

**DIKTAT KULIAH
FISIOLOGI TUMBUHAN 1**

**Disusun Oleh:
ISMAIL SALEH, S.P., M.Si**

**PROGRAM STUDI AGROTEKNOLOGI
FAKULTAS PERTANIAN
UNIVERSITAS SWADAYA GUNUNG JATI
2017**

KATA PENGANTAR

Segala puji bagi Allah SWT yang telah memberikan kesehatan dan kesempatan bagi penulis sehingga dapat menyelesaikan diktat kuliah Fisiologi Tumbuhan 1 ini. Diktat ini digunakan sebagai pegangan mahasiswa Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Swadaya Gunung Jati dalam mengikuti mata kuliah Fisiologi Tumbuhan 1 di semester 4. Isi dari diktat ini diadopsi dan merupakan ringkasan dari buku *Plant Physiology Third Edition* karya Lincoln Taiz dan Eduardo Zeiger.

Semoga diktat ini dapat membantu mahasiswa dalam memahami fisiologi tumbuhan serta proses-proses yang terjadi di dalamnya. Saran dan kritik untuk perbaikan diktat ini sangat kami harapkan.

Februari 2017

Penulis.

DAFTAR ISI

KATA PENGANTAR	i
DAFTAR ISI	ii
AIR DAN SEL TUMBUHAN	1
KESEIMBANGAN AIR DALAM TUMBUHAN.....	7
UNSUR HARA MINERAL	14
TRANSPORTASI ION DALAM SEL.....	21
FOTOSINTESIS.....	27
TRANSLOKASI PADA FLOEM.....	46
RESPIRASI.....	55
ASIMILASI NITROGEN.....	66

DAFTAR GAMBAR

Gambar 1 Struktur Molekul Air.....	2
Gambar 2. Pergerakan Molekul Air.....	2
Gambar 3 Proses difusi air melalui pori selektif	4
Gambar 4 Lintasan Air Pada Akar Tanaman	10
Gambar 5 Tracheid (a) dan Vessel Elements (b).....	11
Gambar 6. Proses penguapan pada daun	13
Gambar 7 Kurva hubungan antara konsentrasi hara pada jaringan terhadap potensi hasil	18
Gambar 8 Transportasi ion melewati membran plasma dan tonoplas ..	21
Gambar 9. Transportasi ion secara aktif menggunakan gradient potensial H ⁺ sebagai sumber energi	25
Gambar 10. Spektrum elektromagnetik	27
Gambar 11. Struktur kloroplas	28
Gambar 12. Struktur klorofil dan karotenoid.....	29
Gambar 13. Lintasan elektron melalui kompleks sitokrom b ₆ f (a) lintasan non siklik (b) lintasan siklik.....	31
Gambar 14. Proses transfer elektron pada kompleks fotosistem I	32
Gambar 15. Struktur ATP-Synthase	33
Gambar 16. Transfer elektron pada membran tilakoid.....	33
Gambar 17. Proses Regenerasi RuBP menggunakan lima molekul triosa fosfat.....	35
Gambar 18. Sistem Ferredoxin-Thioredoxin.....	36
Gambar 19. Siklus karbon pada tanaman C ₄	38
Gambar 20 Proses Fiksasi CO ₂ pada tanaman CAM	40
Gambar 21. Penyebaran kloroplas pada intensitas cahaya yang berbeda.....	42
Gambar 22. Respon fotosintesis terhadap intensitas cahaya	43
Gambar 23. Titik Kompensasi CO ₂ pada Tanaman C ₃ dan C ₄	44
Gambar 24. Pengaruh suhu terhadap quantum yield tanaman C ₃ dan C ₄	45
Gambar 25. Jenis gula yang tidak umum ditranslokasikan pada floem (a) dan yang umum ditranslokasikan pada folem (b)	49

Gambar 26. Pressure-Flow Model pada Floem	50
Gambar 27. Polymer-trapping model phloem loading secara simplas ..	52
Gambar 28. Lintasan pada floem unloading	54
Gambar 29. Gambaran umum proses respirasi pada tanaman	55
Gambar 30. Reaksi glikolisis pada sel tanaman	59
Gambar 31. Lintasan Pentosa Fosfat Oksidatif.....	60
Gambar 32. Siklus asam sitrat.....	62
Gambar 33. Proses rantai transport elektron pada membran dalam mitokondria.....	64
Gambar 34. Keterkaitan antara rantai transport elektron pada fotosintesis dengan aktivitas enzim nitrit reduktase	68

BAB I

AIR DAN SEL TUMBUHAN

1.1 Fungsi Air

Air memegang peranan penting pada setiap kehidupan baik pada tumbuhan maupun hewan. Air sangat diperlukan oleh tumbuhan untuk melakukan proses metabolisme. Perbedaan yang nyata antara sel hewan dengan sel tumbuhan adalah adanya dinding sel. Adanya dinding sel menyebabkan tanaman memiliki tekanan turgor yaitu tekanan hidrostatik dari dalam sel. Tekanan turgor sangat penting untuk proses fisiologi seperti pembesaran sel, pertukaran gas pada daun, transportasi pada floem, dan transportasi melewati membran.

Air merupakan penyusun massa terbesar pada sel tanaman. Contohnya pada sayuran memiliki kadar air 85 – 90%, bahkan pada tanaman tertentu seperti pada *Talinum triangulare* atau kolesom (daun ginseng) memiliki kadar air sekitar 92-94%. Pada tumbuhan berkayu memiliki kadar air yang lebih rendah yaitu sekitar 35 – 75%. Selain itu benih jenis ortodoks atau benih yang dapat disimpan dengan kadar air yang rendah memiliki kadar air sekitar 5 – 15%. Oleh karena itu benih tersebut harus mengimbibisi atau menyerap air terlebih dahulu untuk dapat melangsungkan proses metabolisme dalam proses perkecambahan.

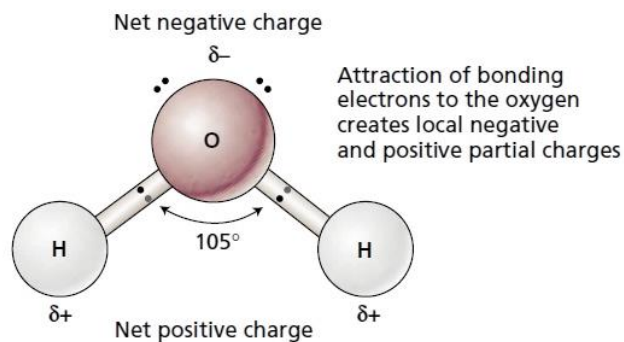
Tanaman secara kontinyu menyerap air dari akar dan melepaskannya ke udara melalui proses transpirasi (proses ini akan dibahas pada bab berikutnya). Hal tersebut berhubungan dengan fungsi air sebagai pelarut dan pengangkut unsur hara dari dalam tanah ke tanaman.

1.2 Struktur Air

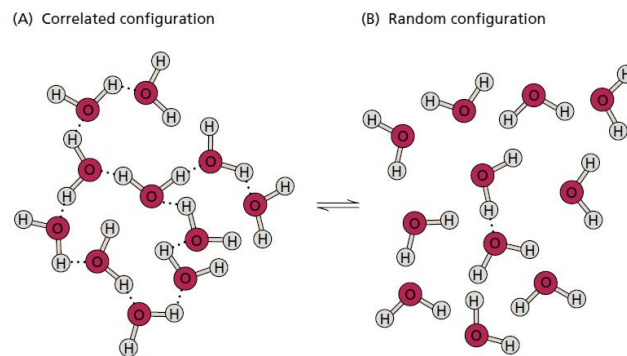
Secara keseluruhan, molekul air bersifat netral. Namun pada molekul air terjadi pembagian muatan yaitu bermuatan positif pada atom H dan bermuatan negatif pada atom O sehingga molekul air bersifat bipolar (Gambar 1). Adanya pembagian muatan tersebut menyebabkan air dapat

menarik molekul lainnya yang bersifat polar atau berikatan antar molekul air yang dihubungkan oleh ikatan hidrogen. Kekuatan dari ikatan hidrogen ini yaitu berkisar 20 kJ/mol.

Ikatan hidrogen ini yang merupakan dasar dari sifat unik air. Volume air akan mengembang jika didinginkan pada suhu 4 - 0°C. Hal tersebut berhubungan dengan keteraturan antara ikatan hidrogen antar molekul air, sebaliknya apabila air dipanaskan maka energi kinetik dari molekul air akan lebih besar dari energi untuk melepaskan ikatan hidrogen sehingga pergerakan molekul air menjadi lebih cepat (Gambar 2).



Gambar 1 Struktur Molekul Air



Gambar 2. Pergerakan Molekul Air

Pada Gambar 2 dapat dilihat bahwa ikatan hidrogen antar molekul air bersifat sementara. Ikatan tersebut dapat terputus dan berikatan lagi dalam waktu yang sangat singkat. Kecepatan memutusny dan bergabungnya antar ikatan tersebut tergantung dari energi dari luar yang diterima oleh molekul air tersebut.

1.3 Kohesi dan Adhesi

Kohesi adalah tarik menarik antara antara molekul yang sejenis. Dalam hal ini adalah tarik menarik antar molekul air. Adanya kohesi menyebabkan air memiliki tegangan permukaan. Kohesi dibutuhkan dalam proses transportasi air di dalam pembuluh xylem karena dapat menyebabkan terbentuknya kolom air yang tidak terputus (kontinyu).

Adhesi adalah tarik menarik antara molekul yang berbeda. Dalam hal ini ada qlah tarik menarik antara molekul air dengan permukaan zat padat (pembuluh kapiler). Adhesi merupakan faktor penting dalam kapilaritas yang dapat menyebabkan air naik pada pembuluh kapiler.

1.4 Difusi dan Osmosis

Pergerakan suatu zat dari suatu tempat ke tempat yang lain disebut dengan translokasi. Translokasi dapat bersifat aktif maupun pasif. Translokasi air bersifat pasif artinya dalam proses pergerakannya tidak membutuhkan adanya energi. Pergerakan air yang bersifat pasif dapat berupa difusi atau aliran massa. Aliran massa adalah pergerakan yang digerakkan oleh tekanan.

Difusi adalah gerakan molekul secara individu dari daerah dengan konsentrasi tinggi ke konsentrasi yang rendah. Ilmuan Jerman yang bernama Adolf Fick pada tahun 1880-an mengemukakan bahwa kecepatan difusi berbanding lurus dengan gradien konsentrasi dan berbanding terbalik dengan jarak antara kedua zat tersebut.

Persamaan tersebut dapat dituliskan dengan persamaan berikut:

$$J_s = -D_s \Delta C_s / \Delta x$$

Keterangan:

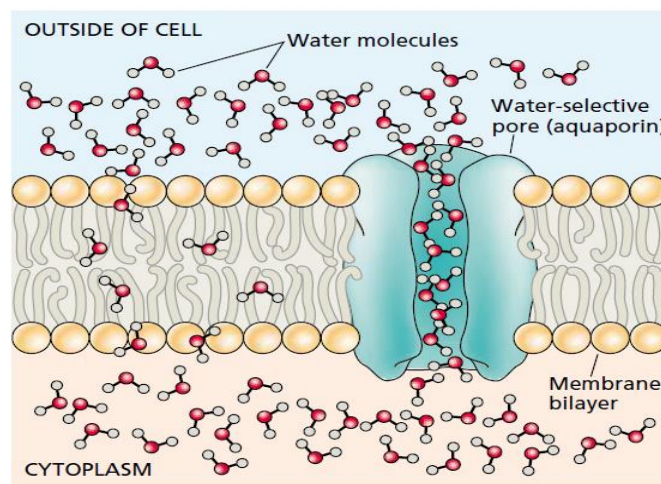
J_s : Flux density

D_s : Koefisien difusi

ΔC_s : Gradien konsentrasi

Δx : Jarak antara kedua zat

Proses difusi berlangsung secara spontan dan akan berhenti ketika gradient konsentrasi antara kedua zat tersebut sudah mencapai titik keseimbangan (equilibrium). Contoh dari proses difusi adalah masuknya molekul air melalui pori selektif yang terdapat pada membran sel (Gambar 3)



Gambar 3 Proses difusi air melalui pori selektif

Osmosis adalah difusi melalui membran semipermeabel. Membran semipermeabel memungkinkan dilewati oleh molekul air namun tidak dapat dilewati oleh zat terlarut (solut). Sel tumbuhan dikelilingi oleh membran sel yang bersifat semipermeabel. Oleh karena itu konsentrasi zat terlarut di luar sel seringkali menjadi faktor pembatas bagi ketersediaan air bagi sel tanaman misalnya ketika tanaman berada pada kondisi salin (kadar garam tinggi). Pada kondisi tersebut tanaman seolah-olah berada dalam kondisi kekeringan walaupun air berada dalam jumlah yang cukup banyak terutama bagi tanaman yang peka terhadap salinitas tinggi.

1.5 Potensial Kimia Air dan Potensial Air

Potensial kimia air menggambarkan energi bebas yang berhubungan dengan air secara kuantitatif. Energi bebas adalah energi yang dibutuhkan atau kemampuan air untuk bergerak dan bereaksi. Potensial kimia air dinyatakan dalam J/mol.

Potensial air adalah potensial kimia air dibagi dengan molal parsial volume air ($18 \times 10^{-6} \text{ m}^3/\text{mol}$). Potensial air menggambarkan ukuran energi bebas air per unit volume (J/m^3). Potensial air tersebut lebih umum digunakan karena satuan tersebut (J/m^3) setara dengan satuan tekanan (Pascal) yang merupakan pengukuran yang lazim untuk potensial air.

Faktor-faktor yang memengaruhi nilai dari potensial air adalah **konsentrasi solut, tekanan, dan gravitasi**. Potensial air dilambangkan dengan Ψ_w (psi). Hubungan antara potensial air dengan ketiga faktor yang memengaruhinya adalah sebagai berikut:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g$$

Keterangan:

Ψ_w : Potensial air

Ψ_s : Potensial solut

Ψ_p : Potensial tekanan

Ψ_g : Potensial gravitasi

Potensial solut menggambarkan pengaruh konsentrasi solut (zat terlarut) terhadap potensial air. Potensial solut disebut juga dengan potensial osmotik. Potensial osmotik dapat dihitung dengan persamaan van't Hoff yaitu:

$$\Psi_s = -RTC_s$$

Persamaan tersebut menggambarkan bahwa C_s (*concentration of solut*) berbanding terbalik terhadap potensial osmotik. Hal ini menunjukkan bahwa semakin tinggi konsentrasi zat terlarut maka potensial osmotiknya semakin rendah dan berpotensi untuk menurunkan potensial air.

Larutan dengan konsentrasi zat terlarut lebih kecil dibandingkan dengan sel disebut dengan larutan hipotonik. Pada jenis larutan ini air berdifusi ke dalam sel. Ketika air berdifusi ke dalam sel akan menimbulkan

tekanan dari dalam sel yang menyebabkan sel tersebut turgid. Larutan dengan konsentrasi yang sama dengan yang ada di dalam sel disebut dengan larutan isotonik. Apabila sel ditempatkan pada larutan isotonik maka tidak terjadi aliran difusi sehingga sel kehilangan turgiditasnya/*flaccid*. Sedangkan larutan dengan konsentrasi yang lebih tinggi dibandingkan dengan cairan sel disebut dengan larutan hipertonik. Apabila sel diletakkan di larutan hipertonik maka cairan sel akan keluar dan sel mengalami plasmolisis.

Potensial air memiliki beberapa peranan penting dalam proses metabolisme tanaman. Menurunnya potensial air menyebabkan meningkatnya akumulasi asam absisat dan akumulasi solut dalam sel dan sebaliknya menurunkan laju fotosintesis, sintesis protein, dan konduktansi stomata.

Potensial tekanan juga berpengaruh terhadap potensial air. Potensial tekanan dapat bernilai positif atau negatif. Potensial tekanan yang bernilai positif akan meningkatkan potensial air. Seperti yang telah dijelaskan sebelumnya bahwa potensial tekanan dalam sel dapat bernilai positif jika air berdifusi masuk ke dalam sel sehingga menimbulkan tekanan hidrostatik. Tekanan yang bernilai negatif salah satunya disebabkan oleh menurunnya potensial air di luar sel yang menyebabkan air tertarik ke luar sel (akan dijelaskan pada bab keseimbangan air dalam tumbuhan).

Potensial gravitasi biasanya diabaikan dalam penghitungan potensial air. Hal ini disebabkan karena nilainya yang sangat kecil apabila dibandingkan dengan potensial tekanan atau osmotik. Pergerakan air dalam tumbuhan ke arah tajuk walaupun melawan arah gravitasi tidak terlalu signifikan terhadap pergerakan air karena lebih dipengaruhi oleh potensial tekanan.

BAB II

KESEIMBANGAN AIR DALAM TUMBUHAN

2.1 Pergerakan Air dalam Tanah

Kadar air dan pergerakan air dalam tanah dipengaruhi oleh jenis dan struktur tanah. Partikel pasir memiliki diameter partikel yang lebih besar dan sebaliknya partikel liat memiliki diameter partikel yang lebih kecil. Ukuran partikel tersebut akan berpengaruh terhadap pori atau rongga tanah. Tanah yang memiliki kandungan pasir yang besar banyak memiliki rongga udara. Rongga-rongga antar partikel tanah tersebut berpengaruh terhadap laju pergerakan air di dalam tanah.

Ketika tanah diairi dengan baik maka air tanah akan masuk ke dalam tanah (perkolasi) akibat adanya gaya gravitasi dan mengisi rongga-rongga antar partikel tanah. Karena adanya sifat adhesi dari air maka air akan membentuk suatu lapisan tipis mengelilingi partikel tanah. Kemampuan air dalam mengikat air ini disebut dengan kapasitas lapang. Kapasitas lapang adalah jumlah air yang dapat diikat oleh tanah yang sudah dijenuhi dengan air dikurangi dengan air yang lepas karena gravitasi (air gravitasi).

Potensial air tanah dipengaruhi oleh potensial tekanan dan potensial osmotik. Potensial tekanan lebih berpengaruh dibandingkan potensial osmotik. Hal ini terjadi pada kondisi tanah normal (bukan pada kondisi tanah dengan salinitas tinggi). Pada kondisi tanah normal konsentrasi solut dalam air tanah tergolong rendah yaitu sekitar -0.02 MPa. Namun pada tanah salin potensial osmotik tanah yaitu bisa mencapai -0.2 MPa.

Potensial tekanan atau tekanan hidrostatik pada tanah lembab atau basah nilainya mendekati nol. Ketika kadar air tanah semakin rendah maka nilai tekanan hidrostatik akan semakin rendah dan bahkan bernilai negatif. Tekanan hidrostatik bernilai negatif terjadi apabila tanah mengalami kekeringan.

Ketika tanah mengalami kekeringan atau kadar air tanah mulai menurun, air akan meninggalkan pori-pori atau ruang antar partikel tanah. Adanya sifat adhesi dari air seperti yang telah dijelaskan sebelumnya

bahwa air akan tertarik ke permukaan partikel tanah sehingga tekanan air bagi akar akan bersifat negatif dan air tidak mampu diserap oleh akar tanaman. Tekanan hidrostatik bersifat negatif dianalogikan seperti air ditarik sedangkan yang bernilai positif dianalogikan seperti didorong ke permukaan akar.

Air berpindah dalam tanah berdasarkan perbedaan gradien tekanan dan bersifat pasif (menuruni gradien tekanan) atau dari tekanan tinggi ke tekanan yang lebih rendah. Ketika akar tanaman menyerap air maka air tanah yang berada di sekitar zona perakaran akan terkuras sehingga akan menurunkan potensial air di sekitar zona perakaran. Akibatnya air tanah yang berada di sekitar tanah dekat zona perakaran memiliki potensial yang lebih tinggi dan air tanah akan mengalir ke dekat zona perakaran dan berlangsung secara spontan.

Laju aliran air di dalam tanah dipengaruhi oleh dua faktor yaitu gradien tekanan dan konduktivitas hidrolik tanah. Konduktivitas hidrolik tanah merupakan suatu ukuran kemudahan air melalui rongga-rongga antar partikel tanah. Sebagai contoh, tanah berpasir memiliki konduktivitas hidrolik tanah yang cukup tinggi dan sebaliknya tanah yang memiliki kandungan partikel liat yang tinggi memiliki konduktivitas hidrolik tanah yang rendah.

Pada kondisi tanah yang sangat kering, potensial air akan menurun dan apabila kondisi ini berlangsung terus-menerus maka akan mencapai titik layu permanen. Titik layu permanen adalah suatu kondisi dimana potensial air tanah lebih rendah atau sama dengan potensial osmotik sel tanaman sehingga tanaman tidak dapat mengembalikan tekanan turgornya kembali. Potensial osmotik sel setiap spesies tanaman berbeda-beda satu sama lain sehingga kondisi untuk mencapai titik layu permanen setiap tanaman juga akan berbeda-beda.

