

*Essential
Cell Biology*
Third Edition

Chapter 12
Membrane Transport

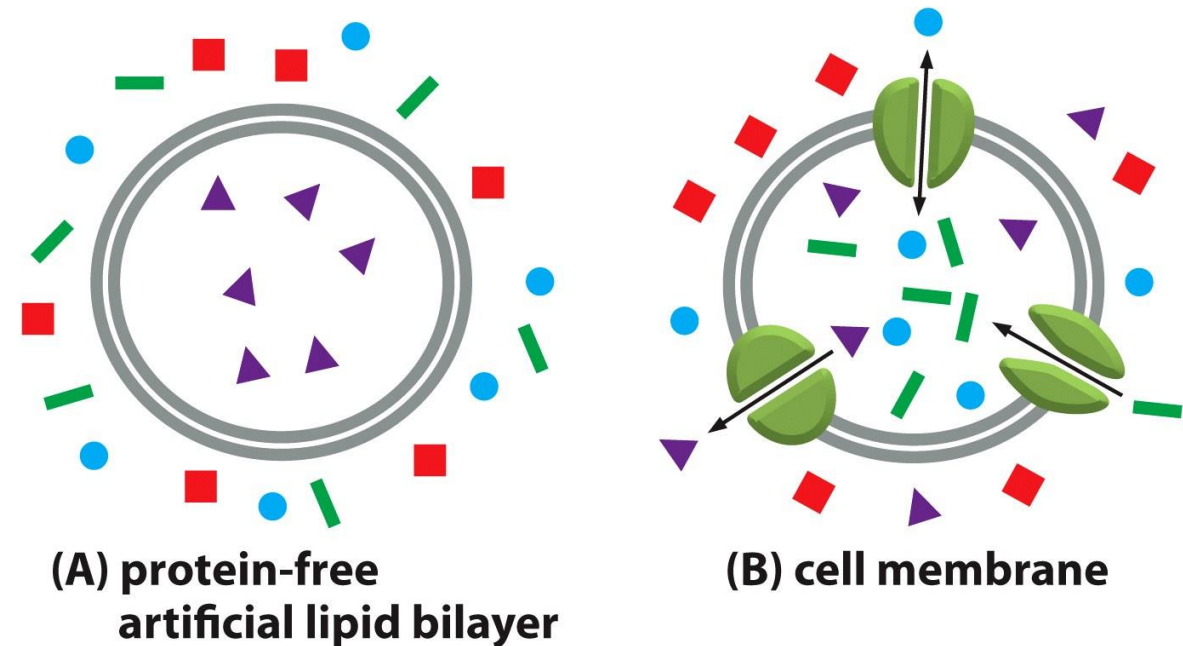
اصول انتقال از غشا

پروتئین‌های حامل و عملکردهای آنها

کانال‌های یونی و پتانسیل غشا

کانال‌های یونی و پیام‌رسانی در سلول‌های عصبی

سلول‌ها با تبادل مولکول‌ها با محیط اطراف‌شان زنده می‌مانند و رشد می‌کنند. غشای پلاسمایی به‌عنوان سد عمل می‌کند که انتقال مولکول‌ها به درون و برون سلول را کنترل می‌کند. همان‌طور که در فصل یازدهم دیدیم، درون دولاویه لیپیدی آب‌گریز است و لذا غشای پلاسمایی تقریباً از عبور تمام مولکول‌های محلول در آب جلوگیری می‌کند. اما مولکول‌های مختلف محلول در آب باید قادر به عبور از غشای پلاسمایی باشند، یعنی مواد غذایی نظیر قندها و آمینواسیدها باید وارد سلول شوند و محصولات زائیدی نظیر CO_2 باید دفع شوند و غلظت درون سلولی یون‌های معدنی باید تنظیم گردد. تعدادی از این حل‌شونده‌ها نظیر O_2 و CO_2 می‌توانند از خلال دولاویه لیپیدی انتشار یابند، اما بیشتر آنها نمی‌توانند با این روش از غشا عبور کنند. در عوض، انتقال این مواد به وجود پروتئین‌های انتقال‌دهنده‌ی غشایی بستگی دارد. این پروتئین‌ها در عرض غشا قرار دارند و سبب ایجاد کانال‌های اختصاصی برای عبور مواد از خلال غشا می‌شوند (شکل ۱-۱۲).



(A) protein-free artificial lipid bilayer

(B) cell membrane

به منظور فراهم آوردن زمینه‌ی بحث در مورد انتقال از غشا، در ابتدا اختلاف‌های درون و برون یک سلول را بیان می‌کنیم. این موضوع به ما کمک می‌کند تا اهمیت پروتئین‌های حامل و کانال‌های یونی مشخص شود.

غلظت‌های یونی درون و برون یک سلول بسیار متفاوت هستند

سلول‌های زنده دارای یک ترکیب یونی در داخل خود می‌باشند که بسیار متفاوت از مایع اطراف آنهاست و این اختلافات برای بقا و عملکرد سلول مهم هستند. یون‌های معدنی نظیر Na^+ ، K^+ ، Ca^{2+} ، Cl^- و H^+ (پروتون)، مهم‌ترین این مواد در اطراف سلول می‌باشند و حرکت آنها از عرض غشاهای سلولی، نقشی حیاتی در بسیاری از فرآیندهای سلولی دارد. برای مثال، حرکت یون‌ها از عرض غشاهای سلولی، نقش‌های مهمی در عملکرد سلول‌های عصبی دارد که در این فصل به توضیح آن می‌پردازیم و همان‌طور که در فصل چهارده خواهیم گفت، این حرکت در تولید ATP در همه‌ی سلول‌ها مؤثر است.

Na^+ فراوان‌ترین یون با بار مثبت (کاتیون) در برون سلول است، در حالی که K^+ فراوان‌ترین یون با بار مثبت در درون سلول‌ها می‌باشد (جدول ۱-۱۲). اگر سلولی تحت تأثیر نیروهای الکتریکی قرار نگیرد، مقدار بارهای مثبت و منفی درون سلول برابر می‌شود و این موضوع در مورد مایع اطراف آن نیز صدق می‌کند. اما مقدار اندکی بار مثبت و منفی اضافی در مجاورت غشای پلاسمایی متمرکز است که اثرات الکتریکی مهمی دارد.

