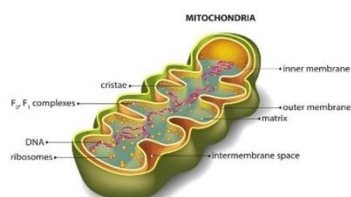


I. STRUKTUR SEL: ORGANEL SEL BESERTA FUNGSINYA

Secara garis besar, struktur sel tubuh makhluk hidup itu ibarat struktur rumah kita, ada pondasi, dinding, atap dan lain lain yang berfungsi untuk membentuk struktur rumah, menopang, dan menjaga setiap ruangan di dalam rumah. Dan ruangan-ruangan kecil di dalam sel tersebut adalah organel sel. Organel sel itu merupakan benda benda kecil dari struktur sel yang letaknya ada di sitoplasma. Bentuk dan fungsi organel juga berbeda beda. Antara sel tumbuhan dan sel hewan tidak sama, ada beberapa perbedaan di organel selnya. Marilah kita lihat apa saja organel-organel sel yang terdapat pada tumbuhan dan hewan, disertai bentuk, dan fungsinya.

A. Mitokondria

Mitokondria (Gambar 1) sangat penting bagi keberadaan manusia, dan terlibat dalam berbagai proses sel yang mengandalkan energi, seperti pertumbuhan sel, pengiriman pesan sel, penuaan dan replikasi. Untuk alasan yang sama ini mitokondria diketahui berhubungan dengan beberapa penyakit pada organ dan jaringan tubuh yang menuntut energi termasuk jantung, otak dan otot rangka. Sebagian besar sel manusia mengandung beberapa ratus hingga beberapa ribu mitokondria.



Gambar 1. Bentuk dan struktur mitokondria

(<https://www.idntimes.com/science/discovery/deny-hung/fakta-mitokondria-exp-c1c2>)

Mitokondria merupakan salah satu organel di dalam sel yang mempunyai tugas utama sebagai penghasil energi. Keberadaan mitokondria dalam sel sangatlah penting, karena bila mengalami kerusakan maka akan mengakibatkan sel menjadi mati. Mitokondria berbentuk elips dan terdiri dari dua lapisan membran sel. Membran bagian luar terdiri dari lapisan protein dan lipid dengan ratio 50:50, sedangkan membran bagian dalam terdiri dari protein dan lipid dengan perbandingan 80:20.

Membran mitokondria bagian dalam merupakan tempat utama produksi energi ATP, karena memiliki ATP sintetase melalui proses yang dikenal dengan transpor elektron. Membran bagian dalam ini memiliki lipatan yang disebut krista, berguna untuk meningkatkan luas permukaan. Membran krista menampung sektor protein yang mengirim ulang elektron, yang berasal dari siklus asam tricarboxylic (TCA, juga disebut siklus Krebs) dan berkontribusi pada proses menghasilkan energi. Transport elektron ini terdiri dari protein pemindah energi yang berbeda, secara kolektif disebut sebagai rantai transpor elektron atau *electron transport chain* (ETC). Mitokondria memiliki DNA independennya sendiri, sehingga memungkinkan mereka beradaptasi dengan peningkatan ukuran dan jumlah.

Di dalam mitokondria, ikatan kimia dalam lemak (dalam bentuk trigliserida), karbohidrat (dalam bentuk glukosa dan glikogen) dan protein (dalam bentuk asam amino) molekul dipecah melalui metabolisme, mereka mulai kehilangan elektron, suatu proses yang disebut oksidasi.

Saat molekul mengalami proses oksidasi, molekul juga melepaskan energi dan panas. Karena energi tidak diciptakan atau dimusnahkan (sesuai, hukum termodinamika pertama), ahli biologi menyarankan di dalam mitokondria ikatan dalam bahan makanan yaitu, trigliserida, glukosa, asam amino dipecah 4 terpisah dengan energi yang dilepaskan dan ditransfer ke dalam sintesis adenosine triphosphate (ATP). ATP adalah bentuk energi yang kemudian dikirim ke area lain dari sel (seperti protein otot) untuk melakukan proses sel, serta untuk meningkatkan pertumbuhan dan mempertahankan kehidupan.

Mitokondria, pada dasarnya, mengkoordinasikan energi kimia yang dilepaskan dari oksidasi bahan makanan di bagian membran dalam mereka (dikenal sebagai rantai transpor elektron) melalui sistem langkah-langkah metabolisme yang kompleks yang menghasilkan sintesis ATP. Proses sintesis ATP tergantung pada pasokan oksigen yang stabil, itulah sebabnya proses ini dijuluki '*metabolisme aerob*' atau '*respirasi aerobik*'

Pembentukan ATP adalah proses akhir dari pembentukan energi secara oksidasi di dalam sel. Pada umumnya organel di dalam sel tidak memiliki materi genetik seperti inti sel, namun mitokondria sangat unik karena memiliki materi genetiknya sendiri yang dikenal dengan nama DNA mitokondria (mtDNA). Ketika tubuh mengkonsumsi karbohidrat, lipid, dan protein, mitokondria akan mengubah makanan tersebut menjadi ATP. Proses ini membutuhkan oksigen untuk merubah piruvat menjadi energy + CO₂ + air. ATP yang dihasilkan oleh mitokondria dalam proses aerob ini lebih besar dibandingkan energi yang dihasilkan tanpa oksigen (anaerob).

Makhluk hidup yang dikenal menghasilkan energi pada kondisi tanpa oksigen adalah makhluk tingkat rendah seperti bakteri anaerob melalui proses fermentasi. Para ahli mempercayai bahwa perbedaan efisiensi produksi energi inilah yang membuat organisme aerob pada organisme tingkat tinggi (eukariot) memiliki sel lebih besar dan evolusi yang lebih tinggi dibandingkan organisme anaerob pada organisme tingkat rendah (prokariot). Sehubungan dengan fungsi mitokondria sebagai penghasil energi, maka organel ini banyak dijumpai pada sel-sel yang membutuhkan energi tinggi, seperti sel jantung yang selalu bekerja sepanjang waktu tanpa istirahat dan sel otot yang aktif berkontraksi.

Mitokondria awalnya adalah sel yang bersimbiosis di dalam sel berukuran besar. Hal ini menjelaskan alasan mitokondria memiliki banyak kemiripan dengan makhluk hidup prokariota, yaitu bakteri. Kemiripan ini sudah terlihat dari morfologi, dimana mitokondria memiliki bentuk elips memanjang yang similar dengan bakteri berbentuk batang seperti *Bacillus*. Selain itu meskipun mitokondria berada di dalam sel eukariotik, mitokondria memiliki pola pembelahan diri yang sangat berbeda dan lebih menyerupai bakteri yang merupakan organisme prokariota. Hal ini jugalah yang membuat jumlah mitokondria bisa bervariasi tergantung jenis selnya, contohnya banyak ditemukan di sel jantung.

Komponen yang paling membuat mitokondria mirip dengan bakteri adalah DNA yang berbentuk sirkular atau disebut juga plasmid, sedangkan organisme eukariota seharusnya memiliki DNA berbentuk heliks. Plasmid ini hanya dimiliki oleh organisme prokariota dan bakteri adalah salah satunya. Bila dilihat dari membran sel, lapisan dalam mitokondria memiliki lipatan bernama krista yang sangat mirip dengan lipatan membran pada bakteri yang dinamakan mesosom. Lapisan luar mitokondria juga tersusun atas komponen yang mirip dengan membran bakteri, terutama bakteri gram negatif.

Sel mitokondria diwariskan dari ibu saja dan tidak dari ayah. Hal ini disebabkan mitokondria pada sel sperma ayah hanya terdapat pada flagella sel saja, sedangkan flagella ini akan ditinggalkan oleh sel sperma ketika masuk ke dalam sel telur. Sehingga ketika sel berkembang menjadi manusia sempurna hanya akan membawa mitokondria dari ibu saja atau lebih dikenal dengan '*maternal inherited*'.

B. Ribosom dan Badan golgi

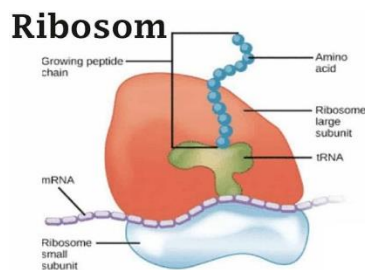
1. Ribosom

Ribosom adalah salah satu bagian dari organel sel yang berfungsi sebagai tempat sintesis protein. Ribosom bisa ditemukan pada sel eukariotik maupun prokariotik. Pada sel eukariotik, organel ini bisa berada di banyak tempat, termasuk retikulum endoplasma dan sitosol. Sementara pada sel prokariotik, ribosom hanya dapat ditemukan pada sitosol, berhubung pada sel jenis ini tidak terdapat organel yang memiliki membran.

Fungsi ribosom

Fungsi ribosom yang utama adalah sebagai pembuat protein dan yang melakukan sintesis protein di dalam sel. Sel perlu memproduksi protein agar bisa mempercepat proses biologis yang dilaluinya dan untuk bisa berfungsi dengan baik. Protein juga menjadi bagian penting dalam berbagai organ tubuh, termasuk rambut, kulit, dan kuku. Tanpa adanya ribosom akan mengakibatkan banyak fungsi tubuh terganggu.

Ribosom bisa membuat protein untuk digunakan di dalam sel maupun yang akan dikeluarkan dari sel. Protein yang ada di dalam sel, dibuat oleh ribosom yang berada di sitosol. Sementara itu di luar sel, ada yang diproduksi di retikulum endoplasma maupun amplop nukleus.



Gambar 2. Struktur ribosom

(<https://www.avoksinau.com/ribosom/>)

Setiap ribosom tersusun atas RNA dan protein. Masing-masing ribosom terdiri dari dua subunit RNA-protein, yaitu subunit kecil dan subunit besar. Keduanya terletak saling tindih, dengan subunit besar berada di posisi atas dan di tengah kedua subunit tersebut terdapat RNA. Sehingga ribosom terlihat kurang lebih seperti hamburger, seperti struktur pada Gambar 2. Masing-masing subunit ini juga memiliki fungsi sendiri-sendiri. Subunit kecil berperan dalam membaca pesan yang disampaikan oleh mRNA untuk asam amino, sedangkan subunit besar berperan membentuk ikatan peptida.

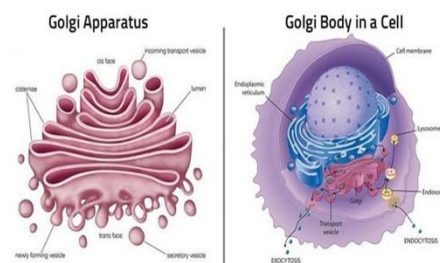
Agar protein yang dibutuhkan oleh setiap sel di tubuh bisa diproduksi, ada satu mekanisme yang perlu berjalan, yaitu sintesis protein. Proses sintesis protein melibatkan DNA dan RNA dan dimulai di dalam nukleus atau inti sel. Sintesis protein terjadi dengan diawali saat enzim yang ada di dalam nukleus membuka bagian DNA yang spesifik agar bisa diakses oleh

salinan RNA. Molekul RNA yang sudah menyalin informasi genetik ini kemudian bergerak dari nukleus sel ke sitoplasma yang merupakan lokasi dimulainya proses sintesis. Hasil akhir dari sintesis protein adalah protein yang akan digunakan untuk berbagai fungsi tubuh. Untuk bisa mendapatkan protein yang dimaksud, sintesis dapat dibagi menjadi dua langkah utama, yaitu transkripsi dan translasi. Sesuai namanya, transkripsi protein adalah proses percetakan atau penulisan ulang informasi genetik pembuatan protein dari DNA oleh RNA. Kemudian, RNA yang sudah menyalin informasi tersebut, kembali berproses menjadi produk akhir yang disebut mRNA (*messenger RNA*). Produk akhir dari proses transkripsi ini adalah mRNA beserta informasi pembuatan protein yang dibawanya. Proses transkripsi terjadi di dalam nukleus alias inti sel, tempat DNA berada. Setelah proses transkripsi selesai, maka masuklah proses translasi. Pada tahapan inilah ribosom berperan penting. Proses translasi diawali dengan masuknya mRNA ke sitoplasma. Sitoplasma adalah cairan yang mengisi bagian sel di luar inti sel. Di sitoplasma, ada berbagai organel sel yang “mengambang”, termasuk ribosom. Ribosom bisa mengambang bebas di sitoplasma, menempel di permukaan luar retikulum endoplasma maupun amplop, atau bagian terluar nucleus. Begitu keluar dari inti sel menuju sitoplasma, mRNA akan langsung melakukan tugasnya, yaitu membawa informasi cara pembuatan protein ke ribosom. Lalu, ribosom akan menggunakan informasi dari mRNA tadi untuk membuat rantai asam amino yang merupakan bahan dasar dari protein. Proses penerjemahan informasi dari mRNA menjadi rantai asam amino inilah yang disebut sebagai translasi.

2. Badan Golgi

Badan Golgi adalah suatu organel pada sel yang berfungsi sebagai ekskresi sel. Ukuran badan golgi tidak sekecil organel sel lainnya sehingga dapat dilihat hanya dengan menggunakan mikroskop cahaya biasa. Organel ini pertama kali ditemukan oleh Camillo Golgi yaitu seorang ahli histologi dan patologi berkebangsaan Italia. Hampir pada semua sel eukariotik ditemukan organel badan golgi di dalamnya. Badan golgi juga banyak dijumpai pada organ tubuh manusia yang melaksanakan fungsi ekskresi di dalamnya, contohnya ginjal. Sedangkan badan golgi yang terdapat pada hewan ada sekitar 10-20 badan golgi. Umumnya badan golgi yang terdapat pada sel tumbuhan disebut dengan *diktiosom*.

Struktur Badan Golgi



Gambar 3. Badan golgi

<https://ipa.pelajaran.co.id/badan-golgi/>

Badan golgi memiliki struktur berupa berkas kantung yang memiliki bentuk cakram yang bercabang menjadi serangkaian pembuluh yang berukuran sangat kecil di ujungnya (Gambar

3). Fungsi badan golgi adalah untuk ekskresi sel, sehingga pada struktur badan golgi pembuluh mengumpulkan dan membungkus karbohidrat serta berbagai zat lainnya untuk diangkut ke permukaan sel. Pembuluh tersebutlah yang juga menyumbang berbagai bahan yang diperlukan bagi pembentukan dinding sel.

Organel pada badan golgi disusun oleh membran yang berbentuk tubulus serta vesikula. Tubulus tersebut kemudian melepaskan kantung-kantung kecil yang berisi berbagai bahan yang diperlukan seperti: enzim yang berfungsi untuk pembentukan dinding sel. Badan golgi memiliki bentuk yang hampir mirip dengan RE (Reticulum Endoplasma), bedanya kalau badan golgi terdiri dari berlapis-lapis ruangan yang juga ditutupi oleh membran sedangkan RE terdiri dari jaringan tubula dan gelembung membran.

Berdasarkan struktur organelnya badan golgi terbagi mempunyai 2 bagian yaitu *cis* dan *trans*. Struktur bagian *cis* pada badan golgi adalah bagian yang berfungsi untuk menerima vesikel-vesikel yang kebanyakan berasal dari RE (Retikulum Endoplasma) kasar. Vesikel-vesikel tersebut yang akan diserap menuju ruangan-ruangan yang ada di dalam badan Golgi kemudian isi dari vesikel tersebut akan diproses sedemikian rupa sehingga dapat digunakan untuk penyempurnaan dan lain sebagainya. Ruangan-ruangan tersebut akan bergerak dari bagian *cis* ke bagian *trans*. Struktur bagian *trans* pada badan golgi adalah bagian yang berfungsi sebagai tempat pemecahan ruangan-ruangan yang berasal dari *cis* yang kemudian membentuk vesikel yang siap untuk disalurkan menuju bagian-bagian sel yang lainnya atau menuju ke luar sel.

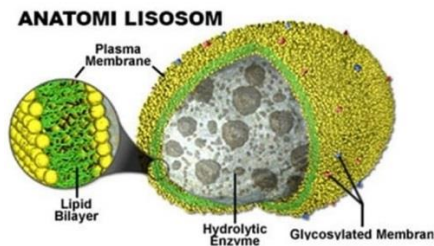
Beberapa fungsi dari badan golgi diantaranya adalah:

- a. Membentuk vesikula (kantung)
- b. Membentuk membran plasma
- c. Membentuk dinding sel tumbuhan
- d. Tempat Modifikasi Protein
- e. Menyaring dan mengumpulkan berbagai molekul
- f. Transpor lipid
- g. Pembentukan lisosom
- h. Pembentukan akrosom dan spermatozoa

C. Lisosom dan vakuola

1. Lisosom

Lisosom adalah suatu organel kecil yang berbentuk bulat yang terikat dengan membran dengan memiliki diameter sekitar 0,25 hingga 0,5 μm . Anatomi lisosom dapat dilihat pada gambar 4. Lisosom mengandung hidrolase asam, enzim-enzim yang merombak protein, asam-asam nukleat serta karbohidrat pada pH asam. Lisosom bisa ditemukan pada hampir semua sel, kecuali dalam sel darah merah (eritrosit) manusia dan sel kulit yang sepenuhnya mengalami keratinisasi (pengerasan/penebalan). Lisosom yang baru terbentuk dari pertunasan badan golgi disebut lisosom primer.



Gambar 4. Lisosom

<https://www.dosenpendidikan.co.id/fungsi-lisosom/>

Apabila selnya memungut bahan asing (melalui proses yang disebut dengan fagositosis) oleh vakuola makanan yang disebut fagosom. Bahan yang terdapat dalam fagosom dicerna setelah lisosom bersatu dengan fagosom dan melepaskan enzim pencernaan. Paket bahan yang terjadi merupakan paduan antara lisosom dan fagosom, disebut fagolisosom.

Untuk sel yang terletak pada sepanjang saluran sekresi, maka fagolisosom dengan bahan yang dikonsumsi pada saatnya akan dikeluarkan dari sel, apabila hal tersebut tidak terjadi maka sisa-sisa bahan akan bertahan di dalam sel untuk membentuk produk-produk yang menua yang pada umumnya mengandung bahan pigmen disebut lipofusin atau lipokrom. Disamping itu lisosom juga membantu dalam pencernaan bahan yang tidak tercerna, lisosom mengambil bagian dalam pertumbuhan sel dan proses-proses reparasi dengan jalan membuang komponen-komponen sel yang rusak dan berlebihan.

Perombakan sel selama waktu morfogenesis atau kematian (otolisis sel) terjadi pada berbagai proses penyakit yang disebabkan oleh enzim lisosom. Otofagi atau perusakan diri sendiri terjadi pada sel bila retikulum endoplasma halus membungkus suatu struktur untuk dikonsumsi sehingga terbentuk suatu vakuola autofagi. Setelah itu vakuola autofagi (autofagus) dinokulasi menggunakan suatu enzim dari lisosom. Vakuola fagosit dan vakuola autofagi disebut lisosom sekunder.

Proses yang terjadi kemudian ialah vakuola-vakuola memperbanyak diri dan diproses dari dalam oleh enzim yang ada, kemudian terjadi perombakan sehingga bahan-bahan yang ada menjadi bahan-sisa atau bahan-bahan yang memadat. Kerusakan sel dapat digiatkan oleh berbagai stimulan (rangsangan) termasuk mati kelaparan, penyinaran ultraviolet, racun-racun bakteri, ischemia atau kekurangan persediaan darah, serta masuknya vakuola-vakuola autofagi dalam sel.

Beberapa sel dalam tubuh organisme mengandung lisosom serta mengandung bahan lain selain hidrolase asam. Contoh: pada sel darah putih (leukosit) yang mengandung lisosom dengan beberapa bahan-basa yang merusakkan sel bakteri.

Ada juga lisosom yang tidak aktif. Lisosom dikatakan tidak aktif ialah lisosom primer dan lisosom yang tidak melaksanakan fagositosis. Lisosom tidak tentu jumlahnya dalam sel dan dibungkus oleh membran. Isi lisosom tersusun atas enzim-enzim hidrolitik seperti protease, glikosidase, lipase, fosfolipase dan fosfatase. Bila dalam lisosom tertentu pada pengamatan mikroskop elektron akan terlihat gambaran gelap.

Fungsi utama lisosom adalah untuk pencernaan intra sel. Materi yang dicerna oleh lisosom dapat berasal dari luar sel atau dari dalam sel itu sendiri. Pencernaan intra sel selalu terjadi di dalam lisosom, enzim, hidrolitik tidak pernah keluar dari dalam lisosom sehingga pencernaan berlangsung optimal.

Secara umum lisosom berfungsi dalam proses:

a. Endositosis

Endositosis ialah pemasukan makromolekul dari luar sel ke dalam sel melalui mekanisme endositosis, yang kemudian materi ini akan dibawa ke vesikel kecil dan tidak beraturan, yang disebut endosom awal. Beberapa materi tersebut dipilah dan ada yang digunakan kembali (dibuang ke sitoplasma), yang tidak dibawa ke endosom lanjut. Di endosom lanjut, materi tersebut bertemu pertama kali dengan enzim hidrolitik. Di dalam endosom awal, pH sekitar 6. Terjadi penurunan pH (5) pada endosom lanjut sehingga terjadi pematangan dan membentuk lisosom.

b. Autofagi

Proses autofagi digunakan untuk pembuangan dan degradasi bagian sel sendiri, seperti organel yang tidak berfungsi lagi. Mula-mula, bagian dari retikulum endoplasma kasar menyelubungi organel dan membentuk autofagosom. Setelah itu, autofagosom berfusi dengan enzim hidrolitik dari *trans* Golgi dan berkembang menjadi lisosom (atau endosom lanjut). Proses ini berguna pada sel hati, transformasi berudu menjadi katak, dan embrio manusia.

c. Fagositosis

Fagositosis merupakan proses pemasukan partikel berukuran besar dan mikroorganisme seperti bakteri dan virus ke dalam sel. Pertama, membran akan membungkus partikel atau mikroorganisme dan membentuk fagosom. Kemudian, fagosom akan berfusi dengan enzim hidrolitik dari *trans* Golgi dan berkembang menjadi lisosom (endosom lanjut).

Salah satu ciri lisosom adalah adanya kandungan berbagai enzim hidrolase seperti fosfatase, nuklease, hidrolase, protease, dan enzim untuk perombak lipida.

2. Vakuola

Vakuola merupakan organel khusus yang terdapat pada sel tumbuhan, keberlangsungan sel tumbuhan begitu dipengaruhi oleh organel terbesar yang dimiliki sel ini. Tumbuhan memiliki vakuola yang berfungsi sebagai pembentuk tekanan turgor sel, tempat menyimpan bahan tertentu, tempat sampah dan tempat degradasi organel lain. Sel hewan juga memiliki vakuola namun dengan ukuran yang jauh lebih kecil dari vakuola sel tumbuhan.

Vakuola adalah organel sel yang memiliki suatu rongga bermembran pada sel tumbuhan, berisi bermacam macam senyawa makanan, sisa metabolisme, air, dan lain lain. Vakuola terdiri atas 3 jenis, yaitu vakuola makanan, vakuola kontraktil yang ditemukan pada protista dan vakuola tumbuhan pusat.

a. Vakuola Makanan

Vakuola ini berfungsi untuk mencerna makanan dan mengedarkan hasil pencernaan makanan ke seluruh tubuh. Organisme yang makan dengan cara fagositosis mengelilingi mangsanya dengan bagian dari membran plasmanya, dan melennya dengan memfusikan membran yang mengelilinginya dan memindahkannya ke dalam sitosol. Pada sitoplasma sel, vakuola bergabung dengan lisosom untuk pencernaan. Nutrient yang sudah tercerna dipindahkan ke dalam sitosol untuk digunakan, dan bahan bahan yang tidak tercerna dibentuk ke dalam vakuola sisa yang akan dikeluarkan dari dalam sel dengan kurang lebih suatu proses yang berkebalikan dengan proses penelanan tadi.

b. Vakuola Kontraktil

Sebagian besar organisme terestrial beresiko dehidrasi, menguapnya air ke lingkungan sekitarnya. Sebaliknya, organisme yang hidup di air terdapat pada lingkungan di mana air terpelihara bergerak ke dalam sel. Beberapa protista yang hidup di air mempunyai vakuola kontraktil, suatu struktur yang mengumpulkan air dan memasukkannya ke dalam selnya dari lingkungan, dan secara periodik mengeluarkan air yang sudah dikumpulkan ke lingkungan luar dengan mengkontraksikan vakuola seperti sebuah pori, sehingga namanya adalah vakuola kontraktil. Vakuola ini memiliki fungsi sebagai osmoregulator yaitu mengatur nilai osmotik dalam sel.

c. Vakuola Tumbuhan Pusat

Semua sel tumbuhan yang hidup dan sudah dewasa memiliki sebuah organela yang dibatasi membran yang sangat besar, yang terisi cairan, disebut vakuola tumbuhan pusat. Vakuola pusat menempati lebih dari 90-95% volume dan sel yang dewasa. Membran vakuola disebut tonoplas. Tonoplas sangat tidak permeabel terhadap air dan materi-materi yang larut dalam air.

Pada sel tumbuhan, khususnya sel parenkim dan kolenkim dewasa memiliki vakuola tengah (vakuola sentral) yang berukuran besar. Vakuola ini dikelilingi membran tonoplas, yaitu selaput pembatas antara vakuola sentral dengan sitoplasma dalam sel tumbuhan. Vakuola tengah pada tumbuhan terbentuk sebagai akibat pertumbuhan dinding sel lebih cepat dari pertumbuhan sitoplasmanya. Vakuola tengah berisi cairan yang disebut cairan sel atau getah sel. Getah ini merupakan larutan pekat yang kaya garam mineral, gula, oksigen, asam organik, karbon dioksida, pigmen, enzim, dan sisa-sisa metabolisme lain.

Vakuola umumnya berukuran besar hingga hampir memenuhi seluruh isi sitoplasma pada sel tumbuhan yang telah dewasa. Organel ini dibungkus oleh suatu membran tunggal yang disebut tonoplas. Di dalam tonoplas terdapat cairan yang umumnya disebut dengan getah sel. Getah ini sebagian besar tersusun atas air dan zat-zat terlarut lain tergantung jenis tumbuhannya. Sel yang masih muda pada umumnya akan memiliki banyak vakuola yang berukuran kecil, seiring dengan berkembangnya sel tersebut, vakuola-vakuola tadi akan bersatu membentuk vakuola tunggal yang berukuran besar. Vakuola terbentuk dari retikulum endoplasma "RE" yang menjulur membentuk saluran-saluran kecil yang disebut provakuola. Saluran kecil ini akan saling menyatu sehingga akan terbentuk organel yang berbentuk mirip seperti bola, setelah itu vakuola-vakuola kecil yang telah terbentuk akan bersatu membentuk vakuola yang lebih besar.

Setiap sel tumbuhan memiliki bentuk vakuola yang amat beragam. Vakuola sel tumbuhan dewasa berbentuk besar, sedangkan vakuola tumbuhan muda berbentuk kecil. Semakin tua usia tumbuhan, maka vakuolanya akan bertambah besar, bahkan bisa menjadi bagian yang dominan dalam sel. Pada sel tumbuhan, vakuola memiliki berbagai fungsi, antara lain: sebagai tempat menyimpan cadangan makanan dan ion anorganik, seperti gula, protein, kalium, dan klorida; sebagai osmoregulator yakni penjaga nilai osmotik sel; dan berperan dalam proses sekresi hasil sisa metabolisme yang membahayakan sel.

Untuk menarik datangnya serangga penyerbuk, sebagian vakuola sel tumbuhan memiliki pigmen. Contohnya, pigmen merah dan biru pada mahkota bunga. Sebaliknya, supaya hewan pemangsa tidak datang mendekat, vakuola sel tumbuhan mengandung senyawa beracun dan bau tak sedap. Pada sel hewan, vakuola hanya terdapat pada hewan uniseluler saja. Contohnya

adalah protozoa. Fungsi vakuola adalah sebagai vakuola pencernaan makanan (vakuola non-kontraktil). Selain itu, protozoa juga memiliki vakuola berdenyut (vakuola kontraktil) yang berperan dalam pengaturan tekanan osmotik sitoplasma.

Fungsi utama Vakuola

Vakuola hanya memiliki selapis membran saja. Hal ini disebabkan karena aktivitas enzim hidrolitik dalam vakuola yang akan mencerna membran dalam dari vakuola baru yang terbentuk. Karena adanya enzim hidrolitik inilah vakuola berperan dalam degradasi “penghancuran” organel-organel sel yang telah tua dan rusak. Fungsinya hampir mirip dengan lisosom pada sel hewan.

