

Bioenergi, metabolisme,
Pernafasan Aerobik, Anaerobik
dan fotosintesis

Bioenergi

- Makromolekul dari semua jenis dirakit dari bahan mentah, produk limbah diproduksi dan diekskresikan, instruksi genetik mengalir dari nukleus ke sitoplasma, vesikel digerakkan di sepanjang jalur sekretori, ion dipompa melintasi membran sel, dan sebagainya. Untuk mempertahankan aktivitas tingkat tinggi seperti itu, sel harus memperoleh dan mengeluarkan energi. Studi tentang berbagai jenis transformasi energi yang terjadi pada organisme hidup disebut sebagai bioenergetika

The Laws of Thermodynamics and the Concept of Entropy

- Energi diartikan sebagai kemampuan untuk melakukan pekerjaan, yaitu kemampuan untuk mengubah atau menggerakkan sesuatu.
- Termodinamika adalah studi tentang perubahan energi yang menyertai peristiwa di alam semesta
- **Hukum Pertama Termodinamika**, Hukum pertama termodinamika adalah hukum kekekalan energi. Ini menyatakan bahwa energi tidak dapat diciptakan atau dihancurkan. Namun, energi dapat diubah (ditransduksi) dari satu bentuk ke bentuk lainnya

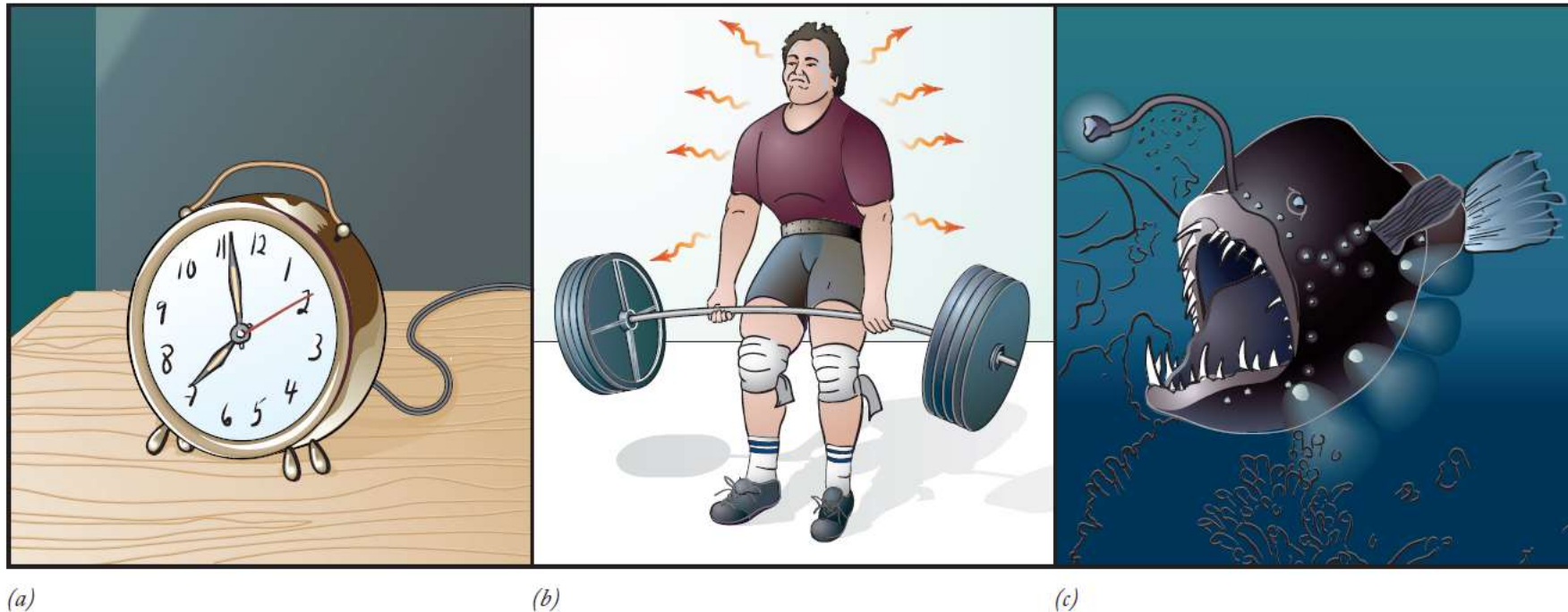


FIGURE 3.1 Examples of energy transduction. (a) Conversion of electrical energy to mechanical energy, (b) conversion of chemical energy to mechanical and thermal energy, (c) conversion of chemical energy to light energy.

- Sel juga mampu melakukan transduksi energi, energi kimia yang disimpan dalam molekul biologis tertentu, seperti ATP, diubah menjadi energi mekanik ketika organel dipindahkan dari satu tempat ke tempat lain di dalam sel, menjadi energi listrik saat ion mengalir melintasi membran, atau ke energi panas saat panas dilepaskan selama kontraksi otot
- Transduksi energi terpenting dalam dunia biologi adalah pengubahan sinar matahari menjadi energi kimia — proses fotosintesis — yang menyediakan bahan bakar yang secara langsung atau tidak langsung menggerakkan aktivitas hampir semua bentuk kehidupan
- Sejumlah hewan, termasuk kunang-kunang dan ikan bercahaya, mampu mengubah energi kimiawi kembali menjadi cahaya
- Untuk membahas transformasi energi yang melibatkan materi, kita perlu membagi alam semesta menjadi dua bagian: sistem yang dipelajari dan sisa alam semesta, yang akan kita sebut sebagai lingkungan.
- Suatu sistem dapat didefinisikan dengan berbagai cara: bisa berupa ruang tertentu di alam semesta atau sejumlah materi. Misalnya, sistemnya mungkin sel hidup.
- Perubahan energi sistem yang terjadi selama suatu peristiwa dimanifestasikan dalam dua cara — sebagai perubahan dalam kandungan panas sistem dan dalam kinerja kerja. Meskipun sistem dapat kehilangan atau memperoleh energi, hukum pertama termodinamika menunjukkan bahwa kerugian atau keuntungan harus diimbangi dengan keuntungan atau kerugian yang sesuai di sekitarnya, sehingga jumlah di alam semesta secara keseluruhan tetap konstan

- **Hukum Kedua Termodinamika**, Hukum kedua termodinamika mengungkapkan konsep bahwa peristiwa di alam semesta memiliki arah; **mereka cenderung melanjutkan "menurun" dari keadaan energi yang lebih tinggi ke keadaan energi yang lebih rendah**. Jadi, dalam setiap transformasi energi, terjadi penurunan ketersediaan energi untuk melakukan pekerjaan tambahan. Batuan jatuh dari tebing ke tanah di bawahnya, dan begitu berada di dasar, kemampuan mereka untuk melakukan pekerjaan tambahan berkurang; kecil kemungkinannya mereka akan mengangkat diri kembali ke puncak tebing.
- Peristiwa semacam itu dikatakan spontan, sebuah istilah yang menunjukkan bahwa peristiwa tersebut menguntungkan secara termodinamika dan dapat terjadi tanpa masukan energi eksternal.
- Konsep hukum kedua termodinamika awalnya diformulasikan untuk mesin kalor, dan hukum tersebut membawa serta gagasan bahwa secara termodinamika tidak mungkin untuk membangun mesin gerak abadi.

METABOLISM

- Metabolisme adalah kumpulan reaksi biokimia yang terjadi di dalam sel, yang mencakup konversi molekuler yang sangat beragam. Sebagian besar reaksi ini dapat dikelompokkan ke dalam jalur metabolisme yang berisi urutan reaksi kimia di mana setiap reaksi dikatalisis oleh enzim tertentu, dan produk dari satu reaksi adalah substrat untuk reaksi berikutnya.
- Enzim-enzim yang membentuk jalur metabolisme biasanya terbatas pada wilayah sel tertentu, seperti mitokondria atau sitosol. Semakin banyak bukti yang menunjukkan bahwa enzim dari jalur metabolisme sering secara fisik terkait satu sama lain, suatu fitur yang memungkinkan produk dari satu enzim untuk dikirim langsung sebagai substrat ke situs aktif enzim berikutnya dalam urutan reaksi.
- Senyawa yang terbentuk di setiap langkah di sepanjang jalur adalah perantara metabolik (atau metabolit) yang pada akhirnya mengarah pada pembentukan produk akhir.
- Produk akhir adalah molekul dengan peran tertentu di dalam sel, seperti asam amino yang dapat dimasukkan ke dalam polipeptida, atau gula yang dapat dikonsumsi untuk kandungan energinya. Jalur metabolisme sel saling berhubungan di berbagai titik sehingga senyawa yang dihasilkan oleh satu jalur dapat diangkut ke beberapa arah tergantung pada kebutuhan sel pada saat itu.

An Overview of Metabolism

- Jalur metabolisme dapat dibagi menjadi dua jenis besar. Jalur katabolik mengarah pada pembongkaran molekul kompleks untuk membentuk produk yang lebih sederhana. Jalur katabolik memiliki dua fungsi: menyediakan bahan mentah yang darinya molekul lain dapat disintesis, dan menyediakan energi kimia yang dibutuhkan untuk banyak aktivitas sel.
- Jalur anabolik mengarah pada sintesis senyawa yang lebih kompleks dari bahan awal yang lebih sederhana. Jalur anabolik membutuhkan energi dan memanfaatkan energi kimia yang dilepaskan oleh jalur katabolik eksergonik

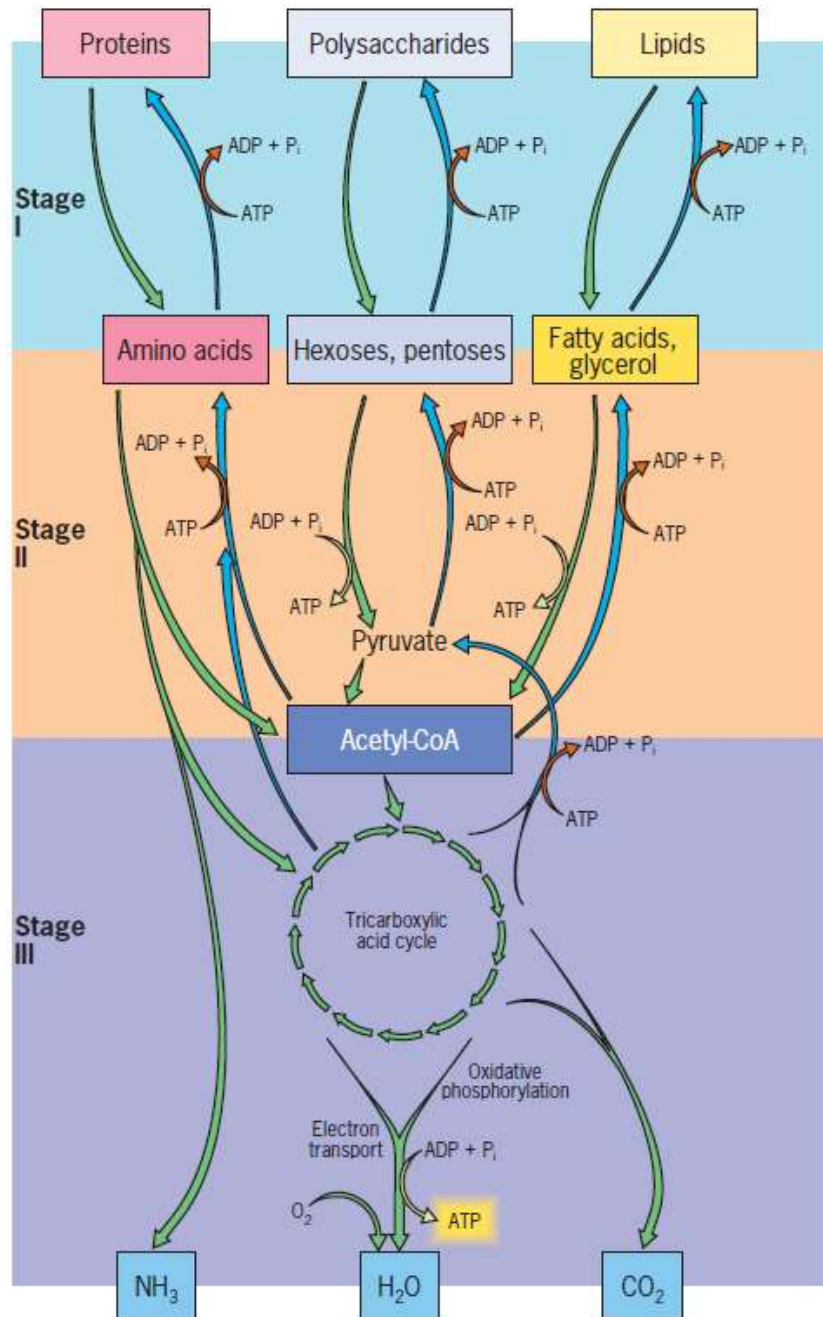
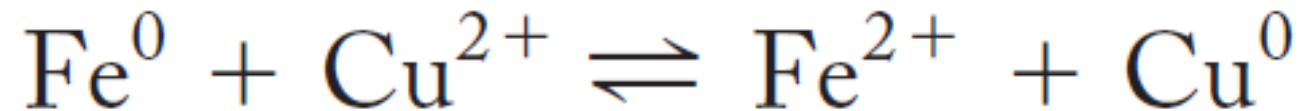


FIGURE 3.22 Three stages of metabolism. The catabolic pathways (green arrows downward) converge to form common metabolites and lead to ATP synthesis in stage III. The anabolic pathways (blue arrows upward) start from a few precursors in stage III and utilize ATP to synthesize a large variety of cellular materials. Metabolic pathways for nucleic acids are more complex and are not shown here. (FROM A. L. LEHNINGER, BIOCHEMISTRY, 2D ED., 1975. WORTH PUBLISHERS, NEW YORK.)

Oxidation and Reduction: A Matter of Electrons

- Jalur katabolik dan anabolik mencakup reaksi kunci di mana elektron ditransfer dari satu reaktan ke reaktan lainnya. Reaksi yang melibatkan perubahan keadaan elektronik dari reaktan disebut reaksi oksidasi-reduksi (atau redoks). Perubahan jenis ini melibatkan keuntungan atau kerugian elektron.
- When an atom loses one or more electrons, it is said to be *oxidized*
- When an atom gains one or more electrons, it is said to be *reduced*.



- Zat yang teroksidasi selama reaksi redoks, yaitu zat yang kehilangan elektron, disebut zat pereduksi, dan zat yang tereduksi, yaitu zat yang memperoleh elektron, disebut zat pengoksidasi.

OXIDATIVE METABOLISM IN THE MITOCHONDRION

- Tahap awal dalam oksidasi karbohidrat. Dimulai dengan glukosa, langkah pertama proses oksidasi dilakukan oleh enzim glikolisis yang terletak di dalam sitosol.

