

## **BAB 5**

### **METABOLISME MIKROBA**

#### **A. SUMBER ENERGI DAN KARBON**

Sel-sel bakteri seperti halnya sel semua organisme hidup, umumnya melakukan aktivitas kehidupan. Untuk kelangsungan hidupnya semua sel membutuhkan suatu sumber energi. Walaupun sangat beraneka ragam jenis substansi yang berperan sebagai sumber energi bagi mikroorganisme, namun terdapat pola dasar metabolisme yang sangat sederhana yaitu terjadi perubahan dari satu bentuk energi yang kompleks menjadi bentuk energi yang lebih sederhana, sehingga dapat masuk ke dalam rangkaian metabolik. Sistem ini secara mendasar mirip dengan yang terdapat pada sel-sel mamalia dan tumbuhan, akan tetapi pengutamaan pada mekanisme-mekanisme dasar merupakan contoh diferensiasi yang unik pada dunia bakteri.

Bakteri dapat dibagi menjadi dua kelompok besar berdasarkan kebutuhan karbon mereka, yaitu bakteri autotrof (lithotropik) dan heterotropik (organotropik). Bakteri autotropik dapat memanfaatkan karbondioksida sebagai sumber tunggal karbon untuk disintesa menjadi kerangka-kerangka karbon berupa bahan organik melalui proses metabolisme. Mereka hanya membutuhkan air, garam-garam anorganik, dan karbondioksida untuk pertumbuhan. Sumber energinya berasal dari cahaya maupun hasil oksidasi dari satu atau lebih bahan anorganik.

Bakteri heterotrof tidak dapat menggunakan hanya karbondioksida sebagai sumber karbon, tetapi juga membutuhkannya dalam bentuk bahan organik seperti glukosa. Bagi organisme heterotropik, sejumlah unsur organik yang berperan sebagai sumber energi dapat juga digunakan untuk mensintesa unsur organik yang dibutuhkan oleh organisme itu sendiri. Semua bakteri yang menyebabkan penyakit pada manusia dan juga fungi dapat termasuk dalam kelompok ini.

## **B. METABOLISME PENGHASIL ENERGI**

Bakteri dapat merubah zat kimia dan energi radiasi kebentuk yang berguna untuk kehidupannya melalui proses respirasi, fermentasi, dan fotosintesis. Dalam respirasi, molekul oksigen adalah penerima elektron utama, sementara dalam fermentasi molekul bahan makanan biasanya pecah menjadi dua bagian, dimana yang satu kemudian dioksidasi oleh yang lainnya. Dalam fotosintesis, energi cahaya diubah menjadi energi kimia. Bagaimanapun, dalam semua jenis sel, dan tanpa menghiraukan mekanisme yang digunakan untuk mengekstrak energi, reaksi tersebut diiringi oleh pembentukan Adenosine Triphosphate (ATP). ATP adalah perantara yang umum (reaktan) baik dalam reaksi yang menghasilkan energi maupun reaksi-reaksi yang membutuhkan energi, dan pembentukannya memerlukan mekanisme dimana energi yang tersedia dapat disalurkan kedalam reaksi biosintesis dari sel yang memerlukan energi.

Aktivitas metabolime bakteri sangat tinggi, seperti diwujudkan dengan tingkat katabolisme dan pembelahan sel yang sangat tinggi. Evolusi panas sehubungan dengan proses ini jauh lebih besar daripada organisme lain. Karena panas yang dihasilkan selama metabolime tidak tersedia untuk aktifitasnya, bakteri secara umum lebih tidak efisien sebagai pengubah energi bebas daripada sebagai organisme yang tingkat metabolismenya lebih lambat.

## **C. BIOENERGETIKA**

### **Prinsip Termodinamika**

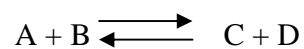
Secara mendasar, sel bakteri adalah sebuah sistem fisiokimia yang aktivitasnya terjadi sebagian besar oleh aliran energi kimia. Hukum termodinamika yang sama berkaitan dengan energi dan transformasinya juga terjadi dalam kehidupan. Konsep yang paling berguna disini adalah tentang energi bebas. Pengetahuan mengenai perubahan energi bebas ( $\Delta G$ ) dari suatu reaksi menunjukkan apakah sebuah reaksi mungkin terjadi secara spontan atukah harus dikendalikan oleh reaksi-reaksi lainnya.

Standar perubahan energi bebas  $\Delta G^0$  untuk tiap reaksi dapat dihitung sebagai perbedaan antara standar energi bebas dari produk-produk dengan standar energi bebas dari pereaksi-pereaksi :

$$\Delta G^0_{s 0} = \sum^0_{\text{produk}} - \sum^0_{\text{pereaksi}}$$

Agar reaksi tersebut dapat berlangsung secara spontan,  $\Delta G^0$  harus negatif, yaitu, produk-produk harus lebih rendah skala energi bebasnya daripada pereaksi-pereaksinya. Juga reaksi-reaksi mengalami penurunan berdasarkan energinya, dari unsur-unsur yang lebih tinggi ke yang lebih rendah energi bebasnya. Reaksi yang memiliki  $\Delta G^0$  positif tidak terjadi secara spontan, tapi harus dipasok dengan energi bebas yang lebih besar dari  $\Delta G^0$  sumber lainnya agar reaksi dapat berlangsung. Dalam sel bakteri dimana proses kerja dibawah kondisi isothermal, sebagian besar sistem pembuatan energi tidak dapat berlaku seperti yang dibutuhkan untuk kerja. Energi ini dianggap sebagai tidak tersedia atau hilang, dan panas dilepaskan oleh sistem ke sekelilingnya.

Perubahan energi bebas dari reaksi kimia pada prinsipnya dapat diukur secara cukup akurat. Karena keseimbangan yang dicapai dalam suatu reaksi kimia adalah sebuah fungsi dari pengendalian kearah energi bebas yang menurun dari komponen-komponen reaksi, konstanta keseimbangannya adalah sebuah fungsi matematik dari perubahan energi bebas dari komponen-komponen reaksi. Sehingga untuk reaksi :



Perubahan energi bebasnya adalah :

$$\Delta G = G^0 + RT \ln \frac{[D][C]}{[A][B]}$$

Dimana R adalah konstanta gas. T adalah temperatur absolut, dan dalam tanda kurung menunjukkan konsentrasi molar semula dari pereaksi dan produknya. Simbol

▲  $\Delta G^0$  menunjukkan standar perubahan energi bebas dari reaksi tersebut. Suatu konstanta tetap untuk tiap reaksi kimia merupakan suatu pengukuran dari berkurangnya energi bebas dari reaksi pada 25°C, pH 7,0, dimana 1 mol pereaksi diubah menjadi 1 mol produk.

Pada keseimbangan, tidak ada perubahan energi bebas dan ▲  $\Delta G = 0$ , juga :

$$K'_{eq} = \frac{[D][C]}{[A][B]}$$

Dengan mensubstitusikan konstanta keseimbangan  $K'_{eq}$  kedalam reaksi diatas :

$$\Delta G^0 = G^0 + RT \ln K'_{eq}$$

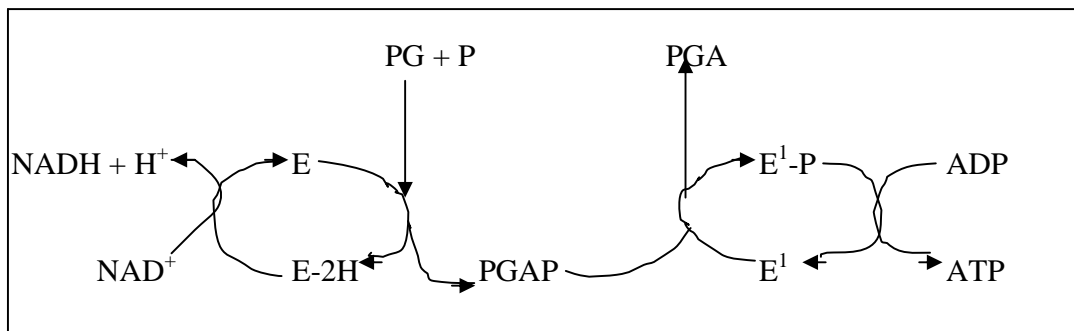
Standar perubahan energi bebas dari tiap reaksi kimia kemudian dapat dihitung dari konstanta keseimbangannya. Jika konstanta keseimbangan tinggi, reaksinya cenderung menuju penyelesaian, dan standar perubahan energi bebasnya negatif. Reaksi seperti itu adalah eksergonik atau reaksi menurun dan terjadi dengan suatu penurunan energi bebas. Jika konstanta keseimbangan rendah, reaksinya tidak berlangsung sampai selesai, perubahan energi bebasnya positif, dan energi harus dimasukkan kedalam sistem. Proses seperti itu adalah endergonik atau reaksi meningkat.

### **Energi dari komponen organik**

Sel bakteri heterotropik secara pasti mendapatkan energinya dari energi kimia yang disimpan dalam molekul-molekul substrat karbon. Oksidasi glukosa yang sempurna melepaskan 686 kkal/mol. Pada *E.coli* sekitar 50% substrat sisanya menjadi materi sel.

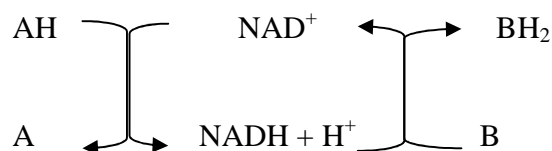
Karakteristik penting dari oksidasi biologis maupun oksidasi kimiawi adalah terjadinya pelepasan elektron-elektron dari substansi yang dioksidasi. Umumnya oksidasi biologis melibatkan suatu proses dehidrogenasi, oksidasi biologis dapat diungkapkan secara lebih sederhana dalam proses perpindahan hidrogen, pada perpindahan tersebut merupakan proses hilangnya elektron-elektron. Pada transfer

hidrogen dari substrat penerima hidrogen akhir, kesetaraan akan berkurang dipindahkan dua-dua, dan dialirkan lewat serangkaian sistem reduksi-oksidasi bertingkat sedemikian rupa sehingga terjadi penurunan karena direduksi atau dioksidasi.



Gbr. 5-1 Rangkaian reaksi primer dari fosforilasi ADP dengan bantuan NAD  
(Sumber: Joklik, et al. 1992)

Terjadinya beberapa reaksi reduksi-oksidasi dapat dibalik antara substrat semula dan oksidan akhir melepaskan energi yang lebih sedikit, dalam suatu sistem dimana oksidasi suatu karbohidrat secara sempurna menghasilkan energi yang cukup besar, dipecah menjadi beberapa bagian reaksi yang terintegrasi, dan energinya disimpan atau dibebaskan dalam kemasan-kemasan yang lebih kecil. Dalam rangkaian reaksi-reaksi ini energi kimiawi dipindahkan dari satu reaksi ke yang lainnya melalui suatu perantara umum atau faktor pemindah. Contoh pemindahan antara oksidasi satu substrat (AH<sub>2</sub>) dan reduksi yang lainnya (B), AH<sub>2</sub> dan BH<sub>2</sub> melakukan dehidrogenasi dengan bantuan penangkap elektron tertentu ialah NAD, yang secara alternatif direduksi atau dioksidasi :



Perantara umum yang terpenting dalam perpindahan energi kimiawi adalah ATP. ATP secara efektif menghubungkan atau memindahkan reaksi enzimatik yang melibatkan perpindahan fosfat.

Perhitungan perubahan energi bebas untuk reaksi reduksi-oksidasi berdasarkan pada potensi reduksi-oksidasi, ukuran kuantitatif dari kemampuan sistem untuk penerima atau menyumbangkan elektron-elektron secara berlawanan berhubungan dengan standar elektroda hidrogen. Dalam sistem biologis, potensi normal dari tiap dua sistem reduksi-oksidasi dapat menentukan arah interaksinya. Sebuah sistem yang memiliki kecenderungan lebih besar untuk mengambil elektron-elektron, misalnya adalah agen pengoksidasi yang lebih kuat. Standar perubahan energi bebas dari reaksi oksidatif pada kalori per mol dapat dihitung dari data keseimbangan. Beberapa potensi-potensi elektroda bagi kepentingan proses biokimia ditunjukkan dalam tabel berikut :

Tabel 5-1. Standar potensi reduksi-oksidasi dari beberapa elektroda

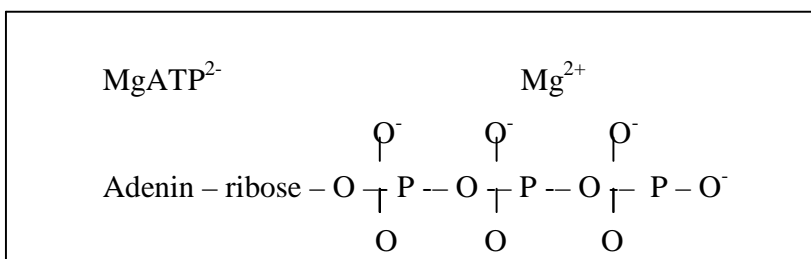
Sistem ( pH 7.0)	E <sub>0</sub> , V
½ O <sub>2</sub> / H <sub>2</sub> O	0.82
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> / NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	0.42
Fe <sup>3+</sup> sitokrom a/Fe <sup>2+</sup>	0.29
Fe <sup>3+</sup> sitokrom c/Fe <sup>2+</sup>	0.22
Ubiquinon ox/red (pH 7.4)	0.10
Fe <sup>3+</sup> sitokrom b/Fe <sup>2+</sup> (pH 7.4)	0.07
Asam fumarat / asam suksinat	0.03
FMN / FMNH <sub>2</sub>	- 0.12
Asam oksaloasetat / asam malat	- 0.17
Asam piruvat / asam laktat	- 0.19
Asetaldehid / etanol	- 0.20
NAD <sup>+</sup> / NADH + H <sup>+</sup>	- 0.32
Ferrodoksin ox / red ( <i>Clostridium pasteurianum</i> ) (pH 7.5)	- 0.42
H <sup>+</sup> / ½ H <sub>2</sub>	- 0.42
Asam asetat / asetaldehid	- 0.60

(Sumber: Joklik, et al., 1992)

## Peranan ATP

Dalam sel aerob maupun anaerob, seluruh energi yang digunakan dari hasil oksidasi dirubah menjadi ATP untuk digunakan dalam pengendalian berbagai reaksi yang memerlukan energi termasuk sintesis materi sel. Jumlah ATP yang tersedia dari substrat tertentu tergantung pada apakah organisme tersebut melakukan fermentasi atau respirasi dimana substrat teroksidasi sempurna menjadi CO<sub>2</sub> dan H<sub>2</sub>O.