غلظت‌های یونی درون و برون یک سلول بسیار متفاوت هستند

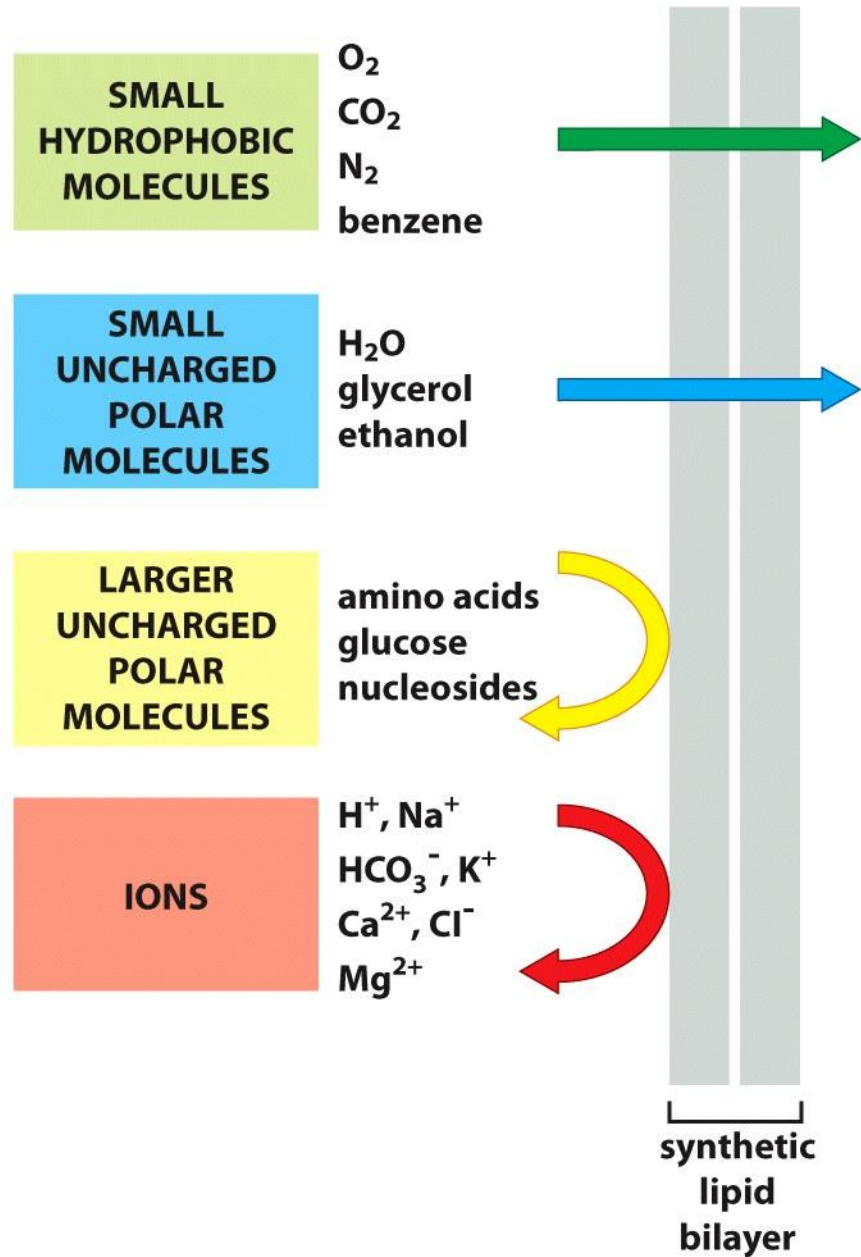
غلظت بالای Na^+ برون سلولی، به‌طور عمده در تعادل با Cl^- برون سلولی است و غلظت بالای K^+ درون سلولی با انواعی از یون‌های باردار منفی (آنیون‌های) درون سلولی در تعادل است. این اختلاف در توزیع یون‌های درون و برون سلولی حاصل فعالیت پروتئین‌های انتقالی غشا و بخشی نیز حاصل خصوصیات نفوذپذیری خود دولایه‌ی لیپیدی است.

TABLE 12-1 A COMPARISON OF ION CONCENTRATIONS INSIDE AND OUTSIDE A TYPICAL MAMMALIAN CELL

COMPONENT	INTRACELLULAR CONCENTRATION (mM)	EXTRACELLULAR CONCENTRATION (mM)
Cations		
Na^+	5–15	145
K^+	140	5
Mg^{2+}	0.5	1–2
Ca^{2+}	10^{-4}	1–2
H^+	7×10^{-5} ($10^{-7.2}$ M or pH 7.2)	4×10^{-5} ($10^{-7.4}$ M or pH 7.4)
Anions*		
Cl^-	5–15	110

* The cell must contain equal quantities of positive and negative charges (that is, be electrically neutral). Thus, in addition to Cl^- , the cell contains many other anions not listed in this table; in fact, most cellular constituents are negatively charged (HCO_3^- , PO_4^{3-} , proteins, nucleic acids, metabolites carrying phosphate and carboxyl groups, etc.). The concentrations of Ca^{2+} and Mg^{2+} given are for the free ions. There is a total of about 20 mM Mg^{2+} and 1–2 mM Ca^{2+} in cells, but this is mostly bound to proteins and other substances and, for Ca^{2+} , stored within various organelles.

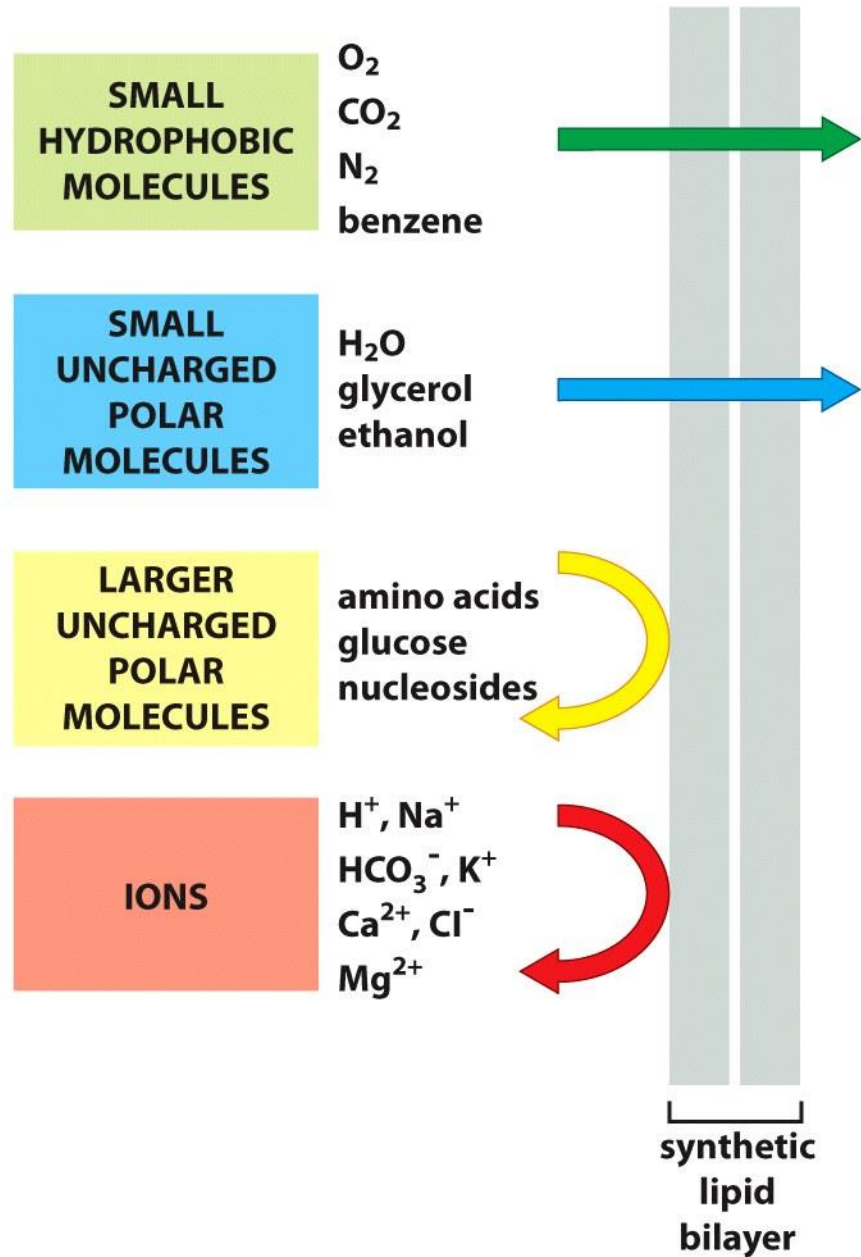
دولایه‌های لیپیدی نسبت به حل‌شونده‌ها و یون‌ها نفوذناپذیرند



آب‌گریز بودن قسمت درونی دولایه‌ی لیپیدی سدی برای عبور مواد آب‌دوست شامل یون‌ها ایجاد می‌کند که اینها مانند هر محیط آب‌گریز دیگر، از عبور آب ممانعت می‌کنند. اما در صورت وجود زمان کافی، هر مولکولی سرانجام از میان این دولایه خواهد گذشت. البته میزان عبور مولکول‌ها بسته به اندازه‌ی مولکول و میزان خواص انحلال‌پذیری آن، بسیار متفاوت است. در مجموع، هر چه مولکول کوچک‌تر و حلالیت آن در روغن بیشتر باشد (یعنی هر چه آب‌گریزتر و یا غیرقطبی‌تر باشد)، سریع‌تر از خلال غشا عبور خواهد کرد. بنابراین:

۱. مولکول‌های کوچک غیرقطبی، مانند اکسیژن مولکولی (O₂ با وزن مولکولی ۳۲ دالتون) و دی‌اکسید کربن (با وزن مولکولی ۴۴ دالتون)، آسان‌تر در دولایه‌ی چربی حل شده و بنابراین به‌سرعت از میان آن منتشر می‌شوند. در واقع سلول‌ها به این نفوذپذیری در برابر عبور گاز در پدیده‌ی تنفس سلولی که در فصل ۱۴ توضیح داده خواهد شد، نیاز دارند.
۲. مولکول‌های قطبی بدون بار نیز به‌سرعت از میان دولایه‌ی غشا می‌گذرند، البته در صورتی که به اندازه‌ی کافی کوچک باشند. آب (۱۸ دالتون) و اتانول (۴۶ دالتون) به‌سرعت عبور می‌کنند. گلیسرول (۹۲ دالتون) با سرعت کمتر و گلوکز (۱۸۰ دالتون) بسیار مشکل عبور می‌کند (شکل ۲-۱۲).

دولایه‌های لیپیدی نسبت به حل‌شونده‌ها و یون‌ها نفوذناپذیرند



۳. در مقابل، دولایه‌های لیپیدی به‌شدت نسبت به یون‌ها و مولکول‌های باردار نفوذناپذیرند، حتی اگر اندازه‌ی این ذرات خیلی کوچک باشد. بار مولکول‌ها و جاذبه‌ی الکتریکی قوی آنها به مولکول‌های آب، ورود آنها را به دولایه‌ی لیپیدی مهار می‌کند. بنابراین، دولایه‌هایی که مصنوعاً ساخته می‌شوند، نسبت به آب یک میلیارد (۱۰^۹) بار بیش‌تر از یون‌هایی مانند Na⁺ و K⁺ نفوذپذیرند.

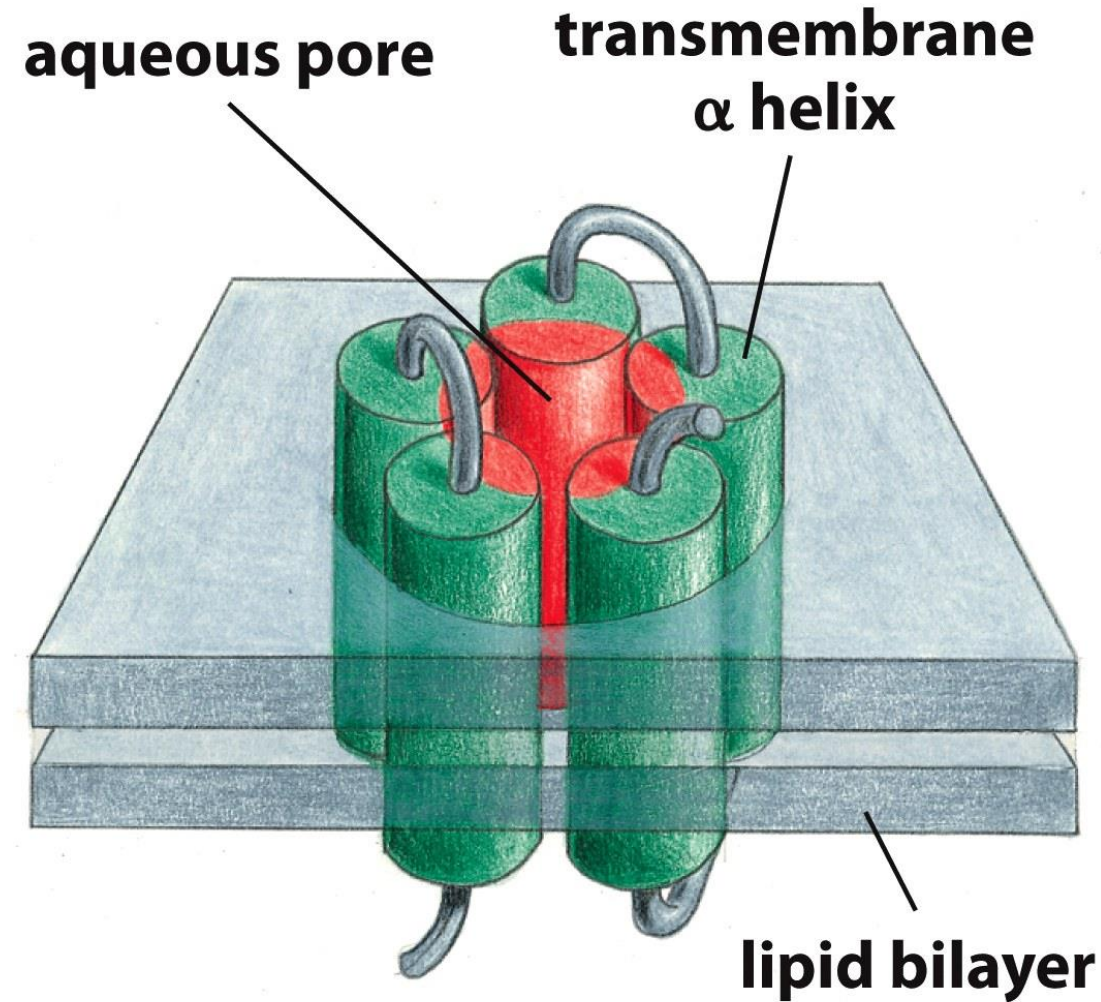
غشاهای سلولی به آب و مولکول‌های غیرقطبی اجازه می‌دهند که به‌وسیله‌ی انتشار ساده از آنها عبور نمایند. غشاها باید اجازه‌ی عبور بسیاری مولکول‌های دیگر مانند یون‌ها، قندها، آمینواسیدها، نوکلئوتیدها و بسیاری از متابولیت‌های سلولی را نیز بدهند. این مولکول‌ها به‌وسیله‌ی انتشار ساده بسیار آهسته از غشا می‌گذرند. بنابراین، پروتئین‌های انتقالی خاصی نیاز است تا عبور این مولکول‌ها را از بین دولایه‌ی غشا تسهیل نماید.

پروتئین‌های انتقال‌دهنده‌ی غشایی به دو دسته طبقه‌بندی می‌شوند:

حامل‌ها و کانال‌ها

پروتئین‌های انتقال‌دهنده‌ی غشایی به شکل‌های مختلف و در همه‌ی انواع غشاهای زیستی وجود دارند. هر پروتئینی یک مسیر عبوری از غشا برای نوع خاصی از مولکول‌ها به وجود می‌آورد (برای مثال، یون‌ها، قندها، آمینواسیدها). برخی از این پروتئین‌ها اختصاصی‌تر بوده و اجازه‌ی عبور تنها یک عضو انتخابی از یک دسته مولکول خاص را می‌دهند. برای مثال، برخی از آنها تنها برای سدیم و نه پتاسیم و تعدادی نیز برای پتاسیم و نه سدیم باز، می‌شوند. مجموعه پروتئین‌های انتقالی که در یک غشای پلاسمایی و یا در غشای یک اندامک داخل سلولی وجود دارند، دقیقاً مشخص می‌کنند که چه نوع مواد حل‌شونده‌ای می‌توانند به سلول یا اندامک، داخل و یا از آن خارج شوند. بنابراین هر نوع غشا، مجموعه پروتئین‌های انتقالی مخصوص به خود را دارد.

