RANTAI TRANSFER ELEKTRON DALAM FOTOSINTESIS [1)]

Oleh :
Dr.Ir Gunawan Budiyanto [2)]

I. PENGANTAR

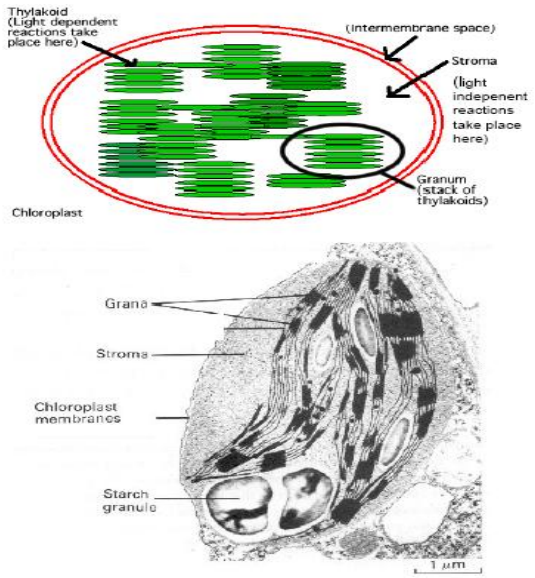
Pertanian pada dasarnya adalah sebuah sistem yang memanfaatkan sumber energi matahari melalui proses fotosintesis. Fotosintesis juga disebut sebagai suatu proses transformasi senyawa an-organik menjadi bahan pangan yang berbentuk senyawa organik. Dari sudut fisika, proses fotosintesis juga merupakan proses transformasi energi cahaya (foton) menjadi sumber energi kimia dalam ikatan karbon baik jika dipandang sebagai sumber pangan maupun sumber energi fosil. Whitmarsh dan Govindjee (1995) menyatakan bahwa fotosintesis adalah proses fisikokimia oleh tanaman, algae dan bakteri fotosintetik yang menggunakan energi cahaya untuk mensintesa senyawa organik. Secara fisiologi, produksi tanaman pada dasarnya sangat bergantung kepada ukuran dan efisiensi proses fotosintesis, sehingga dalam penyediaan bahan pangan, fotosintesis menjadi dasar utama yang banyak mendapat perhatian.

Fotosintesis secara ringkas merupakan sebuah proses yang dikendalikan oleh sinar matahari dalam reaksi antara karbondioksida dan air untuk memproduksi karbohidrat dan oksigen, walaupun dalam faktanya ada puluhan bahkan ratusan reaksi rumit yang terlibat dalam proses ini. Fotosintesis terdiri atas dua grup reaksi yaitu reaksi cahaya yang merupakan proses absorpsi dan perubahan energi cahaya menjadi energi kimia dan reaksi gelap (fiksasi karbon). Reaksi terang bergantung hanya kepada sumber cahaya sedangkan reaksi gelap tidak secara langsung bergantung kepada energi cahaya, tetapi didukung oleh hasil reaksi terang (mereduksi tenaga dalam bentuk $NADPH_2$ dan energi dalam bentuk ATP). Sedangkan Salisbury dan Ross (1992) menyatakan bahwa fotosintesis dapat dipilahkan menjadi tiga reaksi utama, dua diantaranya hanya terjadi di bawah cahaya, dan satu reaksi terjadi tanpa membutuhkan cahaya. Kedua reaksi terang di atas dapat terjadi bahkan di dalam grana yang diisolasi serta melaksanakan reduksi piridin nukleotida (NADPH) dan ATP. Sedangkan reaksi ketiga adalah proses fiksasi dan reduksi karbon dioksida yang bahkan dapat terjadi di dalam gelap.

Membicarakan fotosintesis terutama proses reaksi terang, tidak dapat melupakan peran klorofil, organel berbentuk lensa yang memiliki dua bagian penting yaitu membran lamela (lamela stroma dan grana) yang berisi pikmen fotosintesis dan stroma yang cair serta tidak padat sebagai tempat reduksi karbon dioksida (reaksi gelap). Organ fotosintetis yang dimaksud disajikan dalam gambar berikut ini :

