

BAB I PENDAHULUAN

Bioenergetika adalah bagian dari biokimia yang berhubungan dengan **transformasi** dan **penggunaan energi oleh sel hidup**. Seluruh reaksi kimia dalam kehidupan hanya dapat berlangsung jika didukung energi yang cukup. Sumber energi kimia dalam kehidupan tersebut adalah senyawa organik berenergi tinggi yang dikenal dengan ATP (Adenosin Trifosfat). ATP adalah sumber energi langsung bagi semua kegiatan metabolisme di dalam sel. Energi yang terikat di dalam ATP tersebut berasal dari energi yang dibebaskan dalam pemecahan senyawa organik dalam sel yaitu dalam proses respirasi. Sedangkan energi yang terikat dalam senyawa organik bahan respirasi tersebut hakekatnya merupakan energi kimia yang dibentuk dalam proses fotosintesis. Pada proses fotosintesis ini energinya berasal dari energi cahaya matahari. Jadi, energi cahaya matahari merupakan sumber energi primer bagi semua kehidupan di bumi ini. Untuk dapat sampai dan digunakan oleh sel-sel tersebut, akan mengalami 3 tahap transformasi, yaitu :

1. Transformasi energi oleh klorofil

Energi radiasi sinar matahari ditangkap oleh klorofil tumbuhan hijau. Melalui proses fotosintesis, energi ini digunakan untuk mengikat CO₂ dan H₂O menjadi karbohidrat. Jadi dalam proses ini terjadi transformasi dari **energi cahaya** yang berupa energi kinetic menjadi **energi kimia** yang merupakan **energi potensial**.

Energi kimia ini disimpan dalam bentuk ikatan-ikatan kimia senyawa organik hasil fotosintesis, yaitu karbohidrat dan senyawa-senyawa organik lainnya.

2. Transformasi energi oleh Mitokondria

Energi kimia yang tersimpan dalam karbohidrat dan senyawa organik lainnya akan dipecah melalui proses respirasi di dalam sel organisme. Dari proses respirasi ini akan dibebaskan sejumlah energi, yang selanjutnya akan digunakan untuk membentuk senyawa dengan ikatan fosfat yang mengandung energi tinggi yang disebut **Adenosin Tri Phosfat (ATP)**. Pengangkutan energy kimia lainnya di dalam sel adalah melalui proses pengangkutan electron oleh koenzim khusus pembawa elekton, yaitu

Nikotinamida Adenin Dinukleotida (NAD) dan Nikotinamida Adenin Dinukleotida Phosfat (NADP).

3. Transformasi energi oleh sel

Energi yang terdapat di dalam ikatan fosfat (ATP) akan keluar saat akan digunakan oleh sel untuk berbagai aktivitas kehidupan. Jika sel melakukan kegiatan, maka **energi kimiawi** dari ikatan fosfat akan terlepas dan berubah menjadi energi bentuk lain seperti **energi mekanik** untuk kerja kontraksi otot, **energi listrik** untuk meneruskan impuls saraf, **energi sintesis** untuk membangun senyawa pertumbuhan, serta sisanya akan mengalir ke sekeliling sel dan hilang sebagai **energi panas**.

Dalam system biologi, panas yang dihasilkan oleh proses oksidasi tidak dapat dipakai sebagai sumber energy. Proses pembakaran dalam system biologi berlangsung tanpa nyala atau pada suhu yang rendah. Energy bebas yang terkandung dalam molekul organic diubah dan disimpan dalam bentuk energy kimia, yaitu dalam struktur kovalen dari gugus fosfat dalam molekul adenosine trifosfat (ATP) yang terbentuk dengan perantaraan enzim dari adenosine difosfat (ADP) dan senyawa fosfat anorganik (Pi). Reaksi yang menghasilkan energi bebas disebut reaksi **eksergonik**. Sebaliknya dalam proses anabolisme diperlukan energi bebas yang diperoleh dari ATP. Reaksi yang memerlukan energi bebas disebut reaksi **endergonik**. Beberapa contoh reaksi eksergonik dan endergonik tercantum pada Tabel 1.

Tabel 1. Contoh reaksi eksergonik dan endergonik dalam sistem biologi

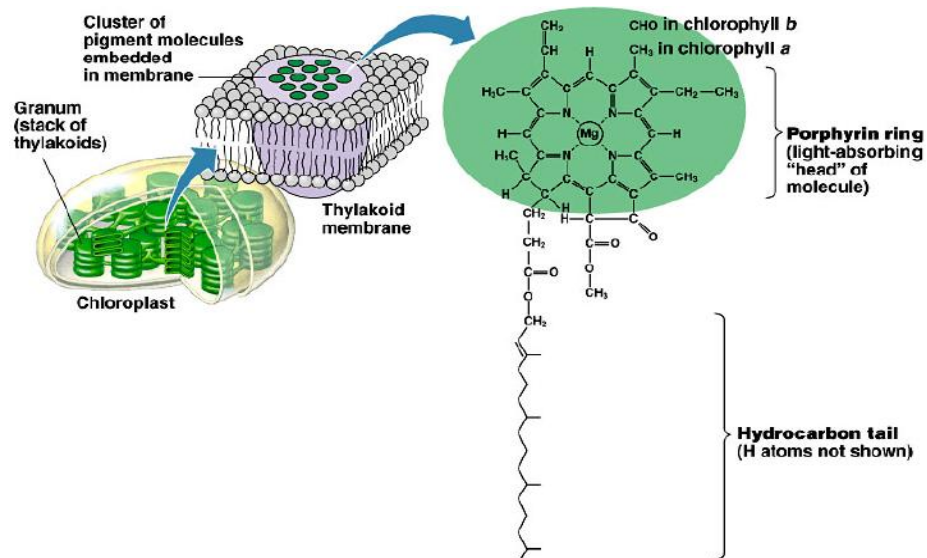
Eksergonik	Endergonik
1. Oksidasi bahan bakar (karbohidrat, protein, lemak)	1. Gerakan mekanik (kontraksi otot)
2. Fotosintesis	2. Biosintesis
3. Fermentasi	3. Transpor aktif
	4. Pemindahan informasi genetik
	5. Penghantaran impuls saraf

BAB II

TRANSFORMASI ENERGI DALAM KLOROFIL (FOTOSINTESIS)

Fotosintesis adalah suatu proses metabolisme pada tanaman untuk membentuk karbohidrat yang menggunakan karbondioksida (CO_2) dari udara bebas dan air (H_2O) dari dalam tanah dengan bantuan cahaya matahari dan klorofil. Pada dasarnya fotosintesis adalah proses perubahan energy cahaya matahari menjadi energy kimia yang tersimpan dalam sel berupa gula. Inilah yang membedakan tumbuhan dengan hewan dan manusia. Selain tumbuhan tingkat tinggi, fotosintesis juga terjadi pada tumbuhan pakis, lumut, ganggang (hijau, biru, merah, dan coklat), berbagai mikroba (protozoa dari golongan *Euglena*, bakteri belerang ungu *Thiorhodaceae* dan bakteri belerang biru *Chlorobacteriaceae*).

Pada **tumbuhan hijau** dan **alga**, fotosintesis berlangsung di dalam **kloroplas** yang mengandung **klorofil** (Gambar 2.1), sedangkan pada **bakteri** berlangsung di dalam membrane plasma bakteri atau dalam *invaginations* darinya yang disebut **kromatofor**. Tumbuhan tinggi mengandung 2 macam klorofil yaitu **klorofil a** (berwarna hijau tua) dan **klorofil b** (berwarna hijau muda). Rumus molekul klorofil a dan b disajikan pada Gambar 2.1.



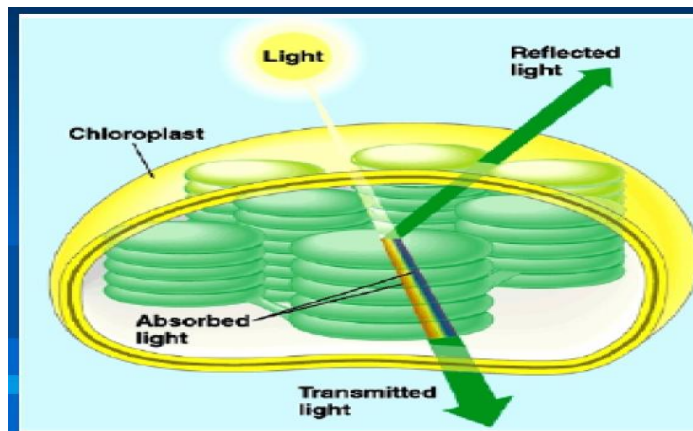
Gambar 2.1. Rumus molekul klorofil a dan b

Pada umumnya sel fotosintesis mengandung satu atau lebih pigmen klorofil yang berwarna hijau, tetapi sel fotosintesis lainnya seperti ganggang dan bakteri, berwarna coklat, merah atau ungu. Hal ini disebabkan oleh adanya pigmen lain disamping klorofil, yaitu **pigmen pelengkap** seperti **karotenoid** yang berwarna kuning, merah atau ungu dan pigmen **fikobilin** yang berwarna biru atau merah. Seperti halnya klorofil, karotenoid dan fikobilin juga mempunyai kemampuan untuk menangkap energy matahari, tetapi pada panjang gelombang sinar tampak yang tidak tercakup oleh pigmen klorofil. Jadi, pigmen tersebut berperan sebagai pelengkap penerima cahaya. Energi matahari yang diterima oleh pigmen pelengkap harus dipindahkan terlebih dahulu ke molekul klorofil sebelum digunakan untuk fotosintesis.

