

Hodgkin 與 Huxley 公式

張兗君

國立清華大學生命科學系

我們的腦主要是由神經細胞與膠質細胞組成。神經細胞負責神經訊號傳遞、整合與儲存；膠質細胞則司輔佐神經訊號傳遞及維持腦構造等功能。神經細胞的構造非常複雜，細胞表面具有許多長短不一的管狀構造向細胞體外延伸，軸突是最長的一根，其餘的管狀延伸則統稱為樹突（見圖一）。樹突與細胞本體表面是神經細胞接受由其他神經細胞傳來訊號的主要部位；當神經細胞要將訊號傳至下一個神經細胞時，需將所收集之訊號整合後，經由軸突傳送到其末梢，再釋放末梢中之神經傳遞物質，以活化下一個神經細胞。這篇文章所要介紹 Alan Hodgkin 與 Andrew Huxley 的工作，就是讓我們瞭解一個神經細胞如何在軸突上形成神經脈衝，並如何將脈衝傳至軸突末梢的機制。

由於各種離子在神經細胞內外濃度差異很大，再加上不同種的離子穿透神經細胞膜的能力不同，因此神經細胞膜內外電位不同。一般而言，處於靜止狀態的神經細胞膜內電位較膜外電位低約六十毫伏特。神經細胞間訊號傳遞時，前一神經細胞之軸突末梢所釋放之神經傳導物質會活化位於後一神經細胞樹突或細胞體上的特殊受體，並於

後神經細胞之（前、後神經細胞）接觸部位上局部引發神經細胞膜電位短暫的變化。若後神經細胞膜電位變化能傳至同一細胞之軸突起始點，並將起始點的膜電位提高至臨界值（較膜外電位約低四十毫伏特）以上，則起始點處的膜內電位會再短暫的向上竄升至比膜外電位還高（如圖二），我們將此電位改變稱之為“動作電位”。動作電位會快速地由軸突起始點傳到軸突末梢，導致神經傳導物質的釋放，引發下一神經細胞的反應。

約五十年以前，Hodgkin、Bernard Katz 及 Huxley 以烏賊巨大的軸突研究動作電位產生機制，他們發現當膜內電位升高到臨界值後，鈉離子會快速的流進軸突，稍後鉀離子會流出軸突（如圖二），由於這些離子的流動造成膜內電位瞬間升高，形成了動作電位。

Hodgkin 與 Huxley 更進一步以數學公式描述穿過軸突膜的電流

(I)。

$$I=C_m(dV/dt)+n^4g_k(V-V_k)+m^3hg_{Na}(V-V_{Na})+g_L(V-V_L)$$

公式的右邊表示四種可能產生電流的方法，其中第一項是指由於軸突膜有類似電容的結構，因此膜內外電位差發生改變時則產生電流。公式右邊的第二項是描述鉀離子穿過膜時的電流。Hodgkin 與 Huxley 假設鉀離子是經由膜上一個特殊管道穿過膜，並進一步假設膜中含有四個帶電粒子，膜電位 (V) 改變會引發這些粒子在膜中的移動，只有當四個粒子同時到達一特定位置時才能開啟鉀離子管道。

假設每顆粒子在膜電位改變後的不同時間到達此特殊位置的機率為 n ，則鉀離子管道在不同的膜電位 (V) 及時間 (t) 的開啟機率為 n 的四次方 (n^4)。公式右邊的第三項是描述鈉離子電流。烏賊巨軸突實驗結果顯示在動作電位一開始時，鈉離子會快速流進軸突，但此電流在千分之一秒內就逐漸停止。Hodgkin 與 Huxley 因此假設鈉離子所流經的管道受到三個帶電粒子在膜電位 (V) 改變後移動到某一特定位置 (機率為 m) 而開啟，同時此鈉離子管道又受另一粒子移動到特定位置 (機率為 $1-h$) 而關閉。於是鈉離子管道在不同的膜電位 (V) 及時間 (t) 的開啟機率為 m^3h 。公式右邊最後的一項是描述軸突膜上流經一些不受膜電位影響的管道之電流。

當軸突的起始點上產生一個動作電位後，由於此處膜內電位瞬間提高，因此電流流向電位較低的鄰近區域，當鄰近區域膜內電位提升到臨界值以上時，產生了下一個動作電位；依此繼續，神經細胞體的訊號可從起始點傳送到軸突末端。在較高等動物體內更可藉由軸突結構上的特化，例如在軸突上纏繞一節節高電阻的髓鞘，以及在髓鞘節間安插高密度的鈉離子管道等構造，使得動作電位可於髓鞘節間以跳躍方式傳送，最終達成神經訊號脈衝以高達每秒一百公尺以上速度傳送。

從 Hodgkin 與 Huxley 推導出上述公式至今的四十多年間，科

學的進展證實他們對動作電位產生機制的推論及假設的正確性。藥理學和分子生物學的研究證實鈉及鉀離子分別通過細胞膜中管道般的蛋白質；電生理技術的進步與成熟使我們可以直接測量在不同膜電位下這些離子管道的打開與關閉。蛋白質結構分析更證實離子管道蛋白質的確含有四個帶電區域，並且這些帶電區域可因膜電位的改變而影響離子的流動；此外一些管道具有特殊構造，使得管道於膜內電位提高時關閉，抑制離子流通。

Hodgkin 與 Huxley 於 1950 年代提出的動作電位中離子流動模型，奠定了神經科學中訊號傳遞的基礎，因此於 1963 年獲得諾貝爾醫學或生理獎。