

• 李 泱 程 芮 主 编



离子通道学

ION CHANNELOLOGY

湖北科学技术出版社



• 李 泱 程 芮 主 编

离子通道学

ION CHANNELOLOGY

湖北科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

离子通道学/李泱,程芮主编.—武汉:湖北科学技术出版社,
2007.11

ISBN 978-7-5352-3833-7

I. 离… II. ①李… ②程… III. 离子通道-研究 IV. Q25

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 087750 号

离子通道学

© 李泱 程芮 主编

责任编辑:谭学军 王小芳

封面设计:王梅

出版发行:湖北科学技术出版社

电话:87679468

地址:武汉市雄楚大街 268 号湖北出版文化城 B 座 12-13 层

邮编:430070

印刷:武汉凯威印务有限公司

邮编:430100

787 毫米 × 1092 毫米

16 开

34 印张

800 千字

2007 年 11 月第 1 版

2007 年 11 月第 1 次印刷

定价:70.00 元

本书如有印装质量问题 可找承印厂更换

内 容 简 介

离子通道(ion channel)是生物电活动的基础。目前,我们已知道有100多种不同的通道存在于各生物体中。无论动物还是植物,单细胞生物抑或是多细胞生物,都无一不含有离子通道。离子通道不仅直接与细胞的兴奋性相关,并可进一步影响和控制递质释放、腺体分泌、肌肉运动,细胞分裂、生殖,甚至还对维持细胞体积恒定及内环境稳定起着重要的作用。虽然,国内外专家和学者尚未把它作为学科来命名,但自1976年德国的E. neher和B. Sakmann(1980年诺贝尔奖获得者)创立了膜片钳技术(patch clamp recording technique)以来,使得研究细胞膜上单个离子通道的特性成为可能,至1998年洛克非勒大学的Rod. MacKinnon(2003年诺贝尔奖获得者)等揭示了细菌离子通道的空间结构,表明离子通道的研究已经初步形成了一套理论体系和相应的实验技术涉及到生命科学的诸多方面,并且与分子生物学、细胞生物学、分子遗传学、生理学、病理学和药理学等学科密切联系。我们认为其可以作为一门独立学科。这样,不仅有利于离子通道学自身的发展,也将有利于它的广泛应用。因此,作者提出了“离子通道学(ion channelology)”的概念,以便大家更深入地了解该学科的内容、意义和用途。

在本书中,我们还给大家介绍了分子电生理学(molecular electrophysiology)的相关内容。它是分子生物学与离子通道学相结合的产物。主要研究离子通道的分子结构、门控、调节以及与药物/毒素相互作用的分子机制等。国内外专家在该领域进行了大量的研究工作。作者结合自己的学习和体会专门列出七章对其进行了论述和简介。

作为一种先进的电生理技术,膜片钳技术在生命科学中已得到广泛的应用,并向高通量、高选择、高灵敏度方向发展。本书对以膜片钳技术为核心的相关电生理记录技术的基本原理、基本操作,特别是膜片钳技术的实际应用进行了详细的介绍。该书的特色还在于其实用性,操作部分多为在实际工作中得到经验和体会。因此,本书对于从事生理、药理、病理生理和许多医学及生命科学研究的工人和广大学生尤其是研究生的学习和实验参考将有所收益。

李泱简历



现为解放军总医院老年心血管病研究所研究员,硕士生导师。2000年获同济医科大学博士学位,2000-2002年华中科技大学同济医院心内科博士后流动站工作。主要从事老年心血管细胞和分子电生理方面的研究。2004年在国内提出了“分子电生理学”的概念,并就其定义、内容和意义进行了系统阐述。现为《中华实用医药杂志》和《中华医学实践杂志》常务编委,《中国组织工程与临床康复》、《中华老年多器官疾病杂志》编委,《中国心脏起搏与电生理杂志》和《Journal of Geriatric Cardiology》通信编委。为“中国医药生物技术协会心电技术分会”学术委员、中华医学会、中国药理学会会员。正在承担国家自然科学基金2项,军队“十一五”专项基金1项,科技部重点攻关项目1项。获湖北省和武汉市科技进步二等奖各1项,获军队科技进步二等奖1项,三等奖3项,获国家专利1项。于2001年主编出版了《离子通道与膜片钳技术》专著,参编专著3部;近年发表论文140余篇,其中SCI收录9篇。

