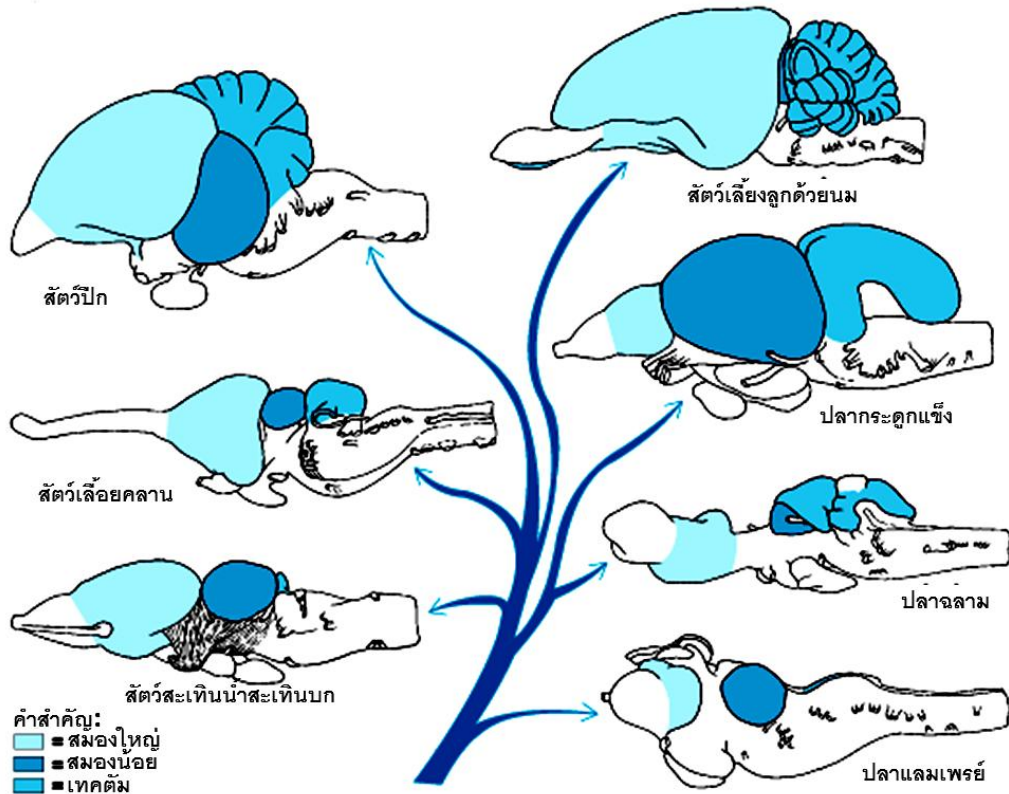


บทที่ 6  
หน้าที่ขั้นสูงของระบบประสาท



รูปที่ 6.1 สมองของสัตว์มีกระดูกสันหลัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก John, 2016)

ระบบประสาทส่วนกลางของสัตว์มีกระดูกสันหลัง (vertebrate central nervous system)

มากกว่า 90% ของเซลล์ในระบบประสาทส่วนกลางไม่ใช่เซลล์ประสาท แต่เป็นเซลล์เกลีย (glia cells หรือ neuroglia) ที่ทำหน้าที่เป็นเซลล์เชื่อมต่อเนื้อเยื่อของระบบประสาทส่วนกลาง และช่วยคำนวณเซลล์ประสาททั้งทางกายภาพ และกระบวนการทางชีววิถี แม้ว่าจะมีจำนวนมาก แต่เซลล์เกลียกลับมีปริมาตรเพียงครึ่งหนึ่งของสมอง เนื่องจากไม่ได้สร้างสาขามากมายเท่าที่เซลล์ประสาทสร้างสาขา

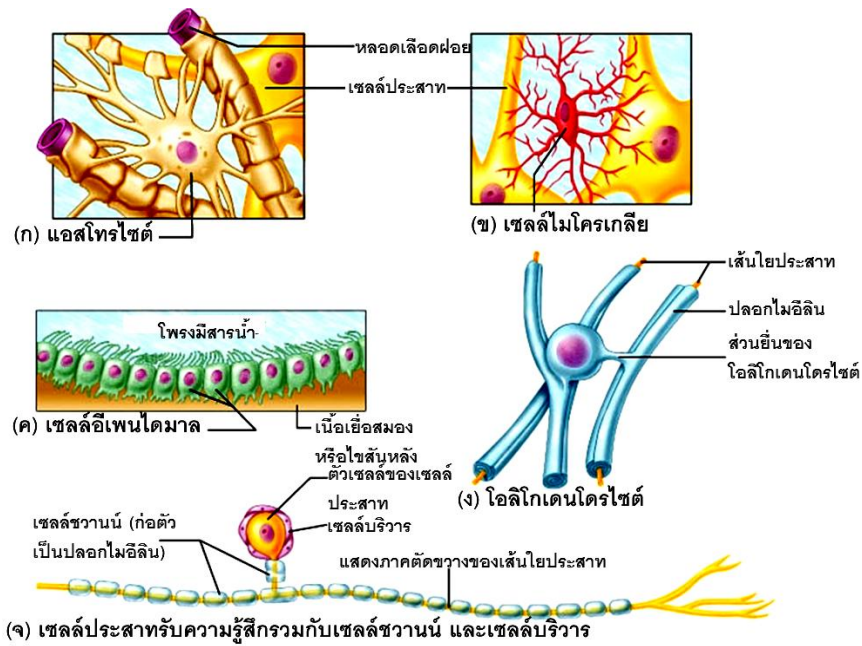
หน้าที่ของเซลล์เกลียต่อการทำงานของเซลล์ประสาทเชื่อมกลาง

เซลล์เกลียไม่สามารถเหนี่ยวนำ หรือสร้างกระแสประสาทได้เหมือนเซลล์ประสาท แต่มีความสำคัญต่อการทำหน้าที่ และมีชีวิตอยู่ของสมอง ค้นพบครั้งแรกในศตวรรษที่ 19 ในครั้งนั้น เซลล์เกลียถูกเข้าใจว่าทำหน้าที่ในการคำนวณโครงสร้างของเซลล์ประสาท แต่ในศตวรรษต่อมาจึงได้ถูกค้นพบว่าเซลล์เกลียทำหน้าที่สำคัญมากมายต่อการดำเนินกิจกรรมของเซลล์ประสาท นั่นคือ เซลล์เกลียทำหน้าที่เป็นเนื้อเยื่อเกี่ยวพันให้กับระบบประสาทส่วนกลาง ช่วยคำนวณช่วยเหลือเซลล์ประสาททั้งแง่โครงสร้าง และกระบวนการทางชีววิถีเมแทบอลิซึม ทำหน้าที่เป็นตัวารังดูด ปรับสภาพแวดล้อมภายนอกเซลล์ประสาทให้เหมาะสม มีการเปลี่ยนแปลงได้เพียงช่วงแคบ ๆ เพื่อให้เซลล์ประสาทสามารถมีชีวิตอยู่ และทำงานได้โดยปกติ เซลล์เกลียทำหน้าที่เก็บกลับ และทำลายสารส่งผ่านประสาทที่หลั่งออกมาจากเซลล์ประสาทข้างเคียง เซลล์เกลียในระบบประสาทส่วนกลางมีอยู่ด้วยกัน 4 ชนิด คือ แอสโทรไซต์ (astrocytes) โอลิโกเดนโดรไซต์ (oligodendrocytes) อีเพนโดมาล (ependymal) และไมโครเกลีย (microglia)

1. แอสโทรไซต์ (astrocytes) ถูกตั้งชื่อตามรูปร่างที่คล้ายดาว เป็นเซลล์เกลียชนิดที่มีมากที่สุด มีหน้าที่สำคัญดังนี้

1. ทำหน้าที่คล้ายกาวที่ประสานระบบประสาทส่วนกลาง ทำให้มีการยึดรวมกันไว้ของเซลล์ประสาทในกลุ่มที่ต้องทำหน้าที่ประสานงานกันชั่วคราว (spatial relationships)

2. ทำหน้าที่เป็นแกน (scaffold) ที่นำร่องให้เซลล์ประสาทเดินทางไปยังตำแหน่งที่ตั้งที่เหมาะสม ในช่วงที่กำลังมีการพัฒนาระบบประสาทของเอ็มบริโอ



รูปที่ 6.2 เซลล์เกลียของระบบประสาททั้ง 5 ชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Unity Companies, 2016)

3. ทำหน้าที่เหนี่ยวนำให้หลอดเลือดขนาดเล็ก ๆ ที่อยู่ภายในสมองมีการเปลี่ยนแปลงทางด้านกายวิภาค และหน้าที่ เพื่อให้เหมาะสม ทำให้เกิดเป็นโครงสร้างที่เรียกว่า กำแพงระหว่างเลือด-สมอง (blood-brain barrier, BBB) ซึ่งมีความเข้มงวดในการเลือกสารที่จะผ่านจากหลอดเลือดเข้าสู่สมองอย่างมาก

4. ทำหน้าที่ซ่อมแซมเมื่อสมองได้รับการบาดเจ็บ และมีบทบาทในการสร้างแผลเป็นที่เนื้อสมอง (neural scar formation)

5. แอสโตรไซต์มีผลต่อการทำงานของสารส่งผ่านประสาท เพราะทำหน้าที่นำกลับสารส่งผ่านประสาทชนิดกระตุ้นประสาท ได้แก่ กลูตาเมต และสารส่งผ่านประสาทที่ทำหน้าที่กดประสาท ได้แก่ กรดแกมมาอะมิโนบิวทิริก หรือกาบา ทำให้สิ้นสุดการทำงานของสารส่งผ่านประสาทนั้น รวมทั้งทำการย่อยสารส่งผ่านประสาทที่เก็บกลับมาภายในเซลล์ เพื่อใช้เป็นวัตถุดิบในการสร้างสารส่งผ่านประสาทชนิดนั้น ๆ ขึ้นมาใหม่

6. แอสโตรไซต์จะนำกลับไอออนโพแทสเซียมที่มีปริมาณมากเกินไป จากสารน้ำภายนอกเซลล์ของสมอง ภายหลังสิ้นสุดศักยภาพของปั๊มโซเดียม-โพแทสเซียม เพื่อนำกลับไอออนโพแทสเซียมที่วิ่งออกมาจากเซลล์ (effluxed  $K^+$ ) กลับเข้าไปภายในเซลล์ การนำไอออนโพแทสเซียมกลับเข้าไปภายในเซลล์นี้ เป็นการช่วยให้สารน้ำภายนอกเซลล์ในโครงสร้างสมองมีประจุอยู่ในระดับปกติ ทำให้การทำงานของเซลล์ประสาทดำเนินไปได้อย่างราบรื่น เพราะหากสารน้ำภายนอกเซลล์มีระดับไอออนโพแทสเซียมอยู่สูง จะเป็นผลให้ความแตกต่างทางการลาดเอียงของไอออนโพแทสเซียม ( $K^+$  concentration gradient) ระหว่างสารน้ำภายในเซลล์ประสาท และสารน้ำภายนอกเซลล์ประสาทต่ำลง มีผลไปลดศักยภาพเยื่อหุ้มเซลล์ประสาทให้ใกล้เคียงกับค่าระดับกัน แม้ว่าจะเป็นขณะพักเป็นการเพิ่มความตื่นตัวของสมอง

ในผู้ป่วยลมชัก หรือลมบ้าหมู ที่อยู่ในระยะแสดงอาการ พบว่าการเพิ่มระดับไอออนโพแทสเซียมของสารน้ำภายนอกเซลล์เป็นปัจจัยหนึ่งที่ทำให้เซลล์สมองเกิดการตื่นตัวอย่างมาก และทำให้เกิดอาการชัก

7. การค้นพบเมื่อเร็ว ๆ นี้ชี้ว่า แอสโตรไซต์ช่วยในการประสานประสาทของเซลล์ประสาท เพิ่มความแรงของการส่งกระแสประสาทผ่านจุดประสานประสาท ทำให้เชื่อกันว่า แอสโตรไซต์มีการสื่อสารระหว่างเซลล์เกลียด้วยกันเอง และเซลล์ประสาท ด้วยวิธีการ 2 ช่องทาง เพราะ 1) ผู้วิจัยพบรอยต่อระหว่างเซลล์ (gap junction) เชื่อมต่อระหว่างแอสโตรไซต์ด้วยกันเอง และระหว่างแอสโตรไซต์ กับเซลล์ประสาท ทำให้สารเคมีที่ใช้ในการสื่อสารกันระหว่างเซลล์สามารถผ่านเข้าออกไปยังอีกเซลล์ได้โดยตรงผ่านทางรอยต่อเล็ก ๆ นี้ ไม่ต้องผ่านเข้าเซลล์ โดยมีสารน้ำภายนอกเซลล์เป็นตัวกลาง และ 2) แอสโตรไซต์มีตัวรับเช่นเดียวกับที่พบบนเซลล์ประสาท เมื่อทำการศึกษาต่อไป พบว่า การปล่อยกลูตาเมตให้กับตัวรับของแอสโตรไซต์จะส่งผลให้เซลล์หลังไอออนแคลเซียม ที่ช่วยให้การ

ประสานประสาทจากสารส่งผ่านประสาทที่กระตุ้นการทำงานให้เซลล์ประสาทเกิดแรงขึ้น เช่นไปมีผลเพิ่มปริมาณการหลั่งสารส่งผ่านประสาท

การค้นพบเหตุการณ์ดังกล่าว ทำให้เห็นว่า การติดต่อสื่อสารของแอสโทรไซต์ทั้ง 2 วิธีนี้มีบทบาทสำคัญต่อการประสานประสาทของเซลล์ประสาท และทำให้ข้อมูลถูกส่งต่อเข้าไปสู่สมองได้ ทั้งนี้ มีนักประสาทวิทยาบางท่านเชื่อว่าการประสานประสาทมีลักษณะเป็น การสื่อสาร 3 ทาง (three-party junctures) คือ เกี่ยวข้องกับเซลล์เกลีย 1 เซลล์ และเซลล์ประสาท 2 เซลล์ คือ เซลล์ประสาทก่อน และหลังจุดประสานประสาท ที่ร่วมมือกันส่งกระแสประสาท ทำให้เห็นถึงความสำคัญของแอสโทรไซต์ต่อการประสานประสาทของเซลล์ประสาท นักวิจัยบางท่านเชื่อว่า แอสโทรไซต์ คือ เซลล์ที่มีหน้าที่ควบคุม และอำนวยความสะดวกให้เกิดการประสานประสาทระหว่างเซลล์ประสาท 2 เซลล์ ที่มีผลในการทำให้เกิดการเรียนรู้ และความจำเลยทีเดียว

### เซลล์เกลียชนิดอื่น ๆ (other glial cells)

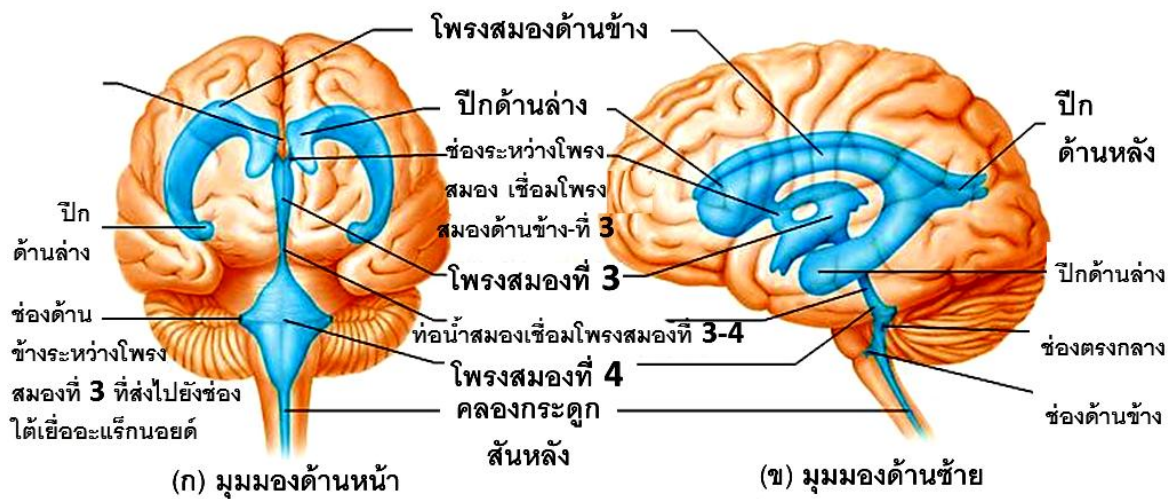
2. โอลิโกเดนโดรไซต์ (oligodendrocytes) ทำหน้าที่สร้างปลอกไมอีลิน (myelin sheaths) ซึ่งมีสมบัติเป็นฉนวนไฟฟ้าห่อหุ้มเซลล์ประสาทส่วนแอกซอนภายในระบบประสาทส่วนกลาง ซึ่งโอลิโกเดนโดรไซต์จะยื่นปุ่มยาวออกไปหลายสาขา แต่ละสาขามีลักษณะเป็นวุ้นห่อหุ้ม (jelly-roll fashion) รอบ ๆ ส่วนของแอกซอน เพื่อให้ก่อรูปเป็นปลอกไมอีลิน

3. เซลล์อีเพนดิมาล (ependymal cells) ทอดตัวเป็นเยื่อโพรงภายในของระบบประสาทส่วนกลาง ในขณะที่ระบบประสาทมีการพัฒนาตัวเมื่อตัวอยู่ในช่วงเอ็มบริโอ จากโพรงของท่อประสาท (neural tube) ช่องที่อยู่ตรงกลางของท่อนี้จะยังอยู่ และพัฒนาตัวเป็นโพรงสมอง (ventricles) และคลองกระดูกสันหลัง (central canal of spinal cord) ทำหน้าที่สร้างน้ำหล่อสมองไขสันหลัง (cerebrospinal fluid, CSF) ส่วนของขนเซลล์ (cilia) ที่ผิวด้านบนของเซลล์ ทำหน้าที่ในการพัดโบกไล่น้ำหล่อสมองไขสันหลังให้ไหลเวียนไปทั่วโพรงสมอง

เซลล์อีเพนดิมาลยังมีหน้าที่เป็นเซลล์ต้นกำเนิด (neural stem cells) ที่สามารถสร้างได้ทั้ง เซลล์เกลียชนิดต่าง ๆ และเซลล์ประสาท จากความเชื่อที่ว่า เซลล์ประสาทไม่สามารถสร้างใหม่ได้ เมื่อสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมโตเต็มที่แล้ว จนกระทั่งยุคปลาย 1990s นักวิทยาศาสตร์ได้ค้นพบเซลล์ประสาทเกิดขึ้นมาใหม่ในส่วนที่ค่อนข้างจำเพาะในฮิปโปแคมปัส (hippocampus) ที่จัดเป็นโครงสร้างสำคัญต่อกระบวนการเรียนรู้ และความจำ เซลล์ประสาทที่สมองส่วนอื่น ๆ ได้ถูกจัดว่า เป็นพวกที่ไม่สามารถสร้างทดแทนได้ (irreplaceable) จนกระทั่งได้มีการค้นพบว่าเซลล์อีเพนดิมาล ที่จัดเป็นเซลล์ตั้งต้น (precursor cells) สำหรับการสร้างเซลล์ประสาทขึ้นมาใหม่ ทำให้เชื่อว่า สมองของผู้ใหญ่สามารถถูกสร้างเพื่อซ่อมแซมส่วนที่สึกทำลายได้

### ตารางที่ 6.1 สรุปหน้าที่ของเซลล์เกลียชนิดต่าง ๆ

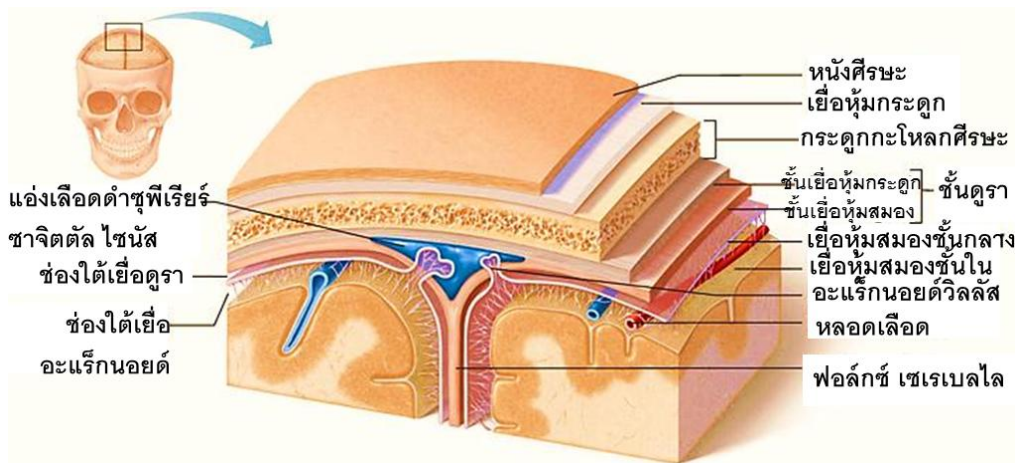
ชนิด	หน้าที่
แอสโทรไซต์	<ul style="list-style-type: none"> <li>- เป็นเซลล์ที่เลี้ยงให้กับเซลล์ประสาทส่วนกลาง ในกลุ่มที่ต้องทำหน้าที่ประสานงานกันชั่วคราว</li> <li>- ทำหน้าที่เป็นแกนนำร่องให้เซลล์ประสาทในช่วงเอ็มบริโอ</li> <li>- เหนี่ยวนำให้เกิดการสร้างทำงานระหว่างเลือด-สมอง</li> <li>- สร้างแผลเป็นในสมอง</li> <li>- นำกลับ และทำลายสารส่งผ่านประสาทให้เป็นวัตถุพิษสำหรับการสังเคราะห์สารส่งผ่านประสาทโดยเซลล์ประสาท</li> <li>- เก็บไอออนโพแทสเซียมในน้ำหล่อสมองไขสันหลังเพื่อให้มีความเข้มข้นที่เหมาะสม และการตื่นตัวของสมองอยู่ในระดับปกติ</li> <li>- ช่วยการทำงานของตัวรับสารส่งผ่านประสาท ที่มีความสำคัญในแง่การสื่อสารสัญญาณทางเคมี</li> </ul>
โอลิโกเดนโดรไซต์	<ul style="list-style-type: none"> <li>- สร้างปลอกไมอีลินให้เซลล์ประสาทในระบบประสาทส่วนกลาง</li> </ul>
ไมโครเกลีย	<ul style="list-style-type: none"> <li>- ป้องกันสมองโดยกระบวนการจับกินสิ่งแปลกปลอม</li> </ul>
เซลล์อีเพนดิมาล	<ul style="list-style-type: none"> <li>- บูช่องว่างภายในสมอง และไขสันหลัง</li> <li>- ผลิตน้ำหล่อสมองไขสันหลัง</li> <li>- ทำหน้าที่เป็นเซลล์ต้นกำเนิดในระบบประสาท ที่สามารถสร้างเซลล์ประสาท และเกลีย</li> </ul>



รูปที่ 6.3 โพรงสมองทั้งสี่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Tango, 2016)

เนื้อเยื่อภายในระบบประสาทส่วนกลางในสัตว์มีกระดูกสันหลังนั้น มีความบอบบางเป็นอย่างยิ่ง ประกอบกับที่เราทราบกันว่า เซลล์ประสาทเมื่อถูกทำลายแล้วไม่สามารถจะทดแทนได้ เนื่องจากเซลล์ประสาทไม่มีการแบ่งตัว จึงจำเป็นอย่างยิ่งที่เซลล์ และเนื้อเยื่อที่เปราะบาง และไม่สามารถทดแทนได้นี้จะต้องได้รับการปกป้องอย่างมาก โดยระบบป้องกัน 4 ชั้น ต่อไปนี้

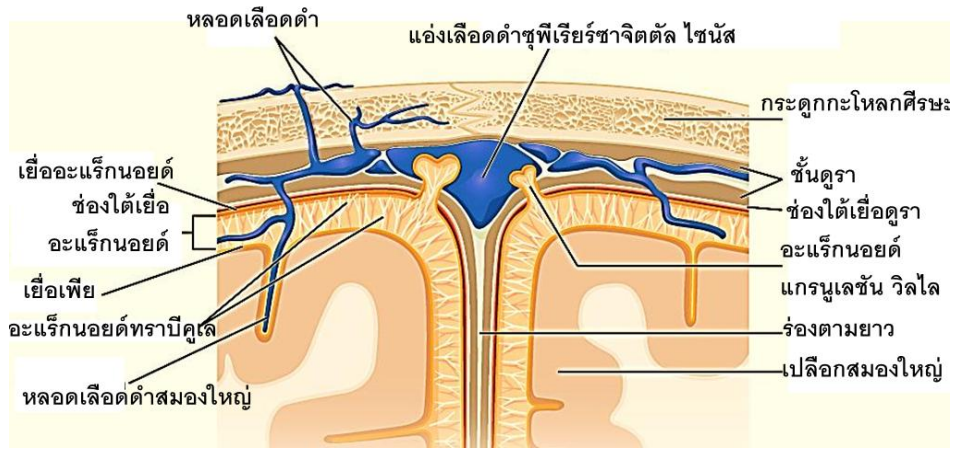
1. กะโหลกศีรษะ (cranium หรือ skull) เป็นกระดูกแข็งที่ห่อหุ้มล้อมรอบสมองของสัตว์มีกระดูกสันหลัง และส่วนที่เป็นกระดูกสันหลัง (vertebral column) ที่ปกป้องไขสันหลัง
2. เยื่อหุ้มสมอง และไขสันหลัง (meninges) เป็นเยื่อหุ้มเนื้อเยื่อของระบบประสาท มีอยู่ด้วยกัน 3 ชั้น ทำหน้าที่ปกป้อง และให้ความชุ่มชื้นเนื้อเยื่อระบบประสาทส่วนกลาง อยู่แทรกระหว่างกระดูกกะโหลก และเนื้อเยื่อของระบบประสาท เรียงลำดับชั้น จากชั้นนอกที่ติดกับกะโหลกศีรษะ เข้าไปจนถึงเนื้อเยื่อสมอง และไขสันหลังได้ ดังนี้ 1) เยื่อ dura หรือเยื่อหุ้มสมองชั้นนอก (dura mater หรือ pachymeninx) 2) เยื่ออะแร็กนอยด์ หรือเยื่อหุ้มสมองชั้นกลาง (arachnoid mater) และ 3) เยื่อเพีย หรือเยื่อหุ้มสมองชั้นใน (pia mater)



รูปที่ 6.4 ส่วนประกอบของระบบป้องกันสมอง (ที่มา Antranik, 2016)

3. น้ำหล่อสมองไขสันหลัง (cerebrospinal fluid, CSF) เป็นสารน้ำที่ห่อหุ้มก้อนสมอง ทำให้สมองลอยอยู่ในสารน้ำชนิดพิเศษ
4. กำแพงระหว่างเลือด-สมอง (blood-brain barrier, BBB) มีความเข้มงวดในการคัดกรองสารจากเลือดผ่านเข้าสู่เนื้อเยื่อสมองที่บอบบางเป็นอย่างมาก





รูปที่ 6.5 ชั้นต่าง ๆ ที่ห่อหุ้มส่วนของสมอง (ที่มา: ดัดแปลงจาก van den Berg, 2016)

เยื่อหุ้มสมองที่ห่อหุ้มระบบประสาทส่วนกลาง ประกอบด้วยชั้นหลัก ๆ 3 ชั้นด้วยกัน คือ

1. **เยื่อดูรา (dura mater)** เป็นชั้นนอกสุด ติดกับกะโหลกศีรษะ มีความแข็งแรง ไม่มีความยืดหยุ่น ประกอบด้วย ชั้นย่อย ๆ อีก 2 ชั้น คือ ชั้นเยื่อหุ้มกระดูก (periosteal) และชั้นเยื่อหุ้มสมอง (meningeal) ซึ่งโดยปรกติจะยึดติดกัน แต่จะมีบางส่วนที่แยกออกจากกันเพื่อให้เลือดเข้ามาบรรจุในช่องว่าง (cavities) หรือแอ่งเลือด (sinuses) คือ แอ่งเลือดดำซุพีเรียร์ซาคิตตัล ไชนัส (superior sagittal sinuses)

เลือดดำที่ไหลออกมาจากสมองจะถูกปล่อยเข้ามาในแอ่งเลือด ก่อนจะกลับเข้าสู่หัวใจ นอกจากนี้ น้ำหล่อสมองไขสันหลังเองก็จะกลับเข้ามารวมกับเลือดในแอ่งเลือดนี้เช่นกัน

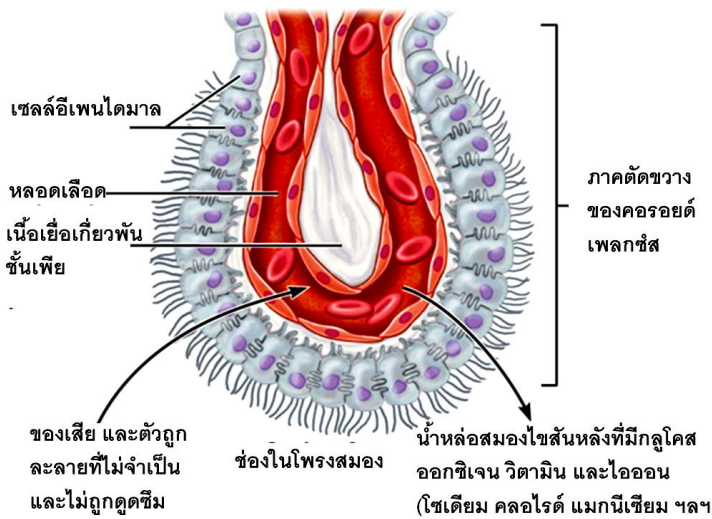
2. **เยื่ออะแร็กนอยด์ (arachnoid mater, arachnoid = spiderlike)** เป็นชั้นที่บอบบาง มีหลอดเลือดมาเลี้ยงมากมาย จนมองเห็นเป็นลักษณะคล้ายใยแมงมุม (cobwebby appearance) ช่องว่างที่อยู่ระหว่างเยื่ออะแร็กนอยด์ และเยื่อเพียเรียกว่า ช่องใต้เยื่ออะแร็กนอยด์ (subarachnoid space) เป็นช่องว่างที่บรรจุน้ำหล่อสมองไขสันหลัง ส่วนของเนื้อเยื่อในชั้นอะแร็กนอยด์ยื่นแทรกทะลุเข้าไปในชั้นดูราตรงบริเวณแอ่งดูรา (dural sinuses) เรียกว่า อะแร็กนอยด์วิลไล (arachnoid villi) เป็นส่วนที่ทำให้สามารถดูดกลับน้ำหล่อสมองไขสันหลังเข้าไปในกระแสเลือดได้

3. **เยื่อเพีย (pia mater)** เป็นส่วนที่เปราะบางที่สุด เนื่องจากมีเลือดมาเลี้ยงเป็นจำนวนมาก และเป็นส่วนที่อยู่ชิดกับเนื้อสมอง และไขสันหลังในทุกสันและร่อง มีหน้าที่ส่งเลือดเข้าไปเลี้ยงส่วนต่าง ๆ ของสมอง โดยจะเข้าไปสัมผัสกับส่วนของเซลล์อีเพนไดมาลที่บุโพรงสมอง มีผลต่อการสร้างน้ำหล่อสมองไขสันหลัง

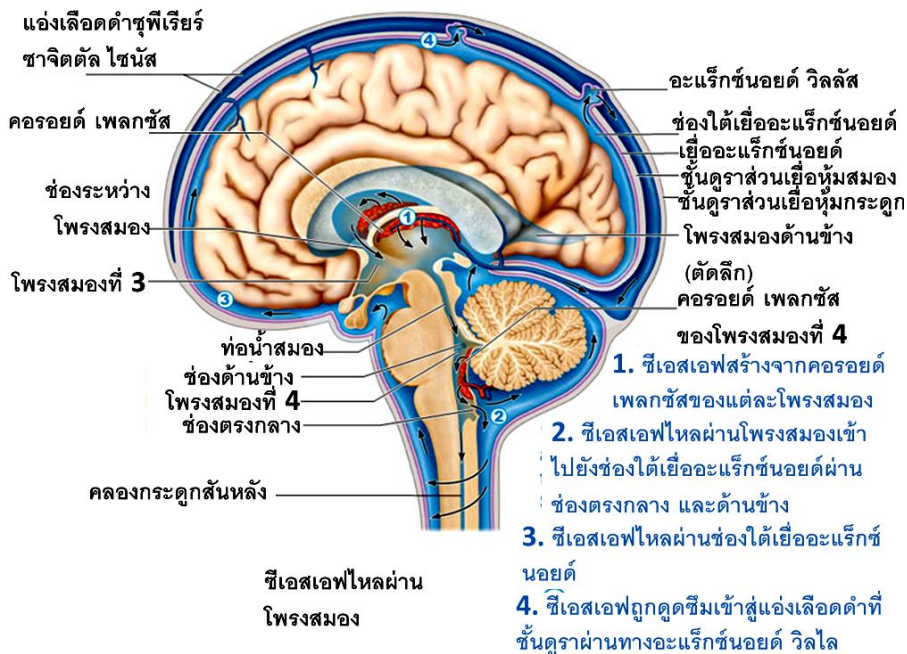
### น้ำหล่อสมองไขสันหลัง (cerebrospinal fluid, CSF)

น้ำหล่อสมองไขสันหลัง หล่อเลี้ยงอยู่รอบสมอง และไขสันหลัง ทำหน้าที่รับแรงกระแทกที่เกิดขึ้นกับระบบประสาทส่วนกลาง ทั้งในส่วนของสมอง และไขสันหลัง น้ำหล่อสมองไขสันหลังมีความหนาแน่นเท่ากัน ทำให้สมองล่องลอย หรือเรียกว่าจมอยู่ในสิ่งแวดล้อมภายนอกของมัน คือ น้ำหล่อสมองไขสันหลัง หน้าที่สำคัญของน้ำหล่อสมองไขสันหลังที่มีต่อสมอง คือ เป็นตัวกรองแรงสั่นสะเทือนต่าง ๆ (shock-absorbing fluid) ที่สามารถทำลายสมองได้ เมื่อส่วนของศีรษะได้รับการกระแทก หรือมีการเคลื่อนไหวอย่างรวดเร็ว

น้ำหล่อสมองไขสันหลังถูกสร้างขึ้นที่ตำแหน่งคอรอยด์ เฟลกซ์ (choroid plexi) ที่พบเฉพาะตรงส่วนโพรงสมอง (ventricle cavities) ทั้งนี้ ส่วนของคอรอยด์ เฟลกซ์จะประกอบไปด้วย หลอดเลือดมากมายของเยื่อหุ้มสมองชั้นเพียที่ยื่นนูนลงไปเป็นกระเปาะ สร้างและบุด้วยเซลล์อีเพนไดมาล เมื่อน้ำหล่อสมองไขสันหลังสร้างแล้วจะมีการไหลไปยังช่องว่างทั้ง 4 ส่วนที่เชื่อมติดกันในโพรงสมอง (interconnected ventricles) ภายในสมอง จากนั้นจะเคลื่อนที่ไปยังรูตรงกลางของไขสันหลังที่เชื่อมต่อกับโพรงสมองส่วนท้ายสุด น้ำหล่อสมองไขสันหลังจะเคลื่อนที่จากส่วนของโพรงสมองที่ 4 (fourth ventricle) ผ่านไปช่องใต้เยื่ออะแร็กนอยด์ จากนั้นจะวิ่งผ่านไประหว่างชั้นเยื่อหุ้มสมองไปทั่วสมอง และไขสันหลัง เมื่อน้ำหล่อสมองไขสันหลังไหลเข้าไปยังสมองด้านบน จะถูกดูดกลับไปยังแอ่งเลือดผ่านทางอะแร็กนอยด์ วิลไล



รูปที่ 6.6 เซลล์อีเพนโดมาลที่ส่วนคอร์รอยด์ เพลกซ์ซึ่งทำหน้าที่สร้างน้ำหล่อสมองไขสันหลัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Antranik, 2016)



รูปที่ 6.7 ตำแหน่งที่สร้าง และเส้นทางที่น้ำหล่อสมองไขสันหลังไหลเวียน (ตามลูกศร) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Antranik, 2016)

การไหลเวียนของน้ำหล่อสมองไขสันหลังผ่านระบบดังกล่าว จะช่วยให้ความดันอุทกสถิตของน้ำหล่อสมองไขสันหลังในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมอยู่ที่ 10 มม.ปรอท การสร้างน้ำหล่อสมองไขสันหลังจะมีรูปแบบของการคัดเลือกสารเพียงบางชนิดให้สามารถข้ามผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ที่อยู่ในคอร์รอยด์ เพลกซ์ และมีส่วนประกอบแตกต่างจากพลาสมา เช่น น้ำหล่อสมองไขสันหลังมีระดับไอออนโพแทสเซียมต่ำ และไอออนโซเดียมสูงกว่าพลาสมา ซึ่งจัดว่าเป็นสภาพแวดล้อมในอุดมคติที่จะทำให้เกิดการเคลื่อนที่ของไอออนเหล่านี้ตามความลาดเอียง ที่จำเป็นสำหรับเหนี่ยวนำให้เกิดกระแสประสาท

สรุปลำดับขั้นตอนการสร้าง และการไหลเวียนของน้ำหล่อสมองไขสันหลัง

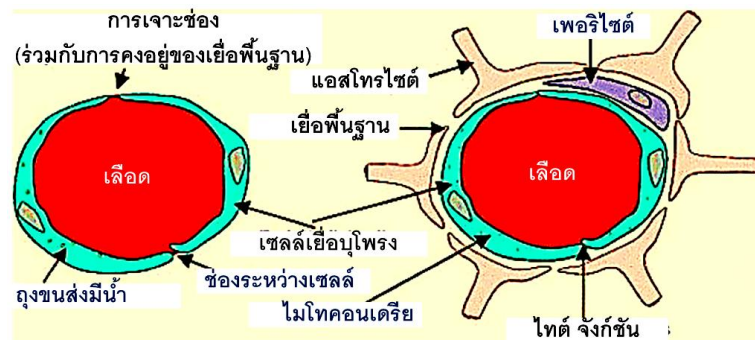
1. น้ำหล่อสมองไขสันหลังสร้างที่ตำแหน่งคอร์รอยด์ เพลกซ์ โดยเซลล์อีเพนโดมาล
2. ไหลเวียนผ่านโพรงสมอง
3. คงอยู่ในส่วนโพรงสมองที่ 4 ที่บริเวณส่วนล่างของสมอง

4. ไหลเข้าสู่ช่องใต้เยื่ออะแร็กนอยด์ระหว่างชั้นเยื่อหุ้มสมอง
5. ถูกดูดกลับในส่วนของช่องใต้เยื่ออะแร็กนอยด์ เข้าสู่กระแสเลือดผ่านอะแร็กนอยด์ วิลโล

#### การทำงานของทึนประหว้กเลืด-สมอง

สมองของสัตว์มีกระดูกสันหลังถูกปกป้องจากอันตรายที่มาจากกาเปลี่ยนแปลงภายในระบบไหลเวียนโดยอาศัยทึนประหว้กเลืด-สมอง การแลกเปลี่ยนสารระหว้กเลืด และสารน้ำภายในเซลล์ที่ว้ร่างกายสามารถทำได้ตรงตำแหน่งผนังของหลอดเลือดฝอย แต่การแลกเปลี่ยนสารต่าง ๆ จากเลืด และสมอง มีความแตกต่างมากกว่า การแลกเปลี่ยนสารผ่านผนังของหลอดเลือดฝอยในส่วอื่น ๆ ของร่างกาย เนื่องจาก มีการตรวจจับที่เข้มงวดมากกว่า การเปลี่ยนแปลงส่วประกอบของพลาสมาไม่ค่อยมีผลกระทบต่อส่วประกอบของสารน้ำแทรก (interstitial fluid, ISF) ระหว้กเซลล์ในสมอง เนื่องจากมีการคัดเลือกอย่างดีแล้ว เช่นแม้ระดับของไอออนโพแทสเซียมในเลืดจะมีระดับสูงกว่าถึง 2 เท่า แต่ระดับของไอออนโพแทสเซียมของสารน้ำที่อบส่วต่าง ๆ ของเซลล์สมองกลับมีความแตกต่างเพียงเล็กน้อย ข้อดีของระดับไอออนที่ต่ำกว่าพลาสมา คือ ช่วยควบคุมกาทำงานของเซลล์ประสาท

ทึนประหว้กเลืด-สมอง ประกอบไปด้วย ความพิเศษทั้งจากปัจจัยทางด้านกายวิภาค และสรีระ การที่มีผนังเป็นเซลล์เพียงชั้นเดียวที่สร้างมาจากเซลล์บุหลอดเลือด (endothelial cells) ที่มีอยู่ท้ร่างกาย มีลักษณะพิเศษคือ เป็นรู หรือช่องว่างเล็ก ๆ ที่ยอมให้สารที่มีขนาดเล็กในพลาสมาแทรกผ่านไปได้ แต่โปรตีนขนาดใหญ่ที่อยู่รอบสารน้ำแทรกไม่ถูกกรองผ่าน ในขณะที่ เมื่อโครงสร้างนี้อยู่ในส่วของสมอง เซลล์จะเชื่อมต่อกันด้วยไทด์ จังก์ชัน (tight junction) ที่ปิดผนังหลอดเลือดไว้อย่างแน่นหนา ไม่มีการผ่านเข้าออกของสารทุกชนิดทางช่องว่างระหว้กเซลล์ ทั้งนี้ การเคลื่อนที่ของสารเข้าออกภายในสมองสามารถเกิดโดยการเคลื่อนที่ผ่านเข้าไปในเซลล์เท่านั้น ดังนั้น สารที่สามารถละลายในไขมันจำพวก ออกซิเจน คาร์บอนไดออกไซด์ แอลกอฮอล์ ฮอร์โมนสเตอรอยด์ รวมทั้งโมเลกุลของน้ำเท่านั้น ที่จะสามารถแทรกเข้าสู่เซลล์ได้โดยผ่านทางเยื่อหุ้มเซลล์เข้าไปในเซลล์ได้ สารอื่น ๆ จะมีการแลกเปลี่ยนกันที่ส่วของสารน้ำแทรกของสมอง และหลอดเลือด จะเป็นสารที่มีความจำเป็นต่อการมีชีวิตรอด และกาทำงานของเซลล์ในระบบประสาท เช่นกลูโคส กรดอะมิโน และไอออนต่าง ๆ จะถูกนำเข้าสู่ส่วของสมองผ่านการคัดเลือกที่เข้มงวด เช่นการนำกลูโคสเข้าสู่เซลล์เกิดจากการลำเลียงแบบใช้พลังงานปฐมภูมิ (primary active transport) โดยตัวพากลูโคส (glucose transporter) ที่จำเพาะ เนื่องจากมีการป้องกันการผ่านเข้าออกของสารอย่างมากที่ผนังหลอดเลือดที่มีการเปลี่ยนแปลงรูปร่างแล้ว



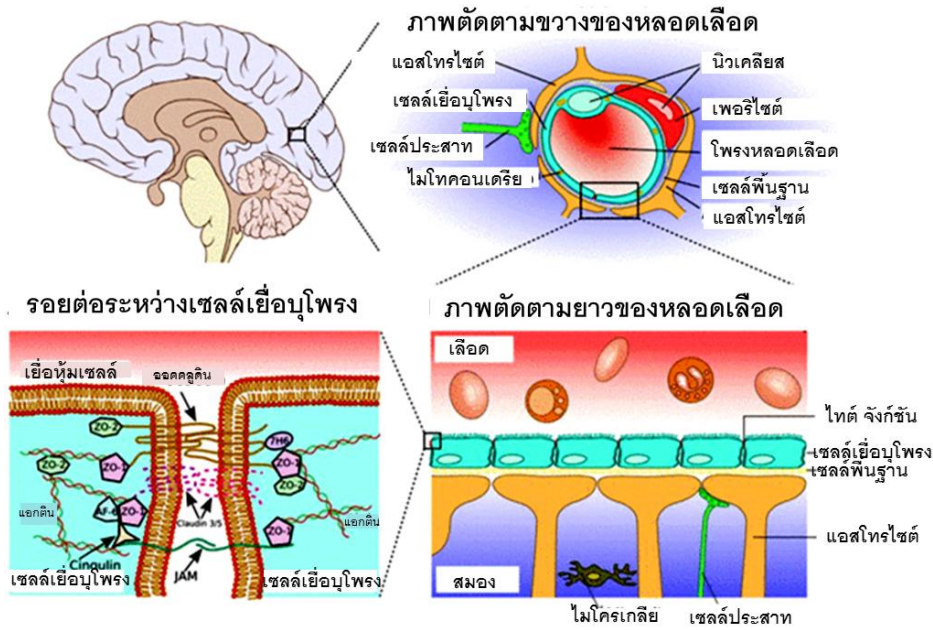
รูปที่ 6.8 เปรียบเทียบหลอดเลือดฝอยที่พบท้ไป (ซ้าย) และในสมอง (ขวา)  
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Maddox, 2016)

หลอดเลือดฝอยในสมองจะถูกล้อมรอบด้วยแขนงของแอสโทรไซต์ ซึ่งครั้งหนึ่งเชื่อว่า มีส่วช่วยให้เกิดโครงสร้าง และหน้าที่ทางสรีระของทึนประหว้กเลืด-สมอง ดังที่ได้กล่าวมาแล้วว่า แอสโทรไซต์มีส่วช่วยในการควบคุมกาขนส่งของสารที่ละลายน้ำได้ เช่นไอออนโพแทสเซียมผ่านเข้า-ออก และกระตุ้นการสร้างทึนประหว้กเลืด-สมอง