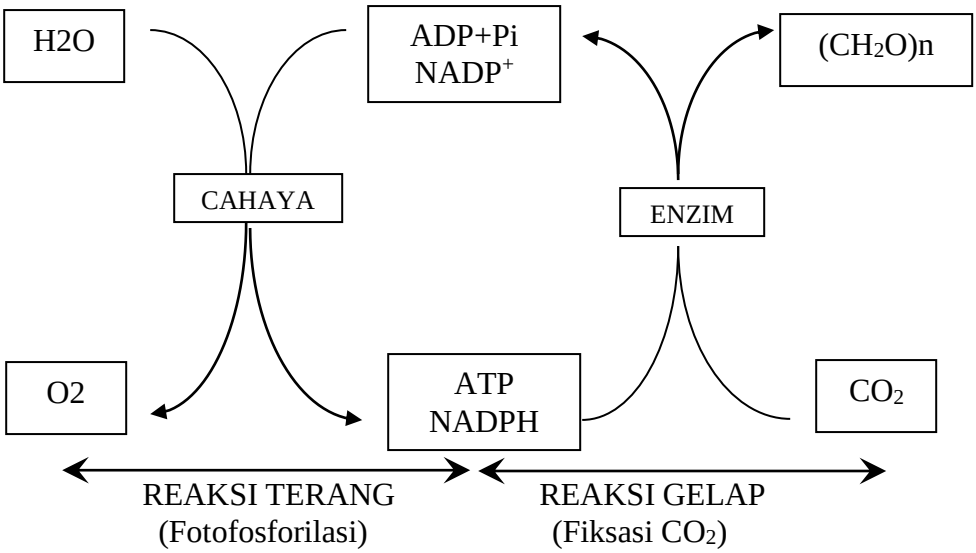
---

1) Makalah disampaikan dalam Seminar Bulanan Fak. Pertanian UMY, Rabu 27 Oktober 2015.
2) Dosen Prodi Agroteknologi Fakultas Pertanian Univesitas Muhammadiyah Yogyakarta.



Gambar 1. Struktur Kloroplas. (www.biologycorner.com)

Menurut Gardner *et al*. (1991) pengubahan energi cahaya menjadi energi kimia (fotofosforilasi) terjadi di dalam lamela yang terdiri dari oksidasi air dan penghasilan potensi kimia atau nikotinamid adenin dinukleotid fosfat yang tereduksi (NADPH) serta fosforilasi adenosin difosfat (ADP) menjadi adenosin trifosfat (ATP). NADPH merupakan salah satu pereduksi (penerima elektron dan pemasok ion hidrogen) yang paling kuat dan paling dikenal dalam sistem biologi. Sedangkan ATP merupakan energi yang tersedia dalam sistem biologi. Gugus fosfat yang terlepas akan bergabung dengan satu molekul yang mengalami fosforilasi jika terdapat masukan energi. NADPH dan ATP keduanya diperlukan untuk mengubah karbon dioksida menjadi senyawa organik, sebagaimana skema di bawah ini :



Produksi pertanian biasanya diukur dengan hasil panenan atau berat hasil pertumbuhan tanaman. Secara agronomis panenan disamakan dengan total berat kering biomasa tanaman, yaitu keseimbangan antara fiksasi CO_2 dan pelepasan CO_2, oleh karena itu peningkatan proses fiksasi CO_2 merupakan elemen penting bagi makna keberhasilan panenan. Pada kebanyakan tanaman, fiksasi CO_2 yang dikatalis oleh ensim Rubisco (ribulose-1,5-bifosfat) yang merupakan senyawa sekuen protein yang tersusun dari rantai asam amino. Atas dasar inilah, pertumbuhan dan perkembangan tanaman sangat membutuhkan ketersediaan nitrogen dalam tubuhnya.

II. REAKSI TERANG DAN RANTAI TRANSFER ELEKTRON

Fotosintesis merupakan sebuah proses produksi untuk mengubah energi matahari menjadi energi kimia dalam bentuk ikatan karbon. Manusia dan hewan secara langsung maupun tidak langsung menggunakan hasil fotosintesis sebagai sumber energinya. Reaksi yang melibatkan sinar matahari secara sederhana digambarkan dalam reaksi forosintesis di bawah ini :

$$CO_2 + H_2O \xleftrightarrow[\text{klorofil}]{\text{energi cahaya}} (CH_2O) + O_2$$

Whitmarsh dan Govindjee (1995) menyatakan bahwa (CH_2O) mewakili kelompok senyawa karbohidrat seperti glukosa yang merupakan gula berkarbon enam dan sering menjadi ‘senyawa antara’ produk fotosintesis, maka reaksi di atas sering dituliskan :

$$6CO_2 + 12H_2O + \text{energi cahaya} \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

Selanjutnya dinyatakan pula bahwa terdapat dua jenis fotosintesis yaitu **fotosintesis oksigenik** jika proses reaksi di atas disertai dengan pengambilan elektron dari H_2O yang diikuti dengan pelepasan oksigen molekuler dan mereduksi CO_2 dari atmosfer untuk digunakan dalam sintesa karbohidrat. Dalam proses ini air dioksidasikan oleh pusat reaksi fotosistem II yang merupakan suatu sub-unit protein yang berlokasi di dalam membran fotosintesis (tilakoid). Sedangkan **fotosintesis an-oksigenik** jika terdapat bakteri fotosintetik yang mengunakan energi cahaya untuk mengekstraksi elektron dari molekul selain air dalam proses pembentukan senyawa organik serta tidak memproduksi oksigen. Berdasarkan rumusan van Niel pada tahun 1930, Wraight (1982) *dalam* Whitmarsh dan Govindjee (1995) mencoba merumuskan proses fotosintesa yang secara tepat dapat berlaku bagi tanaman, algae dan bakteri. Rumusan reaksi fotosintesa akhirnya dititikberatkan pada reaksi donasi dan aseptor elektron serta pelepasan oksigen selama fotosintesis berlangsung sebagai berikut :

