BAB X

FOTORESPIRASI

Kompetensi Dasar:

1. Setelah mengikuti perkuliahan, mahasiswa mampu menjelaskan pengertian fotorespirasi.
2. Setelah mengikuti perkuliahan, mahasiswa mampu menuliskan perbedaan tumbuhan C3 dan C4.
3. Setelah mengikuti perkuliahan mahasiswa mampu menjabarkan proses fotorespirasi pada tumbuhan C4.

Pada daerah tropik, produktifitas (berat kering bahan organik dihasilkan per satuan luas per satuan waktu) dari beberapa jenis tumbuhan C_4 (seperti jagung, sorghum, tebu gula) jauh lebih besar dari pada kebanyakan jenis tumbuhan lainnya.

Jenis tumbuhan dengan produktivitas tinggi (tumbuhan C_4) dapat dibedakan dari tumbuhan C_3 dengan berbagai ciri-ciri anatomi, fisiologi dan biokimia. Satu dari perbedaan penting antara kedua kelompok tumbuhan ini adalah daun tumbuhan dengan produktivitas rendah selama terjadi penyinaran, merespirasikan dan menggunakan sebagian karbohidrat yang dihasilkan fotosintesis. Peristiwa ini disebut **fotorespirasi**. Karena fotorespirasi ini produktivitas tumbuhan yang mengalami fotorespirasi banyak berkurang.

Respirasi Jaringan Berklorofil Yang Disinari

Respirasi dan fotosintesis merupakan dua proses antagonis (berlawanan). CO_2 yang dilepaskan dalam respirasi ke atmosfir apakah oleh sel akar atau sel batang, merupakan sebagian dari hasil fiksasi CO_2 dalam fotosintesis. Peningkatan berat kering tumbuhan yang sedang tumbuh akan terjadi jika laju fotosintesis lebih besar dari laju respirasi.

Percobaan pengukuran laju fotosintesis pada daun hijau merupakan contoh untuk melihat gejala dari sifat yang bertentangan antara fotosintesis dan respirasi. Percobaan ini biasanya dilakukan dengan menempatkan sehelai daun yang disinari dalam suatu tabung gelas dan laju hilangnya CO_2 dari tabung diukur.

Tetapi setiap sel hidup dalam daun, apakah berwarna hijau atau tidak, secara terus menerus tetap melakukan respirasi, baik dalam keadaan terang maupun gelap. Karena itu CO_2 yang dihasilkan respirasi sampai jumlah tertentu akan mengurangi laju penurunan CO_2 dalam tabung yang disinari. Dalam kenyataannya, laju hilangnya CO_2 dari tabung yang disinari sebenarnya merupakan ukuran dari fotosintesis netto (apparent photosynthesis). **Laju fotosintesis total** (bruto atau sebenarnya) dari daun (hijau) hanya dapat dihitung dari laju fotosintesis netto apabila laju pengukuran respirasi dibuat terpisah. Hubungan antara fotosintesis total, fotosintesis dan respirasi dalam daun yang disinari adalah sebagai berikut:

Laju fotosintesis total = Laju fotosintesis + Laju respirasi dalam cahaya

Laju fotosintesis total merupakan parameter yang lebih bersifat teoritis, fotosintesis netto (umumnya dinyatakan dalam mg CO_2 yang diikat per dm^2 luas permukaan daun perjam) sering kali dipengaruhi untuk menentukan aktivitas fotosintesis tumbuhan. Hal ini terutama apabila tujuannya hanya sekedar untuk menetapkan respon suatu tumbuhan terhadap perubahan-perubahan lingkungan atau perlakuan-perlakuan yang berbeda atau untuk menilai potensi produksi tumbuhan tertentu.

Sampai kurang lebih 25 tahun yang lalu, cara mengukur laju fotosintesis total adalah dengan mengukur laju fotosintesis netto dan dikurangi dengan laju respirasi gelap. Dalam prosedur ini laju respirasi dari daun hijau dianggap sama, baik dalam terang maupun gelap. Tetapi sekarang telah diketahui bahwa laju respirasi yang sama dalam terang dan gelap hanyalah terdapat pada daun dari sejumlah kecil jenis tumbuhan tinggi (seperti: jagung, sorgum, tebu gula).

Sekarang telah diketahui bahwa CO_2 yang dihasilkan respirasi (dan juga pemakaian oksigen oleh respirasi) dalam jaringan berklorofil dari kebanyakan jenis tumbuhan tinggi berlangsung pada laju yang lebih tinggi dalam terang dari pada dalam gelap (Edwards dan Walker, 1983). Proses ini disebut **fotorespirasi**.