2.2 Penyerapan Air Oleh Akar

Penyerapan air oleh akar tanaman dipengaruhi oleh luas permukaan akar yang kontak dengan tanah. Salah satu mekanisme tanaman untuk memperluas luas permukaan akar adalah dengan memodifikasi jaringan epidermis akar yang sudah tidak mengalami elongasi (pemanjangan) untuk berdiferensiasi membentuk rambut akar. Rambut akar tersebut yang membantu tanaman dalam proses penyerapan air dan ion.

Kontak akar dengan tanah akan rusak apabila struktur tanah di sekitar perakaran dirusak. Hal ini biasanya terjadi ketika tanaman dipindahtanamkan dengan cara yang tidak hati-hati sehingga struktur tanah menjadi rusak. Apabila hal tersebut terjadi, maka tanaman selama beberapa waktu akan mengalami stress karena akar belum dapat menyerap air dengan baik.

Ketika air sudah masuk ke akar, air ditranslokasikan dengan dua jalur yaitu jalur simplas dan apoplas. Jalur simplas adalah jalur dimana air melintasi membran sel (masuk dari salah satu sisi membran dan keluar di sisi lainnya) dan melalui plasmodesmata yang terdapat pada dinding sel. Jalur apoplas adalah lintasan yang melalui ruang antar dinding sel (tanpa masuk ke membran sel). Jalur simplas dan apoplas terjadi pada bagian korteks akar. Pada endodermis terdapat *casparian strip* yang menghalangi aliran air melalui jalur apoplas. *Casparian strip* ini mengandung suberin yang bersifat hidrofobik. Air yang melintasi endodermis dipaksa untuk masuk ke jalur simplas (Gambar 4).

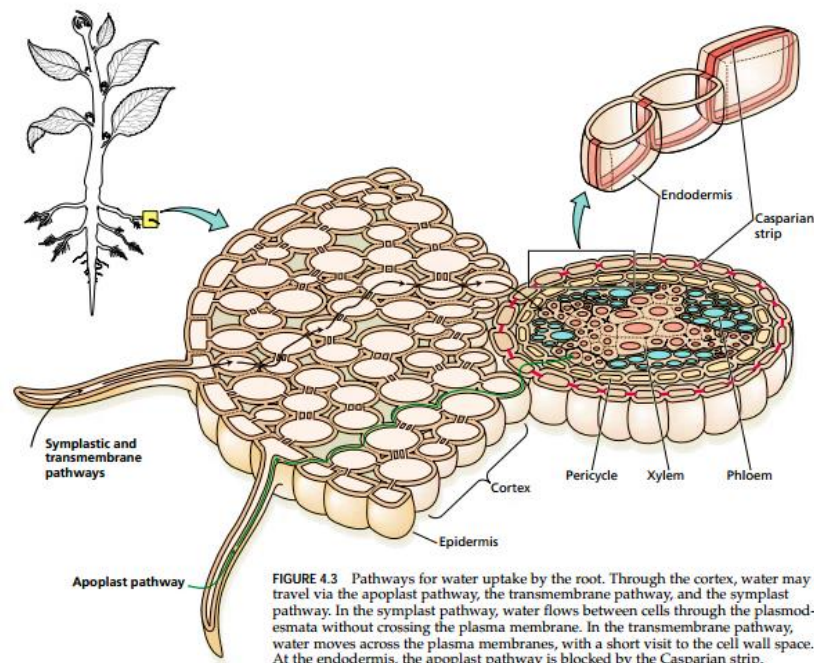


FIGURE 4.3 Pathways for water uptake by the root. Through the cortex, water may travel via the apoplast pathway, the transmembrane pathway, and the symplast pathway. In the symplast pathway, water flows between cells through the plasmodesmata without crossing the plasma membrane. In the transmembrane pathway, water moves across the plasma membranes, with a short visit to the cell wall space. At the endodermis, the apoplast pathway is blocked by the Casparian strip.

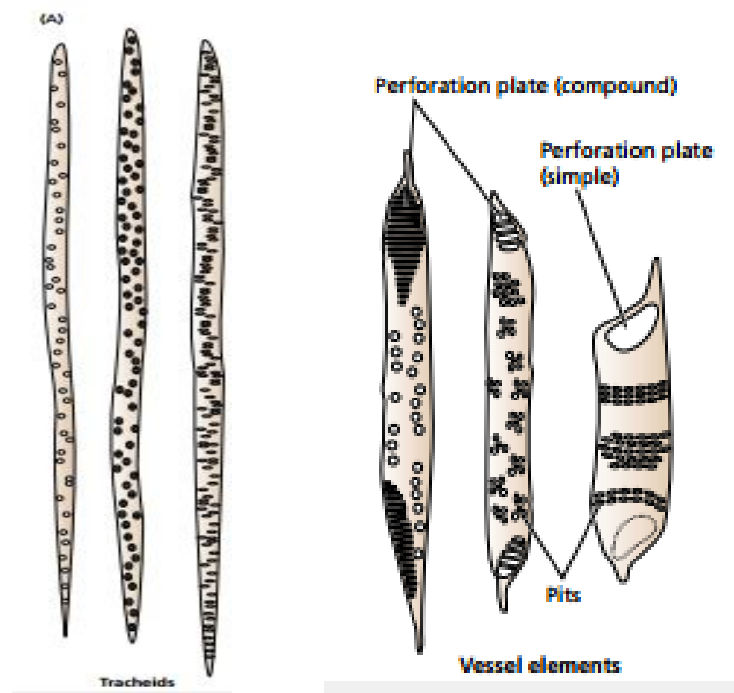
Gambar 4 Lintasan Air Pada Akar Tanaman

Salah satu fenomena yang dapat diamati pada tanaman adalah adanya tekanan akar (*root pressure*). Fenomena tersebut dapat diamati ketika tanaman dipotong tepat pada pangkal batang, maka akan keluar cairan eksudat dari potongan akar tersebut. Besarnya tekanan tersebut berkisar 0.05 – 0.5 MPa.

Mekanisme terjadinya tekanan akar yaitu sebagai berikut: akar menyerap ion dari larutan tanah kemudian ion tersebut diakumulasikan di jaringan xylem (pembahasan tentang transportasi ion akan dibahas di bab transportasi ion). Akibat adanya akumulasi ion tersebut maka potensial osmotik cairan di pembuluh xylem menjadi turun sehingga potensial air di pembuluh xylem juga akan menurun. Akibatnya air akan berdifusi masuk ke pembuluh xylem dan menyebabkan adanya tekanan hidrostatik (potensial tekanan) yang dikenal dengan tekanan akar. Adanya fenomena tekanan akar ini seringkali dapat dilihat dengan adanya gutasi (keluarnya titik-titik air di tepi daun). Gutasi ini terjadi ketika potensial air tanah tinggi sedangkan transpirasi rendah (terjadi saat malam atau pagi hari).

2.3 Transportasi Air Melalui Xylem

Tracheary xylem dibagi menjadi dua tipe yaitu *Tracheid* dan *Vessel Elements*. *Vessel elements* biasanya terdapat pada tumbuhan angiospermae dan sebagian kecil gymnospermae sedangkan *tracheid* ditemukan baik pada tumbuhan angiospermae dan gymnospermae. Gambar dari kedua jenis pembuluh xylem tersebut dapat dilihat pada Gambar 5.



Gambar 5 Tracheid (a) dan Vessel Elements (b)

Teori yang paling dapat diterima untuk menjelaskan pergerakan air di dalam tumbuhan yaitu teori **Kohesi**. Teori kohesi ini menjelaskan adanya kolom air yang berkesinambungan (kontinyu) akibat adanya gaya tarik menarik antara molekul air dari ujung akar, melalui batang, sampai di mesofil daun. Menurut teori ini, kekuatan pendorong untuk gerakan air di pembuluh xylem adalah penguapan air yang terdapat di daun sehingga menimbulkan tekanan negatif di bagian daun (tarikan) dan air mulai tertarik ke atas.

Tarikan yang cukup besar dari daun akibat adanya transpirasi seringkali menyebabkan beberapa permasalahan pada pembuluh xylem. Permasalahan pertama yaitu pecahnya pembuluh xylem jika dinding selnya lemah. Oleh karena itu salah satu mekanisme tanaman untuk mengatasi permasalahan tersebut adalah dengan lignifikasi (pembentukan lignin) pada dinding sel serta penebalan dinding sel sekunder pada pembuluh xylem.

Permasalahan ke dua adalah adanya udara yang ikut tertarik ke atas melalui pori mikro di pembuluh xylem (*air seeding*). Akibat adanya *air seeding* tersebut dapat menyebabkan adanya gelembung udara yang dapat mengurangi gaya tarikan dari atas. Gelembung udara tersebut akan tambah membesar karena gas-gas terlarut di cairan xylem juga akan tertarik ke atas. Fenomena ini disebut dengan embolisme atau kavitasi. Apabila embolisme ini terjadi maka pembuluh xylem menjadi tidak bisa dialiri oleh air. Hal ini dapat menyebabkan tanaman mengalami kelayuan. Embolisme juga dapat terjadi ketika transpirasi tinggi namun potensial air tanah rendah.

Pembuluh xylem saling terhubung satu sama lain sehingga aliran air tidak sepenuhnya terhenti. Gelembung udara tersebut dapat dihilangkan pada saat malam hari ketika laju transpirasi rendah. Apabila tekanan hidrostatik akar meningkat maka gas tersebut dapat terlarut kembali dalam larutan cairan xylem.

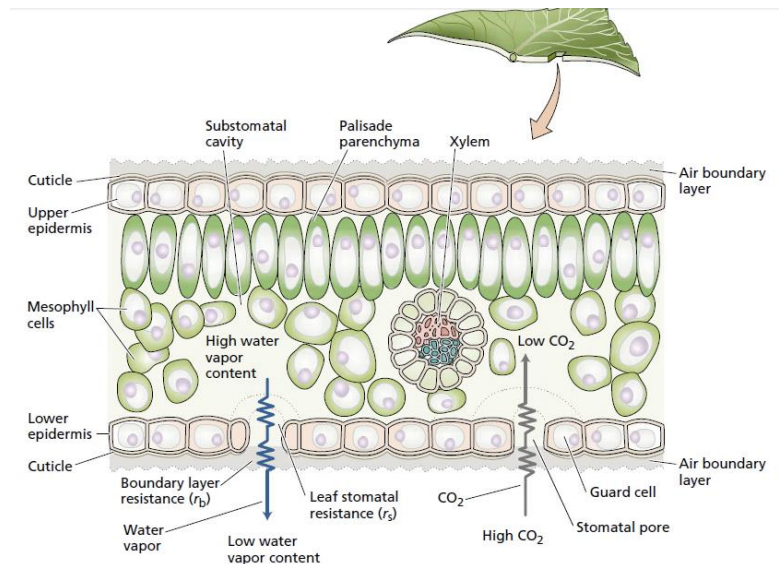
2.4 Transpirasi

Salah satu kekuatan untuk menarik air dari daun adalah transpirasi atau penguapan air di antara sel-sel mesofil daun. Sama halnya seperti pada tanah, ketika air di antara sel-sel mesofil menguap maka akan menimbulkan tekanan yang bernilai negatif. Tekanan negatif tersebut dapat menarik air di pembuluh xylem.

Terdapat beberapa faktor yang dapat memengaruhi laju transpirasi yaitu suhu, kelembaban udara, dan kecepatan angin. Semakin tinggi suhu maka laju transpirasi akan semakin tinggi dan sebaliknya. Namun tanaman memiliki mekanisme untuk mengurangi laju transpirasi yaitu dengan

menutup stomata terutama pada tanaman C4 dan CAM (akan dibahas pada bab fotosintesis). Kelembaban udara juga berpengaruh terhadap laju transpirasi. Kelembaban udara yang tinggi akan menurunkan laju transpirasi. Hal ini kadang-kadang dapat menjadi masalah karena laju transpirasi yang rendah akan menurunkan laju pergerakan air dalam tanaman sehingga ion yang translokasinya melalui aliran massa seperti Ca^{2+} juga akan terhambat.

Kecepatan angin yang tinggi di permukaan daun menyebabkan tekanan udara di permukaan daun akan berkurang. Tekanan udara yang rendah di permukaan daun menyebabkan laju transpirasi meningkat karena tekanan uap air di dalam daun menjadi meningkat. Proses terjadinya transpirasi pada daun dapat dilihat pada Gambar 6.



Gambar 6. Proses penguapan pada daun

Gambar di atas menunjukkan bahwa uap air yang berada di antara sel mesofil daun berdifusi ke luar daun dengan cara difusi melalui stomata. Sebaliknya gas CO_2 berdifusi masuk ke dalam daun juga melalui stomata.

BAB III

UNSUR HARA MINERAL

3.1 Unsur Hara Esensial

Unsur hara esensial memiliki definisi yang berbeda-beda menurut para ilmuwan namun pada intinya adalah unsur hara yang memiliki fungsi fisiologis yang jelas bagi pertumbuhan dan perkembangan tanaman. Ketiadaan unsur hara esensial pada tanaman menyebabkan tanaman tidak dapat menyelesaikan siklus hidupnya.

Secara umum unsur hara esensial dibagi menjadi dua berdasarkan konsentrasinya dalam tubuh tanaman/tingkat kebutuhannya yaitu unsur hara makro dan unsur hara mikro. Unsur hara makro adalah unsur hara yang memiliki konsentrasi yang cukup tinggi di dalam tubuh tanaman atau dibutuhkan dalam jumlah yang banyak oleh tanaman dan sebaliknya unsur hara mikro adalah unsur hara yang dibutuhkan dalam jumlah sedikit oleh tanaman sehingga konsentrasinya dalam tubuh tanaman juga relative lebih sedikit jika dibandingkan dengan unsur hara makro. Contoh unsur hara makro adalah N, P, K, Ca, Mg, S sedangkan contoh unsur hara mikro adalah Fe, Zn, Cu, Mn, B dan lain-lain. Unsur C, H, dan O termasuk unsur hara makro namun tidak digolongkan ke dalam unsur hara mineral karena tidak diserap melalui akar dalam bentuk mineral anorganik.

Pengelompokan unsur hara mineral berdasarkan konsentrasinya tidak dapat menggambarkan fungsi unsur hara tersebut secara fisiologis. Oleh karena itu unsur hara juga dikelompokkan berdasarkan fungsi fisiologi dan biokimianya dalam tubuh tanaman. Berdasarkan hal tersebut unsur hara dibagi menjadi empat kelompok yaitu: 1) penyusun bahan organik, 2) penyedia energi dan meningkatkan integritas struktur sel, 3) unsur hara yang tetap berada dalam bentuk ion dalam tanaman, dan 4) unsur hara yang terlibat dalam reaksi reduksi dan oksidasi.

3.2 Pengelompokan Unsur Hara Berdasarkan Fungsi Fisiologis

1. Unsur hara penyusun bahan organik

Unsur hara yang termasuk ke dalam golongan ini adalah unsur nitrogen (N) dan sulfur (S). Beberapa fungsi dari unsur hara tersebut antara lain sebagai berikut:

Nitrogen : Penyusun asam amino, protein, asam nukleat, koenzim dan lain-lain.

Sulfur : Penyusun dari beberapa asam amino seperti cysteine, cystine, metionin, dan protein.

2. Unsur hara yang penting untuk penyimpanan energi dan integritas sel

Fosfor : Komponen penyusun gula fosfat, asam nukleat, nukleotida, koenzim, fosfolipid, asam fitat, dll. Fosfor merupakan komponen penting pada reaksi yang melibatkan ATP.

Silikon : Disimpan dalam bentuk amorf silika pada dinding sel, berkontribusi terhadap rigiditas dan elastisitas dinding sel

Boron : Terikat dengan mannitol, mannan, dan penyusun dinding sel lainnya. Terlibat dalam pemanjangan sel dan metabolisme asam nukleat.

3. Unsur hara yang tetap berada dalam bentuk ion

Kalium : Dibutuhkan sebagai kofaktor oleh lebih dari 40 enzim, kation yang utama dalam menjaga tekanan turgor sel dan elektronetralitas sel.

Kalsium : Penyusun dari lamella tengah pada dinding sel, dibutuhkan sebagai kofaktor oleh beberapa enzim yang terlibat pada reaksi hidrolisis ATP dan fosfolipid, berfungsi sebagai second messenger untuk penangkap sinyal

Klorin : Dibutuhkan dalam reaksi fotosintesis yang meliputi evolusi O₂.

Mangan : Dibutuhkan dalam reaksi oleh enzim dehydrogenase, dekarboksilase, kinase, oksidase, dan perkosidase.

Natrium : Terlibat dalam regenerasi fosfoenolpiruvat pada tanaman C₄ dan CAM. Menyubstitusi fungsi kalium bagi beberapa tanaman.

4. Unsur hara yang terlibat dalam reaksi redoks

Besi : Penyusun sitokrom dan protein non heme yang terlibat dalam fotosintesis, fiksasi nitrogen, dan respirasi.

Seng : Penyusun alcohol dehydrogenase, glutamat dehydrogenase, dll.

Tembaga : Penyusun asam askorbat oksidase, tyrosinase, monoamine oksidase, dll.

Nikel : Penyusun urease, penyusun hydrogenase pada bakteri pengikat N₂.

Molibdenum : Penyusun nitrogenase dan nitrat reduktase.

3.3 Teknik untuk Memelajari Fungsi Unsur Hara

Unsur hara disebut esensial apabila ketiadaannya menyebabkan tanaman tidak dapat melangsungkan siklus hidupnya. Untuk mengetahui bahwa unsur hara tersebut dibutuhkan oleh suatu tanaman dapat diuji dengan cara meniadakan unsur hara tertentu. Unsur hara yang terdapat di dalam larutan tanah sangat kompleks sehingga media tanah tidak dapat dijadikan sebagai media untuk menguji hal tersebut.

Beberapa peneliti sudah membuktikan pada abad ke-19, bahwa tanaman dapat tumbuh hanya dengan menggunakan larutan garam-garam anorganik. Hal inilah yang saat ini dikenal dengan teknik hidroponik. Pada teknik hidroponik, unsur hara yang ingin dieliminasi dapat diatur karena komposisi unsur hara yang terdapat pada larutan tersebut sangat terkontrol.

Larutan unsur hara (Larutan Hoagland) memiliki komposisi sebagai berikut:

Composition of a modified Hoagland nutrient solution for growing plants							
Compound	Molecular weight	Concentration of stock solution	Concentration of stock solution	Volume of stock solution per liter of final solution	Element	Final concentration of element	
	g mol ⁻¹	mM	g L ⁻¹	mL		μM	ppm
Macronutrients							
KNO ₃	101.10	1,000	101.10	6.0	N	16,000	224
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	236.16	1,000	236.16	4.0	K	6,000	235
NH ₄ H ₂ PO ₄	115.08	1,000	115.08	2.0	Ca	4,000	160
MgSO ₄ ·7H ₂ O	246.48	1,000	246.49	1.0	P	2,000	62
					S	1,000	32
					Mg	1,000	24
Micronutrients							
KCl	74.55	25	1.864	2.0	Cl	50	1.77
H ₃ BO ₃	61.83	12.5	0.773		B	25	0.27
MnSO ₄ ·H ₂ O	169.01	1.0	0.169		Mn	2.0	0.11
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	287.54	1.0	0.288		Zn	2.0	0.13
CuSO ₄ ·5H ₂ O	249.68	0.25	0.062		Cu	0.5	0.03
H ₂ MoO ₄ (85% MoO ₃)	161.97	0.25	0.040		Mo	0.5	0.05
NaFeDTPA (10% Fe)	468.20	64	30.0	0.3–1.0	Fe	16.1–53.7	1.00–3.00
Optional*							
NiSO ₄ ·6H ₂ O	262.86	0.25	0.066	2.0	Ni	0.5	0.03
Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O	284.20	1,000	284.20	1.0	Si	1,000	28

Source: After Epstein 1972.
Note: The macronutrients are added separately from stock solutions to prevent precipitation during preparation of the nutrient solution. A combined stock solution is made up containing all micronutrients except iron. Iron is added as sodium ferric diethylenetriaminepentaacetate (NaFeDTPA, trade name Ciba-Geigy Sequestrene 330 Fe; see Figure 5.2); some plants, such as maize, require the higher level of iron shown in the

3.4 Gejala Defisiensi Unsur Hara

Gejala defisiensi unsur hara pertama kali tampak pada organ tanaman yang muda atau tua bergantung pada mobilitas unsur hara tersebut di dalam jaringan tanaman. Defisiensi unsur hara yang bersifat mobil, pertama kali gejalanya timbul pada organ/daun tua karena unsur hara yang terdapat pada daun tua dirombak dan ditranslokasikan ke daun muda. Sebaliknya, unsur hara yang bersifat immobile, gejalanya timbul pada daun muda karena unsur hara yang terdapat pada organ yang lebih tua sukar untuk ditranslokasikan ke daun yang muda.