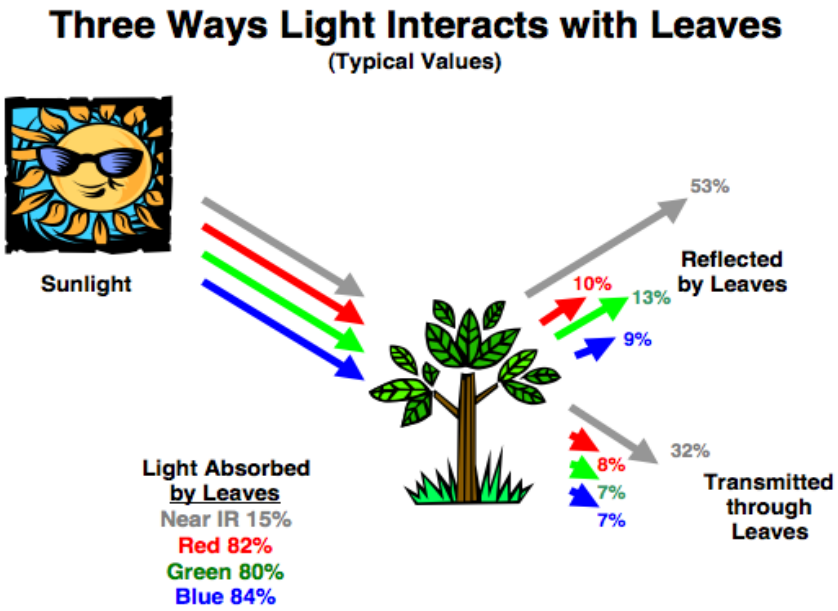
$$CO_2 + H_2A + \text{energi cahaya} \longrightarrow (CH_2O) + 2A + H_2O$$

Dalam reaksi fotosintesis oksigenik A adalah oksigen (O), sementara pada reaksi fotosintesis anoksigenik yang terjadi dalam sel bakteri fotosintetik, donor elektron dapat berupa donor hidrogen an-organik seperti H_2S, sehingga dalam hal ini A adalah unsur S. Berdasar kedua hal di atas, Salisbury dan Ross (1992) menegaskan bahwa pembandingan antara H_2O dan H_2S serta O_2 dan S, dapat memperkuat

pernyataan van Niel bahwa pelepasan oksigen oleh tanaman berasal dari pemecahan air dan bukan berasal dari karbon dioksida.

Gardner *et al.* (1991) menyatakan bahwa cahaya tampak sebagai sumber energi yang digunakan dalam proses fotosintesis, merupakan bagian spektrum energi radiasi matahari. Dipandang dari sudut aliran gelombang elektromagnetik, cahaya matahari dapat merambat dalam ruangan sebagai sebuah gelombang dalam panjang dan waktu tertentu. Sedangkan dari sudut teori kuantum, cahaya matahari merambat menyerupai aliran patikel yang disebut foton. Energi yang dikandung dalam satu foton sama dengan satu kuantum.

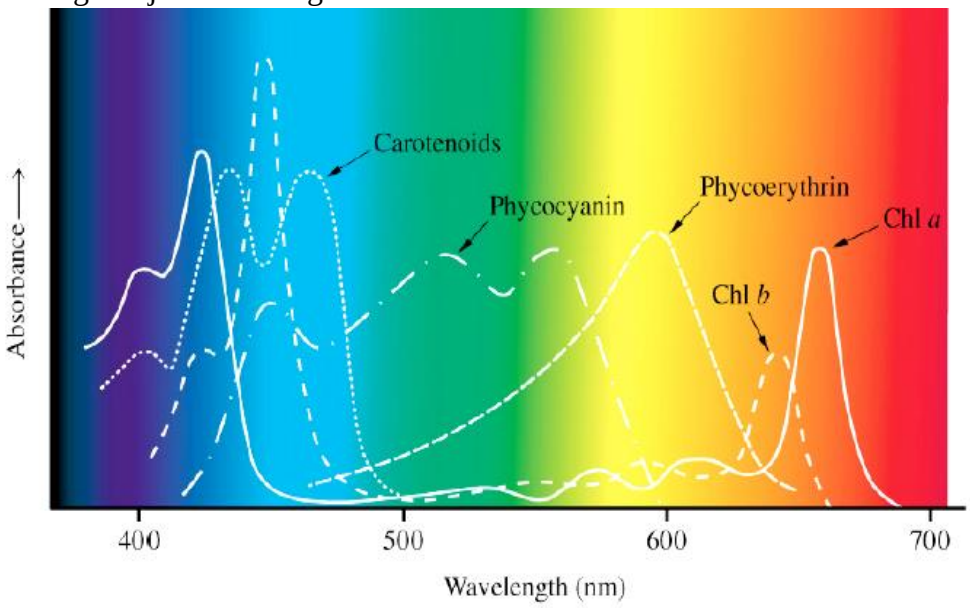
Foton matahari dalam rentang panjang gelombang antara 400-700 nm. dengan kisaran warna ungu-biru-hijau-kuning-oranye-merah merupakan kisaran foton yang dimanfaatkan dalam proses fotosintesis. Berdasarkan perbedaan tipe dan luas permukaan daun terutama yang disebabkan oleh perbedaan pertumbuhan morfologis antar tanaman, secara pukul rata, ternyata tidak semua kisaran warna tersebut dapat diserap permukaan daun. Cahaya yang datang di atas permukaan daun sebagian besar diserap tanaman, serta sebagian kecil dipantulkan dan dipancarkan oleh permukaan daun. Cahaya merah, hijau dan biru merupakan cahaya yang paling banyak diserap daun sebagaimana gambar berikut :