Karotenoid terdapat dalam jaringan fotosintesis tumbuhan tinggi, ganggang dan bakteri fotosintesis. Pada tumbuhan tinggi, karotenoid terdapat dalam kloroplas, khususnya di dalam grana, tersebar dalam buah, bunga, dan akar. Pada bakteri terdapat pada kromofornya. Daun berbagai tumbuhan hijau mengandung macam karotenoid yang sama, yaitu β -karoten, lutein, violasantin, dan neosantin. Dari sekitar 300 jenis karotenoid yang telah diketahui ada di alam, dua diantaranya yang utama terdapat dalam kloroplas adalah **karoten** dan **santofil**. Karoten adalah suatu hidrokarbon isoprenoid yang tidak mengandung atom oksigen, sedangkan santofil mempunyai struktur yang mirip dengan karoten tetapi mengandung oksigen pada kedua ujung molekulnya.

β -karoten adalah senyawa karoten yang paling banyak terdapat di alam, terutama tumbuhan hijau. Karoten lainnya adalah likopen, α -karoten, γ -karoten dan δ -karoten. Likopen adalah pigmen utama yang terdapat pada buah-buahan, seperti tomat, γ -karoten banyak terdapat dalam jamur, dan α -karoten bersama β -karoten dalam daun-daunan. Fikobilin terdapat pada ganggang merah dan biru, tetapi tidak pada tumbuhan tinggi.

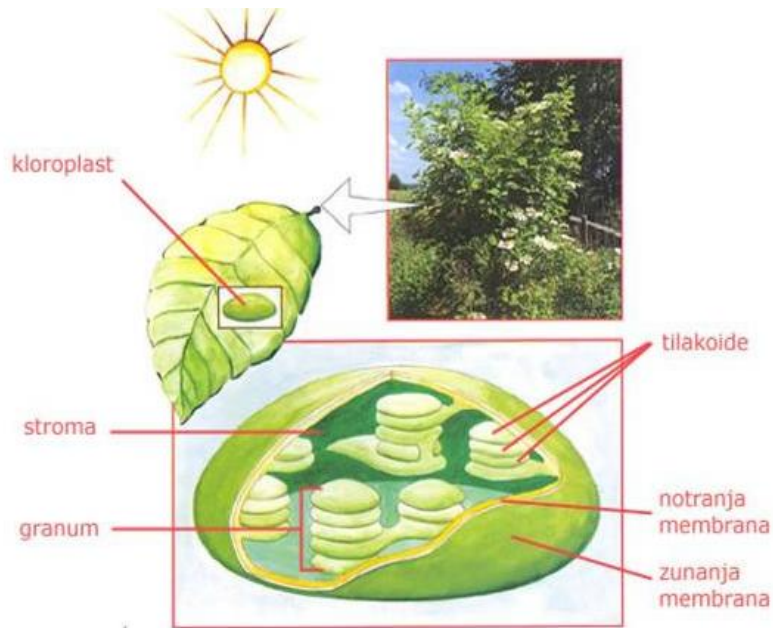
Sinar yang paling efektif untuk fotosintesis adalah sinar merah yang bergelombang panjang (lebih dari 680 nm) dan sinar violet biru yang bergelombang pendek (440 – 480 nm). Sinar yang jatuh pada permukaan daun hanya sekitar 1–2% digunakan untuk fotosintesis, yang lainnya dipantulkan, ditransmisikan atau diserap dalam bentuk panas (Gambar 2.2).



Gambar 2.2. Penyerapan sinar oleh klorofil

Reaksi fotosintesis berlangsung dalam 2 fase yang berbeda, yaitu :

1. **Reaksi terang** : terjadi dalam membrane tilakoid , menggunakan energy cahaya matahari untuk memecah molekul air ($2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{H}^+ + \text{O}_2 + 2\text{e}^-$). Oksigen dilepas ke udara untuk membentuk molekul oksigen, sedangkan hydrogen ditangkap oleh NADP menjadi NADPH_2 . Penangkapan energy cahaya selain untuk fotolisis juga digunakan untuk pengubahan ADP (Adenosin Difosfat) menjadi ATP (Adenosin Trifosfat) yang disebut fosforilasi. Jadi, pada reaksi terang dihasilkan **NADPH** dan **ATP**.
2. **Reaksi gelap** : terjadi dalam stroma (Gambar 2.3), menggunakan NADPH dan ATP untuk membentuk glukosa dari CO_2 dan H_2O yang selanjutnya digunakan untuk membentuk senyawa pati, selulosa dan polisakarida lainnya sebagai hasil akhir proses fotosintesis. Fase gelap pada prinsipnya adalah pemindahan hidrogen dari air hasil hidrolisis pada fase terang oleh pembawa hidrogen (NADPH_2) ke asam organik berenergi rendah untuk membentuk karbohidrat yang berenergi tinggi. Reaksi reduksi ini adalah penambahan electron dan atom hydrogen ke karbondioksida yang berakhir dengan terbentuknya unit gula.



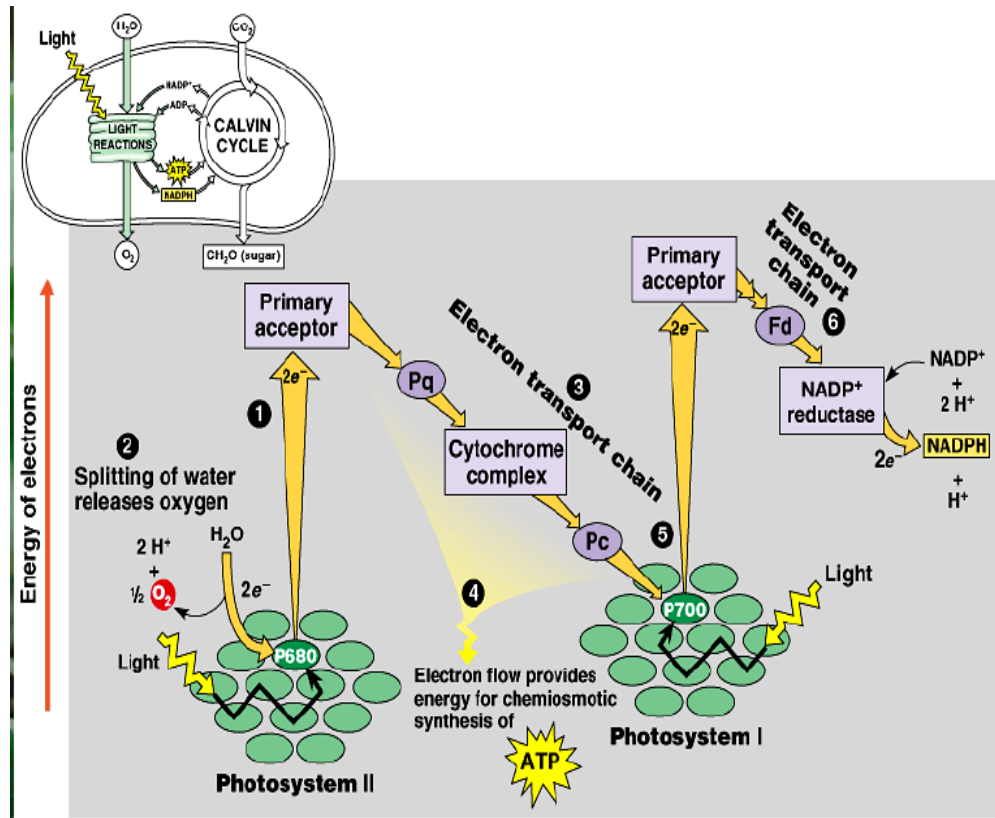
Gambar 2.3. Komponen kloroplas

Tahapan Reaksi Terang

Sinar matahari diserap oleh molekul klorofil, yang masing-masing merupakan magnesium porfirin (Gambar 1). Pigmen pelengkap, seperti karotenoid, menyerap cahaya pada panjang gelombang yang lain sehingga memaksimalkan penyerapan cahaya. Pigmen tersebut ditata sebagai fotosistem, tiap fotosistem terdiri atas kompleks antena dan satu pusat reaksi fotosintesis. Kompleks antena memiliki beberapa ratus molekul klorofil dan pigmen pelengkap yang berkumpul bersama dalam **membrane tilakoid**. Bila klorofil kena cahaya matahari, energinya akan bertambah yang menyebabkan elektron tereksitasi. Energi eksitasi pindah ke pusat reaksi fotokimia. Dalam reaksi terang terdapat **2 pusat reaksi fotokimia** yaitu :

1. **Fotosistem I** : merupakan kompleks klorofil a dengan protein khusus, dieksitasi oleh kuantum cahaya pada panjang gelombang 700nm sehingga ditandai dengan P700 (P untuk pigmen)
2. **Fotosistem II** : merupakan kompleks protein-klorofil yang menyerap cahaya maksimum pada panjang gelombang 680nm sehingga disebut P680.

