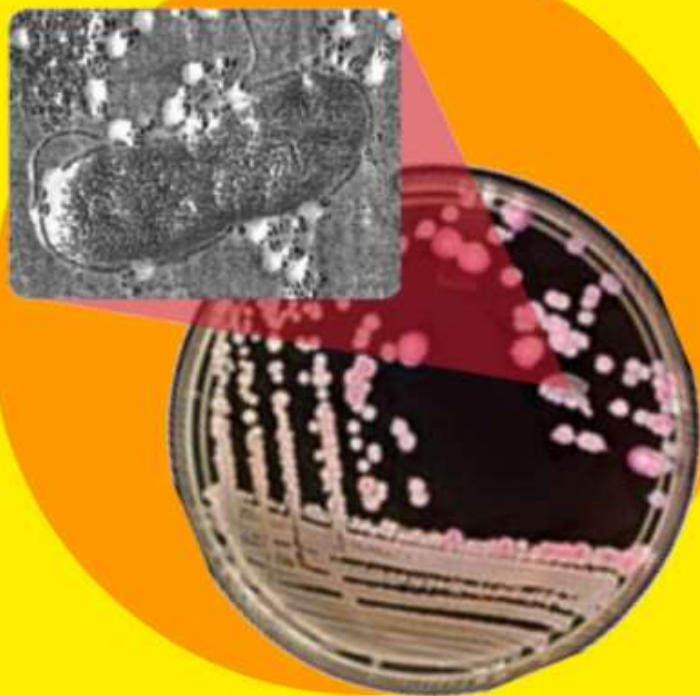


Fisiologi Mikroorganisme



Prof. Dr. Hj. Yani Suryani, M.Si

FISIOLOGI MIKROORGANISME

Prof. Dr. Hj. Yani Suryani., M.Si

**GUNUNG DJATI PUBLISHING
2022**

Prof. Dr. Hj. Yani Suryani., M.Si

Fisiologi Mikroorganisme

iii+ 132 hlm.; 21,5 cm

Daftar Sumber: hlm.191

ISBN : 978-623-99555-1-9

Pasal 44

(1) Barangsiapa dengan sengaja dan tanpa hak mengumumkan atau memperbanyak suatu ciptaan atau memberi izin untuk itu, dipidana dengan pidana penjara paling lama 7 (tujuh) tahun dan atau denda paling banyak Rp. 100.000.000,00 (seratus juta rupiah).

(2) Barangsiapa dengan sengaja menyiarkan, memamerkan, mengedarkan atau menjual kepada umum suatu ciptaan atau barang hasil pelanggaran Hak Cipta sebagaimana dimaksud dalam ayat (1), dipidana dengan pidana paling lama 5 (lima) tahun dan atau denda paling banyak Rp. 50.000.000,00 (lima puluh juta rupiah).

FISIOLOGI MIKROORGANISME

Penulis : Prof. Dr. Hj. Yani Suryani., M.Si

Desain Cover : Yuna Islamiati.,S.Si

Setting Layout

Diterbitkan Februari 2022 Oleh

Gunung Djati Publishing

Kampus Universitas Islam Negeri Sunan Gunung Djati Jl. A.H. Nasution

No. 105 Cibiru Bandung

Email: adminpuslitpen@uinsgd.ac.id

Cetakan Pertama, Februari 2022

Hak Cipta dilindungi Undang-Undang

Dilarang Memperbanyak Karya Tulis Ini Dalam Bentuk Dan Dengan
Cara Apapun Tanpa Izin Tertulis Dari Penerbit

Kata Pengantar

Fisiologi Mikroorganisme adalah ilmu yang mempelajari tentang fisiologi mikroba dan merupakan bagian dari Mikrobiologi Dasar. Proses-proses dalam fisiologi mikroba menjadi dasar dari perkembangan ilmu-ilmu mikrobiologi terapan seperti pada ilmu-ilmu pertanian, peternakan, kedokteran, kesehatan, dan lingkungan. Selain itu, sesuai dengan perkembangan keilmuan hayati, fisiologi mikroorganisme penting untuk Bioteknologi yang terkait dengan pemanfaatan jasad renik.

Buku ini diperuntukan bagi mahasiswa tingkat sarjana (S_1 , S_2 , S_3) khususnya mahasiswa Biologi atau yang lainnya yang ingin mempelajari Fisiologi Mikroorganisme.

Kajian yang terdapat dalam buku ini terdiri dari beberapa bab, yaitu: Bab 1. Fisiologi Mikroorganisme, Bab 2. Struktur Sel, Bab 3. Pertumbuhan Mikroorganisme, Bab 4. Pemeliharaan Mikroorganisme, Bab 5. Energi Seluler, Bab 6. Transfer Elektron, Bab 7. Respirasi, Bab 8. Metabolisme, Bab 9. Produksi Energi pada Mikroorganisme Secara Anaerob, Bab 10. Produksi Energi Melalui Proses Aerobik, Bab 11. Produksi Energi dan Bab 12. Enzim.

Karena proses-proses fisiologi mikroorganisme cukup kompleks dan beragam, maka penulis sangat menyadari bahwa buku ini jauh dari kesempurnaan. Oleh karena itu penulis menerima saran dan kritik agar buku ini lebih baik dan bisa bermanfaat.

Akhir kata penulis menyampaikan terima kasih yang sebesar-besarnya atas semua bantuan dari semua pihak sehingga dapat tersusunnya buku ini.

Bandung, Februari 2022
Penulis

Daftar Isi

Kata Pengantar	iii
Daftar Isi.....	iv
Daftar Tabel	vii
Daftar Gambar.....	viii
1. Fisiologi Mikroorganisme	
A. Definisi	1
B. Sejarah Perkembangan Filogenetik Organisme	2
C. Konsep Metabolisme.....	3
2. Struktur Sel	
A. Apendik	6
B. Glikokaliks	8
C. Dinding Sel.....	9
D. Periplasma	13
E. Membran Sel	14
F. Sitoplasma	15
G. Nukleoid	20
H. Sitosol.....	20
I. Spora.....	21
3. Pertumbuhan Mikroorganisme	
A. Konsep Pertumbuhan	23
B. Laju Pertumbuhan dan Waktu Generasi.....	23
C. Pengukuran Kuantitatif Pertumbuhan	31
D. Fisiologi Fungi	33
E. Fisiologi Mikroalgae	35
F. Fisiologi Protozoa	37
4. Pemeliharaan Mikroorganisme	
A. Pendahuluan	40

B. Adhesi dan Flokulasi	43
C. Medium Pertumbuhan Bakteri	45
D. Pemeliharaan Medium Pertumbuhan	47
E. Kemasaman dan Kebasaan.....	49
F. Pengeringan.....	50
5. Energi Seluler	51
6. Transfer Elektron	
A. Pembawa Elektron.....	56
B. Organisasi Pembawa Elektron.....	59
C. Pembentukan ATP Secara Respirasi (melalui ATP Sintase).....	63
7. Respirasi	
A. Respirasi Aerob	66
B. Respirasi Anaerob	68
8. Metabolisme	
A. Beberapa Cara Mikroorganisme Memperoleh atau Menghasilkan Energi.....	70
B. Perubahan Energi Bebas (ΔG).....	75
C. Oksidasi dan Produksi Energi	77
9. Produksi Energi Pada Mikroorganisme Secara Anaerob	
A. Glikolisis	80
B. Fermentasi	86
10. Produksi Energi Melalui Proses Aerobik	
A. Rantai Angkutan Elektron (RAE)	100
B. Siklus Asam Trikarboksilat (TCA)	101
C. Hasil Energi Dalam Respirasi Aerobik	103
D. Katabolisme Lipid.....	105

E. Katabolisme Protein	106
F. Respirasi Anaerobik pada Beberapa Bakteri.....	107
11. Produksi Energi	
A. Fotosintesis.....	109
B. Fosforilasi Siklik dan Nonsiklik.....	110
C. Mekanisme Sintesis ATP	113
12. Enzim	
A. Definisi	115
B. Sifat dan Mekanisme Kerja Enzim.....	117
C. Mekanisme Pengendalian Enzim	120
Daftar Pustaka	129

Daftar Tabel

Tabel 1.	Bakteri Pembentuk Spora.....	21
Tabel 2.	Efek dari Berbagai Kondisi Ekstrim terhadap Mikroorganisme	25
Tabel 3.	Fisiologi Komparatif antara Cendawan dan Bakteri	35
Tabel 4.	Fisiologi Komparatif Algae dan Bakteri	37
Tabel 5.	Fisiologi Komparatif antara Protozoa dan Bakteri	39
Tabel 6.	Suhu Pertumbuhan Beberapa Mikroorganisme.	48
Tabel 7.	Senyawa Kaya Energi	76
Tabel 8.	Kelompok Bakteri Dalam Proses Fermentasi Glukosa	87
Tabel 9.	Produk Akhir dari Lintasan Heksosa Difosfat ..	98
Tabel 10.	Kelas-Kelas Utama Enzim	116

Daftar Gambar

Gambar 1.	Diagram Sel Bakteri	5
Gambar 2.	Kurva Pertumbuhan.....	24
Gambar 3.	Sintesis ATP melalui ATP Sintase	53
Gambar 4.	Struktur Flavin.....	57
Gambar 5.	Kluster FeS	57
Gambar 6.	Gugus Heme dari Sitokrom	58
Gambar 7.	Kelompok Quinon	59
Gambar 8.	Organisasi Kompleks (I – N) Pembawa Elektron.....	60
Gambar 9.	Kompleks Pembawa Elektron pada Prokariota.....	60
Gambar 10.	Pompa Proton.....	63
Gambar 11.	Q-Ulang-Alik.....	64
Gambar 12.	Siklus Q	65
Gambar 13.	Rantai Respirasi Bercabang dari E.coli	66
Gambar 14.	Rantai Respirasi Aerob dari <i>Paracoccus denitrificans</i>	67
Gambar 15.	Oksidasi Metanol oleh <i>Paracoccus denitrificans</i>	68
Gambar 16.	Rantai Respirasi Anaerob dari <i>Paracoccus denitrificans</i>	69
Gambar 17.	Mekanisme Pengangkutan Nutrien ke dalam Sel.....	74
Gambar 18.	Hidrolisis Adenosin Trifosfat	77
Gambar 19.	Jalur Embden Meyerhof Parnas (EMP).....	81
Gambar 20.	Jalur Heksosa Monofosfat (HMP)	83
Gambar 21.	Jalur Entner Duodoroff (ED)	85
Gambar 22.	Jalur Fosfoketolase	86
Gambar 23.	Jalur Hasil Fermentasi Bakteri.....	88
Gambar 24.	Jalur Fermentasi Etanol	90
Gambar 25.	Fermentasi Asam laktat Homofermentatif....	92

Gambar 26.	Fermentasi Asam Laktat Heterofermentatif .	93
Gambar 27.	Fermentasi Asam Butirat	94
Gambar 28.	Fermentasi Asam Propionat.....	95
Gambar 29.	Fermentasi Asam Asetat	96
Gambar 30.	Fermentasi dengan Produk 2,3-butanediol ...	97
Gambar 31.	Katabolisme Glutamat oleh <i>Clostridium</i> <i>tetanomorphum</i>	99
Gambar 32.	Rangkaian Rantai Angkutan Elektron (RAE)	100
Gambar 33.	Siklus Asam Trikarboksilat	102
Gambar 34.	Hasil ATP dalam Respirasi Aerobik	104
Gambar 35.	Perombakan Lipid (Trigliserida)	105
Gambar 36.	Jalur Metabolisme.....	107
Gambar 37.	Fosforilasi Siklik.....	111
Gambar 38.	Fotofosforilasi Non-Siklik.....	112
Gambar 39.	Mekanisme Sintesis ATP.....	114
Gambar 40.	Kompleks Enzim Substrat	118
Gambar 41.	Energi Aktivasi Enzim.....	119
Gambar 42.	Hambatan Arus Balik	122
Gambar 43.	Pengendalian Genetik	126
Gambar 44.	Lintasan Siklus Calvin.....	128

Bab 1

Fisiologi Mikroorganisme

A. Definisi

Fisiologi adalah suatu ilmu yang mempelajari fungsi-fungsi kehidupan dari makroorganisme dan mikroorganisme yang berkaitan dengan lingkungannya. Sedangkan Aktivitas suatu organisme adalah suatu proses yang ditandai dengan berbagai fungsi. Interaksi dari fungsi-fungsi tersebut bergantung kepada kondisi eksternal maupun internal.

Dasar dari fisiologi adalah mempelajari proses-proses perkembangan di dalam tubuh organisme yang sangat memerlukan pengenalan fisikokimia. Dengan demikian, fenomena fisiologikal mempunyai gambaran kualitatif tertentu. Cabang dari fisiologi yang mempelajari proses-proses kimia dalam tubuh makhluk hidup menjadi suatu ilmu tersendiri yaitu **biokimia**.

Konsep spesiasi memiliki 3 bagian, antara lain:

1. Morfologi, berdasarkan pada karakter morfologi (jamur – *Basidiomisetes*) dan tumbuhan.
2. Biologi, berdasarkan potensi-potensi individu dalam populasi yang sama (perkawinan pada hewan).
3. Filogenetik, berdasarkan kekerabatan genetik (arkhea, bakteri, dan fungi).

Filogeni merupakan hipotesis kekerabatan kelompok mikroorganisme yang terbagi dalam 3 periode, antara lain:

1. Zaman Linnaeus, dengan kekerabatan didasarkan pada mikro dan makroatomis.
2. Periode kedua, yang didasarkan pada struktur DNA sebagai unit terkecil pewarisan keturunan.
3. Saat ini, didasarkan pada persamaan urutan rRNA (RNA ribosom seperti rRNA 16) karena tidak mudah termutasi.

Berdasarkan pada filogenetik, jamur/fungi berkerabat lebih dekat terhadap hewan dari pada dengan tumbuhan. Karakter merupakan morfologi, anatomi, mikrostruktur, biokimia, urutan DNA dan RNA.

Pohon filogenetik terdiri dari monofili (fungi–hewan), polifili (arkhea–bakteri), dan parafili. Pada pohon filogenetik terdapat 3 metode, antara lain:

1. Metode terjauh, disebut juga metode finetik, yaitu metode yang berdasarkan persamaan seluruh karakter.
2. Metode parsimoni maksimum, yaitu metode yang berdasarkan persamaan sejumlah karakter minimum.
3. Metode kesamaan maksimum, yaitu metode yang berdasarkan persamaan suatu karakter.

B. Sejarah Perkembangan Filogenetik Organisme

Pada abad ke-18, Carolus Linnaeus mengemukakan sistem dua dunia yaitu bahwa makhluk hidup terbagi menjadi tumbuhan yang terdiri dari kloroplas dan hewan. Tahun 1866, Ernest Hackel mengemukakan sistem tiga dunia, bahwa makhluk hidup terbagi ke dalam hewan, tumbuhan, dan protista (termasuk bakteri, algae, fungi, dan protozoa). Pendapat Margulis dan Copeland sama dengan Ernest Hackel, tetapi bakteri dipisahkan dari protista karena tidak mempunyai selaput inti.

Tahun 1969, Whittaker membagi makhluk hidup ke dalam 5 dunia, yaitu hewan, tumbuhan, fungi, protista, dan monera (bakteri dan sianobakteri). Tahun 1990, Woese dkk menambahkan 3 kerajaan baru (domain) setelah ditemukannya prokariot arkhea (paling primitif), yaitu Arkhea, Bakteria, dan Eukarya.

Arkhea merupakan prokariot kemoautotrof, artinya memerlukan senyawa kimia untuk menghasilkan energi dan merupakan kelompok yang tahan pada temperatur tinggi. Contohnya organisme dari domain Arkhae adalah sebagai berikut :

1. Crenarkhacum (Arkhea nontermofil laut dan termofil sulfur)
2. Euryarkhea (Arkhea metanogen dan halofil)

Bakteria seperti *Thermotogales*, bakteri hijau bersulfur, *Flavobakteria*, *Sianobakteria*, bakteri gram positif, dan bakteri ungu.

Eukarya merupakan organisme yang memiliki organel bermembran yang independen dan memiliki flagella. Eukarya terdiri dari :

1. Eukarya primitif, contohnya Diplomonad
2. Eukarya modern, contohnya Fungi

C. Konsep Metabolisme

Frederick Engels menggambarkan suatu kehidupan sebagai mode dari eksistensi senyawa protein yang merupakan elemen esensial yang terdapat di dalam pertukaran metabolit dengan lingkungannya. Engels juga mengatakan bahwa protein adalah senyawa karbon yang tidak stabil. Senyawa tersebut didekomposisikan segera setelah kehilangan kapasitas fungsi utamanya. Oleh karena itu, senyawa protein di bawah fungsi-fungsi kehidupan mempunyai sifat-sifat yang spesifik dengan variabilitas yang tinggi.

Konsep metabolisme terpenting adalah pembebasan dan penggunaan energi. Pembebasan energi terjadi pada proses disimilasi, sebaliknya pada proses-proses pembentukan senyawa kompleks yang dikenal dengan istilah asimilasi berkaitan dengan konsumsi energi.

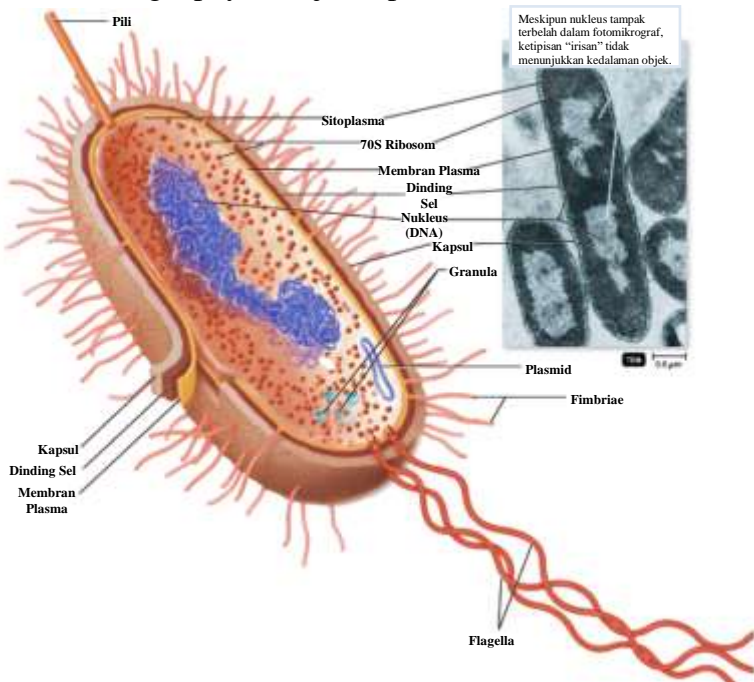
Suatu kehidupan hanya mungkin terjadi jika terdapat interkoneksi antara fenomena disimilasi dan asimilasi. Metabolisme yang bersatu padu di dalam tubuh kehidupan menggambarkan sejumlah sifat-sifat dari proses-proses vital yang dikemas dalam seluruh transformasi kimiawi dalam suatu sistem kehidupan. Oleh karena itu, proses metabolisme senyawa-senyawa protein, karbohidrat, dan lemak tidak pernah terjadi di dalam suatu tempat yang sama dalam sistem kehidupan.

Enzim tertentu yang juga merupakan senyawa protein tidak bervariasi dalam keterlibatannya dalam proses-proses metabolik suatu organisme. Fenomena utama dari suatu sistem hidup tidak dapat terpisahkan dari aktivitas sejumlah besar dari berbagai enzim. Hal ini dapat dijelaskan dalam bidang biokimia.

Bab 2

Struktur Sel

Sel mikroba, khususnya bakteri, mempunyai ciri-ciri morfologis dan anatomis yang unik dibandingkan dengan sel jasad hidup lainnya. Salah satu karakteristik utama sel bakteri adalah ukuran, bentuk, struktur, dan penataan selnya. Berbagai ciri ini mencakup morfologi sel. Diagram sel bakteri selengkapnya disajikan pada Gambar 1.



Gambar 1. Diagram Sel Bakteri
(Sumber: Urry dkk., 2020)

A. Apendik

Salah satu bagian dari sel adalah apendik yang berfungsi sebagai alat gerak/kolonisasi. Apendik terdiri dari:

1. Flagella, untuk bergerak
2. Fimbriae, untuk pelekatan
3. Pili, untuk pertukaran genetik.

Flagella

Pada bakteri, flagella dibagi menjadi 4 macam, antara lain:

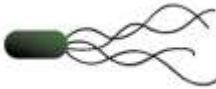
1. Monotrikus. Contoh: *Pseudomonas* sp.



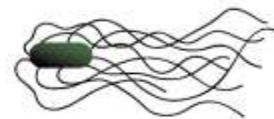
2. Ampitrikus. Contoh: *Spirillum* sp.



3. Lopotrikus. Contoh: *Spirillum* sp.



4. Peritrikus. Contoh: *E. Coli*, *Proteus*



Flagella mempunyai:

1. Dasar tubuh yang terbenam di dalam membran sel yang terdiri dari protein skalar, protein As, protein motor, dan protein cincin yang menggerakkan flagella.
2. Kait, berada di luar sel yang berhubungan dengan protein As, terdiri dari protein kait, protein terasosiasi kait (HAPs) penyambung kait dengan filamen.
3. Filamen, protein penyusunnya adalah flagelin (flagelin prokariot berbeda dengan flagelin eukariot).

Fimbriae

Fimbriae merupakan fibril yang keluar dari membran sel, biasanya terdapat pada bakteri gram negatif, berukuran $0,2 - 20 \mu\text{m} \times 3 = 14 \mu\text{m}$, berperan dalam kolonisasi dan membantu pelekatan adhesin. Bakteri gram positif biasanya tidak mempunyai fimbriae, tetapi memiliki glikokaliks yang berfungsi sebagai material perluasan dinding sel. Bakteri gram positif yang memiliki fimbriae hanya *Actinomyces viscosus* dan *Corynebacterium renale*.

Adhesin yang paling ujung mampu mengenali reseptornya pada sel lain sehingga mempunyai nilai penting di dunia kedokteran. Hemaglutinasi sel darah merah merupakan akibat dari aktivitas adhesin bakteri. Kasus pelekatan *N. gonorrhoeae* pada sel epitel urogenetal terdapat monosakarida dan oligosakarida spesifik yang mampu menghambat hemaglutinasi pada sel darah merah.

Suatu penelitian menemukan bahwa D-manosa dan Metyl-D-manosa mampu menghambat pelekatan *E. coli*, *Salmonella*, dan *Shigella* pada sel darah merah. Fimbriae berikatan dengan manosa sehingga menyebabkan fimbriae sensitif terhadap manosa.

Pili

Pili adalah fibril yang dapat melakukan perkawinan antar bakteri. Pili terdapat pada *E. Coli* dan *Pseudomonas*. Sel yang mengandung pili adalah sel jantan sedangkan sel betina merupakan sel yang menerima pelekatan pili. Protein penyusun pili dibuat dari plasmid yang disebut F-plasmid.

Mekanisme pertukaran genetik pada pili yaitu pili pada sel jantan bertemu dengan reseptornya dari sel betina, kemudian ujung pili melekat pada membran luar sel betina. Pili menembus membran dan melekat pada peptidoglikan. Pili menjadi pendek (retrasi) atau depolimerisasi sehingga

kedua sel makin mendekat, membran luar sel bersentuhan dan bersatu kemudian membuat lubang untuk proses transfer DNA melalui titik kontak bukan melalui pili. Hal ini terjadi karena pili tidak dapat menyediakan energi untuk transfer DNA, sedangkan membran mampu menyediakan energi. Jadi proses transfer DNA setara dengan proses transfer protein.

Bakteri yang tidak memiliki pili, seperti pada *Enterococcus faecalis*, bahwa proses perkawinan diinduksi oleh feromon seks yang diekskresikan oleh sel betina. Feromon seks menginduksi sel jantan untuk mensintesis adhesin.

B. Glikokaliks

Glikokaliks adalah semua material ekstra sel yang melekat pada bagian dinding sel. Glikokaliks berfungsi untuk pelekatan sel ke sel, dan sebagai proteksi terhadap pagositosis. Glikokaliks terdiri dari kapsula, lapisan S (S-layer), dan lapisan lendir (*slime layer*). Lapisan S merupakan dinding sel tambahan, berbentuk halus, terdapat pada Arkhea dan terdapat pada bakteri gram positif dan gram negatif.

Kapsula merupakan mukosa polisakarida, yang bersifat dapat dilepas, kaku atau fleksibel, dapat dilihat melalui pewarnaan negatif, dan sifatnya berkaitan dengan virulensi. Contoh bakteri berkapsul adalah *Klebsiella pneumoniae*. Kapsul berfungsi sebagai penutup lindung, gudang makanan cadangan, dan meningkatkan infektivitas bakteri.

Gangguan yang timbul akibat adanya kapsul adalah adanya lendir. Lendir tidak merupakan bagian sel tetapi hasil sekresi sel yang tidak memiliki bentuk yang teratur. Lendir pada proses-proses industri dapat menurunkan kualitas produk industri, penyumbatan peralatan pabrik seperti pipa-pipa, dan lain-lain.

C. Dinding Sel

Dinding sel merupakan struktur kaku di bagian luar sel pada semua bakteri kecuali *Mikoplasma*. Dinding sel bakteri paling penting, karena berperan dalam pertumbuhan dan pembelahan sel bakteri. Pada bakteri gram negatif, dinding sel terdiri dari membran luar (ML) berupa peptidoglikan (PEP) yang tipis dan membran sel (MS). Pada gram positif terdiri dari PEP berlapis-lapis dan MS. Pada Arkhea terdiri dari pseudopeptidoglikan (Ppep) dan MS, mengandung protein, dan polisakarida. Pada bakteri tahan asam, terdapat lemak (LEM), PEP, dan MS.

Peptidoglikan (PEP)

Struktur peptidoglikan terdiri dari polimer selang seling antara N-asetilglukosamin dan N-asetilmuramat dengan ikatan β -1,4. Setiap N-asetilmuramat berikatan dengan tetrapida yang terdiri dari L-alanin, D-glutamat diamino, dan D-alanin. Polimer PEP yang satu berikatan dengan polimer PEP yang lain melalui jembatan peptida sehingga struktur PEP seperti jaring yang membungkus membran sel.

Penyebab kakunya struktur dinding sel adalah peptidoglikan. Peptidoglikan merupakan polimer yang sangat besar terdiri dari:

1. N-asetil glukosamin (AGA)
2. Asam N-asetilmuramat (AAM)
3. Peptida, yang terdiri dari lima asam amino yaitu L-alanin, D-alanin, dan asam-D-glutamat. Selain itu juga mengandung komponen-komponen kimiawi lain seperti asam tekoat, protein, polisakarida, lipoprotein, dan lipopolisakarida yang terikat pada peptidoglikan.

Perbedaan komposisi dan struktur dinding sel

menyebabkan adanya kelompok bakteri gram positif dan gram negatif yang diuji dengan pewarnaan gram. Bakteri gram negatif memiliki kandungan lipid tinggi (11-22%) dan dinding sel lebih tipis sehingga dengan adanya perlakuan etanol, lipid menjadi mudah terekstraksi, memperbesar daya rembes/ permeabilitas, akibatnya kompleks ungu kristal yodium (UKY) yang telah terbentuk pada pewarnaan pertama dapat diekstraksi. Dengan demikian bakteri gram negatif kehilangan warna ungu. Dinding sel bakteri gram negatif kandungan peptidoglikannya sedikit, sehingga pori-pori pada peptidoglikan tetap cukup besar sehingga memungkinkan terjadinya ekstraksi UKY.

Sebaliknya, karena kandungan lipid rendah pada bakteri gram positif maka dinding sel bakteri gram positif terdehidrasi selama perlakuan dengan etanol, sehingga ukuran pori-pori mengecil, permeabilitas menurun, kompleks UKY tidak terekstraksi karena kompleks UKY terperangkap pada peptidoglikan dinding sel.

Komposisi Kimia Dinding Sel Bakteri Gram Positif

Tebal dinding sel bakteri gram positif (*B. subtilis*) adalah 33 nm, terdiri dari lapisan PEP dan senyawa non PEP yang dapat menyusun sampai 50% berat kering dinding sel. Senyawa non PEP terdiri dari asam teikoat, asam teikuronat, polisakarida, asam lipotekoat, glikolipid, dan asam mikolat.

Asam teikoat merupakan polimer gliserolfosfat dibuat oleh gen tag dan tar pada media kaya fosfat. Fungsi utamanya adalah memberi bentuk pada sel bakteri. Contohnya *B. subtilis* yang memiliki bentuk coccoid dan tanpa/sedikit mengandung asam teikoat.