Gambar 2. Distribusi cahaya tampak dalam daun tanaman.
(www.biology.corner.com)

Reaksi cahaya dalam fotosintesis yang terjadi merupakan akibat dari serapan foton oleh daun dan berakibat pada aktivasi pikmen fotosintesis dalam klorofil. Lebih lanjut Gardner *et al.* (1991) menyatakan bahwa tidak seluruh foton mempunyai tingkat energi yang cocok untuk menggiatkan pikmen daun. Di atas 760 nm. foton tidak memiliki cukup energi dan di bawah 390 nm. foton memiliki terlalu besar energi yang dapat menyebabkan ionisasi dan kerusakan pikmen daun. Aktivasi

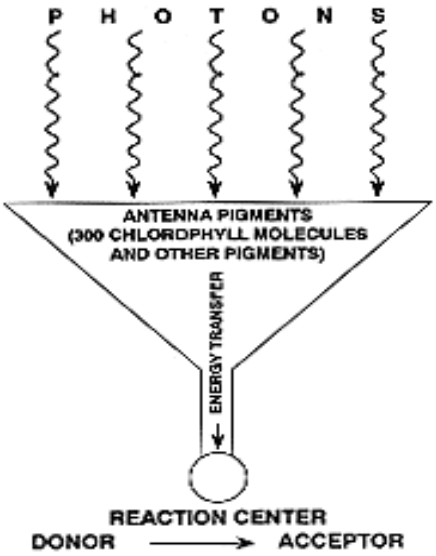
beberapa pikmen fotosintesis oleh cahaya matahari pada berbagai panjang gelombang disajikan dalam gambar berikut :



Gambar 3. Serapan cahaya pada berbagai panjang gelombang oleh pikmen dalam Klorofil.(www.biologycorner.com).

Proses fotosintesis tanaman pada umumnya dikendalikan oleh cahaya tampak dengan panjang gelombang 400-700 nm. yang diserap molekul pikmen terutama klorofil-a, klorofil-b dan karotenoid. Gardner *et al.* (1991); Whitmarsch dan Govindjee (1995); Blankenship (1996) menyatakan bahwa proses fotosintesis diinisiasi oleh serapan foton oleh kompleks pikmen dalam jumlah banyak yang secara kolektif menyerupai molekul antena yang menyebabkan terjadinya transisi elektronik dari tingkat energi lebih rendah ke energi yang lebih tinggi (proses eksitasi) yang memungkinkan molekul pikmen dapat memberikan dan menerima elektron dari molekul lain.

Vermaas (1998) menambahkan bahwa pikmen fotosintesis dapat bervariasi dan terdapat banyak perbedaan tipe dari klorofil tanaman, klorofil bakteri, karotenoid dan fikobilin berdasarkan presisi struktur kimianya. Pada umumnya pikmen diikat dalam struktur protein yang masing-masing berada pada orientasi dan posisi untuk saling merespon. Pikmen dan protein ini akhirnya meliputi seluruh proses transfer elektron yang dapat terjadi bersamaan dan merupakan sebuah pusat reaksi. Ilustrasi penangkapan foton serta penjebakan energi yang terkumpul di dalam pusat reaksi sebagaimana disajikan gambar berikut :



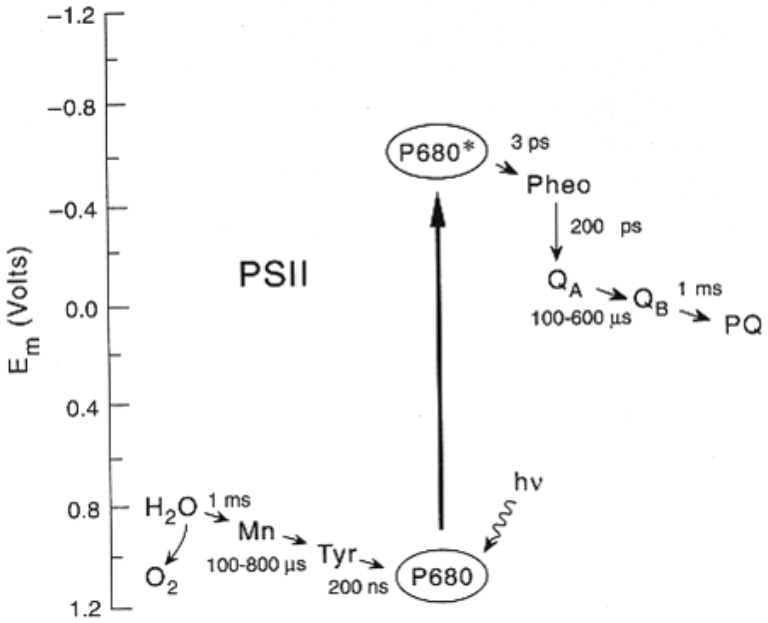
Gambar 4. Antena yang merupakan kumpulan banyak pikmen fotosintesis.

