

ตำรา ประสาทวิทยาศาสตร์ เล่ม 2



ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.กิตติคุณ วิวัฒน์ภิญโญ
บรรณาธิการ

ตำรา

ประสาทวิทยาศาสตร์

เล่ม 2

Na^+

K^+

Na^+

K^+

Na^+

K^+

K^+

Na^+

ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.กิตติคุณ วิวัฒน์ภิญโญ
บรรณาธิการ

สงวนลิขสิทธิ์ ตามพระราชบัญญัติลิขสิทธิ์ พ.ศ. 2537 โดยมหาวิทยาลัยมหิดล

พิมพ์ครั้งที่ 1 ตุลาคม 2566 จำนวน 1,000 เล่ม

ข้อมูลทางบรรณานุกรมของหอสมุดแห่งชาติ

ตำราประสาทวิทยาศาสตร์ เล่ม 2.-- นครปฐม : สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยมหิดล, 2566.
560 หน้า.

1. ประสาทวิทยาศาสตร์. I. กิตติคุณ วิวัฒน์ภิญโญ. II. ชื่อเรื่อง.

611.8

ISBN (e-book) 978-616-443-854-5

ISBN 978-616-443-855-2

จัดพิมพ์โดย

สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยมหิดล (MU Press)

กองบริหารงานวิจัย สำนักงานอธิการบดี มหาวิทยาลัยมหิดล

999 ถ.พุทธมณฑลสาย 4 ต.ศาลายา อ.พุทธมณฑล จ.นครปฐม 73170

โทร. 02-849-6379/080-575-5151

พิมพ์ที่

บริษัท ภาพพิมพ์ จำกัด

โทร. 0-2879-9154-6 โทรสาร 0-2879-9153

www.parbpim.com

ราคา 690 บาท

ออกแบบปกโดย กนกวรรณ กันต์ฉลาด

Cover illustration designed by iurimotov / Freepik

คำนิยม

ดิฉันในฐานะนักประสาทวิทยาศาสตร์คนหนึ่งของประเทศไทย ได้อ่านหนังสือ/ตำราประสาทวิทยาศาสตร์ฉบับภาษาต่างประเทศที่ถูกเผยแพร่มาแล้วมากมาย แต่มีเป็นจำนวนน้อยที่เป็นฉบับภาษาไทย พอได้เห็นตำราเล่มนี้ที่เขียนขึ้นโดยคณาจารย์กลุ่มประสาทวิทยาศาสตร์ไทย ดิฉันรู้สึกภูมิใจเหล่าคณาจารย์ที่ได้ทุ่มเทเขียนหนังสือ/ตำราขึ้นอย่างยิ่ง โดยรวบรวมความรู้ทางด้านโครงสร้างหรือกายวิภาคศาสตร์ กลไกการทำงาน หรือสรีรวิทยา ประสาทวิทยาศาสตร์ที่เกี่ยวข้องกับการแพทย์ โรคต่าง ๆ ตลอดจนกลไกการทำงานของระบบประสาททั้งในระดับเซลล์และโมเลกุล เป็นต้น ซึ่งทั้งหมดนี้จะเป็นศาสตร์เบื้องต้นที่ทำให้นักเรียนนักศึกษาเข้าใจประสาทวิทยาศาสตร์ได้ดี และนำความรู้เบื้องต้นนี้ไปศึกษาต่อยอด เชื่อมโยงกับปัจจัยต่าง ๆ ซึ่งนำไปสู่ความเข้าใจโรคต่าง ๆ ที่เกี่ยวข้องกับระบบประสาท ในปัจจุบันมีโรคต่าง ๆ หรือพฤติกรรมต่าง ๆ ของมนุษย์ที่ยังเป็นปัญหาสลับซับซ้อน และต้องการนักประสาทวิทยาศาสตร์รุ่นใหม่ ๆ ขึ้นมาศึกษาและต่อยอด ความสัมพันธ์เหล่านี้และหาแนวทางในการแก้ไขปัญหา พัฒนา และการรักษาต่อไป

การนี้ ดิฉันขอขอบคุณและขอส่งเสริมคณาจารย์ที่ทุ่มเทเขียนหนังสือ/ตำราดี ๆ เพื่อนำไปสู่สังคมของการเรียนรู้ และทำให้นักเรียนนักศึกษารุ่นใหม่ ๆ เข้าใจด้านประสาทวิทยาศาสตร์

ศาสตราจารย์ ดร.ปิยะรัตน์ โกวิททรงศ์

ศาสตราจารย์เกียรติคุณ (สาขาประสาทวิทยาศาสตร์)

นักวิทยาศาสตร์ดีเด่น (สาขาประสาทวิทยาศาสตร์)

มิถุนายน 2566

คำนิยม

ตำราประสาทวิทยาศาสตร์ เล่ม 2 เป็นผลจากวิริยอุตสาหะยิ่งของ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.กิตติคุณ วิวัฒน์ภิญโญ และคณะผู้นิพนธ์ ที่ร่วมกันรวบรวมสรรพวิทยาการ สรรค์สร้างองค์ความรู้ลึกซึ้งในด้านประสาทวิทยาศาสตร์ ตลอดจนศาสตร์อื่น ๆ ที่เกี่ยวข้อง ไม่ว่าจะเป็นเรื่องสมบัติเชิงไฟฟ้าของเซลล์ประสาท ชีวเคมีของกรดแอมิโนและสารสื่อประสาท จิตวิทยา ฯลฯ จึงเป็นแหล่งอ้างอิงที่มีความสมบูรณ์พร้อม สำหรับนักเรียน นักศึกษา นักวิจัย คณาจารย์ และผู้สนใจทั่วไป

ด้วยเทคโนโลยีและเครื่องมือวิจัยขั้นสูงในปัจจุบัน ทำให้ประสาทวิทยาศาสตร์ และศาสตร์ที่เกี่ยวข้อง เช่น จิตวิทยา จิตเวชศาสตร์ ปรัชญาศาสตร์ ก้าวล้ำอย่างรวดเร็ว ขยายขอบเขตสู่อาณาบริเวณใหม่ที่เป็นสหวิทยาการ ซึ่งรวมถึงวิทยาการคอมพิวเตอร์ หุ่นยนต์ ปัญญาประดิษฐ์ เมตาเวิร์ส เป็นต้น การมีแหล่งอ้างอิงอันทันสมัย ครบถ้วน รอบด้าน มีมาตรฐานสูง ดังเช่นตำราประสาทวิทยาศาสตร์ที่ท่านกำลังอ่านอยู่นี้ จึงเป็นสิ่งสำคัญที่จะช่วยให้วงวิชาการและวงการวิจัยของประเทศพัฒนาขึ้นอย่างก้าวกระโดด และยังเป็นพื้นฐานที่ส่งเสริมให้บัณฑิตและนักวิชาการรุ่นใหม่สร้างองค์ความรู้ใหม่ได้อย่างต่อเนื่อง

ที่สำคัญคือ ทั้งบรรณาธิการและคณะผู้นิพนธ์ทุกท่านให้ความสำคัญแก่ความถูกต้องของข้อมูล รายละเอียดของภาพประกอบ และเอกสารอ้างอิง จึงเชื่อมั่นได้ว่า ความรู้ที่บรรจุแน่นอยู่ในตำราเล่มนี้เปี่ยมไปด้วยคุณภาพและความปรารถนาดี ที่มุ่งให้ผู้อ่านได้รับความรู้และนำความรู้นั้นไปต่อยอดให้เกิดประโยชน์แก่วงวิชาการและสังคมตลอดไป

ศาสตราจารย์ ดร. นพ.นรุตพล เจริญพันธุ์

ผู้อำนวยการสถาบันชีววิทยาศาสตร์โมเลกุล มหาวิทยาลัยมหิดล

ภาควิชาชีววิทยา สำนักวิทยาศาสตร์ ราชบัณฑิตยสภา

มิถุนายน 2566

คำนำ

ประสาทวิทยาศาสตร์เป็นแขนงวิชาที่มุ่งเน้นการทำความเข้าใจในโครงสร้างและกลไกการทำงานของระบบประสาท ศาสตร์แขนงนี้ไม่เพียงแต่ได้รับการยอมรับว่าเป็นพื้นฐานที่ขาดไม่ได้ในการศึกษาทางด้านการแพทย์ จิตวิทยาและพฤติกรรมศาสตร์ แต่ปัจจุบันยังมีการนำเอาความรู้ทางประสาทวิทยาศาสตร์ผนวกเข้ากับศาสตร์มากมายหลายแขนง ตั้งแต่วิศวกรรมศาสตร์ นาโนเทคโนโลยี วิทยาการคอมพิวเตอร์ ตลอดจนสังคมศาสตร์ มนุษยศาสตร์และปรัชญา ทำให้ประสาทวิทยาศาสตร์เป็นหนึ่งในศาสตร์ที่เติบโตและก้าวหน้าเร็วที่สุดในโลกปัจจุบัน

ด้วยความมุ่งหมายที่จะเผยแพร่ความรู้ทางประสาทวิทยาศาสตร์แก่นักเรียน นิสิต นักศึกษา และบุคคลทั่วไปที่สนใจในความก้าวหน้าทางประสาทวิทยาศาสตร์ คณะอาจารย์ของศูนย์วิจัยประสาทวิทยาศาสตร์ สถาบันชีววิทยาศาสตร์โมเลกุล มหาวิทยาลัยมหิดล จึงร่วมกันนิพนธ์ตำราประสาทวิทยาศาสตร์นี้ขึ้น เพื่อใช้เป็นแหล่งค้นคว้าและประกอบการเรียนการสอนในสถานศึกษาและหลักสูตรที่มีการเรียนวิชาทางประสาทวิทยาศาสตร์ ซึ่งได้แบ่งเนื้อหาออกเป็นสองเล่ม โดยเล่มที่หนึ่งจะมีเนื้อหาส่วนใหญ่เกี่ยวกับโครงสร้างและวิถีประสาทพื้นฐานของระบบประสาท ส่วนเล่มที่สองจะเน้นไปในด้านกลไกทางสรีรวิทยาและการทำงานของระบบประสาทในระดับสูง

ในการเขียนตำราทั้งสองเล่มนี้ ผู้นิพนธ์เลือกใช้ศัพท์ภาษาไทยที่บัญญัติโดยสำนักงานราชบัณฑิตยสถานเป็นหลัก เพื่อให้ผู้อ่านที่อาจไม่คุ้นเคยกับการอ่านศัพท์ทางเทคนิคที่เป็นภาษาอังกฤษได้เข้าใจได้ง่ายขึ้น แต่เนื่องจากศัพท์บัญญัติทางด้านประสาทวิทยาศาสตร์ที่เป็นภาษาไทยนั้นมียกเว้นจำกัด ทางผู้นิพนธ์จึงจำเป็นต้องใช้คำภาษาไทยทับศัพท์ภาษาอังกฤษในการอธิบาย โดยจะมีคำภาษาอังกฤษกำกับไว้โดยตลอด

คณะผู้นิพนธ์ ขอขอบคุณสำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยมหิดลในการสนับสนุน ตรวจสอบคุณภาพ และจัดพิมพ์ หากมีปัญหา ข้อบกพร่อง หรือข้อเสนอแนะใด ๆ ของตำรานี้ กรุณาแจ้งมาที่ศูนย์วิจัยประสาทวิทยาศาสตร์ สถาบันชีววิทยาศาสตร์โมเลกุล มหาวิทยาลัยมหิดล เพื่อทางคณะผู้นิพนธ์จะได้แก้ไขปรับปรุงในการพิมพ์ครั้งต่อไป และเพื่อให้ตำราประสาทวิทยาศาสตร์มีเนื้อหาที่ทันสมัยและเป็นประโยชน์แก่นักศึกษาและผู้อ่านทั่วไป ประโยชน์ใดที่ผู้อ่านได้รับจากตำรานี้ ขอมอบให้แก่บูรพาจารย์ผู้ประสิทธิ์ประสาทวิชาทางประสาทวิทยาศาสตร์แก่คณะอาจารย์ผู้นิพนธ์ทุกคน

กิตติคุณ วิวัฒน์ภิญโญ

บรรณาธิการ

มีนาคม 2566

สารบัญ

หน้า

บทที่ 19 คุณสมบัติเชิงไฟฟ้าของเซลล์ประสาทและการถ่ายทอดสัญญาณประสาท (ELECTRICAL PROPERTIES OF NEURONS AND PROPAGATION OF NERVE IMPULSE)	397
19.1 คุณสมบัติทางไฟฟ้าเคมีที่เยื่อเซลล์	399
19.2 ศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ขณะพัก	403
19.3 โพรตีนช่องทางประจุ	406
19.3.1 โพรตีนช่องทางประจุโซเดียมควบคุมด้วยศักย์ไฟฟ้า	407
19.3.2 โพรตีนช่องทางประจุโพแทสเซียมควบคุมด้วยศักย์ไฟฟ้า	410
19.4 การเกิดศักยะงาน	411
19.4.1 การตอบสนองแบบทั้งหมดหรือไม่ตอบสนอง และการตอบสนองแบบลำดับขั้น	414
19.4.2 การเกิดระยะดื้อ	417
19.5 การถ่ายทอดศักยะงาน	420
19.5.1 ปัจจัยกำหนดอัตราเร็วของการถ่ายทอดศักยะงาน	421
19.5.2 ป्लอกหุ้มไมอีลินกับการถ่ายทอดสัญญาณประสาท	423
สรุป	425
เอกสารอ้างอิง	427
 บทที่ 20 การถ่ายทอดสัญญาณประสาทผ่านซินแนปส์ (SYNAPTIC TRANSMISSION)	 429
20.1 ประเภทและโครงสร้างของซินแนปส์	431
20.1.1 ซินแนปส์ไฟฟ้า	432
20.1.2 ซินแนปส์เคมี	433
20.2 รอยต่อประสาทกล้ามเนื้อ	436
20.3 กลไกการหลั่งสารสื่อประสาทที่ซินแนปส์	438
20.3.1 การขนส่งและการเตรียมถุงซินแนปส์	440
20.3.2 กระบวนการเอกไซโทซิสและวัฏจักรของถุงซินแนปส์	441
20.4 การตอบสนองต่อสารสื่อประสาทที่เยื่อเซลล์หลังซินแนปส์	442

20.4.1	โปรตีนตัวรับชนิดไอออนโนโทรปิก	443
20.4.2	โปรตีนตัวรับชนิดเมแทโบโทรปิก	444
20.5	การยุติการถ่ายทอดสัญญาณผ่านซินแนปส์	445
20.6	การสร้างซินแนปส์ใหม่และสภาพพลาสติกของซินแนปส์	446
20.6.1	การสร้างซินแนปส์ใหม่	446
20.6.2	การเสริมแรงระยะยาวและสภาพพลาสติกของซินแนปส์	449
สรุป		452
เอกสารอ้างอิง		453
บทที่ 21	ระบบสารสื่อประสาท 1 : กลุ่มอนุพันธ์กรดอะมิโนและแอซิทิลโคลีน	455
	(NEUROTRANSMITTER SYSTEM 1: AMINO ACID DERIVATIVES AND ACETYLCHOLINE)	
21.1	คุณลักษณะเฉพาะและการแบ่งประเภทของสารสื่อประสาท	458
21.2	กลูตาเมต	461
21.2.1	การสังเคราะห์และการกำจัดกลูตาเมต	461
21.2.2	โปรตีนตัวรับกลูตาเมต	463
21.3	แอสพาร์เตต	468
21.4	กาบา	470
21.4.1	การสังเคราะห์และการกำจัดกาบา	470
21.4.2	โปรตีนตัวรับกาบา	471
21.5	ไกลซีน	474
21.5.1	การสังเคราะห์และการกำจัดไกลซีน	474
21.5.2	โปรตีนตัวรับไกลซีน	476
21.6	แอซิทิลโคลีน	476
21.6.1	การสังเคราะห์และการกำจัดแอซิทิลโคลีน	478
21.6.2	โปรตีนตัวรับแอซิทิลโคลีน	478
สรุป		487
เอกสารอ้างอิง		490

บทที่ 22 ระบบสารสื่อประสาท 2 : กลุ่มโมโนเอมีน นิวโรเปปไทด์ และสารสื่อประสาทชนิดพิเศษ (NEUROTRANSMITTER SYSTEM 2: MONOAMINES, NEUROPEPTIDES AND ATYPICAL NEUROTRANSMITTERS)	491
22.1 โดพามีน	493
22.1.1 การสังเคราะห์และการกำจัดโดพามีน	496
22.1.2 โปรตีนตัวรับโดพามีน	500
22.2 นอร์เอพิเนฟริน	502
22.2.1 การสังเคราะห์และการกำจัดนอร์เอพิเนฟริน	503
22.2.2 โปรตีนตัวรับนอร์เอพิเนฟริน	506
22.3 ซีโรโทนิน	510
22.3.1 การสังเคราะห์และการกำจัดซีโรโทนิน	510
22.3.2 โปรตีนตัวรับซีโรโทนิน	513
22.4 ฮิสตามีน	515
22.4.1 การสังเคราะห์และการกำจัดฮิสตามีน	515
22.4.2 โปรตีนตัวรับฮิสตามีน	516
22.5 นิวโรเปปไทด์	517
22.5.1 กลุ่มทาคีไคนิน	518
22.5.2 กลุ่มโอพิออยด์	519
22.5.3 นิวโรเปปไทด์ชนิดอื่น	523
22.6 สารสื่อประสาทชนิดพิเศษ	524
22.6.1 สารสื่อประสาทกลุ่มพิวรีน	524
22.6.2 สารสื่อประสาทกลุ่มเอนโดแคนนาบินอยด์	527
22.6.3 สารสื่อประสาทสถานะก๊าซ	530
สรุป	532
เอกสารอ้างอิง	536

บทที่ 23 เมแทบอลิซึมของพลังงานในสมอง (BRAIN ENERGY METABOLISM)	537
23.1 การขนส่งสารอาหารผ่านโครงสร้างกันสมองกับหลอดเลือด	539
23.1.1 โปรตีนขนส่งกลูโคส	540
23.1.2 โปรตีนขนส่งโมโนคาร์บอกซีเลต	541
23.2 วิถีเมแทบอลิซึมของการสร้างพลังงานในสมอง	542
23.2.1 เมแทบอลิซึมของกลูโคส	543
23.2.2 การสังเคราะห์และการใช้ไกลโคเจนในสมอง	546
23.2.3 การใช้คีโตนบอดีในสมอง	548
23.2.4 บทบาทของแลคเตท และการทำงานร่วมกันของแอสโตรไซต์และเซลล์ประสาท	549
23.3 ผลของระดับกลูโคสในเลือดต่อเมแทบอลิซึมของพลังงานในสมอง	550
23.4 เมแทบอลิซึมของสมองในผู้สูงอายุ	552
สรุป	553
เอกสารอ้างอิง	554
 บทที่ 24 ระบบการมองเห็น (THE VISUAL SYSTEM)	 555
24.1 โครงสร้างของตา	557
24.1.1 ชั้นสเคอราและคอร์อยด์	558
24.1.2 จอประสาทตา	559
24.1.3 เลนส์ตาและจั่นลูกตา	563
24.2 กระบวนการแปรพลังงานแสงเป็นสัญญาณไฟฟ้า และการถ่ายทอดสัญญาณประสาท ในจอประสาทตา	564
24.2.1 องค์ประกอบของเซลล์รับแสง	564
24.2.2 กระบวนการแปรพลังงานแสงเป็นสัญญาณไฟฟ้าในเซลล์รับแสง	566
24.2.3 การส่งสัญญาณประสาทผ่านเซลล์ประสาทสองขั้วของจอประสาทตา	570
24.3 รีเฟล็กซ์ของการมองเห็น	573
24.3.1 รีเฟล็กซ์การตอบสนองต่อแสงของม่านตา	574
24.3.2 รีเฟล็กซ์ปรับสายตา	576

24.4	วิธีประสาทการมองเห็นในระบบประสาทส่วนกลาง	577
24.4.1	ลานสายตาและลานจอตประสาทตา	578
24.4.2	เส้นประสาทตา ส่วนไข้วประสาทตา และลำประสาทตา	579
24.4.3	แลทเทอร์เจนิควเลทนิวเคลียสและส่วนแผ่ประสาทตา	580
24.5	เปลือกสมองส่วนการมองเห็น	581
24.5.1	เปลือกสมองส่วนการมองเห็นปฐมภูมิ	583
24.5.2	เปลือกสมองส่วนประสานงานการมองเห็น	585
24.6	ความผิดปกติของวิธีประสาทการมองเห็น	586
	สรุป	588
	เอกสารอ้างอิง	589
บทที่ 25	ระบบการได้ยิน	591
	(THE AUDITORY SYSTEM)	
25.1	คุณสมบัติทางกายภาพของคลื่นเสียง	593
25.2	โครงสร้างของหู	595
25.2.1	หูชั้นนอก	596
25.2.2	หูชั้นกลาง	596
25.2.3	หูชั้นใน	599
25.2.4	โคเคลียร์และอวัยวะรับเสียง	601
25.3	การแปรพลังงานเชิงกลของคลื่นเสียงเป็นสัญญาณประสาท	605
25.3.1	การเปลี่ยนแปลงของเซลล์ขนในการแปรพลังงานเชิงกลเป็นสัญญาณประสาท	605
25.3.2	การนำสัญญาณประสาทโดยเซลล์ประสาทสองขั้วในปมประสาทสไปรัล	608
25.3.3	กลไกการขยายสัญญาณเสียงและการเลือกรับความถี่โดยเซลล์ขนด้านนอก	609
25.4	วิธีประสาทการได้ยินในประสาทส่วนกลาง	611
25.4.1	โคเคลียร์นิวเคลียส	613
25.4.2	ซูพีเรียร์โอลิวารีนิวเคลียส	614
25.4.3	อินฟีเรียร์คอลลิคิวลัส	615
25.4.4	มีเดียลเจนิควเลทนิวเคลียส	616
25.4.5	เปลือกสมองส่วนการได้ยิน	616