Adanya fotorespirasi pertama kali didemonstrasikan oleh **Docker** ahli fisiologi tumbuhan bangsa Amerika dalam penelitian yang dimulai pada

pertengahan tahun 1950-an. Ia dan pembantunya mengajukan istilah foto-respirasi (Docker dan Tio, 1959).

Fotorespirasi berlangsung bersama-sama dengan kegiatan respirasi normal (yaitu glikolisis, SAT, rantai respirasi). Respirasi normal mempunyai laju yang sama baik dalam cahaya maupun gelap dan kadang-kadang dinyatakan secara kolektif sebagai **respirasi gelap**.

Salah satu perbedaan antara respirasi gelap dan fotorespirasi adalah responnya terhadap konsentrasi oksigen. Respirasi gelap, jenuh pada konsentrasi oksigen serendah 2 %. Kenaikan laju respirasi gelap sangat kecil dengan meningkatkan konsentrasi oksigen dari 2 % sampai konsentrasi oksigen normal dalam atmosfir (±21%). Tetapi terlihat bahwa fotorespirasi berjalan dengan laju yang lebih tinggi dalam udara dengan 21 % oksigen dari pada dalam atmosfir dengan 2 % oksigen

Laju fotorespirasi dari daun yang mendapat sinar (biasanya dinyatakan dalam mg CO_2 yang dihasilkan per dm^2 luas permukaan dari daun per jam) secara teknis sangat sulit diukur dengan tepat, karena sebagian dari CO_2 yang dihasilkan daun akan diikat kembali dalam fotosintesis.

Walaupun demikian, indeks dari besaran laju fotorespirasi dapat dihitung dengan mudah. Indeks ini disebut **titik kompensasi CO2**. Untuk mengukur titik kompensasi CO2, pucuk atau daun ditempatkan dalam suatu tabung gelas kecil berisi udara yang tertutup rapat, dan diberi sinar.

Konsentrasi CO_2 dalam tabung dapat dimonitor dengan alat penganalisa CO_2 yang menggunakan infra merah. Konsentrasi CO_2 dalam tabung akan menurun, karena pada permulaan laju fiksasi CO_2 dalam fotosintesis adalah lebih besar dari pada laju produksi CO_2 yang dihasilkan respirasi. Dalam waktu singkat akan dicapai suatu konsentrasi CO_2 yang tepat. Dimulai dengan konsentrasi CO_2 normal dalam udara (kira-kira 0,03% atau 300 ppm CO_2 per volume), konsentrasi CO_2 dalam tabung akan menurun sampai pada kisaran antara 1 dan 150 ppm kisaran tersebut merupakan konsentrasi CO_2 pada keseimbangan, yang besarnya bergantung dari jenis tumbuhannya. Konsentrasi CO_2 pada keseimbangan tesebut disebut **titik kompensasi CO2**.

Pada titik kompensasi CO_2, yang dihasilkan respirasi seimbang dengan banyaknya CO_2 yang difiksasi fotosintesis dengan kata lain laju fiksasi CO_2 dalam fotosintesis sama besar dengan laju produksi CO_2 dalam respirasi. Karena itu, pada titik kompensasi CO_2 besarnya fotosintesis netto sama dengan nol. Fiksasi CO_2 netto hanya akan terjadi jika konsentrasi CO_2 atmosfir

lebih besar dari titik kompensasi CO_2-nya. Masih banyak cara-cara lain untuk menetapkan fotorespirasi.

Perbedaan Ciri-ciri Tumbuhan C_3 dan C_4

Pengukuran titik kompensasi CO_2 dari berbagai jenis tumbuhan tinggi telah dilakukan sejak lama. Beberapa jenis tumbuhan mempunyai titik kompensasi CO_2 yang sangat rendah (0 sampai 10 ppm). Tumbuhan yang mempunyai laju fotorespirasi yang sangat rendah sulit diukur. Jenis tumbuhan yang demikian dinilai mempunyai kemampuan sangat tinggi dalam fotositesis netto. Termasuk dalam kelompok ini kurang lebih setengah dari jenis famili rumput-rumputan. Contoh yang paling dikenal adalah sorgum, jagung, tebu, rumput *Andropagon*, semunya berasal dari daerah tropis.

Dilain pihak, sebagian besar dari tumbuhan berpembuluh mempunyai titik kompensasi CO_2 berkisar sekitar 35-70 ppm dan mempunyai laju fotorespirasi yang tinggi. Kemampuan jenis tumbuhan ini lebih rendah dari pada kelompok pertama dalam kemampuannya untuk menghasilkan fotosintesis netto. Termasuk ke dalam kelompok kedua ini adalah tanaman budidaya seperti kacang tanah, kedelai, bit, gula, tembakau, bayam, biji-bijian, oat, barley, padi dan semua jenis pohon "evergreen" dan pohon bermusim (*deciduous*).