Vermaas (1998) memberikan keterangan tambahan bahwa di dalam banyak sistem, ukuran antena fotosintesis dapat bersifat fleksibel. Organisme fotosinteik yang hidup dalam ruang dengan sumber cahaya lemah, pada umumnya dapat memiliki pikmen antena lebih luas untuk setiap unit pusat reaksi dibanding dengan organisme yang tumbuh di tempat dengan intensitas cahaya lebih tinggi. Walaupun demikian di tempat dengan intensitas cahaya tinggi (misalnya di dalam pencahayaan matahari secara penuh), jumlah cahaya yang diserap oleh tanaman dapat melebihi kapasitas transfer elektron yang diinisiasikan pusat reaksi. Tanaman telah memiliki kemampuan untuk mengubah sejumlah energi cahaya yang diserap ke dalam bentuk panas sebanding dengan serapan cahaya yang dibutuhkan untuk fotosintesis. Dengan demikian transfer elektron fotosintetis menjadi agak sensitif terhadap kelebihan transfer elektron yang pada situasi demikian rantai transport elektron dapat dihentikan ketika intensitas cahaya terlalu tinggi, fenomena ini dikenal sebagai fotoinhibitasi.

Blankenship (1996) menjelaskan bahwa sistem antena ini memungkinkan organisme meningkatkan penangkapan foton secara menyilang tanpa harus membangun seluruh kompleks pusat reaksi yang mungkin dapat diasosiasikan dari setiap unit pikmen. Proses transfer energi bolehjadi meliputi proses transfer ke banyak pikmen intermediet yang merupakan hasil peningkatan tingkat energi dari pasangan klorofil tertutup di dalam pusat reaksi fotokemis yang merupakan membran pikmen-protein yang secara integral mengendalikan reaksi transfer elektron.

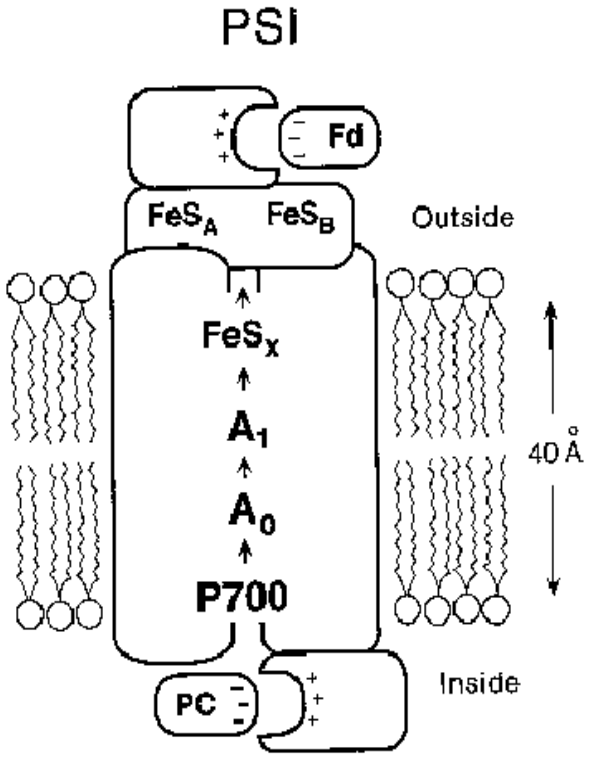
Sebagian rantai pangan dunia yang terjadi di dalam reaksi terang didasarkan pada proses perjalanan elektron dari cahaya matahari ke dalam organ-organ tanaman. Sistem transfer elektron telah banyak dipahami oleh para pakar biokimia pangan. Rantai transfer elektron menyerupai sebuah proses fotokemis yang melibatkan pusat

reaksi yang disebut dengan fotosistem II dan fotosistem I. Menurut Whitmarsch dan Govindjee (1995) fotosistem II menggunakan energi cahaya untuk mengendalikan dua reaksi utama, yaitu oksidasi air dan reduksi plastokuinon. Fotosistem II disusun oleh lebih dari 15 rantai polipeptida dan sedikitnya 9 komponen redoks yang berbeda (klorofil, feofitin, plastokuinon, tirosin,Mn, Fe, sitokrom-b559, karotenoid dan histidin) yang telah ditunjukkan oleh Debus (1992) *dalam* Whitmarsch dan Govindjee (1995) dapat menginduksi transfer elektron, walaupun sampai sekarang baru 5 dari komponen redoks ini yang telah diketahui terlibat dalam proses transfer elektron dari air ke dalam kompleks [pol plastokuinon-kluster (Mn)-4 air pengoksidasi mangan], tirosin asam amino, pusat reaksi klorofil-P680, feofitin dan molekul plastokuinon, QA dan QB. Fotosistem II juga dikenal sebagai kompleks protein yang dapat mengoksidasi air yang menghasilkan pelepasan O_2 ke atmosfer. Sedangkan fotosistem I merupakan sebuah kompleks yang mengkatalisa proses oksidasi plastokuinon, ikatan Cu-protein dan juga reduksi feredoksin (kompleks FeS-protein). Menurut Krauss *et al*.(1993) *dalam* Whitmarsch dan Govindjee (1995) fotosistem I disusun dari protein heterodimer yang berprilaku sebagai ligan pada kebanyakan pembawa elektron (*electron carriers*). Pusat reaksi ini dilayani oleh sistem antena yang terdiri dari sekitar 200 molekul klorofil (pada umumnya klorofil-a) dan utamanya proses fotokemis yang diinisiasikan oleh klorofil-P700. Ragaan fotosistem II disajikan dalam gambar berikut :