ทึนประหว้กเลืด-สมองปกป้องสมอง และไขสันหลัง ที่มีความบอบบางจากการมีระดับขึ้นลงของสารเคมีในเลืด และลดความเป็นไปได้ของการผ่านเข้าไปของสารที่มีโอกาสจะเข้าไปทำลายระบบประสาทส่วกลางให้น้อยที่สุด นอกจากนี้ ยังต้องมีการป้องกันฮอร์โมนในระบบไหลเวียนเลืด ที่สามารถทาหน้าที่เป็นสาร



ส่งผ่านประสาทให้แก่สมอง เพราะหากสามารถเข้าสู่สมองได้ จะเกิดผลที่ไม่สามารถควบคุมได้ ทั้งในแง่กระตุ้นการทำงานของเซลล์สมองให้มากขึ้น หรือยับยั้งการทำงานของเซลล์สมองให้ลดลง



รูปที่ 6.9 ทานบระหว่างเลือด-สมองที่มีไทด์ จังก์ชันซึ่งป้องกันการเข้าออกของสารสู่ระบบประสาทส่วนกลาง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Raghuram, 2016)

ทานบระหว่างเลือด-สมองทำให้ยาที่ต้องการให้ออกฤทธิ์ที่สมอง และไซส่นออกฤทธิ์ได้น้อยลง เนื่องจากยาไม่สามารถผ่านเข้าไปในส่วนของการทานบระหว่างเลือด-สมองได้ การทำให้ยาเข้าสู่สมองได้มากขึ้น ต้องมีตัวพาพา เพื่อให้ทานบระหว่างเลือด-สมองยอมให้ยาเข้าสู่ระบบประสาทส่วนกลางได้ ตัวพาที่ใช้ ได้แก่ โปรตีน หรือกรดไขมัน ซึ่งโดยปรกติยอมให้มีการผ่านทานบได้ เมื่อเข้าไปในสมองได้แล้ว โปรตีน และกรดไขมันจะถูกแปรรูปตามวิถีเมแทบอลิซึม ปล่อยให้ยาคำเนินกระบวนการรักษาความผิดปกติของระบบประสาทส่วนกลางต่อไป

ส่วนของสมองที่ไม่ค่อยได้รับผลกระทบของการมีทานบระหว่างเลือด-สมอง ได้แก่ ต่อมใต้สมองส่วนล่าง (hypothalamus) ทั้งนี้ หน้าที่ของต่อมใต้สมองส่วนล่าง คือ การตรวจจับสัญญาณต่าง ๆ ที่ส่งมาจากเลือดเพื่อให้เกิดการทำงานในระบบต่าง ๆ ในลักษณะของการอ้างดุล การส่งสัญญาณควบคุม (controlling output) ของต่อมใต้สมองส่วนล่างอยู่ในรูปของฮอร์โมนที่สร้าง และหลั่งเข้าสู่หลอดเลือดฝอย (hypothalamic capillaries) เพื่อส่งไปยังตำแหน่งที่ต้องการให้เกิดการแสดงผล เพื่อให้เกิดความเหมาะสมต่อหน้าที่ของต่อมใต้สมองส่วนล่าง ผั่งหลอดเลือดที่มาเลี้ยงบริเวณนี้จึงไม่มีการเปลี่ยนโครงสร้างไปเป็นไทด์ จังก์ชัน

#### ความสำคัญของออกซิเจน และกลูโคสต่อสมอง

แม้ว่าสารหลายชนิดที่ลอยอยู่ในกระแสเลือดจะไม่มีโอกาสเข้าไปสัมผัสเนื้อเยื่อภายในสมอง แต่สมองเป็นอวัยวะที่ต้องการเลือดมาเลี้ยงอย่างคงที่สม่ำเสมอที่สุดในร่างกาย สมองต่างจากเนื้อเยื่ออื่นที่สามารถใช้กระบวนการเมแทบอลิซึมแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic metabolism) เพื่อสร้างสารสะสมพลังงานสูง คือ เอทีพี ภายใต้สภาวะที่มีออกซิเจนน้อยในช่วงระยะเวลาสั้น ๆ ได้ เพราะสมองของสัตว์มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ไม่สามารถสร้างเอทีพีในสภาวะที่ไม่มีออกซิเจนได้ นอกจากนี้ ยังมีความแตกต่างจากเนื้อเยื่ออื่น ๆ ในแง่ที่สามารถนำสารอื่นมาใช้เป็นเชื้อเพลิงแทนกลูโคส เพราะสมองของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมสามารถใช้เพียงกลูโคสเป็นแหล่งพลังงานได้ภายใต้สภาวะทางสรีระที่เหมาะสม และสามารถใช้กลูโคสร่วมกับคีโตนบอดีเท่านั้น ในช่วงที่มีการอดอาหาร โดยไม่มีกระบวนการสะสมอาหารเหล่านี้ไว้ นั่นคือ สมองต้องได้รับทั้งออกซิเจน และกลูโคสที่ส่งเข้ามาให้อย่างต่อเนื่อง และเพียงพอจากหลอดเลือดที่มาเลี้ยงสมองเท่านั้น เมื่อสมองมีปริมาณของออกซิเจนมาเลี้ยงในระดับต่ำกว่าค่าวิกฤติ มากกว่า 2-3 นาที และสมองขาดน้ำตาลเป็นเวลา 10-15 นาที สมองจะเกิดการบาดเจ็บเสียหาย โดยเฉพาะอย่างยิ่งในสัตว์ปีก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ภาวะนี้แตกต่างจากเซลล์ประสาทของแมลง เพราะมีการสะสมคาร์โบไฮเดรตในรูปของไกลโคเจนไว้



ในระบบประสาท โดยเฉพาะอย่างยิ่งเซลล์เกลีย ซึ่งจะถูกส่งไปยังเซลล์ประสาทในรูปของอะลานีน (หลังการแตกโมเลกุลของกลูโคส ได้เป็นไพรูเวต จากนั้น ไพรูเวตจะเปลี่ยนเป็นอะลานีนโดยกระบวนการย้ายหมู่อะมิโน (transamination)) แม้ว่าเซลล์ประสาทของผึ้งจะขาดเอนไซม์ที่ใช้สลายกรดไขมัน แต่สมองของมดมีความสามารถในการรวมตัวกับออกซิเจนของกรดไขมันให้กลายเป็นอาหารได้ นอกจากนี้พบว่าแมลงหลายชนิดเปลี่ยนพลังงานในรูปของไขมันไปใช้ในขณะทำการบิน และมีการส่งไปเป็นอาหารให้แก่สมองผ่านทางเลือดน้ำเหลือง (hemolymph) และถูกใช้โดยเซลล์ประสาทในช่วงที่มีกิจกรรมสูง และต้องการพลังงานไปใช้มากกว่าปกติ

อย่างไรก็ดี มีสัตว์มีกระดูกสันหลังบางชนิด เช่น ปลา และเต่าบางชนิด สามารถอยู่รอดได้ภายใต้สภาวะที่ไม่มีออกซิเจนได้ระยะหนึ่ง โดยสามารถอยู่รอดในฤดูหนาวด้วยการอาศัยอยู่ใต้ก้อนน้ำแข็งที่ไม่มีออกซิเจน เพราะในสภาวะที่อุณหภูมิต่ำมาก เซลล์ของสัตว์พวกนี้จะมีการใช้เอทีพีในระดับต่ำได้อย่างต่อเนื่อง

### สภาพพลาสติกของสมองในสัตว์มีกระดูกสันหลัง (vertebrate brains plasticity)

เซลล์ประสาทของสัตว์มีกระดูกสันหลังที่โตเต็มที่แล้วเกือบทั้งหมดจะไม่มี การแบ่งตัวเพิ่ม การทำลายเซลล์ประสาทในระบบประสาทส่วนกลางจะไม่มี การแบ่งตัวแทนที่ขึ้นมาอีก ยกเว้น เซลล์เยื่อภายในโพรงจมูก และตุ่มรับรส นักวิทยาศาสตร์เชื่อว่า การสร้างเซลล์ทดแทนของตุ่มรับรส และเยื่อในโพรงจมูกเป็นการปรับตัวต่อการที่ต้องมีการเสียหายของโครงสร้างดังกล่าว นอกจากนี้ ยังมีข้อยกเว้นในสัตว์อื่น ๆ รวมถึงในปลาที่มีการเจริญของเยื่อประสาทตลอดชีวิต เช่น ส่วนออลแฟกทอรี บัลบ์ของปลาแซลมอนจะขยายขนาดขึ้น 70% ก่อนจะถึงช่วงวางไข่ ย้อนกลับไปวางไข่ การงอกใหม่ของเซลล์ประสาทยังพบได้ในนกที่มีเสียงร้องไพเราะ (songbird) ที่มีหน้าที่ควบคุมการร้องเพลงหาคู่ โดยทั่วไป การทำลายแอกซอนของเซลล์ประสาทภายในระบบประสาทส่วนกลางจะไม่มี การสร้างใหม่ ซึ่งแตกต่างจากที่พบในระบบประสาทส่วนปลาย เนื่องจากโอลิโกเดนโดรไซต์ที่ทำหน้าที่สร้างปลอกไมอีลินในระบบประสาทส่วนกลางจะหลั่งสารต้านการเจริญเติบโตให้แก่เซลล์ประสาท (nerve-growth inhibiting proteins) แต่กระนั้น สมองของทั้งสัตว์มีกระดูกสันหลัง และไม่มีกระดูกสันหลังหลายชนิดเองก็มีคุณสมบัติสภาพพลาสติก (plasticity) ความสามารถนี้พบในช่วงการพัฒนาในขั้นต้น ๆ แต่สัตว์ที่โตเต็มที่แล้วก็ยังมีคุณสมบัตินี้หลงเหลืออยู่บ้าง เมื่อสมองบางส่วนถูกทำลาย สมองส่วนอื่นที่เหลือจะค่อย ๆ ทำหน้าที่แทนสมองส่วนที่ถูกทำลาย นั้น ซึ่งอาจช่วยทำหน้าที่ได้ในบางส่วน หรือทำงานชดเชยให้ทั้งหมด จากการวิจัย พบปรากฏการณ์ที่มีการทำงานชดเชย หรือแทนสมองส่วนที่ถูกทำลายเกิดขึ้นเนื่องจาก มีการสร้างวิถีประสาท (neural pathways) ขึ้นมาใหม่ ซึ่งเกิดได้ในการเปลี่ยนแปลงประสบการณ์ การควบคุมวงจรประสาทในแง่การเปลี่ยนแปลงรูปร่างของเดนไดรต์ (dendritic shape) ที่มาจากการเปลี่ยนแปลงส่วนประกอบในโครงร่างเซลล์ (cytoskeletal elements) เมื่อส่วนเดนไดรต์มีการงอกยาว และเพิ่มสาขาขึ้น เซลล์ประสาทจึงสามารถรับ และประมวลสัญญาณได้มากกว่าเซลล์ประสาทตัวอื่น ในทางตรงกันข้าม เมื่อการเชื่อมต่อของจุดประสานประสาทที่ส่งไปยังเซลล์ประสาทลดลง หรือถูกกำจัดออกไป ก็จะทำให้ระดับการส่งสัญญาณช้าลง

กลไกนี้มีความสำคัญในสัตว์ที่มีฤดูผสมพันธุ์ ที่เชื่อกันว่าตำแหน่งที่มีการเชื่อมต่อของจุดประสานประสาทระหว่างส่วนต่าง ๆ ของสมองมีการเปลี่ยนแปลงเป็นวงรอบในแต่ละปี

### โรคที่เกี่ยวข้องกับความเสื่อมของเนื้อเยื่อประสาท

แม้ว่าสมอง และส่วนอื่นของระบบประสาทส่วนกลางในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะถูกปกป้องอย่างดี แต่สมอง และระบบประสาทส่วนกลางเองยังคงได้รับบาดเจ็บ และการทำลายจากความผิดปกติต่าง ๆ มากมาย รวมถึงโรคที่เกิดจากความเสื่อม (degenerative diseases) ซึ่งมีผลมาจากการตายของเนื้อเยื่อประสาท ดังที่พบในมนุษย์ คือ อัลไซเมอร์ (Alzheimer's) ส่วนในสัตว์ โรคที่สร้างความสับสนให้มากที่สุด ได้แก่ โรคสมองฟามติดต่อ (transmissible spongiform encephalopathies, TSE) ซึ่งกลุ่มโรคโรคสมองฟามติดต่อที่พบได้ในสัตว์จะรวมถึง

- โรคสมองฟามในโค (bovine spongiform encephalopathy, BSE) หรือที่เรียกกันว่า โรควัวบ้า (mad cow disease)
- โรคสมองฟามในแพะ และแกะ (scrapie)
- โรคสมองฟามติดต่อในตัวมิงค์ (transmissible mink encephalopathy)
- โรคสมองฟามในแมว (feline spongiform encephalopathy)
- โรคสมองฟามในกวาง (chronic wasting disease)

- โรคสมองฟามในมนุษย์ (Kuru and classical and variant Creutzfeldt- Jacob disease, vCJD) ที่เกิดจากการกินสารก่อโรคสมองฟามในโคที่เข้าไปก่อโรคในเนื้อเยื่อสมองของโค

โรคสมองฟามในโคถูกค้นพบครั้งแรกในประเทศอังกฤษเมื่อปี 1986 และมีการระบาดเข้าสู่ประเทศสหรัฐอเมริกาในปี 2004

โรคสมองฟามในกวางพบในส่วนตอนกลางของภาคตะวันตกของประเทศสหรัฐอเมริกา และประเทศแคนาดา โดยเฉพาะอย่างยิ่งมลรัฐโคโรลาโด และไวโอมิ่ง

นักวิจัยค้นพบต้นเหตุที่ก่อให้เกิดโรคสมองฟามในโค และโรคสมองฟามติดต่อกันว่าเป็นสิ่งที่มีขนาดเล็กกว่าอนุภาคไวรัสที่มีขนาดเล็กที่สุดที่นักวิทยาศาสตร์เคยรู้จัก และสิ่งก่อโรคนี้มีความคงตัวสูงมาก ในระยะต่อมา ได้มีการตั้งสมมติฐานเกี่ยวกับธรรมชาติของเชื้อก่อโรค 3 ข้อด้วยกันว่า เชื้อก่อโรคอาจมีสาเหตุมาจาก 1) ไวรัสที่มีขนาดเล็ก และยังไม่ทราบลักษณะต่าง ๆ 2) สารก่อโรคนี้นี้เรียกว่า ไวรัสที่ยังไม่ถูกค้นพบ (virino) คือ เป็นชิ้นส่วนของไวรัสที่สร้างมาจากกรดพันธุกรรม และเคลือบด้านนอกด้วยโปรตีน ซึ่งได้มาจากสัตว์ที่มันเข้าไปก่อโรค และ 3) สารก่อโรคนี้นี้เรียกว่า พร็ออน (prion มาจากคำว่า proteinaceous infectious particle) ที่เป็นโปรตีนปกติในร่างกายสัตว์ที่ติดเชื้อ แต่ถูกเปลี่ยนให้มีความผิดปกติของรูปร่าง (abnormal form) หลังจากได้รับการสัมผัสกับโปรตีนที่มีรูปร่างผิดปกติที่มาจากภายนอกร่างกาย

ณ ปัจจุบัน คำอธิบายที่ดีที่สุดสำหรับโรคสมองฟามในแพะและแกะ คือ โรคที่มีสาเหตุมาจากพร็ออน โดยเชื่อว่าสาเหตุมาจากการใช้โปรตีนเสริมอาหารที่ได้มาจากเนื้อ และกระดูกปนจากซากของสัตว์ที่เป็นโรคสมองฟามในแพะและแกะ (scrapie-infected animals) ลงไปในอาหารที่ใช้เลี้ยงโค โรคสมองฟามในโค เกิดขึ้นในร่างกายสัตว์ที่ได้รับสารก่อโรคจากอาหาร แล้วโมเลกุลปกติของโปรตีนในสมองที่เรียกว่า *พรีออน* (PrP) มีการพับตัวผิดปกติแบบแผน ทั้งนี้ หน้าที่ของพรีออนที่ผิดปกติยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด แต่เมื่อพบเหตุการณ์ที่มาจากความผิดปกติ จึงบ่งชี้ว่า พรีออนที่พับตัวผิดปกติจะเกี่ยวข้องกับการสร้างความจำ (memory formation) เมื่อพรีออนที่ผิดปกติเข้ามาเกี่ยวข้องกับพรีออนที่ปกติ จะทำให้โปรตีนที่ปกตินั้นมีการพับตัวใหม่ ให้มีความสอดคล้องกับโปรตีนตัวที่ผิดปกติ สร้างเป็นพร็ออนใหม่ ซึ่งทำให้เกิดอันตรายอย่างร้ายแรงต่อสมอง ส่งผลให้เกิดโรคสมองฟาม (spongiform disease) เมื่อตรวจสอบด้วยกล้องจุลทรรศน์ จะพบการสะสมของช่องว่างในสมองเนื่องจากการติดเชื้อ

โรคสมองฟามในโคมีความทนทานต่อความร้อน และเอนไซม์โปรตีเอส ไม่ถูกตรวจสอบ และถูกกระตุ้นโดยระบบภูมิคุ้มกัน จึงไม่พบปฏิกิริยาการตอบสนองทางภูมิคุ้มกัน และการอักเสบในสัตว์ที่ติดเชื้อ ระยะเวลาฟักโรค (incubation period) นาน 2-8 ปี เมื่อมีการแสดงออกของโรค สภาพร่างกายของสัตว์จะค่อย ๆ ถดถอยจนกระทั่งสัตว์ตายเอง หรือถูกส่งโรงเชือด ซึ่งจะกินเวลา 2-6 เดือน จนถึงทุกวันนี้ยังไม่มีการรักษา และวัคซีนที่ใช้ในการป้องกันโรค

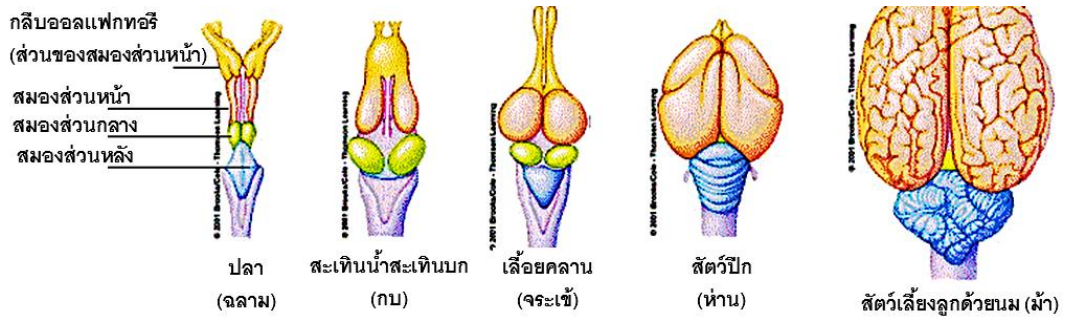
โคที่ได้รับเชื้อโรคสมองฟามในโคจะมีการเสื่อมของระบบประสาท ทำให้มีความตื่นกลัว หรือก้าวร้าว ทำทางกรีน และเคลื่อนไหวที่ผิดปกติ ควบคุมการทรงตัวไม่ได้ ลูกนั่งลำบาก ให้นมลด เชื้อก่อโรคสมองฟามในโคพบได้เฉพาะในเนื้อเยื่อสมอง ไขสันหลัง และจอประสาทตา เมื่อทำการทดลองในโค พบว่ามีการสะสมของเชื้อโรคสมองฟามในโคในปมประสาทด้านหลัง (dorsal root ganglion) ปมประสาทไตรเจมินัล (trigeminal ganglion) ส่วนปลายลำไส้เล็กส่วนท้าย (distal ileum) และไขกระดูก (bone marrow) และยังไม่มีการพบในน้ำนม และเนื้อเยื่อกล้ามเนื้อ

### พัฒนาการของสมองในสัตว์มีกระดูกสันหลัง

ในช่วงต้นได้กล่าวถึงกระบวนการวิวัฒนาการของสมองในสัตว์ต่าง ๆ ในขั้นนี้ จะเป็นการบอกถึงรายละเอียดของสมองของสัตว์มีกระดูกสันหลัง

สมองที่มีพัฒนาการในขั้นท้ายจะเจริญทับซ้อนอยู่ด้านหลังของสมองที่มีการพัฒนาตัวมาก่อน แม้ว่าสมองของสัตว์มีกระดูกสันหลังจะทำงานด้วยกันทั้งก่อน แต่สมองก็ถูกแบ่งออกตามหน้าที่การทำงานได้เป็นหลายส่วน ส่วนต่าง ๆ ของสมองสามารถแบ่งย่อยออกได้อีกหลายส่วน เมื่อพิจารณาตามโครงสร้างทางกายวิภาค ความพิเศษจำเพาะตามหน้าที่ (functional specialization) และจุดเริ่มต้นของวิวัฒนาการ (evolutionary origin) สมองของสัตว์มีกระดูกสันหลัง มักจะถูกแบ่งตามหน้าที่ และการควบคุมได้เป็น 3 ส่วน ได้แก่ สมองส่วนหลัง (hindbrain)

สมองส่วนกลาง (midbrain) และสมองส่วนหน้า (forebrain) ที่สร้างมาจากส่วนที่มีการแบ่งแยกออกมาอย่างชัดเจนของท่อประสาทเมื่อครั้งที่สัตว์ยังเป็นเอ็มบริโอ (embryonic neural tube)



รูปที่ 6.10 วิวัฒนาการของสมองสัตว์มีกระดูกสันหลัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Kimball, 2016)

ส่วนที่แบ่งได้ข้างต้นอาจไม่ทำให้เกิดความชัดเจนในแง่ของการทำหน้าที่ ดังนั้น ในที่นี้จะทำการแบ่งสมองออกเป็นส่วนย่อย ๆ ดังต่อไปนี้

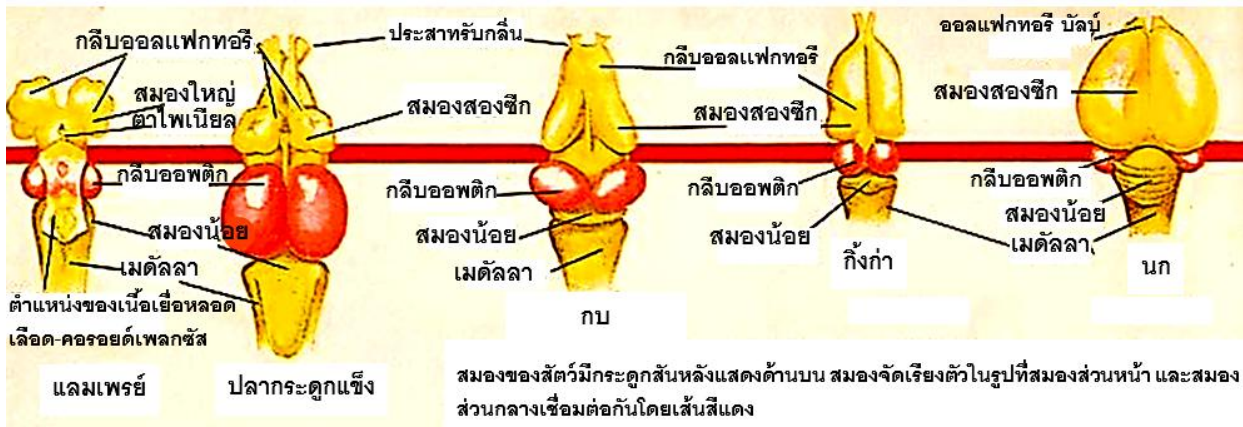
1. ก้านสมอง (brain stem)
2. สมองน้อย หรือซีรีเบลลัม (cerebellum)
3. สมองส่วนหน้า (forebrain)
  - a. ไดเอนเซฟาโลน (diencephalon)
    - i. ต่อมใต้สมองส่วนล่าง (hypothalamus)
    - ii. ทาลามัส (thalamus)
  - b. สมองใหญ่ หรือซีรีบรัม (cerebrum)
    - i. เบซัล นิวคลีไอ (basal nuclei)
    - ii. เปลือกสมอง (cerebral cortex)

สมองที่แบ่งส่วนตามลำดับข้างต้น ส่วนที่เจริญ หรือมีการพัฒนาก่อนจะอยู่ตรงส่วนล่างของสมอง ส่วนที่เจริญขึ้นใหม่จะอยู่ด้านบน (จากล่างขึ้นบน และจากด้านหน้าไปด้านหลัง) ความซับซ้อน และหน้าที่ที่ละเอียด และสำคัญก็เพิ่มขึ้นตามลำดับ โครงสร้างที่มีหน้าที่พื้นฐานของสมองจะยังคงมีอยู่เหมือน ๆ กัน ในสัตว์มีกระดูกสันหลังยุคใหม่ (modern vertebrates) สัตว์มีกระดูกสันหลังที่ไม่มีขากรรไกร (jawless vertebrates) จะขาดความชัดเจนของส่วนสมองน้อย แต่อย่างไรก็ตามขนาด และสัดส่วนของสมองพื้นฐานนี้จะมีความแตกต่างกันไปในสัตว์แต่ละชนิด

ส่วนที่มีความเหมือนกันของสมองในสัตว์มีกระดูกสันหลังแต่ละชนิด (conservative division) บ่งชี้ว่าการทำงานของสมองส่วนนี้มีความสำคัญ จึงได้มีการเพิ่มงอกออกมาจากสมองส่วนต้นกำเนิดต่อไปจะเป็นการอธิบายถึงโครงสร้างของสมองแต่ละส่วนอย่างคร่าว ๆ ตามลำดับ

(ก) ท่อประสาท (มีคลองประสาท อยู่ภายใน)	(ข) ผนังน้ำสมองปฐมภูมิ	(ค) ผนังน้ำสมองทุติยภูมิ	(ง) โครงสร้างสมองสัตว์โต	(จ) โครงสร้างคลองประสาทสัตว์โต
ด้านหน้า			สมองใหญ่: สมองสองซีก (เปลือกสมอง เนื้อขาว เบซัล นิวคลีไอ)	โพรงสมองด้านข้าง
			ไดเอนเซฟาโลน (ทาลามัส ต่อมใต้สมองส่วนล่าง อพิทาลามัส) จอตา	โพรงสมองที่ 3
			ก้านสมอง: สมองส่วนกลาง	ท่อน้ำสมอง
			ก้านสมอง: พอนส์ สมองน้อย	โพรงสมองที่ 4
			ก้านสมอง: ก้านสมองส่วนท้าย	
ด้านหลัง		ไมอีเลินเซฟาโลน	ไขสันหลัง	คลองกระดูกสันหลัง

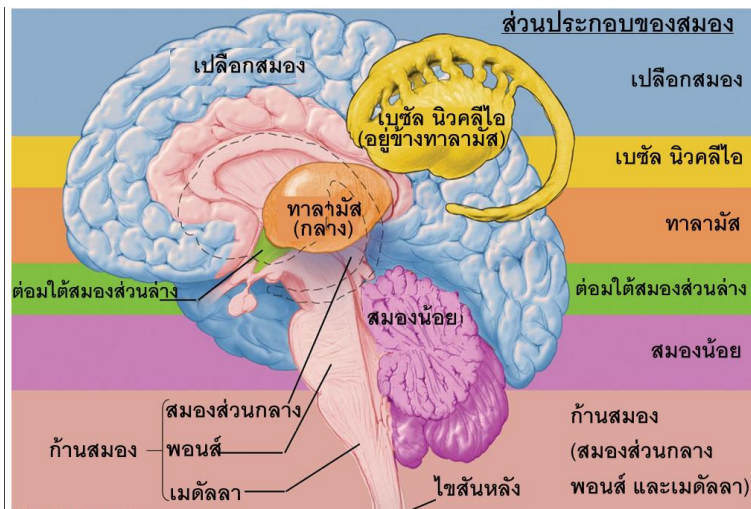
รูปที่ 6.11 การเปลี่ยนแปลงของท่อประสาทเป็นส่วนต่าง ๆ ของสมอง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Dovimae, 2013)



รูปที่ 6.12 เปรียบเทียบสมองทั้ง 3 ส่วนในสัตว์มีกระดูกสันหลังบางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Darling, 2016)

### 1. ก้านสมอง (brainstem)

ก้านสมองเป็นส่วนที่มีขนาดเล็กที่สุด และมีการเปลี่ยนแปลงน้อยที่สุดในบรรดาส่วนต่าง ๆ ของสมอง ในสัตว์มีกระดูกสันหลัง เป็นส่วนที่เชื่อมต่อกับไขสันหลัง มีความเก่าแก่ที่สุดของสมอง มีวิวัฒนาการมาตั้งแต่ 500 ล้านปีก่อน ประกอบด้วย ส่วนย่อย 2 ส่วน คือ ก้านสมองส่วนท้าย (medulla oblongata) ที่เรียกกันสั้น ๆ ว่า เมดัลลา และพอนส์ (pons) จัดเป็นศูนย์กลางของสมองที่ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสำคัญ ๆ ที่ทำให้เกิดการอยู่รอดของสัตว์ เช่นการหายใจ และการไหลเวียนเลือด ตลอดจนการบังคับกิจกรรมของกล้ามเนื้อลาย ในปลากระดูกแข็ง (teleosts) จะมีบทบาทเกี่ยวข้องกับการรับรส ในขณะที่พวกปลาที่สร้างกระแสไฟฟ้าได้จะมีส่วนที่ใช้ในการควบคุมอวัยวะที่ใช้ในการผลิตกระแสไฟฟ้าอยู่ด้วย



รูปที่ 6.13 ส่วนประกอบทั้ง 5 ส่วนของสมองมนุษย์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

### 2. สมองน้อย (cerebellum)

สมองน้อยเป็นส่วนของสมองที่อยู่ด้านบนของก้านสมอง เป็นสมองอีกส่วนที่ไม่ค่อยมีการเปลี่ยนแปลงในช่วงที่มีวิวัฒนาการ ยกเว้นเพียงสัตว์มีกระดูกสันหลังที่ไม่มีขากรรไกร ปลาไหลแฮกพิช (hagfishes) และปลาแลมเพรย์ (lampreys) จะไม่มีส่วนของสมองน้อย ในส่วนของปลาที่มีขากรรไกร (jawed fishes) จะมีโครงสร้างที่คล้ายกับสมองน้อย (cerebellum-like structure) ประกอบไปด้วย ส่วนของก้านที่อยู่ตรงกลาง (central body) และคู่ของกลีบสมองน้อย (paired lobes) หน้าที่ของสมองน้อยเกี่ยวข้องกับการจัดวางท่าทางของร่างกายให้เหมาะสม โดยการทำงานประสานกับกิจกรรมของประสาทสั่งการ (motor activity) ที่เกี่ยวข้องกับการเคลื่อนที่ ตัวอย่างเช่น



เมื่อมีการส่งสัญญาณมาจากอวัยวะที่ดูแลการจัดสมดุร่างกาย และการได้ยินและการมองเห็น ได้มีการประมวลผลรวมกันในสมองน้อย และคำสั่งของร่างกาย คือ ให้อวัยวะอื่น หรืออวัยวะตัวไปรอบ ๆ ตามต้องการ

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่บินได้ (flying mammals) เช่น ค้างคาว และนก จะมีส่วนของสมองน้อยค่อนข้างใหญ่เมื่อเทียบกับสมองส่วนอื่น ๆ เนื่องจากความซับซ้อนของโครงสร้างที่เกี่ยวข้องกับการมองเห็น

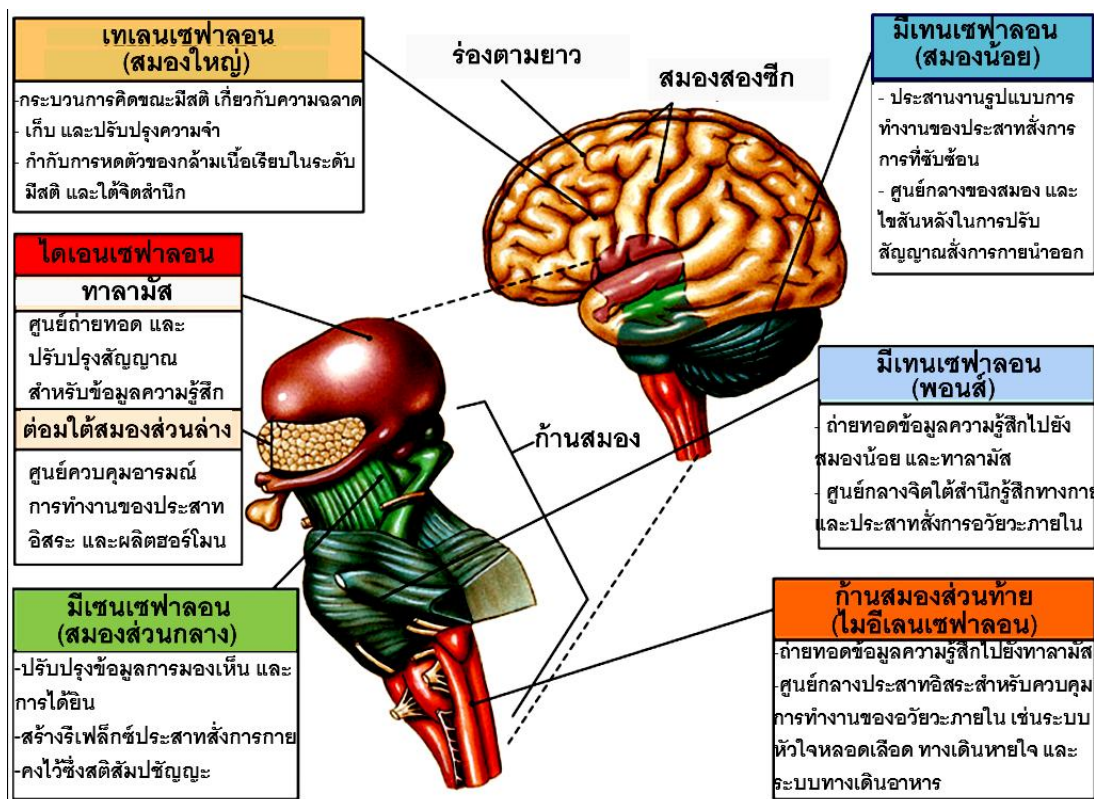
### 3. สมองส่วนหน้า (forebrain)

สมองส่วนหน้าเป็นส่วนที่ตั้งอยู่ด้านหน้าก้านสมอง และสมองน้อย เป็นส่วนที่มีการพัฒนามากที่สุดในบรรดาสมองส่วนต่างๆ ทั้งหมดของสัตว์มีกระดูกสันหลัง แบ่งออกเป็น 2 ส่วนย่อย ได้แก่

#### 3.1. ไดเอนเซฟาโลน (diencephalon) เป็นส่วนที่อยู่ด้านใน มีส่วนย่อยอีก 2 ส่วน คือ

3.1.1 ต่อมใต้สมองส่วนล่าง (hypothalamus) ทำหน้าที่ควบคุมภาวะธำรงดุลมากมาย มีความสำคัญในการรักษาสมดุลของสิ่งแวดล้อมภายในร่างกายให้ปกติ และ

3.1.2 ทาลามัส (thalamus) ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการรับรู้ความรู้สึกดั้งเดิม (primitive sensory processing) และเป็นสถานีถ่ายทอดสัญญาณ (relay station) การรับรู้ความรู้สึกเข้า และนำคำสั่งออกเกือบทั้งหมดในปลา และสัตว์เลื้อยคลาน สมองส่วนหน้าเป็นส่วนที่รับสัญญาณนำเข้าการได้กลิ่น



รูปที่ 6.14 สรุปหน้าที่ของส่วนต่าง ๆ ในระบบประสาทส่วนกลาง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Droual, 2013)

3.2 สมองใหญ่ (cerebrum) เป็นส่วนที่อยู่ด้านนอก ตั้งอยู่ด้านบนของกวางสมองด้านล่าง มีการพัฒนาให้มีขนาดใหญ่ และมีรอยหยักโค้งจำนวนมาก มองเห็นยกตัวโค้งเป็นสันนูน (tortuous ridges) แยกกันโดยร่องลึก (grooves or folds) จำนวนรอยหยักขึ้นกับความเจริญของสมองในสัตว์แต่ละชนิด จำนวนการเชื่อมต่อกันของเซลล์ประสาท (interconnections) ก็จะเพิ่มตามขนาด และจำนวนรอยหยักของสัตว์สปีชี่นั้น ๆ เช่น ที่เปลือกสมองของสัตว์พวกไพรเมท เซลล์ประสาทแต่ละเซลล์จะรับสัญญาณประสาทนำเข้าจากเซลล์ประสาทตัวอื่น ๆ มากกว่า 10,000 เซลล์ ในมนุษย์จะมีการพัฒนาของสมองใหญ่สูงมาก มีน้ำหนักคิดเป็น 80% ของน้ำหนักสมอง ส่วนที่ห่อหุ้มสมองใหญ่ไว้ทั้งหมดเรียกว่า เปลือกสมอง (cerebral cortex) เป็นส่วนที่หยักขึ้นมาเป็นสันนูนคดโค้ง ปกคลุมส่วนของโครงสร้างที่อยู่ข้างใต้ ซึ่งเรียกว่า เบซัล นิวเคลียส (basal nuclei) การยกตัวขึ้นของเปลือกสมองในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชั้นสูงจะทำให้เห็นเป็นรูปเปลือกวอลนัท (much-fold walnut) เปลือกสมองในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่มี

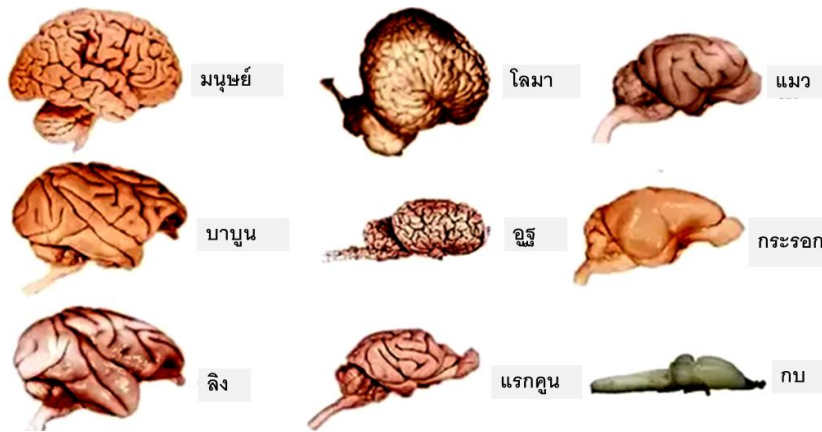
วิวัฒนาการต่ำ จะมีส่วนของเปลือกสมองค่อนข้างเรียบ หากไม่มีส่วนของเปลือกสมองที่ยกตัวเป็นสันนูนนี้ เปลือกสมองจะต้องกินเนื้อที่ของสมอง หรือมีขนาดของสมองมากกว่าสมองที่มีรอยหยัก 3 เท่า และไม่พอดีกับโครงสร้างที่อยู่ด้านล่าง

เปลือกสมองทำหน้าที่สำคัญ และซับซ้อน เช่นการออกคำสั่งให้เริ่มมีการเคลื่อนไหวของร่างกาย การรับรู้ความรู้สึกขั้นสุดท้าย การระแວดระวังภัย ภาษา บุคลิกลักษณะที่แสดงออกรายบุคคล และปัจจัยอื่น ๆ ที่เข้ามาเกี่ยวข้องกับความสัมพันธ์ทางพฤติกรรม รวมถึงเขาวนไหวพริบ จัดเป็นส่วนที่มีพัฒนาเพื่อการประมวลผลที่ซับซ้อนได้มากที่สุดของสมอง

ส่วนของสมองในสัตว์มีกระดูกสันหลังแต่ละส่วน จะถูกนำมาให้รายละเอียดเป็นส่วน ๆ เริ่มจากส่วนที่มีพัฒนาการ และทำงานได้สูงที่สุด คือ เปลือกสมอง ไกล่ลงไปยังส่วนที่อยู่ด้านล่างสุด ซึ่งได้แก่ ไขสันหลัง

### เปลือกสมองของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (mammalian cerebral cortex)

ดังที่กล่าวมาข้างต้นแล้วว่า สมองใหญ่เป็นส่วนที่มีขนาดใหญ่ที่สุดของสมอง แบ่งครึ่งได้เป็น 2 ส่วน คือ สมองใหญ่ซีกซ้าย และขวา (left and right hemispheres) มีส่วนที่เชื่อมต่อสมองทั้ง 2 ส่วนเข้าด้วยกัน คือ คอร์ปัส แคลโลซัม (corpus callosum) ซึ่งเป็นวงหนา ประกอบไปด้วย ส่วนแอกซอนของเซลล์ประสาทมากกว่า 300 ล้านเซลล์ ริงอยู่ภายในสมองระหว่าง 2 ซีก



รูปที่ 6.15 เปรียบเทียบรอยหยัก และขนาดของเปลือกสมองในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก Mowatt, 2016)

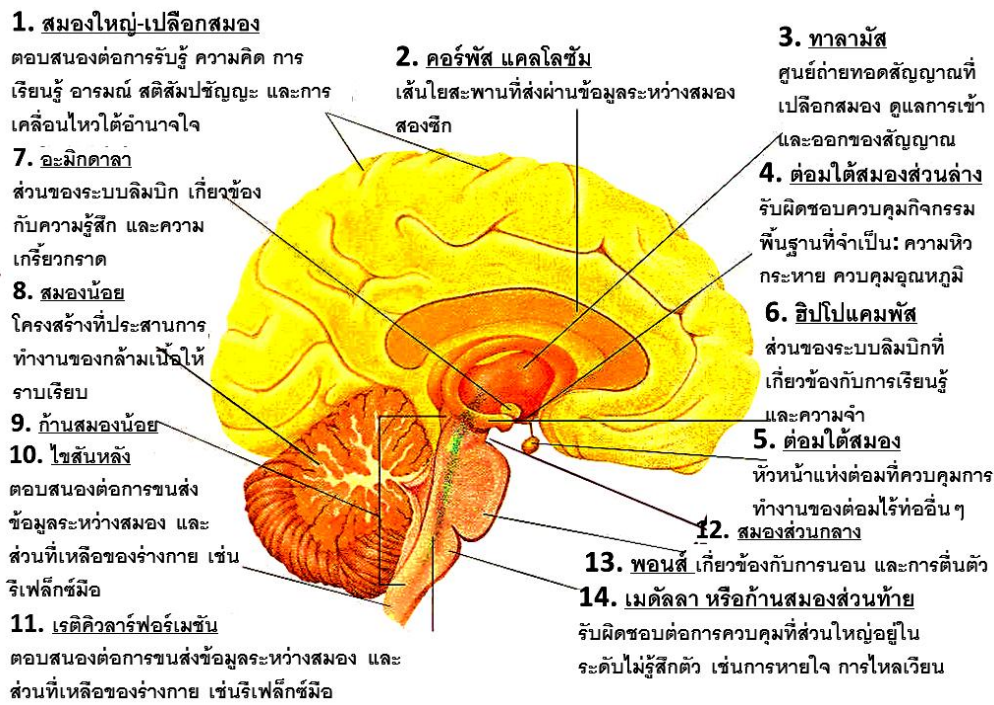
คอร์ปัสแคลโลซัมทำหน้าที่เป็นแกนกลางของทางด่วนที่ทำหน้าที่ขนส่งข้อมูลร่างกาย (body's information highway) ทำให้สมองทั้ง 2 ซีก สามารถสื่อสาร และร่วมมือกันทำงาน เนื่องจากมีการเชื่อมต่อแลกเปลี่ยนของข้อมูลต่าง ๆ ได้อย่างต่อเนื่องผ่านการเชื่อมต่อของเซลล์ประสาทนี้

เปลือกสมอง (cerebral cortex) ทั้ง 2 ข้าง จะมีลักษณะเป็นเปลือก หรือเยื่อหุ้มบาง ๆ ที่ด้านนอกสมองใหญ่เรียกว่า เนื้อเทา (gray matter) เป็นส่วนที่ปกคลุมแกนกลางสมอง (cerebral medulla) ที่มีความหนาเรียกว่า เนื้อขาว (white matter) นอกจากนี้ ยังมีส่วนของเนื้อเทาที่ยื่นลึกเข้าไปในส่วนของเนื้อขาวเรียกว่า เบซัลนิวคลีไอ หรือเบซัลแกงเกลีย (basal ganglia)

ตลอดทั้งระบบประสาทส่วนกลาง ส่วนของเนื้อเทาจะอัดแน่นไปด้วยส่วนของตัวเซลล์ และเดนไดรต์ของเซลล์ประสาท รวมทั้งเซลล์เกลีย ส่วนของท่อลำเลียง (bundles) หรือลำเส้นใยประสาท (tracts) ของเซลล์ประสาทที่มีปลอกไมอีลินหุ้มรอบแอกซอนจะอยู่ในส่วนของเนื้อขาว การมองเห็นเป็นสีขาวจึงเกิดจากส่วนของไขมันที่ปลอกไมอีลิน

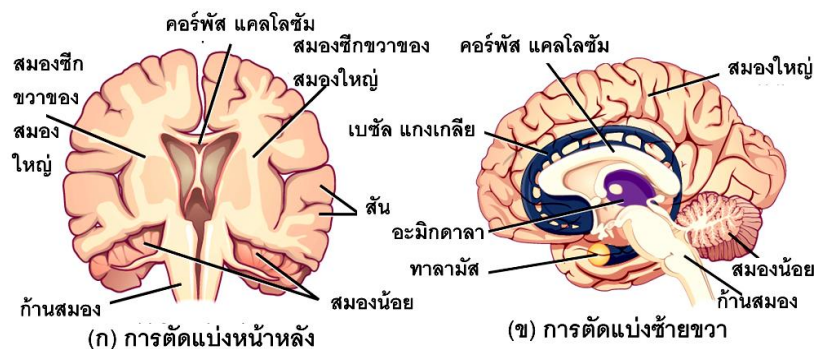
ส่วนเนื้อเทาเปรียบได้กับสมองกลของระบบประสาทส่วนกลาง ส่วนเนื้อขาวทำหน้าที่เป็นสายส่ง (wires) ที่เชื่อมสมองกลไปยังส่วนอื่น ๆ เส้นใยประสาทที่อยู่ในท่อภายในเนื้อขาวทำหน้าที่ขนส่งกระแสประสาทจากเปลือกสมองส่วนหนึ่ง ไปยังเปลือกสมองอีกส่วน หรือส่งข้ามไปยังส่วนอื่น ๆ ของระบบประสาทส่วนกลางได้ การส่งผ่าน

ข้อมูลจากเปลือกสมองไปยังส่วนอื่น ๆ ไม่ว่าจะเป็นเปลือกสมอง หรือที่ใดก็ตาม จะทำให้เกิดการประมวลผล สัญญาณ และข้อมูล และเกิดเป็นกิจกรรมตอบสนองในที่สุด การประมวลผลแบบรวมสัญญาณนำเข้ามา มีความสำคัญต่อกิจกรรม ตั้งแต่ที่เกิดขึ้นง่าย ๆ อย่าง การเลือกกินอาหาร โดยการมองเห็น และการได้กลิ่นอาหารจะ เกิดขึ้นในพื้นที่หนึ่งของเปลือกสมอง ส่วนการรับรู้รสจะเกิดในเปลือกสมองอีกพื้นที่หนึ่ง และการเคลื่อนไหวมีการ รับรู้ในอีกพื้นที่ ส่วนการทำกิจกรรมที่มีความซับซ้อนมากขึ้น จะทำให้มีการทำงานของสมองหลายพื้นที่ขึ้น เช่น อาหารบางชนิดทำให้สัตว์ที่กินเข้าไปเกิดการเจ็บป่วย สมองที่ทำหน้าที่รับผิดชอบเรื่องความจำจะทำหน้าที่ในการ จดจำ และปฏิเสธอาหารชนิดนั้น แม้ว่ามันจะมีคุณค่าทางอาหาร ทั้งนี้ การเกิดขึ้นของกระบวนการเหล่านี้ยังไม่เป็นที่ ทราบแน่ชัดว่าเกิดขึ้นได้อย่างไร



รูปที่ 6.16 ส่วนต่าง ๆ ของสมอง และหน้าที่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก ANATOMY BODY, 2016)

เปลือกสมองแบ่งออกตามการกระจายตัวของตัวเซลล์ และตำแหน่งที่ตั้งของเส้นใยของเซลล์ต่าง ๆ เป็น 6 ชั้น ชั้นเหล่านี้ถูกจัดแบ่งตามร่องโนแท่งแนวตั้ง ที่มีสันโค้งขนาด 2 มม. จากผิวของเปลือกสมองผ่านลงไปยังส่วนที่หนาตัวของเปลือกสมองนั้น ลงไปยังส่วนเนื้อขาว เชื่อกันว่าเซลล์ประสาทที่อยู่ภายในส่วนดังกล่าวทำหน้าที่กันเป็น ทีม แต่ละเซลล์ต่างทำหน้าที่เกี่ยวข้องกัน แต่แสดงผลคนละตำแหน่ง ทำให้กลุ่มของเนื้อเยื่อเป้าหมายมีการทำงานใน รูปแบบที่จำเพาะ ตัวอย่างคือ กระบวนการรับรู้ความรู้สึกของตัวกระตุ้นที่เหมือนกันจากตำแหน่งเดียวกัน



รูปที่ 6.17 ภาพตัดขวาง และผ่ากลางของสมองทำให้เห็นส่วนของเนื้อเทา และเนื้อขาว (ที่มา: ดัดแปลงจาก OpenStax College, n.d.)