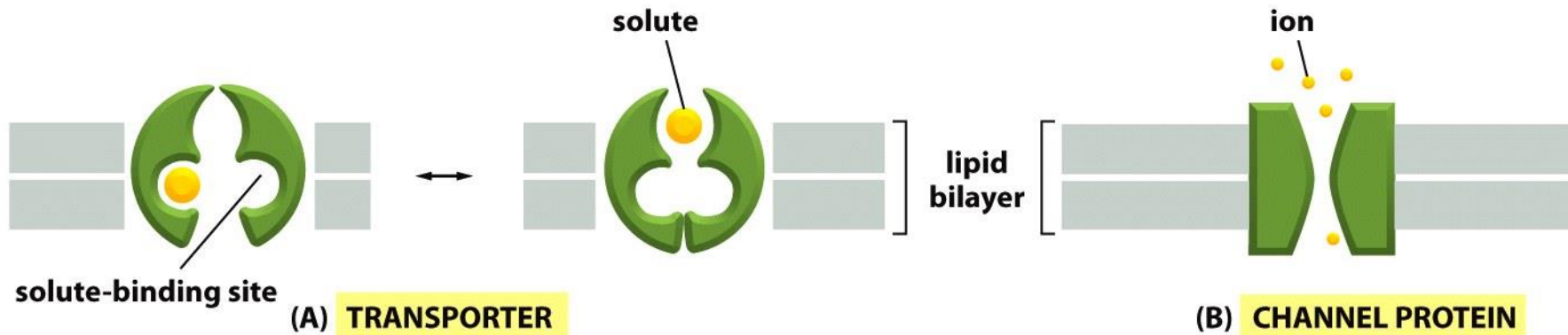
همان‌گونه که در فصل یازدهم توضیح داده شد، پروتئین‌های انتقالی غشا که جزئیات‌شان بررسی شده، زنجیره‌های پلی‌پپتیدی دارند که چند بار از دولایه‌ی لیپیدی عبور کرده‌اند و پروتئین‌های غشایی «چندبارگذر» نام دارند (شکل ۲۴-۱۱ را ببینید). با چند بار عبور از عرض دولایه‌ی غشا، زنجیره‌ی پلی‌پپتیدی نوعی مسیر پوشیده از پروتئین ایجاد می‌کند که به مولکول‌های آب‌دوست خاصی بدون این‌که این مولکول‌ها در معرض تماس مستقیم با بخش آب‌گریز غشا قرار بگیرند، اجازه‌ی عبور از غشا را می‌دهد.



پروتئین‌های انتقال‌دهنده‌ی غشایی به دو دسته طبقه‌بندی می‌شوند:

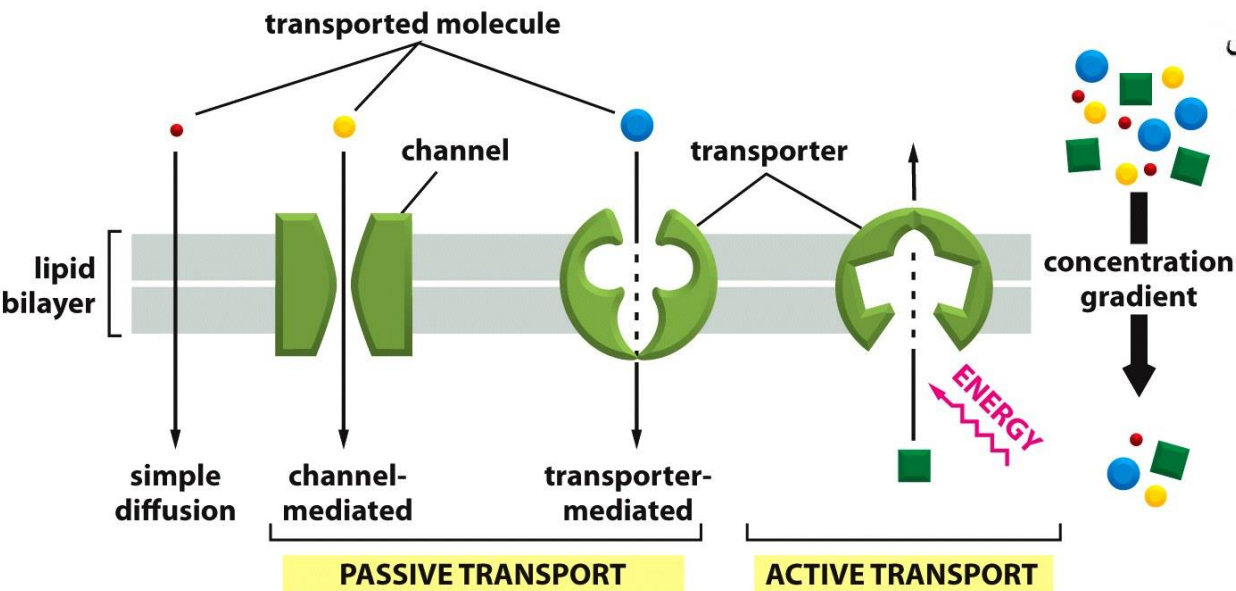
حامل‌ها و کانال‌ها

پروتئین‌های انتقالی غشا را می‌توان به دو دسته تقسیم کرد: حامل‌ها و کانال‌ها. تفاوت اصلی بین پروتئین‌های حامل و پروتئین‌های کانالی در نحوه‌ی تشخیص مواد حل‌شونده توسط آنهاست (شکل ۳-۱۲). یک پروتئین کانالی عمدتاً مولکول‌ها را براساس اندازه و بار الکتریکی آنها تشخیص می‌دهد: اگر کانال باز باشد، مولکول‌هایی که به اندازه‌ی کافی کوچک بوده و شارژ مناسبی نیز داشته باشند، می‌توانند به‌آسانی عبور کنند. از سوی دیگر، پروتئین‌های حامل تنها به مولکول‌هایی اجازه‌ی عبور می‌دهند که بتوانند با یک بخش اتصال‌ی روی پروتئین اتصال یابند. پس از اتصال، پروتئین حامل قادر به عبور دادن این مولکول‌ها می‌باشد به‌شکلی که در هر بار یک مولکول را با تغییر شکل فضایی خود انتقال می‌دهد. پروتئین‌های حامل به‌شکل بسیار اختصاصی به مولکول‌های محلول متصل می‌شوند، درست به همان شکلی که آنزیم به سوبسترای خود متصل می‌شود. درواقع برای انتقال یک مولکول به‌شکل انتخابی، اتصال اختصاصی به آن لازم است.



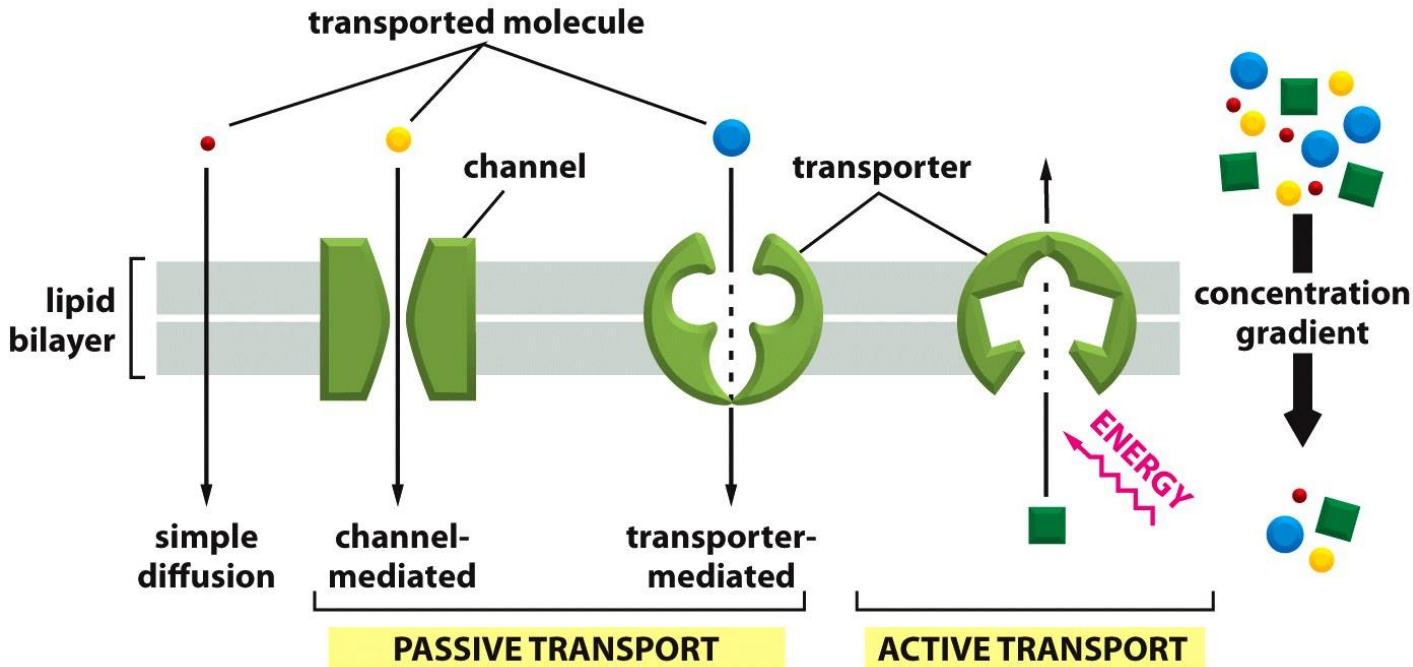
حل‌شونده‌ها از طریق انتقال غیرفعال یا فعال از عرض غشا می‌گذرند