Setiap kelompok tanaman tersebut memiliki sekumpulan ciri khas yang berbeda, baik ditinjau dari segi fisiologi, anatomi maupun biokimiawi. Satu diantaranya adalah perbedaan respon fotosintesis netto terhadap kenaikan intensitas cahaya. Tumbuhan dengan kapasitas fotosintesis rendah mencapai laju maksimum fotosintesis netto pada intensitas cahaya agak rendah (berawan, mendung) kedua kelompok tumbuhan kurang lebih sama efisiensinya dalam kemampuannya melangsungkan fotosintesis netto.

Selain perbedaan titik kompensasi CO_2, laju fotorespirasi, respon fotosintesis netto terhadap intensitas cahaya, kedua kelompok tumbuhan tersebut juga mempunyai anatomi daun yang berbeda.

Daun tumbuhan dengan kapasitas fotosintesis tinggi mempunyai beberapa lapisan sel parenkim yang tebal disekeliling jaringan pembuluhnya, lapisan sel tersebut dinamakan sel seludang pembuluh (*budle sheath cells*). Ciri yang penting dari sel seludang pembuluh, adalah bahwa selnya mengandung organela yang sangat tinggi. Sel seludang pembuluh dikelilingi beberapa lapis mesofil. Kloroplas dalam sel mesofil biasanya lebih kecil dari pada kloroplas sel seludang

pembuluh, Karena sel seludang pembuluh menutupi seluruh pembuluh ikatan pembuluh, transportasi hasil fiksasi CO_2 dari sel mesofil ke ikatan pembuluh harus melalui sel-sel seludang pembuluh. Pada tumbuhan dengan kapasitas fotosintesis rendah biasanya tidak terdapat sel seludang pembuluh, walaupun ada hanya mengandung sedikit organela.

Tabel
Beberapa ciri yang membedakan tumbuhan C_4 dan C_3

Ciri-ciri	Kapasitas fotosintesis netto	
	Tinggi (C_4)	Rendah C_3)
Titik kompensasi CO_2	0-10 ppm CO_2	35-70 ppm CO_2
Fotorespirasi	Ada dan mudah sedikit sekali; sukar diukur	Terukur
Laju fotosintesis netto dalam cahaya penuh (10000 – 12000 ft.c)	40-80mg CO_2 per dm^2 luas daun per jam	15-35 mg CO_2 per dm^2 luas daun per jam
Respon fotosintesis netto terhadap peningkatan intensitas cahaya	Sukar untuk mencapai kejenuhan walaupun dalam cahaya penuh ada	Intensitas jenuh tercapai pada kisaran 1000 –4000 ft.c Tidak ada
Tingginya pembentukan sel-sel seludang pem buluh yang mengandung konsentrasi organel	Ada	Tidak ada

Pada kenyataannya jenis tumbuhan dengan kapasitas fotosintesis rendah hanya mempunyai satu lintasan, yaitu lintasan pentosa fosfat reduktif (siklus C_3). Tetapi jenis tumbuhan dengan kapasitas fotosintesis tinggi selain mempunyai lintasan asam dikarboksilat, (tanaman C_4) juga mempunyai siklus C_3 terdapat dalam fiksasi CO_2, pada tanaman C_4 terdapat dalam sel mesofil.

Jenis tumbuhan yang melakukan fiksasi CO_2 fotosintetik dengan siklus C_3 disebut tumbuhan C_3 dan yang mempunyai siklus C_4 sebagai tumbuhan C_4. Jadi tumbuhan dengan kapasitas fotosintesis rendah disebut tumbuhn C_3, sedangkan tumbuhan dengan kapasitas tinggi disebut tumbuhan C_4.

Kurva yang menyatakan respons pengambilan CO_2 fotosintesis netto terhadap suhu untuk tumbuhan C_3 dan C_4 ditunjukan dalam Gambar 2. Suhu optimum untuk fotosintesis netto dalam tumbuhan C_3 biasanya berkisar di bawah 25°C, sedangkan untuk tumbuhan C_4 berkisar antara 30-35°C, dapat

dilihat dalam Gambar 2 bahwa laju fotosintesis netto tumbuhan C_4 adalah dua kali lebih tinggi daripada tumbuhan C_3. Gambar 2 juga menunjukan bahwa pada suhu dibawah 15-20 ^{0}C laju fotosintesis netto dari kedua tumbuhan itu tidak banyak berbeda.