Contoh unsur hara yang bersifat mobil dalam jaringan tanaman antara lain nitrogen, kalium, magnesium, fosfor, klorin, natrium, seng, dan molybdenum. Unsur hara yang bersifat immobile antara lain kalsium, sulfur, besi, boron, dan tembaga.

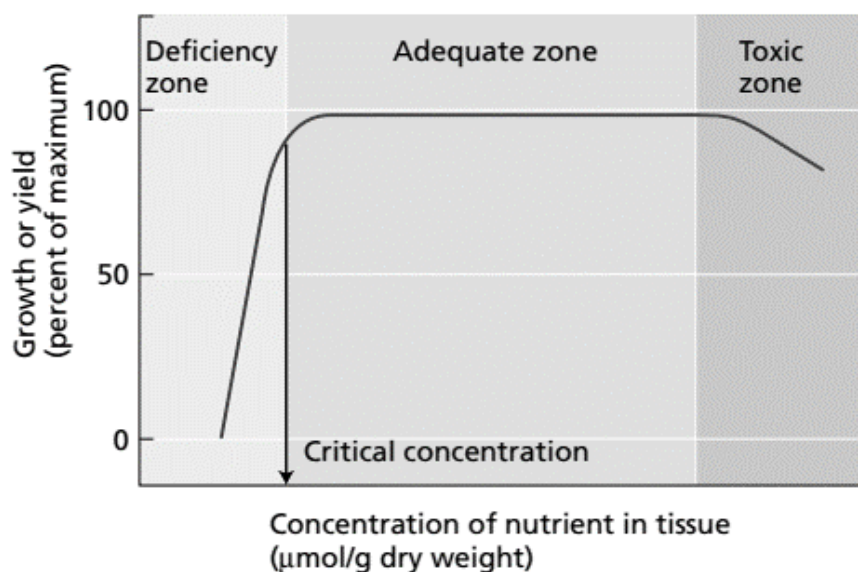
Gejala defisiensi unsur hara satu dengan yang lainnya seringkali sukar untuk dibedakan. Hal tersebut karena fungsi unsur hara satu dengan yang lainnya seringkali saling berhubungan. Contoh yang berhubungan

dengan proses fotosintesis antara lain Magnesium sebagai komponen penyusun klorofil, tembaga dan besi yang terlibat dalam proses transfer elektron pada reaksi terang, seng untuk biosintesis klorofil, natrium pada proses regenerasi fosfoenolpiruvat pada tanaman C4 dan CAM, klorin untuk proses hidrolisis di reaksi terang, dll. Hal tersebut menunjukkan bahwa unsur hara (tanpa memandang konsentrasinya dalam jaringan tanaman) memiliki fungsi yang hampir sama atau saling berkontribusi dalam satu reaksi biokimia dalam tubuh tanaman. Gejala yang ditimbulkan akibat defisiensi unsur hara tersebut adalah klorosis (menguningnya daun).

3.5 Analisis Jaringan Tanaman

Analisis kadar unsur hara tanah merupakan suatu pengukuran untuk mengetahui kadar hara di sekitar perakaran. Hasil analisis tanah tersebut hanya menunjukkan unsur hara yang potensial tersedia bagi tanaman namun tidak menunjukkan besarnya unsur hara yang diserap atau dibutuhkan oleh tanaman.

Untuk mengetahui serapan tanaman atau kebutuhan tanaman perlu dilakukan analisis jaringan tanaman. Analisis jaringan tanaman menggambarkan tingkat kebutuhan tanaman terhadap unsur hara tertentu (Gambar 7)



Gambar 7 Kurva hubungan antara konsentrasi hara pada jaringan terhadap potensi hasil

Kurva diatas menunjukkan hubungan antara konsentrasi unsur hara pada jaringan tanaman terhadap persentase potensi hasil. Terdapat tiga zona kecukupan unsur hara yaitu zona defisiensi, zona kecukupan, dan zona toksisitas. Pada zona defisiensi, peningkatan serapan unsur hara dapat meningkatkan potensi hasil. Rasio antara peningkatan potensi hasil yang diakibatkan peningkatan unsur hara dalam jaringan relatif besar, artinya penambahan sedikit konsentrasi jaringan pada tanaman secara drastis meningkatkan potensi hasil. Peningkatan tersebut sampai mencapai konsentrasi kritis. Konsentrasi kritis adalah konsentrasi batas antara zona kecukupan dan zona defisiensi.

Pada zona kecukupan, peningkatan konsentrasi hara pada jaringan tanaman tidak diikuti oleh peningkatan hasil (persentase hasil konstan). Apabila konsentrasi tersebut ditingkatkan lagi akan mencapai zona toksisitas (zona keracunan). Pada zona ini peningkatan konsentrasi hara pada jaringan akan menurunkan potensi hasil.

Salah satu cara untuk mengatasi kekurangan unsur hara pada tanaman adalah dengan pemupukan. Pemupukan memiliki peranan penting dalam teknik budidaya tanaman. Terdapat berbagai jenis pupuk yang dapat digunakan. Berdasarkan kandungan unsur haranya pupuk dibagi menjadi pupuk tunggal dan pupuk majemuk. Berdasarkan asal diproduksinya pupuk dibedakan menjadi pupuk organik dan pupuk anorganik. Sedangkan berdasarkan cara aplikasinya pupuk dibagi menjadi pupuk daun dan pupuk akar. Penggunaan jenis-jenis pupuk tersebut disesuaikan berdasarkan kebutuhannya.

Aplikasi pemupukan juga harus mempertimbangkan tingkat kemasaman (pH) tanah. Ketersediaan unsur hara bagi tanaman Kemasaman tanah yang tinggi (pH rendah) akan menurunkan tingkat ketersediaan unsur hara makro dan sebaliknya meningkatkan kelarutan unsur hara mikro kecuali Molibdenum. Hal tersebut akan menyebabkan tanaman mengalami keracunan unsur hara mikro.

3.6 Hubungan Tanah, Akar, dan Mikroba Tanah

Permukaan partikel tanah bermuatan negatif sehingga kation-kation yang terdapat pada larutan partikel tanah berikatan dengan permukaan partikel tanah tersebut. Kemampuan partikel tanah untuk melepaskan dan mengikat kation disebut dengan kapasitas tukar kation (KTK). Nilai dari kapasitas tukar kation tersebut dipengaruhi oleh ukuran partikel tanah. Nilai KTK partikel liat lebih besar dibandingkan dengan partikel pasir. Kapasitas tukar kation ini akan berpengaruh terhadap ketersediaan unsur hara pada tanah.

Struktur akar juga berpengaruh terhadap penyerapan ion dari larutan tanah. Penyerapan ion yang efektif terdapat pada rambut akar. Rambut akar merupakan modifikasi dari sel epidermis akar yang tidak sedang aktif membelah dan mengalami pemanjangan (elongasi). Adanya rambut akar akan memperluas bidang kontak antara akar dengan tanah.

Peranan mikroba tanah juga sangat signifikan terhadap penyerapan unsur hara pada tanaman. Contoh mikroba yang umum berkontribusi bagi ketersediaan unsur hara yaitu bakteri *Rhizobium* sp. Bakteri tersebut bersimbiosis dengan akar tanaman legume dan membentuk suatu struktur yang disebut bintil akar. Bakteri rhizobium dapat mengikat N_2 bebas dari udara sehingga menjadi tersedia bagi tanaman.

Cendawan mikoriza juga dapat membantu penyerapan air dan ion dari tanah. Cendawan ini akan bersimbiosis dengan akar tanaman dan hifa atau miselium yang terbentuk berfungsi untuk menyerap unsur hara dari dalam tanah atau dengan kata lain hifa tersebut berfungsi untuk memperluas bidang serapan unsur hara. Cendawan mikoriza dibagi menjadi dua yaitu endomikoriza dan ektomikoriza. Hifa dari endomikoriza menembus membran sel pada jaringan korteks dan membentuk arbuskula dan vesikel sebagai tempat pertukaran ion. Hifa tersebut kemudian menjulur ke luar sel dan berfungsi seperti rambut akar. Sedangkan hifa dari ektomikoriza tidak berpenetrasi ke dalam sel akar namun cendawan tersebut akan membentuk mantel yang melapisi akar tanaman.

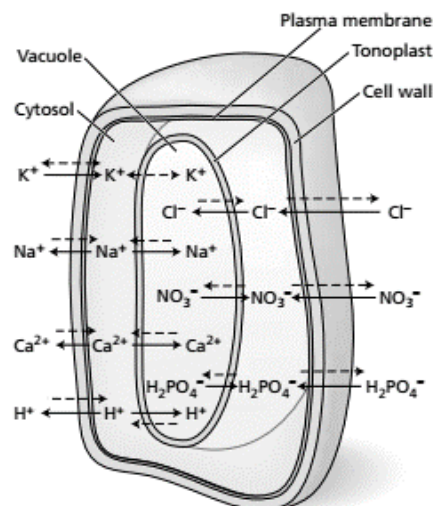
BAB IV

TRANSPORTASI ION DALAM SEL

4.1 Transportasi Aktif dan Pasif

Sel tanaman dipisahkan dari lingkungannya oleh membran plasma. Membran tersebut mengatur pertukaran molekul dan ion yang keluar masuk sel. Transportasi molekul dan ion tersebut berlangsung secara aktif maupun pasif. Regulasi transportasi molekul dan ion tersebut tidak hanya terjadi di membran plasma namun juga terjadi di membran vakuola yang disebut dengan tonoplas.

Transportasi pasif adalah transport yang menuruni gradient konsentrasi atau potensial kimia misalnya dari konsentrasi tinggi ke konsentrasi rendah. Proses transport aktif tersebut berlangsung secara spontan (tidak membutuhkan tambahan energi dari luar) dan proses tersebut akan berhenti ketika kesetimbangan konsentrasi sudah tercapai. Transportasi aktif adalah transport molekul atau ion melawan gradient konsentrasi atau potensial kimia misalnya dari konsentrasi rendah ke tinggi. Pergerakan ion dari dan ke luar sitoplasma (ke eksternal sel atau vakuola) dapat dilihat pada Gambar 8.



Gambar 8 Transportasi ion melewati membran plasma dan tonoplas

Gambar tersebut menunjukkan transport dari beberapa ion yang masuk dan ke luar dari sitosol. Garis putus-putus menunjukkan transport

pasif dan garis lurus menunjukkan transport aktif. Ion K^+ ditranslokasikan secara pasif baik ke sitosol maupun ke vakuola kecuali konsentrasi K^+ di eksternal sangat rendah, maka ion kalium akan ditranslokasikan secara aktif. Natrium dipompa secara aktif baik ke eksternal sel maupun ke vakuola. Kelebihan proton (H^+) akibat metabolisme tanaman dikeluarkan secara aktif baik ke eksternal sel maupun ke vakuola. Hal tersebut untuk menjaga pH sitosol tetap netral. Akibatnya, pH vakuola dan eksternal sel menjadi lebih masam. Semua anion ditransportasikan secara aktif ke dalam sitosol, serta ion Ca^{2+} seperti halnya ion H^+ ditransportasikan secara aktif ke luar sel.

4.2 Proses Transportasi Pada Membran

Untuk mempelajari bagaimana permeabilitas dari membran sel maka para peneliti membuat membran artifisial atau buatan yang tersusun atas fosfolipid bilayer murni. Seperti yang telah diketahui bahwa membran alami tidak hanya tersusun atas fosfolipid bilayer murni tetapi juga terdapat protein integral di dalamnya.

Terdapat perbedaan dan kesamaan permeabilitas antara membran artifisial dan membran biologis. Baik membran artifisial dan membran biologis bersifat permeabel terhadap molekul nonpolar dan sebagian kecil molekul polar. Membran biologis/membran alami lebih permeabel terhadap ion dan molekul polar dengan ukuran yang besar seperti gula. Hal tersebut menunjukkan bahwa pada membran alami terdapat protein transportasi yang dapat memfasilitasi transportasi ion dan molekul polar tersebut. Protein tersebut kemudian disebut sebagai protein transporter.

Protein transporter tersebut bersifat spesifik terhadap jenis zat tertentu namun tidak bersifat absolut. Terdapat tiga tipe protein transporter yaitu channel, carrier, dan pump. **Channel** merupakan protein transmembran yang berfungsi sebagai pori selektif tempat ion dan molekul berdifusi melintasi membran. Spesifisitas channel bergantung pada ukuran pori dan kepadatan muatan permukaan pada interior lining protein. Transportasi ion dan molekul yang melewati channel bersifat pasif sehingga

hanya terbatas pada ion dan air saja. Ketika pori channel terbuka maka solut dapat masuk ke dalam pori dan berdifusi melalui pori tersebut dengan cepat. Protein channel dapat mentransportasikan 10^8 ion per detik.

Channel tidak selalu terbuka setiap saat. Channel protein memiliki struktur yang disebut dengan *gates* yang dapat membuka atau menutup sesuai sebagai respon terhadap sinyal eksternal. Sinyal yang dapat membuka atau menutup *gates* meliputi perubahan tegangan, hormon, atau cahaya.

Protein **Carrier** tidak memiliki pori seperti halnya pada channel. Molekul yang akan ditransportasikan melalui carrier akan berikatan dengan sisi spesifik pada protein carrier. Hal tersebut menyebabkan transportasi melalui carrier bersifat spesifik. Ikatan molekul dengan sisi spesifik protein menyebabkan perubahan konformasi pada protein tersebut. Perubahan konformasi akan menyebabkan molekul akan berpindah ke sisi yang lain pada membran. Proses pengikatan dan pelepasan molekul oleh carrier mirip dengan pengikatan dan pelepasan molekul oleh enzim dalam reaksi katalisis oleh enzim.

Laju transportasi melalui carrier lebih lambat dibandingkan dengan protein channel. Carrier dapat mentransportasikan 100 – 1000 ion atau molekul per detik dengan kata lain 10^6 lebih lambat jika dibandingkan dengan melalui channel. Transportasi melalui carrier dapat terjadi secara aktif maupun pasif. Transportasi pasif melalui carrier kadang-kadang disebut difusi terfasilitasi.

4.3 Transportasi Aktif

Transport Aktif Primer

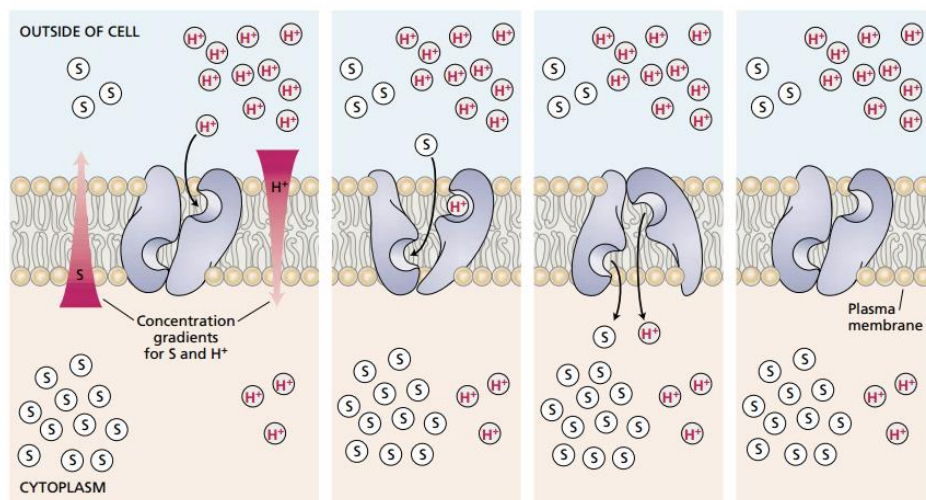
Untuk dapat mentransportasikan solut secara aktif, carrier harus berpasangan dengan molekul atau ion lain yang dapat melepaskan energi. Sumber energi untuk transportasi aktif antara lain hidrolisis ATP, reaksi redoks (Rantai transport elektron pada mitokondria atau kloroplas), atau penyerapan cahaya oleh protein carrier (pada halobacteria). Protein yang memfasilitasi transportasi aktif disebut **Pump**.

Ion pumps dikarakterisasi sebagai electrogenic atau electroneutral. Transport electrogenic adalah transportasi ion yang meliputi perpindahan muatan melewati membran. Contoh electrogenic transport adalah Na^+/K^+ -ATPase pada sel hewan yang memompa tiga ion Na^+ keluar untuk setiap dua ion K^+ yang masuk. Akibatnya salah satu sisi membran bermuatan positif karena perpindahan ion tersebut disertai dengan perpindahan muatan bersih (*net charge*). Sebaliknya, transport electroneutral adalah perpindahan ion tanpa disertai perpindahan muatan. Contohnya adalah H^+/K^+ -ATPase pada mukosa hewan yang memompa satu ion H^+ keluar untuk setiap ion K^+ yang masuk sehingga tidak ada perpindahan muatan bersih (*net charge*).

Protein pump pada membran sel tanaman lebih dominan mentransportasikan ion H^+ dan Ca^{2+} . Arah pemompaan ion tersebut ke arah luar (eksternal sel atau vakuola). Oleh karena itu diperlukan mekanisme lain untuk pengambilan unsur hara mineral secara aktif. Mekanisme tersebut kemudian dikenal dengan transportasi aktif sekunder.

Transportasi Aktif Sekunder

Proton dikeluarkan dari sitosol oleh electrogenic H^+ -ATPase yang terdapat pada membran plasma atau membran vakuola (tonoplas). Akibatnya terbentuk potensial membran dan gradient pH. Gradient potensial elektrokimia H^+ atau *Proton Motive Force* tersebut menjadi energi bebas yang tersimpan dalam bentuk gradient H^+ . energi tersebut kemudian digunakan dalam transportasi aktif sekunder. Transportasi aktif sekunder memfasilitasi ion dan molekul lain yang akan berpindah melawan potensial elektrokimia. Ilustrasi transportasi aktif sekunder dapat dilihat pada Gambar 9.



Gambar 9. Transportasi ion secara aktif menggunakan gradient potensial H^+ sebagai sumber energi

Terdapat dua jenis transportasi aktif sekunder yaitu symport dan antiport. Symport (difasilitasi oleh protein disebut dengan symporter) adalah transportasi aktif ketika dua molekul yang berpasangan berpindah dengan arah yang sama. Pada Gambar 9 merupakan contoh dari symport. Sebaliknya antiport (difasilitasi oleh protein antiporter) adalah transportasi aktif ketika dua molekul yang berpasangan berpindah dengan arah yang berlawanan.

4.4 Transportasi Ion pada Akar

Transportasi solut pada akar terjadi melalui apoplas dan simplas. Ion diserap oleh akar terutama pada bagian rambut akar dibandingkan pada bagian meristem dan zona elongasi. Ketika ion masuk ke dalam akar, maka ion tersebut masuk secara simplas menembus membran plasma pada jaringan epidermis atau secara apoplas. Jalur apoplas tersebut akan terhenti ketika akan memasuki stele karena adanya *casparian strip*. Ion tersebut kemudian masuk ke stele melintasi endodermis melalui jalur simplas. Ion tersebut kemudian berpindah dari sel satu ke sel lainnya melalui jalur simplas. Ion tersebut kemudian kembali memasuki jalur apoplas ketika akan memasuki pembuluh xylem. Stele terdiri atas parenkima xylem dan pembuluh xylem. Parenkima xylem merupakan sel-sel hidup dan pembuluh xylem merupakan sel mati. Oleh karena itu

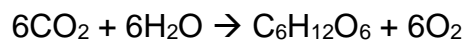
kontinuitas dari dari sitoplasma menjadi terbatas sehingga untuk memasuki pembuluh xylem ion harus masuk ke jalur apoplas. *Casparian strip* akan menghalangi ion tersebut berdifusi balik ke akar. Keberadaan *casparian strip* tersebut akan mempertahankan konsentrasi ion tetap tinggi di dalam xylem dibandingkan dengan air tanah di sekitar akar.

Proses ketika ion memasuki jalur apoplas dan memasuki pembuluh xylem disebut dengan xylem loading. Xylem loading dapat terjadi secara aktif maupun pasif.

BAB V

FOTOSINTESIS

Fotosintesis merupakan proses biologi yang dapat yang dapat memanen energi sinar matahari. Istilah fotosintesis memiliki arti sintesis menggunakan cahaya. Secara umum proses fotosintesis dirumuskan sebagai berikut:

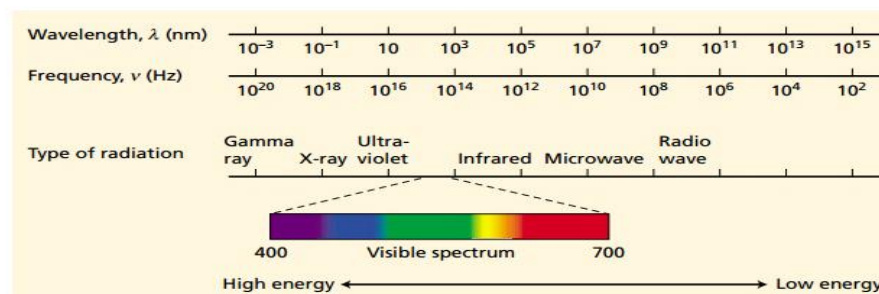


Jaringan yang aktif melakukan fotosintesis adalah jaringan mesofil pada daun. Sel-sel mesofil memiliki banyak kloroplas yang mengandung pigmen yang disebut klorofil. Tanaman menggunakan energi dari sinar matahari untuk mengoksidasi air dan melepaskan oksigen, dan untuk mereduksi karbon dioksida dan menghasilkan gula.