ATP terbentuk pada semua jenis sel. Dalam sel utuh pada pH 7,0, molekulnya terionisasi secara sempurna dan berada sebagai suatu kompleks dengan Mg<sup>2+</sup> (gambar 4-2). Energi bebas hasil hidrolisa lebih tinggi dari ester-ester sederhana, glikosida-glikosida, dan kebanyakan unsur terfosforilasi. Molekul-molekul seperti ATP, yang dikarakterisasi oleh energi bebas dari hidrolisa pada pH 7 kurang lebih 7 kkal/mol diklasifikasikan sebagai unsur-unsur berenergi tinggi. Unsur-unsur kaya energi ini mencakup sejumlah molekul-molekul penting lainnya seperti: asetil fosfat, amina asetil adalat, fosfo enol piruvat, dan ester dari koenzim A serta asam lipoat, semuanya berperan sebagai tenaga pengendali untuk berbagai reaksi-reaksi endergonik dari sel.



Gbr. 5-2. Kompleks Magnesium-ATP

(Sumber: Joklik, et al.,1992)

Unsur-unsur dengan nilai negatif lebih banyak, memiliki konstanta keseimbangan yang lebih tinggi daripada yang skalanya lebih kecil. Skala ini juga merupakan ukuran kuantitatif afinitas dari unsur tersebut untuk kelompok fosforilnya. Unsur yang skalanya tinggi cenderung kehilangan fosfat, dan yang skalanya lebih rendah kelompok fosfatnya cenderung bertahan. ATP memiliki keunikan karena energi bebas dari hidrolisisnya menduduki titik tengah dari skala termodinamika dari unsur-unsur terfosforilasi. Arah dari perpindahan kelompok-kelompok fosfat secara enzimatik dijelaskan oleh skala termodinamika ini. Kelompok-kelompok fosfat

dipindahkan hanya dari unsur-unsur berpotensi tinggi ke penerima-penerima berpotensi rendah, yaitu mengalami penurunan skala.

Sistem ATP-ADP berfungsi sebagai suatu perantara pembawa kelompok-kelompok fosfat. ADP berperan sebagai penerima spesifik kelompok-kelompok fosfat, dari unsur-unsur fosfat selular yang memiliki potensi sangat tinggi yang terbentuk selama oksidasi substrat oleh sel :



ATP yang juga terbentuk kemudian menyumbangkan fosfat terminalnya secara enzimatis kepada molekul-molekul penerima fosfat, seperti glukosa, mengubahnya menjadi turunan fosfat dengan kandungan energi yang lebih tinggi :



### **Pembentukan ATP**

Bakteri memanfaatkan dua kelompok reaksi yang secara mendasar berbeda, untuk membuat persediaan energi . Satu kelompok terdiri atas reaksi-reaksi yang membentuk ATP dan unsur-unsur kaya energi lain oleh fosforilasi tingkat substrat. Termasuk dalam kelompok ini adalah reaksi-reaksi penghasil ATP dari jalur glikolisis, fermentasi arginin, dan sejumlah proses penghasilan ATP yang aneh dari *Clostridium*. Dalam reaksi ini sebagian energi yang dilepaskan pada awalnya disimpan dalam unsur-unsur kaya energi yang terbentuk dalam reaksi-reaksi dehidrogenasi/lyase dan kemudian dipindahkan ke sistem ATP oleh enzim kinase. Kelompok yang kedua dari reaksi-reaksi sintesa ATP pada bakteri mencakup fosforilasi oksidatif dan fotofosforilasi. Dalam reaksi-reaksi ini, selama aliran elektron akhir dalam suatu urutan katabolik redoks, ATP dibentuk melalui mekanisme fosforilasi transport elektron.



#### **D. METABOLISME HETEROTROF**

Semua proses kimiawi yang terjadi pada suatu organisme disebut metabolisme. Metabolisme heterotrof merupakan metabolisme yang dilakukan oleh semua mikroorganisme, baik mikroorganisme yang memiliki klorofil maupun yang tidak, sedangkan metabolisme autotrof hanya dilakukan oleh mikroorganisme yang memiliki klorofil. Reaksi kimiawi ini tersusun dalam jalur-jalur metabolisme yang bercabang sedemikian rumitnya untuk mengubah molekul-molekul kimiawi melalui suatu rangkaian tahapan-tahapan reaksi. Metabolisme dikaitkan dengan pengaturan sumberdaya materi dan energi di dalam sel. Beberapa jalur metabolisme membebaskan energi dengan cara merombak molekul-molekul kompleks menjadi senyawa yang lebih sederhana, proses perombakan ini disebut jalur katabolik. Proses utama katabolisme adalah respirasi seluler, dimana glukosa dan bahan organik lain dirombak menjadi karbon dioksida dan air. Sebaliknya adalah jalur anabolik, memakai energi untuk membangun molekul kompleks dari molekul-molekul yang lebih sederhana, salah satu contoh anabolisme adalah sintesis protein dari asam amino. Jalur-jalur metabolisme saling berpotongan sedemikian rupa sehingga energi yang dibebaskan dari reaksi katabolisme dapat digunakan untuk menggerakkan reaksi pada anabolisme.

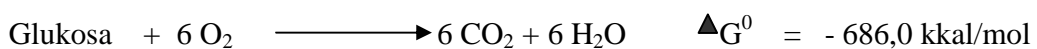
#### **Fermentasi dan Respirasi**

Fermentasi dan respirasi merupakan jalur katabolik penghasil energi sebagai proses bioenergi. Senyawa organik menyimpan energi dalam susunan atomnya. Dengan bantuan enzim, molekul organik kompleks yang kaya energi potensial dirombak menjadi produk limbah yang berenergi lebih rendah. Walaupun seluruh mikroorganisme heterotrof secara pasti mendapatkan energi mereka dari reaksi-reaksi reduksi-oksidasi, jumlah energi yang didapat dan mekanisme bagaimana mereka melakukan ekstraksi bervariasi. Dua mekanisme yang dapat diterapkan yaitu fermentasi dan respirasi.

Fermentasi merupakan perombakan parsial gula yang terjadi tanpa bantuan oksigen. Dalam fermentasi, elektron-elektron dialirkan dari penyumbang elektron

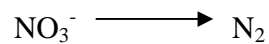
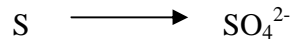
kepada penerima elektron, sementara suatu perantara terbentuk dalam pemecahan molekul substrat, yang merupakan perantara organik dalam beberapa proses fermentasi lainnya. Fermentasi menghasilkan akumulasi campuran produk-produk akhir, beberapa lebih teroksidasi, dan beberapa lebih tereduksi dari substratnya. Tingkat oksidasi rata-rata dari produk-produk akhir dalam fermentasi selalu identik dengan substrat asalnya. Fermentasi dapat berjalan baik secara anaerob obligat maupun anaerob fakultatif.

Jalur katabolik yang paling umum dan paling efisien ialah respirasi aerob, dimana oksigen dikonsumsi sebagai reaktan bersama-sama dengan bahan bakar organik. Respirasi adalah sebuah proses dimana oksigen molekuler biasanya berperan sebagai penerima elektron utama. Jika oksigen adalah penerima utama, prosesnya disebut respirasi aerobik yang berbeda dengan respirasi anaerobik, dimana menggunakan sebuah unsur anorganik seperti nitrat, sulfat, atau karbonat. Fermentasi merupakan mekanisme yang lebih tidak efisien daripada respirasi untuk mengekstraksi energi dari molekul substrat. Saat organisme menfermentasi glukosa, hanya sejumlah kecil energi secara potensial tersedia pada molekul glukosa yang dilepaskan. Kebanyakan energi itu masih terkunci pada produk reaksi, misalnya laktat. Saat organisme mengoksidasi glukosa secara sempurna menjadi CO<sub>2</sub> dan H<sub>2</sub>O, semua energi yang tersedia dari molekul glukosa dilepaskan :



Diantara mikroba / mikroorganisme yang melakukan respirasi aerob terdapat aerob obligat dan anaerob fakultatif. Sebagai tambahan, beberapa dari anaerob fakultatif dapat juga mempergunakan nitrat sebagai terminal penerima elektronnya. Organisme yang menggunakan sulfat atau karbonat sebagai penerima-penerima elektron pada respirasi anaerob bagaimanapun adalah sebagai anaerob obligat. Salah

satu contoh jasad renik yang respirasi anaerob dengan zat anorganik (  $\text{NO}_3^-$  ,  $\text{SO}_4^{2-}$  ) sebagai aseptor elektron adalah *Thiobacillus denitrificans* :



### **Disimilasi Glukosa**

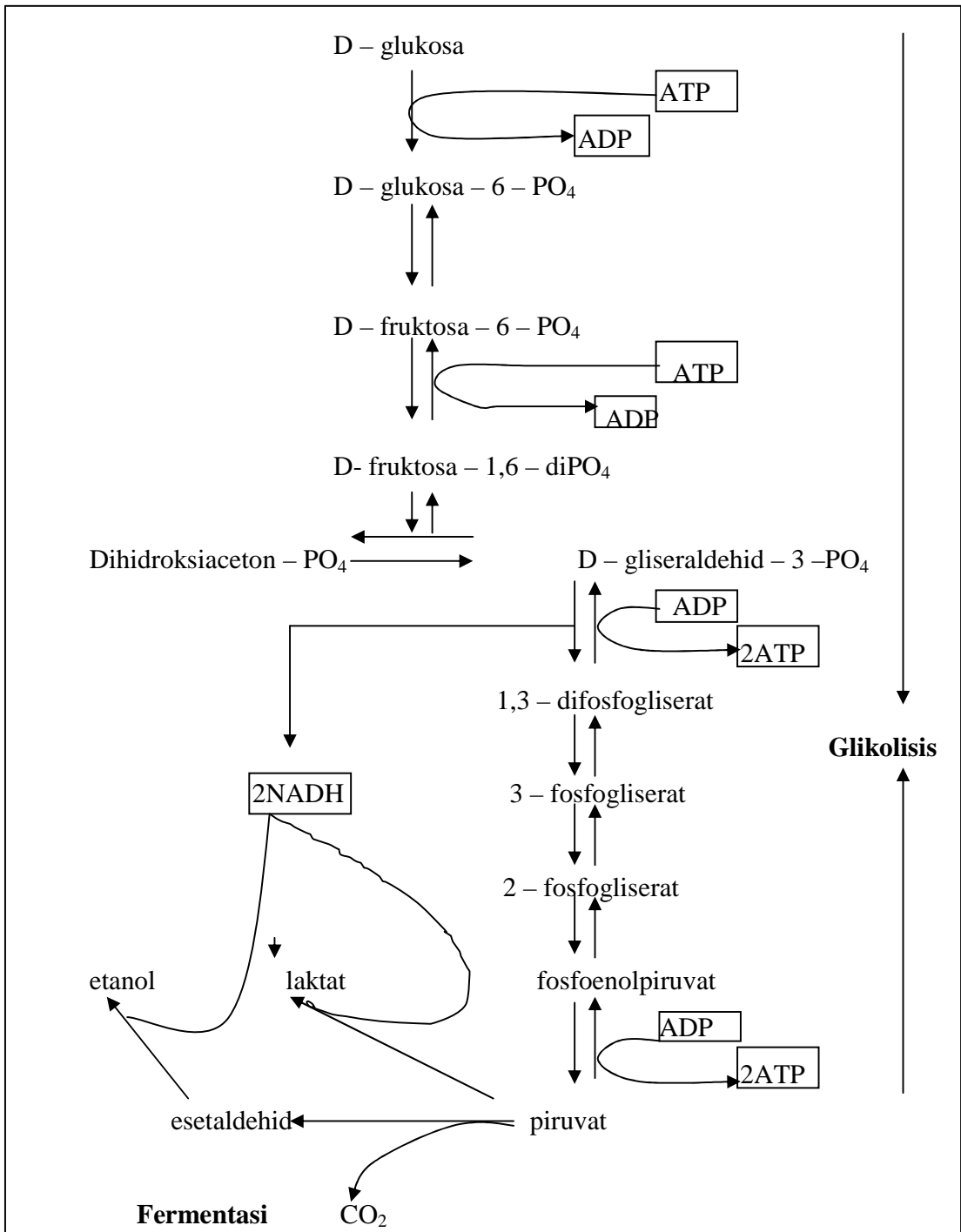
Glukosa menempati posisi penting pada kebanyakan metabolisme biologis, dan disimilasinya menyediakan jalur metabolik yang umum bagi sebagian besar bentuk kehidupan. Kemampuan untuk memanfaatkan gula atau unsur yang berhubungan dengan konfigurasi yang berbeda dari glukosa merupakan hasil kemampuan organisme untuk mengubah substrat menjadi perantara-perantara sebagai jalur untuk fermentasi glukosa.

Pemanfaatan monosakarida tertentu oleh suatu organisme juga bergantung pada keberadaan sistem pembawa tertentu untuk transpor gula melewati membran sel. Terjadilah pembedaan sistem-sistem dari jenis ini. Beberapa diantaranya memanfaatkan ATP yang dibentuk oleh transpor elektron. Pada *E.coli*, sistem fosfotransferase cenderung menurunkan energinya secara langsung dari fosfo enol piruvat (PEP) daripada dari ATP, dan fosforilasi gula terjadi selama transpor.

### **JALUR GLIKOLISIS**

Tiga jalur pusat metabolisme karbohidrat pada bakteri ialah glikolisis, jalur pentose fosfat, dan jalur Entner – Doudoroff. Untuk kebanyakan sel-sel, jalur terbesar dalam katabolisme glukosa adalah glikolisis. Pada jalur ini molekul glukosa dirubah menjadi asam piruvat (glikolisis) dan asam piruvat menjadi asam laktat (fermentasi asam laktat) tanpa pemasukan molekul oksigen. Konsep dasar dari glikolisis tersusun dalam 11 reaksi enzimatik oleh skema Embden-Meyerhof-Parnas (EMP), ditunjukkan pada gambar 5-3. Walaupun jalur dasarnya sama untuk tiap semua jenis sel, perlengkapan enzim-enzim tertentu pada jalur tersebut tidak seragam untuk berbagai jenis sel setiap spesies.

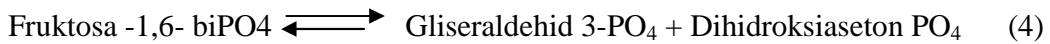
Glikolisis secara mendasar mencakup dua tahap utama. Pada tahap pertama, glukosa difosforilasi baik oleh ATP maupun PEP, tergantung pada organismenya, dan dipecah untuk membentuk gliseraldehid 3-PO<sub>4</sub>. Pada tahap kedua, perantara tiga karbon ini diubah menjadi asam laktat dalam serangkaian reaksi oksidoreduksi yang disalurkan ke fosforilasi ADP. Sebuah mekanisme kemudian terjadi dengan glukosa sebagai sumber energi yang sesungguhnya.