پروتئین‌های انتقالی اجازه‌ی عبور مولکول‌های کوچک را از عرض غشای سلولی می‌دهند. یک سؤال مهم درباره‌ی فرآیند انتقال آن است که چه عواملی سبب هدایت یک ماده به یک طرف و یا طرف دیگر می‌شوند؟ در اکثر موارد، جهت انتقال، به‌میزان زیادی به غلظت مواد حل‌شونده بستگی دارد. حرکت مولکول‌ها از یک منطقه‌ی دارای غلظت بیشتر به منطقه‌ای با غلظت کمتر، به‌طور خودبه‌خود روی می‌دهد و یک مسیر انتقالی را می‌سازد. چنین انتقالی را **انتقال غیرفعال** گویند، زیرا نیازی به انرژی ندارد. برای مثال اگر غلظت یک ماده در خارج سلول بیش از غلظت آن در درون سلول باشد و یک پروتئین کانالی یا پروتئین حامل مناسب در غشای پلاسمایی موجود باشد، آن ماده به‌طور خودبه‌خود، توسط انتقال غیرفعال از عرض غشا می‌گذرد. به این انتقال که بدون مصرف انرژی توسط پروتئینی انتقال‌دهنده انجام می‌شود، گاهی انتشار تسهیل‌شده هم می‌گویند. همه‌ی پروتئین‌های کانالی و بسیاری از پروتئین‌های حامل می‌توانند به‌عنوان مجرای جهت‌چنین انتقال غیرفعالی عمل کنند.



حل‌شونده‌ها از طریق انتقال غیرفعال یا فعال از عرض غشا می‌گذرند

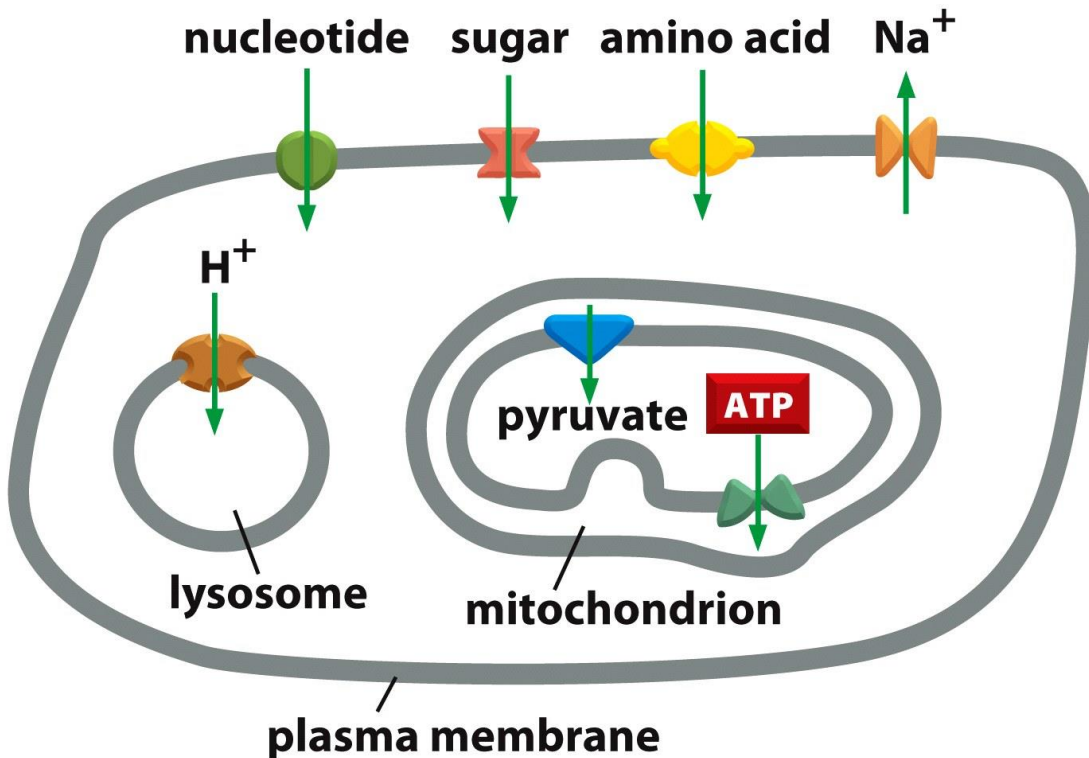
اما به‌منظور حرکت یک ماده برخلاف شیب غلظت، پروتئین انتقال‌دهنده باید کار انجام دهد، به‌عبارتی پروتئین باید با همراهی سایر فرآیندهای مولد انرژی، عمل انتقال را انجام دهد (در فصل سوم نیز، درباره‌ی واکنش‌های آنزیمی بحث شد). انتقال یک ماده به این طریق از عرض غشا را **انتقال فعال** گویند. این عمل تنها با کمک انواعی از پروتئین‌های حامل خاص که می‌توانند مقداری از منبع انرژی را برای فرآیند انتقال مهار کنند، انجام می‌شود (شکل ۴-۱۲). از آنجا که آنها انتقال مواد را برخلاف شیب غلظت‌شان انجام می‌دهند، اکثر این حامل‌ها را پمپ گویند.



