

「為何具髓鞘的神經，傳導速率較快？」

—教學的限制與策略

蔡任圃

憲兵學校大專預官班

壹、前言

在高中生物課程中，神經系統的教材包含比較不同粗細的神經，或有、無髓鞘的神經，在動作電位傳導速率的差異。教師在講述神經軸突的粗細，如何影響傳導速率時，常利用物理學的電阻觀念—愈粗的導體，電阻愈小，來解釋愈粗的神經軸突，活動電位傳導愈快的原理。但對於為何髓鞘會影響動作電位的傳導速率，教師常常缺乏合理、完整且適當的解釋，或是簡易、適切且有效的教學策略。

筆者依據過去與多位高中生物教師接觸交流的經驗，歸納出「為何具髓鞘的神經，傳導速率較快？」之觀念，在目前教學環境中，就教學活動可應用之教學策略，與各位先進交流討教。

貳、教學的限制

一、教師的學理觀念不足

最重要也是最直接影響教學成效的因素，就是教師本身對教材的專業素養，若此基礎無法滿足，再好的教學技巧皆無法補足挽救。部分教師對於髓鞘如何影響軸突活動電位的傳導，似乎不完全瞭解其機制。常用名詞來解釋現象，如用「跳躍傳

導」來解釋其原理而不深究，造成教師與學生只知名詞而不知背後的道理，使教學成效大打折扣。例如—「活動電位從蘭氏節『跳躍』至下一個蘭氏節，利用『跳躍』的方式，比細胞膜孔道間短距離的感應方式傳播，速率更快」。表面上似乎已解釋「為何具髓鞘的軸突，傳導速率較快？」，但其實只是將問題縮小成：為何蘭氏節間的「跳躍」速率，會大於無髓鞘軸突的活動電位？「跳躍傳導」是活動電位速率增加的原因，或只是伴隨的現象？傳導速率增加的關鍵，是在蘭氏節的分佈，還是受髓鞘包裹的細胞膜區域？

此外，教師也常以「蘭氏節的鈉離子孔道密度大，敏感度高，因此膜電位的輕微改變，就很容易引發下一個蘭氏節區域的鈉離子孔道開啓，由於孔道感應開啓的效率較高，因此能使較遠方的孔道開啓。感應時間短，且感應距離遠，造成訊息傳導速率較為快速」，來解釋蘭氏節的特性，與對增加訊息傳導速率的貢獻。但若學生提問「為何神經細胞膜上的鈉離子孔道，不直接做有效率的分佈(一節一節地分佈)，就不需髓鞘的存在啦？」，則此種解釋就嫌不足了。因為它強調了蘭氏節對傳導

速率的貢獻，卻忽略了髓鞘的功能。

因此，教師對髓鞘與神經傳導速率之間的關係，了解並不透澈時，對於教學活動的設計與進行，形成最大的障礙，所以教師須先知悉教材的原理與概念，能用學理解釋現象，再談教法上的應用，方能助於教學的效能。

二、缺乏適當的比喻例子

由於髓鞘對細胞膜之物理電性質的影響，對高中生而言較為抽象，若能以其他生活常見之例子，比擬複雜困難的生物原理，對於教學的進行有莫大幫助。但髓鞘的特性，在日常生活中難取得相關對應的例子，所以許多教師在教授此觀念時，並無使用比喻之例進行解釋，對於教學的進行，就顯得枯燥艱深，難收效果。

三、缺乏適當的操作活動

如同適當的例子一樣，髓鞘的相關原理、功能，若能以一些簡單的實驗或活動，配合課堂上的學理講述，對於觀念的吸收與理解，具有實質上的幫助。但適當的實驗活動難以構思，或是器材過於複雜、昂貴，難以實行，對於教學效果亦是一大限制。