Fungsi utama vakuola adalah memasukkan air melalui tonoplas untuk membangun turgor sel. Turgor sel adalah tekanan turgor pada sel yaitu tekanan yang mendorong membran sel terhadap dinding sel pada tumbuhan, tekanan ini disebabkan oleh timbulnya aliran osmosis air dari bagian dengan konsentrasi terlarut rendah di luar sel ke dalam vakuola sel yang memiliki konsentrasi terlarut lebih tinggi. Sel tumbuhan mengandalkan tekanan ini untuk mempertahankan bentuknya.

Tekanan air dalam vakuola menyebabkan munculnya istilah tekanan turgor yang membuat sel tumbuhan tetap kokoh. Tekanan turgor yang tinggi menyebabkan sel tegang, sedangkan tekanan turgor yang rendah menyebabkan sel menjadi kendur. Tekanan turgor yang rendah menyebabkan jaringan tumbuhan akan menjadi layu seperti pada kasus tumbuhan yang kurang mendapat air.

Vakuola juga menjadi tempat menyimpan berbagai bahan tertentu seperti kristal kalsium oksalat dan pigmen tumbuhan. Apabila kita mengamati sel sel daun bayam, akan nampak adanya kristal kalsium oksalat yang disimpan dalam vakuola, walaupun vakuola tersebut tidak begitu nampak dengan metode pengamatan mikroskop biasa.

Pigmen tumbuhan seperti kelompok antosianin larut dalam air dan disimpan dalam vakuola, pigmen inilah yang menyebabkan daun dan buah dapat berwarna biru, merah atau ungu. Beberapa tumbuhan memiliki vakuola yang mengandung zat asam seperti jeruk nipis. Adanya zat asam inilah yang menyebabkan jeruk nipis terasa asam ketika dimakan. Vakuola juga menjadi tempat sampahnya sel tumbuhan. Hasil-hasil metabolisme sekunder tumbuhan seperti nikotin dan alkaloid akan dibuang dalam vakuola supaya tidak menjadi racun yang dapat membahayakan sel itu sendiri. Beberapa sel dewasa tidak memiliki vakuola dan organel sel lainnya karena berperan sebagai penyokong dan transportasi zat, misalnya pada sklerenkim dan jaringan xilem.

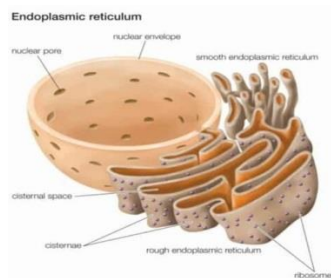
Kandungan atau isi Vakuola terdiri dari: Sukrosa, Mineral, Pigmen merah dan biru, Fruktosa, Glikosida, Tanin, Minyak eteris (**Jasmine** pada melati, **Roseine** pada mawar, **Zingiberine** pada jahe), Alkaloid (kafein pada biji kopi, kinin pada kulit kina, nikotin pada daun tembakau, tein pada daun teh, teobromin pada buah atau biji coklat, solanin pada umbi kentang), Senyawa organik (karbohidrat, protein, lemak), Senyawa anorganik (nitrat & fosfat), Asam-asam organik (tartrat & sitrat), Enzim, dan Butir-butir pati.

D. Retikulum endoplasma dan kloroplas

1. *Retikulum Endoplasma (RE)*

Retikulum Endoplasma menurut biologi merupakan sistem membran kontinue dimana membentuk sebuah serangkaian kantong rata dalam sitoplasma sel eukariotik, serta melayani beberapa fungsi agar menjadi penting terutama dalam sintesis, pelipatan, modifikasi, dan transportasi protein. Seluruh sel eukariotik mengandung retikulum endoplasma.

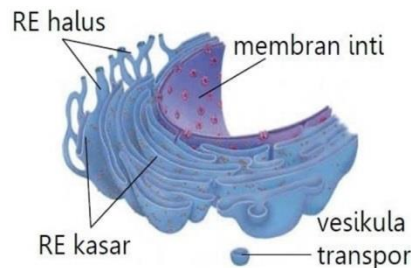
Retikulum Endoplasma sendiri merupakan bagian sel yang terdiri dari sistem membrane. Di sekitar Retikulum Endoplasma dapat ditemukan bagian sitoplasma yang dikenal dengan sebutan sitosol. Retikulum Endoplasma juga terdiri dari ruangan-ruangan kosong yang tertutupi dengan membran yang mempunyai ketebalan sekitar 4 nm ataupun sekitar 10 meter. Struktur retikulum endoplasma seperti dapat dilihat pada Gambar 5.



Gambar 5. Struktur retikulum endoplasma

<https://rumusrumus.com/fungsi-retikulum-endoplasma/>

Membran ini juga secara langsung terhubung pada selimut nukleus atau disebut juga dengan nuclear envelope, sebagai suatu bagian sel yang terdiri dari sistem membrane.



Gambar 6. Retikulum endoplasma

<https://rumusrumus.com/fungsi-retikulum-endoplasma/>

Jenis Jenis Retikulum Endoplasma

Retikulum Endoplasma ada 3 jenis (Gambar 6), yaitu:

a. Retikulum Endoplasma Kasar

Retikulum jenis ini adalah retikulum endoplasma yang mempunyai tekstur kasar karena di permukaan retikulum endoplasma kasar ini terdapat suatu titik-titik yang merupakan ribosom dan mempunyai peran di dalam sintesis protein, maka dari itu fungsi utamanya adalah sebagai tempat untuk melakukan sebuah proses sintesis protein.

b. Retikulum Endoplasma Halus

Retikulum jenis ini merupakan kebalikan dari Retikulum Endoplasma Kasar karena Retikulum Endoplasma Halus ini mempunyai permukaan yang halus serta tidak terdapat bitnik bintik ribosom dimana berfungsi untuk membantu beberapa proses metabolisme seperti sintesis lipid, metabolisme karbohidrat serta juga konsentrasi kalsium, detoksifikasi obat-obatan dan menjadi tempat melekatnya reseptor pada protein membrane sel tersebut.

c. Retikulum Endoplasma Sarkoplasmik

Retikulum Endoplasma Sarkoplasmik merupakan jenis khusus dari Retikulum Endoplasma Halus yang dapat ditemukan pada otot licin dan otot lurik. Yang membedakannya dari Retikulum Endoplasma halus ialah, adanya kandungan protein pada Retikulum Endoplasma Halus mensintesis molekul sedangkan pada Retikulum Endoplasma Sarkoplasmik digunakan untuk menyimpan dan juga memompa ion kalsium dan mempunyai peran khusus untuk memicu kontraksi otot.

Bagaimana Retikulum Endoplasma di dalam tumbuhan?

Pada sel tumbuhan, retikulum endoplasma bertindak sebagai saluran untuk masuknya protein dalam membran. Ini juga memainkan peran penting dalam biosintesis dan penyimpanan lipid. Ada sejumlah membran larut, yang berhubungan dengan enzim dan molekul pendamping. Fungsi umum dari retikulum endoplasma pada sel tanaman adalah untuk mensintesis protein dan pematangan.

Retikulum endoplasma pada sel tumbuhan memiliki beberapa fungsi tambahan, yang tidak ditemukan pada sel hewan. Fungsi lainnya yaitu melibatkan sel agar komunikasi sel antara sel sel khusus serta juga berfungsi sebagai tempat penyimpanan untuk suatu protein. Retikulum endoplasma pada sel tanaman mengandung enzim dan protein struktural, yang terlibat dalam proses biogenesis badan minyak dan penyimpanan lipid. Di dalam tumbuhan, retikulum ini terhubung antara sel sel melalui suatu proses plasmodesmata.

Bagaimana Retikulum Endoplasma di dalam hewan?

Pada sel sel hewan, retikulum endoplasma adalah jaringan kantong, yang memainkan peran penting dalam manufaktur, pengolahan dan pengangkutan berbagai jenis senyawa kimia untuk penggunaan di dalam dan di luar sel. Hal ini terhubung ke selubung nukleus berlapis ganda, yang menyediakan pipa antara inti dan sitoplasma dari sel sel hewan. Retikulum endoplasma pada sel hewan adalah organel multifungsi mensintesis membran lipid, protein dan juga mengatur kalsium intraseluler.

Fungsi Retikulum Endoplasma

1. Mendukung sintesis protein dan juga untuk menyalurkan bahan genetika yang berada di antara inti sel dengan sitoplasma.
2. Berfungsi sebagai alat transportasi zat-zat yang terdapat di dalam sel tersebut.
3. Memiliki fungsi untuk menjadi kalsium yang nantinya akan dikeluarkan dari Retikulum Endoplasma untuk kemudian menuju ke sitosol.
4. Memodifikasi protein yang disintesis oleh ribosom untuk nantinya disalurkan ke kompleks golgi dan akhirnya akan dikeluarkan dari sel.
5. Mensintesis lemak serta juga kolesterol yang terjadi di hati, fungsi ini hanya dapat diberikan oleh Retikulum Endoplasma halus dan Retikulum Endoplasma kasar.

6. Menetralkan suatu racun atau proses detoksifikasi pada Retikulum Endoplasma dimana terletak di sel sel hati.
7. Berfungsi untuk menjadi sarana transportasi molekul molekul dan juga bagian sel yang satu ke bagian sel yang lainnya.

2. Kloroplas

Pengertian Kloroplas adalah sebuah organ pada sel yang hanya terdapat di dalam tumbuhan. Kloroplas ini berfungsi sebagai tempat berlangsungnya fotosintesis. Kloroplas ini merupakan organel yang memiliki membran ganda, seperti dapat dilihat pada Gambar 7. Kloroplas sendiri terdapat pada hampir semua jenis tumbuhan namun tidak umum dalam semua sel. Jika ada, maka tiap tiap sel dapat mempunyai satu sampai lebih plastid.

Pada tumbuhan tingkat tinggi seperti tumbuhan yang berbunga serta tumbuhan paku, kloroplas sendiri umumnya berbentuk seperti cakram yang mempunyai diameter itu kira-kira 2 x 5 mm, dan terkadang dapat lebih besar. Kloroplas itu tersusun atas lapisan tunggal dalam sitoplasma dan terkadang mempunyai bentuk dan posisi yang berubah ubah karena dipengaruhi dari intensitas cahaya. Kloroplas tersebut memang mempunyai bentuk yang berubah ubah hal ini bisa kita lihat pada ganggang yang terkadang memiliki bentuk spiral, mangkuk, bintang, dan juga terkadang menyerupai jaring tergantung dari intensitas cahaya yang diterima pada ganggang tersebut.

Secara khusus kloroplas dewasa itu mempunyai membran stroma, disinilah terjadi reaksi reaksi gelap pada saat fotosintesis. Dalam stroma itu terdapat sejumlah grana, yang pada masing masingnya terdiri dalam setumpuk tilakoid berupa gelembung yang memiliki membran, pipih dan juga cakram. Membran tilakoid sendiri menyimpan pigmen pigmen fotosintesis dan juga sistem transpor elektron yang terdapat dalam fasa fotosintesis yang sangat tergantung pada cahaya matahari.

Fungsi Kloroplas

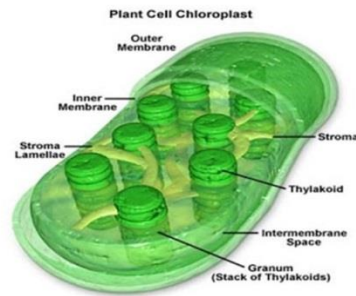
Kloroplas adalah tempat untuk proses fotosintesis. Fotosintesis tersebut memerlukan energi cahaya matahari yang diserap oleh klorofil untuk bisa diubah menjadi energi kimia untuk kemudian disimpan dalam bentuk karbohidrat atau senyawa organik lain yang sangat penting dan dibutuhkan tumbuhan. Reaksi yang terjadi pada fotosintesis tersebut merupakan reaksi pembentukan ATP yang melibatkan 2 transpor yakni transpor elektron serta transpor hidrogen dalam senyawa seperti sitokrom & NADH.

Struktur Kloroplas

Komponen Utama Dari Kloroplas diantaranya:

a. Membran Terluar

Membran luar di dalam struktur kloroplas ini ialah membran yang sangat permeabel. Membran permeabel ini adalah tipe membran sel yang bisa dilalui oleh semua zat baik itu zat padat atau juga zat cair tanpa terkecuali.



Gambar 7. Kloroplas

<http://taufik-ardiyanto.blogspot.com/2011/07/makalah-kloroplas.html>

b. Ruang antar membran

Ruang antar membran ini merupakan bagian dari kloroplas yang menjadi pembatas/penghalang antara membran di dalam ataupun membran luar. Ruang antar membran tersebut terletak antara membran dalam serta membran luar yang memisahkan menjadi dua bagian yang berbeda.

c. Membran Dalam

Membran dalam ini merupakan bagian kloroplas yang mempunyai fungsi yakni untuk pembatas antara stroma serta juga sitosol.

d. Stroma

Stroma ini merupakan suatu bagian membran dalam yang membungkus cairan kloroplas. Di dalam stroma inilah terjadinya reaksi gelap. Stroma merupakan bahan dasar (matriks) kloroplas tempat terjadinya reaksi gelap fotosintesis untuk penyimpanan hasil fotosintesis yang berupa amilum (pati).

e. Tilakoid

Tilakoid merupakan bagian membran dalam yang mempunyai fungsi sebagai tempat reaksi terang dan juga berperan dalam menangkap cahaya matahari guna proses fotosintesis.

f. Granum

Granum ini merupakan bagian yang berupa kumpulan tilakoid yang bertumpuk tumpuk seperti uang logam. Granum ialah sistem membran yang mempunyai fungsi sebagai tempat berlangsungnya reaksi terang fotosintesis.

g. DNA Plastida

DNA plastida adalah bagian kloroplas yang merupakan gen pembawa sifat pada plastida berfungsi untuk replikasi kloroplas serta juga pembelahan sel kloroplas. Dalam kloroplas ini terdapat DNA yang mempunyai bentuk sirkular serta tidak mempunyai histon. Dalam satu kloroplas ini terdapat sekitar 20-100 DNA sirkular.

h. Ribosom

Ribosom merupakan bagian dari membran dalam kloroplas yang mempunyai fungsi untuk sintesis protein.

i. Plastoglobula

Plastoglobula ini adalah senyawa kimiawi yang terkandung di dalam kloroplas. Senyawa plastoglobula tersebut tersusun dari lipid yang berbentuk globul.

j. Pati

Amilum atau disebut dengan pati ini adalah produk dari hasil fotosintesis tumbuhan.

Kloroplas merupakan situs fotosintesis. Bagian dari reaksi fotosintesis ini terjadi pada membran internal dalam organel. Fotosintesis merupakan suatu proses biokimia yang dilakukan makhluk hidup berklorofil untuk dapat memproduksi energi terpakai (nutrisi) dengan memanfaatkan energi cahaya. Fotosintesis ini adalah salah satu cara asimilasi karbon karena dalam fotosintesis karbon bebas dari CO_2 diikat (difiksasi) menjadi gula ialah sebagai molekul penyimpan energi.

Reaksi kimia singkat dari proses fotosintesis

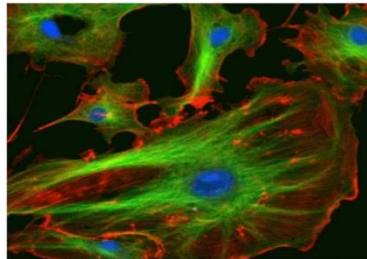


E. Sitoskeleton

Sitoskeleton atau kerangka sel merupakan jaringan berkas berkas protein yang menyusun sitoplasma dalam sel. Selama ini sitoskeleton dianggap hanya ada pada sel eukariota, ternyata juga ditemukan pada sel prokariota. Itu artinya organel ini dapat ditemukan pada sel hewan maupun sel tumbuhan. Fungsi sitoskeleton bagi sel adalah memperkokoh, berubah bentuk, mampu mengatur posisi organel, berenang, dan merayap di permukaan. Agar lebih jelas, perhatikan gambar sitoskeleton dibawah ini.

1. Sitoskeleton pada Sel Eukariota

Sitoskeleton eukariotik terdiri dari tiga jenis utama, yaitu mikrofilamen, mikrotubulus, dan intermediat filament, seperti digambarkan pada Gambar 8. Ketiganya saling berhubungan satu sama lain dan saling berkoordinasi.



Gambar 8. Sitoskeleton eukariota. Aktin digambarkan dengan warna merah dan mikrotubulus dengan warna hijau. Struktur berwarna biru ialah inti sel.

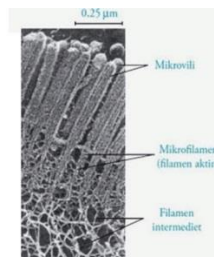
<https://www.edubio.info/2015/05/fungsi-sitoskeleton-pada-sel.html>

a. Mikrofilamen (Filamen Aktin)

Mikrofilamen merupakan filamen tertipis yang ada di dalam sitoskeleton, berbentuk tongkat solid yang tersusun atas protein globular yang disebut aktin. Aktin memiliki fungsi sebagai pembentuk permukaan sel. Filamen aktin seringkali ditemukan seperti jaring-jaring trimata kaku, hal ini diakibatkan filamen aktin sangat terikat dengan protein pengikat silang. Penggabungan dengan protein lain, seringkali mikrofilamen membentuk jalinan tiga dimensi persis di dalam membran plasma, yang berperan mendukung bentuk sel. Jalinan ini kemudian membentuk korteks (lapisan sitoplasma luar) sel tersebut dengan kekentalan semipadat seperti gel, dan berlawanan dengan kondisi sitoplasma dalamnya yang lebih cair (sol). Pada sel hewan yang terspesialisasi untuk mengangkut materi melintasi membran plasma, berkas mikrofilamen akan membentuk inti mikrovili, penonjolan halus yang meningkatkan luas permukaan sel.

Mikrofilamen dikenal karena perannya dalam pergerakan sel khususnya sebagai bagian alat kontraksi sel otot. Sebanyak ribuan mikrofilamen disusun sejajar satu sama lain di sepanjang sel otot dan diselingi dengan filamen yang lebih tebal yang terbentuk dari protein yang disebut miosin. Kontraksi otot ini terjadi karena mikrofilamen dan miosin yang saling meluncur melewati yang lain, sehingga akan memperpendek selnya. Aktivitas filamin aktin menyebabkan pergerakan seperti aliran sitoplasma dan gerak ameboid (gerak sel tunggal protista, cendawan, dan hewan yang menggunakan protoplasmanya yang mengalir keluar dari sel untuk membentuk seperti kaki semu atau pseudopod, selanjutnya bagian sel yang tinggal maju ke arah pseudopod sehingga menghasilkan gerak sel di suatu permukaan).

Mikrofilamen dapat dilihat melalui mikroskop fluoresens dengan bantuan antibodi antiaktin (diperoleh dari lawan aktin pada hewan) atau dengan analog fluoresen falotoksin (berasal dari jamur amanita phalloides), yang secara khas berkaitan dengan molekul aktin (lir-aktin).



Gambar 9. Struktur mikrofilamen dan filamen antara

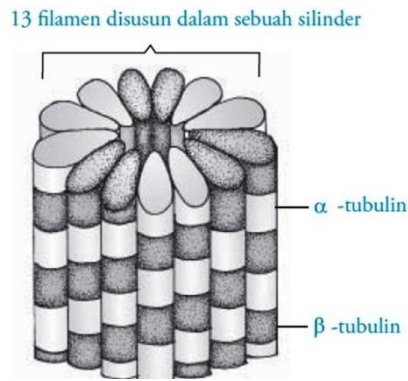
<https://www.nafiun.com/2012/11/struktur-dan-fungsi-sitoskeleton-gambar.html>

Fungsi Mikrofilamen

1. Mempertahankan bentuk sel.
2. Berperan dalam perubahan bentuk sel kontraksi otot.
3. Mikrofilamen bertugas membentuk jaringan sub membran plasma untuk mendukung bentuk sel.
4. Kontraksi otot filamen aktin bergantian dengan serat yang lebih tebal dari miosin membentuk protein motor dalam jaringan otot.
5. Siklosis (pergerakan komponen sitoplasma di dalam sel).
6. Pergerakan amuboid dan fagotosis.
7. Bertanggung jawab dalam pemutusan jalur pada sitokinesis He.

b. Mikrotubulus

Mikrotubulus merupakan organel sel berbentuk tabung silinder yang terdapat di dalam sitoplasma pada semua sel eukariotik. Mikrotubulus berfungsi untuk mempertahankan bentuk sel, membantu proses motilitas sel seperti pada silia atau flagella, dan pergerakan organel sel. Strukturnya berupa silinder panjang dan berongga dengan diameter luar sekitar 25 nm dan diameter dalam 12 nm. Ukuran panjangnya beragam mulai dari nanometer hingga mikrometer.



Gambar 10. Susunan alpha dan beta tubulin pada mikrotubulus
<https://www.nafiun.com/2012/11/struktur-dan-fungsi-sitoskeleton-gambar.html>

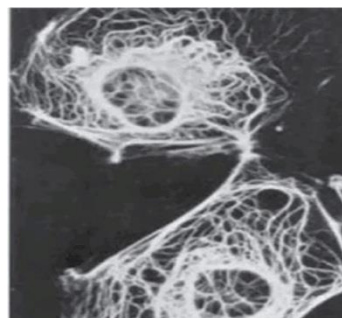
Mikrotubulus tersusun atas molekul molekul bulat protein globular yang disebut tubulin, yang secara spontan bergabung pada kondisi tertentu membentuk silinder panjang berongga. Tiap molekul tubulin terdiri dari dua subunit polipeptida yang serupa, yaitu α -tubulin dan β -tubulin (Gambar 10). Setiap molekul tubulin memiliki bobot molekul sekitar 110.000 dalton dan merupakan dimer dari protein α -tubulin dan β -tubulin. Jika diiris melintang, mikrotubulus tampak tersusun atas 13 subunit dalam susunan heliks. Subunit tersebut merupakan bagian dari 13 benang tubulin, dimana masing masing terangkai membentuk heliks yang menjadi bagian dari dinding mikrotubulus. Kedua jenis tubulin ini tersusun berselang seling sepanjang benang.

Fungsi Mikrotubulus

1. Sebagai penyusun sitoskeleton terbesar.
2. Sebagai sarana transpor material di dalam sel.
3. Sebagai struktur sporting bagi fungsi fungsi organel lainnya.
4. Mempertahankan bentuk sel (balok penahan tekanan).
5. Motilitas sel seperti pada silia atau flagella.
6. Pergerakan kromosom dalam pembelahan sel dan pergerakan sel.

c. Filamen Intermediet (Filamen Menengah)

Filamen intermediet rata rata memiliki diameter 10 nm, berbentuk seperti serat mirip tali, dan lebih stabil dari pada mikrovili. Filamen menengah ini hanya terdapat di dalam sel hewan dan berlokasi di sitoplasma dan inti sel.



Gambar 11. Struktur filamen intermediet
<https://www.nafiun.com/2012/11/struktur-dan-fungsi-sitoskeleton-gambar.html>

Layaknya aktivitas filamen lainnya, filamen intermediet berperan dalam menjaga bentuk sel. Filamen ini mengatur struktur internal sel, penahan organel, dan sebagai komponen lamina nuklir dan sarkomer. Filamen intermediet akan memberikan kekuatan mekanis pada sel sehingga sel tahan terhadap tekanan dan peregangan yang terjadi pada dinding sel. Pembentukan filamen intermediet berdasarkan pada polimerisasi filamen. Dua monomer filamen bergabung membentuk struktur coil. Dimer ini kemudian bergabung dengan dimer lainnya untuk membentuk tetramer, tapi posisinya tidak saling paralel. Ketidak paralelan ini membuat tetramer dapat berasosiasi dengan tetramer lain (seperti struktur penyusunan batu bata). Selanjutnya, tetramer tetramer ini bergabung membentuk sebuah array heliks.

2. Sitoskeleton pada Sel Prokariotik

Sitoskeleton prokariotik merupakan nama kolektif bagi seluruh filamen struktural di dalam prokariota. Awalnya, sel prokariotik tidak memiliki sitoskeleton, akan tetapi dengan kemajuan teknologi visualisasi dan penentuan struktur mengarah pada penemuan filamen dalam sel sel prokariotik di awal tahun 1990-an.

Seluruh analog protein sitoskeleton yang dalam sel eukariotik telah ditemukan di prokariotik, selain itu protein sitoskeleton tanpa homolog eukariotik juga ditemukan di prokariotik. Unsur yang terkandung dalam sitoskeleton berperan penting dalam pembelahan sel, perlindungan, penentuan bentuk, dan penentuan polaritas di berbagai prokariotik.

FtsZ

FtsZ merupakan unsur sitoskeleton prokariotik pertama yang diidentifikasi membentuk syruktur cincin berfilamen, dan terletak di tengah sel yang disebut cincin Z yang menyempit selama proses pembelahan sel, mirip dengan cincin kontraksi actin myosin yang ada pada eukariotik. Cincin Z merupakan struktur yang sangat dinamis yang terdiri dari banyak berkas protofilamen yang memanjang dan menyusut. Walaupun mekanisme dibalik kontraksi cincin Z dan jumlah protofilamen yang terlibat tidak jelas. FstZ berperan sebagai protein pengorganisir dan diperlukan untuk pembelahan sel. FstZ merupakan komponen utama dari septum selama sitokinesis, dan unsur sitoskeleton ini merekrut semua protein pembelahan sel lainnya yang diketahui ke situs pembelahan.

MreB

MreB merupakan protein bakteri yang dipercaya analog dengan aktin pada eukariotik. MreB dan aktin mempunyai persamaan struktur primer yang lemah, tetapi sangat mirip dalam struktur tiga dimensi dan polimerisasi filamen. Hampir seluruh bakteri yang tidak bulat bergantung pada MreB untuk menentukan bentuknya. MreB juga berperan penting untuk menentukan polaritas dalam bakteri kutub, karena bertanggung jawab menentukan posisi yang benar, setidaknya dari empat protein kutub yang ada di *Caulobacter crescentus*.

Kresentin

Kresentin merupakan analog dari filamen intermediet eukariot. Kresentin mempunyai homolog dari struktur primer yang agak besar dengan protein filamen intermediet selain kesamaan tiga dimensi.

Urutan kresentin memiliki kemiripan identitas 25% dan kemiripan 40% dengan sitokeratin 19 dan kecocokan identitas 24% dan kesamaan 40% dengan lamin inti A. Kresantin berperan membentuk filamen terus menerus dari kutub ke kutub di sepanjang sisi dalam yang cekung dari bakteri berbentuk sabit *Caulobacter crescentus*. Kresentin maupun MreB dibutuhkan oleh *Caulobacter crescentus* agar berbentuk sabit. MreB dipercaya membentuk sel menjadi bentuk batang, kemudian kresentin akan menekuk bentuk tadi menjadi bulan sabit.

Fungsi Sitoskelton

Fungsi sitoskeleton dapat diketahui sebagai berikut:

- a. Mengontrol distribusi dan tingkah laku dinamis dari filamen.
- b. Memberikan kekuatan mekanik pada sel.
- c. Menjaga bentuk sel dengan desain arsitekturalnya.
- d. Sebagai tempat berlabuh bagi organel di dalam sitosol.
- e. Menjadi kerangka sel untuk memperkokoh sel.
- f. Bertanggung jawab dalam motilitas di dalam sel, seperti kontraksi otot dan siklosis, pergerakan internal dari sitoplasma.
- g. Membantu pergerakan substansi dari satu bagian sel ke bagian sel lainnya.
- h. Sementara siklosis berlangsung, organel dipindahkan di sepanjang saluran sitoskeleton di dalam sitosol.
- i. Bertanggung jawab untuk pergerakan sel dan pergerakan eksternal seperti pergerakan amuboid dari sel darah putih dan migrasi sel selama perkembangan.
- j. Berperan dalam pembelahan sel.
- k. Mencakup juga fungsi fungsi mikrotubulus, mikrofilamen, dan filamen intermediet.

DAFTAR PUSTAKA

Hardin, Jeff, Bertoni, G & Kleinsmith, L.J. (Eds). 2012. *Becker's World of the Cell*. San Francisco, CA : Person Education, Inc.

https://id.wikipedia.org/wiki/Sitoskeleton#Struktur_bentukan_sitoskeleton

https://id.wikipedia.org/wiki/Sitoskeleton_prokariotik

Karp,G.C. (Eds). 2010. *Cell and Molecular Biology (Concepts and experiments)*. United States of America, CA: John wiley & Sons, Inc.

