยชน์อย่างมาก เนื่องจากชั้นเยื่อเมือกนี้มีช่องเปิดเชื่อมต่อไปยังสมอง

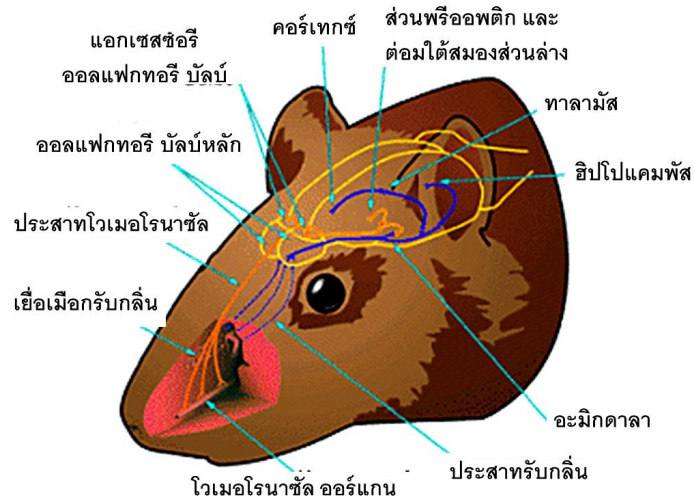
โวมะโรนาซัล ออร์แกน (vomeronasal organ)

นอกจากชั้นเยื่อเมือกรับกลิ่นแล้ว ภายในโพรงจมูกของสัตว์มีกระดูกสันหลังยังมีอวัยวะรับรู้ความรู้สึกชนิดอื่นอีก นั่นคือ โวมะโรนาซัล ออร์แกน หรือวีเอ็นโอ (vomeronasal organ: VNO) พบในสัตว์เลื้อยคลานและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม รวมทั้งมนุษย์เป็นต้น ส่วนพวกสัตว์ทะเลมีกระดูกสันหลัง และสัตว์ปีกจะไม่ค่อยพบวีเอ็นโอ ตำแหน่งที่ตั้งของวีเอ็นโอ คือ อยู่ภายในโพรงจมูก ใกล้ ๆ กับกระดูกโวมะ (vomere bone) ซึ่งเป็นที่มาของชื่อโครงสร้างนี้

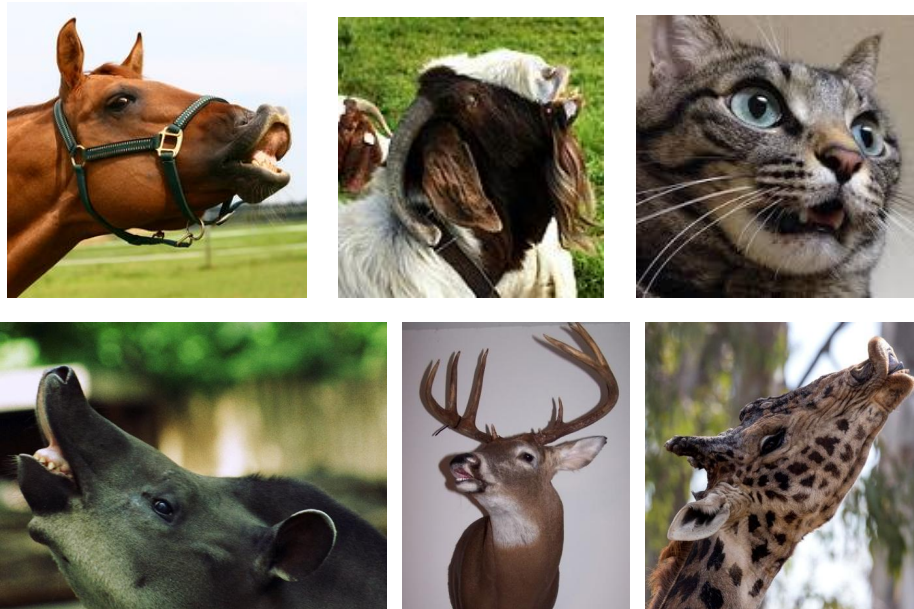
วีเอ็นโอถูกเรียกว่า เป็นจมูกรับกลิ่นทางเพศ (sexual nose) เนื่องจากมีผลกับพฤติกรรม การสืบพันธุ์ และพฤติกรรมทางสังคม เช่นสัตว์ที่มีกบเท้าตัวผู้ อย่างม้าจะยื่นริมฝีปากเข้าไปในปัสสาวะของม้าตัวเมียที่กำลังเป็นสัดอยู่ แล้วทำท่าทางที่เรียกว่า ปฏิกริยาเหยอริมฝีปากด้านบนขึ้น (flehmen position) หรือท่าม้าหัวเราะที่ทำให้เกิดการอุดตันช่องเปิดของจมูก การหายใจเข้าลึก ๆ เป็นการสูดเอาปัสสาวะเข้าไปที่ส่วนของวีเอ็นโอ เมื่อม้าจะทำการผสมพันธุ์ โดยตัดสินจากความเข้มข้นของฟีโรโมน



รูปที่ 5.108 ไวเมอโรนาซัล ออร์แกนในสัตว์เลื้อยคลาน (ที่มา: ดัดแปลงจาก GUWS Medical, 2015)



รูปที่ 5.109 ไวเมอโรนาซัล ออร์แกนในหนู (ที่มา: ดัดแปลงจาก Chuu และ Nguyen, 2007)



รูปที่ 5.110 พฤติกรรมเหยอริมฝีปากด้านบนขึ้นเพื่อตอบสนองต่อการพร้อมผสมพันธุ์ในสัตว์ (ที่มา PATH International, Wikipedia, www.pinterest.com, Wikipedia, hunting-washington.com)

ฟีโรโมนเพศ เป็นฟีโรโมนอีกชนิดหนึ่งผลิตในปัสสาวะของช้างตัวเมีย เมื่อใกล้จะถึงเวลาตกไข่ ที่จะไปกระตุ้นให้ช้างตัวผู้แสดงพฤติกรรมผสมพันธุ์มีปากด้านบนขึ้น เพื่อตอบสนองต่อการพร้อมผสมพันธุ์ ช้างตัวผู้จะรับกลิ่นปัสสาวะผ่านตัวรับกลิ่น จากนั้นจะทำการตรวจจับฟีโรโมนโดยการนำเอาปัสสาวะจากส่วนยอดสุดของสี่ข้างลำตัวไปยังส่วนของรูปเปิดของท่อที่จะเข้าไปสู่วีเอ็นโอ เป็นที่น่าสังเกตที่ ฟีโรโมนซี (7-dodecenyl acetate) ที่มีความคล้ายคลึงกับฟีโรโมนเพศหลักที่ใช้ในมอดนักร้อย ๆ สปีชีส์

สารที่เป็นฟีโรโมนที่พบในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอีก 2-3 ชนิด ได้แก่ แอนโดรสทีโนน (androstenone) สเตอรอยด์ได้จากน้ำลายของสุกรตัวผู้ และเหงื่อของมนุษย์เพศชาย การหลั่งฟีโรโมนชนิดนี้จากสุกรทำให้แม่สุกรอยู่ในท่ายอมรับการผสมพันธุ์ (lordosis (mating) position) ทั้งนี้ แอนโดรสทีโนนจะมีผลต่อพฤติกรรมของสุกรเพศเมียที่อยู่ในระยะรับสัดเท่านั้น นั่นคือ เป็นฟีโรโมนที่เป็นชนิดตัวปลดปล่อย (releaser) ที่มีการขึ้นตรงต่อตัวรับ ไม่ได้เป็นการรับรู้เป็นแบบอัตโนมัติที่สามารถรับรู้ได้ในสัตว์ทุกตัว

แม้ว่าบทบาทของวีเอ็นโอที่มีต่อพฤติกรรมของมนุษย์จะยังไม่ได้รับการตรวจสอบอย่างชัดเจน นักวิทยาศาสตร์เชื่อว่า มีผลต่อการเกิดความรู้สึกที่เกิดขึ้นได้เองระหว่างมนุษย์ ไม่ว่าจะเป็นสารเคมีดี (good chemistry) หรือการทำให้เกิดรักแรกพบ (love at first sight) หรือสารเคมีไม่ดี (bad chemistry) หรือทำให้เกิดความรู้สึกไม่ดี (getting bad vibes) จากใครสักคนที่เราเพิ่งพบ เหตุการณ์ที่ทำให้ทราบว่าเป็นวีเอ็นโอมีความแตกต่างกันในแต่ละบุคคลพบเมื่อวีเอ็นโอถูกทำการผ่าตัดออก เพื่อตรวจสอบกลุ่มของพฤติกรรม กิจกรรมทางด้านเพศ ความสามารถในการเข้ากับคนอื่น ๆ เช่นเดียวกับที่พบในสัตว์ เนื่องจากข้อความที่ส่งจากวีเอ็นโอ นั้น เชื่อกันว่าจะถูกส่งโดยทางลัดไปยังเปลือกสมองส่วนที่รับรู้ความรู้สึกในช่วงที่สัตว์มีสติสัมปชัญญะ การตอบสนองต่อฟีโรโมนที่ไม่มีกลิ่นจะไม่มี ความแตกต่างกัน จะไม่มีความต่อเนื่องต่อการรับรู้ความรู้สึก เช่นการได้กลิ่นน้ำหอม จัดว่าเป็นความลึกลับที่เกี่ยวข้องกับการฝังใจ

การรับรู้อุณหภูมิ (thermoreception)

ความสามารถในการรับรู้อุณหภูมิในสิ่งแวดล้อมมีผลสำคัญต่อการอยู่รอด เนื่องจาก ส่วนใหญ่แล้วกิจกรรมต่าง ๆ ในร่างกายมักจะไวต่อการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิ ในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีการศึกษากันจากสัตว์ต้นแบบ คือ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม และงูหางกระดิ่ง (rattlesnake) พบว่ามีปลายประสาทรับร้อน (thermoreceptors) อยู่อย่างน้อย 3 ชนิด คือ ตัวรับรู้ความเย็น (cold sensors) ตัวรับรู้ความอุ่น (warmth sensors) และตัวรับรู้อินฟราเรด (infrared sensors)

ตัวรับรู้ความเย็น (cold sensors) และตัวรับรู้ความอุ่น (warmth sensors)

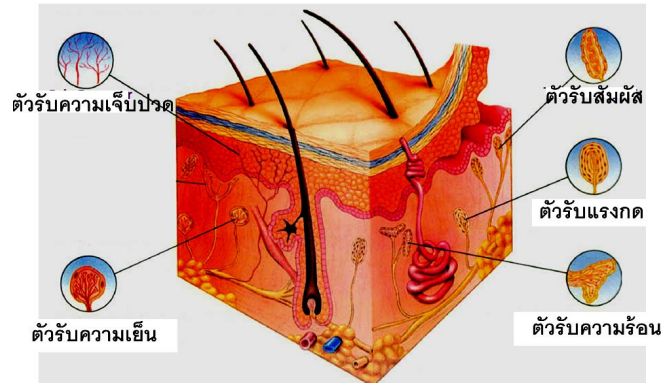
ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอาศัยถิ่น และผิวหนังเป็นตำแหน่งบรรจุตัวรับสำหรับตรวจจับอุณหภูมิอยู่ 2 ชนิดคือ ตัวรับรู้การเพิ่มของอุณหภูมิ (ตัวรับรู้ความอุ่น) ที่สูงกว่าอุณหภูมิกาย และตัวรับรู้การลดของอุณหภูมิ (ตัวรับรู้ความเย็น) ที่ต่ำกว่าอุณหภูมิกาย (นั่นคือ อุณหภูมิที่ผิวหนังจะค่อนข้างต่ำกว่าอุณหภูมิกาย คือ ประมาณ 30-33⁰ เซลเซียสในมนุษย์) ซึ่งจัดว่าเป็นพื้นฐานการควบคุมอุณหภูมิของสัตว์ โดยจะนำการรับรู้ความรู้สึกส่งต่อไปยังสมองเกี่ยวกับการควบคุมอุณหภูมิแกน (core temperature) (ทั้งนี้ ตัวรับรู้ความเจ็บปวดเองก็ตอบสนองต่อความร้อน หรือความเย็นสูง ๆ เช่นกัน) ตัวรับชนิดนี้จัดว่าเป็นส่วนหนึ่งของการควบคุมย้อนกลับแบบที่คาดการณ์ หรือคำนวณได้ (anticipatory feedback components) นั่นคือ ทำหน้าที่แจ้งสมองถึงสิ่งไม่เหมาะสมที่จะเกิดผลต่อการทำงานของร่างกาย ก่อนที่อุณหภูมิแกนจะเกิดการเปลี่ยนแปลง เพื่อให้มีการตรวจวัดแก้ไขให้ถูกต้องเหมาะสม ทำให้มีผลไปกระตุ้นร่างกายโดยไม่มีความล่าช้าเกิดขึ้น

ความรู้เกี่ยวกับโมเลกุลของตัวรับรู้การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิ ยังคงมีความซับซ้อนจนกระทั่งปัจจุบันนี้ อย่างไรก็ตาม เมื่อเร็ว ๆ นี้ ได้มีการค้นพบประตูไอออนความเย็นกระตุ้น (cold-gate ion channels) และประตูไอออนความร้อนกระตุ้น (heat-gate ion channels) ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ซึ่งสามารถนำมาโคลนได้แล้ว สำหรับประตูไอออนความร้อนกระตุ้นที่ค้นพบ มีอย่างน้อย 3 ชนิดเรียกว่า ทิวอาร์พีวี1, 2 และ 3 (TRPV1, -2 and -3) โดยที่อาร์พีวี3 จะเริ่มรับรู้การเปลี่ยนแปลง (firing) ที่อุณหภูมิ 33⁰ เซลเซียส ซึ่งเชื่อว่า อาจมีผลต่อเนื่องไปถึงกระบวนการควบคุมอุณหภูมิกาย ส่วนที่อาร์พีวี1 จะรับรู้ความรู้สึกเมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้นเกิน 42⁰ เซลเซียส ซึ่งเป็นจุดที่ความร้อนก่อให้เกิดความรู้สึกเจ็บปวดเกิดขึ้น เนื่องจากตัวรับชนิดนี้สามารถจับกับอาหารที่มีความเผ็ด