Perbedaan kurva respon untuk pengaruh cahaya dan suhu pada fotosintesis netto dalam tumbuhan C_3 dan C_4 (lihat Gambar 1 dan 2) menunjukan kesimpulan penting yakni: tumbuhan C_4 mempunyai daya adaptasi yang lebih baik dari pada tumbuhan C_3 untuk hidup di dalam lingkungan yang ekstrim (misalnya, radiasi matahari yang kuat dan suhu yang tinggi). Dalam kenyataannya menurut sejarah banyak jenis dari tumbuhan C_4 telah ada sejak ribuan tahun yang lalu di derah kering dimana musim pertumbuhannya bersamaan dengan radiasi yang kuat, suhu tinggi, dan keadaan air yang sangat terbatas.

Oksigen mempunyai pengaruh yang nyata terhadap fotosintesis netto pada tumbuhan C_3 Juga termasuk dalam kelompok ini adalah beberapa jenis dikotil. Laju fotosintesis netto yang tinggi dapat di capai apabila konsentrasi oksigen benda pada tingkat yang sangat rendah (dalam kisaran 0-2%).

Gambar 3 juga menunjukan bahwa oksigen hampir tidak mempunyai pengaruh sama sekali pada fotosintesis netto tumbuhan C_4. Laju fotosintesis netto kurang lebih tetap sama dalam kisaran konsentrasi oksigen 0-21%.

Penghambatan fotosintesis netto oleh oksogen pertama kali diamati tahun 1920 oleh O. Warburg, seorang ahli biokimia bangsa Jerman. Proses penghambat tersebut sekarang dikenal dengan efek Warburg. Tetapi baru akhir-akhir ini diketahui bahwa efek Warburg pada tumbuhan C_3 berhubungan dengan adanya kompetisi antara oksigen dan CO_2 dalam memperebutkan daerah aktif enzim yang mengikat CO_2 (yaitu Ribulosa Bisfofat Karboksilase).

Reaksi kompetisi ini terlihat pada reaksi (2) dan (3). Seterusnya reaksi oksigen [lihat reaksi (3)] mangarah pada pembentukan asam glikolat. Asam ini dapat dianggap sebagai subtrat fotorespirasi (Tolbert, 1980).

Suatu penemuan yang relatif lebih baru mengenai perbedaan antara tumbuhan C_3 dan C_4 adalah mengenai perbedaan rasio dari ^{13}C terhadap ^{12}C dalam senyawa-senyawa yang mengandung karbon. ^{13}C dan ^{12}C, adalah dua isotop karbon yang stabil (non radioaktif), ^{12}C adalah isotop karbon yang paling banyak, hampir 99 % sedangkan ^{13}C hanya sekitar 1%. Ratio $^{13}C/^{12}C$ dari CO_2 atmosfir adalah 0,01117. Karena CO_2 dengan massa yang lebih kecil (yaitu $^{12}CO_2$ dengan BM 44) diasimilasi dalam fotosintesis lebih banyak dari CO_2 dengan massa yang lebih besar ($^{13}CO_2$, BM 45), maka tumbuhan akan

mengandung karbon dalam bentuk ^{12}C yang lebih banyak dari pada ^{13}C (rasio $^{13}C/^{12}C$-nya lebih rendah dari pada CO_2 atmosfir).

Berdasarkan penemuan ini (O'Leary, 1987) rasio $^{13}C/^{12}C$ dalam senyawa-senyawa yang mengandung karbon dalam tumbuhan C_4 adalah lebih tinggi (berkisar dari 0,01102 sampai 0,01100). Perbedaan yang sangat kecil dari ratio isotop karbon yang stabil dalam senyawa-senyawa karbon hanya dapat dideteksi dengan teknik analisis khusus dengan menggunakan spectrometer massa dengan rancangan yang khusus.

Konsentrasi yang lebih tinggi dari atom ^{13}C dalam senyawa-senyawa karbon dari tumbuhan C_4 berkaitan dengan kenyataan bahwa enzim fiksasi CO_2 dalam tumbuhan C_4 tidak sama dengan tumbuhan C_3, masing-masing enzim mempunyai efek terhadap perbandingan karbon isotop yang berbeda. Suatu akibat yang menarik dari efek isotop ini adalah sifat gula alam dalam tebu (tumbuh di daerah tropika), mempunyai rasio $^{13}C/^{12}C$ lebih tinggi dari pada dalam bit gula (suatu jenis tanaman C_3 yang tumbuh di daerah beriklim sedang). Rasio $^{13}C/^{12}C$ biasanya dinyatakan dalam satuan ^{13}C, sebagai berikut:

$$\delta\ ^{13}C \text{ (satuan satu per seribu)} = \frac{sample\left(^{13}C/^{12}C\right)}{s\tan dar\left(^{13}C/^{12}C\right)} - 1x1000$$

Dimana standard $^{13}C/^{12}C = 0{,}0112372$ adalah suatu karbohidrat yang ditemukan di California Selatan, Amerika. Pada tumbuhan C_3 nilai d ^{13}C berkisar kira-kira 22-36 bagian per 1000, dalam C_4 kisarannya adalah 6-18 bagian per seribu. Jadi dengan analisis rasio karbon isotop dapat di bedakan apakah gula (sukrosa) tersebut berasal dari tebu gula atau bit gula, walaupun sifat kimianya sama.