Campbell, N.A., Reece, J.B., Urry, L.A., Cain, M.L., Wasserman, S.A., Minorsky, P.V., Jackson, R.B. (2012). *Biologi Jilid 2*. Edisi 8. Terjemahan D.T Wulandari. Jakarta: Erlangga

Campbell, Neil. A and Reece, Jane. B. (2010). *Biologi Edisi Kedelapan jilid 3(Terjemahan Oleh Damaring Tyas Wulandari)*. Jakarta: Erlangga

II. STRUKTUR DAN FUNGSI MEMBRAN

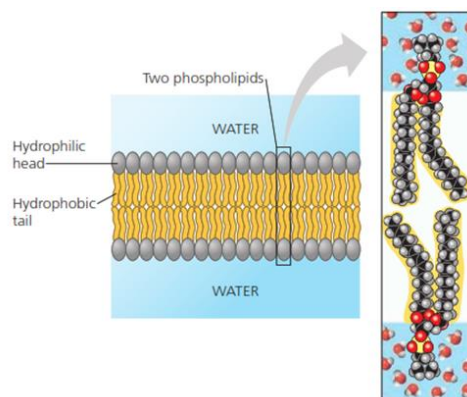
Saat kita melihat sebuah bangunan, maka dapat kita lihat bagian luarnya merupakan bagian yang menyediakan struktur pelindung dan penghalang yang memisahkan penghuni dengan dunia luar. Begitupun dengan setiap sel yang menyusun makhluk hidup, terdapat batas luar sel yang dibangun sebagai penghalang kuat untuk melindungi bagian internal dari berbagai gangguan di luar.

A. Pengertian Membran Sel

Setiap sel makhluk hidup memiliki membran sel yang menjadi batas sel sehingga memisahkan isi sel dengan lingkungan luar. Membran sel merupakan membran **selektif permeabel** yang mengelilingi sitoplasma sel yang berfungsi sebagai pelindung, pembatas sel dengan sekelilingnya serta mengontrol lalu lintas setiap molekul yang akan memasuki maupun keluar dari sel. Sifat selektif permeabel yang dimiliki membrane sel berperan untuk menyeleksi beberapa substansi yang dapat melintasinya dengan mudah dan substansi lain tidak bisa melintasinya. Sifat selektif permeabel ini terutama karena keberadaan protein transporter dan saluran ion pada membran.

Perubahan pada struktur membran (misalnya disebabkan oleh iskemia) dapat mempengaruhi kesetimbangan air dan aliran ion, dan pada akhirnya mempengaruhi setiap proses dalam sel. Defisiensi komponen tertentu atau perubahan komponen membran (misalnya disebabkan oleh mutasi gen yang mengkode protein membran) mengakibatkan berbagai penyakit. Dengan kata lain untuk mendukung fungsi sel yang normal dibutuhkan membran yang normal.

Membran sel tersusun atas molekul-molekul protein, lapisan senyawa lemak (fosfolipid), air, karbohidrat, dan sedikit kolesterol. Setiap lapisan senyawa lemak, tersusun atas gugus lipid dan fosfat. Gugus lipid dari fosfolipid bersifat tidak suka air (hidrofobik), sedangkan gugus fosfat bersifat suka air (hidrofilik). Gugus lipid sering disebut ekor dan gugus fosfat disebut kepala. Setiap fosfolipid akan saling berpasangan sehingga membentuk dua lapisan (bilayer) fosfolipid yang saling berlawanan. Reaksi-reaksi biokimia dalam metabolisme sel memerlukan bahan-bahan tertentu (misalnya nutrisi, O₂) dari luar sel, di samping itu digunakan juga untuk mengeluarkan sisa metabolisme yang tidak berguna (misalnya CO₂). Masuknya bahan-bahan ke dalam sel dan ke luarnya zat-zat tertentu dari dalam sel diatur oleh membran plasma.



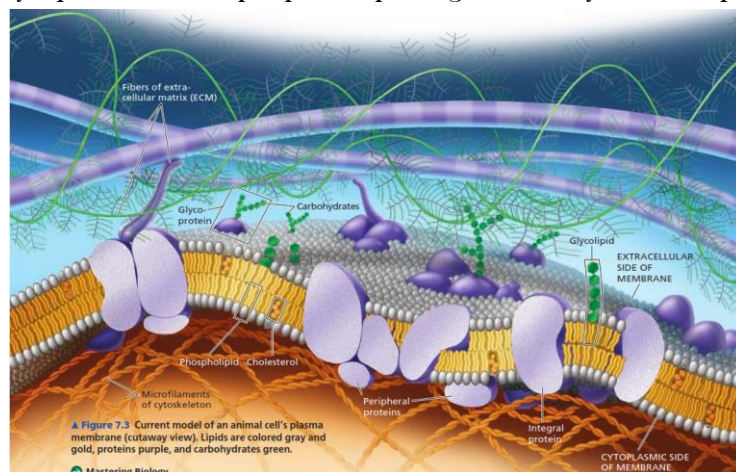
Gambar 1. Fosfolipid Bilayer (Sumber: Urry et al., 2020)

Teori tentang membran plasma telah dikenal semenjak Overtoon menemukan bahwa membran plasma terdiri dari sederet molekul fosfolipid yang membentuk lapisan. Fosfolipid merupakan senyawa yang bersifat hidrofilik (pada daerah kepala yaitu gugus fosfat) dan hidrofobik (pada daerah ekor yaitu asam lemak). Dengan demikian dapat berfungsi sebagai penyekat karena lapisan air di luar protoplasma tidak dapat masuk ke dalam sel.

S.J. Singer dan Nicolson, pada tahun 1972, mengajukan model fluid mozaik bagi membrane sel. Model yang mereka usulkan pada dasarnya menggambarkan bahwa membran merupakan larutan dua dimensi yang terdiri atas lipid dan protein globuler yang terarah. Model membran fluid mozaik adalah model membran yang digunakan pada saat ini karena mampu menjawab masalah lalu lintas zat yang melewati membran permeabilitas

B. Struktur Membran Sel

Seperti sudah dibahas sebelumnya, bahwasanya membran sel tersusun atas lipid, protein dan karbohidrat. Lipid (fosfolipid) dan protein merupakan komponen utama dari membran walaupun karbohidrat juga merupakan komponen penting. Fluid mosaic model menjelaskan bahwa membran sel berbentuk cairan dan memiliki mosaik protein yang bervariasi dan menyisip atau menempel pada lapisan ganda (bilayer) fosfolipid (gambar 2).



Gambar 2. Model Fluid Mozaik (Sumber: Urry et al., 2020)

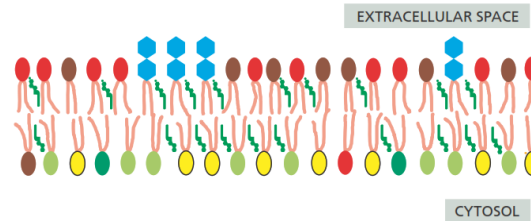
1. Komponen Penyusun Membran Sel

a. Lipid

Lipid pada membran tersusun atas fosfolipid (lemak yang bersenyawa dengan fosfat). Fosfolipid merupakan lipid yang jumlahnya paling melimpah dalam sebagian besar membran. Kemampuan fosfolipid untuk membentuk membran disebabkan oleh struktur molekulernya. Fosfolipid merupakan suatu molekul amfipatik yang berarti bahwa molekul ini memiliki daerah hidrofilik maupun daerah hidrofobik. Tiga lipid membran yang utama adalah fosfolipid, glikolipid, dan kolesterol.

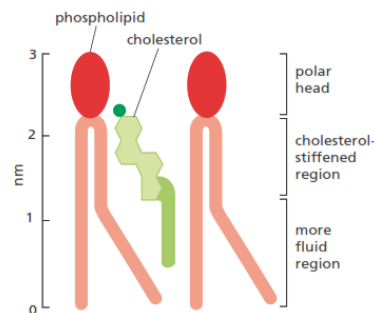
Fosfolipid merupakan ester asam lemak dengan gliserol yang mengandung asam fosfat dan nitrogen. Fosfolipid utama yang ditemukan adalah fosfogliserida, yang mengandung dua molekul asam lemak yang berkaitan ester dengan gugus hidroksil pada gliserol. Gugus hidroksil yang ketiga pada gliserol membentuk ikatan ester dengan asam fosfat.

Glikolipid sesuai namanya, merupakan lipid yang mengandung gula. Dalam sel hewan, glikolipid, seperti juga sfingomielin, diturunkan dari sfingosin. Gugus amino pada kerangka karbon sfingosin terisolasi oleh asam lemak seperti pada kerangka karbon sfingomielin. Perbedaan antara glikolipid dan sfingomielin terdapat pada jenis fragmen yang berikatan pada gugus hidroksi primer di kerangka karbon sfingosin.



Gambar 3. Fosfolipid dan glikolipid terdistribusi secara asimetri pada lipid bilayer membran sel eukariotik (Sumber: Alberts et al., 2014)

Lipid lain yang penting dalam beberapa membran adalah kolesterol. Kolesterol dan senyawa turunan esternya, dengan asam lemaknya yang berantai panjang merupakan komponen penting dari membran sel sebelah luar. Fungsi kolesterol adalah membantu menstabilkan membran. Pada suhu relatif hangat, kolesterol mengurangi fluiditas membran dengan menghambat pergerakan fosfolipid. Tetapi kolesterol juga menghambat pembekuan pada suhu yang rendah dengan tetap menjaga kerenggangan fosfolipid.

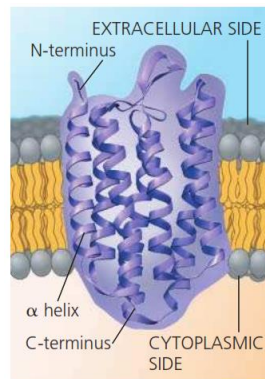


Gambar 4. Kolesterol diantara fosfolipid yang menyusun membran sel (Sumber: Alberts et al., 2014)

b. Protein Membran

Membran memiliki sekumpulan protein yang tertanam pada cairan matriks lipid bilayer (Gambar 2). Lebih dari 50 macam protein ditemukan pada membran sel darah merah. Protein pada membran menentukan sebagian besar dari fungsi membran. Sel yang berbeda memiliki kelompok protein membran yang berlainan. Terdapat dua kelompok protein membran yaitu protein integral dan protein perifer. Protein integral memasuki/menembus bagian hidrofobik dari lipid bilayer pada membran. Protein integral umumnya merupakan protein transmembran, dengan daerah hidrofobik yang seluruhnya membentang sepanjang interior hidrofobik membrane tersebut. Daerah hidrofobik protein integral terdiri atas satu atau lebih rentangan asam amino nonpolar, yang biasanya bergulung menjadi helix α (Gambar 5). Sedangkan protein perifer sama sekali tidak tertanam dalam lipid bilayer membrane. Seluruhnya berlokasi dibagian luar dari lipid bilayer, baik itu di permukaan sebelah ekstraseluler maupun sitoplasmik dan berhubungan dengan membran melalui ikatan non

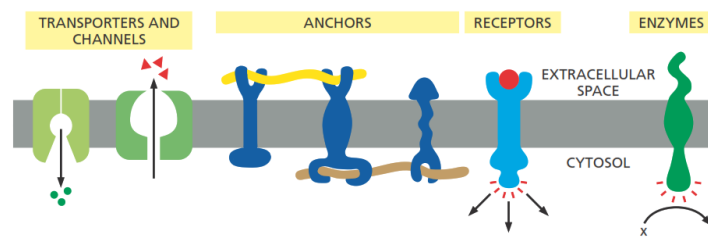
kovalen. Protein ini merupakan anggota yang terikat secara longgar pada permukaan membran, sering juga pada bagian protein integral yang dibiarkan terpapar.



Gambar 5. Protein Integral (Sumber: Urry et al., 2020)

Pada hewan, protein membran merupakan sekitar 50% dari massa sebagian besar membran sel, sisanya adalah lipid ditambah sejumlah kecil karbohidrat yang ditemukan pada beberapa lipid (glikolipid) dan banyak protein (glikoprotein). Karena molekul lipid jauh lebih kecil daripada protein, membran sel biasanya mengandung sekitar 50 kali lebih banyak molekul lipid daripada molekul protein.

Protein membran memiliki banyak fungsi. Beberapa mengangkut nutrisi, metabolit, dan ion tertentu melintasi lapisan ganda lipid. Fungsi lainnya adalah mengikat membran ke makromolekul di kedua sisi. Yang lain lagi berfungsi sebagai reseptor yang mendeteksi sinyal kimiawi di lingkungan sel dan menyampaikannya ke bagian dalam sel, atau bekerja sebagai enzim untuk mengkatalisasi reaksi spesifik pada membran (Gambar 6). Setiap jenis membran sel mengandung sekumpulan protein yang berbeda, yang mencerminkan fungsi khusus dari membran tertentu.



Gambar 6. Beberapa fungsi dari protein membran (Sumber: Alberts et al., 2014)

c. Karbohidrat

Peran karbohidrat membran dalam pengenalan sel dengan sel lainnya merupakan kemampuan sel untuk membedakan tipe-tipe sel yang bertetangga maupun bersifat krusial bagi fungsi organisme. Misalnya, penting untuk memilah-milah sel menjadi berbagai jaringan dan organ dalam embrio hewan. Pengenalan sel dengan sel juga menjadi dasar penolakan sel asing (penolakan organ cangkokan atau transplantasi) oleh sistem kekebalan. Karbohidrat pada membran biasanya merupakan rantai pendek bercabang yang tersusun kurang dari 15 unit gula sebagian diantaranya berikatan kovalen dengan lipid, membentuk molekul yang disebut

glikolipid (glycolipid). Akan tetapi sebagian besar karbohidrat berikatan kovalen dengan protein, membentuk glikoprotein.

Pengenalan sel dilakukan dengan cara memberi kunci pada molekul permukaan. Molekul tersebut seringkali berupa karbohidrat pada membrane plasma. Karbohidrat membran biasanya berupa oligosakarida bercabang dengan kurang dari 15 satuan gula. Beberapa oligosakarida secara kovalen terikat dengan lipid dan membentuk glikolipid. Sebagian besar oligosakarida terikat secara kovalen dengan protein dan disebut glikoprotein.

C. Permeabilitas Membran Sel

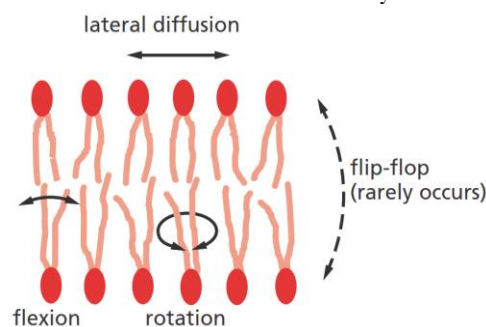
Membran sel bersifat selektif permeable. Sifat selektif permeable ini disebabkan oleh lapisan ganda lipid maupun protein yang menyusun membran sel. Molekul nonpolar seperti hidrokarbon, karbon dioksida dan oksigen adalah hidrofobik dan oleh karenanya dapat larut dalam lapisan ganda lipid pada membran dan melewati membran dengan mudah tanpa bantuan dari protein membran. Namun demikian, inti hidrofobik dari membran menghalangi lalu lintas ion dan molekul polar (bersifat hidrofilik). Molekul polar seperti glukosa dan gula yang lain melewati lipid bilayer dengan lambat demikian juga molekul air walaupun merupakan molekul polar yang sangat kecil.

Sebagian dari protein transpot (saluran proteins) memiliki saluran hidrofilik yang dapat dilalui oleh molekul tertentu atau ion-ion untuk melewati membran. Sebagai contoh, berlalunya molekul air melewati membran pada sel-sel tertentu difasilitasi oleh saluran protein yang disebut aquaporin. Protein carier/pembawa memegang molekul yang akan dipindahkan dan mengubah bentuknya sedemikian rupa sehingga dapat dibawa melewati membran.

Membran bukan lembaran molekul statis yang terikat kuat di tempatnya. Membran ditahan bersama terutama oleh interaksi hidrofobik, yang jauh lebih lemah dari ikatan kovalen. Sifat fluiditas membran ditentukan oleh faktor-faktor di bawah ini:

1. Pergerakan fosfolipid

Sebagian fosfolipid dapat berpindah secara acak dalam bidang membrannya. Fosfolipid bergerak untuk menjaga fluiditas membran. Fosfolipid bergerak sepanjang bidang membran dengan cepat, kira-kira 2 μm seukuran panjang sel bakteri. Pergerakan Fosfolipid ini ada dua macam; pergerakan lateral (dalam dua dimensi/pada satu lapisan saja) dan pergerakan flipflop/bertukar tempat (dari lapisan luar ke dalam dan sebaliknya). Akan tetapi jarang terjadi suatu molekul bertukar tempat secara melintang melintasi membran, yang beralih dari satu lapisan fosfolipid ke lapisan yang lainnya karena untuk melakukan hal itu, sebagian hidrofilik lapisan tersebut harus melintasi inti hidrofobik membrannya.

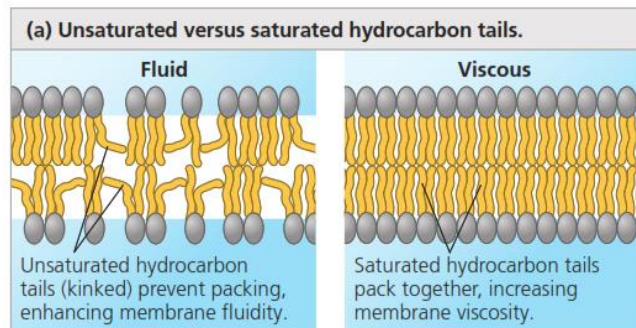


Gambar 7. Pergerakan fosfolipid (Sumber: Alberts et al., 2014)

2. Ketidakjenuhan asam lemak

Suatu membran tetap berwujud fluida begitu suhu turun, hingga akhirnya, pada beberapa suhu kritis, fosfolipid mengendap pada suatu susunan yang rapat yang membrannya membeku. Membran tetap berwujud fluida pada suhu yang lebih rendah jika membran itu mengandung banyak fosfolipid dengan ekor hidrokarbon tak jenuh. Hal ini disebabkan oleh adanya kekusutan di tempat ikatan rangkapnya. Dengan kata lain adanya ikatan rangkap dapat menyulitkan letak rantai karbon agar tersusun padat, sehingga dapat menghambat proses pembekuan membran pada saat suhu rendah. Lebih besar jumlah ikatan rangkap pada hidrokarbon fosfolipid maka membran akan bersifat semakin cair.

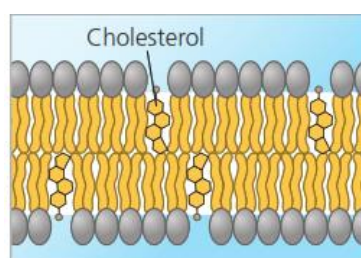
Untuk mempertahankan fluiditasnya membran sel-sel yang hidup pada suhu rendah mempunyai proporsi asam lemak yang lebih tinggi. Bukti lain mengemukakan bahwa sel dapat mengubah kesetimbangan asam lemak jenuh dan tak jenuh dalam membran menjadi suatu adaptasi terhadap pergantian suhu.



Gambar 8. Kejenuhan dan ketidakjenuhan ekor hidrokarbon dari fosfolipid (Sumber: Urry et al., 2020)

3. Adanya kolesterol

Kolesterol juga memegang peranan kunci sebagai pengontrol fluiditas membran. Kolesterol mengandung inti steroid dengan gugus hidroksil pada satu sisi dan ekor hidrokarbon yang lentur pada sisi yang lain. Kolesterol tersisip diantara fosfolipid dengan sumbu tegak lurus pada bidang membran. Gugus hidroksil kolesterol membentuk ikatan hydrogen dengan atom oksigen karbonil pada gugus kepala fosfolipid. Sedangkan ekor hidrokarbon kolesterol terletak di bagian tengah dwilapis lipid yang nonpolar. Kolesterol mencegah kristalisasi rantairantai asam lemak dengan menyusup diantaranya. Pada dasarnya konsentrasi kolesterol yang tinggi mencegah pergerakan fosfolipid. Efek kolesterol yang berlawanan inilah yang menghambat rantai asam lemak tidak melakukan pergerakan sehingga membran menjadi kurang cair. Sehingga dapat disimpulkan bahwa kolesterol meredam fluiditas membran.



Gambar 9. Kolesterol sebagai pengontrol fluiditas membran (Sumber: Urry et al., 2020)

D. Transport Zat Melalui Membran Sel

Transport zat melalui membran sel sangat penting bagi kelangsungan hidup sel. Substansi tertentu misalnya, harus bergerak masuk ke dalam sel untuk menyokong agar sel itu tetap hidup, demikian juga sebaliknya. Zat-zat buangan yang dihasilkan dari metabolisme sel harus dikeluarkan dari dalam sel yang selanjutnya dibuang ke luar tubuh.

Sebagai pembatas, membran plasma mencegah terjadinya pertukaran bebas antar zat yang satu dengan yang lain, tetapi pada saat yang bersamaan membran plasma juga berfungsi sebagai sesuatu yang menyediakan sarana komunikasi diantara ruang. Setiap sel membutuhkan nutrisi, air, oksigen, ion, substrat, dan lain-lain dari lingkungannya, baik itu yang merupakan aliran darah dari suatu organisme bersel banyak atau sebuah medium dimana suatu organisme bersel satu sedang tumbuh.

Proses transport melalui membran terjadi melalui 2 mekanisme, yaitu transport aktif dan transport pasif. Transport pasif terjadi tanpa memerlukan energi sedangkan transport aktif memerlukan energi.

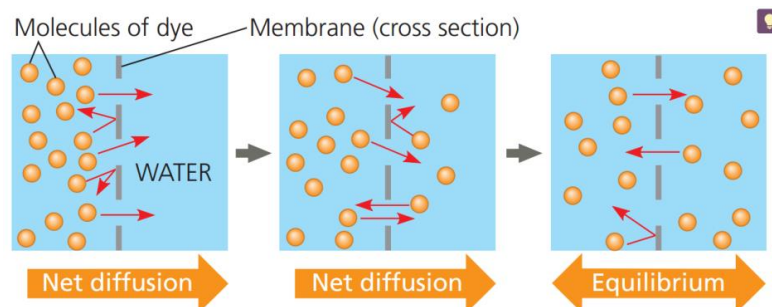
1. Transport Pasif

Transport pasif yaitu gerakan sederhana suatu zat dengan perbedaan konsentrasi di dalam dan di luar sel. Jika konsentrasi di luar sel lebih tinggi, maka terjadi gerakan molekul dari luar menuju ke dalam, sebaliknya jika konsentrasi di dalam sel lebih tinggi, gerakan molekul dari sel ke lingkungan. Perbedaan konsentrasi sel dengan lingkungannya disebut *gradient konsentrasi*. Transport pasif dalam responnya terhadap gradien konsentrasi tidak memerlukan energi. Beberapa proses yang berlangsung yang menunjukkan transport pasif adalah:

a. Difusi Sederhana

Molekul memiliki tipe energi yang disebut *thermal motion* (panas). Salah satu hasil dari thermal motion adalah difusi yaitu perpindahan molekul sedemikian rupa sehingga menyebar secara merata pada tempat-tempat yang kosong. Difusi dapat didefinisikan juga sebagai perpindahan substansi tertentu dari konsentrasi tinggi ke konsentrasi yang lebih rendah. Zat berdifusi menurut kemiringan (gradien) konsentrasi, dan untuk ini tidak memerlukan energi (ATP).

Pada difusi sederhana molekul bergerak searah dengan gradien konsentrasi secara langsung tanpa memerlukan protein pembawa. Pada umumnya metabolit yang dapat melintasi membran melalui difusi sederhana ini merupakan metabolit dengan berat molekul yang kecil, seperti; air, O₂, ethanol, CO₂, senyawa-senyawa lemak dan molekul-molekul kecil lain yang polar tak bermuatan dapat menembus secara langsung pada sela-sela lipid.



Gambar 10. Proses difusi molekul pewarna (Sumber: Urry et al., 2020)

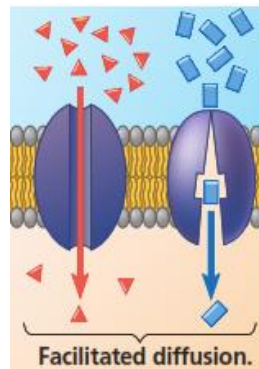
b. Osmosis

Osmosis adalah proses keluar masuknya air melalui membran plasma yang bersifat selektif permeabel. Air tersebut bergerak dari larutan yang konsentrasinya rendah menuju ke larutan yang konsentrasinya tinggi. Osmosis akan berhenti apabila sudah terjadi keseimbangan konsentrasi di dalam dan di luar sel (adanya ekivalensi), karena adanya kekuatan lain yang menahan, yakni gaya reaksi dari membran. Bila kekuatan membran lebih lemah dari kekuatan masuknya air di dalam sel maka sel akan pecah (lysis).

Osmosis dikenal juga sebagai **difusi air**. Pada molekul air, aquaporin menyebabkan air berdifusi dengan cepat. Perpindahan air melalui membran plasma memberikan konsekuensi pada sel. Air berdifusi melewati membran dari lokasi yang memiliki zat terlarut rendah (konsentrasi air bebas lebih tinggi) menuju ke lokasi yang memiliki konsentrasi zat terlarut tinggi (konsentrasi air bebas lebih rendah). Air akan berdifusi hingga kedua lokasi yang dibatasi membran memiliki konsentrasi yang sama. Sehingga, difusi air menembus membran selektif permeable disebut **osmosis**. Perpindahan air melewati membran sel dan keseimbangan air antara sel dan lingkungannya merupakan hal penting bagi organisme.

c. Difusi Terfasilitasi

Banyak ion dan molekul polar yang tidak bisa melewati lapisan ganda lipid pada membran, sehingga berdifusi secara pasif dengan bantuan protein transpor yang terdapat pada membran. Fenomena ini disebut **difusi terfasilitasi**. Kebanyakan protein transpor sangat spesifik: mereka mengangkut beberapa zat tetapi tidak yang lain. Dapat dilihat pada Gambar ??, banyak zat hidrofilik berdifusi melalui membran dengan bantuan protein transport, baik protein channel (kiri) atau protein carrier (kanan).



Gambar 11. Difusi terfasilitasi melalui protein channel dan protein carrier (Sumber: Urry et al., 2020)

Terdapat dua jenis protein transport, yaitu protein channel dan protein carrier. Protein channel menyediakan koridor yang memungkinkan molekul atau ion tertentu melintasi membran (Gambar 11). Saluran hidrofilik yang disediakan oleh protein ini memungkinkan molekul air atau ion kecil berdifusi dengan sangat cepat dari satu sisi membran ke sisi lain. Akuaporin, protein saluran air, memfasilitasi difusi air dalam jumlah besar (osmosis) yang terjadi pada sel tumbuhan dan sel hewan seperti sel darah merah. Sel-sel ginjal tertentu juga memiliki jumlah aquaporin yang tinggi, sehingga memungkinkan ginjal untuk mengambil kembali air dari urin sebelum dikeluarkan.

Protein carrier/pembawa, seperti transporter glukosa mengalami perubahan konformasi sehingga dapat mengubah bentuk sisi pengikatan zat terlarut melintasi membran. Perubahan bentuk seperti itu dapat dipicu oleh pengikatan dan pelepasan molekul yang diangkut. Seperti saluran ion, protein channel yang terlibat dalam difusi terfasilitasi menghasilkan pergerakan zat mengikuti gradien konsentrasinya.

2. Transport Aktif

Disebut transport aktif karena ketika terjadi perpindahan molekul melewati membran plasma, prosesnya melawan gradien konsentrasi dan menggunakan energi. Jadi transport aktif merupakan mekanisme transpor melawan gradien konsentrasi dari zat terlarut dengan konsentrasi rendah (hipotonik) menuju konsentrasi tinggi (hipertonik) dan membutuhkan energi. Seluruh protein transport yang memindahkan zat terlarut melawan gradien merupakan protein pembawa (carrier). ATP menyediakan energi bagi membran sel untuk melakukan transport aktif. Salah satu cara ATP memberikan energi adalah dengan memindahkan gugus fosfat langsung kepada protein transpot. Hal ini menyebabkan protein mengubah bentuknya dan memindahkan zat terlarut yang terikat protein melewati membran plasma.