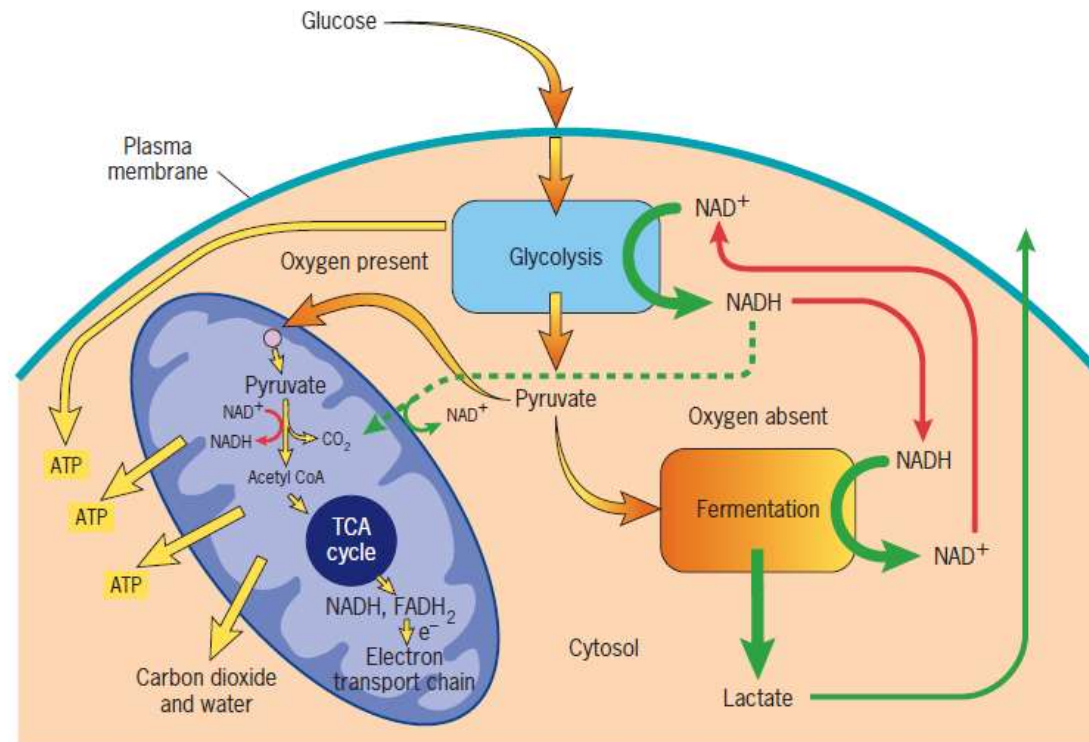
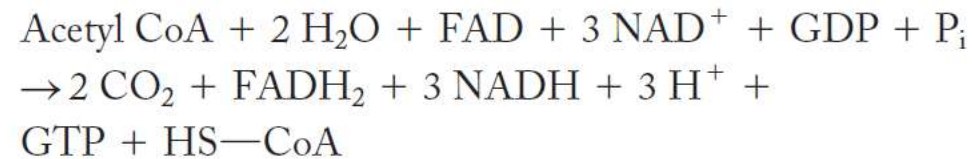


FIGURE 5.5 An overview of carbohydrate metabolism in eukaryotic cells. The reactions of glycolysis generate pyruvate and NADH in the cytosol. In the absence of O₂, the pyruvate is reduced by NADH to lactate (or another product of fermentation, such as ethanol in yeast; see Figure 3.29 for details). The NAD⁺ formed in the reaction is reutilized in the continuation of glycolysis. In the presence of O₂, the pyruvate moves into the matrix (facilitated by a membrane transporter), where it is decarboxylated and linked to coenzyme A (CoA), a reaction that generates NADH. The NADH produced during glycolysis donates its high-energy electrons to a compound that crosses the inner mito-

chondrial membrane (as shown in Figure 5.9). The acetyl CoA passes through the TCA cycle (as shown in Figure 5.7), which generates NADH and FADH₂. The electrons in these various NADH and FADH₂ molecules are passed along the electron-transport chain, which is made up of carriers that are embedded in the inner mitochondrial membrane, to molecular oxygen (O₂). The energy released during electron transport is used in the formation of ATP by a process discussed at length later in the chapter. If all of the energy from electron transport were to be utilized in ATP formation, approximately 36 ATPs could be generated from a single molecule of glucose.

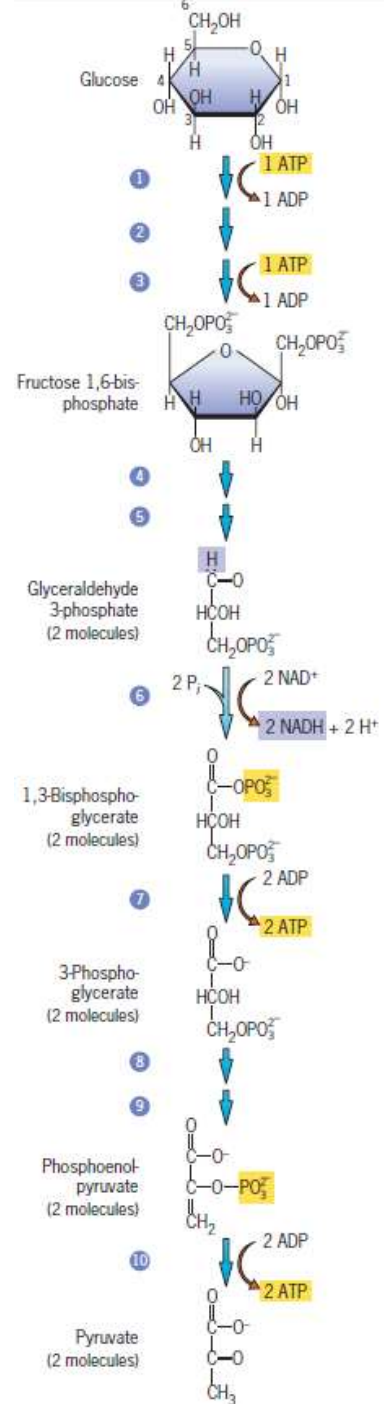
The Tricarboxylic Acid (TCA) Cycle

- siklus asam trikarboksilat (TCA), di mana substrat teroksidasi dan energinya disimpan
- Langkah pertama dalam siklus TCA adalah kondensasi gugus asetil dua karbon dengan oksaloasetat empat karbon untuk membentuk molekul sitrat enam karbon (langkah 12).
- Selama siklus, molekul sitrat berkurang panjang rantai, satu karbon pada satu waktu, meregenerasi molekul oksaloasetat empat karbon, yang dapat mengembun dengan asetil CoA lain. Ini adalah dua karbon yang dihilangkan selama siklus TCA (yang tidak sama dengan yang dibawa dengan gugus asetil) yang sepenuhnya teroksidasi menjadi karbon dioksida.
- Selama siklus TCA, empat reaksi terjadi di mana sepasang elektron dipindahkan dari substrat ke koenzim penerima elektron. tiga reaksi mereduksi NAD menjadi NADH, dan satu reaksi mereduksi FAD menjadi FADH₂.



- Siklus TCA adalah jalur metabolisme yang sangat penting. Jika posisi siklus TCA dalam metabolisme sel secara keseluruhan dipertimbangkan

An overview of glycolysis showing some of the key steps



Glucose is phosphorylated at the expense of one ATP, rearranged structurally to form fructose phosphate, and then phosphorylated again at the expense of a second ATP. The two phosphate groups are situated at the two ends (C1, C6) of the fructose chain.

The six-carbon bisphosphate is split into two three-carbon monophosphates.

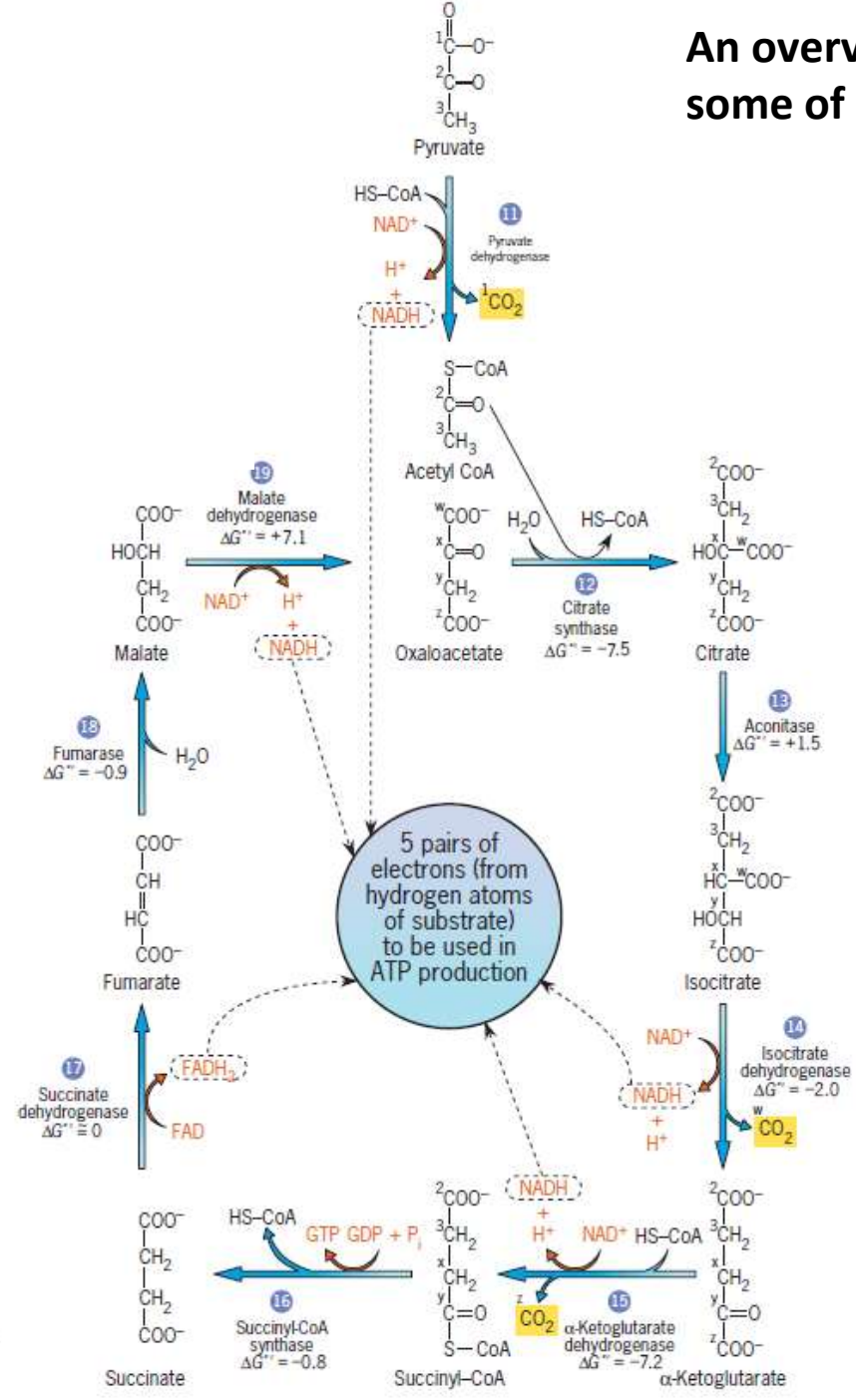
The three-carbon aldehyde is oxidized to an acid as the electrons removed from the substrate are used to reduce the coenzyme NAD⁺ to NADH. In addition, the C1 acid is phosphorylated to form an acyl phosphate, which has a high phosphate group-transfer potential (denoted by the yellow shading).

The phosphate group from C1 is transferred to ADP forming ATP by substrate-level phosphorylation. Two ATPs are formed per glucose oxidized.

These reactions result in the rearrangement and dehydration of the substrate to form an enol phosphate at the C2 position that has a high phosphate group-transfer potential.

The phosphate group is transferred to ADP forming ATP by substrate-level phosphorylation, generating a ketone at the C2 position. Two ATPs are formed per glucose oxidized.

NET REACTION:
Glucose + 2 NAD⁺ + 2 ADP + 2 P_i → 2 Pyruvate + 2 ATP + 2 NADH + 2 H⁺ + 2 H₂O



The Importance of Reduced Coenzymes in the Formation of ATP

- siklus TCA bahwa produk utama jalur adalah koenzim tereduksi FADH_2 dan NADH , yang mengandung elektron berenergi tinggi yang dihilangkan dari berbagai substrat saat dioksidasi. NADH juga merupakan salah satu produk glikolisis (bersama dengan piruvat). Mitokondria tidak dapat mengimpor NADH yang terbentuk di sitosol selama glikolisis. Sebaliknya, elektron NADH digunakan untuk mengurangi metabolit dengan berat molekul rendah yang dapat (1) memasuki mitokondria (dengan jalur disebut shuttle malate-aspartate) dan mereduksi NAD^+ menjadi NADH , atau 2) mentransfer elektronnya ke FAD (dengan jalur yang disebut shuttle gliserol fosfat untuk menghasilkan FADH_2). Kedua mekanisme memungkinkan elektron dari sitosol NADH untuk dimasukkan ke dalam rantai transpor elektron mitokondria dan digunakan untuk pembentukan ATP.
- Sekarang kita telah memperhitungkan pembentukan NADH dan FADH_2 oleh glikolisis dan siklus TCA, kita dapat beralih ke langkah-langkah yang memanfaatkan koenzim tereduksi ini untuk menghasilkan ATP. Keseluruhan proses dapat dibagi menjadi dua langkah, yang dapat diringkas sebagai berikut:
- Langkah 1. Elektron berenergi tinggi diteruskan dari FADH_2 atau NADH ke rangkaian pembawa elektron pertama yang menyusun rantai transpor elektron, yang terletak di membran mitokondria bagian dalam. Elektron melewati rantai transpor elektron dalam reaksi pelepasan energi. Reaksi ini digabungkan dengan perubahan konformasi yang membutuhkan energi pada pembawa elektron yang menggerakkan proton keluar melintasi membran mitokondria bagian dalam. Akibatnya, energi yang dilepaskan selama transpor elektron disimpan dalam bentuk gradien elektrokimia proton melintasi membran. Akhirnya, elektron berenergi rendah ditransfer ke akseptor elektron terminal, yaitu molekul oksigen (O_2), yang direduksi menjadi air.
- Langkah 2. Gerakan terkontrol proton kembali melintasi membran melalui enzim sintesis ATP menyediakan energi yang dibutuhkan untuk memfosforilasi ADP menjadi ATP.

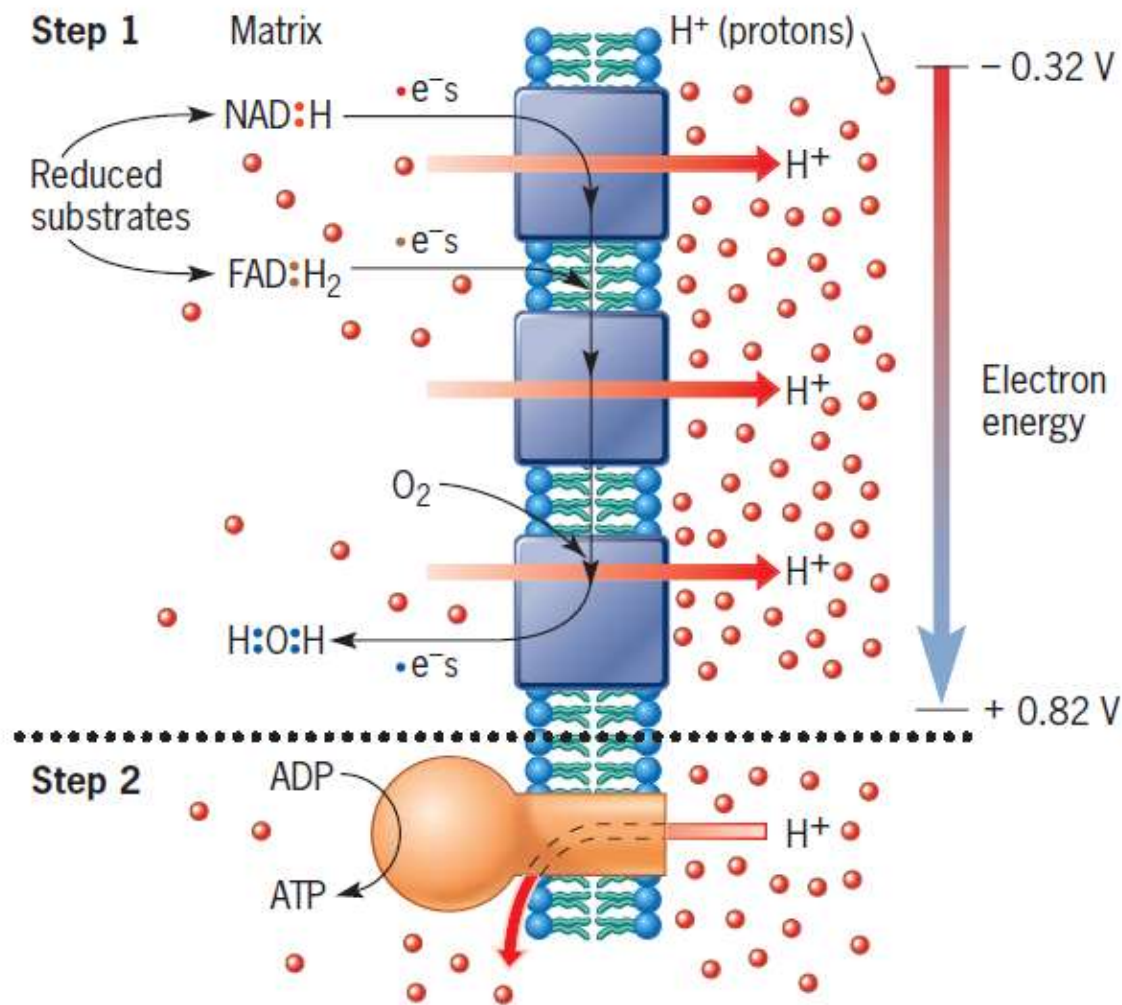
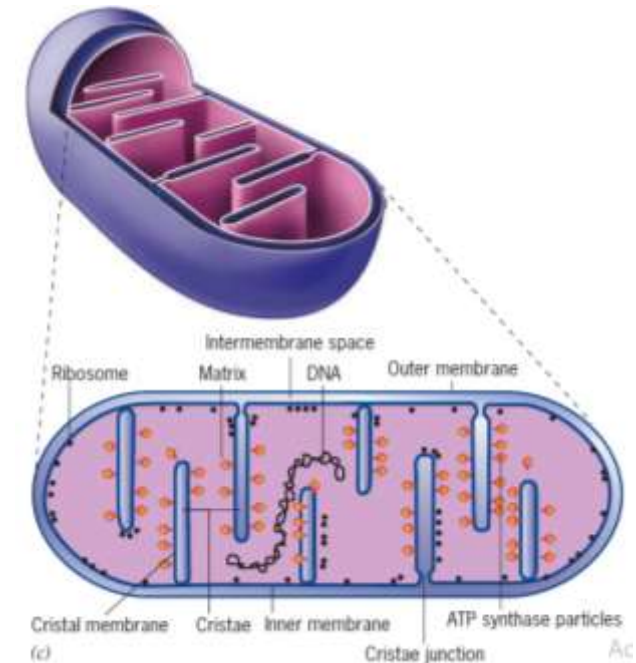
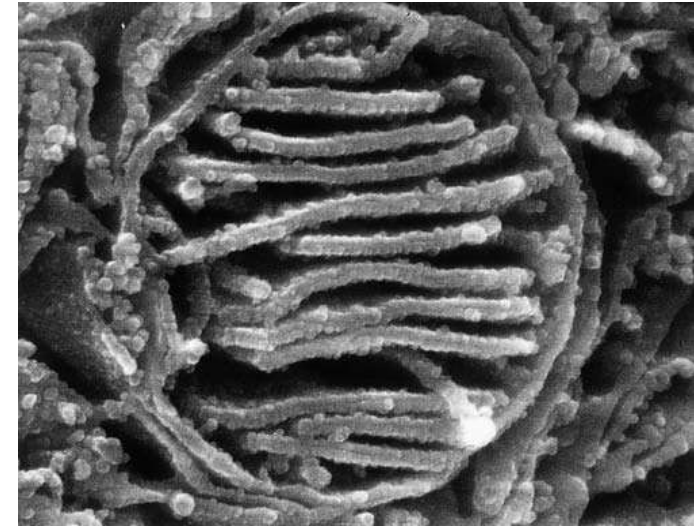