Asam teikuronat merupakan polisakarida asam uronat. Jika kekurangan fosfat maka akan memicu sintesis asam teikuronat. Sintesis asam teikoat berlawanan dengan sintesis asam teikuronat.

Asam lipotekoat (LTA) merupakan polimer gliserol fosfat dan lemak yang terikat secara kovalen. Glikolipid merupakan substitusi LTA. Bakteri *Micrococcus*, *Streptococcus*, *Mycobacterium*, *Actinomyces*, *Corynebacterium*, *Propionibacterium*, dan *Bifidobacterium* mempunyai glikolipid permukaan (lipoglikan).

Asam mikolat merupakan polimer lemak lilin. Pada *Mycobacterium* (penyebab lepra dan TB), lapisan PEP lebih tipis dari lapisan asam mikolat dengan peptidoglikan yang difasilitasi oleh gula dan peptida. Prekursor asam mikolat adalah C₂₀.

Komposisi Kimia Dinding Sel Bakteri Gram Negatif

Dinding sel bakteri gram negatif lebih kompleks, karena mempunyai membran luar yang melindungi peptidoglikan. Struktur membran luar mirip dengan membran sel, perbedaannya membran luar terdiri dari lipopolisakarida dan fosfolipid sedangkan membran sel terdiri dari dua lapis fosfolipid.

Lipopolisakarida pada bagian luar terdiri atas 3 bagian, yaitu lipid A, core, dan oligosakarida atau disebut antigen O yang berperan untuk patogenesis. Salah satu protein yang terdapat pada membran luar adalah lipoprotein murein yaitu lemak yang terikat dengan protein dan peptidoglikan, sehingga lipoprotein sebagai pengikat membran luar supaya tidak terlepas dari peptidoglikan.

Porin merupakan kanal bagi senyawa kecil yang tidak mampu menembus membran luar. Pada *E. coli* terdapat 3 porin, yaitu porin OmpC, OmpF, dan PhoE. Porin OmpC dan OmpF dijumpai saat pertumbuhan, jadi merupakan porin struktural sedangkan porin PhoE disintesis bila kekurangan fosfat anorganik sehingga fungsinya sebagai kanal fosfat untuk sintesis ATP.

D. Periplasma

Periplasma merupakan kompartemen atau ruangan diantara peptidoglikan dengan membran sel. Periplasma terdapat pada bakteri gram positif maupun gram negatif. Komponen periplasma mempunyai peranan penting dalam fisiologis bakteri. Aktivitas penting yang terjadi dalam periplasma adalah reaksi redoks, regulasi osmosis, transformasi solut (molekul terlarut), protein, dan aktivitas hidrolisis. Komponen periplasma terdiri dari:

1. Oligosakarida, berperan dalam regulasi osmosis.
2. Protein pengikat solut, fungsinya mirip dengan porin yaitu membantu transportasi senyawa (gula dan asam amino) keluar masuk membran sel.
3. Protein TonB, berperan sebagai tranportir senyawa yang tidak dapat melalui porin, misalnya besi dan vit B₁₂. Protein TonB *E. coli* mempunyai 3 domain protein, yaitu terminal N yang berada di membran luar, terminal C yang berada di membran sel, dan daerah kaya prolin yang berada di periplasma.
4. Sitokrom, yang terdapat di dalam periplasma adalah sitokrom C yang mengoksidasi senyawa karbon atau senyawa anorganik dan mengirim elektron ke sistem transfer elektron di membran sel. Proses oksidasi tersebut dinamakan oksidasi periplasma.
5. Enzim hidrolisis dan detoksifikasi. Enzim amylase merupakan enzim hidrolisis yang terdapat dalam periplasma. Amylase menghidrolisis pati menjadi glukosa. Enzim detoksifikasi yang mampu menghidrolisis penisilin adalah β -lactamase.

E. Membran Sel

Membran sel berfungsi dalam aktivitas transformasi solut, transfer elektron dari respirasi dan fotosintesis, penghasil gradien elektrokimia, sintesis ATP, biosintesis lipid dan dinding sel, sekresi protein, sinyal, dan respon terhadap lingkungan.

Membran sel bakteri gram positif seperti *B. subtilis* mempunyai ketebalan 22 nm. Terdiri atas fosfolipid dan protein. Fosfolipid membentuk lapisan ganda, hal itu karena gliserol fosfat yang polar dan asam lemak yang nonpolar, sehingga bagian nonpolar di sebelah dalam (tengah) dan bagian polar di sebelah luar (tepi). Membran sel hanya permeabel terhadap air. Molekul yang terlarut dalam air biasanya masuk ke dalam sel melalui protein pembawa (protein terbenam). Terdapat dua macam protein pada membran sel, yaitu protein terbenam (protein integral) dan protein tepi (protein perifer). Protein tersebut berikatan secara kovalen hidrofobik dengan asam lemak dan berikatan secara ionik dengan gliserol fosfat.

Membran sel Arkhea berfungsi relatif sama dengan membran sel bakteri. Membran sel arkhea memiliki area hidrofob (di tengah) dan hidrofil (di ke dua ujung). Lipid Arkhea termoasidofil dan metanogen adalah tetraetergliserolipid. Lipid ini mempunyai kepala polar di kedua ujungnya, sehingga membentuk lipid lapis tunggal dengan 2 ujung polar. Karena tidak terdapat area tengah yang kosong seperti pada lipid bilayer bakteri, maka membran Arkhea lebih resisten terhadap panas.

Tetraetergliserolipid bukan satu-satunya bagian yang memberi kontribusi resistensi membran sel terhadap panas, karena Arkhea mesofil juga mempunyai tetraetergliserolipid dan 2 Arkhea termofil seperti *Methanopyrus kandleri* dan *Thermococcus celer* bahkan tidak mempunyai tetraetergliserolipid.

Secara komposisi, membran sel Arkhaea berbeda dengan bakteri. Membran sel Arkhea terdiri dari:

1. Gliserol, berikatan dengan isoprenoid alkohol bukan dengan asam lemak seperti bakteri.
2. Isoprenoid, merupakan alkohol jenuh berjumlah 20 – 40 karbon.
3. Ikatan alkohol dengan gliserol adalah eter bukan ester seperti pada bakteri. Alkohol 40 karbon merupakan kondensasi 2 molekul isoprenoid alkohol (C₂₀)-gliserol sehingga menghasilkan 1 lapis tetraeter lipid.
4. Ikatan eter pada tetraeter lipid tidak mudah dirusak oleh pemanasan suhu tinggi.

Protein pada Arkhea *Halobacterium* adalah bakteriorhodopsin dan halorhodopsin yang berfungsi dalam fotosintesis.

F. Sitoplasma

Sitoplasma adalah semua yang terbungkus membran sel. Bagian cair pada sitoplasma disebut sitosol. Pada sitoplasma dijumpai struktur yang merupakan perluasan membran sel, inklusi, dan organel-organel. Ketebalan membran sitoplasma adalah 7,5 nm.

Fungsi-fungsi fisiologis mikroorganisme peranannya dipegang oleh membran sitoplasma dan mesosom, yaitu:

1. Penutup/pelindung semipermeabel, yang berfungsi:
 - Mengendalikan keluar masuknya substansi kimiawi dalam larutan
 - Mampu mengambil dan menahan nutrisi dalam jumlah yang sesuai dan membuang kelebihannya dan atau produk-produk buangnya
 - Menyediakan peralatan biokimiawi untuk memindahkan ion-ion mineral, gula, asam amino, elektron, serta metabolit-metabolit yang melintasi membran

- Solut-solut tersebut melintas membran dengan cara difusi pasif (osmosis) atau angkutan aktif

2. Mekanisme transport

Difusi pasif:

- Tidak spesifik
- Solut bergerak dari area berkonsentrasi tinggi ke rendah
- Menyeimbangkan konsentrasi solut pada kedua sisi membran

Difusi aktif:

- Sangat spesifik
- Melalui mekanisme yang kompleks, memerlukan portir membran dan reaksi-reaksi biokimiawi yang menghasilkan energi

3. Pembelahan sel

Mesosom merupakan tempat yang berfungsi mensintesis dinding sel dan pembelahan nukleus. Proses terjadinya pembelahan nukleus yaitu membran sitoplasma melipat ke dalam (invaginasi) sitoplasma, kemudian melekat ke daerah nukleus.

4. Sintesis makromolekul biologis

Daerah sitoplasma merupakan partikel-partikel RNA, ribosom terkemas padat di daerah ini. Di dalam membran sitoplasma terdapat ribosom, daerah nukleus, membran intrasitoplasma, dan inklusi sitoplasma.

Ribosom

Ribosom merupakan situs biosintesis protein pada semua sel prokariot dan eukariot, serta merupakan organel tempat sintesis protein. Ribosom terdiri dari 2 jenis yaitu subunit kecil dan subunit besar. Subunit kecil terdiri dari 50 jenis protein dan 3 jenis RNA yaitu 23S, 16S, dan 5S.

Ribosom bakteri terendapkan pada kecepatan 70 Svedberg, maka ribosom bakteri disebut ribosom 70S. Meskipun Arkhea mempunyai ribosom 70S, tetapi berbeda dengan ribosom bakteri.

Pada pembuatan preparat bakteri terkadang tampak banyak ribosom yang terikat oleh suatu benang. Benang tersebut adalah mRNA yang sedang ditranslasi oleh poliribosom. Antibiotik streptomisin dan eritromisin dapat mengikat ribosom 70S, sehingga sintesis protein oleh ribosom gagal.

Daerah Nukleus

Pada sel bakteri tidak mempunyai kromosom yang deskrit. Bahan nukleus atau DNA terletak pada posisi pusat sel dan terikat pada sistem mesosom membran sitoplasma. Bahan ini merupakan seluruh alat genetik atau genom bakteri yang terdiri dari kromosom tunggal dan bundar yang merupakan tempat semua gen bertautan.

Membran Intrasisitoplasma

Membran intrasisitoplasma merupakan struktur perluasan membran sel. Bakteri yang mempunyai membran intrasisitoplasma adalah:

1. Bakteri penitrifikasi

Membran intrasisitoplasma pada bakteri ini berfungsi untuk mengoksidasi amonia dan nitrat sebagai sumber elektron. Contoh bakteri nitrifikasi adalah *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, dan *Nitrococcus*.

2. Bakteri metilotrof

Bakteri metilotrof adalah bakteri yang mampu hidup dengan metana dan metanol sebagai sumber karbon. Dalam membran intrasitoplasmanya terdapat enzim-enzim yang berperan dalam oksidasi metana dan metanol.

3. Bakteri penambat nitrogen

Sebagian besar bakteri ini mempunyai membran intrasitoplasma, salah satunya adalah *Azotobacter vinelandii* yang memiliki membran intrasitoplasma semakin banyak apabila terjadi peningkatan aerasi pada lingkungannya. Karena proses respirasi terlokalisir di dalam membran, maka membran intrasitoplasma *Azotobacter* diduga berperan dalam proses respirasi. Khususnya dalam produksi ATP yang sangat dibutuhkan untuk proses penambatan nitrogen dan membuang oksigen agar sistem nitrogenase tidak teracuni.

4. Bakteri fototrof

Membran intrasitoplasma merupakan lokasi proses fotosintesis. Struktur membran intrasitoplasma dapat berbentuk pipih, vesikel, kantong pipih (pada sianobakteria), dan invaginasi tubuler pada bakteri fotosintetik. Tampaknya membran intrasitoplasma berperan dalam proses fotosintesis seperti pada organel kloroplas pada eukariota.

Inklusi Sitoplasma

Inklusi adalah organel bermembran, pada prokariot, pembungkus inklusi bukan fosfolipid. Beberapa inklusi pada prokariot antara lain:

1. Vesikel gas

Bakteri akuatik seperti Sianobakteri, bakteri fotosintetik, dan bakteri nonfotosintetik memiliki vesikel gas. Bakteri sulfur hijau seperti *Pelodictyon phaeoclathratiformes* dapat menghasilkan vesikel gas hanya pada saat intensitas cahaya rendah, vesikel gas tersebut terbungkus selaput protein. Vesikel gas berbentuk spindle panjang dan berperan dalam naik turun pada perairan. Halobakteri yang hidup di perairan hipersalin juga memiliki vesikel gas. Bila vesikel gas pecah, maka bakteri tidak akan mampu mengapung.

2. Karboksisom

Bakteri obligat anaerob yang hanya mampu menggunakan CO₂ sebagai sumber karbon dan energi memiliki inklusi karboksisom yang berbentuk polyhedral. Inklusi ini terdapat pada bakteri penitrifikasi, pengoksidasi sulfur, dan sianobakteri. Enzim ribulosa bifosfat karboksilase yang berperan dalam tambatan CO₂ dalam siklus Calvin terdapat pada karboksisom. Peran karboksisom secara fisiologis belum jelas, karena banyak bakteri autotrof tidak memilikinya. Kemungkinan peran karboksisom hanya menyimpan enzim ribulosa bifosfat karboksilase.

3. Klorosom

Klorosom merupakan inklusi yang terbungkus galaktolipid dan sedikit protein. Fotopigmen penangkap sinar terdapat pada klorosom. Bakteri sulfur hijau (*Chlorobium*) mempunyai klorosom berbentuk ellipsoid.

4. Granula dan Globula

Banyak bakteri menyimpan cadangan sumber karbon dan energi dalam bentuk asam poli- β -hidroksibutirat. Beberapa bakteri menyimpannya dalam bentuk glikogen. Granula lain dapat berupa polifosfat dan pada bakteri pengoksidasi sulfur terdapat globula sulfur.

G. Nukleoid

Nukleoid merupakan massa DNA yang terletak di tengah-tengah sitoplasma. DNA bakteri berbentuk sirkuler dengan panjang (jika diluruskan) mencapai 500x panjang sel bakteri. Disamping DNA, terdapat protein terasosiasi DNA yang berperan dalam replikasi dan transkripsi.

H. Sitosol

Sitosol adalah bagian cair sitoplasma. Dalam sitosol terlarut enzim-enzim yang berperan dalam aktivitas metabolisme. Karena kadar protein yang tinggi, maka sitosol kental (viskositas tinggi). Letak enzim dalam sitosol teratur. Banyak enzim yang membentuk suatu kompleks multienzim, meskipun tidak terdapat pembungkusnya.

Beberapa multienzim yang terdapat pada sitosol adalah kompleks piruvat dehidrogenase yang terdiri dari 3 jenis enzim dan berukuran $4,6 - 4,8 \times 10^6$ D dan kompleks α -ketoglutarat dehidrogenase *E. coli* terdiri dari 3 jenis enzim berukuran $2,5 \times 10^4$ D. Kompleks multienzim dapat meningkatkan efisiensi metabolisme atau mempersingkat waktu reaksi.

I. Spora

Spesies-spesies bakteri tertentu menghasilkan spora, seperti eksospora diluar sel vegetatif dan endospora di dalam sel vegetatif. Spora merupakan suatu tubuh yang secara metabolik dorman, dihasilkan pada fase lanjut dari pertumbuhan sel. Pada kondisi yang sesuai akan berkecambah dan menjadi sel-sel vegetatif baru. Spora tahan terhadap banyak bahan fisik dan kimiawi.

Contoh mikroorganisme penghasil eksospora adalah *Streptomyces* dari golongan *Actinomycetes*. Eksospora dihasilkan pada ujung hifa dalam bentuk rangkaian konidia, seperti pada spora cendawan. Contoh bakteri pembentuk spora disajikan pada Tabel 1.

Tabel 1. Bakteri Pembentuk Spora
(Sumber: Black, 2008)

Bakteri	Spora yang dihasilkan
<i>Bacillus</i>	Endospora
<i>Clostridium</i>	Endospora
<i>Myxococcus</i>	Mikrokista
<i>Azotobacter</i>	Kista
<i>Sianobakteri</i>	Akinet

Bakteri dapat membentuk spora jika berada pada kondisi tertentu, yaitu :

1. Pada suhu optimum 60 – 65°C (per 10 menit).
2. pH rendah
3. Suhu rendah
4. Positif (+) agen-agen pereduksi
5. Negatif (-) agen-agen kimia

Endospora hanya terdapat pada bakteri, merupakan suatu tubuh ber dinding tebal, sangat refraktif dan sangat resisten. Dihasilkan oleh semua *Bacillus*, *Clostridium*, dan *Sporosarcina*. Ciri unik dari endospora adalah mengandung sejumlah besar dipikolinat yaitu suatu substansi yang tidak terdeteksi pada sel vegetatif. Bobot kering asam tersebut mencapai 5-10% dari bobot kering endosporanya. Di samping itu, juga mengandung sejumlah besar kalsium. Lapisan korteksnya diduga terdiri dari kompleks dipikolilat – kalsium – peptidoglikan.

Spora matang mampu bereproduksi seperti halnya sel vegetatif melalui langkah-langkah sebagai berikut:

1. Aktivasi spora dengan pemanasan
2. Terjadi perkecambahan
3. Tumbuh menjadi sel vegetatif

Spora sangat resisten terhadap kondisi fisik yang kurang menguntungkan seperti suhu tinggi, kekeringan, senyawa kimiawi seperti desinfektan, dan lain-lain. Resistensi ini berkaitan dengan selubung spora yang impermeabel dan dengan adanya kompleks asam dipikolilat – kalsium – peptidoglikan. Resistensi ini akan menghambat usaha pemberantasan mikroorganisme.

Bab 3

Pertumbuhan Mikroorganismen

A. Konsep Pertumbuhan

Menurut Pelczar, pertumbuhan mikroorganismen merupakan penambahan sel, bukan perubahan individu organismen. Sedangkan menurut Dawes dan Sutherland, pada sel tunggal pertumbuhan adalah penambahan ukuran sel dalam waktu tertentu atau penambahan jumlah sel atau penambahan total massa sel. Pertambahan massa sel berbanding/sejalan dengan penambahan komponen seluler. Berdasarkan Suryani dan Taupiqurrahman (2021) bahwa mikroorganismen pada umumnya dapat memperbanyak diri melalui pembelahan biner dari satu sel menjadi dua sel, sehingga pertumbuhan dapat diukur dari bertambahnya jumlah sel.

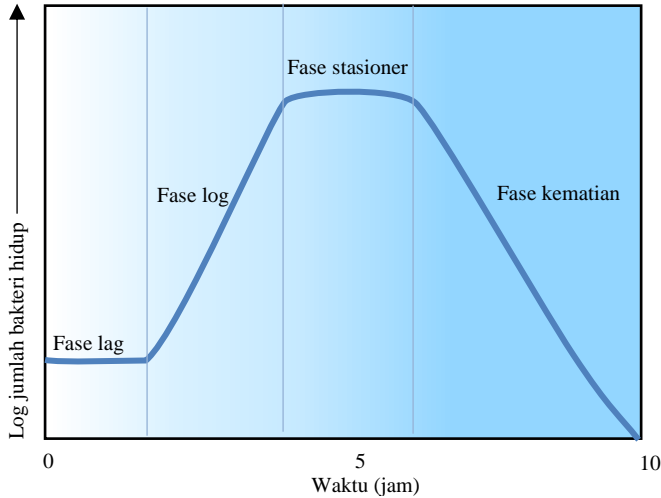
B. Laju Pertumbuhan dan Waktu Generasi

Laju pertumbuhan adalah penambahan jumlah sel dalam waktu generasi. Waktu generasi adalah waktu yang dibutuhkan sel untuk membagi diri atau untuk mencapai populasi menjadi dua kali lipat dari asalnya. Contohnya *E.Coli* memiliki waktu generasi 15-20 menit.

Waktu generasi bervariasi setiap spesies dan untuk berbagai kondisi lingkungan. Data-data yang dibutuhkan untuk menghitung waktu generasi yaitu:

1. Jumlah bakteri ada di dalam medium
2. Jumlah bakteri pada akhir dari periode waktu tertentu
3. Interval waktu

Pertumbuhan seimbang adalah penambahan populasi pada interval waktu tertentu (WG) selama inkubasi atau pertumbuhan semua komponen seluler secara teratur.



Gambar 2. Kurva Pertumbuhan
(Sumber: Tortora, dkk., 2019)

Ciri-ciri dari kurva pertumbuhan bakteri yaitu :

- Fase lag : Tidak terjadi penambahan populasi, sel mengalami perubahan dalam komposisi kimia dan ukurannya bertambah, dan substansi intraseluler bertambah.
- Fase log : Sel membelah dengan laju yang konstan, massa menjadi dua kali lipat dengan laju yang sama, aktivitas metabolit konstan, dan keadaan pertumbuhan seimbang.
- Fase statis : Penumpukan produk beracun dan/atau kehabisan nutrisi, beberapa sel mati sedangkan yang lain tumbuh dan membelah diri sehingga jumlah sel hidup menjadi tetap.

Fase penurunan/kematian : Sel mati lebih cepat dari pada terbentuknya sel baru, laju kematian mengalami percepatan menjadi eksponensial (bergantung kepada jenisnya sel mati dalam beberapa hari/bulan).

Tabel 2. Efek dari Berbagai Kondisi Ekstrim terhadap Mikroorganisme (Sumber: Suriawiria, 2005)

Kondisi Ekstrim	Kematian pada Sel	Organisme yang Resisten	Adaptasi/Respon terhadap Kondisi Ekstrim
Panas	Enzim denaturasi	thermophilik	sintesis sejumlah protein panas
Dingin	kehilangan regulasi, berkurangnya cairan membran sel	psikophilik	sintesis asam lemak jenuh dengan proporsi yang lebih tinggi
Aktivitas air yang rendah	dehidrasi dan hambatan terhadap aktivitas enzim	<ul style="list-style-type: none"> ▪ osmophilik ▪ xerophilik ▪ halophilik 	akumulasi dari solut pengganti atau pembentukan enzim yang adaptif terhadap ion-ion yang tinggi.
pH rendah	denaturasi protein, hambatan terhadap aktivitas enzim	acidophilik	pemilihan proton, adaptasi alat-alat gerak permukaan sel
Radiasi ion	radikal bebas, atau proton penyebab kerusakan DNA dan protein	radiotoleran	memperbaiki DNA enzimatis

Berdasarkan Suriawiria (1985) bahwa pertumbuhan mikroorganisme dipengaruhi oleh beberapa faktor, yaitu faktor biotik dan abiotik.

1. Faktor biotik

- Bentuk jasad
- Sifat jasad, toleransi terhadap perubahan
- Kemampuan jasad dalam menyesuaikan diri dan tumbuh berkembang

2. Faktor abiotik

- Jumlah dan susunan nutrien
- Lingkungan, seperti temperatur, cahaya, dan kelembaban
- Keberadaan senyawa toksik terhadap jasad

Adapun berdasarkan Suryani (2011) bahwa faktor-faktor pertumbuhan mikroorganisme dengan sifat heterotrof antara lain:

1. Nutrien

Nutrien dibutuhkan untuk membentuk energi dan menyusun berbagai komponen sel. Pada umumnya, sumber energi utama mikroorganisme adalah karbon yang berasal dari karbohidrat. Mikroorganisme lain dapat memiliki sumber energi yang berbeda yaitu menggunakan nitrogen dari komponen organik maupun anorganik.

2. Ketersediaan air

Komponen sel terbesar sekitar 70-80% adalah air. Air diperlukan dalam proses pertumbuhan sel, berkembang biak, serta digunakan sebagai reaktan dalam reaksi biokimia. Ketersediaan air tersebut dinyatakan dalam Hukum Raoult sebagai aktivitas air (a_w) dengan kebutuhan minimal pada umumnya sebesar 1.0 sebagai air murni.

3. Suhu

Suhu dapat mempengaruhi proses pertumbuhan karena memiliki hubungan dengan aktivitas enzim. Hal tersebut membedakan mikroba dalam beberapa kelompok kemampuan yaitu suhu optimum, minimum dan maksimum. Pertumbuhan dapat terjadi antara suhu minimum dan maksimum yaitu berkisar 30°C. Kecepatan pertumbuhan akan meningkat lambat dengan kenaikan suhu hingga mencapai titik maksimum. Sedangkan pada suhu di atas maksimum, kecepatan pertumbuhan menurun dengan cepat.

4. Nilai pH

Mikroorganisme dapat tumbuh pada kisaran pH 3-6. Adapun pH optimum mikroorganisme untuk mencapai proses pertumbuhan maksimum adalah 6,5-7,5. Mikroorganisme tidak dapat tumbuh baik pada pH di bawah 5 dan di atas 8, namun beberapa mikroba dapat tumbuh dalam kondisi ekstrim.

5. Ketersediaan oksigen

Oksigen dapat mempengaruhi proses pertumbuhan mikroorganisme. Berdasarkan kebutuhan oksigen, mikroorganisme memiliki sifat aerobik, anaerobik dan anaerobik fakultatif. Fungi memiliki sifat aerobik, sedangkan bakteri memiliki sifat aerobik atau anaerobik karena memiliki enzim flavoprotein yang dapat bereaksi dengan oksigen membentuk H_2O_2 sebagai senyawa beracun. Sifat bakteri tersebut mempengaruhinya untuk memiliki enzim superoksida dismutase yang memecah senyawa tersebut menjadi produk akhir yaitu H_2O yang tidak beracun.

6. Zat penghambat

Media pertumbuhan mungkin mengandung komponen yang dapat menghambat pertumbuhan mikroba. Komponen tersebut dapat secara alami berasal dari media maupun

ditambahkan secara sengaja.

Fase pertumbuhan dalam media kultur dapat dikelompokkan menjadi:

1. Fase lag/Fase adaptasi

Merupakan fase adaptasi terhadap lingkungan baru, sintesis enzim baru yang sesuai dengan media, proporsi inokulum yang besar mengandung sel-sel mati, lag yang lebih panjang menunjukkan adanya kematian sel atau mediumnya tidak kaya nutrisi, pemulihan terhadap metabolit yang bersifat racun (asam, basa, alkohol) pada media. Pada fase ini jumlah sel tidak meningkat tetapi volume sel bertambah.

2. Fase log atau eksponensial

Merupakan fase perbanyakan, multiplikasi berjalan lancar, pembelahan sel jumlahnya sama dengan persamaan eksponensial, semua nutrisi yang dibutuhkan tersedia, pertumbuhan rata-rata ditentukan oleh komposisi medium dan faktor-faktor lingkungan. Pada fase ini terjadi kegiatan fisiologi sel yang menyebabkan terbentuknya senyawa-senyawa yang dapat dimanfaatkan oleh manusia, seperti etanol, asam-asam, asam lemak, asam organik, asam laktat, dan lain-lain.

3. Fase late log

Merupakan fase dimana konsentrasi satu/lebih nutrisi menjadi pembatas/penghambat sehingga cenderung kembali ke level yang rendah dengan menurunnya pertumbuhan rata-rata.

4. Fase stationer/statis

Merupakan fase yang disebabkan oleh kekurangan nutrisi atau akibat dari produk inhibitor. Pada fase ini organisme tetap hidup dan menggunakan cadangan

indigenus untuk mempertahankan hidupnya.

Pada fase ini, sel tidak membelah karena nutrisi habis, jumlah O_2 menurun (kasus bakteri aerob), a_w menurun (kasus pada fungi), dan akumulasi senyawa toksik seperti asam, basa, dan alkohol (kasus-kasus fermentasi alkohol dan asam laktat). Pada fase statis, sel melakukan adaptasi terhadap kondisi yang menguntungkan sehingga menghasilkan senyawa-senyawa antibiotik, antioksidan, dan lain-lain.

5. Fase kematian

Fase ini terjadi pada waktu bervariasi sesudah akhir fase stasioner yang disebabkan adanya lisis sel oleh enzim autolisis atau efek dari metabolik toksik dan terjadi penurunan energi seluler. Daya tahan pada fase statis beragam, ada yang tahan bertahun-tahun dengan mengubah menjadi kista/spora.

Waktu generasi dapat dirumuskan sebagai berikut:

$$G = \frac{t}{3,3 \log \left(\frac{b}{B} \right)}$$

Dimana:

G = waktu generasi

t = selang waktu antara pengukuran jumlah sel di dalam populasi pada suatu saat dalam fase log (b) dan pada waktu kemudian (B)

b = populasi awal

B = populasi setelah waktu t

Log = log 10

3,3 = faktor konversi log 2 menjadi log 10

Adaptasi pada kondisi kelaparan:

1. Perubahan ukuran sel

Volume sel menjadi lebih kecil, sehingga penyebaran menjadi lebih besar.

2. Perubahan permukaan sel

Membran sel bersifat hidrofob. *Vibrio* mensintesis fimbriae sehingga sel-sel berkumpul.