Gbr. 5-3. Skema Embden-Meyerhof-Parnas glikolitik  
(Sumber : Joklik, et al.,1992)

### Tahap 1 glikolisis

Konversi glukosa ke gliseraldehid 3-PO<sub>4</sub> terjadi sebagai berikut :



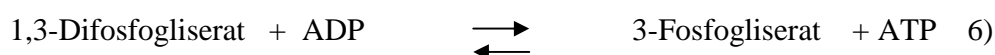
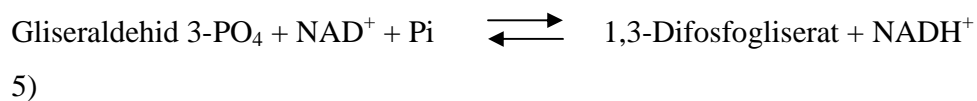
Reaksi 3, fosforilasi dari D-fruktosa menjadi fruktosa 1,6-bifosfat, menempati posisi strategis dalam jalur glikolisis. Jalur alternatif dari metabolisme heksosa terpisah dari fosfat heksa lainnya pada bagian awal dari jalur tersebut. Reaksi ini dapat dianggap karakteristik pertama dari urutan glikolitik biasa dan oleh karenanya membentuk cabang dan titik kendali yang sangat penting, berdasarkan peraturan metabolik yang kuat. Fosfofruktokinase, enzim yang menjadi katalis jalur ini, adalah suatu enzim allosterik yang merespon fluktuasi pada tingkat nukleotida adenin. Kendali titik ini memastikan bahwa pasokan ATP berlebih, seperti terjadi saat asam laktat dan piruvat teroksidasi menjadi CO<sub>2</sub> melalui siklus asam sitrat, glikolisis akan terhenti dan sintesis glukosa akan terbantu. Demikian juga kebalikannya saat glikolisis benar-benar dibutuhkan untuk pembentukan energi, glikolisis akan terbantu dan sintesis karbohidrat akan dihentikan.

Reaksi 4, pembelahan fruktosa 1,6-bifosfat menjadi gliseraldehid 3-PO<sub>4</sub> dan dihidroksiaseton PO<sub>4</sub>, dikatalisasi oleh aldolase. Jenis-jenis aldolase yang berbeda diproduksi oleh berbagai jenis sel. Pada bakteri, fungi, dan alga hijau-biru, aldolasenya merupakan kelas II dan dibedakan dari enzim kelas I hewan dari jumlah kelengkapannya. Hasil dari reaksi ini saling dapat diubah oleh suatu enzim isomer fosfat triose, yang kebanyakan mengarahkan fosfat dihidroksiaseton kedalam

jaringan pusat glikolisis. Sementara sebagian besar unsur-unsur di metabolisme melalui gliseraldehid 3-fosfat, memiliki peranan yang menentukan bagi metabolisme lipid, pembentukan fosfat gliserol.

### **Tahap II Glikolisis**

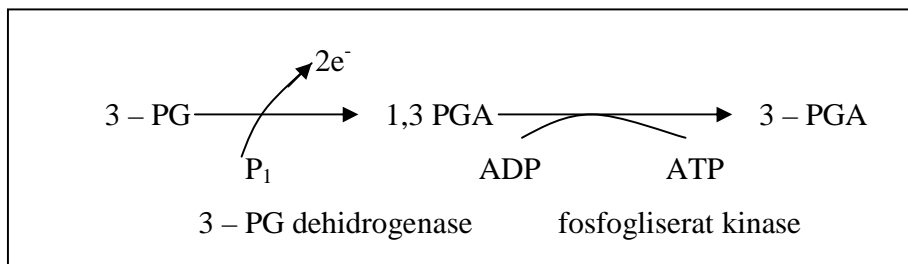
Selama tahap kedua dari glikolisis, dua molekul dari gliseraldehid 3-PO<sub>4</sub> yang terbentuk dari satu molekul glukosa teroksidasi dalam reaksi dua langkah yang menuju sintesis ATP.



Pada awal dari reaksi-reaksi ini, kelompok aldehid dari gliseraldehid 3-fosfat teroksidasi ke tingkat oksidasi kelompok karboksil. Komponen penting lainnya dari reaksi ini adalah agen pengoksidasian nikotinamid adenin dinukleotida (NAD), yang menerima elektron-elektron dari kelompok aldehid dari gliseraldehid 3-PO<sub>4</sub>. Elektron-elektron itu kemudian dibawa ke asam piruvat yang terbentuk dalam jalur glikolisis.

Dalam reaksi kedua, 1,3-difosfogliserat yang terbentuk dalam reaksi 5 memindahkan sekelompok fosfat ke ADP, dengan hasil formasi 3-fosfogliserat. Sebagai hasil dari dua reaksi ini, energi yang berasal dari oksidasi sekelompok aldehid terbentuk sebagai ikatan fosfat energi berupa ATP.

Dua reaksi ini adalah contoh model dari fosforilasi oksidatif tingkat substrat. Pada reaksi-reaksi ini, fosforilasi ADP disalurkan ke oksidasi 3-fosfogliseraldehid terhubung dengan NAD, sebagaimana terlihat pada gambar 5-4. Pada jenis penyaluran ini, hidrogen dipindahkan dari penyumbang semula ke penerima akhir melalui perantara transisi dan melalui unsur-unsur perantara pembawa. Perantara 1,3-difosfogliserat, adalah perantara kovalen yang umum pada reaksi-reaksi di atas.



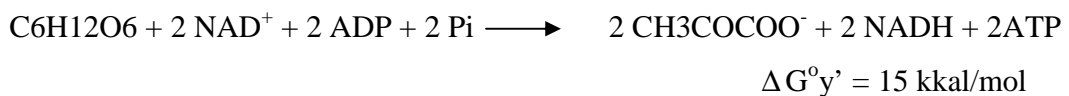
Gambar. 5-4. Fosforilasi substrat selama glikolisis

(Sumber: Joklik, et al.,1992)

Dehidrasi 2-fosfogliserat ke fosfoenolpiruvat, sebagaimana terlihat pada gambar 4-3, adalah reaksi kedua dari rangkaian glikolitik dimana ikatan fosfat berenergi tinggi terbentuk. Pembentukan ikatan ini melibatkan pengaturan kembali bagian dalam dari molekul terfosforilasi, mengarah pada konversi sekelompok fosforil rendah energi menjadi yang berenergi tinggi. Dalam bagian rangkaian reaksi, kelompok fosfat dari fosfoenolpiruvat dipindahkan ke ADP, menghasilkan ATP dan piruvat.

### Hasil Energi

Jalur glikolitik menghasilkan sebanyak 4 mol ATP yang terbentuk dari setiap mol glukosa yang digunakan. Karena 2 mol ATP digunakan pada langkah awalnya, hasil bersih ATP adalah 2 mol per mol glukosa terfermentasi. Stokiometri yang terlihat pada produksi piruvat dari hexosa adalah :



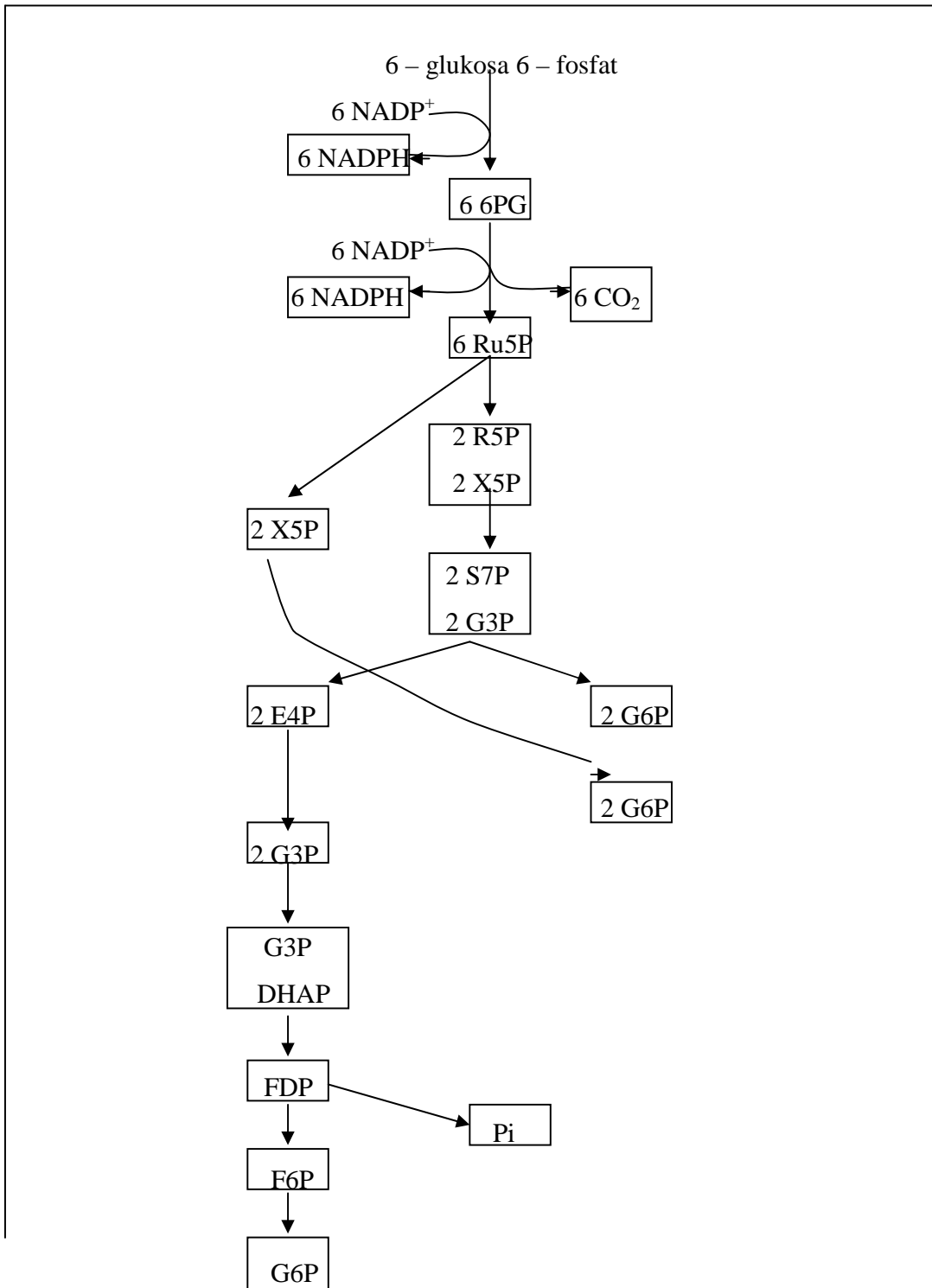
Hanya sejumlah kecil proporsi dari total energi bebas secara potensial dapat diturunkan dari hasil pemecahan sebuah molekul heksosa yang terbentuk melalui jalur ini. Ini karena ketidakefisiensian yang terjadi pada sistem ini dan karena hasil reaksi unsur-unsur dimana karbon masih relatif kurang. Faktor kunci penentu metabolis, piruvat, bergantung pada sarana yang dipergunakan untuk regenerasi



NAD<sup>+</sup> dan NADH. Untuk keperluan ini mikroorganisme berevolusi melalui jalur yang beranekaragam.

### **JALUR PENTOSA FOSFAT ( Fosfoglukonat )**

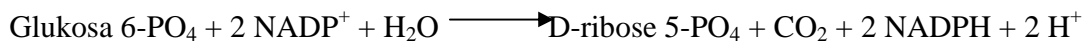
Skema EMP adalah jalur alternatif lain untuk mendapatkan energi kecuali pada beberapa mikroba, seperti juga pada jaringan tumbuhan dan hewan, ini bukanlah satu-satunya jalur yang tersedia untuk metabolisme karbohidrat. Jalur pentosa fosfat, juga dikenal sebagai jalur fosfoglukonat, adalah suatu jalur multifungsi yang dapat digunakan pada fermentasi hexosa, pentosa, dan karbohidrat lainnya (gambar 5-5). Beberapa organisme, seperti fermentor heterolaktat, ini adalah jalur penghasil energi utama. Untuk kebanyakan organisme merupakan suatu hal utama untuk membangun NADPH, yang menghasilkan pengurangan tenaga yang dibutuhkan untuk reaksi biosintesis. Dalam hal ini juga menyediakan pentosa dan sintesis nukleotida melalui suatu mekanisme oksidasi pentosa oleh rangkaian glikolisis. Penggunaan multifungsinya sebagai perbandingan dengan glikolisis, tidak dapat dinyatakan sebagai satu set urutan reaksi-reaksi yang secara langsung dari glukosa dan selalu berakhir pada oksidasi sempurna menjadi enam molekul CO<sub>2</sub>.



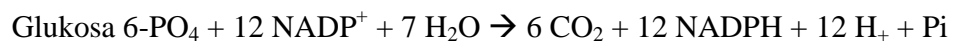
Gambar. 5-5. Jalur Phosphogluconate, oksidasi glukosa 6-fosfat menjadi  $\text{CO}_2$

( Sumber: Joklik, et al.,1992 )

Titik tolak jalur ini dari sistem EMP adalah oksidasi glukosa 6-fosfat ke 6-fosfoglukonat, dimana kemudian teroksidasi dan lebih jauh teroksidasi menjadi D-ribulose 5-Fosfat. Pendehidrogenasi mengkatalisasi reaksi-reaksi ini, glukosa 6-fosfat dehidrogenasi dan 6-fosfoglucatone dehidrogenasi, membutuhkan  $\text{NADP}^+$  sebagai sebuah penerima elektron. Persamaan reaksi keseluruhan untuk jalur ini adalah :



D-ribosa 5-fosfat yang dihasilkan dari isomeri dapat balik dari D-ribulosa 5-fosfat. Pada beberapa organisme atau lingkungan metabolis, jalur fosfoglukonat tidak berlangsung lebih jauh. Pada yang lain, tampungan ribosa dan ribulosa 5-fosfat diubah menjadi selulosa 5-fosfat, yang merupakan titik awal dari serangkaian reaksi-reaksi transketolase dan transaldolase, mengarah secara pasti pada unsur awal dari jalur tersebut, glukosa 6-fosfat. Melalui rangkaian kompleks dari reaksi-reaksi dimana 6 molekul dari glukosa 6-fosfat teroksidasi menjadi 6 molekul masing-masing ribulosa 5-fosfat dan  $\text{CO}_2$ , jalur pentosa fosfat dapat juga membawa suatu oksidasi sempurna dari glukosa 6-fosfat ke  $\text{CO}_2$ .