FIGURE 5.10 A summary of the process of oxidative phosphorylation.

Setiap pasang elektron yang ditransfer dari NADH ke oksigen melalui rantai transpor elektron melepaskan energi yang cukup untuk mendorong pembentukan sekitar tiga molekul ATP. Setiap pasangan yang disumbangkan oleh FADH₂ melepaskan energi yang cukup untuk pembentukan sekitar dua molekul ATP. Jika seseorang menjumlahkan semua ATP yang terbentuk dari satu molekul glukosa yang sepenuhnya dikatabolisme melalui glikolisis dan siklus TCA, perolehan bersihnya adalah sekitar 36 ATP (yang mencakup GTP yang dibentuk oleh setiap putaran siklus TCA, langkah 16, slide 12). Jumlah ATP sebenarnya yang terbentuk per molekul glukosa yang teroksidasi bergantung pada aktivitas khusus di mana sel terlibat. Kepentingan relatif glikolisis versus siklus TCA, yaitu metabolisme oksidatif anaerobik versus aerobik, dalam fungsi otot rangka manusia dibahas dalam Perspektif Manusia yang menyertai

THE ROLE OF MITOCHONDRIA IN THE FORMATION OF ATP

- Mitokondria sering disebut sebagai miniatur pembangkit listrik. Seperti pembangkit listrik, mitokondria mengekstraksi energi dari bahan organik dan menyimpannya, sementara dalam bentuk energi listrik. Lebih khusus lagi, energi yang diekstraksi dari substrat digunakan untuk menghasilkan gradien ionik melintasi membran mitokondria bagian dalam. Gradien ionik melintasi membran mewakili suatu bentuk energi yang dapat digunakan untuk melakukan pekerjaan
- Mitokondria memanfaatkan gradien ionik melintasi membran bagian dalam untuk mendorong berbagai aktivitas yang membutuhkan energi, terutama sintesis ATP. Ketika pembentukan ATP didorong oleh energi yang dilepaskan dari elektron yang dihilangkan selama oksidasi substrat, prosesnya disebut fosforilasi oksidatif.
- Fosforilasi oksidatif dapat dikontraskan dengan fosforilasi tingkat substrat, di mana ATP dibentuk secara langsung melalui transfer gugus fosfat dari molekul substrat ke ADP. Menurut satu perkiraan, fosforilasi oksidatif menyumbang produksi lebih dari 2×10^6 molecules (>160 kg) ATP dalam tubuh kita per hari..



Oxidation—Reduction Potentials

- Jika seseorang membandingkan berbagai zat pengoksidasi, mereka dapat diberi peringkat dalam sebuah seri sesuai dengan afinitasnya terhadap elektron: semakin besar afinitasnya, semakin kuat agen pengoksidasi. Agen pereduksi juga dapat diberi peringkat sesuai dengan afinitasnya terhadap elektron: semakin rendah afinitasnya (semakin mudah elektron dilepaskan), semakin kuat agen pereduksi.
- Untuk memasukkannya ke dalam istilah yang dapat dihitung, zat pereduksi diberi peringkat menurut potensial transfer elektron; zat yang memiliki potensi transfer elektron tinggi, seperti NADH, adalah agen pereduksi kuat, sedangkan zat dengan potensi transfer elektron rendah, seperti H_2O , adalah agen pereduksi lemah. Agen pengoksidasi dan pereduksi terjadi sebagai pasangan, seperti NAD dan NADH, yang berbeda dalam jumlah elektronnya.
- Karena pergerakan elektron menghasilkan pemisahan muatan, afinitas zat terhadap elektron dapat diukur dengan instrumen yang mendeteksi tegangan.
- Apa yang diukur untuk pasangan tertentu adalah potensi oksidasi-reduksi (atau potensi redoks) relatif terhadap potensi beberapa pasangan standar

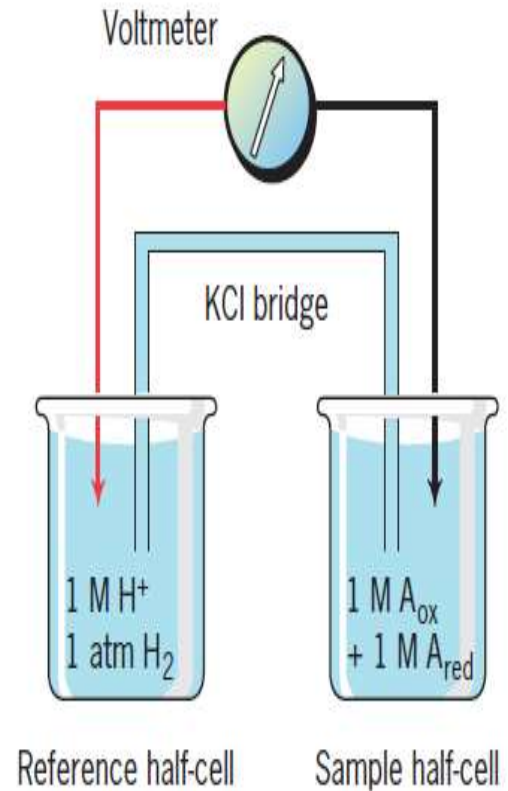


FIGURE 5.11 Measuring the standard oxidation–reduction (redox) potential. The sample half-cell contains the oxidized and reduced mem-

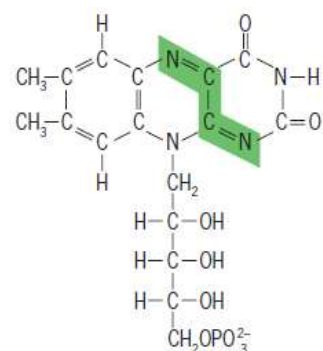
TABLE 5.1 Standard Redox Potentials of Selected Half-Reactions

Electrode equation	$E'_0(\text{V})$
Succinate + $\text{CO}_2 + 2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ α -ketoglutarate + H_2O	-0.670
Acetate + $2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ acetaldehyde	-0.580
$2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons \text{H}_2$	-0.421
α -Ketoglutarate + $\text{CO}_2 + 2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ isocitrate	-0.380
Cystine + $2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons 2$ cysteine	-0.340
$\text{NAD}^+ + 2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons \text{NADH} + \text{H}^+$	-0.320
$\text{NADP}^+ + 2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons \text{NADPH} + \text{H}^+$	-0.324
Acetaldehyde + $2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ ethanol	-0.197
Pyruvate + $2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ lactate	-0.185
Oxaloacetate + $2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ malate	-0.166
$\text{FAD} + 2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons \text{FADH}_2$ (in flavoproteins)	+0.031
Fumarate + $2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ succinate	+0.031
Ubiquinone + $2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons$ ubiquinol	+0.045
2 cytochrome $b_{(\text{ox})} + 2 e^- \rightleftharpoons 2$ cytochrome $b_{(\text{red})}$	+0.070
2 cytochrome $c_{(\text{ox})} + 2 e^- \rightleftharpoons 2$ cytochrome $c_{(\text{red})}$	+0.254
2 cytochrome $a_{3(\text{ox})} + 2 e^- \rightleftharpoons 2$ cytochrome $a_{3(\text{red})}$	+0.385
$\frac{1}{2} \text{O}_2 + 2 \text{H}^+ + 2 e^- \rightleftharpoons \text{H}_2\text{O}$	+0.816

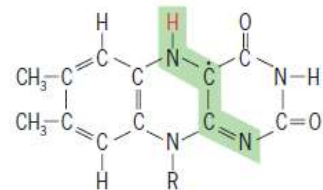
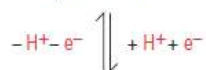
Electron Transport

Types of Electron Carriers

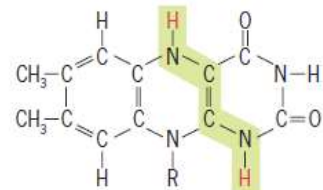
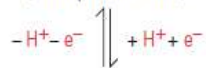
- Flavoprotein, terdiri dari polipeptida yang terikat erat ke salah satu dari dua kelompok prostetik terkait, baik flavin adenine dinucleotide (FAD) atau flavin mononucleotide (FMN). Kelompok prostetik flavoprotein berasal dari riboflavin (vitamin B2), dan masing-masing mampu menerima dan menyumbangkan dua proton dan dua elektron. Flavoprotein utama dari mitokondria adalah NADH dehidrogenase dari rantai transpor elektron dan dehidrogenase suksinat dari siklus TCA.
- Cytochromes are proteins that contain heme prosthetic groups. The iron atom of a heme undergoes reversible transition between the Fe³ and Fe² oxidation states as a result of the acceptance and loss of a single electron. Ada tiga jenis sitokrom yang berbeda — a, b, dan c - hadir dalam rantai transpor elektron, yang berbeda satu sama lain melalui substitusi dalam gugus heme
- Tiga atom tembaga, semuanya terletak di dalam kompleks protein tunggal membran mitokondria bagian dalam menerima dan menyumbangkan satu elektron saat mereka bergantian antara keadaan Cu²⁺ dan Cu¹⁺
- Ubiquinone (UQ, atau koenzim Q) adalah molekul yang larut dalam lemak yang mengandung rantai hidrofobik panjang yang terdiri dari unit isoprenoid lima karbon
- Protein besi-belerang adalah protein yang mengandung besi di mana atom besi tidak terletak di dalam gugus heme melainkan terkait dengan ion sulfida anorganik sebagai bagian dari pusat besi-belerang. Pusat yang paling umum mengandung dua atau empat atom besi dan belerang — diberi nama [2Fe-2S] dan [4Fe-4S] — ditautkan ke protein pada residu sistein



Oxidized form of FMN (quinone state)

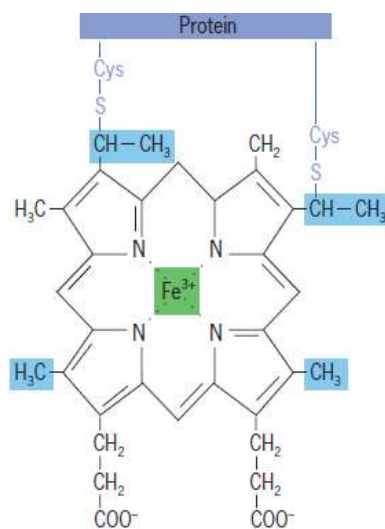


Intermediate free radical (semiquinone state)

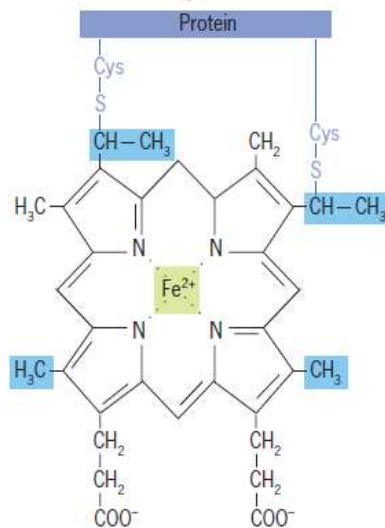
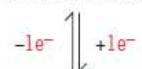


Reduced form of FMN (hydroquinone state)

(a)

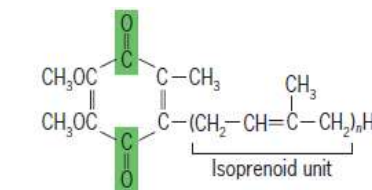


Oxidized form of heme

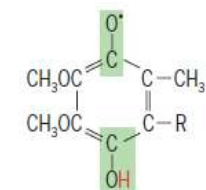
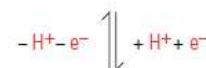


Reduced form of heme

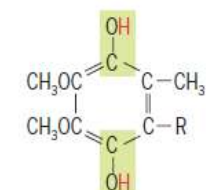
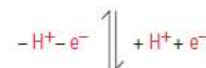
(b)



Oxidized form of ubiquinone (quinone state)



Intermediate free radical (ubisemiquinone)



Reduced form of ubiquinone (ubiquinol)

(c)

Structures of the oxidized and reduced forms of three types of electron carriers. (a) FMN of NADH dehydrogenase, (b) the heme group of cytochrome c, and (c) ubiquinone (coenzyme Q)