3. Perubahan aktivitas metabolisme dan komposisi kimia Pada tahap ini terjadi:

- *Turn over* metabolisme protein dan RNA.
- Degradasi protein.
- Pada *E.coli*, mengubah asam lemak jenuh pada membran sel menjadi derivat siklopropil.
- Pada kelaparan C (karbon), akan membentuk 20-50 protein untuk fisiologis pada kondisi rendah nutrien.
- Pada kelaparan P (fosfor), akan membentuk porin POE untuk mengambil fosfat anorganik dari luar. Kekurangan N anorganik akan memfiksasi N₂.

4. Stringent response

Pada tahap ini terjadi:

- Penurunan laju sintesis protein.
- Penghentian sementara replikasi DNA, supaya tidak terjadi pembelahan sel.
- Sintesis asam amino meningkat. Pada saat S (sulfur) menurun, maka *E. coli* akan mensintesis enzim-enzim untuk metabolisme metionin dan FeS.
- Penurunan sintesis fosfolipid nukleotida, peptidoglikan, dan karbohidrat.

C. Pengukuran Kuantitatif Pertumbuhan

Pengukuran kuantitatif pertumbuhan mengacu pada definisi pertumbuhan, selain perubahan dalam total populasi juga adanya penambahan komponen sel, maka pengukuran pertumbuhan dilakukan terhadap jumlah sel, jumlah komponen-komponen seluler (RNA, DNA, protein) dan produk-produk metabolit. Semakin tinggi tingkat pertumbuhan, semakin besar ukuran sel dan semakin tinggi jumlah asam nukleat dalam sel. Selain itu, mikroba sendiri merupakan protein sel tunggal yang dapat meningkatkan kandungan protein dalam substrat.

Teknik laboratorium pengukuran pertumbuhan bakteri alat-alatnya tersedia mulai dari alat yang sederhana, seperti kaca objek dan pewarnaan sampai kepada alat-alat elektronik modern yang mengukur foto luminesens senyawa-senyawa hasil metabolisme bakteri. Beberapa metode-metode yang digunakan untuk mengukur pertumbuhan bakteri antara lain:

1. Perhitungan langsung

- a. Hitungan mikroskopik, digunakan untuk perhitungan bakteri dalam susu dan vaksin.
- b. Hitungan cawan (*total count*), digunakan pada perhitungan bakteri dalam susu, air, makanan, buah biakan, dan sebagainya.

Dengan menggunakan *Hemositometer* dapat diketahui volumenya. Sedangkan dengan *Elektronik Total Count*, sel yang hidup akan menimbulkan kejutan listrik. Kelemahan dari metode ini adalah:

- 1) Tidak dapat membedakan yang hidup dengan yang mati.
 - 2) Tidak dapat digunakan untuk jumlah sel yang sedikit.
- c. Membran atau Filter Molekuler, digunakan pada perhitungan bakteri dalam susu, air, makanan, buah

biakan, dan sebagainya.

- d. Metode Turbidimetri (pengukuran kekeruhan/turbiditas)

Metode ini digunakan untuk uji mikrobiologis, pendugaan hasil panen sel dalam kaldu, dan untuk biakan atau suspensi berair. Prinsip dasar metode ini adalah **Hukum Lambert – Beer**, yaitu :

$$OD = A \cdot x \cdot L$$

Dimana:

OD = optical density

A = absorbansi sel

L = lebar/tebal kuvet

x = densitas sel

kelemahan dari metode ini adalah tidak dapat membedakan sel hidup dengan sel mati.

- e. Penentuan nitrogen, digunakan untuk pengukuran panen sel dari suspensi biakan kental untuk digunakan dalam penelitian mengenai metabolisme.

- f. Metode Berat Kering

Cara melakukan metode ini pertama-tama kultur disaring atau disentrifugasi terlebih dahulu sebelum disaring, kemudian endapan dikeringkan, selanjutnya ditimbang. Kelemahan dari metode ini tidak dapat membedakan sel yang hidup dan yang mati. Tetapi metode ini bermanfaat untuk mengukur efisiensi fermentasi, karena pertumbuhan diukur dengan satuan berat, sehingga dapat diperhitungkan dengan parameter konsumsi substrat dan produksi senyawa yang diinginkan.

- g. Pengukuran aktivitas biokimia, digunakan untuk pengujian mikrobiologis.

2. Perhitungan Tidak Langsung

Total Plate Count (TPC) disebut juga *Viable Count* (pengenceran).

Kelemahan dari metode TPC adalah:

- Jumlah sel terhitung lebih kecil dari sebenarnya, karena kemungkinan 1 koloni terjadi dari 2 atau 3 sel.
- Tidak untuk bakteri yang tumbuh lambat.
- Jumlah sel harus mendekati kelipatan 10 pada setiap pengenceran, jika tidak, dianggap gagal. Contoh

Jumlah Sel	Pengenceran
2 – 4	10^{-x}
20 – 40	$10^{-(x+1)}$
200 – 400	$10^{-(x+2)}$

Pentingnya pengukuran pertumbuhan bakteri karena hasil pengukuran kuantitatif terhadap pertumbuhan bakteri tidak sama atau bervariasi untuk setiap kondisi dan media yang berbeda.

D. Fisiologi Fungi

Fungi atau cendawan lebih tahan terhadap kondisi lingkungan yang tidak menguntungkan dibandingkan dengan jasad-jasad renik lainnya. Sebagai contoh khamir dan kapang dapat tumbuh dalam suatu substrat yang mengandung konsentrasi gula yang dapat menghambat pertumbuhan kebanyakan bakteri. Hal inilah yang menyebabkan anggur selai dan manisan dapat rusak oleh jamur tetapi tidak oleh bakteri.

Khamir dan kapang juga lebih tahan pada kondisi asam dibandingkan dengan mikroba lain. Khamir bersifat

fakultatif aerob/anaerob artinya dapat tumbuh pada kondisi aerob maupun pada kondisi anaerob yang disebut kapang aerob sejati.

Jamur atau fungi dapat tumbuh pada kisaran suhu yang luas. Suhu optimum bagi sebagian besar saprofit adalah 22-30°C. Jenis patogen mempunyai suhu optimum lebih dari 30-37°C. Beberapa jenis cendawan dapat tumbuh pada atau mendekati 0°C, karena itu dapat menyebabkan kerusakan daging atau bahan makanan lain yang disimpan di dalam kulkas.

Cendawan mampu memanfaatkan berbagai bahan makanan sebagai sumber energi untuk gizinya, tetapi mereka bersifat heterotrof yaitu tidak mampu menggunakan senyawa karbon anorganik seperti CO₂. Energi tersebut diperoleh dari proses pemecahan karbohidrat menjadi energi kimia dalam bentuk ATP dan nukleotida secara aerob maupun anaerob, namun energi yang dihasilkan secara anaerob lebih sedikit dibandingkan secara anaerob.

Beberapa jenis cendawan dapat menggunakan nitrogen misalnya jenis-jenis cendawan patogen manusia dan binatang. Proses tersebut dilakukan oleh *A. nidulans* dengan cara asimilasi menggunakan enzim reduktase dari nitrat menjadi ammonium. Adapun penggunaan urea oleh *S. cerevisiae* melalui proses hidrolisis urea menjadi ammonium dan karbon dioksida menggunakan urease. Berdasarkan Suryani, dkk (2017) bahwa urea berfungsi sebagai sumber nitrogen selama proses fermentasi dan sebagai substrat untuk sintesis protein dalam memproduksi senyawa polipeptida dalam tubuh sel. Oleh sebab itu, media biakan harus mengandung pepton yaitu suatu produk protein yang terhidrolisis.

Fisiologi komparatif antara cendawan dan bakteri disajikan pada Tabel 3.

Tabel 3. Fisiologi Komparatif antara Cendawan dan Bakteri (Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Ciri	Cendawan	Bakteri
pH optimum	3,8 - 5,6	6,7 - 7,5
Suhu optimum	22 - 30°C (saprofit) 30 - 37°C (parasit)	20 - 37°C (mesofil)
Gas	aerobik obligat (kapang) fakultatif (khamir)	aerobik dan anaerobik
Cahaya (untuk tumbuh)	tidak perlu	kelompok fotosintetik
Kadar gula dalam media	4 - 5%	0,5 - 1%
Karbon	organik	anorganik dan atau organik
Komponen struktur dinding sel	kitin, selulosa, atau glukan	peptidoglikan
Kerentanan terhadap antibiotika	resisten terhadap penisilin, tetrasiklin, kloramfenikol, peka terhadap griseofulvin.	resisten terhadap griseofulvin; peka terhadap penisilin, tetrasiklin, kloramfenikol.

E. Fisiologi Mikroalgae

Algae merupakan organisme aerobik fotosintetik, hidup dimana saja yang cukup tersedia cahaya, kelembaban, dan nutrisi sederhana. Beberapa algae dapat hidup pada salju dan es di daerah-daerah kutub dan puncak gunung. Kadang-kadang sedemikian banyaknya sehingga pemandangan menjadi berwarna karena pigmen sel-selnya. Beberapa ganggang hidup pada sumber air panas, pada suhu 70°C.

Suhu optimum dari algae atau ganggang adalah 50-54°C.

Beberapa algae air tawar menyesuaikan hidupnya atau metabolismenya pada konsentrasi garam yang tinggi seperti pada danau air asin di daerah kering Amerika Serikat Barat Laut. Algae marin menyesuaikan diri terhadap berbagai variasi konsentrasi garam di berbagai bagian laut. Jenis-jenis algae ini tidak dijumpai di perairan laut sebelah utara pada kedalaman lebih dari 45,7 – 54,9 m, karena tidak cukup sinar matahari.

Di perairan tropis yang lebih jernih dan lebih hangat, serta sinar matahari lebih langsung dan mempunyai periode harian lebih panjang, algae marin dapat dijumpai pada kedalaman sampai 183 m. Faktor-faktor tersebut dapat menentukan fenomena zonasi atau stratifikasi macam-macam algae tertentu pada kedalaman dan lokasi tertentu lautan.

Beberapa algae teradaptasi pada tanah lembab, pepagan pohon, dan bahkan permukaan batuan yang didegradasikan oleh algae, sehingga menjadikan produk-produk dekomposisinya tersedia untuk memperkaya kesuburan tanah.

Ganggang mempunyai tiga macam pigmen fotosintetik yaitu klorofil, karotenoid, dan fikobilin. Semua pigmen fotosintetik ini terdapat dalam kloroplas algae. Semua ganggang mempunyai klorofil a, yang terdapat pada semua organisme fotosintetik kecuali bakteri fotosintetik. Klorofil b,c,d dan e yang dibedakan dari sesamanya oleh perbedaan-perbedaan kecil pada struktur molekulnya, hal tersebut menentukan panjang gelombang cahaya yang dapat diserap oleh setiap tipe klorofil sebagai energi. Pada algae terdapat dua macam karotenoid yaitu karoten dan xantofil, juga dua macam fikobilin yaitu fikosianin dan fikoeritrin. Pigmen-pigmen tersebut dapat menutup warna hijau klorofil, sehingga ada algae berwarna coklat karena mempunyai xantofil dan karoten dalam jumlah yang relatif besar sehingga menutupi warna hijau yang dipantulkan klorofil.

Algae lain tampak keungu-unguan atau kemerah-merahan karena kandungan fikobilinnya. Tetapi ada juga beberapa algae yang tidak berwarna sehingga tidak melakukan fotosintesis, sehingga banyak ilmuwan yang menganggapnya protozoa.

Algae menyimpan hasil fotosintetik dalam berbagai produk makanan cadangan berbentuk granul atau globul pada sel, seperti pati, karbohidrat, minyak, dan lemak. Fisiologi komparatif algae dan bakteri disajikan pada Tabel 4.

Tabel 4. Fisiologi Komparatif Algae dan Bakteri
(Sumber: Pelczar dan Chan, 2013)

Ciri	Algae	Bakteri
pH optimum	4 – 11	6,5 – 7,5
Suhu optimum	20 – 30°C	20 – 37°C (mesofil)
Gas	aerobik	aerobik dan anaerobik
Cahaya	hampir semua	kelompok fotosintetik
Karbon	umumnya anorganik	organik dan anorganik
Komponen struktur dinding sel	selulosa pada beberapa jenis digantikan oleh xilan dan manan	peptidoglikan

F. Fisiologi Protozoa

Sebagian besar protozoa merupakan aerob obligat atau aerob fakultatif. Stadium vegetatif atau stadium trofik protozoa yang hidup bebas terdapat dalam semua lingkungan akuatik, pasir, tanah, dan bahan organik yang membusuk. Protozoa juga ditemukan di daerah kutub,

dataran tinggi dan di perairan hangat sumber air panas (30-56°C). Umumnya protozoa mempunyai suhu optimum untuk tumbuh antara 16-25°C dengan maksimum 36-40°C. Stadium kista dapat tahan pada variasi suhu yang lebih tinggi dari pada stadium tropiknya. Beberapa protozoa dapat hidup pada kisaran pH yang luas yaitu 3-9. pH optimum untuk kegiatan metabolismenya antara 6-8.

Umumnya protozoa adalah nonfotosintetik, walaupun terdapat beberapa protozoa fotosintetik, tetapi dianggap sebagai algae oleh beberapa ahli. Protozoa memperoleh nutrisi organik terlarut melalui membran sitoplasma. Beberapa protozoa bersifat holozoik yaitu menelan makanannya melalui rongga mulut yang disebut sitosom. Makanannya berupa bakteri, ganggang, atau protozoa lain. Setelah ditelan, makanan terkurung dalam vakuola, substansi yang kompleks tersebut dirombak oleh enzim-enzim menjadi bentuk terlarut yang dapat diasimilasi. Bahan yang tidak terurai menjadi bentuk terlarut didalam vakuola dapat dikeluarkan dari sel melalui pori anus atau tetap ada di dalam vakuola tadi. Selanjutnya vakuola tersebut bergerak ke permukaan sel, sehingga vakuola pecah dan membuka untuk membuang kotoran dari dalam sel melalui stopig. Vakuola pada *Balantidium coli* (Cilida tersebar pada tubuh manusia) tersebut disebut vakuola kontraktile.

Protozoa parasit hidup dari sel-sel inangnya atau dari zat-zat alir jaringannya. Parasit tersebut bahkan dapat masuk ke dalam sel inang dan sitoplasma serta nukleusnya. Akibatnya inang mengalami keadaan patologis. Asosiasi kedua organisme tersebut dapat bersifat mutualisme, sebagai contoh flagellata yang hidup pada usus rayap dan mencernakan selulosa dalam kayu menjadi bentuk yang dapat dimanfaatkan oleh rayap tersebut. Jika flagellata tersebut dihilangkan, maka rayap akan mati. Fisiologi komparatif protozoa dan bakteri disajikan pada Tabel 5.

Tabel 5. Fisiologi Komparatif antara Protozoa dan Bakteri
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Ciri	Protozoa	Bakteri
pH optimum	6,0 – 8,0	6,7 - 7,5
Suhu optimum	16 - 25°C	20 - 37°C (mesofil)
Gas	aerobik obligat atau aerobik fakultatif	aerobik dan anaerobik
Cahaya (untuk tumbuh)	perlu (algae) tidak perlu (holozoik)	kelompok fotosintetik
Karbon	organik	anorganik dan atau organik
Komponen struktur dinding sel	pelikel (bukan dinding sel)	peptidoglikan

Bab 4

Pemeliharaan Mikroorganisme

A. Pendahuluan

Nutrisi merupakan substrat untuk metabolisme dalam memperoleh energi bagi sel. Nutrisi masuk ke dalam sel melalui difusi atau osmosis untuk proses metabolisme. Organisme atau makhluk hidup memerlukan:

1. Sumber energi, yang berasal dari:
 - Senyawa kimia yang disebut khemolitotrof
 - Energi cahaya yang disebut fototrof
2. Sumber elektron, yang terdiri dari:
 - Senyawa anorganik tereduksi sebagai donor elektron, yang disebut litotrof (khemolitotrof dan fotolitotrof)
 - Senyawa organik sebagai donor elektron yang disebut organotrof (khemorganotrof dan fotoorganotrof)
3. Sumber karbon untuk sintesis komponen sel, seperti CO₂ (autotrof) dan senyawa organik (heterotrof).
4. Sumber nitrogen merupakan komponen sel, seperti: N₂, nitrat, nitrit, garam amonium (nitrogen anorganik), dan asam amino (N organik).
5. Sumber oksigen, seperti H₂O, O₂, atom-atom dalam komponen makanan.
6. Sulfur, digunakan untuk sintesis asam amino (sistein, sistin, metionin). Sulfur yang dibutuhkan dapat berupa sulfur organik maupun sulfur anorganik.
7. Fosfor atau fosfat, merupakan komponen penting nukleotida. Terdapat dalam bentuk asam nukleat,

fosfolipid, dan asam tekoat.

8. Ion-ion logam seperti K, Ca, Mg, dan Fe, digunakan untuk pertumbuhan normal dan ion-ion logam yang merupakan *trace element* antara lain: Zn, Cu, Mn, Mo, Ni, B, Co. *Trace element* merupakan ion logam/senyawa yang dibutuhkan dalam jumlah kecil/sedikit tetapi merupakan kofaktor untuk beberapa jenis enzim.

Sebagian besar bakteri tidak membutuhkan Na, kecuali bakteri laut tertentu yang disebut sianobakteri dan bakteri fotosintesis. Golongan Arkheobakterium membutuhkan Na lebih banyak berarti sangat halofil, sehingga tidak akan tumbuh pada NaCl kurang dari 12-15%. Na terutama dibutuhkan untuk pembentukan dinding sel dan enzim.

9. Vitamin berfungsi sebagai koenzim. Beberapa bakteri sanggup mensintesis kebutuhan vitaminnya sendiri dari senyawa yang terkandung dalam medium. Tetapi ada beberapa bakteri yang tidak tumbuh kecuali vitamin yang dibutuhkan tersedia.

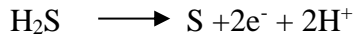
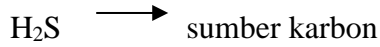
10. Kebutuhan air merupakan kebutuhan yang paling utama, karena semua nutrisi yang dibutuhkan bakteri harus dalam bentuk larutan sebelum masuk ke dalam sel.

Sifat karakteristik air:

- Merupakan senyawa berpolar tinggi.
- Melarutkan atau mendispersikan komponen-komponen sel.
- Kondisi untuk reaksi-reaksi metabolisme.
- Panas spesifik air untuk ketahanan terhadap perubahan suhu lingkungan.
- Reaksi kimia untuk reaksi hidrolisis.

Contoh mikroorganisme khemolitotrof yang menggunakan sumber energi dari kimia dan sumber elektron dari senyawa anorganik.

1. *Chromatium okenii*



2. Mikroorganisme Fotoorganotrof

Asam lemak dan alkohol sebagai sumber elektron.
Contoh: *Rhodospirillum rubrum*, suksinat sebagai sumber elektron.



3. Mikroorganisme khemolitotrof

Amonia sebagai sumber elektron.

Sebagai contoh:

▪ *Pseudomonas pseudoflava*

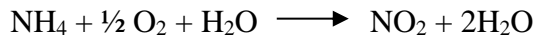
Pada khemolitotrof, H_2 (senyawa anorganik) sebagai sumber elektron



Pada khemoorganotrof

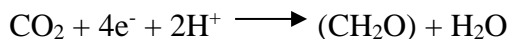


▪ *Nitrosomonas* sp.



Pada reaksi ini melibatkan 6 elektron yang menyebabkan terjadi perubahan valensi atom nitrogen dari -3 menjadi +3.

▪ *Nitrosomonas* (khemolitotrof), mengoksidasi amonia menjadi nitrit, sehingga memperoleh energi untuk mengasimilasi karbon CO_2 menjadi komponen sel.



Pada umumnya bakteri khemolitotrof adalah autotrof, tetapi ada juga khemolitotrof heterotrof (**miksotrof**). Contohnya *Desulfovibrio desulfuricans*, menggunakan H₂ sebagai elektron untuk mereduksi sulfur dan karbon diambil dari medium.

Mikroorganisme autotrof memperlihatkan kebutuhan nutrisi yang sederhana menggunakan media sintesis. Mikroorganisme tersebut tumbuh dan berkembang biak dalam campuran senyawa anorganik sehingga menunjukkan bahwa organisme tersebut memiliki daya sintesis yang luar biasa besarnya. Artinya, mikroorganisme tersebut dapat mengubah senyawa anorganik menjadi karbohidrat, asam nukleat, lipida, vitamin, dan senyawa lain untuk menyusun sel hidup.

Mikroorganisme heterotrof kebutuhan nutrisinya sangat beragam, tergantung pada spesiesnya. Media yang digunakan dapat sederhana, dapat juga sangat rumit. Contohnya *Escherichia coli* kebutuhan nutrisinya lebih sederhana dari *Lactobacillus*.

Medium pemeliharaan untuk parasit adalah inang hidup. Contohnya *Mycobacterium leprae* pada penyakit kusta dipelihara pada mencit/armadillo, *Rickettsia* dan *Spirochaeta*, *Treponema pallidum* merupakan penyebab sifilis.

B. Adhesi dan Flokulasi

Salah satu hal penting dari ekologi bakteri diantaranya sebagai berikut :

1. Kesanggupan sel-sel melekat pada permukaan benda padat.
2. Bakteri jarang ditemukan mengambang bebas di dalam air.
3. Bakteri biasanya melekat pada partikel tanah lempung dan repihan dalam tanah, pada bahan organik yang tenggelam di samudra dan danau, batu-batuan di sungai,

kulit, gigi, dan membran epitel hewan-hewan dan manusia serta pada kutikula tumbuhan. Derajat kespesifikan pelekatan bakteri pada suatu substrat dan mekanisme adhesi belum diketahui, tetapi diperkirakan enzim-enzim hidrolisis di dalam sel memungkinkan bakteri melekat pada polimer organik tertentu. Contohnya bakteri penghasil selulase melekat pada serat selulosa dan pelepah rumput.

4. Pelekatan pada batu-batuan diduga karena daya *Van der Waals*.
5. *Pseudomonas* menghasilkan fibril polimer yang berfungsi untuk menempel secara tetap pada permukaan padat.
6. Keuntungan adhesi pada permukaan padat:
 - a. Adanya konsentrasi nutrisi pada bahan padat.
 - b. Selalu berubahnya nutrisi yang membilas permukaan bakteri, karena benda padat memiliki kapasitas pertukaran ion.
7. Contoh adhesi spesifik yang tidak berkaitan dengan enzim adalah bakteri pembentuk bicak (plak) pada gigi. Contoh *Streptococcus mutans* (pada mulut), menghasilkan dekstran (polimer glukosa) yang mengikat apatit email gigi, sehingga terbentuk karies.

Pada flokulasi, populasi bakteri yang bersatu membentuk flokulus yang mapan di bawah suatu pengendalian, selanjutnya digunakan untuk menjernihkan air riol. Dalam sistem pengaktifan lumpur sisa-sisa buangan dalam riol diudarakan secara aktif dengan cara dimasukkan ke dalam tangki pengendapan sehingga bakteri-bakteri didalamnya membentuk flokulus dan mengendap ke dalam lumpur. Contoh bakteri flokulasi adalah *Zoogloea ramigera*, menghasilkan sejumlah lendir yang melekatkan sel-sel nya dan sel bakteri lain dengan bantuan poliketohidroksi butirata

(yang dihasilkan oleh selnya) sehingga dihasilkan flokulus, kemudian flokulus melekat pada batu-batuan. Air yang melalui flokulus seolah-olah melalui saringan, karena benda-benda yang terbawa air melekat pada flokulus tersebut.

Efek dari hubungan tersebut (flokulasi) adalah terjadi perubahan kondisi aerob menjadi anaerob. Karena lingkungan tersebut akan kehabisan oksigen, maka bakteri anaerob bertahan. Apabila bakteri yang berada di pusat mengalami kehabisan makanan dan autolisis, maka flokulus akan pecah.

Hubungan ekologis dalam hal nutrisi adalah adanya golongan parasit dan saprofit. Saprofit berasal dari kata *Sapros* yang artinya membusuk dan *Phyton* yang artinya tumbuhan. Saprofit memperoleh karbon dari senyawa organik yang berperan sebagai penyapu sehingga kotoran di permukaan bumi menjadi bersih. Prosesnya adalah dengan menguraikan dan menghancurkan zat-zat organik yang sudah mati.

Sebagian ilmuwan menduga bahwa parasit berasal dari saprofit, karena adanya evolusi progresif dan regresif, organisme tersebut tidak hanya hidup dari sisa-sisa/benda-benda mati, tetapi memasuki dan merusak zat-zat yang terdapat di dalam sel/jaringan hidup sehingga menyebabkan gangguan keseimbangan fisika dan kimia dari organisme yang dihuninya. Organisme tersebut bersifat parasit/patogen. Contoh organisme parasit yaitu virus, *Rickettsia*, *Spirochaeta*, *Mycobacterium leprae*, dan lain-lain.

C. Medium Pertumbuhan Bakteri

Medium pertumbuhan terdiri dari:

1. Medium Pertumbuhan Empiris (MPE)

MPE dibuat berdasarkan pengalaman, tidak didasarkan pada diketahuinya susunan dan kerjanya yang tepat. Contohnya susu, kemih, darah encer, sari sayuran, dan

lain-lain. MPE masih banyak digunakan, karena mengandung senyawa organik dan anorganik terlarut yang memenuhi kebutuhan bakteri dan jamur. MPE mudah didapat, murah, tetapi tidak sesuai untuk pemeliharaan jenis-jenis yang penting (spesifik). Bahan utama pembentuk MPE adalah:

- a. Pepton, dapat diganti dengan ekstrak ragi.
- b. Ekstrak dan infus daging, dapat dibuat dari sari rebusan daging segar.

Infus daging memiliki pH 7,0 - 7,6, kaya akan mineral, mikronutrien organik, protein dan turunannya, serta karbohidrat. Penggunaannya sering ditambah 1% pepton/ekstrak ragi. Infus daging dalam bentuk cair disebut bulyon infus, sedangkan yang dibuat dari ekstrak daging disebut bulyon ekstrak.

Semua MPE disebut bulyon nutrisi. MPE dari sayuran seperti tomat, perasan jeruk, dan lain-lain. MPE dapat digunakan untuk pertumbuhan bakteri dan jamur. Sedangkan untuk TBC dan difteri digunakan telur beku.

2. Medium Pertumbuhan Sintesis (MPS)

MPS merupakan larutan senyawa anorganik dan organik yang secara kimiawi telah terinci dan dapat direproduksi. MPS disebut juga Medium pertumbuhan kimiawi.

MPS tidak sering digunakan jika dibandingkan dengan MPE, karena membutuhkan biaya tinggi (mahal) dan pembuatannya memerlukan waktu lama.

Selain itu, kebutuhan sejumlah mikroorganisme menggunakan MPS masih belum banyak diketahui.

Contoh MPS yang dapat digunakan antara lain:

- a. MP Anorganik (paling sederhana), misalnya medium untuk *Thiobacillus thiooxidans*. Bakteri ini mengoksidasi sulfur dan bersifat khemolitotrof.

Komponen-komponen penyusun medianya antara lain:

$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	0,2 g	}	sumber N &
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,5 g		sumber air
KH_2PO_4	3,0 g	→	penyangga pH
CaCl_2	0,25 g	}	sumber energi
Serbuk sulfur	10,0 g		
Akuades	1 L		

Di dalam larutan ini, *Thiobacillus thiooxidans* dapat mensintesis protein, karbohidrat, lipida, DNA, RNA, dan lain-lain dengan bantuan CO_2 dari udara.

b. MP Organik

Tidak serumit larutan MPE (pepton).

Contoh dalam perkembangbiakan *Corynebacterium diphtheriae* yang terdiri dari 21 ramuan bahan kimia murni, 8 asam amino, 3 vitamin, garam-garam Ca, Mg, Cu, K, P, S, dan beberapa karbohidrat sebagai sumber energi.

3. Medium Pertumbuhan Hidup, seperti hewan percobaan dan embrio telur.
4. Medium Pertumbuhan Kering, berupa serbuk ataupun tablet steril seperti PDA, SGA, dan lain-lain.

D. Pemeliharaan Medium Pertumbuhan

Medium pertumbuhan yang diperlukan untuk kelangsungan hidup dan ciri-ciri faali suatu biakan yang melampaui waktu dapat berbeda dengan yang digunakan untuk pertumbuhan optimum. Pertumbuhan subur dapat mempercepat kematian sel-sel pada akhir fase pertumbuhan. Misalnya glukosa sering mempercepat pertumbuhan atau membentuk asam yang merusak sel mikroorganisme. Oleh sebab itu, media pemeliharaan untuk glukosa harus dihilangkan.