เมื่อพิจารณาแผนที่ของเปลือกสมอง (cortical mapping) ตามหลักทางกายวิภาค และตามหน้าที่พื้นฐานของเปลือกสมองเองแล้ว สามารถแบ่งสมองแต่ละซีกออกได้เป็น 4 กีบ (lobes) ด้วยกัน คือ 1) กีบท้ายทอย (occipital lobes) 2) กีบขมับ (temporal lobes) 3) กีบข้าง (parietal lobes) และ 4) กีบหน้า (frontal lobes)

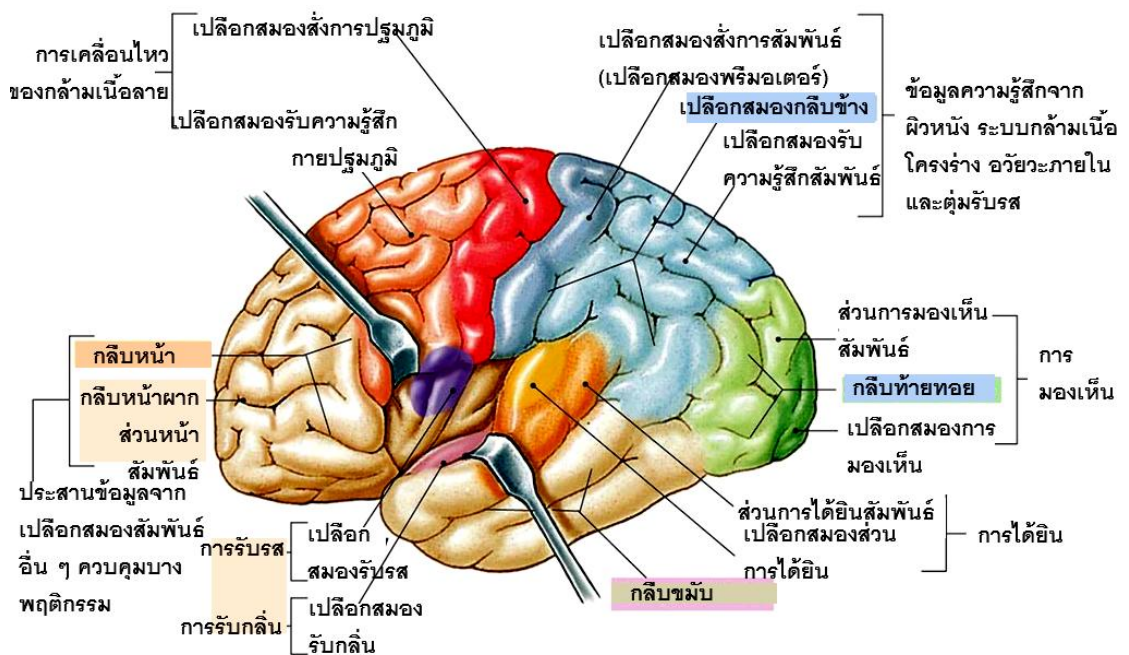
1. กีบท้ายทอย (occipital lobes) ตั้งอยู่ที่ด้านหลังของศีรษะ ตรงส่วนของท้ายทอย ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการรับสัญญาณการมองเห็นที่วิ่งเข้ามาที่เปลือกสมอง

2. กีบขมับ (temporal lobes) ตั้งอยู่ด้านข้างทั้ง 2 ข้างของศีรษะ ทำหน้าที่รับสัญญาณเกี่ยวกับเสียงที่เข้ามาในสมอง

3. กีบข้าง (parietal lobes) ตั้งอยู่ส่วนบนของส่วนศีรษะ แยกจากกีบหน้าด้วยร่องกลางสมอง (central sulcus/fissure) ซึ่งเป็นร่องลึกที่วิ่งเข้าไปตรงส่วนของมิดด้านข้างของสมองแต่ละซีก โดยกีบข้างจะอยู่ทางด้านหลังของร่องกลางสมองในแต่ละซีกของสมอง สมองส่วนกีบข้างทำหน้าที่ที่ตอบสนองต่อการนำสัญญาณที่เกี่ยวข้องกับการรับความรู้สึก และทำการนำสัญญาณนั้นผ่านกระบวนการภายในโครงสร้างก่อนจะส่งสัญญาณออกไปนอกสมอง

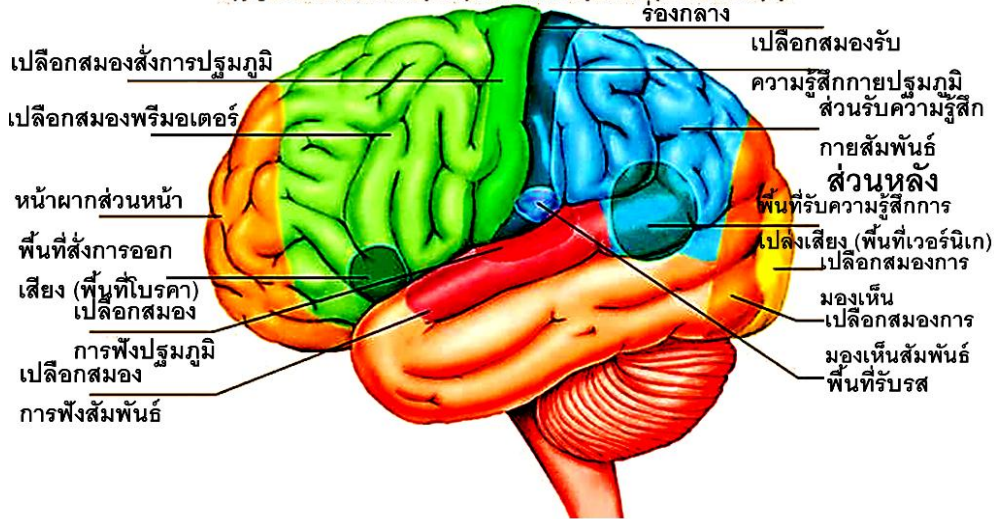
4. กีบหน้า (frontal lobes) วางตัวอยู่ที่ส่วนหน้าสุดของสมอง ตรงด้านหน้าของร่องกลางสมอง ทำหน้าที่หลัก 3 ประการด้วยกัน คือ

- 1) ควบคุมกิจกรรมภายใต้อำนาจใจ (voluntary motor activity)
- 2) ควบคุมเรื่องการออกเสียง (vocal activity) ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม
- 3) ควบคุมการทำงานขั้นสูงของระบบประสาท (higher mental function) เช่นการวางแผนต่าง ๆ

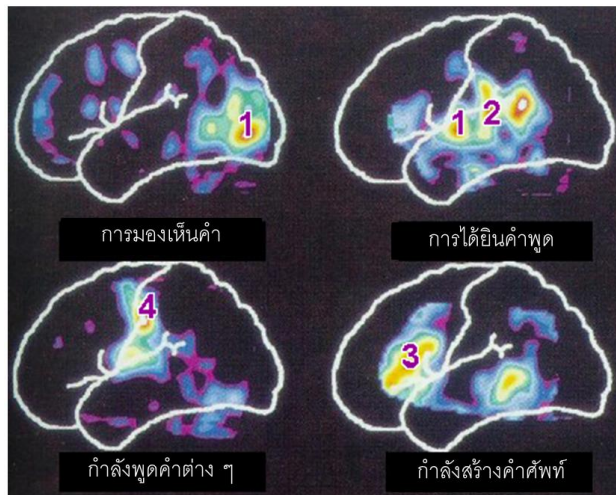


รูปที่ 6.20 กีบสมองทั้ง 4 (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

การรับความรู้สึกจากส่วนผิวของร่างกาย เช่นการสัมผัส การกด ความร้อน ความเย็น และความเจ็บปวด จัดเป็นการรับความรู้สึกภายในระบบประสาทส่วนกลางของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ข้อมูลเหล่านี้จะพุ่งตรงจากเซลล์ประสาทรับความรู้สึกเข้ามายังส่วนของสมองชั้นสูงกว่า ที่เปลือกสมองรับความรู้สึกทางกาย (somatosensory cortex) ซึ่งตั้งอยู่ที่สมองตรงส่วนหน้าของกีบข้างส่วนที่ติดกับร่องกลางสมอง เป็นตำแหน่งที่มีการเริ่มต้นกระบวนการของเปลือกสมอง และรับสัญญาณนำเข้าเกี่ยวกับการรับความรู้สึกทางกาย (somesthetic input) และสัญญาณนำเข้าเกี่ยวกับตำแหน่งข้อต่อ และการเคลื่อนไหว (proprioceptive inputs)



รูปที่ 6.21 ส่วนของเปลือกสมองที่ทำหน้าที่รับผิดชอบการรับรู้ต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)



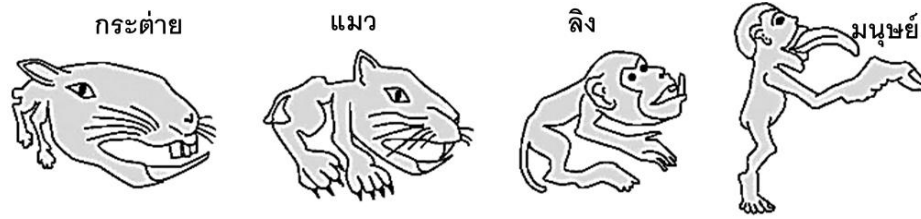
รูปที่ 6.22 ตำแหน่งในสมองที่มีกิจกรรมทางด้านภาษาเมื่อตรวจสอบโดยใช้โพซิตรอนอิมิตชันโทโมกราฟี (ที่มา: ดัดแปลงจาก Kimball, 2015)

การตอบสนองของของกลีบสมองด้านข้างต่อการระบวนการที่เกี่ยวข้องกับรับรู้ความรู้สึกทางกาย

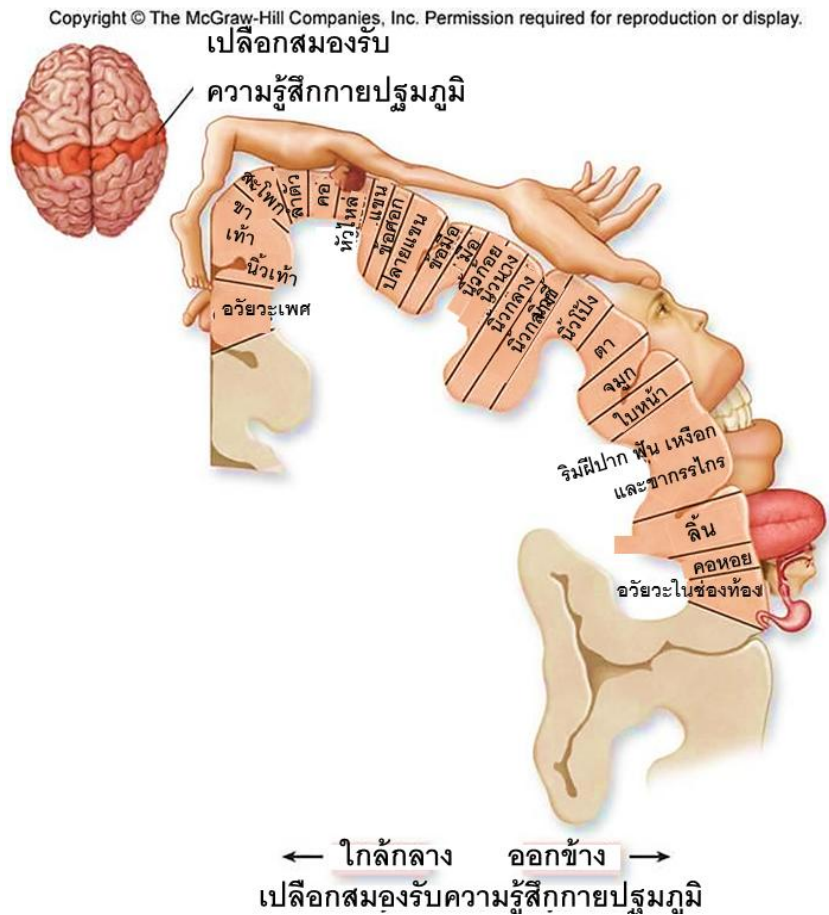
การรับรู้อากัปกริยา (proprioception) เกี่ยวกับตำแหน่งข้อต่อ และการเคลื่อนไหวเป็นการระวังให้ร่างกายมีการทรงตัวอย่างดี ในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่ไม่ได้เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม การรับรู้ความรู้สึกเข้า สร้างจากตัวรับรู้ อากัปกริยาที่มีการส่งสัญญาณมายังสมองหลายส่วน เช่น ในปลาจะมีส่วนของสมองน้อย และส่วนของเทคตัม (tectum) ซึ่งรับผิดชอบต่อตัวกระตุ้นที่มาเร้าตรงส่วนของผิวหนังและครีบ ในขณะที่เต่า และกบจะมีตัวตอบสนองต่อการกระตุ้นที่ตัวเซลล์ในทาลามัส (thalamic nuclei)

แต่ละส่วนของเปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกาย (somatosensory cortex) จะรับสัญญาณความรู้สึกเข้า จากตำแหน่งที่จำเพาะของส่วนต่าง ๆ ทั่วร่างกาย ยิ่งสัญญาณประสาทที่เข้ามาที่ตำแหน่งจำเพาะมีมากเท่าไร พื้นที่ในส่วนของเปลือกสมองที่มีการจัดการประมวลผล และทำงานยิ่งมีมากเท่านั้น การกระจายตัวของส่วนที่มีหน้าที่เกี่ยวข้องกับการรับรู้สัญญาณเข้าพบในรูปแสดงที่เรียกว่า โสมันคูลัสรับรู้ความรู้สึก (sensory homunculus) ถ้าตัวในรูปที่ 6.24 แสดงส่วนรับรู้ความรู้สึกเข้าจากบนลงล่าง เหมือนที่ถูกควบคุมโดยเปลือกสมองส่วนที่รับรู้ความรู้สึกทางกาย และที่สำคัญ คือ ส่วนต่าง ๆ ของร่างกายที่แสดงในแผนที่จะมีขนาดไม่เท่ากัน นอกจากนี้ ในกรณีของสัตว์แต่ละสปี

ซีส์เองนั้น การขยายส่วนของร่างกายบ่งชี้ถึงสัดส่วน และความจำเพาะของเปลือกสมองส่วนที่รับรู้สีกายไปอยู่ที่อวัยวะส่วนนั้น ๆ ซึ่งมีจำนวน และปริมาณแตกต่างกันไป



รูปที่ 6.23 ระดับการรับรู้ความรู้สึกของอวัยวะต่าง ๆ ที่แตกต่างกันในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม 4 ชนิด (ที่มา: ดัดแปลงจาก King, 2013)



รูปที่ 6.24 ตำแหน่งที่จำเพาะของเปลือกสมองบนโฮมินคูลัสรับรู้ความรู้สึก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

ตัวอย่างเช่นส่วนของมือ และใบหน้าที่มีขนาดใหญ่ในลิง ส่วนกระต่ายจะมีปากขนาดใหญ่ แต่ในแมวจะมีกรงเล็บ และขาหน้า ในสุนัขมีใบหน้าขนาดใหญ่ ในกรณีของแมวนั้น การแสดงออกของพื้นที่ในเปลือกสมองที่ไปเลี้ยงส่วนต่าง ๆ ของร่างกายเรียกว่า เพลินคูลัส (felunculus) ส่วนในสุนัขเรียกว่า เคนันคูลัส (canunculus) ในมนุษย์ การมีขนาดของส่วนร่างกายที่ใหญ่เกินความจริงจะพบที่อวัยวะในส่วนของใบหน้า ลิ้น มือ และอวัยวะเพศ บ่งชี้ได้ว่า มีส่วนของตัวรับรู้ความรู้สึก และเส้นประสาทที่เกี่ยวข้องกับการรับรู้ความรู้สึก และการตอบสนองเมื่อถูกกระตุ้นอยู่ที่ตำแหน่งนั้นเป็นจำนวนมาก

แผนที่แสดงการกระจายตัวของเซลล์สมองที่ทำหน้าที่รับรู้ความรู้สึกจากส่วนต่าง ๆ ของผิวหนังร่างกายสร้างขึ้นมาจากการทดสอบสัตว์หลาย ๆ สปีชีส์ โดยการนำเอาอิเล็กโทรดไปวางไว้บนเปลือกสมองของสัตว์เหล่านั้นใน

ขณะที่มันหมดสติ จากนั้นทำการวัดกลุ่มของเซลล์ประสาทที่ตอบสนองต่อการมองเห็น การได้ยิน หรือการกระตุ้นประสาทกาย เช่นการกระตุ้นด้วยการสัมผัส (tactile stimulation) ที่ลำตัวของสัตว์ จะกระตุ้นเปลือกสมองส่วนหน้า การศึกษานี้ได้ถูกนำมาเผยแพร่ว่าเป็น แผนที่ของส่วนผิวหนังที่รับรู้ความรู้สึก แล้วส่งไปรายงานผลที่สมองส่วนเปลือกสมอง ซึ่งเกิดขึ้นกับสัตว์มีกระดูกสันหลังทุกชนิด เช่นสมองส่วนท้าย (rhombencephalon) ในปลาตุ๊ก จะมีปริมาณตัวรับรสบนผิวหนังด้านนอก เช่นเดียวกับที่พบในช่องปาก และคอหอย

เปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกายในแต่ละซีกของสมอง เป็นส่วนที่โดยมากจะได้รับสัญญาณนำเข้าจากร่างกายส่วนตรงกันข้าม เนื่องจากเส้นทางการนำกระแสประสาทที่ย้อนกลับมายังสมองผ่านทางไขสันหลังนั้นจะมีการไขว้ย้ายไปฝั่งตรงกันข้ามก่อนที่จะไปสิ้นสุดที่เปลือกสมอง ดังนั้น การทำลายเปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกายในส่วนของสมองซีกซ้าย จะส่งผลต่อการรับข้อมูลทางด้านความรู้สึกเข้าที่มาจากร่างกายฝั่งขวา ในขณะที่การรับรู้ความรู้สึกฝั่งซ้ายมือจะเกี่ยวข้องกับการที่เปลือกสมองทางซีกขวาถูกทำลาย

การตื่นตัวเกี่ยวกับการรับรู้ความรู้สึกในแง่ของการสัมผัส แรงกด หรืออุณหภูมิ ถูกตรวจสอบได้โดยสมองส่วนทาลามัส ซึ่งเป็นส่วนที่อยู่ต่ำลงมาจากสมอง แต่เป็นที่ที่เปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกายได้รับสัญญาณส่งผ่านในรูปของความรู้สึกที่ระลึกรู้ได้ และมีการส่งสัญญาณผ่านเข้าไปอย่างบริสุทธิ์ เนื่องจากมีการกรองข้อมูลของสัญญาณนำเข้าแล้ว ส่วนของทาลามัสรับรู้การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิ แต่ไม่ได้ขยายข้อมูลต่อในรูปของความเข้ม (intensity) ส่วนของเปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกายจะระบุตำแหน่งที่เกิดการกระตุ้น และรับรู้ระดับความเข้ม หรือแรงของตัวกระตุ้น และมีความสามารถในการแบ่งแยกการกระตุ้น และการรับรู้ข้อมูลในแต่ละช่วงได้ (spatial discrimination) ทำให้สามารถมองเห็น หรือรับรู้รูปร่างของสิ่งที่จับถือ สามารถแยกแยะชนิดของวัตถุที่เข้ามาโดนหรือสัมผัสผิวหนัง หรือส่วนนอกของร่างกายได้

ในทางกลับกัน เปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกายจะส่งกระแสประสาทรับรู้ที่นำเข้ามา ผ่านเข้าสู่เส้นใยที่เป็นส่วนของเนื้อขาวที่เชื่อมต่อกับส่วนรับรู้ความรู้สึกขั้นสูงกว่า (higher sensory areas) ทั้งเพื่อให้เกิดกระบวนการต่าง ๆ เพื่อให้เกิดการเพิ่มเติมรายละเอียด การวิเคราะห์ และการประมวลผลข้อมูลรับรู้ความรู้สึกเข้า ซึ่งส่วนรับรู้ความรู้สึกขั้นสูงกว่านี้ มีความสำคัญในกระบวนการรับรู้ความรู้สึกที่มีความซับซ้อนของตัวกระตุ้นความรู้สึกกาย เช่นการรวบรวมข้อมูลเกี่ยวกับเนื้อ หรือรสสัมผัส ความแน่น อุณหภูมิ รูปร่าง การจัดวางตำแหน่งท่าทาง ท่วงท่าการเคลื่อนไหว และตำแหน่งของวัตถุที่สัตว์กำลังสัมผัสอยู่ (ต้องพึงระลึกไว้ว่าเราสามารถศึกษาข้อมูลเกี่ยวกับการรับรู้สัมผัสได้ในมนุษย์ ที่สามารถระบุรายละเอียดสิ่งที่ใช้ทดสอบให้ผู้ทดสอบทราบได้เท่านั้น ในส่วนของสัตว์ไม่สามารถเข้าใจรายละเอียดที่ซับซ้อนได้)

### เปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิ (primary motor cortex)

เปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิตั้งอยู่ที่ส่วนท้ายของสมองกลีบหน้า ซึ่งอยู่ด้านหน้าร่องกลางสมอง และติดกับเปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกาย ทำหน้าที่ควบคุมกิจกรรมของการเคลื่อนไหวต่าง ๆ ของกล้ามเนื้อลายที่อยู่ใต้อำนาจใจ เมื่อมีสัญญาณรับรู้ความรู้สึกเกิดขึ้น ส่วนของเปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิแต่ละข้างของสมองจะเริ่มควบคุมการยับยั้งของกล้ามเนื้อลายของร่างกายในส่วนที่ตรงกันข้ามกับด้านของสมอง ท่อนำประสาทของเปลือกสมองสั่งการด้านซ้ายจะวิ่งผ่านก้านสมองส่วนท้ายก่อนที่จะวิ่งต่ำลงไปยังไขสันหลัง และไปสิ้นสุดที่อวัยวะแสดงผล คือ กล้ามเนื้อลายทางด้านขวาของร่างกาย ผ่านเส้นใยนำกระแสประสาทออกของเซลล์ประสาทสั่งการ

เมื่อเกิดการเสียหายของเปลือกสมองสั่งการด้านซ้าย จะทำให้เกิดอัมพาต (paralysis) ของร่างกายด้านขวา และเกิดเหตุการณ์ในลักษณะตรงกันข้ามกับสมองอีกซีกหนึ่ง

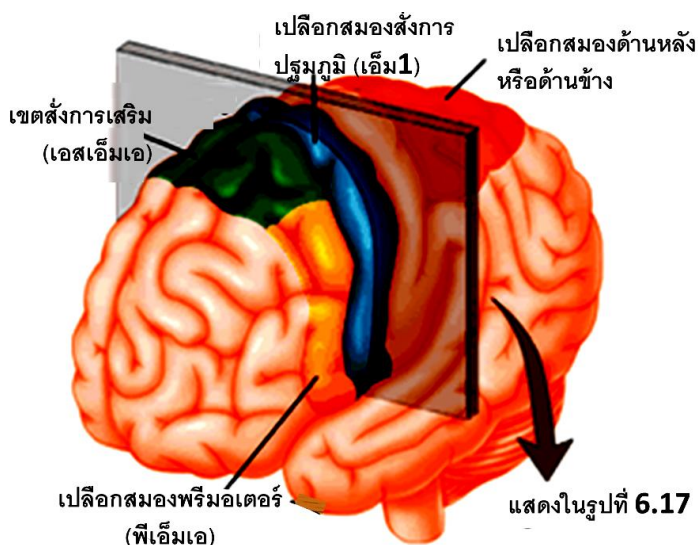
การกระตุ้นส่วนต่าง ๆ ของพื้นที่ของเปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิ ทำให้เกิดการเคลื่อนที่ของร่างกายในส่วนต่าง ๆ กัน ดังรูปของผิงโฮมันคูลัสสั่งการ (motor homunculus) ที่ชี้ให้เห็นถึงแต่ละตำแหน่งของเปลือกสมองสั่งการที่มีความสัมพันธ์กับส่วนของร่างกายที่ตำแหน่งต่าง ๆ จากส่วนบนลงล่าง

ในมนุษย์ นิ้วมือ นิ้วโป้ง และกล้ามเนื้อที่มีความสำคัญต่อการออกเสียง โดยเฉพาะริมฝีปาก และลิ้นจะมองเห็นมีขนาดที่ใหญ่เกินกว่าความเป็นจริง ซึ่งแสดงให้เห็นว่า เปลือกสมองสั่งการที่มาเลี้ยงบริเวณนี้มีระดับที่ละเอียด หรือมีความหนาแน่นมาก เมื่อเปรียบเทียบกับส่วนของเนื้อเยื่อสมองที่เกี่ยวข้องกับลำตัว แขน และขาที่อยู่ส่วนปลาย จะเห็นว่า เป็นส่วนที่ไม่ค่อยมีการเคลื่อนที่อย่างสลับซับซ้อน นั่นก็เช่นเดียวกับกรณีของเปลือกสมองรับรู้ความรู้สึกทางกาย คือ ต้องการความแม่นยำ รายละเอียด และความซับซ้อนของทักษะทางการเคลื่อนที่อย่างมาก และต้องการส่วนที่เกี่ยวข้องจำนวนมาก





ประสานงานกับกิจกรรมที่เกิดภายใต้อำนาจใจ ที่เป็นผลจากการควบคุมเริ่มต้นให้มีการเคลื่อนที่จากเปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิด้วย และ 2) แม้ว่าเส้นใยที่ออกมาจากเปลือกสมองสั่งการจะสามารถกระตุ้นให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อ แต่เปลือกสมองสั่งการเพียงตำแหน่งเดียวไม่สามารถเริ่มต้นการเคลื่อนที่ของกล้ามเนื้อภายใต้อำนาจใจได้ เพราะ เปลือกสมองสั่งการจะต้องถูกกระตุ้นโดยการหลังกระแสประสาทเป็นวงกว้าง โดยศักย์ไฟฟ้าที่พร้อมสำหรับการทำงาน (readiness potential) จะกินเวลาประมาณ 750 มิลลิวินาที ก่อนที่จะสามารถตรวจวัดกิจกรรม หรือกระแสไฟฟ้าภายในเปลือกสมองสั่งการได้ ซึ่งเชื่อว่าส่วนของพื้นที่สั่งการชั้นสูงกว่า (higher motor area) ของสมอง จะถูกทำให้เกิดการตัดสินใจพร้อมสำหรับการทำงานภายใต้อำนาจใจ ในส่วนต่าง ๆ รวมถึงเขตสั่งการเสริม (supplementary motor area, SMA) เปลือกสมองพรีมอเตอร์ (premotor cortex) และเปลือกสมองกลีบข้างด้านหลัง (posterior parietal cortex) ซึ่งส่วนของพื้นที่สั่งการชั้นสูงกว่าที่กล่าวมาทั้งหมด ทำหน้าที่ควบคุมการทำงานของเปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิ



รูปที่ 6.26 ส่วนของพื้นที่สั่งการชั้นสูงกว่า (ที่มา: ดัดแปลงจาก Schwerin, 2016)

นอกจากนี้ ส่วนของสมองน้อยยังจัดว่ามีบทบาทสำคัญในการช่วยเหลือ วางแผน และกำหนดเวลาให้การเคลื่อนไหวมักมีการแสดงออก โดยการส่งกระแสประสาทเข้าไปยังพื้นที่สั่งการของเปลือกสมอง หน้าที่นี้มีส่วนสำคัญในการเรียนรู้ทักษะของการเคลื่อนไหว ซึ่งรายละเอียดเกี่ยวกับสมองน้อยจะกล่าวถึงในลำดับถัดไป

สมองทั้ง 4 ส่วนที่กล่าวมาข้างต้น มีความสำคัญในการวางรูปแบบ (programming) การประสานงาน (coordinating) การเคลื่อนที่ที่มีความซับซ้อน ที่เกิดจากการควบคุมให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อหลายมัด แม้ว่า การกระตุ้นด้วยกระแสไฟฟ้าที่ส่วนของเปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิจะทำให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อที่เฉพาะเจาะจง ไม่มีการเคลื่อนที่เพียงส่วนเดียวเกิดขึ้นแล้วส่งผลให้เกิดการเคลื่อนที่ที่เหมาะสมออกมา เช่นเดียวกับการดึงเชือกของตุ๊กตาหุ่นเชิดเพียงเส้นเดียว ไม่ทำให้เกิดการเคลื่อนที่ที่มีความหมาย ตุ๊กตาหุ่นเชิดจะมีการเคลื่อนที่ที่มีความหมายได้ก็ต่อเมื่อ ผู้เชิดตุ๊กตาได้ขยับเส้นเชือกจำนวนมากอย่างสอดคล้องประสานกันในเวลาหนึ่ง ๆ เช่นเดียวกันกับการทำหน้าที่ของสมองทั้ง 4 ส่วน (หรือบางที่อาจจะมีส่วนอื่นที่ยังไม่มีการค้นพบด้วย) ที่ทำหน้าที่เป็นตัวพัฒนารูปแบบการเคลื่อนที่ (motor program) เพื่อให้เกิดงานที่อยู่ภายใต้อำนาจใจ และทำหน้าที่ดึงเชือกภายในเปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิอย่างเหมาะสม เพื่อให้เกิดการหดตัวของกล้ามเนื้อตามลำดับที่ถูกต้อง เหมาะสม ทำให้การเคลื่อนไหวที่มีความความซับซ้อนนั้นสำเร็จลุล่วงไปได้

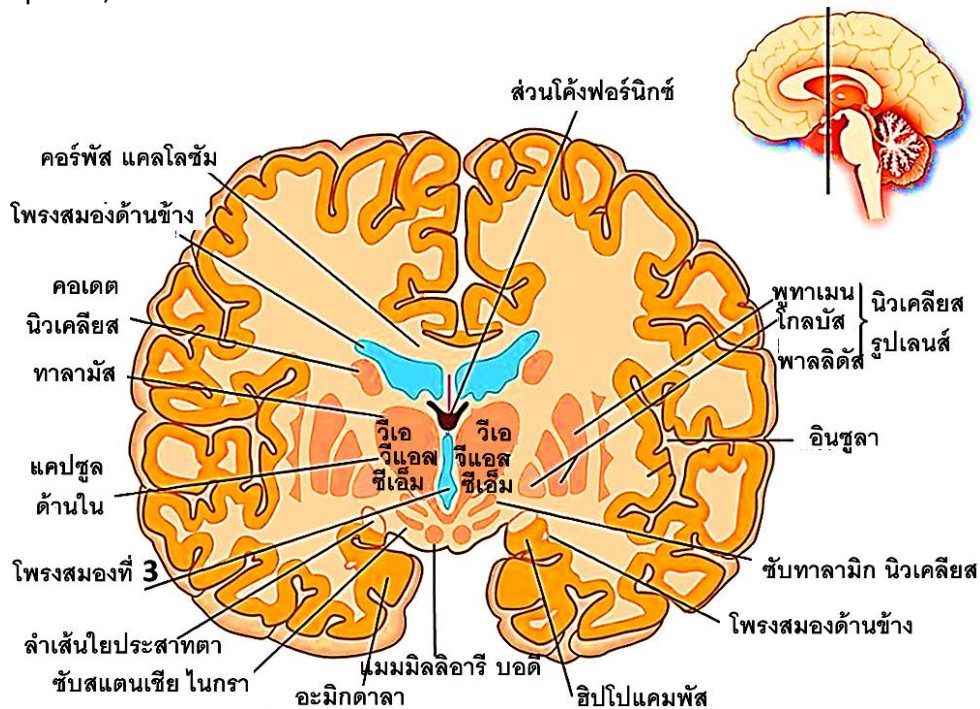
ส่วนของเปลือกสมอง (cortical area) มีความสมมาตรกันทั้งซ้าย-ขวา ยกเว้นส่วนที่เกี่ยวข้องกับภาษา (language area) ซึ่งพบเฉพาะสมองเพียงซีกเดียว และส่วนใหญ่จะอยู่ที่ด้านซ้าย สมองซีกซ้ายโดยทั่วไปจะเป็นซีกที่ทำหน้าที่ได้เด่นกว่าสมองซีกขวา เมื่อพิจารณาการควบคุมการทำงานโดยระบบประสาทสั่งการ ซึ่งความเด่นของสมองซีกซ้ายนี้รวมถึงไพรเมตด้วย มนุษย์ส่วนใหญ่มักจะถนัดขวา เนื่องจากสมองทางด้านซ้ายควบคุมการทำงานของร่างกายซีกขวา ในทางตรงกันข้าม นักแก้วส่วนใหญ่จะถนัดซ้าย เนื่องจากส่วนของสมองซีกขวาทำงานได้ดีกว่า สมอง

แต่ละซีกจะทำหน้าที่เกี่ยวกับความรู้สึกทางจิตใจที่จำเพาะ ในมนุษย์ สมอซีกซ้าย (left cerebral hemisphere) จะมีการทำงานที่เด่นในแง่ของตรรกะ การวิเคราะห์ การเรียงลำดับ และงานที่เกี่ยวข้องกับการแสดงออกที่ไม่เป็นลายลักษณ์อักษร (verbal task) เช่นการคำนวณทางคณิตศาสตร์ รูปแบบของภาษา ปรัชญา ส่วนสมอซีกขวา (right cerebral hemisphere) อยู่ในกระบวนการตรงกันข้าม เพราะมีความเด่นในแง่ทักษะที่ไม่เกี่ยวข้องกับภาษา (nonlanguage skills) โดยเฉพาะการรับรู้ความรู้สึกชั่วคราว (spatial perception) และความสุนทรีย์ของดนตรีและศิลปะ ในขณะที่สมอซีกซ้ายมักจะทำหน้าที่จัดการข้อมูลในรูปแบบที่เป็นส่วน ๆ ไม่ต่อเนื่อง (fragmentary way) แต่สมอซีกขวากลับมีการจัดการข้อมูลแบบโลกองค์รวม (world holistically)

โดยปรกติ สมอทั้ง 2 ซีกจะมีการแชร์ข้อมูลระหว่างกัน ทำให้เกิดการสอดประสานกันของสมอทั้ง 2 ส่วน แต่มีหลายทักษะที่มีความโดดเด่นในสมอเพียงหนึ่งซีก จะพบว่ามีการพัฒนาตัวในสมอส่วนที่รับผิดชอบนั้นอย่างมาก นั่นคือ สมอซีกซ้ายจะมีความโดดเด่นในการพัฒนาให้เราเป็นนักคิด (thinkers) ในขณะที่สร้างซีกขวาจะเน้นให้เราเป็นนักประดิษฐ์ (creators)

### หน้าที่ของชั้นใต้เปลือกสมอง และสมองชั้นสูง (subcortical and higher brain function)

เนื้อสมองส่วนที่อยู่ใต้เปลือกสมอง (subcortical regions) เป็นส่วนของสมองที่ทำงานร่วมกับส่วนของเปลือกสมองอย่างมาก สมองส่วนนี้ประกอบไปด้วย เบซัลนิวคลีไอ (basal nuclei) ซึ่งตั้งอยู่ในส่วนของสมองใหญ่ และทาลามัส (thalamus) และต่อมใต้สมองส่วนล่าง (hypothalamus) ที่ตั้งอยู่ในส่วนไดเอนเซฟาโลน (diencephalon)



รูปที่ 6.27 สมองตัดตามขวางแสดงตำแหน่งสำคัญต่าง ๆ ของชั้นใต้เปลือกสมอง (ที่มา: ดัดแปลงจาก what-when-how.com, 2008)

### เบซัลนิวคลีไอ (basal nuclei)

หรือที่เรียกกันว่า เบซัลแกงเกลีย (basal ganglia) ประกอบไปด้วย สมองส่วนเนื้อเทาที่อัดแน่นอยู่ภายในสมองส่วนเนื้อขาว ในระบบประสาทนั้นคำว่า นิวเคลียส (nucleus) หรือนิวคลีไอ (nuclei) เป็นส่วนที่บอกให้ทราบว่ามีกามารวมตัวกันของส่วนตัวเซลล์ของเซลล์ประสาท (นั่นแสดงว่า การใช้คำว่า แกงเกลีย (ganglion) หรือปมประสาทเป็นการเหมาะสมกว่า แต่การใช้คำว่านิวเคลียสแพร่หลายกว่า)

เบซัลนิวคลีไอมีหน้าที่ค่อนข้างซับซ้อนในการควบคุมการเคลื่อนไหว ที่มีทั้งส่วนที่ไม่เกี่ยวกับการสั่งการไปยังกล้ามเนื้อ (nonmotor functions) ด้วย แต่โดยทั่วไป เบซัลนิวคลีไอมีหน้าที่ที่สำคัญ ดังนี้

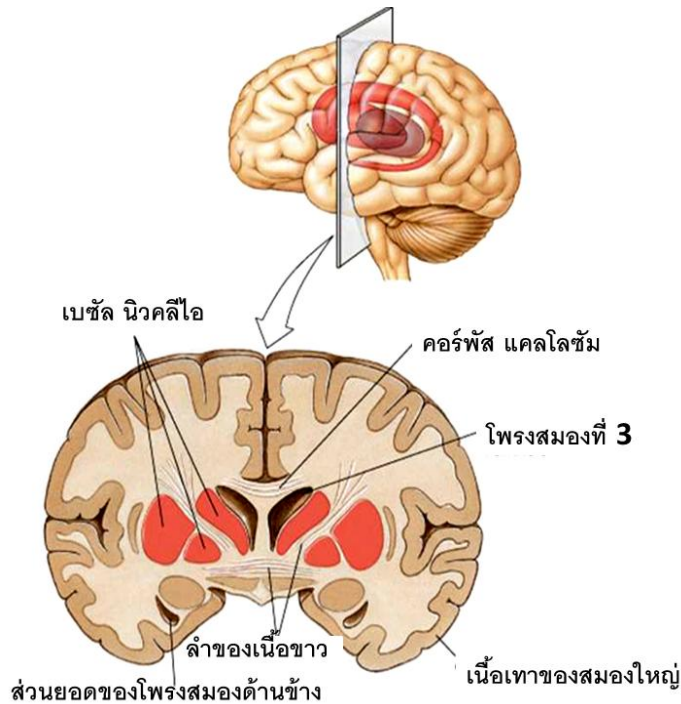


1. ยับยั้งจังหวะการหด และคลายตัวของกล้ามเนื้อ (muscle tone) ทั่วร่างกาย ซึ่งโดยปกติแล้ว จังหวะการหด และคลายตัวของกล้ามเนื้อจะทำให้ร่างกายมีการทรงตัวอยู่ได้เมื่อมีการควบคุมอย่างสมดุลของสัญญาณนำเข้าทั้งชนิดกระตุ้น และชนิดยับยั้ง ที่มีผลต่อเซลล์ประสาทที่ไปเลี้ยงกล้ามเนื้อลายส่วนนั้น

2. ทำหน้าที่คัดเลือก (selecting) และดำรง (maintaining) การทำงานที่เหมาะสมของประสาทสั่งการ และกด หรือระงับรูปแบบการเคลื่อนไหวที่ไม่เหมาะสม และ

3. ช่วยในการตรวจสอบการเคลื่อนไหว และควบคุมการทรงตัวอย่างช้า ๆ โดยให้มีการหดตัวของกล้ามเนื้ออย่างต่อเนื่อง โดยเฉพาะในส่วนที่เกี่ยวข้องกับการวางท่าทาง และการพุงร่างกายให้ตั้งเป็นปกติ

เบซัลนิวคลีไอไม่ได้มีผลโดยตรงต่อการควบคุมการทำงานของเซลล์ประสาทสั่งการ แต่ทำหน้าที่ในการทำให้กล้ามเนื้อเกิดการหดตัว โดยผ่านการปรับปรุง และควบคุมกิจกรรมที่เกิดขึ้นในวิถีประสาทสั่งการ (motor pathways)

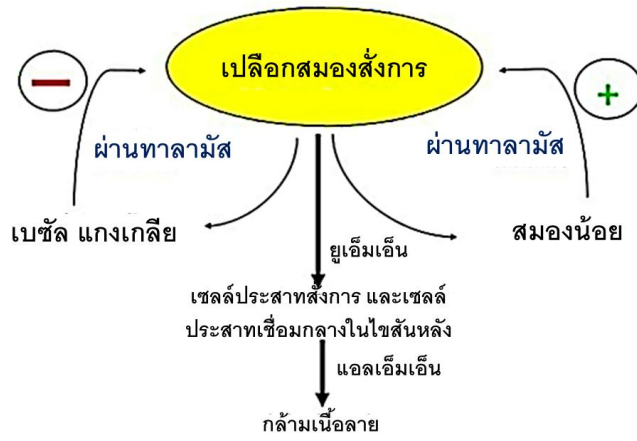


รูปที่ 6.28 ส่วนของเบซัลนิวคลีไอ (เบซัลแกงเกลีย)  
(ที่มา ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

เพื่อให้สมองสามารถทำงานที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมที่มีบูรณาการนี้ เบซัลนิวคลีไอจะรับและส่งข้อมูลต่าง ๆ อย่างมากมาย ซึ่งแสดงให้เห็นด้วยจำนวนของเส้นใยที่มีขนาดใหญ่มาก และมีการเชื่อมต่อโยงใยจากส่วนนี้ไปยังส่วนต่าง ๆ ของสมอง วิธีประสาทสำคัญที่จะยกตัวอย่าง ได้แก่ วิธีที่เกี่ยวข้องกับการเชื่อมต่อสัญญาณที่เชื่อมต่อกับเปลือกสมอง เบซัลนิวคลีไอ และทาลามัสด้วยโครงสร้างวงจรป้อนกลับที่ซับซ้อน (complex feedback loop linking) โดยเฉพาะในส่วนของประสาทสั่งการ