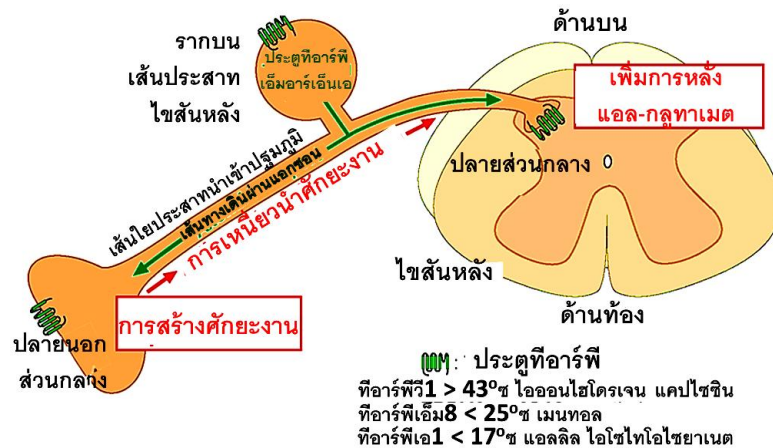
ได้ด้วย ทีอาร์พีวี2 จะรับรู้ความรู้สึกเมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้นถึง 52^oเซลเซียส หรือมากกว่า ซึ่งจะส่งผลให้เกิดความเจ็บปวดมากกว่าการตอบสนองในแง่ของการควบคุมอุณหภูมิกาย

มีการค้นพบประตูดิวออนรับความเย็นเรียก ซีเอ็มอาร์1 (CMR1) ที่ถูกกระตุ้นด้วยเมนทอล ทำให้เกิดความเย็นในรูปแบบของมินต์) และเอเอ็นเคทีเอ็ม1 (ANKTM1) เมื่ออุณหภูมิลดถึง 8-28^oเซลเซียส ซีเอ็มอาร์1 จะเปิด และเกิดการควบคุมอุณหภูมิกาย ในขณะที่เอเอ็นเคทีเอ็ม1 จะเปิดที่อุณหภูมิต่ำกว่านั้น ทำให้เกิดความรูสึกเจ็บปวด

นักวิทยาศาสตร์ได้ค้นพบตัวรับรู้อุณหภูมิในปลาฉลาม โดยเซลล์ตัวรับรู้ถูกเรียกว่า ตัวรับรู้สนามไฟฟ้า (electroreceptors) เป็นที่รู้จักมานานแล้ว



รูปที่ 5.111 ตัวรับรู้การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิที่ผิวหนัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Chaudhuri, 2014)



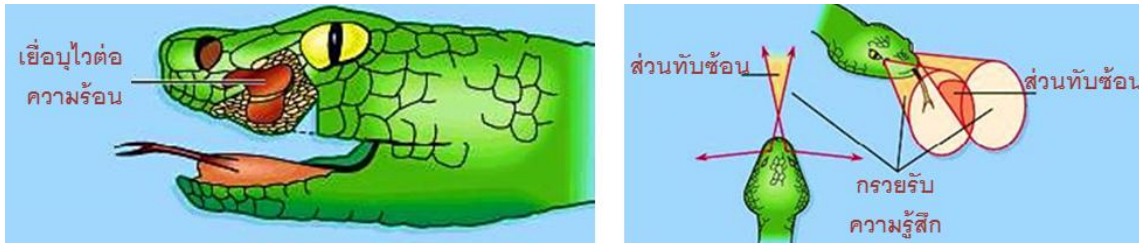
รูปที่ 5.112 ประตูดิวออนรับความร้อนของสัตว์เลื้อยลูกด้วยนม (ที่มา: ดัดแปลงจาก Clapham, 2003)

ตัวรับรู้รังสีอินฟราเรด (infrared sensors)

คือ ตัวควบคุมอุณหภูมิอินฟราเรด (infrared thermoregulators) ในงูพิษ ทำให้งูสามารถหาเหยื่อและแหล่งที่พักที่ที่เหมาะสมได้ โดยตัวรับรู้อุณหภูมิชนิดนี้จะมีตัวกระตุ้นที่แตกต่างกันในสัตว์อย่างน้อย 2 กลุ่ม 1) งูตระกูลที่มีพิษรุนแรงต่อระบบเลือด (pit vipers, Viperidae) เช่นงูเขียวหางไหม้ งูแมวเซา งูหางกระดิ่ง (rattle snake) และ 2) งูหลาม (pythons) และงูเหลือม (boas) ตัวรับรู้ชนิดพิเศษนี้ เป็นตัวรับรู้ที่ไวต่อการกระตุ้นจากรังสีอินฟราเรด ที่มีระดับพลังงานในการส่งคลื่นความร้อนต่ำ เซลล์ตัวรับมีรูปร่างง่าย ๆ คือ มีส่วนรับเป็นสาขาของเดนไดรต์ของเซลล์ประสาท ตั้งอยู่ที่ร่องเล็ก ๆ ที่ผิวหนังแต่ละข้างของส่วนศีรษะ (ตำแหน่งที่ตั้ง คือ ใต้ลูกตา ค่อนมาทางส่วนด้านหน้า) และวิ่งขนานไปกับขากรรไกรในงูเหลือม

จากการศึกษาในแง่พฤติกรรม (โดยการปิดตาของงูหางกระดิ่งด้วยเทปกาวสีดำ) แสดงให้เห็นว่า ตัวรับที่ฝังตัวอยู่ในแอ่งที่กล่าวมาข้างต้น ทำหน้าที่ในการตรวจจับความร้อนที่เปล่งออกมาจากร่างกายของสัตว์เลื้อยลูกด้วยนม ซึ่งเป็นเหยื่อของงูอย่างสัตว์ฟันแทะต่าง ๆ หรือหนู ซึ่งมีอุณหภูมิสูงกว่าอุณหภูมิสิ่งแวดล้อมภายนอก

ประมาณ 10^0 เซลเซียส จึงถูกตรวจจับได้เมื่ออยู่ห่างจากงอกไปประมาณ 0.5 เมตร ซึ่งตัวรับนี้ มีความสำคัญต่อการพุ่งเข้าหาเหยื่อให้ได้ในครั้งแรกของการจับเหยื่อ และเนื่องจากที่มีร่องตัวรับอุณหภูมิอยู่ 2 ข้าง ดังนั้น จึงมีความเป็นไปได้ในการมองเห็นรังสีอินฟราเรดแบบสองตา (binocular infrared vision) ที่จะช่วยให้งูหางกระดิ่งสามารถคำนวณระยะห่างของเหยื่อได้

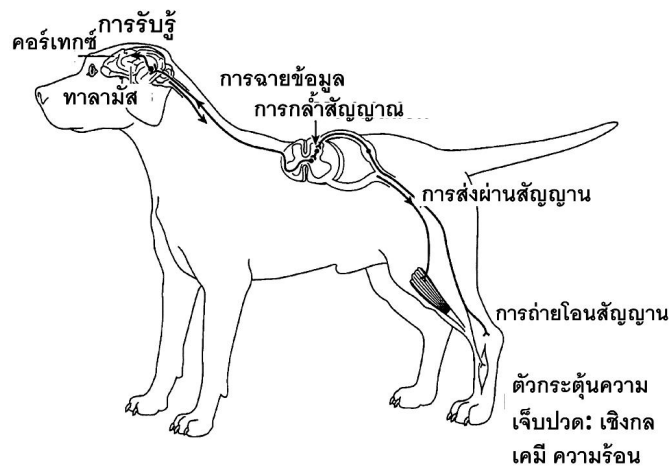


รูปที่ 5.113 ตัวรับอุณหภูมิในกลุ่มงูพิษ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Encyclopædia Britannica, Inc. 2015)

นักสรีรวิทยายังไม่ทราบว่า ตัวรับรู้ถึงรังสีอินฟราเรดได้อย่างไร แต่นักประสาทวิทยาได้อธิบายว่า ความแตกต่างของตัวรับ ต่อรังสีอินฟราเรดที่ช่วงคลื่นต่าง ๆ น่าจะทำให้งูมองเห็นภาพที่เกิดจากรังสีอินฟราเรดเป็นภาพสี

จากงานวิจัยเมื่อเร็ว ๆ นี้ทำให้ทราบว่า งูพิษยังสามารถใช้ข้อมูลเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิเพื่อหาแหล่งที่พักที่ที่เหมาะสม หลีกเลี้ยงสถานที่ที่ไม่เป็นที่ต้องการ เนื่องจากสัตว์พวกนี้เป็นพวกที่อุณหภูมิกายเปลี่ยนแปลงไปตามอุณหภูมิสภาพแวดล้อมภายนอก หรือเรียกว่า สัตว์เลือดเย็น (ectotherms) ที่ไม่สามารถควบคุมอุณหภูมิร่างกายด้วยกลไกควบคุมในภายในได้เอง แต่ต้องอาศัยอุณหภูมิภายนอกช่วย

ความรู้สึกเจ็บปวด (nociception: pain)



รูปที่ 5.114 วิธีการรับความรู้สึกเจ็บปวด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Woodward, 2008)

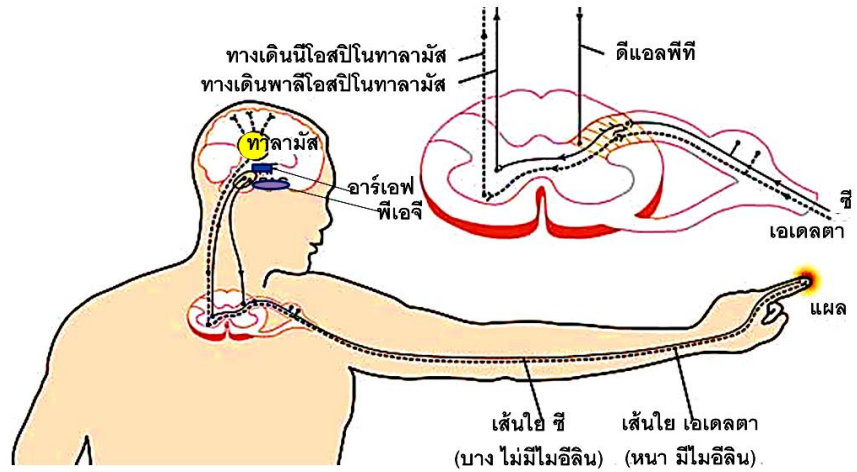
การกระตุ้นเซลล์ประสาทตัวรับที่ตอบสนองต่อตัวกระตุ้นที่อาจจะทำให้เกิดความเสียหาย หรือตัวรับความรู้สึกเจ็บปวด (nociceptors) ส่งผลให้ร่างกายรู้สึกเจ็บปวด ซึ่งจะเป็นการรับรู้ความรู้สึกร่วมกับการแสดงออกของพฤติกรรมที่เกี่ยวข้องกับอารมณ์ ความเจ็บปวดเป็นกลไกปฏิกิริยาในการป้องกันอันตรายของสัตว์ เพื่อให้เกิดการระงับของระบบประสาทขั้นสูง เป็นข้อเท็จจริงที่เกิดจากเนื้อเยื่อที่ถูกทำลาย หรือกำลังจะเกิด การรับความเจ็บปวดไม่เหมือนกับตัวรับความรู้สึกกายอื่น ๆ เนื่องจากการรับความเจ็บปวดจะเกิดร่วมกับการตอบสนองต่อพฤติกรรมที่มาจากแรงจูงใจ (motivated behavioral response) ที่สัตว์ได้รับความรู้สึกนั้น (เช่น การหลบหลีก หรือการต่อสู้กลับ) รวมทั้งการแสดงออกทางอารมณ์ (emotional reaction) เช่น โกรธ หรือกลัว แม้ว่า ความรู้สึกเจ็บปวดจะไม่เหมือนกับความรู้สึกอื่น เนื่องจากสัตว์ที่รู้สึกเจ็บปวดจะมีทั้งประสบการณ์ในอดีต หรือสิ่งที่เกิดขึ้นในครั้งปัจจุบันมาเกี่ยวข้องกับการแสดงออกด้วย ตัวอย่างเช่น เมื่อสุนัขถูกทำให้เกิดความ

เจ็บปวดทั้งจากวงจรความเจ็บปวดระดับสูง (**heightened pain perception**) หรือต่ำกว่า จะเหนี่ยวนำให้สุนัขเกิดความเครียดเนื่องจาก การบาดเจ็บ แต่การรายงานความเจ็บปวดนี้ เป็นการทดลองที่สามารถทำได้เฉพาะในมนุษย์ เราสามารถคาดเดาเกี่ยวกับการรับรู้ความรู้สึกจากสัตว์ได้เพียงดูจากการแสดงออกของมัน แต่ไม่สามารถเข้าใจถึงความรู้สึกที่สัตว์รู้สึกได้จริง ๆ ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดแบ่งออกได้ 3 ชนิดคือ

1. ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดเชิงกล (**mechanical nociceptors**) ตอบสนองต่อการทำลายทางกายภาพ เช่นการตัด ขย้ำ หรือหยิก
2. ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดเชิงอุณหภูมิ (**thermal nociceptors**) ตอบสนองต่ออุณหภูมิที่รุนแรง โดยเฉพาะความร้อน
3. ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดหลายแบบ (**polymodal nociceptors**) ที่ตอบสนองต่อตัวกระตุ้นทุกชนิดที่มีผลทำลาย ไม่ว่าจะเป็นสารเคมีที่ก่อให้เกิดการระคายเคือง ที่หลั่งออกมาจากเนื้อเยื่อที่ถูกทำลาย

ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดไม่มีส่วนหรืออวัยวะ ที่ใช้ในการตอบสนองแบบจำเพาะ ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดเป็นเพียงปลายประสาทเปลือย (**naked nerve ending**) แต่เนื่องจากมีความสำคัญต่อการรอดชีวิต ดังนั้น ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดส่วนใหญ่จะไม่มีส่วนปรับตัวให้ได้รับการกระตุ้นอย่างต่อเนื่อง หรือถูกกระตุ้นได้ซ้ำ ๆ อย่างไม่กี่ครั้ง สัตว์ส่วนใหญ่ หรืออย่างน้อย คือ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเอง จะมีการยืดระยะเวลาของการเจ็บปวดออกเป็น 2 ระยะ คือ ระยะที่มีการตอบสนองต่อความเจ็บปวดเชิงกลอย่างรวดเร็ว ตามด้วยการตอบสนองอย่างช้า ๆ ที่เป็นการตอบสนองทางเคมีต่อการอักเสบ และการหลั่งสารออกมาจากเซลล์ที่ได้รับผลกระทบจากการถูกทำลาย จากการวิจัยเมื่อเร็ว ๆ นี้ ที่มีการแยกโปรตีนของตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดจากสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่ตอบสนองอย่างต่อเนื่องต่อความเจ็บปวด เนื่องจากการอักเสบหลังไฟไหม้ ประตูดอออนชนิดหนึ่งชื่อว่าทีอาร์พีวี1 ซึ่งมีชื่ออีกชื่อว่า ตัวรับความรู้สึกของพริก (**chili pepper receptor**) เนื่องจากมีตัวกระตุ้น คือ แคปไซซิน (**capsaicin**) ที่พบในพริก และเกิดการรับรู้ความรู้สึกเผ็ดร้อนภายในปาก การอักเสบเองเป็นอีกตัวกระตุ้นให้เกิดการตอบสนองต่อการอักเสบ โดยการมาสะสมรวมกันของตัวรับนี้ ทำให้เกิดความรู้สึกเจ็บปวดอย่างต่อเนื่อง นอกจากนี้ยังมีประตูดอออนอีกชนิดหนึ่งซึ่งเริ่มทำงานเมื่ออุณหภูมิสูงกว่า 52^oเซลเซียส นั่นคือ ทีอาร์พีวี2

ตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดทุกชนิดในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีความไวรับต่อโพรสตาแกลนดิน ที่ส่งผลให้เกิดการตอบสนองอย่างมากต่อตัวกระตุ้นให้โทษ (**noxious stimuli**) ทำให้สัตว์เกิดความรู้สึกเจ็บปวดเมื่อมีโพรสตาแกลนดินปรากฏตรงบริเวณที่เกิดการบาดเจ็บ โพรสตาแกลนดินเป็นอนุพันธ์ของกรดไขมันที่ถูกตัดออกจากเยื่อหุ้มเซลล์ และทำหน้าที่ในการหลั่งพาราไครน์ สารเคมีจำพวกแอสไพริน และสารคล้ายกัน (**aspirin-like drugs**) ทำหน้าที่ยับยั้งการหลั่งของพาราไครน์ จึงใช้เป็นยาลดการปวด (**analgesic drugs**)



รูปที่ 5.115 วิธีการนำความรู้สึกเจ็บปวด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Madsen, 2005)

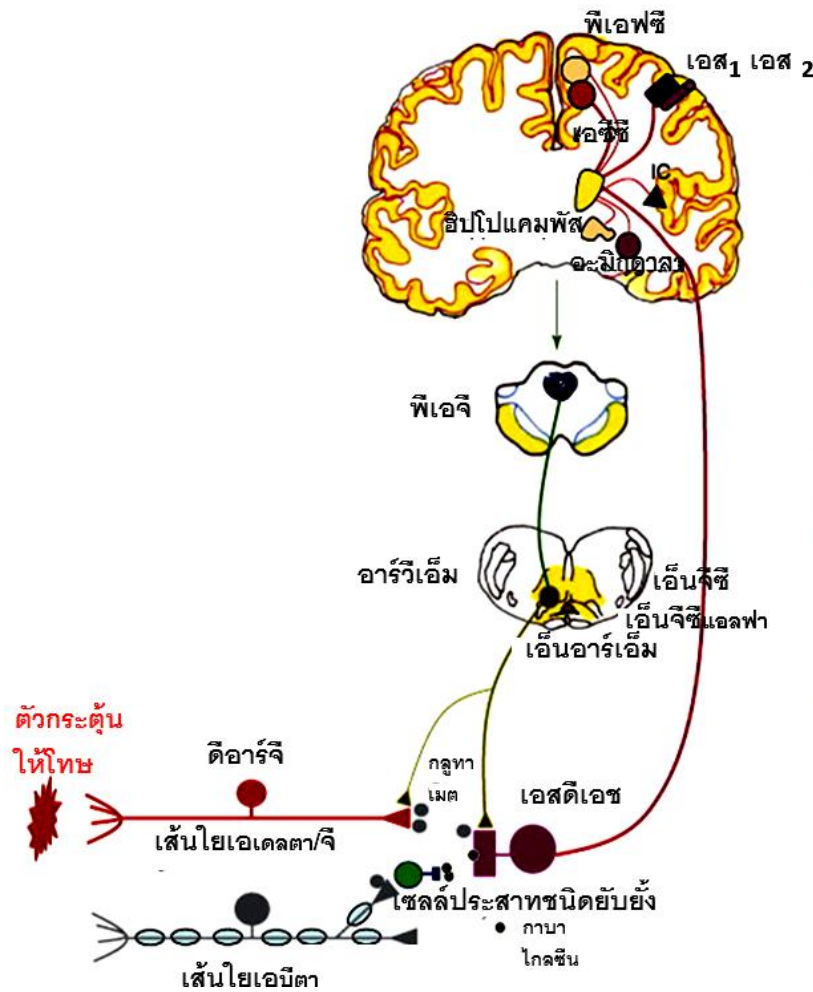
กระแสประสาทรับความรู้สึกเจ็บปวดเริ่มจากตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดที่ถูกส่งต่อไปยังระบบประสาทส่วนกลางของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ผ่านเส้นใยประสาทนำความรู้สึกเข้า 1 ใน 2 ชนิด สัญญาณประสาทที่มาจากตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดเชิงกล และตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดเชิงอุณหภูมิ จะถูกนำไปโดยเส้นใยประสาทขนาด

ใหญ่ที่มีปลอกไมอีลิน ชนิดเอ-เดลตา (myelinated A-delta fibers) ด้วยอัตราการเคลื่อนที่ 30 เมตร/วินาที เรียกว่า วิธีการนำความรู้สึกเจ็บปวดอย่างรวดเร็ว (fast pain pathway) ส่วนกระแสประสาทที่ส่งมาจากตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดหลายแบบจะถูกขนส่งผ่านเส้นใยประสาทขนาดเล็ก ชนิดไม่มีปลอกไมอีลินหุ้ม ชนิดซี (unmyelinated C fibers) ที่ส่งกระแสประสาทอย่างช้า ๆ ด้วยอัตราเร็ว 12 เมตร/วินาที (slow pain pathway) เมื่อไฟไหม้เกิดขึ้นที่ปลายนิ้ว ความรู้สึกแรกที่เกิดขึ้น คือ การเจ็บแปลบ จากนั้น จะเกิดการแพร่ของพื้นที่รับความรู้สึกเจ็บปวด ทำให้หลังจากนั้น จะเกิดความเจ็บปวดที่ไม่ทราบตำแหน่งชัด (disagreeable pain) ในช่วงแรกที่ความเจ็บปวดอยู่ในรูปการเจ็บแปลบ (sharp twinge) เหมือนถูกทิ่มตำ (pricking sensation) และง่ายต่อการระบุตำแหน่ง ที่ถูกส่งโดยวิธีการนำความรู้สึกเจ็บปวดอย่างรวดเร็วจากตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดทางกายภาพ หรือตัวรับความรู้สึกร้อน จากนั้นจะเกิดความรู้สึกแบบตื้อ ๆ (dull) และการปวดตื้อ ๆ แบบต่อเนื่อง (continuous dull pain) บอกตำแหน่งที่เจ็บจริง ๆ ไม่ได้ มีความเจ็บปวดต่อเนื่อง และทำให้รู้สึกไม่ดี โดยวิธีการนำความรู้สึกเจ็บปวดอย่างช้า ๆ ที่ถูกกระตุ้นโดยสารเคมี โดยเฉพาะอย่างยิ่งเบรดีไคนิน (bradykinin) ซึ่งโดยปกติจะอยู่ในรูปเนื้อเยื่อ และถูกกระตุ้นโดยเอนไซม์ แล้วถูกปล่อยเข้าสู่สารน้ำภายนอกเซลล์ตรงบริเวณรอบ ๆ เนื้อเยื่อที่ได้รับอันตราย เบรดีไคนิน และสารอื่น ๆ ที่เกี่ยวข้องกันไม่เพียงแต่ทำให้เกิดความเจ็บปวด โดยมีผลจากการกระตุ้นตัวรับความรู้สึกเจ็บปวดหลายแบบ แต่ยังเชื่อกันว่าทำให้เกิดการตอบสนองของร่างกายในรูปของการอักเสบต่อเนื่องที่บาดเจ็บ การคงอยู่ของสารเคมีต่าง ๆ ที่อยู่บริเวณเนื้อเยื่อ เป็นตัวช่วยอธิบายถึงการปวดตื้อ ๆ อย่างต่อเนื่อง แม้ว่าจะมีการย้าย หรือกำจัดตัวกระตุ้นทางกายภาพ และทางอุณหภูมิที่เป็นสาเหตุของการทำลายเนื้อเยื่อออกไปแล้ว

ตัวนำความรู้สึกเจ็บปวดเข้าตัวแรก (primary afferent pain fiber) จะประสานประสาทกับเซลล์ประสาทเชื่อมกลางลำดับที่ 2 (second-order interneuron) ที่บริเวณด้านบนของไขสันหลัง เพื่อให้เกิดการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นที่เข้ามาทำให้เกิดศักยะงาน เส้นประสาทนำความรู้สึกเจ็บปวดจะหลั่งสารส่งผ่านประสาทที่จะมีผลต่อเซลล์ประสาทในวิธีการนำกระแสประสาทตัวต่อ ๆ ไป สารส่งผ่านประสาทตัวที่สอง นอกเหนือจากโพรสตาแกลนดินแล้ว คือ สารพี (substance P) และกลูตาเมต โดยสารพีทำหน้าที่กระตุ้นการทำงานของวิถีประสาทขึ้นบน ที่ขนส่งกระแสประสาทเกี่ยวกับความเจ็บปวดไปยังระดับขั้นที่สูงกว่า เพื่อให้เกิดกระบวนการจัดการขั้นต่อ ๆ ไป ทั้งนี้ รายละเอียดในวิถีประสาทรับความรู้สึกเจ็บปวดขึ้นบน (ascending pain pathway) ยังเป็นที่ทราบน้อยมากว่าไปสิ้นสุดที่ใดในส่วนของเปลือกสมองรับความรู้สึกทางกาย ทาลามัส และเรติคิวลาร์ฟอร์เมชัน (reticular formation) บทบาทของเปลือกสมองต่อการรับรู้ความเจ็บปวดยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด แม้ว่าอาจมีความสำคัญต่อการระบุตำแหน่งของความเจ็บปวด



รูปที่ 5.16 สรุปลำดับการรับรู้ความเจ็บปวด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Like A Tree, 2014)



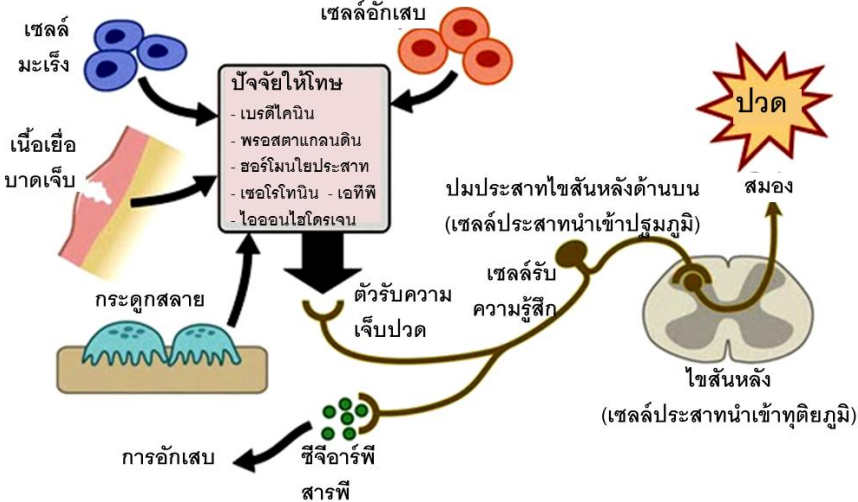
กระบวนการของความเจ็บปวดที่เปลือกสมอง
 เอซีซี ไอซี: เป็นสองส่วนหลักของเปลือกสมอง ที่ตอบสนองต่อความเจ็บปวดทั้งทางกายภาพ และพยาธิสภาพ มีความสำคัญสำหรับการรับรู้ความเจ็บปวด และความไม่สบายกายสบายใจ
 เอส1 เอส2: สำคัญต่อการบ่งชี้ความเจ็บปวด กล้าสัญญาณเกี่ยวกับความเจ็บปวด และตำแหน่ง
 พีโอพี: สามารถถูกกระตุ้นโดยความเจ็บปวดเช่นกัน

โครงสร้างที่เกี่ยวข้องอื่น ๆ
 ฮิปโปแคมปัส: เกี่ยวข้องกับความทรงจำเรื่องความเจ็บปวดซ้ำ ๆ และความผิดปกติด้านอารมณ์
 อะมิกดาลา: ความเจ็บปวดที่เกี่ยวข้องกับความกลัว ความเครียด และการกล้าสัญญาณความเจ็บปวด

ตัวกล้าสัญญาณสองเฟสจากภายใน
 พีโอจี: เซลล์ประสาทลดความเจ็บปวดในสมองส่วนกลาง
 อาร์วีเอ็ม: ทำให้เกิดการกล้าสัญญาณส่วนลงของการนำความรู้สึกเจ็บปวดของไขสันหลัง ประกอบด้วย เจ็นจีซี เจ็นจีซีแอลฟา เจ็นอาร์เอ็ม และราทีนิวเคลียสอื่น ๆ

ไขสันหลังด้านบน
 เป็นศูนย์กลางการประสานประสาทความเจ็บปวดแรกในระบบประสาทส่วนกลาง
 การควบคุมความเจ็บปวดเฉพาะที่ และการกล้าสัญญาณส่วนลงเกิดโดยสารส่งผ่านประสาทหลายชนิด
 การกล้าสัญญาณส่วนลงสามารถกระทำโดยกลไกก่อน-หลังการประสานประสาท

รูปที่ 5.117 กลไกการกระตุ้นเปลือกสมอง และความรู้สึกเจ็บปวดเรื้อรัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Zhuo, 2008)



รูปที่ 5.118 สารเคมีที่เกี่ยวข้องกับการอักเสบ และการเจ็บปวด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Like A Tree, 2014)