Biokimia Fotorespirasi Tumbuhan

Seperti telah diterangkan sebelumnya, tumbuhan C_3 mempunyai laju fotorespirasi tinggi. Daun tumbuhan C_3 yang disinari, berbeda dengan tumbuhan C_4, melepaskan CO_2 yang telah difiksasinya dalam fotosintesis. Dalam kenyataannya, apabila dalam tumbuhan C_3 dalam cahaya dan ditempatkan dalam udara dengan konsentrasi CO_2 dan O_2 normal, daun tumbuhan C_3 akan melepaskan CO_2 ke atmosfir luar dengan laju yang besarnya sekitar 1/5 – 1/4 dari laju fiksasi CO_2 dalam fotosintesis.

Jelaslah bahwa kehilangan kabon dioksida dari daun tumbuhan C_3 yang terkena cahaya merupakan satu fator yang sangat penting menyebabkan

tumbuhan C_3 secara umum mempunyai kapasitas fotosintesis netto yang rendah. Jadi wajarlah kalau fotorespirasi menjadi pokok penelitian di berbagai laboratorium di seluruh dunia sejak ditemukannya masalah tersebut pada akhir tahun lima puluhan.

Untuk dapat mengerti mengapa tumbuhan C_3 mempunyai laju fotorespirasi tinggi, diperlukan pengetahuan mengenai biosintetis dan metabolisme asam organik berkarbon dua yang dikenal sebagai asam glikolat ($CH_2OHCOOH$). Asam gliolat disintesis dalam daun tumbuhan C_3 dibawah cahaya dalam jumlah yang relatif besar.

Tetapi daun tumbuhan C_4 yang disinari hanya mensintesis asam glikolat yang jumlahnya dapat di abaikan. Pada metabolisme selanjutnya istilah sintesis asam glikolat dalam daun tumbuhan C_3 menyangkut produksi CO_2 dan konsumsi oksigen. Tepat-nya, pertukaran gas ini berhubungan dengan sintesis dan metabolisme asam glikolat yang merupakan pertukaran gas fotorespirasi dalam tumbuhan C_3. Lintasan biosintesis dan metabolisme asam glikolat dalam daun hijau tumbuhan C_3 secara skematis tertera dalam Gambar 4.

Asam glikolat disintesis dalam daun hijau dalam keadaan terang dan tidak dalam gelap. Sintesisnya dalam daun yag disinari menunjukan ketergantungan pada proses lintasan pentosa fotosintesis. Lintasan ini adalah satu-satunya lintasan asimilasi CO_2 dalam fotosintesis dari tumbuhan C_3 (lihat Tabel 1). Selain itu, konsentrasi CO_2 di atmosfir luar mempunyai efek yang nyata terhadap sintesis asam glikolat.

Asam glikolat disintesis secara cepat dan di akumulasikan dalam jumlah yang relatif besar dalam tumbuhan C_3 yang di tempatkan dalam atmosfir dengan konsentrasi CO_2 normal (= 300 ppm). Jika konsentrasi CO_2 di atmosfir luar meningkat sedikit, akan menyebabkan penurunan yang nyata pada jumlah asam glikolat yang disintesis.

Konsentrasi oksigen di atmosfir luar juga mempunyai pengaruh yang nyata dalam sintesis asam glikolat dalam tumbuhan C_3, tetapi efek oksigen adalah sebaliknya dari efek CO_2. Suatu penigkatan dalam konsentrasi oksigen di atmosfir luar akan meningkatkan pembentukkan asam glikolat dalam daun yang mendapat sinar. Jadi hanya sejumlah kecil dari asam glikolat yang akan dibentuk jika tumbuhan C_3 ditempatkan dalam ruang yang mengandung 1% oksigen. Tetapi asam glikolat akan disintesis secara cepat dan diakumulasikan dalam jumlah yang relatif banyak jika tumbuhan C_3 ditempatkan dalam udara yang mempunyai kandungan oksigen normal (= 21%).