參、教學策略的建議

一、對學理觀念的精熟

許多人將神經的作用模式，比喻成電纜線，但兩者的性質相差甚遠。例如，電

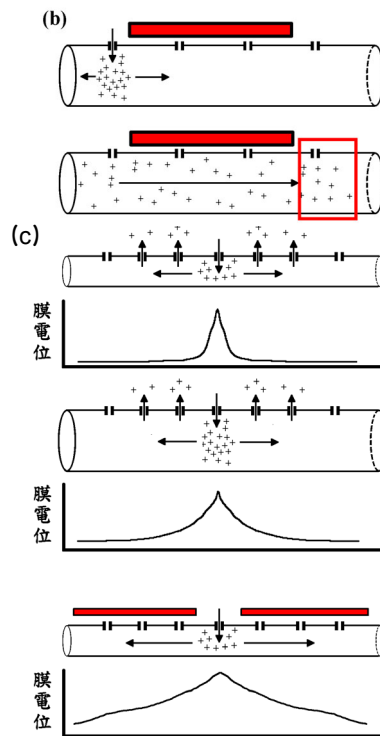
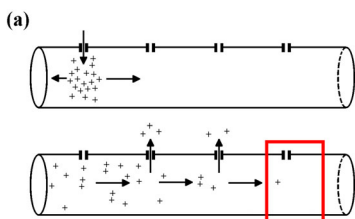
線傳遞能量或訊號的速率為光速(3×10^8 m/s)，而神經傳導速率依種類與特性，由 2 m/s 至 120 m/s 不等(表一)，且神經在構造、功能與作用上，皆比電纜線複雜，故要將神經傳遞訊息的概念，清楚且完整地呈現，並達到最佳的教學效果，就必須先清楚認識神經訊息傳遞的作用方式與原理，以及髓鞘在神經系統功能上的角色。

教導髓鞘相關概念時，許多教師常會配合演化的觀念，認為脊椎動物因為發展出具髓鞘的神經，使得神經訊息傳導較快(表 1)，增加其在演化適應上的競爭力。而無脊椎動物，如昆蟲、甲殼類、頭足類，則發展出巨大神經元，透過增加神經軸突的直徑，增加訊息傳導的速率。在此類生物中，烏賊(*Loligo forbesi*)巨大神經的軸突，直徑約 1 mm，肉眼可見。許多海生、淡水與陸生蝸牛的神經細胞體，直徑也達 1 mm。而一般軸突的直徑，約由小於 $1 \mu\text{m}$ 至 $10 \mu\text{m}$ 不等。但隨著研究工作的進展，上述的概念已經過時而需修正。除了脊椎動物外，目前已發現甲殼綱的橈足類(copepods)、部分螃蟹與蝦，與昆蟲、蚯蚓等，部分神經具有髓鞘構造，且同時分佈於周邊神經與中樞神經，與脊椎動物類似。而脊椎動物中，無顎類的八目鰻不具有髓鞘的構造。

髓鞘可增加神經傳導速率，主要可從兩個方面解釋，一個是電阻，一個是電容。帶電體的流動，皆伴隨存在著電阻的特性，包含神經細胞內外的離子運動。帶電離子進出細胞膜的電阻，稱為細胞膜電

阻。離子在細胞外移動的電阻，稱為細胞外電阻。而細胞內離子運動的的電阻，稱為細胞內電阻。當活動電位產生時，神經細胞膜的鈉離子孔道開啓(細胞膜電阻下降)，鈉離子大量進入細胞，使胞內局部鈉離子濃度累積，而因濃度與電荷的壓力，

胞內鈉離子進行擴散。鈉離子在胞內運動在細胞內移動時，部分鈉離子透過細胞膜上的孔道，穿過膜到達胞外，使得胞內鈉離子濃度減少(可看成胞內電壓逐漸減小，圖一 a)，此效應與細胞膜電阻有關，膜電阻越大，電荷(鈉離子)越難以釋出，使電壓下降速率較慢。而髓鞘包裹在軸突外圍，可大幅增加膜電阻，使得鈉離子於蘭氏節進入細胞時，在擴散至下一個蘭氏節的途中，減少鈉離子逸失至胞外，使胞內鈉離子的濃度可維持較高(圖一 b)，同樣的時間裡，使較多的電荷到達下一個蘭氏節。有此可知，當膜電阻越大，可使膜內外的電位差維持越久，傳播越遠。換句話說，離子的擴散速率受其濃度與胞內電阻影響，膜電阻越大，鈉離子向胞外流失越少，使得鈉離子在胞內維持較高濃度。而增加軸突直徑，可降低胞內電阻，而增加離子擴散速率。故增加軸突直徑與特化出髓鞘構造，皆可增加訊息傳導速率，其中髓鞘結構的效果較大(圖一 c)。