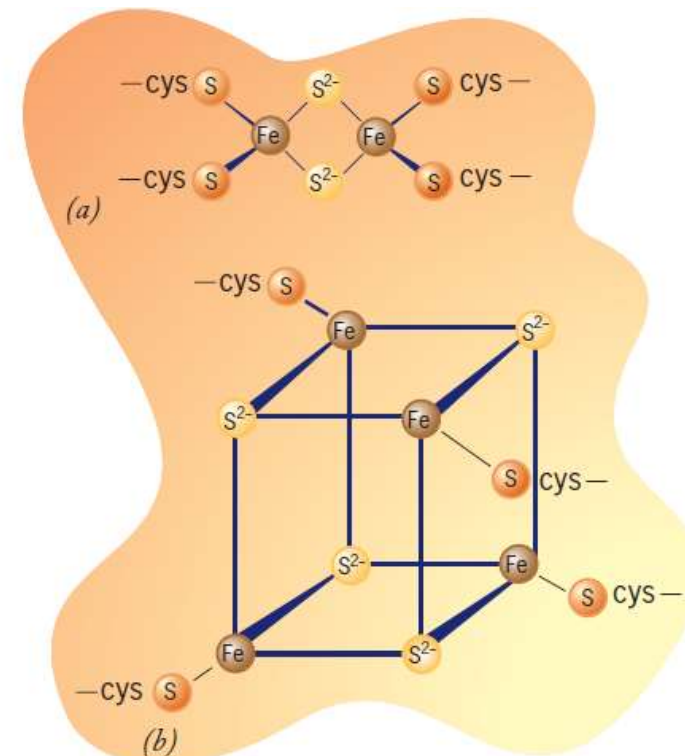
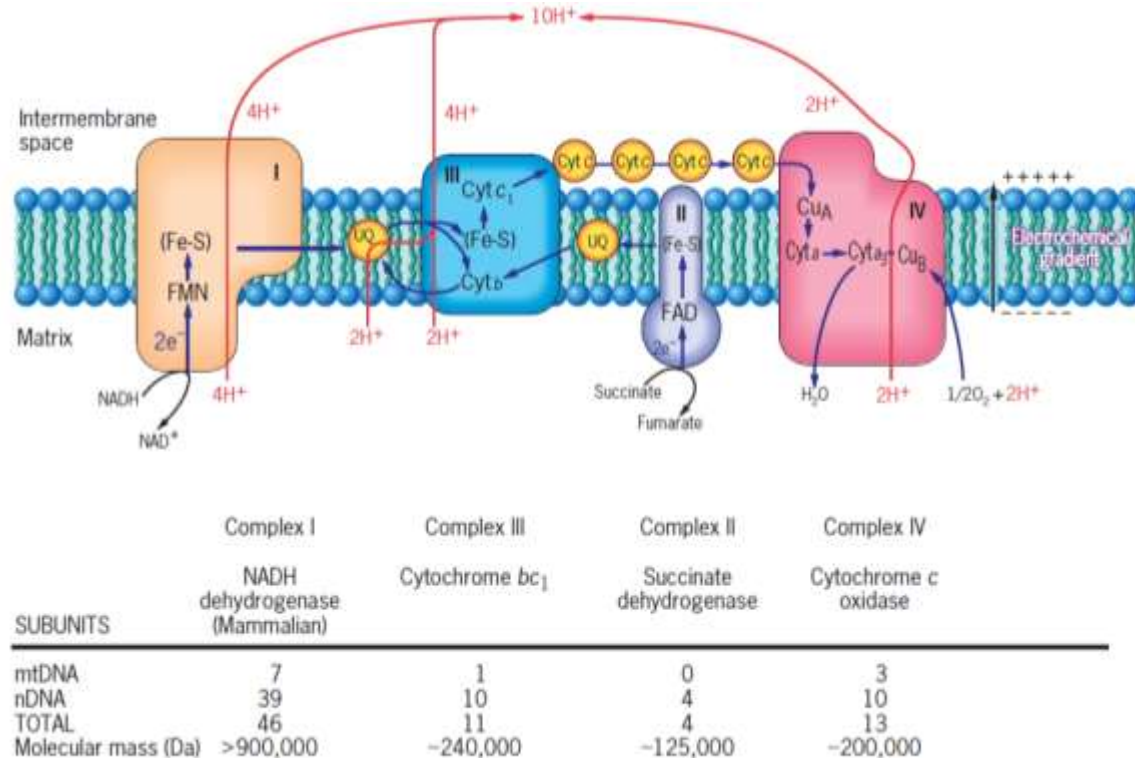


FIGURE 5.13 Iron-sulfur centers. Structure of a [2Fe-2S] (a) and a [4Fe-4S] (b) iron-sulfur center. Both types of iron-sulfur centers are joined to the protein by linkage to a sulfur atom (shown in orange) of a cysteine residue. Inorganic sulfide ions (S^{2-}) are shown in yellow. Both types of iron-sulfur centers accept only a single electron, whose charge is distributed among the various iron atoms.

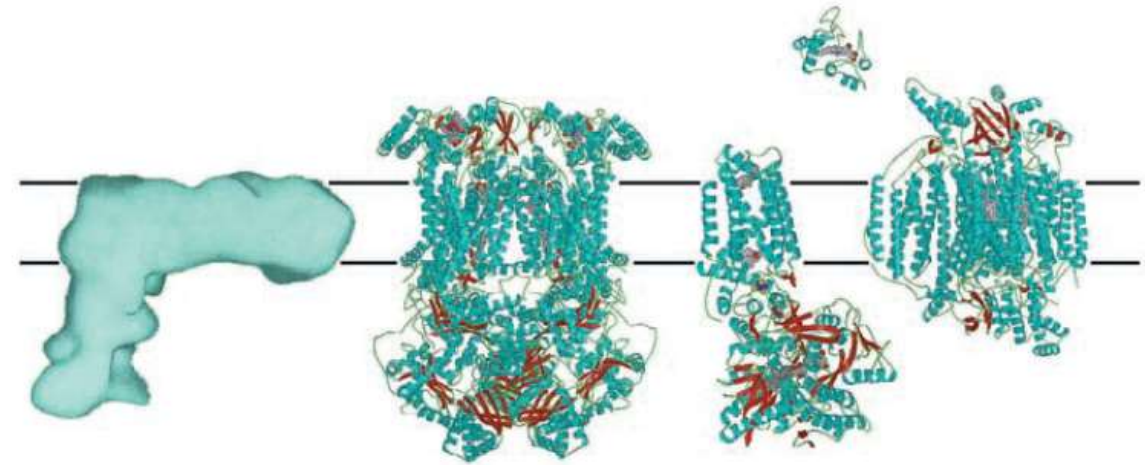
Electron-Transport Complexes

- Ketika membran mitokondria bagian dalam terganggu oleh deterjen, berbagai pembawa elektron dapat diisolasi sebagai bagian dari empat kompleks membran-spanning yang berbeda, asimetris, yang diidentifikasi sebagai kompleks I, II, III, dan IV.



(a)

(b)



- *Complex I (or NADH dehydrogenase)* Complex I is the gateway to the electron-transport chain, catalyzing the transfer of a pair of electrons from NADH to ubiquinone (UQ) to form ubiquinol (UQH₂)
- *Complex II (or succinate dehydrogenase)* Complex II consists of four polypeptides: two hydrophobic subunits that anchor the protein in the membrane and two hydrophilic subunits that comprise the TCA cycle enzyme, succinate dehydrogenase
- *Complex III (or cytochrome bc₁)* Complex III catalyzes the transfer of electrons from ubiquinol to cytochrome c.
- *Complex IV (or cytochrome c oxidase)* The final step of electron transport in a mitochondrion is the successive transfer of electrons from reduced cytochrome c to oxygen according to the reaction

TRANSLOCATION OF PROTONS AND THE ESTABLISHMENT OF A PROTON-MOTIVE FORCE

- Translokasi proton melintasi membran bagian dalam bersifat elektrogenik (yaitu, menghasilkan tegangan) karena menghasilkan lebih banyak muatan positif di ruang antarmembran dan sitosol dan lebih banyak muatan negatif di dalam matriks. Jadi, ada dua komponen gradien proton yang perlu diperhatikan. Salah satu komponennya adalah perbedaan konsentrasi antara ion hidrogen di satu sisi membran dengan sisi lainnya; ini adalah gradien pH.
- Komponen lainnya adalah tegangan (lambang di persamaan) yang dihasilkan dari pemisahan muatan melintasi membran. Gradien yang memiliki komponen konsentrasi (kimia) dan listrik (tegangan) adalah gradien elektrokimia
- Energi yang ada di kedua komponen gradien elektrokimia proton dapat digabungkan dan dinyatakan sebagai gaya motif proton (Δp), yang diukur dalam milivolt. Jadi,

$$\Delta p = \psi - 2.3 (RT/F) \Delta \text{pH}$$

Because $2.3 RT/F$ is equal to 59 mV at 25°C, the equation³ can be rewritten as

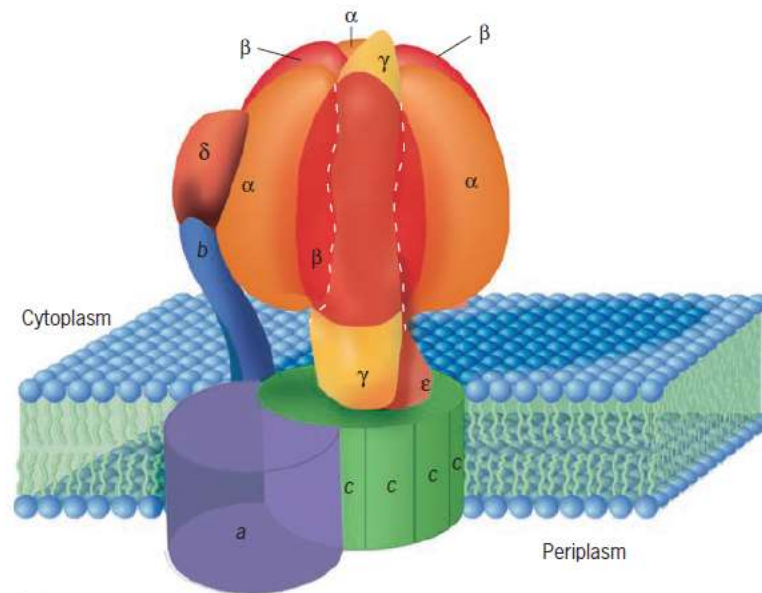
$$\Delta p = \psi - 59 \Delta \text{pH}$$

- Kontribusi gaya motif proton yang dibuat oleh potensial listrik versus gradien pH tergantung pada sifat permeabilitas membran bagian dalam.
- Misalnya, jika gerakan keluar proton selama transpor elektron disertai ion klorida bermuatan negatif, maka potensial listriknya berkurang tanpa mempengaruhi gradien proton (ΔpH).

THE MACHINERY FOR ATP FORMATION

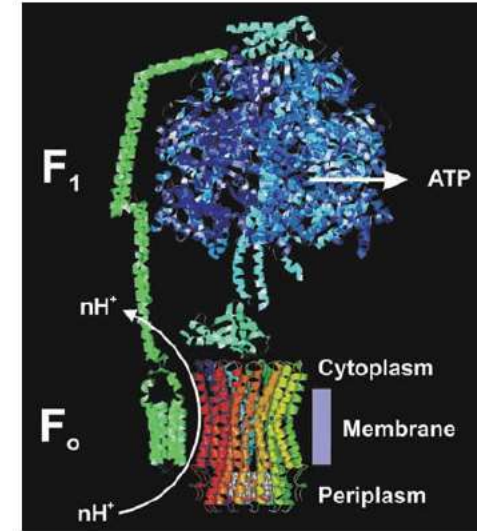
The Structure of ATP Synthase

- yang disebut sintase ATP, adalah kompleks protein berbentuk jamur yang terdiri dari dua komponen utama: kepala F1 berbentuk bola (diameter sekitar 90 Å) dan bagian basal, yang disebut F0, tertanam di membran dalam. Mikrograf elektron resolusi tinggi menunjukkan bahwa dua bagian dihubungkan oleh tangkai pusat dan perifer. Mitokondria hati mamalia yang khas memiliki sekitar 15.000 salinan ATP sintase. Versi homolog sintase ATP ditemukan di membran plasma bakteri, membran tilakoid kloroplas tanaman, dan membran dalam mitokondria
- Bagian F1 dari sintase ATP bakteri dan mitokondria sangat terkonservasi; keduanya mengandung lima polipeptida berbeda dengan komposisi $\alpha_3\beta_3\delta\beta\epsilon$.
- Bagian F0 dari ATP sintase berada di dalam membran dan terdiri dari tiga polipeptida berbeda dengan stoikiometri ab_2c_{10-14} . Jumlah subunit di cincin c ditulis 10-14 karena studi struktural telah mengungkapkan bahwa jumlah ini dapat bervariasi tergantung pada sumber enzim.



(a)

FIGURE 5.23 The structure of the ATP synthase. (a) Schematic diagram of the bacterial ATP synthase. The enzyme consists of two major portions, called F₁ and F₀. The F₁ head consists of five different subunits in the ratio 3α:3β:1δ:1γ:1ε. The α and β subunits are organized in a circular array to form the spherical head of the particle; the γ subunit runs through the core of the ATP synthase from the tip of F₁ down to F₀ to form a central stalk; the ε subunit helps attach the γ subunit to the F₀ base. The F₀ base, which is embedded in the bacterial plasma membrane, consists of three different subunits in the apparent ratio 1a:2b:10–14c. As discussed later, the c subunits form a rotating ring within the membrane; the paired b subunits of the F₀ base and the



(b)

δ subunit of the F₁ head form a peripheral stalk that holds the α/β subunits in a fixed position; and the a subunit contains the proton channel that allows protons to traverse the membrane. The mammalian enzyme contains seven to nine small additional subunits whose functions are not well established. (b) Three-dimensional structure of the bacterial ATP synthase. This image is composed of several partial structures of the enzyme from various organisms. An animation of the enzyme can be found at www.biologie.uni-osnabrueck.de/biophysik/junge (B: FROM WOLFGANG JUNGE AND NATHAN NELSON, REPRINTED WITH PERMISSION FROM SCIENCE 308:643, 2005. COPYRIGHT 2005, AMERICAN ASSOCIATION FOR THE ADVANCEMENT OF SCIENCE.)

The Basis of ATP Formation According to the Binding Change Mechanism

- Bagaimana gradien elektrokimia proton memberikan energi yang dibutuhkan untuk mendorong sintesis ATP? Untuk menjawab pertanyaan ini, Paul Boyer dari UCLA menerbitkan hipotesis inovatif pada tahun 1979, yang disebut mekanisme perubahan yang mengikat,
 1. Energi yang dilepaskan oleh pergerakan proton tidak digunakan untuk menggerakkan fosforilasi ADP secara langsung tetapi pada prinsipnya untuk mengubah afinitas pengikatan situs aktif untuk produk ATP.
 2. Setiap situs aktif berkembang secara berturut-turut melalui tiga konformasi berbeda yang memiliki afinitas berbeda untuk substrat dan produk
 3. ATP disintesis dengan katalisis rotasi di mana satu bagian sintase ATP berputar relatif terhadap bagian lain. rotasi didorong oleh pergerakan proton melalui membran melalui saluran di basis F₀. Jadi, menurut model ini, energi listrik yang disimpan dalam gradien proton ditransduksi menjadi energi mekanik batang yang berputar, yang ditransduksi menjadi energi kimia yang disimpan dalam ATP.

Evidence to Support the Binding Change Mechanism and Rotary Catalysis

- Pertama, struktur masing-masing situs katalitik dalam enzim statis, membenarkan bahwa mereka berbeda dalam konformasi dan afinitasnya terhadap nukleotida. Struktur yang sesuai dengan konformasi L, T, dan O diidentifikasi di situs katalitik dari tiga subunit β .
- Kedua, terungkap bahwa subunit enzim diposisikan dengan sempurna di dalam sintase ATP untuk mengirimkan perubahan konformasi dari sektor membran F₀ ke sektor membrane situs katalitik F₁. Subunit γ dapat dilihat memanjang sebagai poros dari sektor F₀ melalui tangkai dan ke dalam rongga pusat di dalam bola F₁, di mana ia menghubungi masing-masing dari tiga subunit β secara berbeda.