Jalur oksidasi lengkap hanya jika kebutuhan NADPH tinggi, seperti terjadi pada organisme yang secara aktif melaksanakan biosintesis lipid.

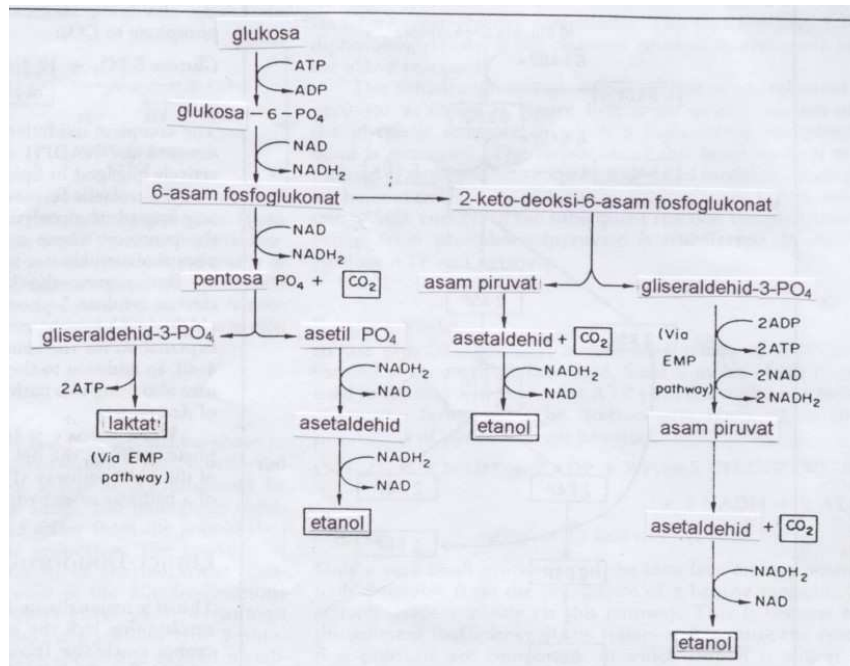
Mikroorganisme-mikroorganisme heterolaktat fermentasi memanfaatkan jalur ini daripada glikolisis untuk fermentasi glukosa dan pentosa. Organisme-organisme yang kekurangan enzim glikolitik, fosfofruktokinase, aldolase, dan isomer triosa fosfat, tetapi memiliki enzim kunci, fosfoketolase, yang memecah selulose 5-fosfat menjadi fosfat asetil, dan gliseraldehid 3-fosfat. Penggunaan jalur ini merupakan suatu jalan sebagai sumber ethanol bagi organisme-organisme tersebut. Pada

organisme fermenter heterolaktat lain juga menggunakan jalur ini termasuk *Brucella abortus* dan spesies *Acetobacter*.

Saat glukosa difermentasi melalui jalur pentosa fosfat, hasil bersih ATP adalah setengah dari yang dihasilkan jalur EMP. Hasil energi rendah ini adalah karakteristik dari suatu jalur dehidrogenasi sebelum pembelahan.

### **JALUR ENTNER- DOUDOROFF**

Jalur ini merupakan jalur disimilasi utama bagi glukosa oleh aerob obligat yang kekurangan enzim fosfofruktokinase sehingga tidak dapat mensintesis fruktosa 1,6-bifosfat. Organisme-organisme yang menggunakan jalur ini adalah spesies *Neisseria*, *Pseudomonas*, dan *Azotobacter*. Jalur ini berpacar pada 6-fosfoglukonat dari jalur fosfat pentosa. Pada urutan ini, 6-fosfoglukonat terdehidrasi dan kemudian dipecah untuk menghasilkan satu molekul gliseraldehid 3-PO<sub>4</sub> dan satu molekul piruvat, dimana ethanol dan CO<sub>2</sub> terbentuk melalui rangkaian reaksi yang sama seperti pada fermentasi alkoholik oleh ragi (gambar 5-6). Seperti pada jalur fosfat pentosa, hanya satu molekul ATP yang dihasilkan dari setiap molekul glukosa yang terfermentasi. Produksi alkohol melalui lintasan ini jauh lebih banyak daripada alkohol yang di hasilkan oleh *Sacharomyces*, sehingga sangat diminati oleh industri minuman beralkohol.



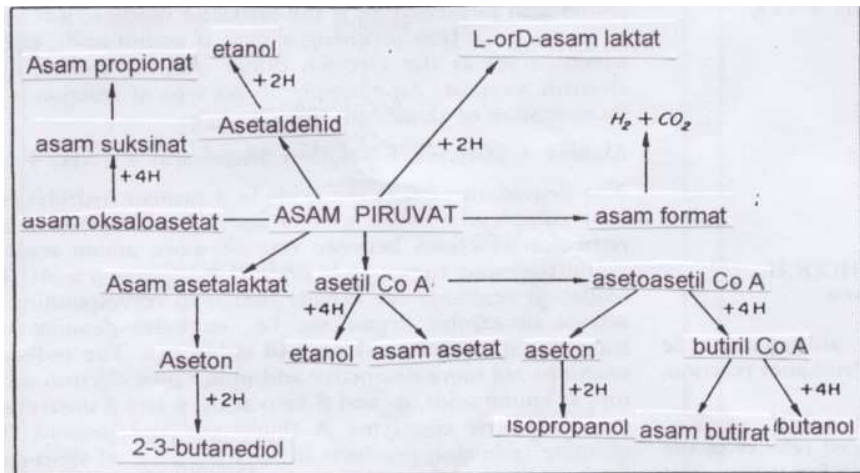
Gbr. 5-6. Jalur alternatif fermentasi glukosa oleh bakteri  
( Sumber: Joklik, et al.,1992)

### ASAM PIRUVAT DALAM KONDISI ANAEROB

Fermentasi glukosa terjadi dalam sitoplasma sel setelah fosforilasi pada glukosa 6-PO<sub>4</sub>. Asam piruvat merupakan perantara kunci dalam merubah glukosa 6-PO<sub>4</sub> dalam metabolisme fermentasi dari semua karbohidrat. Dalam pembentukannya, NAD direduksi dan harus dioksidasi kembali untuk mendapat keseimbangan reduksi-oksidasi akhir. Oksidasi ulang ini terjadi dalam reaksi-reaksi terminal dan diiringi oleh hasil reduksi dari asam piruvat.

Bakteri dibedakan secara jelas dari jaringan hewan dalam perilaku mereka yang membuang asam piruvat. Pada fisiologis mamalia, arah utama dari respirasi dimana substrat-substrat teroksidasi menjadi CO<sub>2</sub> dan H<sub>2</sub>O, oksigen menjadi penerima hidrogen utama. Pada beberapa bakteri, oksidasi tak lengkap atau fermentasi merupakan suatu keharusan, dan hasil dari fermentasi tersebut dapat terkumpul hingga mencapai jumlah yang luar biasa. Hasil akhir pada organisme

tertentu bisa berupa asam laktat maupun alkohol. Pada yang lainnya, asam piruvat termetabolisme lebih jauh menjadi suatu produk seperti asam butirat, butil alkohol, aseton, dan asam propionat. Fermentasi bakteri sangat penting karena memiliki nilai ekonomi dalam industri dan berguna di laboratorium untuk identifikasi spesies bakteri .



Gambar. 5-7 Fermentasi asam piruvat oleh mikroorganisme  
( Sumber: Joklik, et al.,1992 )

### Fermentasi alkohol

Jenis fermentasi tertua yang dikenal adalah produksi etanol dari glukosa. Fermentasi alkohol yang dilakukan oleh ragi hampir sempurna/murni, alkohol muncul dari dekarboksilasi asam piruvat oleh piruvat dekarboksilat sebagai enzim utama dari fermentasi alkohol. Asetaldehid bebas yang terbentuk kemudian direduksi menjadi etanol melalui dehidrogenasi alkohol, dan NADH-nya teroksidasi kembali, walaupun sejumlah bakteri menghasilkan alkohol melalui jalur-jalur lainnya.

### Fermentasi homolaktat

Seluruh anggota dari genus *Streptococcus* dan *Pediococcus* serta banyak spesies dari *Lactobacillus* memfermentasikan glukosa secara pre-dominan menjadi asam laktat. Pada disimilasi glukosa oleh homofermenter, piruvat direduksi menjadi asam laktat oleh dehidrogenasi enzim laktat, dengan NADH yang berperan sebagai penyumbang hidrogen. Mekanisme homofermentasi memiliki karakteristik

menghasilkan asam laktat yang tinggi karena peranan aldolase yang memecah heksosa difosfat menjadi dua bagian yang sebanding, masing-masing membentuk piruvat dan kemudian laktat. Fermentasi yang sama terjadi pada otot hewan.

### **Fermentasi heterolaktat**

Sebagai tambahan pada produksi asam laktat, beberapa bakteri asam laktat (*Leuconostoc* dan spesies *Lactobacillus* tertentu) melakukan fermentasi campuran di mana hanya sekitar setengah dari glukosa yang diubah menjadi asam laktat, sisanya adalah CO<sub>2</sub>, alkohol, asam format, atau asam acetat. Fermentasi heterolaktat dibedakan secara mendasar dengan jenis homolaktat di mana jalur pentosa fosfat cenderung lebih digunakan daripada skema EMP. Pelepasan satu karbon dari glukosa sebagai CO<sub>2</sub> adalah karakteristik dari fermentasi glukosa oleh seluruh organisme heterolaktat. Hal yang penting juga adalah penemuan bahwa energi yang dihasilkan sesuai dengan pertumbuhannya yaitu sepertiga lebih rendah per molekul glukosa terfermentasi oleh organisme homolaktat.

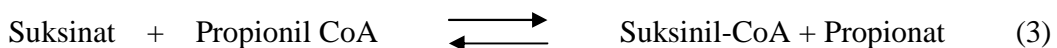
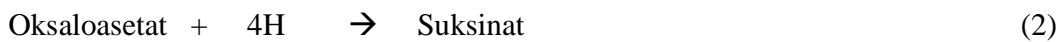
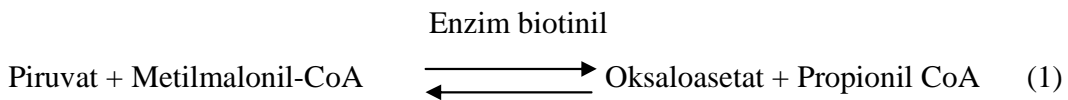
### **Fermentasi asam propionat**

Kebanyakan hasil akhir dari fermentasi-fermentasi yang dilakukan oleh beberapa bakteri anaerob berupa propionat. Jalurnya ini merupakan karakteristik dari genus *Propionibacterium*, bersifat anaerob Gram-positif tidak membentuk spora yang tergolong *Lactobacillus*. Asam propionat yang dihasilkan organisme-organisme ini berasal dari glukosa atau asam laktat berperan pada menentukan cita rasa dan aroma khas dari keju Swiss.

Kemampuan bakteri asam propionat untuk menfermentasikan asam laktat, sebagai hasil akhir dari proses fermentasi lainnya, sangat penting karena memungkinkan organisme-organisme ini untuk memperoleh tambahan ATP.

Dalam fermentasi heksosa, tahap awal dari jalur glikolitik, piruvat berasal baik dari hexose maupun asam laktat, kemudian teroksidasi lebih jauh menjadi CO<sub>2</sub> dan acetyl-CoA, diantara hasil-hasil reaksi terdapat asetat dan CO<sub>2</sub>. Ikatan asetil-CoA yang kaya energi dipergunakan untuk sintesis ATP.

Konversi dari piruvat atau asam laktat menjadi asam propionat adalah suatu proses siklus kompleks mencakup rangkaian reaksi berikut :



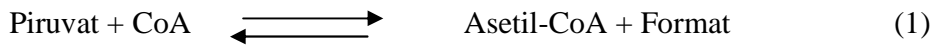
Langkah pertama dalam urutan tersebut adalah reaksi perpindahan CO<sub>2</sub> yang unik, terkatalisasi oleh sebuah enzim mengandung-biotin yang berperan sebagai baik penerima maupun penyumbang CO<sub>2</sub>. Propionil-CoA, salah satu hasil dari reaksi ini, meningkatkan propionat.

### **Fermentasi asam campuran**

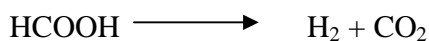
Jenis fermentasi ini adalah karakteristik dari kebanyakan Enterobacteriaceae. Organisme yang termasuk pada genus *Escherichia*, *Salmonella*, dan *Shigella* memfermentasi gula melalui piruvat menjadi asam format, laktat, asetat, dan suksinat. Sebagai hasil tambahan adalah CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>, dan ethanol. Jumlah produk-produk ini bervariasi berdasarkan organisme dan derajat anaerobiknya. Semua enterobakteria menghasilkan asam format, yang dalam keadaan asam diubah oleh format hidrogenliase menjadi molekul hidrogen dan karbondioksida. Asam format yang diproduksi dalam fermentasi ini berasal dari asam piruvat dalam pemecahan yang melibatkan koenzim A untuk menghasilkan asetil-CoA dan asam format. Enzim yang mengkatalisasi reaksi pada persamaan 1 yaitu piruvat format liase, adalah enzim kunci yang mengatur jalur fermentasi. Aktivitas katalisnya sangat tinggi, dan secara ketat dikendalikan baik pada tingkat transkripsi maupun setelah translasi. Asetil-CoA yang terbentuk dalam reaksi 1 secara cepat diubah menjadi asetil PO<sub>4</sub>. Reaksi



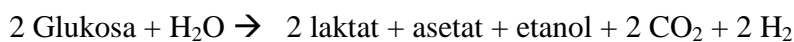
gabungan dimana format dan asetat diproduksi dari piruvat dikenal sebagai bagian fosforoklastik.. Urutan reaksi ini mewakili tulang punggung permesinan seluler untuk kehidupan anaerob antara lain *E. Coli* dan anggota lainnya dari keluarga ini :



Konversi asam format ke CO<sub>2</sub> dan H<sub>2</sub> dikatalisasi oleh hidrogenlyase format, suatu enzim kompleks yang dapat bergerak, yang pembentukannya terhalangi oleh aerobiosis. Fermentasi oleh *E. coli* dan kebanyakan *Salmonella* dikarakterisasi oleh produksi H<sub>2</sub> dan CO<sub>2</sub>, tetapi pada *Shigella* dan *Salmonella typhi*, tidak ada CO<sub>2</sub> maupun H<sub>2</sub> yang dihasilkan dan dihasilkan asam format dengan jumlah yang setara. Ketidaksanggupan *S. typhii* dan *Shigella* untuk memecah asam format berguna dalam laboratorium klinik mikrobiologi:



Fermentasi keseluruhan glukosa oleh *E. Coli* sbb:



Etanol yang diproduksi oleh *E. Coli* berasal dari acetyl-CoA lewat asetaldehid dan reduksi subsekuensinya menghasilkan Asam laktat lewat skema EMP.