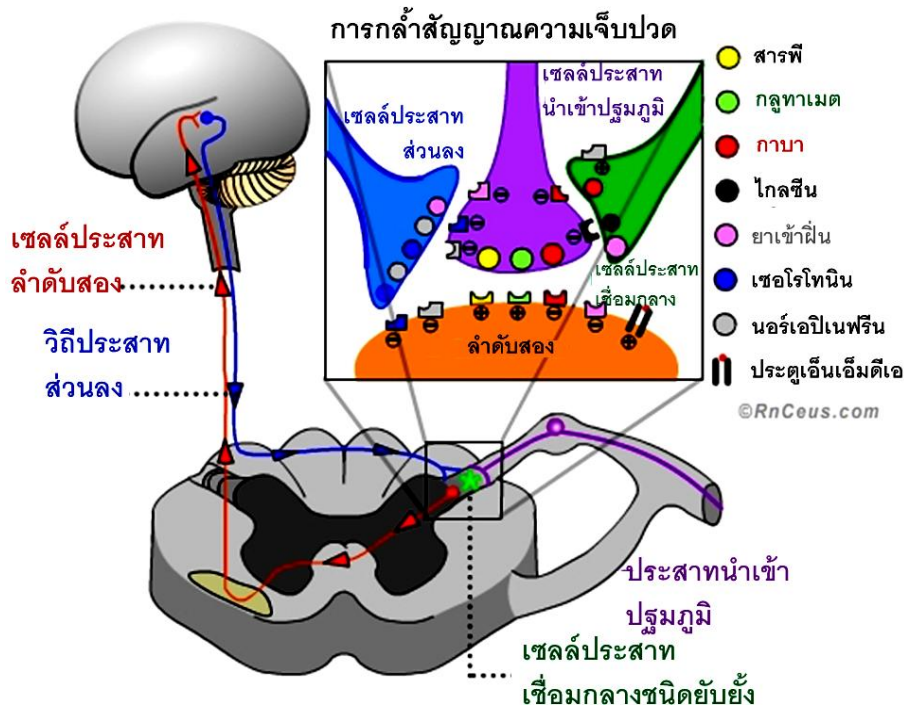
ความรู้สึกเจ็บปวดยังคงรับรู้ได้ แม้ว่าจะไม่มีส่วนของเปลือกสมอง เชื่อว่า มีผลมาจากการทำงานของทาลามัส ส่วนเรติคิวลาร์ฟอร์เมชันมีผลต่อการตื่นตัวที่เกี่ยวข้องกับการถูกกระตุ้นโดยตัวกระตุ้นที่อาจให้โทษ (noxious encounter) การเชื่อมโยงกันของทาลามัส และเรติคิวลาร์ฟอร์เมชันไปยังต่อมใต้สมองส่วนล่าง และ

ส่วนลิมบิกเพื่อให้เกิดพฤติกรรมที่ตอบสนองต่อความเจ็บปวด ที่เกี่ยวข้องกับประสบการณ์เรื่องความเจ็บปวด ระบบลิมบิกมีความสำคัญต่อความรู้สึกที่ไม่ดีต่าง ๆ เมื่อเกิดการบาดเจ็บ

กลูตาเมตเป็นสารส่งผ่านประสาทอีกชนิดหนึ่งที่หลั่งออกมาจากส่วนปลายประสาทนำความรู้สึกเข้าตัวแรก จัดเป็นสารส่งผ่านประสาทหลักชนิดกระตุ้น (major excitatory neurotransmitter) กลูตาเมตทำหน้าที่แตกต่างกันบนตัวรับที่เยื่อหุ้มเซลล์ของประสาทไซสันหลังบริเวณด้านบน 2 ชนิด ที่ให้ผลแตกต่างกัน 2 ทาง 1) การจับกันของ กลูตาเมต กับตัวรับเอเอ็มพีเอ (AMPA) ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของเยื่อเลือกผ่าน ส่งผลให้เกิดศักยะงานที่เซลล์ด้านบน ซึ่งศักยะงานนี้จะขนส่งข่าวสารเกี่ยวกับความเจ็บปวดไปยังระบบประสาทชั้นสูง รวมทั้ง 2) การจับกันของกลูตาเมตกับตัวรับเอ็นเอ็มดีเอ (NMDA) ชักนำให้อิออนแคลเซียมเดินทางเข้าไปในเซลล์ของประสาทไซสันหลังด้านบน ทำให้ไม่เกิดการส่งข้อมูลเกี่ยวกับความเจ็บปวดต่อ แต่ในทางตรงกันข้าม อิออนแคลเซียมจะทำให้เกิดระบบสารสื่อสัญญาณที่ 2 ที่ส่งผลให้เซลล์ในส่วนด้านบนถูกกระตุ้นได้สูงกว่าปกติ การเกิดความตื่นตัวต่อการกระตุ้นมากกว่าปกติ (hyperexcitability) สนับสนุนให้มีความไวต่อการรับความรู้สึกมากกว่าปกติ (exaggerated sensitivity) ของเนื้อเยื่อในส่วนที่ได้รับบาดเจ็บเนื่องจากการสัมผัสกับตัวกระตุ้นความเจ็บปวด หรือแม้แต่ตัวกระตุ้นที่ปกติไม่ก่อให้เกิดความเจ็บปวด เช่นการกดเบา ๆ (light pressure) ความไวต่อการรับความรู้สึกมากกว่าปกตินี้ ทำให้สัตว์เกิดความหวาดกลัว ระวังไม่ให้มีเหตุการณ์หรือกิจกรรมใด ๆ ที่จะทำให้นเนื้อเยื่อถูกทำลายมากขึ้น หรือการรบกวนการหายใจของแผล

สมองของสัตว์มีกระดูกสันหลัง กับการทำงานของระบบระงับความเจ็บปวด

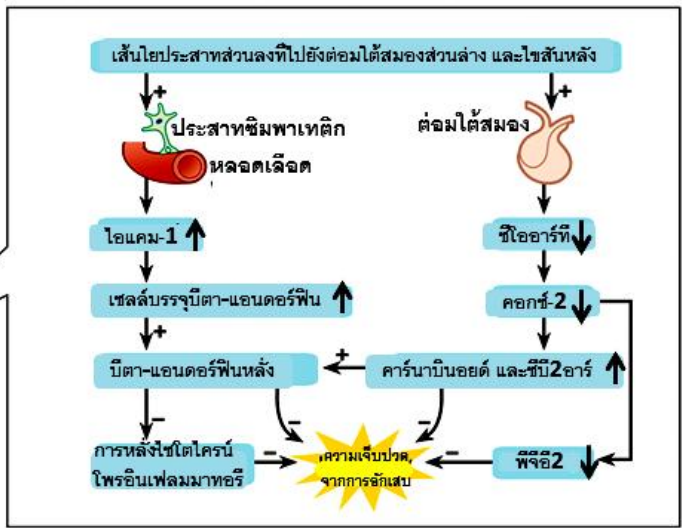
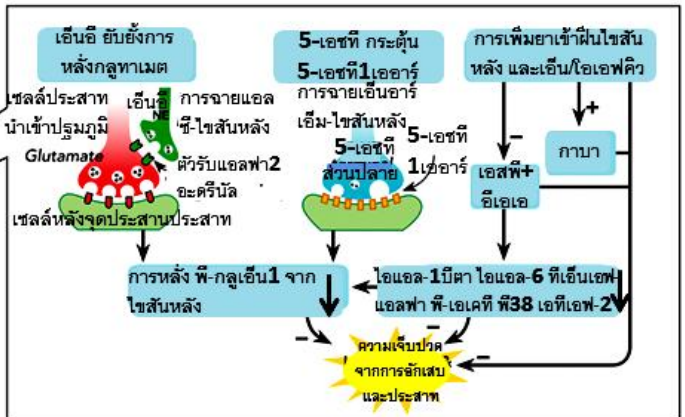
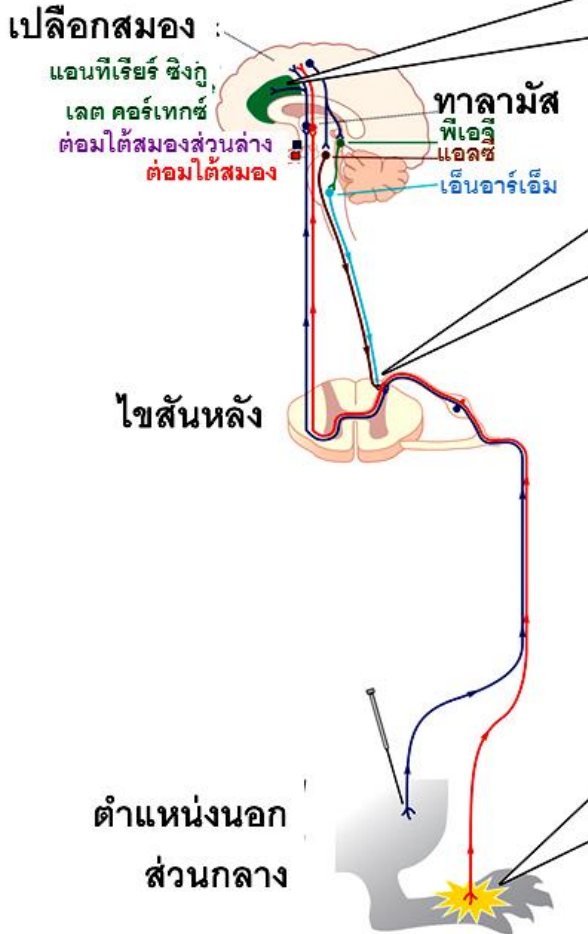
นอกเหนือจากกลูโคโซที่เชื่อมโยงระบบรับความรู้สึกเจ็บปวดจากระบบประสาทส่วนกลางกับโครงสร้างชั้นสูงในระบบประสาทส่วนกลางแล้ว ระบบประสาทส่วนกลางยังมีระบบเซลล์ประสาทที่กดความรู้สึกเจ็บปวด โดยเราเรียกว่าเป็น โครงสร้างของระบบระงับความเจ็บปวดแบบถาวร (built-in analgesic system) อยู่ด้วย โดยกลไกที่ค้นพบ คือ การกดวิถีการขนส่งกระแสประสาทเกี่ยวกับความเจ็บปวดเมื่อเดินทางไปถึงไซสันหลังแล้ว การทดลองกระตุ้นส่วนเนื้อเทาที่อยู่รอบ ๆ ท่อน้ำสมอง (cerebral aqueduct) ซึ่งเป็นส่วนที่เชื่อมต่อกับโพรงสมองที่ 3 (third ventricle) และโพรงสมองที่ 4 (fourth ventricle) ทำให้เกิดการระงับความเจ็บปวด เช่นเดียวกับ การกระตุ้นส่วนของเรติคิวลาร์ฟอร์เมชันที่ก้านสมอง นักสรีรวิทยาเองก็เชื่อว่าส่วนที่อยู่ในไซสันหลังและสมองทั้ง 2 นี้ เป็นส่วนของวิถีระงับความเจ็บปวดลงล่าง (descending analgesic pathway) ที่การหลั่งสารพีของส่วนปลายเส้นใยนำความรู้สึกเจ็บปวดถูกระงับโดยการยับยั้งก่อนจุดประสานประสาท



รูปที่ 5.119 วิถีความเจ็บปวด และวิถีการระงับความเจ็บปวด (ที่มา: ดัดแปลงจาก RnCeus, n.d.)

การระงับความเจ็บปวดแบบถาวร เกี่ยวข้องกับการมีตัวรับยาเข้าฝิ่น หรือโอปิเอต (opiate receptor) ซึ่งสารออกฤทธิ์ที่รู้จักกันอย่างดีมานานแล้ว คือ มอร์ฟีน (morphine) ที่สกัดมาจากผลของฝิ่น จัดเป็นสารระงับปวดที่ทรงพลังที่สุด แต่ก็ไม่น่าที่จะเป็นไปได้ว่า ระบบประสาทของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมีการสร้างตัวรับความรู้สึกขึ้นมาเพื่อรองรับสารเคมีที่สกัดมาจากดอกไม้ นักวิจัยจึงได้ทำการสืบหาสารที่อยู่ในร่างกายซึ่งโดยทั่วไป จะมาจับกับตัวรับยาเข้าฝิ่นนี้ จึงทำให้มีการค้นพบสารเคมีที่คล้ายอนุพันธ์ฝิ่นที่สร้างได้ในร่างกาย (endogenous opiate หรือ morphine-like substance) ได้แก่ เอนดอร์ฟินส์ (endorphins) เอนเคฟาลินส์ (enkephalins) และไดโนρφิน (dynorphin) ที่เป็นสารลดปวดที่สร้างขึ้นในร่างกายที่สำคัญ โดยยาเข้าฝิ่นจากภายใน (endogenous opiate) ทำหน้าที่เป็นสารส่งผ่านประสาทที่ใช้ลดความเจ็บปวดที่หลั่งออกมาจากเซลล์ประสาทในวิถีระงับความเจ็บปวดลงล่าง เพื่อจับกับตัวรับยาเข้าฝิ่นบนส่วนปลายของเส้นใยนำความรู้สึกเจ็บปวด การจับกันนี้ จะไปกดการหลั่งสารพี ทำให้การส่งกระแสประสาทเกี่ยวกับความรู้สึกเจ็บปวด (pain signal) ถูกระงับ ทั้งนี้มอร์ฟีนเองก็จับกับตัวรับยาเข้าฝิ่น จึงมีสมบัติเป็นสารแก้ปวด

โครงสร้างระดับเหนือไขสันหลัง



รูปที่ 5.120 กลไกของการกดจุด และการกระตุ้นไฟฟ้าที่ช่วยลดความเจ็บปวด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Anesthesiology - American Society of Anesthesiologists)

ระบบยาเข้าฝิ่นจากภายใน (endogenous opiate system) ยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัดว่า กลไกของการกวดความรู้สึกตามธรรมชาตินี้ถูกกระตุ้นให้ทำงานได้อย่างไร ปัจจัยที่ทำให้ความเจ็บปวดถูกจัดการ และควบคุมที่รู้จักกันเป็นอย่างดี คือ การออกกำลังกายอย่างหนัก การฝังเข็ม (acupuncture) การสะกดจิต (hypnosis) และความเครียด (ที่อธิบายได้ว่าทำไมสัตว์ที่กำลังบาดเจ็บจึงเพิกเฉยต่อความเจ็บปวด เมื่อสัตว์อยู่ในช่วงที่กำลังหนีอันตราย หรือกำลังต่อสู้กันอยู่) การกินแคปไซซิน (capsaicin) ที่อยู่ในพริกชี้หูเอง ก็ส่งผลให้เกิดการหลั่งเอนดอร์ฟินส์ที่สามารถนำมาใช้อธิบายได้ว่า ทำไมมนุษย์บางคนถึงชอบกินอาหารเผ็ด นอกจากนี้ยังมีรายงานเรื่อง ความเครียดบางอย่างที่สามารถลดความเจ็บปวดผ่านวิถียาเข้าฝิ่น โดยยังไม่ทราบว่ากลไกที่ไม่เกี่ยวข้องกับยาเข้าฝิ่นที่มาเกี่ยวข้องนี้ว่า เกิดขึ้นได้อย่างไร