程芮简历



程芮,女,医学博士,博士后,副主任医师,副教授。武警总医院重症监护室主任。1990年毕业于第四军医大学医疗系获医学学士学位;1991年开始从事心血管内科专业,1993年考入中国医学科学院,中国协和医科大学,阜外心血管病医院心血管病研究所,硕博连读,于1997年获得中国医学科学院,中国协和医科大学,心血管内科临床专业博士学位;2002-2005年于解放军总医院老年心血管病研究所从事博士后工作,师从我国著名老年病专家王士雯院士。工作以来发表文章40余篇;参编著作5部;参编译著2部;参与国家级攻关课题2项。获武警部队科技进步二等奖1项。对各种原因导致的心血管疾病、肺血管疾病、老年心脏病的病理生理、诊断治疗、血流动力学检测、超声影像及心导管操作有扎实的理论及实践基础;参与心肌细胞再生治疗的基础试验及临床前研究工作,特别是在心律失常和心脏电生理方面进行了较系统的基础和临床研究,并有相关论著发表。

编委会名单

主编 李泱、程芮

编委 (按编写章节的顺序)

李 泱	解放军总医院
程 芮	武警总医院
黄 焰	新疆医科大学
黄 东	复旦大学
陈艳明	解放军总医院
朱庆磊	解放军总医院
张存泰	华中科技大学
孙丽萍	华中科技大学
刘昱圻	解放军总医院
葛丽华	解放军总医院
王 浩	解放军总医院
李宗斌	解放军总医院
蒋学俊	武汉大学
刘丹尼	宁夏医学院
王 蕾	武汉科技大学
黄宏平	皖南医学院
汪萌芽	皖南医学院
刘 冰	华中科技大学

各章作者明细表

第1篇 细胞电生理学

第1章 概论	李泱
第2章 细胞膜的电学性质	李泱
第3章 Na^+ 通道	程芮
第4章 Ca^{2+} 通道	李泱、黄焰
第5章 K^+ 通道	李泱
第6章 Cl^- 通道	黄东
第7章 起搏通道	陈艳明
第8章 离子交换体	程芮
第9章 非典型电压门控离子通道	朱庆磊
第10章 缝隙连接通道	张存泰、孙丽萍
第11章 细胞内 Ca^{2+} 释放通道	李泱
第12章 非选择性离子通道	刘昱圻
第13章 水通道	程芮
第14章 心肌细胞与离子通道	程芮、李泱
第15章 血管平滑肌和内皮细胞离子通道	李泱、葛丽华
第16章 中枢神经纤维离子通道	李泱
第17章 感觉神经纤维离子通道	程芮
第18章 其他组织细胞离子通道	程芮

第2篇 分子电生理学

第19章 分子电生理学概论	李泱
第20章 离子通道的分子结构与功能	李泱
第21章 离子通道门控动力学及分子机制	李泱
第22章 离子通道调控的分子机制	李宗斌、王浩
第23章 离子通道体外突变和异源性表达	蒋学俊、刘丹尼
第24章 离子通道病	程芮、李泱
第25章 药物与离子通道的分子机制	李泱、程芮

第3篇 膜片钳的理论与实践

第26章 膜片钳相关的电学知识	李泱、王蕾
第27章 膜片钳基本原理	李泱、王蕾
第28章 用于膜片钳记录的细胞分离与培养	李泱、程芮
第29章 膜片钳实践	李泱
第30章 脑片电流记录技术	黄宏平、汪萌芽
第31章 膜片钳系统的硬件设备	刘冰、李泱
第32章 离子通道电流记录的参数设计	李泱
第33章 离子通道电流的资料分析	李泱
第34章 各离子通道特征及记录	李泱
第35章 膜片钳进展与相关技术	刘冰、李泱
第36章 离子通道学与膜片钳进展中的若干问题	李泱

序

进入 21 世纪以来,人们探索的焦点不断朝着更加宏观和更加微观的世界延伸。众所周知,分子是构成物质的最小功能单位,细胞是构成生命体的最基本功能单位,生物电现象作为生命特征之一普遍存在于几乎所有的生物体中。进行细胞电生理学和分子电生理学的研究对于揭示生物现象和探索生物机制发生的奥秘有着十分重要的意义。离子通道(ion channel)是生物电活动的基础。无论动物还是植物,单细胞生物还是多细胞生物,都无一不含有离子通道。离子通道不仅直接与细胞的兴奋性相关,并可进一步影响和控制细胞分化、递质释放、腺体分泌、肌肉运动,生殖等各种生理活动,甚至还对维持细胞体积恒定及内环境稳定起着重要的作用。