Kedua fotosistem ini dihubungkan oleh pembawa electron yang lain. Ketika disusun menurut potensial redoksnya, berbagai komponen tersebut terlihat seperti huruf Z sehingga disebut sebagai skema Z (Gambar 2.4).



Gambar 2.4. Skema Z pada fotofosforilasi tumbuhan hijau

Urutan reaksi selama absorpsi cahaya (perhatikan Gambar 4) adalah sebagai berikut :

1. Cahaya dipanen oleh klorofil kompleks antenna dari fotosistem II dan energinya disalurkan ke arah pusat reaksi dimana P680 berada.
2. P680 yang tereksitasi memancarkan electron berenergi tinggi yang diberikan ke plastoquinon (Pq), suatu kuinon bergerak dalam membrane tilakoid. Hal ini meninggalkan P680 sebagai kation ($P680^+$). Plastokuinon menerima total dua elektron dan dua ion H^+ untuk membentuk PqH_2 .
3. $P680^+$ mengekstrak electron dari air sehingga kembali ke keadaan tak tereksitasi.

4. Elektron selanjutnya diberikan oleh PqH_2 ke plastosianin (Pc) melalui kompleks sitokrom bf (disebut juga kompleks sitokrom b_6f). Plastosianin merupakan protein mengandung tembaga yang menerima electron dengan tembaga yang berubah-ubah antara keadaan Cu^{2+} dan Cu^+ .
5. Energi cahaya yang jatuh pada kompleks antenna PS I disalurkan ke pusat reaksi. Disini P700 tereksitasi dan memancarkan electron berenergi tinggi ke ferredoksin (Fd), suatu kumpulan protein yang mengandung setidaknya satu kumpulan FeS, menjadi kation $P700^+$. $P700^+$ menerima electron dari plastosianin sehingga kembali ke keadaan tak tereksitasi.
6. Dua electron berenergi tinggi dari dua molekul peredoksin tereduksi kini ditransfer ke $NADP^+$ untuk membentuk NADPH. Reaksi ini dilakukan oleh NADP reduktase.

Pembentukan ATP (fotofosforilasi).

Selama proses transfer electron pada skema Z, ion H^+ yang dilepaskan ketika PS II mengoksidasi air untuk menghasilkan oksigen itu dilepaskan ke dalam ruang tilakoid sedangkan H^+ yang digunakan untuk mereduksi $NADP^+$ menjadi NADPH oleh NADH reduktase diambil dari stroma. Dengan demikian kedua reaksi ini juga berkontribusi pada gradient proton. Gradien proton mengarahkan sintesis ATP melalui ATP sintase yang terletak dalam membrane tilakoid. Ini disebut sebagai fotofosforilasi dan analog dengan sintesis ATP melalui gradient proton selama fosforilasi oksidatif dalam mitokondria.

Reaksi gelap

Reaksi gelap menggunakan ATP dan NADPH yang dihasilkan oleh reaksi terang untuk mengubah karbondioksida menjadi karbohidrat. Produk akhirnya adalah sukrosa dan pati. Reaksi fiksasi karbon kunci dikatalisis oleh enzim besar yang disebut ribulosa bifosfat karboksilase (disingkat menjadi rubisko) yang terletak di dalam stroma. Reaksi ini mengondensasi molekul **CO_2 dengan ribulosa 1,5-bifosfat** (molekul lima karbon) untuk memproduksi intermediet enam karbon sementara yang dengan cepat terhidrolisis menjadi dua molekul **3-fosfoglisarat**.

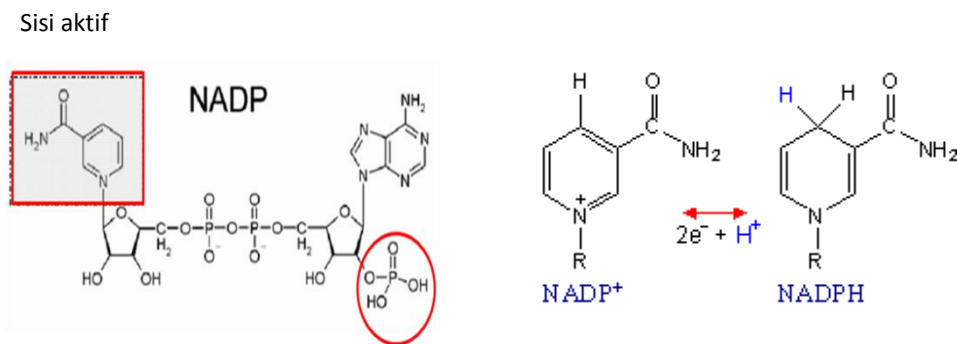
Rubisko adalah enzim yang sangat lambat, memfiksasi hanya tiga molekul substratnya setiap detik sehingga dibutuhkan dalam jumlah yang besar. Reaksi rubisko membentuk sebagian dari siklus reaksi yang disebut siklus Calvin, yang mengarah pada regenerasi ribulosa 1,5-bifosfat (siapa memfiksasi CO₂ yang lain) dan produksi total **gliseraldehid 3-fosfat** untuk sintesis **sukrosa** dan **pati**. Tiga molekul CO₂ harus diikat untuk menciptakan satu molekul gliseraldehid 3-fosfat (molekul tiga karbon). Konversi gliseraldehid 3-fosfat menjadi ribulosa 1,5-bifosfat dalam siklus tersebut membutuhkan tujuh enzim termasuk transketolase dan aldolase.

Banyak gliseraldehid 3-fosfat yang diproduksi oleh siklus Calvin dalam kloroplas yang dikeluarkan ke sitosol dan digunakan untuk memproduksi disakarida, sukrosa. Pertama-tama gliseraldehid 3-fosfat diubah menjadi fruktosa 6-fosfat dan glukosa 1-fosfat. Glukosa 1-fosfat kemudian diubah menjadi UDP-glukosa dan bereaksi dengan fruktosa 6-fosfat untuk mensintesis sukrosa 6-fosfat. Hidrolisis sukrosa 6-fosfat menghasilkan sukrosa. Ini adalah gula utama yang ditransfer di antara sel-sel tumbuhan, analog dengan pasokan glukosa melalui aliran darah ke jaringan tubuh hewan. Jika hewan menyimpan kelebihan karbohidrat dalam bentuk glikogen, maka tumbuhan melakukannya dalam bentuk pati (starch). Pati diproduksi dalam stroma kloroplas dan disimpan disana sebagai starch grains. Sintesis starch terjadi dari ADP-glukosa, CDP-glukosa, atau GDP glukosa (tetapi bukan UDP-glukosa). Jalur ini melibatkan konversi gliseraldehid 3-fosfat (dari siklus Calvin) menjadi glukosa 1-fosfat yang kemudian digunakan untuk mensintesis turunan gula nukleotida.

BAB III TRANSFORMASI ENERGI DI DALAM MITOKONDRIA

Energi bebas dari katabolisme bahan bakar tidak dipindahkan secara langsung ke reaksi yang membutuhkan energi, tetapi digunakan untuk mensintesis senyawa yang berfungsi sebagai zat antara berenergi tinggi atau senyawa antara atau carrier energi bebas, yang terpenting pada sel hidup adalah Adenosin Trifosfat (ATP). Selain dalam bentuk ATP, pemindahan energi kimia dari reaksi-reaksi katabolisme ke anabolisme juga dalam bentuk

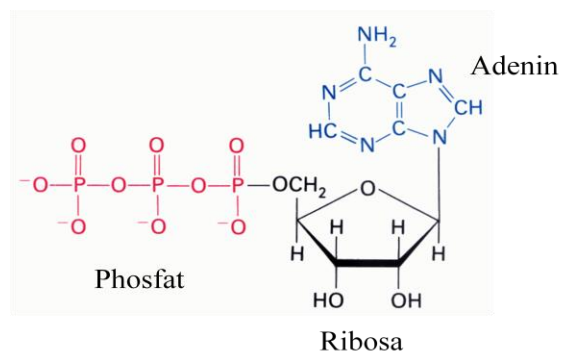
atom hidrogen/elektron. Energi bebas dari atom hidrogen berenergi tinggi diperoleh dari bahan bakar sel oleh kerja enzim dehidrogenase yang mengkatalisis pemindahan atom hidrogen dari molekul bahan bakar kepada koenzim khusus terutama bentuk teroksidasi Nikotinamid Adenin Dinukleotida Posfat (NADP^+) (Gambar 3.1). Bentuk tereduksi (yang membawa H) disingkat NADPH merupakan elektron yang kaya energi dari reaksi katabolik menuju anabolik.