### **Fermentasi Butanediol**

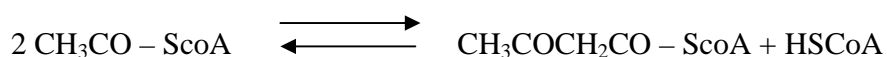
Beberapa kelompok organisme, termasuk *Enterobacter*, *Bacillus*, dan *Serratia* menghasilkan 2,3- butanediol dalam fermentasi selain jenis asam campuran. Dua

molekul piruvat, tanda-tanda aseton (asetilmetilkarbinol), dikarboksilasi membentuk satu molekul acetoin netral yang kemudian tereduksi menjadi 2,3- butanediol.

Reduksi ini dapat balik secara lambat di udara, dan jika dilakukan dengan basa lebih kuat merupakan dasar untuk reaksi Voges-Proskauer, suatu pengujian untuk aseton. Pemecahan sebagian piruvat menjadi 2,3 – butanediol sangat mengurangi jumlah asam yang diproduksi secara relatif pada fermentasi asam campuran dan bertanggungjawab atas reaksi positif metil merah yang sering dipergunakan dalam diferensiasi *Escherichia* dan *Enterobacter*.

### **Fermentasi Asam Butirat**

Hasil-hasil produk primer dari fermentasi karbohidrat oleh banyak spesies *Clostridium*, diantaranya adalah asam butirat, asam asetat, CO<sub>2</sub>, dan H<sub>2</sub>. *Clostridium* menerapkan sistem fosfotransferase dalam pengambilan gula dan jalur EMP untuk degradasi fosfat heksosa menjadi piruvat. Perubahan piruvat menjadi asetil-CoA terkatalisasi oleh oksidoreduktase piruvat-ferredoksin. Dalam urutan reaksi ini, dua hidrogennya tidak diubah ke NAD seperti pada reaksi dehidrogenasi piruvat, akan tetapi digunakan untuk mereduksi ferredoksin. Ferredoksin memiliki potensi redoks yang sangat rendah, dimana pada pH 7,0 kurang lebih sama dengan pada elektroda hidrogen. Maka, saat *Clostridium* menfermentasikan karbohidrat, ferredoksin yang tereduksi dapat mentransfer elektron ke hidrogenase dan hidrogen dapat berubah. Reaksi kunci dalam fermentasi asam butirat adalah pembentukan asetoasetil CoA karena terjadi kondensasi dari dua molekul asetil-CoA yang berasal dari asetat atau piruvat:



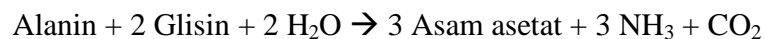
Unsur C<sub>4</sub> ini adalah kunci untuk seluruh reaksi pembentukan unsur C<sub>4</sub> dari *Clostridium*. Konversi dan reduksi subkuennya dari asam butirat memungkinkan membentuk ATP. Pada sebagian organisme, hasil-hasil asam primer dari fermentasi tereduksi menghasilkan akumulasi hasil akhir yang netral: butanol, aseton,

isopropanol, dan etanol. Maka hasil akhir dari fermentasi *Clostridium* menjadi banyak dan bervariasi sesuai spesiesnya.

Pada umumnya, hanya yang anaerob obligat yang membentuk butirrat sebagai hasil fermentasi primer. Beberapa spesies *Clostridium* lain yaitu genus *Fusobacterium*, *Butyrivibrio*, dan *Eubacterium* juga menghasilkan asam butirrat.

### **Fermentasi Unsur-unsur Nitrogen Organik**

Beberapa bakteri anaerob bukanlah penghasil primer asam butirrat. Asam amino, berasal dari protein-protein dan purine serta basis pirimidin difermentasikan oleh protease ekstraseluler pada beberapa macam organisme. Asam amino tunggal dapat berperan sebagai sumber utama energi bagi spesies tertentu. Untuk *Clostridium* proteolitik, seperti *Clostridium sporogenes*, *Clostridium difficile*, dan *Clostridium botulinum* jenis A dan B, jenis fermentasi asam amino yang paling khas adalah reaksi Stickland, merupakan proses reduksi-oksidasi berpasangan yang melibatkan sepasang asam amino, yang satu berperan sebagai penyumbang elektron dan yang lainnya sebagai penerima elektron. Salah satu contoh dari jenis reaksi ini adalah fermentasi alanin dan glisin:



Degradasi asam-asam amino dalam hidrolisis protein adalah sangat kompleks. Prosesnya selalu melibatkan reaksi reduksi dan oksidasi antara satu atau lebih asam-asam amino atau unsur-unsur nonnitrogenus yang berasal dari asam amino. Reaksi-reaksi oksidasi biasanya mirip dengan reaksi-reaksi yang berkaitan dengan organisme-organisme aerob, misalnya deaminasi oksidatif, transaminasi, dan oksidasi asam alfa-keto. Reaksi-reaksi reduksi lebih dibedakan dan memanfaatkan sebagai penerima-penerima elektron seperti asam-asam amino, asam alfa dan beta keto, asam-asam alfa dan beta tak-saturasi, atau thiolester koenzim A, dan proton. Hasil reduksi utama mencakup sejumlah asam-asam lemak rantai pendek, asam suksinat, asam aminovalerat, dan molekul hidrogen .

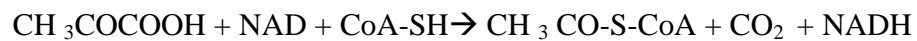
## **RESPIRASI AEROB**

Sel-sel aerobik memperoleh energi dari hasil oksidasi utuh dari substratnya, dengan oksigen berperan sebagai penerima hidrogen. Dalam respirasi dihasilkan sejumlah energi yang dilepaskan dan terbentuk. Jalur-jalur disimilasi aerob sangat kompleks. Melibatkan banyak enzim-enzim dan sejumlah besar reaksi-reaksi biokimia. Mekanisme respirasi yang paling utama adalah siklus asam trikarboksilat dari Krebs, yang bersama-sama dengan reaksi glikolisis yang sudah diketahui, dapat menghitung sel tidak hanya dengan sumber energi tetapi juga dengan kerangka karbon untuk sintesis materi sel.

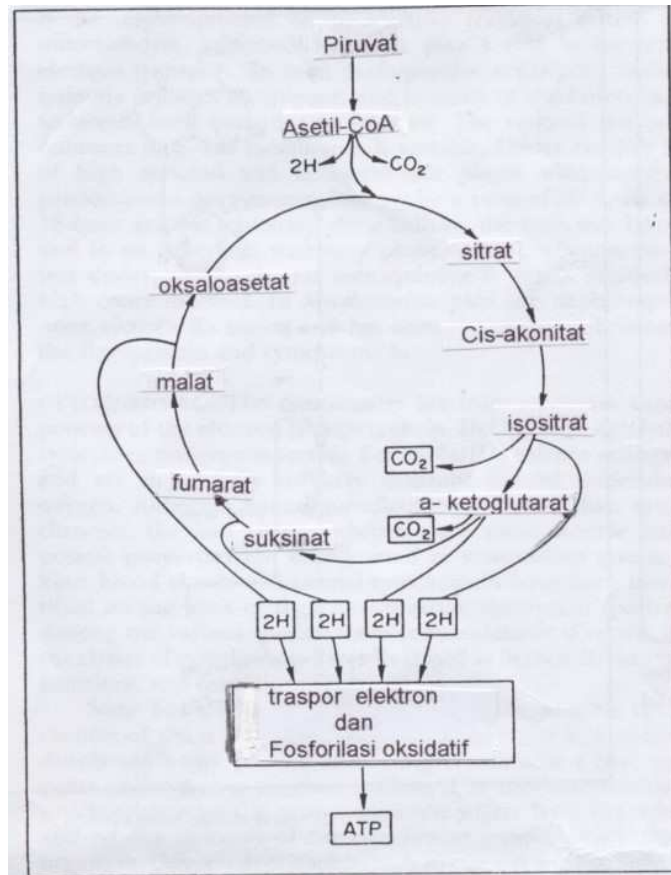
## **SIKLUS ASAM TRIKARBOKSILAT**

### **Dekarboksilasi Oksidatif Piruvat**

Dalam sel-sel aerob, piruvat yang terbentuk dari jalur glikolitik teroksidasi secara enzimatik oleh dehidrogenasi kompleks piruvat menjadi suatu unsur dua-karbon, acetyl CoA :



Elektron-elektron yang diterima dari piruvat oleh NAD dibawa dalam bentuk NADH ke rantai respirasi



Gambar. 5-8 Siklus Asam Trikarboksilat  
( Sumber: Joklik, et al.,1992 )

### Oksidasi Acetyl CoA

Siklus asam trikarboksilat ( TCA) melakukan oksidasi sebagian asetil dari asetil CoA ke CO<sub>2</sub> dengan transfer pereduksian oleh NAD, NADP, dan FAD. Asetil CoA memasuki siklus melalui reaksi sintesis sitrat, dimana oksaloasetat dan asetil CoA dipadatkan untuk membentuk asam sitrat (gambar 5-8). Dalam satu putaran siklus, molekul enam-karbon ini kemudian terdekarboksilasi dan teroksidasi untuk membentuk kembali oksaloasetat empat-karbon dan membebaskan dua atom karbon sebagai CO<sub>2</sub>. Dalam pada itu, empat pasang elektron terkestraksi secara enzimatik dari perantara-perantara siklus. Apapun yang sanggup membentuk asetil CoA dapat

dioksidasi lewat siklus tersebut sebagai bahan dasar penting untuk karbohidrat, lipid, dan metabolisme protein.

### **Reaksi-reaksi Anaplerotik**

Dibawah kondisi normal, reaksi dimana perantara siklus Asam Trikarboksilat (TCA) terbentuk dan terkuras tetap berada pada keseimbangan. Ini dimungkinkan karena mekanisme enzimatik untuk penempatan kembali perantara-perantara siklus Trikarboksilat (TCA) sementara yang kembali dialihkan ke jalur-jalur biosintesis.

#### Reaksi Phosphoenopiruvat (PEP) – karboksilase

Reaksi yang paling penting dari reaksi anaplerotik ini adalah karboksilasi enzimatik dari piruvat ke oksaloasetat :

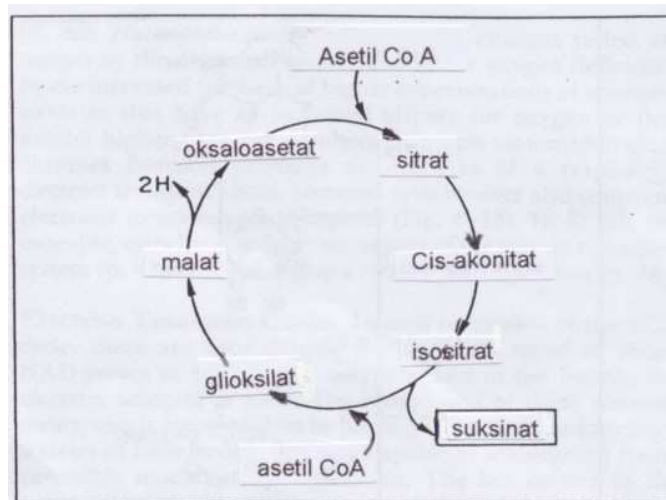


Reaksi tersebut terkatalisasi oleh karboksilasi piruvat, suatu enzim allosterik yang mengandung biotin. Tingkat reaksi rendah kecuali berlebihnya acetyl CoA, sebagai bahan bakar siklus Asam Trikarboksilat (TCA).

### **Siklus Glioksilat**

Saat mikroorganisme tumbuh pada asam lemak atau asetat sebagai sumber karbon tunggal, acetyl CoA terbentuk tanpa perantara membentuk asam piruvat. Dibawah situasi seperti itu, tidak ada mekanisme untuk membentuk oksaloasetat dari piruvat oleh reaksi karboksilasi PEP. Tumbuh pada asetat, akan menginduksi sintesis dua enzim yaitu isositrat lyase dan malate sintase, yang bersama-sama dengan beberapa enzim siklus TCA melaksanakan modifikasi siklus TCA, siklus glioksilat. Siklus ini melakukan pemotongan pada langkah evolusi CO<sub>2</sub> dari siklus TCA. Suksinat yang terbentuk dapat diubah oleh reaksi siklus TCA ke oksaloasetat, yang kemudian dapat berkondensasi dengan acetyl CoA untuk memulai putaran lainnya

dari siklus, atau secara alternatif oksaloasetat dapat dipergunakan untuk keperluan biosintesis.



Gambar 5-9. Siklus Glioksilat

( Sumber: Joklik, et al.,1992 )

### Dehidrogenasi -piridin

Nikotinamid adenin dinucleotida ( $\text{NAD}^+$ ) adalah koenzim yang paling sering diterapkan sebagai suatu penerima elektron dari substrat . Berfungsi dalam lima dari enam langkah oksidatif dalam oksidasi glukosa. Peran utama dehidrogenasi -NADP berperan untuk memindahkan elektron-elektron dari perantara katabolisme ke perantara biosintesis. Nukleotida piridin relatif terikat erat dengan enzim protein oleh ikatan nonkovalen. Hal ini merupakan salah satu sebab piridin tidak dimasukkan sebagai kelompok prostetik tetap, melainkan substrat yang berperan sebagai pembawa elektron.

### Dehidrogenasi -flavin

Enzim-enzim ini mengandung vitamin riboflavin, sebagai flavin mononukleotida (FMN) maupun flavinadenin dinukleotida (FAD). Tidak seperti dehidrogenasi-pyridin, pada dehidrogenasi -flavin nukleotida flavin terikat kuat. Flavoprotein yang terpenting diantaranya adalah dehidrogenasi NADH, yang

mengkatalisasi transfer elektron dari NADH ke komponen berikutnya dari rantai transpor elektron. Beberapa flavoprotein, seperti dehidrogenasi suksinat yang aktif pada dehidrogenasi primer. Kelas lainnya dari enzim-enzim flavin, teroksidasi kembali oleh molekul oksigen untuk menghasilkan hidrogen peroksida. Enzim-enzim dalam kelompok ini adalah asam D-amino oksidase dan xanthine oksidase. Beberapa nukleotida flavin dari flavo-protein mengandung logam (besi dan molibdat) yang penting untuk aktivitas katalitik.