Transport aktif terbagi atas transport aktif primer dan sekunder. Transport aktif sekunder juga terdiri atas co-transport dan counter transport (exchange). Transport aktif primer memakai energi langsung dari ATP, misalnya pada Na-K pump dan Ca pump.

a. Mekanisme Pompa ATP pada Pompa Na-K

Konsentrasi ion K^+ dalam sel dipertahankan untuk selalu lebih tinggi daripada di luar sel. Sebaliknya konsentrasi ion Na^+ di dalam sel diusahakan selalu lebih rendah daripada di luar sel. Ion Na^+ dan K^+ dua-duanya dipompa melawan gradien konsentrasi, dan pemompaan dapat terjadi akibat hidrolisis ATP. Pada Na-K pump, 3 Na akan dipompa keluar sel sedang 2 K akan dipompa ke dalam sel.

b. Transport Sekunder Co-transport

Pada transport sekunder co-transport, glukosa atau asam amino akan ditransport masuk dalam sel mengikuti masuknya Natrium. Natrium yang masuk akibat perbedaan konsentrasi mengikutkan glukosa atau asam amino ke dalam sel, meskipun asam amino atau glukosa di dalam sel konsentrasinya lebih tinggi dari luar sel, tetapi asam amino atau glukosa ini memakai energi dari Na (akibat perbedaan konsentrasi Na). Sehingga glukosa atau asam amino ditransport secara transport aktif sekunder co-transport.

3. Transport Makromolekul

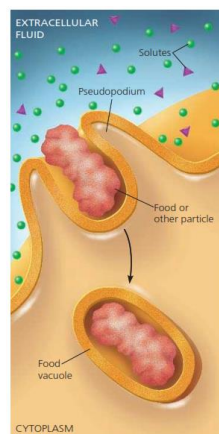
Molekul air dan molekul zat terlarut yang berukuran kecil dapat keluar masuk membran sel dengan cara difusi ataupun melalui protein transport. Akan tetapi, molekul besar atau makromolekul pada umumnya melewati membran sel dalam bentuk masa melalui mekanisme yang melibatkan pengemasan molekul dalam suatu vesikel atau kantung. Proses ini membutuhkan energi sebagaimana transport aktif. Salah satu contoh molekul besar, misalnya berupa bakteri atau bagian sel yang rusak.

a. Endositosis

Endositosis merupakan proses pengambilan suatu substansi oleh sebuah sel dari sekitarnya melalui membran plasma. Pada endositosis, sel mengambil molekul dengan membentuk vesikel baru dari membrane plasma mengelilingi molekul tersebut. Area kecil pada membran plasma akan melekok kedalam sel membentuk kantung. Lekukan akan semakin dalam dan akhirnya terlepas dari membrane membentuk vesikel yang berisi materi/molekul yang berasal dari luar sel. Terdapat tiga jenis endositosis yaitu fagositosis, pinositosis dan endositosis diperantarai reseptor.

1) Fagositosis

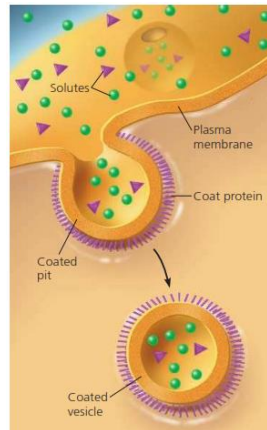
Fagositosis disebut juga sebagai *cellular eating*, karena merupakan proses pengambilan partikel-partikel padat yang ukurannya agak besar, misalnya bakteri atau fragmen-fragmen sel yang rusak. Pada fagositosis, sel memperangkap partikel dengan memperluas pseudopodia di sekitarnya dan mengemasnya dalam kantung merman yang disebut vakuola makanan. Partikel tersebut akan tercerna setelah vakuola makanan bergabung dengan lisosom yang mengandung enzim hidrolitik. Makanan yang tercerna diserap dalam sitoplasma sedang ampas yang tidak berguna dikeluarkan dari sel dengan proses eksositosis.



Gambar 12. Proses fagositosis (Sumber: Urry et al., 2020)

2) Pinositosis

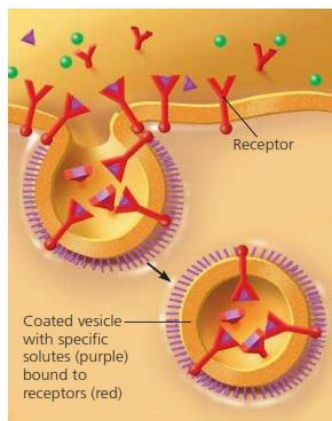
Pinositosis disebut juga sebagai *cellular drinking*, karena merupakan proses pengambilan molekul yang berbentuk cair dari sekitarnya yaitu partikel-partikel yang sangat kecil yang larut dalam cairan itu. Membran plasma mengadakan invaginasi, membentuk saluran panjang yang sempit dan pada ujungnya terbentuk vakuola. Vakuola tersebut lama-kelamaan melepaskan diri sehingga isinya dapat diserap oleh sitoplasma. Air dan karbohidrat tidak mampu merangsang terjadinya pinositosis.



Gambar 13. Proses Pinositosis (Sumber: Urry et al., 2020)

3) Endositosis dengan perantara reseptor

Endositosis dengan perantara reseptor (*receptor-mediated endocytosis*) adalah jenis pinositosis khusus yang memungkinkan sel memperoleh sejumlah besar zat tertentu, meskipun zat tersebut mungkin tidak terlalu terkonsentrasi dalam cairan ekstraseluler. Beberapa partikel, misalnya protein dan lipoprotein diambil oleh sel secara selektif dengan lebih dahulu melekat pada reseptor protein yang terdapat pada membran plasma dan selanjutnya membran plasma mengadakan invaginasi bersama-sama dengan reseptor yang mengikat partikel yang diperlukan. Partikel lipoprotein yang diambil oleh sel mengandung kolesterol dan lemak untuk kepentingan membran.



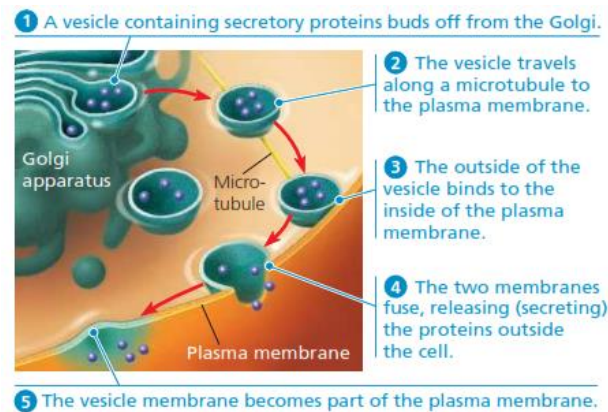
Gambar 14. Endositosis dengan perantara reseptor (Sumber: Urry et al., 2020)

b. Eksositosis

Sel mensekresi molekul biologi tertentu dengan cara menggabungkan vesikel dengan membran plasma. Cara ini disebut dengan eksositosis. Vesikel transport yang berasal dari badan Golgi bergerak sepanjang mikrotubula sitoskeleton menuju membran plasma. Ketika membran vesikel dan membran plasma bersentuhan maka molekul lipid dari kedua bilayer mengatur diri sedemikian rupa sehingga dua membran bergabung. Isi dalam vesikel kemudian dikeluarkan dari sel, dan membran vesikel menjadi bagian dari membran plasma.

Banyak dari sel sekresi menggunakan proses eksositosis untuk mengeluarkan produknya dari sel. Sebagai contoh, sel-sel pankreas yang menghasilkan insulin mensekresi insulin tersebut

ke tubuh melalui eksositosis. Contoh lain adalah neuron (sel saraf) yang menggunakan eksositosis untuk melepaskan neurotransmitter yang menghantarkan signal ke neuron lain atau ke sel otot. Ketika sel tanaman membentuk dinding sel, eksositosis membawa karbohidrat dan protein dari vesikel badan Golgi menuju luar sel.



Gambar 15. Proses eksositosis pada membran sel (Sumber: Urry et al., 2020)

Daftar Pustaka

- Alberts, B. (2015). *Molecular Biology of The Cell* (Sixth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.
- Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P., (2014). *Essential Cell Biology* (Fourth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.
- Biggs, A., Hagins, W. C., Holliday, W. G., Kapicka, C. L., Lundgren, L., MacKenzie, A. H., Rogers, W. D., Sewer, M. B., & Zike, D. (2008). *Biology*. The McGraw-Hill Companies, Inc.
- Cooper, G. M., & Hausman, R. E. (2007). *The Cell: A Molecular Approach* (4th ed). ASM Press ; Sinauer Associates.
- Mason, K. A., Losos, J. B., Singer, S. R., & Raven, P. H. (2017). *Biology* (Eleventh edition). McGraw-Hill Education.
- Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., Jackson, R. B., & Campbell, N. A. (2020). *Campbell Biology* (12th ed.). Pearson.

III. METABOLISME SEL: RESPIRASI SEL

Sel hidup membutuhkan energi dari sumber luar agar dapat melakukan kerja. Panda mendapatkan energi untuk menghidupi sel-selnya dengan cara memakan tumbuhan sedangkan hewan lain memakan organisme pemakan tumbuhan. Energi yang tersimpan dalam molekul organik pada makanan berasal dari matahari. Energi mengalir ke dalam ekosistem sebagai cahaya dan meninggalkan ekosistem sebagai panas. Sebaliknya, unsur kimia yang penting bagi hidup di-recycled. Fotosintesis menghasilkan oksigen dan molekul organik yang digunakan oleh mitokondria sel eukariot sebagai bahan bakar dalam respirasi sel. Proses respirasi memecah bahan bakar tersebut dan menghasilkan ATP. Produk buangan respirasi yaitu CO₂ dan air, merupakan bahan mentah untuk fotosintesis. Pada bab ini, akan diuraikan bagaimana sel memanen energi kimia yang tersimpan di dalam molekul organik dan menggunakannya untuk menghasilkan ATP, yaitu suatu molekul yang mengendalikan sebagian besar kerja sel. Pada bab ini konsep yang ditekankan adalah:

1. Glycolysis harvests chemical energy by oxidizing glucose to pyruvate
2. The citric acid cycle completes the energy-yielding oxidation of organic molecules
3. During oxidative phosphorylation, chemiosmosis couples electron transport to ATP synthesis
4. Fermentation and aerobic respiration enable cells to produce ATP without the use of oxygen
5. Glycolysis and citric acid cycle connect to many other metabolic pathways

A. Tahapan Respirasi Sel: Pratinjau

Respirasi merupakan fungsi kumulatif dari tiga tingkatan metabolisme (1) Glikolisis, (2) Siklus asam sitrat, dan (3) Fosforilasi oksidatif terdiri dari transport elektron dan chemiosmosis

Secara teknis, respirasi sel didefinisikan hanya meliputi siklus asam sitrat dan fosforilasi oksidatif. Glikolisis dimasukkan dalam bahasan ini karena sel-sel berespirasi yang mengambil energi dari glukosa menggunakan proses ini untuk menghasilkan materi awal yang digunakan pada siklus asam sitrat.

Seperti yang digambarkan pada Figure 9.6, dua tingkatan respirasi sel yaitu glikolisis dan siklus asam sitrat adalah jalur katabolisme yang memecah glukosa dan bahan bakar molekul organik lain. Glikolisis yang terjadi di dalam sitosol diawali dengan proses degradasi memecah glukosa menjadi dua molekul piruvate. Siklus asam sitrat yang berlangsung dalam matriks mitokondria sel eukariot (dalam sitosol sel prokariotik) melengkapi pemecahan glukosa dengan cara mengoksidasi derivat piruvat menjadi karbon dioksida. Jadi, molekul karbondioksida yang dihasilkan melalui respirasi sel merupakan fragmen/bagian dari molekul organik yang teroksidasi.

Beberapa langkah reaksi dalam glikolisis dan siklus asam sitrat adalah reaksi redoks dimana hidrogenase mentransfer elektron dari substrat menuju NAD⁺ untuk membentuk NADH. Pada tingkat ketiga respirasi sel, rangkaian transport elektron menerima elektron dari produk yang telah terurai pada kedua tingkatan sebelumnya (sebagian besar melalui NADH) dan meneruskan elektron-elektron ini dari satu molekul ke molekul yang lainnya. Pada akhir dari rantai transpot elektron, elektron bergabung dengan molekul oksigen dan ion hidrogen (H⁺) membentuk air. Energi yang dilepaskan dari tiap tahapan dalam rangkaian tersebut

disimpan dalam bentuk dimana mitokondria dapat menggunakannya untuk membuat ATP. Model pembuatan ATP yang demikian disebut fosforilasi oksidatif karena dikendalikan oleh rekasi redoks dari rangkaian transport elektron.

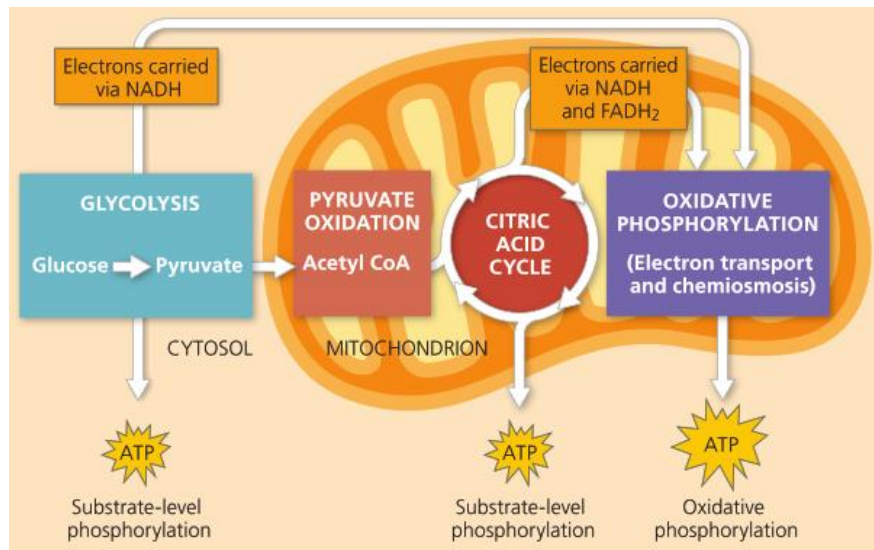
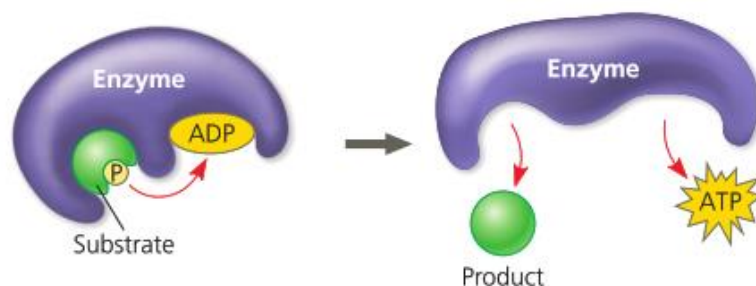


Figure 9.6 An Overview of cellular respiration. Selama glikolisis, setiap molekul glukosa dipecah menjadi dua molekul piruvat. Dalam sel eukariotik, seperti yang ditunjukkan di sini, piruvat memasuki mitokondria. Di sana piruvat akan dioksidasi menjadi asetil CoA, yang selanjutnya akan dioksidasi menjadi CO₂ dalam siklus asam sitrat. Pembawa elektron NADH dan FADH₂ mentransfer elektron yang berasal dari glukosa ke rantai transpor elektron. Selama fosforilasi oksidatif, rantai transpor elektron mengubah energi kimia menjadi bentuk yang digunakan untuk sintesis ATP dalam proses yang disebut chemiosmosis. (Selama langkah-langkah awal respirasi seluler, beberapa molekul ATP disintesis dalam proses yang disebut fosforilasi tingkat-substrat.)

Dalam sel eukariotik, membran internal mitokondria merupakan tempat berlangsungnya transport elektron dan kemiosmosis yaitu suatu proses yang secara bersama-sama membentuk fosforilasi oksidatif. Pada sel prokariot, proses ini berlangsung di membran plasma. Fosforilasi oksidatif memberikan hampir 90% ATP yang diproduksi melalui respirasi. Sejumlah kecil ATP juga dibentuk secara langsung pada glikolisis dan siklus asam sitrat melalui proses yang disebut substrate-level phosphorilation (fosforilasi level substrat) (Figure 9.7). Untuk setiap satu molekul glukosa yang diurai menjadi karbon dioksida dan air melalui respirasi, sel memproduksi sekitar 38 molekul ATP.

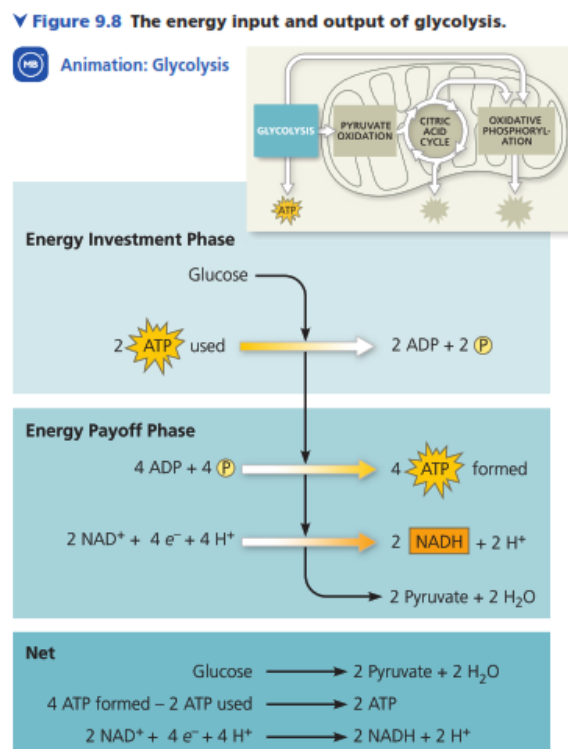


Gambar 9.7 fosforilasi tingkat-substrat. Beberapa ATP dibuat dengan transfer langsung gugus fosfat dari substrat organik ke ADP oleh enzim.

B. Glikolisis Memanen Energi Kimia Melalui Oksidasi Glukosa menjadi Piruvat

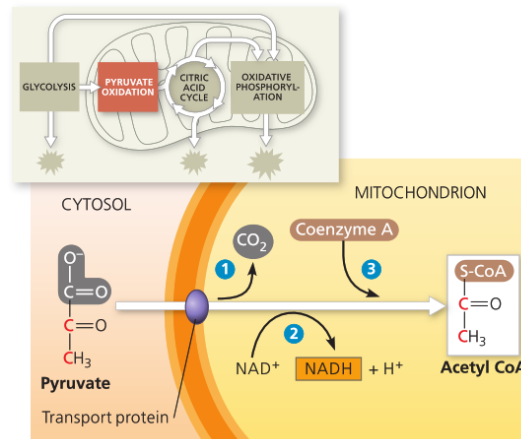
Kata glikolisis memiliki arti pemisahan gula dan inilah yang terjadi selama glikolisis. Glukosa (gula berkarbon enam) dipisahkan menjadi dua buah gula berkarbon tiga. Gula yang lebih kecil ini kemudian teroksidasi dan atom-atom yang tersisa membentuk dua molekul piruvat (piruvat merupakan bentuk ion dari asam piruvat).

Sebagaimana diringkas dalam Figure 9.8, glikolisis dapat dipisahkan menjadi dua fase: energy investment dan energy payoff. Selama fase energy investment sel menggunakan ATP. Pada fase energy payoff, ATP didapatkan kembali dalam jumlah lebih banyak. Energi neto yang dihasilkan dari glikolisis untuk satu molekul glukosa adalah 2 ATP ditambah 2 NADH. Selama proses glikolisis tidak ada CO₂ yang dilepaskan. Glikolisis terjadi tanpa atau dengan O₂. Jika O₂ tersedia maka energi kimia yang tersimpan dalam piruvat dan NADH dapat diekstrak oleh siklus asam sitrat dan forforilasi oksidatif.



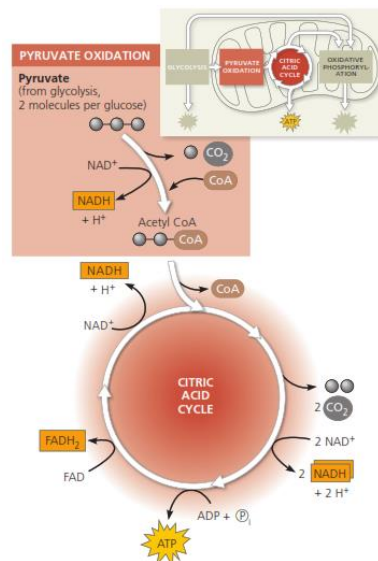
C. Siklus Asam Sitrat Melengkapi Perolehan Energi

Proses glikolisis mampu melepaskan maksimum seperempat energi kimia yang tersimpan dalam glukosa, sebagian besar energi masih tersimpan di dalam dua molekul piruvat. Apabila oksigen tersedia, maka piruvat memasuki mitokondria (sel eukariot) dimana enzim-enzim siklus asam sitrat akan menyempurnakan oksidasi glukosa (pada sel prokariot proses ini terjadi dalam sitosol). Piruvat memasuki mitokondria melalui transport aktif. Pada saat memasuki mitokondria piruvat diubah menjadi komponen asetil koenzim A atau acetyl coa (Figure 9.10).



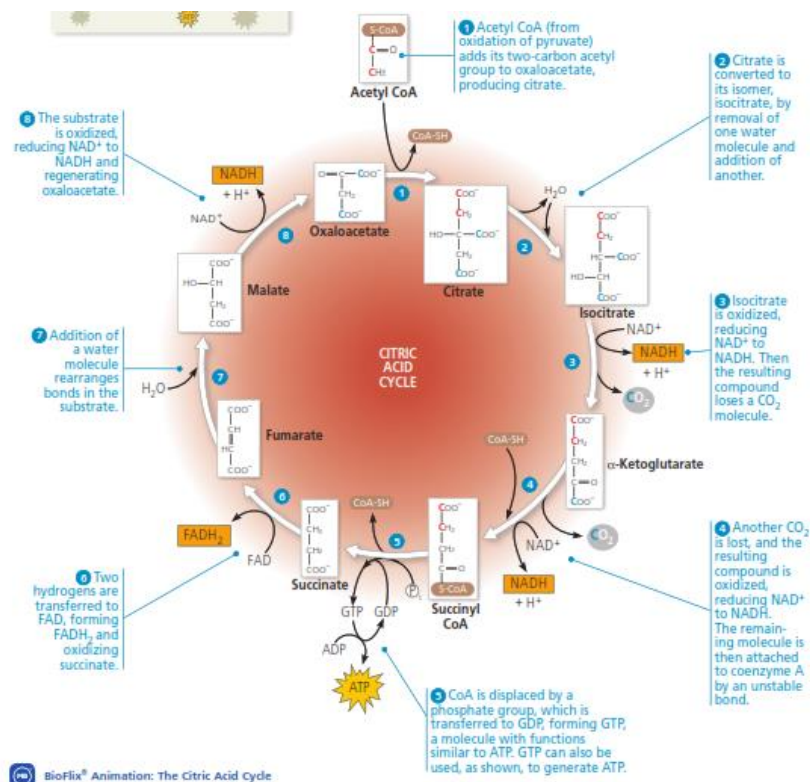
Gambar 9.10 oksidasi piruvat menjadi asetil KoA, langkah sebelum siklus asam sitrat. Piruvat adalah molekul bermuatan, jadi dalam sel eukariotik ia harus memasuki mitokondria melalui transpor aktif, dengan bantuan protein transpor. Selanjutnya, suatu kompleks beberapa enzim (kompleks piruvat dehidrogenase) mengkatalisasi tiga langkah bernomor, yang dijelaskan dalam teks. Grup asetil dari asetil CoA akan memasuki siklus asam sitrat. Molekul CO₂ akan berdifusi keluar dari sel. Dengan konvensi, koenzim A disingkat S-CoA ketika dilekatkan pada molekul, menekankan atom sulfur (S). (Gen yang mengkode protein transpor akhirnya diidentifikasi beberapa tahun yang lalu, setelah 40 tahun penelitian.)

Siklus asam sitrat disebut juga siklus asam trikarboksil atau siklus Krebs. Siklus ini berfungsi sebagai pengoksidasi bahan bakar organik yang berasal dari piruvat. Figure 9.11 memberikan gambaran ringkas input dan output ketika piruvat dipecah menjadi tiga molekul CO₂ termasuk molekul CO₂ yang dilepaskan selama konversi piruvat menjadi acetyl coa. Siklus ini menghasilkan 1 ATP setiap putaran melalui fosforilasi substratelevel, tetapi sebagian besar energi kimia ditransfer ke NAD⁺ dan pembawa elektron lain yang terkait seperti koenzim FAD (berasal dari riboflavin, vitamin B) selama reaksi redoks. Koenzim tereduksi (NADH dan FADH) membawa muatan elektron berenergi 5tinggi menuju rangkaian transport elektron. Figure 9.12 menyajikan siklus asam sitrat dengan lebih detail.



Gambar 9.11 Gambaran oksidasi piruvat dan siklus asam sitrat. Input dan output per molekul piruvat ditampilkan. Untuk menghitung berdasarkan setiap glukosa, kalikan dengan 2, karena setiap molekul glukosa dibagi selama glikolisis menjadi dua molekul piruvat.

Untuk setiap putaran siklus asam sitrat, dua karbon (merah) masuk ke dalam bentuk gugus asetil (langkah 1) yang relatif tereduksi, dan dua karbon berbeda (biru) dioksidasi sepenuhnya. Gambar 9.11. Gambaran oksidasi piruvat dan siklus asam sitrat. Input dan output per molekul piruvat ditampilkan. Untuk menghitung berdasarkan per-glukosa, kalikan dengan 2, karena setiap molekul glukosa dibagi selama glikolisis menjadi dua molekul piruvat. bentuk molekul CO₂ (langkah 3 dan 4). Grup asetil dari asetil CoA bergabung dengan siklus dengan menggabungkan dengan senyawa oksaloasetat, membentuk sitrat (langkah 1). Sitrat adalah bentuk asam sitrat terionisasi, untuk mana siklus ini dinamai. Tujuh langkah selanjutnya menguraikan sitrat kembali menjadi oksaloasetat. Regenerasi oksaloasetat inilah yang menjadikan proses tersebut suatu siklus. Mengacu pada Gambar 9.12, kita bisa menghitung kaya energy molekul yang diproduksi oleh siklus asam sitrat. Untuk setiap kelompok asetil yang memasuki siklus, 3 NAD⁺ direduksi menjadi NADH (langkah 3, 4, dan 8) pada langkah 6, elektron ditransfer bukan ke NAD⁺, tetapi ke FAD, yang menerima 2 elektron dan 2 proton menjadi FADH₂. Dalam banyak sel jaringan hewan, reaksi pada langkah 5 menghasilkan molekul guanosine trifosfat (GTP) oleh fosforilasi tingkat-substrat. GTP adalah molekul yang mirip dengan ATP dalam struktur dan fungsi selularnya. GTP ini dapat digunakan untuk membuat molekul ATP (seperti yang ditunjukkan) atau secara langsung berfungsi di dalam sel. Dalam sel tanaman, bakteri, dan beberapa jaringan hewan, langkah 5 membentuk molekul ATP langsung oleh fosforilasi tingkat-substrat. Output dari langkah 5 mewakili satu-satunya ATP yang dihasilkan selama siklus asam sitrat. Ingatlah bahwa setiap glukosa memunculkan dua molekul asetil KoA yang memasuki siklus. Karena angka yang dicatat sebelumnya diperoleh dari satu kelompok asetil yang memasuki jalur, hasil total per glukosa dari siklus asam sitrat ternyata 6 NADH, 2 FADH₂, dan setara dengan 2 ATP.