Persyaratan secara fisika untuk pertumbuhan adalah

suhu, pH, dan keadaan gas. Suhu optimum adalah suhu yang memungkinkan pertumbuhan paling cepat dalam waktu singkat. Suhu pertumbuhan mikroorganisme disajikan pada Tabel 6.

Tabel 6. Suhu Pertumbuhan Beberapa Mikroorganisme
(Sumber: Pelczar dan Chan, 2013)

Jenis	Suhu Tumbuh (°C)		
	Minimum	Optimum	Maksimum
<i>Vibrio marinus</i>	-1	15	20
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	4	25 - 30	40
<i>Staphylococcus aureus</i>	6,5	30 - 37	46
<i>Corynebacterium diphtheriae</i>	15	37	40
<i>Neisseria gonorrhoeae</i>	30	35 - 36	38,5
<i>Streptococcus thermophilus</i>	20	40 - 45	50
<i>Thermoactinomyces vulgaris</i>	27 - 30	60	65 - 70
<i>Thermus aquaticus</i>	40	70 - 72	79

Berdasarkan suhu pertumbuhan optimumnya, bakteri dikelompokkan menjadi 3 golongan, yaitu:

1. Psikrofil, yaitu bakteri yang dapat tumbuh pada suhu antara 0 - 20°C, dan optimum tumbuh pada suhu 15°C.
2. Mesofil, yaitu bakteri yang dapat tumbuh pada suhu antara 25 - 40°C, dan optimum tumbuh pada suhu 37°C.

Contoh:

- *Serratia marcescens* pada suhu inkubasi 25°C membentuk pigmen merah darah – jingga. Sedangkan pada suhu inkubasi 37°C tidak terbentuk pigmen merah darah – jingga.

- *Lactobacillus plantarum* pada suhu inkubasi 25°C pertumbuhannya memerlukan asam amino fenilalanin, namun pada suhu inkubasi 37°C tidak memerlukan.
3. Thermofil, yaitu bakteri yang dapat tumbuh pada suhu diatas 45°C. Thermofil obligat disebut steustermofil.

Gas utama yang dibutuhkan mikroorganismenya adalah CO₂ dan O₂. Berdasarkan kebutuhan gas, mikroorganismenya dikelompokkan menjadi:

1. Aerob, mikroorganismenya yang memerlukan oksigen untuk pertumbuhannya (21% terdapat di udara).
2. Anaerob, mikroorganismenya yang tidak memerlukan O₂ untuk pertumbuhannya. Mikroorganismenya anaerob dikelompokkan menjadi:
 - Anaerob mutlak, sama sekali tidak memerlukan O₂.
 - Anaerob nirjati, memerlukan O₂ dalam jumlah yang sangat sedikit.
 - Anaerob fakultatif, tidak memerlukan O₂ tetapi dapat diperlukan untuk menghasilkan energi, sehingga dapat tumbuh di atmosfer atau lingkungan tanpa oksigen.
3. Mikroaerofilik, mikroorganismenya yang memerlukan paras O₂ untuk tumbuh, tetapi tidak tahan pada paras oksigen di udara.

E. Kemasaman dan Kebasaan

pH optimum untuk sejumlah bakteri adalah antara 6,5-7,5 dengan pH rentang 5-9. Berbeda dengan bakteri *Thiobacillus thiooxidans*, pH optimum pertumbuhannya adalah 2-3,5 dengan rentang 0,5-6,0. Terdapat bakteri dari danau alkalis (basa) yang belum teridentifikasi dengan pH optimum 9-9,5 dan rentang 8-11,4. Pada media tumbuh, pH dapat naik dan dapat juga turun tergantung pada hasil metabolisme mikroorganismenya. Karbohidrat pada proses fermentasi oksidasi akan menghasilkan asam organik sehingga terjadi

penurunan nilai pH. Jika sebagai sumber karbon digunakan asam organik (natrium malat) maka pH akan naik.

Pergeseran pH yang radikal dapat dicegah oleh **dapar**. Dapar adalah campuran asam lemak dan basa konjugatnya yang dapat mencegah perubahan pH, misalnya asam asetat (CH_3COOH) dan ion asetat (CH_3COO^-).

Jika tekanan osmosis di luar sel naik (hipertonis), maka akan terjadi plasmolisis sel. Sedangkan jika tekanan osmosis di luar sel turun (hipotonis), maka akan terjadi plasmolisis. Oleh sebab itu, untuk menjaga pertumbuhan harus dalam keadaan isotonis (seimbang)

F. Pengerinan

Banyak mikroorganisme yang tahan terhadap pengerinan mutlak dalam keadaan *dorman*, terutama mikroorganisme yang berspora tahan kering. Liofilisasi adalah proses pengerinan beku. Organisme dalam bulyon/susu/suspensi lain sebanyak 0,5-1 ml, dimasukkan ke dalam botol kaca kecil (vial/ampul), kemudian botol dihubungkan dengan pompa vakum dalam suasana sangat dingin (es kering), maka suspensi akan segera beku. Dalam keadaan vakum, bekuan air segera beralih dari padat menjadi uap tanpa mengembun. Oleh pompa vakum uap ditarik ke luar kemudian leher ampul ditutup.

Bab 5

Energi Seluler

Teori Kemiosmosis

Energi yang berasal dari cahaya harus diubah menjadi energi kimia sebelum digunakan dalam reaksi endergonik. Dalam sel, energi kimia terdapat dalam bentuk gugus organik berenergi tinggi, salah satunya adalah Adenosin trifosfat (ATP). Meskipun ATP mengandung 2 fosfat berenergi tinggi, dalam reaksi umumnya hanya satu fosfat berenergi tinggi digunakan untuk aktivasi. Energi yang dibebaskan ATP tergantung pada keadaan hidrolisisnya, terutama pH dan kadar reaktan.

Pada teori kemiosmosis proton dipindahkan ke luar sel oleh reaksi eksergonik (penghasil energi). Perpindahan proton akan menghasilkan muatan negatif di sitoplasma sehingga menyebabkan potensial membran dalam (-) dan luar (+). Gradien konsentrasi proton di luar pekat dari pada di dalam sel.

Analoginya membran merupakan baterai. Pada reaksi 1 sebagai charging, sedangkan pada reaksi 2 merupakan kerja membran.

Reaksi 1 : reaksi redoks pada sistem transfer elektron atau hidrolisis ATP.

Reaksi 2 : pompa keluar ion Na^+ , pergerakan flagella, dan transportasi solut.

Energi Elektrokimia Proton ($\Delta\mu$)

Energi elektrokimia adalah jumlah pembakaran energi listrik dan kimia. Mekanisme kerja dapat terjadi ketika proton pindah ke luar maka sejumlah energi tersimpan pada gradien konsentrasi proton dalam bentuk energi listrik dan kimia. Energi listrik merupakan perbedaan muatan (di luar (+)), sedangkan energi kimia merupakan perbedaan konsentrasi proton. Ketika proton pindah ke dalam, maka energi listrik akan menghilang dan energi kimia ditransfer ke kerja seluler.

$\Delta\mu$: Energi Elektrokimia (Joule/mol) (kalori/mol)

Gaya Pergerakan Proton (Δp)

Kinerja elektrokimia ketika ion melewati membran disebut fungsi potensial membran.

$$\Delta p = \Delta\psi - 60\Delta pH$$

Dimana:

Δp : gaya pergerakan proton

$\Delta\psi$: potensial listrik (mV) ... (milivolt)

ΔpH : selisih antara pH didalam sel dengan pH di luar sel

Contoh:

pada Prokariot Asidofil = $\Delta pH \rightarrow 80 - 90\%$

misalnya pH di dalam sel = 6,5

pH di luar sel = 2

jadi, $\Delta pH = 6,5 - 2 = 4,5$

maka:

$$\Delta p = \Delta\psi - 60 \Delta pH$$

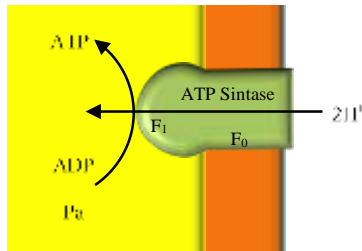
$$\Delta p = 10 - (60 \times 4,5)$$

$$\Delta p = 10 - 270$$

$$\Delta p = - 260 \text{ mV}$$

Fungsi mengetahui nilai Δp adalah sebagai berikut :

1. Pengambilan solut dari luar de dalam sel.
2. Saat proton kembali melalui konduktor proton, konduktor di kopling dengan sistem transportasi solut ke dalam sel.
3. Sintesis ATP melalui ATP sintase.



Gambar 3. Sintesis ATP melalui ATP Sintase
(Sumber : Purwoko, 2009)

Mekanisme sintesis ATP melalui ATP sintase:

1. Proton masuk ke kanal F_0 , ketika proton melewati kanal tersebut, ATP disintesis dari $ADP + P_i$ di F_1 ATP sintase.
2. Proton bergerak melalui sub unit F_1 , maka terjadi perubahan konfirmasi subunit F_1 sehingga ATP lepas.

Reaksi Penghasil ATP

1. Reaksi redoks, terdiri dari:
 - a. Reaksi reduksi, merupakan reaksi pelepasan elektron/proton.
 - b. Reaksi oksidasi, merupakan penerimaan elektron/proton.Pada redoks berlangsung dari $E_{O/R}$ positif (akseptor), maka dihasilkan Δp . Reaksi redoks dapat berjalan bolak

balik.

2. Hidrolisis ATP

Δp dihasilkan dari sintesis ATP pada ATP sintase, karena kanal $F_0 F_1$ ATP sintase dapat dilalui proton dari dua arah.

3. Antiport dikarboksilat dan hasil dekarboksilasinya

Karboksilat produk fermentasi merupakan hasil dekarboksilasi dikarboksilat, contohnya pada bakteri yang mengambil oksalat dari luar. Di dalam sel oksalat didekarboksilasi menjadi format. Kemudian format ditransport ke luar, sehingga terjadi perbedaan potensial membran (Δp). Pertukaran oksalat menjadi format terjadi melalui protein transportir (*antiport*), yaitu ketika oksalat masuk dikopling dengan keluarnya format (*antiport*).

4. Dekarboksilasi Dikarboksilat yang dikopling dengan transport Na^+

Pada marin bakteria, sistem transport protein diganti oleh Na^+ . Sebagai contoh:

- a. *Vibrio alginolyticus*, menggunakan pompa latinum yang dikopling dengan respirasi.
- b. Sistem dekarboksilasi yang dikopling dengan transport Na^+ adalah dekarboksilasi metil malonil CoA pada *Propionigenium modestum* dan dekarboksilasi oksaloasetat pada *Klebsiella pneumoniae*.

5. Simport arus keluar produk fermentasi dengan pompa proton atau Na^+

Produk fermentasi dikeluarkan oleh sel bakteri melalui transport yang menemui gradien konsentrasi, sehingga

menghasilkan energi untuk memompa proton (Natrium). Oleh karena itu arus keluar produk fermentasi disimport dengan pompa proton, sehingga menghasilkan Δp .

6. Absorpsi cahaya oleh pigmen rodopsin

Arkhea halofil ekstrem adalah Arkhea heterotrof dan biasanya menghasilkan Δp melalui reaksi redoks. Pada saat oksigen rendah dan sinar matahari tinggi, maka Arkhea tersebut dapat mensintesis pigmen bakterio redopsin yang berfungsi untuk memompa proton ketika mengabsorpsi sinar (kopling). Ada juga Arkhea halofil ekstrem yang mampu mensintesis halorodopsin yang mampu menyerap cahaya dan dikopling dengan arus masuk ion klor. Ini berarti bahwa terdapat beberapa jenis Arkhea halofil ekstrem yang mampu menghasilkan Δp langsung dari absorpsi cahaya oleh pigmen tanpa melibatkan reaksi redoks.

Bab 6

Transfer Elektron

A. Pembawa Elektron

Pembawa elektron terdapat di dalam membran sel yang terdiri dari empat kelompok, yaitu:

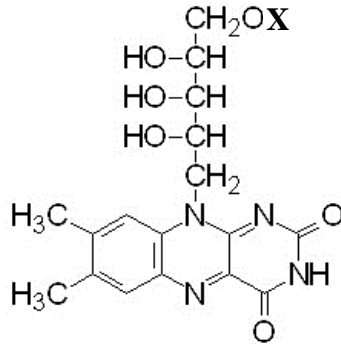
7. Flavoprotein
8. Protein besi-belerang
9. Sitokrom
10. Kuinon

Flavoprotein, protein besi-belerang, dan sitokrom merupakan protein, sedangkan kuinon merupakan lemak.

Pembawa elektron protein merupakan kompleks multienzim (oksidoreduktase). Elektron ditransfer bukan oleh molekul protein, melainkan oleh molekul non protein yang disebut gugus prostetik. Gugus prostetik hanya membawa elektron saja. Gugus prostetik untuk flavoprotein adalah flavin; untuk besi-belerang adalah kluster FeS; untuk sitokrom adalah heme.

1. Flavoprotein (Fp)

Gugus prostetik untuk flavoprotein adalah flavin yang terdiri dari FMN dan FAD. Struktur flavin disajikan pada Gambar 4.



Gambar 4. Struktur Flavin
(Sumber : Purwoko, 2009)

Jika **X** = H, maka struktur tersebut merupakan Riboflavin

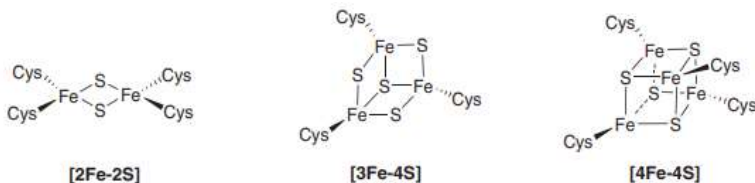
X = PO₃OH, maka struktur tersebut merupakan FMN

X = ADP, maka struktur tersebut merupakan FAD

Bila Fp tereduksi, biasanya membawa elektron dan proton.

2. Protein besi-belerang

Gugus prostetik FeS (besi no-heme) tidak tahan asam. Bila pH rendah maka H₂S terlepas dari gugus prostetiknya. FeS mempunyai potensial redoks -400 sampai +350 mv, sehingga akan dijumpai pada setiap level potensial elektroda redoks. Protein besi belerang hanya membawa elektron. Kluster FeS disajikan pada Gambar 5.

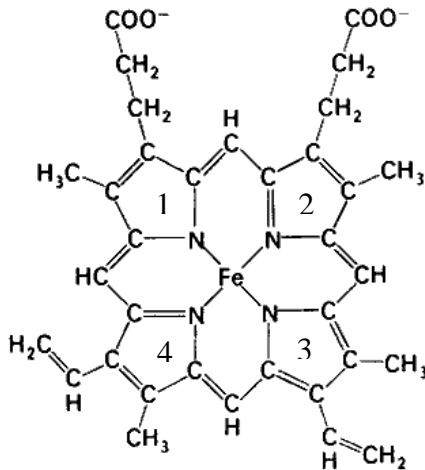


Gambar 5. Kluster FeS
(Sumber : Fontecave, 2006)

3. Sitokrom

Gugus prostetik pada sitokrom disebut Besi Heme (tetrapirrol). Heme adalah empat cincin pirol yang dihubungkan dengan jembatan metana. Sitokrom terdiri dari 4 jenis, yaitu sitokrom a, b, c, dan d.

Pada prokariota terdapat sitokrom o (sit. o) = sit. b, dengan kemampuan membawa elektron saja maupun dapat membawa elektron dan proton. Gambar gugus heme dari sitokrom disajikan pada Gambar 6.



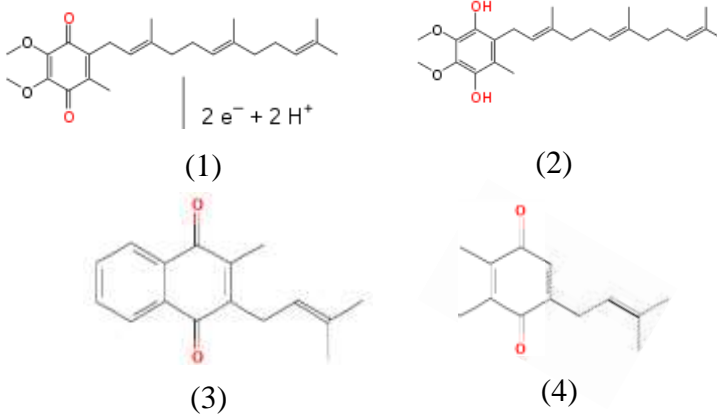
Gambar 6. Gugus Heme dari Sitokrom
(Sumber : Purwoko, 2009)

4. Kuinon

Kuinon adalah lemak pembawa elektron yang mampu membawa elektron dan proton. Kuinon bergerak membawa hidrogen melalui proses reduksi dan oksidasi. Terdiri dari Ubiquinon, Menakuinon, dan Plastokuinon. Prokariot terdiri dari 2 kuinon yaitu Ubiquinon dan Menakuinon.

Ubiquinon digunakan dalam respirasi aerob. Menakuinon mempunyai potensial elektroda lebih kecil dibandingkan ubiquinon dan digunakan pada respirasi anaerob.

Sedangkan Plastokuinon terdapat pada *Sianobakteri*.



Gambar 7. Kelompok Quinon, (1) Ubiquinon teroksidasi; (2) Ubiquinon tereduksi; (3) Menakuinon teroksidasi; (4) Plastokuinon teroksidasi
(Sumber : PubChem, 2005)

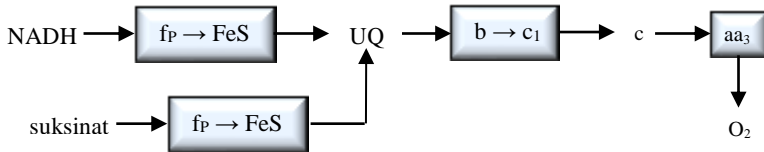
B. Organisasi Pembawa Elektron

Pada mitokondria terjadi aliran elektron dari potensial elektron rendah (donor) ke potensial elektron tinggi (akseptor). Empat kompleks pembawa elektron pada mitokondria adalah:

1. NADH – Ubiquinon oksidoreduktase.
2. Suksinat dehidrogenase.
3. Ubiquinon – sitokrom c oksidoreduktase (kompleks b–c)
4. Sitokrom c oksidase (sitokrom aa₃)

Reaksi transfer elektron dimulai oleh unit modular spesifik, seperti NADH dehidrogenase. NADH mentransfer elektron berupa H^+ dan $2e^-$. FeS dapat mengalirkan proton keluar mitokondria dan mengalirkan elektron ke ubiquinon. Suksinat sebagai enzim yang menghubungkan secara

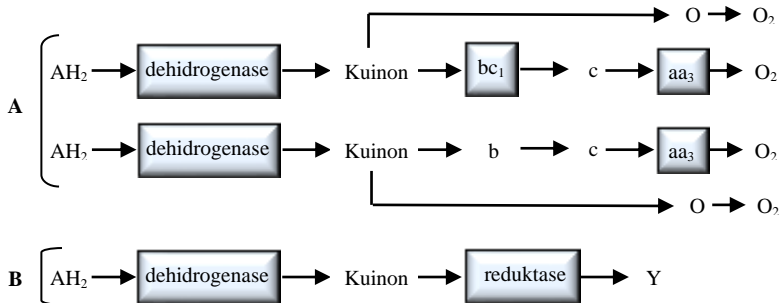
langsung proses aliran elektron melalui penghantaran NAD^+ . Ubiquinon berperan sebagai pengumpul elektron dan selama kondisi potensial elektron tinggi akan mengalirkannya pada sitokrom. Sitokrom akan menghasilkan 2 proton ke luar sel. Organisasi kompleks pembawa elektron pada mitokondria disajikan pada gambar 8.



Gambar 8. Organisasi Kompleks (I – N) Pembawa Elektron pada Mitokondria
(Sumber : Purwoko, 2009)

Pada prokariot organisasi pembawa elektron hanya 3 kompleks, yaitu:

1. Kompleks dehidrogenase
2. Kompleks oksidase/reduktase
3. Kuinon (sebagai penghubung)



Gambar 9. Kompleks Pembawa Elektron pada Prokariota
(A) pada respirasi aerob; (B) pada respirasi anaerob
(Sumber : Purwoko, 2009)

Prokariot mampu melakukan respirasi aerob dan anaerob, serta mampu melakukan respirasi dengan akseptor elektron yang berbeda dalam suasana yang sama. Titik percabangan biasanya pada kuinon dan sitokrom.

Percabangan menunjukkan kemampuan prokariot menghadapi perubahan lingkungan. Misalnya pada *E. coli*, pada kondisi aerob mampu mensintesis oksidase. Sedangkan pada kondisi anaerob mampu mensintesis reduktase (fumarat reduktase, nitrat reduktase, TMAO reduktase).

Transfer elektron selalu disertai pembentukan Δp yang diperoleh dari perpindahan proton ke luar. Saat bersamaan juga terjadi sintesis ATP melalui ATP sintase ketika proton kembali masuk ke dalam.

Mitochondria memiliki 3 titik kopling pembentukan Δp dan sintesis ATP, yaitu kompleks 1, kompleks 3, dan kompleks 4. Kopling tersebut dapat memberikan kemampuan bagi mitochondria untuk mentransfer 10 proton setiap 2 elektron dari NADH sampai ke oksigen. Dengan demikian, kompleks 1 dan 3 memindahkan 4 proton/2 elektron. Pada kompleks 3 yang memindahkan proton adalah *Visikuinon*. Kompleks 4 memindahkan 2 proton/ 2 elektron.

Kompleks 1 dan 3 dapat bereaksi bolak-balik. Jika terdapat Δp , maka elektron dapat ditransfer dari pembawa elektron dengan potensial elektroda tinggi ke rendah. Sedangkan kompleks 4 tidak dapat bolak balik, sehingga air tidak dapat dipakai sebagai donor elektron.

Prokariot memiliki 2 titik kopling pembentukan Δp dan sintesis ATP, yaitu knop *Ubiquinon* sitokrom bc_1 (\approx kompleks 3 mitochondria) dan kompleks oksidase/ reduktase (\approx kompleks 4 mitochondria).

C. Pembentukan ATP Secara Respirasi (melalui ATP Sintase)

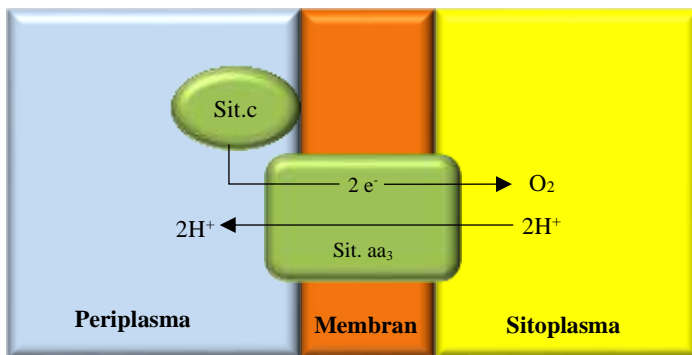
Jika ATP melalui ATP sintase/2 elektron dan oksigen sebagai akseptor, maka akan dihasilkan P/O. Jika akseptor bukan O_2 , maka dihasilkan P/2e⁻. P/O dari mitokondria sama dengan 3,3, karena mitokondria mampu memindahkan 10 proton dan H⁺ / 3 ATP.

Mekanisme perpindahan proton antara lain:

1. Pompa Proton

Terjadi pada kompleks 4 (sitokrom aa₃). Sitokrom aa₃ menerima elektron dari sitokrom c, sehingga sitokrom aa₃ mengalami reduksi, dan mentransfer elektron ke oksigen.

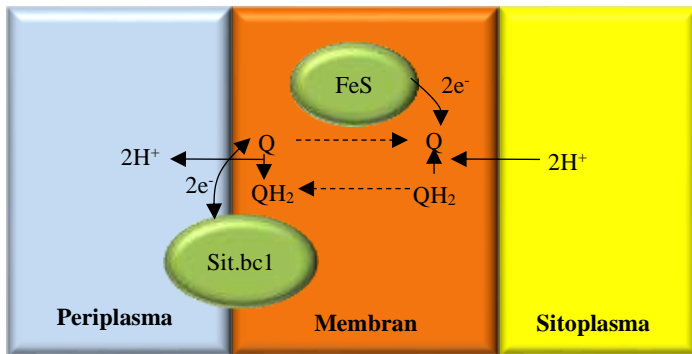
Ketika terjadi perubahan dari tereduksi menjadi teroksidasi timbul energi eksergonik yang dipakai untuk memompa proton dari dalam ke luar. Energi eksergonik timbul karena terdapat perbedaan potensial elektroda antara sitokrom aa₃ dengan akseptor elektron.



Gambar 10. Pompa Proton
(Sumber : Purwoko, 2009)

2. Q – Ulang – Alik

Proses ini terjadi pada kompleks 3. kuinon (Q) berada di sebelah dalam membran menerima elektron dari protein besi – belerang (Fe-S, kompleks 1) atau NADH dehidrogenase. Saat bersamaan, kuinon mengambil proton dari sitoplasma, sehingga Q tereduksi menjadi QH₂ (kuinol). Kuinol bergerak ke sisi luar membran dan membuang proton ke luar dan mentransfer elektron ke kompleks bc, sehingga teroksidasi menjadi kuinon. Kemudian kuinon bergerak kembali ke sisi dalam membran. Kompleks bc mentransfer elektron ke sit. c pada model Q ulang-alik, sedangkan kompleks 3 hanya mampu memindahkan 2 proton.

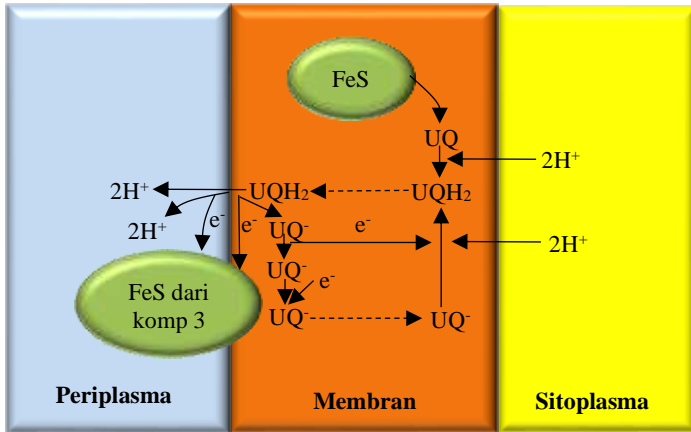


Gambar 11. Q-Ulang-Alik
(Sumber : Purwoko, 2009)

3. Siklus Q

Menjelaskan kemampuan kompleks 3 mitokondria memindahkan 4 proton. Quinon mitokondria adalah *Ubiquinon* (UQ) yang menerima elektron dari FeS dan menerima 2 proton dari sitoplasma, sehingga UQ tereduksi menjadi *Ubiquinol* (UQH₂). UQH₂ bergerak ke sisi luar membran untuk membuang 2 proton ke luar dan mentransfer 1 elektron ke FeS dari kompleks 3

mitokondria (sit. bc_1), sehingga teroksidasi menjadi semikuinon anion (UQ^-). UQ^- mentransfer 2 proton ke luar dan mentransfer 1 elektron ke protein FeS, sehingga total menerima 2 elektron, kemudian mentransfernya ke sit bc_1 .



Gambar 12. Siklus Q
(Sumber : Purwoko, 2009)

Bab 7

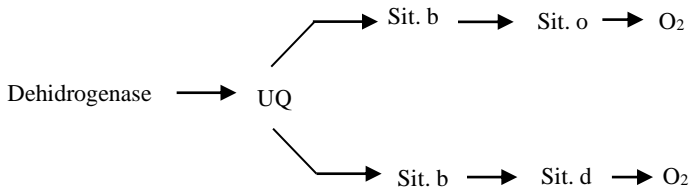
RESPIRASI

Respirasi adalah proses oksidasi donor elektron melalui pembawa elektron yang terjadi pada membran sel atau organel bermembran dan menghasilkan ATP secara fosforilasi oksidatif (melalui ATP sintase).

Proses respirasi memerlukan donor elektron, sistem transfer elektron, dan akseptor elektron. Sedangkan proses fermentasi memerlukan donor elektron dan akseptor elektron. Donor elektron dapat berupa NADH, hidrogen, tiosulfat, sulfat, besi, dan lain-lain.

A. Respirasi Aerob

Pada respirasi aerob, akseptor elektronnya berupa O_2 . Contohnya pada *E. coli*, bila hidup secara aerob *E. coli* akan mensintesis 2 kompleks sitokrom oksidasi yaitu sitokrom b_o (sit. o) dan sitokrom b_d (sit. d) yang merupakan rantai respirasi bercabang (Gambar 13).