ทาลามัสจะทำหน้าที่ควบคุมพฤติกรรมที่อยู่ภายใต้อำนาจใจให้เกิดในเชิงบวก โดยเริ่มต้นคำสั่งมาจากเปลือกสมอง ในขณะที่เบซัลนิวคลีไอจะทำหน้าที่ควบคุมในเชิงยับยั้งผลที่เกิดจากทาลามัส เพื่อกำจัดงานที่ต่อต้านคำสั่งของสมอง หรือการเคลื่อนที่ที่ไม่มีความจำเป็น (antagonistic or unnecessary movement) นอกจากนี้ เบซัลนิวคลีไอยังมีผลยับยั้งกระบวนการที่เกิดจากการสั่งการของสมอง (motor activity) โดยทำงานผ่านทางก้านสมอง



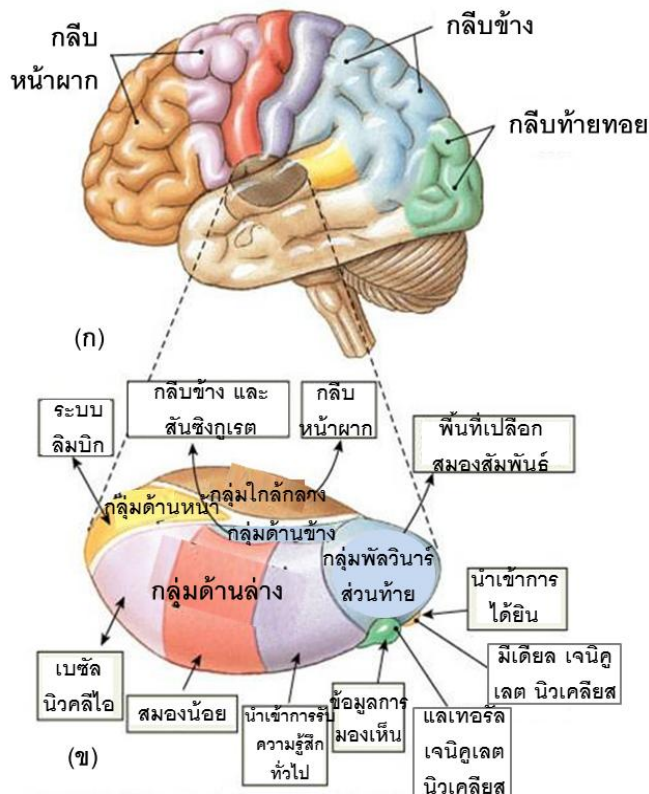


รูปที่ 6.29 วงจรป้อนกลับระหว่างสมองน้อย เบซัลแกงเกลีย ทาลามัส และเปลือกสมองสั่งการ (ที่มา: ดัดแปลงจาก hanisblog.com)

ไดเอนเซฟาโลนเป็นส่วนของสมองที่ตั้งอยู่ลิกลงไปจากเปลือกสมอง โครงสร้างนี้วางตัวอยู่ตรงตำแหน่งกึ่งกลางของสมอง ทำให้เกิดเป็นผนังของโพรงสมองที่สาม (3<sup>rd</sup> ventricle) อยู่ใกล้กับเบซัลนิวคลีไอ เป็นช่องว่างที่มีน้ำหล่อสมองไขสันหลังไหลผ่าน สามารถแบ่งโครงสร้างผนังนี้ออกได้เป็น 2 ส่วน คือ ทาลามัส และต่อมใต้สมองส่วนล่าง ซึ่งมีหน้าที่แตกต่างกัน

### 1. ทาลามัส (thalamus)

ทาลามัสเป็นโครงสร้างรูปไข่ ที่มีส่วนเนื้อเทาารวมกันเป็นกลุ่มนิวเคลียส ทำหน้าที่เป็นสถานีถ่ายทอดสัญญาณ (relay station) และศูนย์กลางในการประมวลผลการประสานประสาท เพื่อใช้ในการนำร่องสัญญาณรับความรู้สึกที่นำเข้ามาทั้งหมดส่งต่อไปยังเปลือกสมอง โดยจะทำหน้าที่คัดสัญญาณที่ไม่มีความสำคัญออกไป และส่งต่อสัญญาณรับเข้าที่มีความสำคัญเข้าสู่ตำแหน่งที่เหมาะสมในเปลือกสมองรับความรู้สึกกาย รวมถึงตำแหน่งอื่น ๆ ในสมอง



รูปที่ 6.30 ที่ตั้งและความสัมพันธ์ของทาลามัส กับสมองส่วนอื่น ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

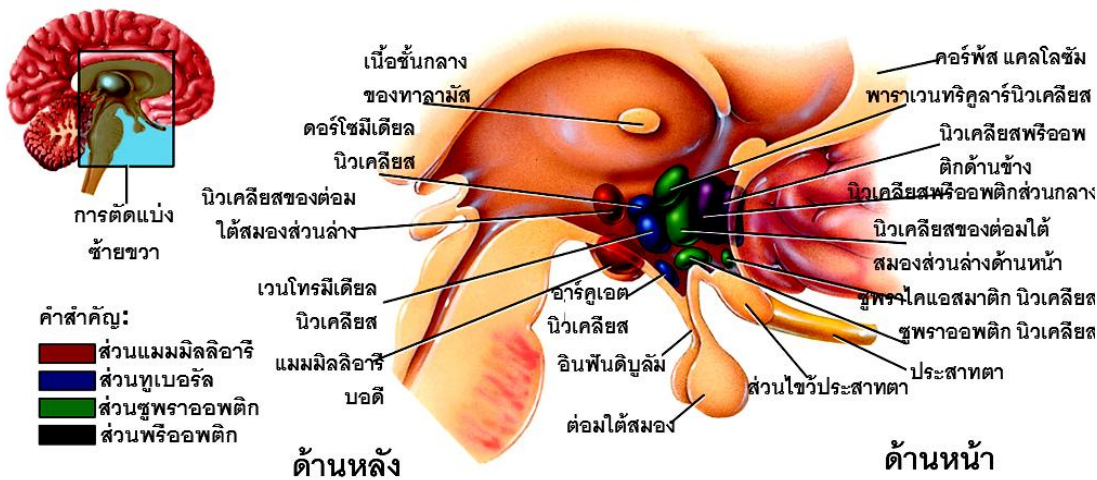
เมื่อทำงานร่วมกับก้านสมอง และส่วนของเปลือกสมองสัมพันธ์ (cortical association areas) จะส่งผลให้ทาลามัสสามารถที่จะนำทางให้เกิดการส่งต่อการรับรู้ความรู้สึกจากตัวกระตุ้นที่น่าสนใจได้ ตัวอย่างของการทำงานของทาลามัส ได้แก่ การที่พ่อแม่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมสามารถนอนหลับในที่ที่มีเสียงดังของลม หรือพายุฝนได้อย่างสนิท แต่ในช่วงเวลาที่ต้องระแวดระวังภัย แม้แต่เสียงกระซิบก็สามารถปลุกให้มันตื่นได้ ทั้งนี้ ทาลามัสสามารถที่จะรับรู้เกี่ยวกับการระวังภัยได้หลายรูปแบบ แต่ไม่สามารถระบุตำแหน่ง หรือความแรงของตัวกระตุ้นนั้นได้ ดังที่อธิบายมาข้างต้นว่า ทาลามัสสามารถควบคุมกิจกรรมการสั่งการโดยแรงกระตุ้นเชิงบวกให้เกิดการแสดงพฤติกรรมที่อยู่ภายใต้อำนาจใจ (positively reinforcing voluntary motor behavior) ที่รับสัญญาณมาจากเปลือกสมองด้วย

## 2. ต่อมใต้สมองส่วนล่าง (hypothalamus)

เป็นกลุ่มของตัวเซลล์ที่มีความจำเพาะ (specific nuclei) เมื่อรวมกับเส้นใยที่ทำหน้าที่ประสานงาน (associated fibers) อยู่ด้านล่างของทาลามัส ทำหน้าที่เป็นศูนย์ประมวลผลที่เกี่ยวข้องกับการดำรงดูแลต่าง ๆ และเป็นหน่วยเชื่อมต่อระหว่างระบบประสาทอิสระ กับระบบต่อมไร้ท่อ ความจำเพาะของต่อมใต้สมองส่วนล่างมีดังนี้

- 1) ควบคุมอุณหภูมิกาย (controls body temperature)
- 2) ควบคุมความกระหาย และการขับปัสสาวะ (controls thirst and urine output)
- 3) ควบคุมการกินอาหาร (controls feed intake)
- 4) ควบคุมการหดตัวของมดลูก และการขับน้ำนมในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (controls uterine contraction and milk ejection)
- 5) ทำหน้าที่เป็นศูนย์กลางประสานงาน เพื่อการควบคุมระบบประสาทอิสระที่มีผลต่อกล้ามเนื้อเรียบ กล้ามเนื้อหัวใจ และต่อมมีท่อต่าง ๆ
- 6) มีความสำคัญต่ออารมณ์ และรูปแบบของพฤติกรรม

งานที่กล่าวข้างต้น บางงานสำเร็จด้วยการควบคุมการหลั่งฮอร์โมนจากต่อมใต้สมองส่วนหน้า (anterior pituitary hormones) และการสร้างฮอร์โมนของต่อมใต้สมองส่วนหลัง (posterior pituitary hormones)



## การตัดแบ่งซ้ายขวาของสมองแสดงนิวเคลียสของไฮโปทาลามัส

รูปที่ 6.31 ตำแหน่งที่ตั้งของต่อมใต้สมองส่วนล่าง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Nance, 2012)

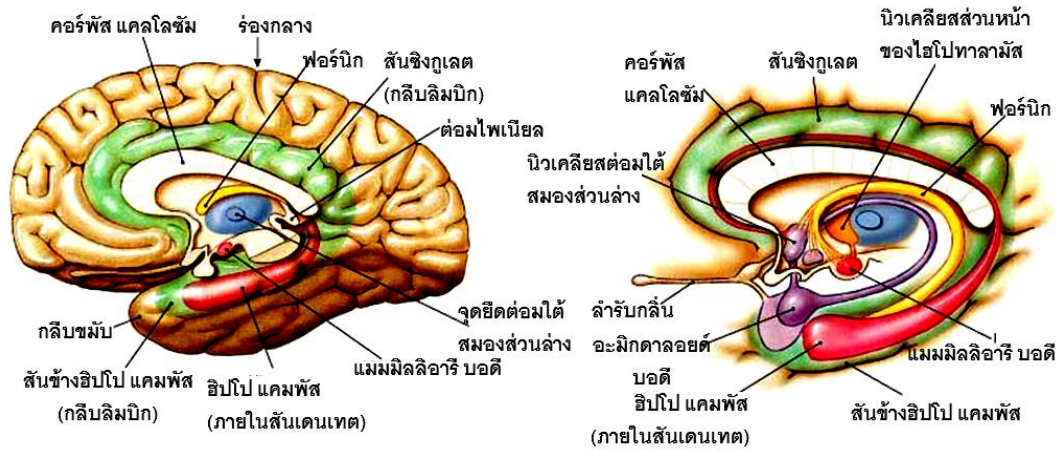
ต่อมใต้สมองส่วนล่างที่วางตัวคู่มากับส่วนของก้านสมอง อยู่ในส่วนของสมองมีบทบาทเด่นในแง่ของการควบคุมภาวะอารมณ์ของสิ่งแวดล้อมภายในร่างกายให้มีทิศทางที่ถูกต้อง เช่นเมื่อสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมรู้สึกหนาว ต่อมใต้สมองส่วนล่างจะเริ่มกระตุ้นการตอบสนองของร่างกาย เพื่อเพิ่มความร้อนให้มากขึ้น เช่นตัวสั่น (shivering) และเพื่อลดการเสียความร้อน เช่นการลดการไหลเวียนของเลือดอุ่นไปยังส่วนของผิวหนัง ซึ่งเป็นส่วนที่จะทำให้ร่างกายสูญเสียความร้อนจากร่างกายออกไปสู่สิ่งแวดล้อมเพิ่มขึ้น นอกจากนี้ สมองส่วนอื่น ๆ เช่นส่วนของเปลือกสมองก็จะควบคุมสิ่งแวดล้อมภายในร่างกายเพิ่มขึ้น เช่นเมื่อแมวรู้สึกว่อากาศเย็น จะเริ่มเดินหาที่อุ่น ๆ ที่มีแดดส่องถึงสำหรับเป็นที่นอน พฤติกรรมที่เกิดขึ้นเป็นพฤติกรรมที่เกิดจากการควบคุมภายใต้อำนาจใจของต่อมใต้สมองส่วนล่าง

ที่เป็นส่วนหนึ่งของระบบลิมบิก (limbic system) โดยเป็นการทำงานร่วมกับเปลือกสมอง เพื่อควบคุมพฤติกรรมที่เกี่ยวกับอารมณ์ (emotion) และแรงบันดาลใจ (motivation)

ต่อมใต้สมองส่วนล่างรับผิดชอบเป็นตัวกระจายสัญญาณประสาทในระดับกลาง (intermediate level) ของการควบคุมการทำงานของร่างกายผ่านระบบประสาท และเชื่อว่า เป็นส่วนประมวลข้อมูลสำหรับการเกิดรีเฟล็กซ์ (reflex integrator) นั่นคือ มีการรับสัญญาณนำเข้าต่าง ๆ จากตัวรับที่อยู่ภายในร่างกาย และส่งสัญญาณนำคำสั่งออกที่ใช้จำนวนจุดประสานประสาทเพียงเล็กน้อยเมื่อเทียบกับการทำงานของสมองน้อย นอกจากนี้ ต่อมใต้สมองส่วนล่างยังมีบทบาทสำคัญในการควบคุมการทำงานของทางสรีระต่าง ๆ ของอวัยวะแสดงผล มากกว่าที่มีผลจากการควบคุมของสมองน้อย

### ระบบลิมบิก (limbic system)

ระบบลิมบิกไม่สามารถแยกเป็นส่วนได้อย่างเจาะจง แต่เป็นการเชื่อมต่อกันของวงแหวนสมองส่วนหน้า (ring of forebrain structures) ที่อยู่ล้อมรอบก้านสมอง และมีการเชื่อมต่อกันเองโดยการเชื่อมกันที่ซับซ้อนของเซลล์ประสาท ประกอบด้วยส่วนต่าง ๆ ดังนี้ กลีบเปลือกสมอง เบซัลนิวคลีไอ ทาลามัส ต่อมใต้สมองส่วนล่าง (ในวงจรระบบลิมบิกจะมีขนาดเล็กจนกระทั่งหาไม่พบ) การทำงานเชื่อมต่อกันอย่างซับซ้อนนี้เกี่ยวข้องกับอารมณ์ การดำรงชีวิต และรูปแบบพฤติกรรมทางเพศขั้นพื้นฐาน แรงบันดาลใจ และการเรียนรู้



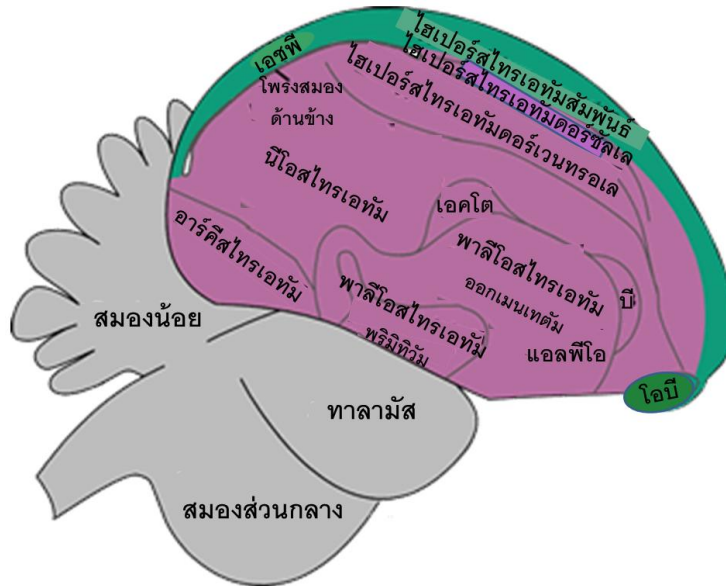
รูปที่ 6.32 ส่วนประกอบของระบบลิมบิก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Droual, 2013)

### อะมิกดาลา (amygdala)

เป็นส่วนที่อยู่ในสมองส่วนหน้าของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม อยู่ในส่วนที่ลึกของสมองส่วนกลีบข้างขมับ เชื่อกันว่ามีความคล้ายคลึงกับส่วนที่เรียกว่า พาลีโอสโตริเอตัม (paleostriatum) ที่พบในสัตว์เลื้อยคลาน และสัตว์ปีก จัดเป็นส่วนที่มีการประมวลผลสัญญาณนำเข้าที่สำคัญ มีผลต่อความรู้สึกหวาดกลัว ซึ่งเป็นความรู้สึกสำคัญที่ช่วยป้องกันสัตว์จากอันตราย การศึกษาเมื่อเร็ว ๆ นี้ทำให้ทราบว่า อะมิกดาลาเป็นส่วนของสมองที่มีการเชื่อมต่อเพื่อตอบสนองต่อการถูกกระตุ้นแบบไม่มีเงื่อนไข (unconditioned stimulus) ร่วมกับแบบมีเงื่อนไข (conditioned stimulus) เช่นเมื่อหนูได้ยินเสียง และได้รับรู้ถึงแรงสั่นสะเทือน จะมีการสร้างกระแสประสาทในส่วนอะมิกดาลาเกิดขึ้นสูงมาก ทำให้มีการเชื่อมต่อของจุดประสานประสาทเป็นจำนวนมาก เมื่อหนูล้มตัวลงนอน จะเป็นการรักษาระวังภัยให้ในช่วงที่พักผ่อน นั่นคือ อะมิกดาลาจะกระตุ้นการระวังภัยในระบบจะสู้หรือหนี ที่ควบคุมโดยต่อมใต้สมองส่วนล่าง เพื่อให้เกิดกิจกรรมที่ต้องหนีอย่างสุดชีวิต ดังนั้น เมื่อหนูได้ยินเสียงเช่นนี้ในครั้งต่อมา อะมิกดาลาจะทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้เกิดการเตรียมรับมือจะสู้หรือหนี แม้ว่าในขณะนั้น สมองชั้นสูงในส่วนที่รับรู้ความรู้สึกยังไม่รับรู้ถึงข้อมูลของเสียงนั้นเลย หลังจากสมองชั้นสูงรับข้อมูล และปรับประมวลแล้ว พฤติกรรมจะสู้หรือจะหนีสามารถเกิดได้ทั้งในรูปของการถูกกระตุ้นให้เกิดแรงขึ้น (เนื่องจากร่างกายมีทั้งออกซิเจน และกลูโคสอยู่ในปริมาณสูง) และอาจเกิดการตอบสนองในรูปจะสู้หรือหนีนี้ หากสมองตัดสินใจแล้วว่า สิ่งที่มาานั้นไม่เป็นอันตราย

โดยแท้จริงแล้ว วงจรประสาทภายในอะมิกดาลาที่ทำหน้าที่เกี่ยวกับการเรียนรู้ จะเป็นลักษณะของการจำข้อมูลความรู้สึกด้านอารมณ์แบบรุนแรง (hard-wired emotional memories) ที่มีการตรวจสอบ และควบคุม

โดยสารส่งผ่านประสาทที่เป็นสารยับยั้ง คือ กาบบา (GABA) นั้นทำให้พฤติกรรมแบบจะสูหรือหนีเกิดขึ้นได้เมื่อมีสิ่งเร้าอย่างแรงมากระตุ้นเท่านั้น เชื่อกันว่า กาบบาทำหน้าที่กรองสิ่งกระตุ้นที่ไม่เป็นอันตราย แต่ถ้ามีความบกพร่องในส่วนของอะมิกลาลา ทำให้ไม่สามารถกรองข้อมูลเกี่ยวกับสิ่งที่มากระตุ้น เหมือนกับวาล์วเปิดน้ำรั่ว จะทำให้มีข้อมูลเข้ามาสู่สมองเป็นจำนวนมาก แม้กระทั่งตัวกระตุ้นที่ก่อให้เกิดอันตรายน้อย ๆ ก็จะได้รับรู้เป็นสิ่งที่อันตรายมาก ๆ ได้ ซึ่งเป็นอาการผิดปกติที่พบได้ในมนุษย์ และสัตว์ที่มีความวิตกกังวลระแวงมากเกินไป (overly anxious)



รูปที่ 6.33 พาลีโอสโทรเอทึมในสัตว์ปีก (ที่มา: ดัดแปลงจาก Jarvis, 2009)

### รูปแบบพฤติกรรม (behavioral patterns)

การแสดงพฤติกรรมของสัตว์ อย่างน้อยจะอยู่ภายใต้การควบคุมของส่วนที่อยู่ในระบบลิมบิก ซึ่งมีตั้งแต่การแสดงออกเพื่อให้อยู่รอดในสิ่งแวดล้อม อย่างการต่อสู้ การหาอาหาร และพฤติกรรมที่เกิดสืบต่อมาเฉพาะสปีชีส์หนึ่ง ๆ เช่น พฤติกรรมการที่หญิงชายต้องอาศัยพึ่งพาอีกเพศหนึ่ง (sociosexual behavior) ส่งผลให้เกิดการแต่งงาน

การทดลองเกี่ยวกับพฤติกรรมของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เมื่อกระตุ้นระบบลิมบิก แสดงให้เห็นว่ามีการตอบสนองของพฤติกรรมที่ซับซ้อน หรือแม้กระทั่งแปลกประหลาด (complex or bizarre behaviors) ตัวอย่างคือ เมื่อทำการกระตุ้นพื้นที่หนึ่ง สามารถส่งผลให้สัตว์ที่อ่อนโยน (docile) เกิดการตอบสนองออกมาเป็นสัตว์ที่โกรธขี้ และเกรี้ยวกราด ในขณะที่เมื่อกระตุ้นอีกส่วนหนึ่ง สัตว์กลับแสดงลักษณะสงบ และเชื่อง แม้ปรกติสัตว์ตัวนั้นจะดุเมื่อกระตุ้นจุดหนึ่งในระบบลิมบิก จะกระตุ้นให้เกิดพฤติกรรมทางเพศ เช่น สัตว์ฟันแทะมีการเคลื่อนไหวร่างกายเหมือนกำลังผสมพันธุ์

### บทบาทของต่อมใต้สมองส่วนล่างต่อรูปแบบพฤติกรรมพื้นฐาน

แม้เราจะรู้ว่าการแสดงออกทางอารมณ์ และพฤติกรรมเกิดจากการทำงานประสานกันโดยต่อมใต้สมองส่วนล่าง ระบบลิมบิก และส่วนของสมองชั้นสูง แต่ก็ยังไม่ทราบถึงรายละเอียดที่ชัดเจน แต่เห็นว่า ต่อมใต้สมองส่วนล่างมีผลเกี่ยวข้องกับ-เชื่อมต่อกับระบบลิมบิก ที่ส่งผลให้เกิดการตอบสนองต่อระบบอวัยวะภายในหลายระบบของร่างกาย ซึ่งเป็นระบบที่อยู่อกอานาใจ เพื่อให้เกิดการทำงานที่เหมาะสม และเป็นไปตามภาวะอารมณ์ในขณะนั้น เช่น ต่อมใต้สมองส่วนล่างควบคุมการเพิ่มขึ้นของอัตราการเต้นของหัวใจ และอัตราการหายใจ เพิ่มความดันเลือด และการกระจายปริมาณเลือดเพื่อไปเลี้ยงกล้ามเนื้อที่ทำงานเพื่อการจู่โจม หรือเมื่ออยู่ในอารมณ์โกรธ การเตรียมพร้อมรับสถานการณ์เหล่านี้ จะเปลี่ยนสิ่งแวดล้อมภายในร่างกายได้โดยไม่ต้องอาศัยความรู้สึกตัว และการจดจำได้เกี่ยวกับอารมณ์ที่มีอิทธิพลจากอะมิกลาลา สามารถกระตุ้นการเตรียมพร้อมภายในร่างกายได้โดยผ่านทางต่อมใต้สมองส่วนล่างได้เลย



## บทบาทของเปลือกสมองชั้นสูงต่อรูปแบบพฤติกรรมพื้นฐาน

พฤติกรรมที่มีความซับซ้อนสูง เช่นการต่อสู้ การทำร้าย หรือการผสมพันธุ์ของสัตว์นั้น จะต้องมีความเกี่ยวข้องกับสิ่งแวดล้อมภายนอก เปลือกสมองที่ทำหน้าที่ชั้นสูงจะทำงานเชื่อมต่อกับสมองส่วนล่าง และระบบลิมบิก กับสิ่งแวดล้อมภายนอกร่างกาย ทำให้เกิดพฤติกรรมที่เหมาะสมที่ระดับที่ง่ายสุดของพฤติกรรม เปลือกสมองจะทำให้กลไกของเซลล์สมองที่จำเป็นสำหรับการออกคำสั่งให้เกิดการทำงานของกล้ามเนื้อ หรือหลีกเลี่ยงจากอันตราย รวมทั้งกิจกรรมทางเพศ (เช่นพฤติกรรมผสมพันธุ์) หรือการแสดงออกทางร่างกายที่สื่อถึงอารมณ์ เช่นการแสดงออกของพฤติกรรมของมนุษย์ทั่วไป ที่จะแสดงออกสื่ออารมณ์ด้วยการยิ้มนั้น จะถูกวางแผนล่วงหน้า (preprogrammed) ในชั้นเปลือกสมอง และอาจมีเรียกให้เกิดการยิ้มออกมาโดยระบบลิมบิกด้วย นอกจากนี้ มนุษย์ยังสามารถยิ้มด้วยความสมัครใจ เช่นการยิ้มเมื่อต้องการถ่ายรูป และแม้กระทั่งผู้ที่ตาบอดแต่กำเนิด ยังสามารถแสดงออกทางสีหน้าได้เป็นปกติ นั้นทำให้สามารถยิ้มได้โดยไม่ต้องมีการเรียนรู้จากการสังเกต การยิ้มเป็นวัฒนธรรมที่พบเหมือนกันในมนุษย์ทุกกลุ่ม แม้ว่าจะมีประสบการณ์ และอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ต่างกัน นั่นคือ การยิ้มเป็นพฤติกรรมที่มีมาตั้งแต่กำเนิด ในทางตรงกันข้าม พฤติกรรมการยิ้มของชิมแปนซี ไม่จัดเป็นพฤติกรรมที่มีมาแต่กำเนิด เป็นพฤติกรรมควบคุมโดยระบบลิมบิก ซึ่งมีความเกี่ยวข้องกับความรู้สึก แต่เป็นสิ่งที่สามารถควบคุมให้เกิดได้เมื่อต้องการ เช่นเมื่อลิงถูกนำมาฝึกเพื่อแสดงโชว์ ลิงสามารถยิ้มออกมาเลียนแบบมนุษย์ ซึ่งทำให้มนุษย์เข้าใจผิดว่าลิงมีความสุข หรือกำลังขบขัน รูปแบบพฤติกรรมที่ต่าง ๆ ที่เกิดขึ้น พบว่ามีการแชร์ในสัตว์หลาย ๆ สปีชีส์ และเชื่อกันว่ามีในสัตว์ระดับต่ำอยู่มากมาย

## ศูนย์รางวัล และการลงโทษ (reward and punishment center)

สัตว์มักจะแสดงออกพฤติกรรมที่เห็นว่าเหมาะสมหรือชอบ และมีการกดไม่ให้เกิดพฤติกรรมที่มันเคยมีประสบการณ์ที่ไม่ดีไม่ให้เกิดออก นั่นคือ มีการค้นพบส่วนของระบบลิมบิกที่เกี่ยวข้องกับศูนย์ความสุข หรือรางวัล และไม่ชอบ หรือการลงโทษ (reward and punishment centers) ซึ่งพบว่า หากกระตุ้นในศูนย์รางวัล สัตว์จะแสดงออกถึงพฤติกรรมที่เป็นไปในเชิงบวก คือ มีความสุข หรือพึงพอใจ แต่เมื่อกระตุ้นที่ศูนย์การลงโทษ สัตว์จะแสดงออก หรือรู้สึกไม่พึงพอใจ และพบการตอบสนองเช่นนี้ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมหลายชนิด เมื่อนำเครื่องมือที่กระตุ้นสมองไปฝังไว้ที่ส่วนของศูนย์รางวัลของหนูทดลอง และมีการกระตุ้นสูงถึง 5,000 ตัวกระตุ้น/ชั่วโมง ส่งผลให้หนูแสดงการปฏิเสธอาหาร แม้ว่าจะอยู่ในภาวะอดอาหารก็ตาม สาเหตุเนื่องมาจากหนูเกิดความสุขเพราะถูกกระตุ้นด้วยเครื่องกระตุ้นความสุข (pleasure device) แต่เมื่อทำการฝังเครื่องมือที่ส่วนของศูนย์การลงโทษ สัตว์จะหลีกเลี่ยงการกระตุ้นในทุก ๆ สิ่ง ที่ก่อให้เกิดความเสียหาย หรืออันตราย

พบว่าศูนย์รางวัลมีการกระจายอยู่มากมายตรงส่วนที่เกี่ยวข้องกับส่วนที่ควบคุมการแสดงออกเนื่องจากมีแรงจูงใจ หรือความต้องการ เช่นการกิน การดื่ม และกิจกรรมทางเพศ

## กิจกรรมที่เกิดจากแรงจูงใจ (motivated activity)

แรงจูงใจ (motivation) เป็นความสามารถที่จะทำให้เกิดการขึ้นทำให้เกิดพฤติกรรมที่มีเป้าหมายการแสดงออกที่จำเพาะ หลักการของแรงจูงใจ คือ นำไปสู่การแสดงออกของพฤติกรรมของสัตว์อย่างมีวัตถุประสงค์ เมื่อเกิดความรู้สึกทางอารมณ์ เช่นกลัว หรือโกรธ โดยมีเพียงมนุษย์เท่านั้นที่สามารถนำมาเข้ารับการทดสอบ และมีการตอบสนองทางสรีระที่เกี่ยวข้องกับความรู้สึกนั้น ๆ ได้ สัตว์จะทำการประเมินคุณค่า หรือประโยชน์ของแต่ละตัวกระตุ้นที่เข้ามากระทบความรู้สึก แล้วทำการชั่งใจเรื่องผลประโยชน์ที่มันจะได้รับ กับความเจ็บปวดที่อาจจะเกิดตามมา การตอบสนองของสัตว์นี้จะรวมถึงรูปแบบของพฤติกรรมที่จำเพาะ เช่นการเตรียมพร้อมที่จะเข้าโจมตี หรือปกป้องเมื่อเผชิญหน้ากับสิ่งที่บุกรุกเข้ามาในอาณาเขต เหตุการณ์ (เริ่มตั้งแต่มีตัวกระตุ้นเข้ามา หรือส่วนต่าง ๆ ของสมองถูกกระตุ้น) จะมีการมุ่งตรงไปที่ส่วนของก้านสมอง และระบบลิมบิก เพื่อให้เกิดการแสดงอารมณ์ออกมา บางพฤติกรรมที่ต้องการให้เกิดขึ้นตามเป้าหมาย (goal-directed behavior) จะมีจุดประสงค์เพื่อให้มีผลต่อความพึงพอใจ หรือมีเป้าหมายไปในรูปของการแสดงออกทางสรีระที่เหมาะสม และสอดคล้องต่อการดำรงดูแล

แรงผลักดันให้เกิดภาวะธำรงดุล (homeostatic drives) เป็นการแสดงออกเมื่อร่างกายมีความต้องการที่จะแสดงพฤติกรรมที่เหมาะสมอย่างเร่งด่วน เช่นเมื่อรับรู้ว่าร่างกายกระหายน้ำ จะเกี่ยวข้องกับที่ระดับน้ำในร่างกายลดลง เป็นการขับเคลื่อนหรือผลักดัน (drives) ให้สัตว์กินน้ำ เพื่อให้ธำรงดุลภายในกับร่างกายที่มีความต้องการน้ำ พฤติกรรมของสัตว์ที่แสดงออกมามีผลมาจากประสบการณ์ การเรียนรู้ และนิสัย การกระทำเป็นโครงสร้างที่ซับซ้อนเกิดเฉพาะแต่ละบุคคล ที่มีความอึดอึดด้วยสาเหตุ และระดับการได้รับความสุขที่แตกต่างกัน

**สารส่งผ่านประสาทที่มีผลต่อวิธีการแสดงอารมณ์ และพฤติกรรม**

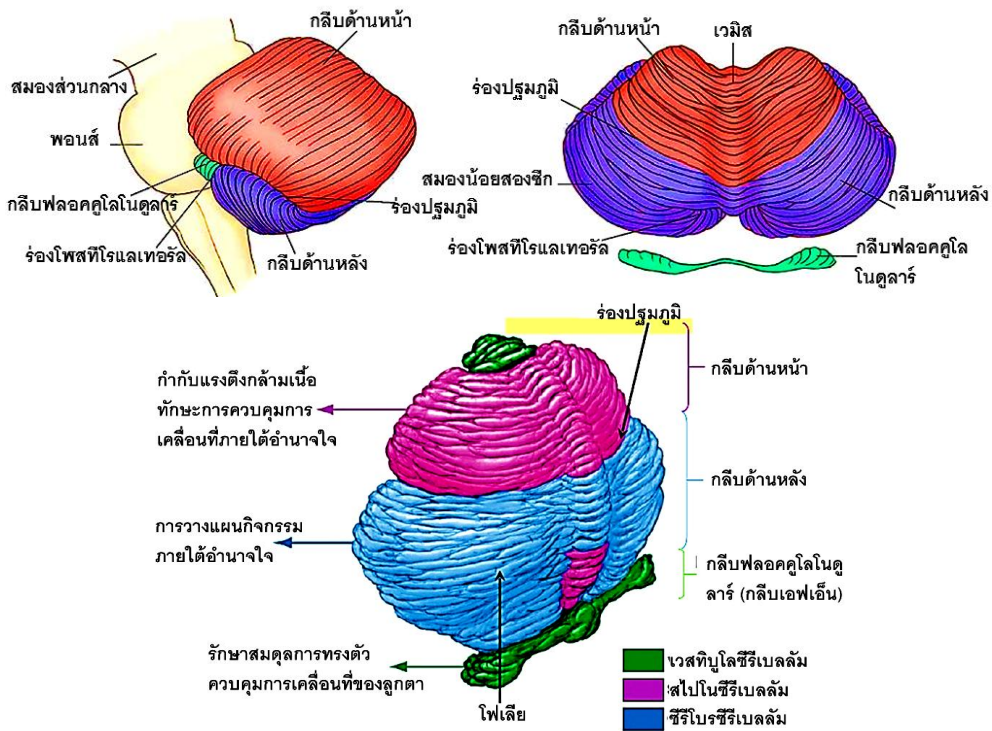
จากการเฝ้าสังเกตทางจิตวิทยา (psychological observations) ยังไม่พบกลไกทางประสาทสรีระ (neurophysiological mechanisms) ที่ทำให้เกิดขึ้นเป็นพฤติกรรมที่มาจากการมีแรงจูงใจ และการแสดงออกทางอารมณ์ แม้ว่าทราบดีแล้วว่า สารส่งผ่านประสาทอย่างนอร์เอปิเนฟริน โดปามีน และเซโรโตนินมีผลต่อการแสดงออกของพฤติกรรม ทั้งนอร์เอปิเนฟริน และโดปามีน จัดเป็นสารส่งผ่านประสาทชนิดแคทีโคลามีน ถูกตรวจพบว่ามีปริมาณสูงที่สุดในส่วนของสมองที่มีการฝังอุปกรณ์ที่ทำให้เกิดการกระตุ้นสมองตัวเอง (self-stimulation) หากสารส่งผ่านประสาทนี้มีระดับที่ไม่สมดุล จะทำให้เกิดความผิดปกติทางด้านอารมณ์หลายชนิดในมนุษย์ และเชื่อว่า อาจพบได้ในสัตว์ที่เลี้ยงลูกด้วยนม เช่นการที่เซโรโตนิน และนอร์เอปิเนฟรินชนิดใดชนิดหนึ่ง หรือทั้ง 2 ชนิด เกิดการทำงานที่บกพร่อง จะส่งผลให้เกิดภาวะซึมเศร้า (depression) ซึ่งจะส่งผลให้ผู้ป่วยไม่ค่อยมีความสุข ควบคุมไปกับไม่สนใจ และสูญเสียความสามารถในการจดจำประสบการณ์ที่เกี่ยวกับความสุขต่าง ๆ ของตนในอดีต ยาต้านภาวะซึมเศร้า (antidepressant drugs) ที่ให้ผลในการรักษาภาวะนี้ จะมีผลในการเพิ่มความเข้มข้นของสารส่งผ่านประสาทนี้ในระบบประสาทส่วนกลาง

ยาคลายเคียด ชื่อ โพรแซค (Prozac<sup>®</sup>) เป็นยาที่จิตแพทย์ส่วนใหญ่ในสหรัฐอเมริกาจ่ายให้แก่ผู้ป่วยจิตเวช โดยยาจะไปยับยั้งการทำงานของตัวพาที่จะนำกลับเซโรโตนินที่ทำงานเสร็จแล้ว ทำให้เกิดการทํางานที่นานขึ้นของเซโรโตนินที่จุดประสานประสาท นอกจากโพรแซคจะเป็นที่นิยมจ่ายให้กับผู้ป่วยจิตเวชแล้ว ยังถูกนำมาใช้ในสัตว์เลี้ยงเป็นเพื่อนที่มีอาการในรูปแบบซึมเศร้าเหมือนที่พบในมนุษย์ และพฤติกรรมที่ผิดปกติอื่น ๆ

**สมองน้อย สมอง และไขสันหลัง (cerebellum, brain and spinal cord)**

**สมองน้อย (cerebellum)**

สมองน้อยเป็นส่วนที่ติดกับด้านหลังของก้านสมองส่วนบน เชื่อมต่อกับสมองส่วนกลีบท้ายทอยทางด้านหลัง สมองน้อยทำหน้าที่เป็นส่วนบูรณาการ (integrative portion) ของสมอง มีวงจรประสาทมากมายเชื่อมต่อกัน และมีความคล้ายคลึงกันในสัตว์มีกระดูกสันหลังทุกชั้น ส่วนผิวของสมองน้อยของสัตว์มีกระดูกสันหลังระดับล่างมีความเรียบ แต่จะมีรอยหยักมากขึ้นเรื่อย ๆ ในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่มีวิวัฒนาการสูงขึ้น การเพิ่มขึ้นของผิวเนื่องจากรอยหยักเป็นการเพิ่มจำนวนของตัวเซลล์ให้มากขึ้น (ทำนองเดียวกับสมองใหญ่)



รูปที่ 6.34 ส่วนประกอบของสมองน้อย (ที่มา: ดัดแปลงจาก Nance, 2012)

สมองน้อยของนก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะประกอบไปด้วย ส่วนที่ทำหน้าที่ต่างกัน 3 ส่วน ที่เชื่อกันว่าเกิดจากการพัฒนาแล้วอย่างสูงสุดในลำดับวิวัฒนาการ โดยทั้ง 3 ส่วนจะมีเซลล์ประสาทที่เกี่ยวข้องกับการรับ นำ ออกสัญญาณที่ต่างกัน ทำให้ทำหน้าที่แตกต่างกัน

แม้ว่าสมองน้อยจะทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมการทำงานของกิจกรรมที่เกิดจากกล้ามเนื้อที่อยู่ใต้สำนึก (subconscious control of motor activity) แต่ก็มีหน้าที่อื่น ที่สามารถสรุปได้ดังต่อไปนี้

- เวสติบูลาร์-สมองน้อย (vestibulocerebellum) สำคัญในการควบคุมการทรงตัวให้สมดุล และการเคลื่อนไหวของลูกตา

- สมองใหญ่ -สมองน้อย (cerebrocerebellum) มีบทบาทในการวางแผน และเริ่มต้นการทำงานที่อยู่ภายใต้อำนาจใจ โดยการส่งต่อสัญญาณประสาทนำเข้าไปยังส่วนพื้นที่สั่งการที่เปลือกสมอง (cortical motor areas) ซึ่งรวมถึงส่วนของสมองน้อยที่ช่วยในการจำได้ (procedural memories)

- ไขสันหลัง-สมองน้อย (spinocerebellum) มีผลต่อการหด และคลายตัวของกล้ามเนื้อเป็นระยะต่อเนื่อง และทักษะในการทรงตัว การเคลื่อนไหวตามที่ต้องการ สมองส่วนนี้มีหน้าที่สำคัญ โดยเฉพาะอย่างยิ่งการกำหนดระยะเวลาในการหดตัวของกล้ามเนื้อให้แม่นยำ เพื่อให้เกิดการเคลื่อนไหวของร่างกายให้เหมาะสม ซึ่งเกิดจากการขยับของข้อต่อหลาย ๆ ตำแหน่ง ส่วนนี้ยังคงรับข้อมูลเข้าที่มาจากตัวรับส่วนปลาย (peripheral receptors) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการเคลื่อนไหว และทรงตัวที่อยู่ทั่วร่างกายที่กำลังทำงานอยู่ ณ ขณะนั้น ๆ

ไขสันหลัง-สมองน้อยทำหน้าที่เป็นส่วนจัดการกึ่งกลาง (middle management) ระหว่างความตั้งใจ (intentions) และคำสั่ง (orders) ของสมองชั้นสูง โดยเฉพาะอย่างยิ่งจากเปลือกสมอง ที่เกี่ยวข้องกับการแสดงออกของกล้ามเนื้อ แล้วจากนั้นจะทำการแก้ไขข้อมูลที่ผิดพลาดทุก ๆ ข้อมูล หรือการเบี่ยงเบนออกจากการเคลื่อนไหวที่เกิดจากความตั้งใจนั้น นอกจากนี้ยังพบว่า สมองน้อย-ไขสันหลัง มีผลต่อการพยากรณ์ท่าทางการเคลื่อนไหวส่วนต่าง ๆ ของร่างกาย ในรอบที่สอง และทำให้เกิดการประเมิน ตัดสินใจในการเคลื่อนไหวได้

เป็นที่รู้กันมานานว่า สมองน้อยมีบทบาทในการควบคุมการเคลื่อนไหว และประสานงานการทำงานของกล้ามเนื้อให้มีความราบรื่น แต่ยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัดว่า มีกระบวนการเกิดขึ้นได้อย่างไร สมมติฐานที่เสนอกัน คือ ส่วนของสมองมีรูปแบบทางชีววิทยา เรียกว่า ตัวพยากรณ์สมิธ (the Smith Predictor) ที่มีแหล่งกำเนิดอยู่ในส่วนที่คล้ายเป็นโรงงาน ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการยืดระยะเวลาของสัญญาณตอบสนองกลับให้ช้าลง (long feedback delays) เช่น การหยิบจับสิ่งของของหุ่นยนต์ที่ทำให้วัตถุที่มันจับเกิดการบวบบูนี่ ข้อมูลที่ส่งกลับไปยังหน่วยควบคุม คือ การบอกว่าจะวัตถุที่จับต้องมีความนุ่ม นั่นคือ ตัวพยากรณ์สมิธมีรูปแบบภายในของการทำงานโดยการสั่งการให้มีการเคลื่อนที่ก่อนจะมีรายงานผลกลับที่จะรายงาน ว่า สิ่งที่เกิดขึ้นนั้นถูกต้องเหมาะสม หรือไม่ถูกต้องไม่เหมาะสม ซึ่งสมองน้อยก็ทำงานเช่นเดียวกัน นั่นคือ เมื่อได้เกิดงานขึ้นหนึ่งครั้งจะทำให้เกิดการเรียนรู้ทักษะการตอบสนองที่เกิดขึ้นนั้นอย่างถูกต้อง และเก็บไว้ใช้สำหรับเหตุการณ์ที่จะเกิดขึ้นรูปแบบเดียวกันในอนาคต เช่นการที่เราเอื้อมมือไปจับปากกา สมองน้อยไขสันหลังจะทำให้เราหยุดยื่นมือออกไปไกล ก่อนที่มีมือจะพันไปจากปากกา สมองจะทำการบันทึกข้อมูล และสั่งให้เกิดการเคลื่อนที่ของร่างกายอย่างนิ่มนวล แม้ว่าในรอบที่เกิดขึ้นนี้จะไม่มีการตอบสนองแบบย้อนกลับจากตัวรับรู้ (sensor) ก็ตาม

การทำงานร่วมกันเพื่อวัดระดับ และประเมินงาน (anticipatory adjustments) มีความสำคัญต่อการเคลื่อนไหวที่ต้องการการเปลี่ยนแปลงอย่างรวดเร็วแต่นุ่มนวล อย่างเช่นการปีนขึ้นที่สูง การโหนตัวไปมาระหว่างต้นไม้ และการวิ่งที่มีการส่งสัญญาณให้ชะลอความเร็วลง