25.5	กลไกของการระบุตำแหน่งของแหล่งกำเนิดเสียง	618
25.6	วิธีประสาทขาลงของระบบการได้ยิน	619
25.7	ความสำคัญทางคลินิกของระบบการได้ยิน	620
25.7.1	การสูญเสียการได้ยิน	620
25.7.2	การตรวจการได้ยิน	621
สรุป		622
เอกสารอ้างอิง		623
บทที่ 26	ประสาทสัมผัสทางเคมี	625
	(CHEMICAL SENSES)	
26.1	ระบบการรับกลิ่น	627
26.1.1	โครงสร้างของเยื่อบุผิวรับกลิ่น	628
26.1.2	โปรตีนตัวรับกลิ่น	629
26.1.3	การเข้ารหัสแบบรวมกลุ่มของเซลล์ประสาทรับกลิ่น	631
26.1.4	การส่งสัญญาณผ่านเซลล์ประสาทในออลแฟคทอรีบัลบ์	632
26.1.5	วิธีประสาทการรับกลิ่นและเปลือกสมองส่วนรับกลิ่น	634
26.1.6	ระบบการรับกลิ่นผ่านอวัยวะไวเมอโรโนซัล	636
26.1.7	ความผิดปกติในการรับกลิ่น	636
26.2	ระบบการรับรส	637
26.2.1	ปุ่มรับรส	637
26.2.2	โปรตีนตัวรับรสและการถ่ายทอดสัญญาณจากเซลล์รับรส	639
26.2.3	วิธีประสาทการรับรส	641
26.2.4	ความผิดปกติของการรับรส	642
สรุป		643
เอกสารอ้างอิง		644

บทที่ 27 การควบคุมระบบต่อมไร้ท่อและภาวะธำรงดุลของร่างกาย โดยไฮโปทาลามัส (HYPOTHALAMIC CONTROL OF ENDOCRINE SYSTEM AND BODY HOMEOSTASIS)	645
27.1 การควบคุมการหลั่งฮอร์โมนจากต่อมใต้สมองส่วนหน้า	648
27.1.1 การควบคุมการเจริญเติบโต	651
27.1.2 การควบคุมระดับเมแทบอลิซึม	652
27.1.3 การควบคุมการทำงานของระบบสืบพันธุ์	654
27.1.4 การตอบสนองต่อความเครียด	656
27.1.5 การควบคุมการสร้างและหลั่งน้ำนม	659
27.2 การควบคุมการหลั่งฮอร์โมนจากต่อมใต้สมองส่วนหลัง	662
27.2.1 ออกซิโทซิน	662
27.2.2 อาร์จินีนวาโซเพรสซิน	663
27.3 การควบคุมการบริโภคอาหารโดยไฮโปทาลามัส	666
27.4 การควบคุมอุณหภูมิร่างกายโดยไฮโปทาลามัส	668
สรุป	672
เอกสารอ้างอิง	673
 บทที่ 28 ระบบประสาทอัตโนมัติและการควบคุมการทำงานของอวัยวะภายใน (AUTONOMIC NERVOUS SYSTEM AND CONTROL OF INTERNAL ORGANS)	 675
28.1 ระบบประสาทอัตโนมัติแผนกซิมพาเทติก	678
28.1.1 โครงสร้างและวิถีประสาทของแผนกซิมพาเทติก	678
28.1.2 หน้าที่การทำงานของแผนกซิมพาเทติก	684
28.2 ระบบประสาทอัตโนมัติแผนกพาราซิมพาเทติก	688
28.2.1 โครงสร้างและวิถีประสาทของแผนกพาราซิมพาเทติก	688
28.2.2 หน้าที่การทำงานของแผนกพาราซิมพาเทติก	692
28.3 ศูนย์กลางการควบคุมระบบประสาทอัตโนมัติในสมอง	694

28.4	การควบคุมการทำงานของอวัยวะภายในโดยระบบประสาทส่วนกลาง	695
28.4.1	การควบคุมการทำงานของหัวใจ	696
28.4.2	การควบคุมการทำงานของระบบหายใจ	697
28.4.3	การควบคุมการทำงานของทางเดินอาหาร	701
28.4.4	การควบคุมการทำงานของทางเดินปัสสาวะ	706
	สรุป	708
	เอกสารอ้างอิง	709
บทที่ 29	การควบคุมจังหวะชีวภาพ วงจรการหลับตื่น และระดับสติสัมปชัญญะ	711
	(CONTROL OF BIOLOGICAL RHYTHM, SLEEP-WAKE CYCLE AND CONSCIOUSNESS LEVEL)	
29.1	จังหวะชีวภาพและการควบคุมจังหวะรอบวัน	714
29.1.1	กลไกระดับโมเลกุลของการควบคุมจังหวะรอบวัน	714
29.1.2	การควบคุมจังหวะรอบวันโดยไฮโปทาลามัส	716
29.2	การนอนหลับและการควบคุมวงจรของการหลับตื่น	717
29.2.1	การศึกษาการทำงานของสมองโดยคลื่นไฟฟ้าสมอง	718
29.2.2	วัฏจักรและช่วงของการหลับ	720
29.2.3	กลไกการทำงานของศูนย์ควบคุมการหลับและตื่นในสมอง	723
29.2.4	แรงขับเคลื่อนการหลับและอิทธิพลของจังหวะรอบวันต่อการหลับ	730
29.2.5	ความผิดปกติของการหลับ	732
29.3	ระดับสติสัมปชัญญะ	734
29.3.1	การจำแนกการเปลี่ยนแปลงของระดับสติสัมปชัญญะ	736
29.3.2	การประเมินและการดูแลผู้ป่วยที่มีการเปลี่ยนแปลงของระดับสติสัมปชัญญะ	737
	สรุป	739
	เอกสารอ้างอิง	740

บทที่ 30 อารมณ์ ระบบการได้รางวัล และการเสพติด (EMOTION, REWARD SYSTEM AND ADDICTION)	743
30.1 อารมณ์	746
30.1.1 โครงสร้างของอะมิกดาลา	747
30.1.2 อะมิกดาลากับการตอบสนองทางอารมณ์	749
30.2 ระบบการได้รางวัลของสมองและการเสพติด	753
30.2.1 โครงสร้างหลักของระบบการได้รางวัลในสมอง	753
30.2.2 ยาเสพติดและกลไกของการเสพติด	755
สรุป	762
เอกสารอ้างอิง	763
 บทที่ 31 การเรียนรู้และความจำ (LEARNING AND MEMORY)	 765
31.1 พฤติกรรมการเรียนรู้	767
31.2 ความจำ	770
31.2.1 ระดับของการเก็บความจำ	770
31.2.2 ฮิปโปแคมปัสและวงจรพาเพซ	773
31.2.3 กลไกระดับโมเลกุลในกระบวนการเสริมแรงระยะยาว	777
31.2.4 ปัจจัยส่งเสริมการเรียนรู้และความจำ	780
31.2.5 ความผิดปกติของความจำและโรคอัลไซเมอร์	782
สรุป	786
เอกสารอ้างอิง	787
 บทที่ 32 สมองกับการสื่อสารด้วยภาษา (BRAIN AND LANGUAGE COMMUNICATION)	 791
32.1 ลักษณะโดยทั่วไปของภาษา	793
32.2 โมเดลของกระบวนการทางภาษาในสมองแบบดั้งเดิม	795

32.3	องค์ความรู้ใหม่เกี่ยวกับประสาทวิทยาศาสตร์ของภาษา	799
32.3.1	โมเดลกระบวนการทางภาษาแบบสองเส้นทาง	799
32.3.2	กระบวนการทางภาษาของสมองในการอ่านและเขียน	802
สรุป		804
เอกสารอ้างอิง		805
บทที่ 33	เปลือกสมองส่วนประสาณงานและโครงข่ายเปลือกสมองขนาดใหญ่ (ASSOCIATION CORTEX AND LARGE-SCALE CORTICAL NETWORKS)	807
33.1	โครงสร้างและการเชื่อมต่อภายในเปลือกสมอง	809
33.1.1	โครงสร้างชั้นของเปลือกสมอง	810
33.1.2	เส้นใยประสาทและการเชื่อมต่อภายในเปลือกสมอง	812
33.2	เปลือกสมองส่วนประสาณงาน	814
33.2.1	เปลือกสมองส่วนประสาณงานกลีบข้างขม่อม	815
33.2.2	เปลือกสมองส่วนประสาณงานกลีบขมับ	819
33.2.3	เปลือกสมองส่วนประสาณงานกลีบหน้าผาก	821
33.3	โครงข่ายเปลือกสมองขนาดใหญ่	829
สรุป		831
เอกสารอ้างอิง		832
บทที่ 34	การตรวจทางระบบประสาทเพื่อระบุรอยโรคของเซรีบรัม และการตรวจการตอบสนองแบบรีเฟล็กซ์ของก้านสมอง (NEUROLOGICAL EXAMINATION FOR LOCATING CEREBRAL LESION AND BRAINSTEM REFLEX EXAMINATION)	835
34.1	การตรวจเซรีบรัมกลีบหน้าผาก	837
34.1.1	การตรวจภาวะอ่อนแรงและการทำงานของระบบสั่งการ	837
34.1.2	การตรวจการพูด	838
34.1.3	การตรวจพรอนทัลดายฟีลด์	839

	หน้า
34.1.4 การตรวจความจำใช้งาน และการประเมินด้านการทำงานขั้นสูงของสมอง	839
34.1.5 การตรวจการรับกลิ่น	840
34.1.6 การตรวจอาการแสดงจากการถอนการควบคุมของเซรีบรัมกลีบหน้าผาก	841
34.2 การตรวจเซรีบรัมกลีบข้างขม่อม	842
34.2.1 การตรวจการรับรู้ความรู้สึกทั่วไป	842
34.2.2 การตรวจการรับรู้สักระดับเปลือกสมอง	843
34.2.3 การตรวจการทำงานของเซรีบรัมกลีบข้างขม่อมส่วนล่าง	844
34.2.4 การตรวจภาวะสูญเสียทักษะ	845
34.2.5 การตรวจความผิดปกติของลานสายตาจากรอยโรคที่เซรีบรัมกลีบข้างขม่อม	846
34.3 การตรวจเซรีบรัมกลีบขมับ	847
34.3.1 การตรวจการได้ยินและความเข้าใจภาษา	847
34.3.2 การตรวจความสามารถด้านความจำ	848
34.3.3 การตรวจความผิดปกติของลานสายตาจากรอยโรคที่เซรีบรัมกลีบขมับ	849
34.4 การตรวจเซรีบรัมกลีบท้ายทอย	849
34.5 การตรวจภาวะสูญเสียการระลึกรู้	851
34.6 การตรวจจีแฟล็กซ์ของก้านสมองในผู้ป่วยที่มีระดับสติสัมปชัญญะเปลี่ยนแปลง	852
34.6.1 การตรวจจีแฟล็กซ์ชนิดออกคิวโลเซฟาสิก	854
34.6.2 การตรวจจีแฟล็กซ์ชนิดเวสติบิวโลออกคิวลาร์	854
สรุป	856
เอกสารอ้างอิง	857
ดัชนีภาษาอังกฤษ	859
ดัชนีภาษาไทย	879
ประวัติผู้เขียน	899

สารบัญรูปภาพ

หน้า

รูปที่ 19.1	แผนภาพแสดงความเข้มข้นที่แตกต่างกันระหว่างประจุในของเหลวภายนอกเซลล์และภายในเซลล์ โดยภายนอกเซลล์จะมีประจุโซเดียม (Na^+) และคลอไรด์ (Cl^-) มากกว่า ขณะที่ภายในเซลล์จะมีประจุโพแทสเซียม (K^+) และประจุลบอินทรีย์ (organic anion; A^-) มากกว่า เมื่อพิจารณาเฉพาะการเคลื่อนที่ของประจุโพแทสเซียม พบว่า ความแตกต่างของความเข้มข้นจะผลักดันให้ประจุไหลออกจากเซลล์ แต่แรงทางไฟฟ้าจะผลักดันให้ประจุไหลเข้าภายในเซลล์	401
รูปที่ 19.2	แผนภาพแสดงการทำงานของโปรตีนขนส่งประจุโซเดียมและโพแทสเซียม (Na^+/K^+ pump) โดยในขั้นตอนที่ (1) ประจุโซเดียม 3 ประจุจับกับโปรตีนขนส่ง จากนั้นในขั้นตอนที่ (2) โปรตีนขนส่งได้พลังงานจากการสลายพันธะฟอสเฟตในโมเลกุลเอทีพี ทำให้มีการเปลี่ยนโครงสร้างและขับประจุโซเดียมออกนอกเซลล์ ในขั้นตอนที่ (3) โปรตีนขนส่งที่ได้รับหมู่ฟอสเฟตจากเอทีพีจะรับประจุโพแทสเซียมจากภายนอกเซลล์ 2 ประจุ และขั้นตอนที่ (4) หมู่ฟอสเฟตแยกตัวออกจากโปรตีนขนส่ง และทำให้ประจุโพแทสเซียมไหลเข้าภายในเซลล์	403
รูปที่ 19.3	แผนภาพแสดงองค์ประกอบที่ใช้ในการศึกษาคุณสมบัติทางไฟฟ้าของเซลล์ประสาทโดยเทคนิคการตรึงความต่างศักย์	404
รูปที่ 19.4	แผนภาพการควบคุมการทำงานของโปรตีนช่องทางประจุ (ก) ชนิดควบคุมด้วยศักย์ไฟฟ้า (ข) ชนิดควบคุมด้วยลิแกนด์ (ค) ชนิดรั่วไหล ซึ่งประจุไหลผ่านได้ตามความแตกต่างของความเข้มข้นระหว่างภายนอกและภายในเซลล์ (ง) ชนิดควบคุมด้วยแรงกล ซึ่งอาศัยโปรตีนโครงร่างเซลล์ที่ยึดติดกับโปรตีนช่องทางประจุในการส่งแรงกลเพื่อควบคุมการทำงาน	407
รูปที่ 19.5	แผนภาพแสดงโครงสร้างของหน่วยย่อยอัลฟาของโปรตีนช่องทางประจุโซเดียม ชนิดควบคุมด้วยศักย์ไฟฟ้า ซึ่งประกอบด้วย 4 ส่วน (domain I-IV) ที่มีลำดับกรดอะมิโนคล้ายกัน แต่ละส่วนจะมีท่อน S4 (ทรงกระบอกสีดำ) ที่ทำหน้าที่รับรู้การเปลี่ยนแปลงศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ และส่วนบริเวณพี (P region) ระหว่างท่อน S5 กับ S6 ทำหน้าที่เป็นบริเวณกำหนดขนาดของช่องทางเฉพาะประจุโซเดียม	408
รูปที่ 19.6	แผนภาพแสดงสถานะการทำงานของโปรตีนช่องทางประจุโซเดียมควบคุมด้วยศักย์ไฟฟ้า ได้แก่ สถานะปิด สถานะเปิด (ซึ่งประจุเปิดการทำงานเปิดออกจากศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์) และสถานะหยุดการทำงาน (ซึ่งเกิดจากประจุหยุดการทำงานเคลื่อนเข้ามาปิดช่องทางประจุ)	409

รูปที่ 19.7	(บน) แผนภูมิระหว่างศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์กับเวลา ในการกระตุ้นที่ทำให้เกิดศักยะงาน โดยแบ่งเป็น 4 ช่วง คือ ช่วงที่ (1) เมื่อได้รับการกระตุ้น ประจุโซเดียมไหลเข้าเซลล์และทำให้ศักย์ไฟฟ้าเปลี่ยนจากศักย์ไฟฟ้าขณะพัก (resting membrane potential; RMP) ขึ้นมาถึงระดับขีดเริ่ม (threshold potential; TP) ที่ -55 มิลลิโวลต์ ช่วงที่ (2) คือช่วงดีโพลาไรเซชัน ซึ่งโปรตีนช่องทางประจุโซเดียมควบคุมด้วยศักย์ไฟฟ้าเปิดออกเต็มที่ ทำให้ประจุโซเดียมไหลเข้าเซลล์อย่างรวดเร็ว และศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ขึ้นไปถึงระดับศักยะงาน (action potential; AP) ที่ +40 มิลลิโวลต์ ช่วงที่ (3) คือช่วงรีโพลาไรเซชัน ซึ่งไม่มีการไหลเข้าของประจุโซเดียม แต่มีการไหลออกของประจุโพแทสเซียม ทำให้ศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์กลับลงมาเป็นลบ ช่วงที่ (4) คือช่วงไฮเพอร์โพลาไรเซชัน ซึ่งประจุโพแทสเซียมไหลออกจากเซลล์ต่อเนื่องจนศักย์ไฟฟ้าเป็นลบมากกว่าระดับศักย์ไฟฟ้าขณะพัก หลังจากนั้นศักย์ไฟฟ้าจะกลับเข้าระดับพักอีกครั้งโดยอาศัยโปรตีนขนส่งประจุโซเดียมและโพแทสเซียม (ล่าง) แผนภูมิแสดงปริมาณการไหลของประจุโซเดียมและโพแทสเซียมที่สัมพันธ์กับแต่ละช่วงเวลาของแผนภูมิต้น	413
รูปที่ 19.8	แผนภูมิระหว่างศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์กับเวลา แสดงความแตกต่างระหว่างการกระตุ้นที่ทำให้เกิดการตอบสนองแบบลำดับขั้น (graded response) และการตอบสนองแบบทั้งหมดหรือไม่ตอบสนอง (all-or-none response) ที่ทำให้เกิดศักยะงาน โดยในช่วงที่ (1) เมื่อกระตุ้นด้วยแรงกระตุ้นที่ต่ำกว่าระดับขีดเริ่ม จะทำให้ศักย์ไฟฟ้ามีขนาดการเปลี่ยนแปลงตามแรงกระตุ้น ซึ่งเป็นการตอบสนองแบบลำดับขั้น และไม่เกิดศักยะงาน ในช่วงที่ (2) เมื่อให้แรงกระตุ้นที่ถึงระดับขีดเริ่ม จะมีการตอบสนองแบบทั้งหมดหรือไม่ตอบสนอง ซึ่งมีการสร้างศักยะงาน ช่วงที่ (3) เมื่อให้การกระตุ้นที่ทำให้เยื่อเซลล์อยู่ในภาวะไฮเพอร์โพลาไรเซชัน จะมีการตอบสนองแบบลำดับขั้นคล้ายกับในช่วงที่ 1 และไม่สร้างศักยะงาน	415
รูปที่ 19.9	แผนภูมิระหว่างศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์กับเวลา ในการกระตุ้นที่ทำให้เกิดศักยะงาน แสดงช่วงเวลาของระยะดื้อสัมผัสและระยะดื้อสัมผัสระหว่างการเปลี่ยนแปลงของศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์	418

รูปที่ 19.10	แผนภูมิระหว่างศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์กับเวลา เปรียบเทียบระหว่าง (ก) การกระตุ้นต่อเนื่องที่ระดับขีดเริ่ม ซึ่งให้ศักยะงานที่ความถี่น้อยกว่า เพราะต้องให้ผ่านระยะดื้อทั้งสองช่วงจึงจะเกิดศักยะงานได้อีก กับ (ข) การกระตุ้นต่อเนื่องที่ระดับเหนือขีดเริ่ม ซึ่งมีความถี่ของศักยะงานมากกว่า เพราะสามารถสร้างศักยะงานครั้งถัดไปได้ตั้งแต่นี้อยู่ระยะดื้อสัมพันธ์	419
รูปที่ 19.11	แผนภาพแสดงลำดับการถ่ายทอดศักยะงานจากการเกิดกระแสเฉพาะที่ (ก) เมื่อบริเวณของแอกซอนถูกกระตุ้นและอยู่ในภาวะดีโพลาไรเซชัน จะมีกระแสเฉพาะที่จากการไหลของประจุโซเดียมไปยังบริเวณใกล้เคียง (ข) เมื่อบริเวณใกล้เคียงนี้มีประจุโซเดียมไหลเข้าจำนวนมากจนศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ถึงระดับขีดเริ่ม จะทำให้เกิดดีโพลาไรเซชันเป็นลำดับต่อไป ขณะที่บริเวณที่เกิดศักยะงานไปแล้วจะเข้าสู่ระยะดื้อสัมพันธ์ และไม่สามารถถูกกระตุ้นจากกระแสเฉพาะที่ได้ชั่วคราว (ค) ศักยะงานถูกถ่ายทอดไปตามความยาวของแอกซอนจากการเคลื่อนที่ของกระแสเฉพาะที่ไปยังบริเวณถัดออกไป	421
รูปที่ 19.12	แผนภาพวงจรไฟฟ้าของเยื่อเซลล์ประสาท แทนการไหลของประจุขณะที่กระแสเฉพาะที่เคลื่อนที่ผ่านแอกซอนตามทฤษฎีสายเคเบิล โดยมีความต้านทานไฟฟ้าภายนอกเซลล์ (external resistance; r_e) และความต้านทานไฟฟ้าภายในเซลล์ (internal resistance; r_i) ที่มีผลต่อการเคลื่อนที่ของประจุที่ภายนอกและภายในเซลล์ ตามลำดับ และการไหลของประจุระหว่างภายนอกและภายในเซลล์ จะขึ้นกับความต้านทานไฟฟ้าที่เยื่อเซลล์ (membrane resistance; r_m) และค่าความจุไฟฟ้าที่เยื่อเซลล์ (membrane capacitance; c_m)	422
รูปที่ 19.13	แผนภาพแสดงหน้าตัดตามยาวของแอกซอนที่มีปลอกหุ้มไมอีลิน และมีการถ่ายทอดสัญญาณประสาทแบบก้าวกระโดด โดยอาศัยกระแสเฉพาะที่ที่เคลื่อนไปในบริเวณอินเตอร์โนด และกระตุ้นให้เกิดศักยะงานที่โนดออฟรังก์วอร์	424
รูปที่ 20.1	แผนภาพแสดงลักษณะของซินแนปส์ไฟฟ้า (ก) องค์ประกอบของแกปจังก์ชันประกอบด้วยโปรตีนคอนเนกซินจำนวน 6 หน่วยที่รวมตัวกันเป็นคอนเนกซอนฝังอยู่ในเยื่อเซลล์ที่อยู่ติดกัน (ข) การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของคอนเนกซินทั้ง 6 หน่วย ทำให้เกิดช่องทางที่ให้ประจุไฟฟ้าหรือสารโมเลกุลเล็กไหลผ่านระหว่างเซลล์ได้	432