ศัพท์เกี่ยวกับการบ่งชี้อาการเจ็บปวด (pain descriptors)

- การปวดเฉียบพลัน (acute pain)
- การปวดเรื้อรัง (chronic pain)
- การปวดแสบปวดร้อน (burning pain)
- การปวดตลอดเวลา (constant pain)
- การปวดเกร็ง ปวดแบบเป็นตะคริว (cramps, cramping pain)
- การปวดแบบบีบรัด (crushing pain)
- การปวดเหมือนถูกของมีคมบาด (cutting pain)
- การปวดตื้อ ๆ (dull pain)
- การปวดเหมือนไฟฟ้าดูด (electrical pain)
- การปวดเหมือนถูกแทะ (gnawing pain)
- การปวดแบบเป็น ๆ หาย ๆ (intermittent pain)
- การปวดร่วมกับอาการชา (numbing pain)
- ความรู้สึกเหมือนมีอะไรมาทิ่มแทง (pins and needles sensation)
- การปวดเป็นพัก ๆ (periodic pain)
- การปวดตามจังหวะชีพจร (pulsating pain)
- การปวดบริเวณผิวหนังที่เส้นประสาทมาเลี้ยง ปวดแบบเริ่มจากจุดศูนย์กลางแล้วแผ่ออกไป

(radiating pain, radicular pain)

- การปวดแปลบ ปวดจี๊ด ๆ (sharp pain)
- การปวดที่หนึ่งแล้วย้ายไปปวดอีกที่หนึ่ง (shifting pain)
- การปวดแบบเจ็บเสียวแปลบร้าว (shooting pain)
- ความรู้สึกเหมือนมีอะไรไต่หรือโดนกัดต่อย (tingling sensation)
- การปวดตุบ ๆ (throbbing pain)
- การปวดจากกล้ามเนื้อหดเกร็ง (muscle spasm)
- การเจ็บแบบเสียดแทง (stabbing pain)
- การเจ็บปวดในบริเวณกว้าง (visceral pain)
- ความรู้สึกเจ็บเสียว (sensitive feeling)

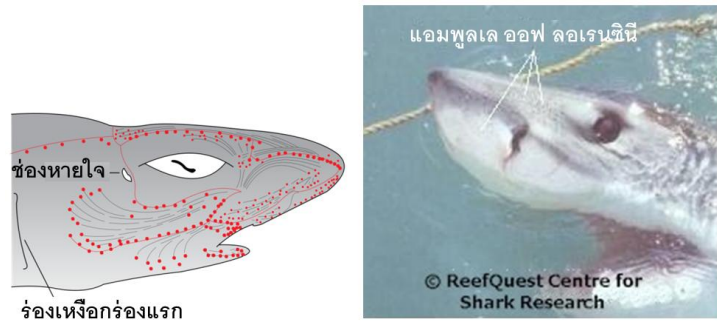
การรับรู้กระแสไฟฟ้า และแม่เหล็ก (electroreception and magnetoreception)

การหาแหล่งที่อยู่ หรือวัตถุโดยอาศัยการสะท้อนกลับของเสียง (echolocation) เกิดจากความสามารถของระบบการรับรู้ความรู้สึกจากสิ่งแวดล้อมในค้างคาว และนกที่อาศัยอยู่ในถ้ำ เป็นการใช้ประโยชน์ของการรับรู้ความรู้สึกพิเศษโดยไม่จำเป็นต้องใช้แสง การค้นหาแหล่งที่อยู่ หรือการเดินทางในที่มืดโดยใช้การรับรู้ความรู้สึกพิเศษเป็นตัวนำร่อง (navigation) อีกส่วนหนึ่งที่พบมากในปลากระดูกแข็ง ปลากระดูกอ่อน และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอย่างน้อย 2 ชนิด คือ การรับรู้กระแสไฟฟ้า (electroreception)

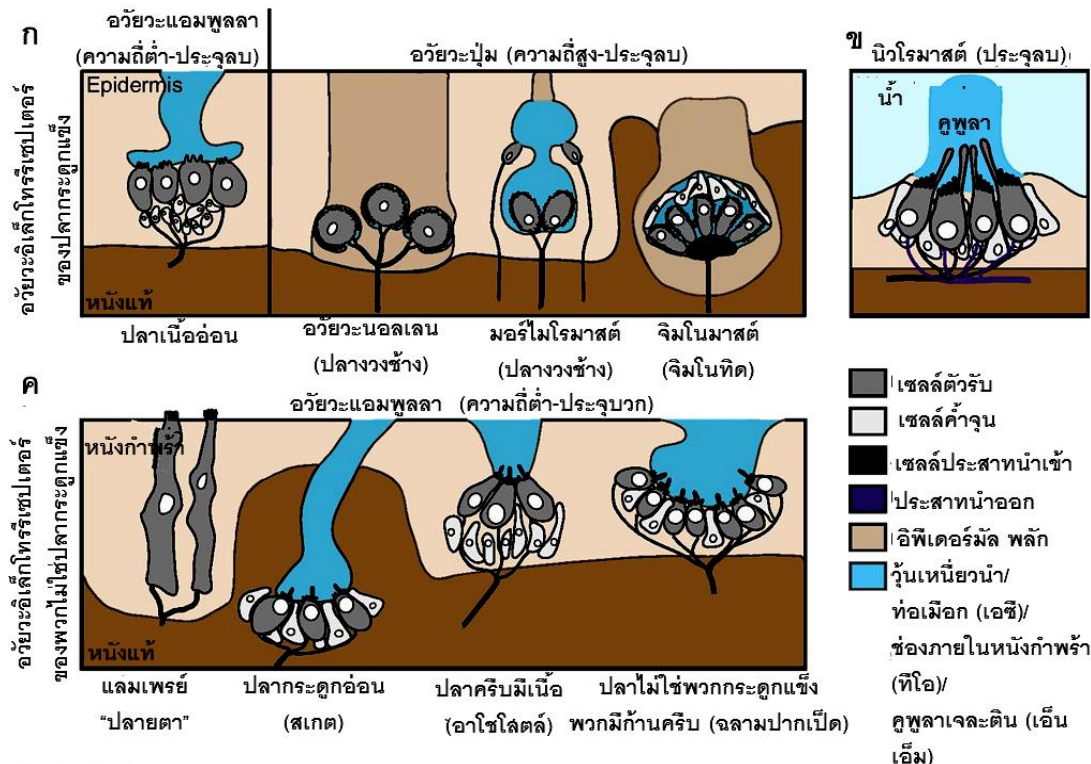
การรับรู้กระแสไฟฟ้าช่วยให้สัตว์สามารถสร้างทิศทาง ตรวจจับที่อยู่ของเหยื่อ และการสื่อสาร

การรับรู้กระแสไฟฟ้าชนิดอ้อมกัมมันต์ (passive electroreception) ช่วยให้สัตว์สามารถตรวจจับสนามไฟฟ้าที่อยู่ภายนอกร่างกาย (extraneous electric fields) โดยที่สัตว์ไม่มีกระแสไฟฟ้าในร่างกายเอง และใช้สำหรับการหาแหล่งของกระแสไฟฟ้า (electrolocation) ตัวรับรู้กระแสไฟฟ้าในปลากระดูกอ่อน (nonteleost fishes) ปลากระดูกแข็ง (teleost fishes) บางชนิด และสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกบางชนิด คือ แอมพูลลารีอเล็กโทริเซปเตอร์ (ampullary electroreceptors) ที่ตอบสนองต่อกระแสไฟฟ้าซึ่งส่งออกมาด้วยความถี่ต่ำที่ปล่อยออกมาจากสัตว์อื่น ๆ ทั้งจากระบบประสาทและหัวใจ สัตว์เกือบทุกชนิดสร้างสนามไฟฟ้ากระแสตรง (direct current, DC field) ในน้ำทะเล เนื่องจากกระแสไอออนภายในเนื้อเยื่อที่ถูกกระตุ้นได้ นอกจากนี้แผลและรอยเกาสามารถรบกวน

สนามไฟฟ้าใน ส่วนในพวกปลากระดูกอ่อน (elasmobranchs) เช่นฉลาม สกต และกระเบน และพวกปลากระดูกแข็งมีโครงสร้างชื่อ แอมพูลเล ออฟ ลอเรนซินี (ampullae of Lorenzini) ที่พัฒนามาจากนิวโรมาสต์ทำหน้าที่เป็นตัวรับรู้กระแสไฟฟ้า ใช้เพื่อระบุตำแหน่งของเหยื่อ แม้ว่าเหยื่อจะหลบซ่อนตัวอยู่ใต้ชั้นโคลนที่มีความหนา



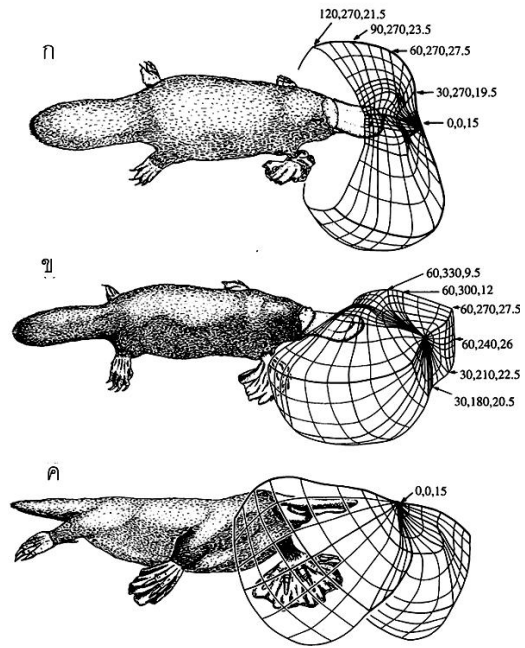
รูปที่ 5.121 ตำแหน่งของอเล็กโทริเซปเตอร์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก ReefQuest Centre for Shark Research)



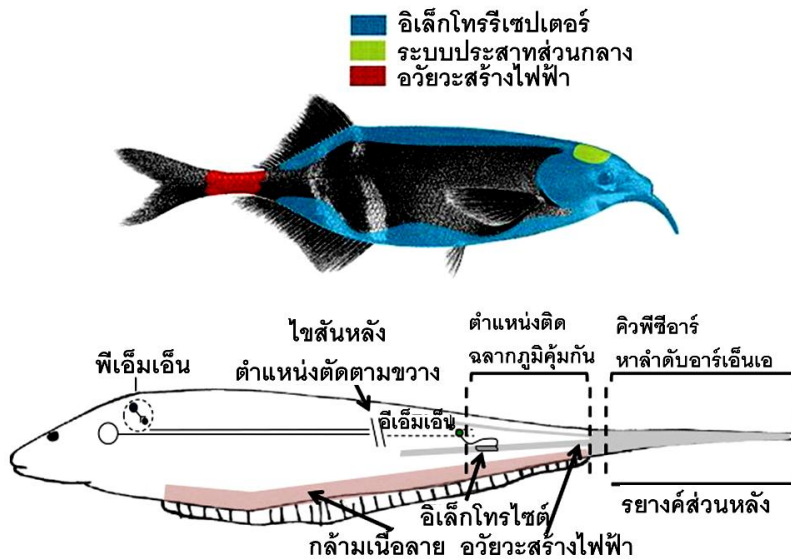
รูปที่ 5. 122 แอมพูลลารี อเล็กโทริเซปเตอร์ในปลาบางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Baker, Modrell, และ Gillis, 2013)

ฉลาม (*Scyliorhinus spp.*) หรือสเกต (*Raja spp.*) สามารถรับรู้ศักย์อ่อน ๆ ได้โดยใช้กล้ามเนื้อตรงส่วนเหงือกของปลาหนังที่ซ่อนอยู่ใต้ดิน (ตรวจจับได้แม้จะมีการรื้อเพียง 2-3 ไอออน) ส่วนของแอมพูลจะบรรจุโปรตีนไกลโคไลส (glycolprotein complex) ที่ขนส่งกระแสไฟฟ้าปริมาณน้อย ๆ อยู่แล้ว มีการศึกษาที่แสดงว่าการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิเพียงเล็กน้อยสามารถทำให้มีการเปลี่ยนแปลงของกระแสไฟฟ้าภายในวัน ซึ่งเป็นหลักฐานที่ชี้ให้เห็นว่า แอมพูลทำหน้าที่เป็นทั้งตัวรับรู้กระแสไฟฟ้า (electrosensing) และรับรู้การเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิ (thermosensing)

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่ใช้การรับรู้กระแสไฟฟ้าชนิดอกัมมันต์ ได้แก่ตุ่นปากเปิด (*platypus*) และตุ่นจมูกดาว (*star-nosed mole*)



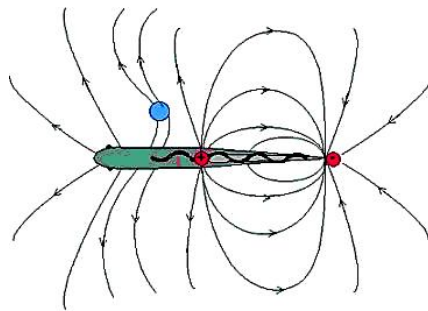
รูปที่ 5.123 การรับรู้กระแสไฟฟ้าชนิดอกัมมันต์ของตุ่นปากเปิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Patel, 2007)



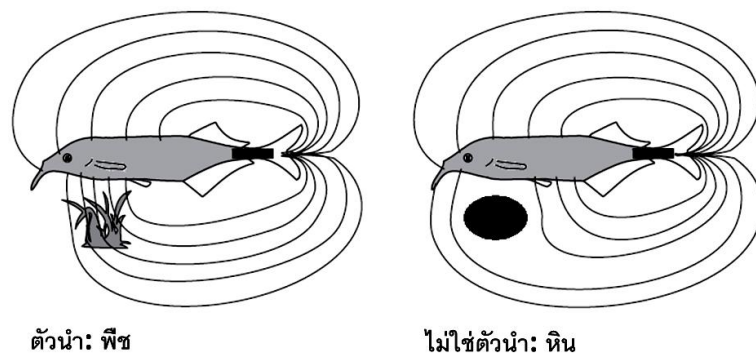
รูปที่ 5.124 ตำแหน่งที่สร้างกระแสไฟฟ้า (บน) ตำแหน่งรับกระแสไฟฟ้า (ล่าง) ของปลาสร้างกระแสไฟฟ้า (ที่มา: ดัดแปลงจาก Güth, Pinch, Samanta, Chaidez, และ Unguez, 2016)