ทั้งสมองน้อย และเบซัลนิวคลีไอทำหน้าที่ประเมินกิจกรรมของการเคลื่อนไหวของกล้ามเนื้อที่รับคำสั่งมาจากประสาทสั่งการที่เปลือกสมอง ทั้งนี้ สมองน้อยเองก็มีความเหมือนกับเบซัลนิวคลีไอ ตรงที่สมองน้อยเองไม่ได้มีการสั่งงานกับเซลล์ประสาทสั่งการ หรือเส้นใยประสาทแอสประสาทออกของเซลล์ประสาทสั่งการโดยตรง แต่ทั้ง 2 ส่วนทำงานทางอ้อม คือ ทำหน้าที่ปรับสัญญาณประสาทสั่งการที่ส่งมาจากเปลือกสมองก่อนที่จะส่งสัญญาณนั้นออกไปให้เซลล์ประสาทที่ทำหน้าที่ควบคุมการทำงานของกล้ามเนื้อลายให้ทำงานต่อ และแม้ว่า ทั้งสมองน้อย และเบซัลนิวคลีไอจะร่วมกันทำหน้าที่ควบคุมการทรงกายชนิดที่อยู่ใต้สำนึก (subconsciously coordinate) แต่ทั้งคู่ทำงานในรูปแบบ และวิถีที่ต่างกัน โดยสมองน้อยจะควบคุมให้เกิดความสมดุลอย่างต่อเนื่อง นั่นคือ มีผลต่อการปรับร่างกายให้ทรงตัวได้อย่างรวดเร็ว ควบคุมการหดตัวของกล้ามเนื้อแบบเป็นช่วง (phasic contraction) และช่วยให้มีการหดตัวของกล้ามเนื้อเป็นระยะอย่างต่อเนื่อง ในขณะที่เบซัลนิวคลีไอจะสำคัญในแง่ของการเคลื่อนที่ช้า ๆ

การเคลื่อนไหวที่ต่อเนื่องเพื่อคงการวางตั้ง และพยุงร่างกาย และยับยั้งการหด และคลายตัวของกล้ามเนื้ออย่างเป็นจังหวะ

คำสั่งการเพื่อให้มีผลต่อการตอบสนองภายใต้อำนาจใจ สร้างขึ้นมาจากชั้นเปลือกสมอง แต่มีการประสานงานดูแลให้เกิดงานอย่างราบรื่น และสมดุลด้วยจิตใต้สำนึกที่มาจากชั้นใต้เปลือกสมอง

### ก้านสมอง (brainstem)

ก้านสมองเป็นส่วนสำคัญที่เชื่อมต่อไขสันหลังเข้ากับส่วนของสมองชั้นสูง ประกอบไปด้วยส่วนต่าง ๆ คือ ก้านสมองส่วนท้าย พอนส์ และสมองส่วนกลาง จัดเป็นส่วนที่มีความสำคัญในการเชื่อมต่อส่วนที่เหลือของสมอง กับไขสันหลัง เส้นใยประสาทที่นำสัญญาณประสาททั้งเข้าและออก ที่วิ่งทั้งจากส่วนของสมอง และประสาทนอกส่วนกลางจะต้องผ่านส่วนของก้านสมองนี้ ยกเว้นเพียงประสาทสมองเส้นที่ 1 คือ ประสาทรับกลิ่น และประสาทสมองเส้นที่ 2 คือ ประสาทตา โดยเส้นใยประสาทที่นำสัญญาณรับความรู้สึกเข้าสู่สมอง (incoming fibers) และคำสั่งการจากสมองที่จะส่งไปยังอวัยวะแสดงผลเป้าหมาย (efferent output) มีเส้นใยประสาทเพียงไม่กี่ชนิดที่วิ่งผ่านก้านสมองออกไปได้เลย แต่ส่วนใหญ่จะต้องมีการประสานประสาทภายในก้านสมองก่อน เพื่อให้ได้เป็นกระบวนการที่สำคัญ หน้าที่สำคัญของก้านสมองมีดังต่อไปนี้

1. รับสัญญาณความรู้สึกนำเข้า (sensation input) และส่งสัญญาณสั่งการออก (motor output) ภายในส่วนของหัวและคอ ไปสมองผ่านทางเส้นประสาทสมอง ทั้งนี้เส้นประสาทสมองทั้ง 12 คู่ มีจุดเริ่มต้นที่ก้านสมอง ส่วนใหญ่จะทำหน้าที่ควบคุม และดูแลโครงสร้างภายในหัวและคอ ประกอบด้วยเส้นใยของประสาทรับสัมผัส และประสาทสั่งการ มีความสำคัญต่อการมองเห็น ได้ยิน รับรส และรับกลิ่น การรับความรู้สึกของบริเวณใบหน้าและหนังศีรษะ การขยับลูกตา การเคี้ยว การกลืน การแสดงออกของสีหน้า และการหลั่งน้ำลาย ยกเว้นประสาทสมองเส้นที่ 10 คือ ประสาทเวกัส ที่ไปเลี้ยงอวัยวะในช่องอก และช่องท้อง จัดเป็นเส้นประสาทที่สำคัญของระบบประสาทพาราซิมพาเทติก

2. ควบคุมรีเฟล็กซ์ที่เกี่ยวข้องกับส่วนหัวใจ หลอดเลือด การหายใจ และการย่อยอาหาร เส้นใยประสาทที่มีผลต่อการทำงานชนิดนี้ในก้านสมองจะเป็นศูนย์ของเซลล์ประสาทประมวลผล (integrating neural clusters or centers) ที่ควบคุมอวัยวะให้ทำงานได้อย่างเป็นปรกติ

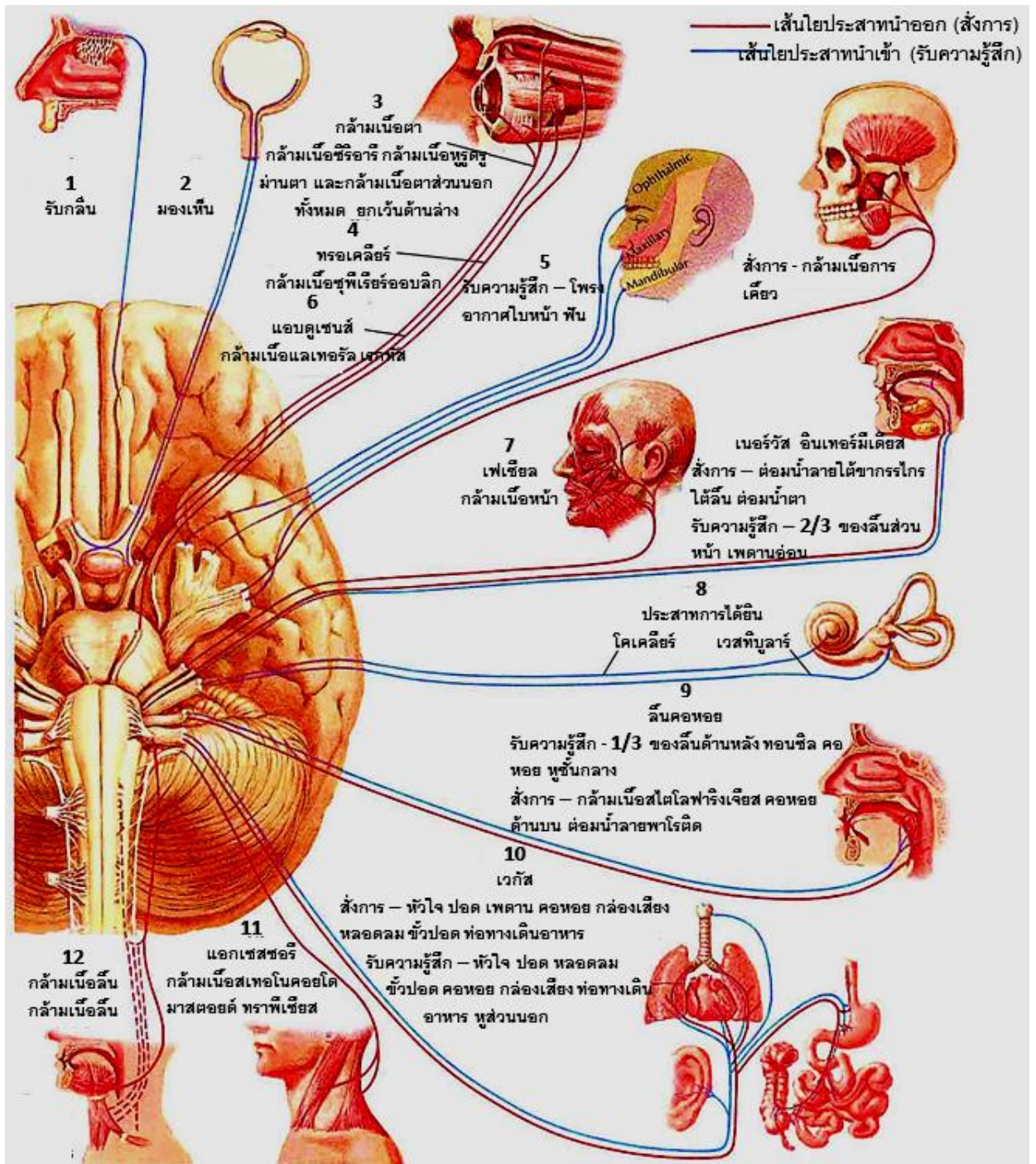
3. กำกับดูแลการรับความรู้สึกเจ็บปวด

4. ควบคุมรีเฟล็กซ์ของกล้ามเนื้อ ที่เกี่ยวข้องกับการรักษาสมดุลของโครงสร้าง และการวางตัวท่า

5. รับ และประมวลผลสัญญาณของการประสานประสาททั้งหมดที่เข้ามาจากร่างกาย และเรติคิวลาร์ฟอร์มเมชัน (reticular formation) ซึ่งเป็นโครงสร้างตาข่ายที่เชื่อมต่อเซลล์ประสาท วิงทะเลก้านสมองไปยังทาลามัส เส้นใยที่วิ่งไปทางด้านหน้ามีจุดเริ่มต้นภายในเรติคิวลาร์ฟอร์มเมชัน ทำหน้าที่นำกระแสประสาทวิ่งไปที่สมองด้านบน เพื่อเร่ง หรือกระตุ้นการทำงานของเปลือกสมอง โดยเส้นใยนี้จะรวมกันเป็นระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์ (reticular activating system, RAS) ควบคุมการตื่นตัวทุกระดับของเปลือกสมอง และมีความสำคัญต่อการตอบสนองที่ถูกต้องของอวัยวะ ส่วนเส้นใยประสาทที่วิ่งไปทางด้านหลังเปลือกสมอง โดยเฉพาะส่วนของพื้นที่สั่งการจะกระตุ้นระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์ โดยระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์มีส่วนเกี่ยวข้องกับการบันทึกคลื่นไฟฟ้าสมอง (electroencephalogram, EEG) โดยระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์จะส่งสัญญาณส่วนใหญ่เข้าสู่แนวแกนกลาง และภายใน (intralaminar nucleus) ของทาลามัส ที่ส่งกระแสประสาทกระจายไปยังเปลือกสมองอย่างกว้างขวาง ทำให้มีการเปลี่ยนแปลงคลื่นสมองเป็นรูปแบบต่าง ๆ ถ้ามีการกระตุ้นเรติคิวลาร์ฟอร์มเมชันที่ระดับสมองส่วนกลาง (midbrain tegmentum) หรือนิวเคลียสของทาลามัสซึ่งรับสัญญาณจากระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์ จะทำให้เกิดคลื่นสมองเปลี่ยนเป็นคลื่นความถี่สูง และขนาดต่ำ (desynchronization) และทำให้สัตว์ตื่นขึ้นจากการหลับ ถ้ามีการทำลายระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์โดยไม่มีการทำลายส่วนนำกระแสประสาทที่จำเพาะ จะเกิดคลื่นสมองความถี่ต่ำ และขนาดสูงมาก (synchronized pattern) ทำให้ไม่รู้สึกตัว และเคลื่อนไหวเองไม่ได้ เรียกว่าเข้าสู่ระยะโคม่า (comatose) นั่นคือ ระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์สามารถกระตุ้นสมองให้มีการสร้างคลื่นสมอง และพฤติกรรมแบบอื่น ๆ ได้

6. ก้านสมองถูกเชื่อว่า เป็นศูนย์กลางควบคุมการนอน แม้ว่าจะมีรายงานต่อมาว่า ศูนย์ควบคุมความง่วง (sleep-promoting center) น่าจะอยู่ในต่อมใต้สมองส่วนล่าง





รูปที่ 6.35 เส้นประสาทสมองทั้ง 12 คู่ และหน้าที่ (ที่มา: ดัดแปลงจาก osteopathicthoughts, 2015)

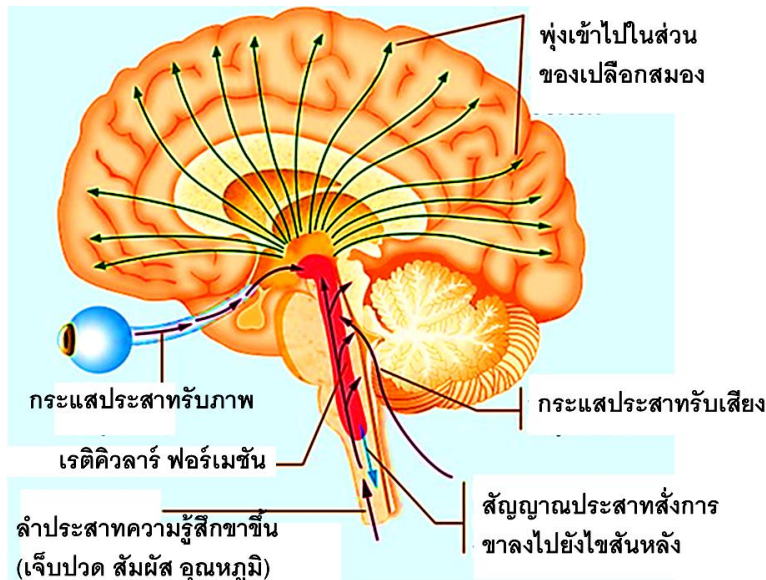
หน้าที่ของเรตติคิวลาร์ฟอร์มชัน

ความมีสติ (consciousness) บ่งชี้ถึงการรู้สึกตัว (awareness) ต่อสิ่งแวดล้อมทั้งภายใน และภายนอกตัว และความเป็นไปในจิตใจของสัตว์ เช่นความรู้สึกตัวต่อความนึกคิด การรับรู้ว่าในขณะนั้นเป็นอย่างไร มีข้อมูลพอสมควร การมีสติมาจากการทำงานของสมองหลายส่วน เช่น เปลือกสมองใหญ่ ทาลามัส ระบบตื่นตัวเรตติคิวลาร์ และสมองอีกหลายส่วน ระดับของความมีสติแบ่งจากมากไปหาน้อยได้เป็น

1. การรู้สึกตัวมาก (maximum alertness)
2. ตื่นตัว (wakefulness)
3. สะลึมสะลือ (drowsy)

4. นอนหลับ (sleep) ในระดับต่าง ๆ และ
5. โคมา (coma)

การมีเนื้องอก หลอดเลือดแตก หรือมีการบาดเจ็บที่ระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์มักทำให้หมดสติ หรือโคมา การบันทึกภาพคลื่นไฟฟ้าสมองเป็นแบบความถี่ต่ำ-ความสูงของคลื่น และการรวมคลื่นที่คล้ายกับการนอนหลับ (synchronized pattern หรือ low frequency-high amplitude) ยาสลบที่มีผลทั่วตัว (general anesthetics) เช่นอีเทอร์ มักมีผลลดการส่งกระแสประสาทความรู้สึกรับเจ็บปวดผ่านระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์ไปสมองส่วนบน



รูปที่ 6.36 ก้านสมอง และระบบตื่นตัวเรติคิวลาร์  
(ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

### ภาพคลื่นไฟฟ้าสมอง (electroencephalogram, EEG)

ภาพคลื่นไฟฟ้าสมอง หรืออีอีจี คือ คลื่นไฟฟ้าที่บันทึกได้จากอิเล็กโทรดที่ผิวของเปลือกสมอง หรือจากผิวหนังศีรษะ เกิดจากผลรวมของศักย์ไฟฟ้าของเซลล์ประสาทหลังการประสานประสาทที่เดนไดรต์ และตัวเซลล์ประสาทจำนวนมากในเปลือกสมอง มีประโยชน์ในการวินิจฉัยโรคประสาทหลายชนิด เช่นโรคลมชัก หรือลมบ้าหมู คลื่นไฟฟ้าสมองมีความถี่ และความสูงหลายขนาดในมนุษย์ปกติ

1. จังหวะแอลฟา (alpha rhythm) มีความถี่ 8-13 เฮิร์ตซ์
2. จังหวะบีตา (beta rhythm) มีความถี่ 13-30 เฮิร์ตซ์
3. จังหวะเดลตา (delta rhythm) มีความถี่ 0.5-4 เฮิร์ตซ์
4. จังหวะธีตา (theta rhythm) มีความถี่ 4-7 เฮิร์ตซ์

### ก้านสมองกับการนอนหลับ และภาพคลื่นไฟฟ้าสมอง

การนอนหลับเกิดจากการควบคุมแบบกัมมันต์ โดยสมองส่วนต่าง ๆ เช่น ก้านสมอง มีเซลล์ประสาทในราเฟนิวเคลียส (Raphé nucleus) ที่หลังเซโรโตนินส่งไปตามแอกซอน และปลายประสาทไปยังเปลือกสมองเป็นบริเวณที่กว้างมาก ทำหน้าที่กระตุ้นให้เกิดการนอนหลับชนิดตื่น ความถี่ต่ำ ไม่มีการนอนหลับแล้วฝันหรือการลอคตาเร็ว (light sleep, slow-wave sleep, non-rapid eye movement sleep, NREM)

1. การนอนหลับแบบสงบเงียบ หรือการนอนหลับแบบไม่มีการลอคตาเร็ว (quiet sleep หรือ non-rapid eye movement (REM) sleep) นักวิทยาศาสตร์แบ่งการนอนออกเป็น 2 รูปแบบใหญ่ ๆ คือ
  - 1.1 ช่วงนอนหลับแบบสงบเงียบ หรือการนอนหลับแบบไม่มีการลอคตาเร็ว (quiet sleep or non-REM sleep)
  - 1.2 ช่วงการนอนหลับแบบไม่สงบ หรือการนอนหลับฝัน หรือการนอนหลับแบบมีการลอคตาเร็ว (dreaming sleep or REM sleep)

การนอนทั้ง 2 ระยะมีความแตกต่างกัน และแตกต่างจากช่วงที่ตื่น การนอนหลับโดยเฉพาะช่วงที่เรียกว่า การนอนหลับแบบสงบเงียบ หรือการนอนหลับแบบไม่มีการกลอกตาเร็ว เป็นช่วงที่สมองไม่มีการทำงาน ร่างกายสามารถยับยั้งตัวได้ (an idling brain in a movable body) ในระยะนี้การคิด และกิจกรรมต่าง ๆ ของร่างกายจะช้าลง แต่ยังสามารถเคลื่อนไหวร่างกายได้ นั่นคือ สัตว์ หรือมนุษย์จะยังมีการเคลื่อนไหวของร่างกาย ก่อนที่จะเลื่อนเข้าสู่การหลับในระยะที่ลึกลง



รูปที่ 6.37 การนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว (ที่มา funnydogworld.com, 2014)

การเข้าสู่ภวังค์จะเกิดควบคู่ไปกับการเปลี่ยนแปลงรูปแบบของภาพคลื่นไฟฟ้าสมอง (brain-wave patterns) เมื่อเริ่มเข้าสู่การหลับลึกแบบไม่มีการกลอกตาเร็ว ในช่วงที่ตื่น เซลล์สมองเป็นพันล้านเซลล์จะรับสัญญาณ ประมวลผลความรู้สึก และควบคุมการเกิดพฤติกรรมต่าง ๆ โดยการส่งกระแสประสาทในรูปแบบสัญญาณไฟฟ้าไปยังเซลล์อื่น ๆ เมื่อมีการตื่นตัวเต็มที่ ภาพคลื่นไฟฟ้าสมองที่บันทึกได้จะยุ่งเหยิง ไม่เรียบสม่ำเสมอ แต่เมื่อมีการปิดเปลือกตาลง สมองจะไม่ได้รับสัญญาณจากการมองเห็น ภาพคลื่นไฟฟ้าสมองจะเริ่มเคลื่อนที่ในจังหวะที่คงที่ และช้าลง อยู่ที่ประมาณ 10 รอบ/วินาที ซึ่งการเคลื่อนที่ในรูปแบบนี้เรียกว่า คลื่นแอลฟา (alpha-wave pattern) ที่บ่งชี้ถึงการมีสภาวะที่สงบ ผ่อนคลายแม้จะยังตื่นอยู่ (calm, relaxed wakefulness)

การเปลี่ยนแปลงเข้าสู่การนอนหลับแบบสงบเงียบจะเกิดขึ้นได้ไวมาก ทำให้เราสามารถตื่น (switch on) หรือหลับ (switch off) ได้ แม้ว่าจะมีการรบกวนการนอนบ้าง แต่เราสามารถหลับได้อย่างราบรื่น จนเข้าสู่การนอนหลับแบบสงบเงียบได้ 3 ระยะ

### การนอนหลับแบบสงบเงียบทั้ง 3 ระยะ (the three stages of quiet (non-REM) sleep)

#### 1. การนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 1 (stage N1 sleep)

เป็นการเลื่อนระดับจากการตื่น เข้าสู่การหลับตื้น (light sleep) ระยะนี้จะกินเวลาประมาณ 5 นาที เมื่อตรวจดูภาพคลื่นไฟฟ้าสมอง จะพบว่ามีการเคลื่อนที่ของภาพคลื่นไฟฟ้าสมองช้าลง เป็น 3-7 รอบ/วินาที รูปแบบของภาพคลื่นไฟฟ้าสมองช่วงนี้เรียกว่า คลื่นอีตา สลับกับคลื่นแอลฟาบ้าง ในระยะนี้อุณหภูมิของสัตว์จะเริ่มลดลง กล้ามเนื้อเกิดการผ่อนคลาย ตากออกไปมาช่วยไปขวา ขวาไปซ้ายเกิดขึ้นได้ช้าลง เมื่อเข้าสู่ระยะนี้ สัตว์จะสูญเสียการระวังตัวจากสิ่งแวดล้อม แต่ยังคงปลุกให้ตื่นได้ง่าย (jarred awake) อย่างไรก็ตาม ประสิทธิภาพของมนุษย์แต่ละคนเกี่ยวกับการนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 1 จะไม่เหมือนกัน เช่นบางคนมีช่วงที่ตื่นแต่มีการง่วงสะลึมสะลือ ในขณะที่บางคนอาจจะบ่นว่าหลับไปเลย

#### 2. การนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 2 (stage N2 sleep)

จัดว่าเป็นการนอนหลับจริง ๆ ชั้นที่ 1 กินเวลาประมาณ 10 - 25 นาที ลูกต่ายังมีการเคลื่อนไหว อัตราหัวใจเต้น และอัตราหายใจจะลดลงกว่าช่วงที่ตื่น ภาพคลื่นไฟฟ้าสมองจะไม่คงที่ มีภาพคลื่นไฟฟ้าสมองขนาดใหญ่ และช้า (large- slow wave) แทรกสอดกันไป ด้วยความถี่ 12-14 รอบ/วินาที มีการพุ่งขึ้นลงไม่เท่ากันเรียกว่า คลื่นนอนรูปกระสวย (sleep spindles) หรือคลื่นซิกมา (sigma wave) โดยคลื่นสมองจะพุ่งขึ้นสูง และเร็วเป็นเวลาครึ่งวินาที หรือนานกว่า นักวิทยาศาสตร์เชื่อว่า เมื่อมีการปรากฏตัวของคลื่นรูปกระสวยเป็นการบ่งชี้ว่า สมองได้หยุดการติดต่อกับการนำความรู้สึกเข้า และเริ่มกระบวนการรวมเข้าเป็นหน่วยเดียวกันของความจำ (memory consolidation) ซึ่งเป็นการเก็บความจำระยะยาวให้คงอยู่ในสมอง ระยะนี้ภาพคลื่นไฟฟ้าสมองที่วัดจากเครื่องวัดภาพคลื่นไฟฟ้าสมองจะมีรูปแบบที่เรียกว่า เค-คอมเพล็กซ์ (K-complex) แทรกเป็นครั้งคราว ซึ่งเชื่อว่าเป็น



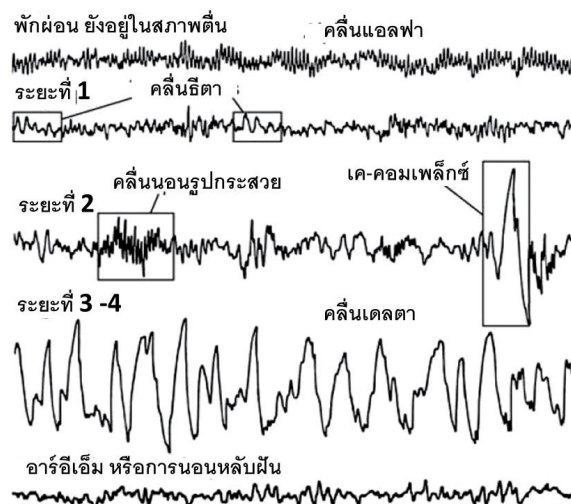
ระบบการป้องกันตัว (built-in vigilance system) ที่ทำให้เราสามารถถูกปลุกให้ตื่นเมื่อเกิดภาวะฉุกเฉิน เค-คอมเพล็กซ์ถูกยั่วยุบ หรือกระตุ้นให้เกิดการตื่นโดยเสียง หรือตัวกระตุ้นทั้งจากภายนอก และภายในต่าง ๆ เมื่อมีการกระชับเรียกชื่อ ระหว่างการนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 2 นี้ จะทำให้เกิดเป็นคลื่นรูปเค-คอมเพล็กซ์ขึ้นในสัญญาณคลื่นไฟฟ้าสมอง โดยส่วนมากมนุษย์จะใช้เวลาครึ่งหนึ่งอยู่ในการนอนหลับระดับนี้

### 3. การนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 3 (stage N3 (deep sleep, or slow-wave sleep))

ในช่วงนี้ภาพคลื่นไฟฟ้าสมองที่วัดได้จากเครื่องตรวจคลื่นไฟฟ้าสมองมีความเด่นชัด มีขนาดใหญ่ และขึ้น-ลงช้า ความถี่ 1/2-3 ครั้ง/วินาที เรียกว่า คลื่นเดลตา มีการเข้าสู่ระยะหลับลึก (deep sleep) การหายใจจะเริ่มสม่ำเสมอ ความดันเลือดตก ชีพจรเริ่มต้นช้ากว่าช่วงที่ยังตื่นอยู่ประมาณ 20% - 30% สมองเริ่มมีการตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นจากภายนอกน้อยลง ทำให้ปลุกให้ตื่นยากขึ้น

การนอนหลับฝัน (dreaming, deep sleep, paradoxical sleep, rapid eye movement sleep, REM sleep)

การฝัน (dreaming) จะปรากฏในการนอนช่วงที่มีการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว (rapid eye movement sleep) ซึ่งจัดเป็นช่วงที่สมองมีการทำงาน แต่ร่างกายอยู่ในภาวะอัมพาต (active brain in a paralyzed body) สมองจะยังคงมีการทำงาน หรือแข่งขัน คิด และฝัน เมื่อลูกตายังมีการกลิ้งกลอกไปมาด้านหลังเปลือกตาที่ปิดสนิท ในช่วงนี้อุณหภูมิร่างกายจะสูงขึ้น ความดันเพิ่ม อัตราการหายใจ และการเต้นของหัวใจจะแรงขึ้นเท่าระดับที่ตื่นตัวในช่วงกลางวัน มีการทำงานของระบบประสาทซิมพาเทติก ที่เกี่ยวข้องกับการจะสู้หรือหนี (fight-or-flight response) ซึ่งมีความตื่นตัวมากกว่าช่วงที่ตื่นนอนถึงเท่าตัว แม้ว่าสมองจะมีความตื่นตัวอย่างสูง แต่ร่างกายกลับมีการเคลื่อนไหวยากมาก ยกเว้นในช่วงที่มีการกระตุกของร่างกายเป็นช่วง ๆ (intermittent twitches) ซึ่งกล้ามเนื้อที่ใช้ในการหายใจไม่จำเป็น หรือมีการเคลื่อนไหวของลูกตาอย่างเงียบ ๆ



รูปที่ 6.38 รูปแบบของภาพคลื่นไฟฟ้าสมองในแต่ละช่วงของการนอนหลับ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Smith, 2014)

### บทบาทของการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว (the role of REM sleep)

เช่นเดียวกับการหลับตื่นช่วยฟื้นฟูร่างกายของมนุษย์ และสัตว์ นักวิทยาศาสตร์เชื่อว่า การนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว หรือการนอนหลับฝันจะช่วยฟื้นฟูอารมณ์ของมนุษย์ได้ อย่างน้อยอาจเป็นการช่วยในการกำจัดข้อมูลที่ไม่จำเป็นออกจากสมอง

การทดสอบในนักศึกษาเกี่ยวกับความสามารถในการแก้ไขโจทย์ปัญหาที่ซับซ้อน ทำให้เกิดการมองเห็นในแง่รูปธรรมว่า สมองได้ทำการย่อย และแปลข้อมูลในช่วงกลางคืน นักศึกษาที่นอนหลับสนิทหลังจากได้รับโจทย์ปัญหา สามารถแก้โจทย์ได้ดีกว่าคนที่เมื่อเห็นโจทย์แล้วต้องให้คำตอบเลย

การศึกษาเมื่อไม่นานมานี้พบว่า การนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็วช่วยในเรื่องของการเรียนรู้ และความจำ โดยผู้เข้ารับการทดสอบ ที่ต้องเรียนรู้ทักษะใหม่ ๆ สามารถทำคะแนนทดสอบได้สูงหลังจากนอนเต็มอิ่ม แต่ถ้าผู้เข้ารับการทดสอบถูกปลุกให้ตื่นเป็นระยะในช่วงเวลากลางคืน เพื่อไม่ให้การนอนเลื่อนเข้าสู่การนอนหลับแบบมี



การกลอกตาเร็ว การพัฒนาทักษะการเรียนรู้จะลดลง หรือหายไป ในทางตรงกันข้ามหากถูกปลุกให้ตื่นเท่ากับจำนวนครั้งที่ผู้ทดสอบนอนหลับลึก จะไม่มีผลต่อการพัฒนาเกี่ยวกับการเรียนรู้ และความจำ การศึกษานี้ช่วยอธิบายได้ว่าทำไมนักศึกษาที่ไม่นอนตลอดทั้งคืนเพื่ออ่านหนังสือสอบ จึงจดจำเนื้อหาวิชาที่ตนอ่านได้น้อยกว่าเพื่อนร่วมชั้นที่นอนบ้างในช่วงที่ต้องอ่านหนังสือสอบ

จากการทดสอบติดตามภาพคลื่นไฟฟ้าสมองในช่วงที่มีการนอนหลับ พบว่าในแต่ละคืน เราจะเข้าสู่การหลับฝัน หรือการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็วประมาณ 3-5 ครั้ง หรือมีการเข้าสู่สภาวะหลับลึก และนอนหลับฝันทุก ๆ 90 นาที

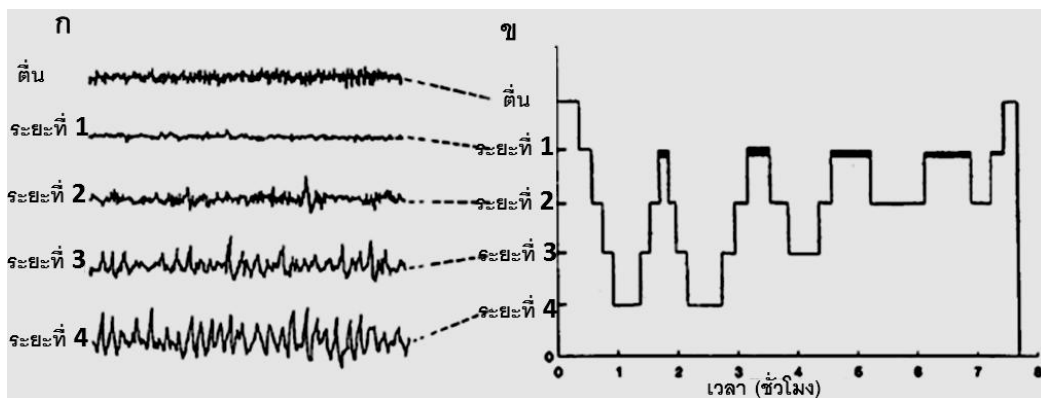
โดยการฝันในครั้งแรกหลังจากร่างกายเข้าสู่ภาวะหลับลึกแล้ว จะกินเวลาเพียงไม่กี่นาที แต่ระยะเวลาของการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว จะเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ ในช่วงการนอนหลับลึกรอบถัด ๆ ไป ในแต่ละคืน โดยช่วงสุดท้ายที่มีการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็วก่อนการตื่นนอน จะมีระยะเวลาประมาณครึ่งชั่วโมง

ถ้าเราไม่สามารถเข้าสู่การนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว และต่อมาถูกปลุกให้ตื่นโดยไม่รบกวนให้ต้องตื่นขึ้นมาอีก เราจะกลับเข้าสู่สภาวะที่ไต่ได้ง่ายขึ้น และเข้าสู่การหลับลึกอย่างรวดเร็ว และใช้เวลาในการนอนระยะฝันนี้มากกว่าปรกติ ปรากฏการณ์นี้เรียกว่า อาร์อีเอ็ม รีบาวนด์ (REM rebound)

### โครงสร้างของการนอนหลับ (sleep architecture)

ในช่วงกลางคืน มนุษย์ที่มีวงจรการนอนหลับที่ปกติจะมีการเปลี่ยนกลับไปกลับมาเป็นวงจรระหว่างการนอนหลับฝัน และการนอนหลับแบบสงบเงียบ เมื่อนาวจรนี้มาสร้างเป็นแผนภูมิรูปแท่ง (hypnogram) สามารถเห็นเป็นรูปเส้นขอบฟ้าเมือง (city skyline) เรียกรูปแบบการนอนหลับเช่นนี้ว่า สถาปัตยกรรมการนอนหลับ (sleep architecture)

ในผู้ใหญ่ โครงสร้างการนอนหลับจะประกอบไปด้วย วงรอบการนอนที่เป็นการนอนหลับแบบไม่มีการกลอกตาเร็ว และช่วงการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว สลับกันไปมา 4-5 รอบ โดยส่วนใหญ่การหลับลึกจะปรากฏในช่วงครึ่งแรกของการนอน เมื่อระยะเวลากลางคืนดำเนินไปเรื่อย ๆ ช่วงการนอนแบบมีการกลอกตาเร็วจะยาวขึ้น และมีการเลื่อนกลับเข้ามาเพียงการนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 2 แต่เมื่อนอนนานขึ้น การนอนหลับแบบเส้นของฟ้าเมืองจะเปลี่ยนไป โดยมีการนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 3 น้อยลง และมีการนอนหลับแบบสงบเงียบระยะที่ 1 มากขึ้น และเริ่มจะตื่น



รูปที่ 6.39 แผนภูมิแท่งแสดงวงจรการนอนหลับในแต่ละคืน (ที่มา: ดัดแปลงจาก Smith, 2014)

ก้านสมองทำหน้าที่ควบคุมสถาปัตยกรรมการนอนหลับ ทั้งการหายใจ ความดันเลือด และอัตราหัวใจเต้น การขึ้นลงของกิจกรรมนี้มีผลมาจากเซลล์ประสาท และสารเคมีที่เป็นตัวกลางที่สร้างขึ้นเพื่อควบคุมเวลาของการตื่นนอน การถูกกระตุ้น และระยะเวลาที่มีการเปลี่ยนกลับไปมาของการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว และการนอนหลับแบบไม่มีการกลอกตาเร็ว ทุก ๆ 90 นาที (90-minute changeover)

สารส่งผ่านประสาทที่มีผลต่อการนอนหลับ

1. เซโรโทนิน เป็นสารเหนี่ยวนำการนอนหลับ (sleep induction) เกี่ยวข้องกับการนอนหลับแบบไม่มีการกลอกตาเร็ว ทำให้หลับได้เร็ว และเมื่อหลับแล้วจะไม่หลับ ๆ ตื่น ๆ หากมีความบกพร่องของสารนี้ จะทำให้นอนไม่หลับเป็นระยะเวลาหนึ่ง อาจแก้ไขโดยการให้รับประทานกรดอะมิโนแอล-ทริปโตฟาน (L-tryptophan) ในระดับ

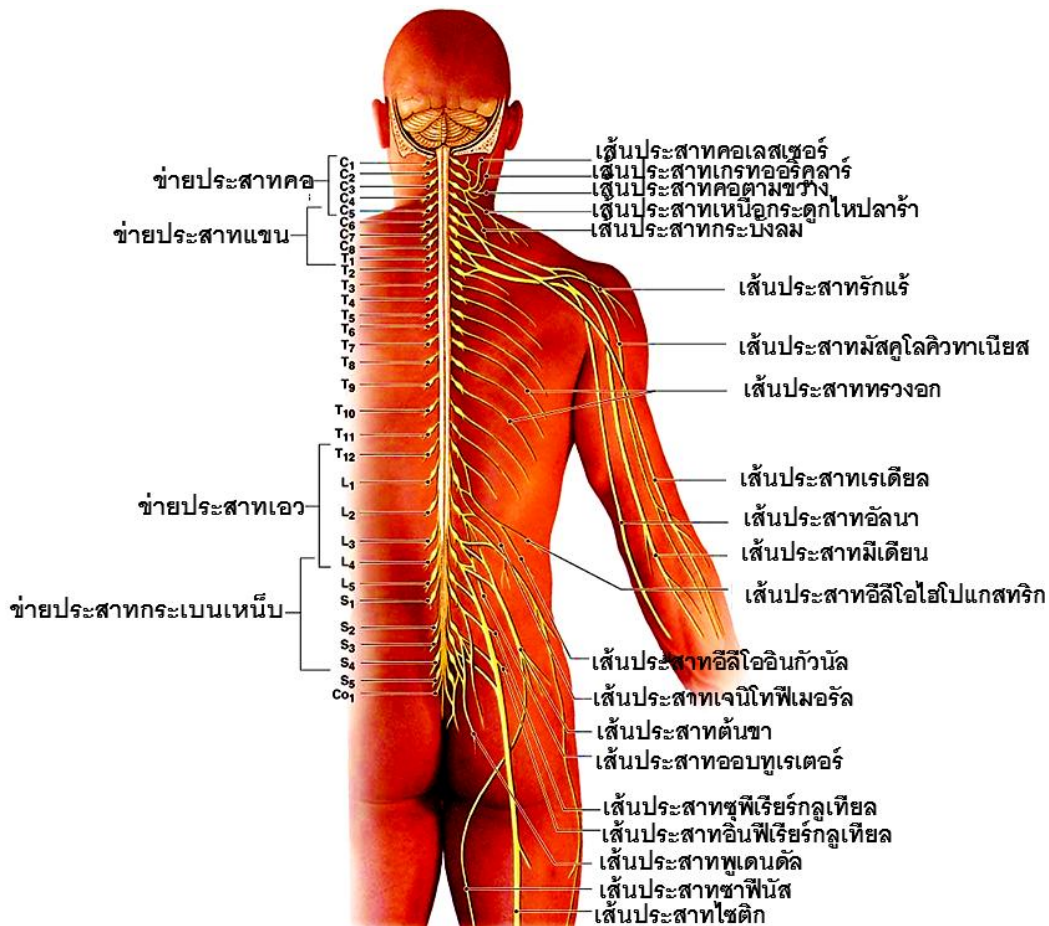
1-15 มิลลิกรัม ซึ่งแอล-ทริปโตฟานเป็นองค์ประกอบในการสร้างเซโรโทนินทำให้หลับได้เร็ว ช่วยลดระยะเวลาตั้งแต่เข้านอนจนถึงเริ่มหลับ (sleep latency) และการตื่นในเวลากลางคืน (nocturnal awakenings)

2. **เอปิเนฟริน** เกี่ยวกับการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว และทำให้ตื่นได้ง่าย

3. **อะเซติลโคลีน** เกี่ยวกับการตื่นตัว และเกิดการนอนหลับแบบไม่มีการกลอกตาเร็ว ทำให้การนอนหลับแบบไม่มีการกลอกตาเร็วเกิดนานขึ้น อีกทั้งอะเซติลโคลีนยังทำหน้าที่กระตุ้นเซลล์ประสาท ควบคุมการเคลื่อนไหวของกล้ามเนื้อ และมีบทบาทสำคัญเกี่ยวกับการสร้างความจำ โดยพบว่า ผู้ป่วยที่เป็นโรคสมองเสื่อม หรือโรคอัลไซเมอร์จะมีอะเซติลโคลีนในสมองน้อยกว่ามนุษย์ปกติ อะเซติลโคลีนมีมากในอาหารจำพวก ไข่แดง ถั่ว ข้าวไม่ขัดสี ตับ เนื้อสัตว์ต่าง ๆ ปลา นม เนยแข็ง และผัก โดยเฉพาะกะหล่ำปลี กะหล่ำดอก บรอกโคลี

4. **โดปามีน** เกี่ยวกับการตื่นตัว และการเกิดการนอนหลับแบบมีการกลอกตาเร็ว โดยจะช่วยให้สมองมีพลัง กระฉับกระเฉง และตื่นตัว (ยาที่เพิ่มโดปามีน ทำให้ตื่นตัว ในทางตรงข้าม ยาที่ลดโดปามีนทำให้การนอนหลับมากขึ้น) ร่างกายเราสร้างโดปามีนขึ้นมาจากไทโรซีน โดยร่างกายได้รับจากอาหารประเภทโปรตีนสูง (มีคาร์โบไฮเดรตต่ำ) เช่นเนื้อสัตว์ต่าง ๆ ถั่วเหลือง อาหารทะเล ไข่ และนม

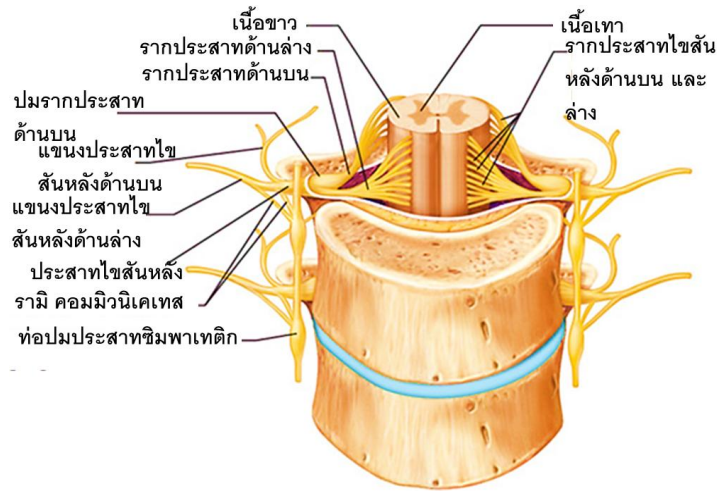
### ไขสันหลัง (spinal cord)



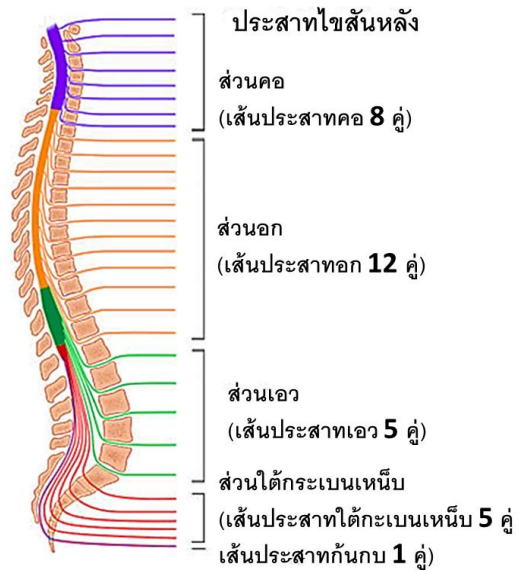
รูปที่ 6.40 ตำแหน่งของเส้นประสาทไขสันหลัง (ซ้าย) และหน้าที่ (ขวา) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Kimball, 2016)

ไขสันหลังยืนยาวเป็นแท่งที่ประกอบไปด้วย เนื้อเยื่อประสาทที่ยึดออกไปจากส่วนของก้านสมอง เทียบได้กับปมประสาทชนิดปล้อง (segmented ganglia) ในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังบางชนิด ไขสันหลัง และเส้นประสาททำหน้าที่ร่วมกันในการทำงานของอวัยวะในร่างกาย ในมนุษย์มีความยาวประมาณ 45 ซม. (18 นิ้ว) และมีเส้นผ่านศูนย์กลางประมาณ 2 ซม. (ประมาณนิ้วโป้ง) รিংตลอดช่องว่างของแนวกึ่งกลางกระดูกสันหลัง เริ่มต้นที่ส่วนฐานของกะโหลกศีรษะ ไขสันหลังถูกปกป้องไว้ด้วยแท่งกระดูกสันหลัง ที่ยึดขยายไปยังด้านหลัง และมีคลองกระดูกสันหลัง

เส้นประสาทไขสันหลังแต่ละคู่แยกออกมาจากไขสันหลังผ่านช่องว่างที่อยู่ระหว่างท่อนกระดูกตรงส่วนโค้ง คล้ายปีก 2 ข้าง ที่เชื่อมอยู่กับกระดูกสันหลัง สัตว์แต่ละสปีชีส์มีจำนวนของปล้องไขสันหลัง (spinal cord segment) ไม่เท่ากัน โดยสัตว์ที่มีลำตัวยาว จะมีจำนวนปล้องไขสันหลังมากกว่าพวกที่มีจำนวนกระดูกสันหลังน้อยกว่า

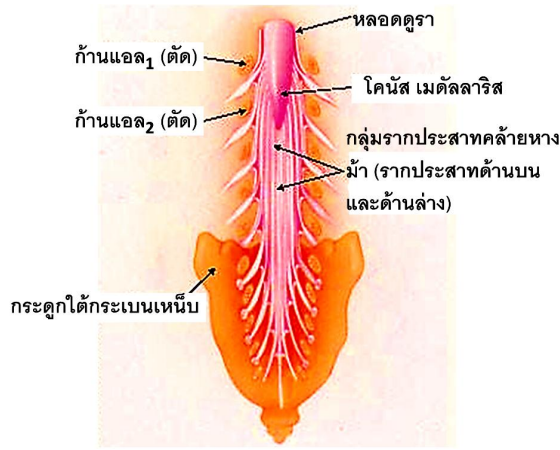


รูปที่ 6.41 ส่วนประกอบของไขสันหลัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Antranik, 2016)



รูปที่ 6.42 ตำแหน่งของไขสันหลังของมนุษย์ (ที่มา: ดัดแปลงจาก The Johns Hopkins University, n.d.)