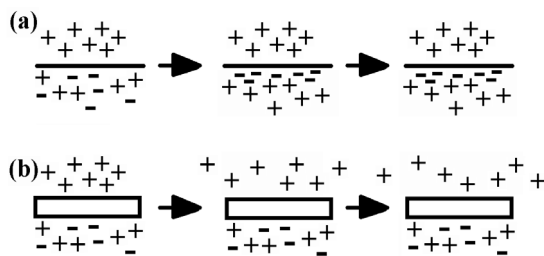


圖一 髓鞘影響軸突內離子之模式圖。

- (a) 鈉離子進入細胞後，會經離子孔道溢失，故擴散一段距離後，濃度降低(如圖中方框之區域)
- (b) 髓鞘可增加膜電阻，減少鈉離子流失，維持胞內較高濃度(如方框之區域)。
- (c) 鈉離子在胞內擴散時，髓鞘對膜電位的維持效果大於增加直徑。

神經傳導速率也與細胞膜的電容特性有關。在兩導體之間若有一很薄之絕緣體，在一側注入正電荷，就會吸引另一側的負電荷，使得此絕緣體兩側產生電動勢，若兩側形成通路，即可產生電流。但若不成通路，此電容就可視為電池，而在一側注入電荷即為充電。細胞膜很薄(約 50-100Å)，且脂雙層為絕緣體(膜電阻約 1000 ohm · cm²，細胞質電阻約 30 ohm · cm)，故當帶正電的鈉離子進入胞內，可使胞外局部區域因感應而吸引負電荷(電容充

電，神經細胞膜的電容約 $1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$)。由於細胞膜兩側的電荷相吸，也限制了離子的移動，降低離子擴散的速率，故細胞膜的電容特性會降低神經傳導速率。電容的強度與絕緣體的厚度有關，厚度越大，電容強度越小(圖二)，而髓鞘結構可增加絕緣體的厚度，降低細胞內、外之電容強度，增加離子的移動速率，而加快神經的傳導速率。



圖二 絕緣體厚度與電容效應模式圖。
 (a)絕緣體很薄時，電容效應大，離子移動受限。
 (b)絕緣體較厚時，電容效應小，離子移動快。

表一 各類神經傳導速率之比較

動物	神經種類	直徑 (μm)	髓鞘	傳導速率 (m/sec)
螯蝦	腿部運動神經	36	無	8 (20°C)
烏賊	巨大神經元軸突	500	無	30 (15°C)
青蛙	A型神經纖維	11-18	有	17-42 (20°C)
	B型神經纖維	2	有	4
	C型神經纖維	2.5	無	0.3
貓	A α 型神經纖維	12-22	有	60-120
	A β 型神經纖維	8-12	有	40-60
	A γ 型神經纖維	2-8	有	10-40
	B型神經纖維	3	有	3-15
	C型神經纖維	1	無	2

讓我們來探討以下例子：直徑 $10 \mu\text{m}$ 且具髓鞘的青蛙神經軸突，傳導速率約 20m/s ，蘭氏節相隔 1.6mm (一般蘭氏節之間的距離由 1 至數 mm 不等)，因此從蘭氏節傳遞至下一個蘭氏節須耗時約 0.08ms ，其中訊息在單一蘭氏節內傳遞須耗時 0.06ms ，所以訊息傳遞的時間，大多花於蘭氏節的傳導延遲，而蘭氏節之間的傳導時間只佔小部分(0.02ms)。神經降溫會降低傳導

速率，但若只降溫蘭氏節之間(有髓鞘)的部位，對神經傳導速率幾乎無影響，由此可知，神經傳導速率受限於蘭氏節的數目，相同長度的軸突，蘭氏節少，傳遞速率快，但有其極限(因為髓鞘不能過長)。

若比較髓鞘與巨大神經兩種適應策略，何者對增加傳導速率的效果較大，可發現髓鞘的影響遠大於細胞內電阻。由於蘭氏節相隔距離與直徑成正比，又蘭氏節

相隔距離與神經傳導速率成正比，因此具髓鞘的神經，傳導速率與直徑成正比。而無髓鞘神經的傳導速率與直徑“平方根”成正比(細胞內電阻與直徑平方根成反比)，此結論也可從實際的測量結果(表一)歸納出來。