پروتئین‌های حامل و عملکرد آنها

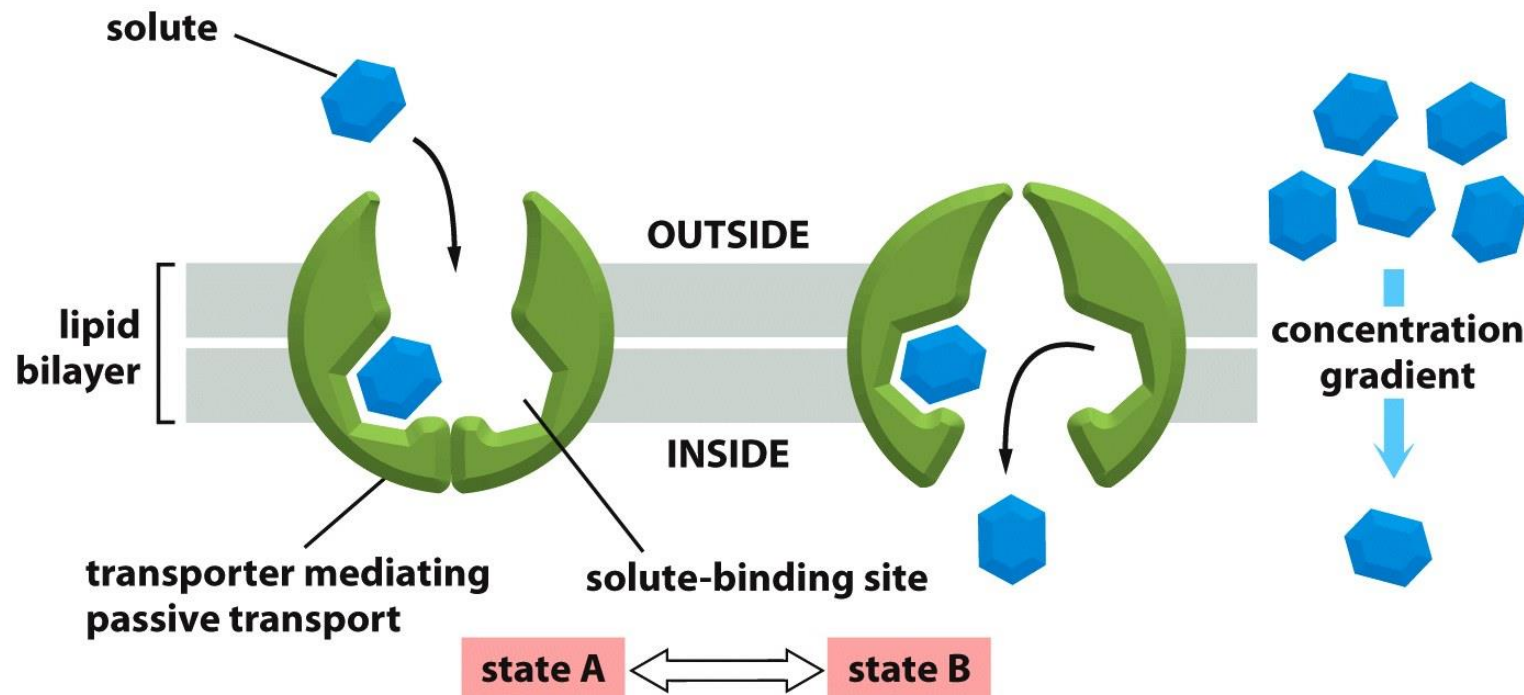
پروتئین‌های حامل تقریباً برای انتقال تمام مولکول‌های آلی کوچک از عرض غشا ضروری هستند. البته مولکول‌های محلول در چربی و مولکول‌های بی‌بار کوچک که می‌توانند توسط انتشار ساده مستقیماً از دولایه‌ی لیپیدی بگذرند، مستثنی می‌باشند (ر.ش. شکل ۲-۱۲). هر پروتئین حامل، بسیار انتخابی عمل می‌کند و اغلب تنها یک نوع مولکول را از خود عبور می‌دهد. بنابراین، به‌منظور هدایت و پیشبرد حرکت پیچیده‌ی مولکول‌های کوچک به درون و یا برون سلول و بین سیتوزول و اندامک‌های غشادار مختلف، هر غشای سلولی دارای مجموعه‌ای از پروتئین‌های حامل متفاوت و مناسب با آن غشای خاص می‌باشد. بنابراین، در غشای پلاسمایی حامل‌هایی برای ورود مواد غذایی نظیر قندها، آمینواسیدها و نوکلئوتیدها وجود دارند. غشای لیزوزوم حاوی یک حامل H^+ است که داخل لیزوزوم را اسیدی می‌کند. در غشای میتوکندری نیز حامل‌هایی برای ورود پیرووات و ADP و خروج ATP وجود دارند (شکل ۵-۱۲).

اگرچه جزئیات مکانیسم‌های مولکولی انتقال تنها برای تعداد محدودی پروتئین حامل شناخته شده‌اند، اما اصول کلی مربوط به عمل این پروتئین‌ها به‌خوبی آشکار شده است.



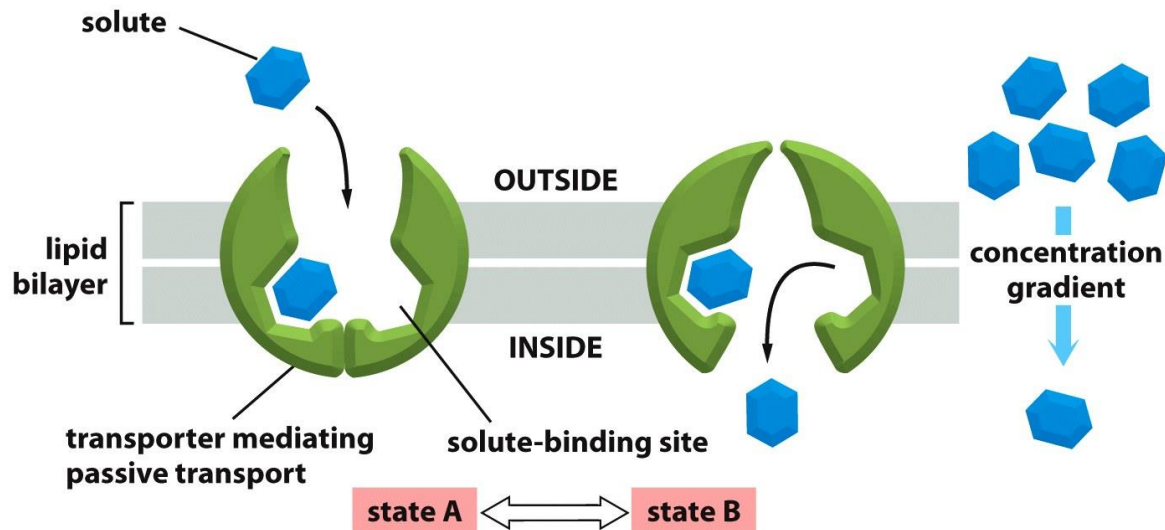
شیب‌های غلظتی و نیروهای الکتریکی می‌توانند سبب انتقال غیرفعال شوند

مواد حل‌شونده می‌توانند به‌وسیله‌ی انتقال فعال یا غیرفعال از خلال غشا بگذرند و پروتئین‌های حامل می‌توانند هر دو نوع انتقال را تسهیل نمایند (ر.ش. شکل ۴-۱۲). مثال ساده‌ای از یک پروتئین حامل که واسطه‌ی انتقال غیرفعال است، حامل گلوکز می‌باشد که در غشای پلاسمایی سلول‌های کبدی پستانداران (و بسیاری از انواع سلول‌های دیگر) یافت می‌شود. این حامل شامل یک زنجیره‌ی پروتئینی است که حداقل دوازده‌بار از عرض غشا می‌گذرد. معتقدند که این پروتئین می‌تواند دو شکل فضایی اتخاذ کند و به‌صورت برگشت‌پذیر و تصادفی یکی از این دو حالت را کسب نماید. در یک شکل فضایی، محل‌های انتقال پروتئین حامل در بیرون از سلول در دسترس گلوکز قرار می‌گیرند و در حالت دوم، این محل‌ها در داخل سلول می‌باشند (شکل ۶-۱۲).



