

ATP 的合成机制教学方法探讨

张劲, 郑胜礼* (西北农林科技大学, 陕西杨凌 712100)

摘要 采用设问式、图表式、动画模拟和实验证据等多种方法相结合, 来生动形象地展示 ATP 的合成机制内容, 在教学实践中获得了较好的教学效果。

关键词 ATP 合成机制; 教学实践; 教学效果

中图分类号 S-01 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)03-00960-02

Discussion on Teaching Method of ATP Synthesis Mechanism

ZHANG Jin et al (Northwest A&F University, Yangling, Shanxi 712100)

Abstract ATP synthesis mechanism was displayed vividly with question, chart, animation simulation and experimental evidence, which obtained a good teaching effect in teaching practice.

Key words ATP synthesis mechanism; Teaching practice; Teaching effect

在中学生物学教学及大中专院校的生物化学^[1-2]和植物生理学教学中, 有一个需要引起高度重视的难点问题——ATP 的合成机制。这一问题不仅是生物科学相关课程的重难点问题, 而且是生命领域的研究热点之一。其所包含的知识点复杂繁多, 作用机理深奥, 又不断被更新, 一直是难讲、难学的内容之一。笔者结合自身的教学经验, 从以下 4 个方面全面展示这一内容, 化繁为简, 取得了突出的教学效果。

1 强调 ATP 合成的重要性

先以设问的方式, 引发学生思考。如“生命活动的能量主要由什么来提供, 它在体内主要通过哪些方式来合成, 其合成的机制又是怎样的”。再强调 ATP 合成的重要性, 激发学生的学习兴趣。腺苷三磷酸 (Adenosine Triphosphate, ATP) 是生命的能量货币, 它的生物合成是生物体中最基本而重要的事件之一。

2 图表法展示 ATP 合酶的结构

2.1 引出主角 ATP 的生物合成离不开体内的“印钞机”——ATP 合酶。由远及近、逐级放大, 用图片展示, 从细胞到细胞器 (线粒体、叶绿体) 再到局部特写 (线粒体内膜和叶绿体类囊体膜上的许多“棒棒糖”样结构), 引出主角——ATP 合酶出场。

2.2 结构展示 生物大分子的结构决定功能, 因此要阐明 ATP 合酶的作用机理, 要从其结构组成入手。在 Boyer^[3]眼中, 所有酶都是美丽的, 而 ATP 合酶是其中结构最为精妙的^[4-5]。采用原版图片形象地展示其结构特点, 并以列表的方式比较不同来源的 ATP 合酶亚基组成的差异 (表 1)。在结构的具体讲解中, 以形象有趣的比喻加深学生的印象, 如其中亲水的球形头部被戏称为“桔瓣单元”, 基底部的跨膜同多聚体戏称为“幸运大转盘”。从结构的完美性来说, 可以把 ATP 合酶比喻为当之无愧的“世界酶小姐”。

表 1 不同来源 ATP 合酶的亚基组成

来源	F1	Fo
<i>E. coli</i>	$\alpha_3\beta_3\gamma\delta\epsilon$	abc _{9,12}
叶绿体	$\alpha_3\beta_3\gamma\delta\epsilon$	I II III ₄ IV
线粒体	$\alpha_3\beta_3\gamma\text{oscp}\delta\epsilon$	abc1 ₀ , d, F6, e, f, g, A6L

3 结合实验和动画揭示 ATP 的合成机制

3.1 偶联机理 氧化磷酸化和光合磷酸化是体内合成 ATP 的主要方式, 因此首先要解决的问题是氧化/光合磷酸化的偶联机理, 即电子传递与 ATP 的合成之间是如何偶联的。

先简要介绍 3 种学说 (化学偶联学说、构象偶联学说、化学渗透学说), 再重点介绍 Mitchell 的“化学渗透学说”^[6-7], 讲解其基本内容和要点, 指出关键之处和未解决的问题。最后要点明学生难以理解之处, 主要在于能量到底是怎么来的, 要从电子传递链讲起, 电子传递是从高能态到低能态, 所释放的能量足以将一定数量的质子泵出, 而内膜对质子是不通透的, 因此造成跨膜的质子电化学梯度 (即质子推动力), 这个能量将进一步用于 ATP 的合成。