该书系统介绍了离子通道学所包括的理论和相关的实验技术。内容几乎涵盖了离子通道领域各个方面重要的研究成果,并且对离子通道学和膜片钳技术的最新进展也进行了详细的介绍。更为难得的是,该书作者多为在实验室一线直接从事课题研究的年轻人,他们朝气蓬勃,不仅思维活跃,而且实践经验丰富。这也使得该书能够紧跟学科发展的前沿,具有很高的参考价值。

作为一名老科学家和医务工作者,我衷心希望我国的离子通道学事业蓬勃发展,从事该领域研究的年轻人能够在世界上独领风骚。也希望该书的出版能够为此作出有益的贡献。

中国工程院院士、博士生导师、教授:王士雯

目 录

第一篇 细胞电生理学

第1章 概论	(3)
第1节 细胞膜离子通道	(3)
第2节 电生理技术和离子通道研究的发展	(7)
第2章 细胞膜电学性质	(10)
第1节 电学的基本知识	(10)
第2节 细胞内、外的离子分布和电学性质	(17)
第3节 细胞膜电位	(19)
第4节 细胞膜离子通道	(21)
第3章 Na^+ 通道	(22)
第1节 Na^+ 通道的分子结构	(23)
第2节 Na^+ 通道的门控机制及电流特征	(26)
第3节 Na^+ 通道与毒素的相互作用	(30)
第4节 几种典型的 Na_v 通道特征	(31)
第4章 Ca^{2+} 通道	(33)
第1节 Ca^{2+} 通道的分子结构	(33)
第2节 Ca^{2+} 通道的分类和分布	(35)
第3节 Ca^{2+} 通道电流的特征	(38)
第5章 K^+ 通道	(45)
第1节 K^+ 通道的分子结构	(45)
第2节 瞬时外向 K^+ 电流(I_{to})	(49)
第3节 延迟整流 K^+ 电流(I_k)	(54)
第4节 双孔 K^+ 通道(K_{2P} 家族)	(59)
第6章 Cl^- 通道	(68)
第1节 Cl^- 通道家族分子结构	(69)
第2节 Cl^- 通道的电流特征	(74)
第3节 Cl^- 通道的药理和生理学意义	(80)
第7章 起搏通道	(84)
第1节 起搏通道的分布及生理功能	(84)
第2节 起搏通道的分子结构	(86)
第3节 起搏电流的特性	(88)
第8章 交换体电流	(91)
第1节 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 交换电流的特征	(91)
第2节 Na^+/H^+ 交换体电流的特征	(96)
第3节 $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ 离子交换体	(99)

第 9 章 非典型电压依赖性通道	(100)
第 1 节 受体门控的离子通道	(100)
第 2 节 Na^+/K^+ 泵电流的特征	(105)
第 10 章 细胞间缝隙连接通道	(107)
第 1 节 细胞间缝隙连接通道的分类及分子生物学特征	(107)
第 2 节 同型缝隙连接电流特性	(109)
第 3 节 异型通道的特性	(111)
第 4 节 缝隙连接通道的两种门控	(113)
第 5 节 细胞间缝隙连接通道单细胞上的半通道特征	(117)
第 11 章 细胞内 Ca^{2+} 释放通道	(120)
第 1 节 Ca^{2+} 释放通道的结构功能特性	(120)
第 2 节 肌浆网 IP_3 受体通道	(124)
第 12 章 非选择性离子通道	(127)
第 1 节 张力激活离子通道	(127)
第 2 节 线粒体膜电压依赖阴离子通道(VDAC)	(128)
第 13 章 水通道	(132)
第 1 节 水通道家族	(132)
第 2 节 AQP1 通道特征	(135)
第 3 节 AQP2 通道特征	(136)
第 14 章 心肌细胞离子通道	(138)
第 1 节 膜电位与离子通道	(139)
第 2 节 心室肌的电生理与离子通道	(140)
第 3 节 心房肌的电生理与离子通道	(146)
第 4 节 窦房结的电生理与离子通道	(150)
第 5 节 房室结的电生理与离子通道	(154)
第 6 节 浦肯野氏纤维的电生理与离子通道	(155)
第 15 章 血管平滑肌和内皮细胞离子通道	(158)
第 1 节 血管平滑肌细胞的离子通道	(158)
第 2 节 不同动物和不同组织的血管离子通道	(161)
第 3 节 血管内皮细胞离子通道特征	(165)
第 16 章 中枢神经细胞离子通道	(167)
第 1 节 神经元的电学特征	(168)
第 2 节 海马神经元离子通道	(169)
第 3 节 大脑皮层神经元离子通道	(172)
第 4 节 下丘脑神经元离子通道	(174)
第 5 节 背根神经节神经元离子通道	(175)
第 6 节 动脉压力感受器的离子通道	(178)
第 17 章 感觉神经细胞离子通道	(180)
第 1 节 耳蜗细胞离子通道	(180)
第 2 节 嗅觉系统离子通道	(182)