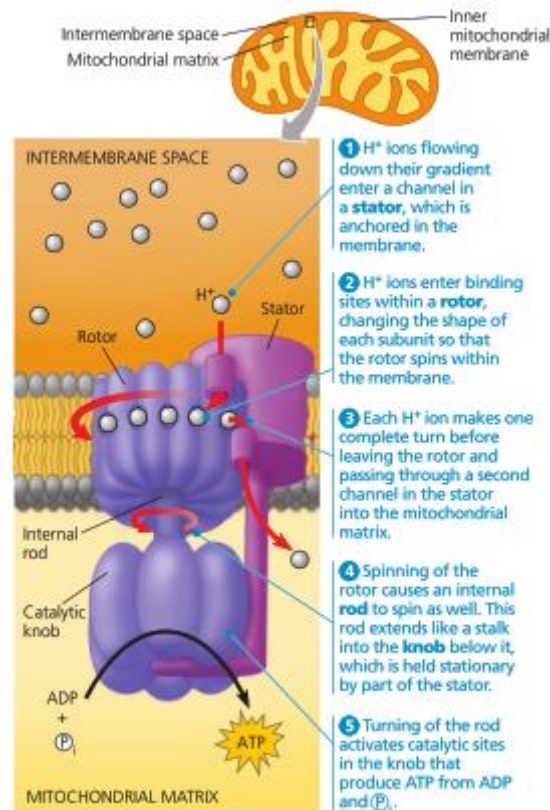


Gambar 9.12. Melihat lebih dekat pada sitrat (dibedakan satu sama lain.) Perhatikan bahwa atom karbon yang memasuki siklus dari asetil KoA tidak meninggalkan siklus dalam putaran yang sama. Mereka tetap dalam siklus, menempati lokasi yang berbeda dalam molekul pada giliran berikutnya, setelah kelompok asetil ditambahkan. Oleh karena itu, oksaloasetat yang diregenerasi pada langkah 8 terdiri dari atom karbon yang berbeda setiap kali ada. Dalam sel eukariotik, semua enzim siklus asam sitrat terletak di matriks mitokondria kecuali enzim yang mengkatalisasi langkah 6, yang berada di membran mitokondria bagian dalam. Asam karboksilat terwakili dalam bentuk terionisasi, sebagai $-$ siklus asam COO. Dalam struktur kimia, tipe merah melacak nasib dua atom karbon yang memasuki siklus melalui asetil KoA (langkah 1), dan tipe biru menunjukkan dua karbon yang keluar dari siklus sebagai CO₂ pada langkah 3 dan 4. (Jenis merah hanya melalui langkah 5 karena molekul suksinatnya simetris, kedua ujungnya tidak bisa, karena bentuk terionisasi berlaku pada pH dalam mitokondria.

D. Selama Fosforilasi Oksidatif, Kemiosmosis Menranspor Elektron ke ATP Sintase **Chemiosmosis: The Energy-Coupling Mechanisms**

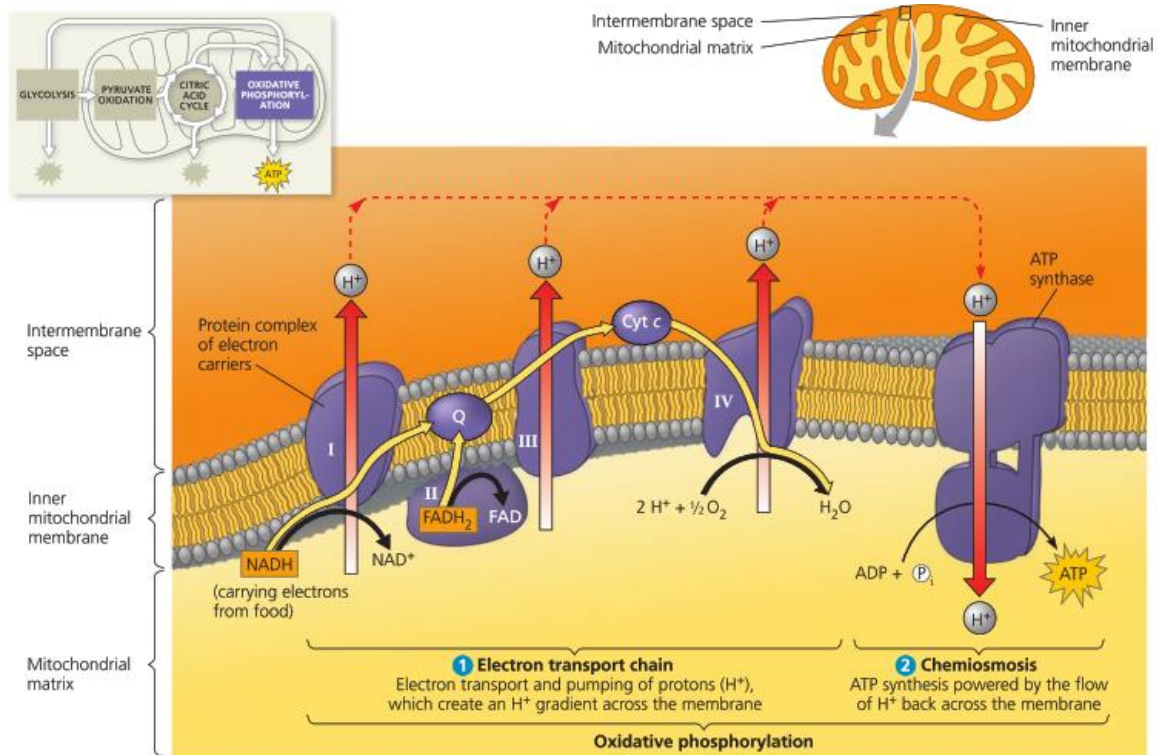
Komponen protein yang disebut ATP sintase memenuhi membran internal mitokondria (membran plasma pada sel prokariot). Enzim ini membentuk ATP dari ADP dan fosfat inorganik. ATP sintase bekerja seperti pompa ion (ingat bahwa pemompaan ion biasanya menggunakan ATP sebagai sumber energi untuk memindahkan ion melawan gradien). Pada respirasi sel, ATP sintase menggunakan energi dari gradien ion untuk melawan gradien (tidak menghidrolisa ATP untuk memompa proton melawan gradien). Sumber energi untuk ATP sintase adalah adanya perbedaan konsentrasi ion H⁺ pada sisi berlawanan dari membran internal mitokondria (bisa dikatakan gradien ini sebagai perbedaan gradien pH karena pH digunakan untuk mengukur konsentrasi H⁺). Proses ini, dimana energi disimpan dalam bentuk gradien ion hidrogen digunakan untuk menjalankan kerja sel seperti sintesa ATP disebut kemiosmosis.

Berdasarkan struktur ATP sintase, maka diketahui bagaimana aliran H⁺ bergerak melalui enzim yang besar ini dan mengendalikan pembentukan ATP. ATP sintase adalah sebuah komponen multisubunit yang memiliki empat bagian, masing-masing tersusun atas multiple polipeptida. Proton berpindah satu demi satu kedalam sisi pengikat pada rotor, menyebabkan terjadinya perputaran sedemikian rupa sehingga mengkatalisa produksi ATP dari ADP dan fosfat inorganik (Figure 9.14).



Gambar 9.14 ATP synthase, pabrik molekuler. Beberapa ATP sintase berada dalam membran mitokondria dan kloroplas eukariotik dan dalam membran plasma prokariotik. (1) Ion H^+ mengalir menuruni gradient memasuki saluran di stator, yang berlabuh di membran. (2) Ion H^+ memasuki situs pengikatan dalam rotor, mengubah bentuk setiap subunit sehingga rotor berputar di dalam membran. (3) Setiap ion H^+ melakukan satu putaran penuh sebelum meninggalkan rotor dan melewati saluran kedua di stator ke dalam matriks mitokondria. (4) Pemutaran rotor menyebabkan batang internal berputar juga. Batang ini memanjang seperti tangkai ke kenop di bawahnya, yang dipegang diam oleh bagian dari stator. (5) Pembalikan batang mengaktifkan situs katalitik dalam kenop yang menghasilkan ATP dari ADP dan P_i

Bagaimanakah membran internal mitokondria atau membran plasma prokariot menghasilkan dan menjaga gradien H^+ yang menjalankan ATP sintase? Fungsi dari rangkaian transport elektron (TE) adalah membangun gradien H^+ seperti ditunjukkan Figure 9.16 pada membran mitokondria. Rangkaian TE adalah pengubah energi yang menggunakan aliran eksergonik elektron dari NADH dan $FADH_2$ untuk memompa H^+ melewati membran (dari matriks menuju ruang antar membran mitokondria). H^+ memiliki kecenderungan untuk kembali melewati membran berdifusi menuju kearah gradiennya sendiri. ATP sintase adalah tempat yang menyediakan rute kembali melalui membran bagi H^+ .



Gambar 9.16 Chemiosmosis memasangkan rantai transpor elektron ke sintesis ATP.

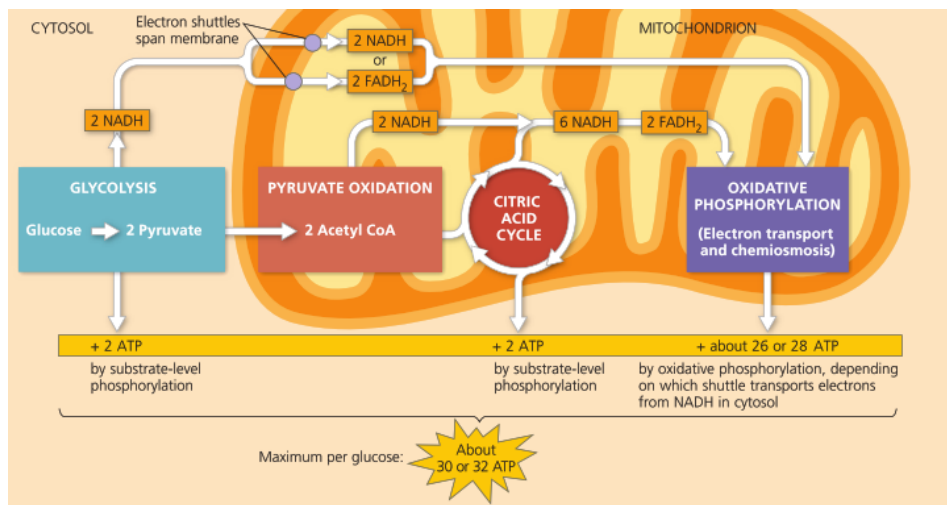
1. NADH dan FADH₂ menghasilkan elektron berenergi tinggi yang diekstraksi dari makanan selama glikolisis dan siklus asam sitrat ke dalam rantai transpor elektron yang dibangun ke dalam membran mitokondria bagian dalam. Panah emas melacak pengangkutan elektron, yang akhirnya diteruskan ke akseptor terminal (O₂, dalam kasus respirasi aerobik) di ujung "menuruni" rantai, membentuk air. Sebagian besar pembawa elektron rantai dikelompokkan menjadi empat kompleks (I-IV). Dua operator seluler, ubiquinone (Q) dan cytochrome c (Cyt c), bergerak cepat, mengangkut elektron di antara kompleks besar. Sebagai kompleks antar-jemput elektron, mereka memompa proton dari matriks mitokondria ke ruang antarmembran. FADH₂ mendepositkan elektronnya melalui kompleks II dan karenanya menghasilkan lebih sedikit proton yang dipompa ke dalam ruang antarmembran daripada yang terjadi dengan NADH. Energi kimia yang semula dipanen dari makanan diubah menjadi gaya gerak proton, gradien H⁺ melintasi membran.
2. Selama chemiosmosis, proton mengalir turun gradien mereka melalui ATP synthase, yang dibangun ke dalam membran terdekat. Sintase ATP memanfaatkan gaya motif proton untuk memfosforilasi ADP, membentuk ATP. Bersama-sama, transpor elektron dan chemiosmosis membentuk fosforilasi oksidatif.

Bagaimanakah transport elektron memompa H⁺? Beberapa komponen di dalam rangkaian TE menerima dan melepaskan proton (H⁺) bersamaan dengan penerimaan dan pelepasan elektron (cairan di dalam dan disekitar sel merupakan sumber H⁺ yang siap pakai). Pada tahapan tertentu sepanjang rangkaian, transfer elektron menyebabkan H⁺ diambil dan dilepaskan ke dalam larutan disekitarnya. Pada sel eukariot, pembawa elektron tersebar dalam membran sedemikian rupa sehingga H⁺ diterima dari matriks mitokondria dan ditumpahkkan dalam ruang antar membran (lihat gambar 9.16). Gradien H⁺ yang dihasilkan disebut proton-

motive force (menekankan pada kapasitas gradien dalam melakukan kerja). Force (kekuatan) tersebut mengendalikan kembalinya H^+ menyeberangi membran melewati saluran H^+ yang dibentuk oleh ATP sintase. 61

E. Perhitungan Produksi ATP dari Respirasi Sel

Selama respirasi, sebagian besar energi mengalir melalui urutan ini: glukose NADH rangkaian TE proton-motive force ATP. Figure 9.17 memberikan detail penghitungan ATP yang dihasilkan pada tiap satu molekul glukosa yang teroksidasi. Empat ATP dihasilkan secara langsung melalui fosforilasi substrate-level selama glikolisis dan siklus asam sitrat. Setiap NADH yang mentransfer sepasang elektron dari glukosa menuju rangkaian TE menghasilkan maksimum 3 ATP. ATP maksimum yang dihasilkan tiap molekul glukosa berkisar antara 30 dan 32 ATP.



Gambar 9.17. Hasil ATP per molekul glukosa pada setiap tahap respirasi seluler.

F. Fermentasi dan Respirasi Aerob

Karena sebagian besar ATP yang dihasilkan melalui respirasi sel adalah hasil dari proses fosforilasi oksidatif, maka ATP yang dihasilkan dari respirasi aerobik bergantung pada suplai oksigen dalam sel. Tanpa adanya oksigen yang bersifat elektronegatif untuk menarik elektron dari rangkaian TE, fosforilasi oksidatif akan berhenti. Namun demikian, terdapat dua mekanisme umum dimana sel-sel tertentu mampu mengoksidasi bahan bakar organik (materi organik) dan menghasilkan ATP tanpa menggunakan oksigen yaitu: respirasi anaerobik dan fermentasi. Perbedaan dari keduanya terletak pada ada tidaknya rangkaian TE.

Respirasi anaerobik berlangsung pada organisme prokariot yang hidup pada lingkungan tanpa oksigen. Organisme-organisme ini memiliki rangkaian TE tetapi tidak menggunakan oksigen sebagai penangkap elektron terakhir pada akhir rangkaian TE. Oksigen mampu menangkap elektron dengan sangat baik karena sifatnya yang elektronegatif, tetapi substansi lainpun memiliki kemampuan menangkap elektron walaupun tidak sebaik oksigen; dan substansi ini berfungsi sebagai penangkap elektron terakhir dalam respirasi anaerobik. Sebagai contoh, bakteri sulfat menggunakan ion sulfat (SO_4^{2-}) pada akhir rangkaian TE. Rangkaian TE membentuk proton-motive force yang digunakan untuk menghasilkan ATP dan sebagai by-product-nya dihasilkan H_2S (bukan H_2O).

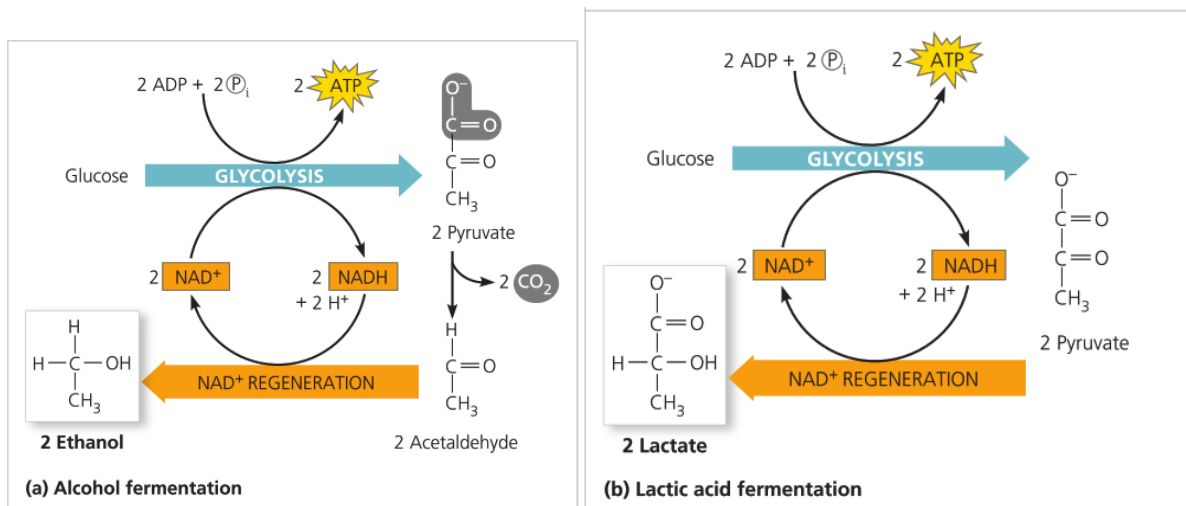
Fermentasi adalah salah satu cara memanen energi kimia tanpa menggunakan oksigen maupun rangkaian TE (dengan kata lain tanpa respirasi sel). Bagaimanakah molekul makanan dapat dioksidasi tanpa respirasi sel? Oksidasi merujuk pada pengertian kehilangan elektron karena diberikan kepada penerima elektron sehingga tidak membutuhkan adanya oksigen. Glikolisis mengoksidasi glukosa menjadi 2 molekul piruvat. Agen oksidasi glikolisis adalah NAD^+ (oksigen dan rangkaian TE tidak terlibat). Secara umum glikolisis adalah reaksi eksergonik dan sebagian dari energi yang dihasilkan digunakan untuk membuat 2 ATP (neto) melalui fosforilasi substrate-level (glikolisis menghasilkan 2 ATP tanpa atau dengan oksigen - anaerobik atau aerobik).

Fermentasi merupakan ekspansi glikolisis yang secara terus-menerus menghasilkan ATP melalui fosforilasi substrate-level. Agar hal ini terus berlangsung, maka harus terdapat suplai NAD^+ yang mencukupi sebagai penerima elektron selama proses oksidasi dalam glikolisis. Tanpa adanya mekanisme yang mampu mendaur ulang NAD^+ dari NADH , glikolisis akan menghabiskan sumber NAD^+ karena diubah menjadi NADH dan akhirnya glikolisis akan berakhir. Pada kondisi aerobik, NAD^+ didaurulang dari NADH oleh transfer elektron menuju rangkaian TE. Alternatif pada kondisi anaerobik adalah dengan mentransfer elektron dari NADH menuju piruvat (produk akhir dari glikolisis).

G. Tipe-Tipe Fermentasi

Fermentasi terdiri atas glikolisis ditambah dengan reaksi yang menghasilkan NAD^+ dengan cara mentransfer elektron dari NADH menuju piruvat atau derivat piruvat. NAD^+ kemudian dapat digunakan lagi untuk mengoksidasi gula melalui glikolisis. Terdapat bermacam-macam fermentasi tergantung kepada produk akhir yang dibentuk dari piruvat. Dua tipe umum fermentasi adalah fermentasi alkohol dan fermentasi asam laktat.

Didalam fermentasi alkohol (Figure 9.18a) piruvat diubah menjadi ethanol (ethyl alcohol) dalam dua langkah. Langkah pertama adalah pelepasan CO_2 dari piruvat yang kemudian dirubah menjadi acetaldehyde (memiliki dua karbon). Langkah kedua, acetaldehyde direduksi oleh NADH menjadi ethanol. Reaksi ini juga meregenerasi suplai NAD^+ yang dibutuhkan untuk kelangsungan glikolisis. Banyak bakteri yang melakukan fermentasi alkohol pada kondisi anaerobik. Yeast (fungi) juga mampu melakukan fermentasi alkohol, untuk fermentasi bir, wine and pembuatan roti. Gelembung CO_2 yang dihasilkan oleh yeast selama fermentasi alkohol mampu mengembangkan adonan roti.



Gambar 9.18 Fermentasi. Dengan tidak adanya oksigen, banyak sel menggunakan fermentasi untuk menghasilkan ATP oleh fosforilasi tingkat-substrat. NAD⁺ dibuat ulang untuk digunakan dalam glikolisis ketika piruvat, produk akhir glikolisis, berfungsi sebagai akseptor elektron untuk mengoksidasi NADH. Dua produk akhir yang umum terbentuk dari fermentasi adalah (a) etanol dan (b) laktat, bentuk asam laktat terionisasi.

Selama fermentasi asam laktat (Figure 9.18b), piruvat direduksi secara langsung oleh NADH untuk membentuk laktat sebagai produk akhir tanpa adanya pelepasan CO₂ (laktat merupakan bentuk ion dari asam laktat). Fermentasi asam laktat oleh bakteri dan fungi digunakan dalam industri pembuatan yogurt dan keju.

Sel-sel otot manusia membuat ATP melalui fermentasi asam laktat jika oksigen langka. Hal ini dapat terjadi selama periode awal dari latihan yang melelahkan dan terjadi ketika katabolisme gula yang menghasilkan ATP melebihi suplai oksigen pada otot. Pada kondisi ini sel-sel berubah dari respirasi aerobik menjadi fermentasi. Laktat yang terakumulasi dalam sel otot semula diduga menjadi penyebab kelelahan dan rasa sakit pada otot, tetapi riset terbaru mengindikasikan bahwa meningkatnya ion potasium (K⁺) pada otot diduga kuat menjadi penyebabnya sedangkan laktat berperan dalam meningkatkan performance dari otot. Laktat yang berlebihan ini akan terbawa oleh aliran darah menuju ke organ liver yang kemudian akan dirubah kembali menjadi piruvat oleh sel-sel liver.

Fermentasi, respirasi anaerobik, dan respirasi aerobik adalah tiga jalur seluler alternatif untuk memproduksi ATP dengan memanen energi kimia dari makanan. Ketiganya menggunakan glikolisis untuk mengoksidasi glukosa dan bahan bakar organik lainnya menjadi piruvat, dengan produksi bersih 2 ATP melalui fosforilasi tingkat substrat. Dan di ketiga jalur tersebut, NAD⁺ adalah agen pengoksidasi yang menerima elektron dari makanan selama glikolisis.

Perbedaan utama adalah mekanisme kontras untuk mengoksidasi NADH kembali menjadi NAD⁺, yang diperlukan untuk mempertahankan glikolisis. Dalam fermentasi, akseptor elektron terakhir adalah molekul organik seperti piruvat (fermentasi asam laktat) atau asetaldehida (fermentasi alkohol). Sebaliknya, dalam respirasi sel, elektron yang dibawa oleh NADH ditransfer ke rantai transpor elektron, yang meregenerasi NAD⁺ yang diperlukan untuk glikolisis.

Perbedaan utama lainnya adalah jumlah ATP yang diproduksi. Fermentasi menghasilkan dua molekul ATP, yang dihasilkan oleh fosforilasi tingkat substrat. Dengan tidak adanya rantai transpor elektron, energi yang disimpan dalam piruvat tidak tersedia. Dalam

respirasi sel, bagaimanapun, piruvat sepenuhnya teroksidasi di mitokondria. Sebagian besar energi kimia dari proses ini dibawa oleh NADH dan FADH₂ dalam bentuk elektron ke rantai transpor elektron. Di sana, elektron bergerak secara bertahap ke bawah serangkaian reaksi redoks ke akseptor elektron terakhir. (Dalam respirasi aerobik, akseptor elektron terakhir adalah oksigen; dalam respirasi anaerobik, akseptor terakhir adalah molekul lain yang elektronegatif, meskipun kurang dari oksigen.) Transpor elektron bertahap mendorong fosforilasi oksidatif, menghasilkan ATP. Jadi, respirasi sel mengambil lebih banyak energi dari setiap molekul gula daripada yang bisa dilakukan fermentasi. Faktanya, respirasi aerobik menghasilkan hingga 32 molekul ATP per molekul glukosa – hingga 16 kali lipat dari fermentasi.

Beberapa organisme, yang disebut anaerob obligat, hanya melakukan fermentasi atau respirasi anaerobik. Faktanya, organisme ini tidak dapat bertahan hidup dengan adanya oksigen, beberapa bentuk sebenarnya dapat menjadi racun jika sistem pelindung tidak ada di dalam sel. Beberapa jenis sel, seperti sel otak vertebrata, hanya dapat melakukan oksidasi aerobik piruvat, bukan fermentasi. Organisme lain, termasuk ragi dan banyak bakteri, dapat membuat ATP yang cukup untuk bertahan hidup menggunakan fermentasi atau respirasi. Spesies seperti itu disebut fakultatif anaerob. Pada tingkat sel, sel otot kita berperilaku sebagai anaerob fakultatif. Dalam sel tersebut, piruvat adalah cabang di jalan metabolisme yang mengarah ke dua rute katabolik alternatif (Gambar 9.18). Dalam kondisi aerobik, piruvat dapat diubah menjadi asetil KoA, dan oksidasi berlanjut dalam siklus asam sitrat melalui respirasi aerobik. Dalam kondisi anaerobik, fermentasi asam laktat terjadi: Piruvat dialihkan dari siklus asam sitrat, sebagai gantinya berfungsi sebagai akseptor elektron untuk mendaur ulang NAD⁺. Untuk membuat jumlah ATP yang sama, anaerob fakultatif harus mengonsumsi gula lebih cepat saat difermentasi daripada saat bernapas.

RINGKASAN

Glikolisis dan siklus asam sitrat memberikan suplai elektron (melalui NADH atau FADH₂) kepada rantai transport elektron yang mengendalikan fosforilasi oksidatif. Fosforilasi oksidatif menghasilkan ATP Pada sel eukariot, perpindahan piruvat ke dalam mitokondria dan konversinya menjadi acetyl CoA menghubungkan glikolisis dengan siklus asam sitrat. NADH dan FADH₂ mendonorkan elektronnya kepada rantai transport elektron yang akan menjadi tenaga untuk sintesis ATP melalui fosforilasi oksidatif Pada langkah tertentu sepanjang rantai transport elektron, perpindahan elektron menyebabkan komponen protein pada sel eukariot memindahkan H⁺ dari matrik mitokondria menuju ruang antar membran, menyimpan energi dalam bentuk proton-motive force (H⁺ gradien). Pada saat H⁺ berdifusi kembali ke dalam matrik melalui ATP sintase, jalur yang dilaluinya mengendalikan terjadinya fosforilasi ADP Glikolisis menghasilkan 2 ATP melalui proses substrate level phosphorylation dengan atau tanpa adanya oksigen. Dalam kondisi anaerob dapat terjadi respirasi anaerob atau fermentasi. Pada respirasi anaerob, rangkaian transport elektron ada penerima elektron terakhir adalah selain oksigen. Pada fermentasi, elektron dari NADH diberikan kepada piruvat atau derivatnya sehingga menghasilkan kembali NAD⁺ yang dibutuhkan untuk mengoksidasi glukosa lebih banyak. Dua tipe umum fermentasi adalah fermentasi alkohol dan fermentasi asam laktat. Fermentasi dan respirasi aerob menggunakan glikolisis untuk mengoksidasi glukosa tetapi berbeda dalam penerima elektron terakhir. Respirasi menghasilkan lebih banyak ATP.

Daftar Pustaka

Alberts, B. (2015). *Molecular Biology of The Cell* (Sixth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.

Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P., (2014). *Essential Cell Biology* (Fourth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.

Biggs, A., Hagins, W. C., Holliday, W. G., Kapicka, C. L., Lundgren, L., MacKenzie, A. H., Rogers, W. D., Sewer, M. B., & Zike, D. (2008). *Biology*. The McGraw-Hill Companies, Inc.

Cooper, G. M., & Hausman, R. E. (2007). *The Cell: A Molecular Approach* (4th ed). ASM Press ; Sinauer Associates.

Mason, K. A., Losos, J. B., Singer, S. R., & Raven, P. H. (2017). *Biology* (Eleventh edition). McGraw-Hill Education.

Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., Jackson, R. B., & Campbell, N. A. (2020). *Campbell Biology* (12th ed.). Pearson.