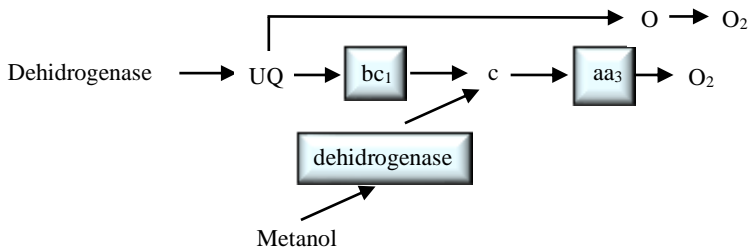
Gambar 13. Rantai Respirasi Bercabang dari *E. coli* (Sumber : Purwoko, 2009)

Sitokrom b_o mampu memompa proton (1 proton/1 elektron) dan menghambat Δp yang dihasilkan ketika kadar oksigennya tinggi, jumlah ATP yang dihasilkan 2-3,3 ATP. Sedangkan sitokrom b_d (sit. d) tidak dapat memompa proton, dihasilkan ketika kadar oksigen rendah, dan jumlah ATP yang dihasilkan 1,3-2,7 ATP.

Contoh lain bakteri yang berespirasi secara aerob adalah *Paracoccus denitrificans* yang merupakan bakteri autotrof fakultatif anaerob gram negatif. Respirasi aerob pada *Paracoccus denitrificans* terdapat 3 kopling, yaitu:

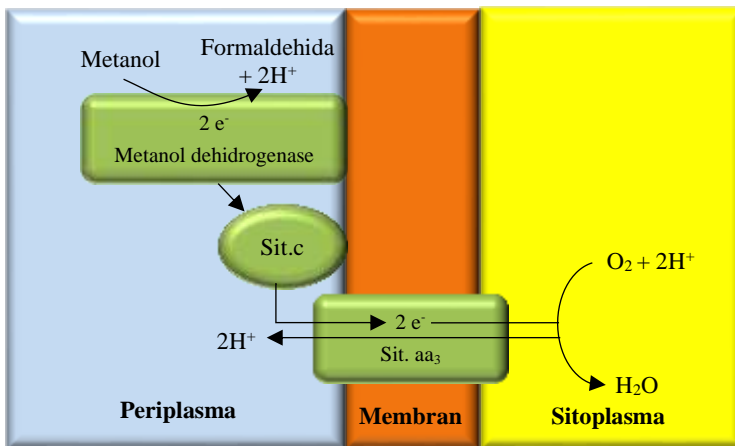
1. NAD dehidrogenase memindahkan 2-3 proton/2 elektron.
2. UQ – bc, memindahkan 4 proton/2 elektron melalui siklus Q.
3. sitokrom aa_3 memindahkan 2 proton/2 elektron.

Rantai respirasi aerob pada *Paracoccus denitrificans* bercabang. Percabangannya tergantung pada donor elektron (Gambar 14). Jumlah proton yang terpindahkan 8-9 proton.



Gambar 14. Rantai Respirasi Aerob dari *Paracoccus Denitrificans* (Sumber : Purwoko, 2009)

Metanol sebagai sumber elektron dioksidasi periplasma oleh metanol dehidrogenase menghasilkan 2 proton dan 2 elektron. Elektron masuk ke sit c yang terdapat di periplasma kemudian ditransfer ke sit aa₃ dan diterima oksigen di sitoplasma. Jumlah proton yang dihasilkan 2 proton + 2 proton hasil dehidrogenase, sehingga jumlah proton keseluruhan yang dihasilkan adalah 4 proton. Hirarkinya donor elektron pada respirasi aerob adalah donor NADH – sit bc₁ > NADH sit o > metanol.

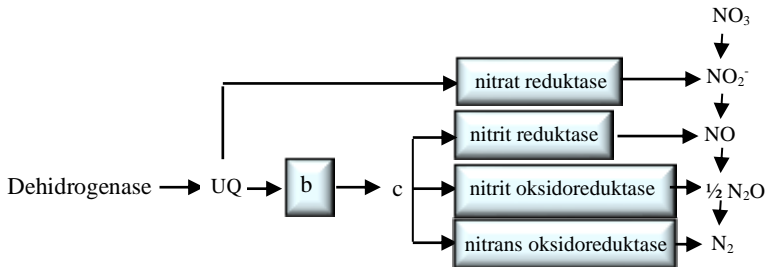


Gambar 15. Oksidasi Metanol oleh *Paracoccus denitrificans* (Sumber : Purwoko, 2009)

B. Respirasi Anaerob

Respirasi anaerob pada *E. coli* dengan akseptor elektron berupa nitrat atau fumarat. Adanya O₂ dapat menghambat sintesis nitrat/fumarat reduktase. Jika *E. coli* mensintesis nitrat reduktase maka nitrat reduktase akan menghambat fumarat reduktase. Terdapat pengecualian, jika sitokrom pada respirasi *E. coli*, yaitu jika sit b₀ lebih besar dari sit b_d lebih besar dari nitrat reduktase lebih besar dari fumarat

reduktase (sit b_o > sit b_d > nitrat reduktase > fumarat reduktase).



Gambar 16. Rantai Respirasi Anaerob dari *Paracoccus denitrificans*
(Sumber : Purwoko, 2009)

Respirasi anaerob dari *Paracoccus denitrificans* merupakan respirasi anaerob bercabang. Percabangannya tergantung dari akseptor elektron proses denitrifikasi yang merupakan bagian dari respirasi anaerob pada *Paracoccus denitrificans*. Proses denitrifikasi terdiri dari beberapa tahapan, antara lain:

1. Respirasi anaerob dengan nitrat sebagai akseptor elektron.
2. Setelah menerima proton dan elektron dari nitrat reduktase digunakan untuk mereduksi NO_3^- menjadi nitrit (NO_2^-) yang selanjutnya tereduksi menjadi nitrit oksida (NO) dengan bantuan enzim nitrit reduktase. NO tereduksi menjadi nitrosooksida ($\frac{1}{2} \text{N}_2\text{O}$) dengan bantuan enzim nitrit oksidoreduktase. Selanjutnya N_2O tereduksi menjadi Nitrogen (N_2) dengan bantuan enzim nitrans oksidoreduktase.

Bab 8

METABOLISME

A. Beberapa Cara Mikroorganisme Memperoleh atau Menghasilkan Energi

Semua reaksi kimia di dalam sel makhluk hidup menghasilkan dan menggunakan energi untuk sintesis komponen-komponen sel dan untuk kegiatan-kegiatan seluler.

Metabolisme dibagi menjadi 2, yaitu:

1. Katabolisme

Katabolisme disebut juga katabolik sel. Katabolisme merupakan reaksi disimilasi/peruraian dimana terjadi pembebasan energi. Reaksi disimilasi adalah reaksi pembebasan energi melalui perombakan nutrien.

Pada proses katabolisme protein, bakteri heterotrof dapat menghancurkan protein di luar tubuhnya dan menggunakan produk-produk hasil proses tersebut sebagai sumber tenaga karbon dan nitrogen. Dalam proses tersebut bakteri mengekskresikan eksozim protease yang menghidrolisis protein menjadi peptida-peptida. Kemudian bakteri menghasilkan peptidase untuk menguraikan peptida menjadi asam amino individu yang selanjutnya dikatabolisme.

2. Anabolisme

Anabolisme disebut juga anabolik sel. Anabolisme merupakan reaksi asimilasi dimana terjadi penggunaan energi untuk sintesis dan fungsi-fungsi sel lainnya.

Contohnya pergerakan, dan lain-lain.

Reaksi asimilasi pada penggunaan energi dalam proses nonbiosintetik dikelompokkan menjadi 3, yaitu:

a. Produksi panas

Mikroorganisme menghasilkan panas dari aktivitas metabolik normalnya, sehingga suhu biakan naik. Contoh pada biakan-biakan dengan volume besar, seperti pada industri-industri fermentasi, produksi-produksi antibiotika, dll.

Yang berperan dalam pembentukan panas adalah enzim ATPase. Peranan enzim ini masih belum jelas, tetapi kemungkinannya adalah membuang kelebihan ATP sehingga mengatur metabolisme energi sel.

Contoh :

Suatu sel mensintesis suatu molekul yang membentuk ikatan-ikatan ester atau amida sehingga membutuhkan energi sebesar 3000 kal, sedangkan perombakan ikatan fosfat berenergi tinggi melepaskan 12000 kal, maka sisa energi sebesar 9000 kal (=12000 – 3000 kal) dilepas dalam bentuk panas.

b. Pergerakan (motilitas)

10% dari energi yang digunakan mikroorganisme dipakai untuk pergerakan flagella atau silia. Hasil penelitian sitokimiawi pada bakteri motil adalah ATPase bergabung dengan Mg pada situs-situs membran tempat munculnya flagella.



c. Pengangkutan nutrien, dengan mekanisme yang disajikan pada Gambar 17 terdiri dari:

1) Difusi sederhana

Pada difusi sederhana, solut melintasi membran semipermeabel, sebagai akibat pergerakan molekuler acak, tidak berinteraksi dengan zat apapun pada membran.

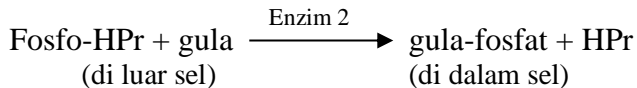
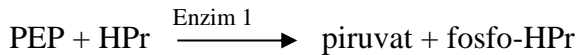
2) Difusi dipermudah

Pada difusi dipermudah, solut bergabung dengan molekul penghantar protein khusus (portir) pada membran, sehingga kompleks solut-portir bergerak diantara permukaan membran sebelah luar dan dalam, dan akhirnya melepaskan satu molekul solut yang baru. Pada difusi ini terjadi:

- Pemindahan solut dari daerah konsentrasi solut yang tinggi ke yang rendah.
- A dan B tidak memerlukan energi metabolik.
- Tidak menyebabkan gradien elektrokimiawi atau osmotik.

3) Translokasi kelompok

Pengangkutan senyawa-senyawa (glukosa, fruktosa, mannanosa) ke dalam sel-sel bakteri. Proses reaksi yang terjadi sebagai berikut:



Dimana:

PEP = fosfoenol piruvat yang berenergi tinggi

HPr = protein tahan panas

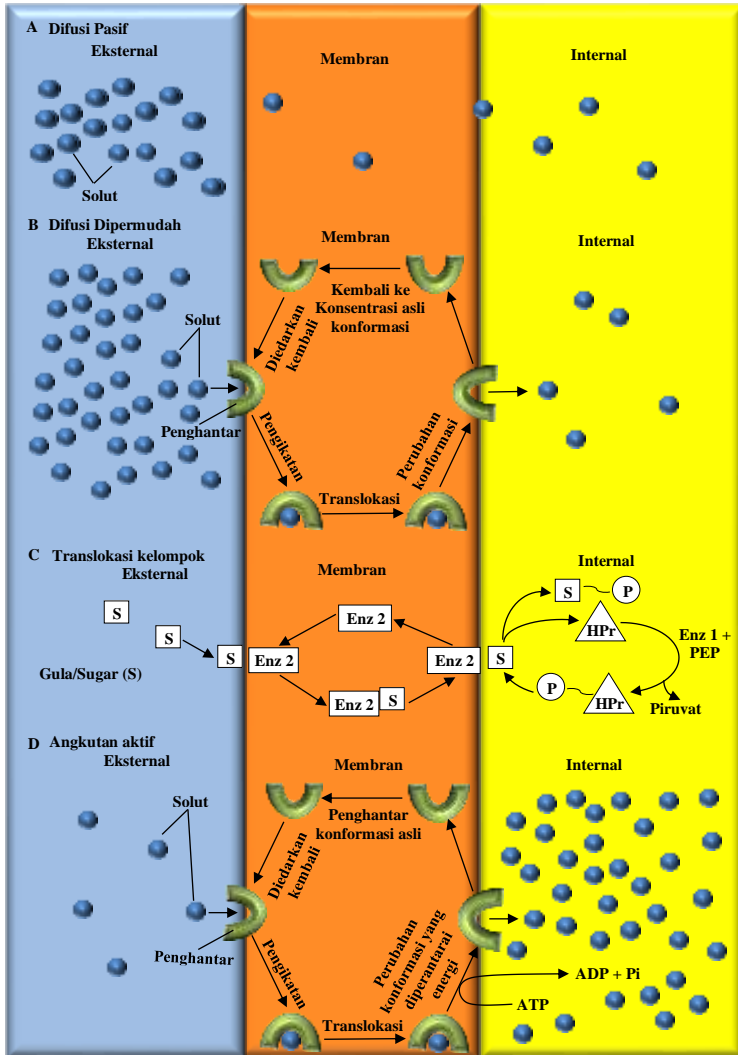
HPr dan Enzim 1 adalah protein sitoplasmik terlarut.

HPr dan enzim 1 adalah protein sitoplasmik terlarut. HPr mempunyai berat molekul rendah dan telah dapat dimurnikan sampai taraf yang tinggi. Enzim 2 terikat pada membran dan spesifik bagi senyawa-senyawa gula tertentu yang diangkutnya. Enzim tersebut telah dapat dilarutkan dan dimurnikan sebagian.

4) Angkutan aktif

Hampir semua solut seperti gula, asam amino, peptida, nukleotida, dan ion-ion diambil sel melalui angkutan aktif. Langkah-langkah angkutan aktif adalah sebagai berikut:

- Pengikatan solut pada situs penerima pada protein penghantar yang terikat pada membran.
- Translokasi kompleks solut – penghantar melintasi membran.
- Penggandengan translokasi pada suatu reaksi penghasil energi, yang bertujuan untuk mengurangi afinitas penghantar protein terhadap solut pada permukaan dalam membran sehingga protein penghantar akan melepaskan solut ke dalam sel.

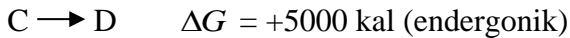
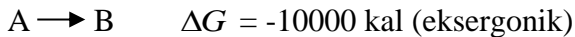


Gambar 17. Mekanisme Pengangkutan Nutrien ke dalam Sel
 (A) Difusi pasif; (B) Difusi dipermudah; (C) Translokasi kelompok; (D) Angkutan aktif
 (Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

B. Perubahan Energi Bebas (ΔG)

Jumlah energi yang dilepas/digunakan selama berlangsungnya suatu reaksi disebut perubahan energi bebas yang dilambangkan dengan ΔG (kalori). ΔG merupakan panas dan energi kimiawi. Bila ΔG bernilai negatif, maka reaksi tersebut membebaskan energi (*eksergonik*). Bila ΔG bernilai positif, maka reaksi tersebut menggunakan energi (*endergonik*). Jadi dalam kegiatan metabolisme untuk lancarnya aktivitas reaksi-reaksi kimiawi, diperlukan sistem penggandengan antara eksergonik dengan endergonik penggandengan memerlukan suatu reaktan bersama.

Contoh:



Penggandengannya dengan menggunakan reaktan Y sebagai berikut:



Pada reaksi pertama, untuk mengubah Y_1 menjadi Y_2 diperlukan energi sebanyak 10000 kalori dan disimpan di dalam Y_2 sebanyak:

$$(10000 - 2000 \text{ kal}) = 8000 \text{ kal}$$

Reaksi tersebut digunakan untuk mendorong pengubahan endergonik C menjadi D. Sehingga ΔG dari reaksi kedua adalah $(+5000) + (-8000) = -3000 \text{ kal}$.

Di dalam sel terdapat senyawa yang kaya energi. Contoh yang paling penting adalah ATP. ATP merupakan mata uang energi bagi sel dan merupakan medium pertukaran energi antara reaksi eksergonik dengan endergonik.

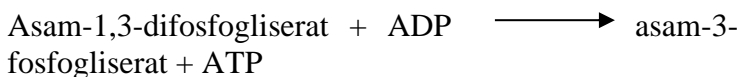
Tabel 7 merupakan contoh-contoh senyawa kaya energi yang mempunyai nilai ΔG negatif (reaksi eksergonik).

Tabel 7. Senyawa Kaya Energi
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

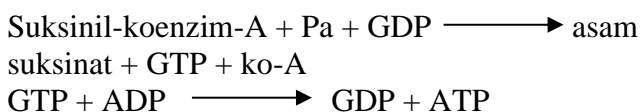
Senyawa	ΔG (kkal)
Adenosin trifosfat (ATP)	-7,3
Adenosin difosfat (ADP)	-7,3
Guanosin trifosfat (GTP)	-7,3
Guanosin difosfat (GDP)	-7,3
Uridin trifosfat (UTP)	-7,3
Sitidin trifosfat (STP)	-7,3
Asetil fosfat	-10,1
Asam 1,3 difosfogliserat	-11,8
Asam fosfoenolpiruvat	-14,8

Pemindahan energi dapat terjadi secara langsung dan tidak langsung.

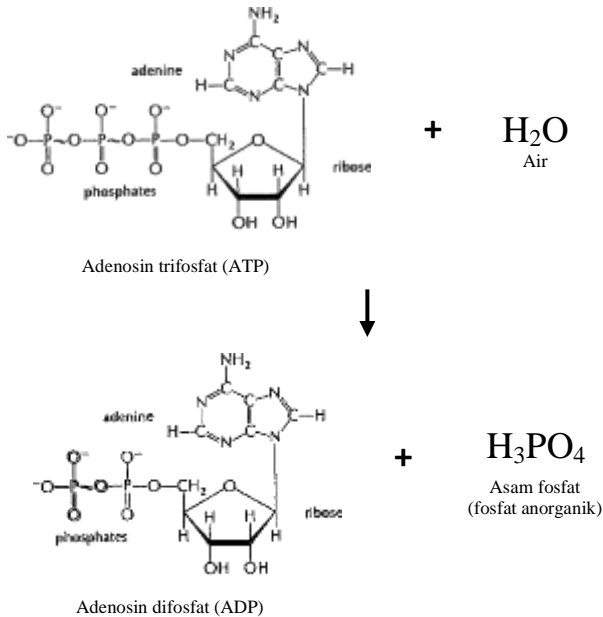
- Contoh pemindahan energi langsung



- Contoh pemindahan energi tidak langsung



ATP melepaskan energi melalui hidrolisis sebagai berikut:



Gambar 18. Hidrolisis Adenosin Trifosfat
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

C. Oksidasi dan Produksi Energi

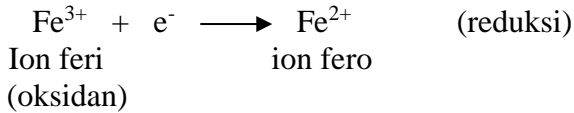
Sel mendapat energi dari nutrisi melalui serangkaian reaksi kimia, yaitu reaksi oksidasi. Pada proses oksidasi energi dilepaskan dan terbentuk ikatan-ikatan kaya energi seperti ATP sebagai penyimpan energi.

Oksidasi adalah hilangnya elektron dari suatu molekul, kemudian elektron tersebut ditangkap oleh molekul lain melalui proses reduksi.

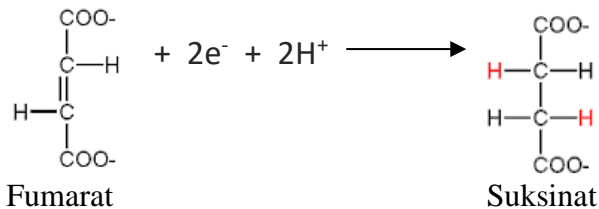
Oksidasi disebut juga dehidrogenasi, yaitu hilangnya atom H. Hal ini berarti juga hilangnya elektron satu atom H yaitu H⁺ (proton) + e⁻ (elektron).

Suatu oksidan (bahan pengoksidasi) akan menerima elektron yang berarti tereduksi.

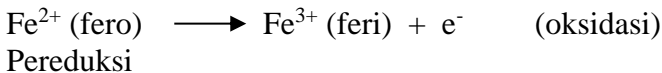
Contoh:



Asam Fumarat + e⁻ → asam suksinat
(suatu intermediat dalam metabolisme)



Suatu reaktan (bahan pereduksi) mendonasikan elektron, berarti teroksidasi, seperti:



Sistem Oksidasi-Reduksi (O/R) adalah suatu sistem dimana terjadi reaksi oksidasi dan reduksi dari sepasang substansi. Contohnya yaitu fero menjadi feri; serta asam fumarat menjadi asam suksinat.

Sebuah sistem O/R mempunyai kecenderungan untuk menerima elektron dari sistem O/R lainnya. Kecenderungan untuk menerima elektron ini disebut **potensi elektromotif** (E₀ suatu sistem O/R) dalam suatu volt.

Makin tinggi nilai E_0 suatu sistem O/R maka makin besar kecenderungan sistem tersebut untuk menerima elektron (makin besar kemampuannya untuk mengoksidasi).

Bila sebuah sistem O/R mengoksidasi sistem O/R lainnya, maka akan terjadi pembebasan energi yang jumlahnya berbanding lurus dengan selisih antara nilai-nilai E_0 nya. Bila selisih voltasinya besar, maka nilai ΔG cukup besar untuk mendorong sintesis ATP. Bila tidak cukup besar, maka elektron akan hilang dalam bentuk panas. Jadi pemindahan elektron sangat erat dengan produksi energi.

Produksi energi pada mikroorganisme dikelompokkan dalam 3 cara yaitu:

1. Secara anaerobik:
 - Glikolisis
 - Fermentasi
2. Secara aerobik:
 - Rantai angkutan elektron
 - Siklus asam trikarboksilat
 - Hasil energi dalam respirasi aerobik
 - Katabolisme lipid
 - Katabolisme protein
 - respirasi anaerob pada beberapa bakteri
3. Produksi energi melalui:
 - Fotosintesis
 - Fotofosforilasi siklik dan nonsiklik
 - Mekanisme sintesis ATP

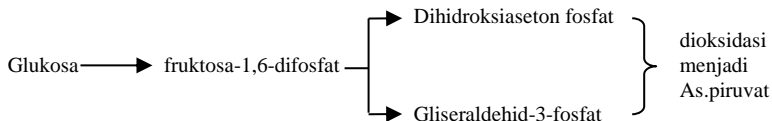
Bab 9

Produksi Energi Pada Mikroorganisme Secara Anaerob

A. Glikolisis

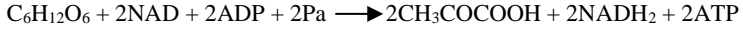
Sumber energi untuk mikroorganisme heterotrof adalah senyawa-senyawa organik yang terdiri dari karbohidrat, asam organik, asam lemak, asam-asam amino. Senyawa yang paling disukai adalah karbohidrat seperti glukosa.

Perombakan glukosa disebut *glikolisis*. Glikolisis adalah perombakan glukosa menjadi asam piruvat dan merupakan jalur paling penting dalam menghasilkan energi di dalam sel hidup. Glikolisis tidak mensyaratkan adanya oksigen, jadi bisa terjadi dalam keadaan aerob maupun anaerob.



Pada saat gliseraldehid-3-fosfat dioksidasi, maka terusir sepasang elektron (dua atom H). Jika tidak terdapat oksigen (anaerob), maka pasangan elektron tersebut digunakan untuk mereduksi asam piruvat menjadi asam laktat. Jika terdapat oksigen, pasangan elektron memasuki rantai angkutan elektron (salah satu jalur produksi energi melalui proses aerobik).

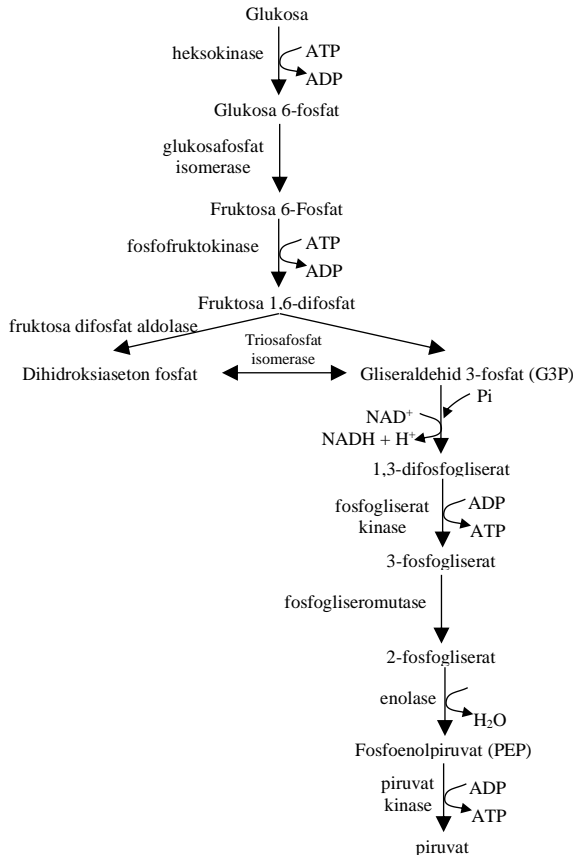
Untuk setiap satu molekul glukosa yang mengalami metabolisme akan dikonsumsi 2 ATP dan dibentuk 4 ATP, sehingga pada akhir glikolisis dihasilkan 2 ATP.



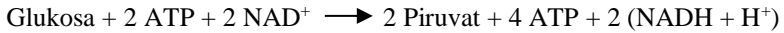
Proses perombakan glukosa tersebut dapat terjadi melalui empat jalur, yaitu :

1. Jalur Embden Meyerhoff Parnas (EMP)

Jalur EMP terjadi pada bakteri anaerobik maupun anaerobik fakultatif seperti *Enterobacteriaceae*, *Lactobacillaceae*, *Saccharolytic elostridia*, dan bakteri lainnya.



Gambar 19. Jalur Embden Meyerhof Parnas (EMP)
(Sumber : Doelle, 1975)



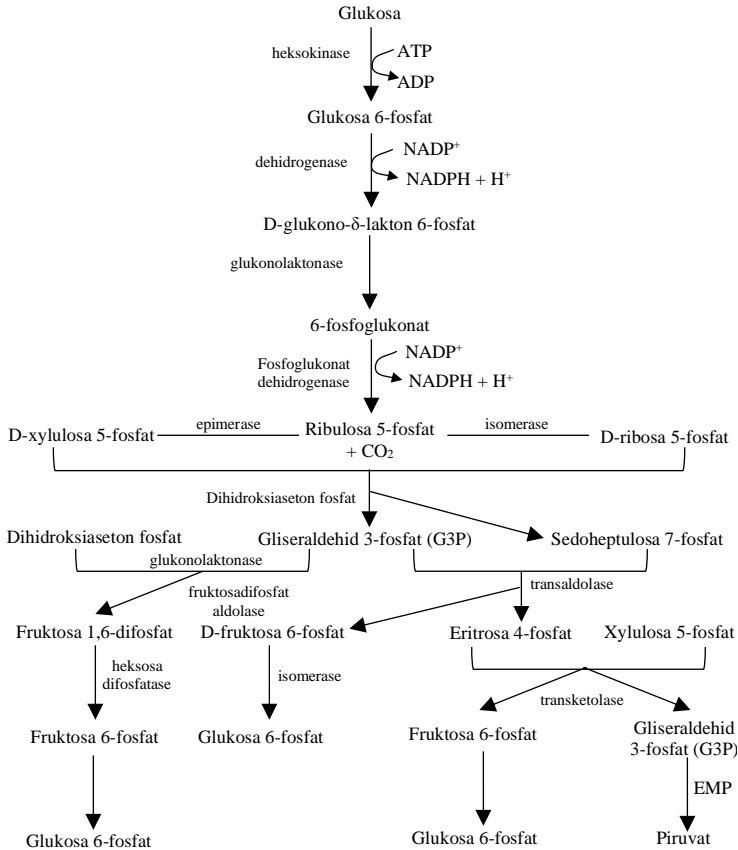
Jalur EMP menghasilkan 2 ATP dan 2 NADH + H⁺ yang digunakan dalam biosintesis dan donor hidrogen untuk pemecahan piruvat. Piruvat yang dihasilkan tersebut digunakan oleh kebanyakan mikroorganisme anaerobik untuk siklus asam sitrat. Sedangkan NADH dapat dioksidasi lebih lanjut pada keadaan respirasi maupun fermentasi.

2. Jalur Heksosa Monofosfat (HMP)

Jalur Heksosa Monofosfat (HMP) juga disebut jalur Pentosa Fosfat (PP) yang merupakan jalur penguraian karbohidrat untuk membentuk gula fosfat berkarbon 6 (heksosa monofosfat). Pada jalur pentosa fosfat, glukosa dioksidasi sehingga terjadi pembebasan sepasang elektron yang kemudian masuk ke rantai angkutan elektron. Jalur pentosa fosfat bukan merupakan jalur utama penghasil energi pada mikroorganisme.