第3节	视觉系统离子通道	(183)
第18章	其他组织细胞的离子通道	(185)
第1节	气管平滑肌和膈肌细胞离子通道	(185)
第2节	肺脏细胞离子通道	(187)
第3节	骨骼肌离子通道	(190)
第4节	肝细胞膜离子通道	(191)
第5节	肾脏的离子通道	(192)
第6节	其他组织器官离子通道	(193)

第二篇 分子电生理学

第19章	分子电生理学概述	(197)
第1节	离子通道的分子结构与功能	(197)
第2节	离子通道门控动力学的分子机制	(198)
第3节	离子通道调控的分子机制	(199)
第4节	离子通道的体外突变与异源性表达	(200)
第5节	离子通道病	(200)
第6节	药物和毒素作用于离子通道的分子机制	(201)
第20章	离子通道的分子结构与功能	(202)
第1节	电压门控离子通道超家族的分子结构	(202)
第2节	Na ⁺ 通道的结构特征	(207)
第3节	Ca ²⁺ 通道的结构特征	(210)
第4节	K ⁺ 通道的结构特征	(212)
第5节	离子通道空间结构的研究及其技术	(216)
第6节	膜片钳与其他技术结合研究离子通道的结构	(218)
第21章	离子通道门控机制的分子基础	(220)
第1节	离子通道激活的分子机制	(220)
第2节	电压依赖性K ⁺ 通道失活的分子机制	(222)
第3节	Na ⁺ 通道失活的分子机制及其调节	(232)
第4节	电压依赖性Ca ²⁺ 通道的失活特点	(235)
第22章	离子通道调节的分子机制	(238)
第1节	自主神经对离子通道的调控	(238)
第2节	受体及细胞内信号转导系统对离子通道的调控	(243)
第3节	细胞内信息物质对离子通道的调控	(245)
第4节	钙调素对离子通道的调控	(253)
第5节	细胞骨架对离子通道的调控	(255)
第6节	泛素化对离子通道的调控	(257)
第7节	受体偶联通道调控的分子机制	(260)
第23章	离子通道的体外突变与异源性表达	(263)
第1节	离子通道异源性表达的意义	(263)
第2节	离子通道在卵母细胞中的表达	(264)

第3节	HEK293 细胞上离子通道异源性表达	(266)
第24章	离子通道疾病及其分子基础	(269)
第1节	心血管系统离子通道与疾病	(269)
第2节	神经系统离子通道疾病	(272)
第3节	骨骼肌的离子通道病	(275)
第25章	药物与通道作用的分子机制	(278)
第1节	毒素对离子通道的作用	(278)
第2节	植物药有效成分对通道的作用	(283)