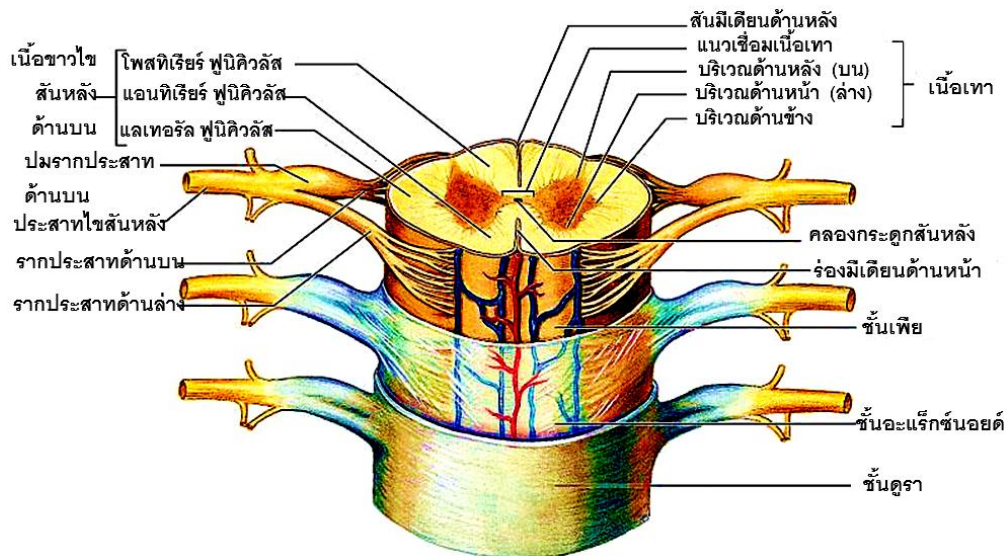
เส้นประสาทไขสันหลังมีชื่อเรียกตามจุดที่มันกำเนิดจากไขสันหลัง มนุษย์มีเส้นประสาทไขสันหลังส่วนคอ (cervical/neck nerves) 8 คู่ (C<sub>1</sub>-C<sub>8</sub>) เส้นประสาทไขสันหลังส่วนอก (thoracic/chest nerves) 12 คู่ เส้นประสาทไขสันหลังส่วนลำตัว (lumbar/abdominal nerves) 5 คู่ เส้นประสาทไขสันหลังส่วนเอว (sacral/pelvic nerves) 5 คู่ และเส้นประสาทไขสันหลังส่วนก้นกบ (coccygeal/tailbone nerves) อีก 1 คู่ ทั้งนี้ ไขสันหลังจะยาวไปถึงกระดูกสันหลังส่วนลำตัวท่อนแรก หรือท่อนที่ 2 เท่านั้น ซึ่งในมนุษย์จะอยู่ที่ประมาณส่วนเอว นั่นคือ รากประสาท (nerve roots) ของเส้นประสาทที่เหลือจะวิ่งยื่นยาวออกไปจากแท่งไขสันหลัง ตรงตำแหน่งช่องที่เหมาะสม เส้นใยรากประสาทที่รวมกันเป็นท่อนลำเลียง (bundle) ในโพรงกระดูกสันหลังส่วนท้าย ๆ เรียกว่า กลุ่มรากประสาทคล้ายหางม้า (cauda equina) ที่มีชื่อเรียกตามลักษณะที่คล้ายกับขนหางม้า โดยในสัตว์ส่วนมากจะเริ่มตั้งแต่กระดูกสันหลังลำตัวคู่ที่ 1 หรือ 2 (L<sub>1</sub>-L<sub>2</sub>) เป็นต้นไป ในสัตว์ปีก กระดูกสันหลังส่วนอก และส่วนลำตัวจะเชื่อมติดกัน เนื่องจากการปรับตัวเพื่อให้สามารถบินได้ จึงไม่สามารถบอกจำนวนที่แน่นอนของกระดูกสันหลัง และปมประสาทได้



รูปที่ 6.43 กลุ่มรากประสาทคล้ายหางม้า (ที่มา: ดัดแปลงจาก Antranik, 2016)

### โครงสร้างของไขสันหลัง

แม้ว่าบางส่วนของระบบประสาทจะมีความแตกต่างกันไปในสัตว์แต่ละสปีชีส์ แต่เมื่อทำการตัดผ่าส่วนของไขสันหลังพบว่า ค่อนข้างจะเหมือนกันตลอดทั้งความยาว อย่างไรก็ตาม เมื่อพิจารณาในแง่ของชนิดของกระดูกสันหลัง จะพบความแตกต่างกันของขนาด และจำนวนข้อสันหลัง ที่มีความสัมพันธ์กับการใช้งานเพื่อการเคลื่อนไหวต่างๆ ของร่างกาย เช่นในสัตว์ที่มีการพัฒนาของขาเป็นอย่างดี ไขสันหลังในส่วนของช่องอก กับส่วนของลำตัวจะมีขนาดใหญ่ขึ้น สะท้อนให้เห็นว่ามีเซลล์ประสาทเป็นจำนวนมากอยู่ภายในไขสันหลังที่ระดับนั้น ส่วนสัตว์ที่ไม่มีขาอย่างงู จะไม่พบการขยายใหญ่ของไขสันหลังในส่วนอก และท้องอย่างในพวกที่มีขา



รูปที่ 6.44 โครงสร้างของไขสันหลังตัดตามขวาง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Bag, Patel, Osman และ Roberson, 2011)

ไขสันหลังจะมีส่วนของเนื้อเทาที่แตกต่างกับสมอง นั่นคือ ส่วนของเนื้อเทาในไขสันหลังจะมีรูปร่างคล้ายกับผีเสื้อ (butterfly-shaped region) ที่ด้านในของไขสันหลัง และถูกล้อมรอบด้วยส่วนที่เป็นเนื้อขาวที่อยู่ทางด้านนอก แต่ที่เหมือนกับในส่วนของสมอง คือ ส่วนของเนื้อเทาจะประกอบไปด้วย ตัวเซลล์ประสาทที่ไม่มีปลอกไมอีลิน และเดนไดรต์ รวมถึงเซลล์ประสาทเชื่อมกลางที่มีขนาดสั้น ๆ (short interneurons) และเซลล์เกลีย ส่วนของเนื้อขาวเป็นท่อ หรือแท่งของเส้นใยประสาทของเซลล์ประสาทเชื่อมกลางชนิดยาว (axon of long interneurons) ที่มีปลอกไมอีลินห่อหุ้ม และยังคงมีความเหมือนกันของหน้าที่ ท่อลำเลียงเส้นประสาทจะรวมกลุ่มกันจนเป็นแท่งยาวไปตลอดความยาวของไขสันหลัง มัดประสาทแต่ละแท่งจะเริ่มต้น หรือสิ้นสุดที่ตำแหน่งจำเพาะภายในสมอง และมีความจำเพาะในแง่ของชนิดข้อมูลที่ขนส่ง เช่นบางชนิดเป็นลำเส้นใยประสาทส่วนขึ้น (ascending tract) ทำหน้าที่



นำสัญญาณประสาทจากส่วนที่นำเข้าข้อมูล (afferent input) ไปยังสมอง ในขณะที่เหลือ จะเป็นลำเส้นใยประสาทส่วนล่าง (descending tract) ที่เป็นสถานีส่งสัญญาณ หรือข้อมูลจากสมองไปยังเซลล์ประสาทสั่งการ



รูปที่ 6.45 ลำเส้นใยประสาทส่วนขึ้น (ซ้าย) และส่วนล่าง (ขวา) ในไขสันหลังเมื่อตัดตามขวาง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Austin Community College District, 2008)

ลำเส้นใยประสาท (tracts) จะมีชื่อเรียกตามจุดกำเนิด และจุดสิ้นสุดของลำเส้นใยประสาท เช่นลำเส้นใยประสาทเปลือกสมองไขสันหลังด้านล่าง (ventral corticospinal tract) จัดเป็นวิถีส่วนล่าง (descending pathway) ที่ตัวเซลล์ตั้งอยู่ที่ส่วนสั่งการ (motor region) ที่เปลือกสมอง ส่วนแอ็กซอนวิ่งลงไปยังส่วนล่างผ่านทางไขสันหลัง และไปสิ้นสุดในไขสันหลังที่ตัวเซลล์ของเส้นประสาทสั่งการนำออก (efferent motor neuron) วิ่งไปเลี้ยงกล้ามเนื้อลาย ส่วนลำเส้นใยประสาทไขสันหลังทาลามัสด้านข้าง (lateral spinothalamic tract) จะเป็นวิถีส่วนขึ้น (ascending pathway) มีจุดเริ่มต้นที่ไขสันหลัง จากนั้นจะวิ่งไปทางด้านข้างของลำเส้นใยประสาทจนกระทั่งไปประสานประสาทภายในทาลามัส ข้อมูลเกี่ยวกับความรู้สึกเจ็บปวด และอุณหภูมิที่มายังไขสันหลังผ่านทางเส้นประสาทนำเข้า (afferent input) จากหลาย ๆ ส่วนของร่างกายจะถูกนำไปยังสมองผ่านลำเส้นใยประสาทไขสันหลังทาลามัส (spinothalamic tract) ที่วิ่งจากไขสันหลังขึ้นไปยังทาลามัส ที่ทำหน้าที่เป็นสถานีรวบรวมสัญญาณข้อมูลก่อนที่จะส่งต่อข้อมูลไปยังเปลือกสมอง ที่ตำแหน่งเปลือกสมองรับความรู้สึกทางกาย เนื่องจากสัญญาณที่รับเข้ามามีมากมาย จึงมีเส้นทางหลากหลายอยู่ภายในไขสันหลัง ดังนั้น การที่ไขสันหลังบางพื้นที่ถูกทำลาย จึงมีผลรบกวนต่อการทำงานบางอย่าง ในขณะที่ส่วนอื่นยังทำงานได้ปกติ

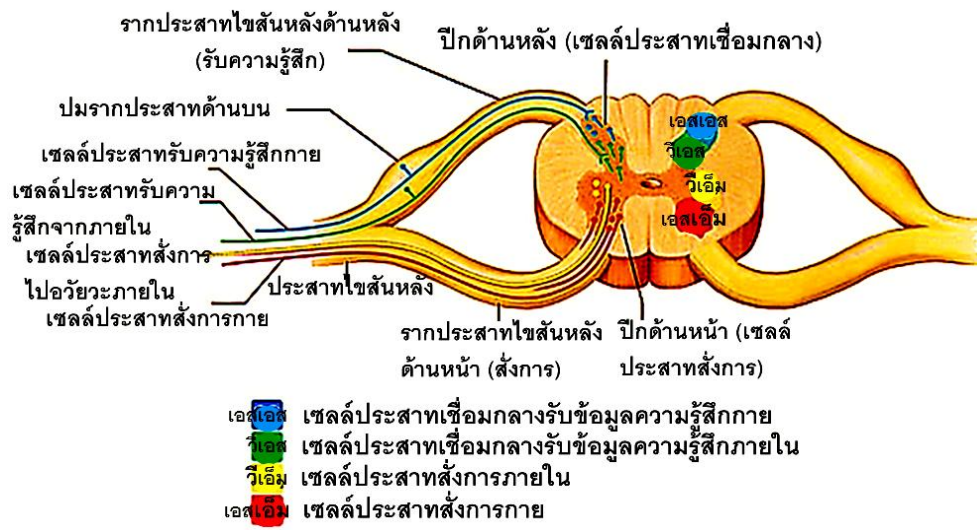
ส่วนของไขสันหลังแบ่งออกเป็น ด้านในที่เป็นเนื้อเทา ทำหน้าที่ในการควบคุมการทำงาน มีคลองกระดูกสันหลังอยู่ตรงกลาง บรรจุน้ำหล่อสมองไขสันหลังอยู่ข้างใน แต่ละฝั่งของเนื้อเทาจะแบ่งเป็น 3 ส่วน คือ

1. ปีกด้านหลัง (dorsal/posterior horn) ประกอบไปด้วย ส่วนตัวเซลล์ของเซลล์ประสาทเชื่อมกลาง ที่มีใยประสาทนำเข้า (afferent neuron) มาสิ้นสุดอยู่
2. ปีกด้านล่าง (ventral/anterior horn) ประกอบไปด้วย ส่วนตัวเซลล์ของเซลล์ประสาทสั่งการที่นำคำสั่งไปยังกล้ามเนื้อลาย
3. ส่วนด้านข้าง (lateral horn) ประกอบไปด้วย ตัวเซลล์ของมัดเส้นใยประสาทของระบบประสาทอิสระที่ส่งไปเลี้ยงกล้ามเนื้อหัวใจ กล้ามเนื้อเรียบ และต่อมมีท่อต่าง ๆ

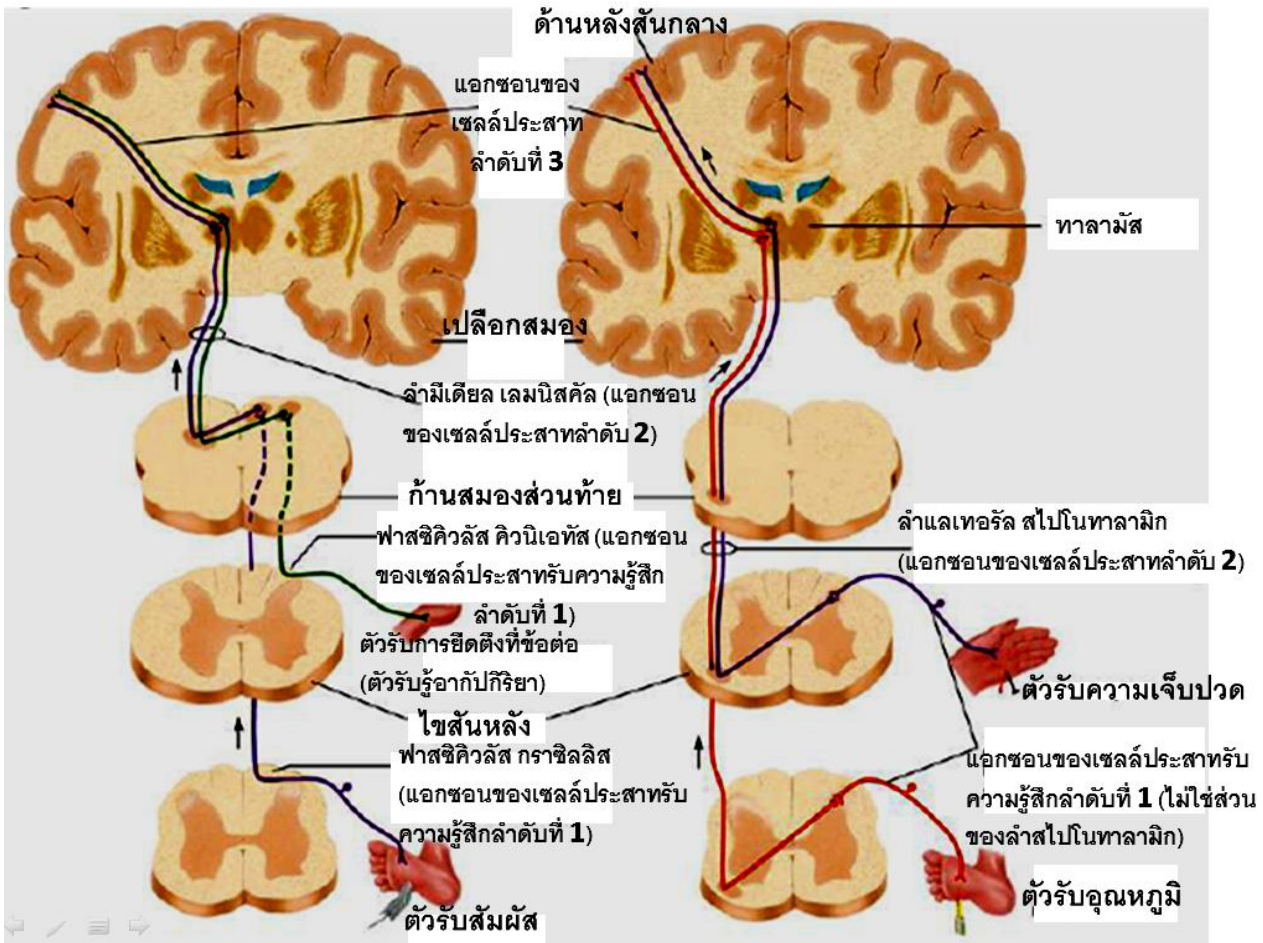
ประสาทไขสันหลัง (spinal nerves) คือ กลุ่มมัดเส้นใยแอ็กซอนที่มาเชื่อมต่อกับไขสันหลังทั้ง 2 ข้าง ตรงส่วนปีกด้านหลัง และปีกด้านล่าง เส้นใยประสาทนำเข้าจะนำสัญญาณรับความรู้สึกเข้าสู่ไขสันหลังผ่านทางปีกด้านหลัง ส่วนการนำคำสั่งออกจากไขสันหลังไปยังอวัยวะแสดงผลจะผ่านออกทางเส้นใยประสาทนำออก ตัวเซลล์ของเส้นใยที่ทำหน้าที่รับสัญญาณความรู้สึกเข้าจะอยู่รวมกันเป็นกลุ่มในส่วนของปมประสาทปีกด้านหลัง (dorsal root ganglion) ที่เป็นกลุ่มของตัวเซลล์ หรือกลุ่มของเซลล์ประสาทประมวลผล ที่อยู่นอกระบบประสาทส่วนกลาง จะเรียกเหมือนกันว่า ปมประสาท หรือแกงเกลียน (ganglion) ในขณะที่ตัวเซลล์ที่ทำหน้าที่ต่าง ๆ ภายในส่วนของระบบประสาทส่วนกลางจะถูกเรียกว่า ศูนย์กลาง (center) หรือนิวเคลียส (nucleus)

ตัวเซลล์นำออกกระแสนประสาทจะอยู่ที่ส่วนของเนื้อเทา และส่งเส้นใยแอ็กซอนออกจากไขสันหลังผ่านทางปีกด้านล่าง ปีกด้านหลัง และปีกด้านข้าง ในแต่ละตำแหน่งจะมาเชื่อมรวมกันเป็นเส้นใยประสาทไขสันหลัง ที่มีจุด

กำเนิดมาจากส่วนของรอยต่อกระดูกไขสันหลัง โดยเส้นประสาทไขสันหลังจะมีทั้งเส้นใยนำเข้า และนำออกกระแสประสาทที่วิ่งเชื่อมต่อตำแหน่งที่เฉพาะของร่างกาย กับไขสันหลัง



รูปที่ 6.46 ส่วนต่างๆ ของเนื้อเทาในไขสันหลัง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Clark และ Biggs, n.d.)

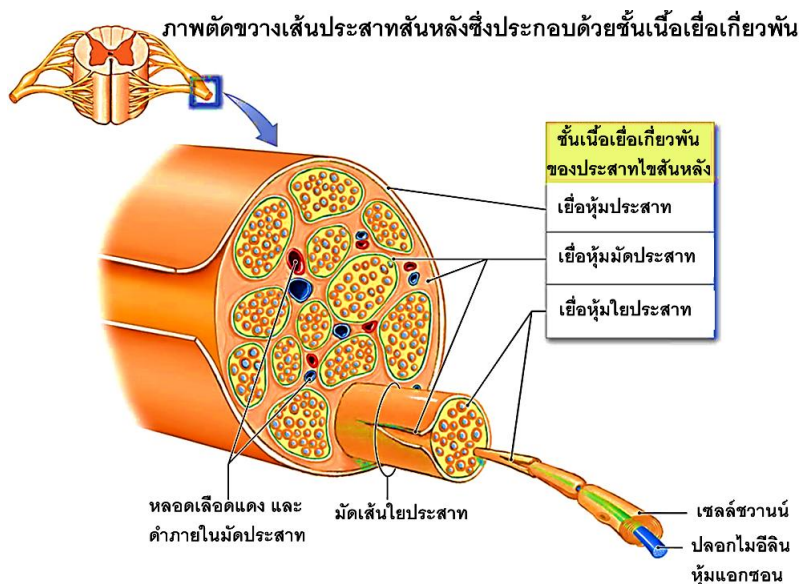


รูปที่ 6.47 ลำเส้นใยประสาทไขสันหลังสมองน้อย (การส่งข้อมูลประสาทส่วนขึ้น) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Antranik, 2016)





ข้อแตกต่างระหว่างเส้นประสาท (nerve) และเซลล์ประสาท (neuron) คือ เส้นประสาท ซึ่งเป็นท่อลำเลียงเส้นใยแอกซอน (axon bundle) ของเซลล์ในระบบประสาทนอกส่วนกลาง ที่บางครั้งก็เป็นเส้นใยนำเข้า กระแสประสาท บางครั้งเป็นเส้นใยนำออกกระแสประสาทที่ถูกโอบล้อมไว้ด้วยเนื้อเยื่อเกี่ยวพัน นั่นคือ เส้นประสาทไม่ได้ประกอบด้วย เซลล์ประสาททั้งหมด มีเพียงส่วนของแอกซอนของเซลล์ประสาทหลาย ๆ เซลล์มาอยู่รวมกัน (จากคำจำกัดความจะเห็นได้ว่า ไม่มีเส้นประสาทภายในระบบประสาทส่วนกลาง เนื่องจากกลุ่มท่อลำเลียงเส้นใยแอกซอนในส่วนของระบบประสาทส่วนกลางถูกเรียกว่า ลำเส้นใยประสาท (tracts)) ทั้งนี้ต้องเข้าใจอีกอย่างว่า แม้เส้นใยประสาทแอกซอนที่อยู่ท่อลำเลียงเส้นเดียวกัน ไม่ได้มีผลเกี่ยวข้องกัน แต่ต้องมีการวิ่งไปด้วยกันเพื่อความสะดวก เปรียบเทียบได้กับ การที่ต้องมีการรวมสายโทรศัพท์เข้าด้วยกันเป็นเคเบิลนำสัญญาณโทรศัพท์ นั่นคือ แต่ละเส้นที่วิ่งไปภายในท่อลำเลียงเดียวกัน จะมีจุดที่วิ่งออกไปเชื่อมต่อ และทำหน้าที่ส่งสัญญาณโทรศัพท์ที่ไปยังบ้าน หรือสถานที่ที่แตกต่างกัน



รูปที่ 6.50 โครงสร้างของเส้นประสาทไขสันหลังเมื่อตัดตามขวาง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Georgia Highlands College, 2013)

เส้นประสาทไขสันหลัง จะเหมือนกับเส้นประสาทสมองที่อยู่ในส่วนของสมอง คือ มีการเชื่อมต่อกับส่วนของระบบประสาทนอกส่วนกลาง (ซึ่งทำให้พูดได้ว่า ระบบประสาทนอกส่วนกลางไม่ใช่ระบบประสาทที่แยกตัวออกไป เพราะระบบประสาทนอกส่วนกลางจะมีแอกซอนที่มาจากทั้งส่วนรับความรู้สึก และเซลล์ประสาทจากระบบประสาทส่วนกลาง นั่นคือ โครงสร้างของมันมีการเชื่อมต่อกับระบบประสาทส่วนกลาง) และหลังจากที่เส้นประสาทไขสันหลังได้มีการสร้างขึ้นมาแล้ว จะมีการแยกสาขาออกไป เพื่อสร้างเป็นโครงข่ายของเส้นประสาทส่วนปลาย ที่ไปเลี้ยงเนื้อเยื่อต่าง ๆ

แต่ละท่อน หรือปล้อง (segment) ของไขสันหลัง จะมีเส้นประสาทแตกออกมา 1 คู่ เพื่อวิ่งออกไปทำหน้าที่เลี้ยงส่วนต่าง ๆ ของร่างกายด้วยเส้นประสาททั้งชนิดเส้นใยนำเข้า และนำออกกระแสประสาท

เมื่อการรับรู้ความรู้สึกนำเข้า ซึ่งมีความจำเพาะต่อส่วนพื้นผิวส่วนต่าง ๆ ของร่างกายถูกเลี้ยงโดยเส้นประสาทไขสันหลังที่มีความจำเพาะเรียกว่า เดอร์มาโตม (dermatome) ซึ่งนอกจากจะไปเลี้ยงส่วนที่รับรู้ความรู้สึกแล้ว เส้นประสาทเส้นเดียวกันนี้ ยังมีส่วนของสาขาที่วิ่งไปเลี้ยงอวัยวะภายใน จนบางครั้งมีการรายงานว่ามีการส่งกระแสประสาทที่บอกถึงความเจ็บปวดที่มีจุดตั้งต้นที่อวัยวะภายใน แต่ระบบประสาทส่วนกลางรับรู้ว่าเป็นส่วนของผิวหนังเกิดความเจ็บปวด (wrong location pain) เนื่องจาก เดอร์มาโตมลำเลียง และเลี้ยงดูโดยเส้นประสาทไขสันหลังเส้นเดียวกัน เหตุการณ์นี้เรียกว่า อาการปวดต่างที่ หรืออาการเจ็บคู่ (referred pain) ซึ่งมีจุดกำเนิดที่อวัยวะภายใน ตัวอย่างคือ การเจ็บปวดที่สะท้อนว่ามาจากหัวใจ แต่จะมีความรู้สึกเจ็บปวดปรากฏที่ไหล่ และแขนข้างซ้าย หรือมาจากส่วนหลังที่ตรงฐานของคอ (wither region) ในสัตว์กระเพาะหมัก ความเจ็บปวดจะแสดงออกที่ส่วนหลัง





FAP) เป็นพฤติกรรมที่มีรูปแบบการตอบสนองต่อสิ่งเร้าอย่างหนึ่งเหมือนกัน และเป็นพฤติกรรมที่มีการแสดงออกในรูปแบบเดียวกัน (stereotyped behaviors) ในสัตว์สปีชีส์ หรือกลุ่มเดียวกัน ส่งผลให้เกิดการแสดงออกมากกว่ารีเฟล็กซ์ธรรมดา แต่เนื่องจากพฤติกรรมนี้เกิดขึ้นอัตโนมัติ และมีมาตั้งแต่กำเนิด ทำให้ถูกจัดว่าเป็นรีเฟล็กซ์ ตัวอย่างคือ ในสมองของปลากระดูกแข็งที่มีเซลล์ประสาทชื่อ เซลล์ประสาทใจแอนท์มอธเนอร์ (giant Mauthner neuron) ที่ทำให้เกิดการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นที่ทำให้เกิดความตกใจด้วยการสะดุ้ง (startle response) ซึ่งเกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อข้างใดข้างหนึ่งของลำตัวปลาอย่างกะทันหัน ทำให้ปลาสามารถหันลำตัวหนีจากสิ่งที่เป็นอันตรายได้ ทั้งนี้ สมองของปลาจะมีเซลล์ประสาทใจแอนท์มอธเนอร์ข้างละเซลล์ การเปิดน้ำใส่ลงในตู้ปลาทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางกลในตู้ปลา ทำให้เกิดการส่งสัญญาณเข้าไปยังเซลล์ประสาทมอธเนอร์ เซลล์เมื่อได้รับสัญญาณความรู้สึกนำเข้าไปในขั้นแรก จะส่งกระแสประสาทชนิดยับยั้ง (inhibitory input) ไปยังเซลล์ประสาทใจแอนท์มอธเนอร์ฝั่งตรงกันข้าม ในขณะที่เดียวกัน จะไปกระตุ้นกล้ามเนื้อที่ฝั่งเดียวกัน เพื่อให้เกิดการหนีได้อย่างรวดเร็ว

พฤติกรรมที่มีแบบแผนแน่นอนสามารถพบในสัตว์หลายชนิด รวมถึงพวกที่ไม่มีกระดูกสันหลัง เส้นใยประสาทนำคำสั่งควบคุมกิจกรรมหลายอย่างในแมลง และพวกหอย รวมถึงการกิน การบิน การเดิน และการไหลเวียนของน้ำ และอากาศภายในเหงือก ตัวอย่างเช่นหางของกุ้งเครย์ฟิชที่มีการพัดอย่างต่อเนื่อง เพื่อเคลื่อนที่หนีอันตรายอย่างรวดเร็ว เนื่องจากหางของกุ้งถูกควบคุมโดยเซลล์ประสาทขนาดใหญ่ที่อยู่ตรงกลาง คือ เซลล์ประสาทมีเดียลใจแอนท์ (medial giant neuron) และเซลล์ประสาทด้านข้าง คือ เซลล์ประสาทแลเทอรัลใจแอนท์ (lateral giant neuron) ที่เป็นเส้นใยประสาทสั่งการ

รูปแบบพฤติกรรมที่ซับซ้อนมากขึ้น เช่นรูปแบบการเคลื่อนที่ของแมลงที่กำลังลอกคราบ (ecdysis) เพื่อให้เปลือกด้านนอก (exoskeletons) หลุดออกจากร่างกาย ก็เกิดจากการทำหน้าที่ของเส้นใยประสาทสั่งการเช่นกัน โดยพฤติกรรมการลอกคราบ (ecdysis behavior) ของตั๊กแตน และจิ้งหรีดเกิดจากการหดตัวของกล้ามเนื้อที่ต่อเนื่องกันเป็นลำดับชุดในแต่ละข้อปล้องของร่างกายแมลง เพื่อทำให้เกิดการหลุดลอกของเปลือกส่วนนอกที่เก่าแล้ว ตามด้วยการบีบรัดของกล้ามเนื้อที่ผนังลำตัวอย่างต่อเนื่อง (peristaltic fashion) จากส่วนท้ายลำตัว มายังส่วนหน้า จนกระทั่งแมลงหลุดออกจากเปลือกที่มันต้องการจะลอกคราบออกมา

### ความจำ และการเรียนรู้ (memory and learning)



(ที่มา [www.human-memory.net](http://www.human-memory.net))

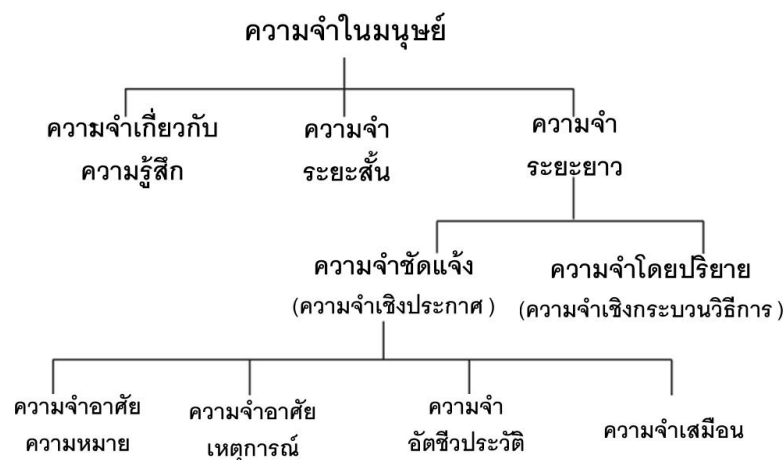
จากที่กล่าวมาแล้วข้างต้น ความสามารถหนึ่งที่เกิดขึ้นในลำดับวิวัฒนาการของระบบประสาทส่วนกลาง คือ การเรียนรู้ การเรียนรู้เป็นการพัฒนาด้านทักษะความสามารถ หรือความรู้ที่เป็นผลมาจากประสบการณ์ การได้รับคำแนะนำ หรือทั้งคู่ เชื่อกันว่า รางวัล และการลงโทษมีส่วนทำให้เกิดการเรียนรู้ต่าง ๆ มากมาย อย่างน้อยก็มีผลต่อสัตว์มีกระดูกสันหลัง และพวกหมึก (cephalopods) เช่นสัตว์รู้สึกว่ามันเองได้รับรางวัลเมื่อตอบสนองในรูปแบบหรือวิธีหนึ่งต่อตัวกระตุ้นที่เข้ามา จะมีแนวโน้มที่สัตว์เหล่านั้นจะเพิ่มการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นชนิดนั้น ในรูปแบบเดิม ๆ มาก หรือบ่อยขึ้น ในทางตรงกันข้าม หากการตอบสนองต่อตัวกระตุ้นส่งผลให้สัตว์ได้รับการลงโทษ สัตว์จะหลีกเลี่ยง หรือตอบสนองต่อตัวกระตุ้นนั้นให้น้อยที่สุด

เมื่อมีตัวกระตุ้นที่เกิดขึ้นแล้วสร้างความพึงพอใจ หรือทำให้สัตว์ถูกลงโทษเข้ามากระทบตัว จะทำให้การเรียนรู้เกิดขึ้น อย่างเช่นลูกสุนัข จะถูกชื่นชมหลังจากออกไปถ่ายปัสสาวะนอกบ้าน แต่ถูกดุเมื่อทำพรมในบ้านเปียก ลูกสุนัขจะค่อย ๆ เรียนรู้อย่างรวดเร็วว่า พื้นที่ใดที่ลูกสุนัขจะได้รับอนุญาตให้ขับถ่ายปัสสาวะเป็นต้น ส่วนสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่อาศัยอยู่ในป่าเองจะเรียนรู้การขับถ่ายปัสสาวะตามจุดต่าง ๆ ที่มีความจำเพาะ เพื่อการแสดงอาณาเขต โดยไม่ต้องมีการฝึกฝน แต่เกิดจากการเรียนรู้ การมีอาณาเขตของมันผ่านการได้รับรางวัล (เช่นการค้นพบ และจดจำแหล่งที่มีอาหาร) และการถูกลงโทษ (เช่นการเผชิญหน้า และจดจำได้ว่าอยู่ในเขตของศัตรู หรือผู้ล่า) โดยการจัดว่า

สิ่งใดเป็นรางวัล และสิ่งใดเป็นการลงโทษนั้น วัตถุประสงค์ของมนุษย์ แล้วเปรียบเทียบกับสิ่งที่เกิดกับสัตว์ เมื่อได้รับปฏิกริยาที่คล้ายคลึงกัน นั่นคือ การเรียนรู้ คือ การเปลี่ยนแปลงพฤติกรรม ที่เกิดจากผลที่ได้รับมาจากประสบการณ์ เป็นสิ่งที่ขึ้นตรงอย่างมากต่อการมีปฏิกริยาต่อสิ่งแวดล้อม ข้อจำกัดที่มีผลต่อการเรียนรู้ที่มาจากสิ่งแวดล้อม คือ เงื่อนไขบังคับทางชีวภาพ (biological constraints) ที่ถูกกำหนดให้มีความจำเพาะในแต่ละสปีชีส์ (species-specific) และพันธุกรรมที่ตกทอดมายังสัตว์ชนิดรายตัว (individual genetic endowment) รูปแบบของความจำ (forms of memory)

ความจำ คือ การเก็บสะสมความรู้ที่เกิดขึ้นหลังจากการถือกำเนิด หรือความสามารถในการเรียกความรู้กลับมาในภายหลัง แบ่งออกได้เป็น 2 รูปแบบกว้าง ๆ คือ

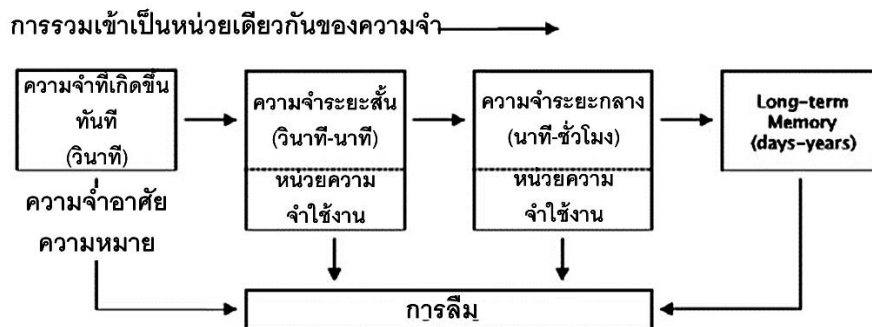
- 1) ความจำระยะยาว (long-term memory) ประกอบด้วย ความจำเชิงประกาศ (declarative memory) หรือความจำชัดแจ้ง (explicit memory) เป็นการเรียนรู้เกี่ยวกับเหตุการณ์ สถานที่ และอื่น ๆ
- 2) ความจำเชิงกระบวนการ (procedural memory) หรือความจำโดยปริยาย (implicit memory) หรือความจำเชิงไม่ประกาศ (non-declarative memory) จัดเป็นความจำได้เกี่ยวกับทักษะการเรียนรู้เกี่ยวกับการเคลื่อนไหวของร่างกาย (motor movements)



รูปที่ 6.53 ชนิดของความจำในมนุษย์ (ที่มา ดัดแปลงจาก Psychestudy, n.d.)

การเรียนรู้ และความจำทั้ง 2 รูปแบบที่กล่าวมา ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงพฤติกรรมของสัตว์เพื่อให้เข้ากับเหตุการณ์ที่เกิดขึ้นในขณะนั้น ๆ หากไม่มีกลไกการเรียนรู้ และความจำเหล่านี้ ก็จะไม่มีการวางแผนงานเพื่อให้เกิดความสำเร็จในการปฏิบัติงานต่าง ๆ และไม่มีการพยากรณ์เหตุการณ์ และป้องกันตัวล่วงหน้าเกิดขึ้น แม้ว่าการปรับตัวบางรูปแบบจะไม่ได้มีการเตรียมตัวให้เกิดความยืดหยุ่นเมื่อเหตุการณ์ที่เกิดขึ้นไม่เป็นไปตามการคาดการณ์ เช่น ปรากฏการณ์การเรียนรู้แบบฝังใจ (phenomenon of imprinting) ที่ลูกอ่อนจะมีโปรแกรมที่ติดมาตั้งแต่เกิดให้เรียนรู้เหตุการณ์ สถานการณ์ และวัตถุที่มีการเคลื่อนที่ได้ในช่วงต้น ๆ ของชีวิต ทั้งที่เป็นสิ่งธรรมดา และสิ่งที่สำคัญต่อชีวิต เช่น ในลูกนกที่เพิ่งฟักออกจากไข่จะมีโปรแกรมที่กำหนดมาให้มันมองหา วัตถุที่เคลื่อนที่ได้ที่มันมองเห็นเป็นสิ่งแรก คือ พ่อแม่ของมัน โดยคอนราด ลอเรนซ์ (Konrad Lorenz) ได้ทำการแสดงให้เห็นว่ามีโปรแกรมนี้นี้ในลูกห่านที่เพิ่งฟักออกจากไข่ แล้วเดินตามวัตถุที่นำมาทดแทนแม่ห่านจริง ๆ พบว่า ลูกห่านจะเดินตามวัตถุไม่มีชีวิต สัตว์อื่น ๆ รวมถึงการเดินตามมนุษย์ ซึ่งในสัตว์ปีก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิดจะมีเวลาทองในช่วงแคบ ๆ ที่ระบบประสาทของลูกสัตว์จะมีการตอบสนองต่อการเรียนรู้ด้วยกระบวนการนี้ หรือการที่ลูกม้าได้รับการจับต้อง และการตัดแต่งแปรงขนในช่วง 24 ชั่วโมงแรกหลังคลอด จะทำให้ลูกม้าไม่กลัว หรือมีความกลัวแต่ไม่มากต่อสิ่งเหล่านี้ ได้แก่ การสั่นของปัดตาเลียน การเล็มขนด้วยกรรไกร จังหวะการคล่า สัมผัสทั้งภายนอก และภายในช่องหู ช่องจมูก ช่องปาก ช่องทวารหนัก และอวัยวะสืบพันธุ์ไปตลอดชีวิต ซึ่งหากได้รับการดูแล และปฏิบัติในช่วงที่ลูกม้าเกิด จะทำให้ม้าโตขึ้นมาโดยมีความกลัวต่อสัตว์แพทย์น้อยลง ทำให้ปฏิบัติการตรวจรักษาได้ง่ายขึ้นในทางตรงกันข้าม หากลูกชิมแปนซีถูกเลี้ยงมาในสถานการณ์ที่ทำให้เกิดความเครียด จะทำให้โตเป็นชิมแปนซีที่ชอบทะเลาะเบาะแว้ง ดึงทิ้งผมตัวเอง และดึงตัวอื่น หรือเป็นลิงขี้ลาดในช่วงที่เหลือของชีวิต

การเปลี่ยนแปลงของระบบประสาทเพื่อให้เกิดการจัดเข้าที่ (retention) หรือการสะสม (storage) ความรู้ นี้เรียกว่า รอยพิมพ์ความจำ (memory trace) หลักการคือ ความจำที่ไม่ใช่ข้อมูลที่ต่อเนื่องกันคำต่อคำ (verbatim information) จะถูกสะสมไว้ นั่นคือ เมื่อเราอ่านข้อความนี้เราจะจำหลักการ ไม่ใช่จำทุกตัวอักษร ต่อมา เมื่อเราต้องการระลึกถึงเนื้อหาที่เราได้อ่าน เราจะดึงความทรงจำนั้นมา และอธิบายด้วยคำพูดของเราเอง แต่อย่างไรก็ตาม อาจมีการจำข้อมูลที่ต่อเนื่องกันคำต่อคำ นั้นเพราะกระบวนการจำข้อมูลต่าง ๆ สามารถทำให้เกิดขึ้นได้ ด้วยลำดับ ขั้นตอนอย่างน้อย 2 ระยะด้วยกัน คือ ความจำระยะสั้น (short-term memory) และความจำระยะยาว (long-term memory) โดยความจำระยะสั้นจะกินเวลาในการจำได้อยู่ในช่วงไม่กี่วินาทีไปจนถึงหลายชั่วโมง และความจำระยะยาวสามารถจำได้ตั้งแต่หลายวันไปจนถึงหลาย ๆ ปี กระบวนการที่ทำให้เกิดการเพิ่มพูนความจำในระดับความจำระยะสั้นให้เป็นความจำระยะยาว เป็นการรวมเข้าเป็นหน่วยเดียวกันของความจำ หรือการตอกย้ำความจำ หรือกระบวนการเกิดความจำ (memory consolidation process)



รูปที่ 6.54 ระยะเวลาที่มนุษย์สามารถจำได้ ในชั้นความจำที่ระดับต่าง ๆ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Psychestudy, n.d.)