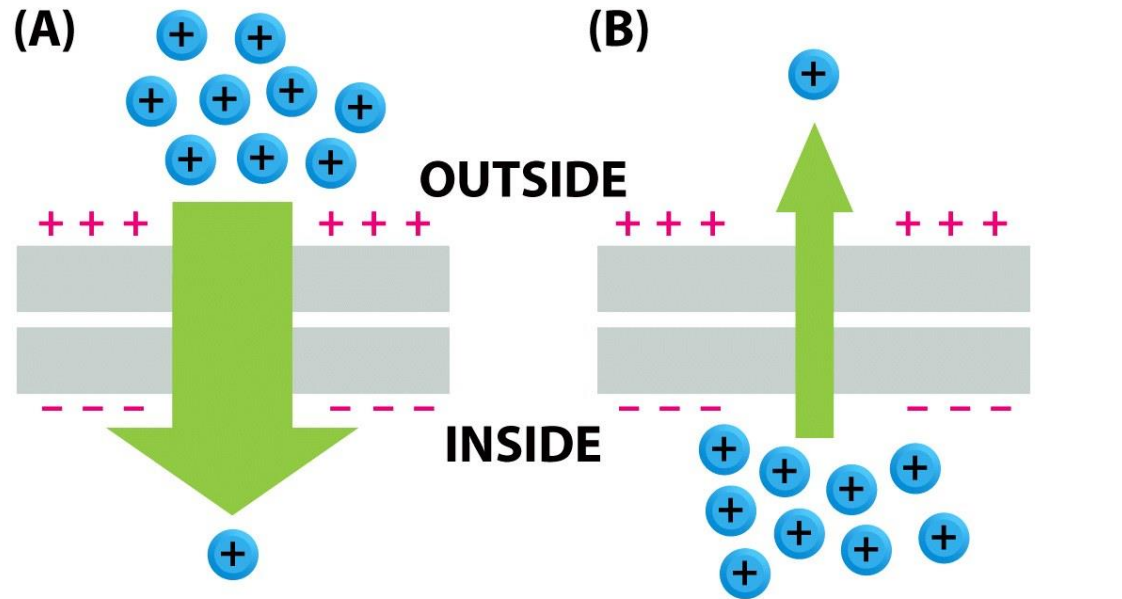
شیب‌های غلظتی و نیروهای الکتریکی می‌توانند سبب انتقال غیر فعال شوند

وقتی قند در خارج از سلول کبدی (بعد از غذا خوردن) زیاد می‌گردد، مولکول‌های گلوکز به محل‌های اتصال واقع در بخش بیرونی متصل می‌شوند و وقتی پروتئین تغییر شکل فضایی می‌دهد، مولکول‌های گلوکز به سمت داخل حمل شده و به داخل سیتوزول رها می‌شوند. در سیتوزول، غلظت گلوکز پایین است. برعکس، وقتی مقدار قند خون پایین است (به‌هنگام گرسنگی)، هورمون گلوکاگون، کبد را به تولید گلوکز تحریک می‌کند. این عمل با شکستن گلیکوژن انجام می‌شود. در نتیجه، غلظت گلوکز در درون سلول نسبت به بیرون آن افزایش می‌یابد و گلوکز به محل‌های اتصال داخل سلولی پروتئین حامل متصل می‌گردد. سپس با تغییر شکل فضایی پروتئین حامل، محل‌های انتقال در جهت بیرون قرار می‌گیرند و گلوکز به خارج از سلول منتقل می‌شود. بنابراین، براساس شیب غلظت واقع در عرض غشا، جریان گلوکز می‌تواند در هر جهتی باشد. به طوری که اگر غلظت گلوکز در داخل بیش از بیرون باشد، انتقال به بیرون انجام می‌شود. پروتئین‌های انتقال‌دهنده‌ای از این نوع که اجازه‌ی جریان یک ماده را می‌دهند و نقشی در تعیین جهت آن ندارند، سبب انتقال غیر فعال می‌شوند. علیرغم آن که این انتقال به صورت غیر فعال انجام می‌شود ولی بسیار انتخابی عمل می‌کند، به طوری که مثلاً محل‌های اتصال‌دهنده‌ی گلوکز تنها به D-گلوکز متصل می‌شوند و به تصویر آینه‌ای آن یعنی L-گلوکز که سلول قادر به استفاده از آن در گلیکولیز نیست، متصل نمی‌گردند.



شیب‌های غلظتی و نیروهای الکتریکی می‌توانند سبب انتقال غیرفعال شوند

شیب غلظت در مورد گلوکز که یک ماده‌ی بی‌بار است، تعیین‌کننده‌ی جهت انتقال غیرفعال است، اما برای انتقال مولکول‌هایی که از نظر الکتریکی باردار هستند، یعنی یون‌های آلی کوچک یا یون‌های معدنی، یک نیروی اضافی دیگر وجود دارد. به‌دلایلی که بعداً خواهیم گفت، بیشتر غشاهای سلولی دارای یک ولتاژ در عرض خود می‌باشند، به‌عبارتی نوعی اختلاف پتانسیل الکتریکی در دو طرف غشا وجود دارد که به آن پتانسیل غشا گویند. این پتانسیل، نیرویی را بر هر مولکول دارای بار الکتریکی وارد می‌کند. معمولاً طرف سیتوپلاسمی غشای پلاسمایی نسبت به طرف بیرونی، دارای پتانسیل منفی می‌باشد و این پتانسیل به کشیدن مواد دارای بار مثبت به داخل سلول و دفع مواد با بار منفی تمایل دارد. ذکر این نکته لازم است که در همان زمان، یک ماده‌ی باردار در جهت شیب غلظت خود حرکت می‌کند.

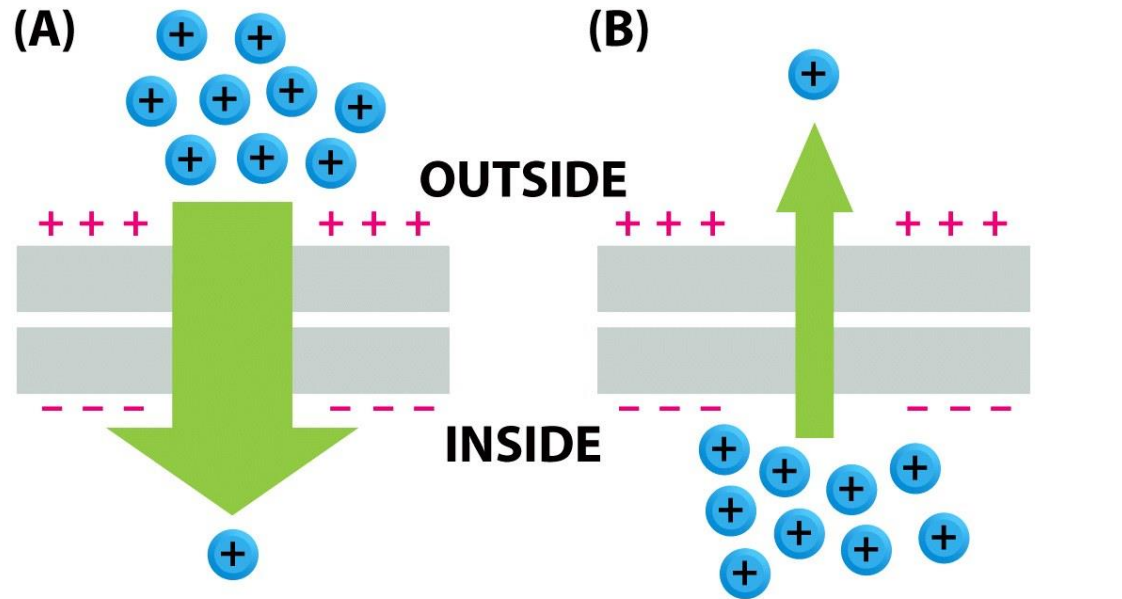


electrochemical gradient when voltage and concentration gradients work in the same direction

electrochemical gradient when voltage and concentration gradients work in opposite directions

شیب‌های غلظتی و نیروهای الکتریکی می‌توانند سبب انتقال غیرفعال شوند

بنابراین، نیروی خالص رانش یک ماده‌ی باردار از عرض غشا ترکیبی از دو نیرو می‌باشد که یکی حاصل شیب غلظت و دیگری حاصل ولتاژ در عرض غشا است. این نیروی خالص را برای یک ماده، شیب الکتروشیمیایی می‌نامند. این شیب تعیین‌کننده‌ی انتقال غیرفعال از عرض غشا می‌باشد. برای بعضی یون‌ها، شیب غلظت و ولتاژ در یک جهت عمل می‌کنند، که شیب الکتروشیمیایی نسبتاً تندی را به وجود می‌آورند (شکل ۷A-۱۲). برای مثال، یون Na^+ که دارای بار مثبت است و غلظت بیشتری در برون سلول نسبت به درون سلول دارد، این‌گونه است. بنابراین در صورت امکان، Na^+ تمایل به ورود به سلول دارد. اما اگر شیب‌های ولتاژ و غلظت عکس هم باشند، شیب الکتروشیمیایی حاصله کم می‌شود (شکل ۷B-۱۲). این موضوع در رابطه با K^+ صدق می‌کند که یونی با بار مثبت بوده و غلظت آن در درون سلول نسبت به بیرون سلول بیشتر است. به دلیل این اثرات متضاد، K^+ دارای شیب الکتروشیمیایی کمی در عرض غشا بوده و علی‌رغم شیب غلظت بالای آن، جابه‌جایی خالص K^+ در عرض غشا اندک است.