第三篇 膜片钳技术的理论与实践

第26章	膜片钳技术相关的电学基本知识	(291)
第1节	膜片钳涉及的基本术语	(291)
第2节	膜片钳技术的基本概念	(292)
第27章	膜片钳技术的原理	(299)
第1节	膜片钳技术的原理及膜片钳放大器	(299)
第2节	膜片钳实验中的误差及补偿	(300)
第3节	膜片钳技术的各种模式	(304)
第4节	单通道记录的原理	(310)
第5节	穿孔膜片钳记录的原理	(315)
第6节	细胞膜电容的测定原理	(319)
第7节	膜片钳技术的优势	(321)
第28章	用于膜片钳记录的细胞急性分离和培养	(322)
第1节	细胞的基本结构	(322)
第2节	各种细胞的特征	(325)
第3节	溶液的配制	(327)
第4节	心肌单细胞的分离	(330)
第5节	血管平滑肌细胞分离	(343)
第6节	心肌细胞的培养	(345)
第7节	血管平滑肌细胞的培养	(349)
第8节	内皮细胞的分离培养	(354)
第9节	神经细胞的分离与培养	(357)
第10节	其他细胞的分离与培养	(362)
第29章	膜片钳技术的实践	(366)
第1节	形成膜片钳的基本程序	(366)
第2节	前期制备	(367)
第3节	高阻抗封接的形成	(374)
第4节	膜片钳记录过程可能遇到的问题	(382)
第30章	脑片细胞的膜片钳记录技术	(389)
第1节	脑片的制备技术	(389)
第2节	脑片的可视性膜片钳记录技术	(391)

第3节	膜片钳分析方法	(393)
第31章	膜片钳系统的硬件设备	(395)
第1节	单细胞膜片钳系统	(395)
第2节	其他主要仪器	(400)
第3节	温控系统	(406)
第4节	灌流与加药系统	(408)
第5节	防震台/电磁屏蔽笼/仪器架	(416)
第32章	通道电流记录及参数设置	(418)
第1节	总的要求	(418)
第2节	全细胞模式记录电流	(419)
第3节	单通道模式记录电导的研究	(430)
第33章	通道电流资料分析和数据处理	(436)
第34章	常见通道电流的特征与记录	(452)
第1节	Ca ²⁺ 电流记录及门控特征的研究	(452)
第2节	Na ⁺ 电流记录及门控特征研究	(456)
第3节	K ⁺ 电流记录及门控特征的研究	(459)
第4节	Cl ⁻ 电流记录及门控特征研究	(470)
第5节	起搏通道电流记录及门控特征研究	(471)
第6节	交换体电流的记录	(474)
第7节	Na ⁺ /K ⁺ 泵电流的记录	(477)
第8节	单通道记录模式研究离子通道	(478)
第35章	膜片钳技术的进展与相关技术	(481)
第1节	高通量自动化的膜片钳	(481)
第2节	膜片钳与基因表达分析	(486)
第3节	浓度钳技术	(489)
第4节	膜片钳与显微荧光测钙技术的结合	(490)
第5节	膜片钳技术与碳纤电极检测技术的结合	(492)
第36章	离子通道学进展中的若干问题	(494)
附录1	离子通道电流及缩写	(510)
附录2	作用于各种离子通道的工具药	(512)
附录3	离子通道学名词中英文对照表	(514)

第一篇

细胞电生理学



第1章 概 论

离子通道学(ion channelology)是研究细胞膜或细胞器离子通道性质、特征、调节和功能的科学。它是细胞生物学和分子生物学与电生理学相结合的交叉学科。主要采用膜片钳等技术对离子通道等带电生物元件进行电流的记录,并且对离子通道的结构与功能的关系进行研究一门新兴的学科。

目前,人类已知道至少有100多种不同的通道存在于各生物体中。无论动物还是植物,单细胞生物抑或是多细胞生物,都无一不含有离子通道。离子通道不仅直接与兴奋性相关,并可进一步影响和控制递质释放、腺体分泌、肌肉运动,细胞分裂、生殖,甚至还对学习、记忆和维持细胞体积恒定及内环境稳定起着重要的作用。离子通道的研究已经初步形成了一套理论体系和相应的实验技术,涉及到生命科学的诸多方面,并且与分子生物学、细胞生物学、分子遗传学、生理学、病理学和药理学等学科密切联系。本章对离子通道学的基本概念和电生理学的发展历史进行简单的介绍。

第1节 细胞膜离子通道

一、离子通道(ion channel)的定义

离子通道是一类跨膜糖蛋白,它们在细胞膜上形成的亲水性孔道使带电荷的离子得以进行跨膜转运,是神经、肌肉、腺体等许多组织细胞膜上的基本兴奋单元,它们能产生和传导电信号,具有重要的生理功能。

二、离子通道的作用

如同酶不能决定化学反应的方向,而仅能加快反应速度一样,通道也不能决定离子流的方向,只能改变离子流的速率。离子流的方向依赖于膜两侧离子的相对浓度和电位差,而速率则依赖于初始态和终态之间最高能量屏障的高度。如在化学反应中的活化能。通道降低了能障的高度,如果没有通道的参与,这种屏障是不可逾越的。通道内为脱水的离子提供了与之暂短结合的化学基团或位点,所以多数离子都需要部分脱水后才能与通道结合,以便透过通道。