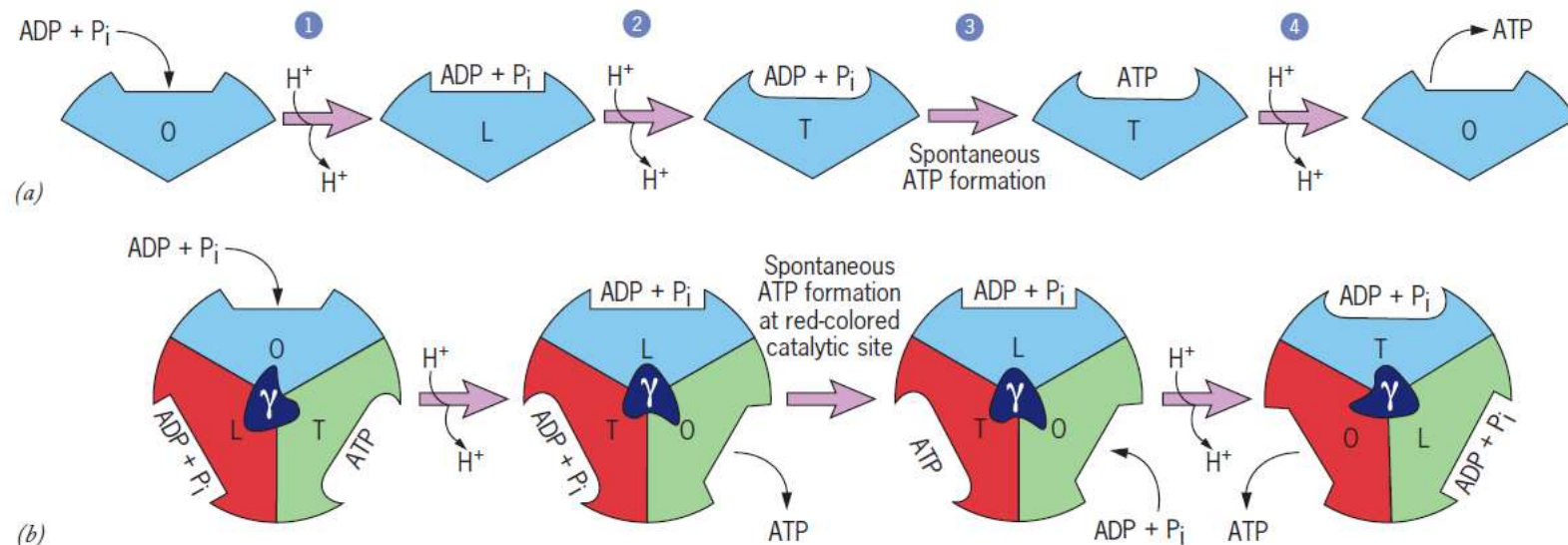


FIGURE 5.27 The binding change mechanism for ATP synthesis. (a) Schematic drawing showing changes in a single catalytic site during a cycle of catalysis. At the beginning of the cycle, the site is in the open (O) conformation, and substrates ADP and P_i are entering the site. In step 1, the movement of protons through the membrane induces a shift to the loose (L) conformation in which the substrates are loosely bound. In step 2, the movement of additional protons induces a shift to the tight (T) conformation, in which the affinity for substrates increases, causing them to be tightly bound to the catalytic site. In step 3, the tightly bound ADP and P_i spontaneously condense to form a tightly bound ATP; no change in conformation is required for this step. In step 4, the movement

of additional protons induces a shift to the open (O) conformation, in which the affinity for ATP is greatly decreased, allowing the product to be released from the site. Once the ATP has dissociated, the catalytic site is available for substrate binding, and the cycle is repeated. (b) Schematic drawing showing changes at all three catalytic sites of the enzyme simultaneously. The movement of protons through the F_0 portion of the enzyme causes the rotation of the asymmetric γ subunit, which displays three different faces to the catalytic subunits. As the γ subunit rotates, it induces changes in the conformation of the catalytic site of the β subunits, causing each catalytic site to pass successively through the T, O, and L conformations.

- Mesin rotary adalah hal yang umum dalam masyarakat industri kita; kami menggunakan turbin putar, bor putar, roda putar, dan propeler, untuk menyebutkan beberapa saja. Tetapi perangkat putar sangat jarang ditemukan pada organisme hidup. Misalnya, tidak ada organel putar yang diketahui dalam sel eukariotik, sendi putar pada hewan, atau struktur makan berputar di dunia biologis. Faktanya, hanya dua jenis struktur biologis yang diketahui mengandung bagian yang berputar: sintase ATP (dan protein terkait yang bertindak sebagai pompa ionik) dan flagela bakteri, keduanya dapat digambarkan sebagai "mesin nano" berputar karena ukurannya diukur dalam nanometer .
- Insinyur telah mulai menemukan perangkat berskala nano yang terbuat dari bahan anorganik yang suatu saat dapat melakukan berbagai jenis aktivitas mekanis submikroskopis. Konstruksi motor berukuran nano menimbulkan tantangan khusus, dan upaya telah dilakukan untuk menggunakan sintase ATP untuk memberi daya pada perangkat anorganik sederhana. Suatu hari nanti manusia mungkin menggunakan ATP sebagai pengganti listrik untuk memberi daya pada beberapa instrumen mereka yang paling rumit.

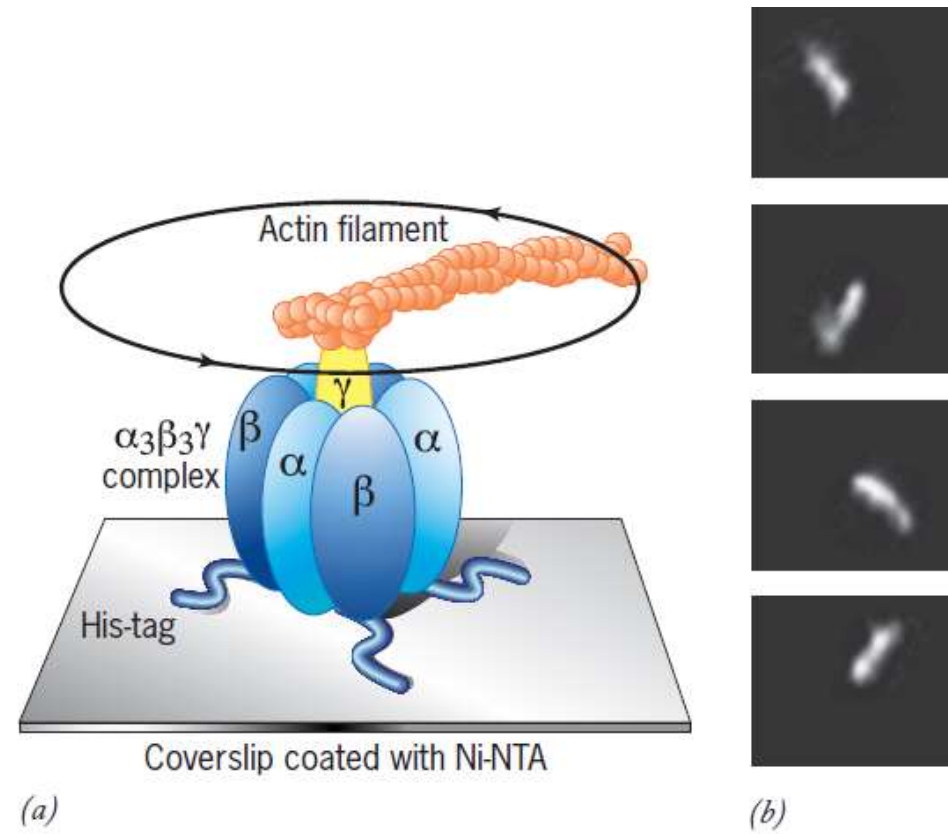


FIGURE 5.28 Direct observation of rotational catalysis. (a) To carry

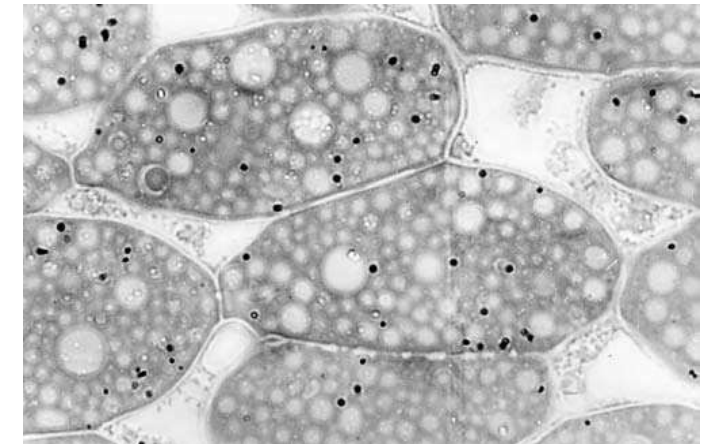
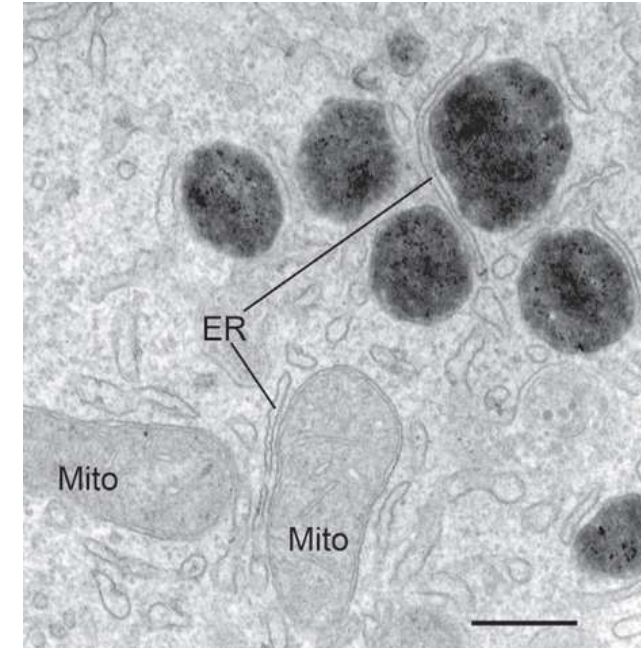
Using the Proton Gradient to Drive the Catalytic Machinery: The Role of the F₀ Portion of ATP Synthase

Yang terpenting di antara mereka adalah: Lintasan apa yang diambil oleh proton saat mereka bergerak melalui kompleks F₀, dan bagaimana pergerakan ini mengarah pada sintesis ATP? Telah didalilkan bahwa:

- Subunit c dari basis F₀ dirakit menjadi cincin yang berada di dalam lapisan ganda lipid
- Cincin c secara fisik terikat pada subunit batang.
- Pergerakan proton “menuruni bukit” melalui membrane menggerakkan rotasi cincin subunit c
- Rotasi cincin c F₀ memberikan gaya puntir (torsi) yang mendorong rotasi subunit γ yang terpasang, yang mengarah ke sintesis dan pelepasan ATP.

PEROXISOMES

- Peroksisom sederhana, vesikula terikat membran dengan diameter 0,1 hingga 1,0 μm yang mungkin mengandung inti enzim oksidatif yang padat
- Peroksisom (atau mikrobodi, demikian mereka juga disebut) adalah organel multifungsi, mengandung lebih dari 50 enzim yang terlibat dalam beragam aktivitas seperti oksidasi asam lemak rantai sangat panjang (VLCFA, rantai yang biasanya mengandung 24 hingga 26 karbon) dan sintesis plasmalogens, yang merupakan kelas fosfolipid yang tidak biasa di mana salah satu asam lemak terkait dengan gliserol oleh hubungan eter daripada hubungan ester
- Plasmalogens sangat melimpah di selubung mielin yang melindungi akson di otak. Kelainan dalam sintesis plasmalogens dapat menyebabkan disfungsi neurologis yang parah. Enzim luciferase, yang menghasilkan cahaya yang dipancarkan kunang-kunang, juga merupakan enzim peroksisom.
- Peroksisom juga ada pada tumbuhan. Bibit tanaman mengandung jenis khusus peroksisom, disebut glioksisom. Bibit tanaman mengandalkan simpanan asam lemak untuk menyediakan energi dan bahan untuk membentuk tanaman baru. Salah satu aktivitas metabolisme utama pada bibit yang berkecambah ini adalah konversi simpanan asam lemak menjadi karbohidrat. Pembongkaran asam lemak yang disimpan menghasilkan asetil KoA, yang mengembun dengan oksaloasetat (OAA) untuk membentuk sitrat, yang kemudian diubah menjadi glukosa oleh serangkaian enzim dari siklus glioksilat yang terlokalisasi di glioksisom.

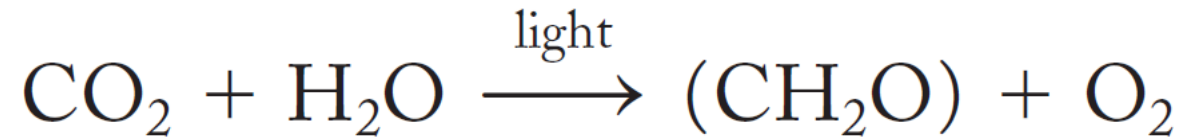


Photosynthesis and the Chloroplast

- Pembuatan molekul organik kompleks dari CO₂ membutuhkan masukan energi dalam jumlah besar. Selama evolusi, dua jenis utama autotrof telah berevolusi yang dapat dibedakan berdasarkan sumber energinya. Kemoautotrof memanfaatkan energi kimia yang disimpan dalam molekul anorganik (seperti amonia, hidrogen sulfida, atau nitrit) untuk mengubah CO₂ menjadi senyawa organik, sedangkan fotoautotrof memanfaatkan energi radiasi matahari untuk mencapai hasil ini. Karena semua kemoautotrof adalah prokariota, dan kontribusi relatifnya terhadap pembentukan biomassa di Bumi kecil,
- Fotoautotrof, di sisi lain, bertanggung jawab untuk menangkap energi yang menjadi bahan bakar aktivitas sebagian besar organisme di Bumi. Fotoautotrof termasuk tumbuhan dan ganggang eukariotik, berbagai protista berbendera, dan anggota beberapa kelompok prokariota. Semua organisme ini melakukan fotosintesis, suatu proses di mana energi dari sinar matahari diubah menjadi energi kimia yang disimpan dalam karbohidrat dan molekul organik lainnya.
- Selama fotosintesis, elektron berenergi relatif rendah dikeluarkan dari senyawa donor dan diubah menjadi elektron berenergi tinggi menggunakan energi yang diserap dari cahaya. Elektron berenergi tinggi ini kemudian digunakan dalam sintesis molekul biologis tereduksi, seperti pati dan minyak. Kemungkinan kelompok fotoautotrof pertama, yang mungkin telah mendominasi Bumi selama dua miliar tahun, menggunakan hidrogen sulfida sebagai sumber elektron mereka untuk fotosintesis, melakukan reaksi keseluruhan. where (CH₂O) represents a unit of carbohydrate



- Jenis prokariota fotosintesis baru muncul di Bumi yang mampu memanfaatkan sumber elektron yang jauh lebih melimpah, yaitu air. Penggunaan air tidak hanya memungkinkan organisme ini — cyanobacteria — untuk mengeksploitasi habitat yang jauh lebih beragam di Bumi, tetapi juga menghasilkan produk limbah dengan konsekuensi yang sangat besar bagi semua bentuk kehidupan. Produk limbahnya adalah molekul oksigen (O₂), yang terbentuk dalam reaksi keseluruhan



Peralihan dari H₂S ke H₂O sebagai substrat untuk fotosintesis lebih sulit daripada mengganti satu huruf dalam alfabet dengan huruf lainnya. Potensi redoks pasangan S-H₂S adalah -0,25 V dibandingkan dengan +0,816 V untuk pasangan O₂-H₂O. Dengan kata lain, atom belerang dalam molekul H₂S memiliki afinitas yang jauh lebih sedikit terhadap elektronnya (dan karenanya lebih mudah teroksidasi) daripada atom oksigen dalam molekul H₂O. Jadi, jika suatu organisme akan melakukan fotosintesis oksigenik (pelepasan oksigen), ia harus menghasilkan agen pengoksidasi yang sangat kuat sebagai bagian dari metabolisme fotosintesisnya untuk menarik elektron yang dipegang erat dari air. Peralihan dari H₂S (atau substrat tereduksi lainnya) ke H₂O sebagai sumber elektron untuk fotosintesis memerlukan perombakan mesin fotosintesis.