Gambar 3.1. Molekul NADP

Adenosin Triposfat (ATP) merupakan senyawa nukleosida triposfat yang terdiri dari tiga komponen, yaitu :

1. Basa (adenin)
2. Gula (Ribosa)
3. 3 gugus posforil yang terikat pada ribosa oleh ikatan ester posfat dan terikat satu sama lain oleh ikatan posfoanhidrida (Gambar 3.2)

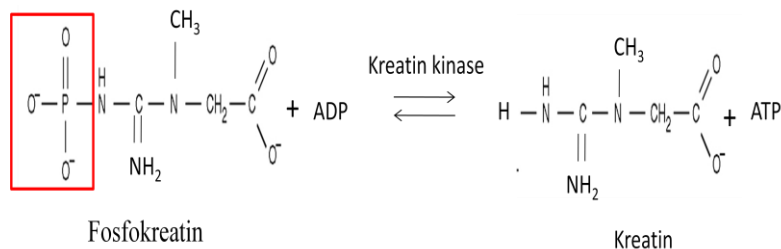


Gambar 3.2. Rumus bangun Adenosin Triposfat (ATP)

Dari segi metabolisme bahan bakar, **bagian terpenting dari ATP adalah 2-posfohidrida** karena mengalami pengurangan energi bebas yang banyak. Misalnya, energi bebas baku (ΔG°) untuk hidrolisis ATP menjadi ADP dan Pi (posfat anorganik) atau AMP dan PPI (piroposfat) = -7,3 kkal/mol. Setiap ikatan yang pemecahannya diikuti oleh **pengurangan energi bebas yang banyak (lebih besar dari 5 kkal/mol) disebut ikatan berenergi tinggi**

Karena mempunyai ikatan berenergi tinggi, maka ATP berperan sebagai penghubung proses yang menghasilkan energi dan yang membutuhkan energi. Ikatan posfohidrida dari ATP dibentuk dari reaksi metabolisme yang menghasilkan energi, dan ATP melepaskan energi bebas ke proses yang membutuhkan energi pada proses yang memecahkan ikatan posfohidrida.

Contoh :

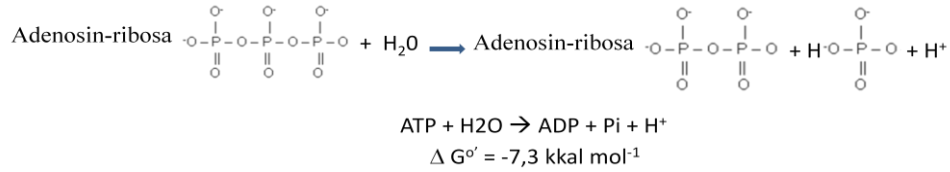


Gambar 3.3. Fungsi fosfokreatin sebagai cadangan pemberi gugus fosfat berenergi tinggi pada otot.

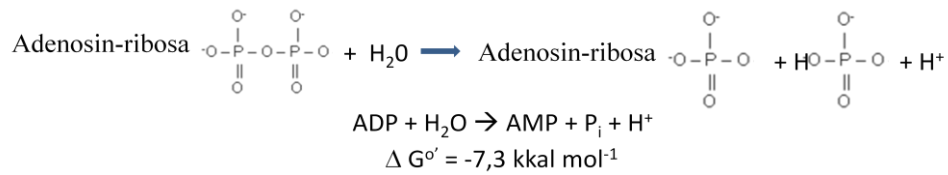
Untuk menunjukkan adanya gugus posfat berenergi tinggi, Lipmann mengemukakan simbol “~ P” yang menunjukkan ikatan posfat berenergi tinggi. Jadi, ATP dapat dituliskan sebagai **A-P ~ P ~ P**, karena dua ikatan terakhir adalah dari jenis ikatan anhidrida yang kaya energi ; sedangkan ikatan antara adenosin dan posfor adalah ikatan ester biasa.

ATP dapat dihidrolisis melalui beberapa jalur pemecahan ikatan P-O. Jadi ATP mengandung dua gugus posfat berenergi tinggi dan ADP mengandung satu, sedangkan AMP adalah dari jenis energi yang rendah karena merupakan ikatan ester biasa. Ikatan ester adalah ikatan yang terbentuk dari reaksi alkohol (adenosin) dengan asam (asam posfat).

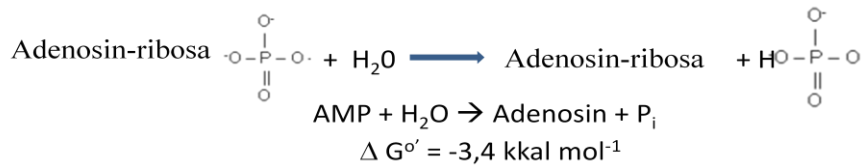
Sedangkan pada ATP dan ADP, ikatan yang dipecah adalah ikatan piroposfat yaitu ikatan yang dibentuk oleh oksigen dengan dua atom posfor (P).



Gambar 3.4. Hidrolisis ATP

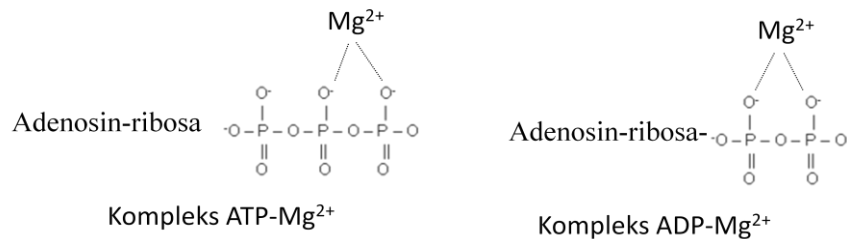


Gambar 3.5. Hidrolisis ADP



Gambar 3.6. Hidrolisis AMP

Pada pH 7,0 senyawa ATP dan ADP terdapat sebagai anion ATP^{4-} dan ADP^{3-} yang bermuatan banyak, karena hampir semua kandungan posfat mengion sempurna pada pH ini. Akan tetapi, di dalam cairan intra sel yang mengandung Mg^{2+} pada konsentrasi tinggi, ATP dan ADP terdapat terutama sebagai senyawa kompleks MgATP^{2-} dan MgADP^- seperti pada gambar di bawah ini.



Di dalam sel, konsentrasi ATP biasanya relatif konstan dalam keadaanimbang, kecepatan pembentukan ATP diimbangi oleh kecepatan degradasinya. Jadi gugus posfat ujung pada ATP mengalami penguraian dan penggantian secara terus-menerus dari pool posfat anorganik selama metabolisme sel. Senyawa posfat berenergi tinggi yang lain :

1. Posfoganidin
2. Tioester
3. Enol posfat
4. Anhidrida asam posforik karboksilat
5. Nukleosida trifosfat (untuk biosintesis) yang terdiri dari :
 - Uridin Triposfat (UTP) : untuk sintesa polisakarida
 - Guanodin Triposfat (GTP) : untuk sintesa lipida
 - Sitidin Triposfat (CTP) : untuk sintesa protein
 - deoksiadenosin Triposfat (dATP) : untuk sintesa DNA
 - deoksiguanosin Triposfat (dGTP) : untuk sintesa DNA
 - deoksisitidin Triposfat (dCTP) : untuk sintesa DNA
 - deoksitimidin Triposfat (dTTP) : untuk sintesa DNA
 - ATP, UTP, GTP, CTP : untuk sintesa RNA

Ada tiga sumber utama posfat berenergi tinggi yang mengambil bagian dalam konservasi/penangkapan energi :

1. **Glikolisis** : pembentukan netto 2 posfat berenergi tinggi yang terjadi akibat pembentukan laktat dari satu molekul glukosa yang dihasilkan dalam dua reaksi, yang dikatalis masing-masing oleh enzim posfogliserat kinase dan piruvat kinase.
2. **Siklus krebs (siklus asam sitrat)** : satu posfat berenergi tinggi dihasilkan langsung pada tahap suksinil tiokinase.
3. **Posforilasi oksidatif** : merupakan sumber kuantitatif posfat berenergi tinggi terbesar dalam organisasi aerobik. Energi bebas untuk menggerakkan proses-proses ini berasal dari oksidasi rantai respirasi di dalam mitokondria dengan menggunakan O_2 .