三、离子通道的特性

(一)选择性

可兴奋细胞通道的最重要、最显著的特征之一就是它们的离子选择性(ion selectivity)。这是由通道的结构特性所决定的。因此,通道的名称主要以其优先通过的离子命名,如 Na^+ 通道、 Ca^{2+} 通道、 K^+ 通道、 Cl^- 通道等。当然这种通道的特异性是相对的,有些选择性高,有些选择性则较低。选择性主要取决于两个因素:一是通道最小直径和离子直径的相对大小,只有通道最小直径大于某离子直径时,该离子才能通过。

影响选择性的另一个因素是通道中亲水性孔道的带电基团和电荷的性质。组成亲水性孔道的氨基酸若带较多的正电荷,则阳离子不易通过。反之阴离子不易通过。对带同种电荷的通道又有两种情况:其一是对带弱极性位点的通道,它的选择性又与离子的脱水性有关。如 K^+ 通道因大小的原因对 Cs^+ 和 Rb^+ 不能通透,但对直径很小的 Na^+ 也排除。为什么呢?这是因为 Na^+ 结合了水分子,使水分子在其周围聚合形成水合离子。直径小的离子与水结合能力比直径大的离子更强,形成的水合离子也更稳定。因而,直径大的离子更容易、更快地脱落其周围的水分子。所以带有弱极性结合位点的通道对直径大的离子更容易通透。其二是通道内部有强的结合位点,离子与位点的相互作用在决定对离子的选择性上比离子脱水的程度更重要。这种情况下,直径小的离子则更易接近位点并与之发生较强的结合,所以直径小的离子更容易通过具有强极性结合位点的通道。

(二) 门控特性

通道在多数时间是关闭的,只有处于一定条件下才开放。依据离子通道开放、关闭的调控机制不同,可以分为三大类:一类是受体控制性离子通道(receptor-operated channel),通道的开关取决于与之相偶联的受体状态,直接被该受体的配体如神经递质、激素、激动剂、拮抗剂等控制,又称配体门控离子通道(ligand-gated ion channel)。另一类是电压门控性离子通道(voltage-gated ion channel),这类通道在维持可兴奋细胞的动作电位方面起着重要的作用。第三类是第二信使调控的离子通道。

实际上,离子通道开关要经过3种或3种以上状态的循环转换,即关闭状态(closed state, C)、开放状态(open state, O)和失活状态(inactive state, I)。处于关闭状态的通道遇到适当刺激时即可进入开放状态,叫激活过程(activation)。有些通道在开放后随着时间延长通道逐渐进入关闭状态,即失活过程(inactivation)。失活状态的通道不能直接进入开放状态而处于一种不应期。只有再经过一个刺激使其从失活状态进入关闭状态后,通道才能再度开放,此过程称为通道恢复或通道复活(reactivation),见图1-1。

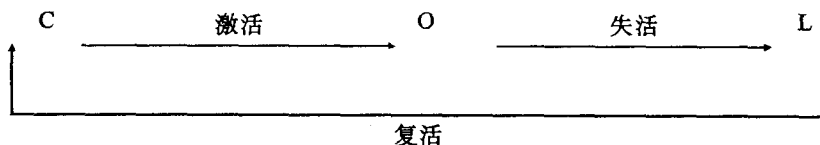


图1-1 电压依赖性通道的状态转换

为了解释这种通道开关的机制,A. L. Hodgkin 和 A. F. Huxley 提出了门控机制的“H-H”模型。它预示了离子通道蛋白关键结构的转换。但近来发现电压依赖性离子通道的开关机制远比此模型复杂,因此又相应提出许多开关机制的模型。

不同的离子通道将以不同模型进行状态的转换。了解这些模型不仅对研究通道状态和开关机制十分有用,而且对于研究通道激活和失活动力学及其动力学参数的求算也非常有益。

四、离子通道的反应

通道的反应表现为通道孔的开放(opening)和关闭(closing),即门控(gating)过程。开放的通道具有选择性通透,这一特性使通道开放时,只允许某些特定的离子顺电化学差流动,这