### **Protein besi-belerang**

Protein-protein ini mengandung besi dan sejumlah equimolar dari asam sulfida labil. Berfungsi sebagai pengangkut elektron oleh transisi dapat-balik Fe(II)-Fe(III) yang sedang berlangsung. Sejumlah protein besi-belerang berbeda dari berbagai macam sumber, bervariasi dalam jumlah pusat besi-belerang per molekul dan potensinya dalam reduksi-oksidasi. Peranan ferredoksin anaerob pemrosesan nitrogen *Clostridium pasteurianum* dan bakteri fotosintetik *Chromatium* pada transpor elektron masih belum diketahui.

### **Kuinon (Koenzim Q/ “Quinone”)**

Kuinon yang berperan serta dalam transpor elektron adalah kuinon yang dapat larut dalam lipid, dengan hidrokuinon berfungsi sebagai pasangan redoks. Kuinon tidak terikat pada protein-protein tertentu namun terdapat sebagai kumpulan kecil dalam bagian cair dari membran, yang berperan sebagai penerima elektron untuk sekelompok enzim dan sebagai penyumbang elektron bagi komponen berikutnya pada rantai tersebut. Sebagai substrat yang dapat larut dalam lipid, dapat berpindah-pindah tersedia bagi enzim-enzim yang terikat secara lebih kuat dalam membran.

Walaupun ubikuinon merupakan kuinon utama dari sistem transpor elektron mitokondria, kuinon juga memiliki peranan pada transpor elektron bakteri. Pada kebanyakan organisme Gram-positif, menakuinon menggantikan ubikuinon, dan kedua kuinon tersebut terdapat pada *Enterobacteriaceae* pada umumnya. Perbandingan kedua kuinon ini pada membran *E. coli* bervariasi. Pada kondisi



sirkulasi udara yang tinggi dalam tahap logaritmik, ubikuinon-8 mendominasi menakuinon-8 dengan perbandingan 22:1. Dalam tahap lingkungan stabil aerob-18 jam, ubikuinon-8 tidak terdeteksi, sementara menakuinon-8 berada dalam konsentrasi yang relatif tinggi. *Mycobacterium phlei* membentuk vitamin naftokuinon K9 dan mempunyai peran diantara flavoprotein dan sitokrom b.

### **Sitokrom**

Sitokrom adalah komponen besi-profirin dari rantai transpor elektron. Selama siklus katalisis mengalami perubahan valensi Fe(II)-Fe(III) dapat-balik dan berperan secara bertahap untuk mengangkut elektron-elektron menuju oksigen molekuler. Walaupun mirip dengan sitokrom mamalia, sitokrom bakteri lebih tersebar dan memiliki perlengkapan yang tidak ditemukan pada sistem mamalia. Empat jenis sitokrom bakteri telah diidentifikasi berdasarkan karakteristik spektrum penyerapannya. Dari berbagai macam spesies, terdapat persebaran yang cukup luas pada jenis-jenis sitokrom yang ada, seperti juga struktur, fungsi, dan kondisi keberadaannya.

Sebagian bakteri memiliki lebih dari satu sitokrom yang dapat beroksidasi sendiri dari kelas alfa. Banyak yang mengandung sitokrom o, susunan protein hemositokrom c yang tersebar luas yang nampaknya berperan sebagai pusat oksidasi. Kondisi dimana suatu bakteri tumbuh sangat mempengaruhi baik jumlah total maupun relatif dari komponen-komponen sitokrom dalam organisme tersebut. Kehilangan oksigen cenderung menyebabkan penggantian oksidasi sitokrom alfa-alfa 3 oleh o dalam *Paracoccus denitrifican* dan sintesis lanjutan dari oksidasi sitokrom d secara relatif terhadap o (*E. coli*, *Haemophilus parainfluenzae*). Perubahan seperti itu mengakibatkan organisme-organisme untuk mencoba mengkompensasi defisiensi oksigen dengan meningkatkan sintesis dari oksidasi alternatif yang memiliki peningkatan afinitas untuk oksigen lebih tinggi atau menunjukkan angka pangalihan yang tinggi. Sementara sitokrom mamalia terutama berfungsi sebagai bagian dari rantai transpor elektron respirasi, sitokrom bakteri juga mentranspor elektron kepada

penerima-penerima non-oksigen . Sebagai contoh pada *E. coli*, sitokrom berfungsi sebagai bagian dari sistem reduksi nitrat.

### **Rantai transpor elektron**

Dalam setiap perubahan siklus asam trikarboksilat (TCA), terdapat empat dehidrogenasi, tiga diantaranya yang berperan sebagai penerima elektron adalah NAD, dan yang keempat penerima elektronnya adalah FAD. Reoksidasi dari koenzim-koenzim yang tereduksi ini dilakukan dengan mentranspor elektron-elektron melalui serangkaian pembawa perantara, yang sanggup melangsungkan reduksi dan oksidasi yang dapat-balik secara bebas. Pengangkut terakhir dalam rangkaian tersebut bereaksi dengan oksigen dalam suatu reaksi yang dilaksanakan oleh suatu pusat oksidasi. Rangkaian pengangkut yang menghubungkan dehidrogenasi dari suatu substrat yang dapat teroksidasi dengan reduksi oksigen menjadi air, disebut rantai transpor elektron. Pengangkut-pengangkut tersebut berpartisipasi dalam serangkaian reaksi dari nilai  $E'_0$  yang meningkat. Maka elektron-elektron akan cenderung melalui pengangkut NAD yang lebih negatif ke pengangkut yang lebih positif. Penurunan energi bebas dikaitkan dengan tiap transfer elektron dan dihubungkan secara langsung dengan besarnya penurunan tekanan elektron. Penurunan energi bebas pada saat pasangan elektron melalui NADH ke oksigen cukup besar untuk memungkinkan sintesis ATP dari ADP dan Pi.

Urutan-urutan transpor elektron umum :

Flavoprotein  $\rightarrow$  Sitokrom b  $\rightarrow$  Sitokrom c  $\rightarrow$  Sitokrom a  $\rightarrow$  O<sub>2</sub>

Ini ditemukan baik pada mamalia juga pada bakteri. Struktur rantai transpor elektron dalam bakteri tampak lebih kompleks, dimana terdapat sejumlah sistem rantai transpor. Dehidrogenasi flavoprotein masuk ke dalam sejumlah sistem rantai, dan struktur rantainya mungkin lebih bercabang dari pada yang ditemukan pada sistem mamalia. Konsep rantai respirasi bakteri lebih tepat sebagai model tiga dimensi, dimana tiap anggotanya memiliki kemungkinan lebih dari satu input maupun output, daripada linier dua dimensi dan rantai yang tidak bercabang, seperti contoh pada rantai respirasi mamalia.

## **Fosforilasi Oksidatif**

Pergerakan elektron-elektron menuruni rantai respirasi dari pengangkut-pengangkut diiringi dengan produksi ikatan fosfat kaya-energi sebagai hasil dari fosforilasi oksidatif. Kelipatan katalis dalam rantai tersebut menyediakan suatu perangkat untuk mengalirkan energi dalam kemasan-kemasan yang baik. Fosforilasi oksidatif merupakan suatu proses dimana sejumlah besar energi bebas yang dilepaskan selama oksidasi melalui siklus asam sitrat dapat dimanfaatkan untuk mengendalikan sintesis ATP.

Mekanisme rantai respirasi atau oksidoreduksi fotosintesis dipasangkan dengan sintesis ATP, paling baik dijelaskan melalui hipotesis kemiosmosis yang menarik namun sangatlah kompleks. Model ini berdasarkan pada asumsi bahwa suatu tenaga proton yang mengandung suatu gradien pH ( $\Delta \text{pH}$ ) dan suatu perbedaan potensial listrik ( $\Delta w$ ) dapat dibentuk dengan rekasi redoks dari transpor elektron, dan bahwa tenaga proton ini mengendalikan sintesis ATP. Inti dari hipotesis ini, membran berperan sebagai tempat dimana transpor elektron dan fosforilasi dihubungkan, dan membran sebagai tempat dimana terjadi transpor ion-ion proton dan hidrosil.

Menurut mekanisme kemiosmosis, pengangkut-pengangkut elektron juga disusun pada membran dimana transfer elektron dari pusat potensi redox rendah ke yang tinggi dihubungkan secara obligat dengan transpor proton melewati membran tersebut dari dalam ke luar sel. Sebagai konsekuensi dari transpor proton elektrogenetik ini, proton-proton diantarkan ke luar pada potensi elektrokimia yang tinggi dan kembali ke sisi awal melalui saluran proton dalam membran menuju suatu kompleks ATPase. Sistem ATPase menghubungkan hidrolisis ATP dengan translokasi proton melalui suatu saluran menjauhi ATPase. Karena reaksi ini dapat balik, melintasnya proton menuju ATPase berhubungan dengan sintesis ATP, dan ATPase berfungsi sebagai enzim sintesis ATP.

Jumlah ADP terfosforilasi per atom oksigen seringkali diungkapkan sebagai perbandingan P:O. Dalam rantai mitokondria nilainya 3 bila pemberi elektronnya

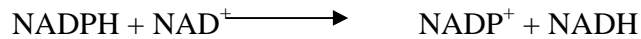
NADH, dan 2 jika FADH<sub>2</sub> sebagai pemberi elektron. Rantai respirasi bakteri sangat sensitif, paling tidak pada spesies bakteri anaerob memiliki perbandingan P:O sebesar 3. Kebanyakan pada bakteri hanya terdapat satu atau dua lokasi penyimpan energi. Hilangnya ketiga lokasi ini dan kehadiran reaksi langsung transpor elektron nonfosforilatif, dapat menunjukkan perbandingan P:O pada kebanyakan bakteri. Untuk *E. Coli*, perbandingan P:O kemungkinan adalah 2, dan lokasi pembentukan ATP adalah dehidrogenasi NADH dan oksidasi oleh sitokrom. Maka ATP yang dihasilkan dalam banyak bakteri lebih rendah dari 36 mol yang terbentuk dalam oksidasi lengkap dari satu mol glukosa oleh mitokondria.

ATP-ase mikroba dapat diamati dalam fotomitograf membran-membran sebagai struktur berbentuk knob yang mendorong permukaan bagian dalam membran dan memancar ke dalam sitoplasma. Struktur molekul dan komposisi dari kompleks ATP-ase bakteri mirip dengan yang terdapat pada mitokondria dan kloroplas. Dua perbedaan bagian pemisah kompleks enzim: Bagian kepala F<sub>1</sub>, yang mengandung lokasi katalitik dan terletak pada permukaan bagian dalam dari membran sitoplasma, dan bagian dasar F<sub>o</sub>, yang memanjang hingga membran sitoplasma yang mengandung saluran proton. ATPase dari *E. Coli* mengandung delapan sub unit.

Gambar.5-10 Rantai respirasi bakteri pada oksidasi sitokrom  
(Sumber: Brock,TD.,1991)

### **Transhidrogenasi Piridin-Nucleotida**

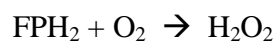
Transhidrogenasi telah dideteksi pada bakteri yang mengkatalisasi pertukaran dari ekuivalen-ekuivalen bereduksi antara kumpulan-kumpulan nukleotida :



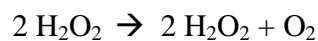
Reaksi tersebut memungkinkan pemanfaatan ekuivalen-ekuivalen bereduksi dari NADPH oleh rantai transpor elektron. Pada organisme aerob, jika terjadi kelebihan ATP, reaksi cadangan memungkinkan reduksi NADP<sup>+</sup> untuk kepentingan biosintesis. Walaupun mekanisme reaksi transhidrogenasi tidak begitu jelas, enzim tersebut berlaku sebagai suatu protein membran integral dan proses reaksi tersebut tergantung pada keadaan terenergisasinya oleh membran.

### **Reaksi-reaksi termediasi-Flavin**

Walaupun transpor elektron berperan untuk pemanfaatan oksigen dalam sistem mikroba, sejumlah enzim lainnya juga mengkatalisasi reaksi dengan oksigen. Di antaranya adalah enzim-enzim yang dapat dihambat yang dihasilkan dalam jumlah besar oleh organisme tersebut saat tumbuh pada bermacam unsur aromatik sebagai sumber utama karbon. Beberapa dari enzim ini, seperti D-amino dan L-amino asam oksidase, adalah flavoprotein, yang dapat teroksidasi sendiri oleh oksigen. Reaksi dengan oksigen diiringi oleh pembentukan hidrogen peroksida yang sangat beracun :

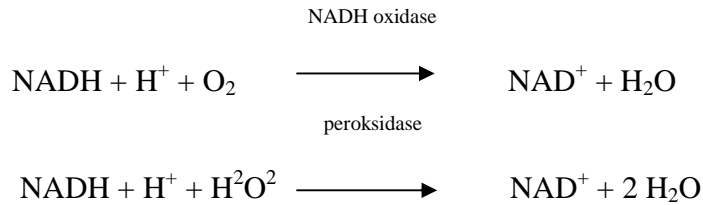


Organisme aerob memproduksi katalase, suatu enzim yang memecah hidrogen peroksida menjadi air dan oksigen:



*Streptococcus* adalah anaerob fakultatif yang siap tumbuh dalam keadaan terdapat udara walaupun kekurangan sitokrom dan katalase. Organisme ini mengandung suatu peroksida yang menghancurkan tiap peroksida yang dihasilkan oleh enzim flavoprotein. Penghancuran hidrogen peroksida melalui mekanisme ini

membutuhkan peranan dari dua enzim, suatu flavoprotein NADH oksidase dan suatu peroksidase :

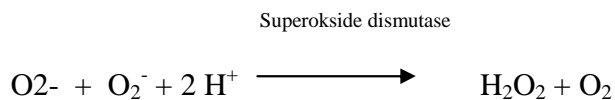


Kebanyakan organisme anaerob kekurangan katalase maupun peroksidase.

### **Dismutasi Superoksida**

Reduksi oksigen menghasilkan produksi perantara radikal bebas yang sangat beracun bagi sel bakteri. Diantaranya yang terpenting adalah superoksida anion  $\text{O}_2^-$ . Superoksida anion  $\text{O}_2^-$  dibentuk selama transpor elektron ke oksigen begitu juga pada otooksidasi dari hidroquinone, leukoflavin, ferredoksin, dan flavoprotein. Katalisasi dari beberapa enzim seperti santin oksidase juga mengubah  $\text{O}_2^-$ .