3.2 ATP 合酶的作用机理 主要是说明 ATP 合酶如何利用质子推动力来合成 ATP。

3.2.1 先介绍理论的发展过程。 起源于 Boyer 提出的“构象偶联学说”, 后来发展为“结合变化机制”^[8]。经过逐步的充实修正, 创立了“旋转催化机制”^[9]。

3.2.2 结合变化机制。 以著名的¹⁸O 交换实验为例, 结合直观的实验和原版图片阐明结合变化机制 (指出要点和未解决的问题)。并把催化亚基 3 种构象状态的循环 (结合-绑定-释放) 比喻为优美的“华尔兹三步舞曲”。

3.2.3 旋转催化机制。 以原版图片和动画模拟形象地演示该学说的内容, 并指出其关键所在。利用简单的类比揭示复杂的分子机理, 如用水力发电站的工作原理类比 ATP 合成的原理, 以发电机的结构类比 ATP 合酶, 用水流带动水轮机的旋转类比质子流推动“大转盘”的转动。再列出支持该学说的主要实验证据, 如 20 世纪末分别由美、德、日的科学家用实验证实, 其中最直观、最有趣的是 Noji^[10] 的荧光飘带实验, 并以原版图片、荧光点照片、真人秀视频和动画模拟等多种

基金项目 教育部、财政部第六批高等学校特色专业建设点项目 (TS12485); 西北农林科技大学 2011 年教学改革研究项目 (JY1102098)。

作者简介 张劲 (1978-), 女, 河南开封人, 讲师, 在读博士, 从事生物化学与分子生物学的教学研究。* 通讯作者, 在读博士, 讲师, 从事天然产物研究。

收稿日期 2014-01-08

方式来生动地展示该实验,给学生留下深刻的印象,并激发他们的想象力,点燃学习热情。

3.3 小结 最后对 ATP 合成机制的各个相关学说进行总结,说明各自的局限性,即它解决了什么问题,没有解决什么问题。并注意在具体讲解各个学说时,按照先后次序,环环相扣,层层推进。理清来龙去脉,渐入佳境时再抛出更为完善的理论做重点讲解。

4 展望

在近几十年来对 ATP 的合成机制研究中(表 2)涌现出许多优秀的科学家,取得了丰硕成果。

表 2 关于 ATP 的研究简史

年代	事件
1929 年	Lohmann 发现 ATP 分子
1939 ~ 1941 年	Lipmann 证实 ATP 是细胞中生化能量货币(1953 年诺贝尔生理学或医学奖得主)
20 世纪 40 ~ 50 年代	已知线粒体及叶绿体有大量的 ATP 形成
1948 年	Todd 化学合成 ATP(1957 年诺贝尔化学奖得主)
1957 年	Skou 首次发现分解 ATP 的酶,而且证明该酶与 Na ⁺ 、K ⁺ 进出细胞有关
1960 年	Racker 从线粒体中分离出合成 ATP 的酶
1961 年	Mitchell 提出化学渗透学说,并于 1966 年进一步完善该学说(1978 年诺贝尔化学奖得主)
20 世纪 60 ~ 90 年代	Boyer 提出构象偶联学说,后来发展为结合变化机制,最终创立旋转催化机制
20 世纪 90 年代	Walker 以 X 光谱研究 ATP 合酶的三级结构,证明了 Boyer 的理论
1997 年	Boyer, Walker 和 Skou 共同分享 1997 年的诺贝尔化学奖
20 世纪 90 年代末	Junge, Cross, Noji 等小组分别用实验证实了旋转催化机制

其中多个相关研究成果获得了 Noble 奖,因此在教学中应引导学生阅读原始文献,共同探讨经典文献,帮助学生

(上接第 946 页)

极设立金融便民服务点引导非正规借贷向正规借贷发展,西部地区进一步健全农户房屋、土地、林权的“三权”抵押担保机制,完善借贷担保和服务系统。其次,创新信贷模式和探索多种形式的风险补偿机制;如运用“龙头企业 + 小额贷款”互保基金等形式提高借贷资金安全性。再次,注重引导发挥非金融机构在活跃农村金融市场、提供农业生产经营资金方面的主导作用,如寻找有效合作方式,引导民间金融组织进入正式金融体系,建立民间金融参与的村镇银行等新型农村金融机构。