Pengaruh konsentrasi O_2 dan CO_2 dalam atmosfir terhadap biosintesis asam glikolat pada tumbuhan C_3 menghasilkan hipotesis bahwa asam glikolat disintesis di dalam sel tumbuhan *in vivo* sebagai akibat oksidasi dari suatu intermediat lintasan pentosa fotosintetik, yaitu ribulosa-1,5-disfofat (RuBP). Ternyata, bahwa enzim RuBP karbosilase, yang mengkatalisatori pengikatan CO_2 yang oleh RuBP, juga mengkatalisatori pengikatan O_2 pada RuBP. Jadi RuBP karboksilase juga disebut RuBP oksigenase.

Reaksi Karboksilasi:

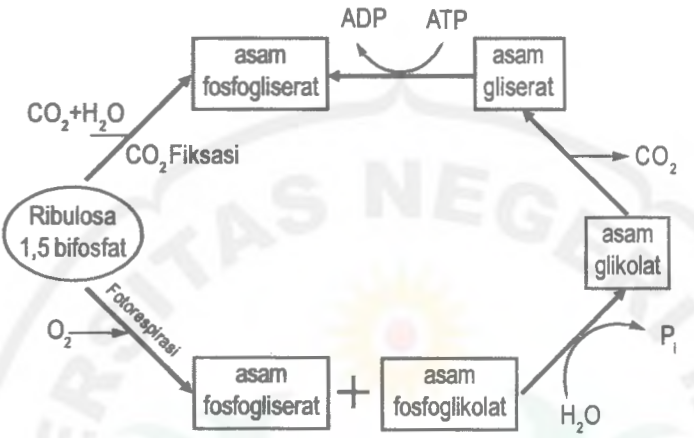
CO_2 di tambahkan kepada atom karbon ke-2 dari RuBP. Bersamaan dengan penambahan CO_2 tersebut terjadi pergeseran potensi dari electron valensi yang berasosiasi dengan atom karbon 2 dan 3. Kemudian ikatan antara atom karbon 2 dan 3 dari intermediat yang dipostulatkan (dalam kurung putus pada reaksi 2), dan unsure-unsur dari molekul air yang ditambahkan akan terikat pada ikatan-ikatan yang terputus dan membentuk dua molekul asam-3-fosfogliserat :

Ribulosa-1,5- Difosfat + CO ➔ Senyawa intermediat yang tidak stabil + H_2O ➔ Asam-3-Fosfogliserat

RuBP karboksilase bukan hanya merupakan enzim karboksilase (2), tetapi juga mengkatalisatori penambahan molekul oksigen ke RuBP [lihat reaksi (3) di bawah]. Walaupun detail dari mekanisme reaksi tersebut belum diketahui secara tepat pada saat ini,diperkirakan bahwa oksigen ditambahkan kepada atom karbon 2 dari RuBP (Lorimer et al., 1973). Bersamaan dengan penambahan oksigen terdapat pergeseran potensi dari electron valensi tertentu dan atom hydrogen oksigen berasosiasi dengan atom karbon 2 dan 3 pecah dan membentuk asam-2-fosfoglikolat dan asam-3-fosfogliserat.

Apabila asam-2-fosfoglikolat mengalami kehilangan fosfat dalam suatu reaksi defosforilasi selanjutnya, maka akan terbentuk asam glikolat.

Keseluruhan reaksi tersebut terlihat dibawah ini:



Reaksi defosforelasi seperti terlihat dalam reaksi (4) dikatalisator oleh enzim yang dikenal sebagai fosfatase yang terdapat dalam semua sel tumbuhan. Mengingat kemampuan enzim RuBP karboksilase berfungsi sebagai katalisator karboksilase dan oksigenase RuBP, hipotesis yang menyatakan bahwa biosintesis asam glikolat adalah akibat oksigenase RuBP dapat diterima.

Hipotesis ini rupanya sesuai dengan apa yang dikenal sebagai efek antagonestik dari oksigen dan CO_2 pada biosintesis asam glikolat. Dengan meningkatnya konsentrasi CO_2 dalam atmosfir luar, reaksi (2) akan berlangsung lebih cepat dari pada reaksi (3) karena itu pembentukan asam glikolat akan menurun. Tetapi dengan peningkatan konsentrasi oksigen dalam atmosfir luar, reaksi (3) akan berlangsung lebih cepat dari reaksi (2) sehingga pembentukan asam glikolat akan meningkat.