รูปที่ 20.2	แผนภาพแสดงองค์ประกอบของซินแนปส์เคมีระหว่างเซลล์ประสาท	435
รูปที่ 20.3	แผนภาพแสดงการจำแนกชนิดของซินแนปส์เคมีโดยตำแหน่งของซินแนปส์บนเซลล์ประสาท	436
รูปที่ 20.4	ภาพวาดแสดงโครงสร้างของรอยต่อระหว่างปลายเซลล์ประสาทสั่งการกับเซลล์กล้ามเนื้อลาย ซึ่งเป็นซินแนปส์เคมีชนิดหนึ่งที่มีแนวพับหลังรอยต่อจำนวนมากบนเยื่อเซลล์กล้ามเนื้อหรือซาร์โคเลมมา	437
รูปที่ 20.5	แผนภาพแสดงกระบวนการหลังสารสื่อประสาทที่บริเวณเยื่อเซลล์ประสาทก่อนซินแนปส์ ซึ่งเริ่มต้นจากศักยะงานที่มาถึงที่บริเวณปลายซินแนปส์และกระตุ้นการไหลเข้าของประจุแคลเซียม และกระตุ้นการขับเคลื่อนถุงซินแนปส์มายังแอคทีฟโซน และสิ้นสุดที่กระบวนการเอกไซโทไซโทซิส และการนำถุงซินแนปส์กลับเข้าสู่ไซโตพลาสซึม	439
รูปที่ 20.6	แผนภาพแสดงขั้นตอนของการนำถุงซินแนปส์มาที่เยื่อเซลล์ประสาทก่อนซินแนปส์ และกระบวนการเอกไซโทไซโทซิส (1) ถุงซินแนปส์ที่ถูกติดฉลากด้วยซินแนปโตเบรวิน ซึ่งเป็นโปรตีนกลุ่มสแนร์สบนถุงซินแนปส์ (vesicular SNAREs) ชนิดหนึ่ง ถูกนำมาที่บริเวณแอคทีฟโซน (2) ซินแนปโตเบรวินจับกับซินแทกซินและสแนป-25 ซึ่งเป็นโปรตีนกลุ่มสแนร์สเป้าหมาย (target membrane SNAREs) ทำให้เกิดโครงสร้างเชิงซ้อนที่เสถียรขึ้น และทำให้ถุงซินแนปส์เข้าชิดเยื่อเซลล์ก่อนซินแนปส์ (3) เมื่อได้รับการกระตุ้นจากประจุแคลเซียม จะเกิดการหลอมรวมของเยื่อเซลล์กับเยื่อถุงซินแนปส์ และ (4) โครงสร้างเชิงซ้อนของโปรตีนกลุ่มสแนร์สแยกตัวออกจากถุงซินแนปส์ ทำให้ถุงซินแนปส์เปิดออกและหลังสารสื่อประสาทออกสู่ร่องซินแนปส์	442
รูปที่ 20.7	แผนภาพแสดงการรวมสัญญาณประสาทจากซินแนปส์ (ก) การรวมเชิงพื้นที่จากเซลล์ประสาท 2 เซลล์ที่ให้ศักย์ไฟฟ้าแบบ EPSP ทำให้ระดับศักย์ไฟฟ้าในเซลล์ประสาทเป้าหมายสูงกว่าขีดเริ่มและส่งสัญญาณประสาทต่อ (ข) การรวมเชิงพื้นที่ระหว่างเซลล์ประสาทที่ให้ศักย์ไฟฟ้าแบบ EPSP และ IPSP ทำให้ศักย์ไฟฟ้าของเซลล์เป้าหมายหักล้างกันและไม่เกิดการส่งสัญญาณประสาท (ค) การรวมเชิงเวลาของเซลล์ประสาทที่ให้ศักย์ไฟฟ้าแบบ EPSP ความถี่สูงทำให้เกิดการรวมกันของศักย์ไฟฟ้าของเซลล์เป้าหมาย และมีการส่งสัญญาณประสาทต่อ	444

รูปที่ 20.8	แผนภาพแสดงกระบวนการระหว่างการสร้างซินแนปส์ใหม่ที่บริเวณรอยต่อเซลล์ประสาทกับกล้ามเนื้อ โดยโกรว์ทโคนของปลายแอกซอนที่กำลังไปถึงหลอดกล้ามเนื้อจะได้รับการกระตุ้นจากเซลล์ชวานน์ให้สร้างโปรตีนแอกริน นิวเรกูลิน ซีจีอาร์ที และแอสทิลโคลีน เพื่อเหนี่ยวนำให้มีการเจริญพัฒนาของหลอดกล้ามเนื้อ เช่น การแสดงออกและการรวมตัวของโปรตีนตัวรับแอสทิลโคลีนชนิดนิโคตินิก การกระตุ้นการพัฒนากล้ามเนื้อลาย และการสร้างโมเลกุลยึดเกาะระหว่างเซลล์ในบริเวณซินแนปส์ เป็นต้น	448
รูปที่ 20.9	แผนภาพแสดงการเสริมแรงระยะยาวของซินแนปส์ในฮิปโปแคมปัสฟอร์เมชัน (ก) ภาวะที่มีการส่งสัญญาณประสาทปกติ (ข) เมื่อมีการส่งสัญญาณประสาทความถี่สูง และกระตุ้นการทำงานของโปรตีนซีเอเอ็มเคทูในเซลล์ประสาทหลังซินแนปส์ (ค) โปรตีนซีเอเอ็มเคทูกระตุ้นการเปลี่ยนแปลงต่าง ๆ ของเยื่อเซลล์ประสาทหลังซินแนปส์ ทำให้การส่งสัญญาณผ่านซินแนปส์มีประสิทธิภาพมากขึ้น	450
รูปที่ 21.1	แผนภาพแสดงวิถีการสังเคราะห์สารสื่อประสาทกลูตาเมตจากกรดอะมิโนชนิดกลูตามีน และจากอัลฟา-คีโตกลูตาเรต และแสดงการเปลี่ยนกลูตาเมตเป็นแกมมาอะมิโนบิวทีริกแอซิด หรือกาบา ซึ่งเป็นสารสื่อประสาทที่สำคัญอีกชนิดหนึ่ง	462
รูปที่ 21.2	แผนภาพแสดงวัฏจักรกลูตาเมต-กลูตามีน ที่เกิดขึ้นที่ซินแนปส์ที่ใช้กลูตาเมตเป็นสารสื่อประสาท โดยกลูตาเมตที่เปลี่ยนจากกลูตามีนถูกบรรจุในถุงเก็บสารสื่อประสาท เมื่อกลูตาเมตถูกปล่อยลงมาในร่องซินแนปส์จะจับกับโปรตีนตัวรับกลูตาเมตชนิดต่าง ๆ บนเยื่อเซลล์ประสาทหลังซินแนปส์ แล้วจึงถูกขนส่งกลับเข้าไปในแอสโตรไซต์เพื่อเปลี่ยนกลับเป็นกลูตามีน	463
รูปที่ 21.3	แผนภาพเปรียบเทียบการขนส่งประจุไฟฟ้าโดยโปรตีนตัวรับกลูตาเมตชนิด AMPA และ NMDA โดยสังเกตว่าโปรตีนตัวรับชนิด NMDA ยอมให้ประจุแคลเซียมผ่านได้ด้วย นอกจากนี้ยังมีบริเวณที่กระตุ้น (แทนด้วยรูปหกเหลี่ยมสีขาว) และบริเวณที่ยับยั้ง (แทนด้วยวงรีสีดำ) การทำงานของโปรตีนตัวรับชนิด NMDA	465
รูปที่ 21.4	แผนภาพแสดงวิถีการส่งสัญญาณภายในเซลล์ที่เมื่อกลูตาเมตจับกับโปรตีนตัวรับกลูตาเมตชนิดเมแทบอโทรปิกชนิด mGluR class I (บน) และ mGluR class II/III (ล่าง)	467

รูปที่ 21.5	แผนภาพการสังเคราะห์สารสื่อประสาทแอสพาร์เทตจากการย้ายหมู่อะมิโนจากกลูตาเมตมายังออกซาลโอแอซิเตท โดยอาศัยเอนไซม์แอสพาร์เทตอะมิโนทรานสเฟอเรส	469
รูปที่ 21.6	แผนภาพแสดงการสังเคราะห์กาบา และการกำจัดกาบาออกจากร่องซินแนปส์ โดยโปรตีนขนส่งกาบา 1 บนปลายแอกซอน และโปรตีนขนส่งกาบา 2 บนแอสโตรไซต์	471
รูปที่ 21.7	แผนภาพแทนโครงสร้างของโปรตีนตัวรับกาบาชนิดเอ ซึ่งยอมให้ประจุคลอไรด์ไหลเข้าเซลล์เมื่อจับกับกาบา โดยบริเวณที่รับกาบาจะอยู่ระหว่างโปรตีนหน่วยย่อยอัลฟาและเบตา ขณะที่บริเวณที่จับกับยากลุ่มเบนโซไดอะซีพีนจะอยู่ระหว่างโปรตีนหน่วยย่อยอัลฟาและแกมมา	473
รูปที่ 21.8	แผนภาพแสดงการทำงานของโปรตีนตัวรับกาบาชนิดบี ซึ่งเมื่อได้รับกาบาจะกระตุ้นการส่งสัญญาณภายในเซลล์ ทำให้โปรตีนช่องทางประจุโพแทสเซียมเปิดออก และระงับการทำงานของโปรตีนช่องทางประจุแคลเซียม ผลคือทำให้ศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์มีความเป็นลบมากขึ้น	474
รูปที่ 21.9	แผนภาพแสดงการสังเคราะห์สารสื่อประสาทไกลีนจากกรดอะมิโนชนิดซีรีน และการกำจัดไกลีนออกจากร่องซินแนปส์โดยโปรตีนขนส่งไกลีน-1 บนแอสโตรไซต์ และโปรตีนขนส่งไกลีน-2 บนปลายแอกซอน ซึ่งไกลีนในแอสโตรไซต์จะถูกทำลายโดยระบบทำลายไกลีนในไมโทคอนเดรีย	475
รูปที่ 21.10	แผนภาพแสดงตำแหน่งของกลุ่มเซลล์ประสาทที่สร้างแอสิติลโคลีนในสมอง (แทนด้วยวงรีสีเทา) ได้แก่ เซปทัลนิวเคลียส นิวเคลียสเบซัลลิส และกลุ่มเซลล์ประสาทด้านข้างของเทคนัมส่วนหลังของก้านสมองส่วนพอนส์ แนวเส้นประแทนทิศทางของแอกซอนที่นำแอสิติลโคลีนจากกลุ่มเซลล์ประสาทดังกล่าวไปยังบริเวณต่าง ๆ ของสมอง	477
รูปที่ 21.11	แผนภาพแสดงสารสื่อประสาทในระบบประสาทส่วนปลาย เปรียบเทียบระหว่างระบบสั่งการที่มีเป้าหมายคือกล้ามเนื้อลาย และระบบประสาทอัตโนมัติที่มีเป้าหมายที่กล้ามเนื้อเรียบและต่อมของอวัยวะภายใน	478
รูปที่ 21.12	แผนภาพแสดงปฏิกิริยาการสังเคราะห์แอสิติลโคลีนจากโคลีนและแอซิetyl-CoA โดยอาศัยเอนไซม์โคลีนแอซิetylทรานสเฟอเรส และการสลายแอสิติลโคลีนกลับเป็นโคลีนและแอซิเตทโดยเอนไซม์แอสิติลโคลีนเอสเทอเรส	479

	หน้า
รูปที่ 21.13	แผนภาพของซินแนปส์ที่ใช้แอสทิลโคลีนเป็นสารสื่อประสาท แสดงวิถีการสังเคราะห์ การหลั่ง และการทำลายแอสทิลโคลีนเพื่อให้ได้สารตั้งต้นที่นำมาใช้สังเคราะห์ใหม่
รูปที่ 21.14	แผนภาพแทนโครงสร้างของโปรตีนตัวรับแอสทิลโคลีนชนิดนิโคตินิก ซึ่งมีโปรตีนหน่วยย่อยชนิด α_3 จำนวน 2 หน่วย และชนิด β_4 จำนวน 3 หน่วย โดยบริเวณที่จับกับแอสทิลโคลีนจะอยู่ระหว่างหน่วยย่อย α_3 กับ β_4 และเมื่อโปรตีนตัวรับชนิดนี้ทำงาน จะทำให้ประจุโซเดียมไหลเข้าสู่เซลล์ได้
รูปที่ 21.15	แผนภาพแสดงการส่งสัญญาณภายในเซลล์เมื่อแอสทิลโคลีน (อักษรย่อ Ach) กระตุ้นการทำงานของโปรตีนตัวรับแอสทิลโคลีนชนิดมัสคารินิก (อักษรย่อ mAChR) (บน) การส่งสัญญาณโดย M1, M3 และ M5 ทำให้โปรตีนช่องทางประจุแคลเซียมเปิดออก และทำให้ประจุแคลเซียมไหลเข้าสู่เซลล์ได้ (ล่าง) การส่งสัญญาณโดย M2 และ M4 จะทำให้โปรตีนช่องทางประจุแคลเซียมปิด ขณะที่กระตุ้นให้โปรตีนช่องทางประจุโพแทสเซียมเปิด และให้ประจุโพแทสเซียมไหลออกจากเซลล์
รูปที่ 22.1	โครงสร้างทางเคมีของสารสื่อประสาทกลุ่มแคทีคอลามีน ได้แก่ โดพามีน (dopamine) นอร์เอพิเนฟริน (norepinephrine) และเอพิเนฟริน (epinephrine) ซึ่งทุกชนิดมีโครงสร้างของแคทีคอล (catechol) เป็นโครงสร้างร่วม
รูปที่ 22.2	แผนภาพแสดงตำแหน่งของกลุ่มเซลล์ประสาทที่สร้างโดพามีนในสมอง (แทนด้วยวงรีสีดำ) แนวเส้นประแทนทิศทางของแอกซอนที่นำโดพามีนจากกลุ่มเซลล์ประสาทดังกล่าวไปยังบริเวณต่าง ๆ ของสมอง
รูปที่ 22.3	แผนภาพแสดงขั้นตอนการสังเคราะห์โดพามีนจากกรดอะมิโนชนิดไทโรซีน ประกอบด้วยขั้นแรกที่ยูคัลเอนไฮม์ไทโรซีนไฮดรอกซีเลส (tyrosine hydroxylase) และขั้นที่สองที่ยูคัลเอนไฮม์โดพาดีคาร์บอกซีเลส (DOPA decarboxylase)
รูปที่ 22.4	แผนภาพของซินแนปส์ที่ใช้โดพามีนเป็นสารสื่อประสาท โดยที่โดพามีนที่สังเคราะห์ขึ้นจะถูกขนส่งเข้าสู่ถุงเก็บสารสื่อประสาทโดยใช้โปรตีนขนส่ง VMAT1/2 เมื่อโดพามีนออกมาในช่องซินแนปส์ จะถูกนำกลับเข้าไซโทพลาสซึมโดยโปรตีนขนส่งโดพามีน หรือ DAT ซึ่งโดพามีนที่ถูกนำกลับสามารถนำเข้าสู่ถุงเก็บสารสื่อประสาท หรือถูกทำลายโดยเอนไซม์

รูปที่ 22.5	แผนภาพแสดงขั้นตอนการเปลี่ยนโดพามีนให้เป็นกรดโฮโมวานิลลิก โดยเอนไซม์สองชนิด คือ เอนไซม์โมโนเอมีนออกซิเดส (monoamine oxidase) และเอนไซม์แคทีคอล-โอ-เมทิลทรานสเฟอเรส (catechol-O-methyltransferase)	499
รูปที่ 22.6	แผนภาพการส่งสัญญาณภายในเซลล์โดยโปรตีนตัวรับโดพามีน โดยรูปบนแสดงผลของการกระตุ้นโปรตีนตัวรับโดพามีนกลุ่มคล้าย D1 ซึ่งเพิ่มการสังเคราะห์ไซคลิกเอเอ็มพีและกระตุ้นการทำงานของโปรตีนไคเนสเอ และรูปล่างแสดงผลของการกระตุ้นโปรตีนตัวรับกลุ่มคล้าย D2 ซึ่งมีผลในทางตรงข้าม	501
รูปที่ 22.7	แผนภาพแสดงตำแหน่งของโลคัสซีริเลียส ที่เป็นกลุ่มเซลล์ประสาทสร้างนอร์เอพิเนพรินในสมอง แนวเส้นประแทนทิศทางของแอกซอนที่นำนอร์เอพิเนพรินจากโลคัสซีริเลียสไปยังบริเวณต่าง ๆ ของสมองและไขสันหลัง	503
รูปที่ 22.8	แผนภาพแสดงขั้นตอนการสังเคราะห์นอร์เอพิเนพรินจากโดพามีน ซึ่งอาศัยเอนไซม์โดพามีนเบตาไฮดรอกซิเลส (dopamine beta-hydroxylase) ในเซลล์โครแมฟฟินของต่อมหมวกไตชั้นในจะมีเอนไซม์ฟีนิลเอทานอลามีนเอ็น-เมทิลทรานสเฟอเรส (phenylethanolamine N-methyltransferase) ซึ่งเปลี่ยนนอร์เอพิเนพรินให้เป็นเอพิเนพริน	504
รูปที่ 22.9	แผนภาพของซินแนปส์ที่ใช้ นอร์เอพิเนพรินเป็นสารสื่อประสาท ซึ่งมีกระบวนการนำกลับและการทำลายสารสื่อประสาทคล้ายกับโดพามีน	505
รูปที่ 22.10	แผนภาพแสดงการเปลี่ยนนอร์เอพิเนพรินให้เป็นนอร์เมทาเนพรินอัลดีไฮด์ โดยเอนไซม์โมโนเอมีนออกซิเดสและเอนไซม์แคทีคอล-โอ-เมทิลทรานสเฟอเรส ซึ่งจะถูกเปลี่ยนเป็นกรดวานิลลิกแมนเดิลิก และ 3-เมธอกซี-4-ไฮดรอกซีเมธิลไกลคอล โดยเอนไซม์อัลดีไฮด์ดีไฮโดรจีเนส และเอนไซม์อัลดีไฮด์รีดักเทสตามลำดับ	505
รูปที่ 22.11	แผนภาพสรุปการส่งสัญญาณภายในเซลล์เมื่อนอร์เอพิเนพรินกระตุ้นการทำงานของโปรตีนตัวรับอะดรีโนจิกชนิดต่าง ๆ	506
รูปที่ 22.12	แผนภาพแสดงขั้นตอนการสังเคราะห์ซีโรโทนินจากกรดอะมิโนชนิดทริปโตเฟน โดยอาศัยเอนไซม์ทริปโตเฟนไฮดรอกซิเลส (tryptophan hydroxylase) และเอนไซม์อะโรมาติก แอล-อะมิโนแอซิดดีคาร์บอกซิเลส (aromatic L-amino acid decarboxylase) ซีโรโทนินสามารถถูกทำลายให้เป็นกรด 5-ไฮดรอกซีอินโดลแอซิดิก โดยเอนไซม์โมโนเอมีนออกซิเดส	511