Gambar 5. Kompleks Fotosistem II

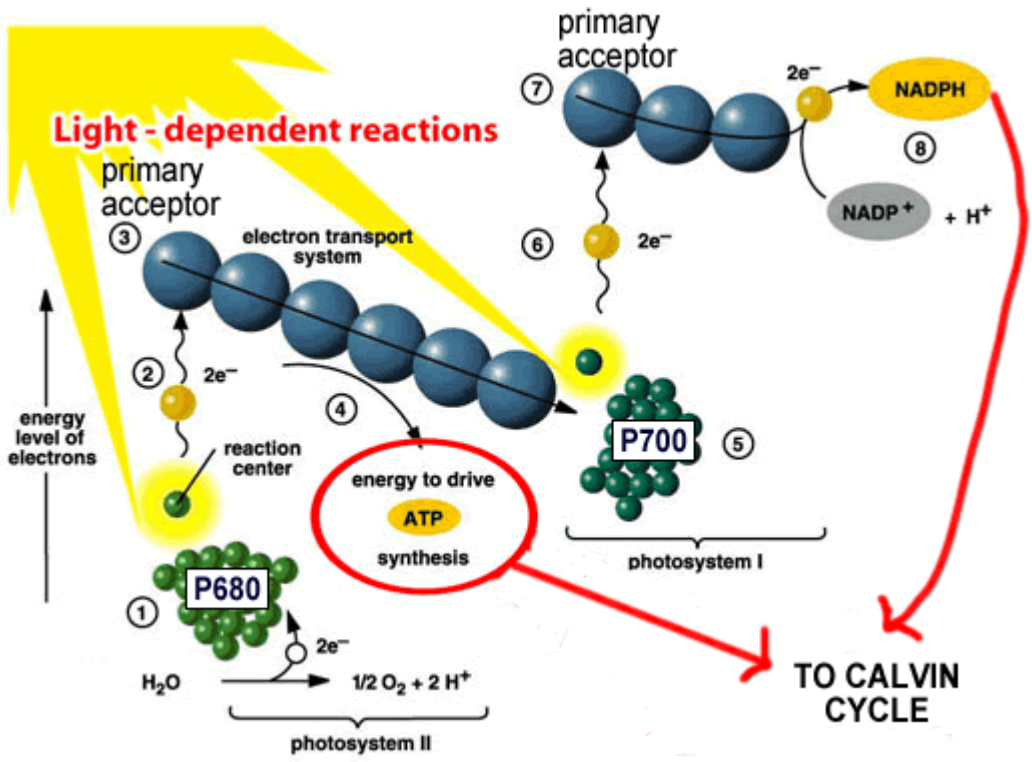
Gambar 5 memperlihatkan proses eksitasi P680 menjadi P680* yang merupakan awal terjadinya transfer elekron dan Mn memainkan peran dalam proses oksidasi air. P680* yang telah tereksitasi akan mentransfer elektron ke dalam kompleks untuk menyiapkan energi bagi proses fotofosforilasi yang mereaksikan ADP+Pi menjadi ATP. Sedangkan fotosistem I disajikan dalam gambar 6 di bawah ini :



Gambar 6. Kompleks Fotosistem I

Aseptor elektron P680* dari fotosistem II akan mentransfer elektron ke dalam klorofil-P700. Proses ini membuat P700 dieksitasi menjadi P700* dan berfungsi sebagai aseptor elektron. Elektron akhirnya melewati rantai redoks yang berakibat pada tereduksinya NADP menjadi $NADPH_2$.

Hubungan fungsional antara fotosistem II dan fotosistem I diperlihatkan dalam gambar berikut :

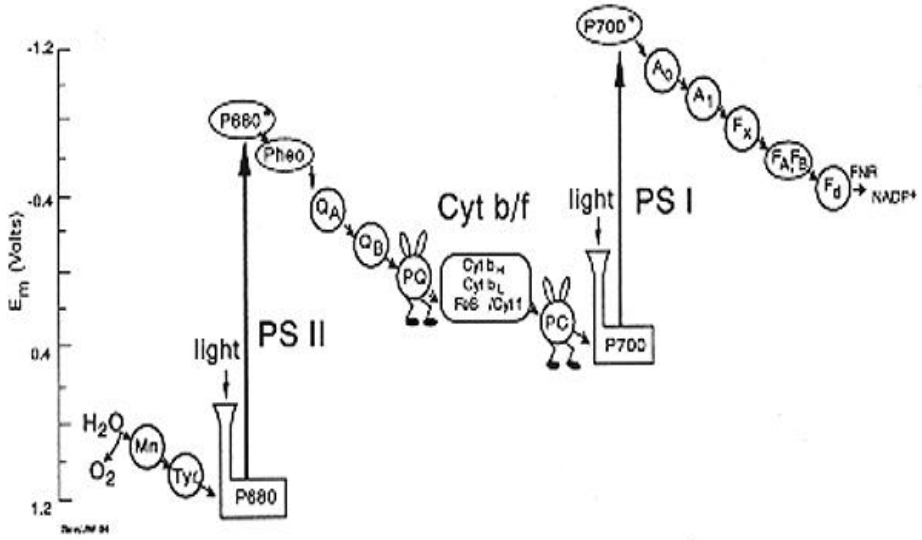


Gambar 7. Diagram sistem tranport elektron selama proses fotosintesis (www.biologycorner.com)