Semua bakteri-bakteri aerob memiliki dismutasi superoksida enzim yang memunculkan radikal superoksida dalam suatu reaksi enzimatik yang sangat aneh:



Kehadiran katalase pada organisme-organisme ini mencegah akumulasi  $\text{H}_2\text{O}_2$  yang beracun yang terbentuk dari  $\text{O}_2^-$ .

Dismutasi superoksida adalah metaloenzim. Jenis dasar enzim yang sama dapat ditemukan pada bakteri dan mitokondria eukariotik. Kedua-duanya mengandung  $\text{Mn}^{2+}$  dan urutan asam aminonya menunjukkan tingkat homologi yang tinggi. Kedua jenis enzim yang ditemukan dalam sitoplasma eukariotik mengandung  $\text{Cu}^{2+}$  dan  $\text{Zn}^{2+}$  dan memiliki struktur yang sangat berbeda.

Ketidakberadaan katalase, peroksidase, dan dismutasi superoksida pada organisme anaerob memungkinkan terjadinya peracunan oksigen pada organisme-organisme tersebut. Peranan penghambat dari radikal beracun tinggi lainnya, seperti oksigen tunggal dan radikal hidroksil yang terbentuk dengan reduksi oksigen, masih perlu di teliti.

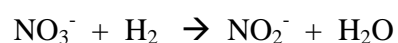
### **Transpor Elektron Anaerobic**

Untuk bakteri aerob obligat, oksigen adalah satu-satunya penerima elektron terakhir, dan sitokrom tipe a, d, dan o dapat berfungsi sebagai oksidase terakhir. Pada organisme anaerob fakultatif, berbagai penerima elektron dapat dipergunakan. Saat organisme-organisme ini tumbuh dalam kondisi aerob menjalankan fungsi rantai respirasi, sementara dalam kondisi anaerob, sistem transpor elektron dapat berhubungan dengan penerima-penerima elektron selain oksigen. Sistem transpor elektron anaerob seperti yang telah dijelaskan pada beberapa anaerob obligat.

Pembentukan ATP berhubungan dengan banyak reaksi penerima-penerima elektron, reaksi-reaksi pengonsumsi hidrogen baik pada organisme anaerob fakultatif maupun obligat berbeda dengan rantai transpor elektron aerob. Sistem dimana proses reduksi tersebut dihubungkan dengan fosforilasi.

### **Reduksi Nitrat dan Nitrit**

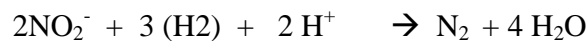
Karakteristik dari sistem transpor elektron anaerob adalah respirasi nitrat, dimana nitrat digunakan sebagai penerima elektron terakhir. Respirasi nitrat terjadi pada sebagian besar bakteri, termasuk organisme aerob, anaerob, dan anaerob fakultatif:



Reduksi dari nitrat menjadi nitrit dikatalisasi oleh sistem transpor elektron - membran yang mencakup dehidrogenase, pengangkut elektron, dan reduktase nitrat. Pada umumnya, dehidrogenase menghambat enzim-enzim. Pada *E. Coli* yang tumbuh

secara anaerob dengan keberadaan nitrat, format adalah penyumbang elektron yang paling efektif. Substrat lainnya yang mungkin juga berfungsi sebagai penyumbang elektron untuk reduksi nitrat diantaranya adalah laktat, suksinat, dan NADH.

Hasil reduksi dari respirasi nitrat adalah nitrit sangat beracun dan membatasi pertumbuhan berbagai organisme. Pada sebagian kecil organisme, seperti *Bacillus* dan *Pseudomonas*, nitrat dapat direduksi melampaui tingkat nitrit menjadi nitrogen oleh serangkaian proses respirasi anaerob yang disebut denitrifikasi. Karakteristik fisiologis dari organisme yang paling mendenitrifikasi adalah kemampuannya untuk menghasilkan gas nitrogen dengan respirasi reduksi nitrat :



Nitrit oksida (NO) dan nitrat oksida (N<sub>2</sub>O) adalah perantara dalam proses reduksi tersebut.

### **Reduksi Fumarat**

Sejumlah bakteri termasuk bakteri anaerob fakultatif maupun obligat, menggunakan fumarat sebagai suatu penerima elektron :



Fumarat dapat dengan mudah terbentuk dari beraneka ragam sumber karbon, seperti malat, aspartat, dan piruvat, dan siap tersedia bagi organisme-organisme sebagai suatu penerima elektron. Standar potensi redoks dari pasangan fumarat-suksinat ( $E_o' = + 33 \text{ mV}$ ) lebih besar dari kebanyakan pasangan metabolisme redoks lainnya, yang berguna dalam oksidasi berbagai penyumbang hidrogen. (contohnya: NADH, laktat, format).

### **E. METABOLISME AUTOTROF**

Selama dekade terakhir, konsep mengenai autotrop semakin tidak jelas sementara pengertian yang lebih baik pada biokimia organisme yang sebelumnya



diklasifikasi tanpa perbedaan makna sebagai autotrop atau heterotrop. Saat ini, perlengkapan unik yang perlu diperhatikan sebagai cirri umum bagi seluruh autotrop adalah kemampuannya untuk memperoleh hasil biosintesis karbon dari karbondioksida atau metabolisme unsur karbon. Memperoleh sumber energi dari cahaya (fototrof), dari oksidasi unsur anorganik (kemolitotrof), atau dari oksidasi kelompok metil yang melekat pada atom-atom selain karbon (metilotrof).

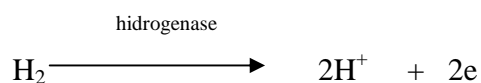
### **Kemolitotrof**

Organisme ini tersebar secara meluas di alam, memiliki peranan penting pada pemeliharaan siklus sulfur, nitrogen, dan karbon. Berbagai unsur-unsur anorganik dapat berperan sebagai sumber energinya.

Tidak ada mekanisme oksidasi kimia anorganik yang terbagi diantara anggota-anggota kelompok tersebut. Substrat-substratnya berbeda ( $H_2$ ,  $S^{2-}$ ,  $NH_4^+$ ,  $NO_2^-$ ,  $Fe^{2+}$ ) semua teroksidasi oleh jalur-jalur dan enzim yang berbeda, oksidasi dari unsur anorganik yang tereduksi bukanlah perlengkapan unik yang hanya terbatas pada autotrof.

### **Bakteri Hidrogen**

Bakteri hidrogen ini adalah organisme aerob, yang sebagian besar anggotanya dapat memanfaatkan unsur-unsur tambahan hidrogen sebagai suatu sumber energi. Kelompok ini memiliki enzim hidrogenase yang mengaktifasi hidrogen :

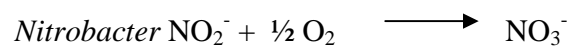
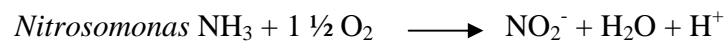


Penerima yang berfungsi secara subsekuen bervariasi dengan macam pasangan reaksi yang ada antara hidrogenase dan penerima elektron akhir. Pada beberapa anggota kelompok, terjadi pasangan nukleotida piridin dan terjadi rantai transpor elektron dengan oksigen sebagai penerima elektron utama. Sebuah contoh dari jenis pasangan ini ditemukan pada *Pseudomonas denitrificans*, yang mengandung rantai respirasi ikatan membran yang sangat mirip dengan yang terdapat

pada mitokondria. Mitokondria mungkin berevolusi dari membran plasma nenek moyang dari *Pseudomonas denitrificans* lewat endosimbiosis.

### **Bakteri Nitrifikasi**

Pada bakteri nitrifikasi yaitu *Nitrosomonas* dan *Nitrobacter*, nilai Eo' untuk oksidasi-oksidasi tidak memungkinkan berpasangan dengan reduksi NAD. Pada *Nitrobacter*, elektron-elektron memasuki rantai transport pada tingkat sitokrom alpha1:



Kebanyakan bakteri yang menitrifikasi adalah anaerob obligat, yang tidak dapat menggunakan substrat organik sebagai sumber energi.

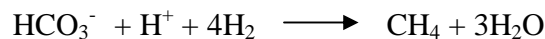
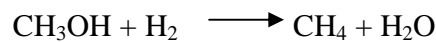
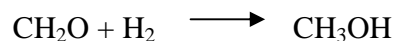
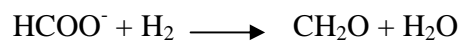
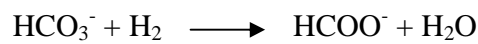
### **Bakteri Metanogenik**

Metan adalah unsur organik yang paling tereduksi, dan terbentuk pada langkah akhir dalam rantai makanan anaerob. Metan dibangun terutama dari asetat, CO<sub>2</sub>, dan H<sub>2</sub> oleh metanogenik, sekelompok bakteri anaerob khususnya yang hidup pada lingkungan anaerob dimana materi organik didekomposisi. Bakteri metanogenik membutuhkan kondisi anaerob yang paling kuat diantara bakteri-bakteri anaerob lain dan melakukan metanogenesis hanya bila potensi redox lebih rendah dari -330mV. Bakteri ini menempati tingkat ekologi (niche) paling bawah.

Biodegrasi dari unsur-unsur organik menjadi metan pada habitat anaerob melibatkan suatu rantai makanan mikroba metabolik, kompleksitas sangat bergantung pada habitat tersebut. Dengan ketidakadaan nitrat, sulfat, atau sulfur, karbondioksida menjadi pembawa elektron utama untuk respirasi anaerob, memungkinkan bakteri pereduksi-proton obligat melakukan oksidasi asam lemak

dan alkohol pada lingkungan seperti itu. Oksidasi cepat sering terjadi dan hidrogen berpindah dari habitat anaerob, kondisinya secara termodinamik lebih mendukung bagi terproduksinya oksidasi anaerob karbon dengan lengkap.

Reduksi CO<sub>2</sub> ke CH<sub>4</sub> berlangsung secara bertahap, namun perantaranya (format, formaldehid, dan metanol) tetap terikat dengan baik pada pengangkut-pengangkut yang belum teridentifikasi secara lengkap. Sebuah pengangkut, koenzim M, telah teridentifikasi sebagai 2- asam mercaptoetanesulfonik. Metilkoenzim M mungkin merupakan penunjuk langsung dari metan:



$$\Delta G^\circ = -32,4 \text{ kkal}$$

Pembentukan metan dari CO<sub>2</sub> dan H<sub>2</sub> tidak dapat terjadi pada sintesis ATP dengan fosforilasi tingkat-substrat. Sehingga terlihat bahwa bakteri metanogenik memperoleh ATP melalui fosforilasi transpor elektron.

### **Metilotrof**

Kelompok organisme ini dapat memenuhi kebutuhan energinya dengan oksidasi kelompok metil yang melekat pada atom-atom selain karbon. Diantaranya

adalah metilotrof obligat, yang tumbuh hanya dengan menggunakan unsur-unsur yang tidak mengandung ikatan karbon-karbon (metan, metanol). Organisme lainnya adalah metilotrof fakultatif, yang sanggup tumbuh pada sumber-sumber karbon yang bervariasi, termasuk unsur-C<sub>1</sub>. Oksidasi metan menjadi karbondioksida berlangsung melalui serangkaian langkah-langkah oksidasi dua elektron. Pada metabolisme metan, formaldehid menempati posisi kunci, karena pada tingkat ini karbon terasimilasi menjadi biomassa, juga terdisimilasi menjadi karbondioksida sebagai sumber energi.

### **Fototrof**

Organisme-organisme fototrof mendapatkan energi untuk pertumbuhannya dari cahaya melalui proses fotosintesis. Secara mekanis, ini merupakan model yang paling kompleks dari metabolisme penghasil energi. Walaupun reaksi keseluruhan pada dasarnya sama dalam semua organisme fotosintetik, bakteri memiliki mekanisme yang lebih primitif secara evolusioner.

### **Fotosintesis**

Fotosintesis mengandung suatu urutan reduksi-oksidasi dimana karbondioksida tereduksi ketingkat karbohidrat dengan menggunakan sejenis donor hidrogen yang teraktivasi oleh cahaya (reaksi terang)



Sifat alami unsur H<sub>2</sub>A bervariasi pada berbagai organisme, dan bagian inilah yang membedakan fotosintesis pada bakteri dengan yang terjadi pada tumbuhan hijau. Pada tumbuhan yang tumbuh secara aerob dalam cahaya, H<sub>2</sub>A dapat menjadi air, dan oksigen dilepaskan dalam reaksi tersebut. Pada bakteri fotosintesis terjadi hanya pada kondisi anaerob, fotosintesis tanpa oksigen ( fotosintesis anoksigenik) fotosintesis anoksigenik dilakukan untuk mikroorganisme tersebut., dan H<sub>2</sub>A harus tersedia sebagai sulfur tereduksi, hidrogen , atau unsur-unsur organik. Bakteri fotosintetik biasanya merupakan spesies akuatik dan mencakup bakteri sulfur ungu

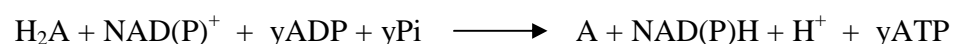
dan hijau. Sianobakteria, belakangan ini diklasifikasikan sebagai alga hijau-biru, merupakan prokariotik biasa namun juga aerob dan melakukan fotosintesis seperti tumbuhan hijau.

Fotosintesis terjadi di dalam sistem membran khusus, baik dalam membran tilakoid atau dalam gelembung tertutup. Di dalam struktur-struktur ini terdapat komponen-komponen fotosintesis bakterioklorofil, karotenoid, pembawa elektron, dan protein. Komponen ini terorientasi pada sistem membran sedemikian rupa sehingga cahaya dapat diserap oleh pigmen-pigmen karotenoid dan bakteriofil, dan energinya digunakan untuk membentuk tenaga proton melewati membran tersebut.

### **Transpor Elektron Fotosintesis**

Tumbuhan memiliki dua pusat reaksi fotokimia yang terpisah, sementara bakteri hanya memiliki satu. Kejadian fotokimia primer terjadi saat sebuah molekul klorofil menyerap satu kuantum cahaya dan memindahkannya ke pusat reaksi yang tertanam di dalam membran. Klorofil berperan mempengaruhi pemisahan fotokimia kekuatan reduksi dan oksidasi, menghasilkan suatu aliran sepanjang dua sistem transpor. Salah satu sistem ini menerima elektron yang diantarkan pada penerima, dan yang lainnya menempatkannya kembali..