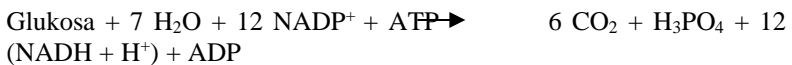
Jalur ini juga menyangkut beberapa reaksi glikolisis yaitu EMP atau ED, maka disebut “Glikolisis yang langsir” (*a shunt of glycolysis*). Proses perombakan glukosa secara anaerobik pada bakteri *Escherichia coli* menggunakan jalur EMP dan HMP. Adapun pada bakteri *Agrobacterium tumefaciens* yang menggunakan kombinasi jalur ED dan HMP.

Jalur ini terjadi pada prokariot maupun eukariot. Mikroba anaerob yang melalui jalur EMP dapat memproduksi prekursor untuk biosintesis purin, pirimidin, dan asam amino aromatik.

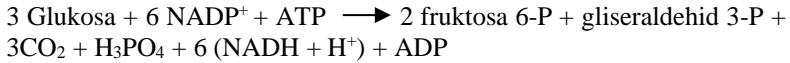


Gambar 20. Jalur Heksosa Monofosfat (HMP)
(Sumber : Doelle, 1975)

Jalur HMP secara lengkap memperlihatkan siklus pentosa dan memiliki reaksi berikut :



Mikroorganisme oksidatif dapat merombak glukosa pada jalur HMP secara tidak utuh untuk memperoleh energi melalui piruvat dan siklus TCA dengan reaksi berikut :

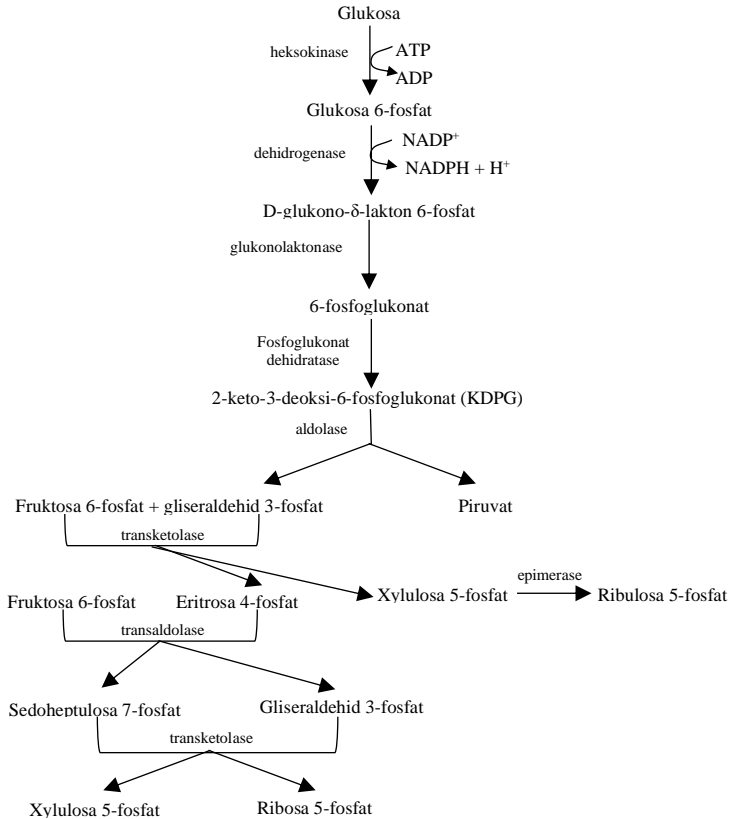


Hasil jalur HMP dapat digunakan untuk daya mereduksi pada reaksi biosintesis yaitu NADPH. NADPH direoksidasi oleh rantai respirasi dengan 36 mol ATP yang merupakan jalur awal dari siklus pentosa fosfat di dalam biosintesis, bukan metabolisme energi oksidatif. Adapun untuk biosintesis purin yaitu ribosa 5-fosfat dan asam amino aromatik yaitu eritrosa 4-fosfat. Jalur HMP melalui xylulosa 5-fosfat juga dapat menghasilkan asetil fosfat dan menjadi asetil KoA sebagai jalan memasuki siklus asam sitrat.

3. Jalur Ketoglukonat atau Entner Duodoroff (ED)

Jalur Entner Duodoroff (ED) diketahui pada prokariota, seperti *Pseudomonas saccharophila*. Jalur ED memiliki persamaan jalur seperti HMP pada perubahan glukosa menjadi 6-fosfoglukonat. Adapun Gliseraldehid 3-fosfat dapat digunakan oleh jalur EMP untuk menghasilkan piruvat.

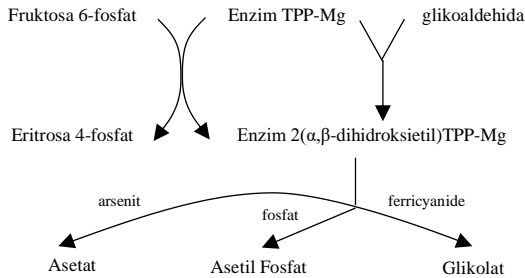
Pada jalur ED terjadi pemecahan glukosa. 1 mol glukosa menghasilkan 2 mol NADPH dan 1 mol ATP. Jalur Entner-Duodoroff dapat berlangsung tanpa adanya glikolisis atau pentosa fosfat bagi bakteri yang memiliki enzim jalur ini, diantaranya yaitu *Rhizobium* sp., *Pseudomonas* sp., *Agrobacterium* sp. Jalur ini dapat menghasilkan prekursor pentosa untuk purin dan pirimidin.



Gambar 21. Jalur Entner Duodoroff (ED)
(Sumber : Doelle, 1975)

4. Jalur Fosfoketolase

Jalur Fosfoketolase dapat disebut sebagai variasi dari jalur HMP yang terjadi pada sebagian kecil kelompok bakteri heterofermentatif lactobacilli dan Bifidobakteria. Jalur ini terbagi menjadi pentosa fosfoketolase dan heksosa fosfoketolase.



Gambar 22. Jalur Fosfoketolase
(Sumber : Doelle, 1975)

Reaksi ini diawali dengan pembentukan enzim intermediet 2-(α,β -dihidroksietil)TPPMg²⁺. Proses ini diikuti oleh interaksi aktif enzim glikolaldehida dengan arsenat yang menghasilkan asetat, atau dengan fosfat yang menghasilkan asetil fosfat, maupun dengan ferricyanide yang menghasilkan glikolat.

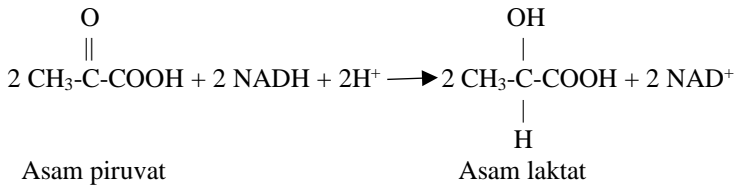
B. Fermentasi

Fermentasi adalah proses metabolik dengan hasil energi dari gula atau molekul organik lain, tidak memerlukan oksigen maupun rantai transpor elektron (siklus krebs), tetapi menggunakan molekul organik sebagai penerima elektron akhir dengan hasil 1 atau 2 ATP dari setiap molekul substrat.

Fermentasi merupakan proses disimilasi glukosa, yaitu mengkonversikan glukosa menjadi asam piruvat kemudian menjadi beberapa macam asam, alkohol, CO₂, dan H₂ dalam kondisi anaerob oleh mikroorganisme anaerobik. Sehingga fermentasi merupakan suatu proses terjadinya perubahan kimia pada suatu substrat organik melalui aktivitas enzim yang dihasilkan oleh mikroorganisme.

Proses fermentasi biasa digunakan untuk menghasilkan makanan beralkohol atau susu asam. Organisme anerobik

menghasilkan energi melalui reaksi-reaksi fermentasi yang menggunakan bahan organik sebagai donor dan akseptor elektron. Contohnya fermentasi laktat oleh *Streptococcus lactis*, penyebab asamnya susu, karena menguraikan glukosa menjadi asam laktat yang terakumulasi di dalam medium sebagai produk satu-satunya. Pada proses jalur glikolisis, 1 mol glukosa dihasilkan 2 mol asam piruvat yang disertai pembentukan NADH dan asam laktat.



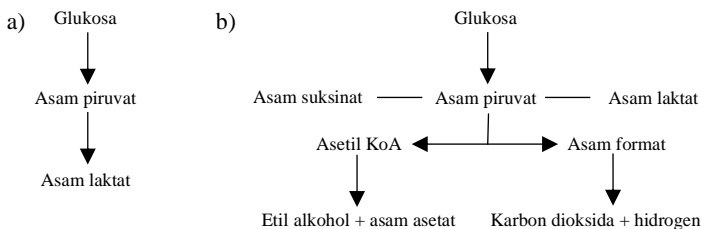
Energi yang dihasilkan dalam reaksi ini tidak cukup untuk sintesis ATP. Perbedaan tipe-tipe fermentasi terletak pada penggunaan asam piruvat yang terbentuk. Asam piruvat merupakan pusat fermentasi glukosa, selengkapnya disajikan pada Tabel 8.

Tabel 8. Kelompok Bakteri Dalam Proses Fermentasi Glukosa (Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Bakteri	Produk
Bakteri asam laktat <i>Streptococcus</i> <i>Lactobacillus</i> <i>Leuconostoc</i>	asam laktat (lomofermentatif) asam laktat, asam asetat, asam format, etil alkohol (heterofermentatif)
Bakteri asam propionat <i>Propiono bacterium</i> <i>Veillonella</i>	asam propionat, asam asetat, CO ₂
Bakteri coli-aerogenes tofoid <i>Escherichia coli</i>	asam format, asam asetat. Asam laktat, asam suksinat, etil alkohol, CO ₂ hidrogen, 2,3-butilen glikol.

Bakteri	Produk
<i>Euterobacter</i> <i>Salmonella</i>	
Bakteri aseton, butil alkohol	asam butirat, butil alkohol, aseton, asam asetat, asam format, etil alkohol, hidrogen, CO ₂ .
Bakteri asam asetat <i>Aceto bacter</i>	asam asetat. Asam glukonat, asam kojat.

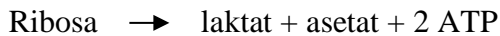
Dari Tabel 8, jelas bahwa tidak semua mikroorganisme melakukan proses metabolisme substrat yang sama dengan cara yang tepat sama. Misalnya *Streptococcus lactis* dengan *Escherichia coli*, keduanya dapat melakukan fermentasi glukosa tetapi melalui jalur yang amat berbeda. Fermentasi glukosa oleh *Streptococcus lactis* dapat menghasilkan asam laktat, sedangkan *Escherichia coli* menghasilkan campuran produk berikut :



Gambar 23. Jalur Hasil Fermentasi Bakteri
(a) *Streptococcus lactis* dan (b) *Escherichia coli*
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Untuk mikroorganisme anaerob yang tidak memiliki sistem glikolisis yang fungsional, maka mereka mungkin mempunyai jalur fermentasi dengan menggunakan jalur pentosa fosfat dan jalur *Entner Duodoroff*.

Lintasan heksosa fosfat tidak memungkinkan mikroorganisme untuk membentuk pentosa atau untuk menggunakannya sebagai sumber energi. Dalam beberapa bakteri misalnya jenis *Leuconostoc* dan beberapa jenis *Lactobacillus*, fosforilasi glukosa diikuti oleh oksidasi menjadi 6 fosfoglukonat. Kemudian oksidasi dan dekarboksilasi dari intermediet ini menghasilkan pentosa fosfat yang dikatalisasi oleh enzim fosfoketolase dan membentuk 2 karbon fragmen (*acethyl phosphate*) dan triosa fosfat. Kemudian produk-produk ini dikonversikan menjadi etanol dan laktat.



Organisme yang melakukan fermentasi ini tanpa memerlukan aldolase untuk memecahkan heksosa fosfat menjadi 3 karbon fragmen. Sifat dari lintasan ini adalah bahwa hasil dari 1 ATP per 1 mol piruvat dibentuk dari glukosa adalah setengah dari yang dicapai pada jalur *Embden Meyerhof Parnas*. Sifat lain adalah diproduksinya sejumlah asam laktat, etanol dan CO₂. Tipe fermentasi ini sering disebut "Fermentasi heterolaktik".

Berdasarkan Suryani (2011) bahwa beberapa bakteri dapat melakukan fermentasi aerobik atau fermentasi oksidatif. Hal ini terjadi karena oksidasi berlangsung tidak lengkap sehingga menghasilkan senyawa organik sebagai produk akhir. Sebagai contoh bakteri asam asetat yang mengoksidasi secara tidak lengkap etanol menjadi asam asetat dan glukosa menjadi asam glukonat, pada produksi cuka dari minuman anggur. Proses tersebut masih menggunakan sistem metabolisme yang diperlukan dalam oksidasi lengkap, yang mana selain proses oksidasi terjadi pula penggunaan energi dari respirasi.

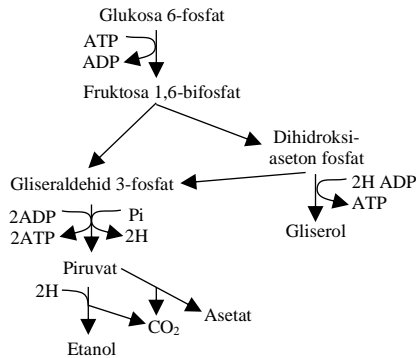
Perbedaan proses oksidasi tidak lengkap dan fermentasi yaitu :

1. Produk akhir pada oksidasi tidak lengkap berupa komponen organik yang teroksidasi, sedangkan pada fermentasi berupa komponen yang teroksidasi maupun tereduksi.
2. Oksidasi tidak lengkap membutuhkan oksigen, sedangkan fermentasi tidak membutuhkan oksigen.

Contoh jalur-jalur fermentasi lain adalah sebagai berikut :

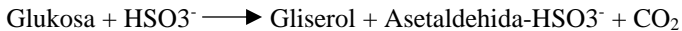
1. Fermentasi Etanol

Fermentasi etanol sering dilakukan oleh ragi, *Saccharomyces cerevisiae*. Ketika sel-sel ragi tumbuh dalam konsentrasi glukosa yang tinggi, sel-sel tersebut berfungsi di bawah sistem kontrol regulasi yang disebut sebagai represi katabolit karbon atau represi glukosa. Proses perombakan glukosa melalui jalur EMP dengan kondisi pH netral atau sedikit asam dan anaerobik.

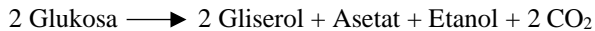


Gambar 24. Jalur Fermentasi Etanol
(Sumber : Purwoko, 2009)

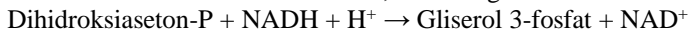
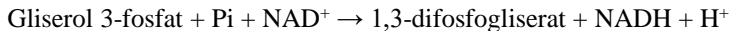
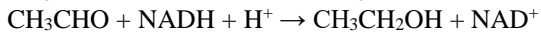
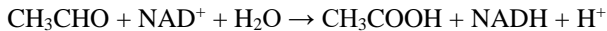
Fermentasi etanol dalam ragi dapat diubah sebagai hasil dari sejumlah perubahan dalam media kultur. Dengan adanya natrium sulfid, asetaldehid terperangkap sebagai kompleks adisi bisulfid, dan gliserol dibentuk sebagai produk utama. Asetaldehid tidak dapat berfungsi sebagai akseptor hidrogen. Dihidroksiaseton fosfat menjadi akseptor hidrogen, menghasilkan gliserol-3-fosfat, kemudian dihidrolisis menjadi gliserol dan Pi.



Dalam kondisi basa masih ada jenis pola fermentasi lain yang diamati. Reaksi tersebut terjadi di mana 1 mol asetaldehid dioksidasi menjadi asetat dan yang lainnya direduksi menjadi etanol.



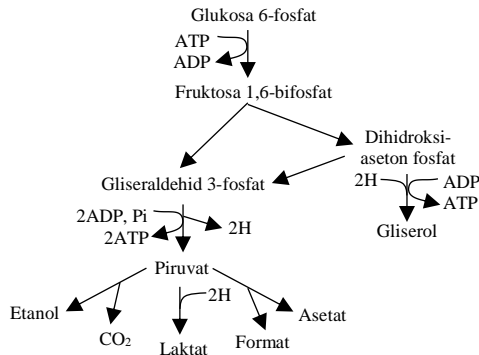
Urutan ini dikatalisis oleh dua dehidrogenase terkait-NAD dan membutuhkan keseimbangan antara reaksi berikut:



Rangkaian reaksi ini kadang-kadang disebut sebagai gliserol-3-fosfat shuttle. Oksidasi asetaldehid menjadi asetat tidak menghasilkan ATP, karena reaksi langsung berlanjut tanpa pembentukan perantara asetil-KoA.

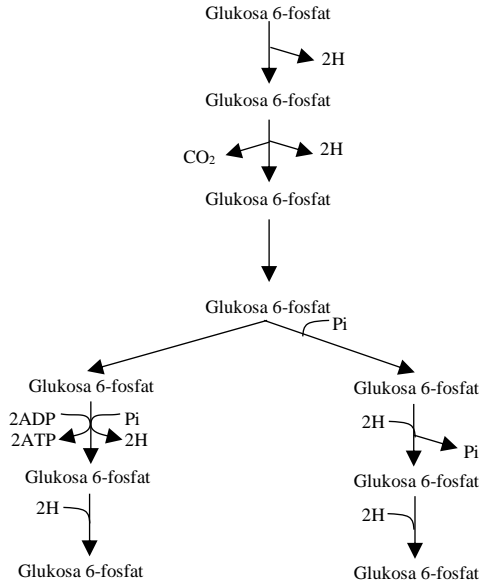
3. Fermentasi Asam Laktat

Fermentasi asam laktat dapat terjadi sebagai akibat aktivitas bakteri asam laktat yang dibedakan menjadi dua kelompok yaitu bakteri asam laktat homofermentatif dan heterofermentatif. Bakteri yang memfermentasi glukosa terutama menjadi asam laktat melalui jalur EMP adalah **homofermentatif** dan yang menghasilkan campuran produk lain bersama dengan asam laktat melalui jalur HMP adalah **heterofermentatif**.



Gambar 25. Fermentasi Asam Laktat Homofermentatif
(Sumber : Purwoko, 2009)

Proses homofermentatif menghasilkan asam laktat dengan produk samping berupa etanol, CO₂, laktat, format, asetat, dan gliserol. Fermentasi ini terjadi pada kondisi asam, khususnya pada bakteri *Lactobacillus casei*. Ketika kondisi lingkungan netral, maka piruvat akan dioksidasi menjadi format dan asetil KoA, yang selanjutnya tereduksi menjadi asetat dan laktat. Berdasarkan Suryani, dkk (2017) bakteri *L.casei* pun memiliki kemampuan dalam memfermentasi selulosa menjadi SCFA (*Short Chain Fatty Acids*) dengan jumlah yang sedikit.

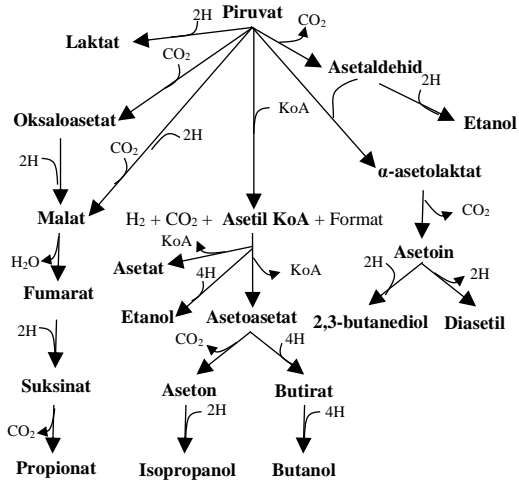


Gambar 26. Fermentasi Asam Laktat Heterofermentatif
(Sumber : Purwoko, 2009)

Proses heterofermentatif terjadi karena piruvat direduksi menjadi asam laktat, sedangkan asetaldehid direduksi menjadi etanol. Fermentasi tersebut terjadi pada keadaan aerob, seperti halnya yang terjadi pada bakteri *Streptococcus mutans* dan *Rhizopus oryzae*.

4. Fermentasi Asam Butirat

Anggota *Clostridium*, *Butyrivibrio*, *Bacillus* dan bakteri anaerobik lainnya menghasilkan asam butirat, butanolaseton, isopropanol, atau 2,3-butanediol. Hidrogen, karbon dioksida, asetat, dan etanol umumnya ditemukan di antara fermentasi produk.

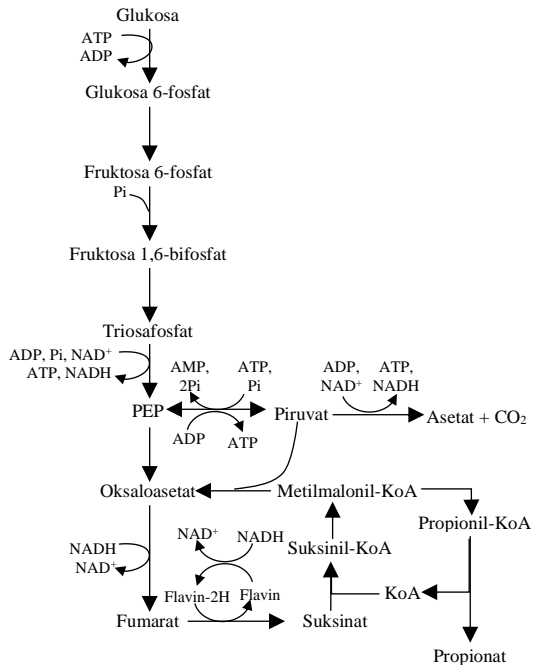


Gambar 27. Fermentasi Asam Butirat
(Sumber : Moat dkk., 2002)

Bakteri *Clostridium acetobutylicum* menggunakan jalur EMP untuk katabolisme glukosa dengan pembentukan etanol, karbon dioksida, hidrogen, aseton, isopropanol, butirat, dan butanol dari piruvat melalui asetil-KoA yang ditunjukkan pada gambar 27. Selama pertumbuhan, organisme pertama membentuk asetat dan butirat (fase asidogenik). Saat pH turun dan kultur memasuki fase stasioner, terjadi pergeseran metabolik ke pelarut produksi (fase solvetogenik). Reaksi penting dalam fermentasi ini adalah pembentukan asetil-KoA dari piruvat. Asetil-KoA kemudian dapat mengalami kondensasi untuk membentuk asetoasetat, yang dapat direduksi menjadi butirat dan butanol atau dipecah melalui dekarboksilasi menjadi aseton. Aseton selanjutnya dapat direduksi menjadi isopropanol. Asetil-KoA juga dapat direduksi menjadi asetaldehida dan etanol.

5. Fermentasi Asam Propionat

Propionat, asetat, dan karbon dioksida adalah produk utama dari fermentasi glukosa, gliserol, dan laktat oleh *Propionibacterium*, *Veillonella*, *Bacteroides*, dan beberapa spesies *Clostridia*. *Clostridium propionicum*, *Bacteroides ruminicola*, dan *Peptostreptococcus* dapat menghilangkan air dari laktat untuk membentuk akrilat dengan reduksi berikutnya menjadi propionat.

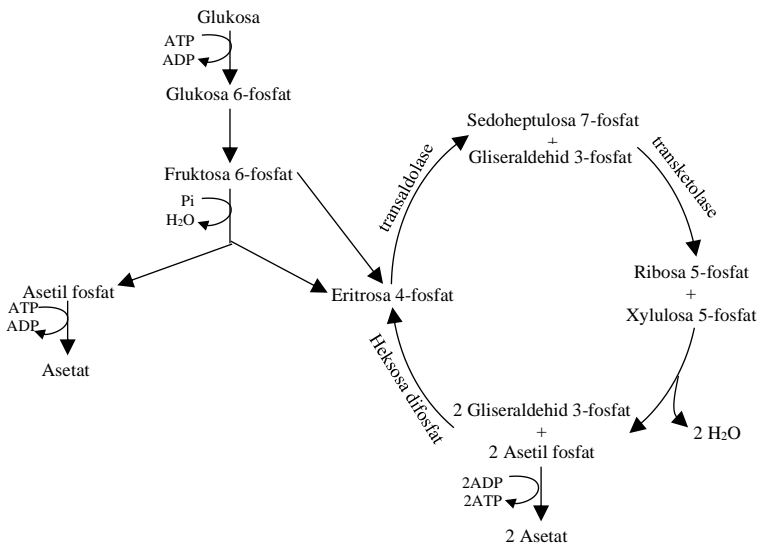


Gambar 28. Fermentasi Asam Propionat
(Sumber : Moat dkk., 2002)

7. Fermentasi Asam Asetat

Bakteri asam asetat dibagi menjadi dua genus yaitu *Acetobacter* dan *Gluconobacter*. Kedua spesies tersebut adalah aerob obligat yang mengoksidasi gula, alkohol, dan etanol dengan produksi asam asetat sebagai produk akhir utama. Elektron dari reaksi oksidatif ini ditransfer secara langsung ke TCA.

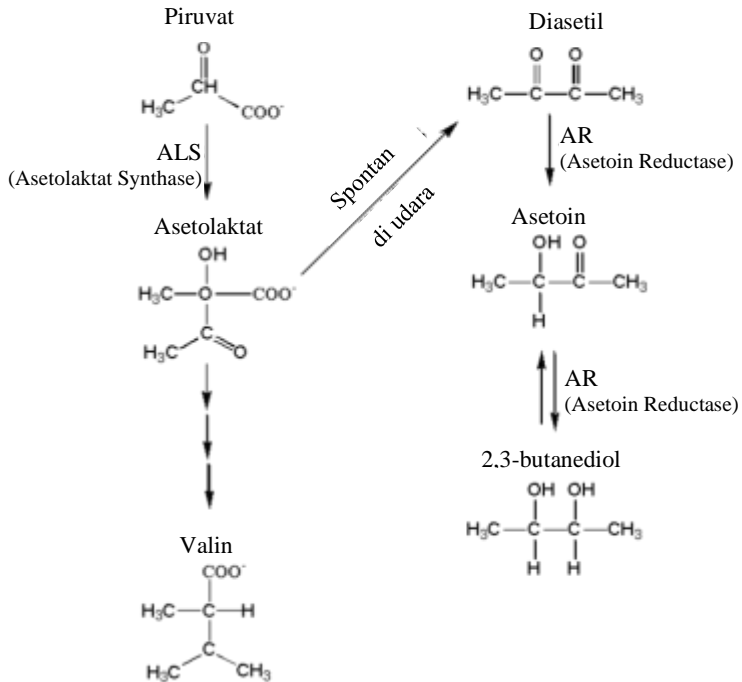
Aktivitas khas *Acetobacter* dan *Gluconobacter* adalah oksidasi etanol menjadi asam asetat. Oksidasi etanol terjadi melalui dua dehidrogenase terkait membran yaitu alkohol dehidrogenase dan asetaldehida dehidrogenase. Siklus pentosa yang dimodifikasi digunakan untuk metabolisme glukosa dalam kondisi aerobik.



Gambar 29. Fermentasi Asam Asetat
(Sumber : Moat dkk., 2002)

9. Fermentasi Butanediol

Proses fermentasi butanediol terjadi melalui jalur EMP untuk glukosa menjadi piruvat. Piruvat terdekarboksilasi secara spontan di udara menjadi asetolaktat. Dengan bantuan enzim asetoin reduktase, maka akan menghasilkan 2,3-butanediol. Proses tersebut dipengaruhi oleh kemasaman lingkungan.