5.1 Dualisme Gelombang Cahaya

Cahaya dapat didefinisikan sebagai gelombang dan partikel. Gelombang dicirikan dengan panjang gelombang (λ) (lambda). Satu lambda didefinisikan sebagai jarak antar dua puncak atau dua lembah gelombang yang berdekatan. Cahaya juga merupakan sebuah partikel yang disebut dengan foton. Setiap foton mengandung sejumlah energi yang disebut dengan kuantum.

Panjang gelombang yang digunakan untuk fotosintesis yaitu dari 400 nm (violet) – 700 nm (merah) (Gambar 10). Panjang gelombang berbanding terbalik dengan energi yang dihasilkan.



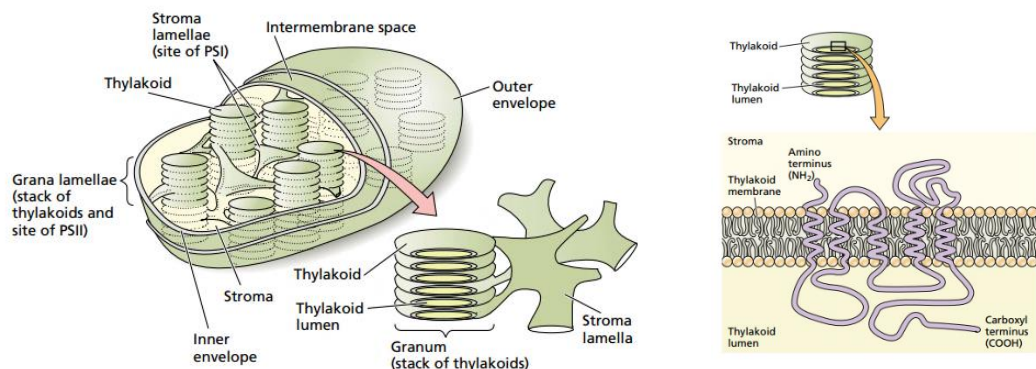
Gambar 10. Spektrum elektromagnetik

5.2 Mekanisme Fotosintesis Reaksi Terang

Reaksi terang terjadi di membran tilakoid pada kloroplas. Terdapat beberapa protein integral yang terdapat pada membran tilakoid. Protein-protein tersebut yang terlibat dalam reaksi terang/reaksi cahaya adalah:

1. Fotosistem II
2. Sitokrom *b₆f*
3. Fotosistem I (disebut fotosistem I karena ditemukan pertama kali)
4. *Ferredoxin-NADP⁺ reductase*
5. *ATP synthase*

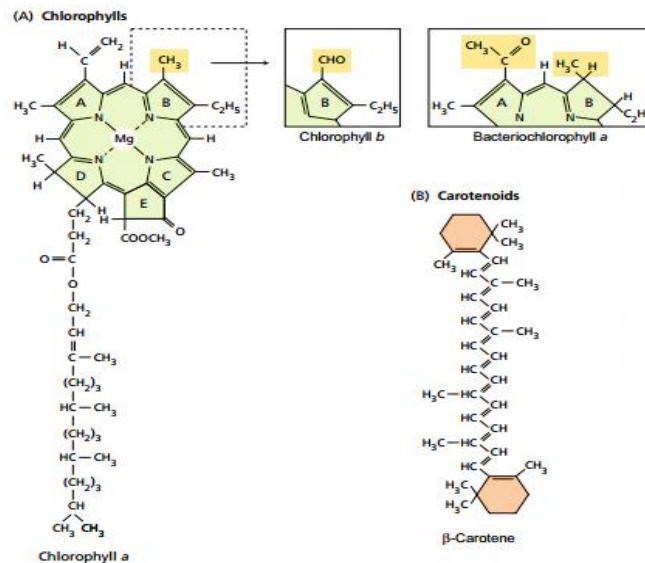
Lokasi fotosintesis terdapat pada sel-sel mesofil (di dalam kloroplas). Kloroplas terdiri dari membran luar, membran dalam, tilakoid, tumpukan dari tilakoid disebut granum. Penghubung antara granum disebut stroma lamellae, dan ruang fase cair dalam kloroplas disebut stroma. Lokasi terjadinya reaksi terang yaitu pada membran tilakoid. Di dalam tilakoid terdapat cairan yang disebut lumen (Gambar 11).



Gambar 11. Struktur kloroplas

Reaksi cahaya (reaksi terang) merupakan reaksi yang tergantung pada adanya cahaya. Terdapat dua lintasan elektron pada reaksi ini yaitu *cyclic electron pathway* dan *non-cyclic electron pathway*. Reaksi siklik hanya melibatkan fotosistem I yang menghasilkan ATP. Sedangkan lintasan non siklik menghasilkan ATP dan NADPH yang mengoksidasi H₂O menjadi O₂. Reaksi ini melibatkan fotosistem I dan fotosistem II.

Energi sinar matahari pertama kali diserap oleh pigmen yang terdapat pada kloroplas. Pigmen yang aktif dalam menyerap cahaya matahari antara lain klorofil a, klorofil b, dan karotenoid. Klorofil terlihat berwarna hijau karena pigmen tersebut menyerap spektrum warna merah dan biru dan memantulkan panjang gelombang 550 nm (spektrum warna hijau). Struktur klorofil dapat dilihat pada Gambar 12.



Gambar 12. Struktur klorofil dan karotenoid

Karotenoid menyerap cahaya pada gelombang 400 – 500 nm sehingga memberikan warna orange (contoh: warna pada wortel). Cahaya yang diserap oleh karotenoid ditransfer ke klorofil untuk proses fotosintesis. Oleh karena itu karotenoid disebut dengan pigmen aksesori

Ketika klorofil menyerap cahaya maka klorofil tersebut berada pada tingkat energi yang lebih tinggi. Penyerapan sinar biru akan mengeksitasi klorofil kepada energi yang lebih tinggi dibandingkan dengan ketika klorofil menyerap sinar merah. Pada tingkat energi yang lebih tinggi, klorofil menjadi tidak stabil dan akan melepas energi tersebut dalam bentuk panas dan berada pada tingkat tereksitasi terendah. Pada tingkat tereksitasi terendah, klorofil yang tereksitasi memiliki empat cara untuk melepaskan energi yang masih tersedia.

1. Klorofil yang tereksitasi akan mengemisikan kembali foton dan kembali ke *ground state*. Proses ini dikenal dengan istilah **fluoresence**

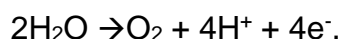
2. Klorofil yang tereksitasi akan kembali ke *ground state* dengan cara mengonversi energi secara langsung dalam bentuk panas
3. Klorofil yang terkesitasi akan mentransfer energinya ke molekul lain.
4. Fotokimia. Energi yang dimiliki oleh klorofil yang tereksitasi menyebabkan terjadinya reaksi kimia.

Pada saat menerima energi foton, klorofil berada pada kondisi teroksidasi (defisiensi oksigen atau bermuatan positif) sehingga untuk kembali ke kondisi awal maka perlu adanya **donor elektron**.

Mekanisme transfer elektron pada reaksi terang adalah sebagai berikut:

1. Kompleks fotosistem II

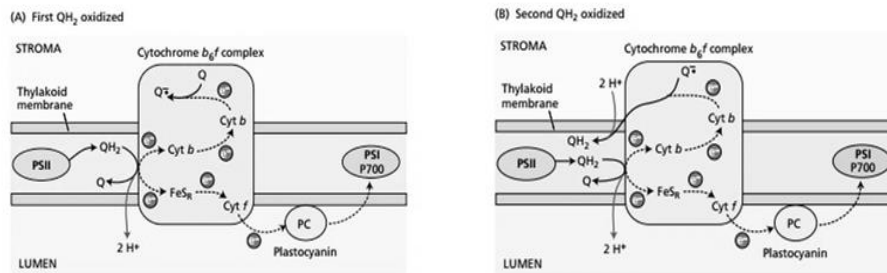
Foton diterima oleh antena dan ditransfer ke pusat energi (P680) karena adanya tambahan energi dari foton maka P680 tereksitasi menjadi P680* dan melepaskan elektron agar kembali ke *ground state*. Untuk mengisi kehilangan e⁻ pada P680 dibutuhkan donor elektron. Donor elektron berasal dari pemecahan air (H₂O) oleh *oxygen evolving complex* yang terdapat pada bagian dalam membran tilakoid. Reaksi dari pemecahan air tersebut disebut fotolisis yaitu



Persamaan tersebut menunjukkan bahwa empat elektron dilepaskan oleh dua molekul air. Air merupakan molekul yang sangat stabil. Proses oksidasi air menjadi molekul oksigen sangat susah dan hanya dapat dilakukan oleh *oxygen evolving complex* (EOC). Unsur Mangan (Mn) merupakan kofaktor esensial dalam proses oksidasi air. Proton yang dihasilkan oleh proses tersebut kemudian dilepaskan ke lumen. Proses pelepasan proton ke lumen tersebut juga berkontribusi terhadap potensial elektrokimia yang berperan dalam pembentukan ATP.

Elektron dari P680* ditransfer ke **pheophytin**, pheophytin merupakan klorofil dimana magnesium sebagai pusat digantikan oleh dua atom hidrogen. Setelah itu elektron ditransfer ke dua plastoquinone (Q_A dan Q_B). Apabila Q_B menerima 2 e⁻ maka akan tereduksi menjadi Q_B²⁻ dan mengambil proton (H⁺) dari stroma menjadi plastohydroquinone (QH₂).

Plastohydroquinone tersebut kemudian terlepas dari kompleks PSII dan mentransfer elektron ke sitokrom *b₆f*. Sitokrom *b₆f* kompleks merupakan protein yang memiliki beberapa gugus prostetik. Terdapat dua *b-type* hemes, satu *c-type* hemes (sitokrom f), dan *Rieske iron-sulfur* protein (FeS_R) pada sitokrom *b₆f* kompleks. QH₂ kemudian teroksidasi dan melepaskan dua elektron. Satu elektron kemudian menuju fotosistem I dan elektron yang lain melalui proses siklik. Proses siklik ini meningkatkan jumlah proton yang dipompa melalui membran tilakoid menuju ke lumen. Lintasan elektron yang non siklik (linear) menuju fotosistem I pertama kali melalui FeS_R dan kemudian ditransfer ke sitokrom f (Gambar 13). Sitokrom f tersebut kemudian mentransfer elektron ke plastosianin (PC).



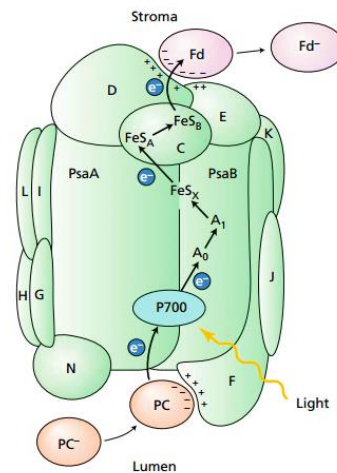
Gambar 13. Lintasan elektron melalui kompleks sitokrom *b₆f* (a) lintasan non siklik (b) lintasan siklik.

Plastosianin adalah protein yang berukuran kecil (10.5 kDa) dan mengandung tembaga. Elektron tersebut berfungsi untuk mereduksi P700 yang teroksidasi di fotosistem I.

2. Kompleks Fotosistem I

PSI merupakan protein membran dengan pusat reaksi yang dapat menangkap energi foton pada λ maksimal 700 nm (P700). Akseptor elektron pada kompleks fotosistem I antara lain protein Fe-S yang terdiri atas FeS_X, FeS_A, dan FeS_B (Gambar 14). Elektron kemudian diteruskan ke feredoksin. Ferredoxin-NADP reductase (FNR) kemudian mereduksi NADP⁺ menjadi NADPH. Feredoksin yang tereduksi tersebut memiliki fungsi lain seperti menyuplai reduktan untuk mereduksi nitrat (akan dibahas pada bab asimilasi nitrogen) serta meregulasi enzim pada proses fiksasi

karbon. Dengan dihasilkannya NADPH maka transport elektron nonsiklik telah selesai.



Gambar 14. Proses transfer elektron pada kompleks fotosistem I

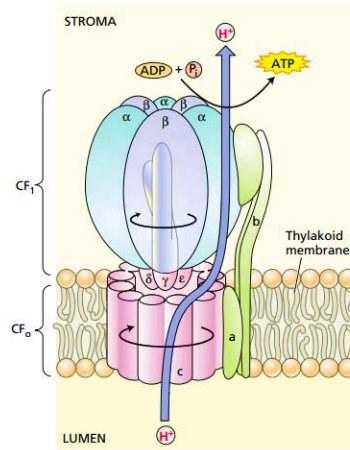
Pada kondisi-kondisi tertentu terjadi aliran elektron yang bersifat siklik dari kompleks fotosistem I kemudian melalui kompleks sitokrom *b₆f* dan kembali lagi ke fotosistem I. Proses ini akan menyebabkan proton berpindah dari stroma ke lumen yang dapat digunakan untuk sintesis ATP namun tidak menghasilkan NADPH. Aliran elektron siklik ini penting untuk sumber ATP pada tanaman *C₄* dalam proses fiksasi karbon.

Beberapa herbisida seperti DCMU (dichloropenyl- dimethylurea) (diuron) dan paraquat dapat memblokir aliran transfer elektron pada proses fotosintesis. DCMU akan memblokir aliran elektron pada kompleks fotosistem II dengan berikatan pada *binding site* di plastoquinon yang seharusnya berikatan dengan Q_B . sedangkan paraquat akan berikatan dengan reseptor elektron pada kompleks fotosistem I kemudian bereaksi dengan oksigen untuk membentuk superoksida (O_2^-) yang sangat reaktif sehingga dapat merusak komponen kloroplas terutama lipid.

3. Pembentukan ATP

ATP synthase (400 kDa) adalah enzim yang mengkatalisis fosforilasi ADP menjadi ATP yang diaktivasi oleh kemo-osmosis. Enzim tersebut terdiri atas dua bagian yaitu CF_0 (bagian hidrofobik yang berikatan dengan

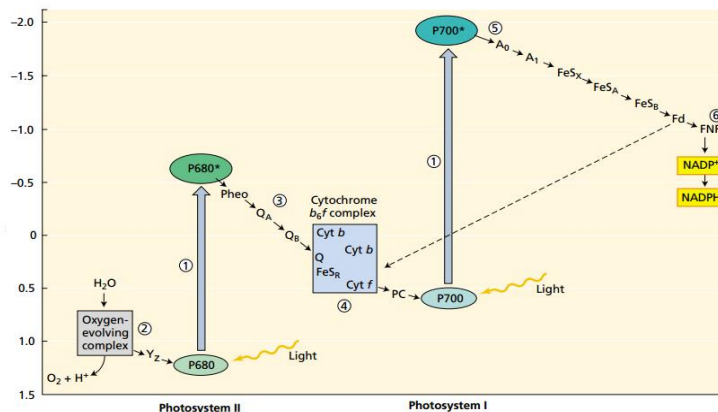
membran) dan CF_1 yang berada di stroma. CF_0 berbentuk seperti channel yang dapat memfasilitasi pergerakan proton dalam melintasi membran. CF_1 tersusun atas beberapa polipeptida dan Salinan dari masing-masing polipeptida (α dan β polipeptida) yang tersusun berselang-seling (Gambar 15). Sisi katalitik berada pada polipeptida β pada CF_1 .



Gambar 15. Struktur ATP-Synthase

Prinsip dasar dari kemoosmosis adalah perbedaan konsentrasi ion dan perbedaan elektropotensial antara lumen dan stroma yang menyebabkan adanya energi yang *gratis* untuk dimanfaatkan dalam proses pembentukan ATP tersebut. Selain itu gradien pH antara lumen dan stroma dapat terjadi karena sifat dari membran tilakoid yang impermeabel terhadap H^+ .

Secara umum skema rantai transfer elektron pada membran tilakoid dapat dilihat pada gambar 16.



Gambar 16. Transfer elektron pada membran tilakoid

5.3 Mekanisme Fotosintesis Reaksi Karbon

Reaksi karbon atau reaksi gelap merupakan reaksi yang mereduksi CO₂ menjadi karbohidrat menggunakan ATP dan NADPH yang dihasilkan dari reaksi terang. Reaksi tersebut dikatalisis oleh enzim-enzim yang ditemukan di fase cair kloroplas yang disebut dengan stroma. Walaupun dikenal dengan istilah reaksi gelap, bukan berarti reaksi tersebut sama sekali tidak membutuhkan cahaya karena reaksi ini masih bergantung dari ATP dan NADPH yang diregulasi oleh keberadaan cahaya. Oleh karena itu istilah reaksi gelap seringkali diganti dengan reaksi karbon fotosintesis.

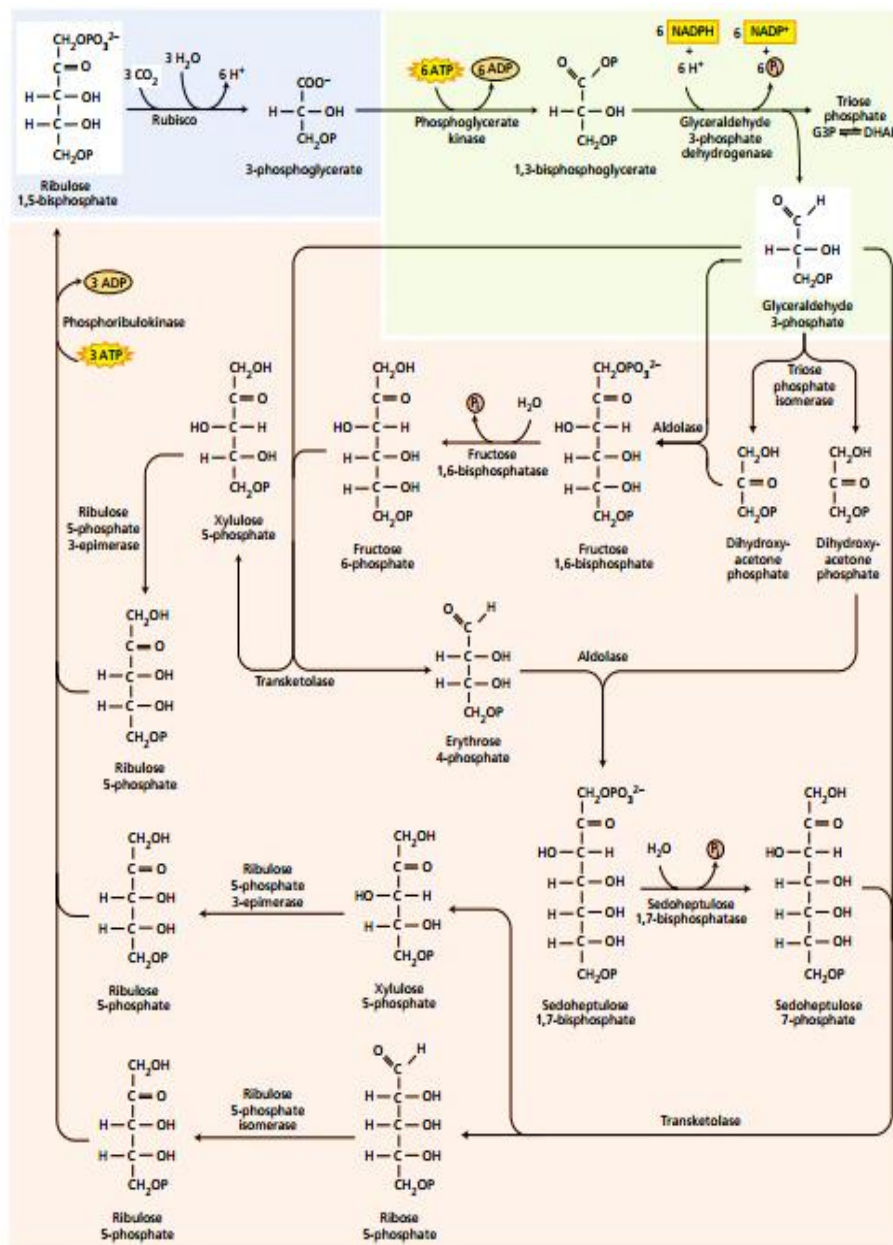
Semua tanaman mereduksi CO₂ menjadi karbohidrat menggunakan mekanisme yang sama yaitu **Siklus Calvin** atau **Siklus Pentosa Fosfat Reduktif**. Terdapat tiga tahapan dalam siklus calvin yaitu karboksilasi, reduksi, dan regenerasi. Pada siklus calvin, CO₂ dan air dikombinasikan dengan akseptor (RuBP) untuk membentuk dua molekul dengan jumlah atom karbon 3 yang merupakan senyawa antara.