รูปที่ 22.13	แผนภาพของซินแนปส์ที่ใช้ซีโรโทนินเป็นสารสื่อประสาท ซึ่งมีกระบวนการนำกลับและการทำลายสารสื่อประสาทคล้ายกับสารสื่อประสาทกลุ่มโมโนเอมีนชนิดอื่น คือ โดพามีน และนอร์เอพิเนฟริน	512
รูปที่ 22.14	แผนภาพสรุปการส่งสัญญาณภายในเซลล์เมื่อซีโรโทนินกระตุ้นการทำงานของโปรตีนตัวรับซีโรโทนินแต่ละชนิดย่อย โดยมีชนิดย่อย 5-HT ₃ เท่านั้นที่เป็นโปรตีนตัวรับชนิดไอออนโนโทรปิก ส่วนชนิดย่อยอื่นเป็นโปรตีนตัวรับชนิดเมแทบอลิทริกที่ทำงานร่วมกับโปรตีนจี	514
รูปที่ 22.15	แผนภาพแสดงการสังเคราะห์ฮิสตามีนจากกรดอะมิโนชนิดฮิสติดีน โดยอาศัยเอนไซม์ฮิสติดีนดีคาร์บอกซิเลส	515
รูปที่ 22.16	เปรียบเทียบโครงสร้างทางเคมีระหว่าง เมท-เอนเคฟาลิน (met-enkephalin) ซึ่งเป็นนิวโรเปปไทด์ (บน) กับมอร์ฟีน (morphine) ซึ่งเป็นโอปิออยด์ที่ได้จากฝิ่น (ล่าง) บริเวณของโครงสร้างทางเคมีที่เน้นด้วยเส้นหนา แสดงความคล้ายกันระหว่างโอปิออยด์ทั้งสองชนิด	519
รูปที่ 22.17	โครงสร้างทางเคมีของสารสื่อประสาทกลุ่มพิวรีนที่พบในระบบประสาท ได้แก่ แอดิโนซีนไตรฟอสเฟต (adenosine triphosphate) และแอดิโนซีน (adenosine)	525
รูปที่ 22.18	แผนภาพแสดงซินแนปส์ที่ใช้สารสื่อประสาทกลุ่มพิวรีน โดยเอทีพีจะหลั่งออกมาในร่องซินแนปส์พร้อมกับสารสื่อประสาททั่วไป และสามารถจับกับโปรตีนตัวรับพิวรีนอจิก ขณะที่บางส่วนจะถูกเปลี่ยนเป็นแอดิโนซีนโดยเอนไซม์ 2 ชนิด แอดิโนซีนส่วนหนึ่งจะถูกขนส่งออกมาจากเซลล์ประสาทก่อนซินแนปส์ผ่านโปรตีนตัวรับ ENT ซึ่งแอดิโนซีนสามารถกระตุ้นเซลล์ประสาทหลังซินแนปส์ผ่านทางโปรตีนตัวรับแอดิโนซีน	525
รูปที่ 22.19	โครงสร้างทางเคมีของสารสื่อประสาทกลุ่มเอนโดแคนนาบินอยด์ที่พบในระบบประสาท ได้แก่ อนันดาไมด์ (anandamide) และ 2-อะราคิโดโนลกลีเซอรอล (2-arachidonoylglycerol) เปรียบเทียบกับโครงสร้างของเดลตา-9-เตตระไฮโดรแคนนาบินอล (delta-9-tetrahydrocannabinol) ซึ่งเป็นสารกลุ่มแคนนาบินอยด์ที่พบในกัญชา	528

รูปที่ 22.20	แผนภาพแสดงการส่งสัญญาณแบบย้อนกลับของสารสื่อประสาทกลุ่มเอนโดแคนนาบินอยด์ โดยเมื่อโปรตีนตัวรับกลูตาเมตชนิด NMDA บนเซลล์ประสาทหลังซินแนปส์ถูกกระตุ้น และทำให้ประจุแคลเซียมไหลเข้าสู่เซลล์ จะมีผลกระตุ้นการสังเคราะห์เอนโดแคนนาบินอยด์จากไขมันที่เยื่อหุ้มเซลล์ เมื่อเอนโดแคนนาบินอยด์ถูกปล่อยเข้ามาในร่องซินแนปส์ จะกระตุ้นเซลล์ประสาทก่อนซินแนปส์ผ่านทางโปรตีนตัวรับแคนนาบินอยด์	529
รูปที่ 23.1	แผนภาพแสดงการขนส่งน้ำตาลกลูโคสจากกระแสเลือด ผ่านเซลล์เยื่อบุหลอดเลือด และเข้าสู่แอสโตรไซต์และเซลล์ประสาท โดยอาศัยโปรตีนขนส่งกลูโคสชนิด GLUT-1 และ GLUT-3 ตามลำดับ และแสดงการขนส่งแลคเตทจากแอสโตรไซต์เข้าสู่เซลล์ประสาทโดยอาศัยโปรตีนขนส่งชนิด เอ็มซีที 4 และ เอ็มซีที 2 โดยเซลล์ประสาทใช้ทั้งกลูโคสและแลคเตทในการสร้างพลังงาน	542
รูปที่ 23.2	แผนภาพแสดงการเปลี่ยนกลูโคสให้เป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟต ซึ่งสามารถเข้าสู่วิถีไกลโคไลซิสเพื่อเปลี่ยนเป็นไพรูเวต 2 โมเลกุล และนำพลังงานที่ได้จากการสลายกลูโคสในการสังเคราะห์เอทีพีและรีดิวซ์โมเลกุลของ NAD^+ หรือนำเข้าสู่วิถีเพนโทสฟอสเฟตเพื่อนำผลผลิตไปใช้ในการสังเคราะห์สารชีวโมเลกุลชนิดอื่น เช่น ไขมัน และกรดนิวคลีอิก	544
รูปที่ 23.3	แผนภาพแสดงการเปลี่ยนไพรูเวตให้เป็นแอซิติลโคเอนไซม์เอ และจะถูกนำเข้าสู่วัฏจักรกรดซิตริกเพื่อนำพลังงานไปใช้ในการสังเคราะห์จีทีพี และรีดิวซ์โมเลกุลของ NAD^+ และ FAD	545
รูปที่ 23.4	แผนภาพแสดงการควบคุมการสลายไกลโคเจนให้เป็นกลูโคสในแอสโตรไซต์ ซึ่งเร่งโดยเอนไซม์ไกลโคเจนฟอสโฟรีเลส ที่ถูกควบคุมการทำงานผ่านการเติมหมู่ฟอสเฟตโดยเอนไซม์ฟอสโฟรีเลสไคเนส โดยที่เอนไซม์ฟอสโฟรีเลสไคเนสจะถูกกระตุ้นการทำงานโดยการเปลี่ยนแปลงของประจุไฟฟ้าชนิดต่าง ๆ ระหว่างการเกิดศักยะงานของเซลล์ประสาท	547
รูปที่ 23.5	แผนภาพแสดงการขนส่งสารกลุ่มคีโตนบอดี ได้แก่ แอซิโตแอซิเตท (acetoacetate; AcAc) และเบตา-ไฮดรอกซีบิวทีเรท (beta-hydroxybutyrate; 3HB) จากเซลล์ตับผ่านกระแสเลือดและเข้าสู่เซลล์ประสาท ซึ่งเซลล์ประสาทสามารถเปลี่ยนแอซิโตแอซิเตทกลับเป็นแอซิติลโคเอนไซม์เอ และนำไปใช้สร้างพลังงาน หรือนำแอซิโตแอซิเตทไปใช้ในการสังเคราะห์สารกลุ่มไขมัน	548

รูปที่ 24.1	ภาพวาดของภาคตัดตามขวางของลูกตา แสดงชั้นต่าง ๆ ของลูกตาและโครงสร้างที่เป็นส่วนประกอบที่สำคัญของลูกตา	558
รูปที่ 24.2	ภาพวาดแสดงเซลล์ชนิดต่าง ๆ ที่ประกอบขึ้นเป็นชั้นของจอประสาทตา ตัวเลขโรมันทางด้านซ้ายของภาพแทนแต่ละชั้นของจอประสาทตา ได้แก่ I: ชั้นเนื้อเยื่อบุผิวมีรงควัตถุของจอประสาทตา II: ชั้นเซลล์รับแสง III: ชั้นเยื่อจำกัดด้านนอก IV: ชั้นนิวเคลียสด้านนอก V: ชั้นร่างแหด้านนอก VI: ชั้นนิวเคลียสด้านใน VII: ชั้นร่างแหด้านใน VIII: ชั้นเซลล์ปมประสาท IX: ชั้นเส้นประสาทตา X: ชั้นเยื่อจำกัดด้านใน	560
รูปที่ 24.3	การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างแบบไอโซเมอไรเซชัน (isomerization) ของ 11-cis-retinal เป็น all-trans-retinal เมื่อได้รับแสง พันธะภายในโมเลกุลที่เน้นด้วยเส้นหนา คือตำแหน่งที่มีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างด้วยแสง	568
รูปที่ 24.4	แผนภาพของกระบวนการแปรพลังงานแสงให้เป็นสัญญาณไฟฟ้าบนแผ่นเยื่อรูปจานของเซลล์รับแสง (บน) ในภาวะที่ไม่มีแสง โรดอปซินจะไม่เปลี่ยนแปลงโครงสร้าง และในไฮโดรฟาสซึมของเซลล์รับแสงมีโมเลกุลซีจีเอ็มพี (cGMP) จำนวนมากเพราะเอนไซม์ฟอสโฟไดเอสเทอเรส (PDE) ยังไม่ทำงาน ซีจีเอ็มพีจะเปิดให้โปรตีนช่องทางโซเดียมนำประจุโซเดียมเข้าสู่เซลล์ จึงทำให้เซลล์อยู่ในภาวะดีโพลาไรเซชัน (ล่าง) เมื่อโรดอปซินได้รับแสง จะกระตุ้นการส่งสัญญาณภายในเซลล์ที่ทำให้เอนไซม์ PDE ทำงานและสลายซีจีเอ็มพีให้เป็นจีเอ็มพี โปรตีนช่องทางโซเดียมจึงปิดลง เมื่อประจุโซเดียมเข้าสู่เซลล์ไม่ได้ เซลล์จึงอยู่ในภาวะไฮเพอร์โพลาไรเซชัน	568
รูปที่ 24.5	แผนภาพแสดงความแตกต่างของการส่งสัญญาณประสาทผ่านเซลล์ประสาทสองขั้ว ทั้งแบบออนเซนเตอร์ (ON-center) และออฟเซนเตอร์ (OFF-center) (ซ้าย) เมื่อเซลล์รับแสงในลานรับสัมผัสส่วนกลางอยู่ในที่มืดและมีการหลังกลูตาเมตมาก จะมีเฉพาะเซลล์ประสาทสองขั้วชนิดออฟเซนเตอร์เท่านั้นที่เกิดดีโพลาไรเซชันและส่งสัญญาณต่อไปกับเซลล์ปมประสาท เนื่องจากบนเซลล์ประสาทสองขั้วชนิดออฟเซนเตอร์เท่านั้นที่มีการแสดงออกของโปรตีนตัวรับกลูตาเมตชนิดเอเอ็มพีเอที่ถูกระตุ้นตามปริมาณกลูตาเมตที่ได้รับ (ขวา) เมื่อเซลล์รับแสงได้รับแสงและลดการหลังกลูตาเมตลง เซลล์ประสาทสองขั้วชนิดออนเซนเตอร์จะเกิดดีโพลาไรเซชันเนื่องจากมีโปรตีนตัวรับกลูตาเมตชนิดเมแทบอทรอปิกที่ทำงานได้เมื่อกลูตาเมตมีระดับต่ำ	571

รูปที่ 24.6	แผนภาพแสดงการยับยั้งด้านข้างของเซลล์แนวนอนที่รับสัญญาณจากเซลล์รับภาพในลานรับสัมผัสส่วนนอก (ซ้าย) หากเซลล์รับแสงของลานรับสัมผัสส่วนนอกได้รับแสงจะไม่กระตุ้นการทำงานของเซลล์แนวนอน และไม่ยับยั้งการหลั่งกลูตาเมต ทำให้เซลล์ประสาทสองข้างชนิดออฟเซนเตอร์ถูกกระตุ้นมากขึ้น (ขวา) หากเซลล์รับแสงของลานรับสัมผัสส่วนนอกอยู่ในที่มืด จะเพิ่มการทำงานของเซลล์แนวนอนและยังลดการหลั่งกลูตาเมตลงอีก ซึ่งจะยิ่งเพิ่มการกระตุ้นที่เซลล์ประสาทสองข้างชนิดออนเซนเตอร์	573
รูปที่ 24.7	แผนภาพแสดงวิถีประสาทของรีเฟล็กซ์การตอบสนองต่อแสงของม่านตา โดยเซลล์ปมประสาทของจอประสาทตาจะส่งข้อมูลความเข้มแสงผ่านทางเส้นประสาทตา และเข้าสู่พรีเทคตัลแอเรียในก้านสมองส่วนมิดเบรน ซึ่งจะส่งข้อมูลต่อให้กับเอดิงเงอร์-เวสต์ฟาเลนินเคลียสทั้งสองข้าง จากนั้นจึงนำคำสั่งออกไปทางเส้นประสาทออกคิวโลมอเตอร์ เพื่อกระตุ้นให้กล้ามเนื้อเรียบสฟิงเตอร์พิวพิลลีของม่านตาหดตัว	575
รูปที่ 24.8	แผนภาพแสดงวิถีประสาทการมองเห็นในระบบประสาทส่วนกลาง จากภาพบนลานสายตาคะตกกระทบบนลานจอประสาทตา จากนั้นแต่ละครึ่งของลานจอประสาทตาคะนำส่งสัญญาณประสาทไปตามเส้นประสาทตา โดยแยกซอนจากลานประสาทตาครึ่งด้านจมูกทั้งสองข้างจะทอดข้ามไปด้านตรงข้ามที่ส่วนไข้วประสาทตา จากนั้นจึงรวมเป็นลำประสาทตาเข้าสู่แลทเทอรัลเจนิคิวเลทนิวเคลียส แล้วส่งต่อให้กับเปลือกสมองส่วนการมองเห็นผ่านทางส่วนแผ่ประสาทตา โดยเส้นทึบแทนส่วนแผ่ประสาทตากลุ่มด้านบน และเส้นประแทนส่วนแผ่ประสาทตากลุ่มด้านล่างที่บางส่วนโค้งเข้าไปในเชอริบรัมกลีบขมับ	577
รูปที่ 24.9	ภาพวาดแสดงการเรียงตัวเป็นชั้นของกลุ่มเซลล์ประสาทในแลทเทอรัลเจนิคิวเลทนิวเคลียส และการรับข้อมูลจากเซลล์ปมประสาทที่มาจากจอประสาทตาแต่ละข้าง	581
รูปที่ 24.10	ภาพวาดแสดงบริเวณของเปลือกสมองส่วนการมองเห็นปฐมภูมิ (V1) และส่วนประสานงานการมองเห็น ซึ่งได้แก่เปลือกสมองส่วนการมองเห็นทุติยภูมิ (V2) และตติยภูมิ (V3, V4 และ V5) รวมทั้งบริเวณที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมการเคลื่อนไหวของลูกตาที่ได้รับข้อมูลจากเปลือกสมองส่วนประสานงานการมองเห็น ได้แก่ ฟรอนทัลอายฟิลด์ (frontal eye field; FEF) ที่เปลือกสมองกลีบหน้าผาก และเปลือกสมองด้านหลังของกลีบข้างขม่อม (posterior parietal cortex; PPC) หรือเรียกอีกชื่อว่า พาไรทัลอายฟิลด์ (parietal eye field)	582

รูปที่ 24.11	แผนภาพแสดงการนำเสนอข้อมูลด้านการเคลื่อนไหวของภาพ (ซ้าย) และรูปทรง สี และมิติสัมพันธ์ (ขวา) จากเลทเทอร์เจนิควิเลทนิวเคลียสมายังเซลล์ประสาทในเปลือกสมองส่วนการมองเห็นปฐมภูมิ	584
รูปที่ 24.12	แผนภาพอย่างง่ายที่แสดงการจัดเรียงของคอลัมน์ขนาดเล็กบนเปลือกสมองส่วนการมองเห็นปฐมภูมิตามการศึกษาของฮูเบลและวีเซล ซึ่งแบ่งออกเป็นคอลัมน์แนวทิศทางการรับรู้เส้นขอบของภาพในองศาต่าง ๆ คอลัมน์รับภาพจากตาข้างเด่นที่รับภาพจากจอประสาทตาข้างซ้ายและขวาสลับกัน และบริเวณรูปทรงกระบอกที่เรียกว่าบล็อกที่แทรกอยู่ในชั้นด้านบนของเปลือกสมอง	584
รูปที่ 24.13	แผนภาพแสดงความผิดปกติของการมองเห็นภาพบนลานสายตาในกรณีที่มีรอยโรคที่จุดต่าง ๆ บนวิถีประสาทการมองเห็น	588
รูปที่ 25.1	แผนภาพแสดงคลื่นเสียงจากการบีบตัวและขยายตัวของโมเลกุลในอากาศที่เกิดจากการสั่นสะเทือนของลำโพง โดยความต่างระหว่างความดันอากาศสูงสุดและต่ำสุดคือแอมพลิจูดของคลื่น และระยะทางระหว่างจุดที่โมเลกุลอากาศบีบตัวสูงสุดในแต่ละรอบคือความยาวคลื่น	594
รูปที่ 25.2	ภาพวาดแสดงโครงสร้างของหู และส่วนประกอบภายในหูชั้นนอก หูชั้นกลาง และหูชั้นใน	596
รูปที่ 25.3	ภาพวาดแสดงโครงสร้างภายในหูชั้นกลาง ได้แก่ กระดูกค้อน กระดูกทั่ง และกระดูกโกลน ซึ่งทำหน้าที่ถ่ายทอดและขยายความสั่นสะเทือนจากเยื่อแก้วหูเข้าสู่หูชั้นในผ่านทางช่องรูปไข่ โดยมีช่องรูปกลมทำหน้าที่ระบายความสั่นสะเทือนจากหูชั้นในออกมายังหูชั้นกลาง และท่อยูสเตเชียนทำหน้าที่ปรับความดันระหว่างโพรงหูชั้นกลางกับคอหอย	597
รูปที่ 25.4	ภาพวาดแสดงองค์ประกอบของหูชั้นใน ประกอบด้วยเยื่อหุ้มหูชั้นใน (บริเวณสีเทา) ซ่อนอยู่ภายในโพรงกระดูกหุ้มหูชั้นใน ภายในเยื่อหุ้มหูชั้นในเป็นที่อยู่ของโครงสร้างที่ใช้ในการรับรู้การทรงตัว ได้แก่ คริสตาแอมพูลลาริส แซคคูลและยูทริเคิล และโครงสร้างของการรับรู้เสียง คือท่อโคเคลียร์ ที่มีลักษณะม้วนเป็นก้นหอย	600
รูปที่ 25.5	ภาพวาดแสดงภาคตัดตามขวางของโคเคลียร์ แสดงห้องภายใน 3 ห้อง คือ สกาลาเวสติบิวไล สกาลามีเดีย และสกาลาทิมพาโน ซึ่งวนรอบแกนกระดูกที่เรียกว่า โมติโอลัส ภายในโมติโอลัสจะพบปมประสาทสไปรลที่นำสัญญาณประสาทออกไปยังเส้นประสาทเวสติบิวโลโคเคลียร์	601

รูปที่ 25.6	(ก) ภาพวาดแสดงภาคตัดขวางของห้องทั้ง 3 ห้องภายในโพรงโคเคลียร์ แสดงเยื่อเวสติบิวลาร์ที่กั้นระหว่างสกาลาเวสติบิวไลกับสกาลามีเดีย กับเยื่อเบซิลาร์ที่กั้นระหว่างสกาลามีเดียกับสกาลาทิมาพาโน และแสดงตำแหน่งของอวัยวะของคอร์ติ ซึ่งอยู่ภายในสกาลามีเดีย และวางอยู่บนเยื่อเบซิลาร์ (ข) แผนภาพแสดงการเดินทางของความสั่นสะเทือนจากกระดูกโกลน เข้ามาภายในสกาลาเวสติบิวไล และกลับออกไปทางสกาลาทิมาพาโน และช่องรูปกลม	602
รูปที่ 25.7	ภาพวาดแสดงโครงสร้างของอวัยวะของคอร์ติ ประกอบด้วยเซลล์ขนและเซลล์ค้ำจุนที่วางอยู่บนเยื่อเบซิลาร์ และแผ่นของเยื่อเทคโทเรียลที่แขวนอยู่ด้านบนของเซลล์ขน	603
รูปที่ 25.8	แผนภาพแสดงการเปลี่ยนแปลงที่เซลล์ขนเมื่อเกิดความสั่นสะเทือนที่เยื่อเบซิลาร์ (ก) ในสภาพปกติ ที่ไม่มีแรงเฉือนที่มาจากความสั่นสะเทือน ประจุโพแทสเซียมจะเข้าสู่เซลล์ขนได้น้อย (ข) เมื่อแผ่นเบซิลาร์ยกตัวขึ้น เกิดแรงเฉือนที่ปลายของเซลล์ขน ทำให้โปรตีนช่องทางโพแทสเซียมเปิดออกมากขึ้น จึงเกิดภาวะดีโพลาไรเซชันจากการที่ประจุโพแทสเซียมไหลเข้าเซลล์ (ค) เมื่อแผ่นเบซิลาร์กดลง ทิศทางของแรงเฉือนจะเป็นในทิศตรงข้าม ทำให้โปรตีนช่องทางโพแทสเซียมปิดตัวลง เซลล์จึงอยู่ในภาวะไฮเพอร์โพลาไรเซชัน เนื่องจากไม่มีประจุโพแทสเซียมไหลเข้าเซลล์	607
รูปที่ 25.9	แผนภูมิแสดงตัวอย่างของเส้นโค้งขีดเริ่มของการตอบสนองในเซลล์ประสาทสองช่วงชนิดที่ 1 ของปมประสาทสไปรัล 3 เซลล์ประสาทที่มีค่าความถี่ที่ตอบสนองได้ดีที่สุดแตกต่างกัน เช่น เซลล์ประสาท ก มีขีดเริ่มที่ประมาณ 55 เดซิเบล ที่ความถี่ประมาณ 300 เฮิร์ตซ์ ขณะที่เซลล์ประสาท ค มีขีดเริ่มที่ 10 เดซิเบล และที่ความถี่ 10 กิโลเฮิร์ตซ์ เป็นต้น	609
รูปที่ 25.10	แผนภาพแสดงการตอบสนองแบบการเคลื่อนที่ด้วยไฟฟ้าของเซลล์ขนด้านนอก (ก) สภาพปกติ (ข) ขณะเกิดดีโพลาไรเซชัน ซึ่งการไหลเข้าของประจุโพแทสเซียมจะกระตุ้นให้โปรตีนเพรสตินหดตัว และดึงให้เยื่อเทคโทเรียลและเยื่อเบซิลาร์เข้าใกล้กันมากขึ้น	610
รูปที่ 25.11	แผนภาพแสดงการตอบสนองต่อเสียงความถี่ที่แตกต่างกันภายในโคเคลียร์ โดยเยื่อเบซิลาร์ที่ส่วนฐานของโคเคลียร์จะหนาและไม่ยืดหยุ่น ทำให้ตอบสนองต่อเสียงความถี่สูงได้ดี ขณะที่เยื่อเบซิลาร์ที่ส่วนยอดของโคเคลียร์จะบางและยืดหยุ่นมากกว่า จึงตอบสนองต่อเสียงความถี่ต่ำได้ดีกว่า	611