Gambar 30. Fermentasi dengan Produk 2,3-butanediol
(Sumber : Purwoko, 2009)

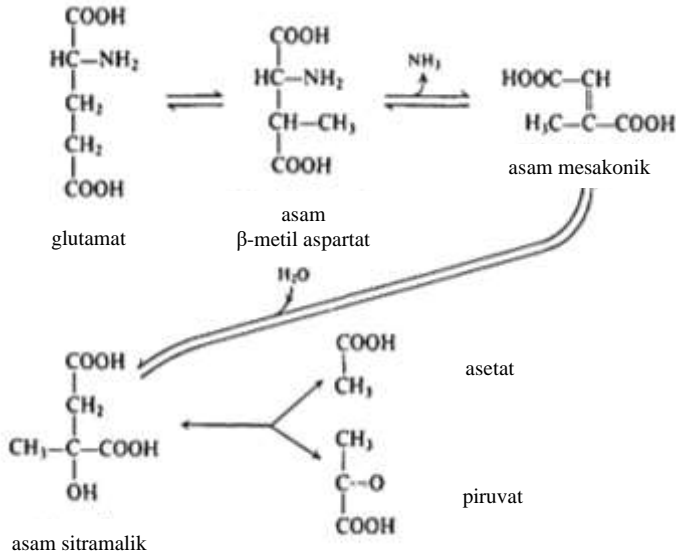
Tabel 9. Produk Akhir dari Lintasan Heksosa Difosfat
(Sumber : Moat dkk., 2002)

Fermentasi	Produk	Mikroorganisme
Homolaktik	laktat	<i>Streptococcus</i> , <i>Lactobacillus</i>
Campuran asam-asam	laktat, asetat*, suksinat format, etanol	<i>Escherichia</i> , <i>Proteus</i> , <i>Shigella</i> , <i>Salmonella</i>
Butanediol	campuran asam, butanediol ⁺	<i>Klebsiella</i> , <i>Serratia</i> , <i>Erwinia</i>
Butanol	asetat, butirat, butanol, aseton, etanol, 1-propanol	<i>Clostridium</i> sp.
Asam butirat	asetat, butirat*	<i>Clostridium</i> , <i>Butyribacterium</i>
Asam propionat	asetat, propionat, suksinat ⁺	<i>Propionybacterium</i> , <i>Veillonella</i>

Ket: * juga CO₂ dan H₂ juga CO₂

Fermentasi asam-asam amino dan senyawa protein lainnya penting untuk mikroorganisme anaerobik seperti *Clostridium* dan *Micrococcus*. Contohnya pada katabolisme glutamat oleh *Clostridium tetanomorphum* pada Gambar 31.

Produk utama dari fermentasi glutamat adalah asam-asam butirat, asetat, hidrogen, amonia, dan CO₂. Hal ini berbeda jika glutamat dimetabolisme menjadi ketoglutarat dan siklus TCA. Menurut Suryani (2013) bahwa *Saccharomyces cerevisease* juga mengandung glutamat yang dapat mengasimilasi protein dan menghasilkan asam amino esensial, serta mengandung vitamin B kompleks.



Gambar 31. Katabolisme Glutamat oleh *Clostridium tetanomorphum* (Sumber : Doelle, 1975)

Katabolisme glutamat oleh *Clostridium tetanomorphum* pada gambar menunjukkan, bahwa:

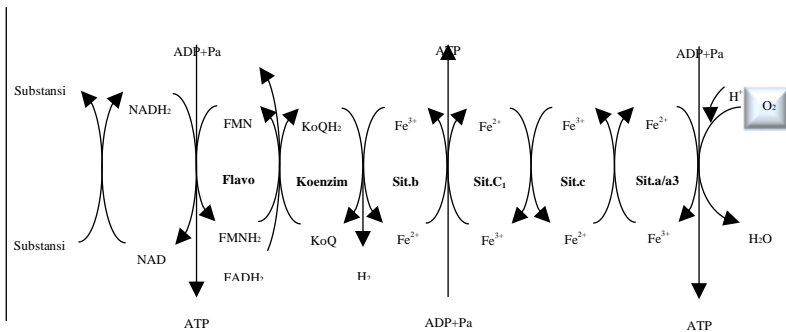
1. Terjadi pengaturan kembali glutamat, penandaan isotop dari atom-atom karbon pada tiga posisi.
2. Piruvat dan asetat dibentuk sebagai produk cabang. Piruvat dapat dioksidasi atau dikonversi menjadi sejumlah produk dalam suatu seri transformasi yang menghasilkan energi seperti ATP atau derivat dari Acyl-CoA.

Bab 10

Produksi Energi Melalui Proses Aerobik

A. Rantai Angkutan Elektron (RAE)

Rantai Angkutan Elektron (RAE) terjadi selama proses rantai respirasi (RR), yang terdiri dari komponen – komponen yang mengandung heme (sitokrom) sebagai sistem sitokrom. Serangkaian reaksi oksidasi dan reduksi (O/R) terjadi melalui sitokrom untuk pembentukan ATP. Reaksi tersebut berfungsi dalam menerima elektron dari senyawa-senyawa tereduksi dan memindahkannya pada oksigen, sehingga menjadi H_2O .



Gambar 32. Rangkaian Rantai Angkutan Elektron (RAE)
(Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

Mekanisme RAE melalui beberapa rangkaian berikut :

1. Dibebaskan energi yang cukup besar, sehingga terbentuk ATP dari ADP + Pa yang terjadi pada 3 titik khusus yang diperlihatkan pada Gambar 32. Sintesis ATP tersebut membentuk ikatan-ikatan fosfat berenergi tinggi, disebut dengan **fosforilasi oksidatif**.
2. Atom-atom hidrogen (proton + elektron) teroksidasi dari senyawa organik oleh dehidrogenase yang mengandung NAD (Nikotinamida Adenin Dinukleotida) atau NADP (Nikotinamida Adenin Dinukleotida Fosfat) atau FMN (Flavin Mononukleotida) dan sitokrom-sitokrom yang mengandung besi. Pelepasan proton dapat mengkonversi oksigen sehingga terbentuk air.
3. Pada bakteri kemolitotrof, elektron-elektron yang teroksidasi dari senyawa-senyawa anorganik (NO_2 , H_2 , H_2S) akan disalurkan pada RAE untuk memperoleh energi.
4. Jumlah energi yang dihasilkan pada reaksi oksidasi untuk setiap NADH_2 dan FADH_2 berbeda, yaitu:
1 mol $\text{NADH}_2 \rightarrow 3 \text{ ATP}$
1 mol $\text{FADH}_2 \rightarrow 2 \text{ ATP}$

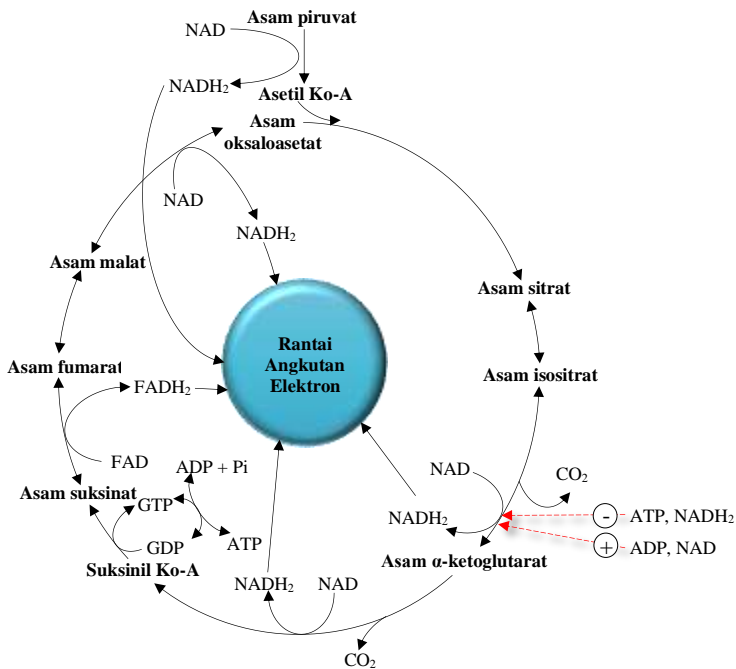
B. Siklus Asam Trikarboksilat (TCA)

Siklus asam trikarboksilat adalah serangkaian reaksi yang membangkitkan energi dalam bentuk ATP dan molekul-molekul koenzim tereduksi (NADH_2 dan FADH_2). Intermediet-intermediet dalam siklus ini merupakan prekursor dalam biosintesis asam amino, purin, pirimidin, dan lainnya. Siklus TCA juga merupakan siklus amfibolik karena terdapat siklus katabolik dan anabolik.

Reaksi keseluruhan TCA:



Senyawa yang masuk ke dalam TCA berasal dari proses glikolisis, yaitu 1 mol glukosa yang menghasilkan 2 mol asetil Ko-A. Maka persamaan keseluruhan untuk 1 mol glukosa adalah dua kali lipat. Hasil oksidasi membentuk CO₂ dan ATP sebagai energi utama, serta memproduksi prekursor untuk jalur biosintesis lainnya yaitu setelah proses transaminasi α-ketoglutarat.



Gambar 33. Siklus Asam Trikarboksilat
(Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

Pengaturan siklus TCA terpusat pada enzim isositrat dehidrogenase, yang peka terhadap hambatan arus-balik oleh konsentrasi ATP dan NADH₂. Pengaturan tersebut ditunjukkan dengan panah terputus-putus pada gambar 33. Tanda positif berarti terdapat aktivitas, sedangkan tanda negatif berarti penghambatan.

C. Hasil Energi Dalam Respirasi Aerobik

Dalam besarnya energi yang dihasilkan dari perombakan aerobik dari 1 mol glukosa, bila elektron-elektron yang tersimpan di dalam molekul-molekul koenzim tereduksi, maka akan disalurkan ke dalam RAE. Elektron-elektron tersebut dipindahkan secara bertahap dari koenzim ke oksigen molekuler. Pemindahan tersebut digandeng dengan pembentukan ATP melalui Fosforilasi Oksidatif. Setiap 1 molekul glukosa yang diuraikan, terdapat 12 koenzim tereduksi yang dioksidasi, yaitu :

- 2 FADH₂ (1 berasal dari setiap putaran siklus TCA)
- 10 NADH₂ (berasal dari glikolisis, 2 berasal dari langkah pintu gerbang antara glikolisis dengan TCA yaitu proses asam piruvat ke asetil Ko-A, dan berasal dari dua putaran TCA)

Berdasarkan konversi terhadap ATP bahwa setiap NADH₂ menghasilkan 3 ATP dan 2 ATP dari FADH₂, sehingga menghasilkan 34 ATP secara keseluruhan dari koenzim tereduksi melalui fosforilasi oksidatif pada Rantai Respirasi. Tetapi Total ATP dari respirasi aerobik 1 mol glukosa adalah 38 ATP, yaitu sebanyak 34 berasal dari oksidasi koenzim – koenzim tereduksi, 2 glikolisis dan 2 reaksi samping TCA berupa 2 GTP.

Hasil ATP dalam respirasi aerob melalui Siklus TCA

Glukosa + 2 NAD ⁺ → 2 piruvat + 2 NADH	8 ATP
Piruvat + NAD ⁺ → Asetil Ko-A + NADH	3 ATP
Isositrat + NAD ⁺ → -oxoglutarat + NADH	3 ATP
-oxoglutarat + NAD → Suksinil Ko-A + NADH	3 ATP
Suksinil Ko-A → Suksinat	1 ATP
Suksinat + Flavin → Fumarat + Flavin H ₂	2 ATP
Malat + NAD ⁺ → Oksaloasctat + NADH	3 ATP
Piruvat → CO ₂	15 ATP
Glukosa → CO ₂	38 ATP

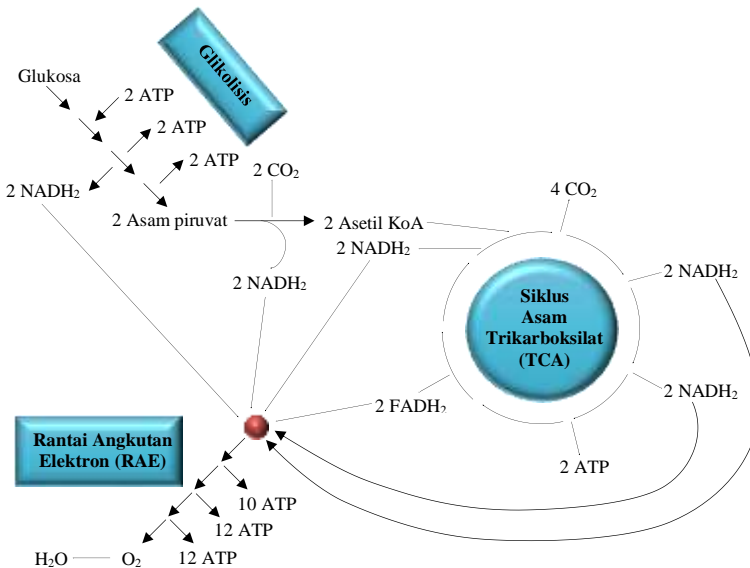
18 ATP (6 NADH₂)

6 ATP (2 NADH ₂)	6 ATP (2 NADH ₂)	4 ATP (6 FADH ₂)	
2 ATP	6 ATP	2 ATP (2GTP)	
8 ATP		24 ATP	= 38 ATP

Glikolisis

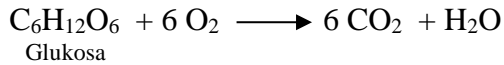
Langkah
pintu gerbang

Siklus
Asam trikarboksilat



Gambar 34. Hasil ATP dalam Respirasi Aerobik
(Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

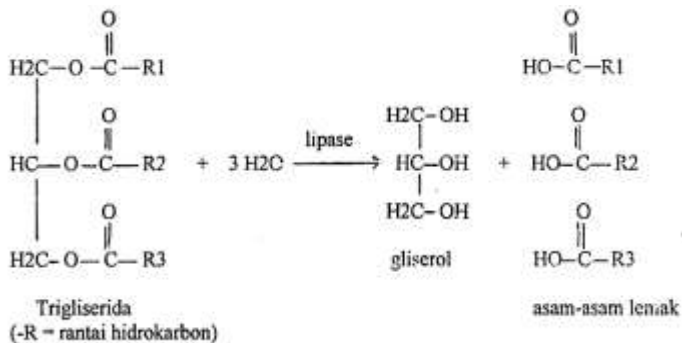
Proses oksidasi pada glukosa melalui proses glikolisis, TCA dan RR adalah sebagai berikut :



D. Katabolisme Lipid

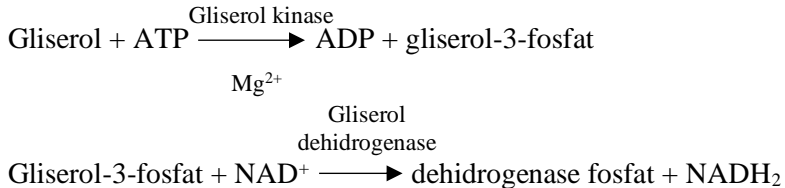
Senyawa yang dapat menjadi sumber energi tunggal untuk sel adalah glukosa. Namun, lemak dan protein dapat menjadi sumber energi pilihan untuk beberapa mikroorganisme. Zat-zat tersebut diubah secepat dan seefisien mungkin menjadi intermediet lintasan glikolisis dan TCA sehingga dalam proses penguraian tersebut hanya dibutuhkan sejumlah minimal enzim tambahan.

Perombakan lipid atau lemak diawali dengan pecahnya trigliserida oleh penambahan air sehingga terbentuk gliserol dan asam-asam lemak dengan bantuan enzim lipase.



Gambar 35. Perombakan Lipid (Trigliserida)
(Sumber : Pelczar, 2013)

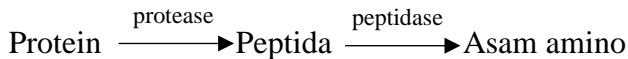
Gliserol sebagai komponen lemak diubah menjadi intermediet lintasan glikolisis (dehidrogenase fosfat) melalui reaksi sebagai berikut :



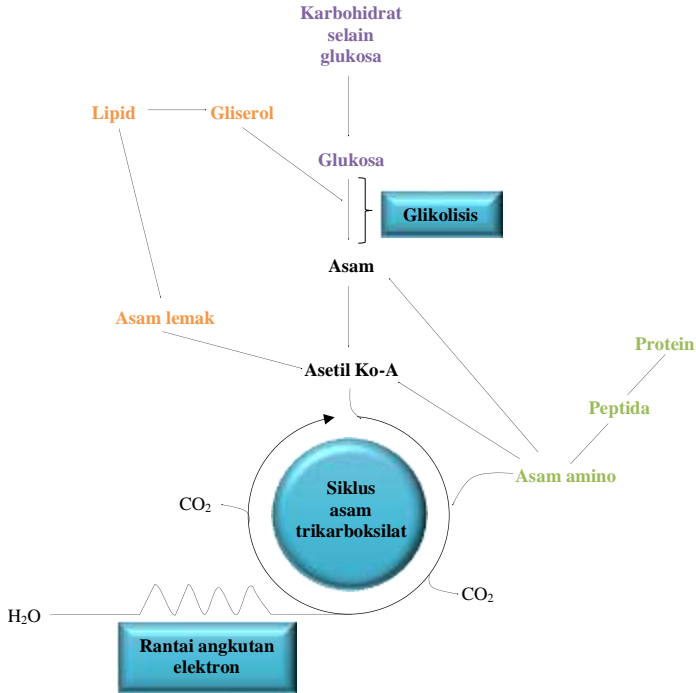
Asam-asam lemak dioksidasi menjadi Asetil Ko-A. Asetil Ko-A memasuki TCA, sedangkan atom-atom hidrogen beserta elektron-elektronnya memasuki RAE menuju Fosforilasi Oksidatif. Energi yang dihasilkan per gram lemak lebih besar dari energi yang dihasilkan per gram karbohidrat, yaitu sebanyak 44 ATP.

E. Katabolisme Protein

Bakteri heterotrofik menghancurkan protein di luar tubuhnya menggunakan produk hasil proses tersebut sebagai sumber tenaga, karbon dan nitrogen.



Asam-asam amino diuraikan melalui proses oksidatif menjadi senyawa-senyawa yang dapat memasuki TCA melalui asetil Ko-A, asam ketoglutarat, asam suksinat, asam fumarat atau asam oksaleasetat. Asetil-Ko-A merupakan intermediet umum dari metabolisme karbohidrat dan lipid, dan siklus TCA merupakan lintasan umum untuk oksidasi karbohidrat, lipid dan asam amino yang ditunjukkan pada gambar 36.



Gambar 36. Jalur Metabolisme
(Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

F. Respirasi Anaerobik pada Beberapa Bakteri

Beberapa bakteri aerobik dapat tumbuh secara anaerobik jika terdapat nitrat pada lingkungan, contohnya adalah *Spirillum intersonii* (bakteri akuatik). Dalam hal ini, nitrat dapat menggantikan oksigen sebagai penerima elektron terakhir dalam Rantai Respirasi, sehingga proses ini disebut **Respirasi Anaerobik**.

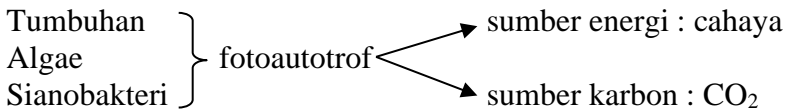
Lintasan-lintasan yang digunakan untuk asimilasi sumber-sumber karbon sama dengan pada respirasi aerobik. Angkutan elektron juga melalui Rantai Respirasi seperti pada sel-sel aerobik, hanya saja oksigen digantikan oleh nitrat. Pada proses anaerobik umumnya senyawa anorganik (seperti CO_2 dan ion-ion) berlaku sebagai penerima terakhir elektron.

Bab 11

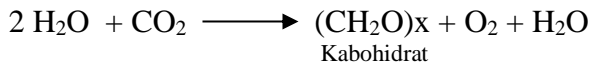
Produksi Energi

A. Fotosintesis

Karbondioksida (CO_2) dapat digunakan dalam proses metabolisme. Namun, CO_2 harus direduksi terlebih dahulu menjadi karbohidrat dengan menggunakan cahaya sebagai sumber energi pancaran dan pigmen hijau klorofil. Proses ini disebut **Fotosintesis**.



Reaksi fotosintesis pada Tumbuhan, Algae dan Sianobakteri adalah sebagai berikut :



Proses tersebut memerlukan 2 persyaratan untuk keberlangsungan prosesnya, yaitu :

1. Sejumlah energi besar dalam bentuk ATP
2. Sejumlah besar reduktif kimiawi (air)

Berbeda dengan bakteri fotoautotrof hijau dan ungu, reduktan kimiawi tidak menggunakan air dan tidak menghasilkan oksigen sebagai salah satu produk akhir fotosintesisnya. Bakteri fotoautotrof hijau menggunakan pigmen klorofil dalam menangkap cahaya, serupa dengan

tumbuhan. Adapun bakteri fotoautotrof ungu menggunakan bakterioklorofil yang mengandung pigmen karotenoid. Persamaan reaksi fotosintesis bakteri adalah sebagai berikut :



Dengan H_2A berupa reduktif kimiawi, seperti senyawa anorganik (H_2 , H_2S , atau $\text{H}_2\text{S}_2\text{O}_3$) atau senyawa organik (laktat atau suksinat).

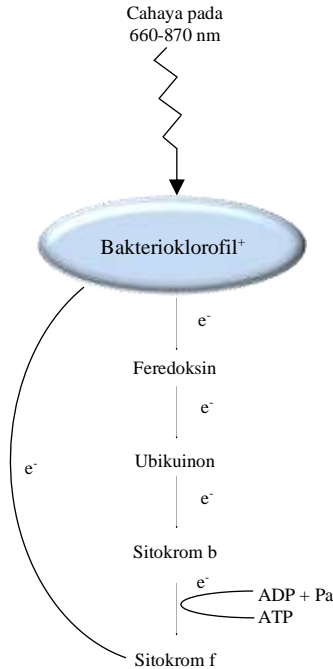
B. Fosforilasi Siklik dan Nonsiklik

1. Fosforilasi Siklik

Bakterioklorofil memiliki klorofil berbeda dalam hal struktur dan sifat-sifat penyerapan cahaya pada umumnya. Bakterioklorofil menyerap cahaya pada gelombang cahaya inframerah (660-879 nm) yang ditemukan dalam sistem-sistem membran di seluruh sel bakteri, bukan pada klorofil.

Jika 1 mol bakterioklorofil menyerap 1 kuantum cahaya, maka energi dari cahaya tersebut mengangkat molekul tersebut pada keadaan **eksitasi**. Dalam keadaan tersebut, sebuah elektron terusir dari bakterioklorofil. Hal ini menyebabkan bakterioklorofil menjadi bermuatan positif (+) sehingga berfungsi sebagai penangkap elektron atau bahan pengoksidasi (oksidan) yang kuat.

Elektron dapat membawa sebagian energi dari cahaya, yang selanjutnya dipindahkan pada suatu protein yang mengandung besi "heme" disebut feredoksin. Pemindahan dilakukan berturut-turut pada ubikuinon, sitokrom b, sitokrom f dan akhirnya kembali ke bakterioklorofil yang bermuatan positif (+). Hal ini mengartikan bahwa elektron tersebut telah bergerak mengelilingi suatu siklus dari bakterioklorofil ke bakterioklorofil kembali. Proses tersebut disebut **fosforilasi siklik**.



Gambar 37. Fosforilasi Siklik
(Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

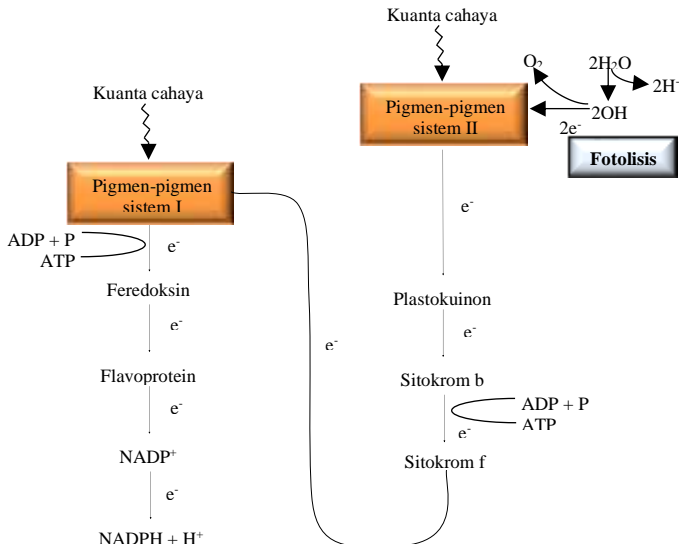
Fotofosforilasi siklik, sebagaimana terjadi pada bakteri fotosintetik, kembali pada status energi yang lebih rendah ke bakterioklorofil yang telah menjadi bermuatan positif setelah pelepasan pertama elektron. Proses tersebut tidak mengalami reduksi NADP dan tidak diperlukan donor elektron dari luar.

Energi yang dilepaskan antara sitokrom b dan sitokrom f digunakan untuk fosforilasi pembentukan ATP dari ADP + Pa. Reduksi NADP pada bakteri fotosintetik tidak melalui reaksi fotosintesis tetapi melalui penggunaan tenaga pereduksi dan unsur-unsur lingkungan seperti karotenoid yang dapat menyerap cahaya pada gelombang yang lebih rendah dan memindahkan energinya pada bakteri klorofil.

2. Fotofosforilasi Non Siklik

Fotofosforilasi non siklik terjadi pada Tumbuhan Algae dan Sianobakteri. Proses ini terjadi ketika sebuah molekul pada Pigmen II menyerap cahaya. Energi ini mengangkat molekul tersebut ke keadaan eksitasi dan melepaskan sebuah elektron. Elektron tersebut dipindahkan ke plastokuinon, sitokrom b, sitokrom f, yang akhirnya ke pigmen sistem I. Fotofosforilasi non siklik terjadi disertai pembentukan ATP dari ADP + Pa, pada langkah antara sit b dan sit f.

Jika pigmen sistem I menyerap cahaya, maka akan melepaskan sebuah elektron. Elektron ini dipindahkan dari feredoksin ke NADP^+ . Pada langkah lepasnya elektron dari pigmen sistem I ke feredoksin terjadi kembali proses fotofosforilasi. Pada sebagian proses ini terjadi reduksi NADP .



Gambar 38. Fotofosforilasi Non-Siklik
(Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

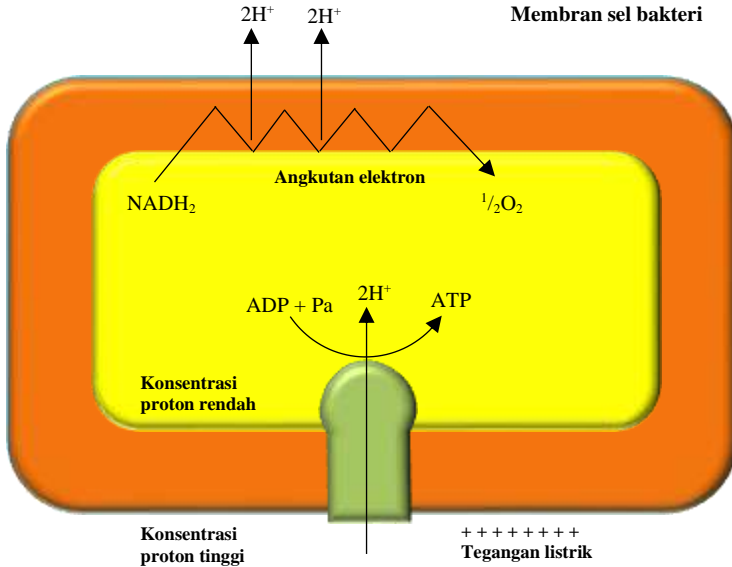
Proses ini berbeda dengan fotofosforilasi siklik. Elektron yang dilepas oleh pigmen sistem I tidak didarkan kembali kepadanya, melainkan pada pigmen sistem II dan elektron digantikan oleh perombakan air yang dibangkitkan oleh cahaya yang disebut fotolisis. Melalui fotolisis, ion OH akan dipecah menjadi e^- , H^+ dan $\frac{1}{2} O_2$.

C. Mekanisme Sintesis ATP

Berdasarkan **Hipotesis Kemiosmotik** oleh Peter Mitchell (1961) bahwa mekanisme pemindahan elektron dapat digandengkan dengan sintesis ATP. Mekanisme tersebut terjadi akibat adanya aliran elektron melalui sistem molekul pembawa, melepaskan energi yang mendorong ion-ion hidrogen bermuatan positif (H^+) atau proton untuk melintasi membran kloroplas, mitokondria, dan sel bakteri.

Pergerakan ion-ion hidrogen ini mengakibatkan medium tempat terdapatnya organel menjadi masam, dan terbentuk gradien pH (perbedaan pH) melintasi membran organel atau sel. Di samping itu, pergerakan ion tersebut menyebabkan terbentuknya gradien tegangan listrik melintasi membran. Dengan cara ini energi yang dibebaskan selama pemindahan elektron melalui RAE, disimpan sebagai **daya proton motif**. Gradien tegangan listrik terbentuk dengan cara dipompanya ion-ion hidrogen melintasi membran.

Setelah langkah konvensi energi yang pertama, ketika ion-ion H memasuki kembali organel-organel atau sel, ion-ion tersebut diangkut oleh enzim adenosin triphosphatase yang terikat pada membran. Energi yang dilepaskan pada saat proses masuknya kembali dapat mendorong sintesis ATP. Langkah ini merupakan konvensi energi yang kedua.