Telah diketahui bahwa CO_2 pada fotorespirasi dihasilkan melalui lintasan metabolisme asam glikolat yang terjadi dalam peroksisom mitokondria. Peroksisom adalah organel yang mempunyai hubungan ruang (lokasi) yang dekat dengan kloroplas dan mitokondria. Peroksisom terutama banyak terdapat dalam sel sel mesofil tumbuhan C_3 (dalam tumbuhan C_4 peroksisom lebih banyak terdapat dalam sel seludang pembuluh dari pada dalam sel mesofil).

Peroksisom baru-baru ini sudah dapat diisolasi dan komposisi enzimnya telah dipelajari secara intensif, terutama oleh ahli-ahli fisiologi tumbuhan Amerika. Dua enzim selalu terdapat dalam peroksisom yaitu asam glikolat oksidase dan katalase.

Berdasarkan hasil percobaan Tolbert, diketahui bahwa enzim-enzim dalam peroksisom mengoksidasi asam glikolat menjadi asam glioksilat (melalui

perantaraan oksidasi asam glikolat) dan kemudian merubah asam glioksilat menjadi glisin, suatu asam amino berkarbon dua (Gambar 4).

Metabolisme selanjutnya dari glisin terjadi dalam mitokondria (Gambar 4). Dua molekul glisin berkombinasi membentuk satu molekul (asam amino berkarbon tiga) dan CO_2. Reaksi tersebut merupakan sumber utama dari produksi CO_2 fotorespirasi. Akhirnya serin keluar dari mitokondria dan diubah menjadi hidroksipiruvat dalam peroksisom dan menjadi fosfogliserat dalam kloroplas (Gambar 4).

Sedapat mungkin diusahakan untuk mengurangi sintesis asam glikolat dalam tumbuhan C_3 yang ditanam untuk produksi, karena apabila laju fotorespirasi dapat diturunkan maka produksinya akan meningkat.

Satu cara yang mungkin dilakukan yaitu meningkatkan konsentrasi CO_2 di atmosfir luar. Hal tersebut akan meningkatkan aktivitas RuBP karboksilase [reaksi(2)] dan menurunkan aktivitas oksigenase [reaksi (3)]. Tetapi konsentrasi CO_2 yang terlalu tinggi harus dihindari karena mengakibatkan stomata akan menutup. Peningkatan konsentrasi CO_2 hanya mungkin dilakukan dalam rumah kaca.

Cara lain untuk mengurangi fotorespirasi dalam tumbuhan C_3 adalah dengan inhibitor (penghambat) selektif dari sintesis asam glikolat dan menggunakan inhibitor ini pada daun. Cara ketiga yang secara teoritis mungkin adalah mencoba menghasilkan muatan yang mempunyai laju fotorespirasi rendah.

Dengan memberikan sinar gamma, atau bahan-bahan kimia tertentu pada biji, sering kali mengakibatkan terjadinya mutasi. Dengan cara tersebut dapat dihasilkan individu-individu mutan dengan laju fotorespirasi rendah yang dapat dikembangkan untuk menghasilkan biji bagi tujuan pemuliaan.

Fotorespirasi Dalam Tumbuhan C_4

Untuk dapat mengerti mengapa daun tumbuhan C_4 sangat rendah laju fotorespirasinya, perlu dipahami pola fiksasi CO_2 dalam fotosintesis pada tumbuhan C_4. CO_2 yang difiksasi dalam fotosintesis tumbuhan C_4 mula-mula bereaksi dengan asam fosfoenol piruvat dalam sel-sel mesofil. Dalam reaksi- selanjutnya, terbentuk asam malat (beberapa tumbuhan C_4 menghasilkan aspartat, suatu asam amino berkarbon 4). Asam malat (atau asam aspartat) diangkut keluar sel mesofil dan masuk ke dalam kloroplas sel seludang pembuluh dan mengalami dekarboksilase. CO_2 yang dihasilkan reaksi dekarboksilasi difiksasi oleh RuBP karboksilase [lihat reaksi (2)] dan kemudian diubah, melalui

lintasan fentosa fosfat menjadi gula dan produk-produk lain dari fotosintesis. Akhirnya produk-produk fotosintesis ini di angkut keluar sel seludang pembuluh dan masuk ke dalam jaringan pembuluh, di mana mereka ditranslokasikan ke bagian lain dari tumbuhan.

Pola pergerakan CO_2 dalam fotosintesis tumbuhan C_4 ini dari atmosfir luar ke sel mesofil dan kemudian ke kloroplas sel seludang pembuluh, berkaitan dengan sifat anatomi daun yang dimiliki tumbuhan C_4. Telah disinggung sebelumnya bahwa sel seludang pembuluh dikelilingi sel mesofil. Sel mesofil mengandung enzim yang berperan pada awal fiksasi CO_2 dari siklus asam karboksilat C_4; enzim karboksilasi dalam lintasan ini adalah PEP karboksilase.