รูปที่ 25.12	แผนภาพแสดงวิถีประสาทของการได้ยินในระบบประสาทส่วนกลาง	612
รูปที่ 25.13	แผนภาพแสดงการจัดระเบียบของเซลล์ประสาทตามความถี่ของคลื่นเสียงที่รับมาจากแต่ละส่วนของท่อโคเคลียร์ โดยโคเคลียร์นิวเคลียสส่วนด้านหน้ารับแอกซอนที่มาจากส่วนยอดของโคเคลียร์ที่รับเสียงความถี่ต่ำ และโคเคลียร์นิวเคลียสส่วนหลังรับแอกซอนที่มาจากฐานของโคเคลียร์	613
รูปที่ 25.14	แผนภาพแสดงเปลือกสมองส่วนการได้ยินที่บริเวณรอยนูนทราנסเวิร์สเทมโพรัลและบางส่วนของรอยนูนซูพีเรียร์เทมโพรัล และแบ่งพื้นที่เป็นเปลือกสมองส่วนการได้ยินปฐมภูมิ ที่มีการจัดระเบียบตามความถี่เสียง ล้อมรอบด้วยเปลือกสมองส่วนการได้ยินทุติยภูมิและตติยภูมิ	617
รูปที่ 25.15	แผนภาพแสดงการระบุตำแหน่งของแหล่งกำเนิดเสียงในแนวนอน โดยเสียงจากแหล่งกำเนิดเสียงมาถึงหูซ้ายและหูขวาในเวลาแตกต่างกัน ทำให้สัญญาณประสาทที่ออกจากโคเคลียร์นิวเคลียสของหูข้างซ้ายและขวาแตกต่างกันไปด้วย สัญญาณประสาทจากโคเคลียร์นิวเคลียสทั้งสองข้างที่มาถึงเซลล์ประสาทของซูพีเรียร์โอลิวารีนิวเคลียสที่เวลาที่แตกต่างกัน (แทนด้วยตัวเลข 1 ถึง 4) จะถูกประมวลผลแล้วส่งต่อไปยังอินฟีเรียร์คอลลิคิวลัส	619
รูปที่ 26.1	ภาพวาดแสดงโครงสร้างของบริเวณรับกลืนในโพรงจมูก (ก) ภาคตัดในแนวระนาบแบ่งซ้ายขวาของโพรงจมูก แสดงตำแหน่งของออลแฟกทอรีบัล્บ์ ซึ่งวางอยู่บนแผ่นครีบริฟอร์ม และส่งเส้นใยประสาทรับกลืนมาที่ส่วนบนของโพรงจมูก (ข) ภาพวาดแสดงโครงสร้างของเนื้อเยื่อบุผิวรับกลืน ซึ่งประกอบด้วยเซลล์ประสาทรับกลืน แทรกอยู่ร่วมกับเซลล์ค้ำจุนและเซลล์ต้นกำเนิดชั้นฐาน โดยมีต่อมบาวแมนและเส้นใยประสาทที่มายังเซลล์ประสาทรับกลืน แทรกอยู่ในชั้นลึกของเนื้อเยื่อบุผิว	629
รูปที่ 26.2	แผนภาพแสดงการส่งสัญญาณที่เยื่อเซลล์ประสาทรับกลืน เมื่อโมเลกุลของสารให้กลิ่นจับกับโปรตีนตัวรับ จะกระตุ้นการทำงานของโปรตีนจีชนิด G_{olf} และเพิ่มการสังเคราะห์ไซคลิกเอเอ็มพีผ่านการกระตุ้นเอนไซม์แอดิโนลิลไซเคลส ผลของไซคลิกเอเอ็มพีจะทำให้โปรตีนช่องทางที่ควบคุมด้วยไซคลิกนิวคลีโอไทด์เปิด ทำให้ประจุบวก เช่น ประจุโซเดียม ประจุแคลเซียม ไหลเข้าสู่เซลล์และเกิดภาวะดีโพลาไรเซชัน	631

รูปที่ 26.3	แผนภาพแสดงกลุ่มเซลล์รับสัญญาณที่ส่งจากเซลล์ประสาทรับกลิ่น ผ่านเส้นประสาทฮอลแฟกทอรีและซินแนปส์ที่บริเวณฮอลแฟกทอรีโกลเมอรูลัส ก่อนจะส่งสัญญาณต่อไปยังเซลล์ไมทรัลและเซลล์ทัฟเตด ซึ่งแยกซอนจากเซลล์ประสาททั้งสองชนิดจะส่งไปยังเปลือกสมองส่วนรับกลิ่นปฐมภูมิ มีเซลล์แกรนูลและเซลล์เพอริโกลเมอรูลาร์ ซึ่งรับสัญญาณจากแอนทีเรียฮอลแฟกทอรีนิวเคลียส และมีผลยับยั้งที่เดนไดรต์ของเซลล์ไมทรัล	633
รูปที่ 26.4	โครงสร้างสมองที่เป็นองค์ประกอบของระบบการรับกลิ่น (ก) ภาพวาดพื้นผิวด้านล่างของสมองกลีบหน้าผากและกลีบขมับ แสดงตำแหน่งของเซลล์ประสาทที่สำคัญในวิถีประสาทการรับกลิ่น (ข) แผนภาพแสดงวิถีประสาทการรับกลิ่น โดยสัญญาณประสาทจากเซลล์ไมทรัลและเซลล์ทัฟเตดในฮอลแฟกทอรีบัลบ์จะถูกส่งไปยังส่วนต่าง ๆ ของเปลือกสมองส่วนรับกลิ่นปฐมภูมิและทุติยภูมิ และมีบางส่วนที่ส่งไปที่แอนทีเรียฮอลแฟกทอรีนิวเคลียส ซึ่งมีผลป้อนกลับแบบยับยั้งต่อการทำงานของเซลล์ในฮอลแฟกทอรีบัลบ์	635
รูปที่ 26.5	ภาพวาดแสดงตำแหน่งและโครงสร้างของปุ่มกลิ่นและปุ่มรับรส (ก) ตำแหน่งของปุ่มกลิ่นแต่ละชนิดที่พบบนพื้นผิวด้านบนของลิ้น (ข) ภาพตัดขวางของปุ่มลิ้นชนิดเชอร์คัมวัลเลต แสดงตำแหน่งของปุ่มรับรสที่ฝังอยู่ในชั้นเยื่อเมือก และสามารถพบเส้นใยประสาทรับรสที่ส่วนกลางของปุ่มลิ้น (ค) ภาพวาดแสดงเซลล์แต่ละชนิดที่ประกอบเป็นปุ่มลิ้น	638
รูปที่ 26.6	แผนภาพการส่งสัญญาณที่เยื่อเซลล์รับรสเมื่อได้รับโมเลกุลที่มีรสหวาน รสอูมามิ และรสขม โดยแต่ละชนิดจับกับโปรตีนตัวรับ TAS ต่างชนิด แต่วิถีของการส่งสัญญาณภายในเซลล์จากการกระตุ้นด้วยโมเลกุลทั้ง 3 รส ต้องอาศัยโปรตีนจี กระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ฟอสโฟไลเปสซี เพื่อสังเคราะห์อินอซิทอลไตรฟอสเฟตเหมือนกัน ผลสุดท้ายคือเซลล์อยู่ในภาวะดีโพลาไรเซชันจากการเปิดช่องโปรตีนช่องทางชนิด TRPV5	640
รูปที่ 26.7	แผนภาพแสดงวิถีประสาทของระบบการรับรสในสมอง ซึ่งสัญญาณประสาทจากปุ่มรับรสจะมาถึงโซลิทารีนิวเคลียสส่วนบน ซึ่งจะถูกส่งต่อไปยังเวนทรัลโพสทีโรมีเดียลนิวเคลียสของฮาลามัส และสิ้นสุดที่เปลือกสมองส่วนการรับรสปฐมภูมิ ที่ส่วนล่างของรอยยูนอนอินฟีเรียร์พรอนทัลและบางส่วนของเปลือกสมองส่วนอินซูลาร์	642

รูปที่ 27.1	ภาพวาดของภาคตัดขวางในระนาบแบ่งซ้ายขวาของไฮโปทาลามัสและต่อมใต้สมอง แสดงตำแหน่งของกลุ่มเซลล์ประสาทของไฮโปทาลามัสและโครงสร้างที่เป็นขอบเขตของไฮโปทาลามัส	648
รูปที่ 27.2	ภาพวาดเปรียบเทียบการควบคุมการทำงานของต่อมใต้สมองโดยไฮโปทาลามัส โดยต่อมใต้สมองส่วนหลังมีกลุ่มแอกซอนที่ส่งมาจากซุปราออปติคนิวเคลียส (SON) และพาราเวนทริคิวลาร์นิวเคลียส (PVN) ของไฮโปทาลามัส ขณะที่ต่อมใต้สมองส่วนหน้าถูกควบคุมโดยกลุ่มฮอร์โมนที่หลังจากเซลล์ประสาทต่อมไร้ท่อในพรีออปติคนิวเคลียสกลุ่มใกล้แนวกลาง (mPO) อาร์คิวเอทนิวเคลียส (ARC) และพาราเวนทริคิวลาร์นิวเคลียส มายังหลอดเลือดฝอยในบริเวณมีเดียเนอมีเนนซ์ ซึ่งมีผลต่อการทำงานของเซลล์ในต่อมใต้สมองส่วนหน้า	649
รูปที่ 27.3	ภาพวาดแสดงหลอดเลือดในบริเวณส่วนล่างของไฮโปทาลามัสและรอบต่อมใต้สมอง โดยหลอดเลือดแดงซูพีเรียไฮโปไฟเซียลจะแตกแขนงให้กระแสเลือดฝอยปฐมภูมิของระบบไฮโปไฟเซียลพอร์ทัลที่บริเวณมีเดียเนอมีเนนซ์ จากนั้นจะส่งไปยังกระแสเลือดฝอยทุติยภูมิผ่านทางหลอดเลือดดำไฮโปไฟเซียลพอร์ทัล ซึ่งนำฮอร์โมนจากไฮโปทาลามัสไปยังต่อมใต้สมองส่วนหน้า สำหรับต่อมใต้สมองส่วนหลังจะหลั่งฮอร์โมนมากระจุกลอดเลือดฝอยที่เป็นแขนงของหลอดเลือดแดงอินฟีเรียไฮโปไฟเซียล	650
รูปที่ 27.4	แผนภาพแสดงการควบคุมการเจริญเติบโตของร่างกาย ผ่านทางแกนไฮโปทาลามัส-ต่อมใต้สมอง-โซมาโตโทรปิก โดยลูกศรทึบแสดงการกระตุ้น และเส้นประแสดงการยับยั้งการทำงานของโครงสร้างในแกนนี้	652
รูปที่ 27.5	แผนภาพแสดงการควบคุมระดับเมแทบอลิซึมของร่างกาย ผ่านทางแกนไฮโปทาลามัส-ต่อมใต้สมอง-ต่อมไทรอยด์ โดยลูกศรทึบแสดงการกระตุ้น และเส้นประแสดงการยับยั้งการทำงานของโครงสร้างในแกนนี้	653
รูปที่ 27.6	แผนภาพแสดงการควบคุมวัฏจักรของระบบสืบพันธุ์ ผ่านทางแกนไฮโปทาลามัส-ต่อมใต้สมอง-อวัยวะสืบพันธุ์ โดยลูกศรทึบแสดงการกระตุ้น และเส้นประแสดงการยับยั้งการทำงานของโครงสร้างในแกนนี้	655
รูปที่ 27.7	แผนภาพแสดงการควบคุมการตอบสนองของระบบร่างกายต่อความเครียด ผ่านทางแกนไฮโปทาลามัส-ต่อมใต้สมอง-ต่อมหมวกไต โดยลูกศรทึบแสดงการกระตุ้น และเส้นประแสดงการยับยั้งการทำงานของโครงสร้างในแกนนี้	657

รูปที่ 27.8	แผนภาพแสดงการควบคุมการสร้างน้ำนม ผ่านทางแกนไฮโปทาลามัส-ต่อมใต้สมอง-โพรแลคติน โดยลูกศรที่บ่งชี้แสดงการกระตุ้น และเส้นประแสดงการยับยั้งการทำงานของโครงสร้างในแกนนี้	660
รูปที่ 27.9	แผนภาพแสดงปัจจัยที่กระตุ้นการหลั่งออกซิโทซินจากพาราเวนทริคิวลาร์และซูปร้าออปติคินิวเคลียสของไฮโปทาลามัส และผลของออกซิโทซินต่อเซลล์กล้ามเนื้อเรียบและกลุ่มเซลล์ประสาทในสมอง	663
รูปที่ 27.10	แผนภาพแสดงการควบคุมระดับออสโมลาลิตีในน้ำเลือดและความดันเลือด โดยเมื่อร่างกายขาดน้ำหรือความดันเลือดลดลง จะส่งผลกระตุ้นการหลั่งอาร์จินีนวาโซเพรสซินจากพาราเวนทริคิวลาร์และซูปร้าออปติคินิวเคลียสของไฮโปทาลามัส และมีผลเพิ่มการดูดซึมน้ำกลับที่ท่อรวมของหน่วยไต ซึ่งช่วยรักษาระดับน้ำในร่างกาย และกระตุ้นการหดตัวของกล้ามเนื้อเรียบหลอดเลือด ทำให้เพิ่มความดันเลือด	665
รูปที่ 27.11	แผนภาพแสดงการควบคุมระยะยาวของการบริโภคอาหารและการรักษาระดับพลังงานสะสมในร่างกาย โดยในภาวะที่มีพลังงานสะสมมาก ฮอร์โมนเลปตินและอินซูลินจะกระตุ้นกลุ่มเซลล์ประสาท POMC ในอาร์คิวเอทนิวเคลียสให้กระตุ้นศูนย์อิ่ม และยับยั้งการทานอาหาร ขณะที่ในภาวะขาดอาหาร ฮอร์โมนเกรลินจะกระตุ้นเซลล์ประสาท AgRP ในอาร์คิวเอทนิวเคลียสให้กระตุ้นศูนย์หิว และกระตุ้นความรู้สึอยากอาหาร	668
รูปที่ 27.12	แผนภาพแสดงการควบคุมอุณหภูมิร่างกาย โดยข้อมูลการรับรู้อุณหภูมิจะถูกส่งมาที่พรีออปติคินิวเคลียสของไฮโปทาลามัส ซึ่งจะกระตุ้นให้มีการตอบสนองของร่างกายเพื่อปรับอุณหภูมิของร่างกายให้คงที่	670
รูปที่ 28.1	แผนภาพแสดงโครงสร้างของระบบประสาทอัตโนมัติแผนกซิมพาเทติก ซึ่งมีเซลล์ประสาทก่อนปมประสาทอยู่ในไขสันหลังระดับ T1 ถึง L2 และให้แอกซอนก่อนปมประสาท (แทนด้วยเส้นทึบสีดำ) ไปยังเซลล์ประสาทหลังปมประสาท ซึ่งอยู่ในแนวสายโซ่ซิมพาเทติก หรือในปมประสาทซิมพาเทติก หน้ากระดูกสันหลัง ในกรณีหลัง แอกซอนก่อนปมประสาทจะรวมกันเป็นกลุ่มเส้นประสาทสแปลนซินิก ก่อนไปที่ปมประสาทซิมพาเทติกหน้ากระดูกสันหลัง ทั้งหมดนี้จะให้แอกซอนหลังปมประสาท (แทนด้วยเส้นประสีเทา) ไปที่อวัยวะเป้าหมาย	680

รูปที่ 28.2	แผนภาพแสดงวิถีประสาทของเซลล์ประสาทก่อนปมประสาทในแผนกซิมพาเรติก จากกลุ่มเซลล์ประสาทอินเตอร์เมดิโอแลทเทอรัลในไขสันหลัง เข้าสู่แนวสายโซ่ซิมพาเรติกผ่านทางไวท์เรมัสคอมมิวนิแคนส์ เพื่อซินแนปส์กับเซลล์ประสาทหลังปมประสาท หากเป้าหมายที่ผิวหนังและหลอดเลือด แอ็กซอนของเซลล์ประสาทหลังปมประสาทจะกลับไปทีเส้นประสาทไขสันหลังผ่านทางเกรย์เรมัสคอมมิวนิแคนส์ หากไปยังอวัยวะในศีรษะและทรวงอกจะแยกออกเป็นแขนงเส้นประสาทเฉพาะ สำหรับวิถีประสาทที่ไปยังอวัยวะในช่องท้องและอุ้งเชิงกราน แอ็กซอนของเซลล์ประสาทก่อนปมประสาทจะผ่านแนวสายโซ่ซิมพาเรติก เพื่อซินแนปส์กับเซลล์ประสาทหลังปมประสาทที่ปมประสาทหน้ากระดูกสันหลัง	684
รูปที่ 28.3	แผนภาพเปรียบเทียบสารสื่อประสาทที่สร้างจากเซลล์ประสาทในระบบสั่งการกล้ามเนื้อ กับระบบประสาทอัตโนมัติทั้งแผนกซิมพาเรติกและพาราซิมพาเรติก	685
รูปที่ 28.4	แผนภาพแสดงโครงสร้างของระบบประสาทอัตโนมัติแผนกพาราซิมพาเรติก ซึ่งมีเซลล์ประสาทก่อนปมประสาทอยู่ในก้านสมอง และในไขสันหลังระดับ S2 ถึง S4 และให้แอ็กซอนก่อนปมประสาท (แทนด้วยเส้นทึบสีดำ) ไปยังเซลล์ประสาทหลังปมประสาท ซึ่งอยู่ในปมประสาทพาราซิมพาเรติกในศีรษะ หรือที่ร่างแหประสาทใกล้กับอวัยวะภายในทรวงอก ช่องท้องและอุ้งเชิงกราน และให้แอ็กซอนหลังปมประสาท (แทนด้วยเส้นประสีเทา) ไปที่อวัยวะเป้าหมาย	691
รูปที่ 28.5	แผนภาพแสดงโครงสร้างที่นำข้อมูลสิ่งเร้าต่าง ๆ เข้าสู่เซลล์ประสาทในพาราเวนทริคิวลาร์นิวเคลียสของไฮโปทาลามัส ซึ่งเป็นที่อยู่ของเซลล์ประสาทควบคุมระบบประสาทอัตโนมัติ เพื่อประมวลผลข้อมูลแล้วส่งการไปยังเซลล์ประสาทก่อนปมประสาทของทั้งแผนกซิมพาเรติกและพาราซิมพาเรติก	695
รูปที่ 28.6	(บน) ภาพวาดแสดงตำแหน่งของกลุ่มเซลล์ประสาทในก้านสมองส่วนเมดัลลาที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมการทำงานของหัวใจ (ล่าง) แผนภาพการทำงานแบบป้อนกลับของกลุ่มเซลล์ประสาทที่ควบคุมการทำงานของหัวใจในการรักษาระดับความดันเลือดและอัตราชีพจร	697
รูปที่ 28.7	ภาพวาดแสดงตำแหน่งของกลุ่มเซลล์ประสาทในก้านสมองส่วนเมดัลลาและพอนส์ที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมการหายใจ	700