Proses karboksilasi, CO₂ masuk ke siklus calvin dan bereaksi dengan ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) untuk membentuk dua senyawa **3-fosfoglisarat**. Reaksi tersebut dikatalisis oleh enzim ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase (**rubisco**). Apabila dilihat dari namanya, enzim tersebut tidak hanya mengikat CO₂ tetapi juga mengikat O₂ sehingga akan terjadi persaingan antara karbondioksida dan oksigen yang akan membatasi fiksasi CO₂. Afinitas enzim rubisco terhadap CO₂ sangat tinggi sehingga dapat melangsungkan proses karboksilasi pada konsentrasi CO₂ yang relatif rendah di dalam sel. Jumlah enzim rubisco sangat melimpah (mencapai 40%) dari total enzim yang terdapat pada sebagian besar daun.

Senyawa 3-fosfoglisarat yang dihasilkan dari proses karboksilasi kemudian mengalami fosforilasi oleh enzim 3-phosphoglycerate kinase untuk membentuk 1,3-bisphosphoglycerate. Reaksi fosforilasi ini membutuhkan ATP yang dihasilkan dari reaksi terang. Kemudian direduksi menjadi glyceraldehyde-3-phosphate (triosa fosfat) menggunakan NADPH

yang juga dihasilkan oleh reaksi terang. Proses reduksi ini dikatalisis oleh enzim NADP: glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase.

Tahapan berikutnya adalah regenerasi. Proses regenerasi bertujuan untuk membentuk kembali RuBP sehingga proses karboksilasi dapat terus berlangsung. Tiga molekul RuBP (3 x 5 = 15 karbon) dibentuk dari reaksi lima triosa fosfat (5 x 3 = 15 karbon). Secara umum proses regenerasi dapat dilihat pada Gambar 17.

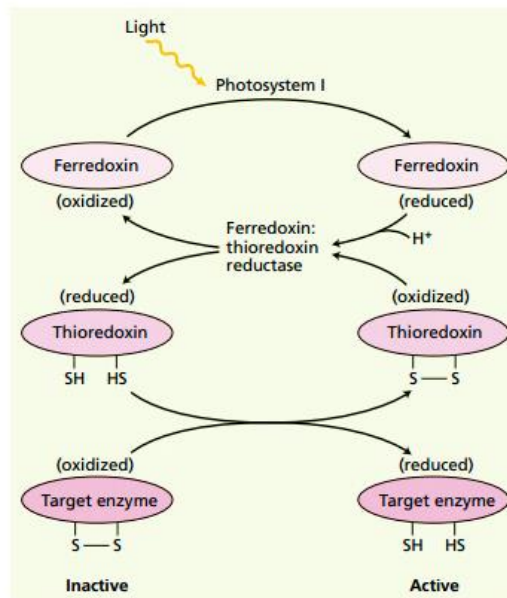


Gambar 17. Proses Regenerasi RuBP menggunakan lima molekul triosa fosfat

Terdapat lima enzim pada siklus calvin yang bergantung kepada keberadaan cahaya. Kelima enzim tersebut adalah:

1. Rubisco
2. NADP: Glyceraldehyde-3-Phospahte dehydrogenase
3. Fructose-1,6-bisphosphatase
4. Sedoheptulose-1,7-bisphosphatase
5. Ribulose-5-phosphate kinase

Enzim-enzim tersebut (kecuali Rubisco) memiliki satu atau lebih grup disulfide (-S-S-). Cahaya mengontrol aktivitas enzim-enzim tersebut melalui ferredoxin-thioredoxin system (Gambar 18). Dalam kondisi gelap, residu tersebut berada dalam bentuk teroksidasi (-S-S-) sehingga enzim-enzim tersebut menjadi tidak aktif. Namun ketika terdapat cahaya maka grup -S-S- tersebut direduksi menjadi bentuk -SH HS- dan mengaktifkan enzim tersebut.



Gambar 18. Sistem Ferredoxin-Thioredoxin

Rubisco merupakan enzim yang aktivitasnya diatur oleh cahaya namun enzim tersebut tidak bergantung kepada thioredoxin. Enzim rubisco diaktivasi ketika CO₂ bereaksi dengan gugus ε-NH₂ pada lisin. Turunan carbamate yang dihasilkan bereaksi dengan Mg²⁺ untuk menghasilkan kompleks aktif. Dua proton dilepaskan selama pengikatan rubisco-CO₂-

Mg²⁺ sehingga proses tersebut didukung oleh peningkatan pH dan konsentrasi Mg²⁺ di dalam stroma. Pada proses transfer elektron, H⁺ dipompa dari stroma ke lumen sehingga pH di stroma meningkat (pH 7 → 8). Effluks H⁺ dari stroma ke lumen berpasangan dengan masuknya Mg²⁺ sehingga konsentrasi Mg²⁺ meningkat. Beberapa enzim pada siklus calvin (rubisco, fructose-1,6-bisphosphatase, sedoheptulose-1,7-bisphosphatase, dan ribulose 5-phosphate kinase) menjadi lebih aktif pada pH 8 dibandingkan pada pH 7 dan membutuhkan Mg²⁺ sebagai kofaktor.

5.4 Fotorespirasi

Salah satu ciri dari enzim rubisco adalah mengatalisis reaksi karboksilasi dan oksigenasi. Oksigenasi merupakan reaksi yang dikenal dengan istilah fotorespirasi. Fotorespirasi terjadi ketika cuaca sangat panas dan tanaman mengalami kekeringan. Pada kondisi tersebut stomata menutup sehingga CO₂ tidak dapat masuk ke dalam jaringan tanaman. Demikian juga O₂ hasil dari pemecahan molekul air tidak dapat keluar sehingga rasio gas CO₂ terhadap O₂ menurun.

Fotorespirasi akan mengurangi efisiensi dari proses fotosintesis karena fotorespirasi tidak menghasilkan gula seperti halnya pada siklus calvin. Fungsi dari fotorespirasi sampai saat ini masih belum diketahui. Kemungkinan fungsi dari fotorespirasi yang telah dikemukakan antara lain mencegah kerusakan organel-organel fotosintetik akibat kelebihan ATP terutama pada saat intensitas cahaya tinggi sehingga konsentrasi CO₂ interseluler menurun (akibat menutupnya stomata). Pada tanaman C₃, fotorespirasi dapat melindungi tanaman dari fotoksidasi dan *fotoinhibition*. Masih diperlukan beberapa penelitian untuk menunjukkan fungsi dari fotorespirasi.

Untuk mengurangi laju dari fotorespirasi, tanaman memiliki beberapa mekanisme untuk mengonsentrasikan CO₂ interseluler. Mekanisme tersebut antara lain:

1. Fiksasi karbon C₄
2. *Crassulacean acid metabolism (CAM)*

3. CO₂ pumps pada membran plasma

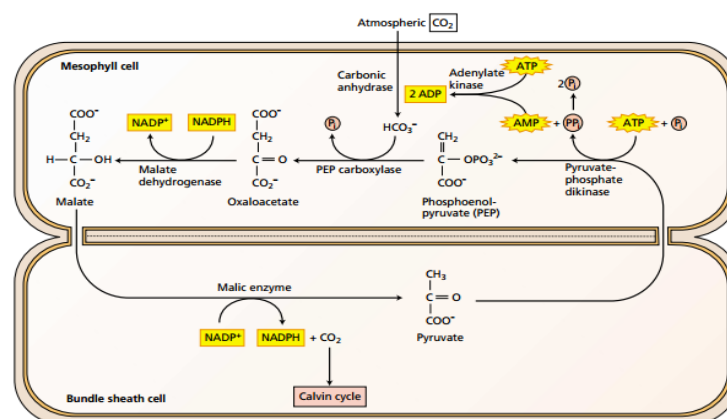
Fiksasi karbon C₄ dan CAM ditemukan pada beberapa angiospermae. Tanaman dengan mekanisme C₄ banyak ditemui pada lingkungan yang panas, dan tanaman CAM merupakan tipikal tanaman gurun pasir. CO₂ pump ditemukan pada tanaman air dan telah diteliti pada cyanobacteria dan alga.

5.5 Mekanisme Pengonsentrasian CO₂ pada Tanaman C₄ dan CAM

Siklus Karbon Tanaman C₄

Terdapat perbedaan anatomi daun antara tanaman C₃ dan tanaman C₄. Sel seludang pembuluh (*bundle sheath cell*) pada tanaman C₄ memiliki klorofil sehingga proses fotosintesis pada tanaman C₄ terjadi di sel mesofil dan sel seludang pembuluh. Siklus karbon pada tanaman C₄ terdiri atas empat tahapan (Gambar 19) yaitu:

1. Fiksasi CO₂ (karboksilasi) oleh fosfoenolpiruvat yang terjadi di sel mesofil dan menghasilkan malat/aspartate
2. Transportasi malat ke sel seludang pembuluh
3. Dekarboksilasi malat di sel seludang pembuluh dan meregenerasi CO₂ menjadi karbohidrat melalui siklus calvin
4. Mentransportasikan piruvat/alanine hasil dari proses dekarboksilasi ke sel mesofil dan diregenerasi menjadi fosfoenolpiruvat sebagai CO₂ akseptor.



Gambar 19. Siklus karbon pada tanaman C₄

Siklus tersebut menunjukkan bahwa siklus karbon pada tanaman C₄ membutuhkan lebih banyak energi (ATP dan NADPH) dibandingkan pada tanaman C₃. Proses transportasi metabolit dari sel mesofil ke sel seludang pembuluh dan sebaliknya terjadi melalui plasmodesmata dan dikendalikan oleh perbedaan gradient konsentrasi dan translocator yang terdapat pada membran kloroplas.

Mekanisme siklus karbon pada tanaman C₄ akan mengonsentrasikan CO₂ di dalam sel seludang pembuluh dibandingkan dengan kondisi ekuilibrium dengan atmosfer. Konsentrasi CO₂ yang tinggi juga akan mengurangi laju dari oksigenasi oleh RuBP sehingga laju fotorespirasi berkurang.

Siklus C₄ terjadi pada rumput-rumputan, tebu, jagung serta 16 famili lainnya baik pada tanaman dikotil dan tanaman monokotil. Sekitar 1% dari semua spesies yang telah teridentifikasi memiliki siklus karbon C₄.

Cahaya memegang peranan penting dalam siklus C₄ karena mengatur beberapa enzim spesifik. Contohnya aktivitas dari enzim PEP carboxylase, NADP: malate dehydrogenase, dan pyruvate-orthophosphate dikinase. Enzim-enzim tersebut diregulasi oleh variasi densitas dari foton flux dari dua proses yang berbeda: reaksi redox grup thiol dan fosforilasi-defosforilasi.

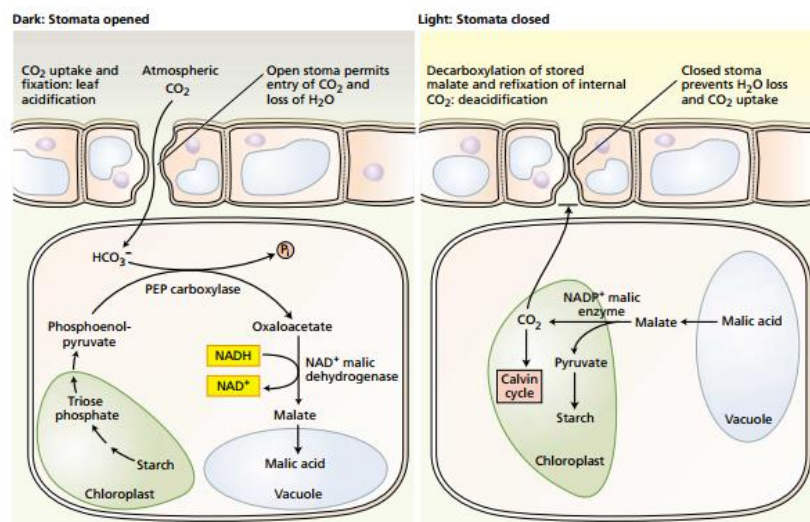
Oksigen bukan merupakan kompetitor pada pengikatan CO₂ pada mekanisme C₄. Hal tersebut menyebabkan tanaman C₄ dapat melakukan fotosintesis lebih efisien pada lingkungan yang panas dibandingkan dengan tanaman C₃.

Siklus Karbon Tanaman CAM

Mekanisme pada tanaman CAM tidak hanya terbatas pada family Crassulaceae. Contoh tanaman dengan mekanisme CAM antara lain kaktus, euphorbia, nanas, dan vanili. Mekanisme CAM memungkinkan tanaman untuk meningkatkan efisiensi penggunaan air (*Water use efficiency*) dibandingkan tanaman C₃ dan C₄. Mekanisme fiksasi karbon pada tanaman CAM mirip dengan pada tanaman C₄.

Tanaman CAM meningkatkan efisiensi penggunaan air dengan cara membuka stomata pada saat suhu udara dingin/malam hari dan menutup stomata ketika suhu udara panas/siang hari. Penutupan stomata dilakukan untuk mengurangi kehilangan air, namun karena masuknya CO₂ juga menggunakan jalur yang sama maka CO₂ harus diambil pada saat malam hari.

CO₂ diikat melalui proses karboksilasi oleh fosfoenolpiruvat menjadi oksaloasetat dan kemudian direduksi menjadi malat. Malat kemudian diakumulasikan dan disimpan di vakuola dalam bentuk asam malat. Saat siang hari, stomata menutup untuk mengurangi kehilangan air dan CO₂ juga tidak bisa masuk. Asam malat yang terdapat di vakuola dikeluarkan dalam bentuk malat dan kemudian mengalami karboksilasi yang dikatalisis oleh NADP⁺ malic enzyme. CO₂ yang dilepaskan dari proses dekarboksilasi tersebut tidak dapat keluar karena stomata sedang menutup. CO₂ tersebut kemudian diasimilasikan menjadi gula/karbohidrat melalui siklus calvin (Gambar 20).



Gambar 20 Proses Fiksasi CO₂ pada tanaman CAM

5.6 Sintesis Sukrosa dan Pati

Pada beberapa spesies, sukrosa merupakan bentuk gula yang paling banyak ditranslokasikan dalam floem. Pati merupakan bentuk

karbohidrat yang disimpan dan bersifat tidak larut. Baik sukrosa maupun pati dihasilkan dari triosa fosfat (hasil dari siklus calvin).

Pati disintesis di dalam kloroplas. Triosa fosfat diubah berturut-turut menjadi fructose-1,6-bisphosphate, fructose-6-phosphate, glucose-6-phosphate. Glucose-6-phosphate yang merupakan senyawa intermediate kemudian diubah menjadi ADP-glucose oleh enzim ADP glucose pyrophosphorylase dan kemudian diubah menjadi pati oleh enzim starch synthase.

Sukrosa disintesis di sitosol. Pada sintesis sukrosa, glucose-1-phosphate dikonversi menjadi UDP-glucose melalui spesifik UDP-glucose pyrophosphorylase. Sucrose-6-phosphate synthase mengatalisis reaksi antara UDP-glucose dengan fructose-6-phosphate menghasilkan UDP dan sucrose-6-phosphate. Kemudian enzim sucrose-6-phosphate phosphatase mengeluarkan fosfat dari sucrose-6-phosphate menghasilkan sukrosa.

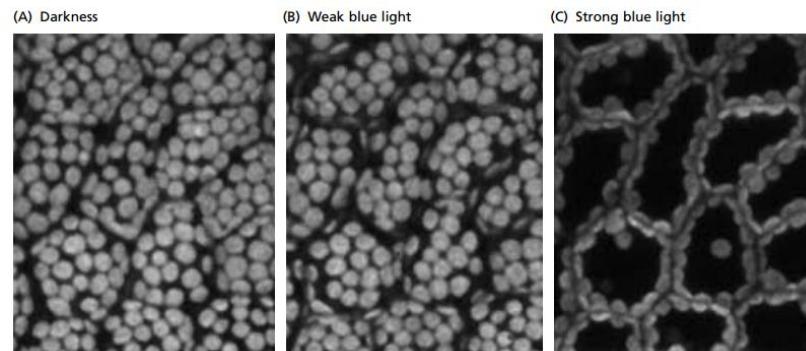
5.7 Faktor-faktor lingkungan yang memengaruhi fotosintesis

5.7.1 Cahaya

Cahaya memegang peranan penting dalam proses fotosintesis. Seperti yang telah dijelaskan sebelumnya bahwa cahaya memegang peranan penting dalam proses rantai transfer elektron pada reaksi terang serta mengaktifkan beberapa enzim yang berperan dalam siklus calvin.

Perbedaan intensitas cahaya dapat memengaruhi ketebalan daun karena perbedaan panjang palisade pada daun. Daun yang terkena naungan memiliki ketebalan daun yang lebih tipis jika dibandingkan dengan daun yang terpapar cahaya. Selain itu intensitas cahaya juga memengaruhi penyebaran kloroplas. Lokasi dan penyebaran kloroplas berpengaruh terhadap seberapa besar cahaya yang dapat diserap oleh tanaman. Ketika intensitas cahaya tinggi, kloroplas akan berpindah ke tepi sel dengan formasi paralel satu sama lain sehingga akan mengurangi intensitas cahaya yang diserap yang berpotensi merusak sel. Sebaliknya ketika intensitas cahaya rendah, maka kloroplas akan berpindah menyebar di permukaan

sel untuk meningkatkan absorpsi cahaya (Gambar 21). Pada beberapa tanaman, penyebaran kloroplas diatur oleh fitokrom.

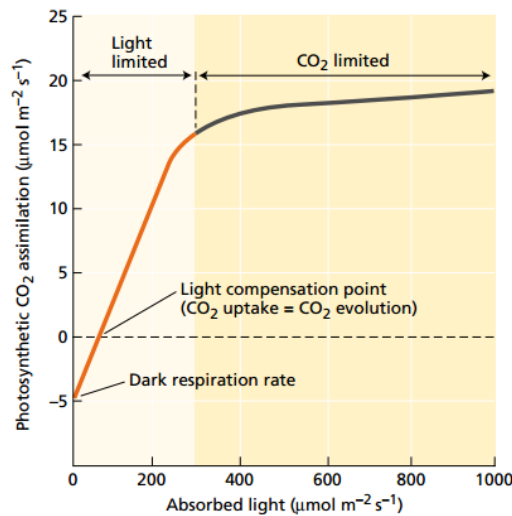


Gambar 21. Penyebaran kloroplas pada intensitas cahaya yang berbeda

Tanaman memiliki beberapa adaptasi fisiologis terhadap intensitas cahaya tinggi atau rendah. Tanaman yang sudah beradaptasi terhadap intensitas cahaya yang sangat tinggi atau sangat rendah biasanya tidak mampu beradaptasi pada kondisi sebaliknya.

Daun yang ternaungi memiliki karakteristik antara lain total klorofil yang lebih banyak, rasio klorofil b terhadap klorofil a yang tinggi, dan biasanya memiliki daun yang lebih tipis dibandingkan daun yang tidak ternaungi. Sebaliknya daun yang tidak ternaungi memiliki rubisco yang lebih banyak. Karakteristik daun yang ternaungi maupun yang tidak ternaungi dapat dijumpai dalam satu tanaman.

Intensitas cahaya juga berpengaruh terhadap asimilasi CO_2 . Saat gelap, tidak terjadi asimilasi karbon karena aktivitas enzim rubisco yang terhambat. Sebaliknya CO_2 dilepaskan karena adanya respirasi (akan dijelaskan pada bab 7). Oleh karena itu asimilasi CO_2 bernilai negatif. Ketika intensitas cahaya ditingkatkan maka asimilasi CO_2 semakin meningkat dan akhirnya mencapai keseimbangan antara CO_2 yang diasimilasikan dengan CO_2 yang dilepaskan oleh respirasi. Pada titik tersebut dikenal dengan istilah **Titik Kompensasi Cahaya** (Gambar 22).



Gambar 22. Respon fotosintesis terhadap intensitas cahaya

Titik kompensasi cahaya berbeda antara tanaman yang terpapar sinar matahari dengan tanaman yang ternaungi. Titik kompensasi cahaya pada tanaman yang terpapar sinar matahari berkisar $10 - 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pada tanaman yang ternaungi titik kompensasi cahayanya berkisar $1 - 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nilai yang lebih rendah tersebut disebabkan karena laju respirasi tanaman yang ternaungi lebih rendah dibandingkan dengan tanaman yang terpapar sinar matahari.

Ketika daun terekspos terhadap sinar matahari yang tinggi dan lebih tinggi dibandingkan dengan cahaya yang digunakan maka pusat reaksi pada fotosistem II menjadi tidak aktif dan mengalami kerusakan. Fenomena tersebut dikenal dengan **Photoinhibition**.