ในทางตรงกันข้าม การรับรู้กระแสไฟฟ้าชนิดกัมมันต์ (active electroreception) จะคล้ายกับการตรวจหาตำแหน่งโดยการสะท้อนกลับ ที่ช่วยประเมินสิ่งแวดล้อมนอกตัวด้วยการแผ่สัญญาณออกจากตัว และรับสัญญาณที่ส่งกลับมา พบในปลาน้ำจืดที่อยู่ในแม่น้ำมิด ๆ ในป่าอะเมซอน และบางส่วนของแม่น้ำในป่าแอฟริกา ระบบนี้ต้องมีอวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้า (electric organ) ในส่วนหางของปลา ที่ทำหน้าที่ปล่อยกระแสไฟฟ้าซึ่งจะเริ่มส่งกระแสไฟฟ้าออกมาทางส่วนหน้าของร่างกาย จากนั้น จะไปรวมกันอีกครั้งที่ส่วนยอดของหางเรียกว่า การไหลของกระแสไฟฟ้าไปตามผิวหนัง (transepidermal current flow) ในช่วงขณะนั้นเอง ส่วนปลายของหางจะเปลี่ยนเป็นประจุลบ ส่งผลให้เกิดการสร้างกระแสไฟฟ้าแผ่ไปรอบ ๆ น้ำ ที่ล้อมตัวปลาอยู่ การเปลี่ยนแปลงของสนามไฟฟ้าที่เกิดช่วงขณะนี้ จะถูกทำให้เกิดขึ้นเรื่อย ๆ ด้วยความถี่สูง ๆ โครงสร้างที่อยู่บริเวณผิวหนังส่วนด้านหน้าของระบบเส้นข้างลำตัวจะมีตัวรับรู้กระแสไฟฟ้าเรียกว่า ปุ่มตัวรับกระแสไฟฟ้า (tuberous electroreceptors) จัดว่าเป็นตำแหน่งตรวจจับการเปลี่ยนของการไหลของกระแสไฟฟ้าไปตามผิวหนัง โดยตัวรับนี้ จะตอบสนองต่อสัญญาณที่มีความถี่สูงจากอวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้าที่ปลาปล่อยออกมา

ตัวรับรู้กระแสไฟฟ้านี้ เป็นทั้งการรับรู้ตำแหน่งที่อยู่จากกระแสไฟฟ้า (electrolocation) และการสื่อสารด้วยกระแสไฟฟ้า (electro-communication) ในสัตว์ที่อยู่ในสปีชีส์เดียวกัน (conspecifics) ปลาที่สร้างกระแสไฟฟ้าชนิดกัมมันต์ (active electroreceptive fish) จะทดสอบการนำไฟฟ้าที่อยู่รอบตัว และกำหนดตำแหน่งก่อกวนโดยตรวจจับการเบี่ยงเบนของกระแสไฟฟ้าที่สร้างขึ้นในสนามไฟฟ้าของมัน นั่นคือ เมื่อมีวัตถุอยู่ในตำแหน่งที่ทำให้เกิดการเบี่ยงเบนของเส้นทางการเดินของกระแสไฟฟ้าในสนามไฟฟ้านั้น จะเกิดการรบกวนรูปแบบของกระแสไฟฟ้า ในแง่ของการไหลของกระแสไฟฟ้าไปตามผิวหนังในส่วนของผิวหนังที่อยู่ใกล้วัตถุที่สุด



รูปที่ 5.125 การส่งไอออนกลับ จากส่วนศีรษะไปยังส่วนปลายหางจนเปลี่ยนเป็นขั้วลบ (ที่มา Elliot, 2005)

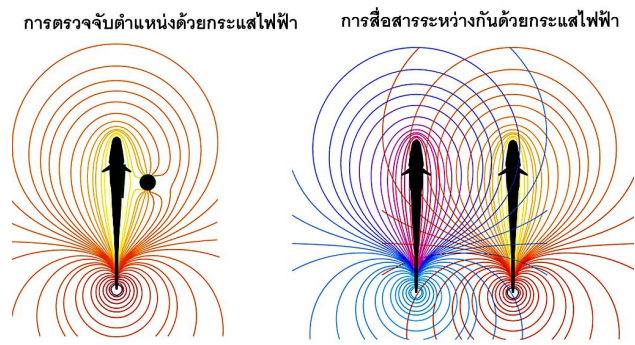


ตัวนำ: พืช

ไม่ใช่ตัวนำ: หิน

รูปที่ 5.126 การไหลของกระแสไฟฟ้าในสนามไฟฟ้าเมื่อไปสัมผัสกับสิ่งที่เหนี่ยวนำไฟฟ้า (ซ้าย) และวัตถุที่มีความทึบ และไม่มีการเหนี่ยวนำไฟฟ้า (ขวา) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Constantinou, 2016)

ปลาสร้างกระแสไฟฟ้าได้ในแถบอเมริกาใต้ (*Eigenmannia spp.*) มีอวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้า ซึ่งเปล่งกระแสไฟฟ้าได้ตั้งแต่ 250-600 เฮิรตซ์ เมื่อปลา 2 ตัวที่สร้างกระแสไฟฟ้าได้เหมือนกันเข้ามาอยู่ใกล้กันระยะหนึ่ง ปลาจะเปลี่ยนความถี่ของการปล่อยกระแสไฟฟ้าให้ห่างไกลจากอีกตัว นั่นคือ ให้มีความแตกต่างกันอย่างมากของความถี่ของทั้ง 2 ตัว เพื่อป้องกันการรวมกัน หรือการหักล้างกันของกระแสไฟฟ้าของปลาชนิดเดียวกันที่ส่งกระแสไฟฟ้าในรูปแบบเดียวกัน

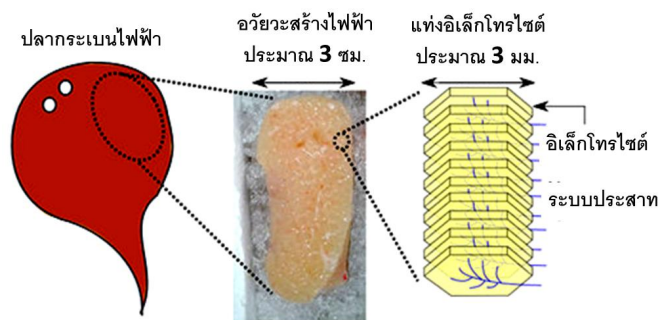


รูปที่ 5.127 การตรวจจับตำแหน่ง (ซ้าย) หรือการสื่อสารระหว่างกันของปลาไฟฟ้า (ขวา)
(ที่มา ดัดแปลงจาก Krahe, n.d.)

ในปลาทะเล ส่วนใหญ่ตัวรับกระแสไฟฟ้า คือ แอมพูลลารี ที่จะเชื่อมต่อกับส่วนผิวของลำตัวผ่านช่องเปิดที่มีความยาว และความต้านทานกระแสไฟฟ้าต่ำ ในขณะที่พวกปลาน้ำจืด จะใช้ปุ่มที่มีลักษณะเป็นท่อนสั้นกว่าเมื่อเทียบกับสัตว์น้ำเค็ม เนื่องจากผิวของปลาน้ำจืดจะมีแรงต้านทานต่อความน้ำมากกว่าปลาทะเล ความต่างศักย์ส่วนผิวหนัง (transepidermal voltage) จะมีความมากกว่า นั่นคือ การไหลของกระแสไฟฟ้าจะสามารถตรวจจับได้จากท่อนสั้นกว่า เมื่อกระแสเคลื่อนที่เข้าไปยังเซลล์ตัวรับกระแสไฟฟ้าของปลา ทำให้เกิดการลดศักย์เยื่อหุ้มเซลล์จนกระทั่งประตูไอออนแคลเซียมชนิดศักย์ไฟฟ้ากระตุ้นที่เยื่อหุ้มเซลล์เปิดออก ทำให้สารส่งผ่านประสาทถูกปล่อยออกจากเซลล์ตัวรับ ความถี่ของศักยะงานในเส้นใยประสาทรับความรู้สึกที่มาเลี้ยงตัวรับจะเพิ่มขึ้น แม้ว่าข้อเสียสำคัญของการมีสัมผัสรับกระแสไฟฟ้าจะจำกัดที่ระยะทาง (ส่งกระแสไฟฟ้าได้ไกล 5-7 เมตร) แต่การบอกตำแหน่งวัตถุโดยอาศัยกระแสไฟฟ้า ก็มีผลทำให้สัตว์สามารถทำกิจกรรมได้อย่างคล่องแคล่วในน้ำที่มืด หรือน้ำค้ำคล้ำ

อวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้า (electric organs)

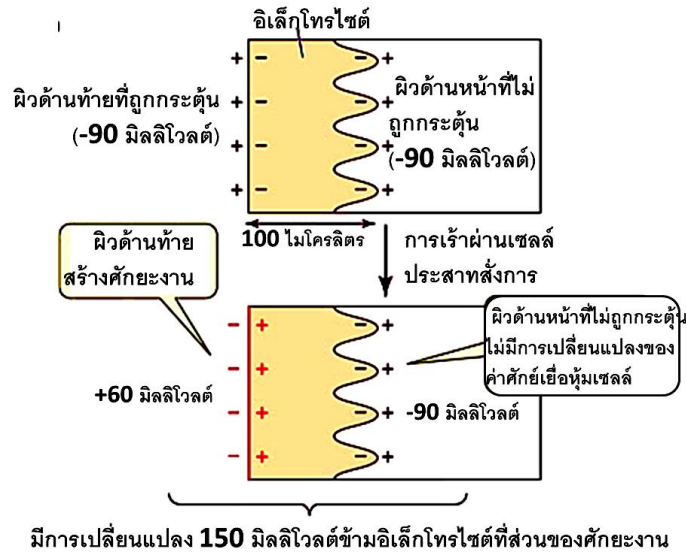
อวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้าพบในสัตว์ที่สามารถสร้างกระแสไฟฟ้าได้ ส่วนมากจะเกิดจากกล้ามเนื้อ หรือเนื้อเยื่อประสาท และเซลล์ที่มีลักษณะบาง ๆ คล้ายขนมเวเฟอร์ (waferlike cells) เรียกว่า อิเล็กโทรไซต์ (electrocytes) เรียงกันเป็นแถวในแนวตั้งหลายพันแห่ง และถูกล้อมรอบด้วยฉนวนกันที่มีลักษณะคล้ายเจลละติน (gelatinous insulating material) โดยด้านหนึ่งของอิเล็กโทรไซต์จะถูกเลี้ยงด้วยเส้นประสาทจำนวนมาก ในขณะที่อีกฟากประกอบด้วยร่องยื่นลึกมากมาย



รูปที่ 5.128 โครงสร้างของอวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้าของปลากะเบน
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Tanaka, Funano, Nishizawa, Kamamichi, Nishinaka, และ Kitamori, 2016)

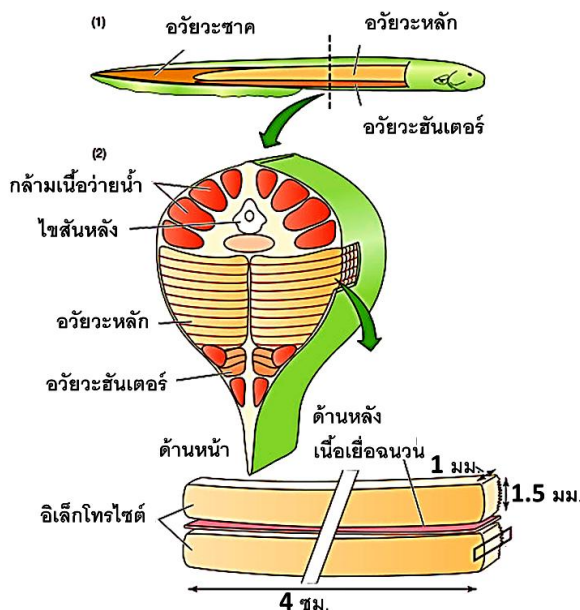
ในขณะที่พัก ผิวส่วนตรงกันข้ามของเซลล์สร้างกระแสไฟฟ้าจะมีประจุเป็นบวกเหมือนกัน (นั่นคือ สารน้ำภายนอกเซลล์ที่ผิวส่วนตรงกันข้ามกับเซลล์จะมีอิเล็กโทรไซต์อยู่ที่ประมาณ +80 มิลลิโวลต์ ในขณะที่ศักย์ไฟฟ้าของอีกฝั่งหนึ่งของอิเล็กโทรไซต์จะมีลักษณะตรงกันข้าม ทำให้มีการไหลของกระแสไฟฟ้าที่เกิดจากการเหนี่ยวนำของเยื่อหุ้ม 2 ฟาก (คือ ที่ไซโทพลาซึมในเซลล์ และตัวกลางที่อยู่นอกเซลล์) ระหว่างที่มีการปล่อยกระแสไฟฟ้า ศักย์ไฟฟ้าในส่วนที่มีเส้นประสาทมาเลี้ยงจะเปลี่ยนกลับเป็นตรงกันข้ามอย่างรวดเร็ว อิเล็กโทรไซต์จะถูกกระตุ้น

โดยพร้อมเพรียงกันด้วยเส้นประสาทสันหลังที่แต่ละสาขาจะสร้างความลาดเอียงของกระแสไฟฟ้าตำแหน่งเล็ก ๆ รอบแต่ละอเล็กโทรไซต์ (โดยรวมแล้วประมาณ 150 มิลลิโวลต์) เนื่องจากอเล็กโทรไซต์จะตั้งเรียงรวมกันเป็นแท่ง และถูกหุ้มด้วยฉนวน การสร้างกระแสไฟฟ้าแบบเป็นจังหวะ เหมือนกับการต่อถ่านไฟฉายแบบอนุกรม ส่วนที่เป็นแหล่งกำเนิดไฟฟ้า ซึ่งเป็นส่วนออกค่าส่งจะอยู่ในส่วนเมดลลาของอวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้า โดยมีส่วนรอยต่อระหว่างเซลล์ เป็นส่วนที่ย้ำให้เกิดการปล่อยกระแสไฟฟ้า (firing) จากอเล็กโทรไซต์ได้อย่างแม่นยำ ความเข้มของสัญญาณอยู่ในระดับสูงสุด เพื่อให้เกิดการจับคู่การทำงานของส่วนเมดลลา กับเซลล์ประสาทไขสันหลังได้ ปัจจัยนอกเหนือจากนี้ ที่ต้องนำมาพิจารณาถึงความเข้มของสัญญาณ คือ จำนวนของแท่งของอเล็กโทรไซต์ที่สามารถสร้างกระแสไฟฟ้าได้