IV. METABOLISME SEL: FOTOSINTESIS

Fotosintesis menghidupi hampir seluruh kehidupan di bumi secara langsung maupun tidak. Organisme membutuhkan komponen organik yang digunakan sebagai energi dan rangka karbon dengan cara autotrof atau heterotrof. Organisme autotrof menghasilkan molekul organik dari CO_2 bahan inorganik dari lingkungan. Organisme merupakan sumber penting komponen organik bagi seluruh organisme non-autotrof. Hampir seluruh tumbuh-tumbuhan bersifat autotrof yang bersifat fotosintetik. Dalam bab ini, akan diuraikan bagaimana fotosintesis berlangsung dengan konsep kunci:

1. Photosynthesis converts light energy to the chemical energy of food
2. the light reactions convert solar energy to the chemical energy of ATP and NADPH
3. The Calvin cycle uses ATP and NADPH to convert CO_2 to sugar
4. Alternative mechanisms of carbon fixation have evolved in hot, arid climates

Kompetensi yang ditetapkan mencakup kemampuan mahasiswa dalam

1. membandingkan 2 tahap fotosintesis
2. mendeskripsikan perpindahan electron dalam linear electron flow
3. mendeskripsikan perpindahan electron dalam cyclic electron flow
4. mendeskripsikan peran ATP dan NADPH dalam siklus Calvin
5. mendeskripsikan konsekuensi dari fotorespirasi
6. mendeskripsikan dua adaptasi fotosintesis dalam meminimalkan fotorespirasi

A. Fotosintesis mengubah energi cahaya ke energi kimia dari makanan

Kloroplas: Tempat Fotosintesis pada Tumbuhan

Bagian berwarna hijau pada tanaman termasuk batang hijau dan buah yang belum masak memiliki kloroplas. Namun demikian, pada sebagian besar tanaman, organ daun memiliki jumlah kloroplas paling banyak (Figure 10.3). Diketahui terdapat sekitar setengah juta kloroplas pada setiap satu milimeter persegi permukaan daun. Daun memperoleh warna hijau dari klorofil yaitu pigmen hijau yang terletak didalam kloroplas. Energi cahaya yang diabsorpsi oleh klorofil mengatur sintesis molekul organik didalam kloroplas. Kloroplas banyak ditemukan di dalam sel-sel daun pada jaringan mesofil. CO_2 memasuki daun dan O_2 keluar dari daun melalui stomata. Air diabsorpsi oleh akar dan diantarkan menuju daun melalui pembuluh tumbuhan. Daun-daun juga menggunakan pembuluh untuk mengantarkan gula atau komponen non-fotosintetik menuju akar atau bagian lain tumbuhan.

Setiap sel mesofil memiliki kurang lebih 30-40 kloroplas. Terdapat dua membran yang menutupi **stroma** (cairan kental di dalam kloroplas). Membran yang berkesinambungan ini memiliki sistem yang kompleks dan membentuk kantong yang disebut **tilakoid**. Membran tersebut memisahkan stroma dari ruang tilakoid. Pada beberapa tempat kantong-kantong tilakoid tersusun membentuk **grana** (tunggal: granum). Klorofil terletak pada membran tilakoid.

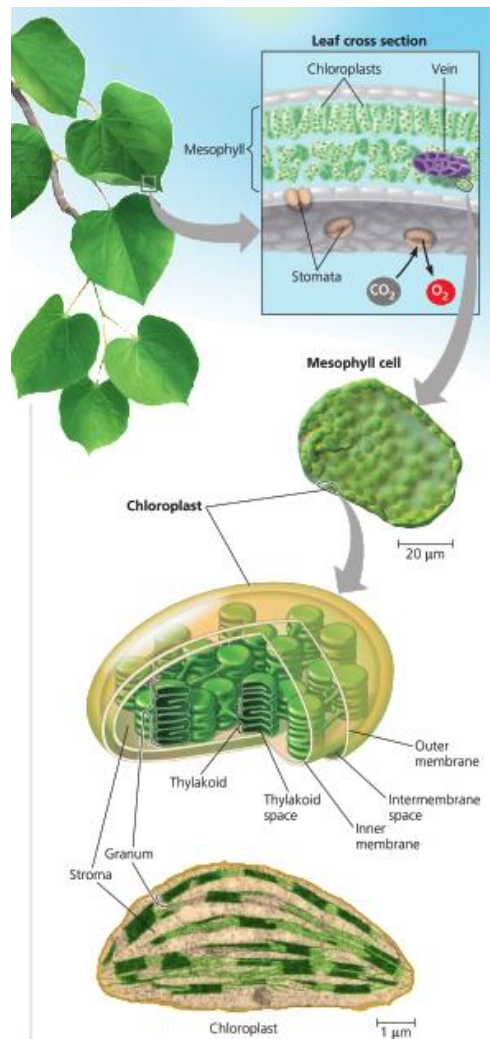


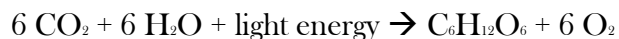
Figure 10.3 Zooming in on the location of photosynthesis in a plant. Leaves are the major organs of photosynthesis in plants. These images take you into a leaf, then into a cell, and finally into a chloroplast, the organelle where photosynthesis occurs (middle, LM; bottom, TEM).

Pelacakan Atom Melalui Fotosintesis: Scientific Inquiry

Walaupun beberapa langkah dalam fotosintesis belum diketahui secara lengkap persamaan fotosintesis secara umum telah diketahui sejak tahun 1800an. Dengan cahaya, bagian berwarna hijau dari tumbuh-tumbuhan menghasilkan komponen organik dan oksigen dari karboindoksida dan air. Dengan menggunakan suatu formulasi, molekul reaksi kimia yang rumit dalam fotosintesis dapat diringkas menjadi:



Reaksi tersebut menggunakan glukosa untuk menyederhanakan hubungan antara fotosintesis dan respirasi, tetapi sebenarnya produk langsung dari fotosintesis adalah gula berkarbon-tiga yang dapat digunakan untuk membuat glukosa. Air terlihat pada kedua sisi dari persamaan diatas sebab 12 molekul dipakai dan 6 molekul baru terbentuk selama fotosintesis. Persamaan tersebut dapat disederhanakan lagi dengan hanya memperhitungkan konsumsi neto dari air:



Pada penulisan persamaan tersebut dapat dilihat bahwa keseluruhan perubahan kimiawi selama fotosintesis merupakan kebalikan persamaan dari respirasi sel. Kedua proses metabolisme ini terjadi dalam sel tumbuh-tumbuhan. Namun demikian kloroplas tidak mensintesa gula dengan hanya mengubah/membalikkan reaksi dalam respirasi. Salah satu petunjuk pertama tentang mekanisme fotosintesis berasal dari penemuan bahwa O_2 yang dilepaskan oleh tumbuhan berasal dari H_2O bukan CO_2 .

Dua Tahapan Fotosintesis: Sebuah Pratinjau

Fotosintesis tersusun atas dua proses, masing-masing dengan langkah yang cukup rumit. Dua tingkatan fotosintesis ini adalah **reaksi cahaya/terang** dan **siklus Calvin** (Figure 10.5). Reaksi terang adalah tahapan dalam fotosintesis yang mengubah energi matahari menjadi energi kimia. Pada tahap ini molekul air terpisah dan menjadi sumber elektron dan proton (ion H^+) dan menghasilkan O_2 sebagai by-product-nya. Cahaya yang diabsorpsi oleh klorofil mengendalikan transfer elektron dan ion H^+ air menuju molekul penerima NADP^+ . Dalam reaksi terang energi matahari digunakan untuk mereduksi NADP^+ menjadi NADPH dengan cara memberikan sepasang elektron dan H^+ . Reaksi terang juga menghasilkan ATP melalui proses kemiosmosis untuk menambahkan gugus fosfat ke ADP (disebut fotofosforilasi). Jadi energi cahaya pada awalnya dirubah menjadi energi kimia dalam bentuk NADPH (sumber elektron yang dapat memberikan elektron kepada penerima elektron) dan ATP (energi sel). Reaksi terang tidak menghasilkan gula. Pembentukan gula terjadi pada tahap kedua fotosintesis yaitu siklus Calvin.

Siklus Calvin dimulai dengan penggabungan CO_2 dari udara dengan molekul organik yang sudah tersedia dalam kloroplas. Penggabungan karbon dengan komponen organik ini disebut **fiksasi karbon**. Siklus karbon kemudian mereduksi karbon terfiksasi menjadi karbohidrat dengan menambahkan elektron-elektron. Energi pereduksi disediakan oleh NADPH yang mendapatkan elektron dari reaksi terang. Untuk mengubah CO_2 menjadi karbohidrat, siklus Calvin juga membutuhkan energi kimia dalam bentuk ATP yang juga dihasilkan melalui reaksi terang. Jadi siklus Calvin membuat gula dengan bantuan NADPH dan ATP yang dihasilkan oleh reaksi terang. Langkah-langkah metabolik siklus Calvin ini kadang-kadang disebut sebagai reaksi gelap atau light independent reactions karena langkah-langkah/reaksi di dalam siklus ini tidak membutuhkan cahaya secara langsung. Siklus Calvin pada tanaman berlangsung selama siang hari dimana reaksi terang menyediakan NADPH dan ATP yang dibutuhkan oleh siklus Calvin. Figure 10.5 menunjukkan bahwa tilakoid dari kloroplas merupakan tempat terjadinya reaksi terang sedangkan siklus Calvin terjadi dalam stroma. Di dalam tilakoid molekul NAD^+ dan ADP mengambil elektron dan gugus fosfat, dan kemudian NADPH dan ATP dilepaskan dalam stroma.

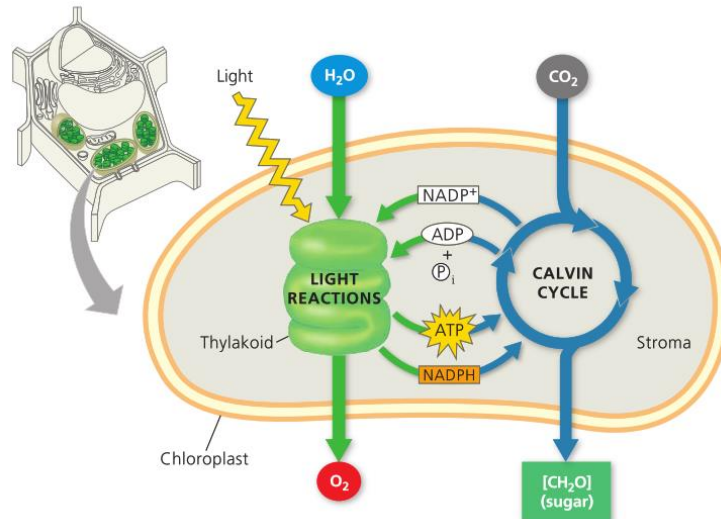


Figure 10.5 Gambaran umum fotosintesis: kerja sama cahaya reaksi dan siklus Calvin. Dalam kloroplas, membran tilakoid (hijau) adalah tempat reaksi terang, sedangkan siklus Calvin terjadi di stroma (abu-abu). Reaksi terang menggunakan energi matahari untuk membuat ATP dan NADPH, yang masing-masing memasok energi kimia dan mengurangi daya, ke siklus Calvin. Siklus Calvin menggabungkan CO₂ ke dalam molekul organik, yang diubah menjadi gula. (Ingat bahwa gula paling sederhana memiliki rumus yang merupakan kelipatan dari CH₂O.)

B. Reaksi cahaya mengubah energi matahari menjadi energi kimia ATP dan NADPH

Eksitasi Klorofil oleh Cahaya

Apakah yang sebenarnya terjadi ketika klorofil dan pigmen lain mengabsorpsi cahaya? Warna yang bersesuaian dengan panjang gelombang yang diabsorpsi akan menghilang dari spektrum yang ditransmisikan dan direfleksikan, tetapi bukankah energi tidak bisa menghilang? Ketika sebuah molekul mengabsorpsi foton cahaya, salah satu dari elektron pada molekul tersebut naik pada orbit yang memiliki energi potensial yang lebih besar. Ketika elektron berada pada orbit normalnya, molekul pada pigmen tersebut dikatakan berada pada kondisi **ground state** (tingkat dasar). Absorpsi foton akan meningkatkan elektron pada orbit dengan energi yang lebih besar, dan molekul pigmen tersebut dikatakan berada pada kondisi **excited state** (tingkat eksitasi). Foton yang diabsorpsi oleh pigmen hanyalah foton yang memiliki energi yang besarnya sama tepat dengan perbedaan energi antara kondisi ground state dan excitation state; dan besarnya perbedaan energi ini tidak sama antara molekul yang satu dengan yang lainnya sehingga komponen tertentu hanya menyerap foton dengan panjang gelombang tertentu pula. Hal inilah yang menyebabkan mengapa tiap pigmen memiliki spektrum absorpsi yang unik.

Ketika absorpsi dari foton meningkatkan elektron dari ground state menuju excited state, elektron tersebut tidak akan tinggal lama pada kondisi ini (kondisi eksitasi merupakan kondisi yang tidak stabil). Pada umumnya, ketika pigmen mengabsorpsi cahaya, elektronnya yang tereksitasi akan segera kembali pada posisi ground state dengan melepaskan kelebihan energi sebagai panas. Pada saat elektron yang tereksitasi kembali pada ground state, foton dilepaskan (Figure 10.11).

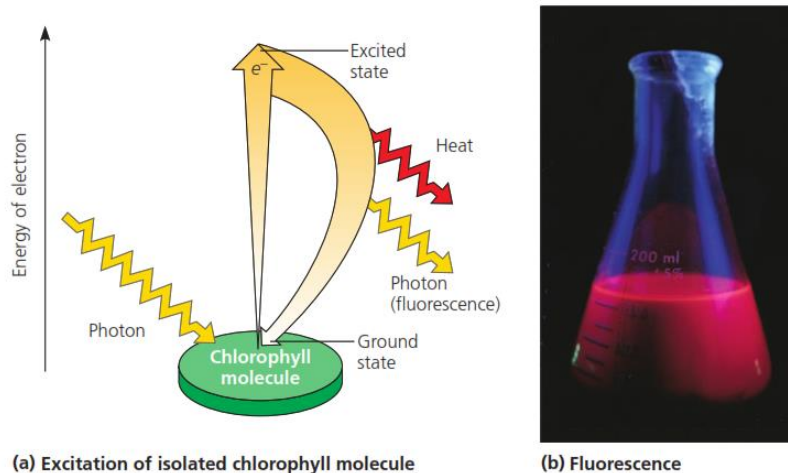


Figure 10.11 Eksitasi klorofil terisolasi oleh cahaya. (a) Penyerapan foton menyebabkan transisi molekul klorofil dari keadaan dasarnya ke keadaan tereksitasi. Foton meningkatkan elektron ke orbital di mana ia memiliki lebih banyak energi potensial. Jika molekul yang diterangi ada dalam isolasi, elektron tereksitasi segera turun kembali ke orbital keadaan dasar, dan energi berlebihnya dilepaskan sebagai panas dan fluoresensi (cahaya). (B) Larutan klorofil tereksitasi dengan sinar lampu ultraviolet dengan cahaya merah-oranye.

Fotosistem: Kompleks Pusat Reaksi yang Terkait dengan Kompleks Pemanenan Cahaya

Sebuah **fotosistem** tersusun atas komponen protein yang disebut reaction-centre complex (komponen pusat reaksi) yang dikelilingi oleh light-harvesting complexes (komponen-komponen penangkap cahaya) (Figure 10.12). Komponen pusat reaksi memiliki sepasang molekul klorofil a. Tiap-tiap komponen penangkap cahaya terdiri atas bermacam-macam molekul pigmen (bisa berupa klorofil a, klorofil b dan karotenoid) yang terikat oleh protein. Jumlah dan ragam dari molekul pigmen dapat meningkatkan kemampuan suatu fotosistem dalam menangkap cahaya melalui permukaan yang lebih luas dan dengan porsi spektrum yang lebih besar dari pada yang dapat dilakukan oleh satu macam molekul pigmen saja. Ketika molekul pigmen mengabsorpsi foton, energi ditransfer dari molekul pigmen menuju molekul-molekul pigmen di dalam komponen penangkap cahaya secara beruntun hingga energi melewati komponen pusat reaksi. Komponen pusat reaksi berisi sebuah molekul yang mampu menerima elektron dan menjadi tereduksi; ini disebut primary electron acceptor (penerima elektron primer). Sepasang molekul klorofil a yang terdapat didalam komponen pusat reaksi bersifat spesial karena lingkungan molekulernya (lokasinya dan molekul lain yang berasosiasi dengannya) memberikan kemampuan kepada sepasang molekul tersebut tidak hanya untuk menggunakan energi dari cahaya untuk meningkatkan salah satu elektronnya kepada energi level yang lebih tinggi, tetapi juga mampu mentransfer energi kepada molekul yang berbeda yaitu penerima elektron primer.

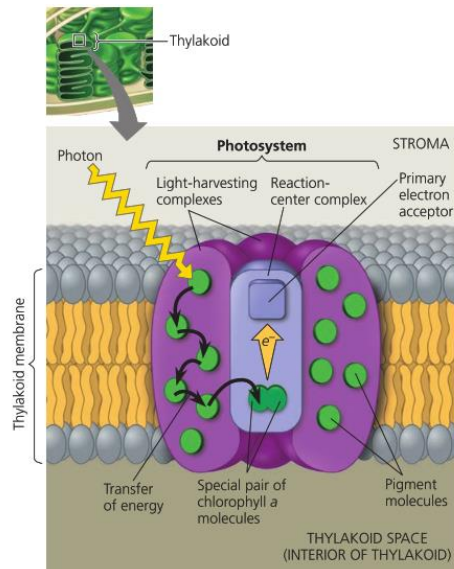


Figure 10.12 (a) Bagaimana fotosistem memanen cahaya. Ketika foton menabrak molekul pigmen di kompleks pemanen cahaya, energi diteruskan dari molekul ke molekul hingga mencapai kompleks pusat reaksi. Di sini, sebuah elektron tereksitasi dari pasangan khusus molekul klorofil a ditransfer ke akseptor elektron primer.

Transfer elektron oleh kekuatan cahaya matahari dari klorofil a menuju penangkap elektron primer didalam pusat reaksi merupakan langkah pertama reaksi cahaya/reaksi terang. Segera setelah elektron klorofil tereksitasi pada energi level yang lebih tinggi, penangkap elektron primer segera menangkap elektron tersebut.

Membran tilakoid dipenuhi oleh dua tipe fotosistem yang berkerja sama dalam reaksi terang pada fotosintesis. Fotosistem ini disebut fotosistem II (PS II) dan fotosistem I (PS I). Bagaimanakah kedua fotosistem tersebut bekerja bersama-sama menggunakan energi cahaya untuk menghasilkan ATP dan NADPH (dua produk utama dari reaksi terang)?

Aliran electron Linier

Cahaya mengendalikan sintesis ATP dan NADPH dengan cara memberikan energi pada kedua fotosistem yang tertanam pada membran tilakoid kloroplas. Kunci dari transformasi energi ini adalah aliran elektron melewati fotosistem dan komponen molekul lain yang dibentuk pada membran tilakoid. Aliran ini adalah aliran linier (linear electron flow), dan terjadi selama reaksi terang fotosintesis, seperti ditunjukkan oleh Figure 10.14.

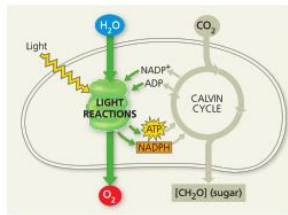
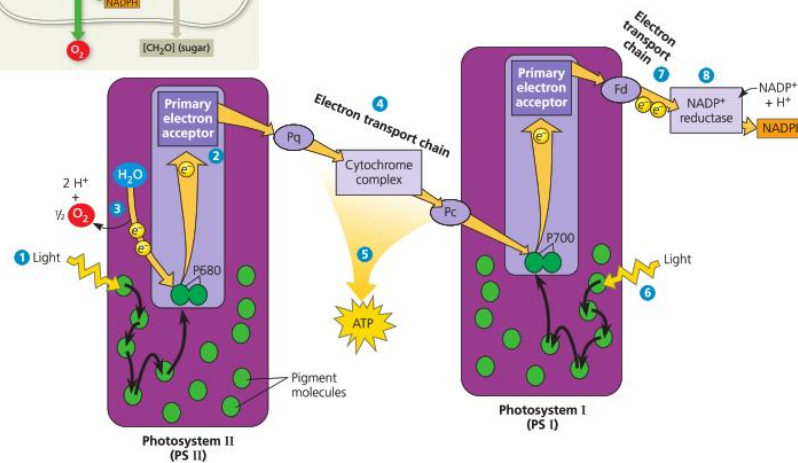


Figure 10.14 How linear electron flow during the light reactions generates ATP and NADPH. The gold arrows trace the flow of light-driven electrons from water to NADPH. The black arrows trace the transfer of energy from pigment molecule to pigment molecule.

Figure Walkthrough



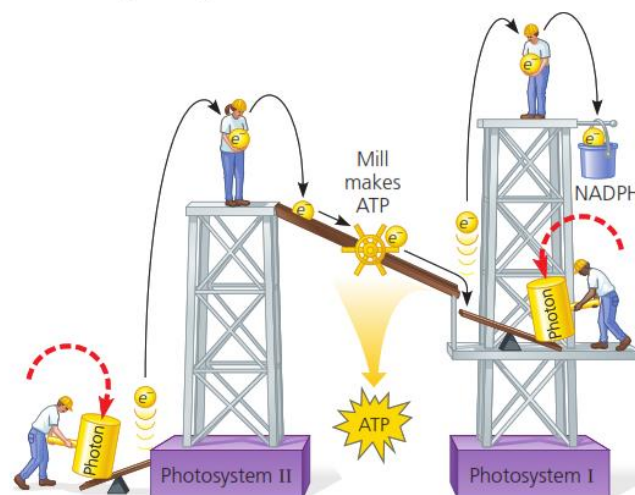
1. Foton cahaya menghantam molekul pigmen yang terletak di dalam komponen penangkap cahaya sehingga meningkatkan salah satu elektronnya menuju level energi yang lebih tinggi. Ketika elektron jatuh kembali pada kondisi ground state, satu elektron dari molekul pigmen yang terletak berdekatan secara simultan meningkat pada kondisi excited state. Proses ini berjalan terus menerus disertai dengan energi yang dipindahkan dari satu molekul ke molekul berikutnya hingga mencapai sepasang klorofil a P680 di PS II yang terletak di dalam komponen pusat reaksi. Proses tersebut mengeksitasi elektron dari sepasang klorofil pada tingkatan energi yang lebih tinggi.
2. Elektron ditransfer dari P680 yang tereksitasi menuju penerima elektron primer, menghasilkan $P680^+$
3. Suatu enzim mengkatalisa pemisahan molekul air menjadi dua elektron, dua ion hidrogen, dan sebuah atom oksigen. Elektron dari proses ini mensuplai $P680^+$ satu demi satu. Tiap satu elektron menggantikan elektron pada P680 yang ditransfer ke penerima elektron primer. Atom oksigen secara cepat bergabung dengan atom oksigen lain dari hasil dari pemisahan molekul air yang lain membentuk O_2 .
4. Tiap elektron yang tereksitasi melewati penerima elektron primer PS II menuju PS I berpindah melalui rangkaian transport elektron (TE). Rangkaian TE antara PS II dan PS I tersusun atas pembawa elektron plastoquinone (Pq), komponen sitokrom, dan sebuah protein yang disebut plastocyanin (Pc).
5. Jatuhnya kembali elektron pada energi level yang lebih rendah menyediakan energi dimana energi ini digunakan untuk sintesa ATP. Ketika elektron melewati komponen sitokrom, pemompaan proton membentuk gradien proton yang selanjutnya digunakan dalam chemiosmosis.
6. Sementara itu, energi cahaya ditransfer melalui pigmen pusat reaksi PS I, dan mengeksitasi pasangan elektron P700 pada molekul klorofil a yang terletak di komponen pusat reaksi. Elektron yang tereksitasi kemudian ditransfer menuju penerima elektron primer pada PS I, menghasilkan $P700^+$ yang kemudian bertindak

sebagai penerima elektron (termasuk menerima elektron yang berasal dari rangkaian TE pada PS II).

- Elektron tereksitasi melewati rangkaian redoks dari penerima elektron primer PS I menuju rangkaian TE kedua melalui protein ferredoksin (Fd) (rangkaian ini tidak menghasilkan gradien proton sehingga tidak menghasilkan ATP).
- Enzim NADP^+ reduktase mengkatalisa elektron yang ditransfer dari Fd menuju NADP^+ . Dalam melakukan reaksi ini diperlukan dua elektron untuk mereduksi NADP^+ menjadi NADPH. Molekul ini berada pada level energi yang lebih tinggi dari pada level energi molekul air; dan elektronnya lebih siap pakai untuk reaksi siklus Calvin dari pada elektron-elektron molekul air.

Reaksi terang menggunakan tenaga matahari untuk menghasilkan ATP dan NADPH yang menyediakan energi kimia dan kekuatan pereduksi untuk digunakan dalam siklus Calvin (suatu tahapan reaksi pensintesa karbohidrat). Perubahan energi yang terjadi pada elektron dalam menempuh aliran reaksi pada tahap reaksi terang secara mekanis ditunjukkan oleh analogi pada Figure 10.15.

▼ **Figure 10.15** A mechanical analogy for linear electron flow during the light reactions.



Aliran Electron Siklik

Pada kasus tertentu, elektron yang tereksitasi dapat menempuh jalur cyclic electron flow (aliran elektron bersiklus) yang menggunakan PS I (bukan PS II). Aliran elektron bersiklus memiliki langkah yang lebih pendek (Figure 10.16): elektron melakukan siklus dan kembali dari Fd menuju komponen sitokrom, kemudian menuju klorofil P700 di dalam komponen pusat reaksi PS I. Jalur ini tidak menghasilkan NADPH maupun oksigen tetapi menghasilkan ATP.

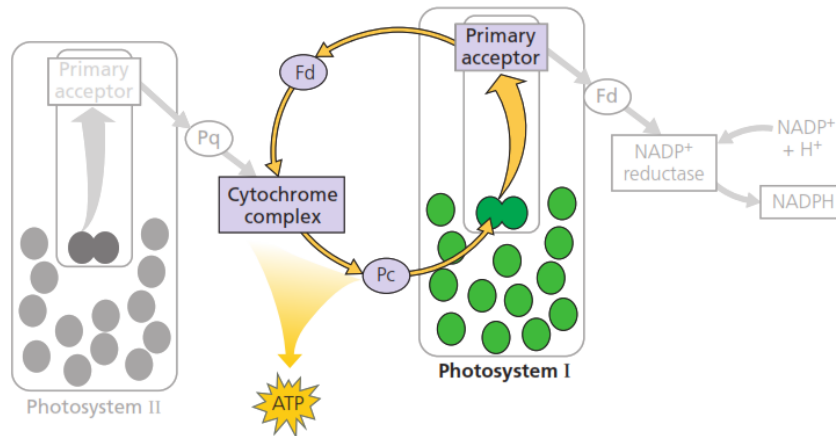
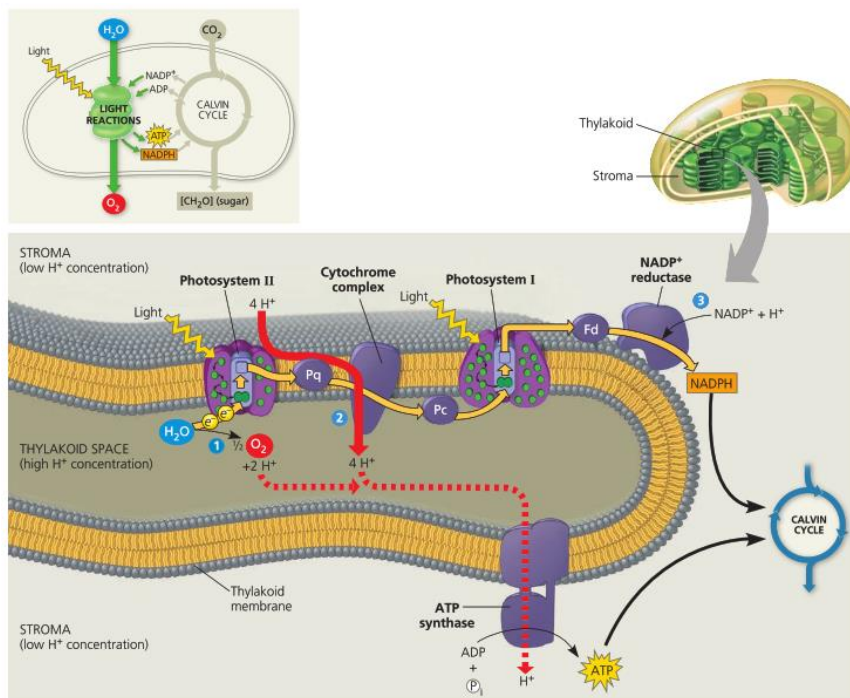


Figure 10.16 Aliran Elektron Siklik

Beberapa spesies bakteri yang berfotosintesis diketahui hanya memiliki PS I (contoh purple sulfur bacteria) sehingga aliran elektron bersiklus merupakan satu-satunya cara untuk menghasilkan ATP dalam proses fotosintesis. Aliran bersiklus ini juga dapat terjadi pada organisme fotosintetik yang memiliki ke dua PS (I dan II) misalnya cyanobacteria.