5.7.2 Karbon dioksida

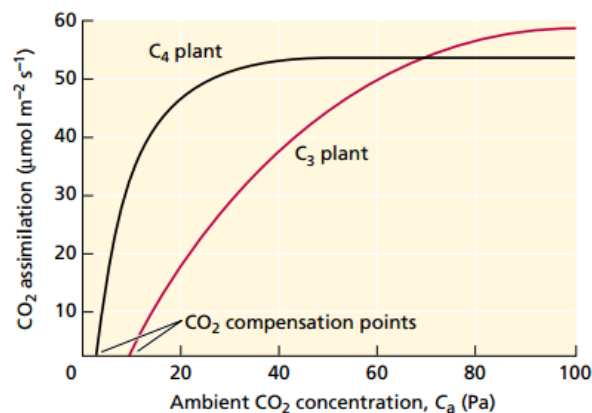
Karbon dioksida berdifusi dari atmosfer ke dalam daun melalui stomata, kemudian ke ruang antar sel dan masuk ke dalam sel (kloroplas). Hal tersebut menunjukkan bahwa konsentrasi CO_2 yang tinggi dan didukung oleh keberadaan cahaya, maka laju fotosintesis akan meningkat.

Lapisan kutikula yang terdapat pada daun bersifat impermeabel terhadap CO_2 sehingga satu-satunya jalur masuknya karbon dioksida adalah melalui stomata. Stomata juga merupakan jalur keluarnya air sehingga seringkali ketika suhu udara tinggi, stomata menutup untuk

mengurangi penguapan air sehingga CO₂ tidak dapat berdifusi masuk ke dalam daun.

Pada tanaman C₃, peningkatan konsentrasi CO₂ di atas titik kompensasi dapat meningkatkan laju fotosintesis. Konsentrasi CO₂ atmosfer yang rendah dapat membatasi laju fotosintesis karena rendahnya proses karboksilasi, sebaliknya pada konsentrasi CO₂ yang tinggi, laju fotosintesis dibatasi oleh terbatasnya regenerasi RuBP yang bertugas sebagai akseptor CO₂.

Pada tanaman C₄, laju fotosintesis akan konstan pada konsentrasi sekitar 15 Pa (konsentrasi yang rendah). Kesimpulannya, tanaman C₄ tidak diuntungkan dengan meningkatnya konsentrasi CO₂ di atmosfer seperti halnya pada tanaman C₃. Tanaman C₄ memiliki titik kompensasi cahaya yang mendekati 0 yang menunjukkan bahwa tanaman C₄ memiliki laju fotorespirasi yang rendah. Perbedaan titik kompensasi CO₂ antara tanaman C₃ dan C₄ dapat dilihat pada Gambar 23.

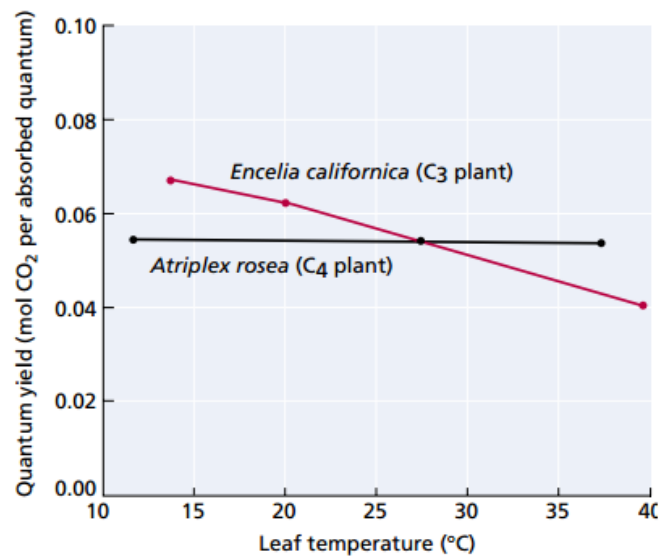


Gambar 23. Titik Kompensasi CO₂ pada Tanaman C₃ dan C₄

5.7.3 Suhu

Suhu memengaruhi semua reaksi biokimia pada tanaman termasuk fotosintesis. Suhu berpengaruh terhadap respirasi khususnya fotorespirasi. Seperti yang telah dijelaskan sebelumnya bahwa terdapat perbedaan mekanisme antara tanaman C₃ dan C₄ dalam menghadapi suhu lingkungan yang tinggi. Suhu tidak terlalu berpengaruh terhadap *quantum yield* (mol

CO₂ per quantum yang diserap) tanaman C₄, namun pada tanaman C₃ akan mengalami penurunan *quantum yield* seiring peningkatan suhu (Gambar 24). Hal tersebut berkaitan dengan laju fotorespirasi tanaman C₄ yang relatif lebih rendah jika dibandingkan pada tanaman C₃.



Gambar 24. Pengaruh suhu terhadap quantum yield tanaman C₃ dan C₄

BAB VI

TRANSLOKASI PADA FLOEM

6.1 Lintasan Translokasi

Terdapat dua lintasan jarak jauh yaitu melalui floem dan xylem. Floem biasanya ditemukan pada bagian luar pembuluh vaskular. Sel-sel floem mengandung gula dan beberapa bahan organik disebut *sieve elements*. Selain *sieve elements* sel-sel pada floem juga terdapat *companion cells*. *Sieve elements* merupakan sel-sel hidup yang sudah terspesialisasi untuk translokasi. *Sieve elements* merupakan sel-sel yang unik yaitu sel tersebut tidak memiliki beberapa organel yang biasanya ada di sel hidup. *Sieve elements* kehilangan nukleus dan tonoplas selama perkembangannya. Pada sel-sel yang sudah dewasa juga tidak terdapat mikrofilamen, mikrotubulus, badan golgi, dan ribosom. Beberapa organel juga termodifikasi dan menempel di membran plasma seperti mitokondria, plastida, dan RE halus. Dinding selnya tidak terlignifikasi.

Setiap *sieve element* berhubungan dengan *companion cells*. *Companion cells* berfungsi untuk mentransportasikan produk fotosintesis dari sel-sel pada daun dewasa ke *sieve elements* yang terdapat pada tulang daun.

Terdapat sedikitnya tiga tipe *companion cells* yaitu *ordinary companion cells*, *transfer cells*, dan *intermediary cells*. *Ordinary companion cells* memiliki sedikit plasmodesmata. *Transfer cells* memiliki kemiripan dengan *companion cells* kecuali perkembangan dinding selnya. Dinding selnya tumbuh menjorok ke dalam sel sehingga mirip dengan jari. Pertumbuhan sel tersebut meningkatkan luas permukaan membran sel. Koneksi sitoplasma pada sel transfer sangat sedikit sehingga transportasi solut melalui jalur apoplas. *Intermediary cells* merupakan sel-sel yang memiliki banyak plasmodesmata. Keberadaan plasmodesmata tersebut memungkinkan transportasi solut melalui jalur simplas.

6.2 Pola Lintasan Translokasi

Floem *sap* tidak ditranslokasikan berdasarkan arah (ke atas atau ke bawah) atau dipengaruhi oleh gravitasi. Floem *sap* ditranslokasikan dari area penyuplai yang disebut dengan *Source* ke area metabolisme atau penyimpan yang disebut *sink*.

Sources meliputi beberapa *exporting* organ. Contohnya adalah daun yang telah dewasa yang dapat menghasilkan fotosintat. **Sink** merupakan organ-organ yang tidak dapat melakukan fotosintesis atau tidak mampu menghasilkan fotosintat yang cukup untuk pertumbuhannya. Contoh dari jaringan sink antara lain akar, umbi, buah, dan daun yang belum dewasa.

Walaupun pola keseluruhan transportasi pada floem dinyatakan sebagai “dari source ke sink” namun pada kenyataannya tidak semua jaringan sources dapat menyuplai fotosintat ke semua sink yang ada di tanaman. Sebagai contoh pada tanaman herbaceous (sugar beet dan kedelai) pola-pola translokasi dipengaruhi oleh hal-hal berikut:

1. Kedekatan. Kedekatan antara source dan sink merupakan faktor yang signifikan. Contohnya, daun dewasa yang terdapat pada bagian atas menyuplai fotosintat ke bagian pucuk yang sedang tumbuh atau daun-daun yang lebih muda, sebaliknya daun-daun dewasa yang berada di bagian bawah menyuplai ke daerah perakaran.
2. Perkembangan. Beberapa jaringan sink mengalami perubahan seiring dengan perkembangan tanaman. Akar dan pucuk merupakan sink yang dominan selama fase vegetatif, sedangkan bunga dan buah merupakan sink yang dominan ketika memasuki fase generatif.
3. Koneksi vascular. Daun-daun yang menjadi source lebih menyuplai sink yang memiliki koneksi vascular secara langsung.
4. Modifikasi lintasan translokasi. Pemangkasan tanaman mengubah lintasan translokasi yang sudah terbentuk oleh faktor kedekatan dan koneksi vascular yang telah disebutkan di atas. Contohnya,

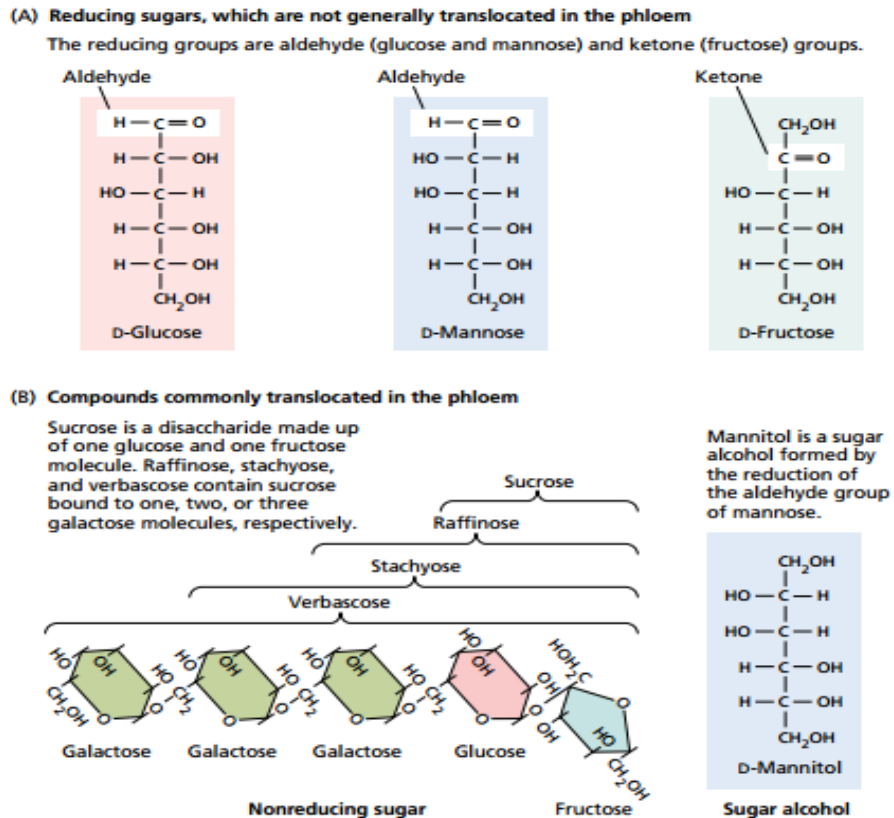
pemangkasan daun-daun bagian bawah akan memaksa daun-daun bagian atas untuk menyuplai fotosintat ke bagian akar.

6.3 Materi yang Ditranslokasikan pada Floem

Air merupakan material yang paling melimpah pada jaringan floem. Solut yang terlarut pada air tersebut umumnya adalah karbohidrat. Sukrosa merupakan bentuk gula yang paling banyak ditranslokasikan pada floem. Konsentrasi sukrosa dapat mencapai 0.3 – 0.9 M.

Karbohidrat yang ditranslokasikan pada floem dalam bentuk yang sudah tereduksi contohnya adalah sukrosa dimana gugus keton atau aldehidnya sudah tereduksi dalam bentuk alkohol atau bergabung dengan kelompok yang sama pada molekul gula yang lain. Bentuk-bentuk ini paling banyak ditemukan pada cairan floem karena tidak terlalu reaktif dibandingkan dalam bentuk yang tidak tereduksi. Gula yang belum tereduksi antara lain glukosa dan fruktosa yang memiliki gugus aldehida dan keton (Gambar 25).

Nitrogen ditemukan dalam cairan floem dalam bentuk asam amino dan amida. Konsentrasi asam amino dalam cairan floem berbeda-beda pada setiap tanaman bahkan dalam satu spesies. Selain itu pada cairan floem juga ditemukan hormon-hormon endogenous seperti auksin, giberelin, sitokinin, dan asam absisat. Solut anorganik terlarut meliputi kalium, magnesium, fosfat, dan klorida.



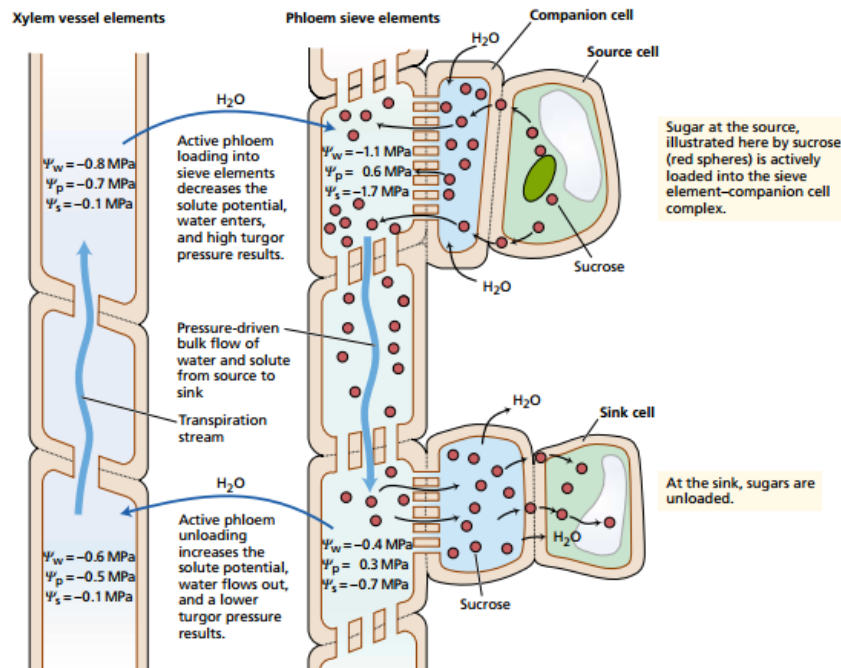
Gambar 25. Jenis gula yang tidak umum ditranslokasikan pada floem (a) dan yang umum ditranslokasikan pada floem (b)

6.4 Mekanisme Translokasi pada Floem

Mekanisme translokasi pada floem untuk tanaman angiospermae adalah “*pressure-flow model*” atau model tekanan-aliran. Model ini pertama kali diperkenalkan oleh Ernst Münch pada tahun 1930 yang menyatakan bahwa aliran larutan pada floem dikendalikan oleh gradient tekanan antara source dan sink. Gradient tekanan tersebut timbul akibat floem loading pada source dan floem unloading pada sink.

Pada jaringan source, floem loading menyebabkan akumulasi gula pada *sieve elements*. Akumulasi gula tersebut menyebabkan potensial solut menjadi rendah sehingga potensial air menjadi rendah. Akibatnya air masuk ke *sieve elements* dan menyebabkan tekanan turgor/tekanan potensial menjadi naik. Pada jaringan sink terjadi floem unloading yang menyebabkan konsentrasi gula pada *sieve elements* menjadi rendah sehingga potensial air menjadi naik. Potensial air yang lebih tinggi

dibandingkan dengan pembuluh xylem tersebut menyebabkan air meninggalkan pembuluh floem sehingga potensial tekanan menurun. Secara umum *pressure-flow model* diilustrasikan pada Gambar 26.



Gambar 26. Pressure-Flow Model pada Floem

Mekanisme tersebut seringkali tidak berlaku bagi gymnospermae. *Sieve cells* pada angiospermae relatif tidak terspesialisasi dan tidak memiliki pori-pori terbuka. Pori-pori tersebut terisi oleh membran yang kontinyu oleh retikulum endoplasma halus. Kondisi tersebut tidak sesuai dengan hipotesis aliran-tekanan. Oleh karena itu masih perlu investigasi lebih lanjut mengenai translokasi pada floem untuk tanaman gymnospermae.

6.5 Floem Loading

Floem loading adalah perpindahan atau transportasi fotosintat dari kloroplas pada sel mesofil ke *sieve elements* pada daun. Triosa fosfat yang dibentuk dari hasil fotosintesis ditransportasikan ke sitosol dan diubah menjadi sukrosa. Sukrosa tersebut kemudian berpindah dari sel mesofil ke

sieve elements yang terdapat pada pembuluh vena daun. Transportasi tersebut dikenal dengan transportasi jarak dekat atau "***short-distance transport***". Lintasan jarak dekat ini hanya melintasi dua atau tiga sel. Sukrosa yang ditranslokasikan dari *source* menuju *sink* melalui sistem vascular disebut dengan transportasi jarak jauh atau "***long-distance transport***".

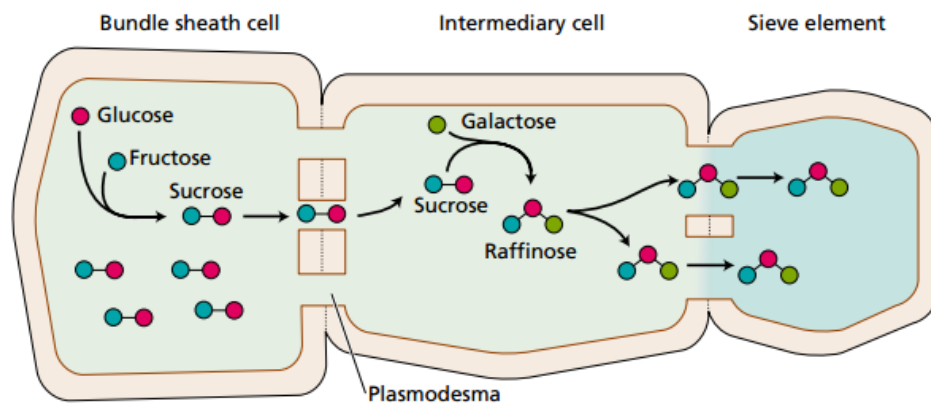
Fotosintat dapat berpindah dari sel mesofil ke *sieve element* melalui jalur simplas atau apoplas. Fotosintat (secara umum adalah gula) dapat berpindah melalui plasmodesmata (simplas) atau melalui apoplas untuk menuju ke floem. Perbedaan mekanisme lintasan tersebut ditemukan pada spesies yang berbeda.

Serapan sukrosa dari sel mesofil secara apoplas membutuhkan energi metabolik. Hal tersebut dapat dijelaskan sebagai berikut: Pada daun yang berperan sebagai *source*, gula lebih terkonsentrasi pada *sieve elements* dan *companion cells* dibandingkan pada sel mesofil. Hal tersebut dijumpai pada sebagian besar spesies yang dipelajari. Pada gula bit, potensial osmotik pada sel mesofil berkisar -1.3 MPa sedangkan pada *sieve elements* dan *companion cells*, potensial osmotiknya sekitar -0.3 MPa. Hal ini menunjukkan bahwa sukrosa ditransportasikan secara aktif melawan gradient konsentrasi. Hal ini diperkuat dengan percobaan dengan memberi perlakuan penghambat respirasi sehingga konsentrasi ATP menurun yang berakibat floem loading juga terhambat. Uptake sukrosa secara apoplas difasilitasi oleh sucrose-H⁺ symporter.

Mekanisme phloem loading secara apoplas terjadi pada spesies yang memiliki companion cell atau transfer sel biasa dan jenis gula yang ditransportasikan hanya dalam bentuk sukrosa. Sedangkan mekanisme phloem loading secara simplas terjadi pada spesies yang memiliki intermediary cells dan jenis gula yang ditranslokasikan selain sukrosa adalah raffinosa. Contohnya pada *Coleus blumei*, *Cucurbita pepo*, dan *Cucumis melo*. Lintasan secara simplas membutuhkan plasmodesmata di antara sel yang berbeda.

Floem loading secara simplas bergantung pada difusi gula dari sel mesofil ke *sieve elements*. Namun setelah dijelaskan sebelumnya bahwa *sieve elements* dan *companion cells* memiliki konsentrasi yang lebih tinggi dibandingkan sel mesofil sehingga diperlukan suatu mekanisme khusus sehingga difusi dapat berjalan. Mekanisme itu disebut dengan polymer-trapping model. Model ini menjelaskan bahwa sukrosa yang disintesis di sel mesofil berdifusi dari sel seludang pembuluh ke *intermediary cells* melalui plasmodesmata. Pada *intermediary cells* raffinosa dan stachyosa (oligosakarida) disintesis dari sukrosa yang ditransportasikan dan galaktosa. Karena anatomi dari jaringan dan ukuran dari raffinosa dan stachyosa menyebabkan polimer tersebut tidak dapat berdifusi balik ke mesofil namun dapat berdifusi ke *sieve elements*.