- Pada suatu waktu, salah satu cyanobacteria penghasil O₂ ini tinggal di dalam mitokondria yang mengandung sel proeukariotik nonfotosintetik. Selama periode evolusi yang lama, simbiosis cyanobacterium diubah dari organisme terpisah yang hidup di dalam sel inang menjadi organel sitoplasma, kloroplas.
- Ketika kloroplas berevolusi, sebagian besar gen yang awalnya ada dalam simbiosis cyanobacterium hilang atau dipindahkan ke inti sel tumbuhan. Akibatnya, polipeptida yang ditemukan di dalam kloroplas modern dikodekan oleh genom nuklir dan kloroplas. Analisis genetik ekstensif dari genom kloroplas menunjukkan bahwa semua kloroplas modern muncul dari satu hubungan simbiosis kuno.
- Sebagai hasil dari nenek moyang mereka yang sama, kloroplas dan cyanobacteria memiliki banyak karakteristik dasar, termasuk mesin fotosintesis yang serupa,

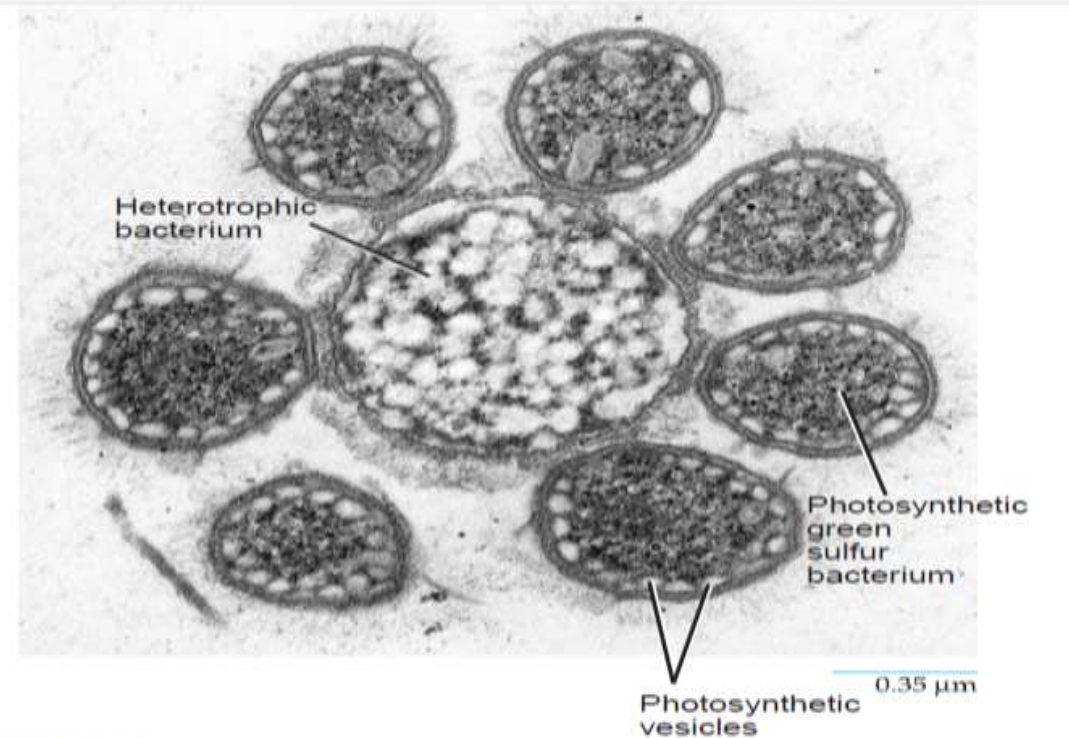
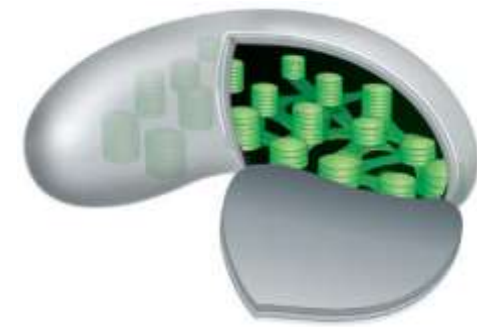
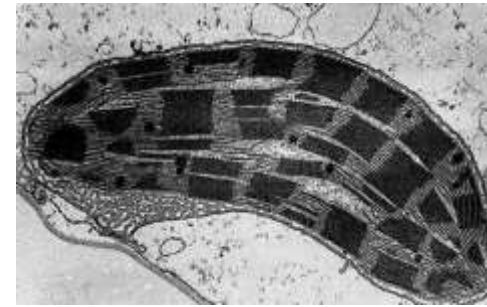


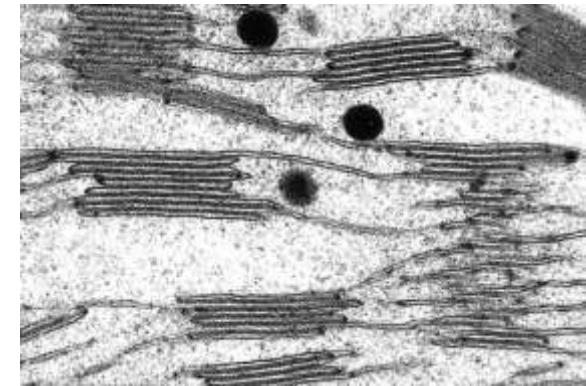
FIGURE 6.1 Photosynthetic green sulfur bacteria are present as a ring of peripheral cells that are living in a symbiotic relationship with a single anaerobic, heterotrophic bacterium in the center of the "colony." The heterotrophic bacterium receives organic matter produced by the photosynthetic symbionts. Photosynthetic vesicles containing the light-capturing machinery are visible in the green sulfur bacteria. (REPRINTED

CHLOROPLAST STRUCTURE AND FUNCTION

- Kloroplas terutama terletak di sel mesofil daun. Struktur daun dan susunan kloroplas di sekitar vakuola sentral sel mesofil
- Sebagian besar mesin fotosintesis kloroplas — termasuk pigmen penyerap cahaya, rantai kompleks pembawa elektron, dan peralatan sintesis ATP — merupakan bagian dari sistem membran internal yang secara fisik terpisah dari selubung berlapis ganda. Membran internal kloroplas, yang berisi mesin transduksi energi, disusun menjadi kantung membran pipih, yang disebut tilakoid.
- Thylakoids are arranged in orderly stacks called **grana**
- Ruang di dalam kantung tilakoid adalah lumen, dan ruang di luar tilakoid dan di dalam selubung kloroplas adalah stroma, yang berisi enzim yang bertanggung jawab untuk sintesis karbohidrat.
- Seperti matriks mitokondria, stroma kloroplas mengandung molekul DNA melingkar kecil beruntai ganda dan ribosom mirip prokariotik.
- Bergantung pada organisme, DNA kloroplas mengandung antara sekitar 60 dan 200 gen yang terlibat dalam ekspresi gen (misalnya, tRNA, rRNA, protein ribosom) atau fotosintesis. Sebagian besar dari perkiraan 2000-3500 polipeptida kloroplas tanaman dikodekan oleh DNA inti dan disintesis dalam sitosol. Protein ini harus diimpor ke kloroplas dengan mesin transportasi khusus

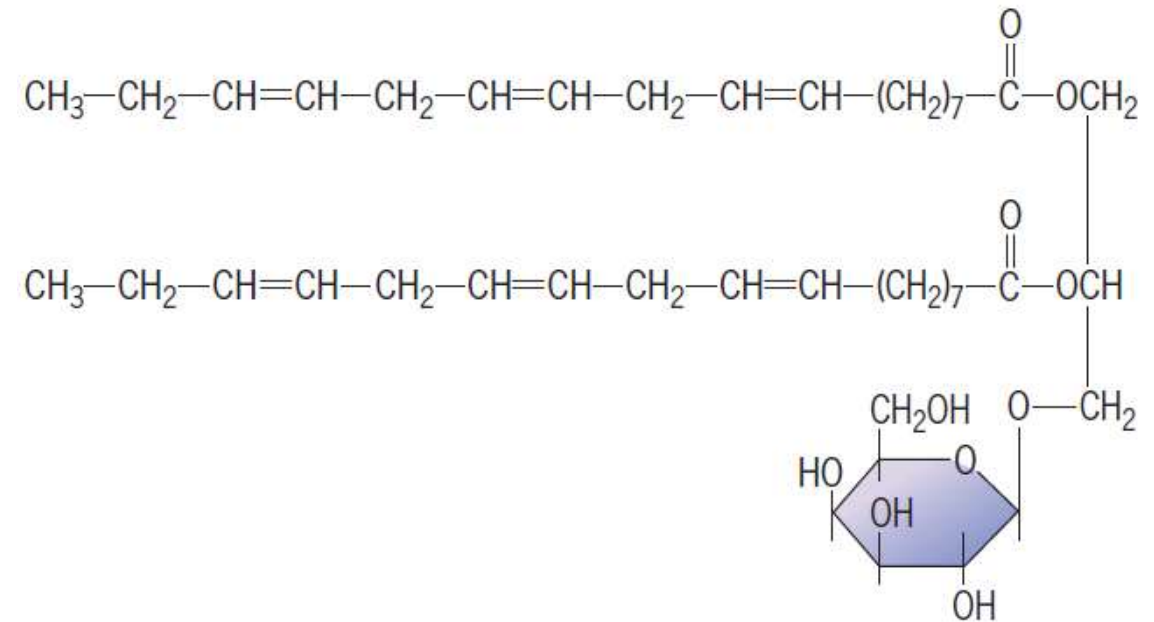


The internal structure of a chloroplast. (a) Transmission electron micrograph through a single chloroplast. The internal membrane is arranged in stacks (grana) of disk-like thylakoids that are physically separate from the outer double membrane that forms the envelope. (b) Schematic diagram of a chloroplast showing the outer double membrane and the thylakoid membranes.



Thylakoid membranes

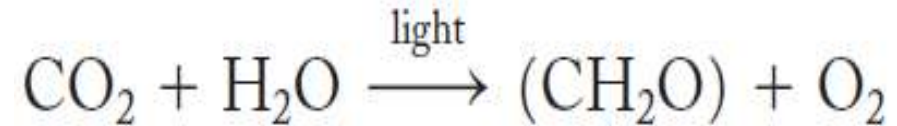
- Membran tilakoid memiliki kandungan protein yang tinggi dan tidak biasa memiliki fosfolipid yang relatif sedikit. Sebaliknya, membran ini memiliki persentase galaktosa yang mengandung glikolipid yang tinggi seperti berikut ini
- Kedua asam lemak dari lipid ini mengandung beberapa ikatan rangkap, yang membuat lapisan ganda lipid dari membran tilakoid sangat cair. Fluiditas lapisan ganda lipid memfasilitasi difusi lateral kompleks protein melalui membran selama fotosintesis



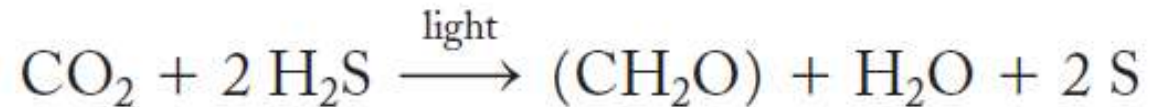
Monogalactosyl diacylglycerol

AN OVERVIEW OF PHOTOSYNTHETIC METABOLISM

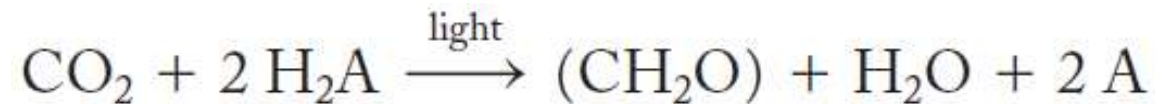
- Keyakinan yang berlaku pada tahun 1930 (C. B. van Niel) adalah bahwa energi cahaya digunakan untuk memecah CO₂, melepaskan molekul oksigen (O₂) dan mentransfer atom karbon ke molekul air untuk membentuk unit karbohidrat (CH₂O).



- Pada tahun 1931, van Niel mengusulkan mekanisme alternatif berdasarkan karyanya dengan bakteri belerang. Telah dibuktikan bahwa organisme ini mampu mereduksi CO₂ menjadi karbohidrat dengan menggunakan energi cahaya tanpa produksi molekuler O₂ secara simultan. Reaksi yang diusulkan untuk bakteri belerang adalah



- Mendalilkan kesamaan dasar dalam proses fotosintesis semua organisme, van Niel mengusulkan reaksi umum untuk memasukkan semua aktivitas ini:



- Untuk produksi heksosa, seperti glukosa, reaksinya adalah



- Van Niel menyadari bahwa fotosintesis pada dasarnya adalah proses reduksi oksidasi. Dalam reaksi sebelumnya, H₂A adalah donor elektron (zat pereduksi) dan dapat diwakili oleh H₂O, H₂S, atau substrat tereduksi lainnya yang digunakan oleh berbagai jenis bakteri. Karbon dioksida, bagaimanapun, adalah agen pengoksidasi, yang, dalam sel tumbuhan, direduksi menjadi heksosa dalam reaksi berikut:



- In this scheme, each molecule of oxygen is derived not from CO₂ but from the breakdown of two molecules of H₂O, a process driven by the absorption of light.
- Alga yang diberi air berlabel menghasilkan oksigen berlabel, yang menunjukkan bahwa O₂ yang dihasilkan selama fotosintesis berasal dari H₂O. Alga yang diberi label karbon dioksida menghasilkan oksigen tanpa label, yang mengkonfirmasi bahwa O₂ tidak diproduksi oleh pemecahan kimiawi CO₂. Bertentangan dengan kepercayaan populer, bukanlah karbon dioksida yang dipecah menjadi dua komponen atomnya, melainkan air.
- Proposal van Niel menempatkan fotosintesis dalam perspektif yang berbeda; itu pada dasarnya menjadi kebalikan dari respirasi mitokondria. Sedangkan respirasi di mitokondria mengurangi oksigen menjadi air, fotosintesis di kloroplas mengoksidasi air menjadi oksigen. Proses yang pertama melepaskan energi, sehingga proses yang terakhir harus membutuhkan energi.

- Peristiwa fotosintesis dapat dibagi menjadi dua rangkaian reaksi. Selama tahap pertama, reaksi yang bergantung pada cahaya, energi dari sinar matahari diserap dan disimpan sebagai energi kimia dalam dua molekul biologis utama: ATP dan NADPH.
- Selama tahap kedua, reaksi bergantung cahaya (atau "reaksi gelap" seperti yang sering disebut), karbohidrat disintesis dari karbon dioksida menggunakan energi yang disimpan dalam molekul ATP dan NADPH yang dihasilkan dalam reaksi bergantung cahaya.
- Diperkirakan bahwa tumbuhan di Bumi mengubah sekitar 500 triliun kg CO₂ menjadi karbohidrat setiap tahun, jumlah yang kira-kira 10.000 kali produksi daging sapi tahunan dunia.

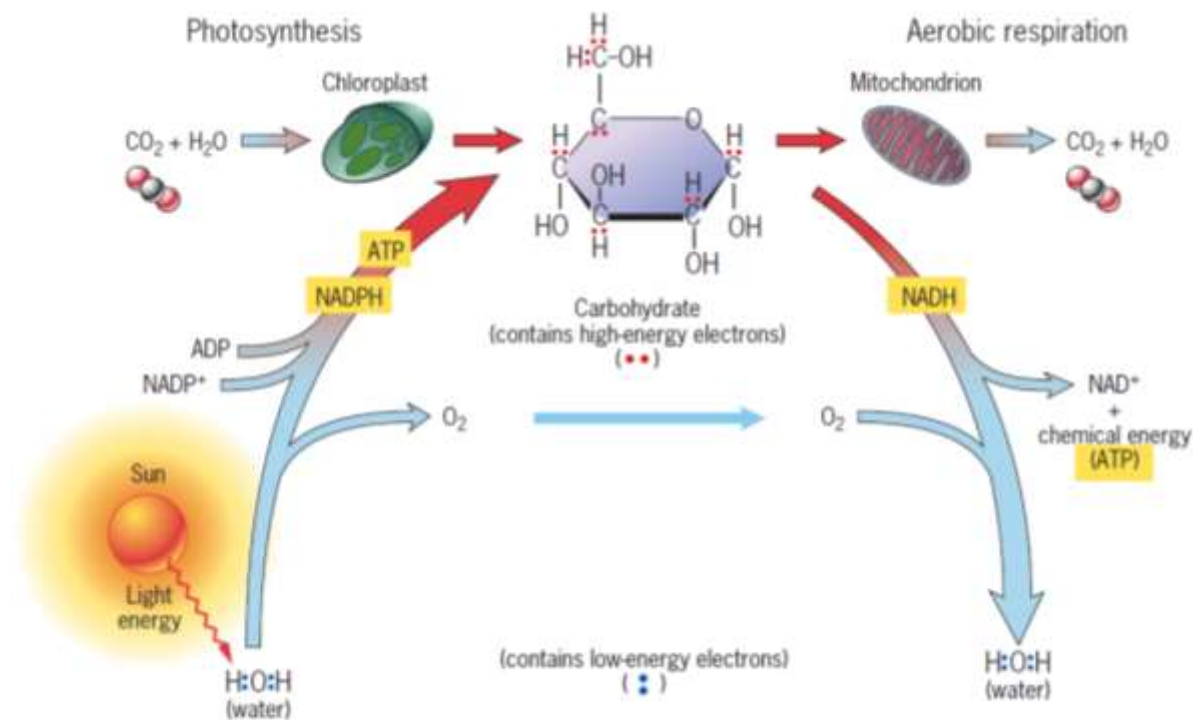


FIGURE 6.5 An overview of the energetics of photosynthesis and aerobic respiration.