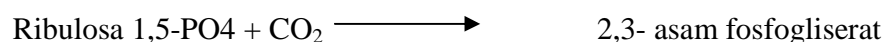
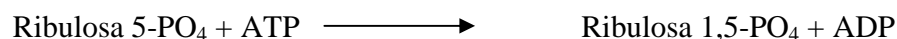
Pada bakteri fotosintesis, seperti *Rhodospirillum rubrum*, sebuah nonheme-besi bersama dengan quinone berperan sebagai penerima perantara elektron dan sebuah protein sitokrom jenis c sebagai penyumbang elektron pada klorofil yang telah teraktifisasi. Perpindahan elektron-elektron tersebut diiringi dengan pembentukan ATP. Mekanisme berpasangan ini pada prinsipnya mirip dengan mekanisme berpasangan yang diterapkan pada fosforilasi rantai respirasi. Perubahan CO<sub>2</sub> menjadi karbohidrat membutuhkan pasokan NADPH maupun ATP. Hubungan ini dapat dirangkum pada pernyataan umum berikut :



Untuk bakteri fotosintetik, H<sub>2</sub>A nya bisa berupa substansi anorganik, seperti H<sub>2</sub>S, atau unsur organik seperti suksinat. Energi dari foton (cahaya) yang diserap mengendalikan reaksi ini. Pada kejadian ini aliran elektronnya terbuka atau non siklik. Dengan ketidakberadaan substrat yang dapat dioksidasi, aliran elektron penghasil cahaya terjadi pada jalur siklus. Elektron-elektron yang berasal dari molekul klorofil yang dilepaskan dapat dengan mudah kembali lagi setelah melakukan perjalanan sepanjang rangkaian siklus dari pembawa elektron. Aliran elektron-elektron ini adalah suatu perangkat untuk menyimpan sebagian energi dari elektron-elektron berenergi tinggi yang meninggalkan klorofil. Fotofosforilasi siklik dapat mewakili bentuk paling primitif dari fotosintesis yang berguna bagi organisme dalam suatu lingkungan yang kaya akan unsur-unsur organik dan membutuhkan banyak ATP.

### Fase Reaksi Gelap

Pembentukan glukosa dalam fotosintesis adalah proses gelap yang berawal dari tereduksinya NADP dan ATP yang dibentuk oleh cahaya. Mekanisme dimana pembentukan CO<sub>2</sub> terjadi dalam semua organisme berfotosintesis terjadi secara siklik dan terjadi baik organisme prokariotik maupun eukariotik. Rangkaian reaksi yang kompleks ini dikenal sebagai siklus Calvin, reaksi semula yang merupakan sintesis ribulose 1,5-diphosphate dari ribulose 5-phosphate.



Dua reaksi ini spesifik untuk organisme-organisme yang menggunakan CO<sub>2</sub> sebagai sumber karbon tunggal dan tidak ditemukan pada organisme yang heterotrof. Reduksi dari dua molekul 3-fosfoglisarat terjadi pada penggunaan NADPH dan ATP yang terbentuk pada reaksi terang. Dua molekul 3-fosfoglisaraldehid yang kemudian terbentuk lalu diubah menjadi glukosa melalui beberapa kali putaran reaksi glikolisis.

## **Pengendalian Energi**

Agar metabolisme suatu mikroorganisme berfungsi secara efisien, berbagai percabangan dan jalur metabolik harus diatur sedemikian rupa sehingga substrat-substrat yang tersedia dapat digunakan secara optimal. Untuk kepentingan ini, sel mikroba telah mengalami evolusi sistem pengendalian yang sangat rumit, diantaranya dalam mengendalikan proses pasokan energi. Regulasi dari metabolisme penghasil energi ini dikendalikan secara ketat dan terjadi pada tingkat-tingkat yang berbeda, dengan meningkatkan tingkat transkripsi dan translasi, melalui modifikasi postranslasi, dan dengan putaran arus balik yang terukur dengan baik, meregulasi aktivitas enzimatik sebagai respon untuk memelihara kondisi terjadinya perubahan produk dan substrat.

## **Regulasi Genetik**

Di alam sel dihadapkan pada berbagai macam potensi sumber-sumber energi. Kemampuan bertahan hidup dari spesies tertentu dalam lingkungannya yang berkompetisi tinggi berhasil karena kemampuan spesies tersebut untuk beradaptasi dengan lingkungannya. Potensi untuk disimilasi substrat-substrat yang berbeda sangatlah besar, enzim untuk aktivitas seperti itu dihasilkan hanya bila diperlukan. Pengendali dari jenis ini, induksi dan represi, sangatlah umum dalam mikroorganisme dan merupakan contoh dari mekanisme regulasi genetik. Pada umumnya, induksi mempergunakan kendali efektif dari urutan katabolik yang menyangkut karbon dan sumber-sumber energi, dimana sintesis enzim yang mengkatalisasi dalam urutan tertentu dinyalakan atau dimatikan bergantung pada kebutuhan akan urutan spesifik tersebut. Contoh klasik dari regulasi genetik adalah pemanfaatan disakarid laktosa oleh *E.coli*.

## **Represi Katabolit**

Jenis pengendalian ini terlihat saat organisme tumbuh pada kultur glukosa atau sumber energi lain yang dapat dimetabolisme dengan cepat. Sering disebut sebagai efek glukosa, represi katabolit menghasilkan represi sintesis enzim yang akan melakukan metabolisme substrat tambahan secara lebih lambat dari glukosa. Ketika sistem *lac* diinduksi, tingkat sintesis Beta-galaktosidase cukup banyak tereduksi dalam kultur yang mengandung glukosa, dibandingkan dengan sel-sel yang tumbuh pada kultur dengan metabolit lain sebagai sumber karbon. Glukosa membuang represi katabolit pada tingkat 3'-5'-cyclic AMP (cAMP) dalam sel. Penambahan cAMP pada kultur melampaui represi glukosa dengan menstimulasi transkripsi dari enzim Beta-galaktosidase yang dapat diinduksi. Tingkat cAMP dalam sel bervariasi sesuai dengan kondisi pertumbuhan dan kebutuhan energetik sel tersebut. Tingkatnya rendah jika energi yang tersedia melebihi keperluan biosintesis energi, dan tingkat cAMP meningkat jika pasokan karbon organisme tersebut habis.

### **Regulasi Metabolik**

#### **Pengisian Energi Adenilate**

Nukleotida adenin (ATP, ADP, dan AMP) adalah paket energi metabolik yang ditempatkan secara strategis untuk meregulasi penghematan seluruh metabolik sel. Pada umumnya, urutan katabolik mengandung enzim regulator yang diaktifkan oleh ADP atau AMP atau dihambat oleh ATP. Degradasi substrat terjadi secara maksimal hanya saat tidak dibutuhkannya ATP.

Dalam perannya sebagai agen penghubung metabolik primer, sistem adenilate telah disetarakan sebagai tenaga cadangan pendorong yang mampu untuk menerima, menyimpan, dan memasok energi kimia. Istilah pengisian energi adenilate didefinisikan sebagai jumlah relatif dari energi yang disimpan dalam sistem dan dapat diungkapkan pada skala linear dengan persamaan :

$$ATP + \frac{1}{2} ADP$$



$$\text{Pengisian energi} = \frac{\text{-----}}{\text{ATP} + \text{ADP} + \text{AMP}}$$

Perlengkapan katalitik dari sejumlah enzim dimodifikasi dengan merubah pengisian energi. Seiring dengan bertambahnya pengisian energi, enzim-enzim teregulasi adenilate pada urutan regenerasi-ATP aktivitasnya berkurang. Sistem adenilate berjalan optimal secara stabil dimana pengisian energi antara 0,8 dan 0,9 dan secara kuat menahan deviasi dari jarak ini.. Pada bakteri yang sedang tumbuh pergantian ATP sangat cepat (1 hingga  $10\text{s}^{-1}$ ), stabilisasi yang ketat dari pengisian energi menunjukkan indikasi pengendalian yang sangat sensitif dan cepat.

### **Modulasi dari Jalur Glikolisis**

#### ***Efek Pasteur***

Pada organisme fakultatif, kapasitas fermentasi sel dihambat oleh kehadiran oksigen, dan energinya terpenuhi dari respirasi. Sebagai hasilnya, lebih sedikit glukosa dikonsumsi, dan akumulasi laktat berkurang. Fenomena ini, pertama dikenali oleh Pasteur pada fermentasi ragi yang dikenal sebagai efek Pasteur. Keuntungan dari efek ini sangat jelas dalam masalah perolehan energi pada perpindahan dari metabolisme anaerob ke yang aerob. Glikolisis anaerob melepaskan hanya sekitar 8% dari energi yang diperoleh dari pemecahan glukosa. Maka, jika oksigen yang tersedia dalam glukosa teroksidasi ke  $\text{CO}_2$  dan  $\text{H}_2\text{O}$  tanpa akumulasi asam laktat, kebutuhan energi dari sel akan dapat terpenuhi dengan memanfaatkan lebih sedikit glukosa.

Ada beberapa faktor yang bertanggungjawab pada efek Pasteur, namun yang paling utama adalah enzim kunci fosfofruktokinase, yang sebagai pusat pada regulasi glikolisis . Dalam pembentukan ATP lewat jalur respirasi, ATP meningkat relatif terhadap ADP menghambat fosfofruktokinase, akibatnya mengurangi masuknya glukosa ke dalam jalur glikolisis.

Penghambatan aktivitas fosfofruktokinase oleh ATP adalah gambaran pengaruh negatif pada regulasi suatu enzim allosterik. Reaksi yang dikatalisasi oleh fosfofruktokinase, pembentukan fruktosa 1,6-bifosfat dari fruktosa 6-fosfat, adalah titik kendali kritis berdasarkan regulasi metabolik yang kuat. Ini sangatlah sensitif terhadap perubahan pada pengisian energi adenilat, setiap kali pasokan ATP cukup banyak tersedia, seperti ketika piruvat dimetabolisasi secara aerob ke CO<sub>2</sub> lewat siklus TCA, glikolisis akan terhalangi. Begitu juga kebalikannya. Saat glikolisis benar-benar dibutuhkan dalam pembentukan energi, yaitu pada saat ATP menurun ke tingkat rendah dan ADP atau AMP terakumulasi, glikolisis akan terdorong.

Sebagai tambahan pada ATP dari hasil lain respirasi mendorong aktivitas glikolisis. Kebutuhan akan pengendalian tambahan berasal dari fungsi ganda glikolisis sebagai jalur amphibiolik. Tingkat glikolisis harus memenuhi kebutuhan pasokan perantara sintetik seperti juga kebutuhan regenerasi ATP. Fosfofruktokinase dari berbagai spesies bakteri menunjukkan banyak kemiripan dengan perlengkapan regulasi, namun tidaklah identik. Pada umumnya, pengaktivasi fosfofruktokinase, seperti AMP, ADP, Pi, dan fruktosa 1,6-bifosfat, yang cenderung terkumpul selama kondisi anaerob, sementara penghambat-penghambat enzim, seperti ATP dan sitrat cenderung untuk meningkat bersamaan dengan transisi dari kondisi anaerob ke aerob.

Masukan-masukan regulasi yang juga penting baik secara umum maupun pada kasus khusus adalah pengisian nikotinamid adenin nukleotida (NADH/NADH + NAD<sup>+</sup>) dan (NADH/NADH + NAD<sup>+</sup>) dan efek arus-maju positif (tanda-tanda stimulasi dari reaksi urutannya satu langkah lebih awal).

### **Pengendalian Disimilasi Piruvat**

Untuk metabolisme anaerob pada *E. coli*, yang memiliki pola fermentasi asam-campuran, enzim utama pada langkah metabolik pusat perubahan piruvat menjadi asetil-CoA adalah piruvat format-liase. Piruvat format-liase adalah protein homodimerik, berdasarkan persamaan dalam posttranslasi. Ini terjadi dalam suatu bentuk inaktif, E<sub>i</sub>, dan suatu bentuk aktif E<sub>a</sub>. Bentuk yang belakangan membawa suatu radikal bebas yang sangat sensitif terhadap oksigen. Pada sel *E.coli* selama

pertumbuhan aerob pada media glukosa, piruvat format-liase benar-benar ditahan dalam bentuk inaktif. Dipicu oleh perubahan potensi redoks atau konsentrasi sitoplasmik piruvat yang mungkin terpecah, terjadi suatu pergeseran ke anaerob menghasilkan proses posttranslasi dari bentuk Ei yang tersintesis secara aerob menjadi Ea. Selama anaerob, jalur fermentasi laktat dipercepat oleh aktivitas tinggi dari piruvat format-liase.

## **RANGKUMAN**

Semua proses kimia yang terjadi di dalam sel suatu organisme disebut metabolisme, dimana terjadi perubahan molekul-molekul kimiawi melalui jalur-jalur tahapan reaksi yang kompleks. Beberapa jalur metabolisme merombak molekul kompleks menjadi molekul sederhana untuk menghasilkan energi (katabolik) melalui proses respirasi dan fermentasi, jalur metabolisme lain yaitu sebaliknya menggunakan energi untuk membangun molekul kompleks (zat organik) dari molekul yang sederhana berupa zat anorganik (anabolik) melalui proses biosintesis.

Sel Bakteri umumnya sama dengan semua sel organisme hidup membutuhkan energi untuk kelangsungan hidupnya. Berdasarkan kebutuhan karbon sebagai sumber energi, bakteri dikelompokkan menjadi dua kelompok **autotrof** dan **heterotrof**. Bakteri autotrof menggunakan karbondioksida sebagai sumber tunggal karbon dan bakteri heterotrof selain karbondioksida juga glukosa melalui fermentasi dan respirasi. Fermentasi merupakan perombakan gula tanpa bantuan oksigen secara anaerob obligat maupun anaerob fakultatif. Jalur katabolik paling efisien ialah respirasi menggunakan oksigen bagi yang respirasi aerob dan respirasi anaerob menggunakan nitrat, sulfat atau karbonat.

## **PERTANYAAN DAN TUGAS**

1. Jelaskan apa yang dimaksud dengan metabolisme, katabolisme dan anabolisme ?
2. Jelaskan perbedaan respirasi dan fermentasi yang dilakukan oleh bakteri aerob maupun bakteri anaerob !
3. Jelaskan metabolisme autotrof yang dilakukan yang menggunakan energi cahaya (fototrof), menggunakan bahan anorganik kimiawi lain lain (kemolitotrof) dan dari kelompok metal (metilotrof) ?
4. Jelaskan proses Fotosintesis lengkap dengan urutan-urutan reaksinya !
5. Jelaskan proses Respirasi lengkap dengan tahapan urut-urutan reaksinya !

## **ISTILAH PENTING**

- Metabolism
- Bioenergetik
- Heterotrof
- Autotrof
- Kemolitotrof
- Metilotrof
- Oksidasi
- Reduksi
- Fermentasi
- Respirasi
- Fotosintesis
- ATP
- ADP
- Glikolisis
- Aerob
- Anaerob
- obligat
- fakultatif