Sukrosa dapat terus berdifusi ke *intermediary cells* karena sukrosa disintesis di mesofil dan dipergunakan di *intermediary cells* sehingga gradient konsentrasi dapat dipertahankan. Secara umum floem loading secara simplas dapat dilihat pada Gambar 27.



Gambar 27. Polymer-trapping model phloem loading secara simplas

Terdapat tiga prediksi yang mendukung polymer-trapping model yaitu:

1. Sukrosa lebih dikonsentrasikan di sel mesofil dibandingkan di *intermediary cells*.

2. Enzim untuk sintesis raffinosa dan stachyosa berada di *intermediary cells*.
3. Plasmodesmata yang menghubungkan sel seludang pembuluh dan *intermediary cells* memiliki ukuran yang lebih besar dibandingkan dengan sukrosa.

6.6 Floem Unloading

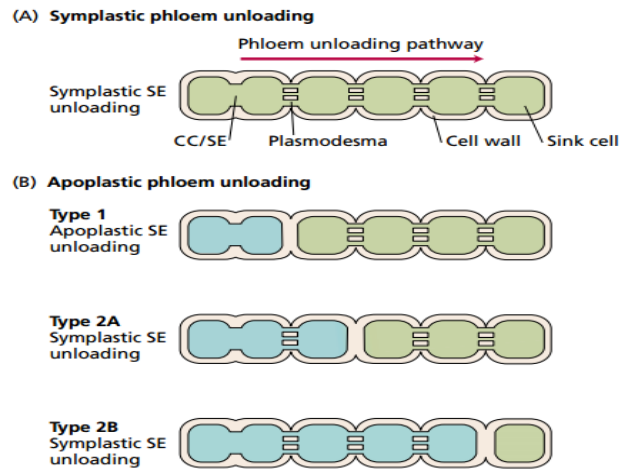
Floem loading adalah proses perpindahan fotosintat dari *sieve elements* ke sel sink yang menyimpan atau menggunakan fotosintat tersebut. Terdapat tiga proses utama yaitu *sieve elements unloading*, transportasi jarak dekat, serta penyimpanan dan metabolisme.

Floem unloading dapat terjadi secara simplas dan apoplas. Pada organ sink, gula berpindah dari *sieve elements* ke sel yang menyimpan atau menggunakannya. Sel sink bermacam-macam yang meliputi organ vegetatif yang sedang tumbuh (ujung akar dan daun muda), jaringan penyimpanan (akar dan batang), serta organ reproduksi (buah dan biji).

Terdapat beberapa jenis floem unloading diantaranya:

1. Floem unloading secara simplas keseluruhan. Terdapat pada daun dikotil yang masih muda
2. Floem unloading secara apoplas. Floem unloading secara apoplas dapat dibagi menjadi dua tipe yaitu tipe 1 (apoplas berlokasi di *sieve elements* (SE) - companion cells (CC) kompleks), tipe 2 (apoplas terjadi di lintasan setelah SE/CC kompleks).

Lintasan apoplas dibutuhkan pada biji yang sedang berkembang karena tidak terdapat koneksi simplas di antara jaringan dewasa dan embrio. Gula meninggalkan SE secara simplas dan dilanjutkan secara apoplas di bagian-bagian tertentu. Lintasan apoplas ini dapat mengontrol kelebihan substansi pada embrio. Jenis-jenis lintasan pada floem unloading dapat dilihat pada Gambar 28.

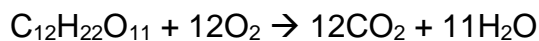


Gambar 28. Lintasan pada floem unloading

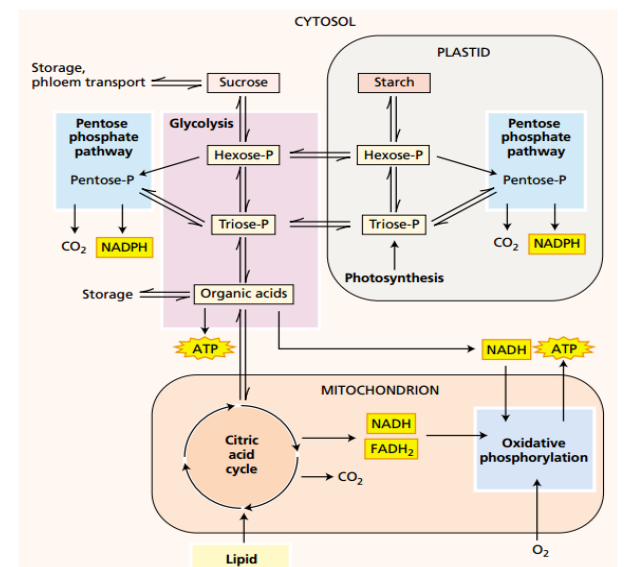
BAB VII RESPIRASI

7.1 Pendahuluan

Respirasi aerobik merupakan proses perombakan bahan organik untuk menghasilkan energi bebas (dalam bentuk ATP) yang digunakan untuk proses pertumbuhan dan perkembangan makhluk hidup. Glukosa merupakan substrat yang umum digunakan dalam proses fotosintesis. Tetapi pada tanaman substrat dari respirasi tersebut adalah sukrosa, heksosa fosfat, atau triosa fosfat. Secara kimia respirasi pada tanaman didefinisikan sebagai oksidasi dari sukrosa (jumlah atom karbon 12) dan reduksi dari 12 molekul O₂:



Reaksi tersebut merupakan reaksi reversal dari proses fotosintesis. Reaksi-reaksi dalam proses respirasi dikelompokkan ke dalam empat kelompok utama yaitu glikolisis, lintasan pentosa fosfat, siklus asam sitrat, dan fosforilasi oksidatif (rantai transport elektron). Secara umum proses respirasi digambarkan pada Gambar 29.



Gambar 29. Gambaran umum proses respirasi pada tanaman

7.2 Glikolisis

Glikolisis berasal dari Bahasa Yunani yaitu *glycos* = gula dan *lysis* = pemecahan. Pada tahap awal dari glikolisis karbohidrat dikonversi menjadi heksosa fosfat yang kemudian dibagi menjadi dua triosa fosfat. Triosa fosfat kemudian dioksidasi dan diubah menjadi dua molekul piruvat. Selain mempersiapkan substrat untuk proses oksidasi pada siklus asam sitrat, proses glikolisis juga menghasilkan sejumlah kecil energi dalam bentuk NADH dan ATP. Ketika ketersediaan oksigen terbatas contohnya pada akar tanaman yang tergenang, glikolisis menjadi sumber energi utama untuk sel.

Glikolisis terjadi pada semua organisme hidup. Glikolisis yang terjadi pada sel tanaman identik dengan sel hewan. Tetapi sel tumbuhan memiliki beberapa keunikan seperti lintasan glikolitik pada plastida. Substrat glikolisis pada hewan adalah glukosa dan kemudian menghasilkan piruvat. Namun pada tumbuhan sukrosa merupakan gula yang paling banyak ditranslokasikan pada floem, maka sukrosa merupakan substrat utama pada respirasi tanaman.

Pada tahap awal glikolisis, sukrosa dipecah menjadi dua monosakarida yaitu glukosa dan fruktosa. Pemecahan sukrosa dapat dilakukan dengan dua cara. Cara pertama yaitu dengan menggunakan enzim sukrosa synthase dengan cara menggabungkan sukrosa dengan uridin difosfat (UDP) menghasilkan UDP-glukosa. UDP-glukosa pyrophosphorilase mengonversi UDP-glukosa dan pyrophosphate (PP_i) menjadi UTP dan glukosa-6-fosfat. Cara ke dua yaitu dengan menggunakan enzim invertase. Enzim ini terdapat pada dinding sel, vakuola, dan sitosol ini menghidrolisis sukrosa menjadi dua glukosa dan fruktosa. Gula heksosa tersebut kemudian mengalami fosforilasi dan menggunakan ATP.

Plastida seperti kloroplas dan amiloplas juga dapat menyuplai substrat untuk proses glikolisis. Pati yang disintesis hanya di dalam plastida. Karbon yang diperoleh dari degradasi pati masuk ke lintasan glikolisis dalam bentuk heksosa fosfat (ditranslokasikan keluar dari amiloplas) atau dalam bentuk triosa fosfat (ditranslokasikan keluar dari kloroplas). Hasil

fotosintesis juga dapat langsung masuk ke lintasan glikolisis dalam bentuk triosa fosfat. Enzim-enzim yang terlibat pada pemecahan pati antara lain starch phosphorylase dan amylase.

Setiap unit gula heksosa difosforilasi dua kali kemudian dipecah dan menghasilkan dua molekul triosa fosfat. Reaksi tersebut membutuhkan dua sampai empat molekul ATP per sukrosa unit tergantung sukrosa dipecah oleh sukrosa invertase atau sukrosa synthase.

Tahapan glikolisis berikutnya yaitu gugus fosfat pada atom karbon nomor satu ditransfer ke molekul ADP menghasilkan ATP dan 3-fosfoglisarat. Reaksi ini dikatalisis oleh enzim fosfogliserate kinase. Reaksi ini menghasilkan 4 ATP per 1 molekul sukrosa yang masuk ke dalam lintasan glikolisis. Reaksi berikutnya adalah fosfat pada 3-fosfoglisarat ditransfer ke atom karbon nomor 2 kemudian molekul air dikeluarkan menghasilkan senyawa fosfoenolpiruvat (PEP). Grup fosfat pada PEP merupakan donor fosfat yang baik untuk pembentukan ATP. Dengan menggunakan enzim piruvat kinase menghasilkan ATP dan piruvat. Secara umum proses glikolisis dapat dilihat pada Gambar 30.

7.3 Lintasan Pentosa Fosfat

Lintasan glikolisis bukan merupakan satu-satunya cara dalam mengoksidasi gula pada sel tanaman. Lintasan lainnya yang dapat melakukan hal tersebut adalah Lintasan pentosa fosfat. Reaksi ini dikatalisis oleh enzim yang terdapat pada sitosol dan plastida. Reaksi pertama dalam lintasan ini adalah konversi glukosa-6-fosfat (gula dengan 6 atom karbon) menjadi ribulose-5-fosfat (gula dengan 5 atom karbon). Dalam reaksi ini dihasilkan satu molekul CO₂ dan dua molekul NADPH. Reaksi berikutnya adalah mengonversi ribulosa-5-fosfat menjadi triosa fosfat dan fruktosa-6-fosfat. Berdasarkan hasil penelitian menunjukkan bahwa glikolisis mendominasi lintasan pemecahan molekul gula. Namun lintasan pentose fosfat ini memiliki beberapa peranan penting dalam metabolisme tanaman diantaranya:

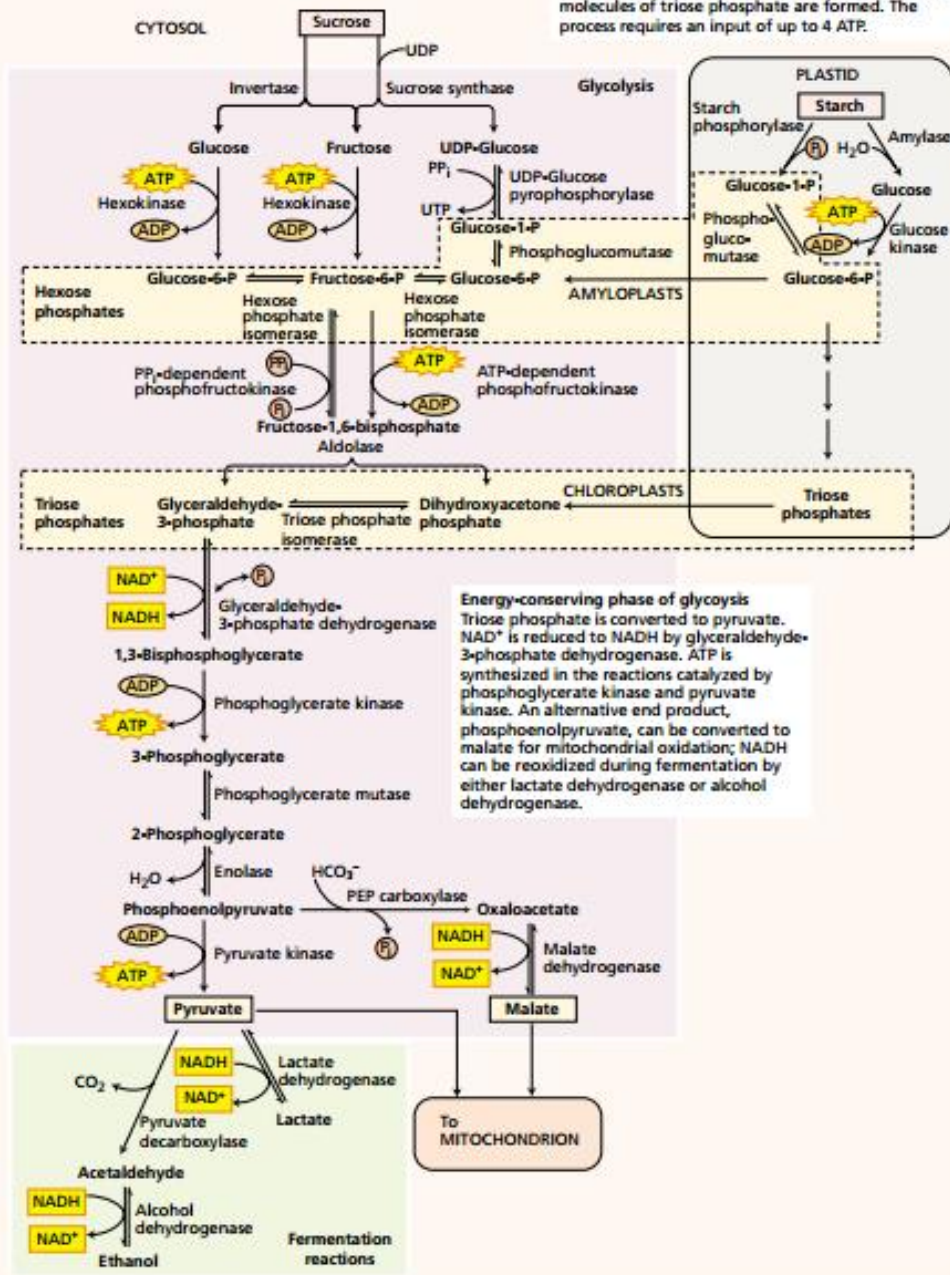
1. NADPH yang dihasilkan dapat digunakan untuk berbagai reaksi yang terdapat pada sitosol. Pada plastida yang tidak berwarna hijau atau kloroplas yang berada pada tempat yang gelap, lintasan ini dapat menyuplai NADPH untuk reaksi biosintesis seperti lipid dan asimilasi nitrogen.
2. NADPH yang dihasilkan juga dapat dipergunakan untuk menghasilkan ATP pada membran dalam mitokondria.
3. Ribose-5-fosfat yang dihasilkan dalam lintasan ini menjadi prekursor dari ribose dan deoksiribosa yang dibutuhkan dalam sintesis RNA dan DNA.
4. Eritrosa-4-fosfat yang dikombinasikan dengan PEP menjadi prekursor terbentuknya senyawa fenolik yang meliputi asam amino aromatic dan precursor lignin, flavonoid, dan fitoaleksin.

Lintasan pentosa fosfat dikontrol oleh aktivitas glukosa-6-fosfat dehydrogenase. Aktivitas enzim tersebut dihambat oleh rasio NADPH terhadap NADP^+ yang tinggi.

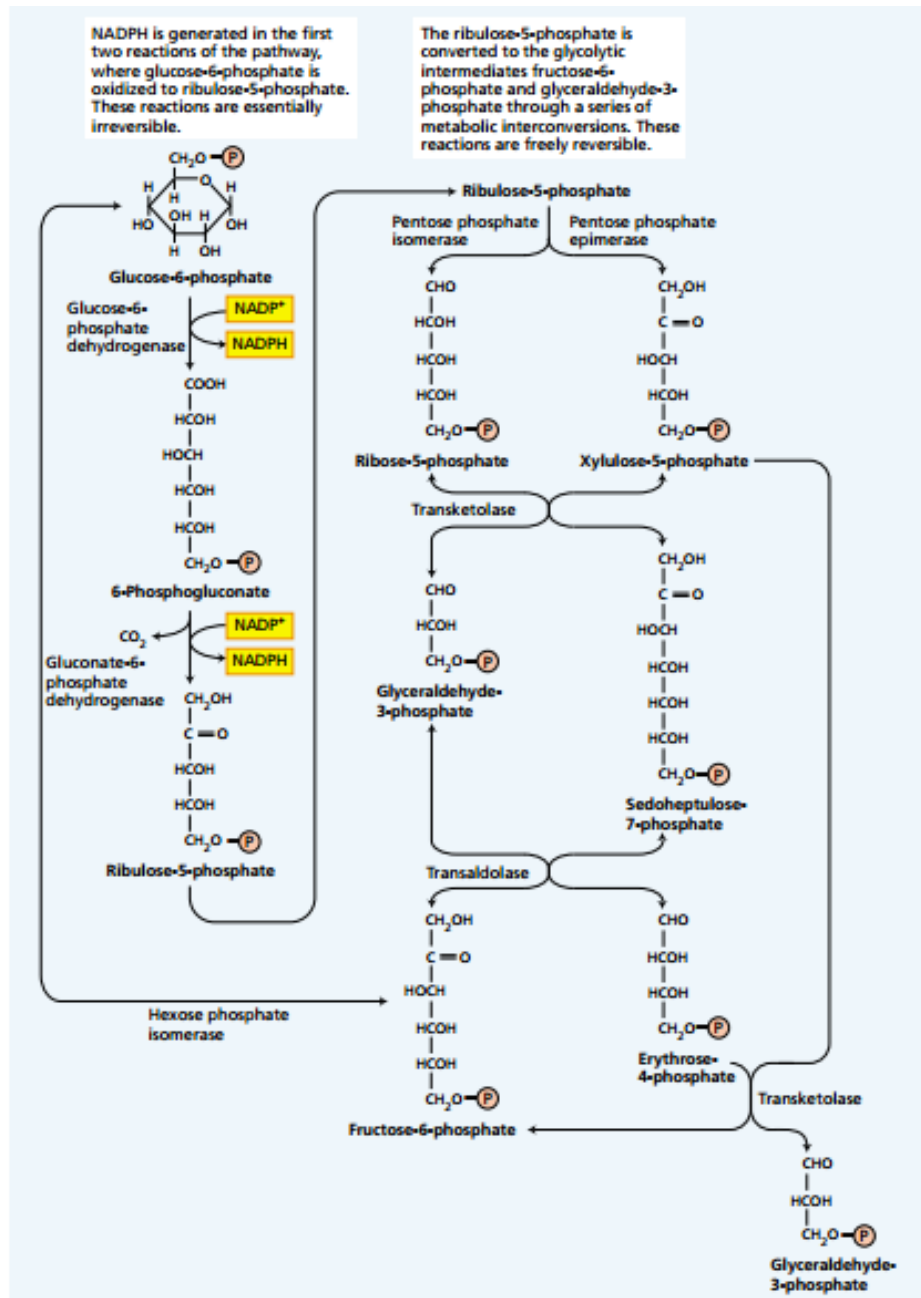
Dalam kondisi cahaya yang cukup, lintasan pentose fosfat ini sedikit terjadi pada kloroplas karena produk akhir dari lintasan ini (fruktosa-6-fosfat dan gliseraldehid-3-fosfat) disintesis melalui siklus calvin. Selain itu aktivitas enzim glukosa-6-fosfat akan dihambat aktivitasnya selama proses fotosintesis karena tingginya rasio NADPH terhadap NADP^+ pada kloroplas. Lintasan pentosa fosfat dapat dilihat pada Gambar 31.

(A)

Initial phase of glycolysis Substrates from different sources are channeled into triose phosphate. For each molecule of sucrose that is metabolized, four molecules of triose phosphate are formed. The process requires an input of up to 4 ATP.