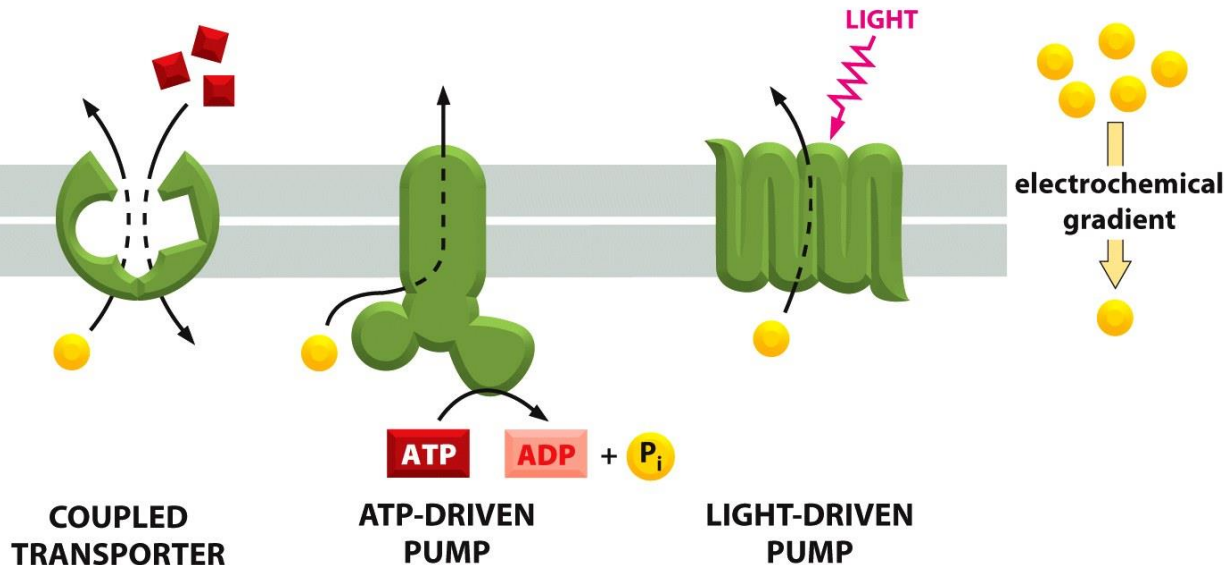
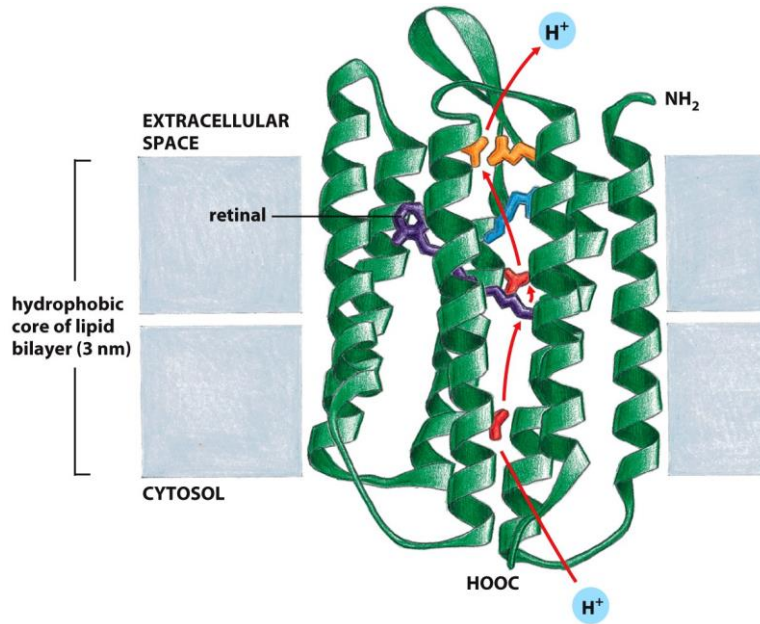
**electrochemical
gradient when voltage
and concentration
gradients work in
the same direction**

**electrochemical
gradient when voltage
and concentration
gradients work in
opposite directions**

انتقال فعال سبب انتقال مواد در خلاف جهت شیب الکتروشیمیایی آنها

می شود

سلول‌ها نمی‌توانند تنها از انتقال غیرفعال استفاده کنند. انتقال فعال مواد برخلاف شیب الکتروشیمیایی آنها، برای حفظ ترکیب یونی درون سلولی مواد و برای ورود موادی که در برون سلول نسبت به درون سلول غلظت کمتری دارند، ضروری می‌باشد. سلول‌ها انتقال فعال را به سه روش اصلی انجام می‌دهند (شکل ۸-۱۲). (۱) انتقال دهنده‌های توأم، که انتقال یک ماده در عرض غشا منجر به انتقال ماده‌ی دیگری در جهت شیب الکتروشیمیایی‌اش می‌شود. (۲) پمپ‌هایی که با ATP فعال می‌شوند و با هیدرولیز ATP سبب انتقال می‌گردند. (۳) پمپ‌هایی که با نور فعال می‌شوند. این پمپ‌ها عمدتاً در سلول‌های باکتریایی یافت می‌شوند و با اخذ انرژی نور، سبب انتقال یک ماده در خلاف جهت شیب الکتروشیمیایی می‌گردند، که این موضوع قبلاً در مورد باکتریوردوپسین بیان شد. (ر.ش. شکل ۲۸-۱۱).



انتقال فعال سبب انتقال مواد در خلاف جهت شیب الکتروشیمیایی آنها

می شود

از آنجا که یک ماده، قبل از آن که بتواند در سرازیری جریان یابد، باید در جهت سربالایی منتقل شود، الزاماً انواع شکل‌های انتقال فعال با هم در ارتباط هستند. بنابراین در غشای پلاسمایی یک سلول جانوری، پمپی که با ATP فعال می‌شود، Na^+ را به بیرون از سلول و در خلاف جهت شیب الکتروشیمیایی منتقل می‌کند. سپس Na^+ در جهت شیب الکتروشیمیایی به طرف داخل برمی‌گردد. از آنجا که Na^+ از طریق انتقال‌دهنده‌های توأم‌شده با Na^+ ، به داخل سلول برمی‌گردد، این امر سبب حرکت فعال مواد بسیاری به داخل سلول و برخلاف شیب الکتروشیمیایی می‌شود. اگر عمل پمپ Na^+ متوقف شود، شیب Na^+ به سرعت از بین می‌رود و انتقال از طریق انتقال‌دهنده‌های توأم‌شده با Na^+ ، متوقف می‌گردد. بنابراین، پمپ Na^+ که با ATP فعال می‌شود، نقش مؤثری در انتقال غشایی سلول‌های جانوری ایفا می‌کند. در سلول‌های گیاهی، قارچ‌ها و بسیاری از باکتری‌ها، پمپ‌هایی که با ATP فعال می‌شوند، سبب ایجاد شیب الکتروشیمیایی یون‌های H^+ (پروتون‌ها) می‌شوند، به طوری که این پمپ‌ها H^+ را به خارج سلول منتقل می‌کنند.