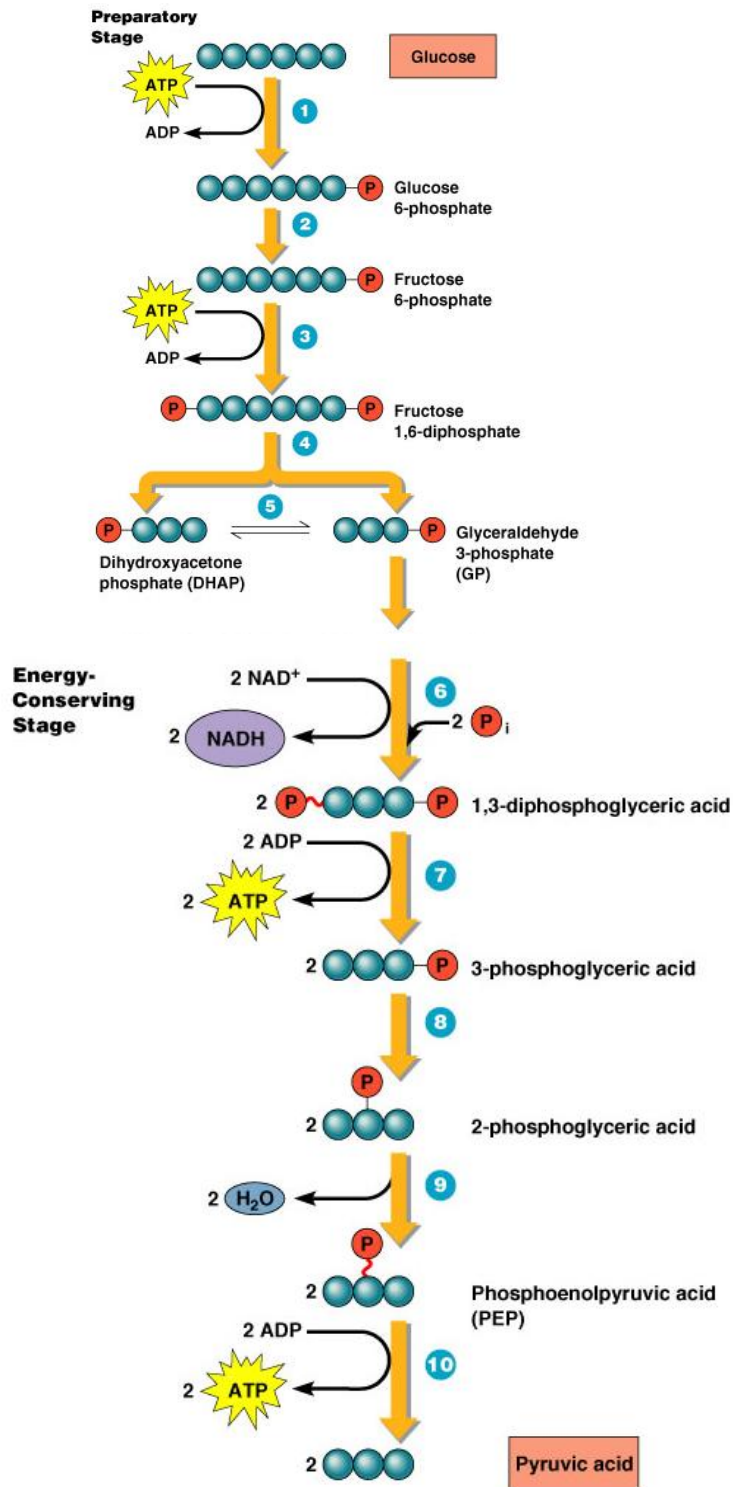
Kelompok senyawa lain yang bertindak sebagai posfat berenergi tinggi sebagai bentuk cadangan energi yang disebut fosfagen, yaitu :

1. **Fosfokreatin (kreatin fosfat)** : merupakan cadangan energi yang terdapat pada otot rangka, jantung, spermatozoa, dan otak vertebrata.
2. **Fosfoarginin (arginin fosfat)** : cadangan energi pada otot invertebrata.

Glikolisis

Pada prinsipnya peristiwa glikolisis adalah perubahan molekul sumber energi yaitu glukosa yang mempunyai 6 atom C menjadi senyawa yang lebih sederhana, yakni asam piruvat yang mempunyai 3 atom C. Reaksi ini terjadi di dalam **sitoplasma** dan tidak menggunakan oksigen sebagai aseptor elektronnya, melainkan zat lain. Peristiwa glikolisis amat panjang, yaitu terdiri atas 10 tahap seperti tampak pada Gambar 3.7. Secara sederhana proses glikolisis dapat dijelaskan sebagai berikut:

- 1) Langkah awal dari glikolisis adalah pemindahan gugus fosfat dari ATP ke atom karbon nomor 6 dari glukosa, sehingga terbentuk senyawa glukosa 6 fosfat. Senyawa ini memperoleh energi bebas yang dilepaskan oleh pelepasan gugus fosfat dari ATP.
- 2) Langkah selanjutnya, glukosa 6 fosfat dikatalisis oleh enzim menjadi senyawa fruktosa 6 fosfat. ATP lainnya memindahkan gugus fosfat kedua kalinya kepada atom karbon nomor 1, sehingga dihasilkan senyawa fruktosa 1,6-difosfat. Penambahan gugus fosfat pada senyawa fruktosa 6 fosfat berarti menambah kandungannya.
- 3) Langkah glikolisis selanjutnya adalah pemecahan secara enzimatik dari fruktosa 1,6-difosfat menjadi 2 senyawa beratom C tiga buah, yaitu dihidroksiaseton fosfat dan 3-fosfogliseraldehida atau PGAL.
- 4) Melalui liku-liku reaksi kimia yang panjang, akhirnya dihasilkan tiga senyawa penting yaitu:
 - a. 2 molekul asam piruvat;
 - b. 2 molekul NADH yang berfungsi sebagai sumber elektron berenergi tinggi yang setara dengan 6 ATP (2 x 3 ATP)
 - c. 2 molekul ATP untuk setiap molekul glukosa.



Copyright © 2004 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

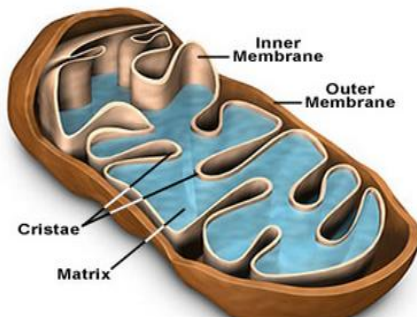
Gambar 3.7. Proses Glikolisis

Sebenarnya dalam glikolisis ini, setiap molekul glukosa menghasilkan 4 molekul ATP, tetapi 2 molekul yang terbentuk digunakan untuk beberapa reaksi kimia yang bersifat endergonik. Jadi, total ATP yang dihasilkan pada reaksi glikolisis adalah sebanyak 8 ATP (2 dari fosforilasi tingkat substrat dan 6 dari oksidasi 2 NADH pada fosforilasi oksidatif) .

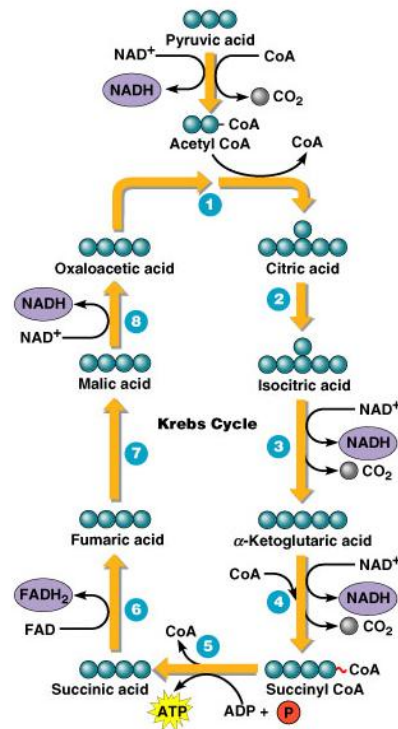
Siklus Asam Sitrat (Siklus Krebs)

Siklus Asam Sitrat merupakan pusat bagi seluruh aktivitas metabolisme tubuh yang berlangsung di dalam matriks mitokondria (Gambar 10). Siklus ini tidak hanya digunakan untuk memproses karbohidrat namun juga digunakan untuk memproses molekul lain seperti protein dan lemak. Reaksi ini selain penting untuk pembentukan energi juga penting untuk biosintesis, sebab dapat menyediakan kerangka karbon untuk berbagai senyawa penting dalam sel. Secara keseluruhan rangkaian reaksi kimia siklus krebs dapat dilihat pada Gambar 3.8.

Gambar 3.8 menunjukkan bahwa, sebelum memasuki Siklus Asam Sitrat (Citric Acid Cycle) molekul piruvat akan teroksidasi terlebih dahulu menjadi Acetyl-CoA dan CO_2 . Dalam proses tersebut juga dihasilkan produk samping berupa NADH yang memiliki nilai energi ekuivalen dengan 3xATP. Molekul Acetyl CoA yang terbentuk kemudian masuk kedalam Siklus Asam Sitrat. Inti dari proses yang terjadi pada siklus ini adalah untuk mengubah 2 atom karbon yang terikat didalam molekul Acetyl-CoA menjadi 2 molekul karbon dioksida (CO_2), membebaskan koenzim A, serta memindahkan energi yang dihasilkan pada siklus ini ke dalam senyawa NADH, FADH_2 dan GTP. Dalam siklus Krebs dihasilkan 1 molekul ATP. Sementara energy bebas yang terkandung di dalam senyawa NADH dan FADH_2 kemudian mengalami proses lebih lanjut dalam Rantai Transpor Elektron untuk membentuk ATP dan air (H_2O).