รูปที่ 5.129 การเปลี่ยนประจุบวก และลบในช่วงปล่อยกระแสไฟฟ้าของปลาสร้างกระแสไฟฟ้าในปลาไหล (ที่มา: ดัดแปลงจาก Hill, Wyse และ Anderson, 2016)

สัตว์บางสปีชีส์ เช่น ปลาไหลไฟฟ้า (Electrophorus electricus) สามารถปล่อยกระแสไฟฟ้าออกจากร่างกายได้ในระดับหลายร้อยโวลต์ ในขณะที่ส่วนใหญ่จะปล่อยกระแสไฟฟ้าได้ในปริมาณจำกัดที่ระดับมิลลิโวลต์ จนถึงโวลต์ การปล่อยกระแสไฟฟ้าแรงสูงจะส่งผลให้เกิดการชิ่งท้อ หรือตายแก่เหยื่อ ในขณะที่กระแสไฟฟ้าอ่อน ๆ มีผลในการระบุตำแหน่ง และเพื่อการสื่อสารในสัตว์สปีชีส์เดียวกัน



รูปที่ 5.130 อวัยวะสร้างกระแสไฟฟ้าของปลาไหลไฟฟ้า (ที่มา: ดัดแปลงจาก Hill, Wyse และ Anderson, 2016)

การรับรู้ถึงสนามแม่เหล็กไฟฟ้า (magnetic field)

ปลากระดูกอ่อนที่มีตัวรับความรู้สึกของกระแสไฟฟ้าที่มีความไวต่อการกระตุ้นมาก ๆ จะสามารถรับรู้ถึงสนามแม่เหล็กไฟฟ้าของโลกด้วยการเคลื่อนที่ของปลาข้ามสนามแม่เหล็ก จะทำให้เกิดการเบี่ยงเบน หรือปิดของกระแสไฟฟ้าที่ถูกตรวจจับได้โดยตัวรับกระแสไฟฟ้าในแอมพูลเล ออฟ ลอเรนซินี กระบวนการต่อเนื่องและการรวมข้อมูลการรับรู้จะปรากฏในแผนที่การรับรู้กระแสไฟฟ้า (electrosensory maps) ที่ตั้งอยู่ตรงบริเวณสมองส่วนกลาง และสมองน้อย

สิ่งมีชีวิตอื่น ๆ เช่น แบคทีเรียบางชนิด แมลง สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก ปลา สัตว์เลี้ยงลูกนบก และอาจมีสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิดเองก็สามารถตรวจจับสนามแม่เหล็กได้ เพราะต้องนำข้อมูลนั้นไปใช้ในการกำหนดทิศทาง (orientation) เส้นรุ้งเส้นแวงของโลก เกิดทั้งจากแนวตามขั้วโลก และแนวนอนที่ส่วนเส้นศูนย์สูตร (equator) ทำให้นกอพยพ (migratory birds) ใช้สนามแม่เหล็กช่วยในการกำหนดตำแหน่งของสถานที่ที่อยู่ห่างจากที่ ๆ อยู่ในปัจจุบันเป็นพัน ๆ ไมล์ จากตำแหน่งที่มันอพยพมาในช่วงฤดูหนาว นอกจากนี้ ยังมีพวกเต่าทะเลที่แสดงให้เห็นในห้วงปฏิบัติการว่า สามารถตอบสนองต่อสนามแม่เหล็กที่สร้างขึ้นในห้องปฏิบัติการได้

สัตว์ที่กล่าวมาแล้วข้างต้นสามารถตรวจจับสนามแม่เหล็กของโลกได้ เนื่องจากมีสารที่เป็นแม่เหล็ก (magnetic materials) ได้แก่ ผลึกแมกนีไทต์ (magnetite crystal; Fe_3O_4) พบในสิ่งมีชีวิต เช่นเซลล์แบคทีเรียส่วนนอกของผึ้ง และสมองของนกพิราบ ปลาเรนโบว์เทราต์ และปลาเซลมอน สำหรับการรับรู้เกี่ยวกับแม่เหล็กที่ทำงานได้ เนื่องจากมีการจัดเรียงตัวของผลึกแม่เหล็ก (magnetic crystals) เป็นลูกโซ่ที่เรียกว่า แมกเนโตโซม (magnetosome) ในแบคทีเรีย หรือเซลล์ตัวรับรู้สนามแม่เหล็ก (magnetoreceptors) ในสัตว์

ผลึกแมกนีไทต์ 1 หน่วย มีขนาดเพียง 50 นาโนเมตร จะทำงานได้ไม่แรงพอที่จะทำให้เกิดผลต่อสนามแม่เหล็ก แต่เมื่อมีการจัดตัวเป็นลูกโซ่ที่แม่แต่ละหน่วยจะมีการเคลื่อนที่ แต่เมื่อรวมตัวกันได้แล้ว ก็สามารถเกิดการเชื่อมกับสนามแม่เหล็ก และทำงานร่วมกับตัวรับได้

วิธีการอื่นที่ทำให้สามารถตรวจจับสนามแม่เหล็กที่นักวิทยาศาสตร์ศึกษา คือ การใช้โมเลกุลที่มีความไวต่อแสง (photosensitive molecules) อย่างเช่นโรดอปซิน ที่สนามแม่เหล็กมีผลกระทบต่อโมเลกุล และทำให้เกิดการเชื่อมโยงกับการเหนี่ยวนำสัญญาณ เมื่อโรดอปซินถูกจัดเรียงภายในตัวรับ เซลล์จะไม่มีกรยิงกระแสประสาท (fire off) เมื่อสัมผัสกับแสงระนาบเดียว (polarized) ที่มีการส่องในแกนเดียวกับที่โรดอปซินจัดเรียงตัวอยู่ นั่นคือ หากแสงที่ไปตกกระทบอยู่ในทิศทางที่จำเพาะ จะทำให้เซลล์ไม่ก็เซลล์ที่จัดเรียงตัวเหมือนกันตรวจจับแสงได้ สมองจะต้องไม่มีการแยกสัญญาณเพื่อให้เกิดการแตกย่อยข้อมูลเพิ่มเติมเกี่ยวกับแสง อย่างเช่น สีและความสว่าง เพื่อเพิ่มข้อมูลเกี่ยวกับแสงลำเดียว แม้ว่า สัตว์แต่ละชนิดที่มีความไวต่อแสงลำเดียวจะมีตัวรับที่ใช้กลไกพื้นฐานเดียวกันในการตรวจรับข้อมูล แต่สัตว์เหล่านี้จะพัฒนากลยุทธ์การถอดรหัสที่แตกต่างกันออกไป

สรุป

ส่วนประกอบของการรับรู้ความรู้สึกประกอบด้วย เซลล์ประสาทนำความรู้สึกจากทั้งภายนอก และภายในร่างกาย ที่ส่งข้อมูลกระแสประสาทในรูปศักยะงานไปยังเซลล์ประสาทเชื่อมกลาง ที่จะประมวลผลข้อมูลก่อนจะส่งคำสั่งไปยังเซลล์ประสาทสั่งการ และไปยังอวัยวะแสดงผลเพื่อตอบสนองต่อสิ่งเร้า หรือการเปลี่ยนแปลงจากสิ่งแวดล้อมทั้งจากภายใน และภายนอก

ตัวรับความรู้สึกอาจเป็นส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับรู้ความรู้สึก มีลักษณะเป็นส่วนปลายที่รับความรู้สึกหรือ ตัวรับความรู้สึกที่เป็นเซลล์แยกออกมาจากเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้าสู่ส่วนกลาง ตัวรับความรู้สึกสามารถแบ่งตามชนิดได้หลากหลาย ไม่ว่าจะเป็นตัวรับความรู้สึกทางกาย การรับรู้ความรู้สึกในร่างกาย การรับรู้ความรู้สึกพิเศษ

การรับรู้ความรู้สึกพิเศษไม่ว่าจะเป็น การมองเห็น การได้ยินและการรู้จำกิริยา การรับแรงกล การรับสัมผัส การรับกลิ่น การรับรส การรับรู้ความรู้สึกเจ็บปวด การรับรู้กระแสไฟฟ้า และรับรู้สนามแม่เหล็กโลกล้วนแล้วแต่มีตัวรับที่จำเพาะ และมีความพิเศษ ทำให้สัตว์ดำรงชีวิตได้อย่างปลอดภัย

คำถามทบทวน

1. เลือกข้อมูลต่อไปนี้ไปเติมลงในช่องว่างเพื่อให้ได้ข้อมูลที่สมบูรณ์ที่สุด

- | | |
|---|----------------------|
| A. adequate stimulus | B. Chemoreceptors |
| C. cranial nerve | D. Electroreceptors |
| E. generator receptor | F. Magnetoreceptors |
| G. Mechanically gated channels | H. Mechanoreceptors |
| I. movement and position | J. Nociceptors |
| K. Photoreceptors | L. proprioception |
| M. separate receptor | N. Special senses |
| O. Somesthetic sensation | P. Thermoreceptor |
| Q. Touch, tactile, pain warmth and cold | R. visceral afferent |
| S. Voltage-gated ion channels | |

1. ตัวรับความรู้สึกเมื่อแบ่งตามหน้าที่ สามารถแบ่งได้เป็น 1) ตัวรับความรู้สึกจากภายนอกทำหน้าที่รับความรู้สึกจากภายนอกประกอบด้วย ____ รับความรู้สึกทางการกด และสัมผัส และ ____ 2) ตัวรับความรู้สึกจากภายใน หรือเรียกว่า ____ ทำหน้าที่รับความรู้สึกภายในร่างกาย 3) ตัวรับการเคลื่อนไหวของร่างกายรับความรู้สึกเกี่ยวกับ ____

2. เมื่อแบ่งตัวรับความรู้สึกตามกลุ่มของการรับรู้ แบ่งออกได้เป็น 1) การรับสัมผัสทั่วไป (General somatosensory system) ได้แก่ตัวรับความรู้สึก ____, ____, ____, และ ____ 2) การรับความรู้สึกพิเศษ (Special sensory system) ที่มีความเกี่ยวข้องกับ ____

3. ส่วนใหญ่ตัวรับจะมีตัวกระตุ้นที่จำเพาะเรียกว่า ____

4. ตัวรับความรู้สึกหากแบ่งตามชนิดของพลังงานที่มากระตุ้น แบ่งได้หลายชนิดเช่น 1) ____ มีแสงเป็นตัวกระตุ้น 2) ____ รับรู้การกระตุ้นของสารเคมี 3) ____ รับรู้ความรู้สึกเจ็บปวด 4) ____ พบในสัตว์เช่น โลมา

5. เมื่อแบ่งตัวรับความรู้สึกที่ส่วนปลายของเซลล์ประสาทแบ่งได้เป็น 1) และ 2) ____ เซลล์ประสาทกับเซลล์ตัวรับความรู้สึกอยู่ใกล้กัน ____ ปลายของเซลล์ประสาทมีการปรับเปลี่ยนโครงสร้างให้เป็นตัวรับความรู้สึก

2. ให้จับคู่ข้อความหรือคำที่เหมาะสม

- | | |
|--------------------------|-------------------------|
| A. appendicitis | B. capsaicin |
| C. cone cells | D. delayed pain |
| E. electroreception | F. eustachian tube |
| G. gall stone pain | H. headache |
| I. magnetoreception | J. Merkel corpuscle |
| K. mechanical nociceptor | L. Meissner corpuscle |
| M. olfactory system | N. pacinian corpuscle |
| O. rod cells | P. round cells |
| Q. ruffini ending | R. special pain |
| S. somatosensory system | T. vestibular apparatus |

- ____ 1. ตัวรับความเจ็บปวด
- ____ 2. สารเคมีกระตุ้นความเจ็บปวด
- ____ 3. ความเจ็บปวดกาย
- ____ 4. นกปากห่าง นกเป็ดน้ำ
- ____ 5. มีตัวรับที่ถูกกระตุ้นโดยคลื่นเสียงอยู่ที่ตำแหน่งนั้น
- ____ 6. ตัวรับรู้การยึดติงที่ผิวหนัง
- ____ 7. รับกลิ่น

เอกสารอ้างอิง

- Angelaki, D. and Dickman, J. D. 2018. The vestibular system. In R. Biswas-Diener & E. Diener (Eds), Noba textbook series: Psychology. Champaign, IL: DEF publishers. เข้าถึงได้จาก <http://nobaproject.com/modules/the-vestibular-system>; February 3, 2018.
- Austin Community College District. 2008. Peripheral Nervous System- Afferent Division (Somatic). เข้าถึงได้จาก <http://www.austincc.edu/apreview/PhysText/PNSafferentpt1.html#top>; September 20, 2015.
- Ayala, F.J. 2007. Darwin's greatest discovery: Design without designer. PNAS, 104 (1) 8567-8573.
- Baker, C.V.H., Modrell, M.S. and Gillis, J.A. 2013. The evolution and development of vertebrate lateral line electroreceptors. J. Exp. Biol. 216: 2515-2522.
- Bloom, W., Fawcett, D.W: 1986. A textbook of histology. W.B. Saunders, Philadelphia. 1033 p
- Boron, W.F., Boulpaep, E.L: 2009. Medical physiology, 2nd ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1325 p.
- Box, M. 2010. Mantis Shrimp Vision Preview. เข้าถึงได้จาก <https://arthropoda.wordpress.com/2010/03/10/mantis-shrimp-vision-preview/>; September 20, 2015.
- Clapham, D.E. 2003. TRP channels as cellular sensors. Nature. 426, 517-524.
- Chegg Study. 2003. The wavelength range for visible light is 400 nm to 700 nm. เข้าถึงได้จาก <http://www.chegg.com/homework-help/questions-and-answers/wavelength-range-visible-light-400-nm-700-nm-seethis-table-air-frequency-range-visible-lig-q2364873>; September 20, 2015.
- Chaudhuri, P. 2014. We use these receptors to tell if a surface is rough or smooth. เข้าถึงได้จาก <https://www.thinglink.com/scene/538079031975739392>; September 20, 2015.
- Chuu, E. and Nguyen, L. 2007. Pheromones in Mice. เข้าถึงได้จาก https://www.reed.edu/biology/professors/srenn/pages/teaching/web_2007/emmylinh/ontogeny.html; September 20, 2015.
- Constantinou, S.J. 2016. Mormyrid Electric Organ Development. เข้าถึงได้จาก <https://savvasjconstantinou.weebly.com/mormyrid-electric-organ-development.html>; March 20, 2016.
- Cunningham, J.G. and Klein, B.G. 2012. Cunningham's Textbook of Veterinary Physiology 5th Ed. Elsevier - Health Sciences Division, Melbourne. 624 p.
- Davydov, A. 2010. Eye Physiology / Accommodation and Convergence. เข้าถึงได้จาก <http://www.forbestvision.com/accommodation-and-convergence/>; September 20, 2015.
- de Lahunta, A., Glass, E.N., Kent, M. 2014. Veterinary Neuroanatomy and Clinical Neurology, 4th ed. Saunders, Philadelphia.
- Dewey, C.W. and da Costa, R.C. 2015. Practical Guide to Canine and Feline Neurology 3rd Ed. Wiley-Blackwell, Oxford. 688 p.
- Dictionary of ichthyology. 2009. Weberian apparatus. เข้าถึงได้จาก http://en.academic.ru/dic.nsf/en_ichthyology/18192/Weberian; September 20, 2015.
- Dobbs, E. 2015. Emotion. Reason. Riot. Revolution. เข้าถึงได้จาก <http://dobbse.net/thinair/2015/05/emotion-reason-riot-revolution.html>; September 20, 2015.