รูปที่ 28.8	แผนภาพแสดงการทำงานของากลุ่มเซลล์ประสาทที่ควบคุมการหายใจ (ก) ในภาวะปกติ ซึ่งกลุ่มเซลล์ประสาทหายใจส่วนหลัง (dorsal respiratory group; DRG) กระตุ้นให้หายใจเข้า จากนั้นปลายประสาทรับรู้การยืดขยายของปอดจะส่งสัญญาณไปยัง DRG ทำให้หายใจออกโดยอัตโนมัติ (ข) ขณะคาร์บอนไดออกไซด์ในเลือดสูงขึ้น สัญญาณจากโซลิตารีนิวเคลียส (solitary nucleus; NST) จะกระตุ้นศูนย์นิวโมแทกซิก (pneumotaxic center; PC) ให้เพิ่มการกระตุ้นการทำงานของ DRG และกระตุ้นการทำงานของากลุ่มเซลล์ประสาทหายใจส่วนหน้า (ventral respiratory group; VRG) ให้มีการหายใจแบบใช้แรง	701
รูปที่ 28.9	แผนภาพแสดงชั้นของผนังทางเดินอาหาร ตำแหน่งของร่างแหประสาทใต้ชั้นเยื่อเมือกและร่างแหประสาทไมเอนเทอริก รวมทั้งเซลล์ประสาทในร่างแหประสาททั้งสองตำแหน่ง ซึ่งควบคุมการทำงานของทางเดินอาหาร	703
รูปที่ 28.10	แผนภาพแสดงการทำงานของากลุ่มเซลล์ประสาทที่ผนังทางเดินอาหารในการเคลื่อนที่แบบเพอริสทอลซิส ซึ่งขับเคลื่อนก้อนอาหารไปยังทางเดินอาหารส่วนท้าย	704
รูปที่ 28.11	แผนภาพแสดงการควบคุมการขับปัสสาวะ โดยศูนย์ขับปัสสาวะในก้านสมองส่วนพอนส์จะกระตุ้นการทำงานของแผนกพาราซิมพาเทติก และยับยั้งการทำงานของแผนกซิมพาเทติกและโอโนพนิวเคลียส เพื่อทำให้กระเพาะปัสสาวะบีบตัวและกลัมนเนื้อหูดของท่อปัสสาวะคลายตัว	707
รูปที่ 29.1	แผนภาพแสดงกระบวนการของวงจรป้อนกลับระหว่างการถอดรหัสและการแปลรหัสของยีนและโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมจังหวะชีวภาพ โดยโปรตีน CLOCK และ BMAL1 กระตุ้นการแสดงออกของยีน <i>Per</i> และ <i>Cry</i> ผ่านลำดับดีเอ็นเอที่เรียกว่า E-box และมีการสร้างโปรตีน PER และ CRY ในไซโตพลาสซึม ซึ่งจะยับยั้งการทำงานของโปรตีน CLOCK และ BMAL1 จึงมีผลยับยั้งการแสดงออกของยีน <i>Per</i> และ <i>Cry</i> ต่อมาโปรตีน PER และ CRY จะถูกทำลาย ทำให้เริ่มวงจรใหม่อีกครั้ง	715
รูปที่ 29.2	แผนภาพแสดงผลของการกระตุ้นกลุ่มเซลล์ประสาทในไฮโปทาลามัสโดยเส้นใยประสาทเรตินไฮโปทาลามิกที่รับแสงจากจอประสาทตา	717

รูปที่ 29.3	แผนภาพการตรวจวัดคลื่นไฟฟ้าสมอง โดยผู้เข้ารับการตรวจจะสวมหมวกครอบศีรษะที่มีขั้วไฟฟ้าติดที่บริเวณต่าง ๆ ของศีรษะ ซึ่งจะตรวจวัดการเปลี่ยนแปลงทางไฟฟ้าของเปลือกสมอง แล้วส่งสัญญาณให้เครื่องขยายสัญญาณ เพื่อนำเข้าคอมพิวเตอร์สำหรับการประมวลผลและแสดงผลออกมาเป็นรูปคลื่น	719
รูปที่ 29.4	ตัวอย่างคลื่นไฟฟ้าสมองที่ตรวจวัดจากขั้วไฟฟ้าที่จุดกลางเซรีบรัมกลีบท้ายทอยในช่วงเวลา 1 วินาที	720
รูปที่ 29.5	ตัวอย่างของแผนภูมิการนอนหลับ (hypnograph) ของผู้ใหญ่ที่มีสุขภาพปกติ แสดงการเปลี่ยนเข้าสู่ช่วงต่าง ๆ ของการนอนหลับในระยะเวลา 8 ชั่วโมง	722
รูปที่ 29.6	ภาพวาดแสดงตำแหน่งของกลุ่มเซลล์ประสาทที่สร้างสารสื่อประสาทกลุ่มโมโนเอมีนที่ส่งแอกซอนไปยังเปลือกสมองและกระตุ้นความตื่นตัว	724
รูปที่ 29.7	ภาพวาดแสดงตำแหน่งของกลุ่มเซลล์ประสาทสร้างแอสिटิลโคลีนในฐานะเซรีบรัมกลีบหน้าผากและในก้านสมอง	725
รูปที่ 29.8	แผนภาพแสดงการทำงานของของกลุ่มเซลล์ประสาทควบคุมการตื่นต่อการทำงานของฮาลามัสและเปลือกสมอง (บน) ขณะตื่น ทั้งกลุ่มเซลล์ประสาทสร้างสารสื่อประสาทกลุ่มโมโนเอมีนและแอสिटิลโคลีน และกระตุ้นการทำงานของทั้งฮาลามัสและเปลือกสมอง ขณะที่กลุ่มเซลล์ประสาทในเรตติคิวลาร์นิวเคลียสของฮาลามัสจะไม่ทำงาน (ล่างซ้าย) ขณะหลับในระยะ NREM กลุ่มเซลล์ประสาทของศูนย์ควบคุมการตื่นทั้งหมดจะลดการทำงานลง และทำให้เรตติคิวลาร์นิวเคลียสของฮาลามัสไม่ถูกยับยั้ง ในภาวณนี้ทั้งเปลือกสมองและฮาลามัสจะลดระดับสติสัมปชัญญะลง (ล่างขวา) ในการหลับระยะ REM พบว่ากลุ่มเซลล์ประสาทเมโซพอนทินทำงาน และระงับการทำงานของเรตติคิวลาร์นิวเคลียสของฮาลามัส ทำให้ฮาลามัสและเปลือกสมองทำงานเพิ่มขึ้น และมีรูปแบบคลื่นไฟฟ้าสมองคล้ายขณะตื่น	727
รูปที่ 29.9	แผนภาพแสดงวงจรการทำงานระหว่างกลุ่มเซลล์ประสาทในโลคัสซีรูเลียสและราเฟนิวเคลียส ที่มีผลยับยั้งการทำงานของกลุ่มเซลล์ประสาทเมโซพอนทิน ซึ่งในการหลับช่วง NREM การยับยั้งดังกล่าวนี้จะลดลง ทำให้กลุ่มเซลล์ประสาทเมโซพอนทินทำงานได้ และเปลี่ยนช่วงการหลับจาก NREM เป็น REM แต่กลุ่มเซลล์ประสาทเมโซพอนทินนี้สามารถเพิ่มการทำงานของโลคัสซีรูเลียสและราเฟนิวเคลียส จึงทำให้การหลับช่วง REM เกิดขึ้นระยะหนึ่ง แล้วอาจกลับเข้าสู่ช่วง NREM ระยะที่ 1 หรืออาจตื่นหากโลคัสซีรูเลียสและราเฟนิวเคลียสไม่ถูกลดการทำงานโดยศูนย์ควบคุมการหลับ	728

รูปที่ 29.10	แผนภาพของการควบคุมการหลับตื่นโดยกลุ่มเซลล์ประสาทสร้างโอเรกซินในไฮโปทาลามัสส่วนด้านข้างตามโมเดลสลับแบบฟลิปฟล็อป (ก) ขณะตื่น กลุ่มเซลล์ประสาทดังกล่าวนี้จะส่งโอเรกซินซึ่งกระตุ้นการทำงานของศูนย์ควบคุมการตื่น เช่น โลคัสซีรูเลียส (LC) ราเฟนิวเคลียส (RN) และทิวเบอร์โรแมมมิลลารีนิวเคลียส (TMN) ซึ่งมีผลยับยั้งการทำงานของศูนย์ควบคุมการหลับที่ส่วนเวนโทรแลทเทอร์อัลของพรีออปติคนิวเคลียส (VLPO) ทำให้สามารถคงสภาพการตื่นได้ (ข) ขณะหลับ VLPO จะยับยั้งการทำงานทั้งกลุ่มเซลล์ประสาทที่สร้างโอเรกซิน และศูนย์ควบคุมการตื่น ทำให้กระตุ้นและคงสภาพการหลับ	729
รูปที่ 29.11	แผนภาพแสดงวิถีประสาทที่ควบคุมการหลั่งเมลาโท닌จากต่อมไพเนียล (PG) (บน) ในช่วงกลางวัน แสงจะกระตุ้นการทำงานของซูปราไคแอสมาติกนิวเคลียส (SCN) ซึ่งมีผลยับยั้งการทำงานของพาราเวนทริคิวลาร์นิวเคลียส (PVN) ที่ส่งสัญญาณไปยังระบบประสาทอัตโนมัติแกนซิมพาเธติก ได้แก่ อินเตอร์เมดิโอแลทเทอร์อัลนิวเคลียส (IML) ในไขสันหลัง และปมประสาทซุพีเรียร์เซอรวิคัล (SCG) ตามลำดับ ทำให้การหลั่งเมลาโท닌อยู่ในระดับต่ำ (ล่าง) ในช่วงกลางคืนที่แสงน้อย ซูปราไคแอสมาติกนิวเคลียสไม่ถูกกระตุ้น จึงทำให้วิถีประสาทจากพาราเวนทริคิวลาร์นิวเคลียสทำงานและเพิ่มการหลั่งเมลาโท닌 และมีผลกระตุ้นการหลับ	731
รูปที่ 29.12	แผนภูมิแสดงระดับของแรงขับเคลื่อนการหลับทั้งจากภาวะอ้างตุล (จากระดับแอดิโนซีน) และจากจังหวะรอบวัน (จากระดับเมลาโท닌) โดยระดับแอดิโนซีนที่สะสมในช่วงกลางวัน ประกอบกับเมลาโท닌ที่หลั่งมากในช่วงกลางคืนจะกระตุ้นให้เริ่มต้นการหลับ (ที่เครื่องหมายดอกจัน) ซึ่งจะทำให้ระดับแอดิโนซีนลดลง และระดับเมลาโท닌ที่ลดลงในช่วงเช้าจะทำให้แรงขับเคลื่อนการหลับน้อยลง และกระตุ้นให้ตื่นนอน	732
รูปที่ 30.1	ภาพวาดของภาคตัดตามแนวแบ่งหน้าหลังของสมองส่วนด้านหน้าของเซรีบรัม แสดงตำแหน่งของอะมิกดาลาและกลุ่มเซลล์ประสาทแต่ละกลุ่มภายในอะมิกดาลา	748
รูปที่ 30.2	แผนภาพแสดงโครงสร้างในสมองที่มีเส้นใยประสาทเชื่อมโยงกับกลุ่มเซลล์ประสาทต่าง ๆ ในอะมิกดาลา	748

รูปที่ 30.3	แผนภาพแสดงการทดลองอารมณ์กลัวจากการเรียนรู้แบบมีเงื่อนไขในกระต่าย (ก) กรงที่ใช้ในการทดลอง ซึ่งมีพื้นล่างที่กระตุ้นไฟฟ้าอย่างอ่อน และลำโพงที่ผนัง (ข) เมื่อกระต่ายได้ยินเสียง ตามมาด้วยกระแสไฟฟ้าที่พื้น ทำให้กระต่ายเกิดอารมณ์กลัว (ค) หลังจากฝึกจนเรียนรู้เงื่อนไข กระต่ายจะแสดงอารมณ์กลัวเมื่อได้ยินเสียงจากลำโพง แม้ว่าจะไม่มีกระแสไฟฟ้าที่พื้น	749
รูปที่ 30.4	แผนภาพวิธีการตอบสนองทางอารมณ์ตามแนวคิดของ โจเซฟ อี เลอโด โดยเมื่อกระตุ้นด้วยสิ่งเร้า ข้อมูลจะส่งผ่านวิธีการตอบสนองแบบเร็วเพื่อทำให้ตอบสนองในทันที ขณะเดียวกัน ข้อมูลส่วนหนึ่งจะส่งผ่านวิธีการตอบสนองแบบช้าที่ผ่านเปลือกสมองส่วนรับรู้สีกและเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้าสุด เพื่อปรับเปลี่ยนการตอบสนอง	751
รูปที่ 30.5	แผนภาพแสดงผลของความเครียดและวิตกกังวล ที่กระตุ้นการหลั่งฮอร์โมน กลุ่มกลูโคคอร์ติคอยด์ผ่านการทำงานของไฮโปทาลามัส ต่อมาได้สมองส่วนหน้า และต่อมหมวกไตชั้นนอก	752
รูปที่ 30.6	แผนภาพแสดงการทดลองของโอลด์ส์และมิลเนอร์ ซึ่งหนูทดลองอยู่ในกรงที่มีคันสวิตซ์ที่กระตุ้นชั่วไฟฟ้าที่ฝังในสมองส่วนต่าง ๆ	753
รูปที่ 30.7	ภาพวาดแสดงตำแหน่งของสมองที่เกี่ยวข้องกับระบบการได้รางวัล โดยลูกศรแสดงเส้นใยประสาทเมโซลิมบิกและเมโซคอร์ติคัล ที่ส่งโดพามีนจากเวนทริลเทคเมนทัลแอเรียไปยังนิวเคลียสแอคคัมเบนส์ และเปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้าสุด ตามลำดับ	755
รูปที่ 30.8	โครงสร้างทางเคมีของยาเสพติดที่มีความสำคัญ	757
รูปที่ 30.9	แผนภาพแสดงผลของโคเคน แอมเฟตามีน และเมธแอมเฟตามีน ต่อโปรตีนที่ควบคุมระดับโดพามีนที่ปลายแอกซอนของเซลล์ประสาทในเวนทริลเทคเมนทัลแอเรีย โดยโคเคนยับยั้งการทำงานของโปรตีนขนส่งโดพามีน ส่วนแอมเฟตามีนและเมธแอมเฟตามีนยับยั้งการทำงานของโปรตีนขนส่งโมโนเอมีนที่ถุงเวสิเคิล ทั้งหมดนี้มีผลทำให้มีปริมาณโดพามีนสะสมที่ร่องซินแนปส์	758
รูปที่ 30.10	แผนภาพแสดงผลของยาเสพติดชนิดต่าง ๆ ต่อโปรตีนตัวรับและโปรตีนขนส่งของเซลล์ประสาทในระบบการได้รางวัลของสมอง	759

รูปที่ 30.11	แผนภาพแสดงการส่งสัญญาณภายในเซลล์รูปแบบหนึ่งที่สัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงของเซลล์ประสาทในนิวเคลียสแอสคัมเบนส์ในภาวะเสพติด โดยเมื่อโดพามีนจับกับโปรตีนตัวรับ จะกระตุ้นการส่งสัญญาณภายในเซลล์ผ่านไซคลิกเอเอ็มพี (cyclic AMP; cAMP) ซึ่งกระตุ้นการทำงานของโปรตีนไคเนสเอ (protein kinase A; PKA) ที่ทำหน้าที่เติมหมู่ฟอสเฟตให้กับโปรตีนซีอาร์อีบี จากนั้น โปรตีนซีอาร์อีบีที่ถูกกระตุ้นการทำงานจะเข้าไปกระตุ้นการแสดงออกของยีนหลายชนิด เช่น เดลตาฟอสบี (Δ FosB) บีดีเอ็นเอฟ (BDNF) ซึ่งเป็นปัจจัยกระตุ้นการเพิ่มจำนวนซินแนปส์ และไดโนρφิน (dynorphin) ซึ่งทำให้เกิดภาวะทนต่อยา และกระตุ้นให้ใช้ยาเพิ่มขึ้น	761
รูปที่ 31.1	แผนภาพแสดงการเรียนรู้แบบมีเงื่อนไขชนิดดั้งเดิมของสุนัข (ก) เมื่อสุนัขเห็นชิ้นเนื้อ ซึ่งเป็นสิ่งเร้าที่ไม่มีเงื่อนไข สุนัขจะแสดงพฤติกรรมหลั่งน้ำลาย (ข) เมื่อสุนัขได้ยินเสียงจากเครื่องกำหนดจังหวะเป็นครั้งแรก จะไม่มีการแสดงพฤติกรรมใด (ค) เมื่อให้ชิ้นเนื้อพร้อมเสียงเครื่องกำหนดจังหวะ สุนัขแสดงพฤติกรรมหลั่งน้ำลาย (ง) หลังจากให้เงื่อนไขดังในภาพ (ค) ซ้ำหลายครั้ง สุนัขมีการเรียนรู้แบบเงื่อนไขชนิดดั้งเดิม และแสดงพฤติกรรมหลั่งน้ำลายแม้ว่าจะได้ยินเพียงเสียงเครื่องกำหนดจังหวะ	769
รูปที่ 31.2	แผนภาพแสดงตัวอย่างการศึกษาพฤติกรรมการเรียนรู้แบบมีเงื่อนไขชนิดดำเนินการ โดยให้สัตว์ทดลองอยู่ในกล่องของสกินเนอร์ (Skinner's box) ซึ่งเมื่อสัตว์ทดลองกดคัน จะมีอาหารลงมาในถาดหรือถูกกระตุ้นไฟฟ้าที่เท้าขึ้นกับเงื่อนไขของผู้ศึกษา	770
รูปที่ 31.3	แผนภาพแสดงระดับของกระบวนการเก็บความจำ จากความรู้เป็นความจำระยะสั้นหรือความจำใช้งาน และความจำระยะยาว ตามลำดับ และแสดงชนิดย่อยของความจำใช้งานและความจำระยะยาว	772
รูปที่ 31.4	แผนภาพการเชื่อมต่อของเซลล์ประสาทภายในฮิปโปแคมปัส (ก) แผนภาพจากภาคตัดในระนาบแบ่งหน้าหลังของฮิปโปแคมปัส แสดงส่วนต่าง ๆ ของฮิปโปแคมปัส และวิถีประสาทหลักที่เชื่อมต่อเซลล์ประสาทในแต่ละส่วน (ข) แผนภาพอย่างง่ายจากรูป (ก) แสดงการเชื่อมต่อของฮิปโปแคมปัสแต่ละส่วนเป็นวงจรสามซินแนปส์ และสัญญาณประสาทที่มาถึงฮิปโปแคมปัสฟอร์เมชันส่วน CA1 สามารถออกจากฮิปโปแคมปัสผ่านทางเส้นใยประสาทอัลเวียส หรือวนกลับเข้าเอนโดไทรนัลคอร์เทกซ์ผ่านทางซัปปีคิวลัม	775

รูปที่ 31.5	ภาพวาดแสดงโครงสร้างของสมองที่เป็นองค์ประกอบของวงจรพาเพช และทิศทางของการส่งสัญญาณประสาทที่วนเป็นวงจร จากฮิปโปแคมปัสไปยังเมมโมลลารีบอดีผ่านทางเส้นใยประสาททอร์นิกซ์ จากนั้นจึงส่งต่อไปยังแอนทีเรียร์นิวเคลียสของธาลามัสทางเส้นใยประสาทเมมโมลโลธาลามิค และจึงส่งไปยังเปลือกสมองส่วนซิงกูเลท ซึ่งสามารถนำสัญญาณประสาทกลับมายังฮิปโปแคมปัสอีกครั้ง	776
รูปที่ 31.6	แผนภาพแสดงขั้นตอนของกระบวนการเสริมแรงระยะยาวที่ซินแนปส์ระหว่างเซลล์ประสาทส่วน CA3 และ CA1 ของฮิปโปแคมปัสฟอร์เมชัน (ก) ในภาวะปกติ โปรตีนตัวรับชนิดเอ็นเอ็มพีเอเท่านั้นที่จะให้ประจุโซเดียมผ่านเยื่อเซลล์ประสาทหลังซินแนปส์หลังจากจับกับสารสื่อประสาทกลูตาเมตจากปลายแอกซอน เนื่องจากโปรตีนตัวรับชนิดเอ็นเอ็มดีเอถูกปิดกั้นโดยประจุแมกนีเซียม (Mg^{2+}) (ข) เมื่อได้รับสัญญาณประสาทความถี่สูง และมีการหลั่งกลูตาเมตจากปลายแอกซอนมากขึ้น จะกระตุ้นการไหลเข้าของประจุโซเดียมจำนวนมาก ทำให้ประจุแมกนีเซียมหลุดออกจากโปรตีนตัวรับชนิดเอ็นเอ็มดีเอ ดังนั้น ทั้งประจุโซเดียมและประจุแคลเซียมจึงไหลผ่านเยื่อเซลล์ประสาทหลังซินแนปส์ได้ ประจุแคลเซียมที่ไหลเข้ามาจะจับกับโปรตีนแคลเซียม/แคลโมดูลิน (Ca^{2+} /calmodulin) ซึ่งกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์แคลเซียม/แคลโมดูลินไคเนส (CaMKII) (ค) การกระตุ้นเอนไซม์แคลเซียม/แคลโมดูลินไคเนส สร้างความเปลี่ยนแปลงที่เซลล์ประสาทหลังซินแนปส์หลายประการ เช่น ทำให้มีการเคลื่อนย้ายโปรตีนตัวรับชนิด AMPA มากขึ้น เพิ่มความไวในการนำประจุโซเดียม เป็นต้น	779
รูปที่ 31.7	แผนภาพแสดงชนิดของภาวะสูญเสียความจำเมื่อเกิดความเสียหายต่อสมอง	783
รูปที่ 31.8	ภาพวาดแสดงเซลล์ประสาทปกติ เปรียบเทียบกับเซลล์ประสาทในผู้ป่วยโรคอัลไซเมอร์ ซึ่งมีการสะสมของคราบแอมิลอยด์เบตาภายนอกเซลล์ประสาท และกระตุ้นเส้นใยนิวโรไฟบริลภายในเซลล์ประสาทแทนที่ไมโครทูบูลปกติ ทำให้การส่งสัญญาณประสาทผิดปกติและทำให้เซลล์ประสาทได้รับบาดเจ็บและเสื่อมสลาย	784
รูปที่ 32.1	ภาพวาดแสดงโครงสร้างของสมองซีกเด่น (ในที่นี้คือสมองซีกซ้าย) ที่เป็นองค์ประกอบในโมเดลแบบดั้งเดิมของกระบวนการทางภาษา	797