Gambar 39. Mekanisme Sintesis ATP
(Sumber : Pelczar, dkk., 1986)

Aliran elektron melalui rantai angkutan elektron menggerakkan ion-ion hidrogen melintas membran. Hal ini mengakibatkan tingginya konsentrasi ion hidrogen di luar sel dan rendahnya konsentrasi di dalam sel. Hal ini membentuk gradien pH atau elektrokimiawi. Sintesis ATP pada situs kompleks ATPase (struktur yang bertombol pada membran) digerakan oleh pembebasan energi ketika hidrogen memasuki kembali sel bakteri.

Bab 12

ENZIM

A. Definisi

Enzim adalah senyawa organik berupa protein atau gabungan antara protein dengan beberapa gugus kimia lain. Enzim berfungsi sebagai katalis untuk mempercepat berlangsungnya reaksi kimiawi, tanpa adanya perubahan pada enzim itu sendiri setelah reaksi tersebut selesai.

Enzim memiliki sifat sebagai berikut :

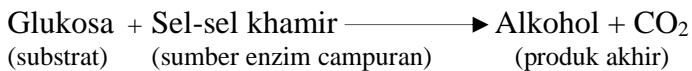
1. Terdenaturasi oleh panas
2. Terpresipitaskan oleh etanol dan amonium sulfat
3. Tidak dapat melalui membran sel semipermeabel/membran selektif atau disebut juga sebagai tidak terdialisasi
4. Mempunyai spesifitas untuk reaksi atau derajat kekhususan yang tinggi terhadap substrat
5. Efisiensi katalitiknya tinggi
6. Tidak stabil

Pada umumnya enzim tersusun dari protein. Protein penyusun enzim dapat berupa protein sederhana atau protein yang terikat pada gugusan non-protein. Haloenzim adalah gabungan antara apoenzim dan koenzim. Apoenzim bersifat tidak aktif, merupakan protein dengan berat molekul tinggi, dan tidak terdialisasi. Koenzim bersifat tidak aktif, merupakan molekul organik dengan berat molekul rendah, dan terdialisasi. Sedangkan Haloenzim bersifat aktif.

Kofaktor merupakan Koenzim non hayati yang terdiri dari ion-ion logam seperti Mg, Fe, Zn, dan lain-lain.

Koenzim adalah bagian yang terikat secara lemah pada apoenzim (protein). Koenzim berfungsi menentukan jenis reaksi kimia yang dikatalisis enzim. Beberapa enzim mengandung vitamin sebagai pelengkap. Beberapa contoh vitamin yaitu Tiamin (Vitamin B₁), Riboflavin (Vitamin B₂), Niasin, Piridoksin (Vitamin B₆), dan Asam folat. Sedangkan Koenzim yang digunakan berupa Kokarboksilase, Reboflavin Adenin Dinukleotida, Nikotinamide Adenin Dinukleotida, Piridoksal Fosfat, dan Asam tetrahidrofolat.

Dalam suatu proses fermentasi berlaku sistem enzim yang disebut bulan enzim tunggal, sebagai berikut :



Pada proses tersebut lebih dari selusin individu enzim bekerja berurutan, masing-masing menyebabkan terjadinya suatu reaksi kimiawi yang menghasilkan perubahan spesifik. Kelas-kelas utama enzim disajikan pada Tabel 10.

Tabel 10. Kelas-Kelas Utama Enzim
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Kelas	Reaksi Katalitik
Oksidoreduktase	transfer elektron (e/H)
Transferase	transfer gugus fungsional (fosfat, amino, metyl, dll.)
Hidrolase	reaksi hidrolisis
Liase	penambahan ikatan ganda pada molekul dan pengusiran nonhidrolitik gugusan kimiawi.
Isomerase	reaksi isomerasi
Ligase	pembentukan ikatan disertai pemecahan

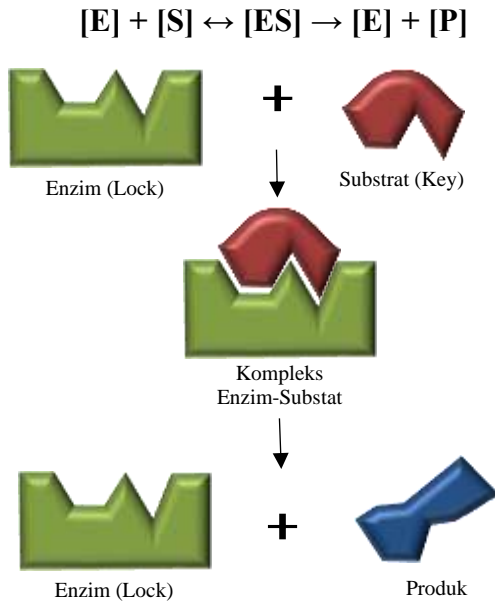
atau penambahan ATP.

B. Sifat dan Mekanisme Kerja Enzim

Enzim meningkatkan kecepatan reaksi dengan cara menurunkan energi aktivasi. Saat berlangsungnya reaksi enzimatis terjadi ikatan sementara antara enzim dengan **substratnya** (reaktan). Ikatan sementara ini bersifat labil dan hanya untuk waktu yang singkat saja. Selanjutnya ikatan enzim-substrat akan pecah menjadi enzim dan hasil akhir. Persamaan reaksi enzim secara umum yaitu :

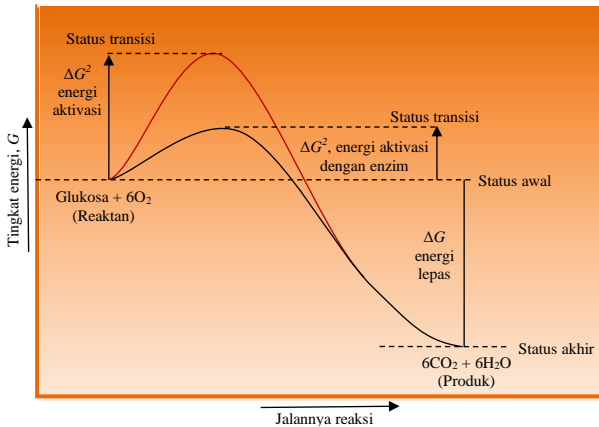
Enzim (E) + Substrat (S) \longrightarrow Kompleks enzim (E)-Substrat (S)

Setelah reaksi enzim tersebut selesai, enzim keluar kembali dari substrat yang selanjutnya digunakan dalam reaksi-reaksi berikutnya. Mekanisme kerja enzim merupakan konsep aktivasi substrat setelah pembentukan kompleks ES.



Gambar 40. Kompleks Enzim Substrat
(Sumber: Suriawiria, 1985)

Aktivitas molekul substrat disebabkan oleh afinitas kimiawi substrat yang tinggi terhadap daerah tertentu pada permukaan enzim (situs aktif). Fungsi utama enzim adalah mengurangi energi aktivasi. Energi aktivasi adalah jumlah energi yang dibutuhkan untuk membawa suatu substansi ke status reaktifnya atau jumlah energi yang dibutuhkan untuk mencapai status transisi dari suatu reaksi. Energi potensial hasil reaksi menjadi lebih rendah dari pada pereaksi, sehingga kesetimbangan reaksi menuju ke hasil reaksi.



Gambar 41. Energi Aktivasi Enzim
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Aktivitas enzim mikroorganismenya ditentukan melalui beberapa teknik. Beberapa prosedur memerlukan alat-alat yang rumit dan khusus atau hanya sebuah tabung reaksi dan beberapa reagen saja. Untuk mengetahui aktivitas enzim secara kuantitatif harus diketahui faktor-faktor yang mempengaruhinya. Faktor-faktor yang mempengaruhi aktivitas enzim antara lain :

1. Sifat reaksi yang dikatalisnya
2. Kofaktor dan koenzim yang dibutuhkan
3. Konsentrasi substrat, koenzim, dan kofaktor
4. pH optimum
5. Suhu optimum
6. Metode analitik sederhana untuk menentukan lenyapnya substrat dan munculnya produk

Beberapa reaksi enzimatik membutuhkan air sebagai pelarut aktivitas metabolisme sel mikroorganismenya dan bekerja sebagai katalis secara langsung. Air selain berfungsi sebagai reaktan pada reaksi hidrolisis, juga sebagai produk hasil reduksi oksigen pada reaksi TCA. Sehubungan dengan

proses pertumbuhan mikroorganisme selama fermentasi, kebutuhan air akan meningkat, sehingga jumlah air dalam substrat akan menurun (Suryani, 2013).

Konsentrasi substrat harus di atas taraf jenuh, sehingga laju awal reaksi sebanding dengan konsentrasi enzim. Penambahan koenzim/kofaktor harus berlebih, sehingga faktor pembatas hanya konsentrasi enzim saja. Pengukuran aktivitas enzim yang lebih tepat adalah pengukuran produk, bukan pengukuran lenyapnya substrat.

C. Mekanisme Pengendalian Enzim

Semua lintasan metabolik utama mempunyai kapasitas pengendalian diri. Pengendalian metabolik seluler merupakan pengendalian kegiatan enzim. Pada mikroorganisme pengendalian seluler menjadi sangat penting, karena pada organisme tingkat tinggi terdapat pengendalian supraseluler yaitu oleh syaraf dan hormonal.

Aktivitas enzim diatur melalui 2 cara, yaitu:

1. Pengendalian katalis secara langsung
Pengendalian katalis secara langsung terbagi menjadi 2 bagian, antara lain:
 - a. Melalui mekanisme katalis itu sendiri
Mekanisme ini terjadi dengan mengubah konsentrasi substrat atau reaktan. Jika konsentrasi substrat meningkat maka mengakibatkan laju reaksi meningkat sampai batas tertentu, dan jika produk banyak maka laju reaksi menurun yang dipengaruhi oleh koenzim/kofaktor.
 - b. Adanya penggolongan di dalam sel
Enzim dapat terikat pada berbagai struktur internal, terutama membran dan makromolekul, sehingga E dan S tidak dapat kontak langsung. Contohnya pada beberapa mikroorganisme, enzim proteolitik yang

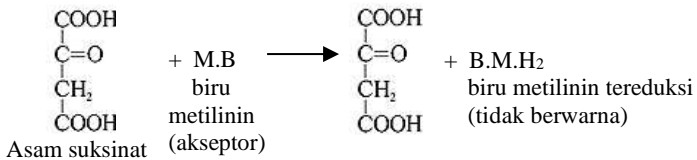
sangat spesifik, menguraikan enzim-enzim lain yang tidak lagi dibutuhkan dalam reaksi-reaksi metabolik.

2. Pengendalian langsung melalui pengendalian dengan proses-proses lain

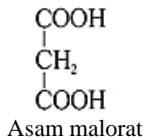
Pengendalian langsung aktivitas enzim melalui pengaturan oleh **ligan** (molekul yang dapat terikat pada enzim) yang tidak turut dalam proses katalik. Ligan-ligan tersebut secara struktural tidak berkaitan dengan substrat enzim pengatur yang bersangkutan. Pengendalian ini berlangsung melalui:

a. Hambatan Kerja Enzim

Aktivitas enzim terhenti apabila terdapat suatu senyawa yang strukturnya menyerupai substrat, sehingga situs aktif yang seharusnya untuk substrat tertentu, ditempati oleh senyawa yang serupa tersebut, tetapi karena tidak diaktivasi oleh enzim yang bertugas untuk reaksi awal, maka reaksi terhenti. Contoh reaksi yang terjadi adalah sebagai berikut :



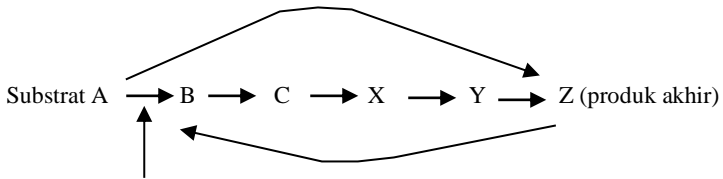
Substrat yang menyerupai asam suksinat adalah Asam malorat.



Hambatan enzim yang disebabkan adanya pengikatan ion-ion logam (kofaktor) oleh zat-zat

kimiawi tertentu, seperti pada Sianida yang dapat mengikat besi, sehingga meniadakan komponen esensial enzim tersebut.

Adapun hambatan berupa arus balik (*Feedback Inhibitor*). Ligan pengaruhnya adalah produk akhir lintasan yang dapat menghentikan sintesisnya sendiri dengan cara menghambat aktivitas salah satu enzim pada awal lintasan biosintesisnya.



Pengendalian yang berkaitan dengan energi (koenzim, ATP, AMP)

Gambar 42. Hambatan Arus Balik
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Pada aktivitas prekursor, ligan pengaturnya adalah prekursor/metabolit pertama. Senyawa ini merangsang aktivitas enzim terakhir pada deretan reaksi tersebut.

b. Pengendalian yang berkaitan dengan energi

Ligan memiliki pengatur yaitu adenilat (adenosin trifosfat), AMP, ADP, ATP atau Nukleotida purin atau pirimidin. Enzim yang berperan dalam produksi energi dihambat oleh muatan energi tinggi (konsentrasi ATP yang tinggi), tetapi beberapa enzim biosintetik yang penting justru dirangsang, berarti pengendalian dalam penyeimbangan antara produksi energi dengan pemanfaatannya.

Sifat-sifat pengikatan enzim pengatur (EP) sama dengan enzim alosterik (EA). EP dipengaruhi oleh metabolit pengatur (MP). MP bertindak sebagai aktivator atau penghambat. Aktivator adalah terjadinya afinitas E dengan S meningkat, sehingga menyebabkan aktivitas E menurun.

EP/EA mempunyai lebih dari 1 situs pengikat, salah satunya adalah situs aktif E yaitu situs alosterik (tempat energi bagi MP, karena MP tidak dapat terikat pada situs aktif (situs katabolik). Sehingga situs alosterik adalah situs yang mengatur aktivitas enzim.

Pengendalian langsung terhadap enzim adalah pengendalian seketika, atau dari saat ke saat, atau terhadap langkah-langkah intermediet pada proses metabolik. Sedangkan induksi/represi enzim berperan dalam waktu sel beradaptasi terhadap lingkungan yang berubah. Mekanisme ini efektif pada taraf sintesis protein enzim itu sendiri.

c. Pengendalian Genetik

Pengendalian genetik melibatkan induksi dan represi sintesis enzim pada taraf genetik. Terjadinya sintesis enzim dengan memerlukan inducer (substrat dengan berat molekul rendah) dimana proses tersebut disebut dengan **induksi**.

Bila substrat (substansi dengan berat molekul rendah) tersebut berlaku sebagai koreseptor, sehingga mencegah terjadinya sintesis enzim, maka proses tersebut disebut dengan **represi**.

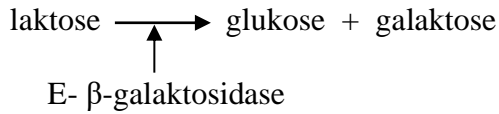
Koreseptor dengan represor akan membentuk kompleks aktif, kemudian bergabung dengan gen operator (situs tempat terikatnya molekul represor) untuk mencegah terbentuknya mRNA (mesenger Ribonucleic Acid) oleh gen-gen struktural.

Sedangkan represor dengan inducer akan membentuk kompleks tidak aktif sehingga sintesis mRNA berlangsung. Untuk mensintesis enzim spesifik, maka organisme harus mempunyai gen-gen struktural pada kromosomnya, yaitu untuk menentukan struktur enzim dalam urutan asam aminonya. Laju sintesis enzim dikendalikan oleh gen-gen pengatur bukan oleh gen struktural.

Pada beberapa bakteri, gen struktural menentukan biosintesis enzim yang ditempatkan berurutan pada rangkaian reaksi suatu lintasan, artinya reaksi pada lintasan metabolit didikte oleh kromosom. Sekelompok gen semacam itu membentuk suatu unit operasional yang disebut operon, termasuk gen operator. Sebagai contoh yaitu operon lak pada *E. coli*, yang mana inducer (laktosa/ β -galaktose) dimasukkan ke dalam biakan *E. coli*, maka laju sintesis enzim β -galaktosidase meningkat 1000 kali lipat. β -galaktosidase permease mentransfer laktose ke dalam

sel.

Reaksi yang terjadi sebagai berikut :



Yang bertindak sebagai gen struktural adalah:

Z = galaktosidase

Y = galaktosidase permease

A = transasetilase

Yang bertindak sebagai gen pengatur adalah:

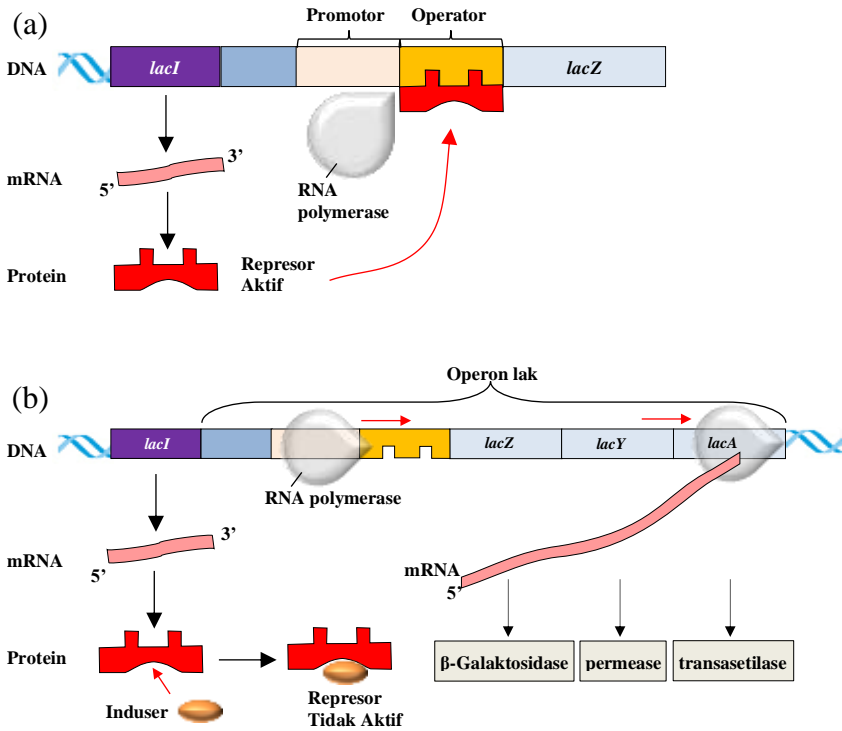
I = gen represor

p = gen promotor

o = gen operator

Gen I menjadikan protein represor yang terikat pada DNA pada lokasi gen promotor, jadi menghambat transkripsi yaitu sintesis mRNA.

Gen promotor p adalah situs pada DNA tempat enzim RNA polimerase terikat, yang mengkatalisis sintesis mRNA. Dengan demikian merupakan situs dimulainya sintesis mRNA Lak.



Gambar 43. Pengendalian Genetik, (a) sintesis terhambat, dan (b) sintesis dimulai (Sumber : Urry, dkk., 2020)

Pengendalian menurut Jacob-Monod yaitu :

1. Gen berfungsi sebagai cetak biru untuk transkripsi mRNA. Melalui organel tempat sintesis protein yaitu ribosom mRNA mengarahkan sintesis polipeptida (rantai asam amino yang panjang) dalam proses translasi.
2. Gen Z, Y, dan A bekerja sebagai unit tunggal transkripsi dimulai pada p.
3. Transkripsi operon tersebut dikendalikan baik secara negatif maupun positif.

Pengendalian Negatif

Proses reaksi pengendalian negatif masih terdapat represor. Induser (laktose) berfungsi menstimulir sintesis mRNA Lak dengan cara mengikat represor sehingga mengurangi afinitasnya terhadap operator. Reaksi yang terjadi:

Represor Lak + koreseptornya \longrightarrow kompleks rep-korep yang secara
(glukose/galaktose) spesifik terikat pada gen o, sehingga mencegah transkripsi.

Pengendalian Positif

Pengendalian positif terjadi apabila terdapat asosiasi antara suatu protein dengan daerah pengaturan (Operon), tidak harus dengan gen o saja. Hal ini merupakan esensial bagi Ekspresi gen-gen pada operon yang secara struktural berkerabat.

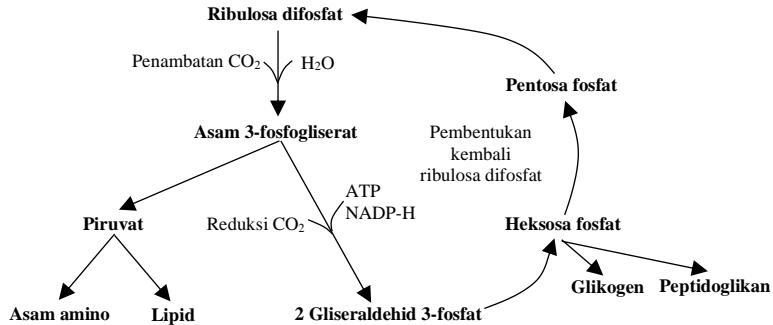
Ekspresi operon lak dihambat jika dalam medium terdapat sumber karbon yang lebih efisien seperti glukosa. Glukosa menyebabkan turunnya konsentrasi AMP-siklik intraseluler.

AMP siklik diperlukan untuk ekspresi operon lak secara efisien, karena ia mengaktivasi protein aktivator gen katabolit (CAP = Catabolit gen Activator Protein), yang pada gilirannya mengaktivasi transkripsi mRNA lak oleh RNA polimerase pada situs promotor. Jadi, bekerjanya AMP siklik (cAMP) bersama-sama induser spesifik diperlukan bagi sintesis enzim indusibel pada *E. coli*. Apabila salah satu tidak ada, maka jumlah enzim yang dibentuk akan sedikit.

Siklus Calvin adalah metode utama penambatan CO₂ pada bakteri autotrof. Reaksi yang terjadi pada siklus Calvin adalah sebagai berikut :



+ 18 ADP + 18Pa



Gambar 44. Lintasan Siklus Calvin
(Sumber : Pelczar dan Chan, 2013)

Pada lintasan siklus Calvin terjadi:

1. CO₂ ditambat dalam suatu reaksi yang menggunakan Ribulosa difosfat sebagai akseptor (penerima).
2. Produk utama penambatan CO₂ adalah asam 3-fosfogliserat. Dari senyawa ini semua molekul organik lainnya disintesis.
3. Karena penambatan CO₂ bergantung pada Ribulosa difosfat sebagai akseptor, maka asam 3-fosfogliserat juga digunakan untuk menghasilkan Ribulosa difosfat kembali.
4. Sehingga lintasan siklus calvin tersebut bersifat siklik, yang membentuk gula dari bahan dasar CO₂ dan energi dalam bentuk ATP dan NADPH.

Daftar Pustaka

- Alfano, J.R dan A. Collmer. 2004. Type III: Secretion System Effector Proteins: Double Agents in Bacterial Disease and Plant Defense. *Annu Rev Phytopathol.* 42: 385-414.
- Ann. 1979. *Microbial Processes Promising Technology for Developing Countries.* Washington Dc: National Academy of Sciences.
- Bibiana dan Sugyo Hastowo. 1992. *Mikrobiologi.* PAU - Bioteknologi. Bogor: Institut Pertanian Bobor.
- Black, J. G. 2008. *Microbiology Principles and Explorations.* United State of America: John Wiley and Sons.
- Bort, M., dan A. Nilbisch. 2003. The Respiratory Chain of *Coynebacterium glutineum*. *J. Biotechnol.* 104: 129-153.
- Cava, F. O., Zafa, A., Magalon, F., Blaseo, J., dan Benenguer. 2004. A New Type of NADH Dehydrogenase Specific for Nitrate Respiration in The Extreme Thermophile *Thermus thermophilus*. *J. Biolchem.* 279: 45369-45378.
- Deppenmeier, U. 2002. Redox – Driven Proton Translocation in Methanogenic Arkhea. *Cell Mol. Life Sci.* 59: 1513-1533.
- Deppenmeier, U. 2004. The Membrane Bound Electron Transport System of *Methanosarcina* Species. *J. Bioeneg Biomemb.* 36: 55-64.
- Doelle, H. 1975. *Bacterial Metabolism Second Edition.* New York: Academic Press.
- Frazier, W. C., dan D. C. Westhoff. 1988. *Food Microbiology.* New York: Mc Graw Hill.
- Fontecave, M. 2006. Iron-Sulfur Clusters : Ever-Expanding Roles. *Nature Chemical Biology.* 2(4): 171-174.

- Fredrich, T dan B. Bottcher. 2004. The Groas Structure of The Respiratory Kompleks I: A Lego System. *Biochem. Biophys. Teta.* 1608: 1-9.
- Moat, A. G., Foster, J. W., dan Spector, M. P. 2002. *Microbial Physiology.* Canada: Wiley-Liss.
- Pelczar, M., Chan, E. C., dan Krieg, N. 1986. *Microbiology.* New York: The Mc Graw-Hill.
- Pelczar, M., dan Chan, E. C. S. 2013. *Dasar-Dasar Mikrobiologi Jilid Ke-1.* Jakarta: Penerbit UI Press.
- Popowaka, M. 2004. Analysis of The Peptidoglycan Hydrolases of Histena Monocytogenes. Multiple Enzyme with Multiple Function. *Pol J. Miciobial.* 53: 29-34.
- PubChem. 2005. Quinone [Online]. Diakses pada <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov>
- Purwoko, T. 2009. *Fisiologi mikroba.* Jakarta: Bumi Aksara.
- Rosenberger, R.F. 1976. Contiof of Teichoid and Teichuromic Acid. Biosynthesis in Bacillus substilis 168 trp. Pridence for Aspression of Enzymes Synthesis and Inhibition of Anzyme Ectivity. *Biochem. Biophys. Teta.* 428: 516-524.
- Salyers, A. A., dan D. D. Whitt. 1994. *Bacteriae Pathogenesis: A Molecular Approach.* Washington DC: ASM Press.
- Smith, E., dan H.J. Morowitz. 2004. Universality of in Intermediary Metabolism. *Proc Natl Acad Sci USA.* 101: 13168-13173.
- Sukarminah, E., Debby M.S., dan In-In H. 2008. *Mikrobiologi Pangan: Buku Ajar Kuliah Jurusan Teknologi Industri Pangan.* FTIP. UNPAD. Jatinangor.
- Suriawiria, U. 1985. *Pengantar mikrobiologi umum.* Bandung: Angkasa.
- Suriawiria, U. 2005. *Mikrobiologi Dasar.* Jakarta: Papas

- Sinar Sinanti.
- Suryani, Y. 2011. *Mikrobiologi Pangan*. Bandung: Batic Press Bandung.
- Suryani, Y. 2013. Optimization of Cassava Waste from Bioethanol Post-Production through Bioactivity Process Consortium of *Saccharomyces cerevisiae*, *Trichoderma viride* and *Aspergillus niger*. *Asian Economic and Social Society*. 3(4): 154-162.
- Suryani, Y., Hernaman, I., dan Hamidah, N. H. 2017. Pengaruh Tingkat Penggunaan EM4 (Effective Microorganisms-4) Pada Fermentasi Limbah Padat Dan Serat Kasar. *Jurnal Istek*. 10(1): 139-153.
- Suryani, Y., Hernaman, I., dan Ningsih. 2017. Pengaruh Penambahan Urea dan Sulfur pada Limbah Padat Bioetanol yang Difermentasi EM-4 terhadap Kandungan Protein dan Serat Kasar. *Jurnal Ilmu Peternakan Terpadu*. 5(1): 13-17.
- Suryani, Y., Taupiqurrahman, O., dan Kulsum, Y. 2020. *Mikologi*. Padang: PT. Freeline Cipta Granesia.
- Suryani, Y., dan Taupiqurrahman, O. 2021. *Mikrobiologi Dasar*. LP2M UIN Sunan Gunung Djati Bandung.
- Tortora, G., Funke, B., dan Case, C. 2019. *Microbiology an Introduction Thirteenth Edition*. United State of America: Pearson.
- Urry, L., Cain, M., Wasserman, S., Minorsky, P., Orr, R., dan Campbell, N. 2020. *Campbell Biology Twelfth Edition*. New York: Pearson.
- Van Verseveld, H.W., K. Krab., dan A.H. Stouthamer. 1981. Proton Pump Coupled to Cytocrome C Oxidase in *Paracoccus denitrificans*. *Biochim. Biophys. Acta*. 625: 525-534.
- White, D. 1995. *The Physiology and Biochemistry of Prokaryotes*. New York: Oxford University Press.
- Williams, R. J. P. 1988. Proton Circuits in Biological

Energy. *Interconversions Annual Review of Biophysics and Chemistry*. 17: 71-97.

FISIOLOGI MIKROORGANISME



uin

UNIVERSITAS ISLAM NEGERI
SUNAN GUNUNG DJATI
BANDUNG

ISBN 978-623-98555-1-9



9 786239 955519