Secara lengkap gambar di atas menjelaskan bahwa proses transport elektron dimulai dari air ke $NADP^+$ paling tidak membutuhkan tiga membran kompleks ikatan protein yang dioperasikan dalam seri [fotosistem II]-[kompleks sitokrom-bf]-[fotosistem I]. Elektron ditransfer di antara kompleks protein ini oleh molekul kecil yang mobil (plastokuinon dan plastosianin dalam tanaman). Molekul-molekul kecil ini merupakan pembawa elektron (atau atom hidrogen) dalam rentang reaksi biokimiawi yang panjang, oleh karena itu mereka memainkan peran penting di dalam proses konversi energi fotosintetik. Dalam hal ini plastokuinon mempunyai dua peran penting, pertama plastokuinon mentransfer elektron dari pusat reaksi fotosistem II ke kompleks sitokrom-bf dan kedua membawa proton melintasi membran fotosintetik. Pusat reaksi fotosistem II akan mereduksi plastokuinon pada tapak-QB dengan menambah 2 elektron dan 2 proton untuk membentuk PQH_2 yang akan didifusikan ke dalam membran fotosintetik dan akhirnya akan sampai pada spesifik ikatan tapak pada kompleks sitokrom-bf (Whitmarsch dan Govindjee,1995). Lawlor (1993) menyatakan bahwa fotosistem II didefinisikan sebagai bagian dari fotosintesis oksigenik yang mengkatalisa dan menginduksi transfer elektron dari air ke dalam plastokuinon (PQ) dengan mentransfer H^+ dari stromal ke sisi lumen dari membran tilakoid sebagai berikut :

$$4H^+ + 2PQ + 2H_2O \xrightarrow[\text{PSII}]{4hv} 2PQH_2 + O_2 + 4H^+$$

Sitokrom-bf adalah kompleks membran dengan ikatan protein yang berisi 4 pembawa elektron, 3 unit sitokrom dan pusat ikatan Fe-S. Selanjutnya transfer elektron dari sitokrom-bf ke dalam pusat reaksi fotosistem I dimediasikan oleh protein-Cu, plastosianin (PC). Plastosianin larut dalam air dan beroperasi di dalam air yang berada dalam ruang membran fotosintetik. Proses transfer elektron dari fotosistem I ke $NADP^+$ membutuhkan feredoksin, kompleks FeS-protein, feredoksin-NADP oksidoreduktase, piranti flavo-protein yang bekerja di bagian luar membran fotosintetik (Whitmarsch dan Govindjee,1995). Lintasan rantai transport elektron diragakan dalam gambar berikut :



Gambar 8. Rantai transport elektron.

Lebih lanjut Lawlor (1993) menyampaikan bahwa jembatan rantai transport elektron dari membran tilakoid memungkinkan elektron dilepaskan dari ikatan air dalam proses pemecahan molekul air dari kompleks protein, ion mangan dan komponen lain yang berada di dalam lumen tilakoid untuk kemudian melewati membran menuju feredoksin dari sisi stromal. Plastokuinon di dalam membran direduksi oleh elektron dan dibawa ke dalam lumen, di tempat inilah elektron akan dilepaskan dan plastokuinon kembali dalam kondisi teroksidasi. Dengan demikian transport elektron sebenarnya berpasangan dengan siklus plastokuinon yang membawa dan memompakan H^+ dari stroma ke tilakoid lumen dengan arah yang berlawanan dengan transport elektron.

III. PENUTUP.

Briggs dan Courtney (1989) menyatakan bahwa tanaman menggunakan cahaya untuk menangkap energi ke dalam senyawa organik, dalam hal ini cahaya hanya dilibatkan pada bagian awal dari proses pemanfaatan energi cahaya oleh klorofil dalam memecah air untuk membebaskan oksigen. Dalam istilah pertanian pada umumnya fotosintesis adalah proses transformasi senyawa an-organik menjadi senyawa organik yang akhirnya menjadi hasil fisik proses pertumbuhan dan perkembangan tanaman yang dibudidayakan. Sedangkan dalam perspektif biokimia terutama pembahasan yang berhubungan dengan penciptaan bio-energi, fotosintesis lebih diartikan sebagai proses transformasi energi cahaya dalam bentuk foton menjadi energi biologi yang tersimpan dalam senyawa organik karena adanya proses metabolisme organisme. Dengan kata lain fotosintesis merupakan proses yang menyebabkan energi matahari masuk ke dalam sistem kehidupan yang ada di dalam biosfer.