- Dowling, J.E. 1987. *The Retina: An Approachable Part of the Brain*, Revised Ed. Belknap Press of Harvard University Press. London. 368 p.
- Elliot, J. 2005. Electric fishes. เข้าถึงได้จาก <http://www.fbas.co.uk/ELECTRICS.html>: September 20, 2015.
- Encyclopædia Britannica, Inc. 2015. Ommatidium. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/ommatidium>: September 20, 2015.
- Encyclopædia Britannica, Inc. 2015. Lateral line system. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/neuromast>: September 20, 2015.
- Encyclopædia Britannica, Inc. 2015. Stathocyst. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/stathocyst>: September 20, 2015.
- Encyclopædia Britannica, Inc. 2015. Statholith. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/statholith>: September 20, 2015.
- Encyclopædia Britannica, Inc. 2015. Stapes. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/stapes>: September 20, 2015.
- Encyclopædia Britannica, Inc. 2015. Smell. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/chemoreception/Smell>: September 20, 2015.
- Encyclopædia Britannica, Inc. 2015. Thermoreception. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/thermoreception>: September 20, 2015.
- EUROPEAN MOLECULAR BIOLOGY ORGANIZATION. 2007. The scent of lifeThe exquisite complexity of the sense of smell in animals and humans. *EMBO. reports.* 8 (7): 629. เข้าถึงได้จาก https://www.researchgate.net/publication/6233174_The_scent_of_life: September 20, 2015.
- FindRetrievers.com Admin. 2011. The Difference Between Human and Canine Vision.....can a dog TRULY see accurately at long distance? เข้าถึงได้จาก <http://www.findretrievers.com/news/wordpress/2011/05/02/the-difference-between-human-and-canine-vision-can-a-dog-truly-see-accurately-at-long-distance/>: September 20, 2015.
- Fingeroth, J.M. and Thomas, W.B. 2015. *Advances in Intervertebral Disc Disease in Dogs and Cats (AVS Advances in Veterinary Surgery)*. Wiley-Blackwell, Boston. 344 p.
- Gehring, W.J. and Ikeo, K. 1999. Pax 6: mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends Genet.* 5 (9), 371-377.
- Gillespie, P. G. and Walker, R. G. 2001. Molecular basis of mechanosensory transduction. *Nature* 413, 194-202.
- Güth, R., Pinch, M., Samanta, M.P., Chaidez, A. and Unguez, G.A. 2016. Sternopygus macrurus electric organ transcriptome and cell size exhibit insensitivity to short-term electrical inactivity. *J. Physiol. Paris.* 110 (3B): 233-244.
- GUWS Medical. 2015. Nervous system and sensory organs. เข้าถึงได้จาก <https://www.guwsmedical.info/photo-animals/nervous-system-and-sensory-organs.html>: September 20, 2015.
- Guyton, A.C., Hall, J.E. 2006. *Textbook of medical physiology*, 11st ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1120 p.
- Hain, T.C. 2013. OTOLITHS. เข้าถึงได้จาก <http://www.dizziness-and-balance.com/disorders/bppv/otoliths.html>: September 20, 2015.

- Heeger, D. 2006. Perception Lecture Notes: Retinal Ganglion Cells. เข้าถึงได้จาก <http://www.cns.nyu.edu/~david/courses/perception/lecturenotes/ganglion/ganglion.html>: September 20, 2015.
- Herbert, T.J. 2008. Cell Membrane Potentials. เข้าถึงได้จาก http://www.bio.miami.edu/tom/courses/bil255/bil255goods/15_mempot.html: September 20, 2015.
- Herbert, T.J. 2008. Vision alternatives. เข้าถึงได้จาก http://www.allometric.com/tom/courses/bil265/bil265goods/12_vision2.html: September 20, 2015.
- Hill, R.W., Wyse, G.A. and Anderson, M. 2016. Animal Physiology 4th Ed. เข้าถึงได้จาก <https://animalphys4e.sinauer.com/>: March 20, 2016.
- HUMAN ANATOMY EDUCATIONS. 2015. Human Eye Diagram Anatomy Image. เข้าถึงได้จาก <https://anatomyhuman123.com/human-eye-diagram-anatomy/human-eye-diagram-anatomy-image/>: September 20, 2015.
- HUMANEYEPROJECT, n.d. The Anatomy of the Human Eye. เข้าถึงได้จาก <https://humaneyeproject.wordpress.com/2012/08/19/the-anatomy-of-the-human-eye-2/>: September 20, 2015.
- in Physics. 2016. Sound – Wave Motion. เข้าถึงได้จาก <http://www.flight-mechanic.com/sound-wave-motion/>: March 20, 2016.
- KAISERSCIENCE, n.d. Vision: How do our eyes work? เข้าถึงได้จาก <https://kaiserscience.wordpress.com/biology-the-living-environment/physiology/vision-how-do-our-eyes-work/>: September 20, 2015.
- Kimrel, E.A. and Lanza, R. 2015. Review. Current status of pluripotent stem cells: moving the first therapies to the clinic. *Nat. Rev. Drug. Disco.* 14, 681–692.
- KIN450-Neurophysiology. 2013. Visual Cortical Neurons. เข้าถึงได้จาก <https://kin450-neurophysiology.wikispaces.com/Visual+Cortical+Neurons>: September 20, 2015.
- Krahe, R. n.d. Electroactivity of Biological System. เข้าถึงได้จาก <https://eabs2015.sciencesconf.org/resource/page/id/20>: September 20, 2015.
- Like A Tree. 2014. Noxious Noci's. เข้าถึงได้จาก <http://endocomprehensive.blogspot.com/2014/02/noxious-nocis.html>: September 20, 2015.
- Madsen, L.M. 2005. Perioperative Pain Management. เข้าถึงได้จาก <http://www.vetfolio.com/anesthesia/perioperative-pain-management>: September 20, 2015.
- Mann, M.D. 2011. The Nervous System In Action. เข้าถึงได้จาก <http://michaeldmann.net/The%20Nervous%20System%20In%20Action.html>: September 20, 2015.
- Martini, F.H., and Bartholomew, E.F. 1999. Structure and Function of the Human Body. Prentice Hall, New Jersey. 406 p.
- Masiga, D., Obiero, G., Macharia, R., Mireji, P. and Christoffels, A. 2014. Chemosensory receptors in tsetse flies provide link between chemical and behavioural ecology. *Trends. Parasitol.* 30, (9): 426–428.

- Medicalook. 2007. Proprioceptors. เข้าถึงได้จาก http://www.medicalook.com/human_anatomy/organs/Proprioceptors.html: September 20, 2015.
- Mike, M. 2010. The Octopus Visual System. เข้าถึงได้จาก <http://cephalove.blogspot.com/2010/05/octopus-visual-system.html>: September 20, 2015.
- Mike W. 2014. Q & A: Can we ever see sound? เข้าถึงได้จาก <https://van.physics.illinois.edu/qa/listing.php?id=16604>: September 20, 2015.
- Monell Chemical Senses Center. 2006. WHAT IS OLFACTION? เข้าถึงได้จาก https://www.monell.org/research/anosmia/how_smell_works: September 20, 2015.
- Moruzzi, G., Magoun, H.W. 1949. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephalography. Clinical Neurophysiology* Nov;1(4):455-73.
- NEUROLOGY. 2016. The Optic Nerve. เข้าถึงได้จาก <https://neupsykey.com/the-optic-nerve-4/>: September 20, 2016.
- O'Connor, M., Garm, A., Marshall, J.N., Hart, N.S., Ekström, P. Skogh, C. and Nilsson, D.E. 2010. Visual pigment in the lens eyes of the box jellyfish *Chiropsella bronzie*. *Proc. R. Soc. B.* 277, 1843–1848.
- OpenStax, Anatomy & Physiology. OpenStax CNX. 2016. เข้าถึงได้จาก <http://cnx.org/contents/14fb4ad7-39a1-4eee-ab6e-3ef2482e3e22@8.24>: March 20, 2016.
- OpenStax. 2016. Sensory Perception. เข้าถึงได้จาก <https://opentextbc.ca/anatomyandphysiology/chapter/14-1-sensory-perception/>: March 20, 2016.
- Patel, M. 2007. Platypus Electroreception. เข้าถึงได้จาก https://www.reed.edu/biology/professors/srenn/pages/teaching/web_2007/myp_site/mecanism.html: March 20, 2015.
- PHARMACOLOGY, TOXICOLOGY & THERAPEUTICS. 2016. The Physics And Biology Of Sound. เข้าถึงได้จาก <https://thomasdrakegames.wordpress.com/>: March 20, 2016.
- PinsDaddy. n.d. How Do Dolphins Use Sound. เข้าถึงได้จาก http://www.pinsdaddy.com/how-do-dolphins-use-sound_x%7CW5s%7CjztVksH3%7CSQIE1WrtcGYCHHF8Uc9rbEHrPEA4/: March 20, 2016.
- Purves, D., et al. 2001. *Neuroscience*. 2nd Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 681 p.
- Platt, S. and Olby, N. 2013. *BSAVA Manual of Canine and Feline Neurology*. 4th Ed. BSAVA publish, UK. 552 p
- Ramon, I.E.S. and Rios, P. n.d. Retina. เข้าถึงได้จาก <https://bioluliaes.wordpress.com/3-eso/3-coordination-function/3-2-sensory-receptors/3-2-1-vision/3-2-1-2-retina/>: September 20, 2015.
- RnCeus. n.d. Nociceptive pain. เข้าถึงได้จาก <http://www.rnceus.com/ages/nociceptive.htm>: September 20, 2015.
- Robinson, A.J. and Mackler, L.S. 1995. *Clinical Electrophysiology: Electrotherapy and Electrophysiology testing*. 2nd edition. Williams & wilkins; Maryland. 555 p.
- Rogers, K. 2015. Rhodopsin. เข้าถึงได้จาก <https://www.britannica.com/science/rhodopsin>: September 20, 2015.
- Scott, A.S., and Fong, E. 1998. *Body Structures and Functions*, 9th edition. Delmar Publishing, New York. 544 p.

- 7Sadmin3. 2013. Avian Biological Systems. เข้าถึงได้จาก <http://takethemoment.org/?p=152>: September 20, 2015.
- Sherwood, L., Klandorf, H., Yancey, P. 2012. Animal Physiology: From Genes to Organisms. Brooks Cole, Delaware. 896 p.
- Shukla, M. 2016. Water in a swimming pool or water tank appears shallower than its depth. Why? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/Water-in-a-swimming-pool-or-water-tank-appears-shallower-than-its-depth-Why>: September 20, 2016.
- Stark, B. et al. 1998. Distribution of Pacinian corpuscles in the left hand of a 76-year-old female specimen. เข้าถึงได้จาก <http://revolutionaire.faithweb.com/catalog.html>: September 20, 2015.
- Tanaka, Y., Funano, S. Nishizawa, Y. Kamamichi, N., Nishinaka, M. and Kitamori, T. 2016. An electric generator using living Torpedo electric organs controlled by fluid pressure-based alternative nervous systems. Sci. Rep. 6, 1-11.
- Thomson, C.E., and Hahn, C. 2012. Veterinary Neuroanatomy: A Clinical Approach, 1 ed. Saunders Ltd, Philadelphia. 178 p.
- Tyson, P. 2012. Dogs' Dazzling Sense of Smell. เข้าถึงได้จาก <http://www.pbs.org/wgbh/nova/nature/dogs-sense-of-smell.html>: September 20, 2015.
- Uemura, E.E. 2015. Fundamentals of Canine Neuroanatomy and Neurophysiology. Wiley-Blackwell, Boston. 428 p.
- Unbelievable Facts. 2016. 10 Amazing Facts About Human Body That'll Make You Say "Wow!" เข้าถึงได้จาก <https://www.unbelievable-facts.com/2016/04/facts-about-human-body-2.html/2>: September 20, 2016.
- vetmed.ucdavis.edu. 2015. Ophthalmic Pathology Primer. เข้าถึงได้จาก http://www.vetmed.ucdavis.edu/courses/vet_eyes/eye_path/epath_overview_index.html: September 20, 2015.
- WINE4SOUL. 2012. Sight, Anatomy and Physiology of Wine Tasting – Part 2 Sight Receptors. เข้าถึงได้จาก <https://wine4soul.com/tag/fovea/>: September 20, 2015.
- Woodward, T.M. 2008. Pain Management and Regional Anesthesia for the Dental Patient. Top. Companion. Anim. Med. 23 (2), 106-114.
- Zhuo, M. 2008. Cortical excitation and chronic pain. Trends. Neurosci. 31 (4): 199–207.