รูปที่ 32.2	ภาพวาดแสดงโครงสร้างของสมองซีกเด่น (ในที่นี้คือสมองซีกซ้าย) ที่เป็นองค์ประกอบในโมเดลของกระบวนการทางภาษาแบบสองเส้นทาง โดยที่เส้นทางส่วนบนเชื่อมระหว่างพื้นที่ของแวร์นิเกอร์ไปยังพื้นที่ของโบรคาและเปลือกสมองส่วนเตรียมสั่งการ ขณะที่เส้นทางส่วนทางเชื่อมระหว่างพื้นที่ของแวร์นิเกอร์ไปที่ส่วนหน้าของรอยนูนซูพีเรียร์และมิดเทิลเทมโพรัล และสิ้นสุดที่พื้นที่ของโบรคา	801
รูปที่ 32.3	แผนภาพแสดงกระบวนการทางภาษาของสมองในการอ่าน โดยยกตัวอย่างจากการอ่านคำศัพท์ภาษาญี่ปุ่น	803
รูปที่ 33.1	ภาพวาดแสดงตำแหน่งของเซลล์ประสาทชนิดต่าง ๆ ที่พบในเปลือกสมองแต่ละชั้น	811
รูปที่ 33.2	แผนภาพแสดงกลุ่มเซลล์ประสาทที่นำสัญญาณประสาทเข้าสู่เปลือกสมองชั้นที่ 1-4 และกลุ่มเซลล์ประสาทที่เป็นเป้าหมายของเซลล์ประสาทในเปลือกสมองชั้นที่ 3, 5 และ 6	813
รูปที่ 33.3	ภาพวาดของเซรีบรัมซีกซ้าย แสดงบริเวณต่าง ๆ ที่ประกอบเป็นเปลือกสมองส่วนประสานงานกลีบข้างขม่อม	815
รูปที่ 33.4	แผนภาพแสดงการเกิดอาการละเลยพื้นที่ซีกซ้ายจากรอยโรคที่เปลือกสมองกลีบข้างขม่อมส่วนหลังซีกขวา ซึ่งเป็นเพราะบริเวณดังกล่าวควบคุมความสนใจเชิงพื้นที่ทั้งซีกซ้ายและขวาและลานสายตา (โดยเน้นที่ซีกซ้ายของลานสายตามากกว่า) เมื่อเกิดรอยโรคที่บริเวณนี้ จึงมีอาการละเลยวัตถุที่อยู่ในลานสายตาซีกซ้าย ขณะที่รอยโรคอยู่ทางด้านซีกขวา อาการละเลยพื้นที่จะไม่เด่นชัด เนื่องจากความสนใจในซีกขวาของลานสายตายังรับรู้ได้โดยเปลือกสมองกลีบข้างขม่อมส่วนหลังซีกขวา	819
รูปที่ 33.5	ภาพวาดพื้นผิวด้านล่างของเซรีบรัม แสดงพื้นที่ของเปลือกสมองส่วนอินฟีโรเทมโพรัล ซึ่งอยู่บนรอยนูนพิวลิฟอร์มและรอยนูนอินฟีเรียร์เทมโพรัล (ในภาพแสดงเฉพาะซีกซ้าย)	820
รูปที่ 33.6	ภาพวาดของเซรีบรัมซีกซ้าย แสดงบริเวณของเปลือกสมองส่วนเสริมการสั่งการ และเปลือกสมองส่วนเตรียมการสั่งการ ซึ่งเป็นส่วนหนึ่งของเปลือกสมองส่วนประสานงานกลีบหน้าผากที่มีหน้าที่ในระบบสั่งการเคลื่อนไหว	822

		หน้า
รูปที่ 33.7	ภาพวาดพื้นผิวด้านแนวกลางของเซรีบรัมซีกขวา และพื้นผิวด้านข้างของเซรีบรัมซีกซ้าย แสดงบริเวณต่าง ๆ ที่ประกอบเป็นเปลือกสมองกลีบขมับส่วนหน้าสุด	824
รูปที่ 33.8	ภาพพิมพ์แสดงกะโหลกศีรษะของฟินเนียส เกจ ที่ถูกเหล็กเส้นเสียบที่เซรีบรัมกลีบหน้าผากซีกซ้าย และเป็นกรณีศึกษาที่มีชื่อเสียงของภาวะผิดปกติของหน้าที่เชิงบริหารจากความเสียหายที่เปลือกสมองกลีบหน้าผากส่วนหน้าสุด	826
รูปที่ 33.9	แผนภาพแสดงตำแหน่งของเปลือกสมองที่เป็นองค์ประกอบหลักของโครงข่ายสมองขนาดใหญ่ ได้แก่ (ซ้าย) โครงข่ายสภาวะปกติ (กลาง) โครงข่ายตรวจข้อมูลเด่นชัด และ (ขวา) โครงข่ายบริหารกลาง	830
รูปที่ 34.1	ภาพวาดแสดงบริเวณที่สูญเสียการมองเห็นบนลานสายตา จากรอยโรคที่ส่วนแผ่ประสาทตากลุ่มบนในเซรีบรัมกลีบข้างขม่อม	846
รูปที่ 34.2	ภาพวาดแสดงบริเวณที่สูญเสียการมองเห็นบนลานสายตา จากรอยโรคที่ส่วนแผ่ประสาทตากลุ่มล่างในเซรีบรัมกลีบขมับ	849
รูปที่ 34.3	ภาพวาดแสดงบริเวณที่สูญเสียการมองเห็นบนลานสายตา จากรอยโรคที่เซรีบรัมกลีบท้ายทอย สังเกตว่าพื้นที่ส่วนกลางของลานสายตายังสามารถรับภาพได้เนื่องจากส่วนหัวของเซรีบรัมกลีบท้ายทอยมักจะยังได้รับเลือดจากหลอดเลือดโพสทีเรียร์เซรีบรัมหรือมิดเดิลเซรีบรัม	850

สารบัญตาราง

หน้า

ตารางที่ 19.1	ค่าความเข้มข้น (ในหน่วยมิลลิโมลาร์) ของประจุไฟฟ้าชนิดโมโนวาเลนต์ (monovalent ions) ในของเหลวภายนอกเซลล์และภายในเซลล์ของเซลล์สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม	400
ตารางที่ 19.2	ความแตกต่างของคุณสมบัติในการตอบสนองแบบทั้งหมดหรือไม่ตอบสนองกับแบบลำดับขั้น	416
ตารางที่ 21.1	ผลของการกระตุ้นโปรตีนตัวรับของสารสื่อประสาททุกตามท ต่อประจุไฟฟ้าและระดับของโมเลกุลส่งสัญญาณภายในเซลล์	468
ตารางที่ 21.2	ชนิดย่อย องค์ประกอบของโปรตีนหน่วยย่อย และบริเวณที่พบโปรตีนตัวรับแอสิทิลโคลีนชนิดนิโคตินิก ทั้งชนิดเซลล์ประสาทและชนิดเซลล์กล้ามเนื้อลาย	483
ตารางที่ 21.3	สรุปคุณสมบัติของโปรตีนตัวรับแอสิทิลโคลีนชนิดนิโคตินิกแต่ละชนิด ได้แก่ ผลของการกระตุ้นโปรตีนตัวรับ เนื้อเยื่อที่พบการแสดงออก และผลต่อการทำงานของอวัยวะภายในที่เป็นเป้าหมายของปลายประสาทที่ใช้แอสิทิลโคลีน	486
ตารางที่ 21.4	สรุปประเภทของโปรตีนตัวรับ ผลต่อเซลล์เป้าหมาย ผลต่อศักย์ไฟฟ้าของเยื่อเซลล์เป้าหมายของสารสื่อประสาทกลุ่มอนุพันธ์กรดอะมิโนและแอสิทิลโคลีน	488
ตารางที่ 22.1	เปรียบเทียบการส่งสัญญาณภายในเซลล์ประสาทและศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์หลังซินแนปส์ ระหว่างโปรตีนตัวรับโดพามีนกลุ่มคล้าย D1 และกลุ่มคล้าย D2	501
ตารางที่ 22.2	สรุปคุณสมบัติของโปรตีนตัวรับอะดรีนาลีนชนิดแต่ละชนิด ได้แก่ ผลของการกระตุ้นโปรตีนตัวรับ เนื้อเยื่อที่พบการแสดงออก และผลต่อการทำงานของอวัยวะภายในที่เป็นเป้าหมายของปลายประสาทที่ใช้นอร์เอพิเนฟรินและเอพิเนฟริน	509
ตารางที่ 22.3	ลำดับกรดอะมิโนของนิวโรเปปไทด์กลุ่มทาคีไคนิน 4 ชนิดที่พบมากในระบบประสาท โดยกรดอะมิโนที่เน้นด้วยสีดำ คือลำดับกรดอะมิโนที่พบเหมือนกันในทาคีไคนินทั้ง 4 ชนิด	518
ตารางที่ 22.4	เปรียบเทียบชนิดของโปรตีนตัวรับโอปิออยด์ 3 ชนิด ได้แก่ ความสามารถในการจับกับนิวโรเปปไทด์กลุ่มโอปิออยด์ เนื้อเยื่อที่พบ และผลของการกระตุ้นโปรตีนตัวรับโอปิออยด์แต่ละชนิด	521

ตารางที่ 22.5	สรุปประเภทของโปรตีนตัวรับ ผลต่อเซลล์เป้าหมาย ผลต่อศักย์ไฟฟ้าของเยื่อเซลล์เป้าหมายของสารสื่อประสาทกลุ่มโมโนเอมีน กลุ่มนิวโรเปปไทด์ และกลุ่มพิเศษ	533
ตารางที่ 24.1	เปรียบเทียบการตอบสนองต่อแสงระหว่างเซลล์รูปแท่งและเซลล์รูปกรวย	565
ตารางที่ 27.1	สรุปโครงสร้างในแกนประสาทต่อมไร้ท่อที่ควบคุมการหลั่งฮอร์โมนจากต่อมใต้สมองส่วนหน้าและหน้าที่หลักของแต่ละแกน	661
ตารางที่ 28.1	วิถีประสาทของแผนกซิมพาเธติกที่ไปยังอวัยวะเป้าหมายในช่องท้องและอุ้งเชิงกรานผ่านทางกลุ่มเส้นประสาทสแปลนซิกแต่ละเส้น และตำแหน่งของเซลล์ประสาทหลังปมประสาทที่สัมพันธ์กับกลุ่มเส้นประสาทสแปลนซิก	683
ตารางที่ 28.2	ผลการตอบสนองของอวัยวะเป้าหมายจากการกระตุ้นของแผนกซิมพาเธติก	686
ตารางที่ 28.3	วิถีประสาทของแผนกพาราซิมพาเธติกที่มีเซลล์ประสาทก่อนปมประสาทในก้านสมอง	689
ตารางที่ 28.4	ผลการตอบสนองของอวัยวะเป้าหมายจากการกระตุ้นของแผนกพาราซิมพาเธติก	693
ตารางที่ 28.5	บริเวณของร่างกายที่สามารถพบอาการปวดต่างที่จากอวัยวะภายใน และระดับของเดอร์มาโตมที่สัมพันธ์กับแต่ละอวัยวะ	705
ตารางที่ 29.1	ระดับคะแนนในการประเมินระดับสติสัมปชัญญะตามแบบประเมินกลาสโกว์โคมาสเกล	738
ตารางที่ 30.1	ชนิดของยาเสพติดจำแนกตามกลไกของการออกฤทธิ์	756
ตารางที่ 32.1	สรุปตำแหน่งรอยโรคและอาการแสดงในผู้ป่วยที่มีภาวะสูญเสียการสื่อความชนิดที่พบบ่อย	798
ตารางที่ 33.1	สรุปหน้าที่หลักและอาการแสดงเมื่อเกิดความผิดปกติของเปลือกสมองส่วนประสาณงาน	827
ตารางที่ 34.1	แสดงรูปแบบการสูญเสียความรู้สึกที่สัมพันธ์กับตำแหน่งที่เป็นไปได้ของรอยโรคในระบบประสาท	842
ตารางที่ 34.2	แสดงวิถีประสาทและการตอบสนองของรีเฟล็กซ์ของก้านสมองที่มีประโยชน์ในการตรวจผู้ป่วยที่มีระดับสติสัมปชัญญะเปลี่ยนแปลง	853

บทที่ 19

คุณสมบัติเชิงไฟฟ้าของเซลล์ประสาท
และการถ่ายทอดสัญญาณประสาท

(Electrical properties of neurons
and propagation of nerve impulse)

ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.สุคนธา งามประมวญ

คุณสมบัติเชิงไฟฟ้าของเซลล์ประสาท และการถ่ายทอดสัญญาณประสาท (Electrical properties of neurons and propagation of nerve impulse)

ความสามารถในการสร้างสัญญาณประสาทและนำส่งสัญญาณนี้ไปยังเซลล์เป้าหมายเป็นคุณลักษณะทางสรีรวิทยาที่สำคัญที่สุดของเซลล์ประสาท และเป็นต้นกำเนิดของการแสดงออกของพฤติกรรมในสัตว์ทุกชนิดที่มีระบบประสาท พื้นฐานของสัญญาณประสาทเกิดจากการเปลี่ยนแปลงทางไฟฟ้าเคมีที่เยื่อหุ้มเซลล์ประสาท ซึ่งเรียกว่า ศักยะงาน (action potential) โดยเป็นกระบวนการที่อาศัยการทำงานร่วมกันของโปรตีนช่องทางประจุ (ion channels) หลายชนิดที่ควบคุมการไหลเข้าออกของประจุไฟฟ้าระหว่างภายนอกและภายในเซลล์ประสาท การศึกษาคุณสมบัติทางไฟฟ้าของเซลล์ประสาท และกระบวนการที่เซลล์ประสาทนำส่งสัญญาณประสาทอย่างต่อเนื่องไปจนถึงเซลล์เป้าหมาย จึงเป็นพื้นฐานที่สำคัญยิ่งในการทำความเข้าใจกลไกการทำงานของเซลล์ประสาท

ในบทนี้จะกล่าวถึงตั้งแต่ปรากฏการณ์ทางไฟฟ้าเคมีที่เกิดขึ้นที่เยื่อเซลล์ประสาท เพื่อปูพื้นฐานความเข้าใจเกี่ยวกับศักย์ไฟฟ้าขณะพัก (resting membrane potential) ซึ่งเป็นคุณสมบัติของเซลล์ประสาทในภาวะปกติ ชนิดและคุณสมบัติของโปรตีนช่องทางประจุที่มีบทบาทสำคัญในสรีรวิทยาไฟฟ้าของเซลล์ประสาท กลไกและลำดับขั้นตอนของการเกิดสัญญาณประสาทในรูปของศักยะงาน การถ่ายทอดศักยะงานไปตามเส้นใยประสาท และปัจจัยที่มีผลต่ออัตราเร็วในการถ่ายทอดศักยะงาน

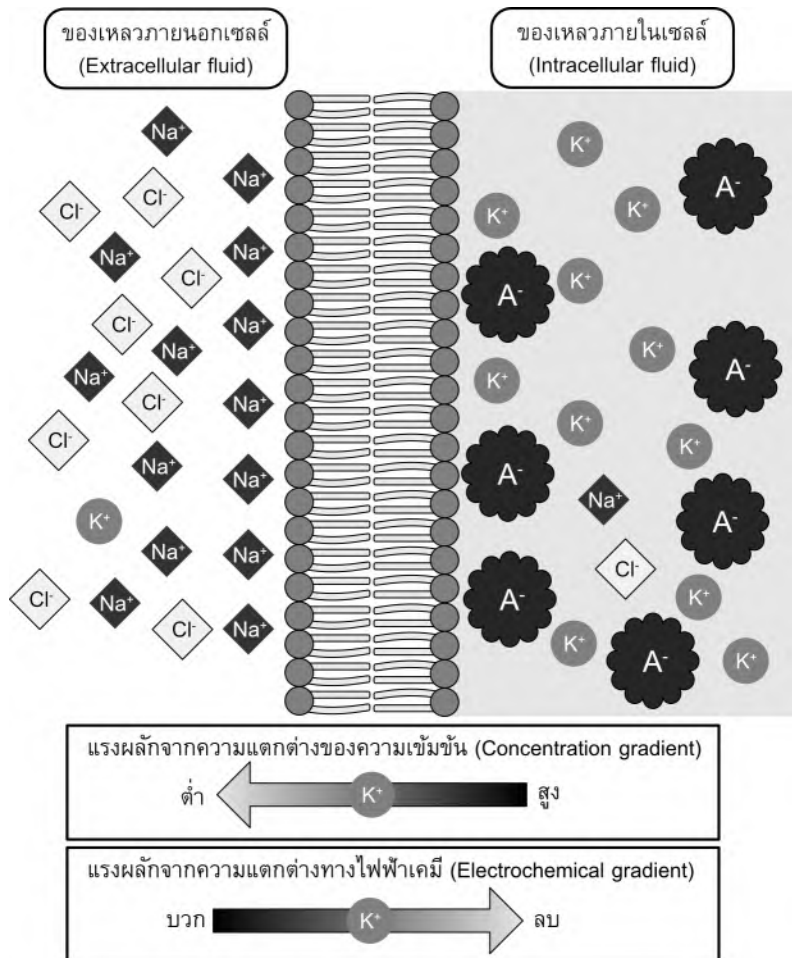
19.1 คุณสมบัติทางไฟฟ้าเคมีที่เยื่อเซลล์ (Electrochemical properties of plasma membrane)

ในเซลล์ที่บรรจุสารชีวโมเลกุล เช่น โปรตีนและสารพันธุกรรม ล้อมรอบด้วยเยื่อหุ้มเซลล์ซึ่งทำหน้าที่เป็นเยื่อเลือกผ่าน (selectively permeable membrane) สารชีวโมเลกุลทำหน้าที่เป็นตัวถูกละลาย (solutes) และทำให้โมเลกุลน้ำจากภายนอกเซลล์แพร่ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์เข้าสู่ภายในเซลล์แบบออสโมซิส (osmosis) หากเซลล์ไม่มีกลไกควบคุมน้ำที่แพร่เข้าสู่เซลล์อย่างต่อเนื่องนี้ ในที่สุดเซลล์ก็จะบวมน้ำและแตก สิ่งสำคัญที่ทำให้เซลล์สามารถควบคุมการแพร่เข้าของน้ำ และรักษาทั้งรูปร่างของเซลล์และสารชีวโมเลกุลที่อยู่ภายในเซลล์ได้คือ ตัวถูกละลายกลุ่มอิเล็กโทรไลต์ (electrolytes) ซึ่งเมื่อละลายในน้ำแล้วจะแตกตัวเป็นประจุไฟฟ้า และรักษาความเข้มข้นของตัวถูกละลายระหว่างภายในเซลล์และภายนอกเซลล์ให้ใกล้เคียงกัน ประจุที่สำคัญในการควบคุมการแพร่ของน้ำที่เยื่อเซลล์ ได้แก่ ประจุโซเดียม (sodium ion; Na^+) ประจุโพแทสเซียม (potassium ion; K^+) และประจุคลอไรด์ (chloride ion; Cl^-) ค่าเฉลี่ยของความเข้มข้นของประจุทั้ง 3 ชนิดในเซลล์ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม แสดงในตารางที่ 19.1

ตารางที่ 19.1 ค่าความเข้มข้น (ในหน่วยมิลลิโมลาร์) ของประจุไฟฟ้าชนิดโมโนเวเลนต์ (monovalent ions) ในของเหลวภายนอกเซลล์และภายในเซลล์ของเซลล์สัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม (อ้างอิงจาก Blaustein MP, Kao JPY, Matteson DR. Cellular Physiology and Neurophysiology: Mosby Physiology Series (Mosby's Physiology Monograph). 3rd ed. St. Louis, MO. 2019.)