Govindjee dan Govindjee (2000) menyatakan bahwa proses fotosintesis yang melepaskan oksigen meliputi konversi cahaya matahari menjadi gula dan oksigen dengan menggunakan karbon dioksida, air dan sejumlah mineral. Sebagian besar bentuk kehidupan kecuali organisme yang ada dalam ”sistem perairan dalam” bergantung pada proses fotosintesis. Dengan bahan-bahan dasar produk fotosintesis (fotosintat) dalam bentuk bagian vegetatif dapat menyediakan bahan pakan bagi keluarga herbivora. Dalam tahap berikutnya keluarga karnivora menjadikan herbivora menjadi bagian dari bahan pakannya. Sementara keluarga omnivora menjadikan keduanya sebagai bahan pakan. Proses ”makan-dimakan” inilah yang kemudian dirumuskan sebagai ”rantai kehidupan”. Dengan demikian fotosintesis adalah dasar dari ”rantai makanan” yang menghubungkan sebagian besar kehidupan yang ada di permukaan bumi. Sementara itu, di dalam lautan ikan-ikan kecil memakan fitoplankton seperti algae, dan ikan besar akan memakan ikan kecil, dengan demikian rantai kehidupan tetap berlangsung. Pada saat organisme di atas telah menyelesaikan siklus hidupnya, pada akhirnya bakteri dan jamur akan memakan jaringan tanaman dan hewan yang telah mati, dan setelah itu akhirnya mikroorganisme inipun akan menyelesaikan siklus hidupnya.

Energi yang mengendalikan fotosintesis berasal dari pusat matahari, yang di tempat itu sekumpulan massa dikonversikan menjadi panas lewat proses fusi hidrogen, dan setelah menempuh satuan perjalanan cahaya, energi panas ini dirambatkan menuju permukaan bumi. Di dalam orbit bumi inilah sebagian energi panas ini dikonversi oleh radiasi ”black body” yang akhirnya mencapai bumi. Whitmarsh dan Govindjee (1995) menyatakan bahwa lewat serangkaian reaksi transduksi energi, organ fotosintesis dapat mentransformasikan energi cahaya menjadi energi kimia dalam bentuk yang lebih stabil bahkan sampai ratusan atau ribuan tahun dalam bentuk energi fosil. Transfer energi dari matahari sampai di biosfer bumi pada dasarnya sebuah proses transformasi energi cahaya ke dalam bentuk energi kimia. Transfer energi cahaya ke dalam kehidupan di bumi pada dasarnya merupakan bentuk dari aliran elektron (*electron flow*) dari matahari melewati medium ekstraterestrial ke dalam orbit bumi. Fiksasi energi matahari oleh

organisme fotosintetik dimulai dari proses eksitasi elektron ke tingkat energi yang lebih tinggi. James and Matthews (1991) menyatakan bahwa penambahan energi ekstra pada saat eksitasi dapat terjadi karena sebuah elektron ’melompat’ ke tingkat energi yang lebih tinggi. Sebelum energi tereksitasi ini kembali ke bentuk semula (fluoresensi), energi ini ditangkap oleh sistem biologi untuk menjalankan proses biokimia tertentu. Dalam hal ini fotosintesis selalu menggunakan aseptor elektron untuk menangkap energi cahaya tereksitasi ini untuk digunakan dalam sintesa molekul organik kompleks. Sementara proses biokimia untuk mengubah lebih lanjut energi cahaya menjadi energi kimia akan melibatkan serangkaian reaksi kompleks yang pada intinya merupakan serangkaian proses donasi dan aseptasi elektron yang dikenal sebagai reaksi oksido-reduksi. Dengan demikian fotosintesis merupakan sebuah rantai transfer elektron yang terdiri dari serangkaian tahapan transfer elektron dari satu pembawa elektron ke pembawa elektron lain yang berupa kompleks ion logam dan grup senyawa aromatik yang terikat dalam bagan protein.

BACAAN

Blankenship,R.E. 1996. *Phtosynthetic Antennas and Reaction Centers: Current Understanding and Prospects for Improvement.* http://photoscience.la.asu.edu/photosyn/ faculty/blankenship.html. Diunduh 20 April 2011.

Briggs,D.J. and Courtney,F.M.1989. *Agriculture and Environment. The Physical Geography of Temperate Agruculture System*. Longman Scientifi & Technical.Singapore : 6-8.

Gardner,FP., Pearce, R.B. and Mitchell R.L. 1991. *Physiology of Crop Plants.* Diterjemahkan oleh Herawati Susilo.UI Press: 8-25.

Govindjee and Govindjee Rajni.2000. *Photosynthesis and the “Z”-scheme*. http://www.life.uiuc.edu/govindjee. Diunduh 15 Januari 2007.

James,D.C. and Matthews,G.S. 1991. *Understanding the Biochemistry of Respiration*. Cambridge Univ. Press. Sydney :2-5.

Lawlor Davi,W. 1993. *Photosynthesis, Moleculer Physiological and Environmental Processes* 2nd-ed. Longman Scientific & Technical. England:71-80.

Salisbury,F.B. and Ross Cleon.1992. *Plant Physiology*.4th-ed. Wedsworth Pub.Co. Belmont.California:207-240.

Vermaas Wim.1998. *An Introduction to Photosynthesis and Its Apllications.* http://www.worldandi.com. Diunduh 15 Januari 2007.

Whitmarsh John and Govindjee (1995) *The Photosynthesis Process.* http://www.life.uuc.edu/govindjee/paper. Diunduh 20 Januari 2007

www.biologycorner.com. Diunduh 22 April 2011.