Gambar 30. Reaksi glikolisis pada sel tanaman



Gambar 31. Lintasan Pentosa Fosfat Oksidatif

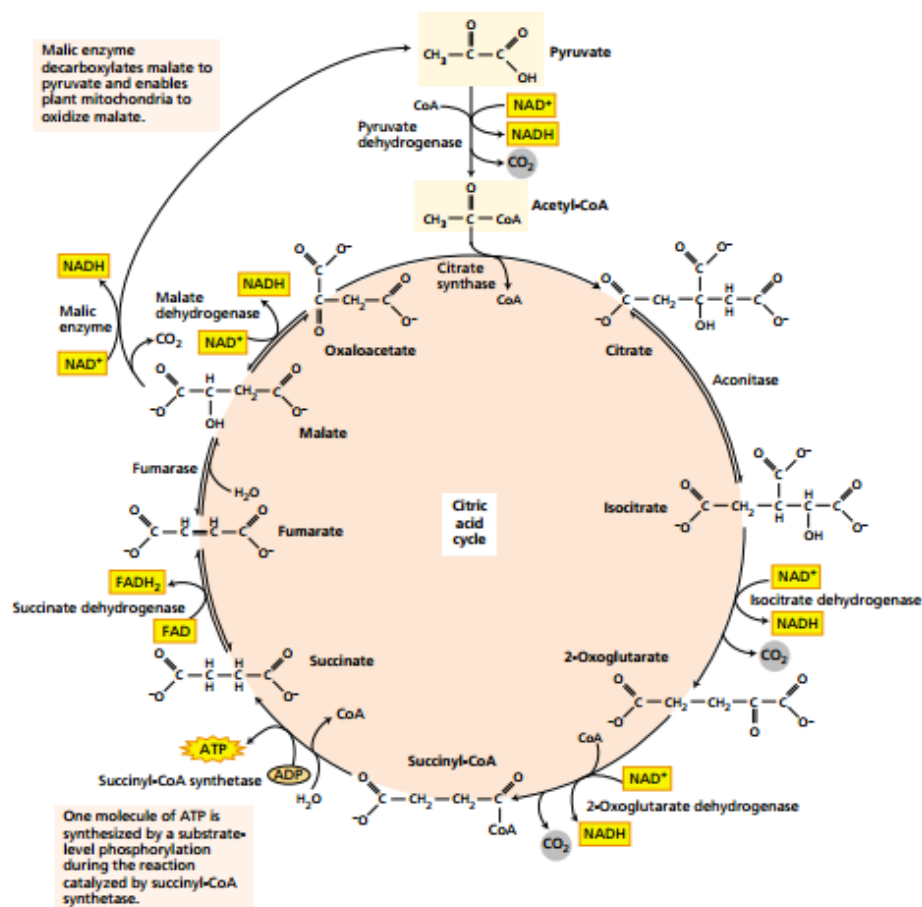
7.4 Siklus Asam Sitrat

Siklus asam sitrat atau yang dikenal juga dengan siklus asam trikarboksilat atau siklus krebs terjadi di matrix mitokondria. Siklus ini merupakan tahapan ke dua dari proses respirasi. Siklus ini membutuhkan piruvat yang dihasilkan dari proses glikolisis. Ketika berada di dalam matriks mitokondria, piruvat mengalami proses dekarboksilasi yang dikatalisis oleh

enzim piruvat dehydrogenase menghasilkan NADH, CO₂, dan asetil-CoA. Reaksi berikutnya adalah enzim sitrat sintase menggabungkan kelompok asetil dari asetil-CoA dengan oksaloasetat (OAA) (senyawa dengan jumlah atom karbon 4) menghasilkan asam trikarboksilat (citrate). Citrate yang dihasilkan kemudian diisomerisasi membentuk isositrat oleh enzim aconitase.

Dua reaksi selanjutnya adalah dekarboksilasi oksidatif yang masing-masing menghasilkan 1 NADH dan 1 molekul CO₂, menghasilkan succinyl-CoA. Dalam hal ini 3 molekul CO₂ diproduksi dari setiap piruvat yang masuk ke mitokondria. Sejumlah besar energy bebas tersedia pada ikatan thioester pada succinyl-CoA. Energi bebas tersebut dilestarikan melalui sintesis ATP yang dikatalisis oleh enzim succinyl-CoA synthetase menghasilkan succinate. Succinate yang dihasilkan kemudian dioksidasi membentuk fumarate oleh enzim succinate dehydrogenase. Enzim ini merupakan satu-satunya enzim yang terkait dengan siklus asam sitrat dan merupakan bagian dari rantai transfer elektron. Elektron dan proton yang dilepaskan dari succinate tidak ditangkap oleh NAD⁺ tetapi oleh FAD (Flavin adenine dinukleotida). FAD berikatan kovalen dengan sisi aktif dari succinate dehydrogenase dan mengalami reduksi untuk membentuk FADH₂. Reaksi reduksi ini menghasilkan fumarate.

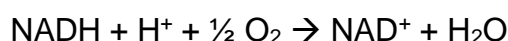
Fumarate dihidrasi untuk membentuk malate yang kemudian dioksidasi oleh malate dehydrogenase untuk membentuk OAA dan kemudian menghasilkan NADH. OAA yang dihasilkan tersebut kemudian siap bereaksi dengan acetyl-CoA dan siklus berulang. Siklus asam sitrat dapat dilihat pada Gambar 32.



Gambar 32. Siklus asam sitrat

7.5 Rantai Transport Elektron

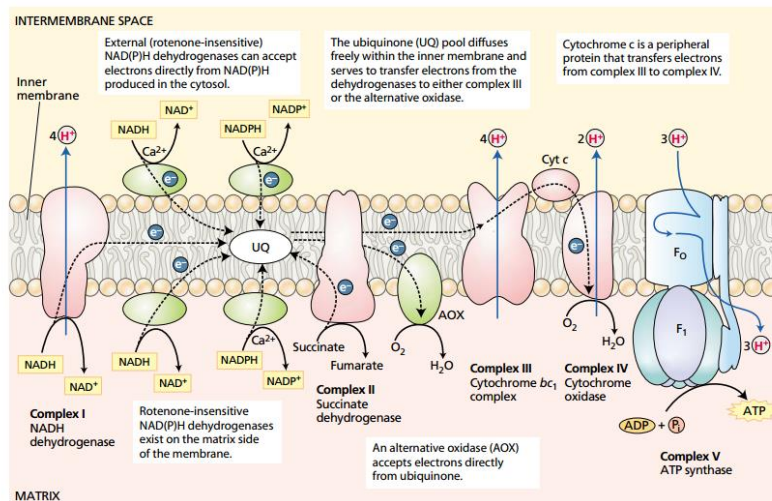
Setiap molekul sukrosa yang dioksidasi melalui glikolisis dan siklus asam sitrat dihasilkan 4 molekul NADH di sitosol dan 16 molekul NADH ditambah 4 molekul FADH_2 di matriks mitokondria. Senyawa tereduksi tersebut harus direoksidasi. Rantai transport elektron mengatalisis aliran elektron dari NADH dan FADH_2 ke molekul oksigen sebagai akseptor terakhir dalam proses respirasi. Reaksi oksidasi NADH dapat dituliskan sebagai berikut:



Rantai transport elektron pada tanaman terdiri atas beberapa set carrier elektron yang ditemukan di mitokondria. Protein transport elektron terdiri atas empat multiprotein kompleks:

1. Kompleks I (NADH dehydrogenase). Elektron dari NADH yang dihasilkan di matriks selama siklus asam sitrat dioksidasi oleh kompleks I (NADH dehydrogenase). Kompleks I kemudian mentransfer elektron ke ubiquinone. Empat proton dipompa dari matriks ke ruang antarmembran untuk setiap pasangan elektron yang melalui kompleks tersebut. Ubiquinone merupakan soluble lipid carrier elektron dan proton yang berlokasi di membran dalam.
2. Kompleks II (Succinate dehydrogenase). Oksidasi succinate pada siklus asam sitrat dikatalisis oleh kompleks ini. Elektron ditransfer melalui FADH₂ dan kelompok protein iron-sulfur ke ubiquinone. Kompleks ini tidak memompa proton.
3. Kompleks III (sitokrom bc₁ kompleks). Kompleks ini mengoksidasi ubiquinone tereduksi (ubiquinol) dan mentransfer elektron via *iron-sulfur center*, sitokrom b₅₆₅, sitokrom b₅₆₀, sitokrom c₁ yang terikat pada membran, ke sitokrom c. Empat proton per pasangan elektron dipompa oleh kompleks ini. Sitokrom c merupakan protein kecil yang terikat pada bagian luar membran dalam dan berfungsi sebagai carrier untuk mentransfer elektron dari kompleks III ke kompleks IV.
4. Kompleks IV (sitokrom c oksidase). Kompleks ini terdiri atas dua pusat tembaga (Cu_A dan Cu_B) dan sitokrom a dan a₃. Kompleks IV merupakan terminal oksidase yang membawa empat elektron untuk mereduksi O₂ untuk membentuk dua molekul H₂O. dua proton dipompa untuk setiap pasangan elektron yang digunakan.

Dalam proses fosforilasi oksidatif, transfer elektron dari kompleks I – IV ke oksigen diikuti oleh pembentukan ATP dari ADP + P_i melalui ATP synthase (Kompleks V). Mekanisme sintesis ATP pada mitokondrial ATP Synthase berdasarkan konsep kemo-osmosis. Membran dalam mitokondria bersifat impermeabel terhadap H⁺ sehingga gradient elektrokimia proton dapat terbentuk sehingga dapat menjadi sumber energi gratis untuk dapat mengaktifkan ATP Synthase pada membran dalam mitokondria. Secara umum, proses rantai transfer elektron dapat dilihat pada Gambar 33.



Gambar 33. Proses rantai transport elektron pada membran dalam mitokondria

Reaksi oksidasi lengkap dari molekul sukrosa menghasilkan 8 molekul ATP (4 molekul oleh proses glikolisis dan 4 molekul oleh proses siklus asam sitrat), 4 molekul NADH di sitosol, dan 16 molekul NADH + 4 molekul FADH₂ di matriks mitokondria.

7.6 Faktor-Faktor Lingkungan yang Memengaruhi Laju Respirasi

Beberapa faktor lingkungan berpengaruh terhadap laju respirasi diantaranya oksigen, suhu, dan karbon dioksida.

1. Oksigen. Keberadaan oksigen berpengaruh terhadap laju respirasi karena menjadi substrat untuk keseluruhan proses respirasi. Konsentrasi oksigen di udara pada suhu 25°C yaitu berkisar 21% dan pada larutan air berkisar 250 μM. Dalam kondisi jenuh air, konsentrasi O₂ menjadi rendah sehingga akan membatasi difusi oksigen ke dalam jaringan.
2. Suhu. Peningkatan suhu diikuti oleh peningkatan laju respirasi. Suhu rendah digunakan untuk menekan laju respirasi pada saat pascapanen sehingga dapat digunakan untuk menjaga kualitas buah dan sayur selama penyimpanan.

3. Konsentrasi CO₂. Reayasa konsentrasi CO₂ merupakan salah satu cara untuk penyimpanan buah dan sayur. Karbon dioksida akan menghambat secara langsung proses respirasi pada konsentrasi 3 – 5%. Konsentrasi karbondioksida secara alami di atmosfer berkisar 0.0036% (360 ppm).

BAB VIII

ASIMILASI NITROGEN

8.1 Nitrogen di Lingkungan

Nitrogen tersedia dalam beberapa bentuk di biosfer. Atmosfer mengandung sejumlah besar molekul nitrogen dalam bentuk N_2 . Sumber nitrogen yang besar ini ternyata tidak dapat langsung dipergunakan oleh tanaman. Pengambilan nitrogen dari atmosfer membutuhkan pemecahan ikatan kovalen yang stabil di antara dua atom nitrogen ($N \equiv N$) untuk membentuk ammonia (NH_3) atau nitrat (NO_3^-). Reaksi ini disebut dengan proses fiksasi nitrogen. Fiksasi nitrogen dapat dilakukan secara alami atau secara industri.

Pada suhu tinggi ($200^\circ C$) dan tekanan tinggi (200 atmosfer), N_2 bergabung dengan hidrogen untuk membentuk ammonia. Produksi nitrogen secara industri menghasilkan lebih dari 80×10^{12} g/tahun. Secara alami nitrogen diikat sekitar 190×10^{12} g/tahun. Pengikatan nitrogen secara alami meliputi:

1. Petir. Petir menyumbang sekitar 8% dari nitrogen yang difiksasi. Petir mengonversi uap air dan oksigen menjadi radikal bebas hidroksil yang sangat reaktif. Atom hidrogen dan oksigen bebas berikatan dengan N_2 membentuk asam nitrat (HNO_3). Asam nitrat ini jatuh ke permukaan bumi melalui perantara air hujan.
2. Reaksi fotokimia. Sekitar 2% pengikatan nitrogen berasal dari reaksi fotokimia yaitu reaksi antara gas NO dan ozon membentuk HNO_3 .
3. Fiksasi nitrogen secara biologis. Sebagian besar fiksasi nitrogen secara alami (90%) dihasilkan dari fiksasi secara biologis, dimana bakteri dan cyanobacteria mengikat N_2 menjadi NH_4^+ .

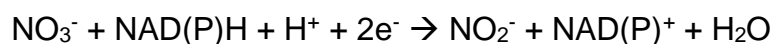
Ketika nitrogen sudah diikat dalam bentuk NO_3^- atau NH_4^+ , maka nitrogen tersebut akan masuk ke dalam siklus biogeokimia dan melalui beberapa bentuk organik dan anorganik sebelum akhirnya kembali ke molekul nitrogen bebas.

Tanaman dapat menyimpan nitrat dalam jumlah yang besar atau ditranslokasikan dari jaringan satu ke jaringan yang lain tanpa menimbulkan dampak yang merugikan. Namun apabila jaringan/bagian tanaman yang mengandung nitrat yang tinggi dikonsumsi oleh hewan ternak atau manusia maka kemungkinan mereka akan mengalami *methemoglobinemia* yaitu suatu penyakit yang dapat menyebabkan hemoglobin tidak dapat mengikat oksigen. Manusia dan hewan juga dapat mengubah nitrat menjadi nitrosamine yang berpotensi menjadi karsinogen.

Berbeda dengan nitrat, ammonium dalam konsentrasi yang tinggi dapat merugikan baik pada tanaman maupun pada hewan. Ammonium dapat menghilangkan gradient proton transmembrane yang dibutuhkan baik dalam proses fotosintesis maupun proses respirasi (transport elektron).

8.2 Asimilasi Nitrat

Tanaman mengasimilasi sebagian besar nitrat yang diserap oleh akar menjadi senyawa organik. Tahap pertama yaitu mereduksi nitrat menjadi nitrit yang terjadi di sitosol. Enzim ini mengatalisis reaksi berikut:



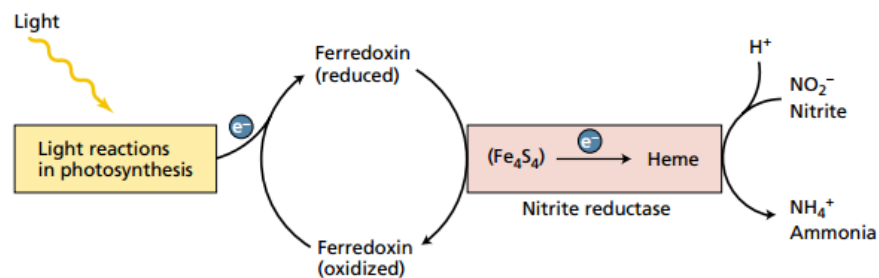
Nitrat reduktase pada tanaman tersusun atas dua subunit yang masing-masing terdiri atas tiga gugus prostetik: FAD (Flavin Adenin Dinukleotida), heme, dan molybdenum complex. Nitrat reductase merupakan protein yang banyak mengandung molybdenum pada jaringan vegetatif sehingga defisiensi dari molybdenum dapat menyebabkan akumulasi nitrat yang diakibatkan berkurangnya aktivitas enzim nitrat reduktase. Aktivitas enzim ini juga dipengaruhi oleh cahaya dan kadar karbohidrat. Cahaya, kadar karbohidrat, dan faktor lingkungan lainnya menstimulasi protein fosfatase yang kemudian mendefosforilasi beberapa residu serin pada enzim nitrat reduktase yang pada akhirnya mengaktifkan enzim tersebut.

Nitrit merupakan senyawa yang sangat reaktif dan berpotensi menyebabkan keracunan pada tanaman. Sel tanaman segera mentransportasikan nitrit yang dihasilkan oleh reduksi nitrat tersebut dari

sitosol ke kloroplas (pada daun) atau plastida (pada akar). Di organel ini enzim nitrit reductase mereduksi nitrit menjadi ammonium dengan reaksi sebagai berikut:



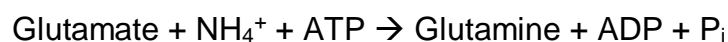
Reduktif ferredoxin diperoleh dari transport elektron fotosintetik pada kloroplas (review kembali bab fotosintesis reaksi terang). Kloroplas dan plastida pada akar memiliki bentuk enzim nitrit reductase yang berbeda namun keduanya tersusun atas single polipeptida yang mengandung dua gugus prostetik: Fe_4S_4 dan specialized heme. Kelompok ini bersama-sama mengikat nitrit kemudian mereduksinya secara langsung untuk membentuk ammonium. Kaitan antara rantai transport elektron dalam proses fotosintesis dengan reduksi nitrit oleh enzim nitrit reductase dapat dilihat pada Gambar 34.



Gambar 34. Keterkaitan antara rantai transport elektron pada fotosintesis dengan aktivitas enzim nitrit reduktase

8.3 Asimilasi Amonium

Sel tanaman menghindari keracunan ammonium dengan cara sesegera mungkin dikonversi ke dalam bentuk asam amino. Konversi ammonium ke asam amino membutuhkan dua enzim yaitu Glutamine synthetase (GS) dan Glutamate synthase atau dikenal juga dengan glutamine: 2oxo-glutarate aminotransferase (GOGAT). GS mengombinasikan glutamate dengan NH_4^+ untuk membentuk glutamine. Reaksinya adalah sebagai berikut:



Reaksi tersebut membutuhkan hidrolisis dari ATP dan juga kation seperti Mg^{2+} , Mn^{2+} , atau Co^{2+} sebagai kofaktor. Peningkatan kadar glutamin dalam plastida akan menstimulasi aktivitas enzim GOGAT. Enzim ini mentransfer grup amida dari glutamine ke 2-oxoglutarate menghasilkan dua molekul glutamate. Tanaman mengandung dua jenis enzim GOGAT; 1) menerima elektron dari NADH dan 2) menerima elektron dari ferredoxin (Fd)

1. Glutamine + 2-oxoglutarate + NADH + H^+ \rightarrow 2 Glutamate + NAD^+
2. Glutamine + 2-oxoglutarate + Fd_{red} \rightarrow 2 Glutamate + Fd_{ox}

Ketika NH_4^+ diasimilasikan dalam bentuk glutamine atau glutamate maka nitrogen akan bergabung ke dalam asam amino lainnya melalui proses **transaminasi**. Enzim yang mengatalisis reaksi tersebut adalah aminotransferase. Contohnya adalah enzim aspartate-aminotransferase (Asp-AT) yang mengubah glutamate menjadi aspartate.

Enzim aminotransferase ditemukan di sitoplasma, kloroplas, mitokondria, glioksisome, dan peroksisom. Aminotransferase yang ditemukan di dalam kloroplas memiliki peranan penting dalam biosintesis asam amino glutamate, aspartate, alanine, serin, dan glycine.

8.4 Fiksasi Biologis

Beberapa bakteri dapat mengikat nitrogen bebas di udara menjadi ammonium yang dapat tersedia bagi tanaman. Prokariot yang dapat mengikat oksigen tersebut sebagian besar hidup bebas di tanah namun ada juga spesies tertentu yang bersimbiosis dengan akar tanaman sehingga dapat menyediakan nitrogen bagi tanaman inangnya.

Oksigen dapat menginaktifkan enzim nitrogenase dan bersifat irreversible sehingga nitrogen harus diikat dalam kondisi anaerob. Oleh karena itu beberapa mikroorganisme dapat membentuk lingkungan internal yang bersifat anaerob untuk menghilangkan keberadaan oksigen. Pada sianobakteria, kondisi anaerob dapat dibentuk pada sel yang terspesialisasi yang dikenal dengan heterocysts. Heterocyst merupakan sel yang mengalami penebalan dinding sel. Sel ini hampir tidak memiliki kompleks

fotosistem II sehingga oksigen tidak terbentuk. Sianobakteria dapat mengikat oksigen dalam kondisi anaerob seperti pada lahan yang tergenang.

Bakteri pengikat nitrogen yang bersimbiosis dengan akar tanaman membentuk nodul / bintil akar. Tanaman legume mengatur permeabilitas udara pada bintil akarnya. Oksigen dipertahankan pada tingkatan “cukup” untuk melakukan respirasi namun cukup rendah untuk menghindari enzim nitrogenase menjadi tidak aktif. Bintil akar mengandung protein heme pengikat oksigen yang disebut **leghemoglobin**. Leghemoglobin terdapat pada sitoplasma sel yang terinfeksi dengan konsentrasi yang tinggi (700 μM pada bintil akar kedelai). Keberadaan leghemoglobin ini menyebabkan bintil akar berwarna merah muda. Walaupun leghemoglobin dapat menyediakan oksigen bagi bintil akar, penelitian terbaru menunjukkan bahwa leghemoglobin hanya menyimpan oksigen yang cukup untuk respirasi selama beberapa detik.

DAFTAR PUSTAKA

Taiz, L. dan E. Zeiger. 2002. Plant Physiology Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.