ชนิดประจุไฟฟ้า	ความเข้มข้นภายในเซลล์ (Intracellular concentration; $[X]_i$)	ความเข้มข้นภายนอกเซลล์ (Extracellular concentration; $[X]_o$)	อัตราส่วน $[X]_i / [X]_o$
ประจุโพแทสเซียม (K^+)	140	5	28
ประจุโซเดียม (Na^+)	10	145	0.069
ประจุคลอไรด์ (Cl^-)	6	106	0.057

เมื่อพิจารณาเฉพาะประจุโพแทสเซียมในตารางที่ 19.1 จะพบว่า ความเข้มข้นของประจุโพแทสเซียมภายในเซลล์สูงกว่าภายนอกเซลล์ถึง 28 เท่า ดังนั้น หากพิจารณาความแตกต่างทางความเข้มข้น (concentration gradient) ประจุโพแทสเซียมย่อมต้องแพร่จากภายในเซลล์ออกมาภายนอกเซลล์ แต่หากพิจารณาความแตกต่างทางไฟฟ้าเคมี (electrochemical gradient) ประจุโพแทสเซียมที่อยู่ภายนอกเซลล์จะถูกดึงดูดเข้ามาภายในเซลล์ด้วยแรงทางไฟฟ้า เนื่องจากภายในเซลล์มีโปรตีนประจุลบอินทรีย์ (organic anions) จำนวนมาก (รูปที่ 19.1)



รูปที่ 19.1 แผนภาพแสดงความเข้มข้นที่ต่างกันระหว่างประจุในของเหลวภายนอกเซลล์และภายในเซลล์ โดยภายนอกเซลล์จะมีประจุโซเดียม (Na^+) และคลอไรด์ (Cl^-) มากกว่า ขณะที่ภายในเซลล์จะมีประจุโพแทสเซียม (K^+) และประจุลบอินทรีย์ (organic anion; A^-) มากกว่า เมื่อพิจารณาเฉพาะการเคลื่อนที่ของประจุโพแทสเซียม พบว่า ความแตกต่างของความเข้มข้นจะผลักดันให้ประจุไหลออกจากเซลล์ แต่แรงทางไฟฟ้าจะผลักดันให้ประจุไหลเข้าภายในเซลล์

เมื่อพิจารณาเฉพาะการไหลของประจุโพแทสเซียม จะทราบว่า แรงทางไฟฟ้ามีทิศทางตรงข้ามกับแรงจากการแพร่ตามความเข้มข้น ซึ่งแรงทั้งสองนี้จะมีค่าเท่ากันที่ความต่างศักย์ระหว่างด้านนอกและด้านในของเยื่อเซลล์ค่า ๆ หนึ่ง และทำให้อัตราการแพร่สุทธิ (net diffusion rate) ของประจุไฟฟ้ามีค่าเท่ากับศูนย์ (การแพร่เข้าเซลล์และการแพร่ออกจากเซลล์เท่ากัน) เรียกค่าความต่างศักย์นี้ว่า ศักย์สมดุล (equilibrium potential) โดยสามารถคำนวณหาศักย์สมดุลของประจุไฟฟ้าใด ๆ เมื่อทราบความเข้มข้นภายนอกและภายในเซลล์ของประจุไฟฟ้าชนิดนั้น ได้ด้วยสมการเนิร์นสต์ (Nernst equation) ดังแสดงในสมการ (1)

$$E_x = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[X]_o}{[X]_i} \dots\dots\dots(1)$$

โดยที่ E_x คือ ศักย์สมดุลของประจุไฟฟ้าชนิด x ค่า R คือ ค่าคงที่สากลของก๊าซ (universal gas constant) มีค่าเท่ากับ 8.3145 จูลต่อโมลเคลวิน ค่า T คือ ค่าอุณหภูมิสัมบูรณ์ (absolute temperature) ในหน่วยเคลวิน (แปลงจากอุณหภูมิในหน่วยองศาเซลเซียสได้โดยบวกด้วยค่า 273.15) ค่า z คือ ค่าประจุไฟฟ้าที่นำมาใช้คำนวณ เช่น +1 สำหรับประจุโพแทสเซียม -1 สำหรับประจุคลอไรด์ เป็นต้น ค่า F คือ ค่าคงที่ฟาราเดย์ ซึ่งมีค่าเท่ากับ 96,485 คูลอมบ์ต่อโมล และค่า $[X]_o$ และ $[X]_i$ แทนค่าความเข้มข้นภายนอกเซลล์และภายในเซลล์ของประจุที่ใช้ในการคำนวณ ตามลำดับ (ในหน่วยโมล) เมื่อกำหนดให้อุณหภูมิที่ 37 องศาเซลเซียส พจน์ RT/F ในสมการ (1) สามารถคำนวณได้เป็นค่าคงที่เท่ากับ 26.7 ดังในสมการที่ (2) และสามารถใช้ลอการิทึมฐาน 10 แทนลอการิทึมฐานธรรมชาติได้ดังแสดงในสมการที่ (3) ซึ่งทำให้ง่ายต่อการคำนวณและการสร้างกราฟมากขึ้น

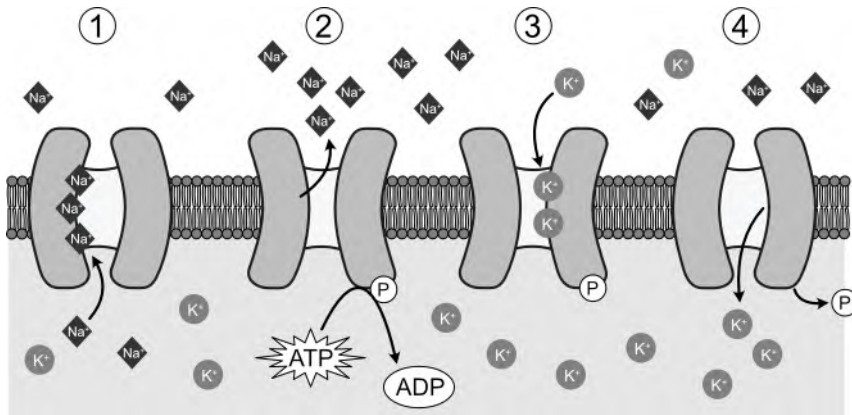
$$E_x = \frac{26.7}{z} \ln \frac{[X]_o}{[X]_i} \dots\dots\dots(2)$$

$$E_x = \frac{61.5}{z} \log \frac{[X]_o}{[X]_i} \dots\dots\dots(3)$$

เมื่อนำค่าความเข้มข้นภายนอกเซลล์และภายในเซลล์ของประจุโพแทสเซียมจากตารางที่ 19.1 แทนค่าใน $[X]_o$ และ $[X]_i$ ของสมการเนิร์นสต์ จะพบว่า ค่าศักย์สมดุลของประจุโพแทสเซียมของเซลล์มีค่า $E_K = -89.1$ ซึ่งหมายความว่า หากเยื่อเซลล์มีความต่างศักย์เท่ากับ -89.1 มิลลิโวลต์ อัตราการแพร่ของประจุโพแทสเซียมจะเท่ากับอัตราการแพร่เข้า

สำหรับประจุโซเดียมซึ่งมีความเข้มข้นภายนอกเซลล์สูงกว่าภายในเซลล์มาก เมื่อคำนวณค่าศักย์สมดุลตามสมการเนิร์นสต์จะมีค่าศักย์สมดุล $E_{Na} = +71.5$ มิลลิโวลต์ ทั้งนี้ เมื่อพิจารณาทิศทางของแรงทางไฟฟ้าและแรงจากการแพร่ตามความเข้มข้น จะพบว่าทิศทางแพร่เข้าสู่ภายในเซลล์ทั้งคู่ และทำให้ประจุโซเดียมมีแนวโน้มที่จะรั่วไหลเข้าสู่ภายในเซลล์ตลอดเวลา อย่างไรก็ตาม เซลล์มีกลไกสำคัญในการขับประจุโซเดียมออกจากเซลล์ คือการทำงานของโปรตีนขนส่งประจุโซเดียมและโพแทสเซียม (Na^+/K^+ pump) ซึ่งอาศัยพลังงานจากการสลายพันธะของโมเลกุลอะดีโนซีนไตรฟอสเฟต หรือเอทีพี (adenosine triphosphate; ATP) ในการขับประจุโซเดียม 3 ประจุออกจากเซลล์ พร้อมกับการนำประจุโพแทสเซียม 2 ประจุเข้าสู่เซลล์ (รูปที่ 19.2)

และรักษาระดับความแตกต่างของประจุภายในเซลล์และภายนอกเซลล์ได้ ในเซลล์ที่ไม่สามารถสร้างพลังงานในรูปของโมเลกุลเอทีพี เช่น ขาดน้ำตาลกลูโคส โปรตีนขนส่งประจุโซเดียมและโพแทสเซียมจะหยุดทำงาน ทำให้ประจุโซเดียมรั่วไหลเข้ามาในเซลล์จนความเข้มข้นของตัวทำละลายในเซลล์เพิ่มขึ้น ส่งผลให้น้ำสามารถออสโมซิสเข้ามาในเซลล์ จนเซลล์บวมน้ำและแตกสลาย (cell lysis) ในที่สุด

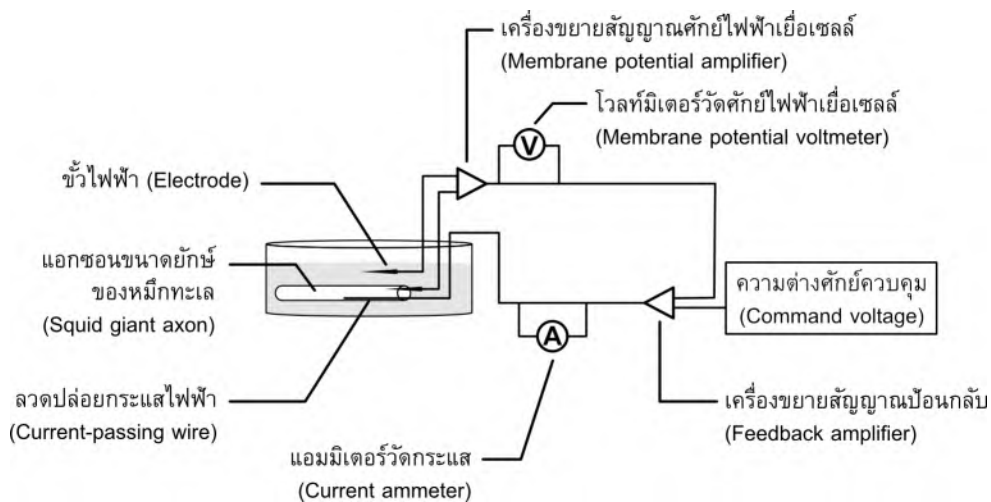


รูปที่ 19.2 แผนภาพแสดงการทำงานของโปรตีนขนส่งประจุโซเดียมและโพแทสเซียม (Na⁺/K⁺ pump) โดยในขั้นตอนที่ (1) ประจุโซเดียม 3 ประจุจับกับโปรตีนขนส่ง จากนั้นในขั้นตอนที่ (2) โปรตีนขนส่งได้พลังงานจากการสลายพันธะฟอสเฟตในโมเลกุลเอทีพี ทำให้มีการเปลี่ยนโครงสร้างและขับประจุโซเดียมออกนอกเซลล์ ในขั้นตอนที่ (3) โปรตีนขนส่งที่ได้รับหมู่ฟอสเฟตจากเอทีพีจะรับประจุโพแทสเซียมจากภายนอกเซลล์ 2 ประจุ และขั้นตอนที่ (4) หมู่ฟอสเฟตแยกตัวออกจากโปรตีนขนส่ง และทำให้ประจุโพแทสเซียมไหลเข้าภายในเซลล์

19.2 ศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ขณะพัก (Resting membrane potential)

แม้ว่าแนวคิดของคุณสมบัติทางไฟฟ้าเคมีของเยื่อเซลล์นั้นจะเป็นที่ยอมรับและสามารถคิดคำนวณโดยอาศัยสมการเนิร์นสต์ได้ตั้งแต่ช่วงต้นศตวรรษที่ 20 แต่ยังไม่มีการศึกษาทดลองเพื่อหาหลักฐานประจักษ์จากการวัดศักย์ไฟฟ้าระหว่างภายนอกและภายในเซลล์ประสาทโดยตรง ด้วยข้อจำกัดทางด้านเครื่องมือและขนาดของเซลล์ประสาท จนกระทั่งในปี ค.ศ. 1952 นักสรีรวิทยาและชีวฟิสิกส์ชาวอังกฤษ 2 ท่าน คือ อัลัน ฮอดจกิน (Alan Hodgkin) และแอนดรูว์ ฮักซ์เลย์ (Andrew Huxley) ได้ศึกษาศักย์ไฟฟ้าในแอกซอนของเซลล์ประสาทของหมึกทะเล ซึ่งมีขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางใหญ่ถึง 1 มิลลิเมตร โดยวิธีการที่เรียกว่า **เทคนิคการตรึงความต่างศักย์ (voltage clamp technique)** ซึ่งใช้ไฟฟ้าวัดความต่างศักย์ระหว่างภายนอกกับภายในแอกซอน ค่าความต่างศักย์นี้จะถูกขยายโดยเครื่องขยายสัญญาณศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ (membrane potential amplifier) ซึ่งนำสัญญาณเข้าสู่เครื่องขยายสัญญาณป้อนกลับ (feedback amplifier) เพื่อเทียบระหว่างความต่างศักย์ของเยื่อเซลล์กับความต่างศักย์ควบคุม (command voltage) ที่ผู้ทดลองสามารถกำหนดได้ จากนั้น เครื่องขยายสัญญาณป้อนกลับจะปล่อยกระแสไฟฟ้าผ่านลวดที่อยู่ภายในแอกซอน เพื่อปรับให้ศักย์ไฟฟ้าที่เยื่อเซลล์ตรงกับความต่างศักย์ควบคุม วิธีการนี้ทำให้ฮอดจกินและฮักซ์เลย์สามารถบันทึก

ค่าศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ที่ภาวะต่าง ๆ และปริมาณกระแสไฟฟ้าที่เปลี่ยนแปลงจากการกำหนดค่าความต่างศักย์ในแต่ละระดับได้ (รูปที่ 19.3) นอกจากนี้ยังสามารถระบุได้ว่า กระแสที่เกิดขึ้นนั้นมาจากการไหลของประจุโซเดียมหรือโพแทสเซียมได้จากการใช้การแทนที่ประจุ (ionic substitution) หรือใช้สารที่สามารถปิดกั้นโปรตีนช่องทางประจุ (ion channel blockers) เพื่อขจัดปัจจัยจากประจุชนิดใดชนิดหนึ่งออกจากการศึกษา เช่น เตโตรโดทอกซิน (tetrodotoxin) ใช้ปิดกั้นการทำงานของโปรตีนช่องทางประจุโซเดียม และเตตระเอทิลแอมโมเนียม (tetraethylammonium) ใช้ปิดกั้นโปรตีนช่องทางประจุโพแทสเซียม เป็นต้น งานวิจัยที่ต่อยอดจากการศึกษานี้ทำให้ทราบว่า เซลล์ประสาทของมนุษย์มีคุณสมบัติทางไฟฟ้าที่คล้ายกัน และนำไปสู่แนวคิดของการทำงานของเซลล์ประสาทที่เรียกว่า **โมเดลฮอดจกิน-ฮักซ์เลย์ (Hodgkin-Huxley model)** ซึ่งใช้อธิบายการไหลของประจุไฟฟ้าของเซลล์ประสาทขณะพักและขณะถูกกระตุ้น การค้นพบนี้ทำให้ทั้งคู่ได้รับรางวัลโนเบลสาขาสรีรวิทยาหรือการแพทย์ในปี ค.ศ. 1953



รูปที่ 19.3 แผนภาพแสดงองค์ประกอบที่ใช้ในการศึกษาคุณสมบัติทางไฟฟ้าของเซลล์ประสาทโดยเทคนิคการตรึงความต่างศักย์

ในการทดลองของฮอดจกินและฮักซ์เลย์ พบว่า เซลล์ประสาทที่ไม่ได้รับการกระตุ้นหรืออยู่ในขณะพัก (resting neuron) จะมีค่าศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ประมาณ -75 มิลลิโวลต์ ซึ่งมีค่าเป็นลบมากกว่าค่าศักย์สมมูลของประจุโพแทสเซียม ($E_K = -89.1$) เล็กน้อย แสดงว่า ศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ขณะพัก (resting membrane potential; RMP) ของเซลล์ประสาทรุ่นนั้นไม่ได้ถูกกำหนดด้วยการไหลของประจุโพแทสเซียมเพียงชนิดเดียว แต่เกิดจากการไหลของประจุชนิดอื่นร่วมด้วย เช่น ประจุโซเดียมและประจุคลอไรด์ นักสรีรวิทยาอีก 2 คนที่ศึกษาด้านศักย์ไฟฟ้าของเยื่อเซลล์ประสาท คือ เดวิด โกลด์แมน (David Goldman) และเบอร์นาร์ด แคทซ์ (Bernard Katz) ร่วมกับบอแลน ฮอดจกิน สร้างสมการที่พัฒนาขึ้นมาจากสมการเนิร์นสต์ เพื่อใช้ในการคำนวณค่าศักย์ไฟฟ้าของเยื่อเซลล์ขณะพัก ซึ่งเรียกว่า สมการโกลด์แมน-ฮอดจกิน-แคทซ์ (Goldman-Hodgkin-Katz equation) ดังแสดงในสมการที่ 4

$$RMP = \frac{RT}{zF} \ln \frac{P_{Na}[Na^+]_o + P_K[K^+]_o + P_{Cl}[Cl^-]_o}{P_{Na}[Na^+]_i + P_K[K^+]_i + P_{Cl}[Cl^-]_i} \dots\dots\dots(4)$$

จากสมการข้างต้นจะเห็นว่า ศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ขณะพักเกิดจากผลรวมของศักย์สมมูลของประจุโซเดียม ประจุโพแทสเซียม และประจุคลอไรด์ โดยที่มีค่าความสามารถในการแพร่ผ่านสัมพัทธ์ (relative permeability; P) เพิ่มขึ้นเป็นสัมประสิทธิ์ของค่าความเข้มข้นของประจุแต่ละชนิด ซึ่งพบว่ามีค่าไม่เท่ากันในเซลล์ประสาทขณะพัก โดยอัตราส่วนค่าความสามารถในการแพร่ผ่านสัมพัทธ์ของประจุโพแทสเซียม (P_K) ต่อประจุโซเดียม (P_{Na}) และประจุคลอไรด์ (P_{Cl}) มีค่าเท่ากับ 1 : 0.05 : 0.45 ซึ่งแสดงว่าเยื่อเซลล์ประสาทขณะพักจะยอมให้ประจุโพแทสเซียมผ่านได้มากกว่าประจุโซเดียมถึง 20 เท่า และเป็นเหตุผลที่ค่าศักย์ไฟฟ้าขณะพักมีค่าใกล้เคียงกับค่าศักย์สมมูลของประจุโพแทสเซียม

จากการที่เยื่อเซลล์ประสาทยอมให้ประจุโพแทสเซียมแพร่ผ่านได้ดีกว่าประจุอื่น ความเข้มข้นของประจุโพแทสเซียมทั้งภายนอกและภายในเซลล์จึงเป็นปัจจัยสำคัญที่สุดในการกำหนดค่าศักย์ไฟฟ้าเยื่อเซลล์ขณะพัก และส่งผลต่อความสามารถในการกระตุ้นได้ (excitability) ของเซลล์ประสาทและเซลล์กล้ามเนื้อในกรณีของภาวะโพแทสเซียมในเลือดต่ำ (hypokalemia) อาจทำให้ผู้ป่วยมีอาการกล้ามเนื้ออ่อนแรง (muscle weakness) หรือเป็นอัมพาตชั่วคราว เพราะความสามารถในการกระตุ้นได้ของเซลล์กล้ามเนื้อลดลง ขณะที่ภาวะโพแทสเซียมในเลือดสูง (hyperkalemia) อาจทำให้มีอาการหัวใจเต้นผิดจังหวะ (cardiac arrhythmia) และหัวใจหยุดเต้นชั่วขณะได้ เนื่องจากการสะสมของโพแทสเซียมทำให้การทำงานของระบบนำไฟฟ้าของหัวใจทำงานได้ช้าลงกว่าปกติ

สำหรับในเนื้อเยื่อระบบประสาท จะมีเซลล์เกลียชนิดแอสโตรไซต์ทำหน้าที่ควบคุมระดับโพแทสเซียมภายนอกเซลล์ให้คงที่และเหมาะสมต่อการทำงานของเซลล์ประสาท อย่างไรก็ตาม ในบางอวัยวะของระบบประสาทจะมีการสะสมของประจุโพแทสเซียมมากเป็นพิเศษ เช่น ของเหลวเอนโดลิมฟ์ (endolymph) ซึ่งเป็นของเหลวในเซลล์ขน (hair cells) ในท่อโคเคลียร์ (cochlear duct) ของหูชั้นใน ซึ่งทำหน้าที่แปลงคลื่นเสียงให้เป็นสัญญาณประสาท จะมีความเข้มข้นของประจุโพแทสเซียมสูงถึง 154 มิลลิโมลาร์ และทำให้ศักย์ไฟฟ้าขณะพักของเยื่อเซลล์ขนอยู่ที่ประมาณ -15 ถึง -40 มิลลิโวลต์ เซลล์ขนจึงไวต่อการกระตุ้นอย่างมาก และเพิ่มประสิทธิภาพในกระบวนการแปลงคลื่นเสียงให้เป็นสัญญาณประสาทในระบบการได้ยิน