Di lain pihak, enzim lintasan pentosa fotosintetik terletak dalam kloroplas sel seludang pembuluh; enzim karboksilasi dalam lintasan ini adalah RuBP karboksilase. Jadi pengaturan aliran karbon dari sel mesofil ke sel seludang pembuluh bergantung pada penempatan reaksi-reaksi dalam kedua macam sel tersebut.

Salah satu dari perbedaan penting antara kedua enzim karboksilase tersebut adalah afinitasnya terhadap CO_2. PEP karboksilase mempunyai afinitas yang lebih besar terhadap CO_2 dari RuBP karboksilase.

Sebagai akibatnya tumbuhan C_4 mempunyai laju fotosintesis netto yang lebih tinggi dari pada tumbuhan C_3, terutama apabila konsentrasi CO_2 sangat rendah (Gambar 5).

Konsentrasi CO_2 yang rendah biasanya terdapat dalam ruang antar sel jika stomata tertutup. Keadaan ini dapat terjadi dalam tumbuhan di lapangan selama periode keadaan air rendah. Di bawah cekaman ("stress") lingkungan yang demikian, tumbuhan C_4 jauh lebih mampu untuk tumbuh dari pada tumbuhan C_3. Hanya apabila konsentrasi CO_2 sangat tinggi, lebih tinggi dari 300 ppm yang biasanya terdapat dalam udara, laju fotosintesis dalam tumbuhan C_3 menjadi sama dengan tumbuhan C_4 (Gambar 5).

Afinitas yang tinggi dari PEP karboksilase terhadap CO_2 menyebabkan tumbuhan C_4 mempunyai kemampuan yang besar dibandingkan dengan tumbuhan C_3 untuk menyerap CO_2 dari atmosfir luar. Ini dapat didemonstrasikan dengan peralatan yang sederhana.

Tumbuhan C_3 dan C_4 ditempatkan bersama dalam suatu tabung gelas kecil yang diisi dengan udara dan ditutup rapat. Apabila tumbuhan diberi sinar, konsentrasi CO_2 dalam tabung gelas akan turun dengan cepat sampai mencapai titik kompensasi CO_2 dari tumbuhan C_3 (Tabel 1). Jadi tumbuhan

C_3 akan mati apabila merespirasikan semua persediaan makanannya, sedangkan tumbuhan C_4 akan hidup terus.

Afinitas yang tinggi dari PEP karboksilase terhadap CO_2 bersama-sama dengan kegiatan siklus asam dikarboksilat (C_4) dapat dibandingkan dengan mekanisme "pompa" yang menstransfer CO_2 ke sel seludang pembuluh daun tumbuhan C_4. Kerja pompa ini akan meningkatkan rasio CO_2 terhadap oksigen dalam sel seludang pembuluh.

Sebagai akibatnya,aktivitas karboksilasi dari RuBP karboksilase [reaksi (2)] ditingkatkan dan aktivitas oksigenasi diturunkan, karenanya hanya sedikit sekali asam glikolat yang dihasilkan oleh daun tumbuhan C_4 yang disinari. Dengan demikian tumbuhan C_4 mempunyai laju fotorespirasi yang sangat rendah.

Tugas:

1. Tuliskan pengertian fotorespirasi ?
2. Tuliskan 4 perbedaan tumbuhan C_3 dan C_4 ?
3. Uraikan proses fotorespirasi pada umbuhan C4

GLOSARIUM

Fotorespirasi:

Satu jalur metabolik yang mengkonsumsi oksigen, membebaskan CO_2, tidak menghasilkan ATP dan menurunkan keluaran fotosintesis umumnya terjadi pada hari-hari panas, cerah dan kering ketika stomata menutup dan konsentrasi oksigen dalam daun melebihi konsentrasi karbondioksida.

Daur Sitrat:

Senyawa 2C yang dihasilkan pada tahap dekarboksilasi oksidatif piruvat diuraikan menjadi CO_2.

Glikolisis:

Merupakan serangkaian reaksi yang menguraikan satu molekul glukosa menjadi dua molekul asam piruvat.

Respirasi Anaerob:

Respirasi yang prosesnya tidak menggunakan O_2 yang tersedia di dalam udara itu. Respirasi anaerob juga lazim disebut fermentasi.

Karboksilase:

Enzim yang membantu perubahan asam organik secara bolak-balik dengan bantuan enzim karboksilase piruvat.

Desmolase:

Enzim yang membantu pemindahan atau penggabungan ikatan-ikatan karbon.

UNIVERSITAS NEGERI MEDAN
UNIMED
THE Character Building UNIVERSITY