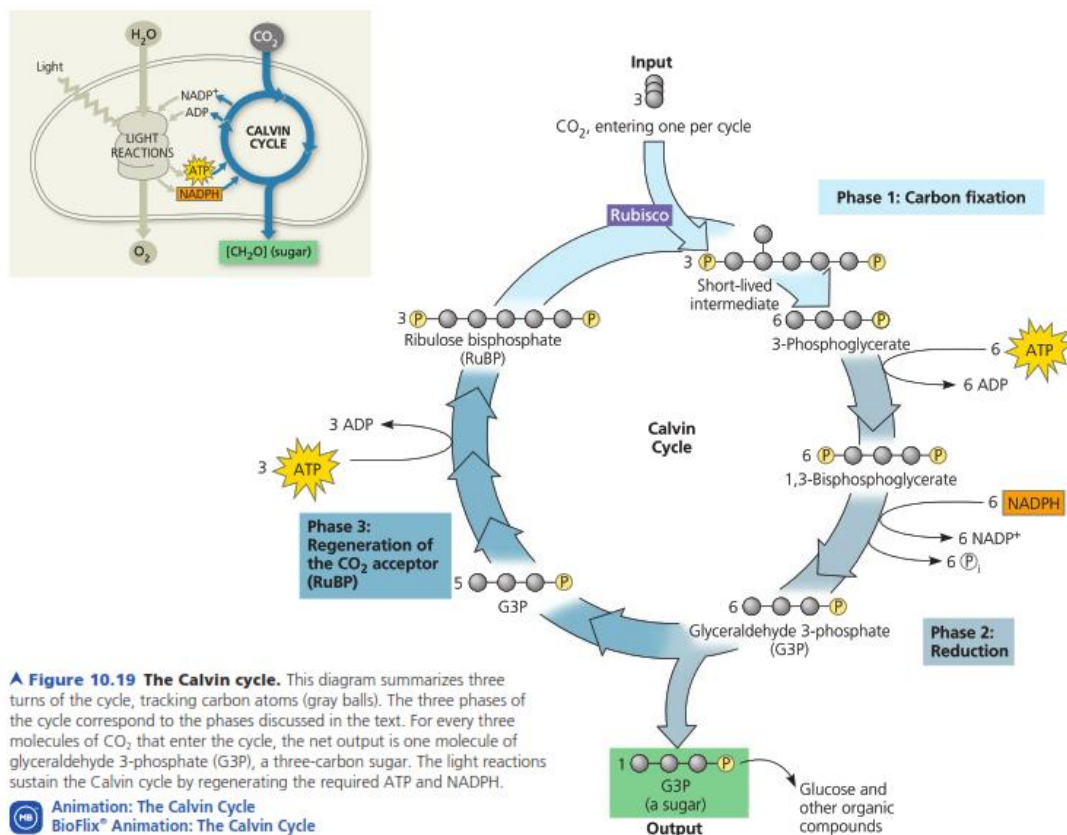
Figure 10.17 menyajikan model organisasi membran tilakoid



C. Siklus Calvin menggunakan ATP dan NADPH untuk mengubah CO₂ menjadi gula

Atom karbon memasuki siklus Calvin dalam bentuk CO₂ dan meninggalkannya dalam bentuk gula. Siklus Calvin menggunakan ATP sebagai sumber energi dan NADPH sebagai tenaga pereduksi yang mampu menambahkan elektron berenergi tinggi untuk membentuk molekul gula. Karbohidrat yang dihasilkan secara langsung oleh siklus Calvin bukanlah glukosa tetapi sebuah molekul gula berkarbon-tiga yang diberi nama glyceraldehyde-3-phosphate (G3P). Untuk mensintesa satu molekul G3P, siklus Calvin berlangsung sebanyak tiga kali (memproses tiga molekul CO₂). Siklus Calvin dapat dipisahkan menjadi tiga fase

(Figure 10.19) yaitu fiksasi karbon, reduksi, dan regenerasi substansi penerima molekul CO_2 .



Fase 1. Fiksasi karbon. Pada fase ini molekul CO_2 digabungkan dengan molekul berkarbon-lima ribulose bifosfat (RuBP). Enzim pengkatalisa pada reaksi pertama ini disebut RuBP karboksilase (rubisco). Produk yang dihasilkan oleh reaksi ini adalah molekul intermediate berkarbon-enam yang sangat labil sehingga secara cepat akan terpisah menjadi dua membentuk dua molekul 3-fosfoglicerat (untuk tiap-tiap satu molekul CO_2).

Fase 2. Reduksi. Tiap-tiap molekul 3-fosfoglicerat menerima tambahan gugus fosfat dari ATP dan membentuk 1,3-bisfosfoglicerat. Selanjutnya, sepasang elektron yang didonasikan oleh NADPH mereduksi molekul tersebut yang juga akan kehilangan gugus fosfatnya menjadi G3P. Pada setiap 3 molekul CO_2 akan dihasilkan 6 molekul G3P tetapi hanya satu molekul G3P yang dapat dihitung sebagai produk netto karbohidrat. Satu molekul tersebut keluar dari siklus dan digunakan oleh tumbuh-tumbuhan sedangkan 5 molekul yang lain didaur ulang untuk menghasilkan tiga molekul RuBP.

Fase 3. Regenerasi penerima molekul CO_2 (RuBP). Di dalam serangkaian reaksi yang kompleks, rangka karbon dari lima molekul G3P dirancang kembali dalam fase akhir siklus Calvin menjadi tiga molekul RuBP. Untuk mencapai tahap pembentukan RuBP, ATP digunakan sebagai sumber energi (3 molekul ATP). RuBP ini kemudian siap untuk menerima CO_2 lagi dan siklus berulang secara terus menerus.

Untuk menghasilkan satu molekul G3P, siklus Calvin membutuhkan sebanyak 9 ATP dan 6 NADPH (reaksi terang menghasilkan ATP dan NADPH). Molekul G3P yang keluar dari siklus Calvin menjadi materi awal dalam sintesis materi organik melalui jalur metabolisme termasuk sintesis glukosa dan karbohidrat lainnya.

D. Mekanisme alternatif fiksasi karbon telah berkembang di iklim panas dan gersang

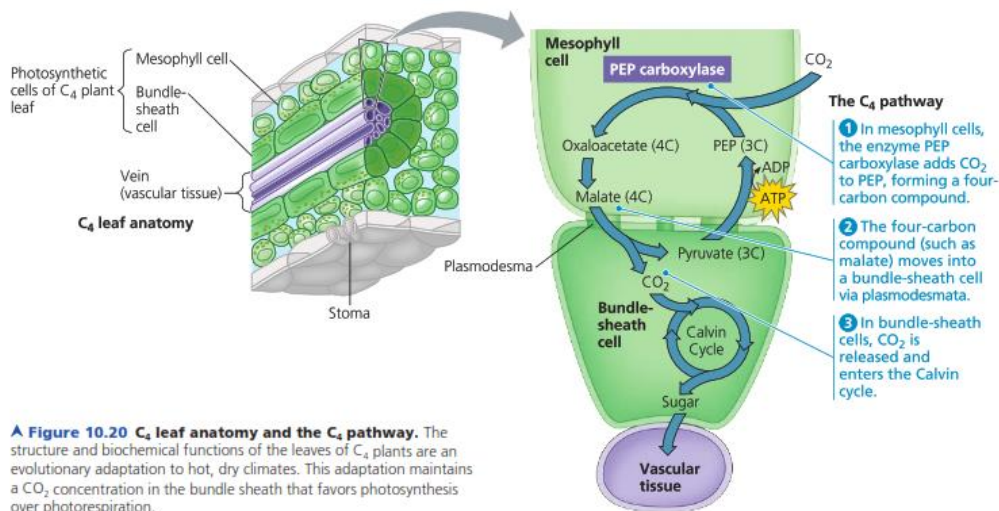
Fotorespirasi

Pada sebagian besar tumbuh-tumbuhan, fiksasi awal dari karbon terjadi melalui rubisco. Tumbuh-tumbuhan yang melakukan proses fiksasi seperti ini disebut sebagai tumbuh-tumbuhan C3 (C3 plants) karena produk organik pertama yang dihasilkan oleh fiksasi karbon adalah molekul berkarbon-tiga 3-fosfoglisarat. Contoh tumbuhan C3 adalah padi, gandum, dan kedelai. Pada saat cuaca panas dan kering, sebagian stomata tumbuhan C3 tertutup dan tumbuhan menghasilkan gula lebih sedikit karena menurunnya masukan CO₂ (berpengaruh terhadap G3P yang dihasilkan oleh siklus Calvin). Pada kondisi seperti ini rubisco dapat mengikat O₂ sebagai ganti CO₂. Pada kondisi menurunnya jumlah CO₂ pada ruang udara didalam daun, rubisco akan mengikat O₂ dalam siklus Calvin. Molekul yang dihasilkan kemudian akan terpisah (molekul berkarbon-tiga dan molekul berkarbon-dua) dan molekul berkarbon dua meninggalkan kloroplas. Molekul ini selanjutnya akan dirombak oleh peroksisom dan mitokondria sehingga menghasilkan CO₂. Proses tersebut dikenal sebagai fotorespirasi karena terjadi pada saat ada cahaya (foto/light) dan mengkonsumsi O₂ serta menghasilkan CO₂ (respiration). Namun demikian, tidak seperti respirasi sel yang normal, fotorespirasi tidak menghasilkan ATP tetapi mengkonsumsi ATP. Tidak pula seperti fotosintesis, fotorespirasi tidak menghasilkan gula tetapi menurunkan output fotosintesis dengan mengambil materi organik dari siklus Calvin dan melepaskan CO₂ yang seharusnya difiksasi.

Tumbuhan C4

Disebut tumbuhan C4 karena tumbuhan ini mengawali siklus Calvin dengan model alternatif fiksasi karbon yang membentuk sebuah molekul berkarbon-empat sebagai produk pertamanya. Terdapat ribuan species tumbuhan dan paling sedikit 19 famili yang menggunakan jalur fotosintesis C4. Diantara tumbuhan yang penting dalam pertanian adalah tebu dan jagung, serta beberapa famili rumput-rumputan.

Anatomi daun tumbuhan C4 yang unik berkorelasi dengan mekanisme fotosintesis C4 (Figure 10.20). Dalam tumbuhan C4, terdapat dua tipe sel fotosintetik yaitu bundle-sheath cells dan mesophyll cells. Bundle sheath cells tersusun dalam lapisan yang padat di sekeliling jaringan vaskuler (vein) pada daun. Diantara bundle sheath dan permukaan daun terdapat sel-sel mesofil. Siklus Calvin terjadi pada kloroplas dalam bundle-sheath cells tetapi didahului dengan penggabungan CO₂ dengan materi organik dalam sel-sel mesofil.



1. Langkah pertama jalur C₄ dilakukan oleh enzim yang hanya terdapat didalam sel mesofil, disebut PEP karboxilase. Enzim ini menambahkan CO₂ pada molekul fosfoenolpiruvat (PEP) sehingga membentuk molekul berkarbon-empat oksaloasetat. PEP karboxilase memiliki afinitas terhadap CO₂ yang lebih tinggi dibandingkan dengan O₂, dan tidak memiliki afinitas terhadap O₂. Dengan demikian, PEP karboxilase mampu memfiksasi karbon secara lebih efisien ketika cuaca panas dan kering serta sebagian stomata tertutup yang menyebabkan konsentrasi CO₂ didalam daun menurun.
 2. Sesudah CO₂ difiksasi oleh tumbuhan C₄, sel mesofil mengeksport produk tersebut (molekul berkarbon-empat) menuju bundle-sheath cells melalui plasmodesmata
 3. Di dalam bundle-sheath cells, molekul berkarbon-empat melepaskan CO₂ yang selanjutnya diasimilasikan lagi dalam materi organik oleh rubisco dan siklus Calvin. Selain melepaskan CO₂, reaksi yang sama juga menghasilkan piruvat yang kemudian dikirim kembali menuju sel mesofil. Dalam sel mesofil ATP digunakan untuk mengubah piruvat menjadi PEP yang menyebabkan siklus reaksi berlanjut. Untuk menghasilkan ATP ini, bundle-sheath cells melakukan cyclic electron flow (aliran elektron bersiklus) (lihat Figure 10.15). Bundle-sheath cells memiliki PS I dan tidak memiliki PS II, sehingga aliran elektron bersiklus menjadi satu-satunya penghasil ATP.
- Sel-sel mesofil dari tumbuhan C₄ memompakan CO₂ menuju bundle-sheath, menjaga konsentrasi CO₂ dalam bundle-sheath cells agar tetap tinggi untuk diikat oleh rubisco sehingga pengikatan O₂ oleh rubisco bisa dihindari. Dengan cara ini tumbuhan C₄ dapat meminimalkan fotorespirasi dan mampu meningkatkan produksi gulanya. Adaptasi semacam ini sangat menguntungkan tumbuhan yang hidup di daerah yang panas dengan intensitas cahaya yang tinggi, dimana stomata sebagian menutup pada siang hari.

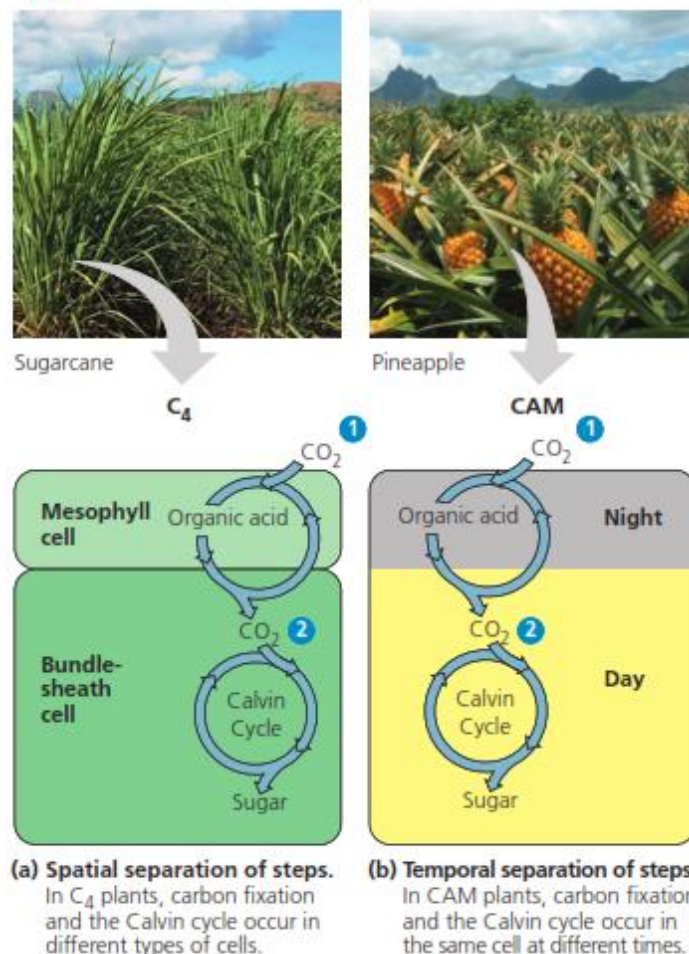
Tumbuhan CAM

Adaptasi fotosintesis yang kedua terhadap kondisi lingkungan yang kering sebagai contohnya dapat dilihat pada tumbuhan succulent (tumbuhan penyimpan air), kaktus, dan tumbuhan nanas. Tumbuh-tumbuhan ini membuka stomatanya pada malam hari dan menutupnya pada siang hari. Penutupan stomata pada siang hari membantu tumbuhan

gurun menjaga persediaan air, tetapi hal ini juga menghalangi CO₂ memasuki daun. Di malam hari pada saat stomata terbuka, tumbuhan mengambil CO₂ dan menggabungkannya dalam berbagai bentuk asam organik. Model fiksasi karbon seperti ini disebut crassulacean acid metabolism (CAM) (pertama kali ditemukan pada tumbuhan Crassulaceae yaitu kelompok tumbuhan succulent). Sel-sel mesofil tumbuhan CAM menyimpan asam organik yang dibuat pada malam hari di dalam vakuolanya hingga pagi hari pada saat stomata menutup. Selama siang hari ketika reaksi terang mensuplai ATP dan NADPH untuk siklus Calvin, CO₂ dilepaskan dari asam organik yang dibuat pada malam hari dan digabungkan menjadi gula di dalam kloroplas.

Jalur CAM nampak serupa dengan jalur C₄ dalam hal penggabungan CO₂ dengan molekul organik intermediate terjadi terlebih dahulu sebelum masuk siklus Calvin. Perbedaannya adalah bahwa pada tumbuhan C₄ langkah awal fiksasi karbon terpisah secara struktural dari siklus Calvin (pada bundle-sheath cells dan mesophyll cells) sedangkan pada tumbuhan CAM kedua tahapan terjadi dalam waktu yang berbeda tetapi dalam sel yang sama (tumbuhan CAM, C₄, dan C₃ pada akhirnya semuanya akan melakukan siklus Calvin untuk membuat gula dari CO₂) (Figure 10.21).

Y Figure 10.21 C₄ and CAM photosynthesis compared. The C₄ and CAM pathways are two evolutionary solutions to the problem of maintaining photosynthesis with stomata partially or completely closed on hot, dry days. Both adaptations are characterized by **1** preliminary incorporation of CO₂ into organic acids, followed by **2** transfer of CO₂ to the Calvin cycle.



RINGKASAN

- ✓ Organisme autotof eukariot melakukan fotosintesis dalam kloroplas yaitu organel yang memiliki tilakoid. Tilakoid tersusun membentuk grana.
- ✓ Reaksi terang dalam grana memisahkan air dan melepaskan oksigen, menghasilkan ATP dan membentuk NADPH. Siklus Calvin di dalam stroma membentuk gula dari CO₂ menggunakan ATP untuk energi dan NADPH sebagai substansi pereduksi
- ✓ Pigmen berubah dari ground state menuju excited state ketika foton mengakibatkan pindahnya satu elektron menuju ke orbit dengan energi yang lebih besar. Excited state tidak stabil sehingga elektron cenderung untuk kembali pada ground state. Hal ini mengakibatkan lepasnya panas dan/atau cahaya
- ✓ Siklus Calvin berlangsung di dalam stroma, menggunakan elektron dari NADPH dan energi dari ATP. Satu molekul G3P keluar dari siklus dalam setiap tiga siklus fiksasi CO₂ yang kemudian dikomersikan menjadi glukosa dan molekul organik lain
- ✓ Dalam kondisi udara yang kering dan panas, tumbuhan C₃ menutup stomatanya untuk menghemat air. Oksigen yang terbentuk dari reaksi cahaya menumpuk. Dalam fotorespirasi oksigen menggantikan CO₂ pada sisi aktif rubisco. Proses ini memakan bahan bakar organik dan melepaskan CO₂ tanpa menghasilkan ATP atau karbohidrat
- ✓ Tumbuhan C₄ meminimalkan fotorespirasi dengan menggabungkan CO₂ kedalam komponen berkarbon-empat dalam sel mesofil. Komponen ini kemudian dipindahkan menuju sel bundle-sheath dimana CO₂
- ✓ akan digunakan dalam siklus Calvin
- ✓ Tumbuhan CAM membuka stomatanya pada malam hari, menggabungkan CO₂ dengan asam organik yang disimpan di dalam sel mesofil. Pada siang hari stomata menutup, CO₂ dilepaskan dari asam organik untuk digunakan dalam siklus Calvin

Daftar Pustaka

Alberts, B. (2015). *Molecular Biology of The Cell* (Sixth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.

Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P., (2014). *Essential Cell Biology* (Fourth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.

Biggs, A., Hagins, W. C., Holliday, W. G., Kapicka, C. L., Lundgren, L., MacKenzie, A. H., Rogers, W. D., Sewer, M. B., & Zike, D. (2008). *Biology*. The McGraw-Hill Companies, Inc.

Cooper, G. M., & Hausman, R. E. (2007). *The Cell: A Molecular Approach* (4th ed). ASM Press ; Sinauer Associates.

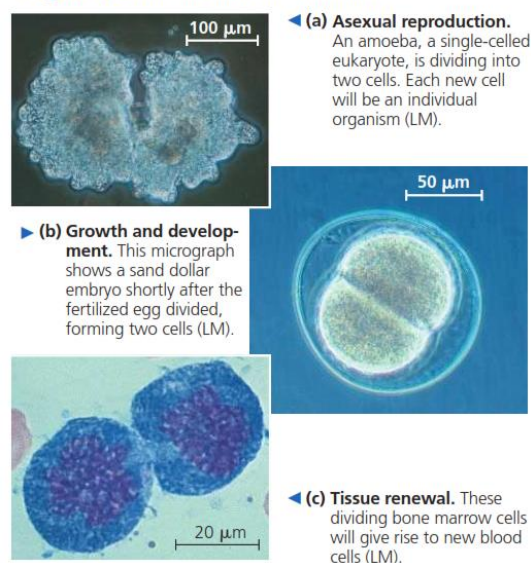
Mason, K. A., Losos, J. B., Singer, S. R., & Raven, P. H. (2017). *Biology* (Eleventh edition). McGraw-Hill Education.

Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., Jackson, R. B., & Campbell, N. A. (2020). *Campbell Biology* (12th ed.). Pearson.

V. SIKLUS SEL

Kemampuan organisme bereproduksi merupakan satu karakter yang membedakan hidup dari tak-hidup. Kapasitas unik ini seperti juga seluruh fungsi biologi memiliki basis sel. Keberlangsungan kehidupan didasarkan pada reproduksi sel atau pembelahan sel. Pembelahan sel berperan penting dalam hidup organisme. Organisme uniseluler seperti Amoebae membelah dan menduplikasi anakan karena pembelahan sel organisme uniseluler menghasilkan keseluruhan organisme. Pembelahan sel dalam skala besar dapat si (zigot). Setelah organisme tumbuh, pembelahan sel melanjutkan fungsi memperbarui dan menghasilkan anak pada organisme multiseluler. Pembelahan sel juga memungkinkan organisme yang bereproduksi seksual untuk dapat berkembang dari sel tunggal yang difertilisaemperbaiki, menggantikan sel yang mati. Proses pembelahan sel merupakan bagian integral dari siklus sel.

▼ **Figure 12.2 The functions of cell division.**



Setelah menyelesaikan bab ini, mahasiswa diharapkan memiliki kemampuan untuk:

1. mendeskripsikan fase siklus sel
2. mendeskripsikan karakteristik fase-fase dalam mitosis
3. membandingkan sitokenesis pada tumbuhan dan hewan
4. menerangkan proses binary fission pada bacteria
5. menerangkan tiga faktor eksternal pengendali pembelahan sel

A. Cell division results in genetically identical daughter cells

Pembelahan sel melibatkan distribusi DNA yang identik ke dalam ke dua sel anakan (pembelahan sel yang menghasilkan sel gamet tidak identik secara genetik). Yang mengagumkan dari pembelahan sel adalah konsistensinya, dimana DNA diturunkan dari sel induk ke sel anak sepanjang generasi. Sel yang membelah menduplikasi DNANYa dan memisahkan kedua salinan DNA tersebut pada dua kutub sel yang terpisah dan selanjutnya akan menjadi dua sel anakan.

B. Cellular Organization of the Genetic Material

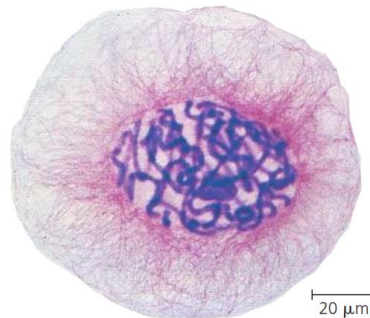
Genom prokariot pada umumnya berupa molekul DNA tunggal sedangkan genom eukariot pada umumnya tersusun atas sejumlah tertentu molekul DNA. Panjang keseluruhan DNA sel eukariot sangatlah mengagumkan. Sel manusia sebagai contohnya memiliki DNA

sepanjang 2 meter (250,000 kali lipat diameter sel) dan sebelum sel membelah untuk membentuk sel anak identik, keseluruhan DNA tersebut haruslah diduplikasi dan kedua duplikat tersebut selanjutnya dipisahkan sehingga tiap-tiap sel anak memiliki genom yang lengkap.

Replikasi dan distribusi dari sebegitu banyak DNA dapat dikendalikan karena molekul DNA terkemas dalam kromosom (Figure 12.3). Setiap spesies eukariot memiliki jumlah kromosom tertentu di dalam nukleusnya. Sebagai contoh sel somatik manusia memiliki 46 kromosom yang tersusun atas 23 pasang, setiap pasang diwarisi dari ayah atau ibu. Sel reproduktif (gamet) yaitu sel telur dan sel sperma, memiliki separoh jumlah kromosom yang dimiliki sel somatik (satu set terdiri dari 23 pada manusia). Jumlah kromosom sel somatik bervariasi diantara spesies misalnya 18 pada tumbuhan kubis, 56 pada gajah, dan 148 pada salah satu spesies alga.

Kromosom sel eukariot terbuat dari kromatin, yaitu komponen DNA yang berasosiasi dengan molekul protein. Setiap kromosom terdiri atas molekul DNA linier yang sangat panjang dan membawa beberapa ratus hingga beberapa ribu gen (unit yang membawa sifat yang diturunkan).

▼ **Figure 12.3 Eukaryotic chromosomes.** Chromosomes (stained purple) are visible within the nucleus of this cell from an African blood lily. The thinner red threads in the surrounding cytoplasm are the cytoskeleton. The cell is preparing to divide (LM).

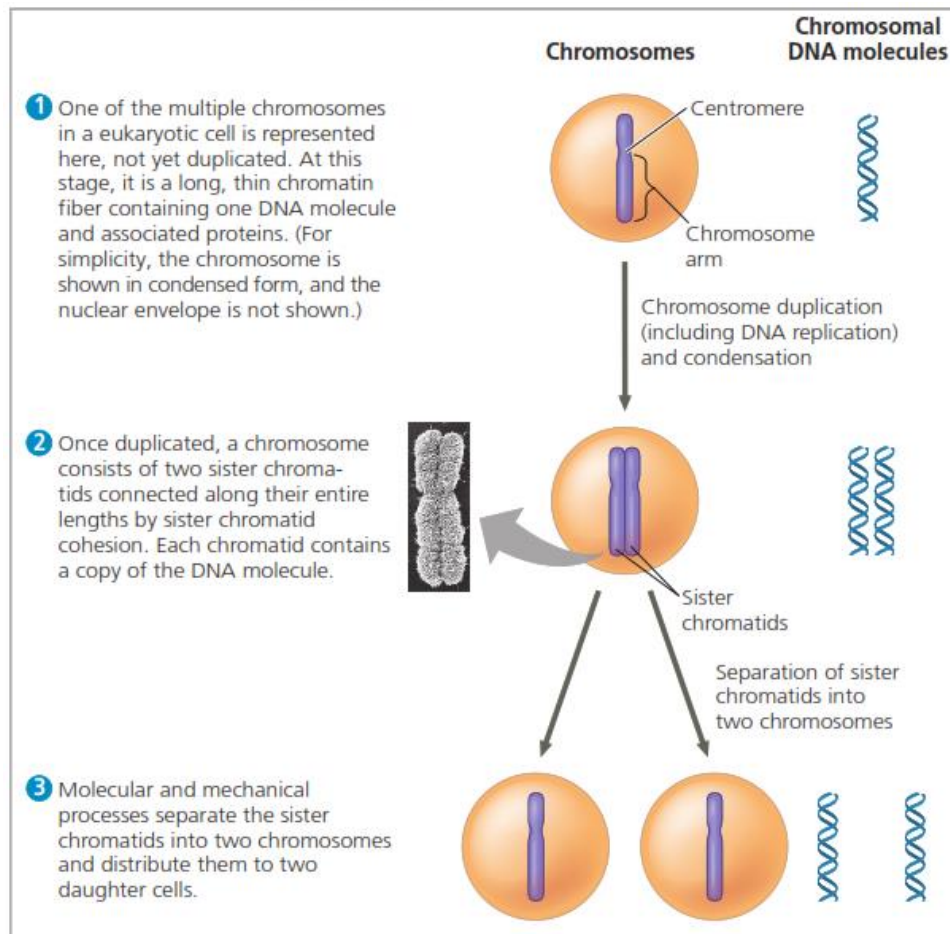
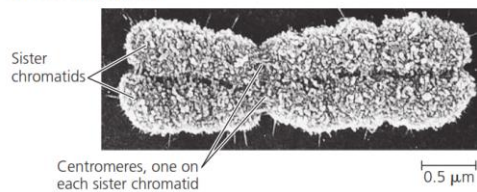


C. Distribution of Chromosomes During Eukaryotic Cell Division

Pada saat sel tidak membelah, atau sel dalam keadaan menduplikasi DNANYa untuk mempersiapkan pembelahan sel, setiap kromosom di dalam sel tersebut berbentuk serat kromatin yang panjang dan tipis. Sesudah terjadi duplikasi DNA, kromosom memadat. Tiap serabut kromatin menjadi sangat padat, melilit dan melipat menjadikan kromosom yang berbentuk lebih pendek dan tebal sehingga dapat diamati di bawah mikroskop cahaya.