การทำให้ความจำระยะสั้นถูกนำไปเก็บไว้เป็นความจำระยะยาว เป็นการรวมเข้าเป็นหน่วยเดียวกัน (consolidation) เกิดขึ้นในสมองส่วนฮิปโปแคมปัสทั่วโลก คือ การนอนจะทำให้เกิดสภาพพลาสติกของการประสานประสาท (synaptic plasticity) และศักยภาพระยะยาว (late long term potentials, LTP) โดยมีผลมาจากการทำงานของเยื่อหุ้มเซลล์หลังจุดประสานประสาทจะมีการไหลเข้ามาของไอออนแคลเซียม ( $Ca^{2+}$  influxed) เข้าสู่เซลล์ ส่งผลให้มีการเคลื่อนที่ของตัวรับกลูตาเมต (คือแอลเอ็มพีเอ: alpha-amino-3-hydroxyl-5-methyl-4-isoxazole-propionate, AMPA และเอ็นเอ็มดีเอ: N-methyl-D-aspartate receptor, NMDA) เข้ามาแทรกที่เยื่อหุ้มเซลล์ ทำให้จับกับกลูตาเมตได้ดีขึ้น ส่งผลให้มีการสร้างโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับการประสานประสาทขึ้นมาใหม่ ผลที่ตามมา คือ

1. ขนาดของเยื่อหุ้มเซลล์หลังจุดประสานประสาทจะใหญ่ขึ้น และ
2. มีการแตกกิ่งของเยื่อหุ้มปลายเซลล์ (multiple spine bouton)

ทั้ง 1) และ 2) ทำให้รูปร่างของเยื่อหุ้มเซลล์หลังจุดประสานประสาทเปลี่ยนไปเรียกว่า สภาพพลาสติกของการประสานประสาท ส่งผลให้พื้นที่ และโปรตีนในการประสานประสาทมากขึ้น และส่งผลให้

3. มีการนำกระแสประสาทได้นานขึ้น ที่เรียกว่า ศักยภาพระยะยาว

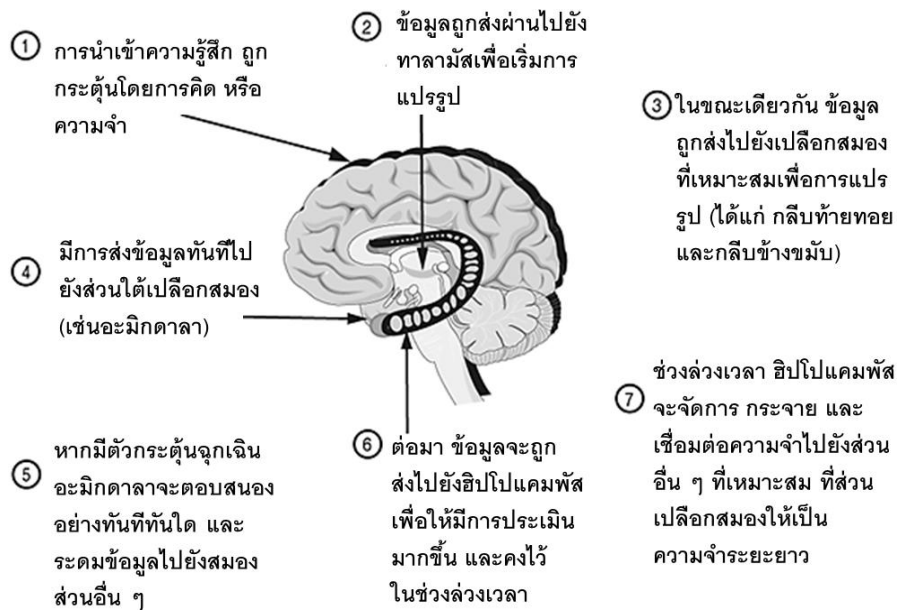
การเก็บความรู้ไว้ในรูปความจำนี้จะไม่ถูกใช้หากไม่มีการรื้อฟื้น และถูกใช้เป็นประจำในอนาคต ปัจจุบันมีการเสนอหลักการใหม่เกี่ยวกับความจำ คือ ความจำใช้งาน (working memory) หรือที่เรียกว่า กระดานดำของจิตใจ (blackboard of the mind) ความจำในส่วนใช้งานนี้ เป็นความจำระยะสั้น ทำให้เกิดการเปรียบเทียบข้อมูล รับความรู้สึกที่เข้ามาในปัจจุบันที่มีความเกี่ยวข้องกับความรู้ หรือสิ่งที่เคยประสบมาในอดีต จากนั้น มีการจัดการข้อมูลทั้ง 2 เหตุการณ์ ทำให้สามารถวางแผนงาน หรือการปฏิบัติต่าง ๆ ที่จะเกิดขึ้นได้ล่วงหน้า โดยอาศัยเหตุการณ์ปัจจุบันควบคู่ กับประสบการณ์ในอดีตมาใช้ในการทำงาน

ความรู้ใหม่ที่รับเข้ามาในช่วงแรกจะอยู่ในรูปของความจำระยะสั้น ซึ่งสมองจะมีความสามารถในการจัดเก็บได้จำกัด โดยข้อมูลที่รับมาในรูปของความจำระยะสั้นนี้จะถูกจัดการได้ 2 ทิศทาง คือ

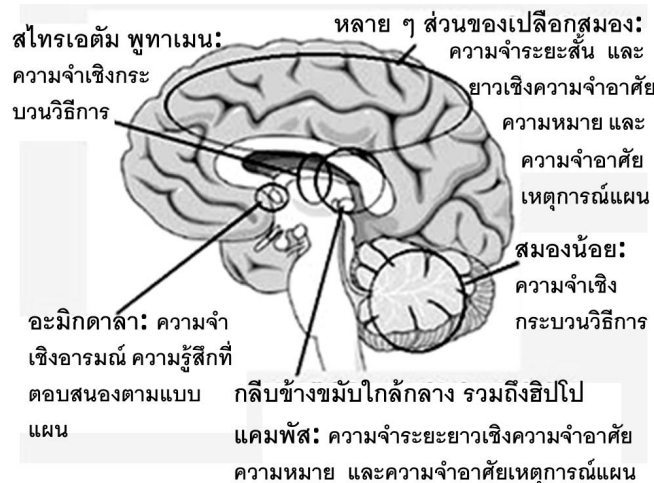
1. ถูกลืมน (forgotten) ไปอย่างรวดเร็ว (เช่นการลืมนหมายเลขโทรศัพท์ หลังจากที่เราอ่าน และหมุนหมายเลขนั้นเพื่อโทรออกเรียบร้อยแล้ว) หรือ



2. ถูกเปลี่ยนให้อยู่ในรูปของความจำที่ถาวรขึ้นเป็นความจำระยะยาว (long-term memory) ผ่านกระบวนการฝึกฝน หรือการปฏิบัติที่กระตือรือร้น (active practice)



รูปที่ 6.55 กระบวนการเกิดความจำ (ที่มา: ดัดแปลงจาก Jensen, 2005)

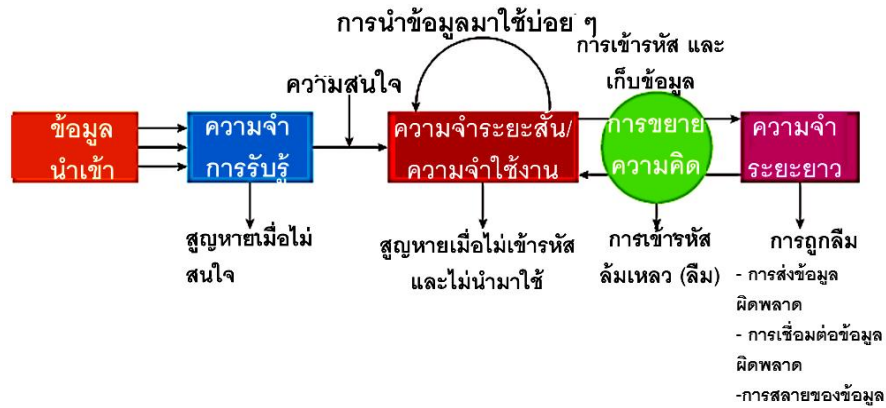


รูปที่ 6.56 ตำแหน่งต่าง ๆ ที่เก็บความจำต่างชนิดกัน (ที่มา Kumar, 2015)

การนำความจำระยะสั้นที่ได้รับเข้ามาใหม่ ๆ มาใช้บ่อย ๆ สามารถทำให้เกิดการตอกย้ำ หรือการเกิดความจำระยะยาว (long-term memory consolidation) ได้ (นั่นคือเมื่อเราเรียบอ่านหนังสือก่อนสอบ การทำงาน และข้อมูลของความจำระยะยาวจะไม่ดี) ความสัมพันธ์ และรูปแบบการทำงานเพื่อให้เกิดความจำนี้ เปรียบได้กับการล้างฟิล์มรูปถ่าย เมื่อเราทำการล้างรูปซึ่งเทียบได้กับความจำระยะสั้น ที่สามารถจะเลื่อนรางได้อย่างรวดเร็วหากไม่ได้แช่น้ำยาเคมีที่เพิ่มความคงทนของรูป (เปรียบว่า น้ำยาเคมีที่เพิ่มความคงทนของรูป (fixative) คือ กระบวนการเกิดความจำ) ที่ยิ่งเราแช่น้ำยาเคมีที่เพิ่มความคงทนของรูปนาน ความทรงจำก็จะอยู่ได้นานขึ้น และในบางครั้งจะมีเพียงบางความจำเท่านั้นที่จะถูกเก็บสะสมไว้ ในขณะที่บางเรื่องถูกขับออกไป นั่นคือ ข้อมูลที่เราสนใจ และถูกรื้อฟื้นมาใช้บ่อย ๆ จะถูกตรึงไว้ให้กลายเป็นความจำในระยะยาว ส่วนพวกที่ไม่น่าสนใจ จะถูกขับออกไปอย่างรวดเร็ว

ความจำระยะสั้นจะมีความจุภายในสมองที่จำกัด ในสัตว์มีกระดูกสันหลังจะมีความจุที่แตกต่างกันอยู่ประมาณ 7-10 จุด นั่นคือ สัตว์มีกระดูกสันหลังจะจำสิ่งต่าง ๆ ในระยะสั้น ๆ ได้ 7-10 อย่าง (ให้ลองนึกถึงหมายเลขต่าง ๆ เร็ว เช่นหมายเลขโทรศัพท์ เราจะนึกได้ไม่กี่หมายเลข)

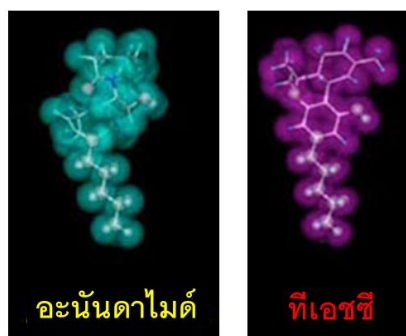
ความจุของส่วนความจำระยะยาวในส่วนความจำเชิงประกาศระยะยาว (long-term declarative memory) มีพื้นที่จัดเก็บมากกว่าความจำระยะสั้นมาก ข้อมูลหลากหลายที่จัดเป็นความจำระยะยาวเชิงประกาศจะมีเส้นทางนำส่งไปยังสมองแล้วถูกแปรรูป (process) และประมวลข้อมูล (codified) จากนั้น จะถูกนำไปเก็บไว้ที่ส่วนของสมองที่จุดเชื่อมต่อ (conjunction) กับความจำอื่น ๆ ที่มีรูปแบบคล้าย ๆ กัน ความจำได้เกี่ยวกับการมองเห็น (visual memories) จะถูกเก็บแยกออกจากความจำได้เกี่ยวกับการได้ยิน (auditory memories) การเก็บที่ขยายไปไว้หลายส่วน และมีความแตกต่างกันของรูปแบบความจำนี้ มีความสะดวกในการสืบค้นข้อมูลเมื่อต้องการนำมาใช้ในอนาคต



รูปที่ 6.57 วิธีของข้อมูลที่จะเกิดเป็นการจำได้ และการลืม (ที่มา: ดัดแปลงจาก Craik และ Lockhart, n.d.)

เนื่องจากความจำระยะยาวมีพื้นที่เก็บที่ค่อนข้างกว้าง ทำให้การรื้อฟื้นข้อมูลจากหน่วยเก็บความจำระยะยาวเชิงประกาศค่อนข้างจะใช้เวลานานกว่าการหาข้อมูลเกี่ยวกับความจำระยะสั้น การจำได้ (remembering) คือ กระบวนการที่มีการดึง หรือกู้เอาข้อมูลความจำที่จำเพาะจากพื้นที่เก็บภายในสมองออกมา ส่วนการลืม (forgotten) คือ การไร้ความสามารถในการดึงเอาข้อมูลที่เก็บไว้ในสมองออกมาใช้ ข้อมูลที่หายไปจากส่วนเก็บของความจำระยะสั้นจะเรียกได้ว่า มีการลืมโดยสมบูรณ์ หรือถาวร (permanently forgotten) ส่วนข้อมูลที่สูญหายไปจากหน่วยความจำระยะยาว มักจะถูกลืมเพียงระยะเวลาหนึ่ง ความจำระยะสั้นที่ถูกลืมนั้น มีความสำคัญตรงที่ทำให้มีการสร้างห้องว่างเพื่อใช้สำหรับการเก็บข้อมูลใหม่ มีเหตุการณ์ที่พิสูจน์ว่า ความจำระยะสั้นจะถูกลบออกอย่างรวดเร็วจากพื้นที่สมอง โดยการประสานงานของเซลล์ประสาทตัวกล้ำสัญญาณในสมอง (neuromodulators) ที่เกี่ยวข้องกับการหลงลืม หนึ่งในกลุ่มของเซลล์ประสาทตัวกล้ำสัญญาณที่สำคัญเกี่ยวกับการลบข้อมูลระยะสั้น คือ อะนันดาไมด์ (anandamide) (อ่านออกเสียงว่า อะนันดาไมด์ (anandamide) ก็ได้) ที่ทำหน้าที่ในการตั้งใหม่ (reset) ให้กับเซลล์ประสาทเพื่อให้มีลักษณะไม่คงที่ (unpotentiated state) โดยเฉพาะภายหลังการเผชิญกับความเครียด

ส่วนประกอบในกัญชาที่ชื่อว่า เทตระไฮโดรแคนนาบินอล (tetrahydrocannabinol, THC) มีสมบัติเป็นตัวทำการอะนันดาไมด์ (anandamide agonist) ส่งผลต่อความจำระยะสั้น สารอื่นที่พบว่ามีสมบัติคล้ายกับอะนันดาไมด์ ได้แก่ ซ็อกโกเลต



รูปที่ 6.58 โครงสร้างของอะนันดาไมด์ และเทตระไฮโดรแคนนาบินอล (ที่มา: ดัดแปลงจาก www.drugabuse.gov)



รูปที่ 6.59 กลไกการออกฤทธิ์ของสารส่งผ่านประสาทในสมอง (ที่มา: ดัดแปลงจาก Andrew, 2016)

รอยความจำ (memory tracts) พบได้ในหลายส่วนในสมองของสัตว์มีกระดูกสันหลัง ทั้งนี้ การจำได้ไม่มีศูนย์ความจำ (memory center) โดยเฉพาะ ในทางตรงกันข้าม เซลล์ประสาทที่เกี่ยวข้องกับเรื่องของความจำพบกระจายไปทั่วทั้งส่วนใต้เปลือก และเปลือกสมอง โดยส่วนที่ได้ชื่อว่าเกี่ยวข้องกับความจำ ได้แก่ ฮิปโปแคมปัส และส่วนต่าง ๆ ในระบบลิมบิก รวมถึงโครงสร้างที่มีความเกี่ยวข้องกับความจำในสมองส่วนใกล้กลางกลีบขมับ (medial temporal lobes) เปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้า (prefrontal cortex) สมองน้อย และส่วนอื่น ๆ บนเปลือกสมอง

**ฮิปโปแคมปัส และความจำเชิงประกาศ (the hippocampus and declarative memories)**

ฮิปโปแคมปัสเป็นโครงสร้างยาว มีรูปร่างคล้ายม้าน้ำ ตั้งอยู่ตรงกลางสมองส่วนกลีบขมับ อยู่ในระบบลิมบิกทำหน้าที่สำคัญในการประมวล หรือรวมสัญญาณข้อมูลที่เกิดจากการกระตุ้นมากมาย ให้กลายเป็นความจำระยะสั้น และมีการรวมเข้าเป็นหน่วยเดียวกันของความจำให้กลายเป็นความจำระยะยาว โดยเชื่อกันว่า ความจำระยะยาวที่ถูกสร้างภายในฮิปโปแคมปัสจะอยู่ภายในส่วนนี้เพียงชั่วคราว ก่อนที่จะถูกขนถ่ายไปเก็บไว้ในส่วนอื่นของเปลือกสมองเป็นการถาวร

การเปลี่ยนแปลง และจัดเก็บความจำระยะยาวให้เป็นความทรงจำใช้งานนั้น เชื่อกันว่า เกิดจากการทำหน้าที่ของเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้า ในขณะที่ฮิปโปแคมปัส และส่วนที่อยู่รอบ ๆ มีบทบาทต่อความจำเชิงประกาศ ซึ่งเป็นความจำที่เกี่ยวข้องกับข้อเท็จจริงที่จำเพาะ และเหตุการณ์ที่เป็นผลเนื่องจากประสบการณ์หนึ่ง ๆ

**สมองน้อย กับความจำเชิงกระบวนการ (the cerebellum and procedural memories)**

สมองน้อยมีบทบาทตรงกันข้ามกับฮิปโปแคมปัส และส่วนข้าง ๆ ที่ดูแลเกี่ยวกับความจำเชิงประกาศ เพราะสมองน้อย และเปลือกสมองส่วนที่อยู่ข้างเคียง อย่างเปลือกสมองสั่งการปฐมภูมิ เปลือกสมองรับความรู้สึกทางกาย และพื้นที่แปลสัญญาณการมองเห็น ล้วนมีบทบาทสำคัญในการเสริมสร้างความจำเชิงกระบวนการ (procedural memories) เกี่ยวข้องกับทักษะการเคลื่อนไหว (motor skills) ที่เกิดมาจากการฝึกฝนซ้ำ ๆ อย่างต่อเนื่อง โดยเปลือกสมองส่วนที่มีความสำคัญต่อความจำด้านนี้ จะมีเส้นประสาทสั่งการของระบบรับความรู้สึกที่จำเพาะ (specific motor of sensory system) ที่เกี่ยวข้องกับทักษะที่ต้องทำเป็นประจำอย่างต่อเนื่อง ดังที่ได้กล่าวไปแล้วข้างต้นว่า การเรียนรู้ที่เกี่ยวข้องกับพฤติกรรมเคลื่อนไหวร่างกายจะมีส่วนของสมองขั้นสูงมาควบคุม

การเริ่มต้นทำงานด้วย (ได้แก่ กลีบหน้าผาก และเปลือกสมองก่อนสั่งการ หรือเปลือกสมองพรีมอเตอร์) แต่หลังจากนั้นเป็นการทำงานต่อโดยศูนย์ควบคุมด้านล่าง (lower center) ที่ได้เรียนรู้รายละเอียดคำสั่งเกี่ยวกับการเคลื่อนที่แล้ว

**กลไกระดับโมเลกุลที่เกี่ยวข้องกับความจำระยะสั้น และระยะยาว (short-term and long-term memory involve different molecular mechanisms)**

ความจำใช้งาน (working memory) เกิดจากกันทำงานอย่างสอดคล้องกันของเซลล์ในส่วนเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้า ซึ่งเป็นส่วนที่ไม่เพียงทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการเก็บข้อมูลที่เกิดขึ้นในปัจจุบันเป็นการชั่วคราวเท่านั้น แต่ยังเป็นสมองส่วนสำคัญที่ช่วยในการจัดการ และประมวลผลข้อมูลที่เกี่ยวข้องกับการวางแผน (planning) การแก้ไขปัญหา (problem-solving) และจัดการประสานงานในกิจกรรมต่าง ๆ (organizing activities) โดยเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้าจะเป็นส่วนที่ขนส่งข้อมูลการทำงานที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการคิด และเหตุผลที่มีความซับซ้อนนี้ไปประสานกับส่วนที่รับรู้ความรู้สึกอื่น ๆ ภายในสมองที่เชื่อมต่อกับเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้า ผ่านทางการเชื่อมต่อของระบบประสาท (neuronal connection) นักวิทยาศาสตร์ได้ศึกษาพบส่วนเก็บข้อมูล (storage bins) มากมายในสมองส่วนเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้าของไพรเมท ซึ่งการสะสมข้อมูลในสมองส่วนนี้จะขึ้นกับเหตุการณ์ หรือการได้รับข้อมูลที่พบได้โดยปรกติตามวิถีชีวิต เช่นความจำใช้งานจะเกี่ยวข้องกับสมองส่วนเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้าตำแหน่งใดตำแหน่งหนึ่งเป็นการชั่วคราว โดยจะมีความแตกต่างกันของตำแหน่งที่เกี่ยวข้องกับการได้ยิน (auditory cues) หรือส่วนที่เกี่ยวข้องกับการมองเห็นรูปทรงของวัตถุ (object's appearances of visual cues)

เมื่อหาคำตอบว่า ส่วนที่ควบคุมเกี่ยวกับความจำอยู่ที่ไหนแล้ว นักวิทยาศาสตร์ได้ทำการศึกษาต่อไปว่า สมองเก็บข้อมูลให้เกิดเป็นความจำได้อย่างไร และแม้ว่า จะมีข้อมูลการศึกษาทางจิตวิทยาเกี่ยวกับความจำมากมาย แต่ข้อมูลที่ลึกลงไปถึงระดับเซลล์มีน้อยมาก ทั้งนี้ เนื่องจากบางครั้งการเปลี่ยนแปลงนั้นมีผลในวงจรของเซลล์ประสาทที่อยู่ภายในสมอง แล้วส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางด้านพฤติกรรมภายหลังจากสัตว์ได้ผ่านกระบวนการเรียนรู้แล้ว ความจำในเรื่องหนึ่ง ๆ ไม่ได้เกิดจากการทำงานของเซลล์ประสาทเพียงเซลล์เดียว แต่เกิดจากการทำงานส่งสัญญาณประสาทผ่านการประสานประสาทมากมาย จนเกิดการเปลี่ยนแปลงในตาข่ายประสาท (neuronal network) นั้น นอกจากนี้ ยังพบความแตกต่างของการเก็บข้อมูลความจำระยะสั้น และความจำระยะยาว โดยความจำระยะสั้น จะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงชั่วคราวที่จุดประสานประสาทที่มีอยู่ก่อน (pre-existing synapses) ที่บริเวณเปลือกสมอง ทำให้เกิดการหลังของสารส่งผ่านประสาทที่จะไปกระตุ้นวิถีประสาทที่ทำหน้าที่ตอบสนองต่อสัญญาณการกระตุ้นเพิ่มขึ้นเป็นระยะหนึ่ง ส่วนความจำระยะยาวจะมีการเปลี่ยนแปลงของหน้าที่ และโครงสร้างระหว่างเซลล์ประสาทที่มีอยู่ก่อน (existing neurons) ในสมองเป็นการถาวร

### 1. การเปลี่ยนแปลงการทำงานชั่วคราวที่จุดประสานประสาทของความจำระยะสั้น

ในการศึกษากลไกของสมองต่อความจำระยะสั้น ได้มีหลักการที่เผยแพร่ออกมา เช่นหลักของครอกท์ (Krogh principle) ซึ่งต่อมาได้ถูกทดลองต่อโดยคณะของเอริก แคนเดล (Eric Kandel) โดยคณะของแคนเดลได้ทำการทดลองในกระต่ายทะเล (Aplysia spp.) ซึ่งเป็นสัตว์ทะเลที่มีเซลล์ประสาทขนาดใหญ่ ในขณะที่ระบบประสาทกลับมีขนาดเล็ก (ประกอบด้วย เซลล์ประสาทประมาณ 20,000 เซลล์) ทำให้สามารถติดตามการทดลองได้ง่าย นอกจากนี้ กระต่ายทะเลยังมีพฤติกรรมที่แสดงออกอย่างง่ายภายหลังการเรียนรู้ ทำให้เป็นสัตว์ที่ใช้ในการทดลองเกี่ยวกับพฤติกรรมในอุดมคติ ผลที่ได้จากการทดลองทำให้สามารถแบ่งความจำระยะสั้นออกเป็น 2 รูปแบบ คือ

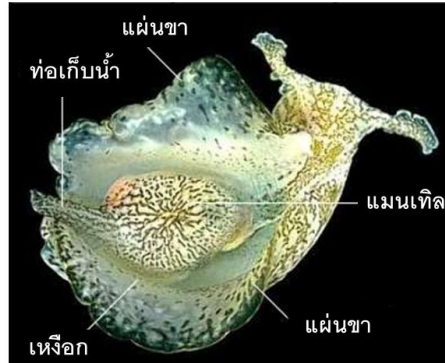
- 1) ความเคยชิน (habituation) และ
- 2) การไวต่อตัวกระตุ้น (sensitization)

ซึ่งเป็นความสามารถที่เกิดกับการเปลี่ยนแปลงโปรตีนที่เยื่อหุ้มเซลล์ของปลายประสาทก่อนจุดประสานประสาทของเซลล์จำเพาะที่นำข้อมูลเข้า (specific afferent neurons) ที่แตกต่างกัน การเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงของการหลังสารส่งผ่านประสาท

แคนเดล และคณะ ได้ทำการศึกษารีเฟล็กซ์ถอยส่วนของร่างกายหนีออกจากอันตราย (defensive withdrawal reflex) ของกระต่ายทะเล (sea hare, Aplysia californicus) ซึ่งมีความคล้ายคลึงกับรีเฟล็กซ์การหนีเพื่อปกป้องตัวเอง (defense escapes) และรีเฟล็กซ์ถอยส่วนของร่างกายหนีออกจากอันตรายในสัตว์มีกระดูกสันหลังโดยในหอย (mollusk) เหล่านี้ จะมีช่องแมนเทิล (mantle cavity) ทำหน้าที่ในการหายใจ ที่คลุมส่วนของเหงือกไว้

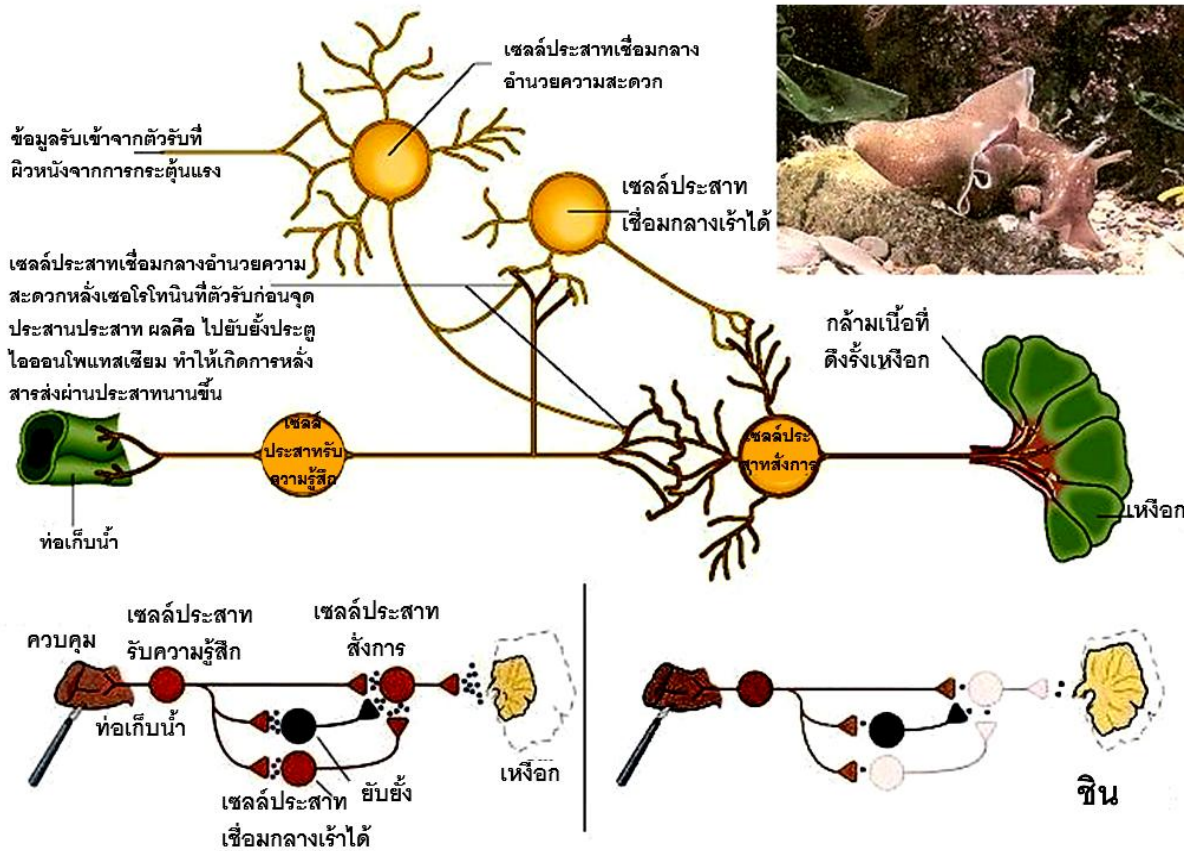


โดยรอบ ๆ ช่องนี้จะถูกล้อมรอบด้วยแมนเทิลเชลฟ์ (mantle shelf) ที่มีจุดสิ้นสุดอยู่ที่ท่อเก็บน้ำ (siphon) เมื่อท่อเก็บน้ำ หรือแมนเทิลเชลฟ์ถูกระตุ้นโดยการสัมผัส ท่อเก็บน้ำ หรือแมนเทิลเชลฟ์จะรีบทตัวกลับเข้าไปในช่องแมนเทิลภายในเปลือกอย่างรวดเร็ว นั่นคือ มีการตอบสนองของเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้า (afferent neurons หรือ presynaptic neurons) อันเนื่องจากการกระตุ้นสัมผัสที่ท่อเก็บน้ำ หรือแมนเทิลเชลฟ์ต่อไปยังเซลล์ประสาทแสดงผล ที่ควบคุมการหดตัวของเหงือกได้โดยตรง จากนั้นรีเฟล็กซ์จะมีการปรับปรุงโดยประสบการณ์ได้ 2 ทิศทาง



รูปที่ 6.60 โครงสร้างที่ใช้ในการหายใจของกระต่ายทะเล (ที่มา: ดัดแปลงจาก Rudman, 2004)

1.1 ความเคยชิน (habituation) เป็นการลดการตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นเหมือนเดิมที่เข้ามากระตุ้นซ้ำ ๆ โดยไม่เกิดทั้งการได้รับรางวัล และการถูกลงโทษให้แก่หอย หอยจึงเกิดความเคยชินเมื่อท่อเก็บน้ำ หรือแมนเทิลเชลฟ์ถูกระตุ้นซ้ำ ๆ ทำให้หอยเรียนรู้ที่จะเพิกเฉยต่อสิ่งกระตุ้นที่ไม่ต่างจากเดิม ทำให้ไม่มีการตอบสนองโดยการหดเหงือกอีกต่อไป (ตัวอย่างของสิ่งกระตุ้นตามธรรมชาติของกระต่ายทะเลนี้ คือ คลื่นในมหาสมุทร)

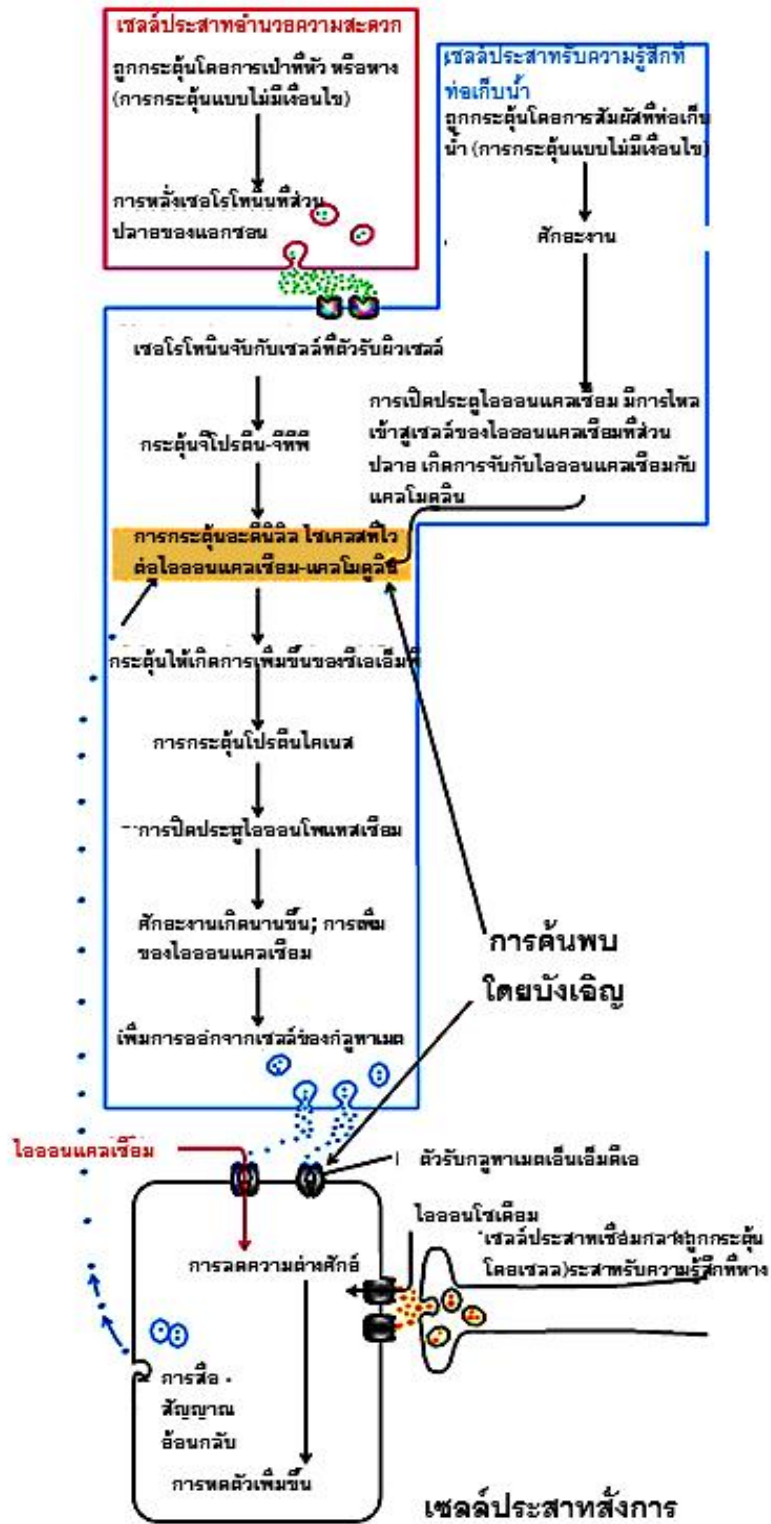


รูปที่ 6.61 การเรียนรู้เกี่ยวกับความเคยชินของกระต่ายทะเล (*Aplysia* spp.) (ที่มา ดัดแปลงจาก CidpUSA.org, n.d.)

กลไกของความเคยชินนั้นถูกค้นพบว่า การกระตุ้นซ้ำ ๆ จะนำไปสู่การปิดประตูไอออนแคลเซียม ทำให้การเคลื่อนที่ของไอออนแคลเซียมที่เคลื่อนเข้าสู่ส่วนปลายเซลล์ก่อนจุดประสานประสาทลดลง ทำให้ปริมาณของสารส่งผ่านประสาทที่หลั่งออกมาลดลง เมื่อเกิดภาวะดังกล่าว ศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ของเซลล์หลังจุดประสานประสาทเองก็จะลดลงกว่าปกติ ทำให้พฤติกรรมที่เกิดเพื่อตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นที่มากระตุ้นเซลล์ก่อนจุดประสานประสาทลดลง ทำให้การหดหนีของเหงือก (gill withdrawal) มีน้อยลง หรืออาจหายไปเลย โดยสัตว์เรียนรู้ที่จะเพิกเฉยต่อการกระตุ้น และหลังจากมีการกระตุ้นแล้ว 10-15 ครั้ง สัตว์จะแสดงให้เห็นถึงการลดลงของระดับการตอบสนองอย่างเห็นได้ชัด นั่นคือ ความจำที่เกี่ยวกับความเคยชินของกระต่ายทะเลจะถูกเก็บไว้ในรูปของการปรับตัวของประตูไอออนแคลเซียมเมื่อไม่มีการกระตุ้นต่อ การตอบสนองที่ลดลงนี้จะคงอยู่นานหลายชั่วโมง การตอบสนองของการประสานประสาทที่พบในกระต่ายทะเลนี้ ยังพบในสัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำ และกุ้งเคยพิชเช่นกัน นั่นชี้ว่า การเปลี่ยนแปลงของประตูไอออนแคลเซียมน่าจะเป็นกลไกปกติที่ทำให้เกิดความเคยชิน แม้ว่า ในสัตว์ที่มีพัฒนาการสูงขึ้น ซึ่งมีการเพิ่มของเซลล์ประสาทตัวกลางที่ทำให้เกิดการกระตุ้นที่ซับซ้อนขึ้น จึงเป็นที่เชื่อได้ว่า ความเคยชินน่าจะเป็นรูปแบบของการเรียนรู้ที่สามัญที่สุดในสัตว์ทุกชนิด โดยสัตว์เรียนรู้ที่จะเพิกเฉยต่อตัวกระตุ้นที่ไม่มีความแตกต่างใด ๆ ที่เข้ามากระตุ้นซ้ำ ๆ ทำให้สัตว์ไม่ต้องเพ่งเล็งต่อสิ่งที่มากระตุ้นซึ่งไม่มีความสำคัญ และให้ความสนใจเฉพาะสิ่งที่สำคัญ

**1.2 การไวต่อตัวกระตุ้น (sensitization)** เป็นการเพิ่มความไวต่อตัวกระตุ้นที่มีระดับอ่อน ๆ ที่เกิดตามหลังการกระตุ้นที่รุนแรง หรือถูกกระตุ้นด้วยตัวกระตุ้นที่มีอันตราย (strong or noxious stimulus) การไวต่อตัวกระตุ้นเป็นรูปแบบการเรียนรู้ที่มีความซับซ้อนเกิดในกระต่ายทะเล เมื่อส่งกระแสไฟฟ้าไปยังส่วนหางของหอยแล้วทำการสัมผัสเบา ๆ ที่ท่อเก็บน้ำ หรือกระตุ้นส่วนหางด้วยกระแสไฟฟ้าอีกรอบหนึ่ง (เหตุการณ์ที่หอยสามารถพบได้ในธรรมชาติ คือ การที่ปลามาตอดที่ส่วนหาง) จากนั้น หอยจะหดเหงือกกลับเข้าไปในเปลือกอย่างรวดเร็ว แม้จะได้รับการกระตุ้นอย่างเบา ที่ก่อนหน้านี้ไม่ถูกตอบสนองเมื่อได้รับการกระตุ้น นั่นคือ สัตว์รับรู้ว่าจะบางครั้งสิ่งที่เป็นอันตรายต่อมันจริง ๆ อาจไม่ต้องมาในรูปแบบที่รุนแรง

กลไกที่ทำให้เกิดความไวต่อการกระตุ้น ในกระต่ายทะเลมีผลมาจากการเปลี่ยนแปลงของประตูไอออน เช่นเดียวกับการเกิดความเคยชิน แต่เป็นคนละชนิด และมีกลไกการทำงานที่ต่างกัน นั่นคือ มีการไหลออกของไอออนแคลเซียมจากส่วนปลายของเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาท ส่งเสริมให้เกิดการไวต่อการกระตุ้น โดยตัวรับความเจ็บปวด (nociceptors) ตรงส่วนหาง ที่เชื่อมต่อกับส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับความรู้สึกที่เกี่ยวข้องกับรีเฟล็กซ์ก่อนจุดประสานประสาท วิธีการหดตัวของเหงือกเพื่อหนีสิ่งที่เป็นอันตราย (gill withdrawal reflex pathway) จะถูกกระตุ้นโดยการช็อกไฟฟ้า ทำให้การหลั่งของสารส่งผ่านประสาทเพิ่มมากขึ้น ทำให้มีการเพิ่มศักย์เยื่อหุ้มเซลล์ประสาทตัวรับหลังจุดประสานประสาท (postsynaptic potentials, EPSP) เป็นอย่างมากในเซลล์ประสาทสั่งการ ทำให้เกิดการตอบสนองโดยหดตัวของเหงือกอย่างรวดเร็ว นั่นคือ การไวต่อตัวกระตุ้นไม่ได้มีผลโดยตรงต่อประตูไอออนแคลเซียมก่อนจุดประสานประสาท แต่ในทางตรงกันข้าม กลับไปมีผลเพิ่มการออกจากไอออนแคลเซียมของเซลล์ประสาทนำความรู้สึกเข้าก่อนจุดประสานประสาท ทำให้มีการหลั่งของสารส่งผ่านประสาทออกจากส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับความรู้สึก นั่นคือ การไวต่อความรู้สึกทำให้เกิดการตอบสนองในระดับโมเลกุลที่ซับซ้อนกว่า การตอบสนองในรูปแบบนี้เริ่มจากการกระตุ้นที่ส่วนหางของหอยด้วยตัวกระตุ้นแบบไม่มีเงื่อนไข (unconditioned stimulus) มีทั้งการกระตุ้นแบบซ้ำ ๆ การกระตุ้นคู่ (paired stimulation) ด้วยการกระตุ้น ทั้งส่วนท่อเก็บน้ำ หรือแมนเทิลเซลล์ ซึ่งจัดเป็นตัวกระตุ้นแบบมีเงื่อนไข (conditioned stimulus) พบว่าการกระตุ้นแบบมีเงื่อนไขจะส่งผลให้เกิดการตอบสนองเพียงเล็กน้อย ในขณะที่การตอบสนองแบบไม่มีเงื่อนไขทำให้เกิดการตอบสนองอย่างรุนแรง หลังจากหอยได้เปรียบเทียบรูปแบบการกระตุ้นทั้ง 2 ชนิด การตอบสนองโดยการหดตัวของเหงือกหลังการกระตุ้นที่ท่อเก็บน้ำมีในระดับที่สูงกว่า นั่นคือ การเรียนรู้ และความจำในรูปแบบนี้มีการใช้ตัวกระตุ้นแบบมีเงื่อนไข ที่มีผลต่อการกระตุ้นแบบไม่มีเงื่อนไข เมื่อใช้ระยะเวลาในการกระตุ้นจำกัดเพียง 0.5 วินาที เหตุการณ์ทางชีวเคมีที่เริ่มเกิดขึ้นในเซลล์ประสาทรับความรู้สึก จะส่งผลให้เกิดการหลั่งสารส่งผ่านประสาท (เซโรโทนิน) จากเซลล์ประสาทตัวกลางสัญญาณ (modulatory neuron)



รูปที่ 6.62 วงจรความเคยชิน และการไวต่อตัวกระตุ้น (ที่มา: ดัดแปลงจาก CidpUSA.org, n.d.)