THE ABSORPTION OF LIGHT

- Light travels in packets (or quanta) of energy called **photons**, which can be thought of as “particles” of Light. The energy content of a photon depends on the wavelength of the light according to the equation

$$E = hc/\lambda$$

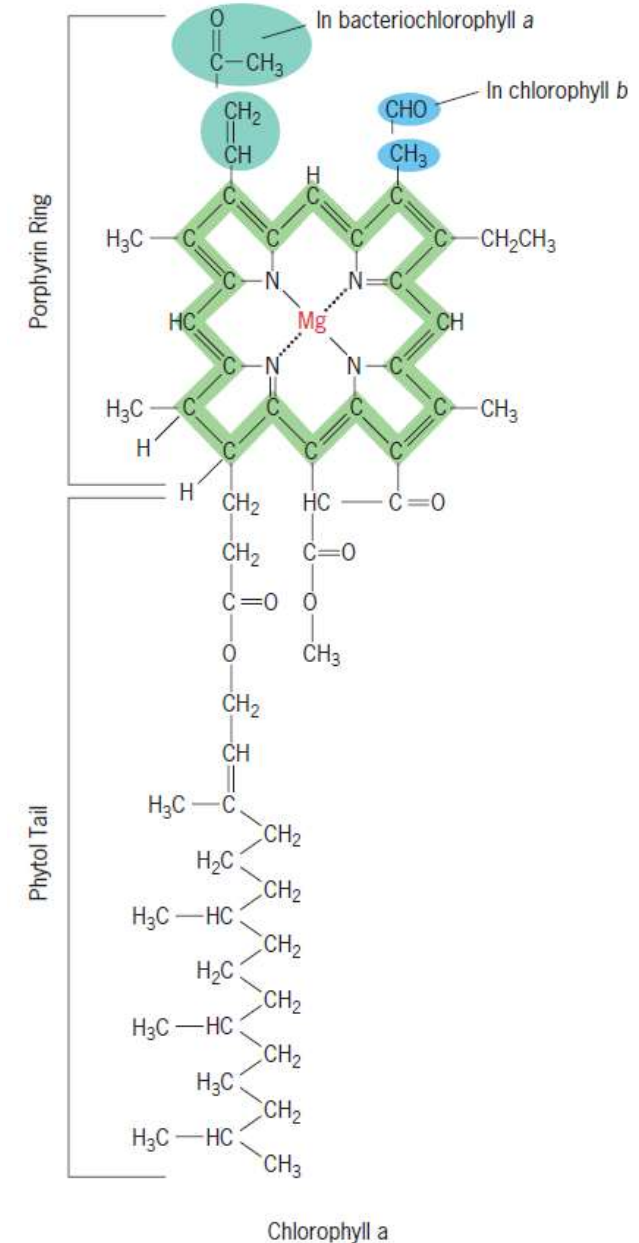
where h is Planck's constant (1.58×10^{-34} cal · sec), c is the speed of light in a vacuum, and λ is the wavelength of light. The shorter the wavelength, the higher the energy content. One mole (6.02×10^{23}) of photons of 680 nm wavelength, which is an important wavelength in photosynthesis, contains approximately 42 kcal of energy, which is equivalent to a change in redox potential of approximately 1.8 V (calculated by dividing 42 kcal by the Faraday constant of 23.06 kcal/V).

- Penyerapan cahaya adalah langkah pertama dalam proses fotokimia. Ketika foton diserap oleh molekul, sebuah elektron menjadi cukup energik untuk didorong dari orbital dalam ke orbital luar. Molekul tersebut dikatakan telah bergeser dari keadaan dasar ke keadaan tereksitasi. Karena jumlah orbital di mana elektron dapat ada terbatas dan setiap orbital memiliki tingkat energi tertentu, maka setiap atom atau molekul hanya dapat menyerap cahaya dengan panjang gelombang tertentu.

- Keadaan tereksitasi sebuah molekul tidak stabil dan dapat diharapkan hanya berlangsung sekitar 10^{-9} detik. Beberapa konsekuensi dapat menimpa elektron yang tereksitasi, tergantung pada keadaan. Pertimbangkan molekul klorofil, yang merupakan pigmen fotosintesis penyerap cahaya terpenting.
- Jika elektron molekul klorofil tereksitasi turun kembali ke orbital yang lebih rendah, energi yang diserapnya harus dilepaskan.
- Jika energi dilepaskan dalam bentuk cahaya (fluoresensi atau pendar) atau panas, klorofil telah kembali ke keadaan dasar semula dan energi foton yang diserap belum digunakan. Inilah tepatnya yang diamati ketika preparasi klorofil yang diisolasi dalam larutan diterangi: larutan menjadi sangat berpendar karena energi yang diserap dipancarkan kembali pada panjang gelombang yang lebih panjang (yaitu, energi yang lebih rendah). Namun, jika percobaan yang sama dilakukan pada preparasi kloroplas yang diisolasi, hanya fluoresensi samar yang diamati, yang menunjukkan bahwa sangat sedikit energi yang diserap yang hilang.
- Sebaliknya, elektron tereksitasi dari molekul klorofil ditransfer ke akseptor elektron di dalam membran kloroplas sebelum mereka memiliki kesempatan untuk turun kembali ke orbital berenergi rendah. Dengan demikian, kloroplas mampu memanfaatkan energi yang diserap sebelum menghilang

Photosynthetic Pigments

- Pigmen adalah senyawa yang tampak berwarna karena hanya menyerap cahaya dengan panjang gelombang tertentu dalam spektrum tampak. Daun berwarna hijau karena kloroplasnya mengandung pigmen klorofil dalam jumlah besar, yang paling kuat menyerap warna biru dan merah, meninggalkan panjang gelombang hijau menengah untuk dipantulkan ke mata kita.
- Spektrum serapan adalah plot intensitas cahaya yang diserap relatif terhadap panjang gelombangnya. Kisaran panjang gelombang yang diserap oleh pigmen fotosintesis yang terletak di dalam tilakoid semakin meningkat karena pigmen tersebut secara nonkovalen terkait dengan berbagai polipeptida yang berbeda.



PHOTOSYNTHETIC UNITS AND REACTION CENTERS

- beberapa ratus molekul klorofil bertindak bersama sebagai satu unit fotosintesis di mana hanya satu anggota kelompok — klorofil pusat reaksi — yang benar-benar mentransfer elektron ke akseptor elektron. Meskipun sebagian besar molekul pigmen tidak berpartisipasi secara langsung dalam konversi energi cahaya menjadi energi kimia, mereka bertanggung jawab untuk penyerapan cahaya. Molekul pigmen ini membentuk antena pamanen cahaya yang menyerap foton dengan panjang gelombang yang bervariasi dan mentransfer energi tersebut (disebut eksitasi energi) dengan sangat cepat ke molekul pigmen di pusat reaksi

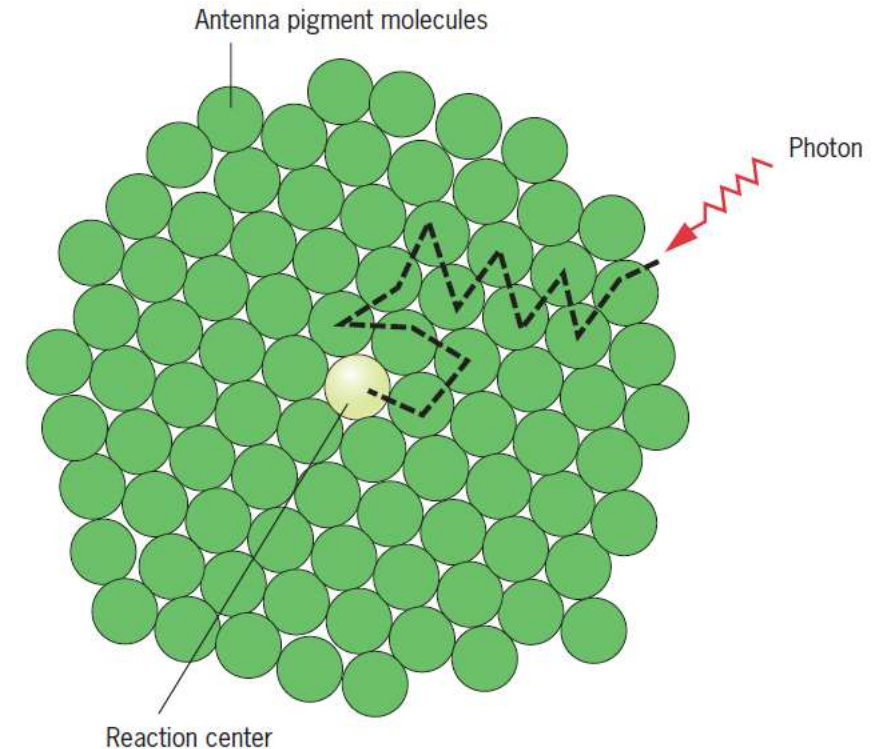
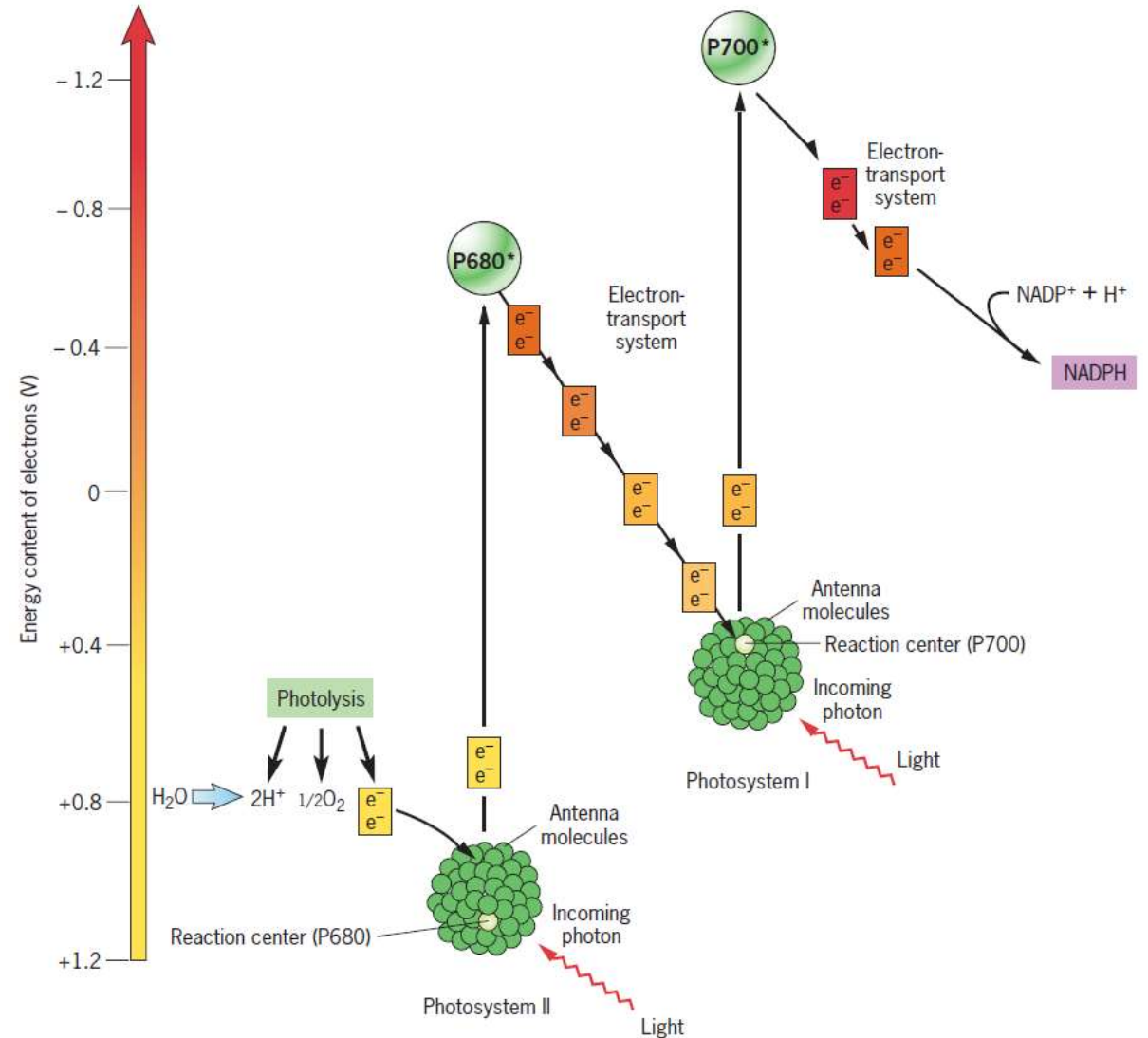


FIGURE 6.9 The transfer of excitation energy. Energy is transferred

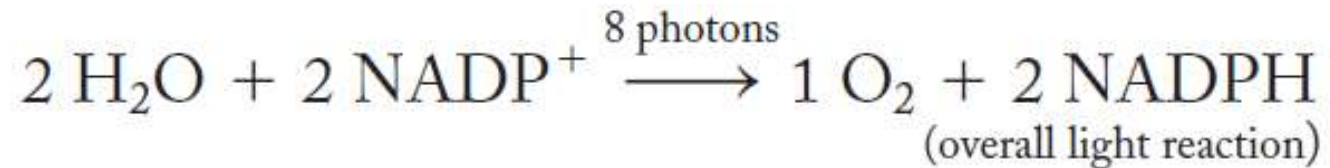
Oxygen Formation: Coordinating the Action of Two Different Photosynthetic Systems

- The light-absorbing reactions of photosynthesis occur in large pigment–protein complexes called **photosystems**. Two types of photosystems are required to catalyze the two light absorbing reactions utilized in oxygenic photosynthesis. One photosystem, **photosystem II (PSII)**, boosts electrons from an energy level below that of water to a midway point
- The other photosystem, **photosystem I (PSI)**, raises electrons from a midway point to an energy level well above that of NADP
- In oxygenic photosynthesis, where the two photosystems act in series, electron flow occurs along three legs—from water to PSII, from PSII to PSI, and from PSI to NADP—an arrangement described as the *Z scheme*
- Photosystem II uses absorbed light energy for two interrelated activities: removing electrons from water and generating a proton gradient



An Overview of Photosynthetic Electron Transport

- The electrons travel from water to NADP by the action of two light-absorbing photosystems. Events occurring in PSII generate a strong oxidizing agent capable of producing O₂ from water, whereas events in PSI generate a strong reducing agent capable of producing NADPH from NADP. These two events lie at the opposite ends of redox chemistry in living organisms.
- The production of one molecule of O₂ requires the removal of four electrons from two molecules of water. The removal of four electrons from water requires the absorption of four photons, one for each electron. At the same time, the reduction of one molecule of NADP requires the transfer of two electrons. Thus, hypothetically, if only one photosystem were able to transfer electrons from H₂O to NADP, four photons would be sufficient to produce two molecules of NADPH. Because two photosystems are utilized in the cell, that number is doubled to eight photons, four being utilized in PSII and four in PSI.
- In other words, a total of eight moles of photons must be absorbed by the cell to generate one mole of molecular oxygen and two moles of NADPH. Thus, if we add the reactions of PSII *ignoring the protons for a moment*, we arrive at an overall equation for the light reactions of molecular oxygen and two moles of NADPH. Thus, if we add the reactions of PSII and PSI *ignoring the protons for a moment*, we arrive at an overall equation for the light reactions of



- Ignoring the protons for a moment, we arrive at an overall equation for the light reactions of formation of ATP. The proton gradient forms as the result of the removal of H^+ from the stroma and the addition of H^+ to the thylakoid lumen. Contributions to the proton gradient arise from (1) the splitting of water in the lumen, (2) oxidation of plastoquinol (PQH_2) by cytochrome $b_6 f$, releasing protons into the lumen, and (3) reductions of $NADP^+$ and PQ , which remove protons from the stroma.