Setiap kromosom yang terduplikasi memiliki dua sister chromatids. Ke dua kromatid tersebut (masing-masing mengandung molekul DNA yang identik) pada awalnya saling menempel karena adanya protein cohesins (penempelan ini dikenal sebagai sister chromatid cohesion). Dalam bentuknya yang padat, kromosom yang terduplikasi memiliki sentromer, yaitu suatu area khusus dimana ke dua kromatid melekat. Bagian lain dari kromatid diluar sentromer disebut lengan kromatid. Pada tahap pembelahan sel selanjutnya, ke dua sister chromatid terpisah dan bergerak menuju nukleus baru yang terbentuk di tiap-tiap ujung sel. Ketika sister chromatid terpisah, sister kromatid tersebut dianggap sebagai kromosom sehingga tiap nukleus baru memiliki koleksi kromosom yang identik dengan sel induk (Figure 12.4). Mitosis yaitu pembelahan nukleus yang pada umumnya disertai dengan sitokinesis, pembelahan sitoplasma. Sel yang semula satu menjadi dua sel yang memiliki genetik yang sama dengan sel induk.

▼ **Figure 12.4** A highly condensed, duplicated human chromosome. (SEM)



Apa yang terjadi dengan jumlah kromosom pada siklus hidup manusia dari generasi ke generasi? Manusia mewarisi 46 kromosom, 23 dari ayah dan 23 lagi dari ibu. Kedua set kromosom tersebut (masing-masing 23) bergabung di dalam nukleus sebuah sel ketika sel sperma bersatu dengan sel telur membentuk sel telur yang terfertilisasi atau zigot. Mitosis dan sitokinesis akan menghasilkan 200 miliar sel somatik yang menyusun tubuh manusia, dan proses yang sama berlanjut untuk menghasilkan sel-sel baru menggantikan sel-sel yang mati atau rusak. Manusia juga menghasilkan sel gamet yaitu sel sperma dan sel telur yang memiliki gen bervariasi melalui pembelahan meiosis. Meiosis menghasilkan sel-sel anakan yang tidak identik dan hanya memiliki satu set kromosom (pada manusia 23), jadi hanya memiliki separuh jumlah kromosom sel induk. Meiosis hanya terjadi di dalam gonad (ovari dan testis). Pada setiap generasi manusia, meiosis mereduksi jumlah kromosom dari 46 (dua set kromosom) menjadi 23 (satu set). Fertilisasi menggabungkan ke dua gamet dan mengembalikan jumlah kromosom menjadi 46, dan mitosis menjaga jumlah tersebut dalam tiap nukleus sel somatik individu baru.

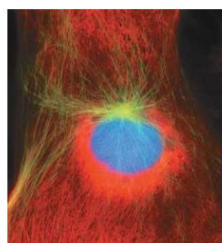
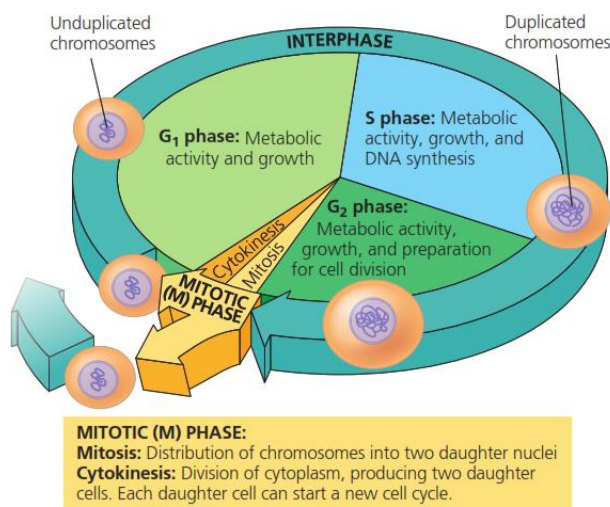
D. The mitotic phase alternates with interphase in the cell cycle Phases of the Cell cycle

Mitosis hanyalah merupakan bagian dari rangkaian siklus sel (Figure 12.5). Faktanya, fase mitotik (M), termasuk mitosis dan sitokinesis, pada umumnya merupakan bagian terpendek dari siklus sel. Pembelahan mitosis bergantian dengan bagian yang lebih panjang dari siklus sel yaitu interfase yang mencakup 90% dari siklus sel. Selama interfase, sel tumbuh dan membuat salinan kromosomnya sebagai persiapan untuk pembelahan sel. Interfase sendiri dapat dipisahkan menjadi tiga subfase yaitu fase G₁ (first gap), fase S (synthesis), dan fase G₂ (second gap). Selama tiga subfase ini, sel tumbuh dengan menghasilkan protein, organel sitoplasma seperti mitokondria dan retikulum endoplasma. Namun demikian, kromosom hanya diduplikasi selama fase S. Jadi, sel tumbuh (G₁), pertumbuhan tetap berlanjut dan sel menduplikasi kromosomnya (S), tumbuh lebih lanjut pada saat sel melengkapi persiapannya untuk pembelahan (G₂), dan membelah (M). Sel anakan yang terbentuk akan mengulang siklus tersebut.

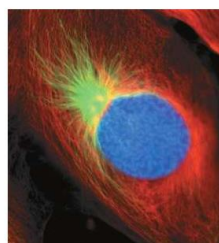
Sel tertentu manusia dapat membelah satu kali selama 24 jam. Dalam waktu ini fase M berlangsung kurang dari 1 jam, fase S sekitar jam (separoh dari siklus). Waktu yang tersisa dipergunakan oleh fase G₁ dan G₂. Fase G₂ biasanya membutuhkan waktu sekitar 4-6 jam sedangkan G₁ sekitar 5-6 jam. Fase G₁ sangat bervariasi panjangnya tergantung dari tipe sel.

Mitosis dapat dibedakan menjadi lima tingkatan yaitu profase, prometafase, metafase, anafase, dan telofase. Sitokinesis (overlap dengan fase akhir mitosis) melengkapi fase mitotik (M). Figure 12.6 memberikan deskripsi fase mitosis pada sel hewan.

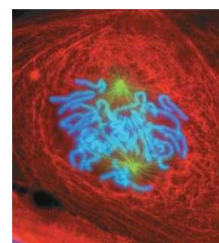
▼ **Figure 12.6 The cell cycle.** In a dividing cell, the mitotic (M) phase alternates with interphase, a growth period.



G₂ of Interphase



Prophase

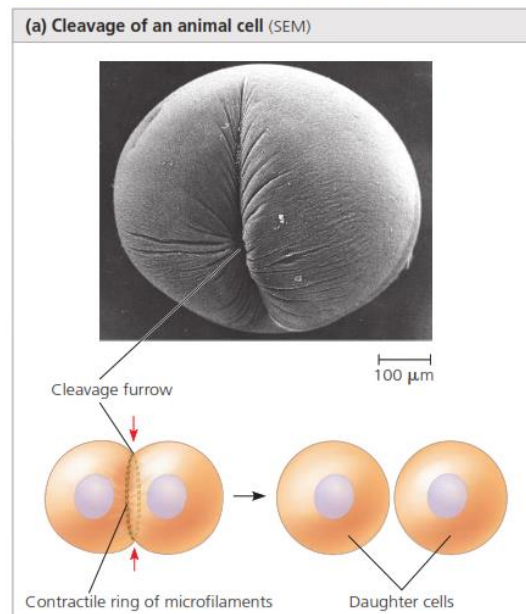


Prometaphase

Cytokinesis: A Closer Look

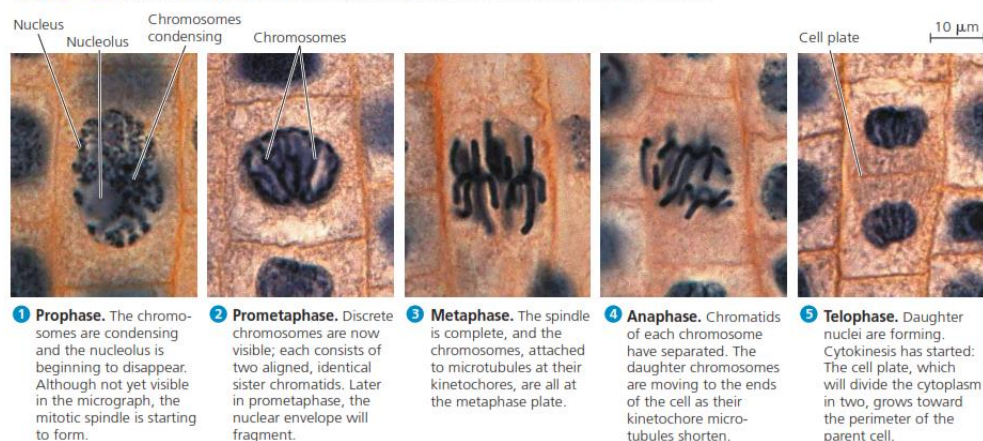
Pada sel hewan, sitokenesis terjadi dengan proses cleavage. Tanda pertama dari cleavage adalah terbentuknya cleavage furrow, suatu lekukan pada permukaan sel didekat lempeng metafase (Figure 12.9a). Di dalam sitoplasmanya, cleavage furrow membentuk cincing kontraktif yang tersusun atas microfilamen aktin yang berasosiasi dengan molekul protein miosin. Mikrofilamen aktin kemudian berinteraksi dengan molekul miosin menyebabkan cincin berkontraksi. Kontraksi dari cincin mikrofilamen mengakibatkan cleavage furrow menjadi bergerak lebih dalam sedemikian rupa sehingga sel terpisah menjadi dua, masing-masing dengan nukleus, sitosol, organel dan struktur subselular lain.

▼ Figure 12.10 Cytokinesis in animal and plant cells.



Sitokenesis pada sel tumbuhan (memiliki dinding sel) memiliki mekanisme yang berbeda. Sel tumbuhan tidak melakukan cleavage furrow. Selama telofase, vesikel yang berasal dari aparatus Golgi bergerak sepanjang mikrotubula menuju ke bagian tengah sel, dimana vesikel-vesikel ini bergabung membentuk cell plate (Figure 12.9b). Materi dinding sel yang dibawa oleh vesikel terkumpul di dalam cell plate sejalan dengan pertumbuhannya. Cell plate ini membesar hingga membrannya bergabung dengan membran plasma sepanjang tepi sel. Mekanisme ini menghasilkan dua sel anakan, masing-masing dengan membran plasma, sementara dinding sel baru terbentuk dari materi yang terdapat dalam cell plate diantara dua sel anakan. Figure menyajikan rangkaian gambar mikroskopik pembelahan sel tanaman.

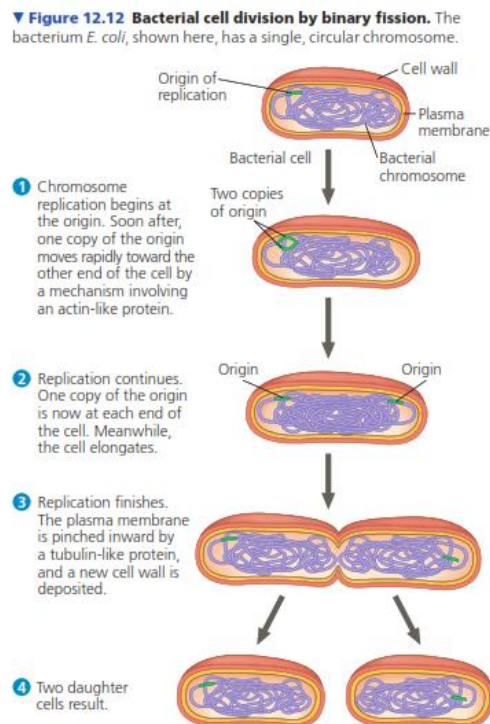
▼ Figure 12.11 Mitosis in a plant cell. These light micrographs show mitosis in cells of an onion root.



Binary Fission

Reproduksi aseksual dari sel tunggal eukariot seperti amoeba melibatkan mitosis dan terjadi dengan tipe pembelahan sel yang disebut binary fission. Organisme prokariot juga bereproduksi dengan cara binary fission. Pada bakteri sebagian besar gen terdapat pada kromosom tunggal yang terdiri atas molekul DNA sirkuler dan protein yang berasosiasi.

Pada bakteri *Escherichia coli*, proses pembelahan selnya diawali ketika DNA kromosom bakteri mulai melakukan replikasi pada tempat tertentu pada kromosom (disebut origin of replication) dan menghasilkan dua origin. Sejalan dengan replikasi kromosom, satu origin bergerak secara cepat menuju sisi yang berlawanan (Figure 12.11). Sementara kromosom melakukan replikasi, sel bakteri tumbuh memanjang. Ketika replikasi lengkap dan bakteri sudah mencapai ukuran dua kali lipat dari ukuran awalnya, membran plasmanya mulai tumbuh ke bagian dalam dan membagi induk bakteri menjadi dua sel anak, masing-masing mewarisi genom secara lengkap.



D. The eukariotic cell cycle is regulated by a molecular control system

Waktu dan laju pembelahan sel di bagian yang berlainan dari tumbuhan dan hewan merupakan faktor sangat penting dalam pertumbuhan normal, perkembangan, dan pemeliharaan. Frekuensi pembelahan sel bervariasi dengan tipe sel. Sebagai contohnya, sel kulit manusia sering kali membelah selama hidup sedangkan sel-sel liver memiliki kemampuan untuk membelah tetapi hanya menggunakannya jika dibutuhkan misalnya untuk memperbaiki/menyembuhkan luka. Beberapa sel yang terspesialisasi seperti sel saraf dan sel otot yang sudah terbentuk secara lengkap tidak membelah pada manusia dewasa. Perbedaan laju dan waktu pembelahan sel adalah sebagai akibat dari pengaturan pada level molekuler. Mekanisme dari pengaturan ini sangat menarik untuk dapat memahami siklus hidup normal dari sel dan untuk memahami bagaimana sel kanker mampu melepaskan diri dari pengaruh pengendalian pembelahan sel.

Stop and Go Signs: Internal and External Signals at the Check Points

Para ilmuwan sedang melakukan penelitian untuk memahami jalur yang menghubungkan signal internal sel dan eksternal sel. Salah satu contoh signal internal terjadi

pada fase M (disebut Check point fase M). Anafase (pemisahan sister chromatids) tidak akan terjadi sampai kromosom secara benar menempel pada benang spindel dan kromosom terletak pada posisi lempeng metafase (metaphase plate). Para ilmuwan telah mengetahui bahwa jika benang kinetochor tidak menempel pada benang spindel, sister chromatids akan tetap bersama sehingga hal ini menunda proses anafase. Hanya jika kinetochor dari semua kromosom menempel pada spindel maka protein pengatur menjadi aktif. Sesudah aktif, rangkaian reaksi enzimatik mengakibatkan sister chromatids terpisah. Mekanisme ini menjaga agar sel anak tidak memiliki ekstra kromosom atau kehilangan kromosom.

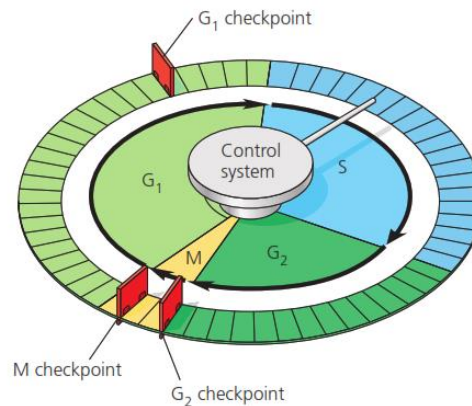
Studi tentang kultur sel hewan mengarahkan pada penemuan faktor-faktor eksternal baik kimiawi maupun fisik, yang mempengaruhi pembelahan sel. Sebagai contoh, sel-sel gagal melakukan pembelahan apabila tidak ada nutrisi esensial pada medium kultur yang ditempatinya. Walaupun ditumbuhkan pada kondisi yang sangat mendukung, sel-sel hewan tersebut tidak akan membelah tanpa adanya growth factor khusus yang ditambahkan pada medium. Growth factor adalah suatu protein yang dilepaskan oleh sel-sel tertentu yang menstimulasi sel-sel lain untuk membelah. Telah ditemukan lebih dari 50 macam growth factors. Tipe sel yang berbeda akan memberikan respon yang spesifik terhadap growth factor tertentu atau kombinasi dari growth factors. \

Sebagai contoh adalah platelet-derived growth factor (PDGF), yang dihasilkan oleh fragmen sel darah yang disebut platelet. Eksperimen yang disajikan pada Figure mendemonstrasikan bahwa PDGF dibutuhkan dalam pembelahan fibroblas dalam kultur. Fibroblas adalah salah satu tipe sel pada jaringan konektif. PDGF memiliki reseptor pada membran plasmanya. Pengikatan molekul PDGF dengan reseptor tersebut memacu sel untuk melalui fase G1 dan membelah. PDGF menstimulasi pembelahan fibroblas tidak hanya pada kondisi artifisial media kultur tetapi juga di dalam tubuh organisme. Ketika terjadi luka, platelet melepaskan PDGF ke sekelilingnya dan produksi fibroblas membantu menyembuhkan luka.

Efek eksternal secara fisik terhadap pembelahan sel juga terlihat pada densitydependent inhibition yaitu sebuah fenomena dimana sel yang sudah memenuhi suatu tempat berhenti membelah (Figure 12.19a). Sel yang dikultur pada umumnya membelah hingga membentuk lapisan tunggal pada bagian dalam dari container media kultur dan kemudian berhenti membelah. Jika sebagian sel diambil dari media tersebut, sel yang berada di tepi ruang kosong tersebut mulai membelah secara terus menerus hingga ruang kosong tersebut terisi sel-sel. Studi menunjukkan bahwa pengikatan protein pada permukaan sel dengan kounterpartnya melepaskan suatu growth-inhibiting signal yang mencegah sel-sel untuk membelah, walaupun terdapat growth factors.

Sebagian besar sel-sel hewan juga menunjukkan adanya anchorage dependence (lihat Figure 12.19a). Agar bisa membelah sel harus menempel pada substrat, seperti menempel pada media kultur atau menempel pada matiks ekstraseluler jaringan. Eksperimen menunjukkan bahwa seperti kepadatan sel, anchorage juga ditandai oleh sistem pengendali siklus sel melalui jalur yang melibatkan protein membran plasma yang dihubungkan oleh elemen sitoskeleton. Density-dependent inhibition dan anchorage dependence seperti pada media kultur juga berfungsi sama di dalam tubuh. Sel kanker menunjukkan tidak adanya pengendalian density-dependent inhibition maupun anchorage dependence (Figure 12.19b).

▼ Figure 12.15 Mechanical analogy for the cell cycle control system. In this diagram, the flat “stepping stones” around the perimeter represent sequential events. Like the control device of a washing machine, the cell cycle control system proceeds on its own, driven by a built-in clock. However, the system is subject to internal and external regulation at various checkpoints; three important checkpoints are shown (red).



Bagi banyak sel, pos pemeriksaan G1 tampaknya yang paling penting. Jika sebuah sel menerima sinyal lampu hijau pada titik tersebut, biasanya sel tersebut akan menyelesaikan fase G1, S, G2, dan M dan membelah. Jika tidak menerima sinyal lanjutkan pada saat itu, ia dapat keluar dari siklus, beralih ke keadaan tidak terbagi yang disebut fase G0 (Gambar 12.17a). Kebanyakan sel tubuh manusia sebenarnya berada dalam fase G0. Seperti disebutkan sebelumnya, sel saraf dewasa dan sel otot tidak pernah membelah. Sel lain, seperti sel hati, dapat "dipanggil kembali" dari fase G0 ke siklus sel melalui isyarat eksternal, seperti faktor pertumbuhan yang dilepaskan selama cedera. Ahli biologi saat ini sedang mengerjakan jalur yang menghubungkan sinyal yang berasal dari dalam dan luar sel dengan respons oleh kinase yang bergantung pada siklin dan protein lainnya. Contoh sinyal internal terjadi di pos pemeriksaan penting ketiga, pos pemeriksaan M (Gambar 12.17b). Anafase, pemisahan kromatid saudara, tidak dimulai sampai semua kromosom terpasang dengan benar ke poros di pelat metafase. Para peneliti telah mempelajari bahwa selama somekinetochores tidak terikat pada mikrotubulus spindel, sisterchromatid tetap bersama, menunda anafase.

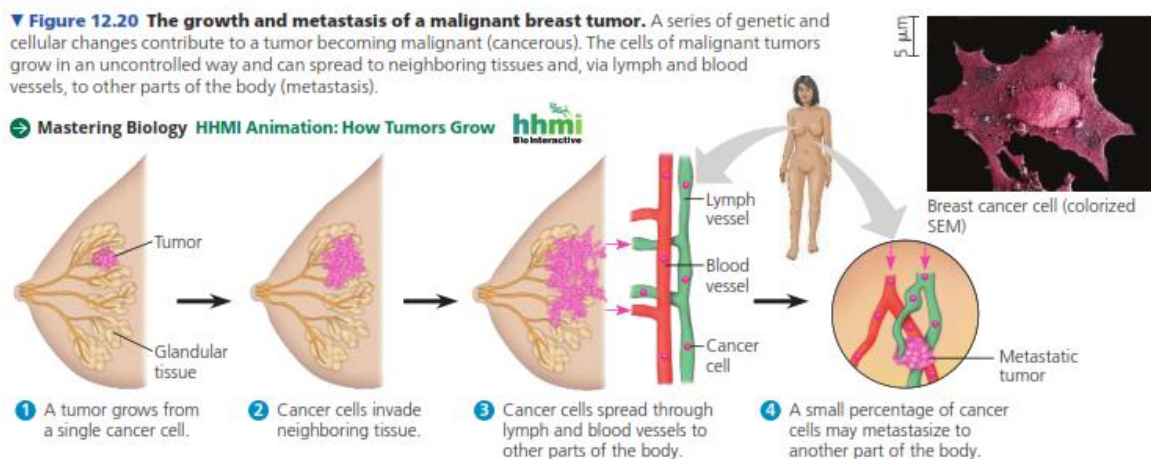
Loss of Cell Cycle Controls in Cancer cells

Sel kanker tidak terpengaruh oleh signal yang mengatur siklus sel. Sel-sel ini membelah secara ekseif dan menginvasi jaringan lainnya. Sel kanker juga tidak berhenti membelah walaupun growth factor tidak tersedia. Hipotesis logisnya adalah bahwa selsel kanker tidak membutuhkan growth factors dalam medium kulturnya untuk tumbuh dan membelah. Sel-sel kanker barangkali mampu membentuk growth factors-nya sendiri, atau sel-sel kanker mungkin memiliki abnormalitas dalam jalur signal yang menghubungkannya dengan sistem pengendali siklus sel. Kemungkinan lain adalah adanya sistem pengendali pembelahan sel yang tidak normal.

Terdapat beberapa perbedaan lagi antara sel normal dan sel kanker yang merefleksikan kekacauan dalam siklus selnya. Jika dan pada saat sel kanker berhenti membelah, sel kanker melakukannya secara random dalam siklus sel (normal sel pada titik-titik tertentu). Sel kanker akan membelah secara indefinitif jika diberi suplai nutrisi. Sebagai contohnya adalah sel yang telah bereproduksi dalam kultur sejak tahun Sel-sel tadi dinamai sel HeLa karena berasal dari tumor yang diangkat dari seorang wanita bernama Henrietta Lacks. Sebaliknya, hampir semua sel normal mamalia tumbuh dalam kultur dan membelah sebanyak 20 hingga 50 kali sebelum akhirnya berhenti membelah, tua, dan mati.

Tingkah laku abnormal dari sel kanker dapat memberikan dampak yang buruk di dalam tubuh. Persoalannya berawal ketika sel tunggal dalam suatu jaringan mengalami transformasi yaitu sebuah proses yang mengubah sel normal menjadi sel kanker. Sistem imun tubuh pada umumnya mengenali sel yang tertransformasi kemudian menghancurkannya. Namun dalam hal ini, sel terlepas dari penghancuran oleh sistem imun. Sel ini kemudian memperbanyak diri dan membentuk tumor, suatu masa dari sel abnormal di dalam jaringan yang normal. Jika sel-sel yang abnormal ini tetap berada pada tempatnya maka gumpalan ini disebut benign tumor. Sebagian besar benign tumor tidak menyebabkan masalah serius dan dapat diangkat secara menyeluruh melalui pembedahan. Sebaliknya, malignant tumor menjadi invasif sehingga mampu mengganggu fungsi organ. Individu yang memiliki malignant tumor sering dikatakan memiliki kanker.

Sel-sel malignant tumor adalah abnormal dalam beberapa hal selain perbanyakannya yang eksekif. Sel-sel ini dapat memiliki jumlah kromosom yang tidak umum (apakah hal ini merupakan penyebab atau akibat masih merupakan topik yang diperdebatkan hingga kini). Perubahan abnormal pada permukaan sel kanker menyebabkan sel ini kehilangan ikatan dengan sel-sel tetangganya dan dengan matriks ekstraseluler sehingga menyebabkan sel kanker berpindah/menyebar pada jaringan didekatnya. Sel kanker juga diduga mampu mensekresi molekul signal yang menyebabkan pembuluh darah tumbuh menuju tumor (tumor dapat memiliki pembuluh darah). Beberapa sel tumor dapat pula terlepas dan memasuki aliran darah dan aliran lymph dan melakukan perjalanan ke bagian tubuh lainnya. Di bagian baru ini sel dapat memperbanyak diri untuk membentuk tumor baru. Penyebaran sel-sel kanker pada lokasi yang jauh dari lokasi asalnya disebut metastasis.



Tumor yang terlokalisasi dapat diperlakukan dengan radiasi berenergi tinggi, yang mampu menghancurkan DNA sel kanker lebih banyak dari pada menghancurkan sel normal. Hal ini nampaknya karena sel kanker telah kehilangan kemampuannya untuk melakukan reparasi kerusakan. Untuk men-treatment tumor metastatic digunakan chemotherapy, dimana obat-obatan yang diberikan bersifat toksik terhadap sel-sel yang sedang aktif membelah. Treatment ini diberikan melalui sistem sirkulasi. Obat-obatan chemotherapy mengganggu tahap spesifik dari siklus sel.

RINGKASAN

Dalam persiapan untuk pembelahan sel, kromosom direplikasi sehingga tiap kromosom memiliki dua sister chromatids identik yang saling menempel pada kohesi sister chromatids. Pada saat kohesi sister chromatids terurai maka kromatid terpisah selama pembelahan sel, menjadi kromosom sel anak yang baru. Pembelahan sel eukariot terdiri atas mitosis (pembelahan inti) dan sitokinesis (pembelahan sitoplasma)

Sebelum dan sesudah membelah sel berada pada interfase, tetapi DNA direplikasi hanya selama fase S. Mitosis dan sitokinesis membentuk fase mitotik pada siklus sel. Mitosis umumnya diikuti oleh sitokinesis. Sitokinesis sel hewan berlangsung melalui cleavage, dan sel tanaman membentuk cell plate (lempeng sel) Selama binary fission oleh bakteria, kromosom bereplikasi dan dua kromosom anak terpisah.

Daftar Pustaka

Alberts, B. (2015). *Molecular Biology of The Cell* (Sixth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.

Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P., (2014). *Essential Cell Biology* (Fourth edition). Garland Science, Taylor and Francis Group.

Biggs, A., Hagins, W. C., Holliday, W. G., Kapicka, C. L., Lundgren, L., MacKenzie, A. H., Rogers, W. D., Sewer, M. B., & Zike, D. (2008). *Biology*. The McGraw-Hill Companies, Inc.

Cooper, G. M., & Hausman, R. E. (2007). *The Cell: A Molecular Approach* (4th ed). ASM Press ; Sinauer Associates.

Mason, K. A., Losos, J. B., Singer, S. R., & Raven, P. H. (2017). *Biology* (Eleventh edition). McGraw-Hill Education.

Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., Jackson, R. B., & Campbell, N. A. (2020). *Campbell Biology* (12th ed.). Pearson.