ทั้งนี้ สามารถสรุปเหตุการณ์ที่เกิดขึ้นในกระบวนการที่ทำให้เกิดความไวต่อการกระตุ้นได้ ดังนี้

1. ศักยะงานเดินทางมาถึงส่วนปลายของเซลล์ประสาทรับความรู้สึก ภายในเวลา 0.5 วินาที ผ่านวิถีตัวรับความปวด การกระตุ้นนี้จะทำให้เกิดการหลั่งเซโรโตนินของเซลล์ประสาทตัวกล้ำสัญญาณ
2. เซโรโตนินจับกับตัวรับที่จำเพาะในเซลล์ประสาทรับความรู้สึก กระตุ้นอะดีนิลิลไซคลเอส และสร้างซีเอเอ็มที จากเอทีพี

3. ทำให้ซีเอเอ็มพีฟิงโปรตีนไคเนส (cAMP-dependent protein kinase) ถูกกระตุ้น
4. เกิดกระบวนการเติมหมู่ฟอสเฟตของประตูดิโอออนโพแทสเซียมโดยโปรตีนไคเนส ทำให้ไอออนโพแทสเซียมออกจากเซลล์น้อยลง ทำให้เกิดศักยะงานนานขึ้น มีการเปิดประตูดิโอออนแคลเซียมค้ำนานกว่าปกติ
5. มีการเพิ่มขึ้นของการไหลเข้าเซลล์ของไอออนแคลเซียม ทำให้การหลั่งสารส่งผ่านประสาทของเซลล์ประสาทรับความรู้สึกเพิ่มมากขึ้น

6. ไอออนแคลเซียมกระตุ้นการทำงานของพวกโปรตีนแคลโมดูลิน ซึ่งเป็นตัวการที่สำคัญในการกระตุ้นให้เกิดการสร้างซีเอเอ็มพีจากอะดีนิลไซคลเอสเพิ่มขึ้น

7. ระยะเวลาของศักยะงานเพิ่มขึ้น 20% ส่งผลให้การหดตัวของเหงือกเพิ่มมากขึ้น

สิ่งที่น่าสนใจ คือ การเรียนรู้ที่มีรูปแบบต่างกันนี้มีผลมาจากการกระตุ้นที่ตำแหน่งเดียวกัน คือ การประสานประสาทระหว่างเส้นใยนำความรู้สึกที่ท่อเก็บน้ำ (siphon afferent) และเส้นใยนำความรู้สึกออกไปยังเหงือก (gill efferent) ในทิศทางที่ตรงกันข้ามกัน คือ ความเคยชินทำงานโดยมีการกดกิจกรรมของการประสานประสาท แต่ การไวต่อสิ่งกระตุ้น เกิดจากการกระตุ้นจุดประสานประสาท

ดังนั้น เส้นทางการประสานประสาทอาจจะถูกขัดขวาง (เกิดความชิน) หรือถูกกระตุ้นเพิ่ม (เกิดความไวรับ) ในช่วงที่มีการเรียนรู้อย่างง่าย ๆ ความเคยชินที่เกิดในกระต่ายทะเลจะยังคงอยู่นับชั่วโมง เช่นเดียวกับความจำในแง่ที่ไวต่อการกระตุ้น ซึ่งเป็นช่วงเวลาที่ใช้สำหรับการลดระดับซีเอเอ็มพี ให้เหลืออยู่ในช่วงปกติ อย่างไรก็ตาม หากการใช้ตัวกระตุ้นที่มีอันตราย (noxious stimuli) โดยการช็อกไฟฟ้าที่ส่วนหางของกระต่ายทะเล 4-5 ครั้ง ต่อเนื่องกัน จะทำให้กระต่ายทะเลเกิดความทรงจำเกี่ยวกับการไวต่อตัวกระตุ้นได้นานเป็นวันจนกระทั่งหลายวัน ซึ่งปรากฏการณ์นี้รู้จักกันในชื่อของ ศักยภาพระยะยาว เป็นกลไกการทำงานที่ทำให้มีการเพิ่มความแข็งแรง และระยะเวลาในการกระตุ้นเซลล์ประสาทที่จุดประสานประสาทในช่วงเวลาสั้น ๆ แต่มีการกระตุ้นซ้ำ ๆ ทำให้การทำงานของสารส่งผ่านประสาทเกิดได้นานขึ้น การเกิดความไวต่อตัวกระตุ้นมากขึ้น ทำให้สัตว์ตื่นตัวต่อผู้ล่า หรือสิ่งที่มีโอกาสทำอันตรายแก่มัน โดยเฉพาะกรณีที่จะเป็นผลอันตรายถึงชีวิต นักวิทยาศาสตร์เองได้ชี้ว่า มีความจำระยะสั้นหลายรูปแบบที่ถูกปรับปรุงจนเกิดเป็นการเรียนรู้ขึ้นมา เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงของกระบวนการซีเอเอ็มพี (cAMP cascade) โดยเฉพาะการกระตุ้นโปรตีนไคเนสที่มีความสำคัญต่อรูปแบบการเรียนรู้ และความจำในสัตว์มีกระดูกสันหลังที่จะกล่าวถึงในลำดับต่อไป

## 2. กลไกของศักยภาพระยะยาวในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

ในสัตว์มีกระดูกสันหลัง ความจำระยะยาวอาจคงอยู่ได้ตั้งแต่หลาย ๆ วันจนกระทั่งอยู่ได้นานหลายสัปดาห์และยาวนานพอที่จะทำให้ความจำระยะสั้นเกิดการรวมเข้าเป็นหน่วยเดียวกัน ได้เป็นความทรงจำระยะยาวที่คงทนขึ้น โดยศักยภาพระยะยาวมีส่วนเกี่ยวข้องกับฮิโปแคมพัสเป็นอย่างมาก เพราะเป็นตำแหน่งที่มีการเชื่อมของเซลล์ประสาท เปลี่ยนความจำระยะสั้นให้กลายเป็นความจำระยะยาว เมื่อเกิดศักยภาพระยะยาวขึ้น จะมีการกระตุ้นเซลล์ประสาททั้งก่อน และหลังจุดประสานประสาท เกิดเป็นการประสานประสาทชนิดกระตุ้น (excitatory synapse) เกิดการปรับปรุงกระแสประสาท เกี่ยวข้องกับความจำได้นานขึ้น (long-lasting modifications) จะทำให้เซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาทกระตุ้นเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาทได้มากขึ้น เนื่องจากเซลล์ประสาททั้งก่อน และหลังจุดประสานประสาทถูกกระตุ้นในเวลาเดียวกัน ทำให้การเกิดศักยภาพระยะยาวถูกกำกับให้เกิดในวิถีที่จำเพาะ คือ วิถีที่ต้องการให้เกิดการทำงานเท่านั้น ส่วนวิถีอื่น ๆ จะไม่มีการส่งกระแสประสาทเข้าไปในส่วนของเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาท และทำให้ส่วนเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาทไม่ได้รับผลไปด้วย

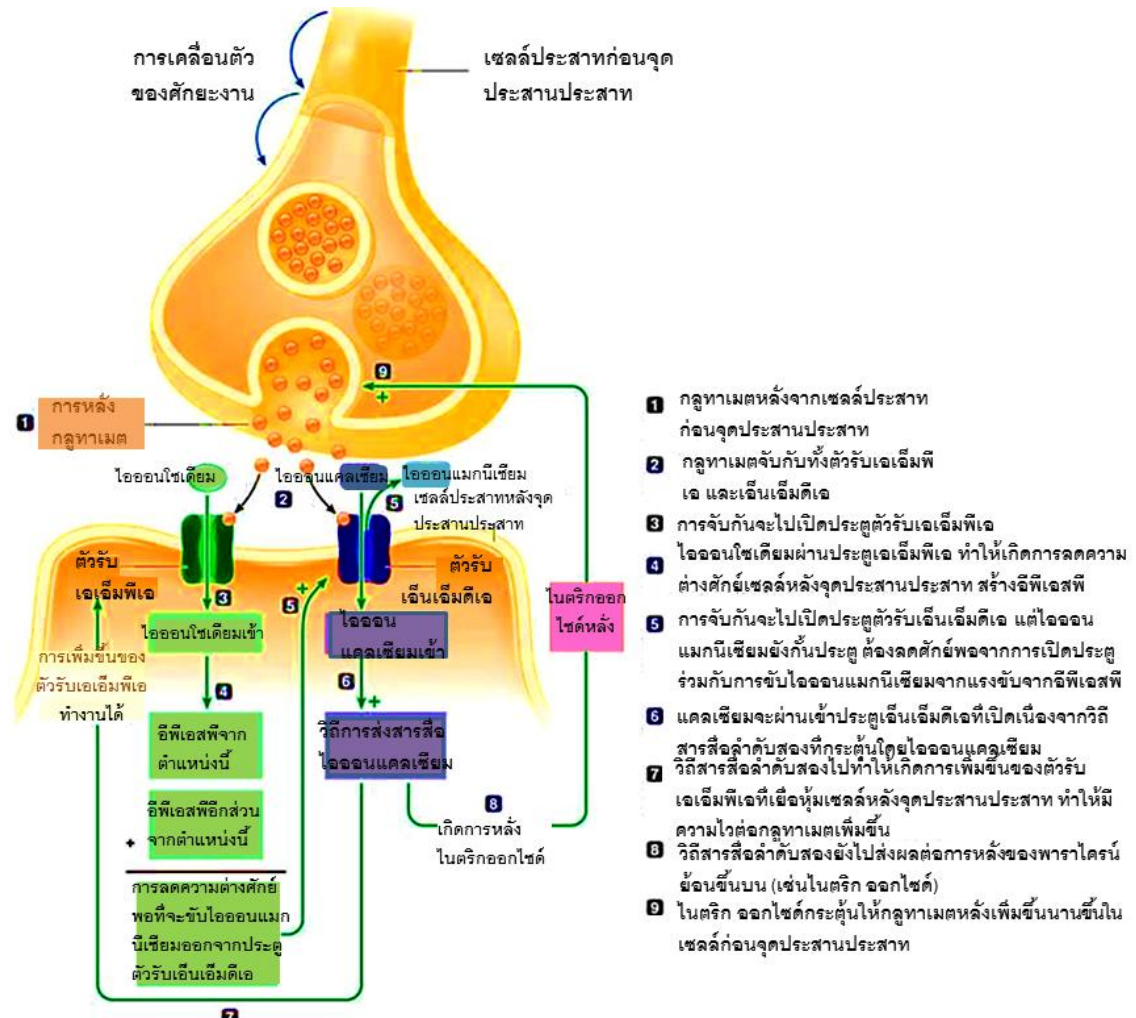
ในการเกิดศักยภาพระยะยาวนั้น สัญญาณที่ส่งมาจากเซลล์ก่อนจุดประสานประสาทที่ถูกส่งไปยังเซลล์หลังจุดประสานประสาทมีการส่งซ้ำมากเท่าใด ความแรงของสัญญาณประสาทยิ่งมีมากขึ้นตามไปด้วย เนื่องจากความแรงของการประสานประสาทมีผลมาจากการสร้างอีพีเอสพีในเซลล์หลังจุดประสานประสาทที่มาจาก การตอบสนองต่อสารเคมีพิเศษที่เซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาทได้รับเข้ามา การตอบสนองต่อการกระตุ้นที่มากขึ้น จะถูกเปลี่ยนเป็นศักยะงานซึ่งส่งต่อไปตลอดความยาวของเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาท ที่ส่งต่อไปยังเซลล์อื่น ๆ เพิ่มขึ้นด้วย

สมมติฐานเกี่ยวกับการเพิ่มความสามารถในการประสานประสาทนั้น มีผู้เสนอความคิดว่า สามารถทำได้ทั้งโดยการเปลี่ยนแปลงที่เซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาท (เช่นการเพิ่มความสามารถต่อการตอบสนองต่อสาร



ส่งผ่านประสาท) และที่เซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาท (เช่นเพิ่มการหลั่งของสารส่งผ่านประสาท) ซึ่งยังคงอยู่ในการตรวจสอบและศึกษากันอยู่ และมีการค้นพบกลไกที่เกี่ยวข้องอยู่หลายกลไก

มีเหตุการณ์ที่พอจะเป็นไปได้เกี่ยวกับการเกิดศักยภาพระยะยาวอยู่ 2 แนวทางด้วยกัน คือ การกระตุ้นให้เกิดการเปลี่ยนแปลงที่เซลล์หลังจุดประสานประสาท และการปรับปรุงส่วนของเซลล์ก่อนจุดประสานประสาท

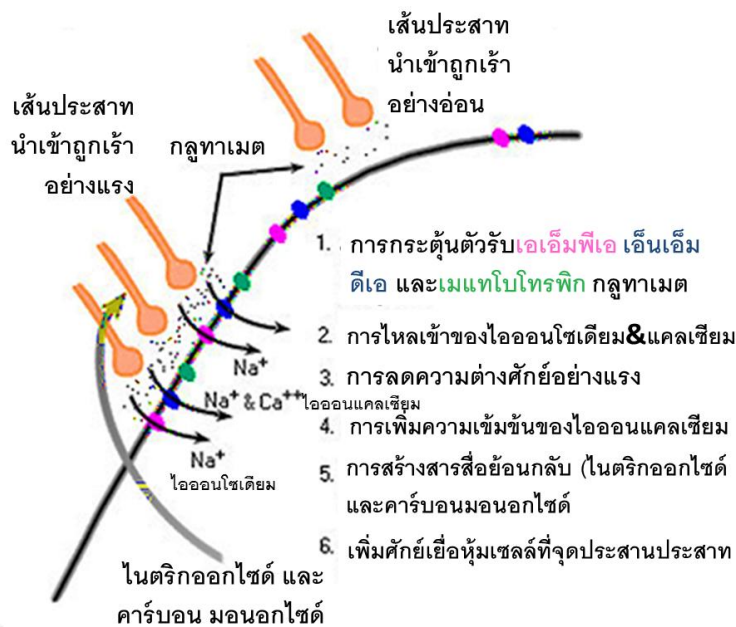


รูปที่ 6.63 วิธีการเกิดศักยภาพระยะยาว ตามแนวคิดที่ 1 (ที่มา: ดัดแปลงจาก Sanderson et al., 2008.)

1. แนวคิดแรกที่มีการนำเสนอ คือ กลไกการเพิ่มการตอบสนองของเซลล์หลังจุดประสานประสาท (postsynaptic change) โดยข้อเสนอนี้ส่วนของเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาทจะหลั่งกลูตาเมต ซึ่งเป็นสารส่งผ่านประสาทชนิดกระตุ้น (excitatory neurotransmitter) ที่จับกับตัวรับกลูตาเมตชนิด เอ็นเอ็มดีเอ (ชื่อได้มาจากสารเคมีที่มาจับกับตัวรับกลูตาเมต ที่ส่วนเยื่อหุ้มเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาท คือ เอ็น-เมทิล ดี-แอสพาร์เทต (N-methyl D-aspartate)) เนื่องจาก ตัวรับนี้ทำหน้าที่เป็นประตูไอออนแคลเซียม การกระตุ้นและเปิดประตูไอออนนี้จะทำให้มีการไหลของไอออนแคลเซียมเข้ามาภายในเซลล์หลังจุดประสานประสาท การกระตุ้นตัวรับเอ็นเอ็มดีเอไม่มีผลเพิ่มขนาดของอีพีเอสพี หลังจากไอออนแคลเซียมเข้าสู่เซลล์แล้ว จะไปกระตุ้นวิถีไอออนแคลเซียมที่ส่งสารสื่อตัวที่ 2 (Ca<sup>2+</sup>-dependent second-messenger pathway) ของเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาท ทำให้มีการเติมหมู่ฟอสเฟต และไปมีผลในการเพิ่มความสามารถในการทำงานของตัวรับกลูตาเมตอีกชนิดหนึ่ง คือ เอเอ็มพีเอ ซึ่งจะมีผลให้ สร้างอีพีเอสพีมากขึ้น เนื่องจากการตอบสนองต่อการกระตุ้นของกลูตาเมต และเนื่องจากการกระตุ้นตัวรับใหม่ คือ เอเอ็มพีเอ ทำให้เซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาทแสดงการตอบสนองที่สูงขึ้น เมื่อถูกกระตุ้นโดยกลูตาเมตจากเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาท ซึ่ง การที่เซลล์ประสาท

หลังจุดประสานประสาทมีความไวต่อกลูตาเมตที่หลั่งออกมาจากเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาทสูง จะช่วยในการคงระดับของศักยภาพระยะยาว

2. แนวคิดที่สองเกี่ยวกับการเพิ่มศักยภาพระยะยาว คือ การเพิ่มการหลังสารส่งผ่านประสาทจากเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาท (**presynaptic modification**) โดยมีกลไก คือ มีการกระตุ้นวิถีไอออนแคลเซียม ฟิงสารสื่อตัวที่ 2 ที่เซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาท ทำให้เซลล์หลังจุดประสานประสาทหลังไนตริกออกไซด์ (**nitric oxide, NO**) ที่จัดเป็นสารสื่อย้อนกลับ (**retrograde messenger**) ที่จะแพร่ออกไปยังเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาท และกระตุ้นระบบสารสื่อตัวที่ 2 ในเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาท ทำให้หลังสารส่งผ่านประสาทออกมามากขึ้น จัดเป็นการควบคุมย้อนกลับแบบบวก ที่จะไปเพิ่มพลังของการส่งสัญญาณที่จุดประสานประสาท ช่วยทำให้ศักยภาพระยะยาวยืดออกไปอีก ด้วยแนวคิดนี้ สัญญาณที่มาจากเซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาทที่ไปยังเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาท จึงเกิดได้แรงขึ้น เนื่องจากมีการใช้ซ้ำบ่อย ๆ นั่นคือในการพัฒนาของศักยภาพระยะยาว สิ่งที่เป็นปัจจัยย้อนกลับ (**retrograde factor**) ทำให้เซลล์ประสาทก่อนจุดประสานประสาทหลังสารส่งผ่านประสาทเพิ่มขึ้น คือ เพิ่มสารที่หลั่งออกมาจากเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาท ซึ่งเป็นสารที่มีผลตรงกันข้ามกับสารส่งผ่านประสาทที่ทำหน้าที่กระตุ้นการทำงานที่จุดประสานประสาท แต่การประสานประสาทในสัตว์ส่วนใหญ่ จะถูกมองว่ามีการส่งกระแสประสาททิศทางเดียว (**unidirection**) เนื่องจากตัวเซลล์ และเดนไดรต์ของเซลล์ประสาทหลังจุดประสานประสาทไม่มีถุงมีน้ำที่บรรจุสารส่งผ่านประสาทอยู่ ดังนั้นปัจจัยย้อนกลับ จึงมีความแตกต่างจากสารส่งผ่านประสาททั่วไป หรือตัวควบคุมในระบบประสาท (**neuromodulators**)



รูปที่ 6.64 วิธีการเกิดศักยภาพระยะยาว ตามแนวคิดที่ 1 (ที่มา: ดัดแปลงจาก HumanPhysiology.Academy. 2015)

ในขณะที่ความจำระยะสั้นทำให้เกิดความแรงในการส่งกระแสประสาทชั่วคราวที่ก่อนจุดประสานประสาท การเก็บความจำระยะยาวต้องการการกระตุ้นที่มาจากจินจำเพาะ ที่ควบคุมการสร้างโปรตีนที่จะทำหน้าที่ในการสร้างการประสานประสาทขึ้นมาใหม่ นั่นคือ ความจำระยะยาวมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงทางกายภาพของสมอง

การศึกษาเปรียบเทียบสมองของหนูทดลองที่ถูกเลี้ยงชนิดถูกกระตุ้นจากสิ่งแวดล้อมน้อย (**sensory-deprived environment**) กับหนูที่เลี้ยงในที่ถูกกระตุ้นได้มาก (**sensory-rich environment**) เพื่อหาความแตกต่างในระดับภายใต้กล้องจุลทรรศน์ พบว่า หนูที่ถูกเลี้ยงในที่ที่มีสิ่งมากระตุ้นมากกว่า ซึ่งถือว่ามีโอกาสได้เรียนรู้มากกว่านั้น จะมีเซลล์ประสาทที่มีสาขาของเดนไดรต์มากกว่า และยาวกว่าภายในสมองส่วนที่เราเชื่อกันว่ามีความเกี่ยวข้องกับการเก็บสะสมความจำ ส่วนของผิวหน้าเดนไดรต์ที่มีพื้นที่มากขึ้น เชื่อว่าจะทำให้จำนวนจุดประสานประสาทเพิ่มขึ้น นั่นคือ ความจำระยะยาวน่าจะมีส่วนที่เก็บสะสมอย่างน้อย ๆ คือ ส่วนที่เป็นตำแหน่งที่มีการเชื่อมกันของจุดประสานประสาท และส่วนที่มีสาขาของเดนไดรต์อยู่

ทั้งนี้ เชื่อว่าสารที่เกี่ยวข้องกับการถอดรหัสพันธุกรรม (transcription factor) คือ ซีอาร์อีบี (cAMP response-element binding protein, CREB) ทำหน้าที่เป็นโมเลกุลที่กระตุ้น (switch on or turns on) จีนที่มีความสำคัญต่อการเก็บสะสมความจำ ส่วนโมเลกุลที่มีความสัมพันธ์กัน คือ ซีอาร์อีบี2 (CREB2) ซึ่งถูกค้นพบขึ้นมาใหม่ ทำหน้าที่เป็นตัวกวดการทำงานของซีอาร์อีบี เกี่ยวข้องกับการสร้างโปรตีนของซีอาร์อีบี (CREB-facilitated protein synthesis) กระบวนการสร้างความจำที่อยู่คงนาน (enduring memories) ไม่ได้อยู่ที่ปัจจัยควบคุมเชิงบวก (positive regulatory factors) อย่างซีอาร์อีบีเท่านั้น แต่ต้องควบคุมไปกับการกด หรือระงับตัวยับยั้ง (inhibitory, constraining factor) ที่ป้องกันการสะสมความจำอย่างซีอาร์อีบี2 ด้วย การเลื่อนจากสมดุลของปัจจัยเชิงบวก หรือลด (positive and repressive factors) เชื่อว่าส่งผลที่มั่นใจได้ว่า จะทำให้เกิดการจำในเรื่องเฉพาะ และมีเพียงข้อมูลที่มีความสำคัญเท่านั้นที่จะถูกเก็บไว้ในส่วนสะสมความจำระยะยาว

นักวิทยาศาสตร์เชื่อว่า การกระตุ้นซีอาร์อีบี และการกดซีอาร์อีบี เกิดจากการเปลี่ยนความจำระยะสั้นเป็นความจำระยะยาวนั้นจะไปมีผลในการกระตุ้นซีอาร์อีบีผ่านซีเอเอ็มพี ซึ่งระบบสารสื่อตัวที่ 2 นี้มีความสำคัญในการควบคุมการเกิดศักยภาพระยะยาวได้พอ ๆ กับที่ควบคุมการรับรู้ และความจำระยะสั้นง่าย ๆ อย่างการไวต่อความรู้สึกหรือตัวกระตุ้น นอกจากนี้ ซีเอเอ็มพียังกระตุ้นให้ซีอาร์อีบีสร้างโปรตีนใหม่ ที่มีส่วนช่วยในการตกผลึกความจำ เพื่อให้เกิดเป็นความจำระยะยาวอีกด้วย การตกผลึกความจำสามารถเกิดได้ทั้งความจำเชิงประกาศ และความจำเชิงกระบวนการ ซึ่งจะเกิดเป็นความจำระยะยาวชนิดใดนั้นขึ้นอยู่กับซีอาร์อีบี (เชื่อว่า เกี่ยวข้องกับซีอาร์อีบี 2 ด้วย) ทั้งนี้เพราะ ซีอาร์อีบีทำหน้าที่เป็นโมเลกุลที่เหมือนสวิตช์เปิด-ปิดการเปลี่ยนเนื้อหาที่เป็นความจำระยะสั้น ที่มีระยะเวลาเก็บในสมองเพียงชั่วคราวให้กลายเป็นการเก็บสะสมไว้ในสมองอย่างถาวร ในรูปของความจำระยะยาว

โมเลกุลที่มีผลต่อการถอดรหัสพันธุกรรมของซีอาร์อีบี (CREB transcription factors) จะควบคุมกลุ่มของจีน ที่เป็นจีนตัวกลางในช่วงเริ่มต้นกระบวนการ (immediate early genes, IEGs) ที่มีความสำคัญในกระบวนการเกิดความจำ โดยจีนจะทำหน้าที่ควบคุมการสร้างโปรตีนที่เข้ารหัสความจำระยะยาว ส่วนกลไกในการทำงานของโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับความจำระยะยาวยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด ซึ่งอาจเป็นไปได้ว่า เกี่ยวข้องกับการสร้าง หรือปรับโครงสร้างของเดนไดรต์ หรือเพื่อใช้สร้างสารส่งผ่านประสาทให้มากขึ้น หรือทำการเพิ่มตัวรับที่เซลล์ให้มากขึ้น นอกจากนี้ ยังสามารถเกิดการสร้างความจำระยะยาวได้ โดยการเปลี่ยนแปลงการหลั่งสารส่งผ่านประสาทที่มีผลต่อเหตุการณ์ทางชีวเคมีที่มีความจำระยะสั้นไปเป็นตัวกระตุ้น

นอกจากนี้ ดังที่กล่าวแล้วข้างต้นว่ามีฮอโมน และนิวโรเพปไทด์ จำนวนมากที่เกี่ยวข้องกับการเรียนรู้และความจำ ดังที่ยกตัวอย่างมาในข้างต้นของบทเรียน คือ อะนันทาไมด์นั่นเอง

### **เครือข่ายประสาทที่เกี่ยวข้องกับความจำ และการเรียนรู้ที่ซับซ้อน**

ในตอนต้นเราได้เรียนรู้แล้วว่า การเริ่มต้นกระบวนการเรียนรู้และความจำนั้น เกิดจากการเปลี่ยนแปลงการทำงานของจุดประสานประสาท และการเชื่อมกันของเซลล์ประสาท แต่เรายังไม่ได้เข้าใจถึงกระบวนการที่ทำให้เกิดผลต่อความจำที่มีความซับซ้อน เช่นภาพสิ่งของ หรือสถานที่ต่าง ๆ มีสมมติฐานว่ากระบวนการต่าง ๆ เหล่านี้ มีอิทธิพลของเครือข่ายประสาท (neural networks) ที่เปรียบได้กับคอมพิวเตอร์ขนาดใหญ่ ที่มีการเชื่อมต่อของสัญญาณประสาทไม่ว่าจะเป็นการกระตุ้น ยับยั้ง ควบคุมประสานงาน และการเปลี่ยนแปลงวงจรการทำงานในช่วงเวลาเดียวกันเป็นจำนวนมาก โดยรูปแบบของความจำด้านรูปภาพ และการเรียนรู้ง่าย ๆ ได้ถูกเสนอว่า มีการเชื่อมต่อกันด้วยกระบวนการนี้ แม้กระบวนการนี้จะถูกเสนอมา แต่ก็ยังไม่มีใครพิสูจน์ว่าเกิดขึ้นจริง

### **ความรู้สึกรู้ตัว (consciousness)**

ในส่วนท้ายสุดของบทเรียนนี้ จะพูดถึงความรู้สึกรู้ตัว หรือการมีสติ ที่เกี่ยวข้องกับการรับรู้ และระแวงระวังต่อสิ่งต่าง ๆ รอบ ๆ ตัวสัตว์ ซึ่งเป็นที่รู้จักกันแล้วว่า เกิดจากการควบคุมในชั้นสูงสุดโดยเปลือกสมอง และแม้ว่าการรับรู้ อย่างหยาบ (crude senses) ของความระแวงระวังจะเกี่ยวข้องกับทาลามัส แต่ก็เป็นที่เข้าใจว่า การรู้สึกตัวมาจากการประมวลผลของส่วนต่าง ๆ มากมายในระบบประสาท แม้ว่า การรู้สึกตัวจะเป็นเรื่องที่เข้าใจได้ยาก แต่นักวิจัยบางคนเชื่อว่า ไพรมेटหลายชนิดรวมทั้งมนุษย์ นกแก้วแอฟริกัน และโลมา ล้วนแล้วแต่มีความรู้สึก และประสบการณ์จากอดีตที่เฉพาะตัว และก็เป็นที่น่าจะเชื่อได้ว่า สัตว์อื่น ๆ ก็น่าจะเป็นเช่นนี้ด้วย

## สรุป

ระบบประสาทส่วนกลางประกอบด้วย สมองและไขสันหลัง เซลล์ที่พบในระบบประสาทส่วนกลางประกอบด้วย เซลล์ประสาทเชื่อมกลาง และเซลล์เกลียชนิดต่าง ๆ ซึ่งมีส่วนช่วยเหลือ ดูแลเซลล์ประสาทให้มีการสื่อสาร และทำงานได้อย่างมีประสิทธิภาพ เนื้อเยื่อภายในระบบประสาทมีระบบป้องกันอย่างมาก ตั้งแต่ส่วนของหนังศีรษะ กะโหลกศีรษะ เยื่อหุ้มสมองและไขสันหลัง น้ำหล่อสมองไขสันหลัง และทำงานระหว่างเลือด-สมอง ทำให้สมองมีความปลอดภัยอย่างมาก

โรคที่เกี่ยวข้องกับความเสื่อมของเนื้อเยื่อประสาทมีมากมาย รวมถึงโรคที่เกิดจากความเสื่อม ที่พบมากในมนุษย์ คือ อัลไซเมอร์ ส่วนที่พบรุนแรง และติดต่อในสัตว์ คือ โรคสมองฟามติดต่อในสัตว์ไม่ว่าจะเป็นวัว แพะ แกะ กวาง มิงค์ แมว กวาง รวมถึงมนุษย์ ที่มีการค้นพบแล้วว่า เกิดจากการติดเชื้อพรีออน

สมองสัตว์มีกระดูกสันหลังมีพัฒนาการตั้งแต่เด็กดาบรพ โดยสามารถแบ่งย่อยออกมาได้เป็น ก้านสมอง และสมองน้อย ซึ่งไม่ค่อยมีการเปลี่ยนแปลงในลำดับวิวัฒนาการ และสมองส่วนหน้าซึ่งมีการพัฒนาเป็นอย่างมากในสัตว์ชั้นสูง ส่วนของก้านสมองประกอบด้วย ก้านสมองส่วนท้าย และพอนส์ เกี่ยวข้องกับการอยู่รอดของสัตว์ เช่น การหายใจ และการไหลเวียนเลือด ส่วนของสมองน้อยเกี่ยวข้องกับการจัดวางท่าทางของร่างกายให้เหมาะสม และสมองส่วนหน้าที่ประกอบด้วย ไฮโปธาลามัส และสมองใหญ่

เปลือกสมองสามารถแบ่งออกเป็น ส่วน ๆ ได้เป็น 4 กลีบ ได้แก่ กลีบท้ายทอย กลีบขมับ กลีบข้าง และกลีบหน้า ซึ่งรับผิดชอบการรับรู้ สึกการ และออกคำสั่งไปยังอวัยวะแสดงผลเฉพาะตามตำแหน่ง โดยเฉพาะกลีบหน้าที่ควบคุมกิจกรรมภายใต้อำนาจใจ การออกเสียงเป็นต้น

ชั้นใต้เปลือกสมอง และสมองชั้นสูง เป็นส่วนของสมองที่ทำงานร่วมกับส่วนของเปลือกสมอง ประกอบด้วย เบซัลนิวคลีไอ ในส่วนของสมองใหญ่ ทาลามัส และต่อมใต้สมองส่วนล่าง ที่ตั้งอยู่ในส่วนไฮโปธาลามัส เบซัลนิวคลีไอทำงานเกี่ยวข้องกับการบูรณาการ รับและส่งข้อมูลต่าง ๆ และมีการเชื่อมต่อโยงไปยังส่วนต่าง ๆ ของสมอง วิธีประสาทสำคัญ ตัวอย่างเช่นวิธีที่เกี่ยวข้องกับการเชื่อมต่อสัญญาณที่เชื่อมต่อกับเปลือกสมอง เบซัลนิวคลีไอ และทาลามัส ด้วยโครงสร้างวงจรป้อนกลับที่ซับซ้อน โดยเฉพาะในส่วนของประสาทสั่งการ ส่วนของทาลามัสทำหน้าที่ควบคุมพฤติกรรมที่อยู่ภายใต้อำนาจใจในเชิงบวกจากเปลือกสมอง ควบคุมอุณหภูมิร่างกาย ควบคุมความกระหายและการขับปัสสาวะ ควบคุมการกินอาหาร ควบคุมระบบประสาทอิสระ มีความสำคัญต่ออารมณ์ และรูปแบบของพฤติกรรม

ระบบลิมบิกเป็นการเชื่อมต่อกันของวงแหวนสมองส่วนหน้า ที่ล้อมรอบก้านสมอง มีการเชื่อมต่อที่ซับซ้อนของเซลล์ประสาท ประกอบด้วย กลีบเปลือกสมอง เบซัลนิวคลีไอ ทาลามัส ต่อมใต้สมองส่วนล่าง ทำงานเชื่อมต่อกันอย่างซับซ้อน มีผลเกี่ยวข้องกับอารมณ์ การดำรงชีวิต และรูปแบบพฤติกรรมทางเพศขั้นพื้นฐาน แรงบันดาลใจ และการเรียนรู้

ภาพคลื่นไฟฟ้าสมอง คือ ภาพคลื่นไฟฟ้าที่บันทึกได้จากอิเล็กโทรดที่ผิวของเปลือกสมอง หรือจากผิวหนังศีรษะ ประกอบด้วย จังหวะแอลฟา จังหวะบีตา จังหวะเดลตา และจังหวะซีตา มีประโยชน์ในการวินิจฉัยโรคประสาทหลายชนิด เช่นโรคลมชัก หรือลมบ้าหมู

ความจำ ประกอบด้วย ความจำระยะสั้น และระยะยาว และแบ่งได้เป็นความจำเชิงประกาศ และความจำเชิงกระบวนการ ซึ่งหากไม่มีความสำคัญ สมองจะกำจัดทิ้ง ทำให้เกิดการลืมข้อมูล



## คำถามทบทวน

ให้ทำเครื่องหมายถูก (✓) หน้าข้อความที่เห็นว่าถูกต้อง และทำเครื่องหมายผิด (X) หน้าข้อความที่เห็นว่าผิด

- \_\_\_\_\_ 1. มากกว่า 90% ของเซลล์ในสมอง คือ เซลล์ประสาท
- \_\_\_\_\_ 2. เซลล์อีเพินโดมาลทำหน้าที่จับกินสิ่งแปลกปลอม
- \_\_\_\_\_ 3. ส่วนที่ใช้ในการป้องกันระบบประสาทส่วนกลาง ประกอบด้วยกะโหลกศีรษะ เยื่อหุ้มสมอง ชั้นเพีย และ  
ทึนประหวางเลือด-สมอง
- \_\_\_\_\_ 4. ไฮโปทาลามัสเป็นส่วนของสมองที่ไม่ได้รับการปกป้องจากทึนประหวางเลือด-สมอง เนื่องจากหลอดเลือดที่มาเลี้ยงบริเวณนี้ไม่มีการเปลี่ยนโครงสร้างไปเป็นไทด์จั้งชั้น
- \_\_\_\_\_ 5. สมองทนต่อการมีปริมาณของออกซิเจนมาเลี้ยงต่ำกว่าค่าวิกฤติ ได้ <10-15 นาที และขาดน้ำตาล < 2-3  
นาที
- \_\_\_\_\_ 6. หากแอกซอนของเซลล์ประสาทในระบบประสาทส่วนกลางถูกทำลาย โอลิโกเดนโดรไซต์จะหลั่งโปรตีน  
คือ สารต้านการเจริญเติบโตให้แก่เซลล์ประสาทจึงไม่มีการสร้างใหม่
- \_\_\_\_\_ 7. พร็ออน (prion หรือ proteinaceous infectious particle) ทำให้โมเลกุลของโปรตีนในสมอง ชื่อ PpP  
พับตัวผิดปรกติ
- \_\_\_\_\_ 8. ก้านสมองมีขนาดเล็ก และมีการเปลี่ยนแปลงในช่วงวิวัฒนาการน้อยที่สุด เป็นสมองส่วนที่เก่าแก่ที่สุด  
ประกอบด้วย ส่วนย่อย 2 ส่วน คือ เมดัลลา และพอนส์
- \_\_\_\_\_ 9. สมองส่วนหน้า ประกอบไปด้วยส่วนของไดเอนเซฟาโลน และสมองใหญ่
- \_\_\_\_\_ 10. กลีบท้ายทอยตรงส่วนของท้ายทอย ทำหน้าที่รับสัญญาณการมองเห็นที่วิ่งเข้ามาที่เปลือกสมอง
- \_\_\_\_\_ 11. กลีบหน้าตั้งอยู่ส่วนบนของส่วนหัว ทำหน้าที่ตอบสนองต่อการนำสัญญาณเกี่ยวกับการรับรู้ลึก  
และนำสัญญาณนั้นผ่านกระบวนการภายในโครงสร้างก่อนจะส่งสัญญาณออกไปนอกสมอง
- \_\_\_\_\_ 12. หน้าที่ของสมองน้อยในส่วนสั่งการขั้นสูงกว่า (higher motor area) คือ การช่วยเหลือวางแผน และ  
กำหนดเวลาที่มีการเคลื่อนไหวมีการแสดงออก โดยการส่งกระแสประสาทนำเข้าไปยังเปลือกสมองสั่งการ
- \_\_\_\_\_ 13. เบซัลนิวคลีไอ หรือเบซัลแกงเกลียช่วยตรวจสอบการเคลื่อนไหว และควบคุมการทรงตัว ฯลฯ  
โดยเฉพาะในส่วนที่เกี่ยวข้องกับการวางท่าทาง และการพุงร่างกายให้ตั้งเป็นปรกติ
- \_\_\_\_\_ 14. ทาลามัส เป็นศูนย์ควบคุมการารังคูล และเป็นหน่วยเชื่อมต่อระหว่างระบบประสาทนอกส่วนกลางกับ  
ระบบต่อมไร้ท่อ
- \_\_\_\_\_ 15. การทำงานเชื่อมต่อกันของเปลือกสมองใหญ่ สมองน้อย ทาลามัส และต่อมใต้สมองส่วนล่างจะส่งผลกับ  
อารมณ์ แรงบันดาลใจ การเรียนรู้การดำรงชีวิต และรูปแบบพฤติกรรมทางเพศขั้นพื้นฐาน
- \_\_\_\_\_ 16. ศูนย์ควบคุมการนอนในสัตว์ตั้งอยู่ที่ ก้านสมอง
- \_\_\_\_\_ 17. ส่วนที่ควบคุมการมีสติ และระวังภัยต่อสิ่งแวดล้อมภายในและภายนอกตัว และความเป็นไปในจิตใจของ  
สัตว์ ตั้งอยู่ที่เรติคิวลาร์ฟอร์เมชัน
- \_\_\_\_\_ 18. คลื่นไฟฟ้าสมอง (electroencephalogram, EEG) เป็นการตรวจหาคลิ้นสมอง 4 ชนิดด้วยกัน คือ  
จั้งหะแอลฟา จั้งหะบีตา จั้งหะเดลตา และจั้งหะอีตา
- \_\_\_\_\_ 19. ขณะที่สัตว์ตื่น คลื่นสมองของสัตว์จะเป็นคลื่นแอลฟา เมื่อหลับสนิทแต่ยังไม่ฝันจะเป็นคลื่นอีตา
- \_\_\_\_\_ 20. สารส่งผ่านประสาทที่เกี่ยวข้องกับการเรียนรู้และความจำ คือ กาบา (GABA)

## หนังสืออ้างอิง

- Andrew, F.Z.T. 2016. he Endocannabinoid system and you. เข้าถึงได้จาก <http://fivezerotrees.com/blog/the-endocannabinoid-system-and-you/?age-verified=6f5a824327>: March 20, 2016.
- Antranik. 2016. Protection for the Brain: Meninges, CSF, Blood-Brain Barrier. เข้าถึงได้จาก <http://antranik.org/protection-for-the-brain-meninges-csf-blood-brain-barrier/>: March 20, 2016.
- ANATOMY BODY. 2016. Human brain parts and functions diagram. เข้าถึงได้จาก <http://humananatomyclass.com/tag/human-brain-parts-and-functions-diagram/>: March 20, 2016.
- Austin Community College District. 2008. Central Nervous System. เข้าถึงได้จาก <http://www.austincc.edu/apreview/PhysText/CNS.html#cns>: September 20, 2015.
- Bag, A.K., Patel, B.N., Osman, S., and Roberson, G.H. 2011. Clinico-radiologic profile of spinal cord multiple sclerosis in adults. *Neuroradiol J.* 24(4):511-8.
- 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, 2<sup>nd</sup> ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1352 p.
- Carew, T. and Kandel, E. 1973. Acquisition and retention of long-term habituation in Aplysia: Correlation of behavioral and cellular processes. *Science* 182.
- CidpUSA.org. n.d. Nervous System. เข้าถึงได้จาก [http://www.cidpusa.org/declarative\\_memory.htm](http://www.cidpusa.org/declarative_memory.htm): September 20, 2016.
- Clark, S. and Biggs, E. n.d. CROSS-SECTIONAL ANATOMY OF THE SPINAL CORD. เข้าถึงได้จาก <https://cnsresource.weebly.com/cross-sectional-anatomy.html>: September 20, 2016.
- Clarke, M. 2016. Nervous systems n Effector cells~ muscle or gland cells n Nerves~ bundles of neurons wrapped in connective tissue n Central nervous system (CNS)~ brain. เข้าถึงได้จาก <http://slideplayer.com/slide/8543350/>: September 20, 2016.
- Craik, F. and Lockhart, R. n.d. comparison of models for explaining human memory. เข้าถึงได้จาก <https://revisionforpsy3.wikispaces.com/comparison+of+models+for+explaining+human+memory>: March 20, 2016.
- Cunningham, J.G. and Klein, B.G. 2012. Cunningham's Textbook of Veterinary Physiology. 5th Edition. Elsevier - Health Sciences Division, Melbourne. 624 p.
- Darling, D. 2016. Vertebrate nervous system. เข้าถึงได้จาก [http://www.daviddarling.info/encyclopedia/V/vertebrate\\_nervous\\_system.html](http://www.daviddarling.info/encyclopedia/V/vertebrate_nervous_system.html): March 20, 2016.
- de Lahunta, A., Glass, E.N., Kent, M. 2014. Veterinary Neuroanatomy and Clinical Neurology, 4<sup>th</sup> ed. Saunders, Philadelphia. 600 p.
- Dovimae. 2013. T10: CNS. เข้าถึงได้จาก <https://www.proprofs.com/flashcards/story.php?title=t10-cns>: March 20, 2015.
- Droual, R. 2013. The Brain. เข้าถึงได้จาก [http://droualb.faculty.mjc.edu/Lecture%20Notes/Unit%205/chapter\\_15\\_the\\_brain%20Spring%2007with%20figures.htm](http://droualb.faculty.mjc.edu/Lecture%20Notes/Unit%205/chapter_15_the_brain%20Spring%2007with%20figures.htm): March 20, 2015.
- funnydogworld.com. 2014. DOG PASSED OUT. เข้าถึงได้จาก [http://www.funnydogworld.com/\\_pics/Dog\\_Passed\\_Out.htm](http://www.funnydogworld.com/_pics/Dog_Passed_Out.htm): March 20, 2015.

- Georgia Highlands College. 2013. Peripheral Nervous System. เข้าถึงได้จาก <http://www2.highlands.edu/academics/divisions/scipe/biology/faculty/harnden/2121/notes/pns.htm>: March 20, 2015.
- Greenfield, S.A. 1996. The Human Mind Explained. Holt and Company, New York.
- Guyton, A.C. and Hall, J.E. 2006. Textbook of medical physiology. 11st ed. W.B. Saunders, Philadelphia. 1120 p.
- HumanPhysiologyAcademy. 2015. The Cells of the CNS. เข้าถึงได้จาก <http://humanphysiology.academy/Neurosciences%202015/0.%20brain%20index.html> :20 September 2015
- Jarvis, E. 2009. Cortical-Layered Hypothesis. เข้าถึงได้จาก <http://avianbrain.org/nomen/Figure3.html>: March 20, 2015.
- Jensen, E. 2005. Teaching with the Brain in Mind. 2<sup>nd</sup> Ed. ASCD book. Alexandria, VA. 187 p.
- John, Y. 2016. What parts of the brain are shared with humans and all other vertebrates? เข้าถึงได้จาก <https://wine4soul.com/tag/fovea/>: March 20, 2016.
- Kimball, J.W. 2016. The Human Central Nervous System. เข้าถึงได้จาก <http://www.biology-pages.info/C/CNS.html>: March 20, 2016.
- KIN450. 2015. ALS III. เข้าถึงได้จาก <https://kin450-neurophysiology.wikispaces.com/ALS+III>: March 20, 2015.
- King, P. 2013. What does the sensory and/or motor homunculus of a Tiger look like? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/What-does-the-sensory-and-or-motor-homunculus-of-a-Tiger-look-like>: March 20, 2015.
- King, P. 2016. How many layers of neurons are in the cortex of the human brain? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/How-many-layers-of-neurons-are-in-the-cortex-of-the-human-brain>: March 20, 2016.
- Maddox, S. 2016. Blood-Brain Barrier & The Spinal Cord. เข้าถึงได้จาก <https://www.christopherreeve.org/blog/research-news/blood-brain-barrier-the-spinal-cord>: March 20, 2016.
- Martini, F.H., and Bartholomew, E.F. 1999. Structure and Function of the Human Body. Prentice Hall, New Jersey. 406 p.
- Moruzzi, G., Magoun, H.W. 1949. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. Electroencephalography. Clinical Neurophysiology Nov;1(4):455-73.
- Mowatt, J. 2016. Are there any animals that have a naturally smooth, unwrinkled brain compared to humans? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/Are-there-any-animals-that-have-a-naturally-smooth-unwrinkled-brain-compared-to-humans>: March 20, 2016.
- Nance, J. 2012. Brain Anatomy and Functions. เข้าถึงได้จาก <http://biogeoneer.blogspot.com/2012/10/brain.html>: March 20, 2015.
- OpenStax College, Biology. OpenStax CNX. 2016. The Central Nervous System. เข้าถึงได้จาก <https://cnx.org/contents/FPtK1z mh@8.25:fEl3C8Ot@10/Preface>: March 20, 2016.
- OpenStax College, Biology. OpenStax CNX. 2016. Sensory Neuron Test Water.jpg. เข้าถึงได้จาก <http://philschatz.com/biology-book/contents/m44749.html>: March 20, 2016.
- Osteopathicthoughts. 2015. Full Cranial Nerve Examination. เข้าถึงได้จาก <https://osteopathicthoughts.wordpress.com/category/cranial-nerve-examination/>: March 20, 2015.

- Psychestudy. n.d. Types of Memory. เข้าถึงได้จาก  
<https://www.psychestudy.com/cognitive/memory/types>: March 22, 2015.
- Platt, S. and Olby, N. 2013. BSAVA Manual of Canine and Feline Neurology. 4th Ed. BSAVA publish, UK. 552 p.
- Robinson, A.J. and Mackler, L.S. 1995. Clinical Electrophysiology: Electrotherapy and Electrophysiology testing. 2nd ed. Williams & wilkins; Maryland. 555 p.
- Scott, A.S. and Fong, E. 1998. Body Structures and Functions. 9th ed. Delmar Publishing, New York. 160 p.
- Raghuram, D. 2016. Blood: The blueprint to control brain? เข้าถึงได้จาก  
<https://biotechnin.asia/2016/01/31/blood-the-blueprint-to-control-brain/>: March 22, 2016
- Rudman, B. 2004. Aplysioidea - mantle cavity. เข้าถึงได้จาก  
<http://www.seaslugforum.net/find/aplymant>: March 22, 2015.
- Sanderson et al. 2008. The role of the GluR-A (GluR1) AMPA receptor subunit in learning and memory. Progressive Brain Research, 169:159-178.
- Scott, A.S., and Fong, E. 1998. Body Structures and Functions, 9<sup>th</sup> ed. Delmar Publishing, New York.
- Sharadsaini. 2016. CEREBRAL HEMISPHERES: CELLULAR ARCHITECTURE เข้าถึงได้จาก  
<http://everything.in/tag/cerebral-hemisphere/>: March 22, 2016
- Sherwood, L., Klandorf, H., Yancey, P. 2012. Animal Physiology: From Genes to Organisms. Brooks Cole, Delaware. 896 p.
- Smith, M.A. 2014. STAGES OF SLEEP: SLOW WAVE AND REM. เข้าถึงได้จาก  
<http://www.iqmindware.com/cross-training-brain-fitness/sleep>: March 20, 2015.
- Tango, B. 2016. How are the ventricles of the brain connected? เข้าถึงได้จาก  
<https://www.quora.com/How-are-the-ventricles-of-the-brain-connected>: March 22, 2016
- The Johns Hopkins University. n.d. Spinal Cord Injury. เข้าถึงได้จาก  
[https://www.hopkinsmedicine.org/healthlibrary/conditions/physical\\_medicine\\_and\\_rehabilitation/spinal\\_cord\\_injury\\_85,P01180](https://www.hopkinsmedicine.org/healthlibrary/conditions/physical_medicine_and_rehabilitation/spinal_cord_injury_85,P01180): March 20, 2015.
- Themilie. 2016. Woman photographs obese "athletes" to debunk BMI. เข้าถึงได้จาก  
[https://www.reddit.com/r/fatlogic/comments/5tfi1y/woman\\_photographs\\_obese\\_athletes\\_to\\_debunk\\_bmi/](https://www.reddit.com/r/fatlogic/comments/5tfi1y/woman_photographs_obese_athletes_to_debunk_bmi/): March 20, 2016.
- Thomson, C.E., and Hahn, C. 2012. Veterinary Neuroanatomy: A Clinical Approach, 1 ed. Saunders Ltd, Philadelphia. 178 p.
- Uemura, E.E. 2015. Fundamentals of Canine Neuroanatomy and Neurophysiology. Wiley-Blackwell, Boston. 428 p.
- Unity Companies. 2016. Types of Neuroglia. เข้าถึงได้จาก <https://www.rnursingschool.biz/unity-companies/types-of-neuroglia.html>: March 20, 2016.
- van den Berg, F. 2016. In an average adult human, how much distance is between the skull and the brain? เข้าถึงได้จาก <https://www.quora.com/In-an-average-adult-human-how-much-distance-is-between-the-skull-and-the-brain>: July 22, 2016