参考文献

- [1] 史清华. 农户家庭储蓄与借贷行为及演变趋势研究[J]. 中国经济问题, 2002(6): 66 - 78.
- [2] 李延敏, 杨林. 西部地区农户信贷供给分析[J]. 财资研究, 2005(2): 34 - 38.
- [3] 伍艳. 中国农村金融的区域差异性研究[J]. 农村经济, 2009(1): 63 -

扩展专业外语学习的同时,加深他们对相关知识的理解,进一步领略科学精神。另外,虽然旋转催化机制基本阐明了 ATP 的合成机制,但是相关的研究还远未结束。一方面是理论研究:ATP 合酶结构与功能更为精细的机理尚不完全清楚;另一方面是应用研究:对这一世界上最小、最快、转换效率最高的分子马达的人工模拟吸引着越来越多专家。

ATP 的合成机制一直是最具吸引力的科学研究课题之一,无数科学家为此作出了贡献。但是仍有许多未解之谜等待发现。因此,在教学中应指导学生不仅要理解基础知识,而且为他们打开一扇科学之门,唤起他们的探索精神,埋下科学研究的种子。

参考文献

- [1] 王镜岩,朱圣庚,徐长法. 生物化学教程[M]. 北京:高等教育出版社, 2008:348 - 359.
- [2] 郭蔼光. 基础生物化学[M]. 2 版. 北京:高等教育出版社, 2009:185 - 192.
- [3] BOYER P D. The ATP synthase—a splendid molecular machine[J]. Annual Review in Biochemistry, 1997, 66: 717 - 749.
- [4] 周筠梅. ATP 合酶的结合变化机制和旋转催化——1997 年诺贝尔化学奖的部分工作介绍[J]. 生物化学与生物物理进展, 1998, 25(1): 9 - 17.
- [5] 杨福渝. ATP 合酶:一个最小的蛋白质分子转动马达[J]. 医学分子生物学杂志, 2005, 2(4): 243 - 249.
- [6] MITCHELL P. Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transport by a chemiosmotic type of membrane[J]. Nature, 1961, 191: 144 - 148.
- [7] MITCHELL P. Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation[J]. Biol Rev Cambridge Phil Soc, 1966, 41: 445 - 502.
- [8] BOYER P D. Coupling Mechanisms in Capture, Transmission and Use of Energy[J]. Annual Review of Biochemistry, 1977, 46: 955 - 1026.
- [9] BOYER P D. The binding change mechanism for ATP synthase - some probabilities and possibilities[J]. Biochim Biophys Acta, 1993, 1140: 215 - 250.
- [10] NOJI H, YASUDA R, YOSHIDA M, et al. Direct observation of the rotation of F1-ATPase[J]. Nature, 1997, 386(20): 299 - 302.

66.

- [4] ZELLER M. Determinant of credit rationing: A study of informal lenders and formal credit groups in Madagascar[J]. World Dev, 1994, 22: 1895 - 1907.
- [5] PHAM BAO DUONG, YOICHI LZUMIDZ. Rural development finance in Vietnam: A microeconomic analysis of household surveys[J]. World Development, 2002(2): 319 - 335.
- [6] 史清华. 欠发达地区农民借贷行为的实证分析——山西 745 户农民家庭的借贷行为的调查[J]. 农业经济问题, 2002(10): 29 - 35.
- [7] 黄祖辉, 刘西川, 程恩江. 中国农户的信贷需求: 生产性抑或消费性——方法比较与实证分析[J]. 管理世界, 2007(3): 73 - 80.
- [8] 何广文. 从农村居民资金借贷行为看农村金融抑制与金融深化[J]. 中国农村经济, 1999(10): 42 - 48.
- [9] 何广文, 李莉莉. 正规金融机构小额信贷运行机制及其绩效评价[M]. 北京: 中国财政经济出版社, 2005.
- [10] 韩俊. 中国农村金融调查[M]. 上海: 上海远东出版社, 2007.
- [11] 程郁, 韩俊, 罗丹. 供给配给与需求压抑交互影响下的正规信贷约束——来自 1874 户农户金融需求行为考察[J]. 世界经济, 2009(5): 73 - 82.
- [12] 曾学文. 农户金融需求与中国农村的可持续发展——基于问卷调查的实证研究[J]. 北京师范大学学报, 2009(2): 129 - 137.