Killing Weeds by Inhibiting Electron Transport

- Reaksi cahaya fotosintesis menggunakan sejumlah besar pembawa elektron, yang berfungsi sebagai target untuk berbagai bahan kimia pembunuh tumbuhan (herbisida). Sejumlah herbisida umum, termasuk diuron, atrazin, dan terbutryn, bekerja dengan mengikat ke inti, protein dari PSII
- We saw on page 216 how absorption of light by PSII leads to production of a PQH₂ molecule that is subsequently released from the Q B site of PSII and replaced by a PQ from the pool. The herbicides listed above act by binding to the open Q B site after release of PQH₂, blocking electron transport through PSII. The herbicide paraquat has received attention in the news media because it is used to kill marijuana plants and because its residues are highly toxic to humans.
- Paraquat interferes with PSI function by competing with ferredoxin for electrons from the PSI reaction center. Electrons that are diverted to paraquat are subsequently transferred to O₂, generating highly reactive oxygen radicals that damage the chloroplasts and kill the plant. Paraquat destroys human tissue by generating oxygen radicals using electrons diverted from complex I of the respiratory chain. (CH₂O) requires the input of three moles of ATP and two moles of NADPH

Noncyclic Versus Cyclic Photophosphorylation

- The formation of ATP during the process of oxygenic photosynthesis is called **noncyclic photophosphorylation** because electrons move in a linear (i.e., noncyclic) path from H₂O to NADP
- chloroplasts had a means for ATP formation that did not require most of the photosynthetic reactions that would have led to oxygen production, CO₂ fixation, or NADP reduction. All that was necessary was illumination, chloroplasts, ADP, and Pi. The process Arnon had discovered was later called **cyclic photophosphorylation** and is a process that is carried out by PSI independent of PSII.
- Cyclic electron transport begins with the absorption of a quantum of light by PSI and transfer of a high-energy electron to the primary acceptor
- the electron is passed along to ferredoxin, as is always the case, but rather than being transferred to NADP, the electron is routed back to the electron-deficient reaction center to complete the cycle
- During the flow of an electron around this course, sufficient free energy is released to translocate protons (estimated at two H/e) across the membrane by the cytochrome *b6 f* complex and to build a proton gradient capable of driving ATP synthesis
- Cyclic photophosphorylation is thought to provide additional ATP required for carbohydrate synthesis and also for other ATP-requiring activities in the chloroplast (e.g., molecular chaperone involvement in protein import). Inhibition of cyclic photophosphorylation leads to impaired development and growth of higher plants.

CARBON DIOXIDE FIXATION AND THE SYNTHESIS OF CARBOHYDRATE

Carbohydrate Synthesis in C3 Plants

- Labeled CO₂ was converted to reduced organic compounds very rapidly. If the incubation period was very short (up to a few seconds), one radioactive spot on the chromatogram predominated. The compound that formed the spot was determined to be 3-phosphoglycerate (PGA), one of the intermediates of glycolysis. Calvin's group initially suspected that CO₂ was being covalently linked (or *fixed*) to a two-carbon compound to form the three-carbon PGA molecule. Because the first intermediate to be identified was a three-carbon molecule, plants that utilize this pathway to fix atmospheric CO₂ are referred to as **C3 plants**.
- As the structure of the various intermediates was determined, together with the positions of the labeled carbon atoms, it became apparent that the pathway for conversion of CO₂ into carbohydrate was cyclic and complex. This pathway has become known as the Calvin cycle (or Calvin-Benson cycle), and it occurs in cyanobacteria and all eukaryotic photosynthetic cells.
- The cycle comprises three main parts: (1) carboxylation of RuBP to form PGA; (2) reduction of PGA to the level of a sugar (CH₂O) by formation of glycer aldehyde 3-phosphate (GAP) using the NADPH and ATP produced in the light-dependent reactions; and (3) the regeneration of RuBP, which also requires ATP.

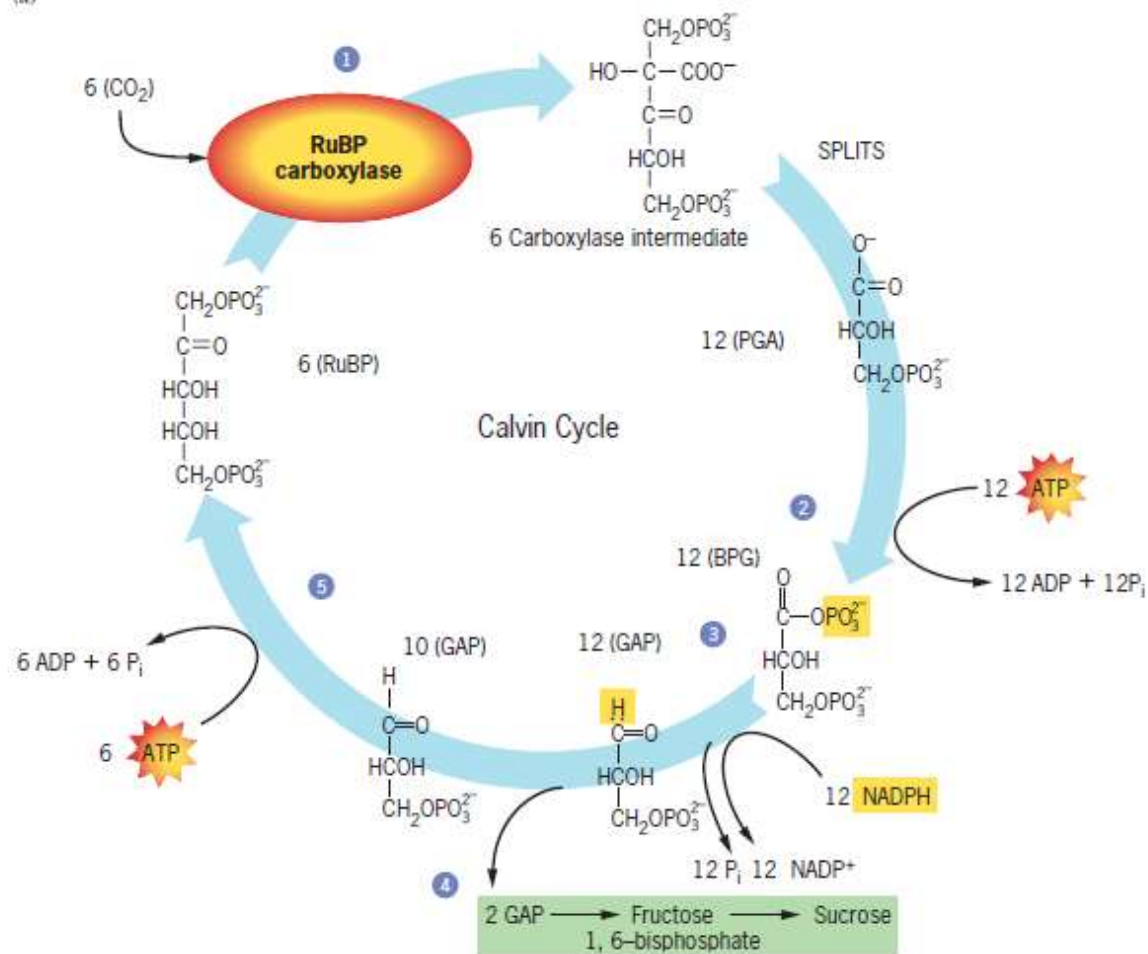
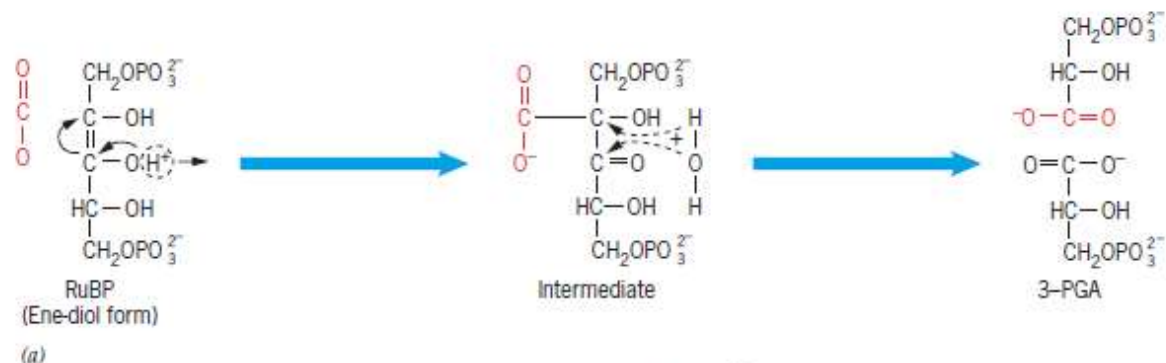


FIGURE 6.19 Converting CO_2 into carbohydrate. (a) The reaction catalyzed by ribulose biphosphate carboxylase (Rubisco) in which CO_2 is fixed by linkage to RuBP. The product rapidly splits into two molecules of 3-phosphoglycerate (PGA). (b) An abbreviated version of the Calvin cycle showing the fate of 6 molecules of CO_2 that are fixed by combination with 6 molecules of RuBP. (Numerous reactions have been deleted). The fixation of CO_2 is indicated in step 1. In step 2, the 12 PGA molecules are phosphorylated via ATP hydrolysis to form 12 1,3-bisphosphoglycerate (BPG) molecules, which are reduced in step 3 by

electrons provided by NADPH to form 12 molecules of glyceraldehyde 3-phosphate (GAP). Here, 2 of the GAPs are drained away (step 4) to be used in the synthesis of sucrose in the cytosol, which can be considered the product of the light-independent reactions. The other 10 molecules are converted into 6 molecules of RuBP (step 5), which can act as the acceptor for 6 more molecules of CO_2 . The regeneration of 6 RuBPs requires the hydrolysis of 6 molecules of ATP. The NADPH and ATP used in the Calvin cycle represent the two high-energy products of the light-dependent reactions.

Carbohydrate Synthesis in CAM Plants

- CAM species carry out light-dependent reactions and CO₂ fixation at different times of the day, rather than in different cells of the leaf.
- CAM plants keep their stomata closed during the hot, dry daylight hours. Then, at night, when the rate of water vapor loss is greatly reduced, they open their stomata and fix CO₂ by means of PEP carboxylase. As more and more carbon dioxide is fixed in the mesophyll cells during the night, the malate that is generated is transported into the cell's central vacuole.
- The presence of malate (in the form of malic acid within the acidic vacuole) is evident by the sour “morning taste” of the plants. During the daylight hours, the stomata close, and the malic acid is moved into the cytoplasm. There it gives up its CO₂, which can be fixed by Rubisco under conditions of low O₂ concentration that exist when the stomata are closed. Carbohydrates are then synthesized using energy from ATP and NADPH generated by the light-dependent reactions.

Carbohydrate Synthesis in C₄ Plants

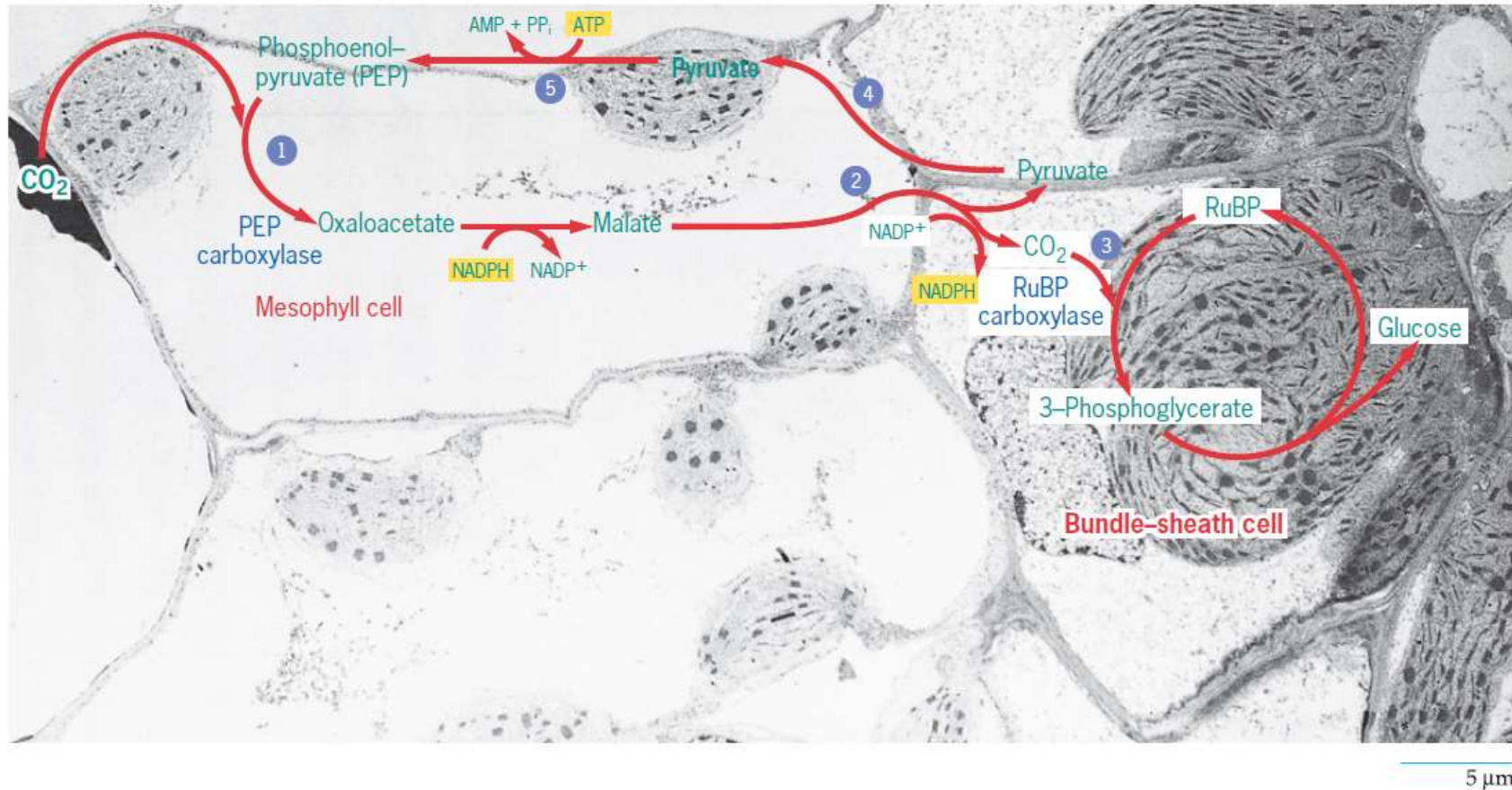


FIGURE 6.24 Structure and function in C₄ plants. Electron micrograph of a transverse section through the leaf of a C₄ plant showing the spatial relationship between the mesophyll and bundle-sheath cells. Superimposed on the micrograph are the reactions of CO₂ fixation that occur in each type of cell. In step 1, CO₂ is joined to PEP by the enzyme PEP carboxylase in a mesophyll cell that is located close to the leaf exterior. The four-carbon malate formed by the reaction is transported to the more centrally located bundle-sheath cell (step 2), where

the CO₂ is released. The CO₂ becomes highly concentrated in the bundle-sheath cell, favoring the fixation of CO₂ by Rubisco to form 3-PGA (step 3), which can be circulated through the Calvin cycle. The pyruvate formed when CO₂ is released is shipped back to the mesophyll cell (step 4), where it is converted to PEP. Although the process requires the hydrolysis of ATP (step 5), the high CO₂/O₂ in the bundle-sheath cell minimizes the rate of photorespiration. (ELECTRON MICROGRAPH COURTESY OF S. CRAIG.)

Tugas

- Translate Bab 3 part 3.1 dan 3.3
- Translate Bab 5 dan Bab 6 semuanya (kecuali tulisan review, [THE HUMAN PERSPECTIVE](#), soal)
- Masukkan gambar da reaksi kimia tidak hanya translatenya
- Penilaian tata Bahasa dan kerapian
- Di kumpulkan waktu UTS (word dan PDF) melalui email
- muhammadbudiharyono@upgris.ac.id