Gambar 3.8. Mitokondria



Gambar 3.9. Siklus Asam Sitrat

Rantai Transport Elektron dan Fosforilasi Oksidatif

Molekul NADH dan $FADH_2$ yang terbentuk pada proses glikolisis dan siklus asam sitrat mengalami proses lebih lanjut pada tahap akhir yaitu rantai transport elektron dan fosforilasi oksidatif. Proses ini berlangsung di dalam membran mitokondria sebelah dalam. Struktur membrane ini amat kompleks, berliku-liku, dan bersifat mosaik; integritas membrane ini amat penting bagi pembentukan ATP yang menunjang aktivitas hidup. Membran ini harus utuh dan membentuk kantung yang sama sekali tertutup. Adanya pemecahan atau lubang pada membrane dalam akan merusak kapasitasnya bagi fosforilasi oksidatif, walaupun rantai transfort elektron dari substrat ke oksigen mungkin masih berlangsung. Dalam keadaan normal, membrane ini tidak tembus oleh ion-ion H^+ , OH^- , K^+ dan Cl^- . Jika membrane ini rusak atau diperlakukan sedemikian rupa sehingga ion-ion ini atau ion tertentu lainnya dapat segera menembus membrane, fosforilasi oksidatif tidak akan terjadi. Membran ini terdiri dari 4 kompleks protein (Gambar 3.10), yaitu :

1. Komplek NADH dehidrogenase

Terdiri dari 43 rantai polipeptida yang mempunyai FMN sebagai gugus prostetik. Senyawa ini berfungsi untuk mengkatalis reaksi : $\text{NADH} + \text{H}^+ + \text{FMN} \rightleftharpoons \text{NAD}^+ + \text{FMNH}_2$. Mempunyai pusat besi-sulfur yang mentransfer elektron dr FMNH_2 ke karier berikutnya yaitu Coenzim Q. Kompleks I juga disebut **NADH-coenzyme Q reductase** karena elektron yang terlibat dalam reaksi ini digunakan untuk mereduksi koenzim Q. Penghambat : amytal, rotenone dan piericidin A

2. Kompleks II (Suksinat dehidrogenase)

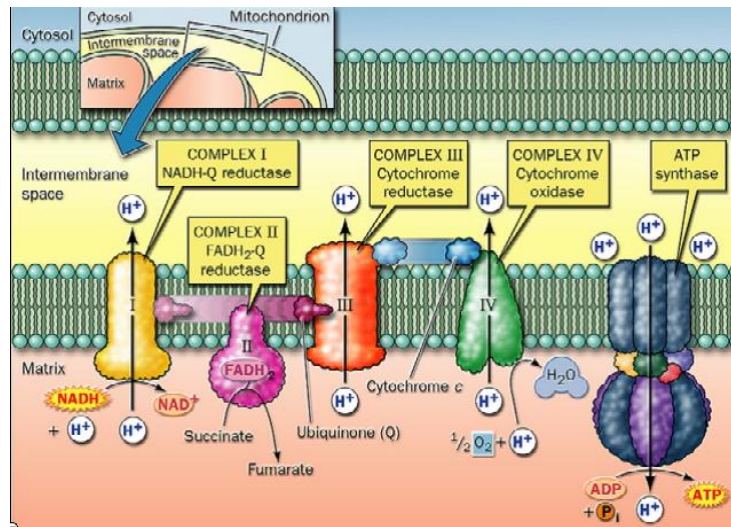
Merupakan titik masuknya FADH_2 yang diproduksi oleh suksinat dehidrogenase. Elektron dari FADH_2 akan didonorkan ke ubiquinon melalui pusat Fe-S sehingga disebut **juga succinate-coenzyme Q reductase**.

3. Kompleks III (sitokrom bc_1)

Merupakan protein kecil dalam sistem transport elektron dan satu-satunya protein yang tidak dalam bentuk kompleks. Terdiri dari berbagai protein karier elektron yaitu: sitokrom b, pusat Fe-S dan sitokrom c_1 . Kompleks ini menerima electron dari kompleks II dan mentranfernya ke sitokrom c sehingga disebut **ubiquinon-sitokrom c reduktase**. Pergerakan elektron dari sitokrom b \rightarrow Fe-S dapat diblok oleh antimycin A.

4. Kompleks IV (sitokrom aa_3 = sitokrom oksidase).

Dikenal sebagai sitokrom oksidase karena mengambil elektron dari sitokrom C dan mentransfernya ke O_2 . Dapat dihambat oleh cyanida, azide dan CO.



Gambar 3.10. Kompleks protein

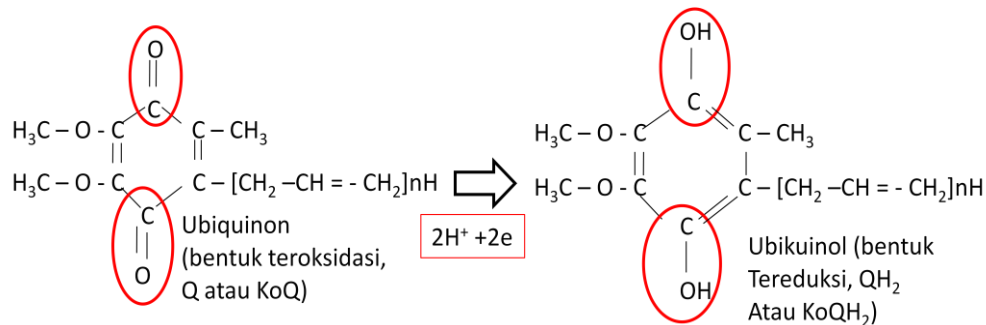
Elektron berenergi tinggi yang dibawa oleh molekul NADH & FADH₂ akan dipindahkan dari satu molekul ke molekul lain secara berantai menuju aseptor utama yaitu oksigen (O₂) sehingga disebut rantai transport elektron. Pemindahan elektron sepanjang rantai melibatkan reaksi oksidasi-reduksi yang disertai dengan pelepasan energi bebas. Energi bebas yang dihasilkan selanjutnya digunakan untuk fosforilasi ADP menjadi ATP, dan proses ini disebut dengan fosforilasi oksidatif. Fosforilasi oksidatif dilakukan melalui kopel dua komponen membran dalam mitokondria yaitu transport elektron dan ATP-ase mitokondria (karena reaksinya berlawanan dengan pembentukan ATP). Jadi, fosforilasi oksidatif merupakan proses konversi molekul FADH dan NADH yang dihasilkan dalam glikolisis dan siklus asam sitrat menjadi energi (ATP).

Rantai transport elektron terdiri dari serangkaian karier elektron yang dihubungkan dengan membran dalam mitokondria. Rantai menerima elektron dari NADH dan FADH₂ dan akhirnya menyumbangkannya ke oksigen membentuk air.

Sebagian besar komponen rantai adalah protein yang gugus prostetiknya dapat mengalami oksidasi dan reduksi. Protein tersebut adalah :

1. NADH dehidrogenase. Protein ini menggunakan dua jenis gugus prostetik (nonprotein) yaitu :

- a. Flavin Mononukleotida (FMN), yang seperti FAD, berasal dari riboplavin (vitamin B₂). Bila FMN menerima 2 elektron dari NADH, maka dia akan tereduksi menjadi FMNH₂ (Gambar 13) dan menyerahkan elektron yang diterimanya kepada Fe-S.
 - b. Kelompokan atom besi dan sulfur yang dikenal sebagai pusat Fe-S. Atom besi pada kelompok ini bertugas menerima elektron dari FMNH₂ dan menyerahkannya kepada ubikuinon.
2. Koenzim Q (ubiquinon) , merupakan senyawa kuinon yang larut dalam lemak dengan rantai samping isoprenoid yang amat panjang (Gambar 3.11).



Gambar 3.11. Ubiquinon. n=jumlah isoprene pada rantai samping. Gugus yang dilingkari berfungsi membawa atom H. Perhatikan adanya perpindahan ikatan ganda pada cincin, bila ubiquinon direduksi menjadi ubiquinol

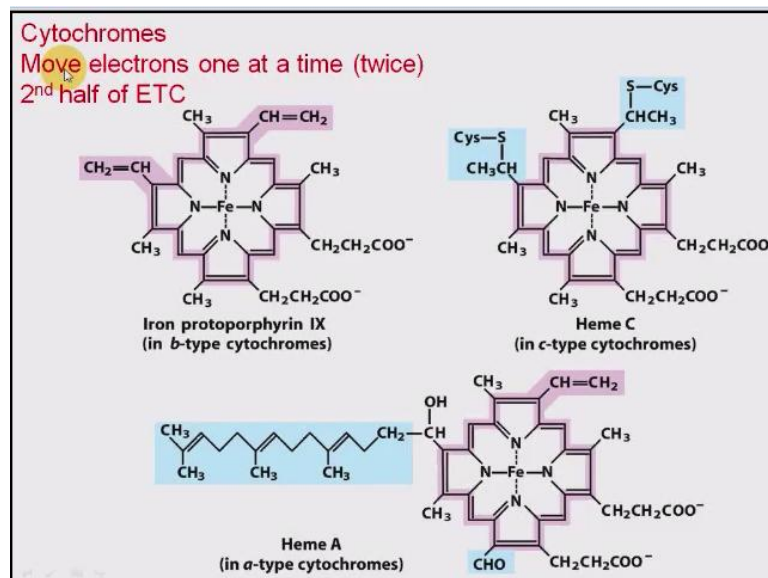
Ubiquinon berfungsi mengumpulkan ekuivalen pereduksi dari NADH dehidrogenase dan flavin pengikat dehidrogenase terutama suksinat dehidrogenase dan asil lemak KoA dehidrogenase pada siklus oksidasi lemak.

3. Sitokrom, menggunakan heme dan pusat Fe-S sebagai karier electron (Gambar 3.12).

Sitokrom adalah protein megandung besi pemindah elektron dan berwarna merah atau coklat, yang bekerja secara berurutan untuk mengangkut elektron dari ubiquinon ke molekul oksigen. Golongan ini merupakan protein heme, dengan besi yang berada pada kompleks forfirin-besi atau heme, yang merupakan gugus prostetik serupa dengan hemoglobin pada sel darah merah. Sitokrom terdiri dari 3 kelas, yaitu sitokrom a, b dan c yang berbeda dalam spektra absorpsi sinarnya. Sitokrom bekerja secara berurutan pada

rantai transport elektron, yaitu dari sitokrom $b \rightarrow c_1 \rightarrow aa_3$. Sitokrom b menerima electron dari ubikuinon dan memindahkannya ke sitokrom c_1 , yang selanjutnya memberikan electron yang diterimanya ke sitokrom c . Setiap sitokrom dalam bentuk feri $[Fe^{3+}]$ menerima satu electron menjadi bentuk fero $[Fe^{2+}]$. Suatu protein besi-sulfur juga ikut berpartisipasi dalam pemindahan electron dari ubikuinon ke sitokrom c . Pembawa electron terakhir adalah sitokrom aa_3 (sitokrom oksidase) yang dapat memberikan electron langsung ke oksigen.

Sitokrom aa_3 berbeda dengan sitokrom lainnya. Protein ini mengandung dua molekul heme A yang terikat kuat dan dua atom tembaga esensial. Setelah sitokrom a menerima electron dari sitokrom c dan tereduksi menjadi bentuk Fe^{2+} , molekul ini memberikan elektronnya kepada sitokrom a_3 . Sitokrom a_3 tereduksi lalu memberikan elektronnya kepada oksigen. Unsur yang berpartisipasi dengan kedua gugus heme di dalam proses ini adalah kedua atom tembaga yang terikat, yang mengalami perubahan redoks cupro-cupri $[Cu(I)-Cu(II)]$ dalam fungsinya. Ini adalah tahap yang kompleks dalam transport elektron, karena keempat electron harus diberikan hampir bersamaan kepada O_2 untuk menghasilkan 2 molekul air (H_2O), dengan mengambil $4 H^+$ dari medium cair.



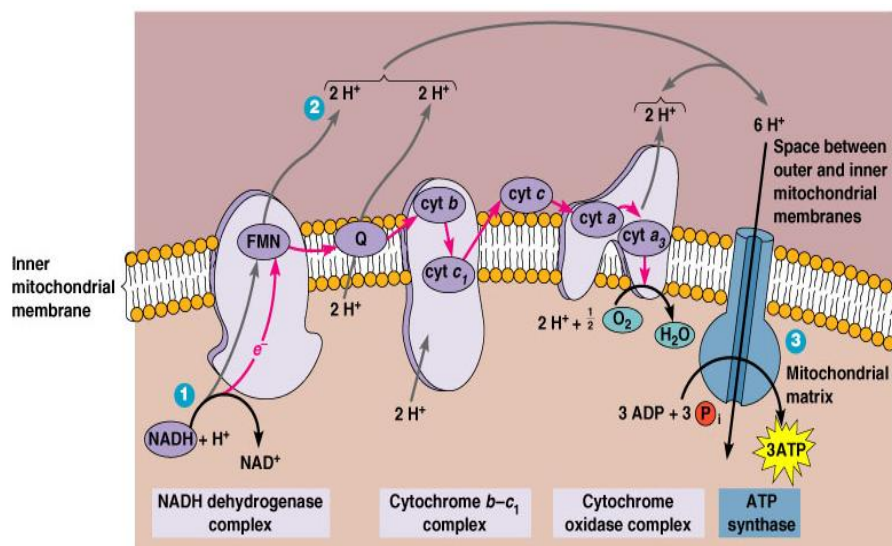
Gambar 3.12. Jenis-jenis sitokrom (sitokrom a,b,c)

Equivalen pereduksi masuk rantai transport elektron pada dua tempat. NAD memberikan elektronnya pada NADH dehidrogenase. Secara berurutan mereka melewati koenzim Q, sitokrom dan akhirnya O_2 . $FADH_2$ merupakan agen pereduksi yang tidak sekuat NADH dan tidak dapat mereduksi karier elektron NADH dehidrogenase. Sebagai gantinya, ia memberikan elektron ke koenzim Q, dan dari sini mereka berjalan sepanjang rantai menuju ke O_2 .

Bila elektron ditranspor sepanjang rantai, proton dipompa dari matriks mitokondria ke ruang antara membran dalam dan luar mitokondria (Gambar 3,13).

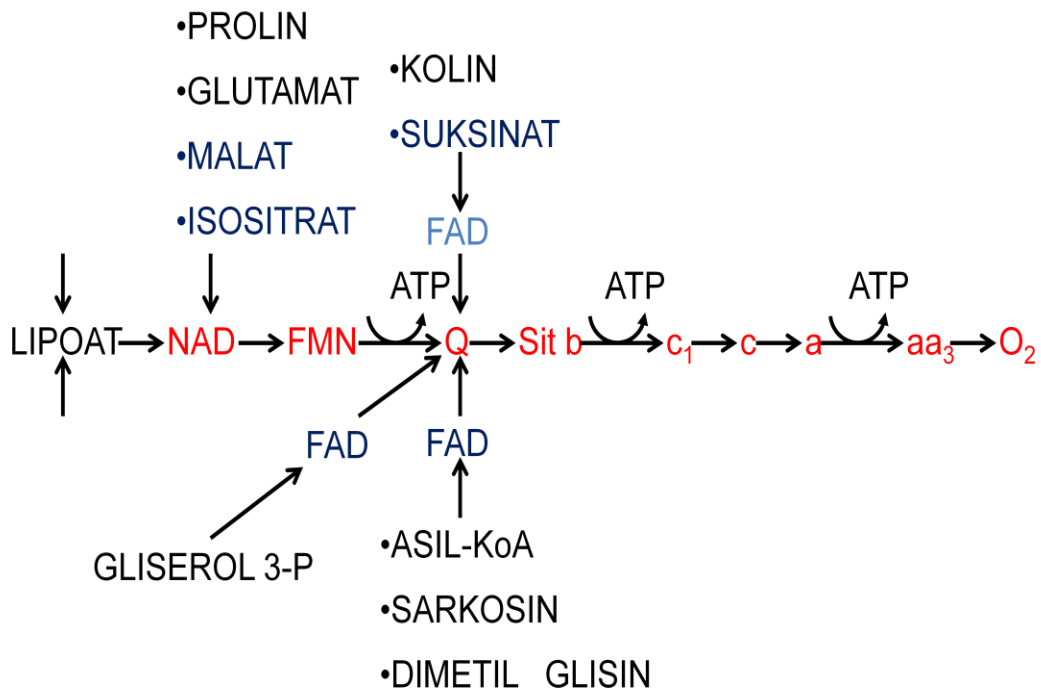
Terdapat tiga komponen pemompa proton pada rantai transport elektron :

1. Kompleks NADH dehidrogenase
2. Kompleks sitokrom bc_1
3. Kompleks sitokrom aa_3 (sitokrom oksidase)



Gambar 3.13. Komponen pemompa proton pada membran mitokondria sebelah dalam
Masing-masing pompa mengeluarkan proton dari mitokondria setiap kali sepasang elektron dipindahkan melewatinya. Karena elektron NADH masuk ke dalam rantai pada NADH dehidrogenase, mereka mengaktifkan ketiga pompa. Elektron $FADH_2$ yang masuk rantai pada koenzim Q, hanya mengaktifkan dua pompa. Aktivitas pompa menimbulkan gradien

proton di sepanjang membran dalam mitokondria. Proton yang masuk kembali ke mitokondria melalui ATP-ase mitokondria menjalankan pembentukan ATP. Pada proses kopel transpor elektron dan sintesis ATP, oksidasi satu NADH menghasilkan 3 ATP (melalui 3 pompa: NADH dehidrogenase, ubiquinon dan sitokrom) dan oksidasi satu FADH₂ menghasilkan 2 ATP (melalui 2 pompa : ubiquinon dan sitokrom). Perhatikan Gambar 3.14.



Gambar 3.14. Ringkasan rantai transfort elektron

Tabel 3.1. Penghasilan posfat berenergi tinggi dalam proses katabolisme glukosa

Lintasan	Reaksi yang dikatalisis oleh	Metode Penghasilan ATP	Jumlah ATP yang Terbentuk per Mol Glukosa
Glikolisis	Gliseraldehid 3-fosfat dehidrogenase	Oksidasi 2 NADH pada rantai respirasi	6
	Fosfoglisarat kinase	Fosforilasi pada tingkat substrat	2
	Piruvat kinase	Fosforilasi pada tingkat substrat	2
		Total	10
Konsumsi ATP yang dikatalisis oleh heksokinase dan fosfofruktokinase			-2
			Netto 8
Siklus Asam Sitrat	Piruvat dehidrogenase	Oksidasi 2 NADH pada rantai respirasi	6
	Isositrat dehidrogenase	Oksidasi 2 NADH pada rantai respirasi	6
	α -Ketoglutarat dehidrogenase	Oksidasi 2 NADH pada rantai respirasi	6
	Suksinat tiokinase	Fosforilasi pada tingkat substrat	2
	Suksinat dehidrogenase	Oksidasi 2 NADH pada rantai respirasi	4
	Malat dehidrogenase	Oksidasi 2 NADH pada rantai respirasi	6
			Netto 30
Total per mol glukosa dalam keadaan aerob			38
Total per mol glukosa dalam keadaan anaerob			2

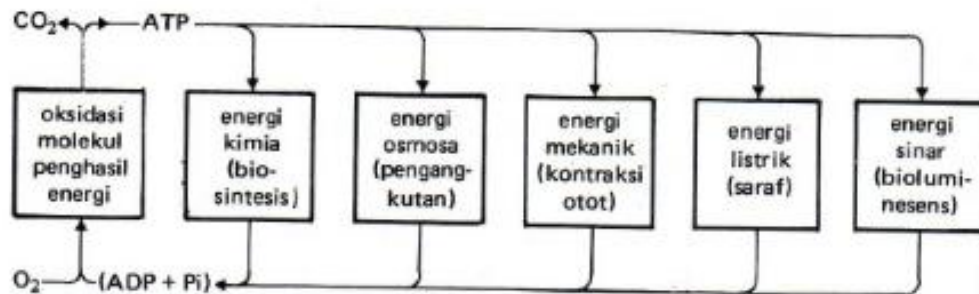
Sumber : *Biokimia Harper*

Tabel 3.2. Efisiensi energy dari beberapa makanan

Nutrisi	Mol. ATP/mol.zat-zat makanan	Mol. ATP/100g zat-zat makanan	Martabat pati
Glukosa	38	21,2	4
Asam propionate	17	22,9	3
Asam asetat	10	16,7	5
Asam butirrat	25	28,4	2
Asam glutamate (asam amino)	23	15,6	6
Tripalmitat (lemak)	408	50,6	1

BAB IV TRANSFORMASI ENERGI OLEH SEL

Peranan ATP sebagai sumber energi untuk metabolisme di dalam sel berlangsung dengan suatu mekanisme mendaur. ATP berperan sebagai alat angkut energi kimia dalam reaksi katabolisme ke berbagai proses reaksi dalam sel yang membutuhkan energi seperti proses biosintesis, proses pengangkutan, proses kontraksi otot, proses pengaliran listrik dalam sistem syaraf, dan proses pemancaran sinar (bioluminesensi) yang terjadi pada organisme tertentu, seperti kunang kunang. ATP terbentuk dari ADP dan Pi dengan suatu reaksi fosforilasi yang dirangkaikan dengan proses oksidasi molekul penghasil energi, Selanjutnya ATP yang terbentuk ini dialirkan ke proses reaksi yang membutuhkan energi dan dihidrolisis menjadi ADP dan fosfat anorganik (Pi). Demikian seterusnya sehingga terjadilah suatu mekanisme daur ATP-ADP secara kontinu dan berkeselimbangan (Gambar 4.1). Dalam hal ini gugus fosfat ujung pada molekul ATP secara kontinu dipindahkan ke molekul penerima gugus fosfat dan secara kontinu pula diganti oleh gugus fosfat lainnya selama katabolisme.



Gambar 4.1. Daur ATP secara umum.

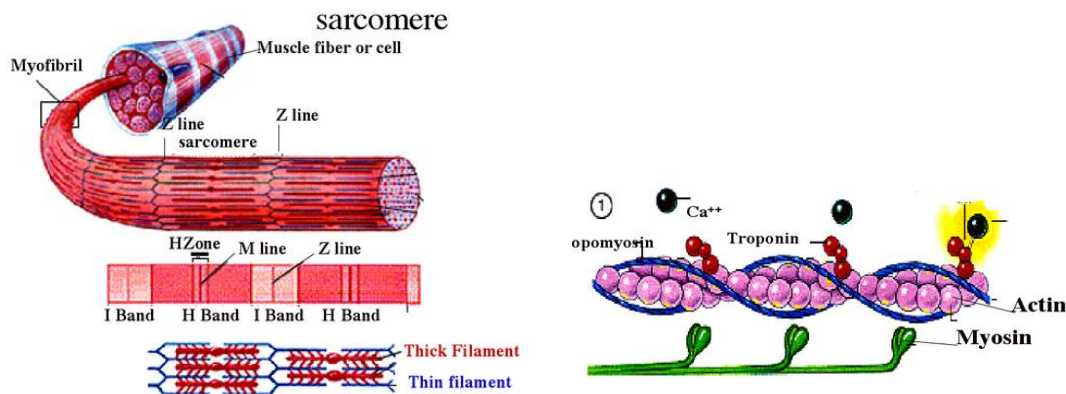
ATP untuk kontraksi otot

Dalam sistem kontraktile sel otot kerangka terdapat 2 jenis filamen utama, yaitu :

1. **Filamen tebal**, terdiri dari serangkaian molekul **miosin** berbentuk batang yang tersusun secara paralel. Tiap-tiap molekul miosin memiliki kepala dengan ukuran besar, yang sebenarnya merupakan enzim yang berfungsi untuk menghidrolisis ATP.

2. **Filamen tipis**, terdiri dari 2 untaian serabut **aktin** yang saling membelit terhadap sesamanya. Selama kontraksi otot, filamen tipis menyebabkan terjadinya pemendekan keseluruhan serabut otot.

Pada serabut otot, filamen tebal dan tipis secara teratur disusun sejajar, saling terjalin dalam suatu unit berulang yang disebut sarkomer.



Gambar 4.2. Serabut otot

Hidrolisis ATP terjadi bersamaan dengan berlangsungnya persinggungan dan pelepasan berulang-ulang dengan filamen tipis sehingga terbentuk tenaga meluncur yang menyebabkan filamen tebal bergerak di sepanjang filamen tipis menuju ujung sarkomer.

Kontraksi dan relaksasi otot rangka diatur oleh konsentrasi Ca^{2+} di dalam sitosol. Pada saat saraf penggerak memberikan rangsangan terhadap serabut otot, Ca^{2+} dibebaskan dari tubul membran yang memanjang pada sel otot. Ca^{2+} yang dibebaskan berikatan dengan suatu protein kompleks pengatur, yaitu troponin, yang terletak pada interval tertentu disepanjang filamen tipis. Troponin berfungsi sebagai pelatuk. Molekul ini mengalami perubahan bentuk yang menimbulkan aktivitas ATP-ase pada kepala miosin, sehingga terjadi kontraksi. Selama Ca^{2+} bebas tersedia di dalam sitosol otot, troponin akan tetap aktif.

Relaksasi terjadi, jika impuls saraf berhenti, Ca^{2+} diangkut dari sarkoplasma ke dalam sisterne pada sarkoplasmik retikulum melalui aktivitas pompa Ca^{2+} ATP-ase pada membran. Jadi, energi ATP diperlukan, bukan hanya bagi kontraksi otot, tetapi juga bagi proses relaksasi.

DAFTAR PUSTAKA

- Glikolisis dan Respirasi Sel. <http://bima.ipb.ac.id>. Dikunjungi tgl 13 Januari 2009.
- Lehninger, A. L. 1990. Dasar-dasar Biokimia jlid 2. Penerbit Erlangga, jakarta
- Murray, R. K., Daryl K. Graner, Peter A. Mayes and Victor W. Rodwell. 2000. *Biokimia Harper*. Edisi 25. Penerbit buku kedokteran EGC
- Wirahadikusumah, M. 1985. Metabolisme Energi Karbohidrat dan Lipid. Penerbit ITB Bandung
- Tommy Irianto. Metabolisme. <http://webcache.googleusercontent.com> . Dikunjungi tgl 9-1-2012