二、比喻例子

(一)、膜電阻的特性：

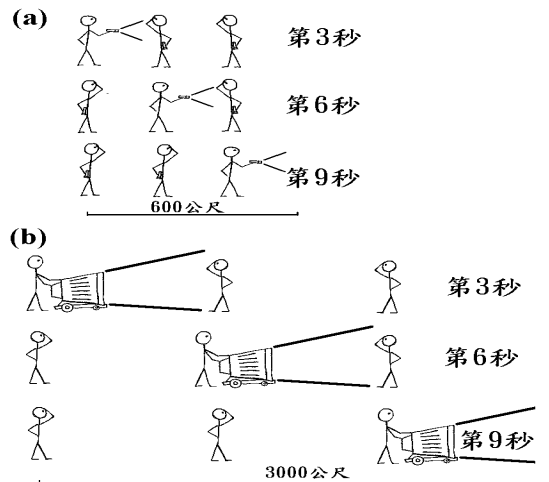
兩條長度與直徑一致的水管，一條有許多小破洞，另一條無破洞，同時在一端注入相同速度、壓力的水，另一端各置於兩個大小相同的水桶之上，那一組可先將水桶注滿水？

說明：在此例中，水管上的許多小破洞，代表細胞膜上的許多孔道，鈉離子容易溢出細胞(膜電阻較低)，而無破洞的水管代表神經細胞因髓鞘的包裹，使鈉離子不易溢出細胞外(膜電阻較大)，幫助維持細胞內鈉離子在訊息傳導時的濃度，就像是維持水管內的水，防止其溢出。

(二)、蘭氏節相隔距離與傳導速率的關係：

在 A 組，有三人(甲、乙、丙)各拿一具小型手電筒，在漆黑的夜晚中，甲打開手電筒向乙打訊號，乙看到後就打開手電筒向丙打訊號，若此型小手電筒的光很微弱，只可讓 200 公尺之內的人看到，則甲、乙、丙三人傳遞訊號的最大距離為 600 公尺(圖三 a)。在 B 組，若丁、戊、己三人各使用大型探照燈，每個探照燈可使一公里之內的人看到光線，則丁、戊、己三人傳

遞訊號的最大距離為 3000 公尺(圖三 b)。假設每人從看到光線到發出訊號需要三秒鐘，則 A 組花 9 秒鐘將訊息傳遞 600 公尺，速率為 66.67 m/s，而 B 組傳遞速率為 333.33 m/s。



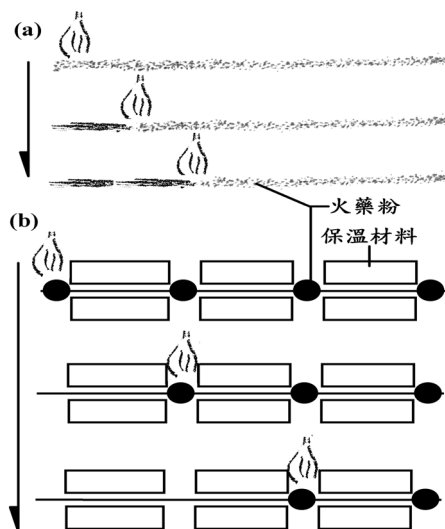
圖三 以燈號傳遞訊息，比喻離子於胞內之擴散距離，對傳導速率的影響。

說明：此例子中，人相當於一群鈉離子孔道，光線相當於離子的擴散，光線能傳遞的最遠距離，相當於鈉離子進入細胞後，經擴散引發下一群鈉離子孔道開啓的最遠距離。若離子在胞內能維持較高濃度而不溢失(膜電阻增大)，且能在胞內擴散越遠(膜電阻減小)，就可增加傳導速率。此例子也可解釋在相同距離下，蘭氏節(持照明設備的人員)越少而能傳遞訊息，則傳導速率越大(但有其極限)。這是因為訊息傳遞所花的時間，蘭氏節佔很大比例，如同手電筒傳遞訊息的例子中，時間主要花費在開啓手電筒的過程。

(三)、髓鞘增加傳導速率：

以火藥粉在桌面上灑成一直線，在此火藥粉線的一端用火柴點星火藥粉，火藥粉因燃燒而增加溫度，使鄰近的火藥粉到達燃點而燃燒，如此火焰就會順著火藥粉線慢慢向前燃燒(圖四 a)。這就像是無髓鞘的神經，訊息的傳遞是利用膜電位的變化，當電位的改變到達閾值，就會使鈉離子孔道大量開啓，鈉離子的流入，造成局部電位的改變，又會使鄰近的鈉離子孔道因感應電位的變化而開啓，就像溫度上升到達燃點，會引起鄰近火藥粉開始燃燒，燃燒使溫度上升，又再使附近的火藥粉，產生燃燒的骨牌效應。具髓鞘的神經就像是在一條銅線上，每隔一段沾黏上一球火藥粉，而火藥球之間的銅絲用保溫材料包裹住，當以火柴點燃一球火藥球時，燃燒產生的高溫使附近銅線溫度增加，由於保溫材料的作用，使銅線的熱量無法散播至空氣中，而快速傳導至下一球火藥球，使得火藥球快速達燃點而燃燒，燃燒產生的熱量又快速傳導至下一球火藥球，因此熱量經由火藥球之間的「跳躍點燃」而傳遞(圖四 b)。

說明：在此比喻中以溫度比喻膜電位，燃點比喻閾值，銅線外圍的保溫材料相當於髓鞘。



圖四 以火藥燃燒比喻髓鞘對活動電位傳導速率的影響。

(四)、電容效應降低傳導速率：

假設在兩個高中之間有一道很矮又薄的竹籬笆，當一群男生經過時，看到另一個學校的女生(他們應該比較不會注意男生吧!)，受到吸引而放慢腳步，所以要花較多的時間才能到達目的地。如果在兩校之間築起一道既高且厚的水泥圍牆，這群男生並不知道圍牆後有那些人，此時他們路過圍牆的腳程就會快些，可較早到達目的地。

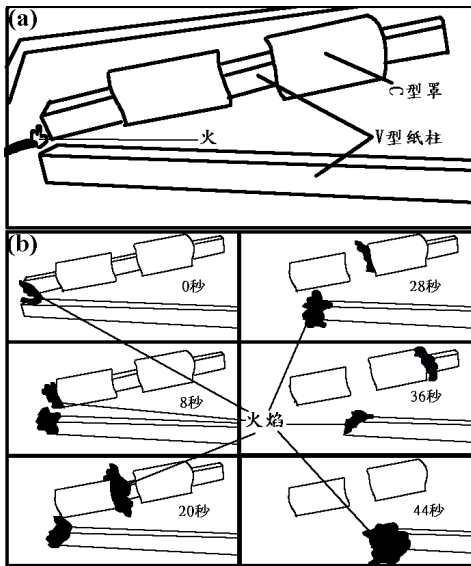
說明：以男女異性相吸比喻正負離子互相吸引的現象，而圍牆代表絕緣體，分開兩側的導體，當絕緣體越厚(圍牆遮蔽效果較好)，正負離子互相吸引的能力越低，電容效應越弱，離子移動越快。

三、模擬操作活動

(一)、模擬無髓鞘與有髓鞘之軸突，訊息傳導

的差異。

取長約 30 公分，寬約 2 公分之紙條(以纖維較粗，吸附液體能力佳者較為適當，如圖畫紙、紙抹布等)，對折成長條 V 型紙柱，並依圖五 a 排列於鐵板或其他不易燃燒之平面介質上。將鋁罐或錫箔紙裁切成適當大小，折成∩型罩(約 5 公分長)。利用∩型罩以間隔 3 公分的方式，蓋住其中一條 V 型紙柱。以毛刷沾沙拉油，均勻塗抹於無∩型罩的 V 型紙柱上。有∩型罩的 V 型紙柱，只在無∩型罩覆蓋的漏空部份塗上沙拉油。最後以火柴引燃兩 V 型紙柱相接處，觀察兩 V 型紙柱的燃燒情形(圖五 b)。



圖五 以紙柱燃燒過程，模擬神經訊息傳遞的現象。

(a)裝置器材模式圖。

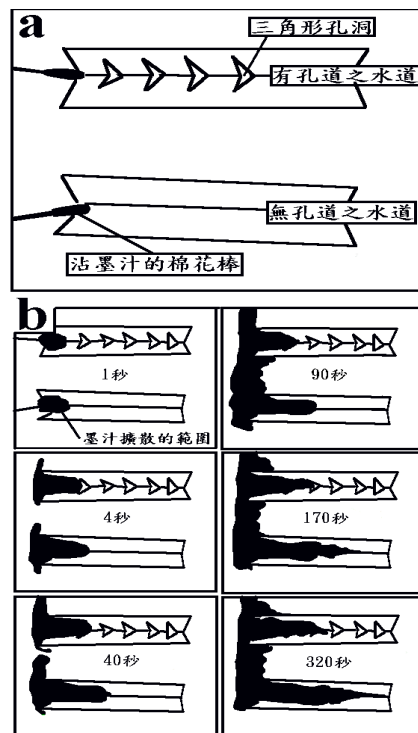
(b)實際模擬情形之手繪圖。具∩型罩的 V 型紙柱，燃燒較快。

說明：∩型罩相當於髓鞘，V 型紙柱則為軸突。此操作為模擬具髓鞘的軸突，活動電位傳遞的「跳躍」模式，適合教學之初，簡介現象與引起動機、興趣之用。

由於塗抹沙拉油的紙柱區域，燃燒速率較慢，利用這個原理模擬活動電位，在有髓鞘與無髓鞘時的傳遞情形。

(二)、髓鞘減少鈉離子的溢出，維持胞內濃度，增加擴散速率：

利用長約 10 公分寬約 4 公分的兩紙片，折成長條 V 字形，其中一片每隔 1.5 公分剪個三角形的洞(圖六 a)。將兩紙片置於深度約 3 公分的水槽中，以黏土支持固定。水槽內灌入水，使水深度約為 1.5 公分，而 V 字形紙片形成水道。各在兩水道的同側同時滴入同量的墨汁，使墨汁開始擴散。比較兩種水道中，哪一水道的墨汁擴散速率較快(圖六 b)。



圖六 以墨汁擴散現象，模擬髓鞘對離子擴散速率的影響。

(a)裝置器材模式圖。

(b)實際模擬情形之手繪圖。無孔洞的水道中，墨汁擴散速率較快。

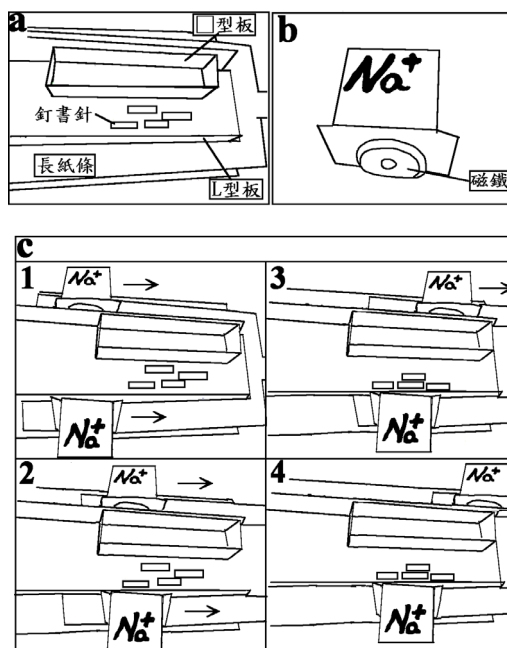
說明：在此操作中，有「洞」的水道相當於無髓鞘的軸突，膜電阻較小，而墨汁相當於鈉離子，易經「洞」流失，而不易維持高濃度，使得鈉離子擴散速率較慢，無「洞」的水道相當於髓鞘包裹的軸突，鈉離子(墨汁)無法透過洞流失，可在細胞內(水道中)維持較高濃度，擴散速率較快。

若沾墨汁的棉花棒，能慢慢穩定地進入水道的水中，可觀察到墨汁沈澱在水道的下層，並向兩側擴散，此時就可觀察到較佳的結果。若墨汁像蛋花一般充塞在水道之一端，仍能觀察到預期的結果，但「美觀」程度較低。

(三)、髓鞘降低電容效應，增加胞內離子擴散速率：

利用長約 20 公分寬約 6 公分的長方形紙條，對折成 L 型板，共製作兩件。再將長 40 公分寬 3 公分的紙條兩端以膠帶連接，並折成□型，最後將以上三件物體依圖七 a 排列，以膠帶固定於桌面。以兩條長 30 公分寬 6 公分長型紙條，固定於竹籤上，使兩長紙條之距離與兩 L 型板間隔一致，將兩條紙條置於兩 L 型板上。取兩相同大小重量之磁鐵，分別貼上「Na⁺」之標籤(圖七 b)，並置於兩長紙條上。在兩 L 型板之間放置適當數量的釘書針、鐵釘或圖釘等鐵製品。拉動竹籤，使兩磁鐵同時受紙條拉動而移動(圖七 c，圖中為向右拉

動)，觀察兩個 L 型板上哪一個的磁鐵移動速率較快。



圖七 以磁鐵與釘書針，模擬髓鞘降低電容效應，並增加鈉離子擴散速率。

(a)裝置器材模式圖。

(b)磁鐵黏貼劃記「Na⁺」符號之紙片。

(c)實際模擬情形之手繪圖。向右拉動長紙條，帶動劃記「Na⁺」之磁鐵，因磁鐵與釘書針的吸引作用，而減慢或停止「Na⁺」的移動(圖中下端)，但若有□型板阻隔時，則可正常移動(圖中上端)。

說明：L 型板的直立紙片代表細胞膜，放置小型鐵製品的位置為胞外。在拉動紙條的過程中，若磁鐵距離鐵製品越近，越容易互相吸引，而不受紙條的牽制，造成磁鐵移動速率慢於紙條，或甚至靜止不動，就如同神經細胞內的鈉離子，與胞外帶負電之離子，在細胞膜兩側互相吸引。□型板代表髓鞘，可大幅增加細胞內外間絕緣體的厚度，使細胞內外帶電體相隔距離增加，互相吸引的效應減弱，造成鈉離

子的移動較不被牽制，而擴散速率較快。

肆、總結

在面對概念複雜的教材時，可將各個概念分開介紹，最後再整合成完整的概念架構，如此方能奠定基礎，學的紮實。而在教學的策略中，比喻、模擬是具有效果且影響能力持久的方法，若能適時正確利用，可收最佳之教學效果，但若使用不當，卻可能具反效果。比喻與模擬方式，只能表達一個或少數概念，教師需適時強調其中心概念，避免被比喻、模擬的例子中，無關或甚至矛盾的概念，干擾教學的進行。因此，面對不同概念，需使用不同而適當的例子。而同一概念，有時也需利用不同的例子，交互比對，以加強欲表達之主題，削弱其他無關的「雜訊」。

活動電位與髓鞘的功能，是一個複雜的概念，如能分析、簡化其概念結構，善

用比喻與模擬，逐一傳授，最後統整起來，再建構此複雜的知識，相信是一個可行且有效的教學策略。

伍、參考資料

1. Lenz, P. H., D. K. Hartline, and A. D. Davis, 2000. The need for speed. I. Fast reactions and myelinated axons in copepods. *J. Comp. Physiol. A.* 186: 337-345.
2. Matthews, G. G. 1998. *Neurobiology: Molecules, Cells, and Systems.* Black Science.
3. Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal Physiology: adaptation and environment.* Cambridge University Press.
4. Shapiro, B. 1977. *Neurobiology.* In Goldstein, L.(eds), *Introduction to Comparative Physiology,* Brown University.
7. 黃福坤，魚眼睛所看到的『水上世界』& 折射或全反射形成的像－水面上或水面下所觀察到的世界，網站 java 動畫：<http://www.phy.ntnu.edu.tw/demolab/index.html>。
8. 褚德三主編，高中物理(下)，龍騰文化，台北，33-36 頁，民 91。
9. 蔡尙芳，觀察者所看到的水中光源的位置，科學教育，228 期，16-21 頁，民 89。
10. D. Halliday, R. Resnick and J. Walker, *Fundamentals of Physics Extended*, Fifth Ed., John Wiley & Sons, Inc, New York, 1997.
11. E. Hecht, *Optics*, Third Ed., Addison Wesley Longman, New York, 111-121, 